

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

FACOLTÀ DI SCIENZE MM.FF.NN.

Corso di laurea in Matematica



Oscillatori accoppiati: sincronizzazione delle lucciole

LAUREANDA: ROBERTA TITTARELLI

RELATORE: PROF. FRANCESCO FASSÒ

ANNO ACCADEMICO 2009/2010

Indice

introduzione	5
1 Meccanismi di sincronizzazione	7
2 Pteroptyx cribellata	9
2.1 Lucciola e risposta allo stimolo esterno	9
2.2 Insiemi di lucciole	11
3 Pteroptyx malaccae	15
3.1 Modello con frequenza adattiva	15
3.2 Saturazione	16
3.3 Simulazioni numeriche	22
A Appendice	27
Bibliografia	30

Introduzione

Le lucciole [...] si stabiliscono sugli alberi, come una nuvola di fuoco, dando luogo a questa sorprendente circostanza, cioè che questi insetti, dopo aver preso possesso di un albero ed essersi sparsi sui suoi rami, certe volte nascondono le loro luci tutti insieme, ed un momento dopo le fanno ricomparire di nuovo con la massima regolarità ed esattezza.([1])

Così osservava il fisico olandese Engelberg Kaempfer nel 1680, scrivendo le cronache del suo viaggio condotto per fiume in Thailandia. Egli non fu il solo a notare questo fenomeno. Da trecento anni a questa parte, infatti, esploratori e naturalisti hanno osservato come, in regioni che vanno dall' est-sudest dell'India fino alle Filippine a alla Nuova Guinea, centinaia e centinaia di lucciole riescano a lampeggiare all'unisono, facendo apparire l'albero sul quale si radunano, che è stato appunto definito *firefly tree*, come un'unica grande sorgente luminosa che si accende e si spegne ritmicamente. La ragione di ciò è che le lucciole di certe specie raggiungono la cosiddetta sincronizzazione perfetta, ovvero l'allineamento (ingl. *entrainmet*) della fase e della frequenza. Tuttavia esistono altre specie che raggiungono diversi tipi di sincronizzazione, come verrà specificato nel primo capitolo dell'elaborato. Il presente lavoro si concentra sulla sincronizzazione più spettacolare: la sincronizzazione perfetta. Un punto fondamentale per riuscire a descrivere matematicamente l'interazione



Figura 1: fireflytree.

tra lucciole è di considerarle degli oscillatori: se la lucciola non è influenzata da flash esterni, l'emissione del suo flash avviene periodicamente, altrimenti modificherà,

secondo il meccanismo della sua specie, il proprio periodo di emissione. Due sono i modelli matematici usati dagli studiosi per descrivere questo fenomeno: iterazioni di mappe ([5]) e modelli differenziali ([3, 4]); in questo elaborato si è scelto di seguire quest'ultimo tipo di approccio.

Nel capitolo 1 viene fornita una descrizione fenomenologica dei meccanismi di sincronizzazione delle lucciole. Nel capitolo 2 si analizza brevemente un modello della sincronizzazione con fase in ritardo, per prendere confidenza con il linguaggio e porre lo sguardo anche su comportamenti molto simili alla sincronizzazione perfetta. Nel capitolo 3 ci si sofferma sulla sincronizzazione perfetta, di cui si rivisiterà il modello differenziale di B. Ermentrout ([3]) e si presenteranno delle integrazioni numeriche.

Capitolo 1

Meccanismi di sincronizzazione

Tra le lucciole di certe specie, che interagiscono tra loro riunite in grandi gruppi, possono avvenire diversi tipi di sincronizzazione. Per comprendere i vari meccanismi, i naturalisti hanno studiato sperimentalmente la risposta di una singola lucciola ad un impulso luminoso esterno ([6, 7, 8]). In sostanza hanno trovato che, in assenza dello stimolo esterno, la lucciola tende a lampeggiare ritmicamente; se sottoposta ad esso, invece, cerca di adeguarsi con meccanismi differenti, dipendenti dalla specie di appartenenza. I due meccanismi di cui si tratterà sono la sincronizzazione con fase in ritardo (ingl. *phase delay synchrony*) e la sincronizzazione perfetta (ingl. *perfect synchrony*).

Sincronizzazione con fase in ritardo: l'insetto può anticipare o ritardare il suo flash in base a quando si presenta l'impulso luminoso esterno: se lo stimolo ha periodo maggiore (minore) di quello naturale della lucciola, questa allunga (accorcia) il suo periodo. Il risultato è che in pochi cicli la lucciola adegua la propria frequenza a quella dello stimolo. La lucciola non adegua la fase, ma soltanto la frequenza e la lucciola raggiunge un *phase-lock* (un blocco di fase), ovvero una circostanza per cui la differenza di fase tra lucciola e stimolo sarà bloccata a una certa quantità. La specie *Pteroptyx cribellata* utilizza questo meccanismo.

Sincronizzazione perfetta: l'insetto allinea sia la fase che il periodo con quelli dello stimolo. In questo caso la differenza di fase (lucciola-stimolo) finale è nulla. Le specie asiatiche *Pteroptyx malacca*, *Pteroptyx tener* e *Luciola pupilla* raggiungono questo tipo di sincronizzazione.

La modellizzazione matematica della sincronizzazione con fase in ritardo e della sincronizzazione perfetta è stata fatta, rispettivamente, con equazioni differenziali del primo e del secondo ordine. Per capirne il motivo si consideri il seguente esempio.

Si può pensare che la lucciola produca una certa sostanza chimica e che, quando questa sostanza raggiunge una certa soglia, la lucciola emetta il flash. La fase della lucciola indica il livello di produzione della sostanza. Quando la fase passa per $0 \pmod{2\pi}$ significa che il limite è stato raggiunto e la lucciola emette il flash. Inoltre la lucciola ha modo di variare la velocità con la quale produce questa sostanza.

In assenza dello stimolo esterno l'accrescimento avviene uniformemente, ma con lo stimolo la lucciola può accelerare o decelerare la produzione.

Nella sincronizzazione con fase in ritardo la lucciola *modifica* la sua *frequenza istantanea* $\dot{\vartheta}$ (dove ϑ è la sua fase) finché non percepisce di aver raggiunto la stessa frequenza dello stimolo esterno; nella sincronizzazione perfetta la lucciola *modifica* l'*accelerazione* $\ddot{\vartheta}$ finché non si allinea con la fase dello stimolo esterno.

Capitolo 2

Pteroptyx cribellata

Questo capitolo è dedicato ad uno studio sulla sincronizzazione con fase in ritardo, tipico della *Pteroptyx cribellata*.

2.1 Lucciola e risposta allo stimolo esterno

Un modello semplice per descrivere la risposta di una lucciola alla presenza di uno stimolo esterno, che emette un flash con periodo costante, è fornito da Ermentrout e Rinzel [10] (si veda anche [4]). Come si è detto la lucciola si può considerare un oscillatore. Si può convenire che quando la fase $\vartheta \in S^1$ passa in $0 \pmod{2\pi}$, allora questa emette il flash. In assenza di stimoli esterni la lucciola emette periodicamente: $\dot{\vartheta} = \omega$, con $\omega > 0$ frequenza naturale della lucciola. Si supponga di mettere uno stimolo esterno periodico con frequenza costante $\Omega > 0$ e si convenga anche qui che lo stimolo emetta il flash quando la sua fase Ωt passa per $0 \pmod{2\pi}$.

