



Master Bio Informatique et Modélisation
1er Année

UE Modèles Mathématiques et Computanniels en Neurosciences

Rapport sur le Modèle LIF exponentielle **(sujet n°9)**

GOLDSTEIN Spencer
MOHAMMAD Izhaar
TRUONG Tran Quoc An

Avec M. Desroches & D. Sheynikhovich
Année 2024 - 2025

INTRODUCTION

La compréhension des mécanismes qui régissent l'émission des potentiels d'action est au cœur des neurosciences computationnelles. Parmi les modèles simplifiés décrivant l'activité électrique neuronale, le modèle *Intègre-et-Tire* (Leaky Integrate-and-Fire, ou LIF) joue un rôle central, grâce à sa simplicité et à sa capacité à reproduire certaines dynamiques réalistes. Proposé dès 1907 par Louis Lapicque, ce modèle précurseur a vu le jour bien avant que l'électrophysiologie des neurones soit pleinement comprise.

Par rapport au modèle IF (Integrate-and-Fire) qui intègre simplement les entrées jusqu'à un seuil, le modèle LIF est plus réaliste : il introduit une "fuite" du potentiel vers une valeur d'équilibre, ce qui rend le neurone sensible non seulement à l'intensité mais aussi à la temporalité des entrées. Ainsi, des stimulations rapprochées dans le temps ont plus de chances de provoquer un pic d'activité.

Dans sa version classique, le modèle LIF suppose que l'intégration des entrées est linéaire, et que le neurone génère un potentiel d'action dès que le potentiel membranaire atteint un seuil fixe. Cependant, cette hypothèse ne reflète pas fidèlement le comportement de neurones biologiques, pour lesquels le seuil peut varier selon le contexte ou l'intensité de la stimulation.

Dans ce projet, nous étudions une version non linéaire du modèle LIF, appelée modèle LIF exponentiel. Ce modèle introduit un terme exponentiel dans l'équation différentielle du potentiel membranaire, permettant de mieux modéliser l'évolution rapide du potentiel à l'approche du seuil.

Nous chercherons à comprendre comment cette non-linéarité influence le comportement du neurone, notamment en ce qui concerne la définition du seuil d'activation et sa dépendance au courant injecté.

Le travail s'organise en deux parties : une première analyse théorique sans courant (partie A), suivie d'une étude du comportement sous stimulation (partie B). Une attention particulière sera portée à la notion de seuil effectif, au calcul du courant rhéobase, et à la comparaison avec le modèle LIF linéaire.

Partie A – Analyse sans courant

Dans le modèle EIF, la dynamique du potentiel de membrane $u(t)$ est décrite par :

$$\tau \frac{du}{dt} = - (u - u_r) + \Delta_T \exp\left(\frac{u - \theta_{rh}}{\Delta_T}\right) + R_m I$$

avec les paramètres $\tau = 10 \text{ mS}$, $u_r = -70 \text{ mV}$, $R_m = 4 \text{ M}\Omega$, $\Delta_T = 1 \text{ mV}$, et $\theta_{rh} = -40 \text{ mV}$. Un potentiel d'action (PA) est généré dès que u dépasse le seuil fixe $\theta_{pa} = -30 \text{ mV}$, puis u est instantanément ramené à u_r .

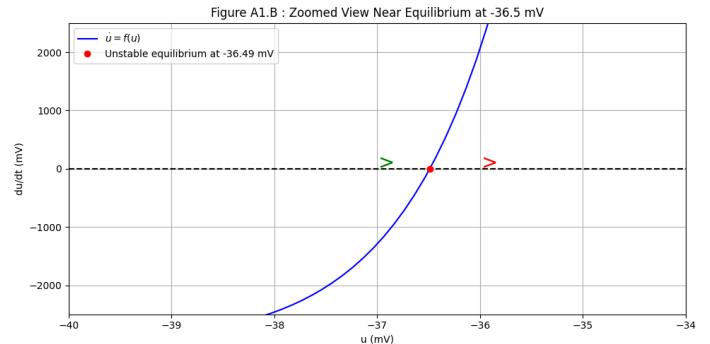
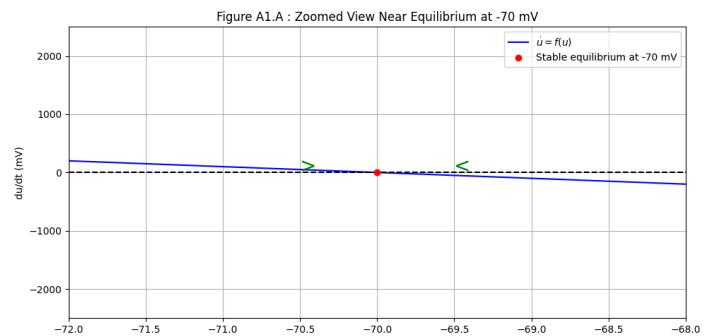
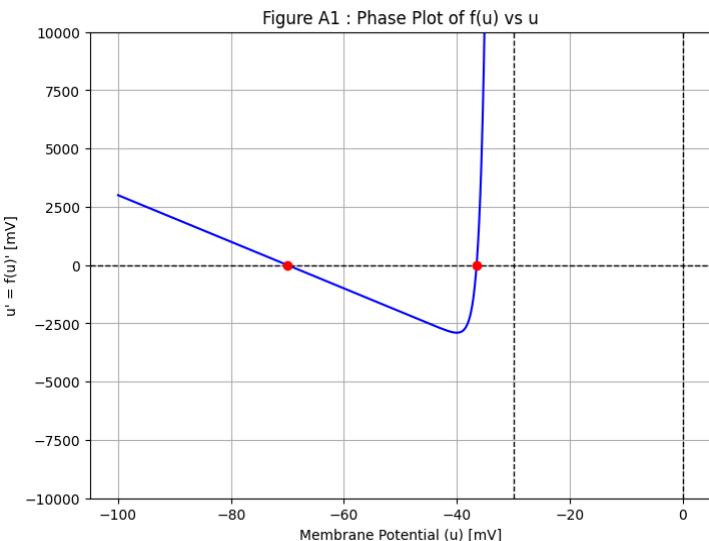
En posant $f(u) = \frac{1}{\tau} [- (u - u_r) + \Delta_T \exp(\frac{u - \theta_{rh}}{\Delta_T}) + R_m I]$ pour $I = 0$ on obtient

