

# Simulation d'un réseau de neurones biologiques en présence de substances psychoactives

ARE DYNAMIC 2018 - L1 UPMC

WEBER Benjamin et CAO Song Toàn

# Sommaire

<b>I</b>	<b>Préambule</b>	<b>2</b>
0.1	Introduction . . . . .	3
0.2	Genèse du projet . . . . .	3
0.3	Contributions . . . . .	3
<b>II</b>	<b>Etude biologique d'un neurone</b>	<b>5</b>
0.4	Caractéristiques d'un neurone biologique . . . . .	6
0.5	Fonctionnement d'un neurone . . . . .	7
0.6	Action des substances psychoactives . . . . .	9
<b>III</b>	<b>Comparaison de la modélisation mathématique d'un réseau neuronal avec un réseau biologique</b>	<b>10</b>
0.7	Modélisation mathématique actuelle des réseaux de neurones . . . . .	11
0.7.1	Modélisation d'un unique neurone . . . . .	11
0.7.2	Modélisation de plusieurs neurones . . . . .	13
0.8	Différences avec le modèle biologique . . . . .	13
<b>IV</b>	<b>Modélisation d'un réseau neuronal biologique</b>	<b>14</b>
0.9	Une première modélisation simplifiée . . . . .	15
0.9.1	Points d'ancrages . . . . .	15
0.9.2	Principe . . . . .	16
0.9.3	Modélisation mathématique . . . . .	17
0.9.4	Fonctionnement algorithmique . . . . .	21
0.9.5	Exemple . . . . .	21
0.10	Remarques sur la matrice $C$ . . . . .	24
0.11	Modélisation des effets d'une substance psychoactive . . . . .	25
0.11.1	Exemple : . . . . .	27
0.11.2	Fonctionnement algorithmique . . . . .	29
0.12	Modélisation tenant compte du temps de décroissance du potentiel . . . . .	30
0.12.1	Défaut de la modélisation simplifiée . . . . .	30
0.12.2	Explications de la création d'un potentiel d'action . . . . .	30
0.12.3	Mise en équation . . . . .	36
0.12.4	Modélisation de la décroissance du potentiel en l'absence d'un potentiel d'action . . . . .	45
0.12.5	Prérequis pour l'algorithme . . . . .	48
<b>V</b>	<b>Utilisation de la matrice <math>C</math>, matrice des relations du réseau de neurones</b>	<b>54</b>
0.13	Initialisation de la matrice $C$ . . . . .	55
0.14	Représentation graphique des modélisations . . . . .	55

# Partie I

## Préambule

## 0.1 Introduction

Etabli en 1952 le modèle de Hodgkin-Huxley simulant le comportement électrique d'un neurone, demeure le plus complet. Pour autant, son entièreté le rend difficile à exploiter, aussi bien pour les interprétations que pour les calculs. Nous nous proposons alors, à partir d'une compréhension certes limitée par le temps mais non moins approfondie, d'obtenir des résultats similaires au cas biologique à l'aide d'un modèle simple.

Une fois un tel modèle établi, nous ajouterons une perturbation dans notre système de neurones simulés afin d'en étudier les effets. Cette perturbation est à mettre en correspondance avec l'ingestion de substances psychoactives par un organisme vivant, bien que les notions ne soient pas semblables entre les deux systèmes.

## 0.2 Genèse du projet

Avant de commencer tout travail de modélisation, nous avons survolé le comportement de surface d'un neurone. De nos recherches, nous nous sommes naturellement orientés vers les réseaux de neurone dédiés à l'apprentissage, le "deep learning". Cette digression s'est avérée utile pour se familiariser avec les outils mathématiques utilisés mais le modèle actuel employé diffère bien trop du modèle biologique. Puis, nous avons pu trouver une modélisation simple d'un neurone. Cette modélisation n'était certainement pas optimisée pour un traitement informatique, notre premier travail fut donc de rendre ce modèle exploitable par un système informatisé. Malgré sa simplicité, ce modèle nous a tout de même permis d'introduire de nombreux objets utilisés par la suite.

Pour autant, le modèle était trop simpliste, il ne modélisait que le comportement apparent d'un neurone; ce qui pose de nombreux problèmes explicités ultérieurement. Succinctement, le pas de temps de cette modélisation qui lui confère sa simplicité est aussi son problème. En effet, avec ce pas de temps trop grand, le modèle ne faisait que représenter les comportements apparents, donc incomplets, d'un neurone. Par la suite, il a fallu réduire ce pas de temps. En conséquence, nous avons dû prendre en compte le fonctionnement des mécanismes internes d'un neurone. Nous avons donc effectué de nouvelles recherches pour comprendre l'interaction des différents mécanismes élémentaires. Toutefois, notre but n'est certainement pas de modéliser le fonctionnement de chaque mécanisme de manière indépendante, mais plutôt d'arriver à une approximation des interactions entre mécanismes afin de simplifier les calculs.

La partie traitant des interactions entre mécanismes s'est révélée difficile de compréhension et représente donc une partie complexe à lire. Pour autant, nous sommes parvenus à prendre en compte le comportement global de ces mécanismes en arrivant à une modélisation ne traitant que d'une succession de droites et de quelques conditions dans la partie algorithmique.

## 0.3 Contributions

Mes recherches m'ont permis d'élaborer l'adaptation matricielle (utile pour l'implémentation) de la première modélisation. Le travail d'implémentation de Cao a permis de soulever des incohérences dans les modélisations que j'ai dû corriger, voir totalement remodeler avec de nouvelles recherches. J'ai participé à la correction des premières implémentations de Cao, qui a continué l'optimisation des codes et la création d'une interface graphique regroupant différentes fonctionnalités propre à notre modélisation.

Ce fut un long va et vient d'échanges très fructueux entre nous deux, aussi bien sur la partie algorithmique que sur la partie théorique afin d'arriver à une modélisation satisfaisante comme le montre la figure 1.

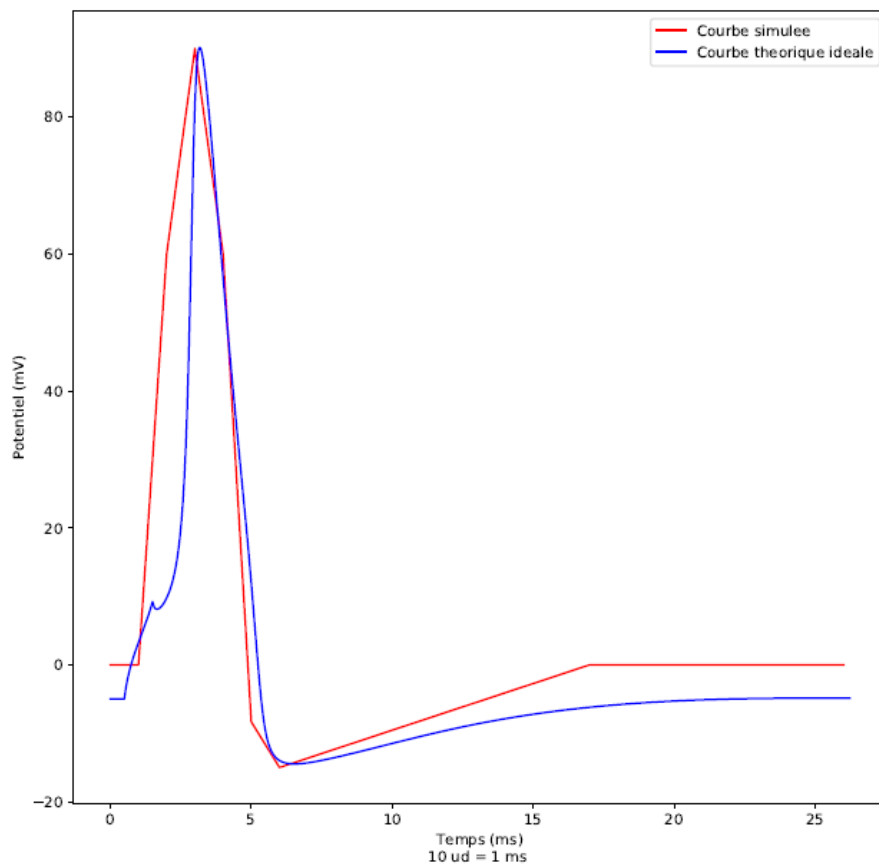


Figure 1: Comparaison de l'évolution du potentiel d'un neurone au cours du temps dans le cas de notre modélisation et dans le cas biologique

Toutefois, la modélisation que nous avons créée ici ne prend pas en compte tous les phénomènes propres à un réseau de neurones biologiques. Pour autant, elle modélise fidèlement le comportement d'un neurone isolé. Pour se rapprocher de la réalité, il faudrait prendre en compte les nombreux phénomènes apparaissant dans un réseau biologique comme la plasticité synaptique à court et long terme. Mais ces phénomènes peuvent être modélisés à partir de cette dernière. En d'autres termes, cette modélisation nous servira de base pour d'autres modèles mathématiques, au vu des résultats.

## Partie II

# Etude biologique d'un neurone

## 0.4 Caractéristiques d'un neurone biologique

Les neurones ([3] et [5]) permettent de relayer les informations de l'environnement extérieur perçues, vers différentes parties de l'organisme.

Un neurone est une cellule constituée :

- d'un corps cellulaire
- d'un noyau, contenu dans le corps cellulaire
- de dendrites
- d'un axone

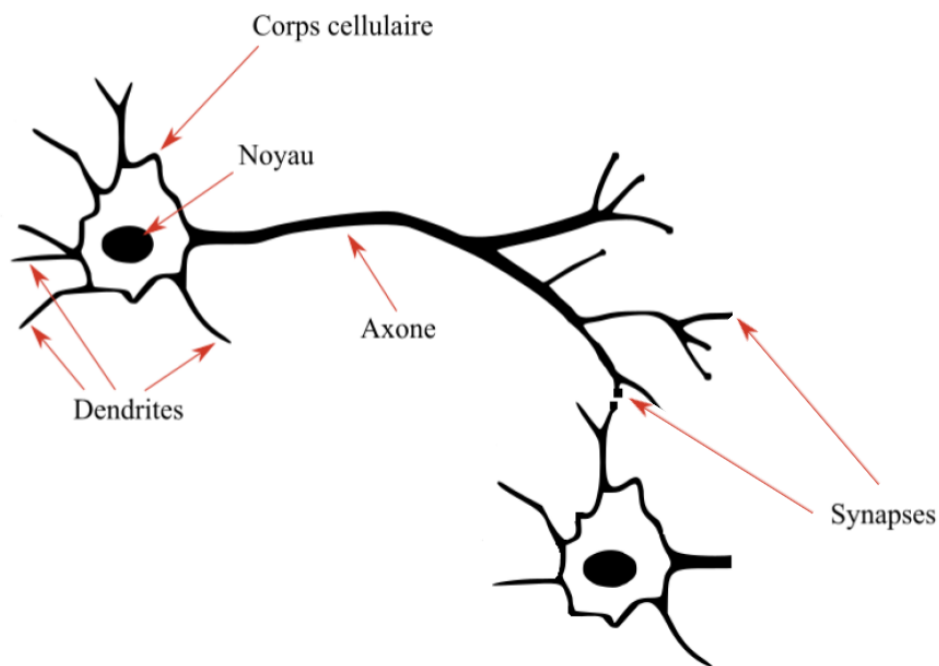


Figure 2: Structure d'un neurone biologique

**Les dendrites** sont des ramifications permettant à la cellule nerveuse de recevoir les informations, sous forme chimique, de la part des autres neurones ; elles peuvent être assimilées à des antennes. Les dendrites sont uniquement affectées à la réception de messages chimiques (d'informations) et non à leurs émissions. Ainsi, les relations entre neurones sont asymétriques en général (un neurone peut envoyer une information à un autre neurone, sans que celui-ci puisse communiquer avec le premier neurone).

**L'axone** est la partie du neurone permettant l'émission d'un message sous forme électrique. Le courant électrique y circule, en outre, grâce à la présence d'ion sodium  $Na^+$ . L'axone se scinde en de nombreuses ramifications en direction de différents neurones permettant alors le passage d'une information d'un neurone à plusieurs autres neurones. Cette information conduite électriquement par l'axone est alors reçue chimiquement par les dendrites des autres neurones.

Cette conversion d'un message électrique en un message chimique est assurée par les synapses.

**Les synapses** permettent donc la conversion d'un signal électrique en un signal chimique. Dans les faits, des canaux calciques (que l'on peut considérer comme des portes s'ouvrant lorsqu'elle perçoit un courant électrique, des ions  $Ca^{2+}$ ) présents sur la membrane (qui peut être vue comme une séparation quasi imperméable entre l'intérieur du neurone et l'extérieur) de l'axone permettent la libération d'ions calcium  $Ca^{2+}$  lorsqu'un courant électrique les active. Dès lors, lorsque le neurone s'active, c'est-à-dire qu'il émet un courant électrique aussi appelé potentiel d'action, il active ces canaux libérant brutalement une dose massive d'ion  $Ca^{2+}$  dans le synapse.

A l'intérieur de la synapse se trouvent les vésicules présynaptiques contenant les neurotransmetteurs (les molécules chimiques permettant la transmission du signal aux autres neurones). Ces vésicules ne peuvent pas traverser la membrane plasmique de la synapse; ils restent donc à l'intérieur de la synapse. Toutefois, la présence d'ions  $Ca^{2+}$  permet la fusion des membranes des vésicules avec la membrane plasmique entraînant alors le déversement du contenu des membranes (les neurotransmetteurs) en dehors du synapse. Pour simplifier, les membranes autrefois imperméables aux charges deviennent perméables en présence d'ions  $Ca^{2+}$  lorsqu'elle sont en contact l'une avec l'autre.

Remarquons que la différence de potentiel entre la forte présence d'ion  $Ca^{2+}$  à l'extérieur de la membrane de l'axone et sa faible présence à l'intérieur entraîne une grande force électromotrice poussant les ions  $Ca^{2+}$  à se déplacer vers la synapse et donc permettant la fusion des membranes plastiques (sans quoi les ions  $Ca^{2+}$  ne rentreraient pas dans la synapse mais resteraient en dehors).

Le fonctionnement d'une synapse est représenté sur la figure 3.

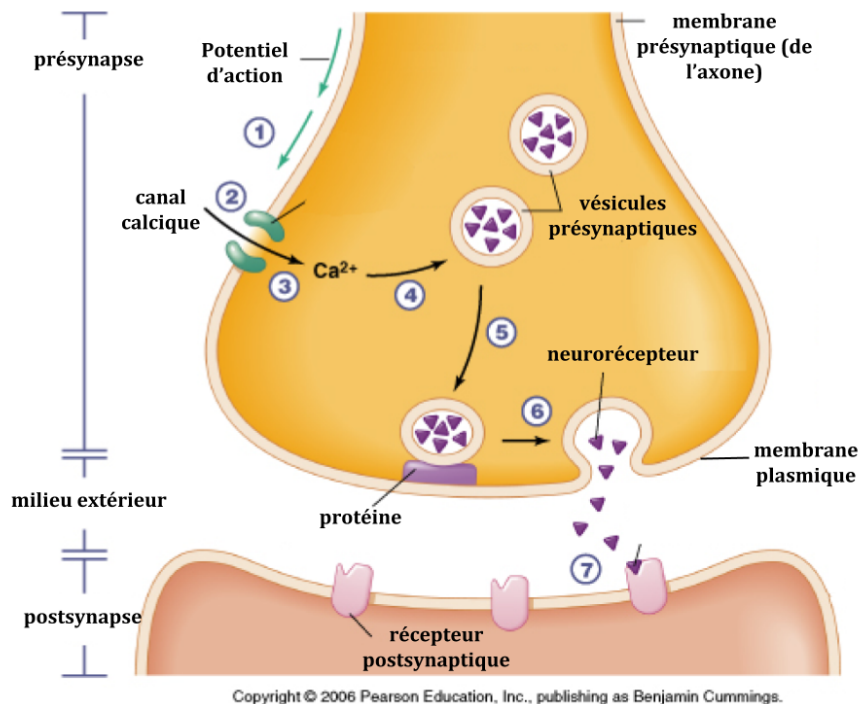


Figure 3: Fonctionnement d'une synapse

## 0.5 Fonctionnement d'un neurone

- Lorsqu'une dendrite perçoit un ou plusieurs neurotransmetteurs, elle va procéder à une conversion, cette fois ci, chimique-électrique. Dès lors, chaque dendrite d'un neurone va avoir un potentiel différent (selon qu'elle a été fortement sollicitée ou non ; qu'elle a perçu un plus ou moins grand nombre de neurotransmetteurs). Le neurone en lui-même va procéder à une somme, en sommant à chaque instant le potentiel associé aux dendrites.
- Si le potentiel total est supérieur ou égal à un certain seuil, appelé seuil critique de dépolarisation, alors le neurone va émettre un signal électrique, un potentiel d'action, transmis aux autres neurones par l'intermédiaire de l'axone. En d'autres termes, par cette action, le neurone va libérer son potentiel, se décharger, se dépolariser.



En fait, le neurone procède à une sommation spatiale et temporelle. Spatiale car la somme prend en compte, par l'intermédiaire de ses dendrites, le potentiel des autres neurones dans l'espace et temporelle car une fois le neurone dépolarisé, son potentiel ne chute pas immédiatement à sa valeur au repos. Après une dépolarisation, il s'en suit une lente décroissance (de l'ordre de quelques millisecondes) du potentiel. Alors, si un potentiel d'une dendrite n'aurait pas suffi à enclencher seul la dépolarisation du neurone, il se peut qu'après une autre stimulation d'une des entrées le potentiel total soit encore assez élevé pour permettre de franchir le seuil critique.

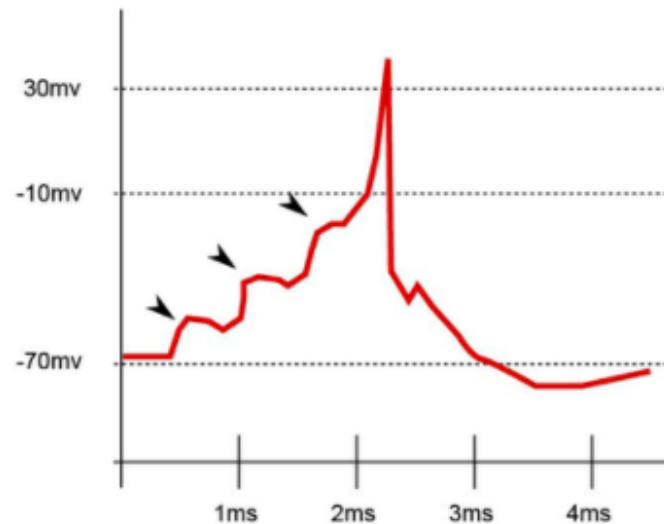


Figure 4: Courbe de l'activité électrique d'un neurone au cours du temps

La figure 4 présente l'évolution du potentiel d'un neurone au cours du temps. Chaque flèche noire représente la réception d'un nouveau signal de la part d'une dendrite. On constate donc qu'un seul signal ne peut pas seul faire franchir le seuil critique au neurone, mais il faut la réception très peu espacée dans le temps de 3 signaux pour le franchir.

Il faut également dire qu'après une dépolarisation le neurone devient inefficace pour la réception de messages pendant une période de 1 milliseconde. En effet, après une dépolarisation, le neurone ne prendra pas en compte le potentiel de ses entrées (le potentiel des dendrites) pendant 1 ms. Il s'en suit que nous utiliserons ce temps comme pas de temps de simulation.

A présent, nous devons comprendre qu'un même neurotransmetteur peut avoir deux effets très distincts. Cela est dû à l'existence de deux types de récepteurs postsynaptiques (les récepteurs permettant de recevoir un message de la part d'un neurone).

- Certains vont, après avoir été activé par des neurotransmetteurs, abaisser le potentiel du neurone. En d'autres termes, il va y avoir une diminution de l'excitabilité de la cellule (on parle de potentiel postsynaptique inhibiteur).
- D'autres vont induire une augmentation du potentiel (on parle de potentiel postsynaptique excitateur).

Ainsi, les potentiels pris en compte dans la sommation effectué par le neurone de la figure 4 étaient des potentiels postsynaptiques excitateurs.

À ce stade nous devons préciser que l'intégralité de nos recherches s'appuient sur des courbes schématiques de l'évolution du potentiel d'un neurone. La réalité est tout autre car nous n'obtenons pas les mêmes courbes comme le montre la figure 5. Cette différence est en fait provoquée par les instruments de mesure actuellement utilisés.

