

REPUBLIQUE DU CAMEROUN

Paix - Travail - Patrie

UNIVERSITE DE YAOUNDE I
FACULTE DES SCIENCES
DEPARTEMENT DE PHYSIQUE



REPUBLIC OF CAMEROUN

Peace - Work - Fatherland

UNIVERSITY OF YAOUNDE I
FACULTY OF SCIENCE
DEPARTMENT OF PHYSICS

**DYNAMIQUE ET SYNCHRONISATION DE
MODÈLES NEURONAUX COUPLÉS:
APPLICATION AUX RÉSEAUX
ÉLECTRONIQUES ASSOCIÉS**

Par : Dtchetgnia Djeundam Steves Romial

Sous la direction de
YAMAPI René
Professeur

Année Académique : 2017



UNIVERSITÉ DE YAOUNDÉ I
UNIVERSITY OF YAOUNDE I



FACULTÉ DES SCIENCES
FACULTY OF SCIENCE

DÉPARTEMENT DE PHYSIQUE
DEPARTMENT OF PHYSICS

ATTESTATION DE CORRECTION DE LA THÈSE DE DOCTORAT/Ph.D

Nous, Professeur **SIEWE SIEWE Martin** et Professeur **WOAFO Paul**, respectivement Examineur et Président du jury de la Thèse de Doctorat/Ph.D de Monsieur **DTCHEGIGNIA DJEUNDAM Steves Romial**, Matricule **10W1549**, préparée sous la direction du Professeur **YAMAPI René** avec la supervision du Professeur **KOFANE Timoléon Crépin**, intitulée : « **Dynamique et synchronisation de modèles neuronaux couplés : applications aux réseaux électroniques associés** », soutenue le **Vendredi, 29 Septembre 2017**, en vue de l'obtention du grade de Docteur/Ph.D en Physique, Spécialité **Mécanique, Matériaux et Structures**, Option **Mécanique Fondamentale et Systèmes Complexes**, attestons que toutes les corrections demandées par le jury de soutenance ont été effectuées.

En foi de quoi, la présente attestation lui est délivrée pour servir et valoir ce que de droit.

Fait à Yaoundé le **1.3 JUIN 2018**.....

Examineur

Pr. SIEWE SIEWE Martin

Le Président du jury

Pr. WOAFO Paul

Le Chef de Département de Physique



Pr. NDJAKA Jean Marie

**DYNAMIQUE ET SYNCHRONISATION DE
MODÈLES NEURONAUX COUPLÉS:
APPLICATION AUX RÉSEAUX
ÉLECTRONIQUES ASSOCIÉS**

Dtchetgnia Djeundam Steves Romial

13 juin 2018

DÉDICACES

*Je dédie ce travail au seigneur **DIEU TOUT PUISSANT**, à son fils le seigneur **JESUS CHRIST** et à **L'ESPRIT SAINT** sans qui ce travail n'aurait jamais pu être accompli. Merci sainte trinité majestueuse.*

*Par ailleurs, je dédie ce travail à mon père, papa **Isidore Ndjeundam** et à ma mère, maman **Martine Njité** en espérant fortement qu'ils verront cette thèse comme le fruit d'un sempiternel labeur absolument dévoué à la cause de leur bonheur et surtout, le gage authentique de mon perpétuel amour à leurs égards.*

REMERCIEMENTS

Mes remerciements s'adressent en premier lieu au **Professeur Woafu Paul** qui a bien voulu présider mon jury de thèse. Je suis également très reconnaissant envers les **Professeurs Kenfack Jotsa Aurélien, Nana Mbendjo Blaise Roméo, Siewe Siewe Martin** et **Mohamadou Alidou** pour avoir accepté apporter leurs différentes expertises à l'amélioration de ce travail par le biais de leurs contributions respectives dans le cadre du jury de cette thèse.

Je voudrais adresser toute ma gratitude à mon encadreur, le **Professeur René Yamapi** pour son soutien, sa confiance et surtout pour son attitude compréhensive. Je tiens également à lui témoigner toute ma reconnaissance envers lui de m'avoir permis de découvrir le secteur de la recherche et d'avoir illuminé de son expérience tous mes projets du Master II à la thèse.

Dans ce même ordre d'idée, je tiens à remercier le **Professeur Timoléon Crépin Kofané** pour avoir accepté de superviser mes travaux de recherche avec beaucoup de volonté et ce, en dépit de ses multiples occupations. Par ailleurs, son soutien logistique m'a été d'une faveur indéniable en temps opportun.

Pendant ces années de thèse qui s'étalent sur un peu plus de trois ans, j'ai eu à bénéficier de la collaboration déterminante des imminents **professeurs M. A. Aziz-Alaoui** et **Giovanni Filatrella** dont l'apport saturé d'expérience dans les domaines de la mécanique non-linéaire et des mathématiques appliquées, a été d'un caractère au plus haut point bénéfique à la reconnaissance des fruits de ce travail sur le plan international.

Ce fut un plaisir pour moi que de faire partir du **Laboratoire de mécanique, matériaux et structures** de l' **Université de Yaoundé I** où j'ai pu rencontrer des camarades sympathiques. Je tiens à tous les remercier ainsi que tous les étudiants encadrés par le **Professeur René Yamapi**. Particulièrement, je remercie **Mr André Changoué Chéagé** pour ses astuces sur les plans académique et administratif. Son aide en tant que fournisseur de matériel software m'a été d'un secours indispensable. Les informations exactes de **Mr Hippolite Tagwo** m'ont prodigué de nombreuses facilités dans mes relations avec l'administration académique. Aussi, j'exprime toute ma reconnaissance à mon collègue thésard **Raoul Mbakob** dont l'ordinateur portable m'a permis de poursuivre mes travaux à un moment où j'en avais radicalement besoin.

J'étends mes remerciements les plus sincères et les plus profondes à tous les enseignants des Départements de Physique des **Universités de Yaoundé I** et de **Douala** dont les enseignements ont forgés implicitement et progressivement la réalisation de ce travail. Spécialement, je voudrais remercier le **Professeur Clément Tchawoua** pour la dextérité de ses enseignements, le **Professeur Jean Pierre Nguenang** qui en Master I, m'avait déjà confié un sujet rempli de défis et de difficultés mathématiques sérieuses et aussi le **Professeur Laurent Nana** qui dès mes premiers balbutiements sur les bancs de l'université, m'a inspiré le désir ardent de faire de la mécanique une discipline à explorer impérativement.

À présent j'aimerais remercier mon frère de "poche" **Cyrille Njiteu** pour tous les moments passés à déblatérer contre les difficultés de la vie et à parler du bon et du mauvais temps. Ces moments de causeries étaient des instants thérapeutiques qui m'ont réellement passés l'envie de rencontrer un psychologue. Merci à **Mr Yannic Kuda** pour avoir majoritairement contribué à l'achat d'un outil de travail qui est essentiel dans la mise en œuvre des travaux de recherche. Sans ton aide Yannic, je n'en serais certainement pas là aujourd'hui. Je profite aussi de cette occasion pour remercier son épouse, **Mme Stella Kuda** qui en union avec son époux m'ont offert des retraites spirituelles, assurant ainsi ma croissance dans la connaissance et l'amour de **DIEU**. Je remercie aussi mes grands frères **Fabrice Dzouakeu** et **Armel Biakop** pour leurs "dépannages" en temps de "pannes sèches". Je dis aussi un sincère merci au couple **Hugues Ngassa** qui m'a offert une activité rémunératrice pendant ces années dont la longueur accentuait chaque jour un peu plus, les difficultés. Je remercie ma tante **maman Henriette**, mes cousines

Chourette (et son époux d'ailleurs), **Sorelle** et **Fallone** pour leur hospitalité à chaque fois qu'il m'arrivait de séjourner à Yaoundé. Merci à toi, **papa Robert** dont la sagesse et les agissements sont une véritable source d'inspiration. Merci à tous mes jeunes cousins et cousines avec lesquels j'ai pu développer de véritables relations d'amitié qui se renforçaient à chaque conversation au sujet de dessins animés et autres fictions. Merci à **Annele Mefokoua** qui a été une véritable deuxième mère pour nous.

Le soutien spirituel du mouvement de l'incarnation m'a prodigué un cadre de croissance idéal dans la mise en pratique de la parole de **DIEU**. Ce n'est pas facile tous les jours mais grâce à toutes les activités organisées par ce mouvement et aux membres (**Mirabelle, Gisèle, Hervé, Fabrice, tonton Jean-Baptiste**, tous ceux du groupe Ndog-Bong Jeunes et tout le monde) j'ai saisi le sens de beaucoup d'éléments qui permettent un épanouissement certain tant sur le plan spirituel, que sur le plan académique. Vive les groupes parole de **DIEU** !

Un merci très spécial à mes parents, qui, sans se décourager ont bien voulu payer mes frais de scolarité jusqu'ici. Mention spéciale à ma chère mère qui n'a cessé de se battre pour nous. Maman, je n'oublie pas tous ces moments où tu as veillé à mon chevet quand j'étais brulant de maladie.

Je ne saurais terminer sans exprimer ma gratitude à tous ceux et celles qui ont prié et continuent à prier pour moi et que je considère comme de véritables amis. Je pense à **Jordan Desienne Fetnga** et au père **Emmanuel Conrad Yene**.

Enfin, en y joignant mes excuses, je dis merci à toutes les âmes de bonne volonté qui auraient contribué de près ou de loin à la réalisation de cette thèse et dont le nom ne figure malencontreusement pas ici.

Table des matières

ATTESTATION DE CORRECTION	i
DÉDICACES	i
REMERCIEMENTS	iii
Liste des abréviations et traduction scientifique de certains termes	ix
ABSTRACT	x
RÉSUMÉ	xii
Introduction générale	1
1 Revue de la littérature et enjeux scientifiques	6
1.1 Introduction	6
1.2 Études mathématiques portant sur la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose	6
1.3 Étude de la synchronisation dans les systèmes nerveux de Hindmarsh-Rose . . .	9
1.4 Apports de l'électronique et intérêt scientifique	11
1.5 Conclusion	12
2 Méthodologie : modélisations mathématique et électronique, analyses et simulations numériques	13
2.1 Introduction	14
2.2 Modèle mathématique de Hindmarsh-Rose	14
2.3 Éléments Mathématiques et Numériques	16
2.3.1 Section de Poincaré	16
2.3.2 Diagramme de bifurcations	17
2.3.3 Exposant de Lyapunov	18
2.3.4 Génération numérique du bruit	19
2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose	20
2.4.1 Points d'équilibre	20
2.4.2 Stabilité des points d'équilibre	22
2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose	24
2.5.1 Bifurcation phénoménologique	25
2.5.2 Bifurcation Dynamique	31
2.6 Introduction aux Réseaux neuronaux	32
2.6.1 Synapses	33

2.6.2	Synchronisation neuronale, un axe d'étude essentiel	33
2.6.3	Présence multiple des synapses électriques	34
2.7	Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose identiques	35
2.7.1	Couplage des proches voisins	35
2.7.2	Couplage global	36
2.7.3	Stabilité du processus de synchronisation : Étude mathématique	37
2.7.4	Simulations numériques directes et condition vérificative	40
2.8	Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose non identiques	41
2.8.1	Étude du processus de synchronisation : paramètre d'ordre de Kuramoto	42
2.9	Formalisation du désordre dans un réseau déterministe de neurones non identiques	44
2.9.1	Définition	44
2.9.2	Le désordre dans le processus de synchronisation	44
2.10	Influence du bruit sur un réseau de neurones	45
2.11	Électronique et neurones	46
2.11.1	Quelques définitions	46
2.11.2	Réseau locomoteur spinal	47
2.11.3	Modélisation électronique par Simulink®	48
2.11.4	Réseau de neurones électronique	53
2.11.5	Synchronisation au sein d'un réseau de neurones électronique, couplage non identique	55
2.12	Conclusion	57
3	Résultats et Discussions	58
3.1	Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose	60
3.1.1	Détermination des points d'équilibre	60
3.1.2	Stabilité des points d'équilibre	62
3.1.3	Point d'équilibre formel	65
3.1.4	Bilan	66
3.1.5	Dynamique asymptotique	67
3.1.6	Comportement chaotique	67
3.2	Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose	78
3.2.1	P-Bifurcation	78
3.2.2	D-Bifurcation	85
3.3	Réseau déterministe de modèles identiques de Hindmarsh-Rose	89
3.3.1	Couplage des proches voisins	89
3.3.2	Couplage global	95
3.4	Réseau déterministe de modèles non identiques de Hindmarsh-Rose	99
3.4.1	Couplage des proches voisins	99
3.4.2	Couplage global	103
3.5	Étude des propriétés dynamiques individuelles et collectives : cas déterministe	106
3.5.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	106
3.5.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	112
3.6	Influence du désordre sur la dynamique déterministe globale du réseau	114
3.6.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	115

3.6.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaire rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	119
3.6.3	Apport de la topologie du couplage global	120
3.7	L'impact du bruit sur un réseau de neurones	122
3.7.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	123
3.7.2	Comportement dynamique individuel et état global du réseau	127
3.7.3	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaire rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	130
3.8	Influences conjuguées du désordre et du bruit sur un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose	135
3.8.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	137
3.8.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaire rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	137
3.9	Dynamique asymptotique et comportement chaotique du neurone électronique	143
3.10	Synchronisation au sein des réseaux électroniques	145
3.10.1	Couplage des proches voisins	145
3.10.2	Couplage global	153
3.11	Conclusion	157
	Conclusion générale	158
	A Stabilité de quelques autres schémas de différentiation	161
A.1	Introduction	161
A.2	Schéma explicite	161
A.2.1	première direction	161
A.2.2	Seconde direction	161
A.2.3	Troisième direction	162
A.3	Schéma de Lax	162
A.3.1	Première direction	162
A.3.2	Seconde direction	163
A.3.3	Troisième direction	163
A.4	Conclusion	163
	B Articles publiés en relation directe avec cette thèse	164
	Bibliographie	165

Liste des abréviations et traduction scientifique de certains termes

CPG	Central Pattern Generator
EDO	Equations différentielles ordinaires
EDP	Equations aux dérivées partielles
EEG	Électroencephalographe
FSM	Fonction de Stabilité Maitresse
GHK	Goldman-Hodgkin-Katz
MSF	Master stability function
RLS	Réseau Locomoteur Spinal

Spiking : Pics de potentiels émis à répétition rapide par la membrane cellulaire neuronale (train de potentiels d'action).

Bursting : Trains de potentiels d'action séparés par des périodes d'inactivation au cours desquelles le potentiel membranaire est égal au potentiel de repos.

ABSTRACT

The Hindmarsh-Rose neuronal model is one of the best mathematical replicator of natural Bursting-Spiking natural cell behavior. This model is divided in two subsystems with different scale time. In this thesis, we analyse the single and collective dynamics of Hindmarsh-Rose neural models including the contribution of many external factors and internal parameters. The adaptation variable is exalted as a parameter which can drive the neuronal model in a chaotic regime. Since then, there is not only the applied current or the scaling parameter which has the capacity to drive the Hindmarsh-Rose neuron in to unpredictable behaviors. The dynamical study of the Hindmarsh-Rose neuronal model is therefore investigated according to those three bifurcation parameters. By including a regulated noise, we are able to analyse the dynamical behavior of an isolated neuronal model (deterministic study) or a neuronal model belonging to an environment (stochastic study). The effective current method allows us to show how a strong applied current brings more perturbations to the neuronal behavior, while the adaptation variables contribute to reset a periodical behavior, calling the development of stochastic coherence effects. The individual dynamics analysed, some helpful information will be used to study the synchronization process within several networks of Hindmarsh-Rose units. The networks are under two different topologies, including some other factor than the coupling strength itself only. Indeed, the factors like the neuronal non-identity, the coupling type, the noise coming from disparate ionic flows or the disorder coming from the non-identity are keys elements to consider imperatively in order to simulate in a realistic way the neuronal network. Along our work, we set a gradual approach by firstly analysing the synchronisation process in a network of Hindmarsh-Rose identical models. The Master Stability function and other numerical methods used to study the synchronization process for the nearest-neighbors and global topologies, allowed us to come out the basic effect of the coupling coefficient which is to insure the complete coordination of the dynamical units after a threshold. Secondly, we introduce the non-identity in the network and then, the synchronization process is undertaken through the phase synchronisation using the Kuramoto order parameter. Here once more, the coupling coefficient keeps its basic influence. Whether it is for the network of identical or non-identical models, the global topology brings better results than the nearest-neighbors topology in terms of synchronization domains and threshold values of the coupling parameter. The phase transition seems to be from the second order. Thirdly, we introduce the disorder in a generalized way only including the statical form in the network and then observe that, the disorder systematically destroys the coordination between the oscillators for the nearest-neighbors coupling. However, the global coupling scheme, with its high connection number, make the network strong as it can efficiently acts against the wrecking disorder's effect. Fourthly, we introduce the noise and then, its impact demonstrates a stochastic network coherence where the synchronization arises for weak coupling strengths. For this new added influence, combined to the disorder, some phenomena of de-synchronization and alteration of individual dynamics are recorded. The final step of our investigation is to apply the results previously obtained to a determinist electronic network by considering the effects of the non-identical coupling in both synchronous and asynchronous network states.

Keywords : Neuron, Neuronal networks, Hindmarsh-Rose, Synchronisation.

RÉSUMÉ

Le modèle neuronal de Hindmarsh-Rose, qui est un des modèle reproduisant de façon satisfaisante le comportement *Bursting-Spiking* naturel du neurone biologique possède deux sous-systèmes à échelle de temps différents. Dans cette thèse nous analysons la dynamique individuelle et collective des modèles de Hindmarsh-Rose en tenant compte de l'influence d'une grande variété de paramètres et d'influences externes, mais aussi des paramètres fonctionnels du modèle. La variable gouvernant l'adaptation est mise en relief dans cette thèse comme étant un paramètre tout à fait capable d'induire le chaos dans le fonctionnement du neurone. Désormais, il n'y a plus que le courant appliqué au neurone et le paramètre d'échelle qui sont considérés comme dotés d'une sensibilité particulière. En incluant l'influence d'un bruit régulé, nous pouvons ainsi analyser le comportement dynamique d'un neurone isolé (étude déterministe), ou faisant parti d'un environnement (étude stochastique). À travers la méthode du courant effectif, il apparaît que le courant appliqué croissant est source de disfonctionnements alors que les variables d'adaptation amènent le neurone à développer des effets de cohérence stochastique. La dynamique individuelle étant analysée, les informations utiles en découlant sont utilisées pour étudier le processus de synchronisation au sein des réseaux de neurones de Hindmarsh-Rose sous deux configurations différentes en tenant compte d'autres facteurs que la force de couplage uniquement. En effet, les facteurs comme la non identité des neurones, le type de couplage, le bruit provenant des flux ioniques disparates, ou encore le désordre probant provenant de la non identité neuronale sont des éléments clés dont il faudrait impérativement tenir compte afin de simuler de façon plus réaliste le réseau neuronal. Partant d'un réseau de modèles identiques de Hindmarsh-Rose, nous étudions le processus de synchronisation par des méthodes mathématiques et numériques suivant la configuration du couplage des proches voisins et globale. Cette première étude permet de ressortir l'effet basique du couplage qui est de synchroniser après un seuil quantifiable, le réseau entier. Dans ce premier cas, la synchronisation étudiée est complète. Ensuite, la non identité est introduite dans le réseau neuronal et le processus de synchronisation est étudié sous l'angle de la synchronisation des phases associées à chacun des oscillateurs de Hindmarsh-Rose, par le biais du paramètre d'ordre complexe de Kuramoto. Ici encore, le couplage conserve son effet primaire. Que ce soit pour le réseau de modèles identiques et non identiques, la configuration du couplage global offre de meilleurs résultats en termes de domaines de synchronisation et de valeur seuil de synchronisation que la configuration du couplage des proches voisins. En envisageant la limite thermodynamique, la transition de phase semble être du second ordre. La troisième étape consiste à faire intervenir le désordre d'une manière généralisée en introduisant le désordre statique au sein du réseau dont l'effet avéré est de détruire toute coordination préalablement établie. Cependant, le couplage global avec son nombre de connexions élevées, offre au réseau une résistance pour le moins surprenante contre la destruction voulue par le désordre. La quatrième étape de l'investigation est celle dans laquelle nous faisons intervenir le bruit et ses effet certains de cohérence ou résonance stochastique au sein du réseau qui synchronise alors pour de faibles valeurs de la force de couplage. Pour cette nouvelle influence, on observe des phénomènes de désynchronisation et de dynamiques individuelles altérées. La dernière étape est d'appliquer aux réseaux électroniques déterministes, moyennant un couplage non identique, les résultats déjà trouvés par le biais de simulations numériques analogiques en comparant les dynamiques de *bursting* individuelles observées au sein du réseau dans les cas synchrone et asynchrone.

