Exemples de bifurcations dans des modèles neuronaux

Olivier FAUGERAS

6 novembre 2008

Plan

Plan

Plan

Rappel sur le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

C'est une version simplifiée bidimensionnelle du modèle de Hodgkin-Huxley dans laquelle on suppose

- Un courant de fuite.
- Un courant Na^+ persistant avec une cinétique instantanée.
- Un courant K^+ persistant avec une cinétique plus lente

$$C\dot{V} = I - \overbrace{\overline{g}_K n(V - E_K)}^{I_K} - \overbrace{\overline{g}_{Na} m_\infty(V)(V - E_{Na})}^{I_{\mathrm{Na,p}} \quad \text{instantane}} - \overbrace{g_L(V - E_L)}^{I_L}$$

$$\dot{n} = \frac{n_\infty(V) - n}{\tau(V)}$$

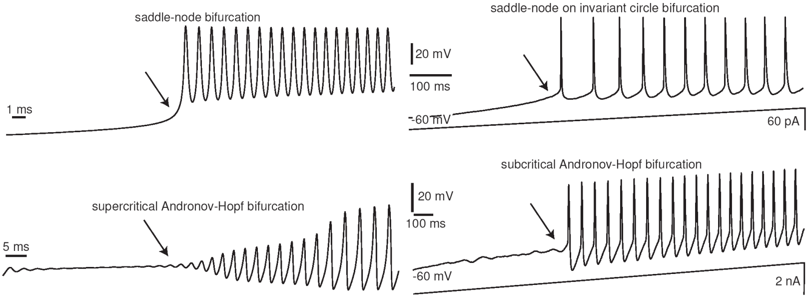
Rappel sur le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

$$(m, n)_\infty = \frac{1}{1 + \exp[(V_{1/2} - V)/k\}}$$

Paramètres $(\tau(V) = 1)$

	C	I	E_{L}	g_L	$\bar{g}_{Na}$	g_K	$V_{1/2}(m_\infty)$	k	$V_{1/2}(n_\infty)$	k
(a)	1	0	$-80mV$	8	20	10	-20	15	-25	5
(b)	1	0	$-78mV$	8	20	10	-20	15	-45	5

Quatre exemples de bifurcations de codimension 1



Izhikevich 2006

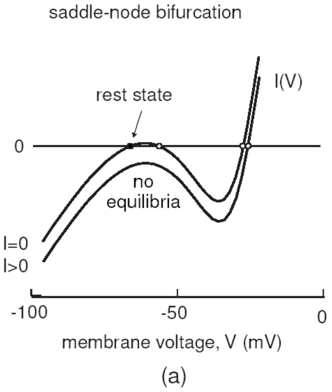
Izhikevich 2006

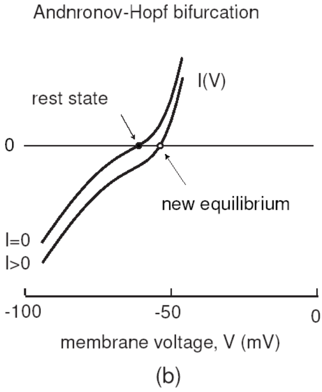
Propriétés neuronales des bifurcations

Bifurcation of an equilibrium	fast subthreshold oscillations	amplitude of spikes	frequency of spikes
saddle-node	no	non-zero	non-zero
saddle-node on invariant circle	no	non-zero	$A\sqrt{I - I_b} \to 0$
supercritical Andronov-Hopf	yes	$A\sqrt{I - I_b} \to 0$	non-zero
subcritical Andronov-Hopf	yes	non-zero	non-zero

