Modélisation mathématique en neurosciences :
limites de champ moyen pour des systèmes de neurones

Références

[1] Eduardo Abi Jaber, Christa Cuchiero, Martin Larsson, Sergio Pulido (2021). A weak theory for stochastic Volterra equations of convolution type. Annals of Applied Probability, 2021, 31 (6), 2924-2952.

[2] Julien Chevallier, Aline Duarte, Eva Löcherbach, Guillerme Ost (2019). Mean field limit for non linear spatially extended Hawkes processes with exponential memory kernels. Stochastic Processes and their Applications, 129 (1), 1-27

[3] Sylvain Delattre, Nicolas Fournier, Marc Hoffmann (2016). Hawkes processes on large networks. Annals of Applied Probability, 26 (1), 216-261

[4] Xavier Erny, Eva Löcherbach, Dasha Loukianova (2022). Mean field limits for Hawkes processes in a diffusive regime. Bernoulli, 28 (1), 125 - 149.

[5] Xavier Erny, Eva Löcherbach, Dasha Loukianova (2021). Conditional propagation of chaos for mean field systems of interacting neurons. Electronic Journal of Probability, 26, 1 - 25.

[6] Xavier Erny, Eva Löcherbach, Dasha Loukianova (2021). White-noise driven conditional McKean-Vlasov limits for systems of particles with simultaneous and random jumps. ArXiv, HAL.

[7] Nicolas Fournier, Eva Löcherbach (2016). On a toy model of interacting neurons. Annales de l'Institut Henri Poincaré Probabilités Statistiques, 52 (4), 1844-1876.

[8] Yousheng Shu, Andrea Hasenstaub, David A McCormick (2003). Turning on and off recurrent balanced cortical activity. Nautre, 423 288-293.

[9] Jérémie Barral, Alex D Reyes (2016). Synaptic scaling rule preserves excitatory-inhibitory balance and salient neuronal network dynamics. Nautre Neuroscience, 19 1690-1696.

1 Rappels

1.1 Modèles de systèmes de neurones avec décharges

On ne modélisera pas la "structure biologie" des neurones (ie les canaux ioniques, noyaux, dendrites,...), mais seulement la "structure mathématique" :

— réseau de neurone = graphe orienté

— activité d'un neurone = ses instants de décharge

Modèle d'un réseau de N neurones :

— pour chaque $1 \leq i \leq N$, $X_t^{N,i}$ = potentiel de membrane du neurone i à l'instant t,

— pour chaque $1 \leq i \leq N$, $Z^{N,i} = (T_k^{N,i})_{k\geq 1}$ processus ponctuel d'intensité $(f(X_{t-}^{N,i}))_t$

Xavier Erny
http://www.cmap.polytechnique.fr/~xavier.erny/
xav.erny@orange.fr ou xavier.erny@polytechnique.edu

Dynamique de type Hawkes :

$$
\begin{aligned}
Z_t^{N,i} =& \int_{[0,t]\times\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{s-}^{N,i})\right\}} d\pi^i(s,z),\\
X_t^{N,i} =& X_0^{N,i} h_0(t) + \sum_{j=1}^{N} \int_{[0,t]} h^N(t-s) dZ_s^{N,i}\\
=& X_0^{N,i} h_0(t) + \sum_{j=1}^{N} \int_{[0,t]\times\mathbb{R}_+} h^N(t-s) \mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{s-}^{N,i})\right\}} d\pi^i(s,z), \qquad (1)
\end{aligned}
$$

avec π^i $(1 \leq i \leq N)$ des mesures de Poisson i.i.d. d'intensité $dt{\cdot}dz$, et f, h des fonctions déterministes du modèle.

Objectif de la séance. Étudier les limites de tels systèmes quand N tend vers l'infini. Du point de vue modélisation cette question peut être étrange car le nombre de neurones n'est pas infini. Mais il est très grand (de l'ordre de 10^{10}), donc l'idée est d'approcher nos vrais systèmes à N neurones (2) par leurs limites qui sont plus "simples" à étudier (il est même possible de quantifier l'erreur de cette approximation en estimant la vitesse de convergence associée en fonction de N).

1.2 Résultats mathématiques préliminaires

Exemple 1.1. *Soient $h_0(t) = e^{-\alpha t}$ et $h^N(t) = c_N e^{-\alpha t}$. Alors $(X^{N,i})_{1\leq i\leq N}$ vérifie* (1) *si et seulement si, pour tout $1 \leq i \leq N$,*

$$
dX_t^{N,i} = -\alpha X_t^{N,i} + c_N \sum_{j=1}^{N} \int_{[0,t]\times\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{s-}^{N,j})\right\}} d\pi^j(s,z) \qquad (2)
$$

Preuve...

