



Universidade Federal de Pernambuco
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Departamento de Física

Leonardo Dalla Porta Dornelles

Oscilações coletivas e avalanches neuronais em redes de neurônios estocásticos

Recife

2016

Leonardo Dalla Porta Dornelles

**Oscilações coletivas e avalanches neuronais em redes de
neurônios estocásticos**

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

Orientador: Prof. Dr. Mauro Copelli Lopes da Silva

Recife

2016

Catálogo na fonte
Bibliotecária Joana D'Arc Leão Salvador CRB 4-572

D713o Dalla Porta, Leonardo Dornelles.
Oscilações coletivas e avalanches em redes de neurônios estocásticos /
Leonardo Dalla Porta Dornelles . – 2016.
108 f.: fig., tab.

Orientador: Mauro Copelli Lopes da Silva.
Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. CCEN.
Física. Recife, 2016.
Inclui referências e apêndice.

1. Física estatística. 2. Neurociências. I. Copelli, Mauro (Orientador).
II. Título.

530.1595 CDD (22. ed.) UFPE-FQ 2016-49

LEONARDO DALLA PORTA DORNELLES

**OSCILAÇÕES COLETIVAS E AVALANCHES NEURONAIS EM REDES DE
NEURÔNIOS ESTOCÁSTICOS**

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

Aprovada em: 26/08/2016.

BANCA EXAMINADORA

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

Prof. Dr. Renê Rodrigues Montenegro Filho
Examinador Interno
Universidade Federal de Pernambuco

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

Em memória de Arlindo Dalla Porta

Agradecimentos

Àqueles que sempre acreditaram em mim, sempre me apoiaram, incentivaram e nunca mediram esforços em me ajudar. Àqueles que enfrentam a saudade e a distância. Àqueles que me mostram que a realização de um sonho depende apenas de nós mesmos. Àqueles que formam a base do meu ser. Àqueles nos quais palavras nunca serão suficientes para expressar a minha gratidão. Agradeço, do fundo do meu coração, aos meus pais Roque e Ledir e ao meu irmão Mauricio. Agradeço também a minha família.

Ao meu orientador, uma pessoa exemplar, Prof. Mauro Copelli. Obrigado por sua *incrível* e *fascinante* orientação. Obrigado por me confiar este trabalho e por me guiar, sempre com muita paciência e entusiasmo, em uma área até então desconhecida para mim. Ao grupo de neurociência do Departamento de Física, em especial ao Prof. Pedro Carelli, pelas discussões e pelos conselhos, principalmente na hora do cafezinho. Agradeço também ao Prof. Renê Montenegro, pelas discussões e conselhos. Aos professores do Departamento de Física da UFPE pela minha formação e também à secretária de pós-graduação, Alexsandra Melo, por sempre me ajudar com questões burocráticas do programa. Agradeço também a Carlos e Daniel, pelo seu excelente trabalho junto ao Departamento de Física da UFPE.

A André Amado, pela sua *imensa* ajuda nos programas e pelas discussões sobre os mais diversos problemas. A Joas Venâncio, pela ajuda na demonstração do Teorema de Wiener-Kinchin. Aos colegas da Física, em especial ao Alyson José Carvalho, pelas discussões e pelas horas de estudos compartilhadas. Ao meu colega de grupo, amigo e parceiro, Antônio Fontenele Neto. Aos meus amigos do Rio Grande do Sul por, mesmo fisicamente distantes, se fazerem presentes na minha jornada. A todos aqueles que, de uma forma ou de outra, contribuíram para a execução e conclusão dessa etapa. Por fim, meu agradecimento especial a Natália Domingues, pelo seu apoio incondicional e por ter tornando meus dias mais leves e muito mais felizes. Você é incrível.

À FACEPE pelo suporte financeiro através do projeto IBPG-0335-1.05/14.

“If I have seen further, it is by standing upon the shoulders of giants”

—Sir Isaac Newton

Resumo

Avalanches neuronais, assim como oscilações e sincronização, são padrões de atividade espontânea observados em redes neuronais. O conceito de avalanches neuronais foi concebido na última década. Esse padrão de atividade tem distribuições de tamanhos $P(s)$ e durações $P(d)$ invariantes por escala, i.e., obedecem relações do tipo lei de potência $P(s) \sim s^{-\tau}$, com expoente $\tau \simeq 3/2$, e $P(d) \sim d^{-\tau_t}$, com expoente $\tau_t \simeq 2$, respectivamente. Essas propriedades são compatíveis com a ideia de que o cérebro opera em um regime crítico. A partir dessas constatações, muitos estudos teóricos e experimentais reportaram os potenciais benefícios de um cérebro operando na criticalidade, como por exemplo a máxima sensibilidade aos estímulos sensoriais, máxima capacidade de informação e transmissão e uma ótima capacidade computacional. Modelos da classe de universalidade de percolação direcionada (DP) têm sido amplamente utilizados para explicar a estatística invariante por escala das avalanches neuronais. Porém estes modelos não levam em consideração a dinâmica dos neurônios inibitórios e, além disso, como apresentam uma transição de fase entre um estado absorvente e uma fase ativa, torna-se difícil conciliar o modelo com correlações temporais de longo alcance que são observadas experimentalmente em diferentes escalas espaciais. Neste contexto, um novo modelo computacional (CROs, do original em inglês *Critical Oscillations*) surgiu na literatura (Poil et al., J. Neurosci., **32** 9817, 2012), incluindo neurônios inibitórios e buscando conciliar correlações temporais com avalanches neuronais. Neste modelo não há uma fase absorvente, e uma suposta transição de fases ocorre entre uma fase ativa e outra com oscilações coletivas. Devido à ausência de uma fase absorvente, avalanches neuronais são definidas comparando-se a atividade instantânea da rede com um limiar que depende da mediana da atividade total. Justamente na linha crítica do espaço de parâmetros, quando há um balanço entre excitação e inibição neuronal, avalanches neuronais invariantes por escala são observadas juntamente com correlações temporais de longo alcance (ruído $1/f$). No presente trabalho, um estudo mais profundo a respeito dos resultados reportados para o modelo CROs foi realizado. As oscilações neuronais mostraram-se robustas para diferentes tamanhos de rede, e observamos que a dinâmica local reflete a dinâmica oscilatória global da rede. Correlações temporais de longo alcance foram observadas (num intervalo de escalas temporais) através da técnica de *Detrended Fluctuation Analysis*, sendo robustas perante modificações no tamanho da rede. O resultado foi confirmado pela análise direta do espectro, que apresentou decaimento do tipo $1/f$ numa determinada faixa de frequências. O diagrama de fases do modelo mostrou-se robusto em relação ao tamanho da rede, mantendo-se o alcance das interações locais.

Entretanto, os resultados mostraram-se fortemente dependentes do limiar utilizado para detecção das avalanches neuronais. Por fim, mostramos que distribuições de durações de avalanches são do tipo lei de potência, com expoente $\tau_r \simeq 2$. Este resultado é inédito e o valor encontrado coincide com o expoente crítico da classe de universalidade de DP na dimensão crítica superior. Em conjunto, nossos resultados fornecem mais evidências de que o modelo CROs de fato apresenta uma transição de fases.

Palavras-chave: Neurociência. Mecânica Estatística. Avalanches Neuronais. Oscilações Neuronais. Transição de Fases. Percolação Direcionada. Criticalidade. Correlações Temporais de Longo Alcance.

Abstract

Neuronal avalanches, as well as waves and synchronization, are types of spontaneous activity experimentally observed in neuronal networks. The concept of neuronal avalanches was conceived in the past decade. This pattern of activity has distributions of size $P(s)$ and duration $P(d)$ which are scale invariant, i.e., follow power-law relations $P(s) \sim s^{-\tau}$, with exponent $\tau \simeq 3/2$, and $P(d) \sim d^{-\tau_d}$, with exponent $\tau_d \simeq 2$, respectively. These properties are compatible with the idea that the brain operates in a critical regime. From these findings, many theoretical and experimental studies have reported the potential benefits of a brain operating at criticality, such as maximum sensitivity to sensory stimuli, maximum information capacity and transmission and an optimal computational capabilities. Models belonging to the directed percolation universality class (DP) have been widely used to explain the scale invariant statistic of neuronal avalanches. However, these models do not take into account the dynamics of inhibitory neurons and, since as they present a phase transition between an absorbing state and an active phase, it is difficult to reconcile the model with long-range temporal correlations that are observed experimentally at different spatial scales. In this context, a new computational model (CROs, Critical Oscillations) appeared in the literature (Poil et al., J. Neurosci., **32** 9817, 2012), including inhibitory neurons and seeking to reconcile temporal correlations with neuronal avalanches. In this model there is no absorbing phase, and a supposed phase transition occurs between an active phase and another with collective oscillations. Due to the lack of an absorbing phase, neuronal avalanches are defined comparing by the instant network activity with a threshold that depends of the total activity median. Precisely at the critical line in parameter space, when a balance between neuronal excitation and inhibition occurs, scale invariant neuronal avalanches are observed with long-range temporal correlations ($1/f$ -like noise). In the present work, a deeper study about the results reported for the CROs model was performed. Neuronal oscillations have been shown to be robust to increasing network sizes, and it was observed that local dynamic reflects the oscillatory global dynamic of the network. Long-range temporal correlations were observed (in a range of time scales) via Detrended Fluctuation Analysis, being robust against changes in network size. The result was confirmed by direct analysis of the spectrum, which showed a decay like $1/f$ in a given frequency band. The phase diagram of the model was robust with respect to the network size, as long as the range of local interactions was kept. However, the results were dependent of the threshold used to detect neuronal avalanches. Finally, we have shown that the distributions of avalanches duration follows a power-law with exponent $\tau_d \simeq 2$. This result is unprecedented and

the value obtained coincides with the critical exponent of the DP universality class in the upper critical dimension. Together, our results provide further evidence that in fact the CROs model presents a phase transition.

key words: Neuroscience. Statistical Mechanics. Neuronal Avalanches. Neuronal Oscillations. Phase Transition. Direct Percolation. Criticality. Long-Range Temporal Correlations.

Sumário

1	Introdução	13
1.1	O que é um neurônio?	13
1.1.1	Modelo neuronal	15
1.2	Avalanches neuronais e suas implicações	15
1.3	Classe de universalidade e expoentes críticos	21
1.4	Oscilações neuronais e correlações de longo alcance	23
1.5	Modelo de oscilações críticas	27
2	Modelo	28
2.1	Modelo CROs: topologia da rede neural e dinâmica neuronal	28
2.2	Avalanches Neuronais	33
2.3	Espectro de Fourier e correlações temporais	37
2.4	Parâmetro de ordem	39
2.5	Modelo e resultados de Poil <i>et al.</i>	41
2.6	Simulações Computacionais	47
3	Resultados e Discussões	48
3.1	Atividade neuronal	48
3.2	Oscilações neuronais e correlações temporais	50
3.2.1	Oscilações neuronais: atividade global	51
3.2.2	Oscilações neuronais: atividade local	56
3.2.3	Correlações temporais de longo alcance	58
3.2.3.1	Correlações temporais: atividade global	58
3.2.3.2	Correlações temporais: atividade local	61
3.2.4	Ruído $1/f$ e expoentes α DFA	63
3.3	Parâmetro de ordem	65
3.4	Avalanches neuronais	69
3.4.1	Avalanches neuronais: distribuições de tamanhos	69
3.4.1.1	Redes com alcance de interação $\ell = 7$	70
3.4.1.2	Redes com alcance de interação ℓ modificado	79
3.4.2	Avalanches neuronais: distribuições de durações	84

3.4.3	Expoentes críticos em avalanches neuronais	91
3.5	Avalanches neuronais e correlações temporais de longo alcance	94
4	Conclusões, comentário e perspectivas	99
	Referências	102
 Apêndices		105
	APÊNDICE A O Teorema de Wiener-Khinchin	106

1 Introdução

O cérebro, um sistema natural adaptativo, é caracterizado por comportamentos complexos que emergem como resultado da interação de 86 bilhões (AZEVEDO et al., 2009) de elementos dinâmicos não lineares, conhecidos como células nervosas (neurônios). A interação desses neurônios faz com que diversos padrões espontâneos de atividade possam ser observados no cérebro, tais como: sincronização, oscilações e ondas.

Em 2003, Beggs & Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003) propuseram que redes neuronais podem exibir um novo padrão de atividade espontânea: avalanches neuronais. Estas são rajadas de disparos de neurônios separadas por períodos de inatividade. Ou seja, uma avalanche neuronal é um conjunto de disparos de neurônios em um dado intervalo de tempo, as quais são precedidas e seguidas por longos períodos de quiescência. Beggs & Plenz ao observarem as distribuições de tamanhos e durações dessas avalanches neuronais, constataram que estas apresentam distribuições do tipo lei de potência (BEGGS; PLENZ, 2003). A partir desses resultados, a hipótese de que o cérebro (como um sistema dinâmico) opera com uma dinâmica crítica ganhou mais atenção na comunidade científica, pois distribuições livres de escala são um marco de sistemas que operam na criticalidade.

A hipótese de que o cérebro opera em um ponto crítico é o assunto desta dissertação. Em particular, estamos interessados em explorar um modelo teórico-computacional, proposto por Poil *et al.* (POIL et al., 2012), que alega que quando há um balanço entre excitação e inibição neuronal, oscilações e avalanches neuronais emergem juntas em um estado crítico.

1.1 O que é um neurônio?

O sistema nervoso é composto por duas células principais: células nervosas (neurônios), e células da glia (KANDEL et al., 2000). Alguns trabalhos referem-se às células da glia, em um cérebro humano, como sendo aproximadamente 10 vezes mais numerosas do que as células nervosas (KANDEL et al., 2000). Contudo, trabalhos mais recentes alegam que as células da glia correspondem a no máximo 50% das células cerebrais (AZEVEDO et al., 2009; HERCULANO-HOUZEL, 2009). Embora as células da glia sejam numerosas, o entendimento atual é que estas servem basicamente para dar suporte às células nervosas (KANDEL et al., 2000). Então, nos

concentraremos aqui apenas nas células nervosas, ou seja, nos neurônios.

Neurônios são células elétricas excitáveis altamente especializadas em gerar sinais elétricos (potenciais de ação) em resposta a um estímulo químico ou elétrico, e transmitir estes para outras células. Um neurônio típico é dividido em três partes funcionalmente distintas: dendritos, soma, e axônio. Basicamente, dendritos são receptores de sinais de outros neurônios e transmitem estes para o soma. O soma é a unidade central da célula nervosa que, de uma maneira não-linear e fundamental, processa o sinal. Se o sinal recebido é suficientemente forte e ultrapassa um certo limiar, então a célula nervosa emite um sinal. Este sinal por sua vez é propagado pelo axônio, o qual entrega esse sinal para outros neurônios (KANDEL et al., 2000). Muitos dos ramos do axônio terminam diretamente nos neurônios vizinhos mais próximos, porém o axônio também pode se estender por diversos centímetros de modo que possa alcançar neurônios em outras áreas do cérebro (GERSTNER; KISTLER, 2002). Neste contexto, o neurônio que envia o sinal é o pré-sináptico, e o neurônio que recebe chama-se pós-sináptico.

O local onde há um contato do axônio do neurônio pré-sináptico com o dendrito, ou mesmo o soma, de um neurônio pós-sináptico, é chamado de sinapse. Quando um potencial de ação chega até a sinapse, a transmissão para outro neurônio pode ser de dois tipos, através das sinapses químicas ou das sinapses elétricas. A sinapse química é mais comum, e basicamente seu funcionamento consiste na liberação de neurotransmissores (mensageiros químicos específicos). Estas sinapses, por sua vez, podem ser excitatórias ou inibitórias, dependendo do neurotransmissor liberado pela célula pré-sináptica. Já as sinapses elétricas permitem o fluxo direto de íons e são muito rápidas.

De uma forma bem resumida, neurônios são descritos como integradores com um limiar, i.e., neurônios integram os estímulos recebidos e comparam com um certo limiar. Se a soma da corrente sináptica estiver abaixo do limiar, o neurônio não dispara; caso contrário, se estiver acima do limiar, o neurônio dispara, i.e., emite um potencial de ação (IZHIKEVICH, 2006). Após o neurônio emitir um potencial de ação, este entra em um período refratário absoluto que dura alguns milissegundos. Durante esse período, independentemente dos estímulos recebidos, o neurônio é incapaz de emitir um potencial de ação (DAYAN; ABBOTT, 2001).

1.1.1 Modelo neuronal

Um neurônio tipicamente dispara um potencial de ação quando o potencial de membrana atinge um certo limiar. Os mecanismos biofísicos pelo qual um potencial de ação é produzido são bem entendidos e podem ser modelados com bastante precisão. O modelo de Hodgkin-Huxley (HH), por exemplo, é um dos principais modelos neuronais e é base para a derivação de modelos mais simples. O modelo tipo HH é dito um modelo detalhado baseado em condutância, pois pode levar em consideração diversos canais iônicos, tipos de sinapse, e mesmo a geometria espacial de um neurônio individual (DAYAN; ABBOTT, 2001; IZHIKEVICH, 2006).

Por outro lado, modelos neuronais podem ser simplificados e simulações computacionais podem ser aceleradas drasticamente se os mecanismos biofísicos responsáveis pelos potenciais de ação não estão explícitos no modelo. Por esta razão, modelos simples de disparos neuronais são altamente populares no estudo de código neuronal, memória, e dinâmica de redes neuronais (DAYAN; ABBOTT, 2001).

Um modelo amplamente utilizado é o modelo de integra e dispara (IF, do inglês “Integrate-and-Fire”). Este tipo de modelo não é explícito, isto é, não descreve os mecanismos que geram os potenciais de ação dos neurônios. Neste tipo de modelo, potenciais de ação são gerados sempre que o potencial de membrana atinge um certo limiar. Após esse potencial de ação, o potencial é resetado para um valor abaixo do limiar. Esse modelo básico de neurônio foi proposto por Lapicque em 1907 (LAPICQUE, 1907) e, apesar da sua simplicidade, modelos IF são extremamente úteis na descrição da atividade neuronal (DAYAN; ABBOTT, 2001).

1.2 Avalanches neuronais e suas implicações

Vimos anteriormente que, durante o processamento neuronal, neurônios individuais podem receber estímulos de milhares de outros neurônios, processando-os e, após alcançarem um limiar, emitindo uma resposta de volta para a rede neuronal (IZHIKEVICH, 2006). Esse processamento básico de integração e transmissão dos neurônios é similar ao que é visto em muitos sistemas complexos nos quais simples unidades integradoras dissipam sua energia de volta para o sistema após atingirem um limiar. Em tais sistemas, eventos como: terremotos (CORRAL, 2004), incêndios florestais (MALAMUD; MOREIN; TURCOTTE, 1998), avalanches em pilhas de arroz (FRETTE et al., 1996), dentre outros, emergem quando uma única unidade excede o limiar, fazendo com que outras unidades façam o mesmo, dando início a efeitos em cascatas

que se propagam por todo o sistema. Para tais processos uma separação de escalas de tempo é necessária (JENSEN, 1998).

O processo pelo qual estes eventos são criados precisam ser muito mais lentos do que o processo de relaxação. Podemos ilustrar isto através do exemplo de terremotos. A força de tensão na crosta terrestre é acumulada por uma escala de tempo de anos devido ao movimento das placas tectônicas. Essa força de tensão é então liberada em poucos segundos ou até mesmo minutos durante um terremoto. Logo, percebe-se que a separação de escalas de tempo está intimamente conectada com a existência de um limiar, i.e., a presença de um limiar é que assegura a separação de escalas de tempos (JENSEN, 1998). Esses eventos, nos quais há um carregamento lento e uma relaxação rápida, são conhecidos na literatura como avalanches. A distribuição espacial e temporal destas avalanches têm sido bem descritas por leis de potência, indicando assim que há uma invariância de escala na sua dinâmica e que, possivelmente, o sistema encontra-se um estado crítico (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; BEGGS; PLENZ, 2003).

Neste contexto, Beggs & Plenz conceberam a ideia de avalanches neuronais e mostraram que as distribuições de tamanhos e durações de avalanches (tempo de vida) eram invariantes por escala (BEGGS; PLENZ, 2003). Essas observações foram feitas a partir de medidas de potenciais de campo locais¹ (LFPs, do inglês “Local Field Potentials”) em fatias do córtex cerebral de ratos utilizando matrizes de multieletrodos (Figura 1 A). Para determinar os eventos de interesse, ou seja, separar o ruído do sinal LFP, um limiar foi definido como sendo -2.86 ± 0.23 desvios padrões. Assim, todos os sinais LFP que apresentavam um pico abaixo do valor limiar eram contados como “disparos” de um eletrodo. Observou-se então que sinais LFP apareciam em muitos eletrodos quase simultaneamente, formando assim períodos de atividade aparentemente sincronizada separados por vários segundos de quiescência (Figura 1 B). Porém, ao analisarem os dados de LFP em resoluções temporais mais finas, perceberam que LFPs não aparecem em todos eletrodos ao mesmo tempo, ao invés disso notaram que alguns LFPs ocorrem antes de outros, formando assim padrões espaço-temporais na matriz de eletrodos (Figura 2). Observados esses padrões, Beggs & Plenz definem que uma janela de tempo de 4 ms é um *frame* e que consecutivos *frames* ativos, precedidos e terminados por um *frame* inativo, é uma avalanche neuronal (Figura 2) (BEGGS; PLENZ, 2003).

Buscando avaliar os padrões espaço-temporais, Beggs & Plenz definiram tamanhos

¹ Potencial de campo local é um sinal eletrofisiológico gerado pela soma das correntes elétricas de múltiplos neurônios em um pequeno volume de tecido nervoso. Por isso o sinal LFP refere-se a uma população de neurônios e não a um único neurônio.

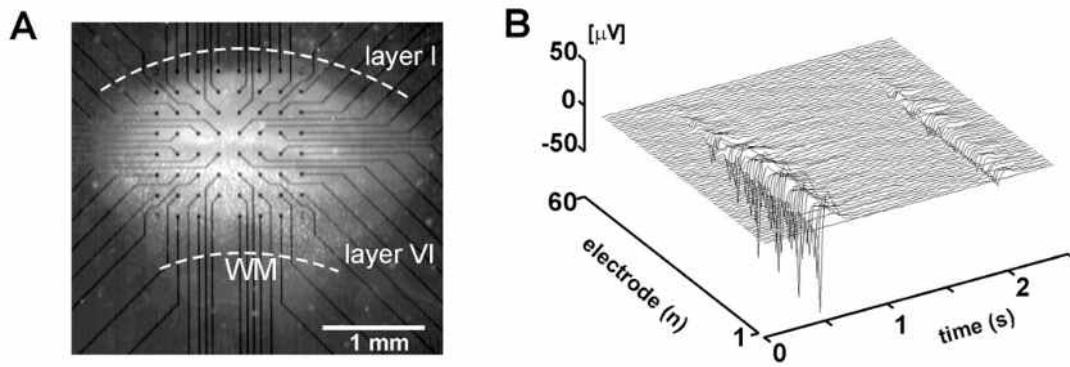


Figura 1 – Exemplo de aparato experimental *in vitro*. Uma matriz de eletrodos (A) captura o sinal LFP (B) em fatias do córtex cerebral de ratos. (Extraída da referência (BEGGS; PLENZ, 2003)).

de uma avalanche como sendo o número total de eletrodos que estavam ativos durante uma avalanche, e observaram que as distribuições de tamanhos seguiam uma lei de potência $P(s) \simeq s^{-\tau}$ com $\tau \approx 3/2$ (Figura 3). Mostraram também que as distribuições de tempo de durações de avalanches, d , também seguiam uma lei de potência do tipo $P(d) \simeq d^{-\tau_t}$ com $\tau_t \approx 2$ (Figura 4). Através de simulações, Beggs & Plenz reportaram que as distribuições de lei de potência observadas eram características de um estado crítico. Ou seja, mostraram que quando $\tau \approx 3/2$ e $\tau_t \approx 2$ obtém-se $\sigma \approx 1$, onde σ é o parâmetro de ramificação, definido como o número médio de eletrodos ativos no próximo intervalo de tempo, dado que um único esteja ativo no tempo atual. Basicamente, se $\sigma < 1$, o estado é dito subcrítico e a atividade tende a decrescer após alguns passos de tempo. Se $\sigma > 1$, o estado é dito supercrítico, e um número grande de eletrodos estará ativo a cada passo de tempo. Por sua vez, quando $\sigma \approx 1$, o estado é dito crítico. Nesta fase, em média, a atividade em um eletrodo irá propagar-se para um outro eletrodo, mantendo a rede no limite da estabilidade. Por fim, Beggs & Plenz mostraram através de simulações computacionais que, quando $\sigma \approx 1$, uma otimização da transmissão de informação é observada (BEGGS; PLENZ, 2003).

Beggs & Plenz propõem então um padrão de atividade neuronal intitulado avalanches neuronais², e que esta atividade espontânea apresenta características de propagação de avalanches que a teoria de criticalidade auto-organizada (SOC, do inglês “Self-Organized Criticality”) se propõe a explicar (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; BEGGS; PLENZ, 2003). Basicamente, a teoria SOC nos diz que sistemas dinâmicos compostos por muitos elementos interconectados

² Alguns autores restringem o uso do termo “avalanches neuronais” apenas para os padrões espaço-temporais que apresentam expoente $\tau \approx 3/2$ nas distribuições de tamanhos. Neste trabalho, avalanches neuronais não serão usadas apenas neste contexto. Definimos o que será entendido por uma avalanche neuronal na Seção 2

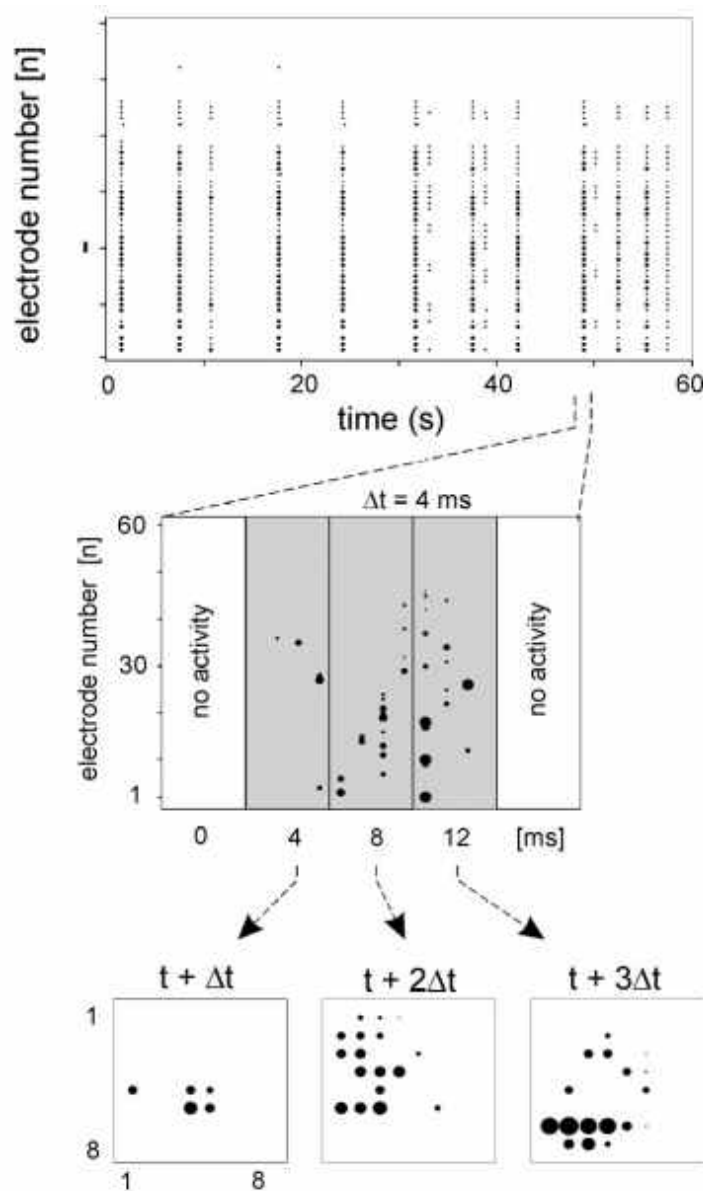


Figura 2 – Definição de avalanches neuronais. No quadro superior mostra-se o número de eletrodos ativos em função do tempo. O quadro do meio mostra para um intervalo de tempo do quadro superior o tempo separado em janelas de tempo de 4 ms. A parte inferior mostra o tamanho de uma avalanche composta por 3 janelas de tempo. (Extraída da referência (BEGGS; PLENZ, 2003)).

(neurônios, por exemplo) se auto-organizam em um estado crítico onde o sistema opera no limite da estabilidade e distribuições de tamanhos de eventos são livres de escala caracterizados por distribuições do tipo lei de potência (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; BAK; TANG; WIESENFELD, 1988) (uma breve discussão sobre SOC será feita na Seção 1.3). Chama-se a atenção para o fato de que tipicamente essas avalanches neuronais ocorrem em sistemas sem oscilações, sincronização ou propagação de ondas (BEGGS; PLENZ, 2003).

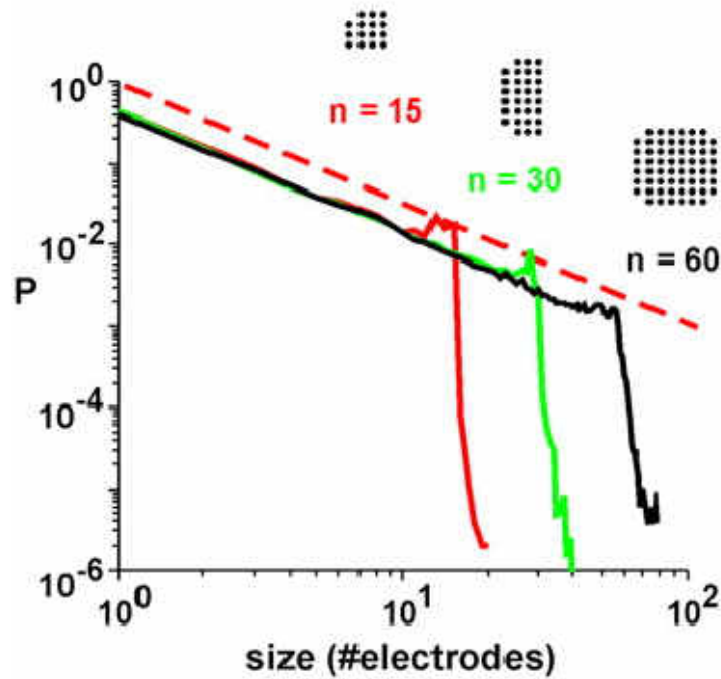


Figura 3 – Distribuições de tamanhos de avalanches medidas experimentalmente para matrizes com diferentes números de eletrodos n . Todas apresentam distribuição do tipo lei de potência com expoente $\tau \approx 3/2$. O ponto de *cutoff* é determinado pela quantidade de eletrodos. (Extraída da referência (BEGGS; PLENZ, 2003)).

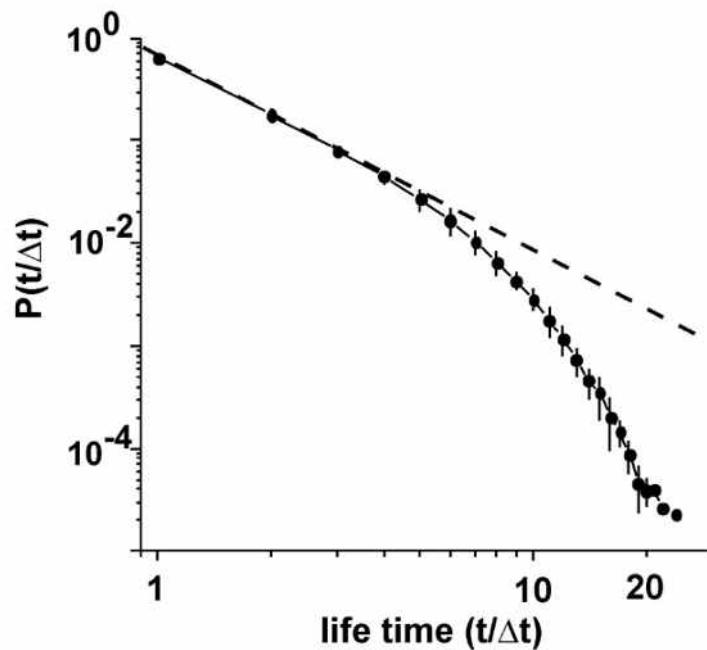


Figura 4 – Distribuições de durações de avalanches medidas experimentalmente mostra uma lei de potência com expoente $\tau_t \approx 2$ (linha tracejada) e *cutoff* exponencial. O tempo foi normalizado pelo tamanho das janelas utilizadas ($\Delta t = 1, 2, 4, 8$ e 16 ms). (Extraída da referência (BEGGS; PLENZ, 2003)).

A partir do trabalho de Beggs & Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003), a hipótese de um cérebro operando em um estado crítico ganhou mais atenção na comunidade acadêmica, e muitos trabalhos teóricos e experimentais foram desenvolvidos para estudar esta hipótese. Avalanches neuronais apresentando distribuições do tipo lei de potência vieram a ser observadas sob diversas condições experimentais e em diferentes modelos animais, tais como: ratos anestesiados (GIRESH; PLENZ, 2008) e macacos não anestesiados (porém em repouso) (PETERMANN et al., 2009), entre outros.

Os supostos benefícios de um cérebro operando em um estado crítico têm sido reportados regularmente. Em 2006, Kinouchi & Copelli mostraram em um estudo teórico-computacional que na criticalidade há uma máxima sensibilidade aos estímulos sensoriais, i.e., uma maior variedade de estímulos pode ser processada (KINOUCHI; COPELLI, 2006). De fato, Shew *et al.* comprovaram estes resultados experimentalmente *in vitro* através do estudo de fatias do córtex cerebral de ratos, e ainda concluíram que há um balanço entre excitação e inibição na criticalidade (SHEW et al., 2009). Estes resultados vieram a ser confirmados recentemente *in vivo* em um trabalho de Gautam *et al.* no qual, em um experimento *in vivo* com ratos anestesiados, mostraram que a dinâmica sensorial é maximizada no estado crítico (GAUTAM et al., 2015).

Em 2011, Shew *et al.* mostraram através de um trabalho experimental e teórico que a capacidade de informação é maximizada na criticalidade (SHEW et al., 2011). Em 2012, Yang *et al.* reportaram, também através de medidas experimentais e de um modelo teórico, que há uma máxima variabilidade na sincronização de fases quando o sistema encontra-se em um estado crítico (YANG et al., 2012). Por sua vez, Yu *et al.* mostraram em um trabalho experimental, no qual o modelo animal utilizado foram macacos, que a dinâmica do cérebro em repouso opera na criticalidade (YU et al., 2013). Outros trabalhos também reportam que o cérebro se auto-organiza para um estado crítico. Citamos por exemplo o trabalho de Shew *et al.* que, experimentalmente e junto de um modelo teórico-computacional, estudaram o sistema visual do córtex cerebral de tartarugas, e mostraram que a partir de um estímulo sensorial forte, após um período de adaptação, uma dinâmica crítica pode ser observada (SHEW et al., 2015).

Destaca-se aqui que os resultados reportados por Beggs & Plenz para avalanches neuronais têm sido amplamente reproduzidos por modelos pertencentes à classe de universalidade de percolação direcionada (DP, do inglês “Directed Percolation”). Autômatos celulares probabilísticos, por exemplo, têm sido amplamente utilizados em simulações de redes neuronais. Porém este tipo de modelo tipicamente não leva em consideração o efeito de neurônios inibitórios

na dinâmica (KINOUCI; COPELLI, 2006; RIBEIRO et al., 2010; LARREMORE; SHEW; RESTREPO, 2011; SHEW et al., 2011). Uma exceção recente é o trabalho de Larremore *et al.* (LARREMORE et al., 2014).

1.3 Classe de universalidade e expoentes críticos

Vimos na Seção anterior 1.2 que avalanches neuronais são caracterizadas por distribuições do tipo lei de potência, e que os expoentes observados são $\tau \approx 3/2$ e $\tau_t \approx 2$ para tamanhos e durações de avalanches, respectivamente. Para uma melhor compreensão dos resultados obtidos por Beggs & Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003) e as implicações das avalanches neuronais, precisamos de uma breve introdução a teoria de criticalidade auto-organizada (SOC, do inglês “Self-Organized Criticality”).

SOC foi proposta por Bak *et al.* (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987) como uma tentativa de explicar o ruído do tipo $1/f$ que é observado nos mais diversos problemas físicos, como por exemplo, no fluxo do Rio Nilo e na luminosidade das estrelas (PRESS, 1978). A hipótese por trás da teoria do SOC é de que sistemas constituídos por muitos elementos interagentes (no nosso caso, neurônios) podem exibir algumas características gerais no seu comportamento. Propõem que sistemas dinâmicos sob diversas condições se organizam em um estado crítico, encontrado em transições de fases contínuas de segunda-ordem, onde apresentam uma estrutura complexa, porém com algumas características gerais. Neste contexto, a complexidade se dá pois não existem tamanhos únicos de eventos, isto é, não há um tempo e uma escala característica que controlam a evolução desses sistemas. Embora a resposta dessa dinâmica seja complexa, as propriedades estatísticas são descritas por leis de potência. Ainda mais, alguns expoentes podem ser idênticos para sistemas que parecem ser diferentes, de uma perspectiva microscópica (JENSEN, 1998). Dizemos destes sistemas que pertencem a uma mesma classe de universalidade.

Em Mecânica Estatística, o conceito de universalidade foi introduzido com o objetivo de descrever os sistemas físicos, aparentemente não relacionados, que apresentam o mesmo tipo de comportamento perto de um ponto crítico. Classe de universalidade, por sua vez, é a coleção de modelos matemáticos que compartilham a mesma invariância de escala. Modelos dentro da mesma classe podem diferir dramaticamente em escalas finitas, porém seus comportamentos tornam-se cada vez mais similares à medida que o limite de escala é aproximado. Em particular, os expoentes críticos observados na transição de fase (seja no equilíbrio ou fora do equilíbrio)

Exponent	$d=1$	$d=2$	$d=3$	$d=4$
$\beta = \beta'$	0.27649(4) ^a	0.583(4) ^b	0.805(10) ^c	1
$1/\delta_h$	0.111(3) ^d	0.285(35) ^d	0.45(2) ^e	1/2
γ'	0.54386(7) ^a	0.35	0.19	0
$\nu_{ }$	1.73383(3) ^a	1.295(6) ^f	1.105(5) ^c	1
$\nu_{\perp}$	1.09684(1) ^a	0.733(4) ^g	0.581(5)	1/2
$\delta = \theta$	0.15947(3) ^a	0.4505(10) ^h	0.730(4) ^c	1
η	0.31368(4) ^a	0.2295(10) ^h	0.114(4) ^c	0
z	1.26523(3) ^a	1.1325(10) ^h	1.052(3) ^c	1
$\nu_{ } / \nu_{\perp}$	1.58074(4)	1.766(2)	1.901(5)	2
τ	1.108	1.268	1.395	3/2
σ	0.391	0.459	0.490	1/2
γ	2.277	1.593	1.232	1
D_f	2.328	2.968	3.507	4
τ_t	1.159	1.450	1.730	2
σ_t	0.576	0.771	0.904	1
γ_t	1.457	0.711	0.298	0

Figura 5 – Expoentes críticos para classe de universalidade de percolação direcionada. Destaque-se em vermelho os expoentes críticos para tamanhos (τ) e durações (τ_t) de avalanches. (Adaptado de Muñoz *et al.* (MUÑOZ *et al.*, 1999)).

serão os mesmos para todos os modelos de uma mesma classe. Diz-se então que estes sistemas pertencem à mesma classe de universalidade (MARRO; DICKMAN, 1999; HINRICHSSEN, 2006).

Ou seja, sistemas que apresentam uma transição de fase de segunda ordem, por mais complexos que possam ser, pertencem a uma certa classe de universalidade. Determinada essa classe, sistemas muito mais simples podem ser estudados com o objetivo de entender sistemas mais complexos. Se estes sistemas compartilham a mesma classe de universalidade, podemos ter certeza que os resultados são equivalentes para ambos os sistemas.

Uma importante classe de transição de fase fora do equilíbrio ocorre em sistemas que apresentam um estado absorvente. Trata-se de uma configuração que pode ser alcançada pela dinâmica do sistema porém da qual o sistema não pode sair (HINRICHSSEN, 2006). A classe de universalidade mais proeminente de transições com estados absorventes é a de percolação direcionada (DP).

Muñoz *et al.* fazem um levantamento dos expoentes críticos observados em sistemas que apresentam estados absorventes (MUÑOZ *et al.*, 1999). A Figura 5 apresenta os expoentes críticos que são observados para a classe de universalidade DP. Diz-se que $d = 4$ é a dimensão crítica superior pois acima desta as flutuações são muito fracas e os valores de campo médio para os expoentes críticos mantêm-se os mesmos (MARRO; DICKMAN, 1999). Destacam-se na Figura 5 em vermelho os expoentes críticos de campo médio para distribuições de tamanhos (τ) e de durações de avalanches (τ_t). Podemos perceber que os expoentes críticos destacados na Figura 5, para dimensão crítica superior $d = 4$, coincidem com os expoentes reportados por Beggs & Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003) na análise de distribuições de avalanches neuronais. Esta coincidência é o que tem motivado a utilização de modelos da classe DP para modelar a atividade neuronal coletiva (avalanches neuronais).

1.4 Oscilações neuronais e correlações de longo alcance

O cérebro humano está em constante atividade, mesmo na ausência de estímulos sensoriais e ambientais (BUZSÁKI, 2006; CHIALVO, 2010). No que diz respeito às oscilações neuronais, estas são observadas como uma atividade espontânea do cérebro humano (BUZSÁKI, 2006). Estudos biofísicos detalhados revelam que mesmo um único neurônio, devido à sua dinâmica complexa, possui uma capacidade intrínseca de oscilar em múltiplas frequências (BUZSÁKI; DRAGUHN, 2004). Por sua vez, a atividade sincronizada em redes oscilatórias são vistas como um passo intermediário que conecta a atividade de um único neurônio com o comportamento, e ainda desempenha papel fundamental na integração neuronal e cognição (BUZSÁKI, 2006).

Os primeiros dados de eletroencefalografia (EEG) foram reportados por Berger, que observou ondas cerebrais na faixa de 8 – 12 Hz, as quais ficaram conhecidas por frequências alfa (BERGER, 1929). Essas oscilações neuronais exibem uma larga variabilidade em sua amplitude e frequência, e existe um particular interesse devido às flutuações que estas apresentam (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001). Há evidências de que processos fisiológicos podem exibir flutuação sem escalas características, e que essa dinâmica livre de escala é importante para suas funções (HARDSTONE *et al.*, 2012). Neste contexto, Linkenkaer-Hansen *et al.* buscaram responder à questão se flutuações na atividade oscilatória poderiam refletir a dinâmica do sistema por mais do que alguns milissegundos (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001).

