

## Simmetria e controllo dell'andatura (II): generatore centrale di schemi

[00000005]

### ABSTRACT

L'intento principale di questo articolo è quello di descrivere una sorprendente analogia fra i tipi caratteristici delle oscillazioni periodiche in sistemi dinamici simmetrici e le diverse andature usate nella locomozione animale, specialmente nei quadrupedi. Ci si occupa inoltre di un altro interrogativo importante: perché, in corrispondenza delle variazioni di velocità nella locomozione, cambiano le andature, e perché cambiando le andature cambiano anche le loro simmetrie.

La locomozione dei quadrupedi è terribilmente complicata: essa richiede il controllo di più di venti articolazioni e di un numero molto maggiore di muscoli. Che cos'è che controlla la locomozione? Come fa un animale a sapere quand'è il caso di cambiare andatura?

Italo Svevo, nel romanzo *La coscienza di Zeno*, descrive questa situazione:

“Mi raccontò ridendo che quando si cammina con passo rapido, il tempo in cui si svolge un passo non supera il mezzo secondo e che in quel mezzo secondo si muovevano nientemeno che cinquantaquattro muscoli. Trasecolai e subito corsi col pensiero alle mie gambe a cercarvi la macchina mostruosa. Io credo di avercela trovata. Naturalmente non riscontrai cinquantaquattro ordigni, ma una complicazione enorme che perdette il suo ordine dacché io vi fissai la mia attenzione.”

Zeno ha un bel problema. Per fortuna il controllo della locomozione è in generale un'attività subconscia: sebbene si possa decidere di correre anziché camminare, si corre naturalmente e non si decide in modo cosciente quale gamba muovere. Gli occhi tengono il cervello informato sul terreno, e questo fatto consente di sovrapporsi in qualche misura alla programmazione subconscia.

Si ricorda che i movimenti degli animali sono controllati dal loro cervello, attraverso segnali elettrici inviati lungo i neuroni, le cellule nervose, che sono lunghe cellule sottili che funzionano come le linee telefoniche.

I nervi sono collegati fra loro un po' come i componenti di un circuito elettronico, e in effetti si parla di «circuiti neurali». Alcuni teorici hanno suggerito che la locomozione debba essere controllata da un qualche Generatore Centrale di Schemi (GCS). Un GCS è un sistema di neuroni che si trova da qualche parte nel sistema nervoso centrale - non necessariamente nel cervello stesso - e che produce i comportamenti ritmici.

Questa non è un'idea nuova, e si può sostenere che sia stata anticipata da William Harvey. Nel 1872 Thomas H. Huxley paragonò il moto ritmico di un gambero d'acqua dolce alla melodia suonata da un carillon:

“E nei gangli che dobbiamo cercare l'analogo del carillon. Un singolo impulso trasmesso da un nervo sensitivo a un ganglio può dare origine a una singola contrazione muscolare, ma più comunemente essa ha origine da una serie di tali impulsi, combinati in vista di un fine definito.”

In un certo senso è ovvio che debbano esistere generatori centrali di schemi, dopo tutto la locomozione è un fatto, e qualcosa, nel cervello o nel sistema nervoso, deve controllarla. Ci sono molte prove sperimentali a sostegno dell'idea generale.

Nel 1935 E. Von Holst dimostrò sperimentalmente che un gruppo di neuroni nel midollo spinale può coordinare movimenti di precisione in alcuni pesci senza ricevere alcun messaggio dal cervello.

La teoria del GCS è però controversa per almeno due ragioni. Innanzitutto, il sistema di neuroni che controlla la locomozione non deve trovarsi necessariamente tutto in un luogo: per esempio, ogni arto potrebbe avere il suo circuito di controllo, nel qual caso i quattro circuiti dovrebbero essere in qualche modo in comunicazione fra loro. Questo sarebbe un Generatore Distribuito di Schemi (GDS), anziché uno centrale.

