

DYNAMIQUE DES RÉSEAUX DE NEURONES  
Etude d'un réseau de huit oscillateurs appliqué  
au problème de la marche chez les quadrupèdes

Fabien DEFAYS

Le 24 mars 2003

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>4</b>
<b>1 Etude d'un oscillateur isolé</b>	<b>6</b>
1.1 Neurones et propagation de l'information . . . . .	6
1.1.1 Le neurone . . . . .	6
1.1.2 Synapse et potentiel d'action . . . . .	6
1.2 Réponse d'un neurone simple . . . . .	7
1.3 Structure d'un oscillateur neuronal . . . . .	8
1.4 Equations de base . . . . .	9
1.4.1 Modélisation <i>Matlab</i> . . . . .	9
1.4.2 Premières constatations à partir du modèle . . . . .	10
1.4.3 Bifurcation . . . . .	10
1.5 Equilibre et bifurcation . . . . .	10
1.5.1 Points d'équilibre . . . . .	12
1.5.2 Matrice jacobienne . . . . .	12
1.5.3 Le théorème de Hopf . . . . .	13
1.6 Conclusion . . . . .	16
<b>2 Couplage de deux oscillateurs</b>	<b>18</b>
2.1 Introduction . . . . .	18
2.2 ' <i>Synaptical organizations and dynamical properties of weakly connected neural oscillators</i> ' de Hoppensteadt et Izhikevich . . . . .	21
2.2.1 Equations de base . . . . .	21
2.2.2 Phénomènes déductibles du modèle canonique . . . . .	23
2.2.3 Synthèse . . . . .	26
2.3 Etude au niveau de la fréquence d'oscillation : . . . . .	28
2.3.1 Equations de base . . . . .	28
2.3.2 Solution générale . . . . .	29
2.3.3 Solutions particulières . . . . .	29
2.3.4 Synthèse . . . . .	30
2.4 Comparaison des deux approches et simulation . . . . .	31
2.4.1 Modèle de simulation . . . . .	31
2.4.2 Paramètres influençant le couplage . . . . .	31

TABLE DES MATIÈRES

---

2.4.3	Interaction et synchronisation des deux oscillateurs pour des $\Omega$ proches . . . . .	32
2.4.4	<i>Oscillator death</i> et <i>Self-ignition</i> . . . . .	34
2.4.5	Déphasage en fonction des connexions synaptiques et des fréquences propres . . . . .	34
2.5	Conclusions . . . . .	36
<b>3</b>	<b>Couplage de 8 oscillateurs</b>	<b>39</b>
3.1	Introduction . . . . .	39
3.2	Structure d'un GCR . . . . .	39
3.2.1	Suppositions . . . . .	40
3.2.2	Justification de la structure du réseau . . . . .	41
3.2.3	Démarches primaires et secondaires . . . . .	43
3.3	Etude d'une chaîne d'oscillateurs identiques . . . . .	46
3.3.1	Etats d'équilibre d'une chaîne de quatre oscillateurs couplés en cascade . . . . .	46
3.3.2	Modèle de simulation . . . . .	48
3.3.3	Configurations synaptiques donnant les déphasages d'équilibre . . . . .	49
3.3.4	Bassin de convergence . . . . .	51
3.3.5	Limite du système . . . . .	53
3.3.6	Cas d'une chaîne à deux oscillateurs . . . . .	54
3.4	Etude du réseau modélisant un GCR . . . . .	55
3.4.1	Prédictions théoriques . . . . .	55
3.4.2	Simulation . . . . .	56
3.5	Généralisation du GCR pour $2n$ membres . . . . .	58
3.5.1	Structure du GCR . . . . .	58
3.5.2	Demarches et couplage synaptique . . . . .	58
<b>4</b>	<b>Animation</b>	<b>60</b>
	<b>Annexes : programmes <i>Matlab</i></b>	<b>62</b>
<b>A</b>	<b>Oscillateur neuronal : un neurone exciteur et un neurone inhibiteur</b>	<b>62</b>
A.1	Simulation d'un oscillateur . . . . .	62
<b>B</b>	<b>Modèle de simulation d'un réseau de 8 oscillateurs</b>	<b>63</b>
B.1	Programme principal . . . . .	63
B.2	Création de la matrice de couplage . . . . .	65
B.3	Equations différentielles . . . . .	67
B.4	Fonction sigmoïde . . . . .	68

*TABLE DES MATIÈRES*

---

B.5	Calcul du déphasage entre deux neurones . . . . .	69
<b>C</b>	<b>Visualisation de la marche d'un quadrupède</b>	<b>71</b>
C.1	Programme principal . . . . .	71
C.2	Création d'un cycle de marche pour les 4 membres . . . . .	74
C.3	Calcul de la trajectoire des articulations d'un membre . . . . .	77
C.4	Animation visuelle de la marche . . . . .	80
	<b>Bibliographie</b>	<b>82</b>

# Introduction

Le phénomène de locomotion chez les êtres vivants implique des mouvements répétitifs qui sont souvent exécutés inconsciemment et automatiquement. Des études physiologiques ont montré que la génération de ces rythmes basiques se fait principalement au niveau de la moëlle épinière dans des circuits neuronaux appelés “*Générateurs centraux de rythme*”.

Le fait que le contrôle d’une démarche se fait au niveau de la moëlle épinière explique qu’une poule à laquelle on sectionne la tête puisse continuer à courir.

Un générateur central de rythme (GCR) est composé d’un réseau d’oscillateurs qui génère alternativement la flexion et l’extension des membres. Durant la flexion, le membre est levé et envoyé vers l’avant, durant l’extension, il est en contact avec le sol et supporte le poids du corps.

Le GCR développé dans ce travail est capable de générer les démarches suivantes : la marche, le trot, le bond, le pas, le saut et le repos. En changeant le poids des connexions entre les neurones, le réseau impose une de celles-là. Un même animal n’utilise pas toutes ces démarches, mais on fait l’hypothèse que le GCR est le même pour tous les quadrupèdes.

Avant d’étudier un réseau complexe capable de modéliser un GCR, nous nous intéresserons dans un premier temps à un oscillateur isolé : aspect biologique, composition, équilibre, bifurcation...

Une fois cernée la notion d’oscillateur neuronal, nous considérerons deux oscillateurs connectés par des liaisons synaptiques et analyserons l’influence de l’un sur l’autre. Le but de cette approche est d’établir une technique d’étude simple pour travailler sur un réseau plus complexe.

Enfin, nous travaillerons avec un réseau de huit oscillateurs modélisant un GCR. Cela va nous permettre de montrer que quelles que soient les connexions synaptiques, le système se synchronise sur une démarche connue.

En parallèle avec l’étude théorique, nous développerons une modélisation à l’aide de *Matlab*. Cette dernière constituera un outil d’interprétation et de vérification.

Une fois le GCR des quadrupèdes modélisé et compris, nous montrerons qu’il

est facile d'étendre le modèle à plus que 4 membres. Nous considérerons des animaux à 6 pattes puis à  $2n$  pattes. Cette extension sera facilitée par l'introduction d'un modèle plus modulable sous *Simulink*.

Dans un dernier temps, pour aider à la compréhension et à l'interprétation des résultats, une visualisation dynamique sera créée. Celle-ci va permettre l'animation graphique des membres d'un quadrupède pour les six démarches possibles.

# Chapitre 1

## Etude d'un oscillateur isolé

### 1.1 Neurones et propagation de l'information

Ce chapitre a pour but d'initier le lecteur à la notion de neurone, de synapse et de potentiel d'action. La plupart des informations qui se trouvent dans cette section proviennent d'un livre de neuroscience ( *Neurosciences à la découverte du cerveau* : référence [3]<sup>1</sup> ).

#### 1.1.1 Le neurone

Le neurone est une cellule du système nerveux, il comprend trois parties principales : le soma, les dendrites et l'axone.

**Soma** : corps cellulaire du neurone, partie qui contient le noyau

**Axone** : neurite (prolongement fin qui part du corps cellulaire d'un neurone) qui conduit les influx nerveux ou potentiels d'action vers les terminaisons nerveuses en partant du soma

**Dendrite** : neurite qui reçoit les influx synaptiques d'autres neurones

On distingue les neurones de types excitateur et inhibiteur.

#### 1.1.2 Synapse et potentiel d'action

La transmission de l'information d'un neurone à l'autre constitue une série d'opérations complexes déterminant la transmission synaptique.

**Synapse** : Zone de contact et de transmission de l'information entre les neurones.

---

<sup>1</sup>Les références font appel à la bibliographie page 82. On y trouve les références complètes des livres et des articles cités et utilisés dans ce travail

**Potentiel d'action :** Signal qui transmet l'information à distance dans le système nerveux. Le potentiel d'action est souvent désigné par les termes d'influx nerveux ou de décharge neuronale.

Les potentiels d'action générés par une cellule ont tous la même amplitude et la même durée, et ils ne s'affaiblissent pas au fur et à mesure de leur propagation vers l'extrémité de l'axone. La fréquence des potentiels d'action représente le code utilisé par les neurones pour transmettre l'information d'un endroit à l'autre du système nerveux.

## 1.2 Réponse d'un neurone simple

On peut représenter l'état d'un neurone à plusieurs niveaux :

**Modèle de FitzHugh-Nagumo ou modèle de Hodgkin-Huxley :** évolution du potentiel d'action au cours du temps. On repère individuellement chaque pic, son amplitude, sa forme, ...

**Modèle de Wilson-Cowan :** uniquement l'évolution du taux de spikes (nombre de pics par unité de temps), on ne s'occupe pas de l'intensité ni de la forme de chaque pic, seul leur fréquence est analysée.

Le premier niveau d'étude donne plus d'informations, mais comme on l'a dit à la section précédente, le code utilisé pour la transmission de l'information est la fréquence des potentiels d'actions et non leur amplitude. C'est pour cette raison que le modèle retenu sera celui de Wilson-Cowan : chaque neurone est représenté par une variable unidimensionnelle représentant son taux de spikes.

$$\tau \cdot \frac{dx}{dt} = -x + S(t) \quad (1.1)$$

Avec :

- $x$  : taux de spike du neurone considéré
- $\tau$  : constante de temps
- $S(t)$  : réponse d'un neurone à un stimulus, c'est une fonction sigmoïde. Il existe plusieurs expressions analytiques mais nous retiendrons celle de Naka-Ruhston :

$$S(P) = \begin{cases} \frac{M \cdot P^N}{\sigma^N + P^N} & \text{pour } P \geq 0 \\ 0 & \text{pour } P < 0 \end{cases} \quad (1.2)$$

- $M = 100$  : taux de spikes maximum pour des stimulus intenses
- $\sigma = 50$  : paramètre de demi-saturation
- $N = 2$  : détermine la pente maximum de la fonction



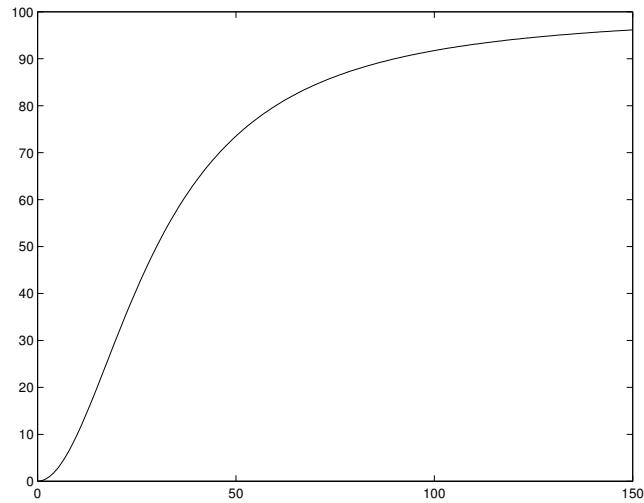


FIG. 1.1 – Fonction de Naka-Rushton. On distingue trois parties : une zone morte, une zone linéaire croissante et une zone de saturation

### 1.3 Structure d'un oscillateur neuronal

La structure d'un oscillateur se base sur des études neurophysiologiques. Celles-ci ont montré qu'on retrouve souvent des populations de neurones excitateurs et inhibiteurs avec des connexions synaptiques fortes. Ainsi le potentiel d'action des premiers excite les seconds qui à leur tour inhibent les premiers. C'est un des phénomènes basique pour la génération d'activité périodique.

L'oscillateur considéré dans le reste du travail est composé de 2 neurones : un neurone inhibiteur I et un neurone excitateur E.

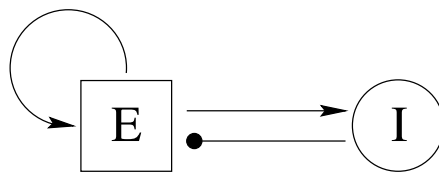


FIG. 1.2 – Oscillateur neuronal. Une liaison fléchée représente une connexion synaptique excitatrice, une liaison terminée par un point représente une connexion synaptique inhibitrice.

De plus, on considère que les neurones respectent le **principe de Dale** : *Les neurones excitateurs ne peuvent avoir que des connexions synaptiques excitatrices avec les autres neurones et les neurones inhibiteurs ne peuvent avoir que des connexions synaptiques inhibitrices.*

## 1.4 Equations de base

L'oscillateur neuronal est décrit par le système dynamique :

$$\tau \cdot \frac{dx}{dt} = -x + S(x - y + u_1) \quad (1.3)$$

$$\tau \cdot \frac{dy}{dt} = -y + S(x + u_2) \quad (1.4)$$

$x, y$	: état des neurones excitateur ( $x$ ) et inhibiteur ( $y$ )
$u_1, u_2$	: stimulus des neurones
$\tau$	: constante de temps des neurones

La première question que l'on doit se poser à partir de l'expression analytique de l'oscillateur est : *Quels sont les comportements possible ?*

Pour essayer de répondre à celle-ci, une première démarche avant l'étude théorique consiste à créer un modèle. L'intérêt de celui-ci est de pouvoir tirer des constations nous permettant d'orienter la recherche.

### 1.4.1 Modélisation *Matlab*

Comme ce modèle est le "moule" qui va nous servir à traiter des réseaux plus complexes, c'est utile d'expliquer la programmation (le listing du programme se trouve dans l'annexe A.1 page 62).

Le système à résoudre est un système d'équations différentielles couplées. Les méthodes traditionnelles ne sont applicables, on va utiliser des fonctions *Matlab* qui traitent de tels systèmes. La fonction utilisée est *ode45*. Elle permet de résoudre des systèmes du type :

$$\frac{dY}{dt} = f(Y)$$

$$\text{avec} \quad \left| \begin{array}{l} Y \quad : \text{vecteur à n composantes} \\ f(Y) \quad : \text{fonction de } \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}^n \end{array} \right.$$

Le système d'équations de l'oscillateur est un système à deux inconnues :  $x$  et  $y$  (l'état du neurone excitateur et du neurone inhibiteur)  $\Rightarrow n=2$ .

On va créer  $f(Y)$  : c'est la fonction '*equadiff.m*' qui reprend les deux équations 1.3 et 1.4.

Il suffit ensuite de créer le programme principal, qui va initialiser les constantes, donner les conditions principales et le temps de simulation. C'est le programme '*modele2.m*'. Les résultats sont visualisés sous forme graphique.

### 1.4.2 Premières constatations à partir du modèle

On peut jouer avec trois paramètres : la constante de temps et les stimulations des deux neurones.

$\tau$  : en gardant  $u_1$  et  $u_2$  constants, modifier la constante de temps revient juste à comprimer le temps. Cette constatation est logique et peut se déduire directement des équations : soit le changement de variable  $t = t' \cdot \tau$ , le système (1.3, 1.4) devient :

$$\begin{cases} dx/dt' = -x + S(x - y + u_1) \\ dy/dt' = -y + S(x + u_2) \end{cases} \quad (1.5)$$

La seule différence entre les deux systèmes 1.5 et (1.3, 1.4) est la constante  $\tau$ . Un changement de  $\tau$  revient donc à choisir une nouvelle échelle de temps.

$u_1$  et  $u_2$  : si on fait varier ces paramètres, on peut assister à deux comportements différents ( figure 1.3 page suivante et figure 1.4 page suivante).

Soit le réseau tend vers un état d'équilibre stable (figure 1.3 page suivante), soit il tend vers un système oscillant (figure 1.4 page suivante). Dans le deuxième cas on assiste à un cycle limite : les deux neurones oscillent à la même fréquence, ils sont en *phase-bloquée*.

Il est intéressant, et plus particulièrement quand le circuit oscille, de visualiser l'état des deux neurones dans l'espace de phase (neurone  $E$  - neurone  $I$ ). Ce sont les graphes de droite des deux figures. On repère plus facilement :

- si le réseau tend vers un cycle limite ou vers un état d'équilibre
- les valeurs extrêmes des oscillations des deux neurones quand ils sont en cycle limite
- le déphasage entre les neurones

### 1.4.3 Bifurcation

En fonction de  $u_1$  et de  $u_2$  on peut assister à deux phénomènes différents. On en déduit qu'il existe une bifurcation pour certains paramètres  $u_{1cr}$  et  $u_{2cr}$  : selon que l'on se situe d'un côté ou l'autre de ces paramètres, on a soit un équilibre stable, soit un cycle limite.

La littérature ( [1], [4], [5] ) nous apprend qu'il s'agit d'une bifurcation super-critique de Hopf. La section suivante est consacrée à l'étude de celle-ci.

## 1.5 Equilibre et bifurcation

On va chercher la liaison entre les stimulus  $u_1$  et  $u_2$  où a lieu la bifurcation de Hopf. Avant de chercher les points de bifurcation on va d'abord s'intéresser aux points d'équilibre et à la matrice jacobienne.

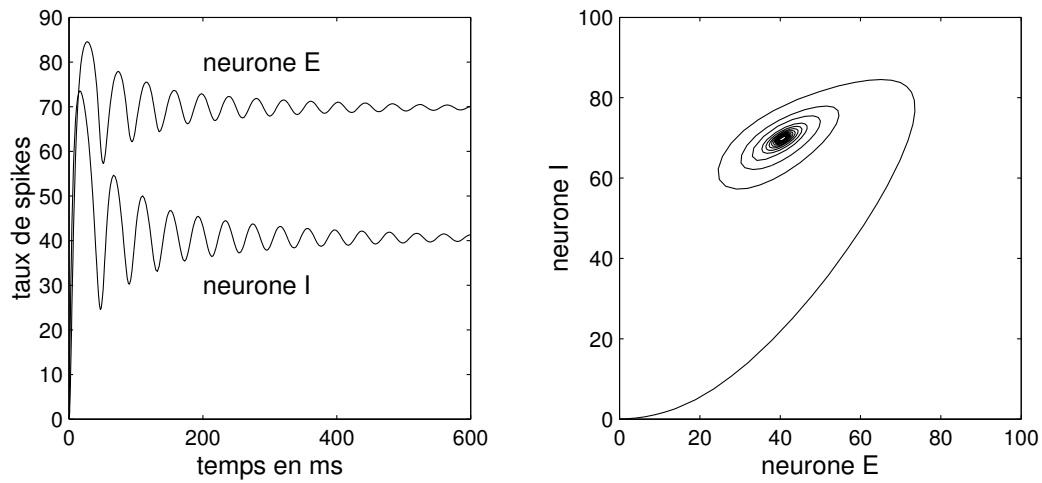


FIG. 1.3 – Couplage de deux neurones formant un oscillateur. Les deux neurones tendent vers un état d'équilibre. A gauche on voit l'évolution du taux de spikes des neurones au cours du temps. A droite, c'est le diagramme de phase : en abscisse on a l'état du neurone excitateur et en ordonnée celui du neurone inhibiteur.

