



UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO  
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FÍSICA

FELIPE ASSIS COSTA SERAFIM

**ACESSANDO CRITICALIDADE NA ATIVIDADE NEURAL A PARTIR DE  
MODELOS DE MÁXIMA ENTROPIA**

Recife

2025

FELIPE ASSIS COSTA SERAFIM

**ACESSANDO CRITICALIDADE NA ATIVIDADE NEURAL A PARTIR DE  
MODELOS DE MÁXIMA ENTROPIA**

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

**Área de Concentração:** Física: Dinâmica Não-Linear, Caos e Sistemas Complexos.

**Orientador (a):** Pedro Valadão Carelli.

Recife

2025

.Catalogação de Publicação na Fonte. UFPE - Biblioteca Central

Serafim, Felipe Assis Costa.

Acessando criticalidade na atividade neural a partir de modelos de máxima entropia / Felipe Assis Costa Serafim. - Recife, 2024.

118f.: il.

Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Exatas e da Natureza, Programa de Pós-Graduação em Física, 2024.

Orientação: Pedro Valadão Carelli.

Inclui referências e apêndice.

1. Criticalidade cerebral; 2. Máxima entropia; 3. Transição de fase; 4. Calor específico; 5. Modelos neuronais; 6. Magnetoencefalografia (MEG). I. Carelli, Pedro Valadão. II. Título.

UFPE-Biblioteca Central

**FELIPE ASSIS COSTA SERAFIM**

**ACESSANDO CRITICALIDADE NA ATIVIDADE NEURAL A PARTIR DE  
MODELOS DE MÁXIMA ENTROPIA**

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

Área de Concentração: Dinâmica Não-linear, Caos e Sistemas Complexos

Data de aprovação: 29/11/2024.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Prof. Dr. Pedro Valadão Carelli  
Orientador  
Universidade Federal de Pernambuco

---

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

---

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

---

Prof. Dr. Hans Jürgen Herrmann  
Examinador Externo  
Universidade Federal do Ceará

---

Profa. Dra. Fernanda Selingardi Matias  
Examinadora Externa  
Universidade Federal de Alagoas

Dedico este trabalho às minhas saudosas avós, Maria Serafim e Antônia da Costa, em memória, com todo o meu amor e carinho.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, expresso minha gratidão a Deus, que me deu forças para concluir com sucesso mais uma etapa da minha vida. Aos meus pais, agradeço pelos tantos anos de lutas e sacrifícios que abriram oportunidades para meu estudo e desenvolvimento; amo vocês. À minha namorada, Milena Martins, e sua família, sou imensamente grato pela parceria, paciência e apoio emocional ao longo de toda a jornada acadêmica, da graduação ao doutorado.

Manifesto meu profundo reconhecimento aos meus orientadores, os professores Pedro Carrelli e Mauro Copelli, por todos os ensinamentos, orientações e conselhos durante os anos de doutorado. Agradeço também ao grupo de pesquisa de neurociência do DF-UFPE, que me acolheu de forma incrível e onde fiz grandes amigos. Um agradecimento especial à Tawan Carvalho, que desde o início até o fim do doutorado contribuiu enormemente para o meu desenvolvimento acadêmico e pessoal.

Reconheço ainda o trabalho dos professores e funcionários do Departamento de Física da UFPE, cuja dedicação foi essencial para minha trajetória. Sou igualmente grato ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo suporte financeiro, sem o qual a caminhada teria sido ainda mais desafiadora.

Por fim, deixo meu sincero agradecimento a todos os amigos e professores que, de alguma forma, contribuíram para minha formação ao longo da vida.

## RESUMO

O cérebro é um sistema complexo que coordena comportamentos, pensamentos e aprendizado. Uma hipótese importante para entender sua atividade é que ele opera em regime crítico. Modelos fenomenológicos baseados em máxima entropia surgiram recentemente como uma abordagem alternativa para identificar comportamentos críticos em dados neuronais. Neste trabalho, aplicamos essa abordagem a dados gerados por modelos computacionais e experimentais. A máxima entropia identificou de forma consistente o comportamento crítico próximo à transição de fase nos modelos e descartou criticalidade em modelos sem transição. Esses resultados são compatíveis com dados corticais de ratos anestesiados com uretana, reforçando a hipótese de criticalidade no cérebro. Também aplicamos essa abordagem de forma inédita a registros magnetoencefalográficos de humanos, e os resultados indicaram sinais de criticalidade.

**Palavras-chaves:** Criticalidade cerebral. Máxima entropia. Calor específico. Modelos neuronais. Magnetoencefalografia (MEG). Transição de fase.

## ABSTRACT

The brain is a complex system that coordinates behaviors, thoughts, and learning. An important hypothesis for understanding its activity is that it operates in a critical regime. Phenomenological models based on maximum entropy have recently emerged as an alternative approach to identifying critical behaviors in neuronal data. In this work, we applied this approach to data generated by computational models and experimental sets. Maximum entropy consistently identified critical behavior near the phase transition in the models and excluded criticality in models without a phase transition. These results are consistent with cortical data from rats anesthetized with urethane, providing further support for criticality in the brain. We also applied this approach, for the first time, to magnetoencephalographic recordings from humans, and the results indicated signs of criticality.

**Keywords:** Brain criticality. Maximum entropy. Specific heat. Neuronal models. Magnetoencephalography (MEG). Phase transition.

## LISTA DE FIGURAS

|  |    |
|--|----|
| Figura 1 – Diagramas de fases de um sistema típico da pressão em função da temperatura (esquada) e do volume (direita). As isotermas são retas na região de coexistência abaixo do ponto crítico. . . . .  | 23 |
| Figura 2 – Comportamento singular para a magnetização de um imã. . . . .   | 24 |
| Figura 3 – Capacidade térmica de $Rb_2CoF_4$ em função de $T$ . . . . .  | 25 |
| Figura 4 – Colapso dos dados de suscetibilidade magnética para o modelo de Ising bidimensional. Os pontos são obtidos a partir de medidas de Monte Carlo da suscetibilidade para cinco tamanhos diferentes de sistema conforme indicado. A partir desse colapso, encontra-se $\gamma = 1.76$ , $\nu = 1.00$ e $T_c = 2.27J$ . Note que o colapso falha uma vez que se afasta suficientemente da temperatura crítica ( $t = 0$ ). . . . .   | 28 |
| Figura 5 – Ilustração da escala de tamanho finito no modelo Ising de campo aleatório usando apenas um ponto na função de escala. A figura principal mostra o cálculo do expoente $\nu$ . O gráfico interno mostra o cálculo de $\gamma$ . Os resultados neste caso foram $\nu = 1,1 \pm 0,2$ , $\gamma = 1,7 \pm 0,2$ . . . . .  | 29 |
| Figura 6 – Simulação da infecção de árvores em uma rede quadrada. Os sítios em vermelho representam árvores infectadas, os sítios em azul indicam árvores saudáveis, e os espaços em branco correspondem a áreas vazias. Os quadrados vermelhos são aqueles que podem ser alcançados do topo ou da base, passando apenas por quadrados preenchidos. Os números abaixo das figuras representam a probabilidade de preenchimento. Somente após $p = 0,6$ que todo o pomar é infectado. . . . . | 31 |
| Figura 7 – A densidade de sítios percolados $\rho$ aumenta continuamente a partir do ponto crítico $\lambda_c$ à medida em que a probabilidade de transmissão $\lambda$ é aumentada. . . . .   | 31 |
| Figura 8 – Potencial de campo local registrados em matrizes multi-eletrodos de 60 canais. . . . .  | 34 |
| Figura 9 – <i>Raster plot</i> para um trecho da série temporal exibindo uma avalanche neuronal, dividida em intervalos de tempo $\Delta t$ . Nesse caso, tamanho da avalanche é 39, enquanto que sua duração é de $3\Delta t$ . . . . .  | 35 |

- Figura 10 – (a) Distribuição do tamanho de avalanches neuronais para diferentes valores de  $\Delta t$ . O gráfico interno mostra como o expoente  $\tau$  ( $\alpha$  na figura) é afetado com a escolha do *bin*. (b) Distribuição de duração para avalanches neurais para diferentes valores de  $\Delta t$ . (c) Utilizando a transformação  $t' = t/\Delta t$  as distribuições de duração colapsam apresentando um lei de potência com expoente  $\tau_t \sim 2$ . . . . . 35
- Figura 11 – Estimativa do parâmetro de ramificação experimentalmente por Beggs e Plenz. Nesta figura, o parâmetro de ramificação é representado pela letra  $\sigma$ , extraído do trabalho original. (a) Parâmetro de ramificação calculado apenas com os dois primeiros *bins* de cada avalanche. (b) Parâmetro de ramificação calculado para cada experimento, sendo as caixas os desvios padrões. (c) Expoente versus parâmetro de ramificação para cada valor de *bin*. . . . . 36
- Figura 12 – (a) Por simulação (pontos) KINOUCI; COPELLI(2006) mostraram que a faixa dinâmica  $\Delta$  é maximizada na criticalidade, ou seja, no parâmetro de ramificação teórico de  $\sigma = 1$ , concordando com a análise teórica (linha). (b) SHEW et al.(2009) comprovaram experimentalmente que a faixa dinâmica é maximizada em  $\kappa \approx 1$ , quando não há aplicação de fármacos. . . . . 37
- Figura 13 – (a) A informação mútua do estímulo para a resposta em dados de culturas de córtex cultivadas em parte da rede cortical. A informação mútua é máxima perto de  $\kappa = 1$ . (b) Em uma rede *feedforward* a transmissão de informação é maximizada próximo à criticidade ( $\sigma \approx 1$ ). . . . . 38
- Figura 14 – Distribuição de avalanches (a) para duração  $T$ , (b) para tamanho  $S$  e (c) para a relação entre  $T$  e  $S$ , para cada experimento (cores diferentes). (d) Medidas dos expoentes para cada conjunto de dados. Os símbolos sem cor correspondem ao embaralhamento dos dados. A barra de erro é menor que o símbolo. As faixas em cinza são os expoentes críticos e a incerteza deles nos modelos de Ising de campo aleatório tridimensional. . . . . 40
- Figura 15 – Distribuição de avalanches para o hipocampo de ratos saudáveis (a) para tamanho  $S$ , e (b) para duração  $T$  (leia  $\alpha$  como  $\tau_t$ ). Distribuição de avalanches para o hipocampo de ratos em condições de culturas criadas em folato (c) para o tamanho  $S$ , e (d) para duração  $T$  (leia  $\alpha$  como  $\tau_t$ ). As cores representam diferentes *bins*. . . . . 41

|   |    |
|---|----|
| Figura 16 – Expoentes de duração $\tau$ e $\tau_t$ para registros em mesmas condições com animais diferentes de mesma espécie. . . . .  | 42 |
| Figura 17 – Expoentes experimentais de avalanche. Os três painéis apresentam exatamente os mesmos dados de expoentes de avalanche medidos por muitos autores com diferentes técnicas. (A) Símbolos diferentes correspondem a diferentes animais, independentemente da região cerebral ou técnica experimental. (B) Os diferentes símbolos correspondem a diferentes regiões cerebrais, independentemente do animal ou técnica. (C) Os diferentes símbolos diferenciam entre técnicas experimentais, independentemente do animal ou região cerebral. Linhas pontilhadas conectam os expoentes obtidos no mesmo experimento. Pontos coloridos são avalanches experimentais que obedecem à lei de escalonamento de <i>crackling noise</i> , enquanto os símbolos cinza preenchidos não. Símbolos cinza vazios representam trabalhos que não testaram o escalonamento de avalanches. Note que a mesma região cerebral do mesmo animal produz diferentes expoentes, enfraquecendo a hipótese de criticidade cerebral ou sugerindo que algum mecanismo esconde os verdadeiros expoentes críticos. . . . . | 43 |
| Figura 18 – Avalanches de tamanho e duração (linha de cima) para dados de simulações computacionais realizadas com diversos parâmetros (linha de baixo) na fase síncrona irregular do modelo do Brunel. . . . .   | 44 |
| Figura 19 – Efeitos da subamostragem nos tamanhos de avalanches. <i>Raster plot</i> para (a) o total de neurônios, e (b) para apenas uma fração dos neurônios. Pode-se perceber nesse exemplo uma redução drástica na estatística de avalanche. . . . .   | 45 |
| Figura 20 – Distribuições de tamanho para avalanches (a) em dados experimentais coletados por LFP em macacos realizando uma tarefa de curto prazo e (b) para modelos SOC subamostrados. O efeito da subamostragem nos modelos SOC leva a distribuições de avalanches que não obedecem leis de potência. . . . .   | 45 |

|  |    |
|--|----|
| Figura 21 – Expoentes de tamanho $\tau$ e duração $\tau_t$ para frações do número total ( $10^5$ ) de neurônios simulados no modelo de rede neuronal de <i>spikes</i> com excitação e inibição para o ponto crítico. Expoentes aparentes são observados por fração de neurônios analisados, só atingindo os expoentes de MF-DP para a população total. . . . .   | 46 |
| Figura 22 – <b>a</b> Segmento das respostas simultâneas de 40 células ganglionares da retina da salamandra reagindo a um trecho de um filme natural. Cada ponto representa o tempo de um potencial de ação. <b>b</b> A discretização dos trens de <i>spikes</i> de uma população em um padrão binário é mostrada para a área destacada em verde na imagem <b>a</b> . Cada sequência (painel inferior) descreve o padrão de atividade das células em um determinado ponto de tempo. Para maior clareza, apenas 10 das 40 células são mostradas. . . . .   | 51 |
| Figura 23 – Resumo das restrições comuns para modelos de máxima entropia de atividade neuronal. . . . .  | 52 |
| Figura 24 – Modelos de Máxima Entropia como controles. <b>a</b> Na parte superior três séries de dados. Na parte inferior o embaralhamento ( <i>shuffling</i> ) que destrói todas as dependências, mas preserva a sintonia neural (equivalente a modelos de Máxima Entropia fatorizados dependentes do estímulo). <b>b</b> Discrepâncias entre as correlações de ruído ( <i>noise correlations</i> ) medidas e as previstas por diferentes modelos de Máxima Entropia. . . . .   | 53 |
| Figura 25 – a) Usando um grupo de 10 células, a taxa de ocorrência de cada padrão de disparo previsto pelo modelo de máxima entropia $P_2$ (pontos vermelhos), que leva em consideração todas as correlações de pares, é plotada em relação à taxa medida. As taxas de padrões comuns de ocorrência são previstas com uma precisão superior a 10%, e a dispersão entre as previsões e observações está principalmente limitada a eventos raros nos quais a medição das taxas é incerta. Para comparação, o modelo independente $P_1$ também é plotado. A linha preta mostra a igualdade. b) A força de interação $J_{ij}$ é plotada em relação ao coeficiente de correlação $C_{ij}$ ; cada ponto mostra o valor para um par de células, média de muitos grupos diferentes de células vizinhas (190 pares de 250 grupos), e as barras de erro mostram os desvios padrão. . . . . | 54 |

Figura 26 – Comparação com as distribuições de energias previstas pelo modelo de máxima entropia em comparação com dados experimentais. a) A distribuição cumulativa de energias,  $C_{<}(E)$  da equação 2.16, para os modelos  $k$  – *pairwise* (vermelho) e os dados experimentais (preto), em uma população de 120 neurônios. O *inset* mostra as caudas de alta energia da distribuição,  $C_{>}(E)$  da equação 2.17; a linha tracejada denota a energia que corresponde à probabilidade de observar o padrão uma vez em um experimento. b) Diferença relativa nos dois primeiros momentos ( $\langle E \rangle$ , linha pontilhada; desvio padrão  $\sigma_E = \sqrt{\langle E^2 \rangle - \langle E \rangle^2}$ , sólido) das distribuições de energia avaliadas nos dados coletados e as amostras correspondendo ao modelo (preto= *pairwise*, vermelho=*K-pairwise*). A barra de erro é o desvio padrão sobre 30 sub-redes para um dado tamanho  $N$ . . . . . 56

Figura 27 – Entropia vs Energia. a) Calculado diretamente a partir dos dados. Cores diferentes mostram resultados para diferentes números de neurônios; em cada caso, foram escolhidos aleatoriamente 1.000 grupos de tamanho  $N$ , e os pontos são as médias com os desvios-padrão sobre os grupos. O *inset* mostra as extrapolações da energia por neurônio em entropias fixas por neurônio, resumidas como pontos pretos com barras de erro no gráfico principal. A linha tracejada é o melhor ajuste linear aos pontos extrapolados. b) Calculado a partir dos modelos de máxima entropia. Escolhemos sub-redes de  $N = 20, 40, \dots, 120$  neurônios da população da qual registramos, e para cada uma dessas sub-redes construímos modelos de máxima entropia como na equação 2.14. O *inset* mostra resultados para muitas sub-redes e o gráfico principal mostra médias e desvios padrão entre os diferentes grupos de  $N$  neurônios. Os pontos pretos com barras de erro são uma extrapolação para  $N$  infinito, como em a), e a linha pontilhada é  $S = E$ . . . . . 57

- Figura 28 – Capacidade térmica utilizando modelos de máxima entropia com base em dados experimentais. a) Capacidade térmica,  $C(T)$ , calculada para sub-redes de  $N = 20, 40, 80$  e  $120$  neurônios. Os pontos representam as médias e as barras de erro indicam os desvios padrão em 30 escolhas de sub-redes para cada  $N$ . b) Ampliação do pico de  $C(T)$ , mostrado como uma quantidade intensiva,  $C(T)/N$ . O pico se move em direção a  $T = 1$  com o aumento de  $N$ , e o crescimento de  $C(T)$  próximo a  $T = 1$  é mais rápido que linear com  $N$ . . . . . 59
- Figura 29 – O modelo captura a dinâmica global da rede. a) Funções de correlação observadas versus previstas  $C_3 = P(K_t, K_{t+1}, K_{t+2}) - P(K_{t+2})P(K_{t+1})P(K_t)$  entre o número total de neurônios disparando em três janelas de tempo consecutivas com comprimento especificado  $\Delta_t = 10$  ms para uma sub-rede de  $N = 61$  neurônios. b) e c) previsão do modelo para tamanho e duração de avalanches, com diferentes intervalos temporais  $\nu$ , para a mesma sub-rede de  $N = 61$  neurônios. . . . . 63
- Figura 30 – Divergência do calor específico de trens de disparos. a) Calor específico  $c(\beta)$  dos trens de disparos de toda a população ( $N = 185$ ), em função da temperatura  $1/\beta$ , para uma faixa temporal crescente  $\nu$ . A temperatura  $\beta = 1$  corresponde às estatísticas observadas dos trens de spikes. A curva com  $\nu = 4$ , que considera completamente a dinâmica dos trens de spikes, apresenta um pico notavelmente mais alto do que o obtido a partir das estatísticas dos padrões de disparos instantâneos ( $\nu = 0$ ). b) Calor específico dos trens de disparos para sub-redes de tamanhos crescentes  $N$ , para  $\nu = 4$ . Cada ponto é a média de 100 sub-redes aleatórias para  $N \leq 50$ , e mostra uma rede representativa para  $N = 61$  e  $97$ . As barras de erro mostram os desvios padrão. O pico aumenta com o tamanho da rede, indicando uma divergência no limite termodinâmico. . . . . 63
- Figura 31 – (a-d) Distribuições de avalanches para o modelo KC na dinâmica subcrítica  $\lambda = 0,98$  (rosa), crítica  $\lambda = 1$  (vermelho), e supercrítica  $\lambda = 1.01$  (azul). (e) Série temporal para as diferentes dinâmicas. . . . . 68
- Figura 32 – Função probabilidade de disparo  $\Phi(V)$  para diferentes valores de  $\Gamma$ . . . . . 70
- Figura 33 – Distribuições de avalanches para o modelo GGL na dinâmica subcrítica  $g = 1,55$  (rosa), crítica  $g = 1,5$  (vermelho), e supercrítica  $g = 1.470$  (azul). 71

- Figura 34 – Padrões de disparos do modelo de Brunel variando  $g$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}}$ : (a) A rede dispara de maneira síncrona, e os neurônios com regularidade ( $g = 3$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 2$ ). (b) A rede dispara de maneira síncrona, e os neurônios com irregularidade ( $g = 6$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 4$ ). (c) A rede dispara de maneira assíncrona, e os neurônios com irregularidade ( $g = 5$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 2$ ). . . . . 73
- Figura 35 – Leis de potência foram encontradas em distribuições de avalanches para a fase S.I. no modelo de Brunel. Em (a) distribuição de tamanho, (b) distribuição de duração, e (c) distribuição do tamanho médio das avalanches em determinado tempo. . . . . 73
- Figura 36 – Curvas de calor específico  $c(T)$  em função da temperatura  $T$  que podem levar a uma interpretação equivocada da dinâmica crítica nos dados. Dados gerados pelo modelo do GGL para a dinâmica (a) supercrítica e (b) subcrítica. O ponto crítico desse modelo é  $g = 1,500$ . A linha pontilhada em  $T = 1$  marca a temperatura em que os dados são reproduzidos. . . . . 76
- Figura 37 – Exemplos de curvas de calor específico em função de  $T$  e  $N$ . Para uma comparação quantitativa das curvas são definidas 3 métricas. A métrica  $D$  considera a distância da temperatura do pico de calor específico  $T^*$  em relação a  $T = 1$ . A métrica  $W$  extrai a largura da curva a meia altura medida por  $|T^* - T^\dagger|$ , onde  $T^\dagger$  é definida como a temperatura em que  $c(T^\dagger) = c(T^*)/2$ . A última métrica é baseada na teoria do escalonamento finito, a qual leva em consideração que o pico de calor específico  $c(N, T^*)$  para a população  $N$  de neurônios escala com  $N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos. . . . . 78

Figura 38 – Resultados para a rede neuronal de disparos (sec.3.2.1): (a-c) ilustram curvas de calor específico correspondentes aos regimes subcrítico ( $g = 1,6$ ), crítico ( $g = 1,5$ ) e supercrítico ( $g = 1,4$ ), respectivamente. (d-f) retratam  $c(N, T^*) \times N$  em escala logarítmica para diferentes conjuntos de amostras (símbolos e cores correspondem aos conjuntos individuais) obtidos a partir dos dados em diversos regimes dinâmicos. A tendência linear é exclusivamente perceptível para o regime crítico (e), alinhando-se com a teoria do escalonamento de tamanho finito. (g) Mostra a métrica  $D$  avaliando a proximidade de  $T$  a  $T = 1$ , enquanto (h) exibe a métrica  $W$  representando a largura na metade da altura das curvas em relação a  $g$  e  $N$ . (i) Revela a métrica  $r$  avaliando a tendência linear em  $c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos. Finalmente, (j) ilustra a combinação das três métricas  $DWr$ . A faixa cinza destaca o critério estabelecido para identificar a dinâmica crítica através da combinação das métricas. . . . . 80

Figura 39 – Resultados para o modelo de autômatos celulares (sec.3.1): (a-c) ilustram curvas de calor específico correspondentes aos regimes subcrítico ( $\sigma = 0,950$ ), crítico ( $\sigma = 1$ ) e supercrítico ( $\sigma = 1,050$ ), respectivamente. (d-f) retratam  $c(N, T^*) \times N$  em escala logarítmica para diferentes conjuntos de amostras (símbolos e cores correspondem aos conjuntos individuais) obtidos a partir dos dados em diversos regimes dinâmicos. A tendência linear é exclusivamente perceptível para o regime crítico (e), alinhando-se com a teoria do escalonamento de tamanho finito. (g) Mostra a métrica  $D$  avaliando a proximidade de  $T^*$  a  $T = 1$ , enquanto (h) exibe a métrica  $W$  representando a largura na metade da altura das curvas, em função de  $g$  e  $N$ . (i) Revela a métrica  $r$  avaliando a tendência linear em  $c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos. Finalmente, (j) ilustra a combinação das três métricas  $DWr$ . A faixa em cinza corresponde ao critério quantitativo que será estabelecido para classificar os dados operando no regime crítico. . . . . 82

- Figura 40 – Métricas para dados gerados pelo modelo de Brunel. Aqui varremos o parâmetro de controle  $\nu_{ext}/\nu_{thr}$  na fase síncrona irregular (0,85, 0,95, 1,0 e 1,05), no limite dessa fase com a fase assíncrona irregular ( $\nu_{ext}/\nu_{thr} = 1,1$ ), e acima desse limite ( $\nu_{ext}/\nu_{thr} = 1,2$ ). A faixa em cinza corresponde ao critério quantitativo que será estabelecido para classificar os dados operando no regime crítico. . . . . 83
- Figura 41 – Convergência da métrica  $DW_r$  em função de  $N$ . O eixo vertical calcula a diferença entre  $DW_r$  para uma população maior  $N_>$  e uma população menor  $N_<$ . O eixo horizontal marca as populações comparadas  $N_> - N_<$ . Os resultados mostram a rápida convergência de  $DW_r$  à medida que  $N$  cresce, no modelo GGL (a) e no modelo KC (b). Os tons em roxo marcam os parâmetros no regime supercrítico, em vermelho o ponto crítico e sua vizinhança, e em verde o regime subcrítico. . . . . 85
- Figura 42 – Curvas de calor específico dos registros de ratos anestesiados com uretana. 87
- Figura 43 – (a-f) Picos do calor específico  $c(N, T^*)$  em função de  $N$  na escala logarítmica. Cada cor e símbolo correspondem aos 10 diferentes conjuntos de população retirados dos registros de ratos anestesiados com uretana. Métricas  $D$  (g),  $W$  (h),  $r$  (i), e a combinação delas  $DW_r$  (j). A faixa cinza corresponde ao critério de classificação para o regime crítico. . . . . 88
- Figura 44 – Convergência da métrica  $DW_r$  em função de  $N$ . O eixo vertical calcula a diferença entre  $DW_r$  para uma população maior  $N_>$  e uma população menor  $N_<$ . O eixo horizontal marca as populações comparadas  $N_> - N_<$ . Os resultados mostram a rápida convergência de  $DW_r$  à medida que  $N$  cresce para todos os ratos. . . . . 89
- Figura 45 – Na parte superior, sinais de atividades no cérebro detectados pelos campos magnéticos. Esses sinais são reconstruídos de forma a obter um sinal similar ao de LFP. A parte inferior ilustra a discretização desse sinal através dos picos acima de um determinado limiar  $Thr$  (na figura é representado por  $T$ , mas já reservamos essa letra para temperatura). . . . . 91

|  |     |
|--|-----|
| Figura 46 – Os eixos percorrem a combinação de $\Delta t$ e $Thr$ ( $T(SD)$ , na Figura). As cores mostram os resultados obtidos da média entre os sujeitos para $\lambda$ : (a), $\tau$ : (b), $\tau_t$ : (c) e $1/(\sigma\nu z)$ (d). A curva preta indica a combinação de $(\Delta t, Thr)$ em que $\lambda \approx 1$ . A cor branca na barra de cores indica os valores esperados para a classe de universalidade MF-DP. Pontos em cinza escuro se referem à quantidade insuficiente de dados para análise estatística ou aos valores que estão fora do intervalo da escala de cores. . . . . | 92  |
| Figura 47 – (a) Histograma de $\Delta_{SR}$ e (b) o plano de expoentes $(\tau, \tau_t)$ para todas combinações de <i>thresholds</i> e $\Delta t$ . Os pontos coloridos revelam os pontos próximos de satisfazer a relação de escala. A inclinação $1/(\sigma\nu z) = 1,55$ é a linha de tendência que ajusta melhor os dados. . . . .  | 93  |
| Figura 48 – Sujeito 1: curvas de calor específico ( $c(T)$ ) para diferentes <i>thresholds</i> ( $Thr$ ), variando a quantidade de canais ( $Ch$ ) analisados. . . . .   | 95  |
| Figura 49 – Sujeito 2: curvas de calor específico ( $c(T)$ ) para diferentes <i>thresholds</i> ( $Thr$ ), variando a quantidade de canais ( $Ch$ ) analisados. . . . .   | 96  |
| Figura 50 – Sujeito 1: Picos de calor específico ( $c(T^*)$ ) em função da quantidade de canais ( $Ch$ ) para diferentes <i>thresholds</i> ( $Thr$ ). . . . .  | 97  |
| Figura 51 – Sujeito 2: Picos de calor específico ( $c(T^*)$ ) em função da quantidade de canais ( $Ch$ ) para diferentes <i>thresholds</i> ( $Thr$ ). . . . .  | 98  |
| Figura 52 – Sujeito 1: Métricas (a) $D$ , (b) $W$ e (c) $r$ em função do <i>threshold</i> $Thr$ e da quantidade de canais $Ch$ . . . . .   | 99  |
| Figura 53 – Sujeito 2: Métricas (a) $D$ , (b) $W$ e (c) $r$ em função do <i>threshold</i> $Thr$ e da quantidade de canais $Ch$ . . . . .   | 99  |
| Figura 54 – Sujeito 1: $DWr$ em função do <i>threshold</i> $Thr$ e da quantidade de canais $Ch$ . A faixa cinza delimita o critério para classificar a dinâmica como crítica. . . . .  | 100 |
| Figura 55 – Sujeito 2: $DWr$ em função do <i>threshold</i> $Thr$ e da quantidade de canais $Ch$ . A faixa cinza delimita o critério para classificar a dinâmica como crítica. . . . .  | 101 |
| Figura 56 – Diferença de $DWr$ entre diferentes valores de $N$ para (a) o sujeito 1 e para (b) o sujeito 2, apontados com dinâmica crítica por $DWr$ . . . . .   | 102 |
| Figura 57 – Esquema diagramático dos sistemas gerais de comunicação . . . . .  | 111 |
| Figura 58 – Decomposição de uma escolha a partir de três possibilidades. . . . .   | 114 |
| Figura 59 – Entropia no caso de duas possibilidades com probabilidades $p$ e $(1 - p)$ . . . . .   | 115 |

## LISTA DE SÍMBOLOS

|                       |  |
|-----------------------|--|
| $N$                   | Número de neurônios.   |
| $\sigma$              | Parâmetro de ramificação.  |
| $\tau$                | Expoente da distribuição de tamanho de avalanches.   |
| $\tau_t$              | Expoente da distribuição de duração de avalanches.   |
| $g$                   | Parâmetro que controla a inibição da rede nos modelos do GGL e Brunel.                           |
| $\nu_{ext}/\nu_{thr}$ | Campo externo necessário para a rede do modelo do Brunel se manter ativa.                        |
| $\Theta$              | Função de Heaviside ou degrau.   |
| $\rho$                | Densidade de sítios (ou neurônios) ativos.   |
| $D$                   | Distância da temperatura de pico de calor específico da temperatura igual a um.                  |
| $W$                   | Largura de meia curva.   |
| $r$                   | Coefficiente que mede a tendência linear dos picos de calor específico com o tamanho da amostra. |
| $DWr$                 | Produto das métricas $D$ , $W$ , $r$ .   |
| $Ch$                  | Canais do sinal de MEG.  |
| $Thr$                 | Limiar de discretização dos sinais de MEG  |

## SUMÁRIO

|              |   |           |
|--------------|---|-----------|
| <b>1</b>     | <b>INTRODUÇÃO</b>   | <b>21</b> |
| 1.1          | TRANSIÇÃO DE FASE E O COMPORTAMENTO CRÍTICO   | 22        |
| <b>1.1.1</b> | <b>ESCALONAMENTO DE TAMANHO FINITO</b>  | <b>26</b> |
| <b>1.1.2</b> | <b>CLASSE DE UNIVERSALIDADE DE PERCOLAÇÃO DIRECIONAL DE CAMPO MÉDIO (MF-DP)</b>           | <b>30</b> |
| 1.2          | HIPÓTESE DO CÉREBRO CRÍTICO   | 33        |
| 1.3          | INCOMPATIBILIDADE ENTRE EXPOENTES E O PROBLEMA DA SUBAMOSTRAGEM                           | 39        |
| <b>2</b>     | <b>MÁXIMA ENTROPIA EM SISTEMAS NEURONAIS</b>  | <b>48</b> |
| 2.1          | ESTIMATIVA DA MÁXIMA ENTROPIA VIA TEORIA DA INFORMAÇÃO <sup>1</sup>                       | 48        |
| 2.2          | MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A SISTEMAS NEURONAIS   | 50        |
| <b>2.2.1</b> | <b>Assinatura de Criticalidade</b>  | <b>54</b> |
| 2.3          | MODELO DE MÁXIMA ENTROPIA DE MORA-DENY-MARRE  | 60        |
| <b>3</b>     | <b>MODELOS DE REDES DE NEURÔNIOS</b>  | <b>65</b> |
| 3.1          | MODELO DE AUTÔMATOS CELULARES DE KINOUCI-COPELLI  | 65        |
| 3.2          | MODELOS DE SPIKES   | 68        |
| <b>3.2.1</b> | <b>MODELO DE REDE NEURONAL DE SPIKES COM EXCITAÇÃO E INIBIÇÃO</b>                         | <b>68</b> |
| <b>3.2.2</b> | <b>MODELO DE BRUNEL</b>   | <b>72</b> |
| <b>4</b>     | <b>MÁXIMA ENTROPIA EM MODELOS NEURONAIS E EM RATOS ANESTESIADOS</b>                       | <b>75</b> |
| 4.1          | MÉTRICAS  | 75        |
| 4.2          | MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A MODELOS NEURONAIS  | 79        |
| 4.3          | MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A DADOS DE RATOS ANESTESIADOS COM URETANA                        | 86        |
| <b>5</b>     | <b>MODELO DE MÁXIMA ENTROPIA APLICADA EM REGISTROS MAGNETOENCEFALOGRAFÍCOS DE HUMANOS</b> | <b>90</b> |
| 5.1          | CRITICALIDADE EM DADOS DE MEG   | 90        |
| 5.2          | DADOS EXPERIMENTAIS UTILIZADOS  | 93        |
| 5.3          | RESULTADOS DO MÉTODO DE MÁXIMA ENTROPIA   | 94        |

|          |  |            |
|----------|--|------------|
| <b>6</b> | <b>CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS . . . . .</b>         | <b>103</b> |
|          | <b>REFERÊNCIAS . . . . .</b>                       | <b>106</b> |
| <b>A</b> | <b>APÊNDICE A - TEORIA DA INFORMAÇÃO . . . . .</b> | <b>111</b> |

## 1 INTRODUÇÃO

O interesse pelo funcionamento do cérebro desperta a curiosidade da humanidade desde as antigas civilizações, que já reconheciam seu papel fundamental no desenvolvimento de conceitos complexos, como a escrita e a numeração. No entanto, avanços significativos na compreensão do cérebro ocorreram apenas por volta do século XVIII, com os estudos de Luigi Galvani (1737-1798) e Alessandro Volta (1745-1827), que associaram a eletricidade às funções do sistema nervoso.

Outro marco importante foi o trabalho de Santiago Ramón y Cajal (1852–1934), que identificou a natureza celular do cérebro e reconheceu os neurônios como suas unidades básicas. Cajal concluiu que os neurônios são responsáveis pelo movimento e pelo processamento de informações no cérebro, e postulou que o fluxo de informação é direcional: parte da região de entrada (dendritos<sup>1</sup>) e segue para a região de saída (axônios<sup>2</sup>), conectando-se com outras células. Essa conexão entre neurônios é denominada sinapse, onde ocorre a transmissão de sinais elétricos e/ou químicos.

Um avanço notável foi estabelecido por Hodgkin e Huxley, que, ao estudar o axônio gigante de lula, postularam que o potencial de ação<sup>3</sup> é gerado pela abertura e fechamento controlado de canais iônicos específicos na membrana celular. No entanto, é importante destacar que o cérebro humano é composto por aproximadamente 86 bilhões de neurônios (AZEVEDO et al., 2009), cada um formando mais de mil conexões sinápticas.

Diante dessa vasta e complexa rede neuronal, surge uma questão fundamental: como essa intrincada organização se coordena para desempenhar uma ampla variedade de funções cognitivas, motoras e emocionais?

Com o avanço tecnológico, o registro da atividade neuronal tornou-se cada vez mais capaz de capturar padrões complexos de ativação. Esses padrões refletem uma ampla diversidade dinâmica que pode ser associada a diferentes atividades realizadas. Estudos sugerem que o recrutamento de células neuronais pode ocorrer de forma sincronizada, tanto localmente entre neurônios próximos quanto globalmente, envolvendo regiões distantes do cérebro (UHLHAAS; SINGER, 2006). A ativação dessas redes se dá de maneira seletiva e coordenada, dependendo dos estímulos sensoriais, pensamentos ou ações envolvidos (SPORNS, 2016). Esse cenário destaca

<sup>1</sup> Ramificações curtas e altamente ramificadas que se estendem do corpo celular

<sup>2</sup> Extensão longa e fina que transmite sinais elétricos dos dendritos para outras células

<sup>3</sup> O potencial de ação é um impulso elétrico que percorre a membrana de uma célula nervosa ou muscular, permitindo a transmissão de sinais entre elas.

a capacidade do cérebro de realizar processos regulatórios que possibilitam uma dinâmica adaptativa, ajustável e multiestável (SANNITA, 2008).

Em virtude da complexidade e plasticidade do sistema nervoso, que permite a comunicação e integração de informações em múltiplas escalas espaciais e temporais, surge a hipótese de que o cérebro opera próximo a um ponto crítico. O objetivo deste trabalho baseia-se nessa hipótese. As primeiras seções são dedicadas a uma revisão concisa sobre transição de fase e comportamento crítico, seguidas por uma introdução sobre como a teoria do cérebro crítico ganhou relevância e as controvérsias que emergiram. Em resposta a essas controvérsias, investigamos a ocorrência de uma das assinaturas de criticalidade, a divergência do calor específico, tanto em dados experimentais quanto em dados gerados por simulações computacionais. Esse marcador de criticalidade oferece uma abordagem alternativa para fortalecer a teoria do cérebro crítico, especialmente frente aos desafios metodológicos encontrados nas análises das avalanches neurais, que serão abordadas ao longo deste capítulo.

## 1.1 TRANSIÇÃO DE FASE E O COMPORTAMENTO CRÍTICO

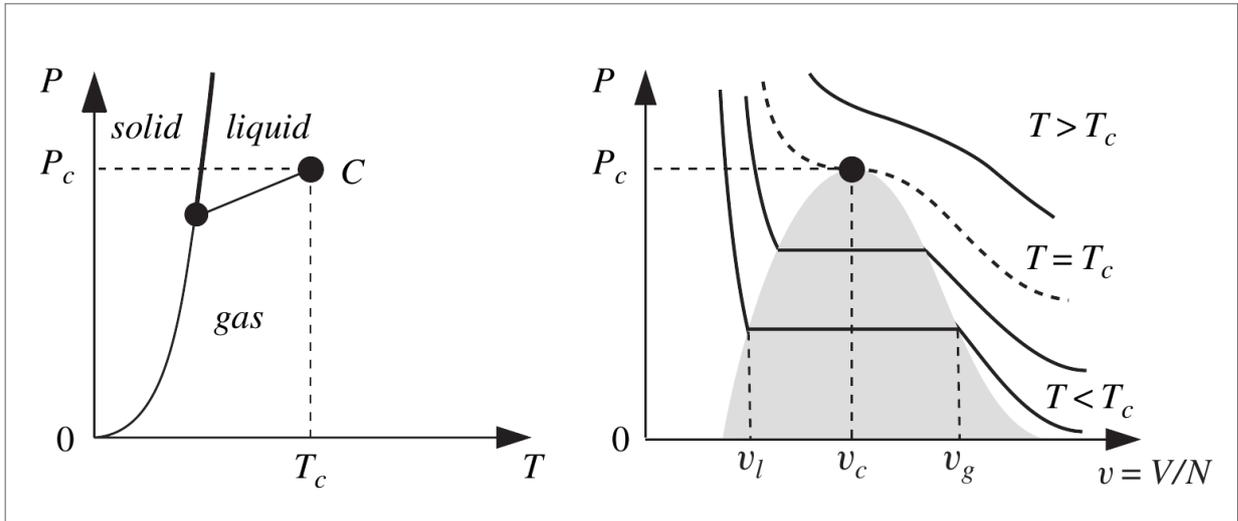
A fase de um sistema é uma região delimitada no espaço de parâmetros que descreve estados macroscópicos que compartilham propriedades semelhantes. Por exemplo, as fases sólida, líquida e gasosa de um sistema são caracterizadas por determinados parâmetros de pressão ( $P$ ), volume ( $V$ ) e temperatura ( $T$ ). A transição de uma fase para outra é caracterizada por mudanças significativas e abruptas nas propriedades físicas do sistema, como densidade, magnetização, capacidade térmica e condutividade. Este fenômeno é um dos objetos de estudo da física estatística.

A física estatística relaciona como os componentes microscópicos de um sistema se manifestam de maneira coletiva em propriedades no domínio macroscópico. De maneira geral, as propriedades macroscópicas podem ser deduzidas da energia livre ou da função de partição. A função canônica de partição em geral é analítica para uma porção finita de partículas. No entanto, espera-se que em uma mudança de fase ocorra uma manifestação diferente da função resposta; dessa maneira, a transição de fase deve corresponder a singularidades da energia livre. Essas singularidades são obtidas apenas para um número infinito de partículas, isto é, no limite termodinâmico  $N \rightarrow \infty$ . Portanto, o estudo de transições de fases está relacionado a encontrar a origem das singularidades na energia livre e caracterizá-las (KARDAR, 2007).

Um exemplo de transição de fase é a condensação de um gás em um líquido. Os diagramas

de fase são mostrados na Figura 1. No plano  $(P,T)$ , observamos que a energia livre do

Figura 1 – Diagramas de fases de um sistema típico da pressão em função da temperatura (esquada) e do volume (direita). As isotermas são retas na região de coexistência abaixo do ponto crítico.



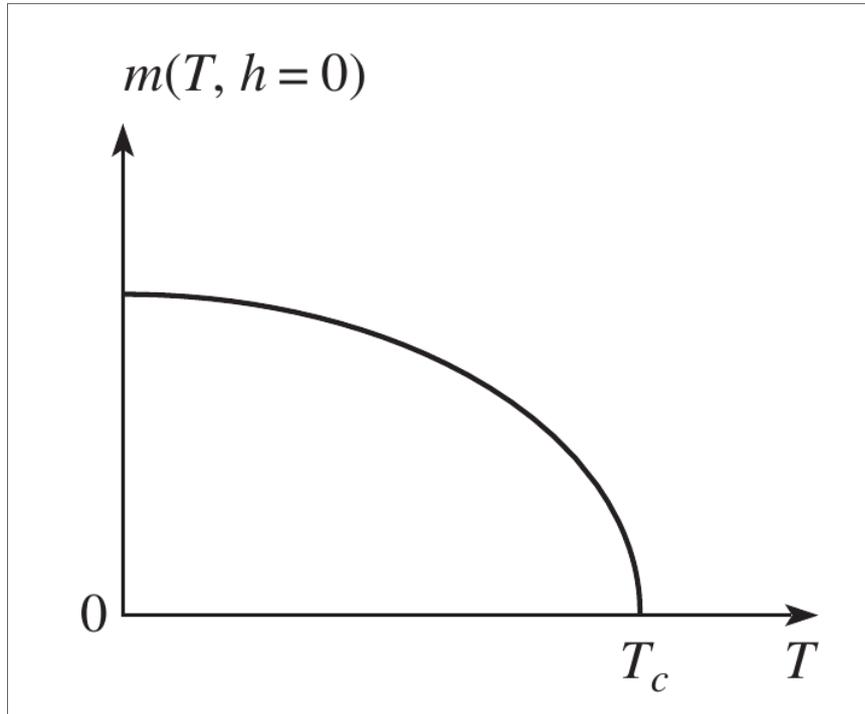
Fonte: (KARDAR, 2007)

sistema é analítica, exceto pela ramificação que cessa na fronteira da fase. Já na vizinhança do ponto crítico, no plano  $(P,V)$ , surge um ponto de inflexão nas isotermas à medida que nos aproximamos da temperatura crítica ( $T_c$ ) vindo de altas temperaturas. Isso implica que a compressibilidade isotérmica ( $\kappa_T = -\partial V/\partial P|_{T/V}$ ) diverge à medida que  $T \rightarrow T_c^+$ .

A mudança de fase ocorre em um ponto específico do diagrama de fase, denominado ponto crítico. É na vizinhança desse ponto que são encontradas as singularidades que caracterizam uma mudança de fase. A busca pelo ponto crítico começa com a escolha de uma função termodinâmica que é diferente em cada fase; essa função é chamada de parâmetro de ordem. À medida que alteramos o parâmetro de controle do sistema, observamos a resposta dessa função. Por exemplo, em um ímã, a magnetização ( $m$ ) é o parâmetro de ordem a ser observado à medida que a temperatura varia, sendo esta a variável de controle. A Figura 2 ilustra esse sistema; observe a perda de magnetização quando a temperatura atinge  $T_c$ .

Através do parâmetro de ordem, detecta-se o comportamento não singular na vizinhança do ponto crítico. Essa não analiticidade é caracterizada por leis de potência, associadas a um conjunto de expoentes, os expoentes críticos. Retornando ao exemplo do ímã, a magnetização descreve a resposta magnética de um material submetido a um campo magnético externo  $h$ .

Figura 2 – Comportamento singular para a magnetização de um imã.