Interprétation du cas exponentiel. α est le taux de perte de votre potentiel (0 est la valeur du potentiel au repos), c_N représente les poids synaptiques du réseau.

Remarque 1.2. *Dans la suite, on ne travaillera que sur la forme* (2) *plutôt que* (1)*. Toutes les preuves de la suite (mais pas les résultats de la Section 3) se généralisent facilement pour des fonctions h et h_0 quelconque (du moment que h est localement intégrable et h_0 localement bornée). En effet, quand on utilisera le lemme de Grönwall, il suffira de le remplacer par un des points du Lemme 23 de [3].*

Theorem 1.3. *Soient f, b, Φ des fonctions telles que f et $b \cdot \Phi$ sont lipschitziennes. Il existe une solution forte $(X_t)_{t\geq 0}$ de*

$$
dX_t = b(X_t)dt + \int_{\mathbb{R}_+} \Phi(X_{t-}) \mathbb{1}_{\{z\leq f(X_{t-})\}} d\pi(t,z).
$$

Cette solution est unique au sens trajectorielle.

Preuve...

Remarque 1.4. *Le théorème précédent se généralise en dimension fini quelconque (ie avec un processus X de dimension $k \in \mathbb{N}^*$,des fonctions $b, \Phi, f : \mathbb{R}^k \to \mathbb{R}$ et k mesures de Poissons (indépendantes ou non)).*

2 Limites de champ moyen "de base"

2.1 Cas uni-dimensionel [3]

Considérons un système de N neurone, et soit X^N le potentiel moyen de ces neurones. Supposons que X^N est solution de

$$dX_t^N = -\alpha X_t^N + \frac{1}{N}\sum_{j=1}^{N}\int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\left\{z \le f(X_{t-}^N)\right\}} d\pi^j(t,z),$$

avec π^j $(j \ge 1)$ des mesures de Poisson indépendantes d'intensité $dt \cdot dz$.

Interprétation. Le réseau de neurone est un graphe complet. Tant qu'il n'y a pas de décharge, la dynamique est déterministe (en $e^{-\alpha t}$). Quand il y a une décharge, les potentiels de chaque neurone reçoivent une quantité N^{-1} de potentiel supplémentaire.

Soit $(x_t)_{t \ge 0}$ la solution de l'EDO suivante

$$x_t' = -\alpha x_t + f(x_t).$$

Theorem 2.1. *Supposons que f est lipschitzienne. Alors pour tout $N \in \mathbb{N}^*, t \ge 0$,*

$$\mathbb{E}\left[\sup_{s \le t} \left|X_t^N - x_t\right|\right] C_t \left(N^{-1/2} + \mathbb{E}\left[|X_0^N - x_0|\right]\right),$$

où $C_t > 0$ ne dépend pas de N.

Preuve...

2.2 Cas $N-$dimensionel, repolarisation des neurones [7]

Dans cette section, nous modélisons un système avec repolariation des neurones (ie quand un neurone envoit une décharge, son potentiel retourne vers 0). Soient $X^{N,i}$ $(1 \le i \le N)$ le potentiel du neurone i :

$$dX_t^{N,i} = -\alpha X_t^{N,i} + \frac{1}{N}\sum_{j \ne i}\int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\left\{z \le f(X_{t-}^{N,j})\right\}} d\pi^j(t,z) - \int_{\mathbb{R}_+} X_{t-}^{N,i} \mathbb{1}_{\left\{z \le f(X_{t-}^{N,i})\right\}} d\pi^i(t,z),$$

avec π^j $(j \ge 1)$ des mesures de Poisson indépendantes d'intensité $dt \cdot dz$, et avec des conditions initiales $X_0^{N,i}$ $(i \ge 1)$ i.i.d. (la loi de $X_0^{N,i}$ ne dépend pas de i mais peut dépendre de N).

Remarque 2.2. *Il est encore possible de réécrire la dynamique de $X^{N,i}$ sous une forme de type Hawkes un peu particulière (à mémoire variable) :*

$$X_t^{N,i} = X_0^{N,i} e^{-\alpha t} \mathbb{1}_{\left\{L_t^i = 0\right\}} + \frac{1}{N}\sum_{j \ne i}\int_{]L_t^{N,i}, t] \times \mathbb{R}_+} e^{-\alpha(t-s)} \mathbb{1}_{\left\{z \le f(X_{s-}^{N,j})\right\}} d\pi^j(s,z),$$

avec $L_t^{N,i} = \sup\{s < t : |Z_t^{N,i} - Z_{t-}^{N,i}| > 0\}$ (ie $L_t^{N,i}$ est l'instant de décharge du neurone i le plus récent avant le temps t, et 0 s'il n'y pas eu décharge dans l'intervalle $[0,t]$).

