

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI BOLOGNA

Scuola di Scienze
Corso di Laurea in Fisica

Soluzione del modello di apprendimento BCM in presenza di ambiente generalizzato

Relatore:
Prof. Gastone Castellani

Presentata da:
Laura Acquaviva

Sessione III
Anno Accademico 2014/2015

"Che vuol dire "reale"? Dammi una definizione di "reale". Se ti riferisci a quello che percepiamo, a quello che possiamo odorare, toccare e vedere, quel reale sono semplici segnali elettrici interpretati dal cervello"

Morpheus, The Matrix (1999)

Sommario

In questa tesi viene illustrato il modello BCM, formulato nel 1982 con l'intento di spiegare il fenomeno di apprendimento neuronale, definito come "plasticità sinaptica".

Si passa successivamente ad una descrizione dettagliata del comportamento di un singolo neurone, per poi estendere la trattazione alle reti neuronali.

L'esposizione degli argomenti viene effettuata considerando cellule esposte a distribuzioni di input linearmente indipendenti.

Viene proposto infine un metodo per adattare il modello al caso linearmente dipendente.

Ringraziamenti

Finalmente siamo giunti al termine di questo percorso, che è stato per me una vera e propria scuola di vita.

Volevo innanzitutto ringraziare tutta la mia famiglia, senza la quale non sarebbe stato possibile vivere questa esperienza, per aver creduto in me fino alla fine.

Un ringraziamento particolare va ad Arturo, per i suoi consigli preziosi e per avermi sopportato e supportato in questi tre anni.

Grazie ai miei amici fisici per i momenti condivisi assieme e ai miei amici di Pesaro che mi sono sempre stati vicini.

Grazie alle mie coinquiline per aver reso la convivenza un'esperienza divertente e per avermi sempre ascoltata.

Volevo ringraziare anche il mio relatore, per essere sempre stato disponibile e avermi assistito in questo lavoro di tesi.

Infine, grazie di cuore ai miei amici buddisti, per non aver mai smesso di incoraggiarmi e ricordarmi l'importanza della determinazione.

Indice

1	Il modello BCM	5
1.1	I neuroni	5
1.1.1	Struttura del neurone	5
1.1.2	L'impulso nervoso	7
1.1.3	La sinapsi	7
1.1.4	Tipi di neuroni	8
1.1.5	La corteccia visiva primaria	8
1.1.6	Le curve di risposta	9
1.2	La dinamica neuronale	10
1.2.1	Parametri neuronali	10
1.3	La selettività neuronale	11
1.4	La plasticità sinaptica	12
1.4.1	Il principio di Hebb	13
1.5	Dinamica della plasticità sinaptica	13
1.6	I punti critici	16
1.6.1	Caso bidimensionale	17
1.6.2	Caso K-dimensionale	18
1.7	Risposta selettiva all'orientamento e interazione binoculare nella corteccia visiva	20
1.7.1	Input monoculare normale	20
1.7.2	Input monoculare ristretto	21
1.7.3	Input binoculare	22
1.8	Sviluppo neuronale in differenti condizioni di apprendimento	22
1.8.1	Risultati teorici	23
1.9	Considerazioni	27
1.9.1	Neuroni monoculari	27
1.9.2	Neuroni binoculari	27
2	Trattazione in ambiente linearmente indipendente	28
2.1	Neurone lineare singolo	29
2.1.1	Caso bidimensionale	30

2.1.2	Caso K-dimensionale	32
2.2	Rete neuronale con connessioni laterali	33
2.2.1	Caso bidimensionale	34
2.2.2	Rete di Ω neuroni	36
2.3	I punti fissi	36
2.4	Neuroni non lineari	37
3	Soluzione per ambiente generalizzato	39
3.1	Neurone lineare singolo	39
3.2	Neurone bidimensionale in ambiente tridimensionale	41
	Conclusioni	44
	A Calcolo delle soluzioni linearmente dipendenti	45
	Bibliografia	47

Capitolo 1

Il modello BCM

Il modello di apprendimento neuronale BCM venne proposto per la prima volta in un articolo del 1982 e deve il suo nome alle lettere iniziali dei cognomi dei suoi ideatori: Elie L. Bienenstock, Leon N. Cooper e Paul W. Munro.

Con questa pubblicazione, i tre scienziati vollero fornire un valido modello matematico per spiegare l'attività neuronale in presenza di stimoli di diverso tipo.

In particolare, l'articolo in questione esamina lo sviluppo della selettività neuronale nella corteccia visiva dei vertebrati.

A supporto di questa teoria sono stati condotti numerosi esperimenti su cuccioli di gatto: i soggetti sono stati posti in svariati tipi di ambiente, in presenza quindi di stimoli differenti; successivamente è stata misurata la risposta delle cellule nervose agli input forniti.

Verranno in seguito esposti i risultati delle ricerche condotte e analizzati i differenti casi.

1.1 I neuroni

Il sistema nervoso degli animali è formato da tessuto nervoso, che a sua volta si compone di unità cellulari: i neuroni, responsabili della ricezione, elaborazione e trasmissione di informazioni all'interno del corpo umano.

Questo processo di scambio dati avviene per mezzo di impulsi nervosi: segnali elettrici che si propagano lungo la fibra nervosa e che si trasmettono da un neurone all'altro mediante sinapsi e sostanze chimiche, i neurotrasmettitori, che facilitano la propagazione dell'impulso.

1.1.1 Struttura del neurone

Come è possibile osservare in Figura 1.1, la cellula neuronale si compone di quattro elementi principali, ciascuno dotato di una o più funzioni specifiche:

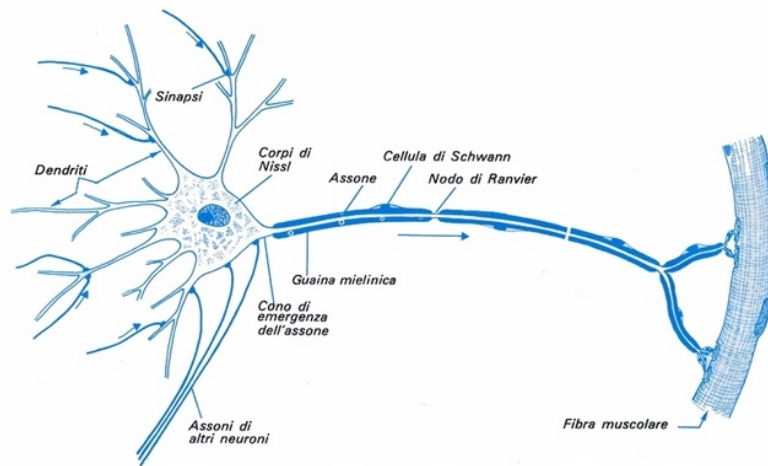


Figura 1.1: *Rappresentazione di un neurone motorio. Il verso della freccia corrisponde alla direzione dell'impulso.*

1. Il corpo cellulare o soma, è la parte centrale della cellula, dove risiedono il nucleo e l'apparato di biosintesi, addetto alla produzione dei costituenti di membrana, degli enzimi e di altre sostanze chimiche necessarie per lo svolgimento delle funzioni metaboliche cellulari;
2. I dendriti, sono prolungamenti tubulari del corpo cellulare che, diramandosi, conferiscono al neurone la sua caratteristica struttura ramificata. La loro funzione è quella di ricevere segnali in arrivo da altre cellule adiacenti, i quali vengono trasmessi al dendrite in zone specifiche: le sinapsi;
3. Il cono di emergenza, è la parte terminale del nucleo cellulare; in esso si originano l'assone e l'impulso elettrico che vi si propaga;
4. L'assone, è un prolungamento sottile del neurone di dimensioni variabili a seconda della funzione (può raggiungere lunghezze oltre il metro). Nei vertebrati l'assone è rivestito da una membrana con funzione isolante, detta guaina mielinica, che presenta interruzioni (nodi di Ranvier) che facilitano la propagazione del segnale. La funzione dell'assone è quella di trasmettere l'impulso elettrico dal nucleo alle cellule bersaglio. La velocità di trasmissione è garantita dalla presenza della guaina mielinica. La parte terminale dell'assone si dirama e culmina in sinapsi, che raggiungeranno altre cellule nervose per trasmettere loro segnali.

1.1.2 L'impulso nervoso

Come già precedentemente accennato, i neuroni sono cellule altamente specializzate nella ricezione, elaborazione e trasmissione di segnali elettrici.

I prolungamenti dei neuroni possono essere paragonati a conduttori, attraverso i quali avviene la propagazione dell'impulso.

Nelle cellule nervose il segnale viene generato e propagato sfruttando la differenza di potenziale elettrico tra l'interno e l'esterno della membrana cellulare, detta potenziale d'azione, che si origina a causa della diversa distribuzione delle cariche elettriche sulle due parti. La propagazione dell'impulso generato avviene di solito lungo un'unica direzione, dai dendriti verso l'assone.

Una volta che il segnale si è propagato lungo la fibra nervosa giunge al terminale sinaptico e viene trasmesso al neurone bersaglio, direttamente o indirettamente (neurotrasmettitori), attraverso le sinapsi.

1.1.3 La sinapsi

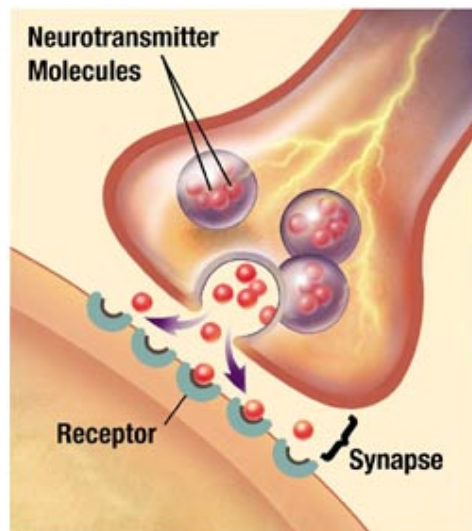


Figura 1.2: *Schema di sinapsi biochimica*

La sinapsi è una struttura che collega le cellule nervose fra loro oppure con altri tipi di cellule (es. sensoriali), consentendone la comunicazione mediante trasmissione di impulsi nervosi. Per quanto riguarda la funzionalità, possiamo distinguere due tipi di sinapsi: elettrica e chimica.

Nella sinapsi elettrica, presente negli invertebrati, la trasmissione del segnale avviene per passaggio diretto di corrente elettrica ed è bidirezionale.

La sinapsi chimica, presente invece nei vertebrati, è più complessa: la trasmissione di corrente non è diretta, ma avviene mediante sostanze chimiche, i neurotrasmettitori.

La sinapsi chimica

Nei mammiferi le sinapsi sono perlopiù di tipo chimico (Figura 1.2), vengono perciò utilizzati neurotrasmettitori per lo scambio di informazioni tra cellule e, come già accennato, la trasmissione è unidirezionale.

La sinapsi chimica si compone di tre parti: il terminale presinaptico (assone terminale), la fessura sinaptica e il terminale postsinaptico.

Nel terminale presinaptico si trovano, contenuti in vescicole, i neurotrasmettitori, che per effetto del potenziale d'azione vengono rilasciati nella fessura sinaptica.

Qui entrano in contatto con appositi recettori posti nel terminale postsinaptico, producendo nella cellula postsinaptica una risposta allo stimolo nervoso ricevuto.

1.1.4 Tipi di neuroni

Dal punto di vista funzionale, è possibile distinguere i neuroni in tre categorie:

1. Sensitivi o afferenti, acquisiscono stimoli dai recettori sensitivi periferici e trasportano le relative informazioni al Sistema Nervoso Centrale (SNC);
2. Intercalari o interneuroni, sono i più numerosi, si trovano prevalentemente nell'encefalo e nel midollo spinale e la loro funzione è quella di coordinare neuroni sensitivi e motori;
3. Motori (motoneuroni) o efferenti, il loro compito è mandare impulsi di tipo motorio agli organi periferici. I loro corpi cellulari sono situati nel SNC, mentre gli assoni sono connessi ai muscoli periferici.

Possono essere distinte due ulteriori categorie di motoneuroni in base al tipo di muscolatura interessata: somatomotori, che innervano fibre muscolari striate (muscoli volontari) o visceroeffettori, che innervano fibre muscolari lisce proprie degli organi interni (muscoli involontari).

1.1.5 La corteccia visiva primaria

L'area del cervello addetta alle funzioni riguardanti la vista è detta corteccia visiva e si suddivide a sua volta in cinque aree, la cui denominazione va da V1 a V5.