Fonte: (KARDAR, 2007)

No caso em que  $h = 0$ , próximo da transição, a magnetização se comporta como

$$m(T, h = 0) \propto \begin{cases} 0 & \text{para } T > T_c, \\ |t|^\beta & \text{para } T < T_c, \end{cases} \quad (1.1)$$

onde  $t = (T_c - T)/T_c$  é a temperatura reduzida, e  $\beta$  um dos expoentes crítico. Considerando agora um campo externo pequeno, e  $T = T_c$ , o expoente  $\delta$  é definido por

$$m(T = T_c, h) \propto h^{1/\delta}. \quad (1.2)$$

Outras singularidades são encontradas em funções resposta, como a divergência da suscetibilidade, que mede a resposta do sistema a mudanças em alguma variável, como a temperatura e o volume. Nesse caso, a mudança é em relação ao campo externo. A singularidade ocorre quando  $h = 0$ , e está relacionada com o expoente  $\gamma$  através de

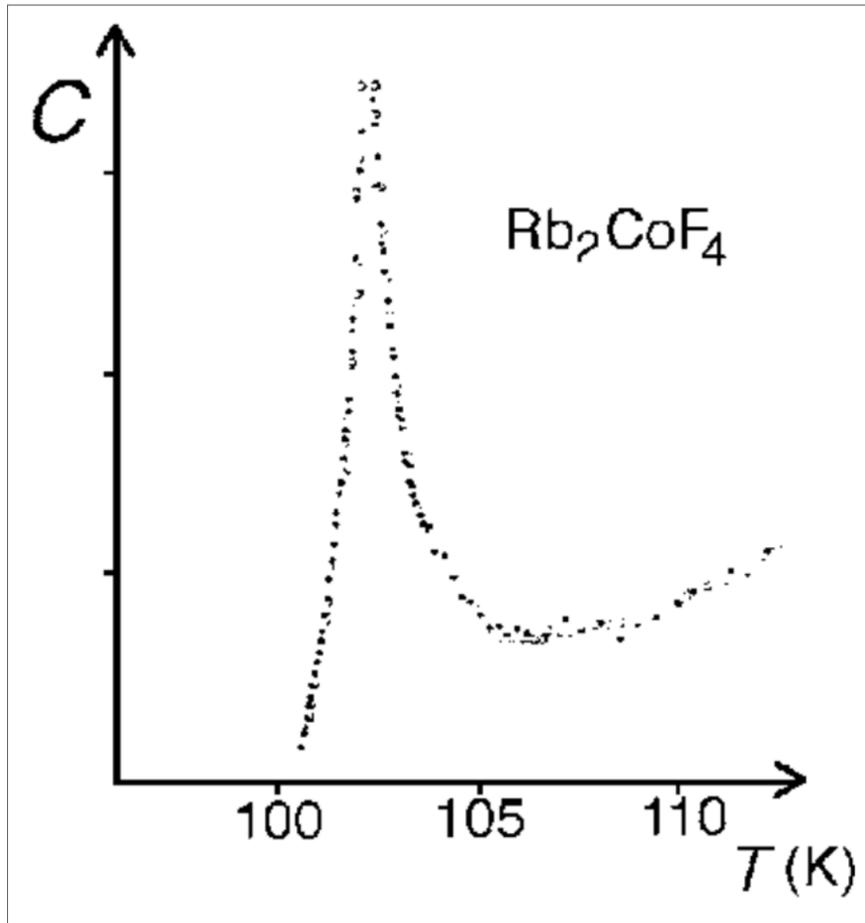
$$\chi_{\pm}(T, h = 0) \propto |t|^{-\gamma_{\pm}}, \quad (1.3)$$

onde  $\gamma_+$  e  $\gamma_-$  descrevem a divergência nos dois lados da transição de fase. Geralmente  $\gamma_+ = \gamma_- = \gamma$ . Também para  $h = 0$  ocorre a divergência da capacidade térmica, que é a medida da quantidade de calor necessária para elevar a temperatura do sistema por uma certa quantia,

$$C_{\pm}(T, h = 0) \propto |t|^{-\alpha_{\pm}}, \quad (1.4)$$

onde  $\alpha$  é o expoente crítico. A Figura 3 ilustra a divergência para transição de fase do  $Rb_2CoF_4$ . A divergência da capacidade térmica é o marcador de criticalidade que será investigado neste trabalho em dados gerados por simulações computacionais de neurônios e em dados experimentais. As curvas obtidas aqui por esse marcador assemelham-se às obtidas na Figura 3.

Figura 3 – Capacidade térmica de  $Rb_2CoF_4$  em função de  $T$ .



Fonte: (IKEDA; HATTA; TANAKA, 1976)

No ponto crítico, ocorre também a divergência do comprimento de correlação, que é uma medida da extensão espacial sobre a qual as propriedades do sistema estão correlacionadas. O comprimento de correlação tende ao infinito à medida que o sistema se aproxima do ponto crítico. Isso indica uma crescente interconectividade entre os elementos do sistema, resultando em uma maior coerência e interdependência entre eles. Essa divergência é caracterizada pelo expoente crítico  $\nu$

$$\xi_{\pm}(T, h = 0) \propto |t|^{-\nu_{\pm}}. \quad (1.5)$$

Existem outros expoentes que caracterizam a transição de fase, e esse conjunto forma a

classe de universalidade. Sistemas diferentes que compartilham os mesmos expoentes críticos durante uma transição de fase são ditos pertencentes a mesma classe de universalidade. Ou seja, mesmo com diferentes microestruturas e interações diferentes, exibem comportamento semelhante próximo ao ponto crítico. Esse conceito permite entender e descrever sistemas muito complexos ao compreender um sistema mais simples que compartilhe a mesma classe de universalidade. Até agora, discutimos o comportamento de um sistema no ponto crítico para uma configuração com infinitos constituintes. A seguir, analisaremos as mudanças decorrentes ao se considerar um sistema de tamanho finito, por meio do método de escalonamento de tamanho finito.

### 1.1.1 ESCALONAMENTO DE TAMANHO FINITO

Teoricamente, as singularidades que são as marcas de um sistema em uma transição de fase ocorrem quando consideramos um número muito grande de constituintes, ou seja, no limite termodinâmico. Entretanto, sistemas reais são finitos. Diante disso, é necessário, tanto do ponto de vista teórico quanto experimental, entender as mudanças que ocorrem nas proximidades de uma transição de fase em um sistema finito. O método utilizado para essa investigação é o de escalonamento de tamanho finito, ou *finite-size scaling* em inglês, o qual observa como os expoentes críticos variam à medida que o tamanho do sistema muda.

Para ilustrar o método, consideramos um sistema de tamanho finito  $L$ , e veremos como isso afeta a medida de interesse. Para isso, precisamos escrever a quantidade de interesse em termos do comprimento de correlação  $\xi$  do sistema. Para a suscetibilidade, combinamos as equações 1.3 e 1.5 de modo a eliminar  $t$  e obtemos:

$$\chi \propto \xi^{\gamma/\nu} \quad (1.6)$$

na vizinhança da transição de fase.

Para um sistema finito, o comprimento de correlação é limitado à medida que ele se aproxima do tamanho do sistema, de modo que a suscetibilidade também é limitada e nunca diverge (NEWMAN; BARKEMA, 1999). Ou seja, no caso em que  $\xi > L$  teremos um corte, porém, para  $\xi \ll L$ , o valor de  $\chi$  será o mesmo que o de um sistema infinito. Dessa forma, podemos escrever que:

$$\chi = \xi^{\gamma/\nu} \chi_0(L/\xi), \quad (1.7)$$

onde  $\chi_0$  é uma função sem dimensão de uma simples variável com as seguintes propriedades

$$\chi_0(x) = \begin{cases} \text{constante} & \text{se } x \gg 1 \\ \propto x^{\gamma/\nu} & \text{para } x \rightarrow 0. \end{cases} \quad (1.8)$$

Essa equação contém toda a informação necessária sobre o comportamento do sistema com o tamanho do sistema variando. Entretanto, ela está em função do comprimento de correlação  $\xi$  na temperatura  $t$  no sistema infinito, que não é conhecido. De maneira conveniente podemos reescrever a equação acima definindo uma nova função sem dimensão  $\tilde{\chi}$

$$\tilde{\chi} = x^{-\gamma} \chi_0(x^\nu) \quad (1.9)$$

e usando a equação 1.5 chegamos em

$$\chi = L^{\gamma/\nu} \tilde{\chi}(L^{1/\nu}|t|). \quad (1.10)$$

A equação 1.10 nos fornece como a suscetibilidade deve variar de acordo com o tamanho do sistema  $L$  para sistemas finitos próximos à temperatura crítica. A função  $\tilde{\chi}$  definida na equação 1.9 é conhecida como a função de escalonamento para a suscetibilidade. Junto com a equação 1.8, temos:

$$\tilde{\chi}(x) \begin{cases} \rightarrow x^{-\gamma} (x^\nu)^{\gamma/\nu} = \text{constante} & \text{para } x \rightarrow 0 \end{cases} \quad (1.11)$$

que indica que  $\tilde{\chi}$  é finita na origem, ou seja, próximo à temperatura crítica. Rearranjando a equação 1.10 escrevemos

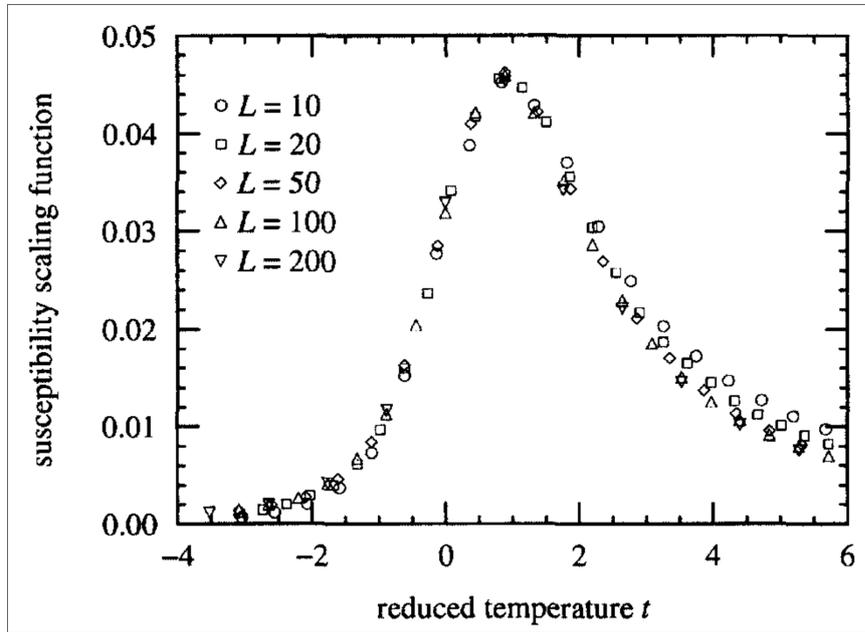
$$\tilde{\chi}(L^{1/\nu}t) = L^{-\gamma/\nu} \chi_L(t), \quad (1.12)$$

para obter que a função de escalonamento  $\tilde{\chi}$  para diferentes valores da variável de escala

$$x = L^{1/\nu}t. \quad (1.13)$$

A equação 1.10 não possui dependência adicional oculta de  $L$ , o que implica que  $\tilde{\chi}(x)$  é constante independentemente do tamanho do sistema. Isso permite determinar os expoentes  $\gamma$ ,  $\nu$  e a temperatura crítica a partir da medição de  $\tilde{\chi}(x)$ . Para isso, registra-se a medida de interesse para diferentes tamanhos do sistema  $L$  em função da temperatura. Em seguida, resolvendo a equação 1.9 para obter  $\tilde{\chi}(x)$ , é plotado as curvas resultantes em um único gráfico. Como  $\tilde{\chi}(x)$  deve ser constante independentemente de  $L$ , ajusta-se os expoentes  $\gamma$  e  $\nu$  para que as curvas se sobreponham. Este procedimento é ilustrado na Figura 4 para a suscetibilidade magnética.

Figura 4 – Colapso dos dados de suscetibilidade magnética para o modelo de Ising bidimensional. Os pontos são obtidos a partir de medidas de Monte Carlo da suscetibilidade para cinco tamanhos diferentes de sistema conforme indicado. A partir desse colapso, encontra-se  $\gamma = 1.76$ ,  $\nu = 1.00$  e  $T_c = 2.27J$ . Note que o colapso falha uma vez que se afasta suficientemente da temperatura crítica ( $t = 0$ ).



Fonte: (NEWMAN; BARKEMA, 1999)

Esse método pode ser aplicado a outras medidas de maneira semelhante, como o calor específico  $c$  e a magnetização  $m$ .

$$c = L^{\alpha/\nu} \tilde{c}(L^{1/\nu}t), \quad (1.14)$$

$$m = L^{-\beta/\nu} \tilde{m}(L^{1/\nu}t). \quad (1.15)$$

Para reduzir os erros nos expoentes críticos, existem técnicas como a construção de uma medida quantitativa da qualidade dos dados sobrepostos, como a variância do conjunto de curvas, integrada no intervalo de valores de  $x$  próximos à criticidade (NEWMAN; BARKEMA, 1999). No entanto, pode-se realizar o colapso das curvas usando o ponto máximo  $x_0$  como referência, onde esses máximos devem ser os mesmos para todos os tamanhos do sistema. Calculando os pontos máximos de cada curva, também obtém-se a temperatura máxima  $T_0$ . Combinando as equações 1.13 com  $t = (T_c - T)/T_c$ , é possível ver que a temperatura  $T_0$  correspondente a  $x_0$  é dada por:

$$T_0 = T_c(1 + x_0 L^{-1/\nu}). \quad (1.16)$$

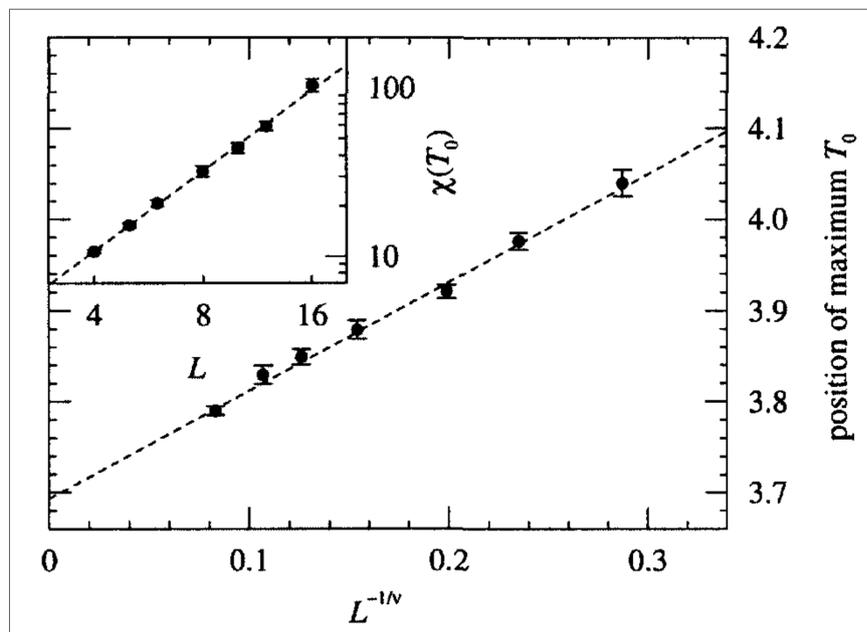
Dessa forma, o gráfico de  $T_0$  em função de  $L^{-1/\nu}$  deve resultar em uma linha reta, fornecendo assim o valor correto de  $\nu$ . A interseção dessa linha com o eixo vertical estima a temperatura crítica  $T_c$ .

De posse do expoente crítico  $\nu$  e de  $T_c$ , pode-se estimar os outros expoentes. Como  $\tilde{\chi}(x_0)$  deve ser o mesmo para qualquer tamanho do sistema, assim da equação 1.12) é obtido

$$\chi_L(T_0) \propto L^{\gamma/\nu}. \quad (1.17)$$

Então, construindo um gráfico dos valores máximos de  $\chi$  como função de  $L$  na escala logarítmica, obteremos uma linha reta. Sendo a inclinação dessa reta dada por  $\gamma/\nu$ , determinando assim  $\gamma$ . A figura 5 ilustra esse processo. Outros expoentes são encontrados de maneira similar

Figura 5 – Ilustração da escala de tamanho finito no modelo Ising de campo aleatório usando apenas um ponto na função de escala. A figura principal mostra o cálculo do expoente  $\nu$ . O gráfico interno mostra o cálculo de  $\gamma$ . Os resultados neste caso foram  $\nu = 1,1 \pm 0,2$ ,  $\gamma = 1,7 \pm 0,2$ .



Fonte: (NEWMAN; BARKEMA, 1999)

utilizando as relações

$$c_L(T_0) \propto L^{\alpha/\nu}, \quad (1.18)$$

$$m_L(T_0) \propto L^{-\beta/\nu}. \quad (1.19)$$

A relação na equação 1.18 será explorada no capítulo 4 para testar se os modelos computacionais de neurônios e os dados experimentais apresentam relações de criticalidade, fornecendo novas evidências para a hipótese do cérebro crítico.

Como mencionado anteriormente, o conjunto de expoentes críticos forma uma classe de universalidade. Na seção 1.2, veremos indícios de que a classe apontada para a transição de fase no cérebro é a de percolação direcionada de campo médio (MF-DP). A seguir, apresentaremos brevemente essa classe.

### 1.1.2 CLASSE DE UNIVERSALIDADE DE PERCOLAÇÃO DIRECIONADA DE CAMPO MÉDIO (MF-DP)

A percolação em geral é intensamente estudada por ser facilmente formulada para situações reais e por fornecer previsões qualitativas. Além disso, por sua simplicidade, permite o desenvolvimento matemático que pode ser utilizado em problemas mais complexos, como no cérebro. O primeiro modelo de percolação foi desenvolvido por BROADBENT; HAMMERSLEY (1957) com o objetivo de solucionar o problema de entupimento de máscaras de gás. O gás que passa dentro da máscara é filtrado por carvão, permitindo que apenas o ar passe por seus poros, mas alguns desses poros são fechados devido ao entupimento. Esse problema foi modelado em uma rede bidimensional em que cada sítio representa um dos poros. Cada sítio tem uma probabilidade  $p$  de estar aberto, pois os poros se fecham de maneira aleatória. Desse exemplo, fica claro que a característica dos modelos de percolação é estudar como as ligações são realizadas de forma aleatória.

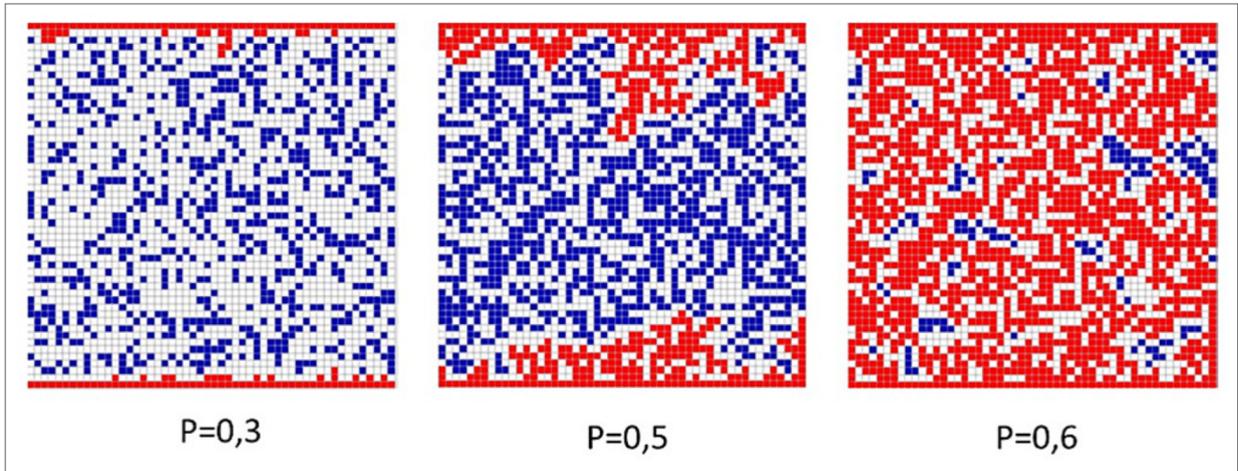
Para ilustrar a aplicação da percolação, considere o seguinte problema: árvores infectadas são colocadas nos nós de uma rede quadrada, sendo  $p$  a probabilidade de infectar qualquer uma das 4 árvores vizinhas. O modo como essa epidemia se espalha depende da probabilidade  $p$  (SCHULZ, 2020). Se  $p$  for suficientemente pequeno, a epidemia é rapidamente contida, mas se  $p$  for alto, quase todas as árvores serão infectadas, percolando toda a rede. Existe uma probabilidade limite dividindo as duas situações, a probabilidade crítica  $p_c$ . A Figura 6 ilustra a simulação computacional dessa situação para diferentes probabilidades  $p$ .

Além dos exemplos citados acima, modelos de percolação são utilizados amplamente em diversas situações no estudo, como no espalhamento de incêndios e epidemias.

Como ilustrado, o comportamento da rede é controlado pela probabilidade dos sítios se ligarem, sendo essa probabilidade entendida como o parâmetro de controle do sistema. Aqui denotaremos essa probabilidade como sendo  $\lambda$ . Ao variar  $\lambda$ , teremos como resposta a quantidade de sítios percolados (ou ativados)  $\rho$  variando, sendo este o parâmetro de ordem. Para  $\lambda < \lambda_c$ , teremos  $\rho = 0$ , não havendo percolação, sendo este o estado absorvente, e para  $\lambda > \lambda_c$  o estado ativo com  $\rho > 0$ . Essa transição ocorre de maneira contínua, como mostra a Figura 7, embora não seja descartada a possibilidade de um salto descontínuo em  $\lambda_c$  entre as dimensões  $3 \leq \lambda \leq 19$  (GRIMMETT; GRIMMETT, 1999).

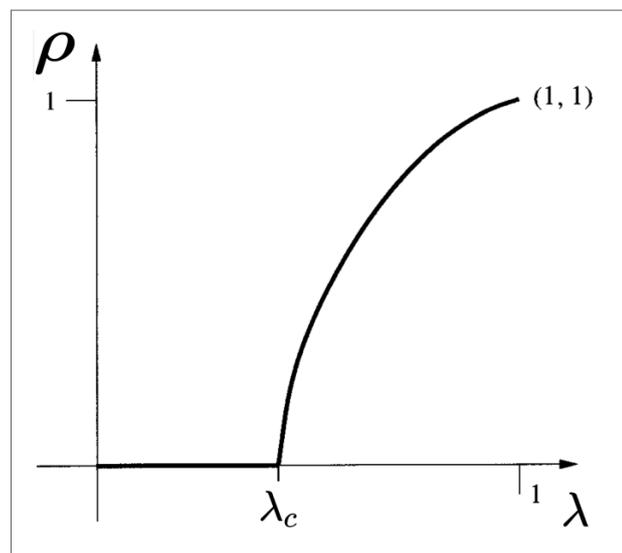
O que diferencia a percolação da percolação direcionada é que neste último temos uma direção preferencial. Por exemplo, a água atravessando os poros de uma rocha é influenciada

Figura 6 – Simulação da infecção de árvores em uma rede quadrada. Os sítios em vermelho representam árvores infectadas, os sítios em azul indicam árvores saudáveis, e os espaços em branco correspondem a áreas vazias. Os quadrados vermelhos são aqueles que podem ser alcançados do topo ou da base, passando apenas por quadrados preenchidos. Os números abaixo das figuras representam a probabilidade de preenchimento. Somente após  $p = 0,6$  que todo o pomar é infectado.



Fonte: Retirado de: (SCHULZ, 2020)

Figura 7 – A densidade de sítios percolados  $\rho$  aumenta continuamente a partir do ponto crítico  $\lambda_c$  à medida em que a probabilidade de transmissão  $\lambda$  é aumentada.



Fonte: Adaptado de: (GRIMMETT; GRIMMETT, 1999)

pela ação da gravidade, o que faz com que alguns sítios não sejam ativados. Um modelo de percolação direcionada é o processo de contato apresentado por HARRIS (1974) para estudar epidemias. Nesse modelo, a doença se espalha apenas para os vizinhos que estão em uma determinada direção específica. Casos como epidemias servem para ilustrar que em fenômenos críticos de não-equilíbrio o tempo é considerado uma dimensão extra e tem suas próprias propriedades.

A análise de campo médio para o processo de contato sobre a densidade de sítios ativos (MARRO; DICKMAN, 2005) revela que próximo ao ponto crítico teremos

$$\rho \sim (\lambda - \lambda_c), \quad (1.20)$$

obtendo o expoente crítico  $\beta' = 1$ . Considerando o sistema no ponto crítico, e também um campo externo  $h \rightarrow 0$  na rede de modo a ativar os sítios, teremos que

$$\rho(\lambda_c, h) \sim \sqrt{4h\lambda}, \quad (1.21)$$

onde identificamos o expoente  $\delta_h = 2$ . Como mencionado acima, o tempo é considerado como uma dimensão extra. Sendo assim, teremos um comprimento de correlação espacial  $\xi_{||}$  e temporal  $\xi_{\perp}$  que divergem com o aumento da proximidade ao ponto crítico com os expoentes  $\nu_{||} = 1$  e  $\nu_{\perp} = 1/2$  (HENKEL, 2008).

Outro expoente de interesse é o expoente relacionado à probabilidade de máxima sobrevivência  $P_{\infty}$ , o qual mede a probabilidade de um sítio aleatório pertencer a um *cluster* infinito, em outras palavras, descreve a probabilidade de um sítio estar no caminho percolante. Na fase ativa, esta probabilidade escala com

$$P_{\infty} \sim (\lambda - \lambda_c)^1, \quad (1.22)$$

sendo esse relacionado com o expoente  $\beta' = 1$ .

Esses dois últimos expoentes estão relacionados com os expoentes  $\tau$  e  $\tau_t$  através da seguinte combinação

$$\tau = 1 + \frac{\beta'}{\nu_{||} + \nu_{\perp}d - \beta'} \quad (1.23)$$

$$\tau_t = 1 + \frac{\beta'}{\nu_{||}}, \quad (1.24)$$

como demonstrado por MUNOZ et al. (1999) e HENKEL (2008).

Esses expoentes escalonam com as avalanches neuronais e têm sido amplamente investigados em dados experimentais, utilizando os mais diversos métodos de registro de atividade neuronal. Utilizando  $d = 4$ , os expoentes aqui descritos  $\beta' = 1$ ,  $\nu_{\perp} = 1/2$  e  $\nu_{||} = 1$ , obtém-se  $\tau = 1,5$  e  $\tau_t = 2$ . Na próxima seção, iremos discutir os primeiros trabalhos que indicam uma dinâmica neuronal que apresenta os mesmos valores desses expoentes.

## 1.2 HIPÓTESE DO CÉREBRO CRÍTICO

A transição de fase é caracterizada por leis de potência associadas a expoentes críticos, como discutido anteriormente. Essas leis de potência também são observadas em fenômenos físicos fora do equilíbrio. Um exemplo é o modelo de pilha de areia estudado por BAK; TANG; WIESENFELD (1987). Nesse modelo, grãos de areia são depositados lentamente na mesma posição sobre uma mesa. A pilha de areia continua a crescer até atingir um ângulo crítico, momento em que novos grãos depositados provocam uma avalanche de areia para fora da pilha, reduzindo o ângulo e aproximando-o do ângulo crítico novamente. Os autores mostraram que a repetição dessas avalanches segue leis de potência, com expressões como:

$$P(S) \sim S^{-\tau}, \quad (1.25)$$

$$P(T) \sim T^{-\tau_t}, \quad (1.26)$$

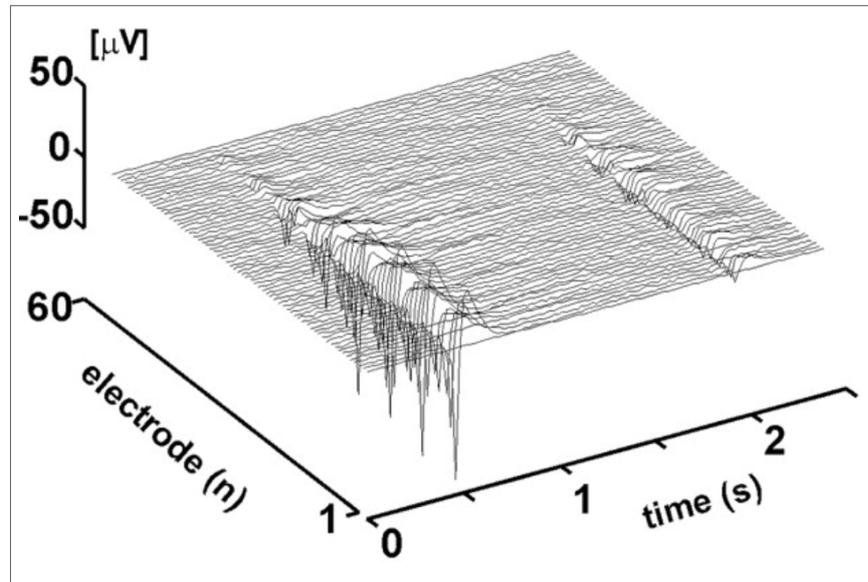
onde  $S$  é a quantidade de areia deslocada, denominada tamanho da avalanche, e  $T$  é o tempo de deslocamento, denominado duração. Esse modelo exemplifica o conceito de criticalidade auto-organizada (*self-organized criticality* - SOC), no qual o sistema se organiza espontaneamente entre a transição de dois estados diferentes em torno do ponto crítico, sem necessidade de estímulos externos ou ajustes. Nesse caso, a pilha se organiza entre um estado estável e instável. Desde esse estudo, observa-se que avalanches seguindo distribuições de lei de potência são encontradas na natureza, como em terremotos (OLAMI; FEDER; CHRISTENSEN, 1992; WANG; JACKSON; KAGAN, 2009), erupções solares (LU; HAMILTON, 1991) e incêndios florestais (DROSSEL; SCHWABL, 1992).

No cérebro, BEGGS; PLENZ (2003) foram os primeiros a definir medidas de avalanches neuronais, observando leis de potência na atividade espontânea em culturas organotípicas e em fatias do córtex de rato. A atividade neuronal foi registrada através do potencial de campo local (*local field potential* - LFP)<sup>4</sup>. A Figura 8 ilustra esse registro para dois períodos, demonstrando claramente a existência da atividade coletiva dos neurônios.

Essa atividade coletiva exibe uma sincronia aparente, onde ao ampliar a escala temporal, observa-se um intervalo de disparos entre os neurônios da ordem de milissegundos. No entanto, o intervalo entre as rajadas de atividades ocorrem na ordem dos segundos. Essa diferenciação na escala temporal é utilizada para definir as avalanches neuronais.

<sup>4</sup> Um sinal de LFP (Potencial de Campo Local) é uma oscilação elétrica registrada a partir de grupos de neurônios, refletindo a atividade elétrica local no cérebro.

Figura 8 – Potencial de campo local registrados em matrizes multi-eletrodos de 60 canais.



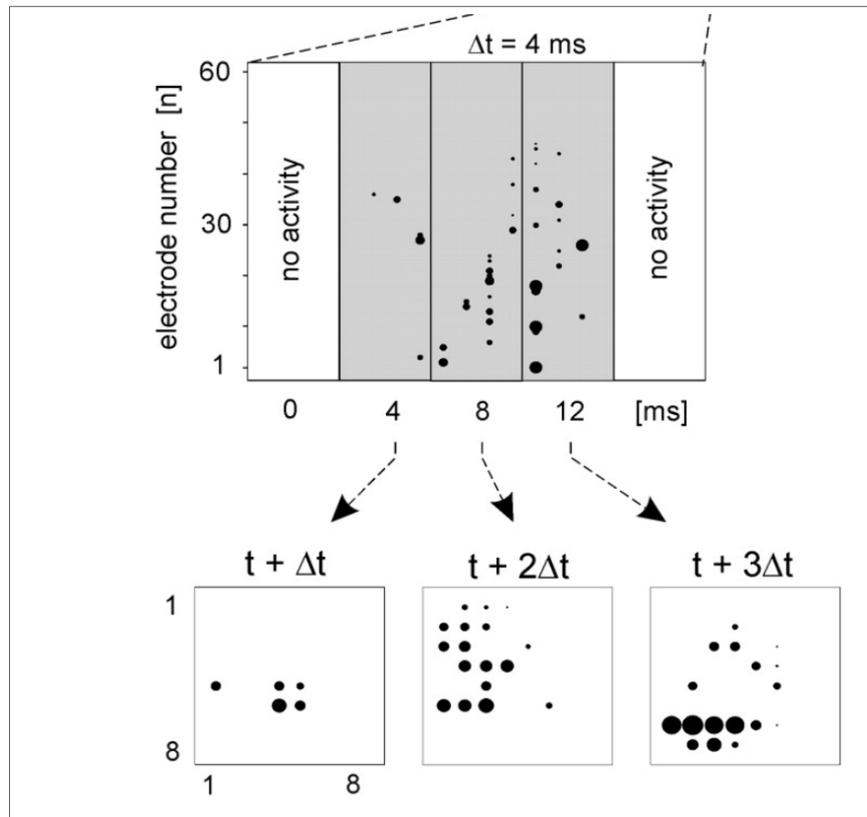
Fonte: Retirado de (BEGGS; PLENZ, 2003)

Para contabilizar as distribuições de tamanho e duração das avalanches, é necessário primeiro registrar cada atividade elétrica, determinando o eletrodo que a detectou e o tempo em que ela ocorreu. Como mostrado na Figura 8, há dificuldades para determinar o tempo da atividade devido ao ruído de fundo da atividade neuronal. Para contornar isso, Beggs e Plenz determinaram um limiar<sup>5</sup> (*threshold*) no LFP. Um evento é então detectado caso ultrapasse esse limiar. Na Figura 9 é exibido um *raster plot*, um gráfico que mostra quais eletrodos registraram eventos ao longo do tempo. Após determinar cada evento, a série temporal é dividida em intervalos de tempo  $\Delta t$ , denominado *bin*. Uma avalanche é identificada por uma sequência de atividade entre períodos de silêncio, conforme ilustrado na Figura 9. O tamanho de uma avalanche é determinado pelo número de eventos ocorridos dentro dela, enquanto sua duração é o número de intervalos  $\Delta t$  nos quais ocorreu atividade.

É importante notar que tanto o tamanho quanto a duração das avalanches são afetados pela escolha de  $\Delta t$ . Um *bin* muito grande irá agrupar um número maior de grandes avalanches, enquanto um *bin* menor irá agrupar um número maior de pequenas avalanches. Para avaliar as consequências da escolha do *bin* na distribuição de avalanches, Beggs e Plenz variaram  $\Delta t$ , como mostrado na Figura 10. Pode-se observar uma forte influência do *bin* nas distribuições de tamanho, levando a variações no expoente  $\tau$ , como mostrado no gráfico interno da Figura 10 (a). A mesma influência é evidente nas distribuições de duração, conforme ilustrado na Figura 10 (b). No entanto, Beggs e Plenz mostraram que as distribuições de duração podem

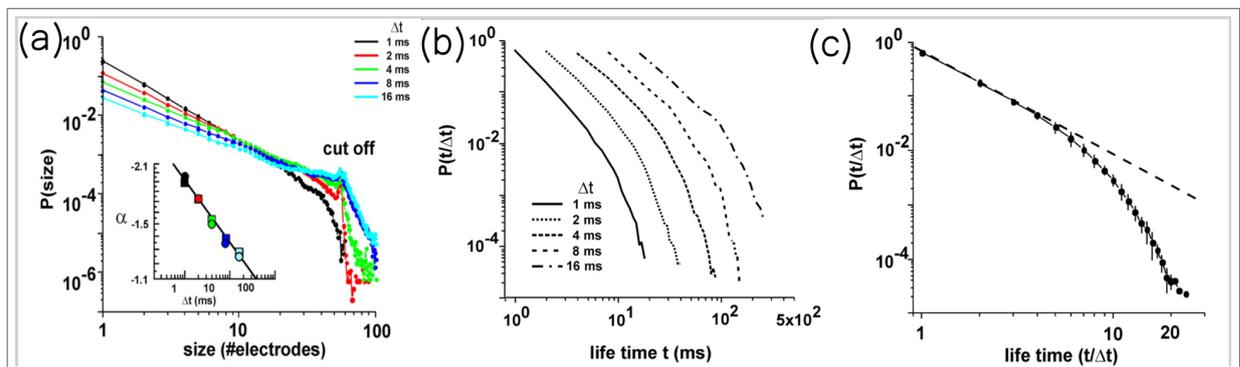
<sup>5</sup> Tipicamente, 2 ou 3 desvios-padrões abaixo do valor médio do LFP.

Figura 9 – *Raster plot* para um trecho da série temporal exibindo uma avalanche neuronal, dividida em intervalos de tempo  $\Delta t$ . Nesse caso, tamanho da avalanche é 39, enquanto que sua duração é de  $3\Delta t$ .



Fonte: Retirado de (BEGGS; PLENZ, 2003)

Figura 10 – (a) Distribuição do tamanho de avalanches neuronais para diferentes valores de  $\Delta t$ . O gráfico interno mostra como o expoente  $\tau$  ( $\alpha$  na figura) é afetado com a escolha do *bin*. (b) Distribuição de duração para avalanches neurais para diferentes valores de  $\Delta t$ . (c) Utilizando a transformação  $t' = t/\Delta t$  as distribuições de duração colapsam apresentando um lei de potência com expoente  $\tau_t \sim 2$ .



Fonte: Adaptado de (BEGGS; PLENZ, 2003)

ser transformadas em distribuições livres de escala usando a transformação  $t' = t/\Delta t$ , como mostrado na Figura 10 (c), onde o expoente  $\tau_t$  se aproxima de 2.

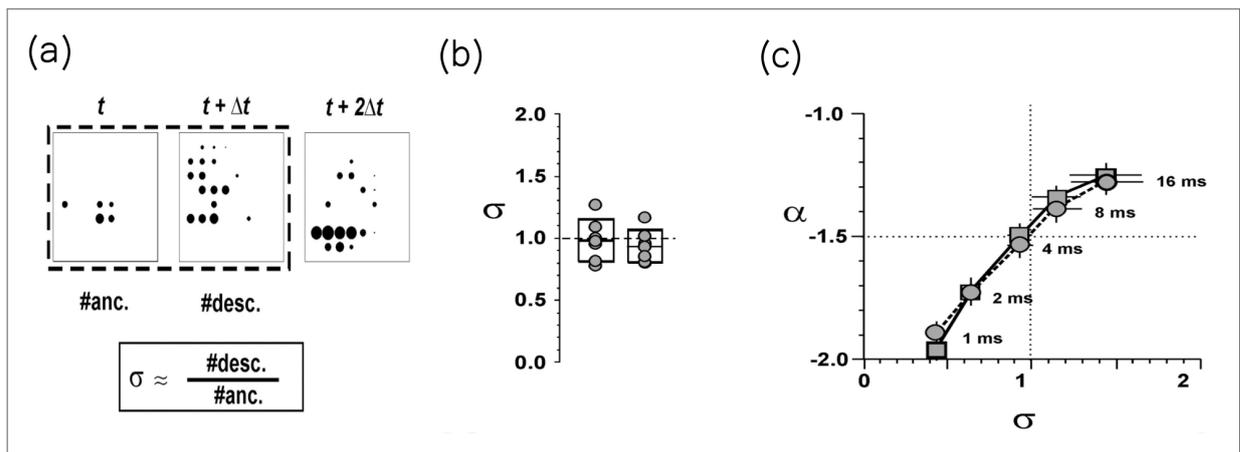
Pensando em um *bin* que caracterizasse a atividade registrada, Beggs e Plenz utilizaram o que eles argumentavam como “bin natural”, que é a média dos intervalos entre eventos

(*interevent interval*,  $\langle IEI \rangle$ ), que nesse caso  $\Delta t = 4$  ms. Essa escolha levou ao expoente  $\tau = 1,5$ . Juntamente com o expoente  $\tau_t \sim 2$ , encontrado independentemente da escolha de  $\Delta t$ , esses expoentes são os mesmos encontrados no processo de ramificação crítica (HARRIS et al., 1963).

No processo de ramificação, ocorrem eventos em cascata, semelhante ao que acontece em uma reação em cadeia. Nesse processo, eventos ou partículas individuais podem gerar uma quantidade aleatória de novos eventos ou partículas. O quão um evento pode gerar outros eventos é determinado pelo parâmetro de ramificação  $\lambda$ . O ponto crítico desse processo ocorre para  $\lambda = 1$ , onde o sistema está em um equilíbrio instável entre o crescimento ( $\lambda > 1$ ) e a extinção ( $\lambda < 1$ ).

Diante dos expoentes encontrados, Beggs e Plenz tentaram estimar o parâmetro de ramificação dos registros, calculando no início de cada avalanche quantos outros eltrodos foram ativados no *bin* seguinte. O parâmetro de ramificação da avalanche  $i$  é determinado como a razão do número de eventos da segunda janela temporal (descendentes) pelo número de eventos da primeira janela (ascendentes). A Figura 11 (a) ilustra essa contagem. Após o cál-

Figura 11 – Estimativa do parâmetro de ramificação experimentalmente por Beggs e Plenz. Nesta figura, o parâmetro de ramificação é representado pela letra  $\sigma$ , extraído do trabalho original. (a) Parâmetro de ramificação calculado apenas com os dois primeiros *bins* de cada avalanche. (b) Parâmetro de ramificação calculado para cada experimento, sendo as caixas os desvios padrões. (c) Expoente versus parâmetro de ramificação para cada valor de *bin*.



Fonte: Adaptado de (BEGGS; PLENZ, 2003)

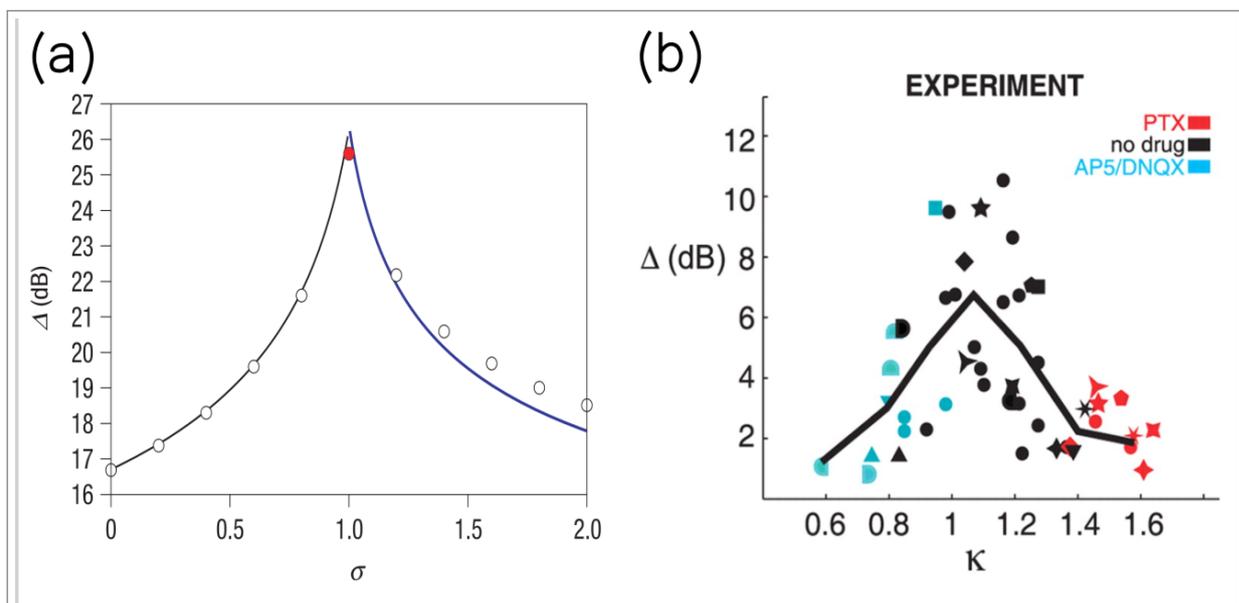
culo de  $\lambda_i$  para cada avalanche, o parâmetro de ramificação é determinado pela média deles,  $\lambda = \langle \lambda_i \rangle$ . A Figura 11 (b) mostra o resultado de  $\lambda$  para cada conjunto de registros. Perceba que para a maioria dos casos  $\lambda$  está em torno de 1, reforçando semelhanças com o processo de ramificação crítica. O parâmetro de ramificação estimado também varia de acordo com o

tamanho do *bin*, sendo  $\lambda = 1$  obtido para  $\Delta t = 4$  ms, o “bin natural” definido por Beggs e Plenz, conforme ilustrado na Figura 11(c).

Essa descoberta levou à hipótese do cérebro crítico, que sugere que o cérebro é um sistema dinâmico que se auto-organiza em torno de um ponto crítico, semelhante ao caso da pilha de areia (CHIALVO, 2004; BEGGS, 2008; SHEW; PLENZ, 2013). Essa hipótese ganha força através da modelagem de redes neuronais no ponto crítico, as quais demonstram propriedades ideais de processamento e computação.

Nosso cérebro está constantemente exposto a uma variedade de estímulos, exigindo dele a otimização das respostas ao ambiente. Para quantificar essa resposta, KINOUCI; COPELLI (2006) introduziram a medida de faixa dinâmica  $\Delta$ . A faixa dinâmica pode ser interpretada como a capacidade do sistema neuronal de responder a uma ampla gama de estímulos, refletindo sua eficiência na codificação e processamento de informações. Uma faixa dinâmica maior sugere que o sistema é capaz de lidar com uma variedade mais ampla de estímulos e de gerar uma gama mais ampla de respostas. Utilizando uma rede de autômatos celulares excitáveis, KINOUCI; COPELLI (2006) mostraram que essa faixa dinâmica é maximizada no ponto crítico  $\lambda_c = 1$  Figura 12 (a). Esse resultado é confirmado experimentalmente por SHEW et al. (2009)

Figura 12 – (a) Por simulação (pontos) KINOUCI; COPELLI(2006) mostraram que a faixa dinâmica  $\Delta$  é maximizada na criticalidade, ou seja, no parâmetro de ramificação teórico de  $\sigma = 1$ , concordando com a análise teórica (linha). (b) SHEW et al.(2009) comprovaram experimentalmente que a faixa dinâmica é maximizada em  $\kappa \approx 1$ , quando não há aplicação de fármacos.



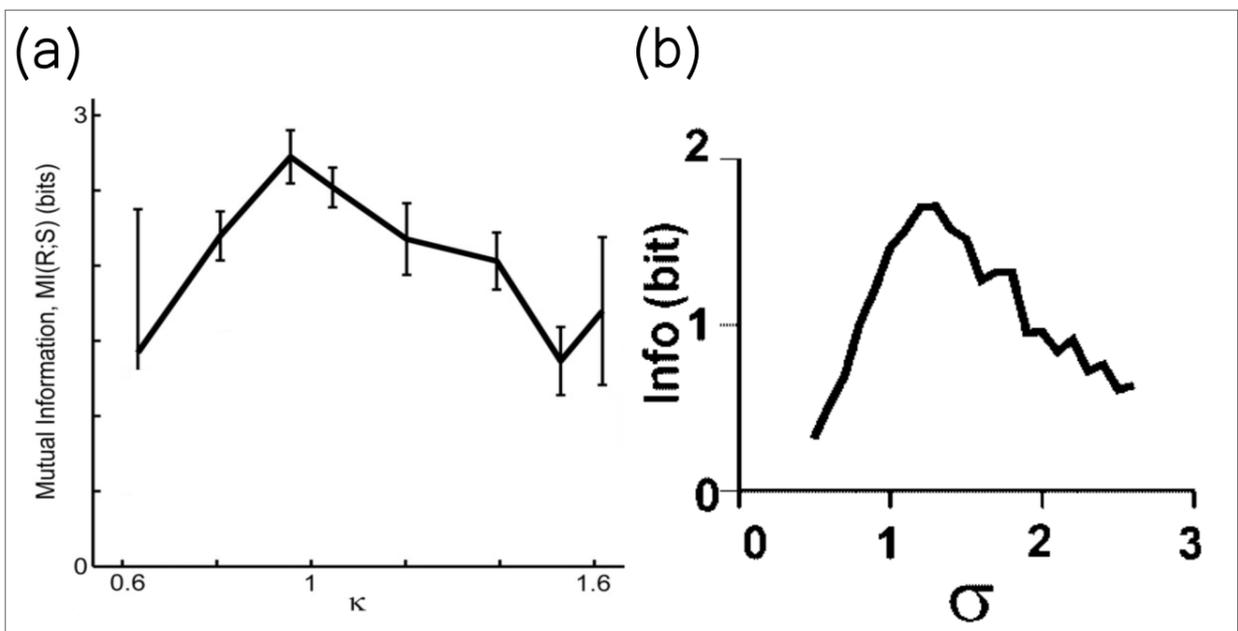
Fonte: Adaptado de: (a) (KINOUCI; COPELLI, 2006) e (b) (SHEW et al., 2009)

utilizando registros de culturas de fatias de córtex de ratos. Para registrar diferentes estados

corticais, os ratos foram submetidos a substâncias farmacológicas de modo a registrar dinâmicas similares aos regimes subcríticos e supercríticos, além de estímulos elétricos. Utilizando a métrica  $\kappa$ , definida por eles, a qual compara as funções de densidade cumulativas (FDC) de distribuições dos tamanhos das avalanches experimentais e de uma referência teórica, que neste caso foram as distribuições de avalanches com expoente  $t = 1,5$  do processo de ramificação crítico. Com  $\kappa = 1$  significa que as FDC do registro experimental são iguais às da referência teórica. Com isso, SHEW et al. (2009) mostraram que a faixa dinâmica é maximizada quando  $\kappa \approx 1$  Figura 12.

