Couplages de neurones de type Hindmarsh-Rose : de la synchronisation à l'émergence de propriétés

Nathalie Corson¹ & M. A. Aziz Alaoui²

Laboratoire de Mathématiques Appliquées du Havre (LMAH), Université du Havre, 25 rue Philippe Lebon, $BP540,\,76058$ Le Havre

nathalie.corson@univ-lehavre.fr

Résumé. Le modèle mathématique de Hodgkin-Huxley décrit le comportement d'un neurone en terme de circulation des principaux ions à travers la membrane de celui-ci. Le système différentiel lent-rapide de Hindmarsh-Rose est basé sur celui de Hodgkin-Huxley et modélise la circulation de l'information le long d'un neurone. Les interactions entre les neurones par l'intermédiaire des synapses peuvent être modélisées soit par une fonction de couplage linéaire (synapses électriques) soit par une fonction de couplage non-linéaire à seuil (synapses chimiques). Après une rapide étude numérique de la dynamique asymptotique d'un neurone, qui s'avère chaotique pour certaines valeurs de paramètres, nous cherchons numériquement la force de couplage nécessaire pour observer un phénomène de synchronisation entre les neurones. Ce travail a été effectué dans le cas d'un couplage linéraire puis dans le cas d'un couplage non-linéaire de plusieurs neurones. Chaque neurone est supposé couplé à tous les autres. Dans un premier temps, tous ces neurones sont identiques, puis nous modifions les paramètres des neurones afin que tous soient légèrement différents les uns des autres. Les interactions, linéaires ou non, entre les éléments, identiques ou non, de ce système font émerger des propriétés nouvelles en relation avec la force de couplage necessaire pour faire synchroniser les n neurones. Ces propriétés émergentes sont données par des lois heuristiques caractéristiques d'une certaine notion de complexité.

Abstract. The Hodgkin-Huxley mathematical neuron model describes the neuron behaviour in terms of ionic kinetics across the membrane. The Hindmarsh-Rose differential slow-fast system, based on the Hodgkin-Huxley one, models the flux of information through the neuron. Interactions between neurons are possible thanks to synapses, which can be represented by a linear coupling function (electrical synapses) or by a nonlinear with threshold coupling function (chemical synapses). After a short presentation of the asymptotic dynamics of the Hindmarsh-Rose system, we numerically study the coupling strength which is necessary to observe synchronisation between neurons. This work has been done in both cases of linear coupling and of nonlinear coupling of several neurons. Each neuron is supposed to be connected to all the others. First, all the neurons are identical and then, we make the parameters vary so that all neurons are slightly different from one another. Interactions (linear or not) between the elements (identical or not) of this system give birth to some new properties related to the coupling strength necessary to have a synchronization phenomenon between n neurons. These emergent properties are given by heuristic laws which are specific to complex systems.

1 Introduction

En 1952, A.L. Hodgkin et A.F. Huxley décrivent la cinétique des mécanismes ioniques au sein d'un neurone par un système de quatre équations différentielles ordinaires autonomes [1,2]. En 1982, J.L. Hindmarsh et R.M. Rose ont simplifié ce modèle en un système à deux EDO [3]. Enfin, afin de se rapprocher du comportement réel d'un neurone, ils ont, deux années plus tard, ajouté une équation d'adaptation à leur premier modèle [4]. Cette dernière équation donne au système de Hindmarsh-Rose (HR) son caractère lent-rapide. Dans ce système, x correspond au potentiel de membrane, qui mesure la différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur du neurone, y décrit les échanges d'ions à travers la membrane par des canaux rapides, tantis que z décrit les échanges d'ions à travers la membrane par des canaux lents. Les paramètres a, b, d sont des constantes déterminées expérimentalement, I est le courant que l'on applique au neurone pour le stimuler, ϵ représente la différence d'echelle de temps entre la dynamique rapide et la dynamique lente et x_c est la première coordonnée du point d'équilibre le plus à gauche du système de Hindmarsh-Rose à deux équations.

$$\begin{cases} \dot{x} = y + ax^2 - x^3 - z + I \\ \dot{y} = 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} = \epsilon (b(x - x_c) - z) \end{cases}$$
 (1)

$$a = 3, b = 4, d = 5, x_c = -\frac{1}{2}(1+\sqrt{5})$$
 (2)

Dans la partie suivante, nous présenterons quelques résultats concernant la dynamique asymptotique du système de Hindmarsh-Rose, en terme de diagrammes de bifurcations, d'applications de premier retour, mais également d'exposants de Lyapunov pour souligner le caractère chaotique de ce système pour certaines plages de valeurs de paramètres ainsi que son caractère périodique pour d'autres [5]. Le lecteur pourra par exemple se référer à [6] pour en savoir plus sur les oscillations en biologie, et à [7,8,9,10,11] pour en savoir plus sur les modèles en neuroscience. Dans [12], les auteurs présentent une méthode permettant d'appréhender la variété lente de HR. La dernière partie concerne la synchronisation et les propriétés émergentes qui découlent de l'étude de la force de couplage nécessaire pour faire synchroniser plusieurs neurones [13]. Le lecteur pourra de plus se référer à [14,15,16,17].