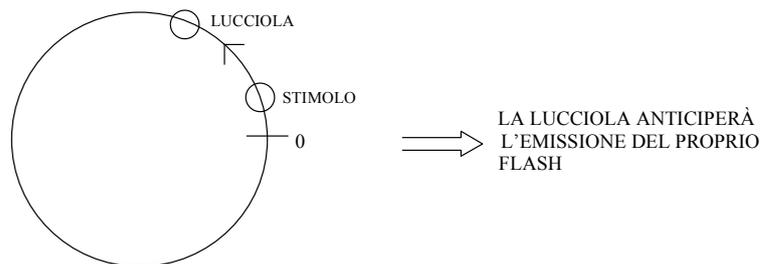


Figura 2.1: fasi dello stimolo e della lucciola

Osservazioni sperimentali sul comportamento della lucciola indicano che se la differenza tra le frequenze ω e Ω non è troppo grande, allora la lucciola si sincronizza. Inoltre indicano che se lo stimolo emette il flash quando la fase della lucciola è tra $-\pi$ e $0 \pmod{2\pi}$, questa anticiperà il proprio flash ad ogni ciclo fino a raggiungere

la sincronizzazione delle frequenze; se lo stimolo emette il flash quando la fase è tra 0 e $\pi \pmod{2\pi}$, questa, invece, lo ritarderà.

Il modello differenziale del primo ordine proposto in [10] è:

$$\dot{\vartheta} = \omega + K \sin(\Omega t - \vartheta) \quad (2.1)$$

dove $K > 0$ (*resetting strenght*) misura la capacità della lucciola di modificare la sua frequenza attuale. Si noti che l'osservazione sperimentale viene rispettata: se lo stimolo è avanti rispetto alla lucciola ($0 < \Omega t - \vartheta \pmod{2\pi} < \pi$) allora $\dot{\vartheta} > 0$. Per studiare la (2.1) si fa il cambiamento di coordinate dipendente dal tempo $\phi(t, \vartheta) = \Omega t - \vartheta$, che trasforma l'equazione (2.1) in

$$\dot{\phi} = -A \sin \phi + (\Omega - \omega),$$

o anche, con un riscaldamento del tempo,

$$\dot{\phi} = \mu - \sin \phi \quad (2.2)$$

ove $\mu = \frac{\Omega - \omega}{A}$.

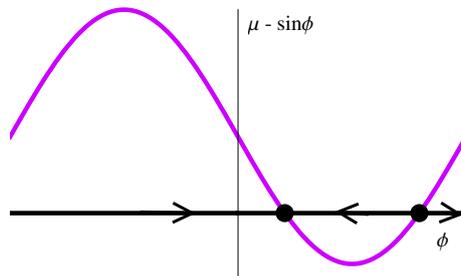


Figura 2.2: ritratto in fase dell'equazione ridotta per $\mu = 0.6$

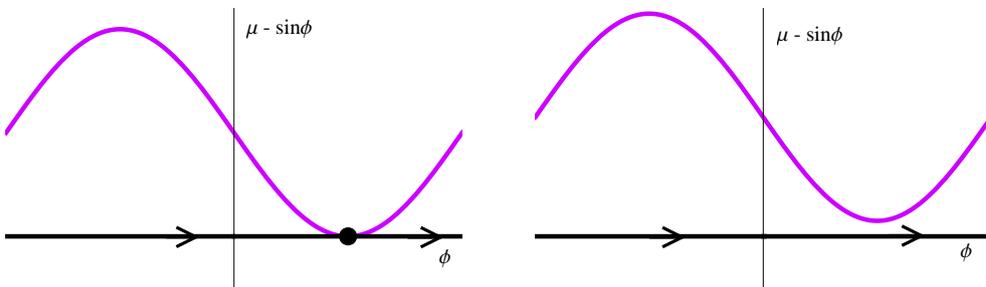


Figura 2.3: ritratto in fase dell'equazione ridotta per $\mu = 1$, $\mu = 1.15$

Se $0 < \mu < 1$ allora l'equazione ha due equilibri dati dagli zeri $\phi^* \in (0, \frac{\pi}{2})$ e $\pi - \phi^*$ di $\sin \phi = \mu$. Uno è stabile e l'altro è instabile. Il ritratto in fase è mostrato in figura 2.2. La lucciola tende asintoticamente ad una situazione di phase-locked rispetto allo stimolo, con sfasamento non nullo se $\omega \neq \Omega$ perché $\phi^* = 0$. Se $\mu = 1$ allora l'equazione ha un unico equilibrio instabile e se $\mu < 1$ allora non ci sono equilibri (come si vede in figura 2.3). In entrambi i casi non avverrà nessuna sincronizzazione con lo stimolo. Se $\mu \leq 0$ vale tutto in modo analogo. In conclusione se le frequenze sono abbastanza vicine e/o la resetting strength è abbastanza alta, la lucciola raggiunge una phase-lock.

2.2 Insiemi di lucciole

In letteratura non abbiamo trovato studi di sistemi di lucciole in interazione basati su questo modello. Si trovano, però, modelli di oscillatori accoppiati che generalizzano, in modo naturale, il meccanismo precedente. Per esempio in [4, 9, 10] compaiono sistemi di N equazioni accoppiate del tipo:

$$\dot{\vartheta}_j = \omega_j + \sum_{h \neq j} k_{jh} \sin(\vartheta_j - \vartheta_h) \quad j = 1, \dots, N$$

dove ϑ_j e k_{jh} è la fase e la resetting strength della lucciola j -esima che percepisce il flash della lucciola h . Questi sistemi vengono applicati in vari contesti come per esempio catene di cellule nervose e ritmi circadiani. Qui esaminiamo due casi semplici, a titolo di esempio.

Per $N = 2$, facendo il cambiamento di coordinate $\phi = \vartheta_1 - \vartheta_2$ e $\psi = \vartheta_2$, si ottiene:

$$\dot{\phi} = \omega_1 - \omega_2 + (K_1 + K_2) \sin \phi \quad (2.3)$$

$$\dot{\psi} = \omega_2 + K_2 \sin \phi \quad (2.4)$$

con $K_1 = k_{12}$ e $K_2 = k_{21}$.

Osserviamo che se $t \mapsto \phi(t)$ è una soluzione di (2.3) si ha che $\psi_t = \Psi_0 + \omega_2 t + K_2 \int_0^t \sin \phi_s ds$ è una soluzione di (2.4). Pertanto basta studiare l'equazione ridotta (2.3), cosa già fatta nel paragrafo precedente perché è la stessa del caso lucciola-stimolo. Si arriva, quindi, alle stesse conclusioni: le due lucciole arrivano ad una phase-lock se $|\frac{K_1 + K_2}{\omega_1 - \omega_2}| < 1$.

Per $N = 3$ consideriamo il sistema:

$$\begin{aligned} \dot{\vartheta}_1 &= \omega_1 + k_{12} \sin(\vartheta_2 - \vartheta_1) \\ \dot{\vartheta}_2 &= \omega_2 + k_{21} \sin(\vartheta_1 - \vartheta_2) + k_{23} \sin(\vartheta_3 - \vartheta_2) \\ \dot{\vartheta}_3 &= \omega_3 + k_{32} \sin(\vartheta_2 - \vartheta_3), \end{aligned}$$

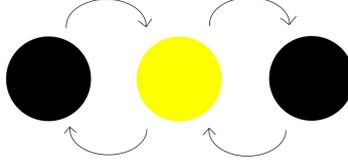


Figura 2.4: catena unidimensionale di tre lucciole

che modella una ‘catena unidimensionale’ di tre lucciole come in figura 2.4: la prima lucciola non vede il flash della terza e viceversa. Facendo il cambiamento di coordinate $\phi = \vartheta_1 - \vartheta_2$, $\psi = \vartheta_2 - \vartheta_3$, $\sigma = \vartheta_3$, si ottiene:

$$\dot{\phi} = (\omega_1 - \omega_2) - (k_{12} + k_{21}) \sin \phi + k_{23} \sin \psi \quad (2.5)$$

$$\dot{\psi} = (\omega_2 - \omega_3) + k_{12} \sin \phi - (k_{23} + k_{32}) \sin \psi \quad (2.6)$$

$$\dot{\sigma} = \omega_3 + k_{32} \sin \psi. \quad (2.7)$$

Se $t \mapsto \phi(t)$ e $t \mapsto \psi(t)$ sono soluzioni rispettivamente di (2.5) e (2.6) allora $\sigma_t = \sigma_0 + \omega_3 t + a_{32} \int_0^t \sin \psi_s ds$ è soluzione di (2.7). Quindi, analogamente al caso dei due oscillatori, ci si concentra sull’analisi del sistema ridotto (2.5), (2.6).