Izhikevich 2006

Courbes $I - V$ du modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$



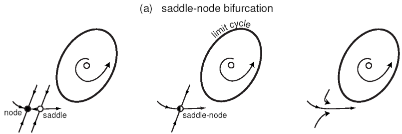


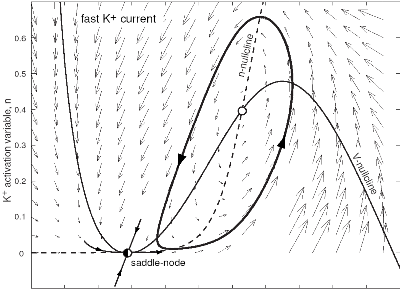
Izhikevich 2006

L'injection d'un courant positif translate la courbe vers le bas : à gauche (seuil haut) bifurcation noeud-col, à droite (seuil bas) bifurcation d'Andronov-Hopf (très probablement).

Bifurcation noeud-col (pli)

Modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$ avec seuil haut, $\tau(V) = 0.152$.





Izhikevich 2006

- La bifurcation pli a lieu pour $I_p = 4.51$, $(V_p, n_p) = (-61, 0.0007)$.
- On peut calculer la variété centrale.
- On vérifie que

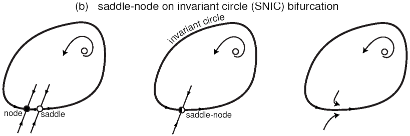
$$a = \frac{1}{2} f_{VV}(V_p, I_p) \neq 0 \quad c = f_I(V_p, I_p) \neq 0$$

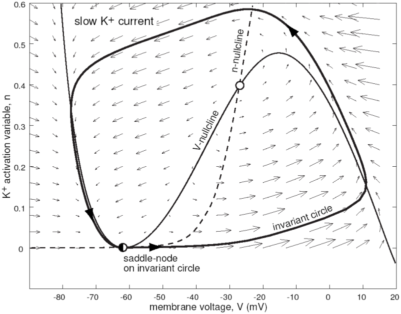
- On obtient la forme

$$\dot{V} = c(I - I_p) + a(V - V_p)^2 \quad a = 0.1887,\ c = 1$$

Bifurcation noeud-col sur cercle invariant

Modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$ avec seuil haut, $\tau(V) = 1$.