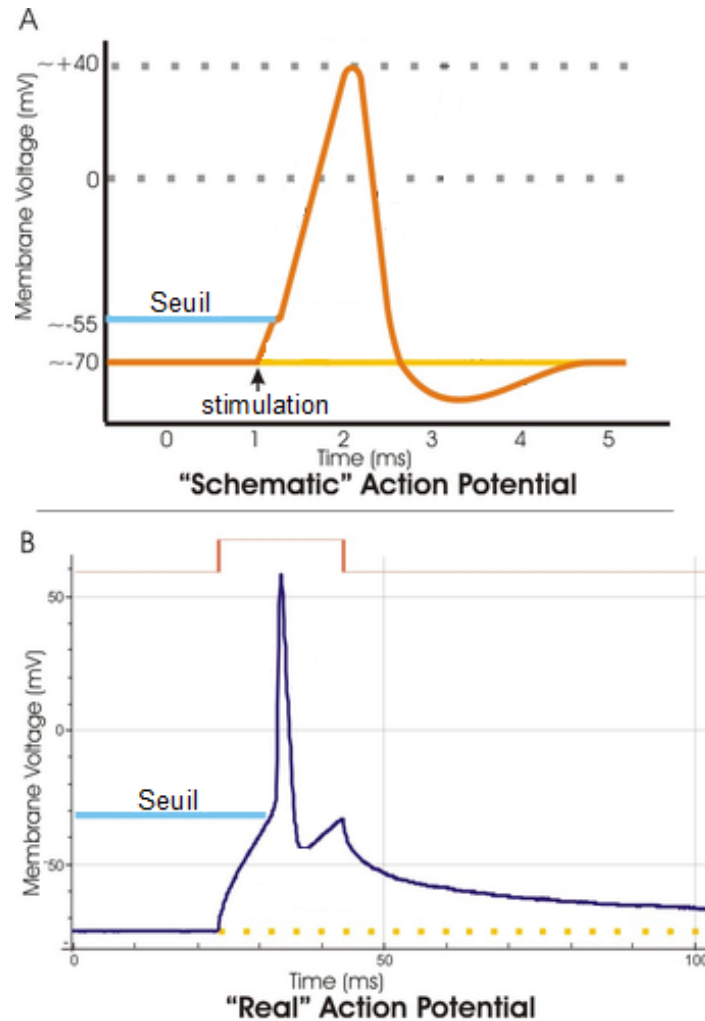


Figure 5: Comparaison de l'activité électrique d'un neurone idéalisé et réel au cours du temps (Wikipédia)

## 0.6 Action des substances psychoactives

Les substances psychoactives telles la drogue ou l'alcool ont deux effets notables. Ils vont se lier aux récepteurs postsynaptiques pour provoquer deux types d'effets :

- soit les récepteurs touchés ne sont plus sensibles à la réception de neurotransmetteurs, car les récepteurs sont bloqués par une molécule dans la substance
- soit les molécules de la substance vont entraîner une hyperactivité des récepteurs en simulant la réception quasi-continue de neurotransmetteurs

Notons qu'une fois ingéré, l'alcool se transmet dans le sang, répartissant alors de manière quasi-uniforme sa présence dans l'organisme. Ainsi, nous n'aurons pas besoin de prendre en compte le phénomène de diffusion de l'alcool dans l'organisme. Nous considérerons qu'une fois introduit dans l'organisme, chaque neurone est affecté de la même manière. Seule la concentration de l'alcool sera donc à prendre en compte.

## Partie III

# Comparaison de la modélisation mathématique d'un réseau neuronal avec un réseau biologique

Cette partie, traitant de la modélisation d'un réseau de neurones artificiels dédié à l'apprentissage, est présente à titre informatif uniquement; une digression faisant la comparaison entre le modèle biologique et le modèle actuellement utilisé.

## 0.7 Modélisation mathématique actuelle des réseaux de neurones

Actuellement [1], le modèle mathématique des réseaux de neurones, principalement utilisés pour le Deep Learning, s'inspirent du fonctionnement de neurones biologiques. Mais ces modèles présentent de grandes différences avec le fonctionnement biologique. Pour autant, l'étude de ces réseaux artificiels permet de s'approprier une base mathématique utile pour la suite.

### 0.7.1 Modélisation d'un unique neurone

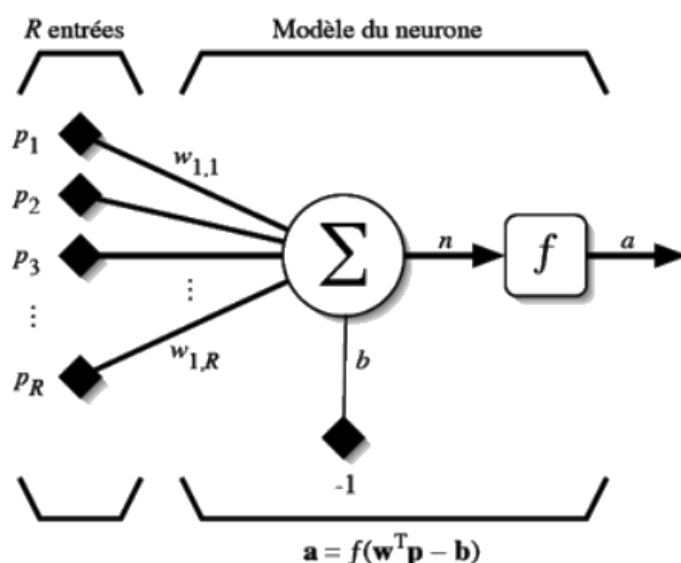


Figure 6: Fonctionnement d'un réseau de neurones artificiel

On modélise [7] alors un neurone par :

- R entrées chacune ayant une valeur  $p_i, i \in \llbracket 1; R \rrbracket$ . Ces entrées correspondent donc aux dendrites d'un neurone biologique. Ces valeurs sont initialisées aléatoirement.
- R "poids" associés aux différentes connexions. Ces poids représentent biologiquement la qualité de la connexion entre deux neurones, c'est-à-dire la relation plus ou moins forte entre deux neurones. Biologiquement la qualité d'une connexion entre deux neurones est d'autant meilleure que plusieurs dendrites sont affectées au même neurone ou que plusieurs ramifications de l'axone sont en direction du même neurone.
- Une fois les valeurs et les poids attribués on somme à un instant  $t$  la valeur de toutes les entrées affectées de leurs poids. On réalise donc l'opération :

$$\sum_{i=1}^R (p_i * w_{1,i})$$

- on rajoute également un coefficient  $b$ , appelé biais du neurone, et correspondant à un facteur correctif (fixé à tâtons).
- Une fois la somme effectuée, on applique une fonction, dite fonction activatrice, au résultat permettant de reproduire le processus de dépolarisation d'un neurone biologique vu sur la figure 4

Ce modèle mathématique se prête bien au calcul matriciel. Ainsi, on peut résumer le fonctionnement d'un neurone artificiel de la manière suivante :

On pose :

$$W = \begin{bmatrix} w_{1,1} \\ \vdots \\ w_{1,R} \end{bmatrix}, P = \begin{bmatrix} p_1 \\ \vdots \\ p_R \end{bmatrix}$$

Dès lors, si on appelle  $a$  la sortie du neurone, on obtient :

$$a = f(W^T * P - b)$$

où  $f$  est la fonction activatrice pouvant être une de celle de la figure 7

Nom de la fonction	Relation d'entrée/sortie	Icône
seuil	$a = 0 \quad \text{si } n < 0$ $a = 1 \quad \text{si } n \geq 0$	
seuil symétrique	$a = -1 \quad \text{si } n < 0$ $a = 1 \quad \text{si } n \geq 0$	
linéaire	$a = n$	
linéaire saturée	$a = 0 \quad \text{si } n < 0$ $a = n \quad \text{si } 0 \leq n \leq 1$ $a = 1 \quad \text{si } n > 1$	
linéaire saturée symétrique	$a = -1 \quad \text{si } n < -1$ $a = n \quad \text{si } -1 \leq n \leq 1$ $a = 1 \quad \text{si } n > 1$	
linéaire positive	$a = 0 \quad \text{si } n < 0$ $a = n \quad \text{si } n \geq 0$	
sigmoïde	$a = \frac{1}{1+\exp^{-n}}$	
tangente hyperbolique	$a = \frac{e^n - e^{-n}}{e^n + e^{-n}}$	
compétitive	$a = 1 \quad \text{si } n \text{ maximum}$ $a = 0 \quad \text{autrement}$	

Figure 7: Tableau des fonctions activatrices (ou fonctions de transferts) possibles

### 0.7.2 Modélisation de plusieurs neurones

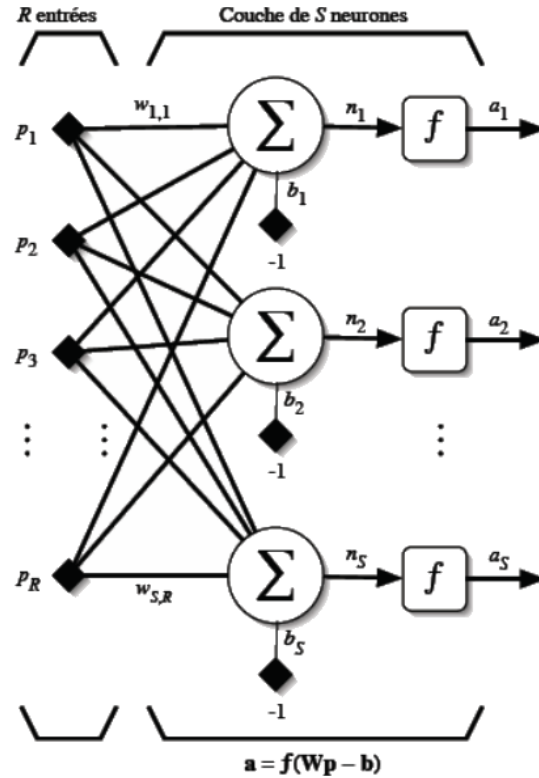


Figure 8: Association de plusieurs neurones artificiel

Comme le montre la figure 8, l'association de plusieurs neurones se fait en connectant les  $R$  entrées à tous les neurones. Ces  $R$  neurones forment alors une couche de neurone.

Dès lors, on modifie légèrement nos matrices. On pose désormais  $W$  telle que :

$$W = \begin{bmatrix} w_{1,1} & w_{2,1} & \dots & w_{n,1} \\ \vdots & \vdots & & \vdots \\ w_{1,R} & w_{2,R} & \dots & w_{n,R} \end{bmatrix}$$

où  $n$  est le nombre de couches constituées d'au plus  $R$  neurones.

Ainsi, chaque colonne de la matrice correspondant à une couche de neurone.

## 0.8 Différences avec le modèle biologique

- Premièrement, les valeurs des entrées  $p_i$ ,  $i \in \llbracket 1, R \rrbracket$  peuvent prendre n'importe quelle valeur à tout instant (soit toutes positives, soit toutes négatives, soit un mixte des deux). Or nous avons vu que le modèle biologique possède deux types d'entrées (l'une excitatrice, l'autre inhibitrice). Nous devons donc, dans notre modèle mathématique prendre en compte ces deux types d'entrées.
- Ensuite, ce modèle mathématique ne prend pas en compte la "mémoire du neurone", c'est-à-dire la sommation temporelle que fait un neurone (il ne prend pas en compte le potentiel du neurone à l'étape ultérieure lors de la sommation).
- Nous nous passerons, de plus, du facteur d'incertitude (le coefficient  $b$ )

## Partie IV

# Modélisation d'un réseau neuronal biologique

## 0.9 Une première modélisation simplifiée

Les lignes qui suivent présentent une modélisation qu'il est naturelle d'adopter dans un premier temps. Elle permet, en outre, d'aborder les notions fondamentales pour la suite. Pour autant, cette modélisation n'en reste pas moins simpliste.

### 0.9.1 Points d'ancrages

Rappelons ici les points importants de notre simulation :

- En une étape de la simulation, les potentiels de tous les neurones du réseau sont mis à jour, à l'aide des potentiels calculés à l'étape précédente.
- Le pas de temps  $\delta_t$  de la simulation est  $\delta_t = 1$  milliseconde (le temps durant lequel le neurone est inopérant; temps pendant lequel il ne prend pas en compte la réception de messages après avoir dépassé le potentiel seuil). Dans le cas biologique, ce temps varie d'un neurone à l'autre. Mais, cette variation est assez faible pour considérer ce temps comme indépendant du neurone choisi.
- La fonction activatrice utilisée sera une fonction seuil, dont le seuil est celui du cas biologique tel que le potentiel de repos est ramené à 0 mV; soit +60 mV. De plus, on note  $V_{max}$  le potentiel maximal atteint lors d'une dépolarisation, indépendant du neurone considéré.

On pose alors la fonction activatrice  $f$  telle que :

$$f : \begin{cases} \mathbb{R} \rightarrow [-\infty, V_{max}] \\ x \mapsto \begin{cases} V_{max} & \text{si } x \geq \text{seuil} \\ x & \text{sinon} \end{cases} \end{cases}$$

- On pose  $\beta$  le coefficient tel que le produit de  $\beta$  par le potentiel d'un neurone en train d'émettre un potentiel d'action correspondant au potentiel reçu par un neurone postsynaptique. En fait, lors de l'apparition d'un potentiel d'action, le potentiel transmis par un neurone n'est pas le même que le potentiel perçu par un neurone postsynaptique. Cela est principalement dû à la conversion électrique-chimique ayant lieu au niveau de la synapse chargée de la transmission, à la diffusion des neurotransmetteurs entre les deux neurones (tous les neurotransmetteurs ne sont pas réceptionnés) et à la conversion chimique-électrique effectuée par le neurone postsynaptique. Ainsi, si un neurone transmet un potentiel égal à  $V_{max}$  alors un neurone postsynaptique reçoit un potentiel égal à  $\beta * V_{max}$

Afin d'avoir un ordre de grandeur de la valeur de  $\beta$ , nous nous aidons de la figure 9



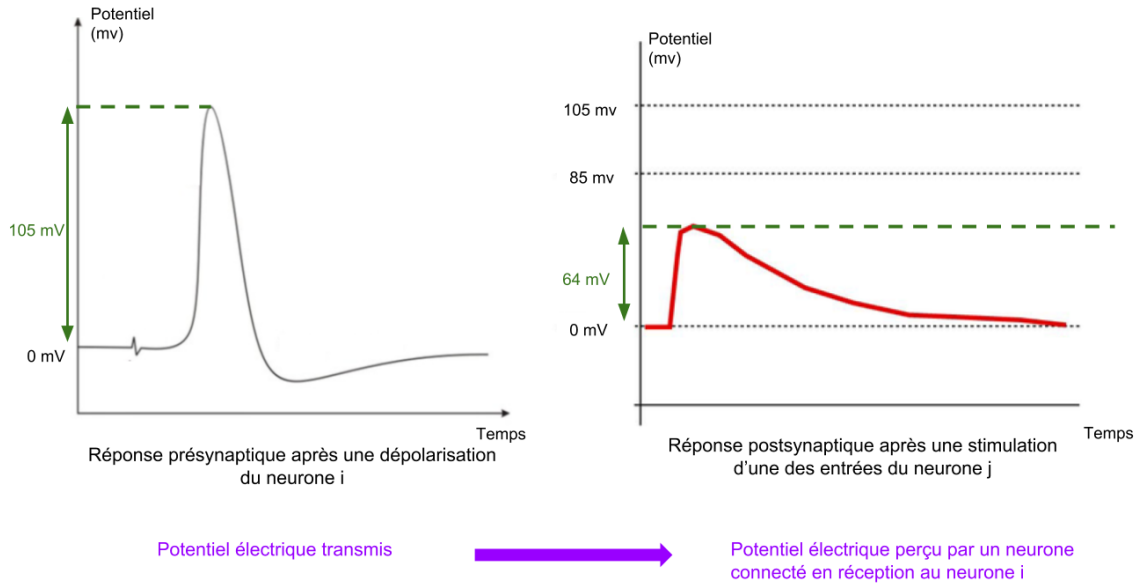


Figure 9: exemple de fonctionnement de la modélisation

Avant toute déduction, il faut tenir compte du fait que chaque entrée d'un neurone est pondérée. Cela signifie qu'en plus d'une atténuation du potentiel transmis, selon l'entrée, ce potentiel sera plus ou moins atténué d'un certain facteur. Dans les faits, ce ne sont pas les entrées qui sont pondérées mais plutôt les sorties d'un neurone. En effet, puisque l'axone se répartit en plusieurs embranchements dissemblables le courant électrique circulant, issus des ions, dans ces derniers n'est pas le même; le nombre d'ions circulant dans les embranchements n'est pas le même. Ainsi, le potentiel reçu par un neurone va également dépendre de la sortie à laquelle il est relié. La figure 9 donne la valeur du potentiel transmis pour une sortie spécifique d'un neurone, qui a donc été pondéré. Pour autant, cela permet d'avoir une idée de la valeur pouvant être transmise. Alors, en s'appuyant sur la valeur du potentiel pré et post synaptique, on trouve un rapport d'atténuation  $\beta = \frac{64}{105} = 0.6$ .

### 0.9.2 Principe

Comme nous l'avons précédemment évoqué, un neurone réalise en tout temps la sommation des potentiels à ses entrées. Et rappelons qu'il existe un potentiel à une des entrées d'un neurone car celui-ci est relié à la sortie d'un neurone en train de se dépolariser. Maintenant pour être plus précis, le neurone ajoute algébriquement (ce qui peut être considéré comme une addition ou une soustraction) cette somme au potentiel actuel du neurone, qui résulte de la sommation précédente.

De plus, le potentiel d'un neurone ne demeure pas infiniment, à chaque instant le neurone fait en sorte de revenir à son potentiel de repos; soit en ajoutant une petite quantité au potentiel actuel, soit en retirant cette même quantité au potentiel actuel.

Dans cette première modélisation [2] nous ferons abstraction de la décroissance continue du potentiel d'un neurone au cours du temps. Ainsi, un neurone pourra être considéré comme un objet binaire :

- soit il existe un potentiel d'action et dans ce cas le neurone transmet  $V_{max}$
- soit il n'existe pas de potentiel d'action et le neurone ne transmet pas

Rappelons qu'ici nous choisissons un pas de temps  $\delta_t$  égal à la période pendant laquelle un neurone ne prends plus en compte le potentiels à ses entrées; soit 1 milliseconde. Ainsi, l'activité d'un neurone peut se résumer de la manière suivante :

- Si le potentiel du neurone (une fois la sommation des entrées effectuées) dépasse le potentiel seuil, le neurone transmet un potentiel égal à  $V_{max}$  pendant 1 milliseconde, c'est-à-dire lors d'une étape de la simulation informatique.
- Après cette étape le potentiel du neurone est ramené au potentiel de repos, ici le potentiel nul.
- Si le potentiel ne dépasse pas le seuil, on effectue la somme des potentiels à ses entrées que l'on ajoute algébriquement au potentiel du neurone, calculé à l'étape précédente.

### 0.9.3 Modélisation mathématique

On pose pour la suite :

- $V_i(t)$  le potentiel du neurone  $i$  à l'étape  $t$  (ou encore au bout de  $t * \delta_t$  millisecondes depuis le début de la simulation)
- $k$  un coefficient de fuite permettant de prendre en compte de manière très simplifiée la décroissance du potentiel d'un neurone ayant lieu en 1 milliseconde. Biologiquement,  $k$  est dans l'intervalle  $[0.9, 0.95]$ .

Alors, on peut exprimer  $V_i(t+1)$ , le potentiel du neurone  $i$  à l'étape  $t + \delta_t = t + 1$  en fonction de  $V_i(t)$  selon deux composantes :

- La somme des entrées du neurone  $i$ .  
On pose alors :
  - $P_i = \{i_1, i_2, i_3, \dots\}$  l'ensemble des indices des neurones connectés en transmission au neurone  $i$ ; ce qui correspond à l'ensemble des entrées du neurone  $i$ .
  - $d_k(t) = \begin{cases} 1 & \text{si le neurone } k \text{ transmet un potentiel d'action à l'étape } t \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$   
En d'autres termes,  $d_k(t)$  permet de connaître l'activité du neurone  $k$  à l'étape  $t$ .

On obtient donc la sommation des entrées du neurone  $i$  sous la forme :  $\beta * \sum_{k \in P_i} (d_k(t) * V_k(t))$

- La potentiel du neurone  $i$  à l'étape ultérieure, l'étape  $t$  :  $k(1 - d_i(t))V_i(t)$ .  
Notons qu'après avoir émis un potentiel d'action, lorsque  $d_i(t)$  passe de 1 à 0, le potentiel du neurone redevient immédiatement nul et on recommence à prendre en compte le potentiel aux entrées. En effet, lors de l'étape  $t$  où le neurone émet un potentiel d'action  $d_i(t) = 1$  alors  $(1 - d_i(t))V_i(t) = 0$ . Ainsi, le potentiel du neurone à l'étape  $t + 1$  sera le potentiel de repos, soit le potentiel nul.

On obtient alors l'équation 1

$$V_i(t+1) = f \left( k(1 - d_i(t))V_i(t) + \beta * \sum_{k \in P_i} (d_k(t) * V_k(t)) \right) \quad (1)$$

où  $f$  est la fonction activatrice précédemment choisie.

Désormais, il nous faut adapter l'équation 1 sous forme matricielle afin de faciliter l'implémentation.