Un punto (ϕ^*, ψ^*) è di equilibrio per tale sistema se e solo se $\sin \phi^* = h$ e $\sin \psi^* = k$ con

$$h = \frac{(\omega_1 - \omega_2)(k_{23} + k_{32}) + k_{23}(\omega_2 - \omega_3)}{(k_{12} + k_{21})(k_{23} + k_{32}) - k_{21}k_{23}}$$

$$k = \frac{(\omega_2 - \omega_3)(k_{12} + k_{21}) + k_{21}(\omega_1 - \omega_2)}{(k_{12} + k_{21})(k_{23} + k_{32}) - k_{21}k_{23}}.$$

Se $|h| > 1$ e $|k| > 1$ non esistono equilibri e le lucciole non raggiungeranno mai la phase-lock. Questa possibilità si verifica se le frequenze sono molto diverse (basta guardare come cambiano i valori h, k in base alle frequenze).

Se $|h| \leq 1$ e $|k| \leq 1$, vi sono invece degli equilibri. Per capire se essi spieghino una situazione di phase-lock studiamone la stabilità/instabilità con il metodo spettrale.

Ci sono tre casi. Se $|h| < 1$ e $|k| < 1$ allora ci sono 4 equilibri $P_1 = (\phi^*, \psi^*)$, $P_2 = (\pi - \phi^*, \psi^*)$, $P_3 = (\phi^*, \pi - \psi^*)$, $P_4 = (\pi - \phi^*, \pi - \psi^*)$ con $\phi^*, \psi^* \in (0, 2\pi)$. Se $|h| = 1$ e $|k| < 1$ o $|h| < 1$ e $|k| = 1$ allora ci sono 2 equilibri. Se $|h| = 1$ e $|k| = 1$ c’è l’unico equilibrio $(\frac{\pi}{2}, \frac{\pi}{2})$.

La matrice jacobiana del campo vettoriale nel punto (ϕ, ψ) è:

$$\mathcal{A} = \begin{pmatrix} -(k_{12} + k_{21} \cos \phi) & k_{23} \cos \psi \\ k_{21} \cos \phi & -(k_{23} + k_{32}) \cos \psi \end{pmatrix}$$

denotiamo con τ la traccia di \mathcal{A} e con Δ il suo determinante. Se $|h| < 1$ e $|k| < 1$ allora per P_1 si ha $\Delta > 0$, $\tau < 0$, $\tau^2 - 4\Delta > 0$ e P_1 è un nodo stabile; per P_2, P_3

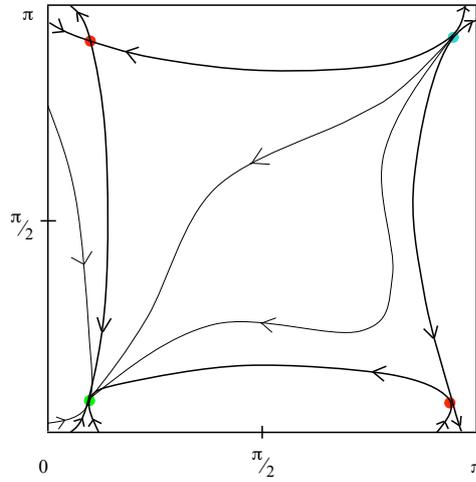


Figura 2.5: ritratto in fase di (2.5),(2.6) con $\omega_1 - \omega_2 = 0.9$, $\omega_2 - \omega_3 = 0.7$, $k_{12} + k_{21} = 6$, $k_{23} = 6$, $k_{12} = 2$, $k_{23} + k_{32} = 9$.

si ha $\Delta = 0$ e sono punti di sella; per P_4 $\Delta > 0$, $\tau > 0$, $\tau^2 - 4\Delta > 0$ e P_4 è un nodo instabile. Negli altri casi la matrice jacobiana ha in ogni equilibrio almeno un autovalore nullo, quindi il metod spettrale non fornisce informazioni.

Per quanto riguarda il primo caso si è costruito il ritratto in fase numericamente (in figura 2.5). Dal ritratto in fase si osserva che l'equilibrio stabile P_1 attrae tutte le orbite, eccetto le varietà stabili e instabili dei punti di sella; quindi, a meno di un insieme di misura nulla, per $t \rightarrow \infty$ si raggiunge una phase-lock fra le lucciole. Si pensa sia verosimile che questo sia il comportamento generale per $|h| < 1$ e $|k| < 1$.

Capitolo 3

Pteroptyx malaccae

In questo capitolo si studia la sincronizzazione perfetta, tipica della *Pteroptyx malaccae*.



Figura 3.1: lucciola della specie *Pteroptyx malaccae*.

3.1 Modello con frequenza adattiva

Un modello per la sincronizzazione perfetta viene costruito da Ermentrout in [3]. Questo modello suppone che ogni lucciola possa variare la propria frequenza entro un certo intervallo $[\omega, \Omega]$, con estremi $\omega < \Omega$, che cambiano da lucciola a lucciola. Il modello richiede che il comportamento di ogni lucciola rispetti le seguenti osservazioni sperimentali. Se la lucciola non viene disturbata da flash esterni, allora emette il suo flash periodicamente con frequenza $\frac{\omega + \Omega}{2}$, che chiameremo frequenza naturale. Se, invece, la lucciola viene stimolata, modifica la propria frequenza di emissione e inoltre se, successivamente, lo stimolo cessa, la lucciola tende a tornare alla sua frequenza naturale.

Il modello differenziale risultante descrive ogni lucciola come un oscillatore forzato dall'accoppiamento con le altre lucciole e debolmente smorzato per assicurare il alla frequenza naturale qualora lo stimolo cessi. Per un sistema di N lucciole le

equazioni sono:

$$\ddot{\vartheta}_j = \epsilon \left(\frac{\Omega_j + \omega_j}{2} - \dot{\vartheta}_j \right) - P_j(\vartheta_1, \dots, \vartheta_N), \quad j = 1, \dots, N \quad (3.1)$$

ove ϑ_j è la fase della j -esima lucciola e ϵ rappresenta il tasso con il quale la lucciola torna alla propria frequenza naturale. Il suo valore viene preso in [3], uguale per tutte le lucciole, tra 0.01 e 0.05, ma il motivo di questo non è chiaro e in letteratura non sono state trovate informazioni a riguardo. Comunque il valore piccolo di ϵ rispecchia il fatto che il rilassamento alla frequenza naturale debba essere lento. Infine la funzione P_j descrive l'effetto delle altre lucciole sulla lucciola j -esima.

