

Motifs d'activité et itinérance chaotique dans des réseaux de neurones en temps discret

B. Ibarz¹, Miguel A.F. Sanjuán¹, G. Tanaka², & K. Aihara²

¹ Grupo de Dinámica no Lineal y Teoría del Caos

Departamento de Matemáticas y Física Aplicadas y Ciencias de la Naturaleza
Universidad Rey Juan Carlos, Tulipán s/n, 28933 Móstoles, Madrid, Espagne

² Department of Complexity Science and Engineering,

Graduate School of Frontier Science, The University of Tokyo, 113-8656 Tokyo, Japan

borja.ibarz@urjc.es

Résumé. Dans ce travail nous étudions la propagation des bouffées de potentiels d'action dans des réseaux de neurones modélisés en temps discret [2]. L'analyse linéaire explique la synchronisation en phase et en opposition de phase, et permet de distinguer l'effet de la dynamique des neurones individuels sur la synchronisation de celui de la topologie du réseau. On trouve ainsi des régions de paramètres où les bouffées sont une propriété d'émergence [3]. Dans ces régions il est possible d'observer des motifs complexes d'activité, même si le réseau est parfaitement homogène et régulier. Ces motifs, composés d'une alternance chaotique entre la synchronisation et la propagation des bouffées, apparaissent suite à une bifurcation qui casse la symétrie et produit des ondes progressives et stationnaires. La caractérisation des motifs à l'aide des exposants de Lyapunov et la persistance des corrélations dans le réseau indiquent que les motifs pourraient être interprétés comme des manifestations du phénomène appelé « l'itinérance chaotique » [4].

Abstract. In the present work we analyse the propagation of bursts of action potentials in networks of map-based neurons [2]. Linear analysis explains the mechanism for both in-phase and antiphase synchronization, and allows the separation of the effect upon synchronization of individual neuron dynamics from that of the topology of the network. A region of parameters is found where bursting is an emergent phenomenon [3]. In this region, complex patterns of activity are observed even if the network is perfectly regular and homogeneous. These patterns, which consist of a chaotic alternation between synchronization and propagation of bursts, appear due to a symmetry-breaking bifurcation that gives rise to standing and rotating waves. Characterization of the patterns by means of Lyapunov exponents and the persistence of correlations in the network point towards the possibility of construing them as a manifestation of the phenomenon called “chaotic itinerancy” [4].

1 Introduction

Divers systèmes neuronaux emploient, plutôt que des impulsions isolées, des bouffées de potentiels d'action pour assurer la fiabilité des communications, car ceux-ci facilitent la libération des neurotransmetteurs. La compréhension des mécanismes de propagation et synchronisation des bouffées est donc importante pour les neurosciences et fait l'objet de nombreuses recherches. Les modèles utilisés sont normalement des E.D.O. avec deux échelles de temps différentes, l'une rapide pour le voltage, l'autre lente pour les variables de porte. L'intégration numérique de systèmes avec une telle disparité des échelles demande une grande puissance de calcul, ce qui à présent empêche la simulation de grands ensembles neuronaux. Afin de surmonter ce problème, quelques modèles de neurones en temps discret ont été proposés récemment [1]. Ils combinent la simplicité du mécanisme *integrate and fire* pour les potentiels d'action avec une reproduction réaliste de la dynamique lente. Le succès de ces modèles nous a poussé à étudier leurs propriétés de synchronisation et de propagation de bouffées dans des topologies d'anneau et de treillis qui permettent un traitement analytique. De plus ces structures sont importantes en neurosciences. On verra que, malgré la régularité et la simplicité des réseaux, l'activité observée présente des comportements très intéressants provenant du caractère chaotique des neurones et de la topologie des connections.