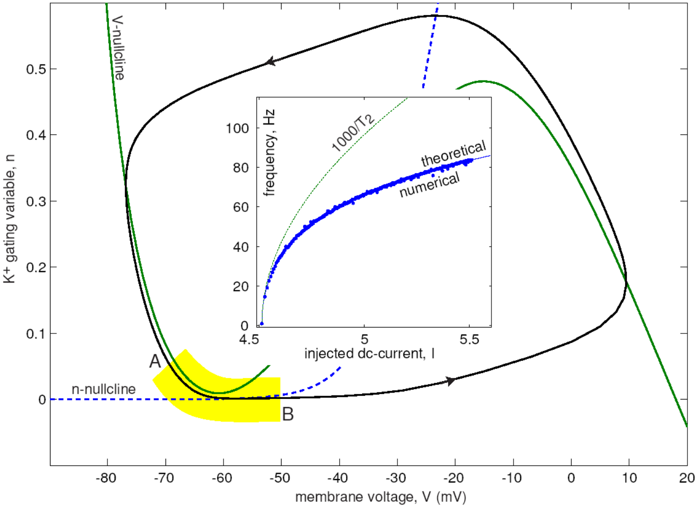


Izhikevich 2006

Bifurcation noeud-col sur cercle invariant

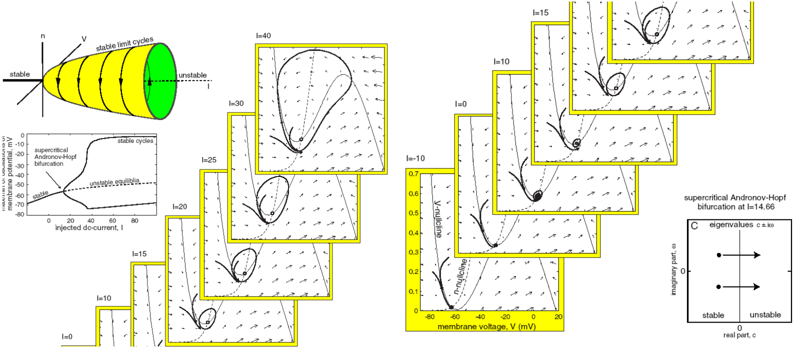
- On peut estimer le temps passé entre A et B (voir figure suivante) $T_2 = \frac{\pi}{\sqrt{ac(I - I_p)}}$.
- La durée du potentiel d'action est $T_1 = 4.7ms$.
- D'où la fréquence $\omega = \frac{1000}{T_1 + T_2}$.

Bifurcation noeud-col sur cercle invariant



Izhikevich

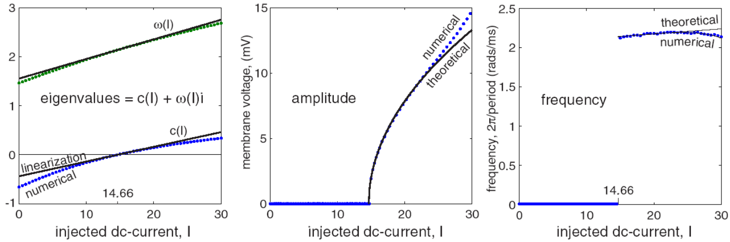
Bifurcation d'Andronov-Hopf sur-critique



Izhikevich 2006

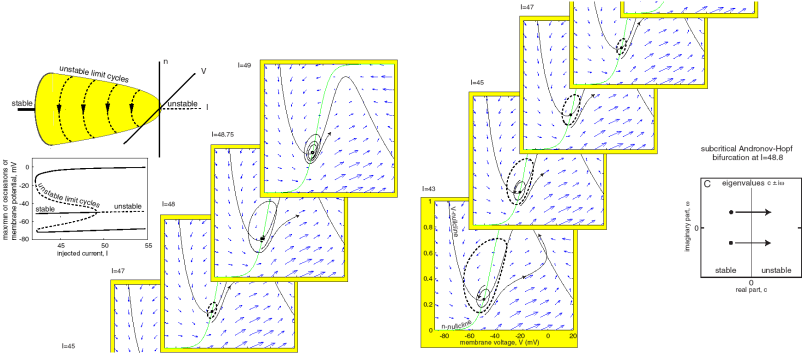
Bifurcation d'Andronov-Hopf sur-critique

Modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$ avec seuil bas.



