

Veja discussões, estatísticas e perfis de autores desta publicação em: <https://www.researchgate.net/publication/41001209>

## Friston, KJ: O princípio da energia livre: uma teoria unificada do cérebro? Nat. Rev. 11, 127-138

**Artigo em** Nature Reviews Neurociência · Fevereiro de 2010

DOI: 10.1038/nrn2787 · Fonte: PubMed

CITAÇÕES

3.645

LÊ

21.128

**1 autor:**



**Karl J Friston**

Faculdade Universitária de Londres

**1.228**PUBLICAÇÕES**260.387**CITAÇÕES

VER PERFIL

Alguns dos autores desta publicação também estão trabalhando nestes projetos relacionados:



Construção de nicho em ecossistemas cognitivos [Ver projeto](#)



Percepção temporal na doença de Parkinson [Ver projeto](#)

# O princípio da energia livre: uma teoria do cérebro unificado?

Carlos Friston

Resumo | Recentemente foi proposto um princípio de energia livre que leva em conta a ação, a percepção e a aprendizagem. Esta revisão analisa algumas teorias cerebrais importantes nas ciências biológicas (por exemplo, o darwinismo neural) e físicas (por exemplo, a teoria da informação e a teoria do controle ótimo) a partir da perspectiva da energia livre. Crucialmente, um tema-chave permeia cada uma dessas teorias – otimização. Além disso, se olharmos atentamente para o que está otimizado, a mesma quantidade continua a surgir, nomeadamente o valor (recompensa esperada, utilidade esperada) ou o seu complemento, a surpresa (erro de previsão, custo esperado). Esta é a quantidade que é otimizada segundo o princípio da energia livre, o que sugere que várias teorias cerebrais globais podem ser unificadas dentro de uma estrutura de energia livre.

## Energia livre

Uma medida da teoria da informação que limita ou limita (por ser maior que) a surpresa na amostragem de alguns dados, dado um modelo generativo.

## Homeostase

O processo pelo qual um sistema aberto ou fechado regula seu ambiente interno para manter seus estados dentro dos limites.

## Entropia

A surpresa média dos resultados amostrados a partir de uma distribuição de probabilidade ou densidade. Uma densidade com baixa entropia significa que, em média, o resultado é relativamente previsível. A entropia é, portanto, uma medida de incerteza.

O Wellcome Trust Center para Neuroimagem, University College Londres, Queen Square, Londres,

WC1N 3BG, Reino Unido.

e-mail:

[k.friston@fil.ion.ucl.ac.uk](mailto:k.friston@fil.ion.ucl.ac.uk)  
doi:10.1038/nrn2787

Publicado on-line

13 de janeiro de 2010

Apesar da riqueza de dados empíricos em neurociência, existem relativamente poucas teorias globais sobre como o cérebro funciona. Uma proposta recentemente energia livre O princípio dos sistemas adaptativos tenta fornecer um relato unificado de ação, percepção e aprendizagem. Embora este princípio tenha sido retratado como uma teoria cerebral unificada<sup>1</sup>, a sua capacidade de unificar diferentes perspectivas sobre a função cerebral ainda não foi estabelecida. Esta revisão tenta situar algumas teorias-chave no quadro da energia livre, na esperança de identificar temas comuns. Primeiro reviso o princípio da energia livre e depois desmontro diversas teorias cerebrais globais para mostrar como todas elas falam da mesma ideia subjacente.

## O princípio da energia livre

O princípio da energia livre (CAIXA 1) diz que qualquer sistema auto-organizado que esteja em equilíbrio com o seu ambiente deve minimizar a sua energia livre<sup>2</sup>. O princípio é essencialmente uma formulação matemática de como os sistemas adaptativos (isto é, agentes biológicos, como animais ou cérebros) resistem a uma tendência natural à desordem<sup>3-6</sup>. O que se segue é um tratamento não matemático da motivação e das implicações do princípio. Veremos que embora a motivação seja bastante simples, as implicações são complicadas e diversas. Esta diversidade permite que o princípio leve em conta muitos aspectos da estrutura e função do cérebro e lhe confere o potencial de unificar diferentes perspectivas sobre como o cérebro funciona. Nas seções subsequentes, discuto como o princípio pode ser aplicado aos sistemas neuronais vistos a partir dessas perspectivas. Esta revisão começa de uma forma bastante abstrata e técnica, mas depois tenta descompactar a ideia básica em termos mais familiares.

## Motivação: resistir à tendência à desordem.

A característica definidora dos sistemas biológicos é que eles mantêm seus estados e forma diante de um ambiente em constante mudança<sup>3-6</sup>. Do ponto de vista do cérebro, o ambiente inclui tanto o meio externo quanto o interno. Esta manutenção da ordem é vista em muitos níveis e distingue os sistemas biológicos de outros sistemas auto-organizados; na verdade, a fisiologia dos sistemas biológicos pode ser reduzida quase inteiramente à sua homeostase<sup>7</sup>. Mais precisamente, o repertório de estados fisiológicos e sensoriais em que um organismo pode estar é limitado, e esses estados definem o fenótipo do organismo. Matematicamente, isso significa que a probabilidade desses estados sensoriais (interoceptivos e exteroceptivos) deve ter baixa entropia; em outras palavras, há uma alta probabilidade de que um sistema esteja em qualquer um de um pequeno número de estados e uma baixa probabilidade de que esteja nos estados restantes. A entropia também é a auto-informação média ou 'surpresa'<sup>8</sup> (mais formalmente, é a probabilidade logarítmica negativa de um resultado). Aqui, "um peixe fora d'água" estaria em um estado surpreendente (tanto emocional quanto matematicamente). Um peixe que frequentemente abandonasse a água teria alta entropia. Observe que tanto a surpresa quanto a entropia dependem do agente: o que é surpreendente para um agente (por exemplo, estar fora d'água) pode não ser surpreendente para outro. Os agentes biológicos devem, portanto, minimizar a média de surpresa a longo prazo para garantir que a sua entropia sensorial permaneça baixa. Em outras palavras, os sistemas biológicos conseguem de alguma forma violar a teorema da flutuação, que generaliza a segunda lei da termodinâmica<sup>9</sup>.

## Caixa 1 | O princípio da energia livre

Papelada figura mostra as dependências entre as quantidades que definem a energia livre. Isso inclui os estados internos do cérebro  $\mu(t)$  e quantidades que descrevem sua troca com o ambiente: sinais sensoriais (e seu movimento)  $\tilde{s}(t) = [\tilde{e}, \tilde{\theta}, \tilde{e}' \dots]$  e mais ação  $\tilde{a}(t)$ . O ambiente é descrito por equações de movimento, que especificam a trajetória de seus estados ocultos. As causas  $\tilde{x}(t) = \{\tilde{x}, \tilde{\theta}, \tilde{y}\}$  da entrada sensorial compreende estados ocultos  $\tilde{x}(t)$ , parâmetros  $\tilde{\theta}$  e precisões  $\tilde{y}$  controlando a amplitude das flutuações aleatórias  $\tilde{x}(t)$  e  $\tilde{e}(t)$ . Os estados e ações cerebrais internos minimizam a energia livre  $F(\tilde{s}, \mu)$ , que é uma função da entrada sensorial e uma representação probabilística  $q(\tilde{\theta}|\mu)$  das suas causas. Esta representação é chamada de densidade de reconhecimento e é codificada por estados internos  $\mu$ .

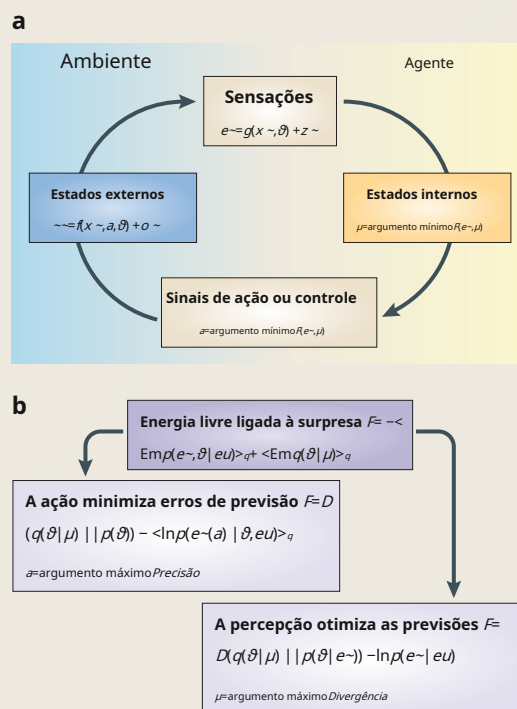
A energia livre depende de duas densidades de probabilidade: a densidade de reconhecimento  $q(\tilde{\theta}|\mu)$  e aquele que gera amostras sensoriais e suas causas,  $p(\tilde{s}, \tilde{\theta}|eu)$ . Este último representa um modelo generativo probabilístico (denotado por  $eu$ ), cuja forma é implicada pelo agente ou cérebro. Papelada figura fornece expressões alternativas para a energia livre para mostrar o que sua minimização implica: a ação pode reduzir a energia livre apenas aumentando a precisão (isto é, amostrando seletivamente os dados que são previstos). Por outro lado, a otimização dos estados cerebrais torna a representação uma densidade condicional aproximada das causas da entrada sensorial. Isso permite que a ação evite encontros sensoriais surpreendentes. Uma descrição mais formal é fornecida abaixo.

### otimizando as estatísticas suficientes (representações)

A otimização da densidade de reconhecimento torna-a uma densidade posterior ou condicional nas causas dos dados sensoriais: isso pode ser visto expressando a energia livre como surpresa  $- \text{Em} p(\tilde{s}, \tilde{\theta} | m)$  mais um Divergência de Kullback-Leibler entre o reconhecimento e as densidades condicionais (codificadas pelos 'estados internos' na figura). Como esta diferença é sempre positiva, minimizar a energia livre torna a densidade de reconhecimento uma probabilidade posterior aproximada. Isso significa que o agente infere ou representa implicitamente as causas de suas amostras sensoriais de uma forma ótima de Bayes. Ao mesmo tempo, a energia livre torna-se um obstáculo à surpresa, que é minimizada pela ação.

### otimizando a ação

Agir sobre o meio ambiente minimizando a energia livre impõe uma amostragem de dados sensoriais que é consistente com a representação atual. Isso pode ser visto com um segundo rearranjo da energia livre como uma mistura de precisão e complexidade. Crucialmente, a ação só pode afetar a precisão (codificada pelos "estados externos" na figura). Isso significa que o cérebro irá reconfigurar os seus epitélios sensoriais para amostrar entradas que são previstas pela densidade de reconhecimento – por outras palavras, para minimizar o erro de previsão.



### Surpresa

(Surpresa ou autoinformação.) A probabilidade logarítmica negativa de um resultado. Um resultado improvável (por exemplo, água fluindo para cima) é, portanto, surpreendente.

### Teorema da flutuação

(Um termo da mecânica estatística.) Trata da probabilidade de que a entropia de um sistema que está longe do equilíbrio termodinâmico aumente ou diminua ao longo de um determinado período de tempo. Afirma que a probabilidade de a entropia diminuir

torna-se exponencialmente menor com o tempo.

### Atrator

Um conjunto para o qual um sistema dinâmico evolui após um tempo suficientemente longo. Os pontos que se aproximam do atrator permanecem próximos, mesmo sob pequenas perturbações.

Divergência de Kullback-Leibler (Ou 'divergência de informação, ganho de informação ou entropia cruzada.) Uma medida não comutativa da diferença não negativa entre dois distribuições de probabilidade.

Densidade de reconhecimento (Ou 'densidade condicional aproximada'.) Uma distribuição de probabilidade aproximada das causas dos dados (por exemplo, entrada sensorial). É o produto da inferência ou da inversão de um modelo generativo.

Em suma, o imperativo (distal) de longo prazo – de manter os estados dentro dos limites fisiológicos – traduz-se numa evitação da surpresa a curto prazo (proximal). a surpresa aqui diz respeito não apenas ao estado actual, que não pode ser mudado, mas também ao movimento de um estado para outro, que pode mudar. Este movimento pode ser complicado e itinerante (errante), desde que revise um pequeno conjunto de estados, chamado de movimento aleatório global. atrator<sup>10</sup>, que sejam compatíveis com a sobrevivência (por exemplo, dirigir um carro com uma pequena margem de erro). É este movimento que o princípio da energia livre otimiza.

até agora, tudo o que dissemos é que os agentes biológicos devem evitar surpresas para garantir que os seus estados permanecem dentro dos limites fisiológicos (ver informações complementares s1 (caixa) para um argumento mais formal). Mas como eles fazem isso? Um sistema não pode saber se as suas sensações são surpreendentes e não poderia evitá-las mesmo que soubesse. É aqui que entra a energia livre: a energia livre é um limite superior para a surpresa, o que significa que se os agentes minimizam a energia livre, minimizam implicitamente a surpresa.