Alcuni biologi sembrano pensare che un GDS dovrebbe essere controllato a sua volta da un GCS che gli fornisce i rapporti di fase corretti per le varie andature; ma più avanti si vedrà che una dinamica non lineare è perfettamente in grado di gestire un GDS senza alcun controllo centralizzato, perché la rottura di simmetria si verifica nello stesso modo sia nei GCS sia nei GDS.

Il carattere più sorprendente delle andature animali è che esse posseggono una grande quantità di simmetria: più di quanta in effetti ne riconoscano loro abitualmente gli analisti delle andature, i quali parlano di andature «simmetriche» e «asimmetriche» intendendo dire in realtà «altamente simmetriche» e «meno simmetriche».

Recentemente G. N. Schöner, W. Y. Yiang e Jack Kelso, e indipendentemente Jim Collins, hanno usato la teoria dei gruppi per fornire una classificazione matematica delle simmetrie delle andature degli animali. Che cosa si intende per simmetria di un'andatura? Si distinguono due tipi.

Il primo, la simmetria spaziale, si riferisce a permutazioni degli oscillatori (interpretati o come sistemi di neuroni in un GCS o come gambe) in un sistema accoppiato. Il secondo, la simmetria temporale, implica modelli di aggancio di fase.

Il primo messaggio della teoria matematica della biforcazione di Hopf con simmetria è che le simmetrie di sistemi oscillanti operano sia nello «spazio» sia nel tempo. Sono state usate le virgolette per indicare che non si pensa solo a moti rigidi nello spazio ordinario: si sta pensando a qualsiasi sorta di simmetria a-temporale. Le simmetrie temporali, ovviamente, sono sfasamenti.

Ora, le simmetrie osservate nelle andature specificano effettivamente un rapporto di fase fra due o più gambe: sono precisamente quei misti di spazio (cambiamento di gambe) e di tempo (cambiamento di fase) che la matematica ci induce a prevedere.

Le succinte descrizioni delle otto andature più comuni che sono state date sopra ne precisano le simmetrie proprio in questo modo. Per chiarire bene questo punto, è opportuno descrivere nei particolari alcune andature rappresentative.

L'andatura più simmetrica di tutte è lo «stare in piedi». Tutte quattro le gambe fanno la stessa cosa (per la verità non fanno niente!) e quel che fanno non dipende dal tempo.

L'andatura più simmetrica dopo questa è il balzo a quattro gambe, in cui l'animale ripete in modo più energico la simmetria dello stare in piedi. Il balzo a quattro gambe è completamente simmetrico nello «spazio» - tutte quattro le gambe fanno esattamente la stessa cosa - ma rompe la simmetria temporale dello stare in piedi, che è uno stato stazionario, diventando periodico nel tempo.

Questa situazione richiama fortemente alla memoria la biforcazione di Hopf. Lo stare in piedi è invariante per una traslazione temporale su un intervallo a piacere; il balzo a quattro gambe è invariante solo per traslazioni nel tempo per multipli interi del periodo.

Il trotto ha meno simmetrie del balzo a quattro gambe, ma queste sono più interessanti. Nel trotto, la gamba anteriore di destra fa esattamente la stessa cosa della gamba posteriore di sinistra, cosicché si ha una simmetria spaziale: «intercambio fra gamba anteriore di destra e gamba posteriore di sinistra». Ce n'è un'altra: «intercambio anteriore di sinistra e posteriore di destra».

Questo è tutto? Beh, si potrebbero ovviamente intercambiare entrambe le coppie di gambe, o lasciare tutte quattro le gambe nello stesso posto, ma queste non sono altro che conseguenze delle due simmetrie appena menzionate. C'è, però, anche un'altra simmetria. Se si riflette il lato sinistro e il lato destro dell'animale, e si sposta la fase di mezzo periodo, il trotto rimane immutato. Il trotto ha una simmetria mista spazio-temporale.

Il passo e il salto hanno simmetrie molto simili al trotto, ma gli accoppiamenti delle gambe sono diversi.

