



## INTEGRAÇÃO DE INFORMAÇÃO E SINCRONIZAÇÃO EM UM NEOCÓRTEX ARTIFICIAL

Andre Nathan

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Engenharia de Sistemas e Computação, COPPE, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Engenharia de Sistemas e Computação.

Orientador: Valmir Carneiro Barbosa

Rio de Janeiro  
Agosto de 2011

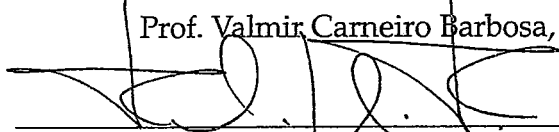
INTEGRAÇÃO DE INFORMAÇÃO E SINCRONIZAÇÃO EM UM  
NEOCÓRTEX ARTIFICIAL

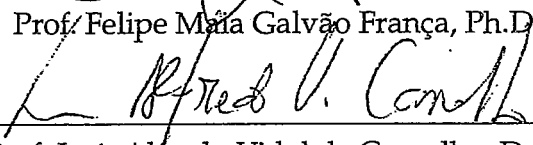
Andre Nathan

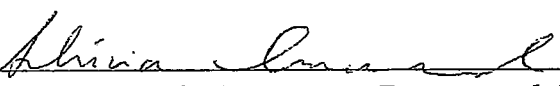
TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO INSTITUTO ALBERTO LUIZ  
COIMBRA DE PÓS-GRADUAÇÃO E PESQUISA DE ENGENHARIA (COPPE)  
DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO PARTE DOS  
REQUISITOS NECESSÁRIOS PARA A OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR  
EM CIÊNCIAS EM ENGENHARIA DE SISTEMAS E COMPUTAÇÃO.

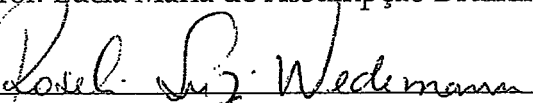
Examinada por:

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Valmir Carneiro Barbosa, Ph.D.

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Felipe Maia Galvão França, Ph.D.

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Luís Alfredo Vidal de Carvalho, D.Sc.

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Lúcia Maria de Assumpção Drummond, D.Sc.

  
\_\_\_\_\_  
Prof. Roseli Suzi Wedemann, D.Sc.

Nathan, Andre

Integração de informação e sincronização em um neocórtex artificial/Andre Nathan. – Rio de Janeiro: UFRJ/COPPE, 2011.

XIV, 118 p.: il.; 29,7cm.

Orientador: Valmir Carneiro Barbosa

Tese (doutorado) – UFRJ/COPPE/Programa de Engenharia de Sistemas e Computação, 2011.

Referências Bibliográficas: p. 110 – 118.

1. neocórtex. 2. neurociência computacional. 3. redes complexas. 4. integração da informação. 5. sincronização neuronal. I. Carneiro Barbosa, Valmir. II. Universidade Federal do Rio de Janeiro, COPPE, Programa de Engenharia de Sistemas e Computação. III. Título.

*Para Marcela*

# Agradecimentos

Este trabalho não é resultado apenas de esforço individual; ele não poderia ser completado se eu não tivesse contado com o apoio de pessoas que, direta ou indiretamente foram fundamentais no seu desenvolvimento.

Inicialmente eu gostaria de agradecer aos professores do Programa de Engenharia de Sistemas e Computação, cujos valiosos ensinamentos foram essenciais para fundamentar este trabalho de pesquisa. Em especial, gostaria de agradecer fortemente ao professor Valmir, meu orientador tanto neste trabalho de Doutorado como também anteriormente, no Mestrado. Durante os anos em que trabalhamos juntos, seu conhecimento, sua capacidade como professor e pesquisador e sua clareza de visão para encontrar os caminhos quanto prosseguir parecia difícil jamais deixaram de me surpreender, sempre positivamente.

Desejo reservar também um espaço especial para agradecer à minha mãe, sem a qual o resultado de todos estes anos de estudo nunca seria possível. Seu esforço para que, contra tantas adversidades, eu pudesse sempre seguir em frente, sempre foi reconhecido por mim, embora nem sempre eu tenha sido capaz de expressar a admiração que sinto. Mãe, te agradeço por tudo o que você fez e faz por mim, e quero que você saiba o orgulho que tenho de ser seu filho.

Finalmente, mas não menos importante, quero agradecer à Marcela, minha noiva e em breve minha esposa, que sempre esteve comigo me dando apoio, entendendo os momentos em que não podíamos estar juntos para que eu pudesse trabalhar na tese, e mesmo assim ficando sempre do meu lado. Linda, o seu amor foi um dos motivos pelos quais eu consegui realizar esse trabalho, e essa é uma dentre muitas conquistas que desejo compartilhar com você.

A todos dedico os meus mais sinceros agradecimentos. Sem a sua contribuição, o resultado do trabalho que vocês têm em mãos neste momento jamais teria sido possível.

Resumo da Tese apresentada à COPPE/UFRJ como parte dos requisitos necessários para a obtenção do grau de Doutor em Ciências (D.Sc.)

## INTEGRAÇÃO DE INFORMAÇÃO E SINCRONIZAÇÃO EM UM NEOCÓRTEX ARTIFICIAL

Andre Nathan

Agosto/2011

Orientador: Valmir Carneiro Barbosa

Programa: Engenharia de Sistemas e Computação

Um modelo para o neocórtex composto por elementos das teorias de redes complexas e algoritmos distribuídos é proposto e analisado numa abordagem fundamentada nos métodos aplicados no campo da vida artificial. O modelo tem sua componente estrutural dada por um grafo onde vértices representam neurônios e arestas dirigidas representam sinapses. Sua dinâmica é dada por um algoritmo distribuído assíncrono composto por regras locais, executadas por cada vértice do grafo de maneira a simular os eventos de disparos de potenciais de ação e o fenômeno de plasticidade sináptica. Inicialmente é analisada a evolução da distribuição dos pesos sinápticos ao longo de extensivas simulações. Tal evolução leva a um resultado em excelente concordância com dados da neurociência, o que é interpretado como uma validação do modelo. Em seguida, são estudadas e quantificadas propriedades relativas à integração da informação e sincronização neuronal que emergem em função de sua dinâmica subjacente. É proposta uma medida que procura caracterizar a eficiência do modelo no que se refere à informação integrada, em contraste com a informação gerada de maneira independente pelos seus componentes. Os resultados obtidos por meio de novas simulações permitem concluir que grafos gerados segundo o modelo aqui proposto são eficientes nesse respeito. Aspectos relativos à sincronização neuronal presente no modelo são estudados em seguida, com a definição de indicadores capazes de caracterizar a presença de comportamento sincronizado. Os indicadores são aplicados em simulações análogas às realizadas anteriormente, cujos resultados demonstram que o algoritmo aqui proposto é capaz de gerar um comportamento dinâmico que leva à ocorrência de sincronização.

Abstract of Thesis presented to COPPE/UFRJ as a partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Science (D.Sc.)

INFORMATION INTEGRATION AND SYNCHRONIZATION IN AN  
ARTIFICIAL NEOCORTEX

Andre Nathan

August/2011

Advisor: Valmir Carneiro Barbosa

Department: Systems Engineering and Computer Science

A model for the neocortex aggregating elements from complex networks theory and distributed algorithms is considered and analyzed in an approach based on the methods applied on the field of artificial life. The model has its structural component given by a graph whose vertices correspond to neurons and whose edges correspond to synapses. Its dynamics are given by an asynchronous distributed algorithm built from local rules, executed by each vertex of the graph in order to simulate the events of action potential firing and the phenomenon of synaptic plasticity. Initially, the evolution of the synaptic weight distribution is analyzed by means of extensive simulations. This evolution leads to a result in excellent accordance to data from neuroscience, which is interpreted as a validation of the model. Afterwards, properties related to information integration and neuronal synchronization are studied and quantified. A measure which tries to characterize the efficiency of the model with respect to integrated information, in contrast to information generated in an independent manner by its components, is then proposed. The results obtained from new simulations allow for the conclusion that graphs generated according to the model developed here are efficient in this regard. Aspects related to neuronal synchronization present in the model are studied next, through the definition of indicators capable of characterizing the presence of synchronized behavior. The indicators are applied in simulations analogous to the ones previously executed, whose results demonstrate that the algorithm developed here is capable of generating dynamic behavior that leads to the occurrence of synchronization.

# Sumário

<b>Lista de Figuras</b>	<b>x</b>
<b>1 Introdução</b>	<b>1</b>
<b>2 Conceitos e trabalhos relacionados</b>	<b>5</b>
2.1 Organização estrutural e funcional do neocórtex . . . . .	5
2.1.1 Estrutura do neocórtex . . . . .	5
2.1.2 Sinalização neural . . . . .	9
2.1.3 Transmissão sináptica . . . . .	10
2.1.4 Circuitos canônicos corticais . . . . .	13
2.1.5 Plasticidade sináptica . . . . .	14
2.2 Grafos aleatórios . . . . .	15
2.2.1 Conceitos básicos . . . . .	17
2.2.2 Grafos aleatórios Poisson . . . . .	19
2.2.3 O modelo <i>small-world</i> . . . . .	22
2.2.4 Redes livres de escala . . . . .	23
2.3 Teoria de grafos aplicada à neurociência . . . . .	26
2.3.1 Conectividade estrutural . . . . .	27
2.3.2 Conectividade funcional . . . . .	29
2.4 Trabalhos relacionados . . . . .	32
<b>3 O modelo do neocórtex artificial</b>	<b>34</b>
3.1 Suposições do modelo . . . . .	35
3.1.1 Conectividade neocortical . . . . .	35
3.1.2 Comportamento dos neurônios . . . . .	36
3.2 Geração do grafo aleatório . . . . .	36
3.2.1 Características do modelo de grafo aleatório . . . . .	38
3.3 O algoritmo distribuído . . . . .	41
3.3.1 Introdução . . . . .	41
3.3.2 Descrição do algoritmo . . . . .	41
3.3.3 A regra de atualização de pesos sinápticos . . . . .	42



3.4	Análise de campo médio . . . . .	44
<b>4</b>	<b>A distribuição de pesos sinápticos</b>	<b>47</b>
4.1	Introdução . . . . .	47
4.2	A distribuição de pesos sinápticos . . . . .	49
4.2.1	Ajuste da distribuição de pesos sinápticos . . . . .	49
4.3	Profundidade causal de recepção de mensagens . . . . .	51
4.4	Vértices e arestas alcançados pelas execuções . . . . .	53
4.5	Notas sobre a escolha dos parâmetros . . . . .	55
<b>5</b>	<b>Integração da informação</b>	<b>57</b>
5.1	Conceitos básicos . . . . .	58
5.1.1	Entropia . . . . .	58
5.1.2	Entropia relativa . . . . .	59
5.2	Consciência como informação integrada . . . . .	59
5.2.1	Informação efetiva . . . . .	59
5.2.2	Informação integrada . . . . .	62
5.3	Uma nova medida de integração da informação . . . . .	65
5.3.1	Introdução . . . . .	65
5.3.2	Integração da informação . . . . .	66
5.3.3	Simulações . . . . .	70
<b>6</b>	<b>Sincronização neuronal</b>	<b>82</b>
6.1	Medidas de sincronização . . . . .	84
6.1.1	A primeira medida de sincronização . . . . .	87
6.1.2	A segunda medida de sincronização . . . . .	89
6.1.3	Comentários sobre as medidas de sincronização . . . . .	90
6.2	Simulações . . . . .	91
6.2.1	Resultados . . . . .	92
6.2.2	Discussão . . . . .	99
<b>7</b>	<b>Conclusão</b>	<b>104</b>
	<b>Referências Bibliográficas</b>	<b>110</b>

# Lista de Figuras

2.1	Corte frontal no cérebro humano ilustrando a relação entre a espessura das massas branca e cinzenta. . . . .	6
2.2	As três estruturas fundamentais que compõem um neurônio. . . . .	7
2.3	Ilustração idealizada da variação do potencial de membrana de uma célula neuronal à medida que esta é atravessada por um impulso elétrico. . . . .	10
2.4	Transmissão sináptica. Esquema reproduzido de [75]. . . . .	12
2.5	Janela de indução de potenciação e depressão sinápticas. Na região superior da figura, $\Delta t$ corresponde à diferença entre os instantes de disparo pós- e pré-sinápticos, ou seja, $\Delta t = t_{pos} - t_{pre}$ [18]. . . . .	16
2.6	Tamanho médio das componentes, excluindo a componente gigante, caso esta exista, Equação 2.7 (linha sólida) e tamanho da componente gigante, Equação 2.6 (linha pontilhada) para o grafo aleatório Poisson [71]. . . . .	21
2.7	O processo de religação de arestas dá origem a grafos intermediários em uma escala de aleatoriedade cujos extremos correspondem a um grafo regular, $p = 0$ , e um grafo aleatório, $p = 1$ . . . . .	22
2.8	Distância média entre vértices $L(p)$ e coeficiente de agrupamento $C(p)$ para grafos gerados pelo processo de religação de arestas. $L(0)$ e $C(0)$ correspondem aos valores dessas propriedades calculados para grafos regulares ( $p = 0$ ). Para valores intermediários de $p$ , o grafo apresenta a propriedade mundo pequeno (como um grafo aleatório) e elevado coeficiente de agrupamento (como um grafo regular). . . . .	23
2.9	A distribuição de graus obtida pelo modelo de ligação preferencial, com $m_0 = m = 5$ para $t = 150,000$ (○) e $t = 200,000$ (□) corresponde a uma lei de potências com expoente $\tau = 2,9$ . . . . .	25
2.10	A rede neuronal do <i>C. elegans</i> , com 282 neurônios. Para esta rede, temos $L = 2,66$ e $C = 0,28$ . . . . .	27

2.11	Subdivisão do córtex do macaco Macaque em regiões macroscópicas [93]. (a) Aspecto lateral; (b) aspecto medial; (c) aspecto ventral.	28
2.12	Matrizes de conectividade do entre regiões dos córtices do macaco Macaque (esquerda) e do gato (direita) [90]. . . . .	29
2.13	A rede obtida a partir de dados de conectividade funcional de 90 regiões do córtex humano. . . . .	30
2.14	Distribuição de graus das redes obtidas em [99] para diferentes níveis do limiar de correlação temporal entre voxels $T$ . O expoente da lei de potências é dado aqui por $y$ . . . . .	32
3.1	A topologia de rede resultante do modelo de geração do grafo aleatório. Nesta figura, vértices são posicionados de forma aleatória sobre uma circunferência de raio unitário. O modelo garante que arestas conectando nós próximos sejam mais abundantes do que aquelas que interligam nós distantes. Neurônios excitatórios são representados por vértices preenchidos, e neurônios inibitórios são representados por vértices vazios. . . . .	38
3.2	Número esperado de vértices na GSCC para diferentes valores de $\lambda$ . Média calculada sobre 1 000 grafos $D$ com $n = 1 000$ . . . . .	39
3.3	Distribuições de graus de saída e de entrada na GSCC. A linha sólida corresponde a uma lei de potências com expoente 1,8. . . . .	40
4.1	Evolução da distribuição dos pesos sinápticos ao longo das execuções. As probabilidades são agrupadas em <i>bins</i> de largura 0,01. . . . .	50
4.2	Densidades de pesos sinápticos após a estabilização para $\delta = 0,0002$ e $\alpha = 0,04$ . As densidades são obtidas agrupando-se as probabilidades em <i>bins</i> de largura 0,01, e posteriormente dividindo-se as probabilidades resultantes pela largura do <i>bin</i> . A linha sólida representa a densidade log-normal dada por $f(w)$ . . . . .	52
4.3	Profundidade causal da recepção de uma mensagem e os pesos sinápticos a ela associados. (a) Profundidade causal máxima e média de recepção de mensagens terminais. (b) Peso sináptico médio das arestas envolvidas no histórico causal de mensagens terminais. . . . .	53
4.4	A distribuição de vértices e arestas alcançados pela propagação de mensagens nas execuções. As probabilidades são agrupadas em <i>bins</i> de largura 100 para vértices e 50 para arestas. . . . .	54
4.5	Distribuição de pesos sinápticos final para diferentes combinações de valores para $\delta$ e $\alpha$ . . . . .	56

5.1	Exemplos do cálculo da informação efetiva para diferentes sistemas compostos por elementos binários. O estado final dos elementos é indicado visualmente pela sua coloração. Nós vazios indicam estado final 0, enquanto nós preenchidos indicam estado final 1. . .	61
5.2	Exemplos do cálculo da informação integrada em um sistema de pares disjuntos. . . . .	64
5.3	Resultados para grafos gerados pelo modelo neocortical: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de $\{0, 1\}^N$ apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de $G(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação; (c) o valor médio de $C(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação. . . . .	74
5.4	Resultados para grafos gerados pelo modelo Erdős e Rényi dirigido: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de $\{0, 1\}^N$ apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de $G(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação; (c) o valor médio de $C(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação. . . . .	75
5.5	Resultados para grafos gerados pelo modelo de grafo circulante: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de $\{0, 1\}^N$ apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de $G(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação; (c) o valor médio de $C(\mathbf{X})$ em cada ponto de observação. . . . .	76
5.6	Um gráfico de espalhamento dos 150 diferentes grafos utilizados, sendo 50 para cada modelo. Cada grafo é representado pelo seu ganho de informação $G(\mathbf{X})$ e por sua correlação total $C(\mathbf{X})$ no último ponto de observação. A reta sob a qual posiciona-se a maioria das instâncias de grafos dos modelos de Erdős e Rényi e circulante passa pela origem e tem coeficiente angular 0,1. . . . .	77
5.7	Curvas de nível para a distribuição conjunta dos vizinhos de entrada e saída de um vértice em grafos do modelo neocortical (a) e de Erdős e Rényi (b). Os dados correspondem a médias sobre 1 000 grafos de cada tipo, com $n = 100$ , e sempre restritos à componente fortemente conexa de cada grafo. . . . .	81

6.1	Representação gráfica dos elementos de um evento $e$ descrito pela 4-upla $e = \langle i, t_i, m_i, M_i \rangle$ . Na ilustração, o tráfego de uma mensagem por uma aresta é representado por uma etiqueta associada à mesma. Neste exemplo assume-se que o vértice $i$ recebeu a mensagem $m_i$ de um de seus vizinhos de entrada, e como consequência efetuou o disparo de um potencial de ação na forma de mensagens enviadas a seus vizinhos de saída $j, k$ e $\ell$ , de forma que $M_i = \{m_j, m_k, m_\ell\}$ . . . . .	85
6.2	Exemplos dos casos em que um par de eventos $(e, e') \in \mathcal{B}$ . Na parte (a), $i = j$ , de forma que $e$ e $e'$ ocorrem no mesmo vértice. Neste exemplo, a mensagem $m_i$ é recebida no tempo $t_i$ e a mensagem $m_j$ é recebida no tempo $t_j$ , onde $t_i < t_j$ e nenhuma outra mensagem é recebida entre $e$ e $e'$ . Na parte (b), o recebimento de $m_i$ resultou na ocorrência do evento $e$ e no disparo de um potencial de ação pelo vértice $i$ , na forma de mensagens enviadas aos seus vizinhos de saída, e portanto $M_i = \{m_j\}$ . O recebimento de $m_j$ pelo vértice $j$ resulta na ocorrência do evento $e'$ . Uma vez que $m_j \in M_i$ , diz-se que $(e, e') \in \mathcal{B}$ . . . . .	85
6.3	A relação $\mathcal{B}^+$ é uma generalização da relação $\mathcal{B}$ capaz de caracterizar a cadeia de eventos cujo início é dado pela ocorrência do evento $e$ no vértice $i$ , culminando com a ocorrência de $e'$ no vértice $j$ , independentemente da distância entre estes vértices no grafo $D$ . . . . .	86
6.4	Exemplo de um grafo de eventos construído segundo as relações causais entre os mesmos. No grafo, a aresta tracejada indica um evento que ocorreu sem que houvesse o envio de mensagens. Arestas sólidas ilustram eventos em que houve o envio destas. Neste exemplo, observa-se que, para o evento $e$ , cuja maior cadeia causal de mensagens é destacada pelo uso de arestas mais espessas, $\Delta(e) = 2$ . . . . .	86
6.5	Exemplo do procedimento de expansão de duas sequências de eventos de recebimento de mensagens, representados pelas suas respectivas profundidades. . . . .	88
6.6	Exemplo do procedimento de expansão de duas sequências de eventos de envio de mensagens, representados pelas suas respectivas profundidades. Assume-se que o neurônio $i$ disparou um potencial de ação em um de seus eventos de profundidade 3 e que o neurônio $j$ disparou potenciais de ação em todos os seus eventos, com exceção daqueles de profundidade 5. . . . .	89
6.7	Valor médio de $\rho_{ij}^-$ para grafos gerados segundo o modelo neocortical como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	93

6.8	Valor médio de $\rho_{ij}^+$ para grafos gerados segundo o modelo neocortical como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	94
6.9	Valor médio de $\rho_{ij}^-$ para grafos gerados segundo o modelo de Erdős e Rényi como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	95
6.10	Valor médio de $\rho_{ij}^+$ para grafos gerados segundo o modelo de Erdős e Rényi como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	96
6.11	Valor médio de $\rho_{ij}^-$ para grafos gerados segundo o modelo de grafos regulares circulantes como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	97
6.12	Valor médio de $\rho_{ij}^+$ para grafos gerados segundo o modelo de grafos regulares circulantes como função de $\delta_{min}$ e $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6. . . . .	98
6.13	Os caminhos dirigidos que conectam os vértices $i$ e $j$ configuram um ciclo dirigido de tamanho $\delta_{min} + \delta_{max}$ em $D$ . As arestas pontilhadas pertencem ao caminho de comprimento $\delta_{min}$ , enquanto as arestas tracejadas pertencem ao caminho de comprimento $\delta_{max}$ . Nota-se que considerar pares alternativos de vértices dentro do ciclo dirigido corresponde a percorrer os painéis das Figuras 6.7– 6.12 ao longo das diagonais para as quais a soma $\delta_{min} + \delta_{max}$ permanece constante. . . . .	99
6.14	Distribuição de probabilidades dos pares $\delta_{min}, \delta_{max}$ para os grafos gerados segundo o modelo neocortical (a) e de Erdős e Rényi (b). .	100

# Capítulo 1

## Introdução

O cérebro humano fascina cientistas, estudiosos e leigos. Composto por bilhões de neurônios e sinapses que os interligam, o mais complexo órgão no corpo humano, descrito por alguns como a estrutura mais complexa presente no universo, é responsável por pensamentos, ações, memórias, sentimentos e experiências.

O rápido progresso da neurociência proporcionou o acúmulo de vasto conhecimento sobre o cérebro, mas muito sobre o seu funcionamento ainda permanece desconhecido. Características fundamentais do cérebro, como por exemplo a formação e codificação de memórias ainda são pouco compreendidas, e outros conceitos, como a consciência, não são nem mesmo bem definidos.

O trabalho aqui apresentado toma inspiração numa ideia que, embora desenvolvida ainda na década de 70, por Vernon Mountcastle, fornece uma intrigante perspectiva sobre o funcionamento do cérebro, e em especial sobre o neocórtex, quando aliada às ferramentas providas pela teoria de redes moderna. Mountcastle formulou a hipótese de que os neurônios operam segundo um algoritmo único, e que seu comportamento global é influenciado pelas características topológicas do circuito cerebral.

Pretende-se aqui, portanto, investigar características fundamentais do neocórtex sob a ótica de um modelo construído de forma a capturar o que acredita-se ser o comportamento fundamental dos neurônios, que aliado à sua conectividade subjacente, dá origem ao comportamento dinâmico que deseja-se analisar. Esta é a abordagem comumente empregada no campo da vida artificial, que procura-se utilizar neste trabalho.

Neste tipo de abordagem, o objetivo não é criar uma simulação capaz de reproduzir todos os detalhes que caracterizam o sistema que procura-se estudar. Não se procura, portanto, a realização de uma simulação detalhada de cada aspecto do funcionamento do neocórtex, como por exemplo uma reprodução fiel dos diferentes tipos de neurônios, da organização neocortical em micro-colunas, dos diferentes tipos de neurotransmissores e neuroreceptores ou dos processos

elétricos e químicos que são desencadeados a cada disparo de um potencial de ação. Ainda assim, procura-se a realização de simulações realistas, no sentido de que o comportamento global observado por meio destas seja similar, ou até mesmo equivalente, aquele observado em neocórtices reais, ainda que tenha sido gerado por meio da aplicação de regras locais simples como maneira de abstrair os detalhes da química e da biologia envolvidos na geração deste comportamento global.

A abordagem da vida artificial deve ser ainda comparada com outras comumente aplicadas na modelagem de sistemas físicos. Existe um contraste marcante entre abstrações capazes de explicar e prever o comportamento de um certo fenômeno físico e aquelas em que o fenômeno ocorre como uma propriedade emergente a partir de regras mais fundamentais. Como ilustrado por Langton [57],

(...) é possível utilizar as equações de Navier-Stokes para descrever ou prever a dinâmica de um fluido em muitos casos, mas os fluidos não calculam equações de Navier-Stokes! O poder descritivo e preditivo da abordagem de Navier-Stokes é útil, mas o fenômeno do fluxo de fluidos é na verdade gerado por mecanismos bastante diferentes.

Outros fenômenos não podem ser facilmente descritos por uma abstração de alto nível que seja capaz de constituir um modelo preditivo. Nesses casos, uma abordagem alternativa é procurar compreender os processos que levam à ocorrência de tal fenômeno. Os mecanismos que dão origem a um certo comportamento global complexo podem ser compostos por regras simples, de forma que seu estudo pode tornar tratáveis problemas para os quais não exista um modelo preditivo disponível. Mesmo que tal modelo exista e possa ser empregado, cabe ainda destacar a diferença entre a descrição de um processo ou fenômeno, e a compreensão dos mecanismos pelos quais ele é gerado. Por exemplo, o comportamento dos padrões de disparos podem ser descritos com bom grau de realismo por meio de modelos descritivos, em geral fazendo uso de equações diferentes (cf., por exemplo, [1]). Entretanto, o uso de um modelo deste tipo ignora alguns aspectos fundamentais da dinâmica cerebral, como os mecanismos causais que levam à ocorrência de disparos por partes dos neurônios e dão origem ao fenômeno da plasticidade sináptica. Se houver interesse nesse tipo de análise, como no caso deste trabalho, a abordagem de criação de um modelo capaz de gerar comportamentos e fenômenos emergentes é mais apropriada.

Será descrita brevemente a seguir a estrutura deste trabalho. Inicialmente, no Capítulo 2, serão descritos os conceitos básicos que fundamentam o trabalho aqui proposto. Serão descritos brevemente alguns conceitos do campo da neurociência



que dão suporte aos elementos de inspiração biológica que são ubíquos neste trabalho. Em seguida, alguns conceitos relevantes da teoria de grafos e de redes complexas são descritos. Estes conceitos são importantes na caracterização de propriedades fundamentais da estrutura do modelo a ser descrito nos capítulos seguintes. Ainda neste capítulo são citados trabalhos que obtiveram resultados significativos ao aliar estes dois campos de estudo. Encerra-se o capítulo com uma descrição de trabalhos relacionados à pesquisa aqui proposta.

Posteriormente, nos Capítulos 3 e 4, descreve-se, respectivamente, o modelo utilizado, bem como os resultados obtidos pela análise inicial de sua dinâmica. O modelo aqui proposto é fundamentado em duas componentes. A primeira delas é uma componente estrutural, dada por um grafo aleatório dirigido, onde vértices representam neurônios e arestas representam as sinapses que os conectam. Este grafo é construído de forma que sua distribuição de graus de saída siga uma lei de potências. Além disso, uma restrição geométrica define que vértices mais próximos têm maior probabilidade de estarem conectados do que aqueles separados por distâncias maiores. A segunda componente é algorítmica, e governa a dinâmica que dará origem aos resultados explorados no restante do trabalho. Aqui desenvolve-se um algoritmo distribuído assíncrono que procura reproduzir, de maneira idealizada, os processos de disparos de potenciais de ação, acúmulo de potenciais nos neurônios e plasticidade sináptica que encontram-se presentes em neocórtices reais. Na análise inicial da dinâmica determinada por execuções deste algoritmo, é apresentado um dos principais resultados desse trabalho, a emergência da distribuição de pesos sinápticos. O resultado obtido aqui encontra-se em excelente concordância com dados obtidos experimentalmente e publicados na literatura da neurociência, e é portanto considerado como uma validação para o modelo, de maneira que este permanece sendo utilizado nos capítulos subsequentes.

No Capítulo 5, tem-se como meta investigar a integração da informação decorrente da mesma dinâmica acima mencionada. Esta análise, fundamentada no uso das ferramentas da teoria da informação, define dois novos indicadores que, em conjunto, são utilizados na determinação da eficiência do modelo no que diz respeito à geração de informação integrada, ou seja, o quanto da informação gerada pelo sistema é decorrente da integração de suas partes, em contraste com aquela gerada por suas componentes de maneira individual. Novas simulações são realizadas, e os resultados para o modelo neocortical aqui desenvolvido são comparados aos obtidos por dois modelos de referência: uma generalização do modelo de grafos aleatórios de Erdős e Rényi para grafos dirigidos e um modelo determinístico empregando um grafo circulante regular. A análise dos resultados indica que os grafos gerados segundo o modelo neocortical são capazes de gerar

informação integrada de maneira mais eficiente do que os modelos de referência. Este é o segundo resultado deste trabalho.

O Capítulo 6, analisa características do modelo relativas à sincronização neuronal, no que diz respeito ao acúmulo de potencial e aos disparos de potenciais de ação dos neurônios artificiais, decorrentes do algoritmo assíncrono distribuído que governa o seu comportamento. Inicialmente, são definidas medidas que permitem a análise dos dois tipos de sincronização mencionadas acima. A definição destas medidas é essencial no contexto do modelo aqui proposto, uma vez que trata-se de um conceito fundamentalmente dependente do tempo, que ainda assim é analisado sob a ótica de um modelo assíncrono no qual um relógio global é inexistente. Mais uma vez, extensivas simulações são realizadas para que um estudo apropriado possa ser realizado com base nos resultados obtidos. Os dois modelos de referência usados no Capítulo 5 são novamente empregados como forma de realizar uma análise comparativa. Esta, por sua vez, revela que o algoritmo distribuído é capaz de gerar sincronização referente ao acúmulo de potencial e aos disparos de potenciais de ação. Além disso, apenas os grafos gerados segundo o modelo neocortical foram capazes de dar origem ao fenômeno de sincronização de longa distância.

Os estudos realizados nos Capítulos 4 e 5 foram publicados recentemente [66, 67]. O trabalho realizado no Capítulo 6 foi submetido para publicação e encontra-se em processo de avaliação [68].

Por fim, serão apresentadas as considerações finais e conclusões, além de algumas possíveis direções para trabalhos futuros, no Capítulo 7.

# Capítulo 2

## Conceitos e trabalhos relacionados

Neste capítulo serão introduzidos os conceitos básicos que motivaram o desenvolvimento deste trabalho. Inicialmente, uma breve introdução às características estruturais e funcionais do neocórtex será realizada. Em seguida, os principais conceitos relacionados à teoria de grafos aleatórios serão apresentados, e o capítulo será concluído com um resumo dos principais trabalhos que relacionam a neurociência com a teoria de grafos. Neste trabalho, os termos *córtex* e *neocórtex* serão utilizados de maneira indistinta e referem-se à mesma estrutura cerebral.

### 2.1 Organização estrutural e funcional do neocórtex

Descreveremos aqui, brevemente, a organização do cérebro humano, com ênfase na arquitetura do neocórtex. Serão identificadas, em uma visão geral, suas principais propriedades, bem como aquelas dos neurônios que o compõem. Serão ainda descritos os mecanismos que governam características como sinalização neural e plasticidade sináptica.

O conteúdo descrito nesta seção é baseado essencialmente em [3] e [75].

#### 2.1.1 Estrutura do neocórtex

Estima-se que o cérebro humano possua 100 bilhões de neurônios [75], dos quais cerca de 20 bilhões localizam-se no neocórtex [73], além de um número ainda maior de células de suporte denominadas células gliais, embora essa estimativa tenha sido contestada recentemente na literatura neurológica [7].

O neocórtex compreende a região mais externa do cérebro de mamíferos, tendo desenvolvido-se, nesta classe de vertebrados, de forma a compreender a maior parte da massa do sistema nervoso central. Seu desenvolvimento levou à formação de sulcos, depressões em sua superfície, e giros, regiões elevadas também

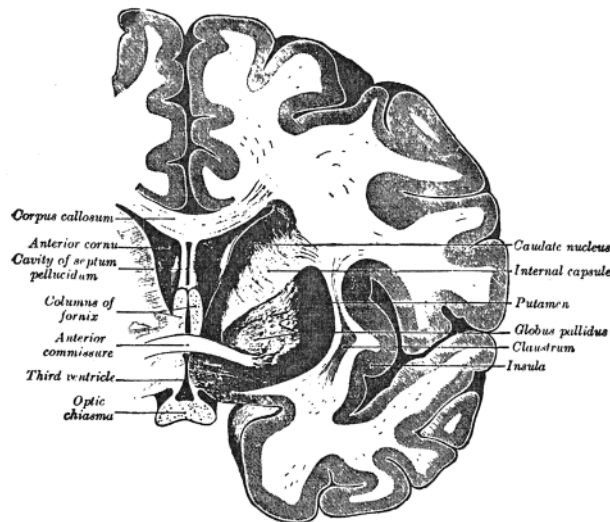


Figura 2.1: Corte frontal no cérebro humano ilustrando a relação entre a espessura das massas branca e cinzenta.

denominadas circunvoluções, que caracterizam a sua anatomia. Essa característica anatômica, resultante da evolução do neocórtex, guiada pelas propriedades e limitações espaciais que levaram ao seu desenvolvimento, representam também uma grande vantagem em termos funcionais. Sob o córtex existe uma massa de fibras, denominada massa branca, que em sua maioria conectam diferentes regiões corticais. A anatomia do neocórtex, com a presença dos sulcos e giros que o caracterizam, permite que o comprimento dessas fibras seja consideravelmente reduzido. Na Figura 2.1, pode-se observar uma ilustração de um corte frontal no cérebro humano, onde vê-se a relação entre a capa cortical, denominada massa cinzenta, e a massa branca. Nessa figura, pode-se ainda apreciar como a quantidade e o comprimento das fibras que conectam diferentes regiões do neocórtex pode ser reduzido graças aos sulcos corticais.

A quantidade e profundidade dos sulcos corticais varia consideravelmente entre espécies. Mamíferos inferiores possuem córtices com poucas depressões, enquanto o córtex de macacos e golfinhos possuem sulcos semelhantes aos encontradas no córtex humano. A estrutura interna do neocórtex, entretanto, apresenta pequena variação. O córtex humano, embora 3 400 vezes maior do que o do rato, é apenas três vezes mais espesso. O neocórtex apresenta uma composição em camadas, compostas por neurônios de diferentes tipos e tamanhos, característica presente em diferentes regiões corticais de uma dada espécie, bem como em neocórtices de diferentes mamíferos. Essa observação sugere a possibilidade de que, em uma visão de alto nível, as diferentes partes do córtex realizam basicamente os mesmos tipos de operações sobre a informação recebida, e que a diferenciação entre os cérebros de diferentes espécies está principalmente na quantidade dessas

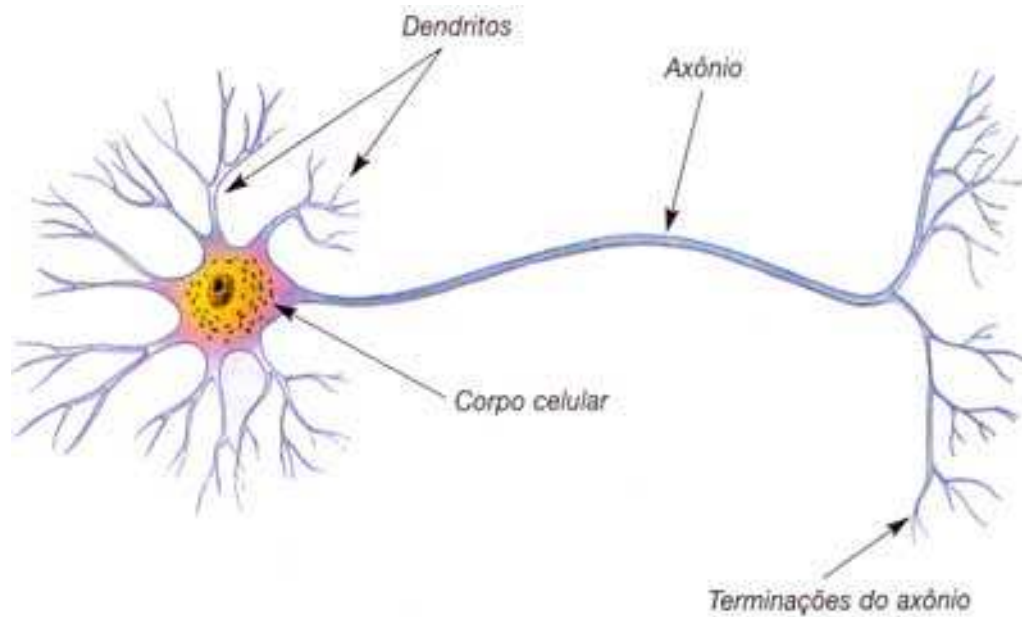


Figura 2.2: As três estruturas fundamentais que compõem um neurônio.

operações que pode ser realizada em paralelo.

### Estrutura neuronal

Os neurônios apresentam grande diversidade morfológica e funcional. Circuitos neurais são responsáveis pelas respostas sensoriais e motoras, além do funcionamento de sistemas de associação e memória. Apesar desta grande diversidade, os neurônios são compostos basicamente pelas mesmas três estruturas: soma (o corpo celular), axônio e dendritos, conforme ilustrado na Figura 2.2.

O papel dessas estruturas no processo de transmissão sináptica será descrito na Seção 2.1.3.

As células neuronais podem ser classificadas, de maneira ampla, em duas categorias principais: células excitatórias e células inibitórias. Células excitatórias liberam transmissores nas suas extremidades sinápticas que, ao entrar em contato com os neuroreceptores da membrana pós-sináptica, criam correntes que despolarizam a célula pós-sináptica. Células inibitórias liberam transmissores que tendem a hiperpolarizar a célula pós-sináptica, reduzindo o efeito da corrente elétrica gerada pelas sinapses excitatórias. Cabe aqui mencionar que, embora o efeito de excitação ou inibição seja resultado da combinação de neurotransmissores e neuroreceptores, utilizam-se aqui os termos excitatório e inibitório para caracterizar as células pré-sinápticas. Assim, os neurônios são classificados de acordo com os transmissores liberados em suas terminações sinápticas. Os neurotransmissores mais comumente presentes no cérebro são o glutamato e o ácido  $\gamma$ -aminobutírico (GABA, na sigla em inglês). O efeito desses neurotransmissores

nas células pós-sinápticas é consistente. O glutamato age em diversos tipos de receptores, com efeito excitatório, enquanto o GABA age de maneira inibitória. Devido a essa consistência, é comum referir-se a células glutamatérgicas como neurônios excitatórios, e a células GABAérgicas como neurônios inibitórios.

A classificação funcional dos neurônios é correlacionada com sua categorização morfológica. Consideram-se as seguintes categorias de células:

- Células piramidais;
- Células estreladas espinhosas;
- Células estreladas lisas (ou esparsamente rugosas).

Células piramidais são os mais proeminentes neurônios no córtex, correspondendo a cerca uma faixa de 70% a 90% do total destes. O corpo da célula possui forma triangular, com seu ápice apontando para a superfície do córtex e a base apontando para a massa branca. Um dendrito origina-se do ápice estendendo-se em direção à superfície cortical. Outros dendritos surgem a partir da base, direcionando-se obliquamente à região inferior do córtex e ramificando-se abundantemente em diversas direções. O axônio do neurônio piramidal cresce a partir da base da célula em trajetória descendente, gerando numerosas ramificações na vizinhança do corpo celular, enquanto o axônio principal continua em direção à massa branca e deixa o córtex. Células piramidais são glutamatérgicas, de modo que o efeito pós-sináptico dos seus axônios é excitatório. Os dendritos de células piramidais podem receber conexões sinápticas de axônios de neurônios excitatórios e inibitórios.

Os demais 10% a 30% dos neurônios corticais são representados pelas células estreladas, que dividem-se em estreladas espinhosas e estreladas lisas.

As células estreladas espinhosas possuem dendritos estendendo-se em todas as direções. Seu axônio deixa a célula em trajetória descendente, ramificando-se abundantemente, podendo também emitir ramificações em direção às regiões mais superficiais do córtex. Assim como ocorre nas células piramidais, as células estreladas espinhosas recebem conexões sinápticas de neurônios excitatórios e inibitórios, e seu axônio gera sinapses excitatórias.

As células estreladas lisas possuem grande variedade em sua morfologia axonal e dendrítica, sendo divididas em subgrupos segundo critérios diversos cujo detalhamento está além do escopo desta introdução. Este grupo de células recebe sinapses excitatórias e inibitórias, mas, em contraste com os dois grupos anteriores, seu axônio possui efeito pós-sináptico inibitório.

## **A organização em camadas do córtex**

A neurociência convencionou a descrição da organização do neocórtex como uma estrutura composta por seis camadas, que podem ser caracterizadas pelos tipos de células que as compõem. A camada mais externa, denominada camada I, contém poucos neurônios. Ela é composta essencialmente por terminações dendríticas de células piramidais e uma rede de axônios tangenciais ao neocórtex. A próxima camada, denominada camada II, é composta em sua maior parte por pequenas células piramidais. Na camada III, as células piramidais ainda são prevaletentes, embora sejam de tamanho ligeiramente maior. A camada IV é relativamente rica em células estreladas. Em sua parte superior, denominada camada IVa, encontra-se, além dessas, uma mistura de células piramidais pequenas e médias. Sua parte inferior, denominada camada IVb, é composta quase que exclusivamente por células estreladas. A camada V contém uma mistura de todos os tipos de células, mas diferencia-se das demais pela presença de células piramidais de tamanho grande. Essas não estão presentes na camada VI, cujas células piramidais apresentam forma alongada.

Embora seja possível subdividir o córtex em diversas regiões, responsáveis, por exemplo, pelos sistemas visual, motor, sensorial e auditório, é notável a presença de propriedades comuns a todas as áreas corticais. Os mesmos tipos de células, as mesmas conexões, e as mesmas distribuições de células e conexões são encontradas em todas as regiões do córtex. Essas propriedades diferem das características de demais regiões do cérebro. Cada região cortical aplica um conjunto de operações a diferentes tipos de dados e produz diferentes resultados de acordo com suas conexões aferentes e eferentes.