Crucialmente, a energia livre pode ser avaliada porque é uma função de duas coisas às quais o agente tem acesso: seus estados sensoriais e uma densidade de reconhecimento que é codificado por seus estados internos (por exemplo, atividade neuronal e forças de conexão). A densidade de reconhecimento é uma representação probabilística do que causou uma determinada sensação.

Esta construção (variacional) de energia livre foi introduzida na física estatística para converter problemas difíceis de integração de densidade de probabilidade em problemas de otimização mais fáceis.<sup>11</sup> É uma quantidade teórica da informação (como a surpresa), em oposição a uma quantidade termodinâmica. energia livre variacional tem sido explorada em aprendizado de máquina e estatística para resolver muitos problemas de inferência e aprendizado<sup>12-14</sup>. Neste cenário, a surpresa é chamada de evidência (negativa) do modelo. Isto significa que minimizar a surpresa é o mesmo que maximizar a evidência sensorial da existência de um agente, se considerarmos o agente como um modelo do seu mundo. No presente contexto, a energia livre fornece a resposta para

uma questão fundamental: como os sistemas adaptativos auto-organizados evitam estados surpreendentes? Eles podem fazer isso minimizando sua energia livre. então o que isso envolve?

**Implicações: ação e percepção.** Os agentes podem suprimir a energia livre alterando as duas coisas das quais ela depende: podem alterar a entrada sensorial agindo no mundo ou podem alterar a sua densidade de reconhecimento alterando os seus estados internos. Esta distinção mapeia bem a ação e a percepção (CAIXA 1). pode-se ver o que isso significa com mais detalhes considerando três formulações matematicamente equivalentes de energia livre (ver [informações suplementares s2](#) (caixa) para um tratamento matemático).

A primeira formulação expressa a energia livre como energia menos entropia. Esta formulação é importante por três razões. Primeiro, conecta o conceito de energia livre usado na teoria da informação com conceitos usados na termodinâmica estatística. segundo, mostra que a energia livre pode ser avaliada por um agente porque a energia é a surpresa sobre a ocorrência conjunta de sensações e suas causas percebidas, enquanto a entropia é simplesmente a densidade de reconhecimento do próprio agente. Terceiro, mostra que a energia livre depende de um modelo generativo do mundo, que é expresso em termos da probabilidade de uma sensação e suas causas ocorrerem juntas. Isto significa que um agente deve ter um modelo generativo implícito de como as causas conspiram para produzir dados sensoriais. É este modelo que define tanto a natureza do agente como a qualidade da energia livre ligada à surpresa.

A segunda formulação expressa a energia livre como surpresa mais um termo de divergência. A divergência (perceptual) é apenas a diferença entre a densidade de reconhecimento e a densidade condicional (ou densidade posterior) das causas de uma sensação, dados os sinais sensoriais. Esta densidade condicional representa a melhor estimativa possível sobre as verdadeiras causas. A diferença entre as duas densidades é sempre não negativa e a energia livre é, portanto, um limite superior para a surpresa. Assim, minimizar a energia livre alterando a densidade de reconhecimento (sem alterar os dados sensoriais) reduz a divergência perceptual, de modo que a densidade de reconhecimento se torna a densidade condicional e a energia livre se torna surpresa.

A terceira formulação expressa a energia livre como complexidade menos precisão, utilizando termos da literatura de comparação de modelos. Complexidade é a diferença entre a densidade de reconhecimento e a densidade anterior nas causas; também é conhecido como Surpresa bayesiana<sup>15</sup> e é a diferença entre a densidade anterior – que codifica crenças sobre o estado do mundo antes que os dados sensoriais sejam assimilados – e crenças posteriores, que são codificadas pela densidade de reconhecimento. A precisão é simplesmente a surpresa sobre as sensações que são esperadas sob a densidade de reconhecimento. Esta formulação mostra que minimizar a energia livre através da alteração dos dados sensoriais (sem alterar a densidade de reconhecimento) deve aumentar a precisão das previsões de um agente. Em suma, o agente irá amostrar seletivamente as entradas sensoriais que espera. Isso é conhecido como inferência ativa<sup>16</sup>. Um exemplo intuitivo deste processo (quando ele é elevado à consciência) seria tatear o nosso caminho na escuridão: antecipamos o que poderemos tocar a seguir e depois tentamos confirmar essas expectativas.

Em resumo, a energia livre depende de um modelo de como os dados sensoriais são gerados e de uma densidade de reconhecimento dos parâmetros do modelo (ou seja, das causas sensoriais). A energia livre só pode ser reduzida alterando a densidade de reconhecimento para alterar as expectativas condicionais sobre o que é amostrado ou alterando as amostras sensoriais (isto é, a entrada sensorial) para que se adaptem às expectativas. A seguir, considero essas implicações à luz de algumas teorias importantes sobre o cérebro.

## A hipótese do cérebro bayesiano

A hipótese do cérebro bayesiano<sup>17</sup> usa a teoria da probabilidade bayesiana para formular a percepção como um processo construtivo baseado em modelos internos ou generativos. A ideia subjacente é que o cérebro tem um modelo do mundo<sup>18–22</sup> que tenta otimizar usando entradas sensoriais<sup>23–28</sup>. Esta ideia é relacionada à análise por síntese<sup>20</sup> e à automação epistemológica<sup>21</sup>. Nesta visão, o cérebro é uma máquina de inferência que prevê e explica ativamente suas sensações.<sup>18,22,25</sup>. Central para esta hipótese é um modelo probabilístico que pode gerar previsões, contra as quais amostras sensoriais são testadas para atualizar crenças sobre suas causas. Este modelo generativo é decomposto em uma verossimilhança (a probabilidade dos dados sensoriais, dadas as suas causas) e uma anterior (a probabilidade *a priori* probabilidade dessas causas). A percepção torna-se então o processo de inversão do modelo de verossimilhança (mapeamento das causas às sensações) para acessar a probabilidade posterior das causas, dados os dados sensoriais (mapeamento das sensações às causas). Essa inversão equivale a minimizar a diferença entre o reconhecimento e as densidades posteriores para suprimir a energia livre. Na verdade, a formulação de energia livre foi desenvolvida para refinar o difícil problema da inferência exata, convertendo-o num problema de otimização mais fácil.<sup>11–14</sup>. Isto forneceu algumas técnicas de aproximação poderosas para identificação e comparação de modelos (por exemplo, Bayes variacional ou aprendizagem em conjunto).<sup>29</sup>. Há muitas questões interessantes que acompanham a hipótese do cérebro bayesiano, que podem ser esclarecidas pelo princípio da energia livre; vamos nos concentrar em dois.

A primeira é a forma do modelo generativo e como ele se manifesta no cérebro. uma crítica aos tratamentos bayesianos é que eles ignoram a questão de como as crenças anteriores, que são necessárias para a inferência, são formadas<sup>27</sup>. No entanto, esta crítica se dissolve com modelos generativos hierárquicos, nos quais os próprios anteriores são otimizados<sup>26,28</sup>. Nos modelos hierárquicos, as causas num nível geram causas subordinadas num nível inferior; dados sensoriais *por si só* são gerados no nível mais baixo (CAIXA 2). Minimizar a energia livre otimiza efetivamente anteriores empíricos (isto é, a probabilidade de causas em um nível, dadas aquelas no nível acima). Crucialmente, porque os antecedentes empíricos estão ligados hierarquicamente, são informados por dados sensoriais, permitindo ao cérebro otimizar online as suas expectativas anteriores. Esta otimização torna cada nível da hierarquia responsável perante os outros, fornecendo uma representação internamente consistente de causas sensoriais em múltiplos níveis de descrição. Os modelos hierárquicos não só têm um papel fundamental nas estatísticas (por exemplo, efeitos aleatórios e modelos empíricos paramétricos de Bayes)<sup>30,31</sup>, também podem ser utilizados pelo cérebro, dada a disposição hierárquica das áreas sensoriais corticais<sup>32–34</sup>.

### Modelo generativo

Um modelo probabilístico (densidade conjunta) das dependências entre causas e consequências (dados), a partir dos quais amostras podem ser geradas. Geralmente é especificado em termos da probabilidade dos dados, dadas as suas causas (parâmetros de um modelo) e antecedentes das causas.

### Densidade condicional

(Ou densidade posterior.) A distribuição de probabilidade de causas ou parâmetros do modelo, dados alguns dados; isto é, um mapeamento probabilístico dos dados observados para as causas.

### Anterior

A distribuição de probabilidade ou densidade das causas dos dados que codifica crenças sobre essas causas antes de observar os dados.

### Surpresa bayesiana

Uma medida de relevância baseada na divergência Kullback-Leibler entre o densidade de reconhecimento (que codifica crenças posteriores) e a densidade anterior. Isto mede as informações que podem ser reconhecidas nos dados.

### Hipótese do cérebro bayesiano

A ideia de que o cérebro usa dados probabilísticos internos modelos (generativos) para atualizar crenças posteriores, usando informações sensoriais, de uma forma (aproximadamente) Moda ótima de Bayes.

### Análise por síntese

Qualquer estratégia (em codificação de voz) na qual os parâmetros de um codificador de sinal são avaliados decodificando (sintetizando) o sinal e comparando-o com o sinal de entrada original.

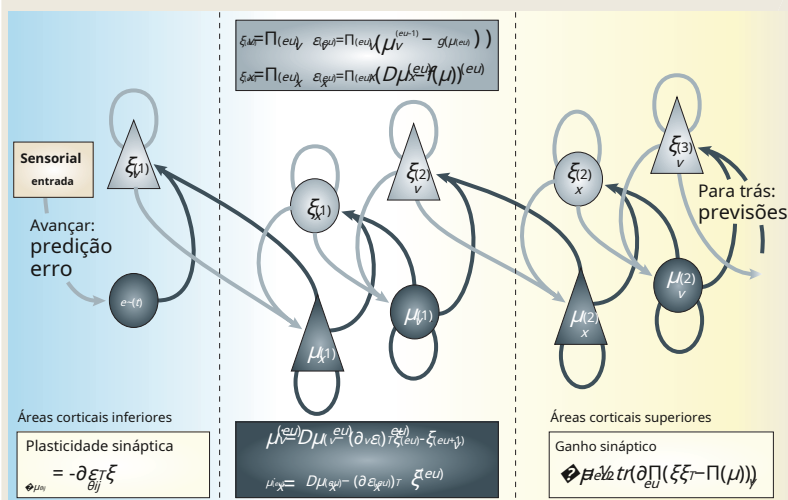
### Autômatos epistemológicos

Possivelmente a primeira teoria que explica por que as influências de cima para baixo (mediadas por conexões retrógradas no cérebro) podem ser importantes na percepção e na cognição.

### Anterior empírico

Uma priorização induzida por modelos hierárquicos; anteriores empíricos fornecem restrições à densidade de reconhecimento da maneira usual, mas dependem dos dados.

## Caixa 2 | Mensagem hierárquica passando no cérebro



A figura detalha uma arquitetura neural que otimiza as expectativas condicionais de causas em modelos hierárquicos de entrada sensorial. Ele mostra as supostas células de origem das conexões de condução direta que transmitem erros de previsão (setas cinzas) de uma área inferior (por exemplo, o núcleo geniculado lateral) para uma área superior (por exemplo, V1) e conexões retrógradas não lineares (setas pretas) que constroem previsões<sup>41</sup>. Essas previsões tentam explicar o erro de previsão em níveis mais baixos. Neste esquema, as fontes de conexões diretas e reversas são células piramidais superficiais e profundas (triângulos superior e inferior), respectivamente, onde as unidades de estado são pretas e as unidades de erro são cinza. As equações representam uma descida gradiente na energia livre usando o modelo generativo abaixo. As duas equações superiores descrevem a formação do erro de previsão codificado por unidades de erro, e as duas equações inferiores representam a dinâmica de reconhecimento, usando um gradiente descendente na energia livre.