$$u' = \frac{1}{\tau} [- (u - u_r) + \Delta_T \exp(\frac{u - \theta_{rh}}{\Delta_T})]$$

Le plan de $f(u)$ en fonction de u présente deux intersections où $f(u) = 0$ (Fig A1) :

- $u_1^* = u_r = -70 \text{ mV}$, un point fixe stable
- $u_2^* \approx -36,5 \text{ mV}$, un point fixe instable

Ces deux valeurs délimitent la zone où le neurone reste au repos ou se dépolarise brutalement vers le PA.



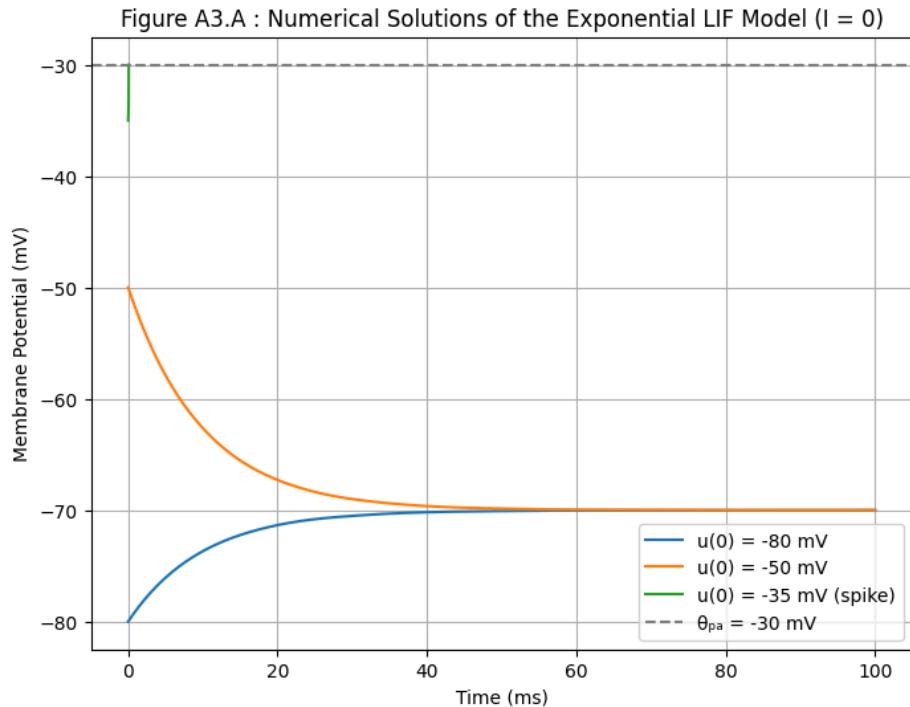
Ensuite, la courbure de $f(u)$ s'évalue par la dérivée seconde $f''(u)$. Au point $u = \theta_{rh}$, nous trouvons un grand coefficient de courbure (de l'ordre de 10^5) qui traduit une montée très abrupte de f lorsque u approche de θ_{rh} .

Le paramètre Δ_T gouverne l'amplitude et la pente de ce terme exponentiel. Le plus Δ_T est petit, plus l'explosion de $f(u)$ est brutale près de θ_{rh} . Il définit donc la transition non linéaire vers le pic du potentiel d'action.