### L'ensemble des entrées d'un neurone, $P_i$

Naturellement, on pense à organiser les relations entre chaque neurone sous la forme d'un vecteur colonne dont les composantes sont soit 1, signifiant une connexion entre neurones, soit 0 pour une absence de connexion entre les neurones. Ainsi, les relations du neurone  $i$  dans un réseau de  $R$  neurones seront mises sous la forme suivante :

$$\begin{bmatrix} r_{i,1} \\ \vdots \\ r_{i,i-1} \\ \frac{k}{\beta} \\ r_{i,i+1} \\ \vdots \\ r_{i,R} \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_{R,1}(\mathbb{R})$$

$$\text{où } r_{i,k} = \begin{cases} \frac{1}{\beta} & \text{si } i=k \\ 1 & \text{si le neurone } i \text{ peut transmettre au neurone } k, k \neq i \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

Il nous reste à comprendre pourquoi le coefficient  $r_{i,i}$  est égal à  $\frac{k}{\beta}$ . Premièrement, il serait logique que ce coefficient soit 0 étant donné que le neurone  $i$  n'est pas relié au neurone  $i$ , à lui-même. Cependant, comme nous remplaçons une somme par un produit de matrices (qui aboutira à une somme), nous devons prendre en compte quelques points particuliers pour que le produit matriciel donne la somme voulue. En l'occurrence, il nous faut nécessairement  $r_{i,i} \neq 0$  car le produit matriciel donnera par la suite  $r_{i,i} * V_i(t)$ , qui doit être égal à  $k * V_i(t)$ . Cela justifie donc la présence du coefficient  $k$  au numérateur.

Puis, rappelons-nous qu'il faut multiplier la somme des potentiels aux entrées par le coefficient  $\beta$ . Comme il apparait de nombreuses fois, il est plus simple de sortir  $\beta$  de la matrice. Ainsi dans le produit matriciel, on obtiendra  $\beta * r_{i,i}$ . Ce qui justifie la présence de  $\beta$  au dénominateur.

D'où,  $\beta * r_{i,i} * V_i(t) = \beta * \frac{k}{\beta} * V_i(t) = k * V_i(t)$

En faisant de même pour les  $R$  neurones du réseau on obtient la matrice  $C$  suivante :

$$C = \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & r_{2,1} & r_{3,1} & \dots & r_{R,1} \\ r_{1,2} & \frac{k}{\beta} & & & \vdots \\ \vdots & r_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & r_{R,R-1} \\ r_{1,R} & r_{2,R} & \dots & r_{R-1,R} & \frac{k}{\beta} \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

$$\text{où } \begin{cases} \forall i \in \llbracket 1, R \rrbracket, r_{i,i} = \frac{k}{\beta} \\ \forall (i,j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, i \neq j, r_{i,j} = \begin{cases} 1 & \text{si le neurone } i \text{ peut transmettre un signal au neurone } j \\ 0 & \text{sinon} \end{cases} \end{cases}$$

De cette matrice, on remarque que tous les neurones pouvant transmettre une information au neurone  $i$  se trouve sur la ligne  $i$ . Ainsi, toutes les sorties du neurone  $i$  se trouve sur la colonne  $i$  de la matrice  $C$  et toutes les entrées du neurone  $i$  se trouve sur la ligne  $i$  de la matrice  $C$ .

### L'activité des neurones, les coefficients $(d_k(t))_k$

Le plus naturelle est de poser une matrice  $T_t$  telle que :

$$T_t = \begin{bmatrix} d_1(t) \\ d_2(t) \\ \vdots \\ d_R(t) \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_{R,1}(\mathbb{R})$$

Il faut encore ici prendre garde au coefficient d'indice  $i$ ,  $d_i(t)$ . En effet le coefficient d'indice  $i$  est tel que l'on ait  $k * (1 - d_i(t)) * V_i(t)$ . Au lieu de modifier la matrice  $T_t$ , qui imposerait d'avoir des conditions supplémentaires pour mettre à jour la matrice lors de l'implémentation, on décide d'ajouter une nouvelle matrice chargée de transformer le produit  $k * d_i(t) * V_i(t)$  (ce qu'on obtiendrait avec la matrice  $T_t$  seule) en  $k * (1 - d_i(t)) * V_i(t)$ .

On introduit ainsi la matrice  $N_i$  telle que :

$$N_i = \begin{bmatrix} \delta i, 1 \\ \delta i, 2 \\ \vdots \\ \delta i, R \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_{R,1}(\mathbb{R})$$

$$\text{où : } \forall (i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, \delta i, j = \begin{cases} 1 & \text{si } i=j \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$$

Toutefois, cela n'est pas suffisant pour obtenir le résultat souhaité. En fait, pour le moment le produit matriciel donne  $\beta * (r_{i,i} * V_i(t) * (t_{t_{i,1}} + n_{i_{i,1}}))$

Lorsque le neurone n'émet pas de potentiel d'action, lorsque  $d_i(t) = 0$ , on souhaite avoir  $\beta * (k * V_i(t) * 1)$ . Ce qui est correcte car  $(t_{t_{i,1}} + n_{i_{i,1}}) = (d_i(t) + 1) = (0 + 1)$ .

Cependant, lorsque le neurone émet un potentiel d'action, lorsque  $d_i(t) = 1$ , on obtiendrait  $(t_{t_{i,1}} + n_{i_{i,1}}) = (1 + 1) = 2$ , au lieu de  $(t_{t_{i,1}} + n_{i_{i,1}}) = 0$ .

Pour remédier à ce problème, il suffit de multiplier la matrice  $N_i$  par  $(-1)^{d_i(t)}$ . Dans ce cas :

- Lorsque le neurone n'émet pas de potentiel d'action, lorsque  $d_i(t) = 0$ , on a  $(-1)^{d_i(t)} = 1$  et on se retrouve dans le premier cas précédemment évoqué.
- Lorsque le neurone émet un potentiel d'action, lorsque  $d_i(t) = 1$ , on a  $(-1)^{d_i(t)} = -1$  puis  $(t_{t_{i,1}} + (-1)^{d_i(t)} * n_{i_{i,1}}) = (1 + -1 * 1) = 0$ .

Nous venons donc d'obtenir une partie du calcul matriciel :

$$\left( \begin{bmatrix} d_1(t) \\ d_2(t) \\ \vdots \\ d_R(t) \end{bmatrix} * (-1)^{t_{i,1}} * \begin{bmatrix} \delta i, 1 \\ \delta i, 2 \\ \vdots \\ \delta i, R \end{bmatrix} \right) \in \mathcal{M}_{R,1}(\mathbb{R})$$

### Les potentiels $(V_i(t))_i$

Il nous faut multiplier chaque coefficient d'indice  $(k,1)$  du calcul  $T_t + (-1)^{t_{i,1}} * N_i$  par le potentiel  $V_k(t)$  calculé à l'étape  $t$ . Pour ce faire, il suffit de placer les potentiels  $(V_i(t))_i$  sur la diagonale d'une matrice carrée de taille le nombre de neurone du réseau.

On pose ainsi la matrice  $V_t$  telle que :

$$V_t = \begin{bmatrix} V_1(t) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & V_2(t) & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & V_R(t) \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

On obtient alors le calcul suivant :

$$\left( \begin{bmatrix} V_1(t) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & V_2(t) & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & V_R(t) \end{bmatrix} * \left( \begin{bmatrix} d_1(t) \\ d_2(t) \\ \vdots \\ d_R(t) \end{bmatrix} * (-1)^{t_{i,1}} * \begin{bmatrix} \delta i, 1 \\ \delta i, 2 \\ \vdots \\ \delta i, R \end{bmatrix} \right) \right) \in \mathcal{M}_{R,1}(\mathbb{R})$$

### Calcul final

Pour finir, afin de transformer le résultat du calcul  $V_t * (T_t + (-1)^{t_{i,1}} * N_i)$  en la somme souhaitée, nous devons multiplier les coefficients d'indice (k,1) par les coefficients  $r_{k,l}$  pour  $l \in \llbracket 1, R \rrbracket$ . En d'autres termes, cette opération permet de prendre en compte uniquement le potentiel des entrées du neurone k.

On pose alors  $L_{C,i} \in \mathcal{M}_{1,R}(\mathbb{R})$  la matrice ligne correspondant à la ligne i de la matrice C.

On obtient finalement l'équation 2

$$\boxed{\forall i \in \llbracket 1, R \rrbracket, V_i(t+1) = f(\beta * L_{C,i} * (V_t * (T_t + (-1)^{t_{i,1}} * N_i)))} \quad (2)$$

### 0.9.4 Fonctionnement algorithmique

- (1) : Initialiser la matrice  $C$  de manière aléatoire telle que les éléments de la diagonale soient égaux à  $\frac{k}{\beta}$
- (2) : Initialiser la matrice  $V_0$
- (3) : Initialiser à 1 toutes les valeurs de  $T_0$
- (4) : Calculer la sortie des  $R$  neurones du réseau.  
On pose  $\{j_1, j_2, \dots, j_n\}$  les neurones dont la sortie est supérieure au seuil
- (5) : Remplacer pour tout  $i \in \llbracket 1, R \rrbracket$   $t_{t_i,1}$  par  $\begin{cases} 1 & \text{si } i \in \{j_1, j_2, \dots, j_n\} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$
- (6) : Mettre à jour la valeur du potentiel des  $R$  neurones du réseau
- (7) : Recommencer à l'étape (4)

### 0.9.5 Exemple

On considère le réseau de neurones représenté sur la figure 10

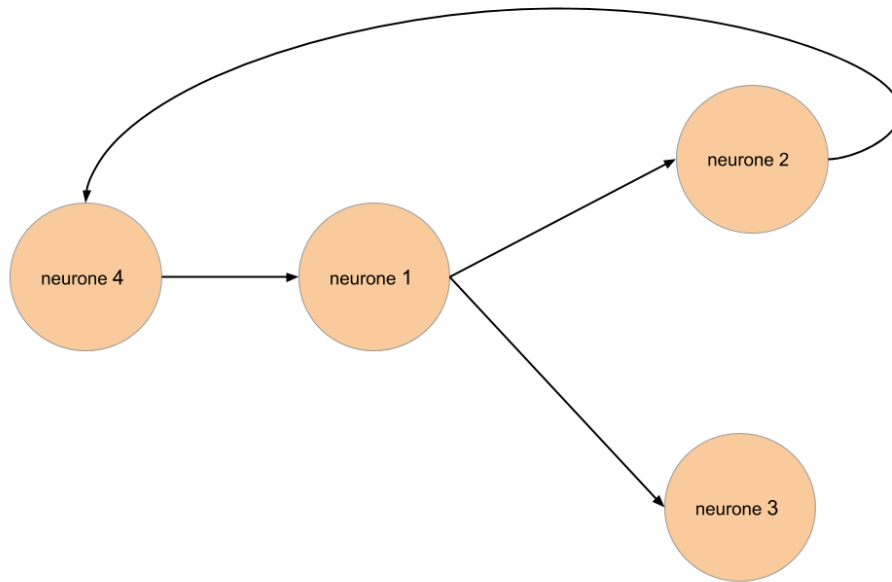


Figure 10: exemple de fonctionnement de la modélisation

Supposons que les neurones 3 et 4 ont déchargés à l'étape  $t=1$ .  
On doit maintenant calculer la sortie de tous les neurones du réseau. Commençons par le neurone 1. Selon l'équation 1, on doit obtenir (on considérant, pour simplifier, que la fonction activatrice est  $f : x \mapsto x$ ) :

- $d_1(1) = 0$  car le neurone 1 n'a pas été dépolarisé à au temps  $t=1$
- $d_4(1) = 1$  car le neurone a été dépolarisé, par hypothèse, au temps  $t=1$

D'où :

$$V_1(t=2) = k(1-0)V_1(1) + \beta * 1 * V_4(1) \quad (3)$$

Retrouvons ce résultat à l'aide de l'équation matricielle 2.  
 Tout d'abord on définit nos matrices :

$$V_1 = \begin{bmatrix} V_1(1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(1) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(1) \end{bmatrix}, C = \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \\ 1 & \frac{k}{\beta} & 0 & 0 \\ 1 & 0 & \frac{k}{\beta} & 0 \\ 0 & 1 & 0 & \frac{k}{\beta} \end{bmatrix}, T_1 = \begin{bmatrix} d_1(1) \\ d_2(1) \\ d_3(1) \\ d_4(1) \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

Selon la formule 3, le potentiel du neurone 1 à l'étape t=1 est pris en compte dans le calcul à l'étape t=2; car le neurone 1 n'a pas encore déchargé. Cette opération est assurée dans le calcul matriciel (équation 2) à l'aide de la matrice  $N_i$  intervenant dans  $T_t + (-1)^{t_{i,1}} * N_i$ . Illustrons ci-dessous son utilité.

Supposons que nous n'ayons pas introduit la matrice  $N_i$  dans l'équation 2. On obtiendrait alors la formule suivante :

$$V_1(2) = \beta * L_{C,1} * (V_1 * T_1)$$

Autrement dit,

$$V_1(t=2) = \beta * \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} V_1(1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(1) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(1) \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

$$V_1(t=2) = \beta * \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 0 * V_1(1) \\ 0 * V_2(1) \\ 1 * V_3(1) \\ 1 * V_4(1) \end{bmatrix}$$

$$V_1(t=2) = k * 0 * V_1(1) + \beta * (0 * 0 * V_2(1) + 0 * 1 * V_3(1) + 1 * 1 * V_4(1))$$

$$V_1(t=2) = \beta * V_4(1)$$

Ce qui n'est pas correcte puisque le potentiel de  $V_1(t=1)$ , n'est pas pris en considération dans le calcul de  $V_1(t=2)$

Désormais, observons le résultat en introduisant la matrice  $N_i$ . Calculons, dans un premier temps  $T_1 + (-1)^{t_{1,1}} * N_1$  :

$$T_1 + (-1)^{t_{1,1}} * N_1 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix} + (-1)^0 * \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

On se retrouve donc avec :

$$V_1(t=2) = \beta * \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} V_1(1) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(1) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(1) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(1) \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

$$V_1(t=2) = \beta * \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} V_1(1) * 1 \\ V_2(1) * 0 \\ V_3(1) * 1 \\ V_4(1) * 1 \end{bmatrix}$$

$$V_1(t=2) = 1 * k * V_1(1) + \beta * (0 * 0 * V_2(1) + 0 * 1 * V_3(1) + 1 * 1 * V_4(1))$$

$$V_1(t=2) = k * V_1(1) + \beta * V_4(1)$$

Ce qui est bien le résultat trouvé à l'aide de la formule 1.

On sauvegarde alors le potentiel  $V_1(2)$  dans la matrice  $V_2$  et non dans la matrice  $V_1$  utilisée pour calculer le potentiel des autres neurones à l'étape 2.

Une fois la sortie du neurone 1 calculée, il y a deux possibilités :

- Si  $V_1(t=2)$  est supérieur au seuil alors  $t_{t_{1,1}} = 1$
- Sinon  $t_{t_{1,1}} = 0$

On refait ensuite les mêmes calculs pour tous les autres neurones :

$$\begin{aligned} V_2(t=2) &= 0 * V_2(1) + \beta * (0 * V_1(1) + 0 * V_3(1) + 0 * V_4(1)) \\ V_3(t=2) &= k * V_3(1) + \beta * (0 * V_1(1) + 0 * V_2(1) + 0 * V_4(1)) \\ V_4(t=2) &= k * V_4(1) + \beta * (0 * V_1(1) + 0 * V_2(1) + 0 * V_3(1)) \end{aligned}$$

On met alors à jour la matrice  $V_t$  :

$$V_2 = \begin{bmatrix} V_1(2) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(2) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(2) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(2) \end{bmatrix}$$

Supposons dans la suite que le seuil de tous les neurones soit franchi. Alors :

$$T_2 = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

On calcul de nouveau la sortie de tous les neurones. Pour le neurone 1 on obtient :

$$T_2 + (-1)^{t_{t_{1,1}}} * N_1 = \begin{bmatrix} 1 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix} + (-1)^1 * \begin{bmatrix} 1 \\ 0 \\ 0 \\ 0 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

D'où :

$$V_1(t=3) = \beta * \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & 0 & 0 & 1 \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} V_1(2) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(2) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(2) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(2) \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} 0 \\ 1 \\ 1 \\ 1 \end{bmatrix}$$

$$V_1(t=3) = k * 0 * V_1(2) + \beta * (0 * 1 * V_2(2) + 0 * 1 * V_3(2) + 1 * 1 * V_4(2))$$

De même :

$$V_2(t=3) = k * 0 * V_2(2) + \beta * (1 * 1 * V_1(2) + 0 * 1 * V_3(2) + 0 * 1 * V_4(2))$$

$$V_3(t=3) = k * 0 * V_3(2) + \beta * (1 * 1 * V_1(2) + 0 * 1 * V_2(2) + 0 * 1 * V_4(2))$$

$$V_4(t=3) = k * 0 * V_4(2) + \beta * (0 * 1 * V_1(2) + 1 * 1 * V_2(2) + 0 * 1 * V_3(2))$$

Alors :

$$V_3 = \begin{bmatrix} V_1(3) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & V_2(3) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & V_3(3) & 0 \\ 0 & 0 & 0 & V_4(3) \end{bmatrix}$$

Et en supposant que seul le potentiel du neurone 4 ait dépassé le seuil, on obtient :

$$T_3 = \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ 0 \\ 1 \end{bmatrix}$$



## 0.10 Remarques sur la matrice C

Comme nous l'avons précédemment évoqué, l'axone se divise en plusieurs embranchements disséminés et ce faisant les entrées des neurones sont pondérées.

Jusqu'à maintenant, nous avons considéré que les coefficients de la matrice  $C$ , indiquant les liens entre neurones, étaient nécessairement égaux à 1 si les neurones pouvaient communiquer entre eux. Autrement dit, si l'on s'intéresse à la figure 11, cela revient à considérer que  $P_B = P_C = P_D = P_E = P_F$ . Ce qui n'est pas le cas dans la réalité.

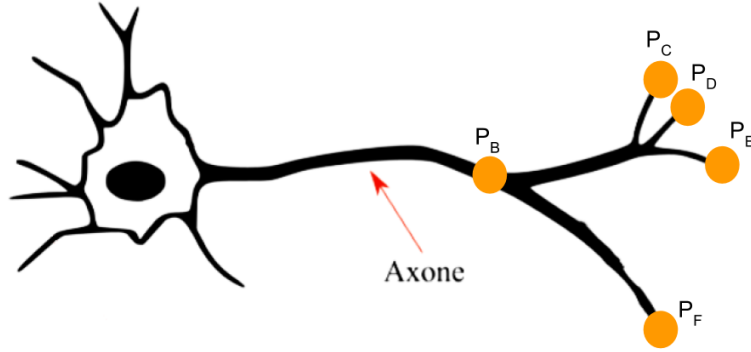


Figure 11:

Pour corriger ce problème une fois le nombre  $nb_{n,i}$  de neurones connectés au neurone  $i$  considéré, on associe à chaque neurone un poids de connexion  $w_{i,j}$ .  $w_{i,j}$  représentent la "qualité" de la connexion du neurone  $i$  vers le neurone  $j$ . Ainsi, si  $w_{i,j}$  existe,  $w_{j,i}$  n'existe pas nécessairement et s'il existe, il n'est pas égale à  $w_{i,j}$ , dans le cas général.

- $\forall (i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket * \llbracket 1, N_i \rrbracket, w_{i,j} \in [0, 1]$
- $\forall i \in \llbracket 1, R \rrbracket, \sum_{j=1}^{nb_{n,i}} (w_{i,j}) = 1$

Autrement dit, comme le montre la figure 12, le potentiel en sortie de l'axone est  $V_i(t)$  et celui en direction du neurone  $j_1$  est  $w_{i,j_1} * V_i(t)$

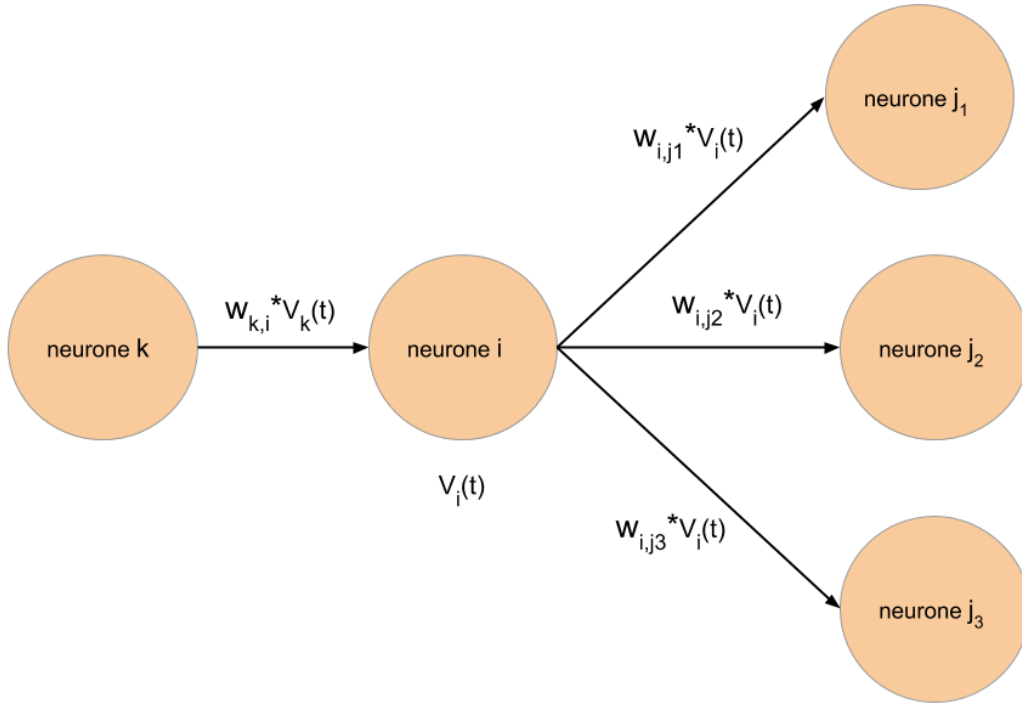


Figure 12:

La modélisation mathématique est la même que précédemment à la différence de la matrice  $C$  :

$$C = \begin{bmatrix} \frac{k}{\beta} & w_{2,1} & w_{3,1} & \dots & w_{R,1} \\ w_{1,2} & \frac{k}{\beta} & & & \vdots \\ \vdots & w_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & w_{R,R-1} \\ w_{1,R} & w_{2,R} & \dots & w_{R-1,R} & \frac{k}{\beta} \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

où pour  $(i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, i \neq j, w_{i,j}$  est éventuellement nul (absence de connexion).

