

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI FIRENZE

Facoltà di Scienze Matematiche Fisiche e Naturali

Tesi di Laurea triennale in Fisica

SOLUZIONI COLLETTIVE IN RETI NEURALI

Candidato: **Iacopo Di Pietro**

Relatore: **Alessandro Torcini**

Correlatore: **Lapo Casetti**

Anno Accademico 2009/2010

Il presente lavoro di tesi riguarda lo studio della dinamica di reti neurali tramite tecniche numeriche ed analitiche usualmente impiegate per l'analisi dei sistemi dinamici. Nello specifico abbiamo considerato reti, ove la dinamica del singolo neurone è riprodotta da un modello matematico semplificato e l'accoppiamento fra i neuroni è mediato dalla trasmissione di impulsi. Lo scopo principale della tesi consiste nel caratterizzare le soluzioni collettive della rete che emergono spontaneamente al variare della durata dell'impulso. In dettaglio, nel primo capitolo viene fornita una breve descrizione fisiologica del neurone e della trasmissione dei segnali fra i neuroni, mentre nel secondo si introduce il modello di neurone impiegato. Nel terzo capitolo vengono descritti gli stati collettivi della rete: il cosiddetto *splay state*, che presenta una dinamica dei neuroni del tutto asincrona, e lo stato di *sincronizzazione parziale*, in cui i neuroni sono correlati in modo assolutamente non banale. La caratterizzazione di questi regimi è effettuata sia a livello microscopico, considerando l'evoluzione dinamica dei singoli neuroni, sia macroscopicamente in termini di indicatori di sincronizzazione e di campi medi associati all'attività della rete. Infine, da un'analisi di stabilità lineare dello *splay state* si evidenzia come una biforcazione continua porti dallo *splay state* alla sincronizzazione parziale della rete.

Indice

1	Fisiologia del neurone	1
1.1	La struttura del neurone	1
1.2	La trasmissione dei segnali	2
2	Il modello leaky integrate-and-fire (LIF)	4
3	Reti LIF eccitatorie globalmente accoppiate	6
3.1	Il modello di rete	6
3.2	Soluzioni collettive	8
3.2.1	Splay state	9
3.2.2	Lo stato di sincronizzazione parziale	11
3.3	Dinamica della rete	12
3.3.1	Analisi di Floquet	12
3.3.2	Analisi di stabilità lineare dello <i>splay state</i>	14
3.4	Caratterizzazione della biforcazione	16
A	Biforcazioni di Hopf	19
B	La sezione di Poincaré	20

1 Fisiologia del neurone

1.1 La struttura del neurone

I neuroni sono cellule specializzate deputate al trasporto dell'informazione all'interno del sistema nervoso; questo compito è conseguente alla loro abilità nella trasmissione dei segnali elettrici su lunghe distanze. Lo svolgersi di tale processo può essere schematizzato in tre fasi distinte. Il segnale viene raccolto dal neurone tramite i *dendriti*, strutture molto ramificate aventi estensione inferiore al millimetro. Successivamente il *soma*, detto anche corpo del neurone, si occupa dell'elaborazione del segnale. Possiamo immaginarci il soma come un'oggetto approssimativamente sferico avente diametro inferiore a $70 \mu\text{m}$ che, a seconda delle circostanze (specificate meglio nel seguito), può rilasciare o meno un segnale elettrico "in uscita" propagantesi lungo l'*assone* verso gli altri neuroni. L'assone si presenta come una lunga protuberanza del diametro di pochi μm che può raggiungere notevoli lunghezze (superiori al metro nel nervo sciatico dell'uomo) connesso ai dendriti di uno o più neuroni. Si possono così formare catene neuronali che permettono come già detto il trasporto dell'informazione su lunga distanza. Riassumendo possiamo dividere in tre fasi il funzionamento del neurone: ricezione dell'informazione, elaborazione, esito dell'elaborazione con relativa trasmissione del segnale. I neuroni hanno varie morfologie a seconda del compito a cui sono deputati come si può vedere da alcuni esempi riportati in Fig.1.

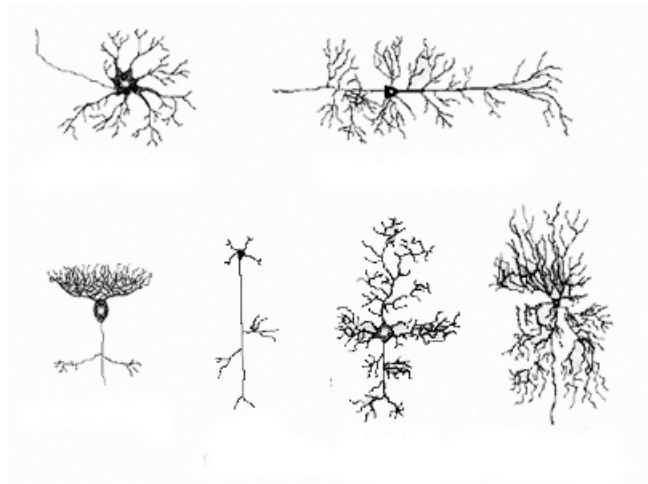


Figura 1: Alcuni tipi di neurone con diverse morfologie.

1.2 La trasmissione dei segnali

Lo scambio d'informazione, ovvero la ricezione o l'emissione di un segnale elettrico da parte del neurone, è regolato dal così detto *potenziale di membrana*, che può essere definito come la differenza di potenziale fra l'interno e l'esterno della cellula misurata tramite due elettrodi. Un neurone piramidale a riposo possiede un potenziale di membrana pari a circa -65mV . Questo significa che l'interno della cellula si trova ad un potenziale inferiore rispetto quello esterno. Sono proprio i segnali in arrivo al soma che, se capaci di aumentare il potenziale di membrana sino ad un valore di soglia, possono dar luogo ad un'ulteriore propagazione dell'impulso elettrico tramite la trasmissione dei così detti *potenziali d'azione* (vedi Fig.2). In generale quando si parla di *segnale neuronale* si fa riferimento ad una successione di potenziali d'azione che prende il nome di *treno d'impulsi* (in inglese *spike train*). Il potenziale d'azione, come mostrato in Fig.2, ha un andamento caratteristico nel tempo ed in ampiezza schematizzabile come segue:

- è un impulso di tensione della durata di circa 1-2 ms con un'ampiezza tra il picco massimo e quello minimo dell'ordine di 100-120 mV;
- il potenziale di membrana, inizialmente negativo, cresce molto velocemente fino ad una fase di *depolarizzazione* in cui diventa positivo;
- in seguito decresce lentamente (in circa 10 ms), rispetto ai tempi di crescita, passando per una fase di *iperpolarizzazione* in cui il potenziale di membrana è minore di quello di riposo.

È da osservare inoltre che per tutta la durata del potenziale d'azione il neurone è “insensibile”, ovvero *refrattario*, agli stimoli esterni che arrivano dagli altri neuroni.

La *sinapsi* è quell'elemento della catena neuronale che collega l'assone ai dendriti, identificabile quindi come la giunzione fra due neuroni. Si avrà così un neurone *presinaptico* o “trasmettente” ed un neurone *postsinaptico* o “ricevente”. Si definisce inoltre *potenziale postsinaptico* il valore del potenziale che assume il neurone postsinaptico in risposta al potenziale d'azione ricevuto dal neurone presinaptico. Si identificano due tipi di sinapsi: la *sinapsi chimica* e la *sinapsi elettrica*. La prima, di gran lunga la più comune nel cervello dei vertebrati, trasforma il segnale elettrico in entrata in uno chimico. La trasmissione del segnale attraverso la sinapsi è indotta dall'arrivo di un potenziale d'azione. Il potenziale d'azione depolarizza la membrana sinaptica dando luogo al rilascio di particolari agenti chimici detti *neurotrasmettitori*, che vengono poi ricevuti da specifici recettori (*chemorecettori*) posti sulla membrana postsinaptica. A loro volta i chemorecettori provocano l'apertura di *canali* specializzati nella membrana, attraverso i quali vengono trasmesse delle correnti ioniche composte principalmente da K^+ , Na^+ e Cl^- . Il segnale subisce quindi una prima trasformazione da elettrico a chimico, avviene lo scambio d'informazione attraverso la sinapsi, e viene poi ritrasformato in segnale elettrico. La sinapsi elettrica

realizza invece un accoppiamento elettrico tra due neuroni attraverso canali ionici altamente specializzati (detti gap-junctions) che collegano la membrana presinaptica e postsinaptica. La sinapsi elettrica permette perciò un flusso di corrente diretto tra neuroni adiacenti ed è quindi più veloce nel trasmettere il segnale.