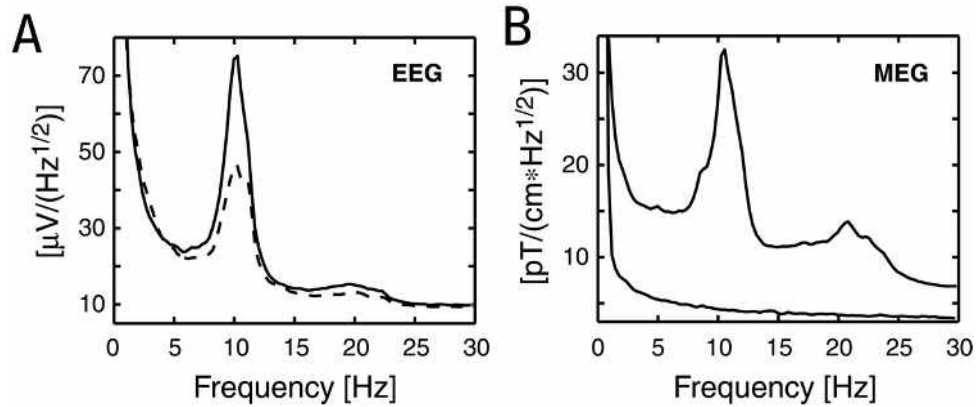


Figura 6 – Média da amplitude do espectro para sinais de EEG (A) e MEG (B). Ambos apresentam largos picos na banda de frequência alfa (8 – 13 Hz). Proeminentes picos na banda de frequência beta (15 – 25 Hz) aparecem para sinais de MEG (B). A média foi realizada sob 10 sinais. As linhas tracejadas indicam os sinais referentes aos sujeitos com olhos fechados. A linha sólida são os sinais referentes aos sujeitos com olhos abertos. A linha sólida que não apresenta nenhum pico na Figura B, é a referência de aquisição dos dados por MEG, i.e., é a amplitude do espectro de MEG para registro sem sujeitos (registro de referência). (Adaptado de Linkenkaer-Hansen *et al.* (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001)).

Linkenkaer-Hansen *et al.* utilizaram em seu estudo medidas eletroencefalografia (EEG) e magnetoencefalografia (MEG) da atividade espontânea cerebral de 10 sujeitos controle entre 20 e 30 anos. A aquisição dos sinais foi feita em duas condições: sujeitos com os olhos abertos e fechados. Em ambas as condições os sujeitos estavam em repouso (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001). Ao analisarem os sinais, tanto para EEG como para MEG, detectaram um pico proeminente na banda de frequência alfa (Figura 6 A e B), e também observaram picos na banda de frequência beta (15 – 25 Hz) para sinais obtidos por MEG (Figura 6 B) (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001). Para quantificar a estrutura temporal das flutuações na banda alfa, analisaram a densidade espectral $S(f)$ e a função de autocorrelação $C(t)$. Observaram então que o espectro de potências apresentava um decaimento do tipo $S(f) \sim 1/f^\beta$, para ambos os tipos de sinais analisados (EEG e MEG) (Figura 7 A e B). Analisando a função de autocorrelação temporal $C(t)$ observaram que o decaimento era bem descrito por uma lei de potência $C(t) \sim t^{-\gamma}$ (Figura 8 A e B).

Alguns autores sugerem que a quantificação das correlações não é bem descrita pela análise do espectro de potências e pela função de autocorrelação temporal, principalmente em sinais não estacionários, visto que correlações de longo alcance podem emergir no sistema como um artefato desta não estacionariedade (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001; KANTE-

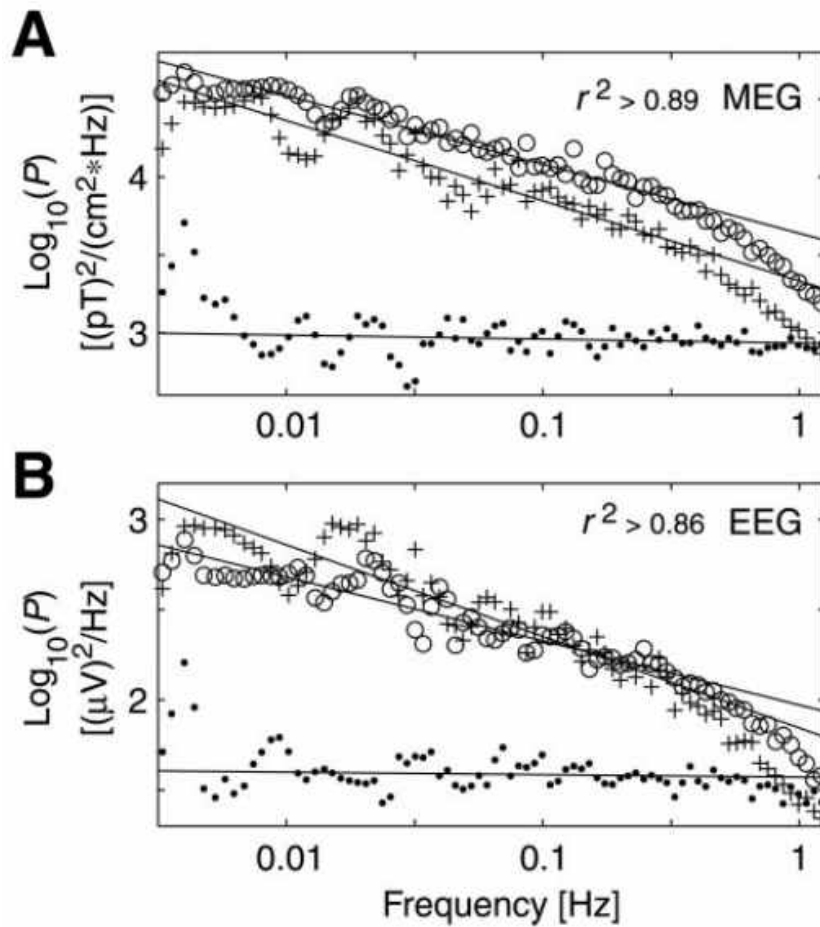


Figura 7 – Oscilações na banda alfa apresentam decaimento tipo $1/f$ para a média da amplitude da densidade espectral de MEG (A) e EEG (B). Círculos representam a condição de olhos fechados. As cruzes representam a condição de olhos abertos. Os pontos representam a aquisição de referência com dados embaralhados para a potência do espectro de MEG e EEG, respectivamente. (Adaptado de Linkenkaer-Hansen *et al.* (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001)).

LHARDT et al., 2001; PLENZ; NIEBUR, 2014). Então, Linkenkaer-Hansen *et al.* utilizaram a análise de flutuações destendenciadas (DFA, do inglês “Detrended Fluctuation Analysis”) para consolidar o que foi observado pela análise de densidade espectral e função de autocorrelação. Essencialmente, o expoente α do DFA é uma medida de auto-similaridade do sistema, e o valor de α caracteriza o tipo de ruído do sistema. Este relaciona-se com os expoentes β e γ , de $S(f)$ e $C(t)$, respectivamente, como segue: $\alpha = (2 - \gamma)/2 = (1 + \beta)/2$ (discutiremos detalhadamente a análise DFA no Capítulo 2). De fato, o resultado DFA indicou que para oscilações de 10 Hz, a atividade espontânea era fortemente caracterizada por correlações temporais de longo alcance que decaem como funções do tipo lei de potência, e o expoente α estava em concordância com o que foi observado para β e γ na análise direta (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001).

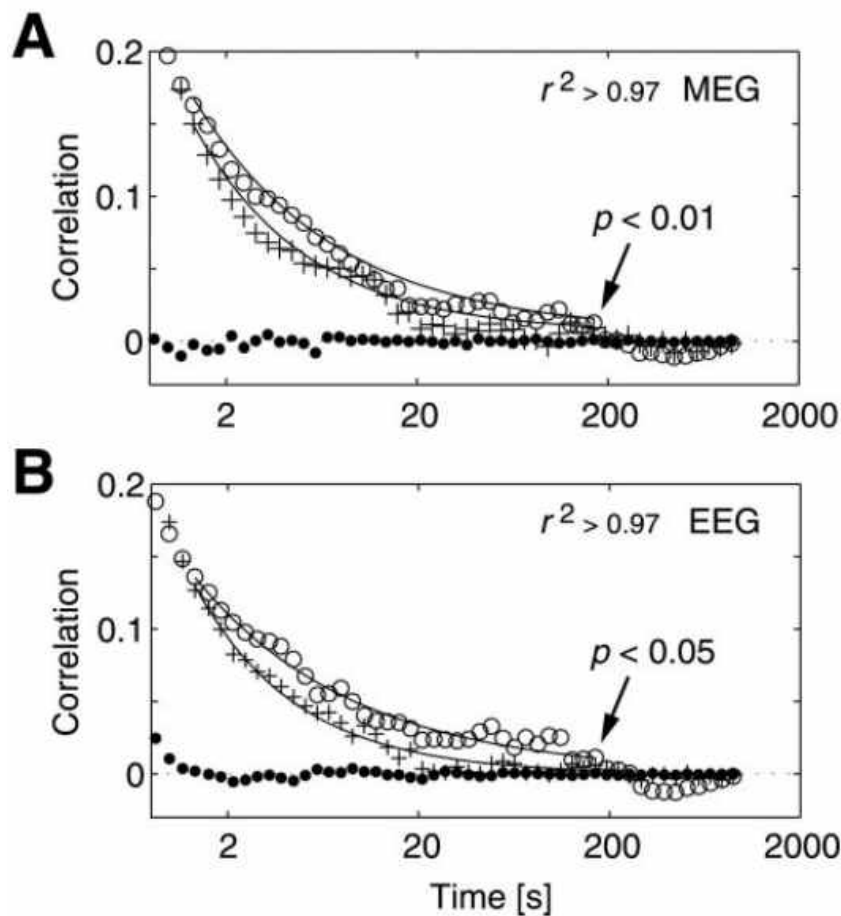


Figura 8 – A média ($n = 10$) das funções de autocorrelação para flutuações na amplitude de frequência alfa exibem um decaimento tipo lei de potência na correlação com o aumento do tempo de atraso (*lag*) para MEG (A) e EEG (B). As linhas sólidas são ajustes de lei de potência para os sinais. Círculos, representam a condição de olhos fechados. Cruzes, representam a condição de olho abertos. As autocorrelações para a aquisição de referência com os dados embaralhados são efetivamente zero para todos os tempos de atraso (pontos pretos). (Adaptado de Linkenkaer-Hansen *et al.* (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001)).

Correlações temporais de longo alcance indicam que eventos que acontecem no passado podem influenciar o desenvolvimento de processos no futuro (NIKULIN; BRISMAR, 2005), e a importância dessas correlações temporais de longo alcance é derivada do fato de que sua presença pode ser vantajosa para uma transferência confiável de informação em populações neuronais (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001; NIKULIN; BRISMAR, 2005). De fato, a partir de suas observações Linkenkaer-Hansen *et al.*, concluem e propõem que as correlações de longo alcance e o comportamento de escala do tipo lei de potência de oscilações espontâneas podem ser explicados pela teoria do SOC, pois correlações temporais de longo alcance são características esperadas para sistemas na criticalidade (CHIALVO, 2010). Sugerem também que a dinâmica crítica dessas oscilações espontâneas pode ajudar na capacidade de reorganização

das redes neurais durante demandas de processamento (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001).

1.5 Modelo de oscilações críticas

Observamos na Seção 2.2 que Beggs & Plenz propuseram que avalanches neuronais são um tipo de atividade neuronal espontânea com padrões espaço-temporais complexos, e que estas, por sua vez, preenchem requisitos da teoria de criticalidade auto-organizada, proposta por Bak et al (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; BEGGS; PLENZ, 2003). Vimos também, na Seção 1.4, que Linkenkaer-Hansen *et al.*, estudando sinais EEG e MEG da atividade espontânea cerebral de 10 sujeitos controle (idades entre 20 e 30 anos) sob a condição de repouso, observam a presença de correlações temporais de longo alcance, um marco em sistemas operando na criticalidade (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987; BAK; TANG; WIESENFELD, 1988; CHIALVO, 2010). Estes sugerem também que seus resultados podem ser explicados pela teoria de SOC (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001).

Neste contexto, observamos dois trabalhos distintos que buscam explicações para seus achados na teoria de SOC. A questão que surge é: dado que avalanches neuronais e oscilações são dependentes de um balanço entre excitação e inibição, poderia a dinâmica livre de escala observada em ambas estarem relacionadas? Esta foi a pergunta que Poil *et al.* buscaram responder em seu trabalho (POIL et al., 2012). Estes propuseram, em um modelo teórico-computacional (CROs, do inglês “Critical Oscillations”), que a dinâmica de avalanches neuronais e oscilações emergem juntas na rede neuronal quando excitação e inibição estão balanceadas (POIL et al., 2012).

No presente estudo buscamos reproduzir e explorar os resultados reportados por Poil *et al.* para o modelo CROs. A dependência do modelo e a robustez dos resultados com relação ao tamanho da rede, alcance das interações, definição de limiar e definição de tamanho de avalanche foram aqui estudados. Este trabalho está organizado como segue: na Seção 2 serão descritos o modelo CROs e os métodos utilizados para análise das séries temporais. Também descreveremos os principais resultados reportados por Poil *et al.* Na Seção 3 descrevemos os resultados obtidos no estudo desse modelo. Por fim, na Seção 4 serão apresentadas as conclusões e perspectivas com base no estudo aqui realizado.

2 Modelo

Nesse capítulo abordaremos a topologia da rede neuronal, o modelo de neurônio, e também os métodos e definições utilizados nesse estudo. No final do capítulo será feita uma breve revisão a respeito dos resultados reportados por Poil *et al.* (POIL et al., 2012), que propuseram o modelo CROs aqui estudado.

2.1 Modelo CROs: topologia da rede neural e dinâmica neuronal

O modelo de rede neural foi constituído por neurônios excitatórios e inibitórios, na proporção de 75% e 25%, respectivamente. A escolha dessa proporção, utilizada em inúmeros trabalhos teórico-computacionais que simulam o córtex cerebral (VOGELS; ABBOTT, 2005; POIL et al., 2012; YANG et al., 2012; SHEW et al., 2015; GAUTAM et al., 2015), é baseada em dados do córtex cerebral de mamíferos, que possui em média de 70% a 80% de neurônios excitatórios e de 20% a 30% de neurônios inibitórios (MARKRAM et al., 2004).

Os neurônios foram agrupados em uma rede bidimensional quadrada aberta, de tamanho $L \times L$, onde L é o tamanho linear da rede (Figura 9 A). Essa rede tem condições de contorno abertas, portanto os neurônios de borda possuem menos conexões, devido ao número reduzido de neurônios vizinhos na sua área de conectividade local. Para definir a conectividade local, cada neurônio recebeu uma área quadrada de dimensões $\ell \times \ell$ (Figura 9 A), a qual limitava com quais neurônios este poderia conectar-se. Neste caso, ℓ representa a dimensão linear da área de conectividade local. No presente trabalho, iremos nos referir à ℓ , por questões de simplicidade, como sendo o alcance das interações sinápticas, ou simplesmente alcance de interação. Vale ressaltar aqui que os resultados obtidos por Poil *et al.* (POIL et al., 2012) foram baseados em uma rede de tamanho 50×50 com $\ell = 7$.

No presente estudo, exploramos a dependência desses resultados com o tamanho da rede e o alcance das interações. Para isso, a topologia da rede neuronal foi alterada de duas formas: i) aumentando a dimensão linear da rede mantendo o alcance das interações fixo, e ii) aumentando a rede e, proporcionalmente, o alcance das interações. As dimensões da rede e da área de conectividade local estudadas estão descritas na Tabela 1. Ainda mais, Poil *et al.* (POIL et al., 2012) avaliaram a dinâmica da rede apenas em nível global de atividade, i.e., a atividade

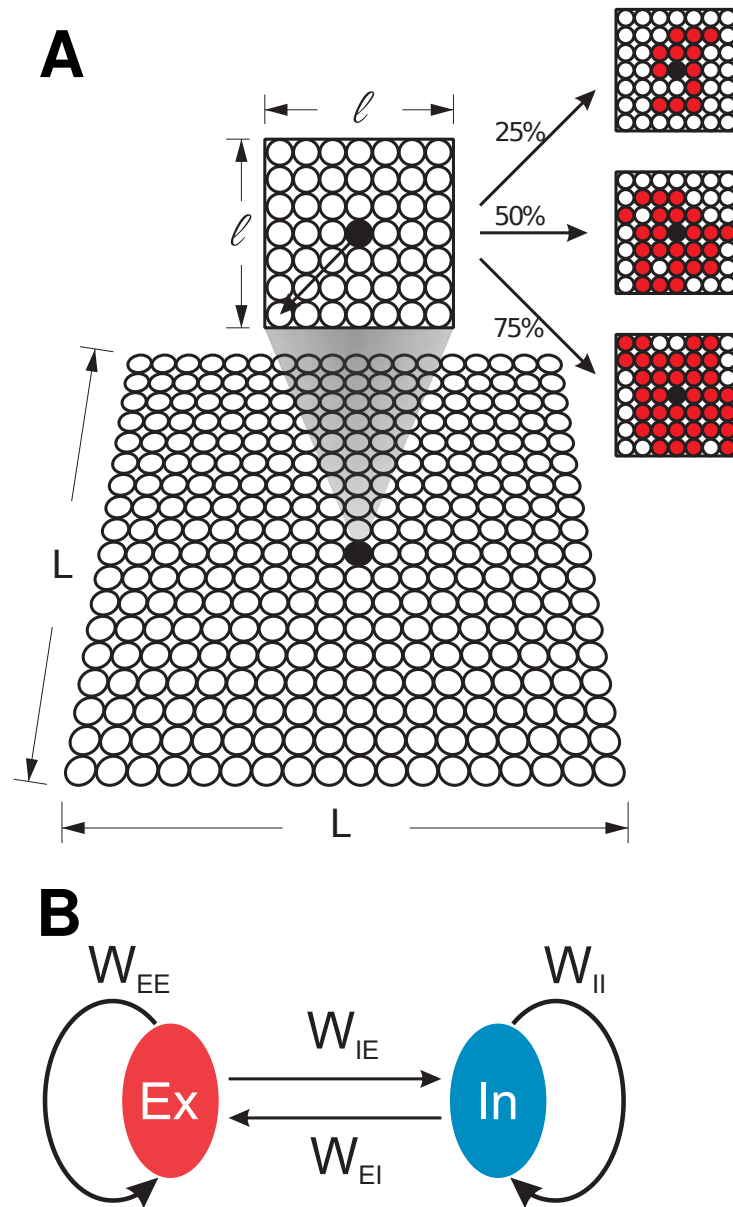


Figura 9 – O modelo CROs consiste de neurônios excitatórios e inibitórios. A) neurônios situados em uma rede bidimensional de tamanho $L \times L$. Um neurônio (círculo preto preenchido) possui uma dada vizinhança local (quadrado de lado ℓ), e sua conectividade local é definida como a porcentagem de neurônios com os quais conecta-se nesta vizinhança. Em vermelho, à direita, são os neurônios conectados a um dado exemplo de neurônio com conectividade total de 25%(topo), 50%(meio), e 75%(base). B) A rede contém neurônios excitatórios (Ex) e inibitórios (In), com os pesos de conectividade (W_{ij}) fixos. (Adaptado de Poil *et al.*(POIL *et al.*, 2012))

total da rede (A_g). Neste trabalho, devido à estrutura da rede, também avaliamos os resultados em nível local de atividade. Para isso definimos A_ℓ como sendo a atividade do quadrado central, em outras palavras, A_ℓ é a atividade do neurônio localizado no centro da rede e dos neurônios que compõem o seu alcance de interação.

Tabela 1 – Dimensões das redes e áreas de conectividade local.

Dimensão da rede ($L \times L$)	Número total de neurônios	Dimensão da área de conectividade local ($\ell \times \ell$)	Número máximo de possíveis conexões
50×50	2500	7×7	48
100×100	10000	7×7 e 13×13	48 e 168
200×200	40000	7×7 e 27×27	48 e 728
300×300	90000	7×7	48

A conectividade excitatória (r_E) foi definida entre 0% e 60%, e a inibitória (r_I) entre 30% e 90%, dentro da área de conectividade local de cada neurônio. Ou seja, se o neurônio i é excitatório, este terá uma conectividade de 0% a 60% dentro da sua área de conectividade local. Por outro lado, se o neurônio i é inibitório, terá uma conectividade de 30% a 90% dentro de sua respectiva área de conectividade local. Por sua vez, r_E e r_I são os únicos parâmetros livres do modelo. A conectividade total, para cada neurônio, é o número de conexões totais que o mesmo é capaz de realizar dentro da sua respectiva área de conectividade (ver Figura 9 A). Essa conectividade local foi implementada junto com um decaimento exponencial, ou seja, a probabilidade P , de uma conexão a uma distância r , foi dada por $P(r) = Ce^{-r}$, onde C é uma constante que determina a probabilidade de conectividade dada por

$$C = N \times [(i \times r_E) + (1 - i) \times r_I], \quad (2.1)$$

onde N representa o número total de neurônios com os quais o neurônio i poderá se conectar. Se o neurônio i for do tipo excitatório $i = 1$, caso contrário, se for do tipo inibitório, $i = 0$. Com isso, e dado que a probabilidade é normalizada dentro da área de conectividade do neurônio i , a probabilidade desse neurônio se conectar com outro a uma distância r é dada por

$$P(r) = \frac{N \times [(i \times r_E) + (1 - i) \times r_I]}{\sum_r e^{-r}} \times e^{-r}. \quad (2.2)$$

A implementação desse decaimento exponencial com a distância foi baseado em tecidos neocorticais, onde a conectividade local funcional decai com a distância (HOLMGREN et al., 2003).

Os pesos das conexões, W_{ij} , foram definidos dependendo do tipo de neurônio pré-sináptico (i) e pós-sináptico (j) (Figura 9 B). A definição de um neurônio ser excitatório ou inibitório, bem como com quem este poderia conectar-se, foram implementados aleatoriamente, respeitando as regras de conectividade descritas anteriormente. Para cada conjunto de parâmetros, isto é, para cada combinação de r_E e r_I , 5 redes foram criadas, e cada rede foi simulada por um

tempo de 1048.576 s. Ou seja, todos os resultados que serão apresentados no Capítulo 3 são referentes a uma estatística de 5 redes.

Os neurônios foram modelados usando um modelo do tipo integra-e-dispara. Este será referido aqui por sua sigla IF (do inglês “Integrate-and-Fire”). Modelos do tipo IF são extremamente úteis na descrição da atividade neuronal, pois o mesmo não leva em consideração os mecanismos biofísicos responsáveis pelos potenciais de ação, já que os mesmos são bem compreendidos. Dado isso, o modelo de neurônio é simplificado e o tempo de simulação computacional é drasticamente otimizado.

A dinâmica neuronal é dada a cada passo de tempo (dt) de 1 ms. Esta começa com um neurônio i que integra as entradas recebidas dos neurônios vizinhos a este conectados, estabelecendo assim a sua corrente sináptica total naquele dado passo de tempo, I_i . Esta corrente sináptica, I_i , foi implementada junto a um decaimento exponencial, válido para ambos os tipos de neurônios, excitatórios ou inibitórios (Equação 2.4):

$$I_i(t + dt) = I_i(t) + \sum_j W_{ij} S_j(t) , \quad (2.3)$$

$$I_i(t + dt) = I_i(t) \left(1 - \frac{dt}{\tau_I}\right) + I_0 \frac{dt}{\tau_I} . \quad (2.4)$$

Na Equação 2.3 $S(t)$ é um vetor binário dos disparos dos neurônios no passo de tempo anterior, i.e., $S_j(t) = 1$ se o neurônio j estiver disparando no tempo t . Os parâmetros $W_{II} = -2$, $W_{IE} = 0.011$, $W_{EI} = -2$, $W_{EE} = 0.02$ são os pesos sinápticos, que variam de acordo com a natureza do neurônio, pré-sináptico ou pós-sináptico. $\tau_I = 9$ ms e $I_0 = 0$ são fixos para ambas as entradas, excitatórias e inibitórias. Dada a integração da corrente sináptica do neurônio i , I_i , a probabilidade deste neurônio disparar é então computada de acordo com R_{Si} , também com decaimento exponencial:

$$R_{Si}(t + dt) = R_{Si}(t) + I_i(t) , \quad (2.5)$$

$$R_{Si}(t + dt) = R_{Si}(t) \left(1 - \frac{dt}{\tau_P}\right) + P_0 \frac{dt}{\tau_P} , \quad (2.6)$$

onde $\tau_P(\text{excitatório}) = 6$ ms, $\tau_P(\text{inibitório}) = 12$ ms e P_0 é a probabilidade basal de disparo com $P_0(\text{excitatório}) = 0.000001$ e $P_0(\text{inibitório}) = 0$.

A probabilidade P_S (Equação 2.7) determina se o neurônio vai disparar ou não, e então o vetor de disparos é atualizado para o próximo passo de tempo dt .

$$P_S = R_{Si} \times \Theta(R_{Si}) . \quad (2.7)$$

Se o neurônio emite um potencial de ação, ou seja, dispara, a função R_{Si} é resetada para $R_r(\text{excitatório}) = -2$ e $R_r(\text{inibitório}) = -20$, e então o vetor de disparos binário S é atualizado. No próximo passo de tempo, todos os neurônios com os quais o neurônio i conecta-se terão suas entradas atualizadas de acordo com a Equação 2.3.

Para estabelecer às condições iniciais de simulação as variáveis I_i , R_{Si} e P_s eram zeradas para todos os neurônios da rede. Então, para iniciar a simulação, 1% dos neurônios eram escolhidos aleatoriamente para dispararem, dando assim início a dinâmica neuronal.

A Figura 10 e a Figura 11 possuem caráter meramente ilustrativo. Ambas mostram como as variáveis I_i e R_{Si} evoluem temporalmente de acordo com o modelo CROs, para um neurônio excitatório e um neurônio inibitório, respectivamente.

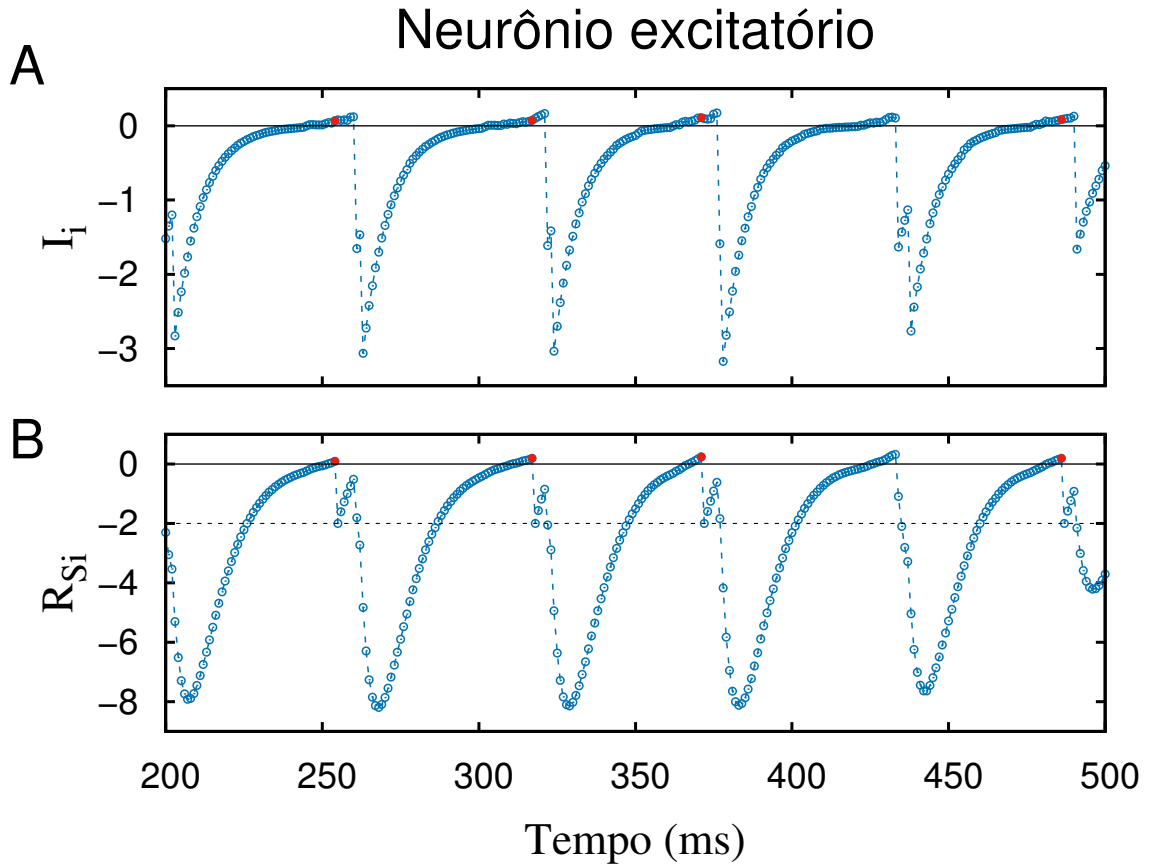


Figura 10 – Dinâmica das variáveis de um neurônio excitatório i do modelo CROs. Os pontos vermelhos indicam quando o neurônio i disparou. A) evolução temporal da variável I_i , que representa a corrente sináptica do neurônio. B) evolução temporal da variável R_{Si} . A linha cheia é apenas uma referência para o valor zero, e a linha pontilhada é a referência para o valor no qual a variável R_{Si} do neurônio excitatório i é resetada após disparar.

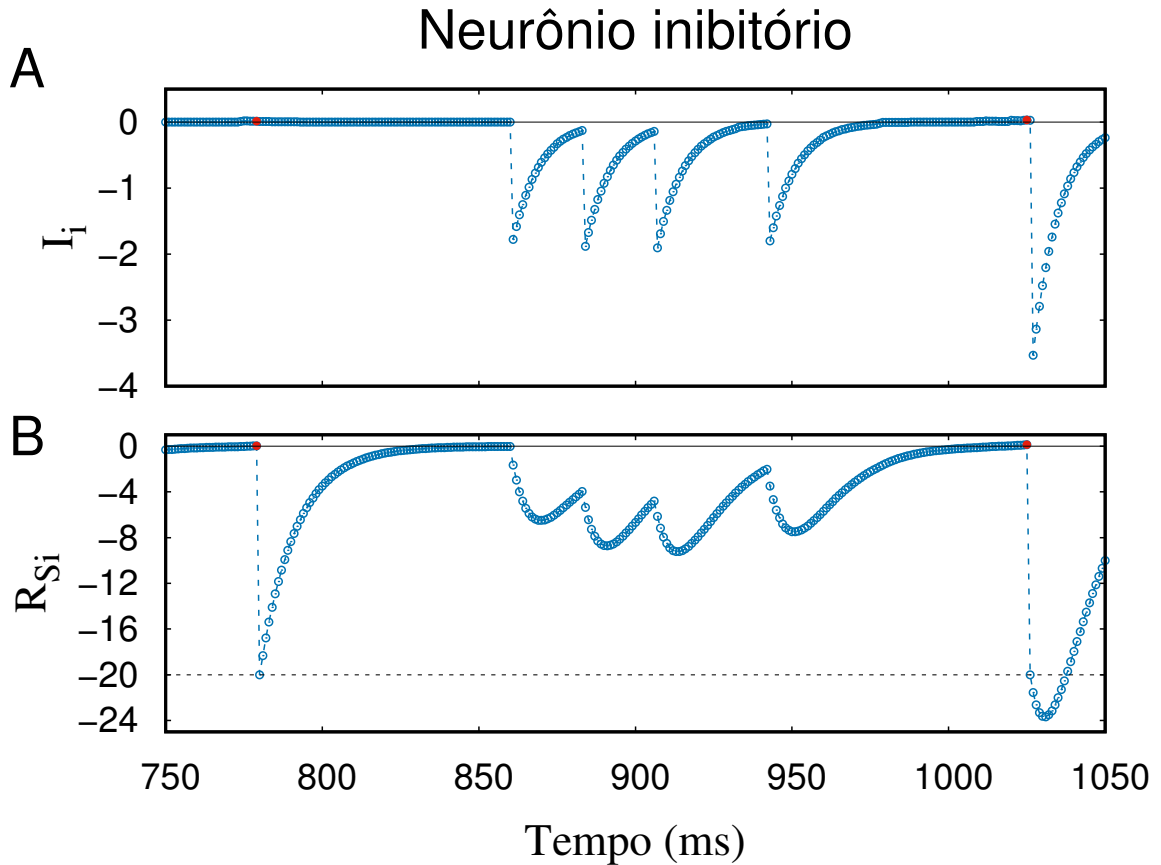


Figura 11 – Dinâmica das variáveis de um neurônio inibitório i do modelo CROs. Os pontos vermelhos indicam quando o neurônio i disparou. A) evolução temporal da variável I_i , que representa a corrente sináptica do neurônio. B) evolução temporal da variável R_{Si} . A linha cheia é apenas uma referência para o valor zero, e a linha pontilhada é a referência para o valor no qual a variável R_{Si} do neurônio inibitório i é resetada após disparar.

2.2 Avalanches Neurais

Como discutido no Capítulo 1, avalanches neuronais são padrões espaço-temporais de atividade que ocorrem espontaneamente nas camadas superficiais do córtex de mamíferos. Em modelos do tipo DP (ver Capítulo 1, Seção 1.3), a transição de fase ocorre entre um estado absorvente e um ativo. No modelo CROs, não há um estado absorvente devido à taxa de Poisson constante que garante que a rede está em contínua atividade. Tendo isso em vista, Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012), propuseram uma versão de limiar de atividade diferente do que foi originalmente proposto por Beggs e Plenz (BEGGS; PLENZ, 2003), para definir avalanches neuronais do modelo CROs. Assim, foi definido que uma avalanche neuronal começa e termina quando a

atividade integrada da rede, para um dado dt , ultrapassa um limiar θ , e este foi definido como

$$\theta = \Gamma \times \tilde{m}, \quad (2.8)$$

onde $\tilde{m}$ é a mediana da atividade global (A_g), e Γ é um parâmetro constante. Poil *et al.* escolheram arbitrariamente $\Gamma = 0.5$ para o modelo CROs, ou seja, o limiar estabelecido corresponde à metade do valor da mediana (POIL *et al.*, 2012). O tamanho de uma avalanche, s_g , foi estabelecido como sendo o número total de disparos durante uma avalanche. A duração de uma avalanche, d , foi definida como o tempo total que a atividade da rede mantém-se acima do limiar. No presente estudo, avaliamos a dependência dos resultados reportados por Poil *et al.* de acordo com as definições do limiar e do tamanho de avalanche (POIL *et al.*, 2012). Para isso, além do já proposto $\Gamma = 0.5$ e s_g , utilizamos $\Gamma = 0.75, 1.0, 1.25$, e propusemos uma nova definição para o tamanho de avalanche, s_θ , como sendo o tamanho de uma avalanche dado pelo número total de disparos menos o seu valor limiar (θ), ou seja, a integral da área acima do limiar (Figura 12).

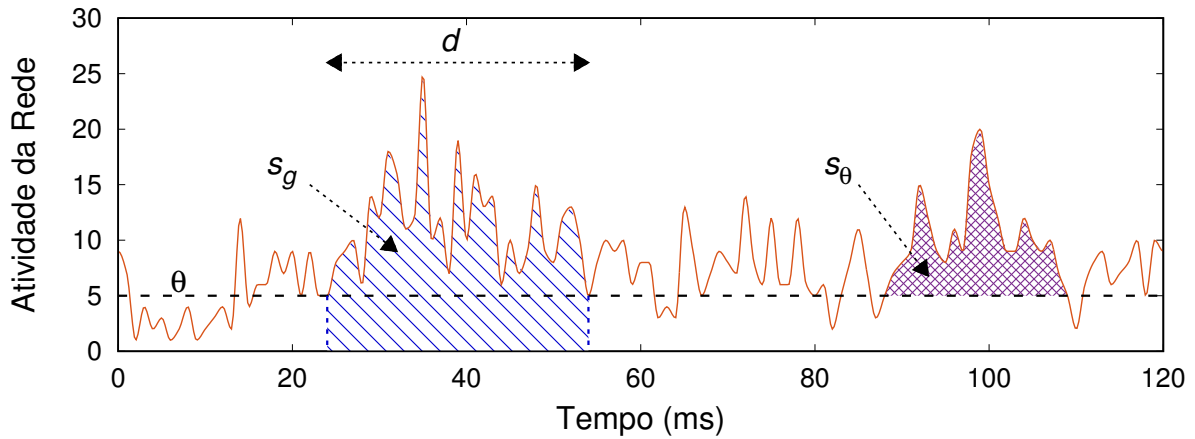


Figura 12 – Definição de Avalanche Neuronal. θ representa o limiar para determinar o começo e o fim de uma avalanche neuronal. s_g é o tamanho de uma avalanche definido como a integral de toda a área, s_θ é o tamanho de uma avalanche definido como a integral da área acima do valor limiar e d é a duração, dada em ms, de uma avalanche.

A partir da definição de avalanche neuronal, histogramas foram gerados para as durações e para os tamanhos de avalanches, permitindo assim estimar as funções distribuições de probabilidade (do inglês, PDF), para tamanhos $P(s_g)$ e $P(s_\theta)$, e também para durações $P(d)$. A partir das distribuições de probabilidade, obtemos as funções distribuições cumulativas de probabilidade (do inglês, CDF), para tamanhos $C(s_g)$ e $C(s_\theta)$, e para durações $C(d)$. Neste trabalho as distribuições cumulativas de probabilidade foram definidas como sendo $\int_0^x C(x')dx'$. Dada a distribuição PDF, pode-se ter acesso a que tipo de decaimento a distribuição apresenta.

Em um gráfico log-log, se uma relação linear é observada, podemos estimar se a distribuição PDF possui a forma de decaimento do tipo lei de potência, e então comparar o expoente obtido com os expoentes críticos, buscando assim identificar se o expoente observado é o mesmo observado em transições de fases de modelos do tipo DP (ver Figura 5), que caracterizam um estado crítico.

Uma outra maneira de estimar-se quão perto, ou quão longe, uma distribuição de probabilidade para tamanhos se assemelha de uma distribuição teórica ideal é o índice κ , proposto por Shew *et al.* (SHEW *et al.*, 2009). Esta medida foi inspirada devido a situações experimentais, nas quais nem todo animal, ou nem toda fatia cerebral são idênticas, podendo gerar distribuições semelhantes, porém levemente diferentes umas das outras (SHEW; PLENZ, 2013).

Os dados usados como entrada para calcular o índice κ são as distribuições de tamanhos, ou durações, para avalanches, tomadas na sua forma cumulativa, ou seja, $C(s)$, ou $C(d)$, e a saída desta análise é um único número, que se refere ao índice κ . Quanto mais próximo κ está de 1, mais próxima a distribuição está de uma distribuição lei de potência ideal, sendo esta distribuição ideal $P(s) \sim Cs^{-3/2}$ e $P(d) \sim Cd^{-2}$, para distribuições de tamanhos e durações, respectivamente (ver Seção 1.2). Ao passo que, se κ é maior que 1 ou menor que 1, diz-se que o sistema, respectivamente, está em um estado supercrítico, ou subcrítico.

A análise do índice κ foi desenvolvida apenas com o intuito de avaliar as distribuições de tamanhos de avalanches (SHEW; PLENZ, 2013). Nesse trabalho, aplicamos a análise do índice κ não só para as distribuições de tamanhos de avalanches, mas também, em uma versão levemente modificada, para as distribuições de durações de avalanches. Introduziremos então os subíndices s e d , i.e., κ_s e κ_d , para nos referirmos explicitamente às distribuições de tamanhos e de durações de avalanches, respectivamente.

A Figura 13 ilustra as distribuições cumulativas para diferentes regimes. A linha azul e a vermelha caracterizam os sistemas no estado subcrítico ($\kappa < 1$) e supercrítico ($\kappa > 1$), respectivamente. A linha preta representa uma distribuição ideal do tipo lei de potência ($\kappa = 1$), e a verde caracteriza um sistema com distribuições muito próximas a uma lei de potência ideal ($\kappa \approx 1$).

Se a distribuição é limitada entre um tamanho mínimo x_{min} e um tamanho máximo x_{max} , então a distribuição para tamanhos de avalanches normalizadas é $P(s) \sim Cs^{-3/2}$, onde $C = 1/2\sqrt{x_{min}x_{max}}(\sqrt{x_{max}} - \sqrt{x_{min}})^{-1}$. A partir disso define-se a CDF, para tamanhos de avalanches, como sendo $F_s^{NA}(\beta) = P(s < \beta)$. Esta especifica a fração de avalanches medidas de

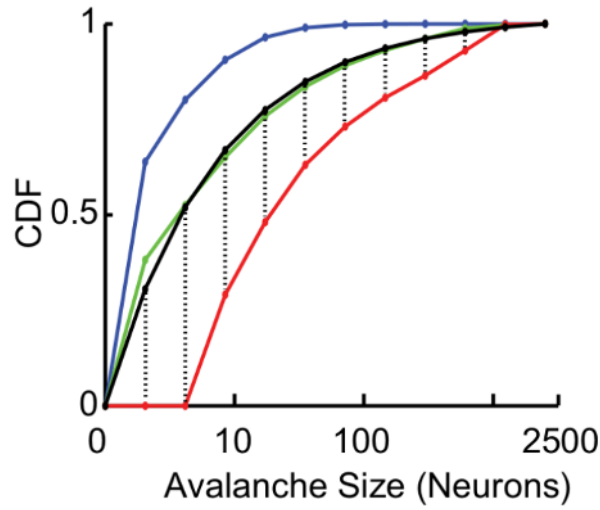


Figura 13 – κ é a média da diferença entre uma distribuição de avalanches e uma distribuição lei de potência teórica ideal. A linha preta indica uma distribuição cumulativa teórica tipo lei de potência com expoente $-3/2$. κ é calculado pela média das distâncias entre 10 pontos logaritmicamente espaçados (pontos pretos) entre distribuições de avalanches subcrítica (linha azul), crítica (linha verde) e supercrítica (linha vermelha). (Extraída de Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012))

tamanho $s < \beta$. Para obter $F_s^{NA}(\beta)$, integra-se $\int_{x_{min}}^{\beta} P(s)ds$, o que nos dá $2C/\sqrt{x_{min}} - 2C/\sqrt{\beta}$. Substituindo em C , a lei de potência como função de β com expoente $-1/2$ torna-se $F_s^{NA}(\beta) = (1 - \sqrt{x_{min}/x_{max}})^{-1}(1 - \sqrt{x_{min}/\beta})$ para $x_{min} < s < x_{max}$. Do mesmo modo como se define CDF para distribuições de tamanhos de avalanches, F_s^{NA} , define-se F_d^{NA} para distribuições de durações de avalanches, onde agora x_{max} e x_{min} não representam tamanhos de avalanches, e sim, durações de avalanches. Neste caso a constante de integração será dada por $C = x_{max}x_{min}(x_{max} - x_{min})^{-1}$, e após integrarmos a função e substituirmos em C , obtém-se $F_d^{NA}(\beta) = (x_{max}x_{min})(x_{max} - x_{min})^{-1}(\beta - x_{min})(\beta x_{min})^{-1}$.

Como mencionado anteriormente, o método para esta análise consiste basicamente em comparar quão longe a CDF ($F(\beta_k)$), obtida dos dados os quais se quer analisar, está de uma CDF teórica perfeita ($F^{NA}(\beta_k)$), para distribuição de tamanhos ou de durações. O cálculo para κ é simples, dado por:

$$\kappa = 1 + \frac{1}{b} \sum_{k=1}^b (F^{NA}(\beta_k) - F(\beta_k)), \quad (2.9)$$

onde β_k são $b = 10$ tamanhos de disparos, ou durações de avalanches, logaritmicamente espaçados entre o menor e o maior tamanho, ou duração, de avalanches neuronais observadas.

