

ALMA MATER STUDIORUM · UNIVERSITÀ DI
BOLOGNA

FACOLTÀ DI SCIENZE MATEMATICHE, FISICHE E NATURALI
Corso di Laurea in Matematica

**Il modello di Bressloff e Cowan:
allucinazioni visive
come stati stabili di attivazione corticale**

Tesi di Laurea in Analisi Matematica

Relatrice:
Chiar.ma Prof.ssa
Giovanna Citti

Presentata da:
Irene Balelli

II Sessione
Anno Accademico 2009-2010

Introduzione

Le immagini allucinatorie sono state classificate da Klüver in quattro gruppi, detti *forme fondamentali*: grate, reticoli, alveoli (1); ragnatele (2); gallerie, imbuti, coni (3); spirali (4).

Allucinazioni geometriche visive sono state testimoniate in varie situazioni e in tutte le culture umane:

- dopo essere stati esposti a luci tremolanti;
- dopo la somministrazione di alcuni tipi di anestetici;
- svegliandosi o addormentandosi;
- a seguito di una profonda pressione binoculare su un bulbo oculare;
- dopo l'ingestione di droghe quali l'LSD e la marijuana.

Tali immagini, inoltre, sono state osservate sia da soggetti non vedenti sia in camere completamente oscurate. Sono, poi, di difficile localizzazione nello spazio e, anzi, addirittura si muovono seguendo i movimenti stessi degli occhi: la loro posizione relativa rimane, cioè, stabile in relazione a tali movimenti. Tutti questi fatti portano alla conclusione che esse siano generate nel cervello e, più precisamente, si formino in una specifica area della corteccia visiva, detta area striata, oppure V1. In questa tesi presentiamo un modello di Bressloff e Cowan [1], che suppongono, per i motivi suddetti, che tali immagini siano generate in corteccia V1.

La corteccia visiva primaria si trova nella parte posteriore del cranio, riceve in input, attraverso il nervo ottico, il segnale visivo che è stato proiettato sull'occhio, ed è la sede della vera e propria elaborazione del segnale. L'elaborazione consiste nell'individuazione della posizione e dell'orientazione dei contorni dell'immagine proiettata dalla retina. Pertanto la corteccia viene usualmente individuata con lo spazio $(x, y, \phi) \in \mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1$, dove (x, y) sono variabili posizione, e ϕ indica l'orientazione. L'input retinico sarà una funzione di queste variabili.

L'attività delle cellule della corteccia consiste in un'ulteriore elaborazione dell'input retinico, ed è descritta da una funzione

$$a : \mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1 \times \mathbb{R}^+ \rightarrow \mathbb{R}$$

che dipende dalle variabili corticali e dal tempo.

Nello studio delle allucinazioni supponiamo che non vi sia input retinico, ma che l'immagine sia generata direttamente in corteccia dall'attività di propagazione fra le cellule, che viene descritta dall'equazione di Wilson e Cowan:

$$\frac{da(r, \phi, t)}{dt} = \mathbf{G}(a)$$

dove $\mathbf{G}(a)$ esprime l'interazione corticale, e si scrive in termini dei parametri reali α e μ e di un nucleo di convoluzione ω

$$\mathbf{G}(a) = -\alpha a + \mu \omega * \sigma(a)$$

Il parametro α è costante, mentre il parametro μ è il coefficiente che regola l'abbinamento tra i pesi delle due tipologie di connessioni corticali di cui diremo a breve. L'architettura della corteccia e l'espressione di questa equazione saranno descritti dettagliatamente nel capitolo 2.

Nel capitolo 2 presentiamo alcuni richiami alla teoria della stabilità, e nel capitolo 3 cominciamo lo studio dettagliato dell'equazione dell'attività. Per $\mu = 0$ l'equazione ha solo la soluzione nulla, che è stabile. L'obiettivo è,

poi, quello di studiare la stabilità al crescere del parametro μ . A tal fine indicheremo con \mathbf{L} l'operatore linearizzato di \mathbf{G} ,

$$\mathbf{L} = d\mathbf{G}(0)$$

e, attraverso lo studio dei suoi autovalori, determineremo il valore critico μ_c in cui la soluzione nulla perde stabilità, e gli stati di equilibrio non nulli.

In generale il nucleo di \mathbf{L} sarà infinito dimensionale. Per semplificare il problema si osserva che l'equazione è invariante rispetto al gruppo dei moti rigidi. Questa osservazione permette di quozientare $\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1$, ottenere un reticolo finito dimensionale,

$$\mathcal{L} = \{2\pi m_1 \ell_1 + 2\pi m_2 \ell_2 : m_1, m_2 \in \mathbb{Z}\},$$

con ℓ_1 ed ℓ_2 linearmente indipendenti, e di restringere \mathbf{L} alle sole funzioni periodiche definite sul reticolo. Il nucleo della restrizione così ottenuta è finito dimensionale, e potremo determinare esplicitamente gli stati di equilibrio.

Nell'ultimo capitolo otterremo le immagini di allucinazione, proiettando sullo spazio retinico gli stati di equilibrio ottenuti nello spazio 3D corticale.

Indice

Introduzione	i
1 Architettura funzionale della corteccia striata	1
1.1 Funzionalità della retina e della corteccia	1
1.2 L'equazione di diffusione dell'attività in V1	4
2 Richiami sul problema della stabilità	7
2.1 Il concetto di stabilità	7
2.2 Metodo di linearizzazione	10
3 Studio dell'equazione di attività	13
3.1 Stabilità lineare	13
3.1.1 Il modello di sincronizzazione dell'orientazione	14
3.1.2 L'equazione completa	16
3.2 Restrizione ad uno spazio finito dimensionale	21
3.2.1 Invarianza rispetto al gruppo dei moti euclidei	21
3.2.2 Restrizione a soluzioni doppiamente periodiche	24
3.3 Stabilità asintotica	26
3.3.1 Reticoli quadrati o rombici	27
4 Dagli stati corticali stabili alle allucinazioni visive	35
4.1 La mappa retinotopica	35
4.2 Proiezioni corticali di immagini retiniche	36
4.3 Le allucinazioni: proiezioni retiniche degli stati corticali	37

Bibliografia

45

Elenco delle figure

1.1	Illustrazione delle connessioni locali all'interno di un'ipercolonna e delle connessioni laterali anisotropiche tra ipercolonne (tratta da [1])	3
4.1	Azione della mappa retinocorticale inversa sulle forme piane quadrate pari, quadrati: in V1 (a sinistra) e in retina (a destra) (tratte da [1])	40
4.2	Azione della mappa retinocorticale inversa sulle forme piane quadrate pari, cilindri: in V1 (a sinistra) e in retina (a destra) (tratte da [1])	41
4.3	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane quadrate con contorni dispari: quadrati (instabili) (tratte da [1])	42
4.4	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane quadrate con contorni dispari: cilindri (stabili) (tratte da [1])	42
4.5	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni pari: cilindri (tratte da [1])	43
4.6	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni pari: rombi (tratte da [1])	43
4.7	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni dispari: rombi (tratte da [1])	44
4.8	Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni dispari: cilindri (tratte da [1])	44

Capitolo 1

Architettura funzionale della corteccia striata

1.1 Funzionalità della retina e della corteccia

La parte dell'occhio sensibile allo stimolo visivo si chiama retina, ed è costituita da fotorecettori che fanno una pre-elaborazione del segnale. La retina è una superficie bidimensionale, ma introduce una deformazione dell'immagine stimolo, che risulta molto meglio definita nella regione centrale che nelle regioni periferiche. Questo perché la densità di recettori è maggiore al centro che ai lati.

Per via della struttura della retina, è naturale operare sul piano retinico una scelta di coordinate polari (r_R, θ_R) , dette anche coordinate retiniche.

Dopo una pre-elaborazione, l'immagine è proiettata alle cortecce visive primarie attraverso il nervo ottico. La corteccia visiva primaria o striata, si trova nella parte posteriore del cranio ed è la sede della vera e propria elaborazione del segnale. Le cellule di V1, come quelle retiniche, sono in grado di determinare la posizione del segnale. Però la distribuzione di cellule è uniforme. Quindi usualmente si scelgono coordinate cartesiane $r = (x, y)$ per descrivere le posizioni sul piano bidimensionale corticale.

Inoltre, le cellule corticali non si limitano ad individuare meramente la

posizione nel campo visuale: la maggior parte delle cellule corticali è sensibile all'orientazione locale di un bordo di contrasto o di una linea presente nello stimolo visivo.

Le orientazioni preferenziali ruotano in modo regolare su V1: approssimativamente ogni 300 μm riappare la stessa preferenza: la distribuzione degli angoli delle orientazioni preferenziali è periodica di periodo π . All'incirca ogni 0.5 mm (nei macachi) vi è un'area iso-orientata corrispondente ad una data preferenza.

Sembrano esistere almeno due scale di lunghezza:

1. LOCALE: cellule con una distanza inferiore agli 0.5 mm tendono a stabilire una connessione con la maggior parte delle cellule ad esse vicine in modo approssimativamente isotropo. Questo tipo di connessioni si dicono intracorticali;
2. LATERALE: le cellule stabiliscono contatti solo ogni 0.5 mm o più lungo i loro assoni, esclusivamente con cellule che si trovano in un'area similmente iso-orientata. I lunghi assoni che supportano queste connessioni, dette connessioni intrinseche laterali o orizzontali, tendono ad essere orientati lungo la direzione dell'orientazione preferenziale delle loro cellule.

Si osserva un'anisotropia molto pronunciata rispetto alle aree tra le quali si stabiliscono le connessioni intrinseche orizzontali: aree diversamente iso-orientate si connettono in modo preferenziale ad aree vicine in modo tale da formare contorni continui sotto l'azione della mappa retino-corticale.

Per descrivere la corteccia sarà quindi necessario utilizzare due variabili: $r = (x, y)$ per individuare la posizione della cellula corticale, e una variabile angolare ϕ .

Nel seguito faremo sempre la semplificazione di assumere che tutte le possibili orientazioni ϕ siano rappresentate in ogni posizione r , ovvero che ϕ e r siano variabili indipendenti. In questo modo la corteccia sarà individuata come $\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1$.

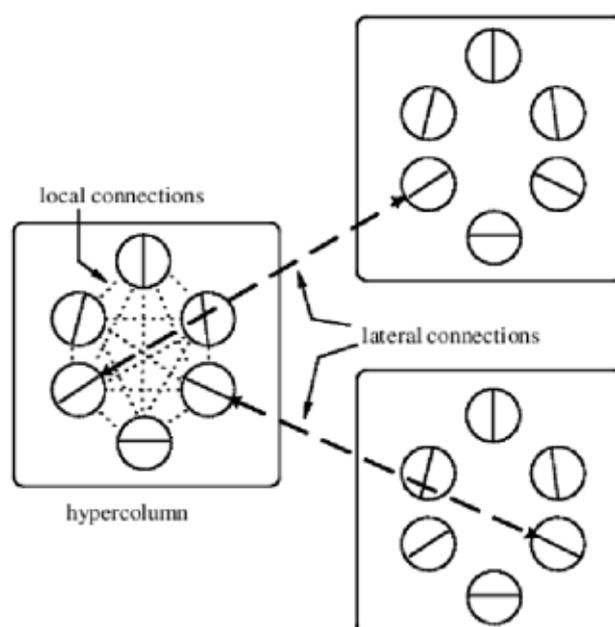


Figura 1.1: Illustrazione delle connessioni locali all'interno di un'ipercolonna e delle connessioni laterali anisotropiche tra ipercolonne (tratta da [1])

1.2 L'equazione di diffusione dell'attività in V1

Lo stato di una popolazione di cellule comprendente un'area iso-orientata con orientazione $\phi \in [0, \pi)$ alla posizione corticale $r \in \mathbb{R}^2$ al tempo t è caratterizzato dalla variabile di attività a valori reali $a(r, \phi, t)$.