**Remarques :**

- Pour  $i$  et  $j$  fixés,  $w_{i,j}$  peut être positif ou négatif selon que l'entrée du neurone  $j$  est considérée comme inhibitrice ou excitatrice.
- Les valeurs  $((w_{i,j}))$  sont ici invariantes dans le temps, ce qui n'est pas le cas dans la réalité à cause de la plasticité synaptique à court et à long terme.

## 0.11 Modélisation des effets d'une substance psychoactive

Rappelons que les effets d'une substance psychoactive diffèrent selon son type que l'on peut regrouper au nombre de trois :

- Les stimulants (comme la caféine, la nicotine, la cocaïne) qui ont pour effets de favoriser une hyperactivité du cerveau. En d'autres termes, ces molécules se fixent aux récepteurs postsynaptiques et simulent la présence de neurotransmetteurs.
- Les dépresseurs (comme l'alcool, la morphine, l'opium) abaissant l'activité globale du cerveau. Ces molécules se fixent également aux récepteurs postsynaptiques mais pour y stopper la réception de neurotransmetteurs.
- Les perturbateurs qui vont à la fois simuler l'arrivée de neurotransmetteurs pour certains récepteurs et stopper la réception pour d'autres.

Pour modéliser ces effets, nous devons séparer la matrice  $C$  en somme de matrices, chacune associée à un type d'effet. On pose alors :

- $$C_s = \begin{bmatrix} 0 & ws_{2,1} & ws_{3,1} & \dots & ws_{R,1} \\ ws_{1,2} & 0 & & & \vdots \\ \vdots & ws_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & ws_{R,R-1} \\ ws_{1,R} & ws_{2,R} & \dots & ws_{R-1,R} & 0 \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

où  $\forall (i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, ws_{i,j} = \begin{cases} 0 & \text{si } j = i \\ c_{i,j} & \text{si l'entrée correspondante du neurone } j \text{ est affectée par une stimulant} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$

- $$C_d = \begin{bmatrix} 0 & wd_{2,1} & wd_{3,1} & \dots & wd_{R,1} \\ wd_{1,2} & 0 & & & \vdots \\ \vdots & wd_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & wd_{R,R-1} \\ wd_{1,R} & wd_{2,R} & \dots & wd_{R-1,R} & 0 \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

où  $\forall (i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, wd_{i,j} = \begin{cases} 0 & \text{si } j = i \\ c_{i,j} & \text{si l'entrée correspondante du neurone } j \text{ est affectée par un dépresseur} \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$

- $$C_n = \begin{bmatrix} c_{1,1} & wn_{2,1} & wn_{3,1} & \dots & wn_{R,1} \\ wn_{1,2} & c_{2,2} & & & \vdots \\ \vdots & wn_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & wn_{R,R-1} \\ wn_{1,R} & wn_{2,R} & \dots & wn_{R-1,R} & c_{R,R} \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

où  $\forall (i, j) \in \llbracket 1, R \rrbracket^2, wn_{i,j} = \begin{cases} c_{i,j} & \text{si } wd_{i,j} = 0 \text{ ou } ws_{i,j} = 0 \\ 0 & \text{sinon} \end{cases}$

Remarquons en particulier que les coefficients de la diagonale de la matrice  $C_n$  sont toujours ceux de la matrice  $C$

On obtient ainsi :

$$\boxed{C = C_n + C_s + C_d} \quad (4)$$

### 0.11.1 Exemple :

Supposons que l'on dispose de 4 neurones numérotés de 1 à 4 comme représenté sur la figure 13.

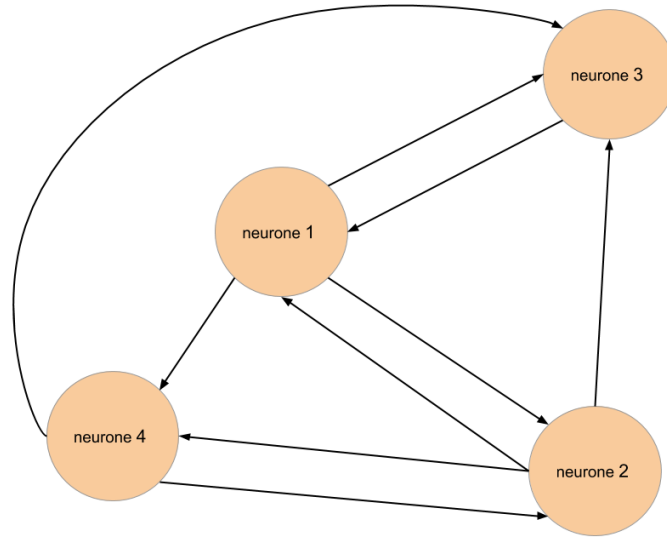


Figure 13: Exemple de réseau neuronal

On pose, par exemple,  $C$  telle que :

$$C = \begin{bmatrix} 1 & 0.5 & 1 & 0 \\ 0.1 & 1 & 0 & 0.3 \\ 0.3 & 0.12 & 1 & 0.7 \\ 0.6 & 0.38 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

Pour la suite, on numérote les entrées de chaque neurone et on leurs associe un effet dû aux substances psychoactives. Cette numérotation n'intervient pas dans la modélisation mais simplifie la compréhension.

Neurone	Entrée du neurone	Effet des substances psychoactives
1	(1.1) : Neurone 2	stimulation
	(1.2) : Neurone 3	aucun
2	(2.1) : Neurone 1	inhibition
	(2.2) : Neurone 4	stimulation
3	(3.1) : Neurone 1	aucun
	(3.2) : Neurone 4	aucun
	(3.3) : Neurone 2	inhibition
4	(4.1) : Neurone 1	stimulation
	(4.2) : Neurone 2	aucun

Commençons par remplir les matrices  $C_s$ ,  $C_n$  et  $C_r$  selon les entrées du neurone 1. Comme l'entrée (1.1) du neurone 1 est censée être affectée par un stimulant, on a uniquement  $c_{s_{2,1}} = c_{2,1}$ , le reste des entrées du neurone 1 n'étant pas affectées. D'où :

$$C_s = \begin{bmatrix} 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ ? & 0 & ? & ? \\ ? & ? & 0 & ? \\ ? & ? & ? & 0 \end{bmatrix}$$

Puis comme l'entrée (1.2) du neurone 1 n'est pas affectée par un dépresseur :

$$C_d = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ ? & 0 & ? & ? \\ ? & ? & 0 & ? \\ ? & ? & ? & 0 \end{bmatrix}$$

Alors,

$$C_n = \begin{bmatrix} c_{1,1} & 0 & c_{3,1} & c_{4,1} \\ ? & c_{2,2} & ? & ? \\ ? & ? & c_{3,3} & ? \\ ? & ? & ? & c_{4,4} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ ? & 1 & ? & ? \\ ? & ? & 1 & ? \\ ? & ? & ? & 1 \end{bmatrix}$$

On fait de même pour tous les autres neurones. On obtient le résultat suivant :

$$C_s = \begin{bmatrix} 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.6 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$C_d = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.12 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

$$C_n = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0.3 & 0 & 1 & 0.7 \\ 0 & 0.38 & 0 & 1 \end{bmatrix}$$

On vérifie bien l'équation 4 :

$$C = \begin{bmatrix} 1 & 0.5 & 1 & 0 \\ 0.1 & 1 & 0 & 0.3 \\ 0.3 & 0.12 & 1 & 0.7 \\ 0.6 & 0.38 & 0 & 1 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} 1 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0.3 & 0 & 1 & 0.7 \\ 0 & 0.38 & 0 & 1 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0.5 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0.3 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.6 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0.1 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0.12 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Décomposer la matrice C de cette manière permet de rendre compte individuellement des effets d'une substance psychoactive dans le réseau neuronal. Dès lors, il ne reste plus qu'à remplacer C par  $C_n$  dans les calculs des potentiels précédent ( $C \leftarrow C_n$ ).

En notant  $\mathcal{E}_t(C)$  le calcul matriciel du potentiel de  $V_i(t)$  dans lequel la matrice C intervient tel que  $V_i(t + \delta_t) = f(\mathcal{E}_t(C))$ , on obtient:

$$V_i(t + \delta_t) = f \left( \mathcal{E}_t(C_n) + L_{C_s,i} * \begin{bmatrix} V_{max} \\ V_{max} \\ \vdots \\ V_{max} \end{bmatrix} + L_{C_d,i} * \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \right) \quad (5)$$

#### Remarques :

- La prise en compte de  $C_d$  peut sembler inutile car le résultat obtenu avec  $L_{C_d,i}$  pour tout  $i \in \llbracket 1, R \rrbracket$  est nul (puisque multiplié par la matrice nulle). Mais cette matrice permet de conserver une trace des coefficients qu'il y avait au départ dans C. En fait, une fois que la concentration en substance psychoactive diminue, on doit être capable de faire revenir à la normale les entrées des neurones. A la fin de la simulation, on doit avoir  $C_n + \mathbb{O}_{R,R} + \mathbb{O}_{R,R} = C$ .
- Lors de l'implémentation il faut tirer de manière aléatoire un nombre d'entrées représentant le nombre d'entrées affectées puis choisir aléatoirement certains coefficients de la matrice C pour les déplacer dans les matrices correspondantes. Le choix de ces coefficients doit correspondre aux choix des entrées. Ce faisant, il faut réaliser le choix ligne par ligne de la matrice C et non colonne par colonne.

### 0.11.2 Fonctionnement algorithmique

- Au début de la simulation  $C_n \leftarrow C$
- Si une entrée du neurone j (correspondant à la sortie du neurone i) est affectée par un stimulant alors :

$$\begin{cases} c_{s_{i,j}} \leftarrow c_{i,j} \\ c_{d_{i,j}} \leftarrow 0 \\ c_{n_{i,j}} \leftarrow 0 \end{cases}$$

- Si une entrée du neurone j (correspondant à la sortie du neurone i) est affectée par un dépresseur alors :

$$\begin{cases} c_{d_{i,j}} \leftarrow c_{i,j} \\ c_{s_{i,j}} \leftarrow 0 \\ c_{n_{i,j}} \leftarrow 0 \end{cases}$$

- Si une entrée du neurone j (correspondant à la sortie du neurone i) n'est plus affectée par un stimulant alors :

$$\begin{cases} c_{n_{i,j}} \leftarrow c_{s_{i,j}} \\ c_{s_{i,j}} \leftarrow 0 \end{cases}$$

- Si une entrée du neurone j (correspondant à la sortie du neurone i) n'est plus affectée par un dépresseur alors :

$$\begin{cases} c_{n_{i,j}} \leftarrow c_{d_{i,j}} \\ c_{d_{i,j}} \leftarrow 0 \end{cases}$$

## 0.12 Modélisation tenant compte du temps de décroissance du potentiel

### 0.12.1 Défaut de la modélisation simplifiée

La modélisation précédente pose un problème au niveau de la sommation temporelle réalisée par les neurones biologiques. Dans le cas réel, les potentiels aux entrées d'un neurone peuvent fortement évoluer en 1 milliseconde (qui rappelons-le est le pas de temps de la simulation précédente). Or la sommation temporelle permet de faciliter le dépassement du seuil en sommant les potentiels des entrées activent dans un même court intervalle de temps, et ce avant que la décroissance naturelle du potentiel vers le potentiel de repos n'ait le temps d'intervenir de manière significative. Si l'on regarde la figure 14, en 1 milliseconde, le potentiel d'un neurone non sollicité devient quasiment nul. Dès lors, prendre un pas de temps égal à 1 milliseconde revient à considérer que le potentiel calculé à l'étape précédente est quasiment nul; ce qui revient à ne plus prendre en compte la sommation temporelle, ou bien la prendre en compte de manière très limitée. Pendant cette durée, un bon nombre de stimulations pourraient permettre de dépasser le seuil.

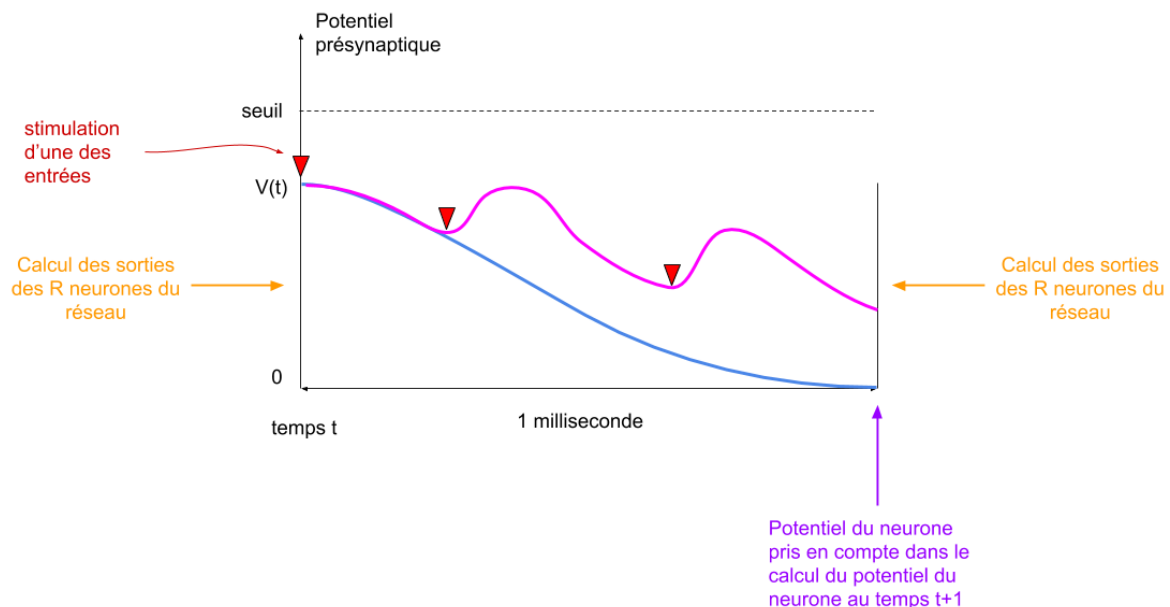


Figure 14: Illustration du problème du pas de temps de la modélisation simplifiée

On pourrait penser à simplement prendre en compte une décroissance plus lente du potentiel à chaque étape; c'est-à-dire ne plus se baser sur les valeurs réelles afin d'avoir un potentiel non nul au bout de 1 milliseconde. Mais cela rendrait les interprétations des résultats plus complexes, voir faussent car nous ne pourrions juger de ce qu'il se passe durant cette milliseconde. Ainsi, nous devons diminuer le pas de temps  $\delta_t$ . Et, dès l'instant où nous choisissons un pas de temps plus petit que le temps d'émission d'un potentiel d'action, nous devons nous intéresser très précisément aux phénomènes ayant lieu lors de la création d'un potentiel d'action et lors de sa disparition.

### 0.12.2 Explications de la création d'un potentiel d'action

Comme nous l'avons précédemment évoqué, le neurone, ou plutôt le corps cellulaire du neurone est le lieu de la sommation des potentiels aux entrées. Si le potentiel sommé est supérieur au seuil alors le neurone se dépolarise, il émet un influx nerveux, un potentiel d'action. Pour la suite, nous devons comprendre pourquoi une fois sommé le potentiel n'est pas relayé le long de l'axone lorsqu'il ne dépasse pas le seuil.

Cette non transmission du signal électrique lorsque le potentiel n'est pas supérieur à un certain seuil est en fait due à la structure même de l'axone. L'axone est constitué de "nœuds" chacun isolé

les uns des autres, comme le montre la figure 15

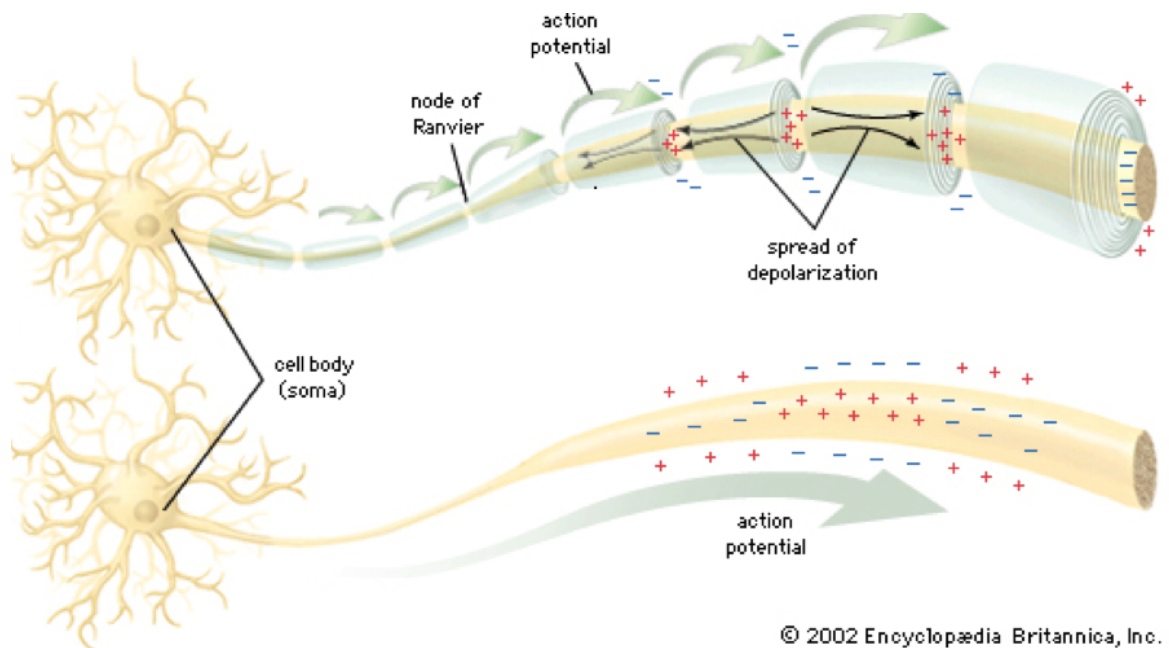


Figure 15: Illustration de la diffusion d'un potentiel d'action le long de l'axone

Ainsi, à la sortie du corps cellulaire, les ions (responsables de l'existence d'un potentiel électrique) se trouvent bloqués par la membrane de l'axone. Lorsque la concentration en certains ions est suffisante, il apparaît une grande différence de potentiel entre l'entrée de l'axone et l'espace après l'axone (alors séparés par une membrane). Cette différence de potentiel est assez importante pour forcer les ions à traverser la membrane (en simplifiant). Mais cela ne suffit pas pour créer le potentiel d'action puisque que les ions doivent traverser plusieurs nœuds de l'axone (donc plusieurs membranes). C'est ainsi qu'interviennent les pompes à sodium. Ces pompes sont réparties sur la totalité de la membrane extérieure de l'axone (qui donne la forme de tube à l'axone). Ces pompes une fois activées ont pour but de laisser passer une grande quantité d'ions sodium  $Na^+$ . Alors, une fois que le potentiel sommé dans le corps cellulaire du neurone devient suffisant pour franchir la première barrière, il active ces pompes à sodium qui libèrent en masse des ions  $Na^+$  dans le premier nœud. La quantité d'ions  $Na^+$  est alors suffisante pour traverser la deuxième membrane afin d'activer les pompes du deuxième nœud et ainsi de suite. Le potentiel d'action se déplace alors de nœuds en nœuds, se déplace le long de l'axone. Cette libération d'ions  $Na^+$  est donc à l'origine de la propagation d'un potentiel d'action et explique la forte croissance du potentiel après avoir dépassé le seuil. Cette phase de croissance est appelée *dépolarisation*.

Mais ces pompes ne se maintiennent pas ouvertes en permanence. En fait, elles se ferment automatiquement au bout d'un court intervalle de temps et demeurent fermées, inactives, pendant un certain temps. Ce qui induit alors une légère diminution de l'amplitude du potentiel d'action, puisque le nombre d'ions  $Na^+$  ne croît plus au cours du temps. Mais la fermeture de ces pompes n'explique pas la forte diminution de l'amplitude du potentiel d'action. À cet instant, il faut prendre en compte le rôle des pompes à potassium  $K^+$ . En fait, la forte augmentation du nombre d'ions  $Na^+$  provoque une forte différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane de l'axone. Lorsque cette différence de potentiel devient assez importante, les pompes à potassium s'activent. A contrario des pompes à sodium, les pompes à potassium se chargent uniquement d'évacuer des ions  $K^+$  en dehors de la membrane afin de compenser l'effet de l'accumulation d'ions  $Na^+$  et ce sans contrainte de temps ; les pompes restent actives jusqu'à ce que la différence de potentiel soit celle de la membrane au repos. Une fois qu'une grande quantité de ces ions ont été évacués, le potentiel chute drastiquement jusqu'au potentiel de repos. On appelle cette phase la *repolarisation*. Cependant, une fois le potentiel de repos atteint, il faut un certain temps aux pompes à potassium pour se désactiver. Pendant cet intervalle de temps, des ions  $K^+$  continuent à être évacués, causant



alors une diminution du potentiel en dessous du potentiel de repos. C'est la phase de *post-hyperpolarisation*. Puis, lorsque ces pompes sont désactivées, les ions  $K^+$  s'accumulent de nouveau à l'intérieur de la membrane (n'étant plus évacués). C'est ainsi que le potentiel croît de nouveau jusqu'à atteindre l'équilibre. L'équilibre est maintenu car une petite partie des pompes à potassium et sodium demeurent actives, ainsi en tout temps l'équilibre est maintenu.

