

*Avalanchas de actividad en redes
neuronales de Morris-Lecar*

Br. Johans Hoenicka

Tutor: Dr. Juan Luis Cabrera

Trabajo Especial de Grado



Caracas, 27 de mayo del año 2011



Universidad Central de Venezuela

Facultad de Ciencias

Escuela de Física

AVALANCHAS DE ACTIVIDAD EN REDES NEURONALES DE MORRIS-LECAR

Br. Johans Hoenicka

Dr. Juan Luis Cabrera, Tutor

Caracas, 27 de mayo del año 2011

Avalanchas de actividad en redes neuronales de Morris-Lecar

Copyright © 2011

Universidad Central de Venezuela

**AVALANCHAS DE ACTIVIDAD EN REDES NEURONALES DE
MORRIS-LECAR**

Br. Johans Hoenicka

Trabajo Especial de Grado presentado
ante la ilustre Facultad de Ciencias de la
Universidad Central de Venezuela como
requisito parcial para optar al título de:
Licenciado en Física.

Dr. Juan Luis Cabrera, Tutor

Fecha

Dr. Ernesto Medina, Tutor Administrativo

Fecha

Quienes suscriben, miembros del Jurado que examinó el trabajo presentado por el Br. Johans Hoenicka titulado: “**Avalanchas de actividad en redes neuronales de Morris-Lecar**” para optar al título de Licenciado en Física, consideramos que dicho trabajo cumple con los requisitos exigidos por los reglamentos respectivos y por lo tanto lo declaramos APROBADO en nombre de la Universidad Central de Venezuela.

Dr. Juan Luis Cabrera, Tutor Fecha

Dr. Ernesto Medina, Tutor Administrativo Fecha

Dr. Esteban Álvarez, Jurado Fecha

Dr. Luis Emilio Guerrero, Jurado Fecha

Caracas, 27 de mayo del año 2011

*A la memoria de mi padre,
Ernst Hans Hoenicka Angulo.*

Agradecimientos

Al Dr. Juan Luis Cabrera Fernandez, sin su asesoría y apoyo no hubiese sido posible el desarrollo de este trabajo.

Al recientemente creado Laboratorio de Dinámica Estocástica del Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC) por permitirme utilizar sus instalaciones para el desarrollo de este trabajo.

Resumen

Avalanchas de actividad en redes neuronales de Morris-Lecar

Johans Hoenicka

Dr. Juan Luis Cabrera, Tutor

Dr. Ernesto Medina, Tutor Administrativo

Universidad Central de Venezuela

En este trabajo de tesis se busca estudiar la aparición de un comportamiento caracterizado por leyes de potencia en redes de neuronas que obedecen las ecuaciones de Morris-Lecar [18] y su relación con la topología de la red. Se introducen varias maneras de cuantificar la actividad de la red, emulando el proceso de medición experimental. Identificamos que para un tipo específico de topología, el mundo pequeño económico [13], el sistema se ubica en un estado crítico en el cual las distribuciones de tamaño de avalancha y de tiempo de vida de avalancha obedecen leyes de potencias. En esta situación se observa una mayor aproximación de la tasa de ramificación σ al valor crítico. Estos resultados sugieren que la topología es un factor determinante para la aparición de condiciones de operatividad crítica en la red neuronal.

Dr. Juan Luis Cabrera
Tutor

Dr. Ernesto Medina
Tutor Administrativo

Índice General

Índice General	ix
Lista de Figuras	xii
Lista de Tablas	xviii
1. Introducción	1
2. Nociones en Teoría de Redes	4
2.1. Redes	4
2.2. Grafos	5
2.2.1. Origen histórico:	5
2.2.2. Definición	6
2.2.3. Matriz de adyacencia	7
2.2.4. Redes direccionadas	8
2.2.5. Subgrafos	9
2.2.6. Caminos y conectividad	9
2.2.7. Red pesada	11
2.3. Medida de grados y centralidad	11
2.4. Coeficiente de Agrupamiento (Clustering)	12
2.5. Caracterización estadística de redes	14

2.6.	Redes de Mundo Pequeño	15
2.6.1.	Proceso de reenlazado aleatorio	18
2.7.	Eficiencia de Redes pesadas	18
3.	Biofísica de la neurona	22
3.1.	Membrana neuronal	23
3.1.1.	Canales, bombas iónicas y potencial de reposo	23
3.1.2.	Potencial de Nernst	24
3.2.	Modelo básico de la membrana neuronal	25
3.2.1.	Capacidad y resistencia de la membrana	25
3.3.	Modelo Hodgkin-Huxley	27
3.3.1.	Antecedentes históricos	27
3.3.2.	El formalismo de Hodgkin-Huxley	28
3.3.3.	Conductancias iónicas	29
3.3.4.	El modelo	35
3.3.5.	Aproximación general	36
3.4.	Modelo de Morris-Lecar	37
3.5.	Análisis del espacio de fase	39

4. Complejidad y criticalidad	47
4.1. Metáfora de la pila de arena	48
4.1.1. Otros ejemplos	50
4.2. Modelo BTW en $d = 1$	52
4.2.1. Configuraciones transitorias y recurrentes	54
4.2.2. Probabilidad de tamaño de avalancha	56
4.2.3. Procesos de ramificación (<i>branching</i>)	60
4.3. Criticalidad en redes neuronales	61
4.3.1. Avalanchas neuronales en circuitos neocorticales	62
5. Metodología	64
5.1. Red de neuronas de Morris-Lecar	64
5.1.1. Características de la red de neuronas	64
5.1.2. Características de los nodos de la red	65
5.2. Recableado aleatorio	66
5.3. Simulación de la sinapsis	68
5.4. Evolución dinámica y observables dinámicos	69
5.4.1. Medición de la actividad de la red	71
5.5. Integración de las ecuaciones de Morris-Lecar	73
5.6. Algoritmos	74
5.7. Valores de parámetros de la simulación	75

6. Resultados	77
6.1. Dependencia de la actividad de la red con la topología ($J = 1$)	78
6.1.1. Tamaño de avalanchas, s	78
6.1.2. Tiempo de vida de avalanchas, Δt	79
6.1.3. Tasa de ramificación, σ	80
6.2. Dependencia de la actividad con el proceso de observación	85
6.2.1. Dependencia con muestreo en saltos, J	85
6.2.2. Dependencia con ventanas de observación, <i>window</i>	91
6.3. Comentarios adicionales	96
6.4. Eficiencia y Costo de las redes de neuronas	96
7. Conclusiones	100
Bibliografía	102

Lista de Figuras

2.1. Un grafo G , de orden $N = 4$. Conjunto de los vértices $V = \{n_1, n_2, n_3, n_4\}$ y el conjunto de los enlaces $E = \{ \{(n_1, n_2), (n_2, n_1)\}, \{(n_1, n_3), (n_3, n_1)\}, \{(n_2, n_3), (n_3, n_2)\}, \{(n_4, n_3), (n_3, n_4)\} \}$	7
2.2. Red no-direccionada y su correspondiente matriz de adyacencia; observamos como la existencia del enlace entre el nodo i y el nodo j asegura la existencia del enlace entre el nodo j y el i . Red direccionada junto a su matriz de adyacencia, en este caso se pierde la simetría en la matriz de adyacencia	8

2.3.	Red pesada y sus correspondientes matrices: adyacencia y de distancia física. Observamos como la matriz de distancia física ofrece información importante que no esta contenida en la matriz de adyacencia. La distancia física contiene los niveles de interacción en la red.	11
2.4.	Medición del coeficiente de clustering. En las redes sociales, esta medida tiene un significado intuitivo; el coeficiente de clustering refleja cuales amigos de un individuo son también amigos unos de otros, entonces mide el agrupamiento de un circulo típico de amigos. Calculamos el coeficiente de clustering para tres casos: en el primero los vecinos del nodo azul no están ligados por enlaces, el coeficiente de clustering es mínimo; en el segundo aparecen enlaces entre los vecinos del nodo azul; en el tercer caso el coeficiente toma su máximo valor ya que están presentes todos los enlaces posibles entre los vecinos del nodo azul.	13
2.5.	Proceso de reenlazado para interpolar entre una red regular en forma de anillo y una red aleatoria, sin alterar el número de vértices o enlaces en la red. Comienza con un anillo de n vértices, cada uno conectado a sus k vecinos (en este caso $n = 20$ y $k = 4$). Se muestran tres realizaciones de este proceso, para diferente valores de p . Para $p = 0$, el anillo original no se modifica; cuando p aumenta, el grafo va incrementando su desorden hasta llegar a $p = 1$, todos los enlaces son reenlazados aleatoriamente.	16
2.6.	Coeficiente de clustering $C(p)$ y longitud de camino más corto promedio $L(p)$ para las redes recableadas aleatoriamente de la figura (2.5). Los datos mostrados en la figura son promedios realizados en 20 realizaciones del proceso de recableado aleatorio descrito en la figura (2.5), y fue normalizado con los valores de $L(0)$ y $C(0)$ de una red regular. Todas las redes tienen $n = 1000$ vértices y un grado de $k = 10$ por vértice. Se usa una escala logaritmica en el eje horizontal para apreciar la rápida caída en $L(p)$, que corresponde con el rango correspondiente a mundo pequeño. Durante esta caída, $C(p)$ se mantiene casi constante en su valor de la red periódica, indicando que la transición a mundo pequeño es casi indetectable a un nivel local.	17
2.7.	Eficiencia global y local para las redes de la figura (2.5). Una red regular de $N = 1000$ y $k = 20$ es recableada con probabilidad p . El comportamiento de mundo pequeño resulta del incremento de E_{glob} causada por introducir de unos pocos enlaces reenlazados (enlaces de largo alcance), lo cual por otro lado no afecta E_{local} . Mundo pequeño tiene alta E_{global} y E_{local}	21

3.1.	Representación mínima de la membrana neuronal. Solo se refiere a un pequeño elemento de membrana de dimensiones muy pequeñas, para satisfacer condiciones de isopotencialidad.	26
3.2.	Circuito eléctrico representando la membrana. El capacitor representa las propiedades dieléctricas de la membrana. Las tres resistencias variables representan las conductancias de sodio, potasio y de fuga con sus diferentes fuerzas electromotrices. $R_{Na} = 1/g_{Na}$; $R_K = 1/g_K$; $R_l = 1/\bar{g}_l$. R_{Na} y R_K varían con el tiempo y el potencial de membrana; los otros componentes son constantes.	28
3.3.	Un aumento en la conductancia del potasio asociada con una despolarización de la membrana de $25mV$; luego una caída de la conductancia del potasio asociada con la repolarización al potencial de reposo. Circulos son los puntos experimentales obtenidos por Hodgkin y Huxley.	30
3.4.	Valores asintoticos de $n(t)$ obtenidos experimentalmente para diferentes muestras. La curva representa el ajuste de los datos. Dicho ajuste no posee significado fisiológico alguno pero aporta una descripción continua de n_∞	33
3.5.	(A) Funciones de estado estacionario m_∞ , n_∞ y h_∞ . (B) Constantes de tiempo $\tau_m(V)$, $\tau_n(V)$ y $\tau_h(V)$	34
3.6.	Generación de potencial de acción, evolución del voltaje de membrana para el modelo de Morris-Lecar para los valores de parámetros dados en la seccion (5.7).	38
3.7.	Comportamiento de los modelos neuronales tipo I (A) y II (B) en función de la corriente I	44
3.8.	Diagrama de bifurcación para la corriente externa aplicada en el modelo de Morris-Lecar.	45
3.9.	Comportamiento de la frecuencia ν de oscilación de $V(t)$ para el modelo de Morris-Lecar para los valores de parámetros mostrados en la sección (5.7)	46
4.1.	La metáfora de la pila de arena para la criticalidad autoorganizada. Cuando es impulsada lentamente, la pila espontáneamente se organiza en un estado crítico en el cual la adición de un solo grano de arena puede desencadenar una avalancha de cualquier tamaño.	48

4.2.	Una avalancha de tamaño $s = 2$ en el modelo unidimensional de BTW en una rejilla de tamaño $L = 5$. Un grano en el sitio i cae al sitio $i + 1$ cuando la pendiente es mayor que el umbral de pendiente $z^{\text{th}} = 1$. Un grano es agregado al sitio $i = 2$. La pendiente del sitio $i = 2$ excede el umbral y una avalancha es iniciada. La avalancha eventualmente terminará cuando el grano alcance el sitio $i = 4$. (a) Avance y relajación en términos de los granos. Granos cayendo se muestran grises. (b) Avance y relajación en términos de unidades de pendiente. Las unidades de pendientes cayendo se muestran en color gris.	53
4.3.	(a) La única configuración recurrente para el modelo BTW unidimensional en la rejilla de tamaño $L = 5$ con umbral de pendiente $z^{\text{th}} = 1$. todos los sitios tienen pendiente $z_i = z^{\text{th}}$. (b) Agregar un grano en el sitio $i = 2$ desencadena una avalancha. El grano caerá y abandonará el sistema luego de $a = L + 1 - i$ caídas. El tamaño de la avalancha s es una medida de la disipación de energía potencial.	55
4.4.	Un avalancha de tamaño finito $s = 13$ representada como las raíces de un árbol. Los nodos representan los sitios de relajamiento. El número de ramas que salen de una nodo es el número de relajamientos inducidos. Los nodos que no inducen relajamiento no tienen ninguna rama de salida. Todos los nodos tienen exactamente un rama de entrada excepto la raíz del árbol, representando el sitio donde la avalancha es iniciada. Por lo tanto, hay un total de $s - 1 = 12$ ramas.	60
5.1.	Un ejemplo sencillo de una red de neuronas de orden $N = 3$. El conjunto de nodos está formado por las neuronas y el conjunto de los enlaces son las sinapsis entre neuronas	65
5.2.	Proceso de recableado aleatorio para una red de $N = 15$ neuronas dependiente del valor N_l , esta es la cantidad de enlaces que se le agregan a la red. En nuestro caso $0 \leq N_l \leq 64$. El caso inicial, una red periódica, corresponde a $N_l = 0$, es decir, ningún enlace de largo alcance es agregado. Este proceso se detiene cuando son agregados $N_l = 64$ enlaces aleatorios a la red inicial. En esta representación solo se representan los enlaces de mayor nivel de interacción $l_{ij} = 1$ de la red, los demás son omitidos.	67
5.3.	Representación de la evolución dinámica de la red donde se muestra una de avalancha seguida de un silencio, para luego entrar en otra avalancha. Los puntos grises representan neuronas encendidas, mientras que un punto blanco representa una neurona apagada.	70

5.4.	Esquema de las distintas maneras de medir la dinámica global de las redes: <i>jump</i> , J , corresponde a un muestreo cada cierto tiempo y <i>window</i> , W , corresponde a un promedio en el tiempo. Aquí n es un número entero.	72
6.1.	De arriba a abajo, las distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance adicional. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$	82
6.2.	De arriba a abajo, distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2	83
6.3.	De arriba a abajo, distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance.	84
6.4.	Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para la configuración con $N_l \sim 19(30\%)$. Y su dependencia con la variable de saltos de observación, $J = 10^0, 10^1, 10^2, 10^3, 10^4, 10^5$	86
6.5.	Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para la configuración con $N_l \sim 19(30\%)$. Y su dependencia con la variable de saltos de observación, $J = 10^0, 10^1, 10^2, 10^3, 10^4, 10^5$	87
6.6.	Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000, 100000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$	88
6.7.	Distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000, 100000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2	89

- 6.8. Distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000$ 90
- 6.9. Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$ 93
- 6.10. Distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2 94
- 6.11. Distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$ 95
- 6.12. Eficiencia y costo de las redes neuronales. En la gráfica: los círculos corresponden con la eficiencia global E_{glob} , los cuadrados con la eficiencia local E_{loc} y los diamantes al Costo. El eje x es el número de enlaces de largo alcance de cada configuración dividido entre $N = 64$. Cada punto en cada una de las curvas es el valor para cada configuración, que corresponden a $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance. 97
- 6.13. Redes neuronales usadas de $N = 64$ nodos. De izquierda a derecha y de arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. Por razones de simplicidad solo se muestran los enlaces de nivel de interacción mayor, $l_{ij} = 1$ 98

Lista de Tablas

4.1.	Avalanchas, terremotos y eventos de lluvias son ejemplos de procesos de relajación de sistemas lentamente forzados. Analogías entre los tres sistemas físicos en términos de sus mecanismos de adición, almacenamiento y liberación de energía se muestran en la tabla. Estos sistemas son capaces de almacenar energía condicionados por la existencia de un umbral. Junto con la tasa de forzamiento, el umbral también da lugar a la liberación de energía.	59
5.1.	Valores de porcentaje de enlaces aleatorios agregados a la red con los números equivalentes de enlaces aleatorios.	68
5.2.	Valores de parámetros para la expresión de interacción sináptica . . .	69
5.3.	Valores de <i>jump</i> y <i>window</i> utilizados en las mediciones de la dinámica de la red de neuronas.	73
5.4.	Valores de potenciales de ajuste para la ecuación de Morris-Lecar. . .	76
5.5.	Potenciales de Nernst para las especies iónicas, en las ecuaciones de Morris-Lecar.	76
5.6.	Conductancias máximas para las especies iónicas en la ecuación de Morris-Lecar.	76

Capítulo 1

Introducción

Desde el nacimiento de la electrofisiología se ha visto como las ciencias biológicas se sirven de los conocimientos físicos y matemáticos para el estudio y comprensión de los procesos y funciones fisiológicas de los seres vivos. Una gran interrogante en neurología y neurociencias, ramas de la fisiología, es desvelar como funciona el sistema nervioso y que tipo de organización subyacente le permite llevar a cabo todos sus procesos; especialmente en aquellas zonas de la corteza cerebral y circuitos talamocorticales asociados en cuya activación subyace la percepción y cognición humana. La respuesta a este tipo de interrogante aportaría conocimiento sobre la relación entre la topología y la funcionalidad de tales áreas.

El sistema nervioso esta formado en su mayoría por neuronas, sólo en la corteza cerebral de los humanos existen aproximadamente unas 10^{11} neuronas entrelazadas por 10^{15} conexiones, formando de esta manera una red compleja dado el alto número de nodos y la naturaleza no trivial de sus conexiones. Sabemos que la actividad neuronal se basa en procesos eléctricos productos del flujo iónico a través de la membrana celular de las neuronas así como de la transmisión de potenciales de una neurona a otra. Por la naturaleza eléctrica de la actividad neuronal ha sido posible cuantificar su actividad y la posterior formulación de modelos matemáticos capaces de describir el funcionamiento de las neuronas.

El modelo matemático más importante para describir la actividad neuronal de manera confiable fue propuesto por el fisiólogo y biofísico Alan L. Hodgkin y el biofísico Andrew F. Huxley en 1952 al estudiar la actividad eléctrica del axón gigante del calamar atlántico (*Loligo pealei*) [10] a través de la técnica de pinzamiento de voltaje (voltage clamp) [15]. Este trabajo los hizo merecedores del premio Nobel de Fisiología y Medicina en el año de 1963. Su modelo ha sido la base de la mayoría de los usados hasta la actualidad en el modelaje del sistema nervioso.

En el estudio del sistema nervioso la física y las matemáticas permiten desarrollar un nuevo enfoque centrado en descubrir la estructura y dinámica de los conglomerados neuronales a gran escala. Las neurociencias han dado inicio a este punto de vista gracias a la inclusión de elementos de la Teoría de Redes. Dicha teoría explica e investiga las propiedades de objetos matemáticos llamados grafos. De esta manera se modelan las neuronas y sus conexiones como una red en donde los vértices corresponden a neuronas y las sinapsis a enlaces. En trabajos recientes se han hecho análisis computacionales de pequeños conjuntos de datos de redes neuronales de monos [8] y gatos [22], obteniéndose resultados importantes que apuntan a entender la organización fundamental subyacente en sus cortezas cerebrales. También se han realizado análisis de conjuntos de datos de resonancia magnética funcional en cerebros humanos evidenciando características de mundo pequeño [6]. Por otra parte, existe evidencia aportada por medidas experimentales *invitro* de actividad espontánea en tejido cortical de gatos [4, 5] que sugieren que el cerebro podría operar en un régimen crítico caracterizado por leyes de potencia tal como lo describiría la Teoría de Criticalidad Autoorganizada [7, 25].

Motivado por estos trabajos resulta interesante analizar computacionalmente conglomerados neuronales que se comporten siguiendo una dinámica de neurona real y con conectividad variable que incluya el caso de mundo pequeño con el fin de estudiar la relación existente entre la topología neuronal y la dinámica global del sistema. En el presente estudio se analiza una red de neuronas en forma de anillo las cuales obedecen

la dinámica del modelo Morris-Lecar [18]. Estamos interesados en estudiar el efecto de añadir enlaces de largo alcance prestando atención a la actividad colectiva de la red y la posible aparición de criticalidad en el sistema.

Esta tesis está organizada de la siguiente manera: en el capítulo 2, se explican conceptos básicos de la teoría de redes y se expone el concepto de mundo pequeño (Small World) y eficiencia; en el capítulo 3 se presentan los conceptos biofísicos básicos como también se introducen los modelos matemáticos de la actividad neuronal: el modelo de Hodgkin-Huxley y el modelo de Morris-Lecar, haciendo énfasis en la reducción dimensional del modelo de Hodgkin-Huxley. En el capítulo (4) se presentan el origen y los fundamentos de la Teoría de la Criticalidad Auto-organizada como se habla de la criticalidad en redes neuronales. En el capítulo 5 se exponen los fundamentos de la simulación de arreglos de agregados neuronales con dinámicas de Morris-Lecar y aspectos prácticos relacionados con la misma. A continuación en el capítulo 6 se presentan y analizan los resultados obtenidos. La tesis finaliza en el capítulo 7 presentando las conclusiones más relevantes del trabajo.

Capítulo 2

Nociones en Teoría de Redes

Actualmente las redes son objeto de constante estudio y sus aplicaciones son varias en diversas áreas del conocimiento, las cuales abarcan campos distintos como las ciencias biológicas, física, matemática, sociología y comunicaciones, entre otros; mostrando así su versatilidad para tratar con diversos problemas y su gran importancia. La teoría de grafos o teoría de redes por su parte se ha encargado de establecer los fundamentos teóricos. En este capítulo recopilamos algunos de los fundamentos necesarios para su comprensión. Partiendo de la definición de redes pasamos por especificar las propiedades más importantes que serán de utilidad en este trabajo, tales como camino libre medio, coeficiente de clustering, y distribución de grados los cuales brindan una base útil para la caracterización de las redes.

2.1. Redes

Nos referimos a la definición para una red usada en [3]:

A grandes rasgos una red es cualquier sistema que admite un grafo como una representación matemática abstracta cuyos nodos identifican los elementos del sistema y en el cual el conjunto de enlaces representan la presencia de una relación o interacción entre esos elementos.

Las redes aparecen al aplicar la representación de grafos a cualquier sistema que pueda ser abstraído en dos importantes entidades, elementos e interrelaciones entre dichos elementos. Entonces hablando en un sentido formal los términos red y grafo no se refieren exactamente a la misma cosa, ya que el primero se genera a partir de la abstracción del segundo. Pero dejando a un lado todo formalismo matemático ambos conceptos son equivalentes. Por lo tanto, de ahora en adelante usaremos ambos conceptos como similares, sin prestar atención a sus diferencias.

El concepto de red (o grafo) permite una representación conceptual conveniente de las relaciones complejas presentes en diversos sistemas y, gracias a su gran abstracción, puede ser aplicado a gran número de problemas. Por ejemplo los sistemas sociales pueden ser representados por grafos que describen varios grados de interacción entre los individuos. La teoría de redes tiene su origen en la teoría de grafos, recogiendo muchos de sus fundamentos, aunque la teoría de redes ha venido a desarrollarse de manera independiente en la actualidad. Por tal motivo repasaremos algunos de los aspectos básicos de la teoría de grafos.

2.2. Grafos

2.2.1. Origen histórico:

En 1736 Leonard Euler se interesó en un enigma matemático llamado el problema de los puentes de Königsberg. La ciudad de Königsberg fue construida en las riveras y dos islas del río del Pregel, en lo que era aquel entonces Prusia. Siete puentes conectaban la ciudad (hay muchos mas puentes en la actualidad). Un problema de aquel momento planteaba lo siguiente, ¿Existe un único camino que atravesase los siete puentes solo una vez? Cuenta la leyenda que la gente de la ciudad gasto mucho tiempo tratando de resolver el problema antes que Euler probara que era imposible la existencia de dicho camino. La prueba, que quizás se ve trivial para nosotros ahora, pero

que aparentemente no era obvia en 1736, hace uso de un grafo. En dicho grafo había cuatro vértices representando las cuatro masas de tierras que constituían la ciudad y siete puentes uniéndolos. Gracias a esto el problema de los puentes puede ser formulado en un lenguaje matemático con la pregunta sobre la existencia de cualquier camino Euleriano en la red. Un camino Euleriano es precisamente un camino que recorre cada vértice exactamente una sola vez. Euler probó que no lo había, observando que, puesto que cualquier camino debe entrar y dejar cada vértice, con la excepción del primero y el último, no puede haber mas de dos vértices con un número impar de enlaces.

En el lenguaje de la teoría de grafos, decimos que no puede haber mas de dos vértices con grados impar, todos los vértices en el grafo de Königsberg tienen grados impares, el problema de los puentes no tiene solución. El problema de la existencia de un camino Euleriano en redes, relacionado con los caminos Hamiltonianos (cada camino visita cada vértice solo una vez), es todavía de gran interés para los matemáticos. Muchos consideran la prueba de Euler como el primer teorema en teoría de grafos, la cual, en los tres siglos pasados, ha venido a ser el principal lenguaje matemático para describir las propiedades de las redes [19].

2.2.2. Definición

Un grafo no direccionado G es definido por un par de conjuntos $G = (V, E)$, donde V es un conjunto de vértices o nodos, y E un conjunto de pares ordenados que representan puentes o enlaces. En la figura (2.1) observamos la representación de un grafo, y el par de conjuntos V y E . El enlace (i, j) une los vértices i y j , se dice entonces que están adyacentes o conectados. Es común llamar a los vértices conectados vecinos o vecinos cercanos. Al número total de vértices en un grafo se denota con la letra N y define el orden del grafo.

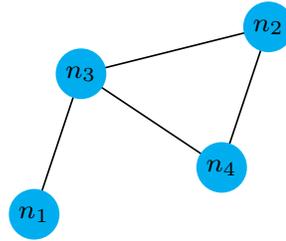


Figura 2.1: Un grafo G , de orden $N = 4$. Conjunto de los vértices $V = \{n_1, n_2, n_3, n_4\}$ y el conjunto de los enlaces $E = \{ \{(n_1, n_2), (n_2, n_1)\}, \{(n_1, n_3), (n_3, n_1)\}, \{(n_2, n_3), (n_3, n_2)\}, \{(n_4, n_3), (n_3, n_4)\} \}$.

Los modelos clásicos de redes suponen los enlaces entre nodos como *aleatorios* (redes aleatorias) o completamente *uniformes* (redes periódicas). Cuando se genera una red estableciendo la cantidad de enlaces aleatoriamente para cada nodo se obtiene una red de Erdős-Rényis. Cuando los nodos de la red presentan la misma cantidad de enlaces o grados, se dice que la red es uniforme o periódica.

2.2.3. Matriz de adyacencia

Es conveniente definir una red a través de la *matriz de adyacencia* $\mathbf{X} = \{x_{ij}\}$ de dimensiones $N \times N$, sus elementos pueden tener dos valores posibles:

$$x_{ij} = \begin{cases} 1 & \text{si } (i, j) \in E \\ 0 & \text{si } (i, j) \notin E \end{cases} . \quad (2.1)$$

Otra característica importante de las redes es la *dispersión* en sus enlaces. El número total de enlaces en una red conectada (es decir, sin nodos desconectados) va desde $N - 1$ hasta $\binom{N}{2}$ ¹. En una red no direccionada de tamaño N , el número máximo de enlaces es $\binom{N}{2}$. Si en una red están presentes todos los enlaces, es decir, $\binom{N}{2}$ se dice que es una *red completa*.

¹*Coficiente binomial*: $\binom{N}{2} = \frac{N!}{2!(N-2)!}$, cuenta el número de maneras de elegir 2 nodos en el conjunto de N nodos.

