Systèmes dynamiques et excitabilité neuronale

Olivier FAUGERAS

6 novembre 2008

Plan

Excitabilité

Intégrateurs/Résonateurs

Résumé

Plan

Excitabilité

Intégrateurs/Résonateurs

Résumé

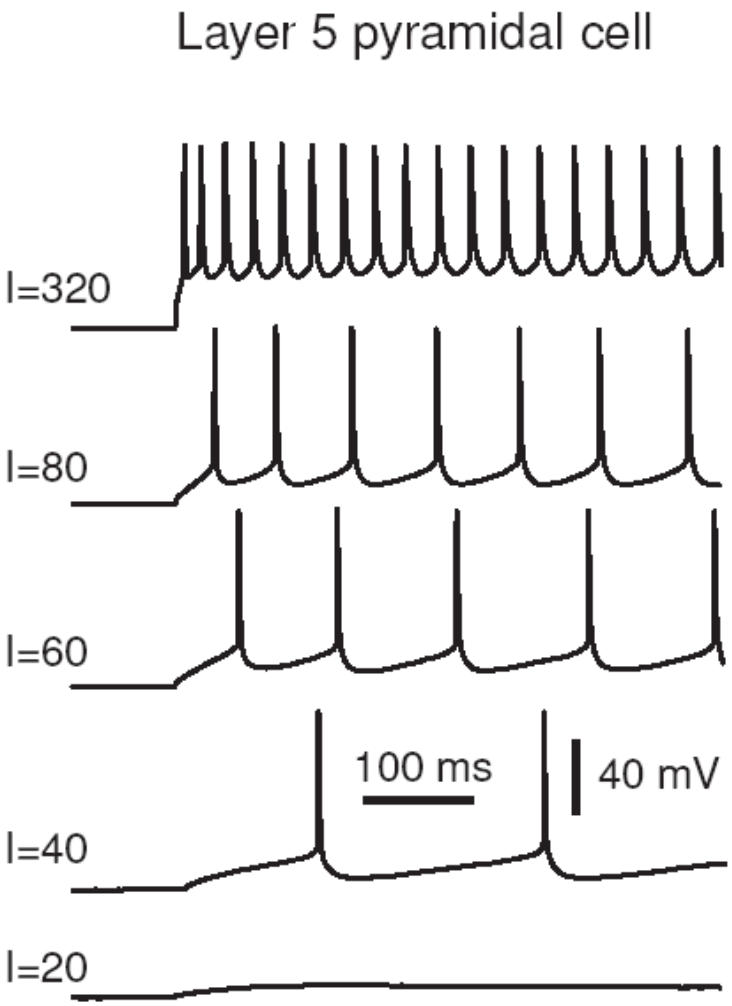
Plan

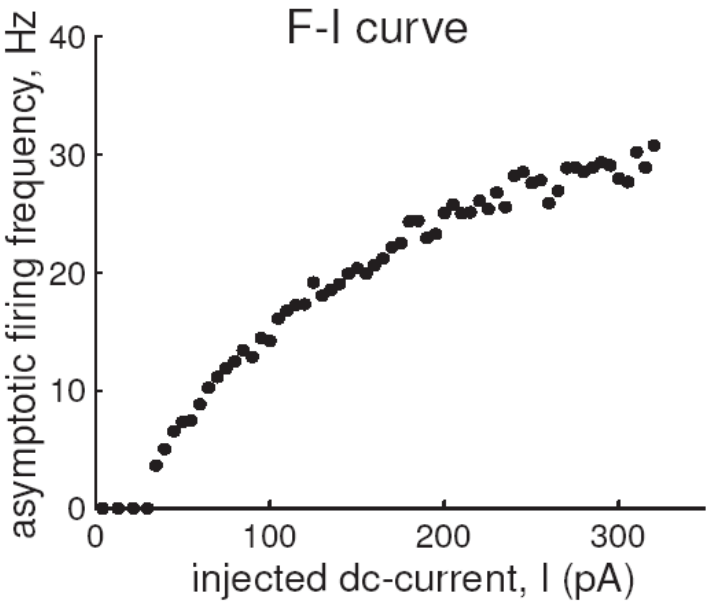
Excitabilité

Intégrateurs/Résonateurs

Résumé

La Classification de Hodgkin : classe 1



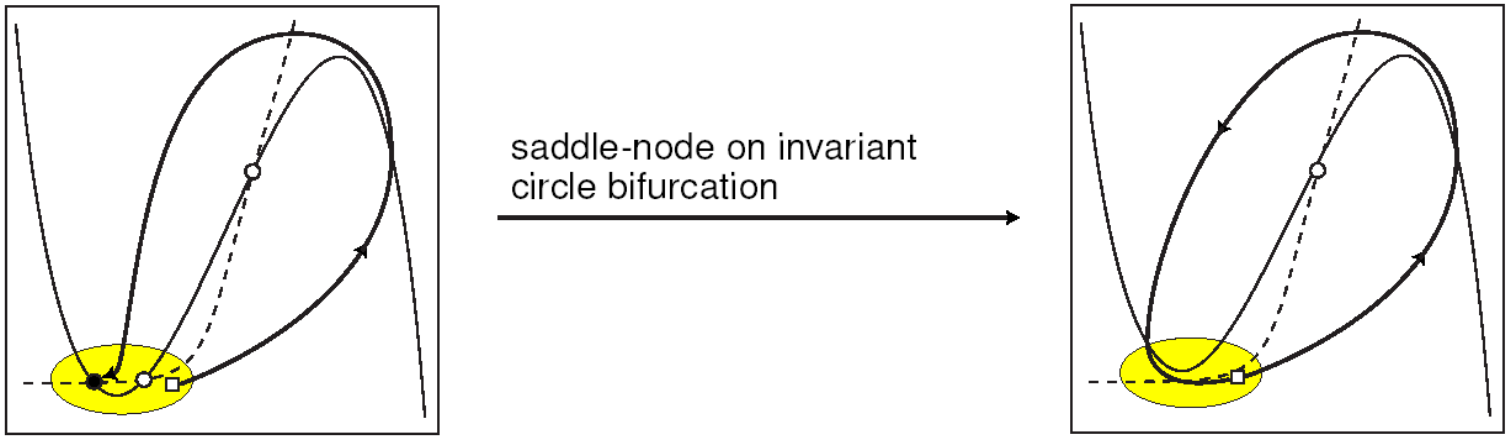


Izhikevich 2006

Courbe F-I.
Des trains de potentiels d'action de fréquence arbitrairement faible peuvent exister.

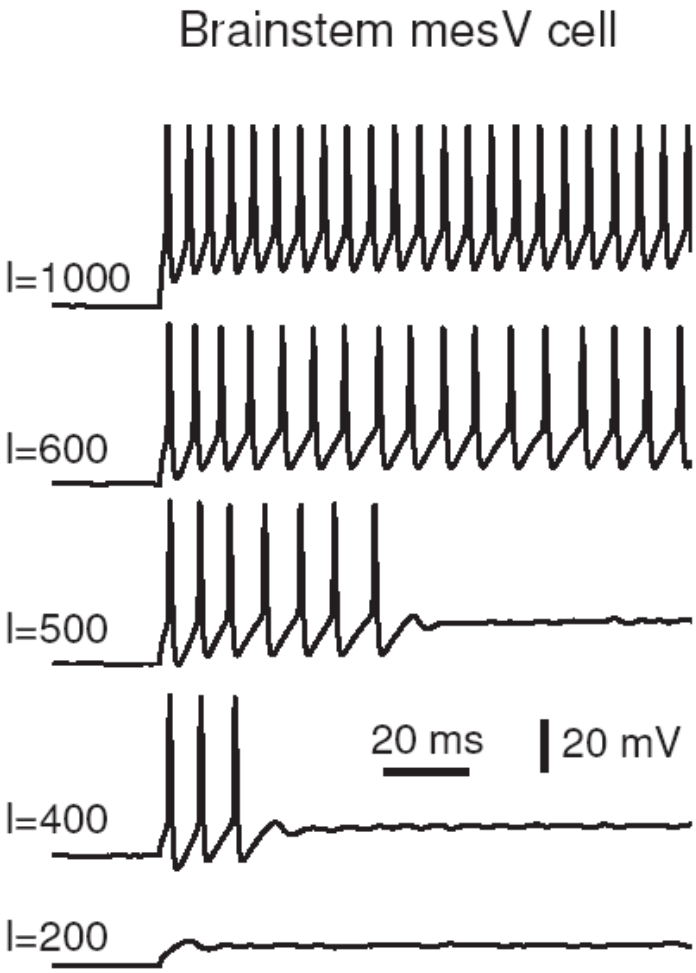
La Classification de Hodgkin : classe 1

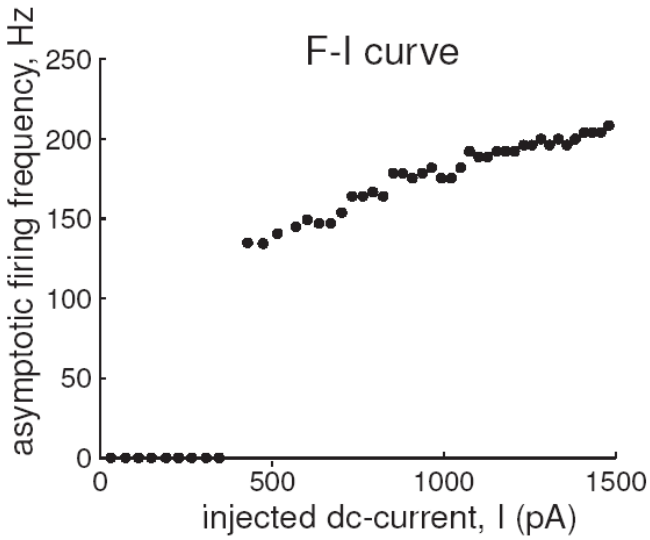
- L'excitabilité neurale de classe 1 correspond à la disparition de l'équilibre stable au travers d'une bifurcation noeud/col sur un cercle invariant.
- C'est la seule bifurcation d'équilibre de codimension 1 qui produit un cycle limite de fréquence arbitrairement faible.



Izhikevich 2006

La Classification de Hodgkin : classe 2





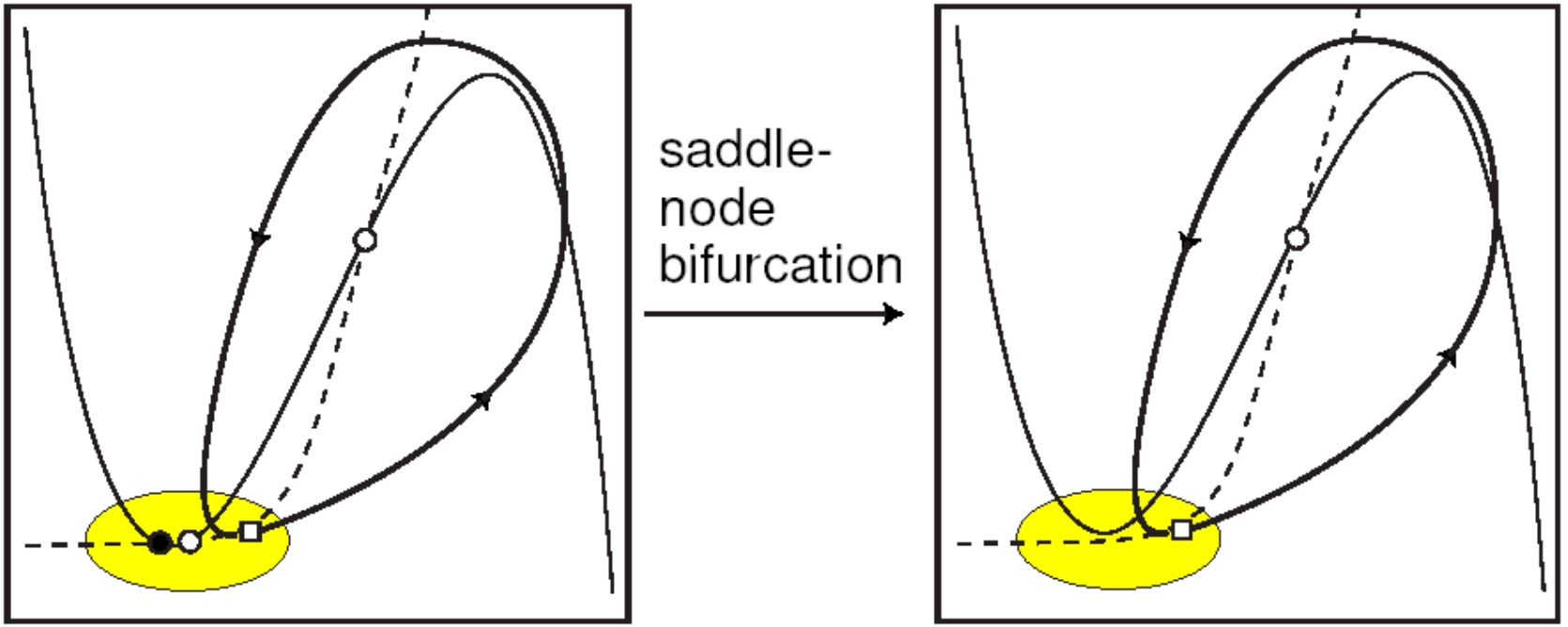
Izhikevich 2006

Courbe F-I.
Les fréquences des trains de potentiel d'action varient dans une bande limitée.
Le neurone agit comme un détecteur de seuil.