2.3 Espectro de Fourier e correlações temporais

Para ter-se acesso ao espectro de frequências das séries temporais, foi utilizada a transformada de Fourier (Equação 2.10), esta sendo normalizada pelo tamanho total da rede ($L \times L$) e pelo tempo total de simulação (T)

$$H(f) = \frac{1}{TL^2} \int_0^T A(t) e^{2\pi i f t} dt, \quad (2.10)$$

onde H é a amplitude como função da frequência f . A partir da transformada de Fourier (Equação 2.10) da série temporal da atividade da rede neuronal $A(t)$, com determinados parâmetros de r_E e r_I , podemos determinar qual a frequência característica para aquela série temporal, se houver uma, e então determinar qual a potência, $S(f)$, dessa frequência

$$S(f) = \frac{1}{TL^2} \left| \int_0^T A(t) e^{2\pi i f t} dt \right|^2. \quad (2.11)$$

$S(f)$ nada mais é que uma medida de quanto uma dada frequência f contribui para $A(t)$, em energia por unidade de tempo, por isso também é conhecida como densidade espectral. Neste trabalho, devido ao fato de estarmos avaliando tanto a atividade global A_g da rede, como a atividade local A_ℓ , iremos nos referir à f_g e f_ℓ como sendo as frequências estimadas a partir de A_g e A_ℓ , respectivamente.

Para aplicar a transformada de Fourier nas séries temporais geradas pelo modelo CROs, foi utilizado o algoritmo da transformada rápida de Fourier (FFT, do inglês “Fast Fourier Transform”) (PRESS et al., 1992). Dado que as séries temporais foram simuladas durante 1048.576 s com passos de tempo (dt) de 1 ms, estas eram compostas de 2^{20} pontos. Com a intenção de suavizar o espectro de frequências, um filtro foi utilizado após o uso da FFT. A suavização foi dada por janelas fixas, i.e., não deslizantes, de 1200 passos de tempo. Dentro dessa janela, uma média aritmética foi empregada. Dado isso, o intervalo entre os pontos do espectro de frequências foi reduzido de $\sim 9 \times 10^{-4}$ Hz para ~ 1.14 Hz.

A partir do espectro de potências, $S(f)$, podemos estimar a função de autocorrelação temporal (Equação 2.12) através do Teorema de Wiener-Khinchin (deduzido no Apêndice A) (Equação 2.13).

$$C(\tau) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T A(t)(A(t) + \tau) dt. \quad (2.12)$$

O Teorema de Wiener-Kinchin relaciona o espectro de potências, obtido através da transformada de Fourier, com a função de autocorrelação temporal (Equação 2.13).

$$S(\omega) = \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-i\omega\tau} C(\tau) d\tau. \quad (2.13)$$

Ou seja, conhecendo-se o espectro de potências de uma série $a(t)$, pela simples transformada inversa do espectro de potências, dado pelo Teorema de Wiener-Kinchin, podemos estimar a função $C(\tau)$ como

$$C(\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{i\omega\tau} S(\omega) d\omega . \quad (2.14)$$

Além da análise do espectro de potências via FFT e das autocorrelações via Teorema de Wiener-Kinchin, existe a análise de flutuações destendenciada (DFA). O DFA é utilizado para estudar correlações de longo-alcance, e nos dá uma estimativa da fractalidade do ruído intrínseco da série temporal.

O primeiro passo do algoritmo DFA é a integração da série temporal, $y(k)$,

$$y(k) = \sum_{i=1}^k [B(i) - \bar{B}] , \quad (2.15)$$

onde $B(i)$ é o i -ésimo elemento da série temporal, e $\bar{B}$ é a média da série temporal total. A seguir, a série temporal, $y(k)$ integrada, é dividida em janelas de tamanhos iguais, n , sendo a menor janela permitida para a análise DFA $n = 4$. Em cada janela de tamanho n , uma reta é ajustada de acordo com o método dos mínimos quadrados, com a intenção de capturar a tendência da série temporal integrada naquela janela. Após o ajuste, subtrai-se de $y(k)$ a tendência local, $y_n(k)$, de cada janela, e calcula-se a raiz quadrática média da flutuação dentro da janela, calculada de acordo com:

$$F(n) = \sqrt{\frac{1}{N} \sum_{k=1}^N [y(k) - Y_n(k)]^2} . \quad (2.16)$$

Esse cálculo é repetido sobre todas as escalas de tempo (tamanhos das janelas) para caracterizar a relação entre a média das flutuações como função do tamanho da janela, n . Tipicamente, $\log_{10} F(n)$ irá crescer com $\log_{10} n$, e uma relação linear caracterizada pelo expoente α , segundo o método DFA, indica a presença de escala de lei de potência (fractal).

Se $0 < \alpha < 0.5$, o sistema é dito anticorrelacionado. Para $\alpha = 0.5$, o sistema apresenta ruído branco, e $0.5 < \alpha < 1$ diz-se do sistema com correlações de longo alcance e decaimento tipo lei de potência. Se $\alpha > 1$ correlações existem, mas deixam de ser do tipo lei de potência, e para $\alpha = 1.5$, diz-se do sistema com ruído marrom, que nada mais é que a integração do ruído branco.

O caso interessante aparece quando $\alpha = 1$, pois o sistema apresenta ruído do tipo $1/f$ (PENG et al., 1995; PENG et al., 1994). Isto, pelo fato de que α e β ($1/f^\beta$) se relacionam

através da Equação 2.17. Os expoentes α e β também se relacionam com o expoente γ da função autocorrelação temporal $C(t) \sim t^{-\gamma}$ (KANTELHARDT et al., 2001). Assim, sabendo-se α pode-se estimar β (BULDYREV et al., 1995) e γ (KANTELHARDT et al., 2001), ou vice-versa. As relações destes expoentes são dadas por:

$$\beta = 2\alpha - 1, \quad (2.17)$$

$$\gamma = 2 - 2\alpha, \quad (2.18)$$

$$\gamma = 1 - \beta. \quad (2.19)$$

Dadas as relações dos expoentes α , β e γ , neste estudo usaremos o índice γ' para nos referirmos ao cálculo indireto através de α dos expoentes β e γ , em outras palavras, β' e γ' serão os valores dos expoentes calculados através das relações 2.17 e 2.18, respectivamente.

2.4 Parâmetro de ordem

Parâmetros de ordem são utilizados na Física para caracterizar transições de fases, normalmente são definidos de tal forma que se anulam em uma fase (abaixo do ponto crítico) e são diferentes de zero em outra. Neste contexto o ponto crítico representa uma região que marca a transição de fase. No estudo de sincronizações, o parâmetro de ordem de Kuramoto é amplamente utilizado, porém este necessita da definição de uma fase microscópica (KURAMOTO, 1984; ROZENBLIT; COPELLI, 2011; YANG et al., 2012). Poil *et al.* não definiram um parâmetro de ordem para o modelo CROs (POIL et al., 2012). De fato, há uma não trivialidade na definição de uma fase, assim, impossibilitando-nos o uso do parâmetro de ordem de Kuramoto. Essa não trivialidade se dá pelo fato de que as equações do modelo dependem de duas variáveis (I_i e R_{Si}) e, quando o neurônio i dispara, acontece um resete descontínuo na variável R_{Si} . Ainda mais, os valores de R_{Si} não são bem definidos, i.e., variam muito conforme a evolução temporal do sistema.

No modelo CROs, como descrito anteriormente, não há uma fase absorvente devido a uma taxa de Poisson constante, implicando assim na atividade contínua da rede. Visto isso, Poil *et al.* ao propor o modelo definem arbitrariamente um limiar de detecção para avalanches neuronais (POIL et al., 2012). Já no que diz respeito às oscilações neuronais, não há nenhuma

imposição a respeito do limiar. Dado isso, como uma tentativa preliminar, propomos neste trabalho o parâmetro de ordem φ , onde este é definido como a razão entre a área do pico de potência ϕ_p sobre a área total do pico de potência ϕ_u (Figura 14).

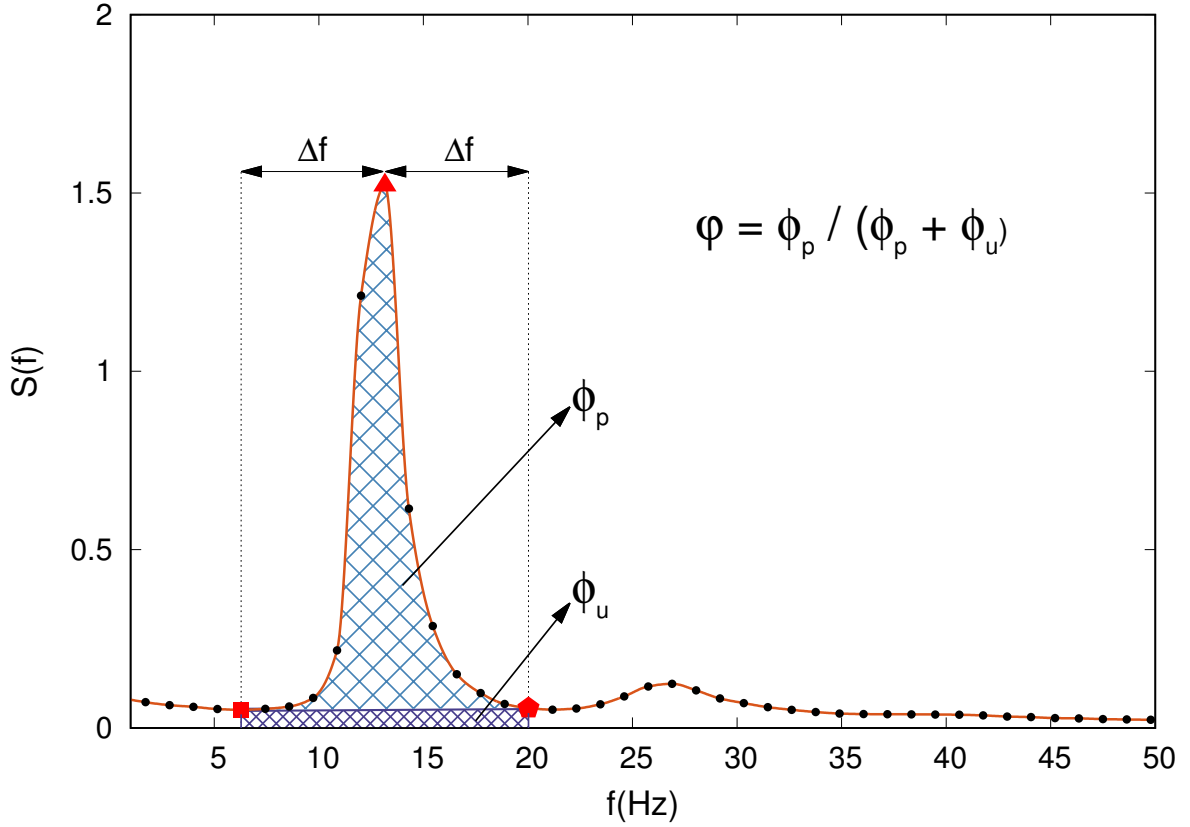


Figura 14 – Definição do parâmetro de ordem φ , dado pela razão entre a área do pico de potência ϕ_p e a área total dada por $\phi_p + \phi_u$ (ver texto para definições de ϕ_u e ϕ_p). As frequências que delimitam a área do parâmetro de ordem são indicadas por: f_{min} (quadrado vermelho), f_{pico} (triângulo vermelho) e f_{max} (polígono vermelho). A figura representa o espectro de frequências, já suavizado, de uma rede $L = 300$ com $\ell = 7$ e valores de conectividade $r_E = 0.64$ e $r_I = 0.70$.

Definimos o parâmetro de ordem φ da seguinte forma: i) utilizamos uma janela de suavização estática para o espectro de frequências (ver Seção 2.3); ii) em um intervalo entre $f = 4$ Hz e $f = 18$ Hz detectamos a frequência com menor potência espectral (f_{min}) (indicada pelo quadrado vermelho na Figura 14) (a frequência f_{min} só era considerada como sendo um mínimo se satisfizesse a relação: $S(f_{i-3}) > S(f_{i-2}) > S(f_{i-1}) > S(f_{i_{min}}) < S(f_{i+1}) < S(f_{i+2}) < S(f_{i+3})$); iii) dada a detecção de f_{min} detectamos qual a frequência que corresponde ao pico máximo da potência espectral f_{pico} (indicada pelo triângulo vermelho na Figura 14) (a frequência f_{pico} só era considerada como sendo um máximo se satisfizer as seguintes relações: a) $S(f_{i_{pico}}) > S(f_{i_{min}})$ e b) $S(f_{i-3}) < S(f_{i-2}) < S(f_{i-1}) < S(f_{i_{pico}}) > S(f_{i+1}) > S(f_{i+2}) > S(f_{i+3})$); iv) dada a detecção de

f_{min} e f_{pico} computa-se a diferença entre as duas, i.e., $\Delta f = f_{pico} - f_{min}$ e com essa diferença Δf detectamos a frequência que delimita a área do pico, sendo esta definida como $f_{max} = f_{pico} + \Delta f$ (indicada pelo polígono vermelho na Figura 14). Agora, tendo f_{min} , f_{pico} e f_{max} , traçamos uma reta entre f_{min} e f_{max} e definimos a área do pico (ϕ_p) como sendo a integral da área acima da reta delimitada por f_{min} e f_{max} . Já a área total foi definida como sendo a área abaixo da reta delimitada por f_{min} e f_{max} , ϕ_u , mais a área acima da mesma reta (ϕ_p). A Figura 14 ajuda a ilustrar as definições utilizadas para a definição do parâmetro de ordem φ .

Dada as definições utilizadas, define-se o parâmetro de ordem proposto nesse estudo:

$$\varphi = \phi_p / (\phi_p + \phi_u) . \quad (2.20)$$

Devido ao fato de que 5 redes foram simuladas, e os resultados a serem apresentados no Capítulo 3 são referentes a uma estatística de 5 redes, todos os resultados apresentam um desvio-padrão. Dito isso, o desvio-padrão neste trabalho foi calculado como:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2} , \quad (2.21)$$

e a variância como:

$$\sigma^2 = \frac{1}{N-1} \sum_{i=1}^N (x_i - \bar{x})^2 . \quad (2.22)$$

2.5 Modelo e resultados de Poil *et al.*

Os resultados reportados em 2012 por Poil *et al.* (POIL et al., 2012), estudando o modelo CROs, foram baseados em apenas uma topologia de rede, uma rede de tamanho 50×50 com área de conectividade 7×7 , e $\Gamma = 0.5$, ou seja, limiar definido como sendo meia mediana da atividade ($\theta = 0.5 \times \tilde{m}$). A conectividade excitatória (r_E) foi definida entre 10% e 70%, e a inibitória (r_I) entre 30% e 90%. Já a definição de tamanho de uma avalanche neuronal utilizada foi s_g que é o número total de disparos durante uma avalanche, ou seja, a área total sob a curva (ver Figura 12).

Uma transição de fase de segunda ordem ocorre entre um estado subcrítico e um estado supercrítico. No ponto crítico, oscilações neuronais, que são padrões espontâneos de atividade neuronal, emergem com frequência característica entre 8 – 16 Hz. O argumento de que há uma transição de fase é suportado pelo fato de que uma linha de transição no espaço dos parâmetros

pode ser observada na análise do índice κ (Figura 17 C), na análise dos expoentes α DFA (Figura 18 A), e no espectro de potências (Figura 16 A). E, ao analisar o espectro de frequências, é justamente nesta linha de transição que oscilações entre 8 – 16 Hz emergem no sistema (Figura 15 B).

Um ponto interessante, que deve ser levado em consideração, é que a análise do espectro de frequências, picos de potência e também do DFA, ambos são independentes de um limiar, ao passo que, análise do índice κ_s , e análise das distribuições PDF e CDF, são totalmente dependentes do limiar definido.

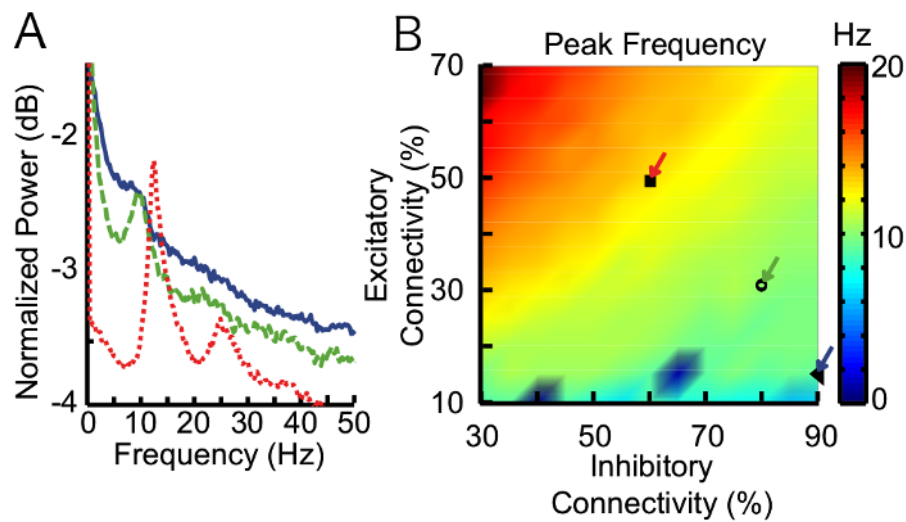


Figura 15 – Espectro de frequências para a atividade da rede integrada espacialmente em uma janela deslizante de 10 ms. A) espectro de potências da atividade da rede integrada mostra um claro pico em ≈ 10 Hz para 3 redes com $(r_E, r_I) = (50\%, 60\%)$ (linha pontilhada vermelha), $(30\%, 80\%)$ (linha tracejada verde), e $(15\%, 90\%)$ (linha sólida azul). B) para várias combinações de parâmetros, o modelo produz oscilações com pico entre 8 – 16 Hz. As setas indicadas pelas cores vermelha, verde e azul, correspondem às linhas tracejadas do gráfico A. (Extraída de Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012).

Ao avaliar as distribuições de probabilidade de tamanhos de avalanches neuronais, índice κ_s , e expoente DFA α , Poil *et al.* reportaram que, para $r_E = 30\%$ e $r_I = 80\%$ por exemplo, $P(s_g) \sim s_g^{-\tau}$, com $\tau = 3/2$ (Figura 17 A, círculos verdes), $\kappa_s \approx 1$ (Figura 17 C, seta verde), e $\alpha = 0.90$ (Figura 16 B, seta verde), que seriam indicadores de que o sistema opera em um estado crítico, i.e., possui uma dinâmica crítica (POIL *et al.*, 2012). Ao passo que o ponto representado por $r_E = 15\%$ e $r_I = 90\%$ apresenta uma distribuição exponencial (Figura 17 A, triângulos azuis) ao invés de lei de potência, com $\kappa_s < 1$ (Figura 17 C, seta azul) e $\alpha = 0.60$ (Figura 16 B, seta azul), caracterizando a dinâmica de um estado subcrítico. O ponto representado por

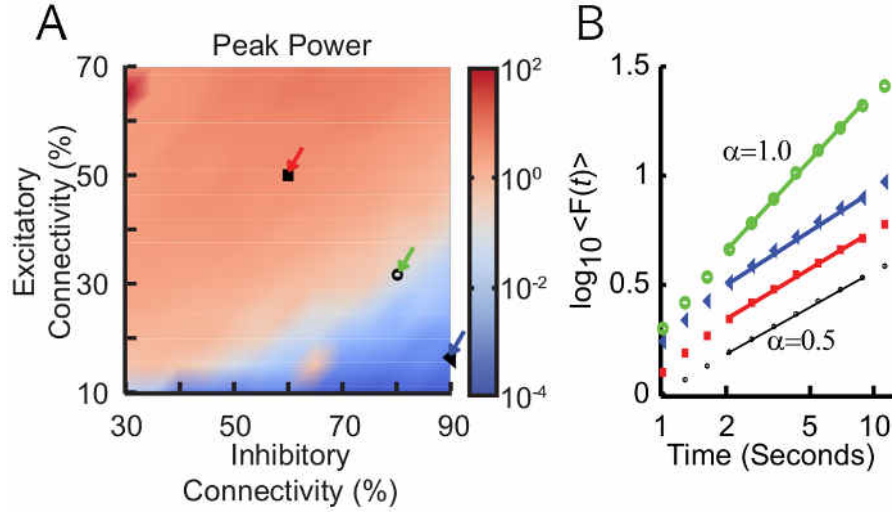


Figura 16 – Espectro de picos de potência e expoentes DFA (α). A) uma transição é observada na análise da potência das oscilações através do espaço de parâmetros. Seta vermelha corresponde a $r_E = 50\%$ e $r_I = 60\%$, seta verde $r_E = 30\%$ e $r_I = 80\%$, e seta azul $r_E = 15\%$ e $r_I = 90\%$. B) DFA em coordenadas log-log, mostram uma escala lei de potência no regime crítico com $\alpha = 0.9$ (círculos verdes). Os regimes subcrítico (triângulos azuis, $\alpha = 0.6$) e supercrítico (quadrados vermelhos, $\alpha = 0.6$) são similares a um sinal aleatoriamente gerado (pontos pretos, $\alpha = 0.5$). (Extraída de Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012).

$r_E = 50\%$ e $r_I = 60\%$ apresenta uma escala característica ao invés de lei de potência (Figura 17 A, quadrados vermelhos), com $\kappa_s > 1$ (Figura 17 C, seta vermelha) e $\alpha = 0.60$ (Figura 16 B, seta vermelho), caracterizando a dinâmica de um estado supercrítico. Os indicadores de dinâmica crítica são baseados no fato de que em uma transição de fase o expoente crítico de campo médio para distribuições de tamanhos de avalanches é $\tau = 3/2$, em sistemas com estados absorventes (MUÑOZ *et al.*, 1999), como visto no Capítulo 1. Esse achado ainda é reforçado pelo fato de $\kappa \approx 1$, que como visto na Secção 2.2, é a medida de quão próxima uma distribuição de tamanhos de avalanches está de uma distribuição teórica ideal do tipo $P(s_g) \sim s_g^{-3/2}$. O outro indicador de criticalidade do sistema é o expoente de similaridade α do DFA, que quando próximo de 1, indica a presença de ruído $1/f$.

Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012), mostraram também, ao analisar as distribuições do índice κ_s (Figura 17 C), e do expoente DFA α (Figura 18 A), para todo o espaço de parâmetros, que há uma máxima variabilidade em κ_s e nos expoentes α (Figura 17 D, 18 B) justamente na linha crítica de transição entre os estados subcrítico e supercrítico. E, ao comparar as distribuições de índice κ_s e expoentes DFA α , mostrou-se que ocorre um pico para os expoentes α , quando a rede produz avalanches neuronais com expoente crítico para distribuições de tamanho, i.e.,

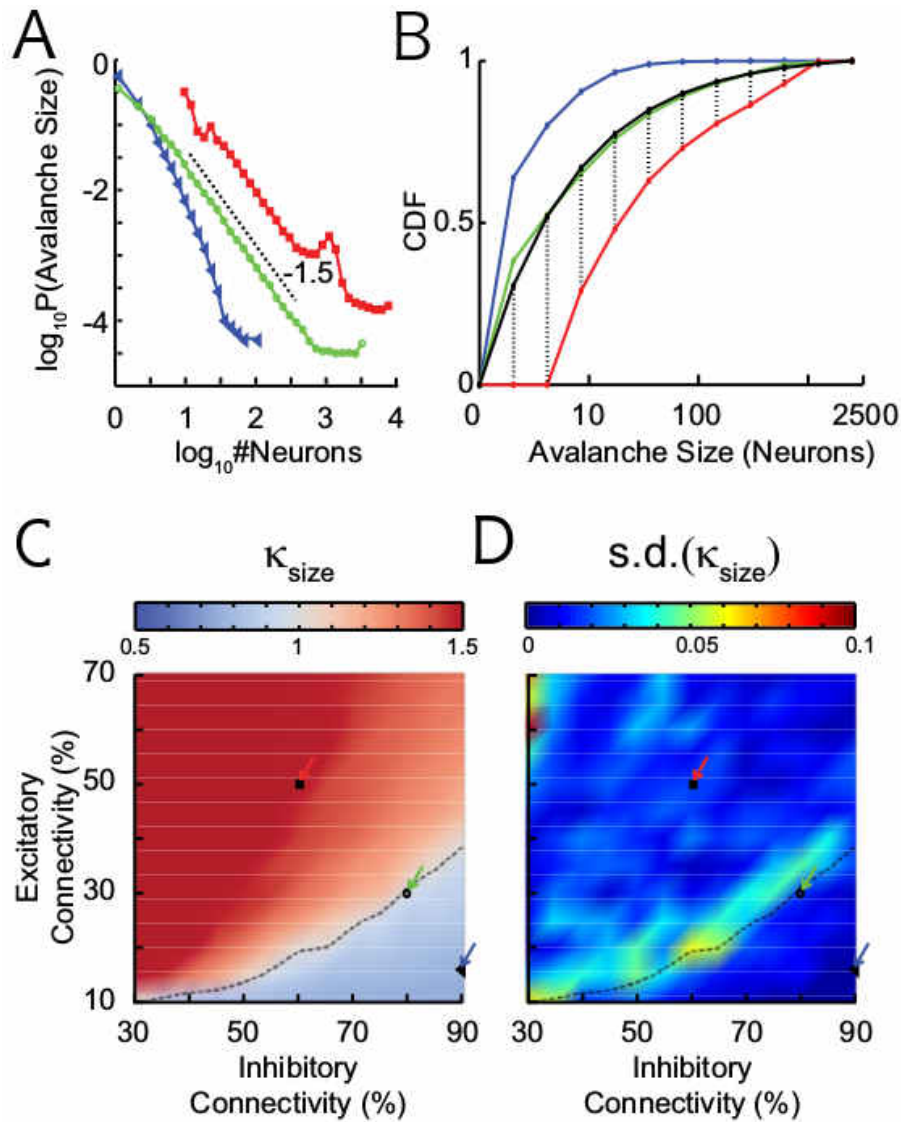


Figura 17 – Distribuição de tamanhos de avalanches e índice κ de todo o espaço de parâmetros. A) a distribuição de tamanhos de avalanches mostra uma escala do tipo lei de potência (círculos verdes) com inclinação de -1.5 (linha preta pontilhada). A região subcrítica (triângulos azuis) mostra uma distribuição exponencial, ao passo que, a região supercrítica (triângulos vermelhos) possui uma clara escala característica. B) κ é a média das diferenças entre a distribuição de avalanches observadas e uma distribuição lei de potência ideal teórica. Função distribuição cumulativa (CDF) de uma distribuição lei de potência ideal com expoente $-3/2$ (linha preta). κ é calculado pela média da distância de 10 pontos logicamente espaçados entre as distribuições de avalanches para distribuições supercríticas (linha vermelha), crítica (linha verde) e subcrítica (linha azul). C) o espaço de parâmetros mostra uma transição de (linha preta pontilhada) entre os regimes subcrítico ($\kappa < 1$) e supercrítico ($\kappa > 1$). Seta vermelha corresponde a $r_E = 50\%$ e $r_I = 60\%$, seta verde $r_E = 30\%$ e $r_I = 80\%$, e seta azul $r_E = 15\%$ e $r_I = 90\%$. D) valores do índice κ mostram uma máxima variabilidade sobre a linha de transição entre as dinâmicas subcrítica e supercrítica do gráfico A. As setas correspondem aos mesmos parâmetros de conectividade do gráfico C. (Extraída de Poil *et al.* (POIL et al., 2012).

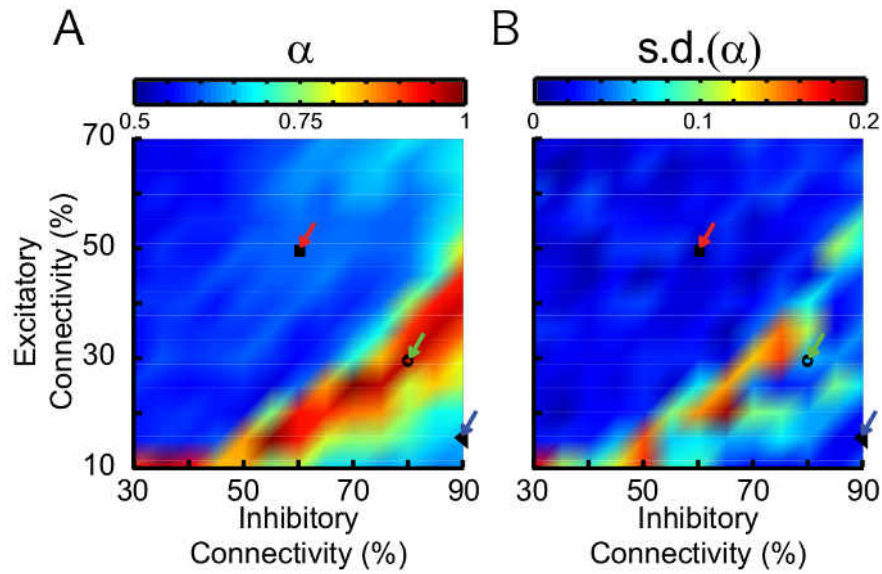


Figura 18 – Expoentes DFA (α) para todo o espaço de parâmetros. A) o espaço de parâmetros mostra um claro pico na região com forte correlação temporal de longo alcance ($\alpha \approx 1$). Seta vermelha corresponde a $r_E = 50\%$ e $r_I = 60\%$, seta verde $r_E = 30\%$ e $r_I = 80\%$, e seta azul $r_E = 15\%$ e $r_I = 90\%$. B) expoentes DFA mostram uma alta variância nas regiões de maior expoentes α . As setas correspondem aos mesmos parâmetros de conectividade do gráfico A. (Extraída de Poil *et al.* (POIL et al., 2012).

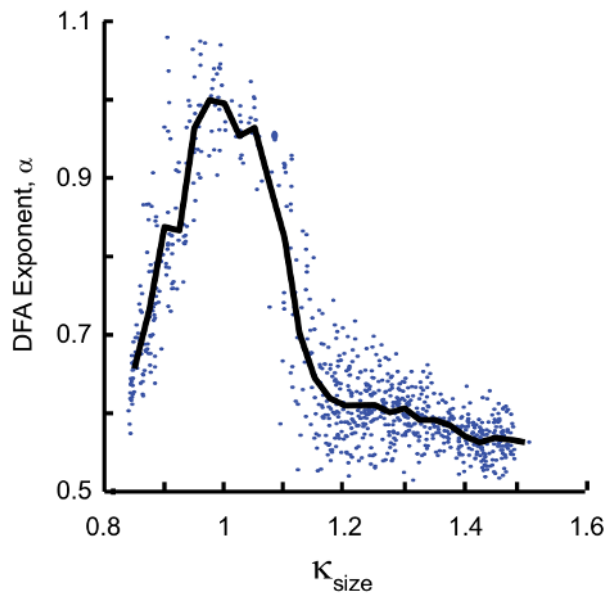


Figura 19 – Ocorrência de um pico nos expoentes DFA α quando a rede produz avalanches neuronais com expoente crítico ($\kappa \approx 1$) (Extraída de Poil *et al.* (POIL et al., 2012).

$\alpha \approx 1$ quando $\kappa_s \approx 1$ (Figura 19).

Poil *et al.* (POIL et al., 2012) também utilizaram dados experimentais para comparar com os resultados computacionais obtidos pelo estudo do modelo CROs. Para isso, fizeram uso

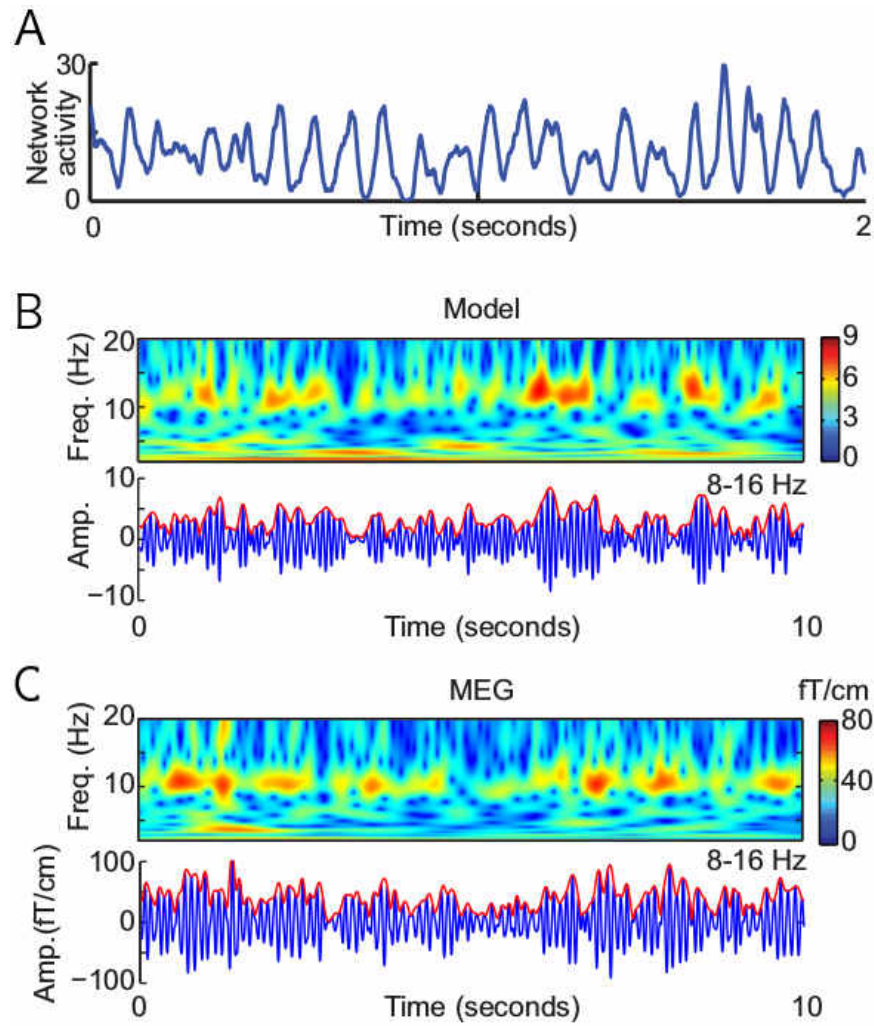


Figura 20 – O modelo produz oscilações qualitativamente similares a oscilações de banda *alpha* observada em humanos. A) a atividade da rede espacialmente integrada em uma janela deslizante de 10 ms mostra uma variação nas oscilações. B) no topo, atividade da rede integrada de uma rede com conectividade de $r_E = 50\%$ e $r_I = 60\%$. Na base, atividade integrada da rede filtrada em 8 – 16 Hz (azul), e o envelope da amplitude (vermelho). C) o mesmo plot de B) mas para dados reais obtidos via MEG da região parietal. (Extraída de Poil *et al.* (POIL et al., 2012))

da atividade da rede espacialmente integrada em janelas de 10 ms (Figura 20 A), e compararam com o que se é observado em dados experimentais (Figura 20 C), obtidos por registros de magnetoencefalografia (MEG¹) da atividade espontânea do cérebro humano em atividade de repouso. Reportaram então que a progressão das avalanches neuronais do modelo CROs davam um caráter oscilatório distinto que, qualitativamente, é similar ao que se é observado experimentalmente.

¹ MEG é uma técnica de mapeamento funcional cerebral, não invasiva, feita por meio da detecção de campos magnéticos gerados pela atividade neuronal do cérebro, devido ao fluxo de correntes elétricas (WIKIPEDIA, 2016)

2.6 Simulações Computacionais

Os programas referentes ao desenvolvimento deste trabalho foram todos desenvolvidos na linguagem C/C++, e os gráficos feitos na plataforma Gnuplot. As séries temporais foram todas simuladas no cluster do laboratório de Física Estatística e Sistemas Complexos A e B do Departamento de Física da Universidade Federal de Pernambuco. O cluster é equipado com 14 máquinas da marca DELL: 10 destas são equipadas com processador Intel® Xeon® de 2.20 GHz, 24 CPUs, memória RAM de 32 Gb, e 4 delas equipadas com processador Intel® Xeon® de 2.20 GHz, 8 CPUs e 8 Gb de memória RAM. As análises dos dados foram feitas em um notebook pessoal da marca Acer com 4Gb de memória RAM e processador Intel® Core™ i5, e no computador desktop, do Laboratório de Física Estatística e Sistemas Complexos A e B, este da marca DELL, equipado com processador Intel® Core™ i7 e 16Gb de memória RAM.

As séries temporais ocupavam um espaço em disco de 13 mb cada uma. O tempo de execução para cada série temporal variava de acordo com o tamanho da rede simulada. Para uma rede com $r_E = 20\%$ e $r_I = 60\%$, o tempo aproximado de execução de uma simulação, para todos os tamanhos de redes e área de conectividade local estudados, bem como a memória necessária, em cada processo, para executar o programa, estão descritos na Tabela 2.

Tabela 2 – Tempo de simulação e memória utilizada para cada rede neural estudada.

Dimensão da rede ($L \times L$)	Dimensão da área de conectividade local ($\ell \times \ell$)	Tempo de simulação	Memória utilizada
50×50	7×7	11 min	13 mb
100×100	7×7 e 13×13	44 min e 87 min	19 mb e 37 mb
200×200	7×7 e 27×27	4.8 h e 16.4 h	43 mb e 458 mb
300×300	7×7 e 41×41	10.7 h e 64 h	84 mb e 1770 mb

3 Resultados e Discussões

3.1 Atividade neuronal

O modelo CROs, proposto inicialmente por Poil *et al.* (POIL et al., 2012), apresenta diferentes formas de propagação da atividade neuronal, esta dependendo da proporção entre a conectividade local excitatória (r_E) e inibitória (r_I). Nas Figuras 21, 22 e 23 ilustramos como se dá a propagação da atividade neuronal no modelo CROs em uma rede $L = 50$ com alcance de interação $\ell = 7$, onde a dinâmica neuronal pode ser inferida pelas escalas de cores que indicam o tempo desde o último disparo do neurônio.

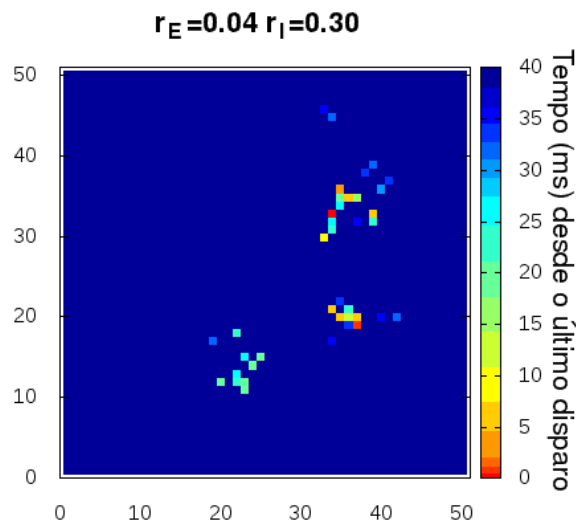


Figura 21 – Ilustração da atividade de uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$ com baixa proporção entre a conectividade excitatória e inibitória. O código de cores indica o tempo desde o último disparo do neurônio. A cor vermelha indica que o neurônio está disparando naquele dado tempo t , medido em ms.

A atividade em redes com uma baixa proporção entre excitação e inibição é caracterizada por uma propagação localizada do tipo onda evanescente (Figura 21). A propagação nessas redes cessa devido a uma forte inibição local da rede. Ao aumentarmos a proporção entre excitação e inibição, a propagação da atividade, através de ondas, se dá por toda a rede, e nestes casos padrões de atividade auto-sustentada são possíveis e padrões complexos de atividade podem

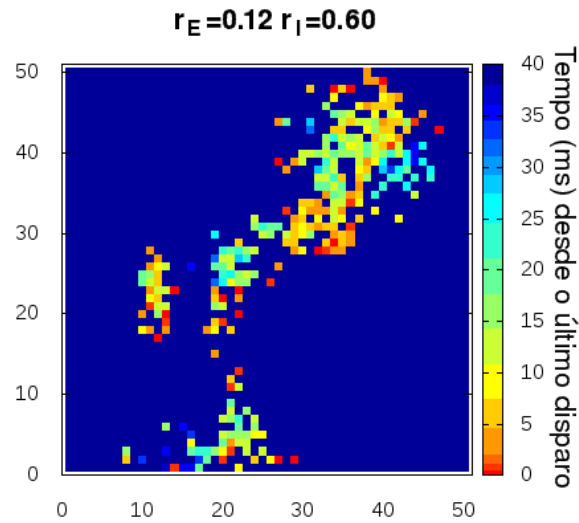


Figura 22 – Ilustração da atividade de uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$ e uma proporção intermediária entre a conectividade excitatória e inibitória. O código de cores indica o tempo desde o último disparo do neurônio. A cor vermelha indica que o neurônio está disparando naquele dado tempo t , medido em ms.

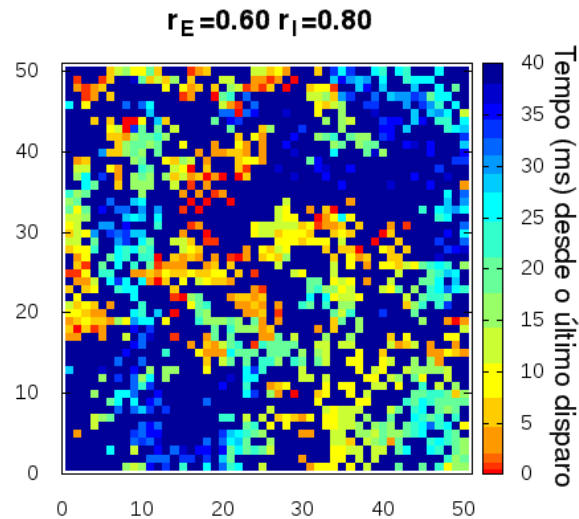


Figura 23 – Ilustração da atividade de uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$ com alta proporção entre a conectividade excitatória e inibitória. O código de cores indica o tempo desde o último disparo do neurônio. A cor vermelha indica que o neurônio está disparando naquele dado tempo t , medido em ms.

ser observados, tais como ondas em espirais repetindo-se inúmeras vezes sobre a mesma região (Figura 22). Esses padrões podem eventualmente se dissipar, com a rede indo para um período

de baixa atividade, similar ao observado quando a proporção é baixa. Por outro lado a rede pode tornar-se fortemente ativa e perder qualquer padrão espacial. Essa definição de fortemente ativa é característica de uma rede com alta proporção entre conectividade excitatória e inibitória (Figura 23).