Hay varias maneras de determinar cuando una red es *dispersa*. Las redes que consideraremos son redes con conexiones dispersas pero no tan dispersas como para que el grafo este en riesgo de convertirse en uno desconectado. Para que la red no sea dispersa, requerimos que $N \gg k \gg \ln(N) \gg 1$, donde k es la conectividad o el número de enlaces por nodos. $k \gg \ln(N)$ garantiza que una red aleatoria será *conexa*.

2.2.4. Redes direccionadas

Notemos que al definir una red agregamos el adjetivo de *no direccionado*. Esto se refiere a una característica de los enlaces presentes; las interrelaciones pueden darse con una dirección preferencial o simplemente no tenerla. Una *red direccionada*, o digrafo, se define como un grafo en el cual los enlaces tienen dirección que generalmente son representados por flechas. En este tipo de redes la presencia de un enlace entre el nodo i y el nodo j no necesariamente sugiere la presencia del enlace entre los nodos j e i . En la figura (2.2) se ilustra la diferencia entre redes dirigidas y no dirigidas.

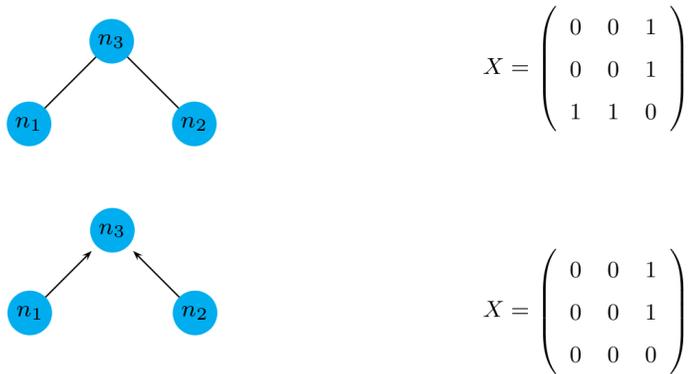


Figura 2.2: Red no-direccionada y su correspondiente matriz de adyacencia; observamos como la existencia del enlace entre el nodo i y el nodo j asegura la existencia del enlace entre el nodo j y el i . Red direccionada junto a su matriz de adyacencia, en este caso se pierde la simetría en la matriz de adyacencia

La matriz de adyacencia solo presenta simetría en el caso de una red no direccionada, en el caso de una red dirigida la matriz pierde su simetría.

2.2.5. Subgrafos

Cuando se quiere determinar las características de una red debemos hacer mediciones a un nivel global tanto como local. Al considerar la red en su totalidad estamos midiendo de una manera global. Pero también es necesario considerar pequeños subconjuntos de la red, esto es, subconjuntos del conjunto de nodos y del conjunto de enlaces.

Un grafo $G' = (V', E')$ es un *subgrafo* del grafo $G = (V, E)$ si todos los vértices en V' pertenecen a V y todos los enlaces en E' pertenecen a E , es decir $E' \subset E$ y $V' \subset V$. El hallazgo de estructura a nivel local está relacionado con el cálculo del coeficiente de agrupamiento que veremos más adelante. El término *estructura* indica la topología en las conexiones de un grafo o subgrafo del mismo.

2.2.6. Caminos y conectividad

Un asunto de suma importancia en las redes es la posibilidad de ir de un vértice a cualquier otro a través de las conexiones de la red. En una red conexa se puede ir desde cualquier nodo presente en el subconjunto V de la red a cualquier otro nodo.

Un camino P_{i_0, i_n} en una red $G = (V, E)$ es una colección ordenada de $n+1$ vértices $V_p = \{i_0, i_1, \dots, i_n\}$ y n enlaces $E_p = \{(i_0, i_1), (i_1, i_2), \dots, (i_{n-1}, i_n)\}$ tal que $i_\alpha \in V$ y $(i_{\alpha-1}, i_\alpha) \in E \forall \alpha$, se dice que este camino une los nodos i_0 e i_n y la longitud de su recorrido, en una red no pesada en la que todos los enlaces son similares, es n . El número N_{ij} de caminos de longitud n entre dos nodos i y j está dado por el elemento ij de la potencia n -ésima de la matriz de adyacencia: $N_{ij} = (X^n)_{ij}$. Un *ciclo* algunas veces llamado un loop, es un camino en el cual el nodo de salida es el de llegada $i_0 = i_n$.

El concepto de camino está relacionado con la definición de distancia a través de los vértices, en una red no pesada la distancia medida entre dos vértices cualquiera será el número de vértices incluidos en el camino de conexión más corto entre los

nodos. A esta distancia se le denomina la *longitud de camino más corta*. Entre los nodos i y j de una red no pesada y conexa, pueden existir varias posibilidades de caminos que permitan ir desde uno de los nodos al siguiente. Sin embargo, debe existir uno o varios caminos cuya longitud sea mínima. En una red no conexa, cuando dos vértices pertenezcan a componentes desconectados de una red se dice que su longitud de camino más corta será ∞ . Para el caso de redes no direccionadas la longitud es una medida simétrica, esto no ocurre en redes direccionadas.

Usaremos como convención para la longitud del camino más corto entre los nodos i y j la letra d_{ij} siguiendo la de [14, 13]. A la distancia entre nodos le asignaremos entre todas las posibilidades la longitud del camino más corto. Gracias a esto podemos definir el diámetro y el tamaño típico del grafo. El diámetro se define como:

$$d_G = \max_{i,j} d_{ij} . \quad (2.2)$$

Otra definición de suma importancia es el promedio de las longitudes de los caminos más cortos, definido como el promedio de los valores de d_{ij} sobre todos los pares de nodos posibles en la red

$$\langle d \rangle = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{ij} d_{ij} , \quad (2.3)$$

por definición $\langle d \rangle \leq d_G$. Podemos mencionar algunos ejemplos de distancias en grafos; en una red completa $\langle d \rangle = 1$. En la mayoría de los grafos aleatorios, el promedio de la longitud de camino más corto crece logarítmicamente con el tamaño N , como $\langle d \rangle \sim \log N$.

2.2.7. Red pesada

Una *red pesada* es aquella en donde los enlaces entre cada par de nodos (i, j) tienen un peso o distancia física l_{ij} , usaremos la letra l_{ij} para asignar el valor de peso o distancia física entre los nodos i y j siguiendo la convención usada por [14] y [13], que representa la fortaleza o distancia de la interrelación. En una red no pesada todos los enlaces poseen un peso igual a la unidad. La información de los enlaces para redes pesadas se encuentra contenida en la matriz de distancia física $L = \{l_{ij}\}$. En la figura 2.3 ilustramos este concepto.

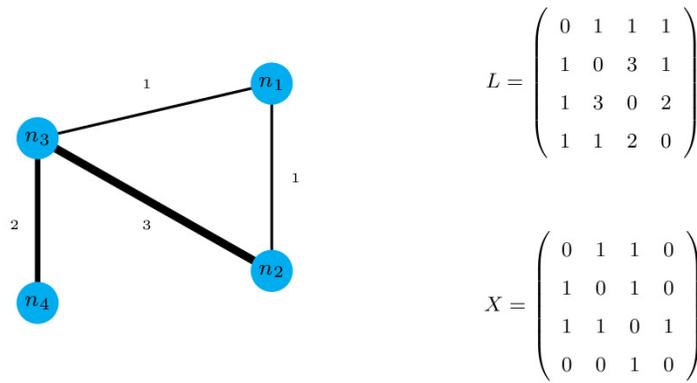


Figura 2.3: Red pesada y sus correspondientes matrices: adyacencia y de distancia física. Observamos como la matriz de distancia física ofrece información importante que no esta contenida en la matriz de adyacencia. La distancia física contiene los niveles de interacción en la red.

2.3. Medida de grados y centralidad

El grado k_i de un nodo i se define como el número de enlaces de la red incidentes sobre el mismo. Esta definición es bastante clara para grafos no direccionados. Sin embargo, para el caso de grafos con dirección debemos definir el grado de entrada $k_{in,i}$ como el número de enlaces que entran al nodo i y el grado de salida $k_{out,i}$ como el número de enlaces que salen del nodo i . Entonces el grado de un nodo es la suma de

las cantidades anteriores $k_i = k_{in,i} + k_{out,i}$. En términos de la matriz de adyacencia

$$k_{in,i} = \sum_j x_{ji}, \quad k_{out,i} = \sum_j x_{ij} . \quad (2.4)$$

La centralidad de un nodo es su importancia para la red. Se dice que un nodo tiene mayor importancia que otros en una red de acuerdo a su significatividad en el sostenimiento de los procesos llevados por la red. La medida del grado de un nodo tiene interpretación inmediata en la centralidad del mismo, ya que cuantifica cuan bien esta un elemento conectado con los otros en el grafo.

2.4. Coeficiente de Agrupamiento (Clustering)

En las redes los vértices pueden ser caracterizados a través de la estructura de su vecindario cercano. El concepto de agrupamiento, que de ahora en adelante llamaremos *clustering* de un grafo, se refiere a la tendencia observada en muchas redes naturales de formar agrupaciones en el vecindario de cualquier vértice dado. En este sentido, clustering implica la propiedad de, si el vértice i está conectado al vértice j , y al mismo tiempo j esta conectado a l , entonces con una alta probabilidad i estará conectado también a l . En la figura (2.4) calculamos el coeficiente de cluster para tres redes distintas.

El clustering de un grafo no dirigido puede ser medido cuantitativamente a través del coeficiente de clustering el cual mide la cohesión del grupo local [23]. Dado un vértice i , el clustering $C(i)$ de un nodo i se define como el cociente del número de enlaces entre los vecinos de i y el máximo número de enlaces posibles. Si el grado del nodo i es k_i y si estos k_i nodos conectados tienen e_i enlaces entre ellos, se define el coeficiente de agrupamiento por:

$$C(i) = \frac{e_i}{k_i(k_i - 1)/2} , \quad (2.5)$$

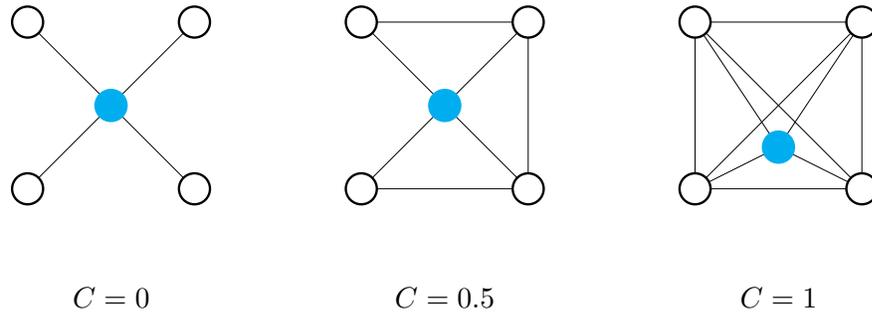


Figura 2.4: Medición del coeficiente de clustering. En las redes sociales, esta medida tiene un significado intuitivo; el coeficiente de clustering refleja cuales amigos de un individuo son también amigos unos de otros, entonces mide el agrupamiento de un círculo típico de amigos. Calculamos el coeficiente de clustering para tres casos: en el primero los vecinos del nodo azul no están ligados por enlaces, el coeficiente de clustering es mínimo; en el segundo aparecen enlaces entre los vecinos del nodo azul; en el tercer caso el coeficiente toma su máximo valor ya que están presentes todos los enlaces posibles entre los vecinos del nodo azul.

recalcamos que esta medida de clustering solo tiene sentido obviamente para $k_i > 1$. En el caso de $k_i \leq 1$ $C_i \equiv 0$. Dada la definición de e_i , es fácil comprobar que el número de puentes a través de los vecinos de i pueden ser medidos en términos de la matriz de adyacencia X como:

$$e_i = \frac{1}{2} \sum_{jl} x_{ij} x_{jl} x_{li} . \quad (2.6)$$

El coeficiente de clustering promedio de un grafo está simplemente dado por

$$\langle C \rangle = \frac{1}{N} \sum_i C(i) . \quad (2.7)$$

Diferentes definiciones llevan a diferentes valores del coeficiente de clustering para un grafo dado. Por lo tanto, la comparación del coeficiente de clustering de varios grafos debe usar la misma medida. En cualquier caso, ambas medidas están normalizadas y delimitadas para estar entre 0 y 1.

2.5. Caracterización estadística de redes

La *distribución de grados* $P(k)$ de un grafo no direccionado es la probabilidad de que cualquier nodo elegido aleatoriamente tenga un grado igual a k . Esta distribución se obtiene al construir el histograma normalizado de los grados de todos los nodos presentes en la red. Esto sólo tiene sentido para una red no direccionada, pero si tenemos una red direccionada, debemos considerar dos distribuciones, la distribución de los enlaces de entrada $P(k_{in})$ y una de los enlaces de salida $P(k_{out})$.

También se define el grado medio de una red no direccionada como la suma de todos los valores de k_i sobre todos los nodos de la red dividido entre el número total de nodos

$$\langle k \rangle = \frac{1}{N} \sum_i k_i = \sum_k k P(k) \equiv \frac{2E}{N} , \quad (2.8)$$

donde E es el número de enlaces en la red. Para una red direccionada, el promedio de los grados de entrada y los grados de salida obviamente deben ser iguales

$$\langle K_{in} \rangle = \sum_{k_{in}} K_{in} P(k_{in}) = \langle K_{out} \rangle = \sum_{k_{out}} k_{out} P(k_{out}) \equiv \frac{\langle K \rangle}{2} . \quad (2.9)$$

Es posible definir el n-ésimo momento de la distribución de grados

$$\langle k^n \rangle = \sum_k k^n P(k) . \quad (2.10)$$

Un grafo disperso tiene un promedio de grados que es mucho mas pequeño que el tamaño de la red, $\langle k \rangle \ll N$. Las propiedades de la distribución de grados son cruciales para identificar diferentes clases de redes. Por ejemplo, una red aleatoria posee una distribución de Poisson

$$P(k) = \frac{e^{-z} z^k}{k!} , \quad (2.11)$$

en donde z es el número de enlaces promedios, $z = \sum_{k=0}^{\infty} k P(k)$. Una red uniforme presenta asintóticamente esta distribución si su número de enlaces tiende a infinito, $k \rightarrow \infty$, además el promedio de enlaces $\langle k \rangle$ debe mantenerse constante.

2.6. Redes de Mundo Pequeño

Estudios recientes han encontrado que para describir redes de sistemas complejos no basta con los modelos clásicos de redes, en su mayoría asumidos como completamente regulares o aleatorios, ya que estos sistemas presentan interacciones altamente heterogéneas.

En 1998 D. Watts y S. Strogatz exploraron modelos simples de redes ubicados en el intermedio entre las redes periódicas y las aleatorias: redes regulares reenlazadas a las cuales se introdujo desorden progresivamente. Encontraron que estos sistemas presentan una alta agrupación, como las redes regulares, y aún así mostrar un valor del menor camino promedio pequeño. Bautizaron estas redes como redes de *mundo pequeño*, por analogía con el fenómeno de mundo pequeño, popularmente conocido como seis grados de separación, reportado por Stanley Milgram en 1967 [17]: el número promedio de personas intermedias necesarias para ir de un individuo a cualquier otro en la sociedad es cercano a seis personas. Con el modelo de Watts y Strogatz se tiene una mejor descripción del alto coeficiente de clustering y del pequeño valor medio de la longitud de camino más corto que presentan las redes sociales en las cuales se observó el fenómeno por primera vez.

Para interpolar entre la regularidad y las redes aleatorias, Watts y Strogatz consideraron el siguiente procedimiento de reenlazado (ver figura (2.5)). Comenzando con una red en forma de anillo con n vértices y k enlaces por vértice, reconectaban cada enlace al azar con una probabilidad p . Esta construcción les permitió ubicar la red entre la periodicidad ($p = 0$) y el desorden ($p = 1$), y por lo tanto probar la zona intermedia $0 < p < 1$, de la que poco se sabía. Con el fin de cuantificar las propiedades de sus redes, usaron la longitud media de camino más corto $L(p)$ y el coeficiente de clustering $C(p)$, como los definimos en las secciones (2.4), (2.2.6). La longitud media de camino más corto mide la separación típica entre dos vértices en la red (una propiedad global), mientras que el coeficiente de clustering $C(p)$ mide el agrupamiento de un vecindario

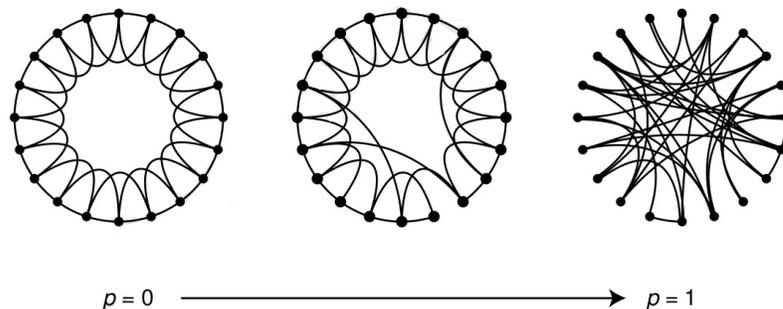


Figura 2.5: Proceso de reenlazado para interpolar entre una red regular en forma de anillo y una red aleatoria, sin alterar el número de vértices o enlaces en la red. Comienza con un anillo de n vértices, cada uno conectado a sus k vecinos (en este caso $n = 20$ y $k = 4$). Se muestran tres realizaciones de este proceso, para diferente valores de p . Para $p = 0$, el anillo original no se modifica; cuando p aumenta, el grafo va incrementando su desorden hasta llegar a $p = 1$, todos los enlaces son reenlazados aleatoriamente.

(una propiedad local). La red usada tenía varios vértices con conexiones dispersas, pero no tan dispersas como para estar en peligro de ser no conexas. Se impuso para cada red que $n \gg k \gg \ln(n) \gg 1$, donde $k \gg \ln(n)$ garantizando una red conexas. Encontraron que $L_{\text{periódico}} \sim n/2k \gg 1$ y $C_{\text{periódico}} \sim 3/4$ cuando $p \rightarrow 0$, mientras $L \approx L_{\text{aleatorio}} \sim \ln(n)/\ln(k)$ y $C \approx C_{\text{aleatorio}} \sim k/n \ll 1$ cuando $p \rightarrow 1$. Vemos que la red regular en $p = 0$ está altamente agrupada por el alto valor del coeficiente de clustering y representa un mundo grande ya que L crece linealmente con n . Mientras tanto la red aleatoria en $p = 1$ está poco agrupada, representando un mundo pequeño donde L crece sólo logarímicamente con n . Estos casos limites pueden llevarnos a suponer que siempre C grandes están asociados con valores grandes de L y valores pequeños de C con valores de L también pequeños.

Por el contrario, la figura (2.6) muestra que hay un amplio intervalo en p en el cual $L(p)$ es casi tan pequeño como $L_{\text{aleatorio}}$ aunque $C(p) \gg C_{\text{aleatorio}}$. Estas redes de mundo pequeño resultan de la caída en $L(p)$ causada por la introducción de unos pocos enlaces de largo alcance. Esos enlaces de largo alcance conectan vértices que de otra

manera estarían mucho más alejados que $L_{aleatorio}$. Para valores pequeños de p , cada enlace de largo alcance tiene un alto efecto no-lineal en L , disminuyendo la distancia no sólo entre el par de vértices que conecta, sino también entre sus vecindarios inmediatos, y entre vecindarios de vecindarios. Por el contrario, un enlace que es removido de un vecindario agrupado para hacer un enlace de largo alcance, tiene un efecto lineal en C ; por lo tanto $C(p)$ permanece prácticamente sin cambios para valores pequeños de p aunque $L(p)$ decrezca rápidamente.

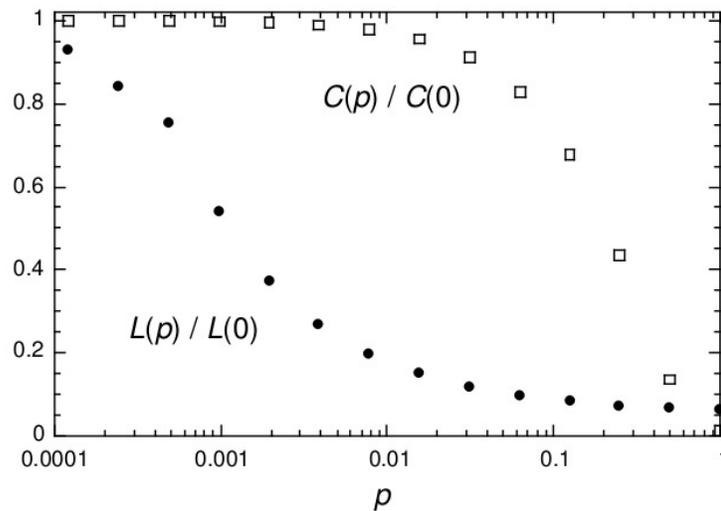


Figura 2.6: Coeficiente de clustering $C(p)$ y longitud de camino más corto promedio $L(p)$ para las redes recableadas aleatoriamente de la figura (2.5). Los datos mostrados en la figura son promedios realizados en 20 realizaciones del proceso de recableado aleatorio descrito en la figura (2.5), y fue normalizado con los valores de $L(0)$ y $C(0)$ de una red regular. Todas las redes tienen $n = 1000$ vértices y un grado de $k = 10$ por vértice. Se usa una escala logarítmica en el eje horizontal para apreciar la rápida caída en $L(p)$, que corresponde con el rango correspondiente a mundo pequeño. Durante esta caída, $C(p)$ se mantiene casi constante en su valor de la red periódica, indicando que la transición a mundo pequeño es casi indetectable a un nivel local.

Lo importante por recalcar acá es que a un nivel local (como se demuestra con el valor de $C(p)$), la transición al régimen de mundo pequeño es casi indetectable. Para corroborar la veracidad de estos resultados, Watts y Strogatz probaron en diferentes tipos de redes periódicas inicialmente, como también distintos algoritmos para el

reenlazado aleatorio, y todos arrojaron resultados cualitativamente similares. El único requisito fue que el enlace reenlazado debe conectar vértices que estarían de otra manera más alejados que $L_{aleatorio}$. La explicación anterior revela la importancia de los enlaces de largo alcance. Esto sugiere que el fenómeno de mundo pequeño puede ser muy común en redes dispersas con muchos nodos

La distintiva combinación de un alto coeficiente de agrupamiento con valores pequeños de longitud de camino medio no pueden ser capturados por las aproximaciones tradicionales tales como las basadas en redes regulares o en redes aleatorias.

2.6.1. Proceso de reenlazado aleatorio

Se parte de una red regular en forma de anillo de n nodos, cada uno conectado a sus k vecinos por enlaces no direccionados. Un vértice inicial es elegido y el enlace que lo conecta a su vecino más cercano en el sentido de las agujas del reloj. Con una probabilidad p , se reconectaba el enlace seleccionado a un vértice elegido uniformemente al azar sobre la red completa, los enlaces duplicados no son permitidos; de otra manera se deja el enlace en su lugar inicial. Se repite este procedimiento moviéndose en el sentido de las agujas del reloj alrededor del anillo, considerando cada vértice hasta completar una vuelta. A continuación se consideraban los enlaces que conectan vértices a sus segundos vecinos en el sentido de las agujas del reloj y se recablean aleatoriamente cada uno de estos enlaces con probabilidad p , se continua este proceso, circulando alrededor del anillo y recableando enlaces que conectan a vecinos mas lejanos en cada vuelta, hasta que cada enlace de la red original ha sido considerado una vez.

2.7. Eficiencia de Redes pesadas

Las redes reales muestran gran grado de heterogeneidad en la capacidad e intensidad de las interrelaciones entre sus nodos, por lo que no pueden describirse adecuada-

mente si no cuantificamos de alguna manera esa propiedad de sus enlaces. Las *redes pesadas* describen sistemas en los que existen distintos valores de interrelaciones. La información topológica de las redes está contenida en la matriz de adyacencia. Las redes pesadas, por su parte, se describen a través de la matriz de adyacencia, tal como se define en el caso no pesado, y la matriz de distancia física l_{ij} [13, 14].

El número l_{ij} puede ser la distancia entre los vértices o la fortaleza de sus posibles interacciones. Suponemos l_{ij} conocido incluso si en el grafo no existe enlace entre los nodos i y j . Por ejemplo, l_{ij} puede ser la distancia geográfica entre estaciones en un sistema de transporte o el tiempo necesario para intercambiar paquetes de información en la internet. En el caso particular de redes no pesadas $l_{ij} = 1$ para todo $i \neq j$. La longitud de los caminos más cortos posibles en la red d_{ij} es la suma más pequeña de las distancias físicas a través de todos los posibles caminos en el grafo de i a j . La matriz d_{ij} se calcula usando la información contenida en la matriz de adyacencia a_{ij} y la de distancia física l_{ij} . Tendremos que $d_{ij} \geq l_{ij}$ para todo i y j , la igualdad es válida cuando hay un enlace entre i y j .

Surge un inconveniente en el planteamiento del coeficiente de clustering para redes pesadas, aunque ha sido planteado una manera de calcularlo. En esta investigación seguiremos el enfoque propuesto por Latora y Marchiori el cual caracteriza redes pesadas por medio del calculo de la eficiencia [13, 14]. Latora y Marchiori introducen el concepto de *eficiencia* en redes, el cual puede ser entendido viendo la red como un sistema en el cual sus nodos envían información a través de los demás nodos, por medio de sus enlaces. Entonces la eficiencia ϵ_{ij} en la comunicación entre los vertices i y j puede ser definida por ser inversamente proporcional a la longitud de camino más corto entre los nodos i y j

$$\epsilon_{ij} = \frac{1}{d_{ij}} \forall i, j . \quad (2.12)$$

Cuando no hay camino en el grafo entre los nodos i y j , $d_{ij} = +\infty$ y consistente-

mente $\epsilon_{ij} = 0$. La eficiencia promedio de un grafo G puede ser definida como

$$E(G) = \frac{\sum_{i \neq j \in G} \epsilon_{ij}}{N(N-1)} = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i \neq j \in G} \frac{1}{d_{ij}}. \quad (2.13)$$

Para normalizar E se considera el caso ideal G_{id} en el cual el grafo G tiene todos los $N(N-1)/2$ enlaces posibles. La información se propaga en la forma más eficiente posible cuando $d_{ij} = l_{ij}$ para todo i, j , y E toma su valor máximo $E(G_{ideal}) = \frac{1}{N(N-1)} \sum_{i \neq j \in G} \frac{1}{l_{ij}}$. En el formalismo de Latora y Marchiori, se define el comportamiento de mundo pequeño usando la medida de E y analizando su comportamiento global y local en vez de las variables L y C .

La cantidad definida en (2.13) puede ser evaluada en el grafo completo G para caracterizar la *eficiencia global* de G . La llamamos por lo tanto E_{glob}

$$E_{glob} = \frac{E(G)}{E(G_{ideal})}, \quad (2.14)$$

la eficiencia global juega un rol similar al inverso de la longitud de caminos medio característico más corto L .

Por otro lado la misma medida, la eficiencia, puede ser evaluada para cualquier subgrafo de G , y por lo tanto puede ser usada para caracterizar las propiedades locales del grafo. Se puede caracterizar las propiedades locales de G evaluando para cada vértice i la eficiencia de G_i , el subgrafo de los vecinos de i . Definimos la *eficiencia local* como

$$E_{loc} = \frac{1}{N} \sum_{i \in G} \frac{E(G_i)}{E(G_i^{ideal})}, \quad (2.15)$$

para cada vértice i , el factor de normalización $E(G_i^{ideal})$ es la eficiencia del caso ideal G_i^{ideal} en el cual el grafo G_i tiene todos los posibles $k_i(k_i-1)/2$ enlaces. E_{loc} es un promedio de las eficiencias locales y juega un papel similar al coeficiente de clustering C . La definición de mundo pequeño puede ser generalizada en términos del flujo de información, redes de mundo pequeño tienen alta E_{glob} y E_{loc} , es decir, son muy eficientes en la comunicación global y local. Esta definición es válida para redes pesadas

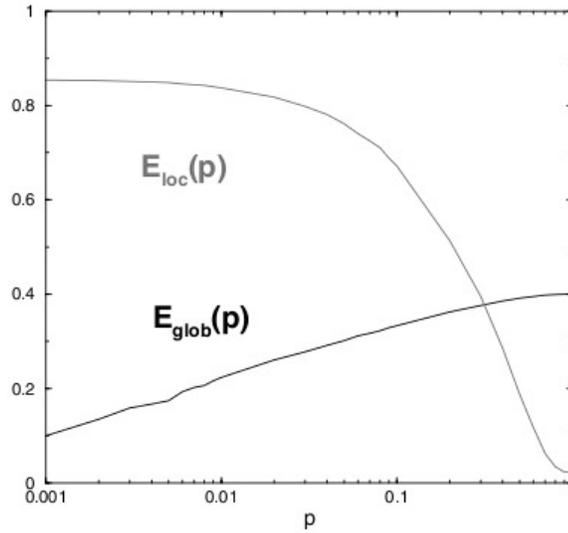


Figura 2.7: Eficiencia global y local para las redes de la figura (2.5). Una red regular de $N = 1000$ y $k = 20$ es recableada con probabilidad p . El comportamiento de mundo pequeño resulta del incremento de E_{glob} causada por introducir de unos pocos enlaces reenlazados (enlaces de largo alcance), lo cual por otro lado no afecta E_{local} . Mundo pequeño tiene alta E_{global} y E_{local} .

y no pesadas, y puede también ser aplicada a grafos disconexos y/o no dispersos. El calculo de la eficiencia para la red de Watts y Strogatz se muestra en la figura (2.7).