In questa tesi seguiamo un modello introdotto per la prima volta da Wilson-Cowan [4], [5], ulteriormente sviluppato da Cowan-Ermentrout [2], e presentato in questa forma da Bressloff e Cowan [1]. In assenza di stimolo esterno essi hanno modellato l'evoluzione dell'attività con l'equazione:

$$\frac{da(r, \phi, t)}{dt} = \mathbf{G}(a)^1, \quad (1.1)$$

dove

$$\mathbf{G}(a) := -\alpha a(r, \phi, t) + \mu \int_0^\pi \int_{\mathbb{R}^2} \omega(r, \phi | r', \phi') \sigma(a(r', \phi', t)) \frac{dr' d\phi'}{\pi}.$$

Il nucleo $\omega(r, \phi | r', \phi')$ è il peso delle connessioni tra i neuroni al punto r sensibili all'orientazione ϕ e i neuroni al punto r' sensibili all'orientazione ϕ' . La funzione σ , che risulta essere una funzione crescente, nulla in 0, e costante all'infinito, può essere scelta nella forma:

$$\sigma(z) = \frac{2}{1 + e^{-z}} - 1$$

L'annullamento della funzione σ così definita in 0 implica che, per input esterni nulli, lo stato omogeneo $a = 0$, è soluzione dell'equazione 1.1.

Per quanto detto a proposito delle due differenti scale di lunghezza delle connessioni (locale e laterale), sappiamo che $\omega(r, \phi | r', \phi')$, il pattern delle connessioni, si decompone in termini di connessioni locali all'interno di una stessa ipercolonna, e connessioni laterali anisotropiche tra ipercolonne:

$$\omega(r, \phi | r', \phi') = \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(r - r') + \beta \omega_{\text{LAT}}(r - r', \phi) \delta(\phi - \phi'). \quad (1.2)$$

¹Sarebbe più opportuno vederla come equazione alle derivate parziali, ma, volendone studiare la stabilità, è più conveniente pensarla come equazione differenziale ordinaria

Il coefficiente β esprime il fatto che, in generale, l'interazione long range è piú debole di quella locale, e, dunque, varierà in un intorno di 0. È, anzitutto, doveroso fare alcune precisazioni e definire alcune proprietà di ω :

1. nel termine locale, $\delta(r - r')$ è la funzione delta di Dirac ed esprime il fatto che questo termine dipende dal solo angolo. Inoltre vale:

$$\omega_{\text{LOC}}(-\phi) = \omega_{\text{LOC}}(\phi);$$

2. le connessioni laterali connettono esclusivamente neuroni che giacciono lungo la direzione della loro comune orientazione preferenziale ϕ . A motivo di ciò, il termine long range con orientazione preferenziale 0 sarà:

$$\omega_{\text{LAT}}(r, 0) = g(r) + g(-r)$$

dove g , che rappresenta l'eccitazione a corto raggio e l'inibizione a lungo raggio, è positiva per r piccolo e negativa per r grande. Il termine long range con orientazione preferenziale arbitraria ϕ sarà:

$$\omega_{\text{LAT}}(r, \phi) = \omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi}r) \quad (1.3)$$

Dove R_{θ} è la matrice di rotazione rispetto all'angolo θ :

$$R_{\theta} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \cos \theta & -\sin \theta \\ \sin \theta & \cos \theta \end{pmatrix} \begin{pmatrix} x \\ y \end{pmatrix}$$

Sostituendo l'equazione 1.2 nell'equazione 1.1, si ottiene:

$$\mathbf{G}(a) = -\alpha a(r, \phi, t) + \mu \left(\int_0^{\pi} \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \sigma(a(r', \phi', t)) \frac{d\phi'}{\pi} + \beta \int_{\mathbb{R}^2} \omega_{\text{LAT}}(r - r', \phi) \sigma(a(r', \phi', t)) dr' \right)$$

L'equazione dell'attività, nota come **equazione di Wilson e Cowan** sarà quindi:

$$\frac{da(r, \phi, t)}{dt} = \mathbf{G}(a) = -\alpha a(r, \phi, t) + \mu \omega * \sigma(a) \quad (1.4)$$

Capitolo 2

Richiami sul problema della stabilità

2.1 Il concetto di stabilità

Il concetto di stabilità è tra i più importanti sia a livello teorico, sia a livello applicativo. In questa sezione ci limitiamo a richiamare alcuni risultati che ci serviranno nello studio delle allucinazioni.

Consideriamo, pertanto, un'equazione del primo ordine, come quella che regola l'attività corticale (1.1):

$$\frac{da}{dt} = \mathbf{G}(a) \tag{2.1}$$

Nell'applicazione che ci interessa, \mathbf{G} è un operatore definito su un opportuno spazio di funzioni, ma vedremo che sarà possibile studiare la stabilità dei suoi punti critici in sottospazi finito dimensionali. Possiamo, quindi, limitare la trattazione a questa situazione.

Nello studio di punti di equilibrio $a(t) = a_0$, con $\mathbf{G}(a_0) = 0$, si può sempre supporre che $a_0 = 0$. Infatti, se a_0 è punto di equilibrio, effettuando la traslazione $z(t) = a(t) - a_0$ il sistema 2.1 si trasforma in:

$$\dot{z} = \mathbf{G}(a(t) - a_0) := F(z(t)).$$

Alla soluzione $a(t) = a_0$ del sistema originale, corrisponde, ora, la soluzione $z(t) = 0$ del nuovo sistema e viceversa. È, pertanto, sempre possibile riferirsi all'origine, ossia alla soluzione $z(t) = 0$.

La soluzione dipenderà non solo dal tempo, ma anche dal dato iniziale a_0 , e da altri eventuali parametri μ che compaiano al secondo membro. Indicheremo $\xi = (a_0, \mu)$ un generico elemento dell'intero set di questi parametri. La stabilità la si può vedere come una sorta di continuità rispetto a ξ .

Tra le possibili definizioni di stabilità possiamo considerare quella dovuta a Liapunov.

Sia $a = a(t; 0, \xi)$ una soluzione del sistema 2.1 definita nell'intervallo $[0, +\infty)$.

Definizione 2.1.

La soluzione $a(t; 0, \xi)$ si dice stabile (secondo Liapunov) se per ogni $\varepsilon > 0$ esiste $\delta = \delta(\varepsilon)$ tale che:

se $\|\eta - \xi\| < \delta$ allora la soluzione è definita in $[0, +\infty)$ e

$$\|a(t; 0, \eta) - a(t; 0, \xi)\| < \varepsilon$$

per ogni $t \in [0, +\infty)$.

Se, inoltre, $\|a(t; 0, \eta) - a(t; 0, \xi)\| \rightarrow 0$ per $t \rightarrow +\infty$, a si dice asintoticamente stabile. Se, infine, a è stabile, ma non asintoticamente, si dice marginalmente stabile.

In parole povere *stabile* significa che se si parte da una posizione abbastanza vicina a ξ , si rimane per tutto il tempo vicino alla soluzione $a(t; 0, \xi)$, mentre *asintoticamente stabile* significa che non solo ci si mantiene vicino alla soluzione, ma la distanza da $a(t; 0, \xi)$ tende a zero.

Consideriamo, ora, la stabilità nell'origine per sistemi lineari autonomi. Sia, per questo:

$$\dot{a} = \mathbf{L}a,$$

con \mathbf{L} matrice di ordine n , ad elementi (reali) costanti. Siamo interessati a determinare la stabilità di $a(t) = 0$.

Indichiamo con λ_j , $j = 1, \dots, k$ gli autovalori di \mathbf{L} .

Teorema 2.1.1.

1. *L'origine è un punto di equilibrio asintoticamente stabile se e solo se $\operatorname{Re}\lambda_j < 0, \forall j = 1, \dots, k$. La stabilità è globale in \mathbb{R}^n .*
2. *L'origine è stabile, ma non asintoticamente (stabilità neutra), se e solo se $\operatorname{Re}\lambda_j \leq 0$ e tutti gli autovalori con parte reale nulla sono semplici (di molteplicità 1).*
3. *L'origine è instabile negli altri casi.*

Per determinare la stabilità dell'origine possiamo utilizzare un metodo dovuto allo stesso Liapunov. Il ruolo determinante in questo metodo è svolto da una funzione scalare, detta, appunto, *funzione di Liapunov*.

Definizione 2.2.

Sia $V : A \rightarrow \mathbb{R}$, $V \in C^1(A)$ con $A \subseteq \mathbb{R}^n$ aperto contenente l'origine 0. V si dice funzione di Liapunov per il sistema 2.1 se:

1. $V(0) = 0$ e $V(y) > 0 \quad \forall y \in A, y \neq 0$
2. $\dot{V}(y) \leq 0 \quad \forall y \in A$

Il risultato principale è il seguente:

Teorema 2.1.2.

Sia dato il sistema 2.1, con \mathbf{G} localmente lipshitziana in un aperto $\Omega \subseteq \mathbb{R}^n$ e tale che $\mathbf{G}(0) = 0$.

1. *Se in un intorno $A \subseteq \Omega$ dell'origine esiste una funzione V di Liapunov per il sistema, allora 0 è stabile.*
2. *Se inoltre $\dot{V} \leq 0$ in $A \setminus \{0\}$ allora 0 è asintoticamente stabile.*

2.2 Metodo di linearizzazione

Per un sistema lineare autonomo la stabilità di un punto di equilibrio è risolta completamente dal teorema 2.1.1. Nel caso non lineare, tuttavia, la situazione è molto più complessa: Il modo in cui cercheremo di procedere è, dunque, quello di cercare di sostituire il sistema originale con un sistema lineare che lo approssimi, utilizzare la teoria lineare, e cercare, poi, di trasferire le informazioni ottenute a quello non lineare. Questa approssimazione è, in generale, efficace solo nell'intorno del punto di equilibrio considerato e, perciò, anche se le informazioni sul sistema lineare hanno carattere globale, la loro validità in riferimento al sistema originale è, per lo più, locale.

Consideriamo un sistema autonomo:

$$\dot{a} = \mathbf{G}(a), \quad (2.2)$$

con $\mathbf{G} \in C^1(\Omega)$, Ω aperto di \mathbb{R}^n e tale che $\mathbf{G}(0) = 0$.

Ipotesi fondamentale è che la matrice jacobiana di \mathbf{G} in 0, che indico con $\mathbf{DG}(0)$, sia non singolare (questo fatto, tra l'altro, assicura che 0 sia un punto di equilibrio isolato, ossia che esiste un intorno di 0 in cui non vi sono altri punti di equilibrio del sistema).

Essendo $\mathbf{G} \in C^1(\Omega)$ si può scrivere:

$$\mathbf{G}(a) = \mathbf{DG}(0)a + g(a), \quad (2.3)$$

con $g(a) = o(\|a\|)$ per $a \rightarrow 0$.

Poniamo $\mathbf{L} := \mathbf{DG}(0)$ e consideriamo il sistema:

$$\dot{z} = \mathbf{L}z, \quad (2.4)$$

che prende il nome di sistema linearizzato (in $a = 0$). Il risultato fondamentale è il seguente teorema:

Teorema 2.2.1.

Se 0 è asintoticamente stabile per 2.4 allora lo è anche per il sistema 2.2.

La dimostrazione di questo teorema si basa sul seguente lemma algebrico di cui non diamo dimostrazione:

Lemma 2.2.2.

Se tutti gli autovalori di \mathbf{L} hanno parte reale negativa, allora esiste una matrice Q simmetrica e definita positiva tale che $Q(\mathbf{L} + \mathbf{L}^T)$ è definita negativa.