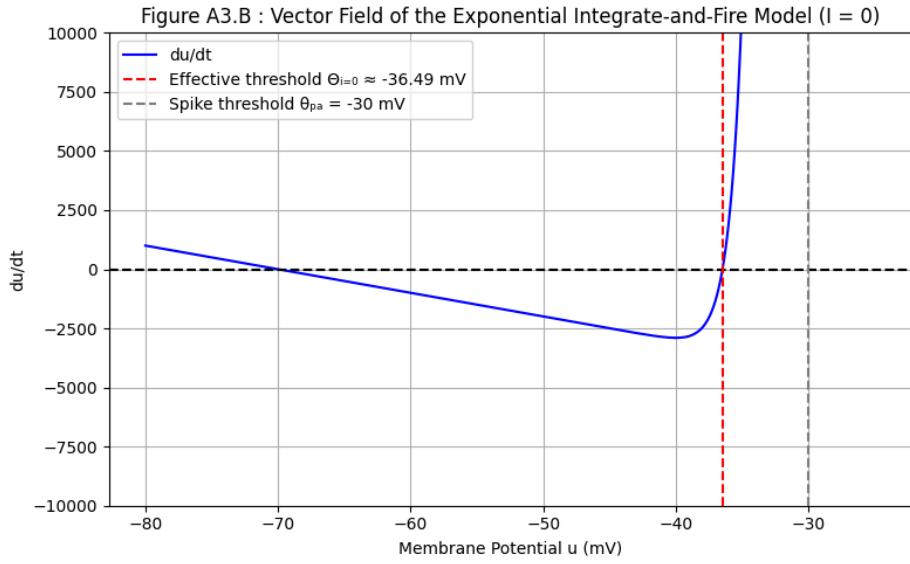
Pour continuer, nous avons tracé numériquement $u(t)$ pour trois conditions initiales sans courant ($I = 0$) (Fig A3.A) :

- $u(0) = -80 \text{ mV}$ et $u(0) = -50 \text{ mV}$, dans lesquels les potentiels convergent rapidement vers $u_r = -70 \text{ mV}$.
- $u(0) = -35 \text{ mV}$, où la trajectoire dévie vers la zone instable et déclenche un PA.

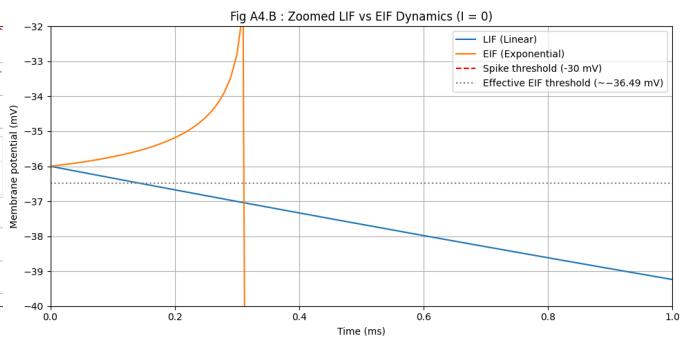
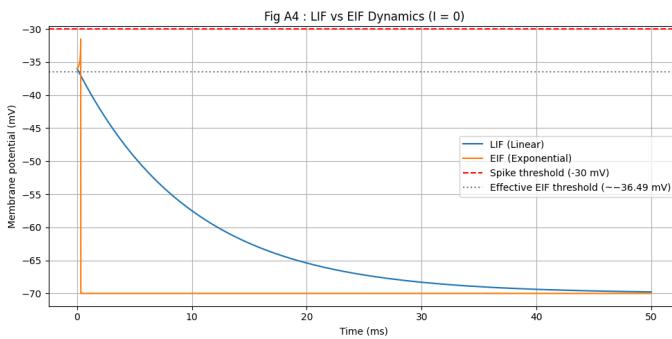
Il est important de noter que bien que le seuil de PA n'ait pas été atteint, le système s'est déjà détourné, comme le montre la montée abrupte du tracé (Fig A3.A).



Cette valeur, que nous notons $\Theta_{I=0}$, le seuil effectif du système, se situe numériquement autour de $-36,5\text{ mV}$, soit la position du point fixe instable (Fig A3.B).



Pour comparer avec le modèle LIF linéaire ($\tau u' = -(u - u_r)$, avec un seuil constant θ_{pa}), le PA est uniquement déclenché lorsque $u(t)$ franchit ce seuil, sans phase de pré-accélération. Nous comparons ces deux comportements dans la Figure A4.B. Dans les neurones biologiques, le seuil de déclenchement n'est pas normalement fixe mais dépend de la dynamique du potentiel. Le modèle exponentiel reflète cela en introduisant un point de bascule instable qui rend le seuil adaptable selon la vitesse de stimulation.



Partie B – Simulation avec courant injecté

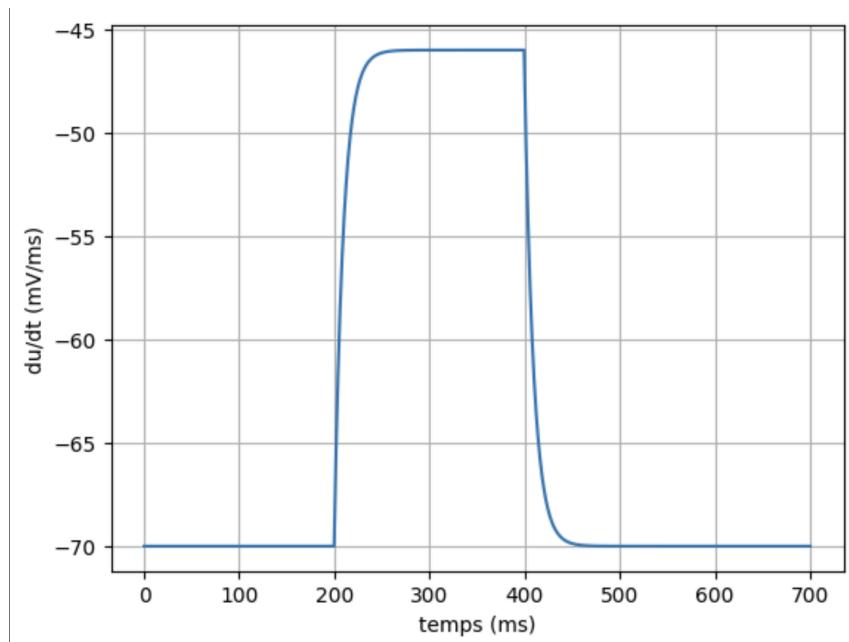
Nous considérons ici le modèle EIF soumis à une **impulsion carrée de courant injecté** entre $t_1 = 100ms$ et $t_2 = 400ms$, d'amplitude $I = 6nA$. Le courant est nul en dehors de cet intervalle, et l'équation différentielle devient alors :

