



Normandie Université

Mémoire d'HDR

Pour obtenir le diplôme de l'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR)

Spécialité
Mathématiques Appliquées et Applications des Mathématiques
Préparée au sein de l'Université Le Havre Normandie

**Contribution à l'analyse théorique et numérique de quelques
systèmes dynamiques dans le contexte des sciences du vivant**

**Présentée et soutenue par
Benjamin AMBROSIO**

**HDR soutenue publiquement le 14 janvier 2021
devant le jury composé de**

Monsieur Moulay AZIZ-ALAOUI	Professeur des universités, Université Le Havre Normandie	Examineur
Monsieur Arnaud DUCROT	Professeur des universités, Université Le Havre Normandie	Examineur
Monsieur Jean-Pierre FRANCOISE	Professeur des universités, Sorbonne Université	Président et examinateur
Monsieur Yuri LATUSHKIN	Professeur des universités, Université du Missouri	Rapporteur
Monsieur Benoît PERTHAME	Professeur des universités, académicien, Sorbonne Université	Rapporteur
Madame Lai-Sang YOUNG	Professeure des universités, académicienne, New York University	Rapporteur

Contribution à l'analyse théorique et numérique de quelques systèmes dynamiques issus des sciences du vivant.

BENJAMIN AMBROSIO

Habilitation à Diriger des Recherches en Mathématiques

Université Le Havre Normandie

Soutenue publiquement le 14 janvier 2021

Composition du jury

LAI-SANG YOUNG (Rapporteur)	Professeur, New York University, Membre de l'académie des sciences (USA)
BENOÎT PERTHAME (Rapporteur)	Professeur, Sorbonne Université, Membre de l'académie des sciences
YURI LATUSHKIN (Rapporteur)	Professeur, Université du Missouri
JEAN-PIERRE FRANÇOISE	Professeur, Sorbonne Université
M-A. AZIZ-ALAOUI	Professeur, Université Le Havre Normandie
ARNAUD DUCROT	Professeur, Université Le Havre Normandie

Remerciements

Je tiens à remercier sincèrement l'ensemble des membres du jury d'avoir accepté cette responsabilité malgré leurs nombreux autres engagements.

Si ce travail a nécessité un investissement personnel important, il n'aurait pas pu se faire sans les nombreux appuis et soutiens dont j'ai bénéficié tout au long de ces années. Une fois n'est pas coutume, j'ai fait le choix de ne pas les nommer explicitement. La liste pourrait s'avérer en effet très longue. Je souhaite simplement remarquer que j'ai bénéficié depuis mon arrivée au Havre en Normandie, d'une forte dynamique de recherche dans ma thématique. Elle m'a permis de poursuivre et d'élargir les travaux débutés en thèse. Cette dynamique a été induite par une ambiance propice, des facilités d'interactions scientifiques avec mes collègues de l'Université, les invités au laboratoire, ou par des déplacements facilités, pour des conférences ou des séjours de recherche. D'une manière générale, l'Université Le Havre Normandie avec sa taille humaine, permettant un échange avec toutes ses composantes et l'ensemble du personnel, m'est toujours apparue comme un lieu favorable à l'épanouissement professionnel.

J'ai également gardé contact avec les éminents chercheurs et universitaires de Paris 6 (maintenant Sorbonne Université), qui ont toujours répondu à mes sollicitations et ont toujours été d'un conseil avisé.

J'ai par ailleurs bénéficié ces dernières années d'invitations et de soutiens à l'international qui ont profondément dynamisé mes recherches.

Enfin, je suis redevable envers mes proches et très proches pour leur constant soutien.

Que tous, me permettent de leur exprimer ma sincère gratitude.

Table des matières

1	Introduction	7
2	Bifurcation, formation de patterns et synchronisation dans quelques systèmes de réaction-diffusion et réseaux issus des neurosciences	9
2.1	Motivation biologique	9
2.2	Analyse du modèle simplifié	11
2.2.1	Étude du système linéarisé	11
2.2.2	Le cas non linéaire	13
2.2.3	Simulations numériques	15
2.3	Analyse du modèle nhFHN	15
2.3.1	Simulations numériques	20
2.4	Formation de patterns	20
2.4.1	Bassin d’attraction de motifs (patterns)	20
2.5	Quelques réseaux d’EDP et synchronisation de patterns	24
2.5.1	Quelques résultats analytiques	26
2.5.2	Simulations numériques	27
3	Réseaux d’EDO. Application aux rythmes du cortex cérébral V1	37
3.1	Introduction	37
3.1.1	Motivation	37
3.1.2	Le réseau d’EDO HH	38
3.2	Analyse revisitée du système HH	40
3.3	Un neurone avec stimulus stochastique	45
3.3.1	Quelques résultats analytiques	46
3.3.2	Variation de S^{dr}	46
3.4	Propriétés émergentes dans un réseau stimulé stochastiquement	48
3.4.1	Homogénéité stochastique, synchronisation partielle et synchronisation	48
3.4.2	Corrélation entre g_E et g_I	49
3.4.3	Fréquence γ	49
3.4.4	$I(t)$ et impulsions	49
3.4.5	Statistiques des impulsions	50
4	Rythmes cérébraux dans un système d’EDO avec des coefficients stochastiques	55
4.1	Modèle déterministe	55
4.1.1	Variation du paramètre ε	57
4.1.2	Dépendance des dynamiques par rapport aux paramètres ε, K et γ	59
4.2	Le modèle stochastique	59
4.3	Contrôle des fréquences et analyse spectrale	60

5	Analyse lente rapide	63
5.1	Sur l'analyse de deux systèmes à une variable lente et une rapide faiblement couplés. Singularité pli. Oscillations en mode mixte.	63
5.2	Solution de type canard dans un système lent-rapide de « Leslie-Gower »modifié	64
6	Autres. Epidémiologie. Modélisation mathématique des émotions.	67
6.1	Quelques contributions en modélisation épidémiologique	67
6.2	Modélisation mathématique des émotions	67
7	Conclusion	71

Chapitre 1

Introduction

L'objet de ce manuscrit est de présenter un résumé des recherches que j'ai effectuées ces dernières années en vue de l'obtention du diplôme de l'Habilitation à Diriger des Recherches de l'Université Le Havre Normandie. Ces travaux constituent dans leur ensemble une contribution à l'analyse théorique et numérique de quelques systèmes dynamiques dans le contexte des sciences du vivant. L'analyse de l'émergence des phénomènes oscillatoires en grande dimension ou en dimension infinie y jouent un rôle prépondérant. L'analyse qualitative des systèmes dynamiques de basse dimension, depuis la fin du 19-ème siècle, et notamment les travaux remarquables de Poincaré a montré toute sa puissance et son élégance quant à l'analyse et l'interprétation géométrique et mathématique des phénomènes physiques. La description mathématique des phénomènes de stabilité, de solutions périodiques puis chaotiques apparaissant dans des systèmes apparemment simples, a ouvert un pan de directions de recherches, et permis l'utilisation massive des équations différentielles ordinaires (EDO) pour la modélisation ou/et l'illustration de phénomènes physiques, chimiques ou biologiques. L'analyse qualitative des systèmes de dimension infinie (par exemple des équations aux dérivées partielles (EDP)) ou de grande dimension offre donc de manière certaine des directions de recherche et des possibilités de description de phénomènes d'une richesse très importantes. Les travaux présentés dans cette HDR se veulent comme une petite pierre ajoutée à cet immense édifice. Les phénomènes oscillatoires sont omniprésents dans la nature, et en particulier dans la physiologie et les neurosciences. L'analyse de ces phénomènes oscillatoires, présentant un caractère temporel et spatial sont au coeur des travaux présentés dans ce manuscrit. J'ai choisi de classer ces travaux selon cinq axes :

1. Analyse qualitative de systèmes de réaction-diffusion (RD) dans un contexte issu des neurosciences et extension aux réseaux de systèmes RD
2. Analyse de réseaux d'équations différentielles ordinaires (EDO)
3. Rythmes du cerveau
4. Analyse lente-rapide
5. Autres : épidémiologie, modélisation mathématique des émotions.

Chapitre 2

Bifurcation, formation de patterns et synchronisation dans quelques systèmes de réaction-diffusion et réseaux issues des neurosciences

Dans ce chapitre, on s'intéresse à l'analyse qualitative de quelques systèmes de réaction-diffusion (RD) provenant des neurosciences. On mentionne également quelques résultats sur des réseaux de systèmes RD en fin de chapitre. On commence par une description des motivations biologiques en illustrant l'importance des notions d'oscillations et d'excitabilité dans l'article fondateur de R. FitzHugh [33]. R. FitzHugh cherchait en effet à retrouver dans son modèle ces propriétés typiques de la dynamique du système de Hodgkin-Huxley. C'est sur ces deux caractéristiques que se base le système RD nhFHN 1d que nous introduisons dans la section suivante. A partir de là nous nous intéressons à un système simplifié qui permet de faire des calculs explicites. Nous revenons ensuite à l'analyse du système nhFHN. Puis nous discutons la version 2d de ces modèles et illustrons la formation de patterns. Dans la dernière partie, nous faisons le lien avec les réseaux en illustrant la synchronisation de patterns.

Mots clés

Bifurcation de Hopf; Reaction-Diffusion; FitzHugh-Nagumo; Équation de Liouville; Principe de La-Salle

2.1 Motivation biologique

On considère le système de réaction-diffusion suivant (nhFHN) :

$$\begin{cases} \varepsilon u_t &= f(u) - v + d u_{xx}, (x, t) \in (a, b) \times (0, +\infty) \\ v_t &= u - c(x) \end{cases} \quad (2.1)$$

avec $f(u) = -u^3 + 3u$, ε petit, et des conditions aux bords de Neumann (NBC). Dans un contexte de Neurosciences, u représente un potentiel de membrane et v une variable de "recouvrement" tandis que (a, b) représente le domaine spatial, typiquement l'axone d'un neurone. L'intérêt de ce modèle est qu'il permet de générer assez simplement des trains d'ondes périodiques dans un tissu excitable. Plus précisément, du fait du terme inhomogène en espace $c(x)$, il contient les propriétés d'excitabilité et oscillatoire dans une unique EDP, voir [2, 10, 12]. Cela ouvre la porte à un large spectre d'applications en biologie et soulève des questions mathématiques intéressantes. Avant de donner plus de détails analytiques, on rappelle d'abord l'historique de quelques modèles d'excitabilité à travers quelques modèles classiques en mathématiques des neurosciences. En 1952, dans [39], Hodgkin et Huxley introduisent leur modèle paradigmatique (HH) décrivant la propagation des potentiels d'action le long de l'axone géant du calamar. Il s'agit d'un système de réaction diffusion à 4 variables basé sur l'analogie des circuits électriques et la loi de Kirchoff. La première variable V représente le potentiel de membrane. Son évolution dépend de trois courants ioniques : le sodium, le potassium et

un courant de fuite. Un terme de diffusion provenant de l'analogie avec l'équation du câble ainsi que l'hypothèse que la membrane agit comme un condensateur complètent les hypothèses de base de leur modèle. De plus, une hypothèse fondamentale, est que les flux ioniques dépendent de l'ouverture de canaux voltage dépendants. Les canaux sont modélisés par les variables m , n and h . Le modèle HH a été récompensé par le prix Nobel de 1963 en Physiologie et Médecine. On peut consulter par exemple [31, 32, 44] pour plus de détails. Plus tard, en 1961, dans [33], R. FitzHugh introduit le modèle suivant :

$$\begin{cases} x_t &= c(y + x - \frac{x^3}{3} + z) \\ y_t &= -(x - a + by)/c \end{cases} \quad (2.2)$$

avec $1 - 2b/3 < a$, $0 < b < 1$, $b < c^2$ et où z représente un stimulus.

Un des objectifs de FitzHugh était de classifier HH comme un modèle oscillatoire et excitable. R. FitzHugh insiste sur le fait que ce modèle possède ces deux propriétés. Le point de départ de son travail est le modèle de Van der pol model (VDP), voir [66]. Le modèle VDP est une équation différentielle ordinaire non linéaire du second ordre qui admet un cycle limite. Après la transformation de Liénard (voir [56]), on obtient :

$$\begin{cases} x_t &= c(y + x - \frac{x^3}{3} + z) \\ y_t &= -x/c \end{cases} \quad (2.3)$$

Par ailleurs dans [18], K.F. Bonhoeffer avait clairement décrit la dynamique d'une EDO à deux variables possédant les propriétés oscillatoires et excitables. Suivant les idées de Bonhoeffer, Fitzhugh modifie le modèle VDP pour obtenir le modèle FHN, qu'il appelle alors le modèle de BonHoeffer-Van-Der-Pol. Un an plus tard, Nagumo *et al.* construit le circuit électrique correspondant, voir [54]. Le modèle est maintenant connu sous le nom de modèle de FitzHugh-Nagumo.

Avec ces idées en tête, un modèle simple de type FHN possédant les propriétés oscillatoire et excitable est le suivant :

$$\begin{cases} \epsilon u_t &= f(u) - v \\ v_t &= u - c \end{cases} \quad (2.4)$$

avec $f(u) = -u^3 + 3u$ et ϵ petit.

Le système (2.4) s'écrit simplement, et peut être oscillatoire ou excitable selon la valeur de c . On a le résultat suivant.

Théorème 1. *Le système (2.4) admet un unique point stationnaire. Si $|c| \geq 1$, le point stationnaire est globalement asymptotiquement stable, tandis que si $|c| < 1$, il est instable. Dans ce dernier cas, il existe un unique cycle limite qui attire toutes les trajectoires distinctes du point stationnaire. De plus pour $|c| = 1$, il y a une bifurcation de Hopf surcritique.*

Des trajectoires typiques pour différentes valeurs de c sont illustrées à la figure 2.1 .

La raison d'étudier (2.1) devient plus claire ; si on choisit $c(x)$ avec des valeurs correspondant aux dynamiques excitable et oscillatoire pour le système sans diffusion, quelles dynamiques obtient-on quand on ajoute le terme de diffusion ? En particulier, si on choisit les cellules oscillantes au centre, les autres étant excitable, est-ce que le signal se propage ? Cette question qui relève d'une interaction entre les propriétés oscillatoires et excitables a été abordée dans [7, 10, 47]. Une question intéressante réside dans l'étude de la bifurcation émergeant avec l'excitabilité des cellules périphériques. Une question complémentaire est la caractérisation du bassin d'attraction des motifs (patterns). Nous avons donné quelques éléments pour $c = 0$ dans [7]. Ici, mon but est de continuer notre investigation par une approche qualitative. On s'intéresse particulièrement au phénomène de bifurcation, aux solutions périodiques et à leur stabilité. À cette fin, on introduit d'abord un modèle plus simple permettant des preuves avec des calculs explicites. Ensuite, on étend certaines techniques au système (2.1). Techniquement, pour (2.1), du fait de la non-homogénéité introduite avec $c(x)$, l'analyse du spectre qui dépend des valeurs propres de u_{xx} pour le modèle simplifié est remplacé par une analyse de type Sturm-Liouville. Le chapitre est divisé de la manière suivante : la section 2 traite de l'analyse du système simplifié. Dans la section 3, on analyse le système (2.1).

Notations

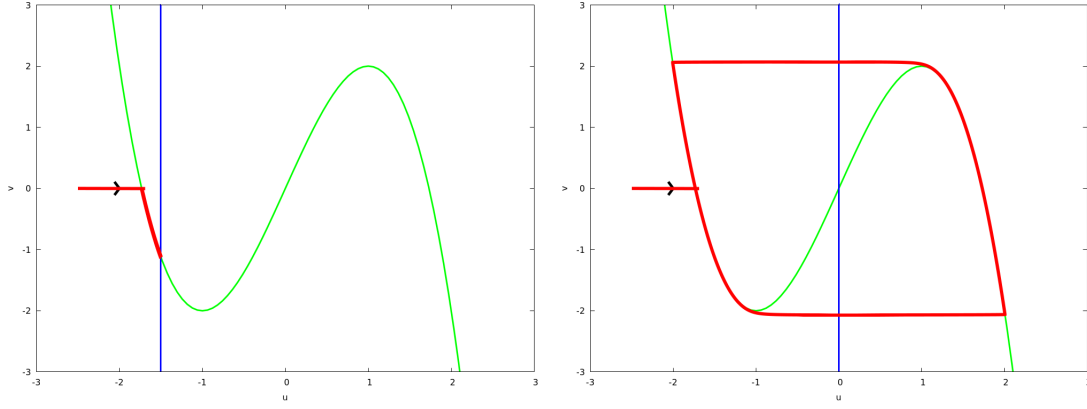


FIGURE 2.1 – Solutions du système (2.4), pour des valeurs typiques de c . À gauche, $c = -1.5$. Dans ce cas, toutes les solutions évoluent vers la solution stationnaire $(c, f(c))$. Dans ce cas, si on choisit une condition initiale sous un seuil, (on obtient une trajectoire allant vers la branche droite de la cubique avant de revenir vers le point stationnaire. Cela correspond à la propriété d’excitabilité et à la formation du potentiel d’action. À droite : $c = 0$. Dans ce cas, pour toute condition initiale distincte de $(0, 0)$, la trajectoire évolue vers un unique cycle limite.

On sait que pour toute condition initiale dans $L^2(0, 1) \times L^2(0, 1)$, le système (2.2.2) admet une unique solution définie, pour tout temps, voir [12, 59, 63]. On utilise les notations suivantes :

$$\mathcal{H} = L^2(0, 1) \times L^2(0, 1)$$

$\mathcal{V} = H^1(0, 1) \times H^1(0, 1)$ où $H^1(0, 1)$ est la notation classique pour l’espace de Sobolev.

$\|\cdot\|$ représente la norme dans \mathcal{H} .

2.2 Analyse du modèle simplifié

Dans cette section, on se concentre sur l’analyse qualitative du système suivant :

$$\begin{cases} u_t = \alpha u - u^3 - v + u_{xx} \\ v_t = u \end{cases} \quad (2.5)$$

pour $x \in (0, 1)$ avec des conditions aux bords de Neumann. Le système (2.2.2) peut-être vu comme une version simplifiée de (2.1) admettant une cascade de bifurcations de Hopf. Il s’agit d’un simple système de réaction-diffusion pour lequel on peut obtenir des résultats analytiques. Notons que pour $\varepsilon = d = 1$, et c constant, (2.2.2) résulte de (2.1) après changement de variables et suppression du terme quadratique en u . Ici, notre objectif est de démontrer des résultats sur le comportement en temps long. En particulier, on montre la co-existence de différentes solutions attirant des ensembles distincts de conditions initiales. Pour ce faire, on fournit d’abord une analyse détaillée du système linéarisé de (2.2.2) autour $(0, 0)$, avant de considérer (2.2.2). On illustre également quelques solutions numériquement.

2.2.1 Étude du système linéarisé

Remarquons que $(0, 0)$ est une solution constante de (2.2.2). Le système linéarisé autour de ce point est :

$$\begin{cases} u_t = \alpha u - v + u_{xx} \\ v_t = u \end{cases} \quad (2.6)$$

avec $x \in (0, 1)$ et conditions aux bords de Neumann. On procède à la décomposition spectrale. Classiquement, on pose :

$$\varphi_0(x) = 1, \text{ and } \forall k \in \mathbb{N}^* \varphi_k(x) = \sqrt{2} \cos(k\pi x).$$

La famille $(\varphi_k)_{k \in \mathbb{N}}$ est une base orthonormale de L^2 , et les fonctions φ_k satisfont :

$$-(\varphi_k)_{xx} = \lambda_k \varphi_k$$

$$(\varphi_k)_x(0) = (\varphi_k)_x(1) = 0,$$

avec

$$\lambda_k = k^2 \pi^2.$$

On cherche les solutions sous la forme,

$$u(t) = \sum_{k=0}^{\infty} u_k(t) \varphi_k, \quad v(t) = \sum_{k=0}^{\infty} v_k(t) \varphi_k$$

Cela donne après projection sur l'espace vectoriel généré par (φ_k, φ_k) à la résolution de systèmes d'EDO à deux dimensions, notés E_k :

$$(E_k) \begin{cases} u_{kt} &= (\alpha_k - \lambda_k) u_k - v_k \\ v_{kt} &= u_k \end{cases} \quad (2.7)$$

Les valeurs propres de la matrice

$$A_k = \begin{pmatrix} \alpha - \lambda_k & -1 \\ 1 & 0 \end{pmatrix}$$

sont donnés par

$$\sigma_k^1 = \frac{1}{2} \left(\alpha - \lambda_k - \sqrt{(\alpha - \lambda_k)^2 - 4} \right), \quad \sigma_k^2 = \frac{1}{2} \left(\alpha - \lambda_k + \sqrt{(\alpha - \lambda_k)^2 - 4} \right).$$

On résume les propriétés de σ_k^1 et σ_k^2 dans la proposition suivante.

Proposition 1. *Lorsque α traverse λ_k de gauche à droite, σ_k^1 et σ_k^2 traversent l'axe imaginaire de gauche à droite. De plus*

$$\lim_{k \rightarrow +\infty} \sigma_k^1 = -\infty \text{ and } \lim_{k \rightarrow +\infty} \sigma_k^2 = 0^-.$$

Le comportement dynamique de (2.6) est décrit dans les deux théorèmes suivant.

Théorème 2. *Pour $\alpha < 0$, pour toute condition initiale $(u(\cdot, 0), v(\cdot, 0))$ dans \mathcal{H} , on a*

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = 0.$$

Notons que la présence de valeurs propres tendant vers 0 avec k ne permet pas de prouver une décroissance exponentielle directe dans L^2 . Une preuve est donnée dans [3]

Théorème 3. *Soit $k \in \mathbb{N}^*$.*

Pour $\alpha = \lambda_k$, $(0, 0)$ est un centre pour E_k , une source pour E_l si $l < k$ et un puits pour E_l si $l > k$. De plus, si : $u_l(0) = v_l(0) = 0$ pour $l \in \{0, \dots, k-1\}$ alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t) - \varphi_k(u_k(t), v_k(t))\| = 0.$$

Si non,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = +\infty.$$

Pour $\lambda_k < \alpha < \lambda_{k+1}$, $(0, 0)$ est une source pour E_l si $l \leq k$ et un puits pour E_l si $l > k$. De plus, si $u_l(0) = v_l(0) = 0$ pour $l \in \{1, \dots, k\}$ alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = 0.$$

Sinon

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = +\infty.$$

Remarque 1. Pour $\alpha > 0$, le théorème caractérise ainsi des sous-espaces vectoriels de conditions initiales, conduisant à la convergence vers la solution stationnaire, des solutions périodiques ou l'infini.

La décomposition spectrale dans L^2 a permis une étude exhaustive du comportement en temps grand du système linéaire. On passe maintenant au cas non-linéaire. La décomposition spectrale demeure pertinente dans ce cas.

2.2.2 Le cas non linéaire

On considère maintenant le système (2.2.2)

$$\begin{cases} u_t &= \alpha u - u^3 - v + u_{xx} \\ v_t &= u \end{cases}$$

pour $x \in (0, 1)$ avec des conditions aux bords de Neumann.

Dans ce cas, pour $\alpha < 0$, le point stationnaire $(0, 0)$ attire toutes les conditions initiales dans \mathcal{H} . On a :

Théorème 4. Pour $\alpha < 0$, pour toute condition initiale dans \mathcal{H}

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = 0$$

Démonstration

Nous donnons ici les idées principales de la preuve. Les détails peuvent se trouver dans l'article [3] La preuve utilise le principe de the La Salle. Notons d'abord que

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|(u, v)(t)\|^2 &= \alpha |u|_{L^2}^2 - \int_0^1 u^4 dx - \int_0^1 u_x^2 dx \\ &\leq 0. \end{aligned}$$

ce qui montre que $\|(u, v)\|^2$ est une fonction de Lyapunov. De plus,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|(u_x, v_x)(t)\|^2 &= \alpha |u_x|_{L^2}^2 - 3 \int_0^1 u^2 u_x^2 dx - \int_0^1 u_{xx}^2 dx \\ &\leq 0. \end{aligned}$$

ce qui montre que les trajectoires sont bornées dans V . En utilisant le principe de La Salle, on montre que, pour toute condition initiale dans \mathcal{V} les trajectoires tendent vers $(0, 0)$. Maintenant, puisque $\overline{\mathcal{V}} = \mathcal{H}$ et que pour deux conditions initiales dans \mathcal{H} , $\|(u_2 - u_1, v_2 - v_1)(t)\|$ est décroissante, on montre que le résultat est valable pour toute condition initiale dans \mathcal{H} . \square

On sait que pour $\alpha > 0$, le système admet un unique cycle limite qui attire toutes les trajectoires distinctes de $(0, 0)$. On en déduit que pour $\alpha > 0$, $(0, 0)$ devient instable puisque toute solution constante en espace, différente de $(0, 0)$ évolue vers le cycle limite de l'EDO. Toutefois, pour ce système particulier, on peut contruire des solutions spécifiques qui vont tendre vers $(0, 0)$ pour $\alpha > 0$ assez petit.

Théorème 5. Pour $0 < \alpha < \lambda_1$, si $u(x) = -u(1-x)$ et $v(x) = -v(1-x)$ alors pour toute condition initiale dans \mathcal{H}

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u, v)(t)\| = 0$$

Démonstration

Par symétrie, on a que $\forall t \geq 0$, $\int_0^1 u(x,t)dx = \int_0^1 v(x,t)dx = 0$. Ensuite, on applique le théorème de La Salle comme dans la preuve du théorème 4, dans le sous-espace $\int_0^1 u(x,t)dx = \int_0^1 v(x,t)dx = 0$. En effet, on a :

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|(u,v)(t)\|^2 &= \alpha |u|_{L^2}^2 - \int_0^1 u^4 dx - \int_0^1 u_x^2 dx \\ &= \sum_{k=1}^{\infty} (\alpha - \lambda_k) u_k^2 - \int_0^1 u^4 dx \\ &\leq 0 \end{aligned}$$

et,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} \|(u_x, v_x)(t)\|^2 &= \alpha |u_x|_{L^2}^2 - 3 \int_0^1 u^2 u_x^2 dx - \int_0^1 u_{xx}^2 dx \\ &= \sum_{k=1}^{\infty} (\alpha - \lambda_k) \lambda_k u_k^2 - 3 \int_0^1 u^2 u_x^2 dx \\ &\leq 0. \end{aligned}$$

□ Le théorème ci-dessous donne un résultat de stabilité locale pour $0 < \alpha < \lambda_1$. Il permet de montrer que dans ce cas, la solution va évoluer vers une solution proche de la projection sur le premier sous-espace propre, c'est à dire vers une solution constante en espace. Grâce à des estimations liées à l'analyse qualitative de chaque système E_k , on peut majorer la série $\sum_k |u_k|$ ce qui permet d'obtenir ce résultat de stabilité locale.

Théorème 6. *On suppose que $0 < \alpha < \lambda_1$. Alors il existe une suite $(\mu_k)_{k \in \mathbb{N}}$ telle que si*

$$(u_k(0), v_k(0)) \in B(0, \mu_k)$$

alors

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \|(u(t) - u_0(t), v(t) - v_0(t))\| = 0,$$

où $B(0, \mu_k) \subset \mathbb{R}^2$ désigne la boule de centre $(0,0)$ et de rayon μ_k .

Démonstration

On écrit

$$(E_0) \begin{cases} u_{0t} &= \alpha u_0 - u_0^3 - v_0 - 3u_0 \sum_{i=1}^{+\infty} u_i^2 - g_0 \\ v_{0t} &= u_k \end{cases} \quad (2.8)$$

avec

$$|g_0| = 3 \frac{\sqrt{2}}{2} \sum_{i=1}^{+\infty} |u_i| \sum_{j=1}^{+\infty} |u_j|^2$$

et pour $k \geq 1$ $k \geq 1$,

$$(E_k) \begin{cases} u_{kt} &= (\alpha - \lambda_k - 3u_0^2)u_k - v_k - 9 \frac{\sqrt{2}}{2} u_0 (\sum_{i=1}^{+\infty} u_i u_{k+i}) - g_k \\ v_{kt} &= u_k \end{cases} \quad (2.9)$$

avec

$$|g_k| \leq \frac{7}{2} \sum_{i=1}^{+\infty} |u_i| \sum_{j=1}^{+\infty} |u_j|^2$$

On en déduit que les termes non-linéaires peuvent être bornés par

$$C \sum_{i=1}^{\infty} |u_i| \sum_{i=1}^{\infty} u_i^2,$$

où C est une constante dépendant des conditions initiales. Du fait de la dynamique spécifique à chaque E_k , pour tout $\varepsilon > 0$, il existe μ_k tel que si $(u_k(0), v_k(0)) \in B(0, \mu_k)$, :

$$\forall t \geq 0, |u_k| \leq 2 \frac{\varepsilon}{|\alpha - \lambda_k|}, |v_k| \leq \varepsilon$$

De plus,

$$0.5 \frac{d}{dt} \sum_{k=1}^{+\infty} (u_k^2 + v_k^2) = (\alpha - \lambda_k - 3u_0^2)u_k^2 - 9 \frac{\sqrt{2}}{2} u_0 u_k (\sum_{i=1}^{+\infty} u_i u_{k+i}) - g_k u_k$$

Alors puisque $|u_k| \leq 2 \frac{\varepsilon}{|\alpha - \lambda_k|}$, on peut choisir ε de telle sorte que :

$$\frac{d}{dt} \sum_{k=1}^{+\infty} (u_k^2 + v_k^2) \leq 0.$$

On peut alors déduire le résultat (voir [3] pour les détails).