Abbiamo già accennato che l'arrivo di un potenziale di azione dal neurone presinaptico provoca una risposta in tensione (il potenziale postsinaptico) nel potenziale di membrana del neurone ricevente. A tal proposito si distingue tra *potenziale postsinaptico eccitatorio* e *potenziale postsinaptico inibitorio* a seconda che l'effetto sia quello di aumentare o di diminuire il valore del potenziale di membrana. Analogo significato ha la distinzione tra *sinapsi eccitatoria* e *sinapsi inibitoria* ovvero tra *stimolo depolarizzante* e *stimolo iperpolarizzante*. Il numero di contatti sinaptici dipende dal tipo di neurone: ad esempio i neuroni della corteccia cerebrale (*neuroni corticali*) possiedono migliaia di contatti sinaptici (da $3 \cdot 10^3$ a 10^4) con gli altri neuroni della corteccia dei quali circa l'85% sono eccitatori ed il resto inibitori, ma di fatto solo una frazione di tali sinapsi, dell'ordine del 5-10%, risulta simultaneamente attiva [1, 2].

Il neurone è dunque una struttura fisiologicamente complessa e una sua descrizione formale che tenga conto di tutte le variabili sinora descritte è tutt'altro che semplice. Nell'ambito delle neuroscienze computazionali sono stati proposti molti modelli matematici di varia complessità. Nel prossimo paragrafo descriveremo uno dei modelli più semplici, che ha avuto un larghissimo impiego sia in un ambito prettamente teorico, sia per riprodurre in modo fenomenologico le attività di popolazioni di neuroni misurate "in vitro" ed "in vivo".

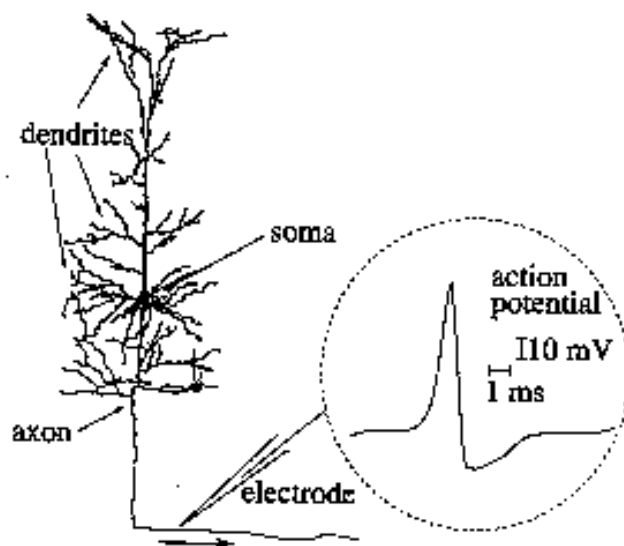


Figura 2: Tipica forma del potenziale d'azione.

2 Il modello leaky integrate-and-fire (LIF)

Nella trattazione che segue cercheremo di semplificare al massimo la descrizione del neurone al fine di ottenere un semplice modello, ma che riproduca gli aspetti salienti della dinamica neuronale. Per fare questo abbandoniamo i dettagli fisiologici quali i dendriti, l'assone, il soma e l'andamento del potenziale di membrana andando a descrivere il neurone tramite un modello formale: il modello *leaky integrate-and-fire* (LIF). Il modello leaky integrate-and-fire riduce l'analisi del funzionamento del neurone a quella di un circuito elettrico avente una resistenza ed una capacità in parallelo. Con riferimento alla Fig.3 possiamo scrivere l'*equazione fondamentale del LIF*:

$$\tau \frac{dV}{dt} = V_r - V + RI(t) \quad (2.1)$$

dove I è la corrente esterna ricevuta dal neurone, V_r è il potenziale di riposo, V è il potenziale di membrana, $\tau = RC$ è il tempo caratteristico del circuito, mentre R e C sono rispettivamente la resistenza e la capacità totali di membrana.

Il modello LIF prevede che ogni qualvolta il potenziale di membrana V raggiunga il valore di soglia θ , esso venga riportato ad un valore $\gamma < \theta$ dopo che un potenziale d'azione è stato emesso. Il neurone è così descritto dalla sola variabile V purché si supponga che il potenziale d'azione sia un evento stereotipato, identico ad ogni emissione. L'evoluzione del sistema è così riconducibile allo studio della dinamica dei neuroni sottosoglia. In particolare nel caso in cui la corrente esterna I è costante possiamo risolvere analiticamente l'equazione (2.1) per V ed ottenere:

$$V(t) = V_r + RI + (V(0) - V_r - RI) e^{-t/\tau} \quad (2.2)$$

Possiamo così stimare l'intervallo di tempo che intercorre fra l'emissione di un potenziale d'azione e quello successivo (in inglese *inter spike interval* (ISI)) supponendo che al tempo zero $V(0) = \gamma$, ovvero che il neurone abbia appena sparato, si ottiene

$$V(t_{isi}) = \theta = V_r + RI + (\gamma - V_r - RI) e^{-t_{isi}/\tau} \quad (2.3)$$

dove

$$t_{isi} = t_{n+1} - t_n \quad (2.4)$$

con t_n indichiamo il tempo a cui viene emesso l' n -esimo impulso dal neurone. Risolvendo per t_{isi} otteniamo infine

$$t_{isi} = \tau \ln \left(\frac{RI + V_r - \gamma}{RI + V_r - \theta} \right) \quad (2.5)$$

Questa equazione è valida purché $RI > \theta - V_r$ altrimenti il neurone non può emettere mai potenziali d'azione e $t_{isi} = \infty$. Prendendo l'inverso della (2.5) ed espandendo in serie per valori di I sufficientemente grandi, vediamo

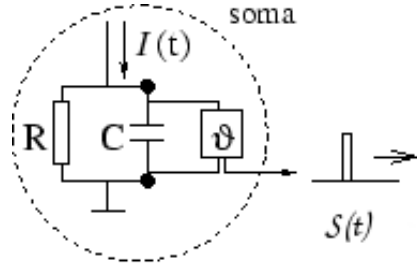


Figura 3: Schematizzazione circuitale del modello LIF.

come la frequenza $f_{isi} = t_{isi}^{-1}$ con cui vengono emessi i potenziali d'azione dipenda linearmente da I :

$$f_{isi} \approx \left[\frac{RI + V_r - \theta}{\tau(\theta - \gamma)} \right] \quad (2.6)$$

Nel caso specifico in cui il neurone riceva segnali da altri neuroni si aggiunge nel modello LIF (2.1) la *corrente sinaptica* I_{sin} alla eventuale corrente esterna I già presente. Per sinapsi che rispondono in modo infinitamente rapido la corrente post-sinaptica, dovuta all'arrivo di un potenziale d'azione, si può schematizzare come una delta di Dirac $\delta(t)$. Pertanto la corrente sinaptica sarà data da

$$I_{sin} = \sum_k \sum_n \delta(t - t_k^{(n)}) \quad (2.7)$$

dove $t_k^{(n)}$ è il tempo in cui arriva l' n -esimo impulso inviato dal k -esimo neurone. Il modello LIF riscaldato diventa allora

$$\dot{v} = a - v + \sum_k \sum_n \delta(t - t_k^{(n)}) \quad (2.8)$$

dove per giungere all'equazione (2.8) si è riscaldato il potenziale come $v = (V - \gamma) / (\theta - \gamma)$, si è posto $V_r = 0$ e si è scelto τ come unità di tempo. Con queste scelte il valore di soglia è pari a 1 mentre quello di riassetto è 0, inoltre si ha che $v \in [0, 1]$.

Il termine a che compare nell'equazione (2.8) rappresenta una corrente adimensionale costante avente un ruolo fondamentale. Per comprenderlo notiamo che la soluzione della (2.8) in assenza di segnali esterni è data da $v(t) = a(1 - e^{-t})$. Asintoticamente se $a < 1$ il neurone non raggiungerà mai la soglia e sarà "silente". Per $a > 1$ invece anche in assenza di correnti sinaptiche il potenziale di membrana raggiunge la soglia e viene riassetto periodicamente con $t_{isi} = \ln[(a - 1)/a]$. In questo caso il neurone è detto *soprasoglia* e si comporta come un oscillatore periodico; sarà proprio questo caso a essere preso in considerazione nel seguito. Una volta introdotto il modello del singolo neurone passiamo a descrivere, sempre in maniera formale, la rete neurale.