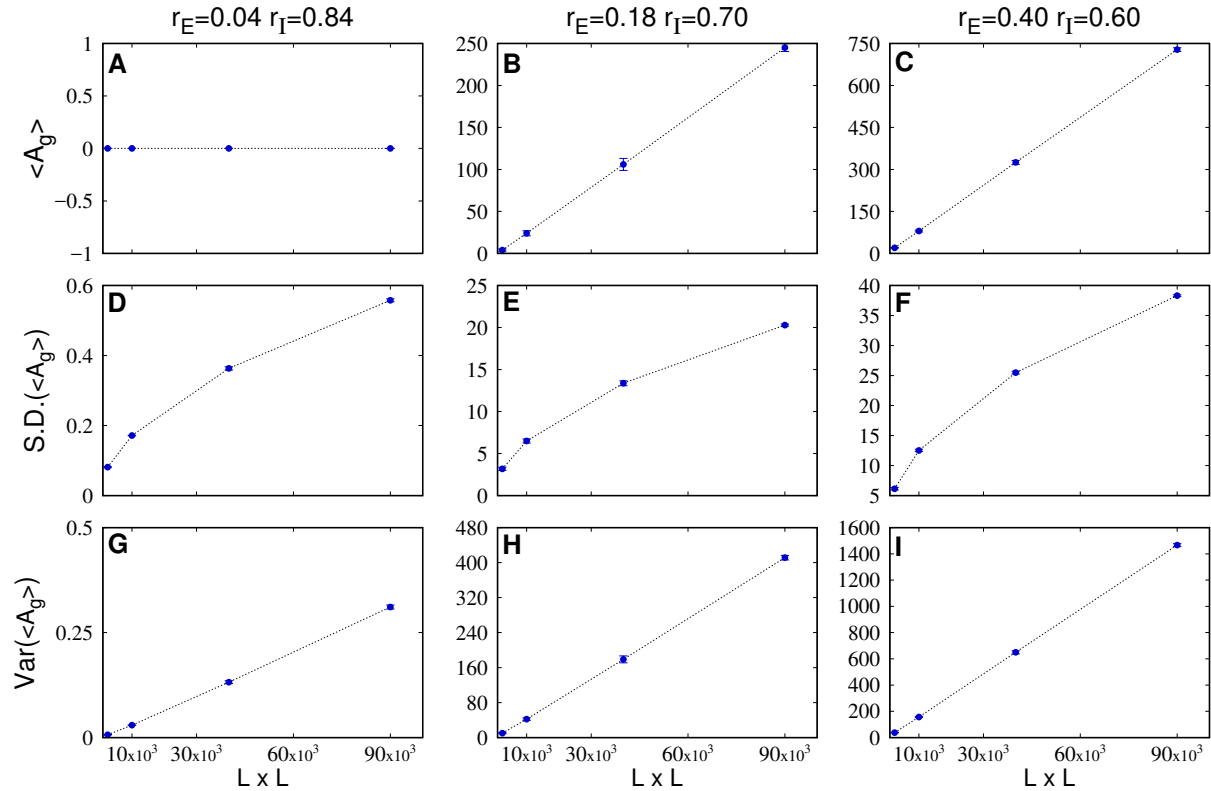


Figura 24 – Dependência da atividade global com o tamanho da rede. A), B), e C) mostram um crescimento linear de A_g com o tamanho da rede. D), E), e F) mostram que o desvio padrão de A_g escala com a raiz quadrada do tamanho da rede. G), H), e I) mostram que a variância de A_g cresce linearmente com o tamanho da rede. Barras de erros indicam a incerteza da média (desvio padrão).

Podemos observar também, através da Figura 24, que a atividade média global $\langle A_g \rangle$ e a variância da $\langle A_g \rangle$ escalam com o tamanho da rede linearmente. Já o desvio padrão da $\langle A_g \rangle$ escala com a raiz quadrada do tamanho da rede.

3.2 Oscilações neuronais e correlações temporais

Como visto no Capítulo 2, estudamos oscilações neuronais e correlações temporais de duas formas no modelo CROs: i) em nível global da rede, i.e., utilizando a atividade total da rede como no trabalho original de Poil *et al.* (POIL et al., 2012), e ii) em nível local, i.e., utilizando a

atividade da vizinhança do neurônio central (ver Capítulo 2). Discutiremos então na Seção 3.2.1 os resultados referentes à atividade total, e na Seção 3.2.2 os resultados da atividade local.

3.2.1 Oscilações neuronais: atividade global

Oscilações neuronais podem ser observadas em redes neuronais onde a atividade neuronal encontra-se sincronizada (BUZSÁKI; DRAGUHN, 2004). Por sua vez, o grau de sincronização depende da relação entre a conectividade excitatória e inibitória dos neurônios (SHEW et al., 2011). No modelo CROs para redes de tamanho linear $L = 50, 100, 200$ e 300 com alcance de

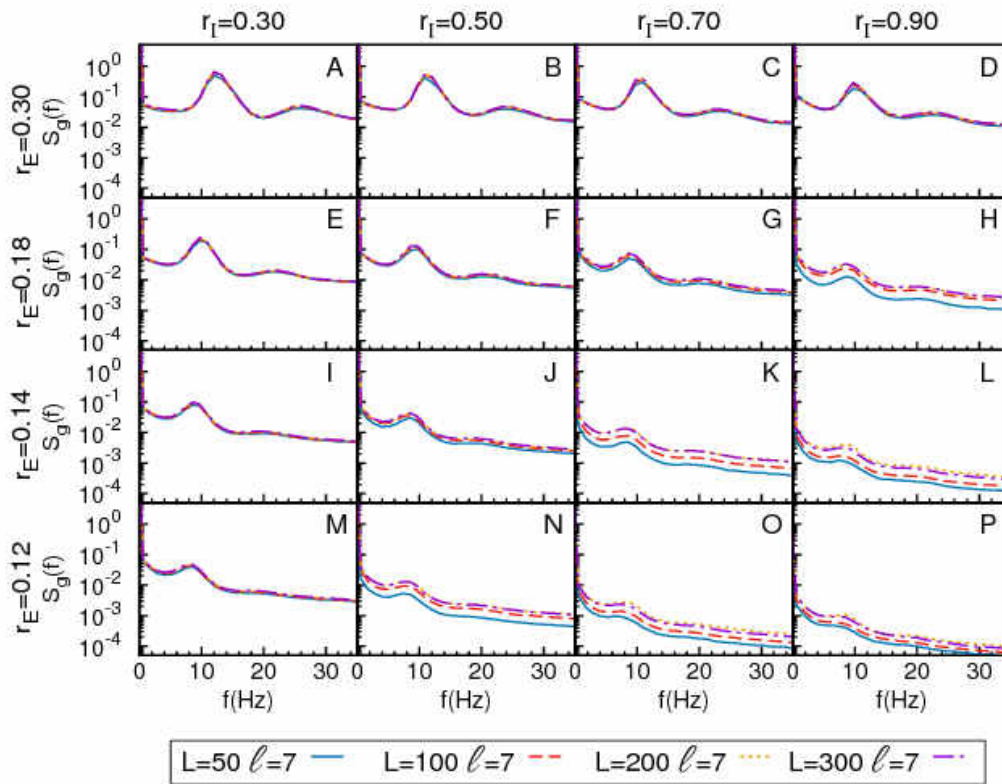


Figura 25 – Espectro de frequências para atividade global da rede. Redes de diferentes tamanhos, com $\ell = 7$, apresentam a mesma frequência de oscilação. Quanto maior r_E , maior a potência dessas frequências. r_E aumenta de baixo para cima, ao passo que, r_I aumenta da direita para esquerda.

interação $\ell = 7$, ao estudarmos a dependência da dinâmica da rede com a variação dos parâmetros livres, r_E e r_I , observamos o surgimento de um pico no espectro de frequências e que o mesmo varia de acordo com o tamanho da rede (Figura 25). Ainda, ao aumentarmos o parâmetro de conectividade local excitatório (r_E), é possível notar a intensificação dos picos de potência

referentes à frequência de oscilação da rede, ao passo que quando a conectividade local inibitória (r_I) aumenta, as oscilações atenuam-se e tendem a desaparecer (Figura 25). Observamos também que, para um mesmo conjunto de r_E e r_I , a frequência característica de oscilação mantém-se aproximadamente a mesma para diferentes tamanhos de redes (Figura 26).

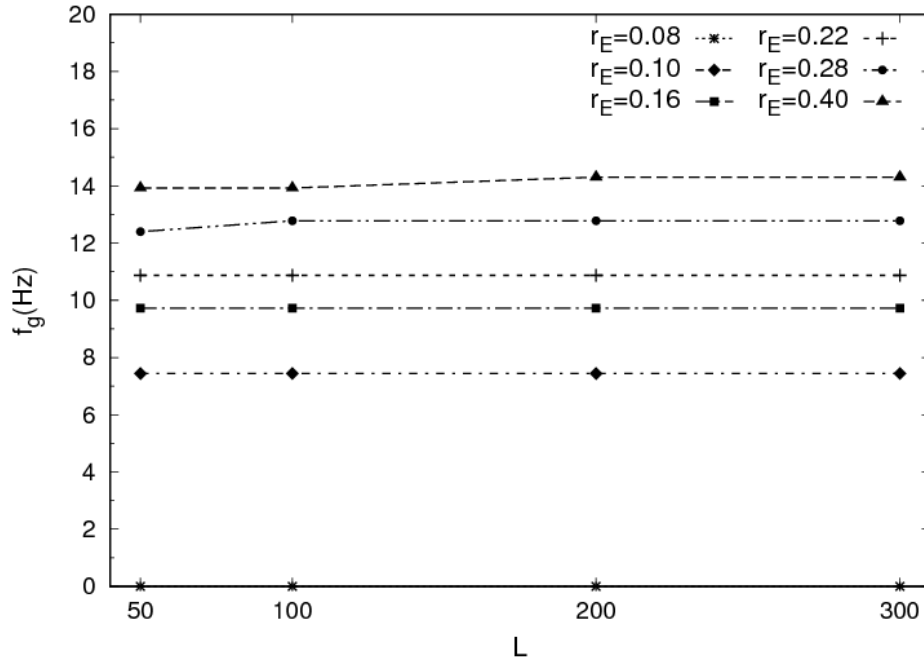


Figura 26 – Redes de diferentes tamanhos, com $\ell = 7$ e conectividade inibitória $r_I = 0.30$, apresentam a mesma frequência de oscilação para atividade global da rede. As linhas pontilhadas são apenas para ajudar na visualização.

Ao avaliarmos as oscilações neuronais variando r_E e r_I , observamos uma clara linha de transição no espaço de parâmetros (Figura 27). A transição é dada entre uma fase ativa e uma fase oscilatória. Oscilações neuronais não são observadas para valores de conectividade local excitatória inferiores ou próximos a $r_E = 10$. Neste caso, a rede não se encontra sincronizada (Figura 27 A, C, E, G). Por outro lado, ao aumentarmos a conectividade local excitatória (r_E), os neurônios entram em sincronia e oscilações neuronais emergem, com frequência característica de aproximadamente 8 Hz (Figura 27 A, C, E, G). Já para o conjunto de parâmetros que correspondem à linha de transição entre estas duas fases, a dinâmica é caracterizada por oscilações que crescem e decrescem (do inglês “waxing and waning oscillations”).

Em redes maiores do que a originalmente proposta por Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012) ($L = 50$ com $\ell = 7$), observou-se que a linha de transição no espaço de parâmetros é pouco sensível ao tamanho da rede, mostrando uma leve variação na sua forma, mas mantendo as mesmas características da rede original, e também notou-se que as redes são dominadas por

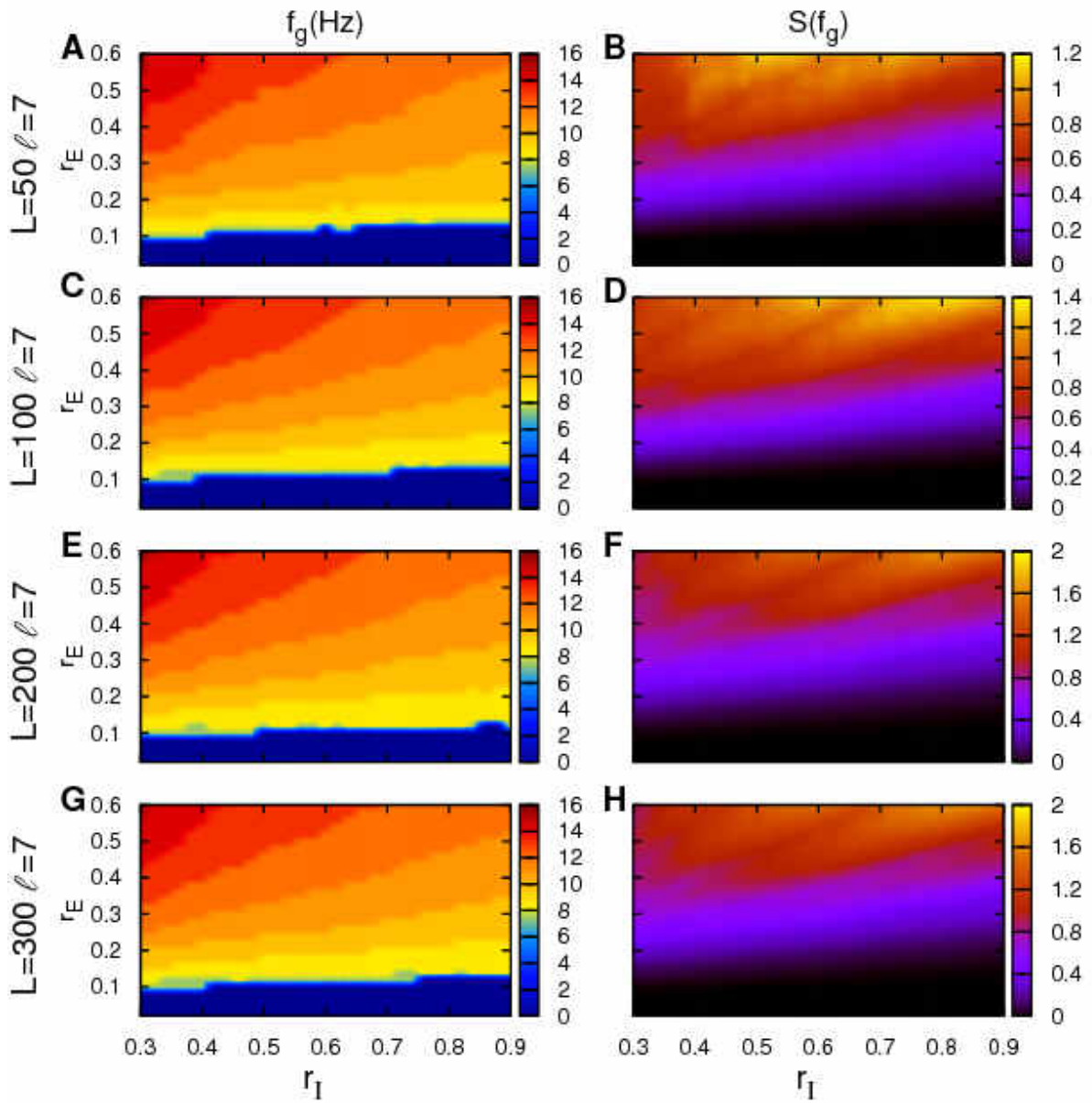


Figura 27 – Distribuição do espectro de frequências e picos de potência, referente à atividade global da rede, para todo o espaço de parâmetros, em redes com alcance de interações $\ell = 7$. Frequência do pico f_g (esquerda) e valor da potência no pico $S(f_g)$ (direita) para A) e B) $L = 50$. C) e D) $L = 100$. E) e F) $L = 200$. G) e H) $L = 300$.

frequências entre 8 e 16 Hz (Figura 27 A, C, E, G). Os picos de potência, por sua vez, crescem à medida que a rede aumenta (Figura 27 B, D, F, H), e como visto na Figura 25 estes intensificam-se à medida que r_E aumenta; por outro lado, quando r_I aumenta, tendem para um estado subcrítico, onde o caráter oscilatório não é mais observado, (Figura 27 A, C, E, G).

Enquanto redes com alcance de interação $\ell = 7$ apresentam uma linha de transição bem definida, ao modificarmos a conectividade local proporcionalmente ao tamanho da rede (ver

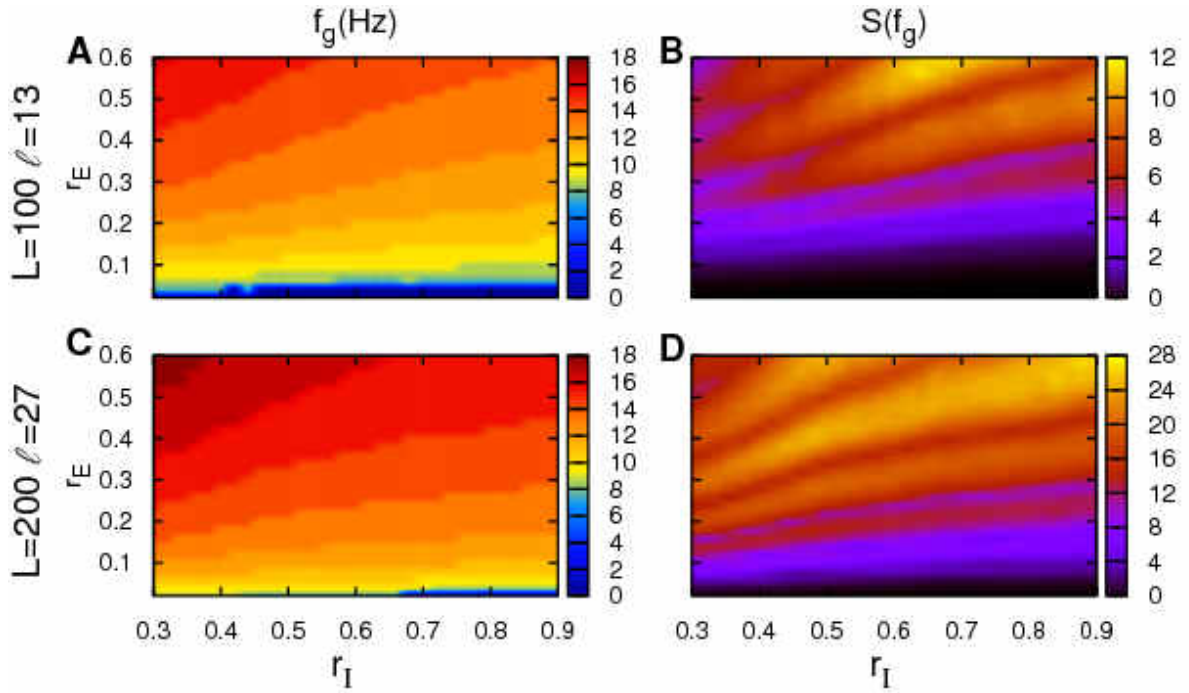


Figura 28 – Distribuição, para atividade global da rede, do espectro de frequências e picos de potência para todo o espaço de parâmetros em redes com alcance de interação modificado, i.e., ℓ proporcional a L . A) e B) distribuição do espectro de frequências e picos de potências para rede $L = 100$ $\ell = 13$, respectivamente. C) e D) distribuição do espectro de frequências e picos de potências para rede $L = 200$ $\ell = 27$, respectivamente.

Capítulo 2), a linha de transição no espaço de parâmetros é deslocada (Figura 28 A, C). Para redes $L = 100$ com $\ell = 13$, a linha de transição entre as fases é observada para parâmetros de r_E mais baixos quando comparados à mesma dimensão de rede com $\ell = 7$ (Figura 27 C) porém ainda assim é possível observar uma clara linha de transição no espaço de parâmetros (Figura 28 A). Já para as redes $L = 200$ com $\ell = 27$ esta linha de transição só ocorre em uma pequena porção do espaço de parâmetros (entre $r_E=0.02$ e $r_I=0.7$ até 0.9) (Figura 28 C) indicando que para a maioria das combinações possíveis de r_E e r_I no espaço de parâmetros, a rede possui caráter oscilatório. Contudo, ambas as redes $L = 100$ com $\ell = 13$ e $L = 200$ com $\ell = 27$ produzem oscilações entre 8 – 18 Hz (Figura 28), próximo ao que é observado para redes com alcance $\ell = 7$ (Figura 27).

Observa-se ainda, que as redes $L = 100$ e $L = 200$ com $\ell = 13$ e $\ell = 27$, respectivamente, para o mesmo conjunto de parâmetros r_E e r_I , apresentam frequências de oscilações distintas e também apresentam sub-harmônicos com frequência bem definida (Figura 29), fato que não é

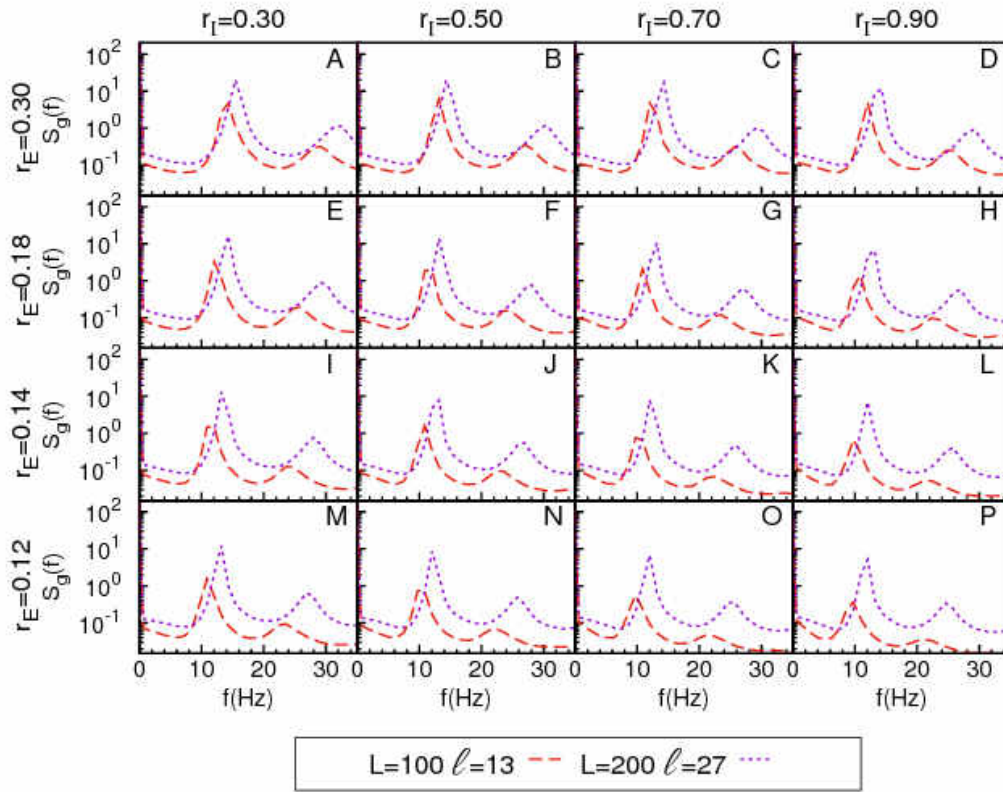


Figura 29 – Espectro de frequências para a atividade global da rede. Redes de tamanhos $L = 100$ e $L = 200$, com $\ell = 13$ e $\ell = 27$, respectivamente, apresentam frequência de oscilação distintas, e apresentam também uma frequência sub-harmônica. Quanto maior r_E , maior a potência dessas frequências. r_E aumenta de baixo para cima, ao passo que r_I aumenta da esquerda para direita.

observado, para a mesma combinação de parâmetros, nas redes com alcance de interação $\ell = 7$ (Figura 25).

Essas frequências sub-harmônicas, que são bem evidentes para as redes com ℓ modificado proporcionalmente ao tamanho da rede (Figura 29) e que, embora não muito evidentes, tendem a surgir nas redes com $\ell = 7$ (Figura 25), nada mais são que picos na banda beta de frequência (15 – 25 Hz), os quais são observados, como visto no Capítulo 1, em sinais de MEG da atividade cerebral de humanos (Figura 6 B).

Analisando a atividade global da rede, A_g , podemos notar que à medida que ℓ é modificado a fase oscilatória da rede tende a manter-se para todo o conjunto de parâmetros, ao passo que, para $\ell = 7$, independentemente do tamanho da rede, as duas fases do modelo são bem claras, e também observa-se o mesmo caráter oscilatório para uma dada combinação de r_E e r_I .

3.2.2 Oscilações neuronais: atividade local

Buscando entender a dinâmica da rede em nível local, exploramos se em nível local a rede poderia exibir o mesmo comportamento do que em nível global, i.e., se a dinâmica global pode ser refletida pela dinâmica local da rede. Para isso foi explorada apenas a atividade de poucos neurônios (A_ℓ), localizados no quadrado de interação do neurônio central (ver definição de A_ℓ no Capítulo 2).

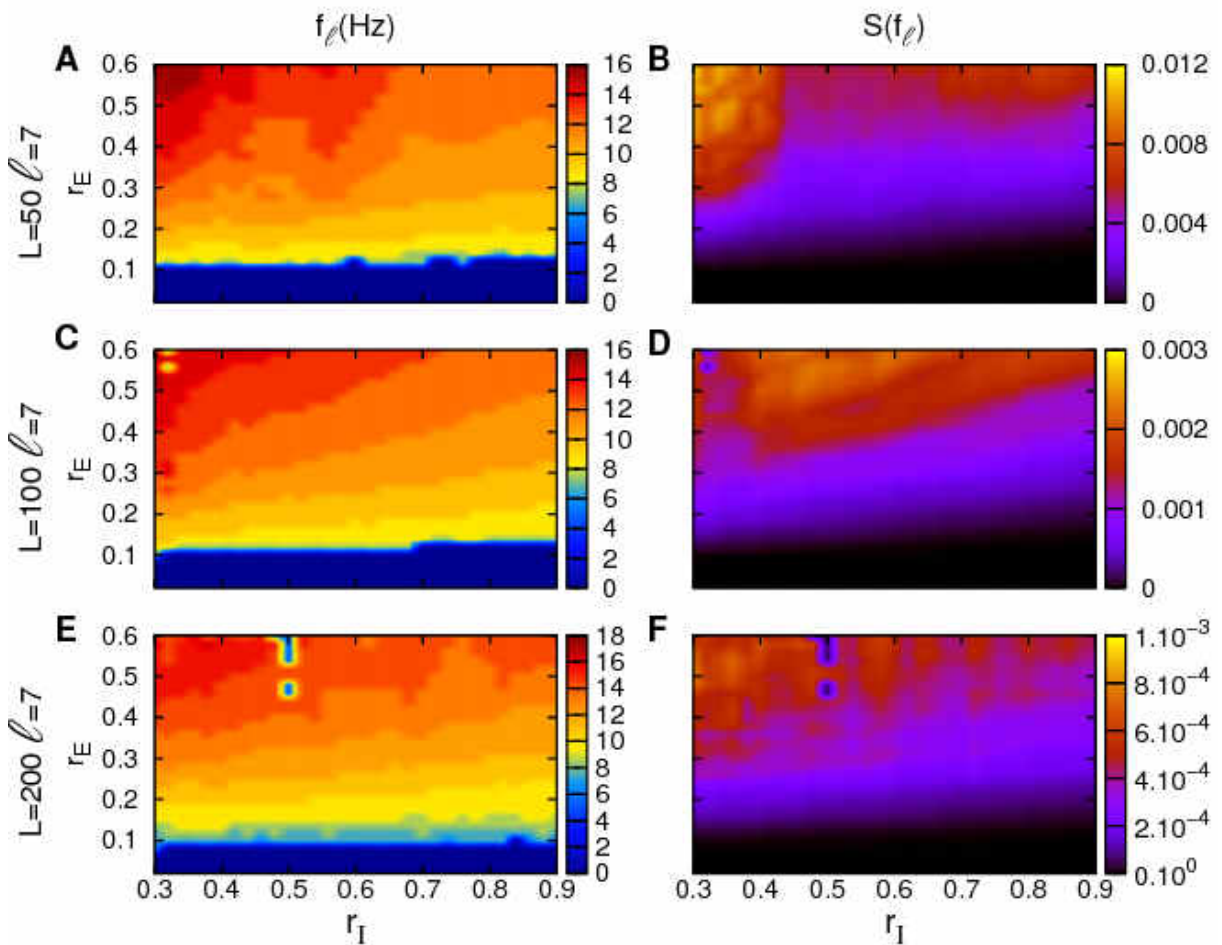


Figura 30 – Distribuição do espectro de frequências e picos de potência, referente à atividade local da rede, para todo o espaço de parâmetros em redes com alcance de interação $\ell = 7$. Coluna da direita apresenta a frequência dos picos f_ℓ . Coluna da esquerda apresenta o valor da potência dos picos $S(f_\ell)$. A) e B) $L = 50$. C) e D) $L = 100$. E) e F) $L = 200$.

Ao analisarmos o espectro de frequências para A_ℓ , variando os parâmetros r_E e r_I , o sistema apresentou uma clara linha de transição no espaço dos parâmetros (Figura 30 A, C, E), sendo a mesma transição observada para o caso onde utilizou-se A_g (Figura 27 A, C, E). Observa-se que o conjunto de parâmetros que compõem a linha de transição, onde as oscilações

emergem, correspondem ao mesmo observado em nível global de atividade (Figura 27). Ou seja, a dinâmica oscilatória do sistema é observada tanto em nível local quanto global. Nota-se que à medida que o tamanho da rede aumenta, a linha de transição é levemente deslocada para baixo, porém oscilações continuam emergindo no sistema com frequência de ≈ 8 Hz.

Os picos de potência referentes à frequência de oscilação da rede enfraquecem à medida que a rede é aumentada. Isso é devido ao fato de que, como o alcance de interação local neste caso é fixo ($\ell = 7$), à medida que o sistema cresce, a propagação da atividade fica mais esparsa na rede, em outras palavras, a atividade no quadrado central torna-se mais fraca (Figura 30 B, D, F).

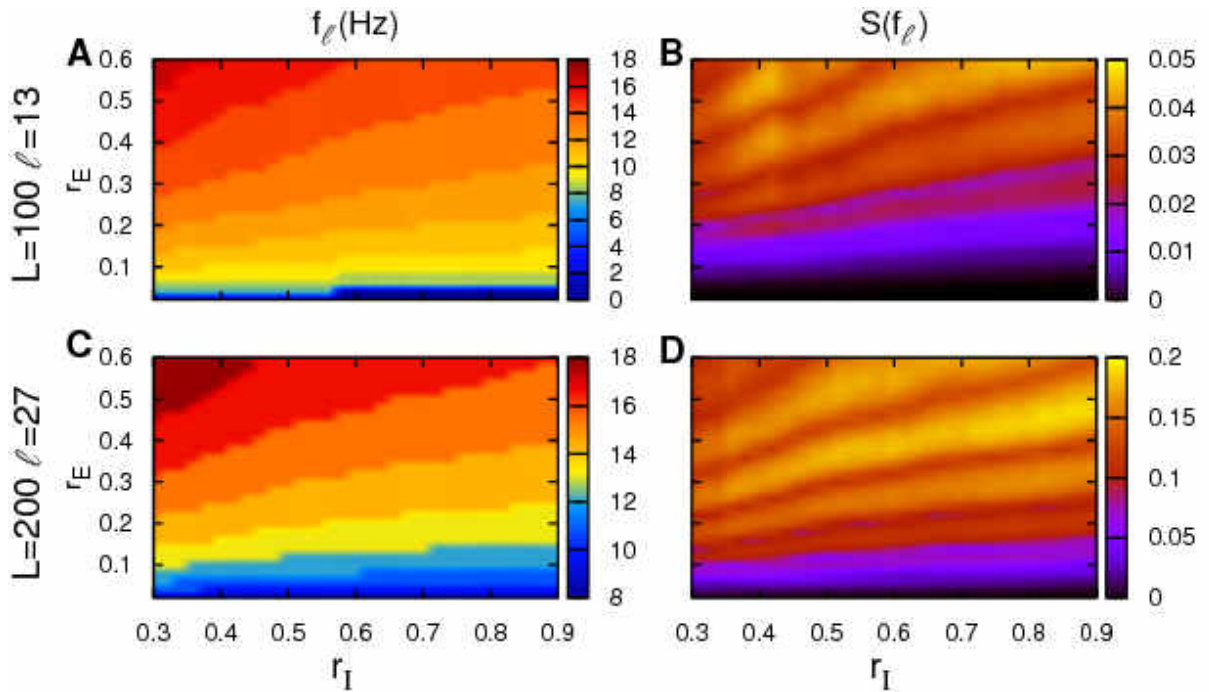


Figura 31 – Distribuição, para atividade local da rede, do espectro de frequências e picos de potência para todo o espaço de parâmetros em redes com alcance de interação modificado proporcionalmente ao tamanho da rede. A) e B) mostram a distribuição do espectro de frequências e picos de potências para rede $L = 100$ com $\ell = 13$, respectivamente. C) e D) mostram a distribuição do espectro de frequências e picos de potências para rede $L = 200$ com $\ell = 27$, respectivamente.

Ao estudarmos as redes com alcance de interação local modificado, a rede $L = 100$ com $\ell = 13$ refletiu o mesmo comportamento em nível local de atividade (Figura 31 A) comparado com a mesma rede em nível global de atividade (Figura 28 A), ao passo que a rede $L = 200$ com $\ell = 27$ não. Em nível local a rede $L = 200$ com $\ell = 27$ não apresenta uma fase não oscilatória

(Figura 31 C), i.e., para todos o conjunto de parâmetros r_E e r_I a rede apresenta caráter oscilatório, diferentemente do que é observado para a mesma rede em nível global de atividade (Figura 28 C).

Dado esta análise, podemos perceber que o caráter oscilatório de redes com $\ell = 7$ dá-se tanto em nível local como global de atividade, para todos os tamanhos de rede. Isto indica que as duas fases, uma ativa e outra oscilatória, observadas no modelo CROs, são devidas ao alcance de interação sináptica, pois, a medida que aumenta-se ℓ proporcionalmente ao tamanho da rede apenas a fase oscilatória tende a ser persistente.

3.2.3 Correlações temporais de longo alcance

O método do DFA foi utilizado para analisar o decaimento livre de escala da correlação temporal, conhecido como correlações temporais de longo alcance. A técnica do DFA é vantajosa pois é menos restrita, no que diz respeito a suposições sobre a estacionariedade do sinal, do que o método clássico (função de autocorrelação através da análise da densidade de potência espectral) (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001). Aplicamos o método de análise DFA tanto para a A_g como para A_ℓ . Na Seção 3.2.3.1 serão apresentados os resultados referentes à A_g , e na Seção 3.2.3.2 os resultados serão referentes à A_ℓ .

3.2.3.1 Correlações temporais: atividade global

Ao avaliarmos a correlação temporal do sistema para a rede originalmente proposta ($L = 50$ com $\ell = 7$), o expoente de DFA para atividade global da rede (α_g) revela que o modelo apresenta uma forte correlação temporal, indicado por $\alpha_g \approx 1$ (Figura 32 A) para um dado conjunto de parâmetros, ao passo que, variando os parâmetros (r_E e r_I) levamos o sistema a um estado descorrelacionado, i.e., $\alpha_g \approx 0.5$. É notável também que a variabilidade destes expoentes é mais acentuada na região que apresenta uma forte correlação temporal (Figura 32 B).

As correlações de longo alcance observadas na rede original são persistentes quando aumentamos o tamanho da rede (Figura 32 A, C, E, G), e a variabilidade também mantém-se mais acentuada na região correspondente a $\alpha_g \approx 1$. Pode-se observar também que a linha no espaço de parâmetros que apresenta correlações temporais de longo alcance é levemente deslocada conforme a rede aumenta. Este deslocamento pode ser melhor compreendido ao analisarmos a Figura 25. Nela nota-se que, ao aumentarmos a conectividade local inibitória r_I , redes menores tendem a uma fase subcrítica mais rapidamente (comparar as Figuras 25 I, J, K e L, por exemplo).

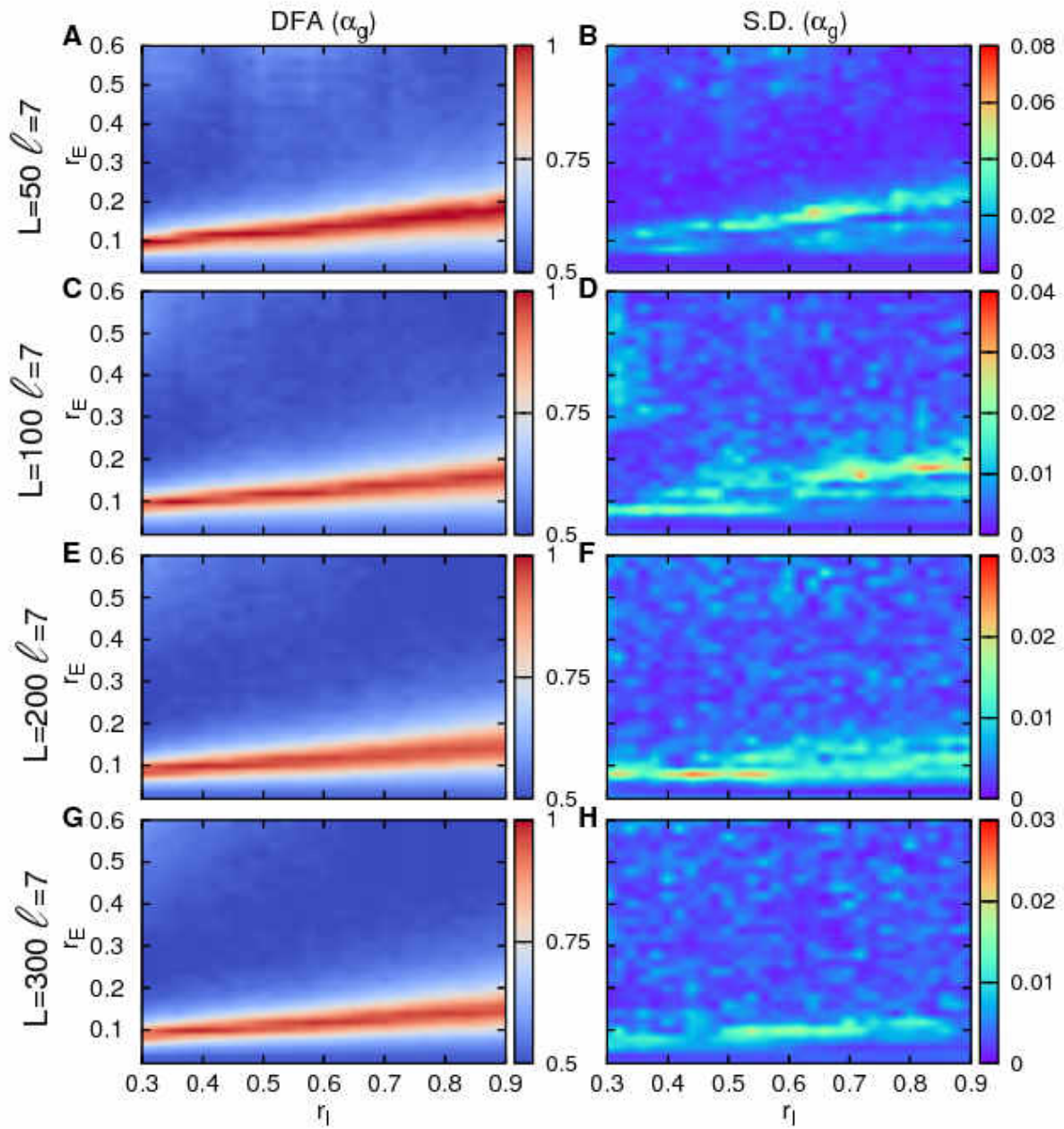


Figura 32 – Distribuições dos expoentes α_g DFA. Coluna da esquerda mostra a distribuição dos expoentes α_g DFA para diferentes tamanhos de redes. A) $L = 50$ com $\ell = 7$. C) $L = 100$ com $\ell = 7$. E) $L = 200$ com $\ell = 7$. G) $L = 300$ com $\ell = 7$. A coluna da direita mostra o desvio padrão de α_g para as diferentes redes. B), D), F) e H) correspondem ao desvio padrão do expoente α_g das redes descritas em A), C), E) e G) respectivamente.

Sendo assim, é razoável que a linha de transição seja deslocada para baixo ao aumentarmos o tamanho da rede, pois redes menores possuem uma região correspondente à fase subcrítica maior.

A mesma análise do DFA foi empregada para as redes $L = 100$ e $L = 200$ com $\ell = 13$ e

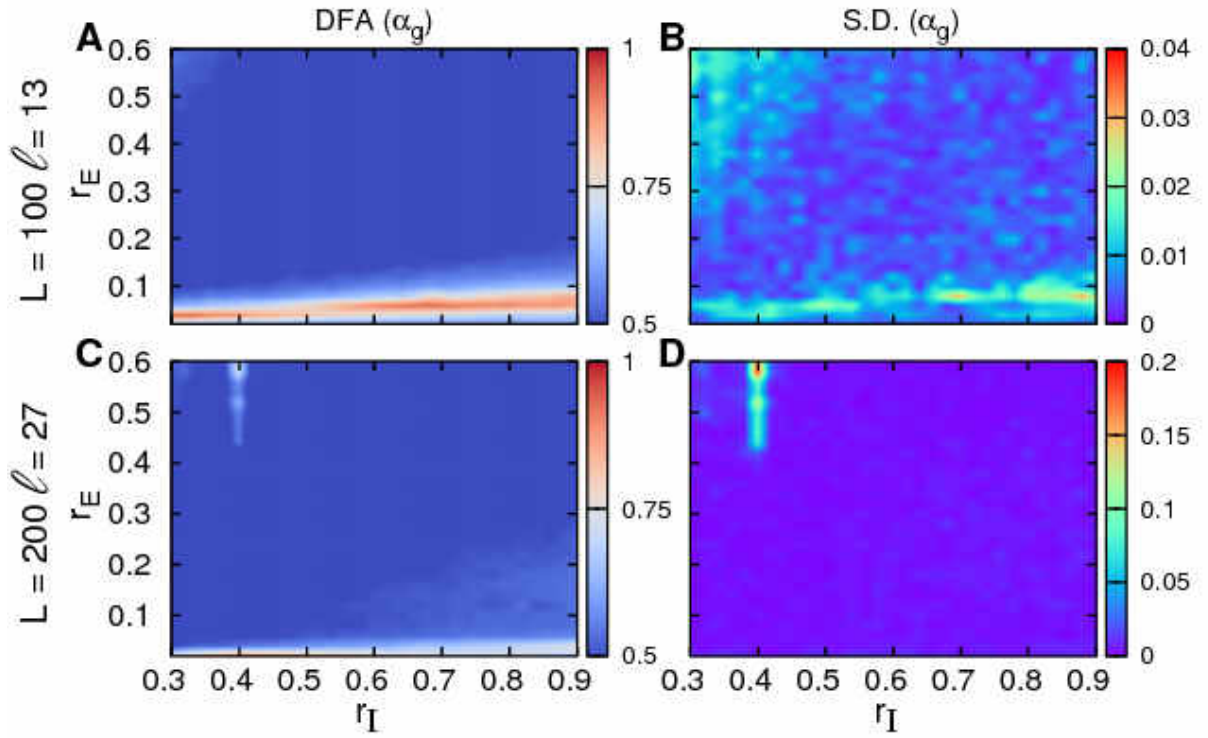


Figura 33 – Distribuições dos expoentes α_g DFA. Coluna da esquerda apresenta os expoentes α_g para as redes $L = 100$ com $\ell = 13$ (A) e $L = 200$ com $\ell = 27$ (C). Coluna da direita apresenta o desvio padrão. B) e D) correspondem ao desvio padrão dos expoentes DFA observados em A) e C).