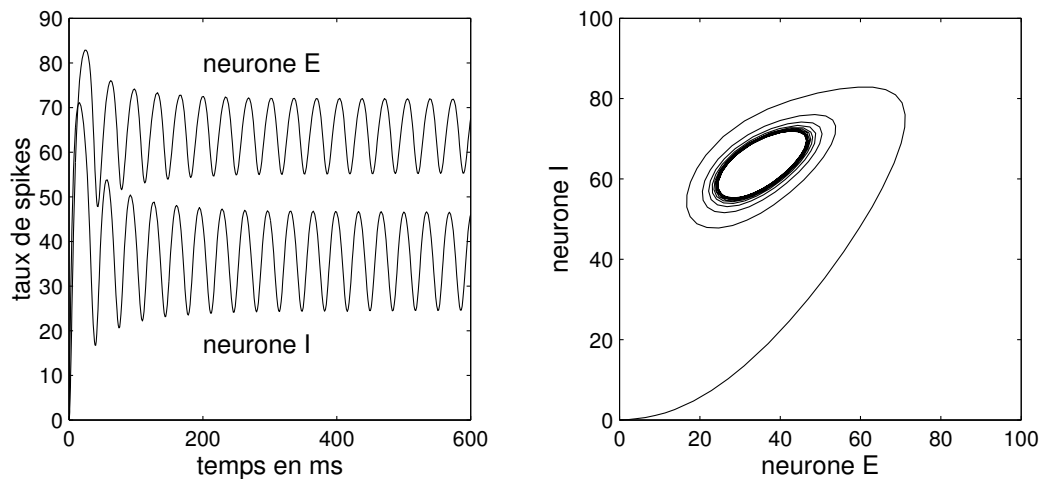


FIG. 1.4 – Même type de graphique qu'à la figure 1.3 mais cette fois l'oscillateur tend vers un cycle limite.

### 1.5.1 Points d'équilibre

On les trouve en annulant les dérivées.

$$\begin{cases} x = S(x - y + u_1) \\ y = S(x + u_2) \end{cases} \quad (1.6)$$

Il n'est pas utile de développer plus ce système d'équations. Si on veut trouver les valeurs  $x$  et  $y$  d'équilibre, il suffit de tracer les deux courbes à l'aide de *Matlab* ; mais celles-ci n'ont pas d'utilité en tant que telles.

### 1.5.2 Matrice jacobienne

En dérivant les deux équations 1.3 et 1.4 par rapport aux deux variables, on obtient la matrice :

$$J = \begin{pmatrix} j'_1 & j'_2 \\ j'_3 & j'_4 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} j_1/\tau & j_2/\tau \\ j_3/\tau & j_4/\tau \end{pmatrix} \quad (1.7)$$

$$= \frac{1}{\tau} \cdot \begin{pmatrix} \left( -1 + \frac{dS(x_1 - y_1 + u_1)}{dx_1} \right) & \left( \frac{dS(x_1 - y_1 + u_1)}{dy_1} \right) \\ \left( \frac{dS(x_1 + u_2)}{dx_1} \right) & -1 \end{pmatrix} \quad (1.8)$$

$$= \frac{1}{\tau} \cdot \begin{pmatrix} -1 - j_2 & j_2 \\ j_3 & -1 \end{pmatrix} \quad (1.9)$$

En prenant la fonction sigmoïde de la formule 1.2, on obtient :

$$\begin{aligned} \frac{dS(P)}{dP} &= \frac{(MNP^{N-1})(\sigma^N + P^N) - (MP^N)(NP^{N-1})}{(\sigma^N + P^N)^2} \\ &= \frac{MNP^{N-1}\sigma^N}{(\sigma^N + P^N)^2} \end{aligned} \quad (1.10)$$

Ce qui donne en remplaçant  $M$  ,  $N$  et  $\sigma$  par leurs valeurs :

$$\frac{dS(P)}{dP} = \frac{180000 * P}{(900 + P^2)^2} \quad (1.11)$$

### 1.5.3 Le théorème de Hopf

Maintenant qu'on connaît les points d'équilibre et la matrice jacobienne, on peut chercher les valeurs des paramètres  $u_1$  et  $u_2$  pour lesquels on a une bifurcation de Hopf

THÉORÈME 1 (THÉORÈME DE HOPF)

Soit  $X_0$  un point d'équilibre isolé du système

$$\frac{d\vec{X}}{dt} = \vec{F}(\vec{X}, \beta)$$

S'il existe une valeur limite de  $\beta = \alpha$  avec les propriétés suivantes déduites de la matrice jacobienne :

1.  $\beta < \alpha$  :  $X_0$  est asymptotiquement stable pour des valeurs finies de  $\beta$
2.  $\beta = \alpha$  : le système a une paire de valeurs propres purement imaginaires  $\lambda = \pm i\omega$
3.  $\beta > \alpha$  :  $X_0$  est instable pour des valeurs finies de  $\beta$

Alors le système possède un cycle limite stable pour  $\beta > \alpha$  ou un cycle limite instable pour  $\beta < \alpha$ .

Près de  $\beta = \alpha$ , la fréquence des oscillations vaut approximativement  $\omega/2\pi$ .

Dans notre système, les paramètres sont les excitations extérieures  $u_1$  et  $u_2$ . L'équation aux valeurs propres de la matrice jacobienne nous donne la stabilité du système au voisinage des points d'équilibre :

$$\begin{aligned} & \begin{pmatrix} -1 - j_2 - \tau\lambda & j_2 \\ j_3 & -1 - \tau\lambda \end{pmatrix} = 0 \\ & \Leftrightarrow (\tau\lambda + 1)(1 + j_2 + \tau\lambda) - j_2 j_3 = 0 \\ & \Leftrightarrow \tau^2 \lambda^2 + \tau\lambda(2 + j_2) + 1 + j_2 - j_2 j_3 = 0 \end{aligned} \quad (1.12)$$

On déduit de cette équation les deux conditions pour avoir une bifurcation de Hopf :

$$2 + j_2 = 0 \quad (1.13)$$

$$1 + j_2 - j_2 j_3 > 0 \quad (1.14)$$

**Première condition :**  $j_2 = -2$

D'après 1.8, 1.9 et la dérivée calculée plus haut (1.11), on trouve :

$$j_2 = \frac{dS(x_1 - y_1 + u_1)}{dy_1} = \frac{MN(x_1 - y_1 + u_1)^{N-1}\sigma^N}{(\sigma^N + (x_1 - y_1 + u_1)^N)^2} \cdot (-1) = -2$$

En prenant les mêmes valeurs pour  $M$ ,  $N$  et  $\sigma$  que ci-dessus, on sait trouver la valeur  $\gamma$  de  $(x_1 - y_1 + u_1)$ .

En réalité, il existe deux valeurs. La figure 1.5 nous montre les deux racines  $\gamma_1$  et  $\gamma_2$  de la courbe  $j_2 + 2$ .

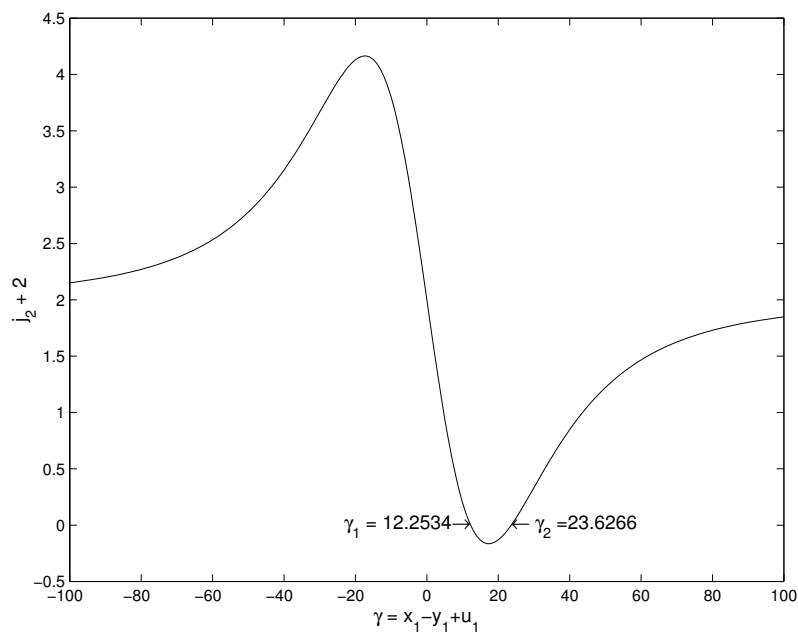


FIG. 1.5 – Courbe  $j_2 + 2$ . On trouve deux racines repérées sur le graphique par  $\gamma_1$  et  $\gamma_2$

**Seconde condition :**  $1 + j_2 + j_2 j_3 > 0$

Traçons  $1 + j_2 - j_2 j_3$  pour les 2 valeurs de  $\gamma$  trouvées et déterminons s'il existe zéro, un ou deux points de bifurcation. Le graphe de la figure 1.6 nous montre que les deux valeurs de  $\gamma$  remplissent la seconde condition. Par conséquent, on peut affirmer qu'il existe pour des valeurs de  $u_2$  raisonnables (entre 0 et 24), deux bifurcations de Hopf.

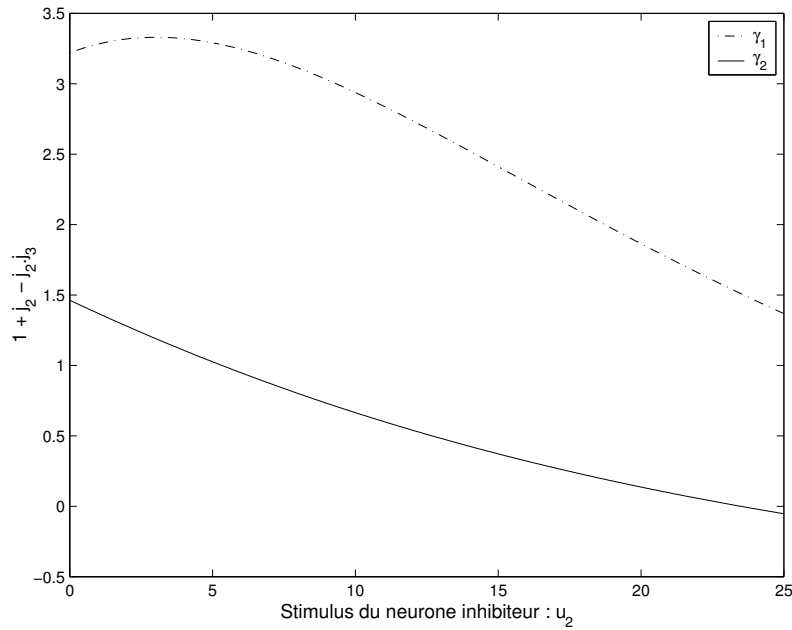


FIG. 1.6 – Deuxième condition,  $1 + j_2 + j_2 j_3$  doit être positif. Les deux courbes correspondent aux deux valeurs qui respectent la première condition.

La valeur du paramètre  $u_1$  en fonction de  $u_2$  aux points de bifurcation se déduit des équations. On est au voisinage de l'équilibre et donc

$$x_1 = S(x_1 - y_1 + u_1) \quad \text{et} \quad y_1 = S(x_1 + u_2)$$

En remplaçant  $(x_1 - y_1 + u_1)$  par  $\gamma_1$ , on a :

$$\begin{cases} x_1 = S(\gamma) \\ y_1 = S(\gamma) + u_1 - \gamma \end{cases}$$

$$\Rightarrow \begin{cases} \text{Première bifurcation} & : u_1 = \gamma_1 - S(\gamma_1) + S(S(\gamma_1) + u_2) \\ \text{Seconde bifurcation} & : u_1 = \gamma_2 - S(\gamma_2) + S(S(\gamma_2) + u_2) \end{cases} \quad (1.15)$$

avec  $\gamma_1$  et  $\gamma_2$  donnés à la figure 1.5.



Ces deux relations sont représentées à la figure 1.7.

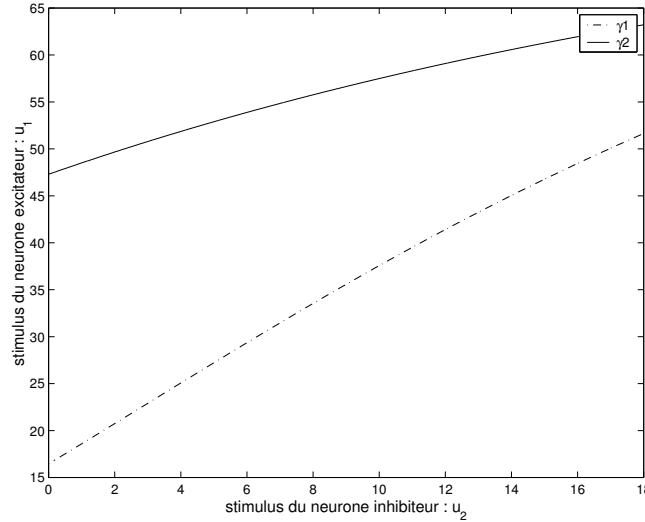


FIG. 1.7 –  $u_1$  en fonction de  $u_2$  aux points de bifurcation

### Vérification

On impose  $u_2 = 5$  et on fait tourner le modèle pour des valeurs de  $u_1$  variant de 0 à 80. Pour chaque  $u_1$ , la simulation dure 1500 ms. Pour le dernier tiers de la simulation, on trace tous les états d'un neurone excitateur sur une même abscisse. On obtient un diagramme de bifurcation : figure 1.8.

On retrouve bien les deux bifurcations de Hopf pour les valeurs  $u_1$  prévues par le système d'équations 1.15.

## 1.6 Conclusion

Un neurone excitateur et un neurones inhibiteur couplés comme à la figure 1.3 forment bien, sous certaines conditions, un oscillateur. Les théories développées plus loin travaillent toujours aux voisinages de bifurcation de Hopf. Ici on en a deux. Travailler proche de l'une ou proche de l'autre ne change strictement rien.

Pour garder une cohérence et puisque cela n'impose rien, on choisit de toujours travailler au voisinage de premier point de bifurcation pour les modélisations futures.

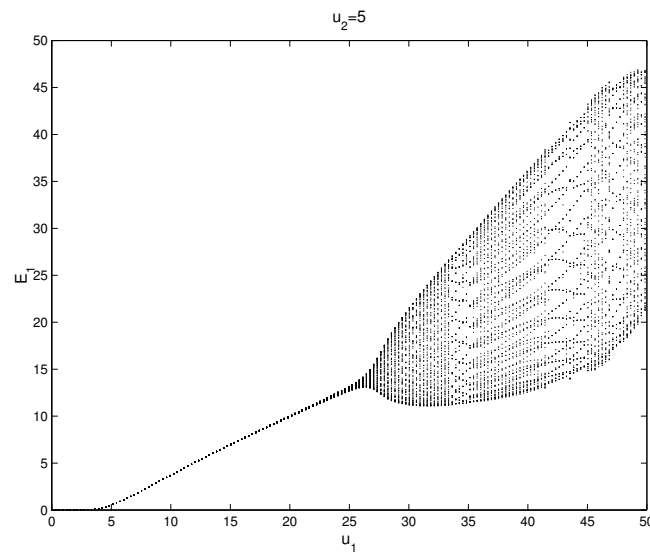


FIG. 1.8 – Bifurcation de Hopf pour  $u_2 = 5$ . On distingue clairement deux bifurcations de Hopf : une pour  $u_1 = 27$  et l'autre pour  $u_1 = 52$ . Ces valeurs correspondent bien à la théorie (voir figure 1.7)

# Chapitre 2

## Couplage de deux oscillateurs

### 2.1 Introduction

Dans ce chapitre, on étudie un réseau de 2 oscillateurs couplés. Les connexions entre les 4 neurones sont représentées à la figure 2.1.

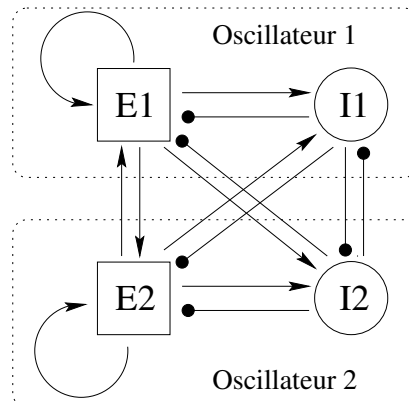


FIG. 2.1 – Réseau de 2 oscillateurs E-I. Les flèches indiquent des connexions excitatrices, les cercles noirs des connexions inhibitrices.

**Hypothèses de travail** Ce sont les mêmes que celles du réseau complet du chapitre suivant :

1. les neurones obéissent au principe de Dale : *Les neurones excitateurs ne peuvent avoir que des connexions synaptiques excitatrices avec les autres neurones et les neurones inhibiteurs ne peuvent avoir que des connexions synaptiques inhibitrices.*
2. les délais de transmission synaptiques sont négligeables : les déphasages entre les deux oscillateurs sont dus à la configuration du réseau et en rien

au temps de cheminement de l'information

3. les oscillateurs sont faiblement couplés
4. chaque oscillateur est proche d'une bifurcation de Hopf

Les deux dernières hypothèses se basent sur des observations neurophysiologiques.

Le but de l'étude de ce réseau simple est d'étudier la différence de phase entre deux oscillateurs en fonction des paramètres de couplage entre eux-ci. On étudie le système de deux manières différentes :

1. AU NIVEAU DU TAUX DE SPIKES :

Pour cette analyse, on se basera sur l'article '*Synaptical organizations and dynamical properties of weakly connected neural oscillators*' de Hoppensteadt et Izhikevich ([5]).

Comme dans le chapitre précédent, l'oscillateur est décrit par un système de la forme

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \lambda) \\ \dot{y} = g(x, y, \lambda) \end{cases}$$

Les variables  $x$  et  $y$  représentent le taux de spikes du neurone excitateur et du neurone inhibiteur.

Ce système sera ensuite transformé pour n'avoir plus qu'une seule variable complexe  $z$ , c'est le modèle canonique. L'intérêt de ce modèle est de mettre en évidence la phase de l'oscillateur.

2. AU NIVEAU DE LA FRÉQUENCE D'OSCILLATION :

Un oscillateur est décrit par une équation différentielle gouvernant le taux de changement de sa phase  $\theta$  au cours du temps. S'il n'y a pas de couplage :

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i \quad \text{et donc} \quad \theta_i(t) = \omega_i t \pmod{2\pi}$$

$\omega_i$  est la fréquence d'oscillations du cycle limite.

Quand l'oscillateur  $i$  est connecté avec un autre oscillateur  $j$ , on a :

$$\frac{d\theta_i}{dt} = \omega_i + H_j(\theta_j - \theta_i)$$

Comme fonction de couplage  $H_i(x)$ , on va choisir la plus simple fonction de période  $2\pi$  :

$$H_i(x) = a_i \sin(x + \sigma)$$

avec

–  $a_j$  : poids synaptique, il peut varier pour les deux directions de couplage

- $\sigma$  : délai synaptique, toujours plus grand que 0 (on va supposer ici que ce délai synaptique est négligeable)

Après avoir étudié notre système à l'aide des deux méthodes, on va modéliser le réseau de neurones sous Matlab pour vérifier nos conclusions précédentes. Il ne faut pas perdre de vue que l'intérêt de ce chapitre est de trouver une méthode d'analyse de phase de réseaux de neurones faiblement couplés.

## 2.2 'Synaptical organizations and dynamical properties of weakly connected neural oscillators' de Hoppensteadt et Izhikevich

L'activité des neurones est décrite par une variable qui représente le taux de spikes.