2 Dynamique asymptotique

Dans le système de Hindmarsh-Rose, deux paramètres semblent particulièrement intéressants. Tout d'abord le paramètre I puisqu'il représente le courant appliqué au neurone pour le stimuler et peut être expérimentalement modifié. Ensuite, le paramètre ϵ , qui représente la différence d'échelle de temps entre la dynamique rapide et la dynamique lente d'un neurone et a ainsi un rôle très particulier dans ce système. Ce sont donc ces deux paramètres que nous avons utilisés comme paramètres de bifurcation.

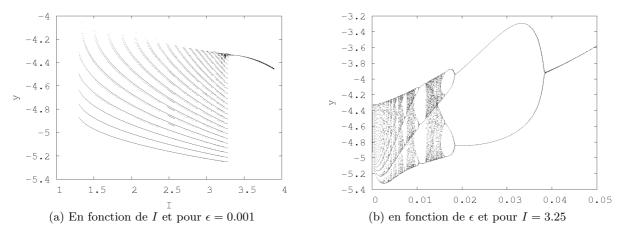


Fig. 1. Diagrammes de bifurcations du modèle HR avec les paramètres (2).

Pour certaines plages de paramètres, des fenêtres de chaos sont observées sur les diagrammes de bifurcations, ce qui est numériquement confirmé en traçant l'application de premier retour de Lorenz (maxima locaux successifs) et le plus grand exposant de Lyapunov. Ainsi, nous obtenons, pour certaines valeurs de paramètres, les caractéristiques dynamiques telles que celles présentées Fig. 2 sont obtenues. D'autres résultats intéressants sont donnés dans [18].

Cependant, pour d'autres valeurs de paramètres, le comportement d'un neurone HR n'est pas chaotique, comme nous pouvons l'observer sur les diagrammes de bifurcations et comme l'application de premier retour et le plus grand exposant de Lyapunov montrés à la figure 3 le confirment numériquement.

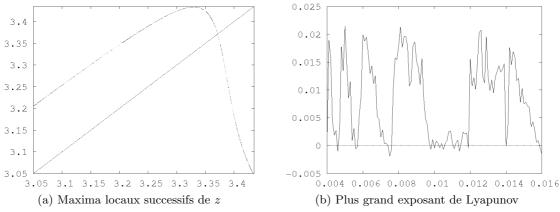


Fig. 2. Pour le système (1) avec les paramètres (2) et I=3.25, on obtient : (a) Maxima locaux successifs en z (c'est-à-dire application de premier retour de Lorenz) pour $\epsilon=0.008$. Nous observons une application unimodale qui est une signature numérique de la présence de chaos. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov pour $\epsilon\in[0.004;0.016]$ est clairement positif.

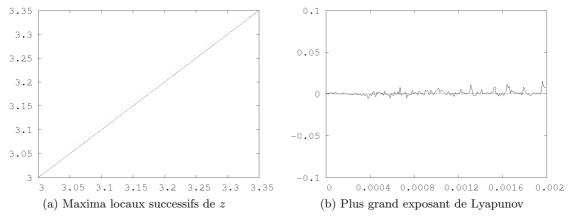


Fig. 3. Pour le système (1) avec les paramètres (2) et I=3.25 on obtient : (a) Maxima locaux successifs en z (c'est-à-dire application de premier retour de Lorenz) pour $\epsilon=0.0005$. L'application de Poincaré n'a pas la forme classique unimodale caractéristique du chaos pour ces paramètres. (b) Le plus grand exposant de Lyapunov pour $\epsilon\in[0;0.002]$. Ainsi, pour $\epsilon\approx0.0005$, le plus grand exposant de Lyapunov est très proche de zéro.

