### TESIS CARRERA DE DOCTORADO EN FÍSICA

### COMPORTAMIENTOS EMERGENTES EN POBLACIONES DE ROBOTS INTERACTUANTES

### Mg. Carlos Eduardo Valencia Urbina Doctorando

### Dr. Pablo Martin Gleiser Director

#### Miembros del Jurado

Dr. J. J. Jurado (Instituto Balseiro)
Dr. Segundo Jurado (Universidad Nacional de Cuyo)
Dr. J. Otro Jurado (Univ. Nac. de LaCalle)
Dr. J. López Jurado (Univ. Nac. de Mar del Plata)
Dr. U. Amigo (Instituto Balseiro, Centro Atómico Bariloche)

19 de Abril de 2023

Departamento de Física Medica – Centro Atómico Bariloche

Instituto Balseiro
Universidad Nacional de Cuyo
Comisión Nacional de Energía Atómica
Argentina

A mi familia

A mis amigos

A todos los que me conocen

A toda esa otra gente que no

# Índice de contenidos

In	dice	de cor	ntenidos	v
Ín	dice	de figu	ıras	vii
Ín	dice	de cua	adros	ix
Re	esum	ien		xv
Al	ostra	ıct		xvii
1.	Intr	oducc	ión	1
Ι	Di	námic	ca crítica del C. elegans	3
<b>2</b> .	Din	ámica	neuronal critica	5
	2.1.	Introd	lucción	5
	2.2.	Física	de sistemas complejos y transiciones de fase	5
		2.2.1.	Transiciones de fase en física	5
		2.2.2.	Transiciones de fase en biología	7
	2.3.	Hipóte	esis de la criticidad neuronal	8
		2.3.1.	Mecanismos homeostáticos de mantenimiento del estado Crítico	9
	2.4.	Trasto	ornos cerebrales y alteraciones de la criticidad	11
	2.5.	Métrio	cas experimentales de criticidad	12
		2.5.1.	Escalamiento de la ley de potencia	12
		2.5.2.	Escalamiento de la ley de potencia de las avalanchas neuronales	14
		2.5.3.	Parámetro de ramificación	16
		2.5.4.	Colapso de forma	16
		2.5.5.	Submuestreo espacial	17
		2.5.6.	Correlación temporal de largo alcance, ralentización crítica y flic-	
			kering	17
		2.5.7.	Ruido $(1/f)$ y ley de potencia	18
	2.6	Discus	zión	18

vi	Índice de contenidos
A. Ejemplo de apéndice: El problema de la medida	21
Bibliografía	23
Publicaciones asociadas	43
Agradecimientos	45

# Índice de figuras

2.1.	Representaciones esquemáticas de transiciones de fase de primer y se-	
	gundo orden.	7
2.2.	Representación gráfica de la independencia de escala de las leyes de	
	potencia en una distribución de datos.	14
2.3.	Definición de avalancha neuronal y ejemplos de medidas empíricas de	
	criticidad	15
A.1.	Una figura con algunos puntos experimentales y curva de datos teóricos	22

# Índice de cuadros

1	T 1	1 • 1	1		1	C	1 1 1		0
, ,	Hapmala	ne epipeeinnadhe	do	trangiciones	do	tage en	hiologia		- ×
٠		$_{ m s}$ seleccionados	uc	of all of the first	uc	Tase CII	bibliogia.	 	U

# Siglas

EEG electroencephalography. 7

MEG magnetoencephalography. 7

SOC self-organized criticality. 8

SOqC self-organized quasi-criticality. 8

### Glosario

epistasis El enmascaramiento del efecto fenotípico de los alelos en un gen por los alelos de otro gen. Se dice que un gen es epistático cuando su presencia suprime el efecto de un gen en otro locus. Los genes epistáticos a veces se denominan genes inhibidores debido a su efecto sobre otros genes que se describen como hipostáticos. 6

fitness El éxito de un individuo (o alelo o genotipo en una población) en sobrevivir y reproducirse, medido por la contribución genética de ese individuo (o alelo o genotipo) a la próxima generación y las generaciones subsiguientes. 6

## Resumen

Este es el resumen en castellano.

La tesis debe reflejar el trabajo desarrollado, mostrando la metodología utilizada, los resultados obtenidos y las conclusiones que pueden inferirse de dichos resultados.

Palabras clave: FORMATO DE TESIS, LINEAMIENTOS DE ESCRITURA, INSTITUTO BALSEIRO

## Abstract

This is the title in English:

The thesis must reflect the work of the student, including the chosen methodology, the results and the conclusions that those results allow us to draw.

Keywords: THESIS FORMAT, TEMPLATES, INSTITUTO BALSEIRO

## Capítulo 1

### Introducción

Comprender la relación entre la arquitectura y la función del cerebro es una cuestión central en la neurociencia. En esa dirección, se han dedicado importantes esfuerzos en los últimos años para mapear la estructura a gran escala de distintos organismos, incluidos los intentos de construir matrices de conectividad estructural del sistema nervioso a partir de datos de imágenes. Sin embargo, «al igual que los genes, las conexiones estructurales por sí solas son impotentes»; por lo tanto, «el conectoma debe expresarse en actividad neuronal dinámica para ser efectivo en el comportamiento y la cognición» [1].

Comprender el cerebro es uno de los problemas más desafiantes por los que un físico puede sentirse atraído. Como sistema con una cantidad astronómica de elementos, cada uno de los cuales se sabe que tiene muchas no linealidades, el cerebro exhibe dinámicas colectivas que en muchos aspectos se asemejan a algunos de los problemas clásicos bien estudiados en física estadística. La contradicción, y el punto provocador de estas notas, es que solo una minoría de las publicaciones en el campo hoy se preocupan por la comprensión de la dinámica del cerebro como un proceso colectivo. Los enfoques formales para estudiar fenómenos colectivos son uno de los temas clásicos en el centro de la física estadística, con aplicaciones recientes nuevas y exitosas en diversas áreas como la genética, la ecología, la informática, los entornos sociales y económicos. Si bien en todos estos campos existe una clara transferencia de métodos e ideas desde la física estadística, un flujo similar recién ha comenzado a impactar en la neurociencia.

¿cómo se coordinan entre sí esas miríadas de elementos e interacciones en criaturas vivas complejas?.º "¿cómo emerge un comportamiento coherente de tal sopa de componentes altamente heterogéneos? Una estrategia complementaria consiste en mirar problemas biológicos complejos desde una perspectiva global, cambiando el enfoque de detalles específicos de la maquinaria molecular a aspectos integrales. Los enfoques sistémicos de la biología se basan en la evidencia de que algunos de los fenómenos más fascinantes de los sistemas vivos, como la memoria y la capacidad para resolver

2 Introducción

problemas, son fenómenos colectivos, derivados de las interacciones de muchas unidades básicas y podrían no reducirse a la comprensión de componentes elementales de forma individual (Bialek, 2018). durante mucho tiempo han sido seducidos por la idea de adaptar conceptos y métodos de la mecánica estadística para arrojar luz sobre la organización a gran escala de los sistemas biológicos

Recordemos qué son los fenómenos emergentes. La emergencia se refiere a los patrones espaciotemporales colectivos inesperados exhibidos por grandes sistemas complejos. En este contexto, 'inesperado' muestra nuestra incapacidad (matemática y de otro tipo) para derivar tales patrones emergentes de las ecuaciones que describen la dinámica de las partes individuales del sistema. Como se discutió extensamente en otra parte 1 , 15Los sistemas complejos suelen ser grandes conglomerados de elementos que interactúan, cada uno de los cuales exhibe algún tipo de dinámica no lineal.

l punto importante es que incluir la complejidad en el modelo solo dará como resultado una simulación del sistema real, sin que ello implique ninguna comprensión de la complejidad. Los esfuerzos más significativos han sido los dirigidos a descubrir las condiciones en las que algo complejo emerge de la interacción de los elementos no complejos que lo constituyen

En muchos sistemas físicos, como los sistemas magnéticos o gravitacionales, ciertas características macroscópicas surgen de las interacciones de los elementos constituyentes de una manera que es impredecible incluso a partir de una comprensión perfecta del comportamiento de cada componente; esto se conoce como emergencia (Chialvo, 2010). En el contexto del cerebro, los fenómenos emergentes abarcan el comportamiento y la cognición, que surgen de la interacción de la gran cantidad de neuronas en el cerebro. Abordar el estudio de los sistemas neuronales desde esta perspectiva implica estudiar el comportamiento neuronal a nivel de red o población: observar y comprender los comportamientos emergentes en el sistema en lugar de concentrarse en el comportamiento y las conexiones de cada neurona individual por sí sola. Si bien exhiben cierto poder computacional por sí mismas, las neuronas son realmente notables en su capacidad computacional cuando se toman en conjunto. https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncom.2021.611183/full

## Parte I

Dinámica crítica del C. elegans

## Capítulo 2

### Dinámica neuronal critica

"Can a machine be made to be supercritical?"

— Alan Turing, 1950

### 2.1. Introducción

La física de sistemas complejos ha demostrado que los comportamientos colectivos pueden surgir de la interacción entre los constituyentes elementales de la materia, dando lugar a fases con diferentes niveles de orden interno. Los sistemas biológicos no son la excepción, y algunos de ellos han sido identificados como operando en la vecindad del punto crítico de una transición de fase. En este sentido, la hipótesis de la criticidad neuronal sugiere que el cerebro puede estar en un estado crítico en el límite entre diferentes tipos de dinámicas, lo que le proporcionaría un equilibrio óptimo entre robustez y flexibilidad.

En este capítulo se revisarán las bases teóricas de la física de sistemas complejos y su aplicación en biología, así como los fundamentos de la hipótesis de la criticidad neuronal y las evidencias experimentales que la respaldan.

# 2.2. Física de sistemas complejos y transiciones de fase

#### 2.2.1. Transiciones de fase en física

La materia, compuesta por átomos, moléculas y electrones, puede generar diversas fases cuyo comportamiento difiere significativamente de sus componentes individuales o pequeños grupos de ellos. A nivel microscópico, los sistemas que contienen muchos componentes pueden exhibir diferentes tipos de comportamientos colectivos a nivel

macroscópico, es decir, fases, con diferentes niveles de orden interno. Es importante destacar que incluso pequeños cambios en las condiciones externas, como la temperatura o la presión, pueden inducir reordenamientos estructurales drásticos, lo que se conoce como transiciones de fase.

En la distinción de las distintas fases de un sistema, se consideran ciertas propiedades macroscópicas medibles, conocidas como parámetros de orden. La variación de una propiedad ambiental, denominada parámetro de control, permite observar cómo dichos parámetros de orden cambian. En general, una modificación gradual en el parámetro de control se traduce en una alteración suave en los parámetros de orden. Sin embargo, existen determinados puntos donde los valores de los parámetros de orden experimentan saltos o giros abruptos (ver Figura 2.1). Estos puntos marcan los límites entre diferentes fases, y desplazar el parámetro de control a través de dicho límite induce una transición de fase.

En función de cómo se modifiquen los parámetros de orden durante una transición de fase, esta puede ser de dos tipos. Si la transición se caracteriza por un salto en los parámetros de orden del sistema, lo que matemáticamente corresponde a una discontinuidad en el diagrama de fase, se trata de una transición de fase discontinua (ver Figura 2.1a). Este tipo de transiciones son denominadas a veces como transiciones de primer orden. Por otra parte, si el diagrama de fase es continuo y la transición se caracteriza por una esquina aguda (es decir, un punto de no diferenciabilidad), se trata de una transición de fase continua (segundo orden, ver Figura 2.1b). La terminología de «primer orden» y «segundo orden» se origina en la descripción de las transiciones de fase termodinámicas, haciendo referencia a la derivada más baja de la energía libre, la cual muestra una discontinuidad en el punto crítico.

