

THESE

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR en MATHEMATIQUE

ECOLE DOCTORALE MATHEMATIQUES et INFORMATIQUES de BORDEAUX

Présentée par

Grégory Dumont

Analyse de modèles de population de neurones: cas des neurones à réponse postsynaptique par saut de potentiel

Soutenue le 24 octobre 2012
Devant la Commission d'Examen

JURY

M. Alexandre	Frédéric	Rapporteur
M. Boraud	Thomas	Examineur
M. Cordier	Stéphane	Rapporteur
M. Hakim	Vincent	Examineur
M. Henry	Jacques	Directeur de thèse
M. Iollo	Angello	Président du jury

Remerciements

La présente étude n'aurait pas été possible sans le bienveillant soutien de certaines personnes. Je voudrais les prier d'accueillir ici tous mes sentiments de gratitude en acceptant mes remerciements.

Je tiens à remercier en tout premier lieu Jacques Henry qui a dirigé cette thèse dans la continuité de mon stage de Master. Il a toujours été disponible pour d'intenses discussions mathématiques. Pour tout cela, sa confiance et son soutien je le remercie vivement.

Qu'il me soit permis de remercier Pierre Del Moral pour la clarté de ses explications sur les phénomènes stochastiques, une grande partie des résultats numériques de cette thèse lui sont redevables.

Je remercie chaleureusement Thomas Boraud pour ces réponses aux questions sur la modélisation d'une population de neurones que nous nous posions tout au long de ces trois années.

Un sincère remerciement à tous les membres du jury d'avoir accepté de superviser ce travail de thèse.

Je remercie tous mes collègues doctorants de l'université de Bordeaux.

A ma famille.

Résumé

Ce travail de thèse concerne la modélisation mathématique et l'étude du comportement d'une population de neurones. Dans tout ce travail on s'arrêtera principalement sur une population de neurones auto-excitateurs où chaque cellule du réseau est supposée suivre la loi de l'intègre et tire. Néanmoins nous aborderons au détour d'un chapitre la modélisation d'une population de neurones inhibiteurs, et dans une dernière partie, nous discuterons la modélisation d'une population de neurones obéissant au modèle Ermentrout-Kopell aussi appelé le théta-neurone.

L'angle de vue adopté dans cette thèse est donné par l'approche densité de population. Cette approche, dont nous rappellerons en détail les hypothèses et la construction, a été introduite il y a maintenant plus d'une dizaine d'années afin de faciliter la simulation d'une grande population de neurones. Dit plus précisément, une telle approche donne une équation aux dérivées partielles sur la densité de population de neurones dans l'espace d'état formé des potentiels admissibles du neurone. Nous ferons de plus l'hypothèse que la réponse d'un neurone à l'arrivée d'une impulsion est une dépolarisation instantanée, autrement dit un saut de potentiel. Comme nous le verrons, cette équation aux dérivées partielles est non linéaire (à cause du couplage de la population) et non locale (à cause du saut de potentiel). Si cette idée est compliquée et abstraite, elle a néanmoins prouvé tout au long de ces dix dernières années son importance dans la simulation numérique des grands réseaux.

Il s'agit avant tout dans ce travail de thèse de donner un cadre mathématique adéquat aux équations aux dérivées partielles qui surgissent d'une telle approche. Ainsi nous discuterons, selon les différents choix de modélisation, du caractère bien posé du modèle par densité de population et de sa possible explosion en temps fini. Nous discuterons comment la prise en compte d'hypothèses réalistes supplémentaires dans la modélisation, comme le retard entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception ou encore la période réfractaire peut stopper l'explosion en temps fini et garantir l'existence d'une solution globale.

Un autre aspect abordé dans ce travail concerne les explications et la prédiction de la syn-

chronisation des neurones. Deux définitions de la synchronisation seront explicitées selon encore une fois les choix de modélisation. Nous verrons qu'en interprétant l'explosion en temps fini de la solution comme l'arrivée d'une masse de Dirac dans le taux de décharge de la population on peut relier l'explosion à la synchronisation. Toutefois, avec des hypothèses de modélisation plus réalistes, comme les retards et la période réfractaire, ce phénomène est exclu. Nous verrons néanmoins qu'avec ces paramètres physiques supplémentaires des solutions périodiques apparaissent offrant différents rythmes de décharge de la population. Encore une fois, l'apparition de ces oscillations sera perçue comme la synchronisation de la population.

Abstract

This thesis concerns the mathematical modelling and the study of the behavior of a population of neurons. In this work we will mainly consider a population of excitatory neurons where all the cells of the network follow the integrate-and-fire model. Nonetheless, we will tackle in a chapter the modelling of an inhibitory population of neurons, and we will discuss in the last chapter the modelling of a population of neurons that follows the Ermentrout-Koppell model.

The point of view of this thesis is given by the population density approach that has been introduced more than a decade ago in order to facilitate the simulation of a large assembly of neurons. More precisely, this approach gives a partial differential equation that describes the density of neurons in the state space that is the set of all admissible potential of a neuron. We will assume that when receiving an action potential, the potential of the neuron makes a small jump. As we will see this partial differential equation is non linear (due to the coupling between neurons) and non-local (due to the potential jump). If this idea is complicated and abstract, it allows to simulate easily a large neural network.

First of all, the thesis gives a mathematical framework for the equations that arise from this the population density approach. Then we will discuss the existence and the possible blow up in finite time of the solution. We will discuss how the consideration of more realistic modelling assumptions, as the refractory period and the delay between the emission and the reception of an action potential can stop the blow up of the solution and give a well posed model.

We will also try to characterise the occurrence of synchronization of the neural network. Two different ways of seeing the synchronization will be describe. One relates the blow up in finite time of the solution to the occurrence of a Dirac mass in the firing rate of the population. Nonetheless, taking into account the delays, this kind of blow up will not be observed anymore. Nonetheless, as we will see, with this additional features the model will generate some periodical solutions that can also be related to the synchronization of the population.

Table des matières

Introduction Générale	xi
1 Le neurone stochastique	1
1 Le <i>firing rate</i>	1
2 Neurone intègre et tire stochastique	2
3 Simulation par méthode de Monte Carlo	6
4 Temps de passage et <i>interspike probability</i>	9
2 Population de neurones intègre et tire	15
1 Modèle par densité de population	15
2 Neurone intègre et tire sans fuite	19
3 Neurone intègre et tire avec fuite	24
4 Simulation stochastique	34
3 Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire	37
1 Modèle par densité de population	37
2 Existence d'une solution au problème	40
2.1 Existence	40
2.2 Cas linéaire	42
2.3 Cas non linéaire	44
2.4 Explosion	47
3 Intègre et tire sans fuite	51
3.1 Etat stationnaire	52
3.2 Problème linéarisé et équation caractéristique	55
3.3 Stabilité et bifurcation	57
4 Simulation numérique	59
4 Non linéaire intègre et tire bruité	63
1 <i>Nonlinear noisy integrate-and-fire</i>	63
2 Etat stationnaire	67

Table des matières

5	Population d'inhibiteurs	71
1	Modèle pour une population inhibitrice	71
2	Avec délai	75
3	Le cas sans délai	75
4	Approximation diffusion	78
6	Généralisations du modèle	81
1	Hétérogénéité	82
1.1	Saut hétérogène	82
1.2	<i>Reset</i> hétérogène	83
1.3	Ecriture du noyau	87
2	Structure spatiale	88
7	Schémas numériques	91
1	Schéma numérique totalement explicite	92
1.1	Conservation	93
1.2	Positivité	94
2	Schéma numérique implicite-explicite	95
2.1	Conservation	97
2.2	Positivité	97
3	Schéma numérique implicite-explicite stable	98
8	Le théta neurone	103
1	Quadratique et tire : densité de population	103
2	Theta-neurone : densité de population	106
3	Existence	109
4	Simulation numérique	111
9	Age et potentiel	113
1	Transformation intégrale	113
2	Fonction $S(a)$ et état stationnaire	115
3	Ensemble d'attraction	117
	Conclusion et perspectives	121
	Table des figures	125
	Références bibliographiques	131

Introduction Générale

Cerveau, neurone et synapse

Le cerveau est le principal organe du système nerveux des animaux. Chez les vertébrés, le cerveau est situé dans la tête, protégé par le crâne, et son volume varie grandement d'une espèce à l'autre. Le cerveau régule les autres systèmes d'organes du corps, en agissant sur les muscles ou les glandes, et constitue le siège des fonctions cognitives. Ce contrôle centralisé de l'organisme permet des réponses rapides et coordonnées aux variations environnementales. Les réflexes, schémas de réponses simples, ne nécessitent pas l'intervention du cerveau. Toutefois, les comportements plus sophistiqués nécessitent que le cerveau intègre les informations transmises par les systèmes sensoriels et fournissent une réponse adaptée.

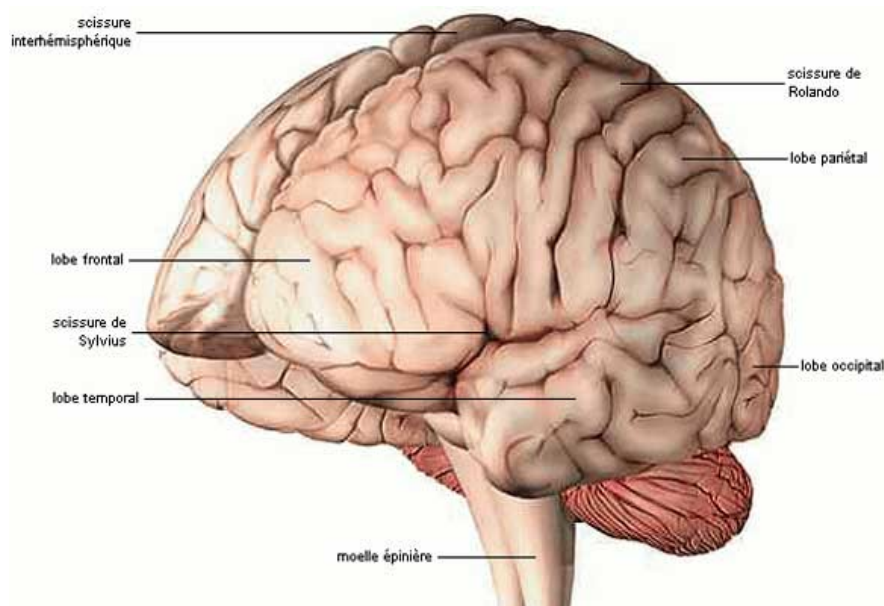


Figure 1 – Schéma avec annotation des principales aires du cerveau. (Wikipedia)

Chapitre 0. Introduction Générale

Le système nerveux est composé de cellules nerveuses hautement spécialisées appelées neurones. Les cellules nerveuses établissent entre elles des connexions, les synapses. Des milliards de ces synapses contribuent au traitement d'un seul stimulus. Le message nerveux est acheminé par des fibres afférentes de la peau, via la moelle épinière jusqu'au cerveau. Le cerveau est une structure extrêmement complexe qui peut renfermer jusqu'à plusieurs milliards de neurones connectés les uns aux autres. Les neurones communiquent entre eux par le biais de longues fibres appelées axones. L'axone d'un neurone transmet des influx nerveux, les potentiels d'action, à des cellules cibles spécifiques situées dans des régions plus ou moins distantes du cerveau ou de l'organisme.

Le neurone est composé d'un corps appelé soma ou corps cellulaire, et de deux types de prolongements : l'axone, qui conduit le potentiel d'action, et les dendrites, qui sont en moyennes 7000 par neurone. La morphologie, la localisation et le nombre de ces prolongements, ainsi que la forme du soma, varient et contribuent à définir différentes familles de neurones. On présente dans la figure qui suit une schématisation du neurone où l'on peut voir plus précisément les différentes parties constituantes du neurone.

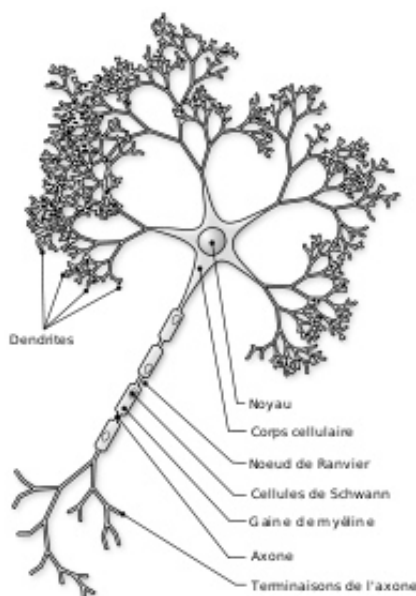


Figure 2 – Schéma avec annotation des différentes parties constituantes du neurone. (Wikipedia)

Il est aujourd'hui communément accepté que les informations traitées par le cerveau le sont par des larges familles de neurones interconnectés : des réseaux de neurones. Les neurones sont regardés comme les cellules responsables de l'encodage et de la transmission de signaux venus du système nerveux. Ainsi un neurone est une cellule excitable constituant l'unité fonctionnelle de

base du système nerveux. Les neurones ont deux propriétés physiologiques : l'excitabilité, c'est-à-dire la capacité de répondre aux stimulations et de convertir celles-ci en impulsions nerveuses, et la conductivité, c'est-à-dire la capacité de transmettre les impulsions.

La transmission d'informations à travers le neurone ou entre distincts neurones du réseau, implique un changement de potentiel de la membrane. Les *inputs* qu'un neurone reçoit par la synapse cause un changement dans la valeur du potentiel de sa membrane. Les canaux ioniques s'ouvrent ou se ferment, en réaction aux neurotransmetteurs reçus à l'endroit de la synapse. Quand le potentiel de la membrane dépasse une valeur seuil, le neurone produit une impulsion. Cette impulsion ou *spike*, que l'on appelle le potentiel d'action, est caractérisée par une certaine amplitude et durée et est l'unité d'information du système nerveux. L'information est alors encodé en terme de fréquence de potentiels d'actions, (*firing rate*), on est ici dans le *rate coding*, ou alors en temps des potentiel d'actions (*spike timing*). Encore aujourd'hui la controverse n'est pas terminée sur la façon dont l'information est codée par le cerveau.

L'influx nerveux est transmis le long d'un neurone sous la forme d'une séquence de potentiel d'action. Au niveau d'une synapse chimique, l'information change de nature : elle est transmise par une libération de neurotransmetteurs dans l'espace synaptique. Le potentiel d'action, une fois initié, a toujours la même amplitude et la même durée.

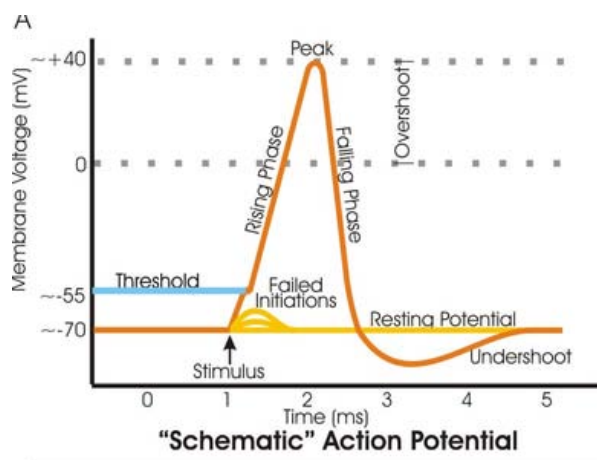


Figure 3 – Schéma du potentiel d'action d'un neurone. (Wikipedia)

La synapse est le point de contact entre deux neurones. La synapse chimique est la plus fréquente des synapses du système nerveux. Ce type de synapse transmet le signal nerveux d'un neurone à un autre en utilisant un neurotransmetteur qui est émis par le neurone afférent, diffuse dans la fente synaptique et se lie aux récepteurs postsynaptiques. Il existe deux morphologies de synapses chimiques : la synapse en bouton et la synapse « en passant ». Elles fonctionnent toutes les deux de la même façon et l'on y retrouve les mêmes composants. La synapse en bouton se situe à l'extrémité de la fibre nerveuse alors que les synapses en passant sont réparties

régulièrement le long de l'axone.

Selon le principe de Dale, chaque neurone du cerveau libère constamment le même neurotransmetteur chimique, ou la même combinaison de neurotransmetteurs, pour toutes les connexions synaptiques qu'il entretient avec d'autres neurones. Un neurone peut donc être caractérisé en fonction des neurotransmetteurs qu'il libère bien qu'il existe quelques exceptions à ce principe. Les deux neurotransmetteurs les plus fréquents sont le glutamate, qui correspond généralement à un signal excitateur, et l'acide aminobutyrique (GABA), généralement inhibiteur. Les neurones utilisant ces deux neurotransmetteurs se retrouvent dans presque toutes les régions du cerveau et forment un large pourcentage des synapses du cerveau.

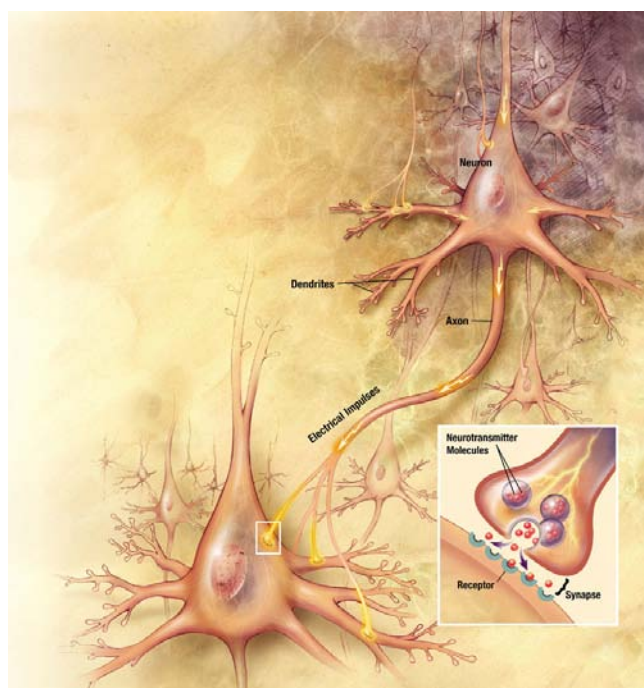


Figure 4 – Schéma du fonctionnement synaptique d'un neurone. (Wikipedia)

Dans la synapse électrique, les membranes des deux neurones sont reliées par des jonctions communicantes, parfois appelées également nexus (*gap junctions*). Les ions se transmettent donc d'une cellule à une autre, ainsi que la dépolarisation membranaire associée. L'influx nerveux se transmet sans intervention de neurotransmetteur. Ce type de synapse joue un rôle important dans le système nerveux immature.

Le réseau synaptique n'est pas figé, il peut évoluer au cours du temps, c'est ce qu'on appelle la plasticité synaptique. La plasticité synaptique est une propriété des synapses des neurones. Elle englobe les multiples mécanismes intervenant dans la modification de la transmission synaptique au cours du temps. En effet, la connexion entre deux neurones n'est pas figée, comme on le pensait il y a 50 ans, mais dépend de l'activité précédente des neurones et de leur "utilisation".

La plasticité synaptique est considérée comme une sous-partie d'une propriété plus large du réseau neuronal et du cerveau en général, la plasticité neuronale (ou cérébrale). Néanmoins, cette forme de plasticité à l'échelle de la connexion permet d'expliquer de nombreuses formes de mémoire simple présentes chez tous les individus présentant un système nerveux, même peu développé. L'apprentissage modifie la force des connexions entre les neurones et modifie les réseaux neuronaux en favorisant l'apparition, la destruction ou la réorganisation non seulement des synapses mais également des neurones eux-mêmes. C'est l'ensemble de ces phénomènes qui peuvent être regroupés sous le terme de plasticité neuronale.

Un des principes fondamentaux du fonctionnement de la neuroplasticité est lié au concept d'élagage synaptique, l'idée que les connexions entre les neurones sont constamment éliminées lorsqu'elles ne sont pas utilisées. À l'inverse, ce mécanisme renforce les connexions très utilisées. Cela a pour conséquence de renforcer les réseaux de neurones qui sont synchronisés et de les séparer des autres neurones qui appartiennent à d'autres cartes corticales. D'un point de vue morphologique, il s'agit de l'apparition, de la disparition ou de la réorientation de structures comme des dendrites, voire d'axones.

Oscillation et synchronisation

Un rythme cérébral désigne une oscillation électromagnétique dans une bande de fréquences donnée résultant de l'activité électrique cohérente d'un grand nombre de neurones du cerveau telle qu'on peut l'observer en électroencéphalographie (EEG). Ces ondes sont de très faible amplitude, elles sont de l'ordre du microVolt (chez l'être humain) et ne suivent pas toujours une sinusoïde régulière. Les caractéristiques des rythmes cérébraux dépendent de l'état psychologique

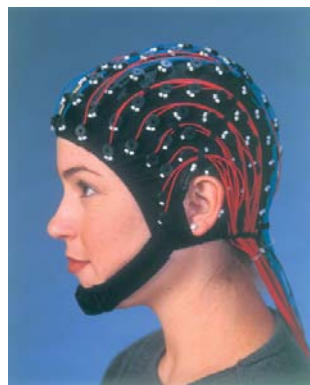


Figure 5 – Casque pour l'enregistrement d'une électroencéphalographie. (Wikipedia)

et, le cas échéant, pathologique de la personne chez qui on les enregistre. Ainsi, l'enregistrement de l'activité rythmique cérébrale permet d'étudier les phases du sommeil ou de caractériser des maladies neurologiques, telles que l'épilepsie.

Chapitre 0. Introduction Générale

On appelle oscillation une activité rythmée et répétitive du système nerveux. Ce type d'activités peut être généré de différentes façons, soit par des propriétés intrinsèques des neurones enregistrés, soit en raison du couplage et de l'interaction d'une famille de neurones. Pour un neurone seul, des oscillations du potentiel de sa membrane peuvent être enregistrées impliquant des déclenchements périodiques de son potentiel d'action. Au niveau d'une famille de neurones interconnectés, une activité synchronisée peut être enregistrée, ce qu'on observe facilement sur les électroencéphalographies (EEG). Ce type d'oscillations est en générale causée par le *feedback* de l'activité de la population sur elle même. Différentes fréquences d'oscillations peuvent être observées sur les EEG.

Les oscillations ont été le plus étudiées dans le cadre des populations de neurones. En effet, les activités de groupes de neurones peuvent être mesurées à l'aide des électroencéphalogrammes. La première bande d'oscillations découverte est la bande alpha (8–12 Hz) qui peut être détectée chez un patient éveillé. D'autres bandes connues sont les bandes delta (1–4 Hz), theta (4–8 Hz), beta (13–30 Hz) et gamma (30–70 Hz). Les oscillations ont été relié à différents états cognitifs, comme l'éveil et la conscience.

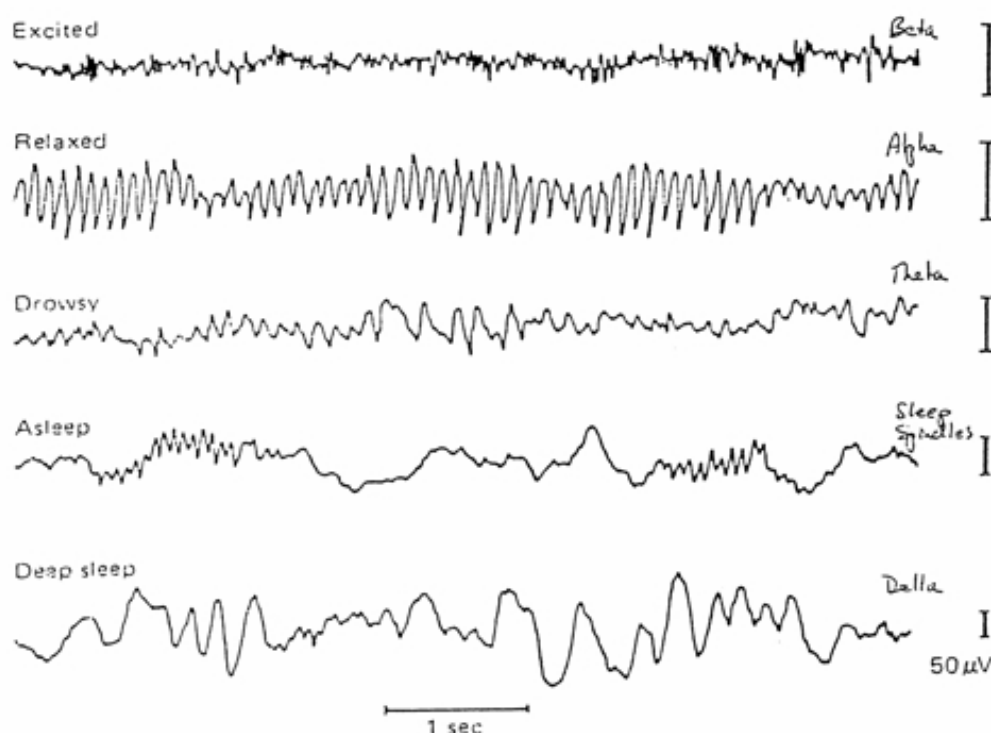


Figure 6 – EEG, différentes fréquences d'oscillations. (Wikipedia)

La synchronisation des neurones peut être générée par une tâche telle que l'attention. Les oscillations ont été observées en premier lieu par des chercheurs comme Hans Berger, mais leur

rôle n'est toujours pas précisément établi. Durant ces dernières années, en partie grâce aux progrès de l'imagerie cérébrale, les recherches au sujet de l'apparition des oscillations ont été intenses et ce sera d'ailleurs l'un des sujets de cette thèse.



Figure 7 – EEG, enregistrement des différentes électrodes sur le casque. (Wikipedia)

Hodgkin-Huxley

Sans aucun doute le premier pas des mathématiques neuroscientifiques est le résultat de Alan Hodgkin et Andrew Huxley qui ont décrit dans un langage mathématique l'émergence et la propagation du potentiel d'action d'un neurone. Le concept derrière leur approche est que le potentiel de la membrane du neurone se comporte comme le potentiel d'un circuit électrique. Ils ont notamment décrit comment l'ouverture et la fermeture de canaux ioniques jouent un rôle dans l'émergence et la propagation du potentiel d'action à travers l'axone du neurone, tout ceci à l'aide d'un système non linéaire d'équations différentielles (on pourra voir à ce sujet [27], [19]).

Ils ont reçu le prix Nobel de médecine en 1963 "*for their discoveries concerning the ionic mechanisms involved in excitation and inhibition in the peripheral and central portions of the nerve cell membrane*". Le modèle mathématique s'écrit sous la forme d'un système dynamique

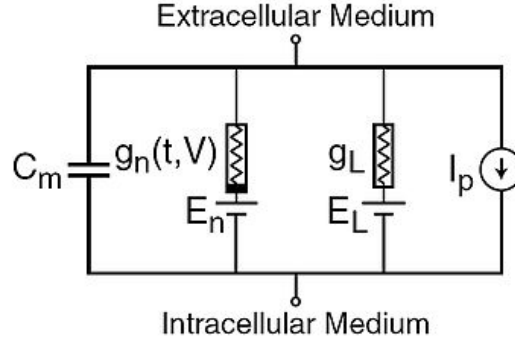


Figure 8 – Circuit du neurone. (Wikipedia)

non linéaire de quatre équations couplées

$$\begin{aligned}
 C_m \frac{d}{dt} V &= -\bar{g}_{Na} m^3 h (V - E_{Na}) - \bar{g}_K n^4 (V - E_K) - \bar{g}_L (V - E_L) \\
 \frac{d}{dt} n &= \Phi[\alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n] \\
 \frac{d}{dt} m &= \Phi[\alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m] \\
 \frac{d}{dt} h &= \Phi[\alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h].
 \end{aligned} \tag{1}$$

Pour obtenir un résultat similaire aux données, Hodgkin et Huxley ont choisi l'utilisation des paramètres suivant : $\bar{g}_{Na} = 120 \text{ mS/cm}^3$, $\bar{g}_K = 36 \text{ mS/cm}^3$, $\bar{g}_L = 0.3 \text{ mS/cm}^3$, $E_{Na} = 50 \text{ mV}$, $E_K = -77 \text{ mV}$, $E_L = -54.4 \text{ mV}$, et

$$\begin{aligned}
 \alpha_n(V) &= 0.01(V + 55)/(1 - \exp(-(V + 55)/10)) \\
 \beta_n(V) &= 0.125 \exp(-(V + 65)/80) \\
 \alpha_m(V) &= 0.1(V + 40)/(1 - \exp(-(V + 40)/10)) \\
 \beta_m(V) &= 4 \exp(-(V + 65)/18) \\
 \alpha_h(V) &= 0.07 \exp(-(V + 65)/20) \\
 \beta_h(V) &= 1/(1 + \exp(-(V + 35)/10))
 \end{aligned} \tag{2}$$

et finalement

$$\Phi = Q_{10}^{(T - T_{base})/10} \tag{3}$$

avec $T_{base} = 6.3$ et $Q_{10} = 3$.

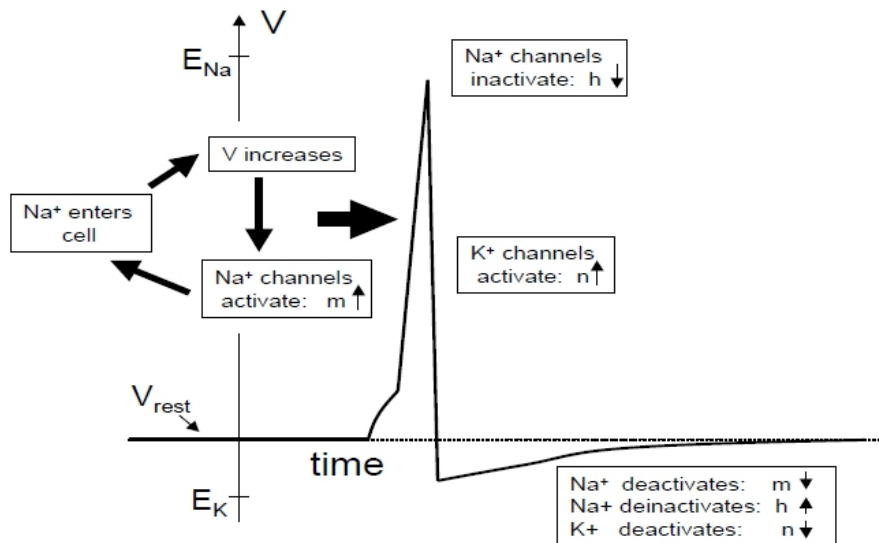


Figure 9 – Simulation du modèle d'Hogkin et Huxley, simulation tirée de [19].

Modèle de Wilson et Cowan

Un autre modèle fortement utilisé dans les mathématiques neuroscientifiques est sans aucun doute le fameux *rate model* de Wilson et Cowan. Ce modèle introduit par Jack Wilson et Jack Cowan se présente sous forme d'un système de deux équations différentielles. Les deux quantités mises en jeu par ce système sont les activités (*firing rate*) de deux populations de neurones, l'une excitatrice, l'autre inhibitrice. Si l'on note $E(t)$ l'activité de la population excitatrice, et $I(t)$ celle de la population inhibitrice, le modèle de Wilson et Cowan, voir [58], [19], se lit

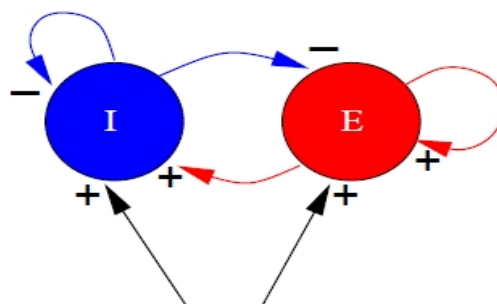


Figure 10 – Schéma de deux populations, l'une inhibitrice, l'autre excitatrice toute deux connectées, image tirée de [19].

$$\begin{aligned}\tau_e \frac{d}{dt} E &= -E + (1 - r_e E) F_e(\alpha_{ee} E - \alpha_{ei} I + T_e(t)) \\ \tau_i \frac{d}{dt} I &= -I + (1 - r_i I) F_i(\alpha_{ie} E - \alpha_{ii} I + T_i(t)).\end{aligned}\tag{4}$$

avec $T_e(t)$ et $T_i(t)$ les *inputs* extérieurs respectifs des populations excitatrice et respectivement inhibitrice, tandis que F est la fonction de transfert donnée par

$$F(u) = A \sqrt{\max(u - u_T, 0)}.\tag{5}$$

Ce modèle a été utilisé pour prévoir l'apparition d'oscillations dans l'épilepsie. On peut utiliser cette même idée pour analyser ou simuler des imbrications plus complexes de plusieurs populations de neurones. Le point important est qu'avec ce type de modèle, il est tout à fait possible de faire une étude mathématique, et donc de comprendre et prédire l'arrivée des oscillations par un diagramme de bifurcation. Une restriction souvent mentionnée au sujet de ce modèle est que ce type d'approche continue (*rate model*) présuppose que l'information du cerveau est encodée par fréquence et non par temps des potentiels d'actions.

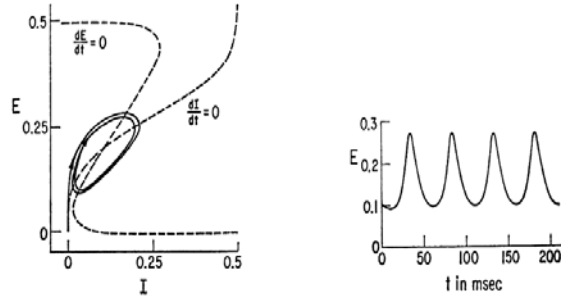


Figure 11 – Simulation du modèle de Wilson et Cowan, simulation tirée de [58].

Amari

Une autre approche continue très présente dans la littérature des mathématiques neuroscientifiques est la généralisation de l'approche de type Wilson et Cowan. Cette généralisation, dite *neural fields* a été introduite au début des années 1970s par Shun-ichi Amari et donne la description spatio-temporelle de l'activité d'une population de neurones sous la forme d'une équation intégral-différentielle. L'équation, voir [1], [4], [19], s'écrit comme

$$\tau \frac{\partial}{\partial t} u(t, x, y) = -u(t, x, y) + J(x, y) * F(u(t, x, y)),\tag{6}$$

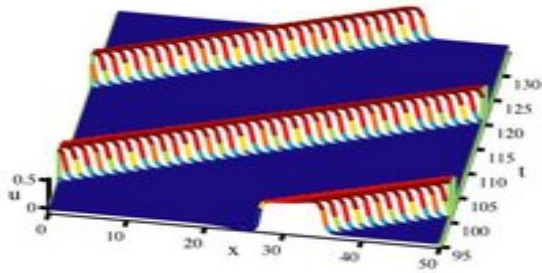


Figure 12 – Apparition d’une *travelling waves*, simulation tirée de [19].

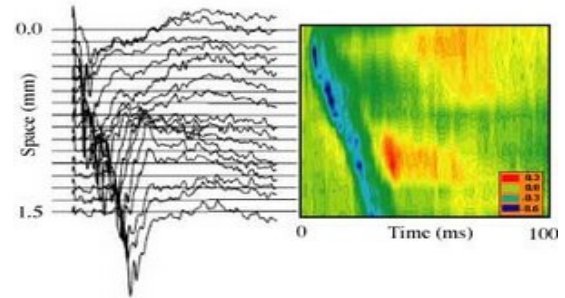


Figure 13 – Apparition d’une *travelling waves* dans le cortex, image tirée de [19].

où le produit de convolution se lit

$$J(x, y) * v(x, y) = \int_0^L \int_0^L J(x - x', y - y') v(x', y') dx' dy'. \quad (7)$$

Ici la variable $u(x, t)$ s’interprète comme l’activité des neurones présents en position x au temps t . Le second terme de l’équation dans la partie droite du signe égal représente le courant synaptique où F est la fonction de transfert du *firing rate* d’un seul neurone. Cette formulation admet que la population est parfaitement homogène.

L’analyse du comportement de la solution d’une telle équation est faite à l’aide des outils utilisés pour l’analyse des bifurcations de Turing et l’analyse non linéaire. Les modèles de type *neural field* sont non linéaires avec une prise en compte spatiale par produit de convolution, ils réunissent donc tous les ingrédients mathématiques nécessaires à la formation de pattern tout aussi bien qu’à la formation de *travelling waves*. Le modèle *neural field* a été utilisé avec succès dans l’explication et la description de certains enregistrements EEG.

Densité de population : état de l’art

Une approche privilégiée des neurosciences computationnelles pour la simulation d’un réseau de neurones est la simulation individuelle de chaque neurone, voir le logiciel très utilisé présenté dans [24]. En choisissant un modèle pour le neurone (comme le modèle Hodgkin et Huxley (HH), ou des modèles simplifiés comme le modèle intègre et tire), le réseau est modélisé par un système d’équations différentielles ordinaires couplées où chaque équation différentielle donne la dynamique d’un unique neurone de la population. Fort malheureusement, le temps nécessaire à un ordinateur pour simuler un tel modèle est vraiment trop important, sans parler des difficultés d’une étude analytique. La principale raison est que même une petite partie du cerveau contient des dizaines de milliers de neurones et des centaines de milliers de synapses.

Afin de faciliter la simulation et l’analyse d’une grande population, une approche par densité

de population a été introduite dans [28] il y a maintenant un peu plus d'une dizaine d'années. En démarrant d'une équation différentielle modélisant la dynamique du potentiel d'un neurone, et sous l'hypothèse que tous les neurones de la population considérée sont identiques, les auteurs ont réussi à écrire une équation aux dérivées partielles (EDP) qui décrit la population en son ensemble.

Dans cette partie état de l'art, nous allons rappeler l'équation aux dérivés partielles pour une population de neurones structurée par leur potentiel. Nous allons rappeler les principaux enjeux ainsi que les principales questions que le modèle introduit. Nous allons aussi rappeler les différentes améliorations apportées au modèle ces dernières années, notamment la prise en compte de la synapse. Mais avant tout, on rappelle que le modèle intègre et tire est une équation différentielle ordinaire qui décrit l'évolution au cours du temps du potentiel $v(t)$ d'un neurone sous le seuil de déclenchement. Cette équation différentielle ordinaire, voir par exemple [27], est donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = 0, \end{cases} \quad (8)$$

où $v(t)$ est le potentiel du neurone au temps t , que l'on admet par normalisation être dans l'intervalle $(0, 1)$. Les t_j sont les instants où arrivent les impulsions sur le neurone. On modélise ici l'arrivée d'un potentiel d'action sur le neurone par une dépolarisation instantanée, soit un saut de potentiel de taille h . La conséquence de ce processus de saut est que le potentiel du neurone peut venir dépasser le seuil du potentiel membranaire ici normalisé à 1. Dans ce cas le neurone se déclenche, émet son propre potentiel d'action et est positionné au potentiel 0.

On pourra lire dans [9] une histoire du modèle intègre et tire allant des premières mesures de potentiel par Lapique en 1907 jusqu'à la prise en compte du déclenchement du neurone par Knight dans les années 1960, et on trouvera également dans [10] une description des résultats connus sur ce modèle. Voir aussi [27] pour d'autres *spiking models* similaires à (8).

Comme nous le faisons remarquer dans les premières lignes de cette section, la simulation d'un réseau de neurones où chaque cellule suit la dynamique décrite par (8) est coûteuse en temps de calcul. Sous l'hypothèse d'une parfaite homogénéité, on tire de (8) une équation aux dérivées partielles sur l'évolution en temps de la densité de population de neurones $p(t, v)$ pour un potentiel v au temps t dans la limite d'un nombre de neurones infini. Le nombre de cellules d'une population de neurones étant constant au cours du temps, la densité de population évolue selon la dynamique décrite par une équation de conservation (voir [42], [23], [43] et [12] entre autre) et s'écrit à l'aide de la divergence d'un flux

$$\frac{\partial}{\partial t}p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v}F(t, v) = 0,$$

où $F(t, v)$ est justement le flux. En notant $\sigma(t)$ le taux d'impulsions (nombre de *spikes* arrivant sur la population par unité de temps), comme on le voit souvent noté dans les articles de physique

sur le sujet

$$\sigma(t) := \left\langle \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \right\rangle,$$

le flux neuronal $F(t, v)$ est décrit comme la somme de deux différents flux, un flux donné par l'excitation et un donné par un terme de transport, on a, voir [43] et [41] pour une construction détaillée du flux neuronal

$$F(t, v) = \overbrace{\sigma(t) \int_{v-h}^v p(t, w) dw}^{\text{Excitation}} - \overbrace{\gamma v p(t, v)}^{\text{Transport}}.$$

Le taux d'impulsions arrivant sur la population $\sigma(t)$ est la somme du taux d'impulsions venant de l'extérieur que l'on suppose connu $\sigma_0(t)$, additionné à celui de la population elle même. Le taux d'impulsions produit par la population est donné par le flux à la valeur seuil de déclenchement $F(t, 1)$. En notant J le nombre moyen de connexions par neurone on a, voir [43]

$$\sigma(t) := \overbrace{\sigma_0(t)}^{\text{Extérieure}} + \overbrace{JF(t, 1)}^{\text{Intérieure}}.$$

Pour tenir compte qu'en atteignant le seuil un neurone se déclenche et que son potentiel est repositionné au potentiel zéro, deux conditions de bords sont imposées

$$p(t, 1) = 0, \quad \overbrace{F(t, 0) = F(t, 1)}^{\text{Condition reset}}.$$

Le modèle physique obtenu s'écrit sous la forme condensée

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} F(t, v) = 0 \\ F(t, v) = \sigma(t) \int_{v-h}^v p(t, w) dw - \gamma v p(t, v) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + JF(t, 1) \\ F(t, 0) = F(t, 1) \\ p(t, 1) = 0. \end{cases} \quad (9)$$

Le modèle (9) décrit une population couplée de neurones tous supposés suivre la dynamique décrite par (8). Avant de préciser l'intérêt du modèle (9) indiquons tout de suite que celui ci peut être généralisé facilement. En effet, le modèle (8) a été généralisé à une réinjection en un potentiel quelconque de *reset* v_r . Lorsque le potentiel du neurone atteint le seuil, le neurone se déclenche et son potentiel v est instantanément positionné en v_r , dans ce cas le modèle LIF est

donné par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r. \end{cases} \quad (10)$$

On peut alors reconstruire le modèle densité de population suivant les mêmes idées exposées pour la construction du modèle (9) mais pour un réseau de neurones où chaque cellule suit la dynamique décrite par (10). L'équation de densité de population s'écrit sous forme d'une loi de conservation identique à (9), à la différence près que le procédé de réinjection est cette fois ci donné par, voir [42],

$$F(t, v_r^+) = F(t, v_r^-) + F(t, 1),$$

avec $F(t, v_r^+)$, respectivement $F(t, v_r^-)$, la limite à droite, respectivement la limite à gauche, du flux. Autrement dit, le procédé de réinjection au potentiel de reset s'écrit sous forme d'une discontinuité du flux au point v_r . Sous forme condensée le modèle densité de population s'écrit

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v}F(t, v) = 0 \\ F(t, v) = \sigma(t) \int_{v-h}^v p(t, w) dw - \gamma v p(t, v) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + JF(t, 1) \\ F(t, v_r^+) = F(t, v_r^-) + F(t, 1) \\ p(t, 1) = 0. \end{cases} \quad (11)$$

On retrouve ce modèle dans nombre de papiers [43], [42], [29], [23], [56]. Remarquons que cette équation de conservation pose quelques soucis mathématiques, elle se lit au premier abord comme une équation hyperbolique non locale avec deux conditions aux limites, une condition au bord de type densité nulle, plus une condition de périodicité des flux (ou discontinuité des flux suivant l'endroit de la réinjection). Cette remarque soulève immédiatement la question du sens mathématique d'une telle équation. De plus cette équation est non linéaire et peut donc générer des comportements fort compliqués. Tous ces sujets seront abordés dans la thèse. Remarquons que la périodicité des flux présentes dans (9), ou la discontinuité des flux dans (11) peut être réécrite comme un terme source singulier. En effet si l'on prend la dérivée du terme intégral présent dans le flux $F(t, v)$, on ramène l'équation (11) à

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v}(vp(t, v)) = \sigma(t)(p(t, v-h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r)r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t) \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0. \end{cases} \quad (12)$$

C'est d'ailleurs cette écriture qui sera privilégiée tout au long de ce travail de thèse. L'utilisation de la masse de Dirac comme principe de réinjection fut introduite pour la première fois dans [23] et [42]. Plus précisément, on trouvera dans [42] une application du modèle pour la description du cortex visuel. Cette écriture permet plus facilement des démonstrations mathématiques, voir

[17] pour des résultats d'existence de la solution, la démonstration repose sur le théorème de point fixe de Banach-Picard.