Capítulo 3

Biofísica de la neurona

Las unidades funcionales del sistema nervioso son las neuronas. Todas las células, incluyendo las neuronas, están delimitadas por una membrana lipídica que actúa como una barrera de permeabilidad selectiva. Las membranas biológicas están constituidas fundamentalmente por lípidos y proteínas; los primeros actúan como aislantes y las segundas como canales selectivos de iones específicos que pueden cambiar su permeabilidad de acuerdo a la diferencia de voltaje entre el interior y exterior celular.

Las funciones que desempeña el cerebro se deben en gran parte al transporte iónico a través de la membrana debido a los canales dependientes del voltaje, de los canales no regulados por voltaje y de las bombas iónicas. Gracias a estos procesos fisiológicos las neuronas son entidades excitables que responden a los distintos estímulos que reciben de las demás neuronas; emitiendo impulsos a través de sus axones a un gran número de neuronas o a tejidos nerviosos. Estos impulsos eléctricos son llamados potenciales de acción y sólo son generados cuando es superado un umbral de voltaje en la neurona. Luego de emitir estos potenciales las neuronas vuelven a su estado de equilibrio.

El sistema nervioso desempeña un gran papel desde movimientos musculares hasta funciones fisiológicas mucho más complejas y es la actividad de las neuronas la que permite que se realicen. Por tal motivo veremos algunos principios básicos del funcionamiento de las neuronas.

3.1. Membrana neuronal

3.1.1. Canales, bombas iónicas y potencial de reposo

Las neuronas poseen bombas iónicas impulsadas por ATP (Adenosín trifosfato), que transportan iones contra sus gradientes de concentración, además la membrana plasmática contiene canales proteicos que les permite a los principales iones celulares (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} o Cl^-) pasar a través de ellos a favor de sus gradientes de concentración. La membrana es el orgánulo que hace posible mantener una composición iónica del medio intracelular completamente distinta a la del medio extracelular. Esta diferente composición se mantiene por los transportadores y por los canales iónicos de la membrana cuya actividad es capaz de modificar el flujo de iones a través de ella tanto a corto como a largo plazo.

La permeabilidad diferente de la membrana a los diversos iones hace que las células se polaricen eléctricamente o, en otras palabras, que exista normalmente un potencial de membrana. Este potencial de membrana relativamente estable contrasta con los cambios repentinos que ocurren en las células excitables durante su actividad y por ello se le denomina de reposo, aún cuando la célula invierte energía en mantenerlo. Los gradientes iónicos de concentración generados por las bombas y los movimientos selectivos de iones a través de los canales constituyen el mecanismo principal por el cual se genera una diferencia en el voltaje, o *potencial eléctrico*, a través de la membrana plasmática. La magnitud de este potencial eléctrico suele ser de 70 mV , con el interior de la célula siempre negativo con respecto al exterior.

Consideremos primero una situación idealizada, en la que tenemos en una celda KCl , que se ioniza en K^+ y Cl^- , separemos ahora la celda en dos compartimientos por medio de una membrana permeable a ambos iones. Como los iones se encuentran en equilibrio, la membrana permeable no juega ningún papel en esta situación, y por supuesto la diferencia de potencial que mediríamos entre los dos compartimientos sería

cero (los compartimientos se denominarán en adelante i que representa al interior celular y e al exterior). Supongamos ahora que a uno de ellos (al i por ejemplo) añadimos una sal de potasio, KA , en donde A^- es un anión impermeable. La concentración de K^+ en ese compartimiento será entonces mayor y habrá un movimiento neto de K^+ de i a e debido a la diferencia de concentraciones, como A^- es impermeable, el movimiento de K^+ estará acompañado necesariamente del único anión permeable, el Cl^- , ya que de otra manera no se preservaría la neutralidad eléctrica de las soluciones dentro de cada compartimiento. Pero al moverse el Cl^- de i a e , cambiará la concentración de este anión en cada compartimiento (recordemos que inicialmente ambas eran iguales), y así:

$$[Cl^-]_i < [Cl^-]_e \quad (3.1)$$

Los movimientos de K^+ y Cl^- no continuaran permanentemente sino que eventualmente se detendrán, pero *¿cuál es la condición de equilibrio?* Para calcularla consideremos primero el caso del Cl^- . Dado $[Cl^-]_i < [Cl^-]_e$, la condición de equilibrio para este ión se alcanza cuando se establezca una diferencia de voltaje entre los dos compartimientos que contrarreste el efecto de la mayor concentración del Cl^- en e , esto es, el potencial en i debe ser negativo con respecto a e y puede calcularse mediante la *ecuación de Nernst* que a continuación expondremos.

3.1.2. Potencial de Nernst

De la mecánica estadística se sabe que la probabilidad de que una molécula tome un estado de energía es proporcional al factor de Boltzman $p(E) = e^{-\frac{E}{kT}}$, donde k es la constante de Boltzman y T la temperatura. Ahora consideremos iones positivos con carga q en un campo eléctrico estático. Su energía en la posición x es, $E(x) = qu(x)$ donde $u(x)$ es el potencial en x . La probabilidad de encontrar un ión alrededor de x es por tanto proporcional a $e^{-\frac{qu(x)}{kT}}$. Como el número de iones es grande, podemos interpretar la probabilidad como una densidad de iones. Para iones con carga positiva, la densidad de iones es por tanto grande en regiones con bajo potencial u . Ahora

llamamos $n(x)$ a la densidad de iones en el punto x . La relación de densidad en los puntos x_1 y x_2 es:

$$\frac{n(x_1)}{n(x_2)} = e^{\left(-\frac{qu(x_1) - qu(x_2)}{kT}\right)} \quad (3.2)$$

La diferencia en el potencial $\Delta u = u(x_1) - u(x_2)$ trae como consecuencia una diferencia en la densidad iónica. Debido a que lo anterior se supone sobre un estado de equilibrio, lo inverso también debe cumplirse. Una diferencia en la densidad iónica genera una diferencia Δu en el potencial eléctrico. Considerando dos regiones con concentraciones n_1 y n_2 , se tiene:

$$V_X = \frac{kT}{q} \ln \left(\frac{n_2}{n_1} \right) \quad (3.3)$$

V_X es llamado el potencial de Nernst para la especie iónica X .

3.2. Modelo básico de la membrana neuronal

3.2.1. Capacidad y resistencia de la membrana

La membrana plasmática está compuesta de una bicapa molecular de lípidos en la cual están insertadas proteínas de membrana que cumplen funciones importantes de transporte a través de la membrana. La bicapa de lípidos actúa como un aislante que separa dos medios conductores: el exterior del axón y el axoplasma. Esta geometría constituye en sí un conductor eléctrico en que las placas conductoras son los dos medios iónicos y el dieléctrico es la bicapa. La capacidad c de un condensador aumenta con el área de las placas conductoras y disminuye con la separación entre las placas de acuerdo a la relación

$$c = \epsilon \frac{A}{d} \quad (3.4)$$

en que A es el área de membrana, d es la separación entre las placas o el grueso de la membrana y ϵ es la constante dieléctrica. En el caso de la membrana es más

conveniente definir los términos eléctricos de manera que sean independientes del área involucrada. De esta forma la capacidad específica, C_m , se define como la capacidad por unidad de área de membrana o c/A , por lo tanto

$$C_m = \frac{\epsilon}{d} \quad (3.5)$$

Debido a que d es solamente $2,5 \text{ nm}$, la capacidad específica de la membrana es muy alta, ($\approx 1 \mu\text{F}/\text{cm}^2$). Como un condensador, la membrana es capaz de separar carga eléctrica, lo que se logra por una diferencia entre cationes y aniones entre los dos lados de la membrana; esta separación de carga a su vez va acompañada de una diferencia de potencial. En un condensador la diferencia de potencial V está relacionada con la carga separada Q por la relación

$$Q = CV \quad (3.6)$$

en que C es la capacidad del condensador. Es importante notar que a través de la capacidad de la membrana una pequeña cantidad de carga produce una diferencia de potencial importante.

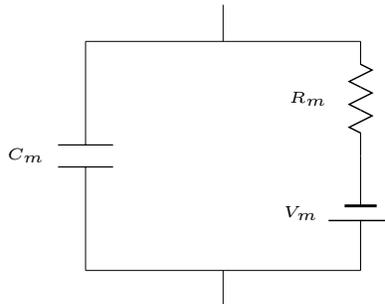


Figura 3.1: Representación mínima de la membrana neuronal. Solo se refiere a un pequeño elemento de membrana de dimensiones muy pequeñas, para satisfacer condiciones de isopotencialidad.

Los iones pueden penetrar por vías especializadas constituyendo así una conductancia eléctrica y por lo tanto una resistencia específica de membrana R_m . En el modelo eléctrico de la membrana se incorpora el potencial de reposo E_m , como una batería en

serie con la resistencia de membrana. Estos elementos constituyen una *representación mínima* de la membrana.

3.3. Modelo Hodgkin-Huxley

El modelo propuesto en la sección 3.2 es una aproximación lineal de la membrana neuronal; este modelo describe de manera eficiente la respuesta pasiva de la membrana. La dificultad se encuentra al tratar de reproducir la generación del potencial de acción y su propagación a través del axón. La inclusión de no linealidades en el estudio de la membrana neuronal nos permite entender como es posible que un impulso o potencial eléctrico se genere y pueda desplazarse a través del axón de una neurona presináptica a otra neurona postsináptica.

En esta sección nos avocaremos a introducir el modelo de Hodgkin-Huxley, para luego entender el modelo de Morris-Lecar que estudiaremos en la sección 3.4 el cual será usado durante esta tesis.

3.3.1. Antecedentes históricos

Uno de los primeros modelos de excitabilidad neuronal fue introducido por el fisiólogo francés Louise Lapicque en 1907 al estudiar la excitabilidad de nervios de ranas por estimulación eléctrica [12]. En ese tiempo se conocía que la membrana actuaba como un capacitor y, para estudiar la excitación de la membrana bajo estimulación eléctrica, Lapicque usó el concepto de circuito equivalente. El circuito equivalente fue usado para comparar lo que sus experimentos fisiológicos revelaban.

El descubrimiento del axón gigante de calamar por Young en 1936 [24] y el desarrollo de la técnica de pinzamiento de voltaje por George Marmont en la década de los 40's [15] fueron dos pasos importantes en el desarrollo de la electrofisiología. En 1952 Alan Hodgkin y Andrew Huxley proponen un modelo matemático para la

excitabilidad y conducción en la membrana [10]. Desde entonces, muchos modelos han sido desarrollados. Uno de esos modelos de especial interés para este trabajo será el introducido por Cathy Morris y Harold Lecar en 1981 [18].

3.3.2. El formalismo de Hodgkin-Huxley

Alan Hodgkin y Andrew Huxley usando el axón gigante del calamar *Loligo pealei*, encontraron varias corrientes iónicas que pasan a través de la membrana. En su modelo propuesto consideraron tres tipos de corrientes, corriente de sodio (Na^+) de potasio (K^+) y una corriente de menor magnitud debida a la presencia de iones (Cl^-) y otros iones, llamada corriente de fuga (*leakage current*). Cada una de estas corrientes tenia asociada una conductancia la cuales se tomaron como dependientes del tiempo. Sus experimentos los llevaron a plantear que g_{Na} y g_K son funciones del tiempo y del potencial de membrana, pero que E_{Na} , E_K , E_l , C_m y \bar{g}_l pueden ser tomados como constantes.

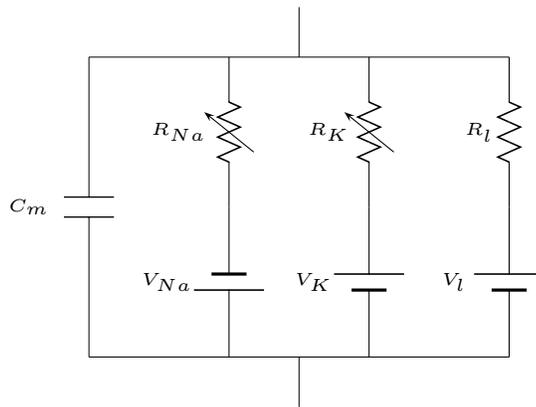


Figura 3.2: Circuito eléctrico representando la membrana. El capacitor representa las propiedades dieléctricas de la membrana. Las tres resistencias variables representan las conductancias de sodio, potasio y de fuga con sus diferentes fuerzas electromotrices. $R_{Na} = 1/g_{Na}$; $R_K = 1/g_K$; $R_l = 1/\bar{g}_l$. R_{Na} y R_K varían con el tiempo y el potencial de membrana; los otros componentes son constantes.

Ellos redefinieron la representación del circuito equivalente, tratada en la sección

3.2 y la propuesta por Lapicque [12], de la membrana neuronal al incluir las tres corrientes iónicas encontradas en sus resultados experimentales de acuerdo a la figura (3.2). A partir de la figura se puede deducir la expresión de la corriente a través de la membrana

$$I(t) = C_m \frac{dV(t)}{dt} + \sum_k I_k(t) \quad (3.7)$$

donde $I_k(t)$ es cada una de las corrientes iónicas

$$\sum_k I_k(t) = I_{Na}(t) + I_K(t) + I_l(t) \quad (3.8)$$

donde I_l es la corriente de fuga, asociada al ión cloro y otras especies iónicas. Las corrientes iónicas fueron consideradas independientes entre si, de esta manera podemos escribir la ley de Ohm para cada una de ellas

$$I_{Na} = g_{Na}(V(t), t) [V(t) - V_{Na}] \quad (3.9)$$

$$I_K = g_K(V(t), t) [V(t) - V_K] \quad (3.10)$$

$$I_l = \bar{g}_l(V(t), t) [V(t) - V_l] \quad (3.11)$$

donde $g_x(V(t), t)$ es la conductancia asociada con cada especie iónica. Hodgkin y Huxley propusieron dinámicas distintas para cada uno de las corrientes iónicas, ellos no conocían los canales iónicos. Proponen que la conductancia g_l sea independiente del voltaje y del tiempo, las otras dos conductancias si se consideraron dependientes del voltaje y del tiempo.

3.3.3. Conductancias iónicas

Ya que las conductancias son dependientes tanto del voltaje como del tiempo, era necesario controlar el voltaje de la membrana cosa que fue posible solo con el uso de la técnica de *pinzamiento de voltaje* (*voltage clamp*). Con esta técnica es posible controlar el voltaje de la membrana por medio del uso de electrodos intracelulares y

de esta manera medir las corrientes iónicas en función del voltaje, para luego a través de la ley de Ohm determinar la conductancia de la membrana.

Pero al medir la corriente producida por un voltaje específico no se sabe con exactitud a que especie iónica se debe tal corriente. Con el fin de determinar que iones son los responsables uno podría añadir agentes químicos que interfieran con los movimientos transmembrana de tipos específicos de iones.

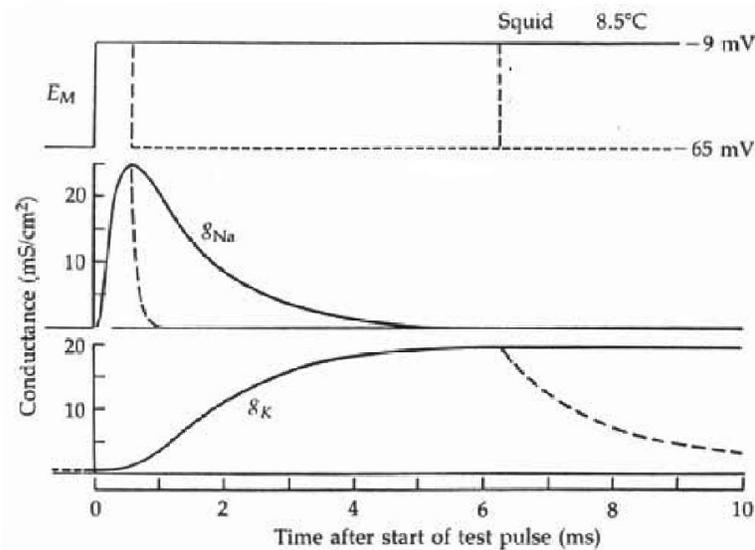


Figura 3.3: Un aumento en la conductancia del potasio asociada con una despolarización de la membrana de 25mV ; luego una caída de la conductancia del potasio asociada con la repolarización al potencial de reposo. Círculos son los puntos experimentales obtenidos por Hodgkin y Huxley.

Entonces podemos retirar el sodio o bloquearlo para que no exista movimiento alguno de este ión, y aplicamos un voltaje constante por medio de la técnica de voltage clamp, entonces la corriente se verá alterada. De la medición de la corriente se puede tener la conductancia de potasio g_K dependiente del tiempo para un voltaje específico. También podemos proceder de manera similar para conocer la conductancia de sodio g_{Na} . Los resultados obtenidos por Hodgkin y Huxley para estas conductancias los mostramos en las siguientes figuras (3.3).

Haciendo uso de esta técnica y del modelo de corrientes dependientes para cada especie iónica, Hodgkin y Huxley concluyeron que, cuando la membrana celular se despolariza por encima de un cierto umbral, aparece una corriente entrante o negativa producida por el movimiento del sodio, seguido de un comportamiento mas lento y sostenido de una corriente en dirección opuesta, causada por la salida de potasio. La entrada de sodio despolariza la célula. Dicha entrada es transitoria y es continuada por un aumento en la salida de iones potasio que repolariza la celula. Con tal evidencia experimental Hodgkin y Huxley elaboraron un modelo fenomenológico para cada conductancia.

3.3.3.1. Conductancia del potasio g_K

Para obtener una función que aumentara de forma sigmoideal y decreciera de forma exponencial de manera similar al observado en los resultados experimentales de la figura, Hodgkin y Huxley dedujeron que era apropiado escribir g_K como una potencia de una variable nueva n , tal que n satisficiera una ecuación diferencial de primer orden. Así mismo propusieron la expresión para relacionar g_K y n

$$g_K = n^4 \bar{g}_K \quad (3.12)$$

en donde \bar{g}_K es una constante que representa la taza máxima de activación del potasio. Propusieron que la variable n satisface la siguiente ecuación

$$\tau(\nu) \frac{dn}{dt} = n_\infty(\nu) - n \quad (3.13)$$

Aquí, $\nu = V - V_K$, es la diferencia de potencial de la membrana y el valor de equilibrio para el ión potasio, mientras que $\tau(\nu)$ y $n_\infty(\nu)$ son funciones a determinar a partir de datos experimentales. Tal expresión con frecuencia se escribe como una ecuación de creación y destrucción

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n \quad (3.14)$$

en donde $\alpha_n(\nu)$ y $\beta_n(\nu)$ están relacionados con $n_\infty(\nu)$ y $\tau_\infty(\nu)$ a través de las relaciones

$$n_\infty(\nu) = \frac{\alpha_n(\nu)}{\alpha_n(\nu) + \beta_n(\nu)} \quad (3.15)$$

$$\tau_\infty(\nu) = \frac{1}{\alpha_n(\nu) + \beta_n(\nu)} \quad (3.16)$$

En la ecuación (3.14) $n(t)$ es adimensional y varía entre $[0, 1]$. Esta variable se puede ver como una probabilidad que representa la proporción de potasio dentro de la membrana. Por lo tanto la cantidad $1 - n(t)$ representa la proporción de potasio fuera de la membrana. Las nuevas variables α_n y β_n dependen del voltaje y determinan la tasa de transferencia de afuera hacia adentro de la membrana y viceversa. En particular, a valores elevados del potencial aplicado, la función $n(t)$ aumenta monótonicamente hasta alcanzar un valor de reposo, activando la corriente del potasio. Debido a que el potencial de Nernst se encuentra por debajo del potencial alcanzado en reposo, la corriente de potasio es una corriente saliente q valores mayores que el del reposo. La función $n(t)$ recibe el nombre de *función de activación del potasio*. Resulta interesante considerar en detalle como la formulación de g_k conduce al incremento sigmoidal y al decaimiento exponencial requeridos. Para ello, supongamos que al tiempo $t = 0$, la variable auxiliar ν aumenta desde 0 hasta alcanzar el valor de ν_0 y, a partir de entonces, se mantiene constante, también que la condición inicial es $n(0) = 0$. Para resolver la ecuación (3.14) se adopta el cambio de variable $Z(t) = n_\infty(V) - n(t)$, en donde $\frac{dn_\infty(V)}{dt} = 0$. Integrando la ecuación resultante mediante separación de variables

$$\int_{Z(0)}^Z (t) \frac{dZ(t')}{Z(t')} = -\frac{1}{\tau_\infty(\nu)} \int_0^t dt' \quad (3.17)$$

se obtiene

$$\frac{Z(t)}{Z(0)} = e^{-\frac{t}{\tau_\infty(\nu)}} \quad (3.18)$$

devolviendo ahora el cambio de variable y tomando en cuenta que en t' , $\nu = \nu_0$ obtenemos

$$n(t) = n_\infty(\nu_0) \left[1 - e^{-\frac{t}{\tau_\infty(\nu)}} \right] \quad (3.19)$$

Resolviendo la ecuación (3.14) resulta

$$n(t) = n_{\infty}(\nu_0) \left[1 - e^{-\frac{t}{\tau_n(n\nu_0)}} \right] \quad (3.20)$$

Esta solución es una curva creciente con una pendiente monotónicamente decreciente que se aproxima a su valor máximo $n_{\infty}(\nu_0)$. Al elevar n a la cuarta potencia obtenemos una curva sigmoideal creciente tal como lo requieren los resultados experimentales. Potencias aún mayores producen curvas con una pendiente máxima mayor en el punto de inflexión. Para obtener una disminución brusca, digamos desde ν_0 hasta 0, partimos (3.14) y seguimos el mismo procedimiento utilizado para hallar la ecuación (3.20) obteniendo

$$n(t) = n_{\infty}(\nu_0) e^{-\frac{t}{\tau_n(\nu_0)}} \quad (3.21)$$

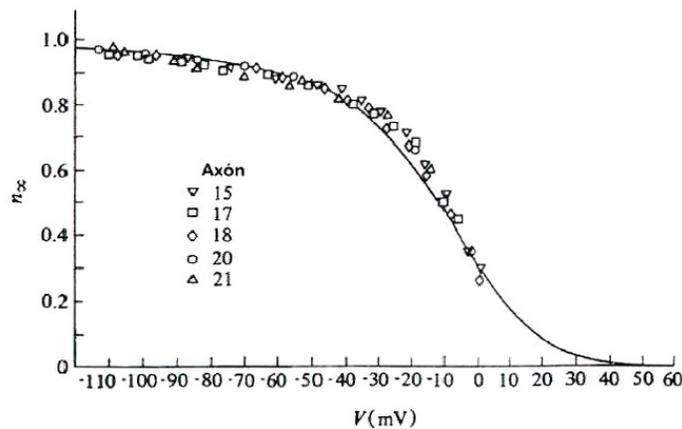


Figura 3.4: Valores asintóticos de $n(t)$ obtenidos experimentalmente para diferentes muestras. La curva representa el ajuste de los datos. Dicho ajuste no posee significado fisiológico alguno pero aporta una descripción continua de n_{∞} .

Aún falta por describir como Hodgkin y Huxley determinaron las funciones n_{∞} y τ_{∞} a partir de los datos experimentales. Para cualquier incremento del potencial en forma de escalón la constante de tiempo τ_{∞} y el valor final de n , denominado n_{∞} fueron determinados ajustando (3.20) a los datos experimentales. Mediante este procedimiento uno puede hallar ambos, n_{∞} y τ_{∞} para diversos valores de ν , es decir,

para los valores utilizados en el experimento. En la figura (3.4) se muestra el ajuste experimental de n_∞ .

3.3.3.2. Conductancia del sodio N_a

Cuando Hodgkin y Huxley caracterizaron la conductancia del sodio, notaron que para un mismo incremento de voltaje ΔV , la conductancia g_{Na} primero aumentaba y luego disminuía, por lo que se requería un modelo más complejo que el obtenido para g_K . Este comportamiento sugería la presencia de dos procesos diferentes, uno que activaba la corriente de sodio y otro que la apagaba. Por tal razón definieron una constante m para la activación del sodio y una constante h para la activación del sodio, cada una de las cuales está gobernada por una ecuación diferencial de primer orden. En particular se propuso que g_{Na} poseía la siguiente forma

$$g_{Na}(v) = m^3 h \bar{g}_{Na} \quad (3.22)$$

en donde \bar{g}_{Na} representa la tasa máxima de apertura para el sodio. Además se ajustó el comportamiento temporal de las variables m y h a exponenciales con dinámicas dadas por

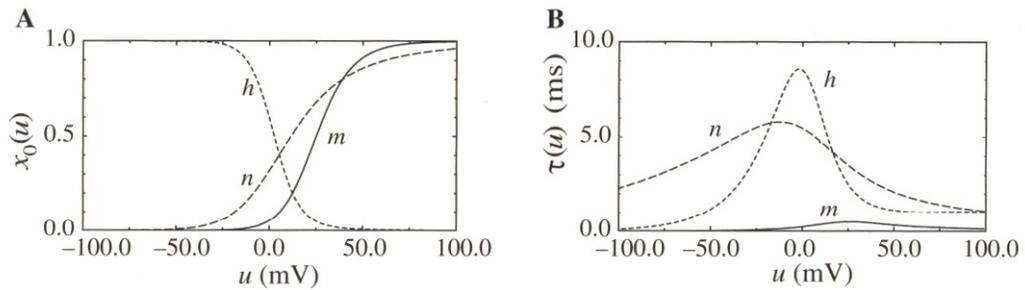


Figura 3.5: (A) Funciones de estado estacionario m_∞ , n_∞ y h_∞ . (B) Constantes de tiempo $\tau_m(V)$, $\tau_n(V)$ y $\tau_h(V)$.

$$\frac{dw}{dt} = \alpha_w(1 - w) - \beta_w w \quad (3.23)$$

en donde $w = m$ o h . Para las variables m y h , se propuso el mismo comportamiento descrito para n . De la misma manera α_w y β_w son variables dependientes del voltaje y determinan la tasa de transferencia de moléculas activadoras (inactivadoras) de afuera hacia adentro de la membrana y en el sentido contrario respectivamente.

3.3.4. El modelo

Si se despeja la corriente capacitiva de (3.7) y se considera que las corrientes iónicas tienen la formas dadas para cada una de las conductancias y se incluyen las dinámicas empíricas para las conductancias del sodio y del potasio, se obtiene la formulación del modelo de Hodgkin y Huxley

$$C \frac{dV}{dt} = -(m^3 h \bar{g}_{Na}(V - V_{Na})) - n^4 \bar{g}_K(V - V_K) - \bar{g}_l(V - V_l) + I(t) \quad (3.24)$$

aquí $I(t)$ es la corriente externa aplicada a la neurona

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m \quad (3.25)$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h \quad (3.26)$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n \quad (3.27)$$

Mediante procedimientos empíricos proponen formas específicas para las α y β dadas por

$$\alpha_m = 0.1 \frac{25 - \nu}{e^{(\frac{25-\nu}{10})} - 1} \quad (3.28)$$

$$\beta_m = 4e^{(-\frac{\nu}{18})} \quad (3.29)$$

$$\alpha_h = 0.07e^{(\frac{-\nu}{20})} \quad (3.30)$$

$$\beta_h = \frac{1}{e^{(\frac{30-\nu}{10})} + 1} \quad (3.31)$$

$$\alpha_n = 0.01 \frac{10 - \nu}{e^{(\frac{10-\nu}{10})} + 1} \quad (3.32)$$

$$\beta_n = 0.125e^{(\frac{-\nu}{80})} \quad (3.33)$$

En estas expresiones el potencial ν está dado en mV , la densidad de corriente en $\frac{\mu A}{cm^2}$, las conductancias en $\frac{1}{\Omega cm}$ y la capacitancia en unidades de $\frac{\mu F}{cm^2}$.