Afin de visualiser le fonctionnement des pompes un schéma de leurs fonctionnements est illustré sur la figure 16.

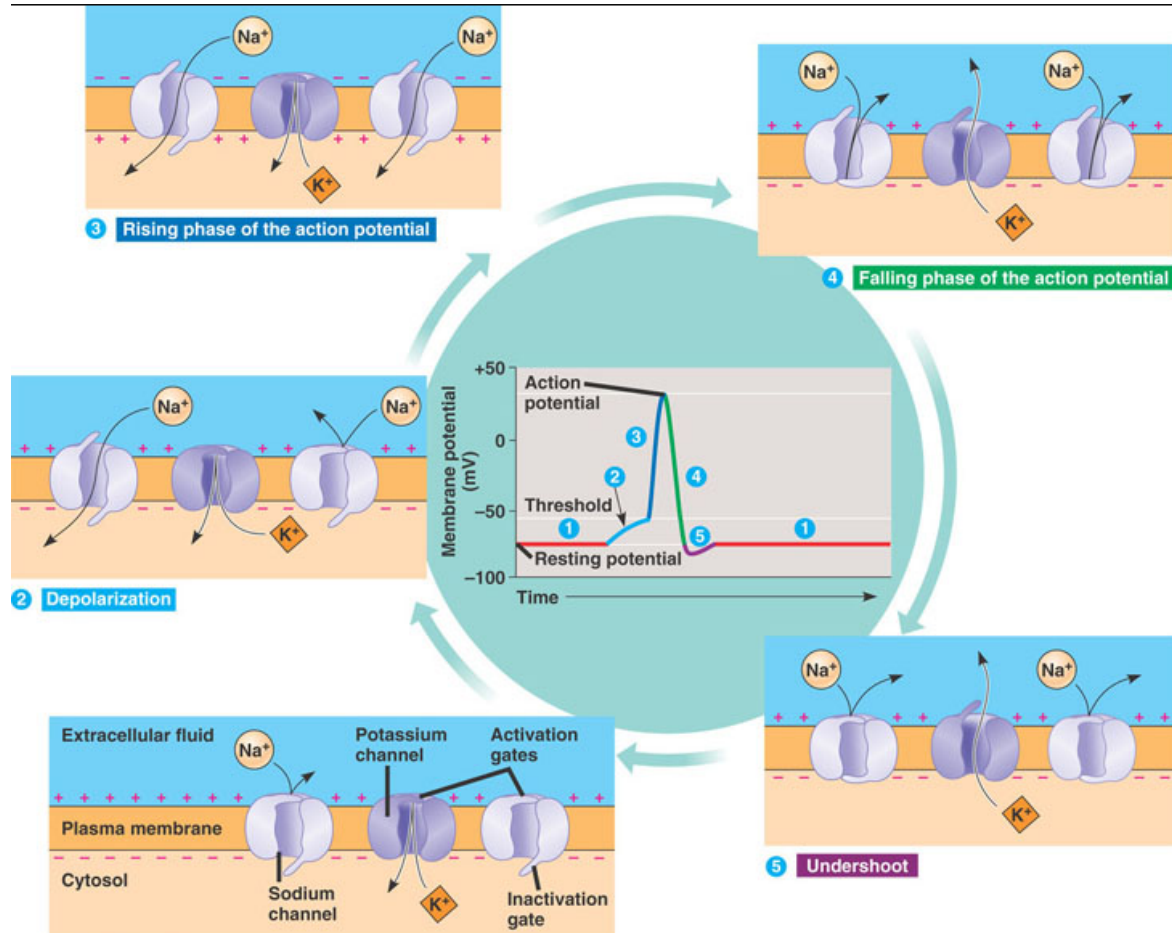


Figure 16: Fonctionnement des pompes  $Na^+-K^+$

A une plus grande échelle, les effets de ces pompes peuvent être observés sur le potentiel de la membrane d'un neurone représentés sur la figure 17

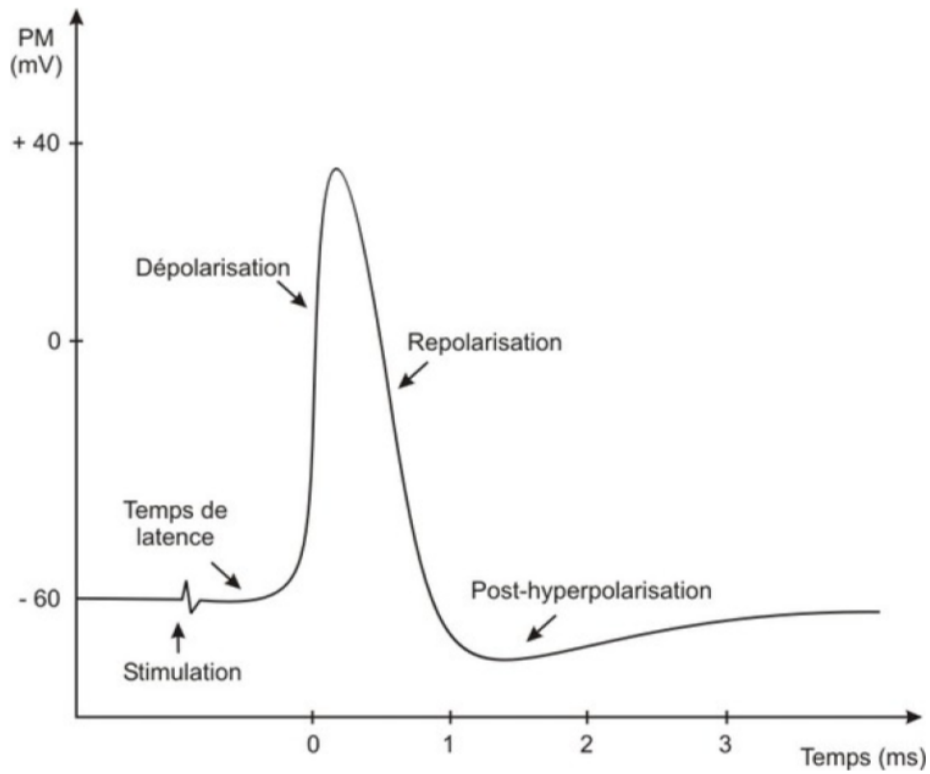


Figure 17: Évolution du potentiel d'un neurone après une dépolarisation [6]

De plus, on peut également visualiser l'évolution des ions  $Na^+$  et  $K^+$  au cours de ces phases comme le montre la figure 18.

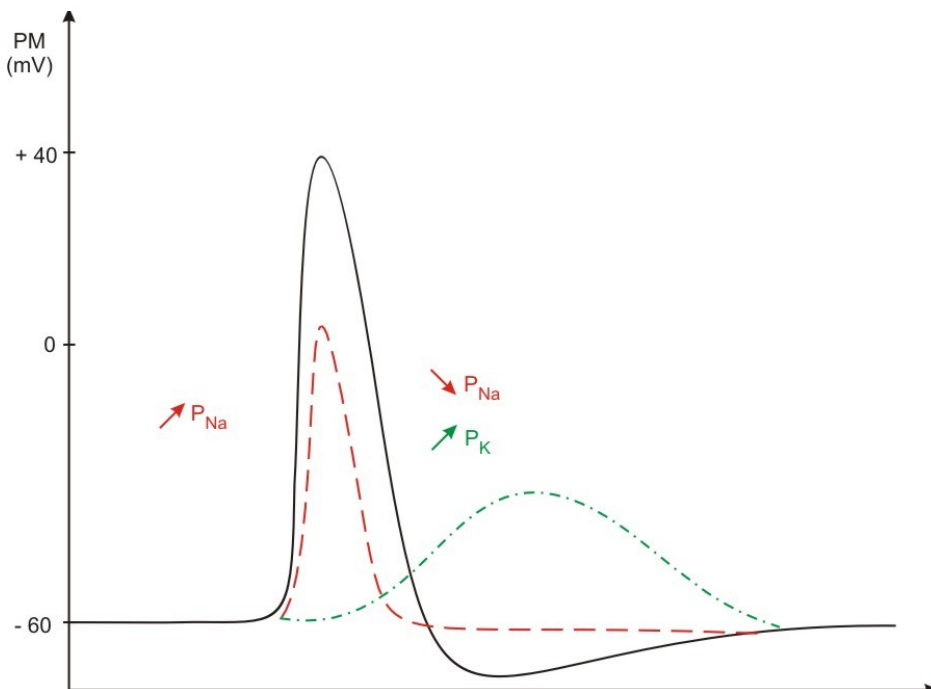


Figure 18: [6]

A ce stade, nous devons savoir pendant combien de temps le potentiel d'action est émis, ce qui équivaut à se demander pendant combien de temps les autres neurones du réseau perçoivent l'activité

d'un neurone lorsqu'il existe un potentiel d'action. En fait, tant que le potentiel reste supérieur au seuil, le courant électrique circule dans l'axone; donc le neurone émet un signal électrique tant que le potentiel est supérieur au seuil.

Précédemment, nous avons abusivement confondus dépolarisation et potentiel d'action mais le potentiel d'action est défini comme étant la phase de dépolarisation et la phase polarisation (tant que le potentiel est supérieur au seuil). Ainsi, on peut représenter l'activité perçue d'un neurone par d'autres comme illustrés sur la figure 19

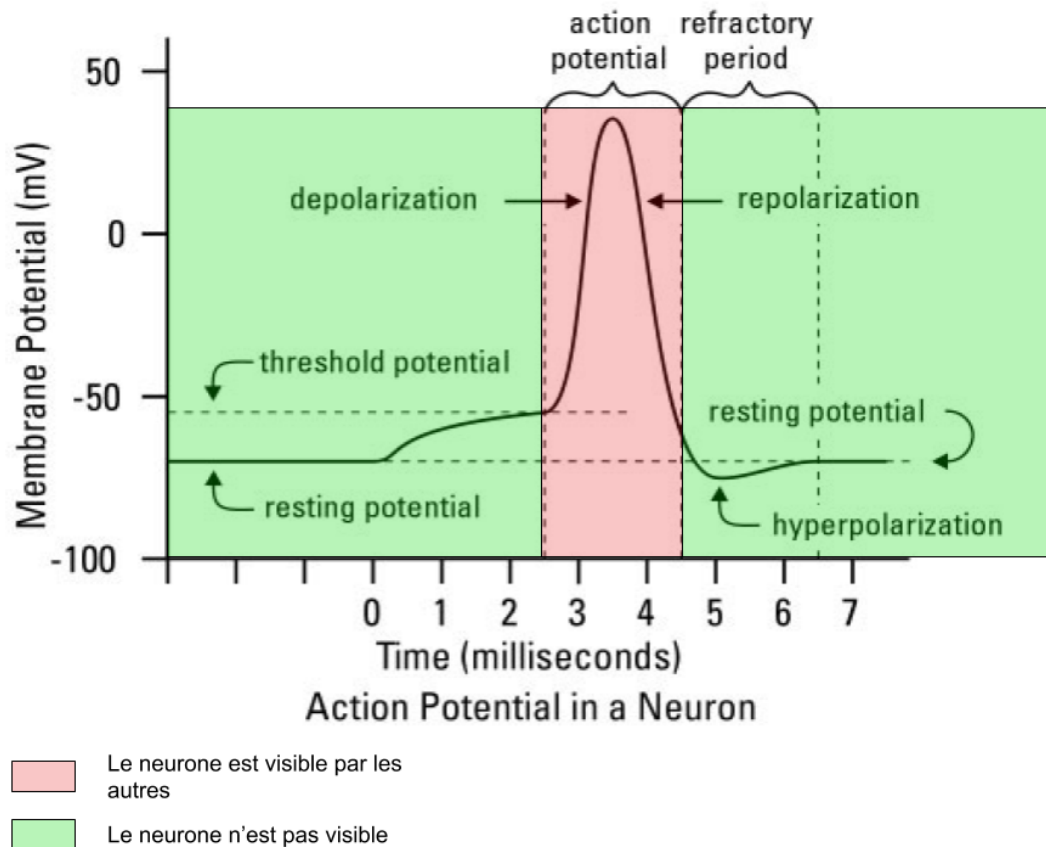


Figure 19: Activité d'un neurone perçue par les neurones reliés en réception à ce dernier

Ainsi, le neurone n'est perceptible par les autres neurones (le neurone émet un signal électrique vers les autres neurones) que lorsqu'un potentiel d'action existe. De plus, si précédemment nous avons affirmé que le neurone demeurerait insensible à ses entrées pendant 1 milliseconde après une dépolarisation, nous devons maintenant comprendre qu'il s'agit du temps pendant lequel le potentiel d'action existe. En effet, durant cette phase le neurone ne peut pas subir une nouvelle dépolarisation car la membrane se dépolarise. Cette période est aussi appelé *période réfractaire absolue*. Mais une fois que le potentiel de la membrane redescend sous le seuil critique, une nouvelle dépolarisation peut avoir lieu. On appelle cette phase *période réfractaire relative*; qui correspond donc au temps des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation. Ces différentes périodes sont illustrées sur la figure 20.

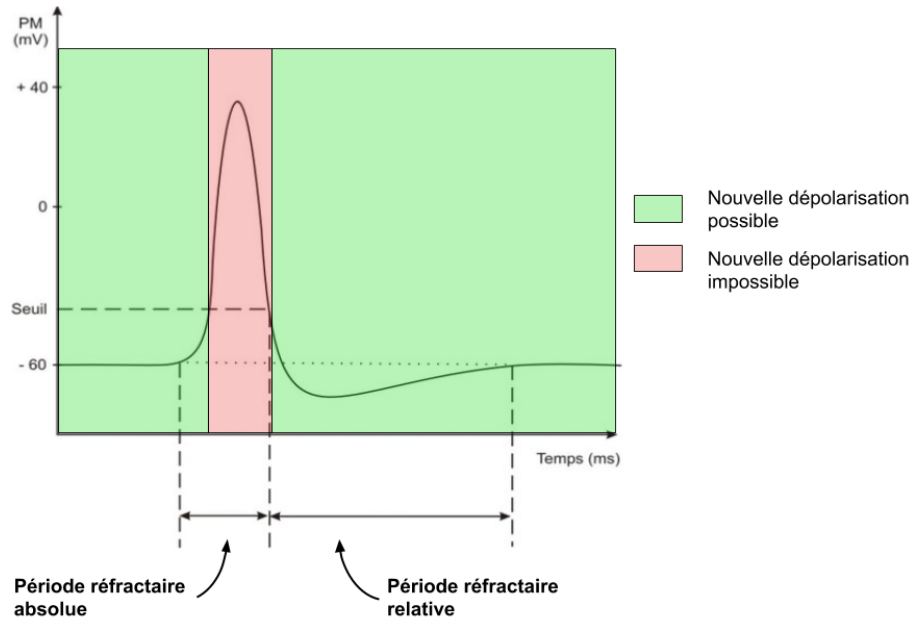


Figure 20: Illustration des différentes périodes réfractaires [6]

Toutefois, tant que le potentiel n'est pas revenu à son potentiel de repos, pendant la phase de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation, une partie des pompes à sodium  $Na^+$  sont encore inactives du fait de la récente dépolarisation du neurone. Ainsi, le potentiel maximal atteint lors d'une autre dépolarisation est nécessairement plus faible, puisque le nombre d'ions  $Na^+$  libérés est plus faible. On peut alors illustrer l'évolution du potentiel maximal atteint lors d'une dépolarisation selon son moment d'apparition, comme représenté sur la figure 21

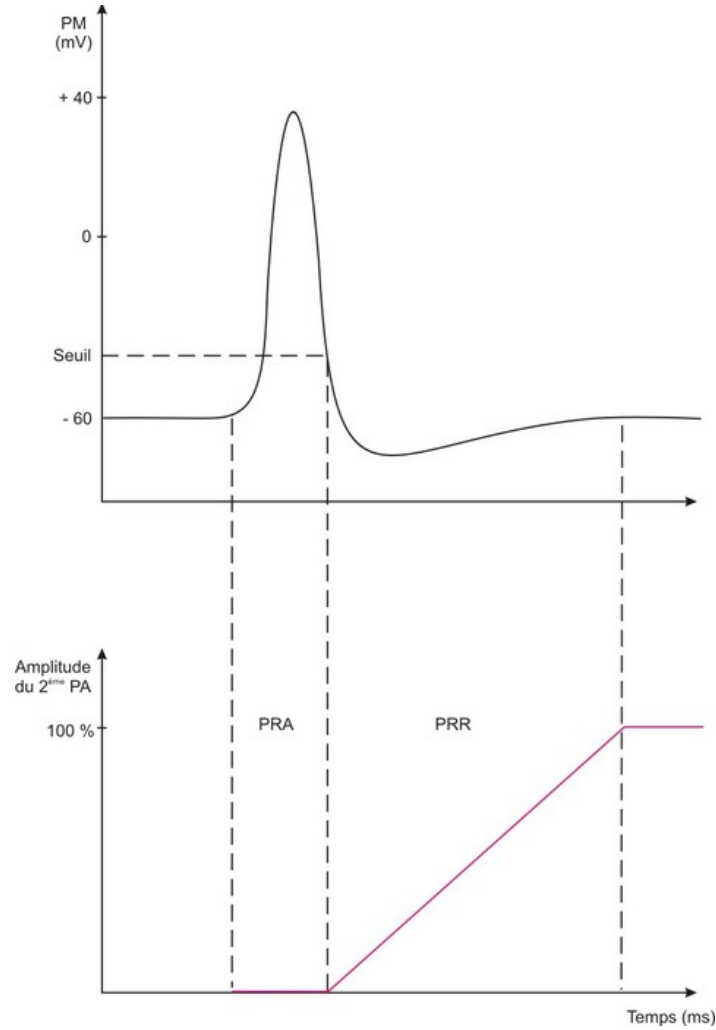


Figure 21: Illustration de l'évolution du potentiel maximal atteint lors d'une dépolarisation selon son moment d'apparition[6]

Notons également qu'il est moins probable qu'un neurone se dépolarise durant la période réfractaire relative car le potentiel du neurone est en deçà du potentiel de repos. De ce fait, la somme des entrées doit être supérieure à la normale pour compenser cet excès afin de franchir le seuil critique.

### 0.12.3 Mise en équation

Après ces explications, il est temps de modéliser mathématiquement les phénomènes. Commençons par la courbe d'évolution du potentiel d'action au cours du temps.

#### Modélisation de l'évolution du potentiel d'action

Comme nous pouvons l'observer sur la figure 17, la phase de croissance et de décroissance du potentiel peuvent être approximées par des fonctions affines.

Ces fonctions vont être définies par deux paramètres :

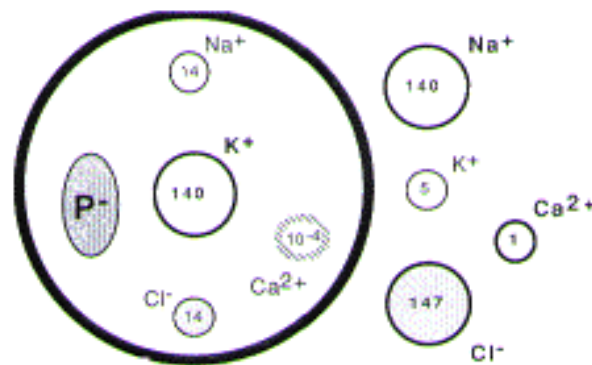
- La durée d'existence du potentiel d'action, notée  $t_{pa}$
- Le maximum atteint à la fin de la dépolarisation, noté  $V_{max}^d$ , qui comme nous l'avons vu peut être inférieur ou égal à  $V_{max}$  selon le moment où a lieu la dépolarisation (pendant la période réfractaire relative ou après).

**Remarquons** que si une dépolarisation se produit immédiatement après la phase de repolarisation, l'amplitude de second potentiel d'action est nulle. On peut alors naturellement penser qu'en de telles circonstances  $V_{max}^d = 0$ ; ce qui correspond bien à une amplitude du potentiel d'action nul. Pourtant pour qu'une dépolarisation ait lieu, il faut nécessairement dépasser le potentiel seuil, non nul. Il faut alors  $V_{max}^d \geq V_{seuil}$ .

Cela n'est pour autant pas incompatible avec un potentiel d'action d'amplitude nul. En effet, le mécanisme permettant la propagation du potentiel d'action dans l'axone (les canaux sodium et potassium) ne sont pas les mêmes que ceux assurant l'existence d'un potentiel dans le corps cellulaire du neurone.