Si un sistema exhibe una transición de fase continua, entonces puede existir en un punto crítico que se encuentra exactamente en la frontera entre dos fases distintas. Este estado límite, conocido como estado crítico, se caracteriza por la presencia de fluctuaciones importantes en el valor del parámetro de orden en el rango crítico, lo cual refleja la pérdida de simetría del sistema que ocurre durante las transiciones de fase. Por consiguiente, se considera que los estados críticos se encuentran en la frontera del caos. Las transiciones de fase críticas son especialmente interesantes debido al comportamiento crítico que se manifiesta en las grandes fluctuaciones del parámetro de orden, las cuales exhiben escalamiento de ley de potencia (Figura 1C).

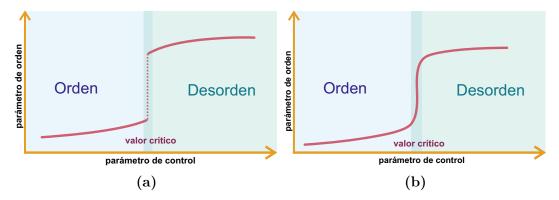


Figura 2.1: Representaciones esquemáticas de transiciones de fase de primer y segundo orden. La figura muestra dos ejemplos de transiciones de fase que ocurren en sistemas termodinámicos. En (a), se ilustra una transición de fase de primer orden, donde el parámetro de orden experimenta un cambio abrupto en su valor crítico del parámetro de control. En contraste, en (b) se muestra una transición de fase de segundo orden, donde el parámetro de orden varía suavemente a medida que cambia el parámetro de control.

### 2.2.2. Transiciones de fase en biología

El principio de universalidad es un concepto ampliamente aceptado en la física que establece que las características relevantes de los fenómenos a gran escala son altamente insensibles a los detalles específicos del modelo y se comparten entre sistemas aparentemente distintos. Siguiendo este principio, se ha propuesto una hipótesis controvertida, pero ampliamente investigada, según la cual algunos sistemas biológicos pueden obtener beneficios funcionales significativos al operar cerca del punto crítico de una transición de fase [2–12]. En particular, estos sistemas operarían en el límite entre una fase activa o caótica, en la que las fluctuaciones son amplificadas y la información se corrompe, y una fase inactiva u ordenada, en la que las fluctuaciones se amortiguan rápidamente y se reduce la capacidad de respuesta y adaptación. Se han identificado varios ejemplos de tales transiciones, como se resume en el cuadro 2.1.

Existen varios experimentos que respaldan esta hipótesis. Algunos de estos ejemplos incluyen las transiciones de fase de sincronización en osciladores biológicos colectivos, como los relojes circadianos [30]; las transiciones de percolación de fibras en tejidos conectivos, como el colágeno [31–33]; la transición de fase de fusión en hebras de ADN [34, 35]; las transiciones entre diferentes regímenes dinámicos, como las oscilaciones y los estallidos, en redes neuronales [36–41]; los patrones de expresión génica [42]; el agrupamiento bacteriano [23, 43] y la formación de colonias de C. elegans [44]. Para obtener una revisión más completa de las aplicaciones de las transiciones de fase a problemas biológicos, se recomienda consultar la obra de Heffern et al [13].

Cuadro 2.1: Ejemplos seleccionados de transiciones de fase en biología, adaptado de Heffern et al[13].

sistema	parámetro de control	parámetro de orden	referencias selecciona- das
Fusión de la membrana plasmática	Temperatura	Fluidez	[14]
Sincronización neuronal	Fuerza sináptica; relación de excitación a inhibición	Sincronización de tasas de disparo	[15, 16]
Agrupamiento /enjambre	Densidad; ruido en la percepción del comportamiento de los vecinos	Alineación de patrones de vuelo	[17–19]
Rigidez de actina	Densidad	Rigidez	[20, 21]
Colapso de la población microbiana	Nivel de estrés	Crecimiento	[22, 23]
Evolución cultural	Cambios en el fitness acompañado de epistasis entre rasgos culturales	Paradigma cultural	[24]
Rasgos del fitoplancton	Condiciones de luz	Contenido de clorofila	[25]
Colapso de la población de megafauna	Variado	Tamaño de la poblacion	[26-28]
Percolación de rigidez en embriogénesis de pez cebra	Conectividad celular dependiente de la adhesión	Viscosidad del tejido, tamaño del grupo	[29]

### 2.3. Hipótesis de la criticidad neuronal

En línea con lo anteriormente expuesto, la hipótesis de la criticidad neuronal sostiene que el cerebro de los organismos puede estar en un estado crítico en el límite entre diferentes tipos de dinámicas [45]. De manera similar a lo que ocurre en los sistemas biológicos, se ha argumentado que la criticidad proporciona a los sistemas neuronales un equilibrio óptimo entre robustez frente a las perturbaciones y flexibilidad para adaptarse a condiciones cambiantes, así como para conferirles capacidades computacionales óptimas [46, 47], amplios repertorios dinámicos [48], gran estabilidad de la red [49], transmisión y almacenamiento óptimo de la información [50–54], máxima sensibilidad a los estímulos [55, 56] y un comportamiento global coordinado [57, 58].

Numerosos modelos específicos, como redes booleanas [59, 60], máquinas de estado líquido [61], redes neuronales y redes de filtración de nanopartículas de plata [68], han verificado esta hipótesis (ver también Haykin et al [69] para una revisión).

Experimentalmente, se ha evidenciado que los sistemas neuronales parecen mostrar características de los sistemas en estado crítico, lo que sugiere que la hipótesis de la criticidad neuronal podría ser una explicación plausible para la dinámica del cerebro. Estos estudios incluyen:

- Invariancia de escala de las avalanchas neuronales [58, 70, 71] reportadas en diversas especies [72–74], a través de diferentes técnicas de imagen [75] y señales electrofisiológicas [76]. Al igual que en los sistemas biológicos, se ha encontrado que los sistemas neuronales exhiben una dinámica que es independiente de la escala temporal y espacial, lo que sugiere que los procesos neuronales son más similares a los procesos de los sistemas complejos en estado crítico que a los procesos aleatorios o regulares.
- La presencia de correlaciones espacio-temporales de largo alcance en las fluctuaciones de amplitud de las oscilaciones neuronales [77–79], incluida la observación de espectros de potencia 1/f de señales MEG/EEG registradas simultáneamente [76], resonancia magnética funcional [79] y respuestas cognitivas [80, 81]. Estas correlaciones sugieren que los sistemas neuronales exhiben una dinámica compleja y a largo plazo, lo que es consistente con la dinámica en estado crítico.
- El aumento de la longitud de correlación con el tamaño del sistema [78, 82, 83]. Al igual que en los sistemas biológicos, los sistemas neuronales parecen ser más estables y tener una dinámica más compleja a medida que aumenta el número de componentes.

# 2.3.1. Mecanismos homeostáticos de mantenimiento del estado Crítico

Es posible conjeturar que la criticidad emerge en los sistemas vivos como resultado de procesos adaptativos y evolutivos que sirven como una plantilla para una mayor complejidad. Esta hipótesis propone que la criticidad podría ser una estrategia organizativa común en biología derivada de la física de las transiciones de fase. Sin embargo, aún hay muchas preguntas sin respuesta sobre la hipótesis de la criticidad.

Una de las principales preguntas es cómo un sistema complejo como el cerebro puede permanecer sintonizado en un estado crítico. Es importante tener en cuenta que la teoría de las transiciones de fase normalmente considera sistemas infinitos, mientras que en sistemas grandes pero finitos, las transiciones de fase se suavizan en un pequeño rango de parámetros. En lugar del punto crítico singular, encontramos una pequeña región que no es técnicamente crítica, pero que aún conserva muchas propiedades de criticidad [84]. Sin embargo, incluso permanecer en esta región «crítica» debería requerir mecanismos que resintonicen activamente el cerebro. La idea general de sistemas que se ajustan a estados críticos a través de procesos descentralizados activos se conoce como criticidad autoorganizada (self-organized criticality (SOC), por sus siglas en inglés) [5, 85–87].

El término SOC describe las propiedades de los sistemas fuera del equilibrio para alcanzar un estado estacionario caracterizado por correlaciones de largo alcance, que se asemejan a las transiciones de fase de segundo orden cerca del equilibrio. En tales casos, el sistema desarrolla una respuesta multiescala que gradualmente alcanza un estado metaestable con correlaciones espaciales y temporales de largo alcance sin un parámetro de ajuste obvio o una transición de fase (dinámica). Por lo tanto, los estados del SOC aparecen como un atractor de la dinámica no lineal en un sistema abierto repetidamente impulsado por fuerzas externas (o endógenas) [88, 89].

Sin embargo, los sistemas nerviosos son sistemas no conservativos en contraste con los sistemas SOC canónicos como los modelos de pilas de arena [90, 91]. Para modelar tales sistemas, se utilizan redes no conservativas de elementos representados por autómatas celulares, mapas de tiempo discretos o ecuaciones diferenciales. Dichos modelos tienen características distintas de los sistemas conservadores. Una gran parte de ellos, en particular las redes neuronales, muestran self-organized quasi-criticality (SOqC) [92–94] o criticidad débil [95, 96]. Con el tiempo, varios autores propusieron diferentes mecanismos biológicos que podrían eliminar el ajuste fino y convertir a la región crítica en un atractor autoorganizado [97–106]. La criticidad obtenida no es perfecta, pero es suficiente para dar cuenta de los datos experimentales. Además, los mecanismos (principalmente basados en sinapsis dinámicas, pero también en ganancias neuronales dinámicas, regulación homeostática de la inhibición y umbrales de activación adaptativos) son biológicamente plausibles y deben considerarse como un tema de investigación por derecho propio.

# 2.4. Trastornos cerebrales y alteraciones de la criticidad

En las anteriores secciones se ha examinado la relación de la criticidad con un comportamiento óptimo de la dinámica cerebral y los mecanismos que la organizan y mantienen. Se ha planteado la hipótesis de que las propiedades dinámicas que caracterizan un estado crítico pueden verse como un marcador importante del bienestar cerebral. En este sentido, las desviaciones de la criticidad pueden ser sintomáticas o causales de ciertas patologías, lo que allana el camino para nuevos diagnósticos y tratamientos.

A pesar del creciente interés en la criticidad biológica en las últimas dos décadas, ha habido una escasez de estudios experimentales y clínicos que conecten la criticidad con las perturbaciones. Debido a que la criticidad representa un estado óptimo para el cerebro, se esperaría que la salida del estado crítico suponga una interrupción en sí misma [107]. Sin embargo, en la práctica, las interrupciones en la dinámica de la red probablemente sean más complicadas que una transición fuera de la criticidad, ya que dichas transiciones pueden ser parte de una actividad saludable.

Es importante destacar que existen aplicaciones clínicas de estos hallazgos en varios trastornos neurológicos, como la epilepsia [109–113], las enfermedades neurodegenerativas como la enfermedad de Alzheimer [114–116] y la enfermedad de Parkinson [118–120], derrames cerebrales [117], así como otros dominios clínicamente relevantes, como la anestesia [121–123], la medicina del sueño [124] (incluyendo el insomnio [125, 126], la apnea del sueño [127] y la narcolepsia), neurodesarrollo [128–130], la cognición, atención, aprendizaje y autismo [131–135], efectos psicológicos del neurofeedback y los psicodélicos [136, 137], las afecciones psiquiátricas comunes como la depresión [138], la esquizofrenia [139], la ansiedad [140] y el trastorno de estrés postraumático [141]. Se dispone de una revisión muy completa de estos temas en el artículo escrito por Vincent Zimmern [12].

No obstante, a pesar de los avances en la investigación, todavía no se ha incorporado la criticidad en la práctica clínica habitual. Esto se debe en parte a la falta de estudios experimentales y clínicos que conecten la criticidad con las perturbaciones, y también a la necesidad de formación de equipos multidisciplinarios en los que los físicos, matemáticos, científicos de datos y médicos colaboren para responder mejor a una pregunta clínica a través de la lente de la criticidad.