3 Reti LIF eccitatorie globalmente accoppiate

3.1 Il modello di rete

Volendo analizzare in maniera dettagliata la dinamica di una rete neurale si dovrebbe tenere conto almeno (i) della topologia delle connessioni, (ii) dell'evoluzione delle connessioni stesse (plasticità sinaptica), (iii) della dinamica interna del singolo neurone (canali ionici, concentrazioni ioniche etc.) ed infine (iv) dell'inevitabile presenza del rumore. Se anche esistesse un tale modello matematico di rete neurale sufficientemente realistico, la sua implementazione numerica rappresenterebbe un compito troppo oneroso per qualsiasi calcolatore, visti tutti i parametri in gioco. Se però ipotizziamo di poter ricondurre i comportamenti complessi che emergono nell'evoluzione della rete a pochi ingredienti, allora il sistema diventa trattabile da un punto di vista computazionale e possiamo fare un'analisi dettagliata della dinamica della rete. Quindi, nonostante la natura presenti strutture molto complesse, in questa trattazione considereremo un modello semplificato non fisiologico. Nel modello studiato la rete è composta da neuroni LIF ciascuno connesso con tutti gli altri neuroni della rete tramite una connessione eccitatoria. Ci potremmo a questo punto chiedere se, viste le premesse, tale modello abbia una qualche rilevanza sperimentale. Limitandoci a reti neurali eccitatorie, ricordiamo che studi analitici e numerici svolti in precedenza per reti globalmente accoppiate hanno mostrato come in questi sistemi emergano spontaneamente stati collettivi stabili caratterizzati da dinamiche assolutamente non banali [3, 4]. D'altra parte oscillazioni collettive sono state evidenziate anche sperimentalmente analizzando in vitro l'attività elettrica della corteccia cerebrale di topi appena nati, per i quali è noto che le sinapsi sono solo di tipo eccitatorio, dato che le interazioni inibitorie appaiono solo dopo qualche giorno dalla nascita [5]. La dinamica di una rete di neuroni LIF ad accoppiamento impulsivo è descritta dall'equazione

$$\dot{v}_i = a - v_i + gE(t) \quad i = 1, \dots, N \quad (3.1)$$

dove tutte le variabili sono espresse in unità adimensionali opportunamente riscalate. Il parametro g controlla l'ampiezza di $E(t)$ e prende il nome di *costante di accoppiamento sinaptico* o *efficienza sinaptica*. In particolare nella nostra trattazione, come già detto, analizzeremo una rete di neuroni soprasoglia eccitatori per cui $g > 0$. Il campo $E(t)$ rappresenta la corrente sinaptica ed è dato dalla sovrapposizione di tutti gli impulsi emessi in precedenza nella rete. Se si assume che la dinamica del campo obbedisca alla seguente equazione differenziale

$$\ddot{E}(t) + 2\alpha\dot{E}(t) + \alpha^2 E(t) = \frac{\alpha^2}{N} \sum_{n|t_n < t} \delta(t - t_n) \quad (3.2)$$

e che il primo impulso sia emesso a $t = 0$, si verifica che la soluzione della (3.2) tra due impulsi è data da

$$S(t) = \frac{\alpha^2 t}{N} e^{-\alpha t} \quad (3.3)$$

La (3.3) non è altro che la forma stereotipata del singolo impulso inviato da un neurone, una volta raggiunto il valore di soglia del potenziale di membrana, a tutti gli altri neuroni. La soluzione $E(t)$ per un tempo generico $t \mid t_n < t < t_{n+1}$ sarà una combinazione lineare di soluzioni del tipo (3.3) essendo l'equazione differenziale (3.2) lineare. $E(t)$ è una variabile macroscopica che rappresenta l'attività della rete.

La dinamica è quindi descritta da N equazioni differenziali del prim'ordine per il potenziale di membrana del tipo (3.1) e dalla (3.3) che è invece del second'ordine per il campo, per un totale di $N + 2$ gradi di libertà. Al fine di semplificare lo studio dell'evoluzione del sistema trasformiamo le equazioni a tempo continuo descriventi la dinamica dei potenziali e del campo in equazioni a tempo discreto integrando fra l'emissione di un impulso e di quello successivo ¹. Otteniamo così una *mappa guidata dagli eventi* (dall'inglese *event driven map*), in pratica integriamo l'equazione (3.2) fra t_n e t_{n+1} , dove t_n è il tempo di emissione dell' n -esimo impulso, la mappa per il campo E è data da

$$E(n+1) = E(n)e^{-\alpha\tau(n)} + P(n)\tau(n)e^{-\alpha\tau(n)} \quad (3.4)$$

$$P(n+1) = P(n)e^{-\alpha\tau(n)} + \frac{\alpha^2}{N} \quad (3.5)$$

dove $\tau(n) = (t_{n+1} - t_n)$ e $P = (\alpha E + \dot{E})$.

Possiamo integrare ora l'equazione (3.1) esplicitando la dipendenza temporale del campo E fra l'emissione di un impulso e il successivo, ottenendo

$$v_i(n+1) = v_i(n) + a(1 - e^{-\tau(n)}) + gF(n) \quad i = 1, \dots, N \quad (3.6)$$

dove

$$F(n) = \frac{e^{-\tau(n)} - e^{-\alpha\tau(n)}}{\alpha - 1} \left(E(n) + \frac{P(n)}{\alpha - 1} \right) - \frac{\tau(n)e^{-\alpha\tau(n)}}{\alpha - 1} P(n) \quad (3.7)$$

Per trovare l'espressione dell'ISI τ indichiamo con v_s il potenziale del neurone più vicino a soglia ed imponiamo la condizione $v_s(n+1) = 1$,

$$\tau(n) = \ln \left(\frac{v_s(n) - a}{1 - gF(n) - a} \right) \quad (3.8)$$

Va notato come ora i gradi di libertà del sistema siano solo $N + 1$, dato che la mappa connette stati della rete ove un neurone ha appena emesso un impulso e quindi il valore di un dei potenziale è sempre costante e pari a zero. Le equazioni sinora scritte costituiscono una mappa a tempo discreto del sistema, potente strumento che ci consente di simulare con l'ausilio del calcolatore la dinamica della rete in modo esatto ed assai più efficiente. Notiamo infine che l'equazione per l'evoluzione del potenziale di membrana può essere riscritta in forma più

¹Questa procedura equivale ad effettuare una sezione di Poincaré ogni volta che un neurone raggiunge la soglia (vedi appendice B).

compatta esprimendo $F(n)$ in funzione di $\tau(n)$ come in (3.8)

$$v_i(n+1) = v_i(n)e^{-\tau(n)} + 1 - v_s e^{-\tau(n)} \quad (3.9)$$

Il modello siffatto si presta bene ad un'analisi della sincronia con cui i neuroni raggiungono il valore di soglia del potenziale di membrana. Per quantificare il grado di sincronizzazione della rete sfruttiamo il così detto *parametro di Kuramoto* r [6], definito come segue

$$r(t) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N e^{i\phi_k(t)} = \xi(t) e^{i\psi(t)} \quad k = 1, \dots, N \quad (3.10)$$

$$\phi_k(t) = 2\pi \frac{t - t_{k,n}}{t_{q,n+1} - t_{q,n}} \quad k = 1, \dots, N \quad (3.11)$$

Dove ϕ_k è la fase del potenziale del k -esimo neurone, $t_{k,n}$ identifica il tempo a cui l'ultimo spike (l' n -esimo) è stato emesso dal k -esimo neurone mentre q è l'indice dell'ultimo neurone che ha emesso un impulso. Il modulo del parametro di Kuramoto $\xi(t)$, che sfrutteremo per caratterizzare lo stato di sincronizzazione del sistema, è limitato fra 0 e 1. Si distinguono quindi due casi limite: un caso in cui tutte le fasi degli oscillatori sono distribuite in maniera equispaziata sul cerchio unitario, nel qual caso $\xi = 0$ (stato totalmente asincrono), l'altro in cui le fasi sono tutte uguali fra loro e quindi $\xi = 1$ (stato totalmente sincronizzato).

L'ultimo indicatore che utilizzeremo per caratterizzare la dinamica della rete è l'ISI, di cui abbiamo già parlato nel paragrafo 2. Se studiamo la dipendenza dell'ISI di un dato neurone con indice k , che indicheremo con $\tau_{k,n+1}$, dal suo ISI precedente, che indicheremo con $\tau_{k,n}$, possiamo ottenere informazioni sulla periodicità della dinamica dei singoli neuroni. Di fatto stiamo eseguendo ancora una volta una sezione di Poincaré andando ad osservare il sistema ogniqualvolta il potenziale di membrana del neurone contrassegnato dall'indice k raggiunge il valore di soglia. Otteniamo quindi una mappa di primo ritorno per l'ISI del k -esimo neurone

$$\tau_{k,n+1} = F(\tau_{k,n}) \quad (3.12)$$

Come discuteremo nel prossimo paragrafo quest'indicatore sarà utile per mettere in luce una situazione molto peculiare, evidenziando una sostanziale differenza fra il moto del sistema da un punto di vista microscopico e macroscopico.