2 Le modèle

Notre point de départ est le modèle proposé par N. Rulkov [7] :

$$\begin{aligned} x(t+1) &= f(x(t)) + y(t), \\ y(t+1) &= y(t) - \mu(x(t) - \sigma), \end{aligned} \quad (1)$$

où $\mu \ll 1$, donc $x(t)$ est la variable rapide, représentant voltage, tandis que $y(t)$ est une variable de porte lente. La fonction $f(x) = \alpha/(1+x^2)$ donne naissance à des bouffées chaotiques de potentiels d'action pour la valeur du paramètre α choisie dans ce travail. Le paramètre σ contrôle le régime d'activité du neurone et peut être interprété comme une entrée externe modulateur. La figure 1 montre un exemple d'évolution temporelle dans le régime de bouffées chaotiques ainsi qu'un diagramme de bifurcations en fonction des paramètres α et σ . Nous travaillerons toujours avec les valeurs $\mu = 0.001$ et $\alpha = 4.3$ et en alternant σ entre le régime de silence et de bouffées. La perte de stabilité qui donne lieu à ce changement de régime se produit comme conséquence d'une bifurcation sous-critique de Neimark-Sacker.

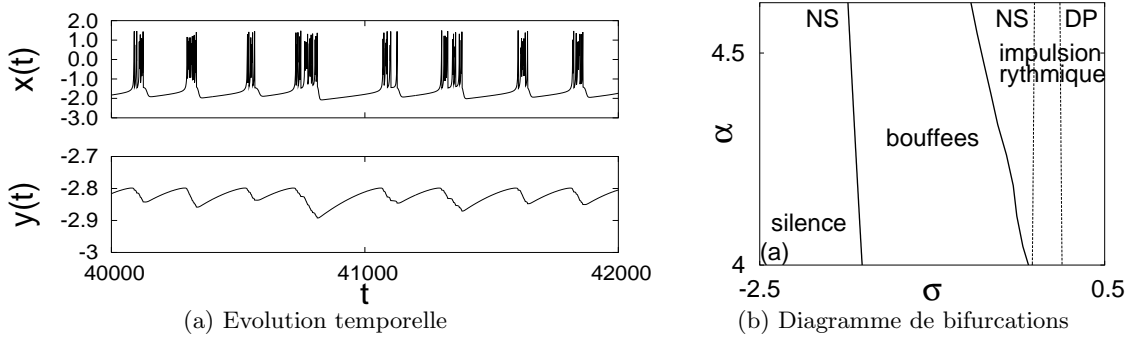


Fig.1. (a) Évolution temporelle de la variable rapide et lente dans le régime de bouffées ($\alpha = 4.3$, $\sigma = -1.5$, and $\mu = 0.001$). (b) Diagramme des bifurcations du modèle de Rulkov en fonction de α et σ ($\mu = 0.001$). NS - Neimark-Sacker; DP - doublement de période

Nous ajouterons ensuite les connections synaptiques pour former un réseau avec N neurones :

$$\begin{aligned} x_n(t+1) &= f(x_n(t)) + y_n(t) - g_c h_n^c(t) + g_e h_n^e(t), \\ y_n(t+1) &= y_n(t) - \mu(x_n(t) - \sigma) \end{aligned} \quad (2)$$

où les synapses chimiques et électriques sont modélisées de la manière suivante :

$$h_n^c(t) = \sum_1^N \gamma_{nm}^c (x_m(t) - \nu), \quad (3)$$

$$h_n^e(t) = \sum_1^N \gamma_{nm}^e (x_m(t) - x_n(t)). \quad (4)$$

Maintenant la variable rapide (respectivement lente) du neurone n est représentée par x_n (respectivement y_n). Les synapses chimiques sont inhibitrices ($g_c \geq 0$ et $\nu = -2.5$ l'assureront), et le couplage électrique est diffusive ($g_e \geq 0$). La topologie du réseau dépend des coefficients γ_{nm}^c et γ_{nm}^e , qui prennent les valeurs 1 ou 0. Nous simplifierons le traitement analytique du problème en couplant les deux types de synapses, c'est à dire, considérant des réseaux avec $\gamma_{nm}^c = \gamma_{nm}^e$. Alors toutes les synapses chimiques se situeront entre neurones voisins.

3 Synchronisation en phase et en opposition de phase

Les effets des synapses chimiques et électriques sont opposés : la synapse électrique favorise la synchronisation tandis que les synapses chimiques inhibitrices tendent à désynchroniser. Alors selon l'intensité de ces deux influences, on trouve deux classes de motifs d'activité, comme on peut le voir dans la figure 2.