En este contexto, se espera que el futuro de la criticidad en el ámbito clínico dependa en gran medida de la formación de estos equipos multidisciplinarios y de la aplicación de técnicas de análisis cuantitativo de electroencefalografía (electroencephalography (EEG)), y resonancia magnética funcional (functional magnetic resonance imaging (fMRI)), entre otras. De esta forma, podrían desarrollarse nuevas herramientas diagnósticas y terapéuticas que permitan una mejor comprensión y tratamiento de diversas enfermedades neurológicas y psiquiátricas.

### 2.5. Métricas experimentales de criticidad

En las secciones anteriores se ha presentado la hipótesis de criticidad y su relevancia en los sistemas biológicos, así como sus limitaciones y aplicaciones. En esta sección, se aborda la detección de las transiciones de fase y la dinámica crítica en experimentos y simulaciones. La construcción de un diagrama de fase es la evidencia más directa de una transición de fase (ver Figura 2.1) [142]. En este tipo de diagrama, se puede observar la respuesta del parámetro de orden ante las variaciones del parámetro de control, lo que permite detectar la existencia de una transición de fase. Sin embargo, la construcción de dicho diagrama requiere que el parámetro de control sea accesible y controlable en el entorno experimental, lo que puede resultar difícil en sistemas biológicos complejos.

Por ejemplo, la variación de la conectividad cerebral in vivo puede ser difícil de lograr experimentalmente. Debido a estas limitaciones, la mayor parte de la evidencia de la criticidad en sistemas biológicos proviene de la observación de características distintivas en los resultados experimentales. En esta sección, se discuten las características distintivas de la criticidad que se han identificado en la literatura científica y que se utilizan para establecer la presencia de criticidad en sistemas biológicos [45]. Estas características distintivas son fundamentales para la identificación de la dinámica crítica en sistemas biológicos complejos, especialmente aquellos cuya dinámica interna es imposible o difícil de modificar.

### 2.5.1. Escalamiento de la ley de potencia

En el ámbito de la estadística, una variable aleatoria continua X se considera que tiene una distribución de ley de potencia cuando se extrae de una distribución de probabilidad con densidad  $\mathbb{P}(x \leq X \leq x + dx) = Cx^{-\alpha}dx$ . El parámetro  $\alpha$  se conoce como el exponente o parámetro de escala, mientras que C es un parámetro de normalización. Por otro lado, una variable aleatoria discreta de ley de potencia tiene una versión discretizada similar de la probabilidad, que se puede expresar como  $P(X = k) = Ck^{-\alpha}$ .

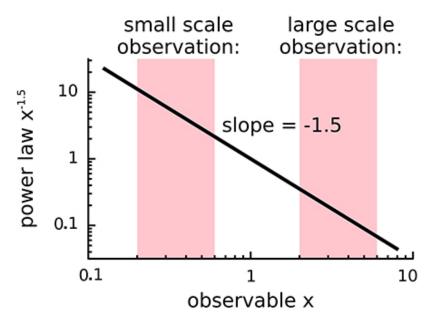
Es importante señalar que en la práctica, son pocos los fenómenos empíricos que obedecen leyes de potencia para todos los valores de X. En general, las leyes de potencia se utilizan para caracterizar la cola de la distribución, es decir, la distribución de probabilidad de los valores de X mayores que algún valor  $x_{min}$ . En estos casos, se dice que la cola de la distribución sigue una ley de potencia. Además, los datos a menudo muestran una distribución de ley de potencia truncada, lo que significa que el comportamiento de ley de potencia solo se observa en un rango limitado,  $x_{min} \leq X \leq x_{max}$  [143].

Cabe destacar que las leyes de potencia presentan invariancia de escala, lo que las convierte en distribuciones libres de escala. Una función f(x) se considera invariante de escala si  $f(cx) = (cx)^{-\alpha} = c^{-\alpha}x^{-\alpha} = c^{-\alpha}f(x) \propto f(x)$ , lo que indica que escalar el argumento de la función es equivalente a escalar proporcionalmente la función misma. Además, como  $\log(p(x)) = \log_{\alpha}(ax^{-\alpha}) = -\alpha \log(x) + \log(a)$ , el histograma de la ley de potencias presenta una relación afín en un gráfico logarítmico (Figura 2.2).

Debido a esto, las leyes de potencia en datos empíricos se suelen analizar graficando el logaritmo del histograma en función del logaritmo de los valores de la variable aleatoria. Luego, se aplica un algoritmo de mínimos cuadrados para ajustar una línea afín a través de los puntos de datos. Este método se remonta a Pareto en el siglo XIX [144]. Sin embargo, es importante destacar que la inspección visual de un diagrama puede generar falsos positivos. Además, se ha señalado que las pruebas convencionales de bondad de ajuste no son adecuadas para las leyes de potencia [145].

La hipótesis de criticidad en experimentos y simulaciones se basa en la presencia de leyes de potencia, que se espera se manifiesten en la mayoría de los sistemas críticos. Sin embargo, la existencia de leyes de potencia por sí sola no es suficiente para probar la criticidad [146, 147], ya que estas leyes también pueden ser explicadas por mecanismos no críticos [143, 148–150]. Por tanto, la identificación de leyes de potencia es un asunto delicado que requiere procedimientos de ajuste avanzados, debido a la dificultad para diferenciarlas de otras distribuciones de colas pesadas.

Las distribuciones de cola pesada son aquellas distribuciones de probabilidad cuyas colas son «más pesadas» que la distribución exponencial, siendo la gaussiana un subtipo de esta última. Entre los ejemplos de distribuciones de cola pesada se encuentran la distribución de Fisher-Tippett (doble exponencial), la distribución logarítmica normal y la distribución de Weibull, entre otras. Aunque se espera la presencia de leyes de potencia en sistemas críticos, estas distribuciones también pueden presentarse en otros sistemas no críticos. Por ende, para una mejor comprensión de la relevancia de las distribuciones de cola pesada en la neurociencia, se sugiere consultar la obra de Roberts



**Figura 2.2:** Representación gráfica de la independencia de escala de las leyes de potencia en una distribución de datos, donde se ha utilizado la ley de potencia  $f(x) = x^{-\alpha}$  con un exponente crítico de  $\alpha = -1.5$  y una escala logarítmica en el eje x. La figura muestra que, independientemente del rango o escala utilizada para medir la distribución, se observa una ley de potencia con el mismo exponente crítico.

et al [151].

Para abordar esta problemática, los investigadores han tenido acceso a metodologías estadísticas más sofisticadas gracias a los trabajos realizados por Clauset et al [152] y otros estudios posteriores [148, 153]. Estas metodologías permiten distinguir las leyes de potencia de otras distribuciones de colas pesadas y evaluar su presencia en sistemas críticos. Sin embargo, es importante tener en cuenta que las leyes de potencia se truncan en sistemas de tamaño finito [93] y pueden verse afectadas por el submuestreo [154]. Por lo tanto, es necesario emplear medidas cuantitativas para evaluar la diferencia entre las distribuciones de probabilidad acumulada experimental y ajustada por ejemplo a través del parámetro  $\kappa$  [48].

# 2.5.2. Escalamiento de la ley de potencia de las avalanchas neuronales

Beggs y Plenz demostraron experimentalmente que el comportamiento espontáneo de las redes corticales in vitro exhibe características consistentes con dinámicas críticas en su estudio histórico sobre avalanchas neuronales en cortes corticales interconectados con arreglos de microelectrodos (microelectrode array (MEA)) [58]. Una avalancha neuronal es una duración de actividad persistente que se propaga a través de la red y está marcada por períodos de silencio que preceden y siguen al período activo (ver Figura 2.3). En el caso de sistemas in vitro (es decir, cortes o cultivos disociados), la

«actividad » puede referirse a los picos de mayor frecuencia o el local field potentials (LFP) de menor frecuencia, ya que se han estudiado ambas modalidades.

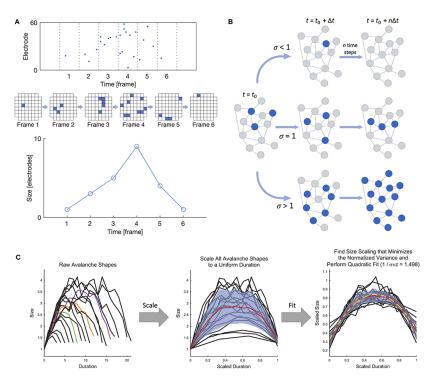


Figura 2.3: Definición de avalancha neuronal y ejemplos de medidas empíricas de criticidad. (a) Se presenta la definición de avalancha neuronal, mostrando en el panel superior un gráfico rasterizado dividido en intervalos de tiempo. La avalancha representada abarca seis fotogramas activos, precedidos y seguidos por fotogramas inactivos. A continuación, se muestra una vista alternativa de la actividad en los seis marcos, en la que cada cuadrado representa un electrodo activo en una cuadrícula de 8x8. El panel inferior exhibe la definición de la forma de avalancha, la cual se obtiene a partir del número de electrodos activos en cada cuadro. (b) Se ilustra la relación de ramificación, en la cual los nodos azules representan actividad activa y los grises, inactiva. En una relación de ramificación de 1, la actividad persiste sin sobrecargar el sistema. (c) Se observa el colapso de forma en un sistema crítico, donde todas las avalanchas deberían mostrar el mismo perfil de forma temporal media en diferentes escalas de tamaño. Esta representación ha sido adaptada de Heiney et al. [107].

El escalamiento de la ley de potencia del tamaño S y la duración T de las avalanchas neuronales es un sello distintivo de la criticidad en las redes neuronales. Es decir,  $P(S) \propto S^{-\alpha}$  y  $P(T) \propto T^{-\beta}$ , donde P() es la función de distribución de probabilidad. El tamaño se define generalmente como el número de electrodos o neuronas activados, y la duración es el número de intervalos de tiempo activos. Los exponentes de la ley de potencia del tamaño y la duración son aproximadamente  $\alpha = 1,5$  y  $\beta = 2,0$ , respectivamente, cuando se selecciona el ancho del intervalo de tiempo para que se corresponda con el intervalo promedio entre picos. Sin embargo, la escala de la ley de potencia debe persistir en un rango de resoluciones temporales cercano al orden de magnitud del intervalo promedio entre picos, con el exponente  $\alpha$  cambiando sistemáticamente con el tamaño del intervalo de tiempo seleccionado [58, 155]. La escala de ley de po-

tencia también debe mantenerse cuando se considera una resolución espacial de grano más grueso, utilizando solo un subconjunto de todos los puntos de registro. Las redes neuronales pueden mostrar varios puntos críticos dinámicos únicos, de los cuales solo uno es la transición de fase que da lugar a las avalanchas neuronales. Por lo tanto, es crucial considerar el contexto más amplio y no limitarse a la transición de fase en sí misma [156].

#### 2.5.3. Parámetro de ramificación

En la teoría de los procesos de ramificación [157] se utiliza una medida común, la relación de ramificación  $\sigma$ , para evaluar el número de descendientes y ancestros en un sistema. En particular, esta medida establece la proporción entre el número de descendientes y el número de ancestros, en el que la actividad en un electrodo o neurona ancestro precede inmediatamente a la actividad en un electrodo o neurona descendiente [58]. En un sistema en estado crítico, la relación de ramificación se aproxima a 1, lo que permite que la actividad fluya a través de la red sin extinguirse ( $\sigma < 1$ ) o saturar toda la red ( $\sigma > 1$ ), tal como se muestra en la figura 2.3. Por tanto, la presencia de una relación de ramificación  $\sigma = 1$  en respuesta a una excitación artificial en un sistema lo suficientemente inactivo puede considerarse como una evidencia de criticidad.

No obstante, es importante destacar que, en comparación con otras características, la evidencia proporcionada por una relación de ramificación de uno es relativamente débil. Esto se debe a que dicha relación no implica necesariamente una dinámica crítica, ya que también puede ser observada en estados supercríticos [45]. Por lo tanto, se requiere de un análisis más riguroso que permita distinguir entre ambos estados.