Anziché sviluppare tutti i dettagli, è opportuno dare un'occhiata al galoppo in tondo, nel quale emerge un altro problema. Questo ha alcune delle simmetrie del trotto, ma non tutte: in particolare, le coppie diagonali di gambe sono sfasate di mezzo periodo. Nessuna gamba fa però esattamente ciò che fa una qualsiasi altra gamba. Per esempio, fra le due gambe anteriori c'è una piccola differenza di fase.

Si sono ora stabiliti due caratteri generali importanti delle andature degli animali. Il primo è che (come si verifica per tutti i moti periodici dei sistemi simmetrici) le loro simmetrie sono commistioni di spazio e tempo. Il secondo è che alcune andature sono meno simmetriche di altre: le transizioni fra un'andatura e l'altra rompono la simmetria.

L'idea fondamentale alla base dei modelli di GCS o di GDS è che i ritmi e i rapporti di fase delle andature degli animali sono determinati da circuiti neurali relativamente semplici. Come potrebbe essere fatto un tale circuito? Ci sono molti modi per affrontare questo interrogativo.

Si può cercare di sezionare il circuito neurale in un animale reale; si possono progettare modelli matematici fondati su teorie di come i neuroni interagiscono e di quali tipi di controlli siano necessari per far muovere una serie di gambe, per poi crearne una simulazione al computer e vedere quale comportamento producano; oppure si può tentare di procedere a ritroso, dai tipi di andatura osservati, e congetturare quale tipo di circuito debba essere in gioco.

Tentare di localizzare un circuito neurale specifico nel corpo di un animale è come cercare un ago in un pagliaio. In realtà, anzi, è molto peggio: il cervello contiene circa  $10^{10}$  neuroni, fra i quali esistono almeno  $10^{12}$  connessioni, mentre un pagliaio non potrebbe contenere più di  $10^9$  aghi, e solo nel caso che non ci fosse paglia.

Il fisico Richard Feynman racconta che una volta, interessatosi di biologia, si recò all'istituto e chiese alla bibliotecaria di trovargli «una mappa del gatto». "Una mappa del gatto, signore?" era inorridita. "Vorrà dire un diagramma zoologico!"», e per mesi tutti parlarono dell'ottuso studente che voleva «una mappa del gatto». Nonostante il pericolo di sconvolgere le bibliotecarie, ci vorrebbe proprio una mappa *neurale* del gatto: sarebbe un fantastico passo avanti!

In effetti, per alcuni organismi molto semplici, e in particolare per il verme nematode *Caenorhabditis elegans*, la struttura dell'intero sistema nervoso è nota cellula per cellula. In ogni individuo di questa specie ci sono 959 cellule, che per la maggior parte non sono cellule nervose. Ciò nonostante, la determinazione di tutte le connessioni neurali non è un compito da poco. Dato un tale «diagramma circuitale» - una «mappa del verme» - ci si può immaginare quale sia la funzione di ciascuna parte, e come sia svolta.

Ma costruire una mappa del sistema nervoso di un gatto è un compito che va al di là della capacità della scienza moderna.

Inoltre, diversamente dai nematodi, i gatti non hanno tutti lo stesso numero di cellule, e non sono costruiti tutti nello stesso modo; così, benché non sia forse impossibile in assoluto costruire il diagramma circuitale di «un» gatto, non esiste un diagramma circuitale «del» gatto.

Ciò non significa che non si possa fare una congettura ragionevole su dove possa essere localizzato il GCS e guardarvi dentro, ma nonostante una diffusa convinzione che i GCS esistano, le prove dirette sono esigue.

L'approccio tradizionale si basa sulla progettazione di modelli matematici specifici e è in questo campo che è stata compiuta la maggior parte del lavoro. Ma è

maggiormente nello spirito di questo articolo la ricerca di principi generali e di fenomeni indipendenti dai modelli.

In ogni caso è molto utile sapere quali siano i caratteri delle andature indipendenti dai modelli. Questi forniscono una cornice generale per un'analisi più dettagliata, e aiutano a evitare la trappola di trattare come prove a sostegno di qualche modello specifico caratteri della cui indipendenza dai modelli non ci si rende conto.