$\ell = 27$ respectivamente (Figura 33 A, B, C, D). Para a rede $L = 100$ com alcance de interação $\ell = 13$, a região que apresenta correlações temporais de longo alcance ($\alpha_g \approx 1.0$) está localizada abaixo na região de parâmetros, comparado à rede de mesma dimensão porém com $\ell = 7$ (Figura 32 C). Essa região crítica no espaço de parâmetros está de acordo com o que é observado no espectro de frequências da mesma rede (Figura 28 A) ou seja, na região crítica do sistema, onde oscilações emergem, o sistema encontra-se correlacionado temporalmente. Já para a rede $L = 200$ com $\ell = 27$, correlações temporais de longo alcance não são observadas (Figura 33 C), assim como uma linha de transição no espectro de frequências também não (Figura 28 C). Para esta mesma rede podemos observar uma linha no espaço de parâmetros que corresponde a $\alpha_g \approx 0.8$, indicando que o sistema é correlacionado mas não apresenta ruído $1/f$. A variabilidade da rede $L = 100$ com $\ell = 13$ é acentuada no conjunto de parâmetros para os quais a rede apresenta correlações temporais de longo alcance. Já a rede $L = 200$ e $\ell = 27$ apresenta uma maior variabilidade em uma região que apresenta $\alpha_g \approx 0.75$, porém esta encontra-se longe da região crítica esperada.

3.2.3.2 Correlações temporais: atividade local

Vimos anteriormente que o caráter oscilatório da rede é refletido tanto em nível global como local (Figura 27 e Figura 30), onde, em ambos, a transição entre uma fase que não apresenta oscilações e uma com caráter oscilatório são observados. Vimos também que, para o conjunto de parâmetros r_E e r_I que marcam esta transição, o sistema apresenta-se fortemente correlacionado, apresentando correlações temporais de longo alcance, indicados pelo expoente de DFA $\alpha_g \approx 1$ que, como visto anteriormente (ver Capítulo 2), é um indicador de ruído do tipo $1/f$, que seria uma assinatura de criticalidade do sistema (BAK; TANG; WIESENFELD, 1988; BAK; TANG; WIESENFELD, 1987). Logo, é plausível analisarmos se a atividade local do sistema também apresenta correlações temporais de longo alcance na região de transição.

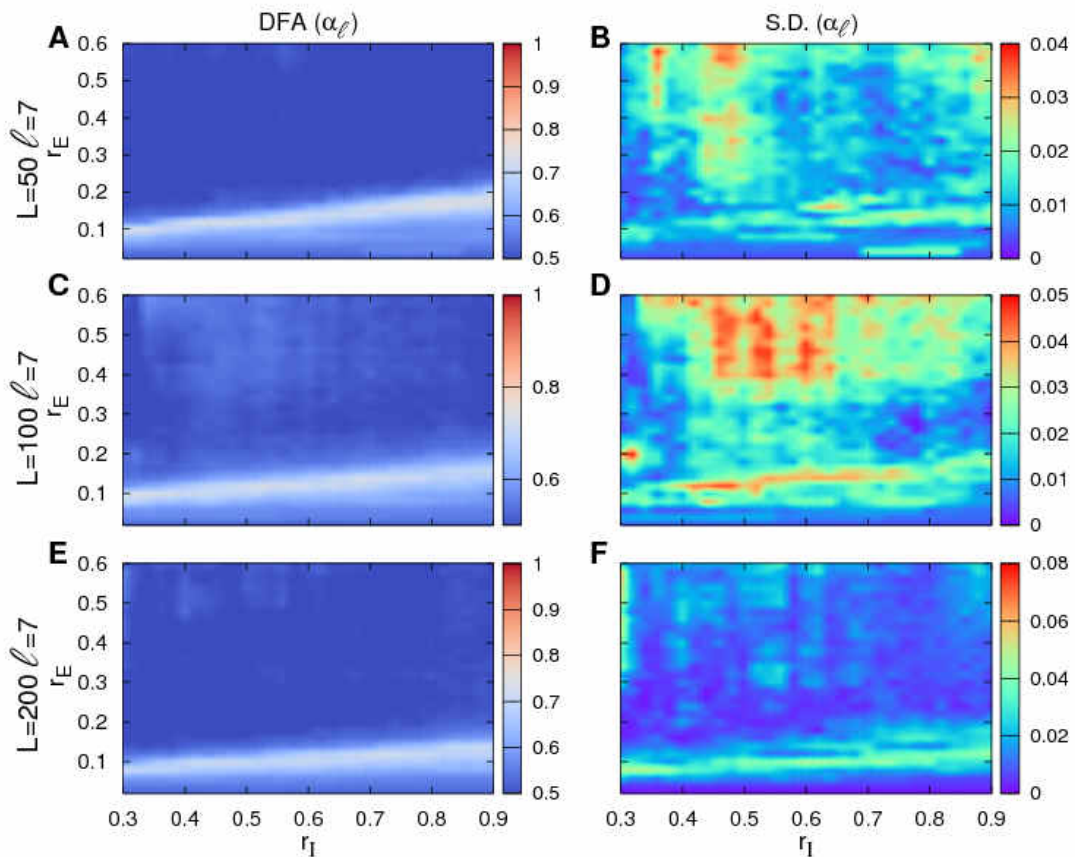


Figura 34 – Distribuições dos expoentes α_ℓ DFA. Coluna da esquerda mostra a distribuição dos expoentes α_ℓ DFA para diferentes tamanhos de redes. A) $L = 50$ com $\ell = 7$. C) $L = 100$ com $\ell = 7$. E) $L = 200$ com $\ell = 7$. A coluna da direita mostra o desvio padrão de α_ℓ para as diferentes redes. B), D) e F) correspondem ao desvio padrão do expoente α_g das redes descritas em A), C) e E) respectivamente.

Ao analisarmos a correlação local temporal da atividade local através do método DFA,

observa-se uma linha de transição no espaço de parâmetros (Figura 34 A, C, E). Porém, para A_g esta linha de transição apresenta $\alpha_g \approx 1$ (Figura 32), ao passo que para A_ℓ encontramos $\alpha_\ell \approx 0.75$, este sendo um indicador de que o sistema encontra-se correlacionado (PENG et al., 1994), porém não apresenta ruído tipo $1/f$. Através da relação $\beta = 2\alpha - 1$ (Equação 2.17, (BULDYREV et al., 1995)), percebe-se que para A_ℓ o ruído é do tipo $1/f^{0.5}$.

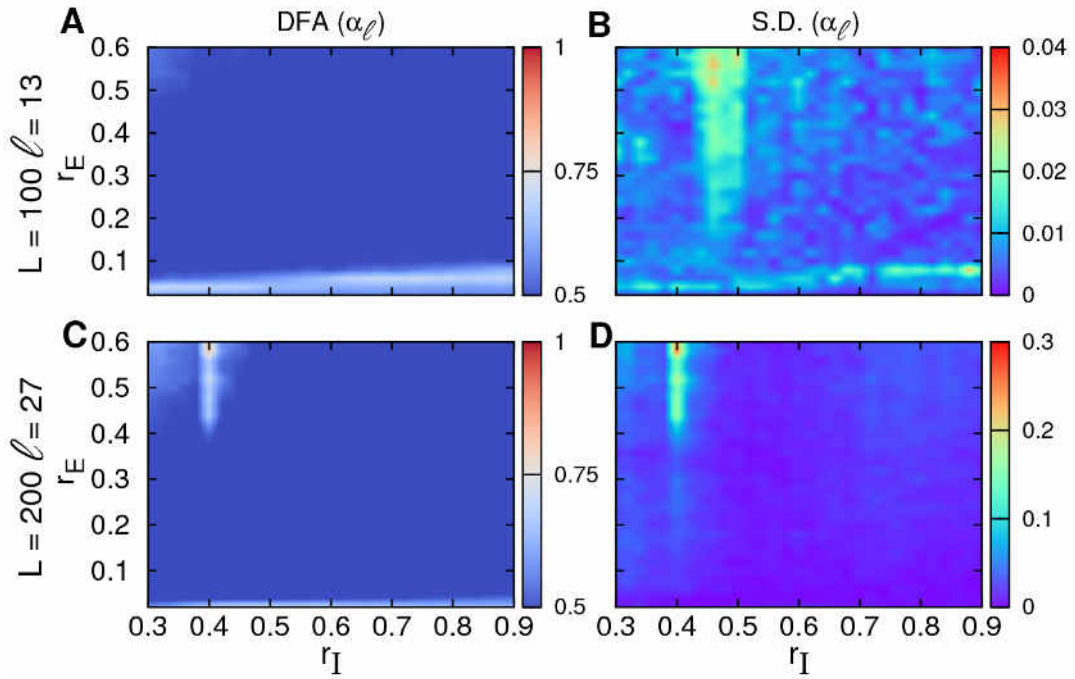


Figura 35 – Distribuições dos expoentes α_ℓ DFA. Coluna da esquerda apresenta os expoentes α_ℓ para as redes $L = 100$ com $\ell = 13$ (A) e $L = 200$ com $\ell = 27$ (B). Coluna da direita apresenta o desvio padrão. B) e D) correspondem ao desvio padrão dos expoentes DFA observados em A) e C).

Nota-se que esta análise mantém-se para diferentes tamanhos de redes, i.e., para A_g as redes com $\ell = 7$ apresentavam na faixa de transição correlação temporal de longo alcance (Figura 32 A, C, E, G) caracterizadas pelo ruído do tipo $1/f$, ao passo que para A_ℓ , estas mesmas redes, na mesma faixa de transição, são correlacionadas (Figura 34 A, C, E) e apresentam ruído do tipo $1/f^{0.5}$. O mesmo se aplica para as redes $L = 100$ com $\ell = 13$ e $L = 200$ com $\ell = 27$, embora a região que corresponda à transição de fase seja deslocada (Figura 35).

3.2.4 Ruído $1/f$ e expoentes α DFA

Grandezas livres de escala e correlações de longo alcance são características de um ponto crítico (JENSEN, 1998). Descrevemos na Seção 3.2.3.1 e na Seção 3.2.3.2 os resultados referentes à análise do método DFA, o qual para $\alpha \approx 1$ é um indicador de correlações temporais de longo alcance, e pela relação entre α e β (Equação 2.17, $\beta = 2\alpha - 1$) podemos estimar o tipo de ruído que o sistema apresenta ($1/f^\beta$), sendo neste caso o ruído do tipo $1/f$ (PENG et al., 1994; PENG et al., 1995). Vimos no Capítulo 2 que também podemos relacionar o índice α com o expoente γ da função de autocorrelação temporal $C(t) \sim t^{-\gamma}$ (KANTELHARDT et al., 2001) (Equação 2.18, $\gamma = 2 - 2\alpha$), e assim, sabendo α podemos estimar β e γ , e vice-versa.

Kantelhardt *et al.* (KANTELHARDT et al., 2001), e também Linkenkaer-Hansen *et al.* (LINKENKAER-HANSEN et al., 2001), sugerem que o cálculo direto da função $C(t)$ não é apropriado devido ao ruído sobreposto na aquisição do sinal e também a tendências subjacentes, sendo assim, a melhor maneira seria determinar o expoente γ indiretamente, ou seja, estimar γ através das Equações 2.18 e (ou) 2.19.

Como vimos na Seção 3.2.3.1, para um dado conjunto de pontos no espaço de parâmetros, o sistema apresenta correlações temporais de longo alcance, indicadas por $\alpha_g \approx 1$. Como teste de consistência, analisamos o ponto $r_E = 0.16$ com $r_I = 0.82$ para a rede $L = 50$ com $\ell = 7$, onde $\alpha_g = 1.0002 \pm 0.009273$ (Figura 36 A). Através do valor de α_g e pelo cálculo indireto de β através da relação dada pela Equação 2.17, obtemos $\beta' \approx 1$. Por outro lado, estimando β através da análise direta do espectro de frequências, obtemos que $\beta \approx 1.04 \pm 0.01867$ (Figura 36 B). Ou seja, o método indireto é tão eficaz quanto o método direto, pois por ambas as análises obtemos $\beta \approx 1$.

Observamos ainda que, α_g foi computado entre $\log_{10} n = 2$ e $\log_{10} n = 5$ (intervalo indicado pela linha pontilhada na Figura 36 A). Como visto no Capítulo 2, o eixo horizontal, dado por n , da análise do DFA corresponde a $t = \log_{10} n$, onde t é o tempo correspondente à série temporal analisada. Dado isso, e dado que o tamanho de janela mínima utilizada no DFA (que foi a mesma utilizada neste estudo, ver Capítulo 2) é 4 ms, o intervalo de tempo analisado que resultou em $\alpha_g \approx 1$ foi de 400 a 400000 ms. Já o expoente β no cálculo direto foi estimado entre as frequências 0.5 e 50 Hz (intervalo indicado pela linha pontilhada na Figura 36 B). Estas frequências correspondem ao intervalo de tempo de 4000 a 400000 ms. Ou seja, podemos concluir que α_g e β correspondem, aproximadamente, ao mesmo intervalo de tempo, como era

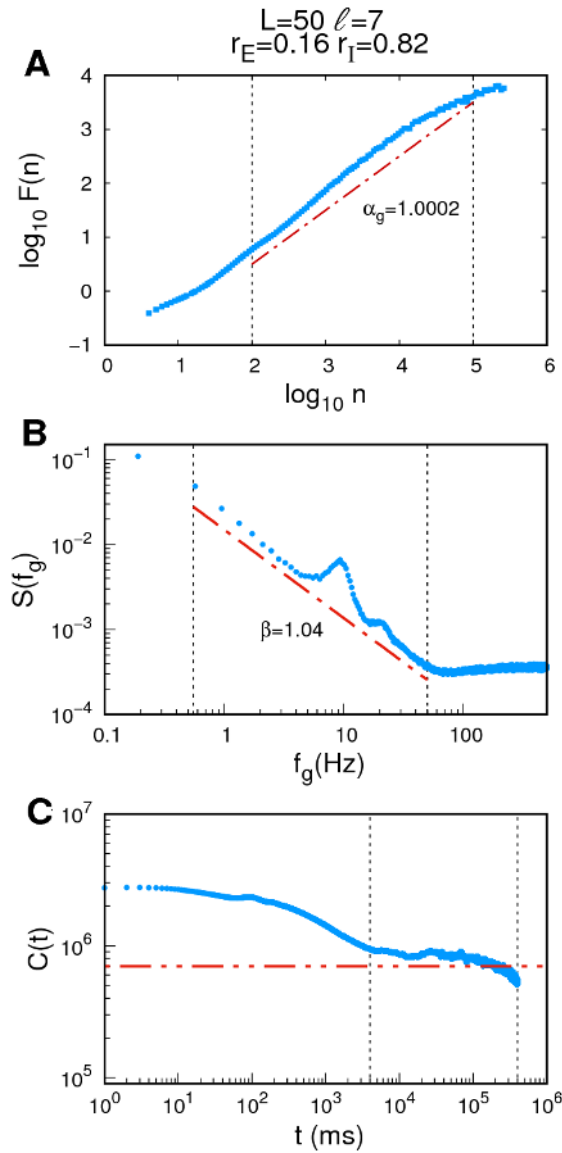


Figura 36 – Relações de escala. A) DFA indica através de $\alpha_g \approx 1$ a presença de ruído $1/f$. B) estimativa do expoente β através da análise do decaimento do espectro de frequências. C) função autocorrelação através do Teorema de Wiener-Kinchin. As linhas pontilhadas marcam o intervalo onde os expoentes foram calculados. A) 400 a 400000 ms. B) e C) 4000 a 400000 ms.

de se esperar (BULDYREV et al., 1995).

Por sua vez, o expoente da função de autocorrelação γ pode ser estimado indiretamente através de α_g e também por β , no qual obtemos os valores de $\gamma' \approx -0.0004$ e $\gamma \approx -0.04$, respectivamente. Neste trabalho, apesar da ressalva feita por Kantelhardt *et al.* (KANTELHARDT et al., 2001) a respeito do cálculo direto de $C(t)$, tentamos estimar γ através do cálculo direto via Teorema de Wiener-Kinchin (ver Capítulo 2), porém não obtivemos sucesso na estimativa deste expoente (Figura 36 C).

3.3 Parâmetro de ordem

Ao avaliarmos a dependência do parâmetro de ordem associado à atividade global A_g (ϕ_g), podemos perceber uma clara linha de transição no espaço de parâmetros para as redes $L = 50, 100, 200$ e 300 com alcance de interação $\ell = 7$ (Figura 37 A, C, E, G). Observamos que $\phi_g = 0$ para valores de r_E baixos e a partir de um certo valor de r_E , aproximadamente $r_E \approx 0.10$, o parâmetro de ordem é $\phi_g \neq 0$. Fica claro pela Figura 37 que o comportamento de ϕ_g para todas as redes estudadas com $\ell = 7$ é praticamente idêntico.

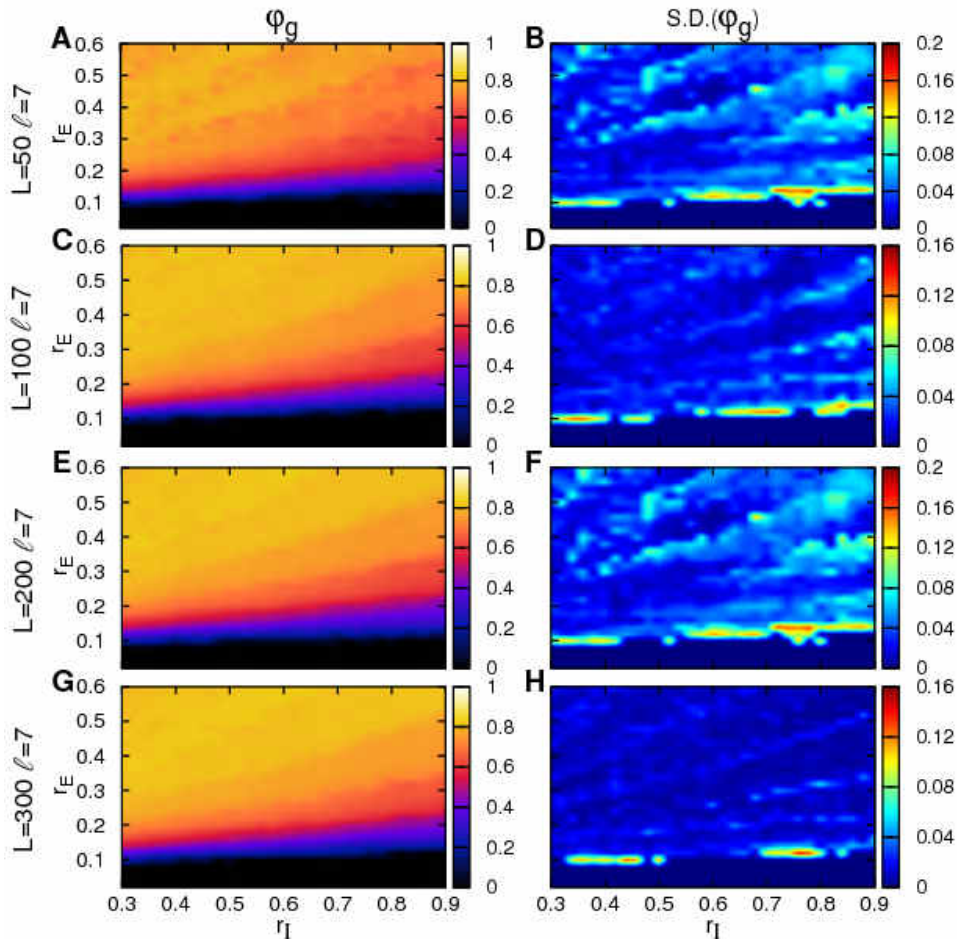


Figura 37 – Parâmetro de ordem para A_g de redes com $\ell = 7$, ϕ_g , em função dos parâmetros de conectividade locais r_E e r_l . A coluna da esquerda refere-se ao parâmetro de ordem (ϕ_g), ao passo que a coluna da direita apresenta o desvio-padrão do parâmetro de ordem.

Observamos ainda que, na linha de transição, a variabilidade do parâmetro de ordem é máxima (Figura 37 B, D, F, H), sendo $\approx 20\%$ para as redes $L = 50, 100$ e 200 (Figura 37 B, D, F) e $\approx 16\%$ para a rede $L = 300$ (Figura 37 H), todas as redes com $\ell = 7$.

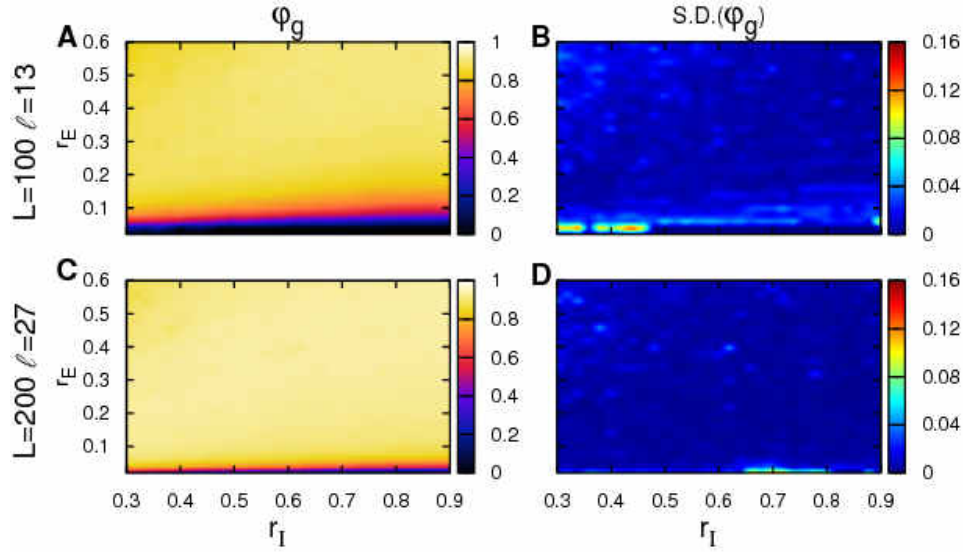


Figura 38 – Parâmetro de ordem para A_g de redes com alcance de interação modificado proporcionalmente ao tamanho da rede, ϕ_g , em função dos parâmetros de conectividade locais r_E e r_I . A) resultados para a rede $L = 100$ com $\ell = 13$. B) resultados para a rede $L = 200$ com $\ell = 27$. A coluna da direita apresenta os resultados da variabilidade do parâmetro de ordem. B) refere-se à rede $L = 100$ e D) à rede $L = 200$.

Ao avaliarmos as redes com alcance de interação proporcional ao tamanho da rede, $L = 100$ com $\ell = 13$ e $L = 200$ com $\ell = 27$, podemos observar que, para a rede $L = 100$, uma clara transição ocorre, esta sendo indicada pela mudança de valores no parâmetro de ordem ϕ_g (Figura 38 A). Já para a rede $L = 200$, há apenas uma pequena porção no espaço de parâmetros onde $\phi_g = 0$ (Figura 38 C). Do mesmo modo como observado para as redes com $\ell = 7$, as redes com alcance de interação modificadas apresentam uma maior variabilidade do parâmetro de ordem na região de transição (Figura 38 B, D).

A Figura 39 exemplifica melhor a variação do parâmetro de ordem ϕ_g . Mantendo a conectividade inibitória fixa, $r_I = 0.6$, e variando a conectividade excitatória r_E , podemos observar que o parâmetro de ordem é zero, $\phi_g = 0$, e ao chegar no ponto crítico do sistema este é não nulo ($\phi_g \neq 0$) e posteriormente tende à saturação. Nota-se ainda que o parâmetro de ordem deixa de ser nulo no mesmo ponto para as redes com $\ell = 7$, ao passo que para a rede $L = 100$ e para a rede $L = 200$, com ℓ modificado, o parâmetro de ordem é não nulo para um valor de r_E diferente do observado para as redes com $\ell = 7$ (Figura 39).

Avaliando o parâmetro de ordem a partir do espectro da atividade local (ϕ_ℓ) (Figura 40 A, C, E, e Figura 41 A, C), observamos que a região de transição é similar à observada para ϕ_g , sendo este fato observado tanto para as redes com $\ell = 7$ como para aquelas com alcance

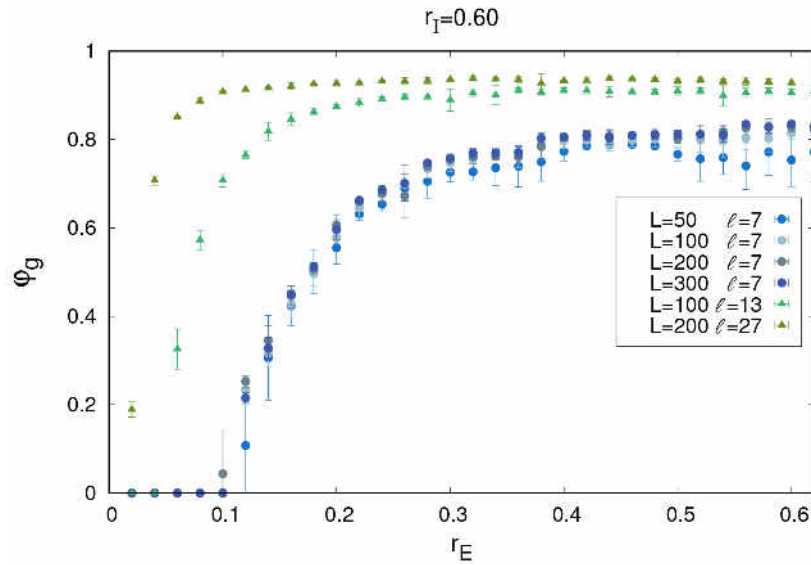


Figura 39 – Parâmetro de ordem ϕ_g em função da conectividade local excitatória r_E com conectividade inibitória fixa $r_I = 0.6$. Barras de erro representam o desvio-padrão.

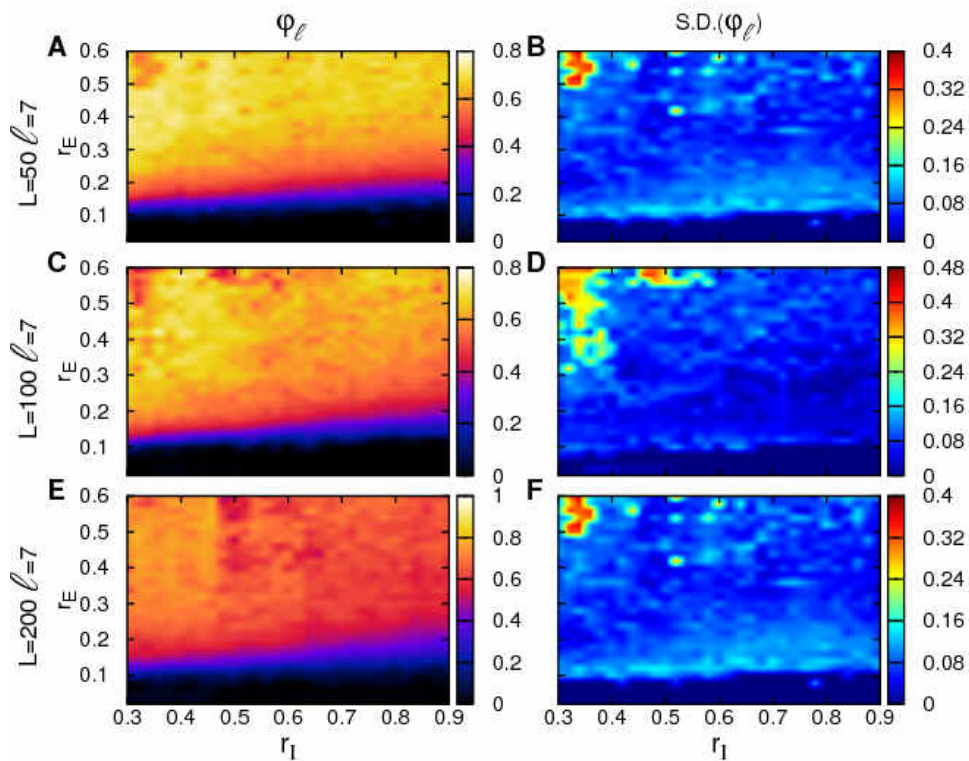


Figura 40 – Parâmetro de ordem para redes com $\ell = 7$, tomando atividade local da rede, ϕ_ℓ , em função dos parâmetros de conectividade locais r_E e r_I . A coluna da esquerda refere-se ao parâmetro de ordem (ϕ_g), e a coluna da direita apresenta a variabilidade do parâmetro de ordem.

de interação modificado (Figura 37 A, C, E, e Figura 38 A, C). Porém, podemos observar que a maior variabilidade no sistema é observada longe da região de transição o que difere

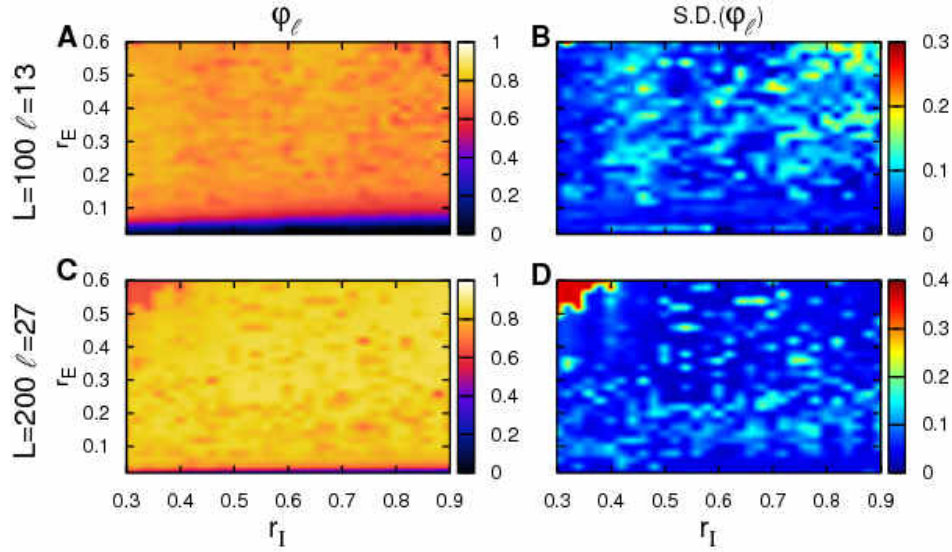


Figura 41 – Parâmetro de ordem para redes com alcance de interação modificadas, tomando atividade local da rede, ϕ_ℓ , em função dos parâmetros de conectividade locais r_E e r_I . A) resultados para a rede $L = 100$ com $\ell = 13$. B) resultados para a rede $L = 200$ com $\ell = 27$. A coluna da direita apresenta os resultados da variabilidade do parâmetro de ordem. B) refere-se à rede $L = 100$ e D) à rede $L = 200$.

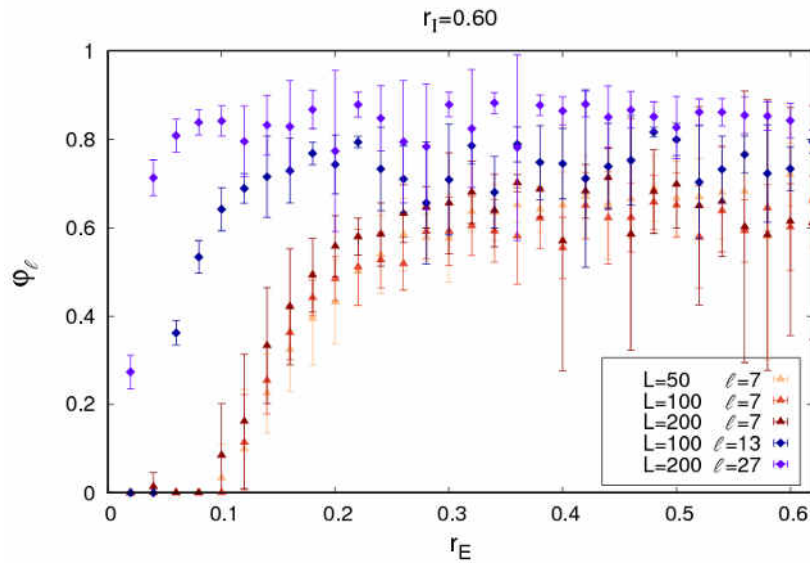


Figura 42 – Parâmetro de ordem, ϕ_ℓ , em função da conectividade local excitatória r_E com conectividade inibitória fixa $r_I = 0.6$. Barras de erro representam o desvio-padrão.

do observado para ϕ_g , onde a maior variabilidade do sistema era dada na região de transição (comparar Figura 40 B com Figura 37 B, por exemplo).

A Figura 42 nos mostra, para um valor fixo de $r_I = 0.6$, a variação do parâmetro de ordem ϕ_ℓ . Assim como observado para ϕ_g , a nível local observa-se que as redes com $\ell = 7$

assumem valor não nulo no mesmo ponto crítico. A rede $L = 100$, com ℓ modificado, por sua vez, apresenta um ponto crítico em uma região de conectividade local excitatória mais baixa, e a rede $L = 200$, com ℓ modificado, para $r_I = 0.6$ não apresenta uma região onde φ_ℓ é nulo.

3.4 Avalanches neuronais

Avalanches neuronais, como discutido no Capítulo 1, são padrões espaço temporais de atividade que ocorrem espontaneamente nas camadas superficiais do córtex de mamíferos, e estas apresentam distribuições de tamanhos e durações invariante por escala (BEGGS; PLENZ, 2003). Coincidentemente os expoentes observados por Beggs & Plenz para as distribuições de avalanches neuronais são os expoentes críticos para dimensão crítica superior ($d = 4$) dos modelos de DP (MUÑOZ et al., 1999).

Como visto na Seção 2.5, Poil *et al.* (POIL et al., 2012) definiram para o modelo CROs que uma avalanche neuronal inicia-se ao ultrapassar um valor limiar (θ), e que o tamanho desta avalanche (s_g) é a soma de toda a atividade durante o período em que a mesma mantém-se acima do valor limiar (ver Figura 12). O limiar definido por eles foi definido como sendo meia mediana da atividade global da rede (Equação 2.8). Propusemos neste estudo diferentes métodos para avaliarmos as distribuições destas avalanches (ver Capítulo 2). Exploramos uma nova definição de tamanho de avalanches (s_θ), e estudamos a dependência destas com a definição do valor limiar (θ). Além de analisarmos a dependência dessas avalanches com os diferentes tamanhos de redes e alcance de interação (ver Capítulo 2), analisamos também as distribuições de durações de avalanches, que não foi reportada anteriormente por Poil *et al.* (POIL et al., 2012).

Nesta seção discutiremos os resultados referentes às distribuições de tamanhos (Seção 3.4.1) e distribuições de durações (Seção 3.4.2) das avalanches neuronais para o modelo CROs através do índice κ (ver definição na Seção 2.2). Na Seção 3.4.3 analisaremos a relação entre os expoentes τ (para s_θ e s_g) e τ_r .

3.4.1 Avalanches neuronais: distribuições de tamanhos

Discutiremos nessa Seção os resultados referentes às distribuições de tamanhos de avalanches neuronais. Na Seção 3.4.1.1 discutiremos os resultados para as redes com alcance de interação sináptica fixa, i.e., $\ell = 7$. Já na Seção 3.4.1.2 apresentaremos os resultados referentes às redes com alcance de interação modificado proporcionalmente ao tamanho da rede.

3.4.1.1 Redes com alcance de interação $\ell = 7$

O modelo apresenta diferentes padrões de atividade, variando de acordo com a conectividade local excitatória e inibitória, r_E e r_I respectivamente (ver Seção 3.1). Ao analisarmos as distribuições de tamanhos ($P(s_g)$ e $P(s_\theta)$) para a rede original ($L = 50$ com $\ell = 7$), através da análise do índice κ_s , exploramos a dependência do sistema com a definição do limiar (θ). Lembramos que o valor de $\kappa \approx 1$ é previsto para um ponto crítico de uma transição de fase contínua, onde avalanches neuronais com distribuições de tamanhos do tipo $P(s) \sim s^{-\tau}$, com $\tau = 3/2$, são observadas, consistente com a classe de universalidade de percolação direcionada (DP) na dimensão crítica superior (SHEW et al., 2009; SHEW et al., 2011; YANG et al., 2012; MUÑOZ et al., 1999). Para $\kappa < 1$ e $\kappa > 1$, o sistema encontra-se em um estado subcrítico, onde o decaimento das distribuições de tamanhos é exponencial, e supercrítico, onde há uma escala característica, respectivamente.

Ao estudarmos o modelo CROs para a rede originalmente proposta ($L = 50$ com $\ell = 7$), uma forte dependência do índice κ_g com a definição do limiar ($\theta = \Gamma \times \tilde{m}$) (Figura 43) pode ser observada. Para um valor de $\Gamma = 0.5$ (Figura 43 A) é possível notar uma clara linha de transição, entre um estado subcrítico $\kappa_g < 1$ e um estado supercrítico $\kappa_g > 1$. À medida que modificamos os valores de Γ , i.e., alterando a definição do limiar, esta linha de transição se modifica. Notamos que para o caso onde $\Gamma = 0.75$, a linha de transição é deslocada para cima (Figura 43 C) e para $\Gamma = 1.00$ e $\Gamma = 1.25$ não é mais observada no espaço de parâmetros (Figura 43 E, G).

Ao analisarmos as distribuições de tamanhos s_θ (ver definição na Seção 2.2), para esta mesma rede ($L = 50$ com $\ell = 7$), o modelo parece ser mais robusto aos valores do limiar escolhidos (Figura 44, A, C, E, G), comparado com a distribuição de tamanho s_g (Figura 43, A, C, E, G). Para este caso é possível notar uma clara linha de transição no espaço de parâmetros para valores de $\Gamma = 0.5, 0.75$ e $\Gamma = 1.0$. Esta linha, por sua vez, assim como no caso das distribuições de tamanhos s_g , é deslocada para cima à medida que aumentamos Γ . Podemos entender este deslocamento da linha de transição pelo fato de que, ao aumentarmos o valor de Γ , estamos elevando o limiar de detecção destas avalanches, i.e., à medida que aumentarmos Γ se torna mais improvável a detecção de avalanches de tamanhos muito grandes, diminuindo assim a área supercrítica do sistema ($\kappa_g > 1$).

Observa-se ainda, tanto para as distribuições de s_g como de s_θ , que uma linha no espaço de parâmetros caracterizada por $\kappa_{g,\theta} \approx 0.95$ é persistente para os valores de $\Gamma = 0.75, 1.0$ e

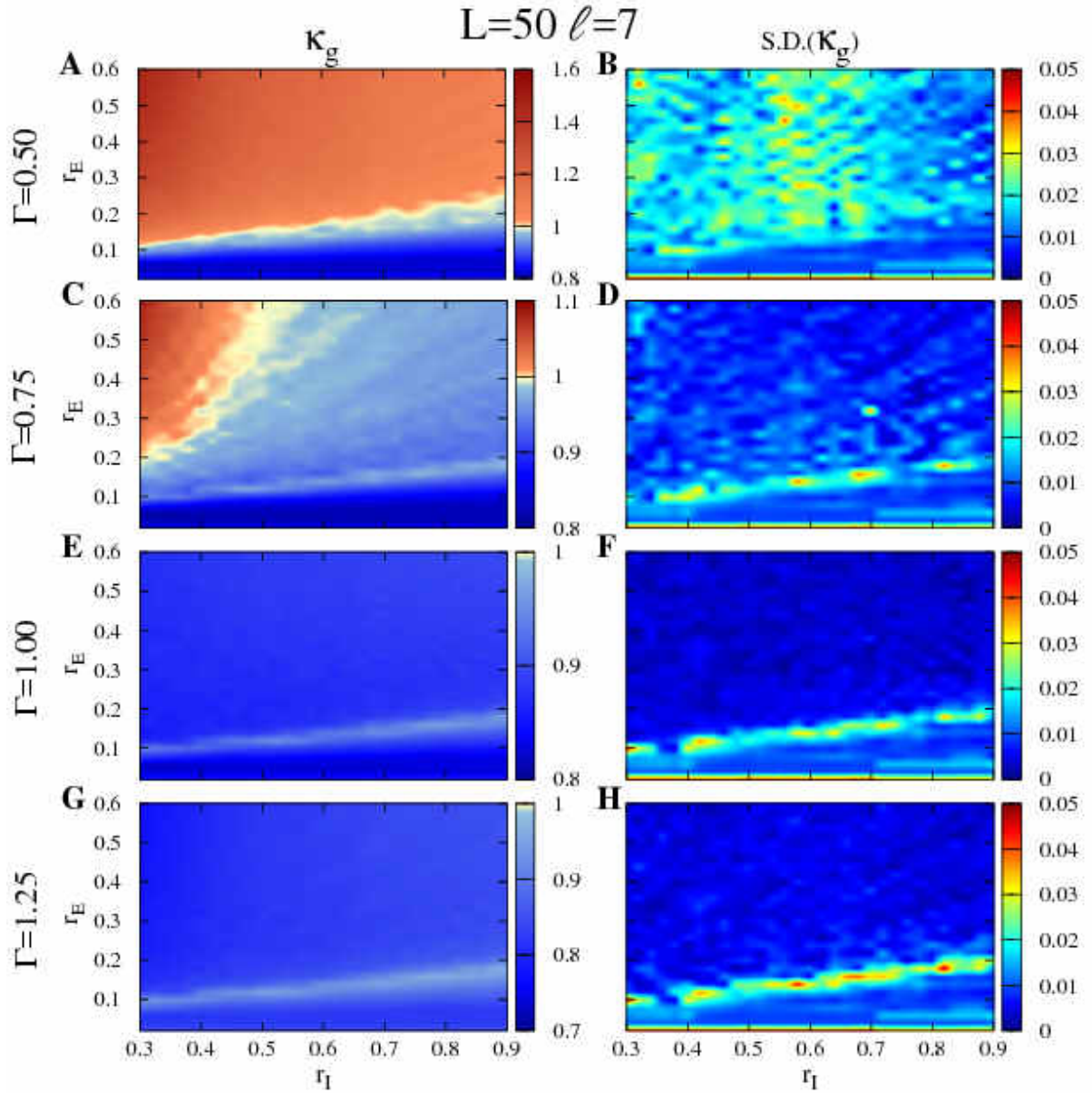


Figura 43 – κ_g (correspondente às distribuições de tamanhos s_g) para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

$\Gamma = 1.25$, e correspondem à variabilidade máxima do sistema (Figura 43 e 44, D, F, H). Para os casos onde $\Gamma = 0.5$, nas distribuições s_g (Figura 43 B) a variabilidade é bem esparsa pelo espaço de parâmetros, ao passo que, para as distribuições s_θ (Figura 44 B) embora a variabilidade também seja esparsa, esta apresenta seu máximo sob a linha de transição. Chama-se a atenção de que esta variabilidade é 5% para ambos os casos. Poil *et al.* (POIL et al., 2012) ao estudarem esta mesma rede, reportaram que a variabilidade é máxima na linha de transição entre os estados

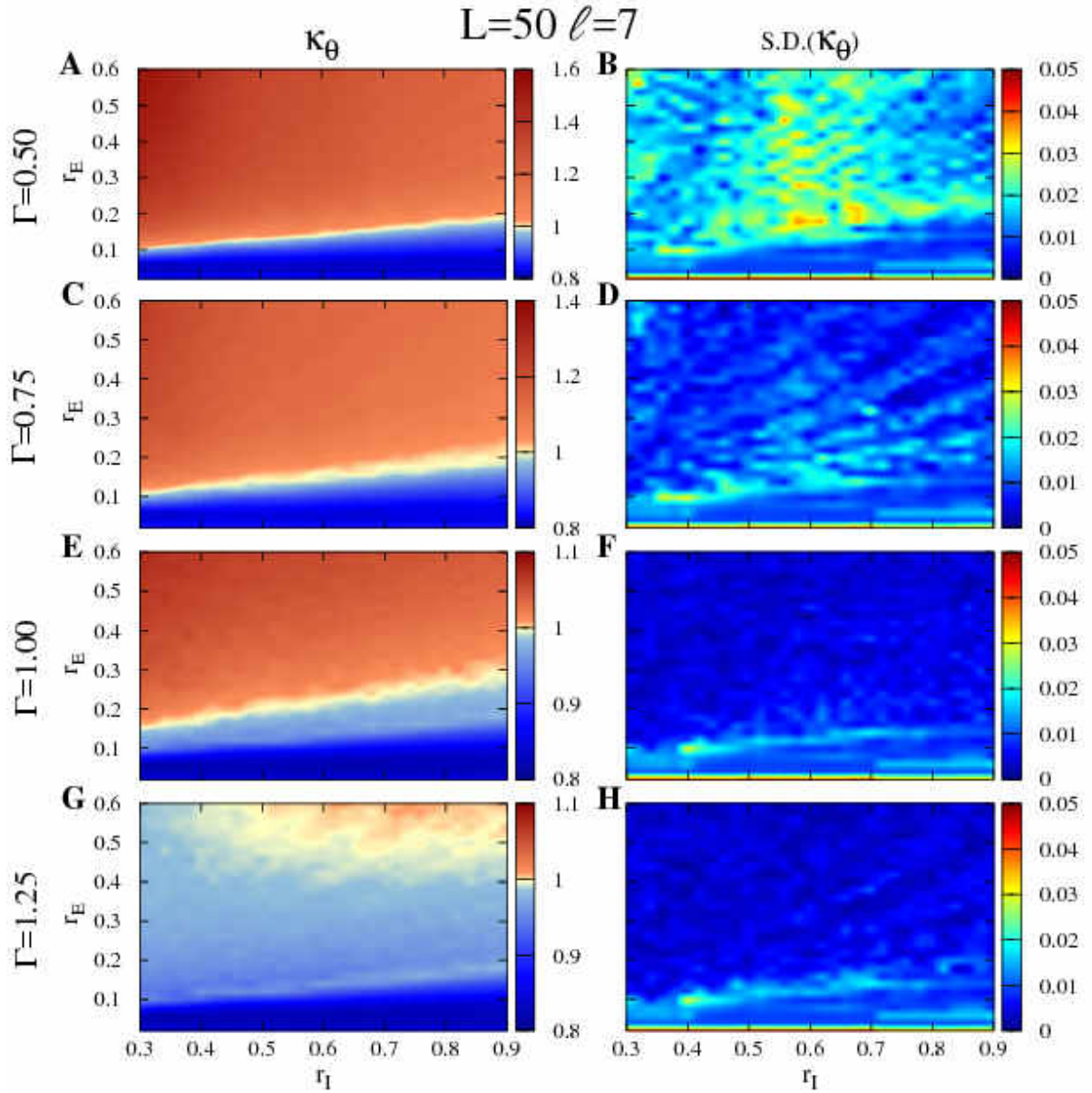


Figura 44 – κ_θ (correspondente às distribuições de tamanhos s_θ) para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

subcrítico e supercrítico (ver Figura 17 D).