En fait, fois passé la première membrane, après avoir dépassé le potentiel seuil, un nombre insuffisant de canaux s'activent (les autres étant temporairement inactifs). Ce faisant, le potentiel dans le premier nœud de l'axone est inférieur au potentiel seuil et ne peut alors pas se propager. On se retrouve donc avec un potentiel en sortie de l'axone nul; avec une amplitude du potentiel d'action nulle.

On pourrait croire que les deux potentiels, celui en sortie de l'axone et celui de la membrane du corps cellulaire, évoluent de manière indépendante. Il faut bien se rendre compte que la membrane, comme l'illustre la figure 22, ne fait pas que séparer l'axone du corps cellulaire, elle est également présente aux entrées. Pour qu'une charge puisse passer des entrées à l'axone, il faut impérativement passer par la membrane.



*Iconographie personnelle - Dr. D. Rose*

Figure 22: Illustration d'une membrane plasmique neuronale

Or lorsque la membrane se dépolarise, elle empêche tout autre ion de passer, donc elle empêche la prise en compte des potentiels aux entrées. Alors, une fois que la membrane se dépolarise elle active des mécanismes permettant d'augmenter rapidement le potentiel déjà existant, puis d'autres mécanismes s'activent pour faire revenir le potentiel de la membrane à son potentiel de repos. Et durant ces phases, le potentiel de la membrane n'est pas modifié par les potentiels aux entrées du neurone.

Techniquement, depuis le départ nous avons modélisé le potentiel de la membrane et non celui en sortie de l'axone. Ainsi, dans les situations où l'amplitude du second potentiel d'action est nulle, cela signifie que le potentiel de la membrane est égal au potentiel seuil. C'est ce potentiel que nous allons inscrire dans la matrice  $V_t$  et non celui en sortie de l'axone. Ce qui signifie que le potentiel transmis, ce qui revient au potentiel d'entrée à un facteur près (celui de la pondération des entrées), n'est pas  $V_i(t)$  mais  $V_i(t) - V_{seuil}$  lorsqu'il apparaît un potentiel d'action dans le neurone i.

Désormais, il ne nous reste plus qu'à déterminer les équations des droites décrivant la croissance puis la décroissance du potentiel de la membrane d'un neurone lorsqu'il existe un potentiel d'action. Pour ce faire, nous nous appuyerons sur la figure 23

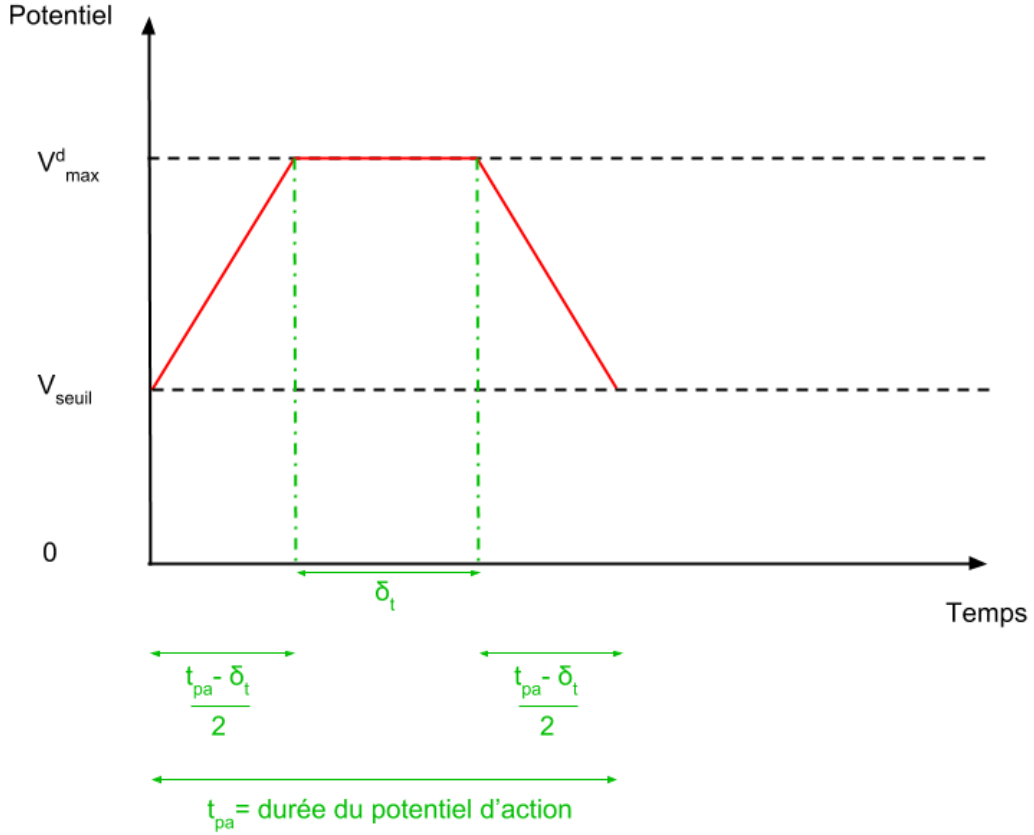


Figure 23: Modélisation de l'évolution d'un potentiel d'action au cours du temps

On pose  $\begin{cases} y_1 : x \mapsto a_1 * x + b_1 \\ y_2 : x \mapsto a_2 * x + b_2 \end{cases}$  les fonctions affines représentant la fonction strictement croissante et strictement décroissante respectivement.  
Alors :

$$\begin{cases} y_1(0) = V_{seuil} \\ y_1(\frac{t_{pa} - \delta_t}{2}) = V_{max}^d \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} y_2(\frac{t_{pa} - \delta_t}{2} + \delta_t) = V_{max}^d \\ y_2(t_{pa}) = V_{seuil} \end{cases}$$

Puis,

$$\begin{cases} b_1 = V_{seuil} \\ a_1 = 2 \frac{V_{max}^d - V_{seuil}}{t_{pa} - \delta_t} \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} b_2 = \frac{V_{seuil}(\delta_t + t_{pa}) - 2t_{pa} V_{max}^d}{\delta_t - t_{pa}} \\ a_2 = 2 \frac{V_{max}^d - V_{seuil}}{\delta_t - t_{pa}} \end{cases}$$

On obtient donc :

$$\boxed{\begin{cases} y_1 : t \Rightarrow 2 \frac{V_{max}^d - V_{seuil}}{t_{pa} - \delta_t} * t + V_{seuil} \\ y_2 : t \Rightarrow 2 \frac{V_{max}^d - V_{seuil}}{\delta_t - t_{pa}} * t + \frac{V_{seuil}(\delta_t + t_{pa}) - 2t_{pa} V_{max}^d}{\delta_t - t_{pa}} \end{cases}} \quad (6)$$

Il faut bien comprendre que malgré un potentiel maximal plus faible lors d'une dépolarisation, le temps mis par les mécanismes précédemment décrits est le même : peu importe le nombre de pompes actives, celles qui le sont resteront ouvertes pendant la même durée que les autres. Ainsi, le temps d'existence du potentiel d'action  $t_{pa}$  reste le même, seul le nombre de pompes ouvertes changent. Ce faisant,

Sur la figure 24, nous avons représenté le résultat de notre modélisation des phases de dépolarisation et de repolarisation pour différentes valeurs  $V_{max}^d$  atteintes.

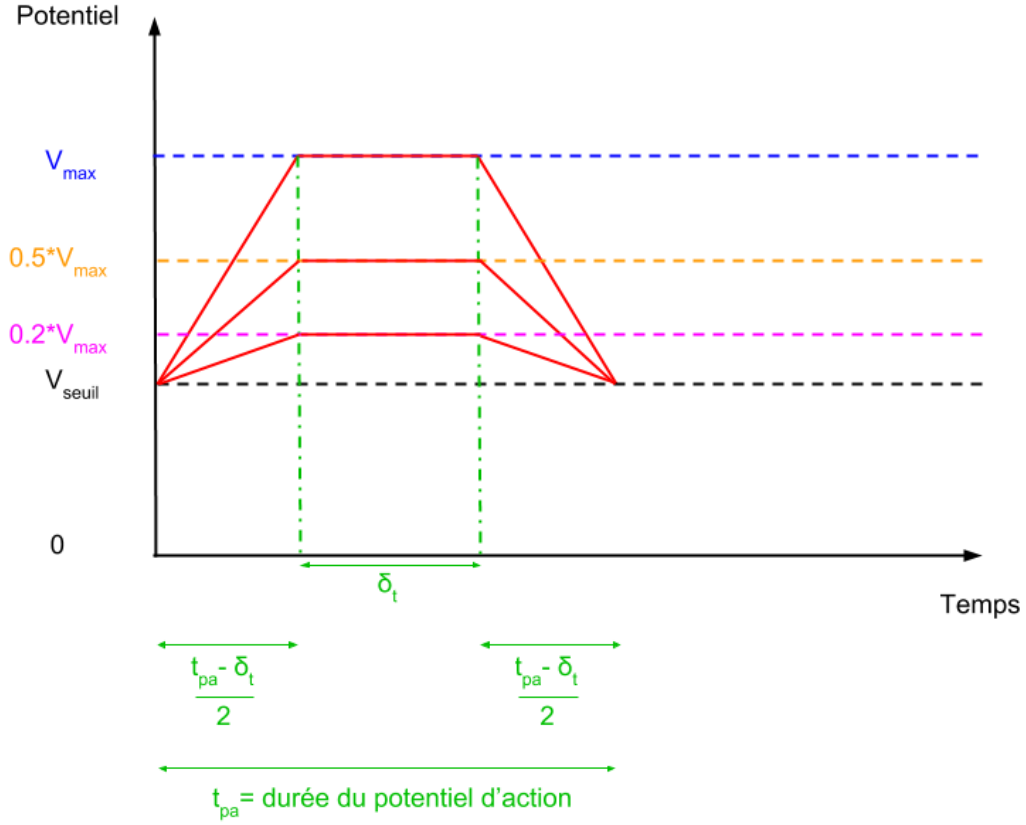


Figure 24: Évolution des courbes modélisées du potentiel d'action selon le potentiel maximal atteint

### Modélisation des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation

Avant de pouvoir modéliser ces deux phases, il nous faut un point de référence pour nous aider à définir la pente de nos droites. Ainsi, nous nous appuyons sur la durée de chaque phase après une unique dépolarisation isolée dans le temps d'un neurone.

On pose  $\begin{cases} t_{ph} \text{ la durée de la phase de post-hyperpolarisation} \\ t_h \text{ la durée de la phase d'hyperpolarisation} \end{cases}$



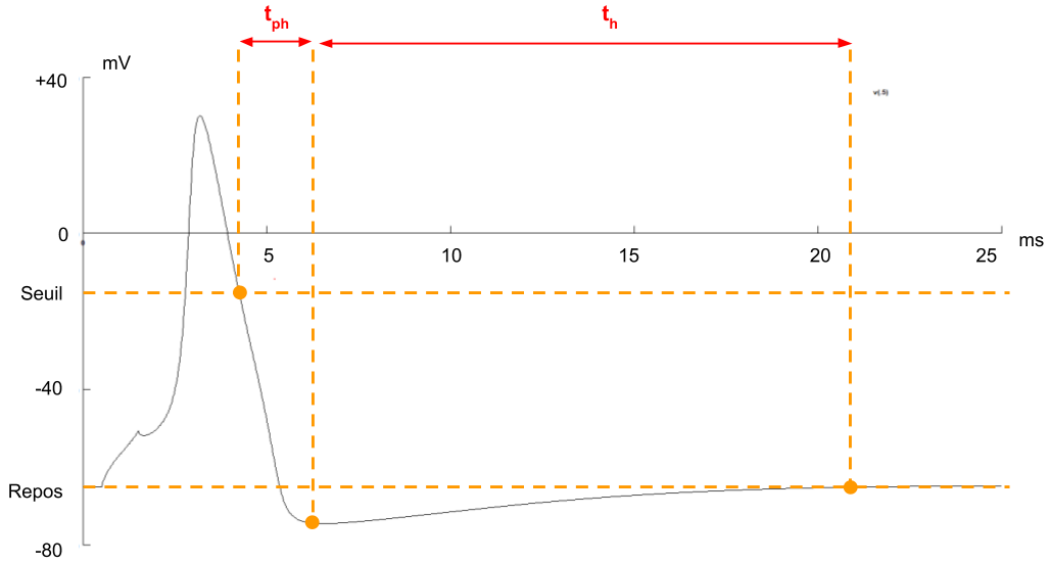


Figure 25: Approximation du temps normal des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation

Selon la figure 25 on trouve :

$$\begin{cases} t_{ph} = 2.0 \text{ ms} \\ t_h = 14.6 \text{ ms} \end{cases} \quad (7)$$

Nous avons vu précédemment pourquoi le potentiel maximal atteint à la fin de la phase de dépolarisation pouvait baisser. Voyons maintenant pourquoi le potentiel minimal atteint après la phase de post-hyperpolarisation peut également baisser, en valeur absolue, et quasiment de la même manière que le potentiel maximal atteint.

Lorsqu'une dépolarisation proche d'une autre dans le temps a lieu, le nombre de pompes à sodium  $Na^+$  activent est plus faible. Or le nombre de pompes potassium  $K^+$  activent est proportionnel au nombre de pompes  $Na^+$  activent. Ainsi, lors d'une autre dépolarisation peu espacée dans le temps, le nombre de pompes  $K^+$  activent sera plus faible que précédemment. En conséquence, lorsque le potentiel de repos sera atteint, les pompes  $K^+$  se fermeront avec un certain délai. Mais là où précédemment un nombre plus important de pompes  $K^+$  étaient actives lors de ce délai, il y en aura désormais un nombre plus faible. Autrement dit, pendant la durée de fermeture des pompes, un nombre plus faible d'ions  $K^+$  seront libérés, provoquant une descente en deçà du potentiel seuil moins grande. Le potentiel minimal atteint est alors plus faible après une dépolarisation ayant lieu peu après une autre.

Selon le même raisonnement, le nombre d'ions  $K^+$  libérés dans la phase de post-hyperpolarisation est plus faible. Or comme les potentiels de départ (le potentiel seuil) et d'arrivée (le potentiel de repos) sont les mêmes peu importe le potentiel maximal atteint lors d'une dépolarisation, on en déduit que lorsque le nombre de pompes  $K^+$  activent est plus faible, la durée de la phase de post-hyperpolarisation est plus grande.

En conclusion, selon le temps entre deux dépolarisations, la durée de la phase de post-hyperpolarisation sera plus au moins grande; la durée minimale de cette phase étant  $t_{ph}$  précédemment déterminée.

Quant à la phase d'hyperpolarisation, le potentiel minimal de départ évolue bien selon l'espacement temporel des dépolarisations. Comme la phase de post-hyperpolarisation s'est terminée avec un potentiel en deçà du seuil, il faut remonter le potentiel au potentiel de repos. Autrement dit, il faut compenser la perte de ces ions  $K^+$  en accumulant à nouveau ces ions dans la membrane. Plus le potentiel minimal atteint est petit en valeur absolue, moins il faudra attendre pour que les ions  $K^+$  accumulés compensent la perte ayant conduit le potentiel à descendre en deçà du potentiel de repos.

Ainsi, plus l'espacement temporel entre deux dépolarisations est faible, plus la durée de la phase d'hyperpolarisation est faible; la durée maximale de cette phase étant alors  $t_h$ .

En conclusion, plus l'espacement temporel entre les dépolarisations d'un neurone est faible, plus la durée de la phase de post-hyperpolarisation est grande et moins la durée de la phase d'hyperpolarisation est grande. Alors, les valeurs de  $t_{ph}$  et  $t_h$  sont les valeurs extrémales que l'on puisse avoir après une repolarisation. Lorsque les dépolarisations s'enchaînent dans les phases de post-hyperpolarisation ou d'hyperpolarisation, ces temps varient.

On pose  $A_i \geq 1$  et  $B_i \leq 1$  les coefficients traduisant les variations de ces temps pour le neurone  $i$  tel que en notant  $t_k^{ad,i}$  la durée de la phase  $k$  pour le neurone  $i$  après une dépolarisation on obtienne :

$$\begin{cases} t_{ph}^{ad,i} = A_i * t_{ph} \\ t_h^{ad,i} = B_i * t_h \end{cases}$$

Reste à trouver les valeurs de ces coefficients  $A_i$  et  $B_i$

Avant de poursuivre représentons schématiquement ce que nous souhaitons obtenir lors d'une unique dépolarisation isolée dans le temps, comme le montre la figure 26

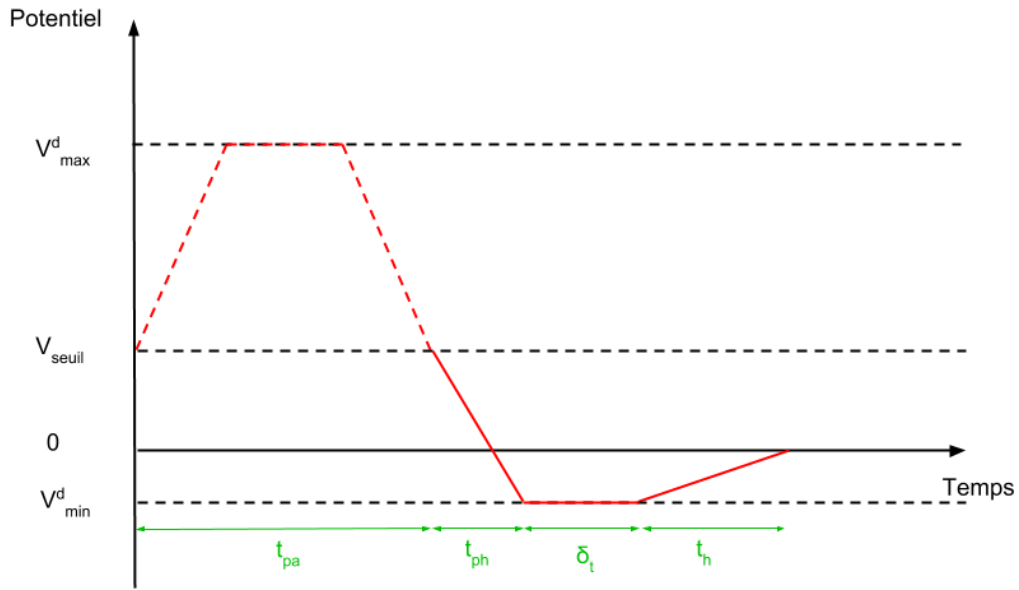


Figure 26: Modélisation des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation

### Modélisation de l'évolution du potentiel maximal selon les dépolarisations

Avant de pouvoir mettre en équation les phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation, il nous faut savoir précisément comment évolue le potentiel maximal (et par analogie le potentiel minimal) selon l'espacement temporel des dépolarisations.

Rappelons-nous la figure 21 décrivant une évolution linéaire de l'amplitude du potentiel d'action selon le temps. Nous avons représenté ce que nous souhaitons obtenir sur la figure 27.

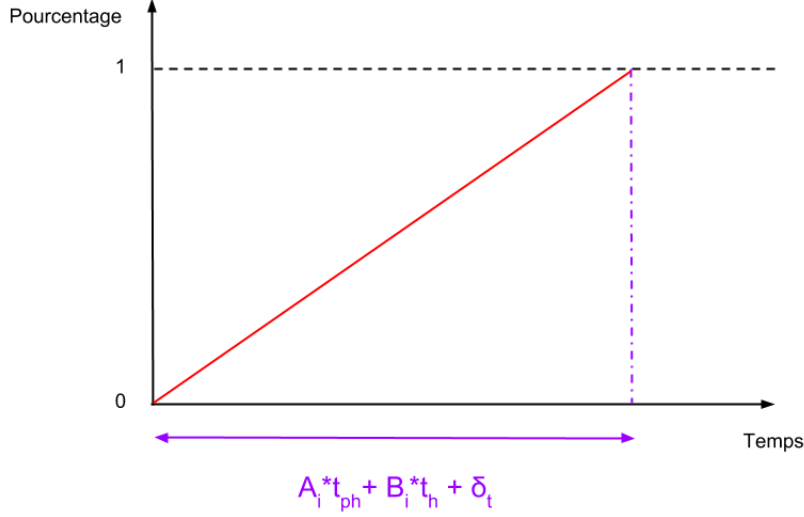


Figure 27: Évolution du pourcentage du potentiel maximal  $V_{max}$  atteignable par le neurone  $i$  selon le temps où a lieu la dépolarisation

Tentons d'obtenir une équation de cette droite. On a donc : 
$$\begin{cases} y_{V_{max}^d}(0) = 0 \\ y_{V_{max}^d}(A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t) = 1 \end{cases}$$
 D'où :

$$y_{V_{max}^d} : x \mapsto \frac{1}{A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t} * x \quad (8)$$

Ainsi, pour connaître la valeur du potentiel maximal lors d'une dépolarisation du neurone  $i$ , il suffit de connaître le temps au bout duquel le neurone s'est dépolarisé, en prenant comme origine des temps l'instant où le neurone sort de la phase de repolarisation. En posant  $t_{d,i}$  un tel temps, ramené à 0 s'il dépasse la durée de la période réfractaire relative actuelle, on obtient que lors de la  $(d+1)$ -ème dépolarisation le potentiel maximal est  $V_{max}^{((d+1),i)}$  tel que :

$$V_{max}^{((d+1),i)} = \frac{t_{d,i}}{A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t} * (V_{max} - V_{seuil}) + V_{seuil}$$

On pose alors  $\lambda_i$  tel que

$$\lambda_i = \frac{t_{d,i}}{A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t} \leq 1 \quad (9)$$

On obtient alors : 
$$\begin{cases} V_{max}^{(d,i)} = \lambda_i * (V_{max} - V_{seuil}) + V_{seuil} \\ V_{min}^{(d,i)} = \lambda_i * (V_{min} - 0) + 0 = \lambda_i * V_{min} \end{cases}$$

où  $V_{min}$  est le potentiel minimal en valeur absolue atteignable lors d'une dépolarisation isolée dans le temps.