Per esempio, si supponga che qualcuno debba impostare un sistema di equazioni molto specifico e enormemente complicato per costruire un modello dell'andatura di un bipede. Tali equazioni descriverebbero con ogni probabilità un sistema con due componenti identiche o connesse simmetricamente, una per ciascuna gamba, poiché questo è un assunto naturale per ogni costruttore di modelli, probabilmente senza neppure rendersene conto in modo esplicito.

Una massiccia attività di calcolo fondata su tali equazioni potrebbe condurre benissimo alla conclusione della possibilità di un moto sfasato. A prima vista questa potrebbe sembrare una prova forte a favore del modello, poiché si sa che il moto sfasato si verifica effettivamente.

Se però si sa che virtualmente tutti i modelli formati da due sottosistemi identici accoppiati assieme sono in grado di produrre un moto sfasato, ci si rende conto che il moto sfasato è una prova solo a favore della forma generale del modello e non di qualsiasi dettaglio specifico.

Con tutto questo non si intende dire che non si possano sottoporre a test anche i particolari del modello, ma solo suggerire che il test dovrebbe fondarsi su determinati elementi molto specifici.

Quello che si sta cercando, perciò, è il tipo più semplice di circuito in grado di produrre tutti i tipi di simmetria distinti, ma connessi fra loro, delle andature. A prima vista questo potrebbe sembrare un compito molto difficile, tale da giustificare il tentativo di escogitare strutture elaborate, con commutazioni deputate a mettere in atto il cambio da un'andatura all'altra: un modello assimilabile al sistema delle marce di un'automobile. Ma c'è un modo più semplice e più naturale per risolvere il problema.

Gli schemi osservati nelle andature ricordano molto da vicino le biforcazioni di Hopf di rottura di simmetria, le quali suggeriscono a loro volta che si dovrebbe pensare a reti simmetriche di oscillatori neurali. Tali reti posseggono naturalmente un intero repertorio di oscillazioni che rompono la simmetria e mettono naturalmente in atto le commutazioni ai punti di biforcazione. Non c'è bisogno di una complicata «scatola del cambio».

La matematica della rottura di simmetria ci permette classificare le simmetrie spazio-temporali tipiche che si presentano quando una rete di GCS comincia a oscillare.

Si può iniziare, per esempio, con la rete più semplice possibile: due «cellule» identiche.



Queste «cellule» matematiche possono essere interi insiemi di cellule biologiche combinati a formare complessi circuiti neurali: in relazione alle proprietà della simmetria, non interessa affatto la loro struttura interna, ma solo il modo in cui sono accoppiate.

Questa rete controllerebbe nel modo più naturale il moto di un bipede, ciascuna gamba del quale sarebbe controllata da una cellula (un sottocircuito neurale del GCS).

Se due oscillatori identici sono accoppiati assieme, ci sono due modi di oscillazione tipici:

(a) Il modo «in fase», in cui i due oscillatori hanno la stessa forma d'onda. In altri termini: se si intercambiano gli oscillatori ( $1 \rightarrow 2, 2 \rightarrow 1$ ), la dinamica risultante è identica.

(b) Il modo «sfasato», in cui i due oscillatori hanno la stessa forma d'onda, eccezion fatta per una differenza di fase di mezzo periodo. In altri termini, se si intercambiano gli oscillatori ( $1 \rightarrow 2, 2 \rightarrow 1$ ), la dinamica risultante è identica tranne che per uno sfasamento di mezzo periodo.

Questi due modi possono avere origine attraverso un tipo di biforcazione di Hopf. Quando un sistema ha una simmetria di riflessione, ci sono due tipi di biforcazione di Hopf - uno che dà origine a una soluzione periodica in fase e uno che dà origine a una soluzione periodica sfasata - i quali sono tipicamente i soli modi che possono avere origine in questa maniera. Si sono quindi ottenuti questi due modi per gli oscillatori componenti di una rete: un GCS.