### 2.2.1 Equations de base

**Un seul oscillateur :** l'oscillateur neuronal est décrit par un système dynamique de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, \lambda) \\ \dot{y} = g(x, y, \lambda) \end{cases} \quad (2.1)$$

où  $x, y$  sont respectivement les activités des neurones excitateurs et inhibiteurs. Le paramètre  $\lambda$  est un paramètre interne de bifurcation. En vertu du principe de Dale, on peut dire que  $\frac{\delta g}{\delta x} \geq 0$  et  $\frac{\delta f}{\delta y} \leq 0$

**Deux oscillateurs couplés :** le réseau de 4 neurones faiblement couplés est gouverné par des équations dynamiques :

$$\begin{cases} \dot{x}_i = f_i(x_i, y_i, \lambda) + \varepsilon p_i(x_1, y_1, x_2, y_2, \varepsilon) \\ \dot{y}_i = g_i(x_i, y_i, \lambda) + \varepsilon q_i(x_1, y_1, x_2, y_2, \varepsilon) \end{cases} \quad \text{avec } i = 1, 2 \quad (2.2)$$

- $p_i$  et  $q_i$  représente les connexions synaptiques de tout le réseau vers l'oscillateur  $i$ .
- principe de Dale :  $\frac{\delta p_i}{\delta x_j} \geq 0$ ,  $\frac{\delta q_i}{\delta x_j} \geq 0$ ,  $\frac{\delta p_i}{\delta y_j} \leq 0$  et  $\frac{\delta q_i}{\delta y_j} \leq 0$  pour  $i \neq j$ .
- conditions sur  $p_i$  et  $q_i$  : respect du principe de Dale et caractère lisse de la fonction
- $\varepsilon \geq 0$  : poids des connexions synaptiques entre les deux oscillateurs

**Réseau découplé :** dans ce cas  $\varepsilon = 0$  et le système

$$\begin{cases} \dot{x}_i = f_i(x_i, y_i, \lambda) \\ \dot{y}_i = g_i(x_i, y_i, \lambda) \end{cases} \quad \text{avec } i = 1, 2$$

a un point d'équilibre  $(x_i^*, y_i^*)$  pour certaines valeurs  $\lambda^*$  :

$$\begin{cases} f_i(x_i^*, y_i^*, \lambda^*) = 0 \\ g_i(x_i^*, y_i^*, \lambda^*) = 0 \end{cases} \quad \text{avec } i = 1, 2$$

La matrice jacobienne est calculée au voisinage du point d'équilibre. Pour l'oscillateur  $i$ , elle vaut :

$$J_i = \begin{pmatrix} j_1 & j_2 \\ j_3 & j_4 \end{pmatrix}_i = \frac{\delta(f_i, g_i)}{\delta(x_i, y_i)} = \begin{pmatrix} \frac{\delta f_i}{\delta x_i} & \frac{\delta f_i}{\delta y_i} \\ \frac{\delta g_i}{\delta x_i} & \frac{\delta g_i}{\delta y_i} \end{pmatrix}$$

Les connexions synaptiques (à un facteur  $\varepsilon$  près) de l'oscillateur  $j$  à l'oscillateur  $i$  :

$$S_{ij} = \begin{pmatrix} s_1 & s_2 \\ s_3 & s_4 \end{pmatrix}_{ij} = \frac{\delta(p_i, q_i)}{\delta(x_j, y_j)} = \begin{pmatrix} \frac{\delta p_i}{\delta x_j} & \frac{\delta p_i}{\delta y_j} \\ \frac{\delta q_i}{\delta x_j} & \frac{\delta q_i}{\delta y_j} \end{pmatrix}$$

En vertu du principe de Dale, les termes de la matrice de couplage doivent avoir les signes suivants :  $\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$

**Proche de la bifurcation :** les deux oscillateurs doivent être proches d'une bifurcation supercritique de Hopf. On a vu au chapitre précédent qu'il y en a deux. Les conditions pour que le point d'équilibre corresponde à une bifurcation de Hopf (voir equations 1.13 et 1.14) :

$$\begin{cases} \text{trace } J_i = j_1 + j_4 = 0 \\ \det J_i = j_1 j_4 - j_2 j_3 > 0 \end{cases}$$

La fréquence propre de chaque oscillateur vaut  $\Omega_i = \sqrt{j_{i1}j_{i4} - j_{i2}j_{i3}}$ . On va travailler avec  $\lambda = \lambda(\varepsilon) = \lambda^* + \varepsilon \tilde{\lambda} + O(\varepsilon^2)$ . Les oscillateurs sont  $\varepsilon$ -proche de la bifurcation de Hopf et leur fréquence naturelle vaut  $\Omega_i + \varepsilon \omega_i$ . On dit que 2 oscillateurs ont la même fréquence propre quand leur fréquence propre est  $\varepsilon$ -proche.

**Modèle canonique :** Pour pouvoir travailler en terme de phase et d'amplitude, on ne va plus travailler avec les deux variables  $x$  et  $y$  décrivant le taux de spikes des deux neurones mais avec une seule variable  $z_i$  par oscillateur. Le passage de l'un à l'autre se fait via le changement de variable suivant :

$$\begin{aligned} x_i(t) &= \sqrt{\varepsilon} \left( e^{i\frac{\Omega_i}{\varepsilon}\tau} z_i(\tau) + e^{-i\frac{\Omega_i}{\varepsilon}\tau} \bar{z}_i(\tau) \right) + O(\varepsilon) \\ y_i(t) &= \sqrt{\varepsilon} \left( \frac{j_{i4} + i\Omega_i}{j_{i2}} e^{i\frac{\Omega_i}{\varepsilon}\tau} z_i(\tau) + \frac{j_{i4} - i\Omega_i}{j_{i2}} e^{-i\frac{\Omega_i}{\varepsilon}\tau} \bar{z}_i(\tau) \right) + O(\varepsilon) \end{aligned}$$

Le système se réécrit :

$$z'_i = b_i z_i + d_i z_i |z_i|^2 + \sum_{\substack{j \neq i \\ \Omega_j = \Omega_i}}^2 c_{ij} z_j + O(\sqrt{\varepsilon}) \quad (2.3)$$

avec ' :  $d/d\tau$ ,  $\tau = \varepsilon t$  : temps lent et  $b_i, c_{ij}, d_i, z_i \in \mathbb{C}$ . C'est le modèle canonique pour un réseau de neurones faiblement couplés près d'une bifurcation de Hopf.

THÉORÈME 2 (COEFFICIENTS DE COUPLAGE)

Si  $\Omega_1 = \Omega_2 = \Omega$

Alors  $c_{ij} = \frac{1}{2} \left( 1 + \frac{ij_4}{\Omega}, \frac{-ij_2}{\Omega} \right)_i \begin{pmatrix} s_1 & s_2 \\ s_3 & s_4 \end{pmatrix}_{ij} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{j_4 + i\Omega}{j_2} \end{pmatrix}_j$

## 2.2.2 Phénomènes déductibles du modèle canonique

### Fréquences propres proches

Le premier résultat se déduit directement de l'équation canonique (2.3) : les oscillateurs 1 et 2 ne sont dépendants l'un de l'autre que si  $\Omega_1 = \Omega_2$ . Peu importe les termes de couplage, les deux oscillateurs n'auront aucune influence l'un sur l'autre tant que leur fréquence propre ne seront pas  $\varepsilon$  proches.

### Différence de phase

On peut réécrire l'équation canonique en coordonnées polaires. Soit  $z_i = r_i e^{i\Omega_i}$ ,  $b_i = \rho_i + i\omega_i$ ,  $d_i = \alpha_i + i\beta_i$  et  $c_{ij} = |c_{ij}| e^{i\psi_{ij}}$ . On a :

$$r'_i = \rho_i r_i + \alpha_i r_i^3 + \sum_{j \neq i}^n |c_{ij}| r_j \cos(\Omega_j + \psi_{ij} - \Omega_i) + O(\sqrt{\varepsilon}) \quad (2.4)$$

$$\Omega'_i = \omega_i + \beta_i r_i^2 + \frac{1}{r_i} \sum_{j \neq i}^n |c_{ij}| r_j \sin(\Omega_j + \psi_{ij} - \Omega_i) + O(\sqrt{\varepsilon}) \quad (2.5)$$

$\psi_{ij} = \arg c_{ij}$  est appelée la différence naturelle de phase. Elle dépend des connexions synaptiques entre les deux oscillateurs et non pas de la vitesse de transmission dans les axones, les dendrites et les synapses.

On peut retirer ceci de l'expression en coordonnées polaires :

**phase bloquée** : si  $c_{ij} \neq 0$  : il existe des valeurs  $\rho_1, \rho_2$  tels qu'après un court moment de transition, les deux oscillateurs ont une différence de phase constante :  $\Omega_1 - \Omega_2 = \psi_{12}$ .

**différence de phase** : l'impact d'un oscillateur sur l'autre est maximum si leurs phases sont synchronisées ( $\Omega_1 - \Omega_2 = \psi_{12}$ ). Si les 2 oscillateurs sont en opposition de phase ( $\Omega_1 - \Omega_2 = \psi_{12} + \pi/2$ ), l'influence est nulle même si  $|c_{ij}|$  est grand.

**amplitude** : plus l'amplitude  $r_i$  de l'oscillateur est importante, plus l'impact sur l'autre oscillateur l'est. Si un oscillateur à une très faible amplitude, son influence se fera quand même sentir à cause du terme en  $1/r_i$ .

### *Oscillator death et Self-ignition*

Dans le réseau découplé, l'équation canonique peut s'écrire :

$$z'_i = (\rho + i\omega)z_i + d_i z_i |z_i|^2 \text{ avec } i = 1, 2$$

– Quand  $\rho \leq 0$  : le point d'équilibre  $z_1 = z_2 = 0$  est stable. On dit que l'oscillateur est intrinsequement passif



- Quand  $\rho > 0$  : le point d'équilibre est cette fois-ci instable, l'oscillateur devient intrinsèquement actif, il oscille.

Quand les oscillateurs sont couplés, la stabilité des points dépend en plus des termes de couplage :

LEMME 1

Soit  $\alpha$  la plus grande partie réelle de toutes les valeurs propres de la matrice de couplage  $C = (c_{ij})$ . Le point d'équilibre  $z_1 = z_2 = 0$  est stable si  $\rho < -\alpha$  et instable si  $\rho > -\alpha$ .

Les deux effets de ce lemme sont les suivants :

- $0 < \rho < -\alpha$  : les deux oscillateurs oscillent quand ils ne sont pas couplés et tendent vers un point d'équilibre quand on les couple. Ce phénomène est appelé '*Oscillator death*'.
- $0 > \rho > -\alpha$  : phénomène inverse, alors que les deux oscillateurs sont intrinsèquement passifs, le système couplé devient actif (oscillations). Ce second phénomène est appelé '*Self-ignition*'.

### Efficacité des connexions synaptiques

**oscillateurs de type A et de type B :** Le principe de Dale nous donne des informations sur les connexions entre les 2 neurones d'un oscillateur :  $j_2 < 0$  et  $j_3 > 0$ . Le principe de Dale ne nous dit rien sur  $j_1$  et  $j_4$ . Cependant on travaille au voisinage de la perturbation de Hopf et donc  $j_1 + j_4 = 0$ . La matrice jacobienne peut donc avoir deux signatures différentes :

$$\begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix} \text{ ou } \begin{pmatrix} - & - \\ + & + \end{pmatrix}$$

Le premier est dit de type A, le second de type B.

On sait que si le réseau faiblement connecté est découplé, le modèle cano- nique l'est aussi. L'inverse n'est pas vrai : il peut exister des fonctions  $p_i$  et  $q_i$  non nulles qui donnent des  $c_{ij}$  nuls. La preuve est donnée par le théorème suivant :

THÉORÈME 3 (RESPECT DU PRINCIPE DE DALE)

Si les 2 oscillateurs sont de type A, alors il existe des configurations synaptiques  $S_{ij}$  non nulles, respectant le principe de Dale et qui donnent  $c_{ij} = 0$ . D'un autre côté, si les oscillateurs sont de type B, alors ces configurations synaptiques violent le principe de Dale.

**Preuve :** Après réarrangement, on peut écrire  $c_{ij} = v_1 s_1 + v_2 s_2 + v_3 s_3 + v_4 s_4$  avec

$$\begin{aligned} v_1 &= \frac{1}{2} + i \frac{j_{i4}}{2\Omega} \\ v_2 &= \frac{j_{j4} - j_{i4}}{2j_{j2}} + i \frac{j_{i4} j_{j4} + \Omega^2}{2j_{j2}\Omega} \\ v_3 &= -i \frac{j_{i2}}{2\Omega} \\ v_4 &= \frac{j_{i2}}{2j_{j2}} - i \frac{j_{j4} j_{i2}}{2j_{j2}\Omega} \end{aligned} \quad (2.6)$$

$v_1, v_2, v_3$  et  $v_4$  sont 4 vecteurs linéairement indépendants. En vertu du principe de Dale, on connaît les signes des  $s_i$ . On doit donc chercher des solutions de

$$v_1 s_1 + (-v_2) |s_2| + v_3 s_3 + (-v_4) |s_4| = 0 \quad (2.7)$$

avec des coefficients  $s_1, |s_2|, s_3, |s_4|$  positifs. En regardant la figure 2.2 on voit directement que seul les oscillateurs de type A possèdent une solution non triviale.

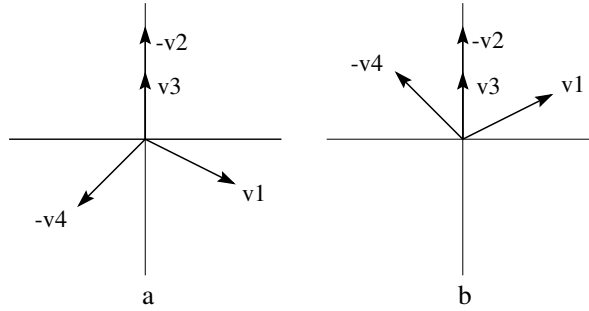


FIG. 2.2 – Nombres complexes  $v_1, v_2, v_3$  et  $v_4$  dans le plan complexe. Pour simplifier, la partie réelle de  $v_2$  a été ignorée. **a** Oscillateur de type A. **b** Oscillateur de type B.

Ceci veut dire que l'existence de connexions synaptiques entre les 2 oscillateurs ne signifie pas obligatoirement qu'ils interagissent. C'était déjà le cas lorsque les fréquences propres étaient différentes. Dans ce cas-ci, les oscillateurs auraient beau être les mêmes, ils n'interagiraient pas.

On peut tout de même signaler que le phénomène décrit au théorème 3 ne se retrouve que dans quelques configurations. Pour toutes ces configurations, le neurone inhibiteur a des connexions synaptiques longues (avec l'autre oscillateur) ce qui est rare dans la réalité.

### Classifications des organisations synaptiques

On a vu que  $\psi_{ij} = \arg c_{ij}$  contient les informations sur le déphasage. Si on reprend les vecteurs de la figure 2.2, il est facile de déterminer la différence de

phase naturelle pour certaines configurations  $S_{ij}$  qui satisfont le principe de Dale. Par une simple combinaison linéaire, on obtient la figure 2.3 qui reprend les différents cas pour les 2 types d'oscillateurs.

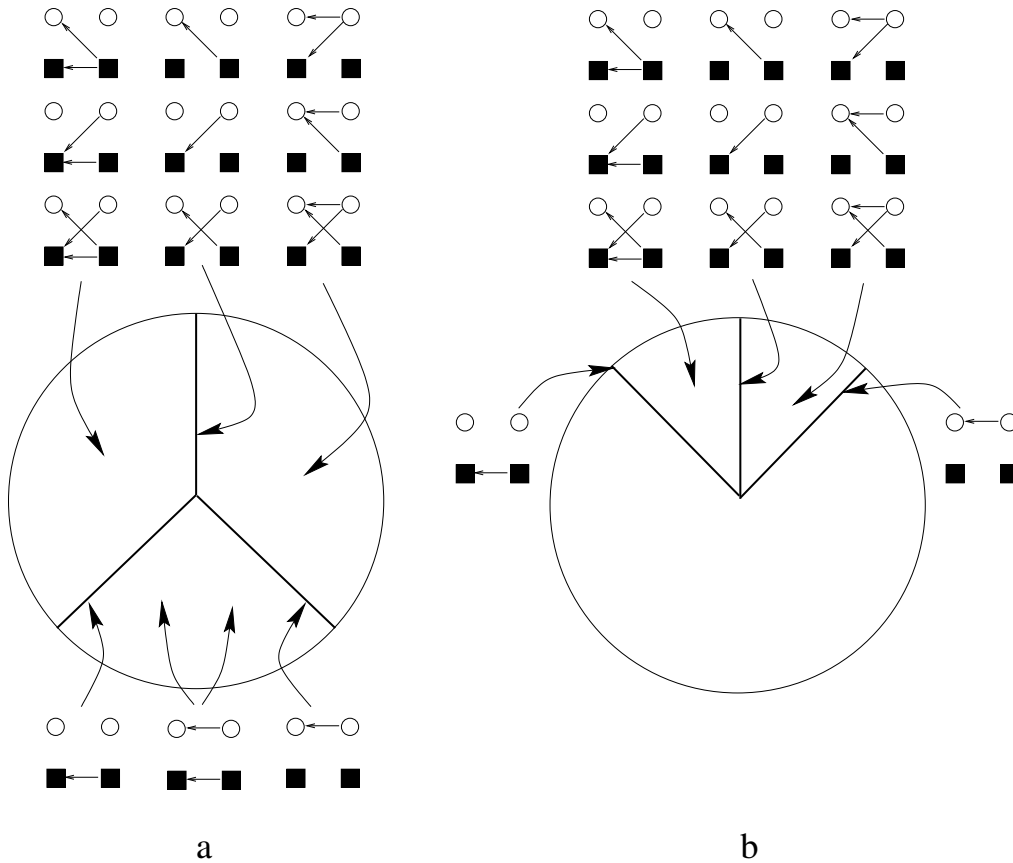


FIG. 2.3 – Valeurs possibles pour les coefficients synaptiques  $c_{ij}$  pour différentes configurations  $S_{ij}$  qui satisfont le principe de Dale. **a** Oscillateur de type A. **b** Oscillateur de type B

Comme on l'a déjà signalé, le déphasage entre les deux oscillateurs n'est pas dû à la vitesse de transmission dans les axones, les dendrites ou les synapses. On a supposé les délais synaptiques nuls. Les retards sont introduits par le couplage.

### 2.2.3 Synthèse

Nous avons pu observer les phénomènes suivants :

- les deux oscillateurs n'interagissent entre eux que si leurs fréquences sont  $\varepsilon$ -proches.
- les oscillateurs se synchronisent pour certaines valeurs de  $\rho_i$

- l'impact d'un oscillateur sur l'autre est maximum si leurs phases sont synchronisées
- un oscillateur influence beaucoup l'autre si son amplitude est fort grande ou fort petite
- suivant la valeur de la plus grande valeur propre ( $\alpha$ ) de la matrice de couplage  $C$ , on peut assister à des phénomènes de '*Oscillator death*' ( $0 < \rho < -\alpha$ ) et '*Self-ignition*' ( $0 > \rho > -\alpha$ )
- il existe 2 types d'oscillateurs. S'ils sont de type A, il existe des paramètres  $s_i$  pour lesquels les 2 oscillateurs n'ont aucune influence l'un sur l'autre. Ce n'est pas le cas si les oscillateurs sont de type B
- pour les 2 types, les déphasages en fonction des configurations sont repris dans la figure 2.3.

## 2.3 Etude au niveau de la fréquence d'oscillation :

### 2.3.1 Equations de base

On ne va plus caractériser l'oscillateur par deux variables décrivant l'état de ses deux neurones mais par son angle de phase.

Sous l'hypothèse du couplage faible, les fonctions de couplage dépendent uniquement des différences de phase. Les deux oscillateurs sont caractérisés par leur fréquence propre  $\omega_i$  et par leur phase  $\theta_i$ . Si les deux oscillateurs sont couplés :

$$\begin{aligned}\frac{d\theta_1}{dt} &= \omega_1 + H_1(\theta_2 - \theta_1) \\ \frac{d\theta_2}{dt} &= \omega_2 + H_2(\theta_1 - \theta_2)\end{aligned}$$

**Changement de variable :** Ce qui nous intéresse c'est le déphasage entre les deux oscillateurs. Définissons une nouvelle variable  $\Phi = \theta_2 - \theta_1$ . On a une nouvelle équation en soustrayant la première de la deuxième :

$$\frac{d\Phi}{dt} = \omega_2 - \omega_1 + H_2(-\Phi) - H_1(\Phi)$$

**Fonction de couplage :**  $H_i(x)$  est le couplage synaptique de période  $2\pi$ . Comme fonction de couplage, nous prendrons la fonction particulière  $H_i(x) = a_i \sin(x + \sigma)$  avec le poids synaptique  $a_i$  qui peut changer pour les 2 directions de couplage.

