

Apparition d'un attracteur chaotique et anti-synchronisation de deux neurones couplés

M. Senneret & M. Courbage

UMR CNRS 7057 M.S.C., Université Paris 7 Denis Diderot
marc.senneret@free.fr
courbage@ccr.jussieu.fr

Résumé. On étudie la dynamique de deux applications unidimensionnelles couplées, continues par morceaux. L'application de départ est le résultat d'une coupe de Poincaré du modèle de neurone de FitzHugh-Nagumo. On démontre qu'un couplage diffusif amène à l'apparition d'un attracteur chaotique. Les oscillations de cet attracteur suivent une forme spike-burst.

1 Introduction

De nombreux réseaux neuronaux ont un comportement oscillatoire auto-entretenu menant à diverses formes spatio-temporelles. De telles formes sont supposées jouer un rôle central dans le traitement de l'information dans le cerveau. Il existe deux types de phénomènes où apparaissent des oscillations (régulières ou chaotiques) dans une assemblée de neurones. Le premier concerne des neurones oscillant individuellement ; le second concerne des neurones stables, oscillant ensemble sous certaines conditions. Dans ce second cas, les cellules de l'assemblée de neurones sont caractérisées par une oscillation "moyenne" qui a pour effet de faire osciller les cellules originalement stables. De telles oscillations sont caractérisées par des pics anti-synchronisés. L'approche est alors d'utiliser un modèle simplifié afin de décrire l'origine de la dynamique de l'assemblée. Nous étudions donc un système composé de deux applications unidimensionnelles continues par morceaux couplées. L'application simple est tirée de la dynamique d'une cellule neuronale isolée décrite par le modèle de FitzHugh-Nagumo [1]. Le modèle décrit les caractéristiques principales d'une dynamique neuronale, incluant la génération de potentiel d'action, l'excitabilité et le seuil d'excitation.

2 Description du modèle.

Pour reproduire la dynamique d'un neurone isolé, nous utilisons un modèle de FitzHugh-Nagumo :

$$\begin{aligned}\dot{u} &= u - u^3/3 - v, \\ \dot{v} &= \epsilon(k(u) - v - I),\end{aligned}\tag{1}$$

La variable u représente l'évolution du potentiel de membrane du neurone, v , la dynamique des courants ioniques dirigés vers l'extérieur (la variable de rétablissement). La fonction $k(u)$, contrôlant la forme du terme de rétablissement, est linéaire par morceaux. Le paramètre ϵ définit l'échelle de temps de l'impulsion d'excitation, et le paramètre I le courant stimulant. Le comportement excitable de l'équation 1 est illustré par la Fig. 1.

$O1$, $O2$, $O3$ sont des points fixes du système 1. Si une perturbation de l'état de repos, $O1$, est suffisamment forte, c'est-à-dire, dépasse la séparatrice (variété stable de $O2$), alors le système répond par une impulsion, sinon, le système retourne directement à l'état d'équilibre $O1$. Le but du travail étant d'étudier les trains d'impulsions et leur anti-synchronisation, nous simplifions ce modèle en effectuant une coupe de Poincaré par la demi-droite $[O, +\infty[$. Cette réduction du problème permet de garder complètement l'information sur les impulsions en ne perdant que l'information sur le temps de retour de la trajectoire sur

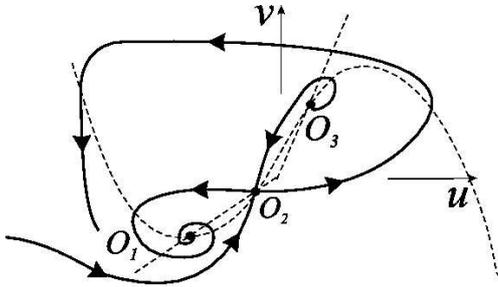


Fig.1. Schéma de l'espace des phases de l'eq. (1).