3 Synchronisation et propriétés émergentes

Dans cette partie, nous avons choisi de coupler plusieurs neurones de type HR. L'idée est de trouver la force de couplage minimale nécessaire pour que le comportement des neurones soit synchrone. Nous nous sommes placé dans le cas où chaque neurone est couplé à tous les autres. Plusieurs cas ont alors été numériquement étudiés. Dans un premier temps, tous les neurones sont identiques et le couplage linéaire puis le couplage non-linéaire ont été considérés. La même étude est ensuite effectuée en considérant des neurones dont tous les paramètres ont été légèrement modifiés.

Pour toute cette étude, le système de HR est réécrit de la façon suivante [19] :

$$\begin{cases} \dot{x} = ax^2 - x^3 - y - z \\ \dot{y} = (a + \alpha)x^2 - y \\ \dot{z} = \epsilon(bx + c - z) \end{cases}$$
(3)

Un modèle de réseau de n neurones de type HR couplés bidirectionnellement par leur première variable x_i est donné par,

$$\begin{cases} \dot{x}_{i} = ax_{i}^{2} - x_{i}^{3} + y_{i} - z_{i} - h(x_{i}, x_{j}), & i \neq j, \quad i = 1, ..., n, \quad j = 1, ..., n \\ \dot{y}_{i} = (a + \alpha)x_{i}^{2} - y_{i} \\ \dot{z}_{i} = \epsilon(bx_{i} + c - z_{i}) \end{cases}$$

$$(4)$$

Dans le cas d'un réseau de n neurones linéairement couplés, la fonction de couplage h est choisi de la façon suivante,

$$h(x_i, x_j) = k_n \sum_{j=1}^{n} c_{ij} \Gamma(x_j)$$

$$\tag{5}$$

où le couplage synaptique Γ est une fonction linéaire, $\Gamma(x_j) = x_i - x_j$, for i = 1, 2, ..., n, le paramètre k_n est la force de couplage et la matrice $C_n = (c_{ij})$ est la matrice de connectivité $n \times n$,

- $-c_{ij}=1$ si i et j sont connectés $i=1,...n,\ j=1,...n,\ i\neq j$ $-c_{ij}=0$ si i et j ne sont pas connectés.

Cette matrice C_n peut être symétrique ou non, de telle sorte que le couplage puisse être unidirectionnel ou bidirectionnel.

Dans le cas d'un réseau de n neurones couplés non-linéairement, la fonction de couplage h est donnée dans [19] et est la suivante,

$$h(x_i, x_j) = (x_i - V)k_n \sum_{j=1}^n c_{ij} \Gamma(x_j)$$
 (6)

Dans cette fonction, le couplage synaptique Γ est une fonction non-linéaire à seuil, donnée par,

$$\Gamma(x_j) = \frac{1}{1 + exp(-\lambda(x_j - \Theta))}$$
(7)

Comme dans le cas linéaire, le paramètre k_n est la force de couplage.

Dans cette partie, les paramètres sont fixés et valent

$$a = 2.8, \alpha = 1.6, c = 5, b = 9, \epsilon = 0.001V = 2, \lambda = 10 \text{ et } \Theta = -0.25.$$

Chacun des cas a été numériquement étudié de la façon suivante.

En relevant cette force de couplage minimum nécessaire pour observer numériquement la synchronisation de plusieurs neurones dans les différents cas étudiés, nous dégageons une loi heuristique de la

$$k_n = \frac{k_2}{p(n-1)} \,.$$

Le paramètre p n'est pas le même suivant que le couplage soit linéaire ou non, et suivant que les neurones soient identiques ou non, ainsi, nous obtenons numériquement les résultats présentés à la figure 5, dans laquelle p = 0.62.

4 Conclusion

Une analyse numérique précise du modèle de Hindmarsh-Rose a été réalisée. La dynamique chaotique a été discutée en utilisant différents outils numériques de dynamique non linéaire, tels que les diagrammes de bifurcations, les maxima locaux successifs ou encore les exposants de Lyapunov pour différentes plages de paramètres. Deux des paramètres du système HR, la différence d'échelle de temps entre la dynamique lente et la dynamique rapide, ϵ et le courant appliqué au neurone pour le stimuler, I, ont été désignés

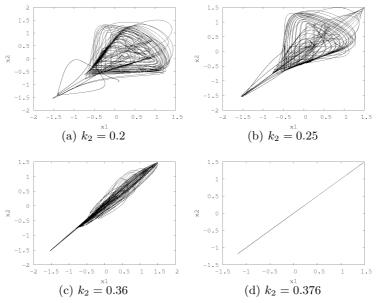


Fig. 4. Portraits de phase du système (4) pour n=2 couplés linéairement, montrant x_2 en fonction de x_1 pour les valeurs différentes forces de couplage k_2 . Pour deux neurones couplés linéairement, le seuil de synchronisation est environ de $k_2=0.376$.