S'agissant de la simulation d'un grand réseau de neurones, l'utilisation du modèle (11) est satisfaisante selon les résultats numériques que l'on trouve exposés dans les articles [43], [42], [29], [23], [56], [19], [17]. Il a en effet été prouvé que la simulation de l'équation densité de population (11) était incomparablement plus rapide que les méthodes directes privilégiées par les neurobiologistes, la modélisation de (11) est en effet indépendante du nombre de neurones de la population.

Beaucoup de questions mathématiques ont été soulevées au sujet de l'opérateur différentiel qui apparaît dans (11), notamment le calcul possible des valeurs propres dans le cas linéaire. Si l'on s'attarde sur l'équation modélisant une population de neurones découplés, autrement dit si l'on suppose $J = 0$ dans (11), on tombe sur

$$\frac{\partial}{\partial t}p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v}(vp(t, v)) = \sigma(p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r)\sigma \int_{1-h}^1 p(t, w) dw, \quad (13)$$

où σ est une donnée du problème. On pourra trouver des approximations de l'état stationnaire ainsi que des valeurs propres dans [29] et [56]. Plus précisément, on trouvera dans [29] une description de la dynamique de p suite à un changement brutal de la valeur de l'influence extérieure σ , et ce qui par conséquent fournit la réponse d'une population de neurones découplés à un changement brutal de l'influence extérieure. Pour ce faire les auteurs calculent les valeurs propres de l'opérateur différentiel. En revanche l'article [56] est sans aucun doute plus mathématique puisqu'il cherche à établir une approximation de l'état stationnaire de l'équation. Cet important travail donne une autre façon de simuler rapidement une population de neurones. En effet comme il a déjà été remarqué dans [29], seules les premières valeurs propres sont nécessaires à l'obtention d'une bonne approximation de la solution. De la même façon la connaissance des valeurs propres en fonction de σ permet de simuler la solution pour une variation lente de $\sigma(t)$. Si beaucoup des articles que nous avons cités jusqu'à maintenant proposent des schémas numériques, on verra dans [14] un schéma numérique avec une discrétisation sur les courbes caractéristiques.

Le modèle intègre et tire est un modèle simple et très utilisé dans les neurosciences computationnelles, mais fortement discutable dans son comportement, voir [27]. En effet ce modèle n'est applicable qu'à une certaine catégorie de neurones. La question s'est vite posée si la méthode densité de population utilisée pour la simulation et l'analyse des grandes populations de neurones pouvait être appliquée à d'autres types de neurones au comportement plus fin, voir [27], ou bien aussi à un modèle comme HH. On pourra voir dans [22] une application au modèle d'Izhikevich. Il a toutefois été souligné les difficultés pour la simulation numérique des modèles à plusieurs dimensions comme le modèle HH. Néanmoins tant que l'on considère des modèles à une ou deux dimensions, le temps de calcul reste incomparablement faible par rapport aux

méthodes directes de type Monte Carlo.

Parmi la multitude des généralisations, attardons nous sur celle d'entre elles qui a suscité et qui suscite encore de vifs intérêts, la prise en compte de la synapse. Dans le modèle intègre et tire donné par (8) ou encore (10), l'arrivée d'un potentiel d'action sur le neurone implique une dépolarisation instantanée de la membrane du neurone. Pour prendre en compte la diffusion des neurotransmetteurs au travers de la synapse, le modèle intègre et tire est complété par une équation différentielle ordinaire sur l'évolution du courant synaptique. En lieu et place de l'équation (10), la dynamique du potentiel du neurone est donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + I(t) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r, \end{cases} \quad (14)$$

tandis que le courant synaptique est donné par l'équation

$$\frac{d}{dt}I(t) = -I(t) + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j). \quad (15)$$

Les t_j sont comme précédemment les instants où arrivent les impulsions sur le neurone. En revanche l'arrivée d'un potentiel d'action sur le neurone n'implique plus une dépolarisation instantanée du potentiel membranaire mais une variation du courant synaptique. Si le courant $I(t)$ reste élevé pendant un intervalle de temps suffisamment grand le potentiel du neurone peut venir dépasser le seuil d'activation ici normalisé à 1. Dans ce cas le neurone se déclenche, émet son propre potentiel d'action et est positionné au potentiel de reset v_r .

Partant du principe que tous les neurones de la population sont identiques, on tire une équation aux dérivées partielles sur l'évolution en temps de la densité de population de neurones $p(t, v, I)$ pour un potentiel v et un courant synaptique I au temps t dans la limite d'un nombre de neurones infini. Le nombre de neurones d'une population est constant au cours du temps. La densité de population évolue selon la dynamique décrite par une équation de conservation, voir [2], et s'écrit

$$\frac{\partial}{\partial t}p(t, v, I) + \frac{\partial}{\partial v}((I - v)p(t, v, I)) - \frac{\partial}{\partial I}(Ip(t, v, I)) + \sigma(t)(p(t, v, I - h) - p(t, v, I)).$$

Où $\sigma(t)$ est le taux d'impulsions arrivant sur la population. On a alors des conditions aux bords pour cette équation fortement différentes,

$$\lim_{I \rightarrow +\infty} Ip(t, v, I) = 0, \quad p(t, 1, I) = 0 \quad I < 1.$$

La condition de réinjection s'écrit comme une discontinuité du flux

$$(I - v_r^+)p(t, v_r^+, I) = (I - v_r^-)p(t, v_r^-, I) + (I - 1)p(t, 1, I).$$

On a toujours

$$\sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t),$$

mais cette fois l'activité de la population est donnée par

$$r(t) = \int_1^{+\infty} (I - 1)p(t, 1, I) dI.$$

Sous forme condensée le modèle est donné par

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v, I) + \frac{\partial}{\partial v} ((I - v)p(t, v, I)) - \frac{\partial}{\partial I} (Ip(t, v, I)) + \sigma(t)(p(t, v, I - h) - p(t, v, I)) \\ \lim_{I \rightarrow +\infty} Ip(t, v, I) = 0, \quad p(t, 1, I) = 0 \quad I < 1 \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t) \\ r(t) = \int_1^{+\infty} (I - 1)p(t, 1, I) dI. \end{array} \right. \quad (16)$$

Cette nouvelle équation, voir [2], [12], possède deux dimensions spatiales, qui plus est, l'espace d'état est de taille non bornée. Le modèle (16) introduit de nombreuses difficultés pour la résolution numérique. Une méthode de réduction de dimension telle que la théorie des moments et une cloture par minimisation de l'entropie a été décrite dans [52], même si cette approche a été critiquée dans [34]. On pourra voir dans [53] des schémas numériques pour cette équation. Cette façon de faire est encore un sujet de recherche. On pourra voir dans [25] une prise en compte de synapse inhibitrice, ce faisant l'équation devient à trois dimensions.

Jusqu'à maintenant nous avons introduit des modèles densité de population où les neurones sont soumis à des bombardements d'impulsions. Lorsqu'une impulsion arrive sur un neurone, soit c'est son potentiel soit c'est son courant synaptique qui réagit par une variation instantanée. Dans la littérature reliée au modèle par densité de population pour réseaux de neurones, on trouve aussi une modélisation par influence stochastique. Cet autre point de vue, bien plus connu que les approches que nous venons de décrire donne un modèle de type Fokker Planck. Si l'on revient à la dynamique d'un neurone individuel de type intègre et tire, et qu'on le considère sous influence bruitée, alors son potentiel $v(t)$ évolue au cours du temps suivant l'équation stochastique

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{d}{dt} v(t) = -\gamma v(t) + I(t) + \sqrt{D(t)} N(0, 1) \\ \text{Si } v \geq 1 \quad \text{alors } v = v_r. \end{array} \right. \quad (17)$$

Dans cette équation $I(t)$ est le courant arrivant sur le neurone et $N(0, 1)$ est un bruit blanc de loi normale. A cause du courant et du bruit agissant sur le potentiel de la membrane du neurone, le

potentiel peut venir dépasser le seuil du déclenchement ici normalisé à 1. Dans ce cas, le neurone se déclenche, émet son propre potentiel d'action et est positionné au potentiel v_r .

On peut alors établir l'équation de Fokker-Planck associé au problème (17), c'est à dire donner l'évolution au cours du temps de la densité de neurone $p(t, v)$ pour un potentiel v au temps t . La densité évolue selon la dynamique décrite par une équation de Fokker-Planck que l'on peut voir comme une équation de conservation (voir [6], [23], [19] entre autre) et s'écrit à l'aide de la divergence d'un flux

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} F(t, v) = 0,$$

où $F(t, v)$ est le flux de l'équation de conservation donné par (voir [3], [23], [19], [35] entre autres)

$$F(t, v) = (I(t) - v)p(t, v) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, v). \quad (18)$$

Le courant synaptique arrivant sur les neurones est donné par la somme de deux courant, l'un extérieur aux neurones, l'autre causé par la population elle même, on a

$$I(t) := \overbrace{I_0(t)}^{\text{Extérieur}} + \overbrace{JF(t, 1)}^{\text{Intérieur}}. \quad (19)$$

De la même façon, le coefficient de diffusion $D(t)$ en conséquence du mouvement Brownien du potentiel est la somme de deux coefficients. Le premier provenant d'un bruit extérieur et le second d'un bruit causé par la population, on suppose un comportement multiplicatif du *feedback*, l'écart type du bruit généré par le *feedback* est proportionnel à sa moyenne, on note h ce coefficient

$$D(t) := \overbrace{D_0(t)}^{\text{Extérieur}} + \overbrace{JhF(t, 1)}^{\text{Intérieur}}.$$

Pour prendre en compte le fait qu'un neurone qui atteint le seuil se déclenche et ne peut être repositionné qu'au potentiel de reset ici zéro, deux conditions de bords sont imposées

$$p(t, 1) = 0, \quad \lim_{v \rightarrow -\infty} F(t, v) = 0,$$

la condition de réinjection donnée par

$$F(t, v_r^+) = F(t, v_r^-) + F(t, 1).$$

Sous forme condensée le modèle s'écrit comme

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} F(t, v) = 0 \\ F(t, v) = (I(t) - v)p(t, v) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) \\ I(t) := I_0(t) + JF(t, 1) \\ D(t) := D_0(t) + JhF(t, 1) \\ F(t, v_r^+) = F(t, v_r^-) + F(t, 1) \\ p(t, 1) = 0 \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} F(t, v) = 0. \end{array} \right. \quad (20)$$

On trouve cette équation dans bon nombre d'ouvrages reliés aux mathématiques et neurosciences, on pourra voir dans [3], [23], [19]. On trouvera dans [35] un schéma numérique implicite avec condition de stabilité pour la résolution de l'équation (20). Il a été démontré dans [11] que pour une condition initiale trop concentrée près du seuil, l'équation (20) engendrait des explosions et par conséquent n'admettait pas de solution globale. On trouvera néanmoins dans [13] des conditions pour l'existence d'une solution au problème (20). Pour démontrer le caractère bien posé du modèle, le problème (20) est transformé en un problème à frontière libre de Stefan et la démonstration d'existence s'appuie sur une méthode de point fixe à l'aide des formules de Green.

Cette équation a été étudiée avec succès dans le cas d'une population d'inhibiteurs dans [6] et [7]. La population est supposée recevoir une influence extérieure bruitée excitatrice tandis que le retour de l'activité sur la population est inhibitrice. Le modèle présenté dans [6] et [7] tient compte du retard de conduction synaptique. En notant τ ce retard de conduction, le courant et le coefficient de diffusion sont donnés par

$$I(t) := I_0(t) - \overbrace{JF(t - \tau, 1)}^{\text{Inhibition}}, \quad D(t) := D_0(t) + JhF(t - \tau, 1).$$

Ce travail fort influent, montre notamment comment le bruit, la connectivité, le retard et l'influence extérieure induisent des oscillations dans l'activité, voir [6] et [7]. La preuve mathématique de ce phénomène est directe, elle passe par une linéarisation de l'équation autour de son état stationnaire, et le calcul de l'équation caractéristique des valeurs propres du problème linéarisé. Si la méthode est standard, les calculs sont fort longs et compliqués et nécessitent plusieurs changements de variable.

Cette même idée a notamment été utilisée avec succès pour l'étude d'une population de neurones qui serait à la fois composée d'inhibiteurs et d'excitateurs [5]. On pourra voir aussi dans [47] le rôle des *gap junctions* dans l'apparition des oscillations. Dans [31] on trouve une étude avec un courant extérieur périodique. L'analyse de l'activité a été faite dans [21].

On pourra remarquer les similitudes entre le modèle par densité de population (11) et le

modèle du neurone non linéaire bruité (20). En effet, en faisant une approximation au second ordre du terme intégral présent dans le flux $F(t, v)$ du modèle par densité de population (11), on tombe sur une équation similaire à l'équation Fokker-Planck du modèle bruité (20). On pourra voir dans [17], [23] ou dans [42] des simulations comparées des deux équations. Comme cela est souligné dans les articles qui font ce choix, l'approximation diffusion permet plus facilement les calculs, entre autres celui de l'état stationnaire (voir [13] pour l'existence ou non d'un état stationnaire).

De la même manière que précédemment on peut considérer des modèles plus réalistes (comme la prise en compte de la synapse), cette littérature fort abondante est souvent appelée *mean field*. Encore une fois le modèle sans aucun doute le plus utilisé de ce côté là est le modèle de la synapse bruitée, dont on verra une approximation de l'activité dans [21].

Plan de la thèse

Tout d'abord nous introduisons dans le chapitre 1 le modèle de base de cette thèse, l'intègre et tire (IF) ainsi que l'équation aux dérivées partielles associée décrivant le comportement d'une population de neurones soumis à des trains de potentiels d'action stochastiques. Nous introduisons la notion d'âge du neurone (temps écoulé depuis le dernier potentiel d'action) ainsi que la fonction de probabilité du premier déclenchement.

Dans le chapitre 2 nous nous intéresserons à une population de neurones excitateurs sans prise en compte du retard entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action. Nous rappellerons alors les résultats connus sur une population de neurones de type intègre et tire sans fuite, en particulier l'explosion en temps fini de la solution de l'équation et la stabilité de l'état stationnaire. Nous généraliserons une partie de ces résultats au neurone intègre et tire avec fuite. Nous montrerons finalement des simulations d'un réseau de 50 neurones excitateurs pour bien comprendre et illustrer nos résultats théoriques.

Dans le troisième chapitre, nous étudierons le même type de population de neurones excitateurs que dans le chapitre 2 à la différence près que nous prendrons en compte la période réfractaire et le retard de conduction entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action. Comme nous le verrons le délai de conduction garantit à lui seul l'existence globale d'une solution au problème. Nous préciserons néanmoins le rôle de la période réfractaire dans l'apparition d'oscillations de l'activité de la population. Nous finirons ce chapitre en montrant des simulations numériques d'un réseau de neurones excitateurs.

Le chapitre 4 fait le lien entre une population de neurones bruités et une population de neurones soumis à des bombardement d'impulsions. Nous verrons qu'une approximation au second ordre de l'équation donne une équation de Fokker-Planck très similaire à celle qui gouverne une population de neurones bruités. Comme nous le verrons, pour l'équation de Fokker-Planck il est tout à fait possible de donner une expression analytique de l'état stationnaire, nous verrons

d’ailleurs que la période réfractaire est nécessaire pour garantir son existence.

Dans le chapitre 5 nous nous attarderons sur la modélisation d’une population de neurones inhibiteurs. Comme nous le verrons le modèle que nous obtiendrons est bien posé mathématiquement. En revanche son approximation diffusion peut exploser. Nous montrerons enfin des simulations numériques de ce modèle de population de neurones inhibiteurs.

Dans le chapitre 6 nous donnerons des généralisations du modèle. En particulier nous verrons qu’il est possible de mettre de l’hétérogénéité dans la population de neurones de deux façons différentes, l’une dans le saut de potentiel qu’effectue un neurone à la réception d’une impulsion, l’autre en attribuant un potentiel de *reset* différent après chaque déclenchement. Pour chacune des généralisations du modèle nous montrerons des simulations numériques que nous comparerons au modèle de départ. Enfin nous discuterons la prise en compte de la topologie du réseau en affectant à chaque neurone une coordonnée.

Nous donnerons dans le chapitre 7 différents schémas numériques utilisables pour la résolution du modèle. Trois schémas seront présentés en détails, un totalement explicite, et deux autres schémas explicite-implicite. Pour chacun des schémas une condition de positivité sera donnée. Nous donnerons des arguments quant à l’emploi de tel ou tel schéma.

Dans le chapitre 8 un travail un peu indépendant sera présenté sur le modèle d’Ermentrout-Kopell. Plus précisément, nous rappellerons le changement de variable permettant de passer du quadratique et tire au modèle de Ermentrout-Kopell. Nous donnerons alors en détail l’équation aux dérivées partielles qui décrit une population de neurones de type Ermentrout-Kopell, de plus nous démontrerons que cette équation est bien posée.

Au dernier chapitre seront proposés des liens mathématiques précis entre la structure en âge et la structure en potentiel du neurone. Ces liens mathématiques reposent sur une transformée intégrale défini à l’aide de la répartition du neurone entre les potentiels d’action. Nous verrons de plus que cette transformée permet de définir un bassin d’attraction pour l’ensemble des solution du problème structuré en potentiel.

Chapitre 1

Le neurone stochastique

Dans ce chapitre nous allons exposer les principales notions concernant un neurone de type intègre et tire soumis à un bombardement d'impulsions. Nous considérerons des trains d'impulsions stochastiques distribués suivant la loi de Poisson. Les temps d'arrivée des potentiels d'action sur le neurone étant tirés aléatoirement, la réponse du neurone sera elle même aléatoire. Nous rappellerons alors les notions fort connues de *firing rate* d'un neurone et de *firing rate* d'une population.

Dans une seconde partie, nous donnerons des arguments mathématiques pour la construction d'une équation aux dérivées partielles sur l'évolution de la densité de population pour un réseau de neurones de type intègre et tire tous soumis à des bombardements stochastiques. Nous montrerons des simulations comparées entre l'approche déterministe (simulation de l'équation aux dérivées partielles) et l'approche stochastique (simulation stochastique de chaque neurone).

Enfin dans une dernière partie, nous introduirons la fonction *interspike probability*, et parlerons de l'âge d'un neurone comme le temps écoulé depuis son dernier potentiel d'action. On introduira alors une nouvelle équation aux dérivées partielles pour une population de neurones structurée par leur âge. Mais surtout, nous verrons que des liens mathématiques existent entre les différents concepts.

1 Le *firing rate*

On appelle réponse d'un neurone la donnée de chaque instant où le neurone tire un potentiel d'action, voir [3]. Si le neurone produit une impulsion (une masse de Dirac) pour chaque potentiel d'action qu'il émet, sa réponse, que l'on note $\rho(t)$, est caractérisée par un peigne de Dirac

$$\rho(t) = \sum_{k=0}^K \delta(t - t_k),$$

avec K le nombre total d'impulsions émises par le neurone. Les t_k sont les instants où le neurone lance ses potentiels d'actions, et $\delta(t)$ est la masse de Dirac. On peut (tout au moins formellement,

voir [3], [26]) compter le nombre de *spikes* émis par le neurone dans un intervalle de temps

$$\int_{t_1}^{t_2} \rho(s) ds = \{\text{Nombre de potentiels d'action pendant l'intervalle de temps } [t_1, t_2] \}.$$

Lorsqu'un neurone est soumis à un stimulus toujours le même, sa réponse diffère d'une expérience à l'autre. Il est ainsi préférable de voir la réponse du neurone comme une fonction stochastique. Nous définissons le *firing rate* du neurone, tout au moins formellement, voir [26], comme étant la moyenne du nombre de potentiels d'action faite sur une infinité d'essais pour le même stimulus

$$r(t) = \langle \rho(t) \rangle.$$

Dans la pratique le *firing rate* du neurone est obtenu par estimation sur un nombre fini d'expériences

$$r_M(t) = \frac{1}{M} \sum_{j=1}^M \rho_j(t),$$

où M est justement le nombre d'expériences répétées sur le neurone pour le même stimulus, et $\rho_j(t)$ sa réponse à la j -ième expérience. Ainsi le taux moyen de potentiels d'action produits par le neurone (*firing rate*) est donné formellement par la limite

$$r(t) = \lim_{M \rightarrow +\infty} r_M(t),$$

et s'interprète à l'aide de

$$\int_{t_1}^{t_2} r(s) ds = \{\text{Nombre moyen de potentiels d'action pendant l'intervalle de temps } [t_1, t_2] \}.$$

Alors que le peigne de Dirac $\rho(t)$ est la réponse précise du neurone à une stimulation obtenue dans une expérience, le *firing rate* $r(t)$ est une information fortement réduite. Elle est construite comme étant la moyenne des réponses faites pour la même stimulation et ce pour une infinité d'expériences.

Par la loi des grands nombres, on peut voir le *firing rate* comme le taux de déclenchement moyen d'une population comportant une infinité de neurones. On relie alors le *firing rate* d'un neurone aisément au *firing rate* d'une population homogène.

2 Neurone intègre et tire stochastique

Considérons une famille de neurones de type intègre et tire tous parfaitement identiques et soumis à un bombardement d'impulsions venues d'autres neurones pré-synaptiques. Le potentiel

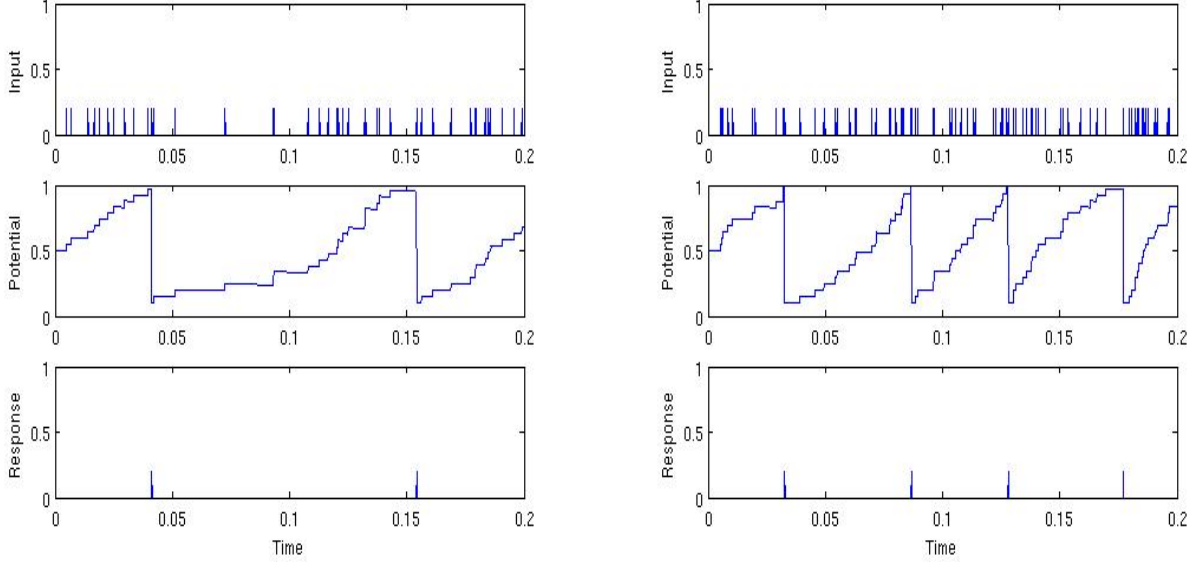


Figure 1.1 – Simulation de l'équation différentielle (1.1). Le graphique du haut représente le train d'impulsions arrivant sur le neurone, celui du bas la réponse du neurone, tandis que le graphique du milieu donne la dynamique du potentiel du neurone. Les trains d'impulsions arrivant sur le neurone sont construits par tirage aléatoire suivant un processus de Poisson. Les taux d'arrivée pour chaque graphique sont respectivement 10 et 20.

v d'un neurone isolé, voir [27] par exemple, suit la dynamique

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + h \sum_{j=0}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v > 1 \text{ alors } v = v_r. \end{cases} \quad (1.1)$$

Un temps t_j correspond à un instant où une impulsion arrive et excite le neurone. Chaque fois que le neurone reçoit une impulsion, son potentiel fait un saut de taille h . A cause de l'arrivée d'impulsions et donc du processus de saut, le potentiel v peut dépasser le seuil, ici normalisé à 1. Dans cette situation, le neurone émet son propre potentiel d'action et le potentiel de sa membrane est positionné au potentiel de *reset* v_r . On montre dans la figure 1.1 différentes simulations de l'équation (1.1) où l'on peut voir plus précisément tous les mécanismes du modèle se mettre en place. Pour chaque simulation nous montrons le train d'impulsions arrivant sur le neurone, l'évolution au cours du temps du potentiel du neurone et la réponse du neurone.

Voyons néanmoins l'arrivée des impulsions comme un processus stochastique donné par les formules de Poisson. Ainsi les temps t_j ne sont pas déterministes mais établis par tirage aléatoire et notons $\sigma(t)$ ce taux d'arrivée au temps t . La probabilité qu'un neurone reçoive une impulsion pendant l'intervalle de temps $(t - \Delta t/2, t + \Delta t/2)$ est donnée par $\sigma(t)\Delta t$. Sous la réserve que Δt

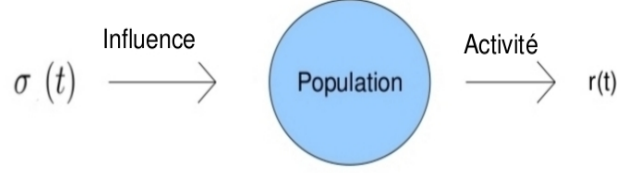


Figure 1.2 – Schéma d’une population de neurones sous une influence $\sigma(t)$. Sous influence, la population produit une activité que l’on note en générale $r(t)$. Cette activité correspond au nombre de neurones qui lancent leur potentiel d’action.

soit suffisamment petit, $\sigma(t)\Delta t$ est bien un nombre plus petit que 1. Tandis que la probabilité qu’aucun *spike* ne vienne exciter le neurone durant ce même intervalle de temps est donnée par son complémentaire $1 - \sigma(t)\Delta t$. Si aucun *spike* n’arrive, le potentiel est uniquement déterminé par l’évolution propre du neurone due au courant de fuite de l’équation (1.1). Autrement dit, un neurone de potentiel u à l’instant t , va après un court intervalle de temps Δt se retrouver en

$$v(t + \Delta T) = ue^{-\gamma\Delta t}.$$

Si en revanche un *spike* vient exciter le neurone considéré pendant cet intervalle de temps, le potentiel de sa membrane va se retrouver au potentiel

$$v(t + \Delta T) = ue^{-\gamma\Delta t} + h.$$

Notons $r(t)$ le nombre de neurones replacés au potentiel de *reset*, autrement dit, notons $r(t)$ le *firing rate* de la population de neurones, voir la figure 1.2. On obtient, voir [3] que la probabilité de trouver un neurone au potentiel v au temps $t + \Delta T$ sachant que le neurone était au potentiel u au temps t est donnée par

$$\begin{aligned} \mathcal{P}(t + \Delta T, v|t, u) = & [1 - \Delta T\sigma(t)]\delta(v - ue^{-\gamma\Delta t}) + \Delta T\sigma(t)\delta(v - ue^{-\gamma\Delta t} - h) \\ & + \Delta T\delta(v - v_r)r(t). \end{aligned}$$

Puisque les *inputs* sont supposés générés par une loi de Poisson, on en déduit que la variable aléatoire $v(t)$ suit un processus de Markov

$$p(t + \Delta T, v) = \int \mathcal{P}(t + \Delta T, v|t, u)p(t, u) du.$$

En substituant dans l’intégrale \mathcal{P} par son expression, on arrive sur

$$p(t + \Delta T, v) = [1 - \Delta T \sigma(t)] e^{\gamma \Delta t} p(t, v e^{\gamma \Delta t}) + \Delta T \sigma(t) e^{\gamma \Delta t} p(t, v e^{\gamma \Delta t} - h) + \Delta T \delta(v - v_r) r(t),$$

et en prenant formellement la limite comme dans [4], on arrive sur

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v p(t, v)) + \sigma(t) (p(t, v) - p(t, v - h)) = \delta(v - v_r) r(t). \quad (1.2)$$

Puisqu'un neurone dont le potentiel atteint le seuil est instantanément ramené au potentiel v_r , une condition au bord est imposée

$$p(t, 1) = 0,$$

de plus on peut déduire de l'équation que le taux de décharge de la population $r(t)$ est donné par

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw.$$

La solution p de l'équation peut se lire et s'interpréter grâce à

$$\int_{v_1}^{v_2} p(t, v) dv = \{\text{Proportion de neurones dont le potentiel } v \in [v_1, v_2] \text{ à l'instant } t\}.$$

Il est très facile à l'aide de la condition de bord de vérifier que l'équation que nous avons obtenue est conservative. En particulier, on fera le choix de la normalisation en densité de probabilité

$$\int_0^1 p(t, v) dv = 1.$$

Ce type d'équation se retrouve dans bon nombre d'articles voir entre autre [42], [23], [43], [12]. On donne le modèle dans sa forme complète.

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v p(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0. \\ p(0, v) = p_0(v) \end{cases} \quad (1.3)$$

Le modèle ainsi écrit n'est pas vraiment sous sa forme complète puisque nous n'avons pas précisé $\sigma(t)$ le taux d'arrivé des impulsions. Nous ne détaillerons pas pour le moment la nature de l'influence $\sigma(t)$ qui peut dépendre du *firing rate* dans le cas d'une population couplée. L'expression du taux d'arrivé $\sigma(t)$ en fonction de l'activité de la population $r(t)$ et de ses conséquences sur le comportement de la solution p seront détaillés dans les chapitres suivants.

3 Simulation par méthode de Monte Carlo

L'une des approches privilégiées par les neuro-biologistes pour simuler une population de neurones reste la méthode dite de Monte Carlo. Cette approche consiste à résoudre le modèle (1.1) pour chaque neurone de la population. Une telle approche est juste, précise et simple à mettre en œuvre mais fort malheureusement terriblement coûteuse en temps de calcul dès que l'on a affaire à une population de neurones importante en nombre de cellules. Une intéressante alternative consiste justement à simuler l'équation (1.3) .

On présente dans la figure 1.3 une simulation du modèle (1.3) comparée avec la méthode de simulation directe. Dans tous les graphiques deux courbes sont visibles, la noire pour une simulation déterministe de type volume fini de l'équation (1.3), la rouge pour une approche Monte Carlo (voir [43], [42] et [14] pour des schémas numériques). Dans le premier graphique, en haut à gauche de la figure 1.3, on peut y voir la répartition initiale p_0 , une gaussienne dans notre cas. Sous l'arrivée d'impulsions extérieures $\sigma_0(t)$, constante dans la simulation, la densité p devient positive près du seuil, entre $1 - h$ et 1. Ainsi une quantité de neurones lance son potentiel d'action et est remplacée au potentiel de *reset* v_r . Cet effet s'affirme clairement dans le second graphique, en haut à gauche de la figure 1.3, où une accumulation se fait sentir en v_r . Par le processus de saut, on peut voir dans le troisième graphique de la figure 1.3 que les accumulations se propagent en $v_r + h$, $v_r + 2h$ etc ... Finalement la répartition se stabilise vers un état stationnaire que l'on peut voir dans le cinquième graphique, en bas à gauche de la figure 1.3. Dans [57] on peut trouver des simulations au comportement très différent de (1.3). Est enfin montrée, dans le tout dernier graphique, en bas à droite de la figure 1.3 l'activité de la population $r(t)$ donnée dans (1.3).

Le grand avantage d'une formulation comme (1.3) est premièrement d'offrir une écriture condensée de la dynamique d'une population de neurones et de plus de permettre la simulation des grands réseaux, voir à ce sujet [43] et [42]. Toutefois pour obtenir des résultats convaincants, il est nécessaire de considérer un grand nombre de particules dans les méthodes de Monte Carlo. Les simulations de la figure 1.4 ci dessous regroupe l'état stationnaire vers lequel la densité de l'équation (1.3) converge ainsi que l'activité de la population, ceci pour un nombre de neurones dans la population de 10000, 100000 et 1000000. Les courbes issues de simulations de l'équation (1.3) sont en noir dans les graphiques, tandis que les courbes obtenues par la méthode directe sont en rouge.

1.3 Simulation par méthode de Monte Carlo

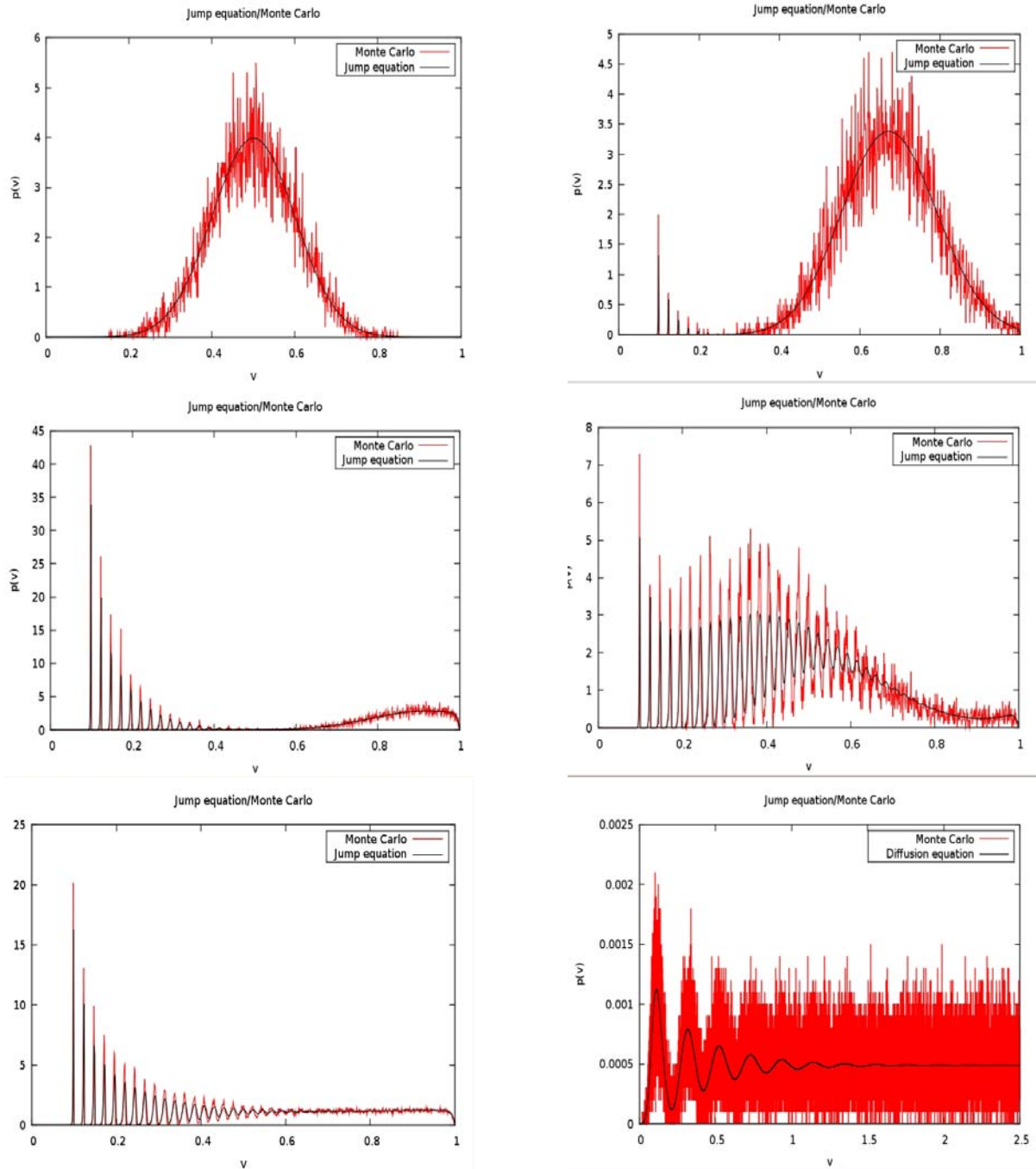


Figure 1.3 – Simulation de l'EDP linéaire (1.3) ; comparaison entre l'approche Monte Carlo, courbe rouge, et l'approche déterministe, courbe noire. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$.

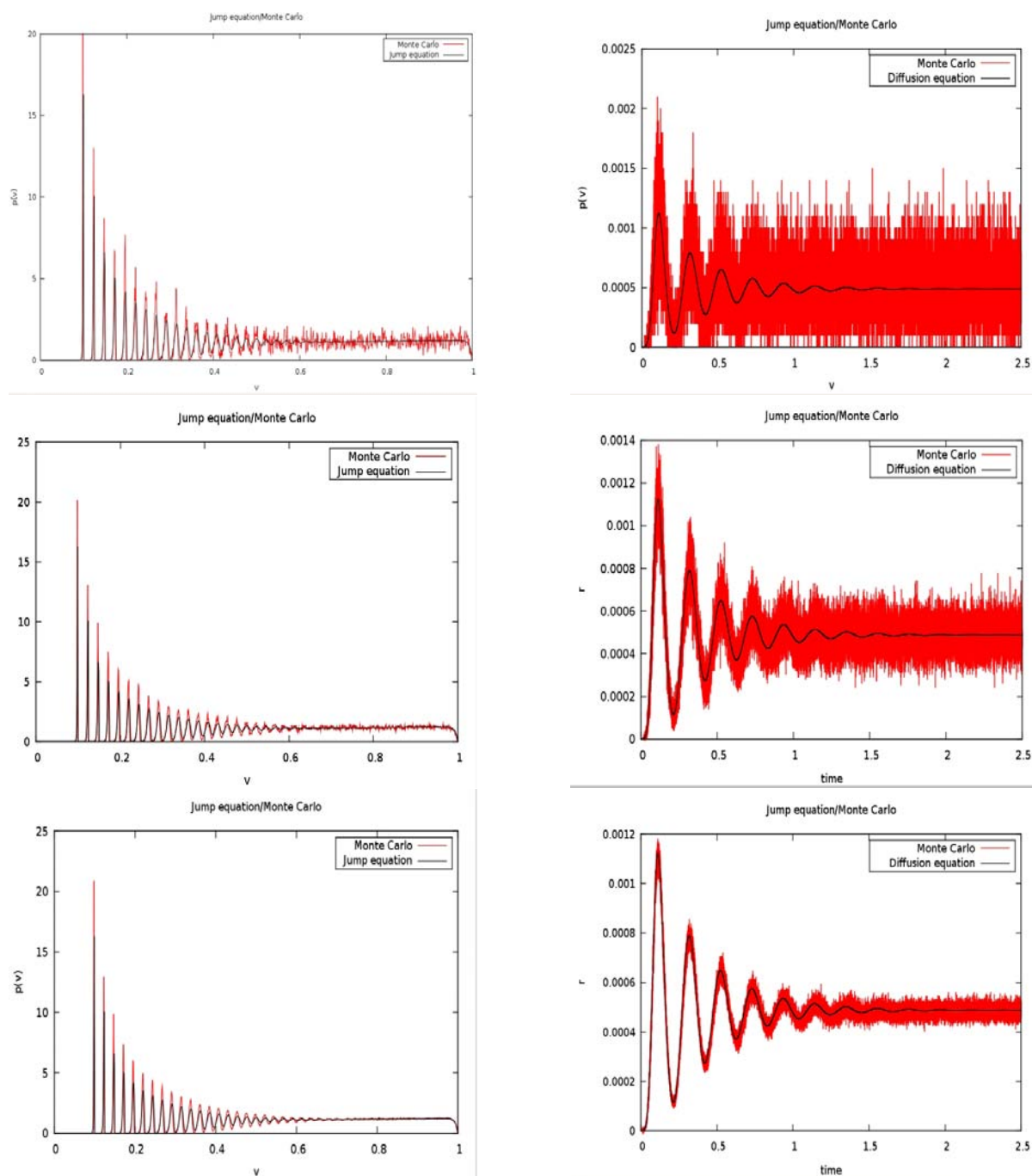


Figure 1.4 – Simulation de l'EDP linéaire (1.3), comparaison entre l'approche Monte Carlo, courbe rouge, et l'approche déterministe, courbe noire. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. On compare la répartition stationnaire et l'évolution de l'activité pour différentes tailles de population. Dans la première comparaison 10000 neurones, 100000 dans la deuxième et 1000000 dans la troisième.

4 Temps de passage et *interspike probability*

Attardons nous sur le modèle (1.3) dans le cas où l'influence sur la population $\sigma(t)$ est une donnée constante indépendante du temps, dans ce cas l'équation (1.3) est simplifiée et se lit

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = \sigma (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ r(t) = \sigma \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0; 1). \end{cases} \quad (1.4)$$

Rappelons que $r(t)$ est le *firing rate* de la population, c'est à dire le taux de déclenchement moyen, voir la figure 1.2. Dans ce modèle, des impulsions arrivent sur le réseau de neurones suivant un processus de Poisson de taux σ , et sont distribuées uniformément sur le réseau. Si à un instant t , on s'arrête sur un neurone de la population, à l'arrivée d'une impulsion, celui ci est susceptible de recevoir l'impulsion ou pas, selon que l'impulsion lui soit affectée ou non. Dit plus précisément, la probabilité qu'un neurone voit son potentiel affecté par l'arrivée d'une impulsion dans un intervalle de temps Δt est donnée par $\sigma \Delta t$, nombre qui est bien compris entre zéro et un si l'intervalle de temps Δt est assez petit. Si nous connaissons la probabilité que le neurone reçoive une impulsion dans un court intervalle de temps, on s'occupe dans la suite d'établir la probabilité qu'un neurone se déclenche à un instant t donné.

Dans la littérature, ce problème est communément appelé le problème du temps de passage du neurone, on pourra voir sur le sujet [3], [44], [55]. Pour un neurone de potentiel v_r , c'est à dire un neurone qui vient d'émettre juste à l'instant son potentiel d'action, soumis à un bombardement d'impulsions stochastiques, on entend par problème du temps de passage, le calcul de la probabilité que le neurone émette son prochain potentiel d'action au temps t . Notons $ISP(t)$, *interspike probability*, cette densité de probabilité qui se définit comme

$$\int_{t_1}^{t_2} ISP(t) dt = \{\text{Probabilité que le neurone se déclenche à l'instant } t \text{ entre } t_1 \text{ et } t_2\},$$

où l'on a volontairement omis de préciser que le neurone avait démarré sa course en v_r , le potentiel de *reset* et que son dernier *spike* avait eu lieu à l'instant initial.

On présente dans la figure 1.5 le premier temps de passage d'une série de neurones tous soumis à un bombardement stochastique d'impulsions suivant un processus de Poisson de taux constant σ . On montre quatre graphiques pour quatre différentes valeurs du taux σ . On remarque dans la figure 1.5 que les neurones se déclenchent approximativement tous autour d'une même valeur, ce qui fait ressembler la fonction ISP à une gaussienne quelque peu étendue vers l'avant.

Arrêtons nous tout d'abord sur le problème plus général de la probabilité de présence d'un neurone à un potentiel v quelconque, sachant que celui ci est initialement placé au potentiel v_r .

Chapitre 1. Le neurone stochastique

La densité de probabilité de présence $q(t, v)$, autrement dit

$$\int_{v_1}^{v_2} q(t, v) dv = \{\text{Probabilité que son potentiel } v \in [v_1, v_2] \text{ au temps } t\},$$

est donnée par la solution de l'EDP

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} q(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vq(t, v)) = \sigma (q(t, v - h) - q(t, v)) \\ q(t, 1) = 0 \\ q(0, \cdot) = \delta(v - v_r). \end{cases} \quad (1.5)$$

Sous l'influence extérieur σ , c'est à dire l'arrivée d'impulsions, le potentiel de la membrane du neurone saute, ce qui amène avec une probabilité non nulle le potentiel du neurone à dépasser le seuil (normalisé à 1) et le neurone à se déclencher. On peut alors remarquer que la fonction de probabilité $ISP(t)$ n'est autre que le flux de sortie au seuil de l'équation (1.5)

$$ISP(t) = \sigma \int_{1-h}^1 q(t, w) dw. \quad (1.6)$$

On peut vérifier qu'il existe une relation de vase communicant entre la fonction ISP et la densité de probabilité q . En effet tout neurone qui dépasse le seuil contribue à faire augmenter la fonction ISP et disparaît de l'espace d'état de l'équation (1.5), soit la relation

$$\int_0^t ISP(s) ds + \int_0^1 q(t, w) dw = 1.$$

Revenons maintenant à la population de neurones décrite par le modèle par saut (1.4), et faisons le lien entre l'activité $r(t)$ d'une telle population et la fonction $ISP(t)$. On suppose pour cela être dans le cas particulier où la condition initiale p_0 du problème (1.4) est une masse de Dirac au point v_r . Autrement dit, on suppose que l'état initial de tous les neurones de la population est le potentiel v_r . On peut alors faire la relation entre l'activité r et la probabilité de déclenchement ISP

$$r(t) = ISP(t) + \int_0^t ISP(t-s)r(s) ds. \quad (1.7)$$

En effet, l'activité de la population à un instant t est donnée par la somme des neurones qui sous l'influence de σ , pour la première fois se déclenchent à l'instant t , plus tous ceux qui par le passé se sont déjà déclenchés, ont été positionné au potentiel de *reset* v_r et se déclenchent une nouvelle fois à l'instant t .