La sua attività consiste nel trasformare serie di impulsi provenienti dal nervo ottico in immagini dritte, colorate e tridimensionali.

Un ruolo particolare è svolto dalla corteccia visiva primaria o V1 (corrispondente alla diciassettesima area di Brodmann), localizzata nel polo posteriore del lobo occipitale.

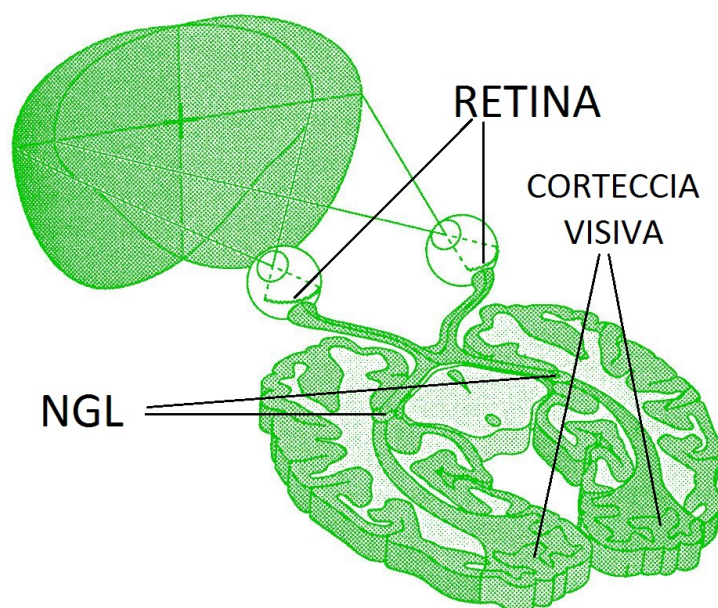


Figura 1.3: *Schema del percorso che collega occhi e corteccia visiva primaria. Il segnale elettrico arriva agli occhi (si notino le corrispondenze fra retina e campo visivo), per passare poi nel NGL (nucleo genicolato laterale), che modula il flusso di informazioni dirette alla corteccia visiva primaria.*

Si tratta di un'area altamente specializzata negli aspetti spaziali della visione: la sua funzione è infatti quella di processare informazioni relative a forma e collocazione di oggetti statici oppure in moto nel campo visivo.

Esiste difatti una precisa corrispondenza fra una certa posizione nella V1 e un determinato punto del campo visivo.

La risposta dei neuroni della corteccia visiva primaria è particolarmente sensibile alle minime variazioni di orientamento e frequenza degli stimoli visivi: questo garantisce una visuale ad alta precisione, tipicamente presente nei mammiferi.

1.1.6 Le curve di risposta

Per rappresentare l'attività neuronale vengono usati grafici che ne mostrano l'andamento della risposta, generalmente in funzione della frequenza, detti "curve di risposta".

Il loro andamento presenta solitamente dei massimi, che corrispondono ai valori di frequenza per cui i quali il neurone produce l'output maggiore (Figura 1.4).

Ciò permette di capire per quale tipo di stimoli la cellula esaminata ha sviluppato la massima selettività. Questo processo verrà descritto in dettaglio successivamente.

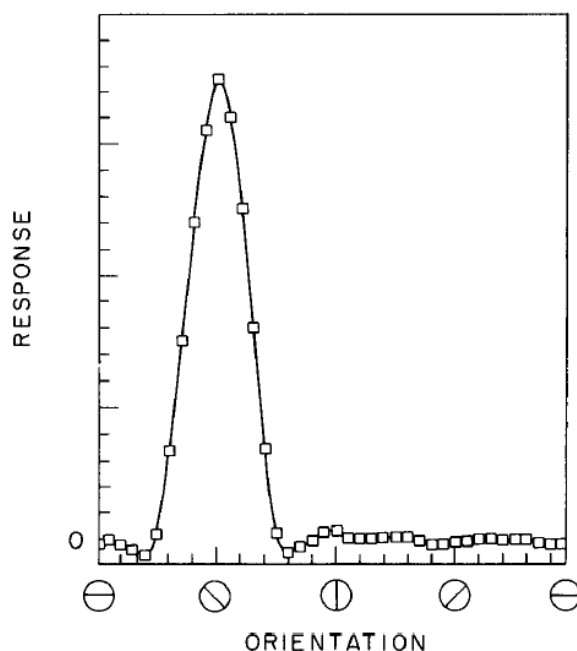


Figura 1.4: Esempio di curva di risposta di un neurone soggetto a stimoli provenienti da diversi orientamenti in ambiente circolare. Come indicato dalla presenza del massimo, la cellula ha sviluppato preferenza per un orientamento specifico: questo processo è definito "selettività".

1.2 La dinamica neuronale

È possibile descrivere l'attività di un neurone considerandolo come un dispositivo che opera un'integrazione dei segnali provenienti dai dendriti: viene quindi compiuta una rielaborazione dell'input ricevuto e prodotto un relativo output.

Questo significa che l'output neuronale ad un istante t è funzione dell'input ricevuto e dell'efficacia sinaptica all'istante stesso.

L'efficacia è un parametro che indica l'entità della risposta della sinapsi, misura ovvero la sua capacità di influenzare il segnale nel passaggio dal neurone presinaptico a quello postsinaptico.

1.2.1 Parametri neuronali

Si consideri un singolo neurone il cui soma è dotato di N sinapsi dendritiche.

Indicando le sinapsi con l'indice j , dove

$$j = 1, \dots, N \quad (1.1)$$

è possibile definire i parametri dell'attività neuronale precedentemente accennati:

1. $m_j(t)$, l'efficacia della j -esima sinapsi al tempo t ;
2. $d_j(t)$, l'input che raggiunge la j -esima sinapsi al tempo t ;
3. $c(t)$, l'output (o risposta postsinaptica) al tempo t .

L'efficacia sinaptica concorre assieme all'input alla formazione dell'output, che viene quindi espresso mediante la seguente sommatoria sulle N sinapsi:

$$c(t) = \sum_{j=1}^N m_j(t)d_j(t) \quad (1.2)$$

dove, per semplificazione, $c(t)$ è stata considerata funzione lineare degli altri due parametri (la funzione non deve necessariamente avere una forma specifica nella trattazione, in quanto è quasi sempre possibile ricondursi al caso lineare).

Forma vettoriale

L'efficacia sinaptica e l'input vengono anche espressi in forma vettoriale:

$$\mathbf{m}(t) = (m_1(t), m_2(t), \dots, m_N(t)) \quad (1.3)$$

$$\mathbf{d}(t) = (d_1(t), d_2(t), \dots, d_N(t)) \quad (1.4)$$

Di conseguenza, l'output è dato dal prodotto scalare di (1.3) e (1.4):

$$c(t) = \mathbf{m}(t) \cdot \mathbf{d}(t) \quad (1.5)$$

I vettori $\mathbf{m}(t)$ e $\mathbf{d}(t)$, definiti rispettivamente "stato del neurone al tempo t " e "vettore di input", presentano componenti reali e hanno dimensione N pari al numero totale di sinapsi.

1.3 La selettività neuronale

Con il termine "selettività" si indica la naturale tendenza dei neuroni, in particolar modo di quelli sensitivi, a fornire una risposta solo a stimoli specifici.

La cellula potrebbe ad esempio manifestare preferenza per tonalità sonore di una certa frequenza, oppure per un determinato colore o luminosità, orientazione spaziale, eccetera. Lo sviluppo della selettività neuronale è fortemente condizionato dall'ambiente a cui la cellula nervosa è sottoposta, ovvero dai valori del vettore di input $\mathbf{d}(t)$.

È possibile quindi pensare al vettore di input come ad una variabile casuale \mathbf{d} , che può assumere valori discreti o continui nello spazio degli input indirizzati al neurone Ω .

Questo spazio può essere ricondotto a \mathbb{R}^N , essendo proprio N la dimensione del vettore di input.

La distribuzione della variabile \mathbf{d} definisce l'ambiente a cui è esposta la cellula.

L'indice di selettività

Un parametro utile per definire lo stato selettivo del neurone Ω è l'indice di selettività sotto indicato:

$$Sel_{\mathbf{d}}(\Omega) = 1 - \frac{\text{valor medio della risposta a } \mathbf{d} \text{ da parte di } \Omega}{\text{risposta massima a } \mathbf{d} \text{ da parte di } \Omega} \quad (1.6)$$

Osservando l'espressione (1.6) è possibile intuire che l'indice $Sel_{\mathbf{d}}(\Omega)$ assume valori compresi nell'intervallo reale $[0,1]$.

Per quanto riguarda gli estremi dell'intervallo, $Sel_{\mathbf{d}}(\Omega) = 0$ corrisponde ad una situazione in cui valor medio della risposta e risposta massima coincidono, mentre il caso $Sel_{\mathbf{d}}(\Omega) = 1$ si riferisce ad una condizione di risposta media nulla.

Più l'indice si avvicina a 1, più alta è la selettività sviluppata dal neurone Ω nei confronti dello stimolo \mathbf{d} .

Considerando un neurone di stato $\mathbf{m} \in \mathbb{R}^N$, la definizione (1.6) può essere anche scritta come:

$$Sel_{\mathbf{d}}(\mathbf{m}) = 1 - \frac{E[\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}]}{\max(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d})} \quad (1.7)$$

dove il simbolo $E[...]$ corrisponde al valor medio rispetto alla distribuzione della variabile \mathbf{d} , mentre $\max(...)$ rappresenta il valore massimo.

1.4 La plasticità sinaptica

Nel corso del tempo le sinapsi sono in grado di modificare la propria attività, in modo da ottenere strutture e funzionalità nuove: questo processo, responsabile della selettività discussa nel paragrafo precedente, prende il nome di plasticità sinaptica.

I fattori che lo determinano possono essere divisi in due categorie: quelli dipendenti dall'informazione globale oppure dall'informazione locale.

Per informazione globale si intende un segnale elettrico o chimico che influenza allo stesso modo la maggior parte (o la totalità) delle giunzioni sinaptiche di un certo tipo e appartenenti ad un'area specifica.

Si definisce invece informazione locale un segnale che influenza ogni sinapsi in modo diverso. In questa trattazione l'interesse sarà perlopiù rivolto alla seconda categoria.

1.4.1 Il principio di Hebb

Per quanto riguarda l'effetto dell'informazione locale sulla plasticità sinaptica, lo scienziato Donald O. Hebb propose nel 1949 un modello di apprendimento, conosciuto come "principio di Hebb", che afferma:

"Quando un assone di una cellula A è abbastanza vicino ad una cellula B da attivarla in modo ripetuto o persistente, avviene un processo di crescita o cambiamento metabolico in una o entrambe le cellule, provocando un aumento dell'efficacia di A"

La giunzione sinaptica che connette due neuroni A e B si rafforza quindi solo mediante un'intensa attività simultanea delle due cellule, che si manifesta con un'alta trasmissione di input nella sinapsi stessa.

Questo principio sembra essere particolarmente valido per i neuroni della corteccia cerebrale, che formano un'enorme centro di memoria associativa, dove i neuroni fortemente connessi si attivano simultaneamente, come se fossero un'unica entità funzionale.

Le cellule nervose non sono però soggette esclusivamente ad un processo di crescita sinaptica, ma anche di decrescita, le cui condizioni sono dettate da un principio complementare a quello formulato da Hebb.

Il principio di Stent

Il processo di decrescita sinaptica venne descritto da Gunther S. Stent nel 1973:

"Quando il tentativo dell'assone presinaptico di una cellula A di attivare una cellula postsinaptica B fallisce in modo ripetuto o persistente, mentre B è soggetta ad attivazione da parte di altre cellule presinaptiche, avviene un processo di cambiamento metabolico in una o entrambe le cellule, provocando una diminuzione dell'efficacia di A"

L'aumento dell'efficacia di certe sinapsi nel neurone B è quindi accompagnato da una simultanea diminuzione dell'efficacia di altre sinapsi appartenenti alla medesima cellula. I due principi presentati operano in competizione e sono responsabili dell'apprendimento e dello sviluppo delle cellule corticali.

Questo processo è infatti conosciuto come "competizione spaziale tra neuroni afferenti convergenti".

1.5 Dinamica della plasticità sinaptica

Il meccanismo di modifica dell'attività sinaptica qui trattato non è caratterizzato da competizione spaziale tra sinapsi come descritto in precedenza, ma da competizione temporale fra input diversi.