Notez que, à ma connaissance, le résultat suivant n'a été démontré que pour le noyau de convolution $h(t) = e^{-\alpha t}$. Une généralisation pour des fonctions h "générales" localement intégrables ne me semblent pas triviales à cause de ce temps aléatoire $L_t^{N,i}$.

Pour $i \in \mathbb{N}^*$, soit $\bar{X}^i$ la solution de

$$d\bar{X}^i_t = -\alpha \bar{X}^i_t dt + f(\bar{X}^i_t)dt - \int_{\mathbb{R}_+} \bar{X}^i_{t-} \mathbb{1}_{\left\{z \leq f(\bar{X}^i_{t-})\right\}} d\pi^i(t,z),$$

définis avec les mêmes mesures de Poisson que précédemment, et avec des conditions initiales $\bar{X}^i_0$ $(i \geq 1)$ i.i.d.

Remarque 2.3. *Le plus simple pour travailler sur ce modèle est de supposer que les deux fonctions $x \mapsto f(x)$ et $x \mapsto xf(x)$ sont lipschitziennes. Ce qui est vrai par exemple avec une fonction sigmoïdale*

$$f(x) = \frac{x_{max}}{1 + e^{-\lambda(x - x_{seuil})}}$$

Interprétation...

Theorem 2.4. *Supposons que $x \mapsto f(x)$ et $x \mapsto xf(x)$ sont lipschitziennes. Alors, pour tout $t \geq 0, N \in \mathbb{N}^*$,*

$$\mathbb{E}\left[\sup_{s \leq t} \left|X^{N,1}_s - \bar{X}^1_s\right|\right] \leq C_t \left(N^{-1/2} + \mathbb{E}\left[\left|X^{N,1}_0 - \bar{X}^1_0\right|\right]\right),$$

où $C_t > 0$ ne dépend pas de N.

Preuve...

3 Variantes des modèles précédents. Hypothèses "plus cohérentes" pour la modélisation.

3.1 Modèles spatialement structuré [2]

Problème dans les modèles de la Section 2 : chaque réseau de neurones était modélisé par un graphe complet. Ceci est impossible en pratique (un réseau de neurones est une structure en 3D avec des contraintes d'espace).

Considérons un réseau de N neurones tel que chaque neurone i est caractérisé par :
— son potentiel de membrane $(X^{N,i}_t)_{t \geq 0}$,
— sa position spatiale $v_i \in \mathbb{R}^d$.

$$dX^{N,i}_t = -\alpha X^{N,i}_t + \frac{1}{N}\sum_{j=1}^N w(v_j, v_i) \int_{\mathbb{R}_+} \mathbb{1}_{\left\{z \leq f(X^{N,j}_{t-})\right\}} d\pi^j(t,z),$$

avec π^j $(j \geq 1)$ des mesures de Poisson i.i.d. d'intensité $dt \cdot dz$.

On suppose qu'il existe une mesure de probabilité ρ sur $(\mathbb{R}^d, \mathcal{B}(\mathbb{R}^d))$ telle que :
— soit les positions v_i $(i \geq 1)$ sont i.i.d. de loi ρ,
— ou alors les positions v_i $(i \geq 1)$ sont déterministes et $\frac{1}{N}\sum_{j=1}^N \delta_{v_j}$ converge (au sens de la distance de Wasserstein 2) vers ρ.

Alors le système limite est un "champ neural" $(x_v(v))_{t \geq 0, v \in \mathbb{R}^d}$ solution

$$\frac{\partial x_t(v)}{\partial t} = -\alpha x_t(v) + \int_{\mathbb{R}^d} (v', v) f(u(t, v')) d\rho(v').$$

http://www.cmap.polytechnique.fr/~xavier.erny/
xav.erny@orange.fr ou xavier.erny@polytechnique.edu

3.2 Modèles en normalisation $N^{-1/2}$

Nous avons considéré précédemment des modéles en normalisation N^{-1} pour avoir des expressions de la forme $N^{-1}\sum_{j=1}^{N}$ ... C'était ce qu'on pourrait appeler un cadre "loi des grands nombres". Il est possible de s'intéresser à un cadre "théorème central limite" avec une normalisation $N^{-1/2}$ et des poids synaptiques centrées. Du point de vue modélisation, on peut citer trois avantages :

— modélisation de "réseau équilibré" (cf [8]),

— l'ordre de grandeur des poids synaptiques a été estimé expérimentalement comme étant de l'ordre de $N^{-0.59} \approx N^{-1/2}$ (cf [9]),

— dans les systèmes limites, on obtient un mouvement brownien qui peut refléter la variabilité des données observées expérimentalement.