La fonction ISP nous donne la densité de probabilité du temps de passage du neurone. Plus le temps de passage est long plus le neurone tarde à se déclencher, tandis qu'un temps court indique l'imminence du déclenchement. La fonction ISP motive l'introduction de la notion d'âge d'un neurone. On nome âge d'un neurone le temps écoulé depuis que le neurone ait lancé son dernier

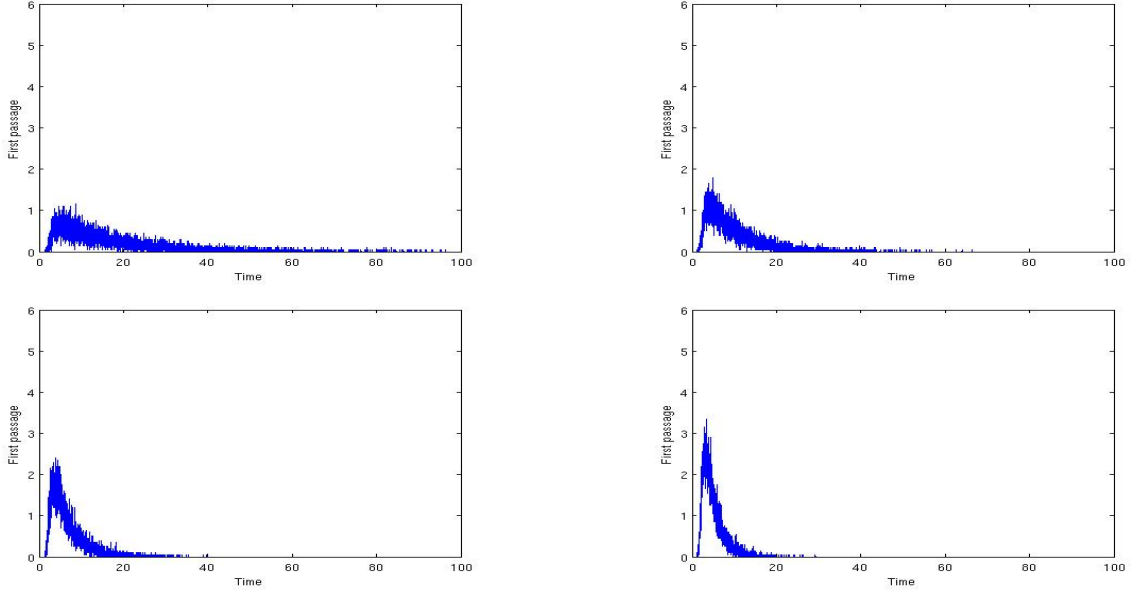


Figure 1.5 – Premier temps de passage pour une série de 1000 neurones recevant une influence constante σ , le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. Dans le premier graphique $\sigma = 40$, dans le second $\sigma = 42$, dans le troisième $\sigma = 44$ et dans le dernier $\sigma = 46$.

spike. Ainsi un neurone d'âge zéro équivaut à un neurone qui vient juste de se déclencher, tandis qu'un neurone d'âge a coïncide avec un neurone qui n'a lancé aucun potentiel d'action depuis une durée a . Voyons la corrélation entre un modèle d'une population de neurones structurée en âge et le modèle par saut (1.4) où les neurones sont structurés par leur potentiel. On note $n(t, a)$ la densité de population de neurone d'âge a au temps t , c'est à dire

$$\int_{a_1}^{a_2} n(t, a) da = \{\text{Proportion de neurones d'âge } a \in [a_1, a_2] \text{ au temps } t\},$$

et on introduit S la *spiking function* (taux de déclenchement à l'âge a), on peut alors établir qu'une population de neurones structurée en âge suit la dynamique

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} n(t, a) + \frac{\partial}{\partial a} n(t, a) + S(a)n(t, a) = 0 \\ n(t, 0) = \int_0^{+\infty} S(a)n(t, a) da \\ n(0, \cdot) = n_0 \in L^1_+(0; +\infty). \end{cases} \quad (1.8)$$

On retrouve ce type de modélisation dans [48] et voir aussi [51] et [37] pour une étude mathématique de ce type d'équations.

La question est alors de savoir s'il existe une relation entre la *spiking function* S et la fonction *interspike probability* ISP . On peut répondre à cette question en remarquant que si l'on définit

le problème

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}m(t,a) + \frac{\partial}{\partial a}m(t,a) + S(a)m(t,a) = 0 \\ m(t,0) = 0 \\ m(0,.) = \delta(a), \end{cases} \quad (1.9)$$

alors ISP est donnée par

$$ISP(t) = \int_0^{+\infty} S(a)m(t,a) da.$$

Or on peut résoudre le problème (1.9) sur les courbes caractéristiques. Un calcul direct et formel donne la solution du problème (1.9) comme étant

$$m(t,a) = \delta(a-t)e^{-\int_{a-t}^a S(s)ds}.$$

D'où l'on tire les relations

$$ISP(t) = S(t)e^{-\int_0^t S(s)ds}, \quad S(t) = \frac{ISP(t)}{1 - \int_0^t ISP(s)ds}. \quad (1.10)$$

Les relations (1.10) nous donnent le lien attendu entre ISP et S .

Une des questions que l'on se pose au sujet de la population de neurones structurée en potentiel (1.4) est de connaître l'activité stationnaire \bar{r} de la population. L'un des intérêt de la structuration en âge est que le calcul de l'activité stationnaire est faisable. En effet, s'agissant du modèle (1.4), tout neurone qui se déclenche revient à l'âge zéro, l'activité de la population se calcule alors par

$$r(t) = \int_0^{+\infty} S(a)n(t,a) da.$$

Si l'équation admet un état stationnaire \bar{N} , alors celui ci peut être calculé explicitement et est donné par la formule

$$\bar{N}(a) = \bar{N}(0)e^{-\int_0^a S(x)dx},$$

de par la condition de normalisation, on déduit que

$$\bar{N}(0) = \left(\int_0^{+\infty} e^{-\int_0^a S(x)dx} da \right)^{-1}.$$

Ce qui nous permet de donner une formule de l'activité stationnaire r d'une population sous l'influence σ , on a

$$\bar{r} = \left(\int_0^{+\infty} e^{-\int_0^a S(x)dx} da \right)^{-1}. \quad (1.11)$$

Dans ce chapitre nous avons rappelé les principales notions d'un neurone soumis à des bom-

1.4 Temps de passage et *interspike probability*

bardements stochastiques d'impulsions telles que le *firing rate*, *interspike probability function*, et l'âge d'un neurone, on pourra voir dans [3], [26], [23], [19] d'autres précisions sur ces concepts. Nous avons construit une EDP sur l'évolution de la densité de population de neurones soumis à des bombardements stochastiques d'impulsions, ceci en structurant les neurones par leur potentiel aussi bien que par leur âge. Mais le plus intéressant et que nous avons fait le lien entre les activités respectives de ces deux structures.

Chapitre 2

Population de neurones intègre et tire

Ce chapitre concerne la dynamique d'une population de neurones excitateurs où chaque neurone est supposé suivre la loi de l'intègre et tire. Dans tout le chapitre on admettra que le temps entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception est négligeable. Nous ferons cette hypothèse hautement discutable en partie pour deux raisons. La première, plutôt historique, est que le modèle fut introduit dans la littérature sous cette forme et qu'il reste encore aujourd'hui le plus souvent utilisé de cette façon. La deuxième, plutôt mathématique, est d'avoir un modèle aussi simple que possible afin de permettre une étude plus approfondie.

Dans une première partie nous allons rappeler en détail la construction intuitive du modèle pour une population de neurones de type intègre et tire.

Nous séparerons l'étude du modèle en deux cas. D'abord le cas particulier du neurone sans courant de fuite, qui sera l'objet de la seconde partie où l'analyse peut être poussée fort loin. Nous rappellerons les résultats connus sur ce cas particulier du modèle, notamment l'explosion en temps fini de l'équation pour un couplage dense de la population. Cette explosion (*blow up*) soulève de vifs intérêts et pose de profondes questions puisqu'elle est dans la littérature reliée à la synchronisation des neurones. Ensuite dans la troisième partie, nous allons chercher à retrouver, tout au moins en partie, ces résultats pour le cas général.

Enfin nous terminerons par une discussion sur la relation entre les résultats mathématiques obtenus, leurs sens biologiques et les hypothèses de modélisation. Nous discuterons particulièrement comment et en quoi l'explosion de la solution peut être mise en liaison avec la synchronisation de la population de neurones. Afin d'étayer nos arguments, nous proposerons une série de simulations d'un réseau de neurones entièrement stochastique. Mais rappelons tout d'abord comment se construit l'équation aux dérivées partielles dans le cas où chaque neurone suit la loi de l'intègre et tire, comme cela a déjà été fait dans [43].

1 Modèle par densité de population

Nous rappelons que le modèle intègre et tire est donné par une équation différentielle ordinaire et décrit la dynamique du potentiel d'un seul neurone sous le seuil de déclenchement. Cette

équation différentielle ordinaire, (voir [27] par exemple), représente l'état d'un condensateur recevant des impulsions de courant et est donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + h \sum_{j=0}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v > 1 \text{ alors } v = v_r, \end{cases} \quad (2.1)$$

où $v(t)$ est le potentiel du neurone au temps t , que l'on admet par normalisation être dans l'intervalle $[0, 1]$. Le terme γv représente un courant de fuite du condensateur. Les t_j sont les instants où arrivent les impulsions sur le neurone. On modélise ici l'arrivée d'un potentiel d'action sur le neurone par une dépolarisation instantanée, soit un saut de potentiel de taille h , on considère dans ce chapitre uniquement des synapses excitatrices, le saut de potentiel h est donc positif. La conséquence de ce processus de saut est que le potentiel du neurone peut venir dépasser le seuil de déclenchement ici normalisé à 1. Dans ce cas le neurone se déclenche, émet son propre potentiel d'action et est positionné au potentiel reset v_r , que l'on suppose être tel que $0 < v_r < 1$. Voir [9] pour des motivations biologiques et [10] pour la description des résultats connus sur ce modèle. Voir aussi [27] pour d'autres *spiking model* similaires à (2.1).

Partant du principe que tous les neurones de la population sont identiques, on tire de (2.1) une équation aux dérivées partielles sur l'évolution en temps de la densité de population de neurones $p(t, v)$ pour un potentiel v au temps t dans la limite d'un nombre infini de neurones. Autrement dit on a

$$\int_{v_1}^{v_2} p(t, v) dv = \{\text{Proportion de neurones avec potentiel } v \in [v_1, v_2] \text{ au temps } t\}.$$

Le flux d'impulsions arrivant sur la population est supposé déterministe, et on note $\sigma(t)$ le taux d'arrivée. Notons le taux de décharge $r(t)$, qu'on appelle aussi le *firing rate* de la population. L'équation de densité de population est une équation de conservation (voir [42], [23], [43] et [12] entre autre) prenant en compte trois différents opérateurs : la partie de transport due à la dynamique du modèle avec courant de fuite, un opérateur de saut du à l'excitation, et un opérateur de réinjection en conséquence du déclenchement du neurone.

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \underbrace{\gamma \frac{\partial}{\partial v} (v p(t, v))}_{\text{Intègre et tire}} + \underbrace{\sigma(t) (p(t, v) - p(t, v - h))}_{\text{Excitation}} = \delta(v - v_r) \underbrace{r(t)}_{\text{Reset}}. \quad (2.2)$$

Pour obtenir une définition précise de l'équation (2.2) on admet que p est 0 pour $v < 0$. Le *firing rate* est le nombre de neurones qui se déclenchent par unité de temps et est donné par

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw. \quad (2.3)$$

Le taux de décharge de la population (ou l'activité) est une sortie importante du modèle pour les

2.1 Modèle par densité de population

neuroscientifiques puisque celui ci peut être mesuré (voir [20], [10] and [19] pour plus de détails au sujet de l'activité d'une population et [20] pour d'autres modèles). Le flux entrant lié à la convection est nul

$$p(t, 1) = 0.$$

A l'aide de la condition au bord, il est facile de démontrer la propriété de conservation de l'équation (2.2) en intégrant sur le domaine $(0, 1)$,

$$\frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, w) dw = 0, \quad (2.4)$$

de sorte que si la condition initiale satisfait

$$\int_0^1 p_0(v) dv = 1, \quad (2.5)$$

la solution satisfait la condition

$$\int_0^1 p(t, w) dw = 1. \quad (2.6)$$

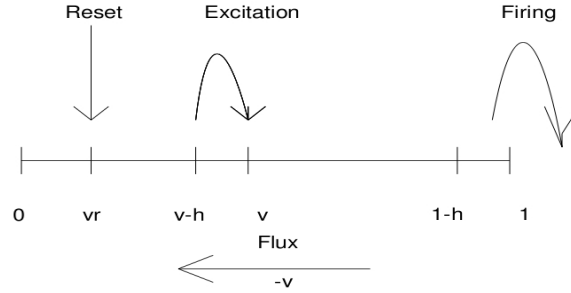


Figure 2.1 – L'évolution de la densité $p(t, v)$ au potentiel v est causée par le terme de transport, et par saut arrivant du potentiel $v - h$. Par excitation le potentiel d'un neurone peut dépasser le seuil, ici normalisé à 1, et est positionné au potentiel reset v_r .

Le nombre d'impulsions arrivant sur la population est la somme d'une influence extérieure $\sigma_0(t)$ arrivant d'une autre population de neurones, et de la population elle-même que l'on suppose auto excitante.

Notons J le nombre moyen de connections par neurone, en admettant négligeable la durée entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action (voir figure 2.2), $\sigma(t)$ est donné

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t), \quad (2.7)$$

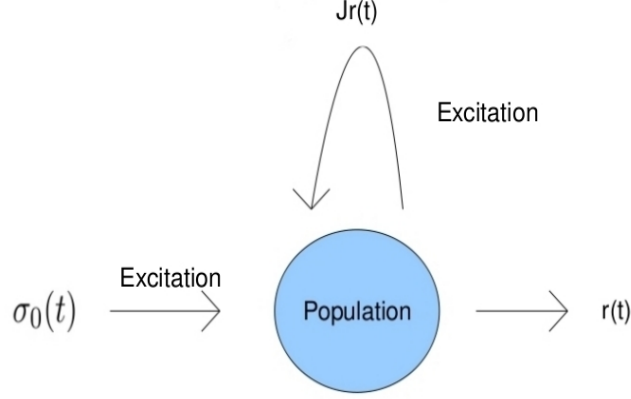


Figure 2.2 – Schéma d’une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu’on appelle aussi le *firing rate* de la population. On suppose que la durée entre l’émission d’un potentiel d’action et sa réception est négligeable, le retour d’activité est alors donné par $Jr(t)$, où J est le nombre moyen de connexions par neurone.

On donne le modèle dans sa forme complète

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t) \\ r(t) := \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(0, 1). \end{array} \right. \quad (2.8)$$

Le but principal des sections suivantes est d’étudier l’existence ou la non existence de solutions au problème (2.8) en temps court comme en temps long. Nous allons démontrer un théorème d’existence locale (en temps court), et démontrer que la solution explose en temps fini lorsque le nombre moyen de connexions par neurone J est grand. Nous discuterons aussi le lien que l’explosion en temps fini de la solution entretient avec la synchronisation de la population de neurones.

Comme nous l’avons déjà énoncé dans l’introduction de ce chapitre, nous allons séparer l’étude en deux cas distincts. Le cas du *non leaky integrate-and-fire* ou modèle intègre et tire sans fuite qui correspond au cas où le coefficient γ est nul et où nous pourrons faire une étude fort approfondie. Puis le cas plus général et plus réaliste du *leaky integrate-and-fire* ou intègre et tire avec fuite quand γ est un nombre réel strictement positif.

2 Neurone intègre et tire sans fuite

Attardons nous sur le cas bien particulier où γ est pris nul. D'un point de vue strictement mathématique ce cas est fort intéressant puisque, comme nous allons le constater, il nous permet de réduire le problème (2.8) en un système différentiel ordinaire. Qui plus est, nous verrons que ce système coïncide avec le modèle introduit récemment dans [15] et [16] pour expliquer la synchronisation dans les réseaux de neurones excitateurs. Nous allons alors rappeler les principaux résultats des articles [15] et [16] ainsi que leurs interprétations biologiques. Pour γ égal à zéro, le problème (2.8) se lit

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jhr(t) \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(0; 1). \end{cases} \quad (2.9)$$

Remarquons tout d'abord que la dynamique de p sur l'intervalle $(0, v_r)$ n'est pas vraiment décisive. En effet, tout neurone dont le potentiel se situe dans cet intervalle finira (à cause de l'excitation) par passer au dessus du potentiel v_r et ne plus jamais descendre sous la barre du potentiel v_r . Quitte à faire l'impasse sur ce mode transitoire, faisons l'hypothèse que la répartition initiale p_0 est nulle sur l'intervalle $(0, v_r)$. On accomplit maintenant une subdivision de l'espace d'état en sous intervalle tous de taille égale à h . On introduit les notations suivantes

$$D_{n-k+1} = \int_{1-k)h}^{1+(k-1)h} p(t, w), dw \quad k = 1, \dots, n, \quad (2.10)$$

où n n'est autre que le nombre de sous intervalles (nombre de compartiments) de taille h entre v_r et 1, en partant de 1 et en incluant v_r

$$n = E\left(\frac{1 - v_r}{h}\right) + 1, \quad (2.11)$$

avec $E(x)$ est la partie entière du réel x .

Les D_k étant calculés par intégration de la densité p sur des sous parties de l'espace d'état, leur sens physique est clair, ils ne sont rien d'autre que le nombre de neurones présents dans les sous intervalles d'intégration. C'est ainsi que par intégrations successives de l'équation aux dérivées partielles sur chaque intervalle de la subdivision, on réduit l'étude du problème (2.9) à

celle du système dynamique suivant

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}D_k(t) = \sigma(t)(D_{k-1}(t) - D_k(t)) & \forall k = 2, \dots, n \\ \frac{d}{dt}D_1(t) = \sigma(t)(D_n(t) - D_1(t)) \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t) \\ r(t) = \sigma(t)D_n(t). \end{cases} \quad (2.12)$$

Remarquons tout d'abord que la propriété de conservation n'est en rien modifiée si ce n'est dans son écriture, on a

$$\frac{d}{dt} \sum_{k=1}^n D_k(t) = 0. \quad (2.13)$$

Et par normalisation, on posera encore

$$\sum_{k=1}^n D_k(t) = 1. \quad (2.14)$$

Nous proposons en figure 2.3 une simulation du système (2.12). Une répartition initiale du type gaussienne a été choisie pour une influence extérieure σ_0 constante. Comme nous pouvons nous en apercevoir le système (2.12) converge (pour ce choix de paramètres) vers un état stationnaire. L'activité de la population $r(t)$ converge donc elle aussi vers une activité constante.

Constatons maintenant que l'activité de la population $r(t)$ est calculable et est donnée par

$$r(t) = \frac{\sigma_0(t)D_n(t)}{1 - JD_n(t)}.$$

Il est clair qu'une telle expression de l'activité introduit des complications. L'expression de $r(t)$ se présente comme un quotient qui peut devenir singulier. De même que des valeurs négatives de $r(t)$ peuvent survenir, ce qui n'a aucun sens physique pour le phénomène biologique que nous décrivons. On définit alors le domaine des solutions admissibles pour le système (2.12) comme

$$X := \left\{ D = (D_1, \dots, D_n), \quad \sum_{k=1}^n D_k = 1 \quad / \quad JD_n < 1 \right\}.$$

Vient alors à nous une série de questions au sujet du système (2.12). La première concerne l'existence d'une solution au système. Si l'on prend un vecteur initial dans le domaine admissible X , existe-t-il, tout au moins sur un petit intervalle de temps, une solution au système (2.12)? Si l'on a une existence locale (en temps) peut-on déterminer un critère d'existence globale? Il semble, d'après certaines simulations (voir la figure 2.3) que l'on ait convergence vers un état stationnaire. Peut on déterminer cet état stationnaire et en faire une étude de stabilité? Quel lien

2.2 Neurone intègre et tire sans fuite

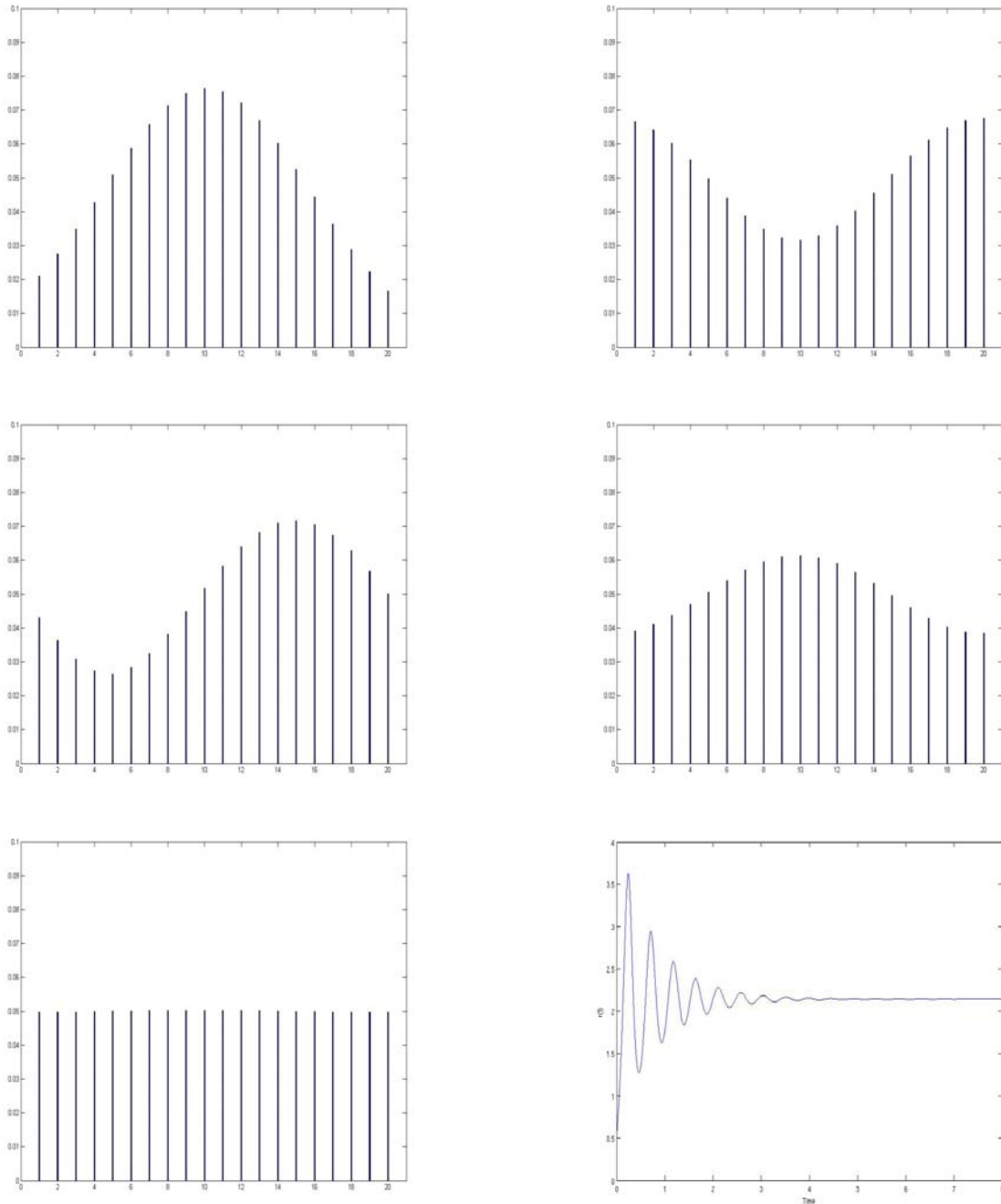


Figure 2.3 – Simulation du système (2.12). Une répartition initiale de type gaussienne D_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ prise constante $\sigma_0 = 30$, le nombre de compartiments $n = 20$, le couplage $J = 5$. Dans les cinq premiers graphiques, on montre l'évolution au cours de temps de la solution de (2.12), dans le dernier graphique l'évolution de l'activité $r(t)$.

cet état entretient-il avec la population de neurones? Et si nous n'avons pas existence globale, peut-on fournir un critère assurant l'explosion en temps fini? Dans le cas où une explosion a lieu comment peut on mettre en relation cet événement vis à vis de la biologie et des neurosciences?

Des réponses à ces questions mathématiques ont été formulées dans [15] et [16], les auteurs ont de plus donné des interprétations biologiques au phénomène mathématique. On rappelle quelques uns de leurs résultat. S'agissant de l'existence d'une solution au problème, on a la proposition suivante.

Proposition 2.1 *Quelle que soit la condition initiale D choisie dans le domaine X , il existe un temps $T > 0$ et une solution D dans $C((0, T), X)$ au système (2.12). Si $J < 1$, on a une existence globale, si $J > n$, on a une explosion en temps fini de la solution.*

Nous proposons dans la figure 2.4 une série de trois simulations qui illustre les conséquences de la proposition . La figure 2.4 montre l'activité d'une population de neurones avec une moyenne de connexions par neurone J différente à chaque simulation. Comme on peut le voir dans les deux premiers graphiques, après quelques oscillations, le *firing rate* finit par rejoindre un état d'équilibre. En revanche, si le nombre de connexions est trop important, l'activité explose en temps fini et la simulation devient instable numériquement, ce que l'on peut voir dans le troisième graphique de la figure 2.4. Nous discuterons l'interprétation biologique de ces simulations dans la dernière section de ce chapitre où des simulations d'un réseau entièrement stochastique seront réalisées. Avant de préciser le sens biologique que l'explosion en temps fini de la solution nous suggère, énonçons les résultats mathématiques connus sur l'état stationnaire que l'on peut trouver dans [15] et [16].

Proposition 2.2 *SI $J > n$, le système (2.12) n'admet pas d'état stationnaire, en revanche, si $J < n$ il existe un unique état stationnaire $(\bar{D}_k, \bar{\sigma})$ donné par*

$$\begin{aligned} \bar{D}_k &= D = \frac{1}{n} \quad \forall k = 1, \dots, n \\ \bar{\sigma} &= \frac{\sigma_0}{1 - JD}, \end{aligned} \tag{2.15}$$

de plus cet état stationnaire est stable.

La preuve de cette proposition est directe. S'agissant de la stabilité de l'état stationnaire, un calcul direct donne que les valeurs propres λ_k du système linéarisé autour de l'état d'équilibre comme étant

$$\lambda_k = \bar{\sigma} \left(e^{\frac{2i\pi k}{n}} - 1 \right) \quad k = 1, \dots, n. \tag{2.16}$$

Puisque tous les λ_k sont tels que $\Re(\lambda_k) \leq 0$, on obtient la stabilité.

Insistons sur le fait que si les \bar{D}_k sont tous égaux et ne dépendent pas de l'influence extérieure σ_0 , l'activité stationnaire produite par la population dépend néanmoins de l'influence extérieure.

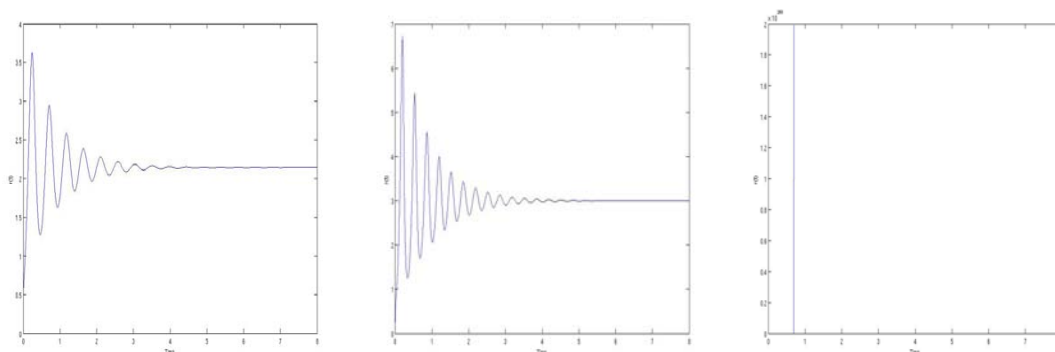


Figure 2.4 – Simulation du système (2.12), dans chaque graphique nous montrons l'évolution au cours du temps de l'activité de la population de neurones. Une répartition initiale de type gaussienne a été choisie pour les neurones, l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ est supposé $\sigma_0 = 30$, le nombre de compartiments $n = 20$. Dans le premier graphique, le nombre moyen de connexions $J = 5$, dans le second $J = 10$, dans le troisième $J = 20$. On peut voir que l'activité converge vers une valeur stationnaire dans les deux premiers graphiques, tandis qu'elle explose dans le troisième.

En effet l'activité stationnaire de la population se calcule et est donnée par

$$\bar{r} = \bar{\sigma} \bar{D}_n = \frac{\sigma_0}{n - J}, \quad (2.17)$$

ce qui a un sens physique tout à fait acceptable dans le cas où $J < n$ comme cela est demandé dans la proposition.

Selon les auteurs de [15] et [16] les conséquences de la stabilité de l'état stationnaire sont à chercher du côté de la désynchronisation de la population de neurones. Au regard de leurs recherches, la convergence vers l'état stationnaire correspond à la tendance des neurones à se désynchroniser, ce que l'on voit dans les deux premiers graphiques de la figure 2.4. Cette situation se produit lorsque le couplage de la population étudiée est faible, autrement dit lorsque qu'un neurone n'influence qu'une petite partie du reste de la population.

Dans l'article [15] et [16], l'explosion en temps fini du système dynamique est vue comme l'arrivée d'une masse de Dirac dans l'activité de la population de neurones. Cette explosion est ainsi interprétée comme la synchronisation d'une partie de la population. Tout un sous ensemble de la population lance son potentiel d'action en même temps ce qui crée une masse de Dirac dans l'activité $r(t)$, ce que laisse penser le troisième graphique de la figure 2.4.

Dans la section suivante on tentera de généraliser les résultats des papiers [15] et [16] dans le cas du leaky integrate and fire (2.8).

3 Neurone intègre et tire avec fuite

Revenons maintenant au problème (2.8). On présente dans la figure 2.5 une simulation où l'on peut voir les différents mécanismes de l'équation. En haut à gauche de la figure 2.5, on peut voir la répartition initiale p_0 . Sous l'influence extérieure des neurones se rapprochent du seuil entre $1-h$ et 1. Ces neurones se déclenchent et leur potentiel est placé en v_r . Finalement la répartition se stabilise. On montre, en bas à droite de la figure 2.5 l'activité de la population.

Notons que l'activité de la population $r(t)$ peut être calculée et est donnée par

$$r(t) = \frac{\sigma_0(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw}{1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw}. \quad (2.18)$$

On se retrouve dans le même situation que celle décrite dans [15] et [16], l'activité se présente comme un quotient qui peut devenir singulier, voir même négatif. Comme déjà énoncé dans le cas du NLIF, des valeurs négatives de l'activité n'ont aucun sens physique et sont à bannir du champs d'investigation. Cette petite discussion motive, à l'instar du système dynamique (2.12), la définition d'un domaine de solutions admissibles. On reprend la même notation que pour le NLIF.

$$X := \left\{ p \in L^1(0, 1), \int_0^1 p(v) dv = 1 \quad / \quad J \int_{1-h}^1 p(v) dv < 1 \right\}.$$

Le domaine X correspond bien aux solutions admissibles de (2.8), en effet le taux de déclenchement $r(t)$ reste positif tant que la solution que nous au problème (2.8) reste dans X .

Vient alors à nous la même série de questions au sujet du problème (2.8) que celle que nous avons évoqué pour le système (2.9). Ces questions sont relatives à l'existence locale d'une solution, l'explosion en temps fini de la solution, l'existence et la stabilité d'un état stationnaire. Enonçons tout d'abord un premier résultat d'existence locale (en temps) pour le problème (2.8).

Théorème 2.3 *Pour tout σ_0 , pour tout $J \geq 0$, et toute répartition initiale p_0 appartenant à X , on peut trouver $T > 0$ tel qu'il existe une unique solution positive $p \in C(\mathbb{R}_+, L^1_+(0, 1))$ au problème (2.8).*

Dans le cas où le couplage est faible soit $J < 1$ on a existence globale. De plus le firing rate r donné par (2.3) reste borné sur \mathbb{R}_+ et on a

$$r(t) \leq \frac{\|\sigma_0\|_\infty}{1 - J}.$$

Preuve Pour démontrer le résultat du théorème 2.3, on introduit une version tronquée du

2.3 Neurone intègre et tire avec fuite

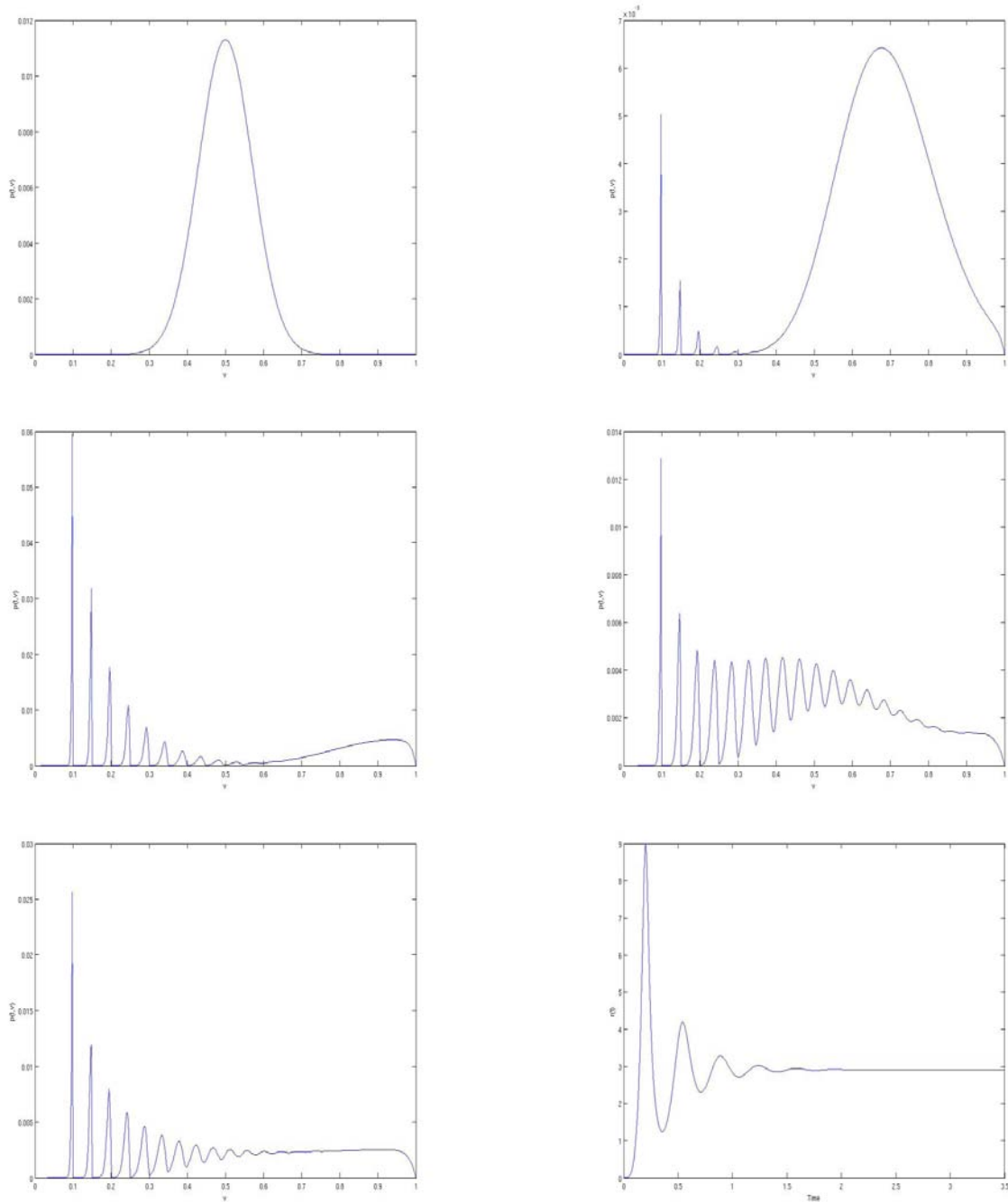


Figure 2.5 – Simulation de l'EDP non linéaire donnée par le problème (2.8). Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ a été prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel *reset* $v_r = 0.1$, le couplage $J = 5$.

problème (2.8)

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + S_\epsilon[\sigma](t) (p(t, v) - p(t, v - h)) = \delta(v - v_r) r(t) \\ S_\epsilon[\sigma](t) := \frac{\sigma_0(t)}{\max(\epsilon, 1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw)} \\ r(t) = S_\epsilon[\sigma](t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{array} \right. \quad (2.19)$$

où ϵ est un nombre strictement positif arbitraire. La principale motivation pour l'introduction du problème (2.19) est d'échapper aux difficultés qui peuvent surgir si le taux d'impulsions $\sigma(t)$ devient singulier. En effet, d'après (2.8), le taux d'arrivée $\sigma(t)$ est donné par

$$\sigma(t) = \frac{\sigma_0(t)}{1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw}.$$

Ainsi (2.19) n'est rien d'autre qu'une version tronquée du problème (2.8), où le taux d'arrivée $\sigma(t)$ est saturé :

$$S_\epsilon[\sigma](t) \leq \frac{\sigma_0(t)}{\epsilon}.$$

On introduit maintenant l'application

$$F : q \longmapsto p; \quad C((0, T), L^1(0, 1)) \longmapsto C((0, T), L^1(0, 1)), \quad (2.20)$$

où q et p sont solutions de

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + S_\epsilon[\sigma](t) (p(t, v) - q(t, v - h)) = S_\epsilon[\sigma](t) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw \\ S_\epsilon[\sigma](t) = \frac{\sigma_0(t)}{\max(\epsilon, 1 - J \int_{1-h}^1 q(t, w) dw)} \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{array} \right. \quad (2.21)$$

Il est clair que F définit bien une application. Nous allons démontrer que F est une application contractante pour T suffisamment petit. Soit q un élément de la boule $B(0, M)$ de $C((0, T), L^1(0, 1))$, où M est supposé strictement plus grand que 1. Montrons que pour T suffisamment petit, l'image p est toujours dans la boule $B(0, M)$. On a

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + S_\epsilon[\sigma](t) (p(t, v) - q(t, v - h)) = S_\epsilon[\sigma](t) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw$$

On déduit d'ici une estimation sur $|p(t, v)|$, on a

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t}|p(t, v)| - \gamma \frac{\partial}{\partial v}(v|p(t, v)|) + S_\epsilon[\sigma](t)|p(t, v)| &\leq S_\epsilon[\sigma](t)|q(t, v-h)| \\ &+ S_\epsilon[\sigma](t)\delta(v-v_r) \int_{1-h}^1 |q(t, w)| dw. \end{aligned}$$

En intégrant l'équation sur v , on obtient

$$\frac{d}{dt} \int_0^1 |p(t, v)| dv \leq S_\epsilon[\sigma](t) \int_0^1 |q(t, v)| dv.$$

Comme q est dans la boule $B(0, M)$,

$$\sup_{0 < t < T} \int_0^1 |q(t, v)| dv \leq M, \quad S(\sigma(t)) \leq N,$$

avec

$$N = \frac{\|\sigma_0\|_\infty}{\epsilon},$$

et donc

$$\int_0^1 |p(t, v)| dv \leq \underbrace{\int_0^1 |p_0(w)| dw}_{=1} + TMN.$$

On déduit de ces calculs que pour M strictement plus grand que 1, il est toujours possible de trouver T tel que p soit encore dans la boule $B(0, M)$ si q y était. Nous allons maintenant démontrer que F est contractante pour T assez petit. Soient p_1, p_2, q_1, q_2 dans la boule $B(0, M)$ tels que

$$p_1 = F(q_1), \quad p_2 = F(q_2).$$

On note

$$p = p_1 - p_2, \quad q = q_1 - q_2,$$

et

$$S_\epsilon[\sigma_1](t) = \frac{\sigma_0(t)}{\max(\epsilon, 1 - J \int_{1-h}^1 q_1(t, w) dw)}, \quad S_\epsilon[\sigma_2](t) = \frac{\sigma_0(t)}{\max(\epsilon, 1 - J \int_{1-h}^1 q_2(t, w) dw)}.$$

Par définition, on a que p et q satisfont le problème suivant

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + S_\epsilon[\sigma_1](t)p(t, v) + (S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))p_2(t, v) \\ \quad = S_\epsilon[\sigma_1](t)q(t, v - h) + (S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))q_2(t, v - h) \\ \quad \quad + S_\epsilon[\sigma_1](t)\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw \\ \quad \quad + (S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q_2(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = 0. \end{array} \right.$$

On obtient, une estimation sur $|p(t, v)|$. On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} |p(t, v)| - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v|p(t, v)|) + S_\epsilon[\sigma_1](t)|p(t, v)| &\leq |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))||p_2(t, v)| \\ &= S_\epsilon[\sigma_1](t)|q(t, v - h)| + |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))||q_2(t, v - h)| \\ &\quad + S_\epsilon[\sigma_1](t)\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 |q(t, w)| dw \\ &\quad + |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))|\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 |q_2(t, w)| dw. \end{aligned}$$

En intégrant en v l'équation sur le domaine et en utilisant le fait

$$\begin{aligned} S_\epsilon[\sigma_i](t) &\leq N, \quad \forall i = 1, 2, \\ |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))| &\leq C \int_0^1 |q(t, w)| dw, \end{aligned}$$

avec

$$C = \frac{J\|\sigma_0\|_\infty}{\epsilon^2},$$

on obtient

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 |p(t, w)| dw &\leq |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))|N + N \int_0^1 |q(t, w - h)| dw + |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))|M \\ &\quad + N \int_{1-h}^1 |q(t, w)| dw + |(S_\epsilon[\sigma_1](t) - S_\epsilon[\sigma_2](t))|M \\ &\leq (3MC + N) \int_{-\infty}^1 |q(t, w)| dw. \end{aligned}$$

En intégrant maintenant en temps, on en déduit que pour T petit, l'application F est contrac-

tante. On a de plus que

$$\int_0^1 |p(T, w)| dw = \int_0^1 p(T, w) dw = 1.$$

Par conséquent la version tronquée (2.19) de notre problème est bien posée. Supposons maintenant que la répartition initiale p_0 soit un élément de X , et montrons que la solution du problème tronqué (2.19) est en fin de compte la solution de notre problème d'origine donné par (2.8) ceci au moins pendant un court instant. Soit p_0 un élément de X . Par définition du domaine admissible X , on a

$$1 - J \int_{1-h}^1 p_0(w) dw > 0,$$

il existe $\epsilon_0 > 0$ tel que

$$1 - J \int_{1-h}^1 p_0(w) dw > \epsilon_0,$$

Soit p l'unique solution du problème tronqué (2.19) où l'on a pris ϵ_0 à la place de ϵ . Puisque p est un élément de $C([0, T], L^1(0, 1))$, on en déduit que l'application

$$t \longrightarrow 1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw,$$

est continue sur $[0, T]$, sur qui nous assure l'existence d'un $\delta > 0$ tel que

$$1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw > \epsilon_0, \quad \forall t \in [0, \delta].$$

Ce qui veut dire que nous avons

$$S_{\epsilon_0}[\sigma](t) = \frac{\sigma_0(t)}{1 - J \int_{1-h}^1 q_1(t, w) dw}, \quad \forall t \in [0, \delta].$$

Ce qui prouve que la solution p du problème tronqué (2.21) est en fait la solution du problème d'origine tant que $t < \delta$.

Fort malheureusement le résultat d'existence n'est que local, autrement dit, nous ne savons pas si la solution existe ou pas en temps long, sauf dans le cas d'un couplage faible $J < 1$. Dans le résultat qui suit on donne une valeur critique de nombre de connexions moyen par neurone pour garantir l'explosion de la solution.

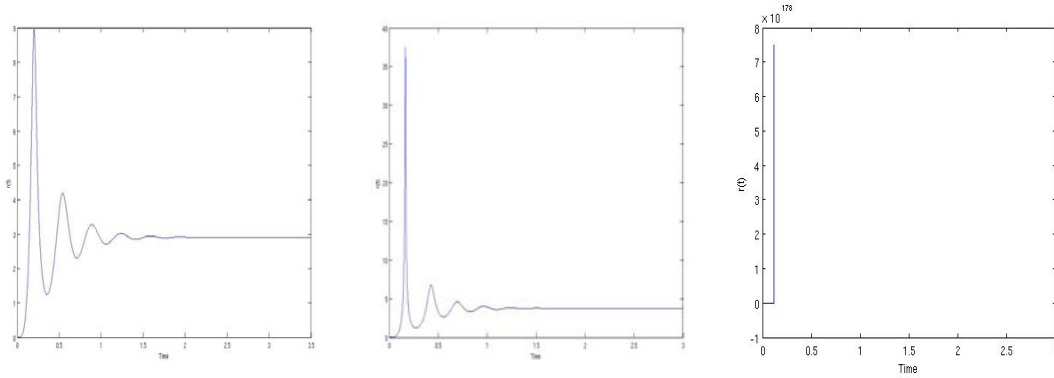


Figure 2.6 – Simulation du problème (2.8), dans chaque graphique nous montrons l'évolution au cours du temps de l'activité de la population de neurones. Une répartition initiale de type gaussienne a été choisie pour les neurones, l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ est supposé $\sigma_0 = 30$, saut de potentiel $h = 0.05$. Dans le premier graphique, le nombre moyen de connexions $J = 5$, dans le second $J = 10$, dans le troisième $J = 20$. On peut voir que l'activité converge un équilibre dans les deux premiers graphiques, tandis qu'elle explose dans le troisième.

Théorème 2.4 *Si les paramètres du modèle sont choisis tels que*

$$J \geq \frac{1 - v_r}{h} + 1, \quad h\sigma_0 > \gamma, \quad (2.22)$$

alors la solution associée à une condition initiale p_0 de X explosera en temps fini. De plus le temps maximum d'existence t^ vérifie*

$$t^* \leq \frac{1}{h\sigma_0 - \gamma}, \quad (2.23)$$

et le taux de décharge explose dans le sens où l'on a

$$\limsup_{t \rightarrow t^*} r(t) = +\infty. \quad (2.24)$$

Nous proposons dans la figure 2.6 une série de trois simulations qui illustre les conséquences du théorème 2.4. La figure 2.6 montre l'activité d'une population de neurones avec une moyenne de connexion par neurone J différente à chaque simulation. Comme on peut le voir dans les deux premiers graphiques, après quelques oscillations, le taux de décharge finit par rejoindre un état stationnaire. En revanche, si le nombre moyen de connexion est trop important, l'activité explose en temps fini et la simulation devient instable numériquement, ce que l'on peut voir dans le troisième graphique de la figure 2.6. Nous discuterons l'interprétation biologique de ces simulations dans la dernière section de ce chapitre où des simulations d'un réseau entièrement stochastique seront réalisées.

Avant de présenter la preuve de théorème 2.4, remarquons qu'un corollaire immédiat au sujet de l'état stationnaire se tire de ce résultat. Pour garantir le sens physique du problème l'état stationnaire doit aussi être une répartition du domaine X . S'il existe un état stationnaire au problème dans X cela nous offre une condition initiale qui jamais n'explosera. On sait que ce n'est pas possible dans le cas d'un paramètre de connexion trop grand. On en déduit le corollaire suivant.

Corollaire 2.5 *Si les paramètres sont tels qu'ils satisfont (2.22), alors le problème (2.8) n'admet pas d'état stationnaire.*

On passe maintenant à la preuve du théorème 2.6.

Preuve On travaille pour cela au sens faible de (2.8). Ceci veut dire que p est considéré comme solution de (2.8) si pour toute fonction test ϕ , on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv + \gamma \int_0^1 v p(t, v) \frac{d}{dv} \phi(v) dv + \sigma(t) \int_0^1 p(t, v) (\phi(v) - \phi(v+h)) dv \\ + \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, v) \phi(v+h) dv = \phi(v_r) r(t). \end{aligned}$$

Ici on choisit une fonction ϕ particulière

$$\phi(v) = e^{\mu v},$$

alors on obtient une nouvelle égalité donnée par

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv = -\gamma \mu \int_0^1 v p(t, v) \phi(v) dv - (1 - e^{\mu h}) \sigma(t) \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \\ - \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, v) \phi(v+h) dv + \phi(v_r) r(t), \end{aligned}$$

ce qui implique

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \geq -\gamma \mu \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv - (1 - e^{\mu h}) \sigma(t) \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \\ + r(t) (\phi(v_r) - \phi(1+h)). \end{aligned}$$

Pour simplifier, on introduit les nouvelles notations

$$\mathcal{M}_\mu(t) = \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv, \quad \alpha = \frac{\phi(1+h) - \phi(v_r)}{\mu},$$

on a donc

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}\mathcal{M}_\mu(t) &\geq -\gamma\mu\mathcal{M}_\mu(t) - (1 - e^{\mu h})\sigma(t)\mathcal{M}_\mu(t) \\ &\quad - r(t)\mu\alpha, \end{aligned}$$

en utilisant le fait que

$$\sigma(t) := \sigma_0 + Jr(t),$$

on arrive à

$$\frac{d}{dt}\mathcal{M}_\mu(t) \geq ((e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu)\mathcal{M}_\mu(t) + J(e^{\mu h} - 1)\mathcal{M}_\mu(t)r(t) - r(t)\mu\alpha. \quad (2.25)$$

Supposons que $h\sigma_0 > \gamma$ et $\mu > 0$, on a alors que

$$(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu > 0,$$

ce qui implique que

$$\frac{d}{dt}\mathcal{M}_\mu(t) \geq J(e^{\mu h} - 1)\mathcal{M}_\mu(t)r(t) - r(t)\mu\alpha.$$

En utilisant le fait que

$$(e^{\mu h} - 1) \geq \mu h, \quad \forall \mu > 0,$$

on arrive à

$$\frac{d}{dt}\mathcal{M}_\mu(t) \geq \mu r(t)(Jh\mathcal{M}_\mu(t) - \alpha).$$

Supposons pour le moment que $\mathcal{M}_\mu(0)$ satisfait la condition

$$Jh\mathcal{M}_\mu(0) \geq \alpha, \quad (2.26)$$

puisque $r(t)$ est une fonction positive on en déduit d'abord que

$$Jh\mathcal{M}_\mu(t) \geq \alpha,$$

et d'après (2.25) on obtient que

$$\frac{d}{dt}\mathcal{M}_\mu(t) \geq ((e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu)\mathcal{M}_\mu(t),$$

à l'aide de l'inégalité de Gronwall

$$\mathcal{M}_\mu(t) \geq e^{((e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu)t}\mathcal{M}_\mu(0). \quad (2.27)$$

D'un autre côté, en utilisant la propriété de conservation, \mathcal{M}_μ doit satisfaire

$$\mathcal{M}_\mu(t) = \int_0^1 p(t, v)\phi(v) dv \leq e^\mu, \quad (2.28)$$

ce qui nous donne une contradiction.

Arrêtons nous maintenant sur l'hypothèse que nous avons faite sur $\mathcal{M}_\mu(0)$ donnée par (2.26)

$$\int_0^1 p_0(v)\phi(v) dv \geq \frac{e^{\mu(1+h)} - e^{\mu v_r}}{\mu J h}.$$

Remarquons que

$$\int_0^1 p_0(v)\phi(v) dv \geq 1,$$

la condition (2.26) revient à

$$J \geq \frac{e^{\mu(1+h)} - e^{\mu v_r}}{\mu h}.$$

On cherche la valeur de μ la moins contraignante pour que cette inégalité soit satisfaite. On peut facilement vérifier que le minimum de

$$\mu \rightarrow \frac{e^{\mu(1+h)} - e^{\mu v_r}}{\mu h}, \quad \mu > 0,$$

est en $\mu = 0$, ce qui nous pousse à calculer

$$\lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{e^{\mu(1+h)} - e^{\mu v_r}}{\mu h},$$

à l'aide de la règle de L'Hôpital on a

$$\lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{e^{\mu(1+h)} - e^{\mu v_r}}{\mu h} = \frac{1+h-v_r}{h},$$

ce qui nous donne l'estimation (2.22) désirée. On cherche maintenant à établir l'inégalité sur le premier temps d'explosion donnée dans (2.22). On note t^* le premier temps d'explosion, d'après (2.27) et (2.28) on a que

$$t^* \leq \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu}, \quad \forall \mu > 0$$

on peut facilement montrer que le maximum de

$$\mu \longrightarrow \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu}, \quad \mu > 0,$$

est en $\mu = 0$, à l'aide de la règle de L'Hôpital

$$t^* \leq \lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu} = \frac{1}{h\sigma_0 - \gamma}.$$

Pour montrer l'explosion de l'activité (2.24) on peut remarquer que

$$\liminf_{t \rightarrow t^*} 1 - J \int_{1-h}^1 p(t, w) dw = 0,$$

autrement l'activité serait bornée dans un voisinage de t^* . Ainsi par continuité, $p(t^*)$ existerait et la solution pourrait être prolongée pour $t > t^*$ ce qui est en contradiction de la définition de t^* .

4 Simulation stochastique

Dans cette partie nous proposons quelques simulations d'un réseau de neurones complètement stochastique. Ces simulations ont pour but d'appuyer et d'éclaircir les résultats théoriques que nous avons obtenus dans les sections précédentes, en particulier le résultat du théorème 2.4.

Chaque neurone de la population est supposé suivre la dynamique décrite par la loi de l'intègre et tire donnée par (2.1) et on suppose que des impulsions arrivent d'une source extérieure suivant une loi de Poisson avec un taux constant σ_0 . Autrement dit, pendant un court intervalle de temps Δt , la probabilité qu'un neurone du réseau reçoive une impulsion venue d'une source extérieure est donnée par $\Delta t \sigma_0$.

Lorsqu'un neurone se déclenche et émet son potentiel d'action, chaque neurone du réseau peut être affecté par ce potentiel d'action. Le potentiel d'action traversera la synapse avec une certaine probabilité ρ . En d'autres termes, nous considérons ici un réseau de type *all-to-all* avec une connexion de type *synaptic failure*. Tous les neurones de la population sont connectés ensemble, mais un potentiel d'action lancé ira ou n'ira pas exciter un autre neurone selon que l'information passe ou ne passe au travers de la synapse. Pour une probabilité donnée ρ dans $(0, 1)$, puisque le paramètre de couplage J du modèle déterministe (2.8) est le nombre moyen de connexions par neurone, le lien entre le paramètre de couplage J et la probabilité ρ que l'information passe à travers la synapse est donné par

$$J = \rho N,$$

où N est le nombre total de neurones dans la population, voir [16] pour plus de détails. On montre dans la figure 2.7 des simulations numériques pour différentes valeurs de la probabilité ρ .

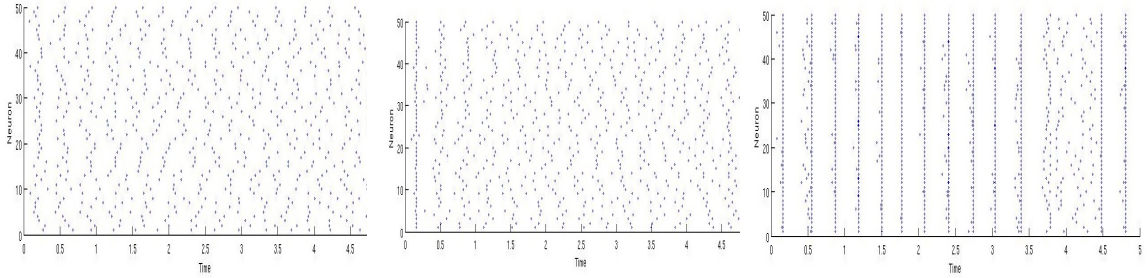


Figure 2.7 – Simulation d’un réseau stochastique de 50 neurones intègre et tire. A chaque neurone de la population est associé un potentiel initial choisi suivant la loi de Gauss, l’influence extérieure $\sigma_0(t)$ prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.05$, le coefficient $\gamma = 1$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. Le couplage entre les neurones est supposé *all-to-all* avec une *synaptic failure* probabilité ρ . La probabilité $\rho = 0.1$ dans la première simulation, $\rho = 0.25$ dans la seconde et $\rho = 0.4$ dans la troisième.

Pour chacune des simulations nous donnons le *raster plot* (voir la figure 2.7). Dans le *raster plot*, les neurones sont numérotés de 1 à 50 et chaque fois qu’un neurone se déclenche, un cercle bleu est placé devant son numéro. Le *raster plot* est une sortie donnant plus d’informations que le taux de déclenchement puisqu’il donne chaque temps de décharge pour chaque neurone de la population.

Les paramètres des trois simulations proposées dans la figure 2.7 ont été choisis afin de permettre une comparaison avec les simulations du modèle réaliste (2.8) de la figure 2.6. Dans les deux premiers graphiques de la figure 2.7, les neurones finissent par se désynchroniser comme dans les deux premiers graphique de la figure 2.6. Comme nous pouvons le voir dans la figure 2.7, en augmentant la probabilité ρ des *bursts* de neurones prennent place. Toute une partie du réseau se déclenche au même moment. Nous recommandons au lecteur intéressé de lire [39] et [40] où un résultat théorique a été obtenu pour garantir le déclenchement de toute la population au même instant. Cette observation numérique est en plein accord avec notre résultat théorique qui stipule que pour un nombre moyen de connexions par neurone élevé, l’activité explose, et une masse de Dirac peut être observée. Toutefois si la simulation du modèle déterministe (2.8) devient instable dès que l’activité explose (voir figure 2.6), les simulations stochastiques peuvent

être poursuivies. Puisque nous avons choisi des paramètres tels qu'une synchronisation ait lieu, après l'apparition du *burst*, on se retrouve avec une nouvelle condition initiale qui doit à nouveau produire un *burst*. Ce phénomène se reproduit, et des synchronisations répétées s'observent sur le dernier graphique de la figure 2.7.

L'un des résultats les plus importants que l'on trouve dans [15] et [16] est que pour un grand nombre de connexions par neurone, le système dynamique (2.12) n'admet plus d'état d'équilibre et que sa solution explose en temps fini (voir la proposition 2). L'explosion de la solution a été relié à l'apparition d'une masse de Dirac dans le taux de déclenchement causé par le fait que toute une partie de la population se déclenchait au même instant. De plus, une estimation sur le nombre moyen de connexions par neurone a été donnée pour assurer l'émergence de ce phénomène. Dans ce chapitre, à l'aide de techniques mathématiques totalement différentes, nous avons été capables de retrouver des résultats similaires, en particulier le même type de condition sur le nombre moyen de connexions par neurone pour garantir l'arrivée de *bursts*. Nous avons de plus illustré nos résultats théoriques et leurs conséquences en montrant des simulations déterministes du modèle (2.8), voir figure 2.6, ainsi que des simulations stochastiques d'un réseau de neurones de type intègre et tire, voir figure 2.7.

Ce résultat est causé par le côté artificiel d'un réseau de neurones de type intègre et tire avec des connexions synaptiques instantanées. Lorsqu'un neurone se déclenche il excite au même instant d'autres neurones qui à leur tour se déclenchent...On peut alors observer toute une partie de la population se déclencher au même instant.

On a alors l'apparition de trois zones distinctes pour le nombre moyen de connexions par neurone. Nous avons en effet démontré que si le paramètre de couplage J appartenait à l'intervalle $(0, 1)$ le modèle était bien posé et donc aucune explosion de l'activité ne pouvait surgir. Nous avons de plus démontré que si J appartenait à l'intervalle $(\frac{1-v_r}{h} + 1, +\infty)$ alors une explosion prendra forcément place. Il nous reste encore une zone non explorée $(1, \frac{1-v_r}{h} + 1)$ pour laquelle on rencontrera sans doute des conditions initiales qui produiront une explosion et des conditions initiales qui n'en produiront pas.

Remarquons que le modèle densité de population (2.8) a été introduit pour faciliter la simulation des réseaux. Comme nous l'avons remarqué, dès que le nombre moyen de connexions est grand, la solution explose et la simulation perd sa stabilité, voir figure 2.6. Ainsi le modèle (2.8) introduit dans [43] ne permet pas la simulation d'une population fortement couplée.

Un autre résultat établi dans [15] et [16] est l'existence et la stabilité d'un unique état stationnaire dans le cas d'une population faiblement couplée. Malheureusement, nous n'avons pas été en mesure de retrouver ce résultat pour le modèle (2.8). En effet l'existence d'un état stationnaire pour le problème (2.8) est toujours une question ouverte, nous n'avons donc pas été en mesure d'étudier sa stabilité. Puisque l'état d'équilibre du problème (2.8) correspond à un état désynchronisé de la population, il nous semble crucial de réussir dans l'avenir l'étude de sa stabilité.

Chapitre 3

Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire

Ce chapitre s'arrête sur la dynamique d'une population de neurones excitateurs où chaque cellule est supposée suivre la loi de l'intègre et tire. Dans tout le chapitre nous tiendrons compte dans la modélisation du temps entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception par un neurone post-synaptique. De même nous prendrons en considération la période réfractaire dans laquelle entre un neurone après son déclenchement. Dans une première partie nous allons rappeler en détail la construction intuitive du modèle d'une telle population de neurones.

Dans une seconde partie nous nous attarderons sur l'importance du délai synaptique. Plus précisément, nous démontrerons que la prise en compte d'un retard entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action suffit à garantir le caractère bien posé du modèle. Nous démontrerons que ce résultat prend place indépendamment de la prise en compte de la période réfractaire.

Nous nous attarderons dans une troisième partie sur le rôle du couplage et de la période réfractaire dans l'apparition de solutions périodiques. Du point de vue des neurosciences, ce type de solutions est fort intéressant car elles peuvent être perçues comme la synchronisation de la population. Nous montrerons des résultats issus de simulations numériques où l'on peut y voir différents régimes de décharge de la population, aussi bien des régimes périodiques que des régimes stationnaires de déclenchement.

Mais commençons tout d'abord par rappeler la construction de l'équation aux dérivées partielles pour une population de neurones de type intègre et tire comme cela a déjà été fait dans [\[43\]](#).

1 Modèle par densité de population

Nous rappelons que le modèle intègre et tire est donné par une équation différentielle ordinaire et décrit la dynamique du potentiel d'un seul neurone sous seuil de déclenchement. Cette équation différentielle ordinaire, (voir [\[27\]](#) par exemple), représente l'état d'un condensateur sous

impulsions et est donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -\gamma v(t) + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r. \end{cases} \quad (3.1)$$

Le flux d'impulsions arrivant sur la population est supposé déterministe, et on note $\sigma(t)$ le taux d'arrivée. On note $r(t)$ le *firing rate* de la population et T le temps que dure la période réfractaire d'un neurone. L'équation de densité de population est une équation de conservation (voir [42], [23], [43] et [12] entre autres) donnée par

$$\frac{\partial}{\partial t}p(t, v) - \gamma \overbrace{\frac{\partial}{\partial v}(vp(t, v))}^{\text{Intègre et tire}} + \sigma(t) \overbrace{(p(t, v) - p(t, v - h))}^{\text{Excitation}} = \delta(v - v_r) \overbrace{r(t - T)}^{\text{Reset}}. \quad (3.2)$$

Un neurone qui se déclenche entre dans une période (dite période réfractaire) pendant laquelle il ne peut plus se déclencher. Une modélisation que l'on rencontre fréquemment dans la littérature est de retirer le neurone du jeu pendant toute cette période, les neurones sont ainsi réinjectés après l'écoulement complet de la période réfractaire T . Le terme de réinjection est donc bien donné par $r(t - T)$.

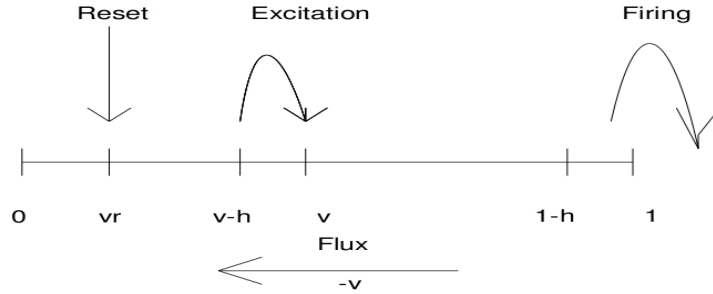


Figure 3.1 – L'évolution de la densité $p(t, v)$ au potentiel v est causée par le terme de transport, et par saut arrivant du potentiel $v - h$. Par excitation le potentiel d'un neurone peut dépasser le seuil, ici normalisé à 1, et est positionné au potentiel reset v_r après un temps T .

Le *firing rate*, taux de neurones qui se déclenchent par unité de temps est donné par

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw. \quad (3.3)$$

Le nombre d'impulsions arrivant sur la population est la somme d'une influence extérieure $\sigma_0(t)$ arrivant d'une autre population de neurones, et de la population elle même que l'on suppose auto excitante. Tenant compte de la durée synaptique τ , c'est à dire du temps écoulé entre l'émission d'un potentiel d'action et la réception (voir figure 3.2), le taux d'impulsions arrivant

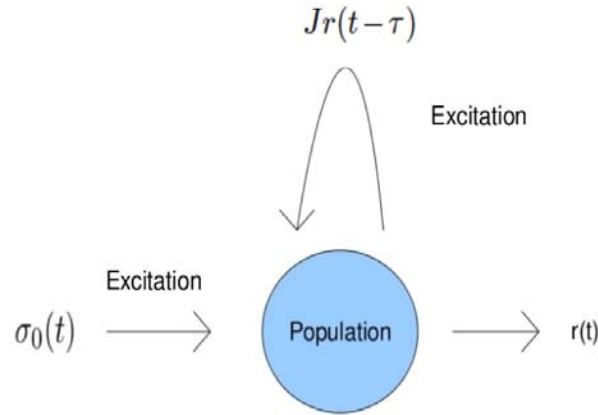


Figure 3.2 – Schéma d’une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu’on appelle aussi le *firing rate*. On suppose qu’entre l’émission d’un potentiel d’action est sa réception un retard τ prend place, le retour d’activité est alors donné par $Jr(t - \tau)$.

sur la population $\sigma(t)$ est donné

$$\sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau), \quad (3.4)$$

où J est le nombre moyen de connexions par neurone.

Puisqu’un neurone qui se déclenche ne peut revenir qu’au potentiel de *reset*, on impose un flux nul au bord

$$p(t, 1) = 0.$$

Remarquons que le modèle ainsi écrit définit encore une "sorte" de loi de conservation. En effet, en supposant que la condition initiale vérifie un normalisation en densité de probabilité

$$\int_0^1 p_0(v) dv = 1,$$

alors pour tout temps t , la solution de l’équation (3.2) satisfait

$$\int_0^1 p(t, v) dv + \int_{t-T}^t r(s) ds = 1.$$

Notons que cette dernière égalité peut être lue comme une relation de vases communicants entre le nombre de neurones en période réfractaire et le nombre de neurones qui n’y sont plus.

On donne maintenant le modèle sous sa forme complète.

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v}(vp(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r)r(t - T) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau) \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{cases} \quad (3.5)$$

La suite est consacrée à l'étude du problème (3.5). Nous y démontrerons que tenir compte du temps synaptique (durée τ entre l'émission et la réception du potentiel d'action) suffit à définir un modèle bien posé. Tandis que l'unique prise en compte de la période réfractaire T ne suffit pas à obtenir une solution globale au problème.

Dans la dernière section nous ferons l'étude du cas particulier *non leaky integrate-and-fire* (c'est à dire en supposant γ nul) où une preuve de l'existence d'un unique état stationnaire et des précisions sur sa stabilité seront établis. Nous clarifierons le rôle que joue la période réfractaire pour assurer l'existence d'un état stationnaire ainsi que sa fonction dans la stabilité de ce dernier. Comme on le verra au travers des simulations numériques des solutions périodiques sont observables. Enfin, un lien sera fait entre ce type de solution et la synchronisation des neurones.

2 Existence d'une solution au problème

2.1 Existence

Le problème (3.5) introduit un retard strict de durée τ entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception par un neurone post-synaptique (voir figure 3.2). Dans ce qui suit nous allons démontrer l'existence d'une solution globale (en temps) au problème dans le cas où la période réfractaire est négligée. Ce faisant nous démontrerons que la prise en compte du temps synaptique est à elle seule suffisante pour garantir l'existence d'une solution globale. Nous allons néanmoins nous arrêter sur un cas quelque peu différent et assurément plus réaliste, en prenant un délai synaptique distribué (voir figure 3.3). Intéressons nous au modèle suivant

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v}(vp(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r)r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(t - s)r(s) ds \\ r(t) := \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1), \end{cases} \quad (3.6)$$

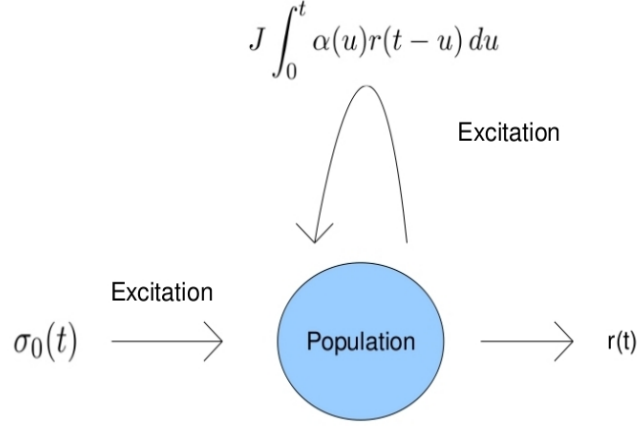


Figure 3.3 – Schéma d'une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu'on appelle aussi le *firing rate*. On suppose que la durée entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception un délai prend place, le retour d'activité est alors donné par $J \int_0^t \alpha(t-s)r(s) ds$.

où α est la fonction de répartitions des retards synaptiques. On supposera que la fonction délai satisfait la condition de normalisation

$$\int_0^{+\infty} \alpha(s) ds. \quad (3.7)$$

On énonce le principal résultat pour (3.6) que l'on pourra retrouver dans [17].

Théorème 3.1 *En supposant que α appartient à $L^\infty(0, \infty)$ et satisfait la condition de normalisation (3.7), alors pour tout $\sigma_0 \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, et tout $J \geq 0$ il existe une unique solution $p \in C(\mathbb{R}_+, L^1_+(0, 1))$ au problème (3.6). De plus l'activité r donnée par (3.3) satisfait : pour $J \geq 0$*

$$r(t) \leq \|\sigma_0\|_\infty \exp(J\|\alpha\|_\infty t),$$

et pour $J < 1$

$$r(t) \leq \frac{\|\sigma_0\|_\infty}{1-J}.$$

Dans la suite on donne une preuve du théorème 3.1 en introduisant un nouveau problème tronqué. On définit D comme

$$D(x) = \min(M, \max(0, x)), \quad (3.8)$$

Chapitre 3. Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire

où M est une constante arbitraire positive. Il est clair que D satisfait

$$0 \leq D(x) \leq M, \quad |D(x_1) - D(x_2)| \leq |x_1 - x_2|.$$

Cette troncation va se faire pour des raisons mathématiques mais aussi pour garder le sens physique du problème. Le nouveau problème que l'on introduit est donné par

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = D(\sigma(t)) (p(t, v - h) - p(t, v)) \\ \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad + D(\sigma(t)) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(u) r(t - u) du \\ r(t) = D(\sigma(t)) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(0, 1). \end{cases} \quad (3.9)$$

On peut remarquer que si l'on réussit à prouver l'existence d'une unique solution au problème (3.9) et que de plus

$$0 \leq \sigma(t) \leq M,$$

alors la solution p de (3.9) est en fait la solution de (3.6).

Proposition 3.2 *Soit M une constante positive arbitraire et D la fonction définie par (3.8), en supposant que α appartient à $L^\infty(0, \infty)$ et satisfait (3.7), alors pour tout $\sigma_0 \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$, pour tout $J \geq 0$ il existe une unique solution $p \in C(\mathbb{R}_+, L^1_+(0, 1))$ au problème (3.9).*

On démontre ce résultat en deux principales étapes. La première étape se charge du cas linéaire, la seconde du cas complet non linéaire.

2.2 Cas linéaire

Le cas linéaire correspond au cas où $J = 0$. La fonction $\sigma(t) = \sigma_0(t) \geq 0$ est maintenant une donnée de $C([0, T])$. Le problème se réduit à l'étude d'une EDP non locale donnée par

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = D(\sigma(t)) (p(t, v - h) - p(t, v)) \\ \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad \qquad + D(\sigma(t)) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, v) = p_0(v), \end{cases} \quad (3.10)$$

On note X l'espace de Banach que l'on munit de la norme $\|\cdot\|_X$ donné par

$$X = C([0, T], L^1(0, 1)), \quad \|u\|_X = \sup_{0 \leq s \leq T} \|u(s)\|_{L^1(0, 1)}.$$

3.2 Existence d'une solution au problème

Proposition 3.3 *Pour toute fonction $\sigma \in C(0, +\infty)$, il existe une unique solution positive p dans X au problème (3.10).*

Preuve Pour prouver ce résultat, on suit des idées présentées dans [50] pour des équations linéaires non locales. On définit sur l'espace $(X, \|\cdot\|_X)$ l'application

$$\Lambda : q \longmapsto p,$$

où p est solution de

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + D(\sigma(t))p(t, v) = D(\sigma(t))q(t, v - h) \\ \qquad \qquad \qquad + D(\sigma(t))\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0; 1). \end{cases} \quad (3.11)$$

Soient p_1, p_2, q_1, q_2 des éléments de X tels que

$$p_1 = \Lambda(q_1), \quad p_2 = \Lambda(q_2).$$

Notons p et q pour

$$p = p_1 - p_2, \quad q = q_1 - q_2.$$

L'application Λ étant linéaire, p est solution de l'équation aux dérivées partielles

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + D(\sigma(t))p(t, v) = D(\sigma(t))q(t, v - h) \\ \qquad \qquad \qquad + D(\sigma(t))\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = 0. \end{cases} \quad (3.12)$$

On vérifie que $|p(t, v)|$ satisfait l'inégalité

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} |p(t, v)| - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v|p(t, v)|) + D(\sigma(t))|p(t, v)| &\leq D(\sigma(t))|q(t, v - h)| \\ &\quad + D(\sigma(t))\delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 |q(w)| dw. \end{aligned}$$

En intégrant sur $[0, 1]$, on obtient

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 |p(t, w)| dw &\leq D(\sigma(t)) \int_0^1 |q(t, w)| dw \\ &\leq M \int_0^1 |q(t, w)| dw. \end{aligned}$$

Intégrant en temps $[0, t]$, on obtient

$$\int_0^1 |p(t, w)| dw \leq TM \sup_{0 \leq s \leq T} \int_0^1 |q(s, w)| dw.$$

en prenant le supremum, on obtient pour T suffisamment petit

$$\|p\|_X < \|q\|_X.$$

Parce que le même argument peut être itéré sur $[T, 2T]$, $[2T, 3T]$..., on déduit l'existence d'une unique solution p au problème (3.10) par l'appel au théorème du point fixe de Banach-Picard. Comme Λ donnée par (3.11) préserve la positivité, on en déduit que le point fixe p est positif.

2.3 Cas non linéaire

On définit sur l'espace $C([0, T])$ l'application G

$$G(\sigma)(t) = D(\sigma(t)) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw,$$

où p est la solution du problème linéaire (3.10) associée à σ .

Proposition 3.4 *L'application G est localement de Lipschitz*

$$\|G(\sigma_1) - G(\sigma_2)\|_\infty \leq (2MT + 1) \|\sigma_1 - \sigma_2\|_\infty.$$

Preuve Pour $\sigma_1, \sigma_2 \in C([0, T])$ on note $p_1, p_2 \in C([0, T], L^1(0, 1))$ les solutions associées au problème linéaire (3.10). On note

$$p = p_1 - p_2,$$

on peut vérifier que p satisfait l'EDP

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = D(\sigma_1(t)) (p(t, v-h) - p(t, v)) \\ \quad + D(\sigma_1(t)) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ \quad + (D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))) (p_2(t, v-h) - p_2(t, v)) \\ \quad + (D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 p_2(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = 0. \end{array} \right.$$

A l'aide des techniques de la proposition 6.3 dans [50] on déduit une estimation sur $|p(t, v)|$. On

a

3.2 Existence d'une solution au problème

$$\begin{aligned}
\frac{\partial}{\partial t} |p(t, v)| - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v |p(t, v)|) + D(\sigma_1(t)) |p(t, v)| &\leq D(\sigma_1(t)) |p(t, v-h)| \\
&+ D(\sigma_1(t)) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 |p(t, w)| dw \\
&+ |D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))| |p_2(t, v-h) - p_2(t, v)| \\
&+ |D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))| \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 |p_2(t, w)| dw.
\end{aligned}$$

Après intégration en v sur $[0, 1]$ on obtient que

$$\frac{d}{dt} \int_0^1 |p(t, v)| dv \leq 2 |D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))| \int_0^1 |p_2(t, v)| dv.$$

En intégrant sur $(0, t)$, on arrive sur

$$\int_0^1 |p(t, v)| dv \leq 2T \|\sigma_1 - \sigma_2\|_\infty.$$

On conclut maintenant par

$$\begin{aligned}
|G(\sigma_1)(t) - G(\sigma_2)(t)| &= |D(\sigma_1(t)) \int_{1-h}^1 p_1(t, w) dw - D(\sigma_2(t)) \int_{1-h}^1 p_2(t, w) dw| \\
&= \left| \frac{D(\sigma_1(t)) + D(\sigma_2(t))}{2} \int_{1-h}^1 p(t, w) dw + (D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))) \int_{1-h}^1 \frac{p_1(t, w) + p_2(t, w)}{2} dw \right| \\
&\leq \frac{|D(\sigma_1(t))| + |D(\sigma_2(t))|}{2} \int_0^1 |p(t, w)| dw + |D(\sigma_1(t)) - D(\sigma_2(t))| \\
&\leq (2MT + 1) \|\sigma_1 - \sigma_2\|_\infty.
\end{aligned}$$

Donc on a

$$\|G(\sigma_1) - G(\sigma_2)\|_\infty \leq (2MT + 1) \|\sigma_1 - \sigma_2\|_\infty.$$

On prouve maintenant la proposition 3.2.

Preuve Pour un $T > 0$, on considère la solution de (3.10) sur $[0, T]$. On définit sur $C([0, T])$ l'application F

$$F(\sigma)(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(u) r(t-u) du, \quad (3.13)$$

avec

$$r(t) = D(\sigma(t)) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw,$$

et p solution du problème linéaire (3.10) sur $[0, T]$. De ce que nous venons de faire dans la section

précédente, on sait que pour un σ donné, il existe une unique solution $\rho \in C([0, T], L_+^1(0, 1))$ à (3.10). Donc F définit bien une application pour laquelle on va chercher un point fixe. Soient σ_1, σ_2 dans $C([0, T])$ et p_1, p_2 les solutions correspondantes au problème linéaire (3.10) avec comme firing rate r_1, r_2 , on a

$$\begin{aligned} |F(\sigma_1)(t) - F(\sigma_2)(t)| &\leq J \int_0^t |\alpha(u)| |r_1 - r_2| (t - u) du \\ &\leq J \|r_1 - r_2\|_\infty \int_0^t |\alpha(u)| du \\ &\leq J \|r_1 - r_2\|_\infty \|\alpha\|_\infty T. \end{aligned}$$

De par la proposition 3.4 on obtient que

$$|F(\sigma_1)(t) - F(\sigma_2)(t)| \leq J \|\alpha\|_\infty T (2MT + 1).$$

On trouve alors un T tel que F soit une contraction. A l'aide du théorème de Banach-Picard, on déduit l'existence d'un point fixe pour F . Le même argument peut être reproduit sur l'intervalle de temps suivant $[T, 2T]$.

On prouve maintenant le théorème 3.1.

Preuve Soit $T > 0$, d'après la proposition 3.1, on sait qu'il existe une unique solution au problème (3.9). On choisit maintenant $M > 0$ suffisamment grand de sorte que le σ correspondant sur $[0, T]$ donné par la proposition 3.2 soit plus petit que M . Donc la solution du problème (3.9) est l'unique solution du problème (3.6).

On fixe M la constante positive de la fonction de troncation de façon à ce que

$$M \geq \|\sigma_0\|_\infty \exp(J \|\alpha\|_\infty T).$$

D'après la proposition 3.1, on sait que σ satisfait pour $t \in [0, T]$

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t |\alpha(t - u) D(\sigma(u)) \int_{1-h}^1 p(u, w) dw| du,$$

et donc, à l'aide de la définition de D donnée par (3.8), on arrive sur

$$\begin{aligned} |\sigma(t)| &\leq |\sigma_0(t)| + J \int_0^t |\alpha(t - u) \sigma(u) \int_{1-h}^1 p(u, w) dw| du \\ &\leq \|\sigma_0\|_\infty + J \|\alpha\|_\infty \int_0^t |\sigma(u)| du. \end{aligned}$$

Par l'inégalité de Gronwall

$$|\sigma(t)| \leq \|\sigma_0\|_\infty \exp(J\|\alpha\|_\infty t) \leq \|\sigma_0\|_\infty \exp(J\|\alpha\|_\infty T) \leq M.$$

Par conséquent on obtient la première estimation du théorème 3.1 et

$$D(\sigma(t)) = \sigma(t),$$

ce qui prouve que la solution du problème 3.9 sur $[0, T]$ est en fin de compte la solution de (3.6). Remarquons de plus que l'estimation sur le *firing rate* peut être déduite de la dernière inégalité.

On démontre maintenant que dans le cas où J est plus petit que 1, on peut trouver une estimation indépendante de t . On a

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t |\alpha(u)\sigma(t-u) \int_{1-h}^1 p(t-u, w) dw| du,$$

et donc

$$\begin{aligned} |\sigma(t)| &\leq \|\sigma_0\|_\infty + J\|\sigma\|_\infty \int_0^t \alpha(u) du \\ &\leq \|\sigma_0\|_\infty + J\|\sigma\|_\infty. \end{aligned}$$

Ce qui prouve l'estimation voulue et termine la preuve du théorème 3.1.

Nous avons dans cette section démontré l'existence d'une unique solution p au problème (3.6). Il est facile, à l'aide des outils mathématiques utilisés dans la preuve du théorème 3.1 de déduire que le problème (3.5) est lui aussi bien posé. La démonstration de l'existence globale d'une solution au problème (3.6) s'est faite sans l'aide de la période réfractaire. Il semble donc au premier abord que la période réfractaire ne soit pas primordiale dans le modèle, en tout cas pas pour garantir l'existence d'une solution au problème d'évolution (3.5). Démontrons maintenant que l'unique prise en compte de la période réfractaire ne garantit pas une existence globale.

2.4 Explosion

Remarquons tout d'abord que si nous négligeons la durée entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action (autrement dit si l'on suppose $\tau = 0$) dans le problème (3.5), alors l'activité de la population $r(t)$ est calculable et est donnée par

$$r(t) = \frac{\sigma_0(t) \int_{1-h}^1 p(t, v) dv}{1 - J \int_{1-h}^1 p(t, v) dv}.$$

Chapitre 3. Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire

Il est clair qu'une telle expression de l'activité introduit des complications. L'expression de $r(t)$ se présente comme un quotient qui peut devenir singulier. De même que des valeurs négatives de $r(t)$ peuvent survenir, ce qui n'a aucun sens physique pour le phénomène biologique que nous décrivons. On définit alors le domaine des solutions admissibles X pour le problème (3.5) dans le cas $\tau = 0$ comme étant

$$X := \left\{ p \in L^1(0,1), \int_0^1 p(v) dv = 1 \quad / \quad J \int_{1-h}^1 p(v) dv < 1 \right\}.$$

Nous énonçons un théorème au sujet de l'explosion en temps fini de la solution pour le modèle (3.5) dans le cas où le retard entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action est négligé mais la période réfractaire conservée.

Théorème 3.5 *Considérons le problème (3.5) dans le cas où le retard entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action est négligé ($\tau = 0$), si les paramètres sont choisis tels que*

$$J \geq \frac{1}{h} + 1, \quad h\sigma_0 > \gamma, \quad (3.14)$$

alors la solution associée à une condition initiale p_0 de X explosera en temps fini. De plus le temps maximum d'existence t^ vérifie*

$$t^* \leq \frac{1}{h\sigma_0 - \gamma}. \quad (3.15)$$

Vu les similitudes que le théorème 3.5 entretient avec le théorème 2.4, les preuves de ces résultats seront elles mêmes fort rapprochées. Nous reproduisons toutefois la preuve du théorème 3.5 par simple souci d'indépendance des chapitres.

Preuve On travaille pour cela au sens faible de (3.5). Ce qui veut dire que p est considéré comme solution de (3.5) si pour toute fonction test ϕ , on a

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t,v) \phi(v) dv + \gamma \int_0^1 v p(t,v) \frac{d}{dv} \phi(v) dv + \sigma(t) \int_0^1 p(t,v) (\phi(v) - \phi(v+h)) dv \\ + \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t,v) \phi(v+h) dv = \phi(v_r) r(t-T). \end{aligned}$$

Ici on choisit une fonction ϕ particulière comme

$$\phi(v) = e^{\mu v},$$

alors on obtient une nouvelle inégalité donnée par

3.2 Existence d'une solution au problème

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv &= -\gamma \mu \int_0^1 v p(t, v) \phi(v) dv - (1 - e^{\mu h}) \sigma(t) \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \\ &\quad - \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, v) \phi(v+h) dv + \phi(v_r) r(t-T), \end{aligned}$$

ce qui implique

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv &\geq -\gamma \mu \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv - (1 - e^{\mu h}) \sigma(t) \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \\ &\quad - \phi(1+h). \end{aligned}$$

Pour simplifier, on introduit les nouvelles notations

$$\mathcal{M}_\mu(t) = \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv, \quad \alpha = \frac{\phi(1+h)}{\mu},$$

on a donc

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \mathcal{M}_\mu(t) &\geq -\gamma \mu \mathcal{M}_\mu(t) - (1 - e^{\mu h}) \sigma(t) \mathcal{M}_\mu(t) \\ &\quad - r(t) \mu \alpha, \end{aligned}$$

en utilisant le fait

$$\sigma(t) = \sigma_0 + J r(t),$$

on arrive sur

$$\frac{d}{dt} \mathcal{M}_\mu(t) \geq ((e^{\mu h} - 1) \sigma_0 - \gamma \mu) \mathcal{M}_\mu(t) + J(e^{\mu h} - 1) \mathcal{M}_\mu(t) r(t) - r(t) \mu \alpha.$$

Supposons que $h\sigma_0 > \gamma$ et $\mu > 0$, on a alors que

$$(e^{\mu h} - 1) \sigma_0 - \gamma \mu > 0,$$

ce qui implique que

$$\frac{d}{dt} \mathcal{M}_\mu(t) \geq J(e^{\mu h} - 1) \mathcal{M}_\mu(t) r(t) - r(t) \mu \alpha.$$

En utilisant le fait que

$$(e^{\mu h} - 1) \geq \mu h, \quad \forall \mu > 0,$$

on arrive sur

$$\frac{d}{dt} \mathcal{M}_\mu(t) \geq \mu r(t) (Jh \mathcal{M}_\mu(t) - \alpha).$$

Supposons pour le moment que $\mathcal{M}_\mu(0)$ satisfasse la condition

$$Jh \mathcal{M}_\mu(0) \geq \alpha, \tag{3.16}$$

puisque $r(t)$ est une fonction positive, on obtient que

$$\frac{d}{dt} \mathcal{M}_\mu(t) \geq ((e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu) \mathcal{M}_\mu(t),$$

à l'aide de l'inégalité de Gronwall

$$\mathcal{M}_\mu(t) \geq e^{((e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu)t} \mathcal{M}_\mu(0). \tag{3.17}$$

D'un autre côté, on doit satisfaire que

$$\mathcal{M}_\mu(t) = \int_0^1 p(t, v) \phi(v) dv \leq e^\mu, \tag{3.18}$$

ce qui nous donne une contradiction.

Arrêtons nous maintenant sur l'hypothèse que nous avons faite sur $\mathcal{M}_\mu(0)$ donnée par (3.16).

On a

$$\int_0^1 p_0(v) \phi(v) dv \geq \frac{e^{\mu(1+h)}}{\mu Jh}.$$

Remarquons que

$$\int_0^1 p_0(v) \phi(v) dv \geq 1,$$

la condition (3.16) revient à

$$J \geq \frac{e^{\mu(1+h)}}{\mu h}.$$

On peut facilement vérifier que le minimum de

$$\mu \longrightarrow \frac{e^{\mu(1+h)}}{\mu h}, \quad \mu > 0,$$

est en $\mu = 0$, ce qui nous pousse à calculer

$$\lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{e^{\mu(1+h)}}{\mu h},$$

à l'aide de la règle de L'Hopital on a

$$\lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{e^{\mu(1+h)}}{\mu h} = \frac{1+h}{h},$$

ce qui nous donne l'estimation (3.14) désirée. On cherche maintenant à établir l'inégalité sur le premier temps d'explosion donné dans (3.14). On note t^* le premier moment de l'explosion, d'après (3.17) et (3.18) on a que

$$t^* \leq \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu}, \quad \forall \mu > 0$$

on peut facilement montrer que le maximum de

$$\mu \rightarrow \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu}, \quad \mu > 0,$$

est en $\mu = 0$, à l'aide de la règle de l'Hopital

$$t^* \leq \lim_{\mu \rightarrow 0} \frac{\mu}{(e^{\mu h} - 1)\sigma_0 - \gamma\mu} = \frac{1}{h\sigma_0 - \gamma},$$

Si la période réfractaire n'est pas utile pour l'existence d'une solution en temps long, cela n'implique pas qu'elle ne joue aucun rôle. La suite cherche à préciser cette fonction. Comme nous allons le voir dans le cas plus simple du NLIF, la période réfractaire assure l'existence d'un état stationnaire. Nous allons démontrer (sur ce cas particulier uniquement) que la période réfractaire et le couplage sont nécessaires tous les deux pour l'apparition de solutions périodiques.

3 Intègre et tire sans fuite

Attardons nous sur le cas bien particulier où γ est pris nul. On peut alors réduire le problème (3.5) en un système différentiel ordinaire. On considère

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) = \sigma(t) (p(t, v-h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t - T) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + J r(t - \tau) \\ r(t) := \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{cases} \quad (3.19)$$

Remarquons tout d'abord que la dynamique de p sur l'intervalle $(0, v_r)$ n'est pas vraiment décisive et faisons l'hypothèse que la répartition initiale p_0 est nulle sur l'intervalle $(0, v_r)$. On accomplit

maintenant une subdivision de l'espace d'état en sous intervalles tous de taille égale à h . Comme nous l'avons fait dans le chapitre précédent avec le problème (3.19), on pose alors les définitions qui suivent

$$D_{n-k+1}(t) := \int_{(1-k)h}^{1-(k-1)h} p(t, w) dw \quad k = 1, \dots, n.$$

Par intégrations successives de l'équation aux dérivées partielles sur chaque intervalle de la subdivision, on réduit l'étude du problème (3.19) à

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} D_k(t) = \sigma(t)(D_{k-1}(t) - D_k(t)) & \forall k = 2, \dots, n \\ \frac{d}{dt} D_1(t) = r(t-T) - \sigma(t)D_1(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t-\tau) \\ r(t) := \sigma(t)D_n(t). \end{cases} \quad (3.20)$$

On peut noter que ce système respecte toujours la propriété de conservation, on a en effet

$$\sum_{k=1}^n D_k(t) + \int_{t-T}^t r(s) ds = 1, \quad (3.21)$$

par normalisation.

Viennent alors à nous une série de questions au sujet du système (3.20). La première concerne l'existence d'une solution au problème. En d'autres termes, peut-on prouver que le système (3.20) est bien posé. L'existence d'un ou plusieurs états stationnaires peut être envisagée. Peut-on déterminer une formule explicite de ce ou ces états stationnaires et en faire une étude de stabilité? Quel lien un état stationnaire entretient-il avec la population de neurones?

Nous n'allons pas aborder l'existence d'une solution au système (3.20) ceci est une application direct du théorème de Cauchy-Lipschitz. Intéressons directement aux états stationnaires du système (3.20).

3.1 Etat stationnaire

Dans cette partie on établit l'existence d'un unique état stationnaire pour le système (3.20). On énonce ce résultat sous forme d'une proposition.

Proposition 3.6 *Quel que soit $T > 0$, le système (3.20) admet un unique état stationnaire*

$$\begin{cases} D_k(t) = D \\ \sigma = \frac{\sigma_0}{1 - JD}, \end{cases} \quad (3.22)$$

avec

$$D := \frac{(n + T\sigma_0 + J) - \sqrt{(n + T\sigma_0 + J)^2 - 4nJ}}{2nJ}. \quad (3.23)$$

Preuve Un calcul direct permet d'obtenir que si un stationnaire existe, il vérifie ce qui est énoncé dans l'équation (3.22). La seule chose qu'il nous reste à faire est de prouver que D n'admet qu'une valeur possible donnée par la formule (3.23). On a D donné par la condition de normalisation (3.21), soit

$$nD + T \frac{\sigma_0}{1 - JD} D = 1,$$

ce qui s'écrit aussi

$$-nJD^2 + (n + T\sigma_0 + J)D - 1 = 0.$$

On obtient donc une équation du second degré dont le discriminant est donné par

$$\Delta = (T\sigma_0 + J - n)^2 + 4T\sigma_0 n.$$

Deux candidats possibles s'offrent à nous pour D

$$D_{\pm} = \frac{-(n + T\sigma_0 + J) \pm \sqrt{\Delta}}{-2nJ}.$$

Néanmoins pour qu'une solution trouvée soit physique, elle doit impérativement satisfaire

$$\begin{cases} D > 0 \\ JD < 1. \end{cases}$$

Demander la positivité de D est normal attendu que D représente un nombre de neurone. La deuxième condition n'est autre qu'une condition sur la positivité de σ qui est aussi nécessaire puisque σ est un taux d'impulsions. On s'attarde tout d'abord sur

$$D = \frac{(n + T\sigma_0 + J) + \sqrt{\Delta}}{2nJ}.$$

Il est clair que D est positif, on cherche donc plutôt à savoir si D vérifie la deuxième condition, on a

$$\begin{aligned} JD < 1 \\ \Leftrightarrow (n + T\sigma_0 + J) + \sqrt{\Delta} < 2n \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J - n) < -\sqrt{\Delta}, \end{aligned}$$

ce qui n'est possible que sous la condition de voir

$$(T\sigma_0 + J - n) < 0,$$

Chapitre 3. Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire

et donc d'avoir

$$\begin{aligned} (T\sigma_0 + J - n)^2 &> \Delta \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J - n)^2 &> (T\sigma_0 + J - n)^2 + 4nT\sigma_0, \end{aligned}$$

ce qui est impossible. On en déduit que cette première possible solution n'est pas physique. On évalue maintenant le deuxième candidat donné par

$$D = \frac{(n + T\sigma_0 + J) - \sqrt{\Delta}}{2nJ}.$$

On cherche tout d'abord à vérifier que D est bien positif. On a

$$\begin{aligned} D &> 0 \\ \Leftrightarrow (n + T\sigma_0 + J) &> \sqrt{\Delta} \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J + n)^2 &> \Delta \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J + n)^2 &> (T\sigma_0 + J + n)^2 - 4nJ. \end{aligned}$$

Ce qui est toujours vrai. On cherche maintenant à vérifier la deuxième condition, on a

$$\begin{aligned} JD &< 1 \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J - n) &< \sqrt{\Delta} \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J - n)^2 &< \Delta \\ \Leftrightarrow (T\sigma_0 + J - n)^2 &< (T\sigma_0 + J - n)^2 + 4T\sigma_0n. \end{aligned}$$

Cette condition étant elle aussi toujours satisfaite, on en déduit l'existence d'un unique état stationnaire donné par

$$D = \frac{(n + T\sigma_0 + J) - \sqrt{\Delta}}{2nJ},$$

avec

$$\Delta = (n + T\sigma_0 + J)^2 - 4nJ,$$

ce qui achève la démonstration.

Nous venons de prouver qu'il existait un unique état stationnaire au système (3.20). On cherche dans la section qui suit à étudier sa stabilité.

3.2 Problème linéarisé et équation caractéristique

Pour étudier la stabilité de l'état stationnaire de système (3.20), on procède de façon standard. On écrit la dynamique d'une petite perturbation autour de l'état stationnaire, on pose

$$\begin{aligned} D_k(t) &= D + \varepsilon C_k(t) + o(\varepsilon^2) \\ \sigma(t) &= \sigma + \varepsilon \mu(t) + o(\varepsilon^2), \end{aligned}$$

où (D, σ) n'est autre que l'état stationnaire du système. On injecte ces dernières expressions dans (3.20), on obtient le nouveau système sur les perturbations donné par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} C_k(t) = \sigma(C_{k-1}(t) - C_k(t)) & \forall k = 2, \dots, n \\ \frac{d}{dt} C_1(t) = \sigma(C_n(t-T) - C_1(t)) + D(\mu(t-T) - \mu(t)) \\ \mu(t) = JD\mu(t-\tau) + J\sigma C_n(t-\tau). \end{cases}$$

On écrit maintenant les perturbations sous forme

$$\begin{aligned} C_k(t) &= e^{\lambda t} C_k \\ \mu(t) &= e^{\lambda t} \mu. \end{aligned}$$

Un simple calcul permet d'obtenir que

$$\mu = \frac{J\sigma e^{-\lambda\tau}}{1 - JD e^{-\lambda\tau}} C_n,$$

ainsi que

$$\begin{cases} \lambda C_k = \sigma(C_{k-1} - C_k) & \forall k = 2, \dots, n \\ \lambda C_1 = c(\lambda) C_n - \sigma C_1 \\ c(\lambda) := \sigma e^{-\lambda T} + D(e^{-\lambda\tau} - 1) \frac{J\sigma e^{-\lambda\tau}}{1 - JD e^{-\lambda\tau}}. \end{cases}$$

En notant

$$\mathcal{M} = \begin{pmatrix} \lambda + \sigma & & & -c(\lambda) \\ -\sigma & \ddots & & \\ & \ddots & \ddots & \\ & & -\sigma & \lambda + \sigma \end{pmatrix}, \quad C = \begin{pmatrix} C_1 \\ \vdots \\ C_n \end{pmatrix}.$$

On obtient le système homogène

$$\mathcal{M}C = 0.$$

Un système homogène admet des solutions non triviales si et seulement si le déterminant de \mathcal{M} est nul, soit

$$\begin{aligned} \det \mathcal{M} &= 0 \\ \Leftrightarrow (\lambda + \sigma)^n - \sigma^{n-1}c(\lambda) &= 0 \\ \Leftrightarrow (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n e^{-\lambda T} + D(e^{-\lambda \tau} - 1) \frac{J e^{-\lambda \tau}}{1 - J D e^{-\lambda \tau}} &= 0 \\ \Leftrightarrow (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n \frac{e^{-\lambda T} - J D e^{-\lambda \tau}}{1 - J D e^{-\lambda \tau}} &= 0, \end{aligned}$$

avec

$$\sigma = \frac{\sigma_0}{1 - J D}.$$

Grâce aux calculs qui précèdent nous avons obtenu l'équation caractéristique du système (3.20). En effet nous avons démontré qu'une valeur propre du problème linéarisé vérifie

$$\begin{cases} (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n \frac{e^{-\lambda T} - J D e^{-\lambda \tau}}{1 - J D e^{-\lambda \tau}} = 0 \\ \sigma = \frac{\sigma_0}{1 - J D}. \end{cases}$$

Afin d'étudier la stabilité du problème, il nous faut savoir si des imaginaires purs peuvent être valeurs propres du problème. Pour cela nous allons utiliser J comme paramètre de bifurcation pour prouver l'existence pour certaines valeurs de J de solutions périodiques. L'inconvénient est que l'état stationnaire D dépend du paramètre de couplage J . Et pour parler plus précisément D est une fonction du type

$$D = D(J, n, \sigma_0, T).$$

Avant d'aller plus loin, on cherche à décrire comment le coefficient $J D$ varie en fonction de la variation de J . Posons

$$\alpha(J) := J D = \frac{n + T \sigma_0 + J - \sqrt{(n + T \sigma_0 + J)^2 - 4nJ}}{2n}. \quad (3.24)$$

D'après nos calculs précédents la fonction α est telle que

$$0 \leq \alpha(J) < 1, \quad \forall J \geq 0.$$

On peut facilement démontrer par un simple calcul que $\alpha'(J)$ est une fonction strictement positive. Autrement dit, il est facile de prouver que α est une fonction croissante. On cherche maintenant à calculer la limite de α quand J tend vers l'infini. On a

$$\begin{aligned}\alpha(J) &= \frac{n + T\sigma_0 + J - \sqrt{(n + T\sigma_0 + J)^2 - 4nJ}}{2n} \\ &= \frac{n + T\sigma_0 + J}{2n} \left(1 - \sqrt{1 - \frac{4nJ}{(n + T\sigma_0 + J)^2}} \right).\end{aligned}$$

On utilise maintenant le fait que la fonction $\sqrt{1-x} \sim 1 - \frac{x}{2}$ quand x est petit. Ainsi lorsque J est très grand on a que

$$\begin{aligned}\alpha(J) &\sim \frac{n + T\sigma_0 + J}{2n} \frac{2nJ}{(n + T\sigma_0 + J)^2} \\ &= \frac{J}{(n + T\sigma_0 + J)},\end{aligned}$$

d'où l'on tire que

$$\lim_{J \rightarrow \infty} \alpha(J) = 1.$$

Ce qui nous permet d'introduire la notation de la fonction caractéristique des valeurs propres que l'on note

$$\begin{cases} \mathcal{C}(\lambda) := (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n \left(\frac{e^{-\lambda T} - \alpha e^{-\lambda \tau}}{1 - \alpha e^{-\lambda \tau}} \right) \\ \sigma = \frac{\sigma_0}{1 - \alpha}. \end{cases} \quad (3.25)$$

ou α est le paramètre de bifurcation qui peut admettre toutes valeurs de l'intervalle semi-ouvert $[0, 1)$.

3.3 Stabilité et bifurcation

On cherche maintenant à faire une étude de l'équation caractéristique (3.25). En particulier on cherche à savoir si des solutions imaginaires pures sont possibles. On remarque tout d'abord que dans le cas T égal à zéro, l'équation caractéristique (3.25) se réduit à

$$\mathcal{C}(\lambda) = (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n,$$

Chapitre 3. Population de neurones de type intègre et tire : délai et période réfractaire

dont on peut calculer explicitement les racines qui sont données par

$$\lambda_k = \sigma \left(e^{\frac{2ik\pi}{n}} - 1 \right) \quad k = 1, \dots, n.$$

Les racines étant toutes à gauche du plan complexe, on en déduit la stabilité de l'état stationnaire quand celui ci existe. Insistons sur le fait que de prendre T nul, implique la non existence de l'état stationnaire quand $J > n$. Remarquons maintenant que si l'on pose $J = 0$ le paramètre α se réduit à la valeur zéro. Ainsi l'équation caractéristique (3.25) devient

$$\mathcal{C}(\lambda) := (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n e^{-\lambda T}.$$

Un zéro de cette équation satisfait

$$\lambda + \sigma = \sigma e^{-\lambda T/n},$$

et si nous cherchons un zéro du type $\lambda = i\omega$, cela nous amène à

$$i\omega + \sigma = \sigma (\cos \omega T/n + i \sin \omega T/n),$$

d'où le système suivant

$$\begin{cases} \sigma = \sigma \cos \omega T/n \\ \omega = \sigma \sin \omega T/n, \end{cases}$$

système qui n'a pas de solution. On en déduit que la période réfractaire n'est pas à elle seule responsable de l'apparition de solutions périodiques. Si solutions périodiques il y a, celles ci viennent à la fois de la période réfractaire T et du couplage J . On se propose maintenant de faire l'étude du cas où seul le délai τ dans le *feedback* est pris nul. Ceci n'a pour but que de simplifier l'équation caractéristique afin que cette dernière ne possède qu'un délai. On a

$$\mathcal{C}(\lambda) = (\lambda + \sigma)^n - \sigma^n \left(\frac{e^{-\lambda T} - \alpha}{1 - \alpha} \right).$$

On cherche une solution du type $\lambda = i\omega$, on a alors

$$(i\omega + \sigma)^n + \sigma^n \frac{\alpha}{1 - \alpha} = \frac{\sigma^n}{1 - \alpha} e^{-i\omega T}.$$

En divisant le tout par σ_0^n , on arrive sur

$$\frac{1 - \alpha}{\mu^n} (iz + \mu)^n + \alpha = e^{-iz\sigma_0 T},$$

où l'on a posé $z = \frac{\lambda}{\sigma_0}$, et $\mu = \frac{1}{1 - \alpha}$, On utilise le fait que

$$\begin{aligned}(iz + \mu)^n &= (z^2 + \mu^2)^{n/2} e^{in \arctan \frac{z}{\mu}} \\ &= (z^2 + \mu^2)^{n/2} \left(\cos n \arctan \frac{z}{\mu} + i \sin n \arctan \frac{z}{\mu} \right).\end{aligned}$$

D'où l'on tire que

$$\begin{aligned}\left| \frac{1-\alpha}{\mu^n} (iz + \mu)^n + \alpha \right|^2 &= \left(\frac{1-\alpha}{\mu^n} (z^2 + \mu^2)^{n/2} \cos n \arctan \frac{z}{\mu} + \alpha \right)^2 + \frac{(1-\alpha)^2}{\mu^{2n}} (z^2 + \mu^2)^n \sin^2 n \arctan \frac{z}{\mu} \\ &= \frac{(1-\alpha)^2}{\mu^{2n}} (z^2 + \mu^2)^n + \alpha^2 + 2\alpha \frac{1-\alpha}{\mu^n} (z^2 + \mu^2)^{n/2} \cos n \arctan \frac{z}{\mu} \\ &= (1-\alpha)^2 \left(\left(\frac{z}{\mu} \right)^2 + 1 \right)^n + \alpha^2 + 2\alpha(1-\alpha) \left(\left(\frac{z}{\mu} \right)^2 + 1 \right)^{n/2} \cos n \arctan \frac{z}{\mu}.\end{aligned}$$

On doit avoir égalité des modules, si l'on pose $\frac{z}{\mu} = x$, on doit satisfaire

$$(1-\alpha)^2 (x^2 + 1)^n + \alpha^2 + 2\alpha(1-\alpha) (x^2 + 1)^{n/2} \cos n \arctan x = 1.$$

Ou encore

$$(x^2 + 1)^{n/2} \left((1-\alpha) (x^2 + 1)^{n/2} + 2\alpha \cos n \arctan x \right) - \alpha = 1.$$

On démontre maintenant que cette équation admet des solutions avec $x > 0$ et $\alpha \in (0, 1)$, dans le cas ou $n \geq 2$. Pour cela on choisit $x_0 > 0$ tel que

$$\cos n \arctan x_0 = 0.$$

Ce qui est toujours possible dès que $n \geq 2$. Ainsi on a

$$(1-\alpha_0) (x_0^2 + 1)^n - \alpha_0 = 1.$$

Soit encore

$$\alpha_0 = \frac{(x_0^2 + 1)^n - 1}{(x_0^2 + 1)^n + 1}.$$

Un tel α_0 définit bien un paramètre strictement positif et plus petit que 1, ce qui prouve l'existence d'une solution positive.

4 Simulation numérique

On présente dans la figure 3.4 une simulation du modèle (3.5). Dans le premier graphique, en haut à gauche de la figure 3.4, on peut y voir la répartition initiale p_0 . Sous l'arrivée d'impulsions

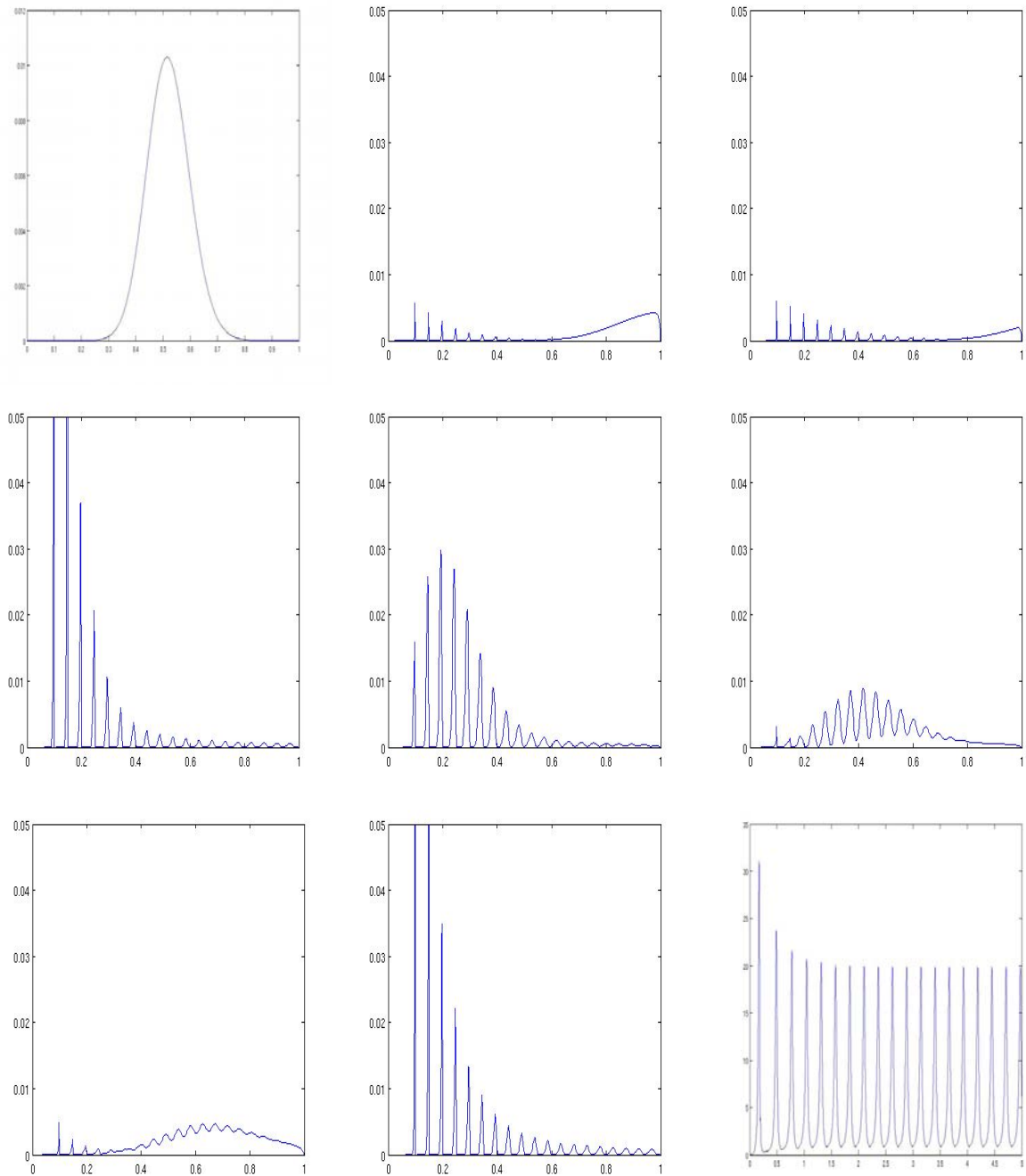


Figure 3.4 – Simulation de l'équation aux dérivées partielles (3.5). On montre la densité de population à différents moments de la simulation. Le dernier graphique donne l'évolution au cours du temps de l'activité de la population $r(t)$. Saut de potentiel $h = 0,05$, couplage $J = 20$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$.

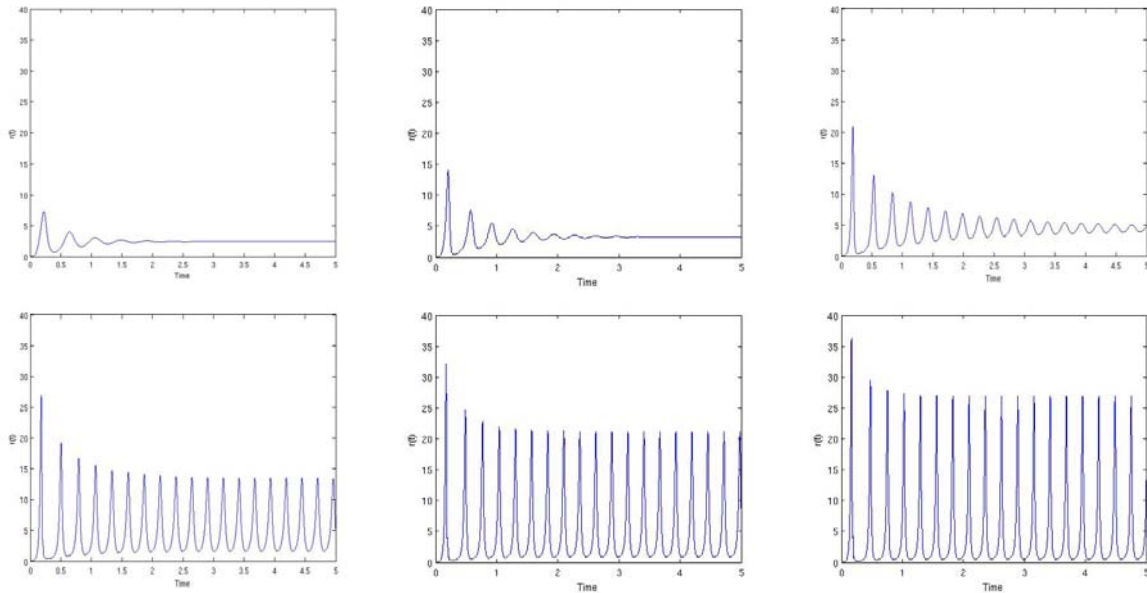


Figure 3.5 – Simulation de l’équation aux dérivées partielles (3.5). On montre l’évolution au cours du temps de l’activité de la population $r(t)$. Saut de potentiel $h = 0.05$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$. Chaque simulation est faite avec un paramètre de couplage différent. Premier graphique $J = 5$, puis $J = 10$, $J = 15$, $J = 20$, $J = 25$, $J = 30$.

extérieures $\sigma_0(t)$, prise constante dans la simulation, la densité p devient positive près du seuil, entre $1 - h$ et 1 . Ainsi une quantité de neurones lance son potentiel d’action et entre en période réfractaire. Après que la période réfractaire se soit écoulée, le potentiel du neurone est replacé au potentiel de *reset* v_r . Cet effet s’affirme clairement dans le quatrième graphique de la figure 3.4, où une accumulation se fait sentir en v_r . Par le processus de saut, on peut voir dans le troisième graphique de la figure 3.4 que les accumulations se propagent en $v_r + h$, $v_r + 2h$ etc ... Est enfin montrée, dans le tout dernier graphique, en bas à droite de la figure 3.4 l’activité de la population $r(t)$ donnée dans (3.5). Comme on peut le voir cette activité est périodique ou en tout cas semble l’être sur la simulation.

On présente dans la figure 3.5 différents régimes de décharge de la population issus de simulations déterministes du modèle (3.5), et ce pour différentes valeurs du nombre moyen de connexions par neurone J . Dans la figure 3.6, on présente des simulations stochastiques par méthode de Monte Carlo du problème (3.5). Ces simulations laissent penser qu’à la variation du paramètre de couplage J dans l’intervalle $(10, 30)$ une bifurcation ait lieu. Comme on peut le voir dans les figures 3.5 et 3.6 tant que le nombre de connexions est petit, l’activité converge vers un état d’équilibre. En revanche dès que ce nombre de connexions augmente, le *firing rate* de la population devient oscillant.

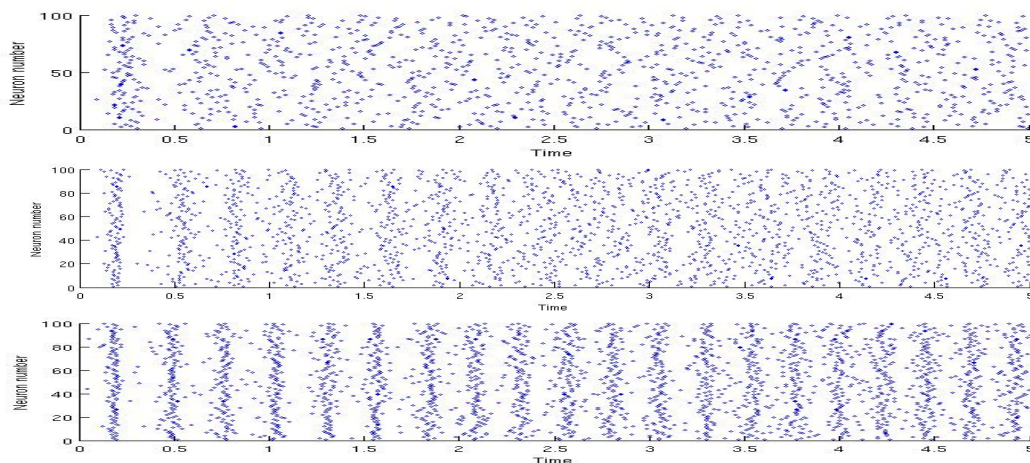


Figure 3.6 – Raster plot issu d’une simulation stochastique d’une population de 100 neurones de type intègre et tire. Saut de potentiel $h = 0.05$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$. Chaque simulation est faite avec un paramètre de couplage différent. Premier graphique $J = 10$ puis $J = 20$, $J = 30$.

Dans ce chapitre nous avons étudié le rôle du retard synaptique et de la période réfractaire du neurone. Nous avons réussi à prouver que l’ajout d’un délai dans le feedback de l’activité empêchait toute explosion en temps fini du modèle. Comme nous l’avons vu, ceci prend place avec ou sans l’ajout d’une période réfractaire. Comme nous l’avons prouvé mathématiquement, la période réfractaire seule ne peut garantir un tel résultat d’existence globale de la solution.

Nous avons néanmoins vu dans le cas de NLIF que la période réfractaire garantit l’existence d’un unique état stationnaire et ce quels que soient les autres paramètres. Cette fois ci le délai synaptique n’est lui d’aucune utilité dans ce résultat. Un unique état stationnaire existe dès la prise en compte d’une période réfractaire.

De plus, toujours dans le cas particulier du NLIF nous avons fait remarquer que l’apparition de solutions périodiques était provoquée par la présence à la fois du couplage et de la période réfractaire. La suppression de la connexion des neurones ou de la période réfractaire implique un état stationnaire stable.

Nous avons été fort malheureusement totalement incapable de retrouver ces résultats de d’existence d’état stationnaire et d’étude stabilité sur le cas général, mais seulement sur le cas bien particulier du NLIF.

Chapitre 4

Non linéaire intègre et tire bruité

Dans ce chapitre nous allons discuter les liens qui existent entre le modèle d'une population de neurones de type intègre et tire où les neurones sont soumis à des bombardements d'impulsions stochastiques, avec une population de neurones où chaque cellule du réseau subit une influence bruitée. Cet autre point de vue, bien plus connu que l'approche que nous avons amplement décrite dans les chapitres précédents donne une équation de type Fokker Planck, appelée dans la littérature le non linéaire intègre et tire bruité (*nonlinear noisy integrate-and-fire*).

Comme nous le verrons l'équation de Fokker Planck est semblable à une approximation du second ordre du premier modèle, sous l'hypothèse que le saut de potentiel synaptique soit petit. Cette approximation du second ordre du modèle (approximation diffusion) est particulièrement intéressante et est fort privilégiée dans la littérature car elle simplifie les calculs, en particulier celui de l'état stationnaire. Nous verrons alors que la période réfractaire du neurone est nécessaire pour garantir l'existence de l'état stationnaire.

1 *Nonlinear noisy integrate-and-fire*

Nous rappelons que le modèle intègre et tire est donné par une équation différentielle ordinaire et décrit la dynamique du potentiel d'un seul neurone sous le seuil de déclenchement. Cette équation différentielle ordinaire, (voir [27] par exemple), représente l'état d'un condensateur sous impulsions et est donnée par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -v(t) + h_0 \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t-t_j) + h \sum_{k=1}^{+\infty} \delta(t-t_k) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r. \end{cases} \quad (4.1)$$

Les t_j sont les instants où arrivent les impulsions sur le neurone venus de l'extérieur de la population et les t_k de l'intérieur. On modélise ici l'arrivée d'un potentiel d'action sur le neurone par une dépolarisation instantanée. A la différence des chapitres précédents, nous supposons que le potentiel fait un saut de de taille h_0 si l'impulsion vient de l'extérieur et de taille h si elle vient d'un neurone de sa propre famille.

On note $\sigma_0(t)$ le taux d'arrivée d'impulsions, $r(t)$ le *firing rate* de la population, T la période

réfractaire du neurone, J le nombre moyen de connexions par neurone et τ le retard de conduction. La dynamique de la densité de population $p(t, v)$ suit une équation aux dérivées partielles (voir [42], [23], [43] et [12] et les chapitres précédents) donnée par

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \overbrace{\frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v))}^{\text{Integrate-and-fire}} + \underbrace{\sigma_0(t) (p(t, v) - p(t, v - h_0))}_{\text{Excitation extérieure}} + \underbrace{Jr(t - \tau) (p(t, v) - p(t, v - h))}_{\text{Excitation intérieure}} \\ = \delta(v - v_r) \overbrace{r(t - T)}^{\text{Reset}}. \end{aligned} \quad (4.2)$$

Pour obtenir une définition précise de l'équation (4.2) on admet que p est 0 pour $v < 0$.

Le *firing rate*, taux de neurones qui se déclenchent par unité de temps est donné par

$$r(t) = \sigma_0(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw + Jr(t - \tau) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw. \quad (4.3)$$

Puisqu'un neurone qui atteint le seuil se déclenche et est ramené au potentiel de *reset*, on impose un flux nul au bord

$$p(t, 1) = 0.$$

Comme nous l'avions fait remarquer dans les chapitres précédents, le modèle définit une "sorte" de loi de conservation. En supposant la normalisation

$$\int_0^1 p_0(v) dv = 1,$$

alors pour tout temps t , la solution de l'équation (4.2) satisfait

$$\int_0^1 p(t, v) dv + \int_{t-T}^t r(s) ds = 1.$$

On donne maintenant le modèle sous sa forme complète

$$\left\{ \begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) &= \sigma_0(t) (p(t, v - h_0) - p(t, v)) + Jr(t - \tau) (p(t, v - h) - p(t, v)) \\ &\quad + \delta(v - v_r) r(t - T) \\ r(t) &= \sigma_0(t) \int_{1-h_0}^1 p(t, w) dw + Jr(t - \tau) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) &= 0 \\ p(0, \cdot) &= p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{aligned} \right. \quad (4.4)$$

Revenons maintenant sur la dynamique d'un neurone isolé de type intègre et tire et considérons le sous influence bruitée. Alors (voir [19] par exemple) la dynamique de son potentiel $v(t)$

évolue au cours du temps suivant l'équation stochastique

$$\begin{cases} dv(t) = -v(t)dt + I(t)dt + \sqrt{D(t)}dWt \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r, \end{cases} \quad (4.5)$$

où $I(t)$ est l'intensité du courant arrivant sur le neurone et W est un bruit blanc. Dans ce modèle le neurone ne reçoit plus des impulsions mais subit l'influence d'un courant $I(t)$. A cause du courant et du mouvement brownien agissant sur la dynamique du potentiel de la membrane du neurone, le potentiel peut dépasser le seuil ici normalisé à 1. Dans ce cas le neurone se déclenche, émet un potentiel d'action et est positionné au potentiel v_r à l'instar du neurone intègre et tire sous impulsions stochastiques.

On peut alors écrire l'équation de Fokker Planck associée à la densité de probabilité $p(t, v)$, voir [6], [23], [19] entre autres

$$\frac{\partial}{\partial t}p(t, v) + \overbrace{\frac{\partial}{\partial v}((I(t) - v)p(t, v))}^{\text{Integrate-and-fire}} + \overbrace{\frac{D(t)}{2} \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v)}^{\text{Bruit}} = \delta(v - v_r) \overbrace{r(t - T)}^{\text{Reset}}. \quad (4.6)$$

où $r(t)$ est le taux de décharge de la population et T la période réfractaire.

Le courant synaptique arrivant sur les neurones est donné par la somme de deux courant, l'un venant d'une source extérieure à la population, l'autre causé par la population elle même, on a

$$I(t) := \overbrace{I_0(t)}^{\text{Extérieur}} + \overbrace{Gr(t)}^{\text{Intérieur}}, \quad (4.7)$$

où G est le gain du couplage de la population sur elle même. De la même façon, le coefficient de diffusion $D(t)$ en conséquence du mouvement brownien du potentiel est la somme de deux coefficients. Le premier provenant d'un bruit extérieur et le second d'un bruit causé par la population, on suppose un comportement multiplicatif du *feedback*, l'écart type du bruit généré par le *feedback* est proportionnel à sa moyenne, on note h ce coefficient (on justifiera cette notation en faisant le lien avec le saut de potentiel)

$$D(t) := \overbrace{D_0(t)}^{\text{Extérieur}} + \overbrace{Ghr(t)}^{\text{Intérieur}}. \quad (4.8)$$

Pour prendre en compte le fait qu'un neurone qui atteint le seuil se déclenche on impose

$$p(t, 1) = 0.$$

A cause du mouvement brownien, le potentiel du neurone peut se déplacer sur $(-\infty, 1)$, on impose pour des raisons de conservation

$$\lim_{v \rightarrow -\infty} (I(t) - v)p(t, v) + \frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) = 0.$$

L'activité de la population $r(t)$ est donnée par le flux de neurones qui traversent le seuil

$$r(t) = -\frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1).$$

Sous forme condensée le modèle s'écrit comme

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} ((I(t) - v)p(t, v)) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v) = \delta(v - v_r)r(t - T) \\ D(t) = D_0(t) + Ghr(t - \tau) \\ I(t) = I_0(t) + Gr(t - \tau) \\ r(t) = -\frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1) \\ p(t, 1) = 0 \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} (I(t) - v)p(t, v) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(-\infty, 1). \end{array} \right. \quad (4.9)$$

Mais revenons sur le modèle d'origine (4.4) et supposons que le saut de potentiel h ou h_0 qu'effectue un neurone lorsque celui ci reçoit une impulsion soit petit. Notons I_0 pour

$$I_0(t) = h_0 \sigma_0(t).$$

En supposant que h_0 soit assez petit

$$\sigma_0(t)(p(t, v - h_0) - p(t, v)) \simeq I_0(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) - \frac{h_0}{2} I_0(t) \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v),$$

et

$$\sigma_0(t) \int_{1-h_0}^1 p(t, w) dw \simeq I_0(t)p(t, 1) - \frac{h_0}{2} I_0(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1).$$

Et de la même façon, en supposant que h soit assez petit

$$Jr(t - \tau)(p(t, v - h) - p(t, v)) \simeq I_0(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) - \frac{h}{2} I_0(t) \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v),$$

et

$$Jr(t - \tau) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \simeq Jr(t - \tau)p(t, 1) - \frac{h^2}{2} Jr(t - \tau) \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1).$$

On injecte maintenant ces quatre expressions dans l'équation (4.4), on obtient une approximation

du second ordre (tout au moins formellement) du modèle

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} ((I(t) - v)p(t, v)) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v) = \delta(v - v_r) r(t - T) \\ D(t) = h_0 I_0(t) + J h^2 r(t - \tau) \\ I(t) = I_0(t) + J h r(t - \tau) \\ r(t) = -\frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1) \\ p(t, 1) = 0 \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} (I(t) - v)p(t, v) - \frac{D(t)}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(-\infty, 1). \end{array} \right. \quad (4.10)$$

En identifiant

$$G = Jh,$$

on retombe sur l'équation de type Fokker Planck (4.9) sous l'unique condition que le bruit extérieur $D_0(t)$ soit proportionnel au courant extérieur $I_0(t)$.

Dans le cas où le délai synaptique est négligé ($\tau = 0$), on peut calculer explicitement le coefficient $D(t)$, celui ci est donné par

$$D(t) = \frac{h\sigma_0(t)}{1 + \frac{h^2}{2} J \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1)}.$$

Si nous avons réussi dans les chapitres précédents à prouver que le modèle par saut pour une population auto-excitatrice (4.2) était bien posé pour un nombre moyen de connexions J par neurone plus petit que 1, et ce sans prise en compte du retard de conduction, dans le cas de l'approximation diffusion, pour tout J il est possible de trouver une répartition initiale p_0 telle que la solution de (4.10) explose instantanément. On pourra voir [11] pour des précisions sur le temps maximum d'existence de la solution pour une condition initiale concentrée près du seuil.

On présente dans la figure 4.1 une simulation numérique pour une comparaison du modèle de départ (4.2) avec l'approximation diffusion (4.10). La diffusion lisse les oscillations causées par l'effet de saut, ce qui donne des courbes fort différentes, néanmoins, et là est l'important, les activités sont quant à elles presque confondues.

2 Etat stationnaire

Le grand avantage de l'approximation diffusion est qu'elle rend possible les calculs sur l'état stationnaire. Certaines formules que nous allons présenter ici sont très connues, on les retrouve dans de très nombreux articles et ouvrages sur le même sujet, voir [19] par exemple. Si un état stationnaire P de l'équation (4.10) existe alors il satisfait

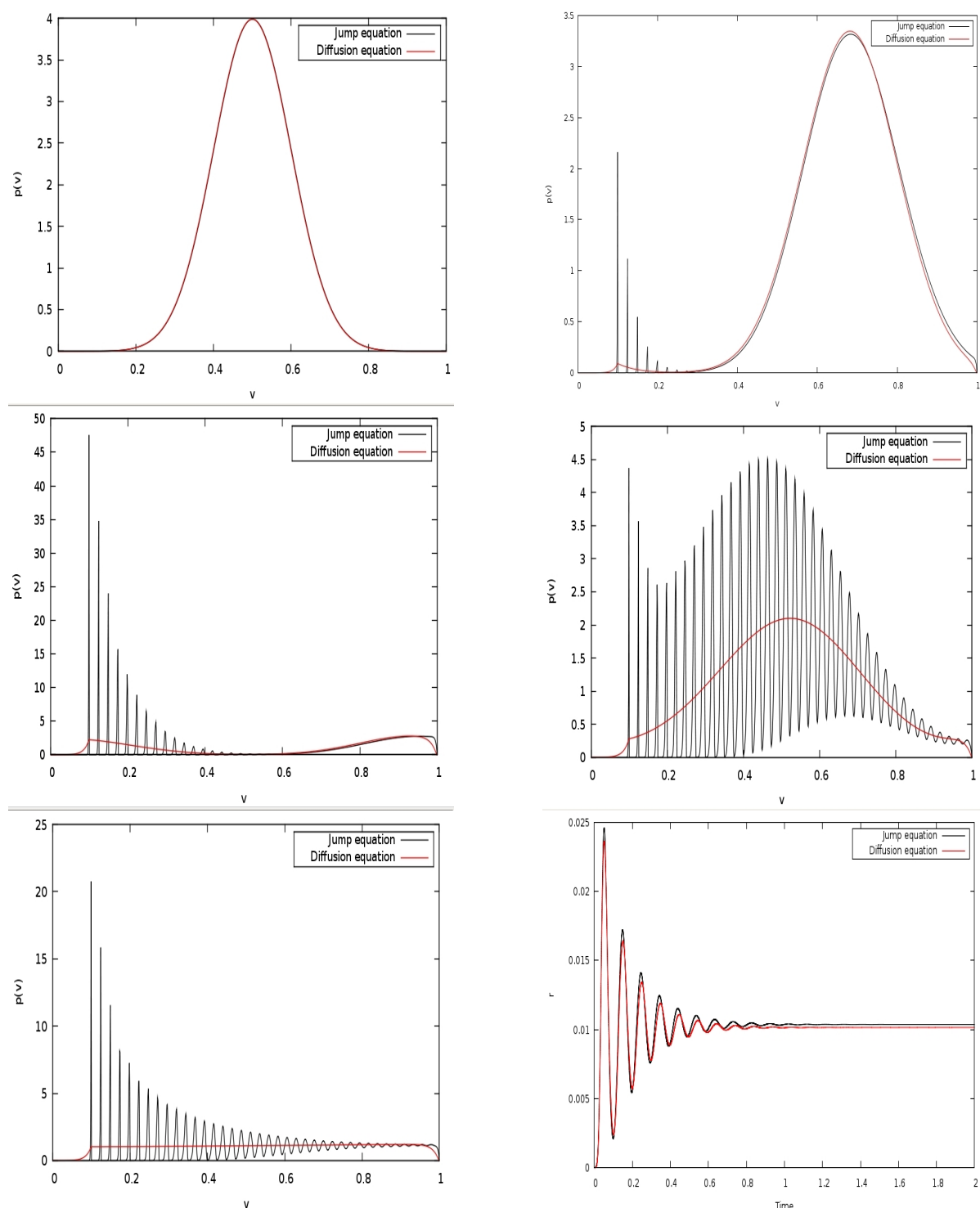


Figure 4.1 – Evolution au cours de temps de la répartition de densité de population. Comparaison de PDE (4.4) avec saut de potentiel (courbe noire) et son approximation diffusion PDE (4.10) (courbe rouge). Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ a été prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, le couplage $J = 5$. Le dernier graphique montre l'activité de la population.

$$\frac{d}{dv}((I-v)P(v)) - \frac{D}{2} \frac{d^2}{dv^2} P(v) = \delta(v-v_r)r$$

avec

$$D = h_0 I_0 + Jh^2 r, \quad I = I_0 + Jhr$$

où r est l'activité stationnaire de la population. On a, voir [19] par exemple

$$\frac{d}{dv} \left((v-I)P(v) + \frac{D}{2} \frac{d}{dv} P(v) + H(v-v_r)r \right) = 0,$$

où H est la fonction de Heavyside. A l'aide de la variation de la constante, on peut trouver la formule de $P(v)$ donné par

$$P(v) = \frac{2r}{D} e^{-\frac{(v-I)^2}{D}} \int_v^1 e^{\frac{(w-I)^2}{hI}} H(w-v_r) dw,$$

et en utilisant la définition de la fonction de Heavyside, on obtient que

$$P(v) = \frac{2r}{D} e^{-\frac{(v-I)^2}{D}} \int_{\max(v, v_r)}^1 e^{\frac{(w-I)^2}{D}} dw. \quad (4.11)$$

La formule (4.11) se trouve dans de nombreux articles, observons néanmoins que la solution P ainsi écrite n'est pas explicite car nous ne connaissons toujours pas l'activité stationnaire r donnée par

$$r = -\frac{D}{2} \frac{d}{dv} P(1)$$

En revanche à l'aide de condition de normalisation on obtient que

$$\int_{-\infty}^1 P(v) dv + rT = 1$$

ce qui implique

$$\frac{D}{2r} - T \frac{D}{2} = \int_{-\infty}^1 e^{-\frac{(v-I)^2}{D}} \int_{\max(v, v_r)}^1 e^{\frac{(w-I)^2}{D}} dw dv.$$

Suivant les idées exposées dans [11], on utilise le changement de variable

$$z = \frac{v-I}{\sqrt{2D}}, \quad u = \frac{w-I}{\sqrt{2D}}, \quad W_F = \frac{1-I}{\sqrt{2D}}, \quad W_R = \frac{v_r-I}{\sqrt{2D}},$$

on obtient que l'activité stationnaire est déterminé par la solution de

$$\begin{cases} \frac{1}{r} - T = L(r), \\ L(r) := \int_{-\infty}^{W_F} e^{-\frac{z^2}{2}} \int_{\max(z, W_R)}^{W_F} e^{\frac{u^2}{2}} du dz. \end{cases}$$

En posant maintenant le nouveau changement de variable

$$s = \frac{z-u}{2}, \quad \tilde{s} = \frac{z+u}{2},$$

on obtient une nouvelle expression pour la fonction L donnée par

$$L(r) = \int_0^\infty \frac{e^{-\frac{s^2}{2}}}{s} (e^{sW_F} - e^{sW_R}) ds. \quad (4.12)$$

On rappelle le résultat établi dans [11].

Proposition 4.1 *La fonction L définie par (4.12) est continue, positive et on a*

$$\lim_{r \rightarrow +\infty} L(r) = 0.$$

On en déduit qu'il existe toujours au moins un état stationnaire dès que T , la période réfractaire, est strictement positive. On verra néanmoins dans [11] que dans le cas où T est supposé nul, autrement dit lorsque la période réfractaire du neurone est négligée, l'état stationnaire n'existe plus dès que J , le nombre moyen de connexions par neurone est trop important.

Comme nous le faisons remarquer en introduction de ce chapitre, les calculs sont plus aisés à faire sur l'approximation diffusion (4.10) que sur le modèle par saut (4.4). En effet, si le problème de l'existence de l'état stationnaire de (4.4) n'est toujours pas résolu, nous avons réussi à prouver l'existence de cet état stationnaire pour l'approximation diffusion (4.10) dès que l'on prend en considération la période réfractaire du neurone. L'étude de la stabilité du modèle de l'état stationnaire de l'équation (4.10) est toujours une question ouverte, néanmoins, on trouvera dans [7] une analyse de stabilité de l'approximation diffusion pour une population d'inhibiteur. Elle passe par une linéarisation de l'équation autour de son état stationnaire et le calcul de l'équation caractéristique des valeurs propres du problème linéarisé. Cette équation caractéristique est présentée dans [7], [5], [6].

Chapitre 5

Population d'inhibiteurs

Ce chapitre concerne une population de neurones où chaque cellule suit la loi de l'intègre et tire. A la différence des chapitres précédents, nous nous attarderons ici sur des neurones inhibiteurs. Dans une première partie, nous rappellerons comment dériver une équation aux dérivées partielles à partir des caractéristiques d'un neurone isolé. Dans une seconde partie nous démontrerons que le modèle obtenu est bien posé. Enfin nous discuterons dans une troisième partie l'approximation diffusion du modèle. Une telle approximation du modèle est fort intéressante car elle permet de simplifier l'équation en supprimant les termes non locaux de l'équation. Nous verrons cependant pour cette équation simplifiée de possibles explosions de la solution sont observables.

1 Modèle pour une population inhibitrice

Nous rappelons que le modèle intègre et tire est donné par une équation différentielle ordinaire et décrit la dynamique du potentiel d'un seul neurone sous seuil de déclenchement. Cette équation différentielle ordinaire, (voir [27] par exemple), représente l'état d'un condensateur sous impulsions et est donnée

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = -v(t) + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) - h \sum_{k=1}^{+\infty} \delta(t - t_k) \\ \text{Si } v \geq 1 \text{ alors } v = v_r, \end{cases} \quad (5.1)$$

où $v(t)$ est le potentiel du neurone au temps t , les temps t_j sont les instants où le neurone reçoit une impulsion excitatrice venue de l'extérieur tandis que les t_k sont les instants où le neurone reçoit une impulsion inhibitrice venue de sa propre famille. On suppose que la réception d'un potentiel d'action inhibiteur entraîne un saut de potentiel de taille $-h$. On note $I(t)$ le taux d'impulsions inhibitrices produites par la population et $\sigma(t)$ le taux d'impulsions excitatrices reçues d'une source extérieure. La densité de population $p(t, v)$ évolue selon une dynamique décrite schématiquement dans la figure 5.1. La loi de conservation est

$$\begin{aligned}
 \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \overbrace{\frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v))}^{\text{Intègre et tire}} + \sigma(t) \overbrace{(p(t, v) - p(t, v - h))}^{\text{Excitation}} &= I(t) \overbrace{(p(t, v + h) - p(t, v))}^{\text{Inhibition}} \\
 &+ \underbrace{\sigma(t) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw}_{\text{Reset}}
 \end{aligned}$$

Puisqu'un neurone qui vient d'émettre son potentiel d'action ne peut revenir dans le domaine

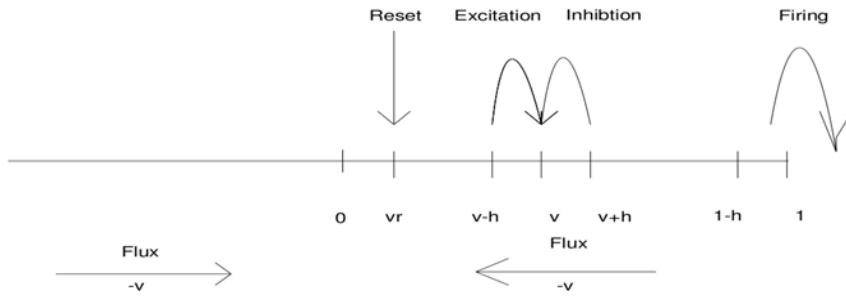


Figure 5.1 – La dynamique de la densité de population $p(t, v)$ au potentiel v est due au flux de convection, au saut de $v - h$ (excitation), de $v + h$ (inhibition) et une disparition au seuil pour être réinjecté au reset v_r .

qu'au potentiel de *reset*, on impose un flux nul au seuil. Par l'effet de l'inhibition, la population peut se répartir tout au long de l'espace d'état $(-\infty, 1)$. Pour des raisons de conservation du nombre total de neurones de la population, on impose un flux nul en $v = -\infty$. Par conservation de la population on arrive sur

$$\int_{-\infty}^1 p(t, w) dw = 1.$$

On considère deux cas, le premier lorsqu'il n'y a pas de délai entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action et le cas où un délai est pris en compte.

$$\left\{ \begin{aligned}
 &\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t) (p(t, v) - p(t, v - h)) = I(t) (p(t, v + h) - p(t, v)) \\
 &\hspace{25em} + \delta(v - v_r) r(t) \\
 &I(t) = J \int_0^t \alpha(s) r(t - s) ds \quad \text{avec retard synaptique distribué} \\
 &I(t) = Jr(t) \quad \text{sans retard synaptique} \\
 &r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\
 &p(t, 1) = 0 \\
 &\lim_{v \rightarrow -\infty} vp(t, v) = 0 \\
 &p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(-\infty, 1),
 \end{aligned} \right. \tag{5.2}$$

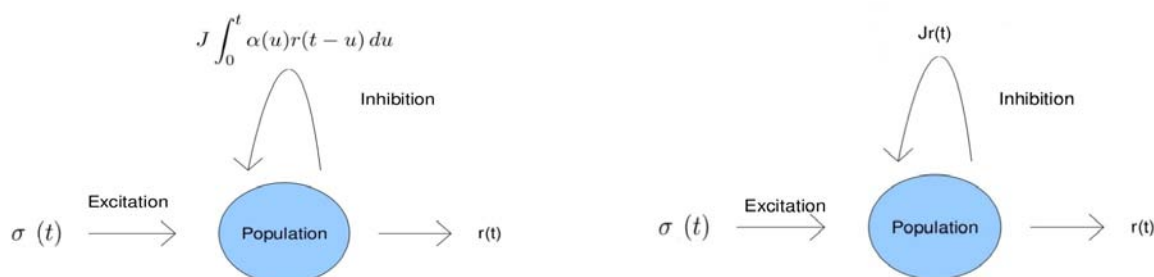


Figure 5.2 – Schéma d’une population d’inhibiteur sous influence extérieure excitatrice. La population reçoit une influence extérieure $\sigma(t)$ que l’on suppose connue, et produit une activité $r(t)$. L’activité produite par la population $r(t)$ revient sur la population avec un effet inhibiteur. A cause du retard synaptique caractérisé par α , le retour d’activité est donné par $J \int_0^t \alpha(u)r(t-u) du$. Dans le deuxième schéma, l’activité est supposée revenir sur la population sans délai et est donnée par $Jr(t)$.

où $\alpha(s)$ donne la probabilité qu’un potentiel d’action prenne un temps s pour rejoindre un neurone, le noyau α satisfait la condition de normalisation

$$\int_0^{+\infty} \alpha(s) ds = 1. \quad (5.3)$$

On présente dans la figure 5.3 une simulation du modèle où l’on peut voir tous les mécanismes du problème (5.2) prendre place. Cela montre l’évolution au cours du temps de la distribution de la densité dans l’espace d’état. Dans tous les graphiques deux courbes sont visibles, la noire pour une simulation déterministe de type volume fini, la rouge pour une approche Monte Carlo. Dans le premier graphique, en haut à gauche de la figure 5.3, on peut y voir la répartition initiale p_0 , une gaussienne dans notre cas. Sous l’arrivée d’impulsions extérieures $\sigma(t)$, prise comme constante dans la simulation, la densité p devient positive près du seuil, entre $1-h$ et 1 . Ainsi les neurones qui émettent un potentiel d’action sont replacés au potentiel de reset v_r , voir figure 5.1. Cet effet s’affirme clairement dans le second graphique, en haut à gauche de la figure 5.3, où une accumulation se fait sentir en v_r . Par le processus de saut, on peut voir dans le troisième graphique de la figure 5.3 que des accumulations se propagent en v_r+h , v_r+2h ect ... A cause de l’inhibition, on observe dans la figure 5.3 une accumulation de la densité au potentiel en v_r-h , et puis en v_r-2h ... Finalement la répartition se stabilise vers un état stationnaire que l’on peut voir dans le cinquième graphique, en bas à gauche de la figure 5.3.

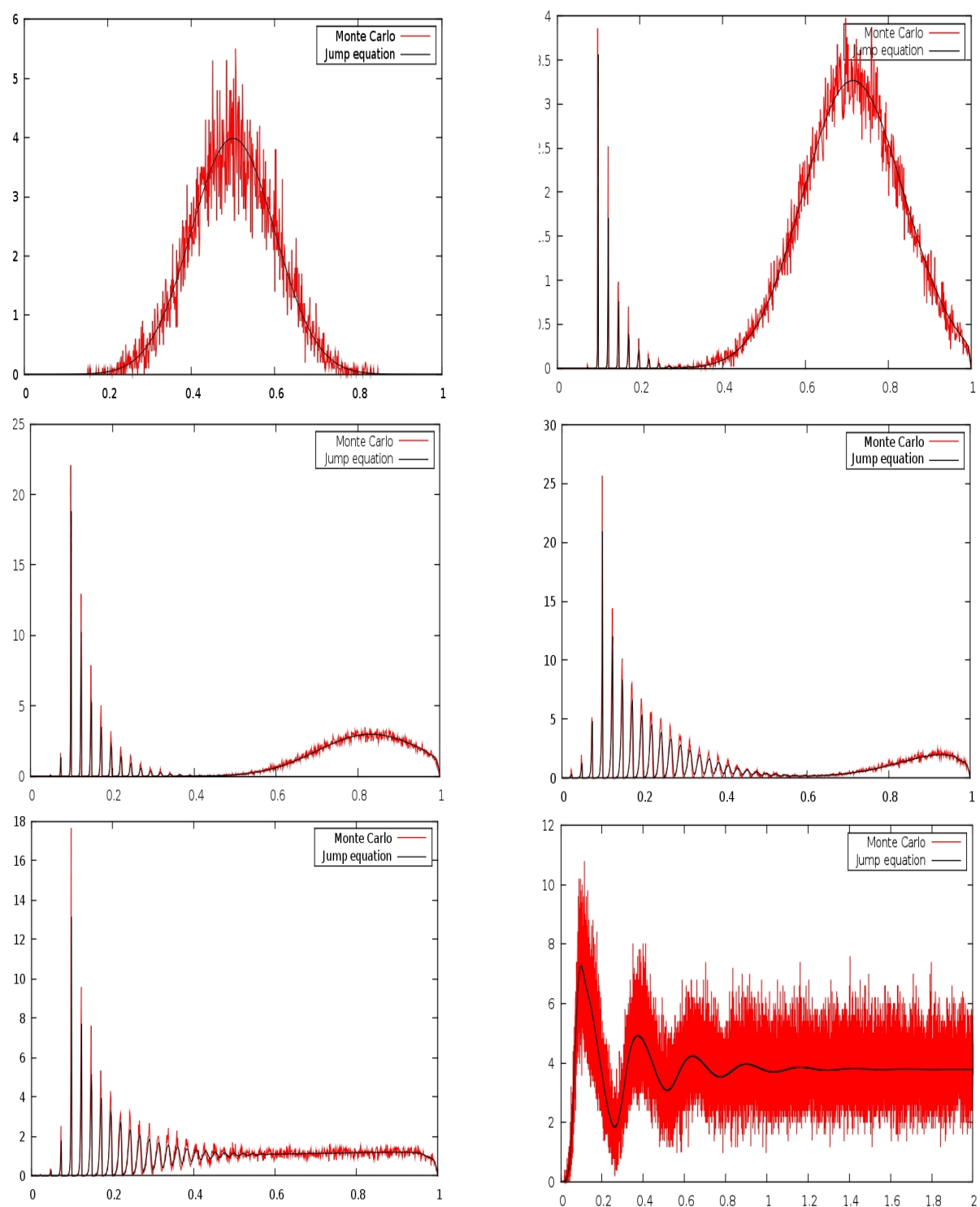


Figure 5.3 – Evolution en temps de la répartition de densité de neurones en fonction du potentiel. Simulation de la PDE (5.2), comparaison entre l’approche dite de Monte Carlo (courbe rouge) et une approche de type différences finies (courbe noire). Une répartition initiale p_0 de type gaussienne ; une influence extérieure constante $\sigma(t)$ est prise $\sigma = 50$; un saut de potentiel $h = 0.025$, potentiel de retour $v_r = 0.1$, délai $\alpha(u) = \delta(u - \Delta)$ avec $\Delta = 0.5$, paramètre de couplage $J = 5$. On montre dans le dernier graphique l’activité.

2 Avec délai

Théorème 5.1 *On suppose que α appartient à $L^\infty(0, \infty)$ et satisfait (5.3), alors pour tout $\sigma \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ et tout $J \geq 0$, il existe une unique solution $p \in C(\mathbb{R}_+, L^1_+(\infty, 1))$ au problème (5.2) avec délai.*

Nous ne ferons pas la démonstration du théorème 5.1. Nous allons en effet démontrer dans la suite que le problème (5.2) est bien posé sans l'aide du délai de conduction. Les outils mathématiques que nous utiliserons pourront être appliqués à la preuve du théorème 5.1.

3 Le cas sans délai

Théorème 5.2 *Pour tout $\sigma \in C(\mathbb{R}_+, \mathbb{R}_+)$ et pour tout $J \geq 0$, il existe une unique solution positive $p \in C(\mathbb{R}_+, L^1_+(\infty, 1))$ au problème (5.2) sans délai.*

Preuve Pour démontrer le théorème 5.2 nous allons utiliser une méthode de point fixe, on introduit à cet effet l'application

$$F : q \longmapsto p; \quad C((0, T), L^1(-\infty, 1)) \longmapsto C((0, T), L^1(-\infty, 1)), \quad (5.4)$$

où q et p sont tels qu'ils satisfont le problème suivant

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t) (p(t, v) - q(t, v - h)) = S(I(t)) (q(t, v + h) - p(t, v)) \\ \hspace{15em} + \sigma(t) \delta(v - v_r) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw \\ I(t) = J\sigma(t) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} vp(t, v) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(\infty, 1), \end{array} \right. \quad (5.5)$$

où S est la partie positive, donnée par

$$S(I) = \max(0, I).$$

Il est clair que F est bien définie. Comme nous l'avons déjà fait à plusieurs reprises, nous allons prouver que F est une application contractante pour T suffisamment petit. Soit q un élément de la boule $B(0, M)$ de $C((0, T), L^1(-\infty, 1))$, avec M un réel positif arbitraire strictement plus grand que 1. Montrons que si T est assez petit, l'image p est encore dans la boule $B(0, M)$. On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t)p(t, v) + S(I(t))p(t, v) &= \sigma(t)q(t, v-h) + S(I(t))q(t, v+h) \\ &+ \sigma(t)\delta(v-v_r) \int_{1-h}^1 q(t, w) dw. \end{aligned}$$

On a alors une estimation sur $|p(t, v)|$ donnée par

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} |p(t, v)| - \frac{\partial}{\partial v} (v|p(t, v)|) + \sigma(t)|p(t, v)| + S(I(t))|p(t, v)| &\leq \sigma(t)|q(t, v-h)| + S(I(t))|q(t, v+h)| \\ &+ \sigma(t)\delta(v-v_r) \int_{1-h}^1 |q(t, w)| dw. \end{aligned}$$

En intégrant en espace, on obtient

$$\frac{d}{dt} \int_{-\infty}^1 |p(t, v) dv| \leq \sigma(t) \int_{-\infty}^1 |q(t, v)| dv + S(I(t)) \int_{-\infty}^1 |q(t, v)| dv.$$

Comme q est un élément de la boule $B(0, M)$,

$$\sup_{0 < t < T} \int_{-\infty}^1 |q(t, v)| dv \leq M, \quad S(I(t)) \leq J\|\sigma\|_{\infty} M.$$

En intégrant en temps

$$\int_{-\infty}^1 |p(t, v) dv| \leq \underbrace{\int_{-\infty}^1 |p_0(w)| dw}_{=1} + T(J\|\sigma\|_{\infty} M^2 + \|\sigma\|_{\infty} M).$$

On déduit des calculs effectués que pour M strictement plus grand que 1, il est toujours possible de trouver T tel que l'image de p soit encore dans la boule $B(0, M)$ si q y était. Nous allons démontrer que F est une application contractante pour T suffisamment petit. Soient p_1, p_2, q_1, q_2 de $B(0, M)$ tels que

$$p_1 = F(q_1), \quad p_2 = F(q_2).$$

On note

$$p = p_1 - p_2, \quad q = q_1 - q_2, \quad I_1(t) = J\sigma(t) \int_{1-h}^1 q_1(t, w) dw, \quad I_2(t) = J\sigma(t) \int_{1-h}^1 q_2(t, w) dw.$$

$$\int_{-\infty}^1 |p(T, w)| dw = \int_{-\infty}^1 p(T, w) dw = 1.$$

Le raisonnement se poursuit sur tout \mathbb{R}_+ .

4 Approximation diffusion

Dans cette section, nous allons discuter la principale différence qui peut exister entre (5.2) et son approximation diffusion pour un saut de potentiel h assez petit. L'une des raisons pour lesquelles une approximation du second ordre est intéressante est qu'elle permet d'éliminer les termes non locaux tels que $p(t, v - h)$ et $p(t, v + h)$ présents dans le problème (5.2). Ce type de termes rend très difficile le calcul de l'état stationnaire ainsi que l'analyse de sa stabilité. Notons μ et ν pour

$$\mu(t) = h\sigma(t), \quad \nu(t) = hI(t).$$

En supposant que h est petit, un développement limité donne

$$\sigma(t)(p(t, v - h) - p(t, v)) \simeq \mu(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) - \frac{h}{2} \mu(t) \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v),$$

et

$$\sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \simeq \mu(t) p(t, 1) - \frac{h}{2} \mu(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1).$$

En injectant ce type d'approximation dans le modèle (5.2), on obtient son approximation diffusion

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} ((\mu(t) - \nu(t) - v)p(t, v)) - \frac{h}{2} (\mu(t) + \nu(t)) \frac{\partial^2}{\partial v^2} p(t, v) = \delta(v - v_r) r(t) \\ \nu(t) = Jh \int_0^t \alpha(u) r(t - u) du \quad \text{avec retard synaptique distribué} \\ \nu(t) = Jhr(t) \quad \text{sans retard synaptique} \\ r(t) = -\frac{h}{2} (\mu(t) + \nu(t)) \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1) \\ p(t, 1) = 0 \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} (\mu(t) - \nu(t) - v)p(t, v) - \frac{h}{2} (\mu(t) + \nu(t)) \frac{\partial}{\partial v} p(t, v) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(-\infty, 1). \end{array} \right. \quad (5.7)$$

Notons tout d'abord que cette équation a la même structure que l'équation de Fokker Planck pour une population d'intègre et tire bruité. Il n'est pas vraiment question ici de discuter l'existence d'une solution que problème (5.7), remarquons néanmoins que dans le cas où le temps synaptique est négligé, un simple calcul permet d'obtenir que

$$\nu(t) = -\frac{J \frac{h^2}{2} \mu(t) \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1)}{1 + J \frac{h^2}{2} \frac{\partial}{\partial v} p(t, 1)}.$$

L'expression de $\nu(t)$ devient singulière lorsque son dénominateur est nul.

Si nous avons réussi dans ce chapitre à prouver que le modèle par saut pour une population auto-inhibitrice (5.2) était bien posé quel que soit le nombre moyen de connexions J par neurone, et ce sans prise en compte du temps de conduction, dans le cas de l'approximation diffusion, pour tout J il est possible de trouver une répartition initiale p_0 telle que la solution de (5.7) explose instantanément. On trouvera d'ailleurs dans [11] des précisions sur le temps maximum d'existence pour une condition initiale concentrée près du seuil. On ne peut donc pas garantir l'existence d'une solution globale pour toute condition initiale au problème (5.7).

Comme nous le faisons remarquer en introduction de ce chapitre, l'approximation diffusion (5.7) est bien plus souvent utilisée que le modèle par saut (5.2), ceci principalement parce qu'il est plus aisé de faire des calculs sur (5.7) que sur (5.2). En effet, si l'état stationnaire de (5.2) n'est toujours pas connu, on pourra trouver dans bon nombre d'articles consacrés aux neurosciences computationnelles la formule de l'état stationnaire de (5.7), voir [19], [23] par exemple. De plus on trouvera dans [6] une analyse de stabilité de l'approximation diffusion (5.7) avec prise en compte du délai de conduction. Cet important résultat montre notamment comment la connectivité, le retard et l'influence extérieure induisent des oscillations dans le taux de déclenchement de la population. La preuve mathématique de ce phénomène est directe, elle passe par une linéarisation de l'équation autour de son état stationnaire, et le calcul de l'équation caractéristique des valeurs propres du problème linéarisé.

Chapitre 6

Généralisations du modèle

Dans ce chapitre nous allons discuter des extensions du modèle pour une population de neurones de type intègre et tire afin de prendre en compte des situations plus réalistes. Le modèle tel que nous l'avons construit dans les sections précédentes était basé sur une forte hypothèse : la parfaite homogénéité de la population. Nous allons dans ce chapitre tenter d'y remédier en incorporant de l'hétérogénéité dans le réseau de neurones.

Une autre hypothèse a été faite implicitement dans la modélisation, celle que la répartition spatiale des neurones n'intervenait pas dans la dynamique de la population. Nous avons en effet supposé que le potentiel d'action d'un neurone qui se déclenchait pouvait exciter tout autre neurone de la population et ce indépendamment de l'endroit où il se situait dans le réseau. Autrement dit, la transmission des potentiels d'actions d'un neurone à un autre ne tient pas compte de la disposition géographique des neurones dans l'espace. Une nouvelle fois, une telle hypothèse simplifie l'expression mathématique du modèle mais n'est en aucun cas acceptable. Nous proposerons donc une version généralisée du modèle telle que l'endroit où se situent les neurones joue un rôle dans les échanges d'impulsions.

Mais rappelons tout d'abord très brièvement que si l'on suppose tous les neurones de la population identiques et que tous suivent la loi de l'intègre et tire, alors la densité de population $p(t, v)$ en un potentiel v à un instant t , vérifie l'équation aux dérivées partielles non linéaire

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau) \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{cases} \quad (6.1)$$

On reporte le lecteur aux chapitres précédents, où des détails sur la modélisation ainsi que le sens physique des paramètres sont établis.

1 Hétérogénéité

Comme nous l'avons souligné dans l'introduction de ce chapitre, le modèle densité de population (6.1) a été construit à l'aide de l'intégrale et tire en supposant que tous les neurones de la population étaient identiques. Une telle hypothèse nous a facilité la construction de l'équation mais n'est en aucun cas valide. Pour remédier à cette invraisemblance, nous discutons dans les sections à venir différentes possibilités de mettre de l'hétérogénéité dans la population décrite par (6.1). Pour ce faire, deux façons sont exposées. Une concerne le saut de potentiel h qui effectue le potentiel de la membrane à la réception d'un potentiel d'action, et une dans la valeur du *reset* v_r ou le potentiel du neurone est remplacé à la suite de son déclenchement.

1.1 Saut hétérogène

Dans le modèle d'origine (6.1), lorsqu'un neurone est excité par l'arrivée d'un potentiel d'action venu d'un autre neurone, le potentiel de sa membrane se voit faire un saut d'une hauteur h . Il en est de même à chaque excitation et pour chaque neurone. On se propose ici d'ajouter un effet stochastique, en affectant un saut de potentiel différent à chaque fois que le neurone reçoit une impulsion. A cet effet, on introduit la fonction $\varrho(h)$ comme étant la probabilité qu'un neurone touché par une impulsion fasse un saut de potentiel de taille h . Pour des raisons de normalisation, ϱ satisfait

$$\int_0^1 \varrho(h) dh = 1.$$

On établit alors que la densité de population p est donnée par l'équation aux dérivées partielles suivante

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t)p(t, v) - \sigma(t) \overbrace{\int_0^v \varrho(h)p(t, v-h) dh}^{\text{Saut stochastique}} = \delta(v - v_r)r(t). \quad (6.2)$$

L'équation (6.2) se lit de la même manière que le modèle d'origine (6.1). On a toujours le taux d'arrivée d'impulsions $\sigma(t)$ donné par la même formule

$$\sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau),$$

mais cette fois ci, le *firing rate* de la population $r(t)$ est donné par

$$r(t) = \sigma(t) \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t, v) dv dh.$$

On donne le modèle sous sa forme condensé.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t)p(t, v) - \sigma(t) \int_0^v \varrho(h)p(t, v-h) dh = \delta(v - v_r)r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau) \\ r(t) = \sigma(t) \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t, v) dv dh \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{array} \right. \quad (6.3)$$

Une propriété importante que vérifie l'équation (6.1) est la conservation. Cette propriété mathématique du modèle s'interprète comme la conservation du nombre de neurones au cours du temps. On vérifie sans difficulté que la conservation reste une propriété du problème (6.3).

On propose, réunies dans la même figure 6.1, des simulations de l'équation d'évolution (6.3) comparée à des simulations de l'équation originale (6.1). La courbe noire est issue des simulations de l'équation (6.1), le modèle d'origine non bruité, tandis que la courbe rouge vient des simulations de l'équation (6.3), version du modèle avec saut hétérogène. Dans les simulations, nous avons choisi de prendre une gaussienne pour la probabilité ϱ de la taille du saut. De même, nous avons choisi de prendre une gaussienne pour répartition initiale, gaussienne que l'on peut voir représentée sur le premier graphique, en haut à gauche de la figure 6.1. Suivent ensuite différents graphiques issus de différents moments de la simulation. Sur l'avant dernier graphique, en bas à gauche, sont les deux états d'équilibre vers lesquels chacun des problèmes converge. On peut remarquer que la forte concentration à l'endroit de la réinjection est présente sur les deux courbes. En revanche, si un deuxième pic se forme à une distance h du premier de par la présence des saut dans le modèle (6.1), dans le modèle avec saut bruité (6.3), le deuxième pic est fortement atténué. Ce phénomène d'atténuation se reproduit pour chacun des pics observables de l'équation (6.1). Finalement, le dernier graphique, en bas à droite de la figure 6.1, réunit les deux activités des populations. On remarque qu'en dépit des différences des densités de population p des deux équations (6.1) et (6.3), leurs activités respectives (des modèles (6.1) et (6.3)) sont confondues.

1.2 Reset hétérogène

Dans le modèle original (6.1), lorsqu'un neurone se déclenche et lance un potentiel d'action, le potentiel de sa membrane v est immédiatement positionné au potentiel de *reset* v_r . Il en est de même pour tous les neurones de la population et ce à chaque déclenchement. On se propose ici d'ajouter un effet stochastique en affectant un potentiel de *reset* v_r différent pour chaque déclenchement du neurone. A cette fin, on introduit $\mu(v)$ la probabilité que le potentiel de *reset* d'un neurone se déclenchant soit v . Pour des raisons de normalisation, on supposera que $\mu(v)$ satisfait

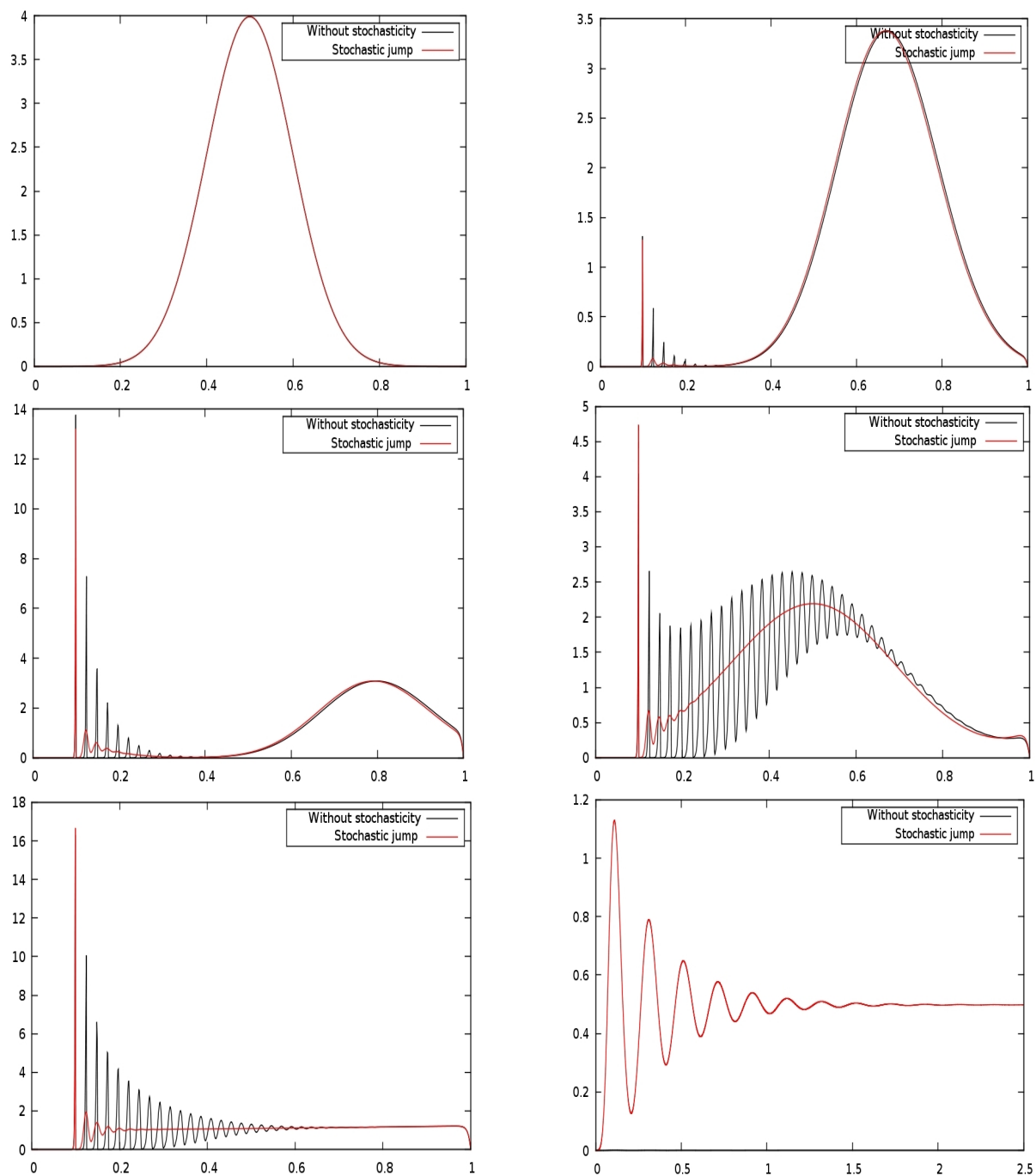


Figure 6.1 – Simulation de l'équation aux dérivées partielles (6.3), en rouge dans les graphiques, comparée avec des simulations de l'équations (6.1), en noir. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, couplage $J = 5$. Une gaussienne pour la probabilité de saut ρ .

$$\int_0^1 \mu(v) dv = 1.$$

On établit alors que la densité de population p est donnée par l'équation aux dérivées partielles suivante

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t) (p(t, v) - p(t, v - h)) = \overbrace{\mu(v)r(t)}^{\text{Reset stochastique}}. \quad (6.4)$$

L'équation (6.4) se lit de la même manière que le modèle d'origine (6.1). On a toujours le taux d'arrivée d'impulsions $\sigma(t)$ donné par la même formule

$$\sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau),$$

et $r(t)$, l'activité de la population est toujours donnée, comme dans le modèle d'origine (6.1) par

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw.$$

On donne le modèle sous sa forme condensée

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) + \mu(v)r(t) \\ p(t, 1) = 0. \\ r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau) \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{cases} \quad (6.5)$$

On propose, réunies dans la même figure 6.2, des simulations du modèle avec *reset* hétérogène (6.5), en rouge sur les graphiques, comparées à des simulations de l'équation originale (6.1), en noir. Dans les simulations, nous avons choisi de prendre une gaussienne pour la probabilité de réinjection μ . De même nous avons pris une gaussienne comme répartition initiale des deux problèmes d'évolution que l'on peut voir sur le premier graphique, en haut à gauche de la figure 6.2. Suivent ensuite différents graphiques issus à de différents moments de la simulation. Sur l'avant dernier graphique, en bas à gauche, sont les deux états d'équilibre vers lesquels chacun des problèmes converge. Le dernier graphique, en bas à droite, réunit les deux activités des populations. On peut remarquer que si un pic d'accumulation se forme au potentiel *reset* v_r pour le modèle non bruité (6.1), pour la solution du modèle (6.5), la concentration au potentiel *reset* v_r est beaucoup moins importante, car la réinjection se fait tout autour de potentiel v_r . En dépit des différences observables sur les densités respectives des modèles (6.1) et (6.5), les deux activités sont semblables.

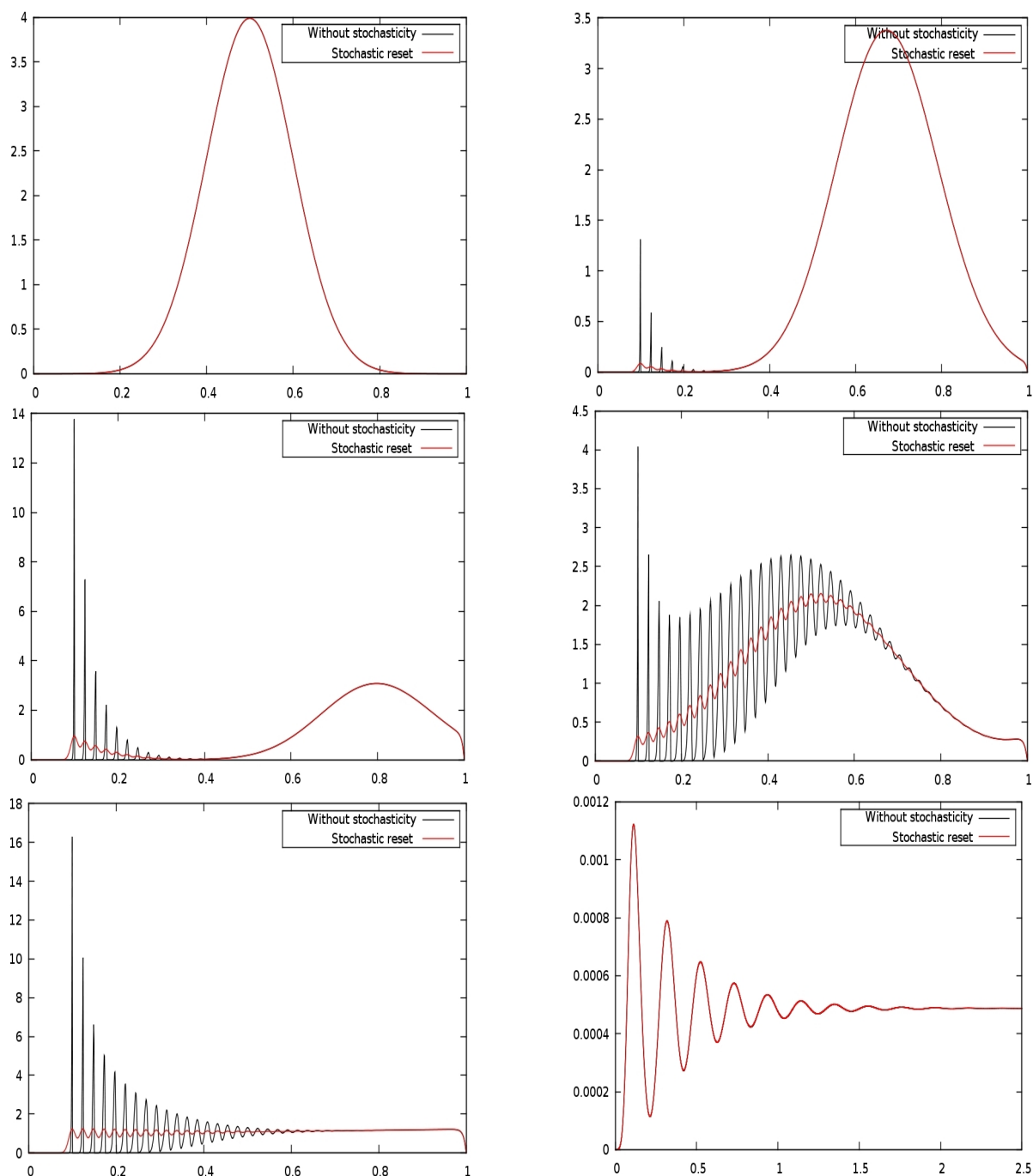


Figure 6.2 – Simulation de l'équation aux dérivées partielles (6.5), en rouge sur les graphiques, comparée avec des simulations de l'équations (6.1) en noir. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, couplage $J = 5$. Une gaussienne pour la probabilité de reset μ .

1.3 Ecriture du noyau

Dans cette section nous allons faire un lien entre les modèle (6.1), (6.3) et (6.5) que nous avons détaillés plus haut. Pour cela nous allons introduire la notion de noyau pour les modèles densité de population de neurones intègre et tire. Remarquons tout d'abord que le modèle non bruité (6.1) peut s'écrire de la façon générale

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t)p(t, v) = \sigma(t) \int_0^1 k(v, w)p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0. \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t - \tau) \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L^1_+(0, 1), \end{cases} \quad (6.6)$$

où k est justement ce qu'on appelle le noyau de l'équation, noyau qui rend l'équation non locale et $r(t)$ l'activité de la population. On parle ici de noyau non local, car une fois le modèle écrit comme (6.6), on saisit mieux que la dynamique de la densité de population p du modèle (6.1) dépend de tout l'espace d'état. Dans le cas particulier du modèle de départ (6.1), un calcul formel permet d'établir que le noyau k s'écrit

$$k(v, w) = \delta(w - v + h) + \mathbf{1}_{[1-h, 1]}(w)\delta(v - v_r),$$

et l'activité

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw.$$

Si cette écriture semble plus abstraite elle peut pourtant être comprise relativement facilement. En effet, le noyau $k(v, w)$ doit être vu comme la densité de probabilité qu'un neurone qui se trouve au potentiel w se retrouve à l'instant d'après au potentiel v . Autrement dit, la quantité

$$\sigma(t) \int_{v_1}^{v_2} \int_{w_1}^{w_2} k(v, w) dw dv dt,$$

représente la probabilité qu'un neurone dans l'intervalle $[w_1, w_2]$ à l'instant t se retrouve dans l'intervalle $[v_1, v_2]$ à l'instant $t + dt$.

On fait alors un lien entre les différentes versions du modèle que nous avons pu introduire. En effet on remarque que les modèles bruités (6.3) et (6.5) que nous avons détaillés dans les sections précédentes peuvent être réécrits comme (6.6) avec un noyau k particulier. Dans le cas du modèle (6.3), k est donné par

$$k(v, w) = \delta(v - v_r) \int_0^w \varrho(h) dh + \varrho(v - w) \mathbf{1}_{[0, 1]}(v - w),$$

où la fonction ϱ est choisie selon le critère de normalisation déjà évoqué plus haut et l'activité

$$r(t) = \sigma(t) \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t, v) dv dh.$$

Tandis que pour l'équation (6.5) on a k donné par

$$k(v, w) = \delta(w - v + h) + \mathbf{1}_{[1-h, 1]}(w) \mu(v),$$

et l'activité

$$r(t) = \sigma(t) \int_{1-h}^1 p(t, w) dw.$$

On peut remarquer que la propriété de conservation du modèle n'est rien d'autre qu'une propriété de normalisation du noyau. En effet, il est très facile de montrer que l'équation est conservative si et seulement si le noyau satisfait

$$\int_0^1 \int_0^1 k(v, w) dw dv = 1. \quad (6.7)$$

Cette propriété est évidemment satisfaite pour tous les noyaux que nous avons pu écrire. On énonce un résultat général pour le problème (6.6).

Théorème 6.1 *Pour tout σ_0 , pour tout $J \geq 0$, et toute répartition initiale p_0 appartenant à $L_+^1(0, 1)$, si $\tau > 0$ alors il existe une unique solution positive $p \in C(\mathbb{R}_+, L_+^1(0, 1))$ au problème (6.6) pour tous les différents noyaux que nous avons définis.*

La démonstration du théorème 6.1 se fait de la même façon que le théorème 3.1.

2 Structure spatiale

Comme nous le remarquons dans l'introduction de ce chapitre, le modèle densité de population de neurones de type intègre et tire (6.1) a été introduit sans prise en compte de l'architecture du réseau. Autrement dit, la place géographique qu'occupe un neurone dans le réseau n'intervient pas dans la dynamique de la population. Dans cette partie, on porte un intérêt au rôle que joue la structure spatiale du réseau sur la dynamique de la population. En particulier comment la distance entre deux neurones intervient dans la transmission d'un potentiel d'action. Pour cela, on affecte une coordonnée spatiale X à chacun des neurones de la population. Les neurones de la population ne sont plus seulement caractérisés par leur potentiel, mais aussi par l'endroit géographique où ils se situent dans le réseau. On décrit maintenant la dynamique de la densité de population $p(t, X, v)$ pour un potentiel v , une place de coordonnée X dans le réseau à un temps t , dit autrement, on a

Chapitre 7

Schémas numériques

Ce chapitre présente des méthodes pour la résolution numérique de l'équation aux dérivées partielles qui gouverne une population de neurones de type intègre et tire. Nous allons dans les sections qui suivent présenter trois différents schémas numériques. Le premier est un schéma totalement explicite, probablement le plus facile à implémenter, il est aussi le schéma le moins stable numériquement. Les deux autres schémas que nous présenterons sont eux semi-implicites. Pour chacun des schémas présentés on s'attardera sur les propriétés de conservation et de positivité.

Mais avant cela, rappelons très brièvement que si l'on suppose tous les neurones de la population identiques et que tous suivent la loi de l'intègre et tire, alors la densité de population $p(t, v)$ en un potentiel v à un instant t , vérifie l'équation aux dérivées partielles non linéaire

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) + \sigma(t)p(t, v) - \sigma(t) \int_0^v \varrho(h)p(t, v-h) dh = \delta(v - v_r)r(t) \\ \sigma(t) := \sigma_0(t) + Jr(t) \\ r(t) = \sigma(t) \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t, v) dv dh \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1), \end{cases} \quad (7.1)$$

où la fonction $\varrho(h)$ est la probabilité que la taille de saut de potentiel qu'effectue un neurone à l'arrivée d'une impulsion soit h .

Rappelons aussi quelques notations usuelles de l'analyse numérique pour les équations aux dérivées partielles. On note Δt le pas de temps, et on discrétise l'espace d'états $[0, 1]$ en M cellules toutes de tailles égales Δv . Par notation on pose

$$\begin{aligned} v_j &:= j\Delta v, & v_{j+\frac{1}{2}} &:= (j + \frac{1}{2})\Delta v, & t^n &:= n\Delta t, \\ r^n &:= r(t^n), & \sigma^n &:= \sigma(t^n), & \varrho_j &:= \varrho(v_j), \\ p_j^n &:= p(t^n, v_j). \end{aligned}$$

La suite se divise en trois sections, une section pour chaque schéma numérique que nous présentons.

1 Schéma numérique totalement explicite

Dans cette section, nous allons décrire en détail un schéma numérique totalement explicite pour la résolution de (7.1). Pour cela on approxime les dérivées partielles temporelles et spatiales de l'équation (7.1) par

$$\begin{aligned} & \frac{\partial}{\partial t} p(t^n, v_j) - \frac{\partial}{\partial v} (v_j p(t^n, v_j)) \\ & \simeq \frac{p_j^{n+1} - p_j^n}{\Delta t} - \frac{v_{j+\frac{1}{2}} p_{j+1}^n - v_{j-\frac{1}{2}} p_j^n}{\Delta v}. \end{aligned}$$

Le choix de l'approximation de la dérivée spatiale est guidé par des schémas bien connus de type *upwind* dont on peut voir une théorie exposée dans [33], [32], [54]. On approxime le terme intégral de l'équation (7.1) par l'expression du premier ordre qui suit

$$\begin{aligned} & \sigma^n p(t^n, v_j) - \sigma^n \int_0^{v_j} \varrho(h) p(t^n, v_j - h) dh \\ & \simeq \sigma^n p_j^n - \sigma^n \sum_{k=0}^j \varrho_k p_{j-k}^n \Delta v. \end{aligned}$$

On approxime finalement le terme de réinjection. Dans l'équation (7.1) ce terme est donné par le double intégrale qui apparait dans l'expression de $r(t)$, ce terme est ensuite réinjecté en v_r à l'aide d'une masse de Dirac. On approxime la double intégrale que l'on réinjectera dans la cellule contenant v_r à l'aide du symbole de Kronecker

$$\begin{aligned} r^n &= \sigma \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t^n, v) dv dh \\ &\simeq \sigma^n \sum_{k=0}^M \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n \Delta v. \end{aligned}$$

Le taux d'arrivée d'impulsion est calculé directement par

$$\sigma^n = \sigma_0^n + J r^n.$$

En utilisant le fait que

$$\sum_{k=0}^M \varrho_k \Delta v = 1,$$

on vérifie

$$\begin{aligned} \sum_{j=0}^M p_j^n - \sum_{j=0}^M \sum_{k=0}^j \varrho_k p_{j-k}^n \Delta v &= \sum_{j=0}^M \sum_{k=0}^M \varrho_k \Delta v \left(p_j^n - p_{j-k}^n \mathbf{1}_{(0,j)}(k) \right) \\ &= \sum_{k=0}^M \varrho_k \Delta v \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n. \end{aligned}$$

La démonstration s'achève par récurrence.

1.2 Positivité

L'équation (7.1) donne la dynamique d'une densité de population de neurones. La solution p de l'équation (7.1) est donc positive. Dans cette section on démontre que le schéma (7.2) respecte la positivité sous une condition de type CFL.

Proposition 7.2 *Sous une condition de type CFL, le schéma numérique (7.2) reste positif si la répartition initiale l'est. Autrement dit, si p_0 est positive et que la condition*

$$\frac{\Delta t}{\Delta v} + \Delta t \sigma^n \leq 1$$

est satisfaite, alors

$$p_j^n \geq 0 \quad \forall j, n.$$

Avant de passer à la démonstration, remarquons que cette proposition n'offre pas une condition aisément vérifiable puisque σ dépend de p . Pour être tout à fait clair, puisque dans le cas d'un couplage dense, il a été démontré dans les sections précédentes que l'activité explose, la condition de la proposition ne peut être satisfaite. Ainsi, dans le cas d'une population densément couplée le schéma perd la positivité et devient instable. Néanmoins si l'on considère une population découplée où σ est une donnée, cette condition est très facile à satisfaire.

Preuve D'après le schéma (7.2) on a

$$\begin{aligned} p_j^{n+1} &= p_j^n \left(1 - \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j-\frac{1}{2}} - \Delta t \sigma^n \right) + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}} p_{j+1}^n + \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^j \Delta v \varrho_k p_{j-k}^n \\ &\quad + \delta_{j,r} \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^M \Delta v \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n. \end{aligned}$$

On a donc que

$$\begin{aligned}
 p_j^{n+1} \geq p_j^n \left(1 - \frac{\Delta t}{\Delta v} - \Delta t \sigma^n \right) + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}} p_{j+1}^n + \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^j \Delta v \varrho_k p_{j-k}^n \\
 + \delta_{jr} \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^M \Delta v \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n.
 \end{aligned}$$

On en déduit le résultat attendu par récurrence.

2 Schéma numérique implicite-explicite

Afin de gagner en stabilité numérique, nous allons, dans cette section, décrire en détail un schéma numérique semi implicite pour la résolution de (7.1). On approxime les dérivées partielles de l'équation (7.1) par

$$\begin{aligned}
 & \frac{\partial}{\partial t} p(t^n, v_j) - \frac{\partial}{\partial v} (v_j p(t^{n+1}, v_j)) \\
 & \simeq \frac{p_j^{n+1} - p_j^n}{\Delta t} - \frac{v_{j+\frac{1}{2}} p_{j+1}^{n+1} - v_{j-\frac{1}{2}} p_j^{n+1}}{\Delta v}.
 \end{aligned}$$

Comme pour le schéma précédent, le choix de discrétisation est guidé par des schémas bien connus de type *upwind* dont on peut voir une théorie exposée dans [33], [32], [54]. A la différence du schéma numérique (7.2) où nous avons traité la dérivée spatiale explicitement, nous la prenons ici au temps t^{n+1} , traitant ainsi la dérivée en espace implicitement. On approxime le terme intégrale de l'équation (7.1) au premier ordre de la même façon que pour le schéma précédent

$$\begin{aligned}
 \sigma^n p(t^n, v_j) - \sigma^n \int_0^{v_j} \varrho(h) p(t^n, v_j - h) dh \\
 \simeq \sigma^n p_j^n - \sigma^n \sum_{k=0}^j \Delta v \varrho_k p_{j-k}^n.
 \end{aligned}$$

On approxime maintenant le terme de réinjection. On discrétise ce terme que l'on réinjectera dans la cellule contenant v_r . On a

$$\begin{aligned}
 r^n = \sigma \int_0^1 \varrho(h) \int_{1-h}^1 p(t^n, v) dv dh \\
 \simeq \sigma^n \sum_{k=0}^M \varrho_k \Delta v \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n.
 \end{aligned}$$

Chapitre 7. Schémas numériques

Le taux d'arrivée d'impulsions est calculé directement comme

$$\sigma^n = \sigma_0^n + Jr^n.$$

En rassemblant le tout, on obtient le schéma numérique

$$\left\{ \begin{array}{l} p_j^{n+1} \left(1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}}\right) - \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j-\frac{1}{2}} p_{j+1}^{n+1} = p_j^n - \Delta t \sigma^n p_j^n + \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^j \Delta v \varrho_k p_{j-k}^n \\ \quad + \delta_{jr} \Delta t r^n \\ \sigma^n := \sigma_0^n + Jr^n \\ r^n := \sigma^n \sum_{k=0}^M \Delta v \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n \\ p_M^n := 0 \\ p_j^0 = p_0(v_j), \end{array} \right. \quad (7.3)$$

où δ_{jr} est le symbole de Kronecker.

Avant de passer en revue les quelques propriétés du schéma (7.3), il convient de le présenter sous forme matricielle. On introduit les notations suivantes

$$P^n := \begin{pmatrix} p_1^n \\ \vdots \\ p_j^n \\ \vdots \\ p_M^n \end{pmatrix}, \quad P^{n+1} := \begin{pmatrix} p_1^{n+1} \\ \vdots \\ p_j^{n+1} \\ \vdots \\ p_M^{n+1} \end{pmatrix}.$$

On définit les matrices qui suivent

$$\mathcal{M} := \begin{pmatrix} 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{-\frac{1}{2}} & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{\frac{1}{2}} & & & & & \\ & \ddots & & & & & & \\ & & 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j-\frac{1}{2}} & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}} & & & \\ & & & \ddots & & & & \\ & & & & & \ddots & & \\ & & & & & & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{M-\frac{1}{2}} \\ & & & & & & & 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{M-\frac{1}{2}} \end{pmatrix},$$

$$\mathcal{N}_1 := \begin{pmatrix} 0 & & & & \\ \rho_1 & \ddots & & & \\ \rho_2 & \rho_1 & & & \\ \vdots & \ddots & & & \\ \rho_{M-1} & \dots & & \rho_1 & \\ 0 & \dots & & & 0 \end{pmatrix} \quad \mathcal{N}_2 := \begin{pmatrix} & & & & \\ & & & & \\ & & & & \\ \rho_M & \rho_M + \rho_{M-1} & \dots & \sum_{j=1}^M \rho_j & \\ & & & & \end{pmatrix}.$$

On définit maintenant la matrice \mathcal{N}_n comme étant la somme suivante

$$\mathcal{N}_n = (1 - \Delta t \sigma^n) I_d + \Delta t \sigma^n \mathcal{N}_1 + \Delta t \sigma^n \mathcal{N}_2,$$

où I_d est la matrice identité. Le schéma (7.3) s'écrit alors sous forme matricielle

$$\mathcal{M}P^{n+1} = \mathcal{N}_n P^n.$$

Remarquons que l'emploi de ce schéma pour la résolution de (7.1) ne nécessite pas l'inversion \mathcal{M} . En effet la matrice \mathcal{M} étant triangulaire supérieure, on résout le système par substitution en "remontée". Dans la suite de cette section on énonce quelques propriétés du schéma semi-implicite présenté plus haut. On montre tout d'abord que le schéma (7.3) vérifie la propriété de conservation, enfin on établit sous quelle condition le schéma (7.3) respecte la positivité de la solution.

2.1 Conservation

Une propriété importante de l'équation (7.1) est la conservation. On énonce dans la proposition suivante que cette propriété est respectée par le schéma numérique (7.3).

Proposition 7.3 *Le schéma numérique défini par (7.3) est conservatif. Autrement dit*

$$\sum_{j=0}^M p_j^n = \sum_{j=0}^M p_j^0.$$

2.2 Positivité

Dans cette section on établit que le schéma (7.3) respecte la positivité sous une condition de type CFL. On insiste sur l'importance de cette propriété attendu que l'on considère l'évolution en temps d'une densité de population qui n'a de sens que positive.

Proposition 7.4 *Le schéma numérique (7.3) conserve la positivité de la répartition initiale sous la condition CFL*

$$\Delta t \sigma^n \leq 1.$$

Autrement dit, si p_0 est positive et que la condition est respectée, alors

$$p_j^n \geq 0 \quad \forall j, n.$$

3 Schéma numérique implicite-explicite stable

Dans cette section, nous allons décrire en détail un schéma numérique semi implicite pour la résolution de (7.1). D'après les simulations faites avec ce schéma, il semble que le schéma que nous proposons dans cette section soit inconditionnellement stable (tout au moins pour une population de neurones découplée). On approxime les dérivées par la formule suivante

$$\begin{aligned} & \frac{\partial}{\partial t} p(t^{n+1}, v_j) - \frac{\partial}{\partial v} (v_j p(t^n, v_j)) \\ & \simeq \frac{p_j^{n+1} - p_j^n}{\Delta t} - \frac{v_{j+\frac{1}{2}} p_{j+1}^{n+1} - v_{j-\frac{1}{2}} p_j^{n+1}}{\Delta v}. \end{aligned}$$

Encore une fois ce choix se fait en fonction de la théorie des schémas de type *upwind* qu'on retrouve exposé dans [33], [32], [54]. De la même façon que pour le schéma numérique (7.3), nous prenons la dérivée spatiale au temps t^{n+1} , traitant ainsi la dérivée en espace implicitement. On approxime le terme intégrale présent dans (7.1) au premier ordre

$$\begin{aligned} & \sigma^n p(t^{n+1}, v_j) - \sigma^n \int_0^{v_j} \varrho(h) p(t^n, v_j - h) dh \\ & \simeq \sigma^n p_j^{n+1} - \sigma^n \sum_{k=0}^j \varrho_k p_{j-k}^n dv. \end{aligned}$$

A la différence des schémas numériques (7.2) et (7.3) nous avons choisi de prendre l'un des termes au temps t^{n+1} , et donc de le traiter implicitement. On approxime le terme de réinjection comme pour les autres schémas numériques ci-dessus. En rassemblant le tout, on obtient le

7.3 Schéma numérique implicite-explicite stable

schéma numérique

$$\left\{ \begin{array}{l} p_j^{n+1} \left(1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}} + \Delta t \sigma^n \right) - \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j-\frac{1}{2}} p_{j+1}^{n+1} = p_j^n + \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^j \Delta v \varrho_k p_{j-k}^n \\ \quad + \delta_{jr} \Delta t \sigma^n \sum_{k=0}^M \Delta v \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n \\ \sigma^n := \sigma_0^n + J r^n \\ r^n := \sigma^n \sum_{k=0}^M \varrho_k \sum_{j=M-k+1}^M p_j^n \\ p_M^n := 0 \\ p_j^0 = p_0(v_j), \end{array} \right. \quad (7.4)$$

où δ_{jr} est le symbole de Kronecker.

Puisque cette écriture n'est d'aucune aide pour la programmation, nous nous proposons de réécrire le schéma (7.4) sous forme matricielle. On pose par notation

$$P^n := \begin{pmatrix} p_1^n \\ \vdots \\ p_j^n \\ \vdots \\ p_M^n \end{pmatrix}, \quad P^{n+1} := \begin{pmatrix} p_1^{n+1} \\ \vdots \\ p_j^{n+1} \\ \vdots \\ p_M^{n+1} \end{pmatrix}.$$

Et on définit les matrices suivantes

$$\mathcal{M}_n := \begin{pmatrix} 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{-\frac{1}{2}} + \Delta t \sigma^n & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{\frac{1}{2}} & & & \\ & \ddots & & & & \\ & & & & & \\ & & 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j-\frac{1}{2}} + \Delta t \sigma^n & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{j+\frac{1}{2}} & \\ & & & \ddots & & \ddots \\ & & & & & & & & & \\ & & & & & & & & & -\frac{\Delta t}{\Delta v} v_{M-\frac{1}{2}} \\ & & & & & & & & & 1 + \frac{\Delta t}{\Delta v} v_{M-\frac{1}{2}} + \Delta t \sigma^n \end{pmatrix},$$

$$\mathcal{N}_1 := \begin{pmatrix} 0 & & & & & \\ \rho_1 & \ddots & & & & \\ \rho_2 & \rho_1 & & & & \\ \vdots & \ddots & & & & \\ \rho_{M-1} & \dots & & \rho_1 & & \\ 0 & \dots & & & 0 & \end{pmatrix} \quad \mathcal{N}_2 := \begin{pmatrix} & & & & \\ \rho_M & \rho_M + \rho_{M-1} & \dots & \sum_{j=1}^M \rho_j^n & \end{pmatrix}.$$

On définit maintenant la matrice \mathcal{N}_n comme étant la somme suivante

$$\mathcal{N}_n = I_d + \Delta t \sigma^n \mathcal{N}_1 + \Delta t \sigma^n \mathcal{N}_2,$$

où I_d est la matrice identité. Le schéma (7.4) s'écrit alors de la façon matricielle suivante

$$\mathcal{M}_n P^{n+1} = \mathcal{N}_n P^n.$$

L'emploi de ce schéma (7.4) nécessite l'inversion de la matrice \mathcal{M}_n ou bien de faire une résolution triangulaire. Cette matrice étant dépendante du pas de temps t^n , il est nécessaire de la réécrire et de l'inverser à chaque pas de temps ou de faire la résolution triangulaire à chaque pas de temps. Ce qui rend le schéma (7.4) très coûteux en temps de calcul. On étudie dans la suite les quelques propriétés du schéma semi implicite (7.4). On montre que le schéma vérifie une propriété de conservation.

Conservation

Une propriété importante de l'équation (7.1). On démontre dans la proposition suivante que cette propriété est respectée par le schéma numérique (7.4).

Proposition 7.5 *Le schéma numérique défini par (7.4) est conservatif. Autrement dit*

$$\sum_{j=0}^M p_j^n = \sum_{j=0}^M p_j^0.$$

Preuve On peut établir que

$$(1 + \Delta t \sigma^n) \sum_{j=0}^M p_j^n = (1 + \Delta t \sigma^n) \sum_{j=0}^M p_j^{n+1}.$$

On pourrait continuer à définir des schémas numériques différents de ceux que nous avons présentés dans cette section. Il est tout à fait possible en théorie de définir un schéma totalement implicite. Si ceci est possible dans l'écriture, ce genre de schémas serait toutefois fort peu convenable dans la pratique. Mettre $\sigma(t)$ au temps t^{n+1} amènerait à la résolution implicite d'un terme non linéaire plus difficile à mettre en place. De même le traitement des termes intégrales présents dans l'équation (7.1) en implicite amènerait à l'inversion d'une matrice mal conditionnée.

Toutefois on pourrait très bien traiter le flux continu de l'équation (7.1) avec des flux numériques d'ordre plus élevés comme cela est proposé par la théorie des limiteurs de flux exposée dans [33] et [32], ou bien encore utiliser des reconstructions de type WENO que l'on peut trouver dans [54].

Nous avons dans cette section proposé trois différents schémas numériques pour la résolution de l'équation (7.1), équation qui décrit la dynamique d'une population de neurones de type

7.3 Schéma numérique implicite-explicite stable

intègre et tire. Si le troisième schéma, donné par (7.4), paraît inconditionnellement stable, ce schéma nécessite l'inversion d'une matrice à chaque pas de temps ou tout au moins un algorithme triangulaire. Cette opération très coûteuse lui fait perdre tout attrait.

Reste les schémas numériques (7.2) et (7.3). Le premier schéma, donné par (7.2), est inconditionnellement le plus simple à mettre en œuvre en dépit d'une condition de positivité un peu rude. Le deuxième schéma, donné par (7.3) semble une bonne solution pour atténuer la condition de positivité, mais est toutefois plus délicat à implémenter. Si tous les schémas que nous avons présentés ont été implémentés, toutes les simulations présentées dans ce travail de thèse ont été faites avec le schéma numérique (7.2).

Chapitre 8

Le théta neurone

Ce chapitre concerne une population de neurones, dont chaque cellule est supposée suivre la dynamique décrite par le modèle Ermentrout-Kopell, voir [18] et [36], modèle plus connu sous le nom de θ -neurone. Après avoir rappelé la construction du modèle densité de population pour un réseau de neurones de type quadratique et tire (QT), nous passerons à l'aide d'un changement de variable à la densité de population pour θ -neurone. Dans une seconde partie, nous présenterons un résultat d'existence locale pour le modèle. Enfin des simulations du modèle comparées à des simulations de type Monte Carlo seront montrées dans la dernière partie.

1 Quadratique et tire : densité de population

Rappelons tout d'abord, comme cela a été fait dans [43] pour une population de neurones de type intègre et tire, comment de l'équation quadratique et tire, il est possible de tirer un modèle par densité de population. Mais avant cela, rappelons que le quadratique et tire est une équation différentielle ordinaire (voir [27] par exemple), et décrit l'état du potentiel membranaire du neurone sous impulsions et est donné par

$$\begin{cases} \frac{d}{dt}v(t) = v^2(t) + I_b + h \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ \text{Si } v = +\infty \text{ alors } v = -\infty, \end{cases} \quad (8.1)$$

où $v(t)$ est le potentiel du neurone au temps t . Les temps t_j sont les instants où une impulsion arrive sur le neurone. Ici l'arrivée d'une impulsion est modélisée par un saut de potentiel de taille h pour le potentiel v du neurone. A cause du terme quadratique dans la dynamique du potentiel, v peut rejoindre l'infini en un temps fini. Dans cette situation, le neurone émet son potentiel d'action et est rejeté à $-\infty$. Voir [27] pour d'autre modèle du type (8.1). Le paramètre I_b du modèle (8.1), que l'on appelle courant basique du neurone tient un rôle particulier dans la dynamique du neurone. Lorsque $I_b > 0$ le neurone peut émettre des potentiels d'action avec ou sans influence extérieure. Tandis que lorsque $I_b \leq 0$ l'arrivée d'impulsions est nécessaire pour

que le neurone se déclenche. Partant du principe que tous les neurones de la population sont identiques, on tire de (8.1), suivant les mêmes idées que [43], [28], [42], une équation aux dérivées partielles pour la densité de population $p(t, v)$ au potentiel v et au temps t . Autrement dit, on a

$$\int_{v_1}^{v_2} p(t, v) dv = \{\text{Proportion de neurones avec } v \in [v_1, v_2] \text{ au temps } t\}.$$

L'équation de densité de population est une loi de conservation (voir [42], [23], [43] et [12] par exemple) constituée de deux opérateurs : un transport hérité de la dynamique de QT et un opérateur d'excitation.

$$\frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \overbrace{\frac{\partial}{\partial v} \left((v^2 + I_b) p(t, v) \right)}^{\text{Quadratique et tire}} + \sigma(t) \overbrace{(p(t, v) - p(t, v - h))}^{\text{Excitation}} = 0. \quad (8.2)$$

Le modèle quadratique et tire est un modèle dit de type *spiking neuron*. En d'autre terme, ce modèle prend en considération le déclenchement du neurone. Pour garantir la conservation, on impose une périodicité des flux

$$\lim_{v \rightarrow -\infty} (v^2 + I_b) p(t, v) = \lim_{v \rightarrow +\infty} (v^2 + I_b) p(t, v). \quad (8.3)$$

En effet à l'aide de cette condition de bord, on peut facilement, en intégrant sur l'intervalle $(-\infty, +\infty)$, vérifier la conservation de (8.2)

$$\frac{d}{dt} \int_{-\infty}^{+\infty} p(t, v) dv = 0. \quad (8.4)$$

Le taux d'arrivée d'impulsions $\sigma(t)$ est la somme d'une influence extérieure $\sigma_0(t)$ arrivant sur la population, et de celle causée par la population elle même. On considère ici deux cas : soit on néglige le délai entre l'émission et la réception d'un potentiel d'action, soit on prend en compte ce retard à l'aide d'un noyau de conduction α . Notons $r(t)$ l'activité de la population et notons J la moyenne des connexions par neurone.

Avec délai (voir figure 8.1), $\sigma(t)$ est donné par

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(u) r(t - u) du, \quad (8.5)$$

avec une normalisation du noyau

$$\int_0^{\infty} \alpha(u) du = 1. \quad (8.6)$$

L'activité de la population est quant à elle donnée par le flux au seuil de déclenchement

$$r(t) = \lim_{v \rightarrow +\infty} (v^2 + I_b) p(t, v). \quad (8.7)$$

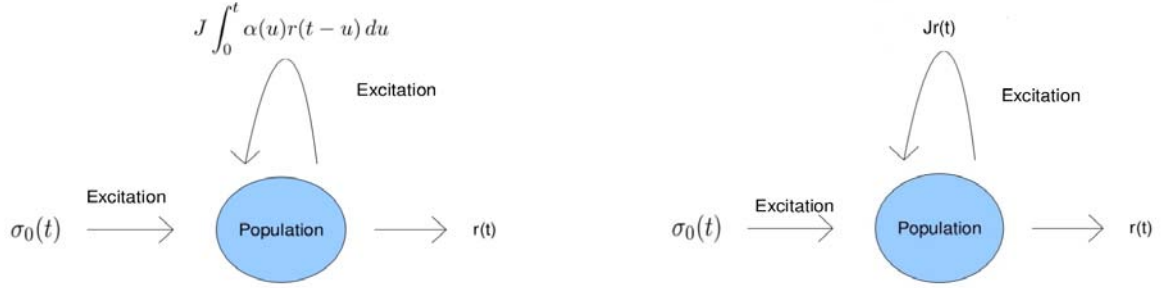


Figure 8.1 – Schéma d’une population de neurones sous influence extérieure $\sigma_0(t)$. La population produit une activité donnée par (8.7) pour le QT ou par (8.17) pour le θ -neurone. L’activité participe à l’excitation : avec délai on a $J \int_0^t \alpha(u)r(t-u) du$ et sans délai $Jr(t)$.

Sans délai (voir figure 8.1), $\sigma(t)$ est donné par

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t), \quad (8.8)$$

Voir [20] pour l’activité du quadratique et tire, et voir [20], [10] et [19] pour plus de détails sur les activités de population.

On donne le modèle sous sa forme complète.

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) + \frac{\partial}{\partial v} \left((v^2 + I_b) p(t, v) \right) = \sigma(t) (p(t, v - h) - p(t, v)) \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(s) r(t - s) ds \quad \text{avec délai,} \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t) \quad \text{sans délai,} \\ r(t) = \lim_{v \rightarrow +\infty} (v^2 + I_b) p(t, v) \\ \lim_{v \rightarrow -\infty} (v^2 + I_b) p(t, v) = \lim_{v \rightarrow +\infty} (v^2 + I_b) p(t, v) \\ p(t = 0, v) = p_0(v). \end{array} \right. \quad (8.9)$$

En supposant que

$$\int_{-\infty}^{+\infty} p_0(v) dv = 1, \quad (8.10)$$

à l’aide de (8.4) la solution du problème (8.9) satisfait

$$\int_{-\infty}^{+\infty} p(t, w) dw = 1. \quad (8.11)$$

2 Theta-neurone : densité de population

En partant du modèle QT, suivant les mêmes idées que [43], nous avons été en mesure de construire une EDP sur la dynamique de la densité de population, où chaque neurone de la population est caractérisé par son potentiel. Dans cette section nous allons faire de même mais cette fois ci en structurant les neurones par leur phase et non plus par leur potentiel. Pour ce faire, on utilise le changement de variable que l'on retrouve dans [18] et [36]

$$\theta = 2 \arctan v + \pi. \quad (8.12)$$

Ce faisant le neurone n'est plus structuré par son potentiel v évoluant dans $(-\infty, +\infty)$ mais par sa phase θ appartenant au domaine $(0, 2\pi)$. Il est facile de vérifier les correspondances

$$\begin{aligned} v \longrightarrow +\infty &\Leftrightarrow \theta \longrightarrow 2\pi, \\ v \longrightarrow -\infty &\Leftrightarrow \theta \longrightarrow 0. \end{aligned}$$

En utilisant le changement de variable (8.12) dans le modèle quadratique et tire, on peut écrire (8.1) sous une forme équivalente

$$\frac{d}{dt}\theta(t) = (1 + \cos\theta) + (1 - \cos\theta)I_b. \quad (8.13)$$

Cette nouvelle expression du quadratique et tire est connue sous le nom de modèle Ermentrout-Kopell, ou bien encore de modèle du θ -neurone, voir [18] et [36]. Notons que le processus de déclenchement et de *reset* présent dans le modèle (8.1) sont encore en place dans le modèle (8.13). Quand la phase θ rejoint 0 modulo 2π le neurone se déclenche et émet son potentiel d'action. Pour prendre en compte l'arrivée d'impulsions, et les sauts de taille h qui affectent le potentiel de la membrane à la réception de chaque excitation, il nous faut préciser la façon dont est affectée la phase. Un calcul direct nous permet de voir

$$\begin{aligned} v &\longrightarrow v + h, \\ \theta &\longrightarrow 2 \arctan \left(h + \tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) + \pi \right). \end{aligned}$$

En d'autres termes, si un neurone de potentiel v recevant une impulsion se retrouve au potentiel $v + h$ après l'impulsion, un neurone de phase θ recevant une impulsion se retrouve en phase $2 \arctan \left(h + \tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) + \pi \right)$ après l'impulsion. Ou bien encore

$$v - h \longrightarrow v,$$

$$2 \arctan \left(\tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) - h \right) + \pi \longrightarrow \theta.$$

Dit différemment, si un neurone de potentiel $v - h$ recevant une impulsion se retrouve avec v pour potentiel, un neurone de phase $2 \arctan \left(\tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) - h \right) + \pi$ qui reçoit une impulsion se retrouve avec θ pour phase. On peut alors réécrire le modèle (8.1) en prenant en compte les arrivées d'impulsions

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \theta(t) &= (1 + \cos \theta) + (1 - \cos \theta) I_b + \left(2 \arctan \left(\tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) - h \right) + \pi \right) \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j) \\ &= f(\theta) + s(\theta) \sum_{j=1}^{+\infty} \delta(t - t_j), \end{aligned} \quad (8.14)$$

avec

$$f(\theta) = (1 + \cos \theta) + (1 - \cos \theta) I_b,$$

$$s(\theta) = 2 \arctan \left(\tan \left(\frac{\theta - \pi}{2} \right) - h \right) + \pi.$$

Dans l'expression de s , le terme h représente toujours le saut de potentiel que fait un neurone à la réception d'un potentiel d'action. On peut maintenant déduire du θ -neurone sous impulsions (8.14) une équation aux dérivées partielles sur la dynamique de la densité de population $q(t, \theta)$ pour une phase θ au temps t . En d'autres termes nous avons

$$\int_{\theta_1}^{\theta_2} q(t, \theta) d\theta = \{\text{Proportion de neurones de phase } \theta \in [\theta_1, \theta_2] \text{ au temps } t\}.$$

Comme nous l'avons préalablement fait pour (8.9), si l'on note le taux d'arrivée d'impulsions $\sigma(t)$, l'équation est donnée par deux opérateurs présents dans le θ -neurone (8.14), l'opérateur de transport et le l'opérateur d'excitation

$$\frac{\partial}{\partial t} q(t, \theta) + \overbrace{\frac{\partial}{\partial \theta} (f(\theta) q(t, \theta))}^{\text{Theta neuron}} = \sigma(t) \overbrace{(s'(\theta) q(t, s(\theta)) - q(t, \theta))}^{\text{Excitation}}. \quad (8.15)$$

On peut noter la présence du coefficient $s'(\theta)$ en face du terme non local, celui ci est issu de la propriété de conservation. Comme pour (8.9), on impose une périodicité du flux pour prendre en compte de la réinjection à la phase de *reset* après le déclenchement du neurone.

$$f(0)q(t,0) = f(2\pi)q(t,2\pi) \Leftrightarrow q(t,0) = q(t,2\pi).$$

A l'aide de la condition au bord, en intégrant (8.15) sur le domaine $(0, 2\pi)$, il est facile de vérifier la propriété de conservation

$$\frac{d}{dt} \int_0^{2\pi} q(t, \theta) d\theta = 0. \quad (8.16)$$

Comme pour (8.9), le taux d'impulsions $\sigma(t)$ est la somme de l'arrivée extérieure $\sigma_0(t)$, et des impulsions causées par la population elle même. Nous pouvons considérer deux cas : celui où le temps entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception est négligé, ou alors nous prenons en compte un délai de conduction. Notons $r(t)$ le *firing rate* de la population et J le nombre moyen de connexions par neurone.

Avec délai (voir figure 8.1), $\sigma(t)$ est donné par

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(s)r(t-s) ds.$$

Le taux de décharge est le flux au travers du seuil et est donné par

$$r(t) = 2p(t, 2\pi). \quad (8.17)$$

Sans délai (voir figure 8.1), $\sigma(t)$ est donné par

$$\sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t).$$

On donne finalement le modèle dans sa forme complète

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} q(t, \theta) + \frac{\partial}{\partial \theta} (f(\theta)q(t, \theta)) = \sigma(t)(s'(\theta)q(t, s(\theta)) - q(t, \theta)) \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + J \int_0^t \alpha(s)r(t-s) ds \quad \text{avec délai,} \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + Jr(t) \quad \text{sans délai,} \\ r(t) = 2q(t, 2\pi) \\ q(t, 0) = q(t, 2\pi) \\ q(t=0, v) = q_0(v), \end{array} \right. \quad (8.18)$$

avec les fonctions f et s données par

$$f(\theta) = (1 + \cos \theta) + (1 - \cos \theta)I_b, \quad s(\theta) = 2 \arctan\left(\tan\left(\frac{\theta - \pi}{2}\right) - h\right) + \pi.$$

En partant d'une condition initiale satisfaisant

$$\int_0^{2\pi} q_0(\theta) d\theta = 1, \quad (8.19)$$

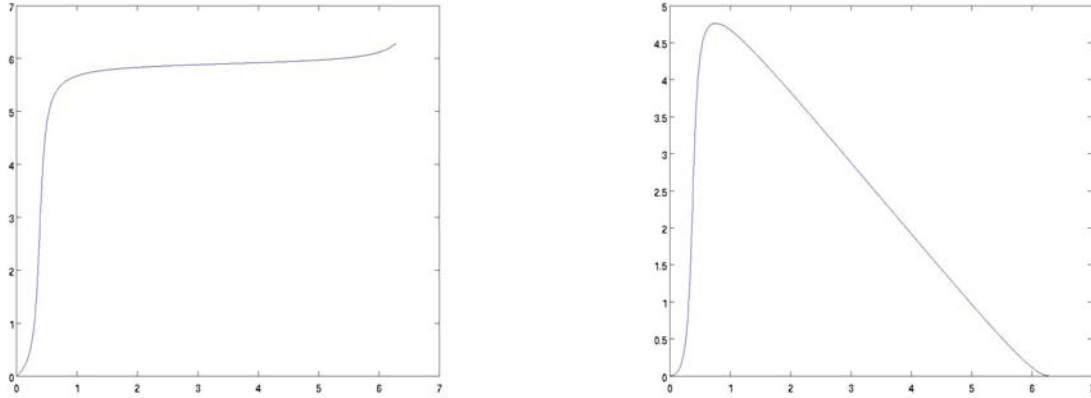


Figure 8.2 – Représentation graphique du changement de phase du au processus de saut sur $(0, 2\pi)$. Sur le premier graphique, une représentation de la fonction s , sur le second une représentation de $\theta - s(\theta)$.

à l'aide (8.16) la solution du problème (8.18) satisfait

$$\int_0^{2\pi} q(t, \theta) d\theta = 1. \quad (8.20)$$

3 Existence

Dans cette section, nous allons démontrer que le modèle (8.18) est localement bien posé. Pour démontrer ce résultat nous utiliserons une méthode de point fixe.

Théorème 8.1 *Supposons que σ_0 et α appartiennent à $C(0, +\infty)$ et que la répartition initiale q_0 appartient à $C[0, 2\pi]$ et est périodique, alors on peut trouver $T > 0$ tel qu'il existe une unique répartition q élément de $C([0, T] \times [0, 2\pi])$ périodique solution du problème (8.18).*

On introduit les notations

$$X = (C([0, T] \times [0, 2\pi]) - \text{périodique}, \|\cdot\|_\infty).$$

Pour démontrer le théorème 8.1, on construit sur X l'application F définie par

$$\begin{aligned} F &: X \rightarrow X \\ m &\mapsto q, \end{aligned}$$

où q est solution du problème hyperbolique suivant

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t}q(t, \theta) + \frac{\partial}{\partial \theta}(f(\theta)q(t, \theta)) = \sigma(t)(s'(\theta)m(t, s(\theta)) - m(t, \theta)) \\ \sigma(t) = \sigma_0(t) + Jf(2\pi) \int_0^t \alpha(t-s)m(s, 2\pi) ds \\ q(t, 0) = q(t, 2\pi) \\ q(t=0, v) = q_0(v). \end{cases}$$

Il est clair, à l'aide des hypothèses que nous avons faites sur m , que l'image q par l'application F est aussi continue. En d'autres termes l'application F est bien définie. On peut remarquer que la solution du problème (8.18) n'est autre qu'un point fixe de F . Nous allons donc démontrer que F est une application contractante, en tout cas pour T suffisamment petit, et déduire le résultat du théorème 8.1 à l'aide du théorème de Banach-Picard.

Proposition 8.2 *Pour T assez petit, l'application F est contractante.*

Preuve Soit (t, θ) un point de $[0, T] \times [0, 2\pi]$ tel qu'une courbe caractéristique passe par ce point. On définit donc la courbe

$$\dot{\theta}(t) = f(\theta(t)),$$

passant par (t, θ) . Sur cette courbe l'équation s'écrit comme

$$\frac{d}{dt}q(t, \theta(t)) = \sigma(t)(s'(\theta)m(t, s(\theta)) - m(t, \theta)) - f'(\theta(t))q(t, \theta(t)),$$

et la solution peut être explicitement calculée

$$q(t, \theta(t)) = e^{-\int_0^t f'(\theta(s)) ds} \left\{ q_0(\theta(0)) + \int_0^t e^{\int_0^u f'(\theta(s)) ds} \sigma(u)(s'(\theta(u))m(u, s(\theta(u))) - m(u, \theta(u))) du \right\}.$$

On choisit m dans la boule $B(0, N)$ de X , avec N donné par

$$N = \sup q_0 + \varepsilon,$$

avec ε un réel positif arbitraire. On a alors

$$|q(t, \theta)| \leq e^{T\|f'\|_\infty} \{ \sup q_0 + (1 + \|s'\|_\infty)NT(Jf(2\pi)N + \|\sigma_0\|_\infty) \}.$$

On peut toujours choisir T tel que l'image q évaluée en (t, θ) soit bornée par N . Soient m_1, m_2 deux éléments de $B(0, N)$ et σ_1, σ_2 leurs taux d'impulsions respectifs m_1, m_2 . On a l'estimation suivante

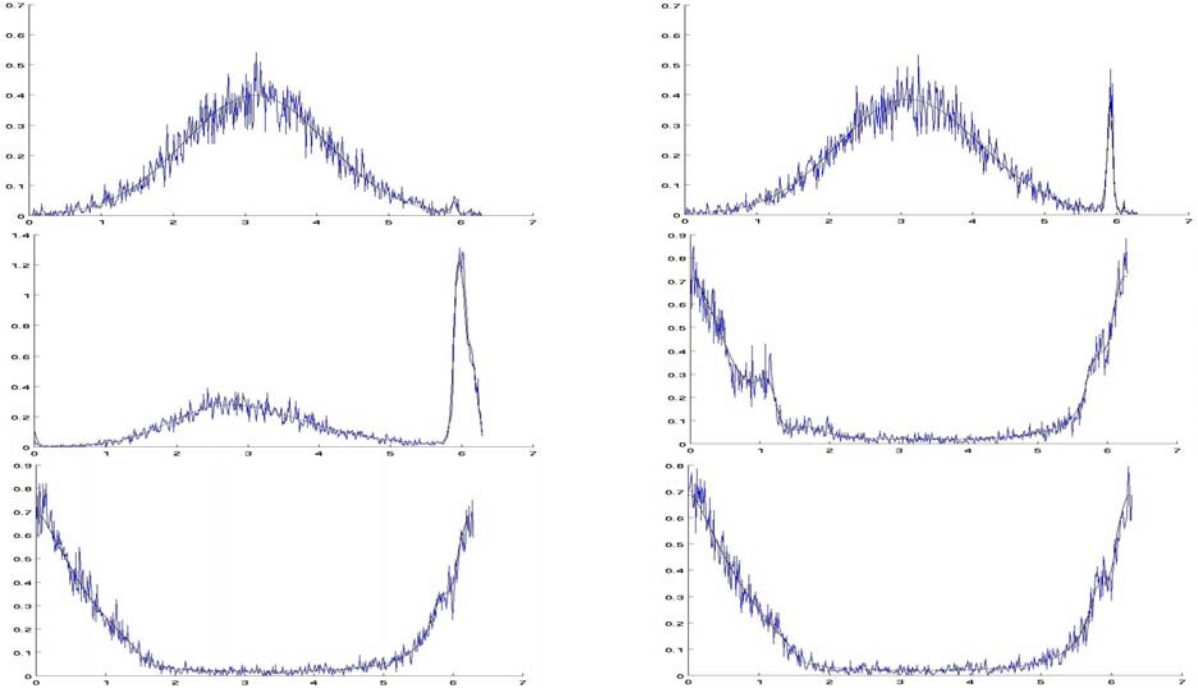


Figure 8.3 – Simulation numérique de l'EDP (8.18) sans retard, répartition initiale : gaussienne. Simulation comparée avec une approche stochastique.

$$\begin{aligned}
 & |F(m_1)(t, \theta) - F(m_2)(t, \theta)| \\
 & \leq e^{2T\|f'\|_\infty} \int_0^t |\sigma_1(u)(s'(\theta(u))m_1(u, h(\theta(u))) - m_1(u, \theta(u))) - \sigma_2(u)(s'(\theta(u))m_2(u, h(\theta(u))) - m_2(u, \theta(u)))| du \\
 & \leq e^{2T\|f'\|_\infty} \int_0^t \sigma_1(u)s'(\theta(u))(m_1(u, h(\theta(u))) - m_2(u, h(\theta(u))) + m_2(u, \theta(u)) - m_1(u, \theta(u))) du \\
 & + e^{2T\|f'\|_\infty} \int_0^t |\sigma_1(u) - \sigma_2(u)||s'(\theta(u))m_2(u, h(\theta(u))) - m_2(u, \theta(u))| du \\
 & \leq e^{2T\|f'\|_\infty} T(\|\sigma_0\|_\infty + Jf(2\pi)N)(\|s'\|_\infty + 1) + J(\|s'\|_\infty N + N)\|m_1 - m_2\|_\infty
 \end{aligned}$$

On a donc que pour T suffisamment petit, l'application F est contractante.

4 Simulation numérique

Dans cette partie, on présente quelques simulations du modèle (8.18). Pour bien s'assurer que les résultats observés dans nos simulations soient exacts, nous avons utilisé deux méthodes distinctes, une méthode de Monte Carlo et une méthode de type différences finies.

En conclusion rappelons que dans ce chapitre nous avons montré qu'il était possible de généraliser l'approche densité de population introduite pour une famille de neurones de type

Chapitre 8. Le théta neurone

intègre et tire à un réseau de neurones suivant la loi du θ -neurone. Nous avons de plus réussi à établir un résultat d'existence locale pour ce nouveau modèle. Il serait intéressant à l'avenir de voir si des explosions peuvent avoir lieu comme dans le cas d'une population d'intègre et tire. De même il semble d'après les simulations que l'on ait une convergence vers un état stationnaire. Il serait donc utile de chercher à prouver l'existence d'un état d'équilibre et d'étudier sa stabilité.

Chapitre 9

Age et potentiel

Dans le chapitre précédent nous avons introduit les différentes notions utiles à la description d'un neurone sous influence stochastique. Plus précisément nous avons décrit la densité de probabilité de présence du neurone en un potentiel et développé la notion d'âge du neurone comme le temps écoulé depuis le dernier potentiel d'action. De plus nous avons fait un lien formel entre la répartition en potentiel d'un neurone soumis à un bombardement de potentiel d'action aléatoire avec sa répartition en âge.

Dans ce chapitre on s'attarde plus longuement sur ce lien existant entre les deux structures. Comme nous le verrons on peut définir une transformée intégrale qui passe de la répartition des neurones en âge à la répartition du neurones en potentiel. Comme nous le verrons ce lien s'appuie sur la fonction de répartition entre deux potentiels d'action : l'*interspike probability*.

1 Transformation intégrale

Rappelons tout d'abord qu'un neurone soumis à bombardement stochastique de potentiels d'action, tirés aléatoirement suivant la loi de Poisson, dont le taux d'arrivée (supposé constant) est σ peut être décrit par l'équation aux dérivées partielles

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial t} p(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vp(t, v)) = \sigma (p(t, v - h) - p(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ r(t) = \sigma \int_{1-h}^1 p(t, w) dw \\ p(t, 1) = 0 \\ p(0, \cdot) = p_0 \in L_+^1(0, 1). \end{array} \right. \quad (9.1)$$

On rappelle de plus que le problème de répartition entre deux potentiels d'action est donné par

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{\partial}{\partial a} q(a, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (vq(a, v)) = \sigma (q(a, v - h) - q(a, v)) \\ q(a, 1) = 0 \\ q(0, \cdot) = \delta(v - v_r), \end{array} \right. \quad (9.2)$$

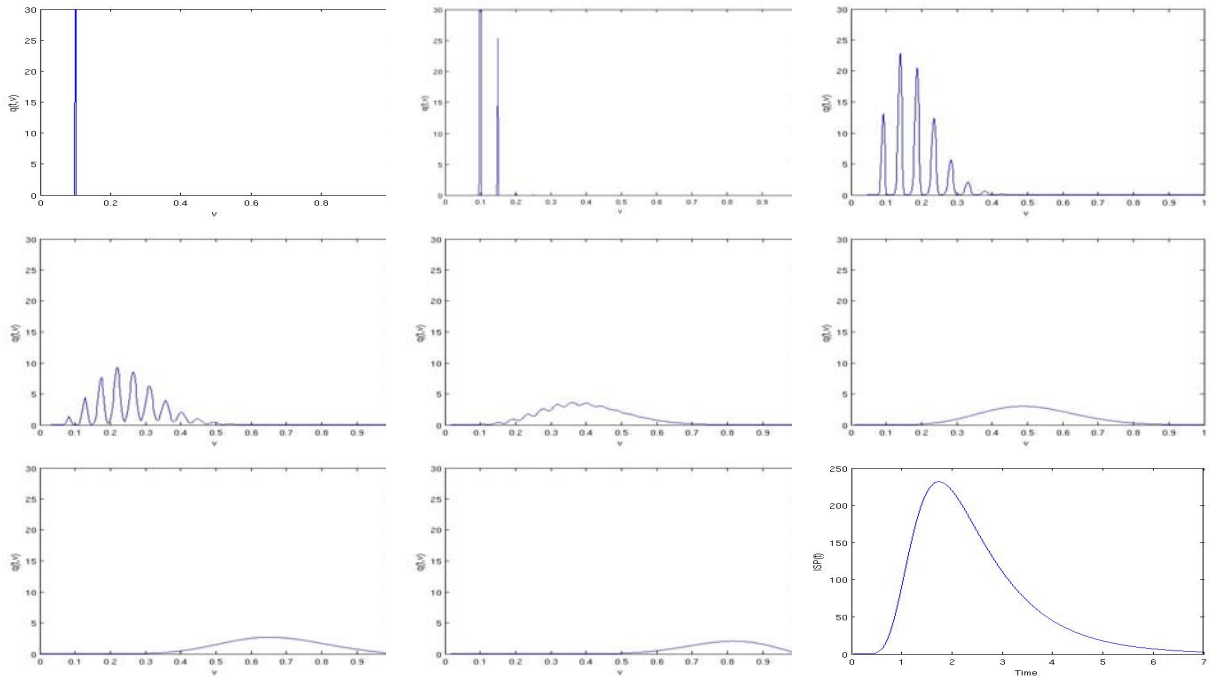


Figure 9.1 – Evolution au cours de temps de la répartition entre deux potentiels d'action. Equation donnée par (9.2). Le dernier graphique donne l'évolution au cours du temps du flux de sortie.

où l'on note a l'âge du neurone, c'est à dire le temps écoulé depuis le dernier potentiel d'action. On propose dans la figure 9.1 l'évolution en temps de la densité de probabilité $q(a, v)$. Le premier graphique nous montre la condition initiale du problème, c'est à dire une masse de Dirac placée au potentiel de *reset* v_r . Sous l'effet de l'excitation et donc du processus de saut, la densité se propage au point $v_r + h \dots$ Finalement le neurone se rapproche du seuil et se déclenche. On voit dans le dernier graphique l'évolution au cours du temps de la probabilité que le neurone se déclenche. On définit

$$S(a) = -\frac{d}{da} \int_0^1 q(a, v) dv \quad (9.3)$$

Comme on le sait du chapitre précédent il est possible de donner une nouvelle description de la population par une structure en âge

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} n(t, a) + \frac{\partial}{\partial a} n(t, a) + S(a)n(t, a) = 0 \\ r(t) = \int_0^{+\infty} S(a)n(t, a) da \\ n(t, 0) = r(t) \\ n(0, \cdot) = n_0 \in L^1_+(0, +\infty). \end{cases} \quad (9.4)$$

Proposition 9.1 *On a une transformation intégrale entre la structure en âge (9.4) et la structure en potentiel du neurone (9.1). Plus précisément si les conditions initiales p_0 et n_0 respectivement des problèmes (9.1) et (9.4) satisfont*

$$p_0(v) = \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n_0(a) da,$$

alors on a

$$p(t,v) = \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da. \quad (9.5)$$

où p est la solution du problème (9.1) et n la solution de (9.4).

Preuve On a

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial t} \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da &= \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} \frac{\partial}{\partial t} n(t,a) da \\ &= - \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} \left(\frac{\partial}{\partial a} n(t,a) + S(\sigma, a) n(t,a) \right) da \\ &= \int_0^{+\infty} \frac{\partial}{\partial a} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da - \left[\frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) \right]_0^{+\infty} \\ &\quad - \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} S(\sigma, a) n(t,a) da \\ &= \int_0^{+\infty} \frac{\frac{\partial}{\partial a} q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da + \delta(v - v_r) r(t) \\ &= \int_0^{+\infty} \frac{\gamma \frac{\partial}{\partial v} (v q(a,v)) + \sigma (q(a, v-h) - q(a,v))}{\int_0^1 q_t(a,w) dw} n(t,a) da + \delta(v - v_r) r(t) \\ &= \gamma \frac{\partial}{\partial v} \left(v \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da \right) + \delta(v - v_r) r(t) \\ &\quad + \sigma \left(\int_0^{+\infty} \frac{q(a, v-h)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da - \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da \right). \end{aligned} \quad (9.6)$$

Ce qui prouve que la fonction $\int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n(t,a) da$ est solution du problème (9.1) si et seulement si

$$p_0(v) = \int_0^{+\infty} \frac{q(a,v)}{\int_0^1 q(a,w) dw} n_0(a) da,$$

ce qui achève la démonstration.

2 Fonction $S(a)$ et état stationnaire

La fonction de déclenchement S est donnée par

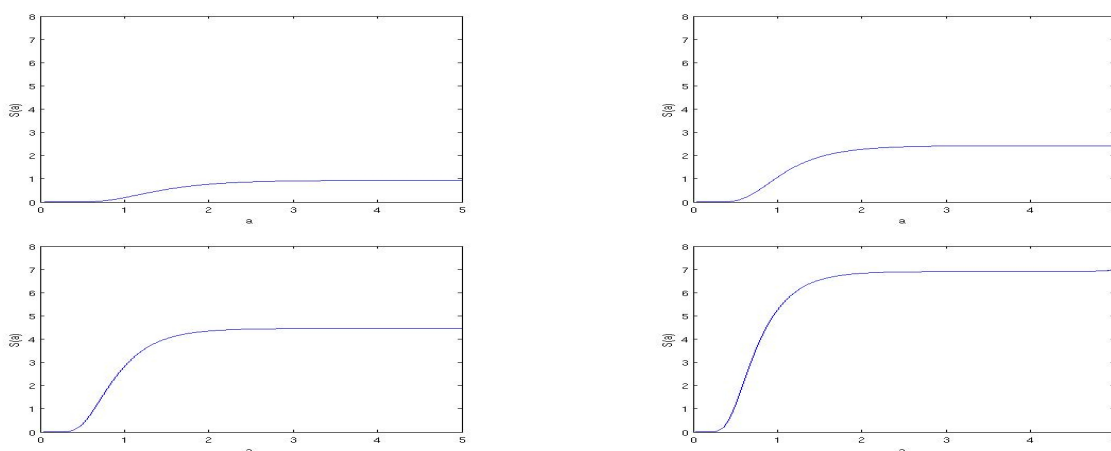


Figure 9.2 – Représentation graphique de la fonction S pour différentes valeurs du taux d’arrivée d’impulsions σ . Dans le premier graphique $\sigma = 20$ puis $\sigma = 25$, $\sigma = 30$, $\sigma = 35$.

$$S(a) = -\frac{\frac{d}{da} \int_0^1 q(a, v) dv}{\int_0^1 q(a, v) dv},$$

avec q donnée par l’EDP (9.2) On peut conjecturer que le problème intermédiaire se comporte en temps long comme

$$\lim_{a \rightarrow +\infty} q(a, v) = e^{\mu a} q(v),$$

avec

$$\int_0^1 q(v) dv = 1,$$

où μ est la valeur propre dominante du problème intermédiaire, il est clair que $\mu < 0$. Ceci nous renseigne le comportement de la taux de déclenchement pour un âge a grand, on a en effet

$$\lim_{a \rightarrow +\infty} S(a) = -\mu.$$

Cette dernière formule sur la limite de la fonction déclenchement S quand l’âge a tend vers l’infini est confirmée par les simulations numériques montrées dans la figure 9.2. En effet, on montre dans la figure 9.2 la fonction S pour différentes valeurs du taux de d’arrivée σ . Dans chaque cas la fonction converge vers une valeur constante.

Considérons maintenant l'état stationnaire de la structure en âge, l'état d'équilibre vérifie

$$\begin{cases} \frac{d}{da}n(a) + S(a)n(a) = 0 \\ r = \int_0^{+\infty} S(a)n(a) da \\ n(0) = r \\ \int_0^{+\infty} n(a) da = 1, \end{cases} \quad (9.7)$$

que l'on peut explicitement calculer et qui est donné par l'expression

$$n(a) = re^{-\int_0^a S(s) ds}.$$

En se servant de la condition de normalisation on trouve que

$$r^{-1} = \int_0^{+\infty} e^{-\int_0^a S(s) ds} da.$$

En utilisant la formule de la fonction de déclenchement S on obtient

$$n(a) = r \int_0^1 q(a, v) dv,$$

avec l'activité stationnaire donnée par

$$r^{-1} = \int_0^{+\infty} \int_0^1 q(a, v) dv da.$$

Ce qui nous donne l'expression finale de l'état stationnaire entièrement déterminée par la répartition entre les potentiels d'action q

$$n(a) = \frac{\int_0^1 q(a, v) dv}{\int_0^{+\infty} \int_0^1 q(a, v) dv da}.$$

A l'aide de la transformation intégrale qui permet de passer de la structure en potentiel à partir de la connaissance de la structure en âge, on déduit que l'état stationnaire de la structure en potentiel $p(v)$ est donné par

$$p(v) = \frac{\int_0^{+\infty} q(a, v) da}{\int_0^{+\infty} \int_0^1 q(a, v) dv da}.$$

3 Ensemble d'attraction

Dans cette section nous allons démontrer l'existence d'un ensemble d'attraction pour les solutions de la structure en potentiel. On définit l'application

$$F : L_+^1(0, +\infty) \rightarrow L_+^1(0, 1)$$

$$n \quad \mapsto \quad p$$

avec p telle que

$$p(v) = \int_0^{+\infty} \frac{q(a, v)}{\int_0^1 q(a, w) dw} n(a) da$$

Notons X l'image de l'application F , autrement dit

$$X := \{p \in L_+^1(0, 1) / \exists n \in L_+^1(0, +\infty), p = Fn\}$$

Il n'est pas du tout clair que l'ensemble X soit égal à $L_+^1(0, 1)$. Autrement dit nous ne savons pas si pour une répartition en potentiel p élément de $L_+^1(0, 1)$ il est possible de trouver une répartition en âge n élément de $L_+^1(0, +\infty)$ tel que $p = Fn$. Néanmoins comme nous allons le prouver, sous la condition que le neurone se déclenche, l'ensemble X est un ensemble d'attraction pour les solutions du problème structuré en potentiel (9.1).

Proposition 9.2 *Sous la condition que tout neurone finisse par se déclencher (quitte à prendre un temps infini), alors quelle que soit la répartition initiale p_0 prise dans $L_+^1(0, 1)$, la solution p du problème structuré en potentiel (9.1) s'approche de l'ensemble X . En d'autres termes*

$$\forall p_0 \in L_+^1(0, 1), \lim_{t \rightarrow +\infty} \|p(t, \cdot) - X\|_{L_+^1(0, 1)} = 0.$$

Preuve Pour prouver ce résultat on sépare les neurones qui se sont déclenchés des neurones qui ne le se sont pas encore. Soit p_0 une répartition en potentiel initiale. On introduit alors les deux problèmes

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \alpha(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v \alpha(t, v)) = \sigma(\alpha(t, v - h) - \alpha(t, v)) \\ \alpha(t, 1) = 0 \\ \alpha(0, \cdot) = p_0, \end{cases}$$

et

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \beta(t, v) - \gamma \frac{\partial}{\partial v} (v \beta(t, v)) = \sigma(\beta(t, v - h) - \beta(t, v)) + \delta(v - v_r) r(t) \\ r(t) = \sigma \int_{1-h}^1 \beta(t, w) dw + \sigma \int_{1-h}^1 \alpha(t, w) dw \\ \beta(t, 1) = 0 \\ \beta(0, \cdot) = 0. \end{cases}$$

Les répartitions α et β sont respectivement les répartitions en potentiel des neurones qui ne se sont pas déclenchés et de ceux qui au moins une fois se sont déclenchés. On vérifie immédiatement que

$$p(t, v) = \alpha(t, v) + \beta(t, v).$$

On introduit la répartition en âge γ correspondant aux neurones qui se sont déclenchés au moins une fois

$$\begin{cases} \frac{\partial}{\partial t} \gamma(t, a) + \frac{\partial}{\partial a} \gamma(t, a) + S(a) \gamma(t, a) = 0 \\ r(t) = \int_0^{+\infty} S(a) \gamma(t, a) da + \sigma \int_{1-h}^1 \alpha(t, w) dw \\ \gamma(t, 0) = r(t) \\ \gamma(0, \cdot) = 0. \end{cases}$$

Alors on vérifie que les solutions γ et β sont liées par la transformée intégral, en effet on a

$$\beta(t, v) = \int_0^{+\infty} \frac{q(a, v)}{\int_0^1 q(a, w) dw} \gamma(t, a) da.$$

Puisque tous les neurones vont finir par se déclencher au moins une fois, il existe un T tel que pour tout t plus grand que T , on ait

$$\|\gamma(t, \cdot)\|_{L^1_+(0, +\infty)} > 0.$$

On pose maintenant pour $t > T$

$$n(t, a) = \frac{\gamma(t, a)}{\|\gamma\|_{L^1_+(0, +\infty)}},$$

on a alors

$$\begin{aligned} & \|p(t, \cdot) - \int_0^{+\infty} \frac{q(a, \cdot)}{\int_0^1 q(a, w) dw} n(t, a) da\|_{L^1_+(0, 1)} \\ &= \|\alpha(t, \cdot) + \beta(t, \cdot) - \int_0^{+\infty} \frac{q(a, \cdot)}{\int_0^1 q(a, w) dw} \frac{\gamma(t, a)}{\|\gamma\|_{L^1_+(0, +\infty)}} da\|_{L^1_+(0, 1)} \\ &\leq \|\alpha(t, \cdot)\|_{L^1_+(0, 1)} + \left\| \int_0^{+\infty} \frac{q(a, \cdot)}{\int_0^1 q(a, w) dw} \left(\gamma(t, a) - \frac{\gamma(t, a)}{\|\gamma\|_{L^1_+(0, +\infty)}} \right) da \right\|_{L^1_+(0, 1)}. \end{aligned}$$

Or sous l'hypothèse du déclenchement du neurone on a

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|\alpha(t, \cdot)\|_{L^1_+(0, 1)} = 0,$$

ce qui implique que

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \gamma(t, \cdot) = \frac{\gamma(t, \cdot)}{\|\gamma\|_{L^1_+(0, +\infty)}},$$

Chapitre 9. Age et potentiel

et termine la démonstration.

Dans ce chapitre nous avons établi un lien mathématique précis reposant sur une transformée intégral entre la structure du neurone par âge et la structure en potentiel. Le noyau de cette transformée repose sur le problème du temps de passage.

Comme nous l'avons vu l'ensemble des solutions structurées en âge définissent un ensemble de solution structurée en potentiel. De plus cet ensemble forme un ensemble d'attraction sous la condition que le neurone finisse par se déclencher.

Conclusion et perspectives

Dans cette thèse nous avons étudié la modélisation et le comportement d'une population de neurones, et principalement de neurones excitateurs où chaque cellule du réseau est supposée suivre la loi de l'intègre et tire. Néanmoins, nous avons abordé la modélisation d'une population de neurones inhibiteurs et donné quelques résultats sur la modélisation d'une population de neurones obéissant au modèle Ermentrout-Kopell.

Nous avons rappelé en détail la construction du modèle pour une population de neurones de type intègre et tire. Plus précisément, nous rappelé la construction de l'équation aux dérivées partielles sur la dynamique de la densité de population. Cette équation est apparue pour la première fois dans un travail fait il y maintenant plus d'une dizaine d'années afin de faciliter la simulation numérique des grands réseaux de neurones. Nous avons rappelé les principaux résultats numériques à ce sujet, et montré des simulations comparées de l'équation aux dérivées partielles avec des simulations stochastiques de réseaux.

L'une des avancées significatives de ce travail de thèse concerne le cadre mathématique de l'approche densité de population. Cette modélisation introduit une équation aux dérivées partielles non locale et non linéaire. L'étude de l'existence d'une solution pour ce genre d'équation est un sujet difficile et rares sont les cas où l'existence peut être confirmée. Nous avons néanmoins dans ce travail réussi à apporter un cadre mathématique précis adapté à l'approche densité de population. Dans ce cadre on a établi pour certaines situations que l'équation aux dérivées partielles était bien posée. Nous avons de plus, selon les différentes hypothèses de modélisation, spécifié si l'existence de la solution était locale ou bien globale. En effet nous avons démontré que l'ajout d'un délai de conduction entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception par un neurone post-synaptique garantissait l'existence globale d'une solution, alors que sans ce retard, nous avons prouvé que la solution de l'équation peut exploser en temps fini. Nous avons par ailleurs donné un critère sur le nombre moyen de connexions par neurones pour garantir cette explosion.

Si notre premier soucis a été d'offrir un cadre mathématique adéquat aux équations aux dérivées partielles issues de l'approche densité de population, nous avons aussi mis en relation le comportement de la solution avec le phénomène bien connu de synchronisation. Dans le cas d'une

modélisation simplifiée où les retards sont négligés, la solution peut exploser en temps fini. Cette explosion en temps fini, a été perçue comme l'apparition d'une masse de Dirac dans l'activité (*firing rate*) de la population, c'est à dire le fait que toute une partie de la population lançait son potentiel d'action au même instant. Cette interprétation a été appuyée par les simulations stochastiques d'un réseau de neurones de type intègre et tire. Dans le cas d'une modélisation plus réaliste avec la prise en compte des différents retards, comme celui de la conduction du neurone ou de sa période réfractaire, nous avons démontré que l'apparition de masse de Dirac dans l'activité était un phénomène exclu. Nous avons néanmoins observé (et prouvé sur un cas particulier) que des solutions périodiques existaient. De telles solutions engendrent des oscillations périodiques de l'activité. Encore une fois nous avons relié ces résultats mathématiques et numériques à la synchronisation des neurones et à l'apparition de vagues de déclenchement des neurones.

Sans aucun doute le travail le plus important à poursuivre dans l'avenir serait de montrer l'existence d'un état stationnaire ainsi qu'étudier sa stabilité. Ce sujet n'a malheureusement été abordé que sur un cas particulier. Tout ce travail s'est attardé sur le comportement d'une population de neurones sous influence extérieure constante. Il serait tout aussi intéressant de pousser l'étude à un influence périodique. La prise en compte de la répartition spatiale des neurones dans le réseaux peut aussi être une nouvelle piste de recherche. Nous avons dans un des chapitres proposé un nouveau modèle pour ce travail sans toutefois l'avoir simulé. Le type d'équation obtenue est connu pour générer des formations de patterns, des fronts et des spirales. Il serait fort intéressant de pousser la recherche un peu plus loin pour ce modèle.

Workshops, séminaires et publications

Workshop

Alzheimer's disease, May 31-June 1, 2012, Toronto (Canada)

Epilepsy workshop, May 29-30, 2012, Toronto (Canada)

Schizophrenia workshop, May 24-25, 2012, Toronto (Canada)

Parkinson's disease workshop, May 22-23, 2012, Toronto (Canada)

Electrophysiologie cardiaque et cérébrale, November 16-19, 2009, Paris (France)

Séminaire

April 2012 Seminar INRIA Sophia Antipolis, MathNeuroComp (France)

February 2012 Seminar neuroscience Bordeaux, University Bordeaux 2 (France)

November 2011 Seminar mathematic Lambda, University Bordeaux 1 (France)

Mars 2011 Seminar mathematic of life, University Bordeaux 2 (France)

July 2010 Seminar neuroscience Bordeaux, University Bordeaux 2 (France)

June 2010 Third Conference on Computational and Mathematical Population Dynamics, Bordeaux (France)

September 2009 Third Conference on Computational Neurosciences, Bordeaux, Poster (France)

Publication

G. Dumont, J. Henry : Population density models of integrate and fire neurons with jumps, Well posedness, accepté dans Journal of Mathematical Biology.

G. Dumont, J. Henry : Synchronization of excitatory integrate-and-fire neural network, soumis.

G. Dumont, J. Henry, C. O. Tarniceriu : A density model for a population of theta neurons, en préparation.

Table des figures

1	Schéma avec annotation des principales aires du cerveaux. (Wikipedia)	xi
2	Schéma avec annotation des différentes parties constituantes du neurone. (Wikipedia)	xii
3	Schéma du potentiel d'action d'un neurone. (Wikipedia)	xiii
4	Schéma du fonctionnement synaptique d'un neurone. (Wikipedia)	xiv
5	Casque pour l'enregistrement d'une électroencéphalographie. (Wikipedia)	xv
6	EEG, différentes fréquences d'oscillations. (Wikipedia)	xvi
7	EEG, enregistrement des différentes électrodes sur le casque. (Wikipedia)	xvii
8	Circuit du neurone. (Wikipedia)	xviii
9	Simulation du modèle d'Hogkin et Huxley, simulation tirée de [19].	xix
10	Schéma de deux populations, l'une inhibitrice, l'autre excitatrice toute deux connectées, image tirée de [19].	xix
11	Simulation du modèle de Wilson et Cowan, simulation tirée de [58].	xx
12	Apparition d'une <i>travelling waves</i> , simulation tirée de [19].	xxi
13	Apparition d'une <i>travelling waves</i> dans le cortex, image tirée de [19].	xxi
1.1	Simulation de l'équation différentielle (1.1). Le graphique du haut représente le train d'impulsions arrivant sur le neurone, celui du bas la réponse du neurone, tandis que le graphique du milieu donne la dynamique du potentiel du neurone. Les trains d'impulsions arrivant sur le neurone sont construits par tirage aléatoire suivant un processus de Poisson. Les taux d'arrivée pour chaque graphique sont respectivement 10 et 20.	3
1.2	Schéma d'une population de neurones sous une influence $\sigma(t)$. Sous influence, la population produit une activité que l'on note en générale $r(t)$. Cette activité correspond au nombre de neurones qui lancent leur potentiel d'action.	4
1.3	Simulation de l'EDP linéaire (1.3); comparaison entre l'approche Monte Carlo, courbe rouge, et l'approche déterministe, courbe noire. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$	7

Table des figures

1.4	Simulation de l'EDP linéaire (1.3), comparaison entre l'approche Monte Carlo, courbe rouge, et l'approche déterministe, courbe noire. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. On compare la répartition stationnaire et l'évolution de l'activité pour différentes tailles de population. Dans la première comparaison 10000 neurones, 100000 dans la deuxième et 1000000 dans la troisième.	8
1.5	Premier temps de passage pour une série de 1000 neurones recevant une influence constante σ , le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. Dans le premier graphique $\sigma = 40$, dans le second $\sigma = 42$, dans le troisième $\sigma = 44$ et dans le dernier $\sigma = 46$	11
2.1	L'évolution de la densité $p(t, v)$ au potentiel v est causée par le terme de transport, et par saut arrivant du potentiel $v - h$. Par excitation le potentiel d'un neurone peut dépasser le seuil, ici normalisé à 1, et est positionné au potentiel reset v_r . . .	17
2.2	Schéma d'une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu'on appelle aussi le <i>firing rate</i> de la population. On suppose que la durée entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception est négligeable, le retour d'activité est alors donné par $Jr(t)$, où J est le nombre moyen de connexions par neurone. . .	18
2.3	Simulation du système (2.12). Une répartition initiale de type gaussienne D_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ prise constante $\sigma_0 = 30$, le nombre de compartiments $n = 20$, le couplage $J = 5$. Dans les cinq premiers graphiques, on montre l'évolution au cours de temps de la solution de (2.12), dans le dernier graphique l'évolution de l'activité $r(t)$	21
2.4	Simulation du système (2.12), dans chaque graphique nous montrons l'évolution au cours du temps de l'activité de la population de neurones. Une répartition initiale de type gaussienne a été choisie pour les neurones, l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ est supposé $\sigma_0 = 30$, le nombre de compartiments $n = 20$. Dans le premier graphique, le nombre moyen de connexions $J = 5$, dans le second $J = 10$, dans le troisième $J = 20$. On peut voir que l'activité converge vers une valeur stationnaire dans les deux premiers graphiques, tandis qu'elle explose dans le troisième. . . .	23
2.5	Simulation de l'EDP non linéaire donnée par le problème (2.8). Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ a été prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, le couplage $J = 5$	25

2.6	Simulation du problème (2.8), dans chaque graphique nous montrons l'évolution au cours du temps de l'activité de la population de neurones. Une répartition initiale de type gaussienne a été choisie pour les neurones, l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ est supposé $\sigma_0 = 30$, saut de potentiel $h = 0.05$. Dans le premier graphique, le nombre moyen de connexions $J = 5$, dans le second $J = 10$, dans le troisième $J = 20$. On peut voir que l'activité converge un équilibre dans les deux premiers graphiques, tandis qu'elle explose dans le troisième.	30
2.7	Simulation d'un réseau stochastique de 50 neurones intègre et tire. A chaque neurone de la population est associé un potentiel initial choisi suivant la loi de Gauss, l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.05$, le coefficient $\gamma = 1$, le potentiel reset $v_r = 0.1$. Le couplage entre les neurones est supposé <i>all-to-all</i> avec une <i>synaptic failure</i> probabilité ρ . La probabilité $\rho = 0.1$ dans la première simulation, $\rho = 0.25$ dans la seconde et $\rho = 0.4$ dans la troisième.	35
3.1	L'évolution de la densité $p(t, v)$ au potentiel v est causée par le terme de transport, et par saut arrivant du potentiel $v - h$. Par excitation le potentiel d'un neurone peut dépasser le seuil, ici normalisé à 1, et est positionné au potentiel reset v_r après un temps T	38
3.2	Schéma d'une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu'on appelle aussi le <i>firing rate</i> . On suppose qu'entre l'émission d'un potentiel d'action est sa réception un retard τ prend place, le retour d'activité est alors donné par $Jr(t - \tau)$	39
3.3	Schéma d'une population de neurones sous influence excitatrice. La population reçoit une influence extérieure connue $\sigma_0(t)$, et produit une activité $r(t)$, qu'on appelle aussi le <i>firing rate</i> . On suppose que la durée entre l'émission d'un potentiel d'action et sa réception un délai prend place, le retour d'activité est alors donné par $J \int_0^t \alpha(t - s)r(s) ds$	41
3.4	Simulation de l'équation aux dérivées partielles (3.5). On montre la densité de population à différents moments de la simulation. Le dernier graphique donne l'évolution au cours du temps de l'activité de la population $r(t)$. Saut de potentiel $h = 0.05$, couplage $J = 20$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$	60
3.5	Simulation de l'équation aux dérivées partielles (3.5). On montre l'évolution au cours du temps de l'activité de la population $r(t)$. Saut de potentiel $h = 0.05$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$. Chaque simulation est faite avec un paramètre de couplage différent. Premier graphique $J = 5$, puis $J = 10$, $J = 15$, $J = 20$, $J = 25$, $J = 30$	61

Table des figures

3.6	Raster plot issu d'une simulation stochastique d'une population de 100 neurones de type intègre et tire. Saut de potentiel $h = 0.05$, coefficient $\gamma = 1$, influence extérieure $\sigma_0 = 50$, délai $\tau = 0,02$, période réfractaire $T = 0,05$. Chaque simulation est faite avec un paramètre de couplage différent. Premier graphique $J = 10$ puis $J = 20$, $J = 30$	62
4.1	Evolution au cours de temps de la répartition de densité de population. Comparaison de PDE (4.4) avec saut de potentiel (courbe noire) et son approximation diffusion PDE (4.10) (courbe rouge). Une gaussienne a été choisi comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma_0(t)$ a été prise constante $\sigma_0 = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, le couplage $J = 5$. Le dernier graphique montre l'activité de la population.	68
5.1	La dynamique de la densité de population $p(t, v)$ au potentiel v est due au flux de convection , au saut de $v - h$ (excitation), de $v + h$ (inhibition) et une disparition au seuil pour être réinjecté au reset v_r	72
5.2	Schéma d'une population d'inhibiteur sous influence extérieure excitatrice. La population reçoit une influence extérieure $\sigma(t)$ que l'on suppose connue, et produit une activité $r(t)$. L'activité produite par la population $r(t)$ revient sur la population avec un effet inhibiteur. A cause du retard synaptique caractérisé par α , le retour d'activité est donné par $J \int_0^t \alpha(u)r(t-u) du$. Dans le deuxième schéma, l'activité est supposée revenir sur la population sans délai et est donnée par $Jr(t)$	73
5.3	Evolution en temps de la répartition de densité de neurones en fonction du potentiel. Simulation de la PDE (5.2), comparaison entre l'approche dite de Monte Carlo (courbe rouge) et une approche de type différences finies (courbe noire). Une répartition initiale p_0 de type gaussienne ; une influence extérieure constante $\sigma(t)$ est prise $\sigma = 50$; un saut de potentiel $h = 0.025$, potentiel de retour $v_r = 0.1$, délai $\alpha(u) = \delta(u - \Delta)$ avec $\Delta = 0.5$, paramètre de couplage $J = 5$. On montre dans le dernier graphique l'activité.	74
6.1	Simulation de l'équation aux dérivées partielles (6.3), en rouge dans les graphiques, comparée avec des simulations de l'équations (6.1), en noir. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, couplage $J = 5$. Une gaussienne pour la probabilité de saut ρ	84

6.2	Simulation de l'équation aux dérivées partielles (6.5), en rouge sur les graphiques, comparée avec des simulations de l'équations (6.1) en noir. Une gaussienne a été choisie comme répartition initiale p_0 , l'influence extérieure $\sigma(t)$ a été prise constante $\sigma = 50$, le saut de potentiel $h = 0.025$, le potentiel reset $v_r = 0.1$, couplage $J = 5$. Une gaussienne pour la probabilité de <i>reset</i> μ	86
8.1	Schéma d'une population de neurones sous influence extérieure $\sigma_0(t)$. La population produit une activité donnée par (8.7) pour le QT ou par (8.17) pour le θ -neurone. L'activité participe à l'excitation : avec délai on a $J \int_0^t \alpha(u)r(t-u) du$ et sans délai $Jr(t)$	105
8.2	Représentation graphique du changement de phase du au processus de saut sur $(0, 2\pi)$. Sur le premier graphique, une représentation de la fonction s , sur le second une représentation de $\theta - s(\theta)$	109
8.3	Simulation numérique de l'EDP (8.18) sans retard, répartition initiale : gaussienne. Simulation comparée avec une approche stochastique.	111
9.1	Evolution au cours de temps de la répartition entre deux potentiels d'action. Equation donnée par (9.2). Le dernier graphique donne l'évolution au cours du temps du flux de sortie.	114
9.2	Représentation graphique de la fonction S pour différentes valeurs du taux d'arrivée d'impulsions σ . Dans le premier graphique $\sigma = 20$ puis $\sigma = 25$, $\sigma = 30$, $\sigma = 35$	116

Table des figures

Références bibliographiques

- [1] Amari, S. (1977). Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields. *Biological Cybernetics*, 27 :77–87. [xx](#)
- [2] Apfaltrer, F., Ly, C., and Tranchina, D. (2006). Population density methods for stochastic neurons with realistic synaptic kinetics : Firing rate dynamics and fast computational methods. *Computation in Neural Systems*, 17 :373–418. [xxvi](#), [xxvii](#)
- [3] Bressloff, P. C. (2009). *Lectures in Mathematical Neuroscience*. American Mathematical Society. [xxviii](#), [xxix](#), [1](#), [2](#), [4](#), [9](#), [13](#), [89](#)
- [4] Bressloff, P. C. (2012). Spatiotemporal dynamics of continuum neural fields. *Journal of Physics A : Mathematical and Theoretical*. [xx](#), [5](#)
- [5] Brunel, N. (2000). Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*, 8 :183–208. [xxix](#), [70](#)
- [6] Brunel, N. and Hakim, V. (1999). Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural Computation*, 11(1621-1671). [xxviii](#), [xxix](#), [65](#), [70](#), [79](#)
- [7] Brunel, N. and Hansel, D. (2006). How noise affects the synchronization properties of recurrent networks of inhibitory neurons. *Neural Computation*, 18 :1066–1110. [xxix](#), [70](#)
- [8] Brunel, N. and Latham, P. (2003). Firing rate of noisy quadratic integrate-and-fire neurons. *Neural Computation*.
- [9] Brunel, N. and van Rossum, M. (2007). Lapicque’s 1907 paper : from frogs to integrate-and-fire. *Biological Cybernetics*, 97 :341–349. [xxii](#), [16](#)

Références bibliographiques

- [10] Burkitt, A. N. (2006). A review of the integrate-and-fire neuron model : I. homogeneous synaptic input. *Biological Cybernetics*, 95 :1–19. [xxii](#), [16](#), [17](#), [105](#)
- [11] Cáceres, M. J., Carrillo, J. A., and Perthame, B. (2011). Analysis of nonlinear noisy integrate and fire neuron models : blow-up and steady states. *The Journal of Mathematical Neuroscience*, 1. [xxix](#), [67](#), [69](#), [70](#), [79](#)
- [12] Cai, D., Tao, L., Rangan, A. V., and McLaughlin, D. W. (2006). Kinetic theory for neuronal network dynamics. *Communications in Mathematical Sciences*, 4 :97–127. [xxii](#), [xxvii](#), [5](#), [16](#), [38](#), [64](#), [104](#)
- [13] Carrillo, J. A., d. M. González, M., Gualdani, M. P., and Schonbek, M. E. (2012). Classical solutions for a nonlinear fokker-planck equation arising in computational neuroscience. *Preprint*. [xxix](#), [xxx](#)
- [14] de Kamps, M. (2003). A simple and stable numerical solution for the population density equation. *Neural computation*, 15 :2129–2146. [xxv](#), [6](#)
- [15] DeVille, R. E. L. and Peskin, C. S. (2008). Synchrony and asynchrony in a fully stochastic neural network. *Bulletin of Mathematical Biology*, 70 :1608–1633. [19](#), [22](#), [23](#), [24](#), [36](#)
- [16] DeVille, R. E. L., Peskin, C. S., and Spencer, J. H. (2010). Dynamics of stochastic neuronal networks and the connections to random graph theory. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 5 :26–66. [19](#), [22](#), [23](#), [24](#), [35](#), [36](#)
- [17] Dumont, G. and Henry, J. (2012). Population density models of integrate-and-fire neurons with jumps, well-posedness. *Journal of Mathematical Biology*. [xxv](#), [xxx](#), [41](#)
- [18] Ermentrout, B. (2007). Ermentrout-kopell canonical model. *Scholarpedia*. [103](#), [106](#)
- [19] Ermentrout, G. B. and Terman, D. (2010). *Mathematical foundations of neuroscience*. Springer. [xvii](#), [xix](#), [xx](#), [xxi](#), [xxv](#), [xxviii](#), [xxix](#), [13](#), [17](#), [64](#), [65](#), [67](#), [69](#), [79](#), [89](#), [105](#), [125](#)
- [20] Fourcaud, N. and Brunel, N. (2002). Dynamics of the firing probability of noisy integrate-and-fire neurons. *Neural computation*, 14 :2057–2110. [17](#), [105](#)
- [21] Fourcaud-Trocme, N. and Brunel, N. (2005). Dynamics of the instantaneous firing rate in response to changes in input statistics. *Journal of Computational Neuroscience*, 18 :311–321. [xxix](#), [xxx](#)
- [22] Garenne, A., Henry, J., and Tarniceriu, O. (2010). Analysis of synchronization in a neural population by a population density approach. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 15 :5–25. [xxv](#)

- [23] Gerstner, W. and Kistler, W. (2002). *Spiking neuron models*. Cambridge university press. [xxii](#), [xxiv](#), [xxv](#), [xxviii](#), [xxix](#), [xxx](#), [5](#), [13](#), [16](#), [38](#), [64](#), [65](#), [79](#), [104](#)
- [24] Goodman, D. and Brette, R. (2009). The brian simulator. *Frontier Neuroscience*. [xxi](#)
- [25] Haskell, E., Nykamp, D. Q., and Tranchina, D. (2001). Population density methods for large-scale modeling of neuronal networks with realistic synaptic kinetics : Cutting the dimension down to size. network :. *Computation in Neural Systems*, 12 :141–174. [xxvii](#)
- [26] Heeger, D. (2000). Poisson model of spike generation. [2](#), [13](#)
- [27] Izhikevich, E. M. (2007). *Dynamical Systems in Neuroscience*. The MIT Press. [xvii](#), [xxii](#), [xxv](#), [3](#), [16](#), [37](#), [63](#), [71](#), [103](#)
- [28] Knight, B., Manim, D., and Sirovich, L. (1996). Dynamical models of interacting neuron populations in visual cortex. *Robotics and cybernetics*, 54 :4–8. [xxii](#), [104](#)
- [29] Knight, B. W., Omurtag, A., and Sirovich, L. (2000). The approach of a neuron population firing rate to a new equilibrium : an exact theoretical result. *Neural Computation*, 12 :1045–1055. [xxiv](#), [xxv](#)
- [30] Kopell, N. and Ermentrout, B. (2000). Mechanism of phase-locking and frequency control in pairs of coupled neural oscillators. *Elsevier*.
- [31] Ledoux, E. and Brunel, N. (2011). Dynamics of networks of excitatory and inhibitory neurons in response to time-dependent inputs. *Frontiers Computational Neuroscience*. [xxix](#)
- [32] LeVeque, R. J. (1992). *Numerical Methods for Conservation Laws*. khauser Verlag. [92](#), [95](#), [98](#), [100](#)
- [33] LeVeque, R. J. (2002). *Finite Volume Methods for Hyperbolic Problems*. Cambridge university press. [92](#), [95](#), [98](#), [100](#)
- [34] Ly, C. and Tranchina, D. (2007). Critical analysis of dimension reduction by a moment closure method in a population density approach to neural network modeling. *Neural Computation*, 19 :2032–92. [xxvii](#)
- [35] Marpeau, F., Barua, A., and Josic, K. (2008). A finite volume method for stochastic integrate and fire models. *Journal of neuroscience*. [xxviii](#), [xxix](#)
- [36] Mckennoch, S., Voegtlin, T., and Bushnell, L. (2009). Spike-timing error backpropagation in theta neuron networks. *Neural Computation*, 21 :9–45. [103](#), [106](#)
- [37] Michel, P., Mischler, S., and Perthame, B. (2005). General relative entropy inequality : an illustration on growth models. *Journal of Mathematic Pures and Applied*. [11](#)

Références bibliographiques

- [38] Mirollo, R. and Strogatz, S. (1990). Synchronization of pulse-coupled biological oscillators. *SIAM j. appl. math.*, 50(4) :1645–1662.
- [39] Newhall, K. A., Kovacic, G., Kramer, P. R., and Cai, D. (2010a). Cascade-induced synchrony in stochastically-driven neuronal networks. *Physical review*, 82. [35](#)
- [40] Newhall, K. A., Kovacic, G., Kramer, P. R., Zhou, D., Rangan, A. V., and Cai, D. (2010b). Dynamics of current-based, poisson driven, integrate-and-fire neuronal networks. *Communications in Mathematical Sciences*, 8 :541–600. [35](#)
- [41] Nykamp, D. Q. and Tranchina, D. (2000a). Fast neural network simulations with population density methods. *Neurocomputing*, 32 :487–492. [xxiii](#)
- [42] Nykamp, D. Q. and Tranchina, D. (2000b). A population density approach that facilitates large-scale modeling of neural networks : analysis and an application to orientation tuning. *Journal of computational neurosciences*, 8 :19–50. [xxii](#), [xxiv](#), [xxv](#), [xxx](#), [5](#), [6](#), [16](#), [38](#), [64](#), [104](#)
- [43] Omurtag, A., Knight, B., and Sirovich, L. (2000). On the simulation of large population of neurons. *Journal of computational*, 8 :51–63. [xxii](#), [xxiii](#), [xxiv](#), [xxv](#), [5](#), [6](#), [15](#), [16](#), [36](#), [37](#), [38](#), [64](#), [103](#), [104](#), [106](#)
- [44] Ostojic, S. (2011). Inter-spike interval distributions of spiking neurons driven by fluctuating inputs. *Journal Neurophysiology*, 106 :361–373. [9](#)
- [45] Ostojic, S. and Brunel, N. (2011). From spiking neuron models to linear-nonlinear models. *PLOS Computational Biology*.
- [46] Ostojic, S., Brunel, N., and Hakim, V. (2009a). How connectivity, background activity, and synaptic properties shape the cross-correlation between spike trains. *Journal of neuroscience*, 29 :10234–10253.
- [47] Ostojic, S., Brunel, N., and Hakim, V. (2009b). Synchronization properties of networks of electrically coupled neurons in the presence of noise and heterogeneities. *Journal of computational neurosciences*, 26 :369–392. [xxix](#)
- [48] Pakdaman, K., Perthame, B., and Salort, D. (2009). Dynamics of a structured neuron population. *Nonlinearity*, 23 :23–55. [11](#)
- [49] Pakdaman, K., Perthame, B., and Salort, D. (2012). Relaxation and self-sustained oscillations in the time elapsed neuron network model. *Preprint*.
- [50] Perthame, B. (2007). *Transport equation in biology*. Birkhauser Verlag. [43](#), [44](#)
- [51] Perthame, B. and Tumuluri, S. M. (2008). Nonlinear renewal equations. *Mathematics Statistics*, 1 :1–32. [11](#)

- [52] Rangan, A. and Cai, D. (2006). Maximum-entropy closures for kinetic theories of neuronal network dynamics. *Physical review Letter*, 96. [xxvii](#)
- [53] Rangan, A., Cai, D., and Tao, L. (2007). Numerical methods for solving kinetic equations of neuronal network dynamics. *Journal of computational Physic*. [xxvii](#)
- [54] Shu, C.-W. (1997). Essentially non-oscillatory and weighted essentially non- oscillatory schemes for hyperbolic conservation laws. *Nasa*. [92](#), [95](#), [98](#), [100](#)
- [55] Sirovich, L. and Knight, B. W. (2011). Spiking neurons and the first passage problem. *Neural Computation*, 23(7) :1675–1703. [9](#)
- [56] Sirovich, L., Omurtag, A., and Knight, B. (2000). Dynamics of neuronal populations : The equilibrium solution. *Journal on Applied Mathematics*, 60 :2009–2028. [xxiv](#), [xxv](#)
- [57] Sirovich, L., Omurtag, A., and Lubliner, K. (2006). Dynamics of neural populations : Stability synchrony. *Computation in Neural Systems*, 17 :3–29. [6](#)
- [58] Wilson, H. R. and Cowan, J. D. (1972). Excitatory and inhibitory interaction in localized populations of model neurons. *Biophysical Journal*. [xix](#), [xx](#), [125](#)