La modifica dello stato del neurone dipende dalla risposta postsinaptica, comparata con un parametro detto "soglia di variazione", che verrà discusso in seguito.

La variazione dell'efficacia della j -esima sinapsi al tempo t viene espressa per mezzo della seguente equazione:

$$\dot{m}_j(t) = \phi(c(t))d_j(t) - \epsilon m_j(t) \quad (1.8)$$

dove $\phi(c(t))$ è una funzione scalare dell'attività postsinaptica $c(t)$ e cambia segno quando questa raggiunge la soglia di variazione sopra citata θ_M .

Si hanno tre casi a seconda valore assunto da $c(t)$:

1. $\phi(c(t)) < 0$, quando $c(t) < \theta_M$;
2. $\phi(c(t)) = 0$, quando $c(t) = \theta_M$;
3. $\phi(c(t)) > 0$, quando $c(t) > \theta_M$.

Il termine $-\epsilon m_j(t)$ produce una decrescita uniforme estesa a tutte le giunzioni sinaptiche e nei casi in cui ϵ è molto piccolo può essere trascurato senza problemi.

La direzione del vettore m_j può essere parallela o antiparallela a quella del vettore di input d_j , a seconda del valore assunto dalla risposta sinaptica.

Analizzando (1.8) è possibile ottenere la trattazione matematica dei principi di Hebb e Stent:

1. $\dot{m}_j(t) > 0$ (aumento dell'efficacia sinaptica), quando $d_j > 0$ e $c(t) > \theta_M$;
2. $\dot{m}_j(t) < 0$ (diminuzione dell'efficacia sinaptica), quando $d_j > 0$ e $c(t) < \theta_M$.

Il meccanismo appena descritto può essere definito "competizione temporale tra input". Questo modello di plasticità sinaptica venne introdotto per la prima volta da Leon N. Cooper nel 1979.

La prima versione considerava però costante la soglia di variazione θ_M , condizione che minava la stabilità del modello (la risposta sinaptica poteva scendere facilmente sotto θ_M e poi fino allo zero).

Venne quindi ridefinita la soglia di variazione come variabile dipendente dal tempo $\theta_M(t)$.

Notazione vettoriale

L'equazione (1.8) può essere riscritta in notazione vettoriale, trascurando il termine di decrescita ($\epsilon = 0$):

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = \phi(c(t), \bar{c}(t))\mathbf{d}(t) \quad (1.9)$$

dove la funzione ϕ è dipendente dalla risposta postsinaptica $c(t)$ e dal suo valor medio $\bar{c}(t)$, calcolato facendo la media del vettore di input rispetto ad un certo stato del neurone $\mathbf{m}(t)$:

$$\bar{c}(t) = \mathbf{m}(t) \cdot \bar{\mathbf{d}}(t) \quad (1.10)$$

La scelta di utilizzare $\phi(c(t), \bar{c}(t))$ è fondamentale nella determinazione del valore della soglia di variazione, essendo $\theta_M(t)$ fortemente dipendente da $\bar{c}(t)$.

Unendo le equazioni (1.5), (1.9) e (1.10) si ottiene:

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = \phi(\mathbf{m}(t) \cdot \mathbf{d}(t), \mathbf{m}(t) \cdot \bar{\mathbf{d}}(t)) \mathbf{d}(t) \quad (1.11)$$

È importante inserire una ulteriore condizione sulla funzione $\phi(c(t), \bar{c}(t))$, ovvero la seguente:

$$\begin{aligned} \text{sgn } \phi(c(t), \bar{c}(t)) &= \text{sgn} \left(c - \left(\frac{\bar{c}}{c_0} \right)^P \bar{c} \right) && \text{per } c > 0 \\ \phi(c(t), \bar{c}(t)) &= 0 && \text{per ogni valore di } \bar{c} \end{aligned} \quad (1.12)$$

dove c_0 e P sono due costanti positive fissate.

È possibile definire il valore di $\theta_M(t)$ nel modo seguente:

$$\theta_M(t, \bar{c}) = \left(\frac{\bar{c}}{c_0} \right)^P \bar{c} \quad (1.13)$$

Combinando (1.12) e (1.13) si ottiene:

$$\begin{aligned} \text{sgn } \phi(c(t), \bar{c}(t)) &= \text{sgn} (c - \theta_M(t, \bar{c})) && \text{per } c > 0 \\ \phi(c(t), \bar{c}(t)) &= 0 && \text{per ogni valore di } \bar{c} \end{aligned} \quad (1.14)$$

È possibile ottenere, mediante l'analisi di (1.14), una migliore descrizione del processo di plasticità sinaptica:

1. inizialmente, quando $\bar{c} \ll c_0$, si ha $\phi(c, \bar{c}) > 0$ per ogni input appartenente all'ambiente: questo provoca la crescita generale della risposta sinaptica. Come conseguenza il valor medio dell'output \bar{c} aumenta e θ_M assieme a lui;
2. successivamente si ottiene una situazione in cui la risposta prodotta da certi input eccede θ_M , mentre altri rimangono sotto il valore di soglia.

La risposta ai primi continua a crescere, i secondi invece subiscono una decrescita dell'output: questo processo è una forma di competizione temporale fra input;

3. infine, la risposta agli input sfavoriti decade fino a 0, dove la funzione si stabilizza a $\phi(c(t), \bar{c}(t)) = 0$ per ogni valore di \bar{c} (equazione (1.14)). Per quanto riguarda gli input favoriti, l'output corrispondente cresce fino al massimo valore possibile di \bar{c} , per poi stabilizzarsi.

Affinchè il meccanismo descritto sopra si verifichi è necessario che ϕ soddisfi la condizione (1.14).

La forma della funzione $\phi(c(t), \bar{c}(t))$ è fondamentale, in quanto influenza il comportamento del sistema, ad esempio nella determinazione del valore di massima selettività raggiungibile.

1.6 I punti critici

Come già accennato nel paragrafo 1.3, un neurone sottoposto a determinato ambiente, cioè ad una distribuzione discreta o continua della variabile di input \mathbf{d} , tenderà con il tempo a sviluppare selettività nei confronti di particolari stimoli.

Per meglio rappresentare il meccanismo di sviluppo della selettività, il sistema descritto dall'espressione (1.11) può essere raffigurato nello spazio delle fasi, dove i suoi punti di equilibrio sono denominati "punti di selettività".

I punti instabili hanno la caratteristica di essere di bassa selettività, al contrario quelli stabili rappresentano alta selettività.

La condizione di esistenza dei punti critici prevede la limitatezza di (1.11): requisito soddisfatto dalla funzione $\phi(c(t), \bar{c}(t))$, a patto di definire la soglia di variazione θ_M come funzione non lineare di $\bar{c}(t)$.

Si consideri una distribuzione discreta della variabile \mathbf{d} , ad esempio K possibili input:

$$d^1, \dots, d^K \quad (1.15)$$

dove tutti i termini hanno la stessa probabilità $1/K$ di presentarsi.

\mathbf{d} può quindi assumere casualmente, ad ogni incremento temporale, qualsiasi valore della distribuzione.

\mathbf{m} è invece assimilabile ad un processo di Markov, dove la probabilità di avere un certo stato al tempo t dipende unicamente dallo stato all'istante immediatamente precedente (condizione di assenza di memoria del sistema).

I risultati matematici ottenuti per distribuzioni discrete di \mathbf{d} sono di due tipi:

1. la stabilità locale dei punti di equilibrio è garantita a condizione che essi presentino la più alta selettività possibile rispetto alla distribuzione di \mathbf{d} ;

2. la probabilità che \mathbf{m} converga ad uno dei punti fissi di massima selettività per ogni valore iniziale dello spazio delle fasi e per t tendente all'infinito è pari a 1.
Viene quindi sempre raggiunto dal sistema uno stato di selettività dopo un tempo sufficientemente lungo.

1.6.1 Caso bidimensionale

Si consideri, per semplicità, il caso in cui la variabile \mathbf{d} può assumere solo due possibili valori di input:

$$d^1, d^2 \tag{1.16}$$

entrambi caratterizzati dalla stessa probabilità di manifestarsi:

$$P[\mathbf{d} = d^1] = P[\mathbf{d} = d^2] = 1/2 \tag{1.17}$$

Segue immediatamente dalla definizione (1.7) che in questo caso il valore massimo raggiunto da $Sel_{\mathbf{d}}(\mathbf{m})$ è $1/2$.

Il comportamento del sistema nello spazio delle fasi è descritto da due teoremi, preceduti dal seguente lemma:

Lemma 1. *Siano d^1 e d^2 linearmente indipendenti, con \mathbf{d} che soddisfa la condizione (1.17). Allora, per ogni valore di ϕ che soddisfa (1.12), l'equazione (1.11) ammette esattamente quattro punti fissi: m^0, m^1, m^2 ed $m^{1,2}$, con selettività: $Sel_{\mathbf{d}}(m^0) = Sel_{\mathbf{d}}(m^{1,2}) = 0$ e $Sel_{\mathbf{d}}(m^1) = Sel_{\mathbf{d}}(m^2) = 1/2$.*

L'andamento dell'equazione (1.11) dipende quindi dalla geometria degli input, in questo caso dall'angolo compreso fra i due vettori.

Dal Lemma 1 può essere infatti dedotta la seguente condizione:

$$\cos(d^1, d^2) \geq 0 \tag{1.18}$$

(1.18) è facilmente soddisfatta nel caso in cui tutte le componenti dei vettori di input siano positive. A questo punto è possibile enunciare il primo teorema:

Teorema 1. *Si supponga, in aggiunta a ciò che afferma il Lemma 1, che valga la condizione (1.18). Allora i punti m^0 e $m^{1,2}$ sono instabili, mentre m^1 e m^2 sono stabili e, indipendentemente dalle condizioni iniziali, lo stato del sistema converge con probabilità 1 a m^1 oppure a m^2 .*

Il Teorema 1 afferma quindi che lo stato raggiunge la massima selettività, anche quando i due vettori di input sono molto vicini fra loro.

L'ambiente presentato consiste di due stimoli differenti, d^1 e d^2 e viene predetto che le cellule corticali svilupperanno una risposta selettiva, senza una preferenza iniziale, rispetto a uno dei due.

La dimostrazione del Teorema 1 è supportata dall'esistenza di "regioni trappola", esistenti attorno a ciascun punto fisso, illustrate dal Teorema 2:

Teorema 2. *Sotto le stesse condizioni del Teorema 1, esiste attorno al punto fisso stabile $m^1(m^2)$ una regione $F^1(F^2)$ tale che, una volta che lo stato è entrato in $F^1(F^2)$, convergerà con probabilità 1 a $m^1(m^2)$.*

Il Teorema 2 afferma quindi che, una volta raggiunta una certa regione di selettività, questa non può più essere cambiata.

Ciò significa che una volta che le cellule corticali sono diventate selettive nei confronti di determinati stimoli la situazione non cambia, a meno che l'ambiente non subisca modifiche. Quando la condizione (1.18) non si verifica la situazione diviene complicata, in quanto non è garantita l'esistenza delle regioni trappola.

1.6.2 Caso K-dimensionale

Estendendo la descrizione appena fornita al caso multidimensionale, si ha che la variabile \mathbf{d} può assumere K diversi valori, cioè quelli indicati da (1.15).

Come nel caso bidimensionale, i vettori di input sono tutti equiprobabili:

$$P[\mathbf{d} = d^1] = \dots = P[\mathbf{d} = d^K] = 1/K \quad (1.19)$$

È possibile quindi definire il seguente lemma:

Lemma 2. *Siano d^1, d^2, \dots, d^K linearmente indipendenti, con \mathbf{d} che soddisfa la condizione (1.19). Allora, per ogni valore di ϕ che soddisfa (1.12), l'equazione (1.11) ammette esattamente 2^K punti fissi con selettività $0, 1/K, 2/K, \dots, (K-1)K$. Ci sono quindi K punti fissi m^1, \dots, m^K di selettività $(K-1)K$.*

Ovviamente $(K-1)K$ è il valore massimo raggiunto da $Sel_{\mathbf{d}}(\mathbf{m})$.

La situazione è ora ben più complicata, non essendo più ovvio che la condizione geometrica (1.18) garantisca la stabilità dei punti fissi di massima selettività.