La Classification de Hodgkin : classe 2

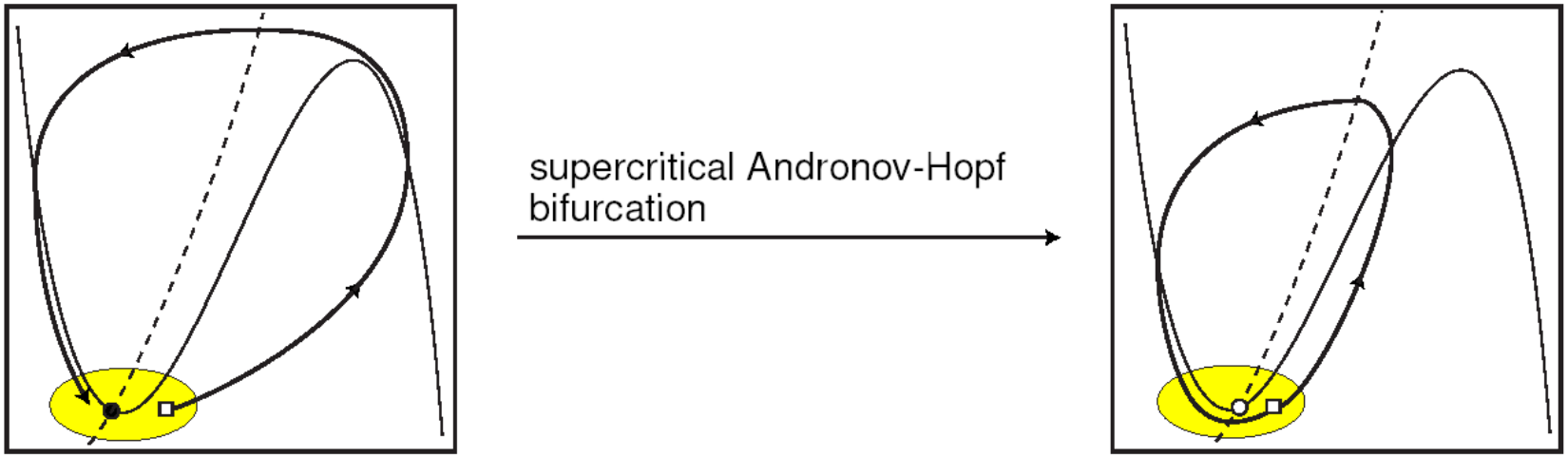
L'excitabilité neurale de classe 2 correspond à la disparition de l'équilibre stable au travers

- d'une bifurcation noeud/col (en dehors d'un cercle invariant).
- d'une bifurcation d'Andronov-Hopf sur- ou sous-critique.

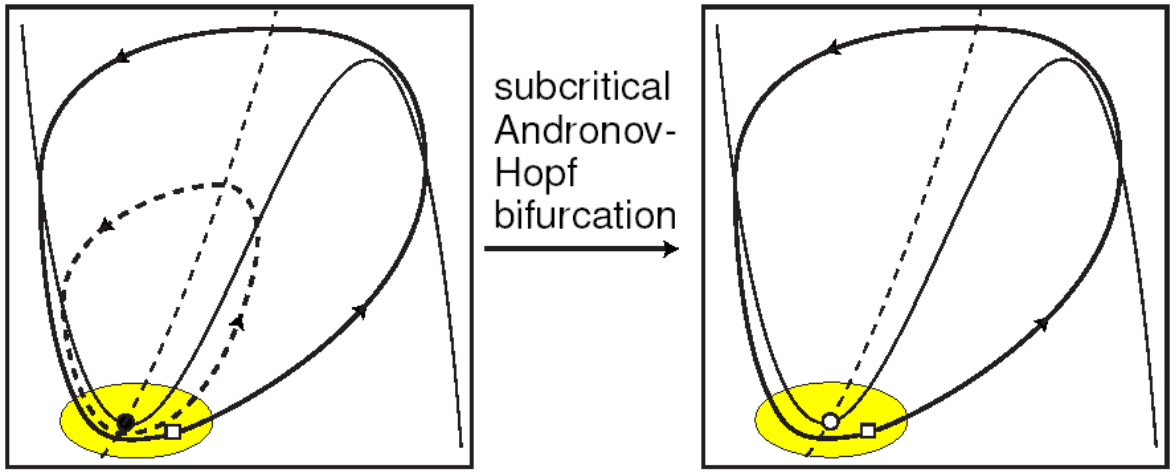


Izhikevich 2006

La Classification de Hodgkin : classe 2

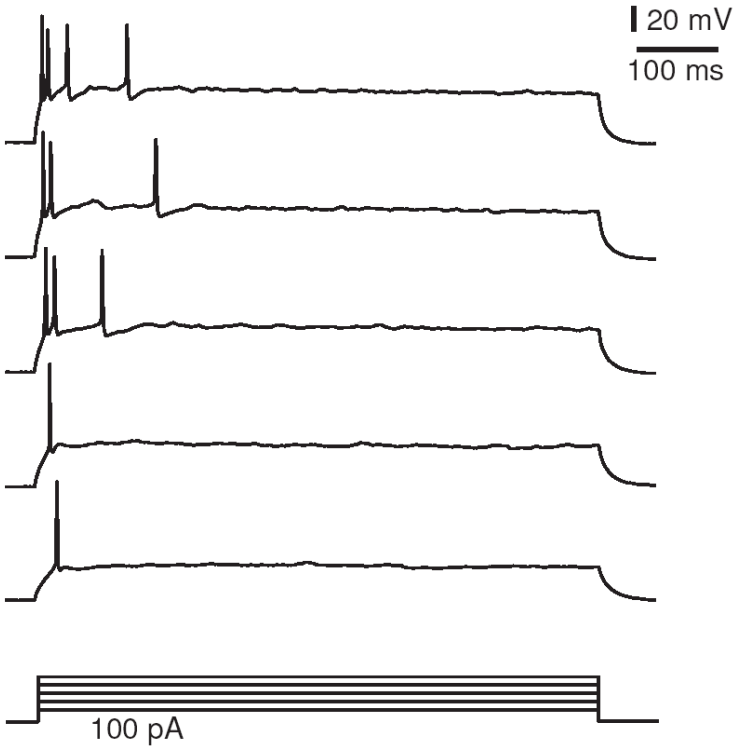


Izhikevich 2006



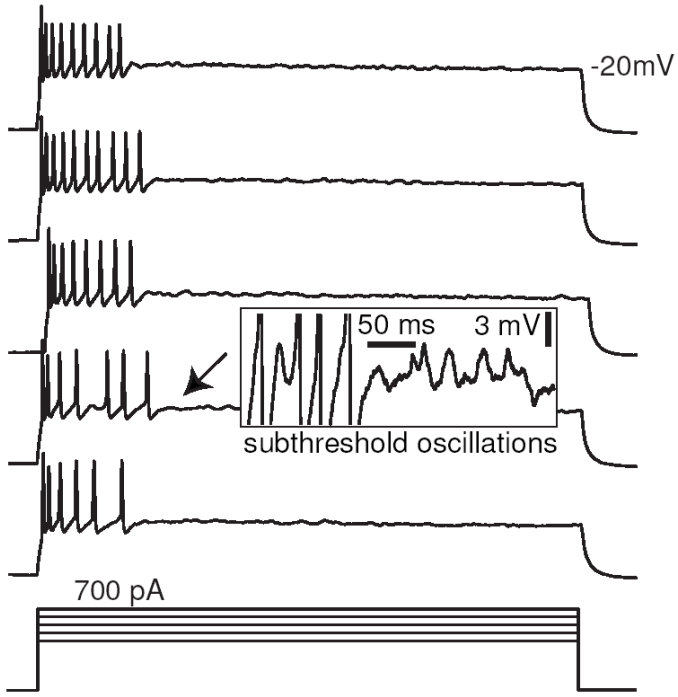
Izhikevich 2006

La Classification de Hodgkin : classe 3



Izhikevich 2006

Neurone pyramidal de la couche 5 du cortex visuel chez le rat.

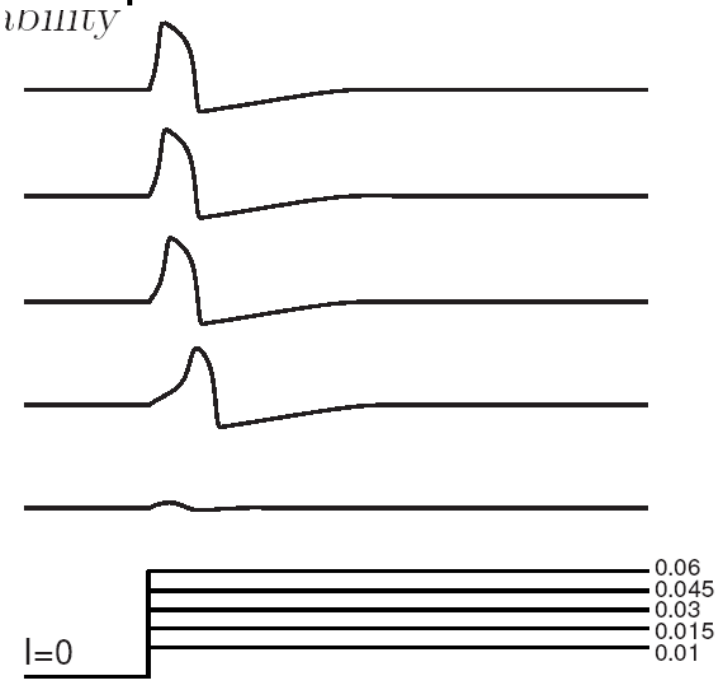


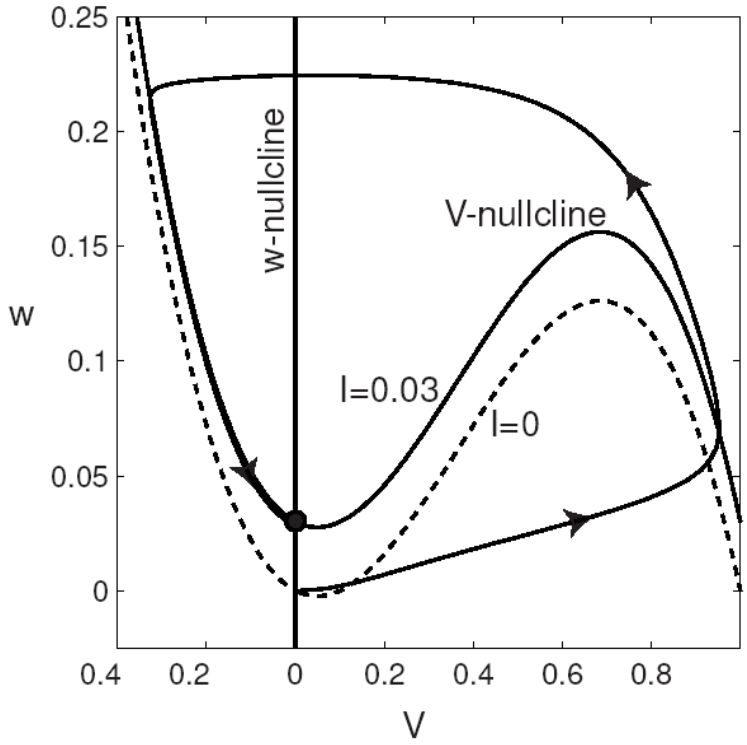
Izhikevich 2006

Un seul potentiel d'action est généré en réponse à une marche de courant. Une émission répétitive de potentiels d'action n'est possible que pour des courants injectés d'intensité très forte.