□

2.2.3 Simulations numériques

Dans ce paragraphe, on illustre quelques solutions du système (2.2.2) par des simulations numériques. On utilise le langage *C++* avec une discrétisation de type *RK4* en temps. Le pas de temps est fixé à 10^{-5} et celui d'espace à 0.02. On choisit d'illustrer deux valeurs particulières du paramètre α : $\alpha = 1$ et $\alpha = 15$. Pour chaque valeur de paramètre, on présente deux figures correspondant à des solutions d'intégrale nulle ($u(x) = -u(1-x)$, $v(x) = v(1-x)$.) et des solutions d'intégrale non nulle.

Dans la figure 1, on simule le système (2.2.2) avec $0 = \alpha = 1 < \lambda_1$. Les CI satisfont $u(x) = u(1-x)$ et $v(x) = v(1-x)$. Plus particulièrement, on choisit $u(x,0) = v(x,0) = 1$ sur $(0,0.5)$, et $u(x,0) = v(x,0) = -1$ sur $(0.5,1)$. D'après le théorème 4, la solution converge vers $(0,0)$ sur \mathcal{H} . L'observation de u illustre ce résultat théorique. Pour v , l'évolution est plus lente.

Dans la figure 2, on simule le système (2.2.2) avec $0 = \alpha = 1 < \lambda_1$. Les CI ne satisfont pas $u(x) = u(1-x)$ et $v(x) = v(1-x)$. Plus particulièrement, on choisit $u(x,0) = v(x,0) = 1$ sur $(0,0.5)$, et $u(x,0) = v(x,0) = -0.5$ sur $(0.5,1)$. L'observation de u illustre une évolution de u vers une solution constante en espace et périodique en temps. Il y a aussi une évolution vers une solution périodique en temps pour v , mais l'évolution en espace est plus lente.

Dans la figure 3, on simule le système (2.2.2) avec $\lambda_1 < \alpha = 15 < \lambda_2$. Les CI satisfont $u(x) = -u(1-x)$ et $v(x) = -v(1-x)$ ce qui implique que seuls les coefficients impairs sont pris en compte. En particulier, $u_0(t) = v_0(t) = 0$. On observe que la solution u évolue de manière non constante en espace avec une périodicité en temps.

Dans la figure 4, les CI ne satisfont pas $u(x) = -u(1-x)$ et $v(x) = -v(1-x)$. On prend : $u(x,0) = v(x,0) = 1$ sur $(0,0.5)$ et $u(x,0) = v(x,0) = -0.5$ sur $(0.5,1)$. La première ligne illustre $u(x,t)$ pour $x \in (0,1)$ et $t = 0.1$ (gauche), $t = 100$ (droite). On observe que la solution u approche une fonction constante en espace avec une périodicité en temps. On peut remarquer la différence entre l'amplitude du cycle limite de la simulation précédente ; pour cette CI, $u_0(t)$ et $v_0(t)$ ne sont plus nulles.

2.3 Analyse du modèle nhFHN

On considère maintenant le système (2.1) :

$$\begin{cases} \varepsilon u_t &= f(u) - v + d u_{xx}, (x,t) \in (a,b) \times (0,+\infty) \\ v_t &= u - c(x) \end{cases}$$

whith $f(u) = -u^3 + 3u$, $\varepsilon > 0$ petit, et avec des conditions au bord de Neuman(NBC). Le cas intéressant correspond au cas où c prend des valeurs inférieures à -1 (ce qui correspond à la propriété d'excitabilité pour (2.4)) et des valeurs entre -1 et 0 (propriétés oscillatoires pour (2.4)). Ici, on choisit un c oscillatory au centre et excitable au bord. , the excitability depending on a give parameter $p > 0$, see []. For simplicity, to fix the ideas, we assume that the function $c(x)$, depending on the parameter p , is regular and satisfies the

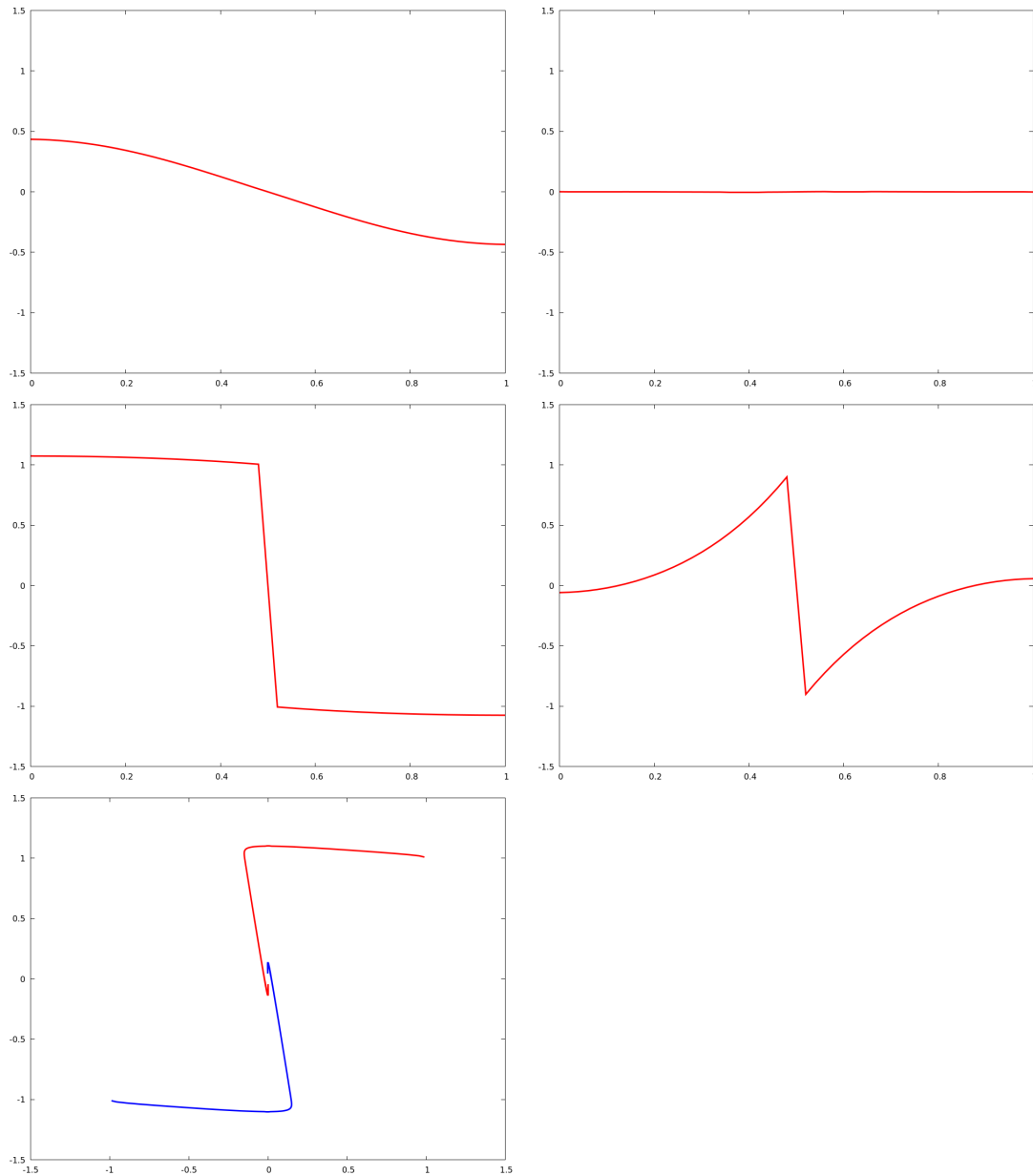


FIGURE 2.2 – Simulation du système (2.2.2) pour $0 < \alpha = 1 < \lambda_1$. Les CI satisfont $u(x, 0) = -u(1 - x, 0)$ et $v(x, 0) = -v(1 - x, 0)$. Plus précisément, on choisit $u(x, 0) = v(x, 0) = 1$ sur $(0, 0.5)$, $u(x, 0) = v(x, 0) = -1$ sur $(0.5, 1)$. D’après le théorème 4, la solution converge vers $(0, 0)$ dans \mathcal{H} . La première ligne illustre $u(x, t)$ pour $x \in (0, 1)$ et $t = 0.1$ (à gauche), $t = 100$ (à droite). On observe que la solution u évolue vers la fonction constante nulle. La seconde ligne illustre $v(x, t)$ pour $x \in]0, 1[$ and $t = 0.1$ (gauche), $t = 100$ (droite). On peut remarquer que, puisque u est proche de 0 après un certain temps, d’après l’équation $v_t = u$, l’évolution de v est lente. La dernière ligne illustre l’évolution de (u, v) sur l’intervalle de temps $[0, 100]$ pour $x = 0.02$ et $x = 0.98$.

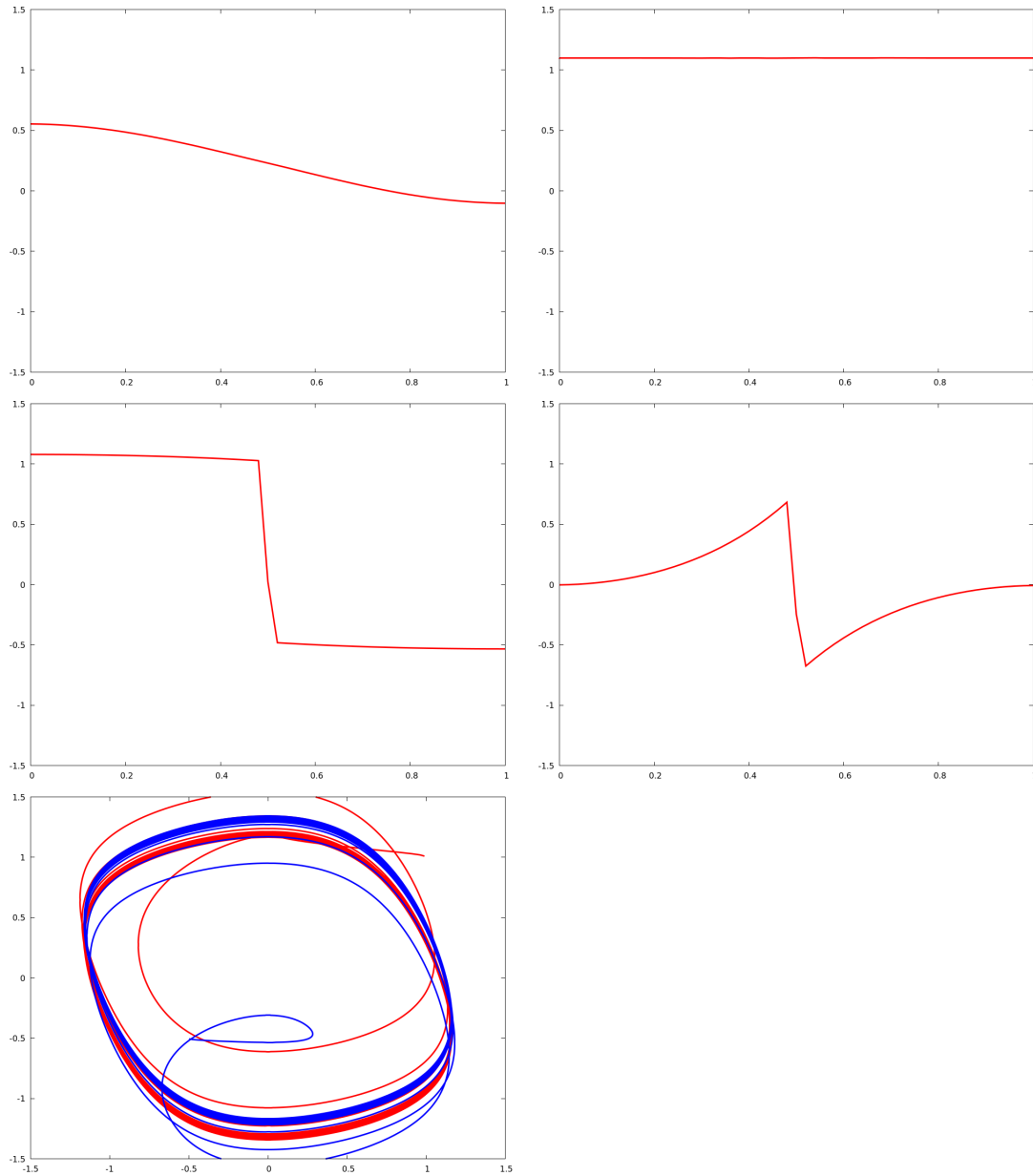


FIGURE 2.3 – Simulation du système (2.2.2) pour $0 = \alpha = 1 < \lambda_1$. Les CI ne vérifient pas $u(x) = -u(1-x)$ et $v(x) = -v(1-x)$. On choisit $u(x,0) = v(x,0) = 1$ sur $(0,0.5)$, $u(x,0) = v(x,0) = -0.5$ sur $(0.5,1)$. A la première ligne, on représente $u(x,t)$ pour $x \in (0,1)$ et $t = 0.1$ (à gauche), $t = 100$ (à droite). On observe que u évolue vers une solution constante en espace. La dernière ligne indique quant à elle une périodicité en temps. A la seconde ligne, on représente $v(x,t)$ pour $x \in (0,1)$ et $t = 0.1$ (à gauche), $t = 100$ (à droite). La dernière ligne montre l'évolution de (u,v) sur l'intervalle de temps $(0,100)$ pour des valeurs fixes d'espace $x = 0.02$ et $x = 0.98$.

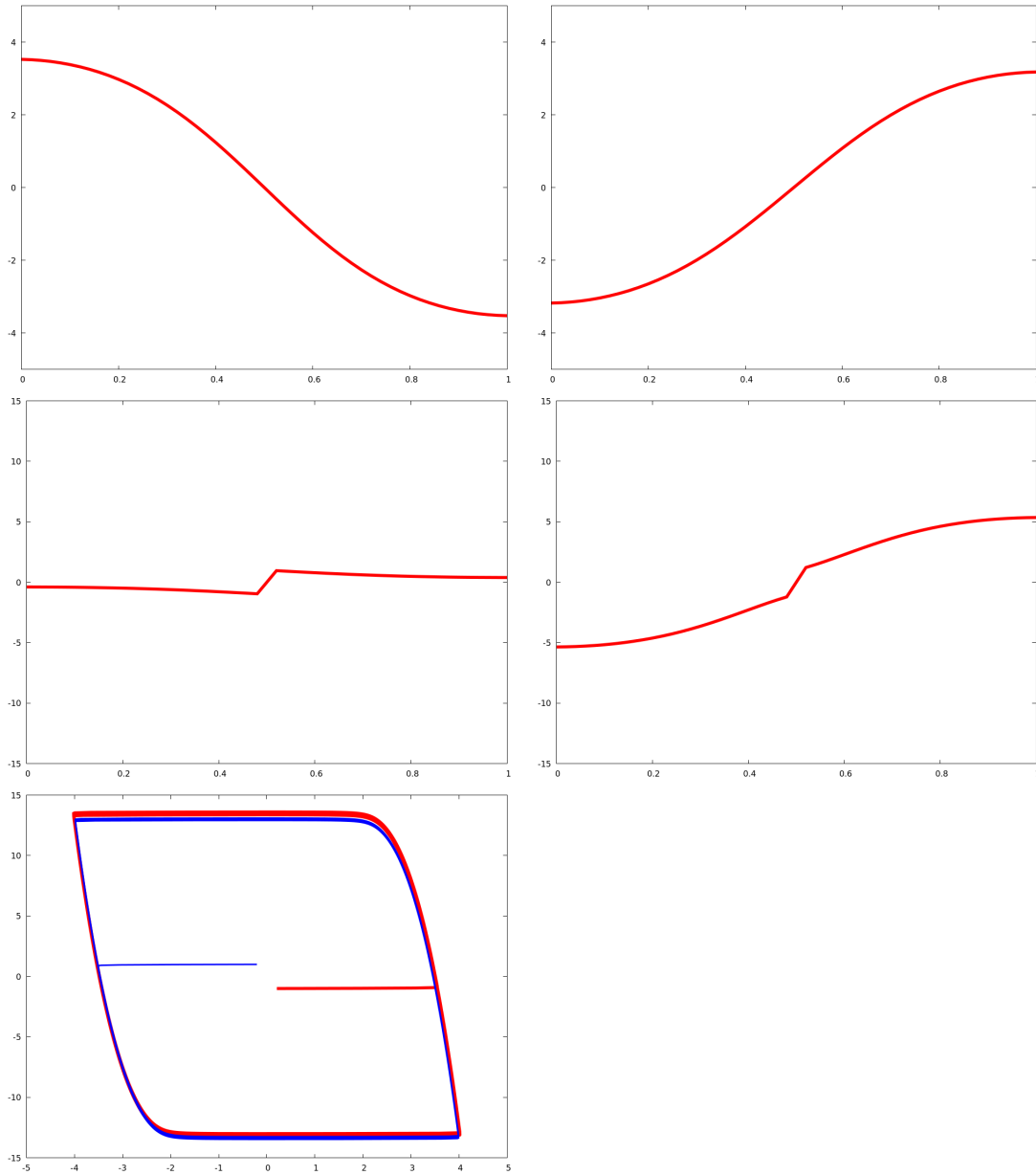


FIGURE 2.4 – Le cas $:\lambda_1 < \alpha$. Les CI svérifient $u(x) = u(1-x)$ et $v(x) = v(1-x)$ ce qui implique que seuls les coefficients impairs de la décomposition spectrale sont pris en compte. La solution est symétrique et en particulier $u_0(t) = v_0(t) = 0$. La première ligne illustre $u(x,t)$ pour $x \in (0, 1)$ et $t = 0.1$ (à gauche), $t = 100$ (à droite). On observe que la solution u évolue de manière non constante en espace avec une périodicité en temps. De manière analogue, la seconde ligne illustre $v(x,t)$ pour $x \in (0, 1)$ et $t = 0.1$ (à gauche), $t = 100$ (à droite). La dernière ligne illustre l'évolution dans l'espace des phases pour $t \in (0, 100)$, et pour $x = 0.02$, et $x = 0.98$.

following conditions :

$$c(x) \leq 0 \quad \forall x \in (a, b), \quad (2.10)$$

$$c(0.5(a+b)) = 0, \quad (2.11)$$

$$c'(x) > 0 \quad \forall x \in (a, \frac{a+b}{2}), c'(x) < 0 \quad \forall x \in (\frac{a+b}{2}, b), \quad (2.12)$$

$$c'(a) = c'(b) = 0, \quad (2.13)$$

$$\forall x \in (a, b), x \neq 0, \quad c(x) \text{ est une fonction strictement décroissante de } p, \quad (2.14)$$

$$\forall x \in (a, b), x \neq 0, \quad \lim_{p \rightarrow 0} c(x) = 0, \quad (2.15)$$

$$\forall x \in (a, b), x \neq 0, \quad \lim_{p \rightarrow +\infty} c(x) = -\infty. \quad (2.16)$$

L'analyse spectrale a été réalisée dans [2]. On rappelle les principaux résultats. La solution stationnaire vérifie,

$$\begin{cases} \bar{v} = f(\bar{u}) + d\bar{u}_{xx}, \\ \bar{u} = c(x). \end{cases} \quad (2.17)$$

Autour de (\bar{u}, \bar{v}) le système (2.17) s'écrit

$$\begin{cases} \varepsilon u_t = f'(\bar{u})u + u_{xx} - v + 0.5f''(\bar{u})u^2 - u^3, \\ v_t = u. \end{cases} \quad (2.18)$$

Considérons d'abord le système

$$f'(\bar{u})u + du_{xx} = \lambda u \quad (2.19)$$

L'équation (2.19) est un problème régulier de Sturm-Liouville. Il en résulte le théorème suivant.

Théorème 7. *Il existe une suite croissante (λ_k) et une base orthonormale $(\varphi)_{k \in \mathbb{N}}$ de $L^2(a, b)$ telle que :*

$$\begin{aligned} d\varphi_{kxx} + f'(\bar{u})\varphi_k &= \lambda_k \varphi_k \\ \varphi'_k(a) = \varphi'_k(b) &= 0. \end{aligned} \quad (2.20)$$

De plus,

$$\begin{aligned} \lim_{k \rightarrow +\infty} \lambda_k &= +\infty, \\ \lambda_0 &= \inf_{u \in H^2(a, b); \int_a^b u^2 dx = 1} d \int_a^b u_x^2 dx - \int_a^b f'(\bar{u})u^2 dx \\ \lambda_0 &\geq -3 \end{aligned} \quad (2.21)$$

$$\lambda_k = \frac{\pi^2 k^2}{4a^2} + O(k)$$

Le système linéarisé de (2.18) s'écrit

$$\begin{cases} \varepsilon u_t = f'(\bar{u})u + du_{xx} - v \\ v_t = u. \end{cases} \quad (2.22)$$

et la projection sur le sous-espace d'ordre k

$$(E_k) \begin{cases} \varepsilon u_{kt} = -\lambda_k u_k - v_k \\ v_{kt} = u_k \end{cases} \quad (2.23)$$

Les valeurs propres de la matrice jacobienne associée à (E_k) sont données par

$$\begin{cases} \sigma_1^k = \frac{1}{2\varepsilon} \left(-\lambda_k - \sqrt{\lambda_k^2 - 4\varepsilon} \right) \\ \sigma_2^k = \frac{1}{2\varepsilon} \left(-\lambda_k + \sqrt{\lambda_k^2 - 4\varepsilon} \right) \end{cases} \quad (2.24)$$

On en déduit

Corollaire 1. *Le nombre de valeurs propres avec une partie réelle positive est fini tandis que le nombre de valeurs propres avec une partie réelle négative est infini. Si on suppose que*

$$\int_{\Omega} f'(\bar{u}) dx > 0, \quad (2.25)$$

alors σ_1^0 et σ_2^0 ont une partie réelle positive. De plus,

$$\forall k \in \mathbb{N}, \forall i \in \{1, 2\} \Re(\sigma_i^k) \leq \Re(\sigma_1^0) \leq \frac{3}{\varepsilon}$$

Remarque 2. *Ce résultat d'instabilité renvoie à la stabilité du système EDO correspondant. En effet, pour l'EDO, le point stationnaire $(c, f(c))$ est stable si $f'(c) \leq 0$ et instable si $f'(c) > 0$. Pour l'EDP (2.1), la condition d'instabilité $f'(c) > 0$ est remplacée par la condition $\int_a^b f'(\bar{u}(x)) dx > 0$.*

On a le résultat qualitatif suivant,

Théorème 8. *Pour p assez petit, $(0, 0)$ est une source pour E_0 . Pour p assez grand, c'est un puits. Il existe une bifurcation de Hopf : il existe une valeur p^* pour laquelle lorsque p traverse p^* de droite à gauche, les valeurs propres σ_1^0 et σ_2^0 traversent l'axe des imaginaires purs de gauche à droite. Les autres valeurs propres possédant au moment de la bifurcation une partie réelle strictement négative.*

Remarque 3. *La première bifurcation a lieu lorsque λ_0 devient négative. Des bifurcations de Hopf successives ont lieu lorsque les λ_k deviennent négatives. Le nombre de bifurcation de Hopf est borné. Le cas limite est donné par $c(x) = 0$. Remarquons que dans le modèle du paragraphe précédent, le nombre de bifurcations de Hopf est infini.*

2.3.1 Simulations numériques

Pour les simulations numériques, on choisit $a = -50$, $b = 50$ et

$$c(x) = p(x^4 - 2x^2).$$

On utilise un schéma numérique de type Runge-Kutta 4 type avec un pas de temps de 10^{-4} . La valeur de ε est 0.1. Les dynamiques dépendent de la taille du domaine. On illustre ici deux valeurs de p .

- Si $p = 1.1$, le système oscille à $x = 0$ et génère des propagations le long du domaine.
- Quand on augmente p , après une valeur seuil, le système n'oscille plus pour des régions situées loin du centre. Il y a des oscillations au centre mais les ondes d'excitation n'atteignent pas le bord. On illustre le phénomène pour $p = 2$.

2.4 Formation de patterns

2.4.1 Bassin d'attraction de motifs (patterns)

Ce paragraphe reprend quelques idées que l'on peut trouver dans l'article [7]. On considère le système (2.1), dans le cas où le domaine est de dimension 2 et dans le cas où $c(x) = 0$. C'est à dire le système suivant :

$$\begin{cases} \varepsilon u_t &= f(u) - v + d\Delta u, (x, t) \in \Omega \times (0, +\infty) \\ v_t &= u \end{cases} \quad (2.26)$$

où $\Omega \subset \mathbb{R}^2$, avec la même valeur de f et des conditions aux bords Neuman. Dans ce paragraphe, on met en évidence un sous-ensemble de conditions initiales (CI) n'évoluant pas vers des solutions constantes en espace. Pour les paramètres considérés, la plupart des conditions initiales (CI) vont évoluer vers une solution

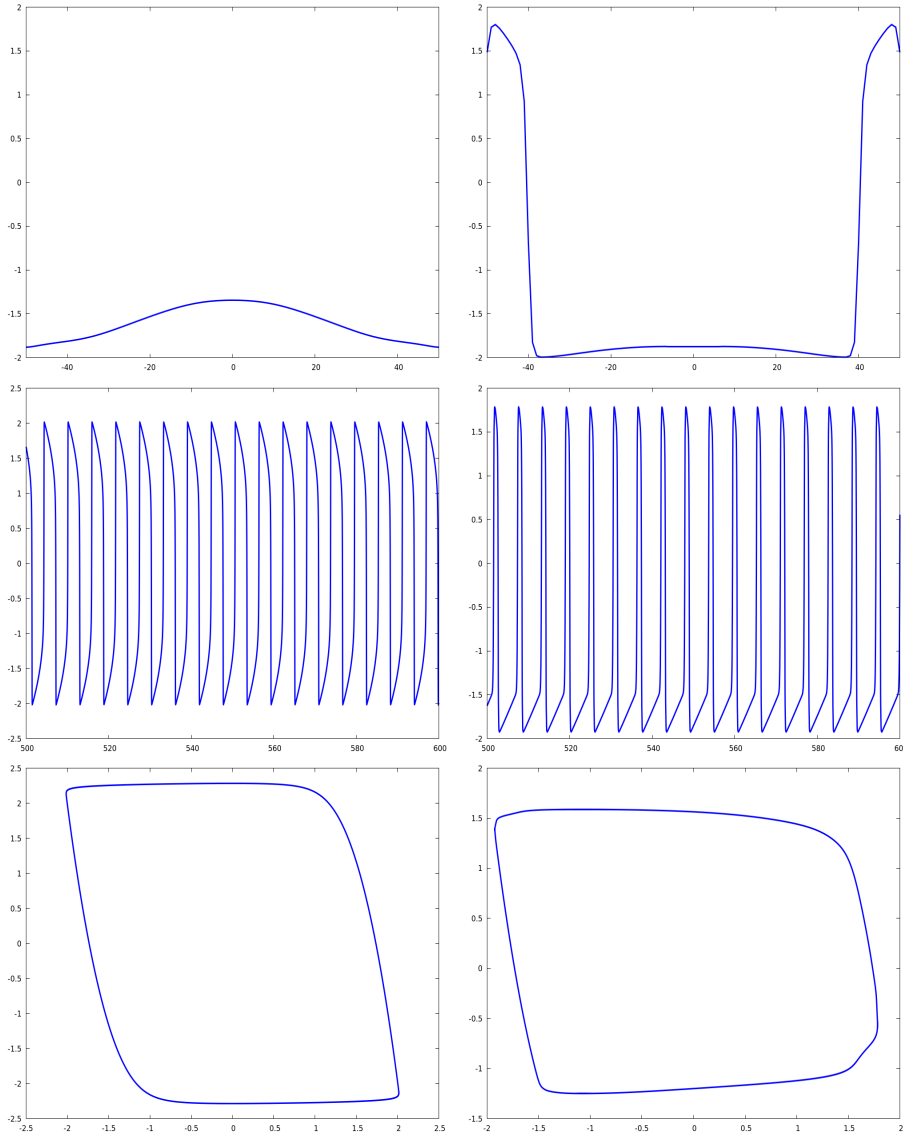


FIGURE 2.5 – Simulations pour $p = 1.1$. A la première ligne, on représente $u(x,t)$, pour tout x et deux valeurs fixées de t ($t = 550$ et $t = 560$). A la seconde ligne, on représente $u(x,t)$, pour $t \in (500, 600)$ et deux valeurs fixées de x ($x = 0$, et $x = -46$). A la dernière ligne, on représente $(u,v)(x,t)$ pour $t \in (500, 600)$ et deux valeurs fixées de x ($x = 0$, et $x = -46$). Chaque oscillation centrale atteint le bord du domaine.