Comme nous le constatons,  $\lambda_i$  s'exprime en fonction de  $A_i$  et  $B_i$  qui caractérisent indirectement la durée des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation. Ces durées sont susceptibles de varier au cours du temps. Or le potentiel maximal atteint lors d'une dépolarisation, déterminé ici par  $\lambda_i$ , dépend entièrement du temps d'inactivité des pompes  $Na^+$ . Le potentiel maximal atteint varie car le nombre de pompes  $Na^+$  actives n'est pas le même. Or ces pompes restent inactives un

certain temps fixe. En d'autres termes, la durée d'attente avant de retrouver un potentiel maximal égal à  $V_{max}$  lors d'une dépolarisation est en toute logique la durée d'inactivité des pompes  $Na^+$ , qui biologiquement est plus petite que la période réfractaire relative.

Or nous avons construit  $\lambda_i$  de telle sorte que le potentiel maximal atteint soit  $V_{max}$  à la fin de la période réfractaire relative, durée qui contrairement au temps d'inactivité des pompes  $Na^+$  varie au cours du temps. Cette construction apparait inadaptée pourtant dans le cas biologique il semble que la membrane doive retrouver des concentrations ioniques qui sont celles de l'état de repos avant de pouvoir atteindre un potentiel maximal normal. Cela signifie qu'il faut attendre la fin de la période réfractaire relative avant de pouvoir atteindre  $V_{max}$  lors d'une dépolarisation. Pour avoir une explication très précise de ce phénomène, il faut faire appel à des notions que nous n'avons pas expliqué précédemment et que nous avons uniquement survolées lors de nos recherches; nous ne sommes donc pas en mesure de fournir cette explication.

### Détermination des coefficients $A_i$ et $B_i$ , facteurs de variation des durées des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation

À ce stade nous avons un problème puisque nous n'avons pas trouvé les valeurs des durées biologiques en fonction des dépolarisations successives. Ce faisant, nous n'avons pas pu trouver une loi d'évolution de ces durées selon les dépolarisations. Pourtant, une idée naturelle est de supposer que ces temps évoluent selon  $\lambda_i$ . C'est en tout cas ce que nous allons faire.

Pour être exacte, comme nous avons utilisé  $A_i$  et  $B_i$  pour définir  $\lambda_i$ , ce n'est techniquement pas le même  $\lambda_i$  que nous utiliserons dans la définition de  $A_i$  et  $B_i$  mais plutôt la valeur précédente de  $\lambda_i$ .

On peut alors définir  $A_i$  et  $B_i$  de la manière suivante :

$$\boxed{\begin{cases} A_i = 1 + (1 - \lambda_i) = 2 - \lambda_i \\ B_i = \lambda_i \end{cases}} \quad (10)$$

Pour simplifier une partie déjà complexe d'un point de théorique, nous avons décrit  $\lambda_i$  comme étant une valeur pouvant évoluer au cours du temps. Dans les faits, il faut voir  $\lambda_i$  comme une suite récurrente et de même pour  $A_i$  et  $B_i$ . Ce sont toutes des suites récurrentes imbriquées que l'on peut décrire de la manière suivante :

$$\begin{cases} \lambda_i^0 = 1 \\ \forall \text{ depolarisation } d, \lambda_i^d = \frac{t_d^i}{A_i^{d-1} * t_{ph} + B_i^{d-1} * t_h + \delta_t} \\ A_i^0 = 1 \\ \forall \text{ depolarisation } d, A_i^d = (2 - \lambda_i^d) \\ B_i^0 = 1 \\ \forall \text{ depolarisation } d, B_i^d = \lambda_i^d \end{cases} \quad (11)$$

Cette description des suites n'est pas encore complète car on ne fait que vaguement définir le terme  $d$  correspondant à une dépolarisation du neurone  $i$ . En fait, les valeurs de  $\lambda_i$ ,  $A$  et  $B$  ne sont pas tant définies par le nombre de dépolarisation mais par le temps  $t_d^i$  (et non l'étape) de la simulation où le neurone  $i$  se dépolarise avec comme origine des temps la fin de la dernière repolarisation du neurone  $i$ , ramené à 0 si ce temps est supérieur à la durée actuelle de la période réfractaire relative.

Dans la suite, nous n'allons certainement pas décrire ces valeurs en termes de suites mais d'un point de vu algorithmique :

- Au départ de la simulation, nous posons  $\lambda_i = 1$ ,  $A_i = 1$ ,  $B_i = 1$  et  $t_d^i = 0$
- Si le neurone  $i$  est dans la phase de post-hyperpolarisation ou d'hyperpolarisation alors :

- on incrémente  $t_{d,i}$  de  $\delta_t$
- Si  $t_d^i = A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t$ , alors  $t_d^i = 0$
- Si le neurone  $i$  se dépolarise de nouveau, alors :
  - $\lambda_i = \frac{t_d^i}{A_i * t_{ph} + B_i * t_h + \delta_t}$
  - $A_i = (2 - \lambda_i)$
  - $B_i = \lambda_i$

Maintenant nous pouvons modéliser les phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation comme illustrer sur la figure 26.

On définit alors les fonctions suivantes:

$$\begin{cases} y_3 : x \mapsto a_3 * x + b_3 \\ y_4 : x \mapsto a_4 * x + b_4 \end{cases}$$

les fonctions affines représentant la fonction strictement décroissante et strictement croissante respectivement.

Puis :

$$\begin{cases} y_3(A_i * t_{pa}) = V_{seuil} \\ y_3(t_{pa} + A_i * t_{ph}) = \lambda_i * V_{min} \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} y_4(t_{pa} + A_i * t_{ph} + \delta_t) = \lambda_i * V_{min} \\ y_4(t_{pa} + A_i * t_{ph} + \delta_t + B_i * t_h) = 0 \end{cases}$$

Alors,

$$\begin{cases} b_3 = V_{seuil} - \frac{t_{pa}}{A_i * t_{ph}} (\lambda_i * V_{min} - V_{seuil}) \\ a_3 = \frac{\lambda_i * V_{min} - V_{seuil}}{A_i * t_{ph}} \end{cases} \quad \text{et} \quad \begin{cases} b_4 = \lambda_i * V_{min} \left(1 + \frac{t_{pa} + A_i * t_{ph} + \delta_t}{B_i * t_h}\right) \\ a_4 = -\frac{\lambda_i * V_{min}}{B_i * t_h} \end{cases}$$

On obtient finalement :

$$\boxed{\begin{cases} y_3 : t \mapsto \frac{\lambda_i * V_{min} - V_{seuil}}{(2 - \lambda_i) * t_{ph}} * t + V_{seuil} - \frac{t_{pa}}{(2 - \lambda_i) * t_{ph}} (\lambda_i * V_{min} - V_{seuil}) \\ y_4 : t \mapsto -\frac{\lambda_i * V_{min}}{\lambda_i * t_h} * t + \lambda_i * V_{min} \left(1 + \frac{t_{pa} + (2 - \lambda_i) * t_{ph} + \delta_t}{\lambda_i * t_h}\right) \end{cases}} \quad (12)$$

Comme précédemment, on illustre sur la figure 28 nos courbes modélisées pour différentes valeurs de  $\lambda_i * V_{min}$

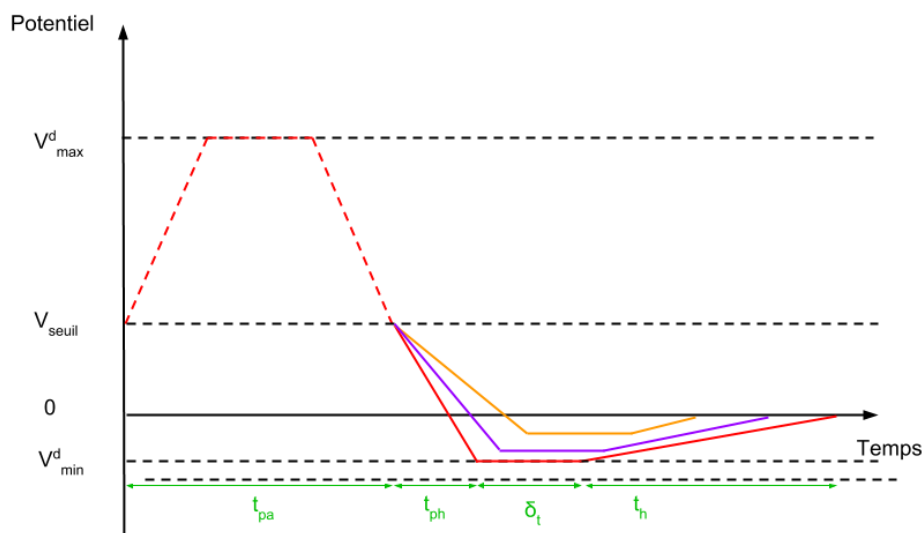


Figure 28: Évolution des courbes modélisées des phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation selon le potentiel minimal atteint

#### 0.12.4 Modélisation de la décroissance du potentiel en l'absence d'un potentiel d'action

En absence de potentiel d'action, le potentiel résultat de la sommation temporelle et spatiale réalisée par le neurone, décroît (ou croît) au cours du temps pour atteindre le potentiel de repos. Cette décroissance (ou croissance) ne présente pas de phase de post-hyperpolarisation ou d'hyperpolarisation. Le mécanisme pour ajuster le potentiel du neurone n'est pas le même que précédemment. En fait, il existe un petit nombre de pompes qui restent en permanence ouvertes. Ainsi, naturellement un excès d'ions, par exemple dû à une stimulation n'ayant pas dépassé le seuil, est compensé car les charges peuvent se déplacer et compenser elles même leurs effets à l'aide de ces "ouvertures".

Quoi qu'il en soit, nous devons simplement savoir que plus le potentiel est grand à un instant donné, plus sa décroissance est forte. Ainsi, la décroissance sera forte au début, puis à mesure que le potentiel décroît cette décroissance sera de plus en plus faible.

Nous illustrons ce mécanisme sur la figure 29

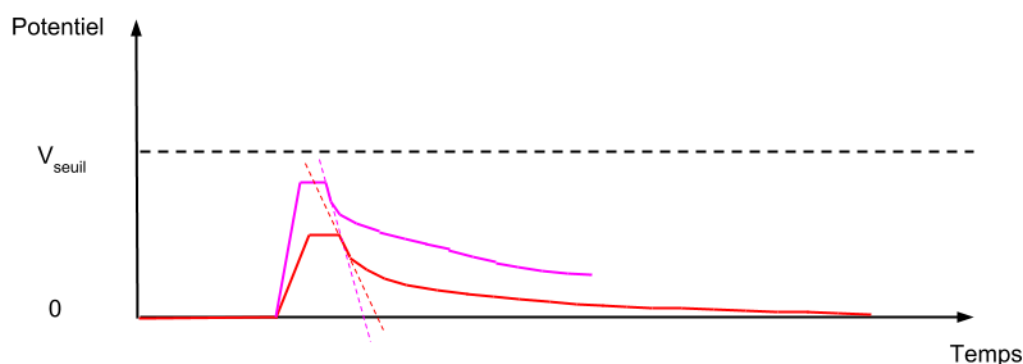


Figure 29: Comparaison de la vitesse de convergence des courbes de décroissance du potentiel (hors potentiel d'action) selon le potentiel maximal (ou minimal) atteint

On peut ainsi modéliser cette décroissance par une exponentielle décroissante (dans le cas d'une stimulation excitatrice) et croissante (dans le cas d'une stimulation inhibitrice).

On pose alors les fonctions suivantes :

$$\begin{cases} y_{dn} : x \mapsto \Omega_d * \exp(-\gamma_d * x) \\ y_{cn} : x \mapsto \Omega_c * \exp(-\gamma_c * x) \end{cases}$$

Et, on pose également  $\tau$  le temps tel que  $y_k(\tau) = y_k^{\tau_k}$

Ainsi :

$$\begin{cases} \gamma_k = \frac{1}{\tau} \log_2 \left( \left| \frac{\Omega_k}{y_k^{\tau_k}} \right| \right) \\ \Omega_k = y_k(0) \end{cases}$$

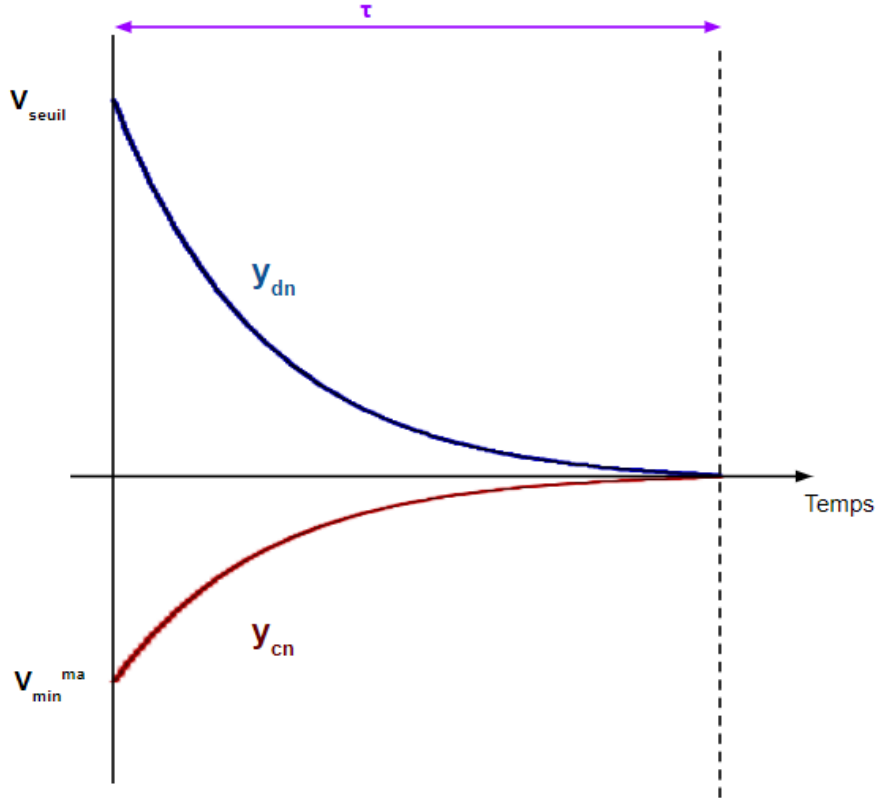


Figure 30:

où  $V_{min}^{ma} < 0$  est le plus petit potentiel atteignable par la membrane du neurone lors d'une stimulation d'une des entrées inhibitrices ( $V_{min}^{ma} < V_{min}$ ).  $V_{min}$  est la valeur minimale atteignable par un neurone dans la phase post-hyperpolarisation et  $V_{min}^{ma}$  est la valeur minimale atteignable lorsque le neurone ne se trouve pas dans les phases de post-hyperpolarisation et d'hyperpolarisation. Plus explicitement, lorsque le potentiel du neurone est le potentiel de repos et qu'une des entrées inhibitrice du neurone s'active, le potentiel du neurone passe en deçà du potentiel de repos et il peut diminuer jusqu'à la valeur limite  $V_{min}^{ma}$ .

En choisissant  $y_k^{\tau} = 0.01$ , ce qui signifie qu'on souhaite avoir 0.01 mV au bout de  $\tau$  millisecondes, on obtient :

$$\begin{cases} y_{dn} : x \mapsto V_{seuil} * \exp \left( -\frac{1}{\tau} \log_2(100 * V_{seuil}) * x \right) \\ y_{cn} : x \mapsto V_{min}^{ma} * \exp \left( -\frac{1}{\tau} \log_2(100 * |V_{min}^{ma}|) * x \right) \end{cases}$$

Ce qui n'est pas correcte, mais permet d'introduire plus simplement les notions. Si l'on garde ces fonctions, cela impliquerait que peu importe le potentiel de départ choisi (le potentiel atteint par le

neurone) au bout de  $\tau$  millisecondes le potentiel serait quasiment nul.

Faire cela revient à limiter très sérieusement l'intérêt d'une somme des potentiels aux entrées : si le neurone reçoit deux stimulations successives, la première ne posera pas de problème mais lorsque la deuxième stimulation arrivera le neurone va réaliser la somme et atteindre une valeur très élevée (mais toujours inférieure au seuil). Cette valeur élevée va être le point de départ de la décroissance qui sera alors très forte dans un premier temps car le potentiel de départ est très grand. Cela implique qu'à l'étape suivant l'étape où la somme des deux stimulations a eu lieu, le potentiel sommé sera descendu en dessous du potentiel atteint par une seule stimulation comme le montre la figure 31. Ce qui empêche de jouer sur la sommation temporelle propre au neurone biologique.

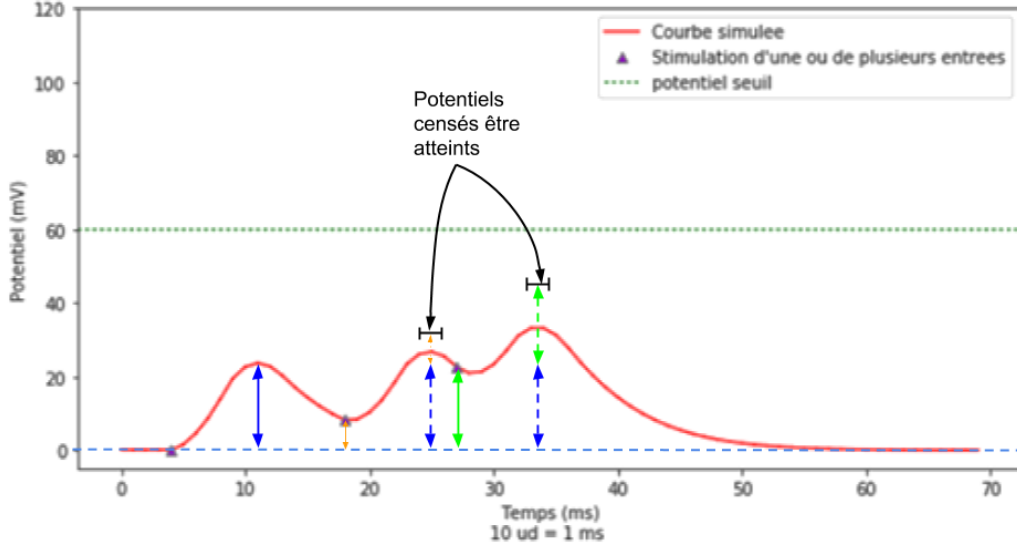


Figure 31: Illustration du problème des fonctions exponentielles choisies

Le problème est donc que la décroissance à chaque étape est trop forte.

On introduit alors  $\tau_{min}$  et  $\tau_{max}$  le temps minimal que l'on pose pour atteindre la valeur précédemment choisie et le temps maximal que l'on souhaite pour réaliser la même tâche. Ces deux valeurs permettent de contrôler très précisément la décroissance du potentiel afin d'éviter d'avoir une décroissance trop forte en jouant sur la valeur de  $\tau_{min}$  et éviter d'avoir une décroissance trop faible (qui poserait également problème car n'importe quelle stimulation pourrait faire franchir le potentiel au-dessus du potentiel seuil) à l'aide de  $\tau_{max}$ .

On définit alors les deux courbes de la manière suivante :

$$\begin{cases} y_{dn} : x \mapsto V_{seuil} * \exp \left( - \frac{1}{\tau_{min} + \tau_{max} * \frac{x}{V_{seuil}}} \log_2(100 * V_{seuil}) * x \right) \\ y_{cn} : x \mapsto V_{min}^{ma} * \exp \left( - \frac{1}{\tau_{min} + \tau_{max} * \frac{x}{V_{min}^{ma}}} \log_2(100 * |V_{min}^{ma}|) * x \right) \end{cases} \quad (13)$$

Revenons un instant sur le calcul  $E = \tau_{min} + \tau_{max} * \frac{x}{V_{seuil}}$ . Dans un premier temps,  $E \geq \tau_{min}$ , puis comme dans cette partie  $x \leq V_{seuil}$ , alors  $E \in [\tau_{min}, \tau_{min} + \tau_{max}]$ . D'autre part dans le cas où le potentiel est deçà du potentiel de repos, on a  $0 \geq x \geq V_{min}^{ma}$  et comme  $V_{min}^{ma} < 0$ , alors  $\frac{x}{V_{min}^{ma}} \in [0, 1]$

### Incorporation du temps dans la simulation

Gérer les valeurs que chaque neurone doit prendre en fonction du temps à chaque étape rajoute de la complexité au code, ne serait-ce parce que les valeurs changent constamment. Pour autant, nous étions obligés de définir nos fonctions par rapport aux temps; normalement les fonctions activatrices



ne prennent pas comme paramètre le temps mais elles sont trop simplistes (pour notre utilisation) pour que nous les utilisions et le temps est un paramètre primordial dans le fonctionnement d'un neurone.