Mots clés : Neurone, Réseaux neuronaux, Hindmarsh-Rose, Synchronisation.

Introduction Générale

Généralités

Le neurone désigne la cellule de base du système nerveux spécialisée dans la production, la réception, le traitement et la communication des informations existant sous forme de signaux électriques dans les organismes animaux. C'est aussi une structure cellulaire possédant une anatomie fonctionnelle assez complexe capable, sous l'effet d'une stimulation électrique efficiente, de produire un signal bioélectrique, qui pourra être transmis à d'autres neurones ou à d'autres tissus (muscles, glandes sécrétrices . . .), pour les activer et assurer ainsi un rôle vital pluridimensionnel [1, 2]. Cette importance capitale qu'a le neurone au sein du cerveau, voire de tout l'organisme entier, a été investie dès le XVIII^{ème} siècle par la découverte de la *bioélectricité*, dont le médecin et physicien **Galvani** fut l'un des pionniers. Au XXI^{ème} siècle, cette étude sera mieux organisée avec notamment l'apparition du terme *Neurosciences* qui alors servait à désigner cette branche de la biologie qui s'intéressait spécifiquement à l'étude scientifique du système nerveux. De nos jours, les *Neurosciences* ont évolué vers un statut hautement interdisciplinaire rassemblant une diversité de domaines tels que *la Médecine, la Psychologie, la Chimie, l'Informatique, les Mathématiques et les Sciences Physiques*, sans toutes fois être exhaustif. Ces domaines scientifiques contribuent ainsi à l'essor des *Neurosciences* en permettant de mieux cerner les mécanismes du fonctionnement neuronal et du système nerveux tout entier, tout en proposant éventuellement des solutions aux problèmes rencontrés [3, 4, 5], l'approche utilisée pouvant différer d'un domaine à un autre. En effet, parmi ces domaines scientifiques, certains s'intéressent initialement aux éléments constitutifs du système nerveux pour essayer d'appréhender leur fonctionnement individuel et ainsi, progresser vers la compréhension du système nerveux entier. Tandis que d'autres, se focalisent directement sur le comportement global du système nerveux afin de cerner les contours de sa constitution et de son organisation. S'agissant des Mathématiques et des Sciences Physiques, elles se fondent sur la logique du "*particulier au général*", en s'appuyant sur des ensembles d'équations mathématiques décrivant les caractéristiques principales du fonctionnement du neurone dans le temps ou par rapport à un autre paramètre, appelé "*modèle*".

Comme la plupart des phénomènes naturels, le comportement du neurone peut être substantiellement reproduit par un ensemble d'équations différentielles ordinaires¹ non-linéaires. La modélisation est le point de départ de l'étude du système nerveux et nécessite une bonne compréhension des mécanismes qui régissent le fonctionnement neuronal et l'intégration dans son milieu biologique. Depuis leur création dans les années cinquante, les modèles neuronaux n'ont cessé d'être de plus en plus perfectionnés de telle enseigne qu'à nos jours il en existe quelques uns qui repliquent quasi-parfaitement la cellule biologique. La découverte des principaux processus ioniques qui gouvernent le fonctionnement électrique d'un neurone a permis à *Hodgkin et Huxley*

1. En abrégé, EDO

[6], de mettre sur pied le tout premier modèle neuronal à quatre dimensions, assez réaliste du point de vue biophysique, portant leur nom. Par la suite, **FitzHugh** a proposé en 1961 une simplification à deux équations du modèle de Hodgkin-Huxley basé sur l'oscillateur de relaxation de Van der Pol appelé modèle de *Bonhoeffer-Van der Pol* [7]. Le circuit équivalent a été proposé par **Nagumo et al.** en 1962 [8]. Ce modèle est donc populairement connu sous l'appellation de modèle de FitzHugh-Nagumo. Dans un ordre purement chronologique, **Morris** et **Lecar** ont développé en 1981 un modèle biophysique (modèle de Morris-Lecar) suffisamment soigneux où chaque variable a une signification biologique [9]. Sur la base des modèles de Hodgkin-Huxley et de FitzHugh-Nagumo, **Hindmarsh** et **Rose** ont proposé en 1982 une modélisation mathématique du neurone à deux équations différentielles du premier ordre [10, 11]. Bien que nous y reviendrons minutieusement au cours de cette thèse, il est important de préciser que la dynamique neuronale est faite de l'assemblage de deux phases principales que sont l'émission en rafale de potentiels d'actions ordinairement appelé *spiking*, et la période réfractaire de seuil d'excitabilité infini constituant à elles deux, le *bursting*. Les modèles brièvement décrits ne permettent que de représenter les "*spiking*" neurones. De ce fait, **Hindmarsh** et **Rose** ont repris leur investigation en l'améliorant considérablement, en incluant la notion de courant "*queue*" pour produire un modèle de "*bursting*" neurone en 1984 [12]. Un peu plus tard, en 2002, **Rulkov** a mis au point un modèle neuronal basé sur une suite à deux dimensions capable de reproduire le *bursting* neuronal [13].

Le travail de modélisation mathématique du neurone (en particulier le neurone de Hindmarsh-Rose) a reçu un écho déterminant du point de vue de ses applications potentielles dans le domaine de l'Électronique et plus précisément dans la Robotique. Cet apport majeur a suscité l'instauration d'une nouvelle discipline au sein de la *Robotique* appelée *Robotique Biomorphique* incluant l'approche *neuromorphique* au cours des années 90. Cette branche se sert notamment du neurone mathématique, interprété de façon électronique, pour construire des robots à formes animales, sensibles à leur environnement et bien évidemment plus performants. Le point de départ de cette conception révolutionnaire est de construire un circuit électronique qui reproduit de façon impulsionnelle le comportement d'un neurone à partir de sa modélisation mathématique aux moyens de fonctions électroniques sophistiquées comme des amplificateurs opérationnels ou circuits intégrés, par exemple.

Au regard de tous les travaux scientifiques de modélisation qui ont été effectués, le fonctionnement du neurone peut donc être efficacement reproduit à l'exemple d'un oscillateur électrique, mécanique, électromécanique ou même électronique. La compréhension du comportement neuronal peut être entreprise à l'aide d'outils mathématiques tels que l'exposant de Lyapunov, la section de Poincaré ou à l'aide d'algorithmes numériques. Dès lors, partant du fait que le système nerveux est un assemblage de neurones connectés à l'aide de synapses, son étude mathématique implique des constructions et réalisations des problèmes de synchronisation des systèmes dynamiques en l'occurrence non-linéaires.

Étude de la synchronisation dans les réseaux d'oscillateurs non-linéaires

D'une manière assez banale et sommaire, parler de "non-linéaire" ou de nonlinéarité en physique et en mathématique, implique inéluctablement la manipulation des expressions ou équations mathématiques comprenant des termes à exposants différents de l'unité, des dérivées d'ordre supérieurs à un ou encore des fonctions ou applications mathématiques complexes. Les systèmes non-linéaires sont responsables de l'apparition de deux structures radicalement opposées d'un

point de vue concernant purement l'ordre. À savoir, les systèmes chaotiques, produisant dans certaines conditions des comportements certes prévisibles mais naturellement turbulents et les structures cohérentes ou encore, ondes solitaires. Les oscillateurs non-linéaires s'inscrivent donc dans la catégorie des systèmes dynamiques pouvant présenter des évolutions naturellement aperiodiques et exponentiellement divergentes même pour des conditions initiales infinitésimalement proches. Cet état de fait est communément désigné par le terme *chaos* (déterministe pour le cas d'espèce).

La synchronisation est le phénomène de coordination de plusieurs opérations entre elles en fonction du temps. Synchroniser des oscillateurs non-linéaires revient donc à ajuster leurs propriétés dynamiques évolutives à travers le couplage, ou un autre paramètre, dans le but final d'obtenir un comportement unifié de l'ensemble qu'ils forment (par exemple, un réseau). Même si, à l'origine, la notion et la théorie de la synchronisation impliquaient la périodicité des oscillations, la notion de synchronisation a été généralisée au cas d'oscillateurs chaotiques en interaction. La découverte du chaos déterministe a induit un nouveau type de systèmes oscillatoires. On trouve ces oscillateurs chaotiques dans plusieurs systèmes dynamiques d'origines différentes. Le comportement de tels systèmes est aussi caractérisé par une instabilité et une prévisibilité limitée dans le temps. Telles que décrites plus haut, les conceptions des deux expressions "non-linéaire" et "synchronisation" imposent a priori un obstacle à la synchronisation de systèmes chaotiques puisqu'intuitivement, la sensibilité aux conditions initiales devrait empêcher toute synchronisation. En effet, il est difficile d'imaginer que deux systèmes chaotiques puissent produire le même signal chaotique, à moins qu'ils ne soient initialisés exactement à un point identique, ce qui est physiquement et généralement impossible.

Ainsi, les réseaux constitués de systèmes non-linéaires offrent un challenge conséquent dans le domaine de l'étude de la synchronisation basé sur la conjugaison de la complexité des propriétés dynamiques inhérentes aux systèmes couplés et à la topologie du réseau considéré [14, 15, 16, 17]. Malgré cela, durant les trois dernières décennies, de nombreuses études sur la synchronisation, stimulées par les travaux de **Pecora** et **Carroll** [18], se sont tournées vers les systèmes chaotiques, comme on peut le voir par exemple dans les références [19, 20, 21, 22, 23]. Il a ainsi été montré que deux systèmes chaotiques peuvent se synchroniser s'ils sont couplés. La synchronisation du chaos est donc réelle et peut avoir des applications importantes. En effet, beaucoup de chercheurs ont travaillé sur la théorie, les représentations ou les applications des mouvements synchronisés dans les systèmes chaotiques couplés. Nous pouvons citer quelques applications de la synchronisation dans la sécurisation des communications en masquant l'information supportée par le signal (communication par chaos) [24, 25, 26, 27, 28], dans l'augmentation la puissance des lasers [29, 30], dans le contrôle des oscillations des réactions chimiques [31, 32], dans le codage des messages électroniques ou encore dans la coordination des sorties de circuits électroniques ... ([33] et les références associées). La synchronisation des systèmes non-linéaires chaotiques se retrouve par voie de conséquence avec des applications pluri avantageuses dans plusieurs domaines scientifiques telles que : les neurosciences, l'ingénierie, électromécanique, l'optique, la biologie, les sciences sociales, la physique, l'électronique et bien d'autres, [33, 34] et les références y mentionnées.

Le couplage, qu'il soit identique ou non-identique² reste le moyen le plus adéquat lorsque l'objectif principal est d'atteindre un état coordonné entre les systèmes non-linéaires d'un réseau. Cependant, il existe d'autres facteurs possédant des influences avérées sur le processus de synchronisation au sein d'un réseau constitué d'unités dynamiques chaotiques. Ces facteurs peuvent être constitués des actions extérieures faiblement ou fortement disparates, les modes de couplages

2. Voir le chap 3

ou encore les structures topologiques modifiées desdits réseaux. L'impact de ces différents facteurs sur le processus de synchronisation peut être à même de renforcer ou de détruire la coordination entre les éléments du réseau.

Problématique et objectifs de la thèse

Au regard de son importance dans le domaine des Neurosciences, la synchronisation serait donc un des aspects fondamentaux à la coordination et au relai de l'information électrique au sein d'un système nerveux biologique. Les références susmentionnées nous apprennent sans équivoque que, les Mathématiques contribuent à l'essor des Neurosciences à travers l'interprétation au moyens d'équations différentielles ordinaires du principe de fonctionnement neuronal. Il devient donc aisé d'appréhender un neurone biologique à travers un neurone mathématique et mener une incursion au sein de son intimité scientifique ou même prévoir de façon presque exacte l'évolution dynamique d'une cellule réelle et partant, d'un système nerveux par le biais de théorèmes, calculs ou simulations. Le modèle mathématique neuronal qui nous servira de fondement tout au long de notre investigation est celui de Hindmarsh-Rose à trois dimensions. Le choix de ce modèle se base sur ses nombreuses propriétés répliquatives qui seront d'ailleurs abordés au cours de cette thèse.

Comme nous l'avons déjà affirmé, l'action du couplage n'est pas la seule à tenir en compte lorsqu'il faut entreprendre d'étudier le processus de synchronisation au sein d'un réseau comportant des oscillateurs non-linéaires, en l'occurrence, des neurones. En effet, il est biologiquement prouvé que :

- Le *bruit* a un impact certain sur la coordination des différents comportements des neurones dans un système nerveux [35].
- Les dissemblances entre les paramètres physico-chimiques des neurones et d'autres données au sein d'un système nerveux induisant un *désordre* probant dans l'architecture du réseau ont également des influences sur les mécanismes de synchronisation [36].
- Le type de couplage dépendant des synapses connectives prodigue au réseau des particularités incontestables sur le processus de synchronisation et sa stabilité dans le temps [37].

Au regard de ce qui précède, il devient opportun de ne pas se limiter qu'à l'étude de la synchronisation, mais de s'interroger sur les apports effectifs de chacun de ces éléments sur le processus de synchronisation d'un réseau de modèles neuronaux. En d'autres termes, quels seraient les incidences de chacun de ces différents facteurs sur le processus de synchronisation d'un réseau de modèles neuronaux mathématiques ?

L'objectif principal de cette thèse est donc d'étudier le processus de la synchronisation et les mécanismes qui le gouvernent au sein des réseaux de neurones possédant différentes topologies en incluant les apports essentiels et inévitables des facteurs susmentionnés. Il s'agira entre autres

- De cerner le comportement dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose libre ou sous des influences stochastiques.
- D'étudier le processus de synchronisation dans un réseau de modèles de Hindmarsh-Rose identiques avec les deux types de couplages évoqués plus haut sans influence extérieure.
- D'étudier le processus de synchronisation au sein d'un réseau plus réaliste en introduisant un paramètre de non identité entre les neurones de Hindmarsh-Rose. Cette étude se fera aussi pour les deux types de couplage.
- D'étudier l'influence du désordre, directement corrélée à la non identité des entités dynamiques, sur la synchronisation du réseau constitué.

- D'étudier l'influence du bruit externe sur le processus de synchronisation au sein d'un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose non identiques.
- D'étudier les actions conjuguées du bruit et du désordre sur le processus de synchronisation des éléments du réseau de modèles non identiques de Hindmarsh-Rose couplés.
- D'appliquer les résultats clés de l'étude dynamique du neurone à un modèle électronique analogue équivalent.
- De proposer des modélisations analogiques des réseaux neuronaux de modèles mathématiques de Hindmarsh-Rose non identiques couplés non identiquement à l'aide de circuits électroniques.
- Enfin, d'appliquer les méthodes utilisées pour l'étude du processus de synchronisation relatives à un réseau mathématique dans un réseau de neurones électroniques sans toutefois manquer d'établir quelques comparaisons.

Cette analyse ainsi dévoilée s'effectuera suivant la planification suivante.

Plan de la thèse

Dans le chapitre 1, nous présentons une revue des travaux entrepris dans le domaine de l'étude dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose et de la synchronisation des réseaux de modèles associés. Cette revue de la littérature nous permettra adéquatement de présenter les intérêts potentiels de ce travail dans les domaines des neurosciences.

Le chapitre 2 est consacré à la méthodologie tenant en compte l'outillage de l'investigation. Dans ce chapitre, nous présenterons notamment le neurone mathématique de Hindmarsh-Rose de façon généalogique en tenant compte des modèles qui ont contribué à le bâtir. Des modélisations électroniques individuelle et collective seront aussi présentées. Les facteurs susceptibles d'influencer le neurone et le réseau neuronal y seront bien évidemment mathématiquement modélisés. Les types de couplages à savoir, le couplage des proches voisins et le couplage global seront dévoilés pour les réseaux de neurones considérés. Tel que suggéré par son nom, dans ce chapitre, tous les outils mathématiques, numériques et électroniques nécessaires à la réalisation de cette investigation feront l'objet d'une présentation détaillée.

Dans le chapitre 3, les résultats de l'investigation menée relativement à l'utilisation de l'outillage proposé seront mis en valeur. Ces résultats seront accompagnés de commentaires relatifs à leurs constitutions.

Nous terminerons cette thèse par une conclusion générale regroupant d'une manière sommaire les résultats saillants de cette investigation avec bien évidemment des perspectives.

Chapitre 1

Revue de la littérature et enjeux scientifiques

Sommaire

1.1	Introduction	6
1.2	Études mathématiques portant sur la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose	6
1.3	Étude de la synchronisation dans les systèmes nerveux de Hindmarsh-Rose	9
1.4	Apports de l'électronique et intérêt scientifique	11
1.5	Conclusion	12

1.1 Introduction

Ce chapitre est consacré à une revue de la littérature des travaux effectués dans le domaine de l'étude dynamique des modèles mathématiques neuronaux et de l'étude mathématique des réseaux de modèles neuronaux. Bien que n'étant pas absolument complète, cette énumération est indispensable dans l'optique d'évoquer les apports majeurs de cette thèse. Du reste, l'orientation scientifique de l'étude corrélée à l'intérêt électronique et technologique du modèle mathématique de Hindmarsh-Rose y est présentée.

1.2 Études mathématiques portant sur la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose

Le modèle neuronal de Hindmarsh-Rose à deux et à trois équations a fortement suscité l'intérêt des scientifiques appartenant aux domaines des mathématiques et des sciences physiques plus particulièrement dans le secteur de la physique non-linéaire. Nous consacrons cette section aux travaux motivés par le système non-linéaire de Hindmarsh-Rose, bidimensionnel et tridimensionnel, dans les cadres déterministe et stochastique.