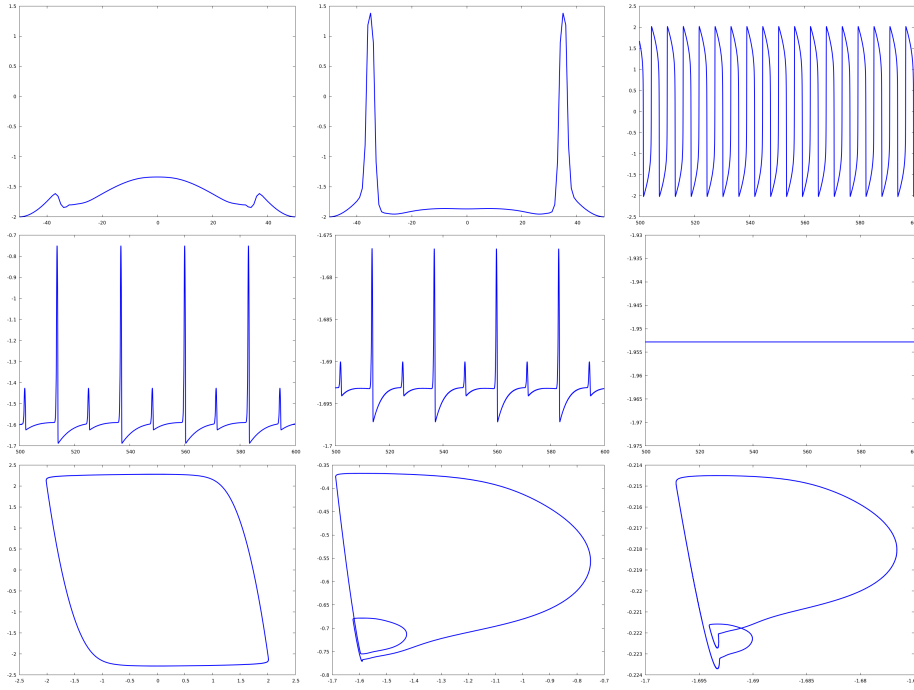


FIGURE 2.6 – Simulations pour $p = 2$. En partant de haut à gauche pour aller en bas à droite. Dans les graphiques 1 et 2, on représente $u(x,t)$, pour tout x et deux valeurs fixées de t ($t = 550$ et $t = 560$). Dans les quatre figures suivantes, on représente $u(x,t)$, pour $t \in (500,600)$ et pour quatre valeurs fixées de x ($x = 0$, $x = -36$, $x = -39$ et $x = -46$). La fréquence des oscillations décroît et près du bord, il n'y a plus d'oscillations du tout. La dernière ligne représente $(u, v)(x, t)$ pour $t \in (500,600)$ et trois valeurs fixées de x ($x = 0$, $x = -36$, and $x = -39$). Des dynamiques particulières émergent dans certaines zones de transition.

constante en espace et périodique en temps, c'est à dire la solution de l'EDO associée. Toutefois, dans le cas où le domaine est symétrique, on peut caractériser un sous-ensemble de CI qui ne vont pas évoluer vers cette solution. Ce sous-ensemble de conditions initiales contient notamment les CI qui évoluent vers les solutions spirales. On a le théorème suivant.

Théorème 9. *Supposons que l'on puisse diviser le domaine Ω de la manière suivante, $\Omega = (\cup_{i \in \{1, \dots, l\}} U_i) \cup (\cup_{i \in \{1, \dots, l\}} V_i)$ où pour tout $i \in \{1, \dots, l\}$ il existe un difféomorphisme ϕ_i de U_i dans V_i avec $|\det J_{\phi_i}| = 1$, où J est la matrice jacobienne, ainsi que des conditions initiales tels que pour tout $x \in \cup_{i \in \{1, \dots, l\}} U_i$ et pour tout $t \in \mathbb{R}^+$, $(u(\phi_i(x), t), v(\phi_i(x), t)) = -(u(x, t), v(x, t))$, alors la solution de (2.26) ne peut pas évoluer asymptotiquement vers une solutions constante en espace distincte de $(0, 0)$.*

Démonstration

On a dans ce cas

$$\begin{aligned}
 \int_{\Omega} u(x, t) dx &= \sum_{i=1}^l \int_{U_i} u(x, t) dx + \sum_{i=1}^l \int_{V_i} u(x, t) dx \\
 &= \sum_{i=1}^l \int_{U_i} u(x, t) dx + \sum_{i=1}^l \int_{U_i} u(\phi_i(x), t) |\det J_{\phi_i}| dx \\
 &= \sum_{i=1}^l \int_{U_i} u(x, t) dx - \sum_{i=1}^l \int_{U_i} u(x, t) dx \\
 &= 0.
 \end{aligned}$$

Tandis que la solution constante en espace est d'intégrale non nulle. \square

Les deux corollaires qui suivent donnent des exemples pour lesquels le théorème 9 s'applique.

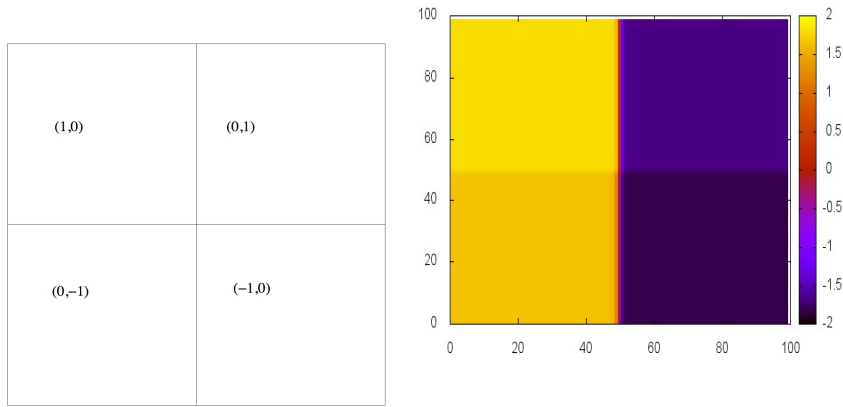


FIGURE 2.7 – A gauche : CI menant à une solution de type spirale pour le système (2.26). On choisit $(u_0(x), v_0(x)) = (1, 0)$ en haut à gauche, $(u_0(x), v_0(x)) = (0, 1)$ en haut à droite, $(u_0(x), v_0(x)) = (0, -1)$ en bas à gauche, et $(u_0(x), v_0(x)) = (-1, 0)$ en bas à droite. A droite, on a représenté la solution u au temps $t = 0.1$ $u(x_1, x_2, 0.1)$.

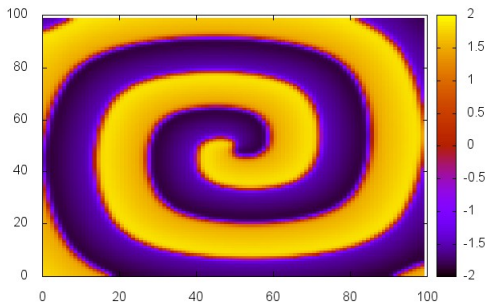


FIGURE 2.8 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26). On représente les isovaleurs de $u(x_1, x_2, t)$ pour $t = 190$. Elle résulte du choix des CI suivantes : $(u_0(x), v_0(x)) = (1, 0)$ en haut à gauche, $(u_0(x), v_0(x)) = (0, 1)$ en haut à droite, $(u_0(x), v_0(x)) = (0, -1)$ en bas à gauche, et $(u_0(x), v_0(x)) = (-1, 0)$ en bas à droite. Voir figure 3. Il s'agit d'une évolution non- homogène en espace de type type spirale. Il s'agit d'un cas d'application du corollaire 2.

Corollaire 2. *Supposons que le domaine Ω admet $(0, 0)$ comme centre de symétrie et que pour tout $x = (x_1, x_2) \in \Omega$, $(u_0, v_0)(x) = -(u_0, v_0)(-x)$, alors pour tout $t > 0$ et pour tout $x \in \Omega$, $(u, v)(x, t) = -(u, v)(-x, t)$. Il s'ensuit que la solution de (2.26) ne peut pas évoluer vers une solution constante en espace distincte de $(0, 0)$.*

On a aussi

Corollaire 3. *Supposons que le domaine Ω admet l'axe $(x_1, 0)$ comme axe de symétrie et que pour tout $x = (x_1, x_2) \in \Omega$, $(u_0, v_0)(x_1, x_2) = -(u_0, v_0)(x_1, -x_2)$, alors pour tout $t > 0$ et pour tout $x \in \Omega$, $(u, v)(x_1, x_2, t) = -(u, v)(x_1, -x_2, t)$. Il s'ensuit que la solution de (2.26) ne peut pas évoluer vers une solution constante en espace distincte de $(0, 0)$.*

Simulations numériques

On illustre ici quelques simulations de (2.26) avec des CI conduisant des formations de motifs.

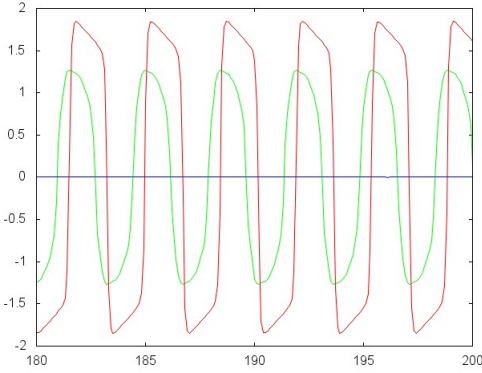


FIGURE 2.9 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26) pour certains points d’espace. En vert, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 50)$, pour $t \in [180, 200]$. En rouge, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 100)$, pour $t \in [180, 200]$. Enfin, en bleu on a représenté $\int_{\Omega} u(x, t) dx$, qui vaut zéro conformément aux résultats théoriques. Les CI sont celles de la figure 2.8. Il s’agit d’une évolution non-homogène en espace, les motifs observés résultent d’un décalage des phases selon la position en espace.

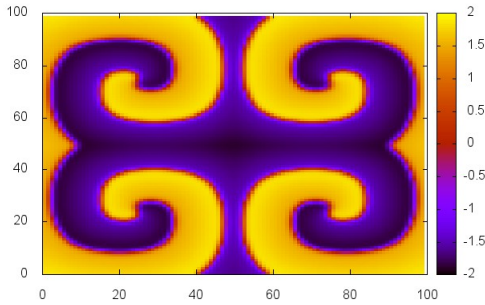


FIGURE 2.10 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26). On représente $u(x_1, x_2, t)$ pour $t = 190$. Le motif résulte d’un choix de CI reproduisant quatre fois les CI de la figure 2.8 avec symétrie.

2.5 Quelques réseaux d’EDP et synchronisation de patterns

Dans ce chapitre, on illustre des résultats obtenus sur l’analyse qualitative de réseaux de systèmes de réaction-diffusion. Plusieurs articles concernent cette analyse. Dans [5, 6], nous avons considéré des chaînes de systèmes FHN RD et montré des résultats de synchronisation en fonction de la force de couplage par un argument de récurrence. Dans [8], nous avons considéré des réseaux de type anneau et all-to-all. Les résultats théoriques et numériques illustrent des synchronisations de patterns qui suivent les mêmes propriétés de lois émergentes pour la synchronisation. Ainsi la synchronisation des systèmes FHN RD suit une loi de puissance en fonction de la force de couplage. Les résultats théoriques s’appuient sur un résultat d’existence de borne infini et de l’attracteur démontré dans [1]. Ces deux derniers articles sont issus du travail effectué lors de la thèse de V-L-E. Phan [57]. Nous présentons ici quelques résultats issus de [8].

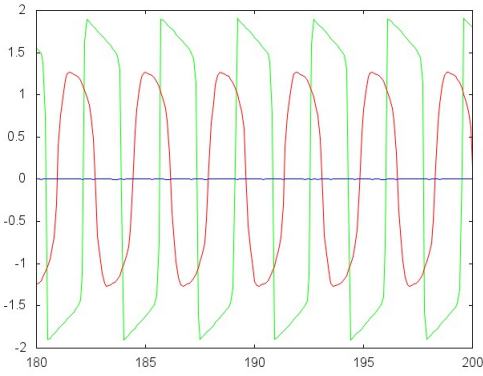


FIGURE 2.11 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26) pour certains points d’espace. En vert, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 50)$, pour $t \in [180, 200]$. En rouge, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 100)$, pour $t \in [180, 200]$. Enfin, en bleu on a représenté $\int_{\Omega} u(x, t) dx$, qui vaut zéro conformément aux résultats théoriques. Les CI sont celles de la figure 2.10.

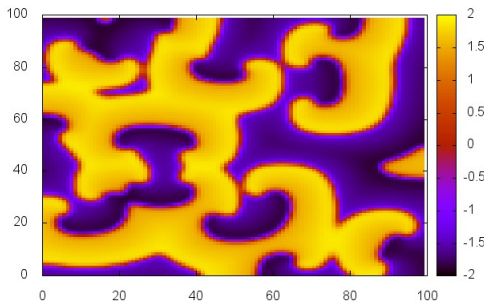


FIGURE 2.12 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26). On représente $u(x_1, x_2, t)$ pour $t = 190$. Le motif résulte d’un choix de CI selon une loi uniforme sur $[-1, 1]$ pour tout $x \in \Omega$.

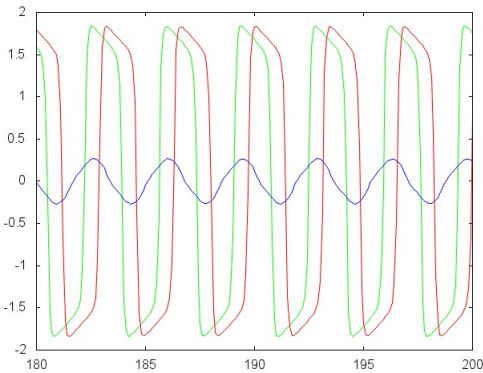


FIGURE 2.13 – Evolution en temps grand de la solution de (2.26) pour certains points d’espace. En vert, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 50)$, pour $t \in [180, 200]$. En rouge, on a représenté $u(x_1, x_2, t)$ pour $(x_1, x_2) = (50, 100)$, pour $t \in [180, 200]$. Enfin, en bleu on a représenté $\int_{\Omega} u(x, t) dx$, qui ici ne vaut plus 0.

Définition 1 (voir [5]). Soit $U(t) = (U_1(t), U_2(t), \dots, U_n(t))$ un réseau. On dit que U synchronise identiquement si,

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \sum_{i=1}^{n-1} |U_i(t) - U_{i+1}(t)|_{2,\Omega} = 0.$$

On considère le réseau,

$$\begin{cases} u_{it} &= F(u_i, v_i) + Q\Delta u_i + \sum_{k=1}^n c_{ik} u_k, & i \in \{1, \dots, n\} \\ v_{it} &= -\sigma(x)v_i + \Phi(x, u_i), \end{cases} \quad (2.27)$$

avec des conditions aux bords de Neuman et où :

$$H_i(u_1, \dots, u_n) = \sum_{k=1}^n c_{ik} u_k.$$

On suppose que la matrice $G = (c_{ik})_{1 \leq i, k \leq n}$ vérifie $c_{ik} \geq 0$ pour $i \neq k$, et

$$c_{ii} = - \sum_{k=1, k \neq i}^n c_{ik} = - \sum_{k=1, k \neq i}^n c_{ki}. \quad (2.28)$$

Cette hypothèse correspond à un couplage diffusif, puisque $\sum_{k=1}^n c_{ik} u_k = \sum_{k=1, k \neq i}^n c_{ik} (u_k - u_i)$. La seconde égalité correspond à la propriété de balance des noeuds. Elle peut être supprimée, voir [41, 42], pour le cas EDO.

2.5.1 Quelques résultats analytiques

Lemme 1. Pour toute solution (U_1, U_2, \dots, U_n) de (2.27), il existe $T > 0$, $k > 0$ et $a > 0$, tels que pour tout $t > T$, pour tout $X \in \mathbb{R}^d$ et pour tous $i, j \in \{1, \dots, n\}$,

$$\begin{aligned} X_s \cdot \left[\int_0^1 DF(\theta U_j + (1-\theta)U_i) d\theta \right] X + X_{d-s} \cdot \left(\sigma X_{d-s} + \left[\int_0^1 D\phi(\theta U_j + (1-\theta)U_i) d\theta \right] X_s \right) \\ \leq -a \|X_s\|^2 \leq -k \|X_{d-s}\|^2 \end{aligned}$$

où X_s et X_{d-s} représentent respectivement les vecteurs composés des s premières et $d-s$ dernières coordonnées de X .

On pose

$$w_{ij} = u_i - u_j \quad \varepsilon_{ij} = \frac{c_{ij} + c_{ji}}{2}$$

Théorème 10. On suppose que

$$\frac{a}{n} \sum_{i < j} |w_{ij}|^2 < \sum_{i < j} \varepsilon_{ij} |w_{ij}|^2 \quad (2.29)$$

où a est donné par le lemme 1 alors le système (2.27) synchronise au sens de la définition 1.

Démonstration

La preuve repose sur l'utilisation d'une fonction de Lyapunov qui fait intervenir la différence dans L^2 entre les différents noeuds du réseau. \square

On cherche maintenant à caractériser la synchronisation d'une manière plus liée à la topologie du réseau. On introduit pour cela la définition suivante. Pour tout couple (k, l) , indépendamment de l'orientation du graphe, on définit α_{kl} comme la somme des longueurs minimales de tous les chemins du graphe passant par le noeud (k, l) . Si (k, l) n'est pas une arête du graphe, on pose $\alpha_{kl} = 0$. On a alors le théorème suivant :

Théorème 11. On suppose que pour toute arête (k, l) , on a,

$$\frac{a}{n} \alpha_{kl} < \varepsilon_{kl},$$

alors le système (2.27) synchronise au sens de la définition 1.

L'application de ce résultat pour des topologies de type complet (tous les noeuds sont connectés entre eux) ou anneaux donne les corollaires suivants.

Corollaire 4 (Topologie de réseau de type complet). *On suppose que $\forall i, j \in \{1, \dots, n\}, i \neq j \ \varepsilon_{ij} > \frac{a}{n}$, alors (2.27) synchronise au sens de la définition 1.*

Corollaire 5 (Anneau unidirectionnel). *On suppose que les coefficients $(c_{ij}), 1 \leq i, j \leq n$, vérifient $c_{ii} = -c < 0 \ \forall i \in \{1, \dots, n\}$, $c_{ii+1} = c_{n1} = c \ \forall i \in \{1, \dots, n-1\}$, et $c_{ij} = 0$ sinon. Alors, si on suppose que*

$$c > \begin{cases} \frac{a}{12}(n^2 - 1) & \text{si } n \text{ impair} \\ \frac{a}{12}(n^2 + 2) & \text{si } n \text{ pair et } \frac{n}{2} \text{ pair} \\ \frac{a}{12}(n^2 + 8) & \text{si } n \text{ pair et } \frac{n}{2} \text{ impair} \end{cases}$$

le réseau (2.27) synchronise au sens de la définition 1.

2.5.2 Simulations numériques

Dans ce paragraphe, on considère l'équation (2.27) avec :

$$\begin{aligned} d &= 2, s = 1, \\ F(u, v) &= \frac{1}{\varepsilon}(-u^3 + 3u - v), Q = \frac{d_u}{\varepsilon} \\ \sigma(x) &= b, \quad \Phi(x, u) = au + c, \end{aligned}$$

c'est à dire que la dynamique sur chaque noeud est donnée par le système de reaction-diffusion de type FHN suivant,

$$\begin{cases} \varepsilon u_t = d_u \Delta u - u^3 + 3u - v & \text{on } \Omega \times \mathbf{R}^+ \\ v_t = au - bv + c(x) & \text{on } \Omega \times \mathbf{R}^+ \end{cases} \quad (2.30)$$

où $u = u(x, t), v = v(x, t), d_u, a, b > 0, \Omega \subset \mathbf{R}^N$ (dans les simulations numériques, $N = 2$) est un ouvert borné régulier. On considère des conditions aux bords de type Neumann.

On illustre des simulations numériques pour les deux cas de topologie de réseau : complet et anneau unidirectionnel, avec couplage linéaire. Peu de résultats existent pour des réseaux de type RD ; le cas de type chaîne a été considéré dans [5]. L'intérêt par rapport à des réseaux d'EDO est d'introduire de l'hétérogénéité spatiale. Cela peut se faire de deux manières : par le choix de CI ou par une dépendance de la fonction c en espace.

On utilise les valeurs de paramètre suivantes :

$$a = 1, b = 0.001, \varepsilon = 0.1, d_u = 0.05. \quad (2.31)$$

Pour l'intégration numérique, nous utilisons nos propres codes en C^{++} , sur un domaine carré Ω . On utilise une discrétisation de type différences finies en espace avec un pas de 0.5. Pour l'intégration en temps, on utilise un schéma de type RK4 avec un pas de temps de 0.001. Le but de ces simulations est de mettre en évidence :

- l'existence de lois heuristiques pour la synchronisation du réseau par rapport aux nombres de noeuds du réseau.
- l'influence de l'hétérogénéité spatiale sur le phénomène de synchronisation.

On en peut résumer les résultats de la manière suivante :

- il existe des lois heuristiques de synchronisation reliant les forces de couplage et la taille du réseau. Ces lois sont en adéquation avec les résultats démontrés de manière théorique et les résultats connus dans le cas EDO.
- L'hétérogénéité spatiale, qui conduit au phénomène remarquable de synchronisation de patterns, n'affecte pas ces lois heuristiques .

Ainsi comme dans le cas EDO, voir par exemple [41, 42] ou [28, 29] en adéquation avec nos résultats théoriques, la valeur du seuil de synchronisation est donnée par une loi inverse en $\frac{1}{n}$ dans les cas de réseaux complets, et une loi quadratique en n^2 dans le cas des réseaux en anneaux.

IC	$c(x) = 0$	$c(x) \neq 0$
H	$\frac{0.0288}{n} + 0.0004$	$\frac{0.015}{n} + 0.0004$
S+H	$\frac{0.046}{n} - 0.00043$	$\frac{0.02205}{n} + 0.00185$
RU1+H	$\frac{0.0429}{n} - 0.00129$	$\frac{0.0193}{n} - 0.00043$
RU2+H	$\frac{0.07098}{n} - 0.00016$	$\frac{0.0194}{n} + 0.0005375$
S	$\frac{0.03}{n}$	$\frac{0.02496}{n} - 0.00032$
RU2	$\frac{0.096}{n} + 0.006$	$\frac{0.0288}{n} + 0.0004$

TABLE 2.1 – Réseau complet. Lois heuristiques de synchronisation en fonction de la taille du réseau. On utilise différentes conditions initiales conduisant à différents motifs. Toutes les simulations illustrent une loi de synchronisation inverse. Les abréviations sont les suivantes : IC= conditions initiales, H= space homogeneous, S= spirales, RU1= loi aléatoire uniforme sur $[0, 1]$, RU2= loi aléatoire uniforme sur $[-1, 1]$, $S+H$ = moitié S et moitié H. $c(x) \neq 0$ indique $c(x) = 0$ au centre et $c(x) = -1.1$ ailleurs.

Réseaux complets

On considère l'équation

$$\begin{cases} \varepsilon u_{it} = -u_i^3 + 3u_i - v_i + d_u \Delta u_i - g_n \sum_{j=1, j \neq i}^n (u_i - u_j) \\ v_{it} = au_i - bv_i + c(x) \end{cases} \quad i = \overline{1, n}, \quad (2.32)$$

où g_n est la constante de couplage entre chaque pair de noeuds du graphe. Les simulations numériques sont illustrées dans les figures 2.16-2.22. La table 2.1 illustre les lois de synchronisation.

Anneau unidirectionnel

On considère le système

$$\begin{cases} \varepsilon u_{it} = d_u \Delta u_i - u_i^3 + 3u_i - v_i - g_n \sum_{j=1, j \neq i}^n (u_i - u_{i+1}) \\ v_{it} = au_i - bv_i + c(x) \end{cases} \quad i = \overline{1, n}, \quad (2.33)$$

où g_n est la constante de couplage entre chaque paire de noeuds du graphe. Les simulations numériques sont illustrées dans les figures 2.21-2.22. La table 2.2 résume les lois heuristiques mises en évidence numériquement.

IC	$c(x) = 0$	$c(x) \neq 0$
H	$1.33 \times 10^{-3}n^2 - 0.00027n + 0.014$	$1.1 \times 10^{-3}n^2 - 0.00492n + 0.0148$
S+H	$9.4 \times 10^{-4}n^2 + 0.00063n + 0.03$	$2.63 \times 10^{-4}n^2 - 0.0014n + 0.0218$
RU1+H	$2.55 \times 10^{-4}n^2 - 0.00083n + 0.023$	$15.73 \times 10^{-5}n^2 - 0.0000729n + 0.0097$
RU2+H	$3 \times 10^{-4}n^2 - 0.0015n + 0.0378$	$1.13 \times 10^{-4} + 0.003095n + 0.004696$
S	$1.17 \times 10^{-3}n^2 - 0.00217n + 0.016$	$2.25 \times 10^{-3} - 0.0088n + 0.021$
RU2	$2.5 \times 10^{-3}n^2 - 0.0025n + 0.025$	$6.46 \times 10^{-4}n^2 - 0.00117n + 0.0197$

TABLE 2.2 – **Anneau unidirectionnel.** Lois heuristiques de synchronisation en fonction de la taille du réseau. On utilise différentes conditions initiales conduisant à différents motifs. Toutes les simulations illustrent une loi de synchronisation quadratique. Les abréviations sont les suivantes : IC= conditions initiales, H= homogène en espace, S= spirales, RU1= loi aléatoire uniforme sur $[0, 1]$, RU2= loi aléatoire uniforme sur $[-1, 1]$, $S + H$ = moitié S et moitié H. $c(x) \neq 0$ indique $c(x) = 0$ au centre et $c(x) = -1.1$ ailleurs.

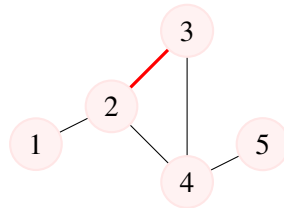


FIGURE 2.14 – Exemple de calcul du coefficient α_{kl} . Les chemins minimaux reliant les différents noeuds sont : $P_{12} = 1 - 2$, $P_{13} = 1 - 2 - 3$, $P_{14} = 1 - 2 - 4$, $P_{15} = 1 - 2 - 4 - 5$, $P_{23} = 2 - 3$, $P_{24} = 2 - 4$, $P_{25} = 2 - 4 - 5$, $P_{34} = 3 - 4$, $P_{35} = 3 - 4 - 5$, $P_{45} = 4 - 5$. On en déduit que $\alpha_{23} = P_{13} + P_{23} = 2 + 1 = 3$.

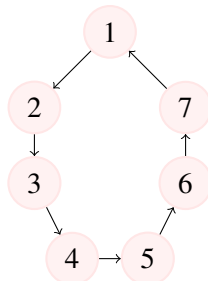


FIGURE 2.15 – Anneau unidirectionnel

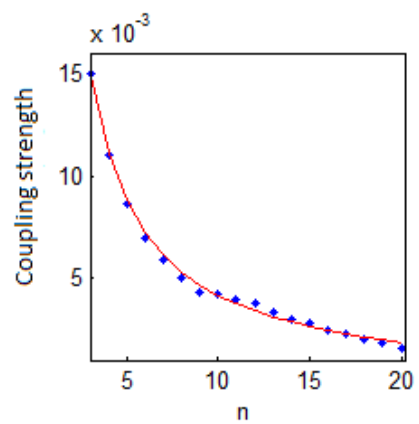


FIGURE 2.16 – **Réseau complet.** Cas $c(x) = 0$ avec CI de type spirales et homogènes. Le graphe illustre la valeur de couplage minimale g_n pour obtenir la synchronisation en fonction de la taille du réseau. Les points bleus représentent la valeur obtenue par les simulations. La courbe rouge représente la fonction $g_n = \frac{0.046}{n} - 0.00043$. On retrouve la loi émergente en $\frac{1}{n}$ connue pour les réseaux d'EDO.