### 2.5.4. Colapso de forma

La dinámica de los sistemas críticos se caracteriza por la presencia de avalanchas de actividad, que exhiben una naturaleza autosimilar o fractal. Se espera que la «forma» de la actividad de la avalancha se comporte como un fractal en dichos sistemas. En un estado crítico, se espera que todas las avalanchas muestren el mismo perfil temporal medio en todas las escalas. El perfil temporal de una avalancha se define como el número de sitios activos en función del tiempo. Para un sistema en estado crítico, los perfiles temporales de todas las avalanchas colapsan en la misma forma de perfil cuando se escala espacio-temporalmente con un exponente de escala $\gamma$  cercano a 2(Figura 2.3). Esta propiedad se describe por  $\langle S \rangle (T) \propto T^{-\gamma}$ , donde  $\langle S \rangle (T)$  representa el tamaño promedio de todas las avalanchas de una duración determinada T.

Se puede encontrar información detallada sobre el colapso de la forma en la literatura científica, como en Sethna et al [158] y Friedman et al [159]. Además, Miller et al [160] proporciona una demostración experimental del colapso de la forma en primates no humanos. El coeficiente de criticidad (DCC) de Ma et al [106] se relaciona con el concepto de colapso de forma y se calcula a partir de la diferencia entre el exponente de escala  $\gamma$ , obtenido a partir de datos empíricos mediante regresión lineal, y el valor esperado obtenido a partir del exponente de ley de potencia  $\alpha$  de la distribución de tamaños.

### 2.5.5. Submuestreo espacial

Debido a la naturaleza intrínseca de la observación de los sistemas neuronales, se ve limitada la capacidad de muestrear todos los componentes del sistema. Como consecuencia, se puede obtener únicamente una muestra espacialmente submuestreada del sistema, la cual puede resultar insuficiente para obtener conclusiones precisas acerca de la dinámica subyacente del sistema. Para abordar este problema, se han desarrollado métodos que involucran el escalado del submuestreo espacial [161] y el uso de un estimador invariante de submuestreo [162]. Estos métodos permiten la evaluación precisa de los estados dinámicos de sistemas submuestreados, incluso en situaciones donde el número de componentes muestreados es significativamente menor que el número total de componentes del sistema.

# 2.5.6. Correlación temporal de largo alcance, ralentización crítica y flickering

En sistemas críticos, la respuesta del sistema a los estímulos externos se maximiza, lo que se conoce como rango dinámico o correlación dinámica. La criticidad del sistema genera retornos geométricos al estado estacionario [45], lo que resulta en una correlación temporal de largo alcance long-range temporal coherence (LRTC) o memoria larga. La LRTC puede medirse de diversas maneras, siendo los métodos más populares el exponente de Hurst, a través de varios estimadores, y detrended fluctuation analysis (DFA) [163]. Este último produce un exponente de escala durante un período de tiempo determinado. Un exponente de escala entre 0,5 y 1, con un buen ajuste, indica que la serie de tiempo exhibe LRTC durante ese período.

La tasa geométrica de retorno al estado estacionario también se conoce como desaceleración crítica [164]. En el punto crítico, la correlación dinámica del sistema diverge de tal manera que se producen avalanchas, es decir, actividad de la red, en todas las escalas del sistema [45]. Este fenómeno se debe a que la fluctuación en la criticidad del sistema se propaga a través de la red, generando actividad a diferentes escalas. Además, en la transición crítica, surge el fenómeno del flickering, que se produce cuando el ruido permite que un sistema migre de un lado a otro entre dos cuencas atractoras [165]. En este caso, el sistema se encuentra en un estado metaestable y su comportamiento no puede ser descrito por un solo atractor.

### 2.5.7. Ruido (1/f) y ley de potencia

Los sistemas críticos exhiben respuestas geométricas superpuestas a entradas débiles, lo que produce ruido 1/f, también conocido como ruido rosa, ruido de ley de potencia o ruido flicker. La dependencia de largo alcance o memoria larga se utiliza a menudo como sinónimo de estos términos, ya que se trata de fenómenos idénticos. El término ruido 1/f se refiere al espectro de potencia S(f) de una serie temporal, el cual sigue una ley de potencia de la forma  $S(f) = \alpha f^{-\beta}$ . Históricamente, se han identificado los casos  $\beta = 0$ ,  $\beta = 1$ ,  $\beta = 2$  como ruido «blanco», ruido «rosa» y ruido «marrón», respectivamente [166]. El ruido 1/f se acepta comúnmente en el rango  $0.5 < \beta < 1.5$ . Si bien todos los sistemas críticos deben exhibir ruido 1/f, no todo el ruido 1/f es indicativo de criticidad [45, 167].

### 2.6. Discusión

La hipótesis de la criticidad neuronal está motivada por la relación entre la criticidad y las propiedades computacionales óptimas. La hipótesis está respaldada por experimentos que observaron características de criticidad para una amplia gama de animales, en varios estados de conciencia y en muchas escalas experimentales diferentes, desde grabaciones de unas pocas neuronas hasta todo el cerebro. Sin embargo, se ha señalado que algunas pruebas pueden ser engañosas [152] y podrían explicarse potencialmente por mecanismos alternativos [168, 169]. Algunos estudios experimentales también informan resultados negativos donde no se observaron características de criticidad en la actividad neuronal [167, 170, 171]. En general, la relación entre el marco teórico y su realización biológica sigue sin estar clara. Con base con lo presentando en este capitulo , consideramos que la criticidad es preferible a las explicaciones alternativas porque proporciona una explicación motivada por la evolución para varias observaciones que de otro modo estarían desconectadas.

A pesar de las advertencias antes mencionadas, la creciente investigación empírica y de modelado respalda claramente la opinión de que la dinámica neuronal probablemente ocurra cerca de inestabilidades críticas. El reconocimiento de las limitaciones de este nuevo campo simplemente muestra que ha madurado más allá de las primeras

2.6 Discusión

etapas. El objetivo principal de este capitulo fue el de realizar una revisión de la relevancia, limitaciones y aplicaciones de la hipótesis de criticidad neuronal. En la mayor parte de estas investigaciones tanto en los experimento como en el modelado la criticidad fue analizada a nivel «macroscópico» es decir en grandes regiones del cerebro particularmente en la corteza cerebral. Desafortunadamente no existen experimentos que analicen la criticidad neuronal a nivel de todo el sistema nervioso de un organismo. Esto en parte es debido a que las técnicas que realizan un seguimiento de la actividad neuronal de todo el sistema nervioso son recientes y están limitadas a organismos simples como por ejemplo el C. elegans [172–174]. Otro inconveniente es que aun teniendo toda la dinámica neuronal global de un organismo esta debe modificarse mediante fármacos, manipulación genética u otras técnicas para verificar que el estado optimo es el cercano al estado critico, por lo que muchos animales deben utilizarse y adaptar varios protocolos experimentales a estos cambios. Por otro lado los modelos que analizan la dinámica critica con el conectoma completo del C. elegans son escasos [175] y ninguno de ellos analiza la dinámica critica de todo el sistema nervioso en ausencia de estímulos y los contrasta con resultados experimentales.

Sabiendo las limitaciones experimentales y los pocos modelos que analizan la dinámica critica a nivel global esta parte de la tesis busca aportar a estas limitaciones proponiendo una solución a la pregunta ¿Existe una dinámica critica a nivel global en el C. elgans en ausencia de estímulos externos?. Para responder a esta pregunta en primer lugar se aplicaran algunas de las métricas experimentales de criticidad presentadas en este capitulo en datos experimentales de la dinámica neuronal global de gusanos inmovilizados suministrados por (Kato et al) [172], (Kaplan et al) [173] y neuropal [174]. El objetivo específico es analizar en que región se encuentra los datos experimentales de las dinámicas neuronales del C. elgans. Nuestra hipótesis de trabajo es que aun en un organismo tan pequeño como lo es el C. elegans la dinámica neuronal se encuentran en un régimen dinámico cercano al punto crítico de una transición de fase de segundo orden.

Por otro lado para superar las limitaciones experimentales de no poder manipular en tiempo real la dinámica neuronal y tener un mayor control de los parámetros del sistema se plantea un modelo utilizando el Conectoma realizado por Cook y coautores [176] el cual abarca todas las conexiones neuronales del C. elegans junto a una dinámica neuronal descrita por una regla dinámica no lineal muy simple la cual es una adaptación del modelo neural Greenberg-Hastings introducida por Haimovici y coautores [83]. El objetivo específico busca cuantificar la dinámica critica en términos de un parámetro de orden que emerge al manipular tanto los parámetros de la dinámica neuronal como el parámetro de control del sistema. La hipótesis de trabajo es que los

patrones espacio temporales observados de manera experimental en la actividad cerebral en ausencia de estímulos solo pueden ser descriptos por un modelo de red neural si la misma se encuentra en un estado crítico. Finalmente, como objetivo específico buscaremos establecer relaciones entre los resultados experimentales y nuestro modelo. En el siguiente capitulo se introducirá mediante la teoría de percolaciones el parámetro de orden que nos permitirá caracterizar la transición de fase que surge al aplicar una dinámica critica al conectoma del C. elegans.

#### Apéndice A

## Ejemplo de apéndice: El problema de la medida

"Negociemos Don Inodoro"

— Fernando de la Rúa, 2001

"Smartness runs in my family. When I went to school I was so smart my teacher was in my class for five years"

— George Burns

El gran problema lo constituye el proceso de medición. En la física clásica, medir significa revelar o poner de manifiesto propiedades que estaban en el sistema desde antes de que midamos .

En mecánica cuántica el proceso de medición altera de forma incontrolada la evolución del sistema. Constituye un error pensar dentro del marco de la física cuántica que medir es revelar propiedades que estaban en el sistema con anterioridad. La información que nos proporciona la función de onda es la distribución de probabilidades, con la cual se podrá medir tal valor de tal cantidad. Cuando medimos ponemos en marcha un proceso que es indeterminable a priori, lo que algunos denominan azar, ya que habrá distintas probabilidades de medir distintos resultados. Esta idea fue y es aún objeto de controversias y disputas entre los físicos, filósofos y epistemólogos. Uno de los grandes objetores de esta interpretación fue Albert Einstein, quien a propósito de esta idea dijo su famosa frase "Dios no juega a los dados".

Independientemente de los problemas de interpretación, la mecánica cuántica ha podido explicar esencialmente todo el mundo microscópico y ha hecho predicciones que han sido probadas experimentalmente de forma exitosa, por lo que es una teoría unánimemente aceptada.