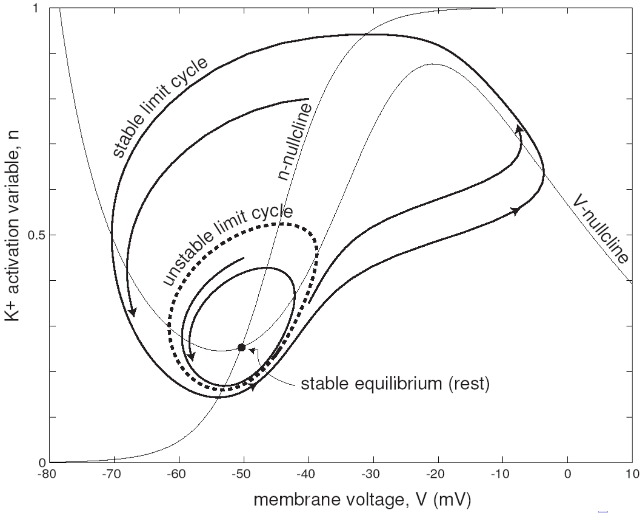
Izhikevich 2006

Bifurcation d'Andronov-Hopf sous-critique



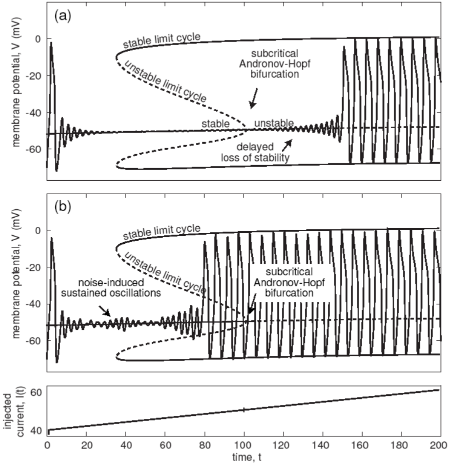
Izhikevich 2006

Bistabilité dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$



Izhikevich 2006

Perte différée de stabilité

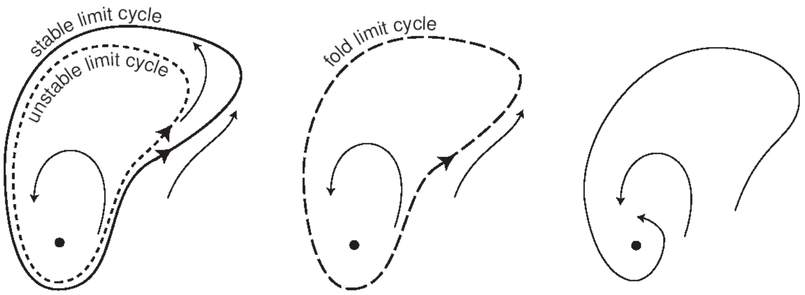


Izhikevich 2006

Perte différée de stabilité

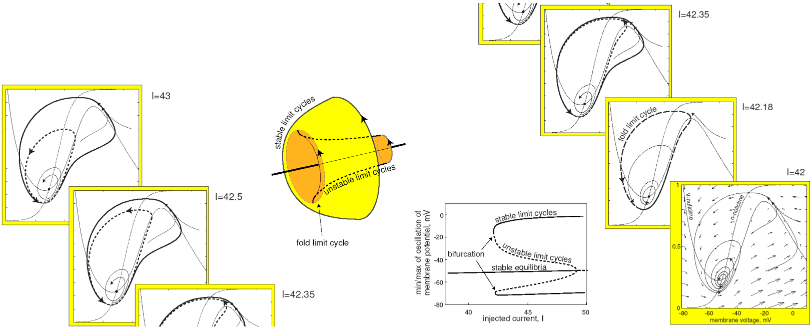
- La bifurcation a lieu a $t = 100$.
- Le flot est très faible au voisinage de l'équilibre devenu instable.
- Si on ajoute du bruit, le système finit par échapper au bassin attracteur du foyer attractif avant la bifurcation d'Andronov-Hopf.