Holden et **Fan** ont considéré la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose en lui appliquant les méthodes mathématiques modernes telles que le spectre de Lyapunov issu des séries temporelles, la section de Poincaré représentant l'élément fondamental à l'établissement des diagrammes

de bifurcations et l'analyse des points fixes [38]. Ces manœuvres scientifiques leur ont permis dans leur investigation, d'établir clairement que le modèle de Hindmarsh-Rose a non seulement des phases de fonctionnement périodiques mais aussi des états dynamiques chaotiques.

Le modèle neuronal de Hindmarsh-Rose présente une dynamique individuelle chaotique, ceci en outre grâce à la présence de différents attracteurs étranges qui peuvent être mis en exergue par la méthode semi-mathématique et semi-numérique appelée "Attractor synthesis algorithm" [39]. Dans cette référence, **Danca** et **Wang** synthétisent les différents types de bifurcations occurring dans le système de Hindmarsh-Rose soumis aux variations du paramètre iduisant la dynamique Bursting, p . Ceci leur permet d'envisager que les êtres vivants sont tout à fait capable de maintenir un comportement vital lorsqu'un des paramètres de contrôle varie assurant ainsi leurs facultés d'adaptation à leur environnement.

Corson et **Aziz-Alaoui** [40], ont dans leurs travaux, étudié entre autre la dynamique individuelle d'un neurone de Hindmarsh-Rose en insistant particulièrement sur sa genèse. Ils y ont prouvé que le modèle de Hindmarsh-Rose est susceptible d'adopter un comportement complètement désordonné ou chaotique par rapport au fonctionnement neuronal courant en se focalisant sur les effets produits par les variations du courant appliqué I et du paramètre responsable du bursting μ . Les résultats de ces travaux sont par ailleurs amplement détaillés dans la thèse rédigée par N. Corson [33]. En effet, cette thèse introduit le modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose sous le prisme de sa généalogie partant des travaux de modélisation de **Hodgkin** et **Huxley** qui assimilaient la membrane cellulaire neuronale à un système complexe doté de canaux à ouverture conditionnée et probabiliste ne laissant passer qu'un seul type d'ion et pas à n'importe quel moment. Cette approche pour le moins ingénieuse leur a permis de concevoir un circuit électrique dont les équations régissent et transcrivent le fonctionnement du neurone tenant compte de la dualité *bursting-spiking* de l'activité neuronale. Ces équations connues sous le nom de modèle de Hodgkin-Huxley est très réaliste et a contribué à l'essor de l'apport des mathématiques et de l'interprétation physique à la compréhension du fonctionnement neuronal. Néanmoins, étant en quatre dimensions, ce modèle ne s'est pas avéré pratique dans le cadre de la représentation dans les probabiliste de phase tridimensionnels. En 1961, **Fitzhugh** a entrepris de réduire le nombre d'équations figurant dans le modèle de Hodgkin-Huxley en remarquant certaines limites probables. Il a pu ainsi restreindre le modèle de Hodgkin-Huxley en un modèle à deux équations ne décrivant le neurone que dans sa phase d'émission des potentiels d'action *spiking*. **Nagumo** proposera par la suite un circuit électrique décrivant le modèle de **Fitzhugh** qui sera alors désigné par le terme modèle de Fitzhugh-Nagumo. Naturellement, le *bursting* étant négligé dans le modèle mathématique de Fitzhugh-Nagumo, la nécessité de construire un modèle simple et en adéquation avec le fonctionnement neuronal naturel complet s'imposait. C'est ainsi qu'après une première tentative en 1982 avec un modèle bidimensionnel pas très efficace du point de vu de la description du *bursting* neuronal, Hindmarsh et Rose ont amélioré leurs équations en introduisant la notion de courant queue qui provient de l'observation expérimentale d'un courant potassique lent qui change de sens de variation en fonction du courant appliqué pour maintenir un certain équilibre. En construisant une troisième équation dite d'adaptation, ils ont pu mettre sur pieds un modèle simpliste et répliquant la dynamique de la cellule biologique.

González-Miranda a exclusivement étudié les structures de bifurcations se rapportant au modèle de Hindmarsh-Rose à trois équations aux moyens de diagrammes de bifurcations dans un espace paramétré bi-dimensionnel [41]. Cette étude serait entre autres à même de contribuer à la compréhension des mécanismes utilisés par les neurones pour encoder l'information et surtout pour donner des reponses rapides aux stimuli.

Tsuji et *al.* ont quant à eux focalisé leurs travaux sur les structures de bifurcations dans le

modèle bidimensionnel de Hindmarsh-Rose [42].

Shilnikov et **Kolomiets** [43], proposent une approche détaillée qui leur permettent de construire l'application de premier retour de Poincaré en utilisant une technique asymptotique. Ils y étudient notamment les bifurcations homoclines et alienes, les orbites périodiques, les transitions entre les modes spiking et *bursting* du fonctionnement du neurone de Hindmarsh-Rose et la bistabilité traduite par la coexistence des spiking toniques et du bursting. Par ailleurs, la limite asymptotique de la modélisation à deux dimensions y est mise en relief.

Les effets des flux ioniques à travers la membrane plasmique neuronale ont été étudiés en considérant les variations du courant appliqué I sur le neurone de Hindmarsh-Rose. **Innocenti et al.** [44] ont analysé les états dynamiques du modèle de Hindmarsh-Rose en augmentant l'intensité du courant appliqué. Dans ce papier, ils prouvent que l'accroissement de I engendre une succession particulière d'ajouts de périodes nonchaotiques et chaotiques conduisant premièrement à l'apparition de bursts, ensuite de bursts chaotiques et enfin, de spikes chaotiques. Toujours dans le même ordre d'idée, **Innocenti** et **Genesio** [45] ont travaillé sur la transition entre les modes de fonctionnement bursting et spiking en établissant que cete transition est chaotique.

Storace et al. [46], ont travaillé sur le scénario complet des bifurcations présentées par le modèle de Hundmarsh-Rose. En utilisant des méthodes numériques simulatives, ils sont parvenus à dévoiler une structure complexe de bifurcations tout en faisant varier deux paramètres, b et I . Les auteurs de cette étude font en outre référence à un archétype leur permettant d'implémenter le modèle neuronal de Hindmarsh-Rose en tant que circuit électronique. Cette méthode, dite *Piecewise-linear approximations* ou encore *approximation linéaire par morceaux*, est une technique adroitement décrite dans les références [47, 48, 49, 50, 51].

Les solutions de spikes et bursts irréguliers du neurone de Hindmarsh-Rose ont été contrôlées par le moyen d'un algorithme leur imposant un retour à un spiking régulier. Ledit algorithme étant basé sur le contrôle des bursts et spikes chaotiques par l'application de perturbations modérées sur les paramètres membranaires du neurone. Ceci constitue le résultat majeur obtenu par **Sabbagh** [52].

Wang, Wang et **Wang** [53] ont entrepris d'analyser les différents comportement dynamiques des systèmes neuronaux périodiquement forcés et des modes d'émissions en rapport avec les intervalles inter-spikes en utilisant le modèle de Hindmarsh-Rose, en présence ou pas du bruit extérieur. Le bruit y est modélisé par un procédé stochastique de Ortstein-Uhlenbeck à temps de corrélation et fonction d'autocorrélation. Le signal électrique associé à leur étude étant périodique avec néanmoins une partie constante, ils ont ajouté au modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose une quatrième équation décrivant les variations du bruit. À partir de considérations biologiques, ils explicitent trois types de modes d'émissions : l'émission multi-modale, l'émission bi-modale et les oscillations intrinsèques. D'après les observations menées, ils déduisent entre autres la possible existence d'une résonance stochastique sans bruit externe ou encore résonance stochastique avec bruit interne.

Reinker et al. [54] ont étudié les effets de résonance stochastique sur un modèle de Hindmarsh-Rose. Ils ont étudié dans ce papier un neurone de Hindmarsh-Rose sujet au bruit en utilisant les simulations de Monte-carlo pour ressortir comment ce bruit conjugué à la résonance en dessous du seuil requis conduisent aux fréquences privilégiées lors de l'émission des potentiels d'actions. Le resultat obtenu leur a permis de conclure que la résonance stochastique exhorte une fréquence d'émission préférée qui est approximativement exponentiellement dépendante de l'intensité du bruit. Il est important de noter que la modélisation du bruit s'est faite au moyen d'un signal sinusoïdal. Des études similaires ont été réalisées par **Baltanás** et **Casado** à la référence [55] et par **Wu et al.** [56].

1.3 Étude de la synchronisation dans les systèmes nerveux de Hindmarsh-Rose

Nous venons, dans la section précédente, de faire une revue assez exhaustive des travaux menés sur un neurone isolé sujet ou pas à des effets aléatoires. Cette section est liée à la revue de la littérature concernant l'étude du processus de synchronisation au sein des réseaux neuronaux de Hindmarsh-Rose. Comme nous l'avons vu à la section précédente, le neurone de Hindmarsh-Rose est capable d'entrer en de multiples et complexes schémas de bifurcations selon les variations de certains de ses paramètres clés. Dès lors que ce système est chaotique, il devient fortement captivant d'explorer la dynamique collective prenant en compte plusieurs unités dynamiques éventuellement chaotiques.

Partant de la modélisation périodique du courant ionique externe appliqué au neurone, **Sanjaya et al.** [57] ont étudié la synchronisation de deux entités identiques de Hindmarsh-Rose en fonctionnement périodique et désordonné. Ils se sont servi du couplage bidirectionnel à travers les synapses chimiques majoritaires en employant une fonction de couplage sigmoïdale. Ceci leur permet d'obtenir une condition suffisante à l'établissement de la synchronisation complète entre les unités dynamiques.

Checco et al. [58], ont investi le processus de synchronisation pour un maximum de quatre neurones identiques connectés par le biais de synapses chimiques modélisées par une fonction de couplage sigmoïdale non-linéaire. Ils y ont essentiellement utilisé la méthode de mesure du taux de synchronisation à travers une fonction d'erreur bien qu'ils aient par ailleurs fait allusion à une "*Master Stability Function*" ou "*Fonction de stabilité maitresse*" modifiée pour étudier le processus de synchronisation. Ils ont aussi de façon très ingénieuse établi un diagramme de bifurcation simplifié du réseau qui les rend apte à pouvoir prédire les différentes phases dynamiques possibles de l'état synchrone à savoir : le bursting, le spiking etc. Pour finir, l'influence de la topologie du réseau (couplage par les proches voisins ou couplage global) sur le processus de synchronisation a été étudiée au cours de cette investigation.

Linaro et al. [59], ont entrepris d'étudier la dynamique collective des réseaux de neurones de Hindmarsh-Rose identiques en utilisant deux méthodes leur permettant de reconnaître les états synchrones, à savoir la Fonction de stabilité maitresse et l'erreur quadratique. En utilisant un maximum de cent neurones dans des configurations topologiques différentes, ils ont en plus comparé les résultats obtenus pour un réseau classique avec ceux provenant d'un réseau contenant des neurones approximés par la méthode d'approximation linéaire par morceaux. Les courbes superposées de la fonction de stabilité maitresse témoignent d'une accointance certaine entre les deux types de réseaux.

Corson [33], analyse de façon assez détaillée la synchronisation complète et la synchronisation des *bursts* qui, contrairement au premier type de synchronisation, nécessite moins ou pas de conditions restrictives telles que l'amplitude des spikes et la durée des *bursts*. Ayant décrit les fonctions de couplage associées aux deux types de synapses, elle s'est généralement focalisée sur le couplage à synapses chimiques modélisées par une fonction de couplage sigmoïdale non-linéaire. Concernant la synchronisation complète, dans les cas des couplages linéaire et non-linéaire, trois types de réseaux ont été analysés : les réseaux complets dans lesquels tous les neurones sont couplés entre eux (couplage global), les réseaux en anneaux dans lesquels chaque neurone est couplé à ses deux plus proches voisins et enfin les réseaux dits réguliers, dans lesquels chaque neurone est relié à ses k plus proches voisins de droite et ses k plus proches voisins de gauche. Les neurones étant identiques et le nombre maximal de ceux-ci atteignant quarante. Toujours dans le même ouvrage, elle s'est attaquée à la détection et à la synchronisation des bursts.

L'étude de la synchronisation présentée dans le paragraphe précédent a été en quelque sorte reprise par **Corson et al.** [60]. Partant d'une modélisation générale qui prend en compte la nature de la complexité des systèmes à cycle vitaux à différents niveaux c'est à dire depuis la création jusqu'à l'évolution. Ils se sont servi d'une méthode qui possède des applications dans divers domaines scientifiques tels que la dynamique urbaine ou encore les réseaux neuronaux pour ne citer que ceux-là. Ils y ont donc pu mettre en lumière certains aspect structuraux de la complexité dynamique permettant l'implémentation de la morphogénèse des structures complexes des réseaux émergents et le contrôle des phénomènes de synchronisation présents dans ces réseaux complexes.

Wu et al.[61] ont étudié la synchronisation généralisée d'un réseau de deux neurones non-identiques (différence faite d'un seul paramètre) soumis aux effets aléatoires.

Katayama et Horiguchi [62], ont analysé le processus de synchronisation dans un réseau en utilisant principalement des techniques associées à l'exposant de Lyapunov. Les neurones de Hindmarsh-Rose, pris dans de diverses phases de fonctionnement regroupant le spiking périodique, le spiking quasi-périodique et le spiking chaotique ont été mis en réseau et connectés soit par des synapses électriques à *gap junction*, soit par des synapses décrites par le *first-order kinetics*. Ces deux modèles de réseaux ont ensuite été étudié dans l'optique de la synchronisation. Il s'avère au sortir de cette investigation que pour un maximum de quatre neurones, la synchronisation chaotique n'est visible que dans le premier modèle de réseau (modèle décrit par des synapses à *gap junction*).

Wei et Luo [63], en se servant d'une approche numérique de calcul direct du taux de cohérence basée sur la méthode de Runge-Kutta et un formalisme reposant sur un potentiel global de tout le réseau, ont réussi à étudier les phénomènes de résonance cohérente et de synchronisation induite par le bruit dans un réseau de huit cent neurones identiques de Hindmarsh-Rose. Le réseau analysé a trois variantes dans la mesure où il est premièrement considéré comme régulier, ensuite aléatoire au niveau des connexions et enfin comme ayant la topologie *small-world*. L'objectif visé par les auteurs de ce travail est de montrer que la topologie du réseau et l'intensité du bruit blanc gaussien modélisant les effets stochastiques, peuvent effectivement contribuer à l'instauration de l'état synchrone.

Le rôle des oscillations coordonnées dans la transmission des informations cérébrales constitue le point capital du travail réalisé en [64]. Cette référence s'intéresse au comportement collectif d'interactions oscillatoires synchronisées locales au sein des réseaux neuronaux réalistes. L'auteur de ce papier étudie un réseau de cinq neurones de Hindmarsh-Rose couplés via les synapses chimiques et électriques. Il accorde également une place de choix au profil des synchronisations de spikes en considérant différents modèles de paramètres tels que la force et le ratio de synapses excitatoires ou inhibitrices.

Wang et al. [65], se sont particulièrement attardés sur les intervalles de temps et les schémas spatio-temporels d'émission des neurones identiques de Hindmarsh-Rose couplés dans un réseau. Tout d'abord en analysant un neurone stimulé par un courant suffisant, ils ont pu démontrer que les séquences d'intervalles de temps adoptaient de basses fréquences d'émissions que ce soit de bursts ou de spikes. Toujours pour un neurone, lorsque ce courant augmente, ils ont remarqué le passage aux grandes fréquences d'émissions répétées. Ensuite, ils ont entrepris le même travail pour deux neurones couplés mutuellement à travers l'émission des potentiels d'action. La complexité des séquences d'intervalles de temps devient dès lors de plus en plus simple en accord avec l'augmentation du courant stimulant. Enfin, pour un réseau de huit cent neurones les séquences d'intervalles de temps paraissent en de complexes schémas structuraux. Par ailleurs, au cours de leur étude, il apparaît les faits majeurs de l'augmentation du nombre neurones ayant

les mêmes phases d'oscillations avec la force de couplage et la présence de chaos temporel dans le diagramme d'intervalle de temps toujours avec l'augmentation de cette force. Les solutions numériques présentées sont variées avec la présence remarquable d'une méthodologie dérivée de l'exposant de Lyapunov et des diagrammes de bifurcations.

La synchronisabilité d'un réseau ou encore la capacité qu'ont les éléments d'un réseau à fonctionner en bonne coordination dépend de la topologie de ce réseau. **Li et Yang** [66], sont entre autre revenus sur cet aspect fort probant et clairement élucidé par de nombreux résultats scientifiques à l'instar de [67, 68, 69, 70]. En utilisant un réseau de neurones identiques de Hindmarsh-Rose couplés en structures communautaires, (couplage s'apparentant au type small-world ou encore core clusters), ils expliquent comment des défaillances au niveau des noeuds du réseau survenant grace aux erreurs aléatoires ou encore intentionnellement provoquées influence la synchronisabilité du réseau de communautés neuronales. Les attaques délibérés y sont matérialisées de plusieurs manières. La synchronisation y est étudiée par l'entremise de la fonction de stabilité maitresse bien qu'on y observe d'abondantes illustrations représentant l'évaluation et la diminution de l'erreur au cours de l'évolution du temps en considérant bien évidemment la "stratégie d'attaque" du réseau.

1.4 Apports de l'électronique et intérêt scientifique

Les deux sections précédentes nous ont permis de faire un tour relativement complet des recherches menées et des résultats saillants portant sur le neurone et les réseaux de neurones de Hindmarsh-Rose. La dynamique du modèle mathématique de Hindmarsh-Rose, au vu des multiples investigations s'y rapportant, révèle désormais d'un secteur assez prosaïque malgré qu'elle n'en demeure pas moins le point de départ de l'étude diversifiée des systèmes nerveux artificiels du type de Hindmarsh-Rose. En effet, la synchronisation est un axe d'étude certes très prisé et on ne peut plus essentiel parmi tant d'autres. Il existe d'autres points de vue desquels l'on pourrait observer les réseaux de neurones. L'exemple du papier de **Moukam Kakmeni et al.** est suggestif [71].

Toutefois, dans cet échafaudage monté de divers axes d'études, il est possible de trouver une zone d'embranchement entre les visions neuronales proposées par la physique et l'électronique. Ou encore entre la Mécanique non-linéaire et la Robotique Neuromorphique, pour être plus précis. En effet, à l'orée des années 90, l'électronique a commencé à s'intéresser de près à la modélisation neuronale. L'idée de réaliser un simulateur analogique intégré pour modeliser l'activité de neurones biologiques de façon réaliste peut être attribuée aux équipes de l'Université *Caltech* (California Institute of Technology) [72, 73, 74]. Ces auteurs présentent des circuits intégrés analogiques qui ont les caractéristiques fonctionnelles de neurones réels décrits à l'aide du formalisme du modèle de Hodgkin-Huxley. L'implémentation du circuit électronique du neurone de Hindmarsh-Rose quant à elle, après avoir été mise sur pieds [75, 76], a permis la construction des CPG (Central Pattern Generators dont nous aborderons la définition plus tard). Les CPG électroniques offrent des avancées significatives dans la construction des robots adaptatifs et sensibles à leur environnement (Neuromorphic Robots), [77, 78, 79, 80, 81]. Plus encore, comme application récente du neurone électronique de Hindmarsh-Rose, on peut citer le nouveau micro robot appelé Cyberplasm. Ce robot bio-hybride possède une autonomie énergétique utilisant une batterie chimique bactériologique [82]. Il est entre autre programmé pour utiliser des sondes et des muscles biologiquement développés.