Sulla base di considerazioni modellistiche, al fine di eseguire delle simulazioni numeriche, Ermentrout considera il particolare caso di una forzante del tipo:

$$P_j(\vartheta_1, \dots, \vartheta_N) = \frac{\Omega_j - \omega_j}{2} \min \left[S, p \sum_{j \neq k} \left(\frac{1 + \cos \vartheta_k}{2} \right)^{16} \right] \sin \vartheta_j \quad (3.2)$$

ove S è un parametro che [3] prende tra 0.7 e 0.8 e p è una costante positiva che misura il contributo dato da ogni lucciola al flash percepito dalla lucciola j . Il fattore $\frac{\Omega_j - \omega_j}{2}$ vuole tenere conto del fatto che l'effetto forzante dovrà decrescere se la lucciola può variare la sua frequenza in un intervallo piccolo¹. La scelta di elevare il termine $\frac{1 + \cos \vartheta_k}{2}$ esattamente al valore 16 non è giustificata in [3], se non per il fatto che esso descrive i 'picchi' dei flash emessi dalle lucciole. Infine vi è la presenza del minimo che va discussa. Essa, in linea di principio, pone un problema matematico perché si perde la differenziabilità del campo vettoriale. Numericamente si vede che esso, o qualche meccanismo analogo, è importante per la sincronizzazione. La presenza del minimo traduce l'idea che esista un livello di saturazione oltre il quale la lucciola non percepisce più ulteriore luce, ma non è chiaro se ciò abbia una base fisiologica. Dato che in [3] non si forniscono spiegazioni sulla scelta del minimo, per cercare di capirla nella prossima sezione si fa un semplice studio.

3.2 Saturazione

Per comprendere il ruolo svolto dal minimo, consideriamo una forzante senza di esso:

$$\tilde{P}_j(\vartheta_1, \dots, \vartheta_N) = \frac{\Omega_j - \omega_j}{2} p \sum_{j \neq k} \left(\frac{1 + \cos \vartheta_k}{2} \right)^{16} \sin \vartheta_j.$$

Se con il minimo esisteva una certa soglia oltre la quale il termine $p \sum_{j \neq k} \left(\frac{1 + \cos \vartheta_k}{2} \right)^{16}$ non poteva influire sulla forzante, ora questo può crescere arbitrariamente, al crescere

¹Si consideri, per esempio, il caso limite per cui la lucciola non riesca a variare la propria frequenza. Dunque il suo intervallo sarà costituito da un solo valore $\tilde{\omega}$. Di conseguenza il termine forzante P_j sarà nullo perché $\frac{\omega_j - \tilde{\omega}_j}{2} = 0$.

di p e/o al crescere di N . L'analisi numerica proposta di seguito vuole dare un'idea sulla dipendenza della dinamica in base alla scelta di p .

Per prima cosa consideriamo una lucciola e uno stimolo esterno periodico con frequenza $\tilde{\Omega}$. In questo caso:

$$\ddot{\vartheta} = \epsilon \left(\frac{\Omega + \omega}{2} - i\dot{\vartheta} \right) - \frac{\Omega - \omega}{2} p \left(\frac{1 + \cos \tilde{\Omega} t}{2} \right)^{16} \sin \vartheta. \quad (3.3)$$

Scegliendo i dati come in [3] si ha che l'intervallo di frequenze della lucciola è $[0.8, 1.3]$

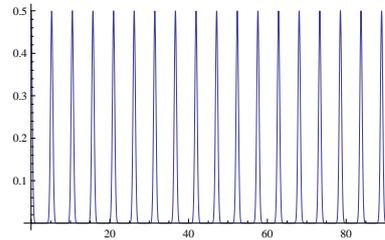


Figura 3.2: grafico della forzante $p \left(\frac{1 + \cos \tilde{\Omega} t}{2} \right)^{16}$ con $p = 0.5$

e $\epsilon = 0.05$. Poniamo la frequenza $\tilde{\Omega}$ dello stimolo uguale a 1.2. Ci si aspetterebbe che la fase della lucciola si allinei a quella dello stimolo, qualunque sia l'intensità p dello stimolo. La figura 3.3 riporta il risultato di due integrazioni numeriche: per $p = 0.5$ e per $p = 10$. In entrambi i casi le condizioni iniziali sono le stesse e la figura che mostra il comportamento della soluzione per grandi tempi, mette in evidenza che c'è sincronizzazione nel primo caso e non c'è nel secondo, dove, anzi, vi è un comportamento irregolare della soluzione.

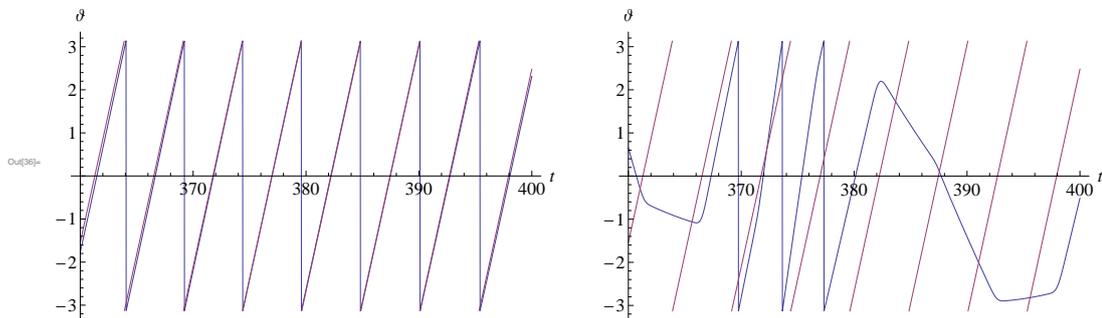


Figura 3.3: la fase della lucciola è in blu, quella dello stimolo in viola. Il primo grafico ha $p = 0.5$ e il secondo $p = 10$. In entrambi i grafici si hanno stesse condizioni iniziali e $\tilde{\Omega} = 1.2$ e $\epsilon = 0.05$.

Mostriamo adesso che togliendo il minimo può accadere non solo che non avvenga la sincronizzazione, ma che da un certo tempo in poi le lucciole smettano di lampeggiare. Vediamo questo usando due lucciole:

$$\ddot{\vartheta}_1 = \epsilon \left(\frac{\Omega_1 + \omega_1}{2} - \dot{\vartheta}_1 \right) - \frac{\Omega_1 - \omega_1}{2} p \left(\frac{1 + \cos \vartheta_2}{2} \right)^{16} \sin \vartheta_1 \quad (3.4)$$

$$\ddot{\vartheta}_2 = \epsilon \left(\frac{\Omega_2 + \omega_2}{2} - \dot{\vartheta}_2 \right) - \frac{\Omega_2 - \omega_2}{2} p \left(\frac{1 + \cos \vartheta_1}{2} \right)^{16} \sin \vartheta_2 \quad (3.5)$$

Se $p = 0.5$, integrando numericamente le equazioni, si osserva che le due lucciole si

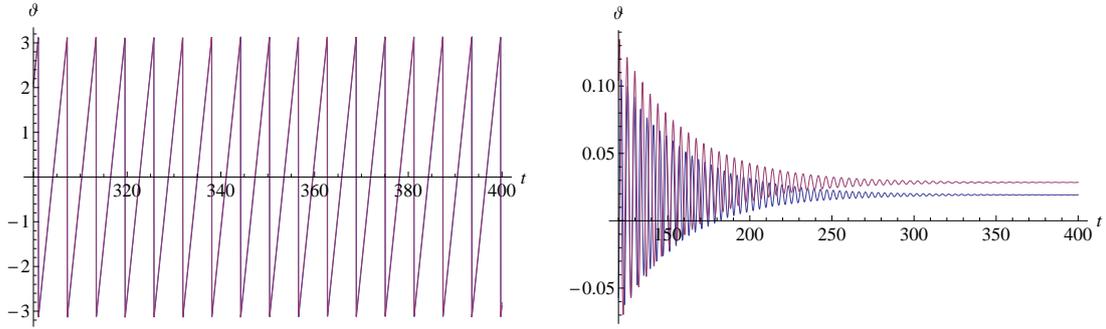


Figura 3.4: soluzioni del sistema (3.4), (3.5) in funzione del tempo. La fase della lucciola è in blu, quella dello stimolo in viola. Il primo grafico ha $p = 0.5$ e il secondo $p = 10$. In entrambi i grafici si hanno $\epsilon = 0.05$, $\Omega_1 = 1.25218$, $\Omega_2 = 1.22016$, $\omega_1 = 0.733484$, $\omega_2 = 0.854911$.