Fomentando ainda mais a hipótese do cérebro crítico, o trabalho de SHEW et al. (2011) em culturas de córtex cultivadas confirmou que a transmissão de informação é máxima perto de  $\kappa = 1$ , ou seja, próxima de uma distribuição de tamanho de uma lei de potência com expoente  $\tau = 1,5$ , Figura 13 (a). Entrando em concordância com os resultados de BEGGS; PLENZ (2003) em simulações em uma rede *feedforward*<sup>6</sup> em que a transmissão de informação é máxima quando o parâmetro de ramificação está próximo da criticidade  $\sigma = 1$  Figura 13 (b).

Figura 13 – (a) A informação mútua do estímulo para a resposta em dados de culturas de córtex cultivadas em parte da rede cortical. A informação mútua é máxima perto de  $\kappa = 1$ . (b) Em uma rede *feedforward* a transmissão de informação é maximizada próximo à criticidade ( $\sigma \approx 1$ ).



Fonte: Adaptado de: (a) (SHEW et al., 2011) e (b) (BEGGS; PLENZ, 2003)

Outros estudos evidenciam estados metaestáveis (HALDEMAN; BEGGS, 2005), poder com-

<sup>6</sup> Essas redes são compostas por camadas de neurônios interconectados. Neurônios de uma mesma camada não têm conexões entre eles. A transmissão de sinal de uma camada para outra é mediada pelo parâmetro de ramificação  $\sigma$ .

putacional (SHRIKI et al., 2013), entre outras. Além dessas vantagens, a relevância do cérebro operar próximo ao ponto crítico recai sobre o conceito de classe de universalidade, onde dois sistemas pertencentes à mesma classe possuem os mesmos expoentes. A investigação da possível classe de universalidade do cérebro nos forneceria um referencial teórico, o que nos permitiria fazer melhores previsões e descrições do cérebro saudável e não saudável. Até aqui nesse trabalho apresentamos os resultados que sugerem que a classe de universalidade que o cérebro pertence, é a classe de percolação direcionada de campo médio. Entretanto, há dificuldades em estabelecer um padrão para a medição das avalanches. Essa falta de padrão afeta diretamente as medições dos expoentes gerando uma incompatibilidade entre eles, como é medido em diferentes ensaios experimentais. Além disso, é preciso considerar também o impacto da subamostragem nos expoentes obtidos. Essas dificuldades serão discutidas na próxima seção.

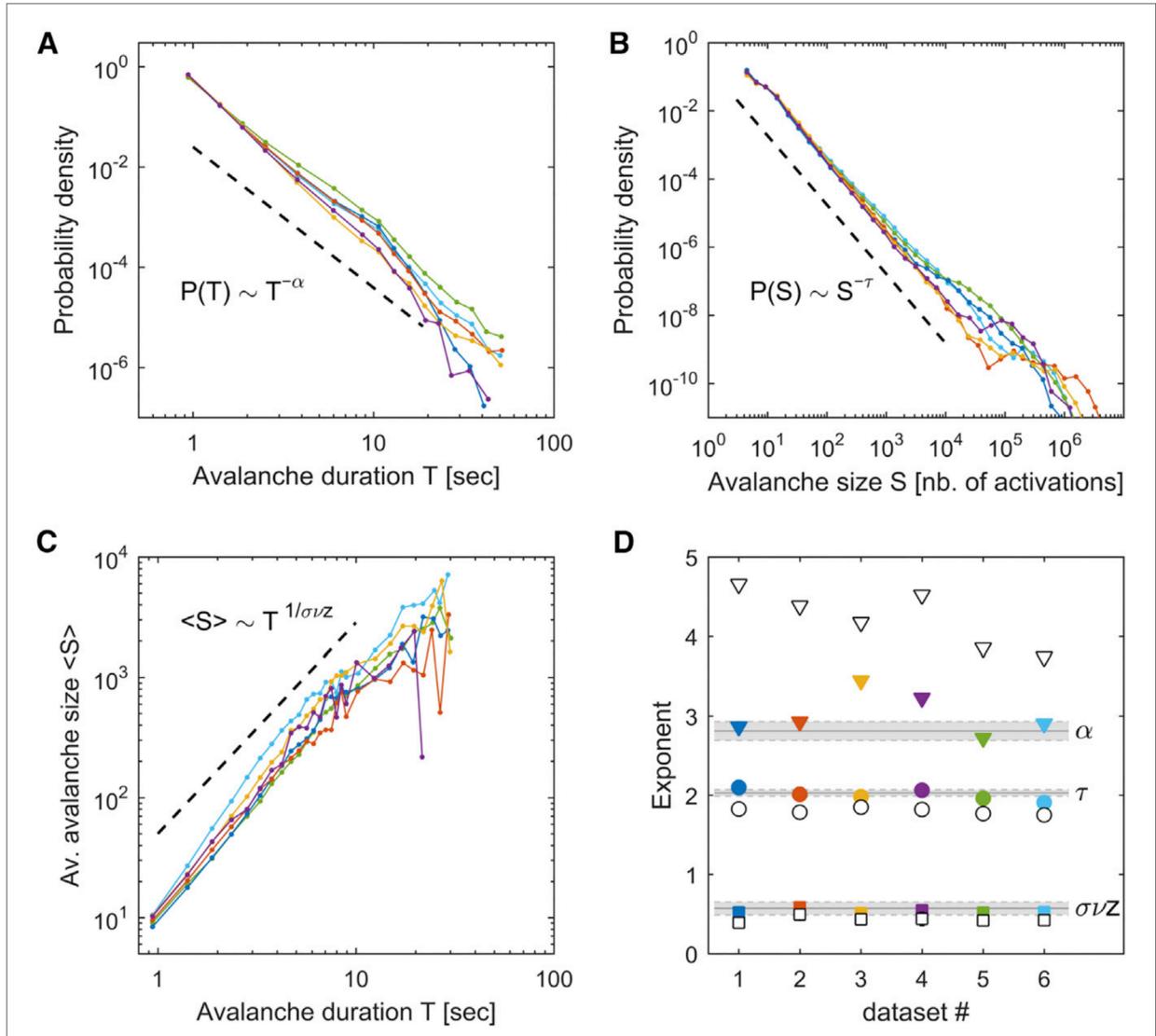
### 1.3 INCOMPATIBILIDADE ENTRE EXPOENTES E O PROBLEMA DA SUBAMOSTRAGEM

Como discutido aqui, a importância de reconhecer a dinâmica do cérebro como operando nas proximidades de um ponto crítico está relacionada ao conceito da classe de universalidade. Dentro de uma mesma classe de universalidade, os expoentes críticos devem ser os mesmos. Após a observação de leis de potência em avalanches neuronais medidas por BEGGS; PLENZ (2003), uma série de estudos buscando as mesmas leis de potência foram realizados. Como mostraremos aqui, alguns dos expoentes medidos diferenciam em relação ao medido por BEGGS; PLENZ (2003) levando a discussões sobre qual seja a transição de fase no cérebro.

Trazemos como exemplo o trabalho de PONCE-ALVAREZ et al. (2018) que estudaram toda a região do cérebro de larvas de peixe-zebra utilizando a técnica da imagem de cálcio<sup>7</sup>. A Figura 14(A-C) mostra as leis de potência obtidas nesses experimentos. Na Figura 14(D) são mostrados os expoentes de tamanho  $\tau \approx 2,03$ , e de duração  $\tau_t = \alpha \approx 2,81$ , e também é calculado o  $1/(\sigma\nu z) \approx 1,75$ . Essa última distribuição relaciona o tamanho médio  $S$  à duração  $T$ , onde  $\sigma\nu z$  é uma combinação de outros expoentes críticos. Perceba que os expoentes aqui são bem diferentes dos encontrados por BEGGS; PLENZ (2003) e sugerem outra classe de universalidade, a classe de modelos de Ising de campo aleatório tridimensional. Esse exemplo nos leva a uma série de considerações e possíveis explicações pelo fato dos expoentes serem

<sup>7</sup> Indicadores de cálcio fluorescentes emitem luz quando se ligam ao íon cálcio  $\text{Ca}^{2+}$ , permitindo a visualização da atividade neuronal em tempo real sob um microscópio.

Figura 14 – Distribuição de avalanches (a) para duração  $T$ , (b) para tamanho  $S$  e (c) para a relação entre  $T$  e  $S$ , para cada experimento (cores diferentes). (d) Medidas dos expoentes para cada conjunto de dados. Os símbolos sem cor correspondem ao embaralhamento dos dados. A barra de erro é menor que o símbolo. As faixas em cinza são os expoentes críticos e a incerteza deles nos modelos de Ising de campo aleatório tridimensional.



Fonte: Retirado de: (PONCE-ALVAREZ et al., 2018)

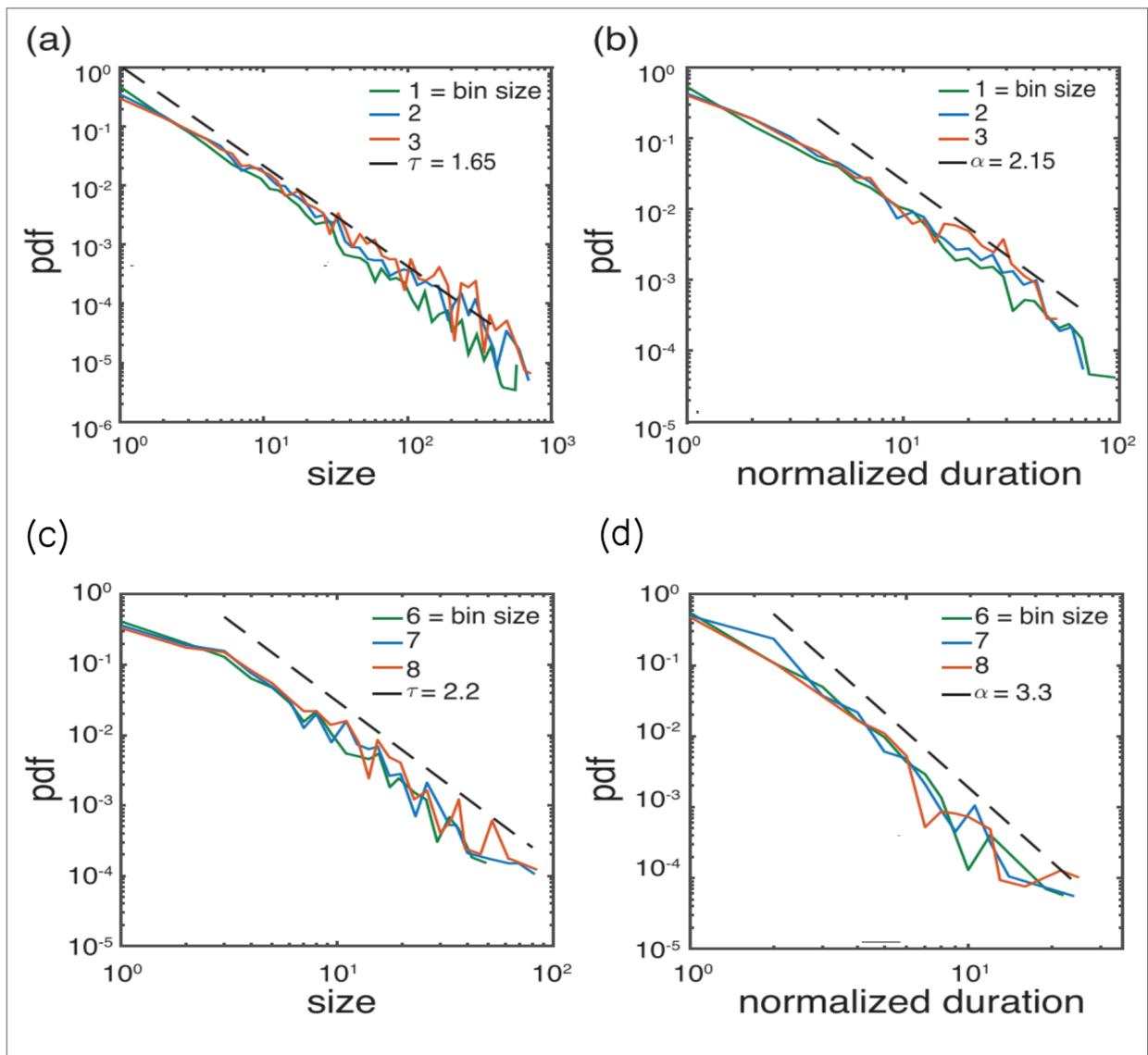
diferentes.

A primeira observação que pode ser feita é sobre a diferença nas técnicas experimentais de registro. De fato, na neurociência atual, ainda não compreendemos completamente as relações entre diferentes técnicas de registro. Essa dificuldade nos impede de estabelecer um método padrão para extrair avalanches dos dados. Isso fica evidente quando analisamos dados da mesma região e de animais de mesma espécie, mas usando técnicas diferentes. Por exemplo, para registros do hipocampo de ratos utilizando a técnica de imagem de cálcio (YAGHOUBI et al., 2018), os expoentes obtidos foram  $\tau \approx 1,6$  e  $\tau_t \approx 2,4$ . No entanto, ao utilizar LFP filtrado

por *spiking sorte*<sup>8</sup> obteve-se  $\tau \approx 1,65$  e  $\tau_t \approx 1,98$  (FOSQUE et al., 2021).

Outra consideração relevante é a condição em que o registro é realizado. Os expoentes em avalanches mudam de acordo com o tipo de anestesia aplicada, da tarefa desenvolvida durante o registro e no comportamento livre. A Figura 15 mostra as leis de potência para registros do hipocampo de ratos utilizando a técnica de imagem de cálcio em condições saudáveis (a) e (b), e em condições de culturas criadas em folato (*folate-reared cultures*<sup>9</sup>) (c) e (d) (YAGHOUBI et al., 2018). Para condições saudáveis, os expoentes são  $\tau = 1,65 \pm 0,1$  e

Figura 15 – Distribuição de avalanches para o hipocampo de ratos saudáveis (a) para tamanho  $S$ , e (b) para duração  $T$  (leia  $\alpha$  como  $\tau_t$ ). Distribuição de avalanches para o hipocampo de ratos em condições de culturas criadas em folato (c) para o tamanho  $S$ , e (d) para duração  $T$  (leia  $\alpha$  como  $\tau_t$ ). As cores representam diferentes *bins*.



Fonte: Adaptado de: (YAGHOUBI et al., 2018)

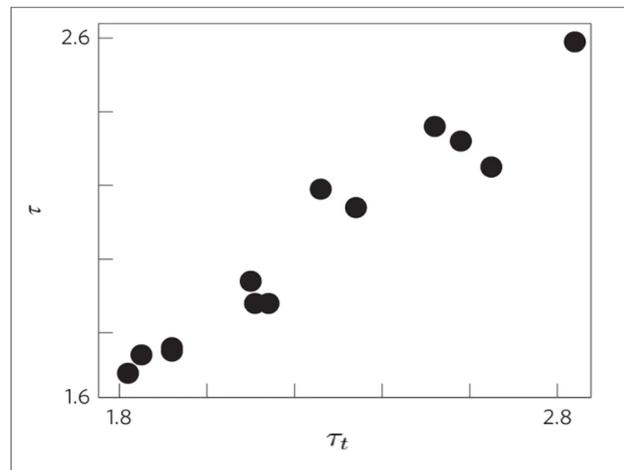
<sup>8</sup> Técnica utilizada para classificar e analisar potenciais de ação.

<sup>9</sup> Condição que gera uma alta excitação e imita convulsões.

$\tau_t = 2,15 \pm 0,2$  para  $\Delta t = 30$  ms (próximo ao ISI médio). Perceba que dentro do erro, os expoentes encontrados são compatíveis com a classe MF-DP. Em condições não saudáveis,  $\tau = 2,2 \pm 0,2$  e  $\tau_t = 3,3 \pm 0,4$  para  $\Delta t = 200$  ms (próximo ao ISI médio). Comparando esses experimentos entre si, a diferença entre os expoentes é bem significativa, talvez devido à diferença do ISI médio entre cada experimento, evidenciando uma dificuldade metodológica das avalanches em definir um *bin* padrão entre as análises.

Um argumento que podemos destacar é que a variação entre diferentes espécies é plausível, uma vez que a evolução pode ter levado espécies diferentes para outros pontos críticos, ou outros tipos de dinâmica (GIRARDI-SCHAPPO, 2021). No entanto, diferentes expoentes são obtidos em experimentos dentro das mesmas espécies, regiões do cérebro e técnicas de registro. A Figura 16 mostra os expoentes  $\tau$  e  $\tau_t$  de registros por LFP na região do córtex visual primário (V1) de tartarugas para vários animais. É evidente a variedade de resultados obtidos, o que não condiz com o conceito de classe de universalidade.

Figura 16 – Expoentes de duração  $\tau$  e  $\tau_t$  para registros em mesmas condições com animais diferentes de mesma espécie.

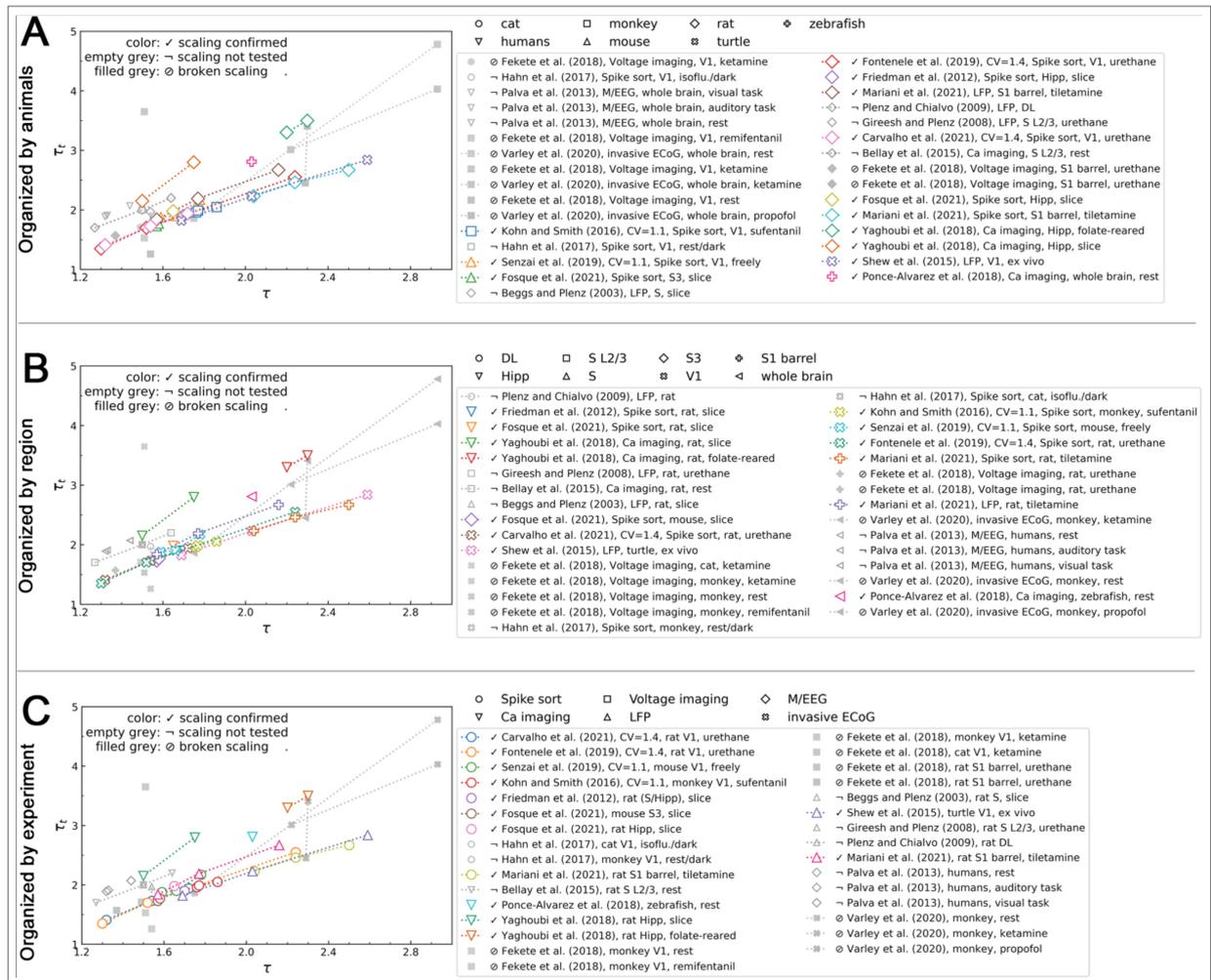


Fonte: Adaptado de: (SHEW et al., 2015)

Esses resultados ilustram a discrepância entre os expoentes. Uma discussão mais aprofundada é encontrada em (GIRARDI-SCHAPPO, 2021) que reúne resultados de avalanches para diferentes técnicas de registro, espécies, e condições, na Figura 17.

Além desses problemas com avalanches, é teoricamente conhecido que leis de potência podem surgir em sistemas que não são críticos. Segundo TOUBOUL; DESTEXHE (2017), é possível observar leis de potência em regiões fora de regiões de transição de fase no modelo do Brunel (BRUNEL, 2000) (esse modelo será estudado neste trabalho), como mostra a Figura 18. Devido a resultados como esse foi necessário a verificação de outros critérios de criticalidade.

Figura 17 – Expoentes experimentais de avalanche. Os três painéis apresentam exatamente os mesmos dados de expoentes de avalanche medidos por muitos autores com diferentes técnicas. (A) Símbolos diferentes correspondem a diferentes animais, independentemente da região cerebral ou técnica experimental. (B) Os diferentes símbolos correspondem a diferentes regiões cerebrais, independentemente do animal ou técnica. (C) Os diferentes símbolos diferenciam entre técnicas experimentais, independentemente do animal ou região cerebral. Linhas pontilhadas conectam os expoentes obtidos no mesmo experimento. Pontos coloridos são avalanches experimentais que obedecem à lei de escalonamento de *crackling noise*, enquanto os símbolos cinza preenchidos não. Símbolos cinza vazios representam trabalhos que não testaram o escalonamento de avalanches. Note que a mesma região cerebral do mesmo animal produz diferentes expoentes, enfraquecendo a hipótese de criticidade cerebral ou sugerindo que algum mecanismo esconde os verdadeiros expoentes críticos.



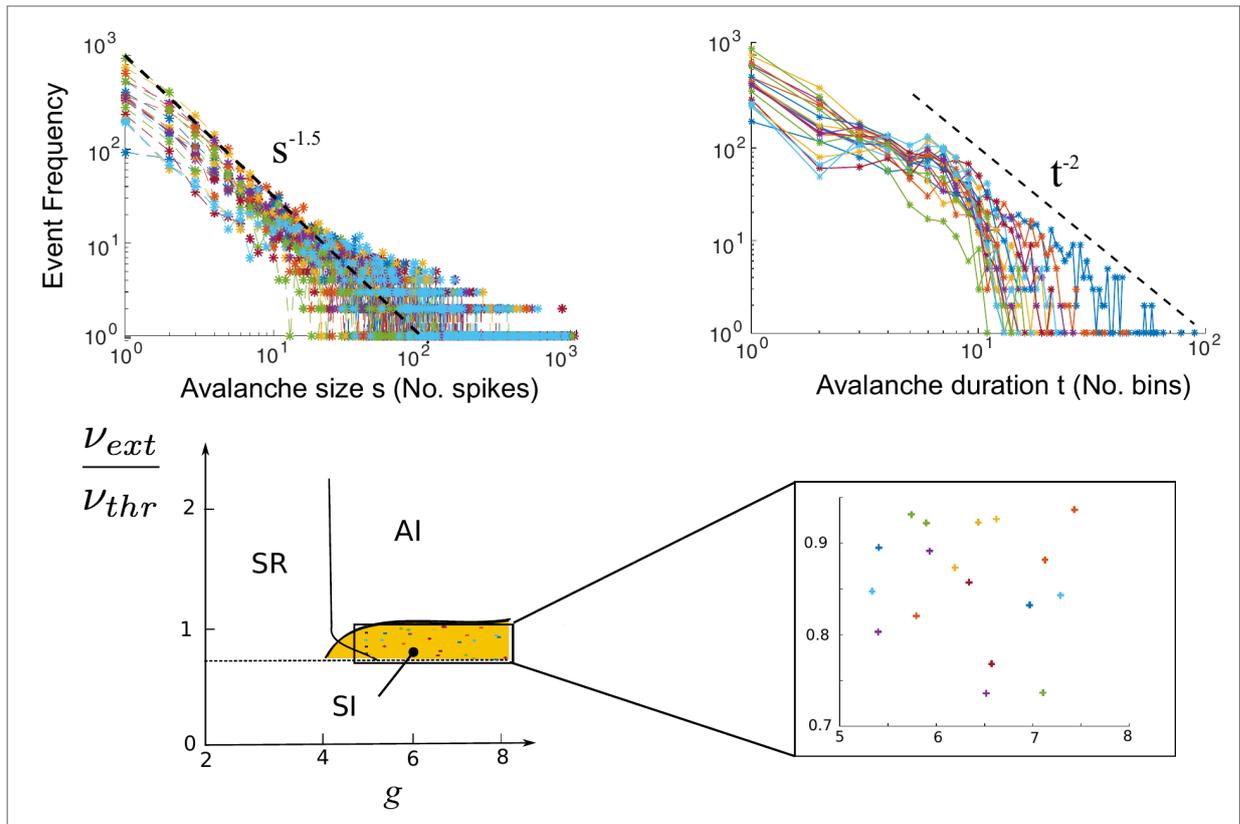
Fonte: Retirado de: (GIRARDI-SCHAPPO, 2021)

Sistemas críticos obedecem leis de escalonamento (*scaling laws*) em decorrência de algumas quantidades serem correlacionadas. Aqui o tamanho médio das avalanches  $S$  e sua duração  $T$  são relacionadas através de

$$\langle S \rangle \sim T^{1/(\sigma\nu z)}, \quad (1.27)$$

cujo expoente  $\sigma\nu z$ , se relaciona com os expoentes  $\tau$  e  $\tau_t$ , para leis de potência geradas por dinâmica crítica, através da relação de crackling noise scaling (BAK; TANG; WIESENFELD, 1987;

Figura 18 – Avalanches de tamanho e duração (linha de cima) para dados de simulações computacionais realizadas com diversos parâmetros (linha de baixo) na fase síncrona irregular do modelo do Brunel.



Fonte: Retirado de: (TOUBOUL; DESTEXHE, 2017)

MUNOZ et al., 1999; SETHNA; DAHMEN; MYERS, 2001)

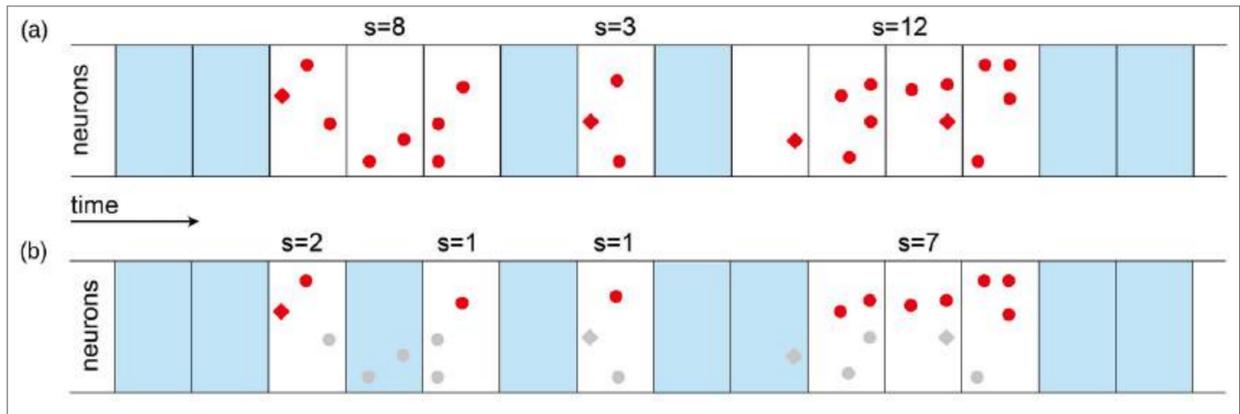
$$\frac{\tau_t - 1}{\tau - 1} = \frac{1}{\sigma \nu z}. \quad (1.28)$$

Se ambos os lados dessa equação forem iguais, então a criticalidade é assumida como satisfeita. Além disso, sistemas não críticos com leis de potência não obedecem à lei de escala da Equação 1.28 (TOUBOUL; DESTEXHE, 2017).

Além das incompatibilidades apresentadas até aqui, as análises sofrem com efeitos de subamostragem, ou seja, apenas uma pequena fração do total de neurônios é registrada. Esse procedimento afeta diretamente a contagem das avalanches e, conseqüentemente, a medida dos expoentes, como ilustrado na Figura 19.

Para exemplificar essa problemática, observe a comparação realizada por PRIESEMANN; MUNK; WIBRAL (2009) entre dados experimentais e modelos SOC na Figura 20. Os dados coletados através de LFP por uma matriz de eletrodos são de macacos realizando uma tarefa de memória de curto prazo. Os modelos SOC são os de pilha de areia, pilha de areia com vizinhos aleatórios e propagação de incêndios florestais. Na Figura 20 (a), são apresentadas

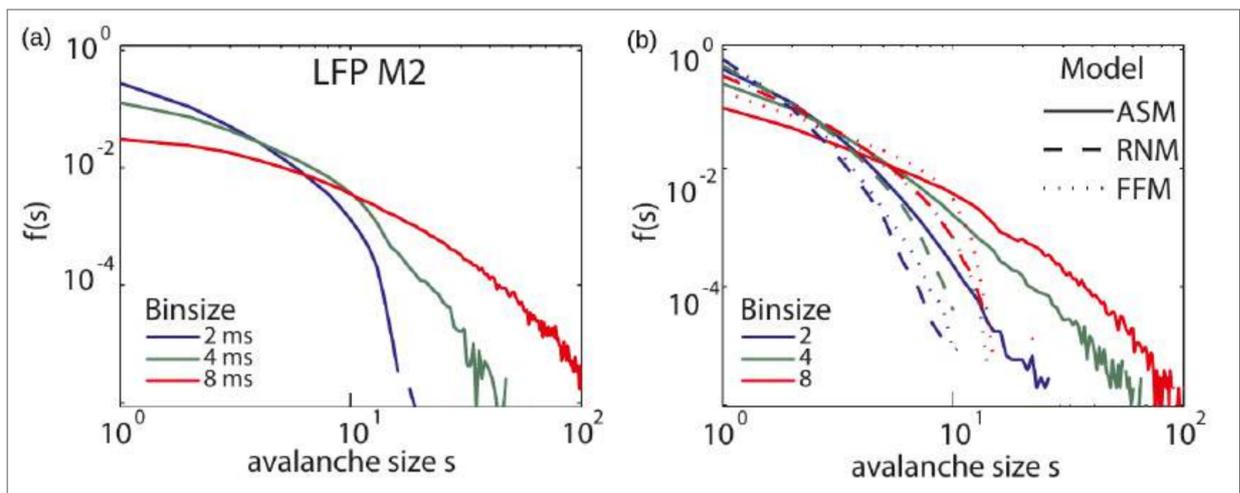
Figura 19 – Efeitos da subamostragem nos tamanhos de avalanches. *Raster plot* para (a) o total de neurônios, e (b) para apenas uma fração dos neurônios. Pode-se perceber nesse exemplo uma redução drástica na estatística de avalanche.



Fonte: Adaptado de: (PRIESEMANN et al., 2014)

as avalanches de tamanho variando o *bin* para os dados experimentais, que como podemos observar, não correspondem a uma lei de potência. A mesma observação é feita analisando a Figura 20 (b) para os modelos SOC subamostrados. Assim, o efeito de subamostragem pode levar a resultados que não apresentam leis de potência, mesmo que a dinâmica que gerou os dados seja crítica.

Figura 20 – Distribuições de tamanho para avalanches (a) em dados experimentais coletados por LFP em macacos realizando uma tarefa de curto prazo e (b) para modelos SOC subamostrados. O efeito da subamostragem nos modelos SOC leva a distribuições de avalanches que não obedecem leis de potência.

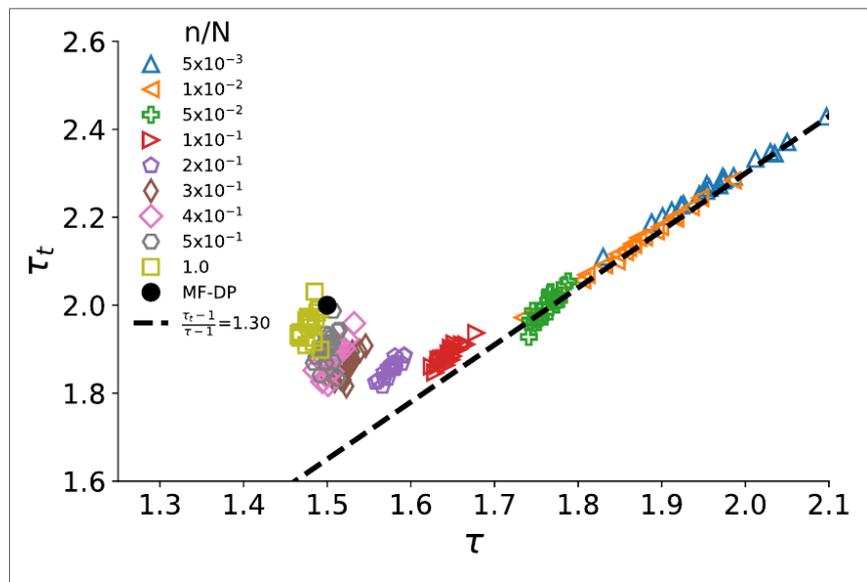


Fonte: Adaptado de: (PRIESEMANN; MUNK; WIBRAL, 2009)

Além desse efeito, a subamostragem pode levar a expoentes aparentes, como mostrou CARVALHO et al. (2021), estudando um modelo de rede neuronal de *spikes* com excitação e inibição (será estudado aqui na seção 3.2.1) que pertence à classe de universalidade MF-DP.

A Figura 21 mostra os expoentes de tamanho  $\tau$  e duração  $\tau_t$  para frações do número total de neurônios simulados no ponto crítico do modelo. Pode-se observar a mudança dos expoentes à medida que cada vez mais neurônios são incluídos nas estatísticas, os quais vão se aproximando dos valores dos expoentes da classe de MF-DP para a população total de neurônios. Esses são

Figura 21 – Expoentes de tamanho  $\tau$  e duração  $\tau_t$  para frações do número total ( $10^5$ ) de neurônios simulados no modelo de rede neuronal de *spikes* com excitação e inibição para o ponto crítico. Expoentes aparentes são observados por fração de neurônios analisados, só atingindo os expoentes de MF-DP para a população total.



Fonte: Retirado de: (CARVALHO et al., 2021)

alguns efeitos da subamostragem, que afetam diretamente a estatística de avalanches e podem produzir expoentes aparentes. Esse tema é amplamente discutido na literatura (RIBEIRO et al., 2010; PRIESEMANN et al., 2014).

Fica claro que ao longo dessas últimas seções, as distribuições de avalanches contribuíram muito para o engajamento científico da hipótese do cérebro crítico, promovendo estudos sobre as vantagens de um possível cérebro operando nas proximidades de um ponto crítico. Entretanto, vimos brevemente as dificuldades metodológicas de medidas de avalanches em atividades neuronais, seja pela falta de um procedimento padrão para mensurá-las. Assim, gerando uma incompatibilidade nos valores dos expoentes entre diferentes experimentos, ou devido a efeitos de subamostragem dos dados. Essas contradições levam a questionamentos se realmente o cérebro é crítico. Outros métodos para detectar a criticalidade vêm sendo desenvolvidos de maneira alternativa para suprir essa necessidade, como estudos envolvendo a complexidade estatística (LOTFI et al., 2021), renormalização de grupo fenomenológica (MESHULAM et al., 2019) e a máxima entropia (MORA; DENY; MARRE, 2015; TKAČIK et al., 2015; LOTFI et al.,

2020) , sendo esta última técnica objetivo de estudo desta tese.

Neste trabalho, utilizaremos a técnica de máxima entropia para calcular o calor específico associado a sistemas neuronais, cuja divergência é um indicador de criticalidade (Capítulo 2). Apesar de existirem estudos relacionados ao tema analisando dados experimentais, não houve um estudo comparativo com modelos neuronais computacionais atestando a qualidade do método. Aqui, simulamos 3 modelos neuronais computacionais (Capítulo 3), dentre eles, dois pertencem a classe MF-DP (GIRARDI-SCHAPPO et al., 2020; KINOUCI; COPELLI, 2006), e iremos verificar se a aproximação de máxima entropia recupera marcadores de criticalidade. Enquanto o terceiro modelo é o de Brunel (BRUNEL, 2000) , que não possui ponto crítico, mas que, segundo (TOUBOUL; DESTEXHE, 2017), é possível obter distribuições de avalanches com expoentes compatíveis com os de BEGGS; PLENZ (2003), o que promove um teste mais robusto para o método.

Para as análises entre os modelos, nós desenvolvemos um conjunto de métricas (Capítulo 4) que nos permite, de maneira quantitativa, avaliar se os dados analisados são críticos. Essas métricas foram calibradas de acordo com os resultados dos modelos que possuem ponto crítico. Por meio dessas métricas, podemos descartar resultados de dados que não são críticos, mas que poderiam ser interpretados como tais. Uma dessas métricas explora a relação entre o calor específico e o número de neurônios amostrados na análise, de forma semelhante ao que ocorre na teoria de escalonamento de tamanho finito, discutida ao longo deste capítulo. O resultado dessa métrica, por si só, representa mais um indício de criticalidade. Uma vez testadas as métricas, partimos para a análise de dados experimentais de *spikes* de ratos anestesiados com uretana, e em dados de MEG em humanos.

## 2 MÁXIMA ENTROPIA EM SISTEMAS NEURONAIS

Este capítulo tem como objetivo apresentar de forma resumida os principais conceitos e ideias abordados sobre o método de máxima entropia, introduzido formalmente por JAYNES (1957). Ele propôs que a entropia, no sentido da teoria da informação de Shannon (apêndice A), poderia ser usada como uma ferramenta para fazer inferências estatísticas em cenários com informações limitadas. A próxima seção ilustrará esse processo de maneira geral.

Embora o avanço tecnológico tenha melhorado o registro de atividade cerebral, ainda temos acesso limitado tanto em termos do número de neurônios observados quanto do tempo de gravação. A técnica de máxima entropia oferece uma alternativa para inferir essa atividade com base em alguns observáveis, sendo amplamente utilizada em diferentes campos da neurociência, como será discutido ao longo deste capítulo.

Mais especificamente, a máxima entropia tem se destacado recentemente como uma abordagem promissora na investigação da criticalidade cerebral, utilizando a divergência do calor específico como um marcador de criticalidade. No entanto, o cálculo do calor específico em sistemas neurais exige a construção e validação de uma termodinâmica associada a esses sistemas, um aspecto que será abordado neste capítulo.

Por fim, descreveremos o modelo de máxima entropia introduzido por MORA; DENY; MARRE (2015), selecionado para nossa análise por sua capacidade de incorporar a dinâmica temporal da atividade neuronal.

### 2.1 ESTIMATIVA DA MÁXIMA ENTROPIA VIA TEORIA DA INFORMAÇÃO<sup>1</sup>

Maximizar a entropia significa selecionar a distribuição de probabilidade que representa o estado de maior incerteza possível, dentro das restrições impostas pelos dados. Esse princípio é usado quando temos informações limitadas e não queremos introduzir suposições extras que não sejam justificadas pelos dados disponíveis. A seguir, apresentaremos de forma geral o processo de maximização da entropia.

Suponha que sobre um determinado evento são fornecidos apenas os possíveis valores discretos  $x_i$  ( $i = 1, 2, \dots, n$ ) que esse evento possa assumir. Também é fornecido o valor esperado

<sup>1</sup> Essa seção se baseia no artigo de JAYNES (1957).

da função  $f(x)$

$$\langle f(x) \rangle = \sum_{i=1}^n p_i f(x_i). \quad (2.1)$$

Porém, as probabilidades  $p_i$  da ocorrência desse evento não são fornecidas. Dessa forma, temos um conhecimento bem limitado sobre esse evento. Poderia-se, por exemplo, inferir o valor esperado de uma outra função  $g(x)$ ? A princípio, para solucionar esse problema, precisa-se de  $(n-2)$  condições além da equação da condição de normalização ( $\sum p_i = 1$ ) para determinar as probabilidades  $p_i$ , o que não é dispoto nesse problema. Seria possível então supor, a princípio, uma distribuição de probabilidade para tal evento. Porém, a menos que tenhamos uma evidente simetria, não há razões para a escolha de uma distribuição de probabilidade específica.

O início para solucionar tal problema parte do ponto de vista de como interpretar a probabilidade de um evento. A primeira vista, pode-se atribuir probabilidade como uma propriedade do evento, a qual sempre é possível se medir através da observação das razões de frequências em um experimento aleatório. Para esse ponto de vista, calculando a distribuição de probabilidade, as previsões são, em princípio, verificáveis. A segunda interpretação atribui o significado de probabilidades como sendo a expressão para a ignorância humana, sendo a expressão formal da nossa expectativa da ocorrência do evento baseada em qualquer informação disponível. Seguindo esse ponto de vista, é possível obter plausíveis conclusões quando há pouca informação, sendo que verificações detalhadas não são esperadas (JAYNES, 1957).

Por meio desse último ponto de vista, a teoria da informação nos leva a determinar a melhor escolha da distribuição de probabilidade do nosso problema, baseado no maior grau de incerteza gerado por essas distribuições. Através da entropia definida por SHANNON (1948), consegue-se quantificar a incerteza de uma distribuição de probabilidade. A teoria da informação não só nos fornece um fator comparativo entre duas distribuições de probabilidade, como é o método de amostragem que evita viés, enquanto concorda com qualquer informação que seja fornecida.

Sendo assim, para solucionar o problema apresentado, são realizadas inferências com base nas informações parciais fornecidas. Portanto, busca-se a distribuição de probabilidade que maximize a entropia dada as informações conhecidas. Para maximizar a entropia dados os vínculos da equação 2.1 e da condição de normalização, são utilizados os multiplicadores de Lagrange  $\lambda$  e  $\mu$ . Posto isso, o processo requer a minimização da seguinte função

$$J(p) = - \sum_{i=1}^n p_i \ln p_i - \lambda \left( \sum_{i=1}^n p_i - 1 \right) - \mu \left( \sum_{i=1}^n p_i f(x_i) - \langle f(x) \rangle \right), \quad (2.2)$$

tomando a derivada em relação a  $p_i$  e igualando a zero, resultando em

$$\begin{aligned}\ln p_i &= 1 - \lambda - \mu f(x), \\ p_i &= e^{-\lambda - \mu f(x)}.\end{aligned}\tag{2.3}$$

Então, essa será a distribuição de probabilidade que melhor se adequa às informações fornecidas pelo problema. Para calcular  $\mu$  e  $\lambda$ , devemos substituir a equação 2.3 na condição de normalização e na equação 2.1. O resultado encontrado pode então ser escrito da seguinte forma

$$\begin{aligned}\langle f(x) \rangle &= -\frac{\partial}{\partial \mu} \ln Z(\mu), \\ \lambda &= \ln Z(\mu),\end{aligned}\tag{2.4}$$

onde

$$Z(\mu) = \sum_i^n e^{-\mu f(x_i)},\tag{2.5}$$

é a função de partição. De forma generalizada para qualquer número de funções  $f_r(x)$ , dada suas respectivas médias, a função de partição é escrita como sendo:

$$Z(\lambda_1, \dots, \lambda_m) = \sum_i \exp \{ -[\lambda_1 f_1(x_i) + \dots + \lambda_m f_m(x_i)] \}.\tag{2.6}$$

Portanto, a distribuição de probabilidade que maximiza a entropia é fornecida por

$$p_i = \exp \{ -[\lambda_0 + \lambda_1 f_1(x_i) + \dots + \lambda_m f_m(x_i)] \},\tag{2.7}$$

em que as constantes são calculadas de forma semelhante à equação 2.4. A entropia dessa distribuição reduz-se a

$$H_{max} = \lambda_0 + \lambda_1 \langle f_1(x) \rangle + \dots + \lambda_m \langle f_m(x) \rangle,\tag{2.8}$$

onde  $K$  na equação A.4 foi estabelecida como sendo 1. Caso a função  $f_r$  possua dependências com outros parâmetros  $\alpha_1, \alpha_2, \dots, \alpha_k$ , a estimativa fornecida pela máxima entropia é dada por

$$\left\langle \frac{\partial f_r}{\partial \alpha_k} \right\rangle = -\frac{1}{\lambda_r} \frac{\partial}{\partial \alpha_k} \ln Z\tag{2.9}$$

Dessa forma, o princípio de máxima entropia nos fornece um critério, livre de qualquer viés sobre a informação não fornecida pelo sistema, para a escolha da distribuição de probabilidade mais adequada para a informação que nos foi fornecida.

## 2.2 MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A SISTEMAS NEURAIIS

Como destacado nas seções anteriores, a estimativa de máxima entropia fornece um critério para escolher a distribuição de probabilidade de um sistema com base na pouca informação disponível, sem viés em relação à informação ausente. Esse procedimento se encaixa perfeitamente em sistemas em que o acesso a informações de todos os estados possíveis é inacessível, como em sistemas neuronais.