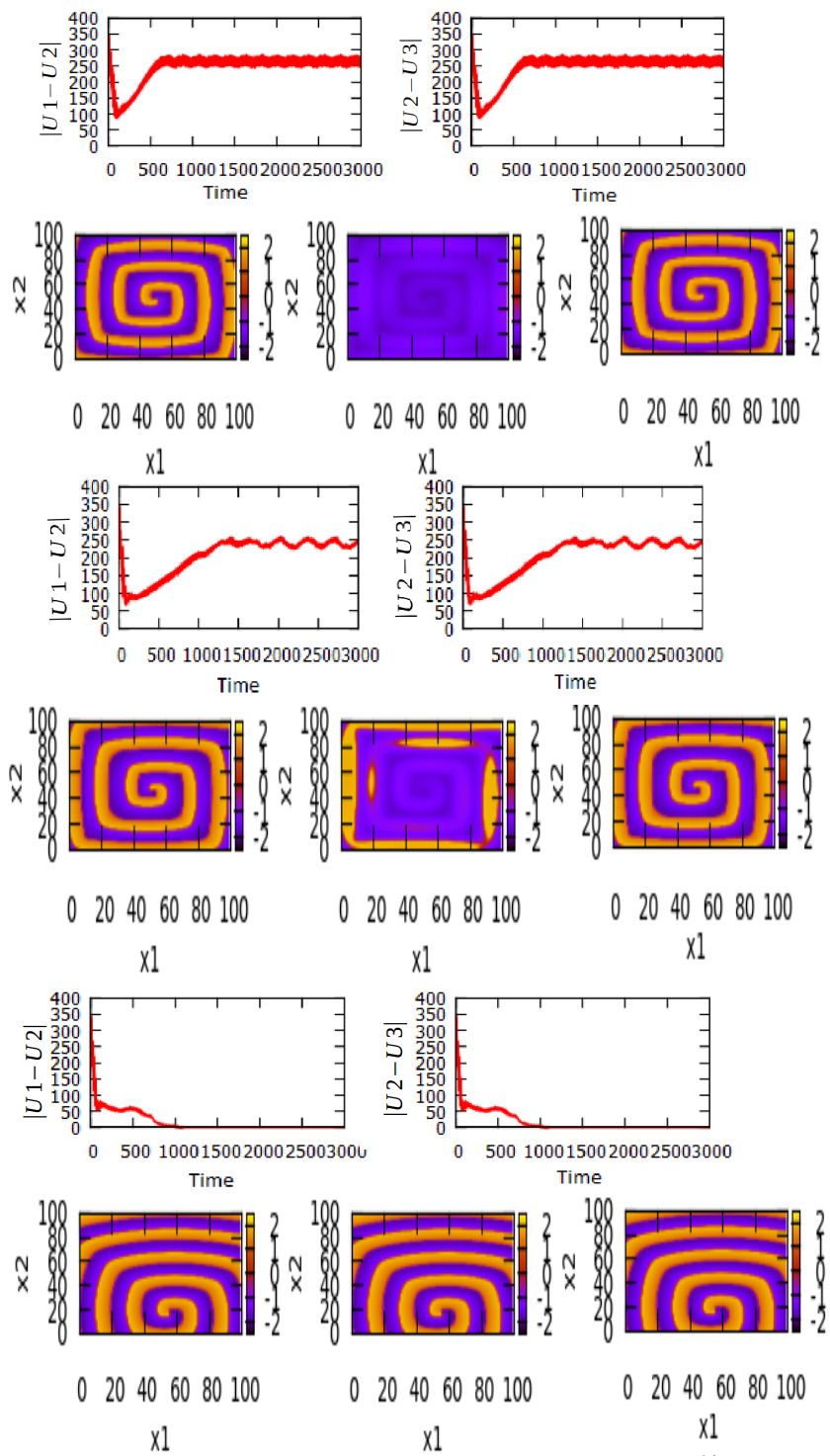


FIGURE 2.17 – **Réseau complet.** Cas $c(x) = 0$ avec CI de type spirales et homogènes pour $n = 3$. On observe la synchronisation à partir de $g_3 \geq 0.015$. Chaque paire de ligne de haut en bas représente les valeurs respectives de g_3 : 0.01, 0.013, 0.015. On illustre d’une part l’erreur de synchronisation (lignes 1,3,5) et d’autres par les isovalues de u_1 , u_2 and u_3 pour $t = 3000$. Asymptotiquement, on observe une synchronisation de motifs de type spirales.

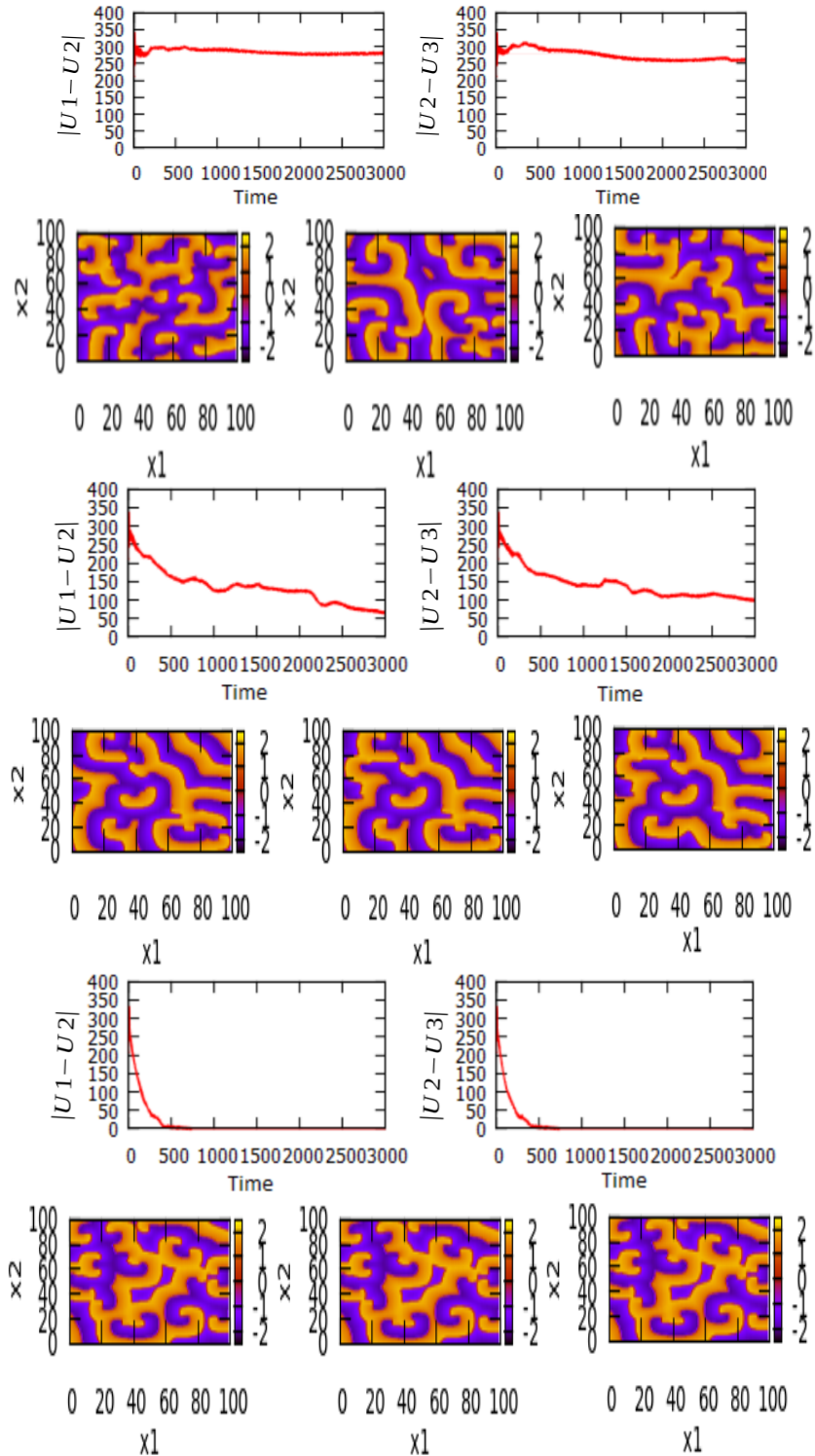


FIGURE 2.18 – **Réseau complet.** Cas $c(x) = 0$ avec CI suivant une loi uniforme sur $[-1, 1]$, pour $n = 3$. On observe la synchronisation à partir de $g_3 \geq 0.014$. Chaque paire de ligne de haut en bas représente les valeurs respectives de g_3 : 0.001, 0.005, 0.014. On illustre d'une part l'erreur de synchronisation (lignes 1,3,5) et d'autres par les isovaleurs de u_1 , u_2 and u_3 pour $t = 3000$. Asymptotiquement, on observe une synchronisation de motifs.

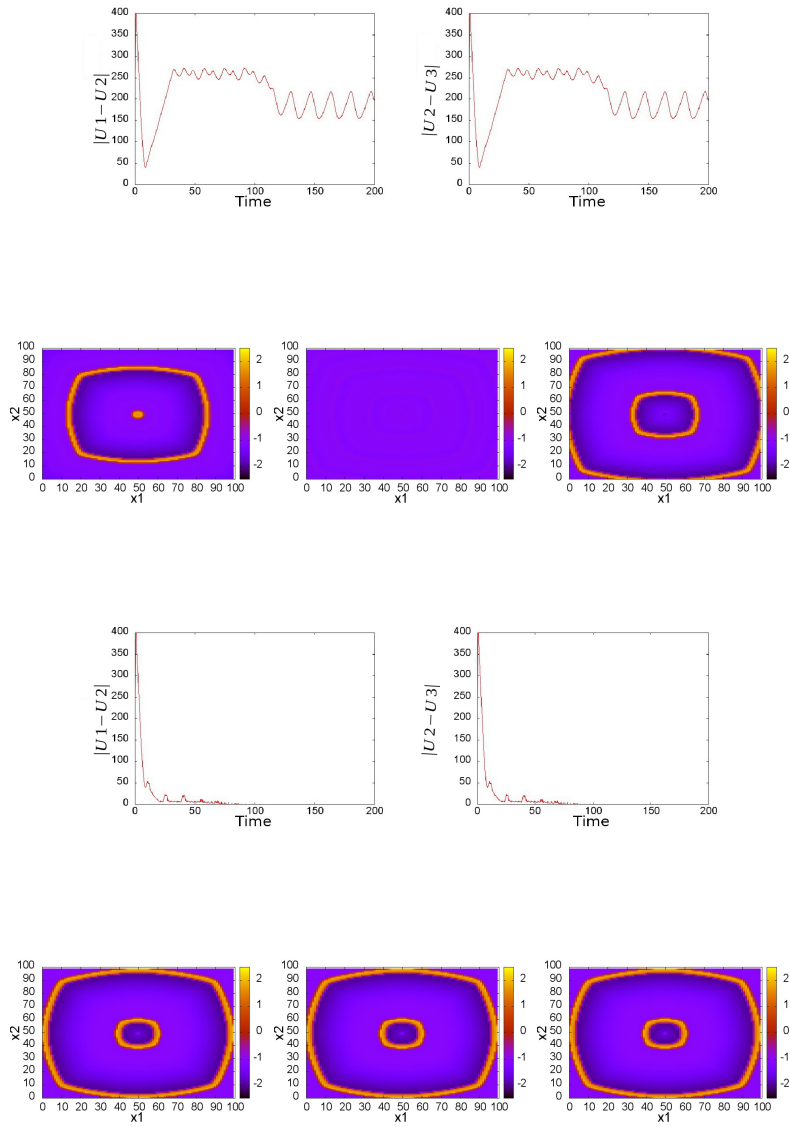


FIGURE 2.19 – **Réseau complet.** Cas $c(x) \neq 0$ avec CI constante, pour $n = 3$. On observe la synchronisation à partir de $g_3 \geq 0.04$. Chaque paire de ligne de haut en bas représente les valeurs respectives de g_3 : 0.03 et 0.04. On illustre d'une part l'erreur de synchronisation (lignes 1,3) et d'autre par les isovaleurs de u_1 , u_2 and u_3 pour $t = 200$. Asymptotiquement, on observe une synchronisation de propagation d'oscillations en forme d'ondes cocentriques.

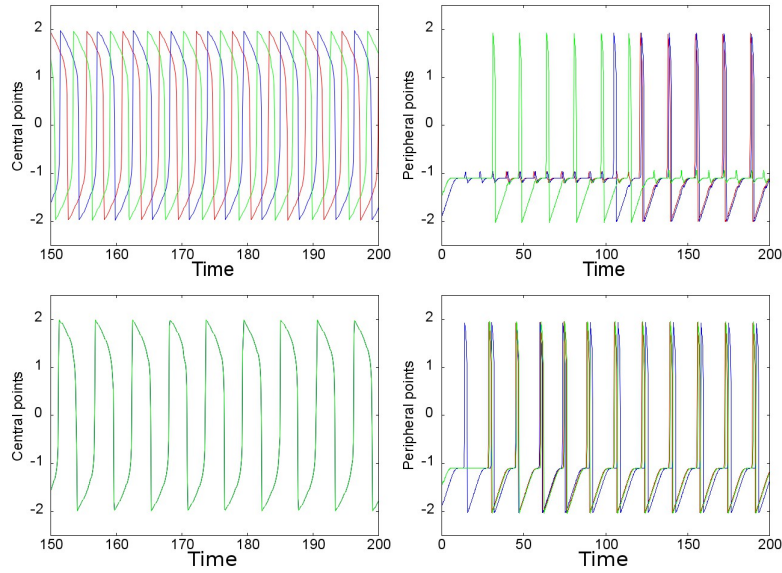


FIGURE 2.20 – **Réseau complet.** Cas $c(x) \neq 0$ avec CI constante, pour $n = 3$. On observe la synchronisation à partir de $g_3 \geq 0.04$. Les deux lignes correspondent aux valeurs respectives de g_3 : 0.03 et 0.04. On illustre d’une part l’évolution des cellules centrales ($u_i(50, 50, t), i \in \{1, 2, 3\}$), et d’autre part les cellules périphériques ($u_i(50, 99, t), i \in \{1, 2, 3\}$). En rouge le noeud 1, en bleu, le noeud 2 et en vert, le noeud 3. Asymptotiquement, on observe une synchronisation de propagation d’oscillations.

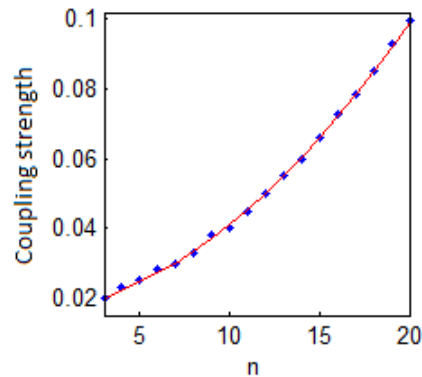


FIGURE 2.21 – **Anneau unidirectionnel** Cas $c(x) = 0$ avec CI de type spirales et homogènes. Le graphe illustre la valeur de couplage minimale g_n pour obtenir la synchronisation en fonction de la taille du réseau. Les points bleus représentent la valeur obtenue par les simulations. La courbe rouge représente la fonction $g_n = 0.0000167n^2 + 0.00062n + 0.02$.

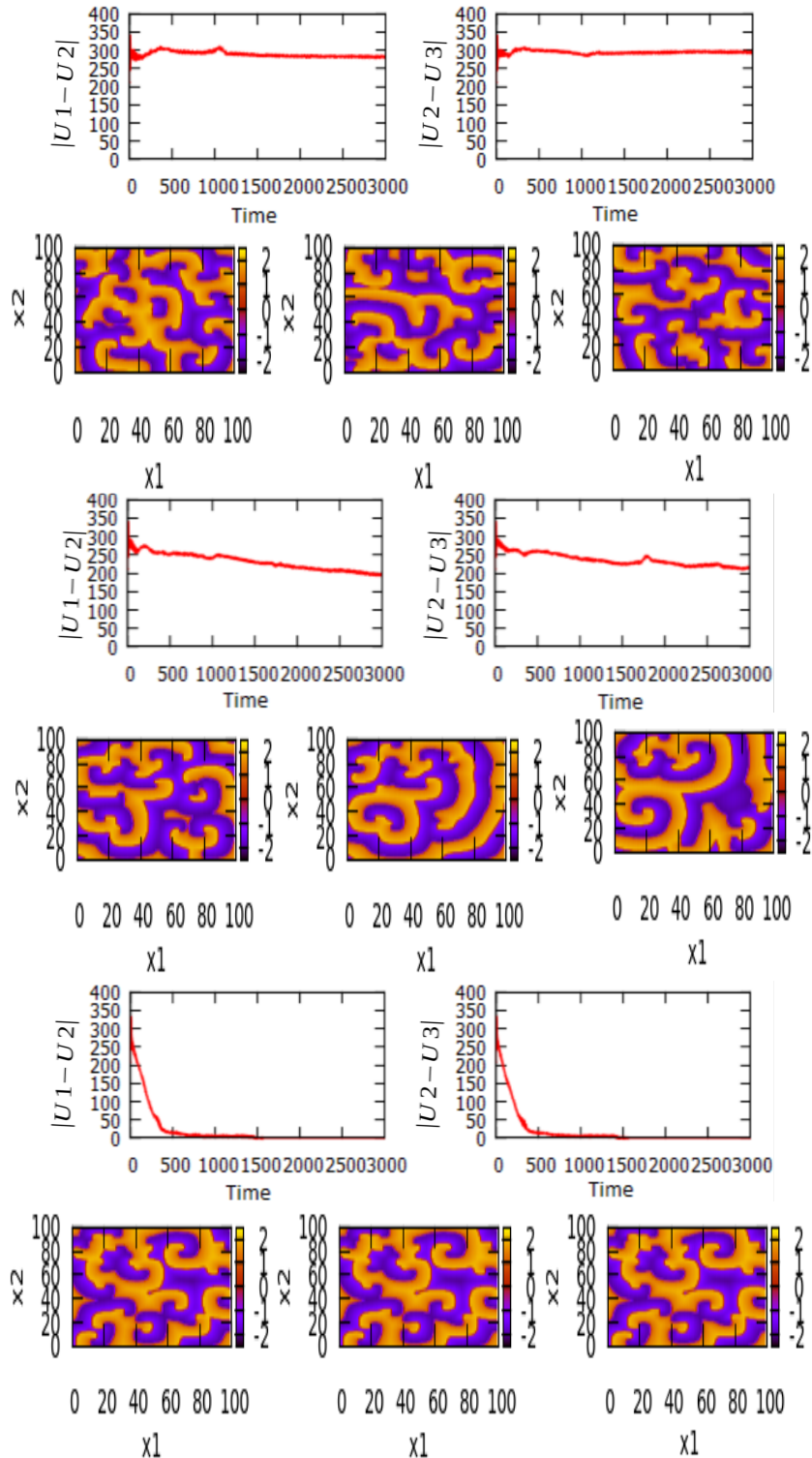


FIGURE 2.22 – **Anneau unidirectionnel.** Cas $c(x) = 0$ avec CI suivant une loi uniforme sur $[-1, 1]$, pour $n = 3$. On observe la synchronisation à partir de $g_3 \geq 0.02$. Chaque paire de ligne de haut en bas représente les valeurs respectives de g_3 : 0.001, 0.005, 0.02. On illustre d’une part l’erreur de synchronisation (lignes 1,3,5) et d’autres par les isovaleurs de u_1 , u_2 and u_3 pour $t = 3000$. Asymptotiquement, on observe une synchronisation de motifs.

Chapitre 3

Réseaux d'EDO. Application aux rythmes du cortex cérébral V1

Cette partie se base sur l'article [51]

3.1 Introduction

3.1.1 Motivation

Dans cette partie, on s'intéresse à l'analyse d'un réseau d'EDO de type Hodgkin-Huxley (HH). Rappelons que les équations de *HH* ont été introduites en 1952, voir [39], dans le but de décrire la formation et la propagation des potentiels d'action le long de l'axone du calamar. Le modèle a servi de base à de nombreux modèles utilisés en neurosciences computationnelles et notamment le modèle de FitzgHugh-Nagumo (FHN), [33] dont il a beaucoup été question dans le manuscrit. Il convient de mentionner également les modèles de Moris-Lecar [53] et de the Hindmarsh-Rose [38], pour ne citer que les plus connus. Pour des textes de références sur le sujet, on renvoie à [30, 32, 44]. Tous ces modèles ont initialement pour but de modéliser l'activité d'un unique neurone. Naturellement, les modèles se voulant plus réalistes, de réseaux d'EDO, puis les modèles de champ moyens ont été introduits pour décrire l'activité électrique d'assemblées de neurones, voir par exemple [19, 27, 31, 32, 34, 64, 68]. Le travail qui suit est d'abord inspiré des travaux de L-S. Young et ses co-auteurs [23, 24, 26] qui reposent sur des neurones individuels de type leaky Integrate and Fire (LIF). La nouveauté est de les remplacer par des neurones HH dont la dynamique non-linéaire est moins triviale.

Avant de donner les équations, mentionnons que la construction du réseau repose sur les deux hypothèses fondamentales suivantes :

- chaque neurone (noeud) du réseau reçoit une stimulation stochastique qui représente l'arrivée de stimulus extérieur au réseau
- chaque neurone du réseau reçoit des stimulus des neurones présynaptiques chaque fois que ceux-ci émettent un spike. Ces spikes peuvent être excitateur ou inhibiteurs selon la nature du neurone présynaptique.

Ces deux termes, et leur influence sur la dynamique renvoient à une question suscitant un débat en Neurosciences : il s'agit de l'influence des feed-forward input (drive stochastique) versus recurrent activity (boucles synaptiques, liées ici à la connectivité du réseau), voir [64].

La suite du chapitre se divise de la façon suivante. Ci-dessous, on présente d'abord le réseau qui constitue le coeur du travail. Ensuite, dans le paragraphe 2, on revisite certaines propriétés du modèle HH. En effet, si le modèle est très connu, peu de résultats théoriques existent, et il est pertinent de faire un rappel basé sur nos simulations propres. Dans le paragraphe 3, étudie les effets d'un stimulus poissonien sur le système HH. On établit numériquement l'existence d'une bifurcation lorsque l'intensité du stimulus S^{dr} augmente. Dans le paragraphe 4, on se concentre sur le réseau et on discute les propriétés émergentes.

3.1.2 Le réseau d'EDO HH

Chaque npeud du réseau est constitué de l'EDO HH suivante :

$$\begin{cases} CV_t &= I + \bar{g}_{Na}m^3h(E_{Na} - V) + \bar{g}_Kn^4(E_K - V) + \bar{g}_L(E_L - V), \\ n_t &= \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n, \\ m_t &= \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m \\ h_t &= \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h, \end{cases} \quad (3.1)$$

avec

$$\begin{aligned} \alpha_n(V) &= 0.01 \frac{-V-55}{\exp(-5.5-0.1V)-1}, & \beta_n(V) &= 0.125 \exp(-(V+65)/80), \\ \alpha_m(V) &= 0.1 \frac{-V-40}{\exp(-4-0.1V)-1}, & \beta_m(V) &= 4 \exp(-(V+65)/18), \\ \alpha_h(V) &= 0.07 \exp(-(V+65)/20), & \beta_h(V) &= \frac{1}{1+\exp(-0.1V-3.5)}. \end{aligned} \quad (3.2)$$

et

$$\begin{aligned} C &= 1, E_K = -77, E_{Na} = 50m, E_L = -54.387 \\ \bar{g}_K &= 36, \bar{g}_{Na} = 120, \bar{g}_L = 0.3 \end{aligned}$$

Les valeurs de paramètre sont celles de [31, 61]. Le principal but de ce travail est l'analyse d'un réseau constitué d'équations HH dans lequel chaque neurone reçoit des courants excitateurs et inhibiteurs venant des neurones présynaptiques. Ainsi, en s'inspirant de [26], on considère le réseau de $N = 500$ neurones HH avec des termes supplémentaires correspondant aux flux présynaptiques inhibiteurs et excitateurs. Cela conduit au réseau suivant :

$$\begin{cases} CV_{it} &= \bar{g}_{Na}m_i^3h_i(E_{Na} - V_i) + \bar{g}_Kn_i^4(E_K - V_i) + \bar{g}_L(E_L - V_i) \\ &\quad + g_{Ei}(E_E - V_i) + g_{Ii}(E_I - V_i), i \in \{1, \dots, N\} \\ n_{it} &= \alpha_n(V_i)(1 - n_i) - \beta_n(V_i)n_i, \\ m_{it} &= \alpha_m(V_i)(1 - m_i) - \beta_m(V_i)m_i \\ h_{it} &= \alpha_h(V_i)(1 - h_i) - \beta_h(V_i)h_i, \\ \tau_E g_{Eit} &= -g_{Ei} + S^{dr} \sum_{s \in \mathcal{D}(i)} \delta(t - s) + S^{QE} \sum_{j \in \Gamma_E(i), s \in \mathcal{N}(j)} \delta(t - s) \\ \tau_I g_{Iit} &= -g_{Ii} + S^{QI} \sum_{j \in \Gamma_I(i), s \in \mathcal{N}(j)} \delta(t - s) \end{cases} \quad (3.3)$$

On ajoute donc deux équations au système HH originel. Ces deux équations contiennent :

1. les flux correspondant aux couplages présynaptiques inhibiteurs et excitateurs
2. un drive stochastique uniquement pour g_E .

S'inscrivant dans le cadre d'une modélisation de type HH, ces deux variables sont intégrées à la première équation sous la forme de conductances variables. Nous détaillons ci-dessous quelques caractéristiques du réseau et ses paramètres.

Excitation et inhibition dans le réseau

Quand la variable V_j d'un neurone j dépasse un certain seuil Tr , une impulsion est générée pour tous ses neurones post-synaptiques. Dans le système (3.3), les impulsions provenant des neurones E sont représentées mathématiquement par des Dirac $\delta(t - s)$ dans l'équation pour g_{Ei} equation. Dans (3.3), le terme $\Gamma_E(i)$ représente l'ensemble des neurones neurones E présynaptiques au neurone i . La notation $\mathcal{N}(j)$ dénote l'ensemble des temps auxquels le neurone j dépasse le seuil Tr . On utilise des notations analogues pour l'équation en g_{Ii} . Chaque E -neurone reçoit des impulsions avec une force de couplage S^{EE} de ses E -neurones pré-synaptiques, et une force de couplage S^{EI} de ses I -neurones pré-synaptiques. De même, chaque I -neurone reçoit des impulsions avec une force de couplage S^{IE} de ses E -neurones pré-synaptiques, et une force de couplage S^{II} de ses I -neurones pré-synaptiques. Voir figure 3.1. On pose de plus

$$E_E = 0 \text{ and } E_I = -80$$

ainsi, les impulsions provenant des E -neurones ont un effet dépolarisant sur le potentiel de membrane V_i tandis que les impulsions provenant des I -neurones ont un effet hyper-polarisant sur le potentiel de membrane

$N = 500$	$N_e = 375$	$N_i = 125$	$V_E = 0$	$V_I = -80$	$\tau_E = 2$	$\tau_I = 3$
$N_{ee} = 50$	$N_{ei} = 25$	$N_{ie} = 190$	$N_{ii} = 25$	$S^{dr} = 0.04$	$\rho_E = 0.9$	

TABLE 3.1 – Valeurs de paramètres utilisées pour les simulations de (3.3).

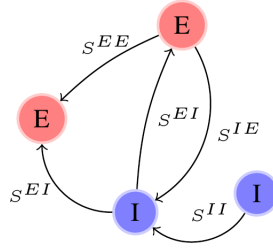


FIGURE 3.1 – Représentation schématique du couplage pour (3.3) . Chaque E -neurone reçoit des impulsions avec une force de couplage S^{EE} des E -neurones, et S^{EI} des I neurones. Chaque I -neurone reçoit des impulsions avec une force de couplage S^{IE} des E -neurones, et S^{II} des I neurones.

V_i .

La valeur du seuil Tr est fixée à -10 .