### **2.1.2 Sinalização neural**

Neurônios geram, por meio do fluxo de íons através de suas membranas, sinais elétricos que transmitem informação. Em geral, neurônios possuem um potencial negativo, denominado potencial de repouso, medido pela diferença de voltagem entre o interior e o exterior da célula nervosa. O valor deste potencial depende do tipo do neurônio, mas corresponde sempre a uma fração de um volt, tipicamente entre -40 e -90mV. Os sinais elétricos gerados por neurônios podem ser produzidos como respostas a estímulos externos que modificam o potencial da membrana, como luz, som ou calor. A comunicação entre neurônios através das sinapses também dá-se por meio da geração de sinais elétricos. A ativação destes gera potenciais sinápticos que permitem a transmissão da informação de um neurônio para outro. Os sinais elétricos gerados por este sistema são denominados potenciais de ação, ou impulsos.

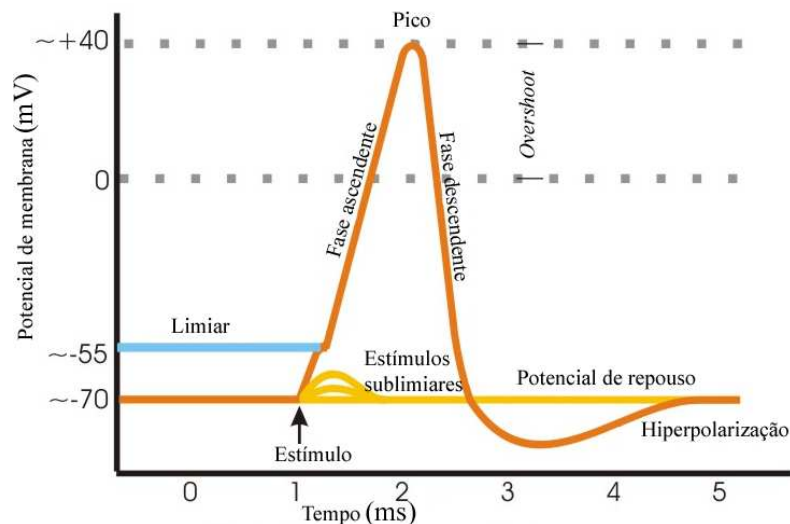


Figura 2.3: Ilustração idealizada da variação do potencial de membrana de uma célula neuronal à medida que esta é atravessada por um impulso elétrico.

Quando a corrente elétrica atravessando a membrana de um neurônio faz com que seu potencial torne-se mais negativo (hiperpolarização), o efeito é simplesmente a modificação do potencial de maneira proporcional à corrente. Por outro lado, se a corrente tornar o potencial mais positivo (despolarização), e se o mesmo for suficientemente afetado de forma a ultrapassar um determinado nível, denominado potencial limiar, há a ocorrência de um potencial de ação, como ilustrado na Figura 2.3.

Uma característica importante do potencial de ação é que sua amplitude é independente da magnitude da corrente elétrica que o gerou, ou seja, correntes de maior magnitude não geram potenciais maiores. Diz-se portanto que os potenciais de ação têm a característica de ser *tudo ou nada*. Se a amplitude ou duração do estímulo for aumentada suficientemente, pode haver a ocorrência de múltiplos potenciais de ação, o que permite que se conclua que a intensidade do estímulo é codificada na frequência dos potenciais de ação, e não em sua amplitude.

### 2.1.3 Transmissão sináptica

Dado o número elevado de neurônios existentes no cérebro humano, cada um com a capacidade de influenciar o comportamento de células a ele conectadas, torna-se clara a necessidade de um mecanismo que permita que a comunicação entre essas células seja realizada de maneira eficiente. Esta comunicação é realizada pelas sinapses.

Sinapses podem ser classificadas em dois grupos principais: sinapses elétricas e sinapses químicas. Em sinapses elétricas, há o fluxo de corrente através de junções, que são canais de membranas que conectam duas células. Em sinapses



químicas, que compõem a grande maioria das sinapses no cérebro, a comunicação entre células é realizada pela secreção de neurotransmissores, agentes químicos liberados por neurônios pré-sinápticos, que geram fluxo de corrente ao ativar moléculas receptoras nos neurônios pós-sinápticos.

Uma vez que sinapses químicas constituem a maior parte das sinapses no cérebro, estas serão aqui descritas em maiores detalhes.

Os eventos envolvidos no estabelecimento de uma sinapse química estão ilustrados na Figura 2.4. O espaço existente entre os neurônios pré- e pós-sinápticos é denominado fenda ou fissura sináptica, e é consideravelmente maior em sinapses químicas do que o espaço existente em sinapses elétricas. Em sinapses químicas, observa-se a presença, no terminal pré-sináptico, de organelas denominadas vesículas sinápticas, que são preenchidas por neurotransmissores.

O processo que desencadeia a transmissão sináptica em uma sinapse química tem início quando um potencial de ação atravessa o terminal do neurônio pré-sináptico. A mudança de potencial causada pela chegada do potencial de ação leva à abertura de canais de cálcio na membrana pré-sináptica. A abertura desses canais leva a um rápido fluxo de entrada de  $\text{Ca}^{2+}$  no terminal pré-sináptico. A elevação na concentração de íons de cálcio no terminal pré-sináptico permite que as vesículas sinápticas fundam-se com a membrana celular, e esta fusão faz com que os neurotransmissores lá contidos sejam liberados na fenda sináptica.

Os neurotransmissores atravessam a fenda sináptica e são ligados a receptores específicos na membrana do neurônio pós-sináptico. Essa ligação faz com que canais na membrana pós-sináptica sejam abertos, modificando o fluxo de íons na célula pós-sináptica. A corrente resultante altera a condutância e o potencial do neurônio pós-sináptico, modificando a probabilidade de que este dispare um potencial de ação, e dessa forma a informação é transmitida de um neurônio a outro.

Um potencial pós-sináptico que aumenta a probabilidade de disparo de um potencial de ação é denominado potencial pós-sináptico excitatório, enquanto um potencial pós-sináptico que diminui a probabilidade de disparo de um potencial de ação é chamado potencial pós-sináptico inibitório. O tipo de neurotransmissor liberado pelo neurônio pré-sináptico define o efeito do potencial pós-sináptico como excitatório ou inibitório.

Em geral, os potenciais pós-sinápticos gerados pelas sinapses são muito menores do que o limiar necessário para que ocorra um potencial de ação. O potencial de ação ocorre, portanto, graças ao efeito da soma dos efeitos dos potenciais transmitidos pelas milhares de sinapses que incidem em cada neurônio. O disparo de um potencial de ação dependerá, portanto, do equilíbrio entre as entradas excitatórias e inibitórias de cada neurônio em um dado instante de tempo.

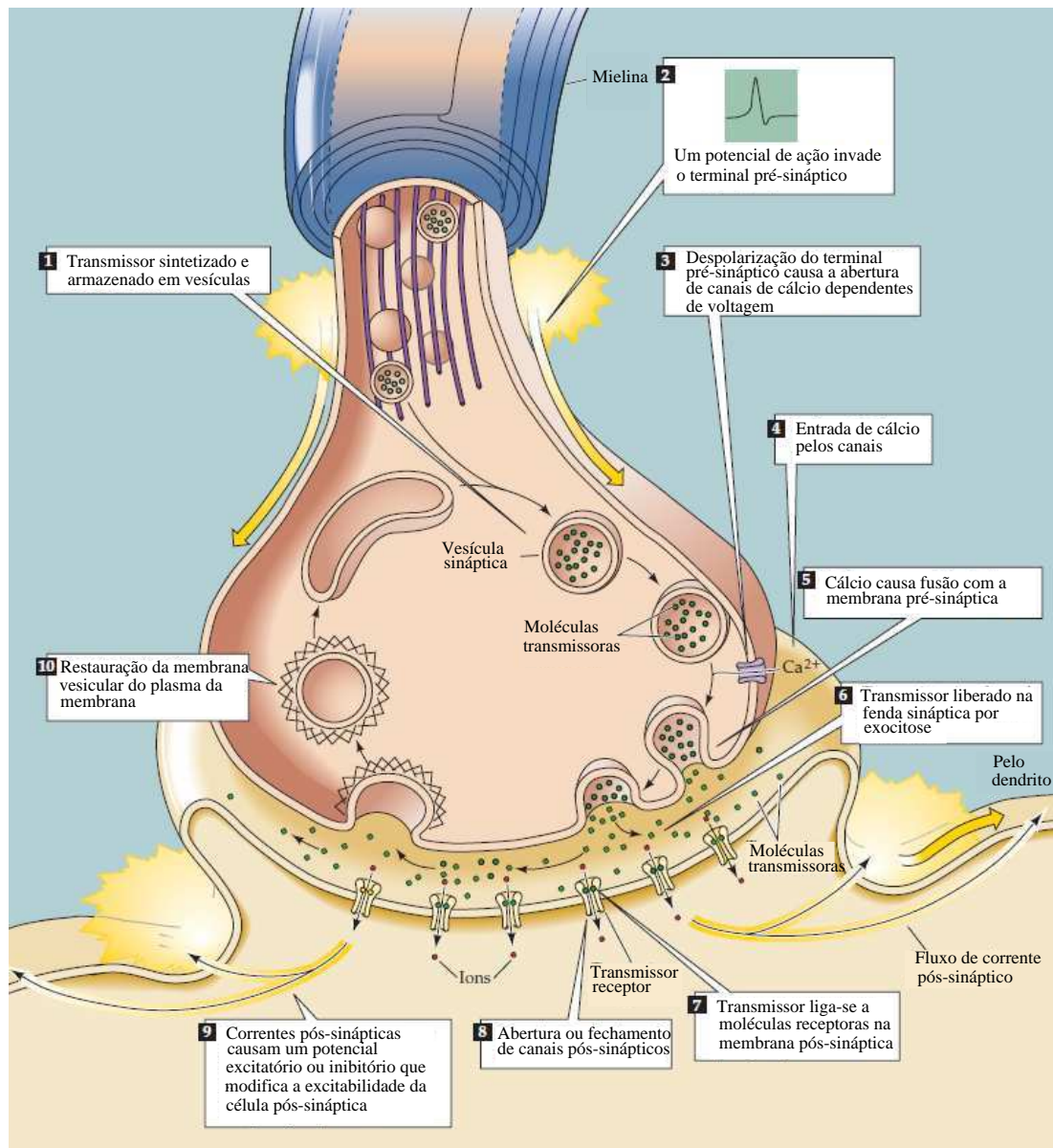


Figura 2.4: Transmissão sináptica. Esquema reproduzido de [75].

## 2.1.4 Circuitos canônicos corticais

Desde os estudos pioneiros de Ramón y Cajal [69], o neocórtex tem sido analisado por neuroanatomistas em busca de unidades fundamentais de organização estrutural que definam um *circuito canônico* cortical.

Um passo fundamental nesta direção foi dado no trabalho seminal de Mountcastle, que descobriu e caracterizou o conceito de colunas corticais [63].

Colunas corticais são grupos de neurônios dispostos transversalmente, numa organização que estende-se pelas seis camadas do neocórtex. Neurônios em uma coluna cortical tendem a ser densamente conectados e possuem propriedades de resposta a estímulos semelhantes, apesar de estarem localizados em camadas diferentes do neocórtex. No que diz respeito à conectividade no neocórtex, observa-se que a maioria das conexões dos circuitos intracorticais são locais, ligando portanto neurônios pertencentes à mesma coluna. Um número menor de conexões interliga as diferentes colunas corticais.

A existência de uma organização cortical em colunas, observada em diferentes regiões corticais, sugere que as mesmas correspondem à unidade básica de processamento da informação no córtex, de maneira que cada coluna seja responsável por analisar uma pequena parte de um determinado estímulo, e a repetição destas unidades modulares permite que este seja analisado como um todo.

Mais recentemente, métodos da física de matéria condensada foram utilizados na detecção de estruturas de orientação transversal da ordem de aproximadamente 11 neurônios [26] denominadas *micro-colunas*, refinando o conceito desenvolvido por Mountcastle.

A organização de módulos de orientação transversal no neocórtex está presente também na definição das *mini-colunas* corticais [65, 74, 77], estruturas da ordem de uma centena de neurônios.

Embora atualmente haja divergências sobre o que representa e como é organizada uma coluna cortical [24, 44], e não haja dados suficientes para que o conhecimento da conectividade intracortical possa ser considerado completo [34], o conceito permanece como um indicador atrativo da existência de uma modularidade funcional no neocórtex [48].

A ideia de que o cérebro funciona como um sistema dinâmico de processamento de informações, composto por unidades cuja operação dá-se da mesma forma independentemente da região do cérebro onde estão localizadas, foi enfatizada por Mountcastle [64] em sua apresentação do conceito de circuitos neurais locais, módulos que processam a informação de suas entradas para suas saídas, impondo-a transformações governadas pelas propriedades do circuito e de sua conectividade externa. Grupos de módulos com conexões externas dominantes

em comum, ou circuitos locais agrupados de forma a replicar uma determinada função cerebral, dão origem às regiões do cérebro identificadas de acordo com sua funcionalidade, e a interconexão desses grupos dá origem a sistemas distribuídos, onde um circuito local pode ser membro de diferentes sistemas.

A observação de que muitas das regiões cerebrais, e em particular do neocórtex, são construídas pela replicação de módulos idênticos, no que diz respeito à sua organização geral, interligados por um circuito intra-modular de conectividade complexa, levou Mountcastle a aplicar essas ideias para formular sua hipótese de que a função de processamento, ou seja, o funcionamento dos módulos, seja qualitativamente semelhante em todas as regiões corticais. Em suas palavras,

(...) não há nada intrinsecamente motor no córtex motor, ou intrinsecamente sensorial no córtex sensorial. Então, o esclarecimento do modo de operação do circuito local modular de qualquer região do neocórtex será de grande significado quando aplicado de forma geral.

A hipótese da organização modular do neocórtex, idealizada por Mountcastle e ainda presente na literatura atual, é importante para este trabalho no seguinte sentido. Será aqui idealizada uma rede de neurônios, cada qual governado por um algoritmo único (cf. Capítulo 3). Desta forma, cada neurônio do modelo executa os mesmos procedimentos, dados os estímulos aos quais eles estão sujeitos, e o comportamento global do sistema emerge a partir destas interações locais, sob influência das características topológicas da rede, ou seja, a conectividade de cada neurônio.

### 2.1.5 Plasticidade sináptica

Em seu influente trabalho sobre as características celulares fundamentais para o aprendizado, Hebb [41] postulou que

quando o axônio da célula A está próximo o suficiente para excitar a célula B ou repetidamente ou persistentemente participa no seu disparo, algum processo de crescimento ou modificação metabólica ocorre em uma ou ambas as células de forma que a eficiência de A, como uma das células causadoras do disparo de B, é aumentada.

Este postulado, que em resumo afirma que modificações sinápticas são guiadas por correlações na atividade de disparo de neurônios pré- e pós-sinápticos, tornou-se conhecido como *Lei de Hebb*.

O postulado de Hebb ganhou sustentação experimental com a descoberta dos processos de potenciação e depressão de longo prazo (respectivamente LTP –

*Long-Term Potentiation* e LTD – *Long-Term Depression*). A potenciação de longo prazo é definida como um aumento persistente na eficiência sináptica produzida por estímulos pré-sinápticos de alta frequência ou pela combinação de estímulos pré-sinápticos de baixa frequência com despolarização pós-sináptica. A depressão de longo-prazo é uma diminuição na eficácia sináptica induzida por estímulos pré-sinápticos de baixa frequência. O efeito combinado dos fenômenos de LTP e LTD permite modificações bidirecionais na eficiência sináptica, fazendo com que ambos sejam considerados a base sináptica para os processos de memória e aprendizado [81].

Estudos experimentais mais recentes sugerem que as modificações sinápticas provenientes do emparelhamento de potenciais de ação pré- e pós-sinápticos, no que diz respeito ao seu sinal e magnitude, são dependentes dos instantes de tempo nos quais estes ocorrem [18]. As mudanças de maior magnitude ocorrem quando a diferença entre os instantes dos disparos dos potenciais de ação pré- e pós-sinápticos é pequena, e há uma mudança brusca no sinal da modificação sináptica causada pela ordem temporal dos disparos – potenciais de ação pré-sinápticos seguidos por potenciais de ação pós-sinápticos levam à potenciação sináptica, enquanto potenciais de ação pós-sinápticos que ocorrem sem correlação com um disparo pré-sináptico em uma dada sinapse levam a sua depressão. Este comportamento é ilustrado na Figura 2.5. O fenômeno de plasticidade dependente do tempo de disparo (STDP – *Spike-Timing Dependent Plasticity*) [2] pode ser interpretado como uma generalização do processo de aprendizado Hebbiano. Em sua formulação tradicional, o aprendizado Hebbiano pode levar a níveis de atividade que, na ausência de um mecanismo de regulação externa, podem crescer ou diminuir de forma descontrolada. A observação de que os processos de LTP e LTD podem ocorrer na mesma sinapse dependendo da relação temporal entre disparos pré e pós-sinápticos indicam que o fenômeno de STDP fornece um mecanismo de auto-estabilização de pesos e taxas de disparo em uma rede de neurônios [25].

## 2.2 Grafos aleatórios

Um grafo aleatório é um grafo [22] cuja geração é realizada segundo um processo estocástico. Diversos modelos para a geração de grafos aleatórios, com diferentes características e propriedades, foram desenvolvidos na literatura. Abaixo, três dos principais modelos são brevemente apresentados, juntamente com uma descrição de suas principais características. Enfatiza-se que o termo *aleatório*, utilizado neste seção e em outros contextos neste trabalho, refere-se exclusivamente ao emprego de um processo estocástico, e não associa de maneira implícita qualquer distri-

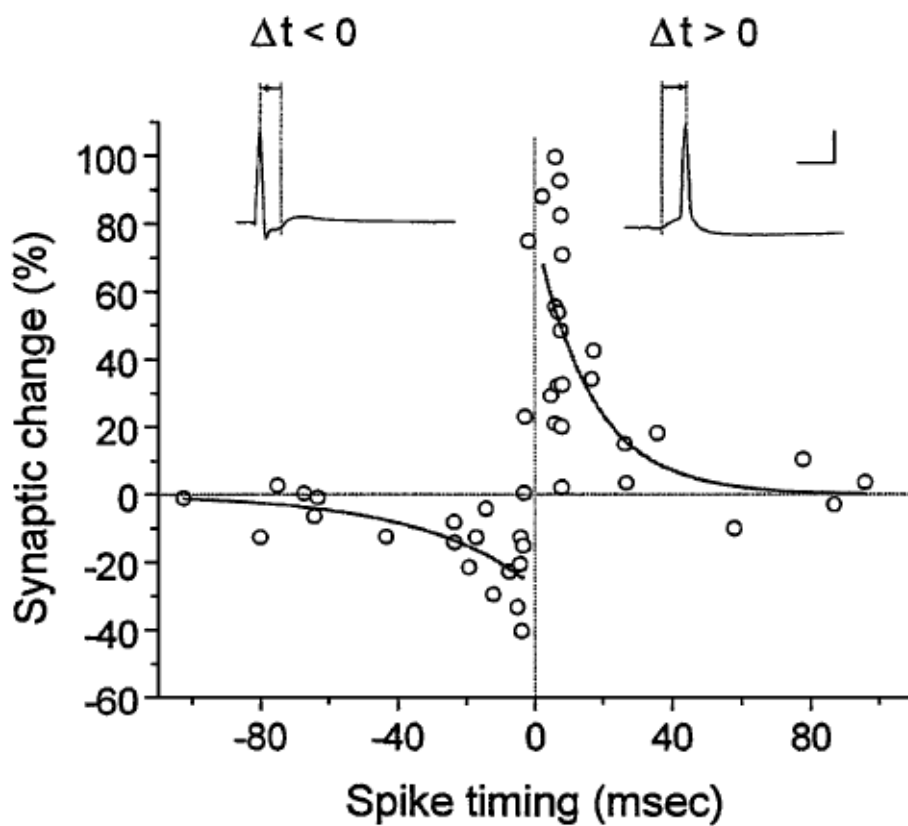


Figura 2.5: Janela de indução de potenciação e depressão sinápticas. Na região superior da figura,  $\Delta t$  corresponde à diferença entre os instantes de disparo pós- e pré-sinápticos, ou seja,  $\Delta t = t_{pos} - t_{pre}$  [18].

buição de probabilidades a tal processo. Quando apropriado, as distribuições envolvidas no processo estocástico serão mencionadas explicitamente.

### 2.2.1 Conceitos básicos

Descreveremos aqui três medidas fundamentais na caracterização de propriedades topológicas de grafos aleatórios, a distância média entre vértices e o coeficiente de agrupamento e a distribuição de graus dos vértices.

#### Distância média entre vértices

A distância média entre vértices é definida como a média dos comprimentos dos caminhos mais curtos entre pares de vértices. Se  $d_{ij}$  é a menor distância entre os vértices  $i$  e  $j$ , então temos,

$$\ell = \binom{n}{2}^{-1} \sum_{i>j} d_{ij}. \quad (2.1)$$

Um problema com esta definição ocorre se  $i$  e  $j$  pertencerem a diferentes componentes conexas do grafo. Nesse caso, a distância entre os vértices é infinita, o que tornaria  $\ell$  também infinita, e portanto convencionou-se que pares de vértices pertencentes a diferentes componentes conexas sejam desconsiderados no cálculo da média.

#### Coeficiente de agrupamento

O coeficiente de agrupamento (*clustering coefficient*), também denominado de *transitividade*, mede o quanto vértices de um grafo tendem a estar agrupados. Há duas versões para o coeficiente de agrupamento. O *coeficiente de agrupamento global*  $C$  é definido em termos do número de triângulos (cliques de tamanho 3) existentes no grafo como

$$C = \frac{6 \times \text{número de triângulos no grafo}}{\text{número de caminhos de comprimento 2 no grafo}}. \quad (2.2)$$

O coeficiente de agrupamento global, portanto, identifica a proporção de subgrafos conexos de tamanho 3 que são também completos. O fator de 6 no numerador da Equação 2.2 deve-se ao fato de que cada triângulo no grafo contribui com 6 caminhos de comprimento 2, e permite que  $0 \leq C \leq 1$ . A existência de triângulos no grafo é de significância especial em redes sociais, onde um elevado valor do coeficiente de agrupamento indica que “o amigo do seu amigo é também, com grande probabilidade, seu amigo”.

O coeficiente de agrupamento local  $C_i$  de um vértice  $i$  mede o quanto este e seus vizinhos estão próximos de formar cliques de tamanho 3. Ele é dado, portanto, pela razão entre o número de arestas existentes entre os vizinhos de  $i$  e o total de arestas que possivelmente pode existir entre tais vértices. Assim, se  $i$  possui grau  $d_i$ , temos

$$C_i = \binom{d_i}{2}^{-1} |E_{\mathcal{N}_i}|, \quad (2.3)$$

onde  $E_{\mathcal{N}_i}$  é o conjunto das arestas existentes na vizinhança  $\mathcal{N}_i$  de  $i$ .

Uma definição alternativa para o coeficiente de agrupamento global pode então ser dada pelo cálculo da média dos valores  $C_i$ , dados pela Equação 2.3, para todo vértice  $i$  do grafo, ou seja,

$$C = \frac{1}{n} \sum_i C_i. \quad (2.4)$$

Essa definição, dada em [102], leva a resultados diferentes daqueles calculados pela Equação 2.2, e portanto é fundamental identificar que medida está sendo utilizada ao analisar-se resultados da literatura. Neste trabalho, será usada exclusivamente a medida do coeficiente de agrupamento global dada pela Equação 2.4.

### Componentes conexas

A componente conexa de um grafo não dirigido  $G$  é um subgrafo deste no qual para todo par de vértices  $i, j$  existe um caminho com origem em  $i$  e término em  $j$ . Uma vez que  $G$  é não dirigido, a existência de um caminho de  $i$  a  $j$  implica na existência de um caminho de  $j$  a  $i$ .

Analogamente, para um grafo dirigido  $D$ , define-se o conceito de componente fortemente conexa, um subgrafo de  $D$  no qual para todo par de vértices  $i, j$ , existe um caminho dirigido com origem em  $i$  e término em  $j$ , e também um caminho dirigido com origem em  $j$  e término em  $i$ .

Estas definições são importantes na caracterização de algumas classes de grafos complexos que dão origem a *componentes gigantes* – a componente conexa gigante (GCC – *Giant Connected Component*) no caso de grafos não dirigidos, e a componente fortemente conexa gigantes (GSCC – *Giant Strongly-Connected Component*) em grafos dirigidos. Diz-se que um grafo com  $n$  vértices possui uma componente conexa gigante quando este possui uma componente conexa de tamanho da ordem de  $O(n)$ .



## Distribuição de graus dos vértices

A distribuição de graus dos vértices de um grafo,  $P(k)$ , dá probabilidade de que um vértice escolhido aleatoriamente tenha grau  $k$ . Esta é uma propriedade topológica fundamental na caracterização de redes complexas, e portanto é essencial que modelos de redes reais sejam capazes de reproduzir essa característica. A distribuição de graus será discutida em mais detalhes nas seções dedicadas aos modelos de grafos aleatórios discutidos a seguir.

### 2.2.2 Grafos aleatórios Poisson

O modelo mais tradicional de grafos aleatórios foi descoberto independentemente por Solomonoff e Rapoport [84] e Erdős e Rényi [36, 37]. Estes grafos foram estudados extensivamente pelos últimos, que deram ao modelo o nome de  $G_{n,p}$ . O modelo também passou a ser denominado Grafo de Erdős e Rényi, Grafo Bernoulli ou ainda Grafo aleatório Poisson, sendo o último nome dado devido à distribuição de graus dos vértices obtida por este modelo.

No modelo  $G_{n,p}$ , considera-se um grafo composto por  $n$  vértices, onde cada uma das possíveis  $M = \binom{n}{2}$  arestas ocorre independentemente das demais com probabilidade  $p$ . A probabilidade de que um grafo com  $m$  arestas seja gerado pelo modelo é dada por  $p^m(1-p)^{M-m}$ . Erdős e Rényi definiram ainda um modelo alternativo ao  $G_{n,p}$ , denominado  $G_{n,m}$ , onde um grafo possui exatamente  $n$  vértices e  $m$  arestas, e cada um dos possíveis grafos ocorre com igual probabilidade. Os resultados aqui apresentados são válidos para o modelo  $G_{n,p}$ , mas podem ser adaptados para o modelo  $G_{n,m}$  com facilidade.

Seja  $z$  o grau médio dos vértices de um grafo gerado pelo modelo  $G_{n,p}$ , dado por

$$z = p(n - 1).$$

A probabilidade de que um vértice escolhido ao acaso tenha grau  $k$  é dada pela distribuição binomial com parâmetros  $n - 1$  e  $p$ .

$$p_k = \binom{n-1}{k} p^k (1-p)^{n-1-k}.$$

Supondo que  $n \rightarrow \infty$  e  $n \gg k$ , obtemos

$$p_k \approx \frac{z^k}{k!} e^{-z}, \quad (2.5)$$

a distribuição Poisson com parâmetro  $z$ . Por esse motivo, esta classe de grafos é denominada de “Grafos aleatórios Poisson”.

A estrutura de um grafo aleatório Poisson é dependente do valor de  $p$ . A propriedade mais importante deste modelo é a de que ele apresenta uma transição de fase, a partir de um estado de baixa densidade, com pequenos valores de  $p$ , onde todas as componentes do grafo são pequenas, para um estado de alta densidade, com altos valores de  $p$ , onde uma fração considerável dos vértices (ou seja, proporcional a  $O(n)$ ) pertence à mesma componente conexa, dando origem ao termo *componente conexa gigante*, ou GCC (cf. Seção 2.2.1).

Podemos usar uma heurística simples para determinar o tamanho esperado da componente gigante [71]. Seja  $u$  a fração dos vértices que não pertencem à componente gigante, que é a probabilidade de que um vértice escolhido aleatoriamente do grafo não pertença a esta. Esta probabilidade é também a probabilidade de que nenhum dos vizinhos do vértice pertença à componente gigante, dada por  $u^k$ , onde  $k$  é o grau do vértice. Calculando a média dessa variável aleatória sobre a distribuição de graus dada pela Equação 2.5, obtém-se

$$u = \sum_{k=0}^{\infty} p_k u^k = e^{-z} \sum_{k=0}^{\infty} \frac{(zu)^k}{k!} = e^{z(u-1)}.$$

A fração do grafo correspondente à componente gigante é dada por  $S = 1 - u$ , ou

$$S = 1 - e^{-zS}. \quad (2.6)$$

Pode-se mostrar ainda que o tamanho médio da componente à qual um vértice escolhido aleatoriamente pertence, para componentes não gigantes) é dado por

$$\langle s \rangle = \frac{1}{1 - z + zS}. \quad (2.7)$$

As Equações 2.6 e 2.7 têm suas formas exibidas na Figura 2.6, onde observa-se que para  $z < 1$ , a única solução não-negativa é dada por  $S = 0$ , enquanto para  $z > 1$  as soluções são dadas pelo tamanho da componente gigante. A transição de fase ocorre em  $z = 1$ , que é também o ponto onde  $\langle s \rangle$  diverge.

O modelo  $G_{n,p}$  é capaz de reproduzir um aspecto fundamental de redes reais, a chamada “propriedade mundo pequeno” (*small-world*). Na década de 60, Stanley Milgram realizou um experimento que mediu o comprimento médio do caminho entre pessoas conectadas em uma rede social [60]. O experimento pode ser explicado resumidamente da seguinte forma: cartas foram enviadas a diversas pessoas residentes em diferentes regiões dos EUA. A todos os destinatários foi solicitado que a carta fosse repassada a uma mesma pessoa-alvo, caso ela fosse conhecida. Caso contrário, os destinatários deveriam enviar a carta para algum amigo ou parente considerado como o mais provável de conhecê-la.

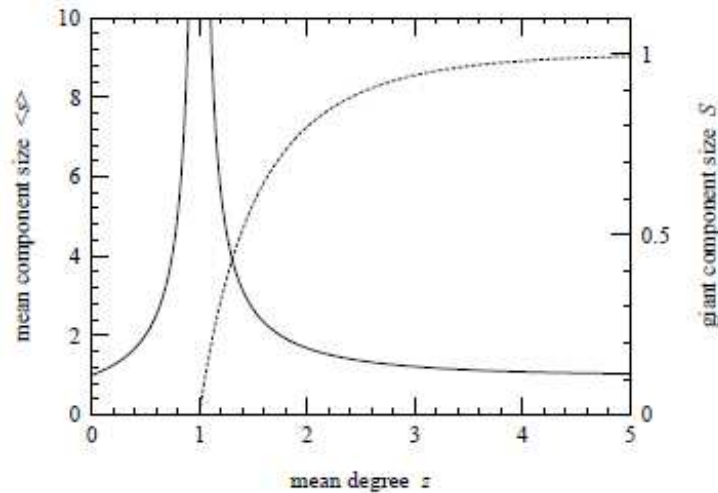


Figura 2.6: Tamanho médio das componentes, excluindo a componente gigante, caso esta exista, Equação 2.7 (linha sólida) e tamanho da componente gigante, Equação 2.6 (linha pontilhada) para o grafo aleatório Poisson [71].

Embora uma significativa proporção das cartas não tenha sido repassada pelos participantes do experimento, aquelas que alcançaram a pessoa-alvo foram analisadas por Milgram, que determinou que o comprimento médio do caminho percorrido pelas cartas, em número de pessoas, estava entre 5,5 e 6, o que levou à conclusão de que os habitantes nos EUA estão separados por aproximadamente 6 pessoas em média. Este resultado deu origem ao termo “6 graus de separação”, embora o mesmo nunca tenha sido usado por Milgram.

Consideremos agora uma definição mais formal para este conceito. Seja  $\ell$  a distância média entre vértices definida na Equação 2.1. Um grafo apresenta a *propriedade mundo pequeno* se o valor de  $\ell$  cresce de forma logarítmica, ou mais lentamente, com o valor de  $n$ , para um dado grau médio dos vértices. Essa propriedade é observada em diversas redes reais, sejam elas tecnológicas, biológicas ou sociais [71]. Pode-se mostrar (e.g. [20]) que grafos Poisson têm distância média entre vértices dada por

$$\ell = \frac{\log n}{\log z},$$

satisfazendo a definição acima.

Entretanto, outras propriedades de redes reais não são reproduzidas por este modelo. Em particular, grafos aleatórios Poisson possuem baixos valores para o coeficiente de agrupamento [102], e uma distribuição de graus que difere das comumente observadas em redes reais.

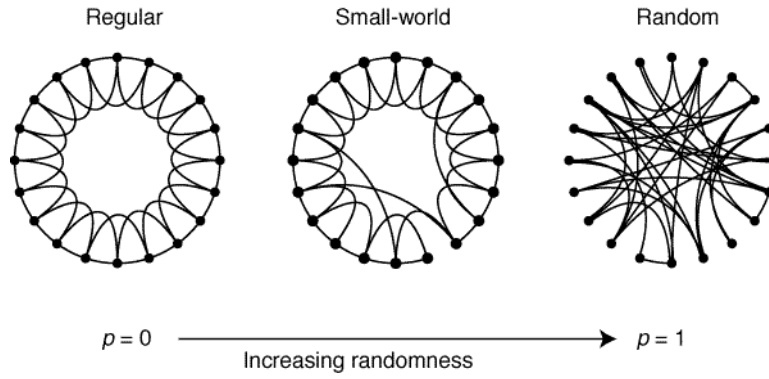


Figura 2.7: O processo de religação de arestas dá origem a grafos intermediários em uma escala de aleatoriedade cujos extremos correspondem a um grafo regular,  $p = 0$ , e um grafo aleatório,  $p = 1$ .

### 2.2.3 O modelo *small-world*

Um modelo simples para obtenção de grafos com a propriedade mundo pequeno foi proposto por Watts e Strogatz [102]. Grafos gerados por este modelo possuem elevado coeficiente de agrupamento quando comparados a grafos aleatórios Poisson, uma característica comumente presente em redes reais. Considere inicialmente um reticulado unidimensional em anel, onde cada vértice é conectado a todos os vértices localizados a uma distância menor ou igual a  $k$  arestas, gerando um grafo  $2k$ -regular como ilustrado na Figura 2.7. A geração do grafo é concluída com um processo de religação de arestas cujo funcionamento dá-se da seguinte forma. Para cada vértice, cada uma de suas arestas é religada com probabilidade  $p$  a um vértice escolhido de maneira aleatória, com a restrição de que laços e arestas paralelas não são permitidos.

O processo de religação de arestas dá origem a um grafo de posicionamento intermediário na faixa entre os extremos definidos por grafos regulares ( $p = 0$ ) e aleatórios ( $p = 1$ ). Como ilustrado na Figura 2.8, existe uma região de valores de  $p$  localizada entre esses extremos que leva à geração de grafos que possuem simultaneamente pequena distância média entre vértices e elevado coeficiente de agrupamento.

A distribuição de graus deste modelo não representa com grande fidelidade aquela observada em um grande número de redes reais. A derivação da expressão pode ser obtida em [13] e é apresentada abaixo.

$$p_j = \sum_{n=0}^{\min(j-k, k)} \binom{k}{n} (1-p)^n p^{k-n} \frac{(pk)^{j-k-n}}{(j-k-n)!} e^{-pk}, \quad (2.8)$$

com  $j \geq k$  e  $p_j = 0$  para  $j < k$ .

Não há uma expressão exata para a distância média entre vértices, embora

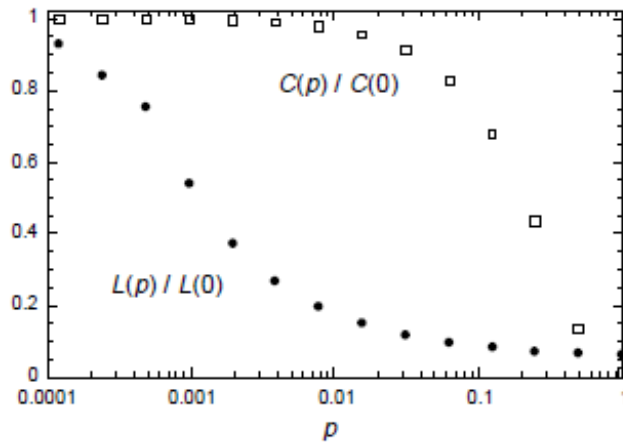


Figura 2.8: Distância média entre vértices  $L(p)$  e coeficiente de agrupamento  $C(p)$  para grafos gerados pelo processo de religação de arestas.  $L(0)$  e  $C(0)$  correspondem aos valores dessas propriedades calculados para grafos regulares ( $p = 0$ ). Para valores intermediários de  $p$ , o grafo apresenta a propriedade mundo pequeno (como um grafo aleatório) e elevado coeficiente de agrupamento (como um grafo regular).

aproximações tenham sido obtidas. Um resumo destes resultados pode ser encontrado em [71].

## 2.2.4 Redes livres de escala

Grafos livres de escala são grafos cuja distribuição de graus obedece a uma lei de potências, ou seja, um vértice escolhido aleatoriamente possui grau  $k$  com probabilidade

$$p_k = Ck^{-\tau}, \quad \tau > 0,$$

onde  $C$  é uma constante normalizadora dada por

$$C = \frac{1}{\sum_{k=1}^{n-1} k^{-\tau}}.$$

Quando  $n \rightarrow \infty$ , temos

$$C = \frac{1}{\sum_{k=1}^{\infty} k^{-\tau}} = \frac{1}{\zeta(\tau)},$$

onde  $\zeta(\tau)$  é a função zeta de Riemann [85].

Grafos com distribuição de graus obedecendo a uma lei de potências geraram bastante interesse por ser esta a distribuição observada em diversas redes reais, e foram extensivamente estudados em múltiplos contextos. A Internet no nível de Sistemas Autônomos, a *World-Wide Web*, redes *peer-to-peer*, redes de citações de publicações científicas, redes metabólicas e de proteínas são exemplos de redes

reais cuja distribuição de graus de seus vértices segue uma lei de potências. Muitos outros exemplos podem ser encontrados no trabalho realizado por Boccaletti et al. [19].

O termo “livre de escala” refere-se a qualquer forma funcional  $f(x)$  que permanece imutável a menos de um fator multiplicativo dada uma mudança de escala da variável livre  $x$ , ou seja,  $f(ax) = bf(x)$ , cuja única solução é na forma de leis de potências. Redes cuja distribuição de graus obedece a uma lei de potências são comumente denominadas “redes livres de escala”, embora seja apenas a distribuição dos graus de seus vértices que possui essa característica [71].

No estudo de redes livres de escala, grande ênfase foi dada a modelos geradores, que buscam simular a evolução de um grafo por meio de um processo que dá origem a uma distribuição de graus que obedece a uma lei de potências. Diversos modelos geradores foram propostos e extensivamente estudados na literatura de redes complexas. Aqui, será dada ênfase ao influente modelo de Ligação Preferencial (*Preferential Attachment*) de Barabási e Albert [9].

No modelo de Ligação Preferencial, inicia-se a geração do grafo com  $m_0$  vértices. A cada instante de tempo, um novo vértice com  $m \leq m_0$  arestas é adicionado ao grafo. O novo vértice é conectado a  $m$  diferentes vértices que já encontravam-se no sistema, de forma que após  $t$  instantes de tempo, o modelo gerará um grafo com  $m_0 + t$  vértices e  $mt$  arestas. A ligação preferencial é incorporada na probabilidade de que um vértice já presente no grafo seja escolhido como extremo de uma aresta do novo vértice. A probabilidade  $\Pi$  de que um novo vértice seja ligado ao vértice  $i$  no instante  $t$  depende do grau  $k_i(t)$  deste, de forma que

$$\Pi(k_i(t)) = \frac{k_i(t)}{\sum_j k_j(t)} = \frac{k_i(t)}{2mt}.$$

Com a hipótese simplificadora de que  $k_i(t)$  é contínuo, podemos interpretar  $\Pi(k_i(t))$  como a taxa de variação de  $k_i(t)$  no tempo [10], de forma que

$$\frac{\partial k_i(t)}{\partial t} = m\Pi(k_i(t)) = \frac{k_i(t)}{2t}.$$

Esta equação diferencial, com a condição inicial de que o vértice  $i$  foi inserido no grafo in instante  $t_i$  com grau  $k_i(t_i) = m$ , tem solução dada por

$$k_i(t) = m \left( \frac{t}{t_i} \right)^{1/2},$$

que demonstra uma dependência temporal na expressão do grau de um vértice, indicando que vértices mais antigos possuem graus maiores.

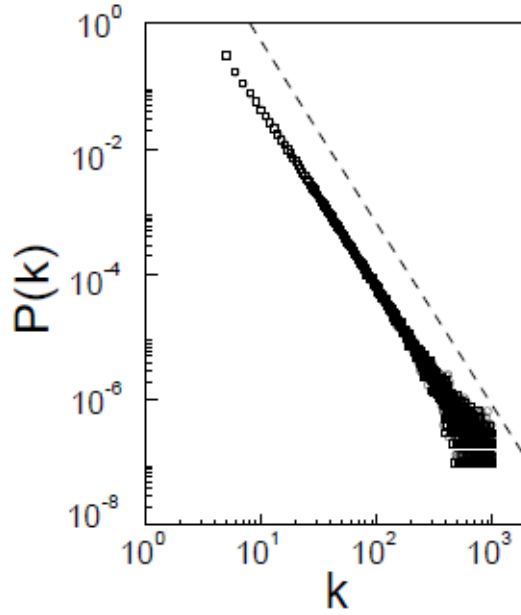


Figura 2.9: A distribuição de graus obtida pelo modelo de ligação preferencial, com  $m_0 = m = 5$  para  $t = 150,000$  ( $\circ$ ) e  $t = 200,000$  ( $\square$ ) corresponde a uma lei de potências com expoente  $\tau = 2,9$ .

Considere-se agora a probabilidade de que um vértice possua grau  $k_i(t) < k$ ,

$$P(k_i(t) < k) = P(t_i > m^2 t / k^2).$$

Assumindo que vértices são inseridos no grafo em intervalos de tempo iguais, ou seja, que o instante de chegada de um vértice é uniformemente distribuído, temos que a densidade de probabilidade de  $t_i$  dada por

$$P(t_i) = \frac{1}{m_0 + t},$$

e portanto

$$p(t_i > m^2 t / k^2) = 1 - p(t_i \leq m^2 t / k^2) = 1 - \frac{m^2 t}{k^2(m_0 + t)}.$$

Finalmente, obtemos a densidade de probabilidade de  $k(t)$ .

$$p(k(t)) = \frac{\partial P(k_i(t) < k)}{\partial k} = \frac{2m^2 t}{m_0 + t} \frac{1}{k^3},$$

correspondendo a uma lei de potências com coeficiente  $\tau = 3$  independente do valor de  $m$ .