3.2.1 Cas uni-dimensionel [4]

Soit $(X_t^N)_{t\geq 0}$ le potentiel moyen de N neurones :

$$dX_t^N = -\alpha X_t^N + \frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{j=1}^{N}\int_{\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}} u\mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{t-}^N)\right\}}d\pi^j(t,z,u),$$

avec π^j $(j\geq 1)$ des mesures de Poisson i.i.d. sur $\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}$ d'intensité $dt\cdot dz\cdot d\nu(u)$, où ν est une loi sur $\mathbb{R}$ centrée de variance $\sigma^2<\infty$.

Interprétation...

Le processus limite $(\bar{X}_t)_{t\geq 0}$ est solution de

$$d\bar{X}_t = -\alpha\bar{X}_t + \sigma\sqrt{f(\bar{X}_t)}dW_t,$$

avec W un mouvement brownien standard de dimension un.

3.2.2 Cas avec repolarisation [5]

Soit $(X_t^{N,i})_{t\geq 0}$ le potentiel du neurone i dans un réseau de N neurones :

$$\begin{aligned} dX_t^{N,i} =& -\alpha X_t^{N,i}dt + \frac{1}{\sqrt{N}}\sum_{j=1}^{N}\int_{\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}} u\mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{t-}^{N,j})\right\}}d\pi^j(t,z,u) \\ &- \int_{\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}} X_{t-}^{N,i}\mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{t-}^{N,i})\right\}}d\pi^i(t,z,u), \end{aligned}$$

avec π^j $(j\geq 1)$ des mesures de Poisson i.i.d. sur $\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}$ d'intensité $dt\cdot dz\cdot d\nu(u)$, où ν est une loi sur $\mathbb{R}$ centrée de variance $\sigma^2<\infty$.

Le système limite $(\bar{X}_t^i)_{i\geq 1, t\geq 0}$ vérifie

$$d\bar{X}_t^i = -\alpha\bar{X}_t^i + \sigma\sqrt{\mathbb{E}\left[f(\bar{X}_t^i)|\sigma(W)\right]}dW_t - \int_{\mathbb{R}_+}\bar{X}_{t-}^i\mathbb{1}_{\left\{z\leq f(\bar{X}_{t-}^i)\right\}}d\bar{\pi}^i(t,z),$$

avec W un mouvement brownien standard de dimension un.

http://www.cmap.polytechnique.fr/~xavier.erny/
xav.erny@orange.fr ou xavier.erny@polytechnique.edu

3.2.3 Cas spatialement structuré [6] (question encore ouverte)

On peut imaginer des modèles similaires à celui de la Section 3.1 en normalisation $N^{-1/2}$. Dans ce cadre le système limite peut se construire à l'aide de ce qu'on appelle des mesures martingales et des bruits blancs.

Le seul résultat qui va dans ce sens (à ma connaissance) est donné dans [6].

3.2.4 Cas processus de Hawkes [1] (question encore ouverte)

Soit

$$X_t^N := \frac{1}{\sqrt{N}} \sum_{j=1}^N \int_{[0,t]\times\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}} h(t-s)u\mathbb{1}_{\left\{z\leq f(X_{s-}^{N,j})\right\}} d\pi^j(s,z,u),$$

avec h une fonction (non-exponentielle) et π^j $(j \geq 1)$ des mesures de Poisson i.i.d. sur $\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}_+\times\mathbb{R}$ d'intensité $dt\cdot dz\cdot d\nu(u)$, où ν est une loi sur $\mathbb{R}$ centrée de variance $\sigma^2<\infty$.

Alors la limite de X^N devrait être le processus suivant

$$\bar{X}_t := \sigma \int_0^t h(t-s)\sqrt{f(\bar{X}_s)}dW_s, \tag{3}$$

avec W un mouvement brownien standard de dimension un.

A ma connaissance, le résultat qui s'approche le plus de la convergence en loi de X^N vers $\bar{X}$ se trouve dans [1] où il est montré que la suite de $(\mathcal{L}(X^N))_N$ est relativement compacte et que toutes les limites des sous-suites convergeantes sont solutions de (3) (mais il n'y a pas unicité des solutions de cette équation, ce qui empêche de conclure).

http://www.cmap.polytechnique.fr/~xavier.erny/
xav.erny@orange.fr ou xavier.erny@polytechnique.edu