3.2 Soluzioni collettive

Analizzando reti di neuroni LIF ad accoppiamento impulsivo eccitatorio nel caso globalmente accoppiato si osservano due stati collettivi della rete ben distinti fra loro: il così detto *splay state* e lo stato di sincronizzazione parziale [4]. Nel seguito del paragrafo descriveremo le caratteristiche principali di ciascuno stato sia da un punto di vista microscopico che macroscopico; andremo cioè ad analizzare la dinamica dei potenziali di membrana e del campo E nei due regimi.

3.2.1 Splay state

Lo *splay state* è un modo collettivo che si manifesta in reti di oscillatori non lineari globalmente accoppiati [4]. In questo particolare stato tutti gli oscillatori compiono il medesimo moto ma le loro fasi ϕ_k , come definite in 3.11), sono disposte in modo equispaziato nell'intervallo $[0, 2\pi]$. Ciascun oscillatore può essere descritto da una funzione d'onda di questo tipo

$$x_k(t) = X\left(t + \frac{kT}{N}\right) = A \cos\left(\omega t + \frac{2\pi k}{N}\right) \quad k = 1, \dots, N \quad (3.13)$$

dove N è il numero di oscillatori del sistema, T è il periodo di oscillazione collettiva e $\omega = 2\pi/T$. È stato dimostrato che in reti neurali globalmente accoppiate l'ordine con cui i neuroni raggiungono il potenziale di soglia resta immutato nel tempo [8]. Per caratterizzare la dinamica della rete conviene quindi ordinare inizialmente i neuroni in base alla loro prossimità alla soglia e poi riportare in grafico l'indice del neurone che raggiunge la soglia in funzione del tempo a cui viene emesso un impulso, il così detto "raster plot" riportato in Fig.4. Il diagramma dei tempi di sparo ("raster plot") nel caso dello splay state (riportato in Fig.4a) ci permette di notare come l'intervallo di tempo in cui due neuroni consecutivi raggiungono il valore di soglia resti sempre costante e sia indipendente dai neuroni considerati. Il campo $E(t)$ resta costante (a parte una fase transitoria) come mostrato in Fig.5a, questo ci dice che l'attività media della rete, esaminata a livello macroscopico, resta inalterata nel tempo. Nello splay state, come accennato all'inizio del paragrafo, l'intervallo temporale con cui nella rete si verificano due emissioni successive di impulsi è costante e pari a T/N . In questo caso la fase del k -esimo neurone (3.11) è data da $\phi_k = 2\pi [1 - (k - 1)/N]$ e il parametro d'ordine ξ si ottiene prendendo il modulo della somma della serie geometrica seguente

$$r(t) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \beta^{k-1} \quad \beta = e^{-2\pi i/N}; \quad (3.14)$$

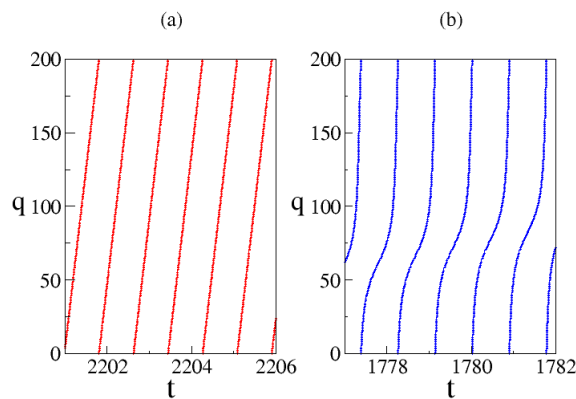


Figura 4: (a) Raster plot di $N = 200$ neuroni ad $a = 1.3$ e $g = 0.4$ per (a) $\alpha = 3$ e (b) $\alpha = 9$.

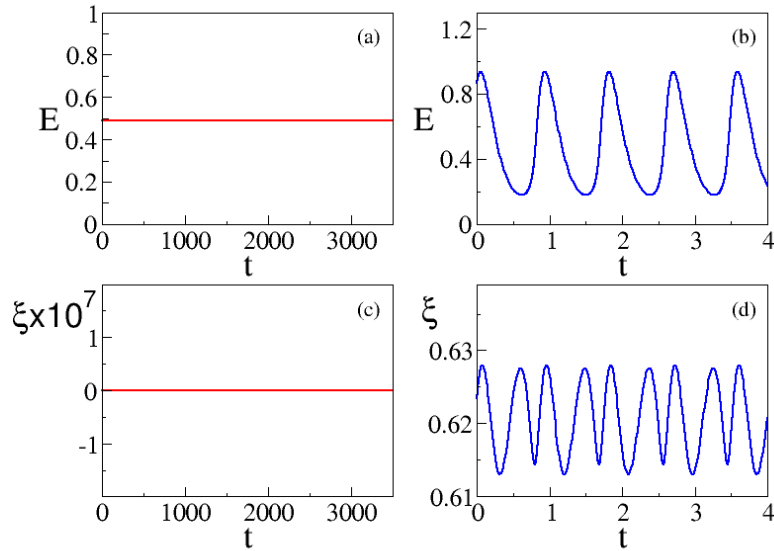


Figura 5: Fissati $g = 0.4$, $a = 1.3$, riportiamo in grafico l'andamento nel tempo del campo $E(t)$ e del parametro d'ordine $\xi(t)$ per $\alpha = 3$ in (a) e (c) e per $\alpha = 9$ in (b) e (d).

come si può facilmente verificare la somma di tale serie è identicamente nulla. La stima numerica effettuata conferma la predizione teorica come possiamo vedere in Fig.5c. Possiamo così concludere che i potenziali di membrana nello splay state compiono un moto collettivo totalmente asincrono, giungendo a soglia in successione uno dopo l'altro a intervalli di tempo costanti T/N . A livello macroscopico questo si riflette in un'attività media del tutto costante, come evidenziato dal comportamento del campo E . Per una rete di neuroni eccitatori è stata mostrata l'esistenza di una linea critica $\alpha_c(a, g)$ nel piano dei parametri (α, g) che separa la zona ove lo splay state (o stato asincrono) è stabile da quella in cui risulta instabile, come possiamo vedere in Fig.6 [7]. Nella zona instabile lo splay state è sostituito da una nuova soluzione collettiva che descriveremo nel prossimo paragrafo.

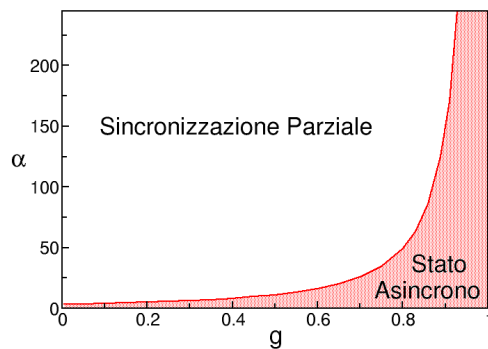


Figura 6: La curva α_c nel piano (g, α) per $a = 1.3$ nel limite di $N \rightarrow \infty$ [7].

In particolare analizzeremo più dettagliatamente in seguito (vedi paragrafo 3.4) come avvenga il passaggio da uno stato all'altro, per uno specifico valore dell'accoppiamento sinaptico g .

3.2.2 Lo stato di sincronizzazione parziale

Vogliamo ora analizzare il comportamento del sistema al di sopra della linea critica α_c riportata in Fig.6 descrivendo dettagliatamente la soluzione collettiva che nasce in questa regione dei parametri. In questo regime il campo $E(t)$ esibisce una dinamica periodica (vedi Fig.5b) che si manifesta a prescindere dalla sincronizzazione tra i singoli neuroni, i quali mostrano invece un moto quasi-periodico² [4]. Continuiamo la nostra analisi prendendo in esame il raster plot in Fig.4b, dove è possibile notare come sia andata perduta l'asincronia caratteristica dello splay state. In particolare, notiamo la presenza di un gruppo di neuroni che raggiunge la soglia quasi contemporaneamente manifestando una sincronizzazione parziale del sistema. In Fig.4b è possibile anche notare come i neuroni che fanno parte del gruppo quasi sincronizzato varino nel tempo. Il passaggio da un moto dei potenziali di membrana periodico ad uno quasi-periodico può essere messo in luce riportando in grafico la mappa di primo ritorno per l'ISI di un dato neurone.