Il existe de rares travaux menés sur la synchronisation au sein d'un réseau électronique de Hindmarsh-Rose à l'instar de ceux effectués par **Steuer et al.** [83], concernant l'étude de la syn-

chronisation de quatre oscillateurs électroniques de Hindmarsh-Rose couplés. La modélisation étant faite au moyen de circuits de l'électronique analogique.

Les travaux relatés dans la section 1.2 nous permettent de constater que la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose est un domaine d'étude fort prisé. Il va de soi que les résultats concernant la dynamique de ce modèle sont très variés et englobent un large spectre d'investigations. Cependant, bien qu'il soit clairement établi à la section 1.2 que le neurone de Hindmarsh-Rose, pour certaines valeurs de ses paramètres, présente un comportement chaotique, les influences de la modification de la variable d'adaptation ont été ignorées. En effet, il existe au sein du modèle mathématique une variable d'adaptation entre les différents types de fonctionnement neuronal (lent et rapide). Cette thèse étudie la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose en tenant compte de l'impact de ce paramètre clé, tout en revenant sur une analyse un peu plus approfondie sur le scénario proposé par les points fixes de ce système. Par ailleurs, dans l'étude dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose, les effets du bruit ont peu ou pas été pris en compte, la formulation de celui-ci s'apparentant toujours à des fonctions périodiques. Sachant que le bruit a biologiquement un effet certain sur le neurone, nous nous assignons la tâche d'analyser ses effets sur le neurone de Hindmarsh-Rose en utilisant une formulation assez représentative, celle du bruit blanc gaussien. Les propriétés de cette formulation nous permettront d'explorer deux types récents de bifurcations stochastiques associés à ce modèle : la D-bifurcation et la P-bifurcation en l'occurrence. S'agissant de l'étude de la synchronisation, la section 1.3 nous révèle aussi une étude diversifiée et particulièrement prolifique. Pourtant, la quasi-totalité des travaux répertoriés ne tiennent pas vraiment compte des synapses électriques, de la non-identité neuronale, du bruit diversifié pouvant impacter sérieusement le réseau (bruit blanc gaussien), du désordre responsable de beaucoup de troubles de coordination et des effets du type et la force de couplage sur le réseau neuronal. En outre, en s'attardant sur la section 1.3, on constate que les réseaux de neurones présentent des obstacles certains dans l'analyse du processus de synchronisation quand il faut parler de la taille du réseau. Les simulations numériques sont généralement effectuées pour des réseaux comportant moins de quarante neurones, exceptions faites dans les références [59], [63] et [65] où le nombre de neurones peut atteindre huit cent. Pour l'étude de la synchronisation dans les réseaux électroniques équivalents, le nombre d'unités n'a jamais dépassé quatre jusqu'ici. Le nombre de cellules nerveuses dans un corps étant de l'ordre du milliard et compte tenu des difficultés numériques évoquées, notre travail ne consiste pas à tendre vers une taille "réelle" de réseau bien que cette perspective reste un objectif luxuriant. Nous concentrons l'essentiel de nos efforts dans l'inclusion d'une mosaïque de facteurs affectant biologiquement un réseau réel en vue d'étudier le processus de synchronisation au sein d'un réseau mathématique répliquant et de poursuivre l'analyse de façon comparative en appliquant les méthodes, et même les résultats obtenus dans un réseau électronique dérivé. Les apports des facteurs mathématiquement modélisés et de la topologie du réseau permettront d'établir un champ d'actions potentiellement exploitables pour une avancée certaine de la compréhension des mécanismes intervenant dans la synchronisation des neurones. Ceci, pour les domaines des neurosciences et de l'électronique.

1.5 Conclusion

La présente section est un recueil assez complet de travaux accomplis dans l'étude dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose et la synchronisation des réseaux associés. Quelques définitions et applications concernant l'apport de l'électronique dans la modélisation neuronale ont également été abordés. Cette balade au cœur des efforts de nombreux chercheurs nous a permis de dévoiler l'intérêt scientifique de cette thèse.

Chapitre 2

Méthodologie : modélisations mathématique et électronique, analyses et simulations numériques

Sommaire

2.1	Introduction	14
2.2	Modèle mathématique de Hindmarsh-Rose	14
2.3	Éléments Mathématiques et Numériques	16
2.3.1	Section de Poincaré	16
2.3.2	Diagramme de bifurcations	17
2.3.3	Exposant de Lyapunov	18
2.3.4	Génération numérique du bruit	19
2.4	Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose	20
2.4.1	Points d'équilibre	20
2.4.2	Stabilité des points d'équilibre	22
2.5	Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose	24
2.5.1	Bifurcation phénoménologique	25
2.5.2	Bifurcation Dynamique	31
2.6	Introduction aux Réseaux neuronaux	32
2.6.1	Synapses	33
2.6.2	Synchronisation neuronale, un axe d'étude essentiel	33
2.6.3	Présence multiple des synapses électriques	34
2.7	Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose identiques	35
2.7.1	Couplage des proches voisins	35
2.7.2	Couplage global	36
2.7.3	Stabilité du processus de synchronisation : Étude mathématique	37
2.7.4	Simulations numériques directes et condition vérificative	40
2.8	Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose non identiques	41
2.8.1	Étude du processus de synchronisation : paramètre d'ordre de Kuramoto	42
2.9	Formalisation du désordre dans un réseau déterministe de neurones non identiques	44
2.9.1	Définition	44
2.9.2	Le désordre dans le processus de synchronisation	44

2.10 Influence du bruit sur un réseau de neurones	45
2.11 Électronique et neurones	46
2.11.1 Quelques définitions	46
2.11.2 Réseau locomoteur spinal	47
2.11.3 Modélisation électronique par Simulink®	48
2.11.4 Réseau de neurones électronique	53
2.11.5 Synchronisation au sein d'un réseau de neurones électronique, couplage non identique	55
2.12 Conclusion	57

2.1 Introduction

Dans ce chapitre, nous présentons les outils mathématiques, les outils numériques, les éléments électroniques et la méthodologie sélectionnée pour notre investigation. Nous débiterons par un bref historique présentant les équations mathématiques des modèles qui ont donné naissance au modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose à savoir les modèles de Hodgkin-Huxley et de Fitzhugh-Nagumo. Le Neurone étant désormais une entité mathématique, nous lui appliquerons certains des principes modernes en vigueur dans l'étude dynamique des systèmes oscillatoires non-linéaires et des réseaux correspondants. Il sera aussi question pour nous de présenter la méthodologie et les outils que nous allons utiliser pour analyser le processus de synchronisation au sein d'un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose. Cette analyse nous permettra enfin de considérer une application de cette investigation dans un réseau électronique de neurones en incluant certains facteurs susceptibles d'influencer le fonctionnement du système nerveux biologique. Le réseau électronique sera introduit après l'implémentation électronique du neurone de Hindmarsh-Rose.

2.2 Modèle mathématique de Hindmarsh-Rose

Avant d'introduire le modèle de Hindmarsh-Rose, nous jugeons essentiel de présenter les modèles de Hodgkin-Huxley et de Fitzhugh-Nagumo qui en sont les précurseurs :

– Le modèle de Hodgkin-Huxley

Ce modèle mathématique se présente sous la forme d'un système de quatre équations différentielles ordinaires qui reproduit fidèlement le comportement de la cellule naturelle en tenant compte de la dynamique d'ouverture des canaux ioniques et la similarité que présente la membrane cellulaire avec un condensateur de capacité C . Il s'écrit :

$$\begin{cases} \dot{V} = -\frac{1}{C} [hm^3\bar{g}_{Na}(V - E_{Na}) + n^4\bar{g}_K(V - E_K) + \bar{g}_L(V - E_L) - I] \\ \dot{n} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n = \frac{n_\infty - n}{\tau_n} \\ \dot{m} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m = \frac{m_\infty - m}{\tau_m} \\ \dot{h} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h = \frac{h_\infty - h}{\tau_h} \end{cases} \quad (2.1)$$

Dans le système (2.1), V est le potentiel membranaire ; n , m et h sont des paramètres gouvernant l'ouverture et l'activation des canaux potassiques et sodiques ; n_∞ , m_∞ et h_∞ sont les valeurs respectives d'équilibre de ces paramètres ; τ_n est la constante de temps d'approche de cet équilibre ; α_n , α_m et α_h sont des paramètres liés au potentiel de membrane et qui influence les probabilités d'ouverture et d'activation des canaux voltage-dépendants ; I_K , I_{Na} et I_L sont les

flux ioniques dus aux ions potassium (K^+), sodium (Na^+) et de fuite (Cl^- et Ca^{++}) respectivement; \bar{g}_{Na} , \bar{g}_K et \bar{g}_L sont les conductances maximales liées aux différents canaux ioniques; E_{Na} , E_K et E_L sont les potentiels d'équilibre des différents ions.¹

– Fitzhugh-Nagumo

Basé sur des observations expérimentales adéquates, le modèle de Fitzhugh-Nagumo reprend la démarche de Hodgkin et Huxley en simplifiant le système originel en le faisant passer de quatre équations différentielles ordinaires à deux équations différentielles suivant le système :

$$\begin{cases} \dot{V} = V(V - a)(1 - V) - w + I \\ \dot{w} = \varepsilon(V - \gamma w). \end{cases} \quad (2.2)$$

Dans ce système adimensionné, V correspond bien évidemment au potentiel membranaire, tandis que w correspond aux flux rapides d'ions à travers la membrane. Les paramètres a , γ , et ε sont des constantes, avec par exemple, $0 < a < 1$, $\varepsilon \ll 1$ et le paramètre I correspond au courant externe appliqué.

Le modèle de Fitzhugh-Nagumo permet des représentations en deux dimensions dans l'espace des phases mais, ne tient compte que de l'état du neurone lorsqu'il émet des potentiels d'actions (*Spiking*) encore que cette description n'est pas absolument fidèle.

a - Modèle à deux dimensions (1984)

Le modèle mathématique neuronal de Hindmarsh-Rose provient de celui des modifications des équations de Fitzhugh-Nagumo basées sur des expérimentations. Le modèle de Fitzhugh-Nagumo dont le système est décrit par les équations (2.2) ne semblait pas assez réaliste d'un point de vue physiologique à **Hindmarsh** et **Rose** parce qu'entre autres ne décrivant pas correctement le train d'émission de potentiels d'action très rapprochés les uns les autres. Ceci va les amener à reconsidérer le modèle neuronal proposé par **Fitzhugh**. En explicitant les fonctions inhérentes à leur premier modèle bidimensionnel datant de 1982, ils ont pu concevoir un modèle qui décrit déjà de façon fidèle le *spiking* neuronal :

$$\begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + ax^2 + I \\ \dot{y} = 1 - dx^2 - y \end{cases} \quad \text{avec } a = 3 \quad \text{et } d = 5. \quad (2.3)$$

b - Modèle à trois dimensions (1984)

Le modèle de Hindmarsh-Rose à deux équations permet d'observer soit le neurone au repos, soit l'émission continue de potentiels d'action encore appelés "pics" ou plus communément en anglais, "*spiking*". Or l'activité neuronale peut présenter non seulement ces deux comportements, mais également un phénomène encore plus intéressant qui correspond à des poussées, ou train de potentiels d'action séparés les uns des autres par de périodes lentes qu'on pourrait qualifier d'oscillations en salve ou encore en anglais "*bursting*"². Afin de pouvoir observer ce dernier type de comportement, et ainsi arrêter l'émission continue de potentiels d'action pour permettre des phases lentes, une troisième équation, dite "*d'adaptation*" a été ajoutée. Cette variable z représente un courant qui évolue lentement et qui change le courant appliqué I en un courant effectif $I - z$. La troisième équation différentielle fait en sorte que z augmente lorsque le neurone émet des potentiels d'actions afin de réduire le courant effectif $I - z$ pour mettre fin à l'émission

1. L'indice L qui désigne "Leak" en anglais, est utilisée pour les canaux ioniques toujours ouverts qui sont majoritairement utilisés par les ions Cl^- .

2. appellation très utilisée également.

de potentiel d'action et ainsi rendre compte de la période réfractaire de seuil d'excitabilité infini ou encore d'excitabilité impossible. Cette équation a été définie comme suit,

$$\dot{z} = r[s(x - x_1) - z]. \quad (2.4)$$

où x_1 est la coordonnée x de l'équilibre stable du système à deux équations (système (2.3)) lorsque $I = 0$. De façon générale, $\mathbf{x}_1 = -\frac{1}{2}(\mathbf{1} + \sqrt{5})$.

Le modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose datant de 1984 est donc :

$$\begin{cases} \dot{\mathbf{x}} = \mathbf{y} - \mathbf{x}^3 + \mathbf{a}\mathbf{x}^2 - \mathbf{z} + \mathbf{I} \\ \dot{\mathbf{y}} = \mathbf{1} - \mathbf{d}\mathbf{x}^2 - \mathbf{y} \\ \dot{\mathbf{z}} = r[s(\mathbf{x} - \mathbf{x}_1) - \mathbf{z}] \end{cases} \quad \text{avec } \mathbf{a} = \mathbf{3} \text{ et } \mathbf{d} = \mathbf{5}. \quad (2.5)$$

Le système (2.5) peut s'appréhender comme étant un mélange de deux dynamiques, l'une rapide gouvernée par des variables \mathbf{x} et \mathbf{y} , et l'autre lente gouvernée par la seule variable \mathbf{z} . Dans ce modèle,

- \mathbf{x} représente le potentiel de membrane,
- \mathbf{y} représente les flux rapides d'ions à travers la membrane,
- \mathbf{z} représente les flux lents d'ions à travers la membrane
- \mathbf{I} est le courant appliqué à la membrane qui peut aussi être contrôlé au gré d'un expérimentateur,
- r est un paramètre d'échelle qui marque la différence entre les dynamiques rapide et lente. Il doit donc être assez petit et positif (*i.e.* $\mathbf{0} < r < \mathbf{1}$),
- s est le paramètre qui gouverne l'adaptation. Ce paramètre est comme son nom l'indique, très essentiel à la reproduction du comportement de la cellule naturelle.

Du reste les paramètres \mathbf{a} , \mathbf{d} , r et s sont déterminés expérimentalement.

Le neurone est donc assimilable à un système d'équations différentielles ordinaires non-linéaires. Grâce à cette dernière équation ajoutée afin de mettre fin à l'émission continue de potentiels d'action, on peut choisir la valeur des paramètres I , r et s de telle sorte que le système (2.5) produise, par exemple, des poussées de potentiels (oscillations) d'action périodiques ou chaotiques.

2.3 Éléments Mathématiques et Numériques

Dans cette section, nous présentons les outils mathématiques qui sont des bases de l'étude dynamique déterministe et stochastique ayant une concrétisation numérique obligatoire.

2.3.1 Section de Poincaré

De façon assez simplifiée, une section de Poincaré³ est l'intersection d'une orbite dans l'espace des phases d'un système dynamique de dimensions n , avec un certain sous-espace de moindre dimensions, généralement $n - 1$. La section de Poincaré provient donc d'un sous-espace planaire transverse au flot du système. De façon un peu plus pratique, si l'on a à faire à un flot à trois dimensions comme celui de notre système dynamique, la mise en œuvre consiste à considérer d'abord l'orbite du portrait de phases (Γ) et de choisir en conséquence le plan transversal (S) suivant un ensemble d'évolutions données. En prenant initialement un point d'intersection P_0 entre la trajectoire (Γ) et la section (S), on observe le point auquel cette orbite revient au plan (S) pour la première fois. Ce point est nommé (P_1). On reprend l'exercice plusieurs fois, et,

3. nommée en l'honneur de Henri Poincaré.

on obtient ainsi un ensemble de points, $P_0, P_1, \dots, P(n)$ formant la section ou coupe de Poincaré (Figure 2.1). Pour le cas du flot de Hindmarsh-Rose, cette section est une carte à deux dimensions [84, 85, 86, 87, 88, 89]. La transformation qui conduit d'un point P_i au suivant P_{i+1} , est une application continue T de (S) dans lui-même, appelée application de Poincaré. Il est donc possible d'écrire une relation de récurrence⁴ entre les différents points P_i telle que :

$$P_{i+1} = T(P_i) = T(T(P_{i-1})) = T^2(P_{i-1}) = \dots \quad (2.6)$$

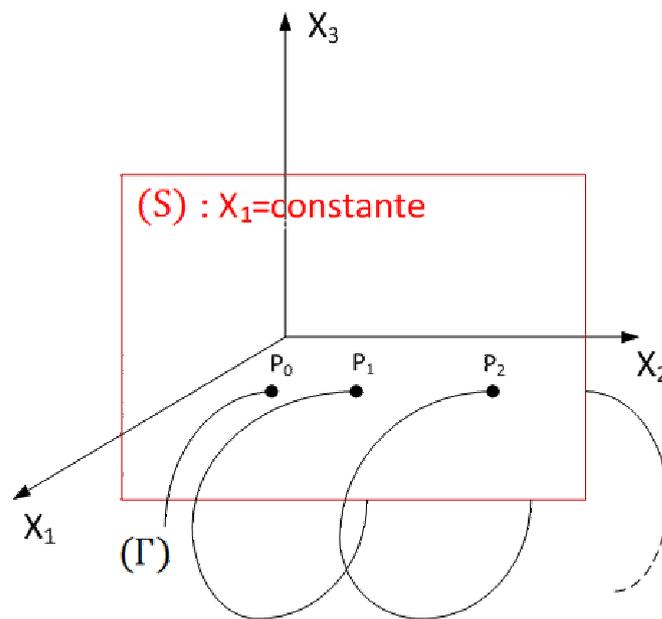


FIGURE 2.1 – Exemple de construction d'une section de Poincaré.

En faisant varier un des paramètres du système (2.17), en l'occurrence r , s ou I , il est possible d'obtenir différents types de section de Poincaré. D'après le type de la section de Poincaré ou encore plus précisément le nombre de points d'intersection, il est tout à fait possible de prédire l'existence de solutions périodiques, de cycles limites ou encore d'orbites chaotiques.