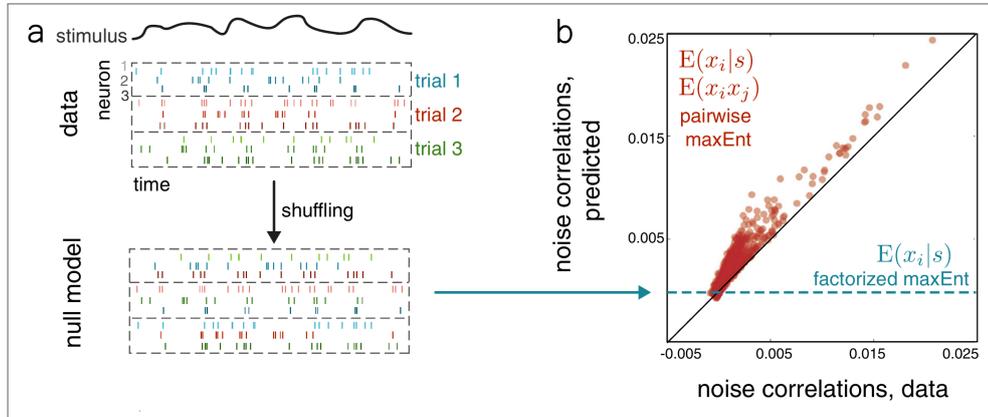
Com o avanço da tecnologia para obtenção de dados, tem se tornado cada vez mais eficaz registrar a atividade de grandes números de neurônios por longos períodos. Essa coleta de dados permite inferir o funcionamento da rede neuronal. No entanto, mesmo com registros de longa duração e grande quantidade de neurônios, não é possível registrar todos os padrões de disparo que o sistema poderia apresentar, resultando em uma distribuição de probabilidade incompleta. Nesse contexto, a estimativa de máxima entropia é útil para inferir uma distribuição de probabilidade mais precisa dos disparos dos neurônios, a qual inclui padrões de disparos menos frequentes.

Para identificar os padrões de disparo da atividade neuronal, a série temporal é dividida em janelas temporais de tamanho  $\Delta\tau$ . Dentro de cada janela, atribui-se o valor 1 ao neurônio que ativou ao menos uma vez, e o valor 0 ao neurônio que não ativou. Assim, obtém-se um padrão binário que representa os disparos dos neurônios. A Figura 22 ilustra o procedimento realizado para dados experimentais. Na Figura 22a temos o *raster plot* da atividade dos neurônios ao longo do tempo. Na parte superior da Figura 22b a divisão da série temporal em janelas de  $\Delta\tau$ , e abaixo o padrão binário gerado.

Ao obter o padrão binário dos disparos, é possível construir vários modelos de máxima entropia, dependendo do vínculo escolhido com os dados. Por exemplo, podemos escolher a média e o desvio padrão da taxa de disparos como conexão, resultando no modelo de primeira ordem, conhecido como “fatorado” (em inglês, “*factorized*”). Além desses vínculos, é possível adicionar outras conexões, como as correlações entre todos os pares de neurônios, gerando o modelo denominado *pairwise*, também conhecido como o modelo de Ising. A Figura 23 ilustra o procedimento para cada modelo. Os modelos cujos nomes são iniciados por  $k$  envolvem o total de disparos dentro do intervalo temporal  $\Delta\tau$ , envolvendo assim uma grandeza com todos os elementos da rede. Englobando cada vez mais vínculos, a distribuição de probabilidade gerada se aproxima cada vez mais da real distribuição de probabilidade do sistema. Porém, o custo computacional fica ainda mais elevado. Sendo assim, é necessário que a escolha de medida



Figura 24 – Modelos de Máxima Entropia como controles. **a** Na parte superior três séries de dados. Na parte inferior o embaralhamento (*shuffling*) que destrói todas as dependências, mas preserva a sintonia neural (equivalente a modelos de Máxima Entropia fatorizados dependentes do estímulo). **b** Discrepâncias entre as correlações de ruído (*noise correlations*) medidas e as previstas por diferentes modelos de Máxima Entropia.



Fonte: Retirado de SAVIN; TKAČIK (2017)

não são mais as mesmas. Na Figura 24b, a linha preta representa a correspondência ideal entre as correlações dos dados e as previstas pelos modelos. Podemos observar que o modelo fatorizado (linha pontilhada azul) não consegue estimar adequadamente as correlações de ruído (*noise correlations*), evidenciando a necessidade de incluir outras dependências. Ao adicionar a correlação ao modelo de máxima entropia (*pairwise*), representado pelos pontos vermelhos, é possível notar um resultado mais preciso.

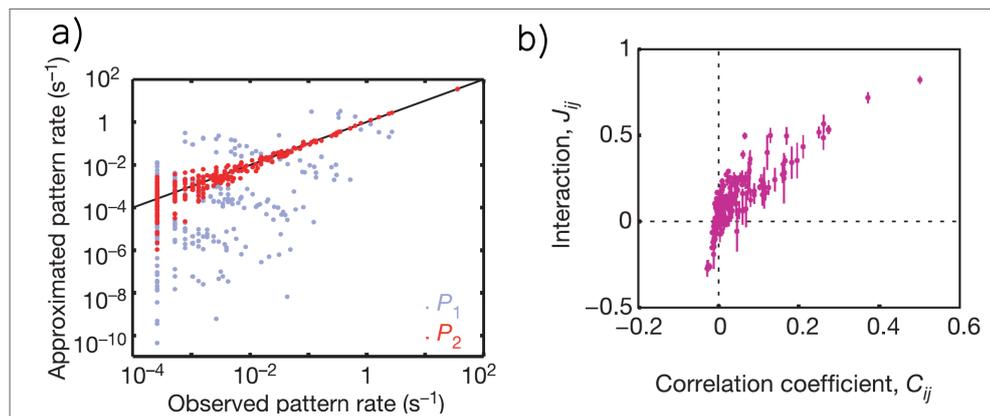
Definido o modelo de máxima entropia adequado e obtendo a distribuição de probabilidade correspondente, teremos a descrição de qualquer padrão de atividade e quantidades relacionadas. Além disso, podemos gerar dados artificiais com a mesma estatística. Um exemplo direto da capacidade desse método é fornecido por SCHNEIDMAN et al. (2006), que estavam interessados em comparar as propriedades de correlação entre pares de neurônios com o comportamento coletivo em um grupo de muitas células. Dessa maneira, a distribuição de máxima entropia que se adequa é o modelo *pairwise*.

$$P(\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_N) = \frac{1}{Z} \exp \left[ \sum_i h_i \sigma_i + \frac{1}{2} \sum_{i \neq j} J_{ij} \sigma_i \sigma_j \right], \quad (2.10)$$

em que  $\sigma = \pm 1$ , sendo +1 para o neurônio disparando e -1 para o neurônio em silêncio. A função de partição  $Z$  é um fator de normalização. Aqui,  $h_i$  e  $J_{ij}$  são os multiplicadores de Lagrange a serem determinados de acordo com as médias  $\langle \sigma_i \rangle$  e  $\langle \sigma_i \sigma_j \rangle$ . Esses parâmetros são estimados através de simulações de Monte Carlo, baseado em registros simultâneos de 40 células ganglionares de uma salamandra em resposta ao estímulo de filmes de um cenário

natural. A Figura 25a) ilustra a taxa dos padrões de disparos produzidos pelo modelo de máxima entropia (pontos vermelhos) com a reta de igualdade em preto. Os pontos em cinza representam a taxa dos padrões de disparos para um modelo de máxima entropia de primeira ordem (modelos gerados pela média e o desvio padrão da taxa de disparos). A parte 25b) mostra a relação entre a força de interação de pares  $J_{ij}$  e a correlação observada entre pares. Como pode ser observado, a taxa de disparos do modelo é muito similar à taxa de disparos

Figura 25 – a) Usando um grupo de 10 células, a taxa de ocorrência de cada padrão de disparo previsto pelo modelo de máxima entropia  $P_2$  (pontos vermelhos), que leva em consideração todas as correlações de pares, é plotada em relação à taxa medida. As taxas de padrões comuns de ocorrência são previstas com uma precisão superior a 10%, e a dispersão entre as previsões e observações está principalmente limitada a eventos raros nos quais a medição das taxas é incerta. Para comparação, o modelo independente  $P_1$  também é plotado. A linha preta mostra a igualdade. b) A força de interação  $J_{ij}$  é plotada em relação ao coeficiente de correlação  $C_{ij}$ ; cada ponto mostra o valor para um par de células, média de muitos grupos diferentes de células vizinhas (190 pares de 250 grupos), e as barras de erro mostram os desvios padrão.



Fonte: Adaptado de SCHNEIDMAN et al. (2006)

dos dados. Além disso, a correlação prevista e a correlação observada estão bem ajustadas dentro da margem de erro. De fato, esse modelo captura mais de 90% da estrutura detalhada dos disparos e dos silêncios da rede, demonstrando assim a capacidade do método de máxima entropia.

No trabalho de SAVIN; TKAČIK (2017) estão reunidas as principais referências sobre diversos modelos de máxima entropia aplicados a sistemas neurais, cada modelo com um objetivo específico de estudo.

### 2.2.1 Assinatura de Criticalidade

Outro exemplo da utilização do método de máxima entropia, agora direcionado à investigação de criticalidade no cérebro, é apresentado por TKAČIK et al. (2015). A ideia desse estudo

parte da observação de que as variáveis termodinâmicas são calculadas a partir da distribuição de Boltzmann, ou seja, partindo do comportamento microscópico para o macroscópico do sistema.

Com essa concepção, é sugerida a construção de uma termodinâmica associada a um sistema de neurônios, partindo de uma certa distribuição de probabilidade. O principal indício de que essa termodinâmica possa ser válida vem do conceito de que se temos um sistema no qual o estado  $s$  é construído por  $N$  variáveis, espera-se que para um grande  $N$  as probabilidades logarítmicas da energia  $E$  do sistema quanto às entropias  $S$  sejam proporcionais a  $N$ . Além disso, como na física estatística, deve-se obter um comportamento bem definido no limite de um grande  $N$ , o que significa que existe uma função.

$$s(\epsilon) = \lim_{N \rightarrow \infty} \frac{1}{N} S_N(E = N\epsilon), \quad (2.11)$$

onde  $\epsilon = E/N$ , e  $S_N$  é a entropia para um valor particular de  $N$ . Se esse limite existe, pode-se obter as seguintes expressões

$$\sum_s P_s \rightarrow NP_0 \int d\epsilon e^{-Nf(\epsilon)}, \quad (2.12)$$

$$f(\epsilon) = \epsilon - k_B T s(\epsilon) \quad (2.13)$$

partindo da concepção de como a condição de normalização é satisfeita para qualquer distribuição, temos que  $P_s$  é a probabilidade de cada estado  $s$ . As equações 2.12 e 2.13 são idênticas às obtidas pela distribuição de Boltzmann fazendo  $k_B T = 1$ .

Para testar a validade dessa termodinâmica, foi realizado o registro da atividade de 160 neurônios da retina de uma salamandra TKAČIK et al. (2015). A salamandra foi estimulada com um filme natural em tons de cinza de um peixe nadando em um tanque. O experimento ocorreu por aproximadamente 2 horas. Assim como discutido na seção anterior, inferir a distribuição de probabilidade diretamente dos dados nos leva a uma distribuição incompleta, pois todos os padrões de disparos não foram acessados. Portanto, faz-se necessário o uso do método de máxima entropia para estimar a distribuição de probabilidade apropriada.

O modelo de máxima entropia utilizado por TKAČIK et al. é do tipo  $k$ -pairwise, que considera como vínculos os dados da probabilidade média de cada neurônio gerar um *spike* ( $\langle \sigma_i \rangle$ ), as correlações entre os disparos de pares de neurônios ( $\langle \sigma_i \sigma_j \rangle$ ), e a probabilidade de  $K$  dos  $N$  neurônios dispararem na mesma janela de tempo [ $P(K)$ ]. Em termos matemáticos, isso resume-se a

$$P(\{\sigma_i\}) = \frac{1}{Z} \exp[-E(\{\sigma_i\})], \quad (2.14)$$

$$E(\{\sigma_i\}) = - \sum_{i=1}^N h_i \sigma_i - \frac{1}{2} \sum_{i,j=1}^N J_{ij} \sigma_i \sigma_j - V(K), \quad (2.15)$$

onde  $K = \sum_{i=1}^N \sigma_i$  conta o número de neurônios que disparam simultaneamente, e  $Z$  é uma constante de normalização. Como a validação dessa termodinâmica passa pela proporcionalidade da energia e da entropia do sistema com  $N$ , são propostas por TKAČIK et al.(2014) as seguintes medidas

$$C_{<}(E) = \sum_{\{\sigma_i\}} Q(\{\sigma_i\}) \Theta[E - E(\{\sigma_i\})], \quad (2.16)$$

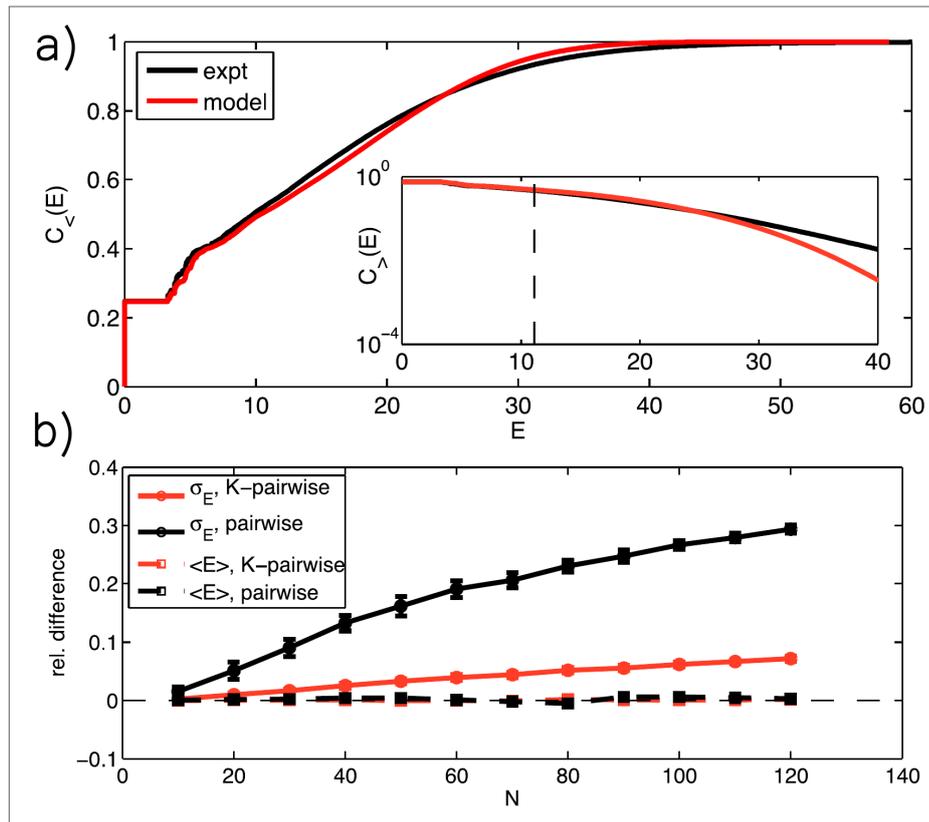
$$C_{>}(E) = \sum_{\{\sigma_i\}} Q(\{\sigma_i\}) \Theta[E(\{\sigma_i\}) - E], \quad (2.17)$$

onde  $Q(\{\sigma_i\})$  é um conjunto de estados extraídos de uma distribuição, e  $\Theta$  é a função degrau de Heaviside. Essas equações calculam, respectivamente, o número de estados que possuem a menor e a maior energia do que  $E$ . Então, essas medidas servirão para a verificação da concordância entre a energia medida nos dados e a energia estimada pelo modelo de máxima entropia. A Figura 26 a) mostra a acurácia do modelo em reproduzir a mesma distribuição de energia dos dados. Na Figura 26 b) é possível comparar entre o modelo utilizado *k-pairwise* e o modelo *pairwise*. No gráfico em questão fica claro a melhor eficiência do *k-pairwise* reproduzir a média e o desvio padrão dos dados.

Com a validação proporcionada pelo resultado da Figura 26, é traçado o gráfico da energia versus entropia, cujo resultado é mostrado na Figura 27. Esses gráficos contêm todo o comportamento termodinâmico do sistema, e isso tem um significado para qualquer distribuição de probabilidade, mesmo que não estejamos considerando um sistema em equilíbrio térmico. A Figura 27 a) corresponde aos dados experimentais, na qual podemos perceber que, à medida que  $N$  aumenta, ocorre uma diminuição, mas a parte que conseguimos ver está se aproximando de um limite à medida que  $N \rightarrow \infty$ . Esse comportamento é confirmado na Figura 27 b), que apresenta os resultados para os modelos de máxima entropia. Esse resultado é bastante significativo, pois garante a existência de um limite termodinâmico para os modelos, o que não é possível para os dados. A emergência do limite termodinâmico torna-se mais precisa ao notarmos que, para um valor fixo de  $S/N$ , o valor de  $E/N$  extrapola em um limite bem definido, como mostrado no gráfico interno da Figura 27.

Uma vez que o limite termodinâmico é assegurado, há indícios de que a termodinâmica construída possa ser válida. Dessa forma, todas as propriedades termodinâmicas podem ser calculadas de maneira usual. Em particular, estamos interessados na divergência do calor específico, que é um dos marcadores de criticalidade. Para calcular o calor específico, partimos

Figura 26 – Comparação com as distribuições de energias previstas pelo modelo de máxima entropia em comparação com dados experimentais. a) A distribuição cumulativa de energias,  $C_{<}(E)$  da equação 2.16, para os modelos  $k$ -pairwise (vermelho) e os dados experimentais (preto), em uma população de 120 neurônios. O inset mostra as caudas de alta energia da distribuição,  $C_{>}(E)$  da equação 2.17; a linha tracejada denota a energia que corresponde à probabilidade de observar o padrão uma vez em um experimento. b) Diferença relativa nos dois primeiros momentos ( $\langle E \rangle$ , linha pontilhada; desvio padrão  $\sigma_E = \sqrt{\langle E^2 \rangle - \langle E \rangle^2}$ , sólido) das distribuições de energia avaliadas nos dados coletados e as amostras correspondendo ao modelo (preto= pairwise, vermelho=K-pairwise). A barra de erro é o desvio padrão sobre 30 sub-redes para um dado tamanho  $N$ .



Fonte: Retirado de TKAČIK et al. (2014)

da equação 2.12, a qual, para um grande  $N$ , é esperado que a integral seja dominada por valores de  $\epsilon$  próximos ao mínimo da equação 2.13. Então, ao tomarmos a derivada da equação 2.13 em relação a  $\epsilon$  e igualarmos a zero, teremos

$$\frac{df(\epsilon)}{d\epsilon} = 0 \rightarrow \frac{ds(\epsilon)}{d\epsilon} = 1. \quad (2.18)$$

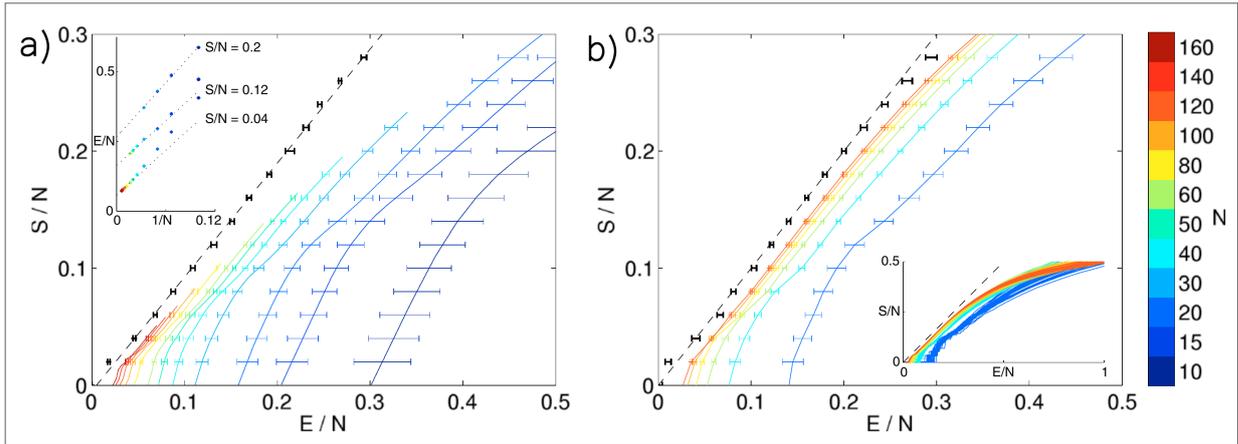
Expandindo  $f(\epsilon)$  na vizinhança de  $\epsilon_*$ , nós temos:

$$f(\epsilon) = f(\epsilon_*) - \frac{1}{2} \frac{d^2s(\epsilon)}{d\epsilon^2} \Big|_{\epsilon_*} (\epsilon - \epsilon_*)^2 + \dots \quad (2.19)$$

Substituindo esse resultado na equação 2.12, resta

$$Z = N e^{-Nf(\epsilon_*)} \int d\epsilon e^{-A(\epsilon - \epsilon_*)^2}, \quad (2.20)$$

Figura 27 – Entropia vs Energia. a) Calculado diretamente a partir dos dados. Cores diferentes mostram resultados para diferentes números de neurônios; em cada caso, foram escolhidos aleatoriamente 1.000 grupos de tamanho  $N$ , e os pontos são as médias com os desvios-padrão sobre os grupos. O *inset* mostra as extrapolações da energia por neurônio em entropias fixas por neurônio, resumidas como pontos pretos com barras de erro no gráfico principal. A linha tracejada é o melhor ajuste linear aos pontos extrapolados. b) Calculado a partir dos modelos de máxima entropia. Escolhemos sub-redes de  $N = 20, 40, \dots, 120$  neurônios da população da qual registramos, e para cada uma dessas sub-redes construímos modelos de máxima entropia como na equação 2.14. O *inset* mostra resultados para muitas sub-redes e o gráfico principal mostra médias e desvios padrão entre os diferentes grupos de  $N$  neurônios. Os pontos pretos com barras de erro são uma extrapolação para  $N$  infinito, como em a), e a linha pontilhada é  $S = E$ .



Fonte: Retirado de TKAČIK et al. (2015)

onde

$$A = \frac{N}{2} \left[ -\frac{d^2 s(\epsilon)}{d\epsilon^2} \Big|_{\epsilon_*} \right]^{-1}. \quad (2.21)$$

Comparando a integral na equação 2.20 com a distribuição Gaussiana, podemos identificar a média como  $\epsilon_*$  e a variância sendo

$$\langle (\delta\epsilon)^2 \rangle = \frac{1}{N} \left[ -\frac{d^2 s(\epsilon)}{d\epsilon^2} \Big|_{\epsilon_*} \right]^{-1}. \quad (2.22)$$

Interpretando  $\epsilon_*$  como a energia média por partícula, podemos usar a equação 2.18 para calcular como a energia varia ao mudar a temperatura, e encontramos

$$\frac{d\epsilon}{dT} = \frac{1}{T} \langle (\delta\epsilon)^2 \rangle = \frac{1}{T} \cdot \frac{1}{N} \left[ -\frac{d^2 s(\epsilon)}{d\epsilon^2} \Big|_{\epsilon_*} \right]^{-1}. \quad (2.23)$$

A mudança da energia com a temperatura é denominada capacidade térmica  $C$ , e quando normalizada por partícula, é chamada de calor específico. Combinando essa última equação e a equação 2.22, podemos escrever o calor específico como

$$c(\epsilon) = \frac{1}{T} \langle (\delta\epsilon)^2 \rangle. \quad (2.24)$$

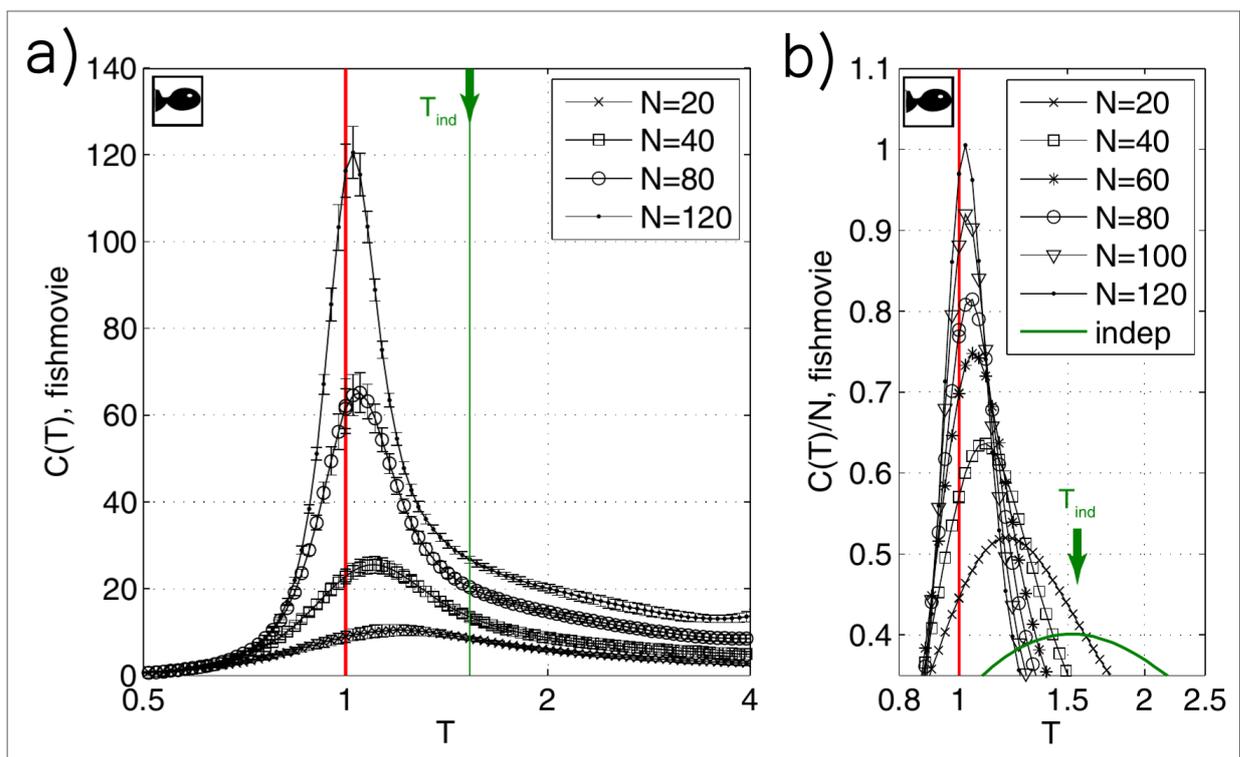
Como mencionado, o indicador de criticalidade buscado é a divergência do calor específico. Sendo assim, essa divergência ocorre se  $d^2 s/d\epsilon^2 \rightarrow 0$  na equação 2.22. Perceba que, pelo

resultado da Figura 27, em que existe uma relação linear entre a entropia e a energia, a primeira derivada não é nula, mas a segunda derivada é, como ocorre em um ponto crítico. Para investigar se existe algo especial para o parâmetro  $T = 1$  que descreve os dados (perceba que na equação 2.14  $k_B T = 1$ ), no modelo de máxima entropia, foi proposta uma varredura sobre esse parâmetro

$$P(\{\sigma_i\}; T) = \frac{1}{Z(T)} \exp \left[ -\frac{1}{T} E(\{\sigma_i\}) \right], \quad (2.25)$$

com  $E(\{\sigma_i\})$  como na equação 2.15. Vale ressaltar que  $T$  aqui não tem o significado físico de temperatura, é apenas um parâmetro a ser explorado. Os resultados do modelo versus  $T$  são mostrados na Figura 28.

Figura 28 – Capacidade térmica utilizando modelos de máxima entropia com base em dados experimentais. a) Capacidade térmica,  $C(T)$ , calculada para sub-redes de  $N = 20, 40, 80$  e  $120$  neurônios. Os pontos representam as médias e as barras de erro indicam os desvios padrão em 30 escolhas de sub-redes para cada  $N$ . b) Ampliação do pico de  $C(T)$ , mostrado como uma quantidade intensiva,  $C(T)/N$ . O pico se move em direção a  $T = 1$  com o aumento de  $N$ , e o crescimento de  $C(T)$  próximo a  $T = 1$  é mais rápido que linear com  $N$ .



Fonte: Retirado de TKAČIK et al. (2015)

Pode-se perceber um pico bem destacado, e à medida que o número de neurônios é aumentado, o pico cresce e move-se para  $T = 1$ , cujo modelo concorda com os dados. É importante notar que não só a capacidade térmica aumenta com  $N$ , como também o calor específico (Figura 28 b)), o que é esperado em um ponto crítico.

Diante disso, há fundamentação para investigar a criticalidade em registros experimentais, ou em modelos computacionais de neurônios, com base em distribuições de probabilidades geradas por modelos de máxima entropia. Na próxima seção, apresentaremos o modelo de máxima entropia que iremos utilizar em nossas análises ao longo deste trabalho.

### 2.3 MODELO DE MÁXIMA ENTROPIA DE MORA-DENY-MARRE

Na investigação da criticalidade da atividade neuronal, é crucial considerar um modelo de máxima entropia que capture o aspecto dinâmico dessa atividade registrada, pois ela pode estar significativamente fora do equilíbrio, revelando pistas importantes para acessar e compreender todos os atributos da criticalidade. Na seção anterior, o modelo desenvolvido por TKAČIK et al. (2015) limita-se à distribuição simultânea da atividade neuronal, sem levar em conta o aspecto dinâmico. Essa característica, no entanto, é abordada no modelo de máxima entropia desenvolvido por MORA; DENY; MARRE (2015), que tem como objetivo específico a investigação da criticalidade.

Para o modelo em questão, o tempo é assumido como uma dimensão extra, o qual, sem esse fator, reduz-se ao modelo da seção anterior. O processo para capturar os padrões de disparos é o mesmo que foi mencionado na seção 2.2, em que a série temporal é dividida em janelas temporais  $\Delta t$ , e que a variável  $\sigma_{i,t}$  assume os valores 1 se o neurônio  $i$  disparou ao menos uma vez dentro desse intervalo, ou 0 se permaneceu em silêncio. A probabilidade de um conjunto de neurônios gerar um trem de disparos  $\{\sigma_{i,t}\}$  entre  $t = 1$  e  $t = L$  (onde  $L$  é o total de caixas temporais) é escrita na forma da distribuição de Boltzmann

$$P_{\beta}(\{\sigma_{i,t}\}) = \frac{1}{Z(\beta)} e^{-\beta E(\{\sigma_{i,t}\})}, \quad (2.26)$$

onde  $Z(\beta)$  é a constante de normalização. É definido que  $\beta = 1/T$ , o qual possui a mesma atribuição da equação 2.24 de ser apenas um parâmetro ajustável para fins de investigação na vizinhança de  $T = 1$ , que descreve a estatística dos disparos. Temos que  $E$  corresponde à energia dos trens de disparo, fazendo assim uma analogia com a mecânica estatística de equilíbrio. Sendo assim, a energia livre é definida como

$$F(\beta) = -\beta^{-1} \log Z(\beta), \quad (2.27)$$

e a entropia de Shannon para  $P_{\beta}$ ,

$$S(\beta) = - \sum_{\{\sigma_{i,t}\}} P_{\beta}(\{\sigma_{i,t}\}) \log P_{\beta}(\{\sigma_{i,t}\}), \quad (2.28)$$

a qual pode ser calculada por

$$S(\beta) = \frac{\partial F}{\partial \beta} = \beta(\langle E \rangle_\beta - F(\beta)). \quad (2.29)$$

Com isso, a capacidade térmica é definida como

$$C(\beta) = T \frac{\partial S}{\partial T} = -\beta \frac{\partial S}{\partial \beta} = \beta^2(\langle E^2 \rangle_\beta - \langle E \rangle_\beta^2), \quad (2.30)$$

a qual em física estatística é uma grandeza extensiva, que escala com o tamanho do sistema  $NL$  (onde  $N$  é o número de neurônios). Posto isso, o calor específico é calculado como a capacidade térmica normalizada pelo tamanho do sistema

$$c(\beta) = \frac{C(\beta)}{NL} = \frac{\beta^2}{NL} \langle \delta E^2 \rangle_\beta, \quad (2.31)$$

em que  $\delta E = E - \langle E \rangle$ .

A equação 2.31 nos permite compreender de forma clara o significado biológico do calor específico em termos da estatística dos trens de disparos. Ele corresponde à variância da surpresa dos trens de disparos,  $\text{Var}(\log P/NL)$ , e reflete a amplitude da utilização de diferentes padrões de disparos. Quando  $c(\beta) = 0$ , todos os padrões de disparos têm probabilidade uniforme. Por outro lado, valores elevados de  $c(\beta)$  indicam um equilíbrio entre alguns padrões de disparos frequentes e muitos outros padrões que raramente surgem (MORA; BIALEK, 2011). Quando os eventos  $\sigma_{i,t}$  são independentes ou fracamente correlacionados, espera-se que  $c(\beta)$  convirja para um valor finito à medida que  $N$  e  $L$  tendem ao infinito. No entanto, se o sistema exhibe forte interação, seja entre neurônios, ao longo do tempo, ou ambos, o calor específico irá divergir para um determinado valor crítico do parâmetro de controle. Esse critério é fundamentado na surpresa, que deriva diretamente da natureza probabilística do processo, eliminando a necessidade de escolher um parâmetro de ordem específico, como a taxa de disparo, o tamanho da avalanche, entre outros (MORA; DENY; MARRE, 2015).

Para calcular o calor específico, é necessário estimar a distribuição de probabilidade  $P(\{\sigma_{i,t}\})$  para os trens de disparos. É nesse ponto que recorre-se ao princípio de máxima entropia. Como o interesse é incorporar o aspecto dinâmico, é essencial que as escolhas dos vínculos com os dados levem em consideração o tempo e os neurônios como elementos de mesma importância. Diferentemente de TKAČIK et al.(2015), em que a atividade global da rede é modelada por  $P(K)$ , o número total de disparos na população, no modelo aqui em questão é adicionada a distribuição conjunta de  $K_t$  em tempos diferentes  $P_u(K_t, K_{t+u})$ , permitindo assim também a caracterização do aspecto dinâmico <sup>1</sup>.

<sup>1</sup> A aplicação do princípio de máxima entropia para inferir as probabilidades sobre todas as diferentes trajetórias possíveis é conhecida como princípio de máximo calibre (PRESSÉ et al., 2013).

Com isso, a “energia” dos trens de disparo é definida como

$$E = - \sum_t h(K_t) - \sum_t \sum_{u=1}^{\nu} J_u(K_t, K_{t+u}), \quad (2.32)$$

onde  $\nu \geq 0$  corresponde ao intervalo temporal do modelo,  $h(K_t)$  e  $J_u(K_t, K_{t+u})$  são os multiplicadores de Lagrange associados com o vínculo  $P_u(K_t, K_{t+u})$ . Na prática, é suficiente analisar o modelo para  $(K_1, \dots, K_L)$ , em que a distribuição é

$$P(K_1, \dots, K_L) = \frac{1}{Z} \exp \left[ \sum_t \left( h(K_t) + \log \binom{N}{K_t} \right) + \sum_t \sum_{u=1}^{\nu} J_u(K_t, K_{t+u}) \right], \quad (2.33)$$

onde o fator binominal  $\binom{N}{K_t}$  conta os padrões de disparo  $(\sigma_{i,t}, \dots, \sigma_{N,t})$  tendo  $K_t$  células disparando entre  $N$  delas.

Sendo assim, o problema da distribuição de máxima entropia se reduz a calcular os parâmetros  $h(K_t)$  e  $J(K_t, K_{t+u})$  de forma que a distribuição na equação 2.33 concorde com os dados em relação aos valores das probabilidades marginais  $P(K_t, K_{t+u})$ . Entretanto, a estimativa do modelo precisa considerar a soma de todas as possíveis trajetórias de  $K_t$ , o que leva a uma contagem excessivamente longa caso fosse realizada de maneira usual. Como alternativa, é usada a técnica de matrizes de transferência<sup>2</sup>. O processo de aprendizagem do modelo é realizado de maneira iterativa: dada uma configuração de  $h(K_t)$  e  $J(K_t, K_{t+u})$ , as distribuições  $P_{\text{modelo}}(K)$  e  $P_{\text{modelo}}(K_t, K_{t+u})$  são computadas e comparadas com as respectivas distribuições  $P_{\text{dados}}(K)$  e  $P_{\text{dados}}(K_t, K_{t+u})$ , que são aferidas diretamente dos dados a serem analisados. Resumindo, temos

$$h(K) \leftarrow h(K) + \epsilon [P_{\text{dados}}(K) - P_{\text{modelo}}(K)], \quad (2.34)$$

$$J_u(K_t, K_{t+u}) \leftarrow J_u(K_t, K_{t+u}) + \epsilon [P_{\text{dados}}(K_t, K_{t+u}) - P_{\text{modelo}}(K_t, K_{t+u})], \quad (2.35)$$

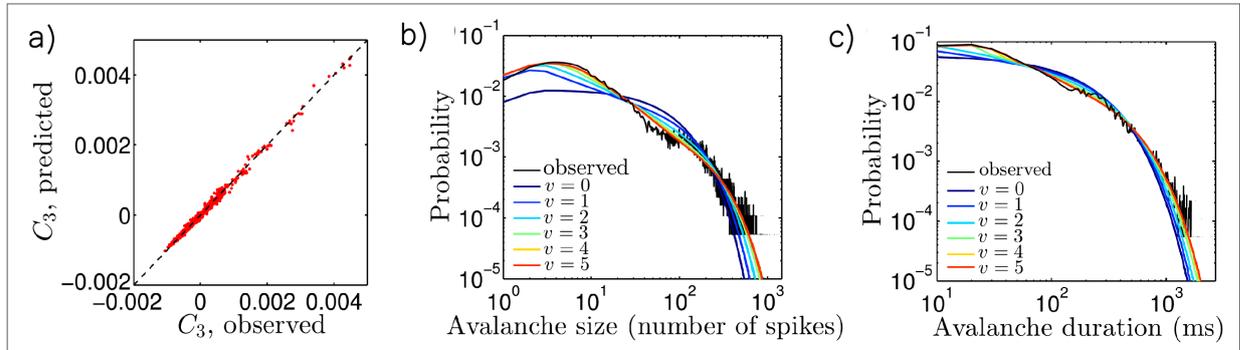
o qual é um processo equivalente a descida de gradiente na log-verossimilhança<sup>3</sup>.

Realizado o procedimento acima descrito, é obtida a distribuição de probabilidade estimada pelo modelo de máxima entropia. Tal método foi aplicado a uma densa população de células ganglionares registradas na retina do rato MORA; DENY; MARRE (2015). Para verificar se a distribuição reproduz os aspectos dinâmicos dos dados, é mostrada na Figura 29 a comparação entre os dados e o modelo para a distribuição conjunta do número de disparos em três janelas de tempo consecutivas. Observa-se uma excelente concordância entre os dados e o modelo. Na

<sup>2</sup> Para detalhes, consulte (MORA; DENY; MARRE, 2015).

<sup>3</sup> O termo dessa técnica em inglês é: *Gradient descent on the log-likelihood*.

Figura 29 – O modelo captura a dinâmica global da rede. a) Funções de correlação observadas versus previstas  $C_3 = P(K_t, K_{t+1}, K_{t+2}) - P(K_{t+2})P(K_{t+1})P(K_t)$  entre o número total de neurônios disparando em três janelas de tempo consecutivas com comprimento especificado  $\Delta_t = 10$  ms para uma sub-rede de  $N = 61$  neurônios. b) e c) previsão do modelo para tamanho e duração de avalanches, com diferentes intervalos temporais  $\nu$ , para a mesma sub-rede de  $N = 61$  neurônios.



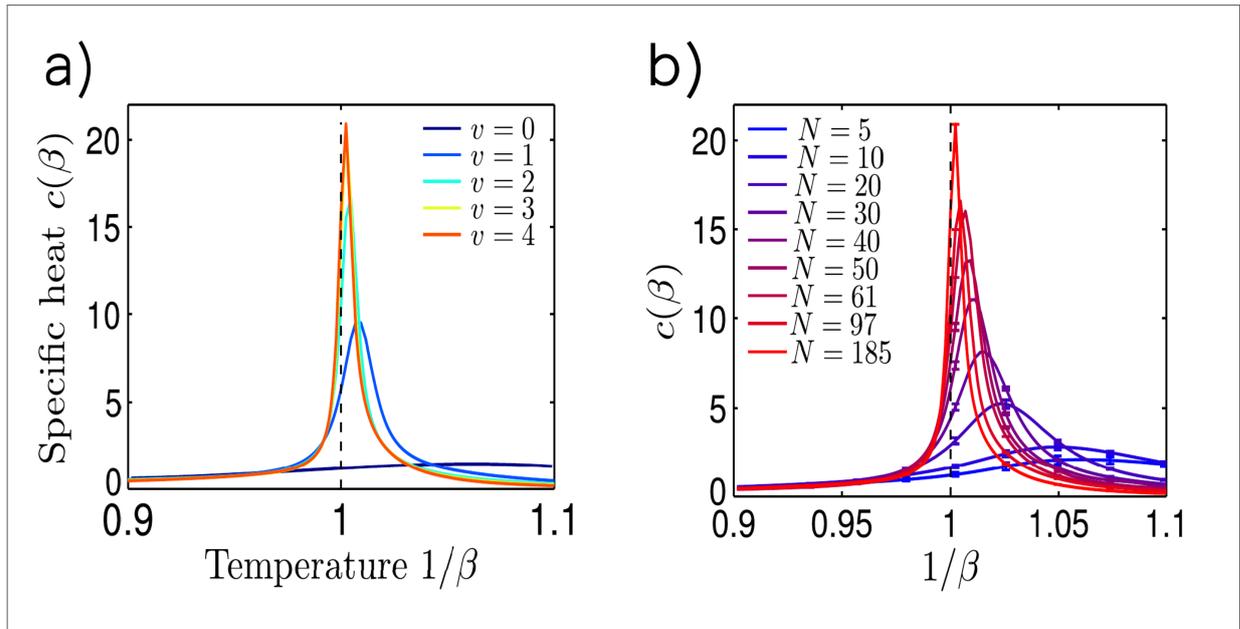
Fonte: Adaptado de MORA; DENY; MARRE (2015)

Figura 29 b) e c), também é comparada a distribuição de tamanho e duração para avalanches neuronais, que apresentam uma excelente concordância para diferentes valores de  $\nu$ .

Com a confirmação de que o modelo de máxima entropia captura os aspectos dinâmicos, ele é usado para estimar o calor específico. A Figura 30 a) mostra o resultado para todos os  $N = 185$  neurônios capturados pelo experimento, em função da temperatura  $1/\beta$ . Perceba que à medida que se aumenta o intervalo temporal  $\nu$  do modelo, o pico de calor específico torna-se mais proeminente e se aproxima cada vez mais de  $\beta = 1$ , o qual se ajusta aos dados. No caso em que  $\nu = 0$ , cuja correlação é ignorada, apresenta apenas um pico moderado, distante de  $\beta = 1$ . Já na parte b), apresenta-se o calor específico para diferentes subgrupos aleatórios de neurônios aumentando de tamanho, para  $\nu = 4$ . Similarmente, o pico torna-se alto, estreito e próximo de  $\beta = 1$  à medida que a rede analisada cresce. Esse crescimento indica a divergência do calor específico no limite termodinâmico, indicando assim um ponto crítico.

Embora os modelos de máxima entropia apresentem uma boa concordância em comparação com os dados, esse método não foi comparado com dados gerados por modelos de neurônios, nos quais conhecemos a dinâmica analiticamente. Fazer essa comparação é essencial para assegurar a precisão do método em apontar a dinâmica crítica em dados experimentais. Com esse intuito, submeteremos ao modelo de máxima entropia dados simulados por três modelos neuronais, analisando as curvas de calor específico obtidas para diferentes dinâmicas. É interessante observar o comportamento no ponto crítico e em suas proximidades, a fim de compará-lo com os resultados experimentais. Dois desses modelos neuronais possuem um ponto crítico

Figura 30 – Divergência do calor específico de trens de disparos. a) Calor específico  $c(\beta)$  dos trens de disparos de toda a população ( $N = 185$ ), em função da temperatura  $1/\beta$ , para uma faixa temporal crescente  $\nu$ . A temperatura  $\beta = 1$  corresponde às estatísticas observadas dos trens de spikes. A curva com  $\nu = 4$ , que considera completamente a dinâmica dos trens de spikes, apresenta um pico notavelmente mais alto do que o obtido a partir das estatísticas dos padrões de disparos instantâneos ( $\nu = 0$ ). b) Calor específico dos trens de disparos para sub-redes de tamanhos crescentes  $N$ , para  $\nu = 4$ . Cada ponto é a média de 100 sub-redes aleatórias para  $N \leq 50$ , e mostra uma rede representativa para  $N = 61$  e 97. As barras de erro mostram os desvios padrão. O pico aumenta com o tamanho da rede, indicando uma divergência no limite termodinâmico.



Fonte: Adaptado de MORA; DENY; MARRE (2015)

definido analiticamente, enquanto o terceiro não possui ponto crítico. Antes de apresentar os resultados obtidos, introduziremos esses modelos neuronais no próximo capítulo.

### 3 MODELOS DE REDES DE NEURÔNIOS

Os primeiros modelos computacionais voltados para descrever a atividade de neurônios surgiram na década de 1950 e 1960. Inicialmente, esses modelos foram utilizados para simular o potencial de ação de apenas um único neurônio, levando em consideração uma variedade de detalhes biofísicos. Por exemplo, o modelo de HODGKIN; HUXLEY (1952) descreve o potencial de ação por meio de 4 equações diferenciais, considerando o controle das concentrações de sódio e potássio pelos canais iônicos. Apesar de representar um importante marco para a neurociência, modelos como esses demandam alto custo computacional para simular uma rede de neurônios.

Como alternativa, os modelos integra e dispara são construídos para caracterizar eventos, os *spikes*, e não a forma do potencial de ação que viaja ao longo do axônio até o próximo neurônio. Portanto, são modelos que consistem em apenas uma equação diferencial. Dessa maneira, o custo computacional é diminuído, permitindo uma grande eficiência ao simular grandes redes de neurônios. Outra vantagem da simplicidade desses modelos é que eles são matematicamente simples em suas análises, possibilitando previsões da atividade neuronal, investigações de transição de fase e a compreensão da classe de universalidade envolvida.

Neste capítulo, apresentaremos os modelos de redes neurais que submetemos ao método de máxima entropia apresentado no capítulo anterior. Os dois primeiros modelos pertencem à classe de percolação direcionada de campo médio (MF-DP) (Sec.1.1.2). Por serem modelos com ponto crítico, eles serviram como referências na interpretação das curvas de calor específico, permitindo uma calibração para as métricas que serão propostas no capítulo 4. Além disso, esses modelos reproduziram as distribuições de avalanches encontradas em dados de ratos anestesiados com uretana (CARVALHO et al., 2021). O terceiro modelo é um modelo que não possui ponto crítico, porém, segundo TOUBOUL; DESTEXHE (2017), apresenta distribuições de avalanches com leis de potência. Isso nos fornece um teste mais robusto de que o método de máxima entropia pode descartar a criticalidade onde possivelmente as avalanches possam falhar.