Si noti che se \mathbf{L} è simmetrica, nel lemma si può scegliere $Q = \mathbf{I}_n$, matrice identità in \mathbb{R}^n .

Dimostrazione. Essendo, per ipotesi, 0 asintoticamente stabile per 2.4, tutti gli autovalori di \mathbf{L} hanno parte reale negativa. Sia allora Q come nel lemma 2.2.2, e consideriamo la forma quadratica definita positiva:

$$V(a) = \langle Qa, a \rangle.$$

Calcoliamo, ora, la derivata di V lungo le traiettorie del sistema non lineare 2.3. Si ha:

$$\dot{V}(a) = 2\langle Qa, \mathbf{L}a \rangle + 2\langle Qa, g(a) \rangle. \quad (2.5)$$

Per la simmetria di Q vale, inoltre che:

$$2\langle Qa, \mathbf{L}a \rangle = 2\langle a, Q\mathbf{L}a \rangle = \langle a, Q(\mathbf{L} + \mathbf{L}^T)a \rangle,$$

che, per ipotesi, è definita negativa. Se $\lambda_{\max} (< 0)$ è il massimo autovalore di $Q(\mathbf{L} + \mathbf{L}^T)$, si può scrivere:

$$2\langle Qa, \mathbf{L}a \rangle \leq \lambda_{\max} \|a\|^2. \quad (2.6)$$

Essendo $\|g(a)\| = o(\|a\|)$ per $\|a\| \rightarrow 0$, fissato $\varepsilon > 0$ esiste un intorno $B_{\delta_\varepsilon}(0)$ tale che se $a \in B_{\delta_\varepsilon}(0)$:

$$\|g(a)\| \leq \varepsilon \|a\|.$$

D'altra parte vale che $\|Qa\| \leq c\|a\|$ dove c è la norma di Q .

Di conseguenza, per la disuguaglianza di Schwarz:

$$|\langle Qa, g(a) \rangle| \leq \|Qa\| \cdot \|g(a)\| \leq c\varepsilon \|a\|^2. \quad (2.7)$$

Da 2.5, 2.6, 2.7 segue che:

$$\dot{V}(a) \leq (\lambda_{\max} + c\varepsilon)\|a\|^2.$$

Se, ora, si sceglie $\varepsilon > 0$ abbastanza piccolo in modo che $\lambda_{\max} + c\varepsilon$ sia negativo, risulta che $\dot{V}(a) < 0$ in $B_{\delta_\varepsilon}(0)$, $a \neq 0$. In base al teorema 2.1.2, 0 è asintoticamente stabile. \square

Come la stabilità, anche l'instabilità di 0 si può trasferire dal sistema linearizzato a quello originale:

Proposizione 2.2.3.

Se esiste un autovalore di \mathbf{L} con parte reale positiva, allora 0 è instabile per il sistema 2.3.

Nello studio della stabilità del punto di equilibrio a_0 tale che

$$\mathbf{G}(a_0) = 0$$

è importante la struttura degli zeri della funzione \mathbf{G} . Supporremo, quindi, che \mathbf{G} dipenda da a e da un altro parametro che indichiamo con μ :

$$\mathbf{G} = \mathbf{G}(a, \mu).$$

Definizione 2.3.

Se $\mathbf{G}(a_0, \mu_0) = 0$, allora il punto (a_0, μ_0) si dice punto di biforcazione per \mathbf{G} se e solo se:

$$(a_0, \mu_0) \in \overline{\{(a, \mu) : \mathbf{G}(a, \mu) = 0, a \neq a_0\}}.$$

Osservazione 1. Se $\mathbf{G} : \mathbb{R}^n \times \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$ è di classe C^1 ed è tale che:

$$\mathbf{G}(\mu, 0) = 0 \quad \forall \mu,$$

se $(\mu_0, 0)$ è punto di biforcazione, allora:

$$d\mathbf{G}(\mu_0, 0) \quad \text{non è invertibile,}$$

quindi ha un autovalore nullo.

Capitolo 3

Studio dell'equazione di attività

Scopo di questo capitolo è lo studio delle proprietà dell'equazione 1.1 al variare del parametro μ . Se quest'ultimo assume valore 0, allora l'equazione si riduce a:

$$\dot{a} = -\alpha a.$$

Essendo $\alpha > 0$, ne ricaviamo immediatamente che lo 0 è asintoticamente stabile.

Al crescere del parametro λ vogliamo provare che la soluzione nulla diventa instabile in presenza di un opportuno valore critico μ_c e, viceversa, diventano stabili stati non nulli di attività corticale.

3.1 Stabilità lineare

Usiamo gli strumenti di linearizzazione appena richiamati per determinare punti di biforcazione e stati marginalmente stabili.

Come abbiamo visto, la stabilità dei punti stazionari di \mathbf{G} è legata a quella del suo linearizzato. Determiniamo, quindi, la linearizzazione di \mathbf{G} attorno allo stato omogeneo $a(r, \phi) = 0$.

Procediamo formalmente al calcolo del differenziale nel punto 0:

$$\mathbf{L}(a) = d\mathbf{G}(0)(a) = \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \frac{\mathbf{G}(\varepsilon a) - \mathbf{G}(0)}{\varepsilon}.$$

Si verifica subito che:

$$\begin{aligned} \mathbf{L}(a) = & -\alpha a(r, \phi) + \\ & + \sigma_1 \mu \left(\int_0^\pi \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') a(r', \phi') \frac{d\phi'}{\pi} + \beta \int_{\mathbb{R}^2} \omega_{\text{LAT}}(r - r', \phi) a(r', \phi) dr' \right), \end{aligned} \quad (3.1)$$

dove

$$\sigma_1 = \frac{d\sigma(z)}{dz} \quad \text{valutata in } z = 0.$$

L'operatore lineare $\mathbf{L}(a) = \mathbf{L}_\mu(a)$ dipende da μ , e studieremo, quindi, l'equazione degli autovalori:

$$\mathbf{L}_\mu(a) = \lambda a, \quad (3.2)$$

al variare del parametro μ .

Prima di procedere all'analisi del modello completo descritto dall'equazione 3.1, consideriamo un modello di sincronizzazione dell'orientazione, ottenuto in assenza delle connessioni laterali.

3.1.1 Il modello di sincronizzazione dell'orientazione

Trascuriamo completamente le connessioni laterali, ponendo:

$$\beta = 0.$$

L'operatore \mathbf{L} definito in (3.1) diviene, così:

$$\mathbf{L}(a) = -\alpha a(r, \phi) + \sigma_1 \mu \int_0^\pi \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') a(r, \phi') \frac{d\phi'}{\pi}.$$

Osserviamo che ω_{LOC} dipende soltanto da ϕ , e, quindi, ammette uno sviluppo in serie di Fourier nella forma:

$$\omega_{\text{LOC}} = \sum_{n \in \mathbb{Z}} W_n e^{2ni\phi}.$$

Usando questa notazione proviamo il seguente risultato:

Proposizione 3.1.1.

Supponiamo che esista $W_p = \max\{W_n, n \in \mathbb{Z}\}$, e che il valore p in cui il

massimo è assunto sia unico. Allora lo stato omogeneo $a(r, \phi) = 0$ è stabile per μ sufficientemente piccoli, e diventa instabile quando μ cresce al di sopra del valore critico:

$$\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma_1 W_p}.$$

Per questo valore del parametro si ha una biforcazione e gli stati marginalmente stabili saranno della forma:

$$a(r, \phi) = z(r)e^{2ip\phi} - \bar{z}(r)e^{-2ip\phi}.$$

Dimostrazione. Suddividiamo la dimostrazione in due passi.

Passo 1. Determinazione dell'equazione per gli autovalori.

Introduciamo l'espansione in serie di Fourier per $a(r, \phi)$:

$$a(r, \phi) = \sum_m z_m(r)e^{2im\phi}.$$

Andando a sostituire $a(r, \phi)$ e ω_{LOC} , rispettivamente, con le loro espansioni in serie di Fourier, otteniamo:

$$\begin{aligned} \lambda \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} &= -\alpha \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} + \frac{\sigma_1 \mu}{\pi} \int_0^\pi \sum_n W_n e^{2in(\phi-\phi')} \sum_m z_m(r)e^{2im\phi'} d\phi' = 1 \\ &= -\alpha \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} + \frac{\sigma_1 \mu}{\pi} \sum_n W_n e^{2ni\phi} \sum_m z_m(r) \int_0^\pi e^{2i(m-n)\phi'} d\phi' = 2 \\ &= -\alpha \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} + \frac{\sigma_1 \mu}{\pi} \pi \sum_m W_m z_m e^{2im\phi} \end{aligned}$$

E dunque, in definitiva:

$$\lambda \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} = -\alpha \sum_m z_m(r)e^{2im\phi} + \sigma_1 \mu \sum_m W_m z_m e^{2im\phi}$$

Uguagliando termine a termine, ottengo:

$$\frac{\lambda + \alpha}{\sigma_1 \mu} = W_m \tag{3.3}$$

¹ $e^{2ni\phi}$, W_n e z_m non dipendono da ϕ'

² $\int_0^\pi e^{2i(m-n)\phi'} d\phi' \neq 0 \Leftrightarrow n = m$

Passo 2. Determinazione del punto di biforcazione dall'equazione per gli autovalori.

Segue dall'ipotesi su W_p e dal teorema 2.1.1 che lo stato omogeneo $a(r, \phi) = 0$ è stabile per μ sufficientemente piccoli, ma diventa instabile quando μ cresce al di sopra del valore critico

$$\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma_1 W_p}$$

a causa dell'eccitazione degli autostati nella forma:

$$a(r, \phi) = z(r)e^{2ip\phi} - \bar{z}(r)e^{-2ip\phi},$$

dove $z(r)$ è una funzione complessa arbitraria. \square

3.1.2 L'equazione completa

Lo scopo di questa sezione è quello di stabilire un risultato di biforcazione per l'equazione generale 3.1, analogo a quello provato (proposizione 3.1.1). L'enunciato sarà formalizzato nel teorema 3.1.4 più sotto.

Per via della simmetria rispetto alla translazione ³, possiamo cercare gli autovettori dell'operatore \mathbf{L} nella forma:

$$a(r, \phi) = u(\phi - \varphi)e^{ikr}, \quad k = q(\cos \varphi, \sin \varphi).$$

Applicando la trasformata di Fourier ad entrambi i membri dell'equazione 3.2, $\mathbf{L}a = \lambda a$, e valutando la distribuzione ottenuta su una funzione C_0^∞ che assuma il valore 1 in k , otteniamo dunque:

$$\lambda u(\phi) = -\alpha u(\phi) + \sigma_1 \mu \left(\int_0^\pi \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') u(\phi') \frac{d\phi'}{\pi} + \beta \tilde{\omega}_{\text{LAT}}(k, \phi + \varphi) u(\phi) \right), \quad (3.4)$$

dove $\tilde{\omega}_{\text{LAT}}(k, \phi)$ è la trasformata di Fourier di $\omega_{\text{LAT}}(r, \phi)$.

Per via della simmetria del sistema, valgono le seguenti osservazioni:

³La dimostrazione di questo fatto verrà esplicitata nella sezione 3.2

Osservazione 2. I coefficienti dell'equazione 3.4, dipendono dal modulo di k e non dalla sua orientazione. Pertanto, anche λ e $u(\phi)$ dipenderanno unicamente da $q = |k|$. Quest'invarianza rotazionale implica una degenerazione infinita, nel senso che ci sono infiniti autovettori.