sincronizzano (si veda la figura 3.4). Se $p = 10$ si osserva che esse convergono ognuna a un determinato valore (si veda la figura 3.4). Da un certo tempo in poi, le loro fasi non si annullano più: le lucciole smettono di lampeggiare! In altre parole per grandi p , per ogni lucciola, emerge un equilibrio stabile verso il quale tende la sua fase. Si potrebbe fare una analisi sugli equilibri del sistema (3.4), (3.5), ma si può anche fare una analisi più approfondita che non dia solo conto degli equilibri del sistema. A questo proposito consideriamo una sola lucciola e uno stimolo costante, pari all'intensità media \bar{p} che fornirebbe lo stimolo artificiale (figura 3.5). Ora l'equazione differenziale da studiare è:

$$\ddot{\vartheta} = \epsilon \left(\frac{\Omega + \omega}{2} - \dot{\vartheta} \right) - \frac{\Omega - \omega}{2} \bar{p} \sin \vartheta. \quad (3.6)$$

Uno studio di (3.6) si trova, per esempio, in [4] con riferimento alla modellizzazione della giunzione Josephson. Se riparametrizziamo il tempo con $\tilde{t} = t \sqrt{\bar{p} \left(\frac{\Omega - \omega}{2} \right)}$, l'equazione (3.6) diventa:

$$\vartheta'' + \alpha \vartheta' + \sin \vartheta = K$$

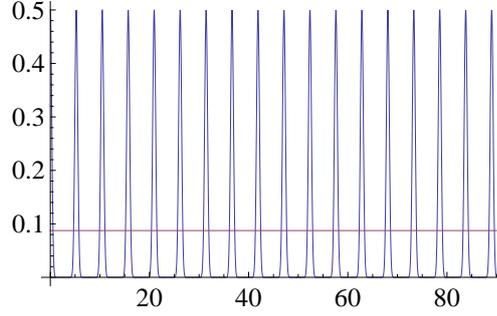


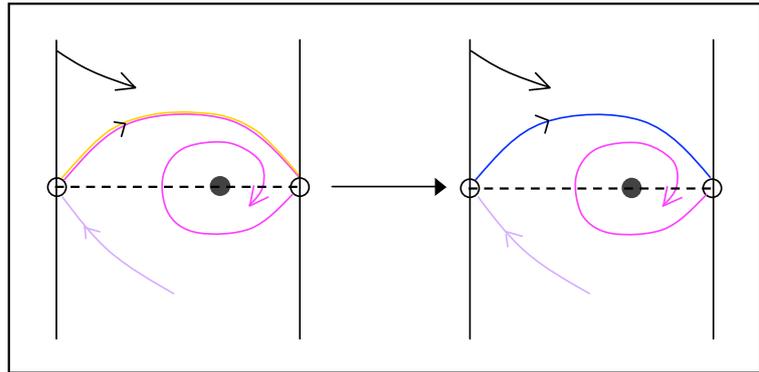
Figura 3.5: sostituzione dell'impulso (in blu) con una costante (in viola). $\tilde{\Omega} \equiv 1.2$, $p = 0.5$, $\bar{p} = 0.0874627$.

con $\alpha = \epsilon \sqrt{\frac{1}{p(\Omega-\omega)}}$ e $K = \frac{\epsilon(\Omega+\omega)}{p(\Omega-\omega)} > 0$. Inoltre $\vartheta \in S^1$ e $\vartheta' \in \mathbb{R}$, dunque lo spazio delle fasi è un cilindro. Un punto (ϑ^*, v^*) è un equilibrio se e solo se $\sin \vartheta^* = K$ e $v^* = 0$. Quindi se $K < 1$ l'equazione ha due equilibri $\vartheta^* \in (0, \frac{\pi}{2})$ e $\pi - \vartheta^*$ con $\sin \vartheta^* = K$; se $K = 1$ essi coincidono e se $K > 1$ l'equazione non ha equilibri. Siccome $K \propto \frac{1}{\bar{p}}$, si aprono i seguenti scenari, come mostrato nel diagramma di biforcazione in figura 3.6, dove vi è il ritratto in fase sul cilindro al variare del valore \bar{p} . Poniamo $p_1 = \epsilon \frac{\Omega+\omega}{\Omega-\omega}$. Se $0 < \bar{p} < p_1$ (cioè $K > 1$) non ci sono equilibri, ma si può mostrare che vi è un unico ciclo limite stabile verso il quale (quasi) tutte le orbite sono attratte (vedere [4]). Se $\bar{p} = p_1$ (cioè $K = 1$) si ha una biforcazione. Se $\bar{p} > p_1$ (cioè $K < 1$) l'equazione ha due equilibri. Nel caso specifico che si sta trattando K è positivo, quindi gli equilibri sono ϑ^* e $\pi - \vartheta^*$ con $\vartheta^* \in (0, \frac{\pi}{2})$. Applichiamo il metodo spettrale per studiare la stabilità/instabilità degli equilibri. La jacobiana nel punto (ϑ, v) è

$$\mathcal{A} = \begin{pmatrix} 0 & 1 \\ -\cos \vartheta & -\alpha \end{pmatrix}$$

dunque $\text{tr}(\mathcal{A}) = -\alpha < 0$ e $\det(\mathcal{A}) = \cos \vartheta = \pm \sqrt{1 - \sin^2 \vartheta} = \pm \sqrt{1 - K^2}$. quindi l'equilibrio $(\vartheta^*, 0)$ è un 'pozzo' perché $\det(\mathcal{A}(\vartheta^*, 0)) > 0$, in particolare se $\text{tr}(\mathcal{A})^2 - 4 \det \mathcal{A} = \alpha^2 - 4\sqrt{1 - K^2} > 0$ è un nodo stabile; altrimenti è un fuoco stabile. L'equilibrio $(\pi - \vartheta^*, 0)$ è, invece, un punto di sella perché $\det(\mathcal{A}(\pi - \vartheta^*, 0)) < 0$. In [4] viene osservato che se α è una quantità estremamente piccola esiste $p_2 = (\frac{\pi}{4})^2 \frac{(\Omega+\omega)^2}{\Omega-\omega}$ ($p_2 > p_1$) tale che se $\bar{p} < p_2$ c'è un ciclo limite attrattivo, che scompare per $\bar{p} = p_2$ attraverso una biforcazione omoclina, come mostrato in figura 3.6. Se $p_1 < \bar{p} < p_2$ il sistema è bistabile: coesistono l'equilibrio stabile e il ciclo limite e la varietà instabile del punto di sella converge asintoticamente al ciclo limite stabile. Se $\bar{p} = p_2$ il ciclo limite si fonde con la varietà instabile in una biforcazione omoclina. Infine se $\bar{p} > p_2$ il ciclo limite scompare e rimangono solo i due equilibri, la varietà instabile spiraleggia verso l'equilibrio stabile.