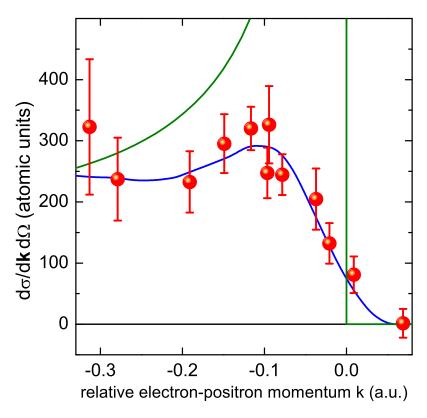


Figura A.1: Una figura con algunos puntos experimentales y curva de datos teóricos

- [1] Sporns, O. Discovering the Human Connectome. The MIT Press, 2012. URL https://direct.mit.edu/books/book/2168/Discovering-the-Human-Connectome. 1
- [2] Muñoz, M. A. Colloquium: Criticality and dynamical scaling in living systems. Reviews of Modern Physics, 90 (3), 031001, Jul 2018. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/RevModPhys.90.031001. 7
- [3] Hidalgo, J., Grilli, J., Suweis, S., Muñoz, M. A., Banavar, J. R., Maritan, A. Information-based fitness and the emergence of criticality in living systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111** (28), 10095–10100, jul. 2014. URL https://www.pnas.org/doi/abs/10.1073/pnas.1319166111.
- [4] Kauffman, S. A. The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution. New York: Oxford University Press, 1993. URL https://books.google.com.ar/books?id=1ZcSpRJz0dgC.
- [5] Bak, P. How Nature Works. Springer, 1996. URL http://link.springer.com/ 10.1007/978-1-4757-5426-1. 10
- [6] Chialvo, D. R., Balenzuela, P., Fraiman, D. The Brain: What is Critical About It? *AIP Conference Proceedings*, **1028** (1), 28–45, jul. 2008. URL https://aip.scitation.org/doi/abs/10.1063/1.2965095.
- [7] Chialvo, D. R. Emergent complex neural dynamics. *Nature Physics*, **6** (10), 744–750, oct. 2010. URL https://www.nature.com/articles/nphys1803.
- [8] Plenz, D. The Critical Brain. *Physics*, **6**, 47, abr. 2013. URL https://physics.aps.org/articles/v6/47.
- [9] Niebur, E., Plenz, D., Schuster, H. Criticality in Neural Systems. Weinheim: Wiley, 2014.
- [10] Shew, W. L., Plenz, D. The Functional Benefits of Criticality in the Cortex. The Neuroscientist, 19 (1), 88–100, feb. 2013. URL https://doi.org/10.1177/ 1073858412445487.

[11] Cocchi, L., Gollo, L. L., Zalesky, A., Breakspear, M. Criticality in the brain: A synthesis of neurobiology, models and cognition. *Progress in Neurobiology*, 158, 132-152, nov. 2017. URL https://www.sciencedirect.com/science/ article/pii/S0301008216301630.

- [12] Zimmern, V. Why Brain Criticality Is Clinically Relevant: A Scoping Review. Frontiers in Neural Circuits, 14, 54, ago. 2020. URL https://www.ncbi.nlm. nih.gov/pmc/articles/PMC7479292/. 7, 11
- [13] Heffern, E. F. W., Huelskamp, H., Bahar, S., Inglis, R. F. Phase transitions in biology: from bird flocks to population dynamics. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 288 (1961), 20211111, oct. 2021. URL https: //royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2021.1111. 7, 8
- [14] de Kruyff, B., Demel, R. A., dan Deenen, L. L. M. The effect of cholesterol and epicholesterol incorporation on the permeability and on the phase transition of intact Acholeplasma laidlawii cell membranes and derived liposomes. Biochimica et Biophysica Acta (BBA) Biomembranes, 255 (1), 331–347, ene. 1972. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0005273672900326. 8
- [15] Adhikari, B. M., Prasad, A., Dhamala, M. Time-delay-induced phase-transition to synchrony in coupled bursting neurons. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, **21** (2), 023116, jun. 2011. URL https://aip.scitation.org/doi/10.1063/1.3584822. 8
- [16] Baumgarten, L., Bornholdt, S. Critical excitation-inhibition balance in dense neural networks. *Physical Review E*, **100** (1), 010301, jul. 2019. URL https: //link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.100.010301. 8
- [17] Cavagna, A., Cimarelli, A., Giardina, I., Parisi, G., Santagati, R., Stefanini, F., et al. Scale-free correlations in starling flocks. Proceedings of the National Academy of Sciences, 107 (26), 11865–11870, jun. 2010. URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1005766107.8
- [18] Bahar, S. Flocking, Swarming, and Communicating. <u>En</u>: S. Bahar (ed.) The Essential Tension: Competition, Cooperation and Multilevel Selection in Evolution, The Frontiers Collection, págs. 127–152. Dordrecht: Springer Netherlands, 2018. URL <a href="https://doi.org/10.1007/978-94-024-1054-9\_8">https://doi.org/10.1007/978-94-024-1054-9\_8</a>.
- [19] Attanasi, A., Cavagna, A., Del Castello, L., Giardina, I., Melillo, S., Parisi, L., et al. Finite-Size Scaling as a Way to Probe Near-Criticality in Natural Swarms.

- Physical Review Letters, 113 (23), 238102, dic. 2014. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.113.238102. 8
- [20] Gurmessa, B. J., Bitten, N., Nguyen, D. T., Saleh, O. A., Ross, J. L., Das, M., et al. Triggered disassembly and reassembly of actin networks induces rigidity phase transitions. Soft matter, 15 (6), 1335–1344, feb. 2019. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6486790/. 8
- [21] Hussain, S., Molloy, J. E., Khan, S. M. Spatiotemporal Dynamics of Actomyosin Networks. *Biophysical Journal*, **105** (6), 1456–1465, sep. 2013. URL https://www.cell.com/biophysj/abstract/S0006-3495(13)00872-2. 8
- [22] Mensonides, F. I. C., Schuurmans, J. M., Teixeira de Mattos, M. J., Hellingwerf, K. J., Brul, S. The metabolic response of Saccharomyces cerevisiae to continuous heat stress. *Molecular Biology Reports*, 29 (1-2), 103–106, 2002. 8
- [23] Ordway, S. W., King, D. M., Friend, D., Noto, C., Phu, S., Huelskamp, H., et al. Phase transition behaviour in yeast and bacterial populations under stress. Royal Society Open Science, 7 (7), 192211, jul. 2020. URL https: //royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsos.192211. 7, 8
- [24] Pascual, I., Aguirre, J., Manrubia, S., Cuesta, J. A. Epistasis between cultural traits causes paradigm shifts in cultural evolution. Royal Society Open Science, 7 (2), 191813, feb. 2020. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsos.191813, publisher: Royal Society. 8
- [25] Held, J., Lorimer, T., Pomati, F., Stoop, R., Albert, C. Second-order phase transition in phytoplankton trait dynamics. *Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science*, **30** (5), 053109, mayo 2020. URL https://aip.scitation.org/doi/10.1063/1.5141755. 8
- [26] Hein, S., Jacob, J. Population recovery of a common vole population (Microtus arvalis) after population collapse. Pest Management Science, 75 (4), 908-914, 2019. URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/ps.5211.8
- [27] Lauerburg, R. A. M., Diekmann, R., Blanz, B., Gee, K., Held, H., Kannen, A., et al. Socio-ecological vulnerability to tipping points: A review of empirical approaches and their use for marine management. Science of The Total Environment, 705, 135838, feb. 2020. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0048969719358334.
- [28] Heinze, C., Blenckner, T., Martins, H., Rusiecka, D., Döscher, R., Gehlen, M., et al. The quiet crossing of ocean tipping points. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences, 118 (9), e2008478118, mar. 2021. URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.2008478118. 8
- [29] Petridou, N. I., Corominas-Murtra, B., Heisenberg, C.-P., Hannezo, E. Rigidity percolation uncovers a structural basis for embryonic tissue phase transitions. Cell, 184 (7), 1914–1928.e19, abr. 2021. URL https://www.cell.com/cell/ abstract/S0092-8674(21)00167-7. 8
- [30] Garcia-Ojalvo, J., Elowitz, M. B., Strogatz, S. H. Modeling a synthetic multicellular clock: Repressilators coupled by quorum sensing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101** (30), 10955–10960, jul. 2004. URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0307095101. 7
- [31] Forgacs, G., Newman, S. A., Obukhov, S. P., Birk, D. E. Phase transition and morphogenesis in a model biological system. *Physical Review Letters*, 67 (17), 2399–2402, oct. 1991. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/ PhysRevLett.67.2399. 7
- [32] Newman, S. A., Forgacs, G., Hinner, B., Maier, C. W., Sackmann, E. Phase transformations in a model mesenchymal tissue. *Physical Biology*, 1 (2), 100, jun. 2004. URL https://dx.doi.org/10.1088/1478-3967/1/2/006.
- [33] Alvarado, J., Sheinman, M., Sharma, A., MacKintosh, F. C., Koenderink, G. H. Molecular motors robustly drive active gels to a critically connected state. *Nature Physics*, 9 (9), 591–597, sep. 2013. URL https://www.nature.com/articles/nphys2715. 7
- [34] Magee Jr., W. S., Gibbs, J. H., Zimm, B. H. Theory of helix-coil transitions involving complementary poly- and oligo-nucleotides. I. The complete binding case. *Biopolymers*, 1 (2), 133–143, 1963. URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/bip.360010204. 7
- [35] Li, Y. C., Retzloff, D. Phase transition as a mechanism of DNA opening for replication and transcription. *Mathematical Biosciences*, 203 (1), 137–147, sep. 2006. 7
- [36] Kelso, J. A. Phase transitions and critical behavior in human bimanual coordination. American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology, 246 (6), R1000–R1004, jun. 1984. URL https://journals.physiology.org/doi/abs/10.1152/ajpregu.1984.246.6.R1000.7
- [37] Freeman, W. J., Holmes, M. D. Metastability, instability, and state transition in neocortex. *Neural Networks*, **18** (5), 497–504, jul. 2005. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0893608005001085.

[38] Rabinovich, M. I., Varona, P., Selverston, A. I., Abarbanel, H. D. I. Dynamical principles in neuroscience. *Reviews of Modern Physics*, **78** (4), 1213–1265, nov. 2006. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/RevModPhys.78.1213.

- [39] Werner, G. Metastability, criticality and phase transitions in brain and its models. Bio Systems, 2007.
- [40] Adamatzky, A., Chen, G. Chaos, CNN, Memristors and Beyond: A Festschrift for Leon ChuaWith DVD-ROM, composed by Eleonora Bilotta. WORLD SCIEN-TIFIC, 2013. URL https://www.worldscientific.com/worldscibooks/10. 1142/8590.
- [41] Haken, H., Haken, H. Principles of Brain Functioning, tomo 67 de *Springer Series in Synergetics*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1996. URL http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-79570-1.7
- [42] Tsuchiya, M., Giuliani, A., Hashimoto, M., Erenpreisa, J., Yoshikawa, K. Self-Organizing Global Gene Expression Regulated through Criticality: Mechanism of the Cell-Fate Change. PLOS ONE, 11 (12), e0167912, dic. 2016. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0167912. 7
- [43] Larkin, J. W., Zhai, X., Kikuchi, K., Redford, S., Prindle, A., Liu, J., et al. Signal percolation within a bacterial community. Cell systems, 7 (2), 137–145.e3, ago. 2018. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6214369/. 7
- [44] Chen, Y., Ferrell, J. E. C. elegans colony formation as a condensation phenomenon. *Nature Communications*, **12** (1), 4947, ago. 2021. URL https://www.nature.com/articles/s41467-021-25244-9.
- [45] Hesse, J., Gross, T. Self-organized criticality as a fundamental property of neural systems. Frontiers in Systems Neuroscience, 8, 2014. URL https: //www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnsys.2014.00166.8, 12, 16, 17, 18
- [46] Legenstein, R., Maass, W. Edge of chaos and prediction of computational performance for neural circuit models. Neural Networks, 20 (3), 323-334, abr. 2007. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/ S0893608007000433. 8
- [47] Tagliazucchi, E. The signatures of conscious access and its phenomenology are consistent with large-scale brain communication at criticality. *Consciousness*

- and Cognition, 55, 136-147, oct. 2017. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053810017300478. 8
- [48] Shew, W. L., Yang, H., Petermann, T., Roy, R., Plenz, D. Neuronal Avalanches Imply Maximum Dynamic Range in Cortical Networks at Criticality. *Journal of Neuroscience*, 29 (49), 15595–15600, dic. 2009. URL https://www.jneurosci.org/content/29/49/15595. 8, 14
- [49] Bertschinger, N., Natschläger, T. Real-Time Computation at the Edge of Chaos in Recurrent Neural Networks. Neural Computation, 16 (7), 1413–1436, jul. 2004. URL https://doi.org/10.1162/089976604323057443.
- [50] Plenz, D., Thiagarajan, T. C. The organizing principles of neuronal avalanches: cell assemblies in the cortex? Trends in Neurosciences, 30 (3), 101–110, mar. 2007. URL https://www.cell.com/trends/neurosciences/abstract/ S0166-2236(07)00019-7. 8
- [51] Beggs, J. M. The criticality hypothesis: how local cortical networks might optimize information processing. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 366 (1864), 329–343, ago. 2007. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsta.2007. 2092.
- [52] Haldeman, C., Beggs, J. M. Critical Branching Captures Activity in Living Neural Networks and Maximizes the Number of Metastable States. *Physical Review Letters*, 94 (5), 058101, feb. 2005. URL https://link.aps.org/doi/ 10.1103/PhysRevLett.94.058101.
- [53] Lombardi, F., Herrmann, H. J., Perrone-Capano, C., Plenz, D., de Arcangelis, L. Balance between Excitation and Inhibition Controls the Temporal Organization of Neuronal Avalanches. *Physical Review Letters*, 108 (22), 228703, mayo 2012. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.108.228703.
- [54] Vázquez-Rodríguez, B., Avena-Koenigsberger, A., Sporns, O., Griffa, A., Hagmann, P., Larralde, H. Stochastic resonance at criticality in a network model of the human cortex. Scientific Reports, 7 (1), 13020, oct. 2017. URL https://www.nature.com/articles/s41598-017-13400-5. 8
- [55] Kinouchi, O., Copelli, M. Optimal dynamical range of excitable networks at criticality. Nature Physics, 2 (5), 348-351, mayo 2006. URL https://www. nature.com/articles/nphys289. 8

[56] Liu, K. K. L., Bartsch, R. P., Lin, A., Mantegna, R. N., Ivanov, P. C. Plasticity of brain wave network interactions and evolution across physiologic states. Frontiers in Neural Circuits, 9, 2015. URL https://www.frontiersin.org/articles/ 10.3389/fncir.2015.00062.