Pour pouvoir comparer les résultats avec ceux de l'article on va supposer ici aussi que le délai synaptique  $\sigma$  est négligeable. La fonction de couplage se simplifie :  $H_i(x) = a_i \sin x$ .

$$\frac{d\Phi}{dt} = \omega_2 - \omega_1 - a_1 \sin(\Phi) - a_2 \sin(\Phi)$$

**Etat stationnaire :** le déphasage entre les deux oscillateurs est constant ( $d\Phi/dt=0$ ) :

$$\omega_2 - \omega_1 - (a_1 + a_2) \sin \Phi = 0$$

condition pour que l'état soit asymptotiquement stable :

$$\begin{aligned}\frac{d}{d\Phi}[\omega_2 - \omega_1 - (a_1 + a_2) \sin \Phi] &< 0 \\ \Rightarrow (a_1 + a_2) \cos \Phi &> 0\end{aligned}$$

### 2.3.2 Solution générale

**Condition :** Pour qu'il existe une solution  $\Phi$ , il faut que

$$\left| \frac{\omega_2 - \omega_1}{a_1 + a_2} \right| < 1$$

**Solution :** On a deux solutions pour  $\Phi$  :

$$\Phi = \arcsin \frac{\omega_2 - \omega_1}{a_1 + a_2} \quad \text{ou} \quad \Phi = \pi - \arcsin \frac{\omega_2 - \omega_1}{a_1 + a_2}$$

Une seule des deux solutions est stable, elle dépend du signe de  $a_1 + a_2$  et de  $\omega_2 - \omega_1$ . On peut faire un tableau donnant les conditions pour que  $\Phi$  soit dans un certain quadrant :

$\Phi = \theta_2 - \theta_1$	$a_1 + a_2$	$\omega_2 - \omega_1$
$0 \rightarrow \pi/2$	+	+
$\pi/2 \rightarrow \pi$	-	+
$\pi \rightarrow 3\pi/2$	-	-
$3\pi/2 \rightarrow 2\pi$	+	-

On voit donc que l'oscillateur qui a la plus grande fréquence propre est en avance. Si la somme des 2 termes de couplage est positive, l'avance de phase est inférieure à  $\pi/2$ . Si la somme est négative, l'avance est plus grande que  $\pi/2$  (inférieure à  $\pi$  sinon c'est l'autre oscillateur qui est en phase).

### 2.3.3 Solutions particulières

$$\omega_1 = \omega_2$$

Dans le cas où les fréquences propres des 2 oscillateurs sont les mêmes, il existe deux solutions suivant le signe de  $a_1 + a_2$ .

$$\begin{cases} \Phi = 0 & \text{si } a_1 + a_2 > 0 \\ \Phi = \pi & \text{si } a_1 + a_2 < 0 \end{cases}$$

Ce sont les deux valeurs extrêmes de l'angle de déphasage :

- oscillateurs en phase :  $\omega_1 = \omega_2$  et  $a_1 + a_2 > 0$
- oscillateurs en opposition de phase :  $\omega_1 = \omega_2$  et  $a_1 + a_2 < 0$

$$a_1 = a_2$$

Si les couplages sont excitateurs ( $a_i > 0$ ), l'oscillateur qui a la plus grande fréquence propre est en avance d'un angle  $\phi$  de 0 à  $\pi/2$ . Si les couplages sont inhibiteurs ( $a_i < 0$ ), le déphasage est entre  $\pi/2$  et  $\pi$ .

### 2.3.4 Synthèse

Les différents phénomènes suivants peuvent être observables :

- il existe une condition pour que les 2 oscillateurs puissent se synchroniser :

$$\left| \frac{\omega_2 - \omega_1}{a_1 + a_2} \right| < 1$$

il faut donc que les fréquences propres ne soient pas trop éloignées l'une de l'autre

- l'oscillateur qui a la plus grande fréquence propre est en avance
- l'avance dépend de la somme des termes de couplage ( $a_1 + a_2$ ), l'avance est plus petite que  $\pi/2$  si la somme est positive et plus grande que  $\pi/2$  si la somme est négative
- si les 2 fréquences propres sont les mêmes, les oscillateurs sont soit en phase ( $a_1 + a_2 > 0$ ) soit en opposition de phase ( $a_1 + a_2 < 0$ )

## 2.4 Comparaison des deux approches et simulation

Des phénomènes communs ont été rencontrés dans les deux approches, ces ressemblances se situent au niveau de la différence de phase entre les deux oscillateurs. En simulant sur Matlab les phénomènes rencontrés dans les deux cas et en les comparant on va pouvoir mettre en évidence les hypothèses trop simplificatrices des modèles.

### 2.4.1 Modèle de simulation

La modélisation se fait comme à la section 1.4.1. Le réseau de deux oscillateurs est décrit par le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}\tau_1 \cdot \frac{dx_1}{dt} &= -x_1 + S(x_1 - y_1 + a_{111} * x_2 + a_{112} * y_2 + u_1) \\ \tau_1 \cdot \frac{dy_1}{dt} &= -y_1 + S(x_1 + a_{121} * x_2 + a_{122} * y_2 + u_2) \\ \tau_2 \cdot \frac{dx_2}{dt} &= -x_2 + S(x_2 - y_2 + a_{211} * x_1 + a_{212} * y_1 + u_3) \\ \tau_2 \cdot \frac{dy_2}{dt} &= -y_2 + S(x_2 + a_{221} * x_1 + a_{222} * y_1 + u_4)\end{aligned}$$

Les neurones  $x_i$  sont excitateurs, les termes de couplage relatifs à ceux-ci sont positifs. Pour les neurones inhibiteurs  $y_i$ , les termes de couplage relatifs sont négatifs. Le principe de Dale impose donc les conditions suivantes :

$$\begin{array}{l} a_{i11} \geq 0 \quad ; \quad a_{i12} \leq 0 \\ a_{i21} \geq 0 \quad ; \quad a_{i22} \leq 0 \end{array} \quad \text{et donc} \quad A_i = \begin{pmatrix} a_{i11} & a_{i12} \\ a_{i21} & a_{i22} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} + & - \\ + & - \end{pmatrix}$$

En jouant avec les différents paramètres (constantes de temps  $\tau_i$ , couplages  $a_{ijk}$  et les impulsions  $u_i$ ) on va mettre en évidence les différents phénomènes observés dans les deux études. On va commencer par mettre en évidence les éléments de l'article (section 2.2.3).

### 2.4.2 Paramètres influençant le couplage

Avant de pouvoir mettre en évidence certains phénomènes, il faut quantifier les paramètres suivants :

- $\varepsilon$  proche de la bifurcation
- couplage faible



$\varepsilon$  proche de la bifurcation

On va imposer  $u_2$ . Pour chaque valeur de  $u_2$ ,  $u_1$  au point de bifurcation se trouve via la figure 1.7. Les théories développées dans l'article sont valables pour des oscillateurs  $\varepsilon$  proche de la bifurcation, on prend  $u_1$  dans un intervalle de  $\pm 2$  autour du point de bifurcation.

**Couplage faible**

Les termes de couplage  $a_{ij}$  resteront dans l'intervalle  $[-0.1; 0.1]$ . Ils sont ainsi au maximum 10 fois plus petit que les couplages au sein même de chaque oscillateur (couplage de poids unitaire).

**2.4.3 Interaction et synchronisation des deux oscillateurs pour des  $\Omega$  proches**

Si on supprime les termes de couplage, la fréquence propre des oscillateurs doit prendre la valeur prévue au voisinage de la bifurcation :

$$\begin{aligned} \Omega &= \sqrt{j'_1 j'_4 - j'_2 j'_3} \\ \Rightarrow \Omega &= \sqrt{\frac{1 + j_2}{\tau^2} - \frac{j_2 j_3}{\tau^2}} \\ \Rightarrow \Omega &= \frac{1}{\tau} \sqrt{1 + j_2 - j_2 j_3} \end{aligned}$$

On voit que pour un  $u_2$  donné,  $(\Omega \cdot \tau)$  est constant.

**Théorie :** Quand  $u_2 = 5$ , la figure 1.6 donne la valeur théorique

$$\Omega_{th} \cdot \tau = 1.81 \tag{2.8}$$

**Modèle :** On peut comparer cette valeur avec celle du modèle (la figure 2.4. Les deux oscillateurs sont découplés. Pour l'oscillateur 1,  $\tau = 5$  et pour l'oscillateur 2,  $\tau = 6$ . On voit directement que la fréquence de l'oscillateur varie en  $1/\tau$ . Pour les 2 oscillateurs on trouve la valeur de la fréquence :

$$f = \frac{0.28}{\tau}$$

A partir de la relation

$$T = \frac{1}{f} = \frac{2\pi}{\Omega}$$

on trouve les fréquences propres observées :

$$\Omega_{obs} \cdot \tau = 0.28 \cdot 2\pi = 1.76 \quad (2.9)$$

Il y a moins de 3 % de différence entre les valeurs du modèle  $\Omega_{obs}$  (2.9) et les valeurs théoriques  $\Omega_{th}$ (2.8).

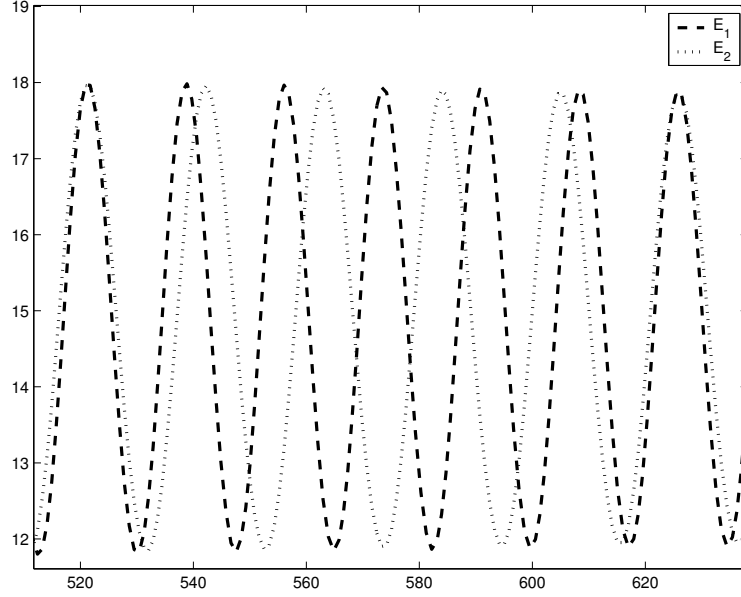


FIG. 2.4 – Visualisation de la fréquence propre des 2 oscillateurs (les termes de couplage sont nuls).

Quand on couple les deux oscillateurs, la simulation montre très clairement (figure 2.5) qu'il ne commence à y avoir interaction que quand les fréquences propres deviennent  $\varepsilon$  proches. Il est difficile de quantifier  $\varepsilon$  car il dépend du poids des termes de couplage et des impulsions  $u_i$ .

Comme pour un oscillateur  $\Omega \cdot \tau$  est constant, la fréquence propre d'un oscillateur est inversement proportionnelle à sa constante de temps. Pour travailler avec des fréquences proches, on va imposer des contraintes sur les constantes de temps ( $\frac{\tau_1 - \tau_2}{\tau_1} < 10\%$ ).

En jouant sur les termes de couplage, on remarque qu'à partir du moment où il y a interaction, la plupart des configurations mènent au synchronisme.

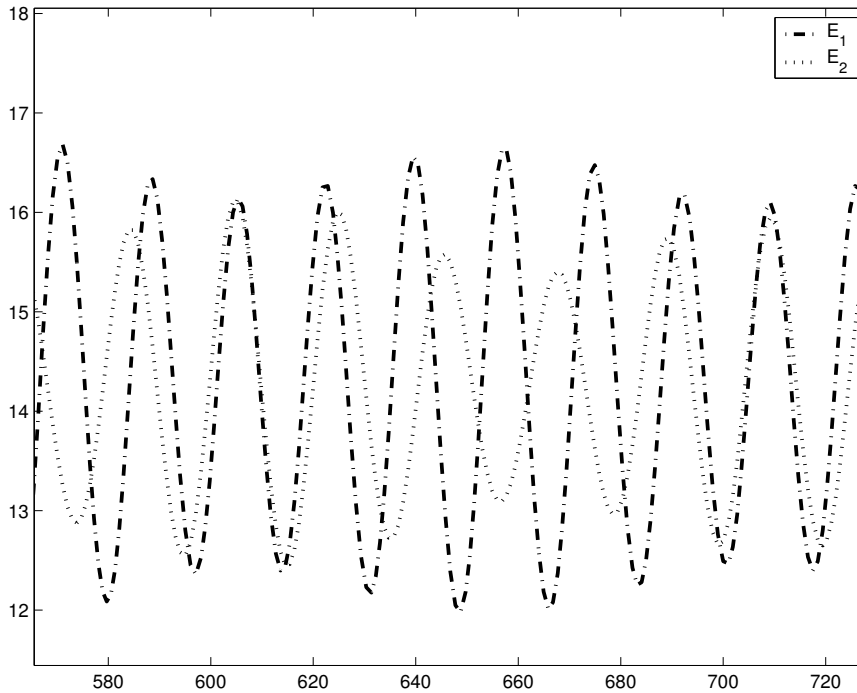


FIG. 2.5 – Interaction des deux oscillateurs pour différentes fréquences propres des deux oscillateurs

#### 2.4.4 *Oscillator death et Self-ignition*

Les deux phénomènes ont pu être mis en évidence (figure 2.6 et 2.7) en choisissant des coefficients de couplage adéquats.

#### 2.4.5 **Déphasage en fonction des connexions synaptiques et des fréquences propres**

Les deux approches ont des point de vue différents. L'étude fréquentielle nous dit que c'est l'oscillateur qui a la plus grande fréquence propre qui est avance. L'étude au niveau du taux de *spikes* nous dit que celui qui est en avance se déduit des termes de couplage. Les simulations avec différents couplages (figure 2.8) donnent raison à la seconde version.

On a tracé l'état des deux neurones excitateurs en fonction du temps mais on a également utilisé des graphiques de phase. Ceux-ci sont utiles pour déterminer plus précisément le déphasage entre les deux oscillateurs. Les quatre cas considérés sont des situations extrêmes : la plupart des connexions sont nulles. Les configurations des 4 cas sont repris à la figure 2.9.

Le déphasage correspond avec ce qui avait été prédit dans la section 2.2.2.

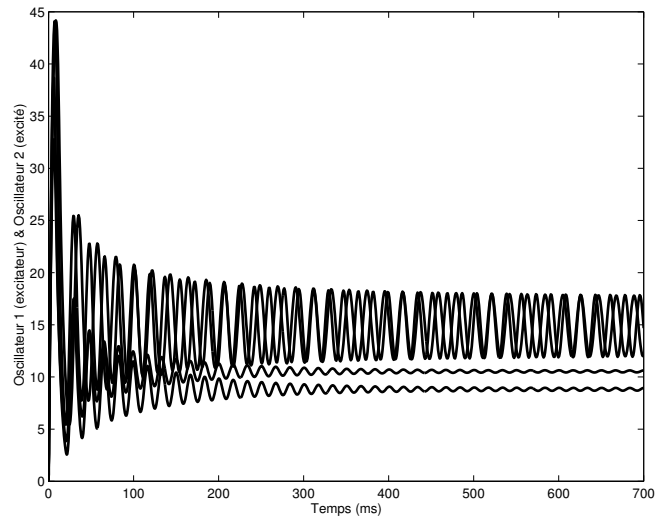


FIG. 2.6 – *Oscillator death* : les courbes du dessus correspondent à un système découplé. Avec des connexions synaptiques adéquates, on obtient des oscillations qui s'atténuent au cours du temps. Le système tend vers un point d'équilibre.

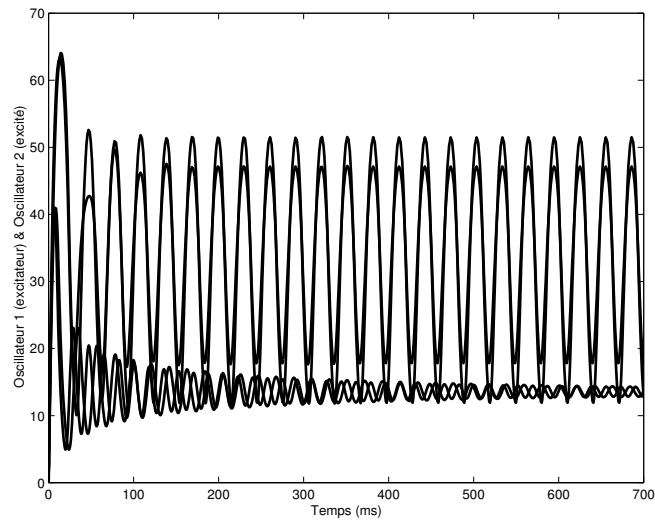


FIG. 2.7 – *Self ignition* : cette fois les oscillations avec de grandes amplitudes représentent le système avec des coefficients de couplage non nuls. Quand les oscillateurs sont découplés, on voit qu'ils tendent tous les deux vers un point d'équilibre.

L'approche fréquentielle nous a montré que quand les fréquences propres des deux oscillateurs sont les mêmes, ils sont soit en phase, soit en opposition de phase. Ceci n'est pas du tout le cas dans les simulations.

## 2.5 Conclusions

La comparaison des deux modèles et la simulation sur Matlab nous permet de dire que la modélisation au niveau du taux de *spikes* comme l'aborde Hoppensteadt et Izhikevich est nettement plus proche de la réalité.

L'approche fréquentielle est trop simplifiée, il faudrait peut-être la recommencer avec une autre fonction de couplage  $H$  plus complexe, mais cela ne semble pas nécessaire vu toutes les conclusions qu'on sait tirer de l'autre méthode.

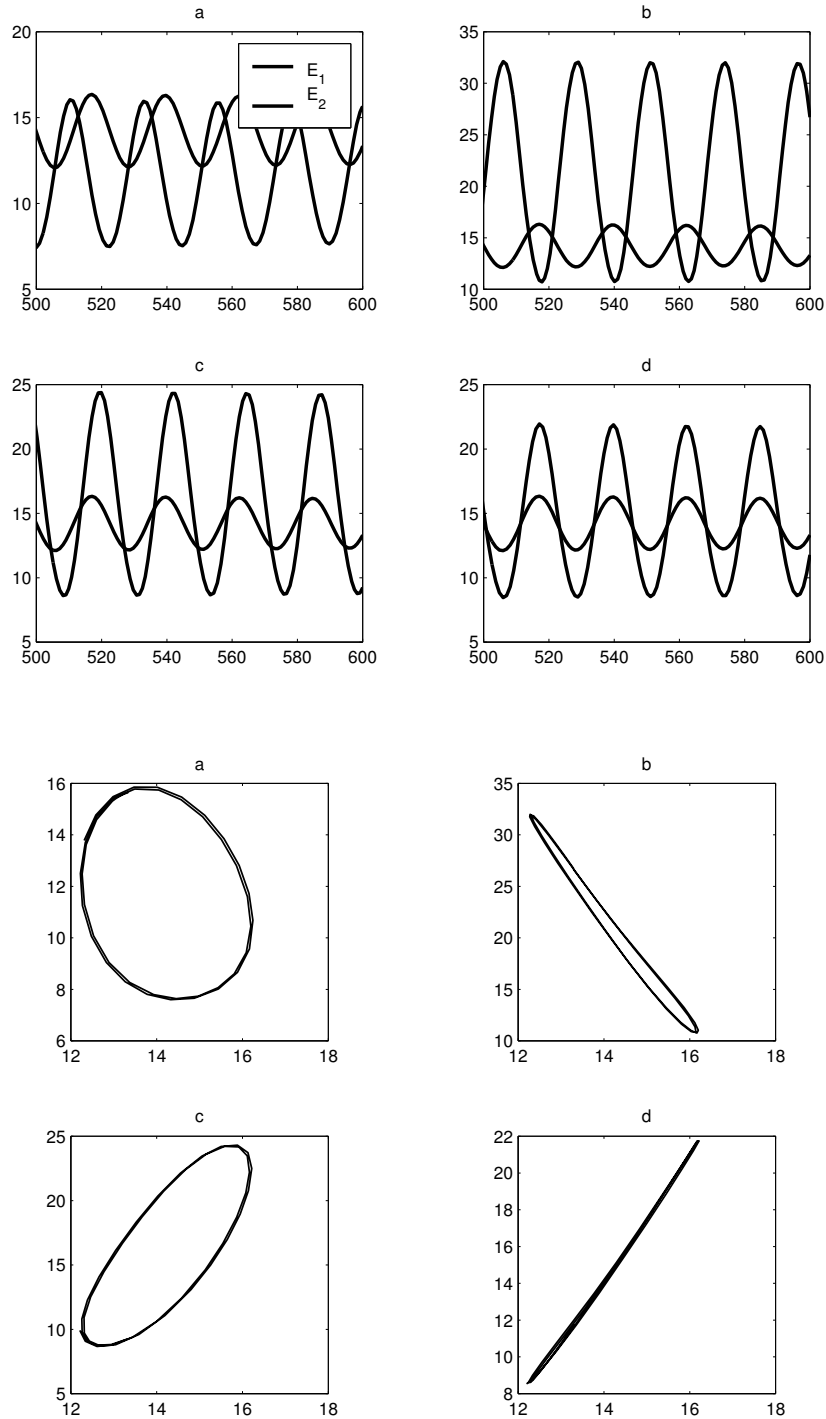


FIG. 2.8 – Variation de la différence de phase en fonction des connexions synaptiques. Les graphes du dessus montrent l'évolution des deux neurones excitateurs au cours du temps. Celles du dessous sont les diagrammes de phase entre  $E_1$  et  $E_2$ .