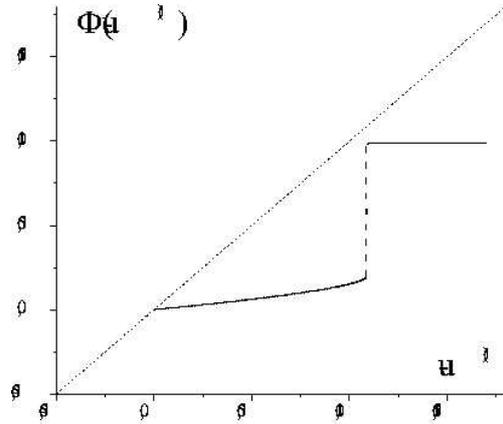


Fig.2. la courbe $\Phi(x)$ obtenu par la coupe de Poincaré de l'eq. (1) par la ligne L . Valeurs des paramètres : $\epsilon = 0.5, k_1 = 0.5, k_2 = 2$ et $I = 0.221$.

la demi-droite. On obtient la courbe de premier retour Fig. 2, sur laquelle on observe que toute trajectoire retourne de manière monotone vers le point fixe. La discontinuité joue le rôle de seuil d'excitation. On approxime maintenant cette courbe par une application continue par morceaux F , et on couple deux de ces neurones avec une constante de couplage électrique d . Le système évolue selon l'application suivante [3] :

$$f(x_1(n), x_2(n)) = \begin{cases} x_1(n+1) = F(x_1(n)) + d(x_2(n) - x_1(n)), \\ x_2(n+1) = F(x_2(n)) + d(x_1(n) - x_2(n)), \end{cases} \quad (2)$$

la fonction $F(x)$ étant l'approximation linéaire de la courbe de la Fig.2 :

$$F(x) = \begin{cases} \alpha x, & \text{if } x \leq a; \\ \alpha x + \alpha(b - a) & \text{if } x > a, \end{cases} \quad (3)$$

$$0 < \alpha < 1.$$

3 Etude préliminaire de l'application.

L'application f est tout d'abord caractérisée par un découpage de l'espace \mathbb{R}^2 en 4 parties par les deux lignes de discontinuité correspondant à la discontinuité de l'application F . Le point O est point fixe. Ensuite, d'après l'équation (2), l'application différentielle Df , matrice jacobienne de f est constante partout, sauf sur les singularités définies par les discontinuités de l'application f , et a pour valeurs propres :

$$\mu_1 = \alpha - 2d, \mu_2 = \alpha \quad (4)$$

. On utilise ensuite la base des vecteurs propres (y_1, y_2) , plutôt que les variables de départ (x_1, x_2) , $y_1 = x_2 - x_1$ et $y_2 = x_1 + x_2$. Afin d'observer un comportement chaotique du système, on se place alors dans un domaine des paramètres qui permet d'avoir :

- une direction stable et une direction instable pour chaque point de \mathbb{R}^2 , c-à-d $|\mu_1| > 1, |\mu_2| < 1$.
- une zone invariante Π , c-à-d $f(\Pi) \subset \Pi$

Cette région invariante Π sera délimitée par les variétés stables et instables du point fixe O , et des points périodiques Q_1 et Q_2 (cf. Fig. 3). Les lignes de singularité sont désignées par $I_{1,2}$. On notera que la région G_1 est la zone où aucun neurone n'est excité, la zone G_2^+ celle où le neurone x_1 est excité, la zone G_2^- celle où x_2 l'est, et la zone G_4 celle où les deux neurones sont excités ensemble; cependant cette région n'est pas incluse dans Π , les deux neurones ne peuvent donc pas être excités ensemble.

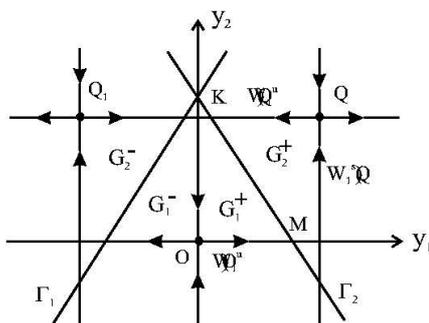


Fig.3. Schéma de l'espace des phases de f , avec les variétés instables du point fixe O et des points périodiques Q , ainsi que les lignes de discontinuités $\Gamma_{1,2}$.

Le domaine des paramètres qui permet d'être dans cette configuration est indiqué sur la Fig.4 où les frontières qui délimitent notre ensemble D_{inv} sont constituées des trois lignes définies par :

$$N_{-1} = \left\{ \alpha, d : d = \frac{1+\alpha}{2}, 0 < \alpha < \frac{a}{b} \right\}$$

$$N_b = \left\{ \alpha, d : \alpha = \frac{a}{b}, \frac{a+b}{2b} < d < d_h \right\}$$

$$N_h = \left\{ \alpha, d : d = d_h, 0 < \alpha < \frac{a}{b} \right\}.$$

avec $d_h \equiv \frac{1+2\alpha + \sqrt{1 + \frac{2\alpha(b-a)}{a}}}{4}$.