$$\frac{du}{dt} = f(u, t) = - (u - u_r) + \Delta_T \exp\left(\frac{u - \theta_{rh}}{\Delta_T}\right) + R_m I_t$$

où:

- si $100ms \leq t \leq 400ms$, $I_t = 6nA$

Nous avons simulé la trajectoire $u(t)$ pour une condition initiale $u(0) = u_r = -70mV$. Le graphique suivant montre l'évolution du potentiel membranaire pendant la durée de la stimulation :



On observe que le potentiel reste stable à la valeur de repos $u_r = -70 mV$ avant l'application du courant. Lors de l'injection d'un courant carré de 6 nA entre 100 ms et 400 ms, le potentiel membranaire s'élève rapidement, puis se stabilise autour de -45 mV, sans toutefois atteindre le seuil critique pour déclencher un potentiel d'action (généralement autour de -30 mV).

À l'arrêt de la stimulation, le potentiel redescend brusquement à la valeur de repos. Ce comportement reflète une réponse passive de la membrane, insuffisante pour déclencher une activation complète du neurone. Cette simulation montre que l'amplitude de 6 nA ne suffit pas à générer un potentiel d'action, mais induit une dépolarisation transitoire réversible.

Nous avons ensuite analysé les **points fixes** de cette équation sous courant constant $I=6\text{nA}$. Pour calculer les points fixes du système, on va trouver les u^* avec lesquels, notre système est égale à 0:

$$f(u) = -(u - u_r) + \Delta_T \exp\left(\frac{u - \theta_{rh}}{\Delta_T}\right) + R_m I = 0$$

En sachant que:

- $u_r = -70\text{mV}$
- $\Delta_T = 1\text{mV}$
- $\theta_{rh} = -40\text{mV}$
- $R_m = 4\text{m}\Omega$
- $I_0 = 6\text{nA}$

Ainsi nous obtenons:

$$R_m I = 4 \times 10^{-6} * 6 \times 10^{-9} = 24 \times 10^{-2} \text{mV}$$

L'EDO devient:

$$-(u + 70) + \exp(u + 40) + 24 = 0$$

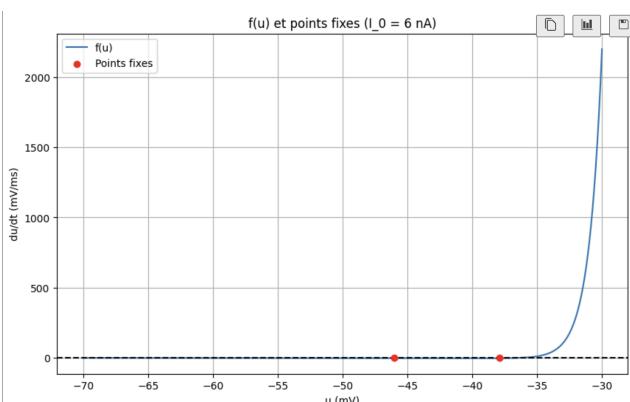
$$\Leftrightarrow \exp(u + 40) = u + 46$$

Soit $g(u) = \exp(u + 40) - (u + 46)$, grâce à notre fonction Python, on obtient les résultats suivant :

```
Points fixes approximatifs : [np.float64(-45.995995995996), np.float64(-37.907907907907905)]
Stabilité des points fixes : ['stable', 'instable']
```

On obtient numériquement deux points fixes :

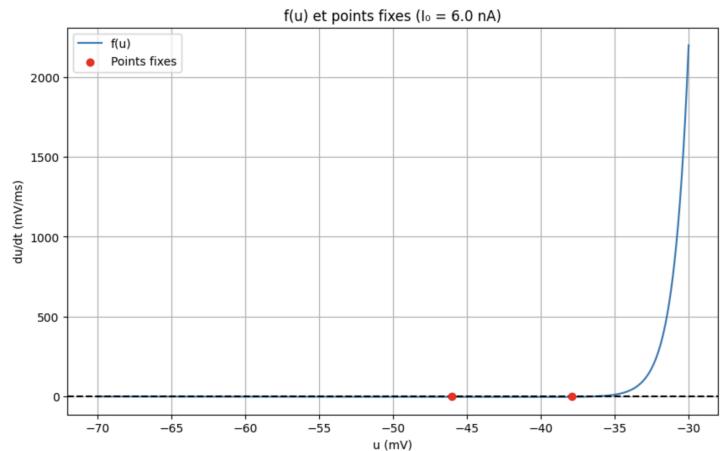
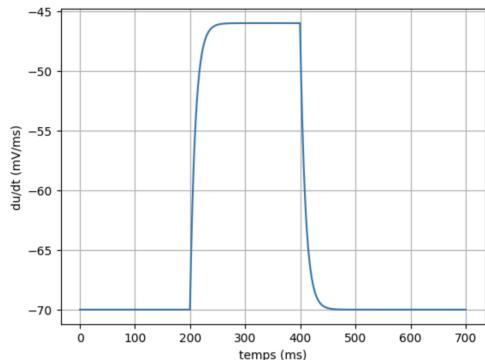
- Un point fixe stable autour de $u_1^* \approx -46\text{ mV}$
- Un point fixe instable autour de $u_2^* \approx -38\text{ mV}$