A mesma análise da distribuição dos valores de κ_g e κ_θ foi feita para os diferentes tamanhos de rede, buscando avaliar como essas distribuições se alteram de acordo com o tamanho da rede e da definição de tamanho de avalanche. Para a rede $L = 100$ com $\ell = 7$ (Figura 45), utilizando $\Gamma = 0.5$ a linha de transição é bem definida (Figura 45 A) ao passo que ao aumentarmos o limiar, utilizando $\Gamma = 0.75$, esta linha é deslocada para cima (Figura 45 C) porém

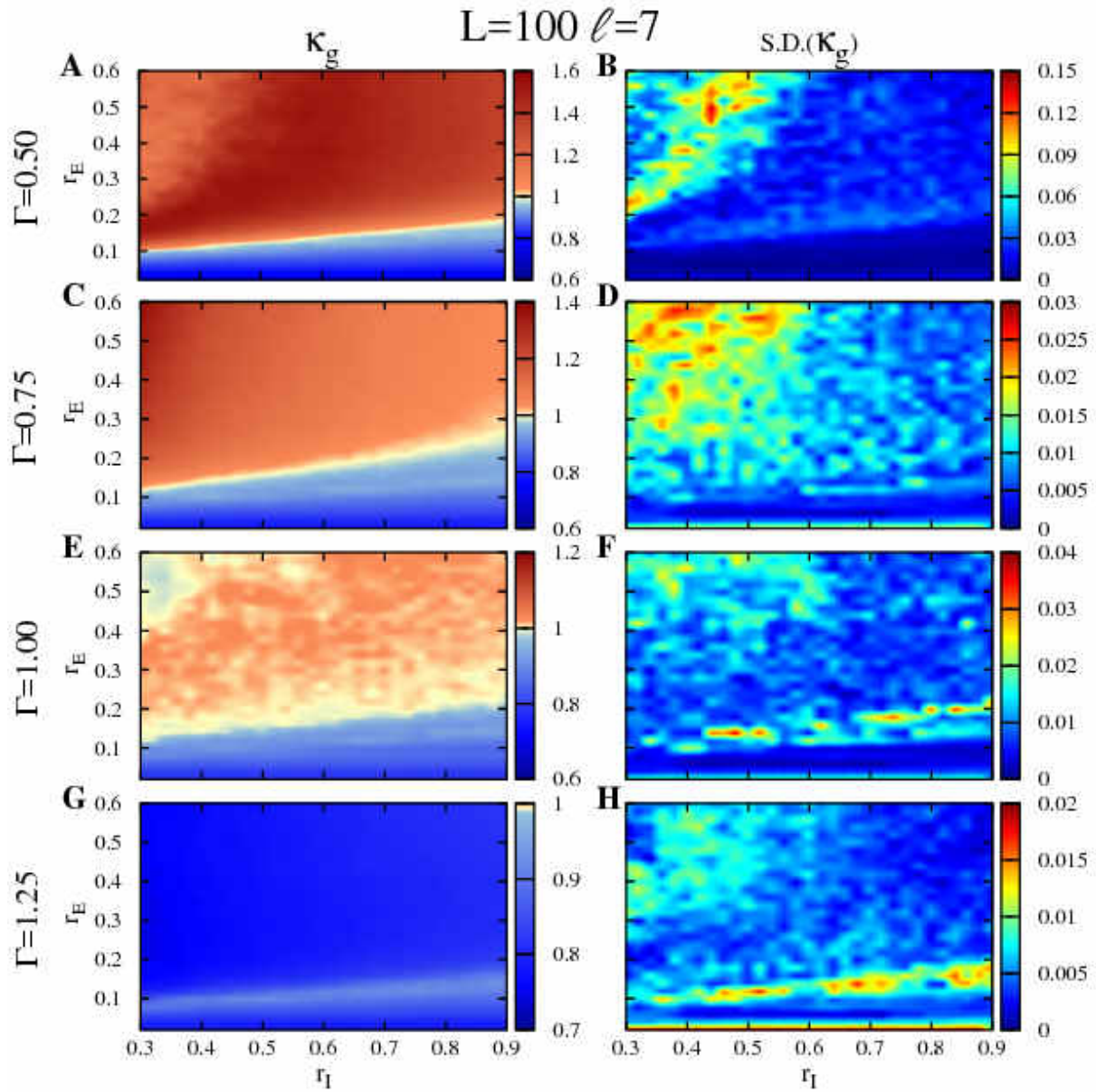


Figura 45 – κ_g para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

ainda fica clara a transição no espaço de parâmetros. Ao avaliarmos essas distribuições para $\Gamma = 1.0$, a linha de transição perde sua forma bem definida (Figura 45 E) e para $\Gamma = 1.25$, esta linha desaparece, sendo $\kappa_g < 1$ para todo o conjunto de parâmetros, o que caracteriza uma fase subcrítica do sistema (Figura 45 G).

Nota-se que a variabilidade é maior para uma conectividade excitatória alta e inibitória baixa nos casos das distribuições com $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 45 B, D). Já para as distribuições

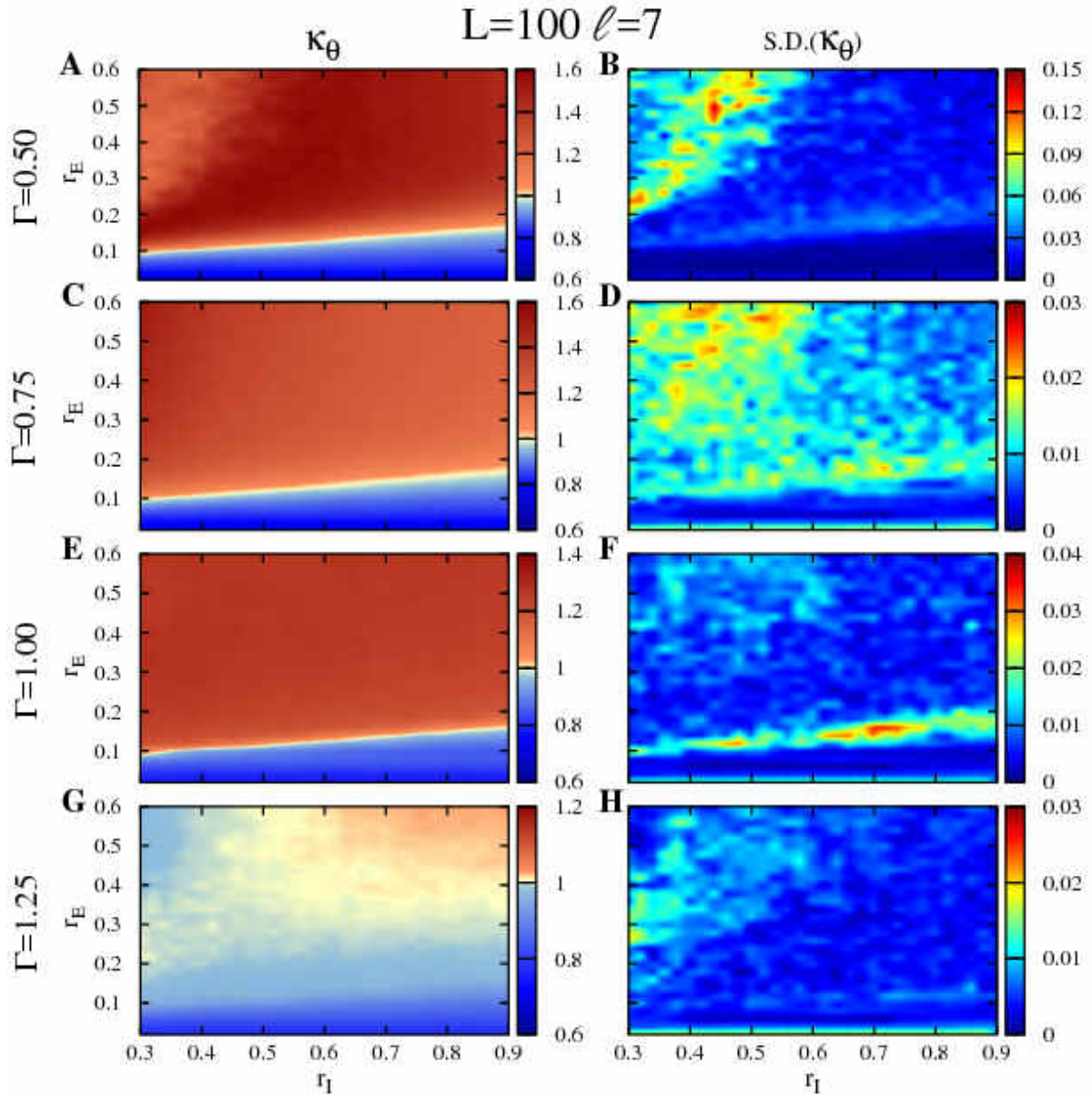


Figura 46 – κ_θ para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

com $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ (Figura 45 F, H), a variabilidade é maior para o conjunto de parâmetros que correspondem à transição observada para $\Gamma = 0.5$ (Figura 45 A).

Já as distribuições de tamanhos s_θ (Figura 46), para a mesma topologia da rede, $L = 100$ com $\ell = 7$, mostraram-se pouco sensíveis à escolha de Γ nos casos em que $\Gamma = 0.5, 0.75$ e $\Gamma = 1.0$ (Figura 46 A, C, E). A linha de transição permaneceu bem definida e praticamente invariável, sendo possível observar a clara transição entre as fases subcrítica ($\kappa_\theta < 1$), crítica

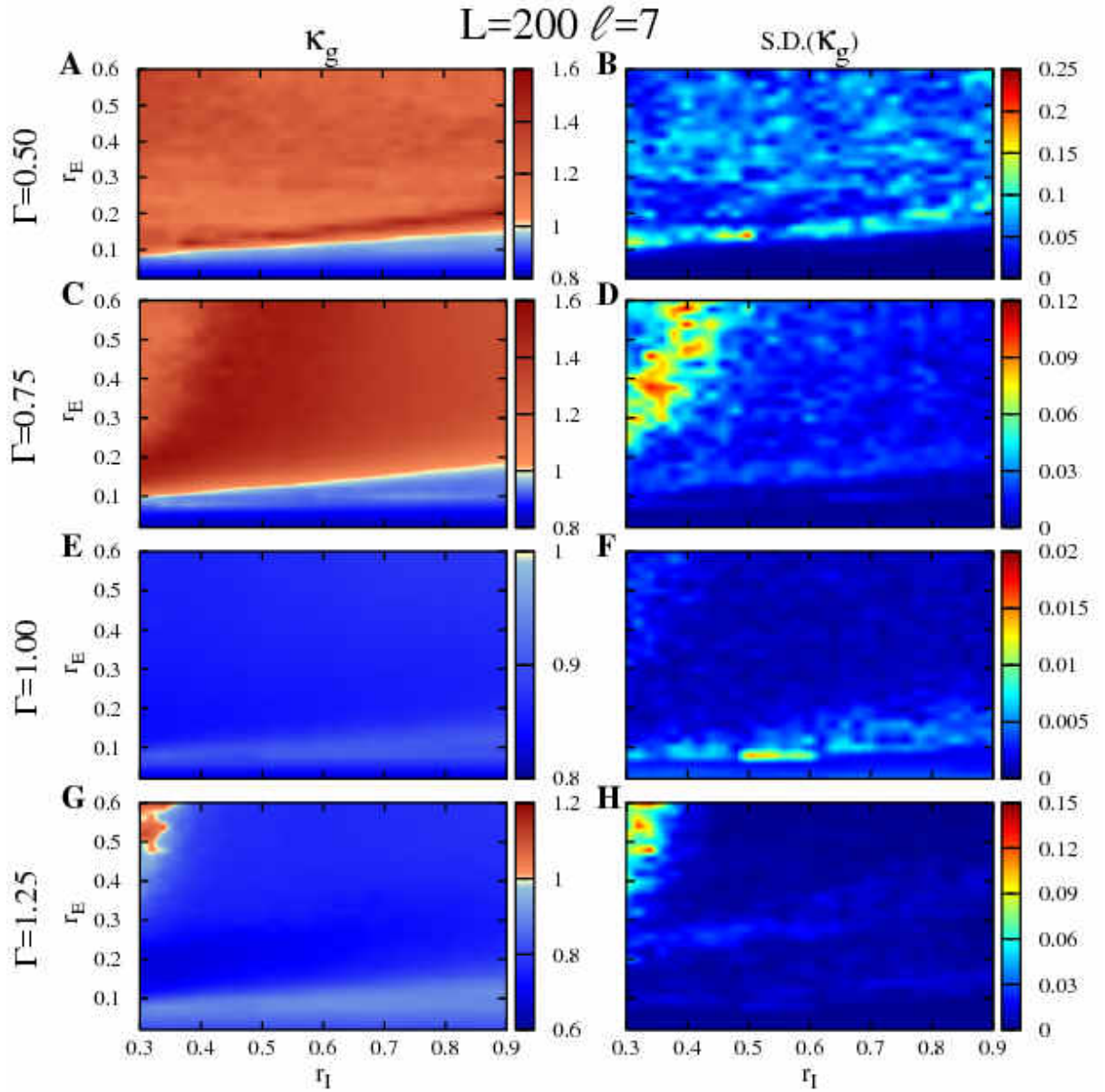


Figura 47 – κ_g para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

($\kappa_\theta \approx 1$) e supercrítica ($\kappa_\theta > 1$) do sistema. No caso onde $\Gamma = 1.25$ esta linha de transição já não é mais observada (Figura 46 G) e os valores de κ_θ são mais esparsos, não ficando clara a transição de fase. A variabilidade dos valores de κ_θ (Figura 46 B, D, F) é a mesma observada para a distribuições de tamanhos s_g desta mesma rede (Figura 45 B, D, F), exceto para $\Gamma = 1.25$, onde a maior variabilidade está distribuída esparsamente pelo sistema (Figura 46 H).

Ao analisarmos a distribuição de tamanhos s_g para a rede $L = 200$ com $\ell = 7$ (Figura

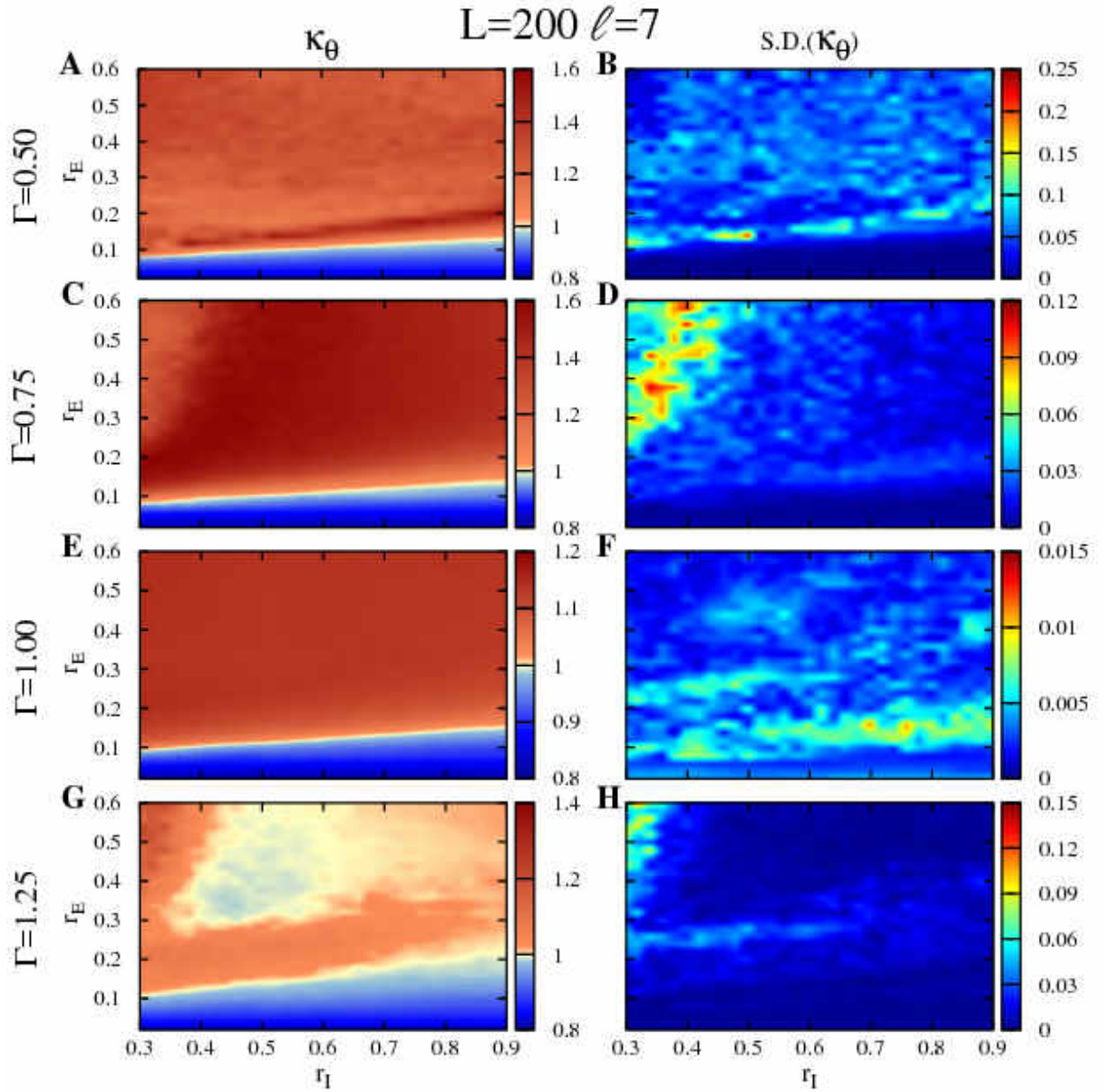


Figura 48 – κ_θ para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

47), observamos que para $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ a linha de transição é clara e bem definida, sendo sutilmente deslocada para cima no caso de $\Gamma = 0.75$ (Figura 47 C) quando comparado com $\Gamma = 0.5$ (Figura 47 A). Para $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ a linha de transição não é mais observada (Figura 47 E, G). Ainda para $\Gamma = 1.25$ é possível observar que para um pequeno conjunto de parâmetros, com conectividade local excitatória alta e inibitória baixa, uma nova transição surge e esta região apresenta máxima variabilidade no espaço de parâmetros (Figura 47 H). Já a variabilidade para $\Gamma = 0.5$ é máxima na região que caracteriza a transição de fase (Figura 47 B) ao passo que para

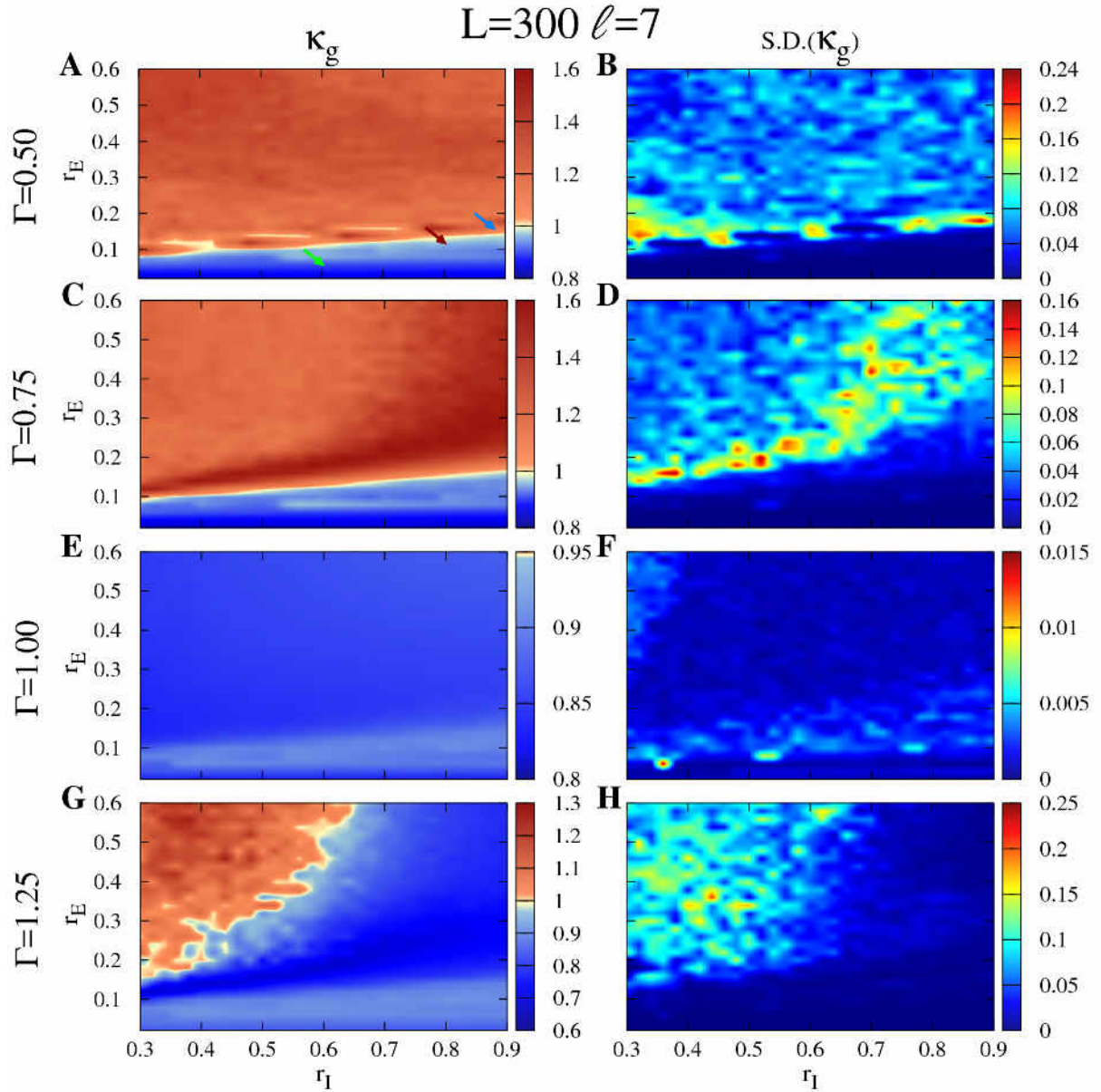


Figura 49 – κ_g para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 300$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G. As setas indicadas em A) correspondem às regiões subcrítica (seta verde, $r_E = 0.06$ e $r_I = 0.60$), crítica (seta vermelha, $r_E = 0.12$ e $r_I = 0.80$) e supercrítica (seta azul, $r_E = 0.16$ e $r_I = 0.88$) do sistema.

$\Gamma = 0.75$ a variabilidade é máxima em uma região distante da linha de transição (Figura 47 D). Para $\Gamma = 1.0$ a máxima variabilidade ocorre para uma região onde $\kappa_g \approx 0.9$ (Figura 47 F).

Para a mesma rede ($L = 200$ com $\ell = 7$), avaliando as distribuições de tamanhos s_θ (Figura 48), uma linha de transição para valores de $\Gamma = 0.5, 0.75$ e $\Gamma = 1.0$ (Figura 48 A, C, E)

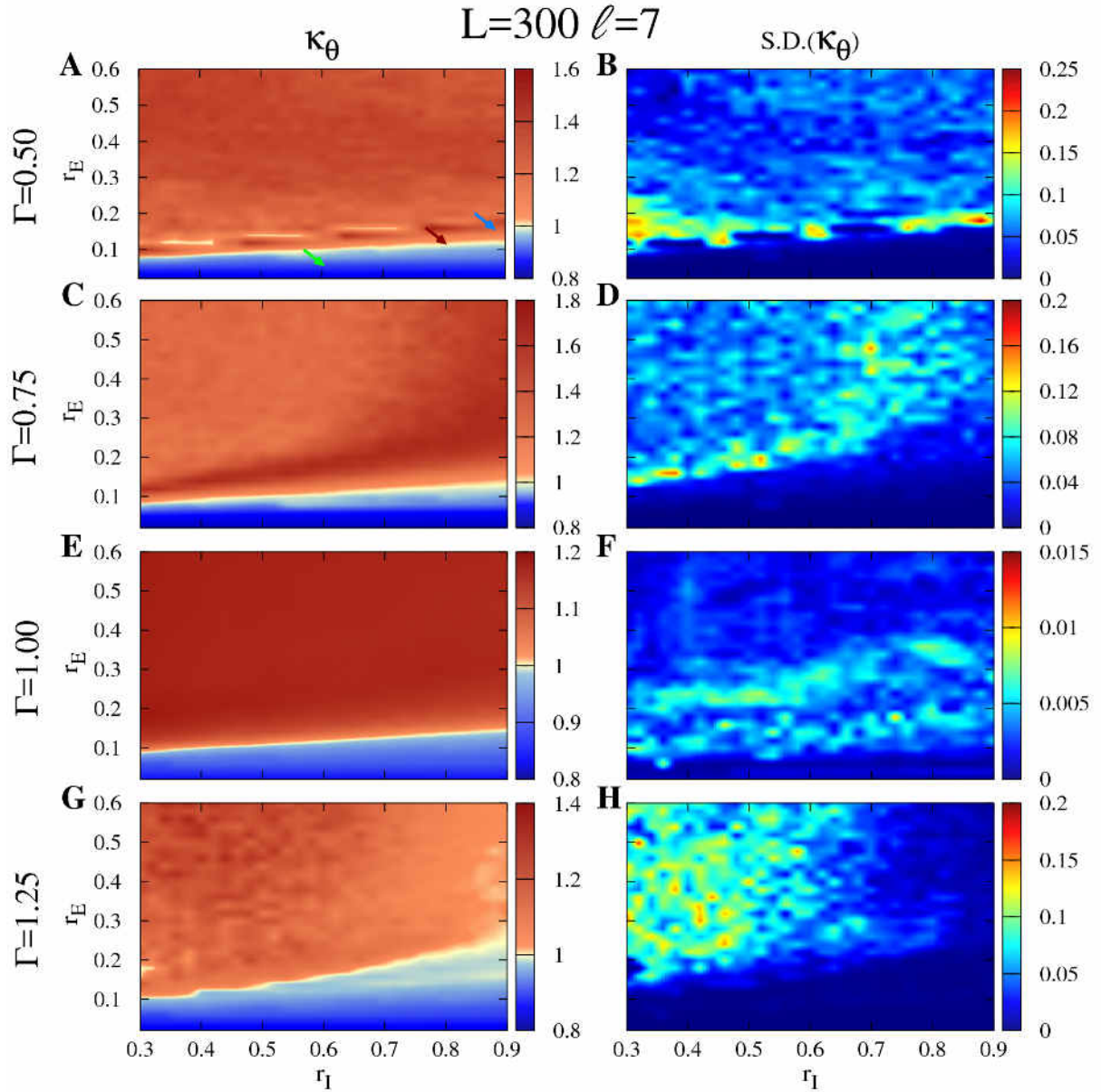


Figura 50 – κ_θ para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 300$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G. As setas indicadas em A) correspondem às regiões subcrítica (seta verde, $r_E = 0.06$ e $r_I = 0.60$), crítica (seta vermelha, $r_E = 0.12$ e $r_I = 0.80$) e supercrítica (seta azul, $r_E = 0.16$ e $r_I = 0.88$) do sistema.

manteve-se bem definida e pouco sensível à escolha de Γ . O mesmo ocorreu para distribuições de tamanhos s_θ para rede $L = 100$ com $\ell = 7$, como visto anteriormente (Figura 46 A, C, E). Já para $\Gamma = 1.25$, o sistema apresentou a mesma linha de transição, embora deslocada para cima. Porém na fase supercrítica do sistema uma *ilha* subcrítica aparece, $\kappa_\theta < 1$, esta sendo contornada por uma região com $\kappa_\theta \approx 1$ (Figura 48 G). A variabilidade do índice κ_θ para essa rede (Figura

48 B, D, F, H) segue a mesma tendência do que foi observado para as distribuições s_g desta mesma rede (Figura 47 B, D, F, H).

Por fim, a análise das distribuições de tamanhos s_g para rede $L = 300$ com $\ell = 7$ (Figura 49) mostra que, para $\Gamma = 0.50$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 49 A, C) a rede mantém uma linha de transição bem definida, sendo levemente deslocada para cima à medida que aumentamos Γ . Para $\Gamma = 1.0$ a linha de transição já não é mais observada (Figura 49 E), e para $\Gamma = 1.25$ a linha de transição é fortemente deslocada no espaço de parâmetros (Figura 49 G). A variabilidade do índice κ_g é máxima na linha crítica do sistema para o caso em que $\Gamma = 0.5$ (Figura 49 B). Para $\Gamma = 0.75$ a maior variabilidade é observada na região supercrítica $\kappa_g \approx 1.6$ (Figura 49 D). Em $\Gamma = 1.0$ a variabilidade é máxima para uma região que corresponde à $\kappa_g \approx 0.9$ (Figura 49 F), e em $\Gamma = 1.25$ a variabilidade é máxima na região de transição e distribuída pela fase supercrítica do sistema (Figura 49 H).

Já ao analisarmos s_θ para esta mesma rede (Figura 50), observamos que a linha de transição se mantém bem definida e persistente para os valores de $\Gamma = 0.5, 0.75$ e $\Gamma = 1.0$ (Figura 50 A, C, D) sendo levemente deslocada à medida que aumentamos Γ . Para o caso em que $\Gamma = 1.25$, notamos que a linha de transição é mais bem definida (Figura 50 G) quando comparada ao mesmo caso para distribuições s_g (Figura 49 G), ficando mais clara a transição entre uma fase subcrítica e uma supercrítica. A variabilidade dos índices reflete o mesmo observado para as distribuições s_g da mesma rede (Figura 49 B, D, H), exceto para o caso com $\Gamma = 1.0$ (Figura 50 F) em que a maior variabilidade é observada próxima da região de transição e sob uma determinada parte da região supercrítica.

3.4.1.2 Redes com alcance de interação ℓ modificado

Ao explorarmos a dependência das distribuições de tamanhos s_g para as redes $L = 100$ com alcance de interação local modificado proporcionalmente ao tamanho da rede, i.e., $\ell = 13$ (Figura 51), observamos que para $\Gamma = 0.5$ a linha de transição é bem definida (Figura 51 A) e, à medida que aumentamos o valor de Γ , essa linha desloca-se para cima, como no caso de $\Gamma = 0.75$ (Figura 51 C) e não é mais observada nos casos para $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ (Figura 51 E, G). A variabilidade do índice κ_g é pouco significativa para todos os valores de Γ , porém nos casos $\Gamma = 0.75, 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ (Figura 51 D, F, H), nota-se que a variabilidade é mais acentuada para o conjunto de parâmetros que correspondem a $\kappa_g \approx 0.95$.

Para esta mesma rede, ao analisarmos as distribuições de tamanhos s_θ (Figura 52),

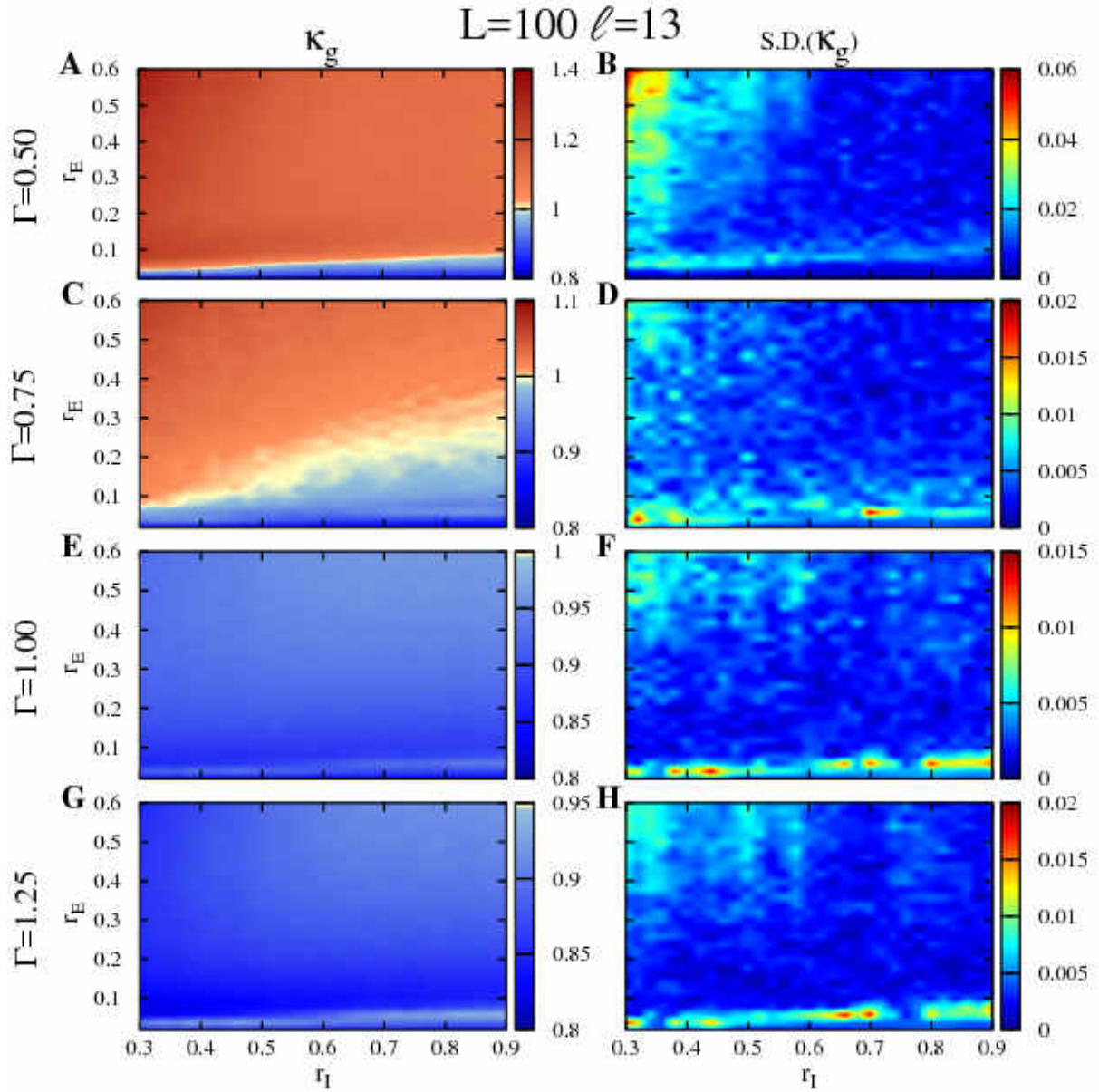


Figura 51 – κ_g para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 13$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

observamos que a linha de transição é persistente para todos os valores de Γ (Figura 52 A, C, E, G), sendo levemente deslocada para cima à medida que Γ aumenta. A variabilidade para essas distribuições é máxima na linha de transição, para os casos onde $\Gamma = 0.75$ e $\Gamma = 1.0$ (Figura 52 D, F). Já para $\Gamma = 0.5$, é possível notar que há uma variabilidade acentuada na linha de transição, porém a maior variabilidade do sistema encontra-se distante da mesma (Figura 52 B) ao passo que, para $\Gamma = 1.25$ a variabilidade máxima está distribuída esparsamente pelo sistema (Figura

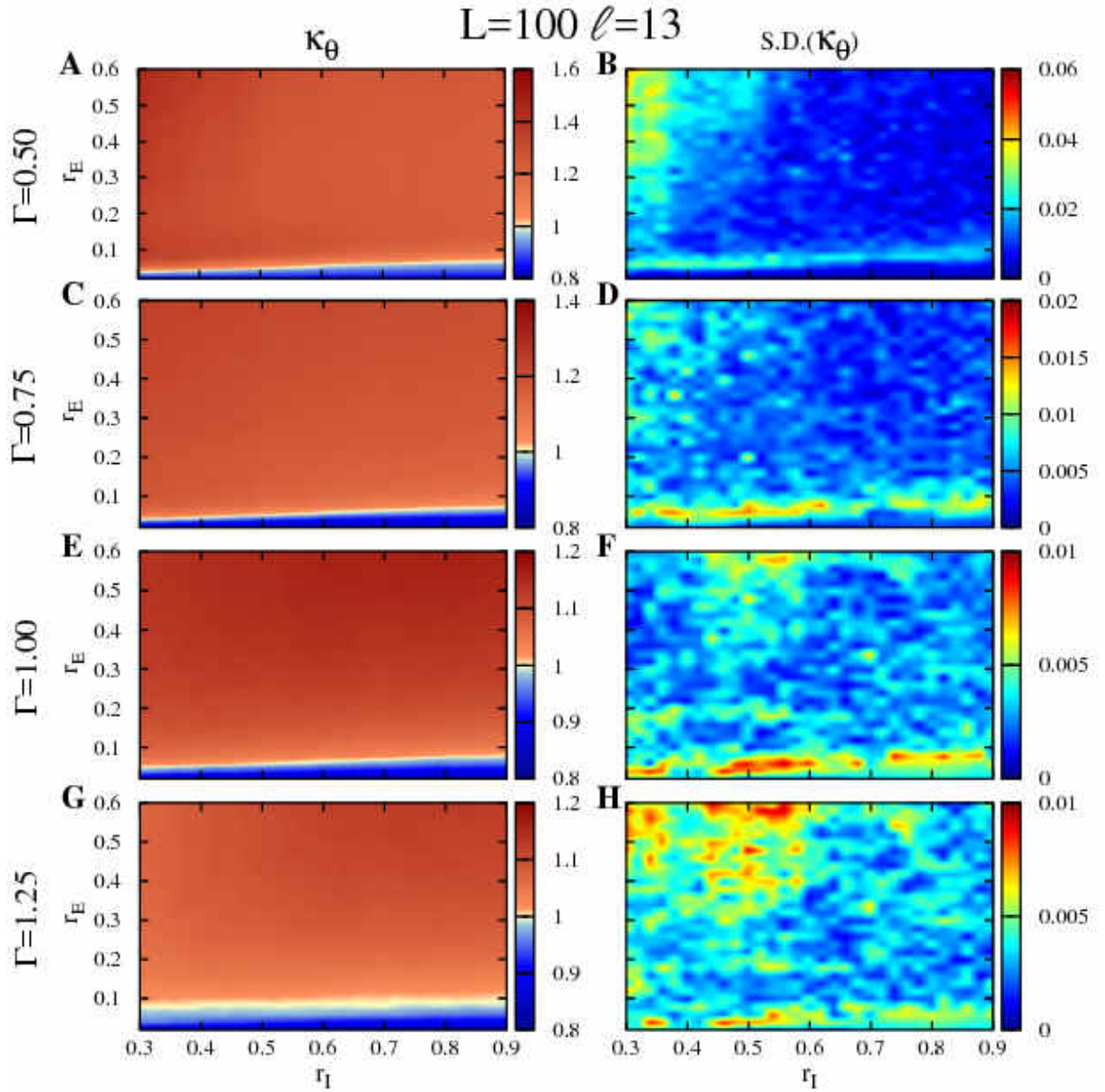


Figura 52 – κ_θ para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 13$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

52 H).

Nas redes $L = 200$ com $\ell = 27$, analisando as distribuições de tamanhos s_g (Figura 53), o único valor de Γ que apresenta uma linha transitória clara é $\Gamma = 0.75$ (Figura 53 C) para os outros casos esta linha de transição não fica evidente. No caso de $\Gamma = 0.5$, observamos que o sistema apresenta-se em uma fase supercrítica para quase todo espaço de parâmetros ($\kappa_g > 1$), sendo que para uma conectividade local excitatória baixa (r_E) há uma região que se aproxima de

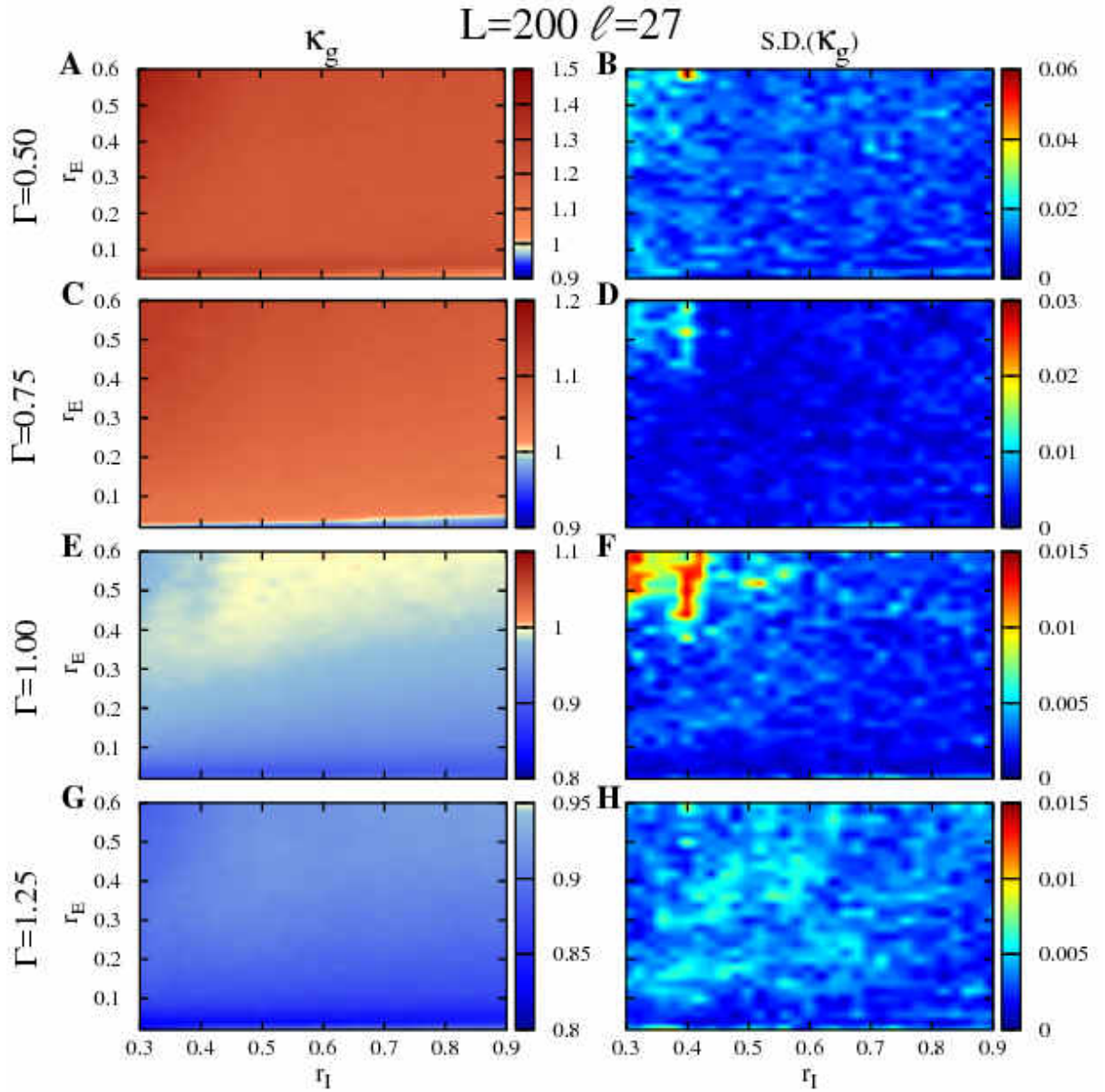


Figura 53 – κ_g para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 27$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_g de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_g . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

($\kappa_g \approx 1$) (Figura 53 A). Para $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ (Figura 53 E, G) não é possível notar nenhuma linha de transição, sendo que para $\Gamma = 1.0$ uma região distribuída esparsamente apresenta $\kappa_g \approx 1$ (Figura 53 E) ao passo que para $\Gamma = 1.25$ o sistema apresenta-se na sua totalidade numa fase subcrítica $\kappa < 1$ (Figura 53 G).