Con el fin de lograr una mejor comprensión de las ecuaciones (3.25), (3.26) y (3.27), vamos a reescribirlas de la siguiente manera

$$\dot{x} = \frac{1}{\tau_x(V)}[x - x_0(V)] \quad (3.34)$$

donde x puede ser m , n o h . Para un valor fijo de V , la variable x se aproxima al valor $x_0(V)$ para una constante de tiempo $\tau_x(V)$. El valor asintótico $x_0(V)$ y la constante de tiempo $\tau_x(V)$ están dadas por las transformaciones siguientes

$$x_0(V) = \frac{\alpha_x(V)}{\alpha_x(V) + \beta_x(V)} \quad (3.35)$$

$$\tau_x(V) = \frac{1}{\alpha_x(V) + \beta_x(V)} \quad (3.36)$$

3.3.5. Aproximación general

Se puede lograr una reducción del modelo de Hodgkin y Huxley, de cuatro dimensiones a dos dimensiones con lo cual se facilita el estudio del modelo. Nos enfocaremos en el modelo de Hodgkin y Huxley comenzando con dos observaciones cuantitativas. Primero, podemos observar que la escala de tiempo de la dinámica de la variable de apertura m es mucho más rápida que la de n y h . Esto sugiere que m puede ser tratada como una variable instantánea. Por esto, la variable m de la ecuación (3.24) puede ser sustituida por su valor estacionario $m_0(V)$ ($m(t) \rightarrow m_0[V_0(t)]$). Este procedimiento es denominado aproximación de estado cuasiestacionario. Segundo, podemos observar que las constantes de tiempo $\tau_n(V)$ y $\tau_h(V)$ presentan un comportamiento cualitativo similar. Además, los gráficos de $n_0(V)$ y $(1 - h_0(V))$ son muy parecidos. Esto sugiere que es posible aproximar las variables n y $(1 - h)$ por una variable simple w .

Utilizando las observaciones anteriores, hacemos las siguientes aproximaciones; $(b - h) \approx an$, siendo a y b constantes y hacemos $w \sim (b - h) \sim an$. Con $h \sim (b - w)$,

$n \sim \frac{w}{a}$ y $m = m_0(V)$. Con lo anterior, se tiene que la ecuación (3.24) queda como

$$C \frac{dV}{dt} = -\bar{g}_{Na} (m_0(V))^3 (b-w)(V-V_{Na}) - \bar{g}_K \left(\frac{w}{a}\right)^4 (V-V_K) - \bar{g}_l(V-V_l) + I(t) \quad (3.37)$$

que se puede reescribir como

$$\frac{dV}{dt} = \frac{1}{\tau} [F(V, w) + IR] \quad (3.38)$$

con $R = g_l^{-1}$, $\tau = RC$ y F una función de las variables involucradas. Las ecuaciones (3.25), (3.26) y (3.27) se reducen a una sola expresión dependiente de V y w

$$\frac{dw}{dt} = \frac{1}{\tau_w} G(V, w) \quad (3.39)$$

en donde τ_w es un parámetro y G una función a especificar. Las ecuaciones (3.38) y (3.39) definen un modelo general de dos dimensiones para el potencial de la membrana neuronal. A continuación trataremos un modelo de dos dimensiones que describe el potencial de la membrana conocido como el modelo de Morris-Lecar.

3.4. Modelo de Morris-Lecar

En 1981 Catherine Morris y Harold Lecar propusieron un modelo matemático de tres dimensiones del tipo Hodgkin y Huxley, basándose en experimentos realizados en el Barnacle¹ que describen la dinámica del potencial de la membrana neuronal, pero a diferencia de Hodgkin y Huxley trabajaron con los iones de calcio (Ca^+) en vez de los iones de sodio (Na^+). La observación de la dinámica de los iones de calcio mostró ser mucho más rápida que la dinámica de los iones de potasio, razón por la cual asumieron que $I_{Ca}(t)$ podría considerarse en equilibrio para las escalas de tiempo en consideración. Como consecuencia fue posible obtener una aproximación en dos dimensiones en donde una de las ecuaciones representa la evolución de voltaje de la membrana mientras que la otra describe una variable para el potasio.

¹Barnacle es el nombre común en inglés de la especie de crustáceo también conocida como Balanus.

A continuación se presenta la forma propuesta por Rinzel y Ermentrout del modelo Morris-Lecar

$$C_m \frac{dV}{dt} = -g_{Ca} m_\infty (V - V_{Ca}) - g_K X (V - V_K) - g_l (V - V_l) + I(t) \quad (3.40)$$

$$\frac{dX}{dt} = \frac{\phi}{\tau_x} (w_\infty - X) \quad (3.41)$$

$$m_\infty = \frac{1}{2} \left[1 + \tanh \left(\frac{V - V_1}{V_2} \right) \right] \quad (3.42)$$

$$w_\infty = \frac{1}{2} \left[1 + \tanh \left(\frac{V - V_3}{V_4} \right) \right] \quad (3.43)$$

$$\tau_x = \frac{1}{\cosh \left(\frac{V - V_3}{2V_4} \right)} \quad (3.44)$$

En particular (3.40) puede escribirse también en forma compacta como

$$C_m \frac{dV}{dt} = -I_{Ion} + I(t) \quad (3.45)$$

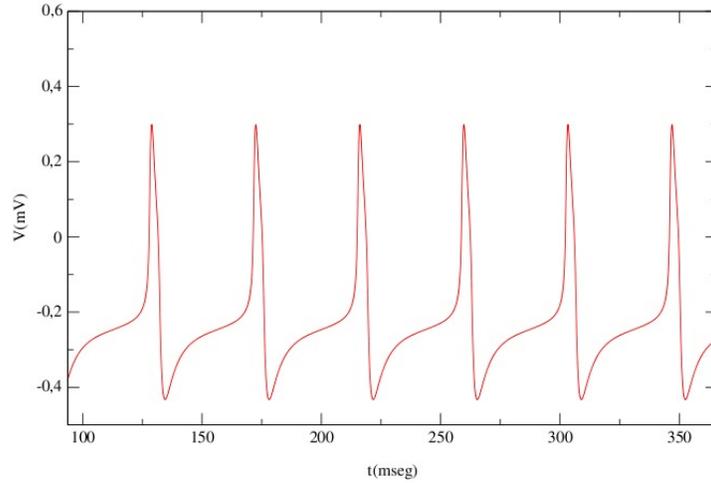


Figura 3.6: Generación de potencial de acción, evolución del voltaje de membrana para el modelo de Morris-Lecar para los valores de parámetros dados en la sección (5.7).

En estas ecuaciones m_∞ y w_∞ representan la fracción de canales abiertos en estado estacionario para calcio y potasio respectivamente, estas variables son análogas a m

y n en el modelo de Hodgkin y Huxley. Entre los parámetros de este modelo se tiene que V_1 es el potencial para el cual $m_\infty = 0.5 mV$, V_2 es el recíproco de la forma de dependencia en voltaje de m_∞ , V_3 es el potencial donde $w_\infty = 0.5 mV$ y V_4 es el recíproco de la forma de dependencia en voltaje de w_∞ . También se tiene que ϕ/τ_x está relacionado con la tasa máxima de apertura de los canales de potasio en unidades de s^{-1} . $I(t)$ es la corriente externa aplicada al sistema y tiene unidades de mA/cm^2 . C_m es la capacitancia de la membrana neuronal, que tiene unidades de $\mu F/cm^2$.

3.5. Análisis del espacio de fase

En los modelos bidimensionales de ecuaciones diferenciales la evolución temporal de las variables, que en este caso corresponden a $V(t)$ y $X(t)$, pueden ser visualizados como un punto $(V(t), X(t))$ que se mueve en el espacio de fase. Inicialmente el sistema se encuentra en el estado $(V(t), X(t))$ para pasar a un nuevo estado $(V(t + \Delta t), X(t + \Delta t))$ luego de un tiempo Δt , el cual es determinado mediante la integración del modelo. Para un $\Delta t \ll 1$ el desplazamiento $(\Delta V, \Delta X)$ se da en la dirección de la variación (\dot{V}, \dot{X}) , es decir

$$\begin{pmatrix} \Delta V \\ \Delta X \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \dot{V} \\ \dot{X} \end{pmatrix} \Delta t \quad (3.46)$$

A continuación consideramos las variables $\dot{X} = 0$ y $\dot{V} = 0$ que corresponden a

$$X = w_\infty \quad (3.47)$$

$$X = \frac{g_{Ca} m_\infty (V - V_{Ca}) - g_l (V - V_l) + I(t)}{g_k (V - V_k)} \quad (3.48)$$

De acá se obtiene la solución de la dinámica del sistema (ecuaciones (3.40), (3.41), (3.42), (3.43) y (3.44)). Estos puntos serán denotados como los puntos fijos X^* y V^* , que para los valores de parámetros considerados es

$$\mathbf{A}^* = \begin{pmatrix} 0.0397423 \\ 0.303405 \end{pmatrix} \quad (3.49)$$

La estabilidad de un punto fijo se determina estudiando, mediante la linealización de las ecuaciones que involucran a la dinámica, el efecto que genera una pequeña perturbación en los alrededores del mismo. Si esta perturbación crece exponencialmente en el tiempo, el estado se considera inestable en dicha región, si por el contrario decrece se dice que el estado es estable. El sistema en estudio puede abandonar un estado dado debido a la pérdida de estabilidad de dicho estado, ya que algún parámetro del sistema sobrepasa un cierto valor crítico. El conjunto de valores del parámetro para los cuales un estado de equilibrio es la solución estable recibe el nombre de dominio de estabilidad. Debido a que las perturbaciones se asumen infinitesimales su comportamiento puede ser descrito de manera adecuada mediante la versión lineal de las ecuaciones de evolución del sistema. Esta versión lineal solo es válida en los alrededores del punto fijo en consideración.

Para nuestros propósitos definimos el estado del sistema por el vector de estado

$$\mathbf{A} = \begin{pmatrix} V \\ X \end{pmatrix} \quad (3.50)$$

Por otro lado, definimos el operador lineal \mathbf{F} que actúa de la siguiente manera

$$\mathbf{F}(\mathbf{A}) = \frac{d}{dt} \begin{pmatrix} V \\ X \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \dot{V} \\ \dot{X} \end{pmatrix} \quad (3.51)$$

Como deseamos estudiar el comportamiento de las órbitas cerca del estado de equilibrio \mathbf{A}^* , consideramos la evolución temporal de una pequeña desviación del estado de equilibrio

$$\mathbf{A}(t) = \mathbf{A}^* + \delta\mathbf{A} \quad (3.52)$$

donde $\delta\mathbf{A}$ es la perturbación infinitesimal. Aplicando el operador F a la ecuación anterior se obtiene

$$\mathbf{F}(\mathbf{A}(t)) = \mathbf{F}(\mathbf{A}^* + \delta\mathbf{A}) \quad (3.53)$$

Desarrollando en serie de Taylor, alrededor del punto fijo \mathbf{A}^* , la ecuación anterior se obtiene

$$\mathbf{F}(\mathbf{A}^* + \delta\mathbf{A}) = \mathbf{F}(\mathbf{A}^*) + \mathbf{JF}(\mathbf{A}^*)\delta\mathbf{A} + O(\delta\mathbf{A}^2) \quad (3.54)$$

donde $O(\delta\mathbf{A}^2)$ son los términos de orden superior en la expansión y J es la matriz jacobiana dada por

$$\mathbf{JF} = \begin{pmatrix} \frac{\partial \dot{V}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{V}}{\partial X} \\ \frac{\partial \dot{X}}{\partial V} & \frac{\partial \dot{X}}{\partial X} \end{pmatrix} \quad (3.55)$$

Debido a que \mathbf{A}^* es una constante,

$$\mathbf{F}(\delta\mathbf{A}) = \mathbf{JF}(\mathbf{A}^*)\delta\mathbf{A} + O(\delta\mathbf{A}^2) \quad (3.56)$$

en donde $\mathbf{F}(\delta\mathbf{A}) = \frac{d}{dt}\delta\mathbf{A}$. La linealización del sistema se lleva a cabo omitiendo los términos de orden superior en la ecuación anterior, por lo tanto

$$\frac{d}{dt}\delta\mathbf{A} = \mathbf{F}(\delta\mathbf{A}) \approx \mathbf{JF}(\mathbf{A}^*)\delta\mathbf{A} \quad (3.57)$$

lo que da lugar a la versión lineal de las ecuaciones de evolución para la perturbación $\delta\mathbf{A}$

$$\frac{d}{dt}\delta\mathbf{A} = \mathbf{JF}(\mathbf{A}^*)\delta\mathbf{A} \quad (3.58)$$

Para estudiar el comportamiento asintótico de la perturbación alrededor del punto fijo, se suponen soluciones de la forma

$$\delta\mathbf{A} \sim e^{\lambda t}\hat{\mathbf{e}} \quad (3.59)$$

en donde $\hat{\mathbf{e}}$ es un vector de norma unitaria que contiene las direcciones de crecimiento (o decrecimiento) de la perturbación. De manera que (3.58) conduce al siguiente problema de autovalores

$$\mathbf{JF}(\mathbf{A}^*)\hat{\mathbf{e}} = \lambda\hat{\mathbf{e}} \quad (3.60)$$

que posee soluciones no triviales para los valores de λ que satisfacen la ecuación característica

$$\det[\mathbf{JF}(\mathbf{A}^*) - \lambda\mathbf{I}] = 0 \quad (3.61)$$

en donde \mathbf{I} es la matriz identidad

Para nuestros propósitos es suficiente considerar que la ecuación anterior posee raíces $\lambda = \lambda_i$ distintas para $i = 1, 2$. Para cada una de las raíces resultantes, λ_i , existe un autovector \mathbf{e}_i tal que cualquier evolución de la perturbación puede escribirse como

$$\delta \mathbf{A}(t) = \sum_{i=1}^2 c_i e^{\lambda_i t} \mathbf{e}_i \quad (3.62)$$

en donde c_i son los diferentes coeficientes determinados por la condición inicial

$$\delta \mathbf{A}(0) = \sum_{i=1}^2 c_i \mathbf{e}_i \quad (3.63)$$

Para el modelo de Morris-Lecar, la matriz jacobiana \mathbf{J} posee la forma

$$\mathbf{JF} = \frac{1}{C_m} \begin{pmatrix} -\frac{\partial I_{ion}}{\partial V} & -\frac{\partial I_{ion}}{\partial X} \\ \frac{\partial}{\partial V} \left(\frac{\phi w_0}{\tau_x} \right) & -\frac{\phi}{\tau_x} \end{pmatrix} \quad (3.64)$$

o en forma compacta

$$\mathbf{JF} = \frac{1}{C_m} \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \quad (3.65)$$

es decir

$$\mathbf{JF} = - \begin{pmatrix} \frac{32g_{Ca}(V-V_{Ca})}{V_2 \cosh^4\left(\frac{V-V_1}{V_2}\right)} + g_{Ca} m_\infty + g_K X + g_l & g_K(V - V_K) \\ -\frac{32}{V_4 \cosh^4\left(\frac{V-V_3}{V_4}\right)} & 1 \end{pmatrix} \quad (3.66)$$

que al evaluar en el punto fijo \mathbf{A}^* (3.49) y sustituyendo en (3.61) resulta

$$\mathbf{JF}(\mathbf{A}^*) = \begin{pmatrix} 163, 288654 & -1, 479485 \\ 157, 727131 & -1 \end{pmatrix} \quad (3.67)$$

Insertando este resultado en (3.61) se tiene que

$$\left| \begin{pmatrix} 163, 288654 & -1, 479485 \\ 157, 727131 & -1 \end{pmatrix} - \lambda \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \right| = 0 \quad (3.68)$$

por lo tanto

$$\lambda^2 - 162, 288654\lambda + 10, 0662 \quad (3.69)$$

de donde se obtienen las raíces $\lambda_1 = 161,855765$ y $\lambda_2 = 1,432893$. Debido a que ambas raíces son positivas el punto fijo \mathbf{A}^* es inestable para los valores de parámetros considerados. A medida que los parámetros de la simulación cambian, los puntos fijos pueden perder o ganar estabilidad.

3.5.0.1. Ciclos límites y bifurcación de Hopf

Nos preguntamos a continuación como afecta la corriente externa en la dinámica del sistema y si en particular ésta pudiese dar lugar a oscilaciones autosostenidas. Hasta el momento hemos considerado I como función del tiempo. De acuerdo al análisis de estabilidad lineal la única forma en que I puede dar lugar a cambios en la dinámica es que I dependa al menos de una de las variables del modelo. Para ello recordemos la ecuación (3.40) la cual en el punto fijo \mathbf{A}^* es

$$0 = -g_{Ca}m_\infty(V - V_{Ca}) - g_Kw_\infty(V - V_K) - g_l(V - V_l) + I(t) \quad (3.70)$$

es decir

$$0 = -I_{Ion}(V, w_\infty) + I(t) \quad (3.71)$$

$$I(t) \rightarrow I(V, w_\infty) = I_{Ion}(V, w_\infty) \quad (3.72)$$

Supongamos ahora que I es monótonicamente creciente con V , entonces existirá un único V para cada valor de I , más aún el punto fijo \mathbf{A}^* no podría ganar estabilidad pasando a través de cero, ya que en dicho caso, $\Delta = 0$, lo cual implica que

$$\Delta = ad - bc = 0 \quad (3.73)$$

que equivale a decir que

$$\frac{\phi}{\tau_x} \frac{\partial I_{Ion}}{\partial V} + \frac{\partial I_{Ion}}{\partial X} \frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\phi w_0}{\tau_x} \right) = 0 \quad (3.74)$$

pero de acuerdo a (3.70)

$$\frac{\partial I_{Ion}}{\partial X} = 0 \quad (3.75)$$

por la cual la única manera en que el estado singular ganaría estabilidad pasando a través de cero sería que

$$\frac{\partial I}{\partial V} = \frac{\partial I_{Ion}}{\partial V} = 0 \quad (3.76)$$

Esto contradice nuestra premisa de que I es monótonicamente creciente con V . Esto significa que puede ocurrir sólo a través de la aparición de un par de autovalores complejos que crucen el eje $Im(\lambda)$ con $Re(\lambda) = 0$ cuando I varía a través de un valor crítico I_c . En este punto nace una solución periódica de las ecuaciones (3.40) y (3.41) y surge actividad neuronal repetitiva. La emergencia de una solución de este tipo es llamada una bifurcación de Hopf.

De esta forma en función de los parámetros escogidos, el modelo de Morris-Lecar puede presentar comportamiento oscilatorio. En cuyo caso se presentan dos comportamientos posibles distintos. Uno de los comportamientos se caracteriza por que la frecuencia ν de las oscilaciones es una función continua del parámetro de control del sistema, I . El otro comportamiento presenta a la frecuencia de las oscilaciones como una función discontinua de I . Los sistemas que se ajustan a la descripción dada en el primer caso son denominados modelos *tipo I*, mientras que aquellos que se ajustan a la descripción en el segundo caso se denominan modelos *tipo II*. En la figura (3.7) se pueden observar ejemplos de estos comportamientos.

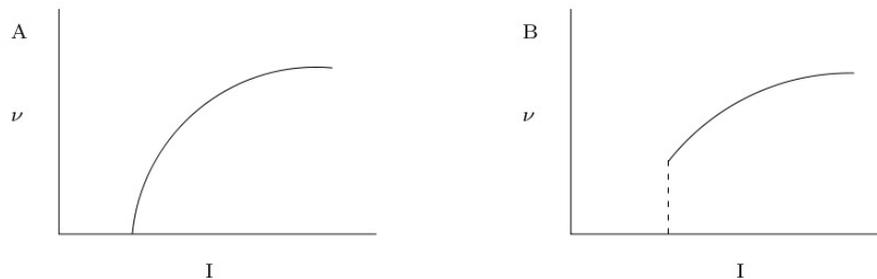


Figura 3.7: Comportamiento de los modelos neuronales tipo I (A) y II (B) en función de la corriente I

La figura muestra un comportamiento oscilatorio correspondiente en el espacio de

fase. El carácter oscilatorio que presenta el modelo de Morris-Lecar se muestra en el espacio de fase como una trayectoria cerrada tal como la que se describe en la figura, dicha trayectoria recibe el nombre de ciclo límite.

Como hemos recalado, al variar el valor de la corriente I , se pueden obtener comportamientos oscilatorios en el modelo. A partir de I_c comienza a oscilar el sistema. En la figura se puede observar que el comportamiento oscilatorio del sistema se da para valores de I comprendidos entre $0,083996 \mu F/cm^2$ y $0,265978 \mu F/cm^2$. Para el valor de I_{ext} utilizado, el sistema en estudio presenta un carácter oscilatorio, como se puede observar en la figura (3.8).

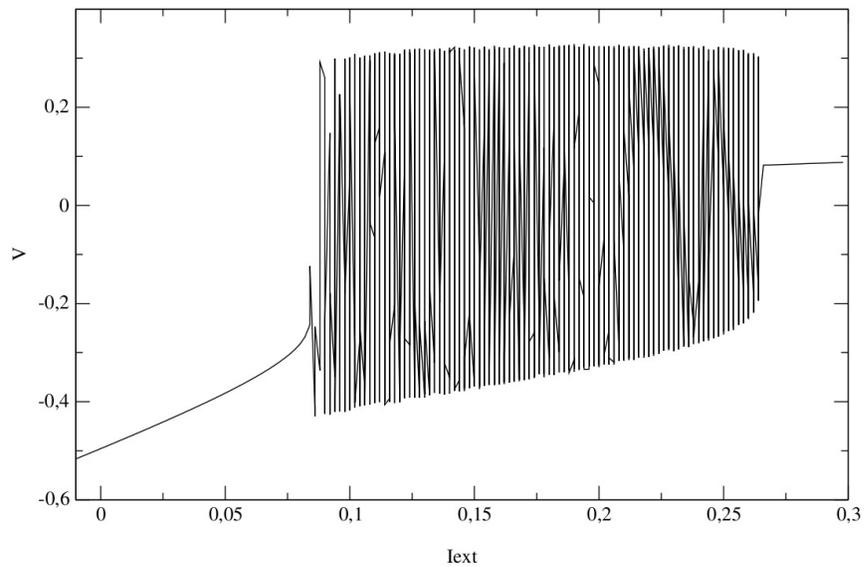


Figura 3.8: Diagrama de bifurcación para la corriente externa aplicada en el modelo de Morris-Lecar.

En el caso considerado, los valores de parámetro llevan a que el sistema sea del *tipo* I debido a que no se presenta una discontinuidad en la frecuencia al variar la corriente externa aplicada. En la grafica se puede observar que no hay discontinuidades en la frecuencia de oscilación a medida que aumenta el valor de la corriente externa aplicada.

Para valores de I cercanos al valor crítico I_c la frecuencia de oscilación, debido a que estamos en presencia de un sistema de *tipo I*, es proporcional a $(I - I_c)^{1/2}$.

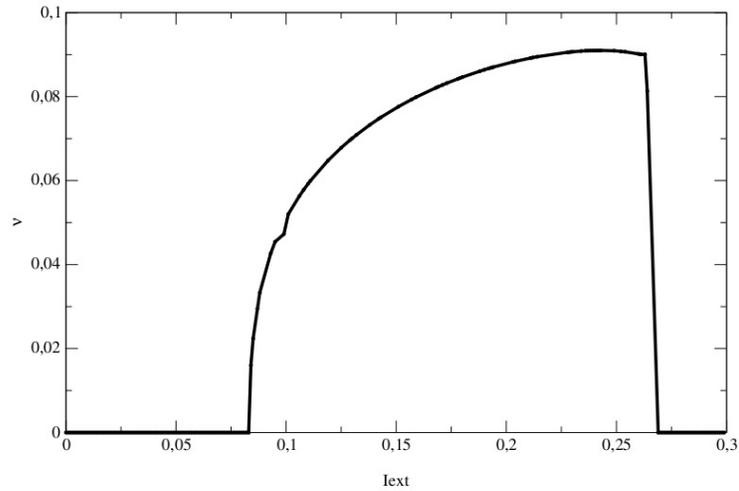


Figura 3.9: Comportamiento de la frecuencia ν de oscilación de $V(t)$ para el modelo de Morris-Lecar para los valores de parámetros mostrados en la sección (5.7)

Capítulo 4

Complejidad y criticalidad

En el estudio de los sistemas complejos es de particular importancia el desarrollo de una teoría general capaz de explicar el comportamiento de estos sistemas. Hasta el presente el intento más conocido y explorado en la literatura corresponde a la teoría de criticalidad autoorganizada formulada a partir de la explicación del ruido ($1/f^\alpha$) en muchos fenómenos naturales y desarrollada posteriormente y popularizada a través del ejemplo de la pila de arena.

La palabra *complejidad* tiene una variedad de significados dependiendo del contexto, y su definición oficial esta en continua revisión. Esto se debe a que el estudio de la complejidad está en su fase inicial y es un campo de rápido desarrollo en muchas áreas de las ciencias incluyendo matemática, física, geofísica, economía y biología, por nombrar sólo algunas. Nadie está de acuerdo aún en un formalismo teórico claro y conciso con el cual estudiar la complejidad. Para nuestros propósitos, la complejidad se refiere a la aplicación repetida de reglas simples en sistemas con muchos grados de libertad que originan comportamientos emergentes no codificados en las reglas mismas del sistema.

Por otro lado, la palabra *criticalidad*, esta bien definida en la física estadística. Criticalidad se refiere al comportamiento de sistemas extendidos que se encuentran en una transición de fase con observables libres de escala, es decir, sin una escala que caracterice dichos observables. En una transición de fase, las muchas partes microscópicas

constituyentes conllevan a fenómenos macroscópicos que no se entienden considerando las leyes que rigen una sola parte aislada. Criticalidad es por lo tanto una característica cooperativa que emerge de la repetida aplicación de las leyes microscópicas del sistema de partes interactuantes. La fenomenología de la transición de fase está bien desarrollada y existe un formalismo teórico robusto para su descripción.

4.1. Metáfora de la pila de arena

Un paradigma que ha sido propuesto como un mecanismo genérico para la invariancia de escala en una clase particular de sistemas en no equilibrio es la criticalidad autoorganizada, introducida en 1987 por Bak, Tang y Wiesenfeld [1]. La metáfora de la pila de arena ilustra conceptualmente la idea de la criticalidad autoorganizada, ver figura (4.1)

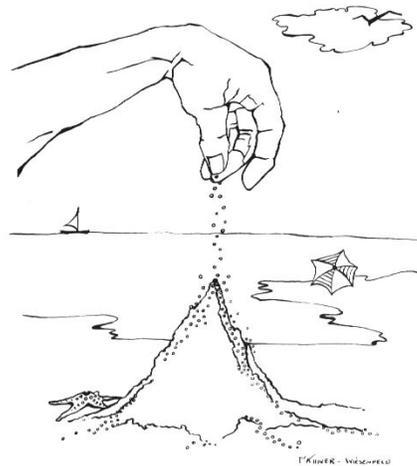


Figura 4.1: La metáfora de la pila de arena para la criticalidad autoorganizada. Cuando es impulsada lentamente, la pila espontáneamente se organiza en un estado crítico en el cual la adición de un solo grano de arena puede desencadenar una avalancha de cualquier tamaño.