- [57] Schneidman, E., Berry, M. J., Segev, R., Bialek, W. Weak pairwise correlations imply strongly correlated network states in a neural population. *Nature*, 440 (7087), 1007–1012, abr. 2006. URL https://www.nature.com/articles/nature04701. 8
- [58] Beggs, J. M., Plenz, D. Neuronal Avalanches in Neocortical Circuits. Journal of Neuroscience, 23 (35), 11167-11177, dic. 2003. URL https://www.jneurosci. org/content/23/35/11167. 8, 9, 14, 15, 16
- [59] Kauffman, S. A. Emergent properties in random complex automata. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, **10**, ene. 1984. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0167278984902574. 9
- [60] Derrida, B., Pomeau, Y. Random Networks of Automata: A Simple Annealed Approximation. Europhysics Letters, 1 (2), 45, ene. 1986. URL https://dx. doi.org/10.1209/0295-5075/1/2/001. 9
- [61] Langton, C. G. Computation at the edge of chaos: Phase transitions and emergent computation. *Physica D: Nonlinear Phenomena*, **42** (1), 12–37, jun. 1990. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/016727899090064V. 9
- [62] Greenfield, E., Lecar, H. Mutual information in a dilute, asymmetric neural network model. *Physical Review E*, **63** (4), 041905, mar. 2001. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.63.041905.
- [63] Maass, W., Natschläger, T., Markram, H. Real-time computing without stable states: a new framework for neural computation based on perturbations. *Neural Computation*, 14 (11), 2531–2560, nov. 2002.
- [64] Tanaka, T., Kaneko, T., Aoyagi, T. Recurrent Infomax Generates Cell Assemblies, Neuronal Avalanches, and Simple Cell-Like Selectivity. Neural Computation, 21 (4), 1038–1067, abr. 2009. URL https://doi.org/10.1162/neco.2008.03-08-727.
- [65] Chen, W., Hobbs, J. P., Tang, A., Beggs, J. M. A few strong connections: optimizing information retention in neuronal avalanches. *BMC Neuroscience*, **11** (1),

- 1-14, dic. 2010. URL https://bmcneurosci.biomedcentral.com/articles/10.1186/1471-2202-11-3.
- [66] Larremore, D. B., Shew, W. L., Ott, E., Restrepo, J. G. Effects of network topology, transmission delays, and refractoriness on the response of coupled excitable systems to a stochastic stimulus. Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science, 21 (2), 025117–025117–10, 2011. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3183795/.
- [67] Larremore, D. B., Shew, W. L., Restrepo, J. G. Predicting Criticality and Dynamic Range in Complex Networks: Effects of Topology. *Physical Review Letters*, 106 (5), 058101, ene. 2011. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.106.058101.
- [68] Carstens, N., Adejube, B., Strunskus, T., Faupel, F., Brown, S., Vahl, A. Brainlike critical dynamics and long-range temporal correlations in percolating networks of silver nanoparticles and functionality preservation after integration of insulating matrix. Nanoscale Advances, 4 (15), 3149–3160, jul. 2022.
- [69] Haykin, S., Principe, J. C., Sejnowski, T. J., Mcwhirter, J. What Makes a Dynamical System Computationally Powerful? En: New Directions in Statistical Signal Processing: From Systems to Brains, págs. 127–154. MIT Press, 2007. URL https://ieeexplore.ieee.org/document/6282087.
- [70] Fontenele, A. J., de Vasconcelos, N. A., Feliciano, T., Aguiar, L. A., Soares-Cunha, C., Coimbra, B., et al. Criticality between Cortical States. Physical Review Letters, 122 (20), 208101, mayo 2019. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.122.208101.
- [71] Beggs, J. M., Plenz, D. Neuronal Avalanches Are Diverse and Precise Activity Patterns That Are Stable for Many Hours in Cortical Slice Cultures. *Journal* of Neuroscience, 24 (22), 5216–5229, 2004. URL https://www.jneurosci.org/ content/24/22/5216. 9
- [72] Hahn, G., Petermann, T., Havenith, M. N., Yu, S., Singer, W., Plenz, D., et al. Neuronal Avalanches in Spontaneous Activity In Vivo. Journal of Neurophysiology, 104 (6), 3312-3322, dic. 2010. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/ pmc/articles/PMC3007625/. 9
- [73] Petermann, T., Thiagarajan, T. C., Lebedev, M. A., Nicolelis, M. A. L., Chialvo, D. R., Plenz, D. Spontaneous cortical activity in awake monkeys composed of neuronal avalanches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*,

**106** (37), 15921-15926, sep. 2009. URL https://www.pnas.org/doi/full/10. 1073/pnas.0904089106.

- [74] Shriki, O., Alstott, J., Carver, F., Holroyd, T., Henson, R. N., Smith, M. L., et al. Neuronal Avalanches in the Resting MEG of the Human Brain. The Journal of Neuroscience, 33 (16), 7079–7090, abr. 2013. URL https://www.ncbi.nlm.nih. gov/pmc/articles/PMC3665287/.
- [75] Tagliazucchi, E., Balenzuela, P., Fraiman, D., Chialvo, D. Criticality in Large-Scale Brain fMRI Dynamics Unveiled by a Novel Point Process Analysis. Frontiers in Physiology, 3, 2012. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2012.00015. 9
- [76] Linkenkaer-Hansen, K., Nikouline, V. V., Palva, J. M., Ilmoniemi, R. J. Long-Range Temporal Correlations and Scaling Behavior in Human Brain Oscillations. *Journal of Neuroscience*, **21** (4), 1370–1377, feb. 2001. URL https://www.jneurosci.org/content/21/4/1370. 9
- [77] Expert, P., Lambiotte, R., Chialvo, D. R., Christensen, K., Jensen, H. J., Sharp, D. J., et al. Self-similar correlation function in brain resting-state functional magnetic resonance imaging. Journal of The Royal Society Interface, 8 (57), 472–479, sep. 2010. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif. 2010.0416. 9
- [78] Fraiman, D., Chialvo, D. What kind of noise is brain noise: anomalous scaling behavior of the resting brain activity fluctuations. Frontiers in Physiology, 3, 2012. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2012. 00307. 9
- [79] Kitzbichler, M. G., Smith, M. L., Christensen, S. R., Bullmore, E. Broadband Criticality of Human Brain Network Synchronization. *PLOS Computational Biology*, 5 (3), e1000314, mar. 2009. URL https://journals.plos.org/ploscompbiol/article?id=10.1371/journal.pcbi.1000314. 9
- [80] Van Orden, G. C., Holden, J. G., Turvey, M. T. Human Cognition and 1/f Scaling. *Journal of Experimental Psychology: General*, **134**, 117–123, 2005. 9
- [81] Shew, W. L., Clawson, W. P., Pobst, J., Karimipanah, Y., Wright, N. C., Wessel, R. Adaptation to sensory input tunes visual cortex to criticality. *Nature Physics*, 11 (8), 659-663, ago. 2015. URL https://www.nature.com/articles/nphys3370. 9

[82] Ribeiro, T. L., Jendrichovsky, P., Yu, S., Martin, D. A., Kanold, P., Chialvo, D. R., et al. Trial-by-Trial Variability in Cortical Responses Exhibits Scaling in Spatial Correlations Predicted From Critical Dynamics, mayo 2022. URL https://papers.ssrn.com/abstract=4102639. 9

- [83] Haimovici, A., Tagliazucchi, E., Balenzuela, P., Chialvo, D. R. Brain Organization into Resting State Networks Emerges at Criticality on a Model of the Human Connectome. *Physical Review Letters*, 110 (17), 178101, abr. 2013. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.110.178101. 9, 19
- [84] Moretti, P., Muñoz, M. A. Griffiths phases and the stretching of criticality in brain networks. *Nature Communications*, **4** (1), 2521, oct. 2013. URL https://www.nature.com/articles/ncomms3521. 10
- [85] Christensen, K., Donangelo, R., Koiller, B., Sneppen, K. Evolution of Random Networks. *Physical Review Letters*, **81** (11), 2380–2383, sep. 1998. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.81.2380. 10
- [86] Bornholdt, S., Rohlf, T. Topological Evolution of Dynamical Networks: Global Criticality from Local Dynamics. *Physical Review Letters*, 84 (26), 6114-6117, jun. 2000. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.84.6114.
- [87] Bornholdt, S., Röhl, T. Self-organized critical neural networks. Physical Review E, 67 (6), 066118, jun. 2003. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.67.066118. 10
- [88] Tadić, B., Melnik, R. Self-Organised Critical Dynamics as a Key to Fundamental Features of Complexity in Physical, Biological, and Social Networks. *Dynamics*, 1 (2), 181–197, dic. 2021. URL https://www.mdpi.com/2673-8716/1/2/11. 10
- [89] Gross, T., Blasius, B. Adaptive coevolutionary networks: a review. *Journal of The Royal Society Interface*, **5** (20), 259–271, oct. 2007. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif.2007.1229. 10
- [90] Jensen, H. J. Self-Organized Criticality: Emergent Complex Behavior in Physical and Biological Systems. Cambridge University Press, 1998. 10
- [91] Pruessner, G. Self-Organised Criticality: Theory, Models and Characterisation. Cambridge: Cambridge University Press, 2012. URL https://www.cambridge.org/core/books/selforganised-criticality/2AEAD437DD44A6ACBF83B57A45BF8339. 10
- [92] Bonachela, J. A., Muñoz, M. A. Self-organization without conservation: true or just apparent scale-invariance? *Journal of Statistical Mechanics: Theory and*