Já para as distribuições de tamanhos s_θ , para redes $L = 200$ com $\ell = 27$ (Figura 54) é possível notar que para todo o conjunto de parâmetros e para todos os valores de Γ o sistema

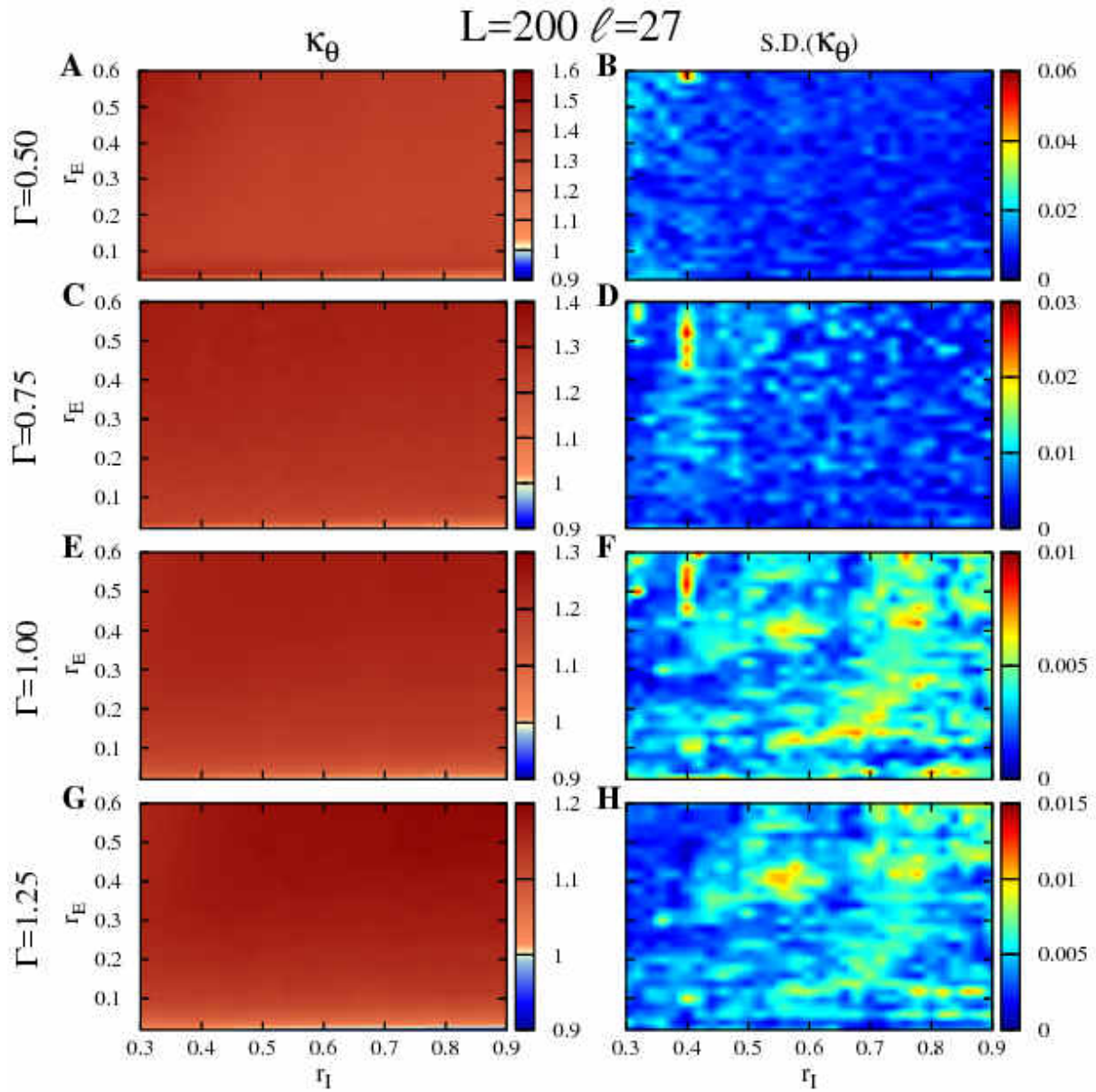


Figura 54 – κ_θ para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 27$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_θ de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_θ . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

apresenta-se em um estado supercrítico ($\kappa_\theta > 1$), porém à medida que aumenta-se Γ percebe-se que uma linha de transição, marcada por $\kappa_\theta \approx 1$, tende a surgir para valores baixos de r_E (Figura 54 A, C, E, G).

Ainda para as redes $L = 200$ com $\ell = 27$, a variabilidade para as distribuições de tamanhos s_θ e s_g são pouco significativas e esparsas no espaço de parâmetros. Para os casos com $\Gamma = 0.5, 0.75$ e $\Gamma = 1.0$ (Figura 53 B, D, F, Figura 54 B, D, F) há uma tendência da variabilidade ser

mais acentuada para valores de conectividade excitatória altos e para inibitória baixos no espaço de parâmetros. No caso de $\Gamma = 1.25$ (Figura 53 H, Figura 54 H), a variabilidade não apresenta nenhuma tendência sendo bem distribuída por todo o espaço de parâmetros e pouco significativa $< 1.5\%$.

Dada as análises das distribuições de tamanhos de avalanches, notamos que, para todas as redes estudadas, a definição de tamanho de avalanche como sendo s_θ mostrou-se mais robusta a escolha do limiar, em comparação a definição s_g (comparar Figura 49 E com Figura 50 E, por exemplo). Ainda mais, s_θ mostrou-se em melhor concordância com a linha de transição observada no espectro de frequências e também no parâmetro de ordem (comparar Figura 46 A, C e E com Figura 27 C e Figura 37 C, por exemplo).

O que fica claro nas distribuições de tamanhos de avalanches é que, ao aumentarmos o limiar de detecção, o sistema tende a apresentar apenas uma fase subcrítica, pois o aumento desse limiar implica que avalanches de tamanhos grandes não sejam mais detectadas. Percebe-se também que, ao modificarmos ℓ proporcionalmente ao tamanho da rede, as redes tendem a apresentar uma dinâmica supercrítica, caracterizada por $\kappa > 1$ (comparar Figura 48 A com Figura 54 A, por exemplo). Por fim notamos que, para alguns casos, a variabilidade do índice κ é máxima justamente na linha crítica do espaço de parâmetros (Figura 49 A e B, por exemplo).

3.4.2 Avalanches neuronais: distribuições de durações

Para avaliar as distribuições de durações de avalanches utilizamos o método do índice κ , proposto por Shew *et al.* (SHEW *et al.*, 2009), em uma versão modificada (κ_d) (ver Capítulo 2). Ou seja, para distribuições de durações de avalanches neuronais, buscamos avaliar para quais combinações de parâmetros r_E e r_I o sistema apresenta distribuições do tipo $P(d) \sim d^{-\tau}$, com $\tau \approx 2$, este sendo um expoente crítico observado em durações de avalanches da classe de universalidade de DP na dimensão crítica superior (MUÑOZ *et al.*, 1999). Avaliamos também, alterando o valor do limiar ($\theta = \Gamma \times \tilde{m}$) através da variação de Γ , a robustez dos resultados mediante esta modificação, buscando quantificar para quais valores de Γ a região de transição é bem definida e persistente para diferentes tamanhos de redes.

Ao analisarmos redes com alcance de interação $\ell = 7$, pode-se observar que para valores de $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$, a linha de transição, que corresponde a $\kappa_d \approx 1$, está presente de uma forma bem clara em todas as redes, $L = 50$ (Figura 55 A, C) $L = 100$ (Figura 56 A, C) $L = 200$

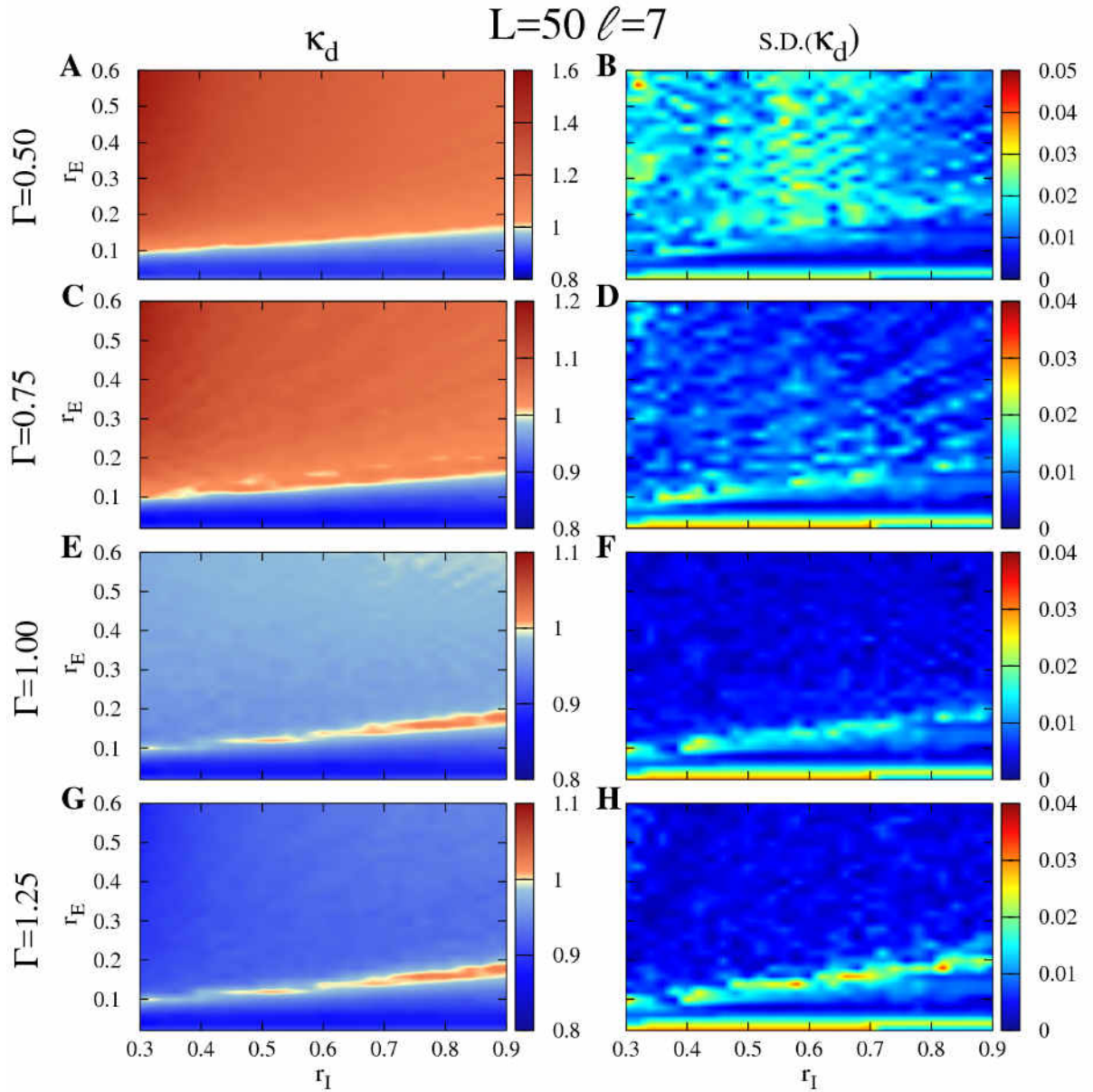


Figura 55 – κ_d (correspondente às distribuições de durações d) para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 50$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

(Figura 57 A, C) e $L = 300$ (Figura 58 A, C). À medida que a rede aumenta, um deslocamento da linha de transição (para o mesmo valor de Γ) para baixo e uma leve variação na sua forma podem ser observadas. Observa-se ainda que, nestes casos, os estados subcrítico e supercrítico ficam bem evidentes no sistema, estes caracterizados por $\kappa_d < 1$ e $\kappa_d > 1$ respectivamente.

Para $\Gamma = 1.0$ e 1.25 , as redes diferem entre si, não apresentando mais as mesmas características nas distribuições dos índices κ_d , e tampouco descrevem bem a linha de transição

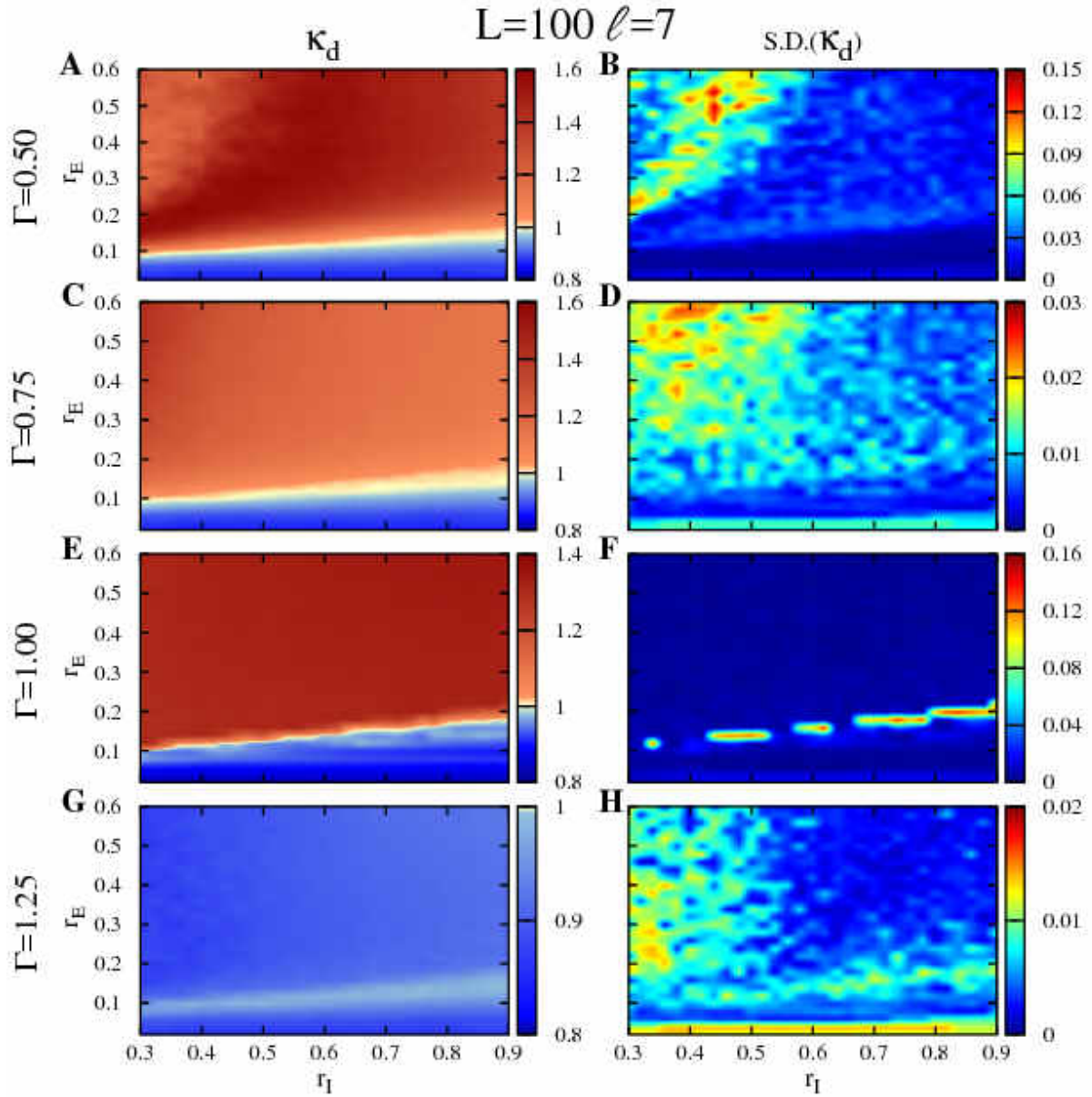


Figura 56 – κ_d para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

esperada, exceto para a rede $L = 100$ com $\Gamma = 1.0$ (Figura 56 E), que é a única que apresentou uma linha de transição bem definida com $\kappa_d \approx 1$, estando esta levemente deslocada para cima no espaço de parâmetros, quando comparada com $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 56 A, C).

Para todas as redes, em quase todo o espaço de parâmetros $\kappa_d < 1$ quando $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$ (Figura 55 E, G, Figura 56 G, Figura 57 E, G e Figura 58 E, G). Algumas características podem ser observadas independentemente em cada rede, à medida que aumentamos Γ . A rede

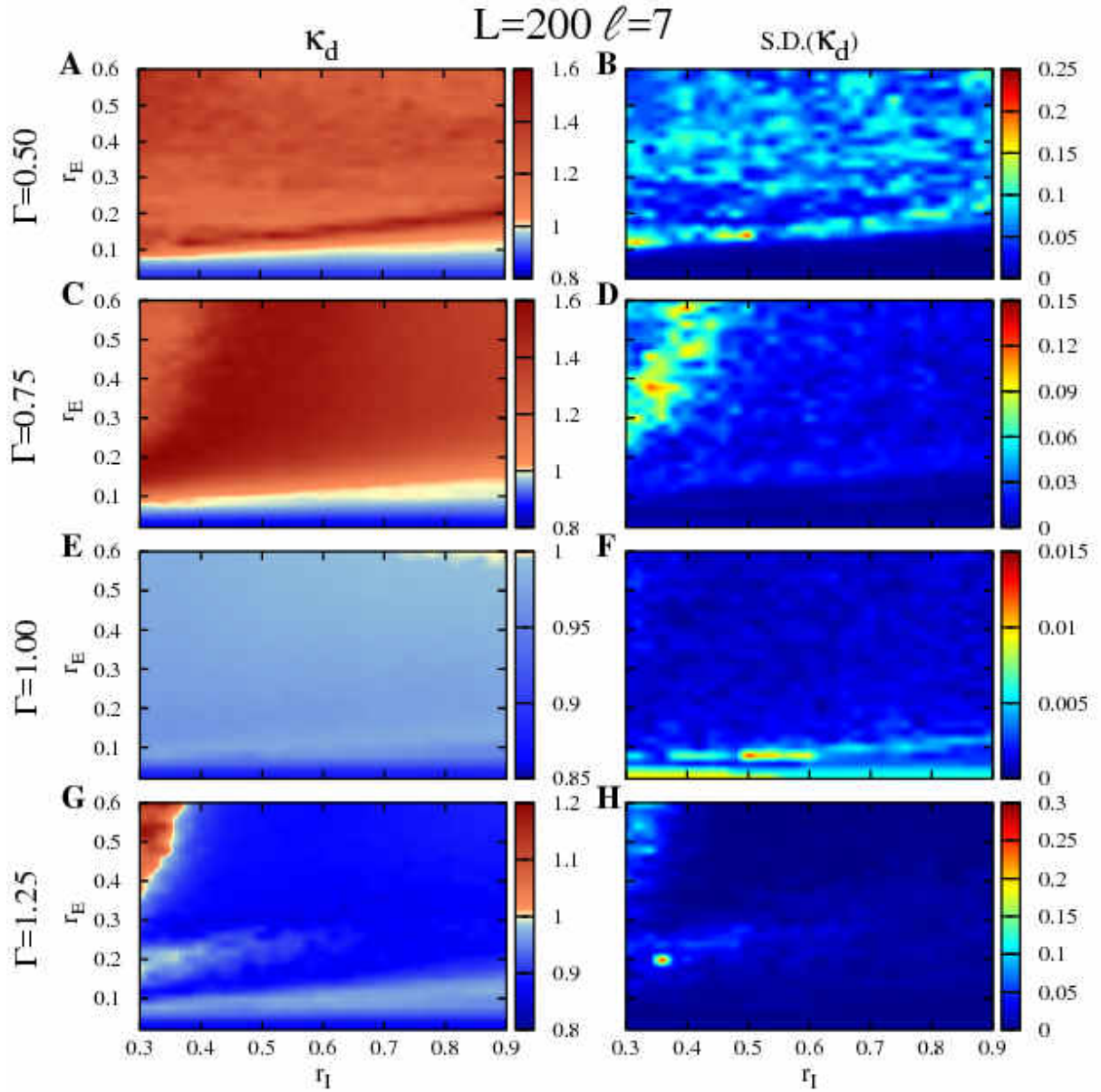


Figura 57 – κ_d para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

$L = 50$, por exemplo, apresenta *ilhas* de regiões supercríticas para $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.5$ em um conjunto restrito no espaço de parâmetros, pois em sua totalidade $\kappa_d < 1$ (Figura 55 E, G). A rede $L = 100$ com $\Gamma = 1.25$ (Figura 56 G), e $L = 200$ e $L = 300$ com $\Gamma = 1.0$ (Figura 57 E, 58 E), apresentam uma distribuição caracterizada por $\kappa_d < 1$ em sua totalidade. Ao passo que quando $\Gamma = 1.25$, na rede $L = 200$, uma região crítica seguida de uma supercrítica começa a aparecer (Figura 57 G), ficando mais evidente, para o mesmo valor de Γ quando a rede aumenta ($L = 300$, Figura 58 G).

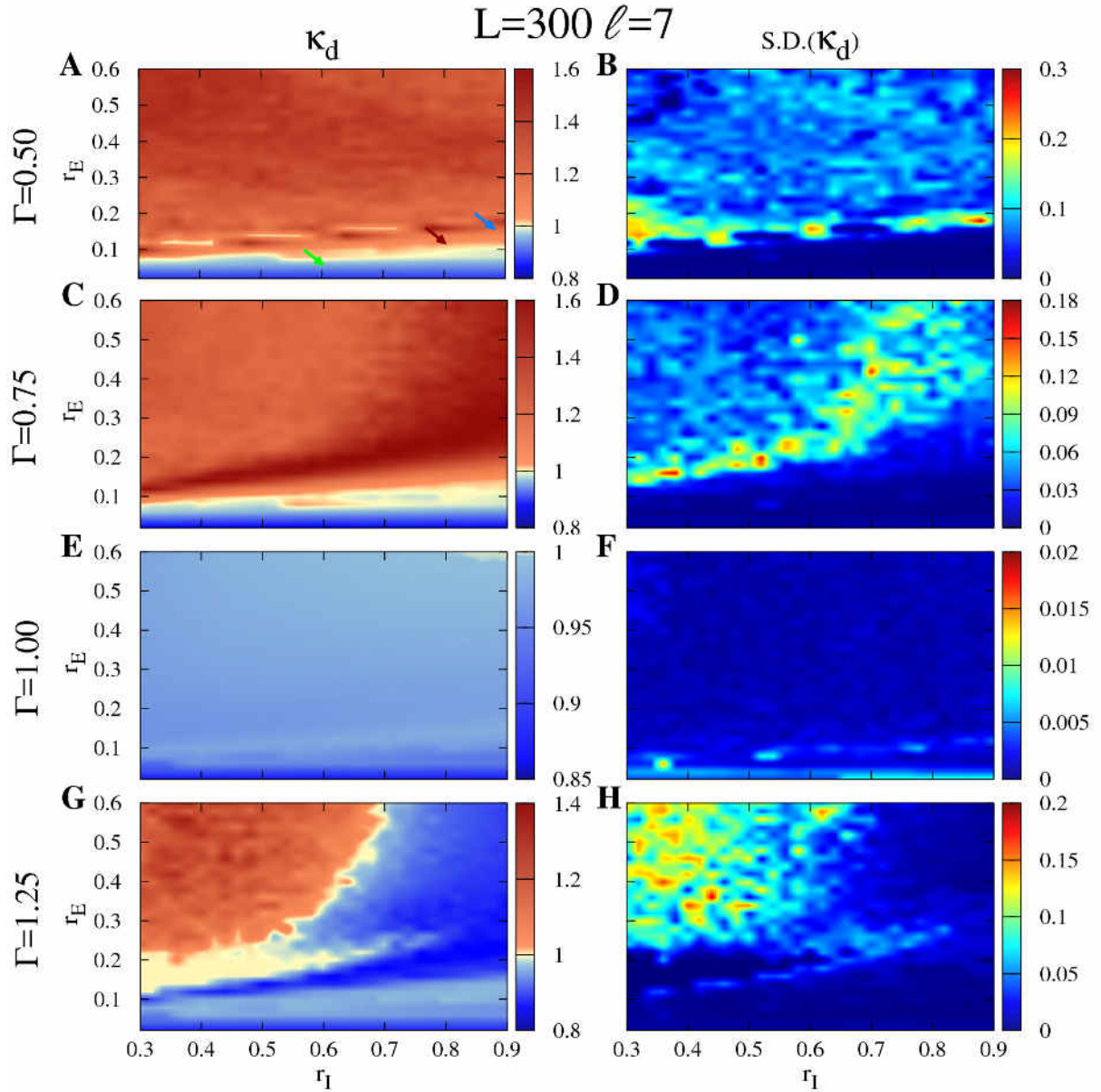


Figura 58 – κ_d para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 300$ com $\ell = 7$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G. As setas indicadas em A) correspondem às regiões subcrítica (seta verde, $r_E = 0.06$ e $r_I = 0.60$), crítica (seta vermelha, $r_E = 0.12$ e $r_I = 0.80$) e supercrítica (seta azul, $r_E = 0.16$ e $r_I = 0.88$) do sistema.

Aplicamos a mesma análise às redes com alcance de interação modificado proporcionalmente ao tamanho da rede, i.e., $L = 100$ com $\ell = 13$ (Figura 59) e $L = 200$ com $\ell = 27$ (Figura 60). Para $L = 100$ com $\ell = 13$, observou-se uma clara linha de transição para $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 59 A, C). Em $\Gamma = 1.0$ esta rede apresentou uma linha de transição deslocada para cima no espaço de parâmetros (Figura 59 E), porém ainda observa-se que $\kappa_d \approx 1$ na região

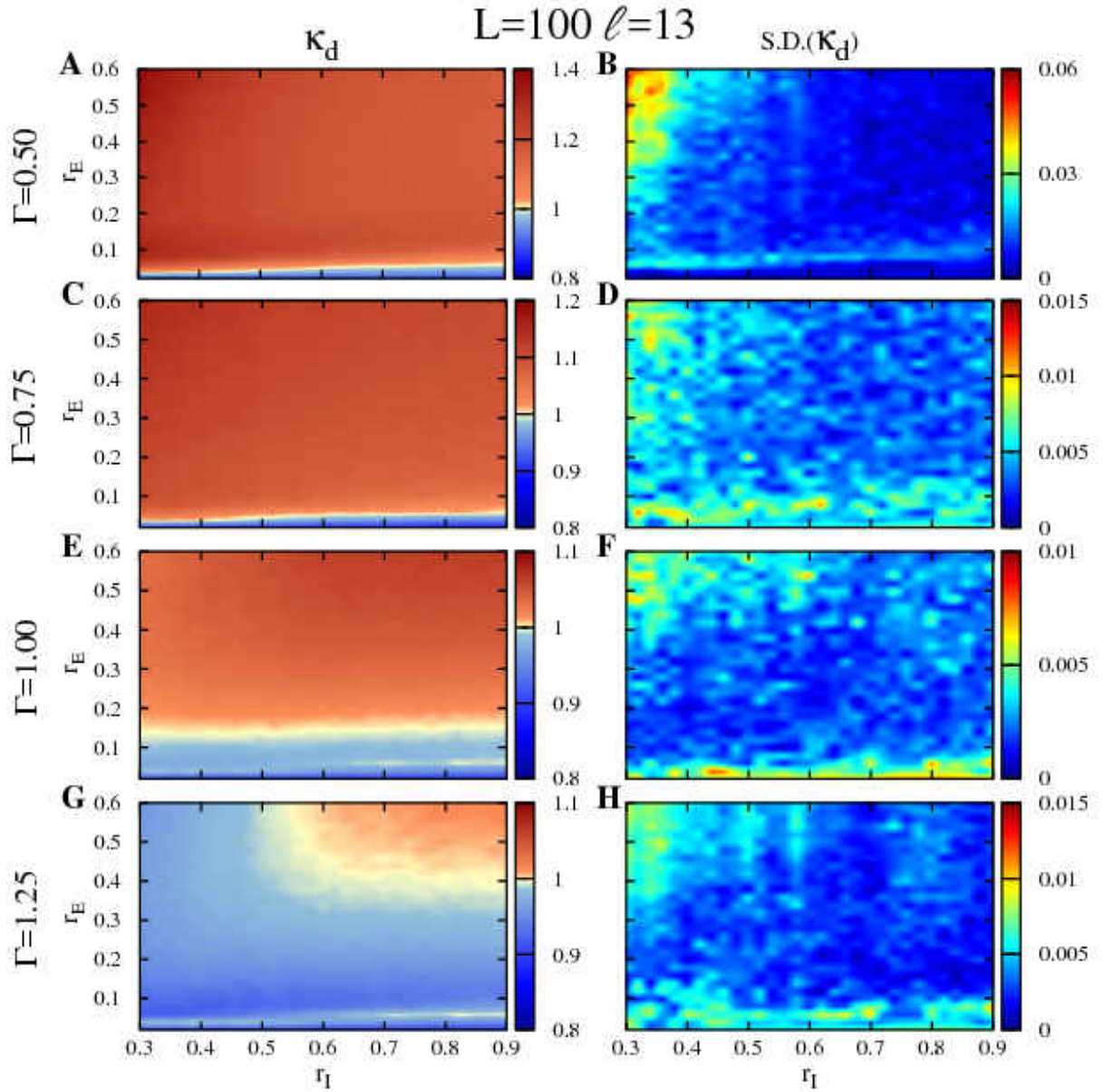


Figura 59 – κ_d para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 100$ com $\ell = 13$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

correspondente à linha de transição dos casos $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 59 A, C). O mesmo se repete para $\Gamma = 1.25$ (Figura 59 G), onde a linha de transição, que não possui uma forma bem definida, é deslocada fortemente para cima mas ainda observa-se $\kappa_d \approx 1$ na região de transição correspondente a $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 59 A, C).

A rede $L = 200$ com $\ell = 27$, por sua vez, apresenta uma distribuição, na sua totalidade, supercrítica para os casos com $\Gamma = 0.5$ e $\Gamma = 0.75$ (Figura 60, A, C). Ao aumentarmos o valor

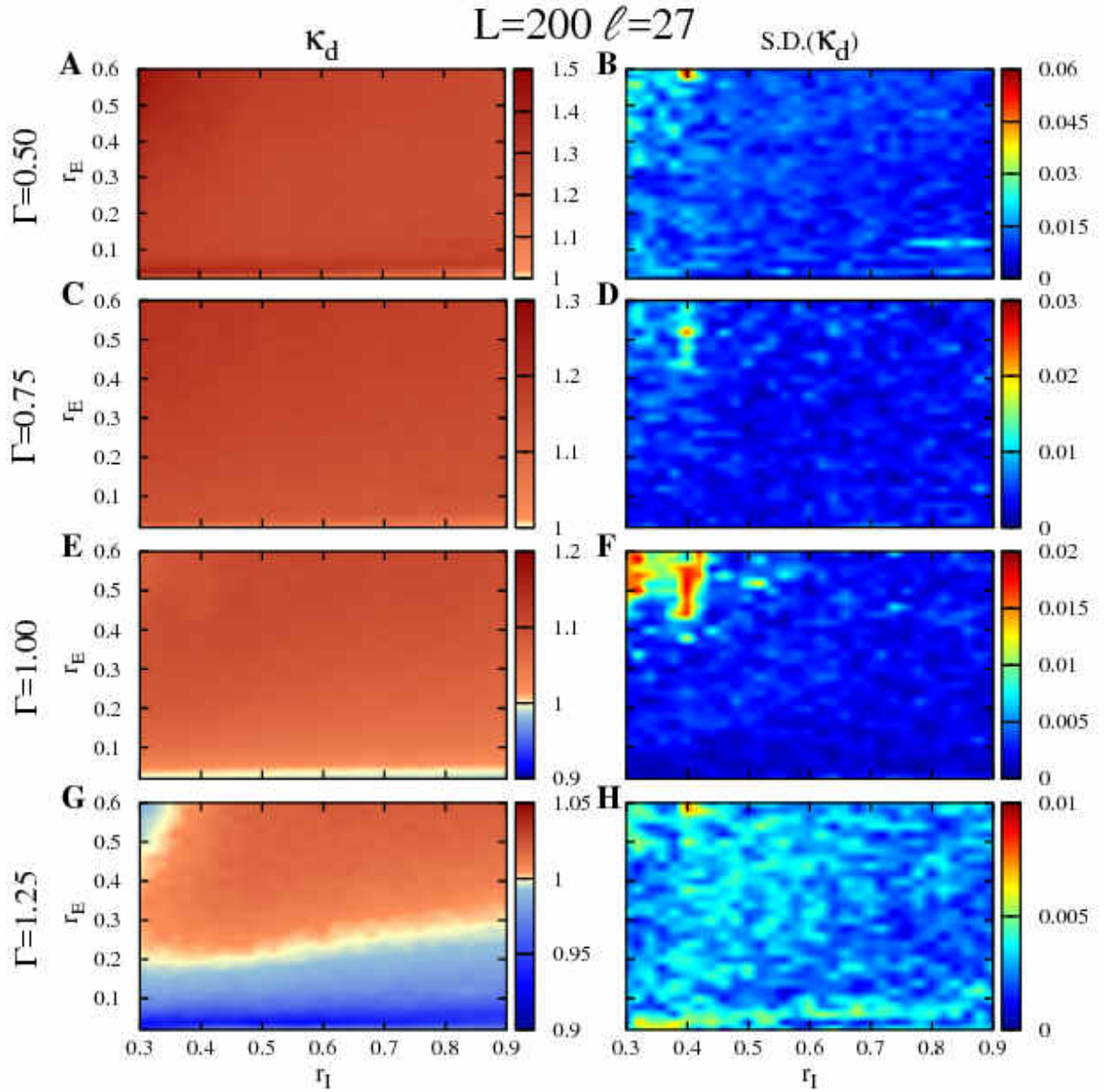


Figura 60 – κ_d para todo o espaço de parâmetros em uma rede $L = 200$ com $\ell = 27$. A coluna da esquerda apresenta os valores de κ_d de acordo com o valor de Γ . A variação de Γ é crescente, dada de cima para baixo. A coluna da direita apresenta o desvio padrão de κ_d . B, D, F e H correspondem, respectivamente, a A, C, E e G.

de Γ , aumentando assim o valor do limiar de detecção, é possível notar que a linha de transição começa a aparecer no espaço de parâmetros, para valores baixos de r_E quando $\Gamma = 1.0$ (Figura 60 E). Em $\Gamma = 1.25$ a linha de transição é clara, e as fases subcrítica ($\kappa_d < 1$) e supercrítica ($\kappa_d > 1$) ficam bem claras. Porém, uma nova transição, indicada pela mudança nos valores de κ_d , surge para valores baixos de r_I e altos de r_E (Figura 60 G).

O desvio-padrão referente ao índice κ_d varia muito de acordo com a rede e com o valor

de Γ utilizado, não sendo possível observar um padrão que persista para os diferentes tamanhos de redes e áreas de conectividade locais (ver Figuras 55, 56, 57, 58, 59, 60, B, D, F, H). Na rede $L = 100$ com $\ell = 7$, avaliando as distribuições com $\Gamma = 1.00$, por exemplo, a variabilidade é máxima ($\approx 15\%$) na região que corresponde à transição de fase (Figura 56 E, F). Já para a mesma rede, quando $\Gamma = 0.75$, a variabilidade é esparsa no espaço de parâmetros e não muito significativa ($< 3\%$, Figura 56 D).

3.4.3 Expoentes críticos em avalanches neuronais

Como vimos no Capítulo 1, modelos do tipo DP são caracterizados por uma fase absorvente e uma ativa. Uma vez que o sistema alcança a fase absorvente, a atividade da rede cessa, sendo necessário um estímulo externo para que haja atividade na rede novamente. Na transição de fase desses modelos, alguns expoentes críticos são observados (MUÑOZ et al., 1999). No modelo CROs, proposto por Poil et al (POIL et al., 2012), não há esta fase absorvente (como discutido no Capítulo 2), uma vez que o modelo é caracterizado por uma fase ativa e uma oscilatória. Dadas as diferenças entre o modelo CROs e modelos do tipo PD, buscamos avaliar nas Seções 3.4.1 e 3.4.2, através da análise do índice $\kappa_{g,\theta}$ e κ_d , respectivamente, se é possível conceber uma conexão entre o modelo CROs e a classe de universalidade DP.

Os resultados referentes ao índice κ , discutidos previamente, são indicadores de quão próximas as distribuições de avalanches neuronais, sejam elas de tamanhos ou de durações, estão próximas de uma distribuição do tipo lei de potência ideal, com expoente $\tau = 3/2$ e $\tau_t = 2$, para tamanhos e durações de avalanches, respectivamente. Percebemos que, ao introduzirmos uma nova definição de tamanhos de avalanches (s_θ), o modelo apresentou-se mais robusto à escolha do limiar. Notamos, também, que a linha de transição é deslocada para baixo quando utilizamos s_θ comparado com s_g (Figura 44 A comparada com Figura 43 A, por exemplo).