La Classification de Hodgkin : classe 3

L'excitabilité neuronale de classe 3 correspond au fait que l'équilibre stable le reste quel que soit le courant injecté.



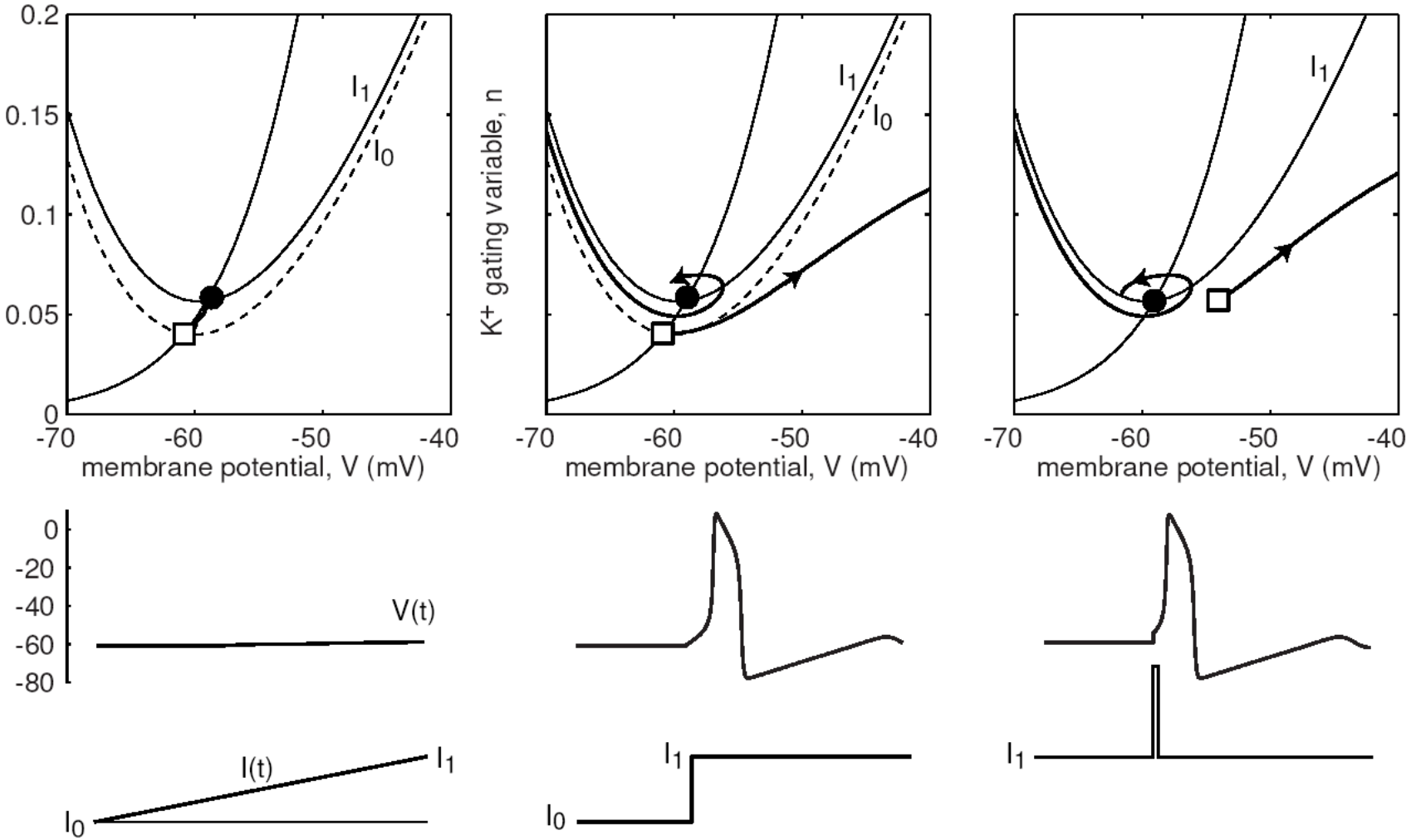


Izhikevich 2006

Exemple du modèle de FitzHugh-Nagumo :

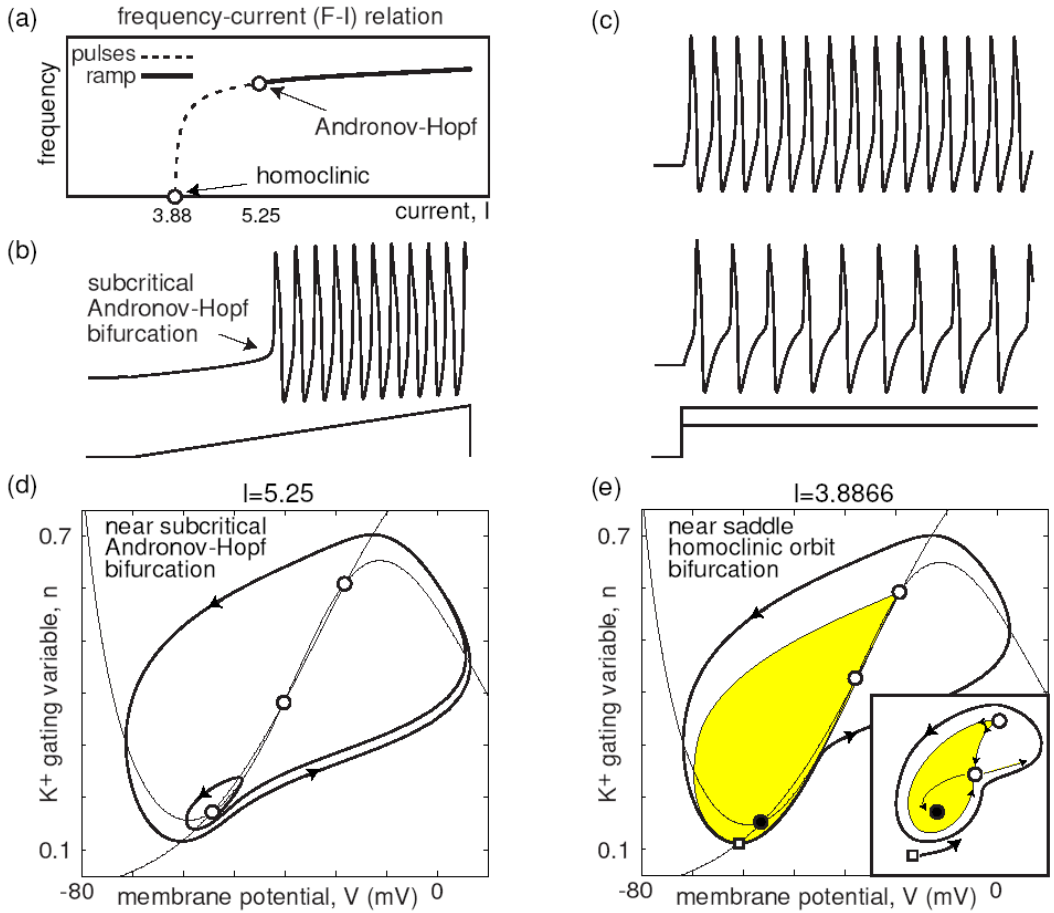
$\dot{V} = V(a - V)(V - 1) - w + I \quad \dot{w} = bV - cw$, $a = 0.1, b = 0.01$,

Rampes, barres et impulsions



Izhikevich 2006

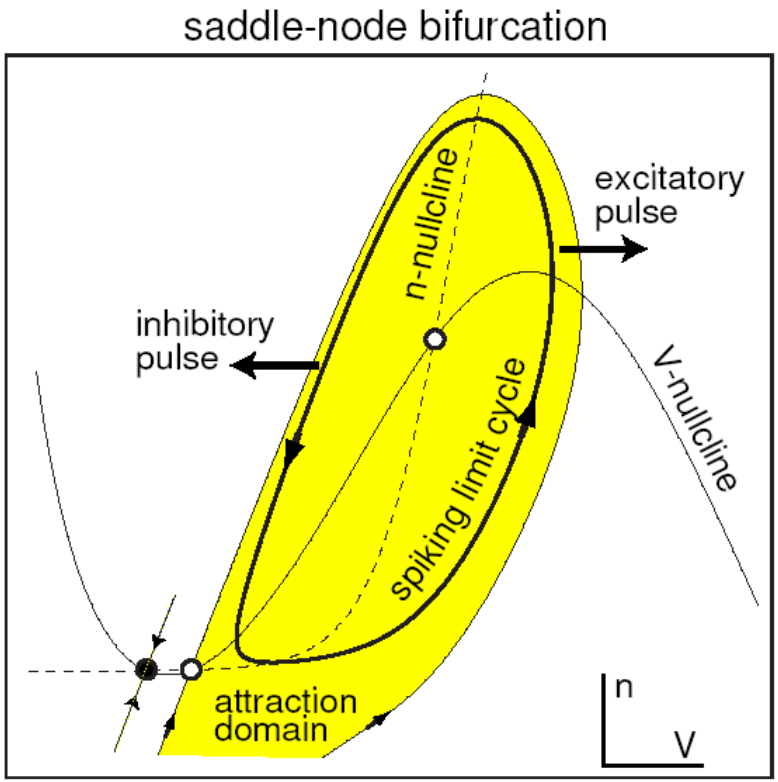
Le modèle $I_{Na,p} + I_K$, classe 1 ou 2 ?

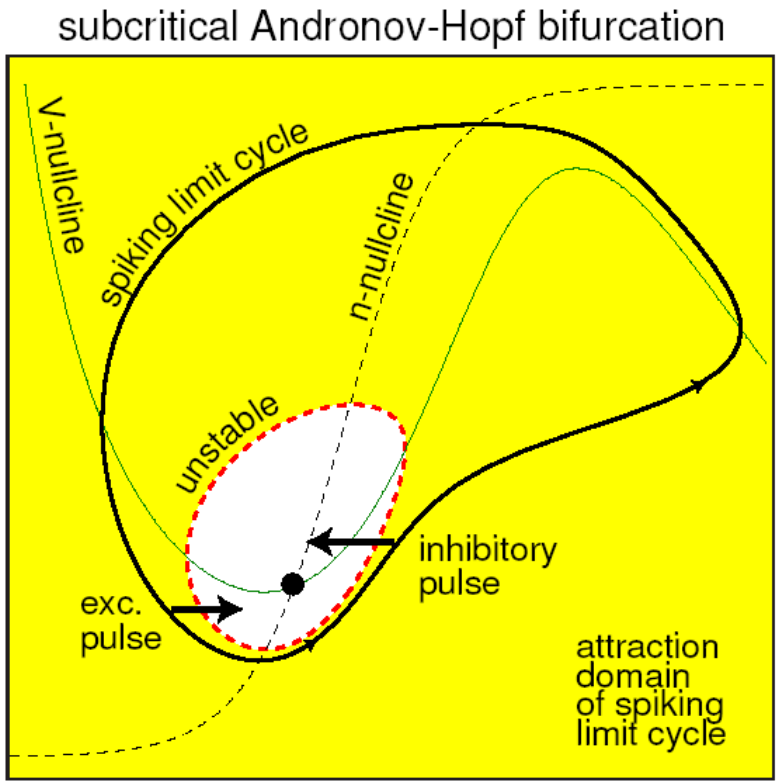


Izhikevich 2006

- Classe 2 pour des rampes, 1 pour des barres.
- AH sous cr. à $I = 5.25$ pour des rampes.
- Col-orbite homocline à $I \approx 3.89$ pour les barres.