### 3.1 MODELO DE AUTÔMATOS CELULARES DE KINOUCI-COPELLI

Nessa seção, iremos apresentar o modelo de autômatos celulares excitáveis estudado por KINOUCI; COPELLI (2006) para demonstrar que a faixa dinâmica é maximizada na criticalidade, conforme mencionamos na Sec. 1.2. Esse modelo também captura a mudança nos níveis de excitação e inibição de culturas corticais (SHEW et al., 2009). Aqui, iremos nos referir a esse modelo como KC.

Esse modelo é um modelo de tempo discreto ( $\Delta t = 1$ ), que possui  $N$  sítios. Cada sítio possui  $K$  conexões aleatórias de sítios pré-sinápticos. Cada sítio  $i$  pode assumir  $n$  estados possíveis, que são: o estado de repouso  $s_i = 0$ , o estado ativo  $s_i = 1$ , correspondente ao *spike*, e os estados refratários  $s_i = 2, 3, \dots, n - 1$ , nos quais o sítio é impossibilitado de ativar.

Um sítio no estado de repouso  $s_i = 0$  pode ser ativado devido às conexões com a própria rede. Se um de seus vizinhos estiver ativo ( $s_j = 1$ ) em um passo de tempo anterior, existe a probabilidade  $p_{ij}$  de ativar o sítio  $i$  no próximo passo de tempo. Outra maneira de ativar o sítio  $s_i$  é devido a um estímulo externo modelado por um processo de Poisson com taxa  $r$  ( $p_h(r) = 1 - \exp(-r\Delta t)$ ). As transições de outros estados acontecem com probabilidade 1.

Esse modelo é semelhante a um processo de ramificação, por isso definimos um parâmetro de ramificação  $\lambda = K\langle p_{ij} \rangle$ . A probabilidade de ativação de um sítio  $i$  devido a um sítio  $j$  é construída por uma variável aleatória com distribuição uniforme no intervalo  $[0, 2\lambda/K]$ , tornando  $\lambda$  o parâmetro de controle do sistema.

Para realizar a análise de campo médio, é necessário entender como ocorre a evolução dos sítios ativos  $\rho(t)$ , que é o nosso parâmetro de ordem. Antes de escrever a equação para  $\rho(t)$ , é necessário calcular a probabilidade total  $P_{atv}$  de que um sítio seja ativado por um de seus vizinhos. Cada sítio tem uma probabilidade média de  $\lambda/K$  de ser excitado por um vizinho, consequentemente  $1 - \lambda/K$  é a probabilidade de não ser ativado. Como cada vizinho pode ativar o próximo de maneira independente, a probabilidade total de ativação é escrita como

$$P(s_i(t+1) \rightarrow 1) = P_{atv}(t) = 1 - \left(1 - \frac{\lambda\rho(t)}{K}\right)^K. \quad (3.1)$$

Assim, a evolução temporal da densidade de sítios ativos é formada pela probabilidade dos sítios em repouso serem ativados pelo campo externo, mais a probabilidade dos sítios que não foram ativados pelo campo externo serem ativados por seus vizinhos

$$\rho(t+1) = P_0(t)p_h + P_0(t)(1 - p_h)P_{atv}, \quad (3.2)$$

onde  $P_0(t) = 1 - (n-1)\rho(t)$  é probabilidade de sítios em repouso no tempo  $t$ .

A equação 3.2 é a equação de campo médio para a densidade de sítios ativos. Para estudar os estados estacionários, faremos  $\rho(t+1) = \rho(t)$  e substituímos a expressão de  $P_{\text{atv}}$ , resultando em:

$$\rho = (1 - (n-1)\rho) \left[ 1 - \left( 1 - \frac{\lambda\rho}{K} \right)^K (1 - p_h) \right]. \quad (3.3)$$

Próximo ao ponto crítico teremos que  $\rho \rightarrow 0$ , o que nos permite adotar a seguinte aproximação

$$\left( 1 - \frac{\lambda\rho}{K} \right)^K = 1 - \lambda\rho, \quad (3.4)$$

que substituindo na equação 3.2, torna-se:

$$\rho = p_h + (\lambda(1 - p_h) - p_h(n-1))\rho - \lambda(n-1)(1 - p_h)\rho^2. \quad (3.5)$$

Essa equação quadrática possui soluções

$$\bar{\rho} = \frac{\lambda(1 - p_h) - p_h(n-1) - 1 \pm \sqrt{[\lambda(1 - p_h) - p_h(n-1) - 1]^2 + 4p_h(n-1)(1 - p_h)\lambda}}{2\lambda(n-1)(1 - p_h)}. \quad (3.6)$$

Para calcular um dos expoentes críticos, estudamos  $\bar{\rho}$  sem o campo externo ( $p_h = 0$ ). Isso nos fornece duas soluções:

$$\bar{\rho} = 0, \quad (3.7)$$

ou seja, o estado absorvente no qual a atividade da rede cessa, e o estado ativo dado por

$$\bar{\rho} = \frac{\lambda - 1}{\lambda(n-1)}. \quad (3.8)$$

No limite em que  $\lambda \rightarrow 1$  na equação 3.8, recuperamos o estado absorvente, ou seja, em  $\lambda_c = 1$  ocorre a transição de fase, sendo esse o ponto crítico desse modelo. Assim, para  $\lambda < 1$ , a atividade da rede tende a zero, enquanto para  $\lambda > 1$ , a atividade se perpetua.

Fazendo  $\lambda \rightarrow \lambda_c$  na equação 3.8, teremos

$$\bar{\rho} \sim (\lambda - \lambda_c)^1, \quad (3.9)$$

resultando no expoente crítico  $\beta = 1$ . Outro expoente crítico é extraído no ponto crítico considerando o campo externo  $p_h \rightarrow 0$ . Podemos aproximá-lo como  $p_h \approx r\Delta t$ , resultando em

$$\bar{\rho}(p_h \rightarrow 0, \lambda = \lambda_c) \approx \sqrt{\frac{r\Delta t}{n-1}} \sim r^{1/2}, \quad (3.10)$$

o que nos fornece  $\delta = 2$ . Os expoentes encontrados pertencem à classe de percolação direcionada de campo médio MF-DP.

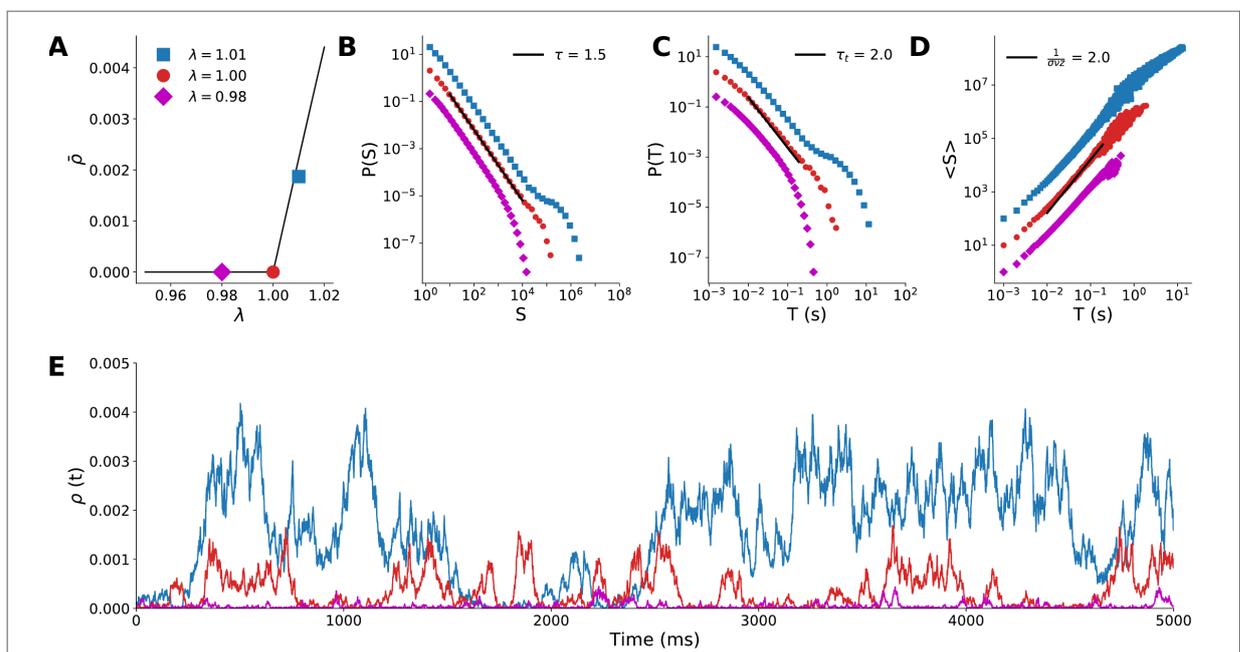
As redes foram simuladas<sup>1</sup> neste trabalho contêm  $N = 10^5$  sítios, em que cada sítio tem

<sup>1</sup> As simulações foram feitas usando a linguagem de programação C.

$K = 10$  vizinhos pré-sinápticos, e o campo externo é nulo. Além dos estados ativo e em repouso, a rede possui três estados refratários. O estado inicial da rede é com todos os sítios em silêncio, sendo um sítio, escolhido aleatoriamente, ativado para iniciar a atividade. Sempre que a rede atinge o estado absorvente, esse procedimento é repetido.

Nessa configuração, este modelo apresenta leis de potência (Figura 31) com expoentes compatíveis com MF-DP para  $\lambda = 1$ , e obedece à relação de escala (equação 1.28).

Figura 31 – (a-d) Distribuições de avalanches para o modelo KC na dinâmica subcrítica  $\lambda = 0,98$  (rosa), crítica  $\lambda = 1$  (vermelho), e supercrítica  $\lambda = 1.01$  (azul). (e) Série temporal para as diferentes dinâmicas.



Fonte: Retirado de (CARVALHO, 2021)

## 3.2 MODELOS DE SPIKES

### 3.2.1 MODELO DE REDE NEURONAL DE SPIKES COM EXCITAÇÃO E INIBIÇÃO

O modelo computacional apresentado nesta seção é baseado em neurônios do tipo integra e dispara. Neste tipo de modelo, temos uma equação diferencial para cada neurônio representando o seu potencial de membrana. O potencial de membrana é modificado de acordo com as conexões internas e externas da rede. Quando o potencial atinge um certo limiar (*threshold*), o neurônio emite obrigatoriamente um *spike*, e o potencial de membrana retorna a um valor

pré-definido, não podendo ser alterado por um período refratário.

Os modelos do tipo integra e dispara apresentam algumas variações. O diferencial aqui é que os neurônios podem disparar antes de atingir o limiar de disparo de acordo com uma certa probabilidade. Esta construção foi inicialmente desenvolvida por GERSTNER (1990) com o propósito de estudar a memória associativa em redes de neurônios biológicos. Sua generalização matemática foi realizada por GALVES; LÖCHERBACH (2013). Por esse motivo, nos referiremos a esse modelo como GGL. Aqui, iremos simular a versão em tempos discretos proposta por BROCHINI et al., e incluiremos os neurônios inibitórios<sup>2</sup> como feita por GIRARDI-SCHAPPO et al. (2020). Em resumo, realizaremos a simulação de um modelo do tipo integra e dispara estocástico em tempo discreto, contendo neurônios excitatórios<sup>3</sup>  $N_E$  e inibitórios  $N_I$ .

A rede deste modelo é composta por  $N$  neurônios, onde todos os neurônios estão conectados uns aos outros, formando um grafo completo. Cada neurônio pode estar em um de dois estados, representados pela variável booleana  $X[t]$ :  $X[t] = 1$  indica a ocorrência de um *spike* do neurônio, enquanto  $X[t] = 0$  representa o silêncio do neurônio no instante  $t$ . O potencial de membrana do neurônio  $i$  em função do tempo é determinado por

$$V_i^{E(I)}[t + 1] = \left[ \mu V_i^{E(I)}[t] + I_e[t] + \frac{J}{N} \sum_{j=1}^{N_E} X_j^E[t] - \frac{gJ}{N} \sum_{j=1}^{N_I} X_j^I[t] \right] (1 - X_i^{E(I)}[t]), \quad (3.11)$$

onde os índices  $E$  são para os neurônios excitatórios e  $I$  para os inibitórios. Na equação 3.11, o primeiro termo entre colchetes relaciona o potencial de membrana do neurônio  $i$  no tempo  $t$ , onde  $\mu$  é um parâmetro de vazamento que indica a taxa na qual a membrana de um neurônio perde sua carga elétrica ao longo do tempo na ausência de entrada de sinal excitatório. Os três termos seguintes dentro dos colchetes representam as conexões para o neurônio  $i$ . Sendo  $I_e$  a corrente externa para as populações excitatórias e inibitórias. Os últimos dois termos entre colchetes correspondem aos sinais provenientes da rede por neurônios excitatórios e inibitórios, respectivamente. Onde  $J$  é o peso sináptico, e  $g$  controla o balanço sináptico. O termo  $(1 - X_i[t])$  é responsável por redefinir o potencial de membrana para zero após a emissão de um *spike*. Além disso, o neurônio atravessa um período refratário equivalente a um passo de tempo da simulação (1 ms).

Como mencionado anteriormente, a característica diferencial do modelo GGL é a existência da probabilidade de o neurônio disparar antes de atingir o limiar de disparo. Essa probabilidade

<sup>2</sup> Neurônios inibitórios são um tipo de neurônio que transmite sinais elétricos para outros neurônios, desestimulando sua atividade.

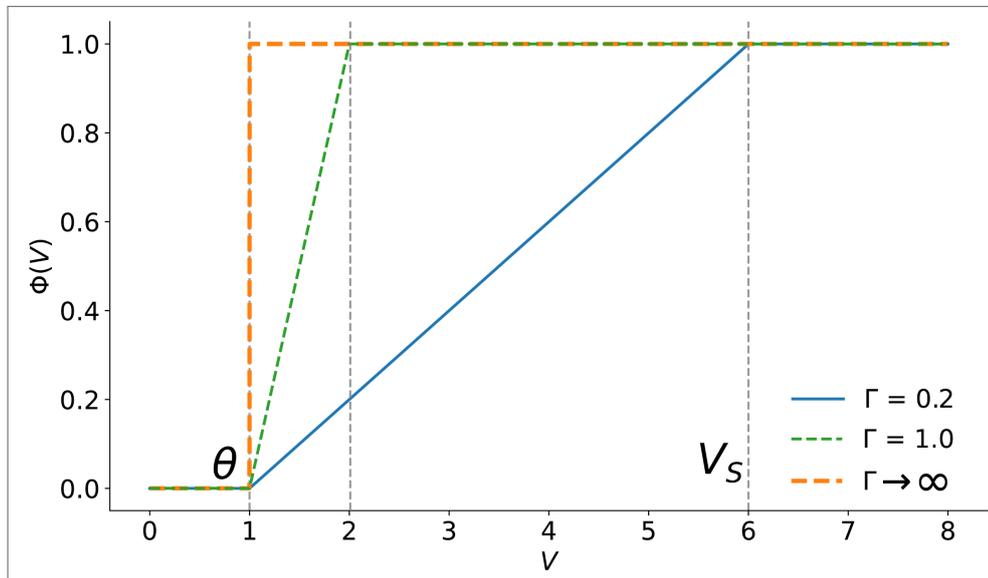
<sup>3</sup> Neurônios excitatórios são um tipo de neurônio que transmite sinais elétricos para outros neurônios, estimulando sua atividade.

é definida pela função  $\Phi(V)$ , dado o potencial  $V$ .

$$P(X = 1|V) \equiv \Phi(V) = (V - \theta)\Gamma\Theta(V - \theta)\Theta(V_s - V) + \Theta(V - V_s), \quad (3.12)$$

onde  $\Gamma$  é o ganho de disparo neuronal, e  $\Theta$  é a função degrau de Heaviside. Nessa equação, o limite mínimo para ocorrer um disparo é determinado por  $\theta$ , enquanto o potencial de saturação ocorre em  $V_s = \theta + 1/\Gamma$ . A equação 3.12 captura os efeitos dos ruídos da membrana dos neurônios, os quais induzem a emissão de *spikes* de forma estocástica. Note que quando  $\Gamma \rightarrow \infty$ ,  $\Phi(V)$  torna-se o clássico modelo integrar e disparar, ou seja, só dispara quando  $V_s = \theta$ . A função de probabilidade de disparo  $\Phi(V)$  é ilustrada na Figura 32.

Figura 32 – Função probabilidade de disparo  $\Phi(V)$  para diferentes valores de  $\Gamma$ .



Fonte: Retirado de (CARVALHO, 2021)

Assim como realizado na seção 3.1, a análise de campo médio é conduzida considerando a densidade de sítios ativos na rede  $\rho[t]$ . Considerando  $\mu = 0$ , e definindo  $W = pJ - qqJ$ , onde  $p = N_E/N$  e  $q = N_I/N$ , BROCHINI et al. (2016) formularam a equação de campo médio como:

$$\rho[t + 1] = \Gamma(W\rho[t] + h)(1 - \rho[t])\Theta(W\rho[t] + h), \quad (3.13)$$

onde  $h = I_e - \theta$  é a corrente externa supralimiar, equivalente a um campo externo líquido em modelos de SOC usuais.

Nos estados estacionários teremos que  $\rho[t + 1] = \rho[t]$ , fornecendo a solução  $\bar{\rho} = 0$  sendo o estado absorvente, e a solução

$$\bar{\rho} = \frac{\Gamma W - 1}{\Gamma W} = \frac{W - W_c}{W} \sim (W - W_c)^1, \quad (3.14)$$

o estado ativo, onde  $W_c = 1/\Gamma$ . Assim, quando  $W \rightarrow W_c$ , obtemos o expoente crítico  $\beta = 1$ . O próximo expoente é extraído no ponto crítico  $W = W_c$  no limite em que  $h \rightarrow 0$

$$\bar{\rho}(h \rightarrow 0, W = W_c) \sim \sqrt{(h/W_c)} \sim h^{1/2}, \quad (3.15)$$

obtendo  $\delta_h = 2$  (GIRARDI-SCHAPPO et al., 2020). Sendo  $\beta$  e  $\delta$  os expoentes críticos pertencentes à classe de universalidade da percolação direcionada de campo médio.

Nesse modelo, as soluções do estado estacionário podem ser expressas em termos do balanço sináptico  $g$ , tornando-o o parâmetro de controle do modelo. Para  $g > g_c$ , observaremos uma forte inibição que leva a rede a atingir o estado absorvente. Enquanto que para  $g < g_c$ , a excitação predomina e teremos uma atividade perpétua. As simulações<sup>4</sup> desse modelo foram realizadas com uma rede de tamanho  $N = 10^5$ , usando os seguintes parâmetros:  $p = 0,8$ ,  $q = 0,2$ ,  $\Gamma = 0,2$ ,  $J = 10$ ,  $\theta = 1$ , e  $I_e = 1$ , o que determinam o ponto crítico em  $g_c = 1,5$ . A condição inicial é o estado quiescente ( $X = 0$  para todos os neurônios), e a atividade da rede é iniciada ativando um neurônio excitatório escolhido aleatoriamente. Sempre que o estado absorvente  $\bar{\rho} = 0$  é alcançado, esse procedimento é repetido.

Esse modelo reproduz as leis de potência das distribuições de avalanche (Figura 33) com expoentes de (a) tamanho  $\tau = 1,5$ , (b) duração  $\tau_t = 2,0$ , (c) tamanho médio das avalanches em um determinado tempo  $1/\sigma\nu z = 2,0$ , (d) tamanho médio da avalanche  $\langle S \rangle$  de uma determinada duração  $T$ . Esses expoentes satisfazem a relação de escala (equação 1.28) e são compatíveis com a classe de universalidade MF-DP. Em (e) são as séries temporais da densidade de sítios ativos para os três regimes.

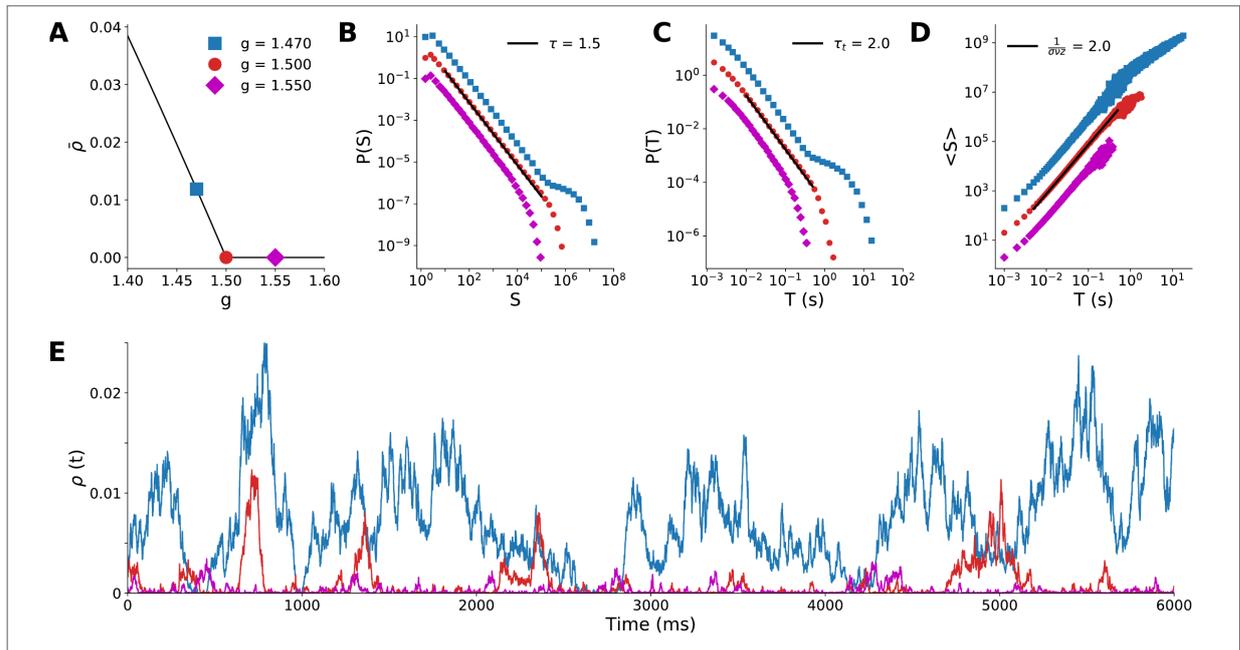
### 3.2.2 MODELO DE BRUNEL

O modelo a ser apresentado a seguir foi proposto por BRUNEL (2000). As análises desse modelo revelam um rico repertório de estados, envolvendo desde os disparos individuais de cada neurônio até a sincronia da rede.

A rede desse modelo é composta por  $N$  neurônios do tipo integra e dispara, em que  $N_E$  é a população de neurônios excitatórios e  $N_I$  é a população de neurônios inibitórios. Cada neurônio recebe  $C$  conexões aleatórias de outros neurônios da rede, das quais  $C_E = \epsilon N_E$  são dos neurônios excitatórios, e  $C_I = \epsilon N_I$  são dos neurônios inibitórios, onde  $\epsilon$  controla o número de conexões,  $\epsilon = C/N \ll 1$ . Além das conexões da rede, há também  $C_{\text{ext}} = C_E$  conexões de

<sup>4</sup> As simulações foram feitas usando a linguagem de programação C.

Figura 33 – Distribuições de avalanches para o modelo GGL na dinâmica subcrítica  $g = 1,55$  (rosa), crítica  $g = 1,5$  (vermelho), e supercrítica  $g = 1.470$  (azul).



Fonte: Retirado de (CARVALHO, 2021)

neurônios excitatórios fora da rede, realizadas por um processo de Poisson independente com taxa  $\nu_{ext}$ .

O potencial de membrana do neurônio  $i$  é fornecido por

$$\tau_m \frac{dV_i(t)}{dt} = -V_i(t) + \tau_m \sum_j \sum_k \delta(t - t_j^k - D), \quad (3.16)$$

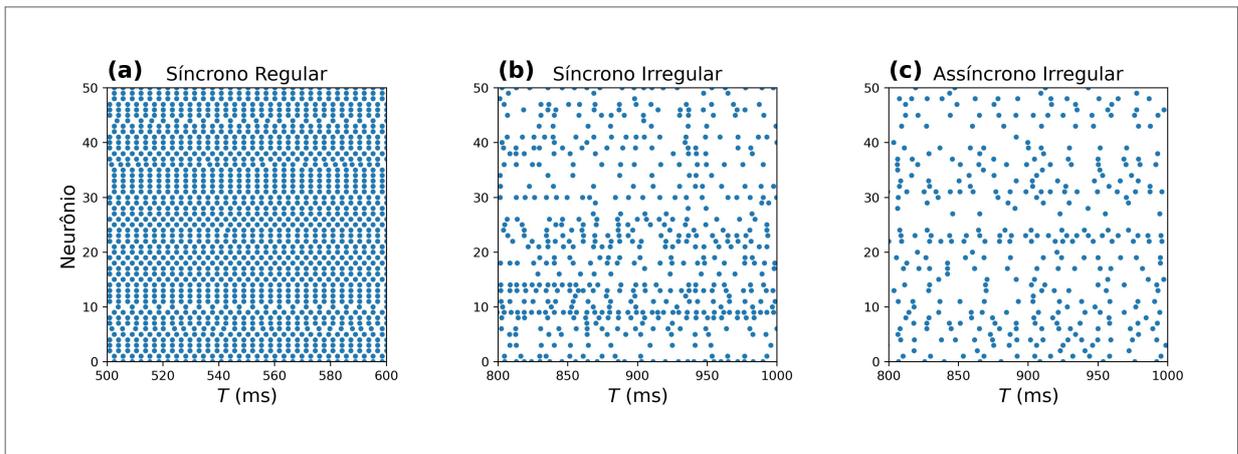
onde  $\tau_m$  é a constante de tempo da membrana, e  $D$  é o atraso de transmissão (*delay*). O segundo termo da equação 3.16 corresponde às conexões recebidas pelo neurônio  $i$ . A soma realizada na função  $\delta$  computa o tempo do  $k$ -ésimo disparo do neurônio  $j$ ,  $t_j^k$ , que somado com  $D$ , deve corresponder ao tempo de chegada  $t$  no neurônio  $i$ . O peso sináptico  $J_{ij}$  depende do tipo do neurônio, sendo  $J_{iE} = J$  para o tipo excitatório e  $J_{iI} = -gJ$  para os inibitórios. O parâmetro  $g$  atua como parâmetro de controle no modelo, regulando o balanço entre os componentes de excitação e inibição dentro da rede. Sempre que  $V_i$  alcança o limiar  $\theta$ , um disparo é efetuado, e o potencial é definido como  $V_r$ . Após um disparo, o neurônio fica insensível a estímulos e passa por um período refratário  $\tau_{rp}$ .

Nesse modelo, temos um segundo parâmetro de controle, a razão entre  $\nu_{ext}$  e  $\nu_{thr}$ . Sendo este último a taxa necessária para um neurônio alcançar o limiar sem levar em consideração qualquer influência ou retroalimentação de outros neurônios ou do ambiente, definida por:

$$\nu_{thr} = \frac{\theta}{JC_E \tau_m}. \quad (3.17)$$

A combinação dos parâmetros de controle conduz a distintos padrões dinâmicos da rede e dos neurônios individuais. A rede pode disparar de maneira síncrona e assíncrona, enquanto os neurônios podem disparar regularmente ou irregularmente, independentemente da sincronia da rede. A combinação desses padrões leva aos estados síncrono regular (S.R.), síncrono irregular (S.I.), assíncrono irregular (A.I.) e assíncrono regular, como ilustra a Figura .

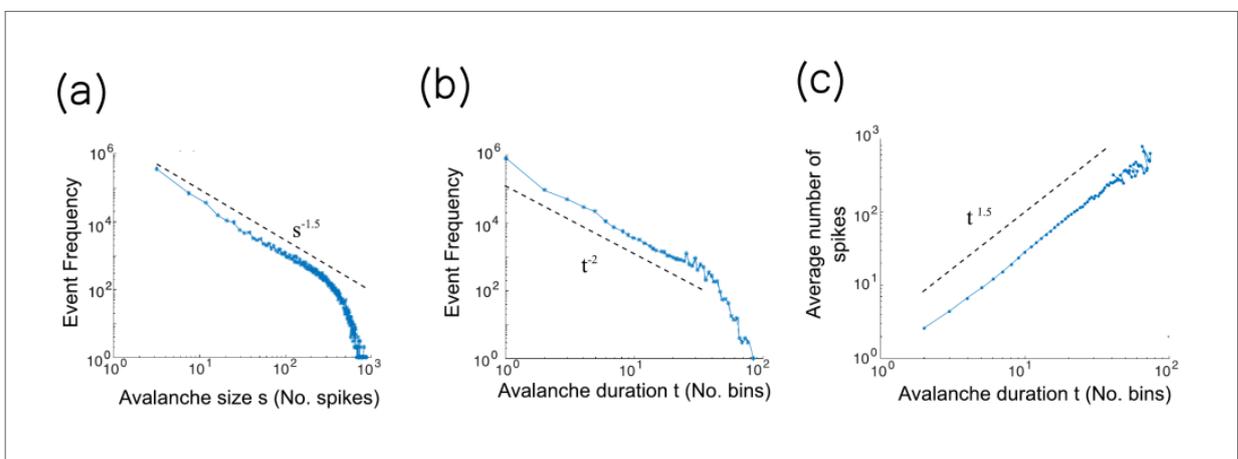
Figura 34 – Padrões de disparos do modelo de Brunel variando  $g$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}}$ : (a) A rede dispara de maneira síncrona, e os neurônios com regularidade ( $g = 3$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 2$ ). (b) A rede dispara de maneira síncrona, e os neurônios com irregularidade ( $g = 6$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 4$ ). (c) A rede dispara de maneira assíncrona, e os neurônios com irregularidade ( $g = 5$  e  $\nu_{\text{ext}}/\nu_{\text{thr}} = 2$ ).



Fonte: O autor.

Esse modelo torna-se relevante ao estudo de criticalidade devido aos resultados de TOUBOUL; DESTEXHE (2017) que afirmam terem encontrado leis de potência em uma ampla região da fase S.I., como mostra a Figura 35. Porém, esse modelo não possui ponto crítico, e a região

Figura 35 – Leis de potência foram encontradas em distribuições de avalanches para a fase S.I. no modelo de Brunel. Em (a) distribuição de tamanho, (b) distribuição de duração, e (c) distribuição do tamanho médio das avalanches em determinado tempo.



Fonte: Adaptado de: (TOUBOUL; DESTEXHE, 2017).

encontrada não está na vizinhança de uma transição de fase.

Para investigar a capacidade do modelo de máxima entropia em descartar a criticalidade, simulamos<sup>5</sup> o modelo de Brunel com os mesmos parâmetros que foram utilizados por TOUBOUL; DESTEXHE (2017). A rede é composta por  $N = 12.500$  neurônios, distribuídos na proporção de  $N_E = 0,8N$  e  $N_I = 0,2N$ . Os outros parâmetros são  $\epsilon = 0.1$ ,  $J = 0.2$  mV,  $D = 1.8$  ms,  $\tau_m = 20$  ms,  $\theta = 20$  mV,  $V_r = 10$  mV e  $\tau_{rp} = 2$  ms.

Nos modelos que examinamos, conduzimos simulações com uma duração de 3 horas, aproximadamente o mesmo tempo dos registros experimentais que analisaremos. As amostras retiradas de cada modelo são selecionadas de uma população maior e são escolhidas aleatoriamente. As maiores amostras incluem necessariamente os neurônios das amostras menores, ou seja,  $N_{200} = N_{150} + 50$ , por exemplo. Ao todo foram retiradas 10 conjuntos de amostras diferentes para cada parâmetro.

---

<sup>5</sup> As simulações foram realizadas através do *software brian 2*.

## 4 MÁXIMA ENTROPIA EM MODELOS NEURONAIS E EM RATOS ANESTESIADOS

O método de máxima entropia tem sido utilizado para identificar a dinâmica crítica em uma variedade de dados experimentais, como em neurônios da retina de uma salamandra TKAČIK et al. (2015), em uma densa população de células ganglionares registradas na retina de rato MORA; DENY; MARRE (2015), e em neurônios de ratos anestesiados com uretana LOTFI et al. (2020). No entanto, ainda não foi realizada uma validação direta com modelos de neurônios. Na próxima seção, introduziremos um conjunto de métricas que nos permitirá realizar uma análise sistemática e quantitativa das curvas de calor específico para os modelos neuronais. Com essas métricas, iniciaremos a investigação nos modelos do GGL (seção 3.2.1) e KC (seção 3.1), que apresentam um ponto crítico e pertencem à classe de universalidade da percolação direcionada. Também examinaremos os resultados da máxima entropia no modelo de Brunel (seção 3.2.2), que não possui um ponto crítico, mas exibe distribuições de avalanche com leis de potência. A investigação por meio dos modelos neuronais nos permitiu calibrar as métricas SERAFIM et al. (2024), possibilitando uma análise quantitativa em dados experimentais, que será realizada nas seções finais deste capítulo.

### 4.1 MÉTRICAS

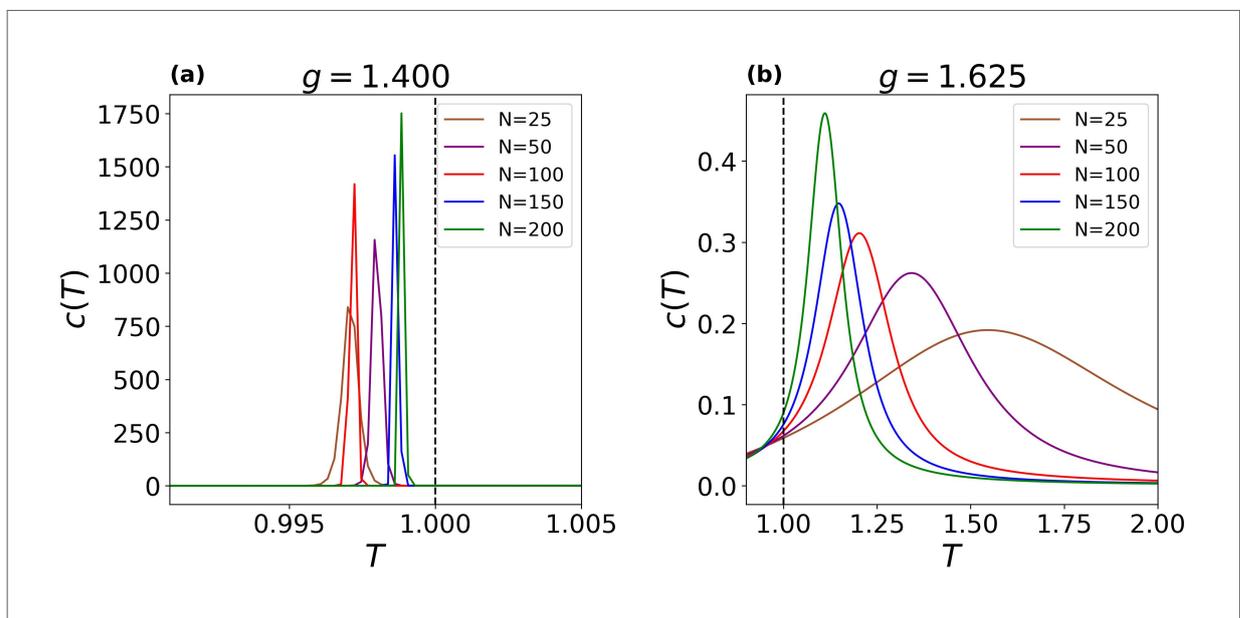
A interpretação de que os dados a serem analisados possuem uma dinâmica crítica leva em consideração a ocorrência de um pico nas curvas de calor específico, exibindo uma divergência nas proximidades de  $T = 1$ , que é a temperatura que o modelo de máxima entropia reproduz a estatística dos dados. Além disso, é esperado que ocorra o crescimento do pico de calor específico e uma aproximação gradual de  $T = 1$  quando se aumenta gradualmente o número de neurônios da amostra analisada.

Para essa análise, realiza-se uma única simulação para cada parâmetro dos modelos, utilizando uma população significativamente maior do que a subpopulação a ser estudada. Após a extração da subpopulação, gera-se o modelo de máxima entropia, que fornece uma das curvas de calor específico. Em seguida, a próxima subpopulação é processada pelo modelo de máxima entropia, adicionando-se os registros de mais neurônios à subpopulação anterior. Assim, subpopulações maiores incluem os neurônios das subpopulações menores.

Em nossos resultados preliminares com os modelos neuronais, percebemos que a aplicação

isolada dessa interpretação poderia levar a conclusões equivocadas sobre a criticalidade nos dados. Essa percepção só foi possível devido ao conhecimento analítico que temos sobre os modelos neuronais. A Figura 36 mostra um conjunto de curvas de calor específico para dados gerados pelo modelo computacional do GGL (Secção 3.2.1) para a dinâmica supercrítica  $g = 1,400$  (a), e para a subcrítica  $g = 1,625$  (b), distantes do ponto crítico do modelo  $g = 1,500$ . Em ambos os exemplos vemos curvas que apresentam picos de calor específico

Figura 36 – Curvas de calor específico  $c(T)$  em função da temperatura  $T$  que podem levar a uma interpretação equivocada da dinâmica crítica nos dados. Dados gerados pelo modelo do GGL para a dinâmica (a) supercrítica e (b) subcrítica. O ponto crítico desse modelo é  $g = 1,500$ . A linha pontilhada em  $T = 1$  marca a temperatura em que os dados são reproduzidos.



Fonte: O autor.

próximas de  $T = 1$  e que vão se tornando mais próximas desse valor à medida em que o número de neurônios  $N$  cresce em cada análise. Em particular, na Figura 36 (a) os picos são bem expressivos e extremamente próximos de  $T = 1$ , o que nos levaria a uma interpretação aparente de criticalidade.

Devido ao comportamento das curvas de calor específico para diferentes regimes dinâmicos do modelo, é necessário quantificar como essas curvas descrevem a proximidade do ponto crítico. Para isso, mediremos três características das curvas de calor específico. A primeira medida se refere à proximidade do pico de  $c(T^*)$  em relação a  $T = 1$ . A segunda medida é relacionada à largura da curva na meia altura. Essas duas primeiras medidas remetem à interpretação tradicionalmente usada para classificar dados experimentais como críticos. A terceira medida se baseia na teoria do escalonamento de tamanho finito (sec.1.1.1), que considera o

comportamento da curva de calor específico com o aumento de  $N$ .

Na sequência, desenvolvemos uma medida composta para avaliar a criticidade das curvas de calor específico, combinando três métricas distintas, cada uma projetada para quantificar uma característica específica da curva. Cada métrica é normalizada para produzir um valor igual a 1 quando a característica analisada corresponde ao comportamento esperado em um estado crítico. Desse modo, quando realizado o produto das métricas o valor igual a 1 será apontado como sendo o da dinâmica crítica.

A primeira métrica definida leva em consideração a distância  $D$  do pico de calor específico  $c(T^*)$ , onde  $T^*$  é a temperatura crítica, em relação à temperatura  $T = 1$  que reproduz os dados.

$$D_N = 1 - |1 - T_N^*|. \quad (4.1)$$

Perceba que no caso ideal ( $T^* = 1$ ),  $D_N = 1$ . Os picos de calor específico podem surgir à esquerda ou à direita de  $T = 1$ , sendo, portanto, necessário o uso do módulo na Eq. 4.1. A Figura 37 ilustra a extração de  $|1 - T^*|$  assim como os outros componentes das métricas a serem definidas aqui.

Para caracterizar o quão proeminente é um pico na curva de calor específico, a segunda métrica  $W$  (*width*, em inglês) mede a largura da curva a meia altura através de

$$W_N = 1 - |T_N^* - T_N^\dagger|, \quad (4.2)$$

onde  $T^\dagger$  é a temperatura da curva a meia altura, definida por

$$c(T^\dagger) = c(T^*)/2. \quad (4.3)$$

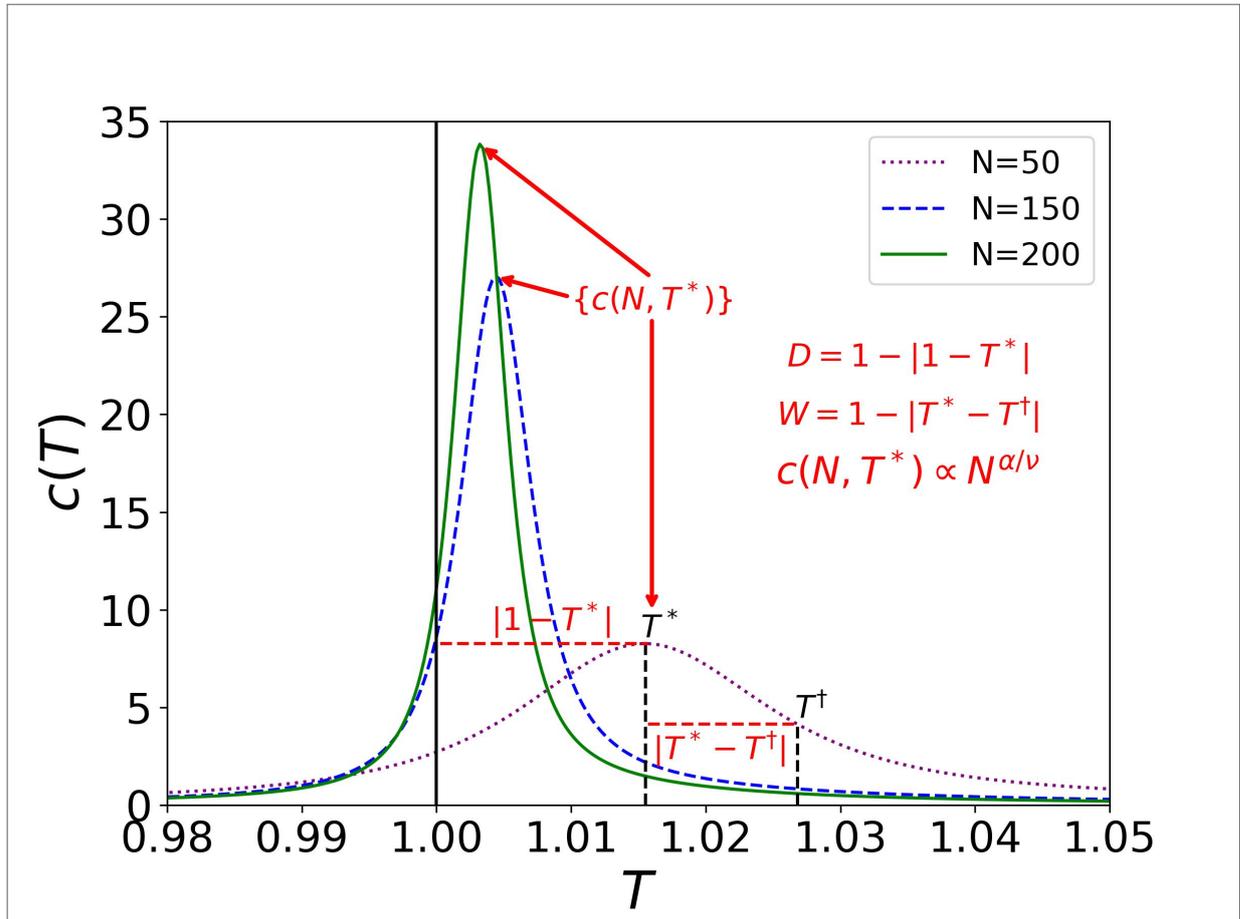
Note novamente que no caso ideal  $T^* = T^\dagger$ , teremos  $W = 1$ .

As métricas  $D_N$  e  $W_N$  definidas até aqui consideram a formação do pico de calor específico e sua proximidade com  $T = 1$ , características que têm sido utilizadas para interpretar a criticidade nos dados (LOTFI et al., 2020). Porém, como no caso da Figura 36 (a), onde temos o caso supercrítico, essas métricas falham, apresentando resultados semelhantes ao caso crítico.

Para uma métrica mais criteriosa que permita distinguir esses casos e caracterizar mais precisamente o comportamento crítico, faremos uso da teoria de escalonamento de tamanho finito (sec.1.1.1). Dessa teoria, temos a seguinte relação (equação 1.18)

$$c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}, \quad (4.4)$$

Figura 37 – Exemplos de curvas de calor específico em função de  $T$  e  $N$ . Para uma comparação quantitativa das curvas são definidas 3 métricas. A métrica  $D$  considera a distância da temperatura do pico de calor específico  $T^*$  em relação a  $T = 1$ . A métrica  $W$  extrai a largura da curva a meia altura medida por  $|T^* - T^\dagger|$ , onde  $T^\dagger$  é definida como a temperatura em que  $c(T^\dagger) = c(T^*)/2$ . A última métrica é baseada na teoria do escalonamento finito, a qual leva em consideração que o pico de calor específico  $c(N, T^*)$  para a população  $N$  de neurônios escala com  $N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos.



que na escala logarítmica, é esperada uma relação linear entre  $c$  e  $N$  no ponto crítico. Partindo deste comportamento para o caso crítico, iremos construir a nossa terceira métrica como se segue. Para caracterizar a tendência linear entre  $c$  e  $N$ , aplicamos o coeficiente de correlação de PEARSON(1920). Esse teste classifica a tendência linear através de  $r$ , que varia entre -1 e 1. Sendo  $r = 1$  a correlação positiva e  $r = -1$  a anti-correlação, e no caso de  $r = 0$ , não há correlação entre as duas variáveis. Dessa forma  $r$  é a terceira métrica, pois  $r = 1$  indica a correlação perfeita esperada para o caso crítico.

Por construção, as três métricas possuem o valor 1 nos respectivos casos ideais. Portanto, para o produto delas, teremos:

$$DWr \rightarrow 1, \quad (4.5)$$

à medida que  $N$  aumenta no ponto crítico.

Para assegurar a eficiência e a consistência das métricas, iremos realizar as análises em modelos neuronais.

## 4.2 MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A MODELOS NEURONAIIS

Para visualizar a variedade dos resultados possíveis do método de máxima entropia, realizamos uma varredura dos parâmetros de controle de cada modelo. Para cada valor de parâmetro selecionamos dez conjuntos distintos contendo 25, 50, 100, 150 e 200 neurônios para medir os valores das métricas apresentadas. Nos modelos que apresentam ponto crítico, essa varredura foi realizada abrangendo as dinâmicas supercrítica, subcrítica e o ponto crítico. Iniciaremos nossa análise com os resultados do modelo GGL, conforme mostra a Figura 38.