Osservazione 3. Per ogni k il sottospazio associato di autofunzioni,

$$V_k = \{u(\phi - \varphi)e^{ikr} : u(\phi + \pi) = u(\phi) \quad \text{e} \quad u \in C\},$$

si decompone in due sottospazi invarianti:

$$V_k = V_k^+ \oplus V_k^-,$$

con

$$V_k^+ = \{u \in V_k : u(-\phi) = u(\phi)\} \quad (\text{funzioni pari}),$$

$$V_k^- = \{u \in V_k : u(-\phi) = -u(\phi)\} \quad (\text{funzioni dispari}).$$

D'ora in avanti indicheremo sempre con u_{\pm} e con λ_{\pm} , rispettivamente, gli autovettori e gli autovalori pari (+) o dispari (-).

La dimostrazione del teorema di biforcazione segue la stessa linea della proposizione 3.1.1 del precedente capitolo, ma è tecnicamente piú complessa. Il primo passo sarà, comunque, quello di determinare l'equazione per gli autovalori, utilizzando la serie di Fourier.

Utilizziamo, inoltre, l'osservazione sperimentale secondo la quale le connessioni laterali intrinseche appaiono essere debolmente collegate alle connessioni locali, vale a dire $\beta\hat{W} \ll W$. Abbiamo già studiato l'equazione 3.1 per $\beta = 0$. Per semplicità supporremo che il punto p tale che W_p è massimo (che compare nella proposizione 3.1.1) sia $p = 1$. Possiamo, ora, risolvere l'equazione mediante espansioni in serie di potenze in β intorno a 0 e per $\beta > 0$.

Nell'ipotesi fatte su W_1 , per β sufficientemente piccolo, possiamo restringerci a calcolare le correzioni perturbative all'autovalore degenero λ_1 e alle relative autofunzioni.

Lemma 3.1.2.

Se i W_n sono i coefficienti dello sviluppo in serie di Fourier di $\omega_{LOC}(\phi)$, già introdotti in (3.1), e $\hat{W}_n(q)$ sono i coefficienti di Fourier di $\tilde{\omega}_{LAT}(k, \phi)$ allora gli autovalori verificano la seguente equazione:

$$\frac{\lambda_{\pm} + \alpha}{\sigma_1 \mu} = W_1 + \beta[\hat{W}_0(q) \pm \hat{W}_2(q)] \equiv G_{\pm}(q),$$

Dimostrazione. Sostituendo i coefficienti di Fourier, nell'equazione 3.4 otteniamo la seguente equazione degli autovalori:

$$\lambda A_m = -\alpha A_m + \sigma_1 \mu \left(W_m A_m + \beta \sum_{n \in \mathbb{Z}} \hat{W}_{m-n}(q) A_n \right),$$

dove vale che $\hat{W}_n(q) = \hat{W}_{-n}(q)$. Riscriviamo l'equazione matriciale appena ottenuta nella forma, piú maneggevole:

$$\left(\frac{\lambda + \alpha}{\sigma_1 \mu} - W_m \right) A_m = \beta \sum_{n \in \mathbb{Z}} \hat{W}_{m-n}(q) A_n \quad (3.5)$$

Introduciamo, le espansioni in serie di potenze di λ e di u . Dalla proposizione 3.1.1 con l'ipotesi fatta su p segue che per $\beta > 0$ i termini di ordine zero dello sviluppo di A_n , con $n \neq 1, -1$ sono nulli:

$$A_n = z_{\pm 1} \delta_{n, \pm 1} + \beta A_n^{(1)} + o(\beta), \quad (3.6)$$

dove $\delta_{n, m}$ è la funzione delta di Kronecker:

$$\delta_{n, m} = 0 \quad \forall n \neq m; \quad \delta_{n, m} = 1 \Leftrightarrow n = m.$$

Sempre per la proposizione 3.1.1 e l'ipotesi su p conosciamo il termine di ordine 0 dello sviluppo di λ :

$$\frac{\lambda + \alpha}{\sigma_1 \mu} = W_1 + \beta \lambda^{(1)} + o(\beta). \quad (3.7)$$

Sostituiamo queste equazioni nell'equazione 3.5.

Stimiamo il termine di primo ordine ($\mathcal{O}(\beta)$).

Sostituendo gli sviluppi 3.7 nell'equazione 3.5 ricaviamo la seguente equazione per i coefficienti di ordine 1:

$$(W_1 + \beta\lambda^{(1)} - W_m)A_m = \beta \sum_{n \in \mathbb{Z}} \hat{W}_{m-n}(q)A_n$$

Per ottenere il termine di ordine 1, ci basta sostituire al secondo membro il termine di ordine 0 di A_n , e questo è diverso da 0 soltanto per $n = 1, -1$:

$$A_1 = z_1 \delta_{1,1} = z_1, \quad A_{-1} = z_{-1}$$

Si ha quindi:

$$(W_1 + \beta\lambda^{(1)} - W_m)A_m = \beta(\hat{W}_{m-1}(q)z_1 + \hat{W}_{m+1}(q)z_{-1}). \quad (3.8)$$

Scegliendo $m = 1$ si ha subito:

$$\beta\lambda^{(1)}z_1 = \beta(\hat{W}_0(q)z_1 + \hat{W}_2(q)z_{-1})$$

$$\lambda^{(1)}z_1 = \hat{W}_0(q)z_1 + \hat{W}_2(q)z_{-1}.$$

Per $m = -1$ ed usando il fatto che $W_{-1} = W_1$ otteniamo l'equazione coniugata:

$$\lambda^{(1)}z_{-1} = \hat{W}_{-2}(q)z_1 + \hat{W}_0(q)z_{-1}.$$

Ne viene, pertanto, la seguente equazione matriciale:

$$\begin{pmatrix} \hat{W}_0(q) & \hat{W}_2(q) \\ \hat{W}_{-2}(q) & \hat{W}_0(q) \end{pmatrix} \begin{pmatrix} z_1 \\ z_{-1} \end{pmatrix} = \lambda^{(1)} \begin{pmatrix} z_1 \\ z_{-1} \end{pmatrix}. \quad (3.9)$$

Ricordando che $\hat{W}_{-2} = \hat{W}_2$, troviamo che quest'equazione ha soluzioni nella forma:

$$\lambda^{(1)} = \hat{W}_0(q) \pm \hat{W}_2(q), \text{ con autovettori } z_{-1} = \pm z_1,$$

dove $+$ e $-$ denotano, rispettivamente, soluzioni pari e dispari. \square

Corollario 3.1.3.

$u(\phi) = u_{\pm}(\phi)$, dove, per $\mathcal{O}(\beta)$:

$$u_+(\phi) = \cos(2\phi) + \mathcal{O}(\beta); \quad (3.10)$$

$$u_-(\phi) = \sin(2\phi) + \mathcal{O}(\beta). \quad (3.11)$$

Dimostrazione. Per dimostrare quest'ultimo fatto, occorre considerare l'espansione della funzione $u(\phi)$:

$$u(\phi) = \sum_{n \in \mathbb{Z}} A_n e^{2ni\phi}.$$

L'espressione dei coefficienti è fornita dalla formula 3.6:

$$A_{\pm 1} = z_{\pm 1} \delta_{\pm 1, \pm 1} + o(\beta),$$

$$A_n^{(1)} = \mathcal{O}(\beta) \quad \text{per } n \neq \pm 1.$$

Ne viene, pertanto:

$$\begin{aligned} u(\phi) &= z_1 (e^{2i\phi} \pm e^{-2i\phi}) + \mathcal{O}(\beta) = \\ &= \begin{cases} z_1 \cos(2\phi) + \mathcal{O}(\beta) & \text{nel caso pari} \\ z_1 \sin(2\phi) + \mathcal{O}(\beta) & \text{nel caso dispari} \end{cases} \end{aligned}$$

□

Dall'equazione per gli autovalori ricaviamo ora il teorema principale di questa sezione, sull'esistenza di un punto di biforcazione

Teorema 3.1.4.

Supponiamo, che la funzione $G_{\pm}(q)$ definita dalla proposizione 3.1.2 abbia un unico massimo per $q = q_{\pm} \neq 0$.

Sia, in particolare:

$$q_c = \begin{cases} q_+ & \text{se } G_+(q_+) > G_-(q_-) \\ q_- & \text{se } G_-(q_-) > G_+(q_+) \end{cases}$$

Lo stato omogeneo $a(r, \phi) = 0$ diventerà marginalmente stabile al punto critico

$$\mu_c = \frac{\alpha}{\sigma_1 G_{\pm}(q)},$$

e gli stati marginalmente stabili saranno nella forma:

$$a(k, \phi) = \sum_{j=1}^N c_j e^{ik_j r} u(\phi - \varphi_j) + \sum_{j=1}^N \bar{c}_j e^{-ik_j r} u(\phi - \varphi_j), \quad (3.12)$$

dove $k_j = q_c(\cos(\varphi_j), \sin(\varphi_j))$ e $u(\phi) = u_{\pm}(\phi)$ per $q_c = q_{\pm}$.

Tutti gli stati che giacciono sulla circonferenza $|k| = q_c$ diventano marginalmente stabili al punto critico di cui sopra.

La prova è diretta, e può essere condotta come il passo 2 della proposizione 3.1.1, usando la funzione $G(q)$ invece che W_m .

3.2 Restrizione ad uno spazio finito dimensionale

3.2.1 Invarianza rispetto al gruppo dei moti euclidei

Scopo di questa sezione è di dimostrare l'invarianza dell'operatore \mathbf{G} (definito nell'equazione 1.1) rispetto al gruppo dei moti euclidei. Questo fatto avrà importanti implicazioni per le dinamiche del nostro modello di V1, in particolar modo per quanto concerne la natura delle soluzioni di biforcazione dallo stato omogeneo di equilibrio.

Definizione 3.1.

Il gruppo euclideo è composto dal prodotto semi-diretto di $O(2)$ (il gruppo delle rotazioni piane e delle riflessioni) con \mathbb{R}^2 (il gruppo delle traslazioni piane). L'azione del gruppo euclideo su $\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1$ è generata da:

- $s \cdot (r, \phi) = (r + s, \phi)$, $s \in \mathbb{R}^2$;
- $\theta \cdot (r, \phi) = (R_{\theta}r, \phi + \theta)$, $\theta \in \mathbf{S}^1$,
 R_{θ} è la matrice di rotazione rispetto all'angolo θ ;
- $k \cdot (r, \phi) = (kr, -\phi)$, $k : (x_1, x_2) \mapsto (x_1, -x_2)$ è la riflessione.

La corrispondente azione di gruppo su una funzione $a : \mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1 \rightarrow \mathbb{R}$ è data da:

$$\gamma \cdot a(r, \phi, t) = a(\gamma^{-1} \cdot (r, \phi), t) \quad \forall \gamma \in O(2) + \mathbb{R}^2$$

L'azione su $\omega(r, \phi|r', \phi')$ è data da:

$$\gamma \cdot \omega(r, \phi|r', \phi') = \omega(\gamma^{-1}(r, \phi)|\gamma^{-1}(r', \phi')) \quad \forall \gamma \in O(2) + \mathbb{R}^2$$

Ovviamente se γ sta nel gruppo allora $\gamma(r, \phi)$ si ottiene applicando in sequenza le precedenti operazioni

Supponiamo che ω soddisfi 1.2 con le relative proprietà. Stabiliamo preventivamente l'invarianza di ω sotto l'azione del gruppo euclideo $E(2)$ dei moti rigidi nel piano.

Proposizione 3.2.1.

Il nucleo ω è invariante sotto l'azione del gruppo $E(2)$, nel senso che:

$$\gamma \cdot \omega(r, \phi|r', \phi') = \omega(r, \phi|r', \phi')$$

per ogni $\gamma \in E(2)$

Dimostrazione. Per provare l'invarianza sarà sufficiente provare l'invarianza rispetto alle traslazioni, rotazioni e riflessioni.