È tuttavia possibile definire un nuovo teorema:

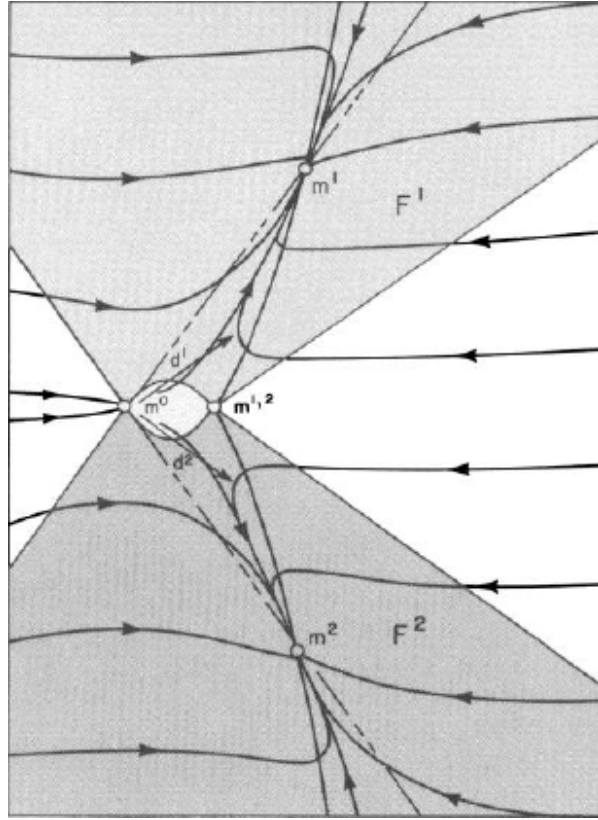


Figura 1.5: Rappresentazione del ritratto di fase dell'equazione (1.11) in un ambiente di due soli input, d^1 e d^2 . Si notino i punti fissi instabili $m^{1,2}, m^0$ e quelli stabili m^1, m^2 , circondati dalle corrispondenti regioni trappola F^1 e F^2 . Le traiettorie sono determinate dalla forma della funzione ϕ e dalla precisa sequenza di input (sistema stocastico).

Teorema 3. Si supponga, in aggiunta a ciò che afferma il Lemma 2, che d^1, \dots, d^K siano mutuamente ortogonali o quasi ortogonali. Allora i K punti fissi di massima selettività sono stabili e, indipendentemente dalle condizioni iniziali, lo stato del sistema converge ad uno di essi con probabilità 1.

Vale anche in questo caso una situazione analoga al Teorema 2: sono quindi presenti regioni trappola attorno ai K punti fissi altamente selettivi.

Anche se il caso multidimensionale non è stato risolto analiticamente, le simulazioni al computer suggeriscono che le condizioni di mutua ortogonalità e indipendenza lineare non siano vincolanti per il raggiungimento del valore asintotico di massima selettività.

1.7 Risposta selettiva all'orientamento e interazione binoculare nella corteccia visiva

In questa sezione viene presentato un esempio di quanto trattato finora, ovvero lo sviluppo della selettività all'orientamento di un certo segnale e l'interazione binoculare nella corteccia visiva dei mammiferi.

Lo sviluppo di queste caratteristiche nei soggetti dipende fortemente dal normale funzionamento dell'apparato visivo durante le prime settimane o mesi di vita.

Verrà infatti successivamente dimostrato come evolve la selettività sia in condizioni normali di sviluppo, sia in ambiente visivo ristretto.

Si supponga di costruire un ambiente dotato di stimoli caratterizzati da parametri tutti costanti, tranne uno, l'orientamento, uniformemente distribuito su un percorso chiuso a simmetria circolare.

Lo sviluppo della selettività dipende quindi esclusivamente dall'orientamento dello stimolo e non da altri fattori, considerabili come rumore.

Per ottenere la curva di risposta di un neurone nella situazione appena descritta, viene solitamente creata una variabile \mathbf{d} uniformemente distribuita su una famiglia di punti di \mathbb{R}^N , dotata appunto di simmetria circolare.

La variabile random \mathbf{d} così distribuita definisce un "ambiente circolare", la cui condizione di esistenza è matematicamente definita come segue: la matrice dei prodotti scalari dei vettori d^1, \dots, d^K è circolare (cioè ogni riga si ottiene da quella immediatamente superiore spostata a destra di una colonna) e le sue righe sono unimodali (hanno cioè un solo valore massimo).

La distribuzione appena descritta è caratterizzata da tre parametri: N (numero di sinapsi), K (possibili valori di input) e un indicatore della mutua distanza fra i vettori d^i , ad esempio $\min \cos(d^i, d^j)$.

Pur avendo definito un insieme continuo di variabili \mathbf{d} , in questa trattazione verrà considerata, per semplificazione matematica, una distribuzione discreta di vettori d^1, \dots, d^K .

1.7.1 Input monoculare normale

Per analizzare il comportamento di un sistema monoculare in un ambiente circolare occorre sottoporre l'equazione (1.11) ad una varietà di distribuzioni circolari \mathbf{d} e di funzioni ϕ che soddisfino la condizione (1.12).

Le simulazioni condotte mostrano il seguente andamento:

1. Lo stato converge rapidamente ad un punto fisso o *attrattore*;
2. Esistono diversi tipi di attrattori. Per determinati valori di \mathbf{d} e ϕ , essi presentano tutti la medesima selettività, che si avvicina asintoticamente al valore massimo possibile;

3. La curva di risposta è sempre unimodale, cioè è presente un solo valore massimo. Di conseguenza, ciascun attrattore ha un orientamento privilegiato;
4. Esiste un attrattore per ogni possibile orientamento;
5. In assenza di preferenze iniziali, tutti gli orientamenti presentano uguale probabilità di attrarre lo stato. Sarà la sequenza di input ricevuta a determinare quale fra questi sarà favorito.

1.7.2 Input monoculare ristretto

Per trattare questo caso occorre reintrodurre il termine di decrescita uniforme $-\epsilon_m(t)$, precedentemente trascurato. Esso diviene utile quando il neurone viene sottoposto ad una distribuzione di input \mathbf{d} in un periodo successivo allo sviluppo (cioè dopo aver già raggiunto una certa selettività).

Si consideri una situazione in cui l'ambiente è costituito da un singolo stimolo d^1 . È facile allora dimostrare che il sistema (1.11), sotto la condizione (1.12), ammette un attrattore m^1 che soddisfa:

$$m^1 \cdot d^1 \simeq c_0 \quad \text{per piccoli valori di } \epsilon \quad (1.20)$$

Ovviamente, per ogni d ortogonale a d^1 , m^1 soddisfa:

$$m^1 \cdot d = 0 \quad \text{per } \epsilon > 0 \quad (1.21)$$

La risposta ad una sequenza di input d non ortogonale a d^1 dipende invece sia dal valore di ϵ che dalla geometria del sistema, cioè da $\cos(d, d^1)$.

Si consideri ad esempio una situazione in cui $m^1 \cdot d \simeq 1/2(m^1 \cdot d^1)$ per $\cos(d, d^1) = 0.5$. La selettività di un neurone nello stato m^1 rispetto all'ambiente circolare (d^1, \dots, d^K) , tale per cui $\min \cos(d, d^1) = 0.5$, sarebbe minore di 0,5.

Questo è in contrasto con l'alta selettività raggiunta da un neurone esposto a tutti gli input d^1, \dots, d^K .

L'ambiente con un solo input corrisponde ad una situazione in cui un animale è sottoposto a stimoli provenienti da un solo orientamento. In questo caso le cellule nervose della corteccia cerebrale sviluppano tutte la medesima selettività nei confronti di d^1 , molto più bassa rispetto ad una situazione di input monoculare normale descritta nella sezione precedente.

1.7.3 Input binoculare

Consideriamo ora un sistema binoculare in ambiente circolare. La risposta neuronale al tempo t diventa allora:

$$c(t) = \mathbf{m}_d(t) \cdot \mathbf{d}_d(t) + \mathbf{m}_s(t) \cdot \mathbf{d}_s(t) \quad (1.22)$$

dove \mathbf{m}_d e \mathbf{m}_s corrispondono rispettivamente allo stato evolutivo destro e sinistro. Esistono ora diverse possibilità per l'input $(\mathbf{d}_d(t), \mathbf{d}_s(t))$, a seconda delle condizioni a cui il neurone è sottoposto.

I risultati delle simulazioni sono riassunti nei seguenti punti principali:

1. In un ambiente dove viene simulato uno sviluppo binoculare normale, la cellula diviene selettiva all'orientamento e binoculare, con preferenza per lo stesso orientamento da parte dei due occhi;
2. In un ambiente dove viene simulata una situazione di privazione monoculare, la cellula diviene monoculare e selettiva all'orientamento, indipendentemente dal suo stato iniziale;
3. In un ambiente dove viene simulata una situazione di privazione binoculare, la cellula perde qualsiasi selettività all'orientamento, ma in genere non la sua reattività.

1.8 Sviluppo neuronale in differenti condizioni di apprendimento

In questa sezione vengono analizzati risultati sperimentali condotti sullo sviluppo della corteccia visiva primaria nei cuccioli di gatto.

Quanto i soggetti aprono gli occhi per la prima volta (una settimana dopo la nascita), poche cellule sono reattive agli stimoli visivi: la risposta è generalmente lenta e affaticata.

Verso la seconda settimana di vita, alcune cellule corticali stimolate visivamente sono già selettive all'orientamento, indipendentemente dall'esperienza visiva precedente dell'animale.

Lo sviluppo della selettività viene esaminato sotto differenti circostanze di crescita degli animali:

1. Apprendimento normale (AN): in questo caso si assiste allo sviluppo della selettività all'orientamento, che si estende a tutte le cellule visive dell'area 17. Verso la sesta settimana di età l'80% delle cellule è reattivo agli stimoli e la visione è binoculare;

2. Apprendimento al buio (AB): l'animale è sottoposto alla più totale oscurità dalla nascita fino alle sette settimane di vita. Allora le cellule selettive saranno assenti o poche (dallo 0 al 15%) e nessuno dei due occhi sarà dominante rispetto all'altro;
3. Privazione binoculare (PB): le palpebre degli animali vengono chiuse dalla nascita fino alle sette settimane di vita, vengono quindi privati entrambi gli occhi della vista. La percentuale di cellule visive selettive va dal 12 al 50% e la quantità di cellule binoculari è minore del normale;
4. Privazione monoculare (PM): solo uno dei due occhi viene chiuso, si ha quindi un occhio in netto vantaggio rispetto all'altro. Questa situazione provoca le conseguenze più significative: si ha infatti una rapida perdita della binocularità, a vantaggio dell'occhio aperto. Invertendo la situazione è possibile ribaltare la dominanza oculare.
5. Apprendimento scorrelato (AS): è un'interruzione della visione binoculare che non favorisce nessuno dei due occhi, ottenuta ad esempio provocando uno strabismo artificiale o con occlusione monoculare alternata. In questo modo entrambi gli occhi ricevono la stessa quantità di stimoli visivi, anche se non correlati fra loro.

1.8.1 Risultati teorici

In questa sezione vengono meglio illustrati i casi accennati sopra, scegliendo per ogni situazione l'appropriata distribuzione di \mathbf{d} .

Il sistema preso in considerazione è un singolo neurone binoculare e la sua risposta agli stimoli è data dalla formula (1.22).

Gli stati $\mathbf{m}_d(t)$ e $\mathbf{m}_s(t)$ soddisfano lo schema evolutivo descritto dalle equazioni (1.8), (1.9) e (1.11), dove a \mathbf{d} si sostituiscono $\mathbf{d}_d(t)$ e $\mathbf{d}_s(t)$.

(1.22) riassume quindi due formule, essendo $c(t)$ dipendente allo stesso modo da $\mathbf{m}_d(t)$ e $\mathbf{m}_s(t)$.

Il vettore di input $(\mathbf{d}_d(t), \mathbf{d}_s(t))$ assume valori diversi a seconda dei casi a cui il neurone è sottoposto, illustrati in seguito e rappresentati in Figura 1.6.

Apprendimento normale (AN) (Figura 1.6a)

In caso di sviluppo in condizioni normali, entrambi gli occhi ricevono la stessa quantità di input, si ha quindi:

$$\mathbf{d}_d(t) = \mathbf{d}_s(t) \tag{1.23}$$

con $\mathbf{d}_d(t)$ distribuzione circolare.

La cellula è binoculare (nessuno dei due occhi è dominante) e gli input provenienti da destra e da sinistra sono correlati (il più delle volte identici).