Le fasi sono «agganciate» in un qualche modo fisso: gli oscillatori o sono in fase o sono sfasati. L'emissione di segnali da parte di una tale rete, o in conseguenza di un'attività «spontanea» o in risposta a un segnale periodico in ingresso proveniente da altrove, manifesta lo stesso modo di aggancio di fase.

Si supponga di usare questo segnale in uscita per «attivare» i muscoli che controllano le gambe di un bipede, assegnando un insieme di muscoli a ciascun oscillatore. La rete ha questi due modi naturali di oscillazione, ma che dire dell'andatura che ne risulta?

Questa eredita i due modi. Per l'oscillazione in fase della rete, le due gambe si muovono assieme: in altri termini, l'animale esegue un movimento a salti a piedi uniti. Il moto sfasato della rete produce un'andatura simile alla cammina-

ta umana: entrambe le gambe fanno la stessa cosa, ma con una sfasatura di mezzo periodo l'una rispetto all'altra.

Si è già visto che nei bipedi si osservano proprio queste due andature. Qui, quindi, la rete neurale simmetrica più semplice possibile produce le «corrette» andature in fase e fuori fase come naturale conseguenza della matematica della rottura di simmetria. Questo risultato è indipendente dai modelli, ossia non dipende dalla dinamica dettagliata dei singoli oscillatori.

Il prezzo che si paga per riflettere sulle simmetrie in modo puro è che il risultato non dà alcuna informazione sulla dinamica dei singoli oscillatori ! Questo è il punto importante: i risultati indipendenti dai modelli non dipendono dal modello usato.

Ma i risultati dicono che una rete di due circuiti identici accoppiati è in grado di svolgere la funzione richiesta, cosicché ora si sa dove cercare altri particolari. In altri termini, i risultati indipendenti dai modelli permettono di sviluppare il tipo generale di modello che occorre, dopo di che, è possibile introdurre caratteri dipendenti dai modelli per affinare la teoria.

Oltre alla camminata umana, presenta la simmetria sfasata anche un'altra andatura, nota come il «mezzo salto». Nella prima metà del ciclo, l'arto sinistro batte, cioè colpisce il suolo, prima della destra, ma nel successivo mezzo salto è l'arto destro a battere prima della sinistra. Occorrono quindi due mezzi salti per completare il passo.

Questo esempio mostra che le simmetrie da sole possono non distinguere sempre le andature in modo unico: ci sono classificazioni più precise nelle quali andature con simmetrie identiche sono considerate diverse. Una possibilità è quella di tener conto del fattore di utilizzazione o appoggio.

Secondo il signor Squeers, in *Nicholas Nickleby* di Charles Dickens, il vocabolo «quadrupede» è la parola latina per «cavallo». In effetti il cavallo è uno fra i quadrupedi più versatili, poiché usa una notevole varietà di andature.

Ogni andatura ha bisogno di una propria rete, oppure un singolo tipo di rete può produrre tutte le andature necessarie? Il caso delle due cellule sembra legittimare la speranza che una singola rete possa generare molte andature diverse: questa è una teoria attraente perché riduce la complessità dei circuiti richiesti da un GCS. Quale dovrebbe essere lo schema della rete?

In alcune andature di animali le quattro gambe si comportano ognuna in un modo diverso, cosicché pare ci sia bisogno di almeno altrettanti oscillatori quante sono le gambe. Il modello più semplice è quindi un sistema di quattro oscillatori distinti ma accoppiati (dove per «oscillatore» si intende in realtà «sottocircuito»: questo deve oscillare solo quand'è accoppiato al resto del circuito). Con quattro oscillatori si possono costruire una quantità di circuiti diversi, poiché essi possono essere accoppiati in molti modi diversi, cosicché c'è bisogno di affrontare il problema in modo sistematico.



Qui si hanno o uno o due tipi di oscillatori, rappresentati con cerchi o quadrati, e fino a tre tipi diversi di accoppiamento fra loro, rappresentati da linee di vario genere.