- Traslazione di un vettore s :

per la definizione di azione sul nucleo ω si ha subito

$$s \cdot \omega(r, \phi|r', \phi') = \omega(s^{-1}(r, \phi)|s^{-1}(r', \phi')) = \omega(r - s, \phi|r' - s, \phi') =$$

(per la definizione stessa del nucleo ω)

$$= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi')\delta(r - s - (r' - s)) +$$

$$+ \beta\omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi}(r - s - (r' - s)))\delta(\phi - \phi') =$$

$$= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi')\delta(r - r') + \beta\omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi}(r - r'))\delta(\phi - \phi') =$$

$$= \omega(r, \phi|r', \phi'),$$

(dove l'ultima uguaglianza è conseguenza diretta della definizione)

- Rotazione di un angolo θ :

$$\begin{aligned}
\theta \cdot \omega(r, \phi | r', \phi') &= \omega(\theta^{-1}(r, \phi) | \theta^{-1}(r', \phi')) = \\
&= \omega(R_{-\theta}r, \phi - \theta | R_{-\theta}r', \phi' - \theta) \stackrel{\text{def}}{=} \\
&\stackrel{\text{def}}{=} \omega_{\text{LOC}}(\phi - \theta - (\phi' - \theta)) \delta(R_{-\theta}r - R_{-\theta}r') + \\
&+ \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi+\theta}(R_{-\theta}r - R_{-\theta}r')) \delta(\phi - \theta - (\phi' - \theta)) = \\
&= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(R_{-\theta}(r - r')) + \\
&+ \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi+\theta}R_{-\theta}(r - r')) \delta(\phi - \phi') =^4 \\
&= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(r - r') + \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi}(r - r')) \delta(\phi - \phi') = \\
&= \omega(r, \phi | r', \phi')
\end{aligned}$$

- Riflessione rispetto all'asse x :

$$\begin{aligned}
k \cdot \omega(r, \phi | r', \phi') &= \omega(k^{-1}(r, \phi) | k^{-1}(r', \phi')) = \omega(kr, -\phi | kr', -\phi') \stackrel{\text{def}}{=} \\
&\stackrel{\text{def}}{=} \omega_{\text{LOC}}(-\phi + \phi') \delta(kr - kr') + \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{\phi}(kr - kr')) \delta(-\phi + \phi') =^5 \\
&= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(k(r - r')) + \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{\phi}k(r - r')) \delta(\phi - \phi') =^6 \\
&= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(r - r') + \beta \omega_{\text{LAT}}(kR_{-\phi}(r - r')) \delta(\phi - \phi') =^7 \\
&= \omega_{\text{LOC}}(\phi - \phi') \delta(r - r') + \beta \omega_{\text{LAT}}(R_{-\phi}(r - r')) \delta(\phi - \phi') = \\
&= \omega(r, \phi | r', \phi')
\end{aligned}$$

□

Dall'invarianza di ω segue subito la seguente:

Proposizione 3.2.2.

\mathbf{G} è invariante rispetto all'azione di gruppo di $E(2)$. Ovvero,

$$\mathbf{G}(\gamma \cdot a) = \gamma \mathbf{G}(a)$$

⁴ $\delta(R_{-\theta}(r - r')) = \delta(r - r')$; $R_{-\phi+\theta}R_{-\theta} = R_{-\phi}$

⁵ $\omega_{\text{LOC}}(-\phi) = \omega_{\text{LOC}}(\phi)$; $\delta(-\phi) = \delta(\phi)$

⁶ $\delta(kr) = \delta(r)$; $R_{\phi}k = kR_{-\phi}$

⁷ $\omega_{\text{LAT}}(kr) = \omega_{\text{LAT}}(r)$

Dimostrazione. Per definizione di azione si ha

$$\gamma \cdot a(r, \phi, t) = a(\gamma^{-1} \cdot (r, \phi), t).$$

Pertanto

$$\begin{aligned} \gamma G(a)(r, \phi) &= (G(a))(\gamma^{-1} \cdot (r, \phi), t) = \\ &= -\alpha a(\gamma^{-1}(r, \phi), t) + \frac{\mu}{\pi} \int_{\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1} \omega(\gamma^{-1}(r, \phi) | r', \phi') \sigma(a(r', \phi', t)) d(r', \phi') = \\ & \text{(poiché } \omega(\gamma^{-1}(r, \phi) | r', \phi') = \omega(r, \phi | \gamma(r', \phi')) \text{)} \\ &= -\alpha a(\gamma^{-1}(r, \phi), t) + \frac{\mu}{\pi} \int_{\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1} \omega(r, \phi | \gamma(r', \phi')) \sigma(a(r', \phi', t)) d(r', \phi') = \\ & \text{(Ponendo: } \gamma(r', \phi') := (r'', \phi'') \Rightarrow (r', \phi') = \gamma^{-1}(r'', \phi'') \text{)} \\ &= -\alpha a(\gamma^{-1}(r, \phi), t) + \frac{\mu}{\pi} \int_{\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1} \omega(r, \phi | r'', \phi'') \sigma(a(\gamma^{-1}(r'', \phi''), t)) d(\gamma^{-1}(r'', \phi'')) =^8 \\ &= -\alpha a(\gamma^{-1}(r, \phi), t) + \frac{\mu}{\pi} \int_{\mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1} \omega(r, \phi | r'', \phi'') \sigma(a(\gamma^{-1}(r'', \phi''), t)) d(r'', \phi'') = \\ &= \mathbf{G}(\gamma \cdot a). \end{aligned}$$

□

3.2.2 Restrizione a soluzioni doppiamente periodiche

La simmetria rispetto alla rotazione implica che lo spazio delle autofunzioni marginalmente stabili dell'equazione di Wilson-Cowan linearizzata sia infinito-dimensionale: se $u(\phi)e^{ikr}$ è una soluzione, allora anche $u(\phi - \varphi)e^{iR_\varphi kr}$ è soluzione.

Tuttavia la molteplicità della soluzione diventa finita se ci restringiamo al sottospazio delle funzioni doppiamente periodiche. Questo insieme di funzioni si definisce quotizzando opportunamente il dominio.

Sia \mathcal{L} un reticolo piano, ovvero sia, scelti due vettori linearmente indipendenti ℓ_1 e ℓ_2 , sia:

$$\mathcal{L} = \{2\pi m_1 \ell_1 + 2\pi m_2 \ell_2: m_1, m_2 \in \mathbb{Z}\}.$$

⁸ $d(\gamma^{-1}(r'', \phi'')) = d(r'', \phi'')$

\mathcal{L} è un sottogruppo del gruppo delle traslazioni piane.

Se indichiamo con $\theta = \ell_1 \hat{\ell}_2$, possiamo distinguere tre tipi di reticoli in base al valore di θ :

1. reticolo quadrato ($\theta = \frac{\pi}{2}$);
2. reticolo rombico ($0 < \theta < \frac{\pi}{2}$, $\theta \neq \frac{\pi}{3}$);
3. reticolo esagonale ($\theta = \frac{\pi}{3}$).

Definizione 3.2.

Una funzione $f : \mathbb{R}^2 \times \mathbf{S}^1 \rightarrow \mathbb{R}$ è doppiamente periodica in relazione a \mathcal{L} se:

$$f(x + \ell, \phi) = f(x, \phi) \quad \forall \ell \in \mathcal{L}.$$

Gli operatori \mathbf{G} e \mathbf{L} ristretti allo spazio delle funzioni \mathcal{L} -doppiamente periodiche saranno invarianti rispetto al gruppo simmetrico del reticolo:

$$\Gamma_{\mathcal{L}} = \mathbf{H}_{\mathcal{L}} + \mathbf{T}^2,$$

dove

- $\mathbf{H}_{\mathcal{L}}$ è l'oloedria del reticolo (sottogruppo di $O(2)$ che preserva il reticolo);
- \mathbf{T}^2 sono i due tori delle traslazioni piane modulo il reticolo.

Scegliamo, ora, la dimensione del reticolo di modo tale che e^{ikr} sia doppiamente periodico rispetto ad esso, vale a dire di modo tale che k sia un vettore d'onda duale per il reticolo. Questo garantisce che, se Ω è un dominio fondamentale del piano quotientato, allora:

$$\int_{\Omega} e^{ikr} dr = 0 \quad \text{se } k \neq 0. \quad (3.13)$$

Poiché tutte le autofunzioni hanno la forma $u(\phi - \varphi)e^{ikr}$, dove u è un'autofunzione pari o dispari, lo spazio delle autofunzioni doppiamente periodiche,

$\mathbf{K}_{\mathcal{L}}$, può essere identificato con lo spazio vettoriale N -dimensionale complesso generato dalle funzioni

$$v_j = e^{ik_j r} u(\phi - \varphi_j)$$

di dimensione N , dove $N = 2$ per i reticoli quadrato e rombico e $N = 3$ per i reticoli esagonali.

Sullo spazio $\mathbf{K}_{\mathcal{L}}$ è definito il prodotto interno di due funzioni arbitrarie $a(r, \phi)$, $b(r, \phi)$ come:

$$\langle a, b \rangle = \int_{\Omega} \int_0^{\pi} a(r, \phi) \bar{b}(r, \phi) \frac{d\phi}{\pi} dr,$$

dove Ω è un dominio fondamentale del piano quozientato.

3.3 Stabilità asintotica

Quali delle autofunzioni presentate precedentemente sono effettivamente stabili? Abbiamo, infatti, per ora studiato solo la stabilità marginale. Per studiare la stabilità asintotica, rappresentiamo l'attività a , in termini degli elementi della base:

$$a(r, \phi, t) = \sum_{j=1}^N c_j(t) e^{ik_j r} u(\phi - \varphi_j) + \sum_{j=1}^N \bar{c}_j(t) e^{-ik_j r} u(\phi - \varphi_j). \quad (3.14)$$

Dedurremo dall'equazione per l'attività un insieme di equazioni non lineari per i coefficienti c_j .

La struttura di base delle equazioni delle ampiezze è universale, nel senso che dipende unicamente dalla sottintesa simmetria del sistema e dal tipo di biforcazione che è in atto. Al contrario, invece, gli effettivi valori dei coefficienti sono dipendenti dal modello e devono essere calcolati esplicitamente. Enunciamo pertanto un teorema generale:

Teorema 3.3.1.

I coefficienti $c_j = \langle v_j, a \rangle$ della rappresentazione di a evolvono secondo l'equazione:

$$\frac{dc_j}{dt} = \Lambda c_j + \frac{\alpha \sigma_2}{\sigma_1} \langle v_j, a^2 \rangle + \frac{\alpha \sigma_3}{\sigma_1} \langle v_j, a^3 \rangle, \quad (3.15)$$

dove $\Lambda = \frac{\alpha\sigma_1}{\mu_c}$, e $\sigma_1, \sigma_2, \sigma_3$ sono i coefficienti dello sviluppo di Taylor di σ in 0,

$$\sigma(a) = \sigma_1 a + \sigma_2 a^2 + \sigma_3 a^3 + o(a^3).$$

Omettiamo la prova, che si effettua sviluppando in serie di Taylor la funzione a , ed eguagliando i termini dello stesso ordine dello sviluppo.

3.3.1 Reticoli quadrati o rombici

Esplicitiamo i coefficienti e studiamo la stabilità nel solo caso dei reticoli quadrati e rombici. Pongo $k_1 = q_c(1, 0)$ e $k_2 = q_c(\cos \theta, \sin \theta)$, con $\theta = \frac{\pi}{2}$ per il reticolo quadrato e $0 < \theta < \frac{\pi}{2}$, $\theta \neq \frac{\pi}{3}$ per il reticolo rombico. Dal teorema precedente si deduce:

Proposizione 3.3.2.