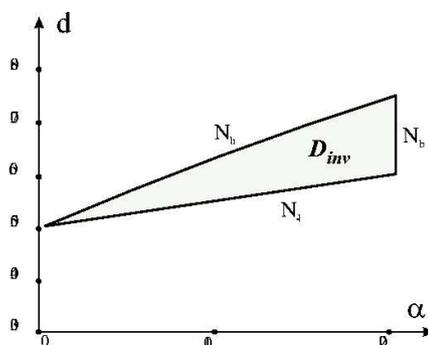


Fig.4. Région des paramètres $D_{inv}(\alpha, d)$.

Une fois dans ce domaine de paramètres, on peut regarder l'évolution d'une trajectoire possible au sein de l'espace invariant (Fig 5) et calculer numériquement la dimension fractale de l'attracteur de cette trajectoire.

En projetant ensuite une trajectoire sur les coordonnées de départ (x_1, x_2) , et en considérant qu'un neurone x_i envoie une impulsion si $x_i > a$, on obtient les graphiques représentant l'activité de chaque neurone, Fig. 6, avec z_i représentant l'activité du neurone x_i , c'est-à-dire

$$z_i(n) = \begin{cases} 0, & \text{if } x_i(n) < a; \\ 1, & \text{if } x_i(n) > a. \end{cases}$$

On observe que les oscillations de chaque neurone sont en fait des trains d'impulsions anti-synchronisées avec celles de l'autre neurone. Pour un couplage d faible, on observe des périodes de calme d'autant plus

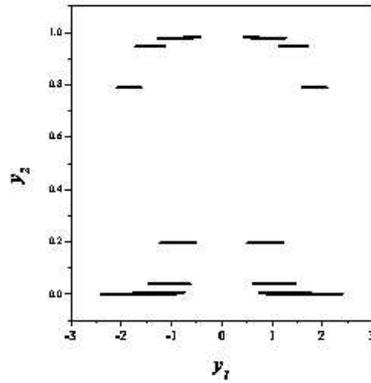


Fig.5. Attracteur chaotique A dans l'espace des phases (y_1, y_2) . Valeur des paramètres : $b = 4.95$, $\alpha = 0.2$ et $d = 0.74$.

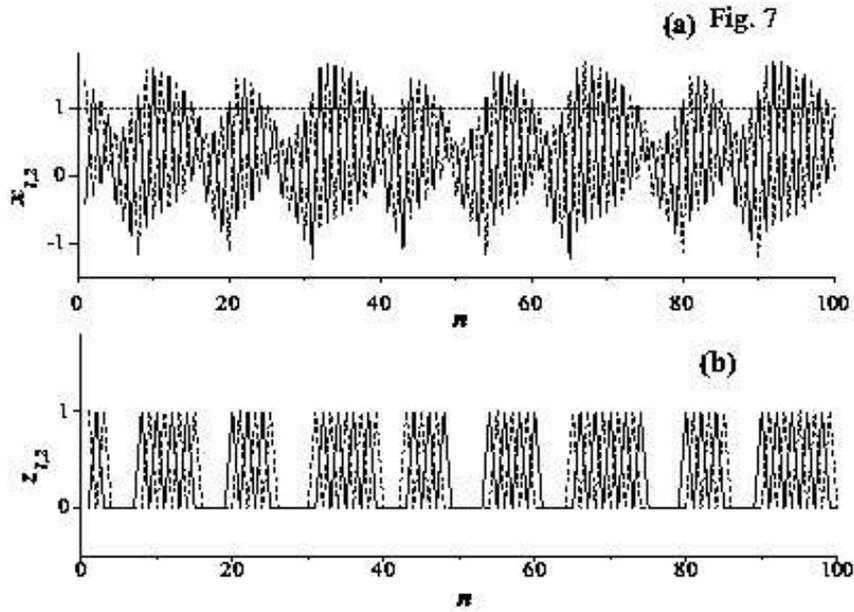


Fig.6. (a) Oscillations chaotique de l'application (2). $x_{1,2}(n)$ sont respectivement en lignes solides et achurées. (b) trains de pics pour les variables binaires $z_{1,2}(n)$. Valeur des paramètres : $b = 4.95$, $\alpha = 0.2$ et $d = 0.74$.

longues que d est élevé. Ainsi, l'application f décrit un comportement chaotique de type spike-burst, typique de nombreux systèmes neuronaux.