### Modelos gerativos no cérebro

Para avaliar a energia livre é necessário um modelo generativo de como o sensorio é causado. Tais modelos  $p(\tilde{s}, \theta) = p(\tilde{s} | \theta) p(\theta)$  combinar a probabilidade  $p(\tilde{s} | \theta)$  de obter alguns dados dadas suas causas e as crenças anteriores sobre essas causas,  $p(\theta)$ . O cérebro tem que explicar dinâmicas complicadas em estados contínuos com estrutura causal hierárquica ou profunda e pode usar modelos com a seguinte forma

$$\begin{matrix} \theta & & \theta \\ \theta & \dots & \theta \end{matrix}$$

Aqui,  $g_{\mu} e f_{\mu}$  são funções não lineares contínuas de estados (ocultos e causais), com parâmetros  $\theta_{\mu}$ . As flutuações aleatórias  $\tilde{x}(\theta_{\mu}) e \tilde{c}(\theta_{\mu})$  desempenham o papel de ruído de observação no nível sensorial e de ruído de estado em níveis mais elevados. Estados causais  $\tilde{x}(\theta_{\mu})$  vincular níveis hierárquicos, onde a saída de um nível fornece entrada para o próximo. Estados ocultos  $\tilde{c}(\theta_{\mu})$  vincular a dinâmica ao longo do tempo e dotar o modelo de memória. As suposições gaussianas sobre as flutuações aleatórias especificam a probabilidade e as suposições gaussianas sobre o ruído de estado fornecem antecedentes empíricos em termos de movimento previsto. Essas suposições são codificadas por sua precisão (ou variância inversa),  $\Pi_{\mu}(\theta_{\mu})$ , que são funções de parâmetros de precisão  $\theta_{\mu}$ .

### dinâmica de reconhecimento e erro de previsão

Se assumirmos que a atividade neuronal codifica a expectativa condicional de estados, então o reconhecimento pode ser formulado como um gradiente descendente na energia livre. Sob suposições gaussianas, essas dinâmicas de reconhecimento podem ser expressas de forma compacta em termos de erros de previsão ponderados com precisão  $\xi_{\mu} = \Pi_{\mu}(\theta_{\mu})$  nos estados causais e no movimento dos estados ocultos. As equações seguintes (veja a figura) sugerem duas populações neuronais que trocam mensagens: unidades causais ou de estado oculto que codificam estados esperados e unidades de erro que codificam erros de previsão. Nos modelos hierárquicos, as unidades de erro recebem mensagens das unidades de estado no mesmo nível e no nível acima, enquanto as unidades de estado são acionadas por unidades de erro no mesmo nível e no nível abaixo. Eles fornecem mensagens ascendentes que geram expectativas condicionais  $\mu_{\mu}^{\mu}$  em direção a melhores previsões, o que explica o erro de previsão. Essas previsões de cima para baixo correspondem a  $g(\mu_{\mu}^{\mu}) e f(\mu_{\mu}^{\mu})$ . Este esquema sugere que as únicas conexões que vinculam os níveis são conexões diretas que transmitem erros de previsão para unidades de estado e conexões recíprocas para trás que medeiam as previsões. Ver REFS 42,130 para detalhes. A figura é modificada de REF. 42.

A segunda questão é a forma da densidade de reconhecimento que é codificada pelos atributos físicos do cérebro, como atividade sináptica, eficácia e ganho. Em geral, qualquer densidade é codificada por seu estatísticas suficientes (por exemplo, a média e a variância de uma forma gaussiana). A forma como o cérebro codifica estas estatísticas impõe restrições importantes aos tipos de esquemas subjacentes ao reconhecimento: variam desde esquemas de forma livre (por exemplo, filtragem de partículas<sup>26</sup> e códigos populacionais probabilísticos<sup>35–38</sup>), que utilizam um grande número de estatísticas suficientes, até formas mais simples, que fazem suposições mais fortes sobre a forma da densidade de reconhecimento, para que possa ser codificada com um pequeno número de estatísticas suficientes. A forma assumida mais simples é a gaussiana, que requer apenas a média ou expectativa condicional - isso é conhecido como suposição de Laplace<sup>39</sup>, sob o qual a energia livre é apenas a diferença entre as previsões do modelo e as sensações ou representações previstas. Minimizar a energia livre corresponde então a explicar os erros de previsão. Isso é conhecido como codificação preditiva

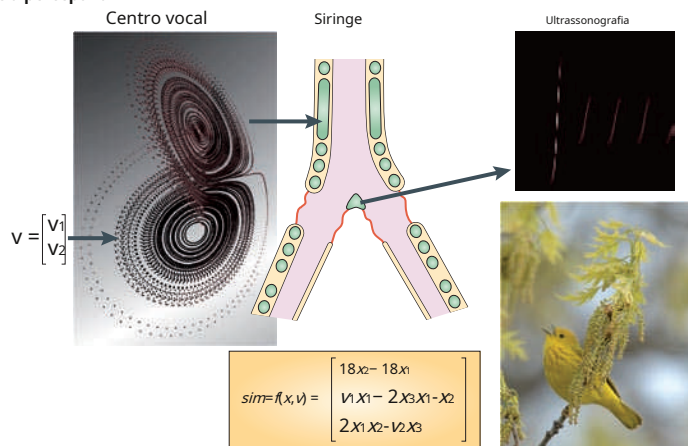
e se tornou uma estrutura popular para a compreensão da passagem de mensagens neuronais entre diferentes níveis de hierarquias corticais<sup>40</sup>. Neste esquema, as unidades de erro de previsão comparam as expectativas condicionais com as previsões de cima para baixo para elaborar um erro de previsão. Este erro de previsão é repassado para impulsionar as unidades no nível acima que codificam expectativas condicionais que otimizam as previsões de cima para baixo para explicar (reduzir) o erro de previsão no nível abaixo. Aqui, explicar significa apenas contrariar entradas excitatórias de baixo para cima para um neurônio de erro de previsão com entradas sinápticas inibitórias que são impulsionadas por previsões de cima para baixo (ver CAIXA 2 para discussão detalhada). A troca recíproca de erros de previsão de baixo para cima e de previsões de cima para baixo continua até que o erro de previsão seja minimizado em todos os níveis e as expectativas condicionais sejam otimizadas. Este esquema foi invocado para explicar muitas características das primeiras respostas visuais<sup>40,43</sup> e fornece um relato plausível de supressão de repetição e respostas incompatíveis em eletrofisiologia<sup>44</sup>. FIGURA 1 fornece um exemplo de categorização perceptiva que usa esse esquema.

A passagem de mensagens deste tipo é consistente com assimetrias funcionais em hierarquias corticais reais<sup>45</sup>, onde as conexões diretas (que transmitem erros de previsão) são acionadoras e as conexões inversas (que modelam a geração não linear de entrada sensorial) têm características tanto motrizes quanto modulatórias<sup>46</sup>. Esta passagem assimétrica de mensagens também é uma característica da teoria da ressonância adaptativa<sup>47,48</sup>, que tem semelhanças formais com a codificação preditiva.

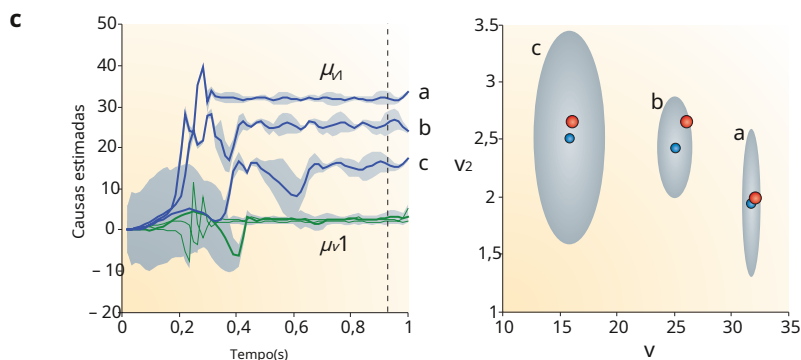
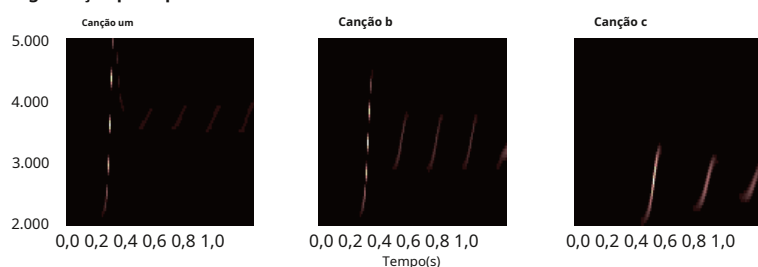
Em resumo, o tema subjacente ao cérebro bayesiano e à codificação preditiva é que o cérebro é um mecanismo de inferência que tenta otimizar representações probabilísticas do que causou sua entrada sensorial. Essa otimização pode ser aprimorada usando um limite de surpresa (energia livre variacional). Em suma, o princípio da energia livre implica a hipótese do cérebro bayesiano e pode ser implementado pelos muitos esquemas considerados neste campo. Quase invariavelmente, estes envolvem alguma forma de passagem de mensagens ou propagação de crenças entre áreas ou unidades cerebrais. Esse



## a Inferência perceptiva



## b Categorização perceptiva



**Figura 1 | Cantos dos pássaros e categorização perceptiva.** a) O modelo generativo do canto dos pássaros usado nesta simulação compreende um atrator de Lorenz com dois parâmetros de controle (ou estados causais) ( $v_1, v_2$ ), que, por sua vez, fornece dois parâmetros de controle (não mostrados) a uma siringa sintética para produzir 'chilros' que foram modulados em amplitude e frequência (um exemplo é mostrado como uma ultrassonografia). Os chilros foram então apresentados como um estímulo a um pássaro sintético para ver se ele poderia inferir os estados causais subjacentes e, assim, categorizar o canto. Isto implica minimizar a energia livre alterando a representação interna ( $\mu, \mu_1$ ) dos parâmetros de controle. Exemplos dessa inferência ou categorização perceptiva são mostrados abaixo. b) Três músicas simuladas são mostradas em formato de ultrassonografia. Cada uma compreende uma série de chilros, cuja frequência e número caem progressivamente da música a para a música c, como um estado causal (conhecido como número de Raleigh; ver parte a) é diminuído. c) O gráfico à esquerda mostra as expectativas condicionais ( $\mu, \mu_1$ ) dos estados causais, mostradas em função do tempo de peri-estímulo para as três músicas. Mostra que as causas são identificadas após cerca de 600 ms com alta precisão condicional (intervalos de confiança de 90% são mostrados em cinza). O gráfico à direita mostra a densidade condicional das causas pouco antes do final do período peri-estímulo (ou seja, a linha pontilhada no painel esquerdo). Os pontos azuis correspondem às expectativas condicionais e as áreas cinzas correspondem às regiões de confiança condicional de 90%. Observe que estes abrangem os valores verdadeiros (pontos vermelhos) de ( $v_1, v_2$ ) que foram usados para gerar as músicas. Estes resultados ilustram a natureza da categorização perceptiva sob o esquema de inferência em CAIXA 2: aqui, o reconhecimento corresponde ao mapeamento de uma entrada sensorial caótica e em constante mudança para um ponto fixo no espaço perceptual. A figura foi reproduzida, com permissão, de REF. 130 © (2009) Elsevier.

permite-nos conectar o princípio da energia livre a outra abordagem baseada em princípios do processamento sensorial, nomeadamente a teoria da informação.

## O princípio da codificação eficiente

O princípio da codificação eficiente sugere que o cérebro otimiza a informação mútua (isto é, a previsibilidade mútua) entre o sensorio e a sua representação interna, sob restrições na eficiência dessas representações. Esta linha de pensamento foi articulada por Barlow<sup>49</sup> em termos de um princípio de redução de redundância (ou princípio de codificação eficiente) e formalizado posteriormente em termos de infomax<sup>50</sup>. Foi aplicado em aprendizado de máquina<sup>51</sup>, levando a métodos como análise de componentes independentes<sup>52</sup>, e em neurobiologia, contribuindo para a compreensão da natureza das respostas neuronais<sup>53–56</sup>. Este princípio é extremamente eficaz na previsão das características empíricas dos campos receptivos clássicos<sup>53</sup> e fornece uma explicação de princípios para codificação esparsa<sup>55</sup> e a segregação de fluxos de processamento em hierarquias visuais<sup>57</sup>. Foi estendido para cobrir dinâmicas e trajetórias de movimento<sup>58,59</sup> e até mesmo usado para inferir as restrições metabólicas no processamento neuronal<sup>60</sup>.