Bifurcation de pli : principe



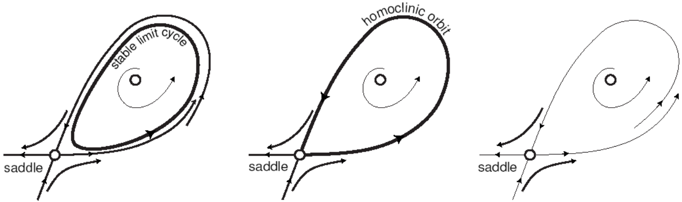
Izhikevich 2006

Bifurcation de pli dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

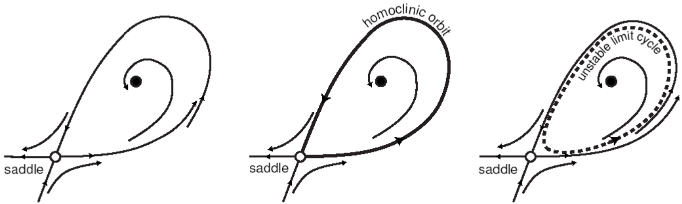


Izhikevich 2006

Bifurcation col/orbite homocline : principe



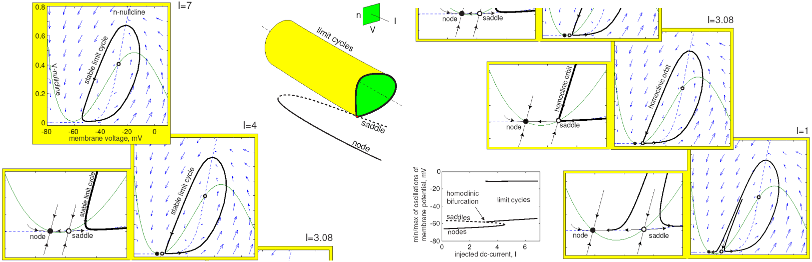
a. supercritical saddle homoclinic orbit bifurcation



b. subcritical saddle homoclinic orbit bifurcation

Izhikevich 2006

Bifurcation col/orbite homocline dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

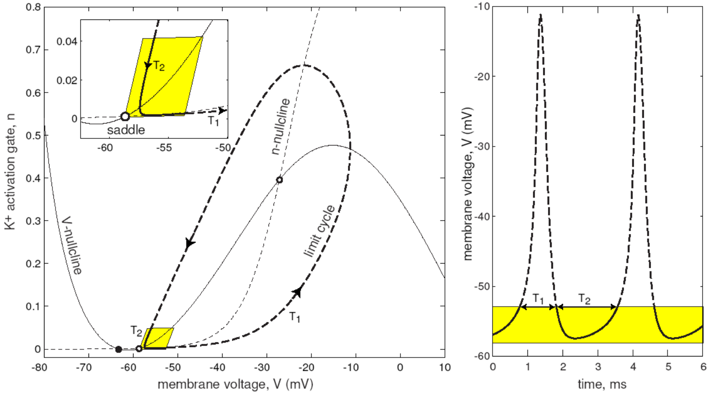


Izhikevich 2006

Bifurcation col/orbite homocline dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$

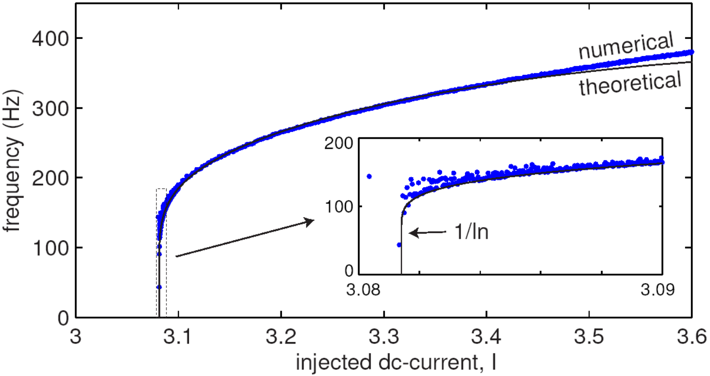
- La période du cycle limite est $T = T_1 + T_2$.
- T_1 est à peu près constant.
- $T_2 = -\frac{1}{\lambda_1} \log\{\tau(I - I_b)\}$
- D'où $T(I) = -\frac{1}{\lambda_1} \log\{\tau_1(I - I_b)\}$
- λ_1 est la valeur propre (> 0) au col.
- $\tau_1 = \tau e^{-\lambda_1 T_1}$. τ dépend de la taille du voisinage (voir figure suivante)

Bifurcation col/orbite homocline dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$



Izhikevich 2006

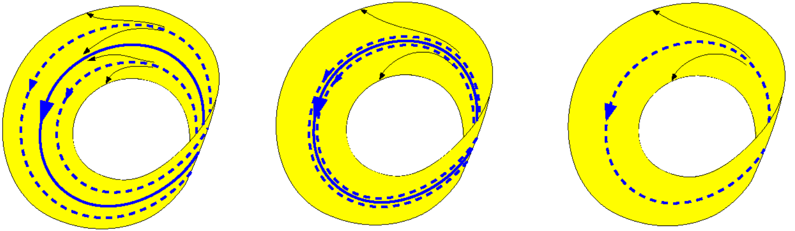
Bifurcation col/orbite homocline dans le modèle $I_{\mathrm{Na,p}} + I_{\mathrm{K}}$



Izhikevich 2006

Bifurcation de clapet : principe

Une orbite périodique stable est entourée par une orbite périodique instable de période double.