Stimulation stochastique

On stimule stochastiquement la variable g_{Ei} selon un processus de Poisson de paramètre $\rho_E = 0.9$ pour les E -neurones et $\rho_I = 2.7$ pour les I -neurones. Ainsi, considérant l'unité de temps en ms , la valeur moyenne de l'intervalle entr deux stimulus est de $\frac{1}{0.9}$ ms pour les E -neurones et $\frac{1}{2.7}$ pour les I -neurones. La notation $\mathcal{D}(i)$ désigne l'ensemble des temps auxquels le neurone i reçoit des impulsions stochastiques. Ces impulsions ont une amplitude donnée par :

$$\frac{S^{dr}}{\tau_E} = 0.04/2 = 0.02$$

Le réseau

On considère un réseau de $N = 500$ neurones avec $N_e = 375$ E -neurones et $N_i = 125$ I -neurones. Le réseau est construit de la façon suivante : pour chaque neurone du réseau, on choisit aléatoirement une nombre fixé de neurones présynaptiques E et I :

- pour chaque E -neurone, on choisit aléatoirement $N_{ee} = 50$ E -neurones présynaptiques,
- pour chaque E -neurone, on choisit aléatoirement $N_{ei} = 25$ I -neurones présynaptiques
- pour chaque I -neurone, on choisit aléatoirement $N_{ie} = 190$ E -neurones présynaptiques,
- pour chaque I -neurone, on choisit aléatoirement $N_{ii} = 25$ I -neurones présynaptiques

Remarquons que dans ce réseau, les neurones I sont densément connectés à des neurones présynaptiques E . Ces rations sont inspirés par [23].

Valeurs de paramètres

Les effets de la variation des paramètres S^{II} , S^{EE} , S^{IE} , S^{EI} et S^{dr} sont discutés plus bas. La table 3.1.2 résume la valeur des paramètres fixes.

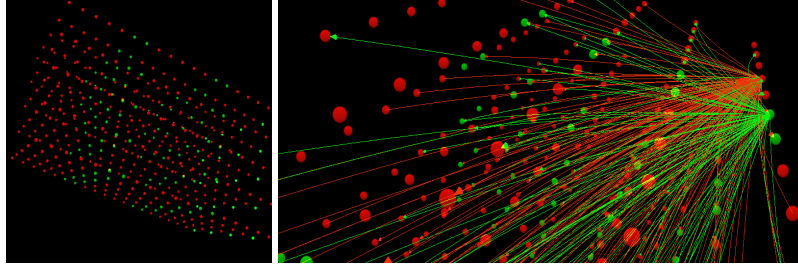


FIGURE 3.2 – Représentation en 3 dimensions du réseau (3.3) de $N = 500$ neurones. A gauche : on a représenté les 375 E-neurones en rouge et les 125 I-neurones en vert. A droite : on a représenté les connexions pre et postsynaptiques du E-neuron #100 ainsi que les connexions post-synaptiques du I- neurone #400. Les connexions postsynaptiques du E-neurone sont représentées en rouge tandis que les connexions post-synaptiques du I-neurones sont représentées en vert.

3.2 Analyse revisitée du système HH

Dans ce paragraphe, on rappelle et revisite quelques propriétés des solutions de l'équation (3.1) :

$$\left\{ \begin{array}{l} C \frac{dV}{dt} = I + \bar{g}_{Na} m^3 h (E_{Na} - V) + \bar{g}_K n^4 (E_K - V) + \bar{g}_L (E_L - V), \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(V)(1-n) - \beta_n(V)n, \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(V)(1-m) - \beta_m(V)m \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(V)(1-h) - \beta_h(V)h, \end{array} \right.$$

On a le bornage suivant.

Théorème 12. *Il existe deux constantes V_m, V_M telles que le compact :*

$$\mathcal{K} = [V_m, V_M] \times [0, 1]^3$$

est positivement invariant pour le système (3.1).

On a aussi :

Proposition 2. *Les solutions stationnaires de (3.1) satisfont :*

$$\left\{ \begin{array}{l} f(V) = 0 \\ n = \frac{\alpha_n(V)}{\alpha_n(V) + \beta_n(V)}, \\ m = \frac{\alpha_m(V)}{\alpha_m(V) + \beta_m(V)}, \\ h = \frac{\alpha_h(V)}{\alpha_h(V) + \beta_h(V)}, \end{array} \right. \quad (3.4)$$

avec

$$f(V) = I + \bar{g}_{Na} (g_m(V))^3 g_h(V) (E_{Na} - V) + \bar{g}_K ((g_n(V))^4 (E_K - V) + \bar{g}_L (E_L - V))$$

et

$$g_\kappa(V) = \frac{\alpha_\kappa(V)}{\alpha_\kappa(V) + \beta_\kappa(V)}, \quad \kappa \in \{n, m, h\}$$

De plus,

$$\lim_{V \rightarrow -\infty} f(V) = +\infty \quad \lim_{V \rightarrow +\infty} f(V) = +\infty$$

Les simulations numériques illustrent le fait que f est décroissante. La figure 3 illustre le cas $I = 0$, qui donne une unique solution stationnaire avec $V \simeq -65$. Il est connu que (voir par exemple [16] et les références qui y sont citées) que lorsque I parcourt un intervalle $[I_0 - I_1]$, le système (3.1) traverse une cascade de bifurcations laissant apparaître des cycles stables et instables tandis que le point stationnaire demeure stable. Puis pour une certaine valeur I_2 le point stationnaire devient finalement instable avec une bifurcation de Hopf sous-critique. La figure 3.4 extraite de [16] résume cela. Pour faciliter la lecture du manuscrit, nous avons illustré quelques aspects du phénomène avec nos jeux de paramètres. La figure 3.5 représente ainsi le diagramme de bifurcation pour deux CI distinctes. La figure 3.6 illustre la coexistence d'un cycle et d'un point stationnaire stables pour $I = 7$. Les figures 3.7 et 3.8 illustrent l'évolution temporelle des variables. La figure 3.9 illustre les nullclines. L'intérêt de ces figures est qu'elles permettent une interprétation dynamique et physiologiques. Ainsi, sur une période typique on observe les différentes phases dynamiques suivantes. On peut remarquer que les dynamiques de V et m sont proches. Partons d'un temps pour lequel V atteint son maximum, par exemple $t \simeq 18$. Il correspond à peu près au temps où m (en vert dans la figure 3.8) atteint son maximum. En fait, en regardant la dynamique dans la figure 3.9, en bas à gauche (BG), on remarque que V atteint son maximum un peu avant m . De fait pour, V à son maximum, m croît, n croît, h décroît (voir figure 3.9). Ce sont des dynamiques rapides. Et V décroît très rapidement. Durant cette décroissance rapide, les dynamiques de n et h s'inversent. Pour $t \simeq 20$, V est à son minimum. Ainsi que m (voir figures 3.8 et 3.9 BG). Á ce moment on entre dans une phase lente pour laquelle V, m, h (h est en bleu dans la figure 3.8) augmentent (le canal sodium s'ouvre), tandis que n (en rouge dans la figure 3.8) décroît (le canal potassium se ferme). Ces dynamiques sont lentes. Autour de $t = 27$, les dynamiques de n et h s'inversent : n commence à décroître et h commence à croître. Ces dynamiques demeurent lentes jusqu'à ce que $t \simeq 34$. A cet instant, on observe des dynamiques rapides en V et en n, m, h . Pendant cette phase rapide de V , V atteint de nouveau son maximum, ce qui correspond à la fin d'une période complète. Il convient de remarquer la dérivée abrupte au maximum de V . Si on note $F(V, n, m, h)$ la première composante du second membre de (3.1), cela s'explique par la forte valeur négative de

$$DF(V_M, n_M, m_M, h_M) \cdot \begin{pmatrix} 0 \\ \delta n \\ 0 \\ \delta h \end{pmatrix}$$

où (V_M, n_M, m_M, h_M) est le point où V est au maximum et avec $\delta n > 0, \delta h < 0$. Ici le canal potassium joue un rôle important dans la repolarisation. De même,

$$DF(V_m, n_m, m_m, h_m) \cdot \begin{pmatrix} 0 \\ \delta n \\ 0 \\ \delta h \end{pmatrix} > 0$$

où (V_m, n_m, m_m, h_m) est le point où V est au minimum et avec $\delta n < 0, \delta h > 0$. De plus, remarquons que la trajectoire colle la variété $n = \frac{\alpha(V)}{\alpha(V) + \beta(V)}$ (figure .9 BG). Enfin, la figure 3.10 donne une représentation 3 dimensionnelle de la coexistence du cycle-limite et de la solution stationnaire stables. La figure 11 illustre le bassin d'attraction de ces deux solutions.

Potentiel d'action et excitabilité Une des raisons du succès de l'article original de HH, réside dans le mécanisme physiologique proposé pour générer les potentiels d'action. D'un point de vue de la dynamique, cela correspond à une large et rapide excursion dans l'espace des phases (en particulier pour la variable de potentiel V), loin du point stationnaire. Cela correspond aussi au phénomène d'excitabilité (voir 3.2). Cette caractéristique de (3.1) est importante pour les aparagraphes qui suivent, car les perturbations au delà d'un certain seuil vont induire des potentiels d'action.

Dans ce paragraphe, nous venons de revisiter la dynamique du système HH (3.1). La clef de la suite est que lorsqu'on varie le paramètre I , le système produit des potentiels d'action. C'est une clef pour la suite

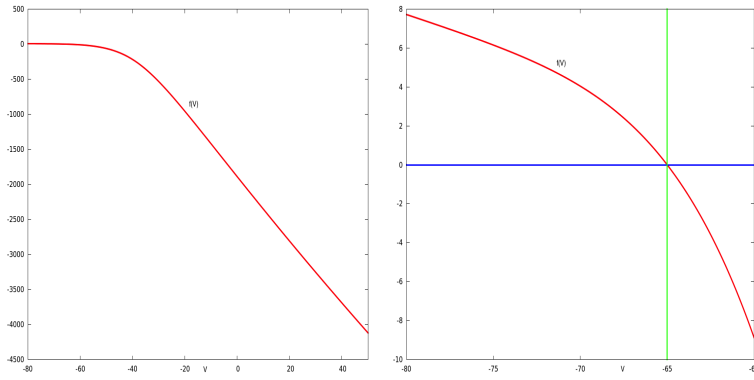


FIGURE 3.3 – Représentation de $f(V)$ pour $I = 0$. A gauche : $V \in [-80, 50]$. A droite : $V \in [-80, 60]$. L'équation $f(V) = 0$ est vérifiée pour $V \simeq -65$.

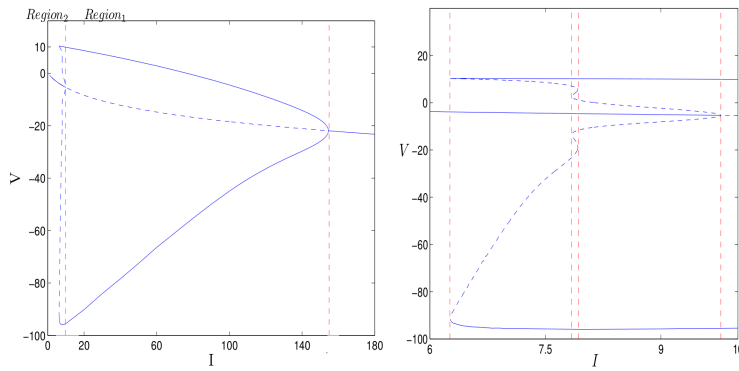


FIGURE 3.4 – Diagrammes de bifurcation extraite de [16].

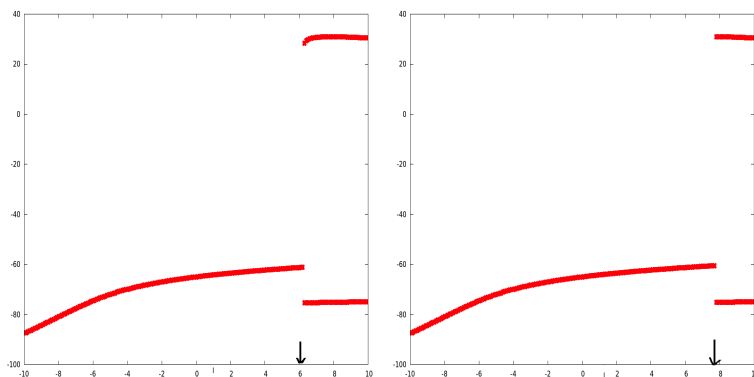


FIGURE 3.5 – Diagrammes de bifurcation. On représente $\limsup_{t \rightarrow +\infty} V(t)$ et $\liminf_{t \rightarrow +\infty} V(t)$ en fonction de I pour deux CI fixées. A gauche : $(V, n, m, h)(0) = (-50, 0.5, 0.5, 0.5)$. A droite : $(V, n, m, h)(0) = (-65, 0.1, 0.1, 0.1)$. Cette figure illustre numériquement la coexistence d'un cycle-limite attractif et de la solution stationnaire stable pour un certain intervalle de I

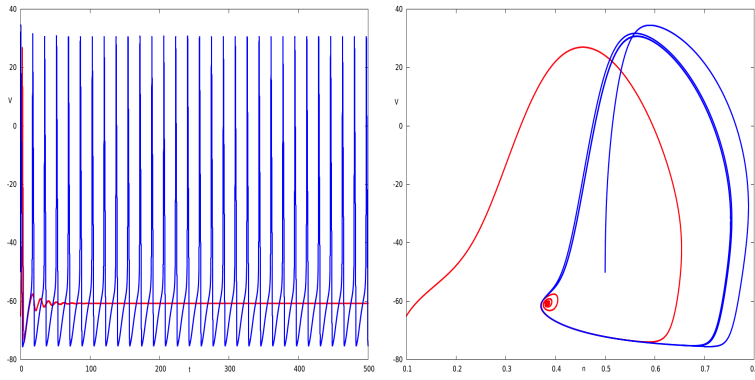


FIGURE 3.6 – Coexistence d’un cycle-limite attractif et d’un point stationnaire stable pour $I = 7$. A gauche : $V(t)$ pour les deux CI, $(V, n, m, h)(0) = (-65, 0.1, 0.1, 0.1)$ en rouge, $(V, n, m, h)(0) = (-50, 0.5, 0.5, 0.5)$ en bleu. A droite : représentation analogue dans le plan (n, V) .

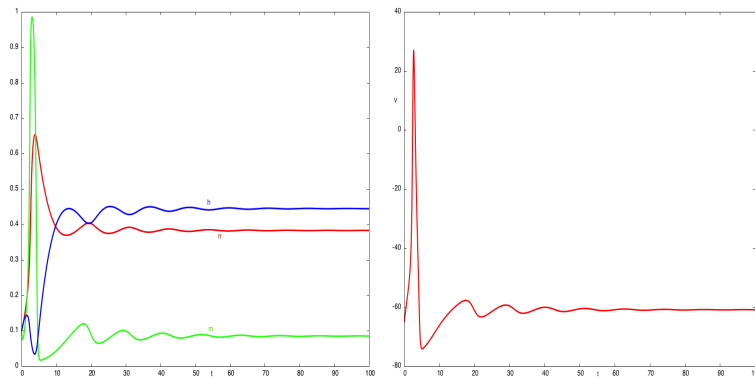


FIGURE 3.7 – Evolution temporelle pour $I = 7$ et les CI $(V, n, m, h)(0) = (-65, 0.1, 0.1, 0.1)$. A gauche : n, m, h en fonction du temps respectivement en rouge, vert et bleu. A droite : V en fonction du temps. On observe un potentiel d’action suivi d’un retour au repos.

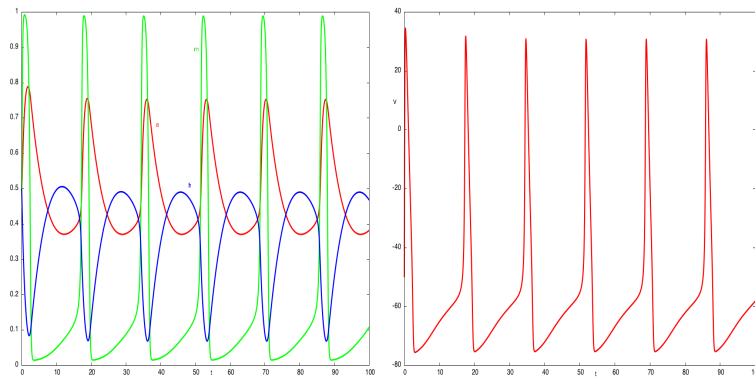


FIGURE 3.8 – Evolution temporelle pour $I = 7$ et les CI $(V, n, m, h)(0) = (-50, 0.5, 0.5, 0.5)$. A gauche : n, m, h en fonction du temps respectivement en rouge, vert et bleu. A droite : V en fonction du temps. On observe un train de potentiels d’action.

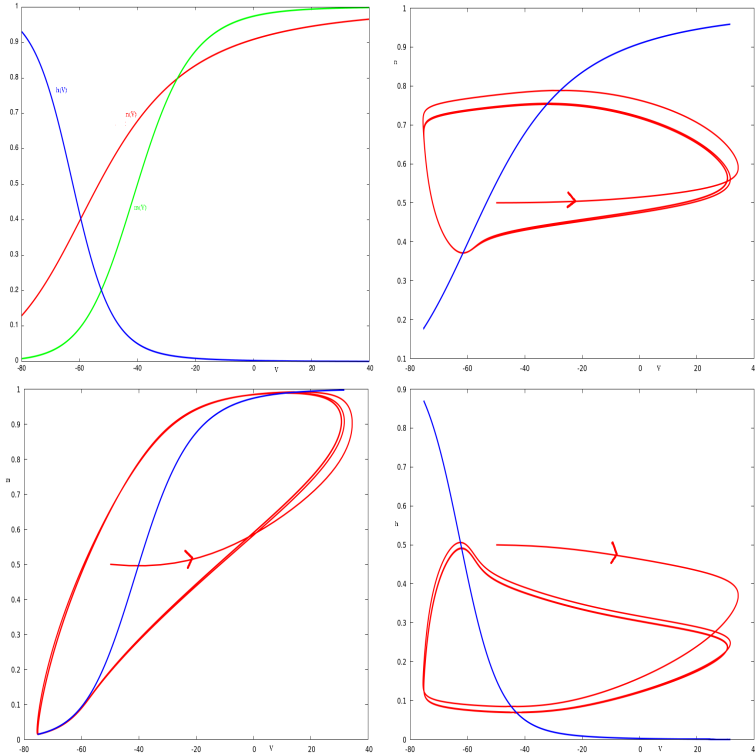


FIGURE 3.9 – Dynamiques pour $I = 7$ et la CI $(V, n, m, h)(0) = (-50, 0.5, 0.5, 0.5)$. En haut à gauche : les nullclines de n (rouge), m (vert) and h (bleu) en fonction de V . Les trois autres cadres, illustrent respectivement les dynamiques de (V, n) , (V, m) et (V, h) , ainsi que les nullclines. Une lecture attentive de cette figure permet de mieux comprendre les dynamiques de (3.1).

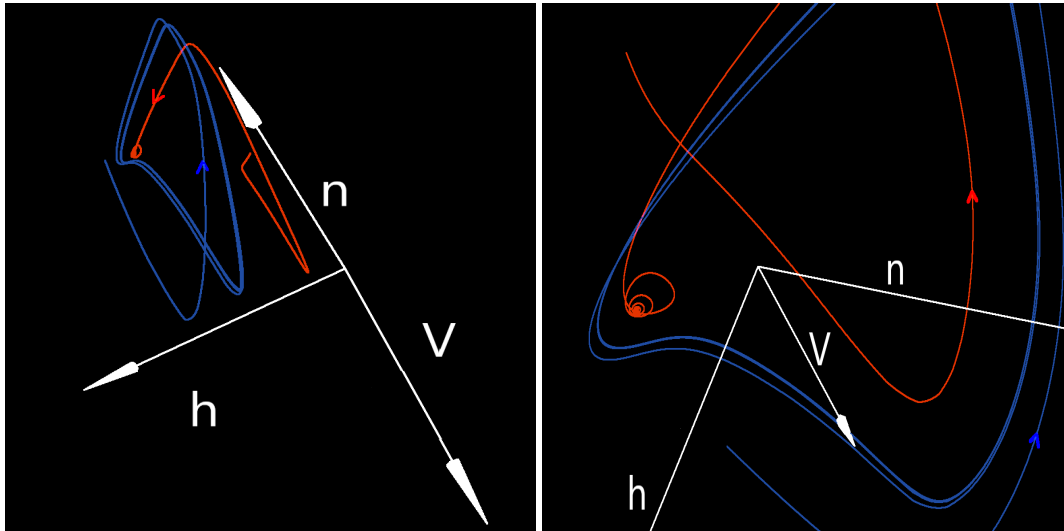


FIGURE 3.10 – Dynamiques dans l'espace tridimensionnel (V, n, h) for $I = 7$, pour différentes IC. La courbe bleue correspond à la CI $(V, n, m, h)(0) = (-50, 0.5, 0.5, 0.5)$. La courbe rouge correspond à la CI $(V, n, m, h)(0) = (-65, 0.1, 0.1, 0.1)$. On observe numériquement la coexistence d'un cycle-limite attractif et d'un point stationnaire stable point pour l'intervalle de I considéré.

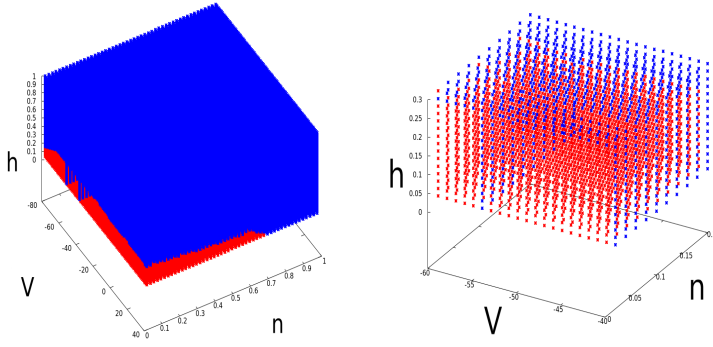


FIGURE 3.11 – Bassin d’attraction pour $I = 7$, de la solution stationnaire et d’un cycle-limite. Il s’agit d’une projection dans le plan V, n, h . En rouge, les CI qui évoluent vers le point stationnaire. En bleu, les CI qui évoluent vers le cycle-limite.

car le fait qu’un neurone du réseau émette un potentiel d’action résulte en définitive du stimulus qu’il reçoit : dans le réseau la variable I est remplacée par les stimulus provenant du drive stochastique et des neurones présynaptiques.

3.3 Un neurone avec stimulus stochastique

Dans ce paragraphe, on s’intéresse à la dynamique d’un neurone HH forcé par un drive stochastique. On fixe $I = 0$. Dans ce cas, en l’absence de stimulus, le système évolue vers le point stationnaire. L’équation décrit

$$\begin{cases} V_t = \bar{g}_{Na} m^3 h (E_{Na} - V) + \bar{g}_K n^4 (E_K - V) + \bar{g}_L (E_L - V) + g_E (E_E - V) \\ n_t = \alpha_n(V)(1 - n) - \beta_n(V)n, \\ m_t = \alpha_m(V)(1 - m) - \beta_m(V)m \\ h_t = \alpha_h(V)(1 - h) - \beta_h(V)h, \\ \tau_E g_{Et} = -g_E + S^{dr} \sum_{s \in \mathcal{D}} \delta(t - s) \end{cases} \quad (3.5)$$

où \mathcal{D} désigne l’ensemble des temps auxquels le neurone reçoit un stimulus. Par rapport au système (3.1), on ajoute une équation qui contient le stimulus stochastique. On suppose que les stimulus arrivent selon un processus de Poisson de taux λ . On note

$$\mathcal{D} = (t_i)_{i \in \mathbb{N}}$$

et les intervalles $(t_{i+1} - t_i)$, sont fixés au départ comme des réalisations de loi exponentielle de paramètre λ :

$$\forall i, t_{i+1} - t_i \sim e^\lambda.$$

Interprétation biologique

Sous ces notations, on divise l’intervalle $[0, T]$ selon les temps $\{t_0, t_1, \dots\}$. Il faut remarquer que la dérivée g_{Et} est prise au sens des distributions. Un calcul classique donne :

$$g_E(t) = g_E(t_i) e^{-\frac{1}{\tau_E}(t-t_i)}$$

sur l’intervalle $[t_i, t_{i+1})$. Ensuite, pour $t = t_{i+1}$ un stimulus arrive, et,

$$g_E(t_{i+1}) = g_E(t_i) e^{-\frac{1}{\tau_E}(t_{i+1}-t_i)} + \frac{S^{dr}}{\tau_E}$$

Ainsi, sous l’hypothèse d’un nombre fini de stimulus sur chaque intervalle de temps borné, $g_E(t)$ est une fonction régulière par morceaux avec des sauts, qui appartient à L^1_{loc} . Le but de ce paragraphe est d’étudier l’influence sur la dynamique du paramètre S_{dr} .

3.3.1 Quelques résultats analytiques

Proposition 3. Soit $T > 0$ un réel. On suppose que le nombre de stimulations est fini sur $[0, T]$. Alors l'équation (3.5) admet une unique solution continue définie sur $[0, T]$. De plus, cette solution est de classe C^∞ sur chaque sous-intervalle $[t_i, t_{i+1})$.

Sous les hypothèses de la proposition précédente, on a également une borne pour les trajectoires.

Proposition 4. Sous les hypothèses de la proposition 3

$$[E_K, E_{Na}] \times [0, 1]^3$$

est positivement invariant pour le système (3.5).

Remarque 4. La valeur de g_E après saut est donc donnée par

$$g_E(t_{i+1}) = g_E(t_i) \exp\left(-\frac{t_{i+1} - t_i}{\tau_E}\right) + \frac{S^{dr}}{\tau_E}.$$

Proposition 5. On suppose que $g_E(0) = 0$. Alors pour tout $t \in [t_i, t_{i+1})$, g_E ,

$$g_E(t) = \frac{S^{dr}}{\tau_E} \sum_{k=1}^i \exp\left(\frac{t - t_k}{\tau_E}\right)$$

Puisque les intervalles $t_{k+1} - t_k$ suivent une loi exponentielle, on peut calculer l'espérance $E[g_E(t_i)]$.

Proposition 6. Sous les hypothèses précédentes

$$E(g_E(t_i)) = \frac{S^{dr}}{\tau_E} \sum_{k=1}^{i-1} \frac{(\lambda \tau_E)^k}{(\lambda \tau_E + 1)^k} = \frac{S^{dr}}{\tau_E} \frac{r - r^i}{1 - r}$$

où

$$r = \frac{\lambda \tau_E}{1 + \lambda \tau_E}.$$

et,

$$\lim_{i \rightarrow +\infty} E[g_E(t_i)] = S^{dr} \lambda \quad (3.6)$$

Interprétation

L'équation (3.6) permet une interprétation sur l'effet des stimulus : la valeur moyenne de g_E après stimulation et décroissance exponentielle est le produit de l'intensité S^{dr} par la fréquence moyenne des stimulus par seconde (λ).

3.3.2 Variation de S^{dr}

On fixe maintenant $\lambda = 0.9$, $\tau_E = 2$ et on varie S^{dr} . A partir d'une valeur seuil de S^{dr} , le neurone commence à émettre des impulsions. Une augmentation de S^{dr} entraîne une augmentation du taux de décharge. Cela est illustré à la figure 3.12. Cette exploration numérique peut servir de base pour l'étude du réseau dans lequel on fixe $\rho_E = 0.9$, $\rho_I = 2.7$, $\tau_E = 2$ et $S^{dr} = 0.04$. Pour ces valeurs, un neurone émet de multiples impulsions.

Remarque 5. Il convient donc de remarquer que la fréquence d'impulsions pour un neurone du réseau non connecté est de 60Hz. Dans le paragraphe qui suit, nous verrons que les connexions du réseau (les « recurring inputs », du fait des neurones inhibiteurs, auront en général pour effet, pour les valeurs de paramètre considérées, de diminuer cette fréquence.