Si noti che nel caso 3 tutte quattro le connessioni anteroposteriori sono identiche, anche se alcune hanno dovuto essere rappresentate con linee più lunghe di altre.

I cinque casi sono stati scelti tenendo a mente due interpretazioni alternative: o come semplici reti di cellule in un GCS o come un qualche modello sommario del tipo fisiologico dell'animale.

In effetti, un aspetto interessante dei risultati ottenuti è che ci sono somiglianze naturali fra le due interpretazioni, le quali suggeriscono forse una naturale via evolutiva per lo sviluppo della locomozione controllata.

Per reti di oscillatori, le simmetrie che sono state designate in precedenza come «spaziali» sono permutazioni degli oscillatori. Una permutazione è una trasformazione che riorganizza ciò a cui si applica.

Si immagini che i cerchi e quadrati siano bottoni in vari colori (un colore per ogni tipo diverso di oscillatore) e che le linee che li uniscono siano elastici colorati (un colore per ogni tipo di connessione).

Una simmetria della rete è allora un modo per riorganizzare i bottoni, con i relativi elastici, così che dopo la riorganizzazione l'intera rete, con i colori e tutto il resto, abbia lo stesso aspetto che aveva all'inizio.

(Si usa un elastico dei matematici, che può passare attraverso altri pezzi di elastico, o attraverso i bottoni, senza rompersi).

La rete 2, per esempio, ha le stesse simmetrie di un rettangolo: si può ruotarla di 180° o rifletterla rispetto agli assi orizzontale o verticale. Oppure, ovviamente, lasciarla immutata.

Non si può, però, ruotarla di 90°, perché una tale rotazione modifica i colori degli elastici.

La rete 1 ha la simmetria di un quadrato. Lo stesso vale per la rete 3, ma in forma camuffata.

A prima vista si può avere l'impressione che essa abbia solo le simmetrie di un rettangolo, ma si può intercambiare la coppia 1 e 2, o la coppia 3 e 4, senza modificare la forma della rete.

Il lato anteriore e quello posteriore della rete 3 sono versioni camuffate delle diagonali del quadrato.

Le cinque reti corrispondono naturalmente a certi tipi fisiologici di animali.

Saranno ora prese in considerazione a turno.

La rete 1 è formata da quattro oscillatori identici con simmetria quadrata. Non si intende dire con questo che esistano animali con simmetria quadrata.

Solo il GCS deve avere questa simmetria: quattro cellule identiche, coordinate in un anello. Questa disposizione sarebbe appropriata per animali in cui le gambe fossero pressappoco uguali e accoppiate fra loro in modo simile.

Il tipo 2 ha simmetria rettangolare e si confà alla fisiologia di animali le cui gambe anteriori e posteriori siano abbastanza simili, ma nei quali l'accoppiamento destra-sinistra differisca sostanzialmente da quello antero-posteriore.

Il tipo 3 è interessante perché conserva le differenze nell'accoppiamento del tipo 2, ma ha più simmetria.

Il circuito neurale tratta efficacemente le due gambe anteriori come un'unità, accoppiata a un'unità identica, la coppia delle gambe posteriori.

Le sue simmetrie intercambiano indipendentemente gli oscillatori (1,2) e (3,4) a coppie, unicamente all'interscambio delle gambe anteriori e posteriori.

Se, per esempio, le gambe anteriori e posteriori fossero accoppiate principalmente attraverso il midollo spinale, il tipo 3 potrebbe benissimo essere appropriato.

I tipi 4 e 5 sono analoghi ai tipi 2 e 3, ma sembrano particolarmente appropriati a organismi nei quali la coppia anteriore di gambe differisca sostanzialmente da quella posteriore.

Per queste cinque reti, esattamente come per la rete formata da due cellule, si possono calcolare le simmetrie tipiche delle oscillazioni periodiche - che sono sempre create dalla biforcazione di Hopf - usando principi generali di rottura di simmetria.