Apprendimento al buio (AB) (Figura 1.6b)

Le $2N$ componenti di $(\mathbf{d}_d(t), \mathbf{d}_s(t))$ presentano una distribuzione identica ma non correlata: $\mathbf{d}_d(t)$ e $\mathbf{d}_s(t)$ diventano termini di rumore, indicati da:

$$(\mathbf{d}_d(t), \mathbf{d}_s(t)) = (\mathbf{n}_d(t), \mathbf{n}_s(t)) \quad (1.24)$$

La dinamica dello stato $(\mathbf{m}_d(t), \mathbf{m}_s(t))$ somiglia ad un random walk: le due curve di risposta presentano fluttuazioni casuali determinate dalla statistica dell'input \mathbf{d} .

Capita a volte che le fluttuazioni presentino una debole preferenza verso un certo orientamento o una dominanza oculare sbilanciata.

Tuttavia, il sistema non rimane in questo stato a lungo e dopo certo periodo di tempo diviene perfettamente binoculare e non selettivo.

Privazione binoculare (PB) (Figura 1.6c)

Anche questo caso le distribuzioni di input sono scorrelate e espresse come:

$$\begin{aligned} \mathbf{d}_d(t) &= \lambda_d(t) \hat{e} \\ \mathbf{d}_s(t) &= \lambda_s(t) \hat{e} \end{aligned} \quad (1.25)$$

dove \hat{e} è un vettore normalizzato di componenti positive fissato arbitrariamente e $\lambda_d(t)$ e $\lambda_s(t)$ sono valori scalari positivi indipendenti l'uno dall'altro.

In questo caso sono soltanto le lunghezze $\lambda_d(t)$ e $\lambda_s(t)$ dei due vettori di input a variare nel tempo. Questi due parametri possono corrispondere all'intensità del segnale in arrivo ai due occhi (ad esempio la luminisità) e la direzione del vettore di input è data dal versore \hat{e} .

Gli input a destra e sinistra sono la maggior parte delle volte scorrelati. A differenza dell'apprendimento al buio, lo stato sviluppa selettività monoculare: solo uno dei due occhi presenterà un'orientazione preferita.

La curva di risposta è determinata dall'ambiente circolare a cui il neurone viene sottoposto e dalla geometria di \hat{e} . Essa non presenta però unimodalità, essendo dotata di diversi massimi.

Privazione monoculare (PM) (Figura 1.6d)

In questa situazione $\mathbf{d}_d(t)$ è un ambiente circolare, mentre $\mathbf{d}_s(t)$ è un termine di rumore:

$$\mathbf{d}_s(t) = \mathbf{n}(t) \quad (1.26)$$

Gli unici punti di massima selettività sono monoculari e il sistema vi converge indipendentemente dalle condizioni iniziali.

Apprendimento scorrelato (AS) (Figura 1.6e)

$\mathbf{d}_d(t)$ e $\mathbf{d}_s(t)$ presentano la stessa distribuzione circolare, ma tra di loro non esiste alcuna relazione statistica, sono quindi indipendenti.

La situazione è simile a quella della privazione binoculare (PB): lo stato diviene selettivo, ma l'equilibrio potrebbe essere sia monoculare che binoculare.

Generalmente l'equilibrio monoculare è più probabile a causa dell'incompatibilità degli input destro e sinistro. Per lo stesso motivo, se anche ci fosse un potenziale stato selettivo binoculare, non è garantito che i due occhi sviluppino preferenza per lo stesso orientamento.

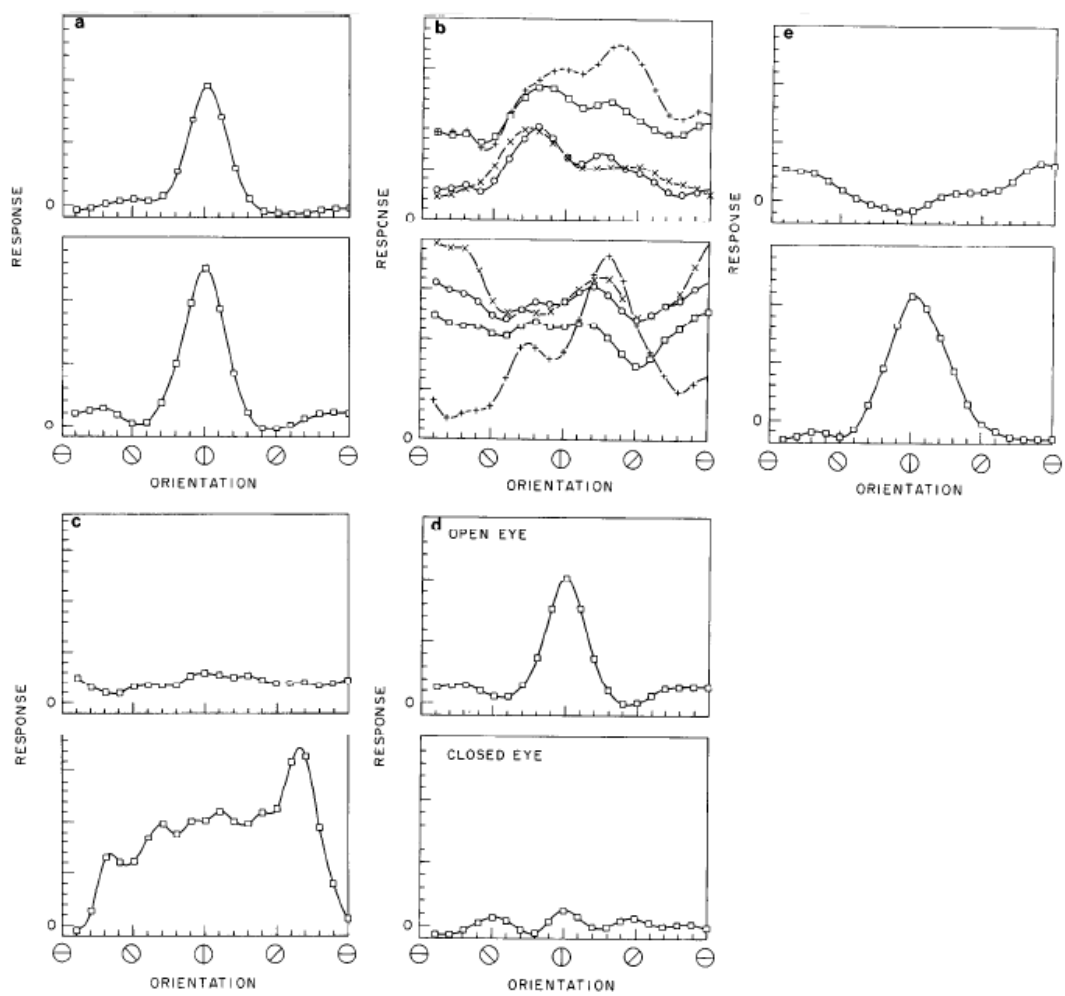


Figura 1.6: *Raffigurazione delle curve di risposta di un neurone binoculare soggetto a differenti tipi di ambiente. Per ogni caso trattato, contrassegnato da una lettera, la curva sopra e quella sotto rappresentano rispettivamente la risposta cellulare riferita all'occhio destro e sinistro.*

1.9 Considerazioni

In questo capitolo è stato descritto il modello matematico dell'evoluzione sinaptica BCM e sono state esposte le sue conseguenze sullo sviluppo della selettività dei neuroni corticali.

Quanto segue riassume in breve il risultato della teoria.

1.9.1 Neuroni monoculari

1. Un neurone monoculare in un ambiente normale sviluppa selettività, determinata casualmente dall'ordine degli input a cui è sottoposto (in assenza di preferenza iniziale);
2. Un neurone sottoposto ad un ambiente di privazione (puro rumore) perde la sua selettività, ma continua ad essere reattivo agli stimoli. Potrebbe esserci un orientamento preferito, ma la situazione è instabile;
3. Un neurone esposto ad un solo tipo di input diviene selettivo nei suoi confronti, ma la selettività sviluppata è minore rispetto ad una situazione in cui sono presenti molteplici input: questa è una naturale conseguenza della competizione temporale fra input.

1.9.2 Neuroni binoculari

1. Un neurone binoculare in un ambiente normale sviluppa selettività e binocularità: entrambi gli occhi sono ugualmente dominanti e con la medesima preferenza;
2. Un neurone binoculare a cui vengono forniti input scorrelati diventa generalmente selettivo monoculare. Nel caso binoculare gli occhi possono non presentare la stessa preferenza;
3. Un neurone che subisce privazione monoculare sviluppa selettività, in genere determinata dall'occhio aperto (più aumenta la selettività più diventa dominante);
4. Un neurone binoculare in un ambiente di totale privazione (entrambi gli occhi) non sviluppa di solito selettività (se c'è è monoculare) e la sua reattività agli stimoli diminuisce. Non è presente inoltre dominanza da parte di nessuno dei due occhi.

Capitolo 2

Trattazione in ambiente linearmente indipendente

In questo capitolo viene introdotto un metodo alternativo per la determinazione dei punti fissi per neuroni soggetti al modello di apprendimento BCM discusso in precedenza.

Con questa descrizione è possibile trattare non solo la dinamica del neurone singolo, ma anche quella di reti neuronali non lineari a connessioni laterali, dove le cellule nervose sono molteplici e in mutua interazione.

Come verrà mostrato successivamente, la connessione laterale e la non linearità non alterano i punti fissi stabili, ma influenzano piuttosto la probabilità di raggiungimento degli stati di equilibrio da parte del sistema.

Nell'articolo originale del 1982 sono stati considerati due casi per la determinazione analitica dei punti fissi stabili:

1. ambiente costituito da due vettori di input linearmente indipendenti, appartenenti al quadrante positivo di uno spazio bidimensionale;
2. ambiente con K vettori ortogonali e con componenti positive, appartenenti ad uno spazio K -dimensionale.

In entrambi i casi, i punti fissi trovati presentano la massima selettività possibile, vale a dire che lo stato del neurone \mathbf{m} diventa ortogonale a tutti i valori della distribuzione \mathbf{d} tranne uno.

Il nuovo metodo consente di estendere i risultati della teoria al caso di K vettori linearmente indipendenti, non vincolati a risiedere nel quadrante positivo dello spazio \mathbb{R}^N . In una rete neuronale di Ω neuroni BCM fra loro interagenti, le soluzioni sono determinate dalla combinazione dell'attività di tutte le cellule nervose costituenti il sistema.

Ci sono due casi possibili per quanto riguarda l'equilibrio di una rete neuronale:

1. Stato selettivo, viene raggiunto quando cellule differenti diventano selettive verso schemi di input diversi;

2. Stato associativo, si ottiene quando cellule differenti diventano selettive verso lo stesso schema di input.

Entrambe le condizioni sono ottenibili anche considerando reti di neuroni non interagenti. Questo è il motivo per cui la connessione laterale, che verrà approfondita successivamente, non influenza la stabilità dei punti fissi, ma la probabilità di raggiungere uno o l'altro dei due stati sopra esposti.

2.1 Neurone lineare singolo

Questa teoria prevede la formulazione della regola del metodo BCM ((1.11)) mediante la definizione di una funzione obiettivo da minimizzare con il metodo di discesa del gradiente.

Questa scelta è dovuta al fatto che si ritiene che il neurone possieda capacità decisionale riguardo la sua attivazione, dipendente dall'efficacia e dall'input ricevuto, rappresentata da una funzione di perdita.

Lo scopo della cellula durante il processo di attivazione è proprio quello di rendere minima questa funzione obiettivo, espressa da:

$$R(\mathbf{m}) = -\frac{1}{3}E[\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}]^3 + \frac{1}{4}E^2[\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}]^2 \quad (2.1)$$

dove $E[\dots]$ denota il valor medio rispetto all'ambiente degli input, \mathbf{m} è lo stato del neurone e \mathbf{d} un vettore di input stocastico appartenente all'ambiente.

Si ha che (2.1) è inferiormente limitata, ha quindi un minimo locale calcolabile con il metodo di discesa del gradiente sopra citato:

$$\dot{\mathbf{m}} = -\nabla R \quad (2.2)$$

La soluzione approssimata di (2.2) è l'equazione differenziale stocastica già conosciuta:

$$\dot{\mathbf{m}} = \mathbf{d} \phi(c, \theta) \quad (2.3)$$

con $c = \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}$ rappresentante la risposta neuronale.