Le ampiezze evolvono seguendo una coppia di equazioni della forma:

$$\frac{dc_1}{dt} = c_1[\Lambda - \gamma_0|c_1|^2 - 2\gamma_\theta|c_2|^2], \quad \frac{dc_2}{dt} = c_2[\Lambda - \gamma_0|c_2|^2 - 2\gamma_\theta|c_1|^2], \quad (3.16)$$

dove

$$\gamma_\theta = \frac{3\alpha|\sigma_3|}{\sigma_1} \Gamma^{(3)}(\theta) \quad \forall \quad 0 \leq \theta < \pi \quad e \quad \Gamma^{(3)}(\theta) = \frac{1}{8}(2 + \cos(4\theta) + \mathcal{O}(\beta)).$$

Dimostrazione. Sarà sufficiente calcolare i prodotti scalari indicati nella tesi del teorema 3.3.1. Procediamo per passi:

Passo 1. $\langle v_j, a^2 \rangle = 0$.

Dall'espressione 3.14 ricaviamo:

$$a^2 = \left(\sum_{h=1}^2 c_h e^{ik_h r} u(\phi - \theta_h) + \sum_{h=1}^2 \bar{c}_h e^{-ik_h r} u(\phi - \theta_h) \right) \cdot \left(\sum_{l=1}^2 c_l e^{ik_l r} u(\phi - \theta_l) + \sum_{l=1}^2 \bar{c}_l e^{-ik_l r} u(\phi - \theta_l) \right).$$

Andando ad esplicitare il prodotto interno prima definito, si ottiene:

$$\langle v_j, a^2 \rangle = \int_{\Omega} \int_0^\pi v_j \bar{a}^2 dr \frac{d\phi}{\pi} =$$

$$\begin{aligned}
&= \sum_{h,l=1}^2 \bar{c}_h \bar{c}_l \int_{\Omega} e^{i(k_j - k_h - k_l)r} dr \int_0^{\pi} u(\phi - \theta_j) u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) \frac{d\phi}{\pi} + \\
&+ \sum_{h,l=1}^2 c_h c_l \int_{\Omega} e^{i(k_j + k_h + k_l)r} dr \int_0^{\pi} u(\phi - \theta_j) u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) \frac{d\phi}{\pi} + \\
&+ 2 \sum_{h,l=1}^2 \bar{c}_h c_l \int_{\Omega} e^{i(k_j - k_h + k_l)r} dr \int_0^{\pi} u(\phi - \theta_j) u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) \frac{d\phi}{\pi}.
\end{aligned}$$

Si osserva subito, da 3.13, che necessariamente vale $\langle v_j, a^2 \rangle = 0$, in quanto non si può verificare che $k_j \pm k_h \pm k_l = 0$.

Passo 2. Esplicitiamo il calcolo di $\langle v_j, a^3 \rangle$.

Procedendo come nel Passo 1. abbiamo:

$$a^3 = \left(\sum_{h=1}^2 c_h e^{ik_h r} u(\phi - \theta_h) + \sum_{h=1}^2 \bar{c}_h e^{-ik_h r} u(\phi - \theta_h) \right)^3.$$

Di qui si ha:

$$\begin{aligned}
a^3 &= \sum_{h,l,s=1}^2 c_h c_l c_s e^{i(k_h + k_l + k_s)r} u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) u(\phi - \theta_s) + \\
&+ \sum_{h,l,s=1}^2 \bar{c}_h \bar{c}_l \bar{c}_s e^{-i(k_h + k_l + k_s)r} u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) u(\phi - \theta_s) + \text{termini analoghi.}
\end{aligned}$$

E quindi:

$$\begin{aligned}
\langle v_j, a^3 \rangle &= \int_{\Omega} \int_0^{\pi} v_j \bar{a}^3 dr \frac{d\phi}{\pi} = \\
&= \sum_{h,l,s=1}^2 \bar{c}_h \bar{c}_l \bar{c}_s \int_{\Omega} e^{i(k_j - k_h - k_l - k_s)r} dr \int_0^{\pi} u(\phi - \theta_j) u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) u(\phi - \theta_s) \frac{d\phi}{\pi} + \\
&+ \sum_{h,l,s=1}^2 c_h c_l c_s \int_{\Omega} e^{i(k_j + k_h + k_l + k_s)r} dr \int_0^{\pi} u(\phi - \theta_j) u(\phi - \theta_h) u(\phi - \theta_l) u(\phi - \theta_s) \frac{d\phi}{\pi} + \\
&\quad + \text{termini analoghi.}
\end{aligned}$$

In questo caso otteniamo che non sempre si annulla il termine

$$\int_{\Omega} e^{i(k_j + k_h + k_l + k_s)r} dr,$$

ma è sufficiente che uno degli indici h, l, s sia uguale a j , mentre gli altri due siano tra loro complessi coniugati. La stessa relazione si ha, poi, anche tra i relativi coefficienti: uno tra i c_h, c_l, c_s sarà uguale a c_j , mentre i rimanenti saranno tra loro complessi coniugati. Di qui si ricava:

$$\langle v_j, a^3 \rangle = c_j |c_1|^2 \int_0^\pi u(\phi - \theta_j)^2 u(\phi - \theta_1)^2 \frac{d\phi}{\pi} + c_j |c_2|^2 \int_0^\pi u(\phi - \theta_j)^2 u(\phi - \theta_2)^2 \frac{d\phi}{\pi}.$$

Occorre, infine, considerare che nel caso di reticoli quadrati o rombici gli indici variano tra 1 e 2 e

$$\theta_1 = 0, \quad \theta_2 := \theta = \begin{cases} \frac{\pi}{2} & \text{reticolo quadrato} \\ \in]0, \frac{\pi}{2}[- \frac{\pi}{3} & \text{reticolo rombico} \end{cases}$$

Passo 3.

Chiamo, ora, $\Gamma^{(3)}(\theta)$ l'integrale introdotto al passo precedente:

$$\Gamma^{(3)}(\theta) = \int_0^\pi u(\phi - \theta)^2 u(\phi)^2 \frac{d\phi}{\pi}. \quad (3.17)$$

Considero, ora, il primo termine dello sviluppo di $u(\theta)$ che, nel caso pari, è $u(\theta) = \cos(2\theta)$, e lo sostituisco nell'espressione 3.17. Così:

$$\begin{aligned} \Gamma^{(3)}(\theta) &= \frac{1}{\pi} \int_0^\pi (\cos(2(\phi - \theta)) \cos(2\phi))^2 d\phi = {}^9 \\ &= \frac{1}{4\pi} \int_0^\pi (\cos(2(2\phi - \theta)) + \cos(2\theta))^2 d\phi = \\ &= \frac{1}{4\pi} \int_0^\pi (\cos^2(2(2\phi - \theta)) + \cos^2(2\theta) + 2 \cos(2(2\phi - \theta)) \cos(2\theta)) d\phi = {}^{11} \\ &= \frac{1}{8\pi} \int_0^\pi (1 + \cos(2(4\phi - 2\theta))) d\phi + \frac{1}{8\pi} \int_0^\pi (1 + \cos(4\theta)) d\phi = \\ &= \frac{1}{8\pi} \pi + \frac{1}{8\pi} \pi + \frac{1}{8\pi} \pi \cos(4\theta) = \\ &= \frac{1}{8} (2 + \cos(4\theta)). \end{aligned}$$

⁹ $\cos a \cos b = \frac{1}{2}(\cos(a+b) + \cos(a-b))$

¹⁰Sto integrando su un multiplo del periodo, quindi l'integrale di questo termine è nullo.

¹¹ $\cos^2(\theta) = \frac{\cos(2\theta)+1}{2}$

A ciò si aggiungono, poi, i termini $\mathcal{O}(\beta)$ derivanti dallo sviluppo di u , ottenendo, in definitiva:

$$\Gamma^{(3)}(\theta) = \frac{1}{8}(2 + \cos(4\theta) + \mathcal{O}(\beta)). \quad (3.18)$$

Osservazione 4. L'espressione finale di $\Gamma^{(3)}(\theta)$ non muta se consideriamo l'autofunzione $u(\theta)$ nel caso dispari.

□

Consideriamo, ora, le equazioni 3.16 per esaminare la stabilità dei patterns. Vale, allora, la seguente:

Proposizione 3.3.3.

Sono possibili i seguenti tre tipi di stati stazionari per fasi arbitrarie ψ_1, ψ_2 :

1. *lo stato omogeneo:*

$$c_1 = c_2 = 0; \quad (3.19)$$

2. *cilindri:*

$$c_1 = \sqrt{\frac{\Lambda}{\gamma_0}} e^{i\psi_1}, c_2 = 0 \quad o \quad c_1 = 0, c_2 = \sqrt{\frac{\Lambda}{\gamma_0}} e^{i\psi_2}; \quad (3.20)$$

3. *quadrati o rombi:*

$$c_1 = \sqrt{\frac{\Lambda}{\gamma_0 + 2\gamma_\theta}} e^{i\psi_1}, c_2 = \sqrt{\frac{\Lambda}{\gamma_0 + 2\gamma_\theta}} e^{i\psi_2}. \quad (3.21)$$

Dimostrazione. Bisogna imporre l'annullamento del secondo membro dell'equazione per le ampiezze per trovare i punti di stabilità. Se chiamiamo \tilde{G} il secondo membro allora

$$\tilde{G}(c) = \begin{pmatrix} c_1(\Lambda - \gamma_0|c_1|^2 - 2\gamma_\theta|c_2|^2) \\ c_2(\Lambda - \gamma_0|c_2|^2 - 2\gamma_\theta|c_1|^2) \end{pmatrix} = 0$$

Le soluzioni sono quelle indicate nella tesi del teorema.

□

Per semplicità supporremo, ora, che $\psi_1 = \psi_2 = 0$, ovvero sia che c_j sia reale. Fatta questa scelta, segue:

Osservazione 5. Gli stati, nel caso di reticoli quadrati o rombici, sono rappresentati da:

$$\begin{aligned} a(r, \phi) &= \sum_{j=1}^2 c_j (e^{ik_j r} + e^{-ik_j r}) u(\phi - \theta_j) = \\ &= \sum_{j=1}^2 2c_j \cos(k_j r) u(\phi - \theta_j), \end{aligned}$$

dove c_1 e c_2 sono definiti nella proposizione 3.3.3.

Osservazione 6. Se scegliamo, ad esempio, il reticolo quadrato, abbiamo che l'angolo tra i due generatori è un angolo di $\frac{\pi}{2}$, e, quindi, possiamo scegliere:

$$\ell_1 = (1, 0), \quad \ell_2 = (0, 1).$$

Avremo, così:

$$\theta_j = \begin{cases} 0 \\ \frac{\pi}{2} \end{cases}$$

Da cui:

$$k_1 = (1, 0), \quad k_2 = (0, 1).$$

Su questo reticolo, pertanto, le forme piane di tipo quadrato saranno caratterizzate da:

$$a(x, y, \phi) = 2c_1 \left(u(\phi) \cos x + u\left(\phi - \frac{\pi}{2}\right) \cos y \right),$$

dove

$$u(\phi) = \begin{cases} \cos(2\phi) & \text{per reticoli pari} \\ \sin(2\phi) & \text{per reticoli dispari} \end{cases}$$

Analogamente si procede per gli altri casi.

Teorema 3.3.4.