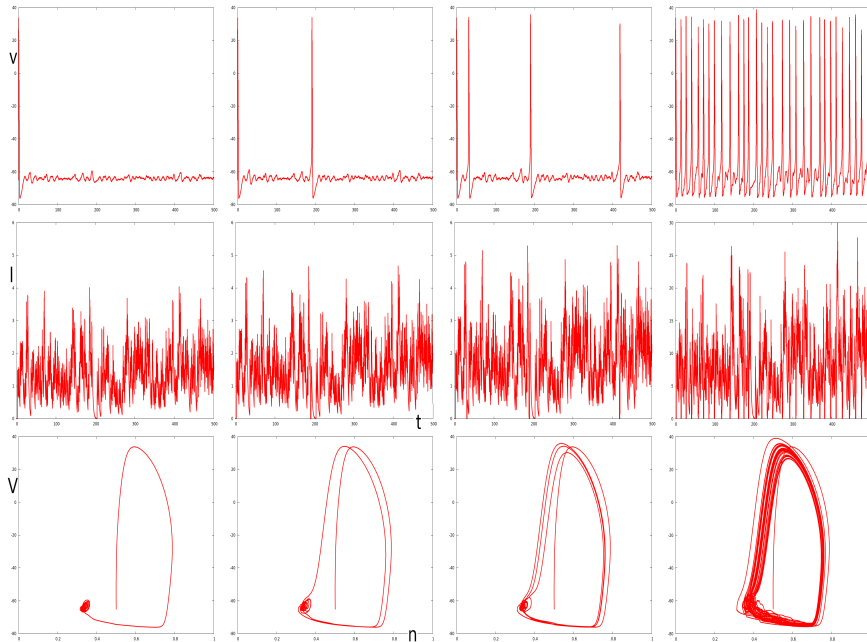


FIGURE 3.12 – Simulations de l'équation (3.5) pour $S^{dr} \in \{0.006, 0.007, 0.008, 0.04\}$. On observe une transition d'un régime sans impulsion vers impulsions soutenues. La première ligne représente $V(t)$, la seconde row $-g_E V(t)$ qui au terme $I(t)$ pour (3.1). La dernière ligne représente la projection dans le plan $n - V$. La valeur de λ est fixée à 0.9. Le premier régime avec impulsions est observé pour $S^{dr} = 0.007$ (seconde colonne, pour lequel la valeur moyenne de $-Vg_E \simeq 1.5$). Pour $S^{dr} = 0.006$ (valeur moyenne de $-Vg_E \simeq 1.3$), il n'y a pas d'impulsions, tandis que pour $S^{dr} = 0.008$, on obtient 6 impulsions par seconde. Pour $S^{dr} = 0.04$ (mean of $-Vg_E \simeq 7.4$), on obtient 60 impulsions par seconde (dernière colonne). Ces dernières valeurs de paramètre sont celles utilisées pour les E -neurones dans le réseau.

3.4 Propriétés émergentes dans un réseau stimulé stochastiquement

Dans ce paragraphe, notre but est d'illustrer comment la variation des paramètres conduit à l'émergence de certaines propriétés propres au réseau (et qu'on appelle « propriétés émergentes » du réseau). Ce paragraphe est le résultat d'un vaste ensemble de simulations numériques. L'exploration numérique a débuté par les valeurs de paramètres :

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = S^{EE} = 0.01.$$

En suite, on a fait varier chacun de ces paramètres dans l'intervalle [0.002;0.03]. Lors de ces simulations, on a observé que le paramètre ayant le plus d'effet sur la synchronisation du réseau était S^{EE} . En variant ce paramètre, on peut ainsi identifier un chemin entre « l'homogénéité stochastique » et la synchronisation. Dans ce qui suit, on illustre les points suivants :

- existe d'un chemin homogénéité stochastique, synchronisation partielle et synchronisation.
- Corrélation entre g_E and g_I .
- Emergence d'un rythme γ pour le réseau. Dans certaines régions de l'espace des paramètres le réseau possède son propre rythme d'oscillations dans la bande de fréquence γ , et qui peut être différent du rythme des neurones individuels (ce qui a été nommé « events » dans [26, 58]).

Ce paragraphe repose fortement sur les figures 3.14 et 3.15.

3.4.1 Homogénéité stochastique, synchronisation partielle et synchronisation

On fixe la valeur des paramètres suivants :

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = 0.01$$

et

$$S^{EE} \text{ varie entre } 0.01 \text{ et } 0.3.$$

Cette variation de S^{EE} correspond à un chemin pendant lequel le système passe d'un état d'homogénéité stochastique à un état de synchronisation partielle puis de synchronisation. On décrit ci-dessous la dynamique correspondant à trois valeurs de S^{EE} pour lesquelles des états caractéristiques sont observés. L'outil de visualisation principal utilisé est le « rasterplot » : A chaque temps, les neurones se trouvant dans un état excité sont représentés, voir figure 3.13, première ligne.

Homogénéité stochastique

ON considère ici les valeurs suivantes :

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = 0.01 \text{ et } S^{EE} = 0.01.$$

Pour ces valeurs, on observe que le réseau ne produit pas de « pattern » particulier, voir la figure 3.14. On désigne cet état homogénéité stochastique car les neurones semblent tous jouer le même rôle. Pour cet état, la valeur moyenne des impulsions par seconde pour des E-neurones est de 11.48 et de 48.48 pour les I-neurones, voir la table 3.4.5. Un indicateur de l'excitabilité totale du réseau est donné par la valeur moyenne de V sur tous les E-neurones du réseau en fonction du temps. C'est ce qui est représenté sur la figure 3.13, dans le panneau de gauche. Pour rendre plus pertinent l'appellation homogénéité stochastique, nous avons également tracé dans le panneau du milieu la fonction suivante. A chaque pas de temps ($dt = 0.01ms$), une impulsion similaire à celle du modèle HH (pour V), était généré avec une probabilité p . Cette probabilité p étant choisie de sorte que

$$\frac{1}{dt} \times 100 \times p \simeq 11.48 \times 375 + 48.48 \times 125$$

pour avoir un nombre moyen d'impulsions à celui du réseau. Le résultat étant divisé par 500 pour avoir la moyenne à des fins de comparaison. Les deux courbes observées sont de fait très similaires.

Interpretation biologique

D'un point de vue des neurosciences, cet état du réseau peut-être interprété comme une activité de type « background ».

Remarque 6. *Notons que le couplage du réseau a diminué drastiquement le nombre d'impulsions des E-neurones par rapport au cas du paragraphe précédent, où un neurone unique était soumis à la seule stimulation stochastique poissonnienne. Cela illustre l'effet inhibiteur important des I-neurones.*

Synchronisation partielle

Lorsqu'on augmente S^{EE} le phénomène de synchronisation commence à émerger. A partir d'une certaine valeur de S^{EE} , on observe que tous les neurones du réseau émettent une impulsion dans un court intervalle de temps, voir figure 3.14, ligne 1, colonne 1. Entre ces deux états extrêmes, on observe une synchronisation partielle : seule une portion de la population neuronale émet une impulsion pendant une phase impulsive identifiée du réseau (« event »). On fixe les valeurs de paramètres suivantes :

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = 0.01 \text{ et } S^{EE} = 0.018$$

Le rasterplot, pour ces valeurs est représenté à la figure 3.14, ligne 1, colonne 2. A la figure 3.15, ligne 2, colonne 3, on reporte le nombre d'impulsions E et I se produisant dans l'intervalle $[425, 450]$, qui correspond à une phase impulsive identifiée du réseau. On observe que seulement la moitié des E-neurones (190 impulsions comptées pour une population de 375 E-neurones). On dénombre environ 175 impulsions pour les I-neurones. A la figure 3.14, ligne 3, colonne 2, on représente la variable de potentiel pour un E-neurone fixé. On observe que, sur la période $[400, 500]$ considérée, celui-ci n'émet que deux impulsions quand bien même le réseau présente quatre phases impulsives distinctes sur cette même période.

Synchronisation

Lorsqu'on augmente encore plus S^{EE} , on observe un état de synchronisation pour le réseau, voir figures 3.14, 3.15, colonnes 3 et 4. Ces colonnes correspondent aux valeurs de paramètres suivants :

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = 0.01 \text{ et } S^{EE} = 0.02$$

and

$$S^{EI} = S^{IE} = S^{II} = 0.01 \text{ et } S^{EE} = 0.03$$

3.4.2 Corrélation entre g_E et g_I

Les valeurs de g_E et g_I sont corrélées. Ceci ressort clairement de l'observation des lignes 4 des figures 3.14 et 3.15, en particulier dans les régimes de synchronisation.

3.4.3 Fréquence γ

Lorsque le réseau est en état de synchronisation ou synchronisation partielle, le réseau présente un rythme événementiel de 40Hz , voir figure 3.14.

3.4.4 $I(t)$ et impulsions

Le fait qu'un neurone donné émette une impulsion est fortement lié à la valeur de I comme cela a été discuté dans le paragraphe 2. Pour le réseau (3.3), le paramètre I résulte de la valeur des différents flux d'excitation et d'inhibition. On peut écrire :

$$I(t) = g_E(t)(V_E - V) + g_I(t)(V_I - V).$$

On a représenté cette quantité à ligne 4 des figures 3.14 et 3.15.

S^{EE}	Ess	Iss
0.001	10.35	48
0.01	11.4933	48.48
0.02	36.51	49.12
0.03	40.11	48.56

TABLE 3.2 – Variation du paramètre S^{EE} et son effet sur la variation du nombre moyen d’impulsions par seconde des E et I -neurones.

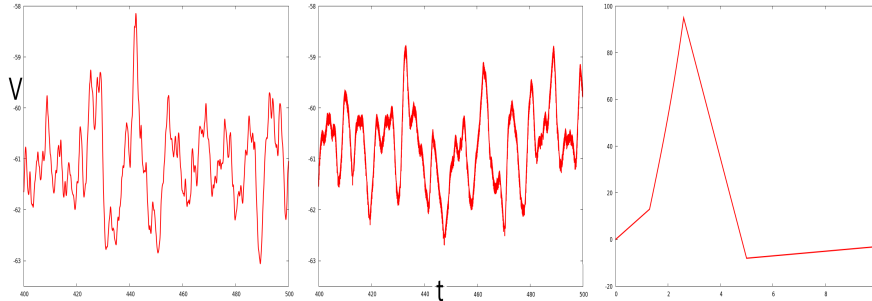


FIGURE 3.13 – A gauche : simulation du réseau (3.3) pour $S^{II} = S^{EI} = S^{IE} = S^{EE} = 0.01$. On représente l’évolution de la valeur moyenne des $(V_i)_{i \in \{1, \dots, N\}}$ en fonction du temps. Au milieu : à des fins de comparaison, on a simulé aléatoirement l’émission d’un potentiel d’action (PA) HH sur une période de 10 ms. C’est à dire, qu’à chaque pas de temps $dt = 0.1ms$, un PA de type HH est généré avec une probabilité p de manière à obtenir une moyenne de 10.375 émission sur 10 ms. CE choix résulte du calcul : $11.5 \times 375 + 48.5 \times 125 = 10375$ émissions par seconde, voir table 3.2. Ensuite on divise le signal par 500 pour avoir la moyenne par neurone. La forme du PA utilisé pour la simulation est représenté à droite.

3.4.5 Statistiques des impulsions

Le nombre moyen des impulsions des neurones E et I constitue une des informations quantitatives observables du réseau. On note respectivement Ess et Iss ces valeurs. Cela est illustré dans les tables 3.4.5 à 3.4.5. On remarque que

- augmenter S^{EE} a un effet important sur Ess mais peu sur Iss .
- augmenter S^{IE} a un effet important sur Iss mais peu sur Ess .
- augmenter S^{EI} a un effet remarquable sur Iss et Ess .
- augmenter S^{II} a un effet important sur Iss mais peu sur Ess .

Annexe

Pour le lecteur intéressé dans l’analyse de HH, on reporte ici quelques calculs simples. On remarque que $\alpha_n(V)$ et $\alpha_m(V)$ s’écrivent

$$d \frac{u_a}{-\exp(-bu_a) + 1}$$

S^{IE}	Ess	Iss
0.005	11.12	44.72
0.01	11.4933	48.48
0.02	11.7867	52.56
0.03	11.7333	60.88

TABLE 3.3 – Variation de S^{IE}

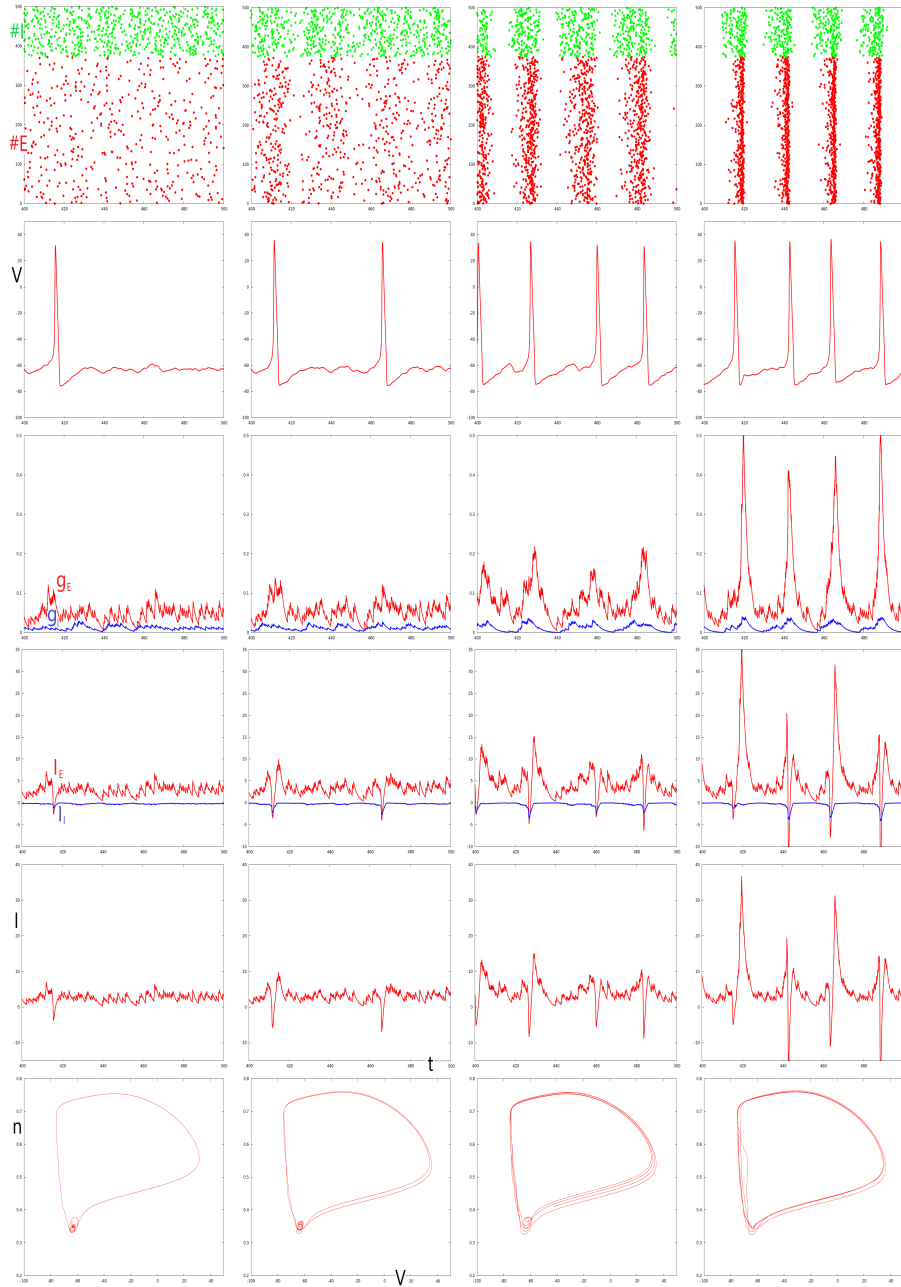


FIGURE 3.14 – Simulation of système (3.3). Cette figure illustre un chemin de l'état d'homogénéité stochastique vers un état de synchronisation. On a $SII = SEI = SIE = 0.01$, tandis que de gauche à droite : $SEE = 0.01, 0.017, 0.02$ and 0.03 . La première ligne correspond au « rasterplot » : à chaque temps, on les numéros de neurones qui émettent une impulsion sont représentés par un point. Les I-neurones, 326 à 500, apparaissent en haut en vert. Les E-neurones, 1-325, sont représentés en rouge en bas. La seconde représente la variable de potentiel V_1 du E-neurone 1 en fonction du temps. A la troisième ligne, on a représenté, les conductances g_E en rouge et g_I en bleu pour le même neurone. La ligne 4 est identique mais avec les courants. La ligne 5 représente la somme de ces deux courants, ce qui correspond à $I(t)$ dans une équation HH isolée. La dernière ligne illustre la projection de la trajectoire du neurone 1 dans l'espace des phases (V, n) .

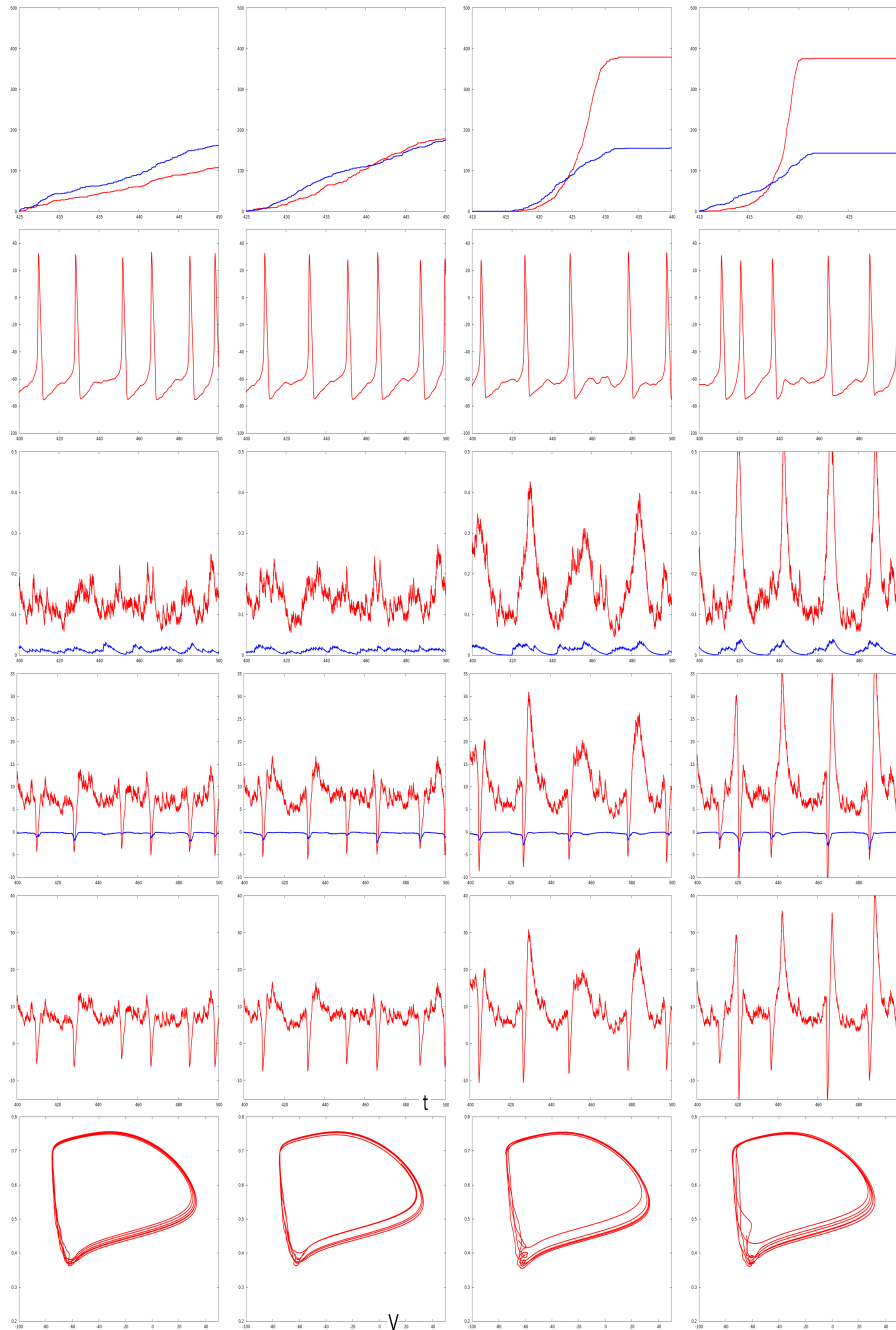


FIGURE 3.15 – Simulation of system (3.3). Cette figure illustre un chemin de l'état d'homogénéité stochastique vers un état de synchronisation. On a $SII = SEI = SIE = 0.01$, tandis que de gauche à droite : $SEE = 0.01, 0.017, 0.02$ and 0.03 . La première ligne représente le nombre d'impulsions de E et I-neurones pendant un évènement identifié du réseau. Les lignes 2 à 6 sont analogues à celles de la figure 3.14, mais pour un I-neurone.

S^{EI}	Ess	Iss
0.001	13.84	48.64
0.01	11.4933	48.48
0.02	10.2933	47.28
0.03	9.6	43.6

TABLE 3.4 – Variation de S^{EI}

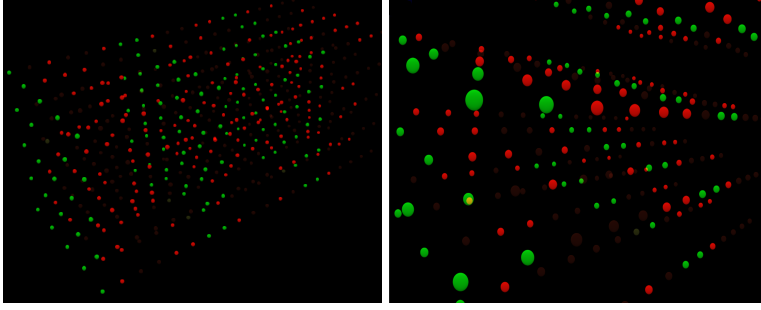


FIGURE 3.16 – Simulation de l'équation (3.3) pour $SII = SEI = SIE = 0.01$ et $SEE = 0.017$. Elle illustre le phénomène de synchronisation partielle. Seule une partie des E-neurones émettent une impulsion pendant la période $[425, 450]$: ce qui explique les « trous » observés. En rouge, les E-neurones, en vert, les I-neurones.

S^{II}	Ess	Iss
0.005	11.7067	47.68
0.01	11.4933	48.48
0.02	11.9467	45.84
0.03	11.5733	44.16

TABLE 3.5 – Variation de S^{II}

avec $u_a = V + a$ et des valeurs spécifiques de d, a et b . Quant aux dérivées, elles prennent la forme :

$$-d \frac{-1 + \exp(-bu) + bu \exp(-bu)}{(1 - \exp(-bu))^2}.$$

Ces fonctions sont de classe C^1 .

Les fonctions $\beta_n(V)$, $\beta_m(V)$ et α_h s'écrivent

$$= d \exp\left(-\frac{u_a}{b}\right)$$

avec des valeurs spécifiques de d, a et b . Ce qui donne pour les dérivées

$$-\frac{d}{b} \exp\left(-\frac{u_a}{b}\right).$$

Enfin $\beta_h(V)$ s'écrit

$$\frac{1}{\exp(-bu_a)}$$

avec des valeurs spécifiques de d, a et b . Ce qui donne pour les dérivées

$$= d \frac{\exp(-du_a)}{(\exp(-du_a) + 1)^2}$$

Chapitre 4

Rythmes cérébraux dans un système d'EDO avec des coefficients stochastiques

Ce chapitre se base sur l'article [11]. Il s'agit ici de proposer un modèle de petite dimension capable de reproduire des rythmes et phénomènes typiques dans le réseau. On retrouve dans le cerveau des rythmes à différentes fréquences, qui semblent jouer des rôles fonctionnels importants. Si ces rythmes possèdent des fréquences typiques, ils ne sont pas périodiques au sens mathématique du terme. Les signaux sont épisodiques, varient en amplitude et en fréquence. Les rythmes vont et viennent... Les systèmes périodiques avec bruit blanc ne produisent pas non plus les sorties adéquates. Les réseaux d'une centaine/milliers de neurones de type intègre et tir ont montré leur efficacité pour reproduire des signaux semblables aux données expérimentales, voir [23, 24] et les références qui y sont citées. Dans ce qui suit on introduit un modèle à deux variables inspiré des modèles EDO FHN et Leslie-Gower. En variant trois paramètres qui contrôlent l'amplitude, la fréquence et le degré de dégradation de la périodicité, le modèle est capable de reproduire de manière satisfaisante les propriétés caractéristiques des rythmes observés dans le cerveau. Interprétant les deux variables comme les conductances excitatrices (E) et inhibitrices (I) d'un neurone typique dans une population locale, le modèle produit des rythmes de type γ qu'on retrouve dans le cortex cérébral. Cela inclut en particulier l'activité corrélée des courants E et I observées dans les expériences. Pour des références expérimentales et de modélisation sur le sujet, on renvoie à [22–24, 35, 37, 69].

4.1 Modèle déterministe

On considère l'équation suivante :

$$\begin{cases} \varepsilon u_t = u(-K(u-a_1)(u-a_2)-v) \\ v_t = \gamma v(bu-v+c) \end{cases} \quad (4.1)$$

où a_1, a_2, b et c sont des paramètres fixés avec

$$a_1 = -0.01, \quad a_2 = 0.1, \quad b = 11.9, \quad c = 6.6 \times 10^{-4}, \quad (4.2)$$

tandis que ε, γ et K vérifient

$$\varepsilon \in [0.01, 1], \quad \gamma \in [1, 25] \quad \text{and} \quad K \in [30, 100].$$

Ces équations sont inspirées des modèles FHN et Leslie-Gower. Voir aussi [9].

On pose :

$$\begin{aligned} F(u, v) &= u(-K(u-a_1)(u-a_2)-v), \quad G(u, v) = \gamma v(bu-v+c) \\ f(u) &= -K(u-a_1)(u-a_2), \quad g(u) = (bu+c). \end{aligned}$$

Les nullclines de (4.1) sont

$$u = 0, v = f(u)$$

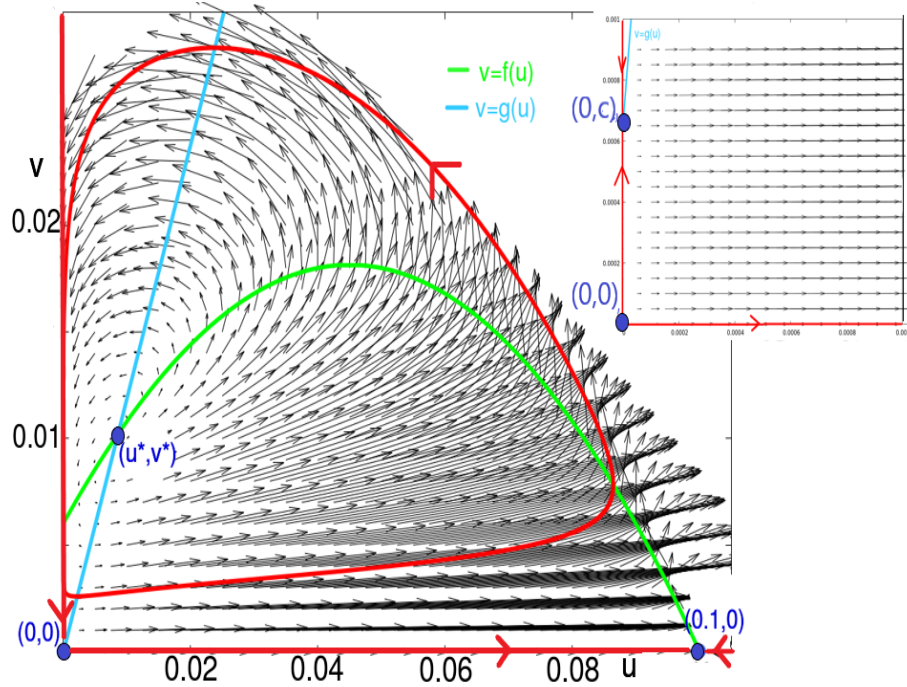


FIGURE 4.1 – Cette figure illustre les points stationnaires, les nullclines, le champ de vecteurs, les trajectoires $u = 0, v = 0$ ainsi que le cycle-limite pour $K = 60$ et $\varepsilon = 0.1$. Pour ces valeurs de paramètre, $(a_2, 0)$ est un point selle et (u^*, v^*) est une source. Les deux points stationnaires $(0, 0)$ et $(0, c)$ sont trop proches pour être distingués à l'échelle de la figure. C'est pourquoi un zoom est représenté dans le coin supérieur droit : $(0, 0)$ est une source, et $(0, c)$ est un point selle.

pour la première équation et

$$v = 0, v = g(u)$$

pour la seconde. La fonction $f(u) = -K(u - a_1)(u - a_2)$ atteint son maximum pour $u = 0.5(a_1 + a_2)$ et a pour valeur $0.25K(a_2 - a_1)^2$.