Nell'articolo del 1982 sul modello BCM è stata proposta una forma generale per la funzione dell'attività cellulare ϕ . In questa descrizione viene invece considerata come funzione quadratica della risposta neuronale c :

$$\phi(c, \theta) = c(c - \theta) \quad (2.4)$$

che cambia segno quando viene raggiunta la soglia di variazione θ , esprimibile come valore medio della risposta neuronale al quadrato:

$$\theta = E[c^2] = \sum_{i=0}^K p_i (\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_i) \quad (2.5)$$

dove p_i è la probabilità di scegliere il vettore di input \mathbf{d}_i dall'ambiente ($i = 1, \dots, K$). (2.3) può essere riscritta nel modo seguente:

$$\dot{\mathbf{m}} = PD^T \phi(\mathbf{c}, \theta) \quad (2.6)$$

con D matrice di input, formata dai vettori \mathbf{d}_i , P matrice diagonale delle probabilità e ϕ vettore di funzioni ϕ .

2.1.1 Caso bidimensionale

Il caso trattato, esposto nel 1992 dagli scienziati N. Intrator e N. L. Cooper, è quello di un singolo neurone lineare in uno spazio bidimensionale (la cellula è dotata quindi di $N=2$ sinapsi), che riceve due tipi di input ($K=2$).

Le due matrici D e P sono date da:

$$D = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} \\ d_{21} & d_{22} \end{bmatrix} \quad P = \begin{bmatrix} p_{11} & 0 \\ 0 & p_{22} \end{bmatrix} \quad (2.7)$$

dove, come già accennato, p_i è la probabilità che venga scelto l' i -esimo vettore dalla distribuzione degli input.

La risposta neuronale è data dal vettore $\mathbf{c} = \begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \end{bmatrix}$, che ha come componenti l'output della cellula prodotti dai due input.

La funzione di attivazione neuronale ϕ diventa invece $\phi = \begin{bmatrix} \phi(c_1, \theta) \\ \phi(c_2, \theta) \end{bmatrix}$.

Usando (2.5) e (2.6), le componenti di $\dot{\mathbf{m}}(t)$ possono essere esplicitate come segue:

$$\begin{aligned}
\dot{m}_1 = & (m_1 d_{11} + m_2 d_{12})((m_1 d_{11} + m_2 d_{12}) - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 \\
& + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2))d_{11}p_1 + (m_1 d_{21} + m_2 d_{22})((m_1 d_{21} + m_2 d_{22}) \\
& - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2))d_{21}p_2
\end{aligned} \tag{2.8}$$

$$\begin{aligned}
\dot{m}_2 = & (m_1 d_{11} + m_2 d_{12})((m_1 d_{11} + m_2 d_{12}) - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 \\
& + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2))d_{12}p_1 + (m_1 d_{21} + m_2 d_{22})((m_1 d_{21} + m_2 d_{22}) \\
& - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2))d_{22}p_2
\end{aligned}$$

Lo scopo è quello di trovare i punti fissi di (2.3) o dell'equivalente (2.6), applicando la condizione di stazionarietà:

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = 0 \tag{2.9}$$

Prendendo in esame (2.6), è possibile notare che la condizione (2.9) implica che $PD^T\phi$ equivalga a zero. Questo è possibile se e solo se:

$$\phi = 0 \tag{2.10}$$

in quanto i vettori di input sono linearmente indipendenti: il determinante della matrice corrispondente D è perciò diverso da zero ($|D| \neq 0$).

La condizione (2.9) combinata con (2.8) e (2.10) dà:

$$\begin{aligned}
(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})((m_1 d_{11} + m_2 d_{12}) - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2)) &= 0 \\
(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})((m_1 d_{21} + m_2 d_{22}) - (p_1(m_1 d_{11} + m_2 d_{12})^2 + p_2(m_1 d_{21} + m_2 d_{22})^2)) &= 0
\end{aligned} \tag{2.11}$$

Ricordando che $c = \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}$, (2.11) può essere riscritta come:

$$\begin{aligned}
c_1(c_1 - (p_1 c_1^2 + p_2 c_2^2)) &= 0 \\
c_2(c_2 - (p_1 c_1^2 + p_2 c_2^2)) &= 0
\end{aligned} \tag{2.12}$$

Risolvendo l'equazione (2.12), è possibile trovare i punti fissi del sistema, dati dai seguenti vettori di output:

$$(c_1, c_2) = \left\{ (0, 0), \left(\frac{1}{p_1}, 0 \right), \left(0, \frac{1}{p_2} \right), \left(\frac{1}{p_2 + p_1}, \frac{1}{p_2 + p_1} \right) \right\} \tag{2.13}$$

Le soluzioni \mathbf{m} cercate si ottengono mediante la trasformazione inversa di $\mathbf{c} = D\mathbf{m}$:

$$\mathbf{m} = D^{-1} \mathbf{c} \quad (2.14)$$

In seguito all'analisi della stabilità dei punti fissi, è possibile determinare quelli di massima selettività, che sono $\left(\frac{1}{p_1}, 0\right)$ e $\left(0, \frac{1}{p_2}\right)$.

2.1.2 Caso K-dimensionale

In questa sezione il caso precedente viene esteso ad singolo neurone di N sinapsi in un ambiente di K input, dove $N = K$ (indipendenza lineare).

È possibile definire la matrice di input come segue:

$$D = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} & \dots & d_{1K} \\ d_{21} & d_{22} & \dots & d_{2K} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ d_{K1} & d_{K2} & \dots & d_{KK} \end{bmatrix} \quad (2.15)$$

dove le righe rappresentano i \mathbf{d}_i vettori di input.

Essendo i vettori linearmente indipendenti, il determinante della matrice D è diverso da zero.

Secondo la notazione del paragrafo precedente, la risposta neuronale e la funzione ϕ sono ora esprimibili come:

$$\mathbf{c} = (c_1, c_2, \dots, c_K) = (\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_1, \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_2, \dots, \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_K) \quad (2.16)$$

$$\boldsymbol{\phi} = (\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_K) = (\phi(c_1, \theta), \phi(c_2, \theta), \dots, \phi(c_K, \theta)) \quad (2.17)$$

La soglia di variazione θ è data da:

$$\theta \equiv E[c^2] = \sum_{i=1}^K p_i (\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_i)^2 = \sum_{i=1}^K p_i c_i^2 \quad (2.18)$$

La dinamica neuronale è data dall'equazione (2.6), che può essere così esplicitata:

$$\begin{bmatrix} \dot{m}_1 \\ \dot{m}_1 \\ \vdots \\ \dot{m}_K \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} p_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & p_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & p_K \end{bmatrix} \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} & \dots & d_{1K} \\ d_{21} & d_{22} & \dots & d_{2K} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ d_{K1} & d_{K2} & \dots & d_{KK} \end{bmatrix}^T \begin{bmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \\ \vdots \\ \phi_K \end{bmatrix} \quad (2.19)$$

Come nel caso bidimensionale, la condizione di stazionarietà (2.9) implica (2.10) e le

equazioni per ottenere i punti fissi sono riassunte nella forma compatta:

$$c_i \left(c_i - \left(\sum_{j=0}^K p_j c_j^2 \right) \right) = 0 \quad i = 1, \dots, K \quad (2.20)$$

I vettori di output soluzione di (2.20) sono approssimativamente:

$$S = \left\{ \begin{array}{l} (0, 0, 0, \dots, 0) \\ \left(0, 0, \dots, \frac{1}{p_i}, \dots, 0 \right) \\ \left(0, \dots, 0, \frac{1}{(p_i + p_j)}, 0, \frac{1}{(p_i + p_j)}, 0, \dots, 0 \right) \\ \left(0, \dots, 0, \frac{1}{(p_i + p_j + p_k)}, 0, \dots, 0, \frac{1}{(p_i + p_j + p_k)}, 0, \dots, 0, \frac{1}{(p_i + p_j + p_k)}, \dots, 0 \right) \\ \vdots \\ (1, 1, 1, \dots, 1) \end{array} \right\} \quad (2.21)$$

Le soluzioni \mathbf{m} cercate si ottengono anche qui mediante l'equazione (2.14).

Tramite l'analisi della stabilità dei punti fissi, si ottengono quelli di massima selettività, che hanno la forma $\left(0, 0, \dots, \frac{1}{p_i}, \dots, 0 \right)$, con $i = 1, \dots, K$.

2.2 Rete neuronale con connessioni laterali

Quando non si ha più un neurone singolo ma una rete neuronale, avviene la formazione di un sistema complesso non lineare.

Il modello BCM risente degli effetti della dinamica del network.

Occorre tenere conto dell'interazione fra neuroni corticali, che può avere due tipi di conseguenze sulla plasticità sinaptica:

1. alterazione dello sviluppo delle singole proprietà cellulari
2. influenza delle capacità organizzative della cellula all'interno dell'area corticale.

L'attenzione verrà focalizzata sul primo punto.

Il vettore di efficacia sinaptica \mathbf{m} relativo al singolo neurone si trasforma ora in una matrice M , che tiene conto dello stato di tutte le cellule nervose della rete.

Anche il vettore \mathbf{c} si trasforma in una matrice di output, che verrà trattata in questo caso come supervettore.

La formulazione dell'attività neuronale di una rete con un solo vettore di input \mathbf{d} è la seguente, proposta dagli scienziati L. N. Cooper e C. L. Scofield nel 1988:

$$\mathbf{c} = M\mathbf{d} + L\mathbf{c} \quad (2.22)$$

dove L è la matrice di connessione cortico-corticale, il cui elemento l_{ij} rappresenta l'interazione fra i neuroni i e j . \mathbf{d} è il singolo vettore di input e M la matrice dell'efficacia sinaptica della rete neuronale, il cui elemento m_{ij} descrive lo stato della j -esima sinapsi dell' i -esimo neurone del network.

2.2.1 Caso bidimensionale

Analizzando il caso di una rete formata da due soli neuroni, la matrice cortico-corticale può essere scritta nel modo seguente:

$$L = \begin{bmatrix} 0 & l_{12} \\ l_{21} & 0 \end{bmatrix} \quad (2.23)$$

Con qualche semplificazione, l'equazione (2.22) può essere riscritta come:

$$\mathbf{c} = (\mathbb{1} - L)^{-1} M\mathbf{d} \quad (2.24)$$

in forma estesa:

$$\begin{bmatrix} c_1 \\ c_2 \end{bmatrix} = \frac{1}{1 - l_{12}l_{21}} \begin{bmatrix} 1 & l_{12} \\ l_{21} & 1 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} m_{11} & m_{12} \\ m_{21} & m_{22} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} d_1 \\ d_2 \end{bmatrix} \quad (2.25)$$

Passando da un singolo input a due (ambiente completo), si indica la risposta neuronale mediante il supervettore $\mathbf{c} = (c_{11}, c_{12}, c_{21}, c_{22})$, i cui termini c_{ij} rappresentano l'attività dell' i -esimo neurone dovuta al j -esimo vettore di input.

Rappresentando anche la matrice M come un supervettore ($\mathbf{m} = (m_{11}, m_{12}, m_{21}, m_{22})$), l'equazione della dinamica (2.6) diventa:

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = \Pi_2 \Delta_2^T \boldsymbol{\phi} \quad (2.26)$$

dove Δ_2 è il prodotto diretto delle due matrici di input $\Delta_2 = D^T \otimes D^T$, Π_2 è il prodotto diretto delle matrici di probabilità $\Pi_2 = P \otimes P$ e $\boldsymbol{\phi}$ il vettore della funzione di attivazione neuronale: $\boldsymbol{\phi} = (\phi_{11}, \phi_{12}, \phi_{21}, \phi_{22})$.

Sempre per l'indipendenza lineare, la condizione richiesta è la (2.10).