Na sua forma mais simples, o princípio infomax diz que a atividade neuronal deve codificar a informação sensorial de uma forma eficiente e parcimoniosa. Considera o mapeamento entre um conjunto de variáveis (estados sensoriais) e outro (variáveis que representam esses estados). À primeira vista, isto parece impedir uma representação probabilística, porque envolveria o mapeamento entre estados sensoriais e uma densidade de probabilidade. No entanto, o princípio infomax pode ser aplicado às estatísticas suficientes de uma densidade de reconhecimento. Neste contexto, o princípio infomax torna-se um caso especial do princípio da energia livre, que surge quando ignoramos a incerteza nas representações probabilísticas (e quando não há ação); ver [informações complementares s3](#) (caixa) para

detalhes matemáticos). Isso é fácil de ver observando que sinais sensoriais são gerados por causas. Isto significa que é suficiente representar as causas para prever esses sinais. Mais formalmente, o princípio infomax pode ser entendido em termos da decomposição da energia livre em complexidade e precisão: a informação mútua é otimizada quando as expectativas condicionais maximizam a precisão (ou minimizam o erro de previsão), e a eficiência é garantida pela minimização da complexidade. Isto garante que nenhum parâmetro excessivo seja aplicado no modelo generativo e leva a uma representação parcimoniosa dos dados sensoriais que está em conformidade com as restrições anteriores sobre suas causas. Curiosamente, técnicas avançadas de otimização de modelo usam otimização de energia livre para eliminar parâmetros redundantes do modelo<sup>61</sup>, sugerindo que a otimização da energia livre pode fornecer uma boa explicação para a poda sináptica e a homeostase que ocorrem no cérebro durante o neurodesenvolvimento<sup>62</sup> e dormir<sup>63</sup>.

O princípio infomax refere-se a um mapeamento direto da entrada sensorial para as representações. Como isso se enquadra na otimização de modelos generativos, que mapeiam desde causas até informações sensoriais? Estas perspectivas podem ser conciliadas observando que todos os esquemas de reconhecimento baseados

no infomax pode ser expresso como uma otimização dos parâmetros de um modelo generativo<sup>64</sup>. Por exemplo, em modelos de codificação esparsos<sup>55</sup>, os anteriores implícitos postulam causas independentes que são amostradas a partir de uma distribuição esparsa ou de cauda pesada<sup>42</sup>. O facto de estes modelos preverem tão bem os campos receptivos observados empiricamente sugere que somos dotados de (ou adquirimos) expectativas prévias de que as causas das nossas sensações são em grande parte independentes e esparsas.

Em resumo, o princípio da codificação eficiente diz que o cérebro deve otimizar a informação mútua entre os seus sinais sensoriais e algumas representações neuronais parcimoniosas. Isto equivale a otimizar os parâmetros de um modelo generativo para maximizar a precisão das previsões, sob restrições de complexidade. Ambos são mandatados pelo princípio da energia livre, que pode ser considerado como uma generalização probabilística do princípio infomax. Passamos agora para ideias de inspiração biológica sobre a função cerebral que se concentram na dinâmica neuronal e na plasticidade. Isso nos leva mais profundamente aos mecanismos neurobiológicos e à implementação dos princípios teóricos descritos acima.

**A montagem celular e a teoria da correlação** A teoria da montagem celular foi proposta por Hebb<sup>65</sup> e implica plasticidade hebbiana - ou associativa -, que é uma pedra angular da plasticidade dependente do uso ou dependente da experiência<sup>66</sup>, a teoria da correlação de von de Malsburg<sup>67,68</sup> e outros refinamentos formais à plasticidade hebbiana *por si só*<sup>69</sup>. A teoria da montagem celular postula que grupos de neurónios interconectados são formados por meio de um fortalecimento das conexões sinápticas que depende da atividade pré e pós-sináptica correlacionada; isto é, 'células que disparam juntas se conectam'. Isso permite que o cérebro extraia regularidades estatísticas do sensorio. A teoria da correlação considera a habilitação seletiva da eficácia sináptica e sua plasticidade (também conhecida como metaplasticidade<sup>70</sup>) por atividade síncrona rápida induzida por diferentes atributos perceptivos do mesmo objeto (por exemplo, um ônibus vermelho em movimento). Isto resolve uma suposta deficiência da plasticidade clássica, que não pode atribuir uma entrada pré-sináptica a uma causa específica (por exemplo, vermelhidão) no mundo.<sup>67</sup>. A teoria da correlação sustenta tratamentos teóricos da atividade cerebral sincronizada e seu papel na associação ou ligação de atributos a objetos ou causas específicas<sup>68,71</sup>. Outro campo importante que se baseia na plasticidade associativa é o uso de redes atrativas como modelos de formação e recuperação de memória.<sup>72-74</sup>, então, como as correlações e a plasticidade associativa figuram na formulação de energia livre?

Até agora, consideramos apenas inferências sobre estados do mundo que causam sinais sensoriais, em que as expectativas condicionais sobre estados são codificadas pela atividade sináptica. No entanto, as causas abrangidas pela densidade de reconhecimento não estão restritas a estados variáveis no tempo (por exemplo, o movimento de um objeto no campo visual): elas também incluem regularidades invariantes no tempo que dotam o mundo de uma estrutura causal (por exemplo, objetos caem com aceleração constante). Essas regularidades são parâmetros do modelo generativo e devem ser inferidas pelo cérebro - em outras palavras, as expectativas condicionais desses parâmetros que podem ser codificadas

por eficácia sináptica (estes são  $\mu$  em CAIXA 2) precisam ser otimizados. Isto corresponde à otimização das forças de conexão no cérebro - isto é, a plasticidade que sublinha a aprendizagem. então, que forma assumiria esse aprendizado? Acontece que uma descida gradiente na energia livre (isto é, mudando as conexões para reduzir a energia livre) é formalmente idêntica à plasticidade hebbiana<sup>28,42</sup>(CAIXA 2). Isso ocorre porque os parâmetros do modelo generativo determinam como os estados esperados (atividade sináptica) são misturados para formar previsões. Simplificando, quando as previsões pré-sinápticas e os erros de previsão pós-sinápticas estão altamente correlacionados, a força da conexão aumenta, de modo que as previsões podem suprimir os erros de previsão com mais eficiência.

Em suma, a formação de conjuntos celulares reflete a codificação de regularidades causais. Esta é apenas uma reformulação da teoria da montagem celular no contexto de uma implementação específica (codificação preditiva) do princípio da energia livre. Deve-se reconhecer que a regra de aprendizagem na codificação preditiva é na verdade uma regra delta, que se baseia em mecanismos Hebbianos; entretanto, as noções mais amplas de Hebb sobre conjuntos de células foram formuladas a partir de uma perspectiva não estatística. As reformulações modernas sugerem que tanto a inferência sobre estados (isto é, a percepção) como a inferência sobre parâmetros (isto é, aprendizagem) minimizam a energia livre (isto é, minimizam o erro de previsão) e servem para vincular trocas surpreendentes com o mundo. então, e quanto à sincronização e à ativação seletiva de sinapses?

## Concorrência tendenciosa e atenção

Regularidades causais codificadas pela eficácia sináptica controlam a evolução determinística dos estados no mundo. No entanto, estocástico (isto é, flutuações aleatórias nesses estados desempenham um papel importante na geração de dados sensoriais. Sua amplitude é geralmente representada como precisão (ou variância inversa), que codifica a confiabilidade dos erros de previsão. A precisão é importante, especialmente em esquemas hierárquicos, porque controla a influência relativa dos erros de previsão de baixo para cima e das previsões de cima para baixo. então, como a precisão é codificada no cérebro? Na codificação preditiva, a precisão modula a amplitude dos erros de predição (estes são  $\mu$  em CAIXA 2), para que erros de previsão com alta precisão tenham maior impacto nas unidades que codificam expectativas condicionais. Isto significa que a precisão corresponde ao ganho sináptico das unidades de erro de predição. Os candidatos mais óbvios para controlar o ganho (e codificar implicitamente a precisão) são os neuromoduladores clássicos como a dopamina e a acetilcolina, que fornecem uma boa ligação às teorias da atenção e da incerteza.<sup>75-77</sup>. Outro candidato é a entrada pré-sináptica sincronizada rápida que reduz as constantes de tempo efetivas da membrana pós-sináptica e aumenta o ganho síncrono<sup>78</sup>. Isto se ajusta confortavelmente à teoria da correlação e fala de ideias recentes sobre o papel da atividade síncrona na mediação do ganho de atenção.<sup>79,80</sup>.

Em resumo, a otimização da precisão esperada em termos de ganho sináptico vincula a atenção ao ganho sináptico e à sincronização. Esta ligação é central para as teorias de ganho de atenção e concorrência tendenciosa<sup>80-85</sup>, particularmente no contexto da neuromodulação<sup>86,87</sup>. As teorias consideradas até agora trataram apenas da percepção.

### Estatísticas suficientes

Quantidades que são suficientes para parametrizar uma densidade de probabilidade (por exemplo, média e covariância de uma densidade gaussiana densidade).

### Suposição de Laplace

(Ou aproximação ou método de Laplace.) Uma aproximação de ponto de sela da integral de uma função exponencial, que usa uma expansão de Taylor de segunda ordem. Quando a função é uma densidade de probabilidade, a suposição implícita é que a densidade é aproximadamente gaussiana.

### Codificação preditiva

Uma ferramenta usada no processamento de sinais para representar um sinal usando um modelo preditivo linear (generativo). É uma técnica poderosa de análise da fala e foi considerada pela primeira vez na visão para explicar as interações laterais na retina.

### Infomax

Um princípio de otimização para redes neurais (ou funções) que mapeiam entradas em saídas. Diz que o mapeamento deve maximizar a informação mútua de Shannon entre as entradas e as saídas, sujeito a restrições e/ou processos de ruído.

### Estocástico

Governado por efeitos aleatórios.

### Concorrência tendenciosa

Um efeito de atenção mediado por interações competitivas entre neurónios que representam estímulos visuais; esses interações podem ser tendenciosas em favor de estímulos comportamentalmente relevantes, tanto espaciais quanto não espaciais, e ambos de baixo para cima e de cima para baixo processos.

Contudo, do ponto de vista do princípio da energia livre, a percepção apenas faz da energia livre um bom substituto para a surpresa. Para realmente reduzir a surpresa, precisamos agir. Na próxima seção, mantemos o foco nas montagens celulares, mas passamos para a seleção e reforço das ligações estímulo-resposta.

#### Darwinismo neural e aprendizagem de valores

Na teoria da seleção de grupos neuronais<sup>88</sup>, o surgimento de conjuntos neuronais é considerado à luz da pressão seletiva. A teoria tem quatro elementos: os mecanismos epigenéticos criam um repertório primário de conexões neuronais, que são refinadas pela plasticidade dependente da experiência para produzir um repertório secundário de grupos neuronais. Estes são selecionados e mantidos através de sinalização reentrante entre grupos neuronais. Tal como na teoria da montagem celular, a plasticidade baseia-se na atividade pré e pós-sináptica correlacionada, mas aqui é modulada pelo valor. O valor é sinalizado por sistemas transmissores neuromoduladores ascendentes e controla quais grupos neuronais são selecionados e quais não são. A beleza do darwinismo neural é que ele aninha processos seletivos distintos uns dentro dos outros. Em outras palavras, evita uma única unidade de seleção e explora a noção de meta-seleção (a seleção de mecanismos seletivos; por exemplo, ver REF. 89). Neste contexto, o valor (neuronal) confere valor evolutivo (isto é, aptidão adaptativa) ao selecionar grupos neuronais que meditam associações estímulo-estímulo adaptativas e ligações estímulo-resposta. A capacidade do valor para o fazer é assegurada pela seleção natural, no sentido de que os próprios sistemas de valores neuronais estão sujeitos a pressão seletiva.

Esta teoria, particularmente a aprendizagem dependente de valor<sup>90</sup>, tem conexões profundas com a aprendizagem por reforço e abordagens relacionadas em engenharia (veja abaixo), como programação dinâmica e modelos de diferença temporal<sup>91,92</sup>. Isto ocorre porque os sistemas de valores neuronais reforçam as conexões entre si, permitindo assim ao cérebro rotular um estado sensorial como valioso se, e somente se, levar a outro estado valioso. Isso garante que os agentes passem por uma sucessão de estados que adquiriram valor para acessar estados (recompensas) com valor inato geneticamente especificado. Em suma, o cérebro maximiza o valor, o que pode reflectir-se na descarga de sistemas de valores (por exemplo, sistemas dopaminérgicos<sup>92-96</sup>). então, como isso se relaciona com a otimização da energia livre?