A Figura 2.9 mostra a distribuição de graus obtida experimentalmente por realizações do modelo de ligação preferencial. O expoente dessa distribuição é  $\tau = 2,9$ , em concordância com a aproximação analítica realizada acima.

Outros modelos geradores e generalizações do modelo de ligação preferencial são brevemente descritos em [71] e detalhados nas referências lá contidas.

## 2.3 Teoria de grafos aplicada à neurociência

Recentemente, diversos trabalhos do campo da neurociência aplicaram resultados e propriedades da teoria de grafos. O simples fato de que o cérebro constitui uma rede complexa em diversas escalas espaciais e temporais motiva a análise de suas propriedades sob o ponto de vista dos conceitos provenientes da teoria de grafos. O cérebro suporta simultaneamente o processamento de informações de maneiras segregadas e distribuídas, e a arquitetura da rede neuronal é considerada fundamental para os funcionamentos sensorial, motor e cognitivo, que podem ser localizados em regiões especializadas ou representadas por oscilações de grande escala em um sistema distribuído. Além disso, a provável evolução do cérebro no sentido de minimizar os custos de processamento da informação, além de maximizar sua eficiência, indica a presença de características presentes em redes complexas cujas propriedades foram extensivamente estudadas. Em especial, topologias de grafos que dão origem à propriedade mundo pequeno são associadas ao eficiente processamento paralelo da informação, e operam com conectividade esparsa, o que reduz os custos de interligação, características fundamentais também presentes na rede cerebral [14].

O primeiro trabalho a associar a teoria de grafos moderna com a neurociência foi a publicação de Watts e Strogatz [102], o mesmo artigo que introduziu o modelo *Small-World* acima descrito. Watts e Strogatz analisaram a propriedade mundo pequeno na rede de neurônios do nemátodo *C. elegans*, que constitui atualmente o único exemplo de uma rede neuronal mapeada de forma completa.

O grafo que representa a rede neuronal do *C. elegans* é constituído por 282 vértices e possui grau médio 14. A Figura 2.10 ilustra esse grafo. A distância média entre vértices é de 2,66, enquanto seu coeficiente de agrupamento é de 0,28. Grafos Poisson com mesmo número de vértices e grau médio apresentam, para essas propriedades, os valores de 2,25 e 0,05, respectivamente, indicando que a rede neuronal do *C. elegans* apresenta características semelhantes às de grafos gerados pelo modelo *small-world*.

No que diz respeito ao cérebro de mamíferos, em particular o cérebro humano, diversos estudos aplicaram a teoria de grafos a dados de conectividade estrutural e funcional em diferentes escalas.



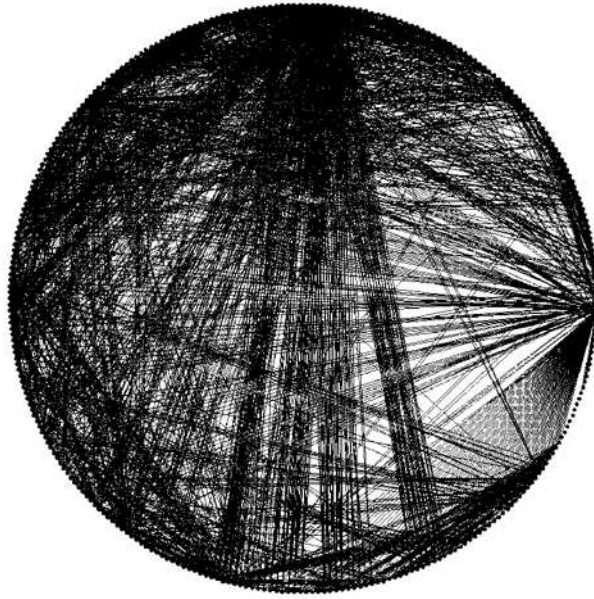


Figura 2.10: A rede neuronal do *C. elegans*, com 282 neurônios. Para esta rede, temos  $L = 2,66$  e  $C = 0,28$ .

### 2.3.1 Conectividade estrutural

Embora de importância fundamental para o campo da neurociência, a matriz de conectividade sináptica do cérebro humano ainda é amplamente desconhecida [34, 89]. Como resultado deste fato, embora não exista uma divisão do cérebro em regiões que seja universalmente aceita, os estudos sobre a conectividade estrutural concentram-se na análise cerebral de grande escala, ou seja, em grafos cujos vértices representam regiões macroscópicas do cérebro.

A Figura 2.11 ilustra esquematicamente três aspectos de uma possível divisão do córtex do Macaque em áreas macroscópicas.

A primeira demonstração da existência de propriedades mundo pequeno em redes corticais estruturais foi publicada por He et al. [40]. Neste trabalho, a subdivisão do córtex em regiões macroscópicas foi realizada segundo correlações na espessura de diferentes áreas corticais, dando origem a 54 regiões. A análise dos parâmetros definidos por Watts e Strogatz [102] levou à conclusão de que uma rede construída segundo esse método apresenta a propriedade mundo pequeno, com pequena distância média entre vértices e elevado índice de agrupamento.

A presença de regiões apresentando alto grau de conectividade (*hubs*) nos córtices de primatas e felinos foi analisada por Hilgetag et al. [42]. Os resultados desse trabalho indicaram que estes córtices são organizados na forma de agrupamentos de áreas densamente interconectadas, que refletem conjuntos de áreas corticais funcionalmente especializadas, o que sugere uma correlação entre estrutura e função nesta escala de análise. A análise dos dados de conectividade



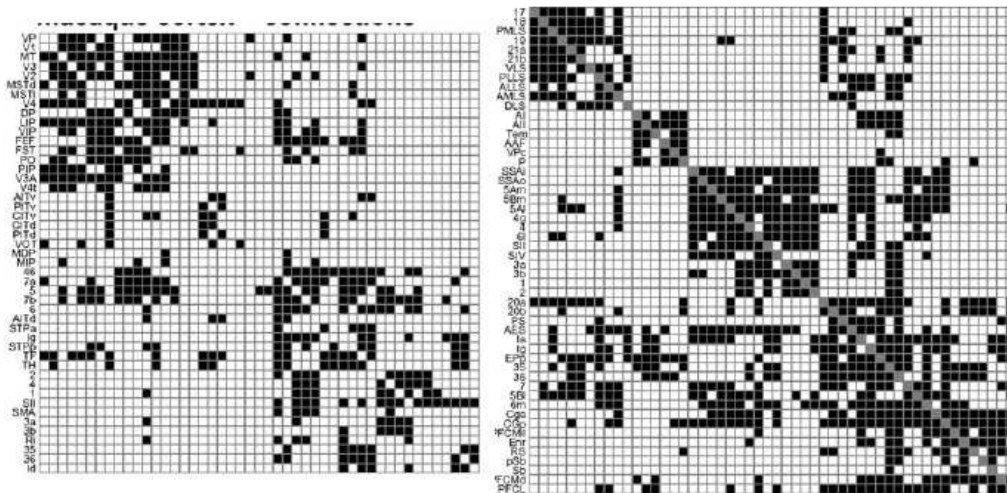


Figura 2.12: Matrizes de conectividade do entre regiões dos córtices do macaco Macaque (esquerda) e do gato (direita) [90].

levou à conclusão de que a propriedade mundo pequeno encontra-se presente nessas redes, de acordo com o cálculo das propriedades de distância média entre vértices e coeficiente de agrupamento sugeridas em [102].

Em [87], Sporns e Zwi analisaram diversos conjuntos de dados de conectividade cortical de grande escala de macacos Macaque e de gatos, utilizando grafos com número de vértices variando de 30 a 520 regiões corticais. Em todos os conjuntos de dados, os resultados indicaram pequenas distâncias médias entre vértices, e altos valores para o coeficiente de agrupamento, indicando a presença da propriedade mundo pequeno nessas redes, novamente de maneira consistente com a análise em [102].

A Figura 2.12 ilustra exemplos de matrizes de conectividade estrutural do macaco Macaque e do gato.

### 2.3.2 Conectividade funcional

Os resultados obtidos da análise da conectividade cortical estrutural levaram ao questionamento sobre a possibilidade de que os padrões que dão origem à propriedade mundo pequeno nestas redes possam determinar ou influenciar os padrões de conectividade funcional.

Stephan et al. [93] estudaram conjuntos de dados de diversos artigos da literatura de conectividade funcional, obtendo a primeira prova da existência da propriedade mundo pequeno em redes desse tipo [91].

Em [4], Achard et al., tais propriedades foram novamente observadas em redes corticais determinadas por meio de padrões de conectividade funcionais, como ilustrado na Figura 2.13. Este trabalho estende a análise dessa classe de

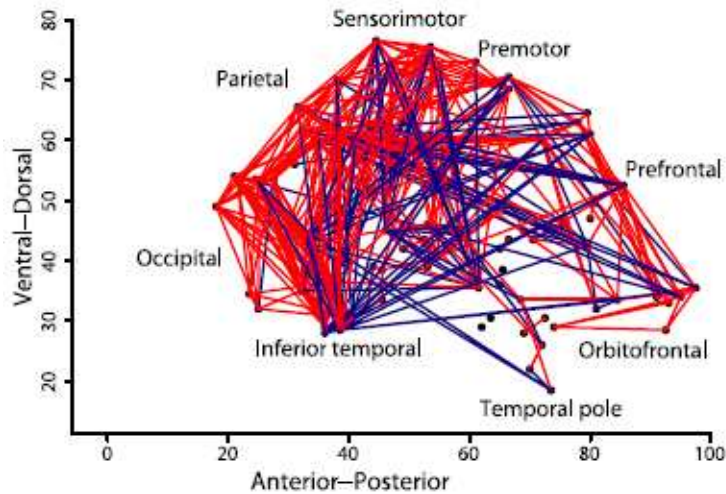


Figura 2.13: A rede obtida a partir de dados de conectividade funcional de 90 regiões do córtex humano.

redes, levando em consideração outras características topológicas fundamentais, em especial a distribuição de graus. O ajuste da curva da distribuição de graus empírica foi realizado para três distribuições de probabilidade conhecidas: uma lei de potências,  $P(k) \propto k^{-\tau}$ ; uma exponencial,  $P(k) \propto e^{-\tau k}$ ; e uma lei de potências truncada por uma exponencial,  $P(k) = k^{\tau-1} e^{k/k_c}$ . O melhor ajuste foi obtido para a última, onde estimou-se um expoente  $\tau = 1,8$  para a lei de potências, com grau de corte  $k_c = 5$ . Achard et al. argumentam que esta distribuição é justificada pelas restrições físicas de crescimento da rede, o que tornaria o surgimento de vértices com grau extremamente elevado, como previsto por uma lei de potências, improvável. A mesma distribuição está presente em outras redes reais, como a rede neuronal do nemátodo *C. elegans* [102], a rede de atores de Hollywood, a rede de energia elétrica do oeste dos EUA e a rede de aeroportos americana [5, 94]. Da mesma forma como a atores de Hollywood envelhecem e deixam de fazer filmes, os custos de interligação em uma rede elétrica ou neuronal podem tornar-se proibitivos, e o efeito de escalonar voos para aeroportos já congestionados pode gerar situações caóticas, é argumentado que limitações físicas semelhantes, como envelhecimento ou custo de interligação podem restringir a formação da rede e levar à distribuição de graus apresentada neste estudo.

O primeiro trabalho a reportar uma distribuição de graus que segue uma lei de potências em uma rede cortical funcional foi publicado por Eguíluz et al. [35]. Nesta publicação, redes funcionais são extraídas por meio do procedimento de ressonância magnética funcional (fMRI – *functional magnetic resonance imaging*) em seres humanos. A atividade cerebral é então medida em *voxels* (pequenas unidades de volume), e utilizada para determinar a conectividade da rede; dois *voxels* são considerados funcionalmente conectados se sua correlação temporal

ultrapassar um determinado valor de limiar. Neste trabalho, são construídos grafos com número de vértices da ordem de 10 000. Trata-se portanto de uma escala diferenciada com relação aos trabalhos anteriormente mencionados, e possivelmente mais adequada para análises probabilísticas, comuns na análise de grafos aleatórios. Eguíluz et al. encontraram uma distribuição de graus que segue uma lei de potências com expoente  $\tau = 2$  para esta rede. As redes estudadas apresentaram também a propriedade mundo pequeno. Além disso, foi observada nesse estudo uma propriedade incomum em redes biológicas, mas comum em redes sociais, a correlação positiva entre graus de vértices vizinhos, indicando que a rede é *assortativa*, ou seja, que vértices com graus elevados tendem a conectar-se a outros vértices cuja conectividade também é alta.

Recentemente, van den Heuvel et al. [99] realizaram um estudo semelhante ao de Eguíluz et al, analisando redes funcionais no nível de resolução de voxels, geradas a partir do procedimento de fMRI. Assim como em [35], o uso desta resolução na geração das redes funcionais evita a subdivisão arbitrária do cérebro em regiões macroscópicas, e portanto leva em consideração a conectividade inter-regional e as interações funcionais entre subconjuntos dessas regiões, ignoradas nas análises de grande escala. Grafos com número de vértices da ordem de 10 000 foram gerados a partir de pessoas em estado de repouso. Assim como os demais trabalhos que investigaram as propriedades da conectividade neuronal no que diz respeito aos conceitos da teoria de grafos, van den Heuvel et al. calcularam a distância média entre vértices e o coeficiente de agrupamento dessas redes, observando a presença da propriedade mundo pequeno. A análise da distribuição de graus destes grafos indicou que esta segue uma lei de potências com expoente próximo a 2. A inspeção visual das distribuições apresentadas na Figura 2.14 parece indicar que a curva de melhor ajuste possui expoente 1,8.

Em geral, podemos concluir que embora, por limitações tecnológicas, não exista ainda um mapeamento completo do cérebro humano, muito pode ser aprendido com o estudo das rede neuronais disponíveis atualmente. A concordância entre as conclusões de diversos trabalhos no que diz respeito às características das redes, em especial à propriedade mundo pequeno, observada tanto estrutural quanto funcionalmente, sugerem correlações positivas entre as duas classes de conectividade [43], e indicam que estes resultados podem ser utilizados como degraus fundamentais na formulação de modelos capazes de reproduzir características essenciais do funcionamento cerebral.

Revisões recentes sobre diversos trabalhos integrando a neurociência com análises provenientes da teoria de grafos podem ser encontrados em [76, 91], e nos capítulos apropriados de [23], [70] e [21].

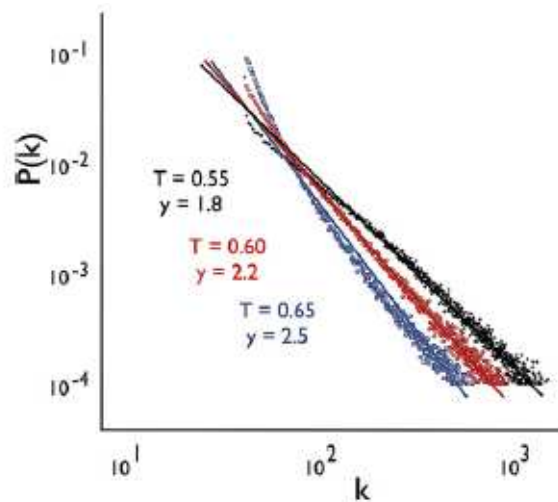


Figura 2.14: Distribuição de graus das redes obtidas em [99] para diferentes níveis do limiar de correlação temporal entre voxels  $T$ . O expoente da lei de potências é dado aqui por  $\gamma$ .

## 2.4 Trabalhos relacionados

A abordagem deste trabalho busca aplicar conceitos da neurociência e da teoria de grafos para explorar a dinâmica de um modelo cujo comportamento é regulado por regras simples que procuram simular a essência do funcionamento cerebral através de uma abordagem algorítmica. Embora outros estudos com este escopo sejam desconhecidos pelo autor, cabe aqui citar alguns trabalhos cuja abordagem serviu de inspiração no desenvolvimento do modelo aqui apresentado.

Em [6], um grafo aleatório Poisson é utilizado como base para a modelagem de um sistema de neurônios artificiais obedecendo a regras de atualização sináptica baseadas em STDP. O objetivo fundamental deste trabalho é analisar capacidade de explorar a capacidade computacional disponível com o objetivo de criar ferramentas que possibilitem simulações mais ricas da dinâmica cerebral. Alguns avanços realizados por este projeto de pesquisa foram recentemente descritos em [62].

Em [16], é construído um modelo de grafo aleatório que reproduz características fundamentais da rede de neurônios do *C. elegans*, como a distância média entre vértices, o coeficiente de agrupamento e a distribuição de graus. O modelo incorpora ainda uma dependência geométrica na sua construção, no sentido de que a probabilidade de existência de uma aresta entre dois vértices cai exponencialmente com a distância euclidiana entre eles.

O trabalho de Koulakov et al [54] considera uma rede de neurônios e um mecanismo Hebbiano de atualização de pesos sinápticos e analisa a evolução temporal de equações diferenciais relacionando os pesos a taxas de disparo, obtendo uma

distribuição log-normal para os pesos sinápticos em seu estado final, um resultado qualitativamente de acordo com experimentos do campo da neurociência. Embora esse modelo leve em consideração dependências causais não-triviais que afetam o comportamento de disparo dos neurônios, o uso de equações diferenciais torna o histórico comportamental do sistema inacessível, impossibilitando a análise do seu comportamento e evolução ao longo do tempo.

Em [103], Wedemann et al. apresentam um modelo para processos mentais conscientes e inconscientes (cf. também [104, 105]). Um algoritmo de clusterização que leva à geração das redes que servem de suporte ao modelo, inspirado nos fatores de crescimento neural (NGF – *Neural Growth Factors*), substâncias químicas liberadas por neurônios estimulados que, por meio de difusão, alcançam células vizinhas e estimulam o crescimento sináptico, é desenvolvido. Demonstra-se que o algoritmo é capaz de gerar grafos com distribuição de graus seguindo uma lei de potências, com coeficiente de clusterização elevado, indicando que a modelagem inspirada em processos biológicos é capaz de dar origem a redes com estrutura bem definida, ou seja, não aleatória (no sentido das redes de Poisson) e possivelmente livre de escala.

No modelo que será aqui apresentado, combina-se a estrutura de uma rede neuronal com um algoritmo distribuído para apresentar a dinâmica de uma simulação que permite que todos os aspectos que levam ao disparo de um neurônio, e os eventos desencadeados por este, sejam detalhadamente analisados. A questão de como a funcionalidade local de um neurônio artificial em conjunto com a estrutura da rede na qual ele encontra-se inserido afetam globalmente o fluxo de informação e a dinâmica dos demais elementos dessa rede parece pouco explorada pela literatura que abrange esse tipo de pesquisa, e é portanto considerada a principal contribuição desse trabalho.

## Capítulo 3

# O modelo do neocórtex artificial

Neste capítulo é descrito o modelo utilizado para representação do neocórtex artificial desenvolvido neste trabalho. A base do modelo consiste na geração instâncias de grafos aleatórios [20] construídos segundo um mecanismo que busca reproduzir características fundamentais da morfologia cortical. Sua dinâmica é dada por um algoritmo distribuído [11] cuja intenção é simular, de maneira simplificada, a essência do comportamento das células neuronais no que diz respeito à realização de disparos de potenciais de ação, atualização de potenciais e plasticidade sináptica, de forma que, por meio de procedimentos idealizados, um comportamento realista possa ser reproduzido e observado.

Um problema que deve ser enfrentado ao realizar qualquer tipo de modelagem de sistemas biológicos, e, em particular daqueles estudados pela neurociência, é definir o grau de detalhamento que deve ser empregado no modelo. Um modelo excessivamente simplificado corre o risco de ignorar aspectos fundamentais do funcionamento do sistema que deseja-se modelar; já um modelo que procure representar cada detalhe de um sistema corre o risco de desperdiçar recursos computacionais e perder-se em detalhes que não são relevantes à essência do comportamento que deseja-se estudar [62]. A abordagem aqui utilizada é semelhante àquela empregada em vida artificial [57], onde o objetivo é extrair de um dado sistema as características fundamentais que explicam ou levam à emergência de um certo fenômeno. Em geral, procura-se observar como regras simples, de caráter local, podem dar origem a comportamentos ou configurações globais complexas durante a evolução do sistema. Não se procura, portanto, na modelagem aqui apresentada, uma simulação em detalhes de todos os aspectos físicos, químicos e biológicos que governam o funcionamento do neocórtex. O objetivo aqui é, portanto, identificar um conjunto simples de regras, o algoritmo distribuído apresentado a seguir, que seja capaz de reproduzir fenômenos, características e comportamentos encontrados em neocórtices reais. Em especial, busca-se investigar e compreender as complexas cadeias causais que emergem de



forma global como resultado da aplicação de regras simples que regem localmente o comportamento dos neurônios artificiais. Tais cadeias causais serão analisadas sob diferentes perspectivas nos capítulos que se seguem.

## 3.1 Suposições do modelo

### 3.1.1 Conectividade neocortical

Como gerar um grafo que modele fielmente a conectividade do neocórtex? Embora diversos resultados combinando os campos da teoria de grafos e da neurociência tenham sido obtidos a partir da análise estrutural da conectividade entre regiões cerebrais, como mencionado na Seção 2.3, não existe ainda, por limitações tecnológicas, o conhecimento de características globais da conectividade neuronal no cérebro humano [34, 89]. É preciso, portanto, considerar um modelo onde certas suposições, obtidas a partir do conhecimento atual existente sobre as características estruturais e de conectividade do neocórtex, sejam realizadas.

Sabe-se que o neocórtex apresenta grande densidade de conexões locais entre seus neurônios, além de um número menor, mas ainda significativa, de conexões de longa distância [3, 47]. O processo de geração do grafo conterà, portanto, uma componente geométrica, que leva em consideração a distância euclidiana entre dois vértices para que seja tomada a decisão de criar ou não uma aresta conectando os mesmos. Assim, na geração do grafo aleatório, a probabilidade de que dois vértices estejam conectados por uma aresta diminui com a distância entre os mesmos.

Modelos do neocórtex construídos com base em grafos aleatórios são tradicionalmente gerados utilizando-se grafos Poisson [3, 6, 82]. Tal escolha é justificada em grande parte pelas limitações tecnológicas que impedem a determinação de um modelo mais realista de conectividade cortical, muito embora esta conhecida não seja completamente aleatória [27], como imposto por esta classe de grafos. O modelo aqui apresentado, por outro lado, irá considerar que a distribuição dos graus de saída dos vértices, ou seja, o número de arestas nas quais um dado vértice faz o papel de um neurônio pré-sináptico, é dada por uma lei de potências [72].

Esta suposição é feita com base nos resultados apresentados por Eguíluz et al. e van den Heuvel et al., apresentados na Seção 2.3.2 [35, 99]. Embora seja claro que estes resultados sejam relativos à conectividade funcional do neocórtex (em contraste com a conectividade estrutural aqui simulada), seus estudos são os que apresentam o maior grau de detalhamento no mapeamento da conectividade neuronal, considerando grafos com número de vértices da ordem de  $10^4$ . Em

contraste, outros trabalhos realizaram a análise da conectividade estrutural entre regiões neocorticais [4, 14, 43, 76, 88, 91], onde os grafos são compostos por um número de vértices da ordem de  $10^2$ . Esta resolução reduzida limita as conclusões estatísticas que podem ser tomadas no que diz respeito à conectividade do neocórtex, e em especial ignoram as características de conectividade inter-regional do mesmo, criando portanto um cenário impróprio para a realização das simulações aqui propostas.

Neste trabalho, portanto, extrapolam-se os resultados obtidos para a conectividade funcional acima citados, assumindo-os válidos para a construção de um modelo onde leva-se em conta a conectividade estrutural dos neurônios. A correlação positiva entre os resultados de diversos trabalhos na literatura envolvendo as duas classes de conectividade [43] parece indicar que essa escolha é adequada, tendo em vista a limitada disponibilidade de dados de conectividade estrutural na escala microscópica. Como detalhado a seguir, essa decisão confere ao modelo características de mundo pequeno, cuja presença no neocórtex é documentada extensivamente na literatura [4, 14, 40, 107].

### 3.1.2 Comportamento dos neurônios

É fundamental na definição do conjunto de regras que irá governar a dinâmica do modelo aqui proposto que seja descrito o comportamento dos diferentes tipos de neurônios representados nas simulações apresentadas subsequentemente.

Optou-se por modelar, neste trabalho, os dois tipos primários de neurônios. Os neurônios piramidais, glutamatérgicos, e portanto com efeito excitatório, que representam cerca de 80% dos neurônios presentes no neocórtex, e os interneurônios estrelados lisos, células GABAérgicas, ou seja, de efeito inibitório, cuja representatividade no neocórtex atinge em torno de 20% do total de neurônios.

Essa simplificação, comum na literatura (ver, por exemplo, [3] e [6]) expressa a intenção de que o modelo concentre-se nos principais aspectos funcionais dos diferentes tipos de células neuronais, procurando focar-se, desta forma, na maneira com que tal agrupamento em duas classes fundamentais afeta a dinâmica imposta às simulações.

## 3.2 Geração do grafo aleatório

O modelo do neocórtex artificial é composto por um grafo dirigido  $D$  com  $n$  vértices. No grafo, cada vértice  $i, i = 1, 2, \dots, n$  representa um neurônio, que pode ser excitatório, com probabilidade 0,8 ou inibitório, com probabilidade 0,2 [3], conforme a descrição acima. Cada aresta  $(i, j), i, j = 1, 2, \dots, n, i \neq j$  representa

uma conexão sináptica entre o axônio do neurônio representado pelo vértice  $i$  e os terminais dendríticos do neurônio representado pelo vértice  $j$ .

Os vértices de  $D$  são posicionados aleatoriamente, segundo uma distribuição uniforme, sobre uma esfera de raio unitário, de forma a representar, de maneira idealizada, a disposição dos neurônios no neocórtex. Como mencionado acima, a distribuição dos graus de saída dos vértices em  $D$  segue uma lei de potências. Portanto, a probabilidade de que um vértice  $i$  tenha  $k$  arestas de saída é dada por

$$p_k = \frac{1}{\sum_{k=1}^{n-1} k^{-\tau}} k^{-\tau}.$$

De acordo com os resultados descritos em [35] e [99], utiliza-se como expoente para a lei de potências o valor  $\tau = 1,8$ . Aqui, como já mencionado anteriormente, aplica-se um resultado obtido pela análise de redes neocorticais funcionais a um modelo que busca simular características de redes neocorticais estruturais. Dado que a tecnologia necessária para obter dados de conectividade estrutural detalhados é hoje inexistente, optou-se por pela utilização dos dados de conectividade funcional, disponíveis para redes de maior escala, assumindo-se que, de alguma forma, a forma possa espelhar a função nas redes do neocórtex [39].

Assim como em outros modelos de sistemas corticais [49, 50], considera-se que a probabilidade  $p(d_{ij})$  de que um vértice  $i$  possua uma aresta de saída incidente ao vértice  $j$  cai exponencialmente com a distância euclidiana  $d_{ij}$  que os separa. Portanto, com a restrição adicional de que  $i$  e  $j$  não sejam ambos inibitórios [3], temos

$$p(d_{ij}) = \frac{1}{\sum_{\ell=1, \ell \neq i}^n e^{\lambda d_{i\ell}}} e^{\lambda d_{ij}}, \quad \lambda < 0.$$

O uso da distância euclidiana é justificado pela intenção de simular as conexões de longa distância existentes no neocórtex por meio da massa branca e dos sulcos corticais. A dependência geométrica presente no processo de decisão sobre a existência de uma aresta  $D$  permite que seja modelada a característica de grande densidade de conexões locais, sem que seja descartada a existência de conexões de longa distância, uma característica estrutural do neocórtex citada anteriormente. O valor empregado para o parâmetro da distribuição exponencial,  $\lambda$ , é discutido na Seção 3.2.1.

A Figura 3.1 ilustra uma instância de  $D$ , limitada a duas dimensões de forma a permitir maior clareza visual.

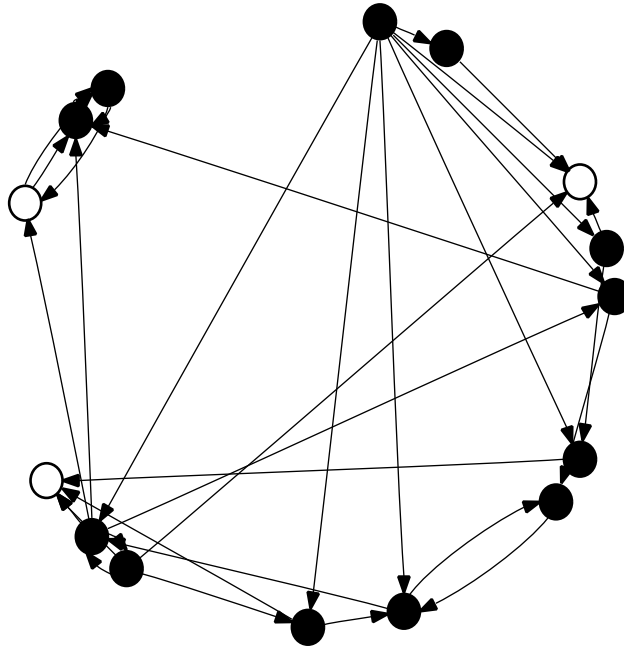


Figura 3.1: A topologia de rede resultante do modelo de geração do grafo aleatório. Nesta figura, vértices são posicionados de forma aleatória sobre uma circunferência de raio unitário. O modelo garante que arestas conectando nós próximos sejam mais abundantes do que aquelas que interligam nós distantes. Neurônios excitatórios são representados por vértices preenchidos, e neurônios inibitórios são representados por vértices vazios.

### 3.2.1 Características do modelo de grafo aleatório

Serão discutidas agora algumas propriedades fundamentais do modelo acima proposto.

#### Tamanho da maior componente fortemente conexa

O tamanho da maior componente fortemente conexa (cf. Seção 2.2.1) de  $D$  depende diretamente do parâmetro  $\lambda$  da distribuição exponencial utilizada no processo de decisão de criação de arestas discutido acima. Na Figura 3.2, verifica-se a existência de uma transição de fase que dá origem a uma componente gigante em  $D$ , cujo início dá-se em torno de  $\lambda = -25$  e cuja consolidação ocorre pouco depois de  $\lambda = -5$ . O valor de  $\lambda$  pode ser escolhido de forma que  $D$  localize-se antes ou depois desta transição.

Nas simulações desenvolvidas nos capítulos seguintes, serão considerados apenas os vértices  $i$  tais que  $i \in \text{GSCC}_D$ . Será portanto utilizado o valor  $\lambda = -2$  como parâmetro da distribuição exponencial, de forma a refletir o desejo de que tais simulações sejam realizadas sobre instâncias de  $D$  onde a maior parte dos vértices de pertence à GSCC. Mais especificamente, esta escolha permite que

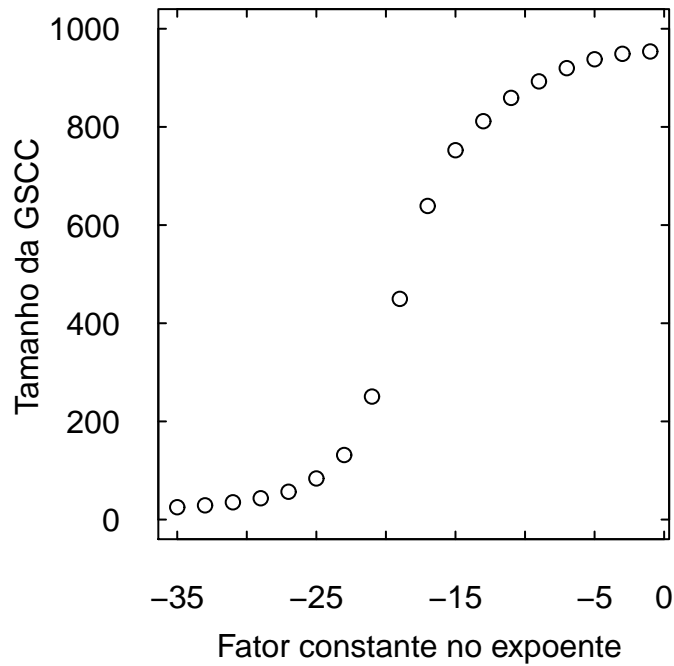


Figura 3.2: Número esperado de vértices na GSCC para diferentes valores de  $\lambda$ . Média calculada sobre 1 000 grafos  $D$  com  $n = 1 000$ .

cerca de 95% dos vértices de  $D$  pertençam à sua componente fortemente conexa.

### Distribuição de graus

A Figura 3.3 ilustra as distribuições de graus de saída e de entrada para os vértices que compõem a GSCC. A distribuição de graus de saída na GSCC é bem aproximada pela lei de potências utilizada na geração de instâncias de  $D$ . Esse é um resultado esperado, devido ao fato de que a GSCC inclui a grande maioria dos vértices de  $D$ , dada a escolha de  $\lambda$  discutida anteriormente. Em geral, entretanto, não se pode afirmar que a distribuição de graus de saída da GSCC corresponderá à de  $D$  [92]. O grau médio de ambas as distribuições é 6,7.

### Propriedade mundo pequeno

Analisa-se aqui o modelo de geração de grafos aleatórios proposto acima no que diz respeito às duas propriedades definidas por Watts e Strogatz em [102] como caracterizadoras de redes que apresentam a propriedade mundo pequeno (cf. Seção 2.2.3), a saber, a distância média entre vértices e o coeficiente de agrupamento. Tais propriedades foram medidas para instâncias de  $D$  e comparadas com grafos aleatórios dirigidos com distribuição de graus Poisson, gerados com o mesmo grau médio observado para as instâncias de  $D$ , ou seja, 6,7, como mencionado na Seção 3.2.1. As medidas aqui apresentadas correspondem à média calculada sobre 1 000 instâncias de cada modelo.

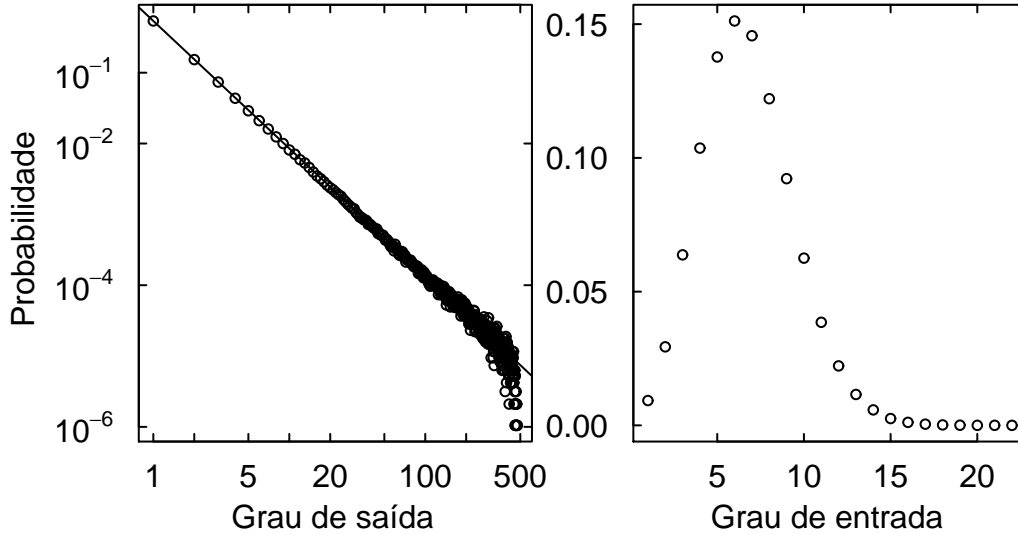


Figura 3.3: Distribuições de graus de saída e de entrada na GSCC. A linha sólida corresponde a uma lei de potências com expoente 1,8.

Considerou-se inicialmente a distância média entre vértices para os dois modelos. Para o modelo aqui proposto, obteve-se o valor  $\ell_D = 5,8$ . Já para os grafos de Poisson, a distância média entre vértices é dada por  $\ell_{\text{Poisson}} = 3,8$ . O coeficiente de agrupamento calculado para modelo aqui proposto tem valor  $C_D = 0,1$ , enquanto para grafos aleatórios Poisson o valor desta propriedade é  $C_{\text{Poisson}} = 6 \times 10^{-3}$ . Cabe aqui mencionar que, por  $D$  ser um grafo dirigido, o cálculo do coeficiente de agrupamento de um vértice, ou seja, o coeficiente de agrupamento local, corresponde a metade do valor dado pela Equação 2.3, uma vez que em um grafo dirigido de tamanho  $n$  podem existir até  $n(n - 1)$  arestas conectando seus vértices. Assim, tem-se

$$C_i = \frac{1}{2} \binom{d_i}{2}^{-1} |E_{\mathcal{N}_i}| = \frac{|E_{\mathcal{N}_i}|}{d_i(d_i - 1)},$$

onde  $d_i$  corresponde ao tamanho da vizinhança  $\mathcal{N}_i$ , dada aqui pela união dos conjunto de vizinhos de entrada e saída de  $i$ .

Pode-se concluir, portanto, que grafos gerados segundo o modelo aqui apresentado possuem a propriedade mundo pequeno, não apenas no que diz respeito à pequena distância média entre vértices, com  $\ell_D \approx \ell_{\text{Poisson}}$ , mas também no que se refere ao alto valor do coeficiente de agrupamento, com  $C_D \gg C_{\text{Poisson}}$ , característica observada por Watts e Strogatz como propriedade de diversas redes reais.

## 3.3 O algoritmo distribuído

### 3.3.1 Introdução

A dinâmica do modelo aqui proposto é dada por um algoritmo distribuído assíncrono [11], executado sobre um grafo dirigido  $D$ , que representa um neocórtex artificial e é construído de acordo com o processo de geração descrito na Seção 3.2. As ações de cada vértice pertencente a  $D$  são governadas pelo algoritmo distribuído, daqui em diante denominado  $A$ , cuja definição corresponde a uma interpretação idealizada do comportamento de neurônios reais. De forma semelhante, os processos que modificam as propriedades do grafo ao longo da execução do algoritmo são versões idealizadas dos processos de plasticidade sináptica e sinalização neural observados no neocórtex.

A sinalização neural, mencionada acima, é representada em no algoritmo distribuído por meio de um mecanismo de passagem de mensagens. Assim, o disparo de um potencial de ação por um neurônio é representado em  $A$  pelo envio de uma mensagem pelo vértice que o representa, enviada para todos os seus vizinhos de saída. Dado o envio de uma mensagem por um vértice  $i$  pertencente a  $D$ , seu recebimento por um vértice vizinho  $j$  dá início à execução de um procedimento local que irá determinar, considerando-se as propriedades de  $i$  e o estado atual de  $j$ , bem como o *peso sináptico* da ligação entre ambos, se um novo disparo, efetuado por  $j$  será realizado como resposta a esse recebimento, e qual o efeito deste no peso da aresta  $(i, j)$ . Utiliza-se aqui o conceito de peso sináptico como uma representação numérica da força de ligação entre dois neurônios, definida pela amplitude da modificação do potencial da membrana do neurônio pós-sináptico causada pelo disparo do neurônio pré-sináptico.

Este procedimento idealizado busca capturar a essência da dinâmica de disparos de potenciais de ação e plasticidade sináptica que governam o processo de sinalização neural no neocórtex. Mais uma vez, aplica-se a abordagem de modelagem da vida artificial, no sentido de que busca-se aqui o conjunto mais simples de regras locais que sejam capazes de gerar um comportamento global complexo.

### 3.3.2 Descrição do algoritmo

Nesta seção, o algoritmo  $A$  introduzido acima será descrito de maneira detalhada. O algoritmo é executado por um vértice exclusivamente na ocorrência do recebimento de uma mensagem por este. Na descrição a seguir, assume-se que o vértice  $i$  recebeu uma mensagem enviada por um de seus vizinhos de entrada,  $j$ , ambos pertencentes a  $D$ .

Seja  $v_i$  a quantidade definida como o *potencial de disparo* de  $i$ . Sejam ainda os parâmetros globais  $v^0$  e  $v^t$  respectivamente o *potencial de repouso* e o *potencial de limiar*, constantes para todos os vértices de  $D$ . Considere agora que a aresta  $(j, i)$  pela qual a mensagem foi enviada tem peso sináptico dado por  $w_{ji}$ ,  $0 \leq w_{ji} \leq 1$ .

---

**Algoritmo 1** Algoritmo  $A$  para o vértice  $i$ , ao receber uma mensagem do vértice  $j$

---

- 1: **Se**  $j$  é excitatório **então**
  - 2:    $v_i := \min\{v^t, v_i + w_{ji}\}$
  - 3: **Senão se**  $j$  é inibitório **então**
  - 4:    $v_i := \max\{v^0, v_i - w_{ji}\}$
  - 5: Seja  $p = \frac{v_i - v^0}{v^t - v^0}$ , calculado após a atualização de  $v_i$  acima. O vértice  $i$  efetua o disparo de um potencial de ação com probabilidade  $p$ .
  - 6: **Se** o disparo foi efetuado **então**
  - 7:   Seja  $O_i$  o conjunto dos vizinhos de saída de  $i$ . Um potencial de ação é disparado, resultando no envio uma mensagem por cada aresta  $(i, k)$ , para todo vértice  $k \in O_i$ .
  - 8:    $v_i := v_0$    {O vértice retorna ao seu potencial de repouso.}
  - 9:   O peso sináptico  $w_{ji}$  é possivelmente atualizado, de acordo com a regra de plasticidade sináptica descrita na Seção 3.3.3.
- 

Cabe aqui mencionar que o algoritmo  $A$ , conforme especificado acima, é um procedimento estritamente reativo. Em outras palavras, as ações definidas pelo algoritmo são tomadas apenas quando ocorre o evento de recebimento de uma mensagem por um determinado vértice. Para que tal evento possa ocorrer pela primeira vez, portanto, é necessário que um ou mais vértices recebam mensagens cuja origem não é outro vértice, mas sim proveniente de algum elemento externo ao grafo  $D$ . Nas simulações detalhadas nos capítulos subsequentes, será considerado, portanto, um conjunto  $I$ ,  $|I| \leq n$  cujos elementos são denominados vértices *iniciadores*. Tais vértices, no início de cada execução da simulação, disparam mensagens representando potenciais de ação sem que precisem ter recebido mensagens de seus vizinhos de entrada. A existência de vértices iniciadores é considerada biologicamente plausível no sentido de representar os estímulos externos projetados no neocórtex por meio do tálamo [80].