Bistabilité

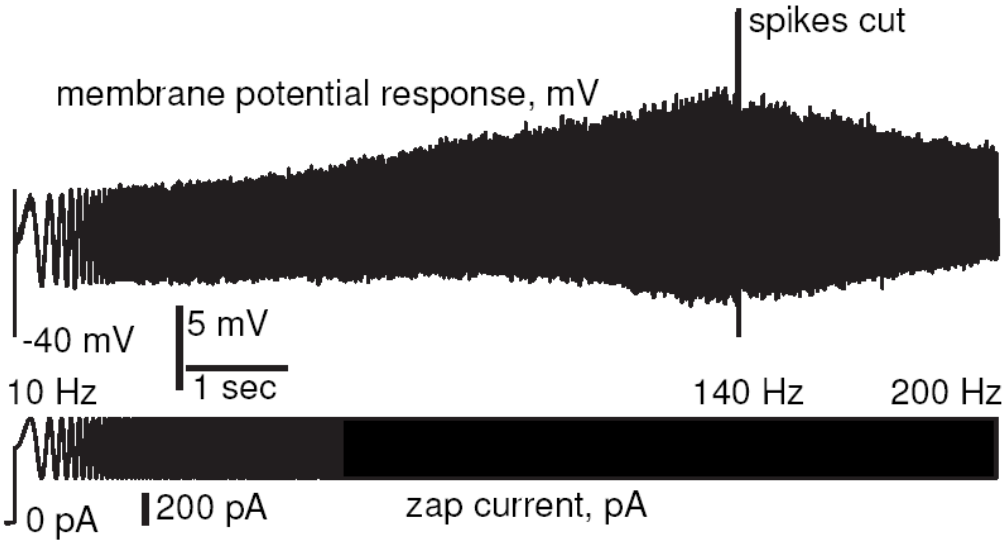


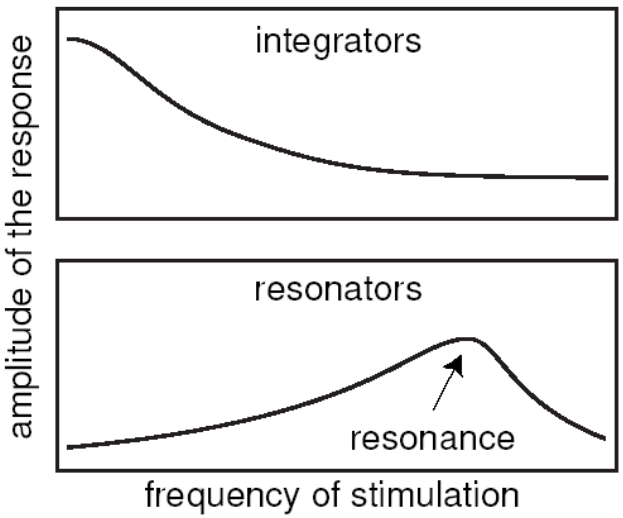


Izhikevich 2006

Des impulsions excitatrices ou inhibitrices permettent de passer d'un comportement d'émission de trains d'impulsion au repos.

Neurones intégrateurs ou résonateurs ?

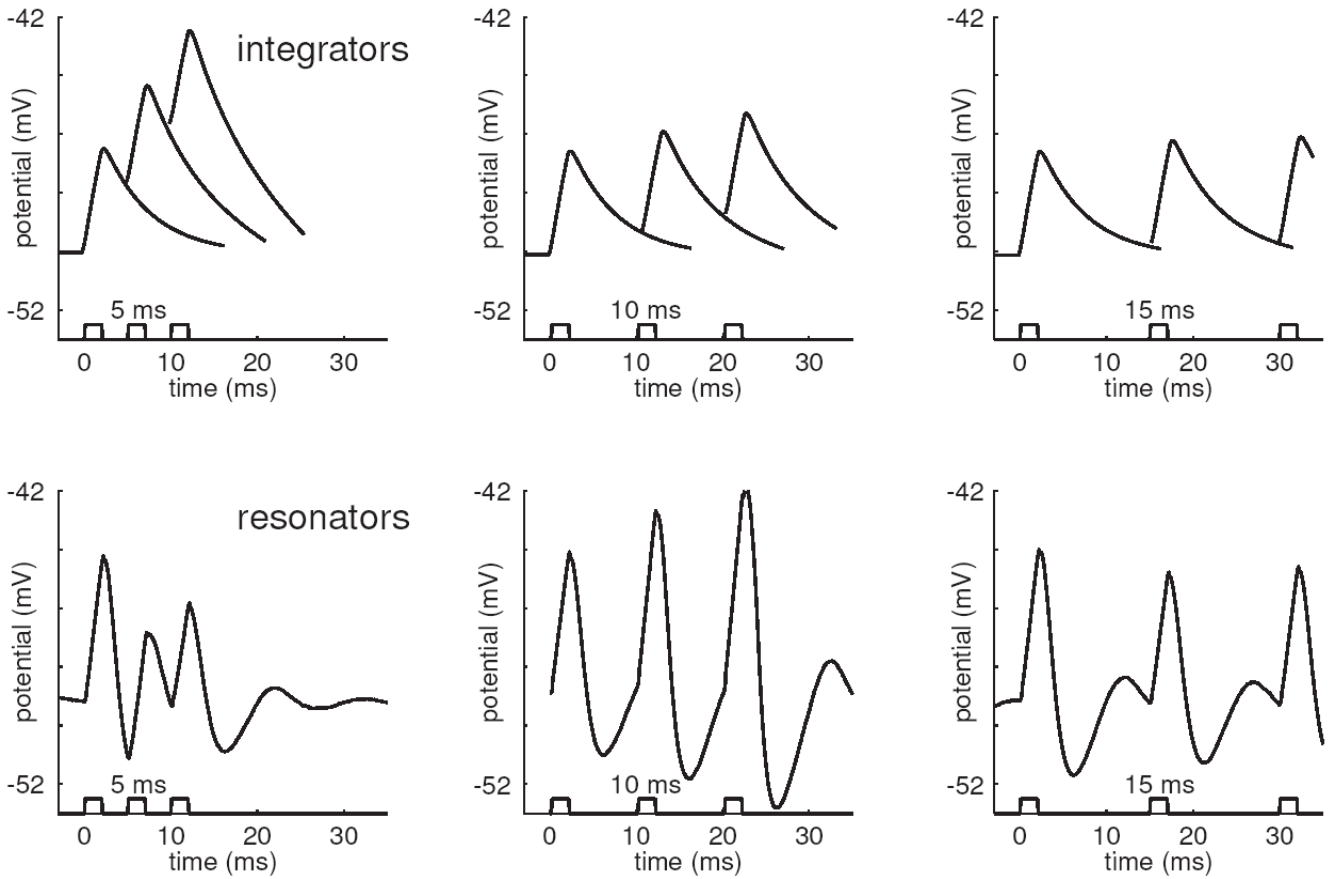




Izhikevich 2006

Stimulation avec un courant “zap” (courant sinusoidal de fréquence croissante). Le neurone résonne à la fréquence de 140Hz.

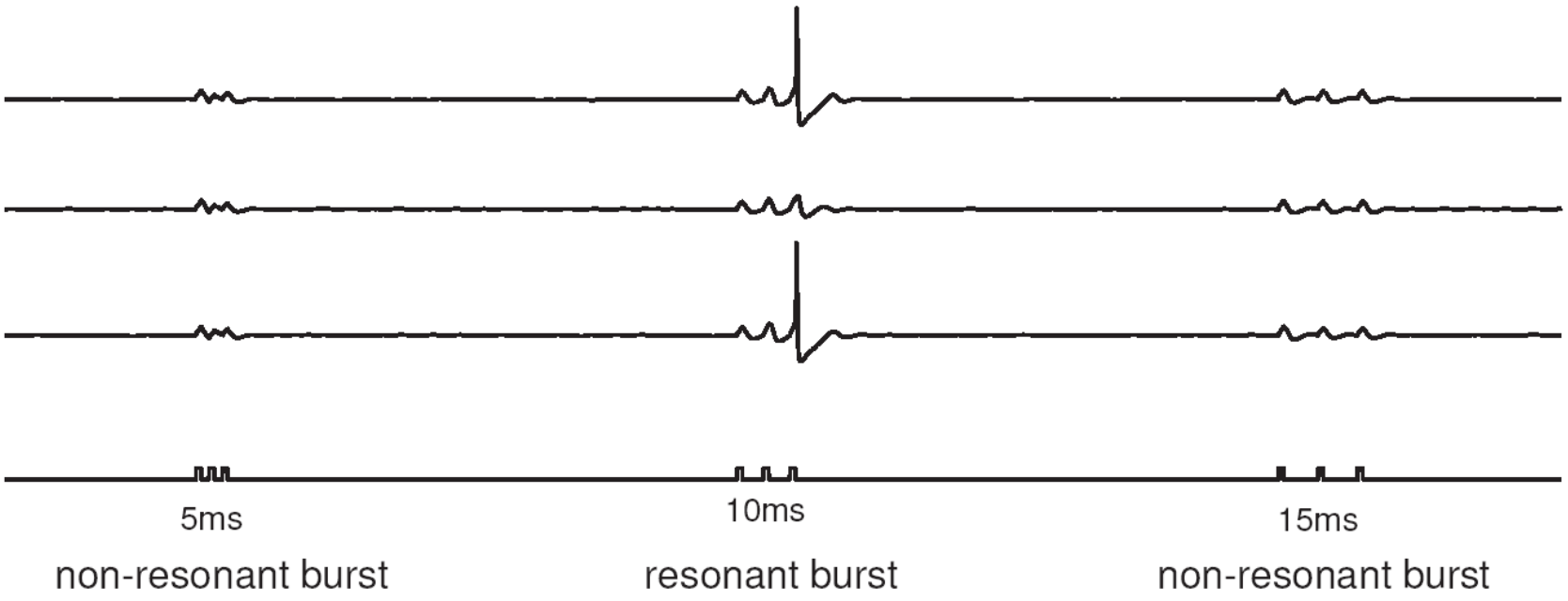
Neurones intégrateurs ou résonateurs ?



Izhikevich 2006

Les intégrateurs préfèrent les hautes fréquences : détecteurs de coïncidence.
Les résonateurs sont adaptés à une certaine bande de fréquence.

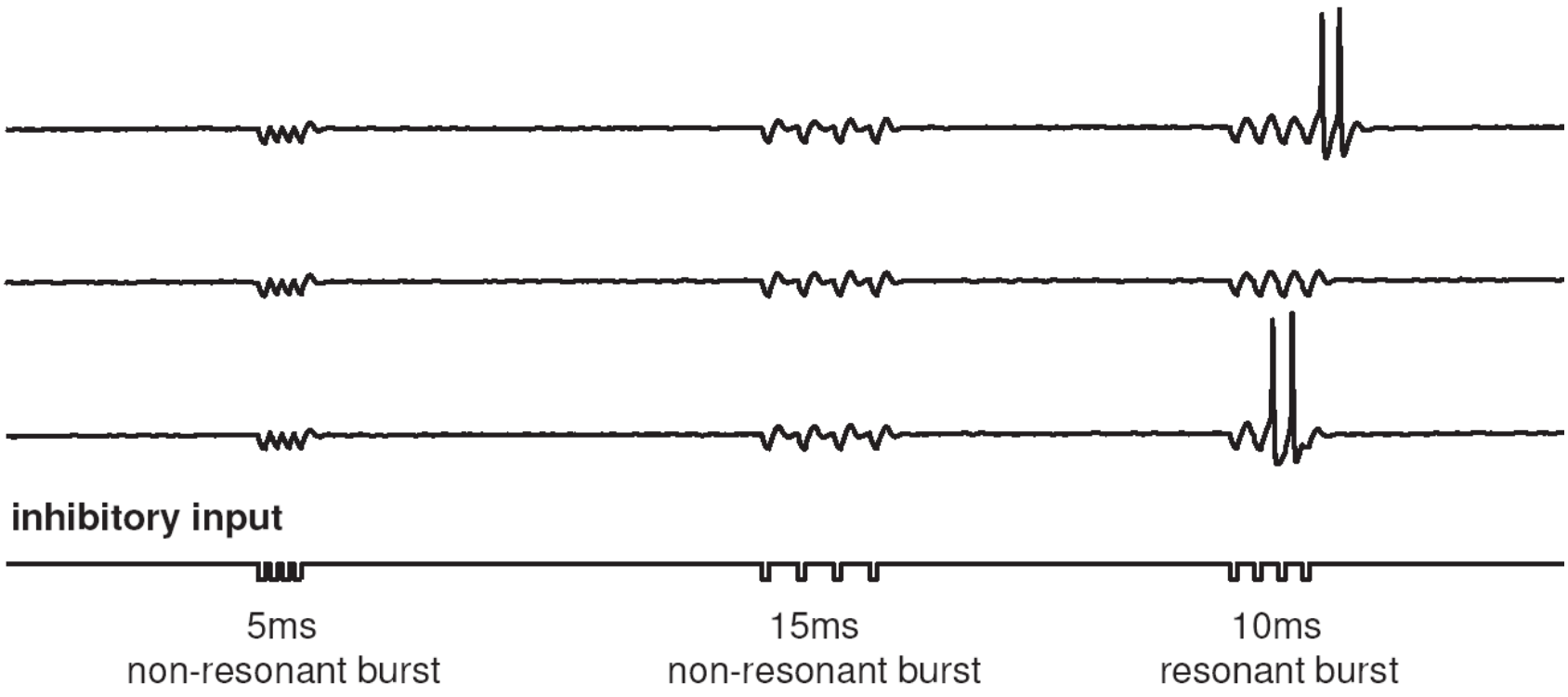
Réponse sélective : excitation ou inhibition ?