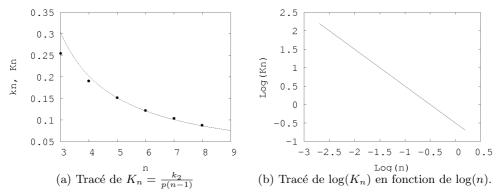


Fig. 5. Force de couplage minimum k_n nécessaire pour observer un comportement synchrone des n neurones en fonction du nombre n de neurones dans le réseau (points).

paramètres de bifurcation pour leur intérêt biologique.

L'émergence et la complexité font référence aux propriétés d'ordre supérieur et aux comportements d'un système qui découlent de la dynamique collective de des sous-systèmes le composant. En effet, ces propriétés ne sont pas directement déductibles de l'étude d'un sous-système constituant du système global. Les propriétés émergentes sont les propriétés d'un tout qui ne sont présentes dans aucune des parties constituant ce tout.

Références

- 1. B. Hille, Ionic channels of excitable membranes 2nd edition, Sinauer associates inc. (1992).
- 2. A. Hodgkin & A. Huxley, A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve, *Journal of Physiology*, **117**, 500-544 (1952).

- 3. J. L. HINDMARSH & R. M. ROSE, A model of the nerve impulse using two first-order differential equations, *Nature*, **296**, 162-164 (1982).
- 4. J. L. HINDMARSH & R. M. ROSE, A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations, *Proceedings of the Royal Society of London B* **221**, 87-102 (1984).
- 5. N. Corson & M.A. Aziz Alaoui Asymptotic dynamics of the slow-fast Hindmarsh-Rose neuronal model, soumis.
- 6. J.-P. Françoise Oscillations en Biologie: Analyse qualitative et Modèles, Collection Mathématiques et Applications SMAI Springer, Heidelberg (2005).
- 7. G. Innocenti, A. Morelli, R. Genesio & A. Torcini, Dynamical phases of the Hindmarsh-Rose neuronal model: Studies of the transition from bursting to spiking chaos, *Chaos*, **17**, 043128 (2007).
- 8. E. M. IZHIKEVICH, Dynamical systems in neuroscience The geometry of excitability and bursting, The MIT Press (2007).
- 9. E. Mosekilde, B. Lading, S. Yanchuk & Y. Maistrenko Bifurcation structure of a model of bursting pancreatic cells, BioSystems, 63, 3-13 (2001).
- 10. D. Terman Chaotic spikes arising from a model of bursting in excitable membranes, SIAM JOURNAL OF APPLIED MATHEMATICS, **51** (5), 1418-1450 (1991).
- 11. D.Terman The transition from bursting to continuous spiking in excitable membrane models, *Journal of Nonlinear Science*, 2, 135-182 (1992).
- 12. J.-M. GINOUX & B. ROSSETTO, Slow manifold of a neuronal bursting model, in *Emergent Properties in Natural and Artificial Dynamical Systems, Understanding complex systems*, Springer, pp. 119-128 (2006).
- 13. N. Corson & M.A. Aziz Alaoui, Complex emergent properties in synchronized neuronal oscillations, soumis.
- 14. M.A. Aziz-Alaoui, Synchronization of chaos, Encyclopedia of Mathematical Physics, 5, 213-226 (2006).
- 15. M.A. AZIZ-ALAOUI Complex emergent properties and chaos (De) synchronization, in *Emergent Properties* in Natural and Artificial Dynamical Systems, Understanding complex systems, Springer, pp. 129-147 (2006). (2006).
- 16. S. Boccaletti, J. Kurths, G. Osipov, D. Valladares & C. Zhou, The synchronization of chaotic systems, *Physics Reports*, **366**, 1-101 (2002).
- 17. A. Pikovsky, M. Rosenblum & J. Kurths, Synchronization, A universal concept in nonlinear sciences, Cambridge Nonlinear Science Series, 12 (2001).
- 18. J.-M. Gonzalez-Miranda, Complex bifurcation structures in the Hindmarsh-Rose neuron model, *International Journal of Bifurcation & Chaos*, 17 (9), 3071-3083 (2007).
- 19. I. Belykh, E. Lange & M. Hasler, Synchronization of Bursting Neurons: What matters in the Network Topology, *Physical Review Letters*, **94** (18), 188101 (2005).