Come spiegato nell'appendice B, la mappa di Poincaré corrispondente risulta essere un punto nel caso di moto periodico, mentre è una curva chiusa nel caso quasi-periodico. La Fig.7 conferma la predizione teorica di un moto periodico nello splay state e mostra la quasi periodicità del singolo neurone nello stato di sincronizzazione parziale. Il fatto che una dinamica microscopica di questo tipo dia vita ad una soluzione collettiva periodica è un fatto assolutamente non banale. Non a caso lo studio della dinamica di questo sistema e delle sue varianti sono stati e sono tutt'ora oggetto di studio [9, 10, 11]. Infine il parametro ξ nello stato di sincronizzazione parziale è diverso da zero (vedi Fig.5d) come ci si aspetta dalla definizione data in (3.14). Fatto peculiare, come possiamo notare in Fig.5d, il modulo del parametro di Kuramoto ha un andamento periodico nel tempo con lo stesso periodo del campo E . Si verifica infine che il periodo con cui oscillano i potenziali di membrana è sempre minore del periodo del campo macroscopico. Nel paragrafo seguente eseguiremo con tecniche proprie della teoria dei sistemi dinamici l'analisi di stabilità lineare dello splay state. I risultati che otterremo saranno esatti poiché, avendo a disposizione le equazioni dei singoli potenziali in forma esplicita, potremo ricorrere a metodi analitici.

²Un moto si definisce biperiodico se l'evoluzione dinamica del sistema, descritta in genere da un'equazione differenziale del tipo

$$\dot{x} = g(t) \tag{3.15}$$

può risciversi in termini di una funzione di due variabili indipendenti t_1 e t_2 , periodica in entrambe le variabili con periodi T_1 e T_2 . In altri termini il flusso può risciversi come

$$g(t) = G(t_1, t_2) = G(t_1 + T_1, t_2) = G(t_1, t_2 + T_2) \tag{3.16}$$

Nel caso in cui le due frequenze associate $f_i = 1/T_i$ siano fra loro incommensurabili, cioè il loro rapporto non sia un numero razionale, allora il moto si dirà quasi-periodico.

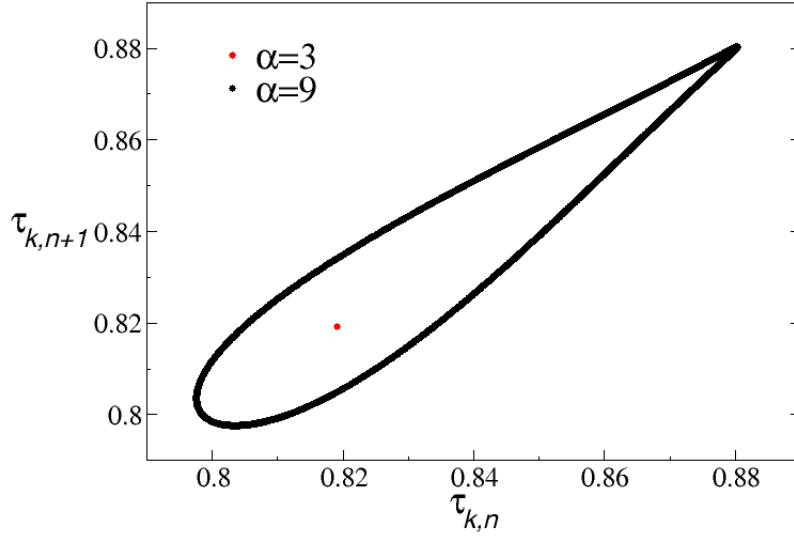


Figura 7: In nero vediamo la mappa di primo ritorno per τ_k , ad $\alpha = 3$, $g = 0.4$ e $a = 1.3$; in rosso quella per $\alpha = 9$.

3.3 Dinamica della rete

In questo capitolo intendiamo anzi tutto dare una breve illustrazione del *metodo di Floquet*, tecnica che utilizzeremo per ottenere informazioni sulla stabilità dello splay state. Nel paragrafo successivo applicheremo questo metodo per lo studio della stabilità lineare dello splay state e per identificare la regione di stabilità della soluzione considerata.

3.3.1 Analisi di Floquet

Supponiamo di voler studiare l'evoluzione di un vettore $\mathbf{x}(t) \in \mathbb{R}^n$ il cui moto è dato dal campo vettoriale $\mathbf{F}(\mathbf{x})$, in presenza di un'orbita periodica \mathbf{X}_p :

$$\frac{d\mathbf{x}}{dt} = \mathbf{F}(\mathbf{x}) \quad (3.17)$$

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{X}_p(t) = \mathbf{X}_p(t + T) \quad (3.18)$$

è allora possibile usare il così detto *metodo di Floquet* per caratterizzare il comportamento delle orbite vicino a \mathbf{X}_p . Sia $\boldsymbol{\eta}(t)$ una piccola perturbazione dell'orbita periodica

$$\mathbf{x}(t) = \mathbf{X}_p(t) + \boldsymbol{\eta}(t) \quad (3.19)$$

Sostituendo nella (3.17) e sviluppando $\mathbf{F}(\mathbf{x})$ al prim'ordine in $\boldsymbol{\eta}$ otteniamo

$$\mathbf{F}(\mathbf{X}_p(t) + \boldsymbol{\eta}(t)) = \mathbf{F}(\mathbf{X}_p(t)) + \mathbf{DF}(\mathbf{X}_p) \cdot \boldsymbol{\eta} + \mathcal{O}(\boldsymbol{\eta}^2) \quad (3.20)$$

dove \mathbf{DF} rappresenta la matrice jacobiana di \mathbf{F} . Senza perdere in generalità possiamo assumere che sull'orbita periodica il campo vettoriale sia tale che $\mathbf{F}(\mathbf{X}_p) = 0$, ed otteniamo così la seguente equazione

$$\frac{d\boldsymbol{\eta}}{dt} = \mathbf{DF}(\mathbf{X}_p) \cdot \boldsymbol{\eta} \quad (3.21)$$

dove i termini in $\boldsymbol{\eta}^2$ o superiori sono stati trascurati. Notiamo inoltre che la matrice jacobiana \mathbf{DF} varia periodicamente nel tempo. Siano $\mathbf{y} \in \mathbb{R}^N$ e $\mathbf{A}(t) \in \mathbb{M}_N(\mathbb{R}) \mid \mathbf{A}(t) = \mathbf{A}(t + T)$, ponendo $\boldsymbol{\eta} = \mathbf{y}$ e $\mathbf{DF}(\mathbf{X}_p) = \mathbf{A}$, l'equazione (3.21) può essere riscritta più sinteticamente come

$$\dot{\mathbf{y}} = \mathbf{A}(t)\mathbf{y} \quad (3.22)$$

Cercando poi soluzioni nella forma di Floquet $\mathbf{y}(t) = \mathbf{h}(t)e^{(s+i\phi)t}$ con $\mathbf{h}(t) = \mathbf{h}(t + T)$, definiamo un problema agli autovalori s_j a cui corrisponderanno gli autovettori \mathbf{h}_j . Allo scopo di rendere più facilmente trattabile il problema eseguiamo una sezione di Poincaré così che il sistema di equazioni (3.17) si trasformi in una mappa a tempo discreto

$$\hat{\mathbf{x}}_{n+1} = \mathbf{M}(\hat{\mathbf{x}}_n) \quad (3.23)$$

Possiamo analizzare il comportamento del sistema intorno all'orbita periodica $\hat{\mathbf{x}}_p$ ponendo $\hat{\mathbf{x}}_n = \hat{\mathbf{x}}_p + \hat{\boldsymbol{\eta}}_n$. Così facendo l'equazione (3.22) diventa

$$\hat{\mathbf{y}}_{n+1} = \mathbf{A}(t)\hat{\mathbf{y}}_n \quad (3.24)$$

$$\hat{\mathbf{y}} \equiv \hat{\boldsymbol{\eta}} \quad \hat{\mathbf{A}} = \mathbf{DM}(\hat{\mathbf{x}}_n) \quad (3.25)$$

Le soluzioni di Floquet in questo caso si esprimono nella forma $\hat{\mathbf{y}}_n = \mu^n \hat{\mathbf{h}}$ ed il problema agli autovalori associato è il seguente

$$\hat{\mathbf{A}}(t)\hat{\mathbf{h}} = \mu\hat{\mathbf{h}} \quad (3.26)$$

Ci siamo così ricondotti allo studio dell'equazione secolare per gli autovalori μ_j data da

$$\hat{D}(\mu) = \det(\hat{\mathbf{A}}(t) - \mu\mathcal{I}) = 0 \quad (3.27)$$

a cui corrisponderanno gli autovettori $\hat{\mathbf{h}}_j$. Gli autovalori della mappa a tempo discreto μ_j , che chiameremo nel seguito *moltiplicatori di Floquet*, sono connessi a quelli della mappa a tempo continuo s_j , detti *esponenti di Floquet*, dalla relazione

$$\mu_j = e^{s_j t} \quad (3.28)$$

I moltiplicatori di Floquet sono un importante indicatore della stabilità o instabilità del sistema. Infatti le direzioni caratterizzate da $\|\mu_j\| > 1$ ($s_j > 0$) sono instabili mentre quelle caratterizzate da $\|\mu_j\| < 1$ ($s_j < 0$) sono stabili.