Izhikevich 2006

Des impulsions excitatrices peuvent déclencher ou non un potentiel d'action.

Réponse sélective : excitation ou inhibition ?

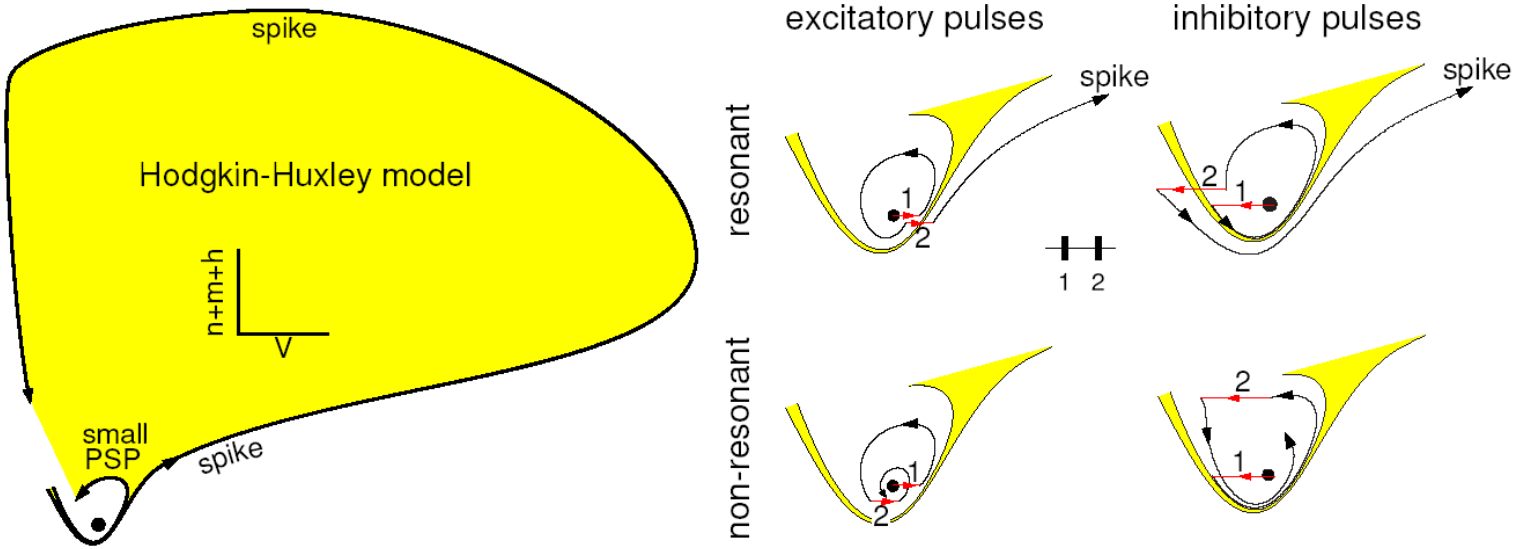


Izhikevich 2006

Des impulsions inhibitrices peuvent déclencher ou non un potentiel d'action.

Réponse sélective : excitation ou inhibition ?

Explication géométrique :



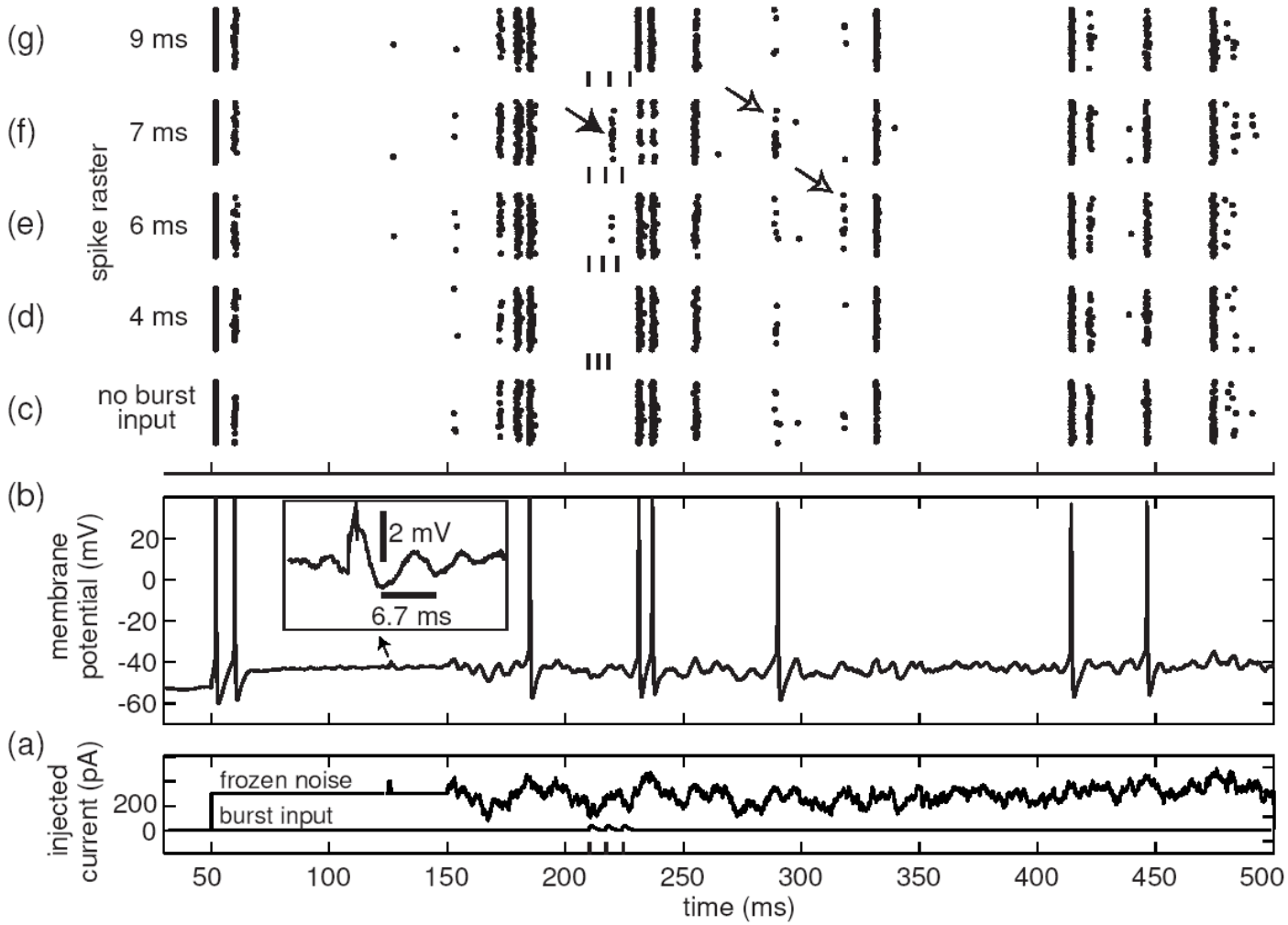
Izhikevich 2006

C’est la cohérence temporelle des impulsions qui décide.

Influence du bombardement synaptique

- Expérience du bruit “gelé” superposé à des trains d’impulsions déterministes (a)
- Le courant est stocké en mémoire sous forme numérique et le même signal injecté 50 fois de suite au même neurone in vivo.
- La figure montre les traces superposées ((c)-(g)).
- La flêche noire indique la réponse au train en résonance avec le neurone (7ms, (f)).
- Les flêches blanches montrent des phénomènes inexpliqués.

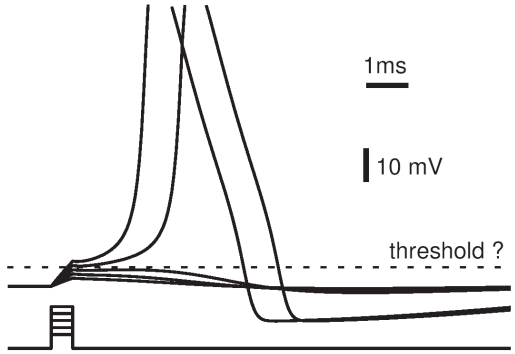
Influence du bombardement synaptique



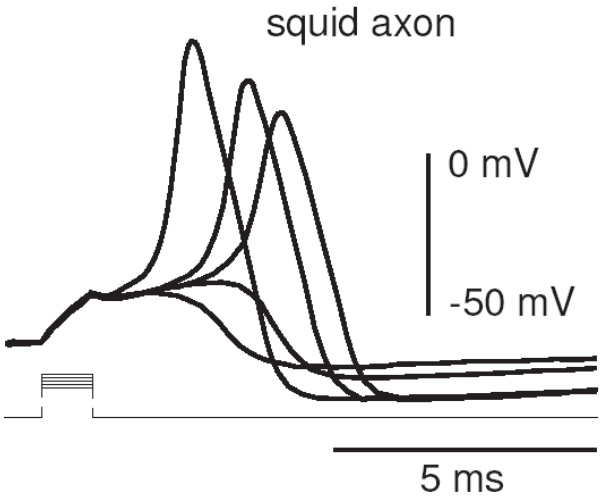
Izhikevich 2006

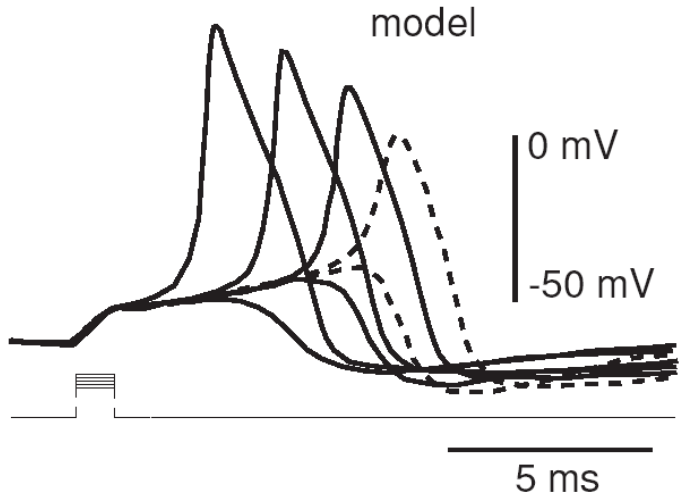
Définition du seuil

- La définition du seuil de déclenchement du potentiel d'action n'est pas évidente, malgré les apparences :