4 Distribution stationnaire de probabilité sur l'attracteur.

Afin de démontrer que ce qui est montré par les simulations correspond bien à la réalité du modèle et d'étendre ce modèle à plus de variables, un traitement statistique numérique et analytique est mis en œuvre.

En effet, le comportement global d'une dynamique chaotique, restreinte à un attracteur, peut être décrite par la probabilité de trouver la trajectoire dans un région donnée. Il est possible dans certains cas que le système atteigne une distribution stationnaire pour les temps longs. Pour traiter cela, on utilise en

général l'opérateur de Perron-Frobenius P qui décrit l'évolution des densités de probabilités. Il associe à un densité ρ_0 au temps t la densité correspondante au temps $t + 1$, ρ_1 ; $P : \rho_0 \rightarrow \rho_1 = P\rho_0$. L'opérateur est défini par :

$$\int_A P\rho_0(y_1, y_2)dy_1dy_2 = \int_{f^{-1}(A)} \rho_0(y_1, y_2)dy_1dy_2 \tag{5}$$

pour n'importe quelle région $A \subset \Pi$. La densité de probabilité stationnaire ρ est alors le point fixe de P . La mesure définie par cette densité ρ est appelée mesure de Sinai-Ruelle-Bowen (SRB) ¹. Là, deux problèmes se posent :

- la densité stationnaire existe-t-elle réellement ?
- comment en avoir une évaluation ?

La première question vient du fait que l'on considère des applications dont le jacobien est inférieur à 1 : il est tout à fait possible que l'attracteur du système ne soit finalement que ses points fixes et périodiques. Il faut donc prouver que cette densité existe. Même un résultat de calcul numérique n'apporte rien, car l'attracteur numériquement peut très bien être dû aux approximations de calcul. Cependant, ce travail est mathématique, et donc nous l'aborderons dans un second temps.

Pour répondre à la deuxième question, il est en général très difficile d'obtenir une expression analytique exacte de la densité de probabilité, sauf pour des applications de Markov. On opte donc pour une approximation de l'opérateur de Perron-Frobenius par une matrice p_{ij} . Pour cela, on divise l'espace Π en $n \times m$ rectangles Δ_i . La matrice p_{ij} est alors la matrice qui donne la probabilité qu'un point de Δ_i vers Δ_j . En trouvant le vecteur propre associé à 1, on trouve (v_i) , le vecteur de probabilité approximant la densité stationnaire ρ , Fig.7.

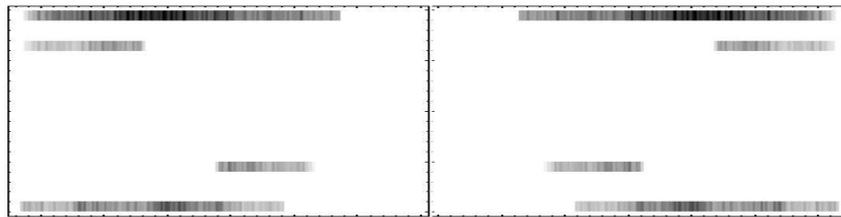


Fig.7. Distribution stationnaire approximante de l'application f . Valeur des paramètres : $b = 4.95$, $\alpha = 0.2$ et $d = 0.74$.