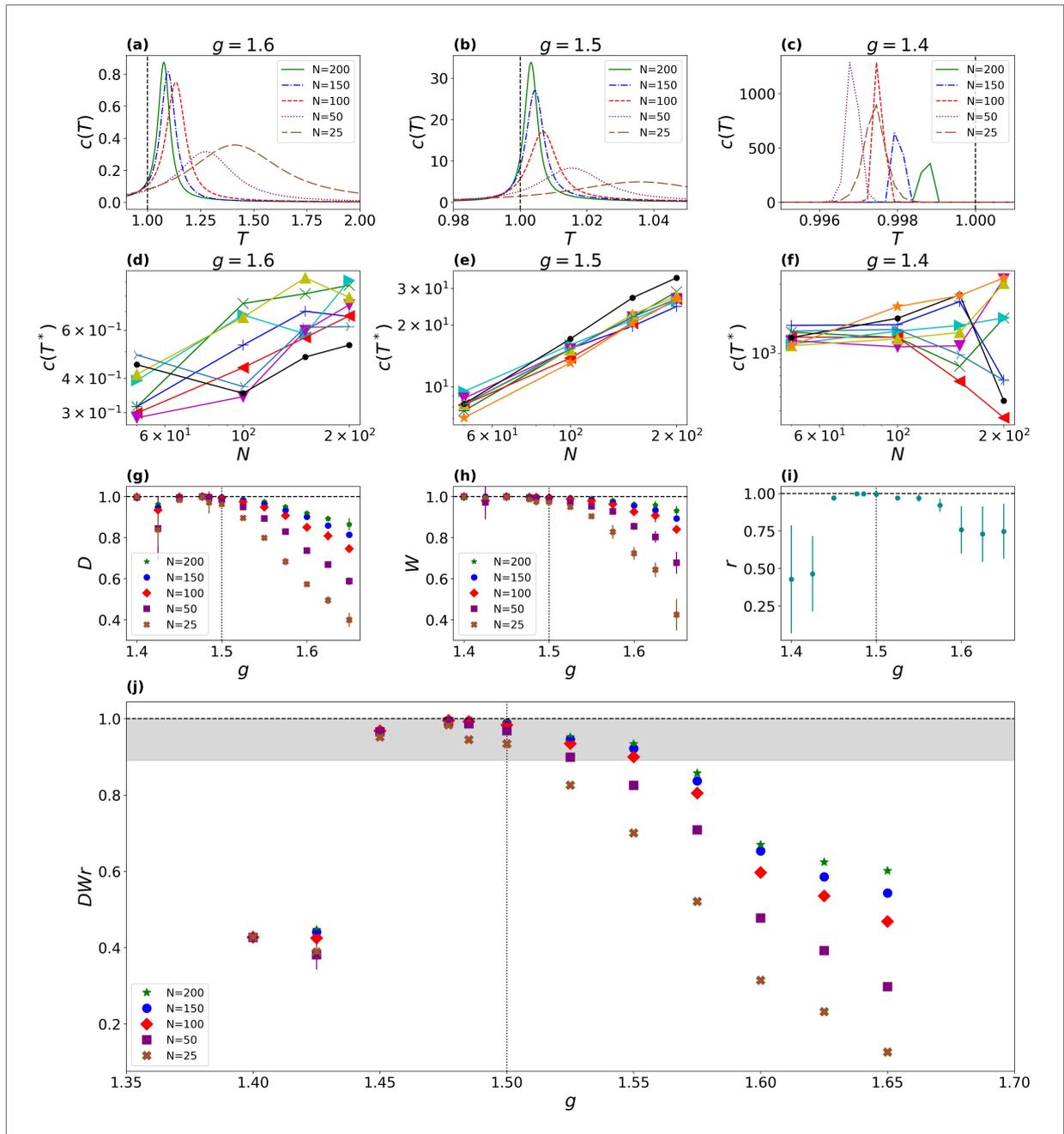
Na Figura 38(a-c), são exibidas as curvas de calor específico de um conjunto de amostras, demonstrando a variedade de resultados ao longo das diferentes dinâmicas apresentadas, onde  $g < 1,5$  corresponde a dinâmica supercrítica,  $g = 1,5$  o ponto crítico, e  $g > 1,5$  a dinâmica subcrítica.

Na Figura 38(g-i), apresentamos as três métricas de forma isolada em função do parâmetro de controle  $g$ . Na Figura 38(g), é mostrada a métrica  $D$ , em que ao variar  $g$ , podemos observar que essa métrica é capaz de distinguir claramente os estados subcríticos, mas tende a 1 quando nos aproximamos do ponto crítico e permanece próximo a 1 no estado supercrítico. O mesmo comportamento é observado na métrica  $W$  na Figura 38(h), embora com mais dificuldade em distinguir o regime subcrítico. Como pode ser observado na Figura 38(g) e (h), essas medidas não são suficiente para distinguir a dinâmica crítica da supercrítica. Uma combinação similar dessas duas métricas já havia sido proposta por LOTFI et al. (2020)<sup>1</sup> com o objetivo de calcular a distância para a criticidade. No entanto, essa medida foi aplicada apenas a dados experimentais, sem uma referência teórica. Por essa razão, a terceira métrica torna-se essencial por adicionar uma característica própria do comportamento crítico.

Para a terceira métrica, examinamos a tendência linear dos picos de calor específico  $c(T^*)$  em relação a  $N$ . Essa tendência é visualizada na Figura 38 (d-f), onde podemos observar uma forte tendência linear no ponto crítico  $g = 1.5$ . No entanto, essa tendência é perdida à medida que nos afastamos desse ponto. A métrica  $r$ , apresentada na Figura 38(i), tem a capacidade de distinguir a dinâmica crítica nas proximidades do ponto crítico das outras dinâmicas. No

<sup>1</sup> A medida foi definida como a distância normalizada a criticalidade pela razão entre  $T^* - 1$  e  $T^* - T^\dagger$ .

Figura 38 – Resultados para a rede neuronal de disparos (sec.3.2.1): (a-c) ilustram curvas de calor específico correspondentes aos regimes subcrítico ( $g = 1,6$ ), crítico ( $g = 1,5$ ) e supercrítico ( $g = 1,4$ ), respectivamente. (d-f) retratam  $c(N, T^*) \times N$  em escala logarítmica para diferentes conjuntos de amostras (símbolos e cores correspondem aos conjuntos individuais) obtidos a partir dos dados em diversos regimes dinâmicos. A tendência linear é exclusivamente perceptível para o regime crítico (e), alinhando-se com a teoria do escalonamento de tamanho finito. (g) Mostra a métrica  $D$  avaliando a proximidade de  $T$  a  $T = 1$ , enquanto (h) exibe a métrica  $W$  representando a largura na metade da altura das curvas em relação a  $g$  e  $N$ . (i) Revela a métrica  $r$  avaliando a tendência linear em  $c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos. Finalmente, (j) ilustra a combinação das três métricas  $DWr$ . A faixa cinza destaca o critério estabelecido para identificar a dinâmica crítica através da combinação das métricas.



Fonte: O autor.

entanto, ela não consegue diferenciar entre as dinâmicas subcrítica e supercrítica. Para abordar isso, realizamos a combinação do produto de todas as métricas  $DW_r$  na Figura 38(j). Com essa combinação, podemos observar que, para o ponto crítico,  $DW_r$  é aproximadamente 1, assim como para as regiões próximas. Dentro do critério que adotaremos posteriormente para caracterizar a criticalidade nos dados,  $DW_r$  é capaz de distinguir a dinâmica crítica das regiões subcrítica e supercrítica em uma faixa de aproximadamente 5% em torno de sua vizinhança. O critério adotado está representado nos gráficos por uma faixa cinza.

Para analisar a consistência desses resultados, iremos realizar os mesmos procedimentos com o modelo KC. A Figura 39 apresenta os resultados na mesma disposição da Figura 38 para fins de comparação.

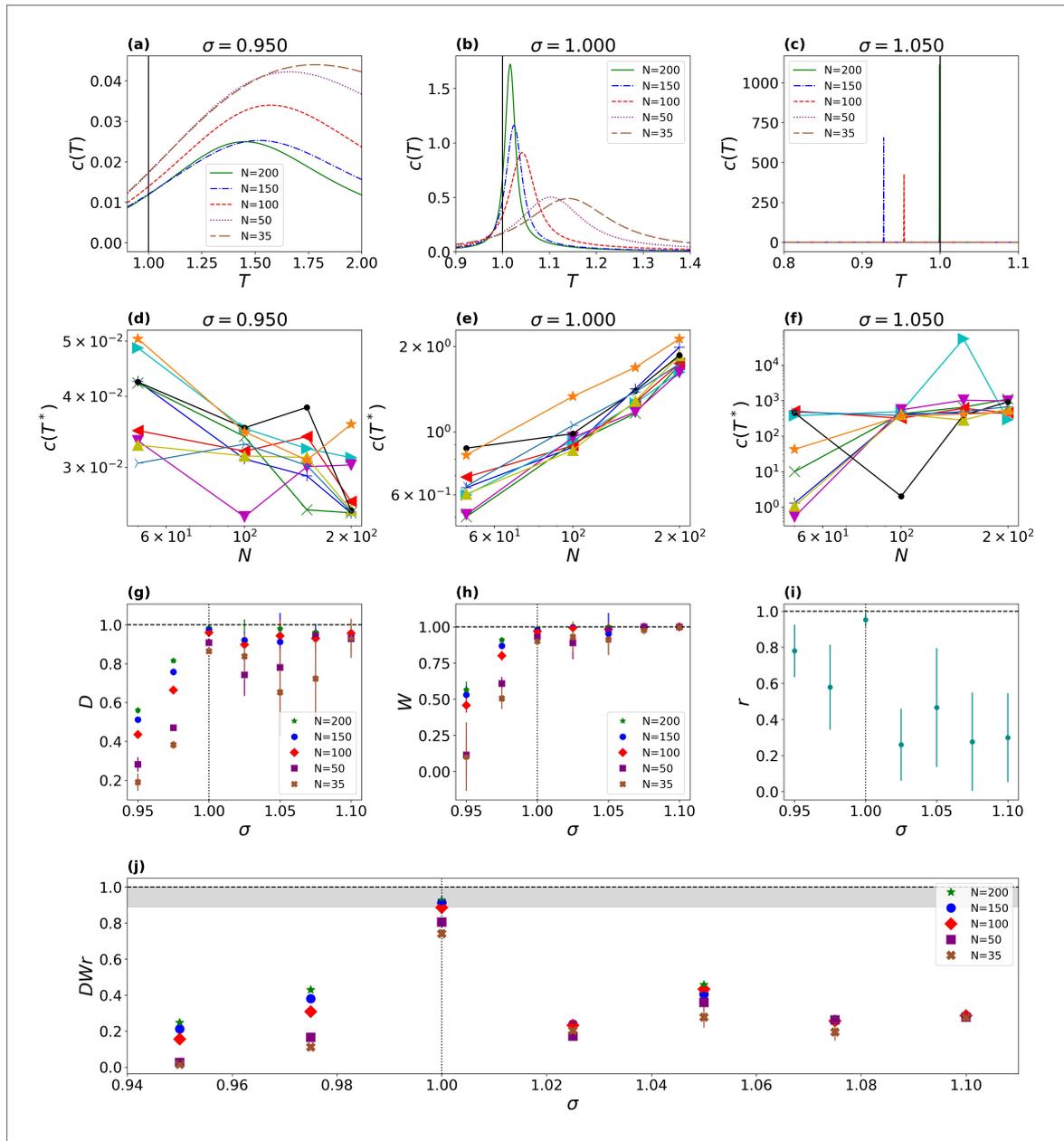
No modelo KC, observamos que as curvas de calor específico na Figura 39(a-c) mostram uma maior distinção nos resultados entre as diferentes dinâmicas do modelo em comparação com o modelo GGL. No entanto, apenas isso não deve ser considerado como critério para identificar a criticalidade. Para demonstrar a fragilidade dessa abordagem, compare os resultados da Figura 38(a), correspondendo a uma dinâmica subcrítica no modelo GGL, com os da Figura 39(b), que representa a dinâmica crítica no modelo KC. É perceptível que o caso subcrítico no modelo GGL poderia ser facilmente interpretado como o caso crítico no modelo KC, o que reforça a necessidade de uma medida quantitativa de avaliação.

Ao analisarmos as métricas  $D$  e  $h$  nas Figuras 39(g) e (h) respectivamente, enfrentamos a mesma dificuldade que no modelo GGL em distinguir a dinâmica crítica ( $\sigma = 1$ ) da dinâmica supercrítica ( $\sigma > 1$ ). No entanto, a tendência linear de  $c(N, T^*)$  com  $N$  na escala logarítmica é observada apenas no ponto crítico, conforme mostrado na Figura 39(d-f). Assim, a métrica  $r$  é capaz de distinguir essas dinâmicas, conforme ilustrado na Figura 39(i). Essa distinção se torna ainda mais evidente quando combinamos essas métricas em  $DW_r$ , como mostrado na Figura 39(j), onde  $DW_r \rightarrow 1$  apenas no ponto crítico.

Esses resultados demonstram a consistência entre os dois modelos com dinâmicas críticas e topologias diferentes.

Para validar a eficácia do método de máxima entropia em detectar a criticalidade, aplicamos a análise aos dados do modelo de Brunel (sec.3.2.2). Embora esse modelo não apresente um ponto crítico, TOUBOUL; DESTEXHE (2017) identificaram distribuições de avalanches com leis de potência em diversos parâmetros na fase síncrona irregular. Assim, a investigação dentro dessa mesma fase oferece ao método de máxima entropia um teste alternativo de robustez. Além disso, o método de máxima entropia emerge como mais um critério para apontar a

Figura 39 – Resultados para o modelo de autômatos celulares (sec.3.1): (a-c) ilustram curvas de calor específico correspondentes aos regimes subcrítico ( $\sigma = 0,950$ ), crítico ( $\sigma = 1$ ) e supercrítico ( $\sigma = 1,050$ ), respectivamente. (d-f) retratam  $c(N, T^*) \times N$  em escala logarítmica para diferentes conjuntos de amostras (símbolos e cores correspondem aos conjuntos individuais) obtidos a partir dos dados em diversos regimes dinâmicos. A tendência linear é exclusivamente perceptível para o regime crítico (e), alinhando-se com a teoria do escalonamento de tamanho finito. (g) Mostra a métrica  $D$  avaliando a proximidade de  $T^*$  a  $T = 1$ , enquanto (h) exibe a métrica  $W$  representando a largura na metade da altura das curvas, em função de  $g$  e  $N$ . (i) Revela a métrica  $r$  avaliando a tendência linear em  $c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}$ , onde  $\alpha$  e  $\nu$  são expoentes críticos. Finalmente, (j) ilustra a combinação das três métricas  $DWr$ . A faixa em cinza corresponde ao critério quantitativo que será estabelecido para classificar os dados operando no regime crítico.

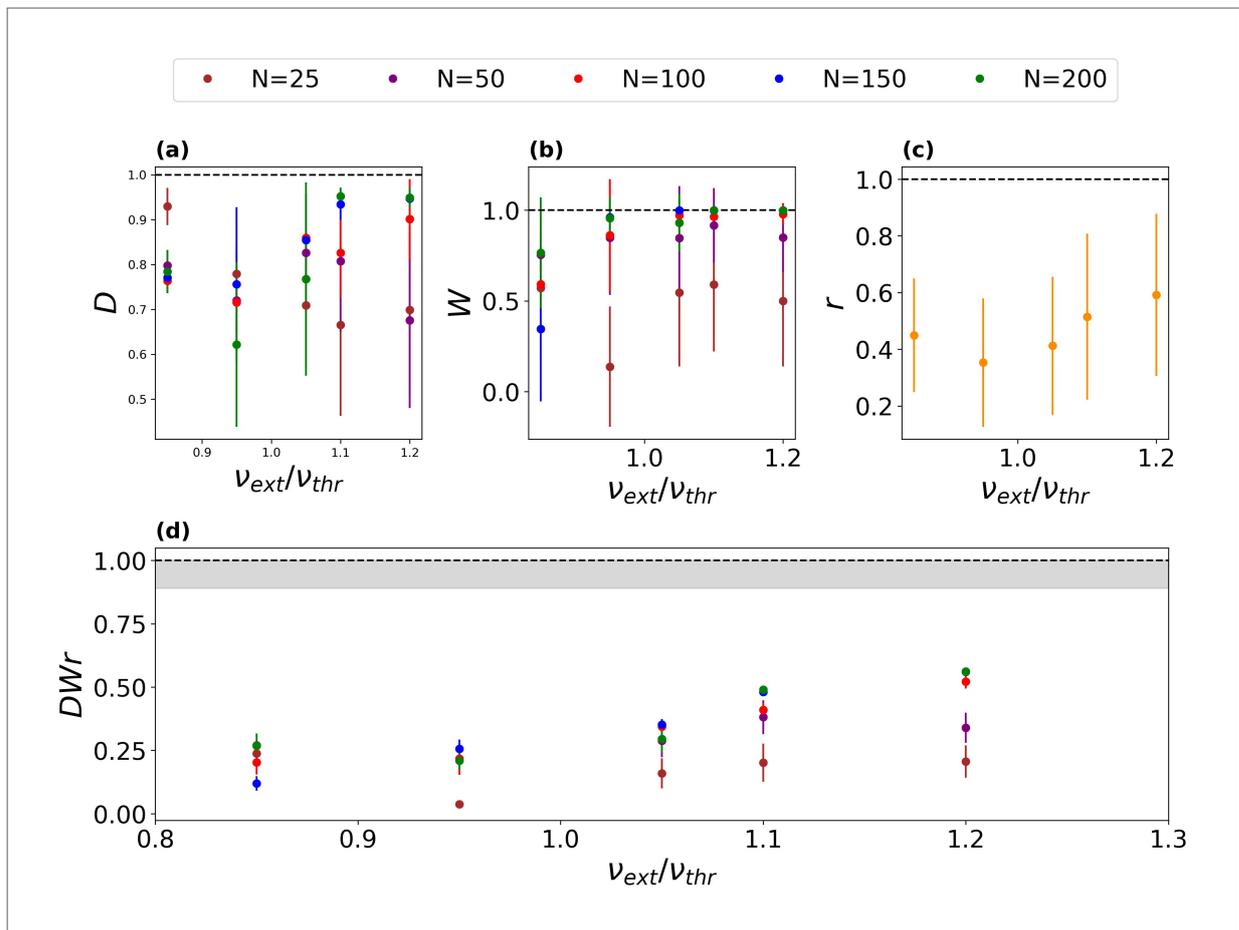


Fonte: O autor.

criticalidade, principalmente em casos em que as avalanches eventualmente podem não ser conclusivas.

Como apontado por TOUBOUL; DESTEXHE (2017), as avalanches com leis de potência podem ser encontradas por toda a fase síncrona irregular. Portanto, escolhemos varrer os parâmetros de controle atravessando toda essa fase, na vizinhança do limite entre a fase assíncrona irregular e um pouco acima desse limite BRUNEL (2000). Para isso, fixamos  $g = 6$ , que é um dos parâmetros de controle, e percorremos o intervalo  $[0,85, 1,2]$  no segundo parâmetro de controle  $\nu_{ext}/\nu_{thr}$ . A Figura 40 reúne os resultados das métricas. Como pode

Figura 40 – Métricas para dados gerados pelo modelo de Brunel. Aqui varremos o parâmetro de controle  $\nu_{ext}/\nu_{thr}$  na fase síncrona irregular (0,85, 0,95, 1,0 e 1,05), no limite dessa fase com a fase assíncrona irregular ( $\nu_{ext}/\nu_{thr} = 1,1$ ), e acima desse limite ( $\nu_{ext}/\nu_{thr} = 1,2$ ). A faixa em cinza corresponde ao critério quantitativo que será estabelecido para classificar os dados operando no regime crítico.



Fonte: O autor.

ser observado nas Figuras 40 (a) e (b), as métricas  $D$  e  $W$  alcançam valores com uma certa proximidade de 1, mas as grandes barras de erro demonstram uma grande variabilidade de resultados. Essa grande variabilidade é confirmada pela métrica  $r$  na Figura 40 (c), mostrando fracas tendências lineares entre  $c(N, T^*)$  e  $N$ . Como consequência, a combinação  $DW_r$  em Figura 40 (d) permanece bem distante de 1. Portanto, através do método de máxima entropia

e com as métricas avaliadas, estes resultados mostram que não há sinais de criticalidade para os parâmetros de controle avaliados. Assim, o método de máxima entropia é uma técnica eficaz, até então, em descartar a criticidade onde distribuições de avalanches geram dúvidas.

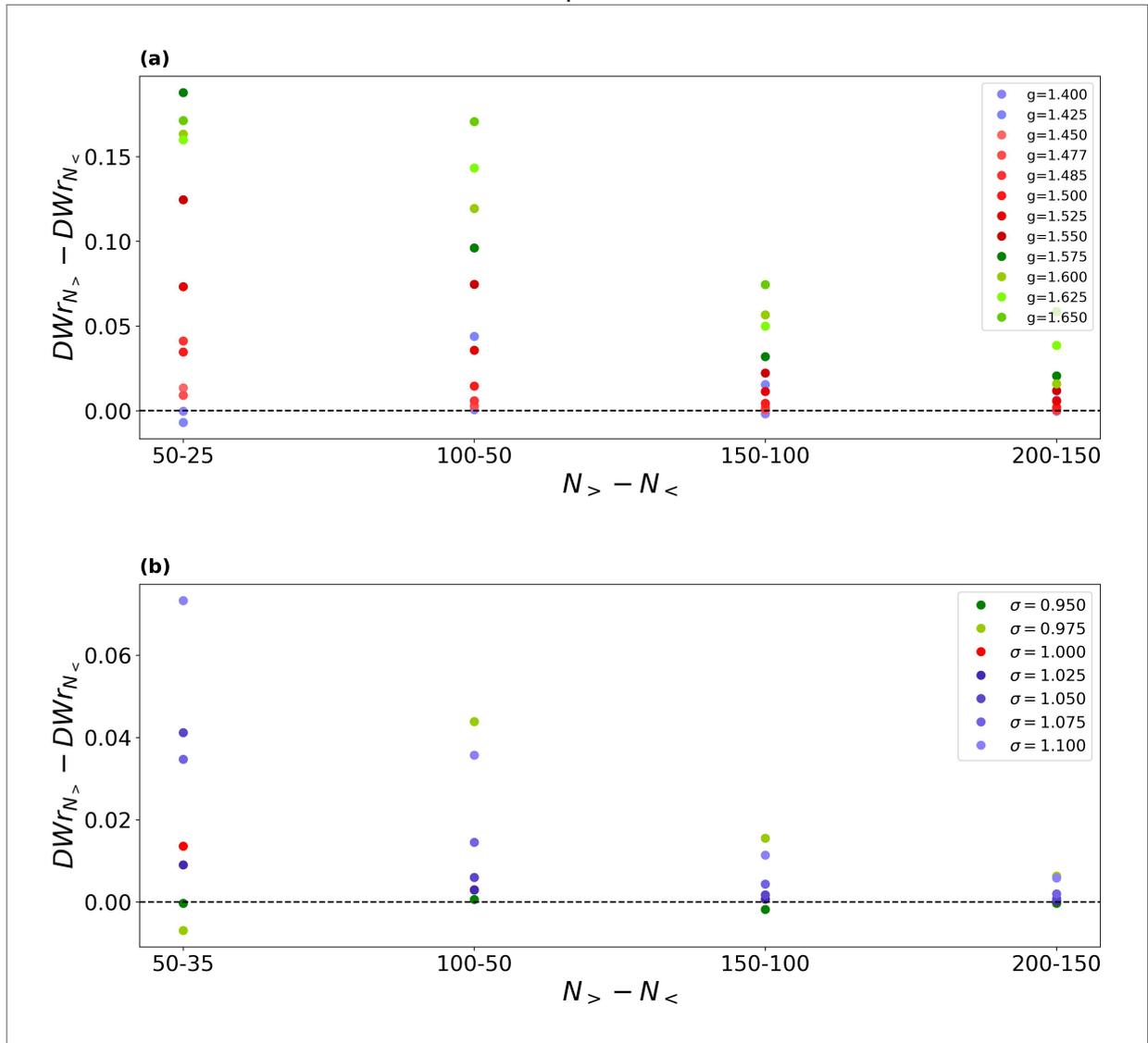
Para obter os resultados com os modelos computacionais, utilizamos um número padrão de 200 neurônios como população máxima analisada. Essa escolha decorre da necessidade de comparação com os conjuntos de dados experimentais que serão analisados na próxima seção, sendo 200 uma população comum entre eles. No entanto, essa limitação não afeta nossa análise. Para verificar que os resultados tendem a convergir para valores estáveis na métrica  $DWr$ , à medida que a população aumenta, calculamos a diferença de  $DWr$  entre valores de  $N$  e a população subsequente. Neste caso, utilizamos a notação  $DWr_{N_<}$  para a menor população comparada e  $DWr_{N_>}$  para a próxima maior população analisada. Essa diferença é apresentada na Figura 41 (a), para o modelo GGL, e em (b) para o modelo KC. Em ambos os modelos, percebemos que a diferença de  $DWr$  entre as populações tende a diminuir com o aumento das populações comparadas, chegando a ser quase zero entre  $N_> = 200$  e  $N_< = 150$ . Dessa forma, é suficiente analisar até  $N = 200$ . Esse aspecto é relevante e nos permite estabelecer um critério quando a análise é realizada em poucos neurônios.

A partir das observações para os modelos computacionais apresentadas aqui, é viável estabelecer um critério quantitativo para classificar os dados experimentais em relação ao regime crítico ou não. Para estabelecer tal critério, observaremos o comportamento de  $DWr$  à medida que o parâmetro de controle é variado nos modelos do GGL (Figura 38 (j)) e no KC (Figura 39 (j)). Comparando os resultados, podemos notar que próximo ao ponto crítico ( $g = 1.50$ ) no modelo GGL,  $DWr$  muda de forma mais lenta, enquanto que no modelo KC ( $\sigma = 1.00$ ) a mudança é abrupta. Essa diferença entre os modelos está relacionada à sensibilidade dos modelos com os seus respectivos parâmetros de controle, afetando diretamente suas dinâmicas.

Uma mudança mais lenta na dinâmica em função do parâmetro de controle nos permite investigar a sensibilidade de  $DWr$  à medida em que nos afastamos lentamente do ponto crítico. Dessa forma, iremos estabelecer o critério quantitativo baseado nos resultados do modelo GGL.

Na Figura 38 (j), notamos que  $DWr$  começa a se afastar de 1 quando variamos o parâmetro de controle em torno de 5% fora do ponto crítico ( $g = 1.425$  e  $g = 1.575$ ). Além disso, observamos que dentro desse intervalo,  $DWr$  atinge valores acima de 0.89 com apenas  $N = 100$ , o que não ocorre fora desse intervalo, mesmo com  $N = 200$ . Portanto, para classificar dados experimentais como operando no ponto crítico ou na vizinhança deste, estabelecemos

Figura 41 – Convergência da métrica  $DWr$  em função de  $N$ . O eixo vertical calcula a diferença entre  $DWr$  para uma população maior  $N_>$  e uma população menor  $N_<$ . O eixo horizontal marca as populações comparadas  $N_> - N_<$ . Os resultados mostram a rápida convergência de  $DWr$  à medida que  $N$  cresce, no modelo GGL (a) e no modelo KC (b). Os tons em roxo marcam os parâmetros no regime supercrítico, em vermelho o ponto crítico e sua vizinhança, e em verde o regime subcrítico.



Fonte: O autor.

que  $DWr \geq 0.89$ . Esse critério é consistente e facilmente alcançado no ponto crítico no modelo KC.

Uma vez estabelecido um critério quantitativo, temos agora a capacidade de avaliar dados experimentais. Na próxima seção, avaliaremos 6 conjuntos de registros de ratos anestesiados com uretana.

### 4.3 MÁXIMA ENTROPIA APLICADA A DADOS DE RATOS ANESTESIADOS COM URETANA

Nessa seção, aplicaremos o método de máxima entropia e utilizaremos as métricas propostas para avaliar sinais de criticalidade em registros de ratos anestesiados com uretana no cortex visual primário (V1), os quais foram coletados em nosso laboratório. A anestesia por uretana é conhecida por induzir uma ampla variedade de padrões de disparos no V1, possibilitando a observação de estados de atividade de populações de neurônios ao longo do espectro de sincronização e dessincronização. Para caracterizar o estado dessas populações, trabalhos publicados em nosso laboratório utilizam o coeficiente de variação <sup>2</sup> ( $CV$ ). Foi demonstrado, por meio de análises de avalanches neuronais, que há evidências de criticalidade para valores intermediários de  $CV$ , aproximadamente em 1.4 FONTENELE et al. (2019).

Para dados similares aos analisados aqui, FONTENELE et al. (2019) mediram distribuições de avalanches e leis de potência que indicaram criticalidade em um nível intermediário de  $CV$ . Para os dados analisados aqui, LOTFI et al. (2020) aplicou o mesmo modelo de máxima entropia, segmentando a série temporal por  $CV$ , que apontou criticalidade para o mesmo nível intermediário de  $CV$  medido por FONTENELE et al.. Diferente da abordagem de LOTFI et al., neste trabalho não segmentamos a série temporal por  $CV$  na investigação de criticalidade, e passamos a analisar toda a série temporal. Outro fator distinto é a classificação de criticalidade através das métricas calibradas por modelos neuronais (Sec. 4.2), que anteriormente mostraram ser capazes de reproduzir os dados da estatística de avalanches de ratos sob as mesmas condições experimentais CARVALHO et al. (2021). Dessa forma, estamos amparados por uma referência teórica.

Os registros aqui analisados são de 6 ratos *Long-Evans* machos com idade entre 3-4 meses. A dose de uretana aplicada corresponde a 1,58 gramas para cada quilograma do animal (Hara et al., 2002), sendo diluída na concentração de 20% em salina. Os registros são realizados na camada V1 do córtex visual primário através de sondas de silício com múltiplos eletrodos, totalizando 64 canais, durante aproximadamente 3 horas. Para maior detalhamento do protocolo experimental, recomenda-se a leitura da tese de SILVA (2023).

Os dados brutos passam por um processo denominado de *spike sorting* que separa a atividade eletrofisiológica de unidades individuais (*Single Unit Activity* - SUA) da atividade de

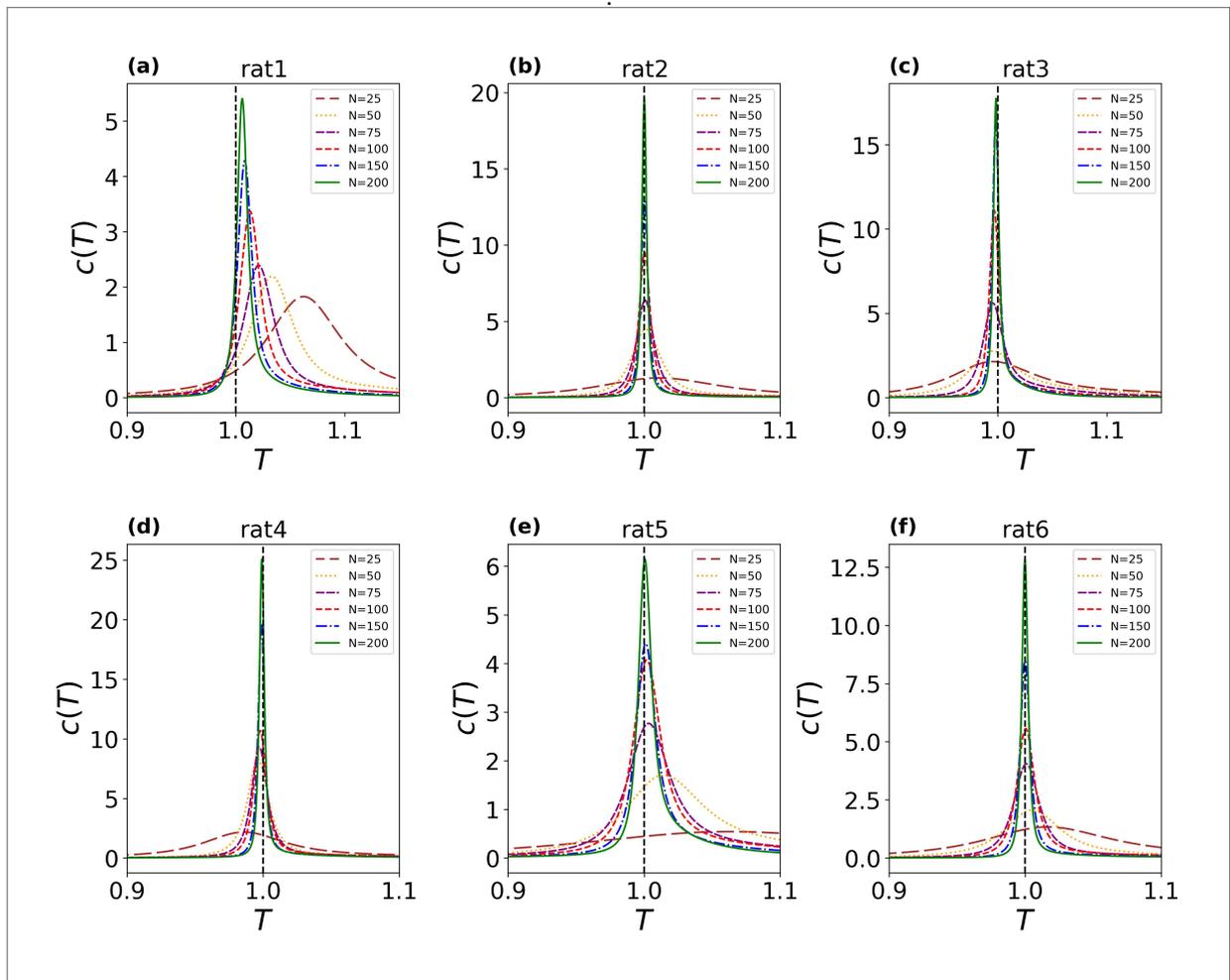
---

<sup>2</sup> O coeficiente de variação é definido pela razão do desvio padrão pela média de  $K$  disparos em um intervalo de tempo.

múltiplas unidades (*Multi-Unit Activity* - MUA), que englobam a combinação das atividades neuronais, mas que permanece incerto se essas atividades vieram de um único neurônio. Em nossas observações, usaremos os dados contendo SUA e MUA, com o intuito de usar o máximo de células classificadas possíveis, diversificando ainda mais as subamostragens.

Na Figura 42 mostramos as curvas de calor específico dos seis diferentes ratos. Podemos observar em todos os conjuntos picos de  $c(N,T)$  similares aos picos obtidos no modelo GGL no ponto crítico (Figura 38(b)), com os picos aumentando e se aproximando de  $T = 1$  à medida que  $N$  cresce.

Figura 42 – Curvas de calor específico dos registros de ratos anestesiados com uretana.

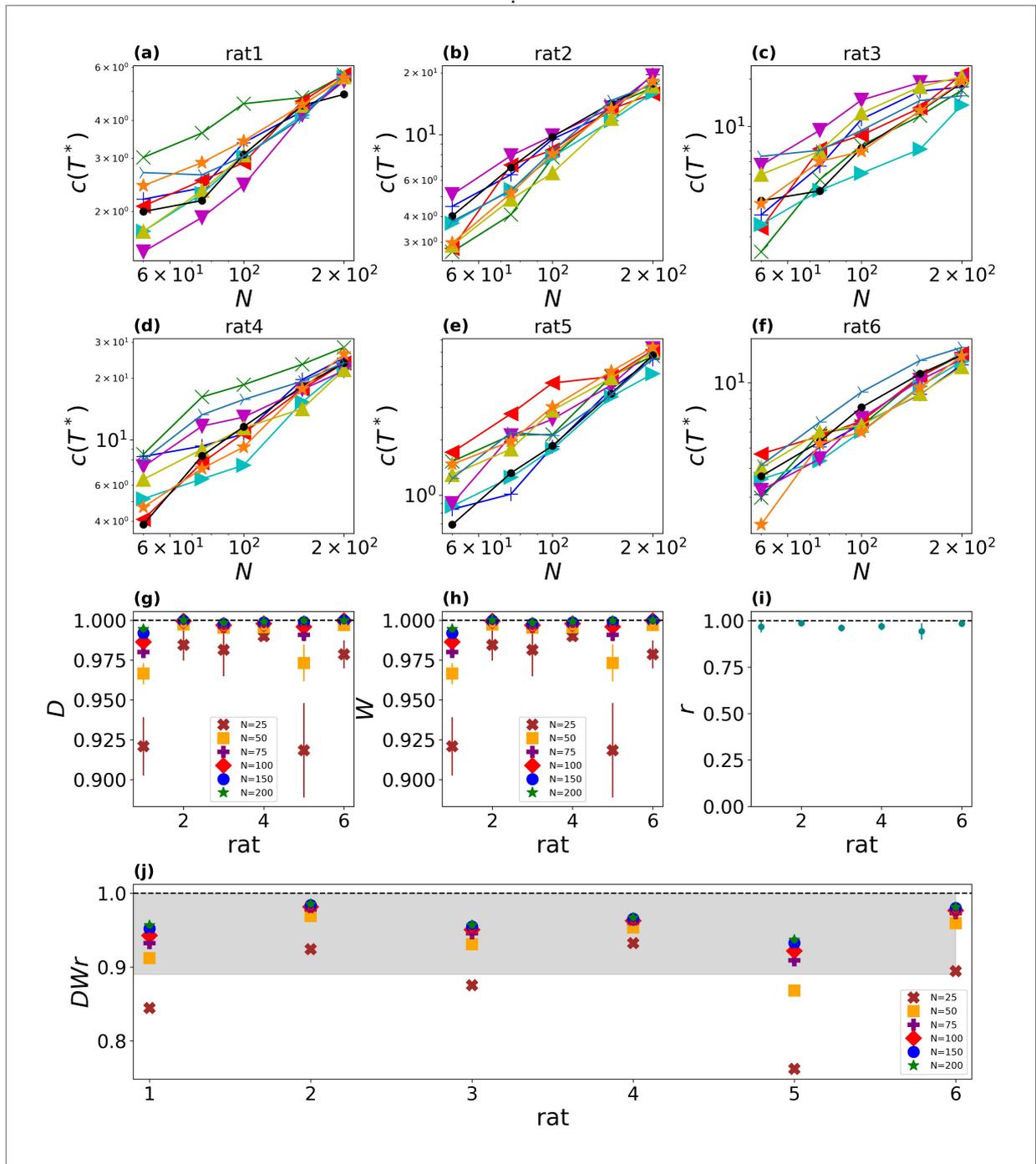


Fonte: O autor.

Para confirmar que esses dados estão no regime crítico, aplicamos as métricas propostas e os resultados estão na Figura 43. Na Figura 43 podemos observar as métricas  $D$  e  $W$  em (g) e (h), respectivamente, as quais estão próximas de 1 para todos os ratos. Em Figura 43 (a-f), mostramos os picos de calor específico  $c(N,T^*)$  em função de  $N$  na escala logarítmica para

investigar a tendência linear entre eles. Essa tendência é confirmada em Figura 43(i) com a métrica  $r$ . Com o critério quantitativo estabelecido na seção anterior, a combinação das três métricas  $DWr$  na Figura 43 (j) aponta para a criticalidade em todos os registros dos ratos.

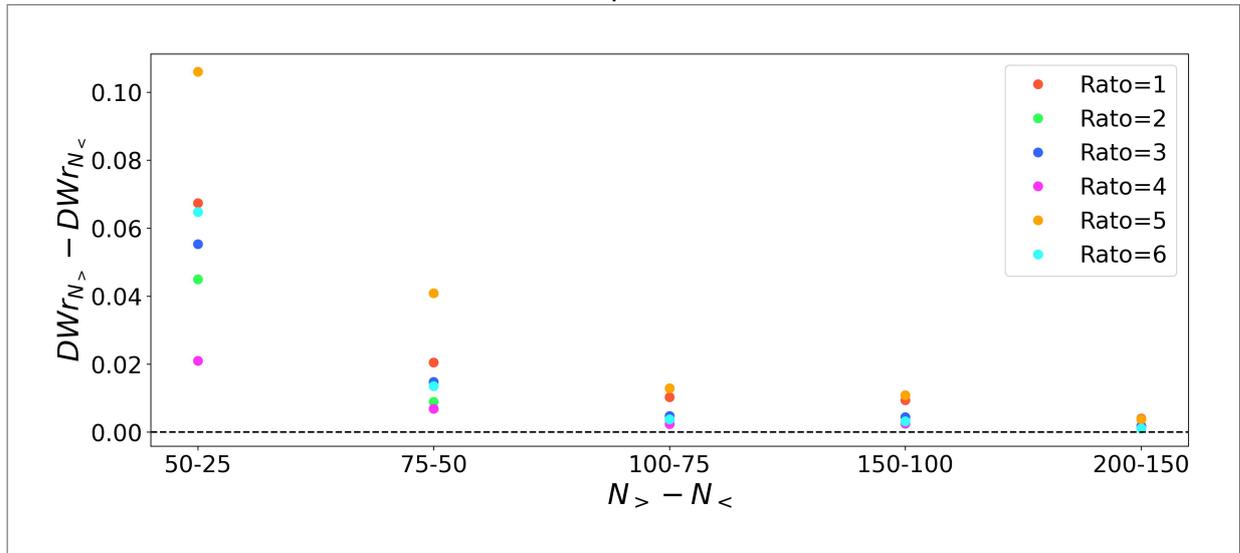
Figura 43 – (a-f) Picos do calor específico  $c(N, T^*)$  em função de  $N$  na escala logarítmica. Cada cor e símbolo correspondem aos 10 diferentes conjuntos de população retirados dos registros de ratos anestesiados com uretana. Métricas  $D$  (g),  $W$  (h),  $r$  (i), e a combinação delas  $DWr$  (j). A faixa cinza corresponde ao critério de classificação para o regime crítico.



Fonte: O autor.

Vale destacar que os valores de  $DW_r$  alcançam valores acima de 0,89 já com poucos neurônios analisados. A rápida convergência de  $DW_r$  é confirmada na Figura 44, que mostra que a análise com 200 neurônios é suficiente para determinar a criticidade nesses dados.

Figura 44 – Convergência da métrica  $DW_r$  em função de  $N$ . O eixo vertical calcula a diferença entre  $DW_r$  para uma população maior  $N_>$  e uma população menor  $N_<$ . O eixo horizontal marca as populações comparadas  $N_> - N_<$ . Os resultados mostram a rápida convergência de  $DW_r$  à medida que  $N$  cresce para todos os ratos.



Fonte: O autor.

Apontar criticidade nesses dados está em concordância com os resultados obtidos por diferentes técnicas de investigação. Para avalanches, temos os trabalhos de FONTENELE et al. (2019) e CARVALHO et al. (2021). Para a técnica de complexidade estatística, destaca-se o trabalho de LOTFI et al. (2021). Além disso, o modelo de máxima entropia foi utilizado por LOTFI et al. (2020).

Os trabalhos citados no último parágrafo surgem no contexto de que a criticidade dos dados experimentais pode ser detectada em um nível intermediário de sincronização e dessincronização dos disparos, segmentando a série temporal por  $CV$ . No entanto, o resultado apresentado aqui demonstra a capacidade do modelo de máxima entropia em detectar a criticidade analisando toda a série temporal.

## 5 MODELO DE MÁXIMA ENTROPIA APLICADA EM REGISTROS MAGNETOENCEFALOGRÁFICOS DE HUMANOS.

Além dos registros de eletrofisiologia, também existem estudos na literatura que avaliam a criticalidade em dados de magnetoencefalografia (MEG). O sinal de MEG oferece uma maneira não invasiva de inferir a atividade elétrica do cérebro, detectando os campos magnéticos gerados por essa atividade. Diferentemente dos sinais de LFP, que são registrados em uma região pequena do cérebro, o sinal de MEG cobre toda a superfície da cabeça, permitindo uma análise mais abrangente. Além disso, esse sinal proporciona uma alta resolução temporal, da ordem de milissegundos, o que torna essa técnica particularmente útil para estudos dinâmicos do cérebro.

### 5.1 CRITICALIDADE EM DADOS DE MEG

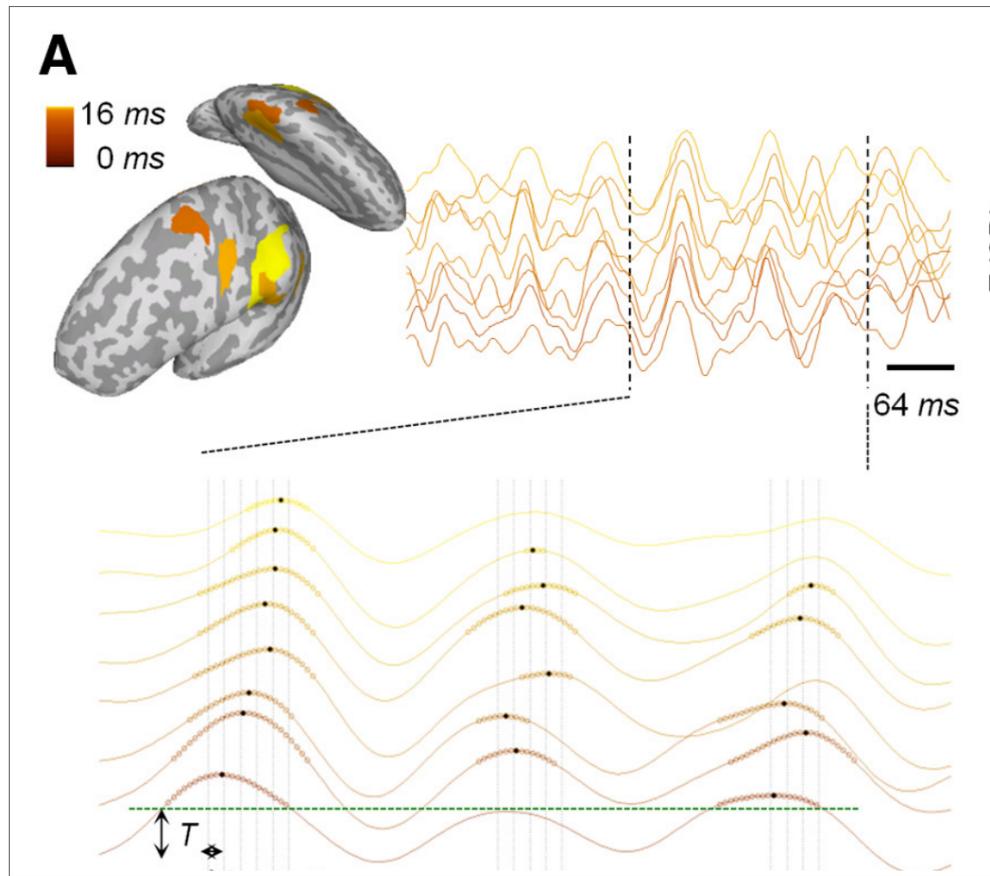
Para realizar estudos de criticalidade, o sinal de MEG é reconstruído de modo a se obter um sinal similar ao de um sinal de LFP. Esse sinal então sofre conversão de contínuo para eventos de atividades discretas, como o *spike*, captando picos positivos e negativos para atividades que superam um determinado limiar (*threshold*) de três desvios-padrão, como ilustrado na Figura 45. Essa metodologia tem sido amplamente utilizada na busca de evidências de criticalidade, por meio de medidas como avalanches neuronais, o parâmetro de ramificação, e o expoente da Análise de Flutuações Destendenciadas (DFA<sup>1</sup>), conforme descrito por PALVA et al. (2013), SHRIKI et al. (2013) e ZHIGALOV et al. (2015).