### 3.3.3 A regra de atualização de pesos sinápticos

De acordo com o algoritmo  $A$ , quando um neurônio artificial recebe uma mensagem, a sinapse pela qual o impulso foi transmitido torna-se candidata a ter seu peso atualizado. A regra aqui descrita procura simular, de maneira simplificada, o mecanismo de STDP descrito na Seção 2.1.5. Esta simplificação permite que as características de um mecanismo cuja definição é essencialmente temporal sejam capturadas e aplicadas em um contexto assíncrono, onde o conceito de um relógio



global é inexistente.

O mecanismo de STDP sugere que a modificação do peso sináptico é dependente da relação temporal existente entre as atividades de disparo dos neurônios pré- e pós-sinápticos. Em termos gerais, o peso sináptico tem seu valor aumentado se o neurônio pós-sináptico dispara em resposta ao estímulo criado por um potencial de ação recebido do neurônio pré-sináptico. Se o neurônio pós-sináptico dispara de maneira não correlacionada com o disparo do neurônio pré-sináptico, o peso da sinapse que os conecta é reduzido. A amplitude da modificação sináptica é dependente do intervalo de tempo entre os disparos, tornando-se desprezível à medida que este aumenta, indicando a ausência de relação causal entre os disparos dos neurônios considerados.

Na regra de atualização de pesos sinápticos aqui empregada, a dependência temporal é simplificada de forma a levar em consideração apenas a mais recente mensagem recebida pelo neurônio pós-sináptico. Se o neurônio artificial  $i$  dispara ao receber um impulso proveniente do neurônio  $j$ , o peso  $w_{ji}$  é aumentado. No caso de  $i$  não disparar um impulso como reação ao potencial de ação proveniente de  $j$ , consideramos a mensagem anteriormente recebida por  $i$ . Se esta mensagem fez com que  $i$  disparasse, o peso sináptico  $w_{ji}$  é diminuído, uma vez que o disparo de  $i$  deu-se devido ao recebimento de alguma outra mensagem, e não aquela enviada por  $j$  e sendo considerada pelo procedimento acima descrito. Em todos os outros casos, o valor de  $w_{ji}$  é mantido sem modificações.

A magnitude da modificação sináptica é dependente da natureza do estímulo que está sendo considerada [17, 18, 53]. Na regra aqui apresentada, assim como na literatura, utilizam-se portanto regras diferentes para os efeitos de aumento e diminuição do peso sináptico. Um aumento no valor do peso sináptico é dado por uma quantidade fixa, definida por

$$w_{ji} := \min\{1, w_{ji} + \delta\}, \quad (3.1)$$

e uma diminuição no peso sináptico é realizada de maneira proporcional ao peso atual, e é dada por

$$w_{ji} := (1 - \alpha)w_{ji}, \quad (3.2)$$

onde  $\delta > 0$  e  $0 < \alpha < 1$  são parâmetros do modelo. Nota-se que estas regras de modificação implicam que o peso sináptico permanece limitado ao intervalo  $[0, 1]$ , dado que estes tenham sido iniciados com valores pertencentes ao mesmo.

### 3.4 Análise de campo médio

Nesta seção, uma análise teórica da dinâmica determinada pelo algoritmo  $A$  é desenvolvida. Para que tal análise possa ser realizada, será considerada uma aproximação de campo médio para esta dinâmica conforme detalhado a seguir.

Assuma que a diferença  $v^t - v^0$  seja significativamente maior do que 1, e que os pesos sinápticos sejam mantidos no intervalo  $[0, 1]$ , conforme discussão acima. Dadas as regras de disparo e atualizações descritas pelo algoritmo  $A$ , acima, a situação mais comum no que diz respeito ao peso médio das arestas de entrada do vértice  $i$  é a seguinte. Considere uma mensagem que cause o disparo de um potencial de ação por parte do vértice  $i$ . Como qualquer disparo de  $i$  faz com que seu potencial  $v_i$  retorne ao valor  $v^0$ , a recepção da próxima mensagem provavelmente será incapaz de gerar um novo disparo, uma vez que o valor atualizado de  $v_i$  será no máximo  $v^0 + 1$ , no caso desta mensagem ter sido recebida por uma aresta cujo peso sináptico é máximo, e portando a nova probabilidade de disparo será no máximo  $1/(v^t - v^0)$ . Seja  $d_i$  o número de arestas de entrada incidentes a  $i$ . Então, o valor médio dos pesos sinápticos correspondentes a essas arestas sofre um acréscimo devido à primeira mensagem dado por  $\delta/d_i$ , dada pela Equação 3.1, e o valor resultante deste acréscimo sofre então um decréscimo devido à segunda mensagem, correspondente a  $\alpha/d_i$ , dado pela Equação 3.2. Aqui assume-se a aproximação de campo médio, considerando-se que os pesos de todas as arestas incidentes a  $i$  possuem o mesmo valor. Assim, denotando-se por  $w$  este peso, temos que seu valor após o decréscimo mencionado acima é dado por

$$\frac{w - (1 - \alpha)w}{d_i} = \frac{\alpha}{d_i}w.$$

Após esses eventos, um certo número de mensagens que não causam modificações nos pesos sinápticos pode ser recebido, e eventualmente repete-se o padrão de comportamento aqui descrito.

Seja  $k \geq 1$ , e denote por  $w_i^k$  o peso sináptico médio das arestas de entrada incidentes ao vértice  $i$  após a recepção de  $k$  mensagens. Esse valor é dado por

$$w_i^k = \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left(w_i^{k-1} + \frac{\delta}{d_i}\right).$$

Expandindo a expressão de  $w_i^k$  em termos de  $w^0$ , o valor inicial do peso sináptico médio, obtemos

$$\begin{aligned}
w_i^1 &= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) \\
w_i^2 &= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left(w_i^1 + \frac{\delta}{d_i}\right) \\
&= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left[\left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \frac{\delta}{d_i}\right] \\
&= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^2 \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{d_i} \\
w_i^3 &= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left(w_i^2 + \frac{\delta}{d_i}\right) \\
&= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \left\{ \left[\left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^2 \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{d_i}\right] + \frac{\delta}{d_i} \right\} \\
&= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^3 \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^2 \frac{\delta}{d_i} + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{d_i} \\
&\dots \\
w_i^k &= \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^k \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^{k-1} \frac{\delta}{d_i} + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^{k-2} \frac{\delta}{d_i} + \dots + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{d_i}
\end{aligned}$$

Os termos independentes de  $w^0$  no lado direito da equação para  $w_i^k$ , acima, correspondem a uma progressão geométrica de razão  $r = 1 - \alpha/d_i$  e termo inicial  $a = (1 - \alpha/d_i)\delta/d_i$ . Uma vez que o limite da soma de uma progressão geométrica é dado por  $a/(1 - r)$ , pode-se então reescrever a expressão para  $w^k$  como

$$w_i^k = \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right)^k \left(w^0 + \frac{\delta}{d_i}\right) + \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{\alpha}.$$

Seja agora  $w_i^* = \lim_{k \rightarrow \infty} w_i^k$ . Temos então

$$w_i^* = \left(1 - \frac{\alpha}{d_i}\right) \frac{\delta}{\alpha},$$

de forma que

$$(1 - \alpha) \frac{\delta}{\alpha} \leq w_i^* < \frac{\delta}{\alpha}$$

para qualquer valor de  $d_i$ .

Assim, embora tenha sido utilizada uma aproximação de campo médio no cálculo acima, e considerando-se que a distribuição de pesos sinápticos não é necessariamente igual à distribuição da média dos pesos das arestas de entrada dos vértices, pode-se esperar, como uma aproximação inicial, que a distribuição dos pesos sinápticos apresente um pico próximo a esse intervalo. Conclui-se ainda, da inequação acima e do fato de que os pesos sinápticos são limitados ao intervalo  $[0, 1]$ , que devemos ter  $\delta \leq \alpha$ .

O modelo aqui proposto, em conjunto com o algoritmo distribuído que rege sua dinâmica, procura reproduzir características fundamentais do funcionamento cerebral, com o objetivo de capturar a essência dos processos de sinalização e processamento da informação neurais. Nos capítulos seguintes, a dinâmica emergente da aplicação deste modelo é estudada por meio de extensivas simulações, e seus resultados analisados com base em resultados conhecidos da literatura.

# Capítulo 4

## A distribuição de pesos sinápticos

### 4.1 Introdução

Apresenta-se aqui a análise dos resultados obtidos com a execução de extensivas simulações do algoritmo distribuído descrito no Capítulo 3 sobre instâncias de grafos gerados pelo modelo lá descrito. Uma vez que o algoritmo possui um caráter estritamente reativo, onde os vértices do grafo  $D$ , com  $i = 1, 2, \dots, n$  executam ações apenas como resultado do recebimento de uma mensagem, é necessário que as ações locais que o caracterizam sejam executadas inicialmente por um subconjunto  $I, |I| \leq n$  de vértices iniciadores, ou seja, vértices capazes de enviar mensagens no início das simulações sem que tenham recebido quaisquer mensagens de seus vizinhos de entrada, conforme descrito na Seção 3.3.2, de forma que estas possam, então, prosseguir de maneira puramente reativa.

Os experimentos computacionais aqui descritos são compostos por sequências de execuções do algoritmo distribuído, sendo cada uma das sequências composta por diversas execuções do mesmo.

Na primeira execução de cada sequência, os potenciais de disparo dos vértices são escolhidos do intervalo  $[v^0, v^t]$  aleatoriamente segundo uma distribuição uniforme. Similarmente, os pesos sinápticos das arestas são inicialmente representados por valores aleatórios segundo uma distribuição uniforme no intervalo  $[0, 1]$ . Nesta execução, os valores dos potenciais de disparo e pesos sinápticos, definidos inicialmente pelas distribuições acima, serão modificados pelas ações determinadas pelo algoritmo  $A$  (Seção 3.3.2). Mais especificamente, os potenciais de ação são modificados pelas linhas 2 e 4, enquanto os pesos sinápticos são modificados pela aplicação da regra de atualização descrita na Seção 3.3.3 e aplicada na linha 9. A execução tem início com a escolha de um subconjunto  $I$  de vértices escolhidos aleatoriamente de  $D$ , definido como o conjunto de iniciadores da execução. Cada um dos elementos de  $I$  envia então mensagens para seus vizinhos de

saída, dando início à cadeia de mensagens que determina a execução do algoritmo *A*.

Execuções subsequentes utilizam, por sua vez, o estado alcançado pela execução anterior (ou seja, os potenciais e pesos sinápticos obtidos ao fim da execução). O fim de uma execução é caracterizado pelo estado em que nenhum dos vértices em *D* possui mensagens a serem processadas. Tal estado é atingido, para cada execução, com probabilidade que tende a 1. Essa afirmação pode ser compreendida da seguinte forma. Seja *p* a probabilidade de que menos um vértice em *D* efetue o envio de uma mensagem. Então, a probabilidade de terminação de uma execução, ou seja, a probabilidade de que nenhum vértice envie uma mensagem é dada por  $q = 1 - p$ . Dado que cada envio de mensagem é probabilístico, e que cada disparo está condicionado à recepção de uma mensagem, e portanto a um disparo efetuado por um vizinho de entrada num instante de tempo anterior, conclui-se que, ao longo do tempo, a probabilidade do envio de uma mensagem diminui, uma vez que seu valor corresponde a um produto de probabilidades. Assim, temos que com o passar do tempo, *p* tende a 0, e portanto *q* tende a 1. Uma vez atingido esse estado, dá-se início a uma nova execução, e o processo se repete até que seja alcançado um número limite pré-determinado de execuções, configurando-se assim o fim de uma sequência.

Nos resultados aqui descritos, 100 instâncias de *D*, sobre as quais 500 sequências, cada uma composta por 10 000 execuções, foram realizadas, levando a um total de 50 000 sequências independentes, ou 500 000 000 de execuções. Cada instância de *D* foi gerada com  $n = 1\,000$  vértices, sendo 5% destes escolhidos aleatoriamente como iniciadores, de forma que  $N = |I| = 50$ . Os potenciais de repouso e limiar utilizados foram, respectivamente,  $v^0 = -15$  e  $v^t = 0$ . Os parâmetros que controlam o funcionamento da plasticidade sináptica são dados por  $\delta = 0,01$  e  $\alpha = 0,04$ . O expoente da lei de potências que determina a distribuição de graus de saída de *D* é dado por  $\tau = 1,8$ , enquanto o parâmetro da distribuição exponencial utilizada no processo de decisão que define a conectividade das arestas de saída de *D* é dado por  $\lambda = -2$ . Uma discussão sobre esta escolha de parâmetros será apresentada a seguir, na Seção 4.5.

Cabe aqui mencionar que uma alternativa a exigir o fim de uma sequência para que seja dado início à próxima seria realizar uma única execução, onde vértices em repouso, ou seja, sem mensagens a serem processadas, pudessem eventualmente, com certa probabilidade, atuar como iniciadores. Essa alternativa seria capaz de modelar a ocorrência de novos estímulos durante uma execução, bem como a existência de disparos espontâneos ocorridos pela existência de flutuações nos canais de íons nas sinapses, resultantes de ruído [31]. Embora essa alternativa pareça mais realista do ponto de vista biológico, ela é, na prática, essencialmente

equivalente à abordagem utilizada aqui, uma vez que novos disparos durante uma execução representariam meramente um aumento do número de mensagens presentes no sistema, o que pode ser simulado por meio de modificações nos parâmetros da simulação. Esta abordagem foi escolhida por permitir um melhor controle sobre a terminação das simulações com base na escolha do número de execuções em cada sequência, e do número de iniciadores em cada execução.

## 4.2 A distribuição de pesos sinápticos

Um resultado significativo obtido por meio da execução das simulações descritas acima é a distribuição de pesos sinápticos obtida como resultado da evolução da dinâmica do modelo proposto ao longo das sequências de execuções.

A distribuição de pesos sinápticos foi estudada empiricamente por Song et al. [86] e por meio de modelos [78, 100]. No trabalho de Song et al., observou-se neurônios da camada V do córtex visual de ratos. Este trabalho encontrou uma distribuição unimodal com cauda longa, melhor ajustada por uma distribuição log-normal.

Nas simulações do modelo aqui desenvolvido, observou-se a distribuição de pesos sinápticos que emerge como resultado da dinâmica governada pela execução do algoritmo *A* descrito na Seção 3.3. A Figura 4.1 demonstra a evolução desta ao longo das execuções, por meio da ilustração da distribuição em instantes específicos das sequências de execuções. Observa-se que a distribuição toma uma forma análoga à descrita por Song et al., em um processo gradual que leva os pesos sinápticos a uma configuração unimodal com pico em pesos de menor magnitude, mas permitindo que pesos mais altos sejam encontrados, ainda que com menor probabilidade. Uma discussão mais detalhada sobre a distribuição alcançada ao fim das sequências será realizada na Seção 4.2.1. Nota-se que o valor máximo da distribuição é alcançado na vizinhança do intervalo  $[0,19,0,2]$ , como previsto pela aproximação de campo médio realizada na Seção 3.4.

Observa-se que a distribuição estabiliza-se mesmo com a contínua evolução dos pesos sinápticos, sugerindo a existência de uma dinâmica fundamental que alcança um estado onde os pesos sofrem modificações sem que sua distribuição seja perceptivelmente afetada. Esse aspecto será discutido em maiores detalhes na Seção 4.3.

### 4.2.1 Ajuste da distribuição de pesos sinápticos

Os parâmetros do modelo aqui proposto podem ser adaptados de maneira que a distribuição final dos pesos sinápticos estabilize-se de forma a concordar com

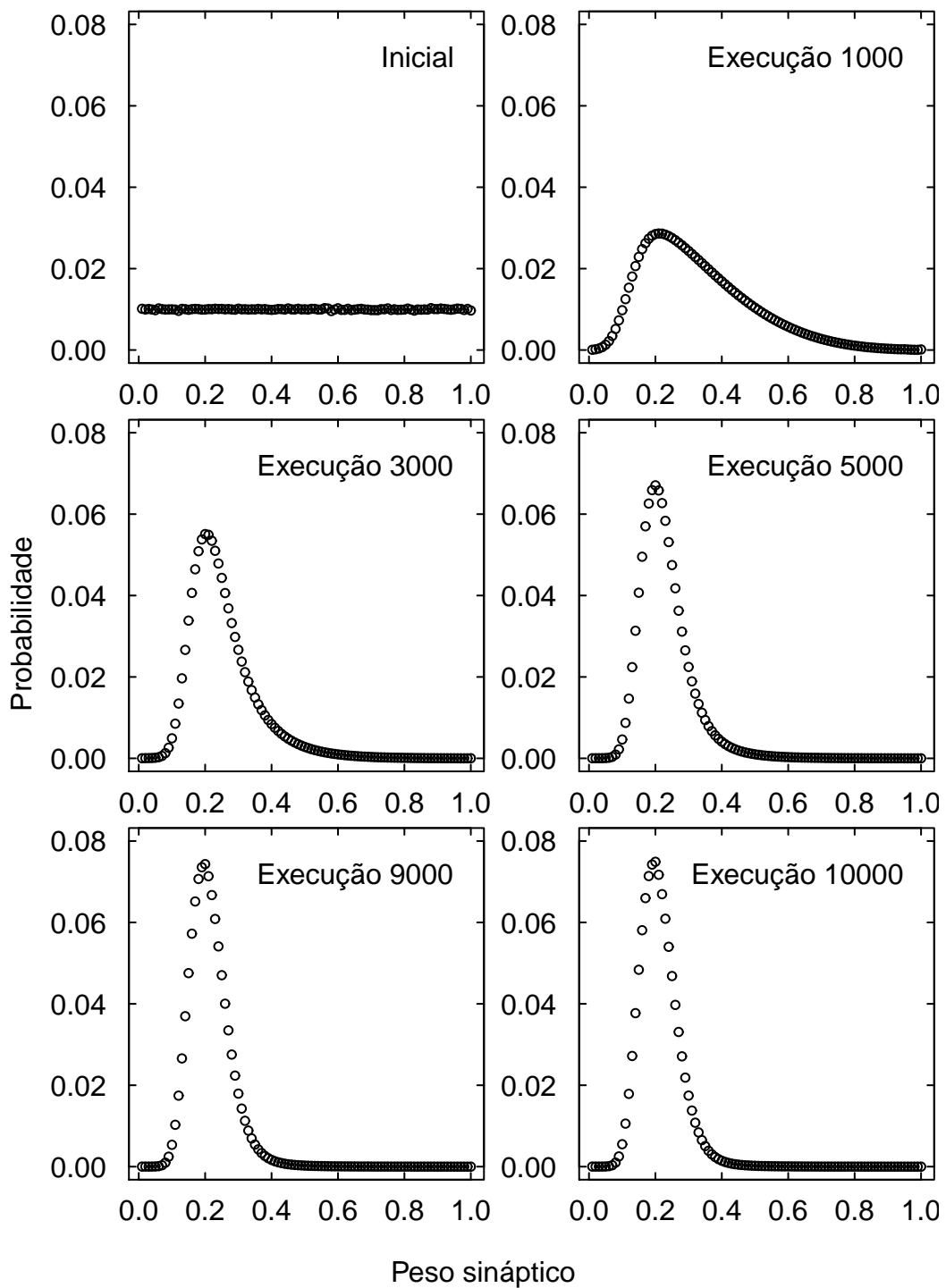


Figura 4.1: Evolução da distribuição dos pesos sinápticos ao longo das execuções. As probabilidades são agrupadas em *bins* de largura 0,01.



a distribuição observada empiricamente por Song et al.. Inicialmente, deve-se adaptar a expressão da função de densidade da distribuição log-normal que melhor se ajusta aos dados empíricos, obtida dos resultados de Song <sup>1</sup>, e dada por

$$g(w) = \frac{0,426}{w} e^{-(\ln w + 0,702)^2 / (2 \times 0,9355^2)},$$

onde  $w > 0$  representa um peso sináptico. Uma mudança de escala é realizada nos pesos, levando-os do intervalo  $[0, 10]$  utilizado em [86] para o intervalo  $[0, 1]$  aqui empregado, por meio de uma curva de ajuste obtida a partir de pontos gerados por meio da transformação  $h(w) = 10g(10w)$ . Com a determinação de uma função de ajuste obtida com o uso desses pontos, obtém-se uma função de densidade  $f \approx h$  tal que

$$f(w) = \frac{0,438}{w} e^{-(\ln w + 2,997)^2 / (2 \times 0,9111^2)}.$$

Por meio da variação dos parâmetros  $\delta$  e  $\alpha$ , foi possível encontrar uma excelente concordância entre a densidade de probabilidade dos pesos sinápticos resultante da evolução do modelo e a expressão para a distribuição log-normal dada acima. Mais especificamente, utilizando-se os parâmetros  $\delta = 0,0002$  e  $\alpha = 0,04$ , a distribuição de pesos estabiliza-se em excelente concordância com a função de densidade log-normal que em [86] melhor representa os dados experimentais, como ilustrado na Figura 4.2. Nesta figura, observa-se que o pico da distribuição encontra-se em torno de 0,02, indicando que a aproximação de campo médio, que prevê um pico próximo a 0,005, falha para esta combinação de parâmetros.

### 4.3 Profundidade causal de recepção de mensagens

Define-se a profundidade causal da recepção de uma mensagem como o número de disparos que a precederam na cadeia de disparos cuja origem é algum vértice iniciador disparando um potencial de ação pela primeira vez, sucedido pelos disparos dos vértices subsequentes gerados por causalidade direta, ou seja, disparos consecutivos onde um determinado disparo é ocasionado pela recepção da mensagem enviada como resultado de um disparo anterior.

A profundidade das cadeias causais máximas e médias calculadas para mensagens terminais, ou seja, aquelas que não levam a disparos por parte do receptor,

---

<sup>1</sup>No artigo de Song et al. existe um erro na expressão da distribuição log-normal, que é dada como  $g(w) = 0,426 \exp[-(\ln w + 0,702)^2 / (2 \times 0,9355)^2] / w$ . Nesta expressão, todo o denominador do argumento da exponencial está elevado ao quadrado. Na expressão correta da distribuição log-normal, apenas o desvio padrão, correspondente a 0,9355, deve estar elevado ao quadrado.

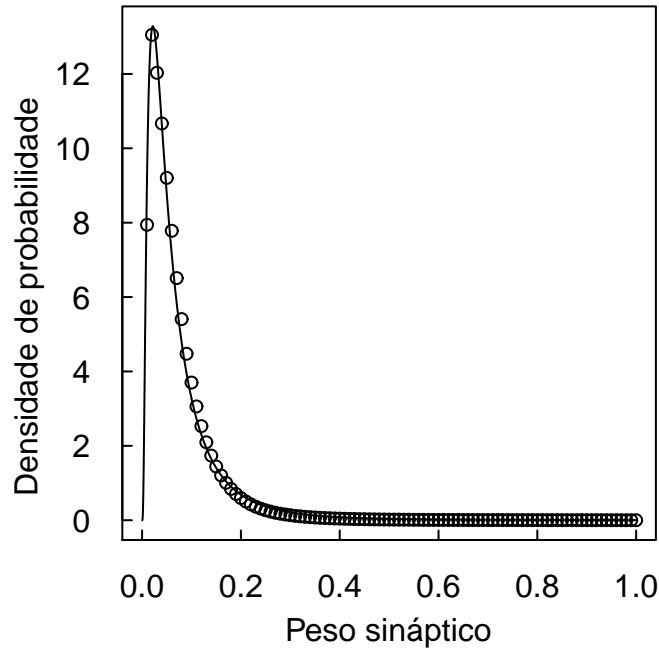


Figura 4.2: Densidades de pesos sinápticos após a estabilização para  $\delta = 0,0002$  e  $\alpha = 0,04$ . As densidades são obtidas agrupando-se as probabilidades em *bins* de largura 0,01, e posteriormente dividindo-se as probabilidades resultantes pela largura do *bin*. A linha sólida representa a densidade log-normal dada por  $f(w)$ .

são ilustradas, ao longo das execuções, na Figura 4.3(a). Observa-se que as cadeias causais podem ser consideravelmente longas, quando comparadas com a pequena distância média entre vértices que caracteriza este modelo de grafo aleatório (cf. Seção 3.2.1).

A Figura 4.3(a) revela, portanto, a existência de uma dinâmica persistente nos pesos sinápticos, mencionada na Seção 4.2. Pode-se concluir que os pesos sinápticos permanecem em constante mudança sem que sua distribuição sofra alterações perceptíveis, uma dinâmica que se revela com a seguinte análise. Todo envio de uma mensagem, com exceção daquelas enviadas pelos vértices iniciadores, causa o aumento de um peso sináptico, aquele referente à aresta pela qual a mensagem foi enviada, a menos que este esteja já saturado, ou seja, que seu valor seja 1. Sinapses de peso 1, entretanto, são raras, especialmente se organizadas como um caminho em  $D$ , como pode ser deduzido por meio da sua distribuição (cf. Figura 4.1). Desta forma, os históricos causais de recepção de mensagens indicam a existência de uma dinâmica de evolução de pesos sinápticos, em que estes têm seus valores aumentados ou diminuídos de forma não trivial, uma vez que é observada a ocorrência de disparos que, embora modifiquem os pesos sinápticos individualmente, não levam a modificações na sua distribuição, uma vez que essa tenha se estabilizado. Esta interpretação é reforçada pela análise dos pesos sinápticos médios das arestas que compõem as cadeias causais de

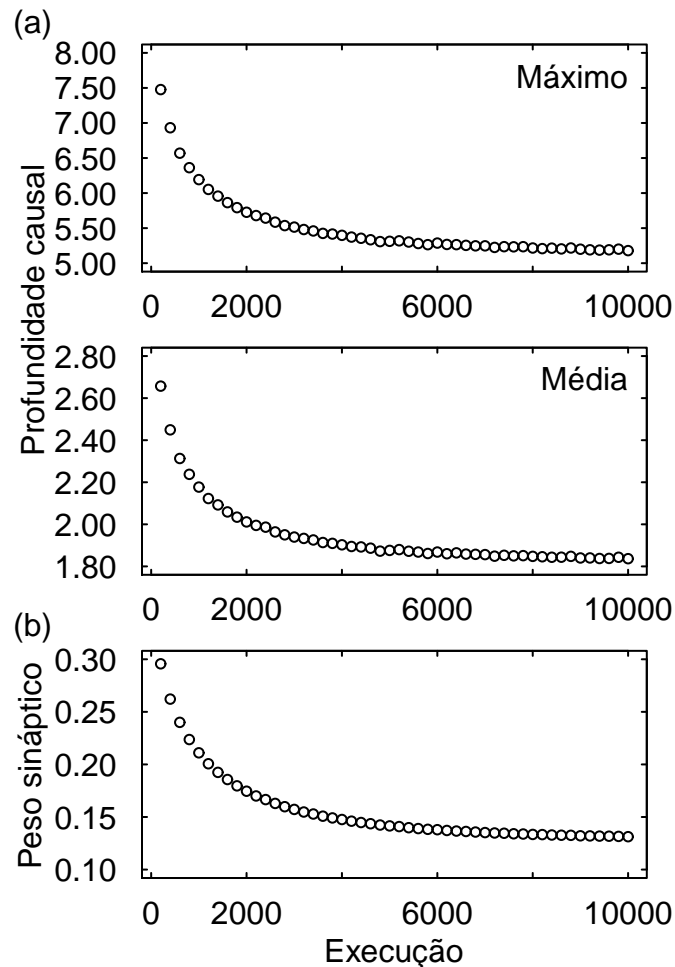


Figura 4.3: Profundidade causal da recepção de uma mensagem e os pesos sinápticos a ela associados. (a) Profundidade causal máxima e média de recepção de mensagens terminais. (b) Peso sináptico médio das arestas envolvidas no histórico causal de mensagens terminais.

recepção de mensagens terminais, ilustrada na Figura 4.3(b). A média dos pesos dessas arestas é consistentemente menor do que 1, e decresce com a progressão das execuções, à medida que a distribuição de pesos sinápticos se estabiliza, confirmando a análise acima, a mais uma vez apontando para uma dinâmica de evolução de pesos cujos valores aumentam e diminuem em padrões não triviais.

#### 4.4 Vértices e arestas alcançados pelas execuções

As distribuições do número de execuções que alcança um determinado vértice ou aresta, calculadas ao fim de cada sequência, são apresentadas na Figura 4.4. Uma aresta é dita alcançada quando ao menos uma mensagem trafega por ela; um vértice é dito alcançado quando recebe ao menos uma mensagem durante uma execução.

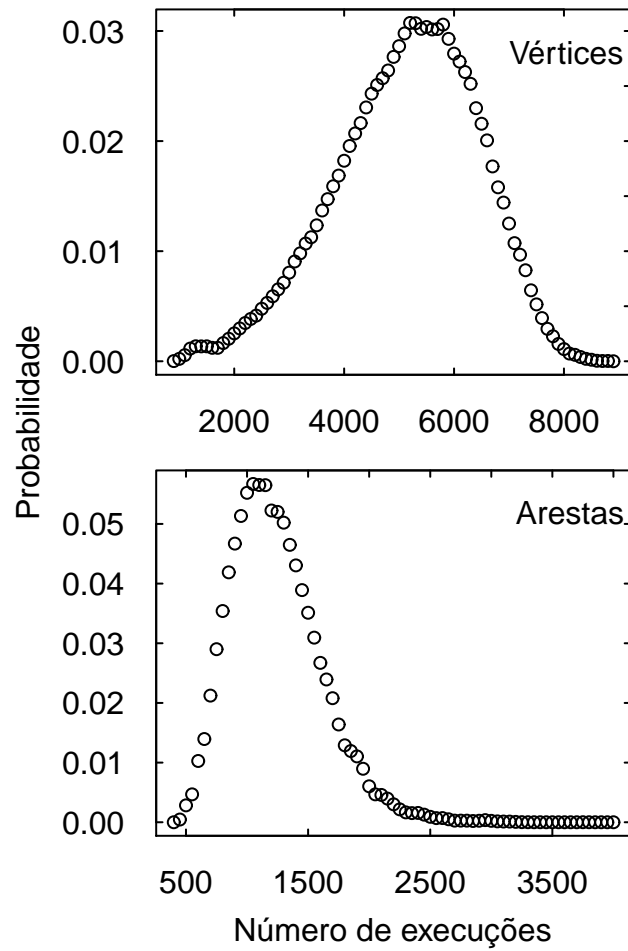


Figura 4.4: A distribuição de vértices e arestas alcançados pela propagação de mensagens nas execuções. As probabilidades são agrupadas em *bins* de largura 100 para vértices e 50 para arestas.

Observa-se nessas distribuições de longo prazo que, com significativa probabilidade, um número relativamente alto de vértices e arestas são alcançados mesmo ao final de uma longa sequência de execuções, quando a distribuição de pesos sinápticos está estabilizada. Esse fato sugere que alguma forma de integração da informação aconteça em determinados subgrafos de  $D$  à medida que as execuções progredem, como será discutido no Capítulo 5.

## 4.5 Notas sobre a escolha dos parâmetros

Além dos valores considerados para os parâmetros  $\lambda$ ,  $\delta$  e  $\alpha$ , justificados nas seções anteriores, os resultados aqui descritos são dependentes do percentual de iniciadores escolhidos no início de cada execução do algoritmo distribuído e da diferença  $v^t - v^0$ .

Os efeitos resultantes do aumento do percentual de iniciadores ou da redução da diferença  $v^t - v^0$  são semelhantes, e explicados a seguir. Ambas as classes de modificações levam a um aumento no número de mensagens a serem processadas em cada execução, o que resulta em mais modificações nos pesos sinápticos e a uma convergência mais veloz à distribuição de pesos final. A distribuição em si, entretanto, não é alterada, de forma que a fração de iniciadores e a diferença  $v^t - v^0$  influenciam apenas como e com que velocidade se dá a evolução das sequências de execuções ao longo do tempo. É relevante mencionar que a escolha desses parâmetros não tem influência direta no tempo de execução de um conjunto de sequências, uma vez que, embora a convergência da distribuição ocorra mais rapidamente, há, em contrapartida, a necessidade de que mais mensagens sejam processadas em cada execução.

Dados os valores de  $v^0$  e  $v^t$ , pode-se comparar a distribuição final obtida para diferentes valores de  $\delta$  e  $\alpha$ . Duas variações destes parâmetros são ilustradas na Figura 4.5, em conjunto com a distribuição final da Figura 4.1. As duas novas distribuições ilustradas foram obtidas com os valores de  $\delta = 0,015$  com  $\alpha = 0,05$  e  $\delta = 0,01$  com  $\alpha = 0,025$ . A análise de campo médio da Seção 3.4 prevê que os picos dessas distribuições devem ocorrer nas proximidades dos intervalos  $[0,285, 0,3]$  e  $[0,39, 0,4]$ , respectivamente, o que pode ser observado na figura. Pode-se ver ainda que o aumento da razão  $\delta/\alpha$  parece impedir a convergência da distribuição à uma log-normal. Esse efeito é esperado à medida que a moda da distribuição move-se em direção a 1 quando razão  $\delta/\alpha$  é aumentada, devido ao acúmulo de probabilidades para maiores valores de pesos sinápticos, uma vez que estes são truncados em 1. Observa-se que já para os valores de  $\delta = 0,01$  com  $\alpha = 0,025$  este efeito torna-se aparente, e a distribuição foge às características de uma distribuição log-normal.

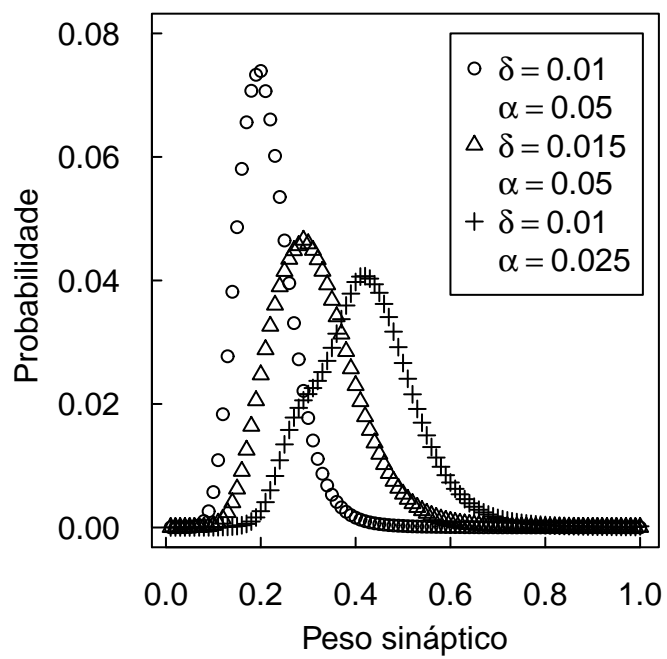


Figura 4.5: Distribuição de pesos sinápticos final para diferentes combinações de valores para  $\delta$  e  $\alpha$ .

## Capítulo 5

# Integração da informação

Como quantificar a consciência, ou mesmo reconhecer que um dado sistema apresenta comportamento consciente? Recentemente, uma teoria que procura quantificar a quantidade de consciência em um sistema utilizando o conceito da integração da informação, denominada Teoria da Informação Integrada, foi formulada por Tononi et al em [95–98]. De acordo com a teoria,

(...) a consciência corresponde à capacidade de um sistema integrar informação. Esta afirmação é motivada por duas propriedades fenomenológicas fundamentais da consciência: diferenciação – a disponibilidade de um grande número de experiências conscientes; e integração – a unidade de cada uma dessas experiências.

O seguinte experimento é proposto para motivar a teoria. Considere uma pessoa posicionada à frente de uma tela que é alternadamente ligada e desligada. A pessoa é instruída a dizer “claro” quando a tela é ligada, e “escuro” quando a mesma é desligada. Um fotodiodo é também posicionado em frente à tela, configurado de forma que um som seja emitido apenas quando a tela é ligada. Quando a pessoa diferencia os estados da tela entre ligado e desligado, existe a experiência consciente de se “ver” luz ou escuridão. O fotodiodo também pode diferenciar os dois estados, mas não há experiência consciente nessa diferenciação. Qual a diferença chave entre a pessoa e o fotodiodo que permite que a primeira “veja” a luz de forma consciente?

Quando a tela é ligada, o fotodiodo entra em um de seus dois possíveis estados. Entretanto, quando a pessoa vê a tela ser ligada, o estado em que ela se encontra é apenas um dentre uma variedade extraordinária de estados possíveis. Em outras palavras, o repertório de estados do fotodiodo é minimamente diferenciado, ao contrário do repertório de estados da pessoa observando a tela.

A capacidade de diferenciar entre um grande número de estados, entretanto, não é suficiente para explicar a presença de consciência. Por exemplo, ao subs-

tituir o fotodiodo por uma câmera digital com resolução de um megapixel, essencialmente uma coleção de um milhão de fotodiodos, o sistema torna-se capaz de diferenciar entre  $2^{10^6}$  estados diferentes, e ainda assim a câmera digital não apresenta consciência.

A teoria de Tononi postula que a característica fundamental para que um sistema possa exibir características de consciência é relacionada com a integração da informação. No exemplo dado acima, cada fotodiodo funciona de forma independente dos demais, enquanto no cérebro há uma grande quantidade de interações causais entre seus diversos elementos. Se o sensor da câmera digital fosse dividido em fotodiodos individuais, não haveria perda de resolução da mesma; por outro lado, a desconexão de elementos do cérebro responsáveis pela experiência consciente levaria a efeitos desastrosos.

Esta análise sugere que, para que haja consciência, um sistema deve possuir um grande repertório de estados (informação) e que não deve ser possível decompô-lo em partes que representem subsistemas sem dependência causal (integração).

## 5.1 Conceitos básicos

### 5.1.1 Entropia

O conceito de *entropia* remete a uma medida de incerteza de uma variável aleatória. Ela define, portanto, a quantidade de informação necessária em média para descrever a mesma. Seja  $X$  uma variável aleatória discreta com função de probabilidade de massa  $p(x_k) = \Pr(X = x_k), k = 1, 2, \dots, n$ . A entropia  $H(X)$  desta variável aleatória é definida por

$$H(X) = - \sum_{1 \leq k \leq n} p(x_k) \log p(x_k). \quad (5.1)$$

Convenciona-se que  $0 \log 0 = 0$  uma vez que  $\lim_{x \rightarrow 0} x \log x = 0$ .

A entropia é dada por um valor não-negativo, o que pode ser observado ao considerar-se que  $0 \leq p(x_k) \leq 1$ , o que implica que  $\log p(x_k) \leq 0$ . Considera-se ainda que o logaritmo na Equação 5.1 é na base 2, e desta forma a medida de entropia é dada em bits.

Nota-se ainda que a entropia pode ser interpretada como o valor esperado da variável aleatória  $\log \frac{1}{p(X)}$ , ou seja,

$$H(X) = E \left[ \log \frac{1}{p(X)} \right]. \quad (5.2)$$

A entropia é maximizada quando a distribuição de probabilidade da qual ela



é função é uniforme, ou seja  $p(x_k) = 1/n$ , representando um estado de incerteza máxima. Conseqüentemente, o valor da entropia nesse estado é de  $n$  bits.

### 5.1.2 Entropia relativa

A *entropia relativa* funciona como uma medida de distância entre duas distribuições. Denotada por  $D(p||q)$ , ela mede a ineficácia de assumir que uma distribuição é dada por  $q$  quando a distribuição real é  $p$  [32]. A definição de entropia relativa, também denominada *divergência de Kullback-Leibler*, entre duas funções de probabilidade de massa  $p(x)$  e  $q(x)$  é dada por

$$D(p||q) = \sum_x p(x) \log \frac{p(x)}{q(x)} = E \left[ \log \frac{p(x)}{q(x)} \right], \quad (5.3)$$

onde convencionou-se que  $0 \log \frac{0}{0} = 0$  e que  $p \log \frac{p}{0} = \infty$ . Assim, se existe algum  $x$  tal que  $p(x) > 0$  e  $q(x) = 0$ , então  $D(p||q) = \infty$ .

A entropia relativa é sempre não-negativa, e assume valor zero se e somente se  $p = q$ . Entretanto, a entropia relativa não é uma medida real de distância entre duas distribuições, uma vez que ela não é simétrica e não satisfaz a desigualdade triangular, ou seja,  $D(p||q) \leq D(p||r) + D(r||q)$  não é satisfeita.

## 5.2 Consciência como informação integrada

A descrição apresentada nesta seção é baseada em [8], que define uma medida de informação integrada para sistemas de elementos discretos que evoluem ao longo do tempo, uma extensão da teoria desenvolvida em [95, 96, 98].

Será utilizada aqui a mesma notação apresentada em [8]. Nesta análise, são considerados grafos não-dirigidos, denominados *sistemas*, cujos vértices realizam algum tipo de operação simples cujo resultado é função do estado dos vértices vizinhos. Sistemas ou subconjuntos de sistemas são representados por letras maiúsculas como  $X$  ou  $S$ . Letras maiúsculas com subscritos ( $X_t, S_t$ ) denotam distribuições de probabilidade de perturbações impostas ao estado de um subconjunto em um dado instante de tempo  $t$ . Letras minúsculas com subscritos ( $x_t, s_t$ ) representam eventos, ou seja, o valor do estado do subconjunto correspondente no instante  $t$ .

### 5.2.1 Informação efetiva

A informação gerada por um sistema ao entrar em um determinado estado é função do tamanho do repertório de estados possíveis, ou seja da distribuição de

probabilidades sobre o conjunto de estados de saída do sistema, e da redução de incerteza produzida pela entrada neste estado. Essa redução de incerteza, gerada pelas interações causais entre elementos do sistema, é denominada *informação efetiva*, definida como

$$\begin{aligned} ei(X_0 \rightarrow x_1) &= D(p(X_0 \rightarrow x_1) \parallel p^{\max}(X_0)) \\ &= H(p^{\max}(X_0)) - H(p(X_0 \rightarrow x_1)). \end{aligned} \quad (5.4)$$

Na Equação 5.4,  $p^{\max}(X_0)$  denota o repertório *a priori*, ou seja, a distribuição de probabilidades sobre o conjunto de saídas do sistema, cada uma considerada independentemente com igual probabilidade. Esse repertório é portanto dado pela distribuição de entropia máxima sobre os estados do sistema. O repertório *a posteriori*, denotado por  $p(X_0 \rightarrow x_1)$ , é o repertório de estados que poderiam ter levado ao estado  $x_1$ . A informação efetiva é dada portanto por uma diferença de entropias, e pode então ser interpretada como a redução da incerteza obtida quando o sistema evolui para o estado  $x_1$ .