Per i patter determinati nella proposizione precedente si ha:

1. i cilindri sono stabili se e solo se $2\gamma_\theta > \gamma_0$
2. i rombi e i quadrati sono stabili se e solo se $2\gamma_\theta < \gamma_0$

Dimostrazione. Considero, ora, lo Jacobiano della 3.16 per studiare la stabilità degli autovalori:

$$\frac{\partial}{\partial(c_1, c_2)} \begin{pmatrix} \frac{dc_1}{dt} \\ \frac{dc_2}{dt} \end{pmatrix} := J_{\tilde{G}(c)} = \begin{pmatrix} \Lambda - 2\gamma_0|c_1|^2 - 2\gamma_\theta|c_2|^2 & -2\gamma_\theta c_1 \bar{c}_2 \\ -2\gamma_\theta c_2 \bar{c}_1 & \Lambda - 2\gamma_0|c_2|^2 - 2\gamma_\theta|c_1|^2 \end{pmatrix} \quad (3.22)$$

Suppongo, ora, che sia:

$$c_1 = \sqrt{\frac{\Lambda}{\gamma_0}} e^{i\psi_1}, \quad c_2 = 0,^{12}$$

e cerco gli autovalori della 3.22.

Andando a sostituire c_1 e c_2 con i rispettivi valori, otteniamo una matrice diagonale:

$$J = \begin{pmatrix} -\Lambda & 0 \\ 0 & \Lambda \left(1 - 2\frac{\gamma_\theta}{\gamma_0}\right) \end{pmatrix} \quad (3.23)$$

Dal teorema 2.1.1 si ha che la matrice J è stabile se e solo se i suoi autovalori hanno parte reale negativa. Essendo, del resto, $-\Lambda < 0$ per le ipotesi su Λ , ne segue che il caso 3.20 è stabile se e solo se:

$$1 - 2\frac{\gamma_\theta}{\gamma_0} < 0 \Leftrightarrow 2\gamma_\theta > \gamma_0.$$

Consideriamo, ora, il caso 3.21.

In generale, per determinare gli autovalori λ di una matrice (non diagonale), se ne considera il polinomio caratteristico, $p(\lambda)$:

$$p(\lambda) = \det(J - \lambda \mathbf{I}).$$

Nel caso specifico considerato, dunque:

$$p(\lambda) = \left(\Lambda - 2\gamma_0 \frac{\Lambda}{(\gamma_0 + 2\gamma_\theta)} - 2\gamma_\theta \frac{\Lambda}{(\gamma_0 + 2\gamma_\theta)} - \lambda \right)^2 - \frac{4\gamma_\theta^2 \Lambda^2}{(\gamma_0 + 2\gamma_\theta)^2}$$

Imponendo la condizione $p(\lambda) = 0$ al fine di determinare gli autovalori della matrice in oggetto, si ricava che, nuovamente, un autovalore è $-\Lambda$,

¹²Poiché c_1 e c_2 giocano ruoli simmetrici, é sufficiente esaminare uno solo dei due casi.

necessariamente negativo, mentre il secondo autovalore è:

$$\Lambda \left(1 - \frac{2\gamma_0}{\gamma_0 + 2\gamma_\theta} \right) < 0 \Leftrightarrow 1 - \frac{2\gamma_0}{\gamma_0 + 2\gamma_\theta} < 0 \Leftrightarrow \gamma_0 > 2\gamma_\theta$$

□

Queste proprietà di stabilità persistono anche quando si includono termini di ordine superiore nell'equazione dell'ampiezza. Utilizzando le espressioni, appena determinate, di γ_θ con $\frac{3\alpha|\sigma_3|}{\sigma_1} = 1$ e di $\Gamma^{(3)}$ ovvero

$$2\gamma_\theta = \gamma_0 + \frac{1 + 2\cos(4\theta)}{8} + \mathcal{O}(\beta),$$

si deduce:

Proposizione 3.3.5.

Per pattern con contorni (pari o dispari) su reticoli quadrati i cilindri sono stabili e i quadrati sono instabili. Nel caso di reticoli rombici di angolo $\theta \neq \frac{\pi}{2}$, invece, i cilindri sono stabili se $\cos(4\theta) > -\frac{1}{2}$, mentre i rombi sono stabili se $\cos(4\theta) < -\frac{1}{2}$, ovvero per $\frac{\pi}{6} < \theta < \frac{\pi}{3}$.

Capitolo 4

Dagli stati corticali stabili alle allucinazioni visive

Al fine di calcolare come risultano le varie forme piane nelle coordinate del campo visivo, sarà necessario studiare la relazione fra le immagini definite in retina e in corteccia. Questa relazione è descritta dalla mappa retinotopica.

4.1 La mappa retinotopica

Il mapping tra la retina e le corteccie visive primarie si chiama retinotopia, perché conserva la topologia retinica, ma introduce una deformazione dell'immagine stimolo, che risulta molto meglio definita nella regione centrale che nelle regioni periferiche. Questa deformazione è dovuta alla distribuzione non uniforme delle cellule retiniche.

Siano ρ_R la densità delle cellule gangliari retiniche per unità di area del campo visivo; ρ la corrispondente densità per unità di superficie di cellule in V1. Di qui segue che $\rho_R r_R dr_R d\theta_R$ è la quantità di cellule gangliari in un elemento di retina di area unitaria.

Queste cellule si connettono topograficamente ad un elemento di superficie di V1 che contiene una quantità di cellule corticali $\rho dx dy$. Pertanto, il

determinante Jacobiano del mapping corticale $r = \mathcal{M}_r(r_R, \theta_R)$ risulta:

$$\rho_R r_R = \rho \det J_{\mathcal{M}_r}.$$

Prove sperimentali indicano che la densità di cellule corticali ρ è approssimativamente costante, mentre la densità di cellule in retina ρ_R decresce dall'origine del campo visivo, cioè dalla fovea, con la legge:

$$\rho_R = \frac{1}{(1 + r_R)^2}.$$

È, quindi, possibile definire la mappa retinotopica come segue:

$$\mathcal{M}_r(r_R, \theta_R) = (x, y), \quad (4.1)$$

dove

$$x = \ln(1 + r_R), \quad y = \frac{r_R \theta_R}{1 + r_R}.$$

Questa è una scelta efficace di coordinate in V1. Osserviamo che sufficientemente lontano dalla fovea ($r_R \gg 1$) diventa il logaritmo complesso:

$$x = \ln(1 + r_R) \approx \ln r_R, \quad y = \frac{r_R}{1 + r_R} \theta_R \approx \theta_R.$$

4.2 Proiezioni corticali di immagini retiniche

Dato che la mappa corticale è generata dal logaritmo complesso (salvo che nei punti più prossimi alla fovea), è facile calcolarne l'azione di trasformazione di cerchi, raggi e spirali logaritmiche nel campo visuale.

Proposizione 4.2.1.

1. *Cerchi di raggio costante r_R nel campo visivo diventano linee verticali in V1.*
2. *Raggi di inclinazione θ_R diventano linee orizzontali.*
3. *Spirali logaritmiche diventano linee oblique in V1.*

Dimostrazione. L'equazione per le spirali logaritmiche può essere scritta come:

$$\theta_R = a \ln(r_R \exp(-b)) + c.$$

Sotto l'azione della mappa retinotopica $r_R \mapsto r$ otteniamo:

$$\theta_R = a \ln(r_R \exp(-b)) + c \mapsto y - c = a(x - b)$$

Infatti, osserviamo:

$$\theta_R = y;$$

$$\exp x = \exp(\ln(r_R)) = r_R.$$

Andando, ora, a sostituire, si ricava:

$$y = a \ln[e^x e^{-b}] + c \implies y - c = a \ln(e^{x-b})$$

Quindi, finalmente:

$$y = a(x - b) + c$$

Le spirali logaritmiche diventano, dunque, effettivamente delle linee oblique di pendenza costante a in V1.

Si ottiene, poi, in particolare:

$$a = \infty \implies \text{linee verticali} \implies \text{cerchi}$$

$$a = 0 \implies \text{linee orizzontali} \implies \text{raggi}$$

□

4.3 Le allucinazioni: proiezioni retiniche degli stati corticali

Questa sezione conclude il lavoro trovando, finalmente, giustificazione alle geometrie delle immagini allucinatorie che vengono proiettate a partire da V1 nel campo retinico.

Il problema fondamentale che si presenta in questo contesto e, forse, anche l'unico che resta da risolvere per giungere a conclusione, dati i vari risultati

fin qui raggiunti, ha a che vedere con le dimensioni degli oggetti che stiamo considerando. Si rende, infatti, necessario operare una sorta di spianamento (o pre-proiezione) da una funzione 3D ad un piano 2D, per poter effettuare, poi, la vera e propria proiezione da V1 al campo retinico.

Indico, come prima, con $\Omega \subset \mathbb{R}^2$, il dominio fondamentale del piano quozientato. L'equazione che regola l'attività corticale, a , oggetto di studio principale di questo lavoro, è una funzione dipendente da tre variabili:

$$a : \Omega \times [0, \pi] \longrightarrow \mathbb{R}, \quad a = a(x, y, \phi).$$

Definita tale mappa in questo modo, non è possibile comporla con l'inversa della mappa retinotopica e proiettarla direttamente sulla retina. Abbiamo, dunque, bisogno di restringere a su uno spazio bidimensionale.

Per ottenere questo, ciò che utilizzeremo è un principio di massimizzazione. Per ogni $(\bar{x}, \bar{y}) \in \Omega$ fissato indichiamo con $\phi_{\max}(x, y) = \bar{\phi}(x, y)$ il valore massimo per $a(\bar{x}, \bar{y}, \phi)$:

$$a(x, y, \bar{\phi}(x, y)) = \max_{\phi} a(x, y).$$

Osserviamo, ora, che:

$$b(x, y) := a(x, y, \bar{\phi}(x, y)) : \Omega \longrightarrow \mathbb{R}$$

è, effettivamente, componibile con l'inversa della mappa retinotopica 4.1.

Osservazione 7. Per ciascuno degli stati stabili $a : \Omega \times [0, \pi] \longrightarrow \mathbb{R}$ determinati nella sezione 3.3.1, possiamo determinare, ora, la corrispondente allucinazione definita sulla retina da:

$$b \circ \mathcal{M}_r^{-1}$$

Concentriamoci su alcuni esempi di proiezioni retiniche di stati corticali. I tipi possibili di stati ottenibili su reticoli quadrati sono elencati nella proposizione 3.3.3.

Esempio 4.1. Sul reticolo quadrato vediamo il caso dei quadrati pari. Avevamo già visto nell'osservazione 6 che questa tipologia era caratterizzata da:

$$a(x, y, \phi) = u(\phi) \cos x + u\left(\phi - \frac{\pi}{2}\right) \cos y,$$

dove $u(\phi)$, poiché ci troviamo nel caso pari, è nella forma:

$$u(\phi) = \cos(2\phi).$$

Andando a sostituire, otteniamo:

$$a(x, y, \phi) = \cos(2\phi) \cos x + \cos\left(2\left(\phi - \frac{\pi}{2}\right)\right) \cos y.$$

Per quanto riguarda il primo termine, abbiamo un massimo in $\phi = 0$, mentre per quanto concerne il secondo termine, otteniamo un massimo in $\phi = \frac{\pi}{2}$.

Si alternano, pertanto, le seguenti situazioni:

- $x = \frac{\pi}{2}, y = 0 \Rightarrow \bar{\phi} = \frac{\pi}{2} \Rightarrow$ otteniamo una linea verticale;
- $y = \frac{\pi}{2}, x = 0 \Rightarrow \bar{\phi} = 0 \Rightarrow$ otteniamo una linea orizzontale.

E così si procede (u è periodico di periodo π). Nelle posizioni intermedie, invece, non abbiamo un massimo ben definito.