- Experiment, 2009 (09), P09009, sep. 2009. URL https://dx.doi.org/10.1088/1742-5468/2009/09/P09009. 10
- [93] Bonachela, J. A., Franciscis, S. d., Torres, J. J., Muñoz, M. A. Self-organization without conservation: are neuronal avalanches generically critical? *Journal of Statistical Mechanics: Theory and Experiment*, 2010 (02), P02015, feb. 2010. URL https://dx.doi.org/10.1088/1742-5468/2010/02/P02015. 14
- [94] Buendía, V., di Santo, S., Bonachela, J. A., Muñoz, M. A. Feedback Mechanisms for Self-Organization to the Edge of a Phase Transition. Frontiers in Physics, 8, 2020. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2020. 00333. 10
- [95] Palmieri, L., Jensen, H. J. The emergence of weak criticality in SOC systems. Europhysics Letters, 123 (2), 20002, ago. 2018. URL https://iopscience.iop.org/article/10.1209/0295-5075/123/20002/meta. 10
- [96] Palmieri, L., Jensen, H. J. The Forest Fire Model: The Subtleties of Criticality and Scale Invariance. *Frontiers in Physics*, **8**, 2020. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2020.00257. 10
- [97] Kinouchi, O., Pazzini, R., Copelli, M. Mechanisms of Self-Organized Quasicriticality in Neuronal Network Models. Frontiers in Physics, 8, 2020. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2020.583213. 10
- [98] Zeraati, R., Priesemann, V., Levina, A. Self-Organization Toward Criticality by Synaptic Plasticity. *Frontiers in Physics*, **9**, 2021. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2021.619661.
- [99] Meisel, C., Gross, T. Adaptive self-organization in a realistic neural network model. *Physical Review E*, **80** (6), 061917, dic. 2009. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.80.061917.
- [100] Droste, F., Do, A.-L., Gross, T. Analytical investigation of self-organized criticality in neural networks. *Journal of The Royal Society Interface*, **10** (78), 20120558, ene. 2013. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif. 2012.0558.
- [101] Tetzlaff, C., Okujeni, S., Egert, U., Wörgötter, F., Butz, M. Self-Organized Criticality in Developing Neuronal Networks. *PLOS Computational Biology*, **6** (12), 1–18, dic. 2010. URL https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1001013.
- [102] Meisel, C., Storch, A., Hallmeyer-Elgner, S., Bullmore, E., Gross, T. Failure of Adaptive Self-Organized Criticality during Epileptic Seizure Attacks. PLOS

- Computational Biology, 8 (1), e1002312, ene. 2012. URL https://journals.plos.org/ploscompbiol/article?id=10.1371/journal.pcbi.1002312.
- [103] Rocha, R. P., Koçillari, L., Suweis, S., Corbetta, M., Maritan, A. Homeostatic plasticity and emergence of functional networks in a whole-brain model at criticality. *Scientific Reports*, 8 (1), 15682, oct. 2018. URL https://www.nature.com/articles/s41598-018-33923-9.
- [104] Plenz, D., Ribeiro, T. L., Miller, S. R., Kells, P. A., Vakili, A., Capek, E. L. Self-Organized Criticality in the Brain. Frontiers in Physics, 9, 2021. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphy.2021.639389.
- [105] Levina, A., Herrmann, J. M., Geisel, T. Phase Transitions towards Criticality in a Neural System with Adaptive Interactions. *Physical Review Letters*, 102 (11), 118110, mar. 2009. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett. 102.118110.
- [106] Ma, Z., Turrigiano, G. G., Wessel, R., Hengen, K. B. Cortical Circuit Dynamics Are Homeostatically Tuned to Criticality In Vivo. Neuron, 104 (4), 655-664.e4, nov. 2019. URL https://www.cell.com/neuron/abstract/S0896-6273(19) 30737-8. 10, 17
- [107] Heiney, K., Huse Ramstad, O., Fiskum, V., Christiansen, N., Sandvig, A., Nichele, S., et al. Criticality, Connectivity, and Neural Disorder: A Multifaceted Approach to Neural Computation. Frontiers in Computational Neuroscience, 15, 2021. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncom.2021.611183. 11, 15
- [108] Wilting, J., Priesemann, V. 25 years of criticality in neuroscience established results, open controversies, novel concepts. Current Opinion in Neurobiology, 58, 105–111, oct. 2019.
- [109] Osorio, I., Frei, M. G., Sornette, D., Milton, J., Lai, Y.-C. Epileptic seizures: Quakes of the brain? *Physical Review E*, **82** (2), 021919, ago. 2010. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevE.82.021919. 11
- [110] Witton, C., Sergeyev, S. V., Turitsyna, E. G., Furlong, P. L., Seri, S., Brookes, M., et al. Rogue bioelectrical waves in the brain: the Hurst exponent as a potential measure for presurgical mapping in epilepsy. Journal of Neural Engineering, 16 (5), 056019, ago. 2019. URL https://dx.doi.org/10.1088/1741-2552/ab225e.

[111] Kramer, M. A., Truccolo, W., Eden, U. T., Lepage, K. Q., Hochberg, L. R., Eskandar, E. N., et al. Human seizures self-terminate across spatial scales via a critical transition. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109 (51), 21116–21121, dic. 2012.

- [112] Moosavi, S. A., Truccolo, W. Criticality in probabilistic models of spreading dynamics in brain networks: Epileptic seizures. *PLOS Computational Biology*, **19** (2), e1010852, feb. 2023. URL https://journals.plos.org/ploscompbiol/article?id=10.1371/journal.pcbi.1010852.
- [113] Meisel, C. Antiepileptic drugs induce subcritical dynamics in human cortical networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **117** (20), 11118–11125, mayo 2020. URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.1911461117. 11
- [114] Stam, C. J., Montez, T., Jones, B. F., Rombouts, S. A. R. B., van der Made, Y., Pijnenburg, Y. A. L., et al. Disturbed fluctuations of resting state EEG synchronization in Alzheimer's disease. Clinical Neurophysiology, 116 (3), 708–715, mar. 2005. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1388245704003797. 11
- [115] Montez, T., Poil, S.-S., Jones, B. F., Manshanden, I., Verbunt, J. P. A., van Dijk, B. W., et al. Altered temporal correlations in parietal alpha and prefrontal theta oscillations in early-stage Alzheimer disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106** (5), 1614–1619, feb. 2009. URL https://www.pnas.org/doi/full/10.1073/pnas.0811699106.
- [116] Vyšata, O., Procházka, A., Mareš, J., Rusina, R., Pazdera, L., Vališ, M., et al. Change in the Characteristics of EEG Color Noise in Alzheimer's Disease. Clinical EEG and Neuroscience, 45 (3), 147–151, jul. 2014. URL https://doi.org/10. 1177/1550059413491558. 11
- [117] Rocha, R. P., Koçillari, L., Suweis, S., De Filippo De Grazia, M., de Schotten, M. T., Zorzi, M., et al. Recovery of neural dynamics criticality in personalized whole-brain models of stroke. Nature Communications, 13 (1), 3683, jun. 2022. URL https://www.nature.com/articles/s41467-022-30892-6. 11
- [118] Hohlefeld, F. U., Huebl, J., Huchzermeyer, C., Schneider, G.-H., Schönecker, T., Kühn, A. A., et al. Long-range temporal correlations in the subthalamic nucleus of patients with Parkinson's disease. European Journal of Neuroscience, 36 (6), 2812–2821, 2012. URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1460-9568.2012.08198.x. 11

[119] Herrojo Ruiz, M., Hong, S. B., Hennig, H., Altenmüller, E., Kühn, A. A. Longrange correlation properties in timing of skilled piano performance: the influence of auditory feedback and deep brain stimulation. Frontiers in Psychology, 5, 1030, sep. 2014. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4174744/.

- [120] West, T., Farmer, S., Berthouze, L., Jha, A., Beudel, M., Foltynie, T., et al. The Parkinsonian Subthalamic Network: Measures of Power, Linear, and Non-linear Synchronization and their Relationship to L-DOPA Treatment and OFF State Motor Severity. Frontiers in Human Neuroscience, 10, 517, oct. 2016. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5078477/. 11
- [121] Alonso, L., Proekt, A., Schwartz, T., Pryor, K., Cecchi, G., Magnasco, M. Dynamical criticality during induction of anesthesia in human ECoG recordings. Frontiers in Neural Circuits, 8, 2014. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fncir.2014.00020. 11
- [122] Thiery, T., Lajnef, T., Combrisson, E., Dehgan, A., Rainville, P., Mashour, G. A., et al. Long-range temporal correlations in the brain distinguish conscious wakefulness from induced unconsciousness. NeuroImage, 179, 30–39, oct. 2018. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053811918304956.
- [123] Liu, X., Ward, B. D., Binder, J. R., Li, S.-J., Hudetz, A. G. Scale-Free Functional Connectivity of the Brain Is Maintained in Anesthetized Healthy Participants but Not in Patients with Unresponsive Wakefulness Syndrome. *PLOS ONE*, 9 (3), e92182, mar. 2014. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id= 10.1371/journal.pone.0092182. 11
- [124] Bocaccio, H., Pallavicini, C., Castro, M. N., Sánchez, S. M., De Pino, G., Laufs, H., et al. The avalanche-like behaviour of large-scale haemodynamic activity from wakefulness to deep sleep. Journal of The Royal Society Interface, 16 (158), 20190262, sep. 2019. URL https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rsif.2019.0262. 11
- [125] Meisel, C., Bailey, K., Achermann, P., Plenz, D. Decline of long-range temporal correlations in the human brain during sustained wakefulness. *Scientific Reports*, 7 (1), 11825, sep. 2017. URL https://www.nature.com/articles/s41598-017-12140-w. 11
- [126] Colombo, M. A., Wei, Y., Ramautar, J. R., Linkenkaer-Hansen, K., Tagliazucchi, E., Van Someren, E. J. W. More Severe Insomnia Complaints in People with

Stronger Long-Range Temporal Correlations in Wake Resting-State EEG. Frontiers in Physiology, 7, 2016. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2016.00576. 11

- [127] Lo, C.-C., Bartsch, R. P., Ivanov, P. C. Asymmetry and basic pathways in sleep-stage transitions. *Europhysics Letters*, **102** (1), 10008, abr. 2013. URL https://dx.doi.org/10.1209/0295-5075/102/10008. 11
- [128] Padilla, N., Saenger, V. M., van Hartevelt, T. J., Fernandes, H. M., Lennartsson, F., Andersson, J. L. R., et al. Breakdown of Whole-brain Dynamics in Pretermborn Children. Cerebral Cortex, 30 (3), 1159–1170, mar. 2020. URL https://doi.org/10.1093/cercor/bbz156. 11
- [129] Smit, D. J. A., Geus, E. J. C. d., Nieuwenhuijzen, M. E. v. d., Beijsterveldt, C. E. M. v., Baal, G. C. M. v., Mansvelder, H. D., et al. Scale-Free Modulation of Resting-State Neuronal Oscillations Reflects Prolonged Brain Maturation in Humans. Journal of Neuroscience, 31 (37), 13128–13136, sep. 2011. URL https://www.jneurosci.org/content/31/37/13128.
- [130] Mareš, J., Vyšata, O., Procházka, A., Vališ, M. Age-dependent complex noise fluctuations in the brain. *Physiological Measurement*, 34 (10), 1269, sep. 2013. URL https://dx.doi.org/10.1088/0967-3334/34/10/1269. 11
- [131] Ezaki, T., Fonseca dos Reis, E., Watanabe, T., Sakaki, M., Masuda, N. Closer to critical resting-state neural dynamics in individuals with higher fluid intelligence. Communications Biology, 3 (1), 1–9, feb. 2020. URL https://www.nature.com/articles/s42003-020-0774-y. 11
- [132] Jia, H., Li, Y., Yu, D. Attenuation of long-range temporal correlations of neuronal oscillations in young children with autism spectrum disorder. *NeuroImage: Clinical*, **20**, 424–432, ene. 2018. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S2213158218302535.
- [133] Ouyang, G., Hildebrandt, A., Schmitz, F., Herrmann, C. S. Decomposing alpha and 1/f brain activities reveals their differential associations with cognitive processing speed. *NeuroImage*, **205**, 116304, ene. 2020. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S105381191930895X.
- [134] Tinker, J., Velazquez, J. L. P. Power law scaling in synchronization of brain signals depends on cognitive load. *Frontiers in Systems Neuroscience*, **8**, 73, mayo 2014. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC4013475/.