Imaginemos una mesa en la cual soltamos granos de arena, uno a la vez, en posiciones aleatorias. Inicialmente, los granos se arreglan en la mesa sin ningún patrón

particular pero en la medida en que se añaden granos formaremos una pila de arena cuya pendiente dependerá de la adición de nuevos granos. La adición de un grano inducirá una avalancha si la pendiente local excede un umbral de pendiente determinado por la adhesión de los granos. Inicialmente, cualquier avalancha tiende a ser muy pequeña y localizada. Esta es la respuesta que esperamos de un sistema en equilibrio lejos de un punto crítico: la respuesta es simplemente proporcional a la perturbación externa. Sin embargo, si continuamos soltando granos de arena lentamente en la mesa, la pila de arena crecerá en tamaño porque la pila puede mantener una pendiente finita gracias a la fricción entre los granos. Pero la pila de arena no puede crecer indefinidamente. Las avalanchas garantizarán que la pila no sea muy empinada, pero, debido a la fricción entre los granos, ellos no colapsarán o aplanarán la pila tampoco. Más bien, las avalanchas disminuirán la pendiente local justo por debajo del umbral de pendiente reordenando la configuración interna de la pila y, de vez en cuando, transportando arena fuera de la mesa. Por lo tanto, incluso luego de una avalancha, la pila está todavía en un estado de alta susceptibilidad. La pila forzada lentamente eventualmente alcanzará un estado estacionario de no equilibrio donde la afluencia promedio de granos y energía iguala el promedio de salida de granos y energía. La pila está sin dudas en el no equilibrio.

Si la pendiente de la pila viene a ser muy pequeña, la adición de granos tenderá a incrementarla. Por otra lado, si la pendiente viene a ser muy empinada, las avalanchas tenderán a disminuirlas. Por lo tanto, la pila se auto-organiza dentro de un estado estacionario en el cual su pendiente fluctuará alrededor de un ángulo constante de reposo. El tamaño finito de la pila necesariamente introducirá un límite superior al tamaño de las avalanchas. Este llamado tamaño de avalancha de corte diverge con el tamaño del sistema. Cada grano agregado induce de forma intermitente una avalancha de cualquier tamaño, sin que tengan lugar avalanchas con un tamaño típico. En este sistema se observarán muchas avalanchas pequeñas, avalanchas de tamaño medio menos frecuentes, y muy pocas avalanchas grandes. Por lo tanto, la respuesta de la

pila no está restringida a ser pequeña y localizada. En este sentido, se dice que la pila es crítica.

El tamaño de las avalanchas es una medida de la respuesta de la pila a una perturbación externa, mientras que el promedio del tamaño de avalancha puede ser visto como la susceptibilidad de la pila. Para una pila en una mesa finita, la susceptibilidad es finita. Sin embargo, la distancia promedio al borde aumentará con el tamaño del sistema. Para mantener un estado estacionario, los granos agregados deben ser transportados sobre distancias largas para alcanzar los límites del sistema de tal manera que el tamaño de avalancha promedio diverge con el tamaño del sistema.

Resumiendo, la pila lentamente alimentada espontáneamente se organiza por sí sola en un estado altamente susceptible donde la respuesta promedio diverge con el tamaño del sistema. La pila muestra entonces criticalidad autoorganizada. Las aplicaciones de la criticalidad autoorganizada van más allá de la pila granular, pero la imagen básica permanece igual: muchos sistemas en no equilibrio lentamente forzados se autoorganizan, sin ninguna sintonización externa de los parámetros de control, en un *estado crítico* en donde la susceptibilidad es muy grande y diverge con el tamaño del sistema.

4.1.1. Otros ejemplos

El sistema sísmico es probablemente el mejor candidato para un sistema crítico autoorganizado en la naturaleza. El movimiento relativamente lento de las placas tectónicas causa tensión a lo largo del borde de la placa. La fricción entre las placas es finita. Por lo tanto, la energía de deformación está almacenada en la corteza de la tierra en lugar de disiparse continuamente. Cuando la tensión excede el umbral de fricción estática, un terremoto se desencadena y propagándose a través de la corteza, al igual que una avalancha, desencadenada por una pendiente que excede el valor umbral. Se observan los terremotos de todos los tamaños, obedeciendo la ley de Gutenberg-Richter:

hay muchos terremotos pequeños, menos terremotos medianos y muy pocos terremotos grandes, pero no hay un tamaño típico en los terremotos. La respuesta de la corteza de la tierra es altamente no lineal. A pesar de que los terremotos grandes son muchos menos frecuentes que los terremotos pequeños, el promedio de energía liberada es, está principalmente determinada por los terremotos grandes. Por lo tanto, la corteza de la tierra puede ser vista como un sistema de estado estacionario de no equilibrio forzada lentamente con comportamiento intermitente libre de escala. La corteza de la tierra puede ser un ejemplo de un sistema mostrando criticalidad autoorganizada.

Si la corteza de la tierra pudiese ser descrita por la mecánica estadística del equilibrio, la respuesta sería proporcional a la causa y uno esperaría ver una distribución Gaussiana del tamaño de los terremotos, a menos que el sistema este deliberadamente sintonizado en un punto crítico. Una distribución Gaussiana implicaría la existencia de un tamaño típico de evento y que grandes fluctuaciones lejos de este tamaño de evento típico sucederían con una probabilidad exponencialmente pequeña. Sin embargo, la corteza de la tierra esta inherentemente en el no equilibrio y no puede ser descrita usando la física estadística establecida para los sistemas en equilibrio.

La ocurrencia de las avalanchas puede ser de caracter literal, como en la pila granular o el sistema sísmico, o de caracter metafórico, como el caso de las precipitaciones en la atmósfera, o las caídas en la bolsa de valores. En todos los casos, los grandes eventos intrínsecos a la dinámica y no necesitan justificación externa.

La ciencia de la *complejidad* es altamente interdisciplinaria. Esta trata con sistemas dinámicos compuestos de muchas unidades interactuantes, por ejemplo granos en medios granulares, rocas en la corteza de la tierra, gotas de agua en la atmósfera, redes de organismos en biología o agentes en economía, etc. En este punto es relevante preguntarse si la criticalidad autoorganizada constituye un paradigma general para la emergencia de complejidad en la naturaleza tal como algunos autores defienden. Por ellos dedicamos nuestra atención a la clase particular de sistema en estado estacionario

en el no equilibrio que son forzados lentamente, depositan masa o energía, y la liberan intermitentemente. Es crucial para estos sistemas la existencia de un umbral local, sin el cual el sistema no podría almacenar masa o energía intermedicamente y por lo tanto no la liberaría intermitentemente.

Para hacer el concepto de criticalidad auto organizada mas tangible, Bak, Tang y Wiesenfeld estudiaron un autómata celular ¹. La configuración del autómata celular a un tiempo dado esta completamente especificada por los valores de las variables dinámicas en cada sitio. Por ejemplo, las variables dinámicas pueden representar las pendientes locales en la pila de arena. Un conjunto de reglas dinámicas impuestas, algorítmicamente, definen el modelo y su evolución. Estos algoritmos son aplicados hasta el infinito. Tales modelos sencillos pueden ser capaces de mostrar complejidad.

Subrayamos que la complejidad no esta contenida en el mismo algoritmo, sino que ésta emerge como resultado de las repetidas interacciones locales entre las variables dinámicas en el sistema completo.

4.2. Modelo BTW en $d = 1$

Los algoritmos dinámicos para el modelo de Bak, Tang y Wiesenfeld (BTW) unidimensional, se asemejan intuitivamente a la dinámica de la pila de arena forzada lentamente: un grano cae desplazandose desde su posición hacia la del vecino mas cercano (hacia abajo) cuando la variable dinámica, que representa la pendiente local, excede un umbral de pendiente [1, 2]. Consideremos una rejilla unidimensional compuesta de L sitios, $i = 1, 2, \dots, L$. El sistema está cerrado en el extremo izquierdo al lado del sitio $i = 1$, previniendo que los granos escapen. Sin embargo, el sistema permanece abierto en el extremo derecho al lado del sitio $i = L$, donde los granos pueden abandonar la rejilla. El número de granos en el sitio i corresponde a la altura,

¹el cual es discreto en el espacio, tiempo y en sus variables dinámicas [1]

h_i , mientras la pendiente en el sitio i esta definida por $z_i = h_i - h_{i+1}$, con la convención que $h_{L+1} = 0$. Cada sitio se le asigna el mismo umbral de pendiente, z^{th} . El sistema permanece forzado por la adición de granos a sitios elejidos aleatoriamente, $h_i \rightarrow h_i + 1$. Si la pendiente en el sitio i es más grande que el umbral de pendiente, $z_i > z^{\text{th}}$, un grano caerá del sitio i a la posición $i + 1$, esto es, $h_i \rightarrow h_i - 1$ y $h_{i+1} \rightarrow h_{i+1} + 1$. Como resultado de la caída inicial, algunos sitios pueden tener pendientes mayores al umbral y caer, causando una avalancha que se propagará hasta una configuración estable con $z_i \leq z^{\text{th}} \forall i$ (figura (4.2))

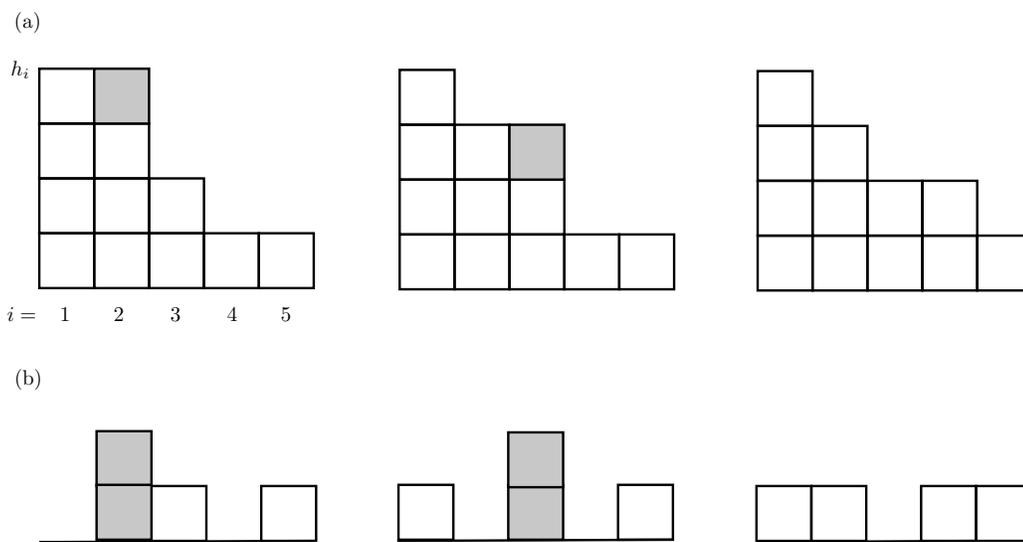


Figura 4.2: Una avalancha de tamaño $s = 2$ en el modelo unidimensional de BTW en una rejilla de tamaño $L = 5$. Un grano en el sitio i cae al sitio $i + 1$ cuando la pendiente es mayor que el umbral de pendiente $z^{\text{th}} = 1$. Un grano es agregado al sitio $i = 2$. La pendiente del sitio $i = 2$ excede el umbral y una avalancha es iniciada. La avalancha eventualmente terminará cuando el grano alcance el sitio $i = 4$. (a) Avance y relajación en términos de los granos. Granos cayendo se muestran grises. (b) Avance y relajación en términos de unidades de pendiente. Las unidades de pendientes cayendo se muestran en color gris.

Cuando un grano cae del sitio i al sitio $i + 1$, una unidad de pendiente se mueve a cada uno de sus dos vecinos cercanos, esto es, $z_i \rightarrow z_i - 2$ y $z_{i\pm 1} \rightarrow z_{i\pm 1} + 1$, ver figura (4.2).²

²Se requiere un cuidado especial en los bordes donde los sitios sólo tienen un vecino. Cuando el

4.2.1. Configuraciones transitorias y recurrentes

El número de configuraciones estables en una sistema con L sitios es finita, pero no todas son accesibles despues de un número de iteraciones suficientemente grande. Por ejemplo, un sistema inicializado en una configuración vacía con $z_i = 0, \forall i$, después de una iteración, nunca volverá a esta configuración estable. Podemos dividir disconexamente el conjunto de configuraciones estables, \mathcal{S} , en un conjunto de configuraciones transitorias, \mathcal{T} , y un conjunto de configuraciones recurrentes, \mathcal{R} . Por definición, las configuraciones transitorias se encuentran más de una vez y no son accesibles si el sistema ha entrado en el conjunto \mathcal{R} de configuraciones recurrentes. En contraste, configuraciones recurrentes son revisitadas indefinidamente. El conjunto de configuraciones recurrentes pueden ser pensadas como el atractor de la dinámica en el espacio L dimensional de todas la configuraciones.

Cuando agregamos un grano de arena a la configuración estable \mathcal{S}_j , el sistema evoluciona en otra configuración estable \mathcal{S}_{j+1} . Simbolicamente, escribimos $\mathcal{S}_j \mapsto \mathcal{S}_{j+1}$, donde la flecha es una notación abreviada para la operación de adición de un grano y, si es necesario, dejar que el sistema alcance una configuración estable. Por lo tanto, el indice j cuenta el número de granos agregados y está asociado con escalas de tiempo lentas del sistema. Por ejemplo, después de preparar el sistema en la configuración vacía transitoria, el sistema pasa a través de una serie de configuraciones transitorias antes de entrar al conjunto de configuraciones recurrentes después de n adiciones,

$$\underbrace{\mathcal{T}_0 \mapsto \mathcal{T}_1 \mapsto \dots \mapsto \mathcal{T}_{n-1}}_{\text{configuraciones transitorias}} \mapsto \underbrace{\mathcal{R}_n \mapsto \mathcal{R}_{n+1} \mapsto \dots}_{\text{configuraciones recurrentes}} . \quad (4.1)$$

Para el modelo unidimensional de BTW, el conjunto de configuraciones recurrentes es particularmente simple, ya que sólo contiene una sola configuración, a saber la configuración estable, $z_i = z^{\text{th}} \forall i$, ver figura (4.3)

sitio $i = 1$ cae, $z_i \rightarrow z_1 - 2$ y $z_2 \rightarrow z_2 + 1$, y cuando el sitio $i = L$ cae, $z_L \rightarrow z_L - 1$ y $z_{L-1} \rightarrow z_{L-1} + 1$. En esta perspectiva, el borde izquierdo está abierto a unidades de pendiente mientras el extremo derecho está cerrado.

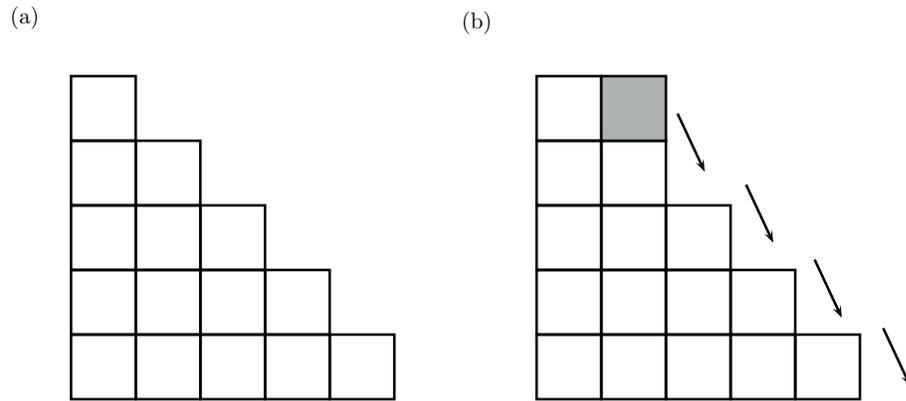


Figura 4.3: (a) La única configuración recurrente para el modelo BTW unidimensional en la rejilla de tamaño $L = 5$ con umbral de pendiente $z^{\text{th}} = 1$. todos los sitios tienen pendiente $z_i = z^{\text{th}}$. (b) Agregar un grano en el sitio $i = 2$ desencadena una avalancha. El grano caerá y abandonará el sistema luego de $a = L + 1 - i$ caídas. El tamaño de la avalancha s es una medida de la disipación de energía potencial.

Cualquier grano añadido al sistema en la configuración recurrente de escalera simplemente caerá a la derecha y abandonará el sistema en el límite abierto, ver figura (4.3). Por consiguiente, cuando al sistema ha entrado el conjunto de configuraciones recurrentes, el promedio de número de granos agregados al sistema iguala el promedio de número de granos que dejan el sistema. Decimos que el sistema está en un estado estacionario donde

$$\langle \text{entrada} \rangle = \langle \text{salida} \rangle \quad (4.2)$$

En términos de energía, el promedio de energía agregada iguala el promedio de energía disipada. Una medida de la energía disipada por una avalancha es el número total de caídas, la cual se define por el tamaño de la avalancha, s . Los granos son, en promedio, agregados en el medio de la pila. Cuando el sistema ha entrado en la configuración recurrente de escalera, los granos, en promedio, tomarán $(L + 1)/2$ pasos antes de dejar el sistema. Por eso, el promedio de tamaño de avalancha, $\langle s \rangle$, es proporcional al tamaño del sistema.

Cuando el sistema está en la configuración recurrente, un grano agregado en el sitio i desencadenará una avalancha de tamaño $s = L + 1 - i$, ver figura (4.3(b)). Por

lo tanto, el tamaño de las avalanchas va desde $s = L$, cuando un grano es agregado en el sitio $i = 1$, hasta $s = 1$, cuando añadimos un grano en el sitio $i = L$. El mayor tamaño posible de avalancha, $s_{max} = L$, escala linealmente con el tamaño del sistema. Sin embargo, el tamaño finito del sistema introduce un corte superior del tamaño de avalancha. Desde que el grano es agregado en una posición aleatoria, todos los tamaños de avalancha $1 \leq s \leq s_{max}$ ocurren con igual probabilidad.

4.2.2. Probabilidad de tamaño de avalancha

La probabilidad de observar una avalancha de tamaño s en un sistema de tamaño L la denotamos por $P(s; L)$. En la configuración recurrente, todos los tamaños de avalanchas $s = 1, \dots, L$ son igualmente probables de manera que

$$P(s; L) = \begin{cases} 1/L & \text{para } 1 \leq s \leq L \\ 0 & \text{para lo demás,} \end{cases} \quad (4.3)$$

en donde la probabilidad de tamaño de avalancha satisface la condición de normalización:

$$\sum_{s=1}^{\infty} P(s; L) = 1 \quad (4.4)$$

Es posible reescribir la probabilidad de tamaño de avalancha en una forma escalada. Introduciendo la función escalón de Heaviside

$$\Theta(x) = \begin{cases} 1 & \text{para } x \geq 0 \\ 0 & \text{para todo lo demás} \end{cases} \quad (4.5)$$

podemos escribir para $s = 1, 2, \dots$

$$\begin{aligned} P(s; L) &= \frac{1}{L} \Theta(1 - s/L) \\ &= s^{-1} \frac{s}{L} \Theta(1 - s/L) \\ &= s^{-1} \mathcal{G}_{1d}^{\text{BTW}}(s/s_c) \end{aligned} \quad (4.6)$$

en donde, hemos introducido el tamaño de avalancha de corte, $s_c(L) \equiv L$ y la función de escalado de la probabilidad de tamaño de avalancha

$$\mathcal{G}_{1d}^{\text{BTW}}(x) \equiv x\Theta(1-x) \quad (4.7)$$

la cual es función del tamaño de avalancha rescalada $x \equiv s/s_c$.

Por consiguiente, la probabilidad de tamaño de avalancha para el modelo de BTW unidimensional en una rejilla de tamaño L satisface la forma de escalado

$$P(s; L) = s^{-1}\mathcal{G}_{1d}^{\text{BTW}}(s/s_c) \quad (4.8)$$

donde el tamaño de avalancha de corte $s_c(L)$ diverge linealmente con el tamaño del sistema. La forma de escalado en la ecuación (4.8) para la probabilidad de tamaño de avalancha puede ser reescrita como :

$$sP(s; L) = \mathcal{G}_{1d}^{\text{BTW}}(s/s_c) \quad (4.9)$$

Aunque el lado izquierdo de la ecuación (4.9) es una función de dos variables, s y L , el lado derecho es sólo función de un variable rescalada, s/s_c . Un colapso de curvas para sistemas distintos se logra graficando la probabilidad de tamaño de avalancha rescalada $sP(s; L)$ en función del tamaño de avalancha rescalado s/s_c con el tamaño de avalancha de corte $s_c(L) = L$. La ecuación (4.8) es una suposición de escalado de tamaño finito. El modelo de BTW se autoorganiza en un estado crítico donde la probabilidad de tamaño de avalancha obedece una ley de escala de tamaño finito, sin ninguna sintonización de los parámetro de control. Se dice que el modelo muestra criticalidad autoorganizada.

La forma de escalado en la ecuación (4.8) para la probabilidad de tamaño de avalancha provee la información estadística completa acerca del comportamiento de las avalanchas en el modelo BTW unidimensional. Debemos considerar a las avalanchas como la respuesta del sistema a perturbaciones externas. Por eso, el promedio de tamaño de avalancha proporciona una medida de la susceptibilidad del sistema a la

perturbación externa de agregar un sólo grano. El promedio de tamaño de avalancha, $\langle s \rangle$, es el primer momento de la probabilidad del tamaño de avalanchas y puede ser calculado explícitamente:

$$\begin{aligned} \langle s \rangle &= \sum_{s=1}^{\infty} sP(s; L) \\ &= \frac{1}{L} \sum_{s=1}^L s \\ &= \frac{L+1}{2} \end{aligned} \tag{4.10}$$

El promedio de tamaño de avalancha es lineal con L y diverge con el tamaño del sistema. Podemos generalizar este cálculo al k -ésimo momento de la probabilidad de tamaño de avalancha:

$$\begin{aligned} \langle s^k \rangle &= \sum_{s=1}^{\infty} s^k P(s; L) \\ &= \frac{1}{L} \sum_{s=1}^L s^k \\ &\approx \frac{1}{L} \int_1^L s^k ds \end{aligned} \tag{4.11}$$

$$\propto \frac{L^k}{1+k} \quad \text{para } L \gg 1 \tag{4.12}$$

El k -ésimo momento de la probabilidad de tamaño de avalancha escala como L^k para rejillas de tamaño $L \gg 1$.

No existe en la actualidad una teoría que abarque todos los aspectos de los sistemas disipativos forzados lentamente que muestren criticalidad. La criticalidad autoorganizada podría ser una estructura apropiada para tratar con procesos de relajación intermitente, en los cuales la estadística de los eventos no tienen una escala inherente. Sin embargo, no hay una comprensión clara del contenido y amplitud de las clases de sistemas que muestran criticalidad autoorganizada.

Como ejemplo mostraremos tres sistemas forzados lentamente que tienen procesos de relajación: la pila de arroz, la corteza de la tierra y la atmósfera. Las características

generales de los tres sistemas físicos se resumen en la tabla (4.1).

Sistema	Pila de Arroz	Corteza de la tierra	Atmósfera
Fuente de energía	Adición de granos	Corrientes convectivas	Sol
Almacenamiento	Potencial gravitacional	Tensión	Calor latente
Origen del umbral	Fricción	Fricción	Saturación
Liberación de energía	Avalanchas	Terremotos	Eventos de lluvias

Tabla 4.1: Avalanchas, terremotos y eventos de lluvias son ejemplos de procesos de relajación de sistemas lentamente forzados. Analogías entre los tres sistemas físicos en términos de sus mecanismos de adición, almacenamiento y liberación de energía se muestran en la tabla. Estos sistemas son capaces de almacenar energía condicionados por la existencia de un umbral. Junto con la tasa de forzamiento, el umbral también da lugar a la liberación de energía.

Todos los tres sistemas son forzados lentamente, de tal manera que el promedio temporal entre eventos es mucho mayor que el promedio de la duración de los eventos. Dicho de otro modo, ya que no hay disipación de energía entre eventos, la tasa de entrada de energía es lenta comparada con la tasa de energía disipada durante un evento. En la pila de arroz, los granos son agregados a una tasa suficientemente lenta de tal manera que el sistema pueda relajarse en el intermedio de cada adición. En la corteza de la tierra, las corrientes convectivas generan tensión que se almacena a través de las placas tectónicas a una tasa comparable con la tasa de liberación de la energía durante un terremoto. En la atmósfera, el sol evapora el agua a una tasa lenta comparada a la tasa de la liberación de la lluvia durante un evento de lluvia.

Estos tres sistemas muestran capacidad para almacenar una cantidad finita de energía por la existencia de un umbral. La combinación del forzado lento y la existencia del umbral permiten a estos sistemas liberar energía intermitentemente en lugar de constantemente. De hecho, es exactamente la liberación intermitente de energía que hace posible definir el concepto de evento.

4.2.3. Procesos de ramificación (*branching*)

Se pueden visualizar las avalanchas como las raíces de un árbol que consisten de nodos (sitios de relajación) y ramificaciones (se induce la relajación). El tamaño de una avalancha es el número total de nodos en la red.

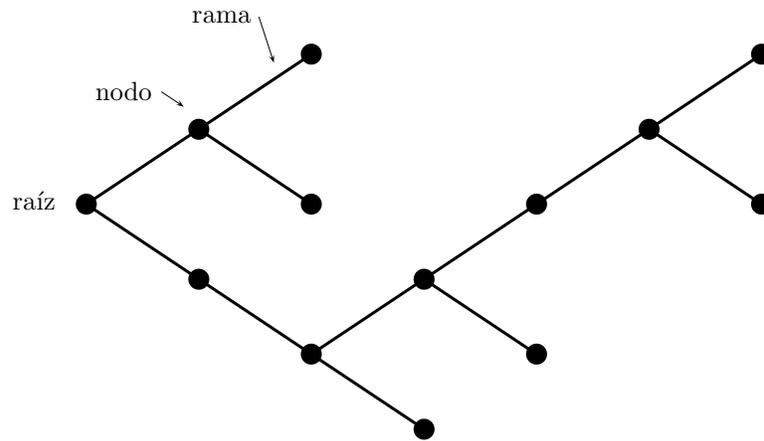


Figura 4.4: Un avalancha de tamaño finito $s = 13$ representada como las raíces de un árbol. Los nodos representan los sitios de relajamiento. El número de ramas que salen de una nodo es el número de relajamientos inducidos. Los nodos que no inducen relajamiento no tienen ninguna rama de salida. Todos los nodos tienen exactamente un rama de entrada excepto la raíz del árbol, representando el sitio donde la avalancha es iniciada. Por lo tanto, hay un total de $s - 1 = 12$ ramas.

La tasa de ramificación (*branching ratio*), puede definirse considerando un árbol finito, de tamaño s_k . Cada uno de los s_k nodos tiene exactamente una rama entrante, excepto la raíz que no tiene ninguna, entonces el número de ramas es $(s - 1)$. El número total de nodos en un conjunto de árboles finitos es $\sum_k s_k$, mientras el número total de ramas es $\sum_k (s_k - 1)$. Por lo tanto, el promedio de la tasa de ramificación (*branching ratio*), σ , para una conjunto de árboles finitos es

$$\begin{aligned} \langle \sigma \rangle &\equiv \frac{\# \text{ ramas}}{\# \text{ nodos}} = \frac{\sum_k (s_k - 1)}{\sum_k s_k} \\ &= 1 - \frac{1}{\langle s \rangle} \end{aligned} \tag{4.13}$$

No hacemos referencia a la probabilidad con la cual un sitio indujera más relajaciones o si los sitios están correlacionados durante una avalancha.

Para resumir, *la criticalidad auto organizada* ofrece una explicación unificada para los eventos de todos los tamaños sin escala característica. Los sistemas en no equilibrio forzados lentamente con dinámica de umbral se autoorganizan dentro de un estado estacionario, en el cual los eventos de todos los tamaños son causados por el mismo mecanismo y su frecuencia disminuye como una ley de potencia. En este contexto no existen los llamados eventos raros que requieran consideraciones especiales. Además muchos de estos sistemas pueden ser modelados como procesos de ramificación (*branching*).

4.3. Criticalidad en redes neuronales

En sistemas neuronales la existencia de avalanchas críticas fue predicha [7] y luego observadas experimentalmente [4, 5]. Las redes de neuronas vivas exhiben diversos patrones de actividades, incluyendo oscilaciones, sincronización y ondas de propagación. En trabajos recientes se ha mostrado otro tipo de actividad en sistemas compuestos por muchas unidades no lineales interactuando localmente. Por ejemplo, avalanchas, terremotos y fuegos forestales en sistemas organizados en un estado crítico en el cual los tamaños de los eventos no muestran una escala característica y son descritos por leyes de potencia. En el 2003 John Beggs y Dietmar Plenz publicaron un artículo [4], en el que investigan la existencia de modos de actividad con comportamiento emergentes complejos en redes de neuronas corticales. Mostraron que la propagación de la actividad espontánea en cultivos organotípicos de rebanadas delgadas de corteza cerebral de ratas está descrita por leyes de potencias de forma similar a las avalanchas en la pila de arena.