Mais recentemente, em colaboração com o grupo Palva Lab<sup>2</sup> nosso laboratório realizou um levantamento mais detalhado sobre avalanches. Nesse estudo CARVALHO(2021) mede avalanches em diferentes intervalos de *thresholds*, combinado com diferentes tamanhos de janelas temporais  $\Delta t$ . A Figura 46 mostra o resultado dos expoentes e o parâmetro de ramificação. A linha preta em todos os gráficos representam a combinação de  $\Delta t$  e  $Thr$  em que  $\lambda \approx 1$  o que corresponde a classe MF-DP. As faixas brancas em cada gráfico correspondem aos valores esperados de cada expoente dessa classe. Para os expoentes  $\tau$  e  $\tau_t$  é possível perceber uma ótima concordância com os valores de MF-DP. Entretanto, essa correspondência não é a mesma para  $1/(\sigma\nu z)$ .

<sup>1</sup> Esse método examina as variações em uma série temporal que não estão relacionadas com tendências ao longo do tempo. Ele remove padrões sistemáticos para investigar flutuações aleatórias ou sazonais.

<sup>2</sup> Neuroscience Center, HiLIFE-Helsinki Institute of Life Science, University of Helsinki, Finland.

Figura 45 – Na parte superior, sinais de atividades no cérebro detectados pelos campos magnéticos. Esses sinais são reconstruídos de forma a obter um sinal similar ao de LFP. A parte inferior ilustra a discretização desse sinal através dos picos acima de um determinado limiar  $Thr$  (na figura é representado por  $T$ , mas já reservamos essa letra para temperatura).



Fonte: Adaptado de (ZHIGALOV et al., 2015).

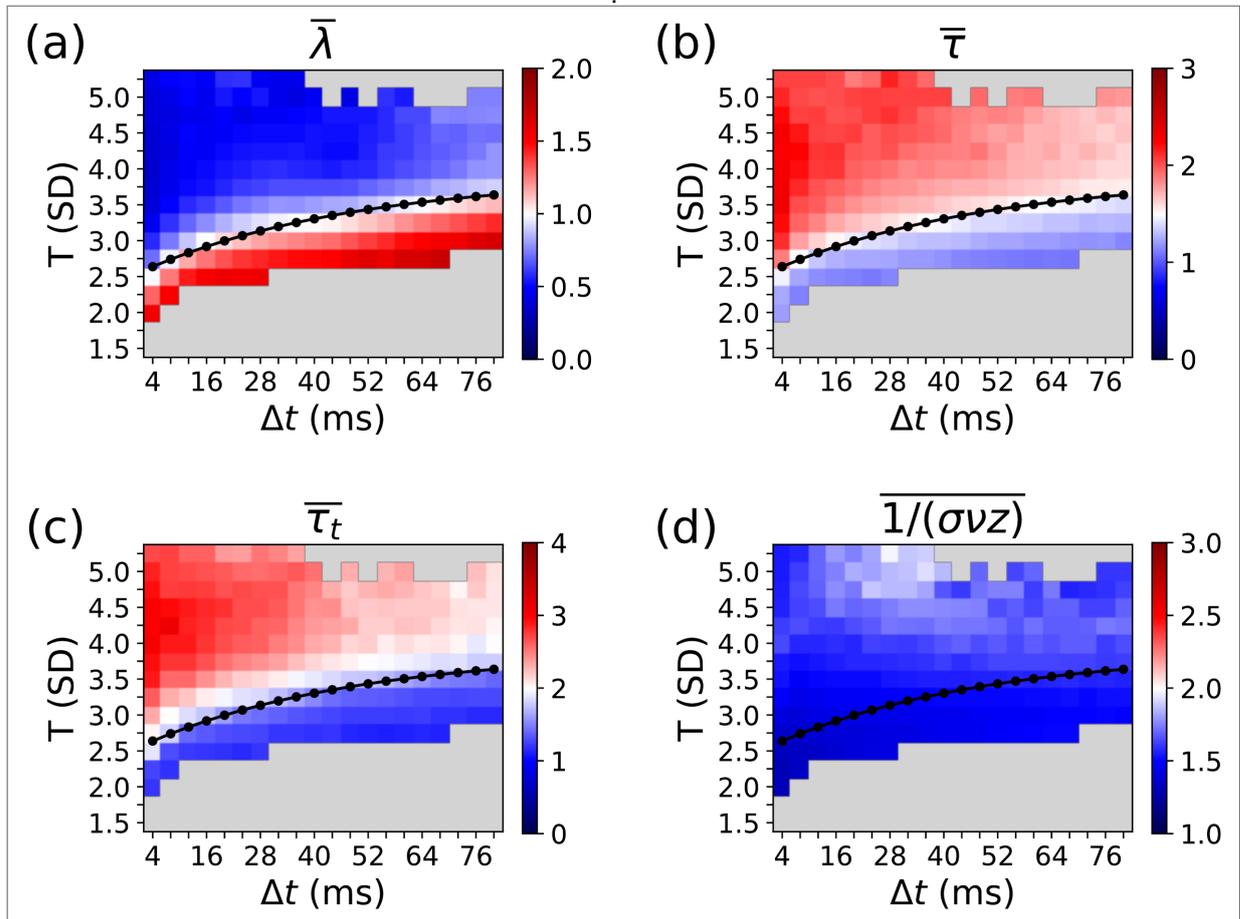
A linha preta em todos os gráficos representam a combinação de  $\Delta_t$  e  $Thr$  em que  $\lambda \approx 1$  o que corresponde a classe MF-DP. As faixas brancas em cada gráfico correspondem aos valores esperados de cada expoente dessa classe. Para os expoentes  $\tau$  e  $\tau_t$  é possível perceber uma ótima concordância com os valores de MF-DP. Entretanto, essa correspondência não é a mesma para  $1/(\sigma\nu z)$ .

Para avaliar a criticalidade nos dados de MEG, CARVALHO (2021) verificou se a relação de escala *crackling noise* equação 1.28 é satisfeita. Para isso, é calculada a diferença entre ambos os lados da equação 1.28

$$\Delta_{SR} = \frac{\tau_t - 1}{\tau - 1} - \frac{1}{\sigma\nu z}, \quad (5.1)$$

de forma que  $\Delta_{SR} = 0$  implica que a relação de escala é satisfeita. A Figura 47(a) mostra a densidade das combinações de *thresholds* e  $\Delta t$  para  $\Delta_{SR} = 0$ , indicando que a flutuação está próxima de zero. Na Figura 47(b), vemos o plano dos expoentes  $(\tau, \tau_t)$  para todas as combinações e sujeitos avaliados. O melhor ajuste foi para a inclinação  $1/(\sigma\nu z) = 1,55$  (reta

Figura 46 – Os eixos percorrem a combinação de  $\Delta t$  e  $Thr$  ( $T(SD)$ , na Figura). As cores mostram os resultados obtidos da média entre os sujeitos para  $\lambda$ : (a),  $\tau$ : (b),  $\tau_t$ : (c) e  $1/(\sigma\nu z)$  (d). A curva preta indica a combinação de  $(\Delta t, Thr)$  em que  $\lambda \approx 1$ . A cor branca na barra de cores indica os valores esperados para a classe de universalidade MF-DP. Pontos em cinza escuro se referem à quantidade insuficiente de dados para análise estatística ou aos valores que estão fora do intervalo da escala de cores.

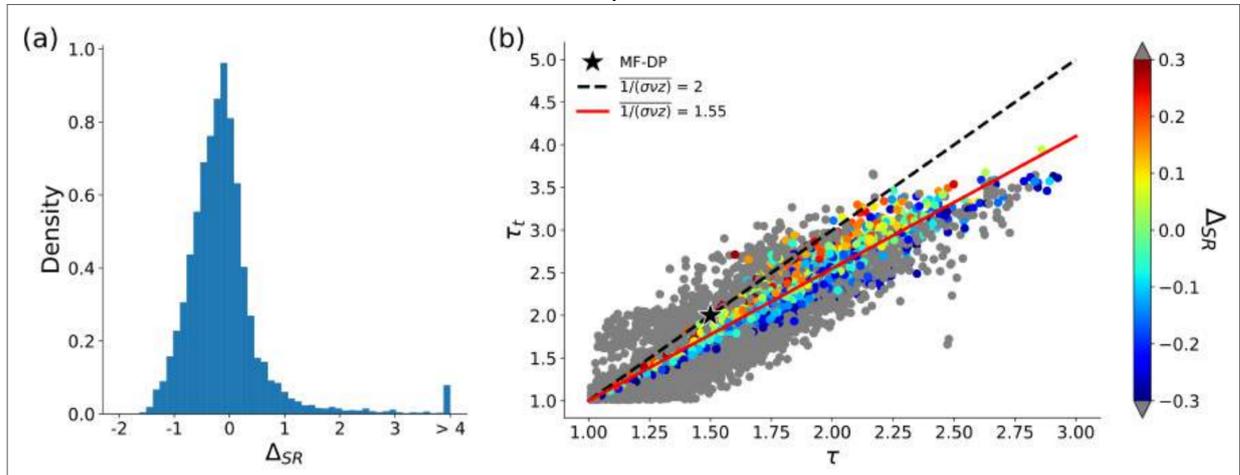


Fonte: Adaptado de (CARVALHO, 2021).

em vermelho), em comparação com a inclinação teórica  $1/(\sigma\nu z) = 2$  (linha pontilhada preta) do MF-DP. Com isso, a relação de escala é satisfeita, ou está próxima de ser satisfeita, mas não indica que o MF-DP seja a classe de universalidade.

Os trabalhos mencionados acima buscam não apenas evidências de criticalidade no cérebro, mas também explorar a classe de universalidade associada a essa dinâmica. Os resultados sugerem que determinadas combinações de  $Thr$  e  $\Delta t$  são compatíveis com a classe de universalidade MF-DP, embora uma ampla faixa de combinações aponte para criticalidade fora dessa classe. Em nosso trabalho, pela primeira vez, iremos aplicar a abordagem de máxima entropia aos dados de MEG. O objetivo dessa análise é fornecer mais uma evidência do regime crítico no cérebro, além de delimitar o intervalo de  $Thr$  que indica esses indícios.

Figura 47 – (a) Histograma de  $\Delta_{SR}$  e (b) o plano de expoentes ( $\tau, \tau_i$ ) para todas combinações de *thresholds* e  $\Delta t$ . Os pontos coloridos revelam os pontos próximos de satisfazer a relação de escala. A inclinação  $1/(\sigma v z) = 1,55$  é a linha de tendência que ajusta melhor os dados.



Fonte: Adaptado de (CARVALHO, 2021).

## 5.2 DADOS EXPERIMENTAIS UTILIZADOS

Na próxima seção, analisaremos duas séries temporais de registros de MEG. Esses dados fazem parte de um conjunto de registros de 49 sujeitos (23 homens e 26 mulheres, com idade média de  $31,43 \pm 9,25$  anos), que pretendemos englobar nas nossas análises futuras. Esses dados são os mesmo utilizados por CARVALHO (2021) para a análise de avalanche. As gravações foram adquiridas através de 306 canais de MEG (Elekta Neuromag), com uma taxa de amostragem de 600 Hz. Cada sessão foi gravada durante 10 minutos, com os sujeitos sentados em estado de repouso e instruídos a fixar o olhar em uma cruz em uma tela à sua frente.

Por se tratar de um método de registro não invasivo, os dados de MEG passam por procedimentos de filtragem e reconstrução do sinal para lidar com o ruído extracraniano dos sensores e a interpolação de canais defeituosos. Além disso, é necessário identificar e excluir componentes associados a movimentos, e piscadas dos olhos, e de artefatos cardíacos. Os procedimentos detalhados de aquisição dos dados estão descritos em SIEBENHÜHNER et al. (2020).

Ao todo foram geradas 400 séries temporais das parcelas corticais para cada sessão gravada. Cada série é normalizada subtraindo a média e dividindo por seu desvio padrão. Os picos dos sinais normalizados são definidos para auxiliar na escolha dos limiares (conforme Figura 45). Dessa forma, é possível obter, para os dados, um conjunto de limiares com uma sequência de

picos em cada série temporal, assim como o momento exato em que eles ocorrem. Os limiares ( $Thr$ , *threshold*) variam entre 1,5 e 5,25 do desvio padrão com intervalo 0,25.

Para cada valor de limiar, iremos selecionar aleatoriamente 10 subconjuntos, como feito no capítulo anterior. Cada subconjunto será composto por 25, 50, 100, 150, 200 e 400 canais. Os subconjuntos são construídos de maneira incremental, iniciando com uma amostra de 25 canais. Em cada análise subsequente, a quantidade de canais é aumentada, preservando os canais das amostras menores e expandindo o conjunto com novos canais adicionais.

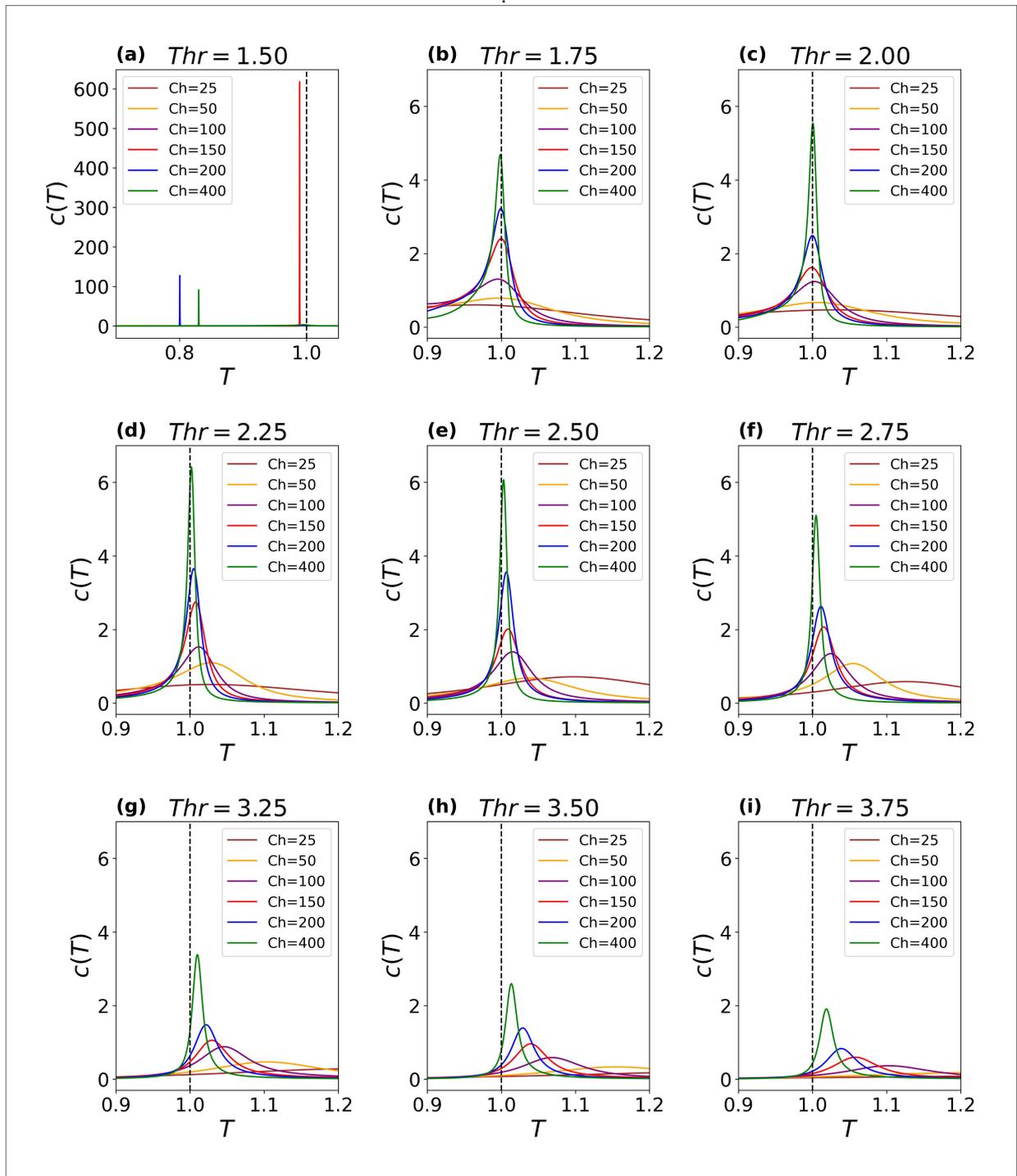
### 5.3 RESULTADOS DO MÉTODO DE MÁXIMA ENTROPIA

Para classificar os dados analisados como operando no regime crítico, aplicaremos a análise das métricas apresentada no capítulo anterior, que para ser classificado como crítico, deve-se obter  $DWr \geq 0,89$ . Faremos aqui a comparação dos resultados obtidos entre dois sujeitos distintos, com o intuito de verificar uma possível consistência entre eles.

Iniciaremos observando o conjunto de curvas de calor específico, variando a quantidade de canais analisados, para diferentes *thresholds*. Esses resultados estão mostrados na Figura 48 e Figura 49 para o sujeito 1 e 2, respectivamente. As curvas de calor específico entre os dois sujeitos apresentam comportamentos similares, com picos característicos da dinâmica crítica, que em determinados limiares, aumentam e se aproximam de  $T = 1$  à medida que o número de canais aumenta. Esse comportamento se inicia para valores de  $Thr = 1,75$  no sujeito 1 e  $Thr = 2,00$  no sujeito 2. Ao observar o comportamento das curvas de calor específico entre os valores de  $Thr$  para um mesmo sujeito, percebemos que o tamanho dos picos tendem a diminuir e a se afastar de  $T = 1$ . Com esse resultado, é possível correlacionar os perfis da resposta da curva de calor específico com os comportamentos observados nos casos supercrítico e subcrítico do modelo GGL. No entanto, diferentemente do modelo, onde esses perfis correspondem a diferentes valores dos parâmetros de controle, aqui tais variações emergem dentro da mesma gravação. Essa característica também pode estar relacionada ao número de eventos filtrados pelos *thresholds*. Se o valor do *threshold* for muito baixo, ele pode capturar eventos que são apenas ruídos do sinal. Por outro lado, valores mais altos de  $Thr$  resultam na contabilização de um número cada vez menor de eventos, o que impacta diretamente o resultado.

Nos resultados observados no estudo dos modelos neuronais, ocorre uma lei de potência

Figura 48 – Sujeito 1: curvas de calor específico ( $c(T)$ ) para diferentes *thresholds* ( $Thr$ ), variando a quantidade de canais ( $Ch$ ) analisados.



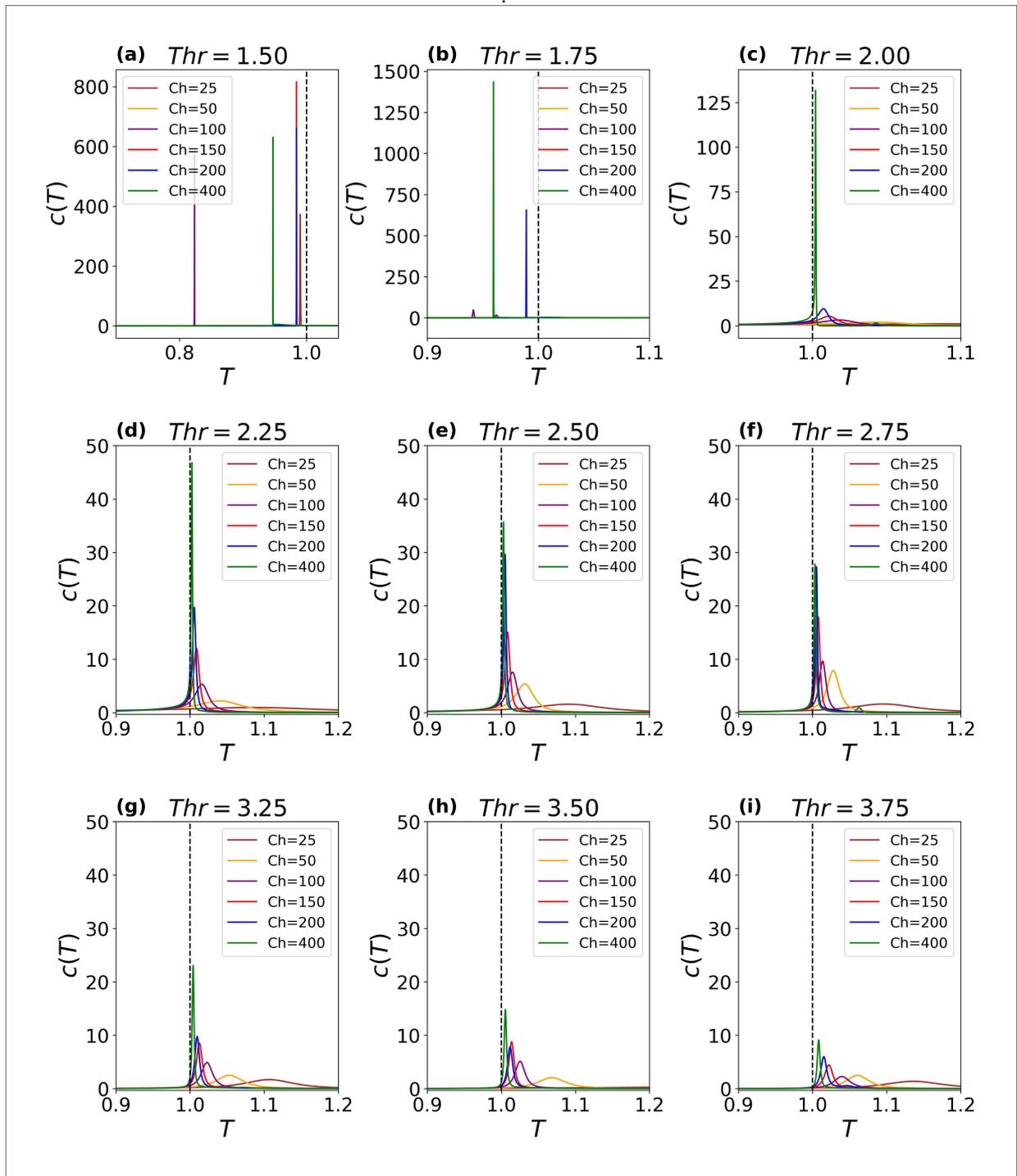
Fonte: O autor

no ponto crítico para

$$c(N, T^*) \propto N^{\alpha/\nu}, \quad (5.2)$$

que, em uma escala logarítmica, espera-se que apresente uma relação linear entre  $c(T^*)$  e  $N$ .

Figura 49 – Sujeito 2: curvas de calor específico ( $c(T)$ ) para diferentes *thresholds* ( $Thr$ ), variando a quantidade de canais ( $Ch$ ) analisados.

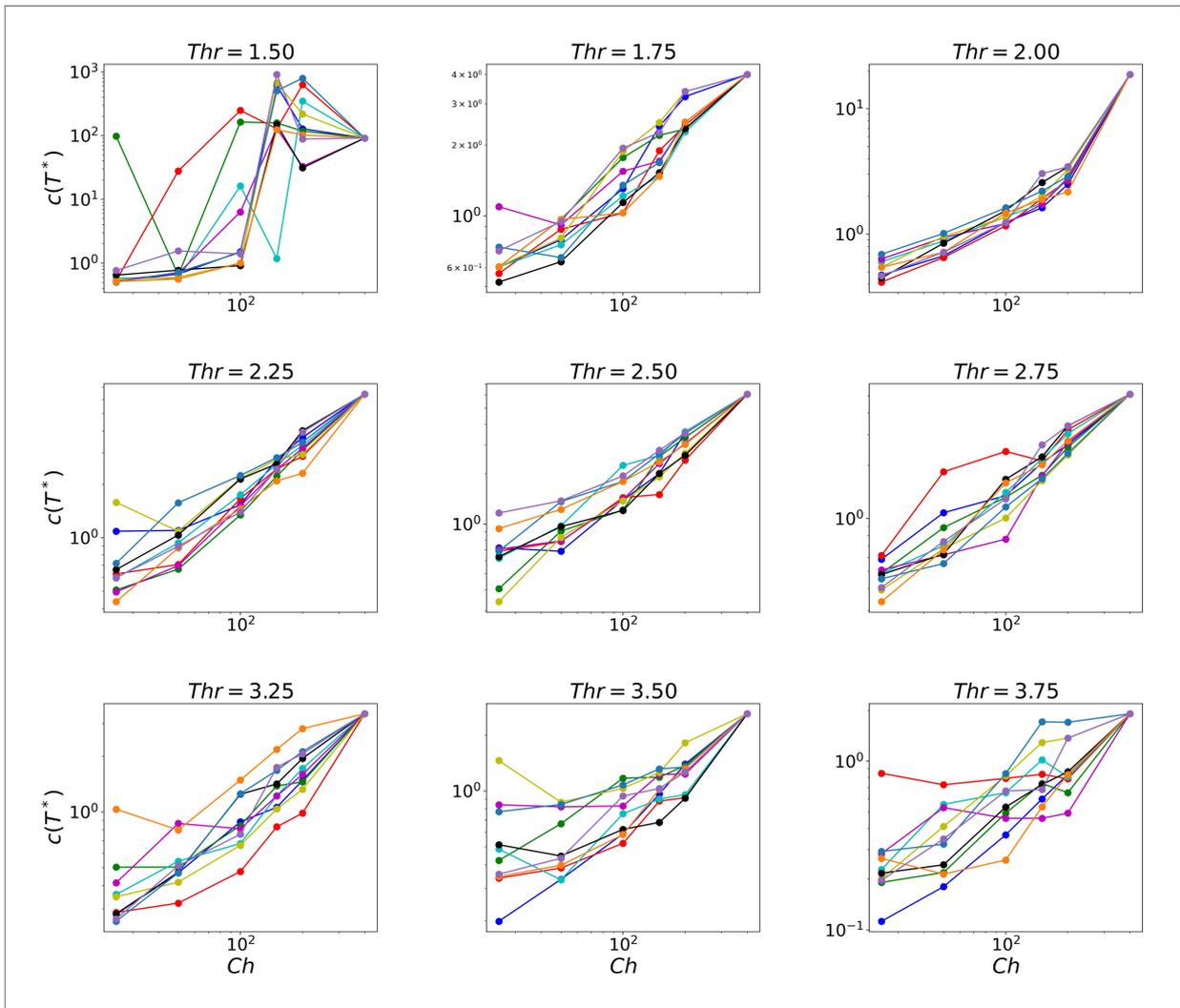


Fonte: O autor

Neste caso para os registros de MEG, a relação é entre  $c(T^*)$  e os canais  $Ch$ . Essa relação foi examinada e os resultados estão exibidos nas Figuras 50 e 51, para os 10 diferentes conjuntos amostrados, para valores crescentes dos limiares  $Thr$  para os sujeitos 1 e 2, respectivamente. A partir destas análises, notamos um intervalo intermediário de  $Thr$  em que a tendência linear

se torna mais evidente. No sujeito 1 (Figura 50), esse intervalo varia de 1,75 a 3,25. Para o sujeito 2 (Figura 51), o intervalo está em torno de 2,00 a 3,50. Com isso, avançamos para a avaliação da combinação das métricas das curvas de calor específico.

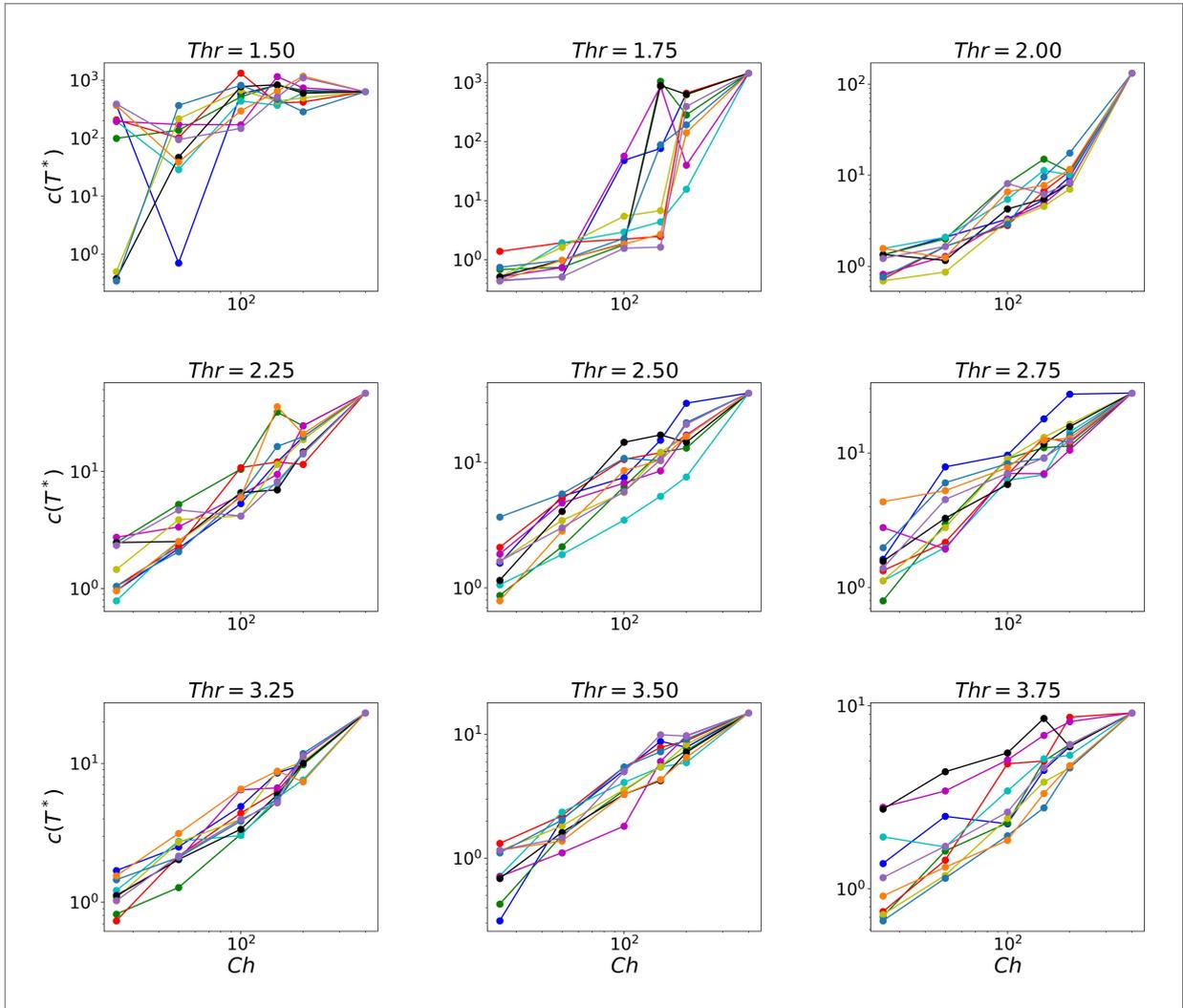
Figura 50 – Sujeito 1: Picos de calor específico ( $c(T^*)$ ) em função da quantidade de canais ( $Ch$ ) para diferentes thresholds ( $Thr$ ).



Fonte: O autor

Nas Figuras 52 e 53, apresentamos as métricas  $D$ ,  $W$  e  $r$  para os sujeitos 1 e 2, respectivamente, variando o valor de  $Thr$ . Na métrica  $D$  (Figura 52 (a)), para  $Thr$  mais elevados, há um afastamento de 1, indicando que as curvas se distanciam de  $T = 1$ . Um padrão similar ocorre com  $W$  (Figura 52 (b)), mas em menor proporção. Para  $r$  (Figura 52 (c)), o afastamento é mais evidente, sugerindo uma faixa de valores de  $Thr$  apresentam correlação mais forte. Para o sujeito 2,  $D$  e  $W$  (Figuras 53 (a) e (b)) permanecem próximos de 1 em todos os valores de  $Thr$ , enquanto ocorre o afastamento de 1 em  $r$  (Figura 53 (c)) para uma faixa de  $Thr$  com maior correlação. Esses resultados reforçam a importância ao considerar a métrica  $r$ .

Figura 51 – Sujeito 2: Picos de calor específico ( $c(T^*)$ ) em função da quantidade de canais ( $Ch$ ) para diferentes thresholds ( $Thr$ ).

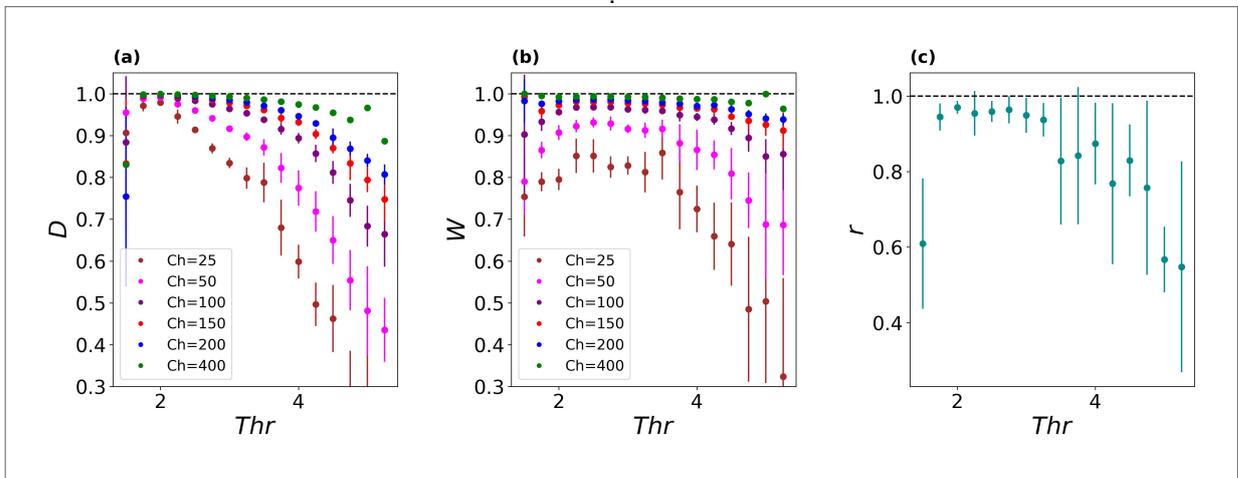


Fonte: O autor

A combinação de  $DWr$  é apresentada nas Figuras 54 e 55 para os sujeitos 1 e 2, respectivamente. A faixa cinza nessas figuras marca o critério para classificar a dinâmica crítica. Esses resultados indicam a presença de dinâmica crítica em ambos os sujeitos dentro de um intervalo de  $Thr$ : de 1,75 a 3,25 para o sujeito 1 e de 2,25 a 4,25 para o sujeito 2. Embora os intervalos não sejam idênticos, eles compartilham uma faixa comum de  $Thr$  entre 2,25 a 3,25. Essa sobreposição sugere um intervalo com sinais de criticalidade. No entanto, trata-se de um resultado preliminar, sendo necessário mais análises para delimitar um intervalo mais preciso.

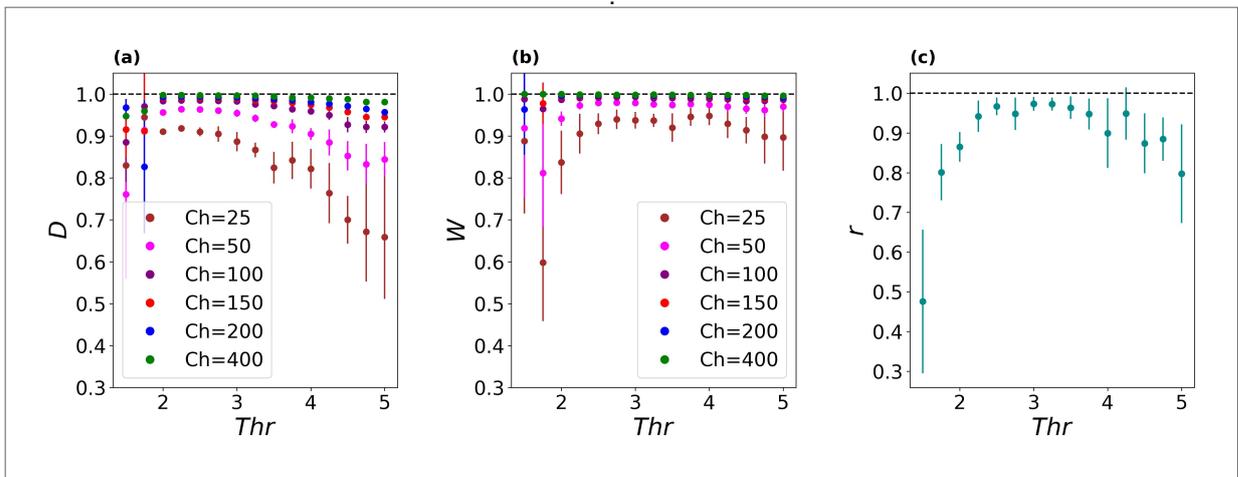
Ao definir um intervalo de  $Thr$  para investigar a criticalidade, torna-se possível comparar os resultados de diferentes métodos de análise. Essas comparações são complementares e ajudam a estabelecer uma região de estudo independente, evitando destaque a qualquer

Figura 52 – Sujeito 1: Métricas (a)  $D$ , (b)  $W$  e (c)  $r$  em função do *threshold*  $Thr$  e da quantidade de canais  $Ch$ .



Fonte: O autor

Figura 53 – Sujeito 2: Métricas (a)  $D$ , (b)  $W$  e (c)  $r$  em função do *threshold*  $Thr$  e da quantidade de canais  $Ch$ .



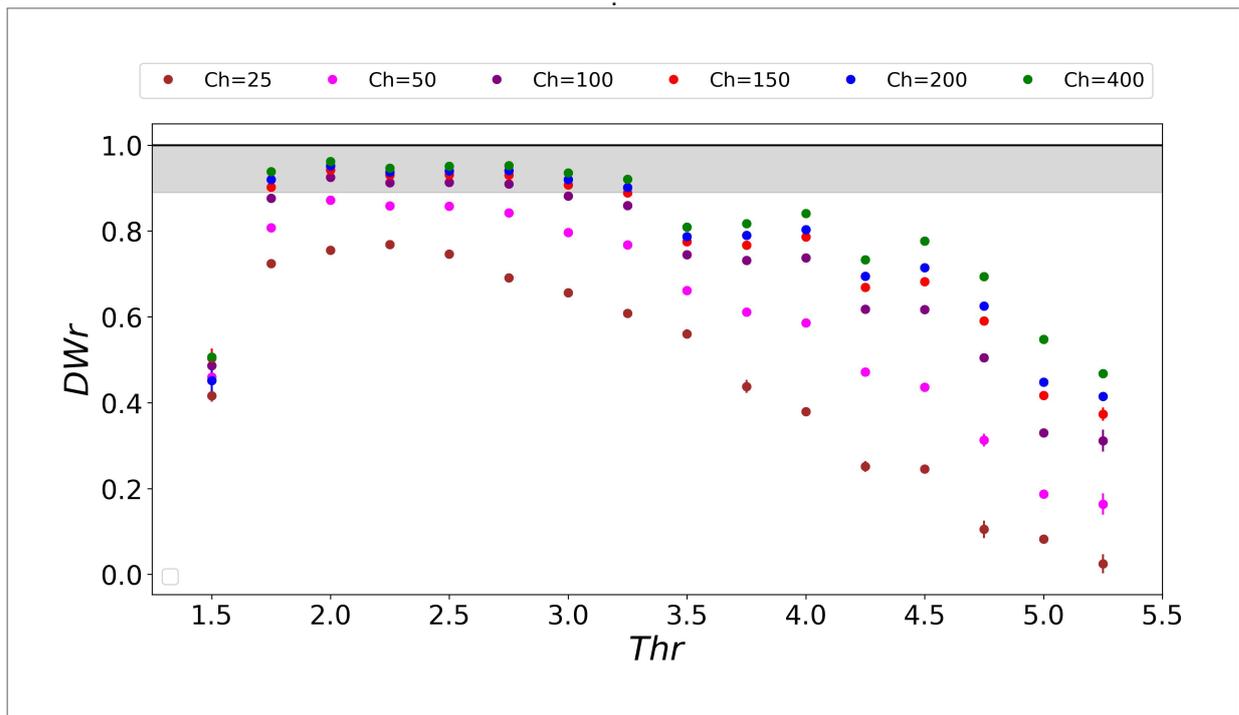
Fonte: O autor

classe de universalidade específica, como frequentemente ocorre. Para as avalanches, na Figura 46, as combinações de  $Thr$  e  $\Delta t$  são destacadas com o objetivo de identificar a classe de universalidade MF-DP.

Nos resultados de avalanches apresentados na Figura 46, dentro do intervalo delimitado entre 2,25 e 3,25, observa-se que ele coincide com o intervalo em que o parâmetro médio de ramificação  $\bar{\lambda} = 1$  (Figura 46 (a)), bem como com os expoentes médios de tamanho  $\bar{\tau} = 1,5$  (Figura 46 (b)) e de duração  $\bar{\tau}_t = 2,0$  (Figura 46 (c)). No entanto, na Figura 46 (d), o expoente médio  $\overline{1/\sigma v z}$  não corresponde à classe MF-DP. No entanto, com o método de

máxima entropia delimitando o *threshold*, aumentam-se os indícios de que esses expoentes são, de fato, relacionados à dinâmica crítica nesses dados, sugerindo uma classe de universalidade diferente de MF-DP. Em conformidade com CARVALHO (2021) mostrou nos resultados de avalanches que há combinações de  $Thr$  e  $\Delta t$  que há sinais de criticalidade que diferem de MF-DP.

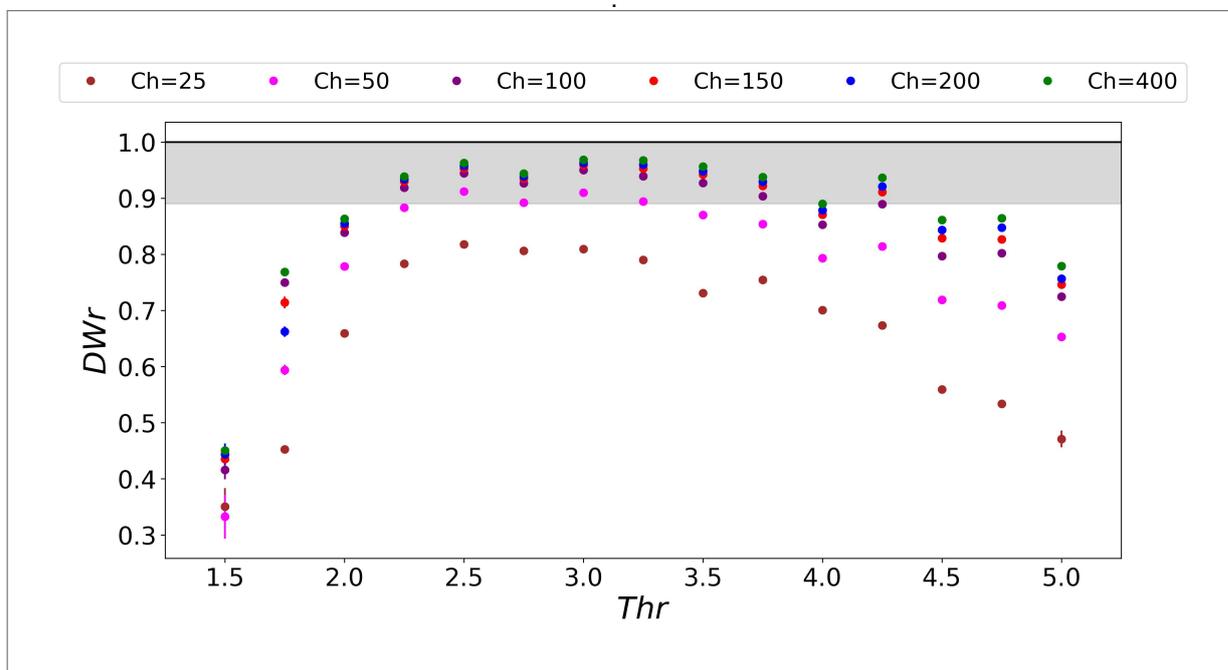
Figura 54 – Sujeito 1:  $DWr$  em função do *threshold*  $Thr$  e da quantidade de canais  $Ch$ . A faixa cinza delimita o critério para classificar a dinâmica como crítica.



Fonte: O autor

Para garantir que o intervalo de  $Thr$  corresponde à dinâmica crítica para cada sujeito, aplicamos o mesmo teste de convergência utilizado nos dados de modelos neuronais e de ratos anestesiados, conforme descrito no capítulo anterior. O teste avalia a progressão de  $DWr$  em função dos canais ( $Ch$ ), calculando a diferença entre duas subpopulações. Assim, podemos determinar se é necessário incluir mais canais para delimitar o *threshold*. A Figura 56 mostra os resultados desse teste. Como observado, a diferença de  $DWr$  entre as subpopulações é muito pequena para valores mais altos de  $Ch$ , indicando uma rápida convergência de  $DWr$  na mesma faixa de  $Thr$  observados nas Figuras 54 e 55, mostrando que a medida que mais canais são analisados, a diferença entre a combinação das métricas tendem a ser menores, indicando uma estabilidade de nossa metodologia de máxima entropia também existente para análises de sinais de MEG.