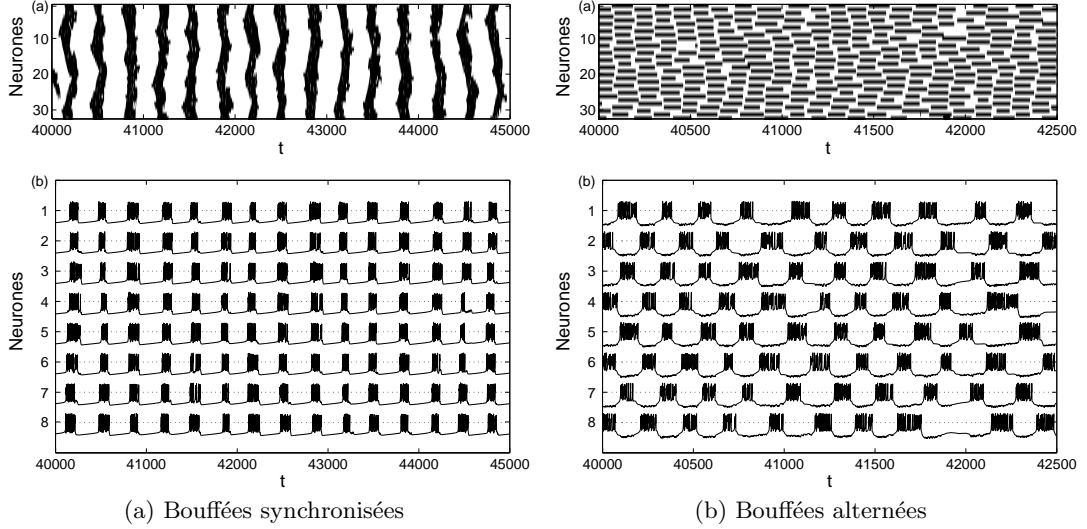


Fig.2. Diagramme de temps des impulsions (en haut) et évolution temporelle de huit neurones (en bas) dans un anneau de $N = 32$ neurones. À gauche, bouffées synchronisées ($\sigma = -1.5$, $g_c = 0$, and $g_e = 0.05$); à droite, bouffées alternées ($\sigma = -1.5$, $g_c = 0.05$, and $g_e = 0$)

L'analyse linéaire au moyen des fonctions maîtresses de stabilité [5] montre que la raison de cette différence réside dans le premier vecteur propre qui perd la stabilité quand σ augmente en partant du régime de silence. En plus, cette technique distingue l'effet du modèle de neurone de celui de la topologie du réseau. La matrice Jacobienne du système (2) dans le sous-espace Π de synchronisation en silence où $x_i = \sigma$ pour $i = 1 \dots N$ est :

$$J = I_N \otimes F + G \otimes H, \quad H = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}, \quad F = \begin{pmatrix} f'(\sigma) & 1 \\ -\mu & 1 \end{pmatrix} \quad (5)$$

où I_N est la matrice identité $N \times N$ et $G = -g_c \Gamma_c + g_e \Gamma_e$, avec Γ_c et Γ_e matrices d'adjacences des connections chimiques et électriques. On obtient une diagonalisation en N blocs (2×2) simplement diagonalisant G , chaque bloc ayant la forme

$$M_k = F + s_k H, \quad k = 0 \dots N - 1, \quad (6)$$

où s_k sont les valeurs propres de G , dépendant exclusivement de la topologie (pour un anneau, $s_k = -2(g_e - \delta \cos 2k\pi/N)$ avec $\delta = g_e - g_c$). Chacune d'elles donne lieu à deux valeurs propres du système complet :

$$\lambda_{k\pm}(r) = \frac{f'(\sigma) + 1 + s_k \pm \sqrt{(f'(\sigma) - 1 + s_k)^2 - 4\mu}}{2}. \quad (7)$$

La dynamique près du sous-espace Π est dominée par le vecteur propre (mode) avec la valeur propre positive la plus grande. Sur un diagramme de courbes de valeur propre maximale constante, comme dans

la figure 3, on voit bien que ce mode dominant correspond toujours à la valeur s_k majeure du réseau G . Pour toute réseau régulier de degré ν (pour l'anneau, $\nu = 2$; pour des treillis, $\nu = 4$ ou 8 ; etc) les valeurs propres sont comprises dans l'intervalle $-\nu(g_e \pm \delta)$, avec $\delta = g_e - g_c$. La valeur propre $s_k = -\nu(g_e - \delta)$ (s_0 dans la figure 3) correspond au vecteur propre parallèle à Π . On peut alors conclure que la condition pour synchronisation en phase dans n'importe quel réseau régulier est $g_e > g_c$. Au contraire, si $g_c > g_e$, un autre mode sera dominant; dans l'anneau avec N pair, c'est le vecteur propre de synchronisation en opposition de phase (avec N impair, deux modes en opposition de phase concourent).