A resposta é simples: o valor é inversamente proporcional à surpresa, no sentido de que a probabilidade de um fenótipo estar num determinado estado aumenta com o valor desse estado. Além disso, o valor evolutivo de um fenótipo é a média da surpresa negativa de todos os estados que ele experimenta, que é simplesmente a sua entropia negativa. Na verdade, o objectivo de minimizar a energia livre (e implicitamente a entropia) é garantir que os agentes passem a maior parte do seu tempo num pequeno número de estados valiosos. Isto significa que a energia livre é o complemento do valor, e a sua média de longo prazo é o complemento da aptidão adaptativa (também conhecida como aptidão livre na biologia evolutiva).<sup>97</sup>). Mas como os agentes sabem o que é valioso? Em outras palavras, como uma geração diz à próxima quais estados têm valor (isto é, não são surpreendentes)?

o valor ou a surpresa são determinados pela forma do modelo generativo de um agente e pelos seus anteriores implícitos - estes especificam o valor dos estados sensoriais e, crucialmente, são hereditários através de mecanismos genéticos e epigenéticos. Isto significa que as expectativas anteriores (isto é, o repertório primário) podem prescrever um pequeno número de estados atrativos com valor inato. Por sua vez, isto permite que a seleção natural otimize as expectativas anteriores e garanta que sejam consistentes com o fenótipo do agente. Simplificando, os estados valiosos são apenas os estados que o agente espera frequentar. Estas expectativas são limitadas pela forma do seu modelo generativo, que é especificado geneticamente e cumprido comportamentalmente, sob inferência ativa.

É importante compreender que as expectativas anteriores incluem não apenas o que será amostrado do mundo, mas também como o mundo será amostrado. Isto significa que a seleção natural pode equipar os agentes com a expectativa prévia de que irão explorar o seu ambiente até que estados com valor inato sejam encontrados. Veremos isso mais de perto na próxima seção, onde os antecedentes sobre o movimento através do espaço de estados são expressos em termos de políticas de aprendizagem por reforço.

Tanto o darwinismo neural quanto o princípio da energia livre tentam compreender as mudanças somáticas em um indivíduo no contexto da evolução: o darwinismo neural apela a processos seletivos, enquanto a formulação da energia livre considera a otimização da dinâmica do conjunto ou da população em termos de entropia e surpresa. O tema principal que emerge aqui é que expectativas anteriores (hereditárias) podem rotular as coisas como inatamente valiosas (não surpreendentes); mas como é que a simples rotulagem dos estados pode gerar um comportamento adaptativo? Na próxima seção, voltamos ao aprendizado por reforço e às formulações de ação relacionadas que tentam explicar o comportamento adaptativo puramente em termos de rótulos ou funções de custo.

**Teoria de controle ótimo e teoria dos jogos** O valor é central para as teorias da função cerebral que se baseiam na aprendizagem por reforço e no controle ideal. A noção básica que sustenta estes tratamentos é que o cérebro otimiza o valor, que é a recompensa ou utilidade esperada (ou o seu complemento - perda ou custo esperado). Isso é visto na psicologia comportamental como aprendizagem por reforço<sup>98</sup>, em neurociência computacional e aprendizado de máquina como variantes de programação dinâmica, como aprendizado por diferença temporal<sup>99-101</sup>, e em economia como teoria da utilidade esperada<sup>102</sup>. A noção de recompensa ou custo esperado é crucial aqui; este é o custo esperado para os estados futuros, dada uma política específica que prescreve ações ou escolhas. Uma política específica os estados para os quais um agente se moverá a partir de qualquer estado ("movimento através do espaço de estados em tempo contínuo"). Esta política tem de aceder a estados recompensadores esparsos utilizando uma função de custo, que apenas rotula os estados como dispendiosos ou não. O problema de como a política é otimizada é formalizado em teoria de controle ideal. Enquanto a equação de Bellman os seus variantes<sup>99</sup> (ver [informações complementares s4](#) (caixa)), que expressam o valor em função da política ótima e de uma função de custo. Se for possível resolver a equação de Bellman, será possível associar cada estado sensorial a um valor e otimizar a política, garantindo que o próximo estado

Sinalização reentrante  
Mensagem recíproca passando entre grupos neuronais.

Aprendizagem por reforço  
Uma área de aprendizado de máquina preocupada em como um agente maximiza a recompensa a longo prazo. Aprendizagem por reforço algoritmos tentam encontrar uma política que mapeie os estados do mundo para as ações executadas pelo agente.

Teoria de controle ideal  
Um método de otimização (com base no cálculo de variações) para derivar uma lei de controle ótima em um sistema dinâmico. Um problema de controle inclui uma função de custo que é função de variáveis de estado e de controle.

Equação de Bellman  
(Ou equação de programação dinâmica.) Nomeado após Richard Bellman, é uma condição necessária para a otimização associada à programação dinâmica em teoria de controle ótimo.



**Teoria da decisão ótima**  
(Ou teoria dos jogos.) Uma área da matemática aplicada preocupada em identificar os valores, incertezas e outras restrições que determinam uma decisão ótima.

**Subida gradiente**

(Ou método de subida mais íngreme.)

Uma subida de primeira ordem

esquema de otimização que encontra o máximo de uma função alterando seus argumentos proporcionalmente ao gradiente da função no valor atual. Em suma, um esquema de escalada. O esquema oposto é uma descida gradiente.

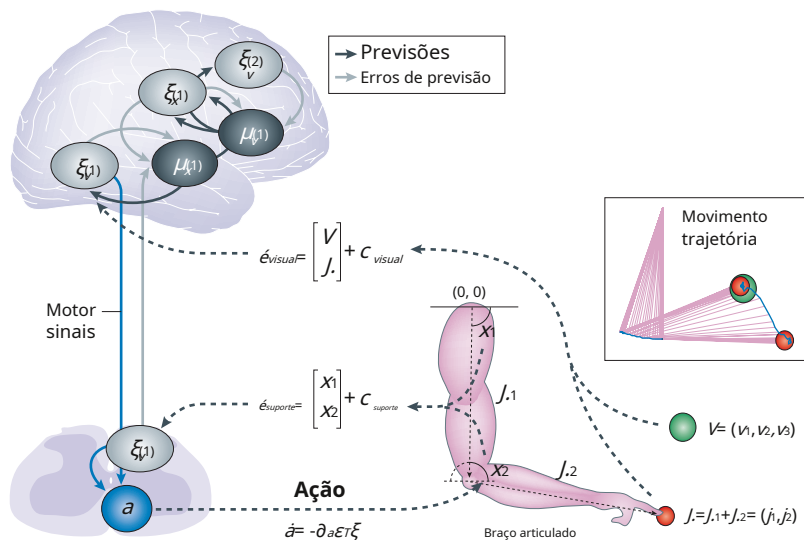
é o mais valioso dos estados disponíveis. Em geral, é impossível resolver a equação de Bellman com exatidão, mas existem várias aproximações, que vão desde modelos simples de Rescorla-Wagner<sup>98</sup> para formulações mais abrangentes como Q-learning<sup>100</sup>. O custo também tem um papel fundamental na teoria da decisão bayesiana, na qual as decisões ótimas minimizam o custo esperado no contexto de incerteza sobre os resultados; isso é central para a teoria da decisão ótima (teoria dos jogos) e economia comportamental<sup>102-104</sup>.

então o que a energia livre traz para a mesa? Se assumirmos que a política ótima desempenha uma subida gradiente no valor, então é fácil mostrar que o valor é inversamente proporcional à surpresa (ver informação suplementar s4 (caixa)). Isto significa que a energia livre é (um limite superior) do custo esperado, o que faz sentido, uma vez que a teoria do controle ótimo assume que a ação minimiza o custo esperado, enquanto o princípio da energia livre afirma que minimiza a energia livre. Isso é importante

porque explica por que os agentes devem minimizar os custos esperados. Além disso, a energia livre fornece uma conexão quantitativa e contínua entre as funções de custo da aprendizagem por reforço e o valor na biologia evolutiva. Finalmente, a perspectiva dinâmica fornece uma visão mecanicista de como as políticas são especificadas no cérebro: de acordo com o princípio da otimalidade<sup>99</sup> o custo é a taxa de mudança de valor (ver informação suplementar s4 (caixa)), que depende de mudanças nos estados sensoriais. Isto sugere que as políticas ótimas podem ser prescritas por expectativas anteriores sobre o movimento dos estados sensoriais. Simplificando, as anteriores induzem um atrator de ponto fixo e, quando os estados chegam ao ponto fixo, o valor deixará de mudar e o custo será minimizado. Um exemplo simples é mostrado em FIG. 2, em que um movimento do braço indicado é simulado usando apenas expectativas anteriores de que o braço será atraído para um ponto fixo (o alvo). Esta figura ilustra como o controle computacional do motor<sup>105-109</sup> pode ser formulado em termos de anteriores e supressão de erros de previsão sensorial (KJF, J. Daunizeau, J. Kilner e S. Kiebel, observações não publicadas). De forma mais geral, mostra como as recompensas e as metas podem ser consideradas como expectativas anteriores que uma ação é obrigada a cumprir.<sup>16</sup>

(Veja também REF. 110). Também sugere como a seleção natural poderia otimizar o comportamento através da especificação genética de antecedentes herdáveis ou inatos que restringem a aprendizagem de antecedentes empíricos. (CAIXA 2) e subsequente ação direcionada a um objetivo.

Deve-se notar que apenas esperar ser atraído por alguns estados pode não ser suficiente para alcançá-los. Isto ocorre porque pode ser necessário abordar os atratores indiretamente através de outros estados (por exemplo, para evitar obstáculos) ou conformar-se a restrições físicas à ação. Esses são alguns dos problemas mais difíceis de acesso às recompensas distais que o aprendizado por reforço e o controle ideal enfrentam. Nestas circunstâncias, um exame da dinâmica da densidade, na qual se baseia o princípio da energia livre, sugere que é suficiente manter-se em movimento até que uma *prior* atrator é encontrado (ver informações suplementares s5 (caixa)). Isto implica a destruição de pontos fixos inesperados (dispendiosos) no ambiente, tornando-os instáveis (como mudar para uma nova posição quando se sente desconfortavelmente). Matematicamente, isto significa adotar uma política que garanta uma divergência positiva em estados dispendiosos (intuitivamente, isto é como ser empurrado através de um líquido com viscosidade ou fricção negativa). ver FIG. 3 para uma solução para o problema clássico dos carros de montanha usando uma anterior simples que induz esse tipo de política. Este prior está em movimento através do espaço de estados (isto é, mudanças nos estados) e impõe a exploração até que um estado atraente seja encontrado. Priors desse tipo podem fornecer uma maneira baseada em princípios para entender a exploração trade-off<sup>111-113</sup> e questões relacionadas em biologia evolutiva<sup>114</sup>. O uso implícito de anteriores para induzir instabilidade dinâmica também fornece uma conexão importante para a teoria dos sistemas dinâmicos abordagens para o cérebro que enfatizam a importância da dinâmica itinerante, da metaestabilidade, da criticidade auto-organizada e da competição sem vencedor<sup>115-123</sup>. Esses fenômenos dinâmicos têm um papel fundamental na *sinérgico* e *autopoietico* relatos de comportamento adaptativo<sup>5,124,125</sup>.