IL CICLO LIMITE SI FONDE
 CON LA VARIETÀ INSTABILE
 DELLA SELLA: SI FORMA
 UN'ORBITA OMOCLINA



CICLO LIMITE

CICLO LIMITE STABILE
 VARIETÀ STABILE E
 INSTABILE DELLA SELLA

IL CICLO LIMITE
 SCOMPARE E LA
 VARIETÀ INSTABILE
 DELLA SELLA CONVERGE
 AL PUNTO DI EQUILIBRIO
 SPIRALEGGIANDO

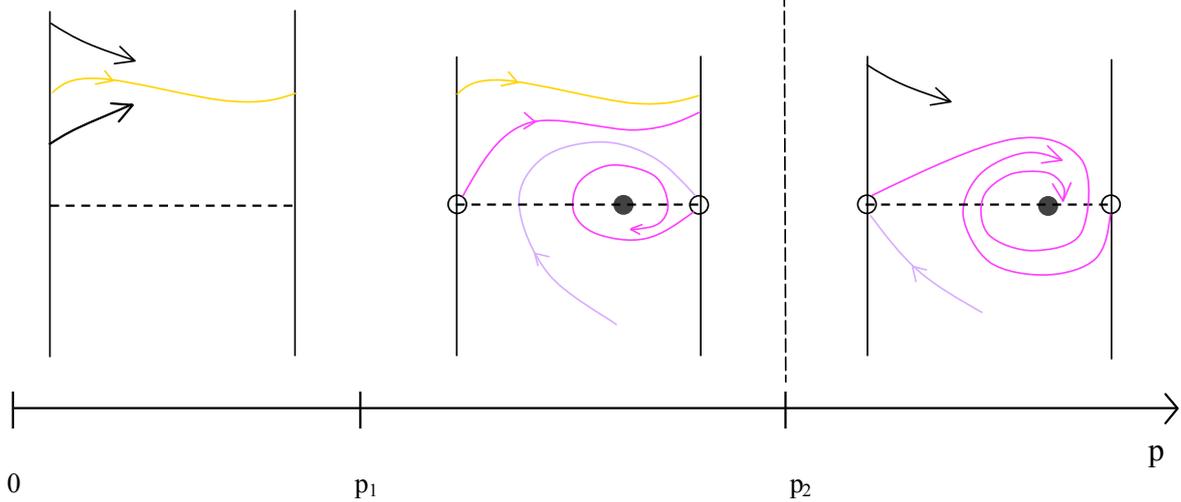


Figura 3.6: ritratto in fase sul cilindro in base al valore di p . $p_1 = \epsilon \frac{\Omega + \omega}{\Omega - \omega}$ e $p_2 = \left(\frac{\pi}{4}\right)^2 \frac{(\Omega + \omega)^2}{\Omega - \omega}$.

In conclusione per questo modello se $\bar{p} < p_1$ le lucciole si sincronizzano sicuramente, in quanto non ci sono equilibri, ma solo un unico ciclo limite che attrae tutte le orbite: questo significa che tutte le lucciole da un certo tempo in poi avranno fase uguale. Invece se $\bar{p} > p_2$ sicuramente le lucciole non si sincronizzeranno perchè le orbite possono solo convergere all'unico equilibrio stabile. Confrontiamo la predizione con la dinamica delle due lucciole (3.4), (3.5). ϑ_1^* , ϑ_2^* sono equilibri delle equazioni differenziali se e solo se

$$\begin{aligned} \left(\frac{1+\cos \vartheta_2^*}{2}\right)^{16} \frac{\Omega_1+\omega_1}{\Omega_1-\omega_1} \sin \vartheta_1^* &= \frac{\epsilon}{p} \\ \left(\frac{1+\cos \vartheta_1^*}{2}\right)^{16} \frac{\Omega_2+\omega_2}{\Omega_2-\omega_2} \sin \vartheta_2^* &= \frac{\epsilon}{p}. \end{aligned}$$

Dunque le ϑ^* saranno molto piccole: $\left(\frac{1+\cos \vartheta_j^*}{2}\right)^{16}$ sarà circa $1 + O(\vartheta_j^*)$ e $\sin \vartheta_j$ sarà dell'ordine di $\frac{\epsilon}{p}$. Ingrandendo la figura 3.4, destra, si vede che per p grande, le fasi delle due lucciole nel modello (3.4), (3.5) tendono effettivamente a valori molto vicini agli equilibri

$$\begin{aligned} \vartheta_1^* &= \arcsin \left(\frac{\epsilon}{p} \frac{\Omega_1+\omega_1}{\Omega_1-\omega_1} \right) \\ \vartheta_2^* &= \arcsin \left(\frac{\epsilon}{p} \frac{\Omega_2+\omega_2}{\Omega_2-\omega_2} \right) \end{aligned}$$

delle equazioni ottenute sostituendo i fattori $\left(\frac{1+\cos \vartheta_j}{2}\right)^{16}$ con 1. Questo si spiega osservando che, per p piccolo, $\left(\frac{1+\cos \vartheta_j}{2}\right)^{16} = 1 + O(\vartheta_j^2)$ e dunque gli equilibri di (3.4), (3.5) sono molto ben approssimati da essi.

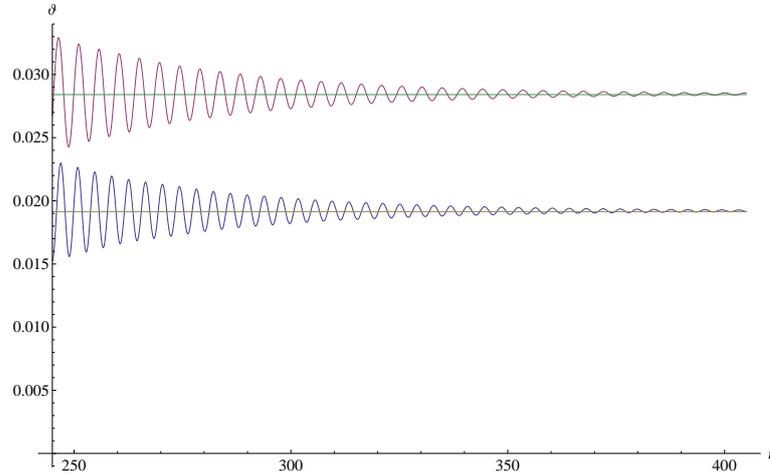


Figura 3.7: ingrandimento del grafico di destra della figura 3.4. Gli equilibri sono ben approssimati dai valori di $\vartheta_j^* = \arcsin \left(\frac{\epsilon}{p} \frac{\Omega_j+\omega_j}{\Omega_j-\omega_j} \right)$, cioè 0.0191422 e 0.02841.

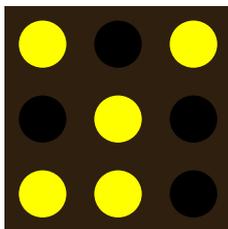


Figura 3.8: griglia con nove lucciole.

3.3 Simulazioni numeriche

In quest'ultima sezione, analogamente a quanto proposto in [3], cerchiamo di simulare un firefly tree. Per le simulazioni numeriche si è usato il software *Mathematica*. In appendice si trova il codice usato per produrre, in modo random, l'intervallo $[\omega, \Omega]$ di ogni singola lucciola e per generare le equazioni differenziali per un numero arbitrario di lucciole con accoppiamento 'all-to-all'. Vi è anche una versione per generare le equazioni differenziali con accoppiamento in base alla posizione della lucciola. Tali equazioni differenziali sono state poi risolte con la funzione *NDSolve* di *Mathematica*.

Per ottenere la differenziabilità della forzante si è pensato di sostituirla con:

$$\tilde{P}_j(\vartheta_1, \dots, \vartheta_N) = \frac{\Omega_j - \omega_j}{2} p \sum_{k \in V_j} \left(\frac{1 + \cos \vartheta_k}{2} \right)^{25} \sin \vartheta_j$$

con l'accoppiamento solo tra lucciole molto vicine, cioè $k \in V_j$, dove V_j è l'insieme delle lucciole vicine alla lucciola j . Inoltre nel modello in cui si userà la forzante \tilde{P} bisogna supporre una p più piccola rispetto a quella del modello con la forzante P per evitare l'effetto di 'saturazione'. Infine sempre nel modello con \tilde{P} per ottenere dei piccoli miglioramenti nella sincronizzazione si è scelto di alzare l'esponente 16 a 25. Negli esperimenti che seguono abbiamo provato sia la forzante \tilde{P} che P . I risultati sono molto simili. Abbiamo usato i valori numerici in [3], che sono i valori forniti anche dal biologo Buck nell'articolo [2].