Il est important de préciser que la notion de section de Poincaré est assez fluctuante et dépend fortement du degré de liberté du système mis en jeu. Les coupes de Poincaré obtenues n'ont pas la même signification selon qu'on soit en présence de systèmes à un ou trois degrés de liberté [45, 90]

2.3.2 Diagramme de bifurcations

Étant une particularité de la nonlinéarité, une bifurcation est, comme son nom l'indique un changement qualitatif dans le régime de fonctionnement du système dynamique qui se matérialise par des modifications de la trajectoire. Lors de ce changement, la trajectoire peut évoluer en faisant apparaître

- d'autres points d'équilibre en modifiant éventuellement la nature du point d'équilibre,

4. Quelques propriétés de l'application T sont définies en annexe.

- une période multiple à la période du signal avant la bifurcation,
- une multiplicité de la période du signal (signal quasi-périodique)
- un signal chaotique [91].

Lorsqu'on fait varier un paramètre d'un système non-linéaire, celui-ci pourra changer le régime dynamique dudit système. Le diagramme de bifurcations nous renseigne sur le type de comportement produit par le système en fonction d'un paramètre donné (r , s , ou I en ce qui concerne le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose).

Il existe plusieurs types de bifurcations. Cependant, bien qu'il soit prouvé qu'il existe d'autres types de bifurcations pour le flot (2.17) (comme dans [33] par exemple), nous ne nous intéresserons qu'à la bifurcation faisant ressortir les dédoublements de périodes et la route vers le chaos. Ce type de bifurcation est la plus courante et se manifeste lorsqu'une cascade de dédoublement de période prend place dans le comportement du système. Ce dédoublement de période menant au chaos est encore connue sous le nom de séquence de Feigenbaum, Figure (2.2). La route vers le chaos de Feigenbaum consiste en une succession de bifurcations fourches [91, 92].

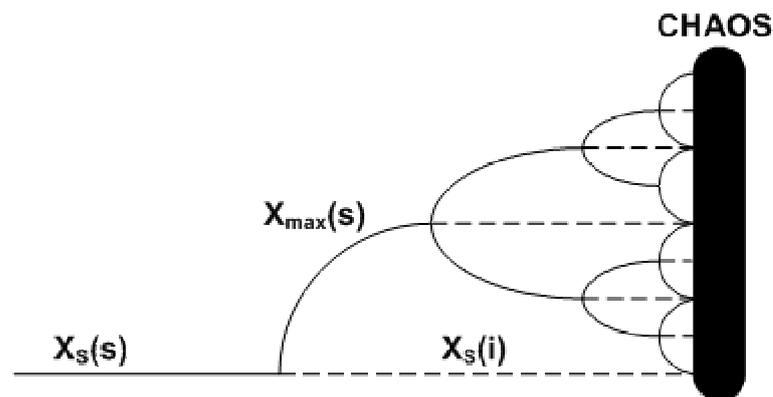


FIGURE 2.2 – Séquence de Feigenbaum [92].

De façon pratique, une méthode efficace de construction d'un diagramme de bifurcation fait intervenir les solutions successives obtenues pour la section de Poincaré à chaque fois que le paramètre de contrôle évolue.

2.3.3 Exposant de Lyapunov

L'exposant de Lyapunov, au même titre que la section de Poincaré et du diagramme de bifurcations, est un outil permettant de prévoir la périodicité, la quasi-périodicité ou la dynamique chaotique d'un système dynamique. Le calcul de l'exposant (ou des exposants) de Lyapunov permet de quantifier la vitesse de dé-corrélation entre deux trajectoires issues de deux conditions initiales infiniment proches par la mesure d'un paramètre de divergence exponentielle.

En effet, certains flots caractéristiques de certains systèmes dynamiques sont très sensibles aux petites variations, que ce soit de leurs conditions initiales ou de l'un de leurs paramètres. Ces variations peuvent rapidement aboutir à d'énormes dissemblances pour des trajectoires initialement presque confondues [91]. Le mathématicien **Lyapunov**⁵ s'est penché sur ce phénomène et a développé une quantité permettant de mesurer la vitesse à laquelle ces petites variations peuvent

5. Aleksandr Mikhailovich Lyapunov.

s'amplifier. Cette quantité nommée Exposant de Lyapunov mesure en fait le degré de sensibilité d'un système dynamique communément notée λ , telle que⁶ :

$$\lambda = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{1}{t} \ln \|\delta X(t)\| \quad (2.7)$$

où $\delta X(t)$ est la solution de l'équation différentielle,

$$\delta \dot{X} = DF(X)\delta X \quad (2.8)$$

L'équation (2.8), appelée équation variationnelle, est associée à l'équation du flot décrivant l'évolution du neurone de Hindmarsh-Rose (équation (2.17)). De façon générale, le vecteur $\overrightarrow{\delta X}$ est le vecteur tangent à la trajectoire. Il évolue dans un espace appelé "Espace tangent" qui peut être identifié à \mathbf{R}^n [93].

Pour la mise en œuvre pratique, après des calculs numériques asymptotiquement fiables, on s'intéresse en réalité à la valeur maximale de λ définie à l'équation (2.7) qui est notée λ_{max} . Le calcul pouvant être repris un très grand nombre de fois afin de tendre vers la notion de limite mathématique [94].

Le signe de l'exposant étant la partie renfermant toutes les propriétés essentielles il est possible d'observer pour le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose :

- Un comportement régulier ou périodique lorsque l'exposant de Lyapunov est inférieur à zéro.
- Un comportement quasi-périodique lorsque l'exposant de Lyapunov est égal à zéro (sensiblement égale à zéro pour des besoins du calcul numérique).
- Un comportement chaotique lorsque l'exposant est strictement positif.

L'apport du calcul de l'exposant de Lyapunov est tel qu'il pourra nous permettre de représenter les zones de chaotité ou de périodicité du comportement neuronal dans un plan composé de deux paramètres ((s, I) par exemple) appelé bassin de chaotité. Les points enregistrés pour le couple de paramètres choisis seront ceux pour lesquels le neurone de Hindmarsh-Rose adopte un mode de fonctionnement désordonné.

2.3.4 Génération numérique du bruit

Dues aux investigations stochastiques qui seront menées au cours de cette thèse, nous présentons la méthode numérique de génération du bruit.

En effet, au cours de nos investigations le bruit utilisé sera exclusivement blanc gaussien noté $\epsilon(t)$ tel que :

$$\langle \epsilon(t) \rangle = 0, \quad (2.9)$$

$$\langle \epsilon(t), \epsilon(t') \rangle = 2D\delta(t - t'). \quad (2.10)$$

En considérant l'influence du bruit blanc gaussien sur un système dont la dynamique est décrite par l'équation différentielle $\dot{x} = f(x) + \epsilon(t)$, l'algorithme de **Box-Mueller** et la méthode d'**Euler** [95, 96, 97], nous permet d'implémenter numériquement la solution du problème différentiel

6. Ici encore il existe une variété de terminologies désignant toutes l'exposant de Lyapunov. Nous avons adopté une définition qui fait agir directement le volet du calcul numérique découlant bien évidemment de la conception mathématique de l'exposant.

2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 20

constitué à partir de deux nombres aléatoires qui sont uniformément distribués dans l'intervalle unitaire.

$$b_1 = \text{nombre aléatoire}, \quad (2.11)$$

$$b_2 = \text{nombre aléatoire}, \quad (2.12)$$

$$\epsilon = [-4D\Delta t \ln(b_1)]^{\frac{1}{2}} \cos(2\pi b_2), \quad (2.13)$$

$$x|_{t+\Delta t} = x + f(x)\Delta t + \epsilon. \quad (2.14)$$

2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose

Un système dynamique, qu'il soit linéaire ou non-linéaire, peut se ramener à la notion de "flot", qui à l'exemple de [84], est génériquement défini par la relation :

$$\frac{dX(t)}{dt} = F(X, t) \quad (2.15)$$

- X est une coordonnée (un point ou un vecteur) de l'espace des phase \mathbf{R}^n .
- $F : \mathbf{R}^n \rightarrow \mathbf{R}^n$, est un champ de vecteur de classe C^n .
- t désigne la variable de temps.

Lorsque F dépend explicitement du temps on parle de "Flot non-autonome", et lorsqu'il ne dépend pas explicitement du temps on parle de "Flot autonome". C'est ce dernier type qui nous intéresse.

2.4.1 Points d'équilibre

Un point d'équilibre pour un système dynamique est un point remarquable de l'espace des phases où la dynamique est réduite à l'état de repos [98]. On appelle donc point d'équilibre, ou point fixe, ou point stationnaire, ou point critique, un point de l'espace des phases de coordonnées X_e tel que,

$$\dot{X}_e = 0, \quad \text{ou encore} \quad F(X_e) = 0. \quad (2.16)$$

Considérons que notre flot $\frac{d}{dt}X = F(X)$, est le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose défini à l'équation (2.5) qu'on peut réécrire comme :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y, z) = y - x^3 + ax^2 - z + I \\ \dot{y} = g(x, y) = 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} = h(x, z) = r[s(x - x_1) - z]. \end{cases} \quad (2.17)$$

En lui appliquant l'équation (2.16) au point d'équilibre $X_e(x_e, y_e, z_e)$, on obtient :

$$\begin{cases} f(x_e, y_e, z_e) = y_e - x_e^3 + ax_e^2 - z_e + I = 0 \\ g(x_e, y_e) = 1 - dx_e^2 - y_e = 0 \\ h(x_e, z_e) = r[s(x_e - x_1) - z_e] = 0. \end{cases} \quad (2.18)$$

Ce qui nous permet d'obtenir l'équation

2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 21

$$x_e^3 + (d - a)x_e^2 + sx_e - sx_1 - I - 1 = 0. \quad (2.19)$$

ou encore,

$$x_e^3 + 2x_e^2 + sx_e - sx_1 - I - 1 = 0. \quad (2.20)$$

dont la solution nous permet d'obtenir l'abscisse x_e du point d'équilibre. Cette équation est solvable grâce à la méthode de Cardan [99, 100] en posant

$$x_e = \xi - \frac{2}{3}. \quad (2.21)$$

L'équation (2.20) est ainsi réduite en,

$$\xi^3 + p\xi + q = 0, \quad (2.22)$$

avec,

$$p = s - \frac{4}{3} \quad \text{et} \quad q = -\frac{11}{27} - \frac{2}{3}s - sx_1 - I. \quad (2.23)$$

Le discriminant de l'équation (2.22) s'écrit comme suit :

$$\Delta = q^2 + \frac{4}{27}p^3 = \left(-\frac{11}{27} - \frac{2}{3}s - sx_1 - I\right)^2 + \frac{4}{27}\left(s - \frac{4}{3}\right)^3. \quad (2.24)$$

Nous étudierons le signe de Δ en fonction des paramètres s et I afin d'avoir une vue assez large sur le nombre de points d'équilibre. En effet, d'après la méthode de Cardan, en s'intéressant uniquement aux solutions réelles, si :

– Δ est positif, alors, on a une seule solution réelle,

$$x_{e0} = \sqrt[3]{\frac{-q + \sqrt{\Delta}}{2}} + \sqrt[3]{\frac{-q - \sqrt{\Delta}}{2}} \quad (2.25)$$

– Δ est nul, alors, on a deux solutions réelles,

$$\begin{cases} x_{e0} = \frac{3q}{p} \\ x_{e1} = -\frac{3q}{2p}. \end{cases} \quad (2.26)$$

– Δ est négatif, alors, on a trois solutions réelles données par,

$$x_{ek} = 2\sqrt{\frac{-p}{3}} \cos \left[\frac{1}{3} \left(\frac{-q}{2} \sqrt{\frac{27}{-p^3}} \right) + \frac{2k\pi}{3} \right] \quad \text{avec} \quad k \in \{0, 1, 2\} \quad (2.27)$$

Le plus important dans le concept de "point d'équilibre" n'est pas de savoir que la dynamique du système en ce point "fixe" est stationnaire, mais de savoir comment évolue la dynamique du système au voisinage de ce point d'équilibre. Ceci amène à étudier de la stabilité de ce point d'équilibre.

2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 22

2.4.2 Stabilité des points d'équilibre

Afin d'étudier la stabilité autour d'un point d'équilibre, il est nécessaire de linéariser le flot correspondant au voisinage du point d'équilibre. De façon pratique, on déplace infinitésimalement le point d'équilibre de sa position naturelle en créant une petite perturbation à son voisinage. Ainsi, un point situé dans un voisinage élémentaire du point d'équilibre pourra s'écrire,

$$X = X_e + \delta X. \quad (2.28)$$

Permettant ainsi un développement de Taylor autour du point d'équilibre au premier ordre [84, 101, 102],

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt}(X_e + \delta X) &= F(X_e + \delta X) \\ \frac{d}{dt}X_e + \frac{d}{dt}\delta X &= F(X_e) + \delta X \frac{\partial F}{\partial X} \Big|_{X=X_e} \\ \delta \dot{X} &= DF(X_e)\delta X \end{aligned} \quad (2.29)$$

où $DF(X_e)$ est la matrice jacobienne du flot au point de l'espace des phases de coordonnées X_e ⁷.

$$DF(X_e) = \left(\begin{array}{ccc} \frac{\partial f(x,y,z)}{\partial x} & \frac{\partial f(x,y,z)}{\partial y} & \frac{\partial f(x,y,z)}{\partial z} \\ \frac{\partial g(x,y)}{\partial x} & \frac{\partial g(x,y)}{\partial y} & \frac{\partial g(x,y)}{\partial z} \\ \frac{\partial h(x,z)}{\partial x} & \frac{\partial h(x,z)}{\partial y} & \frac{\partial h(x,z)}{\partial z} \end{array} \right) \Big|_{X=X_e}, \quad (2.30)$$

ou encore,

$$DF(X_e) = DF(x_e, y_e, z_e) = \left(\begin{array}{ccc} 6x_e - 3x_e^2 & 1 & -1 \\ -10x_e & -1 & 0 \\ rs & 0 & -r \end{array} \right). \quad (2.31)$$

La matrice jacobienne ainsi évaluée au point d'équilibre, donne une approximation linéaire du comportement du système au voisinage de ce point. La stabilité du flot est donc déterminée par la nature des valeurs propres de la matrice jacobienne au voisinage du point d'équilibre.

Les valeurs propres s'obtiennent grâce au jacobien de la matrice (2.31) qui est en fait le polynôme caractéristique,

$$P(\lambda, r, s) = -\lambda^3 + \lambda^2(-3x_e^2 + 6x_e - 2) + \lambda[-6x_e^2 + 22x_e - r(1+s)] + r(-3x_e^2 + 16x_e - s) = 0. \quad (2.32)$$

En résolvant l'équation $P(\lambda, r, s) = 0$, on détermine les valeurs propres. En fonction de la nature des valeurs propres, le point d'équilibre peut être du type hyperbolique ou non-hyperbolique [103].

En effet, si toutes les valeurs propres de la matrice jacobienne ont des parties réelles non nulles, l'équilibre est dit hyperbolique. Les équilibres hyperboliques sont robustes dans ce sens que, de très petites perturbations ρ , ne changent pas qualitativement le portrait de phase dans une région proche dudit équilibre, mais simplement déplacent le point d'équilibre d'une très petite valeur proportionnelle à ρ . Du reste, pour un flot à trois EDO, on peut distinguer quatre types différents d'équilibres hyperboliques :

7. il existe dans la littérature d'autres notations pour la matrice jacobienne.

2.4 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 23

- Un Nœud, lorsque toutes les valeurs propres sont réelles et ont le même signe. Le Nœud est stable (respectivement instable) si toutes les valeurs propres sont négatives (respectivement positives).
- Un point selle, lorsque toutes les valeurs propres sont réelles et qu'au moins l'une d'entre elle ait un signe différent des autres. Les points selles sont toujours instables.
- Un Nœud-Foyer, lorsqu'il existe une valeur propre réelle et une paire de valeurs propres complexes conjuguées. Il faudrait en plus que toutes les valeurs aient leurs parties réelles de même signe. L'équilibre est stable, (respectivement instable) si toutes les parties réelles sont négatives (respectivement positives).
- Foyer-Selle lorsqu'il existe une valeur propre réelle et deux valeurs propres complexes conjuguées. En plus, la valeur propre réelle a un signe opposé à celui de la partie réelle d'une des valeurs propres complexes. Cet équilibre est toujours instable.

Si par contre une seule des valeurs propres de la matrice jacobienne est nulle ou a une partie réelle nulle, l'équilibre est dit non-hyperbolique. Les équilibres non-hyperboliques ne sont pas robustes (le système n'étant pas structurellement stable) en ceci que de petites perturbations peuvent entraîner des bifurcations de l'équilibre en question en changeant de stabilité, en disparaissant ou encore en s'éclatant en plusieurs autres équilibres. Ces équilibres permettent à priori d'entrevoir des comportements pour le moins complexes, pouvant survenir dans la dynamique du système [104, 105, 106]. On distingue trois grands types d'équilibres non-hyperboliques,

- Le point d'équilibre dit centre. Ce type d'équilibre survient lorsque le système a seulement deux valeurs propres purement imaginaires. Dans les systèmes linéaires, les centres possèdent des familles d'orbites concentriques autour d'eux. Généralement, les centres sont utilisés uniquement dans le contexte des systèmes bidimensionnels ou hamiltoniens. Les centres ne sont pas asymptotiquement stables. Une paire de valeurs propres purement imaginaires interviennent également dans les bifurcations d'Andronov-Hopf bien que, due à la nonlinéarité, le voisinage de ce type d'équilibre ressemble à un foyer qui pourra être asymptotiquement stable (bifurcation super-critique d'Andronov-Hopf) ou tout simplement instable (bifurcation sous-critique d'Andronov-Hopf).
- Le point d'équilibre selle-nœud. Ce type d'équilibre est rencontré dans les systèmes non-linéaires avec une valeur propre nulle. Lorsqu'un point selle et un Nœud se rapprochent l'un de l'autre, ils fusionnent en seul point et disparaissent. Les points selle-nœud sont toujours instables.
- Le point d'équilibre dit de Bogdanov-Takens, qui est rencontré dans les systèmes non-linéaires avec deux valeurs propres nulles amenant le système dans des bifurcations du même nom. Cet équilibre est instable.

Il est bien connu que les systèmes dynamiques non-linéaires présentent des comportements asymptotiquement divergents (chaotiques) soit pour une variation infime de l'un ou de plusieurs de ses paramètres, soit pour une variation infime des conditions initiales.⁸ Il existe une grande variété de méthodes mathématiques permettant de prévoir les comportements chaotiques des systèmes dynamiques. Dans les paragraphes qui suivent, nous en aborderons quelques-unes qui ont un rapport étroit avec l'étude dynamique du système de Hindmarsh-Rose à trois dimensions. Nous parlerons ainsi de la section de Poincaré, du diagramme de bifurcations et de l'exposant de Lyapunov.

8. effet papillon décrit par E.Lorenz en 1972.

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose

La dynamique du neurone présente d'autres caractéristiques captivantes si on le considère comme étant baigné d'une multitude de congénères sans pour autant s'intéresser à comment ils interagissent tous ensemble.