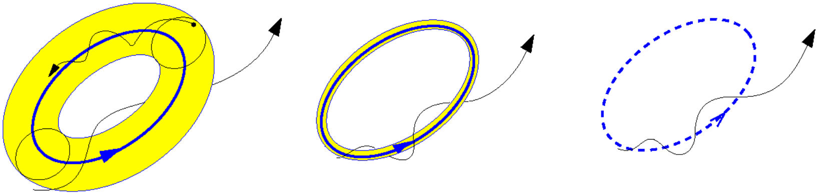


Subcritical Flip Bifurcation

Izhikevich 2006

Bifurcation de Neimark-Sacker : principe

Une orbite périodique stable est entourée par un tore invariant instable.



Subcritical Neimark-Sacker Bifurcation

Izhikevich 2006

Principe de la bifurcation de Bogdanov-Takens (BT)

Théorème

Soit le système

$$\dot{x} = f(x, \alpha),\ x,\ \alpha \in \mathbb{R}^2,\ f \textit{ régulière},\ f(0,0) = 0$$

avec en $(0,0)$ *deux valeurs propres nulles* $\lambda_{1,2} = 0$*. Si les conditions de généricité*

- $A(0) = f_x(0,0) \neq 0$, $a_{20}(0) + b_{11}(0) \neq 0$, $b_{20}(0) \neq 0$,
- *l'application* $(x, \alpha) \to \left(f(x, \alpha),\ tr\left(\frac{\partial f(x,\alpha)}{\partial x}\right), det\left(\frac{\partial f(x,\alpha)}{\partial x}\right)\right)$ *est régulière en* $(0,0)$,

sont satisfaites alors le système est localement topologiquement équivalent au système

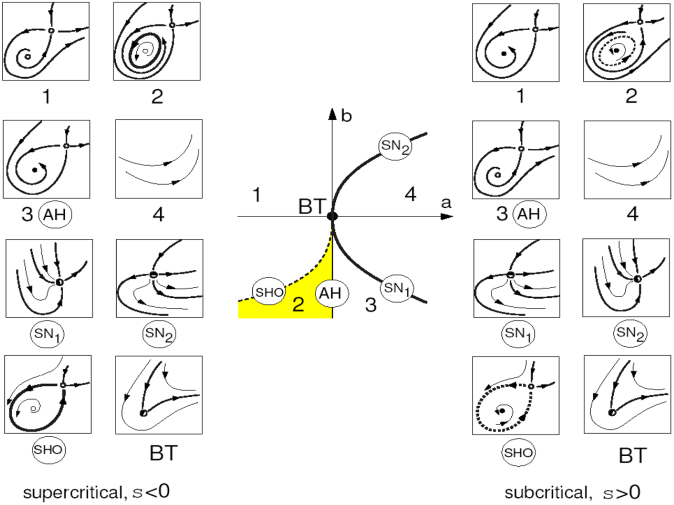
$$\begin{cases} \dot{\eta}_1 &= \eta_2 \\ \dot{\eta}_2 &= \beta_1 + \beta_2\eta_1 + \eta_1^2 + s\eta_1\eta_2 \end{cases},\ s = \mathrm{signe}\frac{a_{20}(0) + b_{11}(0)}{b_{20}(0)} = \pm 1$$

Principe de la bifurcation de Bogdanov-Takens (BT)