Andando, poi, anche ad applicare i risultati raggiunti in 4.2 quello che si ottiene è, dunque:

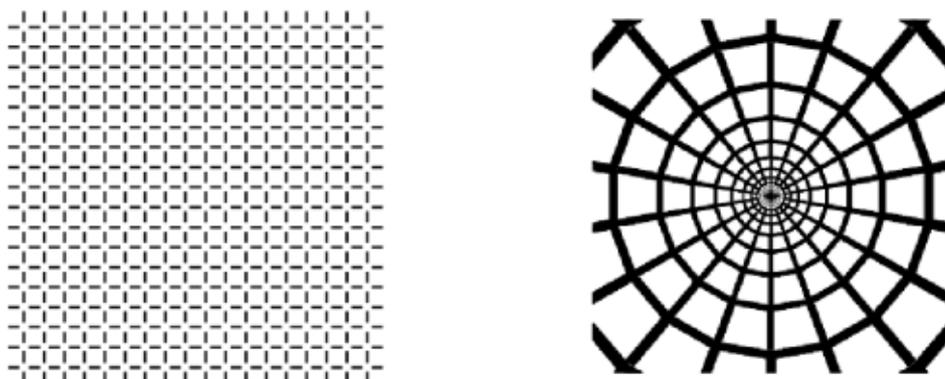


Figura 4.1: Azione della mappa retinocorticale inversa sulle forme piane quadrate pari, quadrati: in V1 (a sinistra) e in retina (a destra) (tratte da [1])

Per la proposizione 3.3.5 abbiamo che gli stati appena ottenuti sono instabili e, pertanto, questa non è un'allucinazione possibile.

Esempio 4.2. Sullo stesso reticolo esaminiamo, ora, il caso dei cilindri. Questa tipologia, dall'osservazione 5 e dalla proposizione 3.3.3, risulta essere caratterizzata da:

$$a(x, y, \phi) = u(\phi) \cos x,$$

con $u(\phi)$ definito come prima.

Alla luce dell'analisi svolta nel caso precedente, le situazioni che si presentano sono, ora, le seguenti:

- $x = \pi \Rightarrow \bar{\phi} = \frac{\pi}{2} \Rightarrow$ otteniamo una linea verticale;
- $x = \frac{\pi}{2} \Rightarrow \nexists \bar{\phi}$;
- $x = 0 \Rightarrow \bar{\phi} = 0 \Rightarrow$ abbiamo un minimo;

E cosí via (nelle posizioni intermedie non abbiamo informazioni).

Se ne ricava:



Figura 4.2: Azione della mappa retinocorticale inversa sulle forme piane quadrate pari, cilindri: in V1 (a sinistra) e in retina (a destra) (tratte da [1])

In questo caso risulta che, sempre riferendoci alla proposizione 3.3.5, siamo di fronte ad uno stato stabile e, pertanto, ne ricaviamo che questa è effettivamente un'allucinazione possibile.

Se, ora, passiamo a considerare, sempre sul reticolo quadrato, autofunzioni dispari, ciò che è sufficiente fare è operare, su ogni singola porzione di output ricavata nell'esame del caso precedente, una rotazione di $\frac{\pi}{2}$. Infatti le autofunzioni hanno esattamente la stessa forma di quelle prima considerate, con l'unica differenza che, ora, $u(\phi)$ è espresso mediante seni anziché mediante coseni ($\sin \phi = \cos(\phi - \frac{\pi}{2})$). Non cambia, inoltre, il discorso fatto in merito alla stabilità se si considerano autofunzioni dispari anziché pari. Si ottengono, in questo modo:

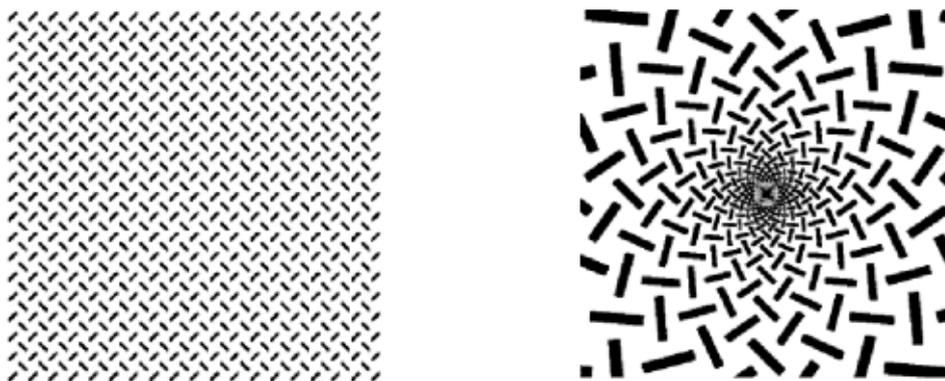


Figura 4.3: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane quadrate con contorni dispari: quadrati (instabili) (tratte da [1])



Figura 4.4: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane quadrate con contorni dispari: cilindri (stabili) (tratte da [1])

Allo stesso modo, si può procedere nell'esame dei reticoli rombici ed esagonali, rispettivamente, anche se aumenta la complessità dell'analisi. Diamo, comunque, alcuni esempi figurativi degli esami che si otterrebbero, tratti da [1].

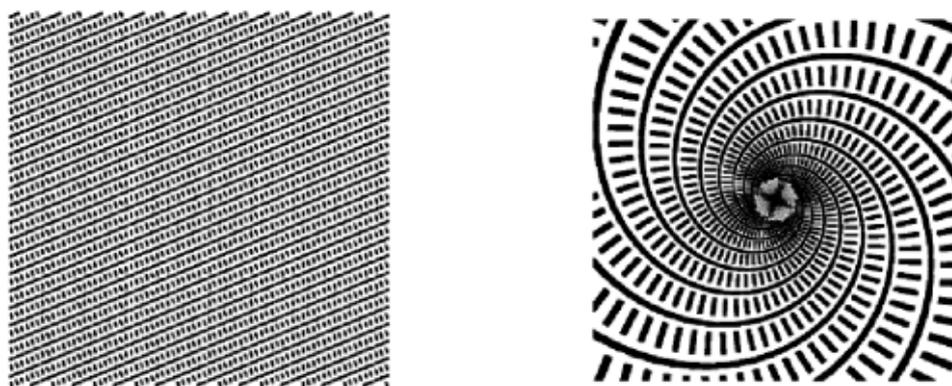


Figura 4.5: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni pari: cilindri (tratte da [1])

Nel caso appena rappresentato, l'espressione di riferimento degli auto-stati, trovandoci ad esaminare, sul reticolo rombico, il caso dei cilindri, è:

$$a(x, y, \phi) = u(\phi) \cos(x \cos \theta + y \sin \theta),$$

dove $\theta < \frac{\pi}{6}$. Questo significa, facendo sempre riferimento a 3.3.5, che siamo di fronte ad uno stato stabile, vale a dire ad un'allucinazione possibile.

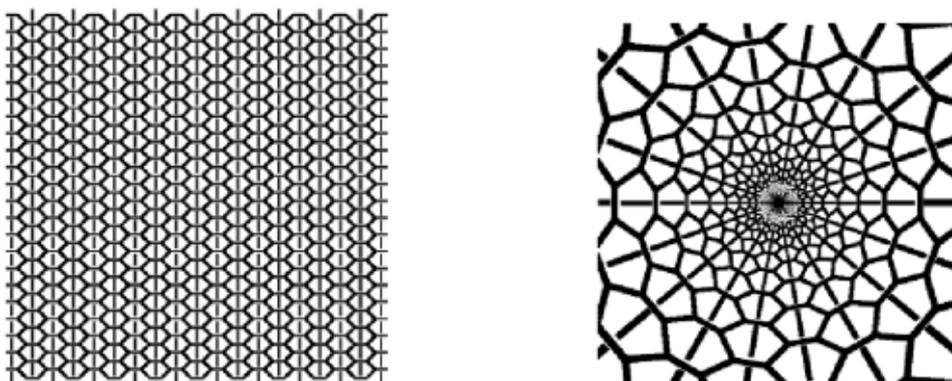


Figura 4.6: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni pari: rombi (tratte da [1])

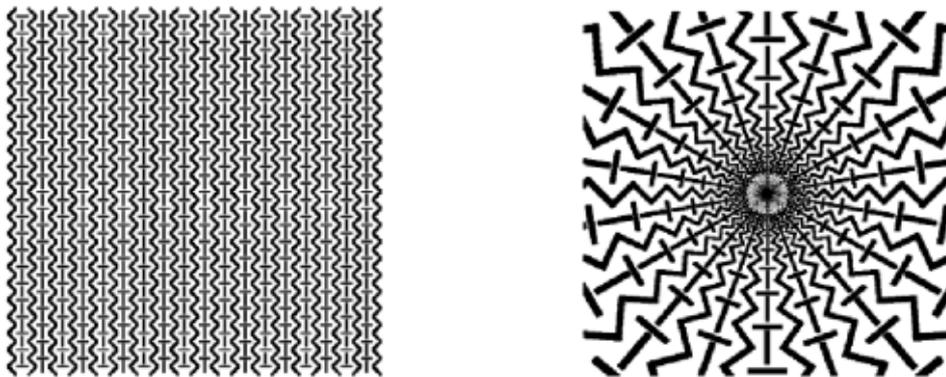


Figura 4.7: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni dispari: rombi (tratte da [1])

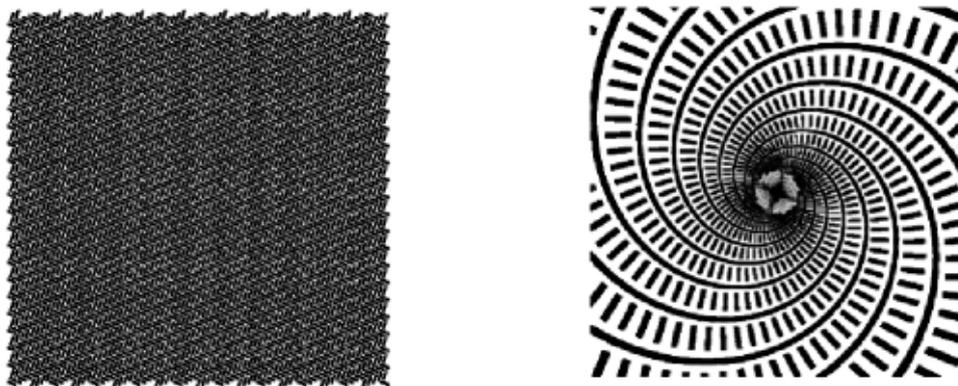


Figura 4.8: Azione della mappa retinocorticale inversa su forme piane rombiche con contorni dispari: cilindri (tratte da [1])

Bibliografia

- [1] Bressloff, P. C., Cowan, J. D., Golubitsky, M., Thomas, P. J. & Wiener, M. C., Geometric visual hallucinations, Euclidean symmetry and the functional architecture of striate cortex. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B* **356**, 299-330, 2001.
- [2] Ermentrout, G. B. & Cowan, J. D., A mathematical theory of visual hallucination patterns. *Biol. Cyber.* **34**, 137-150, 1979.
- [3] Pagani, C. D., Salsa, S., Analisi matematica, volume 2. *Massen editori* **596**, 1991.
- [4] Wilson, H. R. & Cowan, J. D., Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophys. F.* **12**, 1-24, 1972.
- [5] Wilson, H. R. & Cowan, J. D., A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue. *Kybernetik* **13**, 55-80, 1973.

Ringraziamenti

Ringrazio la mia famiglia, che mi ha dato, oltre alla possibilità materiale, un sostegno costante, indispensabile per conseguire questo primo traguardo.

Ringrazio tutte le mie amiche e i miei amici piú stretti, che hanno reso questi tre anni davvero pieni. Intensi. Belli.

Ringrazio in particolar modo, tra questi, Marco, compagno di banco...e con il coraggio sufficiente per sopportarmi durante ogni mio singolo esame (non è da tutti!)

Grazie!