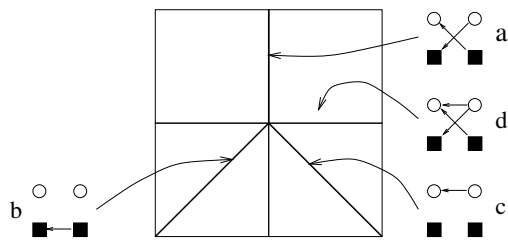


FIG. 2.9 – Configurations des 4 cas représentés à la figure 2.8

# Chapitre 3

## Couplage de 8 oscillateurs

### 3.1 Introduction

Nous avons maintenant des outils à notre disposition pour travailler avec des réseaux de neurones plus complexes. Nous pouvons essayer de modéliser un générateur central de rythme.

**RAPPEL : Générateur central de rythme (GCR) :** Réseau de neurones intra-vertébral capable de générer une sortie cyclique, répétitive. Il peut répéter sans cesse une action particulière sans le besoin d'un effort conscient.

La première chose à faire est de trouver la structure du réseau de neurones minimum capable de le modéliser.

Une fois le réseau connu, les outils développés précédemment vont nous permettre d'analyser le système et de prédire certains comportements.

La dernière étape consistera à vérifier que les déductions théoriques correspondent bien au modèle.

### 3.2 Structure d'un GCR

Beaucoup d'auteurs se sont déjà penchés sur la question et arrivent à des conclusions semblables. Ce paragraphe reprend les idées communes de plusieurs articles :

- *"The role of symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits"* [7]
- *"A modular network for legged locomotion"* [8]
- *"Symmetry and pattern formation in coupled cell networks"* [2]



### 3.2.1 Suppositions

Pour déterminer la structure d'un GCR modélisant les démarches des quadrupèdes, on se fonde sur six suppositions :

- 1°) Les cellules sont toutes identiques : cette supposition introduit une symétrie dans le modèle des GCRs et explique les symétries observables dans beaucoup de démarches.
- 2°) Les différentes démarches sont générées par le même réseau, le changement d'une démarche à l'autre provient de changement de paramètres comme les termes de couplage. On pourrait imaginer que différents GCR contrôlent le rythme de chaque démarche, mais il devrait alors exister un contrôleur qui active chaque GCR au bon moment, rien ne montre l'existence de tel contrôleur.
- 3°) Le GCR est le même pour tous les quadrupèdes : avoir une seule architecture a des fondements évolutifs.
- 4°) Le réseau doit pouvoir modéliser les rythmes du pas, de la marche, et du trot : chez tous les quadrupèdes, on retrouve la première démarche et, la deuxième ou la troisième. Les déphasages entre les membres sont déduites d'observations biologiques et sont repris dans le tableau 3.1
- 5°) Le trot et le pas sont dynamiquement indépendants : les chameux marchent au pas mais ne trottent pas, c'est l'inverse pour les écureuils.
- 6°) Le réseau génère seulement les rythmes simples observables chez les quadrupèdes : nécessaire pour avoir le modèle de GCR le plus simple.

		Pas		Marche		Trot	
AG	AD	0	$\frac{1}{2}$	$\pm\frac{3}{4}$	$\pm\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	0
DG	DD	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	$\frac{1}{2}$

TAB. 3.1 – Décalages de phase pour trois démarches primaires. AG : membre avant gauche; AD : membre avant droit; DG : membre arrière gauche; DD : membre arrière droit

### Symétrie

Les symétries dans les réseaux de neurones font l'objet de plusieurs d'études ([7], [9], [12]). Par des raisonnements mathématiques faisant intervenir la théorie des groupes, on tire certains comportements du réseau sans passer par des équations différentielles. La déduction de la structure du GCR se fait souvent par de

telles approches.

Toutefois nous ne rentrerons pas ici dans ces détails mathématiques. Pour trouver le réseau final représenté à la figure 3.1, nous allons procéder de manière déductive à partir des six suppositions citées plus haut.

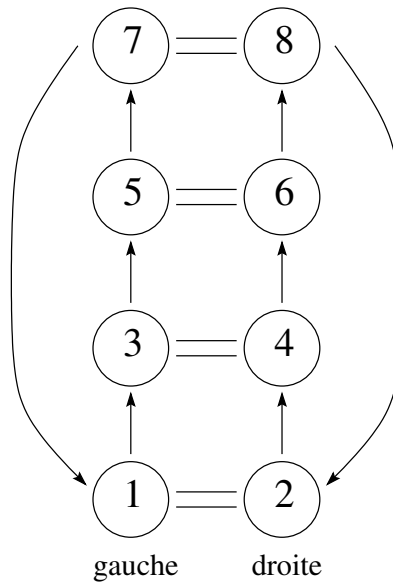


FIG. 3.1 – Réseau schématique d'un GCR pour les quadrupèdes. Les doubles lignes indiquent un couplage contralatéral, les lignes simples indiquent un couplage ipsilatéral. La direction du couplage ipsilatéral est indiquée par les flèches, le couplage contralatéral est bidirectionnel.

On peut également signaler que pour une solution périodique, il existe deux types de symétrie :

- symétrie spatiale : fixe la solution à chaque point dans le temps
- symétrie spatio-temporelle : fixe la solution seulement après un décalage de phase.

Par exemple pour le pas (tableau 3.1), changer les pattes de devant et de derrière est une symétrie spatiale, alors que changer les pattes de droite et de gauche avec un décalage de phase de moitié de période est une symétrie spatio-temporelle.

### 3.2.2 Justification de la structure du réseau

Montrons que le seul système qui satisfasse les six suppositions est le réseau représenté à la figure 3.1.

A partir des suppositions un et quatre et des déphasages repris dans le tableau 3.1, on déduit ceci :

- la marche implique que le réseau ait une symétrie en quatre-cycles
- le trot comme le pas implique une symétrie en deux-cycles

La deuxième justification veut que le réseau possède les deux symétries.

Une symétrie quatre-cycles veut dire que le nombre de cellules est un multiple de quatre. Si le réseau a uniquement quatre cellules, alors les deux symétries ne peuvent commuter et cela force le trot et le pas à être des solutions conjuguées, ce qui contredit la cinquième supposition. Un réseau de plus de huit cellules contredirait la sixième supposition.

Le seul réseau qui respecte les six suppositions doit comporter 8 cellules identiques avec les interconnexions présentées à la figure 3.1. La figure 3.2 représente le même réseau mais en trois dimensions. Dans ce réseau il existe deux types de symétrie : la symétrie contralatérale qui permet de changer les cellules de gauche avec celles de droite et la symétrie ipsilatérale, qui permute cycliquement et simultanément les cellules à gauche et celles à droite.

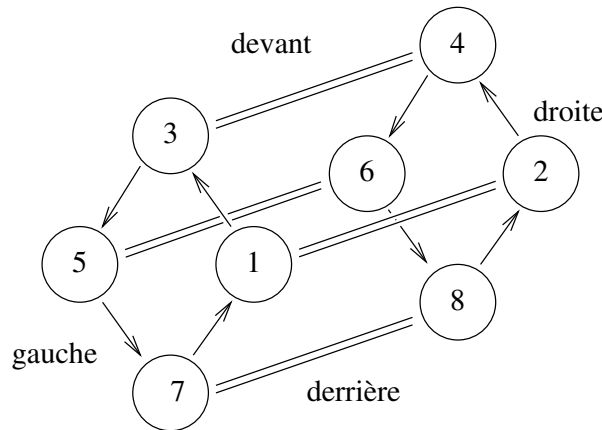


FIG. 3.2 – Réseau schématisé d'un GCR pour les quadrupèdes. Vue dans l'espace

### Cellules

Par cellule dans le paragraphe précédent on entend oscillateur. Dans la plupart des articles considérés, une cellule correspond à un neurone. Dans ce cas, le problème est qu'il est alors impossible d'entretenir des oscillations sans enfreindre le principe de Dale.

Dans notre étude, nous avons décidé de toujours respecter ce principe. Nous considérerons comme cellule un oscillateur neuronal composé d'un neurone inhibiteur et d'un neurone excitateur. Le réseau considéré comporte seize neurones.

### Membres

Le réseau de huit oscillateurs est représenté à la figure 3.1 et à la figure 3.2. Tous les neurones n'actionnent pas directement les muscles. Seuls les quatre premiers oscillateurs vont exciter des motoneurones qui actionnent les muscles des quatre membres.

- oscillateur 1 : jambe arrière gauche
- oscillateur 2 : jambe arrière droite
- oscillateur 3 : jambe avant gauche
- oscillateur 4 : jambe avant droite

Dans la réalité, un membre est actionné par plus qu'un motoneurone : le muscle extenseur sera activé alors que le fléchisseur sera inhibé et inversement. Dans le modèle du GCR, le phénomène est simplifié : un seul motoneurone actionne une jambe. On peut donc considérer que seul le fléchisseur ou seul l'extenseur de chaque membre est commandé. Cette simplification n'est pas significative.

### Couplage

Il n'y a que deux couplages différents :

- Ipsilatéral : entre oscillateurs d'un même côté, unidirectionnel
- Contralatéral : gauche-droite, bidirectionnel

Des observations physiologiques font que le couplage est faible dans les deux cas. Comme un oscillateur est composé de 2 neurones (un excitateur et un inhibiteur), le couplage d'un oscillateur vers un autre implique 4 connexions synaptiques (figure 3.3).

### 3.2.3 Démarches primaires et secondaires

Le réseau de huit neurones peut être décrit à tout moment par

$$x(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_8(t))$$

avec  $x_j(t)$  qui décrivent les signaux dans la cellule  $j$  du GCR. De plus,

$$(x_1(t), x_2(t), x_3(t), x_4(t))$$

sont les signaux du GCR qui dirigent les quatre membres du quadrupède.

Jusqu'à présent nous n'avons évoqué que les démarches primaires. Ces démarches ont ceci en commun : les signaux de toutes les cellules ont tous la même

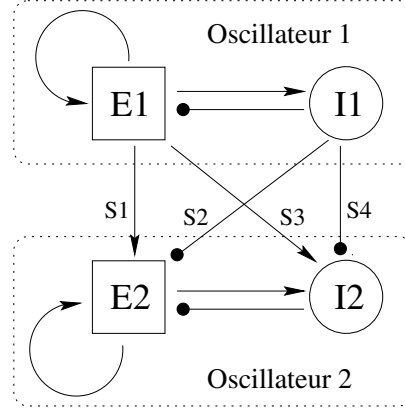


FIG. 3.3 – Couplage de deux oscillateurs connectés en cascade.  $s_1$ ,  $s_2$ ,  $s_3$  et  $s_4$  sont les poids des 4 connexions synaptiques possibles de l'oscillateur 1 vers l'oscillateur 2.

forme d'onde (dû à la symétrie du réseau) ; ils diffèrent entre eux uniquement par une différence de phase.

Par exemple pour la marche, on peut écrire à partir du tableau 3.1 :

– la symétrie ipsilatérale impose les relations entre les  $x_j(t)$  suivantes :

$$x_3(t) = x_1 \left( t + \frac{1}{4} \right) \quad \text{et} \quad x_4(t) = x_2 \left( t + \frac{1}{4} \right)$$

$$x_5(t) = x_1 \left( t + \frac{1}{2} \right) \quad \text{et} \quad x_6(t) = x_2 \left( t + \frac{1}{2} \right)$$

$$x_7(t) = x_1 \left( t + \frac{3}{4} \right) \quad \text{et} \quad x_8(t) = x_2 \left( t + \frac{3}{4} \right)$$

– la symétrie contralatérale impose :

$$x_2(t) = x_1 \left( t + \frac{1}{2} \right)$$

Les signaux envoyés par le GCR sont donc :

$$(x_1(t), x_2(t), x_3(t), x_4(t)) = \left( x_1(t), x_1 \left( t + \frac{1}{2} \right), x_1 \left( t + \frac{1}{4} \right), x_1 \left( t + \frac{3}{4} \right) \right)$$

En dehors des démarches primaires, il existe des démarches secondaires comme le galop. La différence avec les premières est que les signaux aux différents membres

		Galop rotatif		Galop transversal		Petit galop	
AG	AD	$x_2(t + \frac{1}{2})$	$x_1(t + \frac{1}{2})$	$x_1(t + \frac{1}{2})$	$x_2(t + \frac{1}{2})$	$x_1(t + \frac{1}{4})$	$x_2(t + \frac{1}{4})$
DG	DD	$x_1(t)$	$x_2(t)$	$x_1(t)$	$x_2(t)$	$x_1(t)$	$x_2(t)$

ont des formes d'onde différentes. Cette fois, le GCR envoie deux signaux différents aux deux paires de membres. Par exemple, les signaux envoyés aux membres pour les différents galops sont :

Ce qui donne les déphasages suivants :

		Galop rotatif		Galop transversal		Petit galop	
AG	AD	$\varphi + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\varphi + \frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\varphi + \frac{1}{4}$
DG	DD	0	$\varphi$	0	$\varphi$	0	$\varphi$

TAB. 3.2 – Décalages de phase pour quelques démarches secondaires. AG : membre avant gauche ; AD : membre avant droit ; DG : membre arrière gauche ; DD : membre arrière droit

Comme nous avons suggéré dans la première supposition, les oscillateurs sont tous les mêmes. Cette restriction implique que nous ne travaillerons qu'avec les six démarches primaires reprises dans le tableau 3.1

### 3.3 Etude d'une chaîne d'oscillateurs identiques

Avant d'étudier le réseau complet, on va analyser le système dans deux configurations particulières :

**couplage contralatéral nul** : le système est réduit à une chaîne de quatre oscillateurs couplés en cascade

**couplage ipsilatéral nul** : chaîne de deux oscillateurs

Dans les deux cas on se retrouve donc avec une chaîne d'oscillateurs identiques couplés en cascade. On va d'abord analyser la chaîne de quatre oscillateurs, les résultats pour deux oscillateurs s'en déduiront facilement.

#### 3.3.1 Etats d'équilibre d'une chaîne de quatre oscillateurs couplés en cascade

Soit quatre oscillateurs couplés en chaîne et en phase-bloquée dans un mode oscillatoire. Comme les oscillateurs sont identiques, ils vont osciller à la même fréquence. Chaque oscillateur entraîne le suivant, la sortie d'un oscillateur devient l'entrée du suivant.

Comme expliqué au premier chapitre, le code utilisé pour transmettre l'information se fait au niveau de la fréquence du taux de spikes. Si l'on considère l'état des cellules, ce qui intéresse c'est les maximums des oscillations - c'est-à-dire le moment où la fréquence du taux de spikes est la plus élevée. Ces maximums sont représentés à la figure 3.4).

Si l'on représente l'état des 4 oscillateurs, on peut repérer les délais  $t_i[\infty]$  ( $1 \leq i \leq 4$ ), qui représente les différences de phase entre deux oscillateurs successifs dans la chaîne. Plus spécialement,  $t_i[\infty]$  représente le temps entre le maximum de la cellule  $i$  et celui de la cellule  $i + 1$  qui la commande (l'argument  $\infty$  représente le fait qu'on se trouve en cycle limite et que la valeur est la même cycle après cycle).

Soit  $P_i(t_i[\infty])$  la période d'entraînement de l'oscillateur  $i$ . Comme les oscillateurs et leurs connexions sont identiques et qu'ils oscillent tous à la même fréquence,

$$P_1(t_1[\infty]) = P_2(t_2[\infty]) = P_3(t_3[\infty]) = P_4(t_4[\infty]) = P_e \quad (3.1)$$

$$t_1[\infty] = t_2[\infty] = t_3[\infty] = t_4[\infty] = t_e \quad (3.2)$$

- $P_e$  : période d'oscillation des cellules
- $t_e$  : délais d'activation entre deux cellules successives

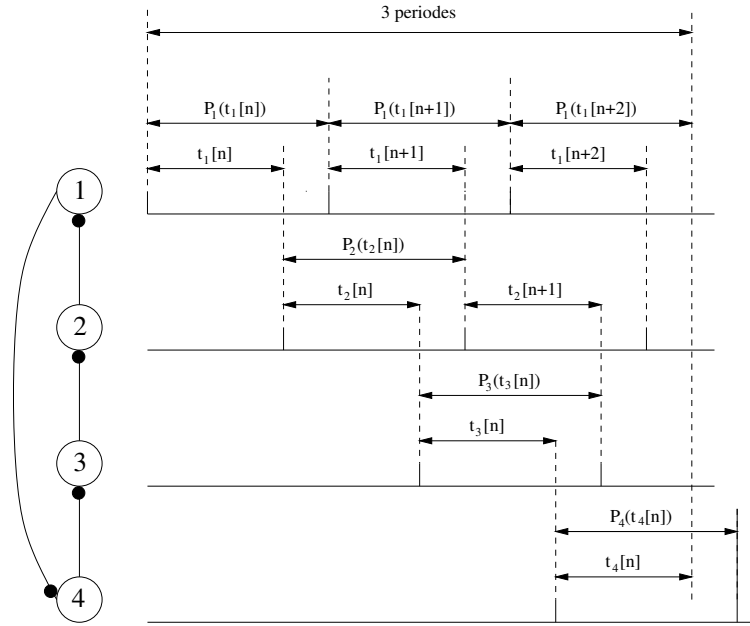


FIG. 3.4 – Analyse des déphasages entre quatre oscillateurs couplés en cascade. Les traits noirs représentent les maximums de la fréquence du taux de spikes

Comme toute cellule est en phase avec elle-même, la somme des différences de phase autour de la chaîne doit être un multiple entier de la période d'oscillation :

$$t_1[\infty] + t_2[\infty] + t_3[\infty] + t_4[\infty] = j \cdot P_e \quad (3.3)$$

$$\Rightarrow 4 \cdot t_e = j \cdot P_e$$

$$\Rightarrow \varphi = \frac{t_e}{P_e} = \frac{j}{4} \quad (3.4)$$

$\varphi$  : c'est le déphasage entre deux cellules consécutives en considérant que la période d'oscillation est unitaire. Sa valeur varie entre 0 et 1 (cellules en concordance de phase).