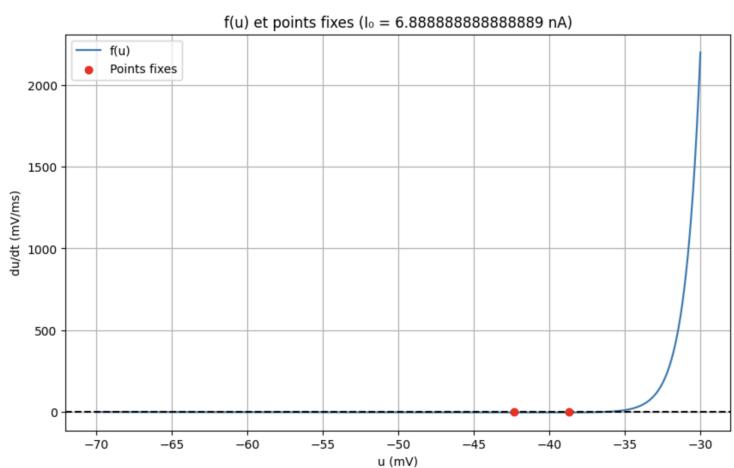
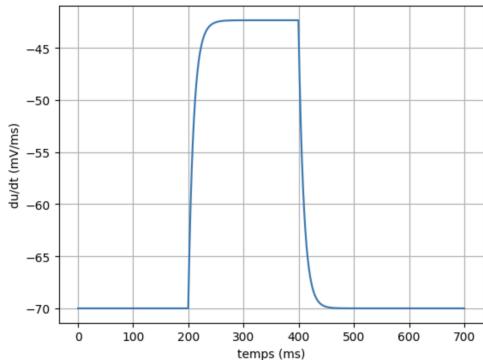
Ces résultats signifie qu'en dessous de u_2^* , le neurone reste au repos, tandis qu'au-dessus, il peut entrer dans une dynamique divergente vers un spike. Le comportement dépend donc de la position initiale du potentiel par rapport à cette frontière instable.

Lorsqu'on augmente progressivement l'amplitude du courant injecté, on observe que les deux points fixes du système (l'un stable, l'autre instable) se rapprochent l'un de l'autre. À partir d'une certaine valeur critique du courant, ces deux points fusionnent puis disparaissent, ce qui empêche le système de rester au repos. Ce comportement correspond à une bifurcation de type col-noeud, caractéristique de la transition vers un régime de décharge périodique.

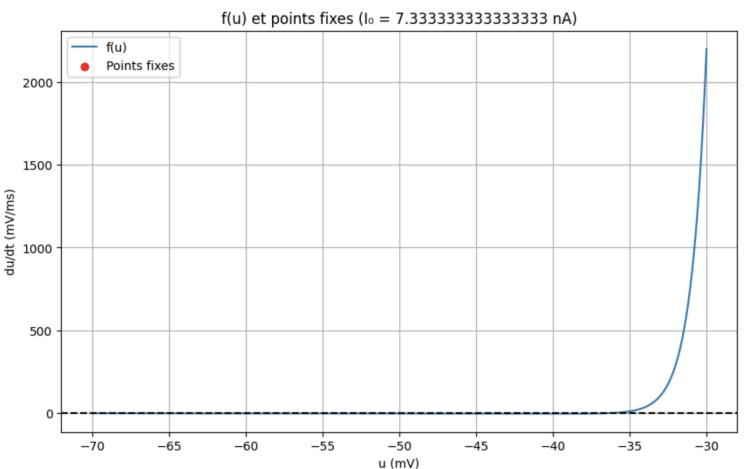
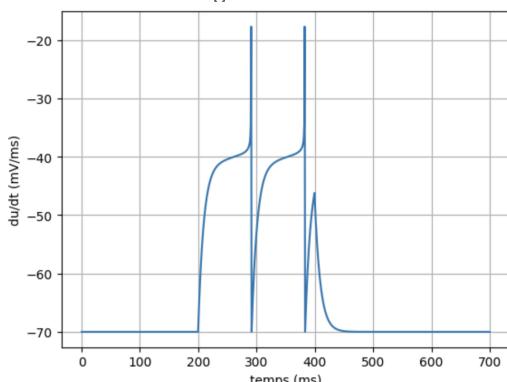
```
Courrant Injecté: 6.0
Points fixes approximatifs : [np.float64(-45.995995995996), np.float64(-37.907907907907905)]
Jacobien des Points fixes : [np.float64(-0.09975113029934103), np.float64(0.7101847256958365)]
```



```
=====
Courrant Injecté: 6.88888888888889
Points fixes approximatifs : [np.float64(-42.35235235235235), np.float64(-38.668668668668666)]
Jacobien des Points fixes : [np.float64(-0.09048549159987432), np.float64(0.2786080561425466)]
```



```
=====
Courrant Injecté: 7.333333333333333
Points fixes approximatifs : []
Jacobien des Points fixes : []
```



Le courant rhéobase correspond au passage du neurones au régime de PAs périodique, il s'agit du moment où la bifurcation se produit. En posant $\dot{u}=0$, et en reprenant l'équation des points fixes, on cherche la valeur de I pour laquelle les deux points fixes se confondent.