**Figura 2 | Uma demonstração de movimentos de alcance com dicas.** A parte inferior direita da figura mostra uma planta motora, composta por um braço biarticulado com dois estados ocultos, cada um dos quais corresponde a uma determinada posição angular das duas articulações; a posição atual do dedo (círculo vermelho) é a soma dos vetores que descrevem a localização de cada articulação. Aqui, os estados causais no mundo são a posição e o brilho do alvo (círculo verde). O braço obedece à mecânica newtoniana, especificada em termos de inércia angular e atrito. A parte esquerda da figura ilustra que o cérebro detecta estados ocultos diretamente em termos de estímulos proprioceptivos ( $S_j$ ) que sinaliza as posições angulares ( $x, x$ ) das articulações e indiretamente através da visualização da localização do dedo no espaço ( $j, j$ ). Além disso, por meio de entrada visual ( $S_v$ ) o agente detecta a localização do alvo ( $v, v$ ) e o brilho ( $J_v$ ). Erros de previsão sensorial são transmitidos a níveis cerebrais superiores para otimizar as expectativas condicionais de estados ocultos (isto é, a posição angular das articulações) e estados causais (isto é, alvo). As previsões resultantes são enviadas de volta para suprimir erros de previsão sensorial. Ao mesmo tempo, os erros de previsão sensorial também tentam se suprimir, alterando a entrada sensorial por meio da ação. As linhas cinza e preta denotam a passagem recíproca de mensagens entre populações neuronais que codificam erros de previsão e expectativas condicionais; esta arquitetura é a mesma retratada em CAIXA 2. As linhas azuis representam sinais descendentes de controle motor de unidades sensoriais de erro de previsão. O modelo generativo do agente incluía antecedentes sobre o movimento de estados ocultos que efetivamente envolvem uma faixa elástica invisível entre o dedo e o alvo (quando o alvo está iluminado). Isto induz uma expectativa prévia de que o dedo será atraído para o alvo, quando indicado de forma adequada. A inserção mostra a trajetória de movimento resultante causada pela ação. Os círculos vermelhos indicam as posições inicial e final do dedo, que atinge o alvo (círculo verde) de forma rápida e suave; a linha azul é a trajetória simulada.

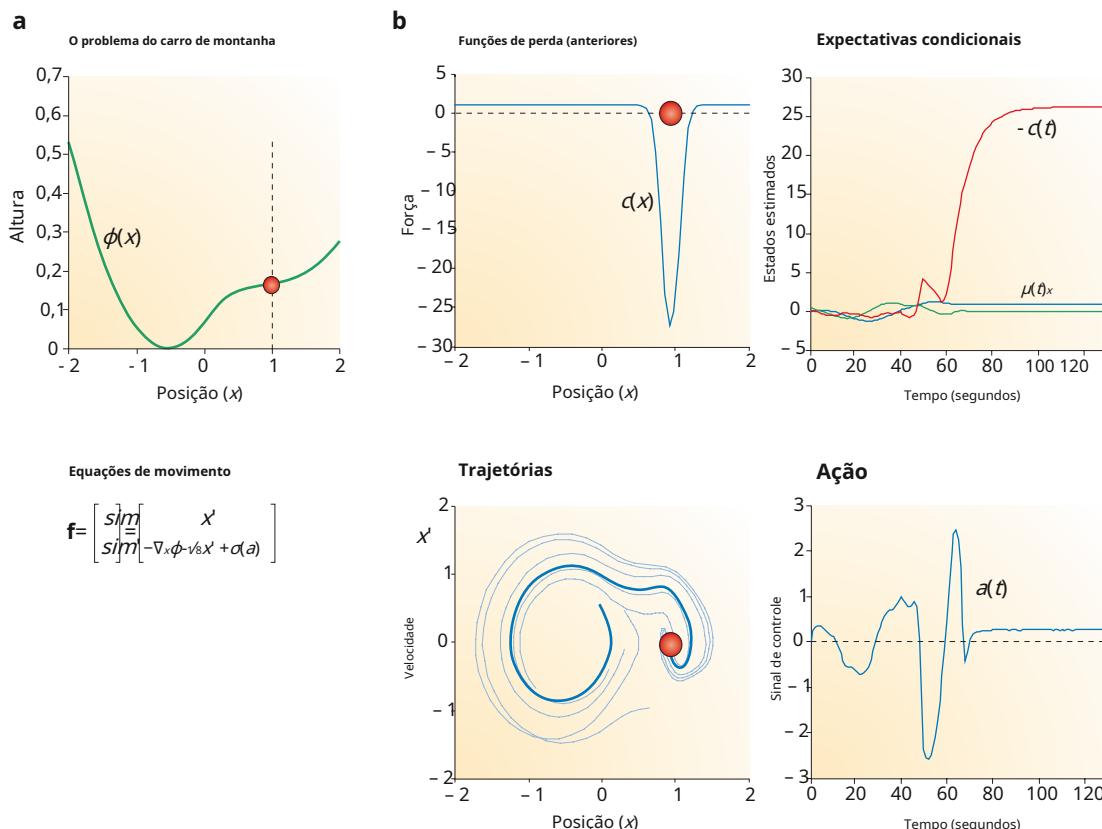


Figura 3 | **resolvendo o problema do carro de montanha com expectativas anteriores.** a) Como o comportamento paradoxal, mas adaptativo (por exemplo, afastar-se de um alvo para garantir que ele seja garantido mais tarde) emerge de simples antecedentes sobre o movimento de estados ocultos no mundo. É mostrada a paisagem ou função de energia potencial (com um mínimo na posição  $x=0,5$ ) que exerce forças sobre um carro de montanha. O carro é mostrado na posição alvo na colina em  $x=1$ , indicado pelo círculo vermelho. As equações de movimento do carro são mostradas abaixo do gráfico. Crucialmente, em  $x=0$  a força no carro não pode ser superada pelo agente, porque uma função de esmagamento  $-1 \leq x' \leq 1$  é aplicada à ação para evitar que ela seja maior que 1. Isso significa que o agente pode acessar o alvo apenas começando na metade do caminho colina esquerda para ganhar impulso suficiente para carregá-la para o outro lado. b) Os resultados da inferência ativa sob anteriores que desestabilizam pontos fixos fora do domínio alvo. Os anteriores são codificados em uma função de custo  $c(x)$  (canto superior esquerdo), que atua como atrito negativo. Quando o 'atrito' é negativo, o carro espera ir mais rápido (ver informação complementar S5 (caixa) para detalhes). Os estados ocultos inferidos (canto superior direito: posição em azul, velocidade em verde e dissipação negativa em vermelho) mostram que o carro explora sua paisagem até encontrar o alvo, e que o atrito então aumenta (isto é, o custo diminui) dramaticamente para evitar que o carro escape do alvo (caindo morro abaixo). A trajetória seguinte é mostrada em azul (canto inferior esquerdo). As linhas mais claras fornecem trajetórias exemplares de outros ensaios, com diferentes posições iniciais. No mundo real, o atrito é constante. No entanto, o carro "espera" que o atrito mude à medida que muda de posição, forçando assim a exploração ou aproveitamento. Essas expectativas são satisfeitas pela ação (canto inferior direito).

#### Princípio da otimalidade

Uma política ótima tem a propriedade de que qualquer que seja o estado inicial e a decisão inicial, as decisões restantes devem constituir uma política ótima em relação ao estado resultante da primeira decisão.

#### Compensação exploração-exploração

Envolve um equilíbrio entre exploração (de território desconhecido) e exploração (de conhecimento atual). Em aprendizagem por reforço, tem sido estudada principalmente através do bandido multi-armado problema.

#### Teoria dos sistemas dinâmicos

Uma área da matemática aplicada que descreve o comportamento de sistemas dinâmicos complexos (possivelmente caóticos), conforme descrito por equações diferenciais ou de diferenças.

#### Sinergética

Diz respeito à auto-organização de padrões e estruturas em sistemas abertos, longe de equilíbrio termodinâmico. Baseia-se no conceito de parâmetro de ordem, que foi generalizado por Haken para o princípio escravizador: isto é, a dinâmica dos modos de relaxamento rápido (estáveis) é completamente determinada pela dinâmica 'lenta' dos parâmetros de ordem (as amplitudes dos modos instáveis).

#### Autopoietico

Referindo-se à dialética fundamental entre estrutura e função.

#### Helmholtziano

Refere-se a um dispositivo ou esquema que utiliza um modelo generativo para fornecer uma densidade de reconhecimento e aprende estruturas ocultas nos dados, otimizando o parâmetros de modelos generativos.

Em resumo, a teoria ótima de controle e decisão (jogo) começa com a noção de custo ou utilidade e tenta construir funções de valor de estados, que subsequentemente orientam a ação. A formulação de energia livre começa com um limite de energia livre no valor dos estados, que é especificado por anteriores no movimento dos estados ambientais ocultos. Esses anteriores podem incorporar qualquer função de custo para garantir que estados onerosos sejam evitados. Estados com custo mínimo podem ser definidos (por aprendizagem ou evolução) em termos de expectativas anteriores sobre o movimento e os atratores que se seguem. Nesta visão, o problema de encontrar recompensas esparsas no ambiente é a solução da natureza para o problema de como minimizar a entropia (surpresa média ou energia livre) dos estados de um agente: garantindo que eles ocupem um pequeno conjunto de atração (isto é, gratificante) afirma.

#### Conclusões e direções futuras

Embora concebida para destacar pontos em comum, esta revisão sugere que muitas teorias globais da função cerebral podem ser unidas sob uma Helmholtziano perceptivo do cérebro como um modelo generativo do mundo que habita<sup>18,20,21,25</sup>(FIGO. 4); exemplos notáveis incluem a integração do cérebro bayesiano e da teoria computacional do controle motor, as funções objetivas compartilhadas pela codificação preditiva e o princípio infomax, inferência hierárquica e teorias da atenção, a incorporação da percepção na seleção natural e a ligação entre o controle ideal e mais exótico fenômenos na teoria de sistemas dinâmicos. O tema constante em todas essas teorias é que o cérebro otimiza um limite (de energia livre) na surpresa ou no seu complemento, valor. Isto se manifesta como percepção (de modo a mudar



Figura 4 | **O princípio da energia livre e outras teorias.** Algumas das construções teóricas consideradas nesta Revisão e como elas se relacionam com o princípio da energia livre (centro). As variáveis estão descritas em CAIXAS 1,2e uma explicação completa das equações pode ser encontrada nas informações suplementares S1 – S4 (caixas).

previsões) ou ação (de modo a mudar as sensações previstas). Crucialmente, estas previsões dependem de expectativas anteriores (que fornecem políticas), que são otimizadas em diferentes escalas de tempo (somáticas e evolutivas) e definem o que é valioso.

O que o princípio da energia livre pressagia para o futuro? Se a sua principal contribuição é integrar teorias estabelecidas, então a resposta é provavelmente “não muitas”. Por outro lado, pode fornecer uma estrutura na qual os debates atuais poderiam ser resolvidos, por exemplo, se a dopamina codifica erro de previsão de recompensa ou surpresa.<sup>126,127</sup> — isto é particularmente importante para compreender condições como dependência, doença de Parkinson e esquizofrenia. Na verdade, a formulação da energia livre já foi utilizada para explicar os sintomas positivos da esquizofrenia em termos de falsas inferências.<sup>128</sup> A formulação de energia livre também poderia fornecer novas abordagens

a velhos problemas que podem exigir uma reavaliação de noções convencionais, particularmente na aprendizagem por reforço e no controle motor.

Se os argumentos subjacentes ao princípio da energia livre se mantiverem, então o verdadeiro desafio é compreender como este se manifesta no cérebro. Isso demonstra uma maior apreciação da passagem hierárquica de mensagens<sup>41</sup>, o papel funcional de neurônios e microcircuitos específicos e a dinâmica que eles suportam (por exemplo, qual é a relação entre codificação preditiva, atenção e coordenação dinâmica no cérebro?<sup>129</sup>). Além da neurociência, surgem muitas aplicações interessantes em engenharia, robótica, cognição incorporada e biologia evolutiva; embora fantasioso, não é difícil imaginar a construção de pequenas máquinas de energia livre que recolham e modelem informação sensorial (como os nossos filhos) para maximizar a evidência da sua própria existência.

- Huang, G. Esta é uma teoria unificada do cérebro? *Novo Cientista* **2658**, 30–33 (2008).
- Friston K., Kilner, J. & Harrison, L. Um princípio de energia livre para o cérebro. *J. Physiol. Paris* **100**, 70–87 (2006).

Uma visão geral do princípio da energia livre que descreve sua motivação e relação com modelos generativos e codificação preditiva. Esse

- o artigo enfoca a percepção e as infraestruturas neurobiológicas envolvidas.**
- Ashby, W.R. Princípios do sistema dinâmico auto-organizado. *J. Gen. Psychol.* **37**, 125–128 (1947).
  - Nicolis, G. & Prigogine, I. *Auto-organização em sistemas de não equilíbrio* (Wiley, Nova York, 1977).
  - Haken, H. *Sinergística: uma introdução. Transição de Fase de Não Equilíbrio e Auto-Organização em*

*Física, Química e Biologia* 3ª edição (Springer, Nova York, 1983).