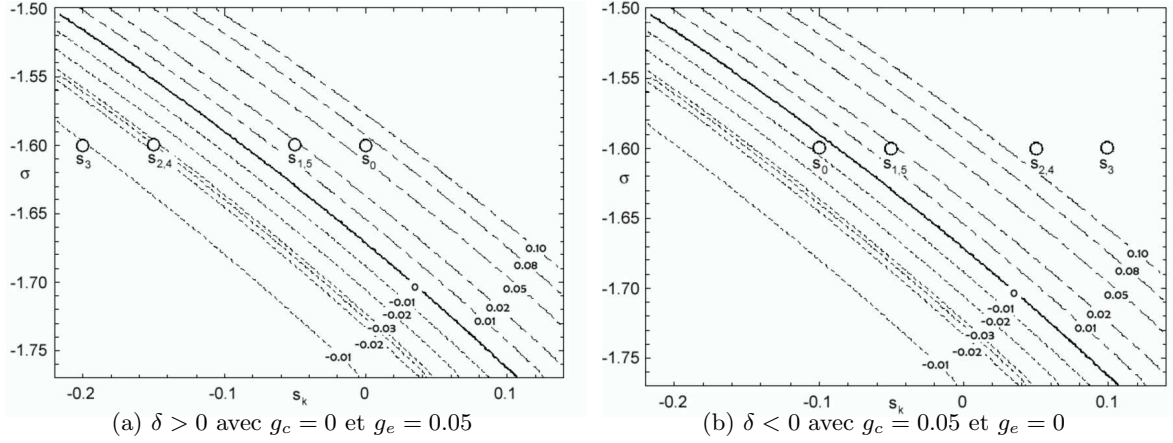


Fig.3. Diagramme maître de stabilité pour le modèle de Rulkov. Les cercles représentent les valeurs propres d'un anneau de $N = 6$ neurones. (a) Cas où le mode dominant correspond à s_0 (synchronisation en phase). (b) Cas où le mode dominant est s_3 (synchronisation en opposition de phase).

On notera aussi que pour $\delta < 0$ les bouffées sont une propriété émergente, puisque la perte de stabilité et les bouffées résultantes se produisent pour une valeur de σ inférieure à la valeur σ_0 nécessaire en absence de connections.

4 Motifs complexes et itinérance chaotique

L'analyse linéaire n'explique pas le comportement du réseau loin du sous-espace de synchronisation. En fait le caractère chaotique du modèle produit, dans le régime de bouffées alternantes, des motifs complexes d'activité changeant capricieusement entre des intervalles de synchronisation en opposition de phase et d'autres de propagation d'ondes métachronales, comme on peut le voir dans la figure 4. L'apparition des ondes métachronales (ondes composées par propagation avec un déphasage régulier) est un phénomène bien connu dans des réseaux en anneau, indépendamment du modèle choisi pour ses éléments [8]; les divers modes proviennent de la perte de stabilité suite à une bifurcation de Hopf qui casse la symétrie et donne naissance à plusieurs branches de solutions. Mais le changement irrégulier d'un mode à l'autre, qui se vérifie dans un intervalle très étroit du paramètre σ dans la région de bouffées émergentes, possède des caractéristiques qui dépendent du modèle de neurone. On trouve un comportement semblable avec des ensembles de neurones modélisés par E.D.O. De plus il est démontré qu'il peut être caractérisé comme une itinérance chaotique [6]. On l'observe ici dans notre modèle en temps discret.