(2.26) può anche essere espressa in componenti come:

$$\begin{aligned}
\dot{m}_{11} &= \phi(c_{11}, \theta_1)d_{11}p_1 + \phi(c_{12}, \theta_1)d_{21}p_2 \\
\dot{m}_{12} &= \phi(c_{12}, \theta_1)d_{12}p_1 + \phi(c_{12}, \theta_1)d_{22}p_2 \\
\dot{m}_{21} &= \phi(c_{21}, \theta_2)d_{11}p_1 + \phi(c_{22}, \theta_1)d_{21}p_2 \\
\dot{m}_{22} &= \phi(c_{21}, \theta_2)d_{11}p_1 + \phi(c_{22}, \theta_2)d_{22}p_2
\end{aligned} \tag{2.27}$$

Usando la definizione (2.24), la risposta neuronale diventa:

$$\mathbf{c} = \Lambda_2 \Delta_2 \mathbf{m} \tag{2.28}$$

dove le due matrici Λ_2 e Δ_2 hanno la forma seguente:

$$\Lambda_2 = \frac{1}{1 - l_{12}l_{21}} \begin{bmatrix} 1 & 0 & l_{12} & 0 \\ 0 & 1 & 0 & l_{12} \\ l_{21} & 0 & 1 & 0 \\ 0 & l_{21} & 0 & 1 \end{bmatrix} \tag{2.29}$$

$$\Delta_2 = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} & 0 & 0 \\ d_{21} & d_{22} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & d_{11} & d_{12} \\ 0 & 0 & d_{21} & d_{22} \end{bmatrix}$$

Al sistema (2.27) possono essere associate quattro equazioni per i punti fissi:

$$\begin{aligned}
c_{11}(c_{12} - (p_1 c_{11}^2 + p_2 c_{12}^2)) &= 0 \\
c_{12}(c_{12} - (p_1 c_{11}^2 + p_2 c_{12}^2)) &= 0 \\
c_{21}(c_{21} - (p_1 c_{21}^2 + p_2 c_{22}^2)) &= 0 \\
c_{22}(c_{22} - (p_1 c_{21}^2 + p_2 c_{22}^2)) &= 0
\end{aligned} \tag{2.30}$$

Dato che ora il sistema ha due neuroni, le soluzioni \mathbf{c} sono date dal prodotto diretto di quelle di ogni singola cellula:

$$\begin{aligned}
(c_{11}, c_{12}, c_{21}, c_{22}) &= \left\{ (0, 0), \left(\frac{1}{p_1}, 0 \right), \left(0, \frac{1}{p_2} \right), \left(\frac{1}{p_2 + p_1}, \frac{1}{p_2 + p_1} \right) \right\} \\
&\otimes \left\{ (0, 0), \left(\frac{1}{p_1}, 0 \right), \left(0, \frac{1}{p_2} \right), \left(\frac{1}{p_2 + p_1}, \frac{1}{p_2 + p_1} \right) \right\}
\end{aligned} \tag{2.31}$$

Per trovare i supervettori soluzione \mathbf{m} , può essere usata la trasformazione inversa di (2.28), cioè $\mathbf{m} = \Delta_2^{-1} \Lambda_2^{-1} \mathbf{c}$.

Analizzando le soluzioni (2.31), è possibile garantire la stabilità dei punti fissi, purché venga soddisfatta la condizione $\|L\| < 1$.

2.2.2 Rete di Ω neuroni

La descrizione di una rete di Ω neuroni lateralmente connessi ricevente K vettori di input è analoga ai casi precedenti.

La matrice Λ_Ω assume la forma:

$$\Lambda_\Omega = \begin{bmatrix} \Lambda_{\Omega_{11}} & \Lambda_{\Omega_{12}} & \dots & \Lambda_{\Omega_{1\Omega}} \\ \Lambda_{\Omega_{21}} & \Lambda_{\Omega_{22}} & \dots & \Lambda_{\Omega_{2\Omega}} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ \Lambda_{\Omega_{\Omega 1}} & \Lambda_{\Omega_{\Omega 2}} & \dots & \Lambda_{\Omega_{\Omega\Omega}} \end{bmatrix} \quad (2.32)$$

i cui elementi sono a loro volta matrici $\Omega \times \Omega$ date da:

$$\Lambda_{\Omega_{ij}} = ((\mathbb{1} - L)^{-1})_{ij} \mathbb{1} \quad (2.33)$$

con $\mathbb{1}$ matrice identità di dimensione $\Omega \times \Omega$.

Per quanto riguarda la matrice di input, la forma è analoga a (2.29), dove questa volta viene iterato il prodotto diretto per ogni neurone del sistema:

$$\Delta_\Omega = D \otimes D \otimes D \otimes \dots \otimes D \quad (2.34)$$

L'attività sinaptica (2.28) è definita ora come:

$$\mathbf{c} = \Lambda_\Omega \Delta_\Omega \mathbf{m} \quad (2.35)$$

Una volta trovati i punti fissi del sistema mediante procedimento analogo al caso bidimensionale, è possibile trovare i supervettori \mathbf{m} invertendo (2.35): $\mathbf{m} = \Delta_\Omega^{-1} \Lambda_\Omega^{-1} \mathbf{c}$. Questa condizione è applicabile, in quanto $|\Delta_\Omega| \neq 0$ e $|\Lambda_\Omega| \neq 0$.

2.3 I punti fissi

Come già precedentemente accennato, il passaggio da un singolo neurone ad una rete neuronale non modifica la stabilità dei punti fissi dello spazio delle fasi.

Ciò che potrebbe cambiare a causa della mutua interazione cellulare è invece la capacità di attrazione delle soluzioni stabili.

Considerando ad esempio il caso bidimensionale trattato nel paragrafo 2.2.1, si hanno

quattro punti di stabilità:

$$\left(0, \frac{1}{p_2}, 0, \frac{1}{p_2}\right), \left(0, \frac{1}{p_2}, \frac{1}{p_1}, 0\right), \left(\frac{1}{p_1}, 0, \frac{1}{p_1}, 0\right), \left(\frac{1}{p_1}, 0, 0, \frac{1}{p_2}\right) \quad (2.36)$$

Quando i termini di interazione l_{ij} sono nulli, la probabilità di raggiungere uno dei quattro stati è la stessa: i punti presentano quindi lo stesso potere attrattivo.

Con connessioni cortico-corticali non nulle, la situazione è invece diversa. Si distinguono due casi a seconda della natura delle connessioni laterali stesse:

1. $l_{ij} < 0$ (inibizione), aumenta la probabilità che i due neuroni sviluppino stati selettivi differenti: si ha quindi una rete neuronale di stato selettivo;
2. $l_{ij} > 0$ (eccitazione), aumenta la probabilità che entrambi i neuroni raggiungano lo stesso stato selettivo: la rete neuronale si trova perciò in uno stato associativo.

Nel primo caso gli stati più probabili corrispondono ai punti $\left(0, \frac{1}{p_2}, \frac{1}{p_1}, 0\right)$ e $\left(\frac{1}{p_1}, 0, 0, \frac{1}{p_2}\right)$, mentre nel secondo caso sono favoriti $\left(0, \frac{1}{p_2}, 0, \frac{1}{p_2}\right)$ e $\left(\frac{1}{p_1}, 0, \frac{1}{p_1}, 0\right)$.

Lo stato associativo è caratterizzato da un'ulteriore suddivisione in stato completamente e parzialmente associativo, che si differenziano a seconda che i neuroni siano tutti selettivi nei confronti di un singolo o molteplici schemi di input.

2.4 Neuroni non lineari

Il modello BCM può essere impiegato anche per la descrizione dell'attività di neuroni non lineari, dove l'output viene espresso per mezzo di una funzione sigmoidea σ come segue:

$$c = \sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}) \quad (2.37)$$

Con il metodo di minimizzazione della funzione obiettivo si trova la regola di apprendimento, analoga a (2.3):

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = \mu E[\phi(\sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}), \theta) \sigma'(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}) \mathbf{d}] \quad (2.38)$$

esprimibile anche in forma corrispondente a (2.6):

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = \Sigma P D \phi \quad (2.39)$$

dove D e P sono rispettivamente la matrice di input e quella di probabilità, $\boldsymbol{\phi} = (\phi(\sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_1)), \phi(\sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_2)), \dots, \phi(\sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_K)))$ è il vettore di funzioni ϕ e Σ è la matrice diagonale delle derivate della funzione σ , calcolate nei punti $(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_1, \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_2, \dots, \mathbf{m} \cdot \mathbf{d}_K)$:

$$\Sigma = \begin{bmatrix} \sigma'_1 & 0 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \sigma'_2 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \dots & \sigma'_K \end{bmatrix} \quad (2.40)$$

La matrice Σ è definita positiva e la funzione σ è monotona; questo implica che la ricerca degli stati stazionari di (2.39) si riduca alla risoluzione di $\boldsymbol{\phi} = 0$.

Definendo l'output mediante una variabile ξ tale per cui $\xi = \sigma(\mathbf{m} \cdot \mathbf{d})$, si ottiene l'analogo del vettore \mathbf{c} dei casi precedenti:

$$\boldsymbol{\xi} = (\sigma_1, \sigma_2, \dots, \sigma_K) \quad (2.41)$$

In questo modo, le soluzioni cercate sono equivalenti a quelle dell'equazione (2.20).

Per trovare i valori di \mathbf{m} si utilizza la formula inversa di quella fornita per definire ξ : $\mathbf{m} = D^{-1}\sigma^{-1}(\boldsymbol{\xi})$, con σ^{-1} funzione inversa di σ e $\xi \in S$ (paragrafo 2.1.2).

Capitolo 3

Soluzione per ambiente generalizzato

Il metodo proposto in questo capitolo consente di trovare i punti fissi stabili per un neurone soggetto a distribuzioni di input linearmente dipendenti.

Vengono quindi esaminati ambienti realistici e il modo in cui essi influenzano lo sviluppo della selettività neuronale.

Il modello BCM esteso comprende allora anche i casi di matrice di input D non quadrata, dove la ricerca dei punti di equilibrio presuppone lo studio del nucleo associato alla matrice stessa.

Viene infine presentato un esempio con calcoli svolti mediante simulazione numerica.

3.1 Neurone lineare singolo

Si consideri un neurone dotato di N sinapsi e soggetto a K input, dove $K \neq N$ (si supponga in questo caso $K > N$).

È possibile definire per il sistema la seguente matrice non quadrata di input:

$$D = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} & \dots & d_{1N} \\ d_{21} & d_{22} & \dots & d_{2N} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ d_{K1} & d_{K2} & \dots & d_{KN} \end{bmatrix} \quad (3.1)$$

La regola di apprendimento neuronale (2.6) può essere riscritta nella forma:

$$\dot{\mathbf{m}}(t) = D^T \phi(\mathbf{c}, \theta) \quad (3.2)$$

dove $\mathbf{m} = (m_1, m_2, \dots, m_K)$ è il vettore dell'efficacia sinaptica, D^T è la trasposta della

matrice D , che include tutti gli input e le rispettive probabilità e $\boldsymbol{\phi}(\mathbf{c}, \theta) = (\phi_1, \phi_2, \dots, \phi_K)$ è il vettore di funzioni ϕ , con $\phi_i(c_i, \theta) = c_i^2 - c_i\theta$ ($i = 1, \dots, K$).

Il valore di soglia di variazione è dato anche stavolta da (2.18) e la risposta neuronale è definita come $\mathbf{c} = D\mathbf{m}$.

Per ottenere l'espressione di \mathbf{m} si usa la formula (2.14), dove, in caso di matrice D non invertibile, D^{-1} diviene la sua pseudo-inversa sinistra, in quanto $K > N$ (a condizione che la matrice abbia almeno rango N , ovvero sinapsi linearmente indipendenti).

Derivando $\mathbf{c} = D\mathbf{m}$ e combinandola con (3.2), si ottiene una formulazione equivalente della regola di apprendimento del modello BCM, espressa mediante la variazione temporale del vettore di output \mathbf{c} :

$$\dot{\mathbf{c}}(t) = DD^T \boldsymbol{\phi}(\mathbf{c}, \theta) \quad (3.3)$$

in forma estesa:

$$\begin{bmatrix} \dot{c}_1 \\ \dot{c}_2 \\ \vdots \\ \dot{c}_K \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{21} & \dots & d_{K1} \\ d_{12} & d_{22} & \dots & d_{K2} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ d_{1N} & d_{2N} & \dots & d_{KN} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} & \dots & d_{1N} \\ d_{21} & d_{22} & \dots & d_{2N} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ d_{K1} & d_{K2} & \dots & d_{KN} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \\ \vdots \\ \phi_K \end{bmatrix} \quad (3.4)$$

La condizione per trovare i punti fissi diviene:

$$\dot{\mathbf{c}}(t) = 0 \quad (3.5)$$

Comparando (3.2) e (3.3), si ha che la condizione di equilibrio $D^T \boldsymbol{\phi} = 0$ è soddisfatta se e solo se:

$$DD^T \boldsymbol{\phi} = 0 \quad (3.6)$$

Essendo D una matrice di vettori linearmente dipendenti, il sistema (3.6) ammette in questo caso soluzioni ulteriori a quella banale $\boldsymbol{\phi} = 0$: il nucleo di D^T , $\ker(D^T)$, ha quindi una dimensione Q diversa da zero e la matrice D^T ha di conseguenza rango $W = K - Q$, corrispondente alla dimensione dell'immagine (si ricordi il teorema della dimensione dell'algebra lineare).