$j$  est un entier. Comme  $0 \leq t_e \leq P_e$ ,  $j$  doit appartenir à l'intervalle  $[0, 3]$ . Une valeur spécifique de  $j$  caractérise un état particulier de la chaîne. Comme  $j$  peut prendre quatre valeurs, il en est de même pour  $\varphi$  :

$$\begin{aligned} j = 0 &\rightarrow \varphi = 0 \\ j = 1 &\rightarrow \varphi = 1/4 \\ j = 2 &\rightarrow \varphi = 1/2 \\ j = 3 &\rightarrow \varphi = 3/4 \end{aligned}$$



La figure 3.4 représente le cas  $j = 3$ . Graphiquement, on voit que  $t_e = 3/4 \cdot P_e \Rightarrow \varphi = 3/4$

Si on parle de déphasage en terme de degré, les quatre valeurs possibles sont les quatre premiers multiples de  $90^\circ$  : 0, 90, 180 et 270.

Pour déterminer de quel manière les termes de couplage nous amène dans l'une des quatre configurations, il faut se référer au chapitre 2. La théorie développée nous permet de déterminer le déphasage entre deux oscillateurs à partir des termes de couplage. Avant de rentrer dans les détails, il est utile de passer par un modèle de simulation.

### 3.3.2 Modèle de simulation

Comme avec deux oscillateurs, on va construire un modèle de simulation dynamique sur *Matlab*. Celui-ci va nous permettre de vérifier les prédictions théoriques et même d'étendre la théorie quand celle-ci n'est plus d'application.

On va tout de suite construire le modèle à huit oscillateurs. Pour travailler avec une chaîne de quatre oscillateurs, on impose un couplage contralatéral (gauche droite) nul. Les quatre oscillateurs de gauche sont totalement indépendants de ceux de droite puisqu'il n'y a aucune interaction.

La modélisation se fait de deux manières différents :

- *Matlab* traditionnel : comme à la section 2.4.1
- *Matlab Simulink*

#### **Matlab traditionnel**

C'est une extension du modèle établi précédemment, cette fois on travaille avec 16 neurones à la place de 4 mais la méthode est la même : on utilise la fonction *ode45* pour calculer les équations différentielles du type :

$$\tau \cdot \frac{dx_i}{dt} = -x_i + S \left( \sum_j (w_{ij} \cdot x_j) \right)$$

avec  $x_i$  qui représente l'état du neurone  $i$  et plus précisément son taux de spikes.

Une fonction *dephasage(a,b)* permet de calculer le déphasage entre deux neurones du réseau.

### *Simulink*

Le gros avantage de *Simulink* est que le système est modulable et qu'il peut facilement être adapté à de nouvelles situations. Dans le chapitre suivant un réseau plus étendu (12 oscillateurs) sera élaboré à partir de cette modélisation.

La technique consiste à créer des blocs oscillateurs eux-mêmes composés de blocs neurones. Les entrées et les sorties sont les taux de spikes.

### 3.3.3 Configurations synaptiques donnant les déphasages d'équilibre

A partir du système d'équation 2.6, on peut déterminer les configurations synaptiques qui vont donner les déphasages multiples de  $90^\circ$ . On va essayer de trouver les configurations les plus simples entre deux oscillateurs qui donnent ces déphasages.

Réexprimons le système d'équations avec nos conditions. Les oscillateurs étant identiques on peut simplifier le système.

$$\begin{cases} v_1 = \frac{1}{2} + i\frac{j_4}{2\Omega} \\ v_2 = i\frac{j_4^2 + \Omega^2}{2j_2\Omega} \\ v_3 = -i\frac{j_2}{2\Omega} \\ v_4 = \frac{1}{2} - i\frac{j_4}{2\Omega} \end{cases} \quad (3.5)$$

$$c_{ij} = v_1 s_1 + v_2 s_2 + v_3 s_3 + v_4 s_4 \quad (3.6)$$

Les connexions  $s_i$  sont représentées à la figure 3.3 page 44. Pour rappel le déphasage entre les deux oscillateurs est donné par  $\psi = \arg c_{ij}$ .

On travaille à proximité de la bifurcation de Hopf, par conséquent on connaît les termes de la matrice jacobienne et la fréquence propre (voir section 1.5).

$$\begin{cases} j_1 = (-1 - j_2)\tau \\ j_2 = -2/\tau \\ j_4 = -1/\tau \\ \Omega = \sqrt{1 + j_2 - j_2 j_3/\tau} \end{cases}$$

En introduisant  $\Omega' = \Omega * \tau$ , le système se réduit à :

$$\left\{ \begin{array}{l} v_1 = \frac{1}{2} - i\frac{1}{2\Omega'} \\ v_2 = -i\frac{1+\Omega'^2}{4\Omega'} \\ v_3 = i\frac{1}{\Omega'} \\ v_4 = \frac{1}{2} + i\frac{1}{2\Omega'} \end{array} \right. \quad (3.7)$$

En vertu du principe de Dale, l'équation 3.8 devient :

$$c_{ij} = v_1 s_1 + (-v_2)|s_2| + v_3 s_3 + (-v_4)|s_4| \quad (3.8)$$

$$c_{ij} = \left( \frac{|s_1| - |s_4|}{2} \right) + i \left( \frac{-2|s_1| + |s_2|(1 + \Omega'^2) + 4|s_3| - 2|s_4|}{4\Omega'} \right) \quad (3.9)$$

En modifiant le poids des 4 connexions synaptiques  $s_i$  (figure 3.3), on sait obtenir tous les déphasages possibles. Il existe donc une infinité de configurations synaptique qui donnent un déphasage donné, mais on va chercher les plus simples (moins de connexions possible).

Comme  $v_2$  et  $v_3$  sont tous les deux purement imaginaires, on peut n'utiliser qu'une seule des deux connexions synaptiques. Eliminons la connexion  $s_2$  (du neurone inhibiteur vers le neurone excitateur de l'oscillateur suivant). L'équation 3.9 se réduit alors à :

$$c_{ij} = \left( \frac{|s_1| - |s_4|}{2} \right) + i \left( \frac{-|s_1| + 2|s_3| - |s_4|}{2\Omega'} \right) \quad (3.10)$$

Les 4 déphasages qui nous intéressent sont les premiers multiples de  $90^\circ$ . On trouve facilement 4 configurations :

$ s_1 $	$ s_2 $	$ s_3 $	$ s_4 $	$c_{ij}$	Déphasage
$2A$	$0$	$A$	$0$	$A$	$0$
$0$	$0$	$B$	$0$	$i \cdot B/\Omega'$	$90$
$0$	$0$	$C$	$2C$	$-C$	$180$
$D$	$0$	$0$	$D$	$-i \cdot D/\Omega'$	$270$

$A$ ,  $B$ ,  $C$  et  $D$  sont des constantes. Peu importe leur valeur, le déphasage n'est pas influencé. On les choisit grâce à deux conditions :

- l'amplitude de  $c_{ij}$  est la même pour les 4 cas

$$\Rightarrow \left\{ \begin{array}{l} A = C \\ B = D \\ B = A \cdot \Omega' \end{array} \right.$$

- le couplage entre les oscillateurs est faible. Comme dans le chapitre 2, on prend  $A, B, C, D < 0.1$

Les 4 configurations sont reprises à la figure 3.5

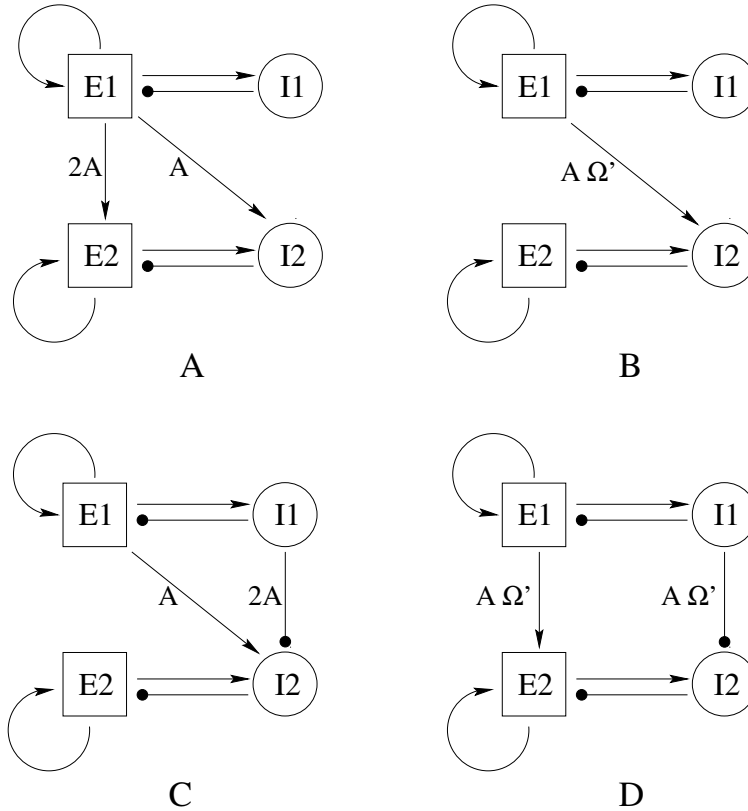


FIG. 3.5 – Configurations de deux oscillateurs couplés donnant des déphasages particuliers. A :  $0^\circ$  de déphasage entre  $E_1$  et  $E_2$  - B :  $90^\circ$  - C :  $180^\circ$  - D :  $270^\circ$ .

#### Vérification à partir du modèle :

Le modèle confirme la théorie. Pour la chaîne de quatre oscillateurs, avec les couplages repris à la figure 3.5, on obtient les résultats de la figure 3.6. Ceci concorde avec ce qui a été prédit : le déphasage entre deux oscillateurs successifs est toujours le même et correspond à la valeur théorique calculée.

### 3.3.4 Bassin de convergence

Rappel : comme les oscillateurs et les connexions entre ceux-ci sont identiques et que le couplage est faible, on s'attend à ce que le déphasage entre deux oscillateurs successifs soit toujours un multiple de  $90^\circ$  (comme il y a 4 oscillateurs en

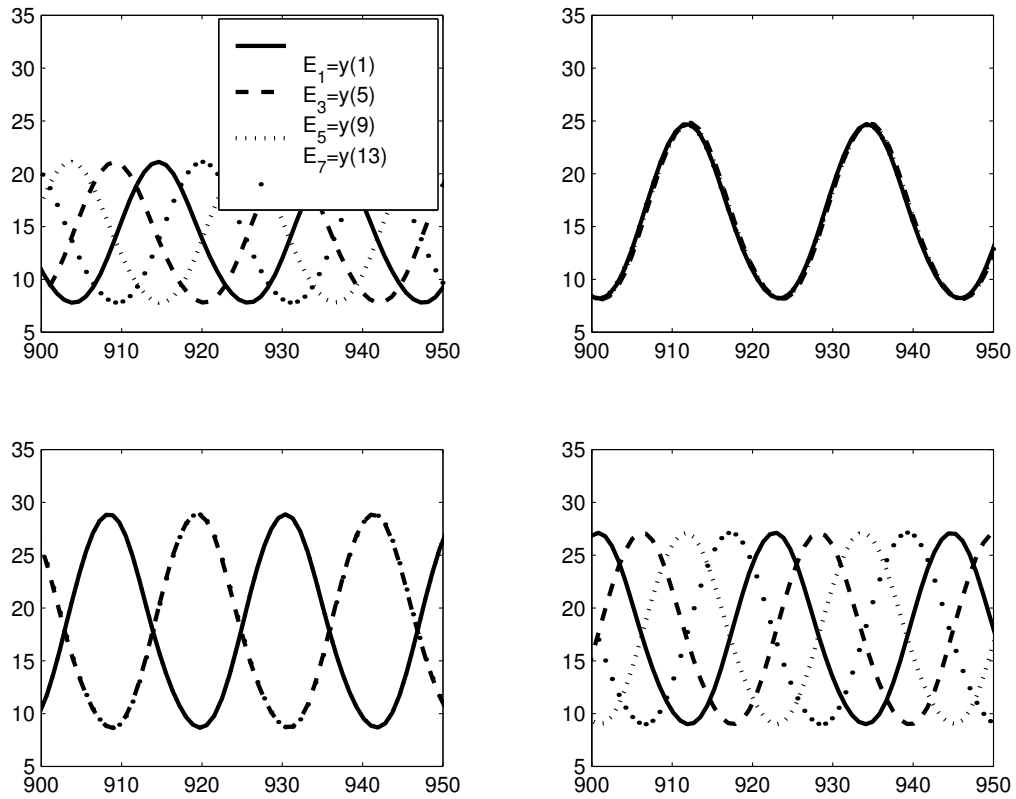


FIG. 3.6 – Chaîne de 4 oscillateurs identiques. Les couplages synaptiques correspondent à ceux de la figure 3.5.

chaîne).

Dans la section précédente on a vérifié que les 4 déphasages possibles existaient bien pour certaines valeurs bien précises des paramètres de couplage. On peut se poser la question suivante : *Quel est le déphasage entre les oscillateurs si le couplage est quelconque ?*

Il faut repartir de la combinaison vectorielle et de l'équation 3.9. Si on introduit le poids des connexions synaptiques dans l'équation, on obtient l'expression de  $c_{ij}$ . On connaît alors le déphasage théorique ( $\psi = \arg c_{ij}$ ). Pour des déphasages proches des déphasages d'équilibre, le système évolue vers le cycle limite d'équilibre. Quand le déphasage théorique s'en éloigne, quant est-il ? Jusqu'à quelle valeur peut-on s'attendre à ce que le système se synchronise sur le cycle limite le

plus proche ?

La réponse est donnée par la modélisation sous Matlab. Pour savoir vers quel état d'équilibre la chaîne de 4 oscillateurs converge, il faut calculer le déphasage théorique donné par 3.9. Le déphasage du cycle limite est alors le déphasage d'équilibre le plus proche du déphasage théorique :

Déphasage théorique	Déphasage du cycle limite
$0^\circ \rightarrow 45^\circ$	$0^\circ$
$45^\circ \rightarrow 135^\circ$	$90^\circ$
$135^\circ \rightarrow 225^\circ$	$180^\circ$
$225^\circ \rightarrow 315^\circ$	$270^\circ$
$315^\circ \rightarrow 360^\circ$	$0^\circ$

### 3.3.5 Limite du système

La théorie développée ne nous permet pas de donner de conclusions dans deux cas :

- quand le déphasage théorique est de  $45^\circ$ ,  $135^\circ$ ,  $225^\circ$  ou  $315^\circ$
- quand le couplage inter-oscillateurs n'est plus faible

Les conclusions suivantes sont déduites du modèle Matlab et non de la théorie.

#### Déphasage théorique de $45^\circ$

Le système peut bifurquer vers un état ou vers un autre. Le cycle limite vers lequel il évolue dépend des conditions initiales. Jusqu'à présent on a toujours dit que les conditions initiales n'influaient pas le système final, ce n'est plus vrai dans ce cas limite.

#### Couplage plus élevé

Jusqu'à présent le couplage entre les 2 neurones d'un même oscillateur a toujours été beaucoup plus important que le couplage entre des oscillateurs (au moins 10 fois). Cette hypothèse de couplage faible se base sur des observations anatomiques. Toutefois, on peut se demander comment va se comporter le système si le couplage inter-oscillateur augmente.

Prenons des couplages entre oscillateurs dix fois plus importants qu'avant (couplage maintenant de l'ordre de celui intra-oscillateur), on remarque ceci :

- Si le déphasage théorique est proche d'un état d'équilibre (déphasage multiple de  $90^\circ$ )  $\rightarrow$  le système évolue comme précédemment

- Si le déphasage théorique est plus éloigné (au moins  $10^\circ$ )  $\rightarrow$  le réseau de neurones n'atteint plus un des 4 états attendus précédemment. Le système n'oscille plus, il atteint un état d'équilibre stable.

### 3.3.6 Cas d'une chaîne à deux oscillateurs

Comme on l'a déjà mentionné, si le couplage ipsi-latéral est nul, le système a étudié se compose de deux oscillateurs identiques avec le couplage de l'un vers l'autre identique. C'est donc une chaîne de deux oscillateurs couplés en cascade. A partir de la chaîne de quatre oscillateurs, on peut tirer les conclusions suivantes :

- les oscillateurs seront déphasé soit de  $0^\circ$  (en concordance de phase), soit déphasé de  $180^\circ$  (opposition de phase)
- les configurations les plus simples qui donnent ces deux déphasages sont les cas A et C de la figure 3.5 page 51.

## 3.4 Etude du reseau modélisant un GCR

### 3.4.1 Prédiction théoriques

Soit le réseau complet de la figure 3.1 avec des couplages non nuls. Examinons les cellules 1, 3, 5, 7 constituant la chaîne de quatre oscillateurs examinée précédemment. Les oscillateurs sont identiques et les couplages égaux ; en plus du couplage en cascade, on retrouve un second terme pour chaque oscillateur, mais qui est le même pour tous. Les conclusions de la section 3.3.1 sont donc toujours valables : les déphasages entre 2 cellules successives de la chaîne sont identiques et peuvent prendre quatre valeurs :  $0^\circ$ ,  $90^\circ$ ,  $180^\circ$ ,  $270^\circ$ .

Si l'on considère maintenant les oscillateurs 1 et 2, on arrive à des conclusions similaires : les déphasages possibles sont de  $0^\circ$  ou de  $180^\circ$ . En fonction des termes de couplage, on peut avoir huit configurations ayant des déphasages différents.

#### Démarches primaires

Les huit configurations évoquées correspondent aux démarches primaires reprises dans le tableau 3.3. Il n'y en a réellement que six différentes car quand le déphasage ipsilatéral est de  $90^\circ$  ou de  $270^\circ$ , on arrive à des cas similaires. C'est le cas de la marche et du saut.

Repos		Pas		Saut		Marche		Bond		Trot	
0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\pm\frac{3}{4}$	$\pm\frac{3}{4}$	$\pm\frac{3}{4}$	$\pm\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$
0	0	0	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	0	0	0	0	$\frac{1}{2}$

TAB. 3.3 – Déphasages pour les six démarches primaires dans le réseau de huit oscillateurs

En plus des trois démarches primaires citées plus haut on en retrouve trois nouvelles : le pronk, le saut et le bond.

**Pronk** : les quatre pattes sont synchronisées, elles se posent en même temps par terre.

**Bond** : les pattes de devant touchent le sol puis le temps suivant se sont les pattes arrières, un temps plus tard ce sont les pattes de devant et ainsi de suite. Les pattes de devant se posent en alternance avec les pattes de derrière.



**Saut** : c'est certainement la démarche la moins connue. Elle peut être décrite comme : les pattes avant touchent le sol, ensuite les pattes arrières touchent, puis trois temps plus tard, les pattes avant touchent le sol. Cette démarche qui paraît peu singulière a été observée pour certains chevaux en rodéo (elle peut être visionnée électroniquement sur <ftp://ftp.math.uh.edu/pub/laode/rodeo>). Ce rythme se retrouve également chez le rat et la gerbille.

### Coefficients synaptiques

S'il est évident que les huit configurations du tableau 3.3 existent, on peut se poser la question de savoir pour quels coefficients synaptiques elles ont lieu.

La théorie développée au chapitre précédent ne nous permet pas de conclure directement. Faisons l'hypothèse que le couplage ipsilatéral n'influence pas le couplage contralatéral et inversement. Dans ce cas, les configurations synaptiques qui donnent les différentes démarches se trouvent facilement.

#### 3.4.2 Simulation

La modélisation sous *Matlab* nous permet de vérifier la dernière hypothèse : le couplage ipsilatéral n'influence pas le couplage contralatéral et inversement.

Les six démarches sont reprises à la figure 3.7

La figure 3.8 montre l'évolution des neurones depuis l'instant  $t = 0$ . On peut remarquer qu'il attendre le temps  $t_1$  pour que les oscillateurs se synchronisent. Ce délai aucune signification biologique. Pour éliminer ce laps de temps, il faut imposer des conditions initiales précises, proches du cycle limite.