Izhikevich 2006





Izhikevich 2006

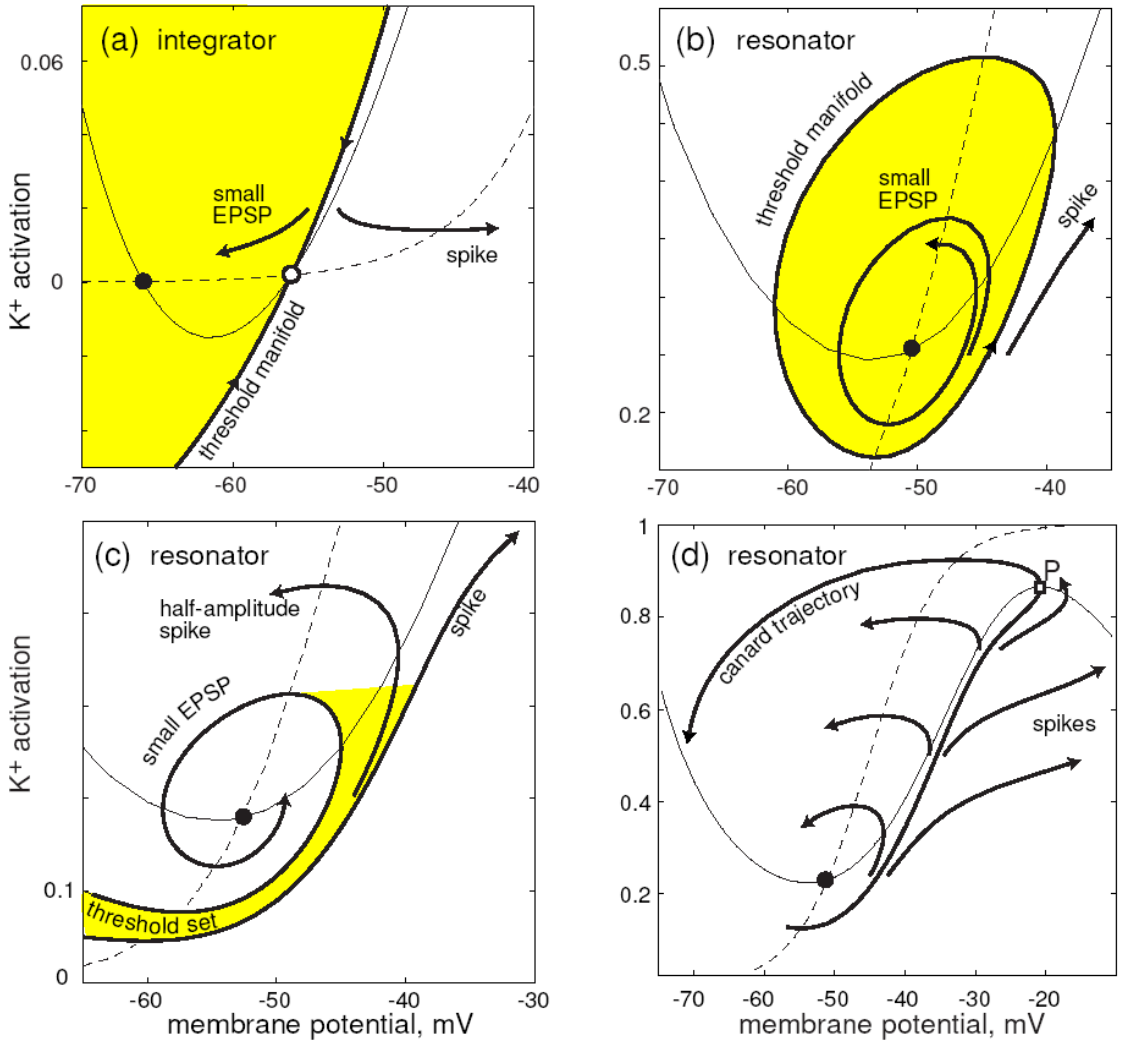
Définition du seuil

- Problème de la définition d'un potentiel d'action.
- Observation de potentiels d'action suite à un stimulus hyperpolarisant (voir ci-dessous).

Les variétés de seuil du modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

- Les neurones intégrateurs (proches d'une bifurcation noeud-col) ont un seuil bien défini par la présence de la variété stable du point col.
- Pour les résonateurs, cela dépend du type de bifurcation
  - Régime bistable (proche d'une bifurcation d'Andronov-Hopf sous-critique) : le cycle limite instable est une variété de seuil .
  - Dans tous les autres cas il n'y a pas de variété de seuil bien définie.

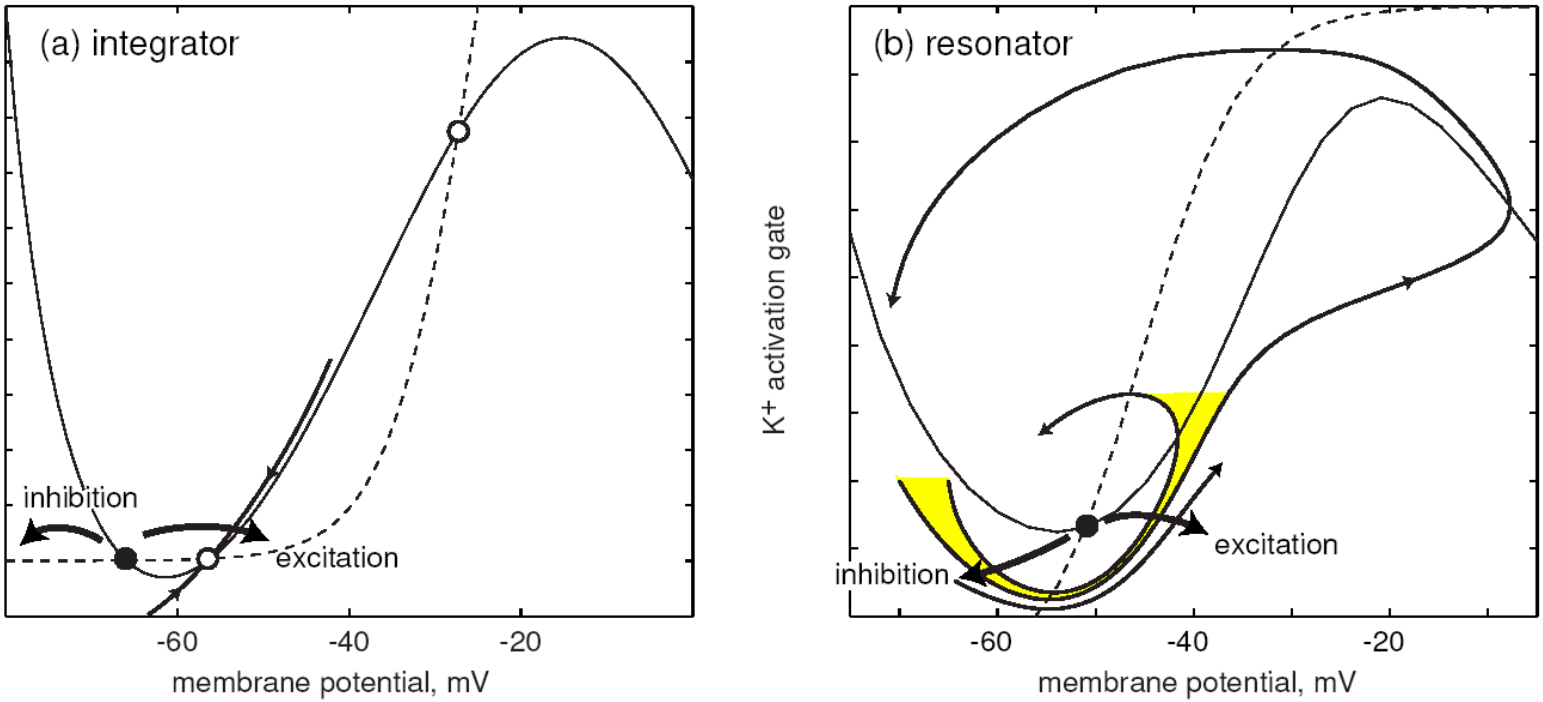
Les variétés de seuil du modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$



Izhikevich 2006

Emission d'un potentiel d'action : excitation ou inhibition ?

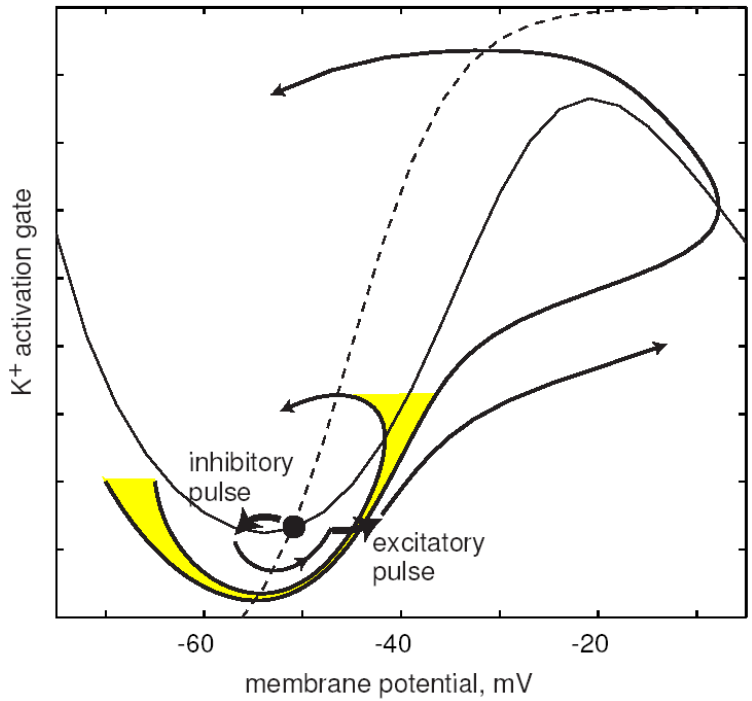
Un neurone intégrateur ne peut pas émettre un potentiel d'action suite à un courant hyperpolarisant, un neurone résonateur le peut :

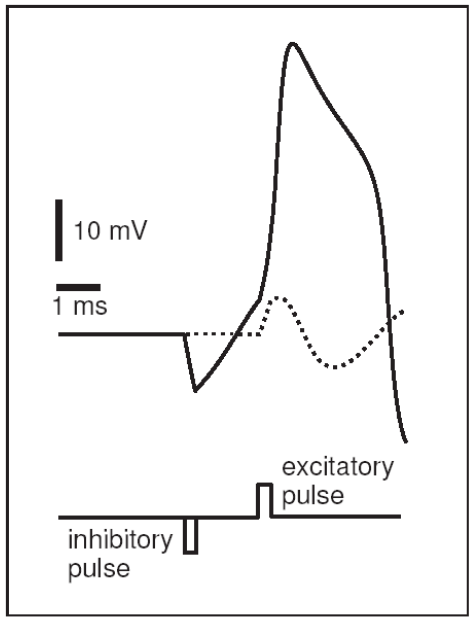


Izhikevich 2006

Emission d'un potentiel d'action : excitation ou inhibition ?

Un courant hyperpolarisant (inhibiteur) peut faciliter l'émission d'un potentiel d'action par un courant dépolarisant :

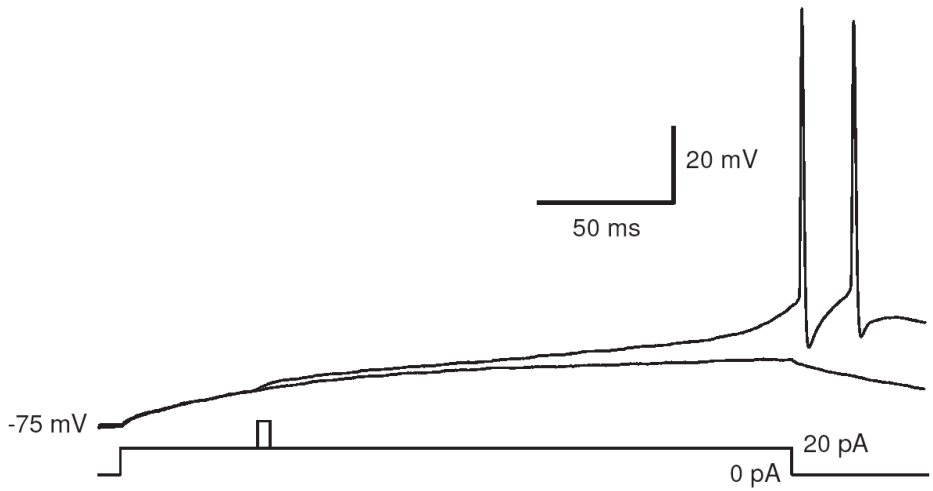




Izhikevich 2006

Latence de potentiel d'action

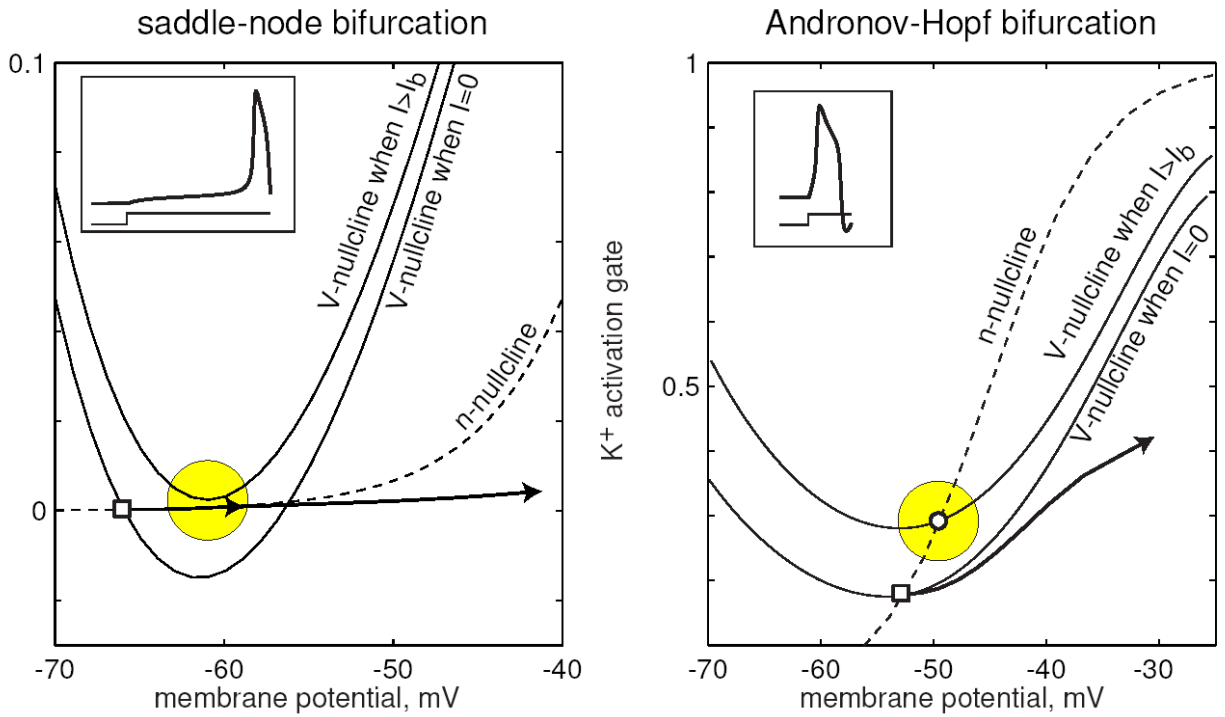
- C'est une propriété neurocomputationnelle des neurones intégrateurs.
- Elle peut permettre de coder l'intensité du signal par la latence et/ou augmente la résistance au bruit puisque seuls des signaux se prolongeant dans le temps peuvent déclencher des potentiels d'action.