- Soient $v_{0,1}$ (resp. $w_{0,1}$) deux vecteurs de $\mathbb{R}^2$ tels que $A(0)v_0 = 0$, $A(0)v_1 = v_0$ (resp. idem avec $A(0)^T$).
- On normalise de manière à ce que $\langle v_0, w_0 \rangle = \langle v_1, w_1 \rangle = 1$.
- On a $\langle v_0, w_1 \rangle = \langle v_1, w_0 \rangle = 0$.
- On définit alors $y_0 = \langle x, w_0 \rangle$ et $y_1 = \langle x, w_1 \rangle$ et on a

$$\begin{cases} a_{20}(\alpha) & = & \frac{\partial^2}{\partial y_1^2} \langle f(y_1 v_0 + y_2 v_1, \alpha), w_0 \rangle \Big|_{y=0} \\ b_{20}(\alpha) & = & \frac{\partial^2}{\partial y_2^2} \langle f(y_1 v_0 + y_2 v_1, \alpha), w_1 \rangle \Big|_{y=0} \\ b_{11}(\alpha) & = & \frac{\partial^2}{\partial y_1 \partial y_2} \langle f(y_1 v_0 + y_2 v_1, \alpha), w_1 \rangle \Big|_{y=0} \end{cases}$$

Diagramme de bifurcation de BT



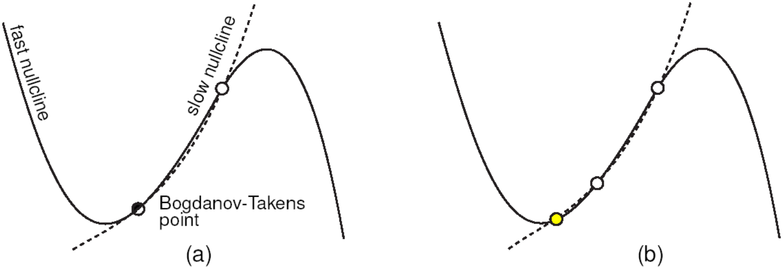
Izhikevich 2006

Diagramme de bifurcation de BT

- AH Andronov-Hopf
- SN Noeud-Col
- SHO col-orbite homocline

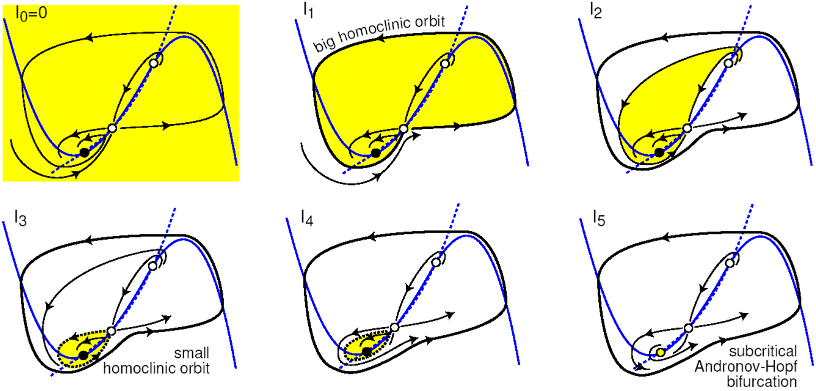
Remarques

- Il y a aussi une bifurcation col/orbite homocline près du point BT.
- Cette bifurcation peut apparaître dans les modèles neuronaux de dimension 2.



Izhikevich 2006

Un exemple (BT sous-critique)



Izhikevich 2006

Un exemple (BT sous-critique)

- $I_{k+1} > I_k$.
- I_2 Bogdanov-Takens.
- Le diagramme de phase I_3 est localement topologiquement équivalent à SHO.
- Le diagramme de phase I_5 est localement topologiquement équivalent à AH.
- Pour $I_6 > I_5$ le foyer instable disparaît avec le col via SN1.