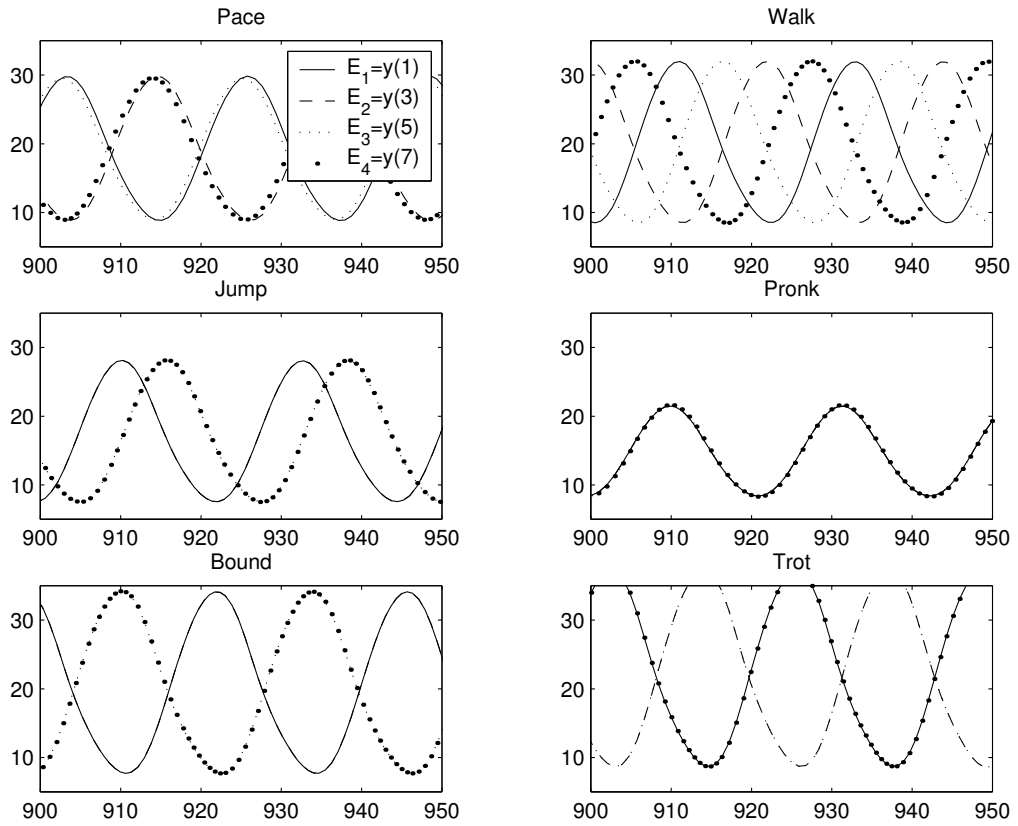


FIG. 3.7 – Simulation des six démarches primaires. Pour chaque graphique, les quatre courbes représentent le taux de spikes des quatre neurones contrôlant les membres.  $E_1$  : membre arrière gauche,  $E_2$  : membre arrière droit,  $E_3$  : membre avant gauche,  $E_4$  : membre avant droit

FIG. 3.8 – Evolution du taux de spikes des quatre neurones contrôlant les membres d'un quadrupède.

### 3.5 Généralisation du GCR pour $2n$ membres

Après avoir considéré les quadrupèdes, nous pouvons nous demander ce qu'il en est pour les animaux à  $2n$  pattes. La généralisation du générateur central de rythme et des démarches se fait très facilement.

#### 3.5.1 Structure du GCR

Pour les quadrupèdes, nous avons émis six suggestions nous permettant de déduire la structure du GCR. Nous allons étendre cette structure pour des animaux à plus de quatre membres. La figure représente le GCR d'un animal à  $2n$  pattes. La structure est semblable à celle rencontrée précédemment :

- le réseau comprend  $4n$  oscillateurs identiques
- il existe deux sortes de couplage : le couplage contralatéral (gauche-droite, bidirectionnel) et le couplage ipsilatéral (d'un même côté, unidirectionnel)
- les  $2n$  premiers oscillateurs contrôlent les  $2n$  membres

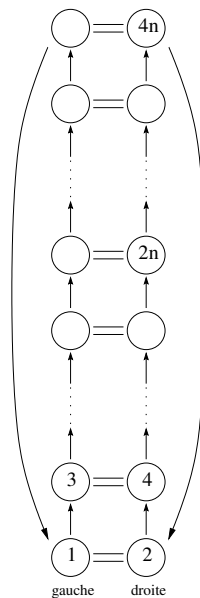


FIG. 3.9 – Générateur Central de Rythme pour un animal à  $2n$  membres. Les doubles lignes représentent le couplage contralatéral; les simples lignes représentent le couplage ipsilatéral.

#### 3.5.2 Démarches et couplage synaptique

Les démarches possibles se trouvent à partir des éléments développés dans la section 3.3. Les déphasages gauche-droite n'ont toujours que deux valeurs pos-

sibles : 0 ou 180 ° .

Pour les déphasages entre deux oscillateurs successifs d'un même côté on repart de l'équation 3.3. La généralisation à  $2n$  oscillateurs donne :

$$t_1[\infty] + t_2[\infty] + \dots + t_{2n}[\infty] = j \cdot P_e \quad (3.11)$$

où  $j$  est un entier compris dans l'intervalle  $[0, 2n-1]$

Comme les oscillateurs sont tous identiques et couplés en cascade de la même manière, on obtient les  $2n$  déphasages possibles :

$$\varphi = \frac{t_e}{P_e} = \frac{j}{2n} \quad (3.12)$$

En considérant les deux couplages, on trouve donc qu'il existe  $4n$  démarches possibles. Contrairement aux quadrupèdes, on ne retrouve pas toutes ces démarches dans la nature. La plupart d'entre elles existent néanmoins.

### Poids des connexions synaptiques

A partir de l'expression de  $c_{ij}$  développée dans l'équation 3.10, on peut trouver les configurations synaptiques donnant les déphasages  $\varphi$  (equation 3.12) pour tous les  $j$ .

# Chapitre 4

## Animation

## Annexes : programmes *Matlab*

## Annexe A

# Oscillateur neuronal : un neurone excitateur et un neurone inhibiteur

### A.1 Simulation d'un oscillateur

# Annexe B

## Modèle de simulation d'un réseau de 8 oscillateurs

### B.1 Programme principal

```
% =====  
% Lancement d'une simulation de 8 oscillateurs  
% couplés selon le modèle de la marche  
% F. Defays  
% janvier 2001  
% =====  
  
clear all; clc;  
  
% Principe :  
  
% On va utiliser la fonction ode45 pour calculer  
% les équations différentielles du type :  
%  $dy/dt = -y + \text{sig}(\sum w_j * y_j)$   
  
% Le réseau de 8 oscillateurs compte 16 neurones,  
% la matrice qui nous donne l'évolution de l'état  
% des 16 neurones est Y, une matrice de 16 colonnes.  
  
% Conditions initiales et initialisation des variables  
% -----  
  
Conditions_Initiales = [1 zeros(1,15)]; % Conditions initiales des yi  
  
h = 1; % Incrément de temps  
Final_Time = 1000; % Temps à la fin des calculs  
Last = Final_Time/h + 1; % Nombre de pas  
Time = h*[0:Last-1]; % Vecteur temps  
  
Stim = [28 5]; % Excitation constante des neurones  
Tau=6; % Constante de temps des neurones  
  
matrice_couplage; % Calcul des 12 termes de couplage
```



## ANNEXE B. MODÈLE DE SIMULATION D'UN RÉSEAU DE 8 OSCILLATEURS

---

```
% Matrice W de dimension ( 3 * 4 )

save entrees W Stim Tau; % Sauver pour pouvoir les loader plus tard

T1 = clock; % Calcul du temps de la simulation

% Résolution des équations différentielles
% -----

% Deux manières possibles :
% - résolution avec ode45 des équations différentielles
% écrites dans la fonction 'equadiff16.m'
% - résolution dans Simulink

fprintf('\n\n Type de modelisation : \n\n');
fprintf('1. Matlab, équations différentielles résolues par ode45 \n');
fprintf('2. Simulink \n\n');
simul = input ('Entrez votre choix :');
fprintf('\n-----\n');

if simul == 0;
    [T,Y] = ode45('equadiff16',[0 Final_Time],Conditions_Initiales);
else
    sim('reseau_8',[0,Final_Time]);
end

save Etat_neurones T Y;

% Calcul du déphasage entre les oscillateurs
% -----

dephasage13=dephasage(1,5); % fonction dephasage créée,
dephasage12=dephasage(1,3); % voir autre script

fprintf('\n Déphasages :\t* %2.1f° entre le neurone excitateur 1 et le neurone excitateur 3', dephasage13(1));
fprintf('\n -----\t* %2.1f° entre le neurone excitateur 1 et le neurone excitateur 2\n', dephasage12(1));
fprintf('-----\n');

% Plot : état des neurones E des 4 premiers oscillateurs
% -----

figure(1);
Zb = plot(T, Y(:,1),'-',T, Y(:,3),'--', T, Y(:,5),':', T, Y(:,7),'.'.');
%set(Zb, 'LineWidth', 2)
xlabel('Temps (ms)');
axis([900 950 0 40]);
legend('E_1=y(1)', 'E_2=y(3)', 'E_3=y(5)', 'E_4=y(7)');
title('Etat des 4 premiers neurones excitateurs représentant l''état des 4 membres');
```

## B.2 Création de la matrice de couplage

```
% =====  
% Construction de la matrice de  
% couplage des 8 oscillateurs  
% F. Defays  
% avril 2001  
% =====  
  
% Principe :  
  
% Un oscillateur est couplé avec deux autres oscillateurs.  
% On retrouve donc trois composantes de couplage :  
% - l'auto couplage (au sein même de l'oscillateur)  
% - le couplage ipsilatéral (d'un même côté, unilatéral)  
% - le couplage contralatéral (gauche-droite, bilatéral)  
  
% Pour chaque composante, il y a 4 facteurs. En effet un  
% oscillateur est composé d'un neurone excitateur et d'un  
% neurone inhibiteur. Ainsi quand l'oscillateur 1  
% influence l'oscillateur 2, on retrouve 4 poids  
% synaptiques différents :  
% - neurone excitateur 1 vers le neurone excitateur 2  
% - neurone excitateur 1 vers le neurone inhibiteur 2  
% - neurone inhibiteur 1 vers le neurone excitateur 2  
% - neurone inhibiteur 1 vers le neurone inhibiteur 2  
  
% On va avoir 12 termes de couplage dans une matrice  
% ( 3*4 ). Les couplages contra et ipsi - latéraux  
% sont des couplages faibles, on lse gardera au moins  
% 10 fois plus petits que le couplage propre.  
  
% Auto couplage :  
% -----  
  
Wa=1*[1 1 -1 0]; % il est toujours le même et ne  
% dépend que du type d'oscillateur  
% considéré.  
  
% Couplage ipsilatéral : on a le choix entre  
% -----4 configurations  
  
fprintf('\nCouplage ipsilatéral (d''un même côté)\n')  
fprintf(' 1. Déphasage de 0 ř\n')  
fprintf(' 2. Déphasage de 90 ř\n')  
fprintf(' 3. Déphasage de 180 ř\n')  
fprintf(' 4. Déphasage de 270 ř\n')  
Couplage_Ipsi=input('Entrez votre choix : ');  
  
while (Couplage_Ipsi~=1 & Couplage_Ipsi~=2 & ... % pour être sur que l'entrée  
Couplage_Ipsi~=3 & Couplage_Ipsi~=4) % est possible  
  
fprintf('\nVotre entrée n'est pas correcte,\n')  
fprintf('vous devez rentrer un chiffre de 1 à 4\n')  
Couplage_Ipsi=input('Nouveau votre choix : ');  
  
end
```

## ANNEXE B. MODÈLE DE SIMULATION D'UN RÉSEAU DE 8 OSCILLATEURS

---

```
if Couplage_Ipsi==1 % Ces valeurs ont été
    Wi=0.01*[6 3 0 0]; % numériquement à
elseif Couplage_Ipsi==2 % l'aide de la théorie
    Wi=0.01*[0 8 0 0];
elseif Couplage_Ipsi==3
    Wi=0.01*[0 3 0 -6];
elseif Couplage_Ipsi==4
    Wi=0.01*[8 0 0 -8];
end

% Couplage ipsilatéral : on a le choix entre
% -----2 configurations

fprintf('\nCouplage contralatéral (gauche - droite)\n')
fprintf(' 1. Déphasage de 0 ř\n')
fprintf(' 2. Déphasage de 180 ř\n')
Couplage_contralateral=input('Entrez votre choix : ');

while (Couplage_contralateral~=1 & Couplage_contralateral~=2)

    fprintf('\nVotre entrée n'est pas correcte\n')
    fprintf('vous devez rentrer un chiffre de 1 à 2\n')
    Couplage_contralateral=input('Nouveau choix : ');
end

if Couplage_contralateral==1
    Wt=0.01*[6 3 0 0];
elseif Couplage_contralateral==2
    Wt=0.01*[0 3 0 -6];
end

% Matrice de couplage finale :
% -----
fprintf('\n-----\n')
fprintf('\n\n Matrice de couplage W : \t');
fprintf('%+2.2f ',Wa);
fprintf('\t: auto-couplage \n ----- \t');
fprintf('%+2.2f ',Wi);
fprintf('\t: couplage ipsilatéral \n \t\t\t\t');
fprintf('%+2.2f ',Wt);
fprintf('\t: couplage contralatéral \n');
fprintf('\n-----\n')

W=[Wa;Wi;Wt];
```

### B.3 Equations différentielles

```
% =====
% Equations différentielles régissant
% l'état des 16 neurones
% F. Defays
% avril 2001
% =====

function dy = equadiff(t,y)

load entrees; % Pour ramener les valeurs de
% - A(couplage entre les 2 oscillateurs)
% - Stim (les u_i d'entrée des 4 neurones)
% - Tau(les constantes de temps des 4 neurones)

wa1 = W(1,1); wa2 = W(1,2); wa3 = W(1,3); wa4 = W(1,4);
wi1 = W(2,1); wi2 = W(2,2); wi3 = W(2,3); wi4 = W(2,4);
wt1 = W(3,1); wt2 = W(3,2); wt3 = W(3,3); wt4 = W(3,4);

dy = zeros(16,1); % vecteur colonne initialisant dy

dy(1) = 1/Tau*(-y(1) + sig(wa1*y(1) +wa3*y(2) +wi1*y(13) +wi3*y(14) +wt1*y(3) +wt3*y(4) +Stim(1)));
dy(2) = 1/Tau*(-y(2) + sig(wa2*y(1) +wa4*y(2) +wi2*y(13) +wi4*y(14) +wt2*y(3) +wt4*y(4) +Stim(2)));

dy(3) = 1/Tau*(-y(3) + sig(wa1*y(3) +wa3*y(4) +wi1*y(15) +wi3*y(16) +wt1*y(1) +wt3*y(2) +Stim(1)));
dy(4) = 1/Tau*(-y(4) + sig(wa2*y(3) +wa4*y(4) +wi2*y(15) +wi4*y(16) +wt2*y(1) +wt4*y(2) +Stim(2)));

dy(5) = 1/Tau*(-y(5) + sig(wa1*y(5) +wa3*y(6) +wi1*y(1) +wi3*y(2) +wt1*y(7) +wt3*y(8) +Stim(1)));
dy(6) = 1/Tau*(-y(6) + sig(wa2*y(5) +wa4*y(6) +wi2*y(1) +wi4*y(2) +wt2*y(7) +wt4*y(8) +Stim(2)));

dy(7) = 1/Tau*(-y(7) + sig(wa1*y(7) +wa3*y(8) +wi1*y(3) +wi3*y(4) +wt1*y(5) +wt3*y(6) +Stim(1)));
dy(8) = 1/Tau*(-y(8) + sig(wa2*y(7) +wa4*y(8) +wi2*y(3) +wi4*y(4) +wt2*y(5) +wt4*y(6) +Stim(2)));

dy(9) = 1/Tau*(-y(9) + sig(wa1*y(9) +wa3*y(10) +wi1*y(5) +wi3*y(6) +wt1*y(11) +wt3*y(12) +Stim(1)));
dy(10) = 1/Tau*(-y(10) + sig(wa2*y(9) +wa4*y(10) +wi2*y(5) +wi4*y(6) +wt2*y(11) +wt4*y(12) +Stim(2)));

dy(11) = 1/Tau*(-y(11) + sig(wa1*y(11) +wa3*y(12) +wi1*y(7) +wi3*y(8) +wt1*y(9) +wt3*y(10) +Stim(1)));
dy(12) = 1/Tau*(-y(12) + sig(wa2*y(11) +wa4*y(12) +wi2*y(7) +wi4*y(8) +wt2*y(9) +wt4*y(10) +Stim(2)));

dy(13) = 1/Tau*(-y(13) + sig(wa1*y(13) +wa3*y(14) +wi1*y(9) +wi3*y(10) +wt1*y(15) +wt3*y(16) +Stim(1)));
dy(14) = 1/Tau*(-y(14) + sig(wa2*y(13) +wa4*y(14) +wi2*y(9) +wi4*y(10) +wt2*y(15) +wt4*y(16) +Stim(2)));

dy(15) = 1/Tau*(-y(15) + sig(wa1*y(15) +wa3*y(16) +wi1*y(11) +wi3*y(12) +wt1*y(13) +wt3*y(14) +Stim(1)));
dy(16) = 1/Tau*(-y(16) + sig(wa2*y(15) +wa4*y(16) +wi2*y(11) +wi4*y(12) +wt2*y(13) +wt4*y(14) +Stim(2)));
```

## B.4 Fonction sigmoïde

```
function [sigmoide] = sig(x)
M = 100;
N = 2;
sigma=30;

sigmoide = (M*x.^N)./(sigma^N+x.^N);
sigmoide = sigmoide.*(x>0);
```

## B.5 Calcul du déphasage entre deux neurones

```
% =====  
% Calcul du déphasage entre deux signaux  
% F. Defays  
% avril 2001  
% =====  
  
% Principe :  
  
% On rentre 2 numéros de neurones et la fonction  
% donne la période d'oscillation (qui est la  
% même pour les deux neurones) et le déphasage  
% entre les deux.  
  
% Le déphasage est calculé durant la fin de la  
% simulation pour être sûr qu'on soit bien en  
% cycle limite, on repère 13 maximums des  
% oscillations et on fait une moyenne sur  
% ces valeurs  
  
function [dephasage,periode] = dephasage(y1,y2);  
  
load Etat_neurones; % matrice de 16 colonnes donnant  
% l'état des 16 neurones au  
% cours du temps  
  
long_y = length(Y); % longueur de la matrice  
  
i = long_y-400; % début des calculs : temps  
% final - 400 pour être sûr  
% d'être en cycle limite  
  
% Initialisation de variables  
% -----  
  
j=i;  
condition1=1; condition2=1;  
valeur_ref=10; dephasage=0;  
lg=13;  
  
% Calcul de 13 maximums consécutifs  
% des oscillations du neurone i :  
% -----  
  
while condition1~=lg  
  
    if (Y(i+1,y1)<Y(i,y1) & ... % On balaye la colonne i de Y et  
        Y(i-1,y1)<Y(i,y1)); % on repère les maximums  
  
        t_y1_max(condition1) = T(i,1); % les valeurs de T (temps) où  
        condition1=condition1+1; % ont lieu les 13 maximums consécutifs  
        % sont rentrés dans le vecteur t_y1_max  
    end  
  
    i=i+1;  
  
    if i==long_y-1  
        condition1=lg;
```

## ANNEXE B. MODÈLE DE SIMULATION D'UN RÉSEAU DE 8 OSCILLATEURS

---

```
end

end

% Calcul de 13 maximums consécutifs
% des oscillations du neurone j :
% -----

while condition2~=lg

    if (Y(j+1,y2)<Y(j,y2) & ... % On balaye la colonne i de Y et
        Y(j-1,y2)<Y(j,y2)); % on repère les maximums

        t_y2_max(condition2) = T(j,1); % les valeurs de T (temps) où
        condition2=condition2+1; % ont lieux les 13 maximums consécutifs
        % sont rentrés dans le vecteur t_y2_max
    end

    j=j+1;

    if j==long_y-1
        condition2=lg;
    end

end

% Calcul de la période des 2 oscillations :
% -----

periode = (t_y1_max(1) - t_y1_max(lg-1))/(lg-2); % periode du neurone i
periode2 = (t_y2_max(1) - t_y2_max(lg-1))/(lg-2); % periode du neurone j

% Calcul du déphasage entre les 2 oscillations :
% -----

deph = t_y2_max-t_y1_max; % vecteur donnant 13
% déphasages consécutifs

dephasage = (sum(deph)/(lg-1)); % moyenne des déphasages
dephasage = dephasage / periode * 360; % déphasage en degrés

if dephasage > 180 % Pour avoir un déphasage
    dephasage = dephasage-360; % compris entre -180 et
elseif dephasage < -180 % 180 degres
    dephasage = dephasage+360;
end
```