4.3.1. Avalanchas neuronales en circuitos neocorticales

Durante los procesos neuronales, las neuronas individualmente pueden integrar la entradas de miles de otras neuronas y, después de alcanzar un umbral, distribuyen su actividad de vuelta a la red. Este proceso básico de integración neuronal y redistribución es similar al observado en muchos sistemas complejos en los cuales unidades simples con umbrales integran y luego disipan energía de nuevo al sistema [20], tal como vimos en el ejemplo de la pila de arena de la sección (4.2).

Begg y Plenz [4] proponen que la actividad neuronal puede ser considerada similarmente como un tipo de avalancha neuronal en la cual la actividad se propaga como un potencial de acción desencadenado por neuronas individuales en neuronas posteriores. Aunque esto había sido propuesto para algunos modelos de redes neuronales [7], no estaba claro si las redes neuronales mostraban tal comportamiento crítico y si tal criticalidad era un rasgo de la organización neuronal.

Para examinar esos temas, estudiaron la propagación de la actividad neuronal espontánea en rebanadas de cortezas de ratas cultivadas con un arreglo de electrodos de 60 canales capaces de medir el potencial local espontáneo. Se formularon la pregunta: ¿Las redes corticales *in vitro* producen avalanchas que cumplan con la teoría de criticalidad autoorganizada? Sus resultados mostraron un nuevo modo de actividad espontánea en redes corticales: las avalanchas neuronales. Las avalanchas neuronales se caracterizan por leyes de potencia que describen la propagación de la actividad de los potenciales locales. La pendiente de estas leyes de potencia, como también el parámetro de ramificación (*branching*), parecen indicar que el mecanismo subyacente a estas avalanchas es un proceso de ramificación (*branching*) crítico. Concluyeron afirmando que los resultados de la actividad neuronal tienen mucho en común con la teoría de la criticalidad autoorganizada. Todas las redes corticales muestran distribuciones de leyes de potencia en el tamaño de las avalanchas. La red cortical en los cultivos llegan a este estado sin ninguna señal externa. La pendiente de las leyes de potencias

para los tamaños de avalanchas y para los tiempos de vida de las avalanchas, como también el valor obtenido experimentalmente de, σ , indican que las avalanchas pueden ser modelados con precisión como procesos de ramificación (*branching*). Por esas razones sus resultados parecen indicar que la actividad observada en las redes corticales deben ser consideradas como avalanchas neuronales.

Capítulo 5

Metodología

En este capítulo exponemos las técnicas utilizadas para la simulación de redes de neuronas con dinámica de tipo Morris-Lecar. Tomaremos en cuenta los algoritmos para la creación de la red y sus enlaces, con la finalidad de analizar la posible relación entre topología y comportamiento dinámico global de la red. Para ello el proceso de recableamiento aleatorio, que explicaremos en este capítulo, nos permite obtener distintas configuraciones de red. También describiremos las maneras de medir la dinámica de la red y obtener los observables dinámicos que nos interesan.

Las simulaciones se llevaron a cabo con programas computacionales que generan los datos de la evolución temporal. De igual forma el procesamiento de esos datos; su graficación, el calculo de histogramas, el calculo de curvas de ajuste se realizó a través de programas que ejecutaban scripts en lenguaje *gnuplot*.

5.1. Red de neuronas de Morris-Lecar

5.1.1. Características de la red de neuronas

Las redes están constituidas por nodos y enlaces (ver (2.2.2)), en nuestra red de neuronas de Morris-Lecar los nodos representan las *neuronas* y los enlaces entre ellos las *conexiones sinápticas*.

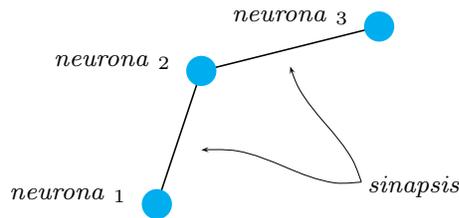


Figura 5.1: Un ejemplo sencillo de una red de neuronas de orden $N = 3$. El conjunto de nodos está formado por las neuronas y el conjunto de los enlaces son las sinapsis entre neuronas

En nuestra red de neuronas el número de nodos considerado es $N = 64$, representando un conglomerado de 64 neuronas, que aunque comparado con el número de neuronas que posee el cerebro es insignificante pero nos permite indagar en la conexión entre dinámica y topología con recursos computacionales limitados.

nos vemos limitados por el tiempo de computo necesario para modelar una cantidad mayor de neuronas.

Cada neurona esta conectada a sus $(N - 1)$ vecinos, el conjunto de los enlaces tendrá $N(N - 1)$ elementos, que son el total de conexiones sinápticas en la red. El alto grado de conectividad trata de emular el gran número de conexiones sinápticas presentes en sistemas neurológicos. Al construir la red de neuronas le asignamos a cada conexión sináptica un valor de relevancia o *peso*, en nuestro caso una distancia física l_{ij} (ver (2.2.7)), que nos muestra la fortaleza de la conexión entre la neurona i y j . Por tal motivo nuestra red es *pesada* con distintos niveles de interacción. Mientras mayor sea la distancia física menor será el nivel de interacción.

5.1.2. Características de los nodos de la red

Las neuronas (nodos) están descritas por las ecuaciones de Morris-Lecar [18], el estado de cada neurona esta dado por el par (V, X) , donde $V(t)$ representa el voltaje de

membrana en el tiempo. Estas ecuaciones son biológicamente plausibles por lo cual las simulaciones son realistas desde el punto de vista de la física de los sistemas biológicos. Podemos escribir la ecuación diferencial (3.40) para el voltaje de la membrana neuronal de manera sencilla como sigue

$$C_m \frac{dV}{dt} = -I_{Ion} + I(t) \quad (5.1)$$

donde I_{Ion} está relacionado con la corriente de las especies iónicas a través de la membrana. El término $I(t)$ representa la corriente externa a la cual es sometida la membrana neuronal, que corresponde a la suma de las corrientes que recibe una neurona de sus vecinas; es decir, al *término de interacción*.

Conocida la ecuación diferencial para el voltaje V (5.1) como la de la variable auxiliar X (3.41), necesitamos conocer un estado inicial $(V(t_0), X(t_0))$ y por medio de la integración de las ecuaciones diferenciales (3.40) y (3.41) a través del Método de Euler (5.5) podemos conocer el estado siguiente $(V(t_0 + \Delta t), X(t_0 + \Delta t))$, asumiendo que conocemos todos los valores de las constantes y parámetros establecidos en la sección (5.7).

5.2. Recableado aleatorio

Como queremos evaluar la relación entre la topología y el comportamiento dinámico de la red debemos eventualmente cambiar la propiedades de la red, en nuestro caso esto corresponde a la modificación del *peso* asociado a ciertos enlaces que serán elegidos aleatoriamente, tal proceso lo denominaremos *recableado aleatorio*.

Para obtener configuraciones distintas de redes de neuronas recableamos aleatoriamente: partimos de una red *periódica* en la que cada enlace tiene un peso asociado igual a la distancia física l_{ij} , y cada neurona esta enlazada a sus $(N - 1)$ neuronas vecinas. Notemos que cada neurona es exactamente igual en sus propiedades a la demás del resto de la red. A continuación agregamos enlaces de largo alcance, esto es, a un enlace

elegido aleatoriamente con un nivel de interacción $l_{ij} > 1$, le será asignado el nivel de interacción máximo $l_{ij} = 1$. De esta forma se conectarán zonas de la red, que de otro modo estarían muy alejadas, por medio de un nuevo enlace aleatorio. Este proceso se lleva a cabo tantas veces como números de enlaces de largo alcance N_l desee. En la figura(5.2), se muestra este proceso de recableado aleatorio.

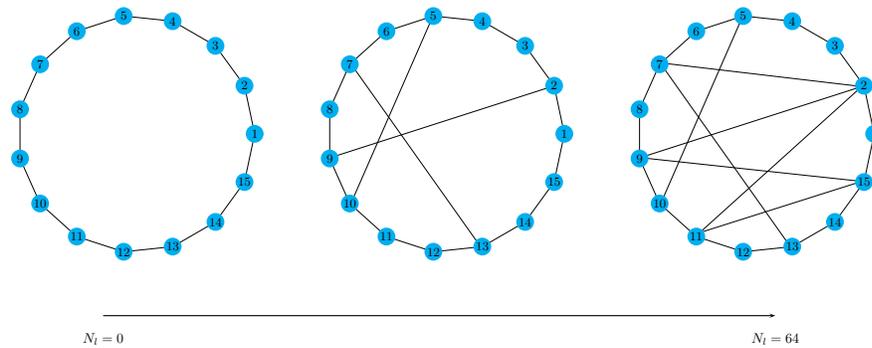


Figura 5.2: Proceso de recableado aleatorio para una red de $N = 15$ neuronas dependiente del valor N_l , esta es la cantidad de enlaces que se le agregan a la red. En nuestro caso $0 \leq N_l \leq 64$. El caso inicial, una red periódica, corresponde a $N_l = 0$, es decir, ningún enlace de largo alcance es agregado. Este proceso se detiene cuando son agregados $N_l = 64$ enlaces aleatorios a la red inicial. En esta representación solo se representan los enlaces de mayor nivel de interacción $l_{ij} = 1$ de la red, los demás son omitidos.

La cantidad de enlaces agregados a la red periódica inicial corresponde a una configuración de red distinta a la red periódica inicial. Todas las configuraciones de red obtenidas del proceso de recableado aleatorio serán simuladas para evaluar su evolución temporal. En la tabla (5.1) mostramos los valores de porcentajes de enlaces de largo alcance usados en nuestras simulaciones con sus correspondientes valor numérico. La intención al agregar enlaces de largo alcance es evaluar las zonas intermedias entre la periodicidad y el desorden, este rango intermedio es mejor conocido como mundo pequeño concepto introducido por Watt y Strogatz [23].

Porcentaje (%)	Nro. enlaces aleatorios (N_l)
7	5
10	6
15	9
16	10
17	11
18	12
20	13
30	19
100	64

Tabla 5.1: Valores de porcentaje de enlaces aleatorios agregados a la red con los números equivalentes de enlaces aleatorios.

Todas las configuraciones de las redes de neuronas correspondientes a los valores dados en la tabla (5.1) se caracterizan por el valor de la *eficiencia global* E_{glob} y la *eficiencia local* E_{loc} , calculados de acuerdo al formalismo de Latora y Marchiori [13]. Para caracterizar las redes es necesario utilizar estas medidas ya que nuestras redes son pesadas (ver sección (2.7)).

5.3. Simulación de la sinapsis

La interacción sináptica se toma en cuenta en el término $I(t)$ de la ecuación (3.40) o en la versión resumida (5.1). Cada interacción sináptica (enlaces) está pesada por el factor l_{ij} de distancia física produciendo así distintos niveles de interacción entre las neuronas. La interacción sináptica entre las neuronas que conforman la red se simula tomando en cuenta un acoplamiento global no autoinducido que se rige por la siguiente

expresión [11]

$$I_i^{sin} = \sum_{j=1}^N \frac{J_{max}}{N} e^{-\gamma(l_{ij})^2} \frac{1}{1 + e^{\beta(V_j - \theta)}} (V_s - V_i) \quad (5.2)$$

donde el primer término $\frac{J_{max}}{N}$, se refiere a la intensidad máxima de acoplamiento normalizada por el tamaño de la red. El segundo factor $e^{-\gamma(l_{ij})^2}$ obedece un comportamiento gaussiano centrado sobre la neurona de referencia i , toma en cuenta el peso del enlace l_{ij} . Como sabemos al aumentar el argumento de la exponencial el valor tenderá a cero, de esta manera se ve como el nivel de interacción entre neuronas disminuye de acuerdo al peso entre sus enlaces. El tercer término, $\frac{1}{1 + e^{\beta(V_j - \theta)}}$, está asociado al nivel de saturación de la neurona presináptica que se representa como una sigmoide. Por último, la diferencia de voltaje incluidos en el cuarto término, $(V_s - V_i)$, indica si la conexión es de carácter inhibitor o excitatoria representando de esta forma el comportamiento observado para neuronas reales. Los valores de las constantes usadas se presentan en la tabla (5.2).

Constante	Valor
J_{max}	1.0
γ	1.0
β	5.0
θ	0.0 mV
V_s	0.1 mV

Tabla 5.2: Valores de parámetros para la expresión de interacción sináptica

5.4. Evolución dinámica y observables dinámicos

La evolución de los nodos de la red está dada por la variación temporal del voltaje $V_i(t)$ de cada una de las neuronas de la red. En la figura (5.3) mostramos un esquema

de la evolución dinámica del sistema en donde las neuronas pueden tener dos estados posibles encendidas y apagadas:

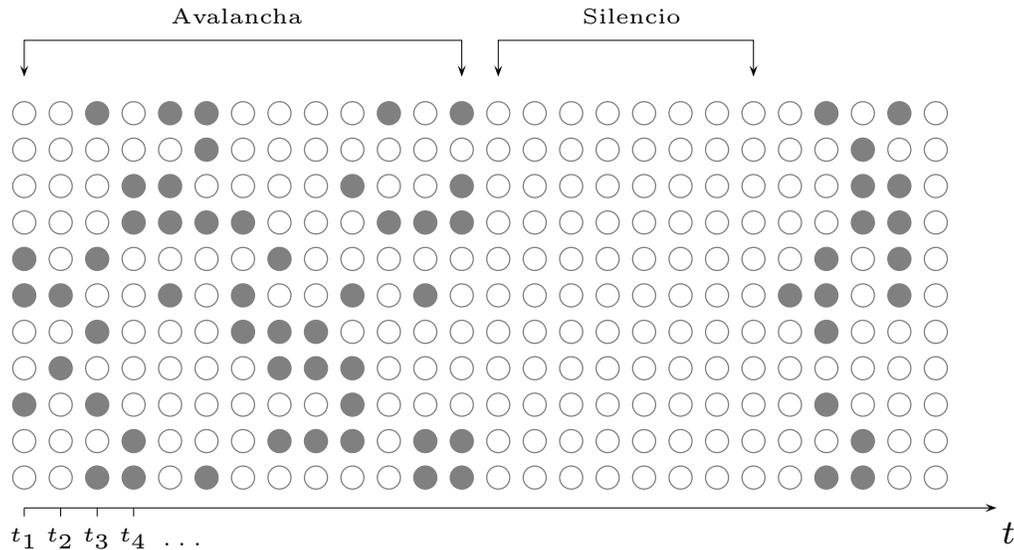


Figura 5.3: Representación de la evolución dinámica de la red donde se muestra una de avalancha seguida de un silencio, para luego entrar en otra avalancha. Los puntos grises representan neuronas encendidas, mientras que un punto blanco representa una neurona apagada.

Con el fin de estudiar la aparición de criticalidad en las redes neuronales simuladas debemos definir los siguientes conceptos:

- *Red apagada:* En esta situación los voltajes de todas las neuronas poseen un valor inferior a un umbral definido. En la representación de la figura (5.3) es el caso para un tiempo específico en el cual todos los puntos son blancos.
- *Red encendida:* En este estado al menos una neurona en la red dispara un potencial de acción y su voltaje supera el *umbral*. En la figura (5.3) corresponde a las situaciones en que al menos hay un nodo gris.
- *Avalancha:* Es el intervalo temporal en el que la red se encuentra encendida.

- *Silencio*: Se define como el intervalo de tiempo en el cual la red se encuentra apagada.
- *Tamaño de avalancha, s* : Es el número de nodos encendidos durante una avalancha.
- *Tiempo de vida de avalancha, Δt* : Es el tiempo de duración de una avalancha de actividad en la red.
- *Tasa de ramificación, σ* : Es el promedio del cociente en cada avalancha de neuronas encendidas en un tiempo $t + \Delta t$ entre las neuronas encendidas en un tiempo t , se entiende como una relación entre neuronas hijas y neuronas progenitoras.

El valor del voltaje de umbral usado fue de 0 mV.

5.4.1. Medición de la actividad de la red

Anteriormente definimos los observables dinámicos que mediremos sobre la actividad de cada una de las redes correspondientes a los valores de porcentajes de enlaces de largo alcance, de la tabla (5.1). Dichos observables dinámicos los mediremos de dos maneras distintas: un muestreo a saltos en la escala temporal, que llamaremos *jump* (J) por su traducción al inglés, y un promedio en ventanas, que llamaremos *window* (W). Estas maneras de medir la dinámica persiguen emular el proceso de mediciones en experimentos in-vitro e in-vivo sobre sistemas neurológicos [4, 5, 9, 16, 21].

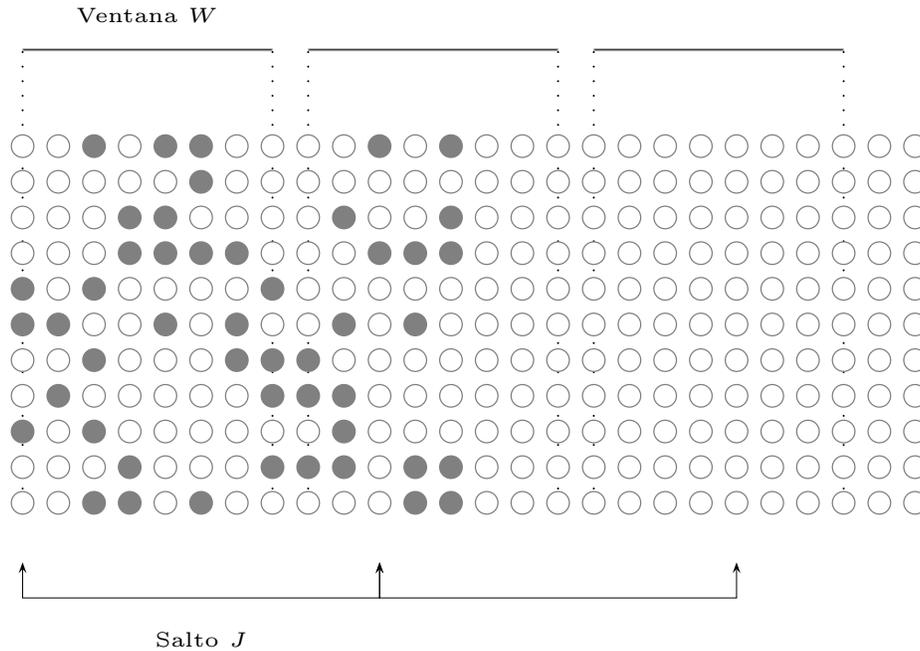


Figura 5.4: Esquema de las distintas maneras de medir la dinámica global de las redes: *jump*, J , corresponde a un muestreo cada cierto tiempo y *window*, W , corresponde a un promedio en el tiempo. Aquí n es un número entero.

Detallemos un poco mas en que consiste cada una de estas maneras de medir:

jump Como se ve en la figura (5.4), la medición en *jump* es un muestreo de la actividad de la red en saltos temporales ignorando el intermedio. La red se explora cada J unidades de integración.

window La medición en ventanas no pierde tanta información como en el caso de la medición a saltos, (figura (5.4)) vemos que en este caso se adquieren datos en ventanas de ancho W , en las cuales se promedian los observables dinámicos.

En la tabla (5.3) mostramos los valores de *jump* y *window* que utilizados en nuestras simulaciones.

<i>jump</i> (J)	<i>window</i> (W)
10^0	-
10^1	10^1
10^2	10^2
10^3	10^3
10^4	10^4
10^5	10^5

Tabla 5.3: Valores de *jump* y *window* utilizados en las mediciones de la dinámica de la red de neuronas.

De la tabla (5.3), notamos que no medimos para $W = 1$ ya que obviamente resultaría la misma medida correspondiente para $J = 1$.

5.5. Integración de las ecuaciones de Morris-Lecar

Para la integración de las ecuaciones se utilizó el método de Euler. De acuerdo a este método el sistema se representa de la siguiente forma

$$\mathbf{E}(t) = \begin{pmatrix} V(t) \\ X(t) \end{pmatrix} \quad (5.3)$$

la integración queda como

$$\mathbf{E}(t + \Delta t) = \mathbf{E}(t) - \begin{pmatrix} g_{Ca}m_{\infty}(V - V_{Ca}) + g_KX(V - V_K) + g_l(V - V_l) - I \\ -\frac{\phi}{\tau_x}(w_{\infty} - X) \end{pmatrix} \Delta t$$

las condiciones iniciales estan dadas por

$$\mathbf{E}(t = 0) = \begin{pmatrix} V(0) \\ X(0) \end{pmatrix} \quad (5.4)$$

estos valores iniciales son números aleatorios uniformemente distribuidos.

5.6. Algoritmos

A continuación explicaremos con un esquema general el funcionamiento del código que simula la red de neuronas Morris-Lecar.

1. Inicialización de los parámetros y variables.
2. Construcción de la red. Este proceso incluye varios pasos que especificaremos a continuación:
 - Generación de enlaces de mayor nivel de interacción, creando una red en forma de anillo donde cada nodo se conecta solo a sus primeros vecinos.
 - Recableado aleatorio, generando los enlaces aleatorios satisfaciendo siempre la condición de unir nodos que de otra manera estarían muy lejanos. Estos enlaces son también de mayor nivel de interacción.
 - Se calcula la matriz de longitud de camino más corto para la red anterior, es decir, calcular d_{ij} entre cada par de nodos i y j .
 - Generación de enlaces de menor nivel de interacción; se conectan cada nodo de la red con los demás nodos con los cuales no posea un enlace directo. Se fija el peso l_{ij} del nuevo enlace entre el nodo i y j , como el elemento de la matriz de longitud de camino mas corto d_{ij} .

$$l_{ij} = d_{ij} \tag{5.5}$$

- En este punto tenemos la red generada representada por la matriz de distancia física l_{ij} .
3. Generación aleatoria de condiciones iniciales de voltaje para las neuronas.
 4. Se integran las ecuaciones de Morris-Lecar para cada neurona. En cada paso temporal se llevan a cabo las siguientes instrucciones:

- Se calcula la interacción entre los nodos de la red, es decir, se calcula el valor de I_{sin} para cada nodo.
- Resolución por el Método de Euler de las ecuaciones de Morris-Lecar.
- Se explora la red para determinar si esta en condición de avalancha o estado de silencio. Se mide el tamaño de avalancha s , y el tiempo de vida Δt , y la tasa de ramificación σ .
- Se guarda en un archivo los datos de la evolución dinámica.

Los datos medidos en la evolución temporal de la red, tamaño de avalancha, s , tiempo de vida de avalancha, Δt , y tasa de ramificación, σ , se guardan en disco. Posteriormente estos datos se analizan con un programa ejecutor de scripts escritos en lenguaje *gnuplot*.

El proceso de analisis de datos contempla: el cálculo de histogramas para las variables s y Δt , el cálculo de la línea de ajuste para los histogramas anteriores y la graficación de la variable σ .

5.7. Valores de parámetros de la simulación

A continuación mostramos los valores de constantes y parámetros usados para la simulación de las ecuaciones de Morris-Lecar.

- Paso de integración $\Delta t = 0.001$.
- Capacitancia de la membrana celular $C_m = 1 \mu F/cm^2$.
- Potenciales de ajuste:

$V_1 = -0.01 \text{ mV}$
$V_2 = 0.15 \text{ mV}$
$V_3 = 0.00 \text{ mV}$
$V_3 = 0.30 \text{ mV}$

Tabla 5.4: Valores de potenciales de ajuste para la ecuación de Morris-Lecar.

- Potenciales de Nernst:

$V_{Ca} = 1.0 \text{ mV}$
$V_K = -0.7 \text{ mV}$
$V_l = -0.5 \text{ mV}$

Tabla 5.5: Potenciales de Nernst para las especies iónicas, en las ecuaciones de Morris-Lecar.

- Conductancias máximas:

$\bar{g}_{Ca} = 1.0 \frac{1}{\Omega \text{cm}^2}$
$\bar{g}_K = 2.0 \frac{1}{\Omega \text{cm}^2}$
$\bar{g}_l = 0.5 \frac{1}{\Omega \text{cm}^2}$

Tabla 5.6: Conductancias máximas para las especies iónicas en la ecuación de Morris-Lecar.

- Tasa máxima de cierre de los canales de potasio $\phi = 0.2$.
- Corriente externa aplicada $I_{ext} = 0.085 \times 10^{-4} \frac{A}{\text{cm}^2}$.

Capítulo 6

Resultados

En el capítulo anterior se presentaron los lineamientos generales para la simulación de agregados neuronales del tipo Morris-Lecar con interacción sináptica dada por (5.2). Como mencionamos anteriormente, cada elemento establece interacciones con el resto de la red mediante una función de acople sináptico (5.3). Los niveles de interacción están pesados por la distancia de separación entre los elementos de la red, l_{ij} .

En nuestro trabajo partimos de un anillo uniforme, con $N = 64$ elementos conectados solo a primeros vecinos para luego añadir: $N_l(\%) = 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance de forma aleatoria (ver tabla (5.1)). Las distintas configuraciones generadas al cambiar el anillo periódico inicial, por la incorporación de conexiones de largo alcance, definen redes con distintas topologías que son utilizadas en nuestras simulaciones.

La evolución dinámica de la red en una configuración dada se registra en cada paso de integración. Los observables dinámicos de relevancia para la presente investigación son el tamaño de avalancha de actividad espontánea, s , y el tiempo de vida de avalanchas, Δt , y la tasa de ramificación, σ . Para cada uno de los observables se calculó su distribución de probabilidad.

Con el fin de caracterizar las propiedades estructurales de cada una de estas redes usamos tres cantidades distintas: eficiencia global E_{glob} , eficiencia local E_{local} y costo,

de acuerdo a Latora y Marchiori [14]. Con el fin de encontrar relación entre la topología de las redes y su dinámica global.

A continuación presentamos los resultados obtenidos en el estudio computacional de las redes neuronales.

6.1. Dependencia de la actividad de la red con la topología ($J = 1$)

En esta sección reportamos los resultados de la actividad tipo avalanchas en las redes dadas por los valores de enlaces de largo alcance mostradas en la tabla (5.1). Estas redes fueron generadas de acuerdo al proceso de recableado aleatorio considerado en (5.2). Los resultados que mostramos a continuación se determinaron realizando medidas con cada paso de integración, es decir, con un valor de la variable de salto $J = 1$. Los demás resultados de los valores de J y W , mostrados en la tabla (5.3), serán presentados en las secciones siguientes.

Mostramos primeros las gráficas distribución de probabilidad de tamaño de avalanchas, $P(s)$, luego presentaremos las gráficas de distribución del tiempo de vida de las avalanchas, $P(\Delta t)$, y por último los histogramas de la tasa de ramificación $P(\sigma)$.

6.1.1. Tamaño de avalanchas, s

Las distribuciones de probabilidad de tamaño de avalanchas de cada una de las configuraciones correspondientes a $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance añadidos a la red periódica inicial, se presentan en la figura (6.1). La distribuciones de probabilidad $P(s)$ se muestran normalizadas con el valor máximo de tamaño de avalancha $s_{\text{máx}}$. En algunas de las gráficas mostradas, la distribución de tamaño de avalanchas $P(s)$ posee un comportamiento que se aproxima a una ley de potencia, de la forma $P(s) \approx s^{-\gamma}$. La

línea roja mostrada junto a los datos experimentales corresponde a una ley de potencia de exponente $-3/2$, es decir, $P(s) = s^{-3/2}$. Este exponente corresponde al valor reportado experimentalmente [4, 5, 16, 21]. El establecimiento de enlaces aleatorios de largo alcance modifica el comportamiento de la distribución de tamaño de avalancha $P(s)$ como se puede observar en la figura (6.1). Para $N_l \sim 64(100\%)$ la distribución no se corresponde a una ley de potencia, para luego pasar a la siguiente configuración $N_l \sim 19(30\%)$ en donde los datos experimentales se ajustan bastante bien a la línea roja de la ley de potencia de exponentes característico $-3/2$ aproximadamente sobre dos ordenes de magnitud. Para las configuraciones con $N_l \sim 10(16\%)$ y $9(15\%)$ los datos experimentales se ubican bastante cercanos a la ley de potencia de exponente $-3/2$, pero no corresponden estrictamente a un comportamiento libre de escala ya que no se ajustan del todo a la línea roja. Para las demás configuraciones existen puntos bastante alejados de la ley de potencia.

6.1.2. Tiempo de vida de avalanchas, Δt

La distribución de tiempo de vida de las avalanchas, Δt , en función del número de enlaces de largo alcance, se comporta de una manera bastante similar a la observada en los resultados de tamaño de avalancha. Sin embargo en este caso el exponente reportado experimentalmente es de -2 de acuerdo a [4, 5, 16, 21]. Por ellos la línea roja observada en la figura (6.2) es de la forma, $P(\Delta t) = \Delta t^{-2}$.