- Kauffman, S. *As Origens da Ordem: Auto-Organização e Seleção na Evolução* (Universidade de Oxford. Imprensa, Oxford, 1993).
- Bernardo, C. *Palestras sobre os Fenômenos Comuns aos Animais e Plantas* (Thomas, Springfield, 1974).

8. Applebaum, D. *Probabilidade e informação: uma abordagem integrada* (Universidade de Cambridge. Press, Cambridge, Reino Unido, 2008).
9. Evans, DJ Um teorema de energia livre de não equilíbrio para sistemas determinísticos. *Mol. Física* **101**, 15551–11554 (2003).
10. Crauel, H. & Flandoli, F. Atratores para sistemas dinâmicos aleatórios. *Provavelmente. Teoria Relat. Campos* **100**, 365–393 (1994).
11. Feynman, R. P. *Mecânica Estatística: um conjunto de palestras* (Benjamin, Reading, Massachusetts, 1972).
12. Hinton, GE & von Cramp, D. Manter as redes neurais simples, minimizando o comprimento da descrição dos pesos. *Processo. 6º ano. Conf. ACM. Teoria da Aprendizagem Computacional* **5**–13 (1993).
13. MacKay, Algoritmo de minimização de energia livre DJC para decodificação e criptoanálise. *Elétron. Vamos* **31**, 445–447 (1995).
14. Neal, RM e Hinton, GE em *Aprendizagem em Modelos Gráficos* (Ed. Jordânia, MI) 355–368 (Kluwer Academic, Dordrecht, 1998).
15. Itti, L. & Baldi, P. A surpresa bayesiana atrai a atenção humana. *Visão Res* **49**, 1295–1306 (2009).
16. Friston, K., Daunizeau, J. & Kiebel, S. Inferência ativa ou aprendizagem por reforço? *PLoS UM4*, e6421 (2009).
17. Knill, DC & Pouget, A. O cérebro bayesiano: o papel da incerteza na codificação neural e na computação. *Tendências Neurosci* **27**, 712–719 (2004).  
**Uma boa revisão das teorias bayesianas de percepção e controle sensorio-motor. Seu foco está na otimização de Bayes no cérebro e na natureza implícita das representações neuronais.**
18. von Helmholtz, H. em *Tratado de Óptica Fisiológica* Vol. III 3ª ed. (Voss, Hamburgo, 1909).
19. MacKay, DM em *Estudos de autômatos* (Ed Shannon, CE & McCarthy, J) 235–251 (Princeton Univ. Press, Princeton, 1956).
20. Neisser, U. *Psicologia cognitiva* (Appleton-Century-Crofts, Nova York, 1967).
21. Gregory, RL Ilusões perceptivas e modelos cerebrais. *Processo. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência* **171**, 179–196 (1968).
22. Gregory, RL Percepções como hipóteses. *Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência* **290**, 181–197 (1980).
23. Ballard, DH, Hinton, GE & Sejnowski, J. Computação visual paralela. *Natureza* **306**, 21–26 (1983).
24. Kawato, M., Hayakawa, H. & Inui, T. Um modelo de óptica inversa direta de conexões recíprocas entre áreas visuais. *Rede: Computação em Sistemas Neurais* **4**, 415–422 (1993).
25. Dayan, P., Hinton, GE e Neal, RM A máquina Helmholtz. *Computação Neural* **7**, 889–904 (1995). **Este artigo introduz o papel central dos modelos generativos e das abordagens variacionais para a aprendizagem hierárquica auto-supervisionada e relaciona isso à função das vias de processamento cortical de baixo para cima e de cima para baixo.**
26. Lee, TS & Mumford, D. Inferência bayesiana hierárquica no córtex visual. *J. Op. Soc. Sou. Uma opção. Ciência da imagem. Vis. 20*, 1434–1448 (2003).
27. Kersten, D., Mamassian, P. & Yuille, A. Percepção de objetos como inferência bayesiana. *Anu. Rev. Psicol.* **55**, 271–304 (2004).
28. Friston, KJ Uma teoria de respostas corticais. *Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência* **360**, 815–836 (2005).
29. Beal, MJ *Algoritmos Variacionais para Inferência Bayesiana Aproximada*. Tese, University College London (2003).
30. Efron, B. & Morris, C. A regra de estimativa de Stein e seus concorrentes – uma abordagem empírica de Bayes. *Geléia. Estatísticas. Assoc.* **68**, 117–130 (1973).
31. Kass, RE & Steffey, D. Inferência bayesiana aproximada em modelos hierárquicos condicionalmente independentes (modelos empíricos paramétricos de Bayes). *Geléia. Estado. Assoc.* **407**, 717–726 (1989).
32. Zeki, S. & Shipp, S. A lógica funcional das conexões corticais. *Natureza* **335**, 311–317 (1988). **Descreve a arquitetura funcional das hierarquias corticais com foco nos padrões de conexões anatômicas no córtex visual. Enfatiza o papel da segregação e integração funcional (isto é, passagem de mensagens entre áreas corticais).**
33. Felleman, DJ e Van Essen, DC Processamento hierárquico distribuído no córtex cerebral de primatas. *Cerebe. Córtex* **1**, 1–47 (1991).
34. Mesulam, MM Da sensação à cognição. *Cerebro* **121**, 1013–1052 (1998).
35. Sanger, T. Estimativa de densidade de probabilidade para a interpretação de códigos de população neural. *J. Neurofisiol.* **76**, 2790–2793 (1996).
36. Zemel, R., Dayan, P. & Pouget, A. Interpretação probabilística do código populacional. *Computação Neural* **10**, 403–430 (1998).
37. Paulin, MG Evolução do cerebelo como máquina neuronal para estimativa do estado Bayesiano. *J. Eng. Neural* **2**, S219–S234 (2005).
38. Ma, WJ, Beck, JM, Latham, PE & Pouget, A. Inferência bayesiana com códigos populacionais probabilísticos. *Neurociências da Natureza* **9**, 1432–1438 (2006).
39. Friston, K., Mattout, J., Trujillo-Barreto, N., Ashburner, J. & Penny, W. Energia livre variacional e a aproximação de Laplace. *Neuroimagem* **34**, 220–234 (2007).
40. Rao, RP & Ballard, DH Codificação preditiva no córtex visual: uma interpretação funcional de alguns efeitos de campo receptivo extracelulares. *Neurociências da Natureza* **2**, 79–87 (1998).  
**Aplica codificação preditiva ao processamento cortical para fornecer um relato convincente dos campos receptivos extracelulares no sistema visual. Enfatiza a importância das projeções de cima para baixo no fornecimento de previsões, através da modelagem de inferência perceptiva.**
41. Mumford, D. Sobre a arquitetura computacional do neocórtex. II. O papel das alças cortico-corticais. *Biol. Cibernético* **66**, 241–251 (1992).
42. Friston, K. Modelos hierárquicos no cérebro. *Computação PLoS. Biol.* **4**, e1000211 (2008).
43. Murray, SO, Kersten, D., Olshausen, BA, Schrater, P. & Woods, DL A percepção da forma reduz a atividade no córtex visual primário humano. *Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA* **99**, 15164–15169 (2002).
44. Garrido, MI, Kilner, JM, Kiebel, SJ & Friston, KJ Modelagem causal dinâmica da resposta a desvios de frequência. *J. Neurofisiol.* **101**, 2620–2631 (2009).
45. Sherman, SM & Guillery, RW Sobre as ações que uma célula nervosa pode exercer sobre outra: distinguir “drivers” de “moduladores”. *Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA* **95**, 7121–7126 (1998).
46. Angelucci, A. & Bressloff, PC Contribuição de conexões feedforward, laterais e de feedback para o centro do campo receptivo clássico e campo receptivo extra-clássico ao redor dos neurônios V1 de primatas. *Programa. Cérebro Res.* **154**, 93–120 (2006).
47. Grossberg, S. Rumo a uma teoria unificada do neocórtex: circuitos corticais laminares para visão e cognição. *Programa. Cérebro Res.* **165**, 79–104 (2007).
48. Grossberg, S. & Versace, M. Spikes, sincronia e aprendizagem atenta por circuitos tálamo-corticais laminares. *Cerebro Res.* **1218**, 278–312 (2008).
49. Barlow, H. em *Comunicação Sensorial* (Ed. Rosenblith, W.) 217–234 (MIT Press, Cambridge, Massachusetts, 1961).
50. Linsker, R. Organização neural perceptual: algumas abordagens baseadas em modelos de rede e teoria da informação. *Anu. Rev.* **13**, 257–281 (1990).
51. Oja, E. Redes neurais, componentes principais e subespaços. *Internacional J. Sistema Neural* **1**, 61–68 (1989).
52. Bell, AJ & Sejnowski, TJ Uma abordagem de maximização de informação para separação cega e desconvolução cega. *Computação Neural* **7**, 1129–1159 (1995).
53. Atick, JJ & Redlich, AN O que a retina sabe sobre cenas naturais? *Computação Neural* **4**, 196–210 (1992).
54. Optican, L. & Richmond, BJ Codificação temporal de padrões bidimensionais por unidades únicas no córtex inferior de primatas. III Análise teórica da informação. *J. Neurofisiol.* **57**, 132–146 (1987).
55. Olshausen, BA & Field, DJ Emergência de propriedades de campo receptivo de células simples aprendendo um código esparsos para imagens naturais. *Natureza* **381**, 607–609 (1996).
56. Simoncelli, EP & Olshausen, BA Estatísticas de imagens naturais e representação neural. *Anu. Rev.* **24**, 1193–1216 (2001).  
**Uma boa revisão da teoria da informação no processamento visual. Abrange estatísticas de cenas naturais e testes empíricos da hipótese de codificação eficiente em neurônios individuais e populações de neurônios.**
57. Friston, KJ O cérebro lábil. III. Transientes e campos receptivos espaço-temporais. *Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência* **355**, 253–265 (2000).
58. Bialek, W., Nemenman, I. & Tishby, N. Previsibilidade, complexidade e aprendizagem. *Computação Neural* **13**, 2409–2463 (2001).
59. Lewen, GD, Bialek, W. & de Ruyter van Steveninck, RR Codificação neural de estímulos de movimento naturalísticos. *Rede* **12**, 317–329 (2001).
60. Laughlin, SB Eficiência e complexidade em codificação neural. *Encontrada Novartis. Simp.* **239**, 177–187 (2001).
61. Gorjeta, aprendizagem bayesiana esparsa ME e máquina de vetores de relevância. *J. Aprendizado de máquina. Res.* **1**, 211–244 (2001).
62. Paus, T., Keshavan, M. & Giedd, JN Por que muitos transtornos psiquiátricos surgem durante a adolescência? *Natureza Rev.* **9**, 947–957 (2008).
63. Gilestro, GF, Tononi, G. & Cirelli, C. Mudanças generalizadas nos marcadores sinápticos em função do sono e da vigília em *Drosófila*. *Ciência* **324**, 109–112 (2009).
64. Roweis, S. & Ghahramani, Z. Uma revisão unificadora de modelos lineares gaussianos. *Computação Neural* **11**, 305–345 (1999).
65. Hebb, DO *Organização do Comportamento* (Wiley, Nova York, 1949).
66. Paulsen, O. & Sejnowski, TJ Padrões naturais de atividade e plasticidade sináptica de longo prazo. *Curr. Opinião. Neurobiol.* **10**, 172–179 (2000).
67. von der Malsburg, C. A Teoria da Correlação da Função Cerebral. Relatório Interno 81–82, Departamento de Neurobiologia, Max-Planck-Institute for Biophysical Chemistry (1981).
68. Singer, W. & Gray, CM Integração de recursos visuais e a hipótese de correlação temporal. *Anu. Rev.* **18**, 555–586 (1995).
69. Bienenstock, EL, Cooper, LN & Munro, PW Teoria para o desenvolvimento da seletividade neuronal: especificidade de orientação e interação binocular no córtex visual. *J. Neurosci.* **2**, 32–48 (1982).
70. Abraham, WC & Bear, MF Metaplasticidade: a plasticidade da plasticidade sináptica. *Tendências Neurosci.* **19**, 126–130 (1996).
71. Pareti, G. & De Palma, A. O cérebro oscila? A disputa sobre sincronização neuronal. *Neurol. Ciência.* **25**, 41–47 (2004).
72. Leutgeb, S., Leutgeb, JK, Moser, MB & Moser, EI Coloque células, mapas espaciais e o código populacional para memória. *Curr. Opinião. Neurobiol.* **15**, 738–746 (2005).
73. Durstewitz, D. & Seamans, JK Além da biestabilidade: biofísica e dinâmica temporal da memória de trabalho. *Neurociência* **139**, 119–133 (2006).
74. Anishchenko, A. & Treves, A. Recuperação de memória autoassociativa e colisões de atividade espontânea em redes de neurônios de integração e disparo de mundo pequeno. *J. Fisiol. Paris* **100**, 225–236 (2006).
75. Abbott, LF, Varela, JA, Sen, K. & Nelson, SB Depressão sináptica e controle de ganho cortical. *Ciência* **275**, 220–224 (1997).
76. Yu, AJ & Dayan, P. Incerteza, neuromodulação e atenção. *Neurônio* **46**, 681–692 (2005).
77. Doya, K. Metalearning e neuromodulação. *Rede Neural* **15**, 495–506 (2002).
78. Chawla, D., Lumer, ED & Friston, KJ A relação entre a sincronização entre populações neuronais e seus níveis médios de atividade. *Computação Neural* **11**, 1389–1411 (1999).
79. Fries, P., Womelsdorf, T., Oostenveld, R. & Desimone, R. Os efeitos da estimulação visual e atenção visual seletiva na sincronização neuronal rítmica na área de macacos V4. *J. Neurosci.* **28**, 4823–4835 (2008).
80. Womelsdorf, T. & Fries, P. Coerência neuronal durante o processamento atencional seletivo e integração sensorio-motora. *J. Fisiol. Paris* **100**, 182–193 (2006).
81. Desimone, R. Mecanismos neurais para memória visual e seu papel na atenção. *Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA* **93**, 13494–13499 (1996).  
**Uma boa revisão dos efeitos mnemônicos (como a supressão de repetições) nas respostas neuronais e como eles influenciam as interações competitivas entre as representações de estímulos no córtex. Ele fornece uma boa perspectiva sobre os mecanismos de atenção no sistema visual que é empiricamente fundamentada.**
82. Treisman, A. Ligação de recursos, atenção e percepção de objetos. *Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência.* **353**, 1295–1306 (1998).
83. Maunsell, JH & Treue, S. Atenção baseada em recursos no córtex visual. *Tendências Neurosci.* **31**, 317–322 (2006).
84. Spratling, MW Codificação preditiva como modelo de competição tendenciosa na atenção visual. *Visão Res.* **48**, 1391–1408 (2008).
85. Reynolds, JH & Heeger, DJ O modelo de normalização da atenção. *Neurônio* **61**, 168–185 (2009).
86. Schroeder, CE, Mehta, AD & Foxe, JJ Determinantes e mecanismos de modulação atencional do processamento neural. *Frete. Biosci.* **6**, D672–D684 (2001).