Pour nos choix de paramètres, les graphes des fonctions f et g n'admettent qu'une intersection dans le quadrant positif. Cela est assuré par la condition :

$$b \frac{a_1 + a_2}{2} + c > 0.25(a_2 - a_1)^2 K$$

qui donne

$$K < 176.8.$$

Il y a quatre points stationnaires dans le quadrant positif, à savoir :

$$(0, 0), (0, c), (a_2, 0), (u^*, v^*)$$

où u^* est la solution positive de

$$K(u - a_1)(u - a_2) + bu + c = 0$$

et

$$v^* = bu^* + c.$$

Voir la figure 4.1 qui donne un aperçu global des dynamiques. On :

Théorème 13. *Le quadrant positif (u, v) est positivement invariant par le flot généré (4.1), et il existe un borné absorbant dans laquelle toutes les trajectoires finissent par entrer.*

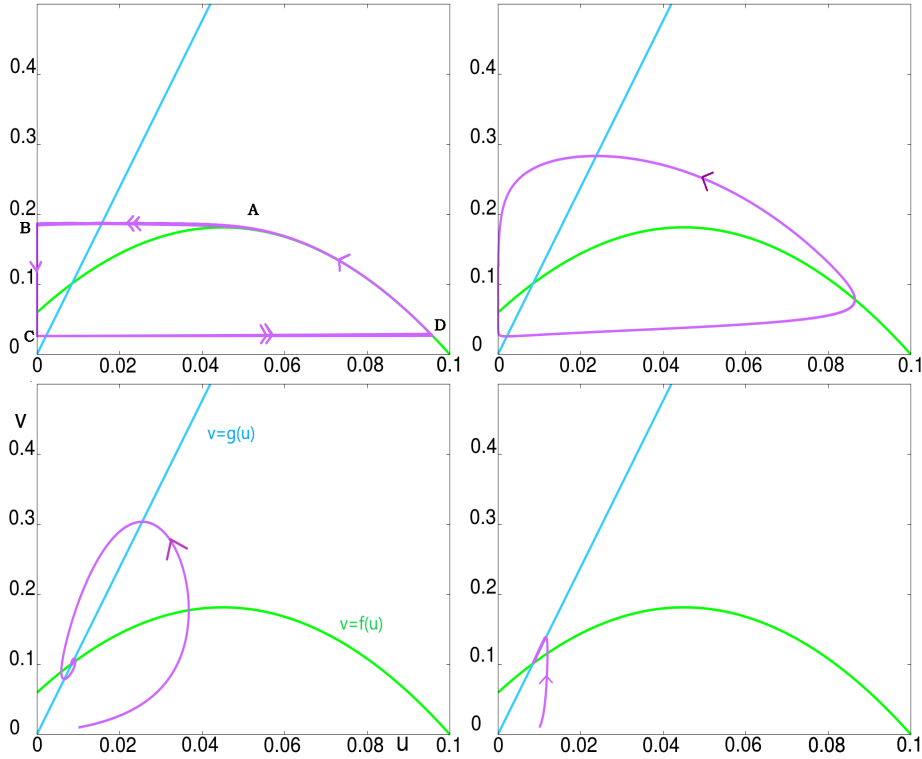


FIGURE 4.2 – Cette figure illustre les effets de la variation du paramètre ε . Le paramètre K est fixé à $K = 60$. En haut à gauche, on a $\varepsilon = 0.001$, en haut à droite, $\varepsilon = 0.1$, en bas à gauche, $\varepsilon = 1$ et en bas à droite $\varepsilon = 10$.

4.1.1 Variation du paramètre ε

On fixe d'abord le paramètre $\gamma = 1$, et on varie ε pour différentes valeurs de K . La dynamique du système pour ε variant entre des petites et grandes valeurs pour K fixé à $K = 60$ (valeur typique) sont résumés à la figure

Le cas $\varepsilon \ll 1$

Pour ε assez petit, on peut procéder à une analyse lente rapide qui donne une approximation du cycle-limite à $O(\varepsilon)$ près. On peut remarquer que sous le point $(0, f(0)) = (0, -Ka_1a_2)$, la variété critique devient instable. La dynamique autour d'un tel point a été analysée dans [9]. Voir aussi [67] et les références qui y sont citées. La trajectoire colle la variété $u = 0$ jusqu'à un point C où la trajectoire quitte la variété, situé significativement en dessous de $(0, f(0))$. On a ici une solution de type *canard*, voir [17, 48, 62]. Pour plus de détails sur l'analyse lente-rapide, on renvoie à [36, 45, 46, 48].

On pose

$$A = \left(\frac{a_1 + a_2}{2}, f\left(\frac{a_1 + a_2}{2}\right) \right)$$

$$B = \left(0, f\left(\frac{a_1 + a_2}{2}\right) \right)$$

et D l'intersection de la droite $v = y_C$ et de la courbe représentative de f . Soit Γ' la courbe fermée définie par :

$$\Gamma' = [A, B] \cup [B, C] \cup [C, D] \cup \zeta$$

où $\zeta \subset \mathcal{C}$ est l'arc de D à A .

Théorème 14. Pour $\varepsilon > 0$ assez petit, il existe un cycle-limite Γ situé à une distance $O(\varepsilon)$ de Γ' .

Pour une démonstration de l'unicité du cycle-limite dans le cas ε petit, voir [67].

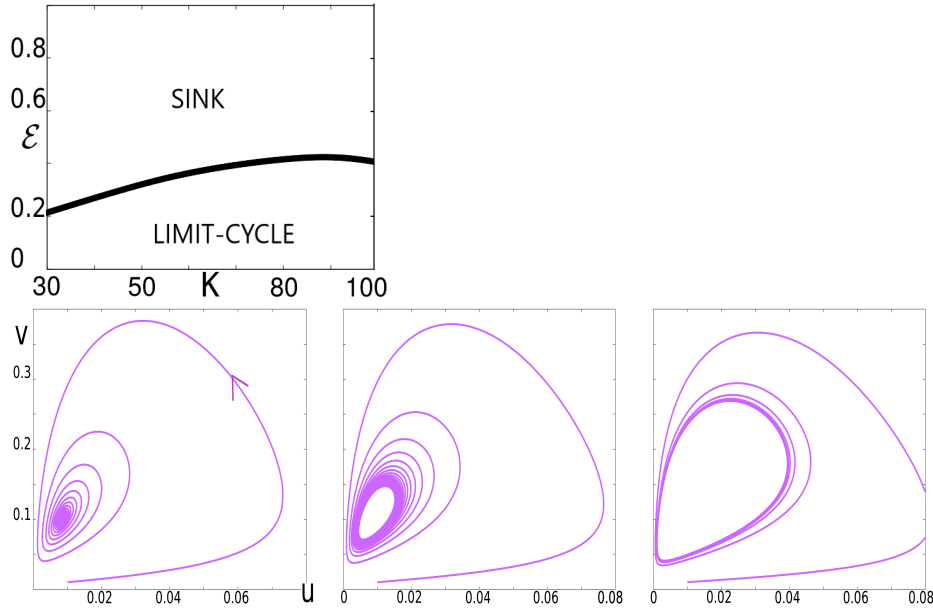


FIGURE 4.3 – Illustration de la bifurcation de Hopf. En haut à gauche, on a représenté, le diagramme de la bifurcation de Hopf dans le plan K, ε . Les figures du bas illustrent la bifurcation for $K = 60$ lorsque ε décroît. A gauche, $\varepsilon = 0.4$, une trajectoire évolue vers un foyer stable. Au milieu : $\varepsilon = 0.36$, la trajectoire évolue vers un cycle-limite. A droite : $\varepsilon = 0.3$, la taille du cycle-limite augmente.

Ainsi, le système (4.1) constitue un exemple simple, dans un contexte de neuroscience, pour lequel les solutions canards émergent. Du fait de l'expression polynomiale du champ de vecteur, les calculs effectués dans [9] deviennent plus simples et explicites. Le lecteur pourra trouver les détails dans la partie annexe de l'article [11].

Hopf bifurcations

Soit (u^*, v^*) l'unique point stationnaire situé à l'intérieur du quart de plan supérieur.
La matric jacobienne s'écrit

$$J = \begin{pmatrix} \frac{1}{\varepsilon}(-3Ku^2 + 2K(a_1 + a_2)u - Ka_1a_2 - v) & -\frac{1}{\varepsilon}u \\ bv & -2v + (bu + c) \end{pmatrix}.$$

En remplaçant $v^* = bu^* + c$, on obtient

$$J_{(u^*, v^*)} = J^* = \begin{pmatrix} -\frac{1}{\varepsilon}Ku^*(2u^* - (a_1 + a_2)) & -\frac{1}{\varepsilon}u^* \\ b(bu^* + c) & -(bu^* + c) \end{pmatrix},$$

ce qui donne

$$\det(J^*) = \frac{1}{\varepsilon}u^*(bu^* + c)(K(2u^* - (a_1 + a_2)) + b)$$

tandis que

$$\text{tr}(J^*) = -\frac{1}{\varepsilon}Ku^*(2u^* - (a_1 + a_2)) - (bu^* + c).$$

On en déduit la proposition suivante.

Pour $K \in [30, 100]$, $\det(J^*) > 0$. Pour tout $K \in [30, 100]$ il existe une valeur de ε pour laquelle une bifurcation de Hopf apparaît. Cette valeur est donnée explicitement par :

$$\varepsilon = Ku^* \frac{a_1 + a_2 - 2u^*}{bu^* + c}.$$

On a également le résultat suivant : Toute trajectoire partant de la région $\{u > 0, v > 0\}$ converge ou bien vers (u^*, v^*) ou alors évolue vers un cycle-limite. Pour $\varepsilon < Ku^* \frac{a_1 + a_2 - 2u^*}{bu^* + c}$, la trajectoire évolue vers un cycle-limite.

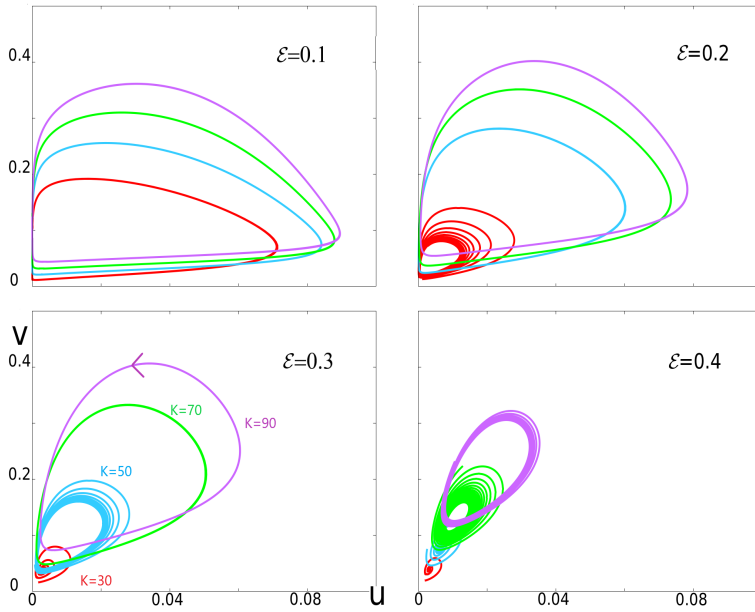


FIGURE 4.4 – Panorama des dynamiques pour les valeurs de paramètres considérés. Les quatre fenêtres correspondent aux valeurs $\varepsilon = 0.1, 0.2, 0.3$ et 0.4 . Pour chaque valeur du paramètre ε considéré, on représente les trajectoires pour différentes valeurs de K avec différentes couleurs : $K = 30$ (rouge), 50 (cyan), 70 (vert) and 90 (violet).

4.1.2 Dépendance des dynamiques par rapport aux paramètres ε, K et γ

Pour $\gamma = 1$, on illustre les dynamiques du système comme des fonctions de K et ε . Les simulations sont illustrées à la figure 4.1.2. Elles indiquent les phénomènes qualitatifs suivants :

- (i) pour les valeurs de paramètre considérées la taille du cycle limite augmente avec K
- (ii) que l'ensemble ω -limit soit un cycle-limite ou un foyer il se rapproche de l'origine lorsque K diminue.

Finalement, on discute la variation du paramètre γ . Les trajectoires de (4.1) demeurent constantes tant que $\gamma\varepsilon$ reste constant ; si on varie γ alors que $\gamma\varepsilon$ reste constant, on change la vitesse de parcours sur ces trajectoires. Par exemple, pour $K = 60$, $\varepsilon = 0.1$ et $\gamma = 1$, on obtient numériquement un cycle limite d'une période de ~ 44 ms (fréquence de 22 Hz). Pour $\varepsilon = 0.01$, $\gamma = 10$, la période devient 4.4 ms (et la fréquence 225 Hz). La proposition suivante résulte d'un simple changement de variable en temps. Son importance dans l'effet sur les variations des fréquence mérite cependant qu'on l'énonce. Pour chaque K , les trajectoires de (4.1) dépendent de $\varepsilon\gamma$. Si on fixe K et $\varepsilon\gamma$, les vitesses varient proportionnellement à γ ; en particulier, la fréquence du cycle-limite est proportionnelle à γ^{-1} .

Pour résumer, les effets des variations des paramètres ε, K et γ dans (4.1) peuvent se résumer ainsi :

- l'augmentation de ε modifie la dynamique du système la faisant passer d'un système lent rapide avec un cycle-limite attractif à un système avec un point fixe stable
- K contrôle l'excursion de (u, v) au regard du comportement oscillatoire : en général, l'amplitude des excursions augmente avec K .
- pour $\varepsilon\gamma$ fixé, la variation de γ contrôle the frequency des oscillations.

4.2 Le modèle stochastique

Dans ce paragraphe, on présente le système stochastique. L'approche est différente des travaux précédents où les auteurs utilisent des équations différentielles stochastiques basées une partie déterministe plus du bruit [19–21]. On utilise ici des variations stochastiques sur les paramètres identifiés plus haut afin de reproduire des propriétés identifiées expérimentalement et reproduites dans des réseaux [25, 40, 55, 69]. En particulier, on cherche à reproduire les effets suivants :

- une bande de fréquence γ assez large, donc un système qui produit des périodes qui varient avec le temps
- une corrélation forte entre les E et les I conductances
- des moments de dégénérescences des rythmes

On autorise K , ε et $\varepsilon\gamma$ à évoluer dans les intervalles $[K_{\min}, K_{\max}]$, $[\varepsilon_{\min}, \varepsilon_{\max}]$ et $[f_{\min}, f_{\max}]$. (Pour les simulations des figures 4.2 et 4.3, on a utilisé $[K_{\min}, K_{\max}] = [30, 100]$, $[\varepsilon_{\min}, \varepsilon_{\max}] = [0.04, 0.1]$ and $[f_{\min}, f_{\max}] = [0.2, 0.5]$.) Soient $\mathcal{U}_i^1, \mathcal{U}_i^2, \mathcal{U}_i^3, i = 1, 2, \dots$, des variables aléatoires uniformes sur $[-1, 1]$. On commence avec K, ε et γ dans les intervalles spécifiés, et on modifie les paramètres itérativement toutes les 0.1 ms. A l'étape i , on pose

$$K = K(1 + 0.1\mathcal{U}_i^1),$$

avec la contrainte $K \in [K_{\min}, K_{\max}]$ de telle sorte que si $\mathcal{U}_i^1 = u$ et $K(1 + 0.1u)$ sort de $[K_{\min}, K_{\max}]$, on pose alors $K = K(1 - 0.1u)$. Pour ε , on pose de manière analogue

$$\varepsilon = \varepsilon + 0.01\mathcal{U}_i^2$$

avec la contrainte que $[\varepsilon_{\min}, \varepsilon_{\max}]$. Enfin, on pose

$$\gamma = \gamma + 0.1\mathcal{U}_i^3$$

si $\varepsilon\gamma \in [f_{\min}, f_{\max}]$. Sinon, on réitère le tirage de \mathcal{U}_i^3 jusqu'à ce que $\varepsilon\gamma \in [f_{\min}, f_{\max}]$. La figure 4.2 représente la simulation du système stochastique.

4.3 Contrôle des fréquences et analyse spectrale

Pour les signaux périodiques, les coefficients de Fourier permettent d'extraire les principales fréquences. Dans le cas de signaux pseudo-périodiques tels que les rythmes γ observés dans le cerveau, la communauté des neurosciences utilisent ce qu'ils appellent "Power Spectral Density" (PSD), voir [25, 37]. On présente brièvement cet outil ci-dessous qui n'est pas standard dans la communauté mathématique. L'idée est ici de fixer une période adéquate T , puis de calculer les coefficients de Fourier du signal sur une fenêtre glissante de durée T . Ainsi, on échantillonne le signal sur $[t, t + T]$ pour $t = t_0, t_0 + dt, t_0 + 2dt, \dots$ pour un certain pas de temps dt , et on effectue une moyenne des échantillons. En général, la durée T est choisie entre 200 et 500 ms. La valeur de T doit être choisie de telle sorte qu'il ne soit pas trop petit pour ne pas rater les fréquences pertinentes et en même temps pas trop grand car le signal n'est pas périodique.

On a représenté la PSD d'un signal généré par le système (4.1) à la figure 4.3. A gauche, elle illustre, une bande γ large avec un pic à 65 Hz. A droite, elle met en évidence la variation des fréquences dans le temps. Cette figure est en accord avec les résultats précédents traitant du même phénomène, voir [69] and [25].

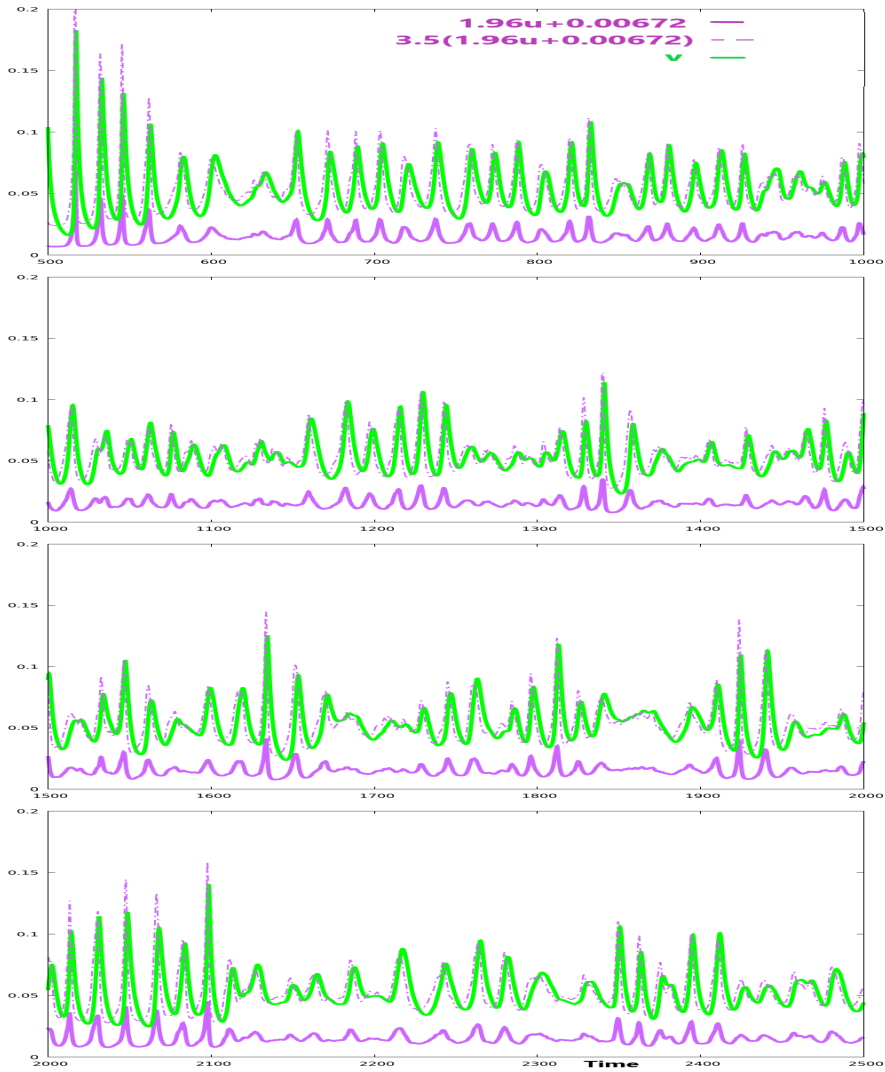


FIGURE 4.5 – Cette figure représente l'évolution de la version stochastique du système (4.1). L'intervalle de temps est fixé (en ms) à [500-1000],[1000-1500],[1500-2000] et [2000-2500]. Les paramètres vérifient $K \in [30, 50]$, $\varepsilon \in [0.04, 0.1]$, $\gamma\varepsilon \in [0.2, 0.5]$. On a représenté $\bar{u} = 1.96u + 0.00672$ en violet, qui peut être considéré dans notre modèle comme la conductance E. v en vert, représente la conductance I. Noter la relation entre $3.5\bar{u}$ and v .

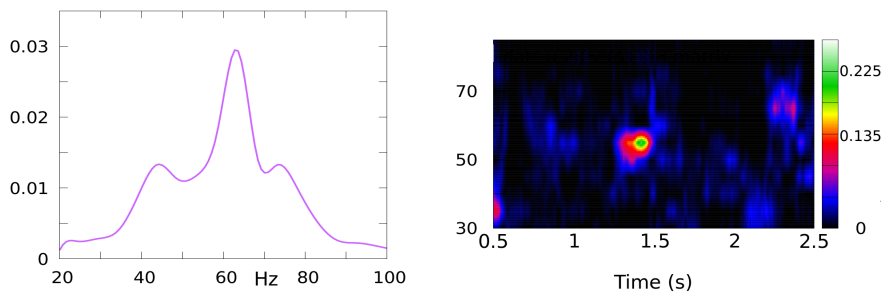


FIGURE 4.6 – A gauche :« Power spectral density »(PSD) d'un signal généré par le système (4.1). La courbe représente la valeur moyenne des racine-carrées des coefficients de Fourier de $v(t)$ calculées sur l'intervalle $[0.5s, 2.5s]$ avec des périodes de $T = 200ms$. Ainsi les coefficients de Fourier sont calculés sur les intervalles $[t_0 + idt, t_0 + idt + T]$ où $i \in \{0, 20000\}$, $t_0 = 500ms$, $T = 200ms$ et $dt = 0.1$. Le signal original résulte de la simulation du système stochastique (4.1). La fréquence principale se situe autour de 65 Hz et appartient donc à la bande de fréquence γ . A droite : On considère le même signal, les coefficients de Fourier sont les mêmes mais ici, on ne fait pas la moyenne, on les représente sur une fenêtre glissante avec différentes couleurs et en fonction du temps.

Chapitre 5

Analyse lente rapide

5.1 Sur l'analyse de deux systèmes à une variable lente et une rapide faiblement couplés. Singularité pli. Oscillations en mode mixte.

On donne ici quelques résultats concernant l'analyse de deux systèmes lent rapide faiblement couplés. L'idée de départ est de coupler deux systèmes de type FHN. Un qui est oscillatoire et l'autre excitable. Elle fait suite à une remarque de R. Bertram le 19 octobre 2009, alors en visite à l'INRIA, qui assistant à un exposé sur l'émergence d'oscillations en mode mixte dans un système de type FHN RD suggérait que l'on pourrait retrouver le phénomène en couplant deux EDO de type FHN comme mentionné plus haut. Quelques simulations numériques effectuées dans la foulée permettait de mettre en évidence la réalité du phénomène. En 2012, lors du passage de Martin (Maciej) Krupa au Havre, nous avons travaillé avec M.A. Aziz-Alaoui sur la version faiblement couplée du système qui permettait de montrer quelques résultats théoriques. Elle est liée au phénomène de canard qui se produit lorsque FHN passe par la bifurcation de Hopf. Il s'agit en fait de généraliser le phénomène au cas du système coupé. Ce travail a fait l'objet de la publication [47]. Le résultat qui suit est extrait de cet article. Bien que l'article contient des résultats plus généraux nous préférons illustrer ici le cas de deux systèmes EDO de type FHN. On considère le système :

$$\begin{cases} \varepsilon \dot{x}_1 &= f(x_1) - y_1 + \alpha_1(x_2 - x_1) \\ \varepsilon \dot{x}_2 &= f(x_2) - y_2 + \alpha_2(x_1 - x_2) \\ \dot{y}_1 &= x_1 - c_1 + \beta_1(y_2 - y_1) \\ \dot{y}_2 &= x_2 - c_2 + \beta_2(y_1 - y_2) \end{cases} \quad (5.1)$$

with

$$f(z) = -z^3 + 3z.$$

Dans la proposition qui suit donne un résultat de bifurcation transcritique pour le système désingularisé associé à (5.1). Celle-ci conduit à l'origine des oscillations en mode mixte avec des possibilités d'estimation du nombre d'oscillations liés aux valeurs propres. Nous renvoyons à l'article original pour les notations et les détails.

Proposition 7. *On suppose que $c_2 < -1$ et $\beta_1 - \frac{\alpha_1}{9(1-c_2)^2} > 0$. Pour $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$ assez petits, soit \bar{y}_2 la solution de $g_2(0, y_2) = 0$ et soit $\bar{c}_1 = x_1^* + \beta_1(\bar{y}_2 - y_1^*)$. Alors, pour $\alpha_1, \alpha_2, \beta_1, \beta_2$ dans un voisinage de 0, le système désingularisé associé à (5.1), admet une bifurcation transcritique au point $x_1 = 0, y_2 = \bar{y}_2, c_1 = \bar{c}_1$. Lorsque le paramètre c_1 traverse la valeur \bar{c}_1 de gauche à droite, le point stationnaire pseudo singulier passe d'un point pseudo-singulier selle (folded saddle node) à un noeud répulsif pseudo singulier (folded repulsive saddle node), tandis que le point stationnaire passe de noeud répulsif à point selle.*

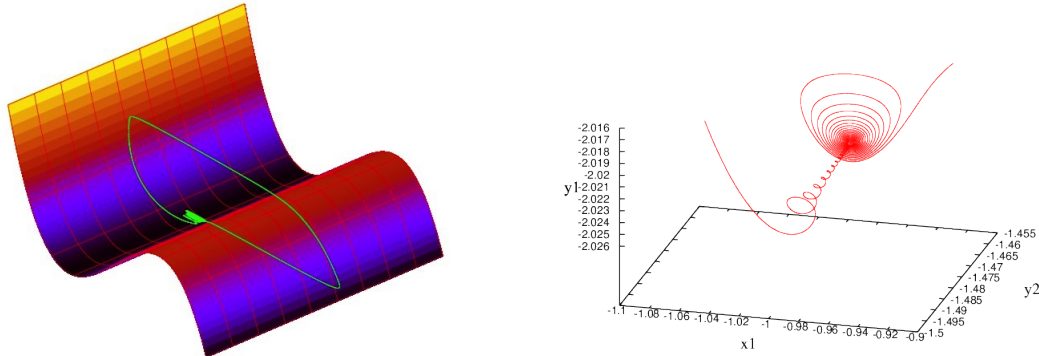


FIGURE 5.1 – Oscillations en mode mixte pour le système de deux systèmes de type FHN couplés faiblement (5.1). Pour plus de détails, on pourra consulter l'article (5.1). Pour plus de détails, on pourra consulter l'article [47]

5.2 Solution de type canard dans un système lent-rapide de « Leslie-Gower » modifié

Dans ce paragraphe, on s'intéresse au système de proie-prédateur suivant :

$$\begin{cases} u_t &= u(1-u) - \frac{auv}{u+e_1}, \\ v_t &= \varepsilon v \left(1 - \frac{v}{u+e_2}\right). \end{cases} \quad (5.2)$$

On résume ici quelques résultats essentiels de l'article [9]. Ce système résulte d'un changement de variable dans le système de type Leslie-Gower modifié introduit dans [15]. Sous l'hypothèse que les proies ont un taux de reproduction beaucoup plus important que les prédateurs, le paramètre ε est petit et on a un système lent-rapide. Des références fondatrices pour l'approche de type Leslie-Gower sont [49, 50, 52, 60]. La constante e_2 a été introduite dans [15] pour éviter une singularité autour de $u = 0$. Des exemples applicatifs sont fournis dans [43, 65]. Le principal résultat de l'article [9] est de caractériser le cycle limite apparaissant dans (5.2). En particulier, le système admet une variété critique $u = 0$, la solution suit cette variété sur partie instable jusqu'à un certain point, mettent en évidence le phénomène de solutions canards [17]. On donne l'article une valeur à $O(\varepsilon)$ près de valeur à laquelle le cycle-limite quitte la variété instable correspondante.