En esta figura se observa la dependencia de la distribución de tiempo de vida con la topología para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance añadidos a la red periódica. Cada una de las probabilidades $P(\Delta t)$ están normalizadas por el valor máximo de tiempo de vida $\Delta t_{\text{máx}}$, obtenidos en cada una de las simulaciones de las redes neuronales. Para valores de N_l distintos a $19(30\%)$, el comportamiento de las distribuciones de tiempo de vida $P(\Delta t)$ no es estrictamente una ley de potencia de exponente -2 , de hecho

podemos apreciar como algunos puntos caen bastante alejados de la ley de potencia. En el caso de $N_l \sim 19(30\%)$ los datos coinciden mejor con la ley de potencia de exponente -2 aproximadamente en un orden de magnitud. La desviación exponencial en la cola de los resultados simulados se corresponde con el comportamiento reportado experimentalmente.

6.1.3. Tasa de ramificación, σ

Se estudió también el comportamiento de la tasa de ramificación σ para cada configuración de la red. En la figura (6.3) se observa el histograma de la tasa de ramificación para cada red neuronal, correspondientes a $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance añadidos a la red periódica (ver tabla (5.1)). Cada histograma se normaliza con el máximo valor de σ obtenido en la simulaciones $\sigma_{\text{máx}}$. Observamos que en las gráficas de los histogramas los valores máximos de $P(\sigma)$ se ubican bastante cercanos al valor crítico de $\sigma = 1$. En particular todas las gráficas se muestran en un rango pequeño alrededor de $\sigma = 1$, ubicado entre $0.999975 \leq \sigma \leq 1.00015$. Destacamos que en el histograma de la red con $N_l \sim 19(30\%)$ el valor máximo de $P(\sigma)$ es el que está más cercano al valor crítico $\sigma = 1$, comparado con los demás histogramas de las otras configuraciones simuladas.

Para resumir, en los resultados anteriores correspondientes a la simulación de redes neuronales para varias topologías, se observaron configuraciones de redes para las cuales el comportamiento se ubica bastante cercano a un comportamiento libre de escala de los observables dinámicos $N_l \sim 11(17\%)$ y $10(16\%)$, esto es, una ley de potencia de la forma $P(s) \approx s^{-3/2}$ para el tamaño de avalanchas y $P(\Delta t) \approx \Delta t^{-2}$ para las distribuciones de tiempo de vida de avalanchas. Sin embargo, para $N_l \sim 19(30\%)$ el ajuste a la ley de potencia particularmente es mejor que en las configuraciones antes mencionadas. Este resultado apoya fuertemente la idea de que el comportamiento de

leyes de potencias observada en la actividad espontánea de cultivos neuronales [4, 5] podría tener un origen topológico. En las secciones siguientes analizamos como afecta el proceso de observación, medir en saltos J y ventanas W , el comportamiento de las distribuciones de los observables considerados.

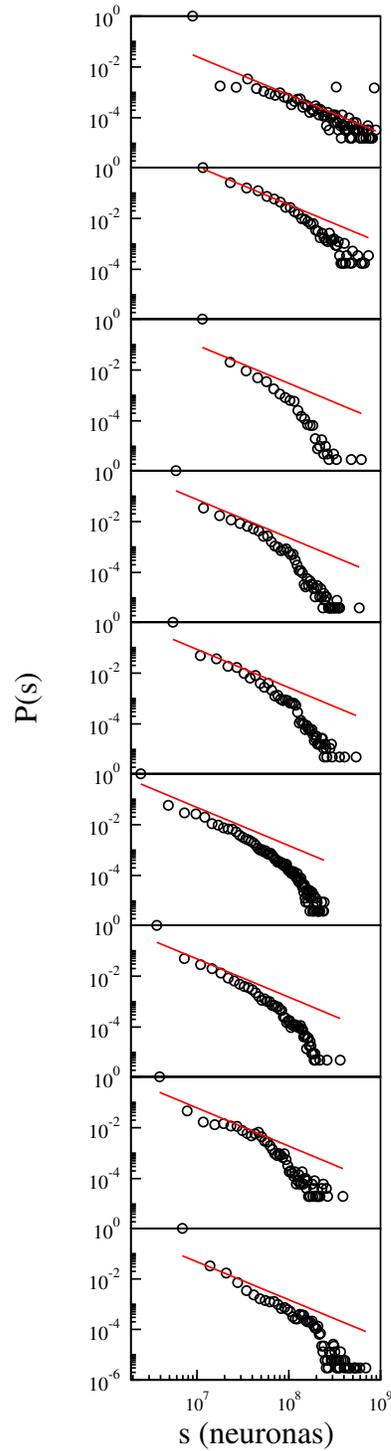


Figura 6.1: De arriba a abajo, las distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance adicional. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$.

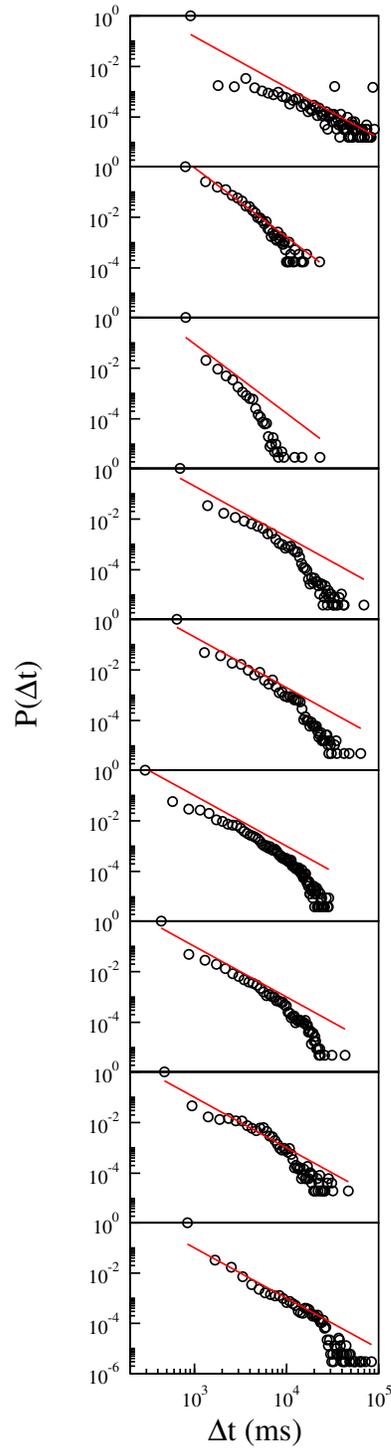


Figura 6.2: De arriba a abajo, distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2 .

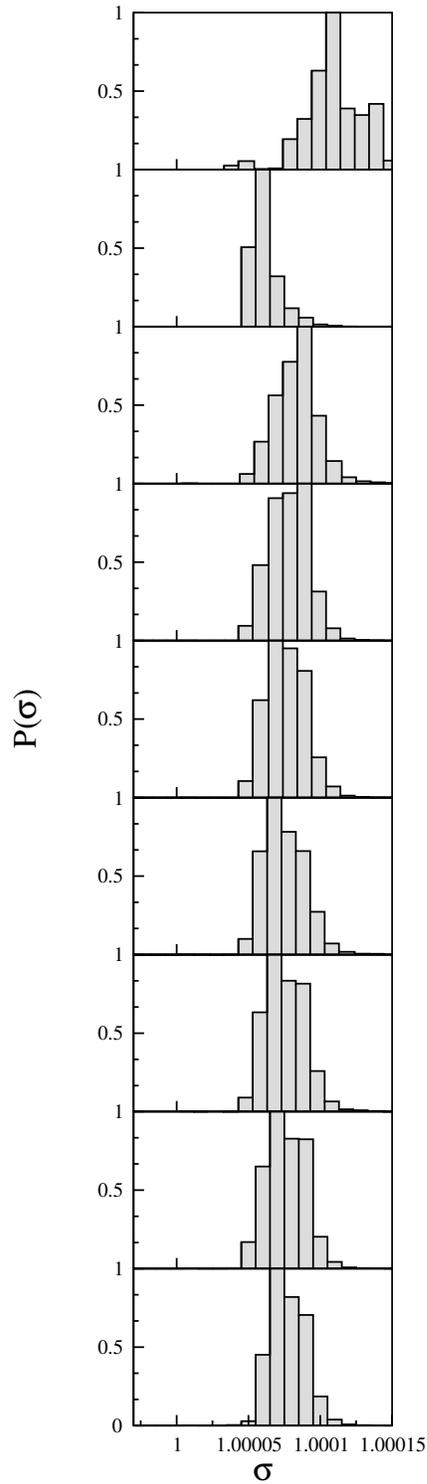


Figura 6.3: De arriba a abajo, distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ para $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance.

6.2. Dependencia de la actividad con el proceso de observación

Como vimos en la sección anterior (6.1), los resultados obtenidos parecieran relacionar la topología de la red con el comportamiento de las características del sistema. Haciendo analogía con los procedimientos de medición usados para cuantificar la actividad de las redes neuronales en los estudios en capas superficiales de la corteza *in vitro* [4, 5] e *in vivo* [9], como también en la actividad de cortezas cultivadas aisladamente [16, 21]. De esta forma pretendemos emular el uso de equipos de medición sobre la actividad de las redes simuladas. Como en la sección anterior observamos la actividad de la red, sin embargo en este caso tal observación se realizará en saltos de observación, J , y en ventanas de observación, W (ver sección (5.4.1)).

6.2.1. Dependencia con muestreo en saltos, J

A continuación mostramos los resultados de estudiar el comportamiento de las distribuciones de tamaño de avalancha, y de tiempo de vida de avalancha y de la tasa de ramificación, en función de la observación en saltos J , para las configuraciones especificadas en la tabla (5.3).

6.2.1.1. Tamaño de avalanchas, s

En la figura (6.6) se muestran las gráficas correspondientes a las distribuciones de probabilidad de tamaño de avalanchas, en función de la topología con $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance. En este caso también se muestra la dependencia con el proceso de observación en saltos, J .

Observamos que al variar los saltos J , en los que se realiza el proceso de medición el comportamiento de las distribuciones de probabilidad de tamaño de avalancha se ven

modificadas. En particular al llegar al valor de $J = 10^5$ las distribuciones se ajustan bastante bien a la ley de potencia con exponente $-3/2$ dada por la línea roja, en particular para los valores de $N_l \sim 11(17\%)$, $10(16\%)$ y $9(15\%)$. Para este valor de salto $J = 10^5$ las distribuciones de las demás configuraciones presentan desviaciones importantes de la ley de potencia. Para el caso $N_l \sim 19(30\%)$ con $J = 10$ y 10^2 , se observa un mejor ajuste a la ley de potencia que el exhibido con $J = 1$ (figura (6.4)). Hacemos notar que a medida que aumenta J la cantidad de datos disponibles para el análisis es menor. En particular para $N_l \sim 64(100\%)$, $19(30\%)$ y $J = 10^5$ la cantidad de datos es insuficiente.

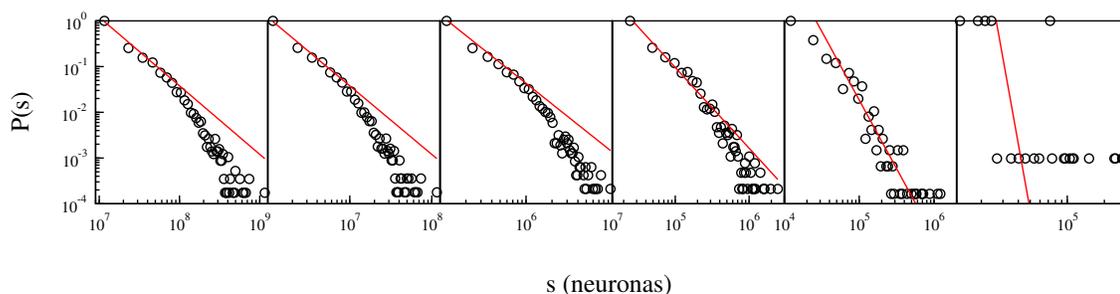


Figura 6.4: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para la configuración con $N_l \sim 19(30\%)$. Y su dependencia con la variable de saltos de observación, $J = 10^0, 10^1, 10^2, 10^3, 10^4, 10^5$.

6.2.1.2. Tiempo de vida de avalanchas, Δt

En la figura (6.7), presentamos los resultados de las distribuciones de tiempo de vida de las avalanchas generadas en las simulaciones de las redes neuronales para cada configuración de red con $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance con los valores de saltos, J , dados en la tabla (5.3). Estas distribuciones se ven modificadas al variar J , alcanzándose un ajuste bastante aceptable con $J = 10^5$ en las situaciones de $N_l \sim 10(16\%), 11(17\%)$ y $12(18\%)$. Sin embargo el caso de $N_l \sim 19(30\%)$, (ver figura (6.5)), muestra una tendencia cercana a la ley de potencia para todo J .

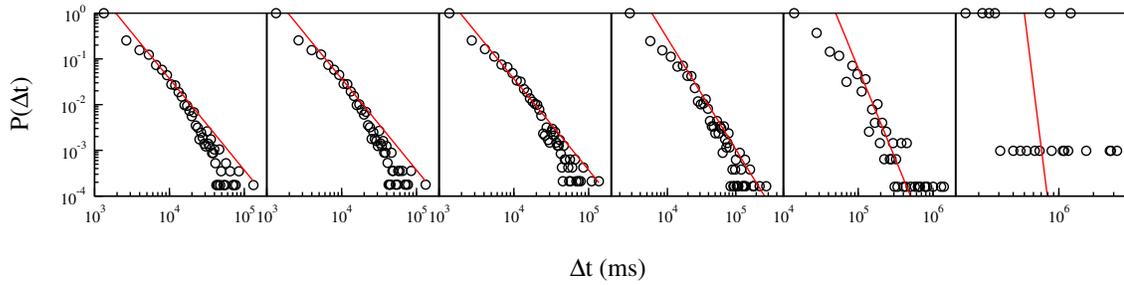


Figura 6.5: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s para la configuración con $N_l \sim 19(30\%)$. Y su dependencia con la variable de saltos de observación, $J = 10^0, 10^1, 10^2, 10^3, 10^4, 10^5$.

6.2.1.3. Tasa de ramificación, σ

Los resultados de los histogramas de la tasa de ramificación, σ , se muestran en la figura (6.8). Para los valores considerados de $\%$ de largo alcance. Además se considera la influencia de la medición en saltos J para valores de $J = 10, 10^2, 10^3, 10^4$ y 10^5 . Se observa que el valor máximo de $P(\sigma)$ se encuentra bastante cercano al valor crítico $\sigma = 1$. Además, para todas las configuraciones de red, al aumentar el valor de J los histogramas se dispersan alrededor del valor de σ en que ocurre el máximo de probabilidad $P(\sigma)_{\text{máx}}$. Destacamos, que para el caso de $N_l \sim 19(30\%)$ el máximo de $P(\sigma)$ se ubica más cercano al valor crítico, $\sigma = 1$, comparado con los máximos de las demás redes. Todos los datos de las distribuciones anteriores e histogramas, fueron normalizados por el máximo valor de probabilidad arrojado.

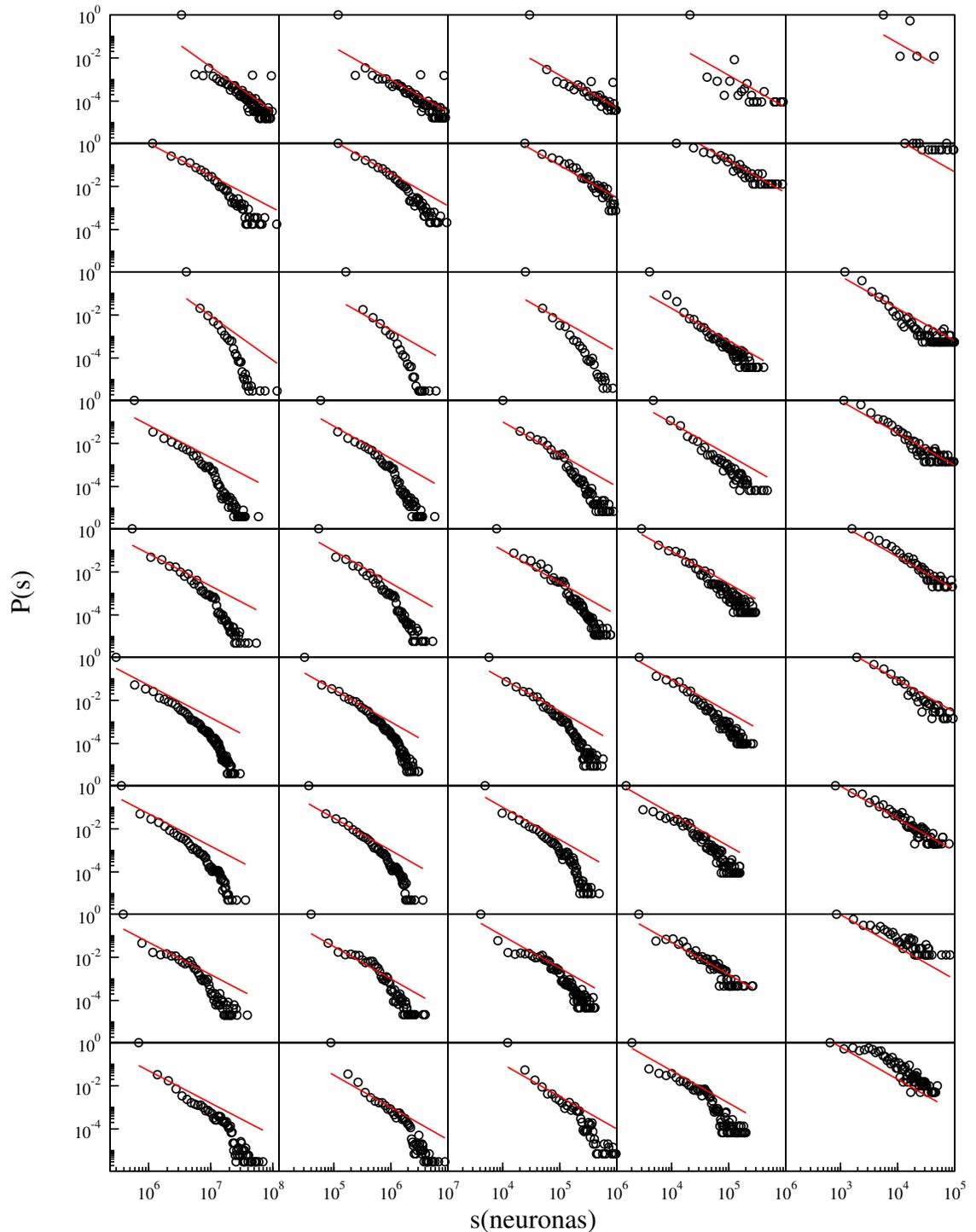


Figura 6.6: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000, 100000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$.

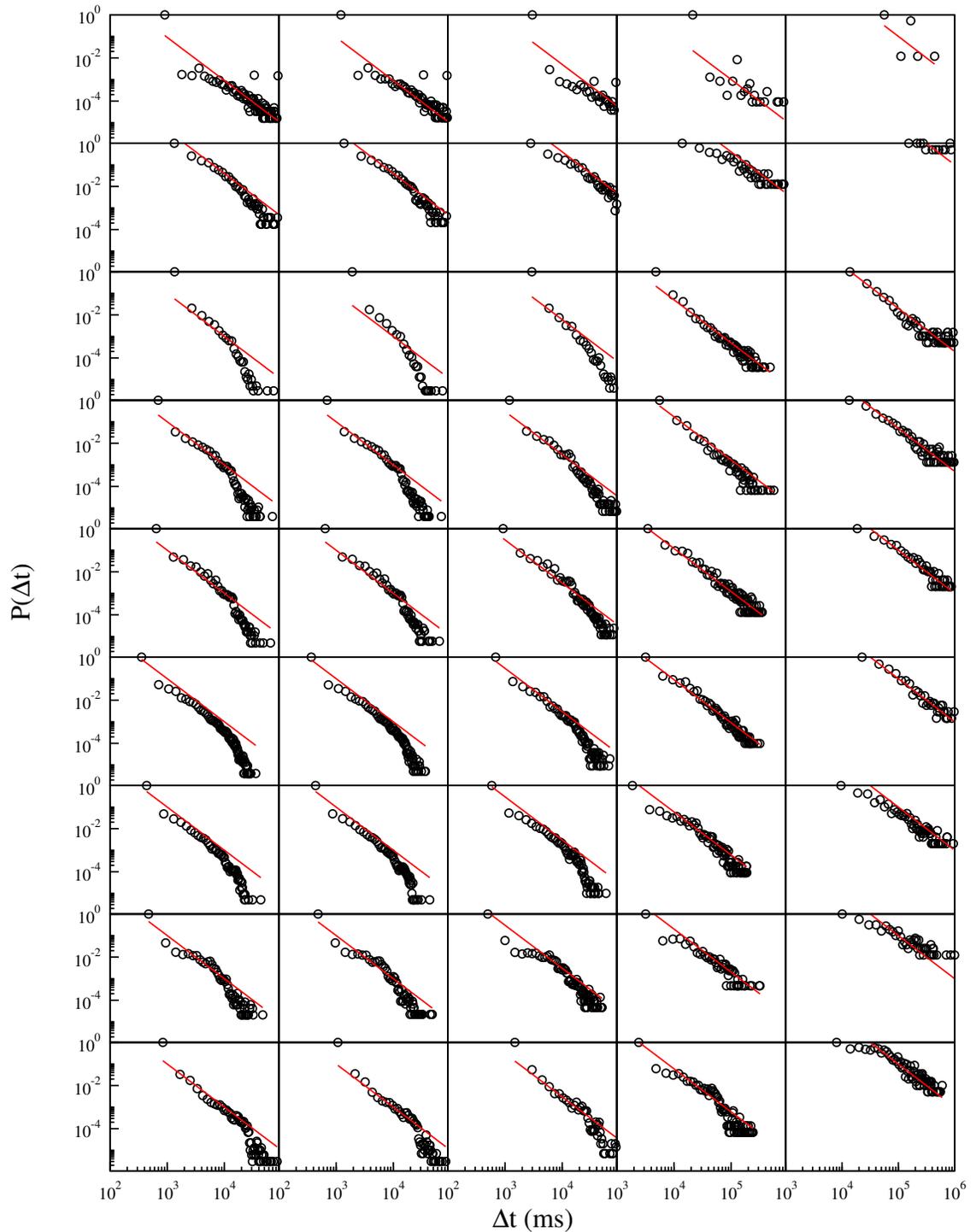


Figura 6.7: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt . De arriba a abajo, variando N_l (%) \sim 64(100 %), 19(30 %), 13(20 %), 12(18 %), 11(17 %), 10(16 %), 9(15 %), 6(10 %) y 4(7 %) de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000, 100000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2 .

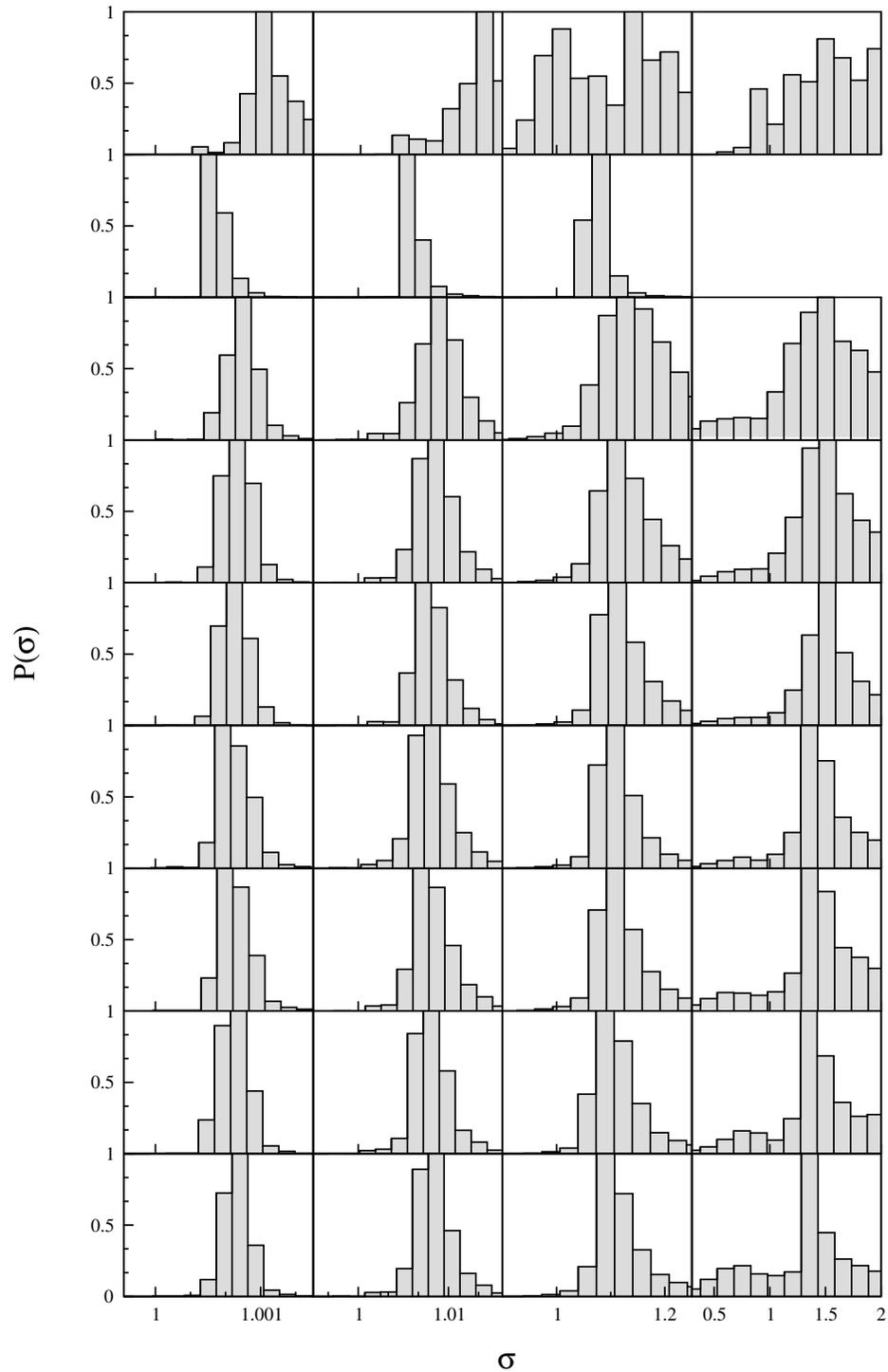


Figura 6.8: Distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ . De arriba a abajo, variando N_i (%) \sim 64(100%), 19(30%), 13(20%), 12(18%), 11(17%), 10(16%), 9(15%), 6(10%) y 4(7%) de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $J = 10, 100, 1000, 10000$.

6.2.2. Dependencia con ventanas de observación, *window*

Como habíamos mencionado anteriormente, en este estudio hemos considerado dos maneras de medir la actividad de la red. En la sección anterior reportamos el efecto de medir cada salto temporal J , en esta sección nos concentraremos en el efecto de introducir ventanas de observación W . La finalidad consiste en emular el proceso de medición experimental. A continuación presentamos los resultados correspondientes a las distribuciones de los observables dinámicos de las configuraciones de red consideradas en función del valor de ventana de observación W . Mencionamos que al medir en ventanas de observación, los datos arrojados de las simulaciones para $W = 10^4$ y $W = 10^5$ en todas las configuraciones de red, fueron insuficientes para la obtención de una buena estadística.

6.2.2.1. Tamaño de avalanchas, s

En la figura (6.9), se puede apreciar la dependencia de la distribución de tamaño de avalancha para cada red neuronal correspondiente a los valores de $N_l(\%)$ considerados a lo largo de este escrito, en función del tamaño de ventana de observación, W , con valores dados en la tabla (5.3). Observamos que para las distribuciones medidas con $W = 10$ las distribuciones son similares a las observadas en el caso de $J = 1$ de la sección (6.1). Al aumentar W no existe ninguna mejoría notoria en el ajuste de los datos experimentales a la ley de potencia de exponente $-3/2$, con la excepción del caso $N_l \sim 19(30\%)$, el cual se ajusta mucho mejor a la ley de potencia cuando $W = 10^2$ que en cualquier otro valor de W .