- 87.Hirayama, J., Yoshimoto, J. & Ishii, S. Aprendizagem de representação bayesiana no córtex regulado pela acetilcolina.*Rede Neural***17**, 1391–1400 (2004).
- 88.Edelman, GM Darwinismo Neural: seleção e sinalização reentrante na função cerebral superior.*Neurônio* **10**, 115–125 (1993).
- 89.Knobloch, F. Altruismo e a hipótese da metaseleção na evolução humana.*Geléia. Acad. Psicanalista***29**, 339–354 (2001).
- 90.Friston, KJ, Tononi, G., Reeke, GN Jr, Sporns, O. & Edelman, GM Seleção dependente de valor no cérebro: simulação em um modelo neural sintético.*Neurociência***59**, 229–243 (1994).
- 91.Sutton, RS & Barto, AG Rumo a uma teoria moderna de redes adaptativas: expectativa e previsão.*Psicol. Rev.***88**, 135–170 (1981).
- 92.Montague, PR, Dayan, P., Pessoa, C. & Sejnowski, TJ Bee forrageando em ambientes incertos usando aprendizagem Hebbiana preditiva.*Natureza***377**, 725–728 (1995).  
**Um tratamento computacional do comportamento que combina ideias da teoria do controle ótimo e da programação dinâmica com a neurobiologia da recompensa. Isso forneceu um exemplo inicial de aprendizagem de valor no cérebro.**
- 93.Schultz, W. Sinal de recompensa preditivo de neurônios de dopamina.*J. Neurofisiol.***80**, 1–27 (1998).
- 94.Daw, ND & Doya, K. A neurobiologia computacional de aprendizagem e recompensa.*Curr. Opinião. Neurobiol.***16**, 199–204 (2006).
- 95.Redgrave, P. & Gurney, K. O sinal de dopamina de curta latência: um papel na descoberta de novas ações? *Natureza Rev.***7**, 967–975 (2006).
- 96.Berridge, KC O debate sobre o papel da dopamina na recompensa: o caso da relevância do incentivo.*Psicofarmacologia (Berl.)***191**, 391–431 (2007).
- 97.Sella, G. & Hirsh, AE A aplicação da física estatística à biologia evolutiva.*Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA***102**, 9541–9546 (2005).
- 98.Rescorla, RA e Wagner, AR em *Condicionamento Clássico II: Pesquisa e Teoria Atual* (eds Black, AH & Prokasy, WF) 64–99 (Appleton Century Crofts, Nova York, 1972).
- 99.Bellman, R. Sobre a Teoria da Programação Dinâmica. *Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA***38**, 716–719 (1952).
- 100.Watkins, CJCH & Dayan, P. Q-learning.*Mach. Aprender.* **8**, 279–292 (1992).
- 101.Todorov, E. em *Avanços em sistemas de processamento de informações neurais* (editores Scholkopf, B., Platt, J. & Hofmann T.)**19**, 1369–1376 (MIT Press, 2006).
- 102.Camerer, CF Estudos comportamentais do pensamento estratégico em jogos.*Tendências Cog. Ciência***7**, 225–231 (2003).
- 103.Smith, JM & Price, GR A lógica do conflito animal. *Natureza* **246**, 15–18 (1973).
- 104.Nash, J. Pontos de equilíbrio em jogos de n pessoas. *Processo. Acad. Nacional. Ciência. EUA***36**, 48–49 (1950).
- 105.Wolpert, DM & Miall, RC Modelos Forward para controle motor fisiológico.*Rede Neural***9**, 1265–1279 (1996).
- 106.Todorov, E. & Jordan, MI A maximização da suavidade ao longo de um caminho predefinido prevê com precisão os perfis de velocidade de movimentos complexos do braço.*J. Neurofisiol.* **80**, 696–714 (1998).
- 107.Tseng, YW, Diedrichsen, J., Krakauer, JW, Shadmehr, R. & Bastian, AJ Erros de previsão sensorial impulsionam a adaptação de alcance dependente do cerebelo.*J. Neurofisiol.***98**, 54–62 (2007).
- 108.Bays, PM & Wolpert, DM Princípios computacionais de controle sensorio-motor que minimizam a incerteza e a variabilidade.*J. Fisiol.***578**, 387–396 (2007).  
**Uma boa visão geral dos princípios computacionais no controle de motores. Seu foco está na representação da incerteza e na estimativa ideal ao extrair as informações sensoriais necessárias para o planejamento motor.**
- 109.Shadmehr, R. & Krakauer, JW Uma neuroanatomia computacional para controle motor.*Exp. Cérebro Res.***185**, 359–381 (2008).
- 110.Verschure, PF, Voegtlin, T. & Douglas, RJ Sinergia mediada ambientalmente entre percepção e comportamento em robôs móveis.*Natureza* **425**, 620–624 (2003).
- 111.Cohen, JD, McClure, SM & Yu, AJ Devo ficar ou devo ir? Como o cérebro humano gerencia o equilíbrio entre exploração e exploração.*Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência***362**, 933–942 (2007).
- 112.Ishii, S., Yoshida, W. & Yoshimoto, J. Controle do metaparâmetro de exploração-exploração na aprendizagem por reforço.*Rede Neural***15**, 665–687 (2002).
- 113.Usher, M., Cohen, JD, Servan-Schreiber, D., Rajkowski, J. & Aston-Jones, G. O papel do locus coeruleus na regulação do desempenho cognitivo. *Ciência***283**, 549–554 (1999).
- 114.Voigt, CA, Kauffman, S. & Wang, ZG Design evolutivo racional: a teoria de *em vitro* evolução das proteínas. *Av. Química de Proteínas***55**, 79–160 (2000).
- 115.Freeman, WJ Caracterização de transições de estado em sistemas dinâmicos espacialmente distribuídos, caóticos, não lineares no córtex cerebral.*Integr. Fisiol. Comporte-se. Ciência.* **29**, 294–306 (1994).
- 116.Tsuda, I. Rumo a uma interpretação da atividade neural dinâmica em termos de sistemas dinâmicos caóticos.*Comporte-se. Ciência do Cérebro***24**, 793–810 (2001).
- 117.Jirsa, VK, Friedrich, R., Haken, H. & Kelso, JA Um modelo teórico de transições de fase no cérebro humano.*Biol. Cibernética***71**, 27–35 (1994).  
**Este artigo desenvolve um modelo teórico (baseado na sinérgica e na teoria dos osciladores não lineares) que reproduz a dinâmica observada e sugere uma formulação de acoplamento biofísico entre sistemas cerebrais.**
- 118.Breakspear, M. & Stam, CJ Dinâmica de um sistema neural com arquitetura multiescala.*Filós. Trad. R.Soc. Londres. B Biol. Ciência***360**, 1051–1074 (2005).
- 119.Bressler, SL & Tognoli, E. Princípios operacionais de redes neurocognitivas.*Internacional J. Psicofisiol.***60**, 139–148 (2006).
- 120.Werner, G. Dinâmica cerebral em todos os níveis de organização.*J. Fisiol. Paris***101**, 273–279 (2007).
- 121.Pasquale, V., Massobrio, P., Bologna, LL, Chiappalone, M. & Martinoia, S. Auto-organização e avalanches neuronais em redes de neurônios corticais dissociados. *Neurociência***153**, 1354–1369 (2008).
- 122.Kitzbichler, MG, Smith, ML, Christensen, SR & Bullmore, E. Crítica de banda larga da sincronização da rede do cérebro humano. *Computação PLoS. Biol.***5**, e1000314 (2009).
- 123.Rabinovich, M., Huerta, R. & Laurent, G. Dinâmica transitória para processamento neural. *Ciência***321**, 48–50 (2008).
- 124.Tschacher, W. & Hake, H. Intencionalidade em sistemas sem equilíbrio? Os aspectos funcionais da formação de padrões auto-organizados. *Novas Ideias Psicol.***25**, 1–15 (2007).
- 125.Maturana, HR e Varela, F. *De máquinas e seres vivos* (Editorial Universitária, Santiago, 1972). Tradução para o inglês disponível em Maturana, HR & Varela, F. in *Autopoiese e Cognição* (Reidel, Dordrecht, 1980).
- 126.Fiorillo, CD, Tobler, PN & Schultz, W. Codificação discreta de probabilidade de recompensa e incerteza por neurônios dopaminérgicos. *Ciência***299**, 1898–1902 (2003).
- 127.Niv, Y., Duff, MO & Dayan, P. Dopamina, incerteza e aprendizagem de TD. *Comporte-se. Função cerebral***1**, 6 (2005).
- 128.Fletcher, PC & Frith, CD Perceber para acreditar: uma abordagem bayesiana para explicar o positivo sintomas da esquizofrenia. *Natureza Rev.***10**, 48–58 (2009).
- 129.Phillips, WA & Silverstein, SM Convergência de perspectivas biológicas e psicológicas sobre coordenação cognitiva na esquizofrenia. *Comporte-se. Ciência do Cérebro***26**, 65–82 (2003).
- 130.Friston, K. & Kiebel, S. Circuitos corticais para inferência perceptual. *Rede Neural***22**, 1093–1104 (2009).

## Agradecimentos

Este trabalho foi financiado pelo Wellcome Trust. Gostaria de agradecer aos meus colegas do Wellcome Trust Center for Neuroimaging, do Institute of Cognitive Neuroscience e da Gatsby Computational Neuroscience Unit pelas colaborações e discussões.

## Declaração de interesses conflitantes

O autor declara não haver interesses financeiros concorrentes.

## INFORMAÇÃO SUPLEMENTAR

Veja artigo on-line: [S1\(caixa\)](#) | [S2\(caixa\)](#) | [S3\(caixa\)](#) | [S4\(caixa\)](#) | [S5 \(caixa\)](#)

Todos os links estão ativos no pdf on-line