Pour caractériser les changements des motifs spatiotemporels avec σ nous mesurons la instabilité orbitale à l'aide des exposants de Lyapunov λ_i . On obtient ainsi la dimension topologique D_T , qui est le nombre des exposants non négatifs, et aussi la dimension de Lyapunov, qui se définit comme :

$$D_L = j + \sum_{i=1}^j \lambda_i / |\lambda_j|; \quad \lambda_i \geq \lambda_{i+1}, \quad \sum_{i=1}^j \lambda_i \geq 0, \quad \sum_{i=1}^{j+1} \lambda_i < 0 \quad (8)$$

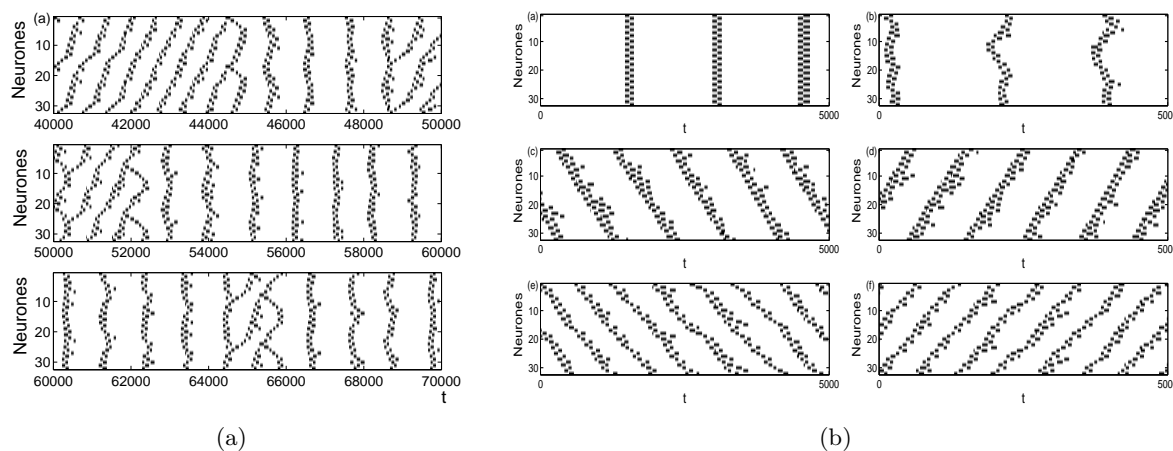


Fig.4. Activité dans un anneau de $N = 32$ neurones avec $\sigma = -1.69$, $g_c = 0.02$ et $g_e = 0$. (a) Alternance chaotique de synchronisation et propagation des bouffées. (b) Ondes stationnaires régulières et chaotiques (en haut), et ondes progressives (au centre et en bas) qui composent les motifs d'activité.

En conséquence, une différence grande entre D_L et D_T , comme dans le cas de la figure 5(a), indique la présence d'un grand nombre d'exposants négatifs très proches de zéro. C'est une particularité de l'itinérance chaotique [6], et son origine se trouve dans la stabilité neutre de la variable lente du modèle de Rulkov (2). D'autre part, le fait que D_T et D_L augmentent à mesure que σ s'éloigne du régime de silence est dû à la croissance du nombre de neurones simultanément actifs.

D'autres indices qui trahissent la présence de l'itinérance chaotique sont la convergence lente du plus grand exposant de Lyapunov, voir figure 5(b), et la persistance des autocorrélations et des corrélations croisées au lieu d'une décroissance exponentielle, voir figure 5(c). La corrélation implique une structure spatiellement ordonnée mais temporellement irrégulière. Les orbites déploient des transitions qui ne sont pas aléatoires mais dépendantes de la trajectoire précédente.