On suppose également qu'on est dans la configuration donnée par la figure 5.2. C'est à dire :

$$ae_2 < e_1, ae_2 \text{ non proche de } e_1,$$

et

$$u^* < \frac{1-e_1}{2}, u^* \text{ non proche de } \frac{1-e_1}{2},$$

où u^* est solution de

$$u + e_2 = g(u),$$

avec :

$$g(u) = \frac{1}{a}(1-u)(u+e_1).$$

(pour éviter le cas singulier où la droite coupe la courbe en son maximum). Sous ces hypothèses, il y a quatre point stationnaires dans le quart de plan supérieur qui est par ailleurs positivement invariant par le flot. Les point stationnaires sont :

$$P_1 = (0,0), P_2 = (0, e_2), P_3 = (1,0), P_4 = (u^*, g(u^*)).$$

On définit une section transverse

$$V = \{(u, v) \in \mathbb{R}^2; u > 0, v = \frac{e_1}{a}\}$$

. Par régularité du flot par rapport à ε , le cycle-limite traverse V à un point de coordonnées

$$(k\varepsilon + o(\varepsilon), \frac{e_1}{a})$$

, avec $k > 0$. Alors la valeur de l'ordonnée à laquelle le cycle-limite quitte la variété $u = 0$ s'écrit :

$$\frac{e_1}{a} + \frac{c_2}{c_1 k}$$

où

$$c_1 = \frac{1 - e_1}{e_1}, c_2 = \frac{e_1}{a} \left(1 - \frac{e_1}{ae_2}\right).$$

Plus précisément, on pose

$$\bar{u} = \frac{1 - e_1}{2},$$

et

$$A = (0, g(\bar{u})), B = (0, \frac{e_1}{a} \frac{c_2}{c_1 k}), C = (u_*, \frac{e_1}{a} \frac{c_2}{c_1 k}), D = (\bar{u}, g(\bar{u})),$$

où u_* est tel que $g(u_*) = \frac{e_1}{a} + \frac{c_2}{c_1 k}$. Soit γ' la courbe fermée définie par :

$$\gamma' = [A, B] \cup [B, C] \cup \zeta \cup [D, A]$$

où,

$$\zeta = \{(u, g(u)); \bar{u} \leq u \leq u_*\}.$$

Théorème 15. *Toutes les trajectoires différentes de $u = 0$ et $v = 0$, et distinctes du point fixe P_4 , évoluent asymptotiquement vers un unique cycle-limite γ qui est à une distance $O(\varepsilon)$ de γ' .*

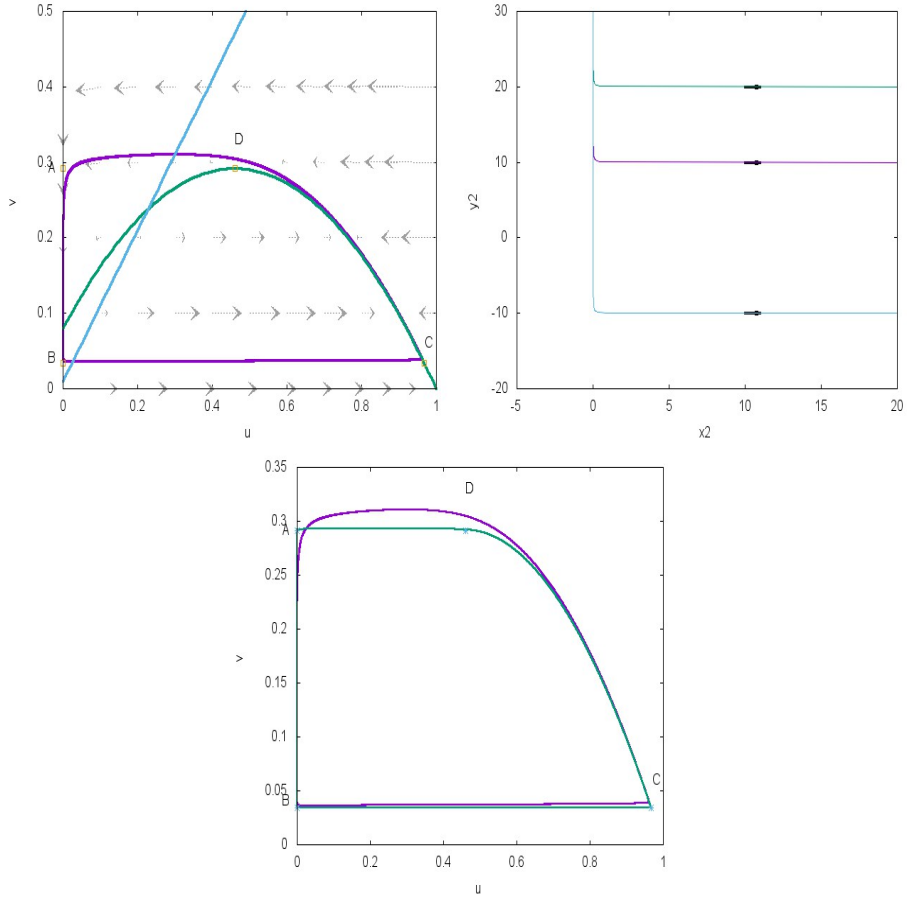


FIGURE 5.2 – À gauche : cycle-limite et nullclines du système (5.2) pour $a = 1$, $e_1 = 0.08$, $e_2 = 0.01$ et $\varepsilon = 0.01$. Au centre : solution d'un système « zoom (changement de variable et désingularisation) » approché (carte locale K_2) pour $a = 1$, $e_1 = 0.08$, and $e_2 = 0.01$. C'est ce système qui permet d'établir la relation entre l'entrée et la sortie de la variété autour de $u = 0$. Dans cette carte locale, les ordonnées des trajectoires sont bien distinctes tandis que toutes évoluent un certain temps près de la variété $u = 0$. À droite : cycles-limite pour $\varepsilon = 10^{-2}$ en violet et $\varepsilon = 10^{-4}$ en vert. Lorsque ε tend vers 0 le cycle-limite approche γ' . On a $k \simeq -\frac{c_2}{Dc_1}$ où D est la distance entre l'ordonnée de la trajectoire rapide suivie par le cycle-limite et $\frac{e_1}{a}$. Ici, on trouve numériquement que $D \simeq 0.045$ et $k \simeq 1.086$, ($c_1 = 11.5, c_2 = -0.56$). Cela signifie que le cycle traverse la droite $v = \frac{e_1}{a}$ à une valeur $1.086\varepsilon + o(\varepsilon)$.

Chapitre 6

Autres. Epidémiologie. Modélisation mathématique des émotions.

Dans ce chapitre, je décris brièvement quelques contributions dans les domaines 1) de la modélisation épidémiologique et 2) de la modélisation mathématique des émotions.

6.1 Quelques contributions en modélisation épidémiologique

Dans l'article [1], suite à une collaboration avec des membres de l'IIT Roorkee en Inde, nous avons proposé et analysé un modèle de réseau d'EDO tenant compte de l'effet de la technique de stérilisation des insectes (SIT), pour décrire la dynamique de la Dengue. L'article [14] porte sur l'existence et la non-existence de « traveling waves » dans un système de réaction-diffusion non-autonome qui peut-être interprété comme un modèle de diffusion épidémiologique. Enfin, dans l'article [13], nous avons proposé un modèle de deux EDO de type SIR non-autonomes couplées pour rendre compte de l'évolution des données de la COVID-19 dans les états de New York et du New Jersey pendant le mois de mars 2020. La figure 6.1 illustre les solutions obtenues grâce au modèle.

6.2 Modélisation mathématique des émotions

Ces dernières années, je me suis penché sur la possibilité d'une modélisation mathématique des émotions. L'approche envisagée se divise en deux parties qui se veulent complémentaires. D'une part, les expériences en psychologie et neuroscience ont montré le rôle important de certaines parties du cerveau dans la régulation des émotions. Un exemple typique célèbre est fourni par le cas clinique de SM. Cette femme est atteinte d'une pathologie génétique rare, la maladie d'Urbach-Wiethe, et qui dans son cas, induit des calcifications au niveau des amygdales. SM a des troubles comportementaux du fait qu'elle ne ressent pas la peur. D'une manière plus générale, les neurosciences, grâce notamment aux techniques d'imagerie médicale tendent à identifier les zones cérébrales actives dans les processus émotionnels. Cela ouvre une voie prometteuse pour la modélisation mathématique. D'autre part, un point remarquable est que les émotions nous sont perceptibles. Tout un chacun (ou presque) sait ce que signifie le mot colère ou peur car cela renvoie à des expériences de ressenti universelles personnellement ressenties. Une approche intéressante est de tenter une mathématisation de ces ressentis. Puisque la notion d'énergie est omniprésente en physique à tous les niveaux de la matière, il semble intéressant d'appréhender la manifestation des émotions en termes d'énergies (fréquences). Une approche naturelle consiste alors à classifier l'état psychique d'un individu comme la somme d'énergies de base qui s'expriment à un instant t . En particulier la peur, la colère, la libido peuvent faire partie de ces flux émotionnels de base latents qui s'expriment dans notre conscient selon une formule de type :

$$E(x, y, t) = \sum_k E_k(t) \varphi_k(x, y)$$

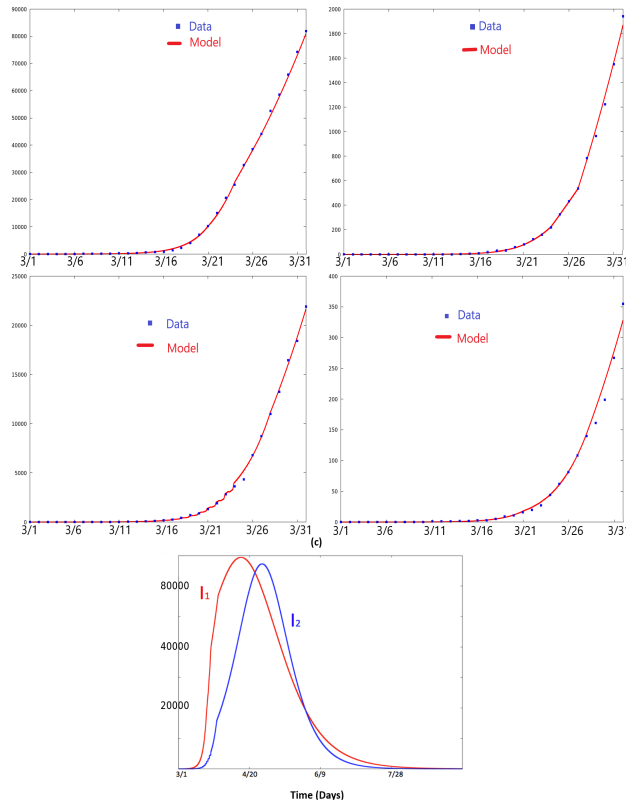


FIGURE 6.1 – Simulation d’un système de deux EDO de type SIR non-autonomes couplées permettant un ajustement de la dynamique avec les données de la pandémie de COVID19 pendant le mois de mars 2020 pour les états de New York (NY) et du New Jersey (NJ). La première ligne illustre l’ajustement des données pour l’état de NY : à gauche, le nombre de cas testés positifs. A droite le nombre de décès. La seconde ligne est analogue à la première mais pour l’état du NJ. La dernière ligne donne une illustration du nombre d’infectés prédits par le modèle pour les deux états. Elle illustre la vague du NJ suivant celle de NY. Pour plus de détails, on pourra consulter [13].

J’ai exprimé cette idée dans l’article [4]. En particulier la figure 6.2 illustre la modélisation d’un accès de colère par la convergence de gaussiennes vers un Dirac. La figure 6.2 illustre quant à elle une colère contrôlée. La solution est donnée par la résolution d’un problème de contrôle qui peut être calculée explicitement.

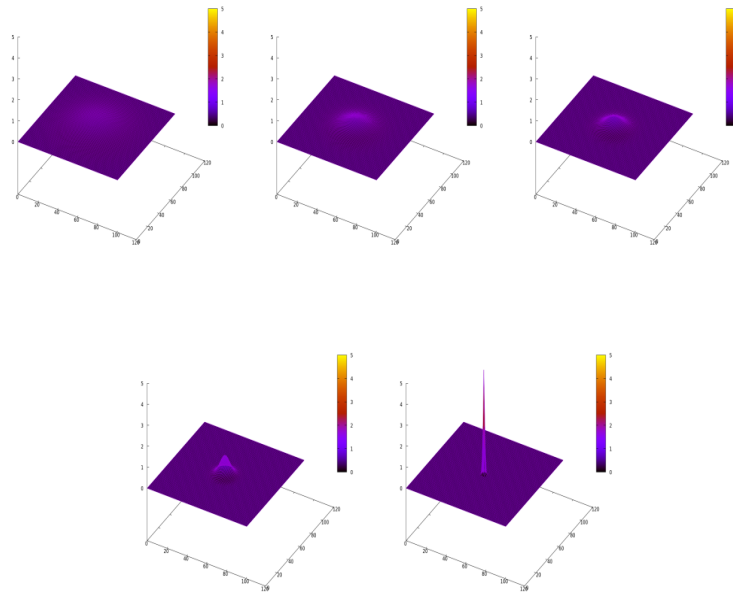


FIGURE 6.2 – Modélisation d’un accès de colère par une suite de Gaussiennes convergeant vers un Dirac. Au départ la personne est calme. Suite à un stimulus, l’énergie de colère, inconsciente au départ remonte au conscient avec une très forte intensité menant éventuellement un sujet à agir à l’encontre des règles sociales. L’accès intense de colère se manifestant en laps de temps très court fait penser à une modélisation en termes d’énergies de type Dirac.

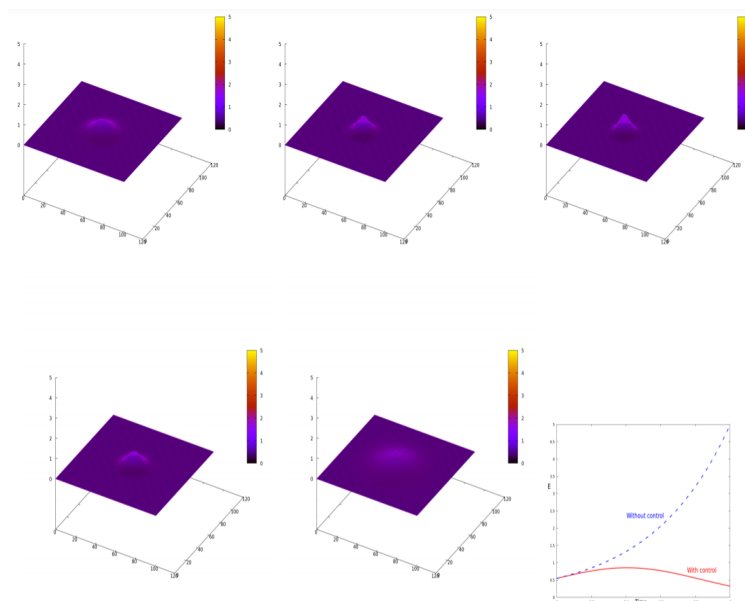


FIGURE 6.3 – Modélisation d’un accès de colère par une suite de Gaussiennes convergeant vers un Dirac. Au départ la personne est calme. Suite à un stimulus, l’énergie de colère, inconsciente au départ remonte au conscient avec une très forte intensité menant éventuellement un sujet à agir à l’encontre des règles sociales. Contrairement au cas de la figure précédente, ici la colère est finalement contrôlée et le sujet redevient calme. La solution est donnée par la résolution d’un problème de contrôle.

Chapitre 7

Conclusion

J'ai essayé de présenter dans ce manuscrit une synthèse de mes recherches effectuées depuis que j'occupe les fonctions de Maître de Conférences à l'Université Le Havre Normandie. Un point essentiel et directeur dans ce travail est l'analyse des phénomènes oscillatoires dans différents systèmes dynamiques. On part de l'analyse d'une EDO en petite dimension et motivé par les applications on passe à des EDP ou des réseaux d'EDO. Ou bien encore à des systèmes dynamiques avec des termes stochastiques. Cela ouvre des perspectives quant au développement de nouvelles connaissances mathématiques pour explorer les phénomènes inhérents à ces problèmes.

Du point de vue applicatif, il semble que les questions actuelles en Neurosciences stimuleront à court et moyen terme une meilleure connaissance de l'analyse qualitative des phénomènes oscillatoires. En effet, la question de la fonction jouée par les rythmes du cerveau et la communication entre ses différentes zones, lors des processus cognitifs est une question majeure en neurosciences. Les systèmes dynamiques sont déjà très utilisés pour tenter de reproduire ces signaux et mieux comprendre leurs mécanismes.

Enfin, une meilleure compréhension de la corrélation des signaux mesurés dans le cerveau et ce que nous percevons et ressentons au niveau émotionnel et cognitif passera aussi sûrement par de nouvelles contributions mathématiques.

J'espère pouvoir poursuivre les recherches dans ces domaines dans l'avenir.

Bibliographie

- [1] B. Ambrosio, , M. A. Aziz-Alaoui, V. L. E. Phan, and and. Global attractor of complex networks of reaction-diffusion systems of fitzhugh-nagumo type. *Discrete & Continuous Dynamical Systems - B*, 23(9) :3787–3797, 2018.
- [2] B. Ambrosio. Hopf bifurcation in an oscillatory-excitable reaction–diffusion model with spatial heterogeneity. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 27(05) :1750065, may 2017.
- [3] B. Ambrosio. Qualitative analysis of reaction-diffusion systems in neuroscience context. *arXiv :1903.05754*, 2019.
- [4] B. Ambrosio. Beyond the brain : towards a mathematical modeling of emotions. *arXiv :2009.04216*, 2020.
- [5] B. Ambrosio and M-A. Aziz-Alaoui. Synchronization and control of coupled reaction-diffusion systems of the fitzhugh-nagumo type. *Computer and Mathematics with application*, 64 :934–943, september 2012.
- [6] B. Ambrosio and M-A. Aziz-Alaoui. Synchronization and control of a network of coupled reaction-diffusion systems of generalized fitzhugh-nagumo type. *ESAIM :Proceedings*, 39, 2013.
- [7] B. Ambrosio and M. A. Aziz-Alaoui. Basin of attraction of solutions with pattern formation in slow–fast reaction–diffusion systems. *Acta Biotheoretica*, 64(4) :311–325, oct 2016.
- [8] B Ambrosio, M A Aziz-Alaoui, and V L E Phan. Large time behaviour and synchronization of complex networks of reaction–diffusion systems of FitzHugh–nagumo type. *IMA Journal of Applied Mathematics*, 84(2) :416–443, January 2019.
- [9] B. Ambrosio, M.A. Aziz-Alaoui, and R. Yafia. Canard phenomenon in a slow-fast modified leslie–gower model. *Mathematical Biosciences*, 295 :48–54, jan 2018.
- [10] B. Ambrosio and J.-P. Francoise. Propagation of bursting oscillations. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences*, 367(1908) :4863–4875, nov 2009.
- [11] B. Ambrosio and L-S. Young. Simulating brain rhythms using an ode with stochastically varying coefficients. *arXiv :2006.04039v1*, 2020.
- [12] Benjamin Ambrosio. *Wave Propagation in an excitable medium. Numerical simulations and analytical approach*. Theses, Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, April 2009.
- [13] Benjamin Ambrosio and M. A. Aziz-Alaoui. On a coupled time-dependent SIR models fitting with new york and new-jersey states COVID-19 data. *Biology*, 9(6) :135, June 2020.
- [14] Benjamin Ambrosio, Arnaud Ducrot, and Shigui Ruan. Generalized traveling waves for time-dependent reaction–diffusion systems. *Mathematische Annalen*, April 2020.
- [15] M.A. Aziz-Alaoui and M. Daher Okiye. Boundedness and global stability for a predator-prey model with modified leslie-gower and holling-type II schemes. *Applied Mathematics Letters*, 16(7) :1069–1075, October 2003.
- [16] Aymen Balti, , Valentina Lanza, and Moulay Aziz-Alaoui. A multi-base harmonic balance method applied to hodgkin-huxley model. *Mathematical Biosciences & Engineering*, 15(3) :807–825, 2018.
- [17] E. Benoît, J. F. Callot, F. Diener, and M. Diener. Chasse au canard. *Collectanea Mathematica*, 32 :37–119, jan 1981.

- [18] K.F. Bonhoeffer. Activation of passive iron as a model for the excitation of nerve. *J. Gen. Physiol.*, 32 :69–91, 1948.
- [19] N. Brunel. Dynamics of sparsely connected networks of excitatory and inhibitory spiking neurons. *Journal of Computational Neuroscience*, 8 :183–208, 2000.
- [20] Nicolas Brunel and Vincent Hakim. Fast global oscillations in networks of integrate-and-fire neurons with low firing rates. *Neural Computation*, 11(7) :1621–1671, October 1999.
- [21] Nicolas Brunel and Xiao-Jing Wang. What determines the frequency of fast network oscillations with irregular neural discharges? i. synaptic dynamics and excitation-inhibition balance. *Journal of Neurophysiology*, 90(1) :415–430, July 2003.
- [22] J. A. Cardin. Snapshots of the brain in action : Local circuit operations through the lens of oscillations. *Journal of Neuroscience*, 36(41) :10496–10504, October 2016.
- [23] Logan Chariker, Robert Shapley, and Lai-Sang Young. Orientation selectivity from very sparse LGN inputs in a comprehensive model of macaque v1 cortex. *The Journal of Neuroscience*, 36(49) :12368–12384, December 2016.
- [24] Logan Chariker, Robert Shapley, and Lai-Sang Young. Rhythm and synchrony in a cortical network model. *The Journal of Neuroscience*, 38(40) :8621–8634, August 2018.
- [25] Logan Chariker, Robert Shapley, and Lai-Sang Young. Rhythm and synchrony in a cortical network model. *The Journal of Neuroscience*, 38(40) :8621–8634, August 2018.
- [26] Logan Chariker and Lai-Sang Young. Emergent spike patterns in neuronal populations. *Journal of Computational Neuroscience*, 38(1) :203–220, October 2014.
- [27] M. Chavez, M. Valencia, V. Latora, and J. Martinerie. Complex networks : new trends for the analysis of brain connectivity. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 20 :1–10, 2010.
- [28] N. Corson and M.A. Aziz-Alaoui. Complex emergent properties in synchronized neuronal oscillations. *M.A. Aziz-Alaoui and C. Bertelle (eds.) : From System Complexity to Emergent Properties*, Springer, pages 243–259, 2009.
- [29] N. Corson, M.A. Aziz-Alaoui, R. Ghnemat, S. Balev, and C. Bertelle. Modeling the dynamics of complex interaction systems : from morphogenesis to control. *Internat. J. Bifur. Chaos*, 22 :1250025, 2012.
- [30] Jane Cronin. *Mathematical aspects of Hodgkin-Huxley neural theory*. Cambridge University Press, Cambridge Cambridgeshire New York, 1987.
- [31] Peter Dayan and L.F. Abbott. *Theoretical Neuroscience : Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems*. The MIT Press, dec 2001.
- [32] G. Bard Ermentrout and David H. Terman. *Mathematical Foundations of Neuroscience*. Springer New York, 2010.
- [33] Richard FitzHugh. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical Journal*, 1(6) :445–466, jul 1961.
- [34] Wulfram Gerstner, Werner M. Kistler, Richard Naud, and Liam Paninski. *Neuronal Dynamics : From Single Neurons to Networks and Models of Cognition*. Cambridge University Press, New York, NY, USA, 2014.
- [35] Charles M. Gray, Peter König, Andreas K. Engel, and Wolf Singer. Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 338(6213) :334–337, March 1989.
- [36] G.J. Hek. Geometric singular perturbation theory in biological practice. *Journal of Mathematical Biology*, 60(3) :347–386, Mar 2010.
- [37] J. Andrew Henrie and Robert Shapley. LFP power spectra in v1 cortex : The graded effect of stimulus contrast. *Journal of Neurophysiology*, 94(1) :479–490, July 2005.

- [38] J. L. Hindmarsh and R. M. Rose. A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*, 221(4) :87–102, aug 1952.
- [39] A. L. Hodgkin and A. F. Huxley. A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *The Journal of Physiology*, 117(4) :500–544, aug 1952.
- [40] C. Holmgren, T. Harkany, B. Svennenfors, and Y. Zilberter. Pyramidal cell communication within local networks in layer 2/3 of rat neocortex. *The Journal of Physiology*, 551(1) :139–153, August 2003.
- [41] M. Hasler I. Belykh, V.N. Belykh. Connection graph stability method for synchronized coupled chaotic systems. *Physica D*, 195 :159–187, 2004.
- [42] M. Hasler I. Belykh, V.N. Belykh. Synchronization in asymmetrically coupled networks with node balance. *Chaos*, 16, 2006.
- [43] L. Hassen I.L. Hanski and H. Huttonen. Specialist predation, generalist predation and the rodent microtine cycle. *J. Animal Ecology*, 60 :353–367, 1991.
- [44] Eugene M. Izhikevich. *Dynamical Systems in Neuroscience : The Geometry of Excitability and Bursting (Computational Neuroscience)*. The MIT Press, nov 2006.
- [45] Christopher K. R. T. Jones. Geometric singular perturbation theory. In *Dynamical Systems*, pages 44–118. Springer Berlin Heidelberg, 1995.
- [46] Tasso J. Kaper. An introduction to geometric methods and dynamical systems theory for singular perturbation problems, 1999.
- [47] M. Krupa, B. Ambrosio, and M-A. Aziz-Alaoui. Weakly coupled two slow- two fast systems, folded singularities and mixed mode oscillations. *Nonlinearity*, 27 :1555–1574, July 2014.
- [48] M. Krupa and P. Szmolyan. Extending geometric singular perturbation theory to nonhyperbolic points—fold and canard points in two dimensions. *SIAM Journal on Mathematical Analysis*, 33(2) :286–314, jan 2001.
- [49] P. H. LESLIE. SOME FURTHER NOTES ON THE USE OF MATRICES IN POPULATION MATHEMATICS. *Biometrika*, 35(3-4) :213–245, 1948.
- [50] P. H. LESLIE and J. C. GOWER. The properties of a stochastic model for the predator-prey type of interaction between two species. *Biometrika*, 47(3-4) :219–234, 1960.
- [51] M. Maama, B. Ambrosio, and M.A. Aziz-Alaoui. Emergent properties in a v1 network of hodgkin-huxley neurons. *arXiv :2004.10656*, 2020.
- [52] R.M. May. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 1973.
- [53] C. Morris and H. Lecar. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophys. J.*, 35 :193–213, 1981.
- [54] J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proc. IRE.*, 50 :2061–2070, 1962.
- [55] Anne-Marie M. Oswald and Alex D. Reyes. Development of inhibitory timescales in auditory cortex. *Cerebral Cortex*, 21(6) :1351–1361, 2011.
- [56] Lawrence Perko. *Differential Equations and Dynamical Systems*. Springer New York, 2001.
- [57] V-L-E. Phan. *Analyse asymptotique de réseaux complexes de systèmes de réaction-diffusion*. PhD thesis, Le Havre Normnadié Université , April 2009.
- [58] Aaditya V. Rangan and Lai-Sang Young. Emergent dynamics in a model of visual cortex. *Journal of Computational Neuroscience*, 35(2) :155–167, March 2013.
- [59] James C. Robinson. *Infinite-Dimensional Dynamical Systems : An Introduction to Dissipative Parabolic PDEs and the Theory of Global Attractors (Cambridge Texts in Applied Mathematics)*. Cambridge University Press, 2001.
- [60] M. L. Rosenzweig and R. H. MacArthur. Graphical representation and stability conditions of predator-prey interactions. *The American Naturalist*, 97(895) :209–223, July 1963.

- [61] Yi Sun, Douglas Zhou, Aaditya V. Rangan, and David Cai. Library-based numerical reduction of the hodgkin–huxley neuron for network simulation. *Journal of Computational Neuroscience*, 27(3) :369–390, April 2009.
- [62] Peter Szmolyan and Martin Wechselberger. Canards in r3. *Journal of Differential Equations*, 177(2) :419–453, dec 2001.
- [63] R. Temam. *Infinite Dynamical Systems in Mechanics and Physics*. Springer, 1988.
- [64] Paul E. Tibbetts. *Principles of Neural Science edited by Eric R. Kandel, James H. Schwartz, Thomas M. Jessell, Steven A. Siegelbaum, A. J. Hudspeth, and Sarah Mack*, volume 88. 2013.
- [65] R. K. Upadhyay and V. Rai. Why chaos is rarely observed in natural populations. *Chaos Solitons Fractals*, 8 :1933–1939, 1997.
- [66] B. van der Pol. On relaxation-oscillations. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 7 :978–992, 1926.
- [67] Cheng Wang and Xiang Zhang. Relaxation oscillations in a slow–fast modified leslie–gower model. *Applied Mathematics Letters*, 87 :147–153, jan 2019.
- [68] H.R. Wilson and J.D. Cowan. Excitatory and inhibitory interactions in localized populations of model neurons. *Biophys. J.*, 12 :1–24, 1972.
- [69] D. Xing, Y. Shen, S. Burns, C.-I. Yeh, R. Shapley, and W. Li. Stochastic generation of gamma-band activity in primary visual cortex of awake and anesthetized monkeys. *Journal of Neuroscience*, 32(40) :13873–13880a, October 2012.

Liste des abréviations

RD : réaction-diffusion

FHN : FitzHugh-Nagumo

HH : Hodgkin-Huxley

E : excitateur

I : inhibiteur

CI : conditions initiales

PA : Potentiel d'action