Consideremos a rede $L = 300$ com $\ell = 7$ e $\Gamma = 0.5$ como exemplo. Um dos pontos, no espaço de parâmetros, que corresponde a $\kappa_g \approx 1$, é dado por $r_E = 0.12$ e $r_I = 0.80$ (indicado pela seta vermelha na Figura 49 A). Para efeitos de comparação, marcamos o mesmo ponto no espaço de parâmetros para κ_θ (indicado pela seta vermelha na Figura 50 A). Para estes dois casos, ao analisarmos o expoente das distribuições de tamanho, obtivemos que para as distribuições s_g o expoente é dado por $\tau = 1.512 \pm 0.002$ (Figura 61 A) ao passo que, para a distribuição s_θ o expoente observado é $\tau = 1.539 \pm 0.002$ (Figura 61 B). Ambos os expoentes observados são próximos do expoente crítico, para distribuições de tamanhos de avalanches, da classe de

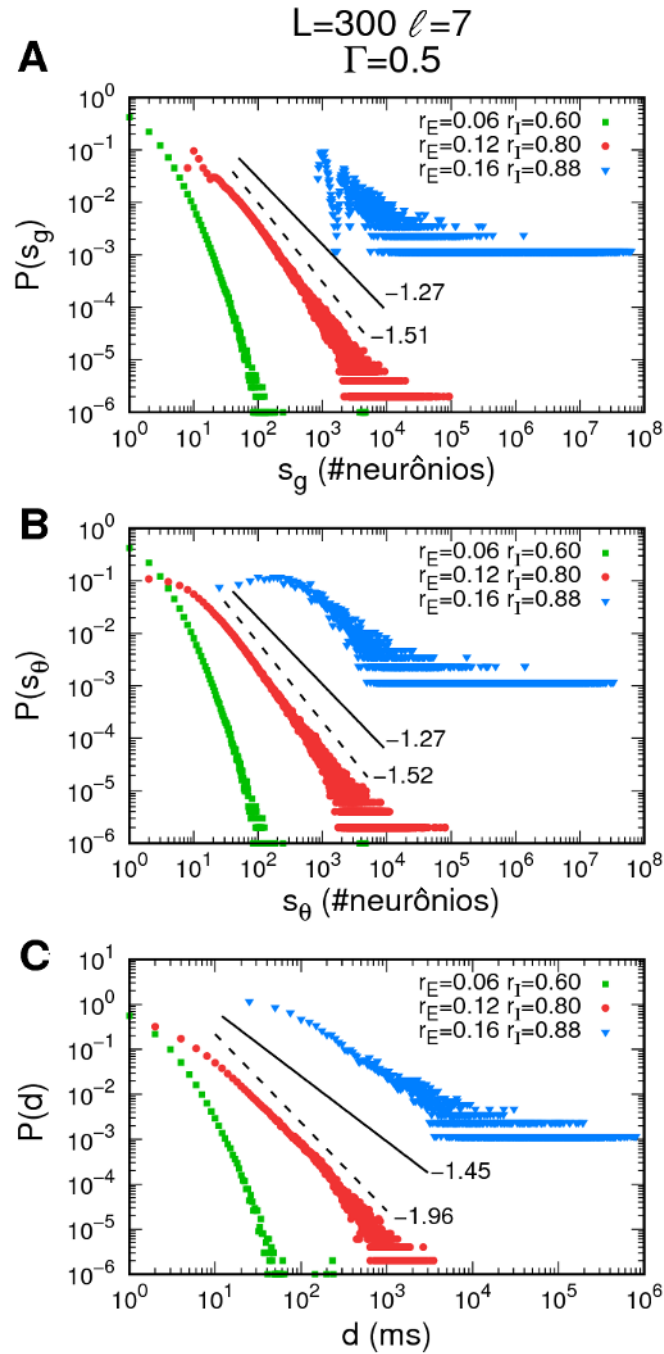


Figura 61 – Distribuições de avalanches neuronais do tipo lei de potência para uma rede $L = 300$ com $\ell = 7$ e $\Gamma = 0.5$. A) distribuições de tamanhos (s_g). B) distribuições de tamanhos (s_θ). C) distribuições de durações (s_g). Para todos os gráficos: caso subcrítico (quadrados verdes) com $r_E = 0.06$, $r_I = 0.60$; caso crítico (círculos vermelhos) com $r_E = 0.12$, $r_I = 0.80$; caso supercrítico (triângulos azuis) com $r_E = 0.16$, $r_I = 0.88$. As linhas pontilhadas indicam a inclinação da reta obtidas pelo método dos mínimos quadrados. As linhas sólidas são apenas para comparação, essas indicam a inclinação esperada para distribuições de tamanhos e durações de avalanches para sistemas bidimensionais ($d = 2$) (MUÑOZ et al., 1999).

universalidade DP na dimensão crítica superior, este reportado na literatura como sendo $\tau = 1.5$ (MUÑOZ et al., 1999).

Já para avaliar o expoente crítico das distribuições de durações de avalanches, avaliamos o mesmo ponto das distribuições de tamanhos, $r_E = 0.12$ e $r_I = 0.80$, que corresponde a $\kappa_d \approx 1.0$ no espaço de parâmetros (indicado pela seta vermelha na Figura 58 A). O expoente crítico observado para as distribuições de durações, nesse dado ponto do espaço de parâmetros, foi $\tau_t \approx 1.954 \pm 0.008$, próximo do expoente ideal reportado na literatura, este dado por $\tau_t \approx 2$ (MUÑOZ et al., 1999). Para todos os casos o expoente foi estimado via método dos mínimos quadrados.

Para ambas as distribuições, de tamanhos ($s_{g,\theta}$) e durações (d), uma fase subcrítica e uma supercrítica podem ser observadas, estas dadas pelo conjunto de parâmetros $r_E = 0.06$ com $r_I = 0.60$ (fase subcrítica indicada pela seta verde nas Figuras 49 A, 50 A, e 58 A) e $r_E = 0.16$ com $r_I = 0.88$ (fase supercrítica indicada pela seta azul nas Figuras 49 A, 50 A, e 58 A). A fase subcrítica é indicada por $\kappa < 1$ e suas distribuições são do tipo exponencial (Figura 61 A, B, C) ao passo que uma fase supercrítica está associada a $\kappa > 1$ (Figura 61 A, B, C).

Visto que os expoentes críticos para tamanhos e durações de avalanches deveriam ocorrer na mesma região que corresponde à transição de fases no sistema, e dado que utilizamos duas definições para tamanhos de avalanches s_g e s_θ , comparamos, na Figura 62, a relação entre estas distribuições (dadas por κ_g e κ_θ respectivamente) com as distribuições de tamanhos avaliadas por κ_d . Observamos que, para vários valores de Γ e para as diferentes redes, quando $\kappa_d \approx 1$ obtemos $\kappa_g < 1$ (Figura 62 A, por exemplo), ao passo que em alguns casos podemos observar que para $\kappa_d \approx 1$ obtemos $\kappa_\theta \approx 1$ (Figura 62 F, por exemplo). Mais uma vez, nota-se que a definição de tamanhos de avalanches como sendo s_θ possui vantagens sobre a definição de tamanhos como sendo s_g , pois na mesma linha de transição do sistema conseguimos observar expoentes críticos, ou próximos a eles, para durações de avalanches e tamanhos de avalanches. Podemos notar também que, a medida que a rede aumenta, quando $\kappa_d \approx 1$ observa-se $\kappa_\theta \approx 1$ (comparar A, B, C e D na Figura 62, por exemplo). Por fim, ainda observa-se que, para $\Gamma = 0.75$, aproximadamente, para todos os tamanhos de rede, quando $\kappa_d \approx 1$ obtemos $\kappa_\theta \approx 1$.

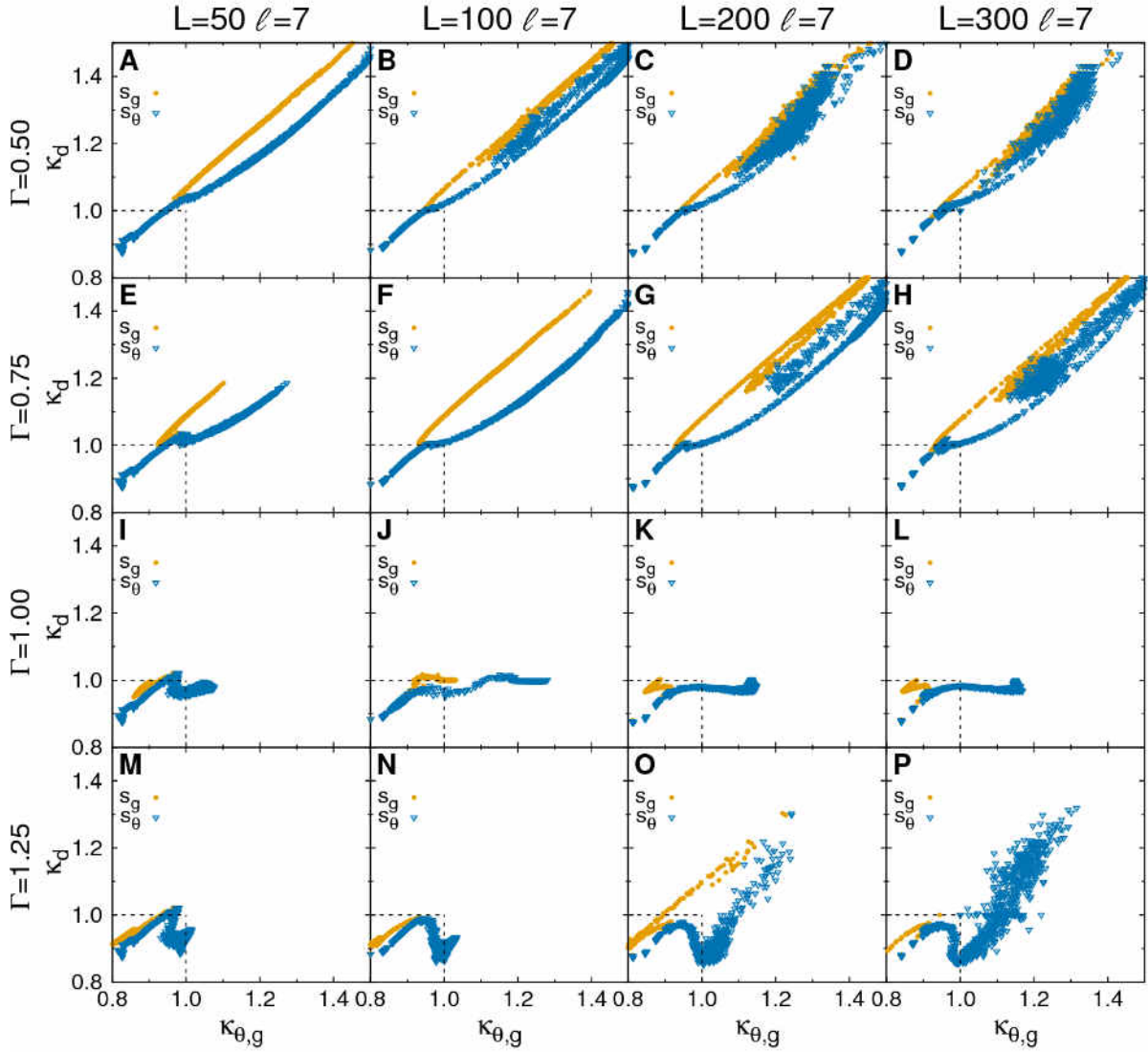


Figura 62 – Relação entre os índices κ_d e $\kappa_{g,\theta}$ para redes com $\ell = 7$. A rede cresce da esquerda para direita. Os valores de Γ crescem de cima para baixo.

3.5 Avalanches neuronais e correlações temporais de longo alcance

Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012) sugerem que a dinâmica crítica das avalanches e oscilações neuronais emergem juntas no modelo CROs quando há um balanço entre conectividade excitatória e inibitória. Através da análise das oscilações neuronais podemos perceber que a linha de transição que marca o início dessas oscilações no sistema é caracterizada por correlações temporais de longo alcance e presença de ruído $1/f$ (indicadas por $\alpha_g \approx 1$), o que é uma característica de dinâmica crítica (BAK; TANG; WIESENFELD, 1988; BAK; TANG; WIESENFELD, 1987).

Já no que diz respeito às distribuições de tamanhos e durações de avalanches neuronais,

percebemos que, através da análise do índice κ , uma linha de transição que marca a dinâmica crítica das avalanches neuronais é observada no espaço de parâmetros. Também notamos que esta linha de transição é dependente do limiar escolhido (este definido através de Γ). Ressaltamos novamente que a obtenção do expoente α do DFA independe da definição de um limiar, pois a análise é feita sobre a série temporal total. Dito isso, seria razoável que, para a conexão entre a dinâmica crítica dessas avalanches e a emergência das oscilações neuronais, o expoente α_g DFA e os índices $\kappa_{g,\theta}$ e κ_d estejam relacionados, lembrando que $\kappa \approx 1$ indica uma dinâmica crítica no sistema.

Para as distribuições de tamanhos de avalanches ($\kappa_{g,\theta}$) e sua relação com α_g , observamos a Figura 63. Para a rede $L = 50$ com $\ell = 7$, à medida que aumentamos Γ , deslocamos o valor para o qual α_g e $\kappa_{g,\theta}$ apresentam valores próximos de 1 (Figura 63 A, E, I, M). Em outras palavras, para $\Gamma = 0.5$, quando o sistema apresenta correlações de longo alcance, $\alpha_g \approx 1$, a rede também exibe distribuições de tamanhos de avalanches do tipo lei de potência com $\tau \approx 3/2$, indicado por $\kappa_{g,\theta} \approx 1$. À medida que aumentamos Γ , o valor de $\kappa_{g,\theta}$ que corresponde a $\alpha_g \approx 1$ diminui, sendo para $\Gamma = 0.75$ $\kappa_{g,\theta} \approx 1$, para $\Gamma = 1.0$ $\kappa_{g,\theta} \approx 0.95$ e para $\Gamma = 1.25$ $\kappa_{g,\theta} \approx 0.95$ também. Isso se dá pelo fato de que, ao analisarmos os índices κ_g e κ_θ na Seção 3.4.1, notamos que ao aumentarmos Γ o sistema tornava-se dominado por uma fase subcrítica, e em algumas regiões ainda era possível observar $\kappa_{g,\theta} \approx 0.98$, porém já não era possível observar a fase supercrítica $\kappa_{g,\theta} > 1$ (Figura 43 E, G, e Figura 44 G).

Percebe-se ainda, que as distribuições de s_g e s_θ diferem entre si em alguns casos (Figura 63 F, por exemplo), isso devido ao fato já observado anteriormente, de que a linha de transição é deslocada dependendo da definição de tamanho de avalanche utilizada (comparar Figura 45 C com Figura 46 C, por exemplo), e também, s_θ é mais robusta com respeito à escolha do limiar do que s_g (Figura 45 E comparada com Figura 46 E, por exemplo).

Para as outras redes, a mesma análise se sucede, porém fica mais evidente a diferença entre κ_g e κ_θ (Figura 63 F, por exemplo). Também, observa-se que para $\Gamma = 0.5$ nas redes $L = 100$ e $L = 200$, ambas com $\ell = 7$, quando $\alpha_g \approx 1$ obtemos $\kappa_{g,\theta} > 1$. (Figura 63 C e D). Um caso interessante ocorre nas redes $L = 200$ e $L = 300$ para $\Gamma = 1.0$, onde quando observa-se $\alpha_g \approx 1$ observamos também $\kappa_\theta \approx 1$, ao passo que $\kappa_g \approx 0.8$ (Figura 63 K, L), deixando ainda mais evidente de como a definição de tamanhos de avalanches neuronais, s_g ou s_θ , influencia nas distribuições de tamanhos.

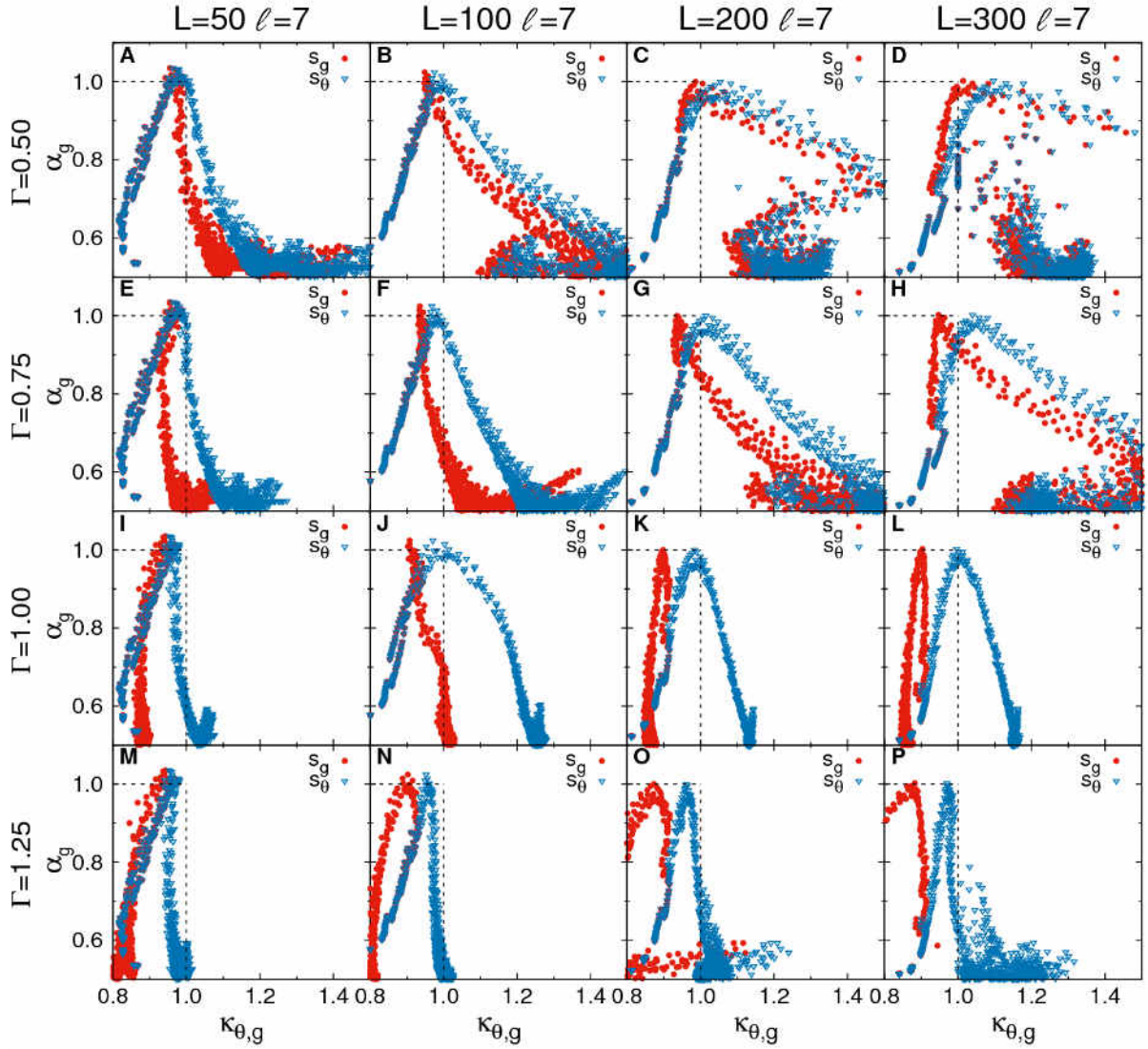


Figura 63 – Relação entre os índices α_g e $\kappa_{g,\theta}$ para redes com $\ell = 7$. A rede cresce da esquerda para direita. Os valores de Γ crescem de cima para baixo.

Comparamos também a relação entre α_g e κ_d (Figura 64). Como observado na relação de entre $\kappa_{g,\theta}$ e α_g , para $\Gamma = 0.5$ observamos que, ao aumentarmos a rede, a relação entre α_g e κ_d torna-se mais esparsa. Para $\Gamma = 0.75$, por outro lado, observamos que para ambas as redes quando $\alpha_g \approx 1$ obtemos também $\kappa_d \approx 1$. Já para $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$, como vimos nas distribuições do índice κ_d (Figura 57 E e G, por exemplo), a rede é composta principalmente por uma fase subcrítica ($\kappa_d < 1$), e para alguns valores observa-se $\kappa_d \approx 1$. Este fato pode ser notado na relação entre α_g e κ_d dos casos com $\Gamma = 1.0$ e $\Gamma = 1.25$, pois a maioria dos valores de encontra em $\kappa_d < 1$, e quando alguns pontos se aproximam de $\kappa_d \approx 1$ observamos também que $\alpha_g \approx 1$.

Observamos que para alguns casos citados acima (em especial para os casos com $\Gamma = 0.5$

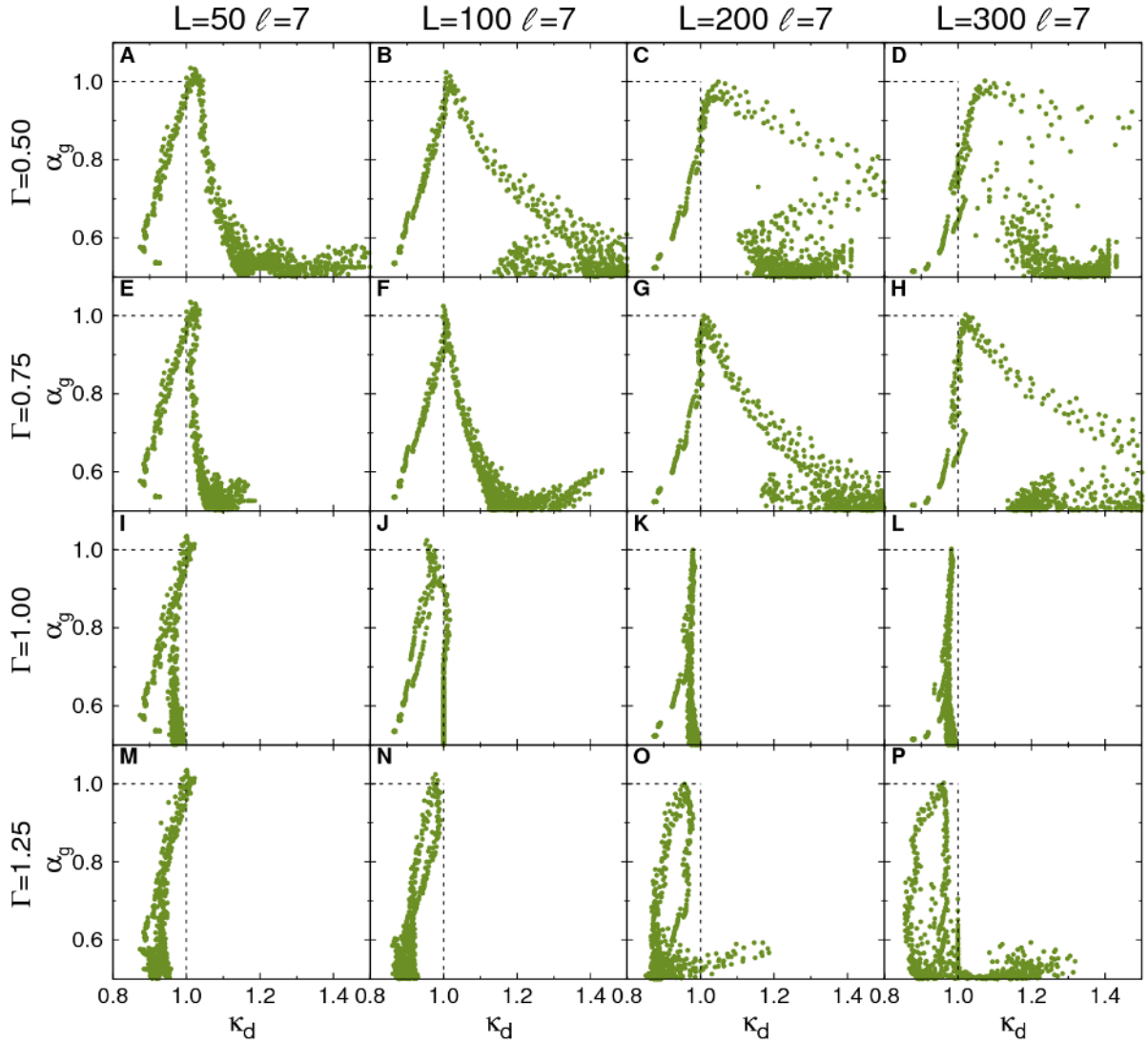


Figura 64 – Relação entre os índices α_g e κ_d para redes com $\ell = 7$. A rede cresce da esquerda para direita. Os valores de Γ crescem de cima para baixo.

e $\Gamma = 0.75$) que $\kappa_{g,\theta}$ e κ_d , apresentam um valor de $\kappa \approx 1.1$ quando $\alpha_g \approx 1$ (ver Figura 63 C e Figura 64 A, por exemplo). Este fato vai de encontro com a literatura, onde um valor de κ entre 1.02 e 1.14 foi observado para avalanches neuronais que apresentavam distribuições de tamanhos do tipo lei de potência, com expoente $\tau \approx 3/2$ (SHEW et al., 2011; YANG et al., 2012).

Digno de nota é o fato de que, ao compararmos na Figura 63, os gráficos B ($L = 100$ com $\Gamma = 0.5$), G ($L = 200$ com $\Gamma = 0.75$) e L ($L = 300$ com $\Gamma = 1.0$), para as distribuições de tamanhos de avalanches s_θ , quando aumenta-se o limiar proporcionalmente a rede, observa-se uma ótima concordância entre $\alpha_g \approx 1$ e $\kappa_\theta \approx 1$. Também percebe-se que, para $\Gamma = 1.0$, $\kappa_\theta \approx 1$ quando $\alpha_g \approx 1$, para todas as redes, com exceção da rede $L = 50$ (Figura 63 I, J, K, L).

Dada estas análises, podemos perceber que a definição proposta por Poil *et al.* (POIL et al., 2012) para o limiar de detecção das avalanches não é robusto, pois a relação entre os índices κ e expoente α , o qual é independente de qualquer imposição sobre o limiar de detecção, variam de acordo com Γ e também de acordo com o tamanho do sistema.

4 Conclusões, comentário e perspectivas

No presente trabalho estudamos o modelo CROs em um caráter mais exploratório. Avaliamos a robustez dos resultados reportados por Poil *et al.* em relação a mudanças na rede e na definição de tamanhos de avalanches. Exploramos também o modelo sob outra perspectiva, analisando o comportamento local da atividade da rede. Além disso, avaliamos outras propriedades do modelo que, previamente, não foram reportadas. As principais diferenças entre o que foi estudado neste trabalho e o que foi originalmente proposto e estudado por Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012) estão sumarizadas na Tabela 3.

Tabela 3 – Principais diferenças entre o presente trabalho e o trabalho de Poil *et al.*

Aspectos estudados	Poil <i>et al.</i>	Este trabalho
Dependência dos resultados com o tamanho da rede		X
Dependência dos resultados com o alcance das interações		X
DFA para atividade global	X	X
DFA para atividade local		X
Distribuições de tamanhos de avalanches	X	X
Distribuições de durações de avalanches		X
Dependência das avalanches com o limiar		X
Dependência das avalanches com a definição de tamanho		X
Espectro de frequências para atividade global	X	X
Espectro de frequências para atividade local		X
Análise de um parâmetro de ordem		X
Comparação dos resultados com dados experimentais	X	

Ao avaliarmos a dependência das oscilações neuronais no modelo, percebemos que, independentemente do tamanho da rede neuronal, desde que mantido o alcance das interações em uma área de 7×7 , o caráter oscilatório da rede era conservado, indicando assim que o modelo é robusto na reprodução de oscilações nas bandas de frequência alpha e beta. Estas frequências, por sua vez, são tipicamente observadas em dados de EEG e MEG (LINKENKAER-HANSEN *et al.*, 2001; NIKULIN; BRISMAR, 2005). Observamos que o caráter oscilatório, caracterizado pela banda de frequência alpha, emergia a partir da variação da conectividade excitatória e inibitória da rede e, para níveis de conectividade mais elevados, um pico, embora menos proeminente, também era detectado na banda de frequência beta.

Ainda mais, ao avaliarmos a atividade local, para todos os tamanhos de rede, observou-se um caráter oscilatório, o mesmo observado na atividade global. A transição entre a fase ativa e

oscilatória também pode ser bem descrita pela definição do parâmetro de ordem, que mostrou-se capaz de detectar as duas fases, tanto a nível global como local de atividade.

O sistema apresentou correlações temporais de longo alcance e ruído tipo $1/f$, indicadas pelos expoentes $\alpha \simeq 1$ e $\beta \simeq 1$, respectivamente. Ambos foram observados na região do espaço de parâmetros onde oscilações emergiam no sistema. Porém, este fato manteve-se apenas para a atividade global da rede. A nível local, a análise feita via DFA indicou que, na região de transição, o ruído não era mais do tipo $1/f$ e o sistema, embora correlacionado ($\alpha \approx 0.75$).

O diagrama de fases, por sua vez, mostrou-se robusto em relação ao tamanho da rede, mantendo o alcance das interações locais. Entretanto, os resultados, para distribuições de tamanhos e durações de avalanches, mostraram-se fortemente dependentes da definição do limiar de detecção das avalanches neuronais, e também, para as distribuições de tamanhos, o modelo mostrou-se dependente da definição de tamanho de avalanche (s_g e s_θ). Aquelas avalanches neuronais onde o tamanho foi definido como sendo a atividade acima do limiar, mostraram-se mais robustas à escolha do limiar de detecção, e a sua linha crítica, observada no espaço de parâmetros, mostrou-se em melhor concordância com a observada para distribuições de durações de avalanches.

As distribuições de durações de avalanches, por sua vez, são um resultado inédito para o modelo CROs. Mostramos que, no espaço de parâmetros, uma clara linha é observada, esta caracterizada por distribuições do tipo $P(d) \sim d^{-\tau_d}$ com expoente $\tau_d \approx 2$. Este é um expoente crítico para a dimensão crítica superior ($d = 4$) observado na transição de fases de modelos pertencentes à classe de universalidade do tipo DP.

Os resultados, em conjunto, nos levam a concluir que a presença de uma transição de fases no modelo está fortemente relacionada com a área de conectividade local (7×7), pois mantendo esta fixa, a região crítica no espaço de parâmetros ficou bem descrita para diferentes tamanhos de rede. A linha de transição pode ser observada tanto na análise do espectro de frequências, que apresentou ruído tipo $1/f$, como nas distribuições de avalanches de tamanhos e durações. Embora o sistema tenha apresentado alguma dependência com o limiar de detecção de avalanches, em alguns casos observou-se que, quando a distribuição de avalanches apresentava expoentes críticos, o expoente de DFA era aproximadamente 1.

A principal conclusão do trabalho de Poil *et al.* é de que avalanches neuronais e correlações temporais de longo alcance estão relacionadas (POIL et al., 2012). Neste trabalho, pudemos

dar mais suporte a esta conclusão. Mostramos que esta conclusão é válida para diferentes tamanhos de redes, desde que mantido o alcance local. Nossos resultados reforçam ainda a ideia das avalanches neuronais, mostrando que as distribuições de durações seguem uma lei de potência com o mesmo expoente crítico na dimensão crítica superior para os modelos do tipo DP.

Algumas questões sutis a respeito do que foi observado no modelo CROs ainda permanecem. Por exemplo, os expoentes críticos observados, $\tau \simeq 3/2$ e $\tau_t \simeq 2$, são expoentes de campo médio, ou seja, condizentes com a dimensão crítica superior $d_c = 4$ dos modelos do tipo DP (caracterizados por uma fase absorvente). Porém, no caso da maior rede aqui estudada, $L = 300$ com $\ell = 7$, o sistema é claramente bidimensional ($d = 2$). Não está claro como esta diferença nos valores da dimensionalidade poderia ser reconciliada de um ponto de vista teórico mais fundamental. Uma possibilidade seria o estudo de modelos mais simples do que o de Poil *et al.* (POIL *et al.*, 2012), que exibissem uma transição entre uma fase ativa e uma fase de oscilações coletivas, e que tivessem, ao mesmo tempo, variáveis locais de fase simples que facilitassem a definição de um parâmetro de ordem. Esta e outras questões seriam merecedoras de investigações futuras.

Referências

- AZEVEDO, F. A. et al. Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain. *Journal of Comparative Neurology*, Wiley Online Library, v. 513, n. 5, p. 532–541, 2009.
- BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality: An explanation of the $1/f$ noise. *Phys. Rev. Lett.*, v. 59, p. 381–384, 1987.
- BAK, P.; TANG, C.; WIESENFELD, K. Self-organized criticality. *Physical review A*, APS, v. 38, n. 1, p. 364, 1988.
- BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *J. Neurosci.*, v. 23, p. 11167–11177, 2003.
- BERGER, H. Über das elektrenkephalogramm des menschen. *European Archives of Psychiatry and Clinical Neuroscience*, Springer, v. 87, n. 1, p. 527–570, 1929.
- BULDYREV, S. et al. Long-range correlation properties of coding and noncoding dna sequences: Genbank analysis. *Physical Review E*, APS, v. 51, n. 5, p. 5084, 1995.
- BUZSÁKI, G. *Rhythms of the Brain*. [S.l.]: Oxford University Press, 2006.
- BUZSÁKI, G.; DRAGUHN, A. Neuronal oscillations in cortical networks. *science*, American Association for the Advancement of Science, v. 304, n. 5679, p. 1926–1929, 2004.
- CHIALVO, D. R. Emergent complex neural dynamics. *Nat. Phys.*, v. 6, p. 744–750, 2010.
- CORRAL, A. Long-term clustering, scaling, and universality in the temporal occurrence of earthquakes. *Phys. Rev. Lett.*, American Physical Society, v. 92, n. 10, p. 108501, Mar 2004.
- DAYAN, P.; ABBOTT, L. F. *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*. [S.l.]: The MIT Press, 2001.
- FRETTE, V. et al. unknown. *Nature*, v. 379, p. 49–52, 1996.
- GAUTAM, S. H. et al. Maximizing sensory dynamic range by tuning the cortical state to criticality. *PLoS Comput Biol*, Public Library of Science, v. 11, n. 12, p. e1004576, 2015.
- GERSTNER, W.; KISTLER, W. *Spiking Neuron Models: Single Neurons, Populations, Plasticity*. [S.l.]: Cambridge University Press, 2002.
- GIREESH, E. D.; PLENZ, D. Neuronal avalanches organize as nested theta and beta/gamma-oscillations during development of cortical layer 2/3. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v. 105, p. 7576–7581, 2008.
- HARDSTONE, R. et al. Detrended fluctuation analysis: a scale-free view on neuronal oscillations. *Scale-free Dynamics and Critical Phenomena in Cortical Activity*, Frontiers E-books, p. 75, 2012.
- HERCULANO-HOUZEL, S. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. *Frontiers in human neuroscience*, Frontiers, v. 3, p. 31, 2009.

- HINRICHSSEN, H. Non-equilibrium phase transitions. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, Elsevier, v. 369, n. 1, p. 1–28, 2006.
- HOLMGREN, C. et al. Pyramidal cell communication within local networks in layer 2/3 of rat neocortex. *The Journal of physiology*, Wiley Online Library, v. 551, n. 1, p. 139–153, 2003.
- IZHIKEVICH, E. M. *Dynamical Systems in Neuroscience: The Geometry of Excitability and Bursting*. Cambridge: MIT Press, 2006.
- JENSEN, H. J. *Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- KANDEL, E. R. et al. *Principles of neural science*. [S.l.]: McGraw-hill New York, 2000. v. 4.
- KANTELHARDT, J. W. et al. Detecting long-range correlations with detrended fluctuation analysis. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, Elsevier, v. 295, n. 3, p. 441–454, 2001.
- KINOUCI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nat. Phys.*, v. 2, p. 348–351, 2006.
- KURAMOTO, Y. (Ed.). *Chemical Oscillations, Waves and Turbulence*. Berlin: Dover, 1984.
- LAPICQUE, L. Recherches quantitatives sur l’excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation. *J. Physiol. Pathol. Gen.*, v. 9, n. 1, p. 620–635, 1907.
- LARREMORE, D.; SHEW, W.; RESTREPO, J. Predicting Criticality and Dynamic Range in Complex Networks: Effects of Topology. *Phys. Rev. Lett.*, v. 106, n. 5, p. 058101, 2011.
- LARREMORE, D. B. et al. Inhibition causes ceaseless dynamics in networks of excitable nodes. *Phys. Rev. Lett.*, v. 112, p. 138103, 2014.
- LINKENKAER-HANSEN, K. et al. Long-range temporal correlations and scaling behavior in human brain oscillations. *The Journal of neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 21, n. 4, p. 1370–1377, 2001.
- MALAMUD, B. D.; MOREIN, G.; TURCOTTE, D. L. Forest fires: An example of self-organized critical behavior. *Science*, v. 281, p. 1840–1842, 1998.
- MARKRAM, H. et al. Interneurons of the neocortical inhibitory system. *Nature Reviews Neuroscience*, Nature Publishing Group, v. 5, n. 10, p. 793–807, 2004.
- MARRO, J.; DICKMAN, R. *Nonequilibrium Phase Transition in Lattice Models*. Cambridge: Cambridge University Press, 1999.
- MUÑOZ, M. A. et al. Avalanche and spreading exponents in systems with absorbing states. *Phys. Rev. E*, v. 59, n. 5, p. 6175–6179, 1999.
- NIKULIN, V.; BRISMAR, T. Long-range temporal correlations in electroencephalographic oscillations: relation to topography, frequency band, age and gender. *Neuroscience*, Elsevier, v. 130, n. 2, p. 549–558, 2005.
- PENG, C. K. et al. Mosaic organization of DNA nucleotides. *Phys. Rev. E*, v. 49, n. 2, p. 1685–1689, 1994.

- PENG, C. K. et al. Quantification of scaling exponents and crossover phenomena in nonstationary heartbeat time series. *Chaos*, v. 5, n. 1, p. 82–87, 1995.
- PETERMANN, T. et al. Spontaneous cortical activity in awake monkeys composed of neuronal avalanches. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, v. 106, p. 15921–15926, 2009.
- PLENZ, D.; NIEBUR, E. (Ed.). *Criticality in Neural Systems*. Weinheim: Wiley, 2014.
- POIL, S.-S. et al. Critical-state dynamics of avalanches and oscillations jointly emerge from balanced excitation/inhibition in neuronal networks. *J. Neurosci.*, v. 32, n. 29, p. 9817–23, 2012.
- PRESS, W. et al. *Numerical Recipes in C*. 2nd. ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1992.
- PRESS, W. H. Flicker noises in astronomy and elsewhere. *Comments on Astrophysics*, v. 7, p. 103–119, 1978.
- RIBEIRO, T. L. et al. Spike avalanches exhibit universal dynamics across all major behaviors. *PLoS ONE*, v. 5, n. 11, p. e14129, 2010.
- ROZENBLIT, F.; COPELLI, M. Collective oscillations of excitable elements: order parameters, bistability and the role of stochasticity. *J. Stat. Mech.*, v. 2011, p. P01012, 2011. ISSN 1742-5468.
- SHEW, W.; PLENZ, D. The functional benefits of criticality in the cortex. *Neuroscientist*, v. 19, p. 88–100, 2013.
- SHEW, W. et al. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. *J. Neurosci.*, v. 29, n. 49, p. 15595–15600, 2009.
- SHEW, W. L. et al. Adaptation to sensory input tunes visual cortex to criticality. *Nature Physics*, Nature Publishing Group, v. 11, n. 8, p. 659–663, 2015.
- SHEW, W. L. et al. Information capacity and transmission are maximized in balanced cortical networks with neuronal avalanches. *The Journal of neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 31, n. 1, p. 55–63, 2011.
- VOGELS, T. P.; ABBOTT, L. F. Signal propagation and logic gating in networks of integrate-and-fire neurons. *The Journal of neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 25, n. 46, p. 10786–10795, 2005.
- WIKIPEDIA. *Magnetoencephalography*. 2016. Acessado em: 04 jun 2016. Disponível em: <<https://en.wikipedia.org/wiki/Magnetoencephalography>>.
- YANG, H. et al. Maximal variability of phase synchrony in cortical networks with neuronal avalanches. *The Journal of Neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 32, n. 3, p. 1061–1072, 2012.
- YU, S. et al. Universal organization of resting brain activity at the thermodynamic critical point. *Frontiers in systems neuroscience*, v. 7, 2013.

Apêndices

APÊNDICE A – O Teorema de Wiener-Khinchin

Seja a transformada de Fourier:

$$y(\omega) = \int_0^T e^{-i\omega t} x(t) dt, \quad (\text{A.1})$$

e seja o espectro de potências dado por:

$$S(\omega) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} |y(\omega)|^2. \quad (\text{A.2})$$

Dada a função de autocorrelação definida como:

$$C(\tau) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x(t)x(t+\tau) dt, \quad (\text{A.3})$$

estamos aptos a provar o Teorema de Wiener-Kinchin. Substituindo A.1 em A.2, temos, para $x \in \mathbb{R}$,

$$\begin{aligned} S(\omega) &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} \left[\int_0^T e^{-i\omega t} x(t) dt \int_0^T e^{i\omega t'} x(t') dt' \right], \\ &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} \left[\int_0^T dt' \int_0^T e^{-i\omega(t-t')} x(t)x(t') dt \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.4})$$

Realizando uma mudança de variáveis de $(t, t') \rightarrow (\tau = t - t', t')$, podemos reescrever a Eq. A.4 como:

$$S(\omega) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} \int_0^T dt' \int_{-t'}^{T-t'} e^{-i\omega\tau} x(t'+\tau)x(t') d\tau. \quad (\text{A.5})$$

Fazendo uma inversão no domínio de integração (ver Figura 65), podemos reescrever A.5 como:

$$\begin{aligned} S(\omega) &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi T} \left[\int_0^T e^{-i\omega\tau} d\tau \overbrace{\int_0^{T-\tau} x(t')x^*(t'+\tau) dt'}^{E1} + \right. \\ &\quad \left. \underbrace{\int_{-T}^0 e^{-i\omega\tau} d\tau \int_{-\tau}^T x(t')x^*(t'+\tau) dt'}_{E2} \right]. \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Vamos analisar as integrais E1 e E2 da Equação A.6 separadamente. Podemos separar a integral E1 em duas integrais, mudando o limite de integração:

$$\int_0^{T-\tau} x(t')x^*(t'+\tau) dt' = \int_0^T [\dots] - \int_{T-\tau}^T [\dots], \quad (\text{A.7})$$

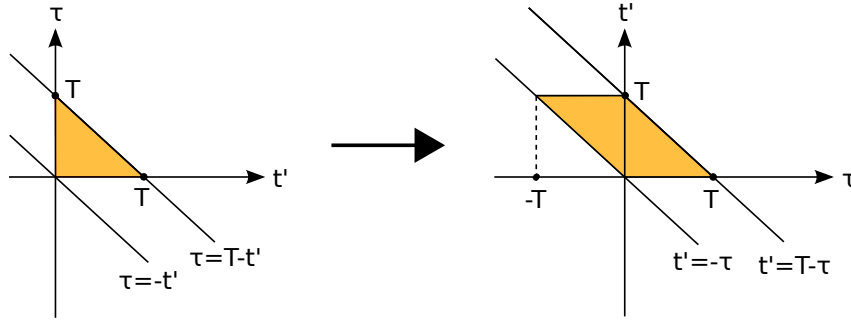


Figura 65 – Inversão no domínio de integração. $\{(T - t', -t') \rightarrow (T - \tau, -\tau)\}$.

e então tomar o limite:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^{T-\tau} x(t') x^*(t' + \tau) dt' = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x(t') x^*(t' + \tau) dt' - \underbrace{\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{T-\tau}^T x(t') x^*(t' + \tau) dt'}_{O(1/T)}. \quad (\text{A.8})$$

Como o segundo termo acima torna-se desprezível, obtemos

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^{T-\tau} x(t') x^*(t' + \tau) dt' = C(\tau). \quad (\text{A.9})$$

Com isso, podemos identificar a função de autocorrelação $C(\tau)$. Do mesmo modo como feito em E1, podemos fazer em E2:

$$\int_{-\tau}^T x(t') x^*(t' + \tau) dt' = \int_{-\tau}^0 [...] + \int_0^T [...], \quad (\text{A.10})$$

e tomando o limite, temos:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{-\tau}^T x(t') x^*(t' + \tau) dt' = \overbrace{\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{-\tau}^0 x(t') x^*(t' + \tau) dt'}^{O(1/T)} + \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_0^T x(t') x^*(t' + \tau) dt'. \quad (\text{A.11})$$

Como o primeiro termo acima torna-se desprezível, obtemos:

$$\lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \int_{-\tau}^T x(t') x^*(t' + \tau) dt' = C(\tau). \quad (\text{A.12})$$

Portanto, substituindo a Equação A.9 e a Equação A.12 na Equação A.6, obtemos:

$$\begin{aligned} S(\omega) &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi} \left[\int_0^T e^{-i\omega\tau} C(\tau) d\tau + \int_{-T}^0 e^{-i\omega\tau} C(\tau) d\tau \right], \\ S(\omega) &= \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{2\pi} \int_{-\infty}^{\infty} e^{-i\omega\tau} C(\tau) d\tau. \end{aligned} \quad (\text{A.13})$$

A inversa da Equação A.13 nos dá

$$C(\tau) = \int_{-\infty}^{\infty} e^{i\omega\tau} S(\omega) d\omega . \quad (\text{A.14})$$

A Equação A.14 é conhecida como o Teorema de Wiener-Kinchin.