On a,

$$h(u) = \exp(u + 40) - (u + 70 - R_m I_{rh})$$

Les conditions pour la bifurcation:

$$\begin{aligned} - \frac{f(u)}{dt} &= 0 \\ - \frac{h(u)}{du} &= 0 \end{aligned}$$

Après calcul de la dérivée, on obtient:

$$\exp(u + 40) = 1$$

$$\Leftrightarrow u = \theta_{rh} = -40mV$$

En remplaçant la valeur obtenue à $h(u)$, on a:

$$h(-40) = \exp(-40 + 40) - (-40 + 70 - R_m I_{rh})$$

$$\Leftrightarrow 1 - (30 - R_m I_{rh})$$

Avec $R_m = 4m\Omega$, il devient:

$$1 = 30 - 4 * I_{rh}$$

$$I_{rh} \approx 7.25nA$$

Par ces calculs, notre courant rhéobase $I_{rh} \approx 7.25nA$. Le courant rhéobase correspond au seuil minimal à partir duquel le neurone peut émettre des potentiels d'action de manière répétée. On observe dans nos graphiques précédent que pour $I < I_{rh}$, il existe deux points fixes (stable et instable). Et pour $I > I_{rh}$, la dynamique devient monotone vers un comportement périodique de type spiking.

Seuil	Signification
$\theta_{pa} = -30mV$	Seuil arbitraire pour simuler un spike
$\theta_{rh} = -40mV$	Seuil de rhéobase, point de bifurcation
$\theta_{I=0} \approx -36.5 mV$	Seuil effectif sans courant, limite instable

Dans le modèle LIF exponentiel, plusieurs seuils interviennent, mais ils n'ont pas le même statut ni la même signification.

Le seuil θ_{pa} correspond à une valeur arbitraire imposée dans le modèle pour signaler l'émission d'un potentiel d'action. Il sert de condition numérique : dès que le potentiel membranaire le dépasse, un spike est considéré comme déclenché.

En revanche, le seuil θ_{rh} , appelé seuil de rhéobase, reflète une propriété intrinsèque de la dynamique du neurone. C'est le point à partir duquel le terme exponentiel de l'équation devient significatif. Si le potentiel dépasse cette valeur dans certaines conditions, cela provoque une bifurcation dynamique menant à l'émission de potentiels d'action répétés.

Le seuil effectif $\theta_{I=0}$ correspond à la valeur de potentiel à partir de laquelle, en l'absence de courant injecté, le neurone ne revient plus à l'état de repos mais entre dans une dynamique de dépolarisation irréversible. Ce seuil n'est pas fixé a priori dans le modèle, mais dépend des paramètres de l'équation et du contexte de stimulation : c'est un seuil émergent.

Ainsi, le courant rhéobase représente la valeur minimale du courant nécessaire pour rendre le neurone excitable de manière durable. Il marque la transition vers un régime de spiking périodique et peut être vu comme un équivalent simplifié de l'activation des canaux ioniques dans un modèle plus réaliste.

Après avoir étudié la dynamique du modèle exponentiel sous stimulation et déterminé les différentes notions de seuil, il est pertinent de comparer ce comportement à celui d'un neurone modélisé de manière plus simple.

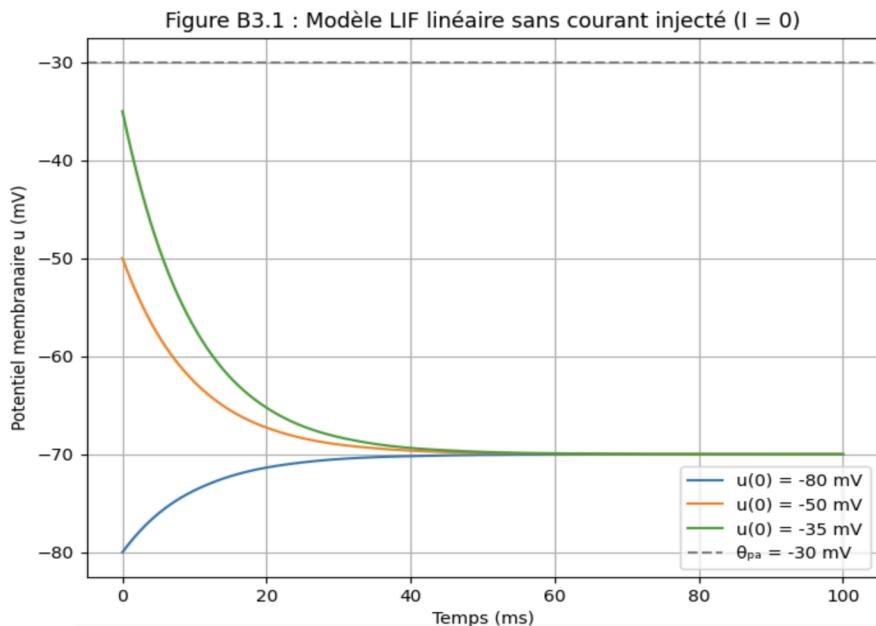
Dans la section suivante, nous étudions donc le modèle LIF linéaire, en analysant sa réponse à des conditions similaires, afin de mieux comprendre les effets du terme exponentiel sur la dynamique neuronale. Cette comparaison nous permettra d'identifier les limites du modèle linéaire, notamment en ce qui concerne la capacité à générer des potentiels d'action et la dépendance du seuil à la stimulation.