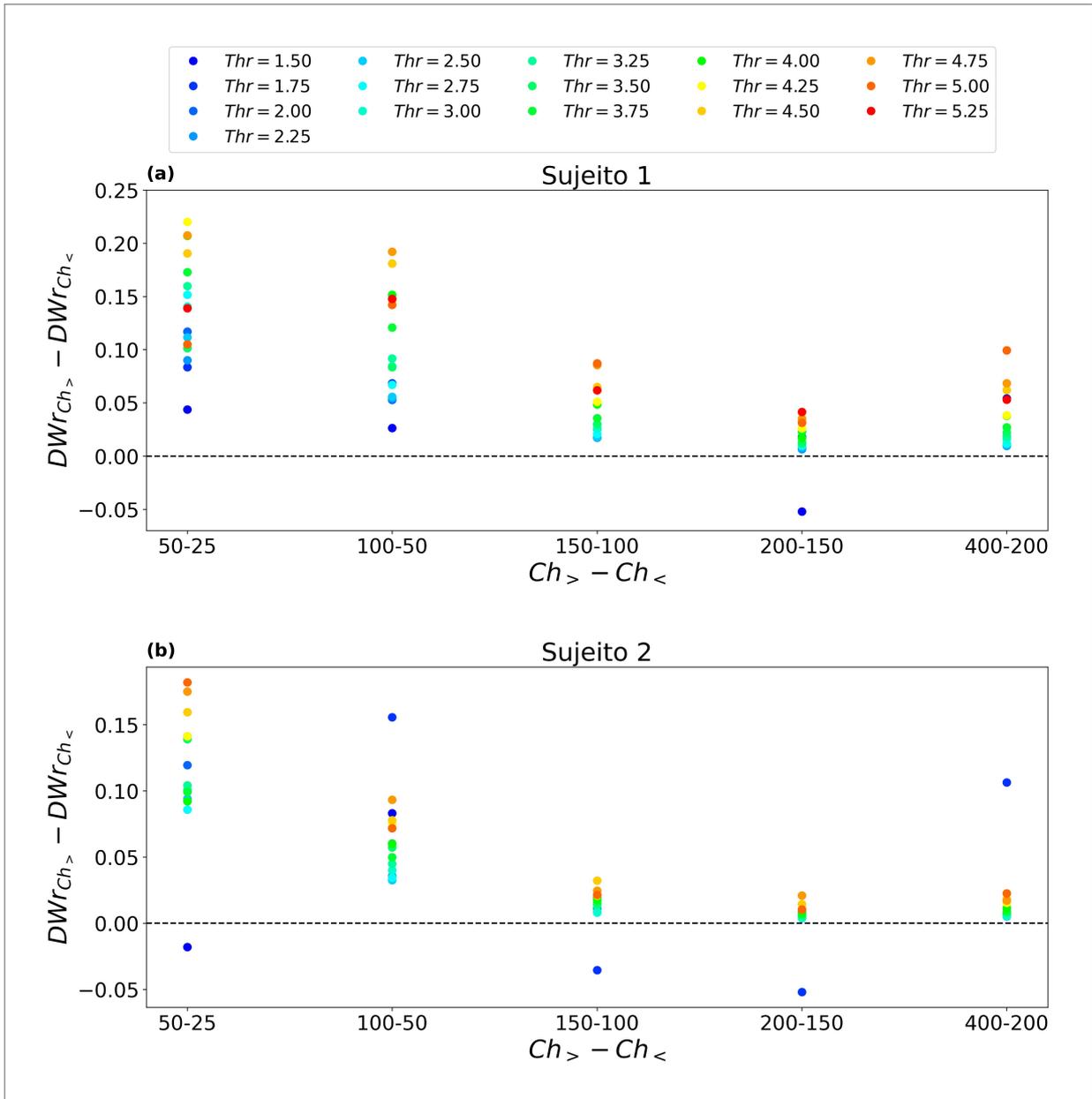
Figura 55 – Sujeito 2:  $DWr$  em função do  $threshold$   $Thr$  e da quantidade de canais  $Ch$ . A faixa cinza delimita o critério para classificar a dinâmica como crítica.



Fonte: O autor

Com base no exposto, pode-se afirmar que, pelo método de máxima entropia, há indícios de criticalidade nos dados de MEG. Além disso, nossa metodologia demonstra ser capaz de indicar uma faixa de  $threshold$  onde a dinâmica crítica é mais provável de ser identificada em dados desse tipo; no entanto, é necessário aplicar essa análise a mais sujeitos para maior precisão.

Figura 56 – Diferença de  $DW_r$  entre diferentes valores de  $N$  para (a) o sujeito 1 e para (b) o sujeito 2, apontados com dinâmica crítica por  $DW_r$ .



Fonte: O autor

## 6 CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS

Neste trabalho, discutimos de forma geral a capacidade do método de máxima entropia na busca de sinais de criticalidade em dados neurais. Neste contexto, vimos a hipótese do cérebro crítico que ao operar próximo de um ponto crítico, o cérebro apresenta certas propriedades de processamento e computação, como uma ampla faixa dinâmica que otimiza as respostas ao ambiente e a transmissão de informação, entre outras. O apoio a essa teoria foi reforçado pela observação de avalanches neuronais em diversos registros experimentais, que resultaram em leis de potência, uma característica típica da criticalidade.

No entanto, a técnica de avalanches enfrenta desafios relacionados à padronização da medida, como a escolha da janela temporal para calcular as avalanches, problemas de subamostragem e variação nos valores dos expoentes, o que dificulta a definição da classe de universalidade envolvida. Esses conflitos colocam em dúvida a hipótese do cérebro crítico, tornando necessário buscar outras abordagens de criticalidade. Neste trabalho, utilizamos a divergência do calor específico para essa investigação.

Para calcular o calor específico em sistemas neuronais, foi necessário desenvolver uma termodinâmica associada a esses sistemas. Essa abordagem parte de uma distribuição de probabilidade da atividade neuronal. No entanto, devido ao acesso limitado à atividade neuronal, seja pela quantidade de neurônios ou pelo tempo de registro, essa distribuição de probabilidade torna-se incompleta. Para superar essa limitação, utiliza-se a técnica de máxima entropia, que permite inferir uma distribuição de probabilidade livre de vieses, mas que ainda esteja de acordo com alguns observáveis do sistema. Com essa distribuição, é possível calcular o calor específico do sistema neuronal.

Essa metodologia tem sido aplicada em diferentes arranjos experimentais para investigar a criticalidade. No entanto, ainda não havia sido testada em modelos neuronais. Neste trabalho, investigamos os resultados do método de máxima entropia em modelos neuronais que possuem ponto crítico e em um modelo que não possui. Com essa abordagem, temos controle sobre a dinâmica dos dados submetidos à técnica, permitindo investigar o comportamento do calor específico nas proximidades do ponto crítico.

Ao aplicar essa metodologia, desenvolvemos um conjunto de métricas que forneceu uma medida quantitativa das características das curvas de calor específico. Além de oferecer uma análise sistemática, essas métricas permitem distinguir casos que poderiam ser erroneamente

interpretados como críticos por uma simples inspeção visual, mas que, de fato, não apresentam dinâmica crítica.

É importante destacar que uma das métricas desenvolvidas se baseia na relação da teoria do escalonamento de tamanho finito, que vincula o pico do calor específico ao tamanho do sistema. No ponto crítico, essa relação segue uma lei de potência, que é medida por essa métrica. Observamos que essa lei de potência se mantém no ponto crítico e em suas proximidades, mas desaparece à medida que nos afastamos desse ponto.

A partir dos modelos neuronais, calibramos nossas métricas para obter um critério quantitativo capaz de classificar dados que operam nas proximidades de um ponto crítico. Com esse critério estabelecido, aplicamos a mesma metodologia a dados experimentais.

Primeiramente, analisamos dados do cortex de seis ratos anestesiados com uretana, que já haviam indicado sinais de criticalidade por meio das avalanches neuronais. Com a abordagem de máxima entropia, observamos nesses dados a presença da lei de potência entre o pico de calor específico e o tamanho do sistema, reforçando os indícios de criticalidade. Além disso, as métricas classificaram todos os seis registros como estando em regime crítico.

Por fim, submetemos o método de máxima entropia a 2 registros magnetoencefalográficos de humanos. Dados desse tipo ainda não foram investigados utilizando essa abordagem. Por ser um sinal contínuo, esses registros passam por um processo de discretização onde são registrados os eventos acima de um limiar ( $Thr$ , *threshold*). No estudo de avalanches são estudados uma combinação de *thresholds* e janelas temporais, mas aqui nos restringimos a variar apenas o *thresholds*. Ao examinar a combinação das métricas, foi apontado criticalidade nesses 2 registros, e também apresentou leis de potências para o calor específico e o tamanho do sistema.

Além disso, observamos que há uma faixa de *thresholds* mais relevante para a investigação da criticalidade. Esse resultado nos fornece um filtro de *thresholds* que pode ser utilizado em futuras análises, inclusive ao comparar com métodos como as avalanches neuronais. No entanto, essa faixa de intervalos ainda é um resultado preliminar. Temos a perspectiva de aplicar essa metodologia a mais registros, buscando aumentar a precisão desse intervalo. Também pretendemos estender a aplicação a dados de sujeitos não saudáveis, explorando o potencial de aplicações clínicas futuras.

Diante dos resultados apresentados, destacamos a lei de potência observada entre os picos de calor específico e o tamanho do sistema nos diferentes modelos neuronais e dados experimentais. Essa lei de potência está associada à relação entre os expoentes do calor específico

e do comprimento de correlação. A estimativa precisa desses expoentes será o próximo passo deste trabalho, permitindo investigar com mais detalhes a classe de universalidade envolvida.

## REFERÊNCIAS

- AZEVEDO, F. A.; CARVALHO, L. R.; GRINBERG, L. T.; FARFEL, J. M.; FERRETTI, R. E.; LEITE, R. E.; FILHO, W. J.; LENT, R.; HERCULANO-HOUZEL, S. 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. *Physical Review Letters*, APS, v. 59, n. 4, p. 381, 1987.
- BEGGS, J. M. The criticality hypothesis: how local cortical networks might optimize information processing. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, The Royal Society London, v. 366, n. 1864, p. 329–343, 2008.
- BEGGS, J. M.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *Journal of Neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 23, n. 35, p. 11167–11177, 2003.
- BROADBENT, S. R.; HAMMERSLEY, J. M. Percolation processes: I. crystals and mazes. In: CAMBRIDGE UNIVERSITY PRESS. *Mathematical proceedings of the Cambridge philosophical society*. [S.l.], 1957. v. 53, n. 3, p. 629–641.
- BROCHINI, L.; COSTA, A. de A.; ABADI, M.; ROQUE, A. C.; STOLFI, J.; KINOUCI, O. Phase transitions and self-organized criticality in networks of stochastic spiking neurons. *Scientific Reports*, Nature Publishing Group UK London, v. 6, n. 1, p. 35831, 2016.
- BRUNEL, N. Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*, Springer, v. 8, p. 183–208, 2000.
- CARVALHO, T. T.; FONTENELE, A. J.; GIRARDI-SCHAPPO, M.; FELICIANO, T.; AGUIAR, L. A.; SILVA, T. P.; VASCONCELOS, N. A. D.; CARELLI, P. V.; COPELLI, M. Subsampled directed-percolation models explain scaling relations experimentally observed in the brain. *Frontiers in Neural Circuits*, Frontiers Media SA, v. 14, p. 576727, 2021.
- CARVALHO, T. T. A. d. Relações de escala em criticalidade no cérebro. Universidade Federal de Pernambuco, 2021.
- CHIALVO, D. R. Critical brain networks. *Physica A: Statistical Mechanics and its Applications*, Elsevier, v. 340, n. 4, p. 756–765, 2004.
- DROSSEL, B.; SCHWABL, F. Self-organized critical forest-fire model. *Physical review letters*, APS, v. 69, n. 11, p. 1629, 1992.
- FONTENELE, A. J.; VASCONCELOS, N. A. D.; FELICIANO, T.; AGUIAR, L. A.; SOARES-CUNHA, C.; COIMBRA, B.; PORTA, L. D.; RIBEIRO, S.; RODRIGUES, A. J.; SOUSA, N. et al. Criticality between cortical states. *Physical Review Letters*, APS, v. 122, n. 20, p. 208101, 2019.
- FOSQUE, L. J.; WILLIAMS-GARCÍA, R. V.; BEGGS, J. M.; ORTIZ, G. Evidence for quasicritical brain dynamics. *Physical Review Letters*, APS, v. 126, n. 9, p. 098101, 2021.

- GALVES, A.; LÖCHERBACH, E. Infinite systems of interacting chains with memory of variable length—a stochastic model for biological neural nets. *Journal of Statistical Physics*, Springer, v. 151, p. 896–921, 2013.
- GERSTNER, W. Associative memory in a network of biological neurons. *Advances in Neural Information Processing Systems*, v. 3, 1990.
- GIRARDI-SCHAPPO, M. Brain criticality beyond avalanches: open problems and how to approach them. *Journal of Physics: Complexity*, IOP Publishing, v. 2, n. 3, p. 031003, 2021.
- GIRARDI-SCHAPPO, M.; BROCHINI, L.; COSTA, A. A.; CARVALHO, T. T.; KINOUCI, O. Synaptic balance due to homeostatically self-organized quasicritical dynamics. *Physical Review Research*, APS, v. 2, n. 1, p. 012042, 2020.
- GRIMMETT, G.; GRIMMETT, G. *What is percolation?* [S.l.]: Springer, 1999.
- HALDEMAN, C.; BEGGS, J. M. Critical branching captures activity in living neural networks and maximizes the number of metastable states. *Physical Review Letters*, APS, v. 94, n. 5, p. 058101, 2005.
- HARRIS, T. E. Contact interactions on a lattice. *The Annals of Probability*, Institute of Mathematical Statistics, v. 2, n. 6, p. 969–988, 1974.
- HARRIS, T. E. et al. *The theory of branching processes*. [S.l.]: Springer Berlin, 1963. v. 6.
- HENKEL, M. *Non-equilibrium phase transitions*. [S.l.]: Springer, 2008.
- HODGKIN, A. L.; HUXLEY, A. F. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of Physiology*, Wiley-Blackwell, v. 117, n. 4, p. 500, 1952.
- IKEDA, H.; HATTA, I.; TANAKA, M. Critical heat capacities of two-dimensional ising-like antiferromagnets  $k_2\text{cof}_4$  and  $rb_2\text{cof}_4$ . *Journal of the Physical Society of Japan*, The Physical Society of Japan, v. 40, n. 2, p. 334–339, 1976.
- JAYNES, E. T. Information theory and statistical mechanics. *Physical Review*, APS, v. 106, n. 4, p. 620, 1957.
- KARDAR, M. *Statistical physics of fields*. [S.l.]: Cambridge University Press, 2007.
- KINOUCI, O.; COPELLI, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. *Nature Physics*, Nature Publishing Group UK London, v. 2, n. 5, p. 348–351, 2006.
- LOTFI, N.; FELICIANO, T.; AGUIAR, L. A.; SILVA, T. P. L.; CARVALHO, T. T.; ROSSO, O. A.; COPELLI, M.; MATIAS, F. S.; CARELLI, P. V. Statistical complexity is maximized close to criticality in cortical dynamics. *Physical Review E*, APS, v. 103, n. 1, p. 012415, 2021.
- LOTFI, N.; FONTENELE, A. J.; FELICIANO, T.; AGUIAR, L. A.; VASCONCELOS, N. A. de; SOARES-CUNHA, C.; COIMBRA, B.; RODRIGUES, A. J.; SOUSA, N.; COPELLI, M. et al. Signatures of brain criticality unveiled by maximum entropy analysis across cortical states. *Physical Review E*, APS, v. 102, n. 1, p. 012408, 2020.

- LU, E. T.; HAMILTON, R. J. Avalanches and the distribution of solar flares. *Astrophysical Journal, Part 2-Letters (ISSN 0004-637X)*, vol. 380, Oct. 20, 1991, p. L89-L92., v. 380, p. L89-L92, 1991.
- MACKAY, D. J.; KAY, D. J. M. *Information theory, inference and learning algorithms*. [S.l.]: Cambridge university press, 2003.
- MARRO, J.; DICKMAN, R. Nonequilibrium phase transitions in lattice models. *Nonequilibrium Phase Transitions in Lattice Models*, 2005.
- MESHULAM, L.; GAUTHIER, J. L.; BRODY, C. D.; TANK, D. W.; BIALEK, W. Coarse graining, fixed points, and scaling in a large population of neurons. *Physical Review Letters*, APS, v. 123, n. 17, p. 178103, 2019.
- MORA, T.; BIALEK, W. Are biological systems poised at criticality? *Journal of Statistical Physics*, Springer, v. 144, p. 268-302, 2011.
- MORA, T.; DENY, S.; MARRE, O. Dynamical criticality in the collective activity of a population of retinal neurons. *Physical Review Letters*, APS, v. 114, n. 7, p. 078105, 2015.
- MUNOZ, M. A.; DICKMAN, R.; VESPIGNANI, A.; ZAPPERI, S. Avalanche and spreading exponents in systems with absorbing states. *Physical Review E*, APS, v. 59, n. 5, p. 6175, 1999.
- NEWMAN, M. E.; BARKEMA, G. T. *Monte Carlo methods in statistical physics*. [S.l.]: Clarendon Press, 1999.
- OLAMI, Z.; FEDER, H. J. S.; CHRISTENSEN, K. Self-organized criticality in a continuous, nonconservative cellular automaton modeling earthquakes. *Physical Review Letters*, APS, v. 68, n. 8, p. 1244, 1992.
- PALVA, J. M.; ZHIGALOV, A.; HIRVONEN, J.; KORHONEN, O.; LINKENKAER-HANSEN, K.; PALVA, S. Neuronal long-range temporal correlations and avalanche dynamics are correlated with behavioral scaling laws. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 110, n. 9, p. 3585-3590, 2013. Disponível em: <<https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.1216855110>>.
- PEARSON, K. Notes on the history of correlation. *Biometrika*, JSTOR, v. 13, n. 1, p. 25-45, 1920.
- PONCE-ALVAREZ, A.; JOUARY, A.; PRIVAT, M.; DECO, G.; SUMBRE, G. Whole-brain neuronal activity displays crackling noise dynamics. *Neuron*, Elsevier, v. 100, n. 6, p. 1446-1459, 2018.
- PRESSÉ, S.; GHOSH, K.; LEE, J.; DILL, K. A. Principles of maximum entropy and maximum caliber in statistical physics. *Reviews of Modern Physics*, APS, v. 85, n. 3, p. 1115, 2013.
- PRIESEMANN, V.; MUNK, M. H.; WIBRAL, M. Subsampling effects in neuronal avalanche distributions recorded in vivo. *BMC neuroscience*, Springer, v. 10, p. 1-20, 2009.
- PRIESEMANN, V.; WIBRAL, M.; VALDERRAMA, M.; PRÖPPER, R.; QUYEN, M. L. V.; GEISEL, T.; TRIESCH, J.; NIKOLIĆ, D.; MUNK, M. H. Spike avalanches in vivo suggest a driven, slightly subcritical brain state. *Frontiers in Systems Neuroscience*, Frontiers Media SA, v. 8, p. 108, 2014.

- RIBEIRO, T. L.; COPELLI, M.; CAIXETA, F.; BELCHIOR, H.; CHIALVO, D. R.; NICOLELIS, M. A.; RIBEIRO, S. Spike avalanches exhibit universal dynamics across the sleep-wake cycle. *PLoS One*, Public Library of Science San Francisco, USA, v. 5, n. 11, p. e14129, 2010.
- SANNITA, W. G. Neuronal functional diversity and collective behaviors. *Journal of biological physics*, Springer, v. 34, p. 267–278, 2008.
- SAVIN, C.; TKAČIK, G. Maximum entropy models as a tool for building precise neural controls. *Current opinion in neurobiology*, Elsevier, v. 46, p. 120–126, 2017.
- SCHNEIDMAN, E.; BERRY, M. J.; SEGEV, R.; BIALEK, W. Weak pairwise correlations imply strongly correlated network states in a neural population. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 440, n. 7087, p. 1007–1012, 2006.
- SCHULZ, P. Percolação, do café ao vírus e à floresta. *Jornal da Unicamp*, 2020. 09/04/2024. Disponível em: <<https://www.unicamp.br/unicamp/ju/artigos/peter-schulz/percolacao-do-cafe-ao-virus-e-floresta#4>>.
- SERAFIM, F.; CARVALHO, T. T. A.; COPELLI, M.; CARELLI, P. V. Maximum-entropy-based metrics for quantifying critical dynamics in spiking neuron data. *Phys. Rev. E*, American Physical Society, v. 110, p. 024401, Aug 2024. Disponível em: <<https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.110.024401>>.
- SETHNA, J. P.; DAHMEN, K. A.; MYERS, C. R. Crackling noise. *Nature*, Nature Publishing Group UK London, v. 410, n. 6825, p. 242–250, 2001.
- SHANNON, C. E. A mathematical theory of communication. *The Bell System Technical Journal*, Nokia Bell Labs, v. 27, n. 3, p. 379–423, 1948.
- SHEW, W. L.; CLAWSON, W. P.; POBST, J.; KARIMIPANAH, Y.; WRIGHT, N. C.; WESSEL, R. Adaptation to sensory input tunes visual cortex to criticality. *Nature Physics*, Nature Publishing Group UK London, v. 11, n. 8, p. 659–663, 2015.
- SHEW, W. L.; PLENZ, D. The functional benefits of criticality in the cortex. *The Neuroscientist*, SAGE Publications Sage CA: Los Angeles, CA, v. 19, n. 1, p. 88–100, 2013.
- SHEW, W. L.; YANG, H.; PETERMANN, T.; ROY, R.; PLENZ, D. Neuronal avalanches imply maximum dynamic range in cortical networks at criticality. *Journal of neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 29, n. 49, p. 15595–15600, 2009.
- SHEW, W. L.; YANG, H.; YU, S.; ROY, R.; PLENZ, D. Information capacity and transmission are maximized in balanced cortical networks with neuronal avalanches. *Journal of neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 31, n. 1, p. 55–63, 2011.
- SHRIKI, O.; ALSTOTT, J.; CARVER, F.; HOLROYD, T.; HENSON, R. N.; SMITH, M. L.; COPPOLA, R.; BULLMORE, E.; PLENZ, D. Neuronal avalanches in the resting meg of the human brain. *Journal of Neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 33, n. 16, p. 7079–7090, 2013.
- SIEBENHÜHNER, F.; WANG, S. H.; ARNULFO, G.; LAMPINEN, A.; NOBILI, L.; PALVA, J. M.; PALVA, S. Genuine cross-frequency coupling networks in human resting-state electrophysiological recordings. *PLoS biology*, Public Library of Science San Francisco, CA USA, v. 18, n. 5, p. e3000685, 2020.

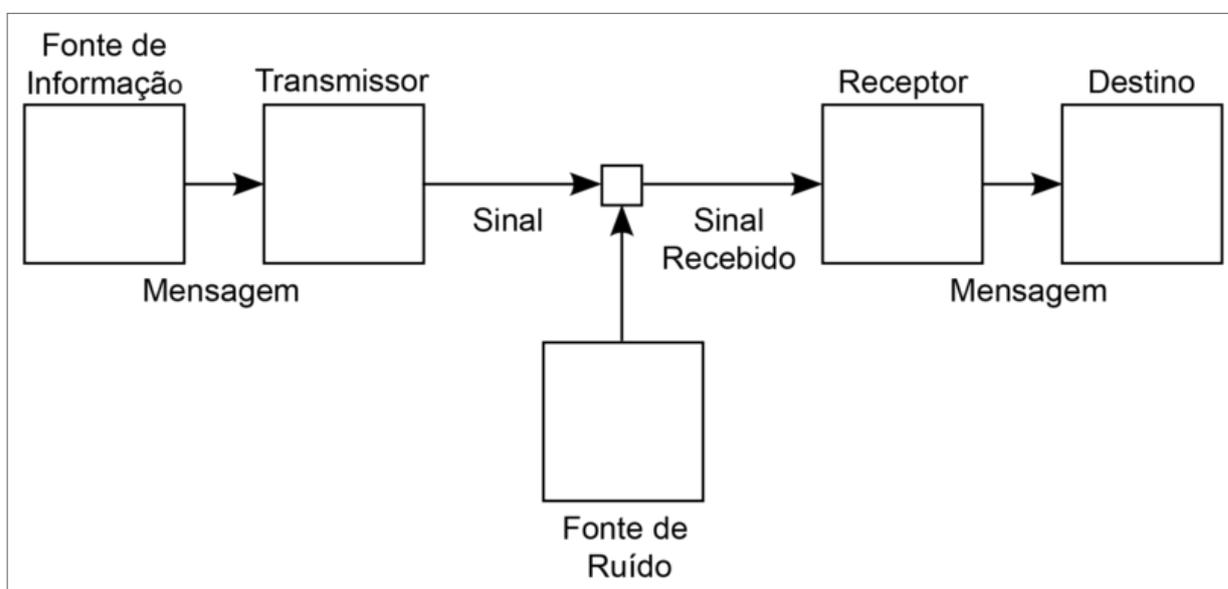
- 
- SILVA, T. F. Multiple signatures of criticality explored on v1 neuronal activity. Universidade Federal de Pernambuco, 2023.
- SPORNS, O. *Networks of the Brain*. [S.l.]: MIT press, 2016.
- TKAČIK, G.; MARRE, O.; AMODEI, D.; SCHNEIDMAN, E.; BIALEK, W.; BERRY, M. J. Searching for collective behavior in a large network of sensory neurons. *PLoS computational biology*, Public Library of Science San Francisco, USA, v. 10, n. 1, p. e1003408, 2014.
- TKAČIK, G.; MORA, T.; MARRE, O.; AMODEI, D.; PALMER, S. E.; BERRY, M. J.; BIALEK, W. Thermodynamics and signatures of criticality in a network of neurons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, National Acad Sciences, v. 112, n. 37, p. 11508–11513, 2015.
- TOUBOUL, J.; DESTEXHE, A. Power-law statistics and universal scaling in the absence of criticality. *Physical Review E*, APS, v. 95, n. 1, p. 012413, 2017.
- UHLHAAS, P. J.; SINGER, W. Neural synchrony in brain disorders: relevance for cognitive dysfunctions and pathophysiology. *neuron*, Elsevier, v. 52, n. 1, p. 155–168, 2006.
- WANG, Q.; JACKSON, D. D.; KAGAN, Y. Y. California earthquakes, 1800–2007: A unified catalog with moment magnitudes, uncertainties, and focal mechanisms. *Seismological Research Letters*, Citeseer, v. 80, n. 3, p. 446–457, 2009.
- YAGHOUBI, M.; GRAAF, T. D.; ORLANDI, J. G.; GIROTTO, F.; COLICOS, M. A.; DAVIDSEN, J. Neuronal avalanche dynamics indicates different universality classes in neuronal cultures. *Scientific reports*, Nature Publishing Group UK London, v. 8, n. 1, p. 3417, 2018.
- ZHIGALOV, A.; ARNULFO, G.; NOBILI, L.; PALVA, S.; PALVA, J. M. Relationship of fast-and slow-timescale neuronal dynamics in human meg and seeg. *Journal of Neuroscience*, Soc Neuroscience, v. 35, n. 13, p. 5385–5396, 2015.

## A APÊNDICE A - TEORIA DA INFORMAÇÃO

Ao coletarmos ou transmitirmos dados de qualquer sistema, existe um caminho, muitas vezes não percebido, pelo qual a informação viaja até ser processada. Por mais simples que esse caminho possa parecer, não há garantias de que a mensagem original seja entregue perfeitamente. Como apontou SHANNON (1948), o problema fundamental da teoria da comunicação é justamente a reprodução exata ou aproximada de uma mensagem de um ponto para outro.

Para um sistema de comunicação, o caminho pelo qual uma mensagem percorre consiste em cinco partes, conforme indicado no esquema da Figura 57:

Figura 57 – Esquema diagramático dos sistemas gerais de comunicação



Fonte: Adaptado de SHANNON (1948)

- **Fonte de informação:** Produz a mensagem ou sequência de mensagens a serem comunicadas ao destino. Essa mensagem pode ser composta por sequências de letras, funções espaciais e/ou temporais, entre outros tipos.
- **Transmissor:** Opera sobre a mensagem para produzir um sinal adequado para a transmissão ao longo do canal. Por exemplo, em um telégrafo, a mensagem é codificada como uma sequência de pontos, traços e espaços.
- **Canal:** É o meio utilizado para transmitir o sinal do transmissor para o receptor. Exemplos incluem pares de fios, ondas de rádio ou fibras ópticas.

- **Receptor:** Realiza o processo de decodificação, que é a operação inversa da realizada pelo transmissor, reconstruindo o sinal a partir da sua forma transmitida.
- **Destino:** O destinatário final da mensagem, que recebe e interpreta o sinal reconstruído pelo receptor.

Fazendo uma analogia desse esquema com o foco do nosso estudo, podemos identificar algumas dessas partes. O cérebro atua como fonte de informação, emitindo sinais através dos neurônios (que funcionam como canais), para serem recebidos pelo próprio cérebro ou por outras partes do corpo. Na neurociência, investigamos de forma inversa ao sistema de comunicação. É nesse campo que tentamos decodificar (receptor) os dados coletados para, em seguida, inferir os processos pelos quais o cérebro codifica a informação (transmissor).

Para descrever matematicamente uma fonte de informação e quantificar a informação em *bits*<sup>1</sup> por segundo produzida por essa fonte, SHANNON (1948) utiliza o exemplo do telégrafo para definir o que ele chama de fonte discreta<sup>2</sup> de informação. No telégrafo, uma mensagem é composta por uma sequência não aleatória de letras, formando sentenças e apresentando uma estrutura estatística em alguma linguagem. Algumas letras são mais frequentes que outras; por exemplo, a letra “A” na língua portuguesa é mais comum do que a letra “Z”. Portanto, é natural codificar a letra “A” com o sinal mais simples produzido pelo telégrafo e usar um sinal mais longo para a letra “Z”. Assim, a fonte de informação considera a escolha de símbolos de acordo com certas probabilidades, configurando um processo estocástico. Com base nessas ideias, SHANNON (1948, p.5) afirma: “[...] qualquer processo estocástico que produz uma sequência discreta de símbolos escolhidos de um conjunto finito pode ser considerado uma fonte discreta”.

Podemos considerar casos de fontes discretas, como por exemplo as linguagens, como o português, o espanhol e o inglês; fontes de informação contínuas que foram discretizadas por algum processo de discretização, como o registro do sinal contínuo do potencial elétrico do cérebro quantificado em *spikes* (discretos). Além desses, há casos matemáticos definidos abstratamente, onde um processo estocástico gera uma sequência de símbolos, como a sequência gerada pela escolha independente entre cinco letras “A”, “B”, “C”, “D”, “E”, cada uma com probabilidade 0,2.

<sup>1</sup> Unidade usada para quantificar informação dada a sua forma logarítmica na base 2.

<sup>2</sup> Uma fonte de informações que produz uma sequência de símbolos de um alfabeto discreto, que pode ser finito ou enumerável (contável). Cada símbolo tem uma probabilidade associada de ocorrência, e essa probabilidade pode variar de símbolo para símbolo.

Esse último exemplo pode ser ampliado adicionando um pouco mais de complexidade, onde agora cada letra é escolhida de forma dependente da letra precedente. Dessa forma, a estrutura estatística dessa fonte pode ser descrita pelo conjunto de probabilidades de transição  $p_i(j)$ , que representa a probabilidade de escolher a letra  $j$  dado que a letra anterior foi  $i$ . Outra maneira de descrever a estrutura estatística é através da frequência da sequência  $(i, j)$ , fornecendo um diagrama de probabilidades  $p(i, j)$ . Esses dois conjuntos de probabilidades, juntamente com a probabilidade da letra  $i$ , estão relacionados da seguinte forma:

$$p(i) = \sum_j p(i, j) = \sum_j p(j, i) = \sum_j p(j) p_j(i), \quad (\text{A.1})$$

onde

$$p(i, j) = p(i) p_i(j), \quad (\text{A.2})$$

sendo  $p(i)$  correspondendo à probabilidade de se obter a letra  $i$  multiplicada pela probabilidade de transição  $p_i(j)$  da letra  $i$  para a letra  $j$ . Com essas definições, as condições de normalização são:

$$\sum_j p_i(j) = \sum_i p(i) = \sum_{i,j} p(i, j) = 1. \quad (\text{A.3})$$

Este exemplo pode ser ampliado para uma rede de neurônios. Pode-se construir um conjunto de probabilidades transitivas, onde a probabilidade de um neurônio  $j$  ativar após o neurônio  $i$  ser ativado é calculada. Com base nesse conjunto de probabilidades transitivas, é possível gerar padrões de disparos neuronais que inferem a dinâmica de interação entre os neurônios. Esses padrões são valiosos para entender como as redes neuronais processam e transmitem informações, permitindo uma análise mais profunda das correlações e dependências temporais entre os disparos dos neurônios.

Esses exemplos de processos estocásticos são conhecidos como processos Markovianos discretos. Para que uma fonte de informação seja descrita como um processo de Markov, é necessário que a letra produzida seja influenciada apenas pela letra precedente. Dessa forma, podemos medir a informação produzida por essa fonte, ou a taxa de informação que é gerada. Para isso, SHANNON (1948) afirma que é razoável que essa medida  $H$  siga as seguintes propriedades:

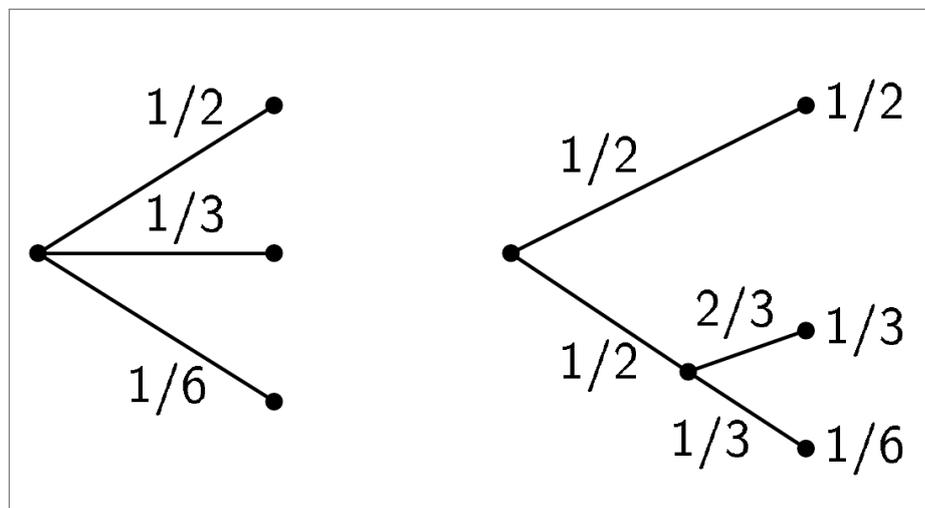
1.  $H$  deve ser contínua em relação ao conjunto de probabilidades  $p_i = p_1, p_2, \dots, p_n$ , onde essas probabilidades representam o único conhecimento que temos sobre o evento.
2. Se todas as probabilidades forem iguais,  $p_i = 1/n$ ,  $H$  deve ser uma função monotonicamente crescente de  $n$ . Isso significa que à medida que o número de possíveis eventos  $n$

aumenta, o valor de  $H$  também deve aumentar. Nesse contexto, mais escolhas possíveis implicam em maior incerteza, refletindo o fato de que, com mais eventos possíveis, há mais informação a ser obtida.

3. Se uma escolha é decomposta em duas escolhas sucessivas, a função  $H$  original deve ser igual à soma ponderada dos valores individuais de  $H$ . Em outras palavras, se um evento pode ser dividido em duas etapas, a incerteza total associada a esse evento deve ser a soma das incertezas de cada etapa, levando em conta a probabilidade de cada subdivisão ocorrer. Isso garante que a medida de informação seja consistente, independentemente de como a escolha é estruturada.

Para essa terceira afirmação, temos o seguinte exemplo: no lado direito da Figura 59, temos três possibilidades de escolhas, cada uma com uma probabilidade diferente. No lado esquerdo da Figura 59, escolhemos primeiro entre duas possibilidades, cada uma com probabilidade  $1/2$ , e caso ocorra a segunda escolha, faremos outra escolha com probabilidades  $2/3$  ou  $1/3$ . Dessa maneira, o resultado final tem as mesmas probabilidades como no primeiro caso. Então,

Figura 58 – Decomposição de uma escolha a partir de três possibilidades.



Fonte: SHANNON (1948)

$H(1/2, 1/3, 1/6)$  será igual a:

$$H\left(\frac{1}{2}, \frac{1}{3}, \frac{1}{6}\right) = H\left(\frac{1}{2}, \frac{1}{2}\right) + \frac{1}{2}H\left(\frac{2}{3}, \frac{1}{3}\right),$$

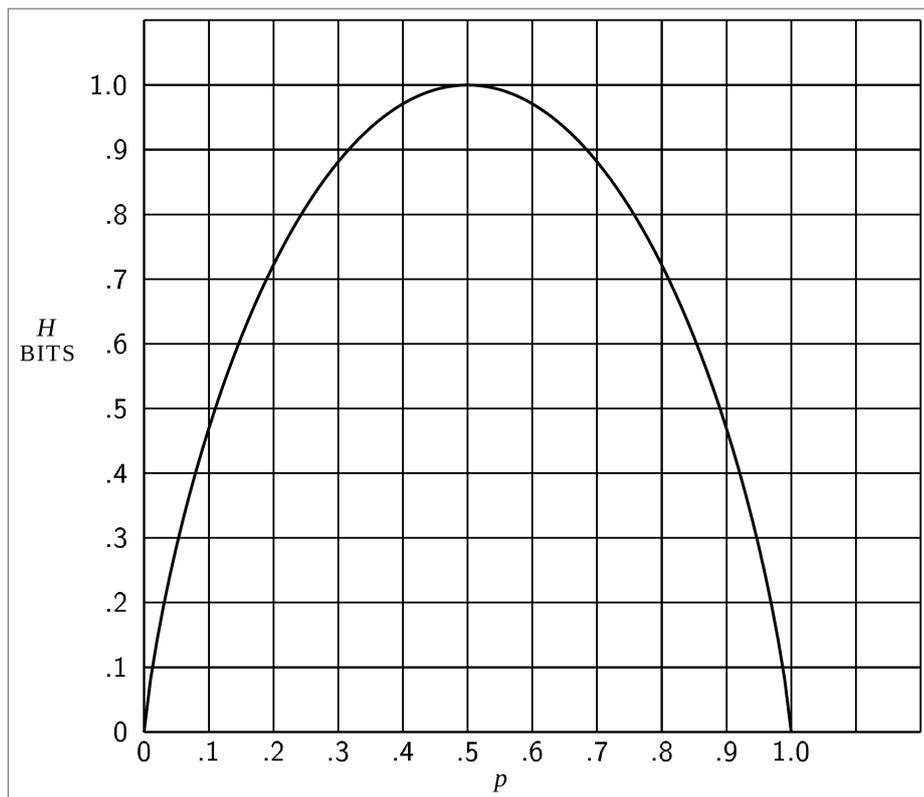
onde o coeficiente  $1/2$  é devido à segunda escolha acontecer metade das vezes.

Baseado nessas propriedades, SHANNON (1948) demonstrou que a única função  $H$  que as satisfaz é dada pela seguinte forma:

$$H = -K \sum_{i=1}^n p_i \log p_i, \quad (\text{A.4})$$

em que  $K$  é uma constante positiva. A equação A.4 possui a mesma forma da equação encontrada na mecânica estatística, onde  $p_i$  representa a probabilidade de um sistema estar em um determinado estado no espaço de fase. Sendo assim, SHANNON (1948) denomina essa equação como a entropia de um conjunto de probabilidades  $p_1, \dots, p_n$ . Essa medida desempenha um papel fundamental na teoria da informação, funcionando como uma medida de informação, escolha ou incerteza. A Figura 59 ilustra o comportamento da equação A.4 no caso de duas possibilidades, com probabilidades  $p$  e  $q = 1 - p$ .

Figura 59 – Entropia no caso de duas possibilidades com probabilidades  $p$  e  $(1 - p)$ .



Fonte: SHANNON (1948)

A equação A.4 possui algumas implicações que a tornam uma escolha apropriada para medir a informação

- $H = 0$  quando há apenas uma possibilidade com probabilidade igual a 1, enquanto todas as outras têm probabilidade nula. Nesse caso, a entropia desaparece, pois há

certeza absoluta sobre o resultado. Em qualquer outro cenário,  $H$  será positiva, indicando incerteza.

- A entropia é máxima quando todas as possibilidades são igualmente prováveis. Esta é a situação mais incerta da saída.
- Considerando dois eventos  $x$  e  $y$ , com  $m$  possibilidades para o primeiro e  $n$  para o segundo, sendo  $p(i,j)$  a probabilidade conjunta de ocorrer  $i$  para o primeiro evento e  $j$  para o segundo, a entropia conjunta do evento é fornecida por

$$H(x,y) = - \sum_{i,j} p(i,j) \log p(i,j) \quad (\text{A.5})$$

enquanto que

$$\begin{aligned} H(x) &= - \sum_{i,j} p(i,j) \log \sum_j p(i,j) \\ H(y) &= - \sum_{i,j} p(i,j) \log \sum_i p(i,j). \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Pode-se então demonstrar

$$H(x,y) \leq H(x) + H(y). \quad (\text{A.7})$$

Então, a incerteza de um evento conjunto é menor ou igual à soma das incertezas individuais. A igualdade se mantém apenas para o caso em que os eventos sejam independentes.

- Qualquer mudança de modo a igualar as probabilidades  $p_1, p_2, \dots, p_n$  aumenta a entropia  $H$ .
- Considerando dois eventos não necessariamente independentes  $x$  e  $y$ , a probabilidade condicional  $p_i(j)$  de que se obtenha o valor  $j$  no evento  $y$  dado que obtivemos o valor  $i$  no evento  $x$  é:

$$p_i(j) = \frac{p(i,j)}{\sum_j p(i,j)}. \quad (\text{A.8})$$

Com isso, a entropia condicional  $H_x(y)$  é definida como a média da entropia de  $y$  para cada valor de  $x$ , ponderada de acordo com a probabilidade de se obter um particular  $x$ , isso é:

$$H_x(y) = - \sum_{i,j} p(i,j) \log p_i(j). \quad (\text{A.9})$$

Essa medida nos fornece o quão incertos estamos em relação a  $y$ , em média, quando conhecemos  $x$ . Substituindo o valor de  $p_i(j)$  na Eq.A.9 podemos obter a seguinte relação:

$$H(x,y) = H(x) + H_x(y), \quad (\text{A.10})$$

Ou seja, a incerteza conjunta do evento  $x$  e  $y$  é a incerteza de  $x$  mais a incerteza de  $y$  quando conhecemos  $x$ .

- Dadas as propriedades anteriores, pode-se demonstrar que:

$$H(y) \geq H_x(y), \quad (\text{A.11})$$

isso nos informa que a incerteza de  $y$  nunca é aumentada devido ao conhecimento de  $x$ . Ela irá diminuir, a menos que  $x$  e  $y$  sejam independentes.

Uma vez destacadas essas implicações, retomamos nossa atenção em medir  $H$  para uma fonte de informação. Para cada estado possível  $i$ , teremos um conjunto de probabilidades de transição  $p_i(j)$  para produzir os vários possíveis símbolos  $j$ . A entropia desse sistema será dada pela entropia  $H_i$  referente ao estado  $i$  ponderado pela probabilidade de ocorrência  $P_i$  do estado  $i$ . Portanto,

$$H = \sum_i P_i H_i = - \sum_{i,j} P_i p_i(j) \log p_i(j). \quad (\text{A.12})$$

Essa é a entropia da fonte por símbolo de texto. Para um processo de Markov com uma taxa de tempo definida, temos a entropia por segundo.

$$H' = \sum_i f_i H_i, \quad (\text{A.13})$$

em que  $f_i$  é a frequência média, por segundo, do estado  $i$ . Sendo assim,  $H$  e  $H'$  medem a quantidade de informação gerada pela fonte por símbolo e por segundo, respectivamente.

Para o caso em que os símbolos são independentes, a entropia é diretamente calculada pela Equação A.4. Para essa configuração podemos calcular a entropia para uma longa mensagem composta da sequência de  $N$  símbolos formada por um conjunto de  $n$  possíveis símbolos. A probabilidade de uma determinada sequência é calculada pelo produto das probabilidades individuais de cada símbolo que compõe essa sequência. Por exemplo, para a sequência  $abc\dots jk$ , a probabilidade de obter essa sequência será dada por  $p(a)p(b)p(c)\dots p(j)p(k)$ . No entanto, o número de ocorrências do símbolo  $i$  em uma sequência de  $N$  símbolos é determinado pelo produto  $p_i N$ , ou seja, o símbolo  $i$  aparecerá, em média,  $p_i N$  vezes no produto das probabilidades.

Com isso, a probabilidade dessa mensagem será

$$p = p_1^{p_1 N} p_2^{p_2 N} \cdots p_n^{p_n N}, \quad (\text{A.14})$$

aplicando a função logarítmica em ambos os lados, teremos:

$$\begin{aligned} \log p &= N \sum_i p_i \log p_i \\ \log p &= -NH \\ H &= \frac{\log(1/p)}{N}. \end{aligned} \quad (\text{A.15})$$

Dessa forma, a entropia  $H$  de uma sequência de símbolos é calculada pelo logaritmo da probabilidade recíproca da sequência dividido pelo número de símbolos. Entretanto, existe a possibilidade de não termos conhecimento da probabilidade do surgimento de um símbolo  $i$ , e ou da probabilidade transitiva do aparecimento do símbolo  $j$  após o símbolo  $i$ . Para esse caso, SHANNON (1948) demonstra dois teoremas para determinar  $H$  e  $H'$  limitando as operações diretamente da estatística da sequência da mensagem. O primeiro deles considera o cálculo de uma entropia parcial, uma vez que não podemos inferir completamente a distribuição de probabilidade da fonte, apenas as probabilidades parciais. Considerando então que  $p(B_i)$  seja a probabilidade de uma sequência  $B_i$  de símbolos vindos da fonte de informação, temos que:

$$G_N = -\frac{1}{N} \sum_i p(B_i) \log p(B_i) \quad (\text{A.16})$$

onde a soma é realizada sobre todas as sequências de  $B_i$  contendo  $N$  símbolos. Assim,  $G_N$  é uma função monotonicamente decrescente de  $N$  e

$$\lim_{N \rightarrow \infty} G_N = H. \quad (\text{A.17})$$

O outro teorema considera agora a probabilidade  $p(B_i, S_i)$  da sequência  $B_i$ , de  $N - 1$  símbolos, ser seguida pelo símbolo  $S_j$ , e que  $p_{B_i}(S_j) = p(B_i, S_i)/p(B_i)$  seja a probabilidade condicional de  $S_j$  após  $B_i$ . Considere então que

$$F_N = -\sum_{i,j} p(B_i, S_j) \log p_{B_i}(S_j), \quad (\text{A.18})$$

onde a soma é realizada sobre todos os blocos de  $B_i$  de  $N - 1$  símbolos e sobre todos os

símbolos  $S_j$ . Dessa forma,  $F_N$  é uma função decrescente monotônica de  $N$ ,

$$\begin{aligned}
 F_N &= NG_N - (N - 1)G_{N-1}, \\
 G_N &= \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N F_n, \\
 F_N &\leq G_N, \\
 \lim_{N \rightarrow \infty} F_N &= H.
 \end{aligned}
 \tag{A.19}$$

Em resumo, esses teoremas nos fornecem uma série de aproximações para  $H$  considerando apenas a estrutura estatística da sequência ao longo dos  $N$  símbolos. Temos em  $F_N$  a entropia de  $N$ -ésima ordem de aproximação para a fonte discutida. Assim, se não houver nenhuma influência estatística se estendendo após  $N$  símbolos, temos que  $F_N = H$ .

Essa seção nos fornece apenas uma simples introdução à teoria da informação, abordando os conceitos necessários para o entendimento deste trabalho ao longo das outras seções. Para as derivações de algumas equações e teoremas, o leitor pode verificar em (SHANNON, 1948). Para outros conceitos e uma leitura mais aprofundada sobre o tema, recomenda-se consultar (MACKAY; KAY, 2003).