È possibile allora definire una base del nucleo di Q vettori:

$$\mathbf{B}_{\ker(D^T)} = \{\mathbf{v}_1, \mathbf{v}_2, \dots, \mathbf{v}_Q\} \quad (3.7)$$

I vettori $\boldsymbol{\phi}$ che soddisfano la condizione di equilibrio (3.6) appartengono al $\ker(D^T)$.

Essi presentano allora un numero W di componenti funzione delle Q restanti e la dipendenza è espressa mediante (3.7), come indicato dal sistema:

$$\begin{aligned}
\phi_1 &= v_{11}\phi_K^{(1)} + v_{21}\phi_{K-1}^{(2)} + \dots + v_{Q1}\phi_{W+1}^{(Q)} \\
\phi_2 &= v_{12}\phi_K^{(1)} + v_{22}\phi_{K-1}^{(2)} + \dots + v_{Q2}\phi_{W+1}^{(Q)} \\
&\vdots \\
\phi_W &= v_{1W}\phi_K^{(1)} + v_{2W}\phi_{K-1}^{(2)} + \dots + v_{QW}\phi_{W+1}^{(Q)}
\end{aligned} \tag{3.8}$$

che si ottiene da:

$$\begin{bmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \\ \vdots \\ \phi_W \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} v_{11} & v_{21} & \dots & v_{Q1} \\ v_{12} & v_{22} & \dots & v_{Q2} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ v_{1W} & v_{2W} & \dots & v_{QW} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \phi_K^{(1)} \\ \phi_{K-1}^{(2)} \\ \vdots \\ \phi_{W+1}^{(Q)} \end{bmatrix} \tag{3.9}$$

dove V è la matrice che ha come colonne i vettori di base del nucleo (3.7) e l'indice in alto nelle componenti di ϕ indica il numero di termini da considerare (pari a quello della dimensione del nucleo Q).

Risolvendo il sistema (3.8) e ricordando che $\phi_i(c_i, \theta) = c_i^2 - c_i\theta$, è possibile ottenere le componenti di \mathbf{c} , soluzione del problema:

$$c_i = \frac{1}{2} \left(\theta \pm \sqrt{\theta^2 + 4 \sum_{j=1}^Q v_{ji}\phi_{K+1-j}} \right) \quad i = 1, \dots, K \tag{3.10}$$

3.2 Neurone bidimensionale in ambiente tridimensionale

Si consideri una cellula nervosa dotata di $N = 2$ sinapsi, che riceve tre tipi diversi di vettore di input ($K = 3$).

La matrice di input è quindi non quadrata:

$$D = \begin{bmatrix} d_{11} & d_{12} \\ d_{21} & d_{22} \\ d_{31} & d_{32} \end{bmatrix} \tag{3.11}$$

L'attività neuronale è data dal vettore $\mathbf{c} = (c_1, c_2, c_3)$, le cui componenti rappresentano la risposta della cellula ai tre possibili input.

Di conseguenza, anche il vettore di funzioni ϕ è a tre componenti:

$$\phi = \begin{bmatrix} \phi(c_1, \theta) \\ \phi(c_2, \theta) \\ \phi(c_3, \theta) \end{bmatrix} \quad (3.12)$$

Per descrivere la dinamica neuronale si usa l'equazione (3.3), di cui è possibile trovare i punti di equilibrio imponendo la condizione di stabilità (3.5).

Occorre allora risolvere (3.6), che presenta, in questo caso, soluzioni diverse da quella banale $\phi = 0$.

Considerando la trasposta della matrice di input D^T , è possibile calcolare una base per il nucleo:

$$\mathbf{B}_{\ker(D^T)} = \{\mathbf{v}_1\} = \left\{ \frac{d_{22}d_{31} - d_{21}d_{32}}{d_{12}d_{21} - d_{11}d_{22}}, \frac{d_{11}d_{32} - d_{12}d_{31}}{d_{12}d_{21} - d_{11}d_{22}}, 1 \right\} \quad (3.13)$$

La dimensione di $\ker(D^T)$ è quindi $Q = 1$.

La condizione (3.6) può essere scritta in modo esplicito:

$$\begin{bmatrix} d_{11}^2 + d_{12}^2 & d_{11}d_{21} + d_{12}d_{22} & d_{11}d_{31} + d_{12}d_{32} \\ d_{21}d_{11} + d_{22}d_{12} & d_{21}^2 + d_{22}^2 & d_{21}d_{31} + d_{22}d_{32} \\ d_{31}d_{11} + d_{32}d_{12} & d_{31}d_{21} + d_{32}d_{22} & d_{31}^2 + d_{32}^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \phi_1 \\ \phi_2 \\ \phi_3 \end{bmatrix} = 0 \quad (3.14)$$

Le soluzioni di (3.14) sono dunque i vettori ϕ appartenenti al nucleo: $\phi \in \ker(D^T)$.

Essendo l'ambiente linearmente dipendente, il vettore ϕ presenta $W = 2$ componenti esprimibili in funzione della terza: si considerino in questo caso ϕ_1 e ϕ_2 dipendenti da ϕ_3 .

Il sistema (3.8) perciò diventa:

$$\begin{aligned} \phi_1 &= v_{11}\phi_3 \\ \phi_2 &= v_{12}\phi_3 \end{aligned} \quad (3.15)$$

dove $v_{11} = \frac{d_{22}d_{31} - d_{21}d_{32}}{d_{12}d_{21} - d_{11}d_{22}}$ e $v_{12} = \frac{d_{11}d_{32} - d_{12}d_{31}}{d_{12}d_{21} - d_{11}d_{22}}$.

Ricordando che $\phi_i(c_i, \theta) = c_i^2 - c_i\theta$, si deduce che anche c_1 e c_2 possono essere considerate dipendenti da c_3 e (3.15) diviene:

$$\begin{aligned} c_1^2 - c_1\theta &= v_{11}(c_3^2 - c_3\theta) \\ c_2^2 - c_2\theta &= v_{12}(c_3^2 - c_3\theta) \end{aligned} \quad (3.16)$$

Le sue soluzioni sono date da (3.10):

$$\begin{aligned}
c_1 &= \frac{1}{2} \left(\theta \pm \sqrt{\theta^2 + 4v_{11}\phi_3} \right) \\
c_2 &= \frac{1}{2} \left(\theta \pm \sqrt{\theta^2 + 4v_{12}\phi_3} \right)
\end{aligned} \tag{3.17}$$

o equivalentemente:

$$\begin{aligned}
c_1 &= \frac{1}{2} \left(\theta \pm \sqrt{\theta^2 + 4v_{11}(c_3^2 - c_3\theta)} \right) \\
c_2 &= \frac{1}{2} \left(\theta \pm \sqrt{\theta^2 + 4v_{12}(c_3^2 - c_3\theta)} \right)
\end{aligned} \tag{3.18}$$

Il calcolo della base del nucleo e la risoluzione del sistema (3.15) sono stati effettuati mediante il software Mathematica 10 ed è possibile trovare il codice utilizzato in Appendice A.

Conclusioni

Dopo aver esaminato con attenzione il modello BCM per l'apprendimento neuronale del 1982, è possibile affermare che i neuroni, dopo un certo periodo di attività, sviluppano preferenza di risposta verso determinati stimoli.

Questo processo, detto "selettività neuronale", è fortemente dipendente dal tipo di ambiente a cui le cellule vengono sottoposte nei primi momenti dello sviluppo, come è stato visto nelle applicazioni del modello in diversi casi di apprendimento nei cuccioli di gatto. Ciò implica che la tipologia e l'ordine con cui gli input raggiungono i neuroni hanno un ruolo chiave nella determinazione degli stimoli verso cui la cellula manifesterà preferenza, rappresentati da punti fissi di massima selettività dello spazio delle fasi del sistema.

È facile determinare i suddetti punti di equilibrio nei casi di ambiente linearmente indipendente, cioè con numero di vettori di input e sinapsi neuronali equivalenti.

Quando quest'ultima condizione non si verifica si parla di ambiente linearmente dipendente, che richiede un procedimento di risoluzione più complesso, come mostrato nel Capitolo 3.

Il passaggio dal singolo neurone alla rete neuronale influenza, mediante la mutua interazione cellulare, il potere attrattivo dei punti fissi: viene alterata quindi la probabilità che il sistema raggiunga un determinato stato selettivo piuttosto che un altro.

I neuroni costituenti un network possono sviluppare selettività nei confronti di stimoli differenti oppure associarsi nella risposta al medesimo stimolo.

Appendice A

Calcolo delle soluzioni linearmente dipendenti

Viene riportato per esteso il codice utilizzato in Mathematica 10 per il calcolo delle soluzioni relative al paragrafo 3.2.

Dopo aver definito la matrice D e il prodotto con la sua trasposta, sono state ricavate la base per il nucleo (3.13) e le soluzioni di (3.16), corrispondenti a (3.18).

```
MatrD = Table[d[i, j], {i, 3}, {j, 2}]
```

```
{{d[1, 1], d[1, 2]}, {d[2, 1], d[2, 2]}, {d[3, 1], d[3, 2]}}
```

```
MatrD.Transpose[MatrD]
```

```
{{d[1, 1]^2 + d[1, 2]^2, d[1, 1]d[2, 1] + d[1, 2]d[2, 2],
```

```
d[1, 1]d[3, 1] + d[1, 2]d[3, 2]},
```

```
{d[1, 1]d[2, 1] + d[1, 2]d[2, 2], d[2, 1]^2 + d[2, 2]^2,
```

```
d[2, 1]d[3, 1] + d[2, 2]d[3, 2]},
```

```
{d[1, 1]d[3, 1] + d[1, 2]d[3, 2], d[2, 1]d[3, 1] + d[2, 2]d[3, 2],
```

```
d[3, 1]^2 + d[3, 2]^2}}
```

Simplify[NullSpace[%6]]

$$\left\{ \left\{ \frac{d[2,2]d[3,1]-d[2,1]d[3,2]}{d[1,2]d[2,1]-d[1,1]d[2,2]}, \frac{d[1,2]d[3,1]-d[1,1]d[3,2]}{-d[1,2]d[2,1]+d[1,1]d[2,2]}, 1 \right\} \right\}$$

FullSimplify[

Solve[c1^2 - c1 * theta == v11 * c3 * (c3 - theta)&&

c2^2 - c2 * theta == v12 * c3 * (c3 - theta), {c1, c2}]]

$$\left\{ \left\{ c1 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} - \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v11} \right), \right. \right. \\ \left. \left. c2 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} - \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v12} \right) \right\}, \right. \\ \left\{ c1 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} + \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v11} \right), \right. \\ \left. c2 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} + \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v12} \right) \right\}, \\ \left\{ c1 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} + \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v11} \right), \right. \\ \left. c2 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} - \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v12} \right) \right\}, \\ \left. \left. \left\{ c1 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} - \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v11} \right), \right. \right. \right. \\ \left. \left. \left. c2 \rightarrow \frac{1}{2} \left(\text{theta} + \sqrt{\text{theta}^2 + 4c3(c3 - \text{theta})v12} \right) \right\} \right\} \right\}$$

Bibliografia

[1] Elie L. Bienenstock, Leon N. Cooper and Paul W. Munro, *Theory for the development of neuron selectivity: orientation specificity and binocular interaction in visual cortex*, Journal of Neuroscience, 1982.

[2] G. C. Castellani, N. Intrator, H. Z. Shouval and L. N. Cooper, *Solutions of the BCM learning rule in a network of lateral interacting nonlinear neurons*, Dipartimento di Fisica, Università di Bologna (Italia), Physics Department, Department of Neuroscience and Institute for Brain and Neural Systems, Brown University (Providence, Rhode Island, USA), 1998.

[3] G. C. Castellani, N. Intrator, D. Remondini, H. Shouval, L. N. Cooper, *Solutions of the BCM learning rule in a general inputs environment*(preprint), Dipartimento di Fisica, Università di Bologna (Italia), Physics Department and Institute for Brain and Neural Systems, Brown University (Providence, Rhode Island, USA).

[4] L. N. Cooper, N. Intrator, B. S. Blais and H. Z. Shouval, *Theory of Cortical Plasticity*, World Scientific Publishing Co. Re. Ltd., 2004