A Figura 5.1 ilustra alguns exemplos onde é calculada a informação efetiva de alguns sistemas simples compostos por elementos binários. Nesta Figura, os elementos são exibidos em seu estado final. Nós preenchidos representam elementos cujo estado final é 1, enquanto nós vazios representam elementos com estado final 0.

Na Figura 5.1a, considera-se um sistema com dois elementos onde o estado de um deles é dado pelo estado do outro no instante de tempo anterior. O repertório *a priori* consiste das quatro possíveis configurações que podem ser obtidas com dois bits, ou seja, 00, 01, 10 e 11, de forma que  $H(p^{\max}(X_0)) = 2$  bits. O estado final do sistema é  $x_1 = 01$ . Uma vez que o estado de um elemento é completamente definido pelo estado do outro elemento no instante anterior, este é atingido com probabilidade 1, e portanto tem-se  $H(p(X_0 \rightarrow x_1)) = 0$  bits, o que leva à informação efetiva  $ei(X_0 \rightarrow x_1) = 2$  bits.

O sistema da Figura 5.1b é composto por três elementos que determinam seu estado pela aplicação da função E lógico às suas entradas. Como há três elementos no sistema, o repertório *a priori* consiste de 8 diferentes estados iniciais possíveis, fazendo com que  $H(p^{\max}(X_0)) = 3$  bits. O estado final do sistema, como ilustrado, é dado por  $x_1 = 000$ . Observa-se que do repertório *a priori*, apenas 4 dos possíveis estados iniciais podem levar ao estado  $x_1$  (aqueles em que ao menos 2 elementos possuem valor 0). Portanto, a entropia do repertório *a posteriori* é dada por  $H(p(X_0 \rightarrow x_1)) = 2$  bits, e obtém-se  $ei(X_0 \rightarrow x_1) = 1$  bit.

Na Figura 5.1c, os três elementos do sistema sempre “disparam”, no sentido de que qualquer estado  $x_t$  é dado por  $111\forall t$ . A entropia do repertório *a priori* é

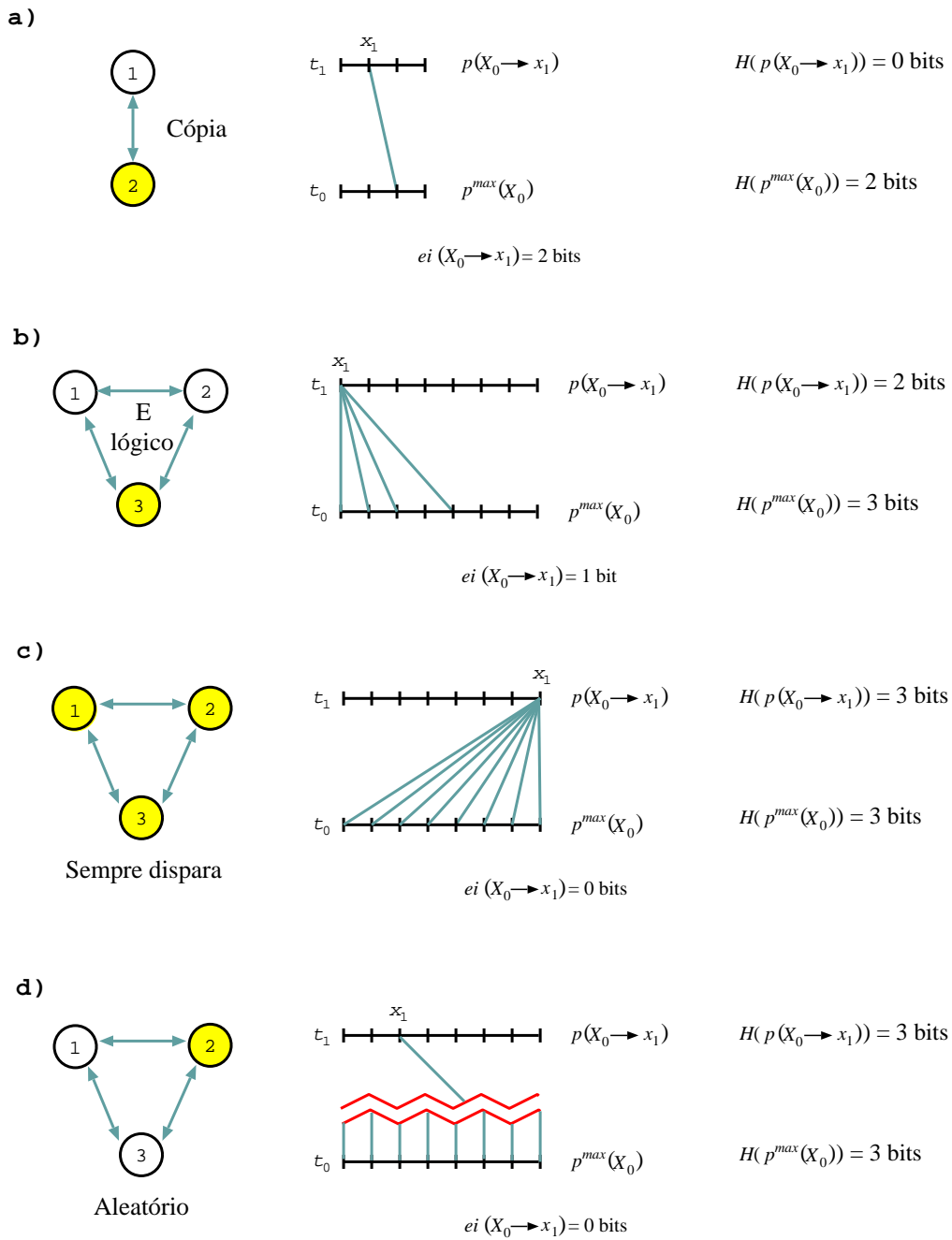


Figura 5.1: Exemplos do cálculo da informação efetiva para diferentes sistemas compostos por elementos binários. O estado final dos elementos é indicado visualmente pela sua coloração. Nós vazios indicam estado final 0, enquanto nós preenchidos indicam estado final 1.

dada por  $H(p^{\max}(X_0)) = 3$  bits, como no exemplo anterior, e uma vez que todos os estados deste repertório levam ao estado  $x_1$ , a entropia do repertório *a posteriori* é também  $H(p(X_0 \rightarrow x_1)) = 3$  bits. Assim,  $ei(X_0 \rightarrow x_1) = 0$  bits, e o sistema não gera informação efetiva.

No sistema da Figura 5.1d, os elementos disparam aleatoriamente. Dessa forma, o estado inicial é irrelevante na determinação do estado final, e mais uma vez obtém-se  $H(p^{\max}(X_0)) = 3$  bits e  $H(p(X_0 \rightarrow x_1)) = 3$  bits. Este é, portanto, outro exemplo de um sistema que não gera informação efetiva.

## 5.2.2 Informação integrada

Considere agora uma partição  $\mathcal{P}$  de um sistema em  $m$  partes disjuntas denotadas por  $M^k$ ,  $k = 1, 2, \dots, m$ , que, tomadas em conjunto, compreendam todo o sistema. Define-se a *informação efetiva de uma partição*  $\mathcal{P}$  como

$$ei(X_0 \rightarrow x_1/\mathcal{P}) = D \left[ p(X_0 \rightarrow x_1) \left\| \prod_{M^k \in \mathcal{P}} p(M_0^k \rightarrow \mu_1^k) \right. \right] \quad (5.5)$$

onde  $\mu_1^k$  corresponde a um evento resultante da distribuição  $M_0^k$  de estados iniciais da parte  $M^k$ .

Considere agora a definição de uma *partição de informação mínima*, denotada por  $\mathcal{P}^{MIP}$ , como a decomposição do sistema em suas partes partes menos integradas, ou seja, mais independentes, e representando portanto a sua decomposição mais natural.

A determinação de  $\mathcal{P}^{MIP}$  pode ser realizada por meio de uma busca sobre todas as possíveis partições do sistema, após uma normalização, necessária pelas seguintes razões. A informação efetiva de uma partição assimétrica, onde a primeira parte contém um único elemento e outra contém os demais, é tipicamente menor do que aquela através de uma partição cujas partes têm o mesmo tamanho. Além disso, a informação efetiva de uma partição que define um grande número de partes é em geral maior do que a de uma partição do sistema em poucas partes. Em uma partição composta por  $m$  partes, é necessário portanto definir a normalização

$$N_{\mathcal{P}} = (m - 1) \min_k \{H^{\max}(M_0^k)\}. \quad (5.6)$$

A normalização, portanto, consiste na menor das entropias dos repertórios *a priori* multiplicada pelo número de outras partes. Pode-se então definir a partição de informação mínima como aquela para a qual a informação efetiva normalizada é

mínima, ou seja,

$$\mathcal{P}^{MIP} = \arg \min_{\mathcal{P}} \left\{ \frac{ei(X_0 \rightarrow x_1/\mathcal{P})}{N_{\mathcal{P}}} \right\}. \quad (5.7)$$

A *informação integrada*  $\phi$  de um sistema é definida como a informação efetiva da partição de informação mínima, ou seja, a entropia do repertório *a posteriori* do sistema relativa aos repertórios *a posteriori* das partes que compõem a partição de informação mínima combinados:

$$\begin{aligned} \phi(x_1) &= ei(X_0 \rightarrow x_1/\mathcal{P}^{MIP}) \\ &= D \left[ p(X_0 \rightarrow x_1) \parallel \prod_{M^k \in \mathcal{P}^{MIP}} p(M_0^k \rightarrow \mu_1^k) \right]. \end{aligned} \quad (5.8)$$

Na Figura 5.2 encontram-se exemplos do cálculo da informação integrada para um sistema composto por dois pares disjuntos de elementos cujo comportamento é o mesmo daqueles da Figura 5.1a.

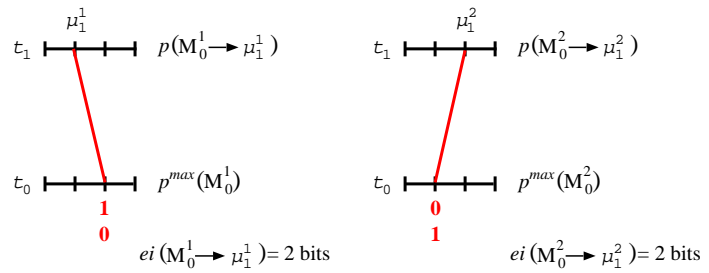
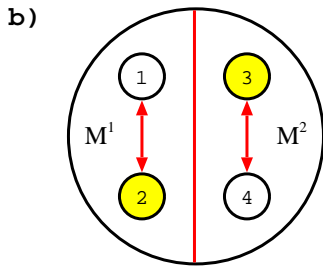
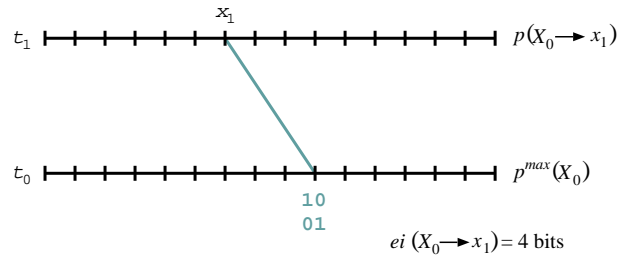
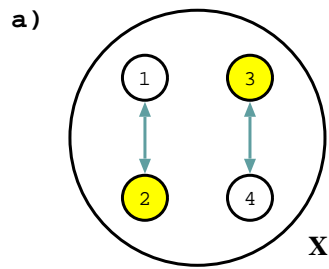
No exemplo da Figura 5.2a, a informação efetiva do sistema  $X$  como um todo é calculada, e uma vez que o estado de cada elemento é completamente determinado pelo estado de seu vizinho no instante de tempo anterior, temos que a informação efetiva é dada por  $ei(X_0 \rightarrow x_1) = H(p^{\max}(X_0)) - H(p(X_0 \rightarrow x_1)) = 4 - 0 = 4$  bits.

Na Figura 5.2b, é realizada a decomposição natural do sistema  $X$  em duas partes  $M^1$  e  $M^2$ . A informação efetiva de cada uma das partes é equivalente ao cálculo realizado na Figura 5.1a, e portanto corresponde a 2 bits. Os repertórios *a posteriori*  $p(M_0^1 \rightarrow \mu_1^1)$  e  $p(M_0^2 \rightarrow \mu_1^2)$  especificam, respectivamente, os estados 10 e 01, que combinados especificam o estado 1001, coincidindo com o repertório especificado pelo sistema como um todo. A informação integrada é portanto dada por

$$\phi(x_1) = D \left[ p(X_0 \rightarrow x_1) \parallel p(M_0^1 \rightarrow \mu_1^1) p(M_0^2 \rightarrow \mu_1^2) \right] = 0 \text{ bits},$$

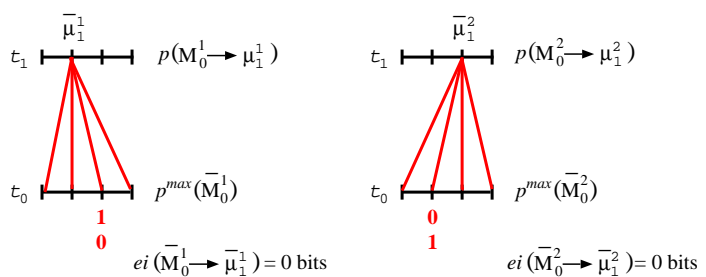
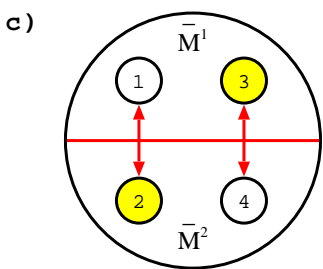
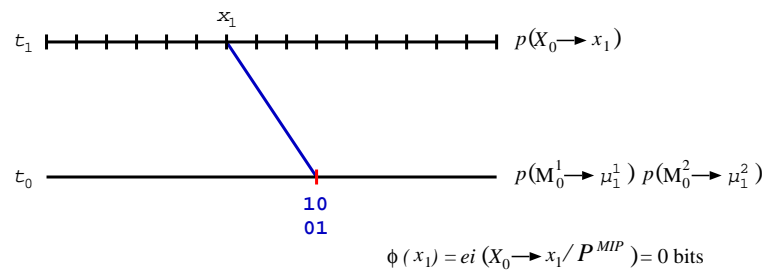
um resultado esperado uma vez que não há interação entre as duas partes do sistema. Conclui-se então que o sistema como um todo não gera informação além daquela gerada por suas partes.

Considere agora a Figura 5.2c, onde uma partição  $\overline{\mathcal{P}} = \{\overline{M}^1, \overline{M}^2\}$  diferente da partição da informação mínima é definida. Nesta figura, os repertórios *a posteriori* das partes  $\overline{M}^1$  e  $\overline{M}^2$  são especificados inteiramente por elementos externos às mesmas, e portanto nenhuma possibilidade pode ser eliminada na determinação do repertório que pode levar aos estados  $\overline{\mu}^1$  e  $\overline{\mu}^2$  respectivamente, levando a um repertório *a posteriori* de entropia máxima para cada uma das partes. A informação efetiva da partição  $\overline{\mathcal{P}}$  é portanto 4 bits. Nota-se que o valor encontrado para a informação efetiva sobre a partição  $\overline{\mathcal{P}}$  é maior do que aquele encontrado para a partição  $\mathcal{P}$ . A partição  $\overline{\mathcal{P}}$ , entretanto, não pode ser usada na determinação da



**Partição de Informação Mínima (MIP):**

$$P^{MIP} = \{M^1, M^2\}$$



**Partição:**  
 $\bar{P} = \{\bar{M}^1, \bar{M}^2\}$

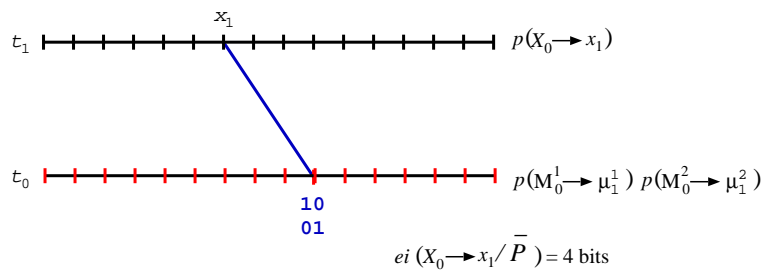


Figura 5.2: Exemplos do cálculo da informação integrada em um sistema de pares disjuntos.

informação integrada deste sistema, uma vez que não corresponde à partição de informação mínima.

Diversos resultados sobre a influência da arquitetura causal e da dinâmica imposta sobre um dado sistema sobre a informação integrada gerada pelo mesmo são apresentados e discutidos em [8]. A principal limitação da medida de informação integrada, na forma apresentada, é a sua aplicação restrita a sistemas de pequena escala. A impossibilidade do cálculo da informação integrada em sistemas maiores dá-se pela explosão combinatória gerada pela necessidade de particionar o sistema de forma que seja determinada a partição de informação mínima (cf. Equação 5.7). Tal determinação requer a enumeração de um conjunto de partições que, no pior caso, é dado pelo número de Bell correspondente ao número de elementos do sistema. O número de Bell para um sistema composto por 20 elementos, por exemplo, é da ordem de  $10^{13}$  [83], de maneira que mesmo para sistemas pequenos, o problema torna-se computacionalmente intratável. Desta forma, considera-se que a teoria da informação integrada de Tononi não é testável em sua presente forma, uma vez que sua aplicação é limitada a sistemas de escala extremamente reduzida. Além disso, o fato de a teoria da informação integrada de Tononi utilizar variáveis e operações binárias, que governam uma evolução síncrona e sem memória, constituem uma aparente simplificação excessiva no que diz respeito à simulação da dinâmica cerebral.

## **5.3 Uma nova medida de integração da informação**

### **5.3.1 Introdução**

Será proposta aqui uma medida alternativa para o cálculo da integração da informação sem que a essência desta quantidade seja perdida. Esses cálculos são realizados de maneira incremental, por meio de simulações como as descritas no Capítulo 4 e também fazendo uso das ferramentas da teoria da informação, em especial os conceitos de ganho de informação e correlação total, aplicados a variáveis definidas pela profundidade das cadeias causais emergentes da dinâmica do modelo descrito no Capítulo 3, para quantificar a eficiência do sistema em integrar informação.

A emergência da informação integrada aqui investigada faz uso do modelo e dinâmica descritos no Capítulo 3, que levam em conta aleatoriedade, assincronia e a presença de memória nas ações tomadas pelos neurônios artificiais, segundo o algoritmo assíncrono *A*. Duas medidas provenientes da teoria da informação são utilizadas como indicadores da integração da informação decorrente da evolução do sistema. O primeiro desses indicadores, o ganho de informação, é definido

como a quantidade de informação que o sistema gera como uma entidade única a partir de uma condição inicial de incerteza máxima. O segundo indicador, a correlação total, indica, essencialmente, o quanto o ganho de informação do sistema supera aquele dos seus vértices quando estes são considerados independentemente dos demais. Nesta análise, as variáveis envolvidas referem-se não aos eventos de disparo de potenciais de ação por parte dos vértices, como na teoria de Tononi, mas sim no fato destes serem ou não alcançados pelas mensagens que representam tais potenciais ao longo das diversas simulações.

### 5.3.2 Integração da informação

Considere uma sequência de  $N$  variáveis aleatórias discretas binárias  $\mathbf{X} = X_1, X_2, \dots, X_N$ . Seja  $\mathbf{x} = x_1, x_2, \dots, x_N \in \{0, 1\}^N$  uma das  $2^N$  possíveis sequências de valores correspondentes às respectivas variáveis. Com esta representação, então, temos que  $\mathbf{X} = \mathbf{x}$  implica que  $X_1 = x_1, X_2 = x_2, \dots, X_N = x_N$ .

Sejam  $P(\mathbf{x})$  a probabilidade conjunta de  $\mathbf{X} = \mathbf{x}$  e  $P_i(x_i)$  a probabilidade marginal de  $X_i = x_i$  para todo  $i \in \{1, 2, \dots, N\}$ , dada pela soma de  $P(\mathbf{x})$  sobre todas as  $2^{N-1}$  possibilidades de  $\mathbf{x}$  que deixem o valor de  $X_i$  fixo em  $x_i$ .

A definição dos dois indicadores mencionados acima será função da entropia associada à sequência  $\mathbf{X}$ , dada a distribuição conjunta  $P$  ou a cada variável  $X_i$  individualmente, dadas a distribuição  $P_i$  correspondente. Consideraremos, portanto a *entropia conjunta*, denotada por  $H(\mathbf{X})$  e as *entropias marginais*  $H_i(X_i)$ , dadas pelas fórmulas

$$H(\mathbf{X}) = - \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log P(\mathbf{x}) \quad (5.9)$$

e

$$H_i(X_i) = - \sum_{x_i \in \{0,1\}} P_i(x_i) \log P_i(x_i). \quad (5.10)$$

Dadas as observações sobre a entropia máxima realizadas na Seção 5.1.1, observa-se que  $0 \leq H(\mathbf{X}) \leq N$  e  $0 \leq H_i(X_i) \leq 1$ .

Os dois indicadores a serem utilizados nessa análise da integração da informação, descritos a seguir, fazem uso da definição da entropia relativa (cf. Seção 5.1.2). Consideraremos aqui a entropia relativa de duas distribuições conjuntas  $P$  e  $Q$  sobre as mesmas  $N$  variáveis aleatórias binárias definidas acima. Consequentemente, a Equação 5.3 toma a seguinte forma.

$$D(P||Q) = \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log \frac{P(\mathbf{x})}{Q(\mathbf{x})}. \quad (5.11)$$



Nas definições dadas a seguir, a distribuição  $P$  é a mesma definida acima, enquanto a distribuição  $Q$  será definida individualmente para cada indicador.

### Ganho de informação

O primeiro dos indicadores, denominado ganho de informação, é definido como a entropia relativa entre  $P$  e  $Q$  quando  $Q$  reflete um estado de máxima incerteza no que diz respeito aos valores das  $N$  variáveis. Dessa forma, utiliza-se  $Q(\mathbf{x}) = 1/2^N$  para todo  $\mathbf{x} \in \{0,1\}^N$ . Denotando-se o ganho de informação por  $G(\mathbf{X})$ , temos, a partir da Equação 5.11,

$$\begin{aligned} G(\mathbf{X}) &= \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log [2^N P(\mathbf{x})] \\ &= \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) [\log 2^N + \log P(\mathbf{x})] \\ &= \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} NP(\mathbf{x}) + \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log P(\mathbf{x}) \end{aligned}$$

e portanto

$$G(\mathbf{X}) = N - H(\mathbf{X}). \quad (5.12)$$

Pode-se ainda definir o ganho de informação marginal para as variáveis aleatórias  $X_i$ . Para estas variáveis, observa-se que a distribuição de máxima incerteza é dada por  $Q_i(0) = Q_i(1) = 1/2$ , e se denotarmos por  $G_i(X_i)$  o ganho de informação marginal, temos que  $G_i(X_i) = D(P_i||Q_i)$  e portanto

$$G_i(X_i) = 1 - H_i(X_i). \quad (5.13)$$

Nota-se que as definições acima satisfazem as desigualdades  $0 \leq G(\mathbf{X}) \leq N$  e  $0 \leq G_i(X_i) \leq 1$ .

### Correlação total

O segundo indicador, a correlação total, determina o quão distante as variáveis  $X_1, X_2, \dots, X_N$  estão de serem independentes umas das outras, em relação a  $P$ . Utiliza-se, então, para este indicador,  $Q(\mathbf{x}) = \prod_{i=1}^N P_i(x_i)$  para todo  $\mathbf{x} \in \{0,1\}^N$ , e dada esta escolha para a distribuição conjunta  $Q$ , a entropia relativa  $D(P||Q)$  passa a denotar o que é conhecido como a correlação total entre as  $N$  variáveis [101],

denotada aqui por  $C(\mathbf{X})$ . A partir da Equação 5.11, temos

$$\begin{aligned}
C(\mathbf{X}) &= \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \left[ \log P(\mathbf{x}) - \log \prod_{i=1}^N P_i(x_i) \right] \\
&= \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log P(\mathbf{x}) - \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log \prod_{i=1}^N P_i(x_i) \\
&= -H(\mathbf{X}) - \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \sum_{i=1}^N \log P_i(x_i) \\
&= -H(\mathbf{X}) - \sum_{i=1}^N \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N} P(\mathbf{x}) \log P_i(x_i) \\
&= -H(\mathbf{X}) - \sum_{i=1}^N \sum_{x_i \in \{0,1\}} \sum_{\mathbf{x} \in \{0,1\}^N | X_i = x_i} P(\mathbf{x}) \log P_i(x_i) \\
&= -H(\mathbf{X}) - \sum_{i=1}^N \sum_{x_i \in \{0,1\}} P_i(x_i) \log P_i(x_i)
\end{aligned}$$

e desta forma

$$C(\mathbf{X}) = \sum_{i=1}^N H_i(X_i) - H(\mathbf{X}) \quad (5.14)$$

A correlação total, assim como a entropia, é expressa em bits e é uma função da distribuição conjunta  $P$ . Seu valor máximo dá-se quando a distribuição  $P$  define probabilidade zero para todos os membros de  $\{0, 1\}^N$ , com exceção de dois deles. Sejam estes  $\mathbf{x}$  e  $\mathbf{y}$ . O valor máximo da correlação total ocorre se i)  $\mathbf{x}$  e  $\mathbf{y}$  são valores complementares atribuídos às variáveis  $\mathbf{X}$  e  $\mathbf{Y}$ , ou seja, para todo  $i$ ,  $x_i = 0$  se e somente se  $y_i = 1$  e ii)  $P(\mathbf{x}) = P(\mathbf{y}) = 1/2$ . Satisfeitas essas condições, temos que  $H_i(X_i) = 1$  para todo  $i$ , e  $H(\mathbf{X}) = 1$ , e portanto  $0 \leq C(\mathbf{X}) \leq N - 1$ .

Considere agora as equações 5.12, 5.13 e 5.14. Aplicando a equação 5.13 na equação 5.14 temos

$$C(\mathbf{X}) = N - \sum_{i=1}^N G_i(X_i) - H(\mathbf{X}).$$

Em conjunto com a equação 5.12, obtemos

$$C(\mathbf{X}) = G(\mathbf{X}) - \sum_{i=1}^N G_i(X_i).$$

Portanto, a correlação total corresponde ao ganho de informação que supera o ganho total resultante das variáveis tomadas de maneira independente. De forma equivalente, o ganho de informação é composto pela correlação total e pelo ganho

marginal total  $\sum_{i=1}^N G_i(X_i)$ , ou seja,

$$G(\mathbf{X}) = C(\mathbf{X}) + \sum_{i=1}^N G_i(X_i). \quad (5.15)$$

Nas análises a seguir, será utilizada uma razão que indica a capacidade de o grafo  $D$ , sob a dinâmica imposta pelo algoritmo  $A$ , gerar informação na forma de correlação total. Esta razão é dada por

$$r(\mathbf{X}) = \frac{C(\mathbf{X})}{G(\mathbf{X})}. \quad (5.16)$$

### Valores esperados

A execução do algoritmo  $A$  altera os pesos sinápticos das arestas do grafo  $D$ , desta forma modificando a distribuição conjunta  $P$ , e conseqüentemente também os valores de  $C(\mathbf{X})$  e  $G(\mathbf{X})$ . Procura-se aqui obter valores com os quais os resultados obtidos nas simulações descritas a seguir possam ser comparados, de maneira a facilitar sua interpretação. Usar os valores máximos para cada quantidade não é especialmente útil, uma vez que estes ocorrem apenas para um conjunto finito de possibilidades para  $P$ , enquanto  $P$  varia sobre um espaço contínuo de possibilidades.

Observa-se então o valor esperado das duas quantidades à medida que  $P$  varia. Para tanto, nota-se que especificar a distribuição  $P$  é equivalente a especificar  $2^N$  números no intervalo  $[0, 1]$ , dado que a soma destes seja 1. Em outras palavras,  $P$  corresponde a cada ponto do simplex de  $2^N$  dimensões [106]. O cálculo do valor esperado de  $C(\mathbf{X})$  ou  $G(\mathbf{X})$  sobre este simplex requer a escolha de uma função densidade e a posterior integração sobre o simplex. Dadas as complexidades da dinâmica imposta pelo algoritmo  $A$  aos pesos sinápticos das arestas do grafo  $D$  e da estrutura deste, é improvável que uma função densidade apropriada possa ser derivada. Ainda que se assuma uma função densidade uniforme, há ainda a necessidade de integrar  $C(\mathbf{X})$  e  $G(\mathbf{X})$  sobre o simplex, o que pode ser feito analiticamente para  $G(\mathbf{X})$ , fazendo-se uso do valor esperado de  $H(\mathbf{X})$  [28], mas não para  $C(\mathbf{X})$ .

Para valores suficientemente grandes de  $N$ , a fórmula em [28] resulta num valor esperado de  $H(\mathbf{X})$  sobre o simplex, usando-se a densidade uniforme, que tende a  $N - (1 - \gamma)/\ln 2$ , onde  $\gamma \approx 0,57722$  é a constante de Euler. Então, pela Equação 5.12, o valor esperado de  $G(\mathbf{X})$  tende à constante  $(1 - \gamma)/\ln 2 \approx 0,6$ . De maneira similar, pela Equação 5.14, o mesmo valor pode ser utilizado como um limite superior aproximado no valor esperado de  $C(\mathbf{X})$ . Sabe-se ainda, de [28], que sob estas condições,  $H(\mathbf{X})$  e  $G(\mathbf{X})$  são concentrados próximos às suas médias.

### 5.3.3 Simulações

Dadas as definições acima, foram executadas simulações análogas às aquelas descritas no Capítulo 4.

A geração de instâncias do grafo  $D$  foi realizada de acordo com o procedimento descrito na Seção 3.2, com as seguintes adaptações aos seus parâmetros estruturais. Em contraste com os parâmetros utilizados na geração dos grafos no Capítulo 4, os resultados computacionais descritos neste capítulo foram obtidos com grafos de tamanho  $n = 100$  vértices. Essa redução de escala será analisada posteriormente. Para que a proporção de nós na componente fortemente conexa de  $D$  permanecesse com tamanho próximo a  $0,9n$ , foi necessário ainda modificar o parâmetro da distribuição exponencial utilizada na determinação da probabilidade de que dois vértices sejam conectados. De maneira que tal proporção fosse mantida, utilizou-se  $\lambda = -1$ . Assim como no Capítulo 4, toda análise aqui realizada limita-se aos vértices pertencentes à componente fortemente conexa de  $D$ . O parâmetro  $\tau$  da lei de potência que define a distribuição de graus de saída dos vértices de  $D$  foi mantido em 1,8, de acordo com os resultados já citados em [35, 99].

No que diz respeito aos parâmetros que influenciam a dinâmica do modelo, foram mais uma vez utilizados os valores  $v^0 = -15$ ,  $v^t = 0$ ,  $\alpha = 0,04$  e  $\delta = 0,0002$ . O tamanho do conjunto de iniciadores  $I$  foi modificado de maneira que a evolução do envio de mensagens possa dar-se mais rapidamente, o que provou-se necessário dada a maior complexidade computacional das simulações aqui descritas. Cada execução é então iniciada com a escolha aleatória de 50 vértices iniciadores.

De maneira que conclusões estatísticas possam ser tomadas sobre os resultados das simulações, foram utilizadas 100 instâncias de  $D$ . Sobre cada uma delas, 50 000 sequências, cada uma composta por 10 000 execuções foram realizadas. Além disso, onze pontos de observação foram definidos ao longo de cada sequência. Para cada sequência, o primeiro ponto de observação ocorre em seu início, antes que qualquer execução tenha sido realizada, de forma que os potenciais de disparo e os pesos sinápticos dos vértices e arestas do grafo, respectivamente, estejam configurados com seus valores iniciais aleatórios. Os demais dez pontos de observação ocorrem em intervalos uniformes de 1 000 execuções na sequência.

Considere agora as definições relacionadas à integração da informação descritas nas seções anteriores. Define-se  $N = |\text{GSCC}(D)|$ , de forma que exista uma variável aleatória para cada vértice do grafo  $D$ . Seja  $P_i(1)$  a probabilidade de que o vértice  $i$  receba ao menos uma mensagem durante uma execução do algoritmo  $A$  em  $D$  (em outras palavras, a probabilidade de que  $i$  seja *alcançado* durante a execução), e de forma similar, seja  $P(\mathbf{x})$  a probabilidade de que todo vértice  $i$  tal

que  $x_i = 1$  (e nenhum outro vértice) receba ao menos uma mensagem durante a execução do algoritmo.

O propósito de cada ponto de observação é permitir que a distribuição conjunta  $P$  das variáveis  $X_1, X_2, \dots, X_N$  seja estimada, permitindo assim o cálculo do ganho de informação  $G(\mathbf{X})$  e da correlação total  $C(\mathbf{X})$ . Com a definição de  $P_i(1)$  dada acima, a cada ponto de observação são analisados os padrões de propagação de mensagens que ocorrem em  $D$  devido à execução do algoritmo  $A$ . Tal análise é feita por meio de 100 execuções extras, cada uma sendo iniciada com a escolha de um novo conjunto de iniciadores e executada com os potenciais de disparo e pesos sinápticos configurados com os valores correspondentes aqueles alcançados no ponto de observação atual, resultantes da dinâmica do modelo até a presente execução. Ao final das execuções extras, a sequência original de execuções é retomada com esses mesmos valores de potenciais de disparo e pesos sinápticos.

Para  $c = 1, 2, \dots, 11$ , a distribuição conjunta  $P$  correspondente ao  $c$ -ésimo ponto de observação pode ser estimada, ao fim de todas as sequências de execuções, a partir do número total de execuções extras, que corresponde a  $50\,000 \times 100 = 5 \times 10^6$ . Os valores obtidos para  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$  são então tomados em média calculada sobre os resultados alcançados ao final das sequências de execuções para cada instância de  $D$ . Desta forma, são consideradas as variações estruturais de cada instância do grafo, bem como as variações no número de vértices excitatórios e inibitórios que compõem o mesmo, e finalmente as diferenças provenientes dos diferentes valores iniciais dos potenciais de disparo e dos pesos sinápticos de vértices e arestas, respectivamente.

A estimativa da distribuição  $P$  é realizada da seguinte forma. Após cada execução de  $A$ , o ponto  $\mathbf{x} \in \{0, 1\}^N$  tal que  $x_i = 1$  se e somente se o vértice  $i$  foi alcançado durante a execução tem seu número de ocorrências incrementado em 1. A distribuição  $P(\mathbf{x})$  é então obtida pela normalização do número de ocorrências de cada ponto, uma vez que todas as sequências tenham alcançado o ponto de observação apropriado e que todas as sequências extras tenham sido finalizadas. Tal procedimento resulta em um problema de armazenamento, uma vez que para cada instância de  $D$ , as sequências são executadas em ordem, e conjuntos de sequências referentes a diferentes instâncias são executadas em paralelo, fazendo uso de múltiplos processadores. Assim, devem existir acumuladores correspondentes aos vários membros de  $\{0, 1\}^N$  que são observados e que precisam ser armazenados para todos os pontos de observação. O grande volume de dados impede o seu armazenamento em memória, de forma que este precisa ser feito em disco, causando um grande impacto no desempenho das simulações, e portanto no tempo que estas necessitam para serem finalizadas. Assim, o número total de  $5 \times 10^6$  execuções extras por ponto de observação não pode ser substancialmente

aumentado na prática. Este número, multiplicado pelo número de instâncias de  $D$  utilizadas, é também um limite superior do número de membros de  $\{0, 1\}^N$  que podem ser observados, e portanto o número de vértices não pode ser muito grande, justificando assim a redução de escala mencionada anteriormente.

### Modelos de grafo utilizados

Como mencionado acima, o modelo de grafo apresentado no Capítulo 3 foi utilizado para investigar a integração da informação num sistema artificial com propriedades que buscam simular características fundamentais encontradas no neocórtex. Como discutido anteriormente, foram gerados grafos com  $n = 100$  vértices, e a escolha de  $\lambda = -1$  foi feita de forma que fosse obtido  $N \approx 90$ . Para este valor de  $N$ , o valor esperado dos graus de entrada e saída dos vértices do grafo  $D$  é aproximadamente 3,7.

Como maneira de realizar uma abordagem mais completa na análise aqui proposta, foram também estudados dois modelos de grafos adicionais, inspirados em modelos clássicos presentes na literatura. A motivação aqui é explorar a influência da topologia das redes de neurônios artificiais na sua capacidade de integrar informação.

O primeiro desses modelos é uma generalização do modelo de Erdős e Rényi [36, 37] para o caso dirigido [51], ou seja, um modelo em que a conectividade do grafo é dada por um processo completamente aleatório. Dado o grau médio esperado para os vértices do grafo, denotado por  $z$ , cujo valor utilizado foi o mesmo obtido para o modelo do neocórtex aqui proposto, ou seja, 3,7, o mecanismo de geração de  $D$ , neste caso, insere uma aresta dirigida do vértice  $i$  para o vértice  $j \neq i$  com probabilidade dada por  $z/(n - 1)$  (cf. Seção 2.2.2). As distribuições de graus de entrada e saída de grafos gerados segundo este modelo tendem à distribuição de Poisson com média  $z$ . Se  $z > 1$ , a GSCC do grafo é composta por quase todos os seus vértices com grande probabilidade, de forma que  $N \approx 100$ .

O segundo modelo, por sua vez, possui uma estrutura completamente determinística. Utiliza-se aqui um modelo estrutural simples que garante por construção que o grafo  $D$  é fortemente conexo, com graus de entrada e saída iguais a 4 para todos os vértices, valor escolhido por corresponder ao teto do grau médio dos vértices no modelo neocortical (i.e.,  $\lceil 3,7 \rceil = 4$ ). Gera-se então o grafo circulante dirigido [58] para inteiros no intervalo  $[1, 4]$ . Assumindo-se que os vértices sejam numerados de 0 a  $n - 1$ , constrói-se o grafo de maneira que o vértice  $i$  tenha quatro vizinhos de saída, os vértices  $(i + 1) \bmod n$  até  $(i + 4) \bmod n$ . Com  $n = 100$ , os 20 neurônios artificiais inibitórios devem ser necessariamente espaçados de maneira uniforme no ciclo dirigido composto pelos nós na ordem  $0, 1, \dots, n - 1, 0$ ,

de maneira que a restrição de que dois neurônios inibitórios não sejam conectados (cf. Seção 3.2) possa ser respeitada.

## Resultados

Os resultados apresentados a seguir são dados para execuções de simulações consistindo de 50 grafos de cada um dos modelos descritos acima, e são exibidos nas Figuras 5.3, 5.4 e 5.5, respectivamente. A parte (a) das figuras dá a distribuição de probabilidades para o número de ocorrências daqueles membros de  $\{0, 1\}^N$  que aparecem em ao menos uma das execuções extras (cf. Seção 5.3.3) em ao menos um dos 50 grafos de cada modelo, no décimo primeiro ponto de observação. O número médio de membros de  $\{0, 1\}^N$  observados para cada tipo de grafo é dado a seguir. Para o modelo neocortical, foram observados 1 733 membros de  $\{0, 1\}^N$ . Para o grafo de Erdős e Rényi, 4 756, e para o grafo circulante, 1 033 membros. Tais números ilustram a observação feita acima, referente ao fato de que a necessidade de haver uma limitação no número total de execuções extras tem um impacto direto sobre a capacidade do método aqui proposto de explorar o espaço dos  $2^N$  possíveis valores das  $N$  variáveis. Na verdade, a maioria absoluta dos valores nunca é encontrada.

As partes (b) e (c) das figuras exibem o ganho de informação médio  $G(\mathbf{X})$  e a correlação total média  $C(\mathbf{X})$ , respectivamente. As médias são, mais uma vez, calculadas sobre as 50 instâncias de cada tipo de grafo, em cada um dos onze pontos de observação. As barras de erro são omitidas nas partes (b) e (c) da Figura 5.5, uma vez que os desvios-padrão correspondentes são desprezíveis. Considerando-se que tanto  $G(\mathbf{X})$  como  $C(\mathbf{X})$  são limitados superiormente pelo número de variáveis  $N$  do sistema, ou seja, o número de vértices na componente fortemente conexa do grafo, e observando-se que tal componente nos grafos dos três diferentes modelos têm tamanhos diferentes, os dados nas partes (b) e (c) das Figuras 5.3, 5.4 e 5.5 estão normalizados com relação a ao seu respectivo tamanho, em função do número de vértices  $n$ . Para grafos do modelo neocortical, este número corresponde a  $0,9n$ , enquanto para os demais, corresponde a  $n$ . O procedimento de normalização, portanto, consiste em dividir os valores obtidos para  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$  por  $0,9$  para os grafos do modelo neocortical, deixando os valores para os demais modelos sem modificação.

Uma visão diferente daquela apresentada nas Figuras 5.3, 5.4 e 5.5 é ilustrada na Figura 5.6, que mostra um gráfico de espalhamento de todos os 150 grafos dos três modelos, cada um representado por seu ganho de informação e pela sua correlação total no último ponto de observação. Os dados da figura estão normalizados como descrito acima.