Nel primo esperimento abbiamo preso una griglia quadrata con 9 lucciole con accoppiamento 'a primi vicini' (come in figura 3.8). A parità di condizioni iniziali abbiamo simulato il modello con la forzante \tilde{P} e poi quello con la forzante P . In figura 3.9 è mostrata la situazione iniziale; i punti bianchi corrispondono ai flash delle lucciole. I due modelli, dopo lo stesso arco di tempo, forniscono i risultati in figura 3.10. In conclusione si può dedurre che c'è sincronizzazione perfetta in entrambi i casi, anche se, nel modello con la forzante con il minimo, la sincronizzazione si manifesta in modo più compatto.

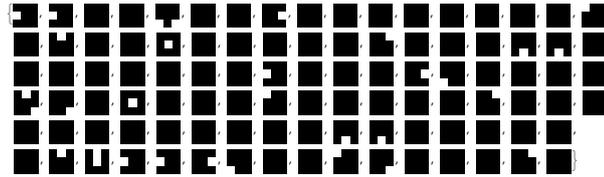


Figura 3.9: griglia con 9 lucciole. Si sono fatti circa 40 fotogrammi al secondo, in questa figura ci sono i frame che mostrano i flash dall'istante $t = 0$ all'istante $t = 2$ circa. L'ordine temporale della sequenza va da sinistra a destra e dall'alto in basso.

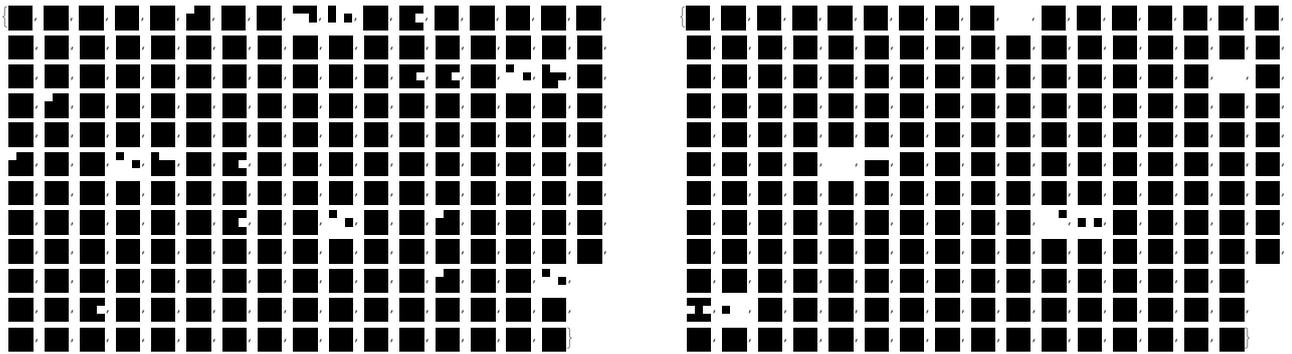


Figura 3.10: continuo della figura 3.9. Dopo circa 30 secondi questi sono i fotogrammi della situazione in un intervallo di tempo di circa due secondi. La prima figura è del modello con forzante \tilde{P} , la seconda con P ; la p è rispettivamente 0.2 e 0.5.

Per il secondo esperimento si sono prese 100 lucciole in una griglia quadrata e con accoppiamento a secondi vicini. Sempre a parità di condizioni iniziali, i due modelli

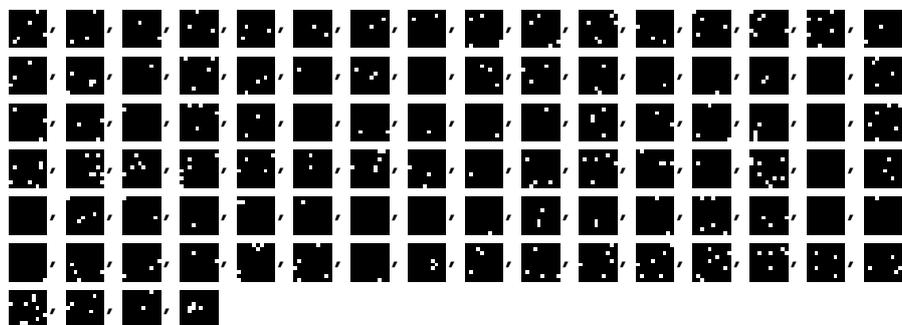


Figura 3.11: griglia con 100 lucciole. Questi sono i fotogrammi da $t = 0$ a $t = 2$ circa.

forniscono i risultati in figura 3.3: si ha la sincronizzazione perfetta.

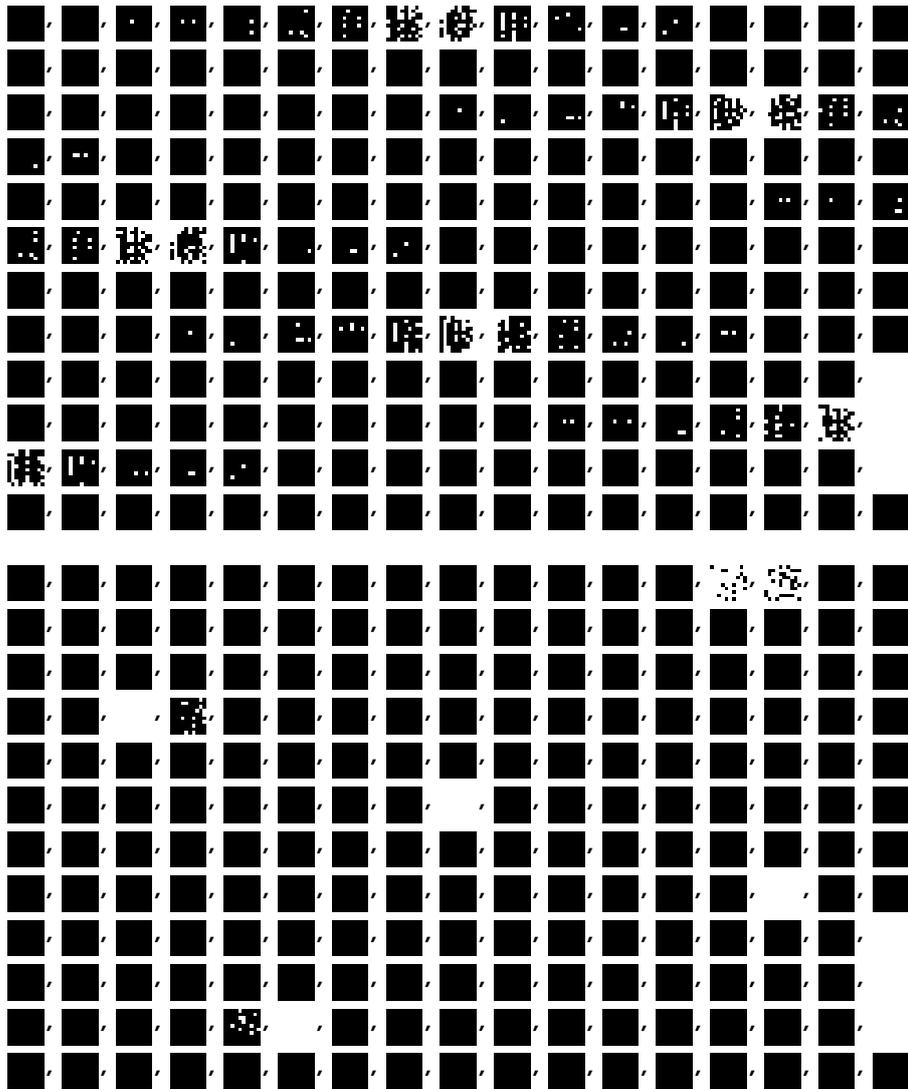


Figura 3.12: continuo della figura 3.11. Dopo circa 30 secondi questi sono i fotogrammi della situazione in un intervallo di tempo di circa due secondi. La prima figura è del modello con forzante \tilde{P} , la seconda con P ; la p è rispettivamente 0.2 e 0.5.