Izhikevich 2006

Latence de potentiel d'action

Bifurcation noeud-col : le temps de passage varie comme $1/\sqrt{I - I_b}$.



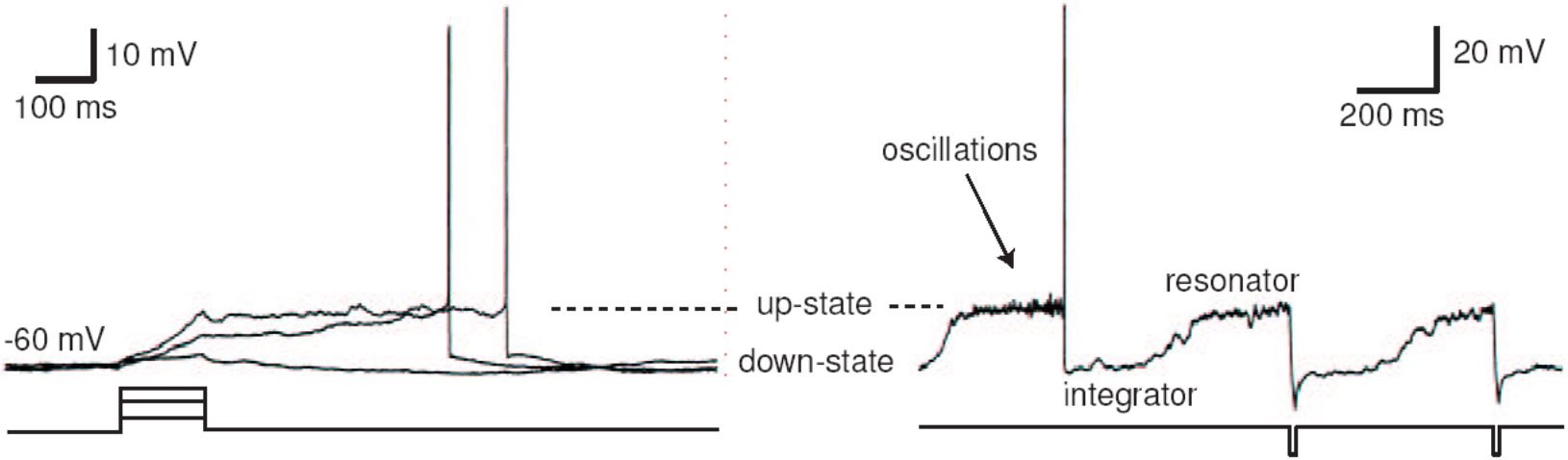
Izhikevich 2006

Bifurcation d'Andronov-Hopf : la variable V accélère et le point représentatif "rate" la zone jaune.

Passage intégrateur $\longrightarrow$ résonateur

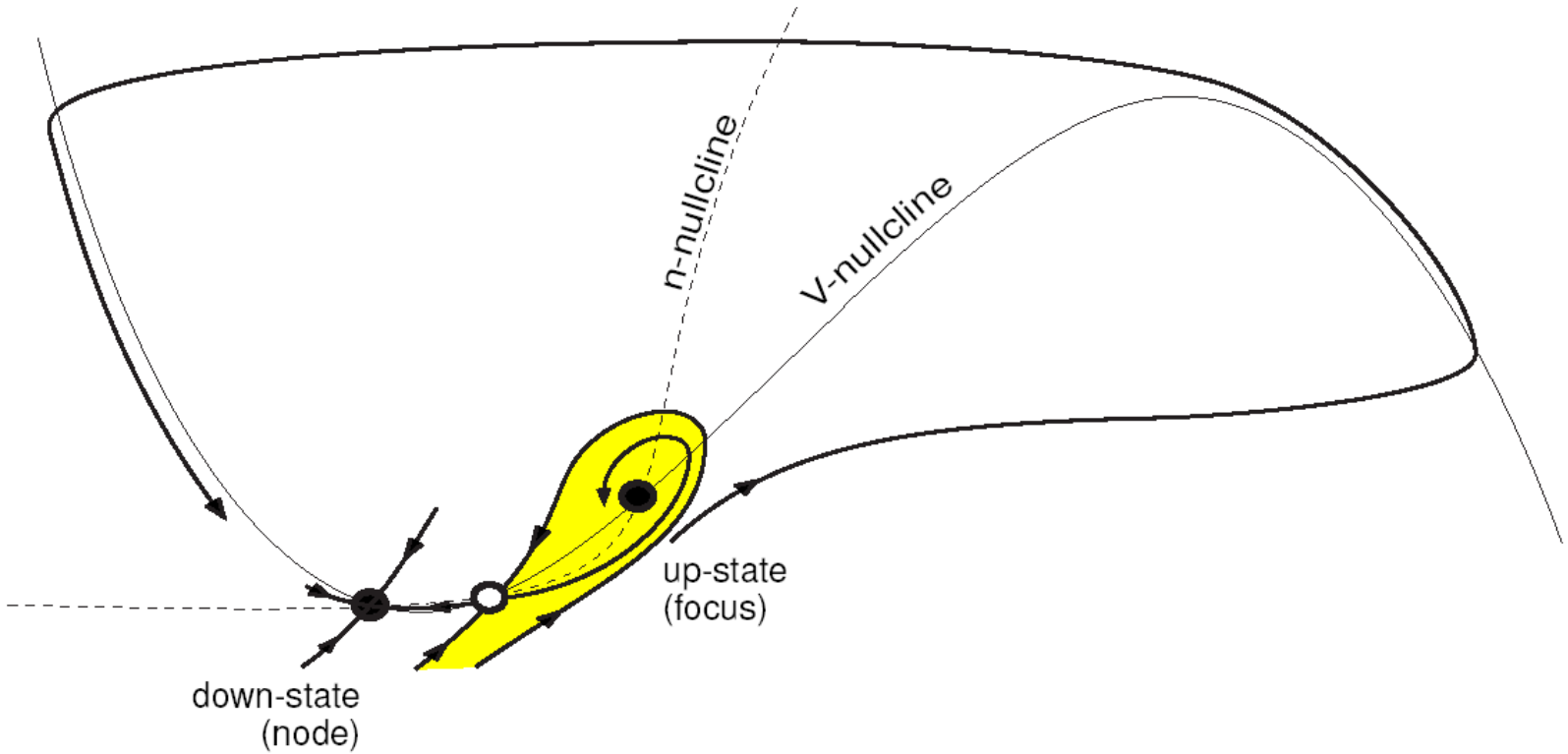
- Les cellules mitrales du bulbe olfactif chez le rat exhibent une bistabilité du potentiel de membrane.
- Les états "haut" correspondent à un foyer attractif.
- Les états "bas" correspondent à un noeud stable.
- Les cellules mitrales oscillent entre intégrateurs et résonateurs.

Passage intégrateur → résonateur



Izhikevich 2006

Passage intégrateur → résonateur



Izhikevich 2006

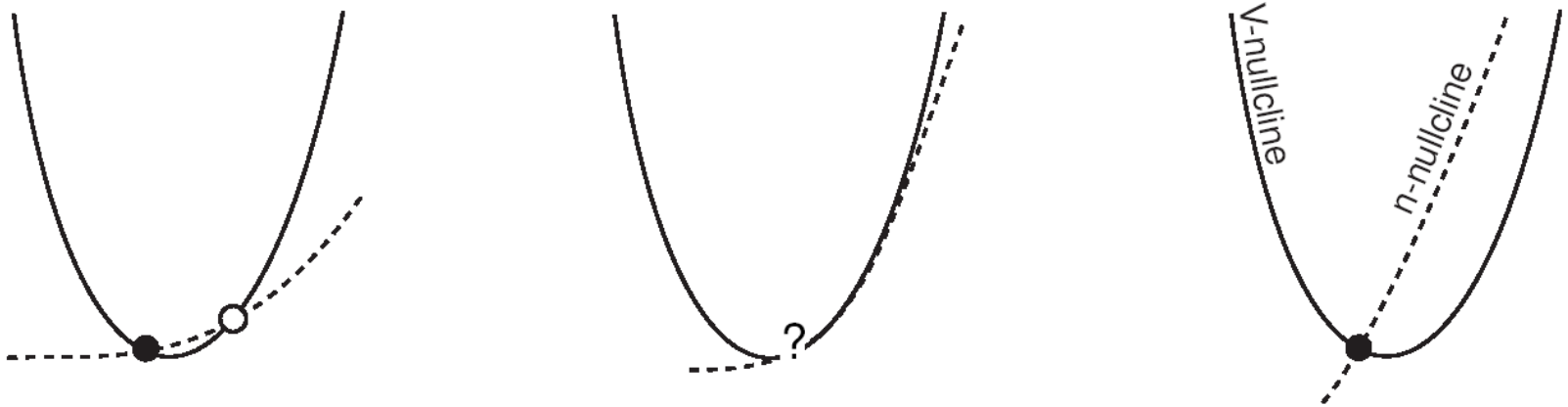
Bogdanov-Takens

Il faut combiner en dimension 2 une bifurcation noeud-col avec une bifurcation d'Andronov-Hopf.

integrator
(saddle-node bifurcation)

?

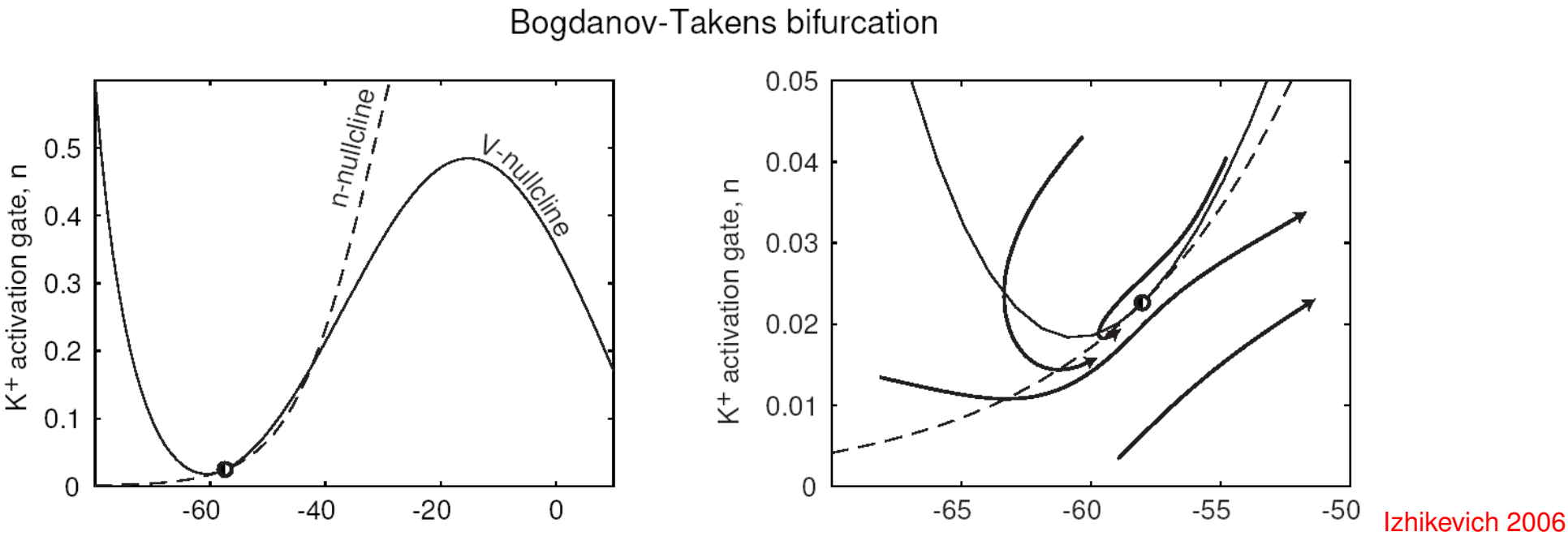
resonator
(Andronov-Hopf bifurcation)



Izhikevich 2006

Bogdanov-Takens

Bifurcation de Bogdanov-Takens dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$ (paramètres E_L et $V_{1/2}$) : les isoclines sont tangentes près du genou gauche.