En effet, il est bien établi que l'émission du potentiel d'action par le neurone ne peut se faire que lorsqu'un stimulus suffisant est appliqué à la membrane neuronale. Aussi, la transmission du potentiel d'action par un neurone dépend de la dépolarisation induite par le neurone qui le procède sur le chemin de l'influx nerveux. Le neurone, de façon naturelle, est connecté par ses dendrites à plusieurs autres neurones et procède à la sommation de tous les signaux qu'il reçoit afin de, à son tour, faire circuler l'information électrique si celle-ci est bien évidemment convenable à la dépolarisation. Ainsi, il devient essentiel de considérer un neurone comme étant le réceptacle de plusieurs influences électriques qui ne sont pas toutes similaires avec des différences certes pas très poussées, mais surtout aléatoires [107].

La notion d'influence aléatoire en appelle à celle du bruit qui impose donc à un neurone des effets stochastiques. Le courant I présent dans la quasi-totalité des modèles mathématiques neuronaux s'avère être un des moyens les plus en adéquation avec la physiologie fonctionnelle du neurone de matérialiser les effets stochastiques sur celui-ci. Le courant I constitue l'excitation reçue par la cellule nerveuse provenant de ses propres courants ioniques transmembranaires fortement corrélé aux courants ioniques transmembranaires des cellules auxquelles il est connecté, et contrôlable par un expérimentateur. Pour simuler la réalité physiologique du modèle neuronal de Hindmarsh-Rose, on peut intégrer le comportement de ses voisins immédiats en introduisant un processus aléatoire qui refléterait la variabilité du système résultant des nombreux voisins réels du neurone d'intérêt [107, 108]. Sans pour autant aborder la notion de réseau, puisqu'un neurone est en réalité entouré d'autres neurones, le bruit ferait donc référence aux fluctuations électriques au sein d'une population de neurone. La plupart de ces fluctuations surviennent en dessous du voltage seuil requis pour la création d'un potentiel d'action mais, quelques fois, elles peuvent être aussi présentes sous la forme de potentiels d'action [109, 110]. Le bruit dans l'activité neuronale est d'autant plus incontournable que ses sources sont variées. Par exemple on peut distinguer :

- la source synaptique,
 - la source de conductance ioniques,
 - la source thermique,
 - la source de connectivité statique,
- et bien d'autres sources encore [111].

De ce fait, le courant appliqué au neurone serait désormais un "courant effectif", I_{eff} , lui-même constitué du courant "classique", I , conjugué au processus aléatoire $\epsilon(t)$ utilisé pour traduire les effets stochastiques auxquels est sujet le neurone suivant l'équation

$$I_{eff} = I + \epsilon(t). \quad (2.33)$$

Le processus $\epsilon(t)$ est un bruit blanc gaussien [96, 112] d'amplitude D et défini par les propriétés présentées aux équations (2.9) et (2.10). Le processus stochastique est un bruit blanc gaussien puisque ses propriétés statistiques sont appropriées pour reproduire la réalité complexe exprimée par un neurone sous l'influence de son environnement. D'après ce qui précède, nous considérons juste le cas où le bruit blanc est introduit dans le système à travers le potentiel électrique membranaire. Ceci permet d'écrire les équations du système de Hindmarsh-Rose stochastique tel que :

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 25

$$\begin{cases} \dot{x} = y - x^3 + ax^2 - z + I_{eff} \\ \dot{y} = 1 - dx^2 - y \\ \dot{z} = r[s(x - x_1) - z]. \end{cases} \quad (2.34)$$

L'étude de la dynamique stochastique d'un oscillateur non-linéaire se réduit très généralement à l'étude des bifurcations pouvant survenir au cours de l'évolution du système. Le comportement stochastique du neurone de Hindmarsh-Rose analysé dans cette thèse se fera suivant les deux principaux axes d'études faisant intervenir le bruit à savoir la bifurcation phénoménologique ou P-bifurcation, et la bifurcation dynamique ou D-bifurcation [112].

2.5.1 Bifurcation phénoménologique

a - Définition : P-Bifurcation

En physique, la majorité des processus aléatoires ou processus de **Markov**⁹ sont représentés par des densités de probabilités qui expriment alors des lois de probabilité des états du système à partir, éventuellement, d'une condition initiale telle une densité de masse ou de courant [113, 114]. Les états du système peuvent être déterminés en considérant des positions particulières du système comme les points d'équilibre par exemple. La P-Bifurcation matérialise les changements topologiques significatifs de la densité de probabilité initiale du processus aléatoire sous l'effet de l'intensité du bruit ou paramètre de diffusion dans le temps [115]. Les changements de la densité de probabilité si elle est stationnaire sont étudiées en fonction d'un paramètre du système ou du coefficient de diffusion.

b - Mise en œuvre

Afin de connaître les bifurcations de la densité de probabilité, il est important de savoir l'expression explicite de la densité de probabilité elle-même. Cependant, pour beaucoup de systèmes non-linéaires existants, la résolution des équations différentielles dont la densité de probabilité est solution, proposent des obstacles sérieux et parfois impossibles à lever actuellement. Pour certains systèmes dynamiques, il est parfaitement possible d'obtenir la forme analytique de la densité de probabilité en appliquant la méthode dite "Averaging Stochastic" [116]. Cependant, la méthode la plus utilisée quand il s'agit de déterminer la densité de probabilité d'un système stochastique est l'équation de Fokker-Planck [117].

L'équation de Fokker-Planck est une équation aux dérivées partielles que doit satisfaire la densité de probabilité d'un processus de **Markov**. À l'origine, une forme simplifiée de cette équation a permis d'étudier le mouvement brownien. Comme la plupart des équations aux dérivées partielles, elle ne donne des solutions explicites que dans des cas bien particuliers portant à la fois sur la forme de l'équation et sur la forme du domaine où elle est étudiée. Elle est ainsi nommée en l'honneur d'**Fokker** et de **Planck**, les physiciens qui l'ont proposée pour la première fois.

En appliquant l'équation de Fokker-Planck au système (2.34), on obtient une EDP avec trois variables dont la résolution analytique est particulièrement ardue. Seule une analyse numérique de cette équation aux dérivées partielles pourra être menée moyennant certaines simplifications. La méthode numérique dite des "différences finies" nous permettra de trouver les bifurcations de la densité de probabilité [118, 119, 120].

Comme nous l'avons remarqué à la section 2.2, le modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose peut être conçu comme étant la combinaison de deux sous-systèmes. Le sous-système lent,

9. Andreï Markov

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 26

gouverné par la variable z sera négligé dans le cadre de l'étude dynamique des effets stochastiques sur le neurone (particulièrement la P-bifurcation). En effet, le coefficient d'échelle, r étant très petit, la méthode asymptotique propose de considérer $\dot{z} = 0$ [121, 122]. De ce fait, l'équation (2.34) peut être réécrite de la manière suivante :

$$\begin{cases} \dot{x} = f_1(x, y) = y - x^3 + ax^2 - z + I_{eff} \\ \dot{y} = f_2(x, y) = 1 - dx^2 - y. \end{cases} \quad (2.35)$$

La densité de probabilité $P(t, x, y)$ dans le cadre non-stationnaire s'écrit :

$$\frac{\partial P(t, x, y)}{\partial t} = \sum_{i=1}^2 \frac{\partial [-f_i(x, y)P(t, x, y)]}{\partial x_i} + \sum_{i=1}^2 \sum_{j=1}^2 \frac{\partial^2 [D_{ij}P(t, x, y)]}{\partial x_i \partial x_j}. \quad (2.36)$$

Où $(x_1, x_2) \equiv (x, y)$ and D_{ij} est la matrice de diffusion donnée par :

$$\begin{pmatrix} D & 0 \\ 0 & 0 \end{pmatrix}. \quad (2.37)$$

L'équation de Fokker-Planck pour le système asymptotique décrit par l'équation (2.35) est donc :

$$\frac{\partial P(t, x, y)}{\partial t} = \frac{\partial [-f_1(x, y)P(t, x, y)]}{\partial x} + \frac{\partial [-f_2(x, y)P(t, x, y)]}{\partial y} + D \frac{\partial^2 P(t, x, y)}{\partial x^2}. \quad (2.38)$$

Les expressions des fonctions f_1 et f_2 sont données au système (2.35). La résolution analytique de l'équation (2.38) est tout simplement utopique à l'heure actuelle. Pour établir la bifurcation phénoménologique, il est nécessaire de passer par la résolution numérique. La méthode de résolution par différences finies que nous adoptons se fera en utilisant la particularité de la différenciation par directions alternées. Cette méthode de résolution appelle la considération des pas intermédiaires (*time splitting*) qui permet d'écrire :

$$\frac{\partial P}{\partial t} = L_1 P + L_2 P + L_3 P. \quad (2.39)$$

L'introduction des opérateurs L_i permet de simplifier la construction linéaire des différentes équations du système en brisant l'équation (2.39) en trois directions, permettant donc d'envisager une résolution progressive en trois étapes. On a :

$$\begin{cases} L_1 u = -\frac{\partial}{\partial x} [f_1 u] \\ L_2 u = -\frac{\partial}{\partial y} [f_2 u] \\ L_3 u = \frac{\partial^2}{\partial x^2} [D u]. \end{cases} \quad (2.40)$$

Nous supposons que pour chacun des L_i , il existe un schéma différentiel correct permettant d'aller de $U(t_n)$ à $U(t_{n+1})$, si ce L_i était le seul terme à droite dans l'équation (2.39), c'est-à-dire qu'il existe des schémas U_1 , U_2 et U_3 (correspondants respectivement à L_1 , L_2 et L_3) tels que :

$$\begin{cases} u^{n+1} = U_1(u^n, \Delta t), \\ u^{n+1} = U_2(u^n, \Delta t), \\ u^{n+1} = U_3(u^n, \Delta t) \end{cases} \quad (2.41)$$

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 27

La méthode des temps intermédiaires consiste alors à écrire :

$$\begin{cases} u^{n+\frac{1}{3}} = U_1(u^n, \Delta t), \\ u^{n+\frac{2}{3}} = U_2(u^{n+\frac{1}{3}}, \Delta t), \\ u^{n+1} = U_3(u^{n+\frac{2}{3}}, \Delta t) \end{cases} \quad (2.42)$$

c - Schéma Implicite

La méthode des différences finies peut s'effectuer à l'aide de plusieurs schémas de différenciation tels que le schéma explicite, implicite ou de Lax [118]. D'après l'étude concernant la stabilité des différents schémas différentiels couramment utilisés et présentés à l'annexe A, nous portons notre choix sur le schéma implicite qui offre des solutions intéressantes en termes de stabilité. Le schéma implicite sera décliné en un schéma arrière d'ordre 1 pour évaluer les dérivées premières temporelle et d'espace, et un schéma centré d'ordre 2 pour évaluer la dérivée seconde spatiale [123].

d - Vérification de la stabilité

La stabilité du schéma différentiel choisi sera testée pour chaque direction par la méthode d'analyse de la stabilité de Von Neumann [124]. L'analyse de Von Neumann est locale : on suppose que les coefficients de l'équation aux différences finies varient si lentement qu'ils peuvent être considérés constants en espace et en temps. Dans ce cas, les solutions indépendantes ("modes propres") de l'équation aux différences finies sont toutes de la forme :

$$u_j^n = \xi^n \exp(ikj\Delta x) \quad (2.43)$$

où : $k \in \mathbf{R}$, est un nombre d'onde spatial et $\xi = \xi(k)$ est un nombre complexe dépendant de k . La dépendance par rapport au temps d'un mode propre est alors décidée par la puissance de ξ . Par conséquent, les équations aux différences finies sont stables si :

$$\forall k, |\xi(k)| \leq 1. \quad (2.44)$$

Généralement, les schémas utilisés pour résoudre les équations aux dérivées partielles avec la méthode des différences finies doivent être stables pour le cas idéal. Cependant, des schémas conditionnellement stables offrent aussi des descriptions réalistes de la solution de l'équation.

– **Première direction** : $L_1 P = \frac{\partial}{\partial x}(-f_1 P)$

D'après la méthode des pas intermédiaires décrite à l'équation (2.42), on peut écrire :

$$\left(\frac{\partial P}{\partial x}\right)_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} = \left[\frac{\partial}{\partial x}(-f_1 P)\right]_{i,j}^{n+\frac{1}{3}}, \quad (2.45)$$

ou encore

$$P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} = P_{i,j}^n - \alpha f_{1_{i+1,j}} P_{i+1,j}^{n+\frac{1}{3}} + \alpha f_{1_{i-1,j}} P_{i-1,j}^{n+\frac{1}{3}}, \quad (2.46)$$

avec $\alpha = \frac{\Delta t}{2\Delta x}$.

En se servant de l'analyse de la stabilité de Von Neumann, on pose :

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 28

$$P_{i,j}^n = \xi^n \exp(\iota k l \Delta x) \quad (2.47)$$

En remplaçant l'équation (2.47) dans l'équation (2.46), on obtient :

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{1 + \alpha(f_{1_{i+1,j}} - f_{1_{i-1,j}}) \cos(k\Delta x) + \iota\alpha(f_{1_{i+1,j}} + f_{1_{i-1,j}}) \sin(k\Delta x)} \quad (2.48)$$

Pour que ce schéma soit stable, il suffit d'avoir par exemple¹⁰,

$$[1 + \alpha(f_{1_{i+1,j}} - f_{1_{i-1,j}}) \cos(k\Delta x)] \geq 1 \quad (2.49)$$

Le schéma implicite est donc conditionnellement stable pour la première direction, la stabilité dépendant des paramètres du système. Par ailleurs, la stabilité du schéma pour la première condition peut nettement être améliorée et ceci, indépendamment des paramètres du système si α est numériquement très petit devant 1.

– **Deuxième direction** : $L_2 P = \frac{\partial}{\partial y}(-f_2 P)$

Posons

$$-f_2(x, y) = y - h(x). \quad (2.50)$$

On a :

$$\left(\frac{\partial P}{\partial x}\right)_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} = \left[\frac{\partial}{\partial x}((y-h)P)\right]_{i,j}^{n+\frac{2}{3}}. \quad (2.51)$$

ou encore

$$P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} = P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} + \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j+1} - h_i)P_{i,j+1}^{n+\frac{2}{3}} - \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j-1} - h_i)P_{i,j-1}^{n+\frac{2}{3}}. \quad (2.52)$$

La condition de Von Neumann permet d'obtenir,

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{1 - \Delta t \sin(k\Delta y) - \iota \frac{\Delta t}{\Delta y}(y_j - h_i) \sin(k\Delta y)}. \quad (2.53)$$

Le schéma implicite est conditionnellement stable pour la seconde direction. La stabilité dépendant des paramètres du système.

– **Troisième direction** : $L_3 P = \frac{\partial^2}{\partial x^2}(DP)$

$$\left(\frac{\partial P}{\partial x}\right)_{i,j}^{n+1} = \left[\frac{\partial^2}{\partial x^2}(DP)\right]_{i,j}^{n+1}, \quad (2.54)$$

ou encore

$$P_{i,j}^{n+1} = P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} + D \frac{\Delta t}{\Delta x^2} (P_{i+1,j}^{n+1} - 2P_{i,j}^{n+1} + P_{i-1,j}^{n+1}). \quad (2.55)$$

La condition de Von Neumann donne,

10. Il est important de préciser que dans les formules 2.47 et 2.48, le "l" qui n'est pas en indice est le nombre complexe imaginaire pur. Ceci représente une terminologie que nous adoptons au cours de nos développements.

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 29

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{1 + 2D \frac{\Delta t}{\Delta x^2} \sin^2\left(\frac{k\Delta x}{2}\right)}. \quad (2.56)$$

Le schéma implicite est donc inconditionnellement stable pour la troisième direction.

e - Discrétisation et forme matricielle

Le maillage spatial est constitué de $(2N+1) \times (2N+1)$ nœuds. Les pas spatiaux de discrétisation sont : $\Delta x = \frac{L_1}{2N}$ et $\Delta y = \frac{L_2}{2N}$. L_1 et L_2 sont les longueurs des directions en x et y de l'équation (2.35) obtenues par intégration.

– Première direction

D'après l'équation (2.46), on sait que

$$P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} - P_{i,j}^n = -\frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{1_{i+1,j}} P_{i+1,j}^{n+\frac{1}{3}} + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{1_{i-1,j}} P_{i-1,j}^{n+\frac{1}{3}}. \quad (2.57)$$

En posant $a_1 = -\frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{1_{i+1,j}}$ et $a_2 = \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{1_{i-1,j}}$, on obtient

$$P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} + a_1 P_{i+1,j}^{n+\frac{1}{3}} - a_2 P_{i-1,j}^{n+\frac{1}{3}} = P_{i,j}^n. \quad (2.58)$$

Pour chaque indice j et n fixés, choisis que nous définissons arbitrairement afin de déterminer la forme matricielle, on peut écrire,

$$A_1 P^{n+\frac{1}{3}} = P^n, \quad (2.59)$$

qui peut être détaillée pour les indices fixés comme,

$$\begin{pmatrix} 1 & a_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & -a_2 & 1 & a_1 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & -a_2 & 1 & a_1 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & -a_2 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_{1,j}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{2,j}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{3,j}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{4,j}^{n+\frac{1}{3}} \\ \vdots \\ P_{2N,j}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{2N+1,j}^{n+\frac{1}{3}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P_{1,j}^n \\ P_{2,j}^n \\ P_{3,j}^n \\ P_{4,j}^n \\ \vdots \\ P_{2N,j}^n \\ P_{2N+1,j}^n \end{pmatrix}, \quad (2.60)$$

avec bien évidemment,

$$A_1 = \begin{pmatrix} 1 & a_1 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & -a_2 & 1 & a_1 & 0 & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & -a_2 & 1 & a_1 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & -a_2 & 1 & a_1 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & -a_2 & 1 \end{pmatrix} \quad (2.61)$$

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 30

– Deuxième direction

En omettant le changement de variable effectué en (2.50), on sait d'après l'équation (2.52) que

$$P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} - P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} = -\frac{\Delta t}{2\Delta y} f_{2i,j+1} P_{i,j+1}^{n+\frac{2}{3}} + \frac{\Delta t}{2\Delta y} f_{2i,j-1} P_{i,j-1}^{n+\frac{2}{3}}. \quad (2.62)$$

En posant $a_3 = \frac{\Delta t}{2\Delta y} f_{2i,j+1}$ et $a_4 = \frac{\Delta t}{2\Delta y} f_{2i,j-1}$, on obtient

$$P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} + a_3 P_{i,j+1}^{n+\frac{2}{3}} - a_4 P_{i,j-1}^{n+\frac{2}{3}} = P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}}. \quad (2.63)$$

La forme matricielle permettant de compléter l'étape de la deuxième direction est donc :

$$A_2 P^{n+\frac{2}{3}} = P^{n+\frac{1}{3}}. \quad (2.64)$$

Ou encore,

$$\begin{pmatrix} 1 & a_3 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & -a_4 & 1 & a_3 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & -a_4 & 1 & a_3 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & -a_4 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} P_{i,1}^{n+\frac{2}{3}} \\ P_{i,2}^{n+\frac{2}{3}} \\ P_{i,3}^{n+\frac{2}{3}} \\ P_{i,4}^{n+\frac{2}{3}} \\ \vdots \\ P_{i,2N}^{n+\frac{2}{3}} \\ P_{i,2N+1}^{n+\frac{2}{3}} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} P_{i,1}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{i,2}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{i,3}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{i,4}^{n+\frac{1}{3}} \\ \vdots \\ P_{i,2N}^{n+\frac{1}{3}} \\ P_{i,2N+1}^{n+\frac{1}{3}} \end{pmatrix}, \quad (2.65)$$

avec

$$A_2 = \begin{pmatrix} 1 & a_3 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & -a_4 & 1 & a_3 & 0 & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & -a_4 & 1 & a_3 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & -a_4 & 1 & a_3 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & -a_4 & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.66)$$

– Troisième direction

On sait d'après l'équation (2.55) que

$$P_{i,j}^{n+1} - P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} = D \frac{\Delta t}{\Delta x^2} P_{i+1,j}^{n+1} - 2D \frac{\Delta t}{\Delta x^2} P_{i,j}^{n+1} + D \frac{\Delta t}{\Delta x^2} P_{i-1,j}^{n+1}. \quad (2.67)$$

En posant $a_5 = D \frac{\Delta t}{\Delta x^2}$, on obtient

$$(1 + a_5) P_{i,j}^{n+1} - a_5 P_{i+1,j}^{n+1} - a_5 P_{i-1,j}^{n+1} = P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}}. \quad (2.68)$$

2.5 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 31

La résolution de l'équation différentielle à la troisième direction se fait par l'entremise de l'équation :

$$A_3 P^{n+1} = P^{n+\frac{2}{3}}, \quad (2.69)$$

avec

$$A_3 = \begin{pmatrix} 1 + 2a_5 & -a_3 & 0 & \dots & \dots & \dots & 0 \\ -a_5 & 1 + 2a_5 & -a_5 & 0 & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -a_5 & 1 + 2a_5 & -a_5 & 0 & \dots & 0 \\ \vdots & \vdots & -a_5 & 1 + 2a_5 & -a_5 & 0 & \vdots \\ \dots & \dots & \dots & -a_5 & 1 + 2a_5 & -a_5 & 0 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & -a_5 & 1 + 2a_5 & -a_5 \\ 0 & \dots & \dots & \dots & 0 & -a_5 & 1 + 2a_5 \end{pmatrix}. \quad (2.70)$$

Les trois étapes de résolution ainsi déterminées permettent d'établir les bifurcations de la densité de probabilité du neurone de Hindmarsh-Rose sous les effets stochastiques en partant, comme annoncé, d'un bruit blanc gaussien de la forme [125],

$$P(t = 0, x, y) = \frac{1}{2\pi\sigma_1\sigma_2} \exp\left[-\frac{(x - \mu_1)^2}{2\sigma_1^2}\right] \exp\left[-\frac{(y - \mu_2)^2}{2\sigma_2^2}\right] \quad (2.71)$$

. Les paramètres σ_1 , σ_2 , μ_1 et μ_2 seront fixés à la lumière du comportement du système (2.35) et du maillage du domaine de résolution.