# Annexe C

## Visualisation de la marche d'un quadrupède

### C.1 Programme principal

```
% =====  
% Visualisation d'une trajectoire  
% de 4 pattes à deux articulations  
% F. Defays  
% avril 2001  
% =====  
  
close all; clear all;  
  
% Principe :  
% -----  
  
% On part du vecteur Y(i) représentant l'état des membres.  
% Ce qui nous intéresse, c'est de lancer un cycle de marche pour  
% Chaque maximum local de Y(i).  
  
% Comme la période d'oscillation n'est pas toujours la même, on crée  
% un vecteur Periode qui donne les temps entre deux maximums  
% consécutifs.  
% En partant de ce vecteur Periode on lance des cycles de marche  
% de période Periode(j) les uns à la suite des autres.  
  
  
% Génération d'oscillations :  
% -----  
  
%T_final = 200; % Sinusoïde similaire représentant un cycle  
%x = [1 : 1 : T_final]; % limite : l'amplitude et la période sont  
%Cycle_Lim = 17 + 11 * sin(x/4); % semblables à celles du cycle limite du  
% réseau de neurones  
  
%load Y; % Permet de ne pas faire tourner  
% le modèle à chaque fois  
  
modele16; % Lancement du modèle des 8 oscillateurs couplés  
% On en tire une matrice de 16 vecteurs Y(:,i)
```



## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
% avec l'état des 16 neurones

Cycle_Lim = [ Y(:,1) Y(:,3) Y(:,5) Y(:,7) ]; % Seuls les 4 premiers neurones
% excitateurs nous intéressent

% Repérage des pics du cycle limite :
% -----

for k = 1 : 4

    j = 1;

    for i = 2 : (length(Cycle_Lim) - 1)

        if ( sign(Cycle_Lim(i,k) - Cycle_Lim(i-1,k)) == 1 & ... % Condition pour avoir
            sign(Cycle_Lim(i+1,k) - Cycle_Lim(i,k)) == -1) % un maximum

            maximum(j+1,k) = i; % Vecteur temporel : valeurs où il y
            % a un maximum local du cycle limite

            Periode(j,k) = maximum(j+1,k) - maximum(j,k); % Vecteur : temps entre deux
            % maximums consécutifs
            j = j + 1;

        end

    end

end

periode_moyenne = mean(Periode);
periode_moyenne = mean(periode_moyenne);

save periode Periode periode_moyenne;

% Animation :
% -----

[y_sabot,Fs_sabot,bits_sabot] = wavread('sound17.wav'); % Décomposition d'un son .wav
nombre_de_pas=[0,0];
%deph = [0 0.5 0.5 1]; % Déphasage des oscillateurs par
% rapport à l'oscillateur 1

% Initialisation de variables :

vectAG = [0;0;0;0;0;0]; % Initialisation des vecteurs
vectAD = [0;0;0;0;0;0]; % où on l'on reprend les
vectDG = [0;0;0;0;0;0]; % coordonnées des 3 points
vectDD = [0;0;0;0;0;0]; % de chaque membre
vectson = 0;

nbre_cycles = 4;

for ii = length(Periode)-nbre_cycles-1 : length(Periode)-1
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
%if sum(ii==maximum(:,1))==1;

    %sound(y_sabot,Fs_sabot,bits_sabot); % Lecture du son

    periode = Periode(ii); % Période considérée

    nombre_de_pas = nombre_de_pas(1) + 1; % vecteur pour avoir une avance
    % horizontale d'un pas à l'autre

    save periode periode periode_moyenne nombre_de_pas; % Valeurs à sauver pour
% la fonction marcheFonction.m

    % Calcul du déphasage des 3 derniers
% oscillateurs par rapport au premier

    for j = 2 : 4

        m=1;
        while maximum(m,j) < maximum(ii,1)
            m = m+1;
        end

        deph(j) = (maximum(m,j) - maximum(ii,1)) / periode;

    end

    marche4 % Lancement du programme qui calcule les
% coordonnées des points

end

pas_visual = 50;
visualisation;
```

## C.2 Création d'un cycle de marche pour les 4 membres

```
% =====
% Création d'un cycle de marche pour les 4 membres
% Pour chaque patte, calcul des trajectoires des
% 3 points Xp, Yp, Zp

% F. Defays
% avril 2000
% =====

% Principe :

% La fonction 'MarcheFonction.m' calcule les coordonnées
% des 3 points d'une jambe. On lance cette fonction pour
% un membre de référence : la patte arrière gauche.

% En fonction du déphasage et des coordonnées de la jambe
% de référence, on calcule les coordonnées des 3 autres
% membres.

% Pour chaque cycle, les déphasages sont recalculés dans
% le programme 'patte11.m' .

% Au fur et à mesure des cycles, les coordonnées de chaque
% membre sont stockées dans des matrices. Une fois que
% ces matrices ont été calculées, elles servent à lancer
% la visualisation 'visualisation.m' .

% Calculs des coordonnées des 3 points de chaque patte :
% -----

% Patte de référence (avant gauche):
% -----

AG = MarcheFonction(0); % Fonction qui calcule les coordonnées
% des 3 points
AG2 = MarcheFonction(1); % Patte AG 1 pas à l'avance

l_AG = length(AG);

load t_sim;

% Patte avant droite:
% -----

% On prend la fin du signal AG et le début du signal AG suivant (AG2)

deph_AD = deph(2); % Déphasage de l'oscillateur par
% rapport à l'oscillateur 1

r_AD = round(l_AG * deph_AD) + 1; % Donne la partie du vecteur AG
% qu'on garde et celle de AG2
                                % qu'on prend

AD_1 = [ AG(:,r_AD:l_AG) ]; % Partie de AG
AD_2 = [ AG2(:,1:(r_AD-1)) ]; % Partie de AG2
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
AD = [AD_1 AD_2]; % Donne les coordonnées des 3 points

dec_h_AD = 2 * dist_Xp * deph_AD; % Décalage pour que les abscisses
% concordent

% Patte avant droite: idem que pour la 2ème patte ...
% -----

deph_DG = deph(3);
r_DG = round(l_AG * deph_DG) + 1;

DG_1 = [ AG(:,r_DG:l_AG) ];
DG_2 = [ AG2(:,1:(r_DG-1)) ];

DG = [DG_1 DG_2];

dec_h_DG = 2 * dist_Xp * deph_DG;

% Patte avant droite:
% -----

deph_DD = deph(4);
r_DD = round(l_AG * deph_DD) + 1;

DD_1 = [ AG(:,r_DD:l_AG) ];
DD_2 = [ AG2(:,1:(r_DD-1)) ];

DD = [DD_1 DD_2];

dec_h_DD = 2 * dist_Xp * deph_DD;

% Calcul du vecteur son: vaut 1 quand un son doit être
% -----joué, sinon vaut 0

son_AG = [ 1 zeros(1,l_AG-1) ];
son_AD = [ son_AG(r_AD:l_AG) son_AG(1:(r_AD-1)) ];
son_DG = [ son_AG(r_DG:l_AG) son_AG(1:(r_DG-1)) ];
son_DD = [ son_AG(r_DD:l_AG) son_AG(1:(r_DD-1)) ];

son = son_AG + son_AD + son_DG + son_DD; % somme des sons des
% 4 pattes
clear son_AG son_AD son_DG son_DD;

% Matrices des ordonnées x_IJ et des
% abscisses y_IJ des 4 membres pour
% le cycle considéré :
% -----

x_AG = [ AG(1,:) ; AG(3,:) ; AG(5,:) ];
y_AG = [ AG(2,:) ; AG(4,:) ; AG(6,:) ];

x_AD = [ AD(1,:) ; AD(3,:) ; AD(5,:) ] - dec_h_AD + 5;
y_AD = [ AD(2,:) ; AD(4,:) ; AD(6,:) ] + 5;

x_DG = [ DG(1,:) ; DG(3,:) ; DG(5,:) ] - dec_h_DG + 30;
y_DG = [ DG(2,:) ; DG(4,:) ; DG(6,:) ];
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
x_DD = [ DD(1,:) ; DD(3,:) ; DD(5,:) ] - dec_h_DD + 35;  
y_DD = [ DD(2,:) ; DD(4,:) ; DD(6,:) ] + 5;
```

```
% Matrice des coordonnées des membres  
% depuis l'instant initial :  
% -----
```

```
vectAG = [ vectAG [x_AG ; y_AG] ];  
vectAD = [ vectAD [x_AD ; y_AD] ];  
vectDG = [ vectDG [x_DG ; y_DG] ];  
vectDD = [ vectDD [x_DD ; y_DD] ];
```

```
vectson = [vectson son]; % vecteur son
```

## C.3 Calcul de la trajectoire des articulations d'un membre

```
% =====  
% Création d'un cycle de marche pour un membre  
% Calculs des trajectoires des 3 points Xp, Yp, Zp  
% F. Defays  
% avril 2000  
% =====  
  
% Principe :  
  
% On doit trouver l'ordonnée et l'abscisse de 3 points :  
% - la hanche  
% - le genou  
% - le pied  
% Le mouvement est décomposé en 2 parties : quand le pied  
% est en l'air et quand il est par terre.  
  
% Quand le pied est par terre, la hache part de derrière et  
% accomplit un arc de cercle en gardant la jambe tendue.  
% Quand le pied est en l'air, la hache reste au même endroit.  
% Dans les deux cas, la position du genou se trouve simplement  
% en gardant la longueur de la cuisse et du molet constants.  
  
function [Y_membre] = marcheFonction(retard)  
  
load periode; % donnent les variables periode,  
% periode_moyenne et nombre_de_pas  
  
nombre_de_pas = nombre_de_pas + retard; % Permet d'avoir une avance  
% horizontale (fonction continue)  
  
l1=7; % Longueur de la jambe  
l2=l1;  
  
t_sim = 5; % Temps d'une demi-simulation  
dt = 0.001 * periode_moyenne/periode; % incrément de temps  
t = [0 : dt : t_sim]; % Vecteur temporel  
  
% Calcul de la trajectoire de Xp :  
% -----  
  
% 1ère partie : pied posé par terre  
  
speed_Xp = 2; % Vitesse d'avance du membre  
  
dist_Xp = speed_Xp * t_sim; % Distance parcourue  
  
Xp_x0 = (2* dist_Xp) * (nombre_de_pas - 1); % Abscisse de départ  
  
r_x = l1 + l2; % Rayon du cercle  
  
x_c = dist_Xp/2 + Xp_x0; % Centre du cercle  
  
Xp_x1 = [ Xp_x0 + speed_Xp .* t ]; % Abscisse du point : avance linéaire  
Xp_y1 = [ sqrt(r_x^2 - (Xp_x1-x_c).^2) ]; % Ordonnée du point : arc de cercle
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
Xp1 = [ Xp_x1 ; Xp_y1 ]; % Vecteur de trajectoire

% 2ème partie : pied en l'air

Xp_x2 = Xp_x1 + dist_Xp;
Xp_y2 = Xp_y1;

Xp2 = [ Xp_x2 ; Xp_y2 ]; % Vecteur de trajectoire

Xp = [Xp1 Xp2]; % Vecteur de trajectoire des 2 parties

% Calcul de la trajectoire de Zp :
% -----

% 1ère partie : pied posé par terre

Zp_x1 = [0 .* t + x_c];
Zp_y1 = [0 .* t];
Zp1 = [ Zp_x1 ; Zp_y1 ]; % Vecteur de trajectoire

% 2ème partie : pied en l'air

r_z = 4*l1; % Rayon du cercle

z_c = 3*dist_Xp/2 + Xp_x0; % Centre du cercle

Zp_x2 = [ x_c + 2*speed_Xp .* t ]; % Ordonné du point : avance linéaire
Zp_y2 = [ sqrt(r_z^2 - (Zp_x2-z_c).^2) ] ... % Abscisse du point : arc de cercle
        - [ sqrt(r_z^2 - (Zp_x1(1) - z_c)^2) ];

Zp2 = [ Zp_x2 ; Zp_y2 ]; % Vecteur de trajectoire

Zp = [Zp1 Zp2]; % Vecteur de trajectoire des 2 parties

% Calcul de la trajectoire de Yp :
% -----
% On la déduit de Xp et de Zp : le molet et la cuisse doivent garder la même
% longueur, on peut donc trouver les coordonnées du genou si on connaît celles
% de la hanche et celles du pied.

% Résolution d'une équation du second degré:

A = [ 4 * ( Xp(1,:) - Zp(1,:) ).^2 + 4 .* (Xp(2,)-Zp(2,)).^2 ];
B = [ - ( Xp(1,:) + Zp(1,:) ) .* A ];
C = [ ( Xp(1,).^2 + Xp(2,).^2 - Zp(1,).^2 - Zp(2,).^2 ).^2 ...
      + 4 * ( Xp(2,) - Zp(2,) ).^2 .* ( Zp(1,).^2 + Zp(2,).^2 - l1^2) ...
      - 4 * ( Xp(1,).^2 + Xp(2,).^2 - Zp(1,).^2 - Zp(2,).^2 ) .* Zp(2,) .* ( Xp(2,) - Zp(2,) ) ];

Yp_x = [ ( - B + real( (B.^2-4*A.*C).^ 0.5 ) ) ./ (2*A) ];
Yp_y = [ Zp(2,) + ( l1^2 - (Zp(1,)-Yp_x).^2 ).^ 0.5 ];

Yp = [Yp_x ; Yp_y]; % Vecteur de trajectoire
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

```
Y_membre = [ Xp ; Yp ; Zp ]; % Matrice de sortie : donne les coordonnées  
% ( abscisse , ordonnée ) des 3 points
```

```
save t_sim t_sim dt dist_Xp;
```



## C.4 Animation visuelle de la marche

```
% =====
% Animation de la marche à partir d'une matrice
% reprenant les coordonnées des 3 points de chacun
% des 4 membres
% F. Defays
% avril 2000
% =====

% Principe :

% La fonction 'line(X,Y)' permet de tracer des droites
% entre les coordonnées Xi et Yi des éléments des
% vecteurs X et Y.

% On les trace une première fois (valeurs initiales),
% ensuite on rafraîchit l'image à l'aide de la fonction
% 'set' et des propriétés XData et YData qu'on fait
% évoluer.

figure(2); axis([0 130 -10 30]); axis manual;

% Valeurs initiales :

X_AG = [ vectAG(1,1) ; vectAG(2,1) ; vectAG(3,1) ];
Y_AG = [ vectAG(4,1) ; vectAG(5,1) ; vectAG(6,1) ];

X_AD = [ vectAD(1,1) ; vectAD(2,1) ; vectAD(3,1) ];
Y_AD = [ vectAD(4,1) ; vectAD(5,1) ; vectAD(6,1) ];

X_DG = [ vectDG(1,1) ; vectDG(2,1) ; vectDG(3,1) ];
Y_DG = [ vectDG(4,1) ; vectDG(5,1) ; vectDG(6,1) ];

X_DD = [ vectDD(1,1) ; vectDD(2,1) ; vectDD(3,1) ];
Y_DD = [ vectDD(4,1) ; vectDD(5,1) ; vectDD(6,1) ];

% Lignes :

h1 = line(X_AG,Y_AG);
h2 = line(X_AD,Y_AD);
h3 = line(X_DD,Y_DD);
h4 = line(X_DD,Y_DD);

% Propriétés permanentes des lignes :

set(h1 , 'EraseMode','background' , 'Linewidth',3 , 'Color','Blue');
set(h2 , 'EraseMode','background' , 'Linewidth',3 , 'Color','Black');
set(h3 , 'EraseMode','background' , 'Linewidth',3 , 'Color','Blue');
set(h4 , 'EraseMode','background' , 'Linewidth',3 , 'Color','Black');

hold off;

% Rafraîchissement de l'image : changement des coordonnées
% des 3 points de chaun des 4 membres :

for i = 1 : pas_visual : t_sim*nbre_cycles*2/dt
```

## ANNEXE C. VISUALISATION DE LA MARCHE D'UN QUADRUPÈDE

---

```
X_AG = [ vectAG(1,i) ; vectAG(2,i) ; vectAG(3,i) ];
Y_AG = [ vectAG(4,i) ; vectAG(5,i) ; vectAG(6,i) ];

X_AD = [ vectAD(1,i) ; vectAD(2,i) ; vectAD(3,i) ];
Y_AD = [ vectAD(4,i) ; vectAD(5,i) ; vectAD(6,i) ];

X_DG = [ vectDG(1,i) ; vectDG(2,i) ; vectDG(3,i) ];
Y_DG = [ vectDG(4,i) ; vectDG(5,i) ; vectDG(6,i) ];

X_DD = [ vectDD(1,i) ; vectDD(2,i) ; vectDD(3,i) ];
Y_DD = [ vectDD(4,i) ; vectDD(5,i) ; vectDD(6,i) ];

set(h2 , 'Xdata',X_AD , 'Ydata',Y_AD) ;
set(h1 , 'Xdata',X_AG , 'Ydata',Y_AG) ;
set(h4 , 'Xdata',X_DD , 'Ydata',Y_DD) ;
set(h3 , 'Xdata',X_DG , 'Ydata',Y_DG) ; drawnow;

% Son :

for j = 0 : pas_visual

    if vectson(i+j)==1
        sound(y_sabot,Fs_sabot,bits_sabot); % Lecture du son
    end

end

end

hold off;
```

# Bibliographie

- [1] H.R. Wilson  
*Spikes, Decisions and Actions - dynamical foundations of neuroscience*  
Oxford University Press, 1999
  
- [2] M. Golubitsky, I. Stewart  
*Symmetry and pattern formation in coupled cell networks*  
Volumes in Mathematics and its Applications 115, Springer, New York,  
1999, 65-82
  
- [3] M.F. Mear, B.W. Connors, M.A. Paradiso  
*Neurosciences à la découverte du cerveau*  
Pradel, 1996
  
- [4] R. Sepulchre  
*Complément de théorie des systèmes*  
ULG, 2000
  
- [5] F.C. Hoppensteadt, E.M. Izhikevich  
*Synaptic organizations and dynamical properties of weakly connected neural oscillators*  
Biological Cybernetics 75, 117-127(1996)
  
- [6] R.O. Dror, C.C. Canavier, R.J. Butera, J.W. Clark, J.H. Byrne  
*A mathematical criterion based on phase response curves for stability in a ring of coupled oscillators. I. Analysis of a canonical model*  
Biological Cybernetics 80, 11-23 (1999)
  
- [7] M. Golubitsky, I. Stewart, P.L. Buono and J.J. Colins  
*The role of symmetry in locomotor central pattern generators and animal gaits*  
Nature 401 693-695 (1999)

- [8] M. Golubitsky, I. Stewart, P.L. Buono and J.J. Colins  
*A modular network for legged locomotion*  
Physica D 115 56-72 (1998)
- [9] I. Epstein, M. Golubitsky  
*Symmetric patterns in linear arrays of coupled cells*  
Chaos 3 1-5 (1993)
- [10] M. Golubitsky, I. Stewart, B. Dionne  
*Coupled cells : wreath products and direct products*  
Dynamics, Bifurcation and Symmetry 127-138 (1994)
- [11] A.P. Dias  
*Hopf bifurcation for wreath products*  
Nonlinearity 11 (247-264) (1998)
- [12] M. Golubitsky, I. Stewart  
*Patterns of oscillation in coupled cell systems*  
(2000)
- [13] S. Grillner  
*Neural networks for vertebrate locomotion*  
Scientific American 64 (1996)