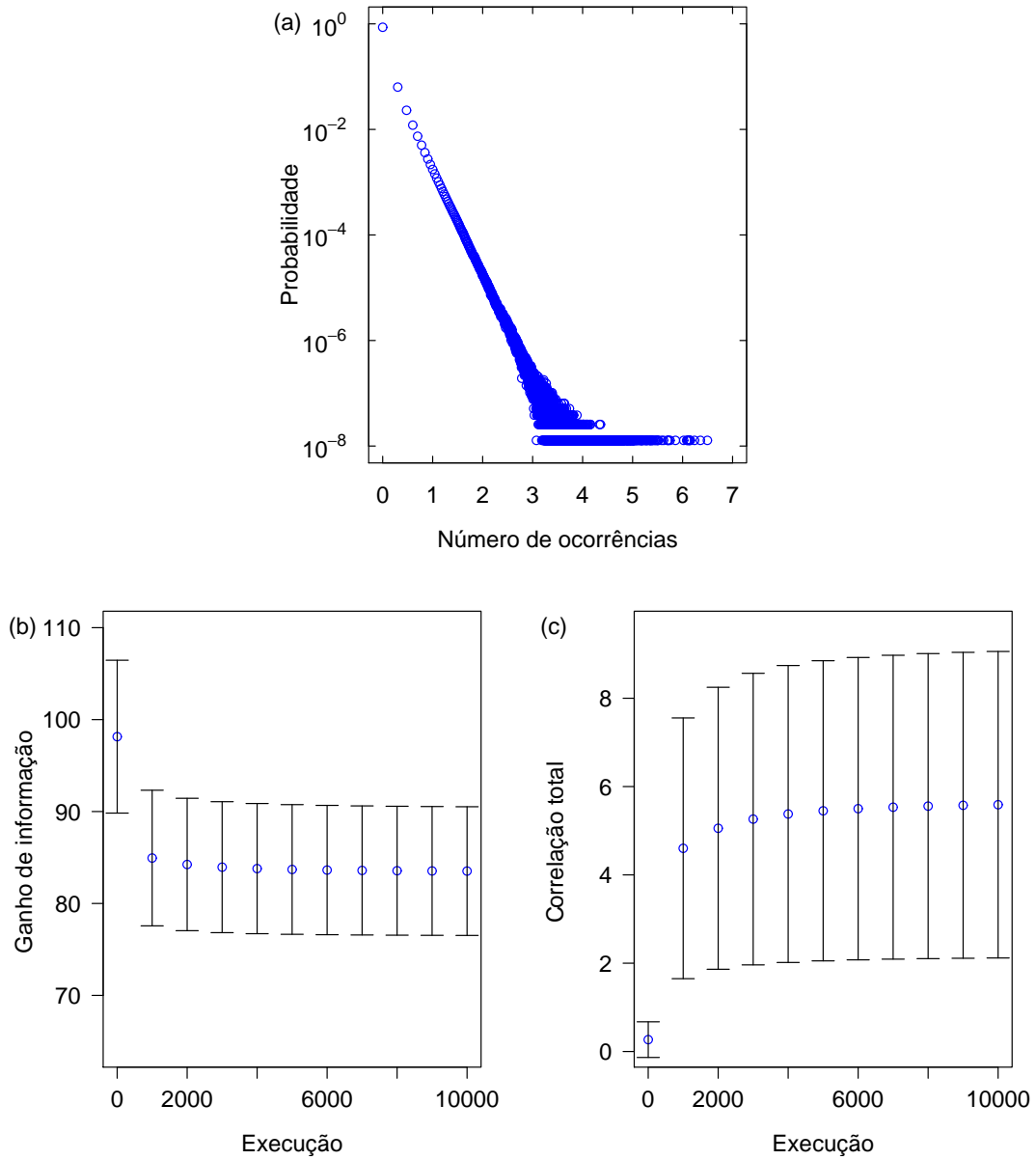


Figura 5.3: Resultados para grafos gerados pelo modelo neocortical: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de  $\{0, 1\}^N$  apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de  $G(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação; (c) o valor médio de  $C(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação.



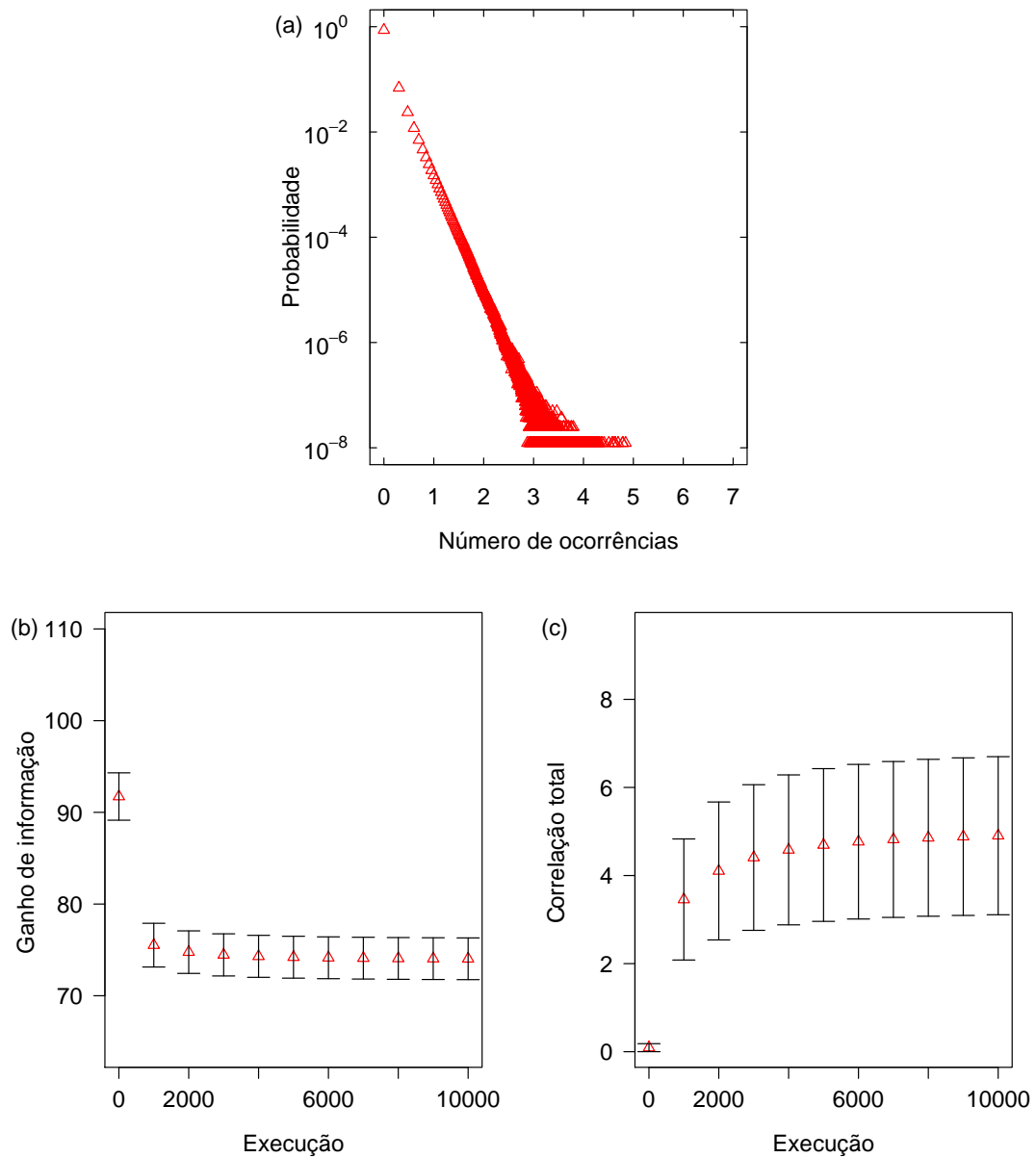


Figura 5.4: Resultados para grafos gerados pelo modelo Erdős e Rényi dirigido: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de  $\{0, 1\}^N$  apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de  $G(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação; (c) o valor médio de  $C(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação.

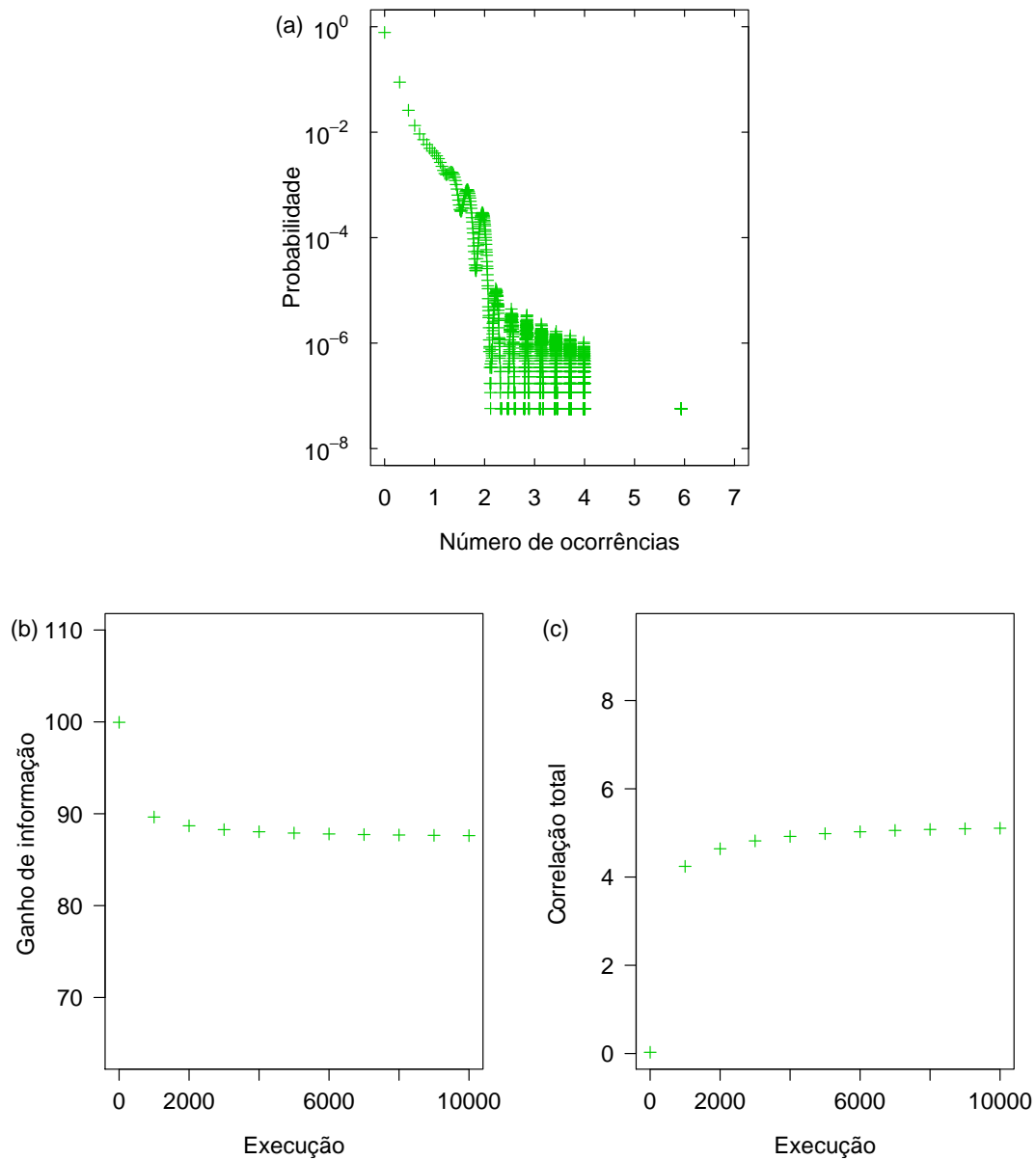


Figura 5.5: Resultados para grafos gerados pelo modelo de grafo circulante: (a) a probabilidade de que um membro escolhido aleatoriamente de  $\{0, 1\}^N$  apareça um certo número de vezes nas execuções extras do último ponto de observação para algum grafo; (b) o valor médio de  $G(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação; (c) o valor médio de  $C(\mathbf{X})$  em cada ponto de observação.

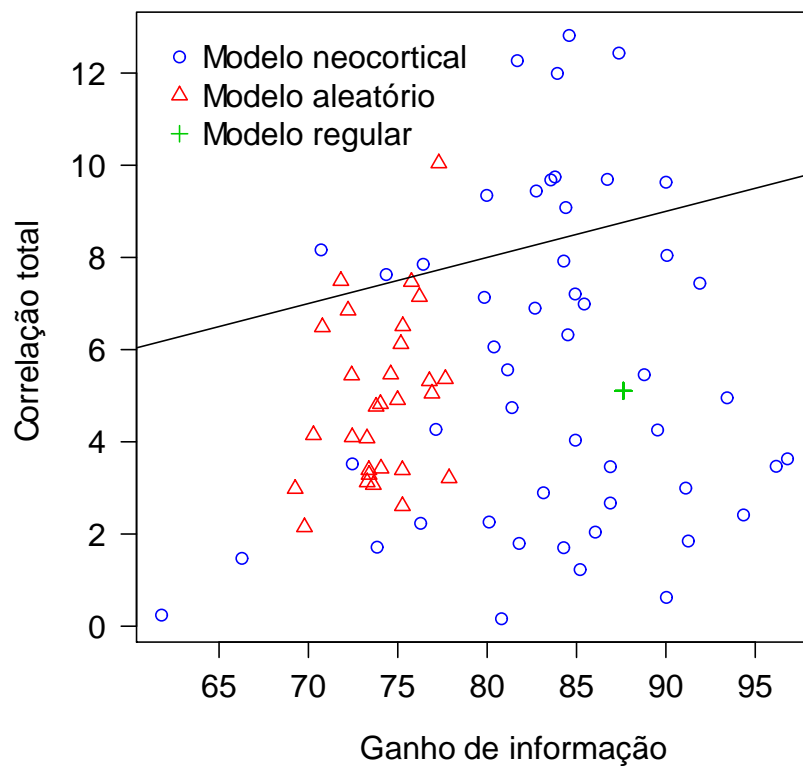


Figura 5.6: Um gráfico de espalhamento dos 150 diferentes grafos utilizados, sendo 50 para cada modelo. Cada grafo é representado pelo seu ganho de informação  $G(\mathbf{X})$  e por sua correlação total  $C(\mathbf{X})$  no último ponto de observação. A reta sob a qual posiciona-se a maioria das instâncias de grafos dos modelos de Erdős e Rényi e circulante passa pela origem e tem coeficiente angular 0,1.

## Análise dos resultados

Observando-se as partes (b) das Figuras 5.3, 5.4 e 5.5, vê-se que as médias do ganho de informação  $G(\mathbf{X})$ , após uma queda acentuada do primeiro para o segundo ponto de observação, decrescem de maneira constante à medida que progridem as execuções, até alcançarem um estado de estabilidade. Um comportamento semelhante pode também ser observado para os gráficos das médias da correlação total  $C(\mathbf{X})$ , nas partes (c) das referidas figuras. Com exceção da Figura 5.5, pode-se observar ainda que os desvios padrão referentes aos resultados podem ser significativos ao longo das execuções, em particular no que se refere à correlação total.

Esta variabilidade torna importante uma análise que pode ser derivada a partir do gráfico da Figura 5.6. Como discutido na Seção 5.3.2, se todas as possibilidades para a distribuição  $P$  fossem igualmente prováveis,  $G(\mathbf{X})$  teria um valor médio aproximado de 0,6, considerando-se a média sobre todas os valores possíveis para a distribuição, e seriam, além disso, fortemente concentrados próximos a esse valor médio. Os valores de  $G(\mathbf{X})$  ilustrados na Figura 5.6 demonstram que o algoritmo  $A$ , independentemente do tipo de grafo utilizado, obtém resultados em desacordo com a hipótese de uniformidade para  $P$ , e leva o sistema a gerar informação em valores significativamente maiores do que 0,6. Isso é válido também para os valores de  $C(\mathbf{X})$  na Figura 5.6, uma vez que segundo a hipótese da uniformidade de  $P$ , este valor também seria limitado superiormente a 0,6.

A figura permite ainda que seja investigada, para cada grafo, no último ponto de observação, a relação entre seu ganho de informação  $G(\mathbf{X})$  e sua correlação total  $C(\mathbf{X})$ . O caso mais simples refere-se ao modelo que emprega grafos circulantes, que possuem topologia e posicionamento de vértices representando neurônios inibitórios fixos para todas as suas instâncias. Neste modelo, a componente aleatória é dada pelos potenciais de disparo e pesos sinápticos iniciais, bem como pelo funcionamento do algoritmo  $A$ , e observa-se que estes são insuficientes para produzir variações significativas nos valores de  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$ . Já os grafos gerados aleatoriamente, segundo a generalização do modelo de Erdős e Rényi para grafos dirigidos, e para os quais a conectividade e o posicionamento de vértices inibitórios são diferentes para cada uma de suas instâncias, observa-se uma variação significativamente maior nos valores de  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$ , mas, com poucas exceções, tais instâncias apresentam-se de maneira perceptivelmente agrupada. Finalmente, os grafos gerados segundo o modelo neocortical, com sua dependência topológica dada pela lei de potências que define seus graus de saída e pelo posicionamento aleatório de seus vértices numa esfera, mostram valores de  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$  abrangendo um domínio consideravelmente maior.

Embora possa-se concluir, pela observação da Figura 5.6 que para os grafos do modelo neocortical existam instâncias cujos valores de  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$  são maiores do que aqueles de todos os outros grafos dos demais modelos, uma melhor análise pode ser realizada considerando-se a razão  $r(\mathbf{X})$  definida na Equação 5.16. Esta razão dá a fração de toda a informação gerada pelo sistema que corresponde à correlação total, ou seja, a fração que corresponde à informação que depende da integração entre as variáveis. Com a adoção desta métrica, o significado da Figura 5.6 torna-se mais claro. Embora os três modelos de grafos sejam capazes de gerar valores significativos para o ganho de informação e a correlação total, apenas o modelo neocortical parece capaz de gerar uma quantidade significativa de instâncias para as quais  $r(\mathbf{X})$  é maior do que o valor encontrado para a maioria dos grafos dos outros dois modelos.

Por definição, a razão  $r(\mathbf{X})$  para um dado grafo pode ser interpretada como um indicador da eficiência de um grafo em integrar informação. Grafos para os quais o valor de  $r(\mathbf{X})$  é comparativamente elevado são mais eficientes no sentido de que uma fração maior de toda a informação por eles gerada corresponde a informação que emerge da integração entre seus componentes. Os resultados aqui apresentados indicam, então, que grafos gerados segundo o modelo neocortical podem pertencer a um grupo de instâncias específicas que são mais eficientes do que aquelas dos demais tipos de grafos. A reta presente na Figura 5.6 possui coeficiente angular 0,1, e pode ser usada como um discriminador para os 150 grafos representados na figura, no que diz respeito à eficiência dos mesmos. Mais especificamente, os grafos posicionados acima desta reta são aqueles para os quais  $r(\mathbf{X}) > 0,1$ , e a grande maioria destes é composta por grafos gerados segundo o modelo neocortical.

Justificar esse comportamento com base na estrutura dos grafos é um problema que permanece em aberto. Acredita-se que a justificativa seja relacionada à existência de *hubs* em grafos gerados segundo o modelo neocortical, uma vez que estes possuem o efeito de diminuir as distâncias entre vértices. Uma possível forma de analisar o papel dos *hubs* na geração eficiente de informação integrada predominantemente em grafos neocorticais é investigar as distribuições conjuntas de graus de entrada e saída. Tais distribuições são exibidas na Figura 5.7 na forma de curvas de nível, para grafos dos modelos neocortical e de Erdős e Rényi, com  $n = 100$ . Na figura, os dados correspondem a médias sobre os graus dos vértices da componente fortemente conexa de cada grafo, de maneira que espera-se que os graus de entrada e saída não sejam superiores a 90. Para os grafos gerados aleatoriamente, referenciados na parte (b) da figura, espera-se que não haja vértices cujos graus de entrada e saída sejam significativamente diferentes dos respectivos atributos dos demais vértices. Entretanto, para grafos gerados pelo modelo

neocortical, a situação é diferente. Em primeiro lugar, observa-se que os dados da parte (a) da figura revelam que a combinação mais comum de graus de entrada e saída em um dado vértice é aquela na qual o vértice tem um pequeno número de vizinhos de entrada (entre 2 e 4) e um número ainda menor de vizinhos de saída (não mais do que 2). Este fato leva à observação de que quando um destes vértices dispara um potencial de ação, enviando uma mensagem, esta alcança no máximo dois outros vértices, o que indica que tais vértices exercem o papel de concentradores, acumulando os sinais recebidos de seus vizinhos de entrada para, eventualmente, afetar no máximo dois outros vértices. A presença de *hubs* ocorre no outro extremo deste espectro. Considere que um vértice seja definido como um *hub* quando este possuir, por exemplo, ao menos 50% dos demais vértices como vizinhos de saída. Vértices com esta propriedade funcionam como disseminadores de mensagens. Quando um destes vértices dispara um potencial de ação, a quantidade de vértices alcançados pelas mensagens correspondentes é substancialmente maior do que o número de vértices que compõem seu conjunto de vizinhos de entrada, vizinhos estes responsáveis pelo envio das mensagens que afetaram o potencial do *hub* em questão, num efeito acumulativo levou ao seu disparo.

É possivelmente esta combinação de dois tipos de comportamentos distintos, ou seja, a existência abundante de vértices concentradores com a ocasional presença de vértices disseminadores, que explica o comportamento de integração da informação observado para os grafos gerados pelo modelo neocortical proposto neste trabalho.

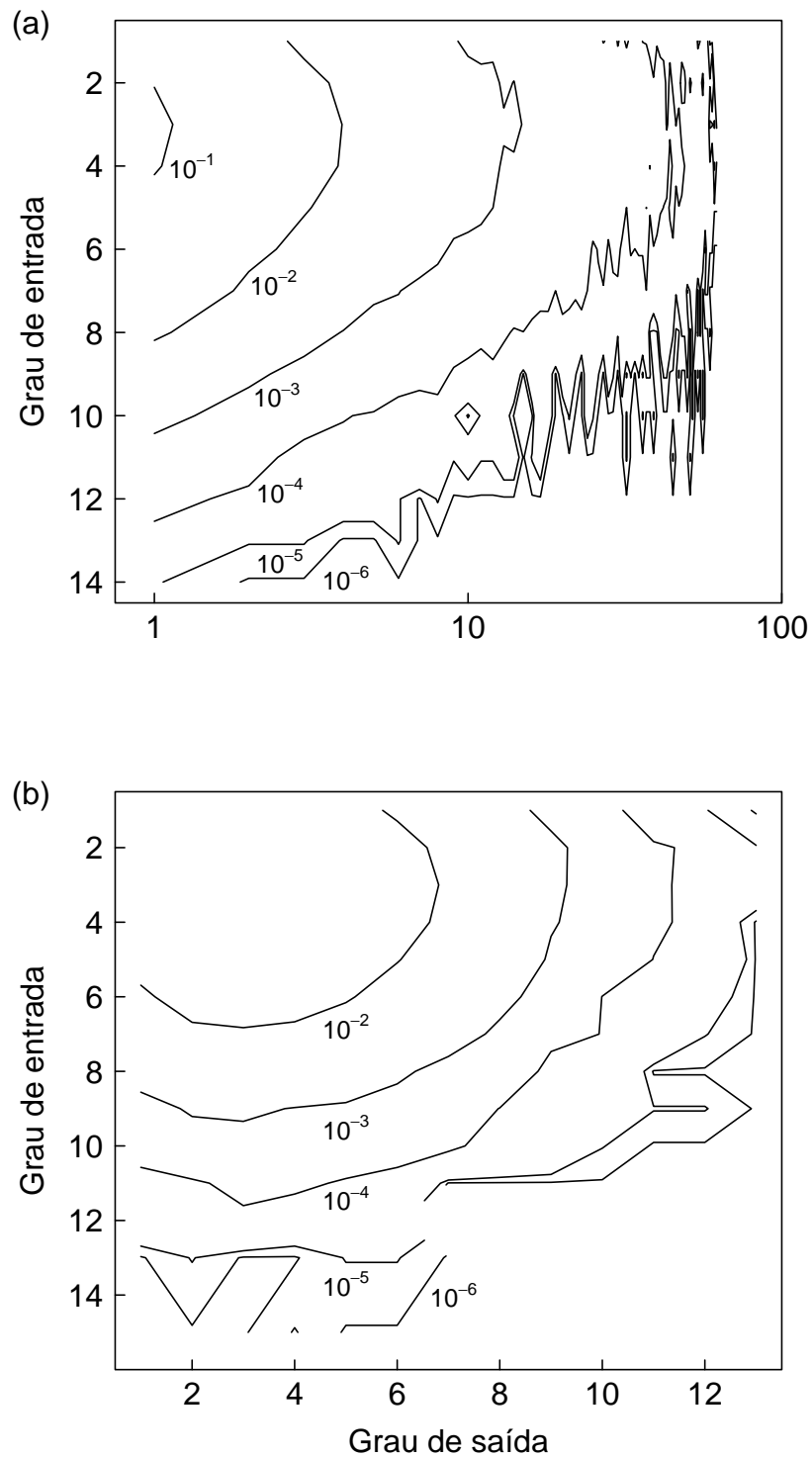


Figura 5.7: Curvas de nível para a distribuição conjunta dos vizinhos de entrada e saída de um vértice em grafos do modelo neocortical (a) e de Erdős e Rényi (b). Os dados correspondem a médias sobre 1 000 grafos de cada tipo, com  $n = 100$ , e sempre restritos à componente fortemente conexa de cada grafo.

## Capítulo 6

# Sincronização neuronal

O fenômeno da sincronização neuronal é um aspecto da neurociência que tem recebido grande atenção recentemente. A análise dos sinais obtidos por meio de procedimentos capazes de medir e avaliar a atividade do cérebro em diversas escalas revela padrões de oscilações em diferentes faixas de frequência. Nos estudos de pequena escala, realizados por meio de procedimentos invasivos que capturam sinais cerebrais em grupos de células cujo tamanho varia entre milhares e milhões de neurônios, ocorrem oscilações de alta frequência (em torno de alguns quilohertz) que refletem o efeito da combinação dos disparos de potenciais de ação dos mesmos. Já em escalas maiores, as oscilações observadas ocorrem em faixas de frequências da ordem de 10 a 100 hertz, refletindo os chamados potenciais de campo local (LFP – *local field potentials*), que correspondem ao efeito conjunto que decorre da atividade da população de neurônios presentes na região cerebral observada [15].

Os potenciais de campo local relacionados a diferentes regiões do cérebro parecem combinar-se entre si de maneira correlacionada com diferentes mecanismos cerebrais, entre eles funções motoras, memória e atenção [29, 30, 38]. As diferentes atividades, cada uma com suas características e propriedades distintas, parecem ser integradas por meio de acoplamentos de frequência, cuja decodificação pode eventualmente mostrar-se fundamental no entendimento do funcionamento da comunicação e da computação no cérebro.

A relação dos potenciais de campo local com a atividade combinada dos disparos de grupos de neurônios vem sendo esclarecida em pesquisas recentes [15, 52]. Embora os potenciais de campo local sejam fortemente dependentes do acúmulo de potencial nas membranas dos neurônios, o que eventualmente leva aos disparos por parte dos mesmos, aparentemente os próprios padrões de disparo também desempenham um papel importante na composição dos LFPs. Este fato parece indicar a existência de uma forma de realimentação, onde potenciais de campo local, atuando em escalas maiores, influenciam e são influenciados pelos padrões de



disparo realizados por neurônios individuais. Tais ciclos podem também ocorrer envolvendo potenciais de campo local de diferentes áreas do cérebro.

Como citado anteriormente, esta é uma área da neurociência que vem recebendo grande atenção, com resultados importantes sendo publicados recentemente. Ainda assim, um entendimento completo sobre as questões acima citadas ainda não foi alcançado. Uma contribuição que pode mostrar-se útil para o entendimento completo dessas questões parece ser o estudo da sincronização no nível neuronal, sendo esta, portanto, a proposta deste capítulo, que pretende realizá-la por meio de simulações semelhantes aquelas apresentadas nos capítulos anteriores. Cabe mencionar que o termo *sincronização* aqui utilizado relaciona-se, ao mesmo tempo, à convergência de múltiplos potenciais de ação em um neurônio dentro de um intervalo de tempo relativamente curto, bem como aos disparos de diferentes células, causados por tais potenciais dentro de uma janela de tempo semelhante.

Na visão apresentada neste capítulo, entende-se que a emergência do comportamento sincronizado no cérebro depende das propriedades estruturais da interconexão dos neurônios, bem como dos fatores que levam aos disparos individuais de potenciais de ação por parte de cada um destes. Nas seções a seguir, tais elementos servirão como base para o estudo dos tipos de sincronização mencionados acima, fazendo uso do modelo cortical apresentado no Capítulo 3.

A modelagem para o estudo da sincronização cerebral é tradicionalmente realizada por meio de um processo de tempo contínuo, que obedece a um conjunto de equações diferenciais e geram alguma medida de atividade sincronizada [45, 55, 59]. Embora esta seja uma abordagem intuitiva para o estudo da sincronização, uma vez que este é um fenômeno fundamentalmente temporal, tais modelos têm como alvo a sincronização dos potenciais de membrana dos neurônios, abstraindo, portanto, os detalhes relevantes que dizem respeito à caracterização dos disparos neuronais, como o histórico local das cadeias causais de cada neurônio [12]. Neste trabalho, segue-se uma linha diferente, que procura concentrar-se em como e no quanto certos eventos que ocorrem nos diversos neurônios podem ser considerados sincronizados. Serão aqui considerados dois eventos essenciais: a chegada de potenciais de ação provenientes de outros neurônios, levando ao acúmulo de potencial por parte do neurônio receptor do estímulo, e a eventual geração de novos disparos.

Deve-se notar aqui que o estudo da sincronização neuronal será, assim como as demais análises anteriormente descritas neste trabalho, realizado sobre um modelo que tem sua dinâmica caracterizada fundamentalmente por um algoritmo assíncrono, e que, portanto, não faz referência a um relógio global. Desta forma, qualquer propriedade que possa vir a emergir desta dinâmica deve fazê-lo

como resultado das interações estritamente locais entre os elementos do sistema. Embora tal observação possa inicialmente parecer contraditória, a observação do sistema assíncrono como um todo mostrou-se capaz de revelar possibilidades de sincronização, dado que sejam compreendidos os processos e relações causais que interligam os elementos locais do modelo em uma escala global.

## 6.1 Medidas de sincronização

As medidas de sincronização realizadas durante sequências de execuções do algoritmo  $A$ , descrito no Capítulo 3, são baseadas na ocorrência de certos eventos. O formalismo utilizado na descrição do processo de ordenação destes eventos em um sistema distribuído como o aqui empregado foi proposto em [56]. No contexto do modelo proposto neste trabalho, um evento ocorre quando existe a possibilidade de um vértice do grafo  $D$  disparar uma mensagem, o que, conforme detalhado na Seção 3.3.2, pode ocorrer em duas situações distintas. A primeira dá-se de maneira independente da recepção de uma mensagem pelo vértice em questão, quanto este atua como um iniciador. Um evento de disparo pode ocorrer ainda como resposta ao recebimento de uma mensagem por um dado vértice. Uma vez ocorrido um disparo, o vértice realiza o envio de novas mensagens a seus vizinhos de saída.

Pode-se formalizar esta noção considerando-se uma execução do algoritmo  $A$  como um conjunto  $\mathcal{E}$  de eventos. Um evento  $e \in \mathcal{E}$  é descrito pela 4-upla  $e = \langle i, t_i, m_i, M_i \rangle$ , onde  $i$  identifica o vértice de  $D$  no qual o evento  $e$  ocorreu,  $t_i \geq 1$  indica que  $e$  é o  $t_i$ -ésimo evento a ocorrer no vértice  $i$  desde o início da execução,  $m_i$  é a possível mensagem (ver discussão a seguir) que causou o evento, e  $M_i$  é o conjunto de mensagens enviadas pelo vértice  $i$  caso este dispare durante o evento  $e$ , como ilustrado na Figura 6.1.

Eventos em  $\mathcal{E}$  tendem a ser inter-relacionados, uma vez que a ocorrência destes é em grande parte das vezes desencadeada por eventos ocorridos anteriormente. Tais relacionamentos são aqui representados pela relação binária  $\mathcal{B} \subseteq \mathcal{E}^2$ , especificada a seguir. Considere os eventos  $e$ , descrito acima, e  $e' = \langle j, t_j, m_j, M_j \rangle$ . Pode-se dizer que o par ordenado  $(e, e') \in \mathcal{B}$  em dois casos distintos. O primeiro caso ocorre se e somente se  $i$  e  $j$  são o mesmo vértice e  $t_i < t_j$ , e não ocorram outros eventos entre  $e$  e  $e'$ , como ilustrado na Figura 6.2a. O segundo caso ocorre se  $j$  é um vizinho de saída de  $i$  e  $m_j \in M_i$ , ou seja, a mensagem que causou o evento  $e'$  foi enviada devido à ocorrência do evento  $e$ , conforme a ilustração da Figura 6.2b. Desta forma, se  $(e, e') \in \mathcal{B}$ , então diz-se que  $e$  ocorreu no vértice  $i$  imediatamente antes de  $e'$ . O uso do termo “antes” é trivialmente justificado no primeiro caso, uma vez que nesta situação, os valores  $t_i$  e  $t_j$  são relativos à mesma escala de

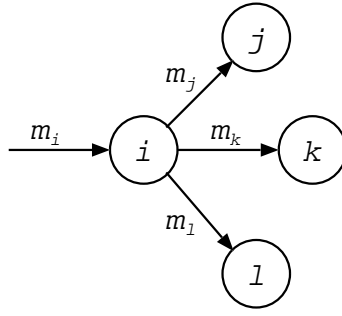


Figura 6.1: Representação gráfica dos elementos de um evento  $e$  descrito pela 4-upla  $e = \langle i, t_i, m_i, M_i \rangle$ . Na ilustração, o tráfego de uma mensagem por uma aresta é representado por uma etiqueta associada à mesma. Neste exemplo assume-se que o vértice  $i$  recebeu a mensagem  $m_i$  de um de seus vizinhos de entrada, e como consequência efetuou o disparo de um potencial de ação na forma de mensagens enviadas a seus vizinhos de saída  $j, k$  e  $l$ , de forma que  $M_i = \{m_j, m_k, m_l\}$ .

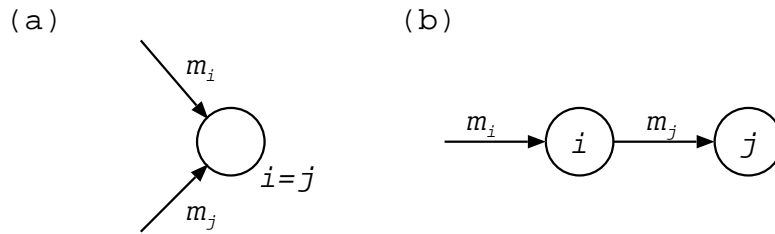


Figura 6.2: Exemplos dos casos em que um par de eventos  $(e, e') \in \mathcal{B}$ . Na parte (a),  $i = j$ , de forma que  $e$  e  $e'$  ocorrem no mesmo vértice. Neste exemplo, a mensagem  $m_i$  é recebida no tempo  $t_i$  e a mensagem  $m_j$  é recebida no tempo  $t_j$ , onde  $t_i < t_j$  e nenhuma outra mensagem é recebida entre  $e$  e  $e'$ . Na parte (b), o recebimento de  $m_i$  resultou na ocorrência do evento  $e$  e no disparo de um potencial de ação pelo vértice  $i$ , na forma de mensagens enviadas aos seus vizinhos de saída, e portanto  $M_i = \{m_j\}$ . O recebimento de  $m_j$  pelo vértice  $j$  resulta na ocorrência do evento  $e'$ . Uma vez que  $m_j \in M_i$ , diz-se que  $(e, e') \in \mathcal{B}$ .

tempo local. Esta interpretação pode ser ampliada para abranger também o segundo caso, onde  $i$  e  $j$  são vértices vizinhos, uma vez que neste não são feitas referências a  $t_i$  ou  $t_j$ , de maneira que o uso do termo “antes” é também consistente nesta situação, dada a relação causal entre os eventos.

A relação  $\mathcal{B}$  pode ser generalizada com a definição de uma nova relação  $\mathcal{B}^+$  tal que  $\mathcal{B} \subseteq \mathcal{B}^+ \subseteq \mathcal{E}^2$ . Esta relação é definida de maneira que  $(e, e') \in \mathcal{B}^+$  indique que  $e$  ocorreu antes de  $e'$  independentemente da distância existente no grafo  $D$  entre os vértices  $i$  e  $j$ , como ilustrado na Figura 6.3. Desta forma, a relação  $\mathcal{B}$ , através de  $\mathcal{B}^+$ , é capaz de caracterizar as relações causais, ou seja, aqueles eventos desencadeados pela ocorrência de  $e$  que culminaram com a ocorrência de  $e'$ , entre os eventos de uma execução.

A relação  $\mathcal{B}$  é fundamental na determinação da sincronização presente numa execução. Inicialmente, é preciso identificar o fato de que a relação binária  $\mathcal{B}$  dá

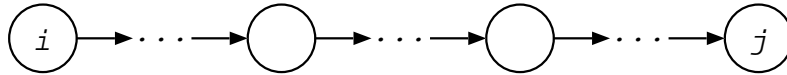


Figura 6.3: A relação  $\mathcal{B}^+$  é uma generalização da relação  $\mathcal{B}$  capaz de caracterizar a cadeia de eventos cujo início é dado pela ocorrência do evento  $e$  no vértice  $i$ , culminando com a ocorrência de  $e'$  no vértice  $j$ , independentemente da distância entre estes vértices no grafo  $D$ .

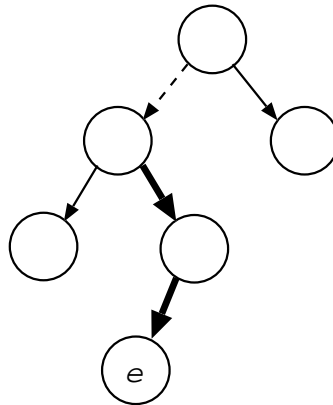


Figura 6.4: Exemplo de um grafo de eventos construído segundo as relações causais entre os mesmos. No grafo, a aresta tracejada indica um evento que ocorreu sem que houvesse o envio de mensagens. Arestas sólidas ilustram eventos em que houve o envio destas. Neste exemplo, observa-se que, para o evento  $e$ , cuja maior cadeia causal de mensagens é destacada pelo uso de arestas mais espessas,  $\Delta(e) = 2$ .

origem a um grafo dirigido cujo conjunto de vértices é dado por  $\mathcal{E}$  (o conjunto de eventos) e cujo conjunto de arestas é definido por  $\mathcal{B}$ . Assim, dois eventos neste grafo são ligados por uma aresta se houver uma relação causal direta entre os mesmos, conforme a definição de  $\mathcal{B}$ . Este grafo é necessariamente acíclico, dada a relação de causalidade entre os eventos notada acima: um evento não pode ser responsável pela ocorrência do próprio evento que o gerou. A construção deste grafo de eventos permite a definição da noção de profundidade de um evento  $e$ , denotada por  $\Delta(e)$ . Dado um caminho dirigido entre dois eventos no grafo, seja seu comprimento dado pelo número de arestas correspondentes a mensagens que o compõem. Em outras palavras, as arestas que contribuem para o comprimento de um caminho são aquelas que correspondem ao segundo caso da descrição da definição de  $\mathcal{B}$  dada acima. Define-se então  $\Delta(e)$  como o comprimento do maior caminho levando a  $e$ . De forma intuitiva,  $\Delta(e)$  é o tamanho da maior cadeia causal de mensagens que leva ao evento  $e$  durante a execução  $\mathcal{E}$ . Um exemplo da construção do grafo de eventos e da determinação de  $\Delta(e)$  é ilustrado na Figura 6.4.

Dada a discussão acima, pode-se finalmente definir a forma pela qual a sincro-

nização de uma execução será determinada. Serão aqui utilizadas duas medidas para este fim. Ambas baseiam-se no processo de expansão de sequências descrito a seguir. Dadas as sequências de eventos de dois vértices de  $D$ , o processo consiste em expandi-las de forma que os eventos possam ser comparados no que diz respeito à sua profundidade, de modo que se um número suficiente de pares de eventos de mesma profundidade estiver alinhado após a expansão, então há maior sincronização entre as duas sequências do que haveria na situação em que um número menor de eventos estivessem alinhados. Em outras palavras, existe maior sincronização se o comprimento das cadeias causais que deram origem aos eventos considerados forem os mesmos.

O procedimento de expansão das sequências é dado a seguir. Sejam  $i$  e  $j$  os dois vértices em questão, e sejam suas sequências de eventos durante a execução  $\mathcal{E}$ , respectivamente,  $e_i^1, e_i^2, \dots, e_i^{L_i}$  e  $e_j^1, e_j^2, \dots, e_j^{L_j}$ , onde  $L_i$  e  $L_j$  correspondem aos comprimentos das sequências. Por simplicidade, na análise que segue, os eventos de cada sequência serão representados pelas suas respectivas profundidades, ou seja,  $\Delta(e_i^1), \Delta(e_i^2), \dots, \Delta(e_i^{L_i})$  e  $\Delta(e_j^1), \Delta(e_j^2), \dots, \Delta(e_j^{L_j})$ . Esta notação permite que uma sequência de eventos seja representada por uma lista de números inteiros. Seja também  $\mu_{ij} = \max\{\Delta(e_i^{L_i}), \Delta(e_j^{L_j})\}$ , ou seja,  $\mu_{ij}$  é a maior entre as profundidades dos últimos eventos de cada sequência. Para cada medida de sincronização, faz-se a expansão das duas sequências por meio da criação de duas novas sequências de tamanho  $\mu_{ij}$ , a saber,  $t_1, t_2, \dots, t_{\mu_{ij}}$  e  $u_1, u_2, \dots, u_{\mu_{ij}}$  para a primeira medida e  $x_1, x_2, \dots, x_{\mu_{ij}}$  e  $y_1, y_2, \dots, y_{\mu_{ij}}$  para a segunda. As características das sequências expandidas são determinadas pelas propriedades específicas da medida de sincronização considerada.

### 6.1.1 A primeira medida de sincronização

A primeira medida procura capturar a sincronização existente no fluxo de mensagens existente numa execução, e, por conseguinte, no acúmulo de potencial que ocorre nas membranas dos neurônios. Desta forma, ela posiciona, na sequência  $t$ , os eventos do neurônio  $i$  que promoveram modificações no seu potencial de disparo. Em outras palavras, a ocorrência de um evento no vértice em questão, é dada pelo recebimento de uma mensagem. Para  $k = 1, 2, \dots, \mu_{ij}$ , a sequência  $t$  é tal que, para  $\ell = 1, 2, \dots, L_i$ ,

$$t_k = \begin{cases} k & \text{se } k = \Delta(e_i^\ell); \\ 0 & \text{caso contrário, se } \ell = 1; \\ \Delta(e_i^{\ell-1}) & \text{caso contrário.} \end{cases} \quad (6.1)$$

Assim, cada evento ocupará na sequência expandida a posição correspondente

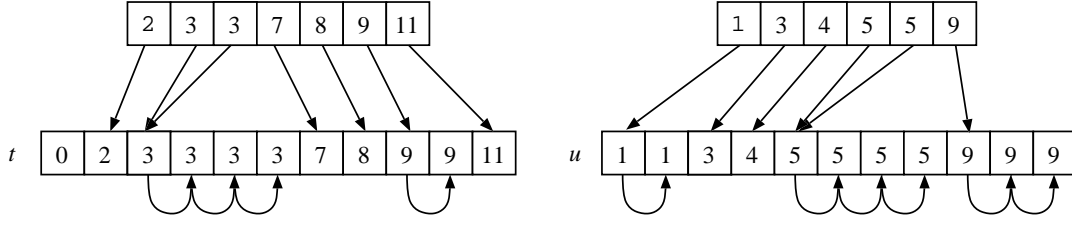


Figura 6.5: Exemplo do procedimento de expansão de duas seqüências de eventos de recebimento de mensagens, representados pelas suas respectivas profundidades.