Per dare un'idea di quale tipo di informazione fornisca la teoria, vengono presentati i risultati nella tabella che segue.

Qui i simboli A e B sono usati per denotare possibili oscillazioni (forme d'onda) diverse, e  $A + \frac{1}{2}$  per esempio, significa una forma d'onda A sfasata di mezzo periodo.

Per qualche particolare scelta di reti con le simmetrie date potrebbero esserci schemi aggiuntivi, ma l'esistenza di quelli elencati è indipendente dai modelli.

Ogni rete ha il proprio insieme particolare di tipi di oscillazione «naturali». Alcune di queste oscillazioni posseggono un carattere notevole: richiedono che alcuni oscillatori abbiano periodo pari a metà di quello della quiete.

Questa proprietà è equivalente all'oscillatore sfasato di mezzo periodo rispetto a se stesso e, parlando in modo non rigoroso, deriva proprio da qui.

Si vedrà fra poco che proprio questi schemi «esotici» pare non appaiano nelle andature normali dei quadrupedi. Che cosa si può dire delle andature anormali? Lo si vedrà nel racconto del cane con tre gambe!

| Schemi tipici per oscillatori non lineari accoppiati |    |         |         |         |                 |   |
|--|----|---------|---------|---------|-----------------|---|
| Sistema  | AS | AD      | PS      | PD      | Commenti        | Andatura corrispondente                           |
| 1a   | A  | A       | A       | A       |                 | Balzo a quattro gambe                             |
| 1b   | A  | A + 1/2 | A + 1/2 | A       |                 | Trotto  |
| 1c   | A  | A + 1/4 | A + 3/4 | A + 1/2 |                 | Simile al galoppo in tondo                        |
| 1d   | A  | A + 3/4 | A + 1/4 | A + 1/2 |                 | Simile al galoppo in tondo - orientamento opposto |
| 1e   | A  | A       | A + 1/2 | A + 1/2 |                 | Salto*  |
| 1f   | A  | A + 1/2 | A       | A + 1/2 |                 | Passo   |
| 1g   | A  | B       | B + 1/2 | A       | A = 1/2 periodo |   |
| 1h   | A  | B       | B       | A + 1/2 | B = 1/2 periodo |   |
| 2a   | A  | A       | A       | A       |                 | Balzo a quattro gambe                             |
| 2b   | A  | A + 1/2 | A       | A + 1/2 |                 | Passo   |
| 2c   | A  | A       | A + 1/2 | A + 1/2 |                 | Salto*  |
| 2d   | A  | A + 1/2 | A + 1/2 | A       |                 | Trotto  |
| 3a   | A  | A       | A       | A       |                 | Balzo a quattro gambe                             |
| 3b   | A  | A       | A + 1/2 | A + 1/2 |                 | Salto*  |
| 3c   | A  | A + 1/2 | A + 3/4 | A + 1/4 |                 | Camminata e ambio                                 |
| 3d   | A  | A + 1/2 | A + 1/4 | A + 3/4 |                 |   |
| 3e   | A  | A + 1/2 | A + 1/2 | A       |                 | Trotto  |
| 3f   | A  | A + 1/2 | A       | A + 1/2 |                 | Passo   |
| 3g   | A  | A       | B       | B + 1/2 | A = 1/2 periodo |   |
| 3h   | A  | A + 1/2 | B       | B       | B = 1/2 periodo |   |
| 4a   | A  | A       | B       | B       |                 | Salto asimmetrico*                                |
| 4b   | A  | A + 1/2 | B       | B + 1/2 |                 |   |
| 5a   | A  | A       | B       | B       |                 | Salto asimmetrico*                                |
| 5b   | A  | A + 1/2 | B       | B       |                 |   |
| 5c   | A  | A       | B       | B + 1/2 |                 |   |

\* il salto assomiglia al galoppo incrociato e in tondo

Le andature più simmetriche (balzo a quattro gambe, trotto, salto, passo, camminata normale) corrispondono molto bene agli schemi illustrati nella tabella. L'ultima andatura elencata per il tipo 1 ha le relazioni di fase giuste per un piccolo galoppo, ma sotto altri aspetti ne è molto diversa.