Appendice A

Appendice

In questa sezione si trova un esempio del codice usato per le integrazioni numeriche. Il software usato è *Mathematica*.

Per ottenere in modo random gli estremi dell'intervallo $[\omega, \Omega]$ di ogni lucciola si è usato:

```
Vmin = RandomReal[{Omin - .1, Omin + .1}, n];  
Vmax = RandomReal[{Omax - .1, Omax + .1}, n];  
dove n è il numero totale di lucciole e tipicamente Omin= 0.8 e Omax= 1.3.
```

Equazioni del moto simboliche per un numero arbitrario di lucciole con accoppiamento 'all-to-all'.

EqMoto genera le equazioni del moto, richiedendo i parametri di seguito evidenziati in grassetto. **n** è il numero totale di lucciole; **p** è il contributo di ogni lucciola dato all'intensità del proprio flash; **eps** è il tasso con cui ogni lucciola ritorna alla propria frequenza naturale se gli stimoli esterni cessano (per semplicità in [3] si suppone che ogni lucciola abbia lo stesso eps, tipicamente scelto tra 0.01 e 0.05); Vmin e Vmax sono le liste rispettivamente con gli ω_j e gli Ω_j , frequenze caratteristiche di ogni lucciola. I nomi usati all'interno di EqMoto sono i seguenti: X è la lista con le fasi di ogni lucciola; Xp è la lista con le derivate prime delle fasi di ogni lucciola (X'); Xpp è la lista con le derivate seconde delle fasi di ogni lucciola (X'').

```
EqMoto[n_, p_, eps_, Vmax_, Vmin_] := Module[{},
```

```
W = p  $\left( \frac{V_{\max} - V_{\min}}{2} \right)$ ;  
Vnat =  $\frac{V_{\min} + V_{\max}}{2}$ ;
```

```
X = Table[xj[t], {j, 1, n}];  
Xp = Table[x'j[t], {j, 1, n}];  
Xpp = Table[x''j[t], {j, 1, n}];
```

```
Table[Xpp[[j]]==(eps(Vnat[[j]] - Xp[[j]]) - W[[j]]Sin[X[[j]]](Apply[Plus,
Table [ ( ( (1+Cos[X[[k]]) ) / 2 ) ^ 16 , {k, 1, n} ] ] - ( ( (1+Cos[X[[j]]) ) / 2 ) ^ 16 ) ) , {j, 1, n} ] //Flatten
```

Equazioni con lucciole su una griglia.

Le equazioni del moto simboliche, con condizioni iniziali random, sono generate dalla funzione EqMotoGriglia che richiede i parametri che verranno evidenziati in grassetto. Si considera una matrice nxn ed ogni elemento (i,j) di tale matrice corrisponde ad una lucciola; **n** indica il numero di lucciole per ogni riga della matrice nxn dove vengono posizionate; **p** ed **eps** sono come per EqMoto; **esp** è un esponente: rappresenta il picco del flash emesso da ogni lucciola (in [3] viene posto uguale a 16). Ogni lucciola, in posizione (i,j), è caratterizzata dall'intervallo di frequenze ammissibili $[\omega_{i,j}, \Omega_{i,j}]$; **Vmin** è la lista con le $\omega_{i,j}$; **Vmax** è la lista con le $\Omega_{i,j}$; **Xrandom** è la lista dei valori iniziali delle fasi; **Xprandom** è la lista dei valori iniziali delle derivate prime delle fasi. Infine vi sono i nomi usati all'interno della funzione EqMotoGriglia: X, Xp, Xpp sono gli stessi di EqMoto; Forzante è la forzante \tilde{P} ; X0 è la lista con le fasi di ogni lucciola all'istante 0 (x[0]); Xp0 è la lista con le derivate delle fasi di ogni lucciola all'istante 0 (x'[0]). La funzione Acc prende come argomento (i,j) ; decide l'accoppiamento della lucciola in posizione (i,j) con le lucciole che rientrano nel quadrato Q di vertici le posizioni (i - 2 , j - 2), (i - 2 , j + 2), (i + 2 , j - 2), (i + 2 , j + 2). La funzione Bordo è una funzione ausiliare ad Acc che ha effetto per le lucciole che si trovano al bordo: perché in questo caso bisogna selezionare, all'interno del quadrato Q costruito attorno alla lucciola (i , j), le lucciole che rientrano nella matrice nxn.

```
Bordo = 0 < #[[1]] < n + 1 && 0 < #[[2]] < n + 1 &
```

```
Acc[{i_ , j_ }]:=Select[Delete[Flatten[Table[Table[{i+k, j+h}, {k, -1, 1}], {h, -1, 1}], 1], 5], Bordo];
```

```
EqMotoGriglia[n_ , p_ , eps_ , esp_ , Vmin_ , Vmax_ , XRandom_ , XpRandom_]:=Module[{}
```

```
X = Array [x_{##}[t]&, {n, n}] //Flatten;
```

```
Xp = Array [x'_{##}[t]&, {n, n}] //Flatten;
```

```
Xpp = Array [x_{##}''[t]&, {n, n}] //Flatten;
```

```
Forzante = (Vmax-Vmin)/2 pFlatten [Table [Apply [Plus, Map [ ( ( (1+Cos[x#[t]] ) / 2 ) ^ esp &, f[{j, k}]] ] ] , {j, 1, n}, {k, 1, n}], 1];
```

```
X0 = Flatten [Array [x_{##}[0]&, {n, n}]] ;
```

```

Xp0 = Flatten [Array [x'_{##}[0]&, {n, n}]] ;
Map [# == 0&, Join [Xpp + Forzante Sin[X] + eps (Xp -  $\frac{V_{\max}+V_{\min}}{2}$ ),
X0 - XRandom, Xp0 - XpRandom] ].

```


Bibliografia

- [1] Buck E. e J., *Mechanism of rhythmic synchronous flashing of fireflies*, Scientific American, ,**245** 1979
- [2] Buck E. e Buck J., *Synchronous fireflies*, Scientific American, **235**, 1976
- [3] Ermentrout B., *An adaptive model for synchrony in the firefly *Pteroptyx malaccae**, Journal of Mathematical Biology, **29** 1991, 571-585
- [4] Strogatz S. H., *Nonlinear dynamics and chaos*, Westview Press, New York, 1994
- [5] Mirollo R. E. and Strogatz S. H., *Synchronization of pulse-coupled biological oscillators*, SIAM J. Appl. Math, **50**, 1990, 1645-1662
- [6] Buck J., *Synchronous rhythmic flashing fireflies*, Review of Biology, **154**, 1988
- [7] Buck J., Buck E., Hanson F., Case J. F., Mets L. e Atta G. J., *Control of flashing in fireflies. IV, Free run pacemaking in a synchronic *Pteroptyx**, Journal of Comparative Physiology, **144**, 1981
- [8] Hanson F. E., *Comparative studies of firefly pacemakers*, Fed. Proc. **37**, 1978
- [9] Murray J. D., *Mathematical Biology I. An introduction*, Springer-Verlag, New York, 1993
- [10] Ermentrout B. and Rinzel J., *Beyond a pacemaker's entrainment limit: phase walk-through*, Journal of Comparative Physiology **246**, 1984