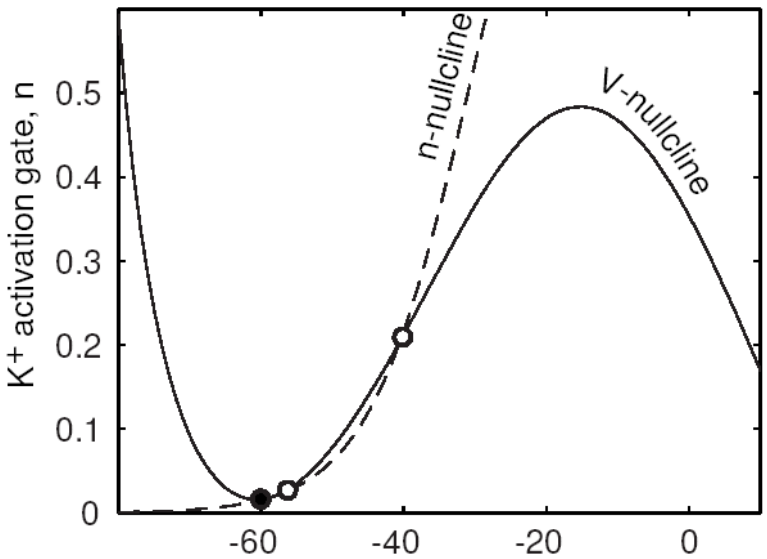


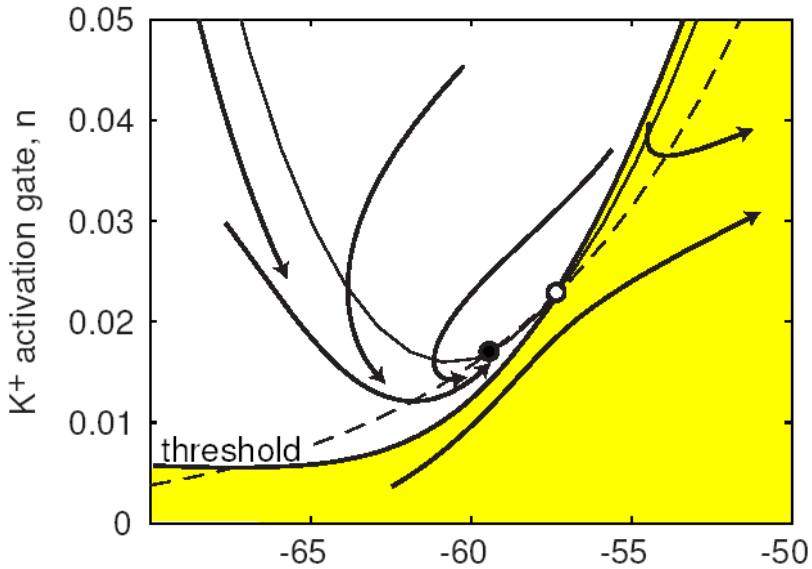
Izhikevich 2006

Bogdanov-Takens

Une petite variation du paramètre $V_{1/2}$ peut produire un col et un noeud : intégrateur.

integrator (near saddle-node bifurcation)

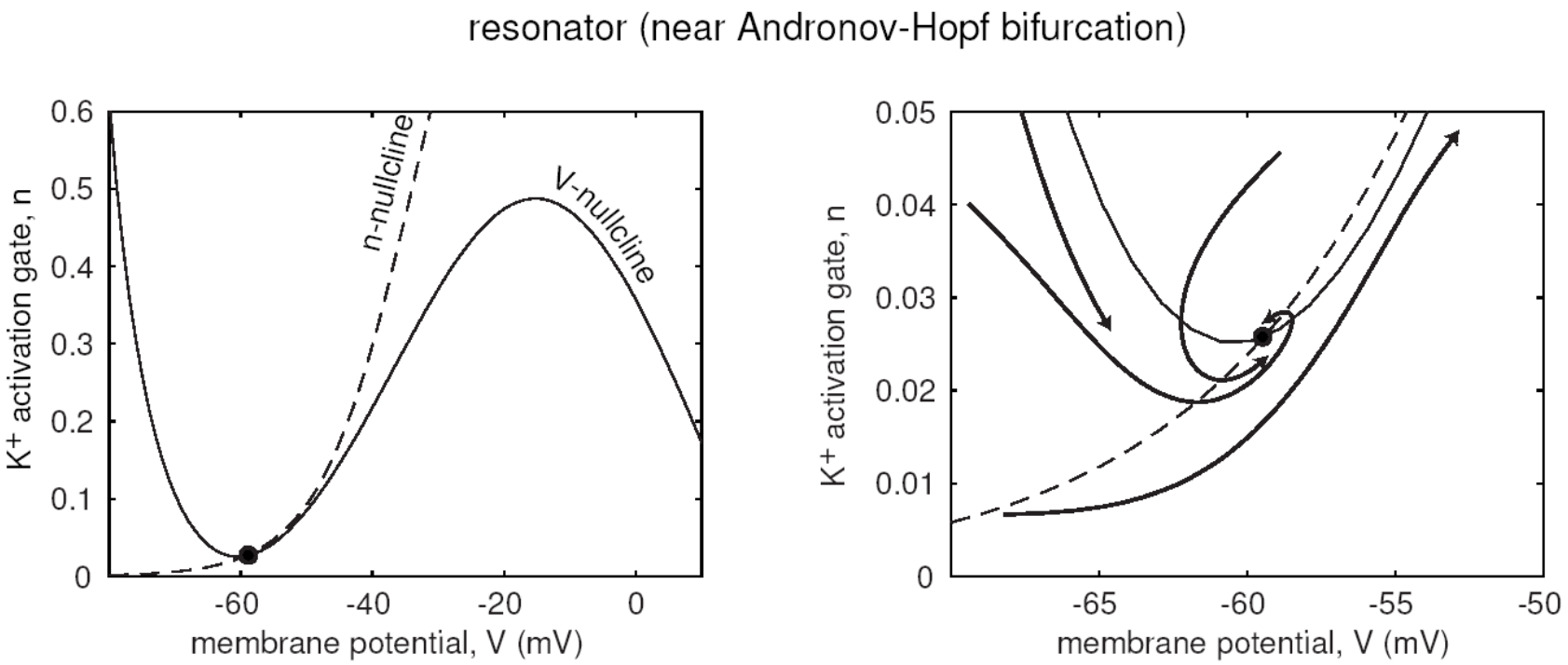




Izhikevich 2006

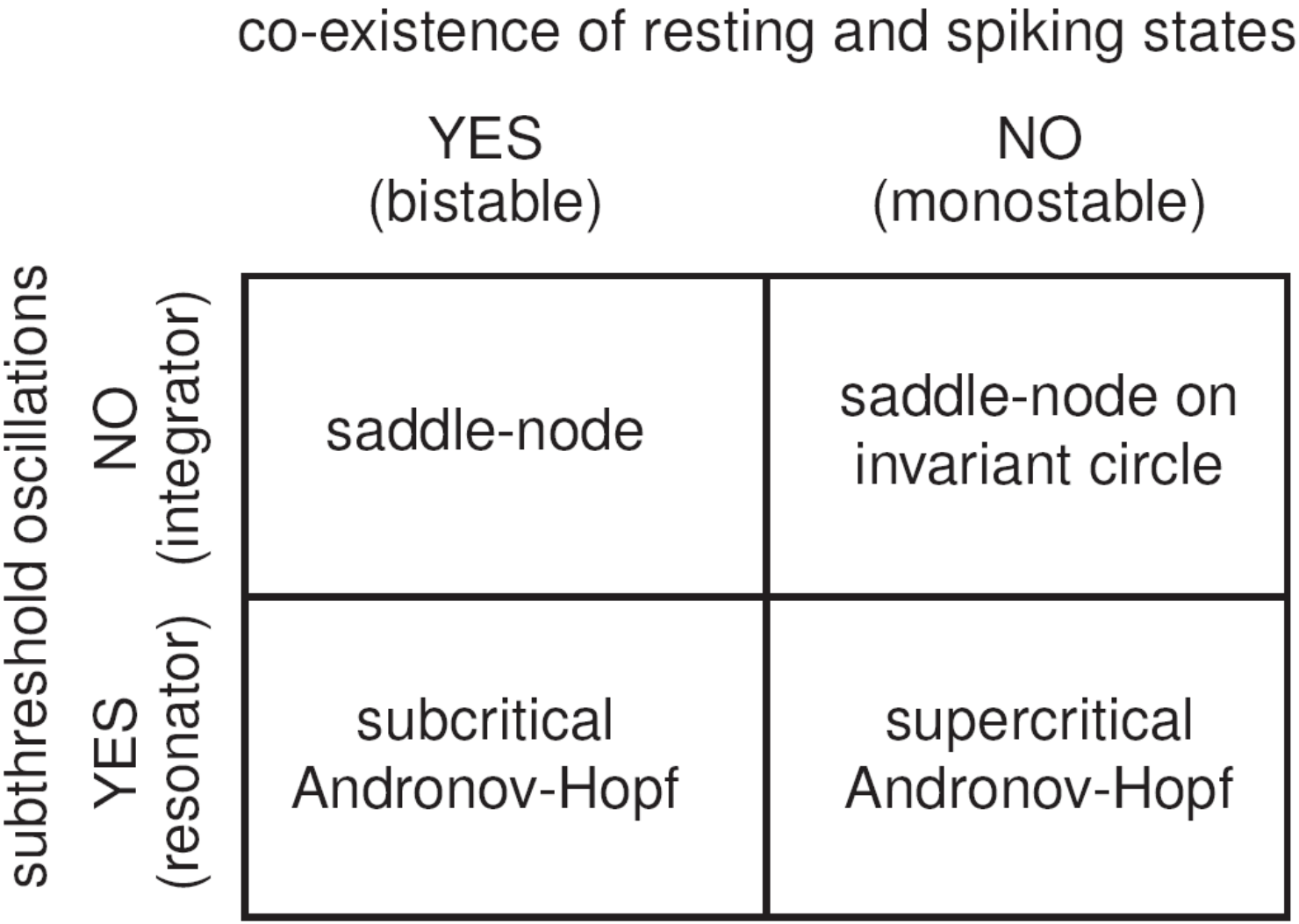
Bogdanov-Takens

ou un foyer attractif : résonateur.



Izhikevich 2006

En résumé



Izhikevich 2006

En résumé

properties	integrators		resonators	
bifurcation	saddle-node on invariant circle	saddle-node	subcritical Andronov-Hopf	supercritical Andronov-Hopf
excitability	class 1	class 2	class 2	class 2
oscillatory potentials	no		yes	
frequency preference	no		yes	
I-V relation at rest	non-monotone		monotone	
spike latency	large		small	
threshold and rheobase	well-defined		may not be defined	
all-or-none action potentials	yes		no	
co-existence of resting and spiking	no	yes	yes	no
post-inhibitory spike or facilitation (brief stimuli)	no		yes	
inhibition-induced spiking	no		possible	

Izhikevich 2006