[135] Dimitriadis, S. I., Laskaris, N. A., Simos, P. G., Micheloyannis, S., Fletcher, J. M., Rezaie, R., et al. Altered temporal correlations in resting-state connectivity fluctuations in children with reading difficulties detected via MEG. NeuroImage, 83, 307–317, dic. 2013. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053811913006733. 11

- [136] Zhigalov, A., Kaplan, A., Palva, J. M. Modulation of critical brain dynamics using closed-loop neurofeedback stimulation. *Clinical Neurophysiology*, 127 (8), 2882– 2889, ago. 2016. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/ pii/S1388245716300578. 11
- [137] Tagliazucchi, E., Carhart-Harris, R., Leech, R., Nutt, D., Chialvo, D. R. Enhanced repertoire of brain dynamical states during the psychedelic experience. *Human Brain Mapping*, **35** (11), 5442–5456, 2014. URL https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/hbm.22562. 11
- [138] Gärtner, M., Irrmischer, M., Winnebeck, E., Fissler, M., Huntenburg, J. M., Schroeter, T. A., et al. Aberrant Long-Range Temporal Correlations in Depression Are Attenuated after Psychological Treatment. Frontiers in Human Neuroscience, 11, 340, jun. 2017. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/ articles/PMC5488389/. 11
- [139] Moran, J. K., Michail, G., Heinz, A., Keil, J., Senkowski, D. Long-Range Temporal Correlations in Resting State Beta Oscillations are Reduced in Schizophrenia. Frontiers in Psychiatry, 10, 2019. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpsyt.2019.00517. 11
- [140] Tolkunov, D., Rubin, D., Mujica-Parodi, L. Power spectrum scale invariance quantifies limbic dysregulation in trait anxious adults using fMRI: Adapting methods optimized for characterizing autonomic dysregulation to neural dynamic time series. NeuroImage, 50 (1), 72–80, mar. 2010. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053811909013093. 11
- [141] Ros, T., J. Baars, B., Lanius, R. A., Vuilleumier, P. Tuning pathological brain oscillations with neurofeedback: a systems neuroscience framework. Frontiers in Human Neuroscience, 8, 1008, dic. 2014. URL https://www.ncbi.nlm.nih. gov/pmc/articles/PMC4270171/. 11
- [142] Dickman, R., Muñoz, M. A., Vespignani, A., Zapperi, S. Paths to self-organized criticality. *Brazilian Journal of Physics*, **30**, 27–41, mar. 2000. URL http://www.scielo.br/j/bjp/a/zybV3FQw8gSGCcP6H7hcmGm/?lang=en. 12

[143] Touboul, J., Destexhe, A. Can Power-Law Scaling and Neuronal Avalanches Arise from Stochastic Dynamics? PLOS ONE, 5 (2), e8982, feb. 2010. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal. pone.0008982. 13

- [144] Arnold, B. C. Pareto and Generalized Pareto Distributions. <u>En</u>: D. Chotikapanich (ed.) Modeling Income Distributions and Lorenz Curves, Economic Studies in Equality, Social Exclusion and Well-Being, págs. 119–145. New York, NY: Springer, 2008. URL https://doi.org/10.1007/978-0-387-72796-7\_7. 13
- [145] Newman, M. Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. Contemporary Physics, 46 (5), 323–351, sep. 2005. URL https://doi.org/10.1080/00107510500052444. 13
- [146] Goldstein, M. L., Morris, S. A., Yen, G. G. Problems with fitting to the power-law distribution. The European Physical Journal B Condensed Matter and Complex Systems, 41 (2), 255–258, sep. 2004. URL https://doi.org/10.1140/epjb/e2004-00316-5. 13
- [147] Priesemann, V., Shriki, O. Can a time varying external drive give rise to apparent criticality in neural systems? *PLOS Computational Biology*, **14** (5), e1006081, mayo 2018. URL https://journals.plos.org/ploscompbiol/article?id=10.1371/journal.pcbi.1006081. 13
- [148] Marković, D., Gros, C. Power laws and self-organized criticality in theory and nature. *Physics Reports*, **536** (2), 41–74, mar. 2014. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0370157313004298. 13, 14
- [149] Sornette, D. Critical Phenomena in Natural Sciences. Springer Series in Synergetics. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2006. URL http://link.springer.com/10.1007/3-540-33182-4.
- [150] Beggs, J. M., Timme, N. Being Critical of Criticality in the Brain. Frontiers in Physiology, 3, 163, jun. 2012. URL https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/ articles/PMC3369250/. 13
- [151] Roberts, J. A., Boonstra, T. W., Breakspear, M. The heavy tail of the human brain. *Current Opinion in Neurobiology*, **31**, 164-172, abr. 2015. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0959438814002141. 14
- [152] Clauset, A., Shalizi, C. R., Newman, M. E. J. Power-Law Distributions in Empirical Data. SIAM Review, 51 (4), 661-703, nov. 2009. URL https://epubs.siam.org/doi/10.1137/070710111. 14, 18

[153] Klaus, A., Yu, S., Plenz, D. Statistical Analyses Support Power Law Distributions Found in Neuronal Avalanches. PLOS ONE, 6 (5), e19779, mayo 2011. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0019779. 14

- [154] Ribeiro, T. L., Ribeiro, S., Belchior, H., Caixeta, F., Copelli, M. Undersampled Critical Branching Processes on Small-World and Random Networks Fail to Reproduce the Statistics of Spike Avalanches. *PLOS ONE*, **9** (4), e94992, abr. 2014. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0094992. 14
- [155] Pasquale, V., Massobrio, P., Bologna, L. L., Chiappalone, M., Martinoia, S. Selforganization and neuronal avalanches in networks of dissociated cortical neurons. *Neuroscience*, **153** (4), jun. 2008. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0306452208004028. 15
- [156] Kanders, K., Lorimer, T., Stoop, R. Avalanche and edge-of-chaos criticality do not necessarily co-occur in neural networks. Chaos: An Interdisciplinary Journal of Nonlinear Science, 27 (4), 047408, abr. 2017. URL https://aip.scitation. org/doi/10.1063/1.4978998. 16
- [157] Harris, T. E. The Theory of Branching Processes. Springer Berlin Heidelberg, 1963. 16
- [158] Sethna, J. P., Dahmen, K. A., Myers, C. R. Crackling noise. *Nature*, 410 (6825), 242-250, mar. 2001. URL https://www.nature.com/articles/35065675. 17
- [159] Friedman, N., Ito, S., Brinkman, B. A. W., Shimono, M., DeVille, R. E. L., Dahmen, K. A., et al. Universal Critical Dynamics in High Resolution Neuronal Avalanche Data. Physical Review Letters, 108 (20), 208102, mayo 2012. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett.108.208102. 17
- [160] Miller, S. R., Yu, S., Plenz, D. The scale-invariant, temporal profile of neuronal avalanches in relation to cortical γ-oscillations. Scientific Reports, 9 (1), 16403, nov. 2019. URL https://www.nature.com/articles/s41598-019-52326-y. 17
- [161] Levina, A., Priesemann, V. Subsampling scaling. *Nature Communications*, 8 (1), 15140, mayo 2017. URL https://www.nature.com/articles/ncomms15140. 17
- [162] Wilting, J., Priesemann, V. Inferring collective dynamical states from widely unobserved systems. *Nature Communications*, **9** (1), 2325, jun. 2018. URL https://www.nature.com/articles/s41467-018-04725-4. 17

[163] Hardstone, R., Poil, S.-S., Schiavone, G., Jansen, R., Nikulin, V., Mansvelder, H., et al. Detrended Fluctuation Analysis: A Scale-Free View on Neuronal Oscillations. Frontiers in Physiology, 3, 2012. URL https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fphys.2012.00450. 17

- [164] Scheffer, M., Bascompte, J., Brock, W. A., Brovkin, V., Carpenter, S. R., Dakos, V., et al. Early-warning signals for critical transitions. Nature, 461 (7260), 53-59, sep. 2009. URL https://www.nature.com/articles/nature08227. 17
- [165] Wang, R., Dearing, J. A., Langdon, P. G., Zhang, E., Yang, X., Dakos, V., et al. Flickering gives early warning signals of a critical transition to a eutrophic lake state. Nature, 492 (7429), 419–422, dic. 2012. URL https://www.nature.com/articles/nature11655. 18
- [166] Li, X., Polygiannakis, J., Kapiris, P., Peratzakis, A., Eftaxias, K., Yao, X. Fractal spectral analysis of pre-epileptic seizures in terms of criticality. *Journal of Neural Engineering*, 2 (2), 11, mar. 2005. URL https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1741-2560/2/2/002/meta. 18
- [167] Bédard, C., Kröger, H., Destexhe, A. Does the \$1/f\$ Frequency Scaling of Brain Signals Reflect Self-Organized Critical States? *Physical Review Letters*, 97 (11), 118102, sep. 2006. URL https://link.aps.org/doi/10.1103/PhysRevLett. 97.118102. 18
- [168] Botcharova, M., Farmer, S. F., Berthouze, L. Power-law distribution of phase-locking intervals does not imply critical interaction. *Physical Review. E, Statistical, Nonlinear, and Soft Matter Physics*, 86 (5 Pt 1), 051920, nov. 2012. 18
- [169] Galinsky, V. L., Frank, L. R. Neuronal avalanches: Sandpiles of self-organized criticality or critical dynamics of brain waves? Frontiers of Physics, 18 (4), 45301, mar. 2023. URL https://doi.org/10.1007/s11467-023-1273-7. 18
- [170] Yu, S., Klaus, A., Yang, H., Plenz, D. Scale-Invariant Neuronal Avalanche Dynamics and the Cut-Off in Size Distributions. *PLOS ONE*, **9** (6), e99761, jun. 2014. URL https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0099761. 18
- [171] Dehghani, N., Hatsopoulos, N. G., Haga, Z. D., Parker, R. A., Greger, B., Halgren, E., et al. Avalanche Analysis from Multielectrode Ensemble Recordings in Cat, Monkey, and Human Cerebral Cortex during Wakefulness and Sleep. Frontiers in Physiology, 3, 302, ago. 2012. 18

[172] Kato, S., Kaplan, H. S., Schrödel, T., Skora, S., Lindsay, T. H., Yemini, E., et al. Global Brain Dynamics Embed the Motor Command Sequence of Caenorhabditis elegans. Cell, 163 (3), 656–669, oct. 2015. URL https://www.cell.com/cell/abstract/S0092-8674(15)01196-4.

- [173] Kaplan, H. S., Salazar Thula, O., Khoss, N., Zimmer, M. Nested Neuronal Dynamics Orchestrate a Behavioral Hierarchy across Timescales. *Neuron*, **105** (3), 562–576.e9, feb. 2020. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0896627319309328. 19
- [174] Yemini, E., Lin, A., Nejatbakhsh, A., Varol, E., Sun, R., Mena, G. E., et al. NeuroPAL: A Multicolor Atlas for Whole-Brain Neuronal Identification in C. elegans. Cell, 184 (1), 272–288.e11, ene. 2021. URL https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0092867420316822. 19
- [175] Çiftçi, K. Synaptic noise facilitates the emergence of self-organized criticality in the Caenorhabditis elegans neuronal network. *Network (Bristol, England)*, **29** (1-4), 1–19, 2018. 19
- [176] Cook, S. J., Jarrell, T. A., Brittin, C. A., Wang, Y., Bloniarz, A. E., Yakovlev, M. A., et al. Whole-animal connectomes of both Caenorhabditis elegans sexes. Nature, 571 (7763), 63–71, jul. 2019. URL https://www.nature.com/articles/s41586-019-1352-7. 19

### Publicaciones asociadas

1. Valencia Urbina, C. E., Cannas, S. A., & Gleiser, P. M. (2023). Emergent dynamics in a robotic model based on the Caenorhabditis elegans connectome. Frontiers in neurorobotics, 16, 1041410. https://doi.org/10.3389/fnbot.2022.1041410

# Agradecimientos

A todos los que se lo merecen, por merecerlo