3.3.2 Analisi di stabilità lineare dello splay state

In questo paragrafo effettueremo l'analisi di stabilità lineare dello splay state grazie al metodo di Floquet appena illustrato. Osserviamo il sistema da un sistema di riferimento solidale ai neuroni in moto effettuando il cambio di variabile $x_j(n) = v_{j-n}(n)$ in modo che l'indice del neurone più vicino a soglia sia sempre lo stesso, che senza perdere in generalità possiamo scegliere uguale a 1. Riscriviamo quindi l'equazione d'evoluzione come segue

$$x_{j-1}(n+1) = x_j(n)e^{-\tau(n)} + 1 - x_1(n)e^{-\tau(n)} \quad j = 1, \dots, N-1 \quad (3.29)$$

con la condizione al contorno $x_N = 0$, essendo N l'indice del neurone che ha appena sparato, e dove l'ISI $\tau(n)$ è dato da

$$\tau(n) = \ln \left(\frac{x_1(n) - a}{1 - gF(n) - a} \right) \quad (3.30)$$

Con questa scelta del sistema di riferimento lo splay state corrisponde ad un punto fisso nello spazio delle fasi $N+1$ dimensionale dato da:

$$E(n) \equiv \tilde{E} = T\tilde{P} \left(e^{\alpha T/N} - 1 \right)^{-1} \quad (3.31)$$

$$P(n) \equiv \tilde{P} = \alpha^2 \left(1 - e^{\alpha T/N} \right)^{-1} \quad (3.32)$$

$$\tau(n) = \frac{T}{N} \quad (3.33)$$

$$\tilde{x}_{j-1} = \tilde{x}_j e^{-T/N} + 1 - \tilde{x}_1 e^{-T/N} \quad (3.34)$$

Volendo trovare la forma esplicita del punto fisso per il potenziale di membrana dobbiamo risolvere la serie geometrica che si genera dall'equazione ricorsiva (3.34). La somma della serie e la condizione al contorno $x_N = 0$ portano ad un'equazione trascendente in T di cui riportiamo la soluzione all'ordine $\mathcal{O}(1/N)$ per $N \gg 1$

$$\tilde{x}_{j-N} \approx \frac{aT + g}{T} \left(1 - e^{jT/N} \right) \quad (3.35)$$

$$T = \ln \left[\frac{aT + g}{(a-1)T + g} \right] \quad (3.36)$$

Al fine di eseguire l'analisi di stabilità lineare del sistema occorre linearizzare le equazioni (3.4, 3.5, 3.29) attorno al punto fisso dato dalle (3.31, 3.32, 3.33, 3.34) come segue

$$\delta E(n+1) = e^{-\alpha T/N} \delta E(n) + \frac{T}{N} e^{-\alpha T/N} \delta P(n) - \left(\alpha \tilde{E} - \tilde{P} e^{-\alpha T/N} \right) \delta \tau(n) \quad (3.37)$$

$$\delta P(n+1) = e^{-\alpha T/N} \delta P(n) - \alpha \tilde{P} e^{-\alpha T/N} \delta \tau(n) \quad (3.38)$$

$$\delta x_{j-1}(n+1) = e^{-T/N} [\delta x_j(n) - \delta x_1(n)] - e^{-T/N} (\tilde{x}_j - \tilde{x}_1) \delta \tau(n) \quad (3.39)$$

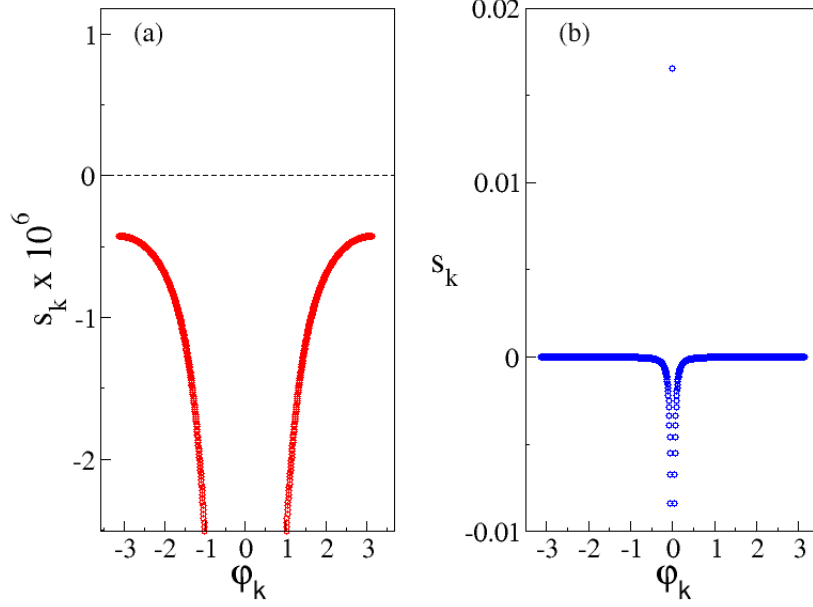


Figura 8: Fissati $g = 0.4$ e $a = 1.3$ riportiamo in (a) gli esponenti di Floquet s_k in funzione del loro indice angolare $\varphi_k = 2\pi k/N$ per $\alpha = 3$ e in (b) quelli per $\alpha = 9$ relativi a $N = 200$ neuroni.

Le quantità a cui è stata anteposta una δ rappresentano le perturbazioni lineari delle variabili corrispondenti. Abbiamo inoltre introdotto per brevità la variazione temporale $\delta\tau(n)$ data da

$$\delta\tau(n) = \frac{\partial\tau}{\partial x_1}\delta x_1(n) + \frac{\partial\tau}{\partial E}\delta E(n) + \frac{\partial\tau}{\partial P}\delta P(n) \quad (3.40)$$

Per analizzare la stabilità del sistema non ci resta che utilizzare il metodo di Floquet, e cioè trovare i moltiplicatori di Floquet $\{\mu_j\}$ associati al problema agli autovalori dato dalle (3.37,3.38,3.39). Se i singoli neuroni della rete fossero disaccoppiati ($g = 0$), i moltiplicatori di Floquet avrebbero la forma banale $\mu_k = \exp(i\varphi_k)$ con $\varphi_k = 2\pi k/N$. Non appena $g \neq 0$ i moltiplicatori di Floquet assumono la forma generica

$$\mu_k = e^{i\varphi_k} e^{T(\lambda_k + i\omega_k)/N} \quad \varphi_k = \begin{cases} 2\pi k/N & k = 1, \dots, N-1 \\ 0 & k = N, N+1 \end{cases} \quad (3.41)$$

dove λ_k e ω_k sono la parte reale ed immaginaria, rispettivamente, del k -esimo esponente di Floquet. Gli stati stabili sono caratterizzati da $\lambda_k < 0 \quad \forall k$, se invece $\exists k \mid \lambda_k > 0$ allora lo stato è instabile. Infine se $\max\{\lambda_k\} = 0$ lo stato si dirà marginalmente stabile.

Il calcolo dei moltiplicatori (e quindi degli esponenti) di Floquet, effettuato risolvendo numericamente l'equazione secolare 3.27 per $g = 0.4$ e $a = 1.3$, evidenzia la presenza di una regione dello spazio (g, α) stabile per $\alpha < \alpha_c$ (vedi Fig.8a). Aumentando α l'esponente massimo di Floquet aumenta sino a diventare maggiore di zero (vedi Fig.8a), indicando che lo splay state oltre un certo α_c perde stabilità. Com'è noto il passaggio da un punto

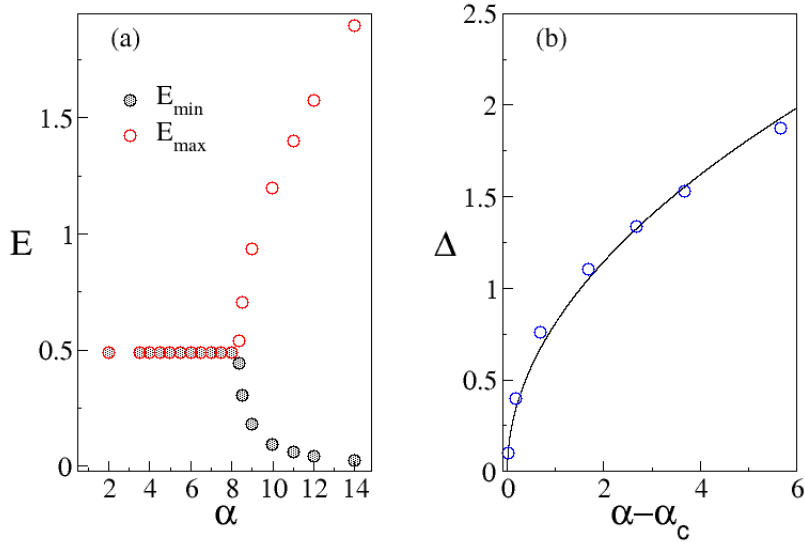


Figura 9: (a) Massimi e minimi del campo $E(t)$ al variare di α per $g = 0.4$ e $a = 1.3$. (b) In blu vediamo l'andamento dell'ampiezza delle oscillazioni del campo Δ in funzione della distanza dal punto di biforcazione α_c . La linea nera è il grafico della funzione $\Delta = \kappa\sqrt{\alpha - \alpha_c}$ per $\kappa = 0.81$ e $\alpha_c = 8.32$.

fisso stabile ad una situazione d'instabilità è associato alla presenza di una biforcazione, punto di separazione fra i due stati del sistema sinora descritti: lo splay state e lo stato di sincronizzazione parziale. Caratterizzare la dinamica al di sopra della biforcazione e comprendere che tipo di biforcazione sia sono gli obiettivi del prossimo paragrafo.

3.4 Caratterizzazione della biforcazione

Come detto in precedenza se variamo α in maniera crescente partendo dal valore 0, fissati g e a , notiamo l'esistenza di un certo valore critico α_c oltre il quale la dinamica del sistema subisce un netto cambiamento. Il campo $E(t)$, in un primo momento costante, oltre un certo valore di α inizia ad oscillare come vediamo in Fig.9a. Si osserva che le oscillazioni crescono con α e un'analisi più accurata mostra che tale aumento in ampiezza è strettamente correlato al tipo di biforcazione in questione. In Fig.9b abbiamo riportato l'ampiezza delle oscillazioni di $E(t)$ in funzione della distanza dal punto critico $|\alpha - \alpha_c|$ per valori $\alpha > \alpha_c$. Guardando l'andamento qualitativo di Δ in Fig.9b possiamo ipotizzare che la funzione capace di riprodurre l'andamento dei dati al meglio è la radice quadrata.

Eseguiamo quindi un fit non lineare dei dati, supponendo un andamento di Δ proporzionale alla radice quadrata della distanza dal punto critico di biforcazione, volto a trovare la costante di proporzionalità e il punto

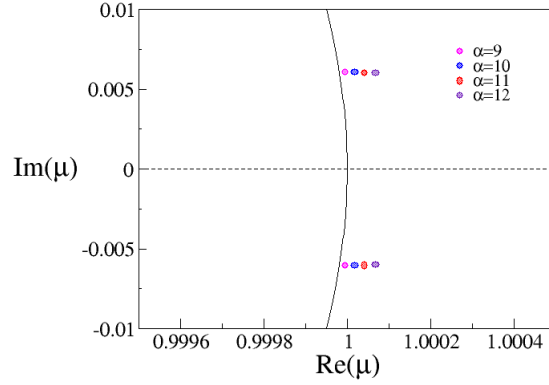


Figura 10: Moltiplicatori di Floquet per $g = 0.4$, $a = 1.3$ e vari valori di $\alpha > \alpha_c$ come riportato nella legenda in figura.

critico α_c . Il valore $\alpha_c \simeq 8.32$ stimato dal fit è in accordo con il valore noto riportato in letteratura [4]. Inoltre, grazie all'ulteriore stima della costante di proporzionalità, possiamo verificare (vedi Fig.9b) che l'andamento dei dati è ben riprodotto dalla funzione ipotizzata confermando la proporzionalità di Δ alla radice quadrata della distanza dal punto critico. Questo suggerisce la presenza di una *biforcazione di Hopf*, in cui si verifica proprio quest'andamento per l'ampiezza delle oscillazioni al di sopra della biforcazione (vedi appendice A). Per verificare quest'ipotesi andiamo a vedere come i moltiplicatori di Floquet variano intorno al punto critico α_c . In

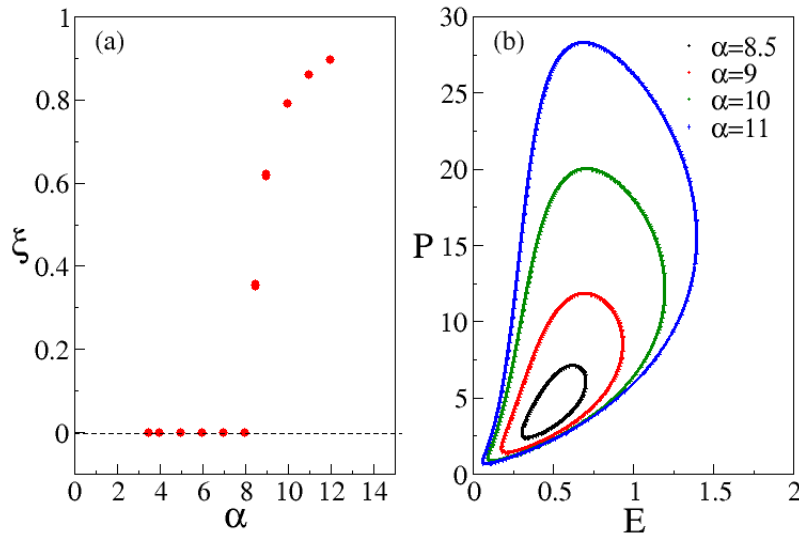


Figura 11: (a) Cicli limite per il campo E nel piano delle fasi (E, P) per vari valori di α come in legenda e (b) modulo del parametro di Kuramoto in funzione di α per $g = 0.4$ e $a = 1.3$.

Fig.10 si nota che al crescere di α una coppia di moltiplicatori complessi coniugati lascia contemporaneamente il cerchio unitario, indicando che lo splay state è divenuto instabile. Come discusso in appendice A questo comportamento dei moltiplicatori individua la presenza di una biforcazione di Hopf. Riassumendo possiamo dire che la biforcazione di Hopf fa sì che nel piano delle fasi per il campo E si passi da un punto fisso stabile ad una spirale instabile circondata da un ciclo limite. Nella regione dei parametri caratterizzata dalla presenza del punto fisso (ovvero quando lo splay state è stabile) i neuroni presentano singolarmente un moto periodico e globalmente un moto totalmente asincrono. A mano a mano che ci si avvicina al valore critico α_c il sistema perde l'asincronia in favore di una sincronizzazione parziale, che tenderà a diventare totale al crescere di α . Per caratterizzare quest'aspetto della dinamica abbiamo calcolato il parametro d'ordine ξ per diversi valori di α come mostrato in Fig.11*b*. Al di sopra della biforcazione assistiamo ad un comportamento del sistema tutt'altro che banale: nonostante i singoli neuroni oscillino in modo quasi-periodico, la soluzione collettiva associata a questo stato genera un attrattore periodico la cui ampiezza, come possiamo vedere nel ritratto di fase nel piano (E, P) in Fig.11*a*, cresce con α .