à sua profundidade. As posições na seqüência expandida que não correspondem a profundidades de eventos na seqüência original são preenchidas pelo evento associado à posição imediatamente anterior. Se houver posições na seqüência expandida cujos valores sejam menores do que a profundidade do primeiro evento da seqüência original, estas são preenchidas com o valor 0.

A seguir é dado um exemplo que ilustra a expansão de duas seqüências de eventos, para os vértices  $i$  e  $j$  que possuem, respectivamente, profundidades dadas por 2, 3, 3, 7, 8, 9, 11 e 1, 3, 4, 5, 5, 9. Neste caso, temos  $L_i = 7$  e  $L_j = 6$  e  $\mu_{ij} = \max\{11, 9\} = 11$ , e portanto a seqüência  $t$ , com 11 elementos, é construída da seguinte forma:  $t_1 = 0$  pelo segundo caso da equação 6.1;  $t_2 = 2$  e  $t_3 = 3$ , ambos pelo primeiro caso da equação 6.1;  $t_4 = t_5 = t_6 = 3$ , todos pelo terceiro caso da equação 6.1;  $t_7 = 7$ ,  $t_8 = 8$  e  $t_9 = 9$ , pelo primeira caso da equação 6.1;  $t_{10} = 9$ , pelo terceiro caso da equação 6.1; e  $t_{11} = 11$ , pela primeiro caso da equação 6.1. Assim, a seqüência  $t$  é dada por 0, 2, 3, 3, 3, 3, 7, 8, 9, 9, 11. De maneira análoga, a seqüência  $u$  é dada por 1, 1, 3, 4, 5, 5, 5, 5, 9, 9, 9. Este exemplo é ilustrado na Figura 6.5. Assim, a  $k$ -ésima posição das seqüências  $t$  e  $u$  tem valor  $k'$  tal que  $0 < k' \leq k$  se e somente se o neurônio correspondente recebeu ao menos uma mensagem de profundidade  $k'$  durante a execução, e, para  $k' < k$ , nenhuma mensagem cuja profundidade pertence ao intervalo  $[k' + 1, k]$  foi recebida. O valor de  $k'$  é 0 caso contrário.

Pode-se então finalmente definir a primeira medida de sincronização, denotada por  $\rho_{ij}^-$  para os neurônios  $i$  e  $j$ . Ela é dada por

$$\rho_{ij}^- = \frac{1}{\mu_{ij}} \sum_{k=1}^{\mu_{ij}} \frac{\min\{t_k, u_k\}}{\max\{t_k, u_k\}}, \quad (6.2)$$

onde define-se  $0/0 \equiv 1$ . Observa-se que  $\rho_{ij}^- \in [0, 1]$  e cresce com a similaridade das seqüências  $t$  e  $u$ , de forma que para seqüências iguais, obtém-se  $\rho_{ij}^- = 1$ . Para o exemplo acima, temos

$$\rho_{ij}^- = \frac{1}{11} \left( \frac{0}{1} + \frac{1}{2} + \frac{3}{3} + \frac{3}{4} + \frac{3}{5} + \frac{3}{5} + \frac{5}{7} + \frac{5}{8} + \frac{9}{9} + \frac{9}{9} + \frac{9}{11} \right) \approx 0,69. \quad (6.3)$$

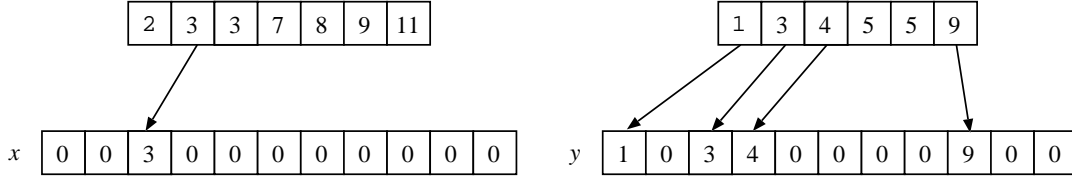


Figura 6.6: Exemplo do procedimento de expansão de duas sequências de eventos de envio de mensagens, representados pelas suas respectivas profundidades. Assume-se que o neurônio  $i$  disparou um potencial de ação em um de seus eventos de profundidade 3 e que o neurônio  $j$  disparou potenciais de ação em todos os seus eventos, com exceção daqueles de profundidade 5.

### 6.1.2 A segunda medida de sincronização

A segunda medida de sincronização aborda a sincronização existente nos disparos dos neurônios. Neste caso, apenas os eventos que levaram a um disparo são posicionados nas sequências  $x$  e  $y$  conforme apropriado. Para  $k = 1, 2, \dots, \mu_{ij}$ , a sequência  $x$  é tal que, para  $\ell \in \{1, 2, \dots, L_i\}$ ,

$$x_k = \begin{cases} k & \text{se } k = \Delta(e_i^\ell) \text{ e } i \text{ disparou na ocorrência de } e_i^\ell; \\ 0 & \text{caso contrário} \end{cases} \quad (6.4)$$

Desta forma, cada evento ocupará na sequência expandida a posição correspondente à sua profundidade. As demais posições nesta sequência são preenchidas com o valor 0.

Utilizando as mesmas profundidades das sequências dadas no exemplo da subseção anterior, e assumindo que o neurônio  $i$  disparou um potencial de ação em um de seus eventos de profundidade 3, e que o neurônio  $j$  o fez em todos os seus eventos, com exceção daqueles de profundidade 5, temos a sequência  $x$  construída da seguinte forma.  $x_1 = x_2 = x_4 = x_5 = x_6 = x_7 = x_8 = x_9 = x_{10} = x_{11} = 0$ , pelo segundo caso da equação 6.4; e  $x_3 = 3$ , pelo primeiro caso da equação 6.4. Desta forma, a sequência  $x$  é então dada por 0,0,3,0,0,0,0,0,0,0,0. Analogamente, a sequência  $y$  torna-se 1,0,3,4,0,0,0,0,9,0,0. Este exemplo é ilustrado na Figura 6.6. Assim, a  $k$ -ésima posição das sequências  $x$  ou  $y$  tem valor  $k > 0$  se e somente se o neurônio correspondente disparou ao receber uma mensagem de profundidade  $k$ , e 0 em caso contrário.

A segunda medida de sincronização é então definida, para os neurônios  $i$  e  $j$ , como

$$\rho_{ij}^+ = \frac{1}{\mu_{ij}} \sum_{k=1}^{\mu_{ij}} \frac{\min\{x_k, y_k\}}{\max\{x_k, y_k\}}, \quad (6.5)$$

onde novamente define-se  $0/0 \equiv 1$ . Assim como na medida anterior,  $\rho_{ij}^+ \in [0, 1]$  e cresce com a similaridade das sequências  $x$  e  $y$ , com  $\rho_{ij}^+ = 1$  para sequências

idênticas. Para o exemplo acima, obtém-se

$$\rho_{ij}^+ = \frac{1}{11} \left( \frac{0}{1} + \frac{0}{0} + \frac{3}{3} + \frac{0}{4} + \frac{0}{0} + \frac{0}{0} + \frac{0}{0} + \frac{0}{0} + \frac{0}{9} + \frac{0}{0} + \frac{0}{0} \right) \approx 0,73. \quad (6.6)$$

### 6.1.3 Comentários sobre as medidas de sincronização

Para um par de neurônios  $i, j$ , as medidas  $\rho_{ij}^-$  e  $\rho_{ij}^+$  procuram caracterizar a possibilidade de comportamento sincronizado na execução representada por  $\mathcal{E}$ . Isso é feito determinando-se o quanto os eventos que ocorrem em cada neurônio poderiam ser considerados sincronizados se houvesse uma escala de tempo comum a ambos. Embora o modelo cortical aqui proposto tenha sua dinâmica governada por um algoritmo distribuído assíncrono, e, portanto, não faça uso do conceito de uma escala de tempo global, o comportamento sincronizado investigado neste capítulo ocorre em uma variedade de escalas temporais e espaciais, e portanto, nesta avaliação, torna-se necessário realizar algum tipo de suposição relacionada ao tempo, dada a necessidade de examinar-se uma série de eventos que relacionam-se de maneira causal. As escolhas realizadas neste estudo são consistentes, uma vez que o contraste com o assincronismo inerente ao algoritmo é mínimo. Cada par de neurônios tem sua própria escala de tempo para o cálculo de  $\rho_{ij}^-$  e  $\rho_{ij}^+$ , o que é refletido na dependência explícita de  $\mu_{ij}$  no par  $i, j$ . Além disso, a interpretação da profundidade de eventos como uma escala de tempo pode ainda ser justificada biologicamente. Aparentemente, o retardo existente na propagação de um potencial de ação por um axônio até que as sinapses a ele adjacentes sejam alcançadas é independente do comprimento do axônio que precisa ser percorrido [46, 79]. Neste sentido, a suposição aqui apresentada meramente generaliza esta independência para o caso de um grupo de axônios.

As duas medidas de sincronização diferem grandemente no que diz respeito ao seu uso da profundidade de eventos para determinar a similaridade entre duas sequências. No caso de  $\rho_{ij}^+$ , isto é feito de maneira rígida, uma vez que apenas os eventos que causam disparos de mesma profundidade, e as razões 0/0 contribuem para a medida. Já no caso de  $\rho_{ij}^-$ , qualquer par de eventos de mesma profundidade contribui para o cálculo. Além disso, a profundidade de um evento permanece presente nas sequências e continua a influenciar o valor da medida até que um evento de profundidade maior ocorra.

## 6.2 Simulações

As simulações realizadas na investigação da sincronização no modelo neocortical aqui proposto utilizaram os mesmos parâmetros daquelas realizadas no Capí-



tulo 5, ou seja,  $v^0 = -15$ ,  $v^t = 0$ ,  $\delta = 0,00002$  e  $\alpha = 0,04$ . O número de vértices iniciadores é mais uma vez 50, escolhidos aleatoriamente dentre os vértices pertencentes à GSCC do grafo  $D$ . Novamente fez-se uso de três diferentes modelos de grafos, de maneira que os resultados possam ser comparados tendo em vista as propriedades estruturais de cada modelo. Os modelos empregados aqui são os mesmos anteriormente descritos no Capítulo 5, revisitados aqui brevemente. O primeiro modelo corresponde ao modelo neocortical proposto neste trabalho, com GSCC de tamanho  $N \approx 90$  e graus de entrada e saída com valor médio 3,7. O segundo modelo é uma generalização do grafo aleatório de Erdős e Rényi para o caso dirigido, com grau médio  $z = 3,7$  de maneira que  $N \approx 100$ . Já o terceiro modelo consiste de um grafo dirigido circulante regular com graus de entrada e saída de valor  $\lceil 3,7 \rceil = 4$ , cuja estrutura determinística regular torna-o fortemente conexo, implicando que  $N = 100$ .

Assim como nas demais simulações apresentadas neste trabalho, 20% dos vértices de  $D$  são escolhidos aleatoriamente como neurônios inibitórios, com a restrição usual de que dois destes vértices não podem ser conectados por uma aresta. Os potenciais e pesos sinápticos dos vértices e arestas são também escolhidos aleatoriamente, sendo os primeiros obtidos do intervalo  $[v^0, v^t]$  e os últimos do intervalo  $[0, 1]$ .

São utilizadas 50 instâncias para cada tipo de grafo. Sobre cada uma dessas instâncias, 50 000 sequências compostas cada uma por 10 000 execuções são consideradas. Assim como nas simulações descritas nos capítulos anteriores, a primeira execução de cada sequência tem início com os potenciais e pesos sinápticos configurados com valores aleatórios obtidos na geração do grafo. Em cada execução subsequente dentro da mesma sequência, os valores iniciais destes atributos são aqueles alcançados ao término da sequência anterior.

Os valores de  $\rho_{ij}^-$  e  $\rho_{ij}^+$  são observados ao longo de cada sequência para cada par de vértices  $i, j$  em seis pontos de observação, sendo o primeiro tomado antes do início das execuções, e os demais tomados a cada 2 000 execuções. Em cada ponto de observação, 100 execuções extras são realizadas, tendo como valores iniciais para os potenciais e pesos sinápticos aqueles observados no ponto de observação em questão. Para cada execução extra, são considerados todos os pares de vértices distintos  $i, j$  para o cálculo de  $\rho_{ij}^-$  e  $\rho_{ij}^+$ . Os valores encontrados são associados às medidas  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ , definidas de forma que  $\delta_{min} = \min\{\delta_{ij}, \delta_{ji}\}$  e  $\delta_{max} = \max\{\delta_{ij}, \delta_{ji}\}$ , onde  $\delta_{ij}$  e  $\delta_{ji}$  correspondem às distâncias (ou seja, o número de arestas dirigidas) do vértice  $i$  ao vértice  $j$  e do vértice  $j$  ao vértice  $i$ , respectivamente.

O número total de execuções extras num dado ponto de observação corresponde a  $2,5 \times 10^8$  (100 execuções extras  $\times$  50 000 sequências  $\times$  50 instâncias de cada tipo de grafo). Uma vez finalizadas estas execuções, é tomada a média dos

valores de  $\rho_{ij}^-$  e  $\rho_{ij}^+$  sobre os pares de vértices que possuem os mesmos valores de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ . Tais médias são denotadas por  $\rho^-$  e  $\rho^+$ .

## 6.2.1 Resultados

Os resultados das simulações descritas acima são dados pelas figuras a seguir. As Figuras 6.7 e 6.8 correspondem aos resultados para grafos do modelo neocortical. As Figuras 6.9 e 6.10 são relativas aos resultados para grafos do modelo de Erdős e Rényi, enquanto as Figuras 6.11 e 6.12 correspondem aos resultados para o grafo circulante. Para cada par de figuras, a primeira corresponde a  $\rho^-$ , e a segunda a  $\rho^+$ . Cada figura é composta por seis partes, (a)–(f), que correspondem, em ordem, aos seis pontos de observação em cada sequência de execuções. Em cada parte das figuras, o eixo das abscissas corresponde a  $\delta_{min}$ , enquanto o eixo das ordenadas dá o valor de  $\delta_{max}$ . As médias dadas por  $\rho^-$  e  $\rho^+$  são representadas por uma escala de cores atribuídas a diferentes intervalos dentro de  $[0, 1]$ . A escala de cores variando entre o vermelho e o verde indica a transição do menor para o maior intervalo, respectivamente. Nota-se que embora as escalas façam uso das mesmas cores, os intervalos representados por estas não são necessariamente os mesmos em todas as figuras.

Cada média exibida nas Figuras 6.7– 6.12 corresponde a ciclos dirigidos em  $D$  cujo comprimento é dado por  $\delta_{min} + \delta_{max}$ , para os valores apropriados de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ . Uma vez que as simulações são executadas sobre a componente fortemente conexa de  $D$ , cada par de vértices pertence a ao menos um ciclo dirigido comum. Em especial, considere pares de vértices que possuem o mesmo valor de  $\delta_{min} + \delta_{max}$ , ou seja, que pertencem a ciclos dirigidos de mesmo tamanho em  $D$  (o que não significa que todos pertençam necessariamente ao mesmo ciclo). Com este fato em mente, observa-se que percorrer nas figuras uma diagonal para a qual esta soma é mantida constante corresponde a realizar um deslocamento na posição relativa dos dois vértices de cada par no menor ciclo dirigido que eles compartilham, como ilustrado na Figura 6.13. De maneira análoga ao conceito da *cintura* de um grafo, denomina-se o valor de  $\delta_{min} + \delta_{max}$  para um certo par de vértices como a cintura do par. Diz-se que um par de vértices é mais ou menos equilibrado no ciclo dirigido de comprimento  $\delta_{min} + \delta_{max}$  se os valores de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$  são mais ou menos próximos, respectivamente, ou seja, se as distâncias consideradas aproximam-se da diagonal dada por  $\delta_{min} = \delta_{max}$  nas figuras.

Todas as partes das Figuras 6.7– 6.12 exibem seus dados na forma de uma matriz triangular superior. Os pontos em branco nessa região correspondem a pares  $\delta_{min}, \delta_{max}$  que não ocorreram em nenhuma das instâncias de  $D$  utilizadas. Tal fato pode ser verificado inspecionando-se a Figura 6.14, que dá a distribuição de

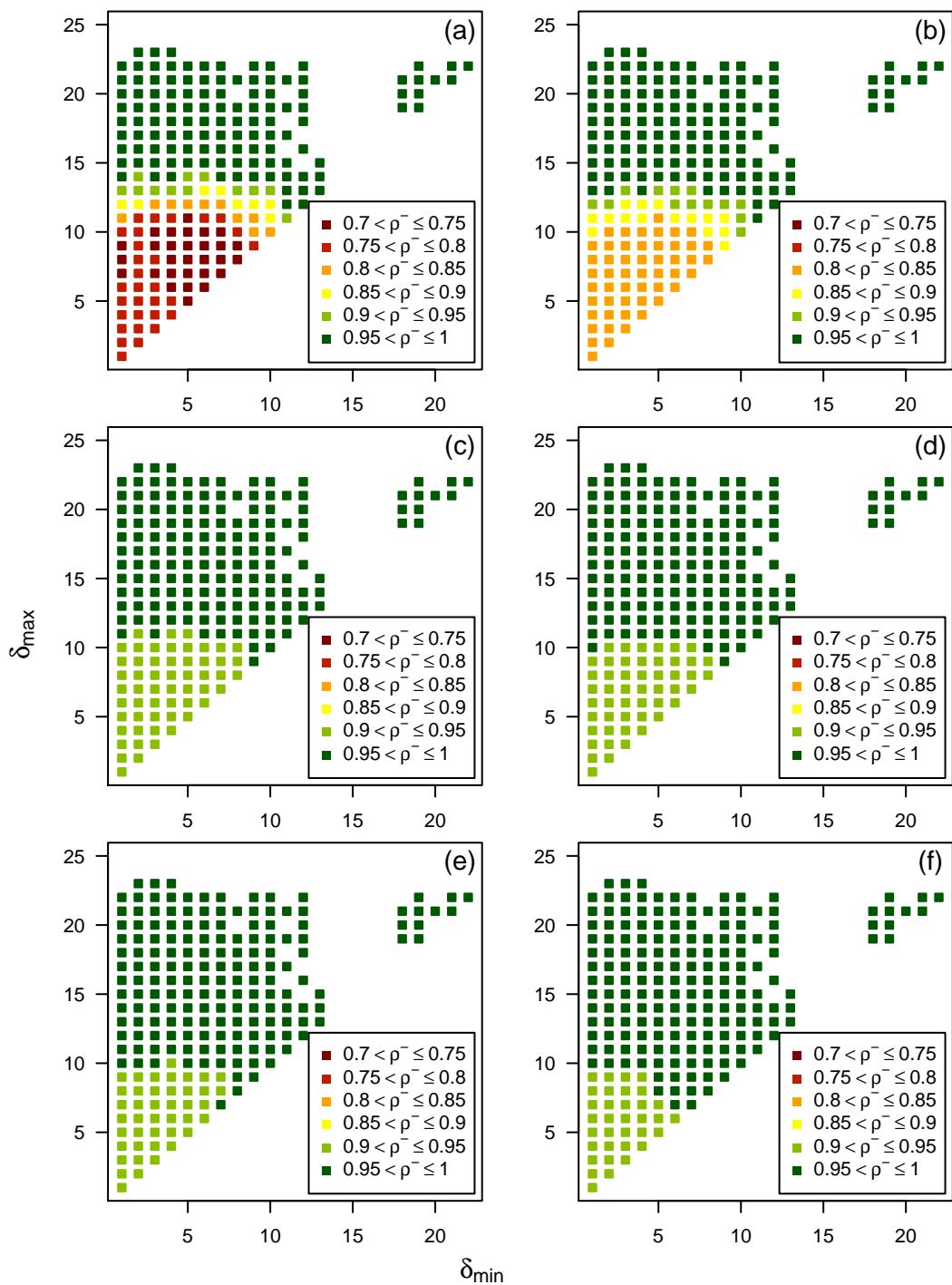


Figura 6.7: Valor médio de  $\rho_{ij}^-$  para grafos gerados segundo o modelo neo-cortical como função de  $\delta_{\min}$  e  $\delta_{\max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.

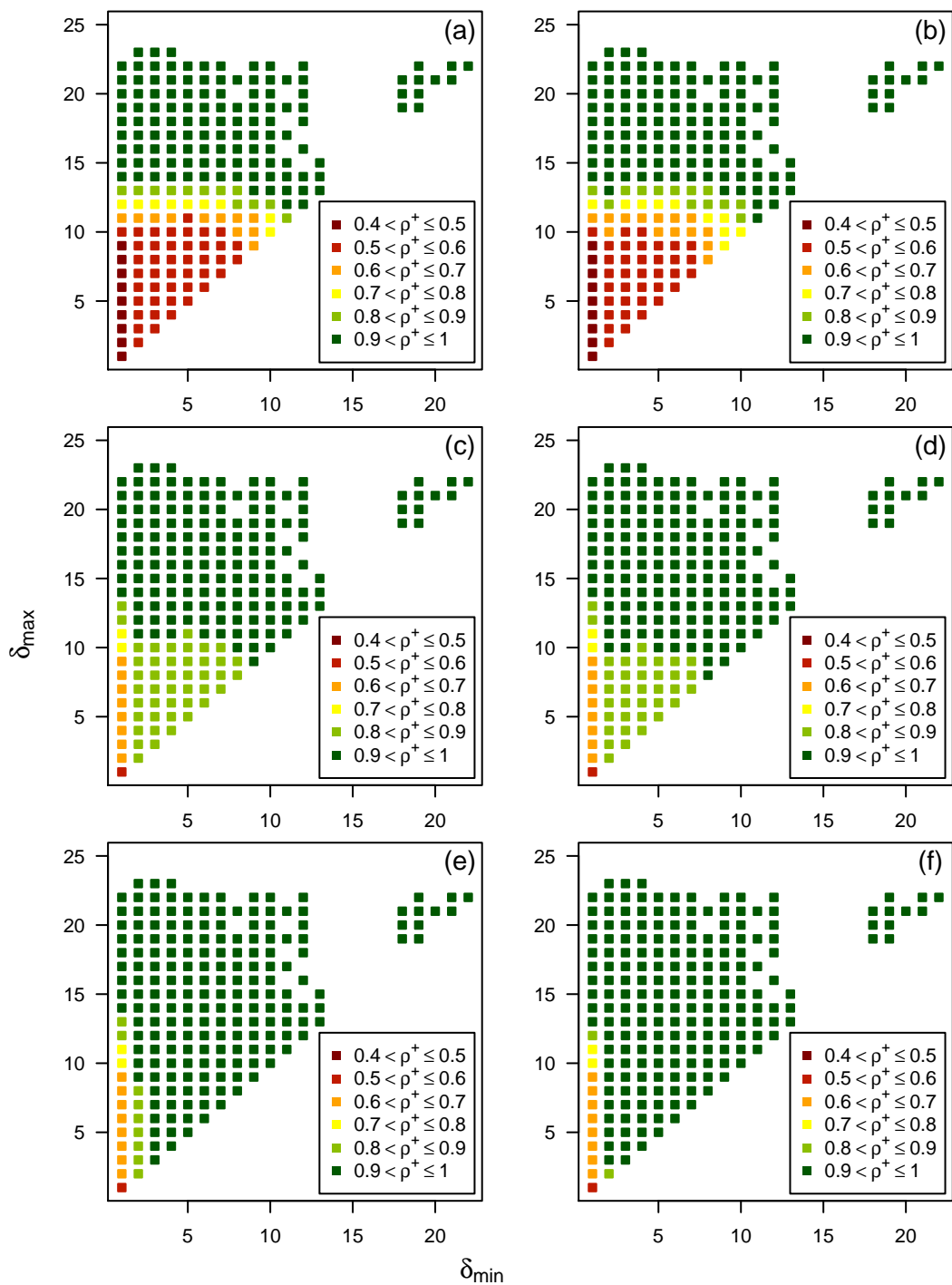


Figura 6.8: Valor médio de  $\rho_{ij}^+$  para grafos gerados segundo o modelo neocor-tical como função de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.

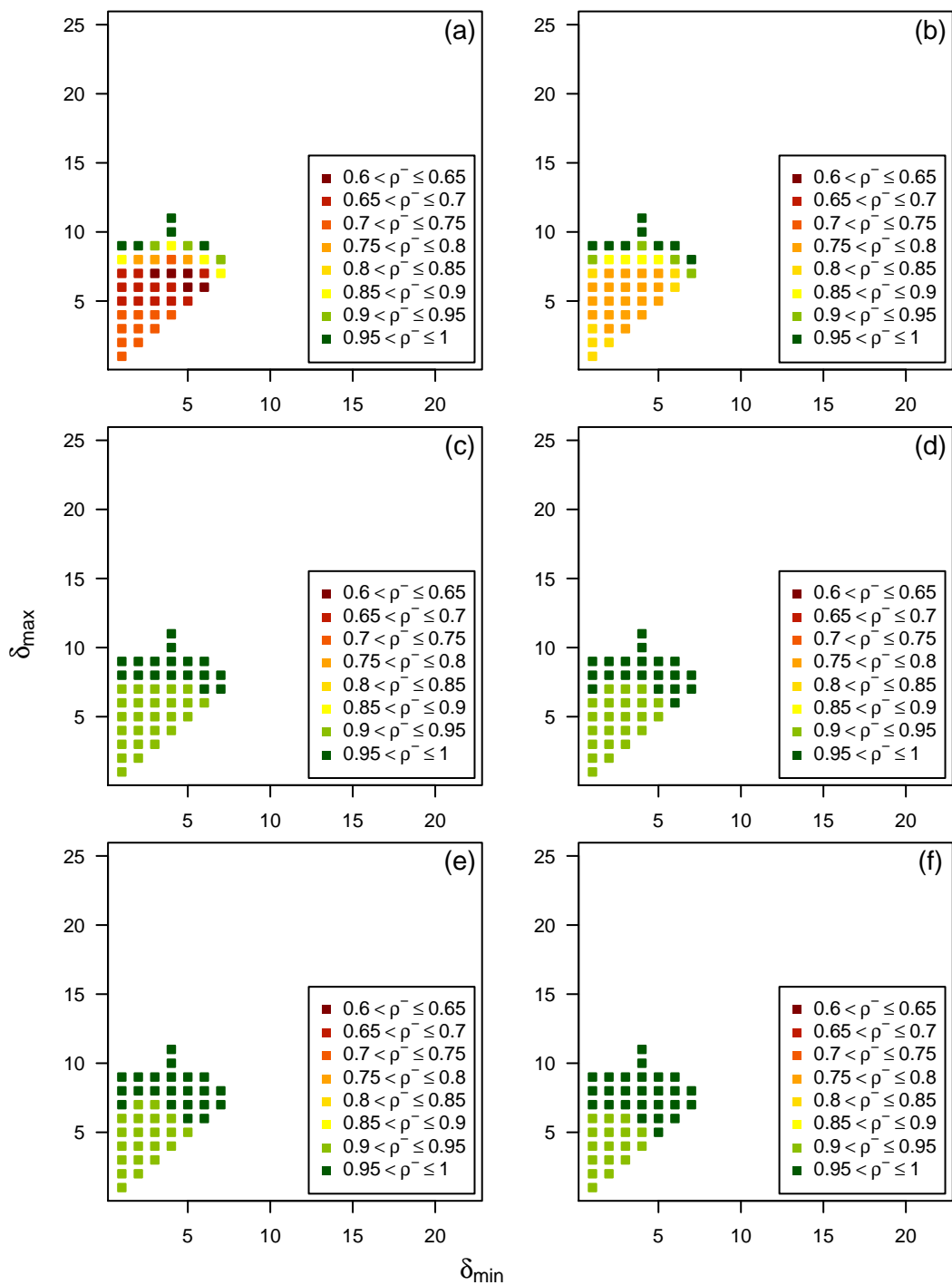


Figura 6.9: Valor médio de  $\rho_{ij}^-$  para grafos gerados segundo o modelo de Erdős e Rényi como função de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.

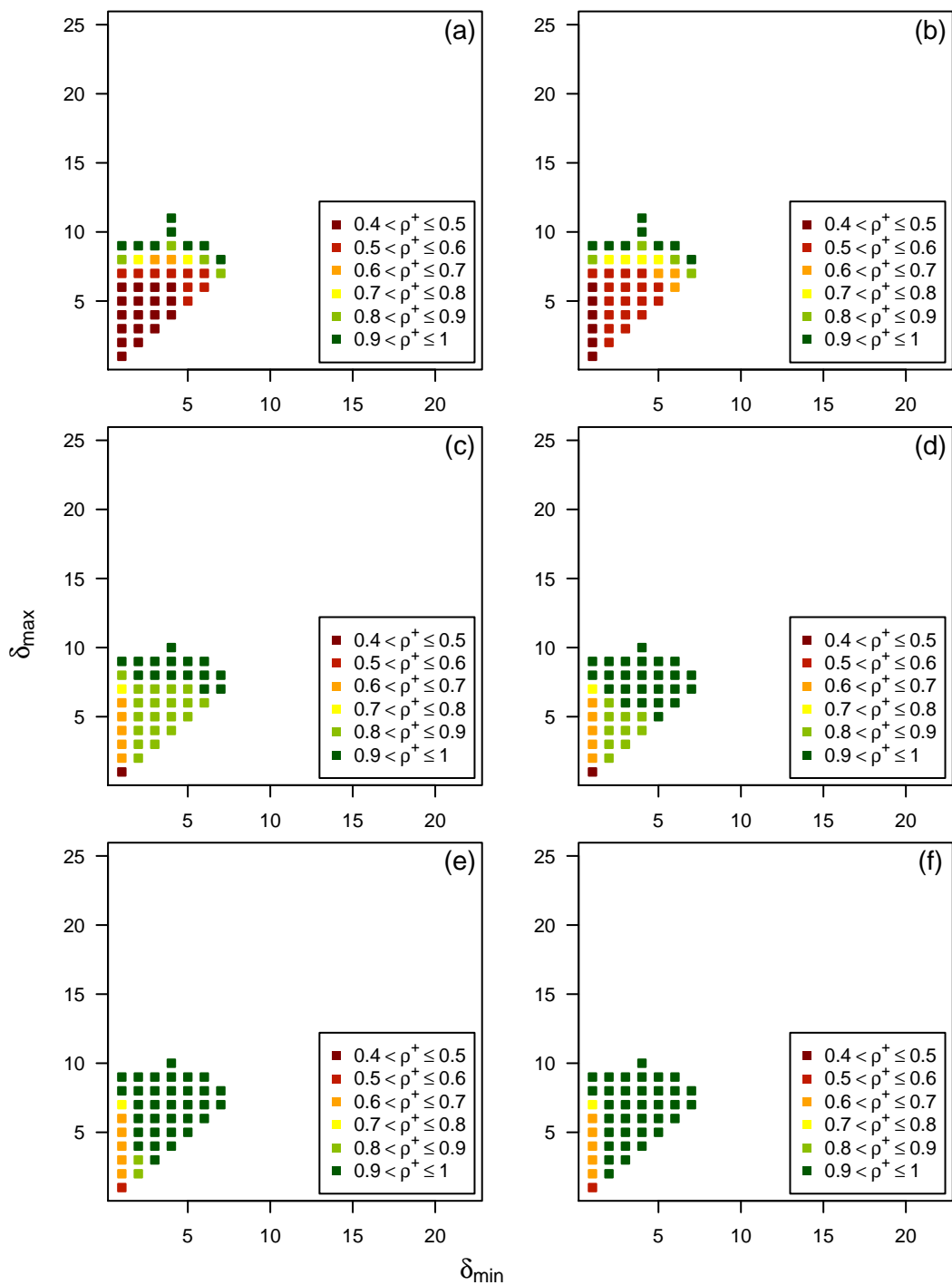


Figura 6.10: Valor médio de  $\rho_{ij}^+$  para grafos gerados segundo o modelo de Erdős e Rényi como função de  $\delta_{\min}$  e  $\delta_{\max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.

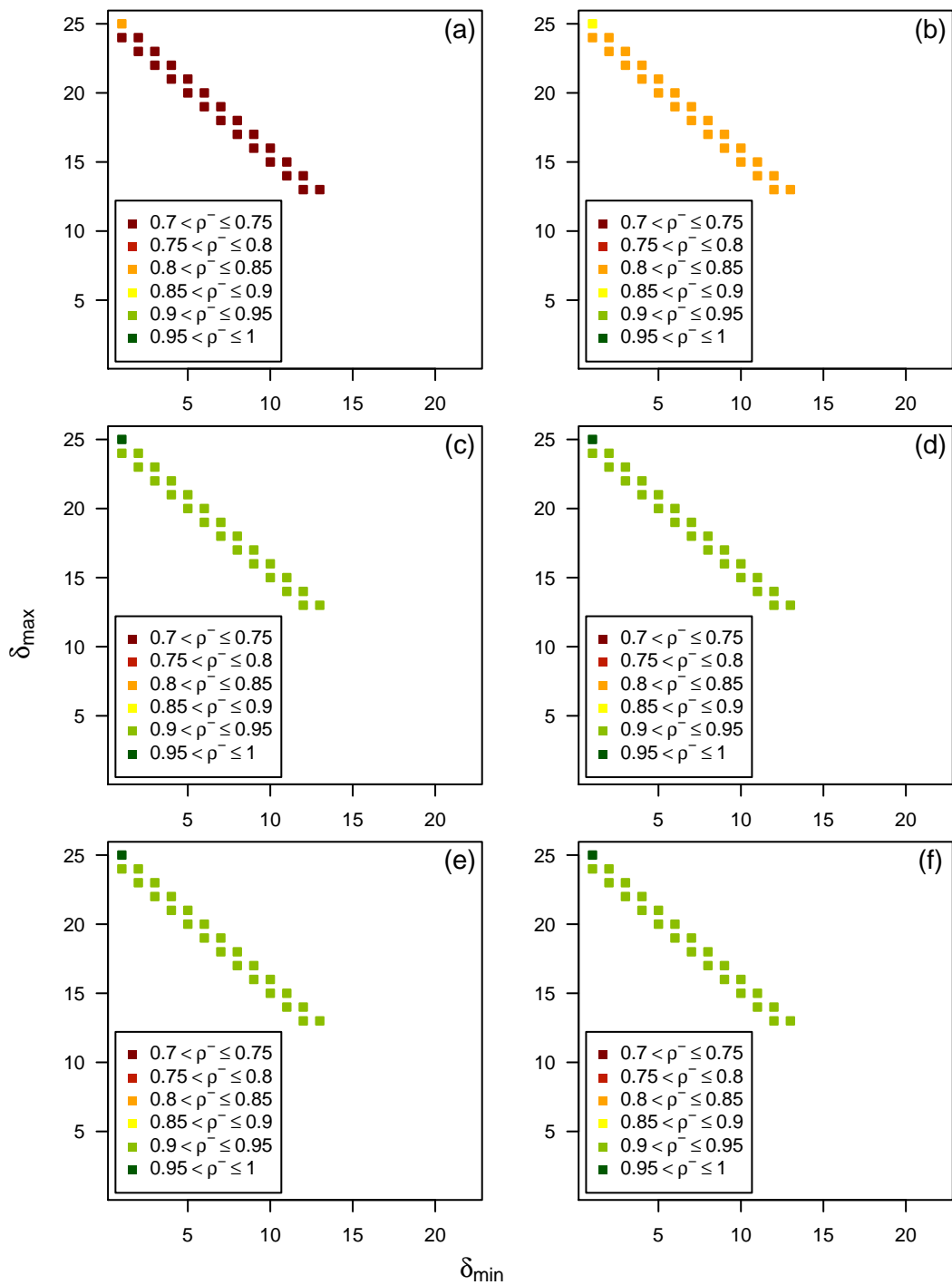


Figura 6.11: Valor médio de  $\rho_{ij}^-$  para grafos gerados segundo o modelo de grafos regulares circulares como função de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.

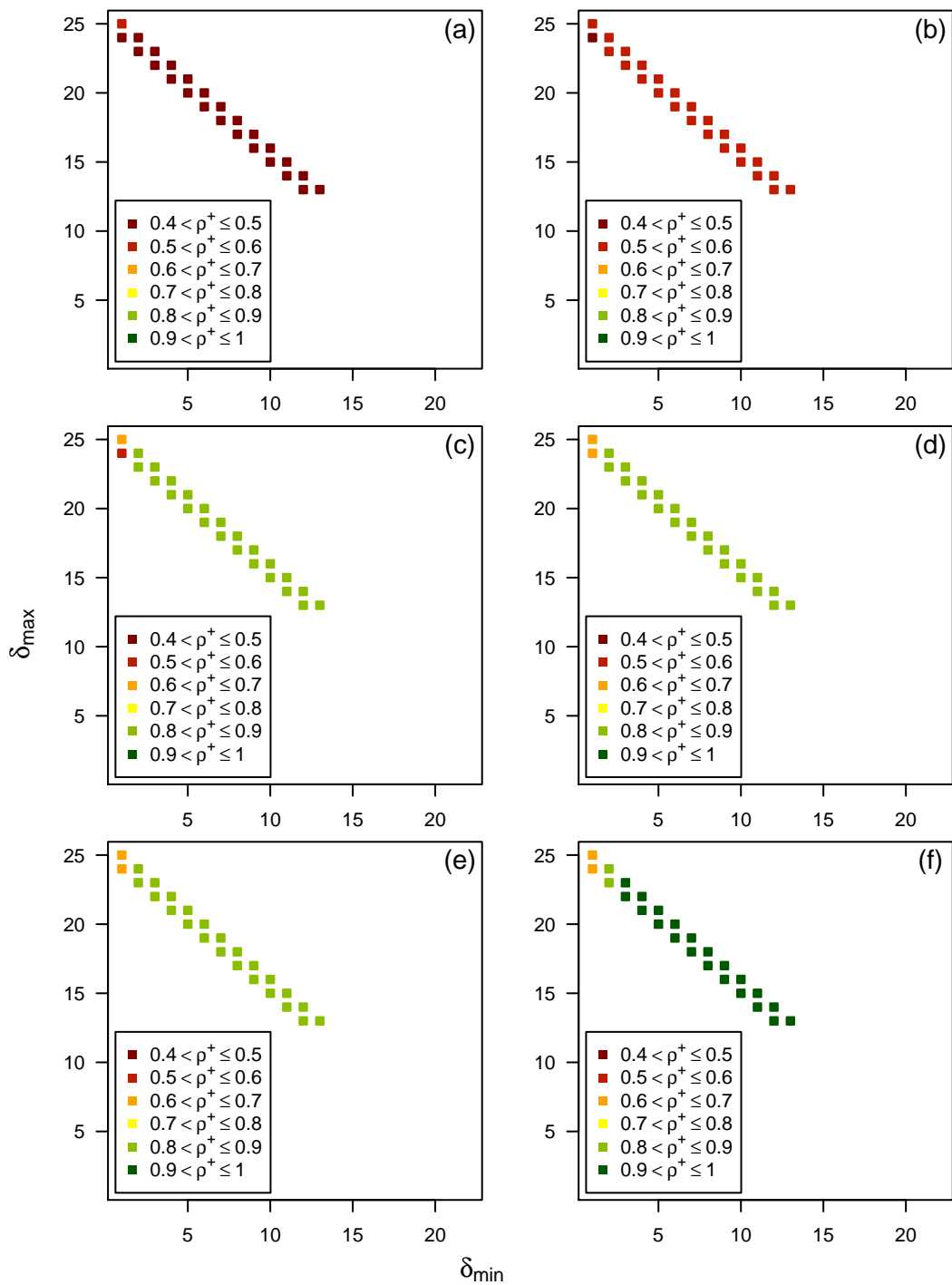


Figura 6.12: Valor médio de  $\rho_{ij}^+$  para grafos gerados segundo o modelo de grafos regulares circulares como função de  $\delta_{\min}$  e  $\delta_{\max}$ . As partes (a)–(f) correspondem aos pontos de observação 1–6.



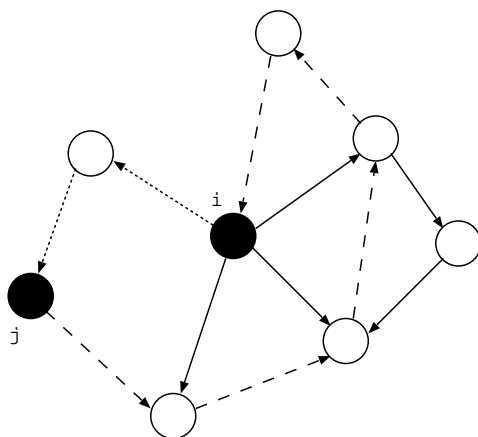


Figura 6.13: Os caminhos direcionados que conectam os vértices  $i$  e  $j$  configuram um ciclo direcionado de tamanho  $\delta_{min} + \delta_{max}$  em  $D$ . As arestas pontilhadas pertencem ao caminho de comprimento  $\delta_{min}$ , enquanto as arestas tracejadas pertencem ao caminho de comprimento  $\delta_{max}$ . Nota-se que considerar pares alternativos de vértices dentro do ciclo direcionado corresponde a percorrer os painéis das Figuras 6.7– 6.12 ao longo das diagonais para as quais a soma  $\delta_{min} + \delta_{max}$  permanece constante.

probabilidade da ocorrência de pares  $\delta_{min}, \delta_{max}$  para grafos dos modelos neocortical, na parte (a), e de Erdős e Rényi, na parte (b). Para os grafos circulantes, dadas as regras para sua geração, temos que  $\delta_{min} + \delta_{max} = N/4$  ou  $\delta_{min} + \delta_{max} = N/4 + 1$ , respectivamente 25 ou 26 para  $N = 100$ . Neste caso, os pontos em branco correspondem a situações em que a soma de  $\delta_{min}$  e  $\delta_{max}$  não correspondem a estes valores.

A Figura 6.14 é útil também na determinação de quais dos possíveis valores para a cintura dos pares são mais comuns em grafos dos modelos neocortical e de Erdős e Rényi. Para os primeiros, vê-se que cinturas de valor em torno de 18 ou menores são as mais comuns. Já para os últimos, este valor passa a ser próximo de 12. Esses delimitadores serão úteis na caracterização do que ocorre na maioria dos pares de vértices, ou seja, aqueles cuja cintura tem o valor mais comum.