Pour démontrer l'existence de cette densité régulière, on utilise une version améliorée du théorème de Lasota-Yorke qui précise, qu'à une dimension, une application purement dilatante a toujours une densité régulière invariante. Cependant, à plusieurs dimensions, il est nécessaire de contrôler la façon dont les singularités évoluent, car elles sont la principale cause de disparition de la densité. En effet, cette densité est portée par l'attracteur qui, en général, est formé par l'union des images des variétés instables des points fixes et périodiques, en l'occurrence des segments horizontaux. Mais ces variétés instables sont généralement découpées par les préimages des lignes de singularités. Leur projection sur la direction contractante est un ensemble cantorien, phénomène typique décrit par l'application fer-à-cheval de Smale. Si ces préimages découpent de plus en plus ces variétés, la taille des morceaux non découpés restant va tendre vers zéro, de manière à ne plus laisser de place à une densité régulière. C'est ce qui se produit en effet si le nombre des préimages des singularités en un point augmente plus vite que le taux d'expansion. Ainsi, si les singularités découpent plus vite que le taux d'expansion, alors quand t tend vers l'infini, les variétés instables auront complètement disparues et la densité avec. On démontre que pour des applications affine par morceaux, seules un nombre fini d'applications peuvent poser problème, et que dépassé un certain seuil d'expansion, lié au nombre d'éléments de la partition engendré par les singularités, les singularités ne posent plus de

¹ voir référence [2] pour plus de précision.
² On peut montrer que p_{ij} converge bien vers P

problèmes. Il s'agit ensuite de montrer que l'opérateur P^n est borné, et le théorème de Kakutani-Yosida nous donne l'existence de la densité.

5 Synchronisation.

Dans la mesure où la partition Π en trois régions correspond à différents états d'excitations des deux neurones, on peut étudier facilement les probabilités de transition entre ces régions. Rappelons que x_1 est excité si et seulement si le système est dans la région G_2^1 , x_2 est excité si et seulement si le système est dans G_2^+ et l'état de repos du système coïncide avec la région G_1 . Dans le problème traité ici (deux neurones stables couplés), l'obtention de la densité permet de calculer les probabilités qu'un neurone envoie un pic, qu'il en envoie un juste après que l'autre l'ait fait, par exemple. On obtient ainsi le graphique 8, qui donne les probabilités de transition de l'état où x_1 est excité vers l'état où x_2 est excité et de l'état de repos vers un état excité en fonction du paramètre de couplage d .

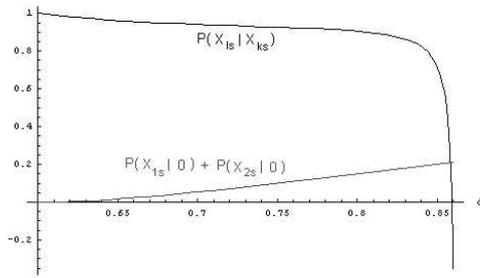


Fig.8. Probabilités conditionnelles d'excitation et de réexcitation en fonction de d .

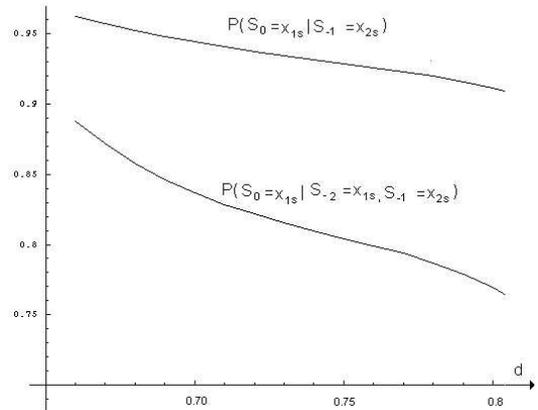


Fig.9. Effet de mémoire en fonction de d .

Ce graphique donne ainsi une idée de la fréquence et de la durée des trains de pics d'excitation. Cependant on peut démontrer que ces probabilités ne sont pas un processus markovien. En effet, l'étude probabiliste montre que le système acquiert une mémoire statistique et que cet effet de mémoire augmente avec la constante de couplage Fig. 9.

6 Conclusion

Nous avons étudié la dynamique de deux neurones stables couplés en introduisant une définition pour l'excitation. Ensuite, nous avons montré qu'un attracteur chaotique apparaissait, et que celui-ci possédait des caractéristiques fondamentales pour modéliser les neurones étudiés : pics, train de pics et anti-synchronisation.

Références

1. A. SCOTT, *Neuroscience, a mathematical primer*, Springer, 2002.
2. B. R. HUNT ET AL., EDITORS, *The theory of chaotic attractors*, Springer, (2004).
3. M. COURBAGE, V.B. KAZANTSEV, V.I. NEKORKIN, M. SENNERET, Emergence of chaotic attractor and anti-synchronization for two coupled monostable neurons, *Chaos*, **14**,(4) 1148 (2004).