2.5.2 Bifurcation Dynamique

a - Définition : D-Bifurcation

La bifurcation dynamique ou D-bifurcation concerne les systèmes différentiels dynamiques aléatoires qui possèdent pour un ensemble de valeur d'un même paramètre β , une mesure invariante v_β . S'il existe au voisinage proche ou lointain de β une valeur β_D telle que pour la mesure de l'invariant v_β on trouve une valeur v_β^D telle que $v_\beta^D \neq v_\beta$, on désigne ce changement de bifurcation dynamique et la valeur β_D est un point de bifurcation dynamique. Particulièrement, la D-bifurcation correspond à un changement dans le spectre de Lyapunov associé à une mesure invariante de **Markov**. Chercher une bifurcation dynamique s'apparente à chercher une bifurcation d'une mesure invariante à la manière de la recherche de la stabilité d'un point fixe dans un système dynamique autonome déterministe. Les D-bifurcations sont utilisées pour définir le concept de robustesse stochastique à travers la notion d'équivalence stochastique [115].

b - Mise en œuvre

De façon un peu plus concrète, chercher une D-bifurcation ou un point de D-bifurcation, consiste à rechercher la valeur du paramètre sollicité dans le système pour laquelle le plus grand exposant de Lyapunov du système change de signe. Contrairement au cas déterministe, le changement du plus grand exposant de Lyapunov n'est plus une valeur fluctuante et capricieuse à un tel point que soit le système passe d'un état instable à un autre stable, et vice-versa sous l'effet des influences aléatoires.

Dans cette thèse, nous nous proposons de retrouver numériquement les D-bifurcations associées aux changement du spectre de Lyapunov du système dynamique de Hindmarsh-Rose

défini à l'équation (2.34). Le neurone étant sujet aux effets stochastiques, il est important de générer numériquement le bruit blanc gaussien. À partir de deux nombres aléatoires b_1 et b_2 , uniformément repartis dans l'intervalle $[0; 1]$ et de l'algorithme de Box-Mueller [96, 97], nous générons une séquence gaussienne normalisée. Nous utilisons la méthode d'intégration numérique de Euler (équations (2.11) à (2.14)), adéquate pour les équations différentielles stochastiques, pour résoudre le système (2.34) qui se décline entièrement dans le procédé

$$\begin{cases} \epsilon |_{\Delta t} = \sqrt{-4D\Delta t \ln(b_1)} \cos(2\pi b_2) \\ x |_{t+\Delta t} = x + (y - x^3 + ax^2 - z + I)\Delta t + \epsilon |_{\Delta t} \\ y |_{t+\Delta t} = y + (1 - dx^2 - y)\Delta t \\ z |_{t+\Delta t} = z + \left(r[s(x - x_1) - z] \right) \Delta t. \end{cases} \quad (2.72)$$

Le but final étant de faire apparaître les variations de l'exposant de Lyapunov maximal (équation (2.7)) en fonction des variations du coefficient de diffusion tout en lui adjoignant les variations éventuelles de l'un des paramètres r , s ou I . Le calcul étant repris 50 fois, si la valeur maximale de l'exposant de Lyapunov prend une valeur telle que $\lambda_{max} < 0$, l'activité neuronale est stable ou périodique. Dans le cas contraire l'activité neuronale est simplement imprévisible.

2.6 Introduction aux Réseaux neuronaux

Les sections précédentes nous ont permis de situer le contexte mathématique dans lequel nous comptons analyser et appréhender le comportement d'un neurone modélisé par les équations mathématiques de Hindmarsh-Rose. Le neurone est l'entité fondamentale du système nerveux. Dans l'optique d'analyser le système nerveux, il est donc essentiel de cerner les mécanismes qui régissent le fonctionnement de la cellule nerveuse. À présent, nous entreprenons l'étude du comportement collectif des neurones au sein d'un réseau, ce qui constitue un substitut mathématique à l'étude du système nerveux dans le sens de la propagation du signal électrochimique qui est la clé de voûte du fonctionnement du système nerveux.

En effet, à travers le signal électrochimique véhiculé par les neurones, le système nerveux gère les informations sensorielles, coordonne les mouvements musculaires et régule le fonctionnement des autres organes. Chez les animaux dotés d'un cerveau limbique, il régule également les émotions et chez ceux doté d'un cerveau cognitif, il est le siège de l'intellect [4].

Dans la plupart des ouvrages traitant de ce sujet, il est aisé de constater que le système nerveux est composé de deux types cellulaires : les neurones et les cellules gliales¹¹. Les neurones constituent la partie active du système nerveux (transmission et traitement de signaux), alors que les cellules gliales assurent une fonction de support (protection, métabolisme, recyclage). En dehors des microglies, ces cellules sont générées à partir d'un progéniteur commun, la cellule souche neuronale.

Mais aussi et surtout, il existe un compartiment absolument essentiel à l'activité vitale du système nerveux, l'espace synaptique entre deux neurones ou encore la synapse. La synapse est le siège de l'interaction entre deux neurones et partant, le lien nécessaire à l'acheminement de l'information électrochimique le long du système nerveux, qu'il soit central ou périphérique. Ceci permet d'affirmer d'un point de vu interactif que, le réseau neuronal est constitué de l'assemblage de neurones et de synapses.

11. Le travail mené au cours de cette investigation ne concerne pas les cellules gliales qui ne participent pas à la propagation du signal électrochimique bien qu'ayant un rôle déterminant dans le fonctionnement du système nerveux.

2.6.1 Synapses

La synapse est une zone de contact qui s'établit entre deux neurones, ou entre un neurone et une autre cellule (cellule musculaire, récepteur sensoriel etc...) . Elle assure la conversion d'un potentiel d'action déclenché dans le neurone pré-synaptique en un signal dans la cellule post-synaptique. On estime, pour certains types cellulaires qu'environ 40% de la surface membranaire est couverte de synapse.

Les deux modes principaux d'interaction entre les neurones sont les synapses chimiques et les synapses électriques (Figure 2.3) :

- Dans une synapse chimique, la libération de neurotransmetteurs consécutive à un potentiel d'action induit une modification électrique du neurone post-synaptique.
- Dans une synapse électrique, le signal est transmis électriquement par l'intermédiaire d'une jonction communicante (gap junction). La synapse électrique permet une interaction continue et réciproque par le passage direct d'ions au travers de canaux qui joignent les membranes des deux neurones accolés. Le courant synaptique est alors proportionnel à la différence des potentiels membranaires qu'il tend à égaliser [126].

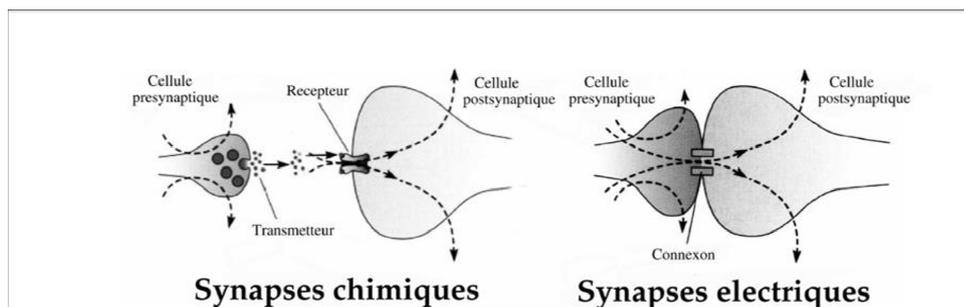


FIGURE 2.3 – Dans une synapse chimique, le potentiel d'action qui arrive au terminal pré-synaptique, induit l'exocytose de vésicules qui libèrent des neurotransmetteurs dans la fente synaptique. Les neurotransmetteurs diffusent et se lient aux récepteurs localisés à la surface de la cellule post-synaptique, ce qui provoque l'ouverture de canaux ioniques et modifie la conductance de la membrane. Dans une synapse électrique, des canaux permettent un passage direct des ions entre le cytoplasme des deux cellules couplées, ce qui modifie instantanément les potentiels membranaires des deux cellules [126].

On les distingue au microscope électronique par la taille de la fente synaptique ; de l'ordre de 2 nanomètres pour les synapses électriques, et entre 10 et 40 nanomètres pour les synapses chimiques.

Les synapses électriques constituent un mode de communication minoritaire par rapport aux synapses chimiques. Cependant, dans les décennies qui suivirent leur découverte [127], le progrès des techniques de détection par microscopie et le développement d'outils biochimiques permettant de perturber leur action ont révélé leur présence et leur importance dans certains systèmes neuronaux, notamment dans le cortex, l'hippocampe, l'olive inférieure, le striatum et la rétine des mammifères [128, 129].

2.6.2 Synchronisation neuronale, un axe d'étude essentiel

La recherche de synchronisation dans de grands ensembles de neurones est un problème important en neurosciences. En effet, les phénomènes de synchronisation sont reliés à différentes

questions principales en neurosciences [130, 131, 132, 133]. Par exemple, la synchronisation semble être un mécanisme central à la fois pour le processus d'information neuronale à l'intérieur d'une zone du cerveau aussi bien que pour la communication entre les zones du cerveau. Les résultats d'expériences sur des animaux ont indiqué que la synchronisation de l'activité neuronale dans le cortex visuel serait responsable des connections entre des particularités visuelles différentes mais liées de telle sorte qu'un motif visuel puisse être reconnu dans son ensemble ([131, 134] et les références qui y sont proposées). De plus, il semble que la synchronisation de l'activité oscillatoire dans le cortex sensorimoteur pourrait être utile pour l'intégration et la coordination de l'information sous-jacente dans le contrôle moteur.

La synchronisation est le mécanisme qui maintient les rythmes vitaux comme celui de la respiration. Ce rythme est généré par un réseau de neurones *pacemaker* couplés par des synapses dans le bas du tronc cérébral [23]. En effet, si on "découple" les neurones avec des bloqueurs pharmacologiques qui agissent sur les transmissions synaptiques, ils continuent de présenter des salves de potentiels d'action mais de façon asynchrone. D'un autre côté, la synchronisation est responsable de tremblements pathologiques [135, 136] et semble jouer un rôle important dans plusieurs maladies neurologiques comme l'épilepsie [137].

Des potentiels venant de plusieurs neurones, s'ils sont synchronisés, peuvent impliquer des fluctuations mesurables du signal de l'électroencéphalogramme (EEG). L'analyse spectrale de l'EEG montre que les neurones peuvent osciller de façon synchrone dans plusieurs intervalles de fréquence [132]. L'émission de potentiels d'action simultanés dans une population de neurones est une réponse typique à différents stimuli : visuels [134], olfactifs [138] ou tactiles [139]. D'autres types de synchronisation de neurones sont présentés dans [140] ou encore dans [141].

2.6.3 Présence multiple des synapses électriques

Les synapses électriques ont été initialement découvertes chez les invertébrés. En 1959, **Furshpan** et **Potter** [127], ont montré que la transmission excitatrice rapide dans la fibre géante de la langouste s'effectuait par un couplage électrique. Indépendamment et simultanément, Watanabe [142], a montré que les neurones du ganglion cardiaque du homard étaient couplés électriquement. Par la suite, de nombreuses études ont démontré la présence de synapses électriques, souvent rectifiantes, chez de nombreuses espèces d'invertébrés comme la sangsue ainsi que chez des vertébrés inférieurs, comme par exemple l'anguille [143]. Chez ces espèces, les synapses sont responsables de patrons spécifiques d'activité qui interviennent dans des activités motrices stéréotypées, comme la fuite de la langouste [144], la réponse électrique du poisson électrique [145], la capture d'une proie [146] ou la génération et la coordination de rythmes moteurs dans le système stomato-gastrique du crustacé [147].

Cependant, il a fallu attendre 1972, et la mise en évidence anatomique des synapses électriques dans le néocortex [148] et dans le cortex cérébelleux [149] pour que l'on admette enfin l'existence des synapses électriques dans le cerveau des mammifères. Depuis, les développements des techniques électrophysiologique et de visualisation microscopique ont permis d'obtenir des mesures systématiques du couplage électrique dans de nombreuses régions du système nerveux des mammifères où les synapses électriques connectent généralement une même classe de neurones. Du reste, le document cité à la référence [126] présente une liste assez exhaustive recensant l'existence et l'importance des synapses électriques dans différentes parties de l'anatomie animale en général.

Les sections 2.6.1, 2.6.2 et 2.6.3 nous permettent de constater que la synchronisation des neurones est, en soi, un axe d'étude primordial dans l'analyse des phénomènes collectifs au sein

du système nerveux. La modélisation mathématique d'un réseau neuronal avec ses différentes topologies devient un aspect essentiel au même titre que la modélisation mathématique de la cellule nerveuse, lorsqu'il s'agit de l'étude de la synchronisation dans un système nerveux. En outre, l'ubiquité des synapses électriques (sections 2.6.1 et 2.6.3) constitue pour nous un axe solide quant à la modélisation mathématique du réseau neuronal. Ce qui nous offrira un fondement topologique du réseau et un socle scientifiquement prouvé sur lequel sera basée notre investigation.

2.7 Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose identiques

Avant de décrire le réseau neuronal de modèles mathématiques identiques de Hindmarsh-Rose, nous procédons à un changement de variables qui nous permet de diminuer le nombre de paramètres manipulés [33, 150] :

$$\left\{ \begin{array}{l} x \rightarrow x \\ y \rightarrow 1 + y \\ z \rightarrow 1 + z + I \\ d \rightarrow -(a + \alpha) \\ c \rightarrow -sx_1 - 1 - I, \end{array} \right. \quad (2.73)$$

Ceci reformule les équations (2.5) et (2.17) en :

$$\left\{ \begin{array}{l} \dot{x} = ax^2 - x^3 + y - z \\ \dot{y} = (a + \alpha)x^2 - y \\ \dot{z} = r(sx + c - z) \end{array} \right. \quad (2.74)$$

Le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose entre en phase chaotique d'une manière déterministe pour certaines valeurs précises de ses paramètres tel qu' affirmé dans la revue de la littérature présentée à la section 1.2. Les paramètres a , α , r , s et c seront définis tels que l'on ait un comportement chaotique du système (2.74), afin de mettre en lumière l'avènement d'une certaine synchronisation entre les oscillateurs non-linéaires que sont les neurones de Hindmarsh-Rose au sein d'un réseau.

2.7.1 Couplage des proches voisins

Le réseau est constitué d'une boucle fermée de neurones où chaque neurone interagit uniquement avec celui qui le précède et celui qui le suit.

Nous considérons un réseau de N neurones de Hindmarsh-Rose identiques couplés mutuellement les uns aux autres par le potentiel membranaire $x(t)$ et les flux ioniques rapides à travers la membrane cellulaire décrits par la variable de *spiking* $y(t)$. Comme nous le savons, la variable $z(t)$ traduisant les flux ioniques lents à travers la membrane, impose au modèle à entrer dans un état réfractaire à toute excitation encore appelé état de repos. Pour ce type de couplage et tout au long de cette thèse, nous nous intéressons à l'étude du processus de synchronisation des neurones au cours de leur activité émissive de potentiels d'action. Ceci implique systématiquement que le couplage dû à la variable $z(t)$ ne sera pas pris en compte tout au long de notre thèse.

L'équation décrivant le système nerveux mathématique de modèles identiques de Hindmarsh-Rose s'obtient à partir du système (2.74) comme :

$$\begin{cases} \dot{x}_i = ax_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i + f_{x_i}(x_1, x_2, \dots, x_N) \\ \dot{y}_i = (a + \alpha)x_i^2 - y_i + f_{y_i}(y_1, y_2, \dots, y_N) \\ \dot{z}_i = r(sx_i + c - z_i). \end{cases} \quad (2.75)$$

Où f_{x_i, y_i} est la fonction représentant le type d'interaction entre les unités dynamiques non-linéaires présentes dans le réseau. Cette fonction est représentative des synapses électriques décrites plus haut. On a pour le couplage des proches voisins,

$$\begin{cases} f_{x_i}(x_1, x_2, \dots, x_N) = K_1(x_{i+1} - 2x_i + x_{i-1}), \\ f_{y_i}(y_1, y_2, \dots, y_N) = K_2(y_{i+1} - 2y_i + y_{i-1}). \end{cases} \quad (2.76)$$

Les K_i étant les garants du couplage entre les unités dynamiques. Ils sont encore appelés forces de couplage ou paramètre de couplage et assurent sans équivoque, comme nous le verrons, la stabilité du processus de synchronisation dans le cadre déterministe. Le cas stochastique relevant de la conjugaison d'autres paramètres clés non négligeables. Le réseau sous la configuration des proches voisins se décline donc comme étant un réseau linéaire traduit par une fonction de couplage linéaire.

