

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

---

Scuola di Scienze  
Dipartimento di Fisica e Astronomia  
Corso di Laurea in Fisica

# Il modello di FitzHugh-Nagumo su network e sue applicazioni alla rivalità binoculare

Relatore:  
Prof. Armando Bazzani

Presentata da:  
Giuseppe Sguera

Correlatore:  
Dott. Giulio Colombini

Anno Accademico 2022/2023

## Sommario

La rivalità binoculare è un fenomeno sperimentalmente osservato nell'uomo, dovuto alle difficoltà del nostro cervello nel processare input contrastanti o ambigui provenienti dal mondo esterno. Numerose osservazioni fisiologiche sono state fatte su di esso e vari modelli (sia matematici che numerici), basati sulla competizione di popolazioni di neuroni reciprocamente inibitrici, sono stati implementati per descriverlo.

In questo elaborato si propone un modello biologicamente plausibile di rivalità binoculare costituito da una rete di neuroni di tipo FitzHugh-Nagumo. Simulando numericamente il modello, si mostra come esso riesca a riprodurre due delle osservazioni sperimentali e psicofisiche note come *Levelt's prepositions*: i) la variazione dell'intensità dello stimolo su un occhio influenza solo la durata media della dominanza dell'occhio controlaterale, non quella dell'occhio ipsilaterale; ii) aumentando la forza di uno dei due stimoli aumenta la sua predominanza nella percezione visiva. I risultati quantitativi e qualitativi ottenuti vengono messi in relazione con quelli di altri modelli a rete neurale basati su neuroni di tipo diverso, in particolare di Hodgkin-Huxley e di tipo *spike-rate*. In ambo i casi, il comportamento del modello proposto è in linea con quanto presente in letteratura.

# Indice

<b>1</b>	<b>La Rivalità Binoculare</b>	<b>3</b>
1.1	Breve cronistoria . . . . .	3
1.2	Caratteristiche della rivalità binoculare . . . . .	4
1.2.1	Come funziona la vista . . . . .	5
1.2.2	Fenomenologia della rivalità . . . . .	8
1.3	Metodi sperimentali . . . . .	11
1.3.1	Questioni aperte . . . . .	14
1.4	La rivalità binoculare e la fisica . . . . .	15
1.4.1	Rivalità neuronale, reti neurali e modelli dinamici . . . . .	15
1.4.2	Bistabilità, oscillatori intrinseci del corpo umano e dinamica non lineare . . . . .	16
<b>2</b>	<b>Il modello di FitzHugh-Nagumo</b>	<b>17</b>
2.1	Anatomia e dinamica del neurone . . . . .	17
2.2	Modelli neuronali . . . . .	19
2.2.1	Il modello di Hodgkin-Huxley . . . . .	20
2.3	Il modello di FitzHugh-Nagumo . . . . .	22
2.3.1	Derivazione . . . . .	22
2.3.2	Studio qualitativo . . . . .	24
<b>3</b>	<b>Modello di rivalità binoculare su network ad anello</b>	<b>30</b>
3.1	Costruzione del modello . . . . .	30
3.1.1	Condizioni per la rivalità . . . . .	30
3.1.2	Il modello . . . . .	31
3.2	Implementazione del modello . . . . .	33
3.2.1	Scelta dei parametri . . . . .	33
3.2.2	Simulazioni numeriche . . . . .	34
<b>4</b>	<b>Risultati</b>	<b>36</b>
4.1	Regimi comportamentali . . . . .	36
4.1.1	Confronto con la letteratura . . . . .	39

4.2	Andamento dei tempi di dominanza . . . . .	40
4.2.1	Confronto con la letteratura . . . . .	41
<b>5</b>	<b>Conclusioni</b>	<b>44</b>

# Capitolo 1

## La Rivalità Binoculare

La rivalità binoculare è un fenomeno della psicologia percettiva che si verifica quando stimoli diversi vengono presentati in posizioni della retina corrispondenti ad ambo gli occhi. Piuttosto che percepire un unico e stabile amalgama dei due stimoli, ciascuno di essi domina la sul rivale in momenti diversi, facendo sperimentare delle oscillazioni percettive in cui uno stimolo viene avvertito per un periodo prima di passare all'altro. La rivalità binoculare è un esempio di percezione multistabile in cui una stimolazione invariante porta a fluttuazioni nella percezione della realtà esterna. È anche uno dei pochi fenomeni psicofisici che ad esser stato utilmente sfruttato per studiare l'elaborazione visiva al di fuori della coscienza.

Si veda Blake e Logothetis [2], al quale questo capitolo è in parte ispirato, per una rassegna sullo stato dell'arte in merito al fenomeno.

### 1.1 Breve cronistoria

Le prime osservazioni della rivalità binoculare furono fatte già nel XVI secolo ad opera dell'alchimista napoletano Giambattista della Porta<sup>1</sup>, un approccio più sistematico al fenomeno si ebbe tuttavia solamente nel 1800 da parte di Charles Wheatstone<sup>2</sup>. Grazie soprattutto all'uso della sua nuova invenzione, lo stereoscopio, Wheatstone riuscì a identificare diversi aspetti chiave della rivalità, tra cui la soppressione di uno dei due

---

<sup>1</sup>Da Wikipedia: Giovanni Battista Della Porta, indicato anche come Giambattista o Giovambattista (Vico Equense, 1<sup>o</sup> novembre 1535 – Napoli, 4 febbraio 1615), è stato un filosofo, alchimista, commediografo e scienziato italiano, uomo poliedrico, visse a Napoli al tempo della rivoluzione scientifica e della riforma protestante.

<sup>2</sup>Da Wikipedia: Sir Charles Wheatstone (Gloucester, 6 febbraio 1802 – Parigi, 19 ottobre 1875) è stato un fisico e inventore britannico. Ideò lo stereoscopio, uno strumento ottico per visualizzare immagini tridimensionali; ricoprì un ruolo fondamentale nello sviluppo della telegrafia; perfezionò in maniera decisiva il ponte di Wheatstone, inventato da Samuel Hunter Christie e usato per misurare una resistenza elettrica sconosciuta; sviluppò il Playfair cipher, una tecnica crittografica.

stimoli discordanti, l'alternanza di dominanza tra gli occhi, la frammentazione spaziale delle due immagini durante i periodi di transizione e l'influenza dell'intensità relativa dei due stimoli sui periodi delle oscillazioni.

Durante la fine del XIX e l'inizio del XX secolo, diversi psicologi e fisiologi, tra cui Hermann von Helmholtz, diedero contributi significativi allo studio della percezione visiva e dei meccanismi alla base della rivalità binoculare. A metà del XX secolo, con l'avvento di nuove tecniche sperimentali e i progressi nelle neuroscienze, nuovi esperimenti pionieristici sono stati condotti, fornendo preziose informazioni sui meccanismi neurali alla base delle alternanze percettive. Di particolare spessore è il lavoro di Levelt [11], nel quale vengono sistemate e riordinate le osservazioni sperimentali svolte fino a quel momento, di cui quattro importantissime note come *Levelt's prepositions*. Da allora, lo studio della rivalità binoculare ha continuato ad evolversi, incorporando tecnologie avanzate come la risonanza magnetica funzionale (fMRI), l'elettroencefalografia (EEG) e altre tecniche di *neuroimaging*. Questi strumenti hanno consentito ai ricercatori di studiare i corrispettivi neurali della rivalità binoculare e di acquisire una comprensione più profonda dei processi cerebrali coinvolti nella percezione visiva e nella consapevolezza cosciente.

Si veda [19] per una cronistoria più dettagliata.

## 1.2 Caratteristiche della rivalità binoculare

Le alternanze causate dalla rivalità di solito si verificano dopo pochi secondi di visione stabilizzata, ma in condizioni normali gli occhi raramente rimangono fissi per più di poche centinaia di millisecondi. Solitamente dunque non si sperimenta la rivalità binoculare, anche se molte regioni locali in ciascun occhio possono subire soppressione. I processi neurali alla base della rivalità infatti potrebbero ancora operare per promuovere la visione singola eliminando la *diplopia* (il vedere doppio) e i conflitti interoculari locali riguardanti le posizioni degli oggetti nello spazio 3D.

La rivalità binoculare, grazie ad alcune sue caratteristiche, è un ottimo strumento per far luce sui processi neurali coinvolti nella risoluzione dei conflitti visivi derivanti da segnali sensoriali intrinsecamente ambigui. La natura irregolare delle oscillazioni nella dominanza e il propagarsi di quest'ultima in modo ondulatorio, rivelano la presenza di dinamiche non lineari, non troppo differenti da quelle che governano altri fenomeni biologici caratterizzati da comportamenti ritmici, suggerendo la presenza di un oscillatore neurale intrinseco.

La rivalità può essere anche usata come mezzo per studiare i processi neurali concomitanti alla consapevolezza visiva cosciente. Durante la rivalità, un oggetto normalmente visibile e potenzialmente interessante può essere soppresso dalla coscienza per diversi secondi alla volta, solo per riemergere nella consapevolezza del mondo esterno a spese

del suo concorrente; ci si aspetta quindi che anche l'attività neurale debba fluttuare in alcune fasi all'interno dei percorsi visivi.

### 1.2.1 Come funziona la vista

La visione umana è un processo complesso nel quale occhi e cervello lavorano insieme per interpretare le informazioni provenienti dall'ambiente circostante. Tale processo può essere schematicamente riassunto nei seguenti passaggi:

1. **La luce entra negli occhi** La luce entra nell'occhio attraverso la cornea, una membrana trasparente convessa che aiuta a focalizzare la luce.; passa quindi attraverso la pupilla, l'apertura nera al centro dell'iride, che può dilatarsi o restringersi per controllare la quantità di luce che arriva alla retina.
2. **Rifrazione** Attraversata la pupilla, la luce viene rifratta dal cristallino, o lente, che aiuta a focalizzare ulteriormente la luce sulla retina nella parte posteriore dell'occhio. La lente può cambiare forma per regolare regolare il proprio potere rifrattivo, un processo noto come accomodamento. Cornea e cristallino formano il diottero oculare.
3. **Formazione dell'immagine sulla retina** Gli stimoli luminosi attivano le cellule fotorecetriche che compongono la retina, chiamate coni e bastoncelli. Queste cellule convertono la luce in segnali elettrici (impulsi neurali), che vengono poi trasmessi al cervello attraverso il nervo ottico.
4. **Elaborazione neurale dei segnali elettrici** Gli impulsi neurali provenienti dalla retina viaggiano lungo il nervo ottico fino al cervello, dove subiscono un'elaborazione complessa. I segnali vengono trasmessi attraverso vari centri di elaborazione visiva nel cervello, come il talamo e la corteccia visiva primaria, dove vengono ulteriormente analizzati e interpretati.
5. **Percezione** Il cervello interpreta i segnali elettrici ricevuti dagli occhi per creare una percezione visiva dell'ambiente circostante. Questo processo prevede l'integrazione delle informazioni visive con altri input sensoriali ed esperienze passate per costruire una rappresentazione coerente e significativa del mondo esterno.

La luce attraversa una complessa rete di cellule per arrivare ai bastoncelli e ai coni, che si trovano nella parte posteriore della retina. I milioni di fotorecettori posizionati sulla superficie della retina rispondono alla presenza della luce che li colpisce generando piccoli potenziali elettrici, effettuando così una prima elaborazione del segnale visivo (*fototrasduzione*). Questi impulsi passano per via sinaptica ai dendriti delle cellule gangliari retiniche, i cui assoni si raggruppano formando il nervo ottico; un cavo che conduce l'informazione visiva fino ai centri di elaborazione superiori, dapprima al Nucleo Laterale

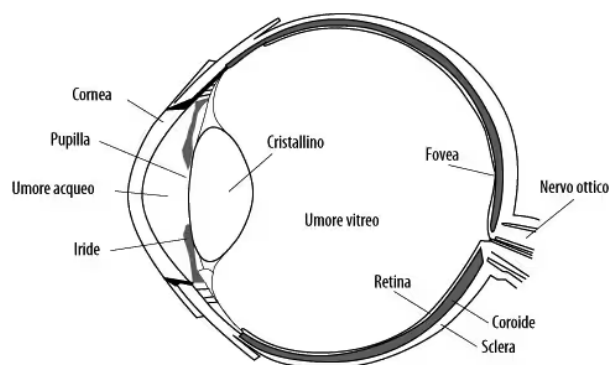


Figura 1.1: Illustrazione delle principali parti dell'occhio

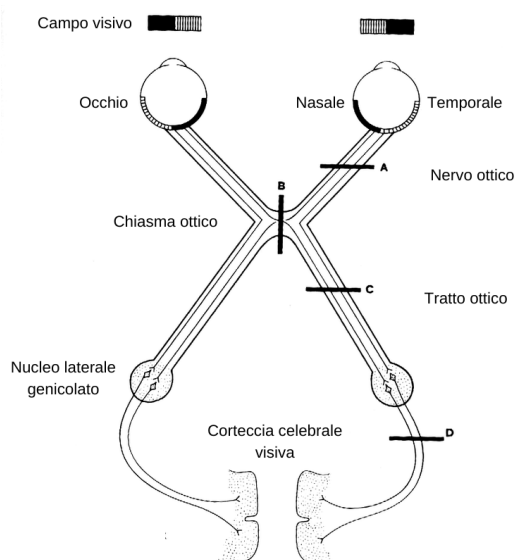


Figura 1.2: Percorso schematico dell'informazione visiva

Genicolato (*Latera Geniculate Nucleus*, LGN) del talamo e da qui alle aree corticali. Le fibre nervose provenienti da punti diversi della retina si dirigono verso punti diversi del LGN e della corteccia, ricreando così una mappa topologica della retina nel cervello. Il lavoro principale è dunque svolto nella corteccia cerebrale.

La Figura 1.1 illustra la sezione trasversale di un occhio e ne mostra le componenti. Il cammino visivo (*visual pathway*) è invece riassunto in Figura 1.2

### La corteccia cerebrale

La corteccia cerebrale è l'elaboratore dei dati provenienti dalla retina e all'interno di essa si giunge alla vera e propria rappresentazione della forma di immagine definitiva. I nervi ottici entrano nel cervello e si scambiano metà dei propri assoni nel chiasma ottico. Questi



fasci contengono ora fibre provenienti da ambedue gli occhi e si dirigono al nucleo laterale genicolato all'interno del talamo. Qui l'immagine subisce una prima elaborazione che cerca di mettere in evidenza l'oggetto rispetto allo sfondo, i suoi contorni e le differenze di contrasto. Dal talamo l'informazione viene inviata alla corteccia cerebrale visiva, il luogo in cui vengono create ed elaborate le percezioni interne dell'ambiente esterno.

La corteccia visiva è suddivisa gerarchicamente in più aree. La corteccia visiva primaria (nota anche come corteccia striata o V1) è il sito iniziale di elaborazione dell'informazione visiva. V1 riceve circa il 90% delle immagini proiettate sulla retina attraverso il LGN ed invia le informazioni a varie aree visive corticali extra-striate come V2, V3, V4, V5, V6. Tali regioni sono localizzate nella corteccia posteriore (per lo più nella corteccia occipitale, ma anche in quella temporale e parietale). Esiste una corteccia per ogni emisfero cerebrale: quella di sinistra riceve segnali riguardanti il campo visivo di destra, quella dell'emisfero destro riceve l'informazione proveniente dal campo visivo di sinistra.

La maggior parte delle connessioni tra aree visive consiste in connessioni *feedforward* e *feedback*, rispettivamente connessioni sinaptiche da un'area visiva di più basso livello nella gerarchia verso aree visive di più alto livello (*feedforward*) o in direzione opposta, verso aree visive di più basso livello (*feedback*). Questo sta ad indicare che esiste una complessa interazione all'interno delle reti cerebrali. Inoltre, V1 riceve proiezioni di feedback anche da molte aree alle quali non proietta direttamente (ad esempio dalla corteccia uditiva). Ciò evidenzia che molte regioni extra-striate sono in relazione diretta o indiretta con V1.

Mentre si ascende la gerarchia visiva, i neuroni hanno progressivamente campi recettivi<sup>3</sup> più ampi e riescono ad elaborare stimoli sempre più complessi. I neuroni nella retina e nel LGN sono monoculari e hanno campi recettivi del tipo *centre-surround* concentrici, con una regione circolare al centro (*centre*) e una corona circolare all'esterno (*surround*): rispondono in maniera ottima alla illuminazione differenziale del *centre* rispetto al *surround*. In V1 invece i neuroni mostrano molte nuove proprietà come la selettività per l'orientamento e per la direzione del movimento. I neuroni V1 sono anche sensibili al colore, al contrasto e alla frequenza spaziale. Differenti tipi di neuroni sono disposti nei sei strati corticali visivi, connessi a formare circuiti locali piccoli o grandi. A ciascuna area visiva sono associati precisi compiti di elaborazione sugli aspetti del mondo visibile, quali la forma, colore, movimento, distanza e molti altri.

### **La consapevolezza visiva (Porisini [13])**

Il concetto di consapevolezza visiva non è facile da delineare e non ne esiste una definizione precisa. Difatti molti studi si fondano su una definizione di consapevolezza di tipo empirico: ad un soggetto vengono presentati stimoli visivi di varia natura e lo si istruisce a dare una risposta per indicare se lo stimolo obiettivo (*target*) è stato percepito. Il

---

<sup>3</sup>la regione di spazio visivo all'interno del quale uno stimolo esterno è in grado di attivare il neurone

linguaggio verbale, un'azione motoria o altri sistemi di output volontario garantiscono che il soggetto risponda in modo consapevole anziché automatico. Se il soggetto riferisce di aver visto lo stimolo si parla quindi di percezione conscia, viceversa se il soggetto non riesce a riferire se lo stimolo è stato visto o meno si parla di percezione inconscia. Le teorie su dove e come la consapevolezza visiva si realizzi sono molteplici, ancora non del tutto chiare e in fase di sviluppo. Il ruolo di V1 è il più controverso, ciò che differenzia maggiormente le diverse teorie è se la presenza di V1 sia necessaria o meno per l'effettivo raggiungimento di una percezione consapevole.

Le linee di pensiero principali sono due:

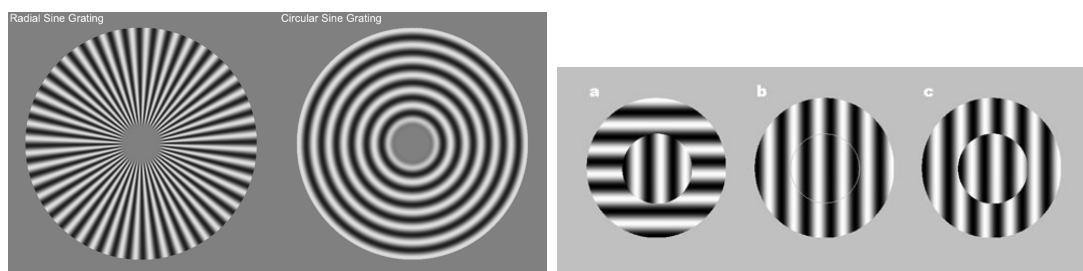
**Teorie gerarchiche** Solo le aree extra-striate di livello superiore sono direttamente e necessariamente coinvolte nella consapevolezza visiva in quanto uniche ad interagire con la corteccia prefrontale. Tali teorie si basano sul presupposto che tutte le esperienze coscienti devono essere capaci di generare un atto motorio, processo appunto che coinvolge la corteccia prefrontale. Questa teoria presuppone che V1 non possa direttamente contribuire alla consapevolezza visiva poiché mancante di proiezioni dirette con essa.

**Teorie di interazione** In queste teorie V1 è necessaria alla consapevolezza visiva a causa delle connessioni con le aree extra-striate. Nonostante la mancanza di connessioni dirette con la corteccia prefrontale, V1 può determinare quali informazioni extra-striate raggiungono le aree prefrontali sostenendo o meno le informazioni rappresentate nelle aree extra-striate intermedie. V1 assume quindi una sorta di ruolo decisionale su quali informazioni riescono a raggiungere aree più elevate e quali no.

## 1.2.2 Fenomenologia della rivalità

Le caratteristiche necessarie agli stimoli concorrenti per istigare la rivalità binoculare sono le più varie. Sono state mostrate causare il fenomeno differenze in colore, luminosità, contrasto, forma, dimensione, velocità e direzione di movimento. Stimoli ad alto contrasto portano a cambiamenti più rapidi nella percezione, come riassunto nelle quattro *Levelt's prepositions*, senza tuttavia eliminare le oscillazioni una volta instaurate: anche un motivo appena percettibile alla fine scialza via quello più forte. In alcuni casi, la rivalità può sorgere da stimoli fisicamente identici che differiscono nell'aspetto a causa di cambiamenti simultanei nella luminosità o nel contrasto del colore. Ad influenzare la rivalità è anche il contesto in cui sono inseriti i due stimoli: immagini coerenti con lo sfondo su cui sono presentate o aventi contorni definiti o a fantasia risulteranno dominare maggiormente rispetto a immagini inserite in contesti incongruenti con esse, anche qualora l'osservatore non si accorga di queste diversità.

Ciononostante, non tutte le differenze nelle immagini portano alla rivalità, alcune risultano in una sovrapposizione dei due stimoli o in una loro fusione. Si è inoltre mostrato sperimentalmente che le oscillazioni non si verificano quando i due occhi vedono



(a) Pattern radiali e concentrici.

(b) Un esempio di stimoli inseriti in contesti diversi: quello a sinistra non è coerente con lo sfondo, quello a destra sì.

Figura 1.3: Alcuni esempi di stimoli a griglia. A causare la rivalità è la differente orientazione.

macchie luminose lampeggiare a diversi ritmi, o quando si osservano due insiemi di griglie con frequenze spaziali significativamente diverse o due insiemi di punti in movimento con velocità notevolmente diverse. Queste osservazioni suggeriscono che la competizione interoculare avvenga tra neuroni (cluster o reti di neuroni) con selettività spaziale o spaziotemporale simile<sup>4</sup>. Inoltre, quando entrambi gli stimoli vengono presentati a ciascun occhio con un contrasto molto basso, appena sopra la soglia di visibilità, le due immagini appaiono in un amalgama stabile. Se invece la differenza in contrasto è molto elevata, si ha la dominanza assoluta dello stimolo più forte.

Le fluttuazioni percettive caratteristiche della rivalità binoculare possono anche essere indotte scambiando rapidamente e ripetutamente le immagini tra i due occhi. In questo caso, i periodi nei quali un certo stimolo è predominante si estendono su più cambi di occhio, indicando che la percezione alternata non è dovuta alla competizione tra gli occhi.

Numerosi studi mostrano come l'osservatore possa influenzare attivamente la percezione delle immagini rivaleggianti, ad esempio concentrandosi volontariamente su uno stimolo, senza tuttavia riuscire ad arrestarne le oscillazioni o ad innescare passaggi immediati alla soppressione. Helmholtz fu il primo a osservare che poteva allungare i tempi e la frequenza della dominanza a favore di un bersaglio usando strategie come contarne il numero di linee o fissarsi sui suoi particolari. Da allora, numerosi studi hanno documentato come l'attenzione riesca a condizionare il fenomeno della rivalità agendo in maniera analoga ad un aumento di contrasto; gli effetti dell'attenzione, infatti, possono essere simulati aumentando il contrasto di un bersaglio rivale durante i periodi di dominanza.

Anche fattori cognitivi e motivazionali rivestono un ruolo nella esperienza del fenomeno. Ad esempio, le immagini dirette di un volto umano tendono a predominare sulle immagini di un volto invertito, come i volti paurosi tendono a predominare su quelli neutri. Anche l'immaginazione mentale di una figura può facilitarne la successiva prevalenza

<sup>4</sup>Neuronal tuning.

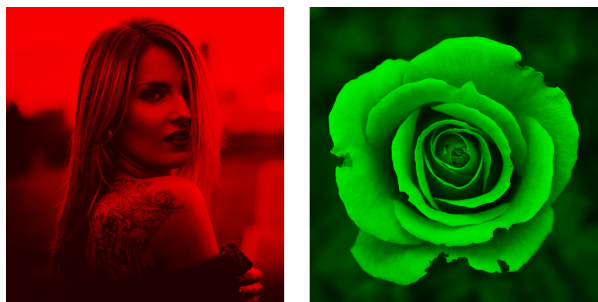


Figura 1.4: Un esempio di stimolo in cui a causare la rivalità binoculare sono le differenze in colore e forma/senso

nella percezione, rivelando la presenza di bias di tipo *top-down*<sup>5</sup>, tesi avvalorata anche dalla suscettibilità delle oscillazioni ad odori, suoni e risposte motorie. Risultati come questi implicano il coinvolgimento di molteplici aree cerebrali interconnesse nel controllo della rivalità binoculare.

La Figura 1.3 e la Figura 1.4 illustrano alcuni esempi di immagini usate come stimoli negli esperimenti.

### Caratteristiche temporali

Le oscillazioni sperimentate durante la rivalità binoculare non sono regolari, ma presentano durata variabile, anche con importanti fluttuazioni. Difatti la distribuzione dei periodi di dominanza ricalca una funzione gamma, caratteristica proprio di tali processi. Questo tipo di dinamica temporale è comunque soggetto alle influenze di cui abbiamo già parlato: è possibile spostare la moda della distribuzione aumentando il contrasto tra gli stimoli, inserendoli in contesti diversi o focalizzandosi su uno dei due. È stato mostrato come tali accorgimenti non agiscano aumentando, in media, i tempi di dominanza dello stimolo più forte ma bensì accorciandone i periodi di soppressione (o ugualmente accorciando la dominanza del rivale), evidenze sperimentali che suggeriscono l'azione di meccanismi di inibizione reciproca tra neuroni concorrenti e la presenza di rumore neurale come agente causale nell'attivazione degli *switch* di stato percettivo.

Si crede inoltre che le transizioni da uno stimolo all'altro siano mediate dall'adattamento neurale, con i segnali dominanti che si indeboliscono nel tempo e alla fine cedono a quelli precedentemente soppressi. Infatti immagini predisposte affinché restino dominanti (aumentandone il contrasto ad esempio) vanno a creare oscillazioni sempre più brevi con l'andare del tempo, come se fossero private della possibilità di riprendersi dall'adattamento. Al contrario, la frequenza negli scambi diventa anormalmente lunga quando gli obiettivi rivali sono preparati in modo da precludere l'adattamento neurale.

---

<sup>5</sup>Da zone di elaborazione superiore verso zone di livello più basso.

## Caratteristiche spaziali

Quando ad istigare la rivalità sono immagini spazialmente molto estese non si percepisce una chiara alternanza dei due stimoli; ad alternarsi sono piuttosto dei pattern a chiazze. Questo tipo di rivalità frammentaria (*piecemeal rivalry* nella letteratura inglese) dipende però dalla dimensione dell'immagine retinica e non di quella percepita, in quanto non si verifica per bersagli resi «grandi» (i.e. spazialmente estesi) per effetto della legge di Emmert<sup>6</sup>.

La rivalità frammentaria è un chiaro indicatore di meccanismi di competizione locali all'interno di delimitate zone retiniche e corrispondenti zone cerebrali, scongiurando l'idea di una rivalità estesa globalmente tra gli occhi. Vari esperimenti stimano, per stimoli visualizzati a livello della fovea<sup>7</sup>, che la rivalità esclusiva e unitaria senza periodi di mescolanza possa essere ottenuta per immagini più piccole di  $0.5^\circ$  di angolo visivo. L'ipotesi di un carattere locale della rivalità è corroborata ulteriormente dall'influenza del contesto circostante sulla dominanza discusso all'inizio della sottosezione 1.2.2 nel caso della rivalità non frammentaria.

Le transizioni di dominanza da uno stimolo all'altro appaiono come un'onda: uno stimolo sopprime l'altro in un punto, cancellandolo dalla consapevolezza, e di là si espande a macchia d'olio occupando il resto del campo visivo in maniera graduale. Tale comportamento ondulatorio è stato analizzato nello specifico da Wilson, Blake e Lee [20], che ha calcolato sperimentalmente la velocità di propagazione spaziale delle *onde di percezione*. Anche per immagini piccole, non si hanno mai delle transizioni istantanee o a guizzi, il che suggerisce che le regioni locali di rivalità, corrispondenti a reti di neuroni, non siano isolate ma comunicanti. Inoltre, anche uno stimolo relativamente grande, sebbene soggetto a rivalità frammentaria, raggiunge il completo dominio significativamente più spesso di quanto ci si aspetterebbe supponendo le zone come indipendenti.

Pertanto, la rivalità comprende interazioni competitive locali, che portano a un dominio esclusivo all'interno di una regione o zona specifica, nonché interazioni più globali che facilitano la diffusione del dominio su ampie porzioni del campo visivo.

## 1.3 Metodi sperimentali

Gli studi empirici della rivalità binoculare si dividono in due principali filoni in base al tipo di approccio usato:

**Metodi indiretti** Ci si affida completamente al soggetto osservatore per tracciare la dinamica del fenomeno. I sistemi per mostrare immagini differenti agli occhi sono

---

<sup>6</sup>quando un'immagine si fissa sulla retina a seguito dell'adattamento visivo, la sua grandezza angolare percepita è direttamente proporzionale alla distanza alla quale viene percepita.

<sup>7</sup>Regione di massima acutezza visiva situata al centro della retina. Costituisce il punto centrale in cui viene focalizzata la nostra attenzione visiva.

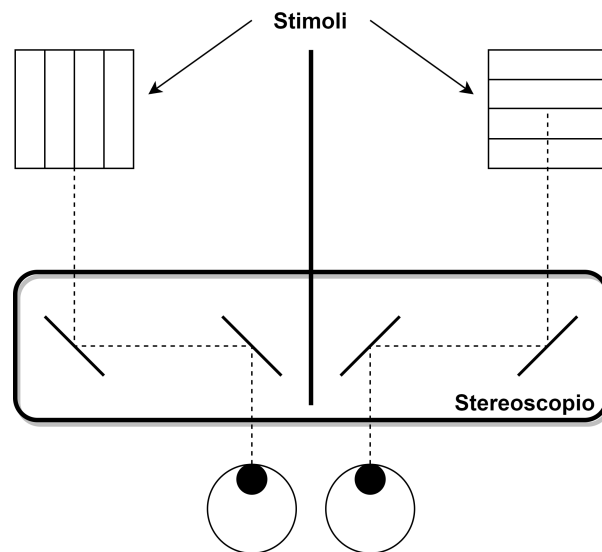


Figura 1.5: Schema di uso dello stereoscopio.



Figura 1.6: Occhiali anaglifici a lenti rosso/verde.

principalmente due: usando uno stereoscopio (Figura 1.5) o usando degli occhiali anaglifici<sup>8</sup> (Figura 1.6).

L'uso dello stereoscopio permette una più facile creazione degli stimoli (qualsiasi coppia di immagini capaci di generare rivalità può essere usata senza necessità di modifiche) e permette di indagare gli effetti di differenze in forma, contrasto, colore, luminosità, movimento, tuttavia lo strumento in sé è poco maneggevole e richiede una laboriosa preparazione per ogni singolo soggetto (è necessario tarare lo strumento in base alla distanza interpupillare e fissare la testa dell'osservatore con una simil-mentoniera affinché non si muova). È inoltre possibile far sfarfallare le immagini o scambiarle con facilità.

Gli occhiali anaglifici non richiedono invece preparazione alcuna per essere utilizzati ed essendo indossati non v'è bisogno di mentoniera. Il loro impiego limita però

---

<sup>8</sup>i.e. gli occhiali «per il 3D»

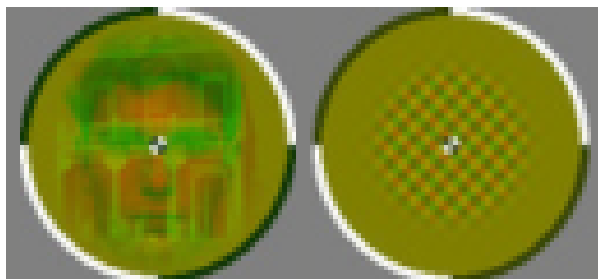


Figura 1.7: Esempi di stimoli *blended* per occhiali anaglifici.

la tipologia di stimoli sfruttabili, i quali vanno creati ad hoc: in base al colore delle lenti, a due immagini in bianco e nero devono essere applicati adeguati filtri colorati e le immagini devono essere poi sovrapposte. Alcuni esempi sono mostrati in Figura 1.7. Gli occhiali non permettono lo studio delle differenze in colore e luminosità; è inoltre possibile si verifichi *bleed-through* poiché l'eventualità che gli occhi vedano ambo le figure non è completamente preclusa (le lenti agiscono come dei filtri che oscurano certe sfumature di colore), cosa che non accade con lo stereoscopio.

Entrambe le procedure prevedono che sia il soggetto ad indicare quando un bersaglio sparisce dalla consapevolezza visiva, mediante la pressione di pulsanti o altre azioni volontarie. Ciò permette di registrare i periodi di dominanza ma non di misurare altre caratteristiche del fenomeno.

**Metodi diretti** Un approccio più diretto allo studio del fenomeno è possibile tramite l'analisi dei segnali elettromagnetici neuronali del soggetto sperimentante la rivalità. Questa procedura permette di individuare le zone corticali in cui si concentra la maggior attività cerebrale e quindi le aree in cui avviene la rivalità.

Un primo modo è la rilevazione di segnali VER<sup>9</sup> tramite il posizionamento di elettrodi sul lobo occipitale. Per tracciare i segnali corrispondenti ai singoli stimoli si modula il loro contrasto con due tassi leggermente diversi così da etichettare i corrispettivi VER. Si è osservata una corrispondenza di fase tra le oscillazioni in ampiezza dei VER e le alternanze percettive comunicate dal soggetto. Questo tipo di studio non permette tuttavia di identificare a quale livello della corteccia visiva si formi la consapevolezza dell'immagine poiché i VER poiché il lobo occipitale comprende l'intera corteccia visiva.

L'imaging a risonanza magnetica (fMRI, *functional Magnetic Resonance Imaging*) è assai più utile sotto questo aspetto: i segnali BOLD (*Blood-Oxygen-Level-Dependent*)

---

<sup>9</sup>*Visually Evoked Response*: segnali elettrici generati a livello della corteccia visiva in risposta alla presentazione di stimoli visivi al soggetto.

da essa registrati possono essere spazialmente mappati alle varie zone V1, V2, ecc. della corteccia e possono essere marchiati ai singoli stimoli modulandone il contrasto come per i VER<sup>10</sup>. Purtroppo neanche questa tecnica riesce a isolare il singolo punto in cui avviene il passaggio alla consapevolezza poiché più regioni extra-striate producono segnali in fase con le oscillazioni percepite.

Anche la magnetoencefalografia (MEG) è stata utilizzata per delineare spazialmente i concomitanti neurali della rivalità binoculare, producendo risultati analoghi a quelli della fMRI.

Un'ottima introduzione alle metodologie sperimentali per indagare la rivalità binoculare, con anche un video esplicativo, è fornito da AU - Carmel et al. [1].

### 1.3.1 Questioni aperte

La rivalità binoculare è un fenomeno non ancora completamente spigato. In particolare, restano da chiarire alcuni aspetti chiave:

**Occhio contro stimolo: cosa rivaleggia?** Le evidenze sperimentali commentate nella sezione 1.2 mettono in luce alcuni fatti apparentemente inconciliabili. Quando uno stimolo soppresso viene scambiato di occhio, ad esempio, si ha il suo immediato rilascio dalla soppressione, suggerendo che durante la rivalità siano gli occhi a dominare, non gli stimoli. Eppure è stato anche provato che se questi scambi di occhio avvengono varie volte al secondo, la dominanza non ne è intaccata, indicando quindi che siano i particolari stimoli a dominare la rivalità. Oppure ancora, bersagli rivali che differiscono per forma e colore possono a volte raggiungere stati di dominanza in cui il colore dell'immagine di un occhio si combina in dominanza con la forma dell'immagine dell'altro occhio, producendo temporaneamente un'impressione binoculare corrispondente a nessuno degli stimoli degli occhi. L'esperienza percettiva sembrerebbe comprendere un amalgama di attributi delle visuali di entrambi gli occhi, il che dovrebbe essere impossibile se fossero i soli a competere tra loro.

La controversia su ciò che compete durante la rivalità — l'occhio rispetto allo stimolo — è stata in gran parte risolta a favore di un modello ibrido che incarna entrambe le forme di competizione che si verificano a più livelli all'interno delle vie visive.

**Rivalità tra emisferi** Entrambi gli emisferi cerebrali possiedono una corteccia visiva e ricevono impulsi in maniera incrociata. Sulla base di dati raccolti tramite fMRI,

---

<sup>10</sup>mentre per i VER la modulazione nel contrasto avviene facendolo oscillare periodicamente, nel caso dei BOLD si aumenta la differenza di contrasto tra le due immagini abbastanza da aumentare la differenza in ampiezza dei rispettivi BOLD.



Pettigrew [12] ha formulato l'ipotesi che la rivalità sia il risultato di un alternanza di tipo attivo/passivo tra i due emisferi. Secondo l'autore tali cambi nell'attività emisferica sarebbero guidati da un oscillatore non lineare localizzato nel sistema nervoso centrale. Questa teoria inserirebbe quindi la rivalità binoculare all'interno del più grande contesto dei fenomeni ritmici fisiologici (come ad esempio i cicli di secrezione degli ormoni), seppur lasciando numerose domande senza risposta in merito a come un particolare emisfero riceva una sola immagine monoculare durante la rivalità nonostante le informazioni sui due stimoli si mischino nel chiasmo ottico.

**Il passaggio alla consapevolezza visiva** Da quando la luce colpisce i fotorecettori della retina a quando il cervello crea una visione del mondo esterno, l'informazione visiva attraversa numerose zone di elaborazione. Alla partenza gli impulsi sono costanti e entrambi presenti, alla fine dell'elaborazione vengono percepiti come alternarsi. In quale punto della gerarchia visiva o in quale zone extra-striata si formi una prima forma di consapevolezza visiva resta un mistero ancora irrisolto. Capirlo, e capire come avvenga tale passaggio da realtà esterna-oggettiva a realtà interna-soggettiva, aiuterebbe a far luce su cosa sia e come funzioni la coscienza individuale.

## 1.4 La rivalità binoculare e la fisica

La rivalità binoculare ha suscitato un notevole interesse dal punto di vista della fisica, soprattutto in termini di comprensione dei meccanismi alla base del fenomeno. Tramite metodi propri della fisica, sono state approfondite le proprietà fisiche degli stimoli, compreso il contrasto, la frequenza spaziale e il movimento, e il modo in cui questi attributi contribuiscono al processo di rivalità. Inoltre, le indagini sui meccanismi neurali alla base della rivalità binoculare hanno fatto luce su come il cervello integra ed elabora le informazioni visive provenienti da entrambi gli occhi.

### 1.4.1 Rivalità neuronale, reti neurali e modelli dinamici

Uno dei principali interessi dei fisici nella rivalità binoculare è la creazione di modelli matematici atti a spiegare e riprodurre le sue caratteristiche dinamiche. Indagare i concomitanti neurali del fenomeno in maniera non invasiva è complesso, dunque l'ideazione e lo studio di reti neurali può aiutare a chiarire come il segnale visivo viene elaborato a livello cerebrale. Il campo della fisica atto a ciò sono i sistemi dinamici, la dinamica su network o più in generale lo studio dei sistemi complessi.

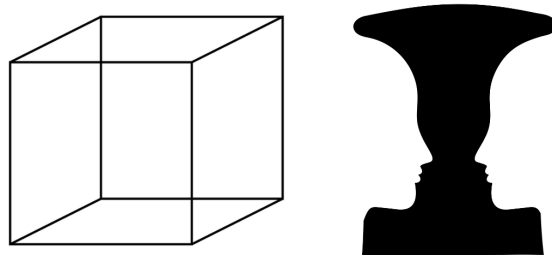


Figura 1.8: Due esempi di figure ambigue. A destra, il vaso di Rubin, a sinistra, il cubo di Necker.

#### 1.4.2 Bistabilità, oscillatori intrinseci del corpo umano e dinamica non lineare

La rivalità binoculare si inserisce nel più grande contesto della bistabilità. Quando il cervello umano riceve informazioni ambigue o in contrasto reciproco dal mondo esterno, fatica nel dare loro una lettura univoca e alterna le varie interpretazioni plausibili. Un esempio sono le celeberrime figure ambigue di Figura 1.8: fissandosi su di esse per alcuni secondi, l'interpretazione che ne diamo cambierà tra le due possibili. La bistabilità non riguarda solo la vista, ascoltando due melodie distinte è possibile che il cervello si focalizzi su una delle due per poi passare all'altra. Caratteristica unica della rivalità binoculare resta però la totale assenza dalla percezione dello stimolo soppresso. Una delle spiegazioni proposte è la presenza, nel corpo umano, di oscillatori fisiologici non lineari operanti su diverse scale, deputati alla gestione dei fenomeni caratterizzati da periodicità temporali come questi e altri (ritmo sonno/veglia, oscillazioni giornaliere dei livelli ormonali ecc.ecc.). Questo tipo di oscillatori sono presenti in natura e sono ampiamente studiati dai fisici.

# Capitolo 2

## Il modello di FitzHugh-Nagumo

Il modello FitzHugh-Nagumo è un modello matematico semplificato utilizzato per descrivere la dinamica degli impulsi nei neuroni. Fu proposto indipendentemente da Richard FitzHugh nel 1961 e Jinichi Nagumo nel 1962. Il modello è stato progettato per catturare le caratteristiche essenziali della generazione e propagazione del potenziale d'azione nelle cellule eccitabili, specialmente nei neuroni. È uno strumento importante per comprendere il comportamento dei sistemi eccitabili, come le cellule nervose, ed è stato ampiamente studiato e analizzato nel campo delle neuroscienze computazionali.

### 2.1 Anatomia e dinamica del neurone

I neuroni presenti nel corpo umano si differenziano per funzionalità, morfologia e altre caratteristiche, ma condividono tutti la stessa struttura anatomica di base. Prendendo ad esempio i neuroni corticali, di nostro interesse, si possono individuare alcuni elementi fondamentali comuni a queste cellule, mostrati in Figura 2.1:

- **Soma (o corpo cellulare)** la parte centrale del neurone che contiene il nucleo, che ospita il materiale genetico. Integra i segnali dai dendriti e genera un impulso elettrico se il segnale è abbastanza forte.
- **Dendriti** estensioni ramificate che ricevono stimoli elettrochimici da altri neuroni e li trasmettono al corpo cellulare. Svolgono un ruolo fondamentale nella raccolta e integrazione dei segnali in entrata.
- **Assone** lunga proiezione sottile che conduce gli impulsi elettrici lontano dal corpo cellulare e verso altri neuroni, muscoli o ghiandole. Può essere ricoperto da una guaina di mielina, che funge da strato isolante, consentendo una trasmissione più rapida dei segnali elettrici.

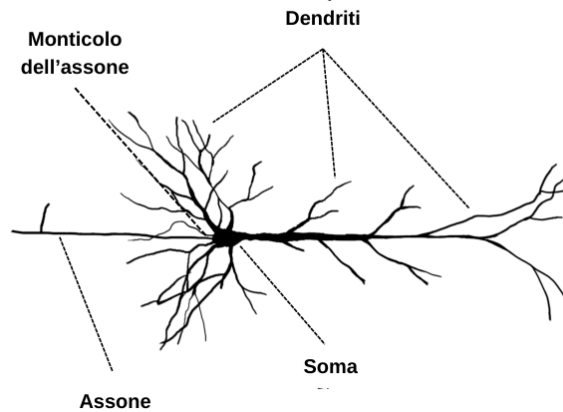


Figura 2.1: Schema anatomico di un neurone corticale

- **Monticolo dell'assone (o cono d'emergenza)** il segmento iniziale dell'assone, situato alla giunzione col soma. Al suo interno i segnali in arrivo dai dendriti e dal corpo cellulare vengono integrati per determinare se il neurone genererà un potenziale d'azione.
- **Terminale dell'assone** il punto finale dell'assone in cui vengono rilasciati i neurotrasmettitori nella sinapsi, consentendo la comunicazione con altri neuroni.
- **Sinapsi** il punto di giunzione tra il terminale dell'assone di un neurone e i dendriti o il corpo cellulare di un altro.
- **Vescicole sinaptiche** piccole strutture a forma di bolla situate nel terminale dell'assone. Quando un potenziale d'azione raggiunge il terminale dell'assone, rilasciano i neurotrasmettitori che conservano al loro interno.

Il processo di generazione di un segnale elettrico parte da una variazione nel potenziale di membrana<sup>1</sup> a livello delle sinapsi dendritiche, che si propaga poi al soma sotto forma di *potenziale post-sinaptico*. In base al tipo di sinapsi, tale potenziale può essere *depolarizzante*, cioè inverso alla polarizzazione della membrana all'equilibrio, o *iperpolarizzante*. Se il potenziale post-sinaptico è grande abbastanza da superare un certo valore di soglia (tipicamente una depolarizzazione di  $10 - 15mV$ ), il neurone genera un breve

---

<sup>1</sup>Differenza di potenziale elettrico tra l'interno e l'esterno delle cellule (di tutte le cellule) dovuto alla presenza di proteine di membrana con gruppi OH immersi nel citoplasma, e di ioni + immersi nel fluido extracellulare. Le cellule eccitabili, neuroni inclusi, hanno la particolarità di poter variare questo potenziale fino a invertirlo.

Profondità descrittiva	Numero di neuroni
MQ delle macromolecole	$< 1$
Singolo canale di membrana	1
Singoli potenziali d'azione	$1 - 10^5$
<i>Spike rate</i> dei neuroni	$10 - 10^6$
fMRI, EPR	$10^5 - 10^9$

Tabella 2.1: Diversi livelli di astrazione usati per descrivere i neuroni e le reti neurali. Accanto ad ognuno, la grandezza della rete neurale al quale è applicabile.

impulso chiamato *potenziale d'azione*<sup>2</sup>. I PA prodotti al cono d'emergenza si propagano lungo l'assone fino alle sinapsi legate ai dendriti delle altre cellule.

I neuroni possono «sparare» con frequenze che variano da meno di  $1Hz$  fino a  $1000Hz$ .

## 2.2 Modelli neuronali

Ci sono vari livelli di astrazione coi quali la dinamica di un neurone o di una rete di neuroni può essere descritta, in base alle caratteristiche che si vogliono enfatizzare e alla profondità di analisi che si vuole raggiungere.

Semplificando il più possibile, un neurone può essere pensato come un sistema a due stati, indicanti l'apertura o la chiusura del canale di membrana (il neurone è attivo e «spara» — ON, 1 —, oppure a riposo — OFF, 0 —). Questo tipo di descrizione è propria dei **modelli binari**, storicamente i primi ad essere sviluppati. Una rappresentazione più ricca si ha coi **modelli *spike rate***, in cui la variabile dinamica è il livello di attività del neurone. Questo può variare in modo continuo da 0, quando il potenziale post-sinaptico è al di sotto della soglia critica, a 1 (o 100 a seconda della convenzione), quando si satura durante il periodo refrattario. Entrambi questi modelli non hanno legami diretti con la biologia delle cellule, motivo per cui i **modelli *conductance-based*** sono la più semplice rappresentazione biofisica di una cellula eccitabile. Partendo da considerazioni di carattere chimico e biofisico, descrivono la forma e la dinamica dei potenziali d'azione. Un ulteriore livello di profondità è raggiunto da quei modelli che tengono conto anche della distribuzione spaziale dei dendriti e delle sinapsi, per arrivare poi alle descrizioni quantomeccaniche degli scambi di ioni nei canali di membrana. Tuttavia raramente tali modelli vengono utilizzati, in quanto gli effetti quantomeccanici e geometrici vengono considerati trascurabili ai fini della modellizzazione di un gran numero di neuroni.

---

<sup>2</sup>Una depolarizzazione imponente e rapidissima seguita da una iperpolarizzazione (detta periodo refrattario). Nei neuroni è tipicamente dovuta all'apertura dei canali di membrana per il sodio, che entra in modo massiccio nella cellula invertendone la polarità.

I diversi livelli di astrazione sono adatti a diversi scopi, come mostrato in Tabella 2.1. Generalmente, più dettagliata è la descrizione dei singoli neuroni, minore è il numero di neuroni interagenti che possono effettivamente essere modellati.

### 2.2.1 Il modello di Hodgkin-Huxley

Il modello di Hodgkin-Huxley è un modello matematico dettagliato che descrive il comportamento elettrico delle membrane cellulari dei neuroni. Fu sviluppato da Alan Hodgkin<sup>3</sup> e Andrew Huxley<sup>4</sup> nel 1952 ([6]) sulla base di esperimenti condotti con l'assone gigante del calamaro, al fine di comprendere i meccanismi sottostanti la generazione e la propagazione dei potenziali d'azione.

#### Le equazioni del modello

Le equazioni del modello descrivono le variazioni del potenziale di membrana  $V$  in funzione dei flussi di ioni  $\text{Na}^+/\text{K}^+$  e della corrente di dispersione  $I_{leak}$ . Partendo dall'ipotesi che tali correnti siano indipendenti, possiamo scrivere la corrente  $I_c$  attraverso la membrana come:

$$I_c = C \frac{dV}{dt} = -I_{Na} - I_K - I_{leak} + I_{ext} \quad (2.1)$$

con  $I = g(V - E)$ , supponendo che  $I_{Na}, I_K, I_{leak}$  obbediscano alla legge di Ohm.  $g$  è la conduttanza (reciproco della resistenza elettrica),  $E$  è il potenziale di equilibrio per lo specifico ione e  $C$ , nell'ordine dei  $\mu\text{F}/\text{cm}^2$ , la capacità della membrana. Gli effetti capacitativi nei neuroni sono dovuti alla presenza del doppio strato lipidico a rivestimento dell'assone, il quale, agendo come isolante, accumula carica elettrica alla stessa maniera di un condensatore.

Hodgkin e Huxley scoprirono empiricamente che le conduttanze non erano costanti bensì dipendenti dal potenziale  $V$ , dunque alla Equazione 2.1 aggiunsero:

$$\left\{ \begin{array}{l} C \frac{dV}{dt} = -g_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - g_K n^4 (V - E_K) - g_{leak} (V - E_{leak}) + I_{ext} \\ \frac{dm}{dt} = \frac{1}{\tau_m(V)} (-m + M(V)) \\ \frac{dh}{dt} = \frac{1}{\tau_h(V)} (-h + H(V)) \\ \frac{dn}{dt} = \frac{1}{\tau_n(V)} (-n + N(V)) \end{array} \right. \quad (2.2)$$

<sup>3</sup>Da Wikipedia: Sir Alan Lloyd Hodgkin (Banbury, 5 febbraio 1914 – Cambridge, 20 dicembre 1998) è stato un fisiologo biofisico inglese, premio Nobel per la Fisiologia nel 1963, insieme a Andrew Huxley.

<sup>4</sup>Da Wikipedia: Sir Andrew Fielding Huxley (Hampstead, 22 novembre 1917 – Grantchester, 30 maggio 2012) è stato un fisiologo biofisico inglese, membro della Royal Society dal 1955 e premio Nobel per la Fisiologia nel 1963, insieme a Alan Lloyd Hodgkin.

Nella prima delle equazioni,  $E_{Na}$ ,  $E_K$  ed  $E_{leak}$  sono i valori di equilibrio del potenziale per i quali ciascuna delle tre correnti è bilanciata dequazionialla concentrazione di ioni della membrana a riposo. Le variabili  $m, h, n$  rappresentano l'apertura/chiusura ( $m/h$ ) del canale di ioni  $Na^+$  e l'apertura del canale  $K^+$  ( $n$ ). La non linearità delle (2.2) deriva dal fatto che i valori di equilibrio per queste variabili non sono delle costanti ma delle funzioni di  $V$ , così come lo sono anche le scale di tempo delle loro dinamiche.

Le espressioni matematiche per le dipendenze da  $V$  delle varie «costanti» furono scelte tramite *best-fit* dei dati ricavati dall'assone gigante del calamaro e sono tutte funzioni trascendenti.

### Alcune considerazioni

Il sistema (2.2) è un sistema al primo ordine in quattro dimensioni di equazioni differenziali non lineari, il che ne rende lo studio analitico complicato se non impossibile. Tuttavia, dall'analisi delle espressioni delle varie costanti e dei loro valori medi, è possibile ricavare alcune semplificazioni che portano ad espressioni più trattabili, pur mantenendo una dinamica qualitativamente uguale. Molte di queste considerazioni furono originariamente fatte da Rinzel [14].

Sperimentalmente si osserva che  $\tau_m$  resta piccolo per la maggior parte dei valori di  $V$ , di conseguenza la variabile  $m$  raggiunge il suo equilibrio molto in fretta. La seconda equazione in (2.2) può essere dunque sostituita con  $m = M(V)$ . In secondo luogo, le evidenze mostrano che la chiusura del canale  $Na$  — descritto da  $h$  — e l'apertura di quello  $K$  — descritto da  $n$  — avvengono alla stessa frequenza ma in direzione opposta. Inoltre i loro valori di equilibrio,  $H(V)$  e  $N(V)$ , sono molto simili. Ha senso perciò porre  $h = 1 - n$ , così da eliminare anche la terza equazione e ridurre la dimensionalità del sistema da 4 a 2 equazioni differenziali. Fatte queste considerazioni, il sistema (2.2) diventa:

$$\begin{cases} C \frac{dV}{dt} = -g_{Na} M(V)^3 (1 - W) (V - E_{Na}) - g_K W^4 (V - E_K) + I_{ext} \\ \frac{dW}{dt} = \frac{1}{\tau(V)} (-W + G(V)) \\ \tau(V) = 1 + 5 \exp\left(\frac{-(V - \bar{V})^2}{\sigma^2}\right) \end{cases} \quad (2.3)$$

dove  $n$  è stato sostituito con  $W$  per continuità con le convenzioni usate nella prossima sezione 2.3. Il termine  $I_{leak}$  è stato rimosso in quanto è provato non contribuisca alla generazione dei potenziali d'azione.  $\bar{V}$  è circa il potenziale di equilibrio della membrana a riposo e  $\sigma$  è ad esso comparabile in magnitudine,  $\tau$  è quindi una gaussiana abbastanza larga. Le espressioni di  $G(V)$  e  $M(V)$  sono invece due curve simili-logistiche.

Le equazioni (2.3) saranno la base per la derivazione del modello di FitzHugh-Nagumo nella sottosezione 2.3.1.

## 2.3 Il modello di FitzHugh-Nagumo

Il modello di FitzHugh-Nagumo (FHN) consiste in due equazioni differenziali che descrivono la dinamica del potenziale di membrana e della refrattarietà. Le equazioni sono:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = V - \frac{V^3}{3} - W + RI_{ext} \\ \frac{dW}{dt} = \frac{1}{\tau} (V - bW + a) \end{cases} \quad (2.4)$$

l'aumento non lineare del voltaggio della membrana  $V$  è diminuito nel tempo da una variabile di recupero lineare  $W$ , che rappresenta la riattivazione del canale  $\text{Na}^+$  e la disattivazione del canale  $\text{K}^+$ , dopo la stimolazione da parte di una corrente di ingresso esterna  $I_{ext}$ . Il fattore  $\tau \gg 1$  riscalda la dinamica temporale di  $W$ , che dunque rappresenta una variabile lenta.  $a$  e  $b$  sono due costanti positive. Tipici valori per le costanti sono:  $a = 0.7, b = 0.8, \tau = 12.5$ .

Il grande successo di questo modello sta nella sua semplicità. Pur non descrivendo in maniera quantitativamente accurata la dinamica delle (2.2), ne mantiene tutte le proprietà principali e necessarie alla descrizione di una cellula eccitabile, restando però trattabile analiticamente.

### 2.3.1 Derivazione

L'approssimazione 2-dimensionale di Rinzel delle equazioni di Hodgkin-Huxley può essere ulteriormente semplificata per isolare le caratteristiche principali della generazione delle *spike* nei neuroni.

Guardando lo spazio delle fasi delle (2.3), artisticamente illustrato in Figura 2.2, si può notare che la nullclina  $\dot{V} = 0$  è all'incirca una cubica: possiede un unico minimo, un unico massimo e tende all'infinito agli estremi. La nullclina  $\dot{W} = 0$  invece ha la forma di una sigmoide molto ripida e poco smussata. Siccome il range di valori di  $V$  fisicamente sensati corrisponde alla sua parte centrale, questa nullclina è per lo più lineare nella regione dello spazio delle fasi di interesse.

La variabile  $W$  assume valori molto piccoli, compresi tra 0 e 1, dunque i termini di ordine  $o(W^2)$  e superiori possono essere trascurati. Inoltre nell'espressione di  $\tau(V)$   $\sigma \approx \bar{V} \approx V_{eq}$ , dunque per le tensioni tipiche della membrana ( $V \in [-100, 60] mV$  circa), si può assumere  $\tau(V) = \tau(V_{eq}) = \tau$ .

Un'approssimazione qualitativa delle equazioni trovate da Rinzel è dunque:

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = f(V) - hW + I_{ext} \\ \frac{dW}{dt} = \frac{1}{\tau} (a + bW + cV) \end{cases} \quad (2.5)$$



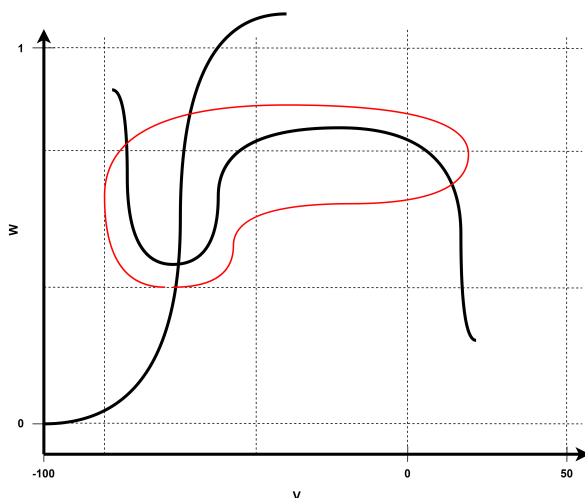


Figura 2.2: Illustrazione qualitativa dello spazio delle fasi del sistema (2.3). Le linee in nero sono le nullcline, in rosso un abbozzo di ciclo limite.

con  $f(V)$  è polinomio di terzo grado. Nelle (2.3) si ha  $\dot{W} = -W + G(V)$ , affinché la dinamica sia la stessa, la costante  $b$  deve essere negativa. L'altra nullclina prescrive, per l'espressione di  $f(V)$ , che: i) esistano un massimo e un minimo e ii)  $f(V) \rightarrow \mp\infty$  per  $V \rightarrow \pm\infty$ . Esprimendo  $f(V) = c_0 + c_1V + c_2V^2 + c_3V^3$ , con  $c_3 \neq 0$ , si ha necessariamente che:  $c_1 > 0$  per la i,  $c_3 < 0$  per la ii e  $c_0 = 0$  in quanto può essere inglobato in  $I_{ext}$ . La scelta di  $c_2 = 0$  e  $c_3 = -1/3$  fu probabilmente dovuta a questioni di comodità e simmetria (la  $f(V)$  diventa dispari e con punti stazionari  $V = \pm 1$ ).

Riscalando opportunamente le altre costanti, si può porre  $h = c = 1$ . Esplicitando il segno meno di  $b$  si ottengono esattamente le equazioni di FitzHugh-Nagumo (2.4).

### L'oscillatore di Van der Pol

Nel suo articolo originale, Fitzhugh [4] ricavò le (2.4) modificando l'equazione dell'oscillatore di Van der Pol per includere le caratteristiche fondamentali delle (2.2), di fatto scrivendo un sistema di cui quello di partenza era un caso particolare. L'equazione di Van der Pol è:

$$\frac{d^2x}{dt^2} - \mu(1 - x^2) \frac{dx}{dt} + x = 0 \quad (2.6)$$

L'Equazione 2.6 ha un unico punto di equilibrio,  $x_0 = 0$ , che va incontro ad una biforcazione di Hopf supercritica nel passaggio di  $\mu$  da negativo a positivo. Per  $\mu < 0$ , l'origine è un punto stabile circondato da un ciclo limite instabile, quando  $\mu = 0$  è un centro, mentre per  $\mu > 0$  cambiano di stabilità sia  $x_0$  che il ciclo limite. È chiaro quindi come l'oscillatore di Van der Pol si prestasse a prototipo di modello per la descrizione delle cellule eccitabili: in ambo i casi, superato un certo valore di un parametro, il sistema

esce dall'equilibrio e inizia ad oscillare. I neuroni tuttavia non presentano alcun ciclo limite instabile al di sotto della soglia critica, che non è definita in modo netto come per l'Equazione 2.6. Queste caratteristiche si possono ottenere inclinando la zeroclina rettilinea e usando come parametro di controllo la sua pendenza.

Nel modello di FitzHugh, la costante  $\tau$ , in quanto definita positiva, può essere riscritta come  $\tau = \mu^2$ , con  $\mu \in \mathbb{R}$ . Riscalando la variabile temporale  $t \rightarrow \bar{t} = t/\mu$  e applicando la regola della catena il sistema (2.4) diventa:

$$\begin{cases} \frac{dV}{d\bar{t}} = \mu \left( V - \frac{V^3}{3} - W + I_{ext} \right) \\ \frac{dW}{d\bar{t}} = \frac{V}{\mu} \end{cases} \quad (2.7)$$

considerando il caso  $a = b = 0$ . Derivando rispetto a  $\bar{t}$  la prima equazione e sostituendovi dentro la seconda si arriva a:

$$\frac{d^2V}{d\bar{t}^2} = \mu (1 - V^2) \frac{dV}{d\bar{t}} - V \quad (2.8)$$

che, identificando  $V \rightarrow x$  e  $\bar{t} \rightarrow t$ , è identica all'Equazione 2.6. Dunque nel caso particolare in cui  $a = b = 0$  il modello di FitzHugh-Nagumo descrive l'oscillatore di Van der Pol.

Maggiori dettagli sulle intuizioni avute da FitzHugh e una spiegazione deduttiva di quali cambiamenti apportare alla (2.6) per ottenere proprietà simili a quelle dei neuroni si possono trovare in Izhikevich e FitzHugh [7] e Kanamaru [9].

### 2.3.2 Studio qualitativo

Si può studiare la dinamica del modello di FitzHugh-Nagumo tramite l'analisi del suo jacobiano e del suo piano delle fasi, mostrato in Figura 2.3.

I punti di equilibrio del sistema sono dati dalla condizione che il membro destro delle (2.4) sia nullo:

$$\begin{cases} 0 = V - \frac{V^3}{3} - W + I_{ext} \\ 0 = V - bW + a \end{cases} \quad (2.9)$$

e corrispondo ai punti di intersezione delle due nullcline. Il sistema (2.9) ammette sempre almeno una soluzione. Difatti, sostituendo  $W$  dalla seconda nella prima equazione si ottiene l'espressione polinomiale per  $V$  all'equilibrio:

$$0 = V \left( 1 - \frac{1}{b} \right) - \frac{V^3}{3} + I_{ext} - \frac{a}{b} \quad (2.10)$$

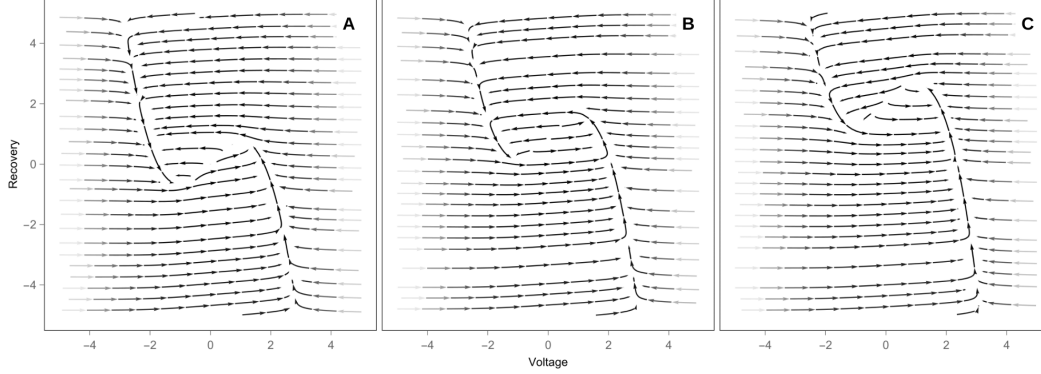


Figura 2.3: Spazio delle fasi del sistema (2.4) per vari valori di  $I_{ext}$ . Le frecce indicano la direzione del campo vettoriale.  $a = 0.7, b = 0.8$ . A)  $I_{ext} = 0$ . B)  $I_{ext} = 0.9$ . C)  $I_{ext} = 2$ .

La (2.10) è monotona decrescente e ammette una sola soluzione se  $1 - 1/b < 0$ , mentre possiede 2 o 3 soluzioni (a seconda dei valori delle altre costanti) per  $1 - 1/b > 0$ , cioè quando la pendenza della zeroclina lineare è minore di 1. Dunque, nel caso fisico di interesse maggiore, quando  $b < 1$ , il sistema di FitzHugh-Nagumo possiede un solo punto di equilibrio indicato d'ora in avanti come  $(V_0, W_0)$ .

La stabilità di tale punto è determinata dallo spettro della matrice jacobiana:

$$J(V_0, W_0) = \begin{bmatrix} (1 - V_0^2) & -1 \\ \frac{1}{\tau} & -\frac{b}{\tau} \end{bmatrix} \quad (2.11)$$

indicando i suoi autovalori con  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$  si ha che:

$$\begin{aligned} \lambda_1 \lambda_2 &= \det[J(V_0, W_0)] = -\frac{b}{\tau} (1 - V_0^2) + \frac{1}{\tau} \\ \lambda_1 + \lambda_2 &= \text{tr}[J(V_0, W_0)] = (1 - V_0^2) - \frac{b}{\tau} \end{aligned} \quad (2.12)$$

e, risolvendo per  $\lambda_1$  e  $\lambda_2$ ,

$$\lambda_{1/2} = \frac{1}{2} \left( \text{tr} \pm \sqrt{\text{tr}^2 - 4 \det} \right) \quad (2.13)$$

Il segno degli autovalori dipende da quello di traccia e determinante, in ambo i casi assai più facile da determinare. In particolare:

$$\begin{aligned} \det > 0 \wedge \text{tr} > 0 &\longrightarrow \lambda_1 > 0, \lambda_2 > 0 \\ \det > 0 \wedge \text{tr} < 0 &\longrightarrow \lambda_1 < 0, \lambda_2 < 0 \\ \det < 0 \wedge \text{tr} > 0 &\longrightarrow \lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0 \wedge |\lambda_1| > |\lambda_2| \\ \det < 0 \wedge \text{tr} < 0 &\longrightarrow \lambda_1 > 0, \lambda_2 < 0 \wedge |\lambda_1| < |\lambda_2| \end{aligned} \quad (2.14)$$

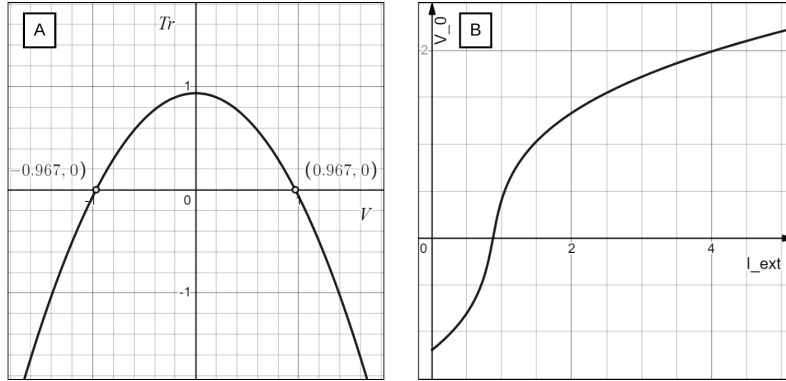


Figura 2.4: A) Traccia dello jacobiano in funzione di  $V_0$ . B) Andamento di  $V_0 = V_0(I_{ext})$ . In entrambe  $a = 0.7, b = 0.8$ .

Nel caso in analisi,  $0 < b < 1$  e siccome  $1 - V_0^2 \leq 1$ , il determinante dello jacobiano è sempre positivo. Ciò non è vero per la traccia, che può cambiare di segno in base alla posizione del punto di equilibrio, come in Figura 2.4 A.

Il parametro di controllo del modello è lo stimolo esterno  $I_{ext}$ , il quale agisce sul sistema spostando la nullclina cubica verticalmente e cambiano il valore del potenziale all'equilibrio. Invertendo la (2.10) si ottiene la relazione funzionale tra  $V_0$  e  $I_{ext}$ , graficata in Figura 2.4 B nella forma  $V_0 = V_0(I_{ext})$ . La traccia si annulla per  $V_0 = \pm\sqrt{1 - b/\tau}$  che corrispondono ai due stimoli esterni (sostituendo nella (2.10)):

$$I_{+/-} = \frac{a}{b} \pm \frac{1}{3} \left(1 - \frac{b}{\tau}\right)^{3/2} \mp \left(1 - \frac{1}{b}\right) \left(\sqrt{1 - \frac{b}{\tau}}\right) \quad (2.15)$$

Unendo questi risultati a quelli sul determinante, e considerando le (2.12) si conclude che:

- i. per  $I_{ext} < I_- \vee I_{ext} > I_+$ ,  $\text{Re } \lambda_{1/2} < 0$  e l'equilibrio è stabile;
- ii. per  $I_{ext} = I_{+/-}$  gli autovalori sono entrambi immaginari puri;
- iii. per  $I_- < I_{ext} < I_+$  gli autovalori hanno parte reale positiva e il punto  $(V_0, W_0)$  è instabile.

Le i – iii sono esattamente le condizioni richieste dal teorema di Hopf affinché il sistema vada incontro ad una biforcazione. Nel caso specifico, il modello di FitzHugh-Nagumo ha due biforcazioni di Hopf supercritiche che generano il medesimo ciclo limite. In Figura 2.5 sono mostrate alcune traiettorie nello spazio delle fasi per vari valori di  $I_{ext}$ .

Un'ultima considerazione sul sistema in assenza di ciclo limite. Le scale di tempo su cui avvengono le dinamiche di  $V$  e  $W$  sono diverse, a causa della presenza del fattore

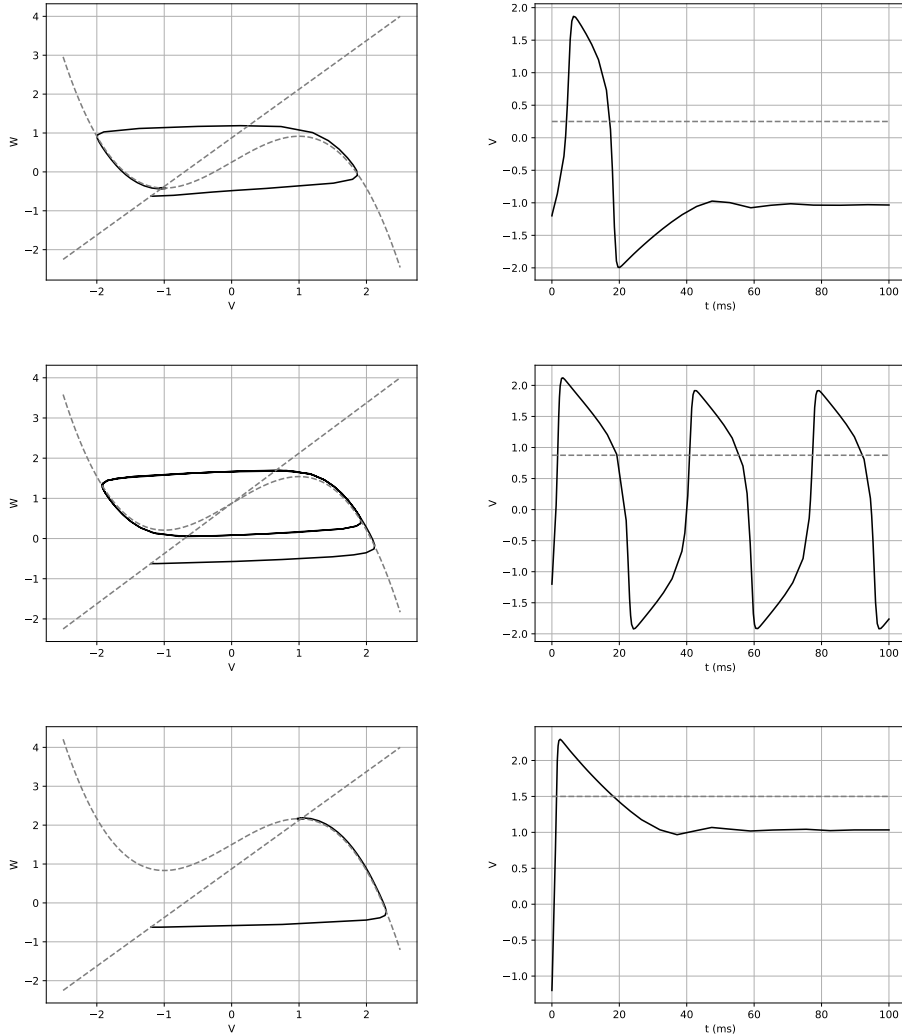


Figura 2.5: Soluzioni numeriche delle equazioni di FitzHugh-Nagumo per vari valori di  $I_{ext}$ . In alto:  $I_{ext} = 0.25 < I_-$ , il sistema spiraleggia con ampiezze sempre minori verso il punto di equilibrio stabile in assenza di ciclo limite; vi è una sola *spike*. Al centro:  $I_- < I_{ext} < I_+$ , il punto di equilibrio è instabile e le traiettorie tendono al ciclo limite; sono presenti oscillazioni periodiche. In basso:  $I_{ext} > I_+$ , il sistema spiraleggia attorno al punto di equilibrio stabile. Le condizioni iniziali sono le medesime per tutti gli esempi e corrispondono allo stato di equilibrio naturale del sistema (i.e. quando  $I_{ext} = 0$ ). Il sistema è stato integrato utilizzando le routine di Runge-Kutta al quarto ordine con passo variabile [3] implementate in `SCIPY.INTEGRATE.SOLVE_IVP` [18].

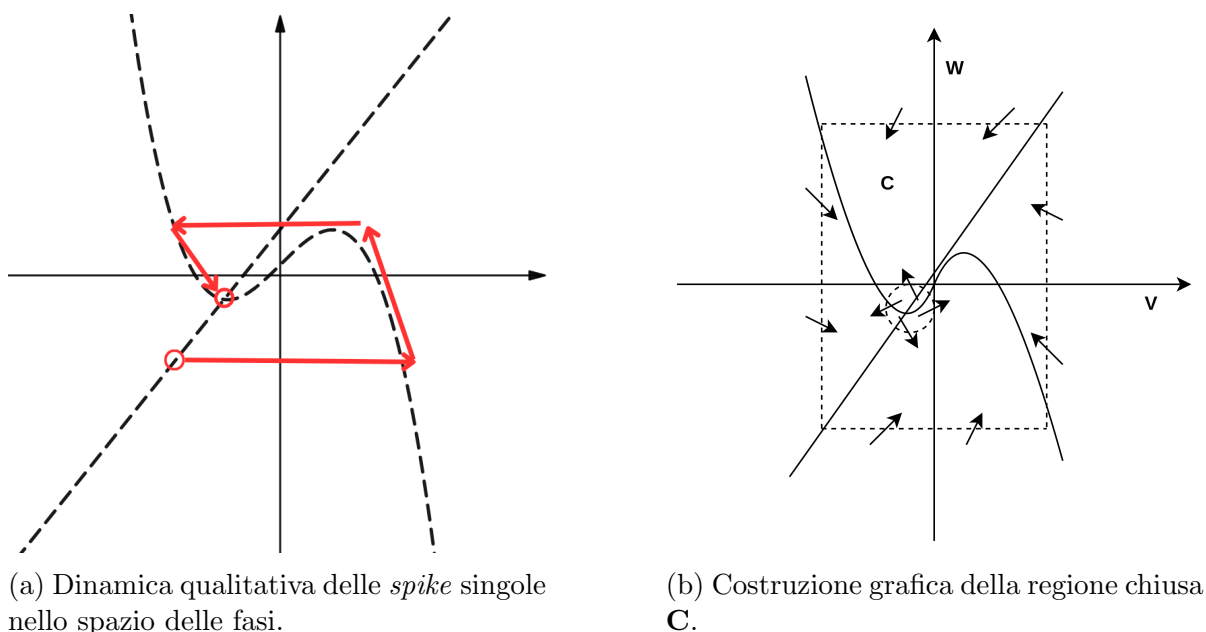


Figura 2.6

$\tau$  nella seconda delle equazioni (2.4).  $V$  è la cosiddetta variabile veloce, poiché la sua dinamica si svolge più velocemente di un fattore  $\tau$ , e raggiunge l'equilibrio prima di  $W$ . Una volta che  $V$  si trova all'equilibrio,  $\dot{V} \approx 0$  e la traiettoria del sistema dello spazio delle fasi segue approssimativamente la zeroclina della  $V$ . Partendo da un punto al di sotto di quest'ultima, il sistema si sposterà rapidamente lungo ascisse ( $\dot{v} > \dot{W}0$ ) fino a che non raggiunge il ramo destro della  $V$ -nullclina; a questo punto  $V$  è all'equilibrio e il sistema risale lentamente la cubica fino a quando, non potendo continuare sul ramo centrale della curva poiché instabile, salterà verso il ramo di sinistra seguendo il campo vettoriale. Questa dinamica, illustrata in Figura 2.6a, è la causa dei potenziali d'azione isolati che si generano anche quando il sistema non riceve impulsi abbastanza forti da portarlo al ciclo limite.

### Alcune considerazioni

In Figura 2.3 sono disegnate le frecce indicanti la direzione del campo vettoriale lontano dall'equilibrio, circolare in senso antiorario. Una qualsiasi curva chiusa  $C$  contenente l'origine e le intersezioni delle nullcline ha quindi indice<sup>5</sup> pari a  $+1$ . Come conseguenza, dovendo gli indici dei singoli punti di equilibrio sommare all'indice di  $C$ , quando il sistema

<sup>5</sup>L'indice di avvolgimento di una curva piana, chiusa e parametrizzata, rispetto ad un punto  $x$  esterno ad essa è un numero intero che rappresenta intuitivamente il numero di avvolgimenti che compie la curva attorno ad esso.

ha un solo punto di riposo, esso sarà o una spirale o un nodo, quando invece sono tre ( $b > 1$ ) dovranno necessariamente essere due spirali e una sella. Nel caso analizzato nella sezione di sopra, l'equilibrio è unico e, quando instabile, si può provare l'esistenza di un ciclo limite attrattivo attorno ad esso senza ricorrere al calcolo dello spettro dello jacobiano.

Si prenda un rettangolo avente i vertici sui quattro rami divergenti delle nullcline e si consideri il sottoinsieme chiuso  $\mathbf{C}$  del piano delle fasi interno ad esso, meno che una palla centrata nel punto di equilibrio (si veda Figura 2.6b). Alla frontiera di tale regione corrispondente con i lati del rettangolo, il campo vettoriale sarà ovunque entrante; alla frontiera corrispondente con la palla il campo sarà entrante qualora il punto di equilibrio sia instabile. Dato che la regione non contiene punti di riposo (l'unico è stato escluso per costruzione), tutte le traiettorie che partono da  $\mathbf{C}$  vi restano intrappolate: si può applicare il teorema di Poincaré-Bendixson<sup>6</sup> e affermare che esiste un ciclo limite attrattivo contenuto in  $\mathbf{C}$  al quale tali traiettorie tendono per  $t \rightarrow \infty$ .

---

6

**Teorema di Poincaré-Bendixson** Supposto che:

1.  $\mathbf{C}$  sia un sottoinsieme chiuso e limitato del piano  $\mathbb{R}^2$ ;
2.  $\dot{x} = f(x)$  sia un campo vettoriale di classe  $C^1$  su un insieme aperto contenente  $\mathbf{C}$ ;
3.  $\mathbf{C}$  non contenga punti fissi al suo interno;
4. esista una traiettoria  $C$  «confinata» in  $\mathbf{C}$  (parte in  $\mathbf{C}$  e ci resta per tutti i tempi futuri);

allora o  $C$  è un'orbita chiusa oppure tende ad un'orbita chiusa per  $t \rightarrow \infty$ . In ambo i casi  $\mathbf{C}$  contiene un'orbita chiusa al suo interno.

## Capitolo 3

# Modello di rivalità binoculare su network ad anello

Nel Capitolo 1 si è spiegato come le evidenze sperimentali indichino che la rivalità binoculare sia un fenomeno locale, coinvolgente piccoli gruppi di neuroni con selettività simili che entrano in competizione tra loro. È naturale, quindi, cercare di indagare i meccanismi sottostanti la rivalità e la trasmissione dell'informazione visiva studiando come i segnali elettrici si propagano e si scambiano all'interno delle reti neuronali, applicando i metodi e le conoscenze proprie della fisica della complessità.

In questo ambito, le strade più praticate sono due: i) lo studio di modelli di campo medio che descrivano i due gruppi di neuroni interagenti trattandoli come due elementi unitari e distinti; ii) lo sviluppo di sistemi dinamici a molti elementi che tengano conto delle singole cellule e delle loro connessioni, capaci di riprodurre il comportamento dell'intero gruppo. L'opera presentata in questo scritto si inserisce nella seconda di queste metodologie, prendendo le mosse dai lavori di Shpiro et al. [16], Wilson, Blake e Lee [20], Laing e Chow [10] e da un precedente progetto dell'autore stesso.

### 3.1 Costruzione del modello

#### 3.1.1 Condizioni per la rivalità

Dall'analisi delle caratteristiche temporali riportate nella sottosezione 1.2.2, emerge che gli ingredienti necessari affinché dei neuroni entrino in competizione tra loro sono:

1. la presenza di eccitazione reciproca tra neuroni alleati: quando uno di loro è attivo manda impulsi depolarizzanti ai suoi compagni, attivandoli;
2. la presenza di inibizione reciproca, che permette di dividere i neuroni in due famiglie: quando un neurone è attivo manda impulsi iperpolarizzanti ai neuroni rivali con cui è connesso, forzandoli ad andare in uno stato refrattario;



3. un meccanismo di adattamento al segnale: durante la sua attività, causata dai segnali elettrici in ingresso, il neurone si affatica/adatta agli impulsi ricevuti e smette di sparare.

Le condizioni 1 – 2 da sole non sarebbero sufficienti a creare dei cambi di dominanza: il gruppo di neuroni ricevente lo stimolo maggiore inizierebbe a sparare con intensità più alte costringendo i rivali ad un'eterna soppressione. Il punto 3 assicura che le fasi di dominanza abbiano invece una fine: quando una certa variabile — chiamata in letteratura *recovery*<sup>1</sup> — aumenta, l'attività della cellula diminuisce gradualmente fino a quando, raggiunta una certa soglia dalla variabile, non crolla a zero. Nei modelli di campo medio e nei network basati su neuroni di tipo *spike-rate*, l'implementazione del *recovery* è immediata in quanto la dinamica è descritta in partenza in termini dell'attività media del gruppo o del singolo. Nei network di neuroni *conductance-based* bisogna invece aggiungere, per ogni cellula nel network, un'equazione fisiologicamente sensata che descriva una corrente iperpolarizzante.

La variabile  $W$  che compare nelle equazioni di FitzHugh-Nagumo svolge esattamente il ruolo di variabile *recovery*, rendendo il modello discusso nel Capitolo 2 adatto a creare meccanismi di rivalità neuronale qualora implementato in un network.

### 3.1.2 Il modello

Il modello che segue è articolato in due reti neurali composte da neuroni di tipo FitzHugh-Nagumo (i.e la cui dinamica è governata dalle (2.4)). I due network costituiscono i due gruppi rivali in lotta per il dominio nella percezione. I neuroni appartenenti alla stessa rete possiedono la medesima selettività agli stimoli visivi, diversa da quella dei neuroni facenti parte della gruppo opposto. In questo modello, si suppone che quando le cellule di una rete sparano, mandino impulsi al cervello affinché il loro stimolo preferito venga percepito nella consapevolezza visiva. Se entrambe le reti sono attive nello stesso momento il soggetto percepirà ambo gli stimoli, alternativamente, sarà cosciente solo di uno di essi. Il modello è dunque capace di tenere conto — in linea di principio — anche delle fasi di non rivalità esposte nella sottosezione 1.2.2.

Il tipo di rete neurale che si è scelto di costruire per ognuno dei due gruppi rivali è un anello con connessioni bidirezionali: ciascun neurone nella rete può inviare e ricevere segnali solamente dai suoi due vicini e la sua attività inibitoria è rivolta esclusivamente al neurone rivale che gli sta di fronte. In pratica, indicizzando le due famiglie con  $i \in \{1, 2\}$  e i membri di ciascuna con  $n \in \{1, 2, \dots, N\}$ , i due  $n$ -esimi neuroni saranno governati

---

<sup>1</sup>biologicamente si tratta di una corrente di iperpolarizzazione dovuta alla chiusura dei canali  $\text{Na}^+$  quando ancora sono aperti quelli del potassio, generando un flusso di ioni  $\text{K}^+$  che abbassa la tensione della membrana.

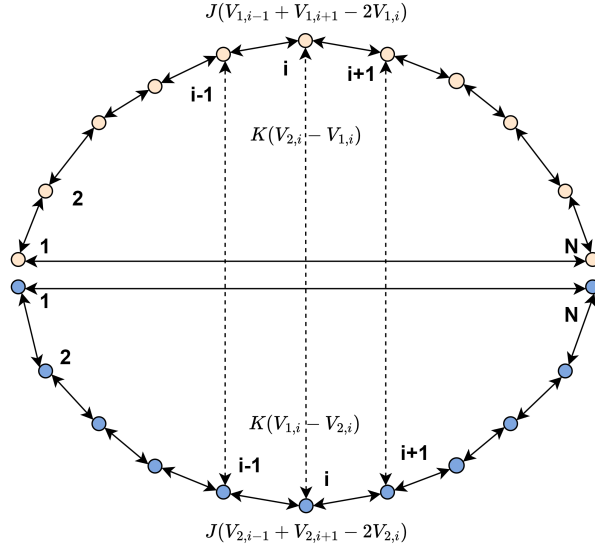


Figura 3.1: Schema dei due anelli neurali. Le frecce solide rappresentano le connessioni eccitatorie (sinapsi depolarizzanti), le frecce tratteggiate le connessioni inibitrici (sinapsi iperpolarizzanti). I pallini colorati sono i neuroni FHN.

dalle equazioni

$$\begin{cases} \frac{dv_n}{dt} = v_n - \frac{v_n^3}{3} - w_n + J(v_{n-1} + v_{n+1} - 2v_n) \\ \frac{dw_n}{dt} = \frac{1}{\tau}(v_n - bw_n + a) \end{cases} \quad (3.1)$$

nel caso di anelli isolati (si sono ommessi i pedici indicanti gli anelli) e

$$\begin{cases} \frac{dv_{1,n}}{dt} = v_{1,n} - \frac{v_{1,n}^3}{3} - w_{1,n} + J(v_{1,n-1} + v_{1,n+1} - 2v_{1,n}) - K(v_{2,n} - v_{1,n}) + I_1 \\ \frac{dw_{1,n}}{dt} = \frac{1}{\tau}(v_{1,n} - bw_{1,n} + a) \\ \frac{dv_{2,n}}{dt} = v_{2,n} - \frac{v_{2,n}^3}{3} - w_{2,n} + J(v_{2,n-1} + v_{2,n+1} - 2v_{2,n}) - K(v_{1,n} - v_{2,n}) + I_2 \\ \frac{dw_{2,n}}{dt} = \frac{1}{\tau}(v_{2,n} - bw_{2,n} + a) \end{cases} \quad (3.2)$$

nel caso di studio di due anelli con neuroni reciprocamente inibitori. In entrambe le equazioni vale la condizione di chiusura della rete, per cui  $N + 1 = 1$  e  $1 - 1 = 0 = N$ .

Nelle equazioni (3.1) e (3.2)  $v_{i,n}$  e  $w_{i,n}$  rappresentano le  $V$  e  $W$  del modello di FitzHugh-Nagumo (2.4) per il neurone  $n$ -esimo dell'anello  $i$ . Il termine

$$J(v_{i,n-1} + v_{i,n+1} - 2v_{i,n}) - K(v_{i+1,n} - v_{i,n}) + I_i \quad (3.3)$$

è l'impulso che riceve come input, il quale è costituito da tre contributi:

1. il termine di accoppiamento (*coupling*) con gli elementi della famiglia di appartenenza,  $J(v_{i,n-1} + v_{i,n+1} - 2v_{i,n})$ , avente struttura laplaciana e intensità pari a  $J > 0$ ;
2. il termine di accoppiamento con i neuroni del gruppo rivale,  $-K(v_{i+1,n} - v_{i,n})$ , di intensità pari a  $K > 0$ ;
3. l'input esterno  $I_i$  fornito all'intera famiglia  $i$ , che rappresenta l'intensità o il contrasto dello stimolo preferito dai neuroni  $i$ .

Il punto 1 e il punto 2 sono la diretta implementazione delle condizioni 1 – 2 per la rivalità<sup>2</sup>, mentre, come già discusso<sup>3</sup>, la condizione 3 è presente intrinsecamente nel di FitzHugh-Nagumo.

A livello biologico, l'eccitazione e l'inibizione reciproca tra cellule eccitabili sono dovute rispettivamente a connessioni sinaptiche depolarizzanti e iperpolarizzanti. I due fattori moltiplicativi  $J$  e  $K$  rispecchierebbero, in questo modello, la forza di tali connessioni. Il segnale elettrico trasmesso verrebbe quindi a corrispondere con la differenza netta tra la tensione del neurone inviante e quella del neurone ricevente, senza altre particolari elaborazioni da parte della cellula.

## 3.2 Implementazione del modello

Al fine di studiare il comportamento del modello, il sistema (3.2) è stato numericamente integrato con metodi impliciti. In particolare, si è scelto il metodo di ordine 5 della famiglia Radau IIA scritto da Hairer e Wanner [5] e implementato della libreria Python `Scipy.integrate` [18].

Il codice sorgente utilizzato è reperibile nella apposita repository alla pagina GitHub dell'autore [15]. Il codice è originale.

### 3.2.1 Scelta dei parametri

I valori assegnati alle varie costanti che compaiono nelle (3.2) sono stati scelti secondo particolari criteri e sono riportati in Tabella 3.1. Per  $\tau$ ,  $a$ ,  $b$  si è scelto di utilizzare i valori classici del modello di FitzHugh-Nagumo [7], così da avere un riscontro fisiologicamente valido. Similmente sono stati scelti adeguatamente  $J$  e  $K$ . Il range di impulsi esterni

---

<sup>2</sup>si veda sottosezione 3.1.1.

<sup>3</sup>si veda sottosezione 3.1.1.

Costante	Valore
$\tau$	12.5
$a$	0.7
$b$	0.8
$J$	0.2
$K$	0.4

Tabella 3.1: Valori delle costanti del sistema (3.2) usati nelle simulazioni.

tipicamente forniti a neuroni FHN è  $0 \leq I_{ext} \leq 2$ , poiché l'attività di queste cellule è compresa tra  $-2 < V < 2$ , quindi nel caso degli anelli:

$$0 \leq J(v_{i,n-1} + v_{i,n+1} - 2v_{i,n}) - K(v_{i+1,n} - v_{i,n}) + I_i \leq 2 \quad (3.4)$$

Considerando che  $|v_{i,n-1} + v_{i,n+1} - 2v_{i,n}| \lesssim 4$  e  $|v_{i+1,n} - v_{i,n}| \lesssim 4$ ,  $J$  e  $K$  dovranno necessariamente agire affievolendo tali segnali, onde evitare che, indipendentemente dagli stimoli forniti, i due anelli raggiungano gli equilibri sulla coda destra della nullclina cubica, precludendo le oscillazioni. Dunque  $J, K < 1$ . Nei modelli di rivalità binoculare a rete neurale presenti in letteratura, i neuroni inibitori inibiscono più neuroni eccitatori alla volta, per riflettere come la forza dell'inibizione sia maggiore di quella dell'eccitazione reciproca e similmente si riscontra ciò nei modelli di campo medio. È stato sperimentalmente osservato, infatti, un rapporto tra neuroni inibitori e neuroni eccitatori nella corteccia visiva pari a 1 ogni 4 (Jones [8]). Alla luce di tali evidenze, per il sistema (3.2) si è scelto di porre  $J < K$ .

### 3.2.2 Simulazioni numeriche

Le simulazioni sono state effettuate variando sistematicamente gli stimoli dati in input agli anelli. In particolare, lo stimolo dell'anello 1 (d'ora in avanti **Alice**) è stato tenuto fisso per ogni particolare set di impulsi forniti all'anello 2 (d'ora in avanti **Bob**), come da Tabella 3.2.

Per ogni coppia di valori di impulso la soluzione numerica del modello è stata calcolata fino al tempo  $t_f = 300$ , così da far terminare un eventuale transiente iniziale. I periodi di dominanza mostrati nei grafici del Capitolo 4 sono stati inferiti mediando tra tutti i neuroni del solo anello A (**Alice**), nella maniera che segue. Per ogni neurone **Alice** sono state determinate le durate delle sue fasi di dominanza e soppressione cercando i picchi positivi e negativi nell'evoluzione temporale della tensione (si veda Figura 3.2). Tali durate sono state mediate prima per ogni neurone singolarmente, tra tutti i neuroni successivamente. In tal modo si è ottenuta la durata media dei periodi di dominanza e soppressione di **Alice**. La durata media dei periodi di dominanza di **Bob** coincide con la durata media dei periodi di soppressione di **Alice**. Alla stessa maniera sono state determinate le incertezze sui periodi, valutate come le deviazioni standard di ciascuna media,

$I_a$	$I_b$	Numero	Incremento
0.01	0.05 – 0.60	55	0.010
0.61	0.15 – 0.60	45	0.010
0.80	0.81 – 0.87	60	0.001
0.88	0.81 – 0.87	60	0.001

Tabella 3.2: Valori degli impulsi esterni forniti ai due anelli nelle varie simulazioni.  $I_a$  è lo stimolo fornito ai neuroni **Alice**,  $I_b$  quello fornito ai **Bob**. I valori  $I_a$  separati dal trattino sono gli estremi del range esplorato per il fissato valore  $I_a$ . Il numero di simulazioni per ogni valore di  $I_a$  è riportato nella colonna «Numero».

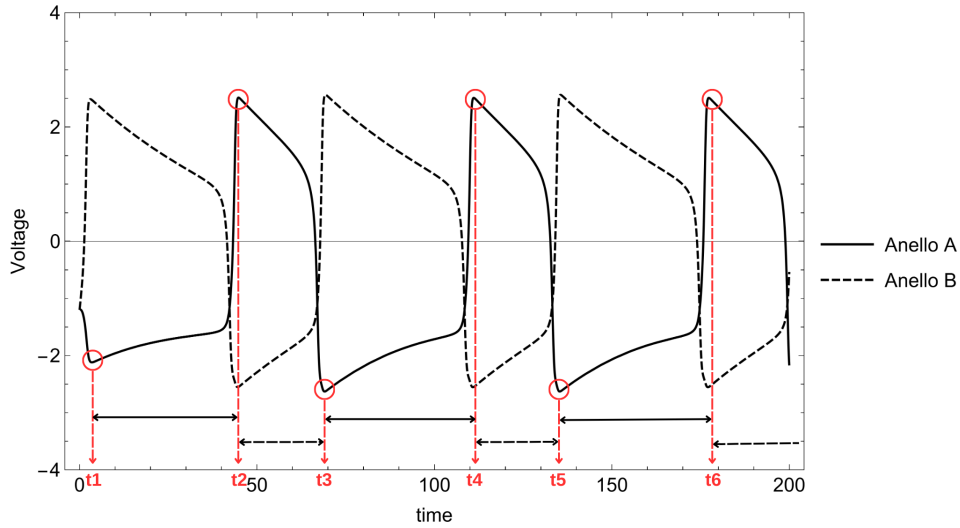


Figura 3.2: Esempio del primo passo della procedura per il calcolo dei periodi.

che tuttavia non sono state riportate nei grafici del Capitolo 4 in quanto nell'ordine di  $10^{-14}$ .

I *fit* degli andamenti dei periodi di dominanza in funzione dello stimolo sono stati effettuati utilizzando il metodo `curve_fit` presente nella libreria Python `Scipy.optimize` ([18]).

I dati sono stati raccolti in un'unica run di esecuzione del programma, durante la quale le simulazioni sono state svolte in parallelo mediante l'uso della libreria Python nativa `multiprocessing`, parte della Python Standard Library ([17]).

I risultati delle simulazioni sono esposti nel Capitolo 4.

# Capitolo 4

## Risultati

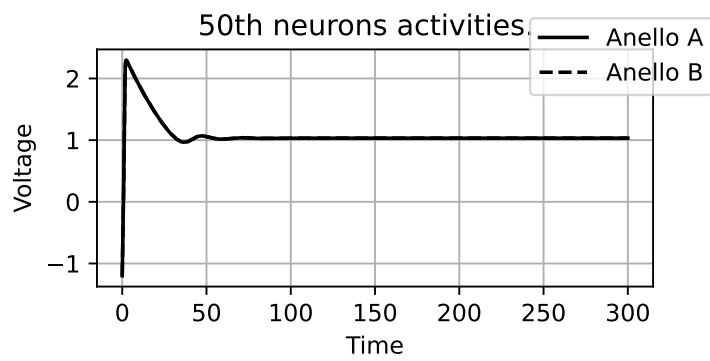
I risultati delle simulazioni numeriche effettuate sono in linea con quanto previsto e il comportamento del modello è coerente con quanto si trova in letteratura. Il sistema mostra stati oscillatori compatibili con le alternanze percettive della rivalità binoculare, durante i quali i neuroni sparano in fase con i loro simili e in controfase coi rivali. Sono inoltre presenti stati di riposo in cui entrambi gli anelli si stabilizzano su una dinamica attiva o passiva, caratteristica sperimentalmente osservata anche nella rivalità binoculare. L'andamento dei tempi di dominanza e soppressione al variare del contrasto degli stimoli è sia qualitativamente che quantitativamente in accordo con le evidenze fisiologiche presenti in letteratura e con il comportamento mostrato da altri modelli a rete neurale.

### 4.1 Regimi comportamentali

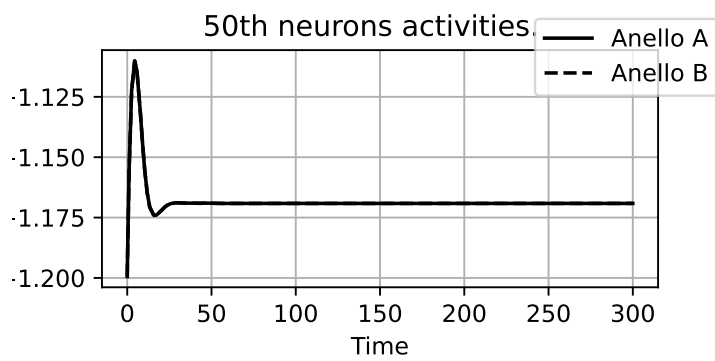
Le simulazioni numeriche mettono in evidenza come, al variare delle combinazioni di stimoli forniti, il comportamento qualitativo del sistema cambi.

Per valori di  $I_a$  e  $I_b$  uguali ed elevati ( $I_a = I_b \gtrsim 1.5$ ) non si manifestano oscillazioni e sia i neuroni di Alice che quelli di Bob, dopo un transiente iniziale, raggiungono uno stato di equilibrio identico e caratterizzato da un'elevata polarizzazione della membrana (Figura 4.1a). Questo comportamento si ritiene sia dovuto all'eccessiva intensità degli impulsi, che spostano l'equilibrio di ogni singolo neurone a destra della nullclina cubica, analogamente con quanto avviene nel modello di FitzHugh-Nagumo. Similmente, quando gli stimoli sono troppo deboli l'impulso iniziale ricevuto dalle cellule non è abbastanza per portarle al ciclo limite e queste, dopo un transiente iniziale, tornano nello stato di riposo iniziale a polarità negativa (Figura 4.1b).

Fornendo al sistema stimoli intermedi (i.e. né eccessivamente forti né eccessivamente deboli) non sempre si verificano alternanze nella dominanza. Per differenze  $|I_a - I_b|$  grandi l'anello ricevente lo stimolo di maggior intensità vince la competizione e sopprime

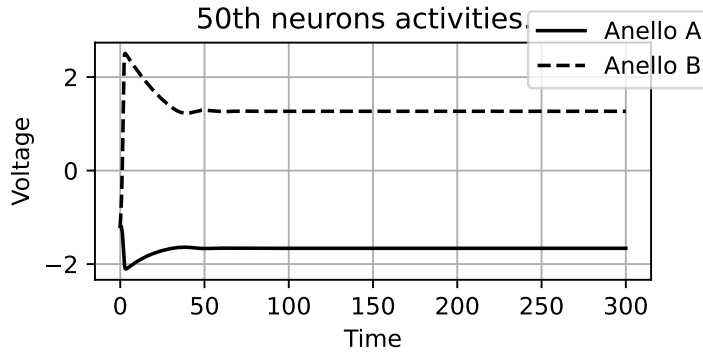


(a) Regime I. I neuroni di entrambi gli anelli si trovano a riposo nel punto di equilibrio ad alto potenziale.

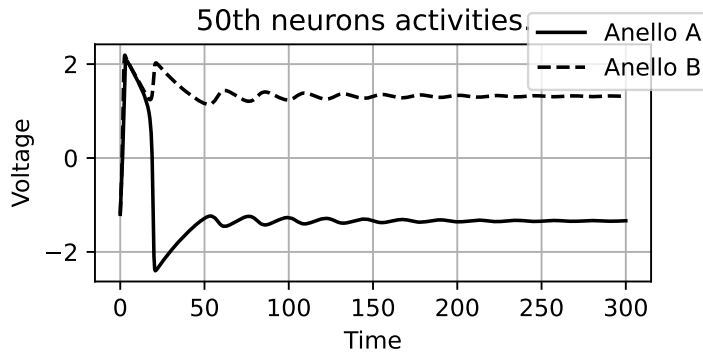


(b) Regime V. I neuroni di entrambi gli anelli si trovano a riposo nel punto di equilibrio a basso potenziale.

Figura 4.1: Dinamica dei 50-esimi neuroni Alice e Bob nei regimi V e I.



(a) Caso di dominanza assoluta di un anello sull'altro dovuta all'elevata differenza tra le intensità degli stimoli.



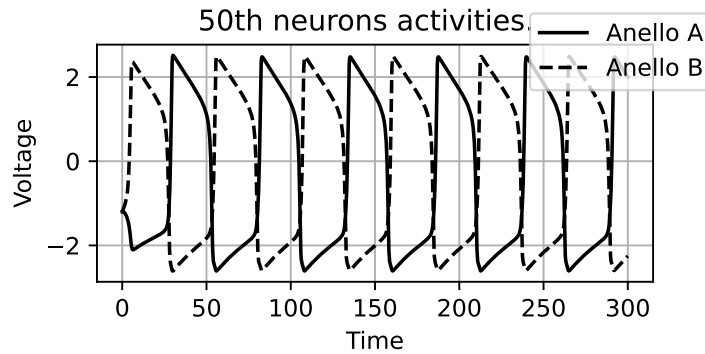
(b) Caso di dominanza assoluta di un anello sull'altro nonostante una piccola differenza negli stimoli. Un esempio di regime III.

Figura 4.2: Dinamica dei 50-esimi neuroni Alice e Bob nel regime WTA.

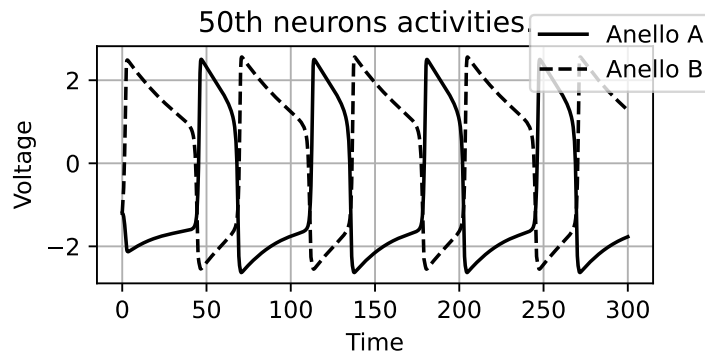
in maniera definitiva il rivale (Figura 4.2a). Lo avviene per differenze piccole tra stimoli di intensità vicine a  $I_a, I_b \approx a/b = 0.875$  (Figura 4.2b).

In tutti gli altri casi il sistema va incontro ad oscillazioni, compatibili con quelle tipiche della rivalità binoculare. Nell'interpretazione data nella sottosezione 3.1.2 ai vari elementi del modello, il segnale che riceve il cervello è quello corrispondente allo stimolo il cui network di riferimento è attivo. Affinché i segnali inviati ai successivi centri di elaborazione siano chiari, soprattutto durante le fasi di rivalità, è necessario che i neuroni della stessa famiglia sparino sempre in fase, così che la polarità  $V$  sia coerente lungo l'interezza dei due anelli. Le simulazioni numeriche rivelano la presenza di tale caratteristica spaziale del network. Il sistema inoltre può mostrare due differenti stati di rivalità. Nel primo, manifesto ad intensità più basse di impulsi esterni, la frequenza delle alternanze percettive diminuisce all'aumentare dello stimolo; nel secondo, manifesto per stimoli più forti, la frequenza delle alternanze percettive aumenta all'aumentare dello





(a) Alternanze nel dominio percettivo.



(b) Alternanze nel dominio percettivo.

Figura 4.3: Dinamica dei 50-esimi neuroni Alice e Bob quando il sistema è in stati oscillatori. In particolare, nel regime IV.

stimolo invece. Grafici di queste evidenze sono mostrati nella successiva sezione 4.2. In entrambi i casi, fissato lo stimolo fornito ad un anello e aumentando lo stimolo fornito al rivale, il sistema presenta un proporzionale aumento della dominanza nella percezione del rivale, come si può notare confrontando le Figura 4.3a e Figura 4.3b.

### 4.1.1 Confronto con la letteratura

I diversi stati riprodotti dal modello per le varie combinazioni di impulsi sono in accordo con quanto esibito da altri modelli di rivalità binoculare, in particolare di campo medio.

Nell'articolo Shpiro et al. [16], gli autori analizzano le soluzioni numeriche dei principali modelli di rivalità binoculare, con lo scopo di metterne in luce caratteristiche comuni. Tutti i modelli da loro considerati, nonostante differenti nei meccanismi di adattamento, inibizione e nella architettura neurale, sono risultati possedere cinque regimi comportamentali — manifesti per diversi range di stimoli —, così chiamati dagli autori:

- Regime I — Both Active at High Levels
- Regime II — High Oscillations with Decreasing Duration
- Regime III — Winner Takes All
- Regime IV — Low Oscillations with Increasing Duration
- Regime V — Both Active at Low Levels

L'ordinamento numerico è progressivo in funzione di stimoli con intensità decrescente. Fornendo impulsi di intensità troppo elevata è stato trovato che tutti i sistemi raggiungono un equilibrio stazionario di alta attività (regime I). Diminuendo l'intensità degli stimoli compaiono delle oscillazioni con frequenze inversamente proporzionali alla variazione degli stimoli che poi scompaiono a favore di stati con dominanza assoluta dello stimolo più forte (regimi II e III). Specularmente, fornendo impulsi troppo deboli i sistemi si stabilizzano su uno stato di bassa attività senza alternanze, per poi dar luogo ad oscillazioni caratterizzate da frequenze proporzionali alle variazioni di intensità degli stimoli (regimi V e IV).

Alcune di queste caratteristiche sono proprie anche della rivalità binoculare. Nel loro lavoro, Shpiro et al. [16] interpretano i regimi I, III e V come i concomitanti neurali dei fenomeni fisiologici di fusione, dominanza assoluta o amalgamazione di cui si è parlato nella sottosezione 1.2.2 del Capitolo 1. Il regime oscillatorio II è invece in contrasto con quanto noto sperimentalmente come *Levelt's proposition IV*, argomento discusso nella successiva sezione 4.2.

Il sistema proposto in questo progetto di tesi mostra una dinamica parzialmente in accordo con ciò che Shpiro et al. [16] hanno trovato per i principali modelli di rivalità binoculare e competizione neuronale. In particolare, il network di FitzHugh-Nagumo possiede — per natura intrinseca — i due punti di equilibrio globale a polarità positiva/negativa dei regimi I e V, mentre la dinamica *Winner Takes All* si manifesta sì per stimoli di intensità intermedia, ma comunque diversa tra i due anelli, diversamente da quanto accade nei modelli di campo medio.

## 4.2 Andamento dei tempi di dominanza

Le durate dei periodi di dominanza dei due anelli, calcolate come descritto nella sottosezione 3.2.2, sono mostrate in Figura 4.4.

Qualitativamente si osserva che: i) aumentare lo stimolo fornito ad un anello aumenta il suo tempo di dominanza; ii) aumentare uno dei due stimoli influenza maggiormente l'anello controlaterale piuttosto che quello ipsilaterale; iii) fornendo agli anelli stimoli uguali e andando a diminuirne uno dei due, la frequenza delle oscillazioni aumenta; iv)

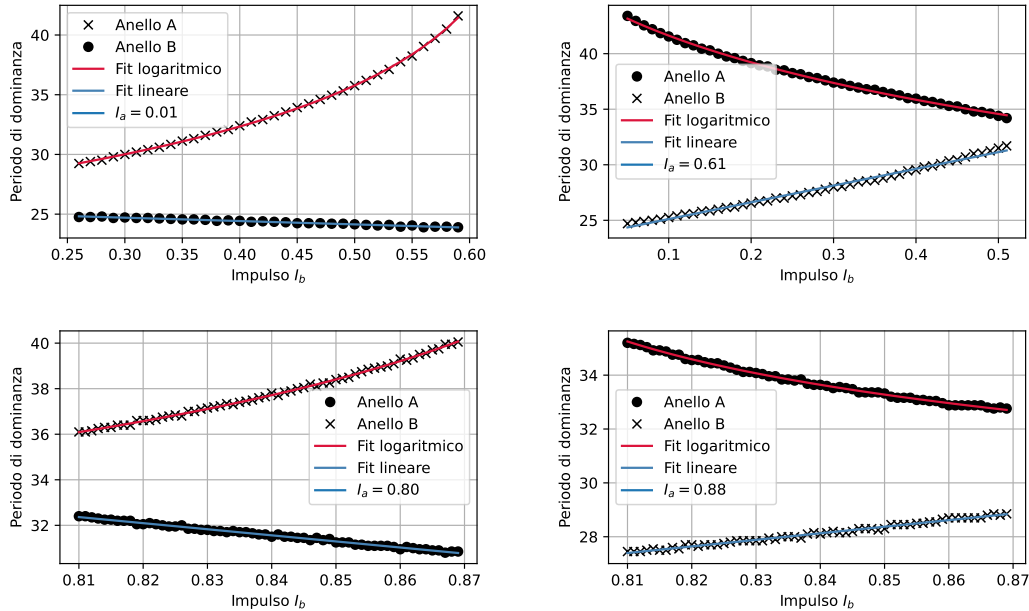


Figura 4.4: Grafici dei tempi medi di dominanza di Alice e Bob, con relativi *fit*, per i valori di  $I_a$  e  $I_b$  della Tabella 3.2.

forrendo agli anelli stimoli uguali e andando ad aumentarne uno dei due, la frequenza delle oscillazioni diminuisce.

Come è possibile osservare dai grafici di Figura 4.4, l'aumento/diminuzione dei tempi di dominanza del network il cui impulso viene variato, ha un andamento pressoché lineare; mentre la diminuzione/aumento del network controlaterale mostra una tendenza non lineare.

#### 4.2.1 Confronto con la letteratura

Lo studio più dettagliato sulla dinamica temporale delle alternanze percettive causate dalla rivalità binoculare è il già citato testo di Levelt [11], nel quale l'autore, integrando le sue osservazioni dirette con tutte le evidenze sperimentali dell'epoca, traccia una dettagliata analisi del fenomeno. La summa di tale opera sono le *Levelt's propositions*:

- I l'aumento della forza di uno dei due stimoli comporta l'aumento della predominanza dello stimolo stesso;
- II l'aumento della forza di uno dei due stimoli non ha effetto sulla durata della dominanza di quello stesso stimolo;

III l'aumento della forza di uno dei due stimoli aumenta la frequenza con cui i due stimoli si alternano nella percezione;

IV l'aumento della forza di entrambi gli stimoli simultaneamente aumenta la frequenza con cui i due stimoli si alternano nella percezione.

Le osservazioni i – iii della sezione precedente sono in linea con le prime tre proposizioni di Levelt. Il comportamento del sistema durante descritto al punto iv ha invece alcun riscontro fisiologico ed è in contrasto con le proposizioni III e IV. Tuttavia, la mancata aderenza a queste ultime è una caratteristica comune anche ad altri modelli di rivalità binoculare, come riportato da Shpiro et al. [16].

In Laing e Chow [10] viene implementato un modello di rivalità binoculare su un anello di neuroni di tipo Hodgkin-Huxley. L'andamento dei periodi di dominanza e soppressione trovato per tale modello è sia qualitativamente che quantitativamente concorde con quanto trovato per il sistema preso in esame in questo lavoro. Nel loro articolo, gli autori ricavano un modello di campo medio associato alla rete neurale e tramite di esso inferiscono le seguenti espressioni per i periodi di dominanza in funzione degli impulsi (Equazioni (9) di Laing e Chow [10]):

$$\begin{aligned} T_a &= -\tau \ln \left( \frac{I_b - \beta}{\beta + \phi - I_a} \right) \\ T_b &= -\tau \ln \left( \frac{I_a - \beta}{\beta + \phi - I_a} \right) \end{aligned} \quad (4.1)$$

dove, nel loro modello,  $\beta$  e  $\phi$  sono parametri relativi all'intensità dell'inibizione e dell'adattamento rispettivamente.

L'andamento non lineare presente nei grafici di Figura 4.4 è compatibile con tali espressioni, come evidenziato dai *fit* sovrainpressi, sebbene non sia stato possibile collegare i parametri dei *fit* con i parametri del modello (3.2). I risultati dei *fit* sono esposti in Tabella 4.1, la funzione usata nel *fit* logaritmico è

$$f(I) = -a \ln(-c(I - b)) \quad (4.2)$$

con parametri  $a, b, c$ .

Set di dati	$a$	$b$	$c$	$\chi^2$ della (4.2)	Pendenza	Intercetta	$R^2$
$I_a = 0.01$	7.23	0.67	0.04	0.003	-2.81	25.54	0.99
$I_a = 0.61$	8.22	-0.19	-0.02	0.012	15.06	23.61	0.99
$I_a = 0.80$	4.83	0.92	0.005	0.003	-26.73	54.02	0.99
$I_a = 0.88$	2.44	0.78	-1.64e-5	0.002	24.41	7.63	0.99

Tabella 4.1: Risultati dei *fit*. I set di dati sono indicizzati dai valori di  $I_a$ , tenuti costanti durante le simulazioni, e si riferiscono alle Tabella 3.2 e Figura 4.4.

# Capitolo 5

## Conclusioni

In questo elaborato è stato proposto un modello di rivalità binoculare, biologicamente ispirato, basato sull'interazione di due network di neuroni di FitzHugh-Nagumo.

Le simulazioni numeriche svolte, atte a studiare il comportamento di tale sistema, mettono in evidenza la sua capacità di riprodurre in maniera accurata alcuni aspetti tipici e distintivi del fenomeno, di cui in particolare le tre delle quattro proposizioni di Levelt. Il disaccordo con la *Levelt's proposition IV* è una caratteristica comune a numerosi modelli di rivalità binoculare presenti in letteratura e si pensa sia dovuta alla presenza, nelle equazioni alla base dei modelli, di due punti di equilibrio simmetrici, che portano i modelli ad avere dinamiche speculari quando gli stimoli esterni sono o deboli o forti. La proposizione IV è inoltre l'unica a non essere stata formulata a partire da dati raccolti da Levelt stesso, ma basandosi su precedenti lavori, e resta, tra le quattro, quella meno indagata sperimentalmente.

In letteratura è presente un modello di rivalità binoculare simile a quello oggetto di questa tesi, ma in cui i neuroni inseriti nella rete neurale sono di tipo Hodgkin-Huxley. L'articolo in cui esso viene studiato è stato preso come riferimento per questo lavoro. La competizione instaurata tra i neuroni FitzHugh-Nagumo è risultata essere assai simile — qualitativamente e quantitativamente — a quanto mostrato dai neuroni Hodgkin-Huxley, suggerendo che le semplificazioni matematiche delle equazioni di FitzHugh-Nagumo riescano a catturare l'essenza della rivalità e che tale fenomeno possa essere ricondotto all'interazione tra inibizione, refrattarietà e auto-eccitamento.

# Bibliografia

- [1] David AU - Carmel et al. «How to Create and Use Binocular Rivalry». In: *JoVE* 45 (nov. 2010), e2030. ISSN: 1940-087X. DOI: 10.3791/2030. URL: <https://doi.org/10.3791/2030>.
- [2] Randolph Blake e Nikos K. Logothetis. «Visual competition». In: *Nature Reviews Neuroscience* 3.1 (gen. 2002), pp. 13–21. ISSN: 1471-0048. DOI: 10.1038/nrn701. URL: <https://doi.org/10.1038/nrn701>.
- [3] J.R. Dormand e P.J. Prince. «A family of embedded Runge-Kutta formulae». In: *Journal of Computational and Applied Mathematics* 6.1 (1980), pp. 19–26. ISSN: 0377-0427. DOI: [https://doi.org/10.1016/0771-050X\(80\)90013-3](https://doi.org/10.1016/0771-050X(80)90013-3). URL: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/0771050X80900133>.
- [4] R Fitzhugh. «Impulses and Physiological States in Theoretical Models of Nerve Membrane». en. In: *Biophys J* 1.6 (lug. 1961), pp. 445–466.
- [5] Ernst Hairer e Gerhard Wanner. *Solving Ordinary Differential Equations II. Stiff and Differential-Algebraic Problems*. Vol. 14. Gen. 1996. DOI: 10.1007/978-3-662-09947-6.
- [6] A L Hodgkin e A F Huxley. «A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve». en. In: *J Physiol* 117.4 (ago. 1952), pp. 500–544.
- [7] E. M. Izhikevich e R. FitzHugh. «FitzHugh-Nagumo model». In: *Scholarpedia* 1.9 (2006). revision #123664, p. 1349. DOI: 10.4249/scholarpedia.1349.
- [8] Edward G. Jones. «111Overview: Basic Elements of the Cortical Network». In: *The Cortical Neuron*. Oxford University Press, ott. 1995. ISBN: 9780195083309. DOI: 10.1093/acprof:oso/9780195083309.003.0008. URL: <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780195083309.003.0008>.
- [9] T. Kanamaru. «Van der Pol oscillator». In: *Scholarpedia* 2.1 (2007). revision #138698, p. 2202. DOI: 10.4249/scholarpedia.2202.
- [10] Carlo Laing e Carson Chow. «A Spiking Neuron Model for Binocular Rivalry». In: *Journal of computational neuroscience* 12 (gen. 2002), pp. 39–53. DOI: 10.1023/A:1014942129705.

- [11] W. J. M. Levelt. *On binocular rivalry*. eng. The Hague: Mouton The Hague, 1968.
- [12] Jack Pettigrew. «Searching for the Switch: Neural Bases for Perceptual Rivalry Alternations». In: *Brain and Mind* 2 (apr. 2001), pp. 85–118. DOI: 10.1023/A:1017929617197.
- [13] Alberto Porisini. «Basi neurali della percezione visiva conscia e inconscia: evidenze da studi su potenziali evento-correlati». Tesi di dott. URL: <http://amslaurea.unibo.it/15647/>.
- [14] J Rinzel. «Excitation dynamics: insights from simplified membrane models». en. In: *Fed Proc* 44.15 (dic. 1985), pp. 2944–2946.
- [15] Giuseppe Sguera. *Implementation of the FitzHugh-Nagumo model on an annular network*. Ver. 0.2. Nov. 2023.
- [16] Asya Shpiro et al. «Dynamical characteristics common to neuronal competition models». en. In: *J Neurophysiol* 97.1 (ott. 2006), pp. 462–473.
- [17] Guido Van Rossum e Fred L. Drake. *Python 3 Reference Manual*. Scotts Valley, CA: CreateSpace, 2009. ISBN: 1441412697.
- [18] Pauli Virtanen et al. «SciPy 1.0: Fundamental Algorithms for Scientific Computing in Python». In: *Nature Methods* 17 (2020), pp. 261–272. DOI: 10.1038/s41592-019-0686-2.
- [19] Nicholas J Wade. «Descriptions of Visual Phenomena from Aristotle to Wheatstone». In: *Perception* 25.10 (1996). PMID: 9027920, pp. 1137–1175. DOI: 10.1068/p251137. eprint: <https://doi.org/10.1068/p251137>. URL: <https://doi.org/10.1068/p251137>.
- [20] Hugh R. Wilson, Randolph Blake e Sang-Hun Lee. «Dynamics of travelling waves in visual perception». In: *Nature* 412.6850 (ago. 2001), pp. 907–910. ISSN: 1476-4687. DOI: 10.1038/35091066. URL: <https://doi.org/10.1038/35091066>.