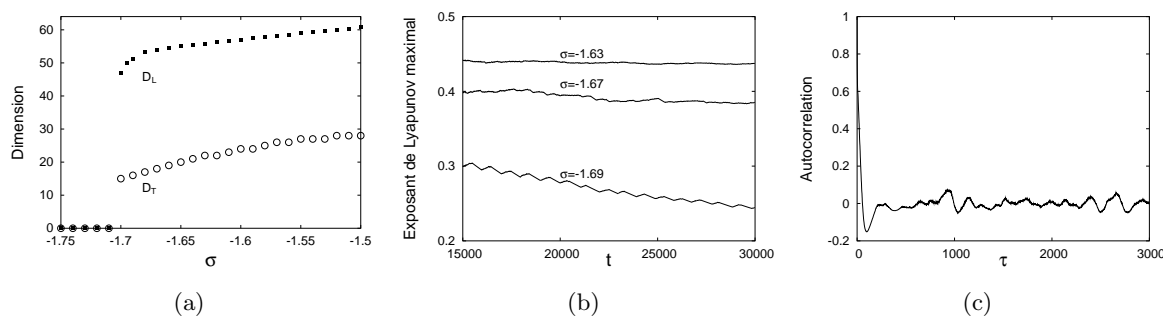


Fig.5. Mesures de l'instabilité orbitale dans un anneau de $N = 32$ neurones. (a) Dimension de Lyapunov D_L et dimension topologique D_T en fonction de σ . (b) Convergence de l'exposant de Lyapunov maximal pour diverses valeurs de σ ; la convergence est d'autant plus lente que σ est plus proche de la valeur de silence. (c) Auto-corrélation du voltage du premier neurone.

L'effet de l'itinérance chaotique sur le système est de borner la dynamique à un sous-espace de dimension petite pendant qu'il est attrapé autour du fantôme d'un attracteur, et de le laisser parcourir l'espace

de phases jusqu'à ce qu'il tombe dans un nouveau fantôme. Cette activité transitoire peut être responsable du changement dynamique des rôles fonctionnels des neurones nécessaires pour certaines tâches cognitives et associatives; en effet, on observe l'alternance chaotique entre phases de synchronisation et de désynchronisation dans le cortex cérébrale [9]. La propagation d'information au moyen des ondes, couplée à la formation d'ensembles synchronisés, peut être une voie de résolution du problème du liage [6].

5 Conclusion

Nous avons reproduit avec un modèle de neurones en temps discret les comportements observés sur des modèles en temps continu et sur des registres physiologiques de neurones produisant des bouffées de potentiels d'action. L'analyse linéaire explique l'apparition de modes de synchronisation et de propagation d'ondes métachronales, mais l'itinérance irrégulière entre ces modes est un comportement strictement nonlinéaire. Nous avons montré qu'il possède les caractéristiques propres du phénomène de l'itinérance chaotique. Néanmoins, l'attribution rigoureuse de cette notion exige la démonstration de l'existence des attracteurs de Milnor, qui n'a pas encore été faite.

6 Remerciements

Nous remercions le soutien financier du Ministère des Sciences et de la Technologie de l'Espagne, projet BFM2003-03081, et la subvention pour la Recherche Scientifique dans le Domaine Prioritaire 17022012 du Ministère de l'Éducation, de la Culture, du Sport, de la Science et de la Technologie du Japon.

Références

1. N. RULKOV, I. TIMOFEEV ET M. BAZHENOV, Oscillations in Large-Scale Cortical Networks : Map-Based Model, *Journal of Computational Neuroscience*, **17**, 203-223 (2004).
2. G. TANAKA, B. IBARZ, M. A. F. SANJUÁN ET K. AIHARA, Synchronization and Propagation of Bursts in Networks of Coupled Map Neurons, *Chaos*, **16**, 01XXXX (2006).
3. G. DE VRIES, Bursting as an emergent phenomenon in coupled chaotic maps, *Physical Review E*, **64**, 051914 (2001).
4. K. KANEKO ET I. TSUDA, Chaotic itinerancy, *Chaos*, **13**, 926 (2003).
5. L. M. PECORA ET T. L. CARROLL, Master Stability Functions for Synchronized Coupled Systems, *Phys. Rev. Lett.*, **80**, 2109 (1998).
6. I. TSUDA ET AL, Chaotic itinerancy as a mechanism of irregular changes between synchronization and desynchronization in a neural network, *Journal of Integrative Neuroscience*, **3**, 159 (2004).
7. N.F. RULKOV, Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map, *Phys. Review E*, **65**, 041922 (2002).
8. M. GOLUBITSKY, I. N. STEWART ET D. G. SCHAEFFER, Singularities and Groups in Bifurcation Theory : Vol. II, *Springer Applied Mathematical Sciences*, **69** (1988).
9. W. J. FREEMAN, A proposed name for aperiodic brain activity : stochastic chaos, *Neural Networks*, **13**, 11 (2000).