Nous utiliserons donc nos fonction illustrées sur la figure 32 (en y ajoutant une bonne gestion de l'algorithmique afin de résoudre les problèmes liés à la non injectivité de la fonction constituée à partir des autres définies précédemment)

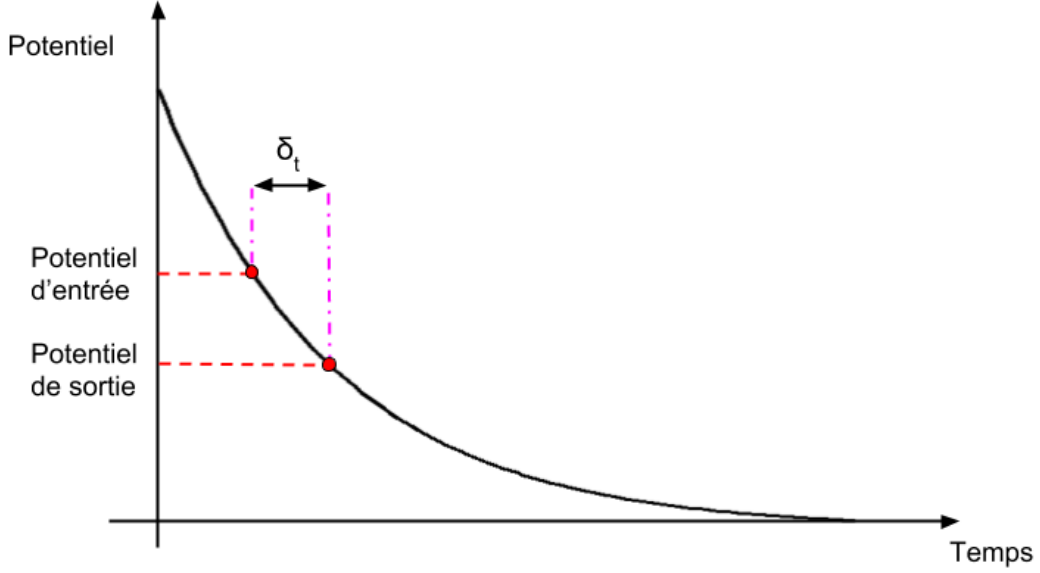


Figure 32: Illustration du l'utilisation du temps dans nos modélisations

Ainsi, en notant  $t$  le temps pour lequel le potentiel d'entrée est  $y_e$ , on obtient :

$$t = \frac{1}{\gamma_k} \log \left( \frac{\Omega_k}{y_e} \right)$$

Puis en notant  $y_s$  le potentiel de sortie au temps  $t + \delta_t$  on obtient :

$$y_s = \Omega_k \exp \left[ -\gamma_k (t + \delta_t) \right]$$

$$y_s = \Omega_k \exp \left[ -\gamma_k * \frac{1}{\gamma_k} \log_2 \left( \frac{\Omega_k}{y_e} \right) - \gamma_k * \delta_t \right]$$

$$y_s = \Omega_k \exp \left[ \log_2 \left( \frac{y_e}{\Omega_k} \right) - \gamma_k * \delta_t \right]$$

$$y_s = \Omega_k \left[ \frac{y_e}{\Omega_k} * \exp(-\gamma_k * \delta_t) \right]$$

$$y_s = y_e \exp(-\gamma_k * \delta_t)$$

### 0.12.5 Prérequis pour l'algorithme

Pour la suite, on pose :

•

$$E = \begin{bmatrix} e_{1,1} \\ e_{2,1} \\ \vdots \\ e_{R,1} \end{bmatrix} \in \mathbb{M}_{R,1}$$

où  $e_{i,1}$  est défini selon la phase dans laquelle se trouve le neurone  $i$ , comme définit sur la figure 33.

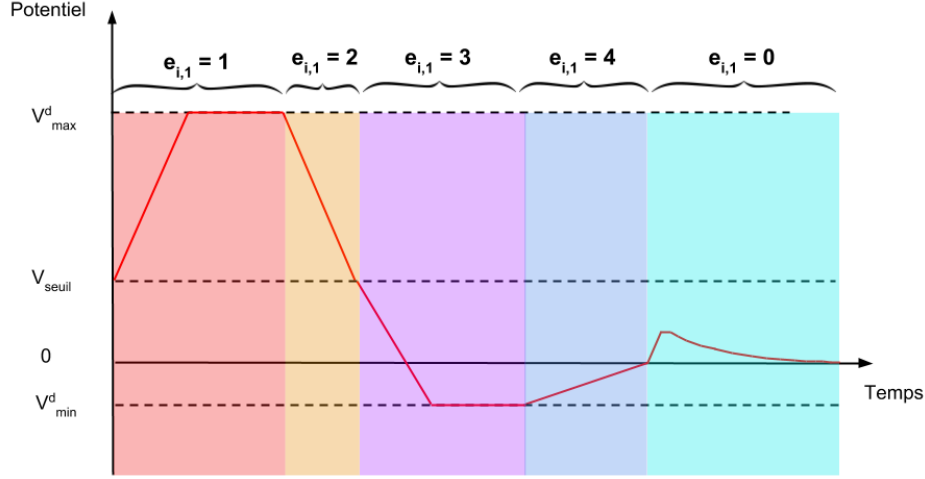


Figure 33: Évolution du coefficient  $e_{i,1}$  selon l'état du neurone  $i$

Comme la courbe d'évolution du potentiel d'un neurone n'est pas injective, nous devons savoir dans quelle partie de la courbe le neurone se trouve pour retourner la valeur suivante de son potentiel.

•

$$\Lambda \begin{bmatrix} \lambda_{1,1} \\ \lambda_{2,1} \\ \vdots \\ \lambda_{R,1} \end{bmatrix} \in \mathbb{M}_{R,1}$$

Le coefficient  $\lambda_{i,1}$  étant le coefficient  $\lambda_i$  défini précédemment pour n'atteindre qu'un certain pourcentage de  $V_{max}$  selon l'instant où a lieu la dépolarisation.

•

$$T_{ar} = \begin{bmatrix} t_{ar1,1} \\ t_{ar2,1} \\ \vdots \\ t_{arR,1} \end{bmatrix} \in \mathbb{M}_{R,1}$$

Le coefficient  $t_{ar_{i,1}}$  représente le temps restant (après une repolarisation) avant que le potentiel du neurone  $i$  atteigne de nouveau  $V_{max}$  lors d'une autre dépolarisation. Dans les faits, il sera utilisé comme un compteur allant de 0 lorsque le neurone  $i$  sort de la phase de repolarisation et sera remis à 0 lorsqu'il atteindra la durée de la période réfractaire relative actuelle.

Comme nous avons modélisé l'évolution du potentiel par des fonctions affines, nous pouvons par avance définir la quantité à ajouter algébriquement au potentiel actuel pour obtenir le potentiel à l'étape suivante; et ce afin de limiter les calculs à effectuer à chaque étape. Pour chaque partie de courbe, on calcul donc la quantité  $V_i(t + \delta_t) - V_i(t)$ , t quelconque.

On pose alors comme nouvelle fonction activatrice, la fonction f telle que :

$$f : (V, \lambda, e) \mapsto \begin{cases} \text{si } e = 0 & \begin{cases} V * \exp\left(-\frac{1}{\tau_{min} + \tau_{max} * \frac{x}{V_{seuil}}}\log_2(100 * V_{seuil})\right) \text{ si } V \geq 0.01 \\ V * \exp\left(-\frac{1}{\tau_{min} + \tau_{max} * \frac{x}{V_{min}^{ma}}}\log_2(100 * |V_{min}^{ma}|)\right) \text{ si } V \leq -0.01 \\ 0 \text{ sinon} \end{cases} \\ \text{si } e = 1 & \begin{cases} V + 2\frac{\lambda*(V_{max}-V_{seuil})}{t_{pa}-\delta_t}\delta_t \text{ si } V + 2\frac{\lambda*(V_{max}-V_{seuil})}{t_{pa}-\delta_t} \leq \lambda * (V_{max} - V_{seuil}) + V_{seuil} \\ \lambda * (V_{max} - V_{seuil}) + V_{seuil} \text{ sinon} \end{cases} \\ \text{si } e = 2 & \begin{cases} V - 2\frac{\lambda*(V_{max}-V_{seuil})}{t_{pa}-\delta_t}\delta_t \text{ si } V - 2\frac{\lambda*(V_{max}-V_{seuil})}{t_{pa}-\delta_t}\delta_t \geq V_{seuil} \\ V_{seuil} \text{ sinon} \end{cases} \\ \text{si } e = 3 & \begin{cases} V - \frac{V_{seuil}-\lambda*V_{min}}{(2-\lambda)*t_{ph}}\delta_t \text{ si } V - 2\frac{V_{seuil}-\lambda*V_{min}}{(2-\lambda)*t_{ph}}\delta_t \geq \lambda * V_{min} \\ \lambda * V_{min} \text{ sinon} \end{cases} \\ \text{si } e = 4 & \begin{cases} V - \frac{V_{min}}{t_h}\delta_t \text{ si } V - \frac{V_{min}}{t_h}\delta_t \leq 0 \\ 0 \text{ sinon} \end{cases} \end{cases} \quad (14)$$

### Mise en équation

On définit ci-dessous l'équation utilisée par la suite :

$$\forall i \in \llbracket 1, R \rrbracket, V_i(t + \delta_t) = f\left(\beta * L_{C,i} * [V_t * (T_t + N_i) + (-V_{seuil}) * T_t]\right) \quad (15)$$

où cette fois-ci la matrice  $C$  est telle que :

$$C = \begin{bmatrix} \frac{1}{\beta} & w_{2,1} & w_{3,1} & \dots & w_{R,1} \\ w_{1,2} & \frac{1}{\beta} & & & \vdots \\ \vdots & w_{2,3} & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & w_{R,R-1} \\ w_{1,R} & w_{2,R} & \dots & w_{R-1,R} & \frac{1}{\beta} \end{bmatrix} \in \mathcal{M}_R(\mathbb{R})$$

Rappelons que le potentiel perçu par les autres neurones, lorsque le neurone  $i$  se dépolarise au temps  $t$ , est  $V_i(t) - V_{seuil}$ , où  $V_i(t) = V_{max}^d$ .

$$\begin{aligned}
V_t * (T_t + N_i) - V_{seuil} * T_t &= \begin{bmatrix} V_1(t) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & V_2(t) & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & V_R(t) \end{bmatrix} * \left( \begin{bmatrix} t_{1,1} \\ t_{2,1} \\ \vdots \\ t_{i,1} = 0 \\ \vdots \\ t_{R,1} \end{bmatrix} + \begin{bmatrix} 0 \\ 0 \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ 0 \end{bmatrix} \right) - \begin{bmatrix} t_{1,1} * V_{seuil} \\ t_{2,1} * V_{seuil} \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ t_{R,1} * V_{seuil} \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} V_1(t) & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & V_2(t) & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & 0 & \ddots & & \vdots \\ \vdots & \vdots & & \ddots & \vdots \\ \vdots & \vdots & & & 0 \\ 0 & 0 & \dots & 0 & V_R(t) \end{bmatrix} * \begin{bmatrix} t_{1,1} \\ t_{2,1} \\ \vdots \\ 1 \\ \vdots \\ t_{R,1} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} t_{1,1} * V_{seuil} \\ t_{2,1} * V_{seuil} \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ t_{R,1} * V_{seuil} \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} V_1(t) * t_{1,1} \\ V_2(t) * t_{2,1} \\ \vdots \\ V_i(t) \\ \vdots \\ V_R(t) * t_{R,1} \end{bmatrix} - \begin{bmatrix} t_{1,1} * V_{seuil} \\ t_{2,1} * V_{seuil} \\ \vdots \\ 0 \\ \vdots \\ t_{R,1} * V_{seuil} \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} (V_1(t) - V_{seuil}) * t_{1,1} \\ (V_2(t) - V_{seuil}) * t_{2,1} \\ \vdots \\ V_i(t) \\ \vdots \\ (V_R(t) - V_{seuil}) * t_{R,1} \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

Ainsi, seuls les neurones ayant émis un potentiel d'action seront perçus avec un potentiel de  $V_i(t) - V_{seuil}$

## Fonctionnement algorithmique

**Result:** Calcul des potentiels des  $R$  neurones du réseau pour une étape de la simulation

Définir la valeur de  $V_{max}$ ,  $V_{min}$ ,  $V_{min}^{ma}$ ,  $t_{pa}$ ,  $t_{ph}$ ,  $t_h$ ,  $\tau_{min}$ ,  $\tau_{max}$ ,  $\beta$ ;

Initialiser les matrices  $C$ ,  $V_t$ ,  $T_t$  ;

Initialiser la matrice  $E$  à 0 ;

Initialiser la matrice  $\Lambda$  à 1 ;

Initialiser la matrice  $T_{ar}$  à  $t_{ph} + t_h + \delta_t$ ;

$V_{temp} \leftarrow V_t$  ;

$T_{temp} \leftarrow T_t$  ;

**for**  $i \in \llbracket 1, R \rrbracket$  **do**

**if**  $t_{i,1} = 0$  **then**  
          $V_i \leftarrow \beta * L_{C,i} * [V_t * (T_t + N_i) + (-V_{seuil}) * T_t]$

**else**

$V_i \leftarrow V_{t_{i,i}}$

**end**

$V \leftarrow f(V_i, \lambda_{i,1}, e_{i,1})$ ;

$t \leftarrow T_{t_{i,i}}$  ;

**if**  $t_{ar_{i,1}} < (2 - \lambda_{i,1}) * t_{ph} + \lambda_{i,1} * t_h + \delta_t$  **then**

$t_{ar_{i,1}} \leftarrow t_{ar_{i,1}} + \delta_t$ ;

**else**

$t_{ar_{i,1}} \leftarrow (2 - \lambda_{i,1}) * t_{ph} + \lambda_{i,1} * t_h + \delta_t$ ;

$\lambda_{i,1} \leftarrow 1$ ;

**end**

**if**  $e_{i,1} = 1$  **et**  $V = \lambda_{i,1} * V_{max}$  **then**

$e_{i,1} \leftarrow 2$  ;

**else if**  $e_{i,1} = 2$  **et**  $V = V_{seuil}$  **then**

$t \leftarrow 0$  ;

$e_{i,1} \leftarrow 3$  ;

$t_{ar_{i,1}} \leftarrow 0$  ;

**else if**  $e_{i,1} = 3$  **then**

**if**  $V > V_{t_{i,i}}$  **then**

**if**  $V \geq 0$  **then**

$e_{i,1} \leftarrow 0$  ;

**else**

$e_{i,1} \leftarrow 4$  ;

**end**

**else if**  $V = \lambda_{i,1} * V_{min}$  **then**

$e_{i,1} \leftarrow 4$  ;

**end**

**end**

**if**  $e_{i,1} = 4$  **et**  $V \geq 0$  **then**

$e_{i,1} \leftarrow 0$  ;

$t_{ar_{i,1}} \leftarrow (1 - \lambda_{i,1}) * t_{ph} + \lambda_{i,1} * t_h + \delta_t$ ;

**end**

**if**  $e_{i,1} = 0$  **et**  $V = V_{seuil}$  **then**

$t \leftarrow 1$  ;

$e_{i,1} \leftarrow 1$  ;

$\lambda_{i,1} \leftarrow \frac{t_{ar_{i,1}}}{(2 - \lambda_{i,1}) * t_{ph} + \lambda_{i,1} * t_h + \delta_t}$  ;

**end**

$V_{temp_{i,i}} \leftarrow V$ ;

$T_{temp_{i,i}} \leftarrow t$ ;

**end**

$V_t \leftarrow V_{temp}$ ;

$T_t \leftarrow T_{temp}$ ;

On peut remarquer que :

- lorsque le neurone se trouve dans la phase de post-hyperpolarisation ( $e = 3$ ) et qu'une stimulation fait remonter le potentiel (tout en restant sous le potentiel de repos), alors on passe à la phase d'hyperpolarisation. Cela est rendu possible grâce à la condition  $V > V_{t_{i,i}}$ . Comme est  $V$  est le potentiel obtenu à l'étape  $t$ ,  $V_{t_{i,i}}$  le résultat de l'étape précédente et que dans cette phase le potentiel doit nécessairement diminuer, si le potentiel actuel est plus grand que le potentiel précédent alors cela signifie que le neurone a reçu une ou plusieurs stimulations à des entrées majoritairement excitatrices (pour faire remonter le potentiel).
- lorsque le neurone se trouve dans la phase d'hyperpolarisation ( $e = 4$ ) et que le potentiel remonte au-dessus du potentiel seuil (à cause d'une stimulation) alors le potentiel atteint lors de la prochaine dépolarisation sera  $V_{max}$  bien que le temps de la période réfractaire actuelle n'est pas été totalement écoulé. Cela est dû au fait que cette stimulation a permis de ramener les concentrations ioniques à la normales.  
Cela ne serait pas valable pour une même stimulation dans la phase de post-hyperpolarisation car la durée de cette phase correspond à peu près à la durée d'inactivité des pompes (de l'ordre de 2 millisecondes). Donc durant cette phase il n'est pas simplement question de retrouver des concentrations ioniques normales : il faut attendre la fin de la phase.
- Le fait que la condition traitant de la phase  $e = 0$  soit à la fin a une importance : si le potentiel du neurone remonte brutalement pour dépasser le seuil dans la phase de post-hyperpolarisation ou d'hyperpolarisation alors il faut traiter immédiatement la situation pour ne pas atténuer le potentiel à l'étape suivante (et le faire descendre en dessous du potentiel seuil par le biais de la fonction activatrice).

## Partie V

### Utilisation de la matrice $C$ , matrice des relations du réseau de neurones

## 0.13 Initialisation de la matrice C

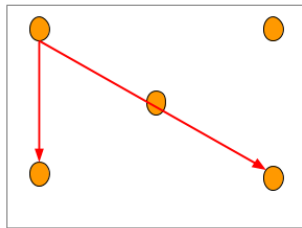
Nous étudierons nos modélisations pour 3 types d'initialisations :

- une initialisation aléatoire des liens entre neurones
- une initialisation tenant compte de la proximité spatiale des neurones. Dans ce cas, la matrice C joue le rôle de carte neuronale sur laquelle un neurone ne peut se lier qu'avec ses voisins (bien que dans la réalité deux neurones très espacés peuvent être en contact)
- une initialisation tenant compte de la spatialisation d'un réseau neuronal réel (en l'occurrence celui du *Caenorhabditis elegans* [4])

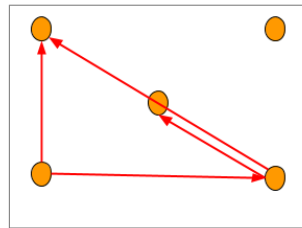
## 0.14 Représentation graphique des modélisations

La matrice C comme définit précédemment permet de rendre compte d'une organisation spatiale si on la considère comme une carte du réseau neuronal. Dès lors, en partant de la stimulation d'un neurone, on peut observer graphiquement l'évolution du réseau :

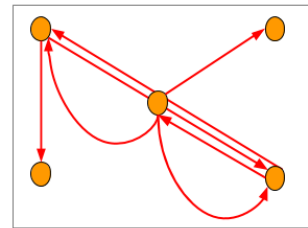
$$C = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 1 & 0 & 0 & 1 \\ 1 & 1 & 1 & 0 & 0 \\ 1 & 0 & 1 & 1 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$



Dépolarisation du neurone 1 au temps  $t_0$



temps  $t_0+1$



temps  $t_0+2$



# Références

- [1] B. M. Abdelhak. Les réseaux de neurones à réservoir en traitement d'images. <http://slideplayer.fr/slide/3678912/>, 12 2004. [En ligne, accès 02-2018].
- [2] B. Cessac. Le cerveau est-il un bon modèle de réseau de neurones ? [https://interstices.info/jcms/c\\_31668/le-cerveau-est-il-un-bon-modele-de-reseau-de-neurones](https://interstices.info/jcms/c_31668/le-cerveau-est-il-un-bon-modele-de-reseau-de-neurones), 11 2007. [En ligne, accès 02-2018].
- [3] M. P. A. C. d'Azur. Les neurones et synapses. [http://www.museum-marseille.org/marseille\\_cerveau\\_synapse.htm](http://www.museum-marseille.org/marseille_cerveau_synapse.htm), 12 2004. [En ligne, accès 02-2018].
- [4] J.Leskovec. C. elegans frontal neural network. <https://snap.stanford.edu/data/C-elegans-frontal.html>. [En ligne, accès 02-2018].
- [5] P. Sauleau. Fonctionnement cellulaire du système nerveux. <https://sites.google.com/site/aphysionado/home/cellsnv>. [En ligne, accès 02-2018].
- [6] SCENARI.ORG. Physiologie du neurone. [http://passeport.univ-lille1.fr/site/biologie/scbio/Neurone/Neurone\\_web.publi/web/co/03%208%20ExcitabiliteEtConductibilite.html](http://passeport.univ-lille1.fr/site/biologie/scbio/Neurone/Neurone_web.publi/web/co/03%208%20ExcitabiliteEtConductibilite.html). [En ligne, accès 03-2018].
- [7] science.ch. Réseaux de neurones formels. <http://informatique.coursgratuits.net/methodes-numeriques/reseaux-de-neurones-formels.php>. [En ligne, accès 02-2018].