6.2.2.2. Tiempo de vida de avalanchas, Δt

En la figura (6.10) mostramos las distribuciones del tiempo de vida de avalancha, $P(\Delta t)$, para todas las configuraciones estudiadas de $N_l(\%)$, en función de la medición

en ventanas W para valores de $W = 10, 10^2, 10^3$. Se observa que para la mayoría de las gráficas existe un comportamiento similar al obtenido en las secciones anteriores correspondientes a la distribución de tiempo de vida $P(\Delta t)$. Destacamos que para valores grandes de W existe falta de estadística, como en el caso de $N_l \sim 64(100\%)$. $N_l \sim 19(30\%)$ se mantiene como la configuración que mejor se ajusta a la ley de potencia $P(\Delta t) = \Delta t^{-2}$.

6.2.2.3. Tasa de ramificación, σ

Los histogramas de la tasa de ramificación de cada una de las configuraciones de red consideradas se presentan en la figura (6.11). Al igual que en los casos anteriores, observamos una cercanía del valor máximo $P(\sigma)_{\text{máx}}$ al valor crítico, $\sigma = 1$, en todos los histogramas. Sin embargo, el caso de $N_l \sim 19(30\%)$ medido con $W = 10^2$ se aproxima al valor crítico más que los demás histogramas.

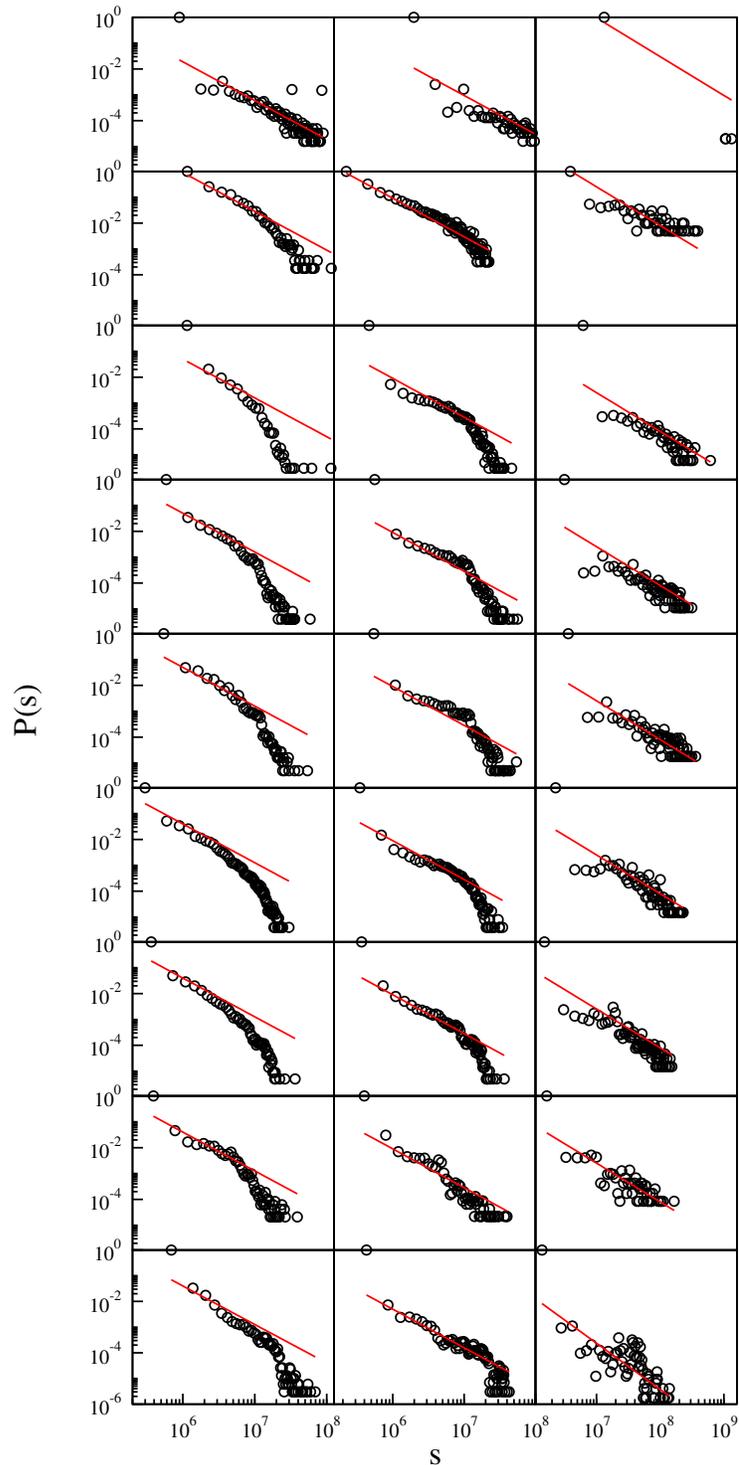


Figura 6.9: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tamaño de avalancha s . De arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente $-3/2$.

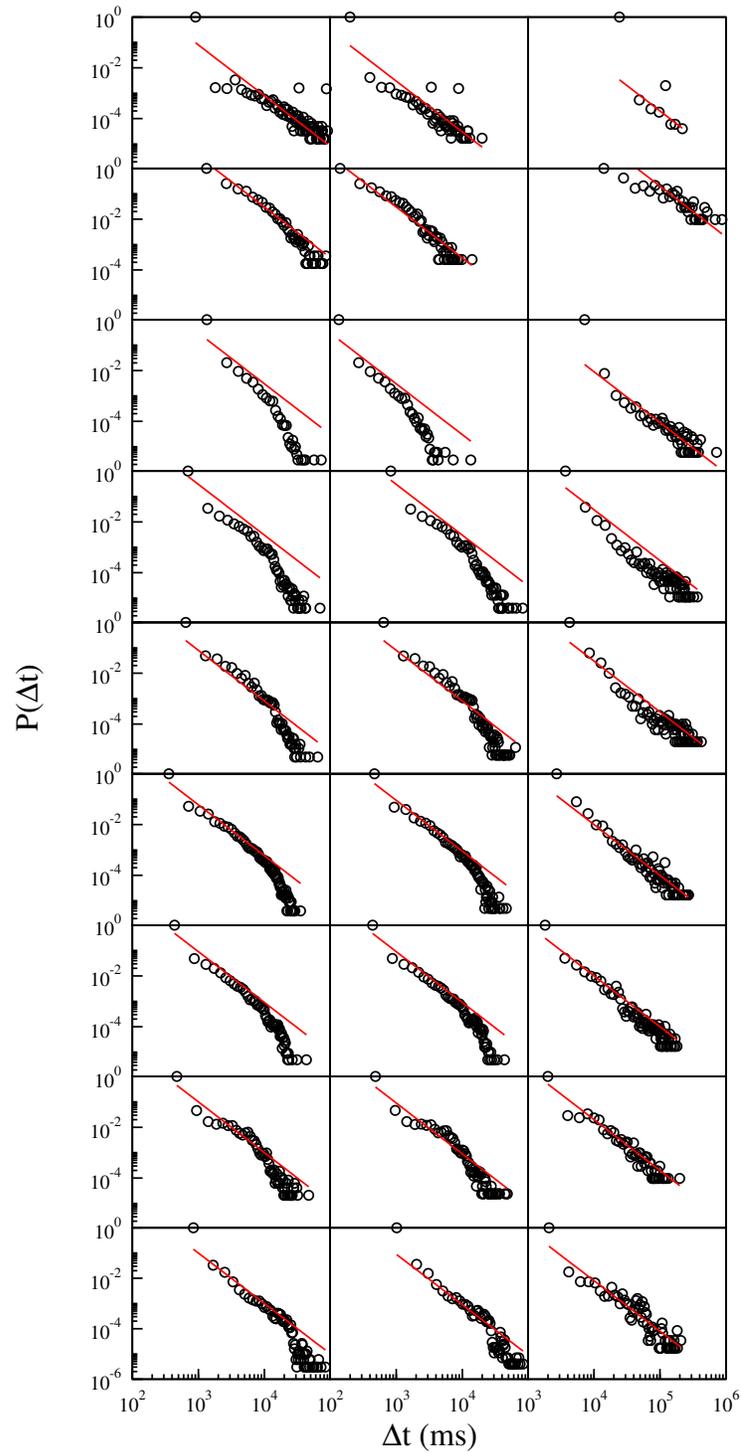


Figura 6.10: Distribuciones de probabilidad normalizadas de tiempo de vida de avalancha Δt . De arriba a abajo, variando N_l (%) \sim 64(100%), 19(30%), 13(20%), 12(18%), 11(17%), 10(16%), 9(15%), 6(10%) y 4(7%) de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$. La línea recta representa una ley de potencia con exponente -2 .

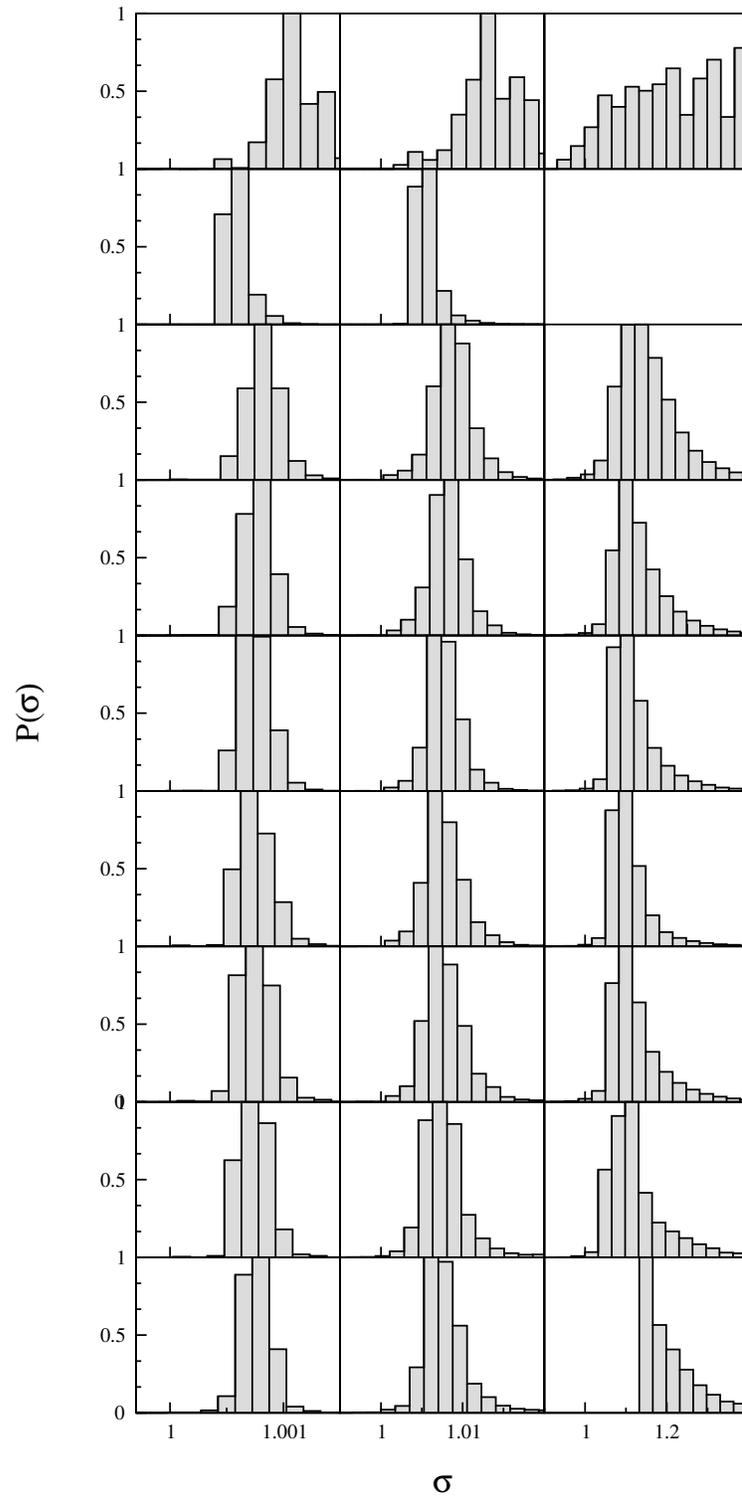


Figura 6.11: Distribuciones de probabilidad normalizadas de branching rate σ . De arriba a abajo, variando N_l (%) \sim 64(100%), 19(30%), 13(20%), 12(18%), 11(17%), 10(16%), 9(15%), 6(10%) y 4(7%) de enlaces de largo alcance. De izquierda a derecha, dependencia con el proceso de observación para $W = 10, 100, 1000$.

6.3. Comentarios adicionales

El ajuste de mejor calidad a la ley de potencia, tanto para el caso de tamaño de avalanchas $P(s) = s^{-3/2}$ como de tiempo de vida $P(\Delta t) = \Delta t^{-2}$, se obtienen para la configuración correspondiente a $N_l \sim 19(30\%)$. Curiosamente, el histograma de la tasa de ramificación $P(\sigma)$ correspondiente a esta topología está más cercano al valor de $\sigma = 1$ el cual caracteriza un proceso de ramificación crítico.

En nuestro caso el comportamiento observado es levemente supercrítico; ya que $\sigma \geq 1$. Esto quiere decir que la topología de la red lleva ella misma a un estado caracterizado por leyes de potencias en sus observables, caracterizado por un proceso de ramificación con un valor de σ aproximadamente igual al valor crítico.

6.4. Eficiencia y Costo de las redes de neuronas

En este punto debemos caracterizar las propiedades estructurales de cada una de las configuraciones de red usadas en nuestras simulaciones, para ello hacemos uso del formalismo introducido por Latora y Marchiori [13, 14]. Gracias a la determinación de la eficiencia global E_{glob} , la eficiencia local E_{loc} y el Costo, podemos determinar la existencia o no de un régimen de mundo pequeño *económico*. La eficiencia mide cuan bien la información se propaga sobre la red, y el costo mide el gasto generado en la construcción de la red. Al crear una configuración de red usadas hasta el momento, un enlace con mayor nivel de interacción será más costoso que uno con un nivel de interacción menor. El costo es proporcional al nivel de interacción de los enlaces.

Podemos hablar de una red neuronal en régimen de mundo pequeño, como aquella que es altamente eficiente en transmitir información a un nivel tanto global como local, pero a su vez suficientemente económica en su construcción. Es nuestra intención asociar un tipo de topología específica con el comportamiento crítico caracterizado por leyes de potencias.

En la figura (6.12), mostramos el comportamiento de la eficiencia global E_{glob} , eficiencia local E_{loc} y Costo, en función de los enlaces de largo alcance añadidos a la red inicial periódica. Los puntos representados corresponden a las configuraciones de redes usadas en las simulaciones, con $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance.

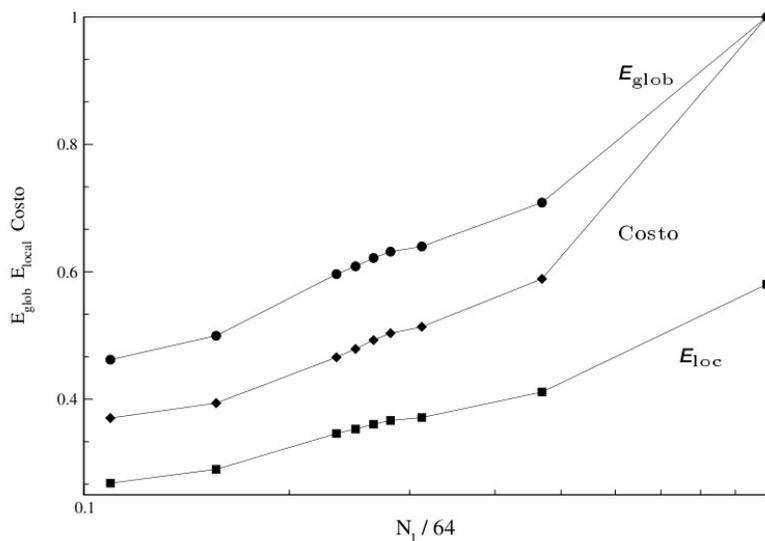


Figura 6.12: Eficiencia y costo de las redes neuronales. En la gráfica: los círculos corresponden con la eficiencia global E_{glob} , los cuadrados con la eficiencia local E_{loc} y los diamantes al Costo. El eje x es el número de enlaces de largo alcance de cada configuración dividido entre $N = 64$. Cada punto en cada una de las curvas es el valor para cada configuración, que corresponden a $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ enlaces de largo alcance.

Notamos de la figura (6.12) que al agregar los enlaces de largo alcance, aumentamos la eficiencia tanto como global como local, es decir, la red se vuelve más eficiente en transmitir información ya que aparecen enlaces de largo alcance $l_{ij} = 1$ que unen vecindarios que de otra manera estarían muy alejados. La transmisión de información es más eficiente cuando existe una mayor nivel de interacción, ver sección (5.3). Por otra parte, el Costo de construcción de la red depende del número de enlaces de largo

alcance presentes, es decir, al hacer la red más eficiente, mediante la adición de enlaces de alto nivel de interacción $l_{ij} = 1$, hacemos a la red menos económica; ya que los enlaces de alto nivel de interacción son mucho más costosos que los de niveles menores. En la figura (6.13) observamos la representación de las redes neuronales usadas en nuestras simulaciones, vemos como los enlaces de alto nivel de interacción l_{ij} unen vecindario de las redes muy alejados.

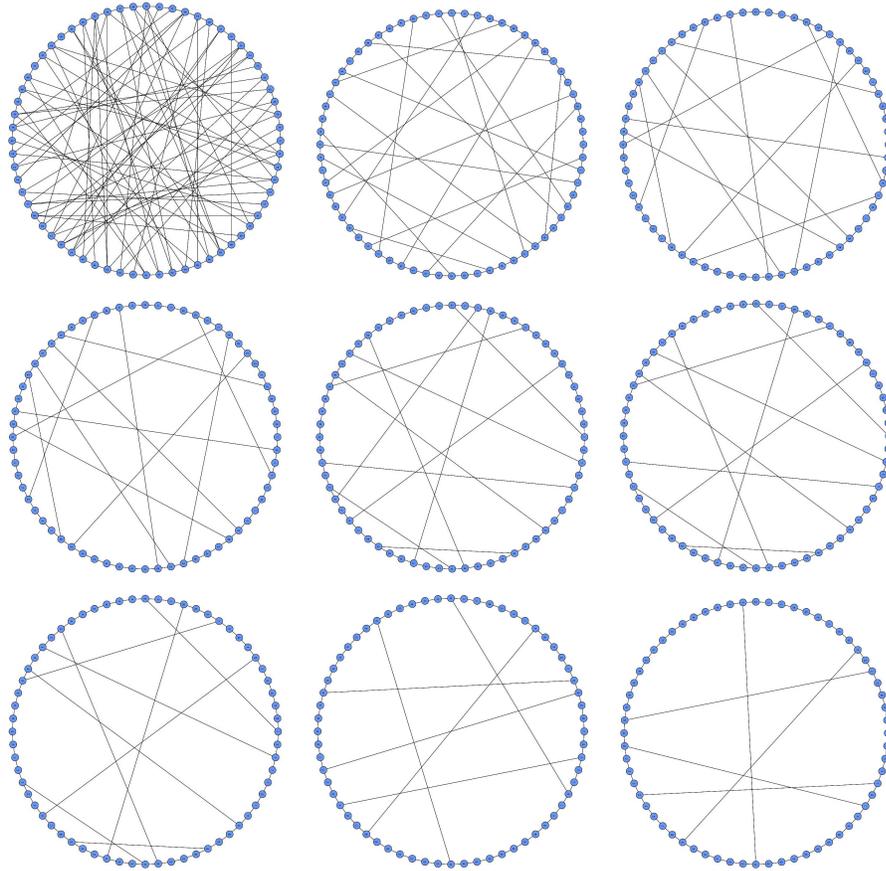


Figura 6.13: Redes neuronales usadas de $N = 64$ nodos. De izquierda a derecha y de arriba a abajo, variando $N_l(\%) \sim 64(100\%), 19(30\%), 13(20\%), 12(18\%), 11(17\%), 10(16\%), 9(15\%), 6(10\%)$ y $4(7\%)$ de enlaces de largo alcance. Por razones de simplicidad solo se muestran los enlaces de nivel de interacción mayor, $l_{ij} = 1$.

Podemos decir que nuestra red se encuentra en un régimen de mundo pequeño económico, según la figura (6.12), para porcentajes de enlaces aleatorios (que corresponde en la gráfica a $N_l/64$) en donde el Costo es bastante menor al $\text{Costo}_{\text{máx}}$ pero

con valores de eficiencias globales y locales suficientemente altos como para asegurar la buena transmisión de información en la red. Este régimen de mundo pequeño en nuestras redes puede estar comprendido entre $N_l \sim 19(30\%)$, $13(20\%)$, $12(18\%)$, $11(17\%)$, $10(16\%)$, $9(15\%)$ enlaces aleatorios agregados. Esta zona corresponde a la zona en gris de la figura (6.12). Notemos que las configuraciones con $N_l \sim 13(20\%)$, $12(18\%)$, $11(17\%)$, $10(16\%)$ y $9(15\%)$ dan lugar a eficiencias locales y globales cercanas al 60% y 50% mientras que en el caso de $N_l \sim 19(30\%)$ las eficiencias están cercanas al 80% y al 60%. Por esta razón consideramos que $N_l \sim 19(30\%)$ corresponde a un *mundo pequeño económico* (o cercano a).

En resumen, al caracterizar las redes notamos que la configuración $N_l \sim 19(30\%)$ se encuentra en el régimen de *mundo pequeño económico* caracterizado por valores altos de eficiencia global y local pero con costo menores al valor máximo $\text{Costo}_{\text{máx}}$. Los mejores ajustes a las leyes de potencias en la distribuciones de tamaño de avalanchas $P(s)$ y tiempo de vida de avalanchas $P(\Delta t)$ los observamos para la configuración de red con $N_l \sim 19(30\%)$ enlaces de largo alcance, al caracterizar las redes nos percatamos que dicha configuración de red se encuentra en el régimen de mundo pequeño. Además la dinámica de esta configuración de red esta caracterizada por un valor de tasa de ramificación cercano al valor crítico. El comportamiento crítico de los observables de las redes, caracterizados por leyes de potencias en sus distribuciones de probabilidades, están asociados con una topología específica de *mundo pequeño económico*.

Capítulo 7

Conclusiones

A continuación en este capítulo presentamos las conclusiones de nuestro trabajo:

1. Sobre la dependencia de la dinámica global de la red con la topología:
 - La dinámica se ve modificada por la topología de la red, dando lugar a distintas distribuciones para los observables dinámicos.
 - Con la adición de enlaces de largo alcance en la configuración con $N_l \sim 19(30\%)$ se alcanza un estado cercano al crítico caracterizado por distribuciones de leyes de potencias:

$$P(s) = s^{-3/2}$$

$$P(\Delta t) = \Delta t^{-2}$$

- Se encuentra una topología de mundo pequeño económico para número de enlaces de largo alcance cercano a $N_l \sim 19(30\%)$.
- Para la configuración $N_l \sim 19(30\%)$ la dinámica de la red corresponde a un proceso de ramificación levemente supercrítico caracterizado por $\sigma \gtrsim 1$.
- La emergencia de distribuciones cercanas a leyes de potencias en las redes de Morris-Lecar se origina por la topología de mundo pequeño económico que autoorganiza al sistema en una dinámica muy cercana a la crítica.

Esto sugiere que el origen del comportamiento experimental reportado en la literatura es la topología de mundo pequeño.

2. Sobre la dependencia de la dinámica global con el proceso de medición:
 - En la configuración de red con $N_t \sim 19(30\%)$ las distribuciones son aproximadamente invariantes con J resultado que confirma la cercanía a un régimen crítico.
 - Con la excepción anterior los resultados dependen del proceso de medición.

Bibliografía

- [1] Per Bak, Chao Tang, and Kurt Wiesenfeld. Self-organized criticality: An explanation of the $1/f$ noise. *Phys. Rev. Lett.*, 59(4):381–384, 1987.
- [2] Per Bak, Chao Tang, and Kurt Wiesenfeld. Self-organized criticality. *Phys. Rev. A*, 38(1):364–374, 1988.
- [3] Alain Barrat, Marc Barthélemy, and Alessandro Vespignani. *Dynamical Processes on Complex Networks*. Cambridge University Press, 2008.
- [4] John M. Beggs and Dietmar Plenz. Neuronal avalanches in neocortical circuits. *The Journal of Neuroscience*, 23, 2003.
- [5] John M. Beggs and Dietmar Plenz. Neuronal avalanches are diverse and precise activity patterns that are stable for many hours in cortical slice cultures. *The Journal of Neuroscience*, 24, 2004.
- [6] Victor Eguíluz, Dante Chialvo, Guillerma Cecchi, Marwan Baliki, and Vania Apkarian. Scale-free brain functional networks. *Phys. Rev. Lett.*, 94, 2005.
- [7] Christian W. Eurich, J. Michael Herrmann, and Udo A. Ernst. Finite-size effects of avalanche dynamics. *Phys. Rev. E*, 66(6):066137, 2002.
- [8] Daniel J. Felleman and David C. Van Essen. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cerebral Cortex*, 1, 1991.

- [9] Elakkat D. Gireesh and Dietmar Plenz. Neuronal Avalanches Organize As Nested Theta- And Beta/gamma-Oscillations During Development Of Cortical Layer 2/3. *Proceedings Of The National Academy Of Sciences Of The United States Of America*, 105(21):7576–81, 2008.
- [10] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *Journal of Physiology*, 117:500–544, 1952.
- [11] P. Lansky and V. Di Maio R. Rodriguez. Vesicular mechanisms and estimates of firing probability in a network of spiking neurons. *Physica D*, 181:132, 2003.
- [12] L. Lapicque. Recherches quantitatives sur l’excitation électrique des nerfs traitée comme une polarization. *J. Physiol. Pathol. Gen.*, 9:620, 1907.
- [13] Vito Latora and Massimo Marchiori. Efficient Behavior of Small-World Networks. *Physical Review Letters*, 87(19):198701+, 2001.
- [14] Vito Latora and Massimo Marchiori. Economic Small-World Behavior in Weighted Networks. *The European Physical Journal B*, 32(2):249–263, 2002.
- [15] George Marmont. Studies on the axon membrane. a new method. *Journal of Cellular and Comparative Physiology*, 34(3):351–382, 1949.
- [16] Alberto Mazzoni, Frédéric D. Broccard, Elizabeth Garcia-Perez, Paolo Bonifazi, Maria E. Ruaro, and Vincent Torre. On the Dynamics of the Spontaneous Activity in Neuronal Networks. *PLoS ONE*, 2(5):e439+, 2007.
- [17] Stanley Milgram. The Small World Problem. *Psychology Today*, 2:60–67, 1967.
- [18] C. Morris and H. Lecar. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical journal*, 35:193–213, 1981.
- [19] Mark Newman, Albert-Laszlo Barabasi, and Duncan J. Watts. *The Structure and Dynamics of Networks*. Princeton University Press, 2006.

- [20] Maya Paczuski, Sergei Maslov, and Per Bak. Avalanche dynamics in evolution, growth, and depinning models. *Phys. Rev. E*, 53(1):414–443, 1996.
- [21] V. Pasquale, P. Massobrio, L. L. Bologna, M. Chiappalone, and S. Martinoia. Self-organization and neuronal avalanches in networks of dissociated cortical neurons. *Neuroscience*, 153(4):1354–1369, 2008.
- [22] J. W. Scannell, G. A. P. C. Burns, C. C. Hilgetag, M. A. O’Neil, and M. P. Young. The connectional organization of the cortico-thalamic system of the cat. *Cerebral Cortex*, 9, 1999.
- [23] DJ Watts and SH Strogatz. Collective dynamics of ‘small-world’ networks. *NATURE*, 393(6684):440–442, 1998.
- [24] J. Z. Young. The structure of nerve fibres in cephalopods and crustacea. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 121:319–337, 1936.
- [25] Stefano Zapperi, Kent Bækgaard Lauritsen, and H. Eugene Stanley. Self-organized branching processes: Mean-field theory for avalanches. *Phys. Rev. Lett.*, 75(22):4071–4074, 1995.