Appendice

A Biforcazioni di Hopf

Una biforcazione identifica un cambiamento nel comportamento dinamico di un sistema quando uno o più parametri di biforcazione passano attraverso un valore critico. Una prima caratterizzazione della biforcazione è data dalla *codimensione*, ovvero dal numero di parametri che è necessario variare per dar luogo alla biforcazione, e dal fatto che sia *continua* o *discontinua*. Nel seguito ci interesseremo unicamente a biforcazioni di codimensione 1 e continue. Si può dimostrare matematicamente come il comportamento di un sistema dinamico nei pressi di un punto fisso e in presenza di una biforcazione, può essere caratterizzato da un solo parametro che noi chiameremo μ .

$$\frac{d}{dt}\mathbf{X}(t) = \mathbf{F}_\mu(\mathbf{X}, t) \quad (\text{A.1})$$

Eseguendo gli opportuni cambi di variabile in modo che il punto fisso coincida con l'origine ed il punto di biforcazione corrisponda a $\mu = 0$ possiamo descrivere la biforcazione in termini di una così detta *forma normale*. Fra i vari tipi di biforcazione ci limiteremo a descrivere quella esaminata in questo lavoro di tesi: la biforcazione di Hopf, avente la seguente forma normale

$$\dot{z} = (\mu + i\gamma)z - z\|z\|^2 \quad (\text{A.2})$$

dove z è una variabile complessa e γ è una costante. Per risolvere la (A.2) è conveniente passare in coordinate cartesiane. Dobbiamo così risolvere il sistema di equazioni differenziali

$$\begin{cases} \dot{x} = [\mu - (x^2 + y^2)]x - \gamma y \\ \dot{y} = [\mu - (x^2 + y^2)]y + \gamma x \end{cases} \quad (\text{A.3})$$

A parte la soluzione banale $z = 0$ esiste un'altra soluzione per $\mu > 0$ data da

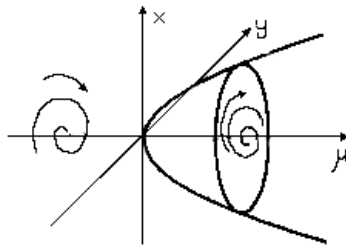


Figura 12: Illustrazione di una biforcazione di Hopf continua che si presenta per $\mu = 0$.

$$\|z\| = \sqrt{\mu}, \quad (\text{A.4})$$

la quale definisce un cerchio di raggio $\sqrt{\mu}$ nel piano (x, y) . In conclusione per $\mu \leq 0$ si ha un punto fisso stabile mentre in $x = y = 0$; mentre per $\mu > 0$ il punto fisso diventa instabile e contemporaneamente si ha la nascita di un ciclo limite di raggio proporzionale a $\sqrt{\mu}$ come illustrato in Fig.12.

B La sezione di Poincaré

Supponiamo che l'evoluzione di un sistema sia descritta da un sistema di equazioni differenziali del tipo (A.1), rappresentazione del flusso del sistema nello spazio delle fasi. Il sistema (A.1) spesso non è integrabile e non è possibile ottenere una soluzione analitica per le traiettorie. Una notevole semplificazione del problema è data dal metodo sviluppato dal matematico Henri Poincaré. Il metodo consiste nel considerare unicamente i punti della traiettoria che intersecano una varietà \mathcal{M} di dimensione $n-1$, avendo indicato con n la dimensione dello spazio delle fasi. Affinchè vi sia una corrispondenza biunivoca fra i punti d'intersezione e la traiettoria occorre scegliere un verso di percorrenza della traiettoria e selezionare i punti che intersecano la varietà nel verso scelto (come in Fig.13a). Sia $\{P_i\} = (P_1, P_2, P_3, \dots)$ l'insieme dei suddetti punti d'intersezione data una condizione iniziale, allora $\{P_i\}$ prende il nome di *sezione di Poincaré*. La trasformazione che porta da un punto della sezione al successivo è una mappa continua $\mathbf{T} : \mathcal{M} \rightarrow \mathcal{M}$ detta *mappa di Poincaré*, del tipo

$$P_k = \mathbf{T}(P_{k-1}) = \mathbf{T}(\mathbf{T}(P_{k-2})) = \dots = \mathbf{T}^n(P_{k-n}) \quad (\text{B.1})$$

Il k -esimo punto è univocamente determinato dal $k-1$ -esimo poiché la soluzione del sistema (A.1) è unica;

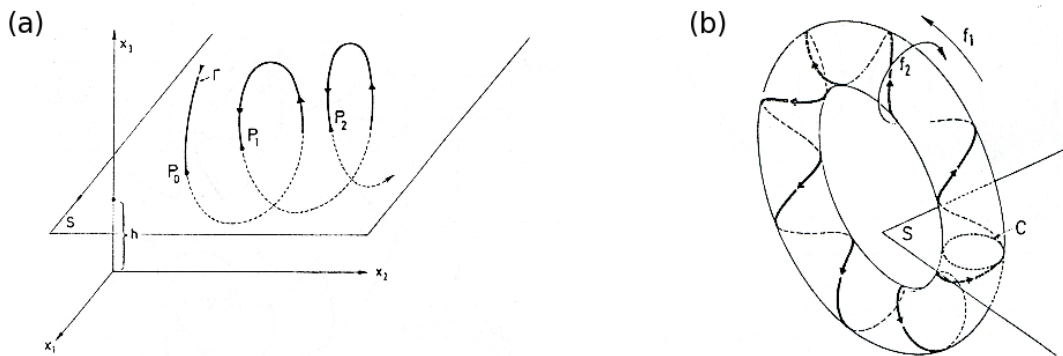


Figura 13: (a) Esempio grafico di sezione di Poincaré in \mathbb{R}^3 . (b) Traiettoria di un moto biperiodico sul toro \mathcal{T}^2 , attrattore del sistema, con frequenze f_1 e f_2 .

la mappa risulta quindi invertibile. La sezione di Poincaré semplifica lo studio dell'evoluzione del sistema per almeno tre motivi:

- scegliendo la varietà in maniera opportuna è possibile ridurre il numero di coordinate di uno;
- le equazioni non sono più a tempo continuo ma a tempo discreto. Tali equazioni algebriche sono più facilmente trattabili rispetto alle equazioni differenziali (A.1)
- da un punto di vista del calcolo numerico integrare il sistema (A.1) è molto più oneroso per il calcolatore rispetto all'iterazione della mappa (B.1)

Per una maggior comprensione del metodo di Poincaré riportiamo un'esempio pratico: la caratterizzazione di un moto periodico e di uno biperiodico grazie alla corrispondente sezione di Poincaré. Nel caso in cui il moto del sistema sia periodico l'attrattore è una curva chiusa e quindi, ricordando che dobbiamo selezionare un verso di percorrenza per l'intersezione, la sezione di Poincaré si riduce ad un punto fisso. Sia infatti P_0 la sezione di Poincaré si ha

$$P_0 = \mathbf{T}(P_0) = \dots = \mathbf{T}^n(P_0) \quad (\text{B.2})$$

Se il moto è invece biperiodico con frequenze f_1 ed f_2 l'attrattore è un toro e la sezione di Poincaré è l'insieme di punti sulla circonferenza C come in Fig.13b. Se il rapporto f_1/f_2 è razionale esisteranno due interi n_1 e n_2 tali che $f_1/f_2 = n_1/n_2$, allora dopo n_1 circuiti ed n_2 rotazioni la traiettoria si richiude su stessa. La sezione di Poincaré è quindi un insieme discreto di punti disposti su C . Se invece f_1 e f_2 sono incommensurabili allora la traiettoria è densa sul toro e la sezione di Poincaré è la curva chiusa C . Nel secondo caso il moto si dirà quasi-periodico.

Riferimenti bibliografici

- [1] C. Koch, *Biophysics of computation*, Oxford University Press, New York(1999).
- [2] M.N. Shadlen e W.T. Newsome, *The variable discharge of cortical neurons: implications for connectivity, computation, and information coding*, J. Neurosci. 18, 3870 (1998).
- [3] P.K. Mohanty e A. Politi, *A new approach to partial synchronization in globally coupled rotators*, J. Phys. A: Math. Gen. 39, L415 (2006).
- [4] C. van Vreeswijk, *Partial synchronization in populations of pulse-coupled oscillators*, Phys. Rev. E 54, 5522 (1996) e P. Dayan e L.F. Abbott, *Theoretical Neuroscience: Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*, The MIT Press, Cambridge(2001).
- [5] C. Allene et al., *Sequential Generation of Two Distinct Synapse-Driven Network Patterns in Developing Neocortex*, The Journal of Neuroscience 26, 12851 (2008).
- [6] Kuramoto Y., *Chemical Oscillation, Waves, and Turbulence*, Dover Publications, (2003).
- [7] R. Zillmer, R. Livi, A. Politi e A. Torcini, *Stability of splay state in pulse-coupled networks*, Phys. Rev. E 76, 046102 (2007).
- [8] D.Z. Jin, *Fast convergence of spike sequences to periodic patterns in recurrent networks*, Phys. Rev. Lett. 89, 208102 (2002).
- [9] P.K. Mohanty, A. Politi, *A new approach to partial synchronization in globally coupled rotators*, J. Phys. A 39, L415 (2006)
- [10] M. Rosenblum and A. Pikovsky, *Self-Organized Quasiperiodicity in Oscillator Ensembles with Global Nonlinear Coupling*, Phys. Rev. Lett. 98, 064101 (2007).
- [11] S. Olmi, R. Livi, A. Politi, A. Torcini, *Collective oscillations in disordered neural networks*, Phys. Rev. E 81 046119 (2010)

Ringraziamenti