Le modèle LIF linéaire est donné par l'équation différentielle suivante : $\tau \frac{du}{dt} = -(u - u_r) + R_m \cdot I(t)$

Sans courant injecté l'équation est égale à : $\tau \frac{du}{dt} = -(u - u_r) \Rightarrow \frac{du}{dt} = \frac{-(u - u_r)}{\tau}$

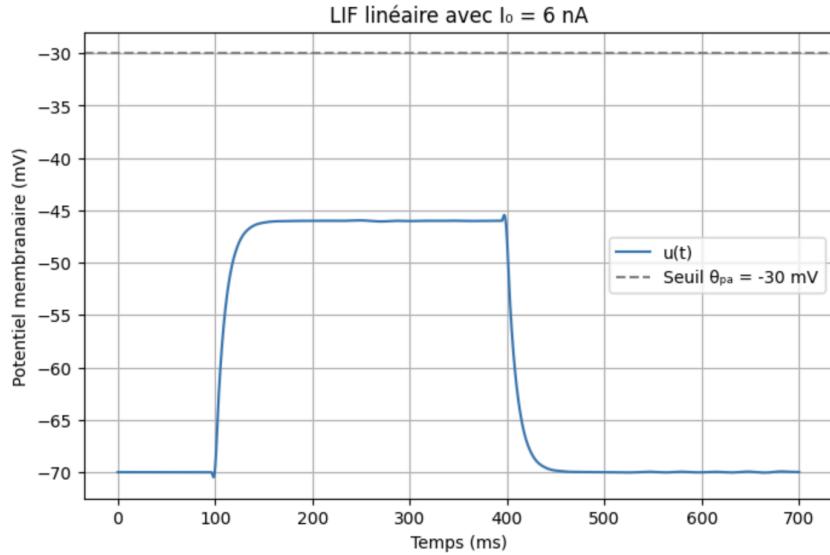
Nous avons simulé le modèle LIF linéaire en l'absence de courant injecté pour trois conditions initiales : $u(0) = -80$ mV, -50 mV et -35 mV.

Dans les trois cas, on observe que le potentiel membranaire tend progressivement vers le potentiel de repos sur $= -70$ mV sans jamais atteindre le seuil de déclenchement $\theta_{pa} = -30$ mV.



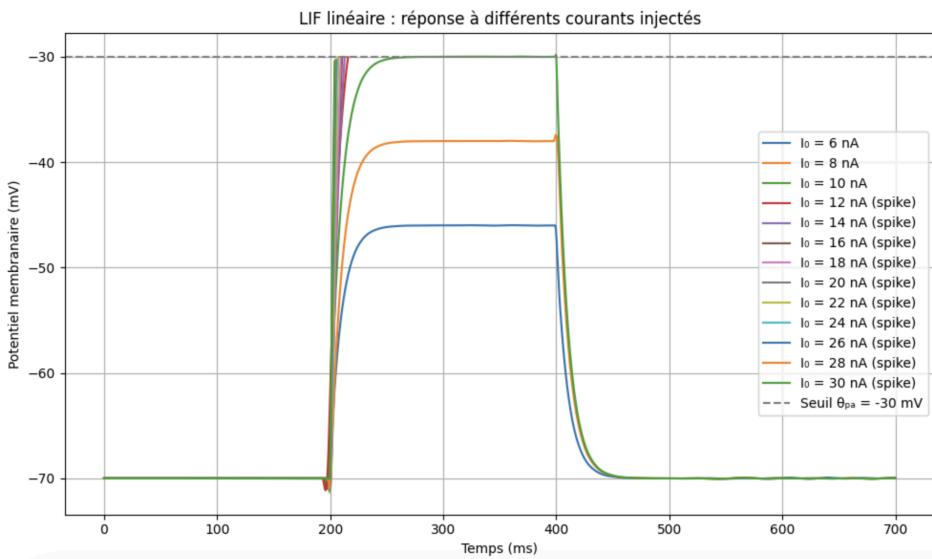
Le système se stabilise de manière monotone vers l'équilibre, sans générer de potentiel d'action. Cette dynamique illustre l'effet "fuyant" du modèle linéaire : en l'absence de stimulation, le neurone revient naturellement vers son état de repos, quelle que soit la condition initiale. Contrairement au modèle exponentiel vu en partie A.3, aucune divergence rapide ou "emballement" du potentiel n'est observée ici. Cette différence traduit le rôle central du terme exponentiel dans l'apparition spontanée de potentiels d'action : dans le modèle linéaire, l'émission de spikes nécessite impérativement un courant injecté suffisant.