Il galoppo in tondo e quello incrociato non compaiono nell'elenco, anche se il tipo 1 ha due schemi, l'1c e l'1d, che sono simili al galoppo in tondo.

Per trovare i vari tipi di galoppo si può cercare altrove.

Nel 1989 Peter Ashwin e Jim Swift, trovarono sistemi di quattro oscillatori accoppiati in cui sono naturali andature simili al galoppo, usando oscillatori con una simmetria di riflessione interna aggiuntiva.

Numerosi oscillatori del mondo reale hanno questa simmetria aggiuntiva: il pendolo ne è un esempio, e le gambe non sono troppo diverse dai pendoli. Ora, gli schemi naturali presentano coppie di oscillatori diagonalmente opposti sfasati di mezzo periodo, e c'è una differenza di fase *arbitraria* fra i due insiemi diagonalmente.

Jay Alexander e Giles Auchmuty scoprirono lo stesso risultato in un modello più specifico nel 1983.

Il canter o piccolo galoppo è un po' un rompicapo, anche se può essere spiegato lungo linee simili ai due galoppi. In questo c'è qualcosa di strano: la maggior parte dei cavalli deve essere addestrata per eseguirlo, perché questo tipo di andatura non è specificamente naturale. Una possibile spiegazione matematica potrebbe fondarsi su un GCS con simmetria tetraedrica: insegnare a un cavallo il piccolo galoppo può equivalere a insegnargli a usare indipendentemente tutte e quattro le gambe.

A parte il canter, si è mostrato che tutte le andature elencate sopra hanno le stesse simmetrie delle oscillazioni naturali di reti neurali simmetriche semplici. Inoltre, una grande proporzione delle oscillazioni naturali delle reti studiate corrisponde a andature osservate.

In effetti, fra i venti schemi elencati per i primi tre tipi (con tutti gli oscillatori identici), solo tre non sembrano corrispondere a andature osservate. Tutte queste eccezioni implicano la curiosa condizione del «semiperiodo».

Ogni animale ha il proprio insieme di andature caratteristiche, la propria fisiologia e il proprio GCS. Nessuna rete particolare deve produrre *tutti* i tipi di andature possibili; sarebbe in effetti imbarazzante se fosse così. Tutto ciò che una rete deve fare è produrre la varietà di andature osservate nell'animale corrispondente.

Gli animali che (per esempio) camminano, saltano, trotano e vanno al passo (e - raramente - saltano su tutte e quattro le gambe) potrebbero possedere un GCS del tipo 3, e via dicendo.

Inoltre le andature utili devono possedere altre proprietà oltre a quelle di essere semplicemente oscillazioni naturali: devono per esempio usare l'energia in modo efficiente, non far cadere l'animale e così via.

Considerazioni extra come queste escludono presumibilmente quei tipi di oscillazione che non si osservano nella realtà, anche se sarebbe bello capire esattamente perché e come.

Allora, è vera la congettura che la struttura dei GCS sia connessa in qualche misura alla fisiologia degli animali?

Le andature osservate in animali come il cavallo, le cui gambe anteriori e posteriori sono molto simili, si trovano nelle reti 1, 2 e 3, che come si è già detto sono fisiologicamente appropriate in tali casi. Di contro, gli schemi dei tipi 4 e 5 sono appropriati per animali le cui gambe anteriori siano molto diverse da quelle posteriori. Per esempio, il 5b corrisponde a un'andatura bipede sulle gambe posteriori, mentre le gambe anteriori si muovono insieme; il 4b è essenzialmente la camminata umana normale, con B che rappresenta i movimenti delle braccia e A quelli delle gambe.

C'è quindi una corrispondenza abbastanza buona tra fisiologia e reti di GCS.

dogjudging®.com  
[00000005]