## 6.2.2 Discussão

### Resultados para $\rho^-$

Os dados para  $\rho^-$ , ilustrados nas Figuras 6.7, 6.9, e 6.11, ilustram os resultados relevantes à sincronização presente no fluxo de mensagens à medida que estas são recebidas pelos neurônios artificiais. Observando-se as figuras em conjunto com a distribuição de probabilidades dos pares  $\delta_{min}, \delta_{max}$  ilustrada na Figura 6.14, nota-se que no caso de grafos gerados segundo o modelo neocortical, ilustrado na Figura 6.7, a maior parte dos pares de vértices  $i, j$  tem valores de  $\rho_{ij}^-$  no intervalo  $(0,7, 0,85]$ . No terceiro ponto de observação, este fato torna-se válido para o

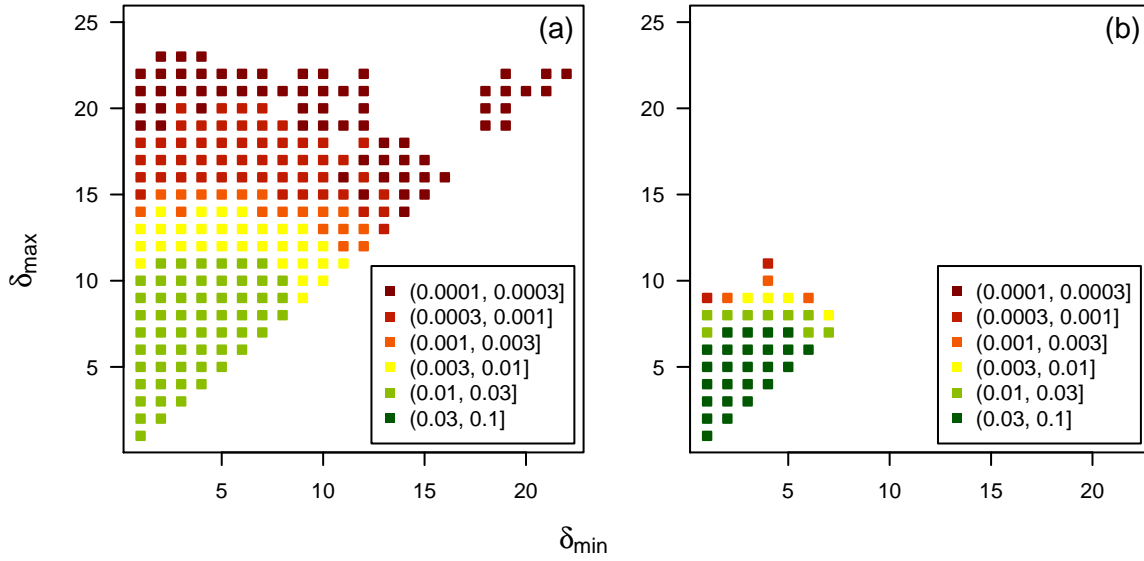


Figura 6.14: Distribuição de probabilidades dos pares  $\delta_{min}, \delta_{max}$  para os grafos gerados segundo o modelo neocortical (a) e de Erdős e Rényi (b).

intervalo  $(0,9, 0,95]$ , enquanto no último ponto de observação, o intervalo passa a ser  $(0,9, 1]$ . Um resultado análogo pode ser observado para grafos gerados pelo modelo de Erdős e Rényi, ilustrado na Figura 6.9, mas com o intervalo  $(0,6, 0,85]$  no primeiro ponto de observação,  $(0,9, 0,95]$  no terceiro e  $(0,9, 1]$  no ponto de observação final. Para os grafos circulares, cujos resultados são ilustrados na Figura 6.11, o intervalo no primeiro ponto de observação é  $(0,7, 0,75]$  para quase todos os pares de vértices. Já no terceiro ponto de observação, observa-se que  $\rho_{ij}^-$  está concentrado no intervalo  $(0,9, 0,95]$ , situação que mantém-se até o fim das sequências. Nos três tipos de grafos, portanto, observa-se que à medida que estes evoluem para um estado de equilíbrio nos últimos pontos de observação, a maior parte dos vértices encontra-se num intervalo de valores que gradativamente aproxima-se do valor máximo de  $\rho_{ij}^-$ .

Uma observação interessante pode ser realizada no que diz respeito aos resultados descritos acima. Para os três modelos de grafos, todos os pares de vértices para os quais  $\delta_{min} = 1$  têm valores de  $\rho_{ij}^-$  pertencentes a intervalos superiores aqueles ocupados pela maioria dos pares de vértices, conforme a descrição anterior. Por exemplo, para grafos circulares, todos os pares de cintura 26 para os quais  $\delta_{min} = 1$  têm valores de  $\rho_{ij}^-$  em intervalos superiores aqueles descritos acima:  $(0,8, 0,85]$  para o primeiro ponto de observação,  $(0,95, 1]$  para o terceiro, e assim por diante. Pode-se obter uma conclusão semelhante observando-se também os resultados para os dois outros tipos de grafos. Conclui-se portanto que pares de vértices para os quais  $\delta_{min}$  tem valor próximo de 1 tendem a ter valores de  $\rho_{ij}^-$  levemente superiores aos dos demais vértices, se sua cintura for suficientemente

grande.

### Resultados para $\rho^+$

Os resultados para  $\rho^+$  ilustram a sincronização presente no que diz respeito aos disparos dos neurônios. Estes resultados diferem daqueles apresentados para  $\rho^-$  de maneira significativa. Primeiramente, observa-se nas Figuras 6.8, 6.10 e 6.12 que para todos os tipos de grafos, a faixa de valores de  $\rho^+$  é cerca de 50 a 100% maior do que os valores correspondentes para  $\rho^-$ . Os valores de  $\rho^+$  encontram-se espalhados pelo intervalo  $(0,4, 1]$  nos pontos de observação iniciais, e dentro de  $(0,5, 1]$  nos pontos de observação finais. Esta observação indica que, de acordo com as medidas de sincronização aqui definidas, que existem menos possibilidades de sincronização nos disparos de neurônios do que no acúmulo de potencial refletido pela recepção de mensagens.

Pode-se quantificar esta afirmação da seguinte maneira. Para grafos gerados segundo o modelo neocortical, cujos resultados são ilustrados na Figura 6.8, no primeiro ponto de observação a maior parte dos pares de vértices possui valores de  $\rho_{ij}^+$  no intervalo  $(0,4, 0,8]$ . No último ponto de observação, ignorando-se por enquanto os pares de vértices para os quais  $\delta_{min} = 1$ , quase todos os pares de vértices têm valores de  $\rho_{ij}^+$  no intervalo  $(0,9, 1]$ . Grafos gerados segundo o modelo de Erdős e Rényi, cujos resultados são ilustrados na Figura 6.10, ainda desconsiderando os casos para os quais  $\delta_{min} = 1$ , apresentam comportamento análogo ao caso anterior, mas com o intervalo  $(0,4, 1]$  abrigando a maioria dos valores no ponto de observação inicial e o intervalo  $(0,9, 1]$  abrigando todos os pontos no último ponto de observação. Por fim, observando-se os resultados para os grafos circulantes ilustrados na Figura 6.12, e ainda considerando-se apenas os pares de vértices para os quais  $\delta_{min} > 1$ , vê-se que no primeiro ponto de observação todos os pares de vértices têm valores de  $\rho_{ij}^+$  no intervalo  $(0,4, 0,5]$ . No último ponto de observação, ocorre uma divisão dos resultados, com valores pertencentes ao intervalo  $(0,8, 0,9]$  se  $\delta_{min} = 2$  e  $(0,9, 1]$  se  $\delta_{min} > 2$ . Vê-se, portanto, que à medida que as simulações avançam em direção aos últimos pontos de observação, os intervalos de valores de  $\rho_{ij}^+$  tornam-se gradativamente menores, concentrando-os dessa forma numa região mais próxima ao seu valor máximo.

Nas Figuras 6.8, 6.10 e 6.12, os casos para os quais  $\delta_{min} = 1$  diferenciam-se dos demais em todos os tipos de grafos e em praticamente todos os pontos de observação. Analisando-se especificamente o último destes, no qual a dinâmica do modelo encontra-se já em um regime estacionário, observa-se que para os grafos neocorticais e os de Erdős e Rényi,  $\rho_{ij}^+$  tende a crescer a partir do intervalo  $(0,4, 0,5]$  quando a cintura tem valor 2 até o intervalo  $(0,9, 1]$  quando a cintura tem

valor próximo aos limites superiores observados anteriormente na determinação do ponto em que a maior parte dos pares de vértices havia sido considerado, ou seja, 18 para o primeiro tipo de grafo e 12 para o último. O aumento da cintura enquanto  $\delta_{min}$  é mantido fixo em 1 implica na consideração de pares de vértices progressivamente mais desequilibrados, uma vez que  $\delta_{max}$  cresce com esta. Os grafos circulantes são diferentes nesse aspecto, uma vez que para estes, com  $\delta_{min} = 1$ , todos os pares de vértices têm valores de  $\rho_{ij}^+$  dentro do intervalo  $(0,6, 0,7]$  independentemente do valor de  $\delta_{max}$  em questão (24 ou 25). Estes pares são, de qualquer forma, consideravelmente desequilibrados.

Os resultados aqui apresentados reforçam a importância do processo de realimentação encontrado no estudo da sincronização no cérebro, tanto numa escala temporal, à medida em que potenciais de campo local e padrões de disparo exercem influência uns sobre os outros, como numa escala espacial, quando os potenciais de campo local de regiões cerebrais distantes afetam uma à outra.

O algoritmo distribuído aqui empregado mostrou-se capaz de gerar sincronização no que diz respeito ao acúmulo de potencial, à medida que mensagens são recebidas pelos neurônios, e ainda no que se refere à realização de disparos de forma sincronizada, as duas classes de sincronização aqui consideradas. Tal observação mostra-se válida para os três tipos de grafos analisados, o que indica que o algoritmo  $A$  é capaz de dar origem às propriedades fundamentais necessárias para a existência de sincronização no cérebro. Ainda que a sincronização tenha sido observada em todos os tipos de grafos, cabe mencionar que apenas nas simulações realizadas em grafos gerados segundo o modelo neocortical aqui proposto foi observada a ocorrência de sincronização de longa distância, quando tanto  $\delta_{min}$  quanto  $\delta_{max}$  possuem valores elevados frente às dimensões do grafo  $D$ .

Embora existam na literatura da neurociência resultados relativos à sincronização de longa distância, estes em geral referem-se à distância euclideana entre grupos de neurônios, e não à distância no grafo como aqui apresentado. Uma relação entre os dois tipos de sincronização pode ser objeto de estudo em trabalhos futuros.

Alguns aspectos adicionais sobre a sincronização em escala espacial nos grafos neocorticais merecem ser destacados. Embora possa-se observar pela Figura 6.14(a) que pares de vértices com cintura maior do que 18 sejam raros, aqueles que possuem tal propriedade dão origem a valores elevados de  $\rho^-$  e  $\rho^+$  em todos os pontos de observação. Embora o que esta observação possa implicar no que diz respeito a córtices reais não seja ainda compreendido, nota-se que processos de realimentação abrangendo pequenas distâncias são conhecidos [15, 38], e portanto a possibilidade de que estes existam também sobre distâncias maiores torna-se interessante como via de investigação futura.

A segunda questão relevante no que diz respeito à escala espacial refere-se à forte dependência de  $\rho^+$  no valor da cintura de um par de vértices quando  $\delta_{min} = 1$ . Neste caso, os resultados sugerem que pares de vértices fortemente desequilibrados, ou seja, com  $\delta_{max} \gg 1$ , favorecem a sincronização de disparos de potenciais de ação. Mais uma vez, é necessário que mais investigações sejam realizadas para que possa-se compreender o significado deste fato.

# Capítulo 7

## Conclusão

Neste trabalho foi desenvolvido um modelo de neocórtex artificial que procura representar características fundamentais de suas contrapartidas biológicas. Em particular, modela-se a anatomia cortical por meio de um grafo aleatório dirigido, cujos vértices representam neurônios, e cujas arestas representam as conexões sinápticas entre estes.

A conectividade subjacente ao modelo é dada por uma distribuição de probabilidade que segue uma lei de potência. Tal escolha de conectividade foi influenciada pelos resultados presentes na literatura obtidos por meio da análise da conectividade funcional do neocórtex. Embora originalmente esta escolha tenha sido realizada com base em dados de conectividade funcional, e não de conectividade anatômica, resultados recentes relevantes à distribuição de graus não dirigidos [61] parecem suportar tal decisão. Em trabalhos futuros, uma vez que haja disponibilidade tecnológica para que sejam obtidos dados precisos da conectividade estrutural dos neocórtex, as simulações e análises aqui realizadas poderão ser refeitas como uma forma adicional de validação dos resultados aqui apresentados.

O modelo aqui proposto é complementado por uma componente algorítmica que governa a sua dinâmica. Tal componente, dada por um algoritmo distribuído assíncrono, é composta por ações locais que buscam reproduzir, de maneira simplificada os processos que dão origem aos fenômenos de disparos de potenciais de ação e de plasticidade sináptica. A dinâmica imposta pelo algoritmo é expressa por meio do envio de mensagens entre vértices pertencentes ao grafo subjacente, que representam os disparos de potenciais de ação realizados por neurônios no neocórtex. Tais disparos têm o efeito de modificar o potencial dos neurônios que os recebem, influenciando portanto a probabilidade de que estes, por sua vez, como consequência deste recebimento, efetuem seus próprios disparos. A inter-relação entre os disparos de dois vértices conectados diretamente por uma aresta, ou seja, a existência ou não de uma causalidade entre tais disparos, é uti-

lizada como base para o mecanismo de controle da plasticidade sináptica, que tem o efeito de modificar o peso das arestas pelas quais trafegam as mensagens provenientes dos disparos dos vértices do grafo, influenciando assim o efeito que uma nova mensagem trafegada por estas terá no potencial dos neurônios que a receberem. A componente algorítmica aqui presente é uma característica distinta deste trabalho, que difere da abordagem “analógica” comumente empregada em modelos de sinalização inter-neuronal.

Cabe aqui notar, mais uma vez, que a abordagem utilizada neste modelo é, por sua vez, aquela comumente empregada no campo da vida artificial [57]. Isso significa que procura-se não uma simulação fiel de cada processo biológico envolvido na dinâmica neocortical, mas sim uma representação mínima dos elementos essenciais que podem, por meio de regras locais simples, levar a um comportamento global complexo e realista.

Nas palavras de Langton,

A lição mais surpreendente que aprendemos do estudo de sistemas físicos complexos em computadores é que o comportamento complexo não precisa ter raízes complexas. De fato, comportamentos complexos extremamente interessantes podem emergir de coleções de componentes relativamente simples. Isso leva diretamente à possibilidade de que grande parte do comportamento complexo exibido pela natureza – em especial o comportamento complexo o qual denominamos *vida* – também tenha geradores simples. Uma vez que é muito difícil trabalhar a partir de um comportamento complexo em direção ao seu gerador, mas muito mais simples criar geradores que sintetizem um comportamento complexo, uma abordagem promissora para o estudo de sistemas complexos naturais é explorar o estudo geral dos tipos de comportamento que podem emergir a partir de agregados de componentes simples.

Uma vez definidos o modelo e sua dinâmica, o trabalho aqui proposto prossegue com a definição de extensivas simulações a serem executadas sobre instâncias do grafo  $D$ . Mais especificamente, os três principais resultados deste trabalho são obtidos por meio destas simulações. Por meio delas, são estudadas a distribuição de pesos sinápticos obtida pela evolução da dinâmica imposta pelo algoritmo  $A$  a instâncias de  $D$ , o comportamento das redes no que diz respeito à integração da informação, além de aspectos relativos à sincronização em tais redes. O objetivo destas simulações é duplo. Em primeiro lugar, elas provêm uma maneira de avaliar o grau de similaridade exibido pelo modelo no que diz respeito a resultados conhecidos da literatura do campo na neurociência. Tal similaridade pode ser

interpretada como a capacidade do modelo de gerar comportamentos complexos emergentes compatíveis com aqueles observados nos sistemas biológicos reais que pretende-se simular. Além disso, as simulações permitem que seja obtido um maior entendimento sobre quais são esses elementos básicos, ou, nos termos de Langton, os componentes mais simples que são responsáveis pela emergência dos comportamentos complexos observados.

O primeiro resultado deste trabalho diz respeito à distribuição dos pesos sinápticos observada nas instâncias dos grafos após a sua estabilização. Conforme descrito no Capítulo 4, esta distribuição estabiliza-se em excelente concordância com a distribuição log-normal encontrada experimentalmente na literatura da neurociência [86]. Este resultado é, então, uma importante validação para o modelo aqui proposto.

As simulações utilizadas no estudo da distribuição de pesos sinápticos também permitiram, por meio da análise da propagação de mensagens, que fosse obtida uma intuição no que diz respeito à existência de integração da informação ocorrendo ao longo das simulações. As distribuições do número de execuções que atinge um vértice ou aresta de uma instância de  $D$  estabilizam-se de maneira a permitir valores significativos com relevantes probabilidades, sugerindo desta forma a existência de integração da informação ocorrendo ao longo das simulações. Tal intuição foi confirmada subsequentemente no Capítulo 5.

Nesse capítulo, é desenvolvido um estudo que investiga a ocorrência de integração da informação resultante da dinâmica imposta pela componente algorítmica do modelo anteriormente descrito a grafos dirigidos gerados de acordo com o mecanismo descrito na Seção 3.2. A inspiração para este estudo consiste principalmente no trabalho de Tononi [8, 95, 96, 98], embora os métodos aqui empregados sejam significativamente diferentes. Em particular, nos resultados aqui apresentados, a informação integrada emerge como resultado da execução de um algoritmo distribuído assíncrono, em contraste com a abordagem síncrona de Tononi. Além disso, duas quantidades oriundas da teoria da informação, o ganho de informação  $G(\mathbf{X})$  e a correlação total  $C(\mathbf{X})$ , são empregadas na determinação da integração da informação dos sistemas analisados.

Nas simulações descritas no Capítulo 5, dois modelos adicionais de grafos, a saber, grafos aleatórios com graus de entrada e saída obedecendo à distribuição de Poisson e grafos circulantes gerados de maneira determinística, foram estudados de maneira que os resultados obtidos pudessem ser comparados aqueles resultantes da execução de tais simulações sobre grafos gerados segundo o modelo desenvolvido neste trabalho. Na análise das simulações, observou-se que os resultados que apresentaram uma razão  $r(\mathbf{X}) = C(\mathbf{X})/G(\mathbf{X})$  comparativamente elevada, ou seja, grafos que apresentam maior integração da informação, são pre-



dominantemente aqueles gerados pelo modelo aqui proposto. Desta forma, esses resultados fornecem mais um indício de que o modelo aqui proposto pode ser útil no estudo da dinâmica cortical.

No que diz respeito aos valores das quantidades  $G(\mathbf{X})$  e  $C(\mathbf{X})$ , observa-se que os valores da primeira são muito maiores do que os da segunda. Uma vez que essas medidas representam, respectivamente, a quantidade de informação que um sistema gera a partir de um estado de incerteza total, e o quanto desta informação é integrada (em contraste com a informação gerada por cada vértice do grafo de maneira local e independente dos demais vértices), pode-se interpretar este resultado sob a ótica da premissa da teoria de Tononi, que correlaciona a consciência à integração da informação, uma vez que acredita-se que grande parte do processamento que ocorre no cérebro dá-se de forma inconsciente [33].

O modelo de determinação da integração da informação aqui proposto parece viável como uma alternativa à teoria da informação integrada. Ainda que este modelo tenha limitações de escala, como já mencionado, estas parecem menos limitantes do que aquelas impostas pela teoria de Tononi, uma vez que elimina a necessidade da determinação de uma partição de informação mínima. Desta forma, o modelo descrito neste trabalho parece mais receptivo a possibilidades de testes de suas previsões.

Deve-se destacar entretanto que embora a ocorrência de integração da informação pareça necessária para a existência de comportamento consciente, não se pode afirmar, com base exclusivamente nos dados atualmente disponíveis no campo da neurociência, que esta seja uma condição suficiente para que, em um dado sistema, a consciência seja observada.

A principal limitação do modelo de cálculo da informação integrada aqui proposto é o fato de que ele é capaz de lidar apenas com grafos de tamanho relativamente pequenos. O grande desafio consiste no armazenamento dos vários membros de  $\{0,1\}^N$  que aparecem ao longo das simulações. Dados os recursos computacionais disponíveis para a execução destas, faz-se necessário o uso de armazenamento destes dados em memória externa, tornando o acesso a estes ordens de magnitude mais lento. Tais limitações computacionais devem ser abordadas para que em trabalhos futuros, possa-se estudar como os resultados aqui apresentados se comportam em sistemas de maior escala.

Finalmente, no Capítulo 6, foi realizado um estudo sobre a presença de sincronização em simulações governadas pelo algoritmo distribuído. Duas medidas de sincronização foram definidas. A primeira,  $\rho^-$ , diz respeito à sincronização relativa ao acúmulo de potenciais decorrido do recebimento de mensagens pelos neurônios. A segunda,  $\rho^+$ , refere-se à sincronização dos disparos de potenciais de ação pelos mesmos. Os resultados obtidos demonstram a existência de sincrô-

zação em ambos os sentidos representados pelas medidas acima, como resultado da dinâmica determinada pelas execuções do algoritmo.

As duas principais observações obtidas dos resultados demonstrados necessitam de estudos mais aprofundados, incluindo a obtenção de dados mais detalhados do campo da neurociência para que possam ser propriamente confirmadas e interpretadas. A primeira destaca o fato de que pares de vértices de grande cintura são raros, mas dão origem a valores elevados de sincronização de acordo com as duas medidas propostas. A segunda observação nota que, para  $\rho^+$ , há uma forte dependência relativa à cintura dos pares de vértices quando os vértices em questão são vizinhos no grafo, ou seja, quando a distância mínima entre eles vale 1. Neste caso, a sincronização referente aos disparos desses vértices cresce com a maior distância entre eles. O significado dessas observações e análises, bem como uma validação das próprias medidas de sincronização aqui propostas faz-se necessária em trabalhos futuros.

Uma vez validadas as definições aqui propostas para a quantificação da sincronização no cérebro, que procuram determinar a origem da sincronização tendo como objeto de estudo os elementos mais básicos da dinâmica cerebral, ou seja, o acúmulo de potencial e o disparo de potenciais de ação por parte dos neurônios, abre-se caminho para investigações que podem associar as medidas definidas neste trabalho com condições de mais alto nível consideradas associadas à questão da sincronização. Por exemplo, o *excesso de sincronização* é frequentemente associado à ocorrência de condições relacionadas a epilepsia. Se as medidas aqui propostas puderem ser validadas frente aos dados experimentais da neurociência, elas podem vir a tornar-se instrumentos úteis na detecção e identificação de causas que levem a condições deste tipo.

O modelo descrito neste trabalho, portanto, procura ser útil no que diz respeito à investigação da dinâmica cerebral, e em especial da dinâmica neocortical, fundamentando-se no uso de um algoritmo distribuído, associado a elementos da teoria de grafos para ser capaz de reproduzir, num sistema governado por regras simples, resultados que podem ser observados em cérebros reais. Alguns desses resultados, como por exemplo a distribuição de pesos sinápticos, podem ser comparados a dados provenientes da literatura existente no campo da neurociência, validando a proposta aqui apresentada como um modelo de vida artificial. Outros aspectos podem ser considerados como previsões realizadas pelo modelo, que precisam ser validadas frente a literatura, a partir do momento em que esta contenha os estudos necessários para que os dados possam ser comparados. Pretende-se, desta forma, que o modelo aqui proposto seja útil como um sistema que possa ser empregado em simulações de diferentes aspectos relevantes à dinâmica cerebral, seja para validar os caminhos de investigação aqui propostos e cujos

resultados ainda sejam considerados em aberto, ou para o estudo de diferentes conceitos que venham a ser propostos em trabalhos futuros.

# Referências Bibliográficas

- [1] ABBOT, L. F., DAYAN, P., 2005, *Theoretical neuroscience: computational and mathematical modeling of neural systems*. Cambridge, MA, The MIT Press.
- [2] ABBOT, L. F., NELSON, S. B., 2001, “Synaptic plasticity: taming the beast”, *Nature Neuroscience*, v. 3, pp. 1178–1183.
- [3] ABELES, M., 1991, *Corticonics: neural circuits of the cerebral cortex*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- [4] ACHARD, S., SALVADOR, R., WHITCHER, B., et al., 2006, “A resilient, low-frequency, small-world human brain functional network with highly connected association cortical hubs”, *The Journal of Neuroscience.*, v. 26, pp. 63–72.
- [5] AMARAL, L. A. N., SCALA, A., BARTHÉLÉMY, M., et al., 2000, “Classes of small-world networks”, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 97, pp. 11149–11152.
- [6] ANANTHANARAYANAN, R., MODHA, D. S., 2007, “Anatomy of a cortical simulator”. In: *Proceedings of the 2007 ACM/IEEE conference on Supercomputing*, pp. 1–12, New York, NY. ACM.
- [7] AZEVEDO, F. A. C., CARVALHO, L. R. B., GRINBERG, L. T., et al., 2009, “Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain”, *The Journal of Comparative Neurology*, v. 513, pp. 532–541.
- [8] BALDUZZI, D., TONONI, G., 2008, “Integrated information in discrete dynamical systems: motivation and theoretical framework”, *PLoS Computational Biology*, v. 4, pp. e1000091.
- [9] BARABÁSI, A.-L., ALBERT, R., 1999, “Emergence of scaling in random networks”, *Science*, v. 286, pp. 509–512.
- [10] BARABÁSI, A.-L., ALBERT, R., JEONG, H., 1999, “Mean-field theory for scale-free random networks”, *Physica A*, v. 272, pp. 173–187.

- [11] BARBOSA, V. C., 1996, *An Introduction to Distributed Algorithms*. Cambridge, MA, The MIT Press.
- [12] BARBOUR, B., BRUNEL, N., HAKIM, V., et al., 2007, "What can we learn from synaptic weight distributions?" *Trends Neurosci.*, v. 30, pp. 622–629.
- [13] BARRAT, A., WEIGT, M., 2000, "On the properties of small-world network models", *The European Physical Journal B - Condensed Matter and Complex Systems*, v. 13, pp. 547–560.
- [14] BASSETT, D. S., BULLMORE, E., 2006, "Small-world brain networks", *The Neuroscientist*, v. 12, pp. 512–523.
- [15] BERENS, P., LOGOTHETIS, N. K., TOLIAS, A. S., in press, "Local field potentials, BOLD and spiking activity: relationships and physiological mechanisms". In: Kriegeskorte, N., Kreiman, G. (Eds.), *Understanding Visual Population Codes: Towards a Common Multivariate Framework for Cell Recording and Functional Imaging*, The MIT Press, Cambridge, MA.
- [16] BERRY, H., TEMAM, O., 2007, "Modeling self-developing biological neural networks", *Neurocomputing*, v. 70, pp. 2723–2734.
- [17] BI, G. Q., POO, M. M., 2001, "Synaptic modification by correlated activity: Hebb's postulate revisited", *Annual Review of Neuroscience*, v. 24, pp. 139–166.
- [18] BI, G. Q., POO, M. M., 1991, "Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons: dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type", *The Journal of Neuroscience*, v. 1, pp. 113–120.
- [19] BOCCALETTI, S., LATORA, V., MORENO, Y., et al., 2006, "Complex networks: structure and dynamics", *Physics Reports*, v. 424, pp. 175–308.
- [20] BOLLOBÁS, B., 2001, *Random Graphs*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.
- [21] Bollobás, B., Kozma, R., Miklós, D. (Eds.), 2009, *Handbook of Large-Scale Random Networks*. Berlin, Germany, Springer.
- [22] BONDY, J. A., MURTY, U. S. R., 1982, *Graph theory with applications*. New York, NY, Elsevier Science Publishing.
- [23] Bornholdt, S., Schuster, H. G. (Eds.), 2003, *Handbook of Graphs and Networks*. Weinheim, Germany, Wiley-VCH.

- [24] BOUCSEIN, C., NAWROT, M. P., SCHNEPEL, P., et al., 2011, “Beyond the cortical column: abundance and physiology of horizontal connections imply a strong role for inputs from the surround”, *Frontiers in Neuroscience*, v. 5, pp. 32.
- [25] BRESSLOFF, P. C., 2009, “Lectures in mathematical neuroscience”. In: *Mathematical Biology*, Park City, UT, AMS.
- [26] BULDYREV, S. V., CRUZ, L., GOMEZ-ISLA, T., et al., 2000, “Description of microcolumnar ensembles in association cortex and their disruption in Alzheimer and Lewy body dementias”, *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 97, pp. 5039–5043.
- [27] BUZSÁKI, G., 2007, “The structure of consciousness”, *Nature*, v. 446, pp. 267–267.
- [28] CAMPBELL, L. L., 1995, “Averaging Entropy”, *IEEE Transactions on Information Theory*, v. 41, pp. 338–339.
- [29] CANOLTY, R. T., KNIGHT, R. T., 2010, “The functional role of cross-frequency coupling”, *Trends in Cognitive Science*, v. 14, pp. 506–515.
- [30] CANOLTY, R. T., GANGULY, K., KENNERLEY, S. W., et al., 2010, “Oscillatory phase coupling coordinates anatomically dispersed functional cell assemblies”, *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 107, pp. 17356–17361.
- [31] CHOW, C. C., WHITE, J. A., 1996, “Spontaneous action potentials due to channel fluctuations”, *Biophysical Journal*, v. 71, pp. 3013–3021.
- [32] COVER, T. M., THOMAS, J. A., 2006, *Elements of information theory*. Hoboken, NJ, Wiley.
- [33] DAMASIO, A., 1999, *The Feeling of What Happens: Body and Emotion in the Making of Consciousness*. San Diego, CA, Harcourt.
- [34] DOUGLAS, R. J., MARTIN, K. A., 2007, “Mapping the matrix: the ways of neocortex”, *Neuron*, v. 56, pp. 226–238.
- [35] EGUÍLUZ, V. M., CHIALVO, D. R., CECCHI, G. A., et al., 2005, “Scale-Free Brain Functional Networks”, *Physical Review Letters*, v. 94, pp. 018102.
- [36] ERDŐS, P., RÉNYI, A., 1959, “On random graphs”, *Publicationes Mathematicae Debrecen*, v. 6, pp. 290–297.

- [37] ERDŐS, P., RÉNYI, A., 1960, "On the evolution of random graphs", *Publications of the Mathematics Institute of the Hungarian Academy of Sciences*, v. 5, pp. 17–61.
- [38] FRIES, P., 2005, "A mechanism for cognitive dynamics: neuronal communication through neuronal coherence", *Trends in Cognitive Sciences*, v. 9, pp. 474–480.
- [39] HARRISON, K. H., HOF, P. R., WANG, S. S.-H., 2002, "Scaling laws in the mammalian neocortex: does form provide clues to function?" *Journal of Neurocytology*, v. 31, pp. 289–298.
- [40] HE, Y., CHEN, Z. J., EVANS, A. C., 2007, "Small-world anatomical networks in the human brain revealed by cortical thickness from MRI", *Cerebral Cortex*, v. 17, pp. 2407–2419.
- [41] HEBB, D. O., 1949, *The organization of behavior: a neuropsychological theory*. New York, NY, Wiley.
- [42] HILGETAG, C.-C., BURNS, G. A. P. C., O'NEILL, M. A., et al., 2000, "Anatomical connectivity defines the organization of clusters of cortical areas in the macaque and the cat", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 355, pp. 91–110.
- [43] HONEY, C. J., KÖTTER, R., BREAKSPEAR, M., et al., 2007, "Network structure of cerebral cortex shapes functional connectivity on multiple time scales", *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 104, pp. 10240–10245.
- [44] HORTON, J. C., ADAMS, D. L., 2005, "The cortical column: a structure without a function", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 360, pp. 837–862.
- [45] HUERTA, R., BAZHENOV, M., RABINOVICH, M. I., 1998, "Clusters of synchronization and bistability in lattices of chaotic neurons", *Europhysics Letters*, v. 43, pp. 719–724.
- [46] INNOCENTI, G. M., LEHMANN, P., HOUZEL, J.-C., 1994, "Computational structure of visual callosal axons", *European Journal of Neuroscience*, v. 6, pp. 918–935.
- [47] JIRSA, V. K., MCINTOSH, A. R., 2007, *Handbook of Brain Connectivity*. Berlin, Germany, Springer.

- [48] JONES, E. G., 2000, "Microcolumns in the cerebral cortex", *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, v. 97, pp. 5019–5021.
- [49] KAISER, M., HILGETAG, C. C., 2004, "Modelling the development of cortical systems networks", *Neurocomputing*, v. 58–60, pp. 297–302.
- [50] KAISER, M., HILGETAG, C. C., 2004, "Spatial growth of real-world networks", *Physical Review E*, v. 69, pp. 036103.
- [51] KARP, R. M., 1990, "The transitive closure of a random digraph", *Random Structures and Algorithms*, v. 1, pp. 73–93.
- [52] KATZNER, S., NAUHAUS, I., BENUCCI, A., et al., 2009, "Local origin of field potentials in visual cortex", *Neuron*, v. 61, pp. 35–41.
- [53] KEPECS, A., VAN ROSSUM, M. C. W., 2002, "Spike-timing-dependent plasticity: common themes and divergent vistas", *Biological Cybernetics*, v. 87, pp. 446–458.
- [54] KOULAKOV, A. A., HROMÁDKA, T., ZADOR, A. M., 2009, "Correlated connectivity and the distribution of firing rates in the neocortex", *The Journal of Neuroscience*, v. 29, pp. 3685–3694.
- [55] LAGO-FERNÁNDEZ, L.-F., HUERTA, R., CORBACHO, F., et al., 2000, "Fast response and temporal coherent oscillations in small-world networks", *Physical Review Letters*, v. 84, pp. 2758–2761.
- [56] LAMPORT, L., 1978, "Ti clocks, and the ordering of events in a distributed system", *Communications of the ACM*, v. 21, pp. 558–565.
- [57] LANGTON, C., 1989, *Artificial life*. Redwood City, CA, Addison-Wesley.
- [58] LONC, Z., PAROL, K., WOJCIECHOWSKI, J. M., 2001, "On the number of spanning trees in directed circulant graphs", *Networks*, v. 37, pp. 129–133.
- [59] MASUDA, N., AIHARA, K., 2004, "Global and local synchrony of coupled neurons in small-world networks", *Biological Cybernetics*, v. 90, pp. 302–309.
- [60] MILGRAM, S., TRAVERS, J., 1969, "An experimental study of the small world problem", *Sociometry*, v. 32, pp. 425–443.



- [61] MODHA, D. S., SINGH, R., 2010, "Network architecture of the long-distance pathways in the macaque brain", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 107, pp. 13485–13490.
- [62] MODHA, D. S., ANANTHANARAYANAN, R., ESSER, S. K., et al., 2011, "Cognitive computing", *Communications of the ACM*, v. 54, pp. 62–71.
- [63] MOUNTCASTLE, V. B., 1957, "Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex", *Journal of Neurophysiology*, v. 20, pp. 404–434.
- [64] MOUNTCASTLE, V. B., 1978, "An organizing principle for cerebral function". In: *The mindful brain*, MIT Press, Cambridge, MA.
- [65] MOUNTCASTLE, V. B., 1997, "The columnar organization of the neocortex", *Brain*, v. 120, pp. 701–722.
- [66] NATHAN, A., BARBOSA, V. C., 2010, "Network algorithmics and the emergence of the cortical synaptic-weight distribution", *Physical Review E*, v. 81, pp. 021916.
- [67] NATHAN, A., BARBOSA, V. C., 2011, "Network algorithmics and the emergence of information integration in cortical models", *Physical Review E*, v. 84, pp. 011904.
- [68] NATHAN, A., BARBOSA, V. C., 2011, "Network algorithmics and the emergence of synchronization in cortical models", *ArXiv*. <http://arxiv.org/abs/1107.2521>.
- [69] NEMRI, A., 2010, "Santiago Ramón y Cajal", *Scholarpedia*, v. 5, pp. 8577.
- [70] Newman, M., Barabási, A.-L., Watts, D. J. (Eds.), 2006, *The Structure and Dynamics of Networks*. Princeton, NJ, Princeton University Press.
- [71] NEWMAN, M. E. J., 2003, "The structure and function of complex networks", *SIAM Review*, v. 45, pp. 167–256.
- [72] NEWMAN, M. E. J., 2005, "Power laws, Pareto distributions and Zipf's law", *Contemporary Physics*, v. 46, pp. 323–351.
- [73] PAKKENBERG, B., GUNDERSEN, H. J. G., 1997, "Learning-related synaptic plasticity: LTP and LTD", *The Journal of Comparative Neurology*, v. 384, pp. 312–320.

- [74] PETERS, A., YILMAZ, E., 1993, "Neuronal organization in area 17 of cat visual cortex", *Cerebral Cortex*, v. 3, pp. 49–68.
- [75] PURVES, D., AUGUSTINE, G. J., FITZPATRICK, D., et al., 2004, *Neuroscience*. Sunderland, MA, Sinauers Associates, Inc.
- [76] REIJNEVELD, J. C., PONTEN, S. C., BERENDSE, H. W., et al., 2007, "The application of graph theoretical analysis to complex networks in the brain", *Clinical Neurophysiology*, v. 118, pp. 2317–2331.
- [77] ROCKLAND, K. S., ICHINOHE, N., 2004, "Some thoughts on cortical minicolumns", *Experimental Brain Research*, v. 158, pp. 265–277.
- [78] RUBIN, J., LEE, D. D., SOMPOLINSKY, H., 2001, "Equilibrium properties of temporally asymmetric Hebbian plasticity", *Physical Review Letters*, v. 86, pp. 364–367.
- [79] SALAMI, M., ITAMI, C., TSUMOTO, T., et al., 2003, "Change of conduction velocity by regional myelination yields constant latency irrespective of distance between thalamus and cortex", *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, v. 100, pp. 6174–6179.
- [80] SHERMAN, S. M., 2006, "Thalamus", *Scholarpedia*, v. 1, pp. 1583.
- [81] SIEGELBAUM, S. A., KANDEL, E. R., 1991, "Learning-related synaptic plasticity: LTP and LTD", *Current Opinion in Neurobiology*, v. 1, pp. 113–120.
- [82] SIRI, B., QUOY, M., DELORD, B., et al., 2007, "Effects of Hebbian learning on the dynamics and structure of random networks with inhibitory and excitatory neurons", *Journal of Physiology - Paris*, v. 101, pp. 136–148.
- [83] SLOANE, N. J. A. "Bell or exponential numbers: ways of placing  $n$  labeled balls into  $n$  indistinguishable boxes". <http://oeis.org/A000110>.
- [84] SOLOMONOFF, R., RAPOPORT, A., 1951, "Connectivity of random nets", *Bulletin of Mathematical Biophysics*, v. 13, pp. 107–117.
- [85] SONDOW, J., WEISSTEIN, E. W. "Riemann Zeta Function". <http://mathworld.wolfram.com/RiemannZetaFunction.html>.
- [86] SONG, S., SJÖSTRÖM, P. J., REIGL, M., et al., 2005, "Highly nonrandom features of synaptic connectivity in local cortical circuits", *PLoS Biology*, v. 3, pp. 507–519.

- [87] SPORNS, O., ZWI, J. D., 2004, "The small world of the cerebral cortex", *Neuroinformatics*, v. 2, pp. 145–162.
- [88] SPORNS, O., CHIALVO, D. R., KAISER, M., et al., 2004, "Organization, development and function of complex brain networks", *Trends in Cognitive Science*, v. 8, pp. 418–425.
- [89] SPORNS, O., TONONI, G., KÖTTER, R., 2005, "The human connectome: a structural description of the human brain", *PLoS Computational Biology*, v. 1, pp. e42.
- [90] SPORNS, O., HONEY, C. J., KÖTTER, R., 2007, "Identification and classification of hubs in brain networks", *PLoS ONE*, v. 2, pp. e1049.
- [91] STAM, C. J., REIJNEVELD, J. C., 2007, "Graph theoretical analysis of complex networks in the brain", *Nonlinear Biomedical Physics*, v. 1, pp. 3.
- [92] STAUFFER, A. O., BARBOSA, V. C., 2007, "Probabilistic heuristics for disseminating information in networks", *IEEE/ACM Transactions on Networking*, v. 15, pp. 425–435.
- [93] STEPHAN, K. E., HILGETAG, C.-C., BURNS, G. A. P. C., et al., 2000, "Computational analysis of functional connectivity between areas of primate cerebral cortex", *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, v. 355, pp. 111–126.
- [94] STROGATZ, S. H., 2001, "Exploring complex networks", *Nature*, v. 410, pp. 268–276.
- [95] TONONI, G., 2004, "An information integration theory of consciousness", *BMC Neuroscience*, v. 5, pp. 42.
- [96] TONONI, G., 2008, "Consciousness as integrated information: a provisional manifesto", *The Biological Bulletin*, v. 215, pp. 216–242.
- [97] TONONI, G., 1998, "Consciousness and complexity", *Science*, v. 282, pp. 1846–1851.
- [98] TONONI, G., SPORNS, O., 2003, "Measuring information integration", *BMC Neuroscience*, v. 4, pp. 31.
- [99] VAN DEN HEUVEL, M. P., STAM, C. J., BOERSMA, M., et al., 2008, "Small-world and scale-free organization of voxel-based resting-state functional connectivity in the human brain", *Neuroimage*, v. 43, pp. 528–539.

- [100] VAN ROSSUM, M. C. W., BI, G. Q., TURRIGIANO, G. G., 2000, "Stable Hebbian learning from spike timing-dependent plasticity", *The Journal of Neuroscience*, v. 20, pp. 8812–8821.
- [101] WATANABE, S., 1960, "Information Theoretical Analysis of Multivariate Correlation", *IBM Journal of Research and Development*, v. 4, pp. 66.
- [102] WATTS, D. J., STROGATZ, S. H., 1998, "Collective dynamics of 'small-world' networks", *Nature*, v. 393, pp. 409–410.
- [103] WEDEMANN, R. S., DE CARVALHO, L. A. V., DONANGELO, R., 2008, "Network properties of a model for conscious and unconscious mental processes", *Neurocomputing*, v. 71, pp. 3367–3371.
- [104] WEDEMANN, R. S., DONANGELO, R., DE CARVALHO, L. A. V., 2009, "Generalized memory associativity in a network model for the neuroses", *Chaos*, v. 19, pp. 015116.
- [105] WEDEMANN, R. S., DONANGELO, R., DE CARVALHO, L. A. V., 2009, "Nonextensivity in a memory network access mechanism", *Brazilian Journal of Physics*, v. 39, pp. 495–499.
- [106] WEISSTEIN, E. W. "Simplex". <http://mathworld.wolfram.com/Simplex.html>.
- [107] YU, S., HUANG, D., SINGER, W., et al., 2008, "A small world of neuronal synchrony", *Cereb. Cortex*, v. 18, pp. 2891–2901.