Pour une impulsion carrée de courant entre $t_1 = 100\text{ms}$ et $t_2 = 400\text{ms}$, avec l'amplitude $I_0 = 6\text{nA}$:



On observe que le modèle LIF linéaire réagit en élevant progressivement son potentiel membranaire. Toutefois, pareillement au modèle exponentiel, cette stimulation n'est pas suffisante pour atteindre le seuil θ_{pa} . Aucun potentiel d'action n'est déclenché dans cette configuration, ce qui illustre une sensibilité faible du modèle linéaire à des courants modérés.

En testant différentes valeurs d'impulsion de courant dans le modèle LIF linéaire, on observe que le potentiel membranaire reste en dessous du seuil jusqu'à environ $I_0 = 12\text{nA}$.



C'est à partir de cette valeur que le neurone atteint θ_{pa} et déclenche un spike.

Ce courant correspond au rhéobase du modèle linéaire, qui apparaît ici plus élevé que dans le modèle exponentiel étudié précédemment ($I_0 = 12\text{nA} > I_r \approx 7.25\text{nA}$). Ce résultat illustre la plus faible sensibilité du modèle linéaire aux faibles stimuli. Contrairement au modèle exponentiel, le modèle linéaire nécessite un courant injecté suffisamment élevé pour franchir directement un seuil fixe. Il ne présente pas de point de bascule ou de seuil émergent : la dynamique reste linéaire jusqu'au dépassement explicite de θ_{pa} .

En faisant le calcul analytique du rhéobase pour le modèle LIF linéaire, on part de :

$$\tau \frac{du}{dt} = - (u - u_r) + R_m I$$

Le neurone spike quand $u(t)$ atteint le seuil θ_{pa} .

Pour trouver le plus petit courant I tel que le potentiel converge vers θ_{pa} , on cherche l'état stationnaire (point fixe) :

$$\text{En posant } \dot{u}=0, - (u^* - u_r) + R_m I = 0 \Rightarrow u^* = u_r + R_m I$$

$$\text{On impose que } u^* = \theta_{pa}, \text{ ce qui donne : } I_{rh}^{lin} = \frac{\theta_{pa} - u_r}{R_m}$$

Avec :

$$\theta_{pa} = -30\text{mV} = -0.03\text{V}$$

$$u_r = -70\text{mV} = -0.07\text{V}$$

$$R_m = 4 \text{ M}\Omega = 4 \times 10^6 \Omega$$

$$I_{rh}^{lin} = \frac{-0.03 - (-0.07)}{4 \times 10^6} = \frac{0.04}{4 \times 10^6} = 10 \times 10^{-9} \approx 10nA$$

Cette valeur correspond parfaitement à ce qu'on a observé numériquement (entre 10 et 12 nA).

Dans le modèle LIF linéaire, le potentiel d'action est déclenché dès que le potentiel membranaire atteint le seuil θ_{pa} , fixé ici à -30 mV. Nos simulations montrent que le neurone n'émet de PA que lorsque $u(t)$ atteint précisément cette valeur : il s'agit donc d'un seuil fixe et explicite.

Contrairement au modèle exponentiel où le seuil peut émerger de la dynamique non linéaire et varier selon le contexte, le modèle linéaire impose un seuil constant, indépendant de la forme du courant injecté ou de l'état initial du neurone.

Cela illustre une différence importante entre les deux modèles : le LIF linéaire n'intègre pas la notion de seuil effectif dépendant du contexte, contrairement à des modèles plus réalistes comme le LIF exponentiel.

CONCLUSION

Dans ce projet, nous avons étudié deux versions du modèle "Intègre-et-Tire" : le modèle LIF exponentiel et le modèle LIF linéaire.

L'objectif était de comprendre comment la structure de l'équation différentielle influe sur la dynamique du potentiel membranaire et la capacité du neurone à générer des potentiels d'action.

À travers une analyse théorique et numérique, nous avons mis en évidence que le modèle exponentiel présente un comportement plus riche et plus réaliste. En effet, nous avons observé qu'à partir d'un certain courant minimal (rhéobase $\approx 7,25$ nA), la solution diverge exponentiellement vers un potentiel d'action, traduisant un seuil d'excitabilité dynamique. Ce seuil n'est pas fixe, mais dépend du courant : plus le courant est élevé, plus le neurone déclenche rapidement un potentiel d'action. Nous avons également mis en évidence un point de bifurcation col-noeud : pour des courants inférieurs à la rhéobase, deux points fixes sont présents — l'un stable et l'autre instable — tandis qu'au-delà de la rhéobase, il n'existe plus de point fixe, ce qui entraîne un emballement du potentiel membranaire.

En revanche, dans le modèle linéaire, aucun seuil intrinsèque n'est présent dans l'équation différentielle. L'émission d'un potentiel d'action est donc définie artificiellement en imposant une valeur seuil fixe (θ_{pa}). Ce modèle ne présente pas de bifurcation, et le courant rhéobase nécessaire pour franchir le seuil est plus élevé (≈ 12 nA). Nous avons également observé que le seuil de déclenchement est ici indépendant du courant injecté, contrairement au modèle exponentiel.

Bibliographie

Gerstner, Wulfram, and Werner Kistler. "5.2 Exponential Integrate-and-Fire Model." Neuronal Dynamics, <https://neuronaldynamics.epfl.ch/online/Ch5.S2.html>.