2.7.2 Couplage global

Dans le cas où un neurone posséderait plusieurs dendrites, ce qui représente le cas le plus commun, il ne serait plus alors connecté qu'à deux neurones situé de part et d'autre de lui-même. Les dendrites étant la manifestation visible de l'interaction entre neurones, un neurone effectue donc la somme des potentiels qu'il reçoit au niveau de chacune de ses dendrites et si le stimulus résultant est suffisant, il se charge alors de transmettre à son tour le signal reçu. Chaque dendrite pouvant être le siège d'une synapse électrique, les jonctions y découlant seront ainsi toutes matérialisées par des fonctions de couplages conséquentes.

Pour ce type de couplage, le réseau reste décrit par le système (2.75) muni de synapses électriques à l'unique différence que les fonctions de couplages deviennent :

$$\begin{cases} f_{x_i}(x_1, x_2, \dots, x_N) = Q_1 \sum_{j=1}^N (x_j - x_i), \\ f_{y_i}(y_1, y_2, \dots, y_N) = Q_2 \sum_{j=1}^N (y_j - y_i). \end{cases} \quad \text{avec } i \neq j \quad (2.77)$$

Les coefficients Q_i sont également les forces de couplages associées à ce type d'interaction et possèdent toutes les particularités énoncées pour leurs homologues, les K_i . Le réseau neuronal, sous la configuration du couplage global, possède une topologie non-linéaire définie par des interactions linéaires.

Que ce soit pour l'interaction de type des proches voisins ou pour l'interaction de type global, le couplage est bidirectionnel. En effet, chaque neurone est susceptible d'influencer la dynamique d'un autre neurone, ou encore deux neurones (proches ou pas selon le type de topologie) peuvent être affectés chacun par la dynamique de l'autre [33, 34, 57, 60]. Le but de notre analyse est de s'assurer si N neurones de Hindmarsh-Rose avec des paramètres identiques, couplés à travers les variables de l'émission des potentiels d'action et des flux ioniques rapides peuvent fonctionner à l'unisson. Nous recherchons ainsi les conditions qui établissent l'état synchrone au sein du réseau. Cette démarche est concrétisée par la description des différents domaines de processus stables ou instables de synchronisation comme dépendants des forces de couplage K_i et Q_i . Pour un tel type de réseau de modèles identiques, l'analyse du processus de synchronisation se fera de façon conjointe avec les méthodes semi-analytique de la *Fonction de Stabilité Maitresse* (FSM) et de

simulations numériques directes de l'équation (2.75) [34, 151, 152]. La variation des coefficients K_i et Q_i permet d'obtenir une variété d'états dynamiques tels que la synchronisation de groupe, la synchronisation complète et même l'instabilité ou le chaos spatio-temporel (voir les références citées à la section 1.3).

2.7.3 Stabilité du processus de synchronisation : Étude mathématique

La coordination d'un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose mutuellement couplés est source d'intérêt si l'état dynamique correspondant est stable. La stabilité implique pour n'importe quelle trajectoire perturbée de retourner à l'attracteur original. Premièrement, nous identifions les différents états dynamiques apparaissant dans le réseau et dépendant des forces de couplage K_i et Q_i et du nombre N d'unités neuronales de Hindmarsh-Rose. L'état synchrone résultant (x_s, y_s, z_s) , définit l'existence d'un ensemble invariant

$$\mathcal{M} = \{\forall (x_i, y_i, z_i); (x_i, y_i, z_i) = (x_s(t), y_s(t), z_s(t)); \forall i\}.$$

La stabilité du processus de synchronisation est vérifiée par l'approche FSM [152]. À cet effet, l'équation (2.75) est réécrite sous la forme vectorielle

$$\dot{X}_i = \mathbf{F}(X_i, t) + \sum_{j=1}^N G_{ij} \mathbf{H}(X_j), \quad \text{où } i = 1, 2, \dots, N. \quad (2.78)$$

Ici,

- $X_i(x_i, y_i, z_i)^T$ est le vecteur des variables dynamiques propres au i^{ieme} modèle neuronal de Hindmarsh-Rose,
- la fonction $\mathbf{F} : \mathfrak{R}^3 \rightarrow \mathfrak{R}^3$ décrit la dynamique locale du i^{ieme} système neuronal tel que

$$\mathbf{F}(X_i, t) = \begin{pmatrix} \mathbf{a}x_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i \\ (\mathbf{a} + \alpha)x_i^2 - y_i \\ \mathbf{r}(sx_i + \mathbf{c} - z_i) \end{pmatrix},$$

- la fonction $\mathbf{H} : \mathfrak{R}^3 \rightarrow \mathfrak{R}^3$, contenant les forces de couplage, décrit l'interaction entre les neurones de Hindmarsh-Rose présents dans le réseau à travers l'équation

$$\mathbf{H}(X_j) = \mathbf{E}X_j,$$

- enfin, G_{ij} est la matrice de connexion, qui comme son nom l'indique, dépend du type de couplage appliqué aux éléments du réseau. Cette matrice est symétrique.

• Dans le cas du couplage des proches voisins (avec les conditions aux limites périodiques), les matrices de connexion et de couplage \mathbf{G} et \mathbf{E} sont :

$$G = \begin{pmatrix} -2 & 1 & 0 & \dots & 1 \\ 1 & -2 & 1 & \dots & 0 \\ 0 & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 1 \\ 1 & 0 & \dots & 1 & -2 \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad E = \begin{pmatrix} K_1 & 0 & 0 \\ 0 & K_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$$

- Dans le cas du couplage global, on a :

$$G = \begin{pmatrix} -N+1 & 1 & \dots & \dots & 1 \\ 1 & \ddots & 1 & \dots & 1 \\ 1 & \ddots & \ddots & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & \ddots & 1 \\ 1 & 1 & \dots & 1 & -N+1 \end{pmatrix} \quad \text{avec} \quad E = \begin{pmatrix} Q_1 & 0 & 0 \\ 0 & Q_2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}.$$

Le réseau étant invariant par translation, *i.e* ($\mathbf{F}_i = \mathbf{F}; \mathbf{H}_i = \mathbf{H}$) et $\sum_j G_{ij} = 0, \forall i$, le terme de couplage de l'équation (2.78) s'annule exactement sur l'invariant de synchronisation \mathcal{M} . Ainsi, \mathcal{M} est caractérisé par un attracteur dynamique d'un seul modèle neuronal de Hindmarsh-Rose libre de tout couplage. Dans l'espace de phase, \mathcal{M} est un Hyperplan. De ce fait, nous nous retrouvons en face d'un problème aux valeurs propres.

Considérons la perturbation ε_i définie autour de l'état stable $\mathbf{X}_s = (x_s, y_s, z_s)^T$:

$$\varepsilon_i = X_i - X_s. \quad (2.79)$$

En appliquant le développement en série de Taylor au voisinage de X_s , on a :

$$F(X_i, t) = F(X_s + \varepsilon_i, t) = F(X_s, t) + \varepsilon_i \frac{\partial F}{\partial X_i} \Big|_{X_i=X_s}. \quad (2.80)$$

Ainsi,

$$F(X_i, t) = F(X_s, t) + DF(X_s)\varepsilon_i. \quad (2.81)$$

Par ailleurs,

$$H(X_j) = H(X_s + \varepsilon_j) = H(X_s) + \varepsilon_j \frac{\partial H}{\partial X_j} \Big|_{X_j=X_s}. \quad (2.82)$$

On sait que :

$$H = EX_j \Rightarrow \frac{\partial H}{\partial X_j} \Big|_{X_j=X_s} = \frac{\partial(EX_j)}{\partial X_j} \Big|_{X_j=X_s} = E \frac{\partial X_j}{\partial X_j} \Big|_{X_j=X_s} = E. \quad (2.83)$$

On obtient :

$$H(X_s + \varepsilon_j) = H(X_s) + E\varepsilon_j. \quad (2.84)$$

En remplaçant (2.80), (2.81) et (2.84) dans (2.78) on a :

$$\dot{\varepsilon}_i = F(X_s, t) + DF(X_s)\varepsilon_i + \sum_{j=1}^N G_{ij}H(X_s) + \sum_{j=1}^N G_{ij}E\varepsilon_j. \quad (2.85)$$

L'état synchrone étant défini pour $\dot{X}_s = 0$, on a alors

$$F(X_s, t) + \sum_{j=1}^N G_{ij}H(X_s) = 0.$$

Ceci implique pour les perturbations que :

$$\dot{\varepsilon}_i = DF(X_s)\varepsilon_i + \sum_{j=1}^N G_{ij}E\varepsilon_j. \quad (2.86)$$

Afin de continuer ce développement, il est primordial de rappeler d'autres propriétés classiques de la matrice G_{ij} . En effet, si l'on désigne par γ_i les valeurs propres de G et par ω_i , les vecteurs propres associés, il s'ensuit que :

$$\begin{cases} G_{ij}\omega_i = \gamma_i\omega_i \\ \omega_i\omega_j^T = \delta_{ij}. \end{cases} \quad (2.87)$$

On peut à présent introduire les états variationnels η_k en fonction des perturbations ε_i et des vecteurs propres ω_i comme :

$$\varepsilon_i = \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \eta_k. \quad (2.88)$$

L'introduction de l'état variationnel η est très avantageuse dans la mesure où lorsqu'on se réfère uniquement à la synchronisation par rapport à l'état X_s , les états dynamiques X_i et X_j sont vus de la même façon.

Reconsidérons à présent l'équation (2.86) et introduisons-y d'abord une relation semblable à la seconde équation du système (2.87) :

$$\dot{\varepsilon}_i = DF(X_s)\varepsilon_i + \sum_{j=1}^N G_{ij}\omega_j\omega_j^T E\varepsilon_j. \quad (2.89)$$

Ensuite, (2.88) :

$$\sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \dot{\eta}_k = DF(X_s) \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \eta_k + \sum_{j=1}^N G_{ij}\omega_j\omega_j^T E \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \eta_k. \quad (2.90)$$

Ce qui donne :

$$\sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \dot{\eta}_k = DF(X_s) \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \eta_k + \sum_{j=1}^N \gamma_j\omega_j\omega_j^T E \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \eta_k. \quad (2.91)$$

Ou encore,

$$\sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \dot{\eta}_k = \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes DF(X_s)\eta_k + \sum_{k=0}^{N-1} \sum_{j=1}^N \gamma_j\omega_j\omega_j^T E\omega_k \otimes \eta_k. \quad (2.92)$$

D'après (2.87), on peut avoir,

$$\sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes \dot{\eta}_k = \sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes DF(X_s)\eta_k + \sum_{k=0}^{N-1} E\gamma_k\omega_k \otimes \eta_k. \quad (2.93)$$

On peut ainsi réécrire en les termes :

$$\sum_{k=0}^{N-1} \omega_k \otimes [\dot{\eta}_k = DF(X_s)\eta_k + E\gamma_k\eta_k], \quad (2.94)$$

aboutissant enfin à l'établissement des équations variationnelles qui sont :

$$\dot{\eta}_k = [DF(X_s) + E\gamma_k]\eta_k \quad \text{avec} \quad k = 0, 1, \dots, N-1 \quad (2.95)$$

Les valeurs propres sont dépendantes du type de configuration du réseau. Lorsque $k \neq 0$, on a :

- $\gamma_k = -4 \sin^2(\frac{k\pi}{N})$, pour le couplage des proches voisins,
- $\gamma_k = -N$, pour le couplage global [34, 151, 152, 153].

Le mode longitudinal ou mode propre, $k = 0$, avec $\gamma_0 = 0$, étant toujours situé dans le bassin de synchronisation, l'analyse de la stabilité de l'ensemble \mathcal{M} est réduite aux propriétés dynamiques des modes transversaux (*ie* $k \neq 0$).

Les états variationnels, (équation (2.95)) associés à l'état dynamique stable X_s aboutissent à la considération des exposants de Lyapunov conditionnels liés aux modes transversaux

$$\lambda_k^l = \lim_{t \rightarrow \infty} \frac{|\eta_k^l|}{t}, \quad l = 1, 2, 3 \quad \text{and} \quad k = 0, 1, 2, \dots, N-1, \quad (2.96)$$

où

$$|\eta_k^1| = \sqrt{\sum_{l=1}^3 (\eta_k^l)^2}. \quad (2.97)$$

Les exposants de Lyapunov transversaux ont toute leur signification résumée en leur maximum, définissant ainsi la Fonction de Stabilité Maitresse (FSM) sur laquelle repose toutes les propriétés de stabilité du processus de synchronisation du réseau :

$$\Lambda = \max \left(\begin{array}{c} \max \left(\begin{array}{c} \lambda_k^l \\ l = 1, 2, 3 \end{array} \right) \\ k = 1, 2, 3, \dots, N-1 \end{array} \right). \quad (2.98)$$

La condition nécessaire réalisant la stabilité de l'invariant \mathcal{M} est que :

$$\Lambda < 0. \quad (2.99)$$

Tandis que les valeurs positives de Λ seraient en fait juste des éléments numériques faisant état d'un comportement . Ceci n'altère en rien l'importance du comportement la FSM, Λ , qui donne d'amples informations à propos de la dynamique générale du réseau [34, 151].

2.7.4 Simulations numériques directes et condition vérificative

La FSM (équation (2.98)), sera calculée bien évidemment de manière numérique en se servant de l'intégrateur différentiel prédéfini "ODE15s" du logiciel **MATLAB**. Nous nous intéresserons particulièrement à ses variations en fonctions des paramètres tels que le nombre d'unités dynamiques oscillatoires non-linéaires (neurones de Hindmarsh-Rose) présentes dans le réseau N , ou encore en fonction des forces de couplage (K_i et Q_i), de façon conjointe ou séparée.

Le système (2.75) sera directement simulé numériquement que ce soit pour la configuration des proches voisins que pour la configuration globale. Le réseau étant constitué de neurones en fonctionnement chaotique, le calcul sera initialisé en des conditions de départ assez proches pour chaque oscillateur et permettront de corroborer aux résultats découlant de l'approche par la FSM.

Nous supposons pour la cause, que l'état d'un réseau synchronisé et fonctionnant à l'unisson est atteint, si après un temps t_{syn} (temps de synchronisation), l'inégalité suivante est vérifiée :

$$\frac{\sum_{i=1}^N |x_i(t) - x_{i+1}(t)|}{(N-1)^2} < h, \quad \forall t > t_{syn} \quad \text{with} \quad x_{N+1} = x_1. \quad (2.100)$$

Telle est la condition vérificative, où $h = 10^{-3}$ est la précision imposée ou encore la tolérance numérique. Elle dépend de l'exactitude du procédé numérique.

Il est très important de mentionner que, compte tenu de la population biologique, la synchronisation dans les réseaux neuronaux doit être entreprise pour de très grands nombre d'oscillateurs. Cependant, la résolution numérique de système d'équations pose des difficultés indéniables en termes de temps d'intégration, d'ailleurs, les références produites à la section 1.3 présentent majoritairement des restrictions quant au nombre de neurones formants le réseau. Notre approche consiste à étudier séparément le même réseau pour deux nombres totaux d'unités différentes en établissant une évolution corrélée pour les deux populations. Ainsi, nous serons à même de prédire avec beaucoup de certitude ce qui est susceptible d'arriver dans un réseau surpeuplé. Cette manœuvre sera adoptée pour les différents types de topologies du réseau neuronal que nous aborderons dans cette thèse.

Enfin, pour ce qui concerne le réseau de modèles neuronaux de Hindmarsh-Rose identiques, la synchronisation abordée sera de type complète, qui parmi tant d'autres modes de synchronisation envisageables [154, 155, 156, 157], est réalisable, quoi que demeurant assez contraignante du point de vue des états fonctionnels à coordonner (*spiking* et *bursting* à la fois) [33].

2.8 Réseau déterministe de modèles de Hindmarsh-Rose non identiques

Une très grande majorité d'auteurs s'est penchée sur l'étude de la synchronisation des systèmes nerveux mathématiques en considérant l'aspect identiques de tous les neurones présents dans le réseau et ceci, indépendamment du fait que chaque unité nerveuse soit chaotique ou encore de la modélisation mathématique choisie (section 1.3). Cette démarche est sans équivoque porteuse d'avancées notoires mais nécessite une certaine amélioration.

En effet, les neurones ne possèdent pas tous les mêmes aspects physico-chimiques¹². Les dissimilitudes entre les cellules nerveuses biologiques sont considérables. Selon la disposition générale des prolongements par rapport au corps cellulaire, selon la forme du corps cellulaire, selon l'organisation dans l'espace des ramifications dendritiques ou encore selon la longueur de l'axone on distingue une large variété de neurones agissant tous au sein de mêmes systèmes nerveux (central ou périphériques) [158], et dont l'importance dans le fonctionnement du cerveau est avérée [159].

Cet état naturel de chose provoque inéluctablement la non identité des neurones au sein d'un réseau amenant ainsi l'analyste à voir le réseau de neurones identiques comme une simple approximation réaliste de l'évidence biologique. Ceci motive de ce fait, la considération d'un type de système nerveux mathématique où les constituants n'auraient pas tous les mêmes paramètres fonctionnels a , d (α), r et s . Ces paramètres seraient donc sujets à de légères perturbations les uns relativement aux autres [33]. Ces perturbations devront néanmoins être assez anodines pour ne pas corrompre la structure mathématique répliquative du neurone de Hindmarsh-Rose

¹². Les neurones sont de différents types avec des parties de tailles et de nombres différents, voir [33] pour plus de détails.

vis-à-vis de la cellule naturelle. Nous focalisons particulièrement notre attention sur le ”*sensible désordre*” existant au sein d’un réseau d’oscillateurs non identiques qui pourra être matérialisé mathématiquement par une variation relative des paramètres cités plus haut.

Dès lors que la description réelle d’un système nerveux inclut des neurones non identiques, l’étude de la dynamique collective sous l’angle du processus de synchronisation pouvant survenir dans des organismes vivants révèle d’une tâche dotée de difficultés certaines. Une repercussion directe, est l’incapacité pour un tel type de réseau de parvenir à une synchronisation complète ([157, 160]) de telle enseigne que l’on éprouve la nécessité d’investir d’autres types de synchronisation, en l’occurrence la synchronisation de phases [161].

En considérant la variation relative des paramètres annoncés pour chaque $i^{\text{ième}}$ élément, le réseau de neurones de Hindmarsh-Rose non identiques est défini par le système

$$\begin{cases} \dot{x}_i = a_i x_i^2 - x_i^3 + y_i - z_i + f_{x_i}(x_i) \\ \dot{y}_i = (a_i + \alpha_i) x_i^2 - y_i + f_{y_i}(y_i) \\ \dot{z}_i = r_i (s_i x_i + c_i - z_i) \end{cases} \quad (2.101)$$

Avec,

$$\begin{cases} a_i = a + \Delta a (1 - \frac{\chi}{2}) