

# Méthodes Mathématiques pour les neurosciences

## Correction du TD 1

Mathieu Galtier      Olivier Faugeras

October 26, 2009

*Veillez reporter toute erreur en envoyant un mail à [mathieu.galtier@sophia.inria.fr](mailto:mathieu.galtier@sophia.inria.fr)*

### Exercice 1 : Question d'unicité

- Il est clair que 0 est solution.
- On cherche une autre solution. Utilisons la méthode de séparation des variables:

$$\begin{aligned}\frac{dh}{dt} &= -A\sqrt{h(t)} \\ \int_{t_0}^t \frac{dh}{\sqrt{h}} &= -A \int_{t_0}^t ds \\ h(t) &= \left( \frac{A}{2}(t_0 - t) + \sqrt{h(t_0)} \right)^2\end{aligned}$$

On vérifie par la suite que cette fonction convient si  $h(t_0) = 0$ .

Il n'y a pas unicité car la fonction racine n'est pas Lipschitzienne proche de 0. Si le réservoir est vide on ne peut pas savoir quand il s'est vidé.

### Exercice 2 : Intégrateur parfait

1. Le nombre d'impulsions est  $n(t) = U(t) - V(t)$ .
2. Étant donné que  $U(t)$  vérifie l'EDO de second membre  $I(t)$  alors il a la forme:

$$U(t) = V_0 + \int_0^t I(s) ds$$

ce qui implique que  $U(t) \sim_{+\infty} t \langle I \rangle$ .

Si  $\langle I \rangle > 0$ ,  $n(t)$  explose car  $V$  est majoré.

Si  $\langle I \rangle < 0$ . On écarte dans un premier temps la possibilité d'une émission d'un nombre infini de spike en temps fini. Pour ce faire on ajoute la condition que  $I$  doit être intégrable sur tout intervalle compact de  $\mathbb{R}$ . On montre dans un deuxième temps que le neurone devient silencieux au bout d'un moment: En effet  $U(t)$  est négatif pour  $t$  suffisamment à cause de la relation d'équivalence ci-dessus. Donc  $V(t) \sim_{+\infty} U(t)$  et donc  $V$  tend vers  $-\infty$ , le neurone ne peut donc émettre une infinité de spikes.

Quand  $\langle I \rangle = 0$ , on ne peut rien dire. En effet,  $I = 0$  ne mène à l'émission d'aucun spike alors que  $I(t) = A(t)\sin(t)$ , avec  $A$  une fonction constante par morceaux (sur les  $[k\pi, (k+2)\pi]$ ) croissant suffisamment vite peut amener à une émission d'un nombre infini de spikes.

3. La fréquence de décharge moyenne sur l'intervalle  $[0, t[$  est  $f(t) = n(t)/t$ .  
On se place à un  $t$  suffisamment grand pour que le crochet  $[]^+$  soit inutile:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{U(t)}{t} - \underbrace{\lim_{t \rightarrow +\infty} \left( \frac{V(t)}{t} - \frac{1}{t} \right)}_{=0} \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{n(t)}{t} \leq \lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{U(t)}{t} - \underbrace{\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{V(t)}{t}}_{=0}$$

Therefore,  $\lim_{t \rightarrow +\infty} f(t) = \langle I \rangle$

**Exercice 3 : Integration Synaptique** À  $t = T$  un premier spike arrive. Donc  $V(T^+) = a$ . Jusqu'à  $2T$ , on a donc

$$V(t) = V(T^+) \exp(-t/\tau)$$

Et  $V(2T^-) = V(T^+) \exp(-\frac{2T-T}{\tau})$ . Et Donc  $V(2T^+) = V(T^+) \exp(-T/\tau) + a$ .  
Par récurrence on montre facilement que

$$V(kT^+) = a \sum_{i=0}^k \exp(-T/\tau)^i$$

En faisant tendre  $k$  vers l'infini et en utilisant la formule qui donne la somme d'une suite géométrique, on trouve que le neurone spike donc si

$$\frac{a}{1 - \exp(-T/\tau)} > \theta$$

Pour trouver le temps du premier spike on cherche  $k \in \mathbb{R}$  tel que

$$\begin{aligned} \frac{a}{1 - \exp(-T/\tau)} - \theta &= a \sum_{i=k}^{+\infty} \exp(-T/\tau)^i \\ \frac{a}{1 - \exp(-T/\tau)} - \theta &= a \exp(-kT/\tau) \frac{1}{1 - \exp(-T/\tau)} \\ k &= \frac{\tau}{T} \ln \left( \frac{a}{a - \theta + \theta \exp(-T/\tau)} \right) \end{aligned}$$

Cependant, le temps du spike doit correspondre avec un numéro de spike (étant donné le système décroissant en l'absence de spike). La solution est donc:  $E(k+1)$ , où  $E$  est la partie entière.

**Exercice 4 : Fréquence de décharge d'integres-et-tiret**

1. Le point d'équilibre du neurone vérifie:  $V = E_L + RI$ . Donc le neurone spike si  $E_L + RI > \theta$ . De plus, on montre facilement que:

$$V(t) = E_L + RI + (V_0 - E_L - RI) \exp(-\frac{t}{\tau})$$

Pour trouver la fréquence de décharge d'un tel neurone on se place à l'instante d'émission d'un spike  $t_s$ . Donc  $V(t_s^+) = V_r$ . La période de démission  $T$  est donnée par l'équation:

$$V(T) = \theta \Leftrightarrow \frac{\theta - E_L - RI}{V_r - E_L - RI} = \exp(-\frac{T}{\tau})$$

Donc la fréquence de décharge est:

$$f_{decharge} = \frac{1}{\tau \ln \left( \frac{E_L + RI - V_r}{E_L + RI - \theta} \right)}$$

2. On commence par introduire  $\tilde{V} = V - \frac{E_L + V_T}{2}$ . L'équation différentielle sur  $\tilde{V}$  sera:

$$\tau \frac{d\tilde{V}}{dt} = \tilde{V}^2 + \tilde{I}$$

où  $\tilde{I} = I - \frac{(E_L - V_T)^2}{4}$ .

On utilise la méthode de séparation des variables:

$$\frac{d\tilde{V}}{\tilde{V}^2 + \tilde{I}} = \frac{dt}{\tau}$$

- Si  $\tilde{I} > 0$ :

$$\left[ \arctan\left(\frac{U}{\sqrt{\tilde{I}}}\right) \right]_{\tilde{V}_0}^{\tilde{V}} = \frac{t}{\tau} \sqrt{\tilde{I}}$$

$$\tilde{V}(t) = \tan\left(\frac{\sqrt{\tilde{I}}t}{\tau} + \arctan\frac{\tilde{V}_0}{\sqrt{\tilde{I}}}\right) \sqrt{\tilde{I}}$$

on considère que  $\tilde{V}_0 = -\infty$ .  $\tilde{V}$  explose quand  $\frac{\sqrt{\tilde{I}}t}{\tau} - \frac{\pi}{2} = \frac{\pi}{2}$  Donc la fréquence de décharge est:

$$f_{\text{decharge}} = \frac{\sqrt{\tilde{I}}}{\tau\pi}$$

- Si  $\tilde{I} < 0$ :

$$\tilde{V}(t) = -th\left(\frac{\sqrt{-\tilde{I}}t}{\tau} + \operatorname{arcth}\frac{\tilde{V}_0}{\sqrt{-\tilde{I}}}\right) \sqrt{-\tilde{I}}$$

pas d'émission de spike.

**Exercice 5 : Le neurone  $\theta$**  On note  $\dot{\theta} = f(\theta, I)$  le système.

- *Recherche des points d'équilibre.* On résoud  $f(\theta, I) = 0$ . Si  $I < 0$  alors  $|\frac{1+I}{1-I}| < 1$ , auquel cas il existe 2 points d'équilibres:

$$\theta_{\pm} = \pm \arccos\left(\frac{1+I}{1-I}\right)$$

- *Stabilité des points d'équilibre.* On cherche le signe de la partie réelle des valeurs propres de  $f$  aux points d'équilibres. Ici le système est unidimensionnel: on a juste besoin du signe de la dérivée de  $f$  par rapport à  $\theta$  aux points d'équilibres:

$$\frac{\partial f}{\partial \theta}(\theta_{\pm}, I) = \sin(\theta_{\pm})(1-I) = \pm(1-I)\sqrt{1-\cos^2(\theta_{\pm})} = \pm 2\sqrt{-I}$$

Donc  $\theta_+$  est instable et  $\theta_-$  est stable.

- Pour  $I > 0$ :  $|\frac{1+I}{1-I}| > 1$ , or un point d'équilibre doit vérifier  $\cos\theta = \frac{1+I}{1-I}$ , ce qui est impossible. Donc il n'y a pas de points d'équilibre. Donc  $f(\theta, I)$  est de signe fixe, positif strictement. Plus précisément  $f(\theta, I) \geq f_{\min}(I) > 0$ . La vitesse de rotation ne tend donc pas vers 0 et le neurone émet des spikes à répétition.

*Calcul de  $\theta$ .* On intègre le système en séparant les variables:

$$t_1 - t_0 = \int_{\theta_0}^{\theta_1} \frac{d\theta}{(1-I)\cos\theta + 1 + I} = \frac{1}{1+I} \int_{\theta_0}^{\theta_1} \frac{d\theta}{1 + \underbrace{\frac{1-I}{1+I}}_{\beta} \cos\theta}$$

on fait le changement de variable  $x = \tan \frac{\theta}{2}$  qui nous permet d'utiliser la formule de l'arc moitié:  $\cos \theta = \frac{1 - \tan^2 \frac{\theta}{2}}{1 + \tan^2 \frac{\theta}{2}}$

$$\begin{aligned} t_1 - t_0 &= \frac{1}{1+I} \int_{\tan \frac{\theta_0}{2}}^{\tan \frac{\theta_1}{2}} \frac{1}{1 + \beta \frac{1-x^2}{1+x^2}} \frac{2dx}{1+x^2} \\ &= \frac{2}{1+I} \int_{\tan \frac{\theta_0}{2}}^{\tan \frac{\theta_1}{2}} \frac{dx}{1 + \beta + x^2(1-\beta)} \end{aligned}$$

On note que  $\frac{1-\beta}{1+\beta} = I$  et que  $\frac{2}{(1+I)(1+\beta)} = 1$ . Ce qui mène à:

$$= \int_{\tan \frac{\theta_0}{2}}^{\tan \frac{\theta_1}{2}} \frac{dx}{1 + (\sqrt{I}x)^2}$$

on fait le changement de variable  $y = \sqrt{I}x$  qui mène à:

$$t_1 - t_2 = \left[ \frac{\arctan(\sqrt{I}x)}{\sqrt{I}} \right]_{\tan \frac{\theta_0}{2}}^{\tan \frac{\theta_1}{2}}$$

Et donc:

$$\theta(t) = 2 \arctan \left( \frac{\tan \left( \sqrt{I}(t - t_0) + \arctan(\sqrt{I} \tan \frac{\theta_0}{2}) \right)}{\sqrt{I}} \right)$$

3. Si  $I = 0$ , le système a un point fixe pour  $\theta = 0$ . Si  $\theta \neq 0$  alors  $f(\theta, 0) > 0$ . Donc si  $\theta < \pi$  il y a émission d'un spike (et un seul). et si  $\theta_0 > \pi$  pas d'émission de spike. Quoi qu'il arrive on se stabilise sur le point  $\theta = 0$ . On dit que  $\theta$  est un point stationnaire d'une orbite homocline.

### Exercice 6 : Equations linéaires

1. *Cas commutatif.* Si  $A$  est constant, la solution est  $x(t) = \exp(-A(t - t_0))x_0$ . Ceci nous pousse à introduire, pour le cas  $A$  non-constant, la solution

$$x(t) = \exp\left(\int_{t_0}^t A(s)ds\right)x_0$$

qui est bien définie sur  $I$  (d'après le théorème de Volterra).

2. *Calcul du déterminant du flot.*

- Montrons dans un premier temps que le flot est linéaire. Pour ce faire il suffira de voir (par le calcul) que  $\psi(t) = \phi_{t_0}^{t_1}(x_0) + \phi_{t_0}^{t_1}(y_0)$  est solution de l'équation (1) pour la condition initiale  $x_0 + y_0$ . Donc par unicité (Cauchy-Lipschitz)  $\psi(t) = \phi_{t_0}^{t_1}(x_0 + y_0)$ . Donc le flot est linéaire et on peut l'écrire comme une fonction matricielle.
- Nous souhaitons utiliser la question précédente. Nous montrons donc maintenant que le déterminant du flot est solution d'une équation différentielle (bien choisie). Comme  $\phi_{t_0}^t$  est linéaire on peut nommer ses colonnes  $X_i(t), i \in \{1..n\}$ .

$$\det \phi_{t_0}^t = \det(X_1, \dots, X_n)$$

Maintenant on calcule  $\frac{d}{dt} \det \phi_{t_0}^t$  :

$$\frac{d}{dt} \det \phi_{t_0}^t = \sum_{i=1}^n \det(X_1, \dots, \dot{X}_i, \dots, X_n) = \sum_{i=1}^n \det(X_1, \dots, AX_i, \dots, X_n)$$

$(X_1, \dots, X_n) \mapsto \sum_{i=1}^n \det(X_1, \dots, AX_i, \dots, X_n)$  est une forme n-linéaire alternée. Cet espace est de dimension 1. Et donc cette fonction est proportionnelle au déterminant.

- Trouvons la valeur du coefficient de proportionnalité. Pour ce faire il suffit de changer de base et de se placer dans la base canonique. Ce coefficient de proportionnalité est donc  $\text{tr}(A)$ .
- On a donc l'équation différentielle:

$$\begin{cases} \frac{d}{dt} \det \phi_{t_0}^t &= \text{tr} A(t) \det \phi_{t_0}^t \\ \det \phi_{t_0}^{t_0} &= 1 \end{cases}$$

L'application de la première question mène au résultat.

3. *Ajout d'un terme de forçage.* On utilise la méthode de variation de la constante pour montrer que  $x(t) = \phi_{t_0}^t x_0 + \int_{t_0}^t \phi_s^{t_0} b(s) ds$ . En effet, une condition nécessaire pour une fonction du type  $h(t) = \lambda(t) \phi_{t_0}^t(x_0)$  de résoudre (2) est que  $\lambda'(t) = \phi_t^{t_0} b(t)$ . Le résultat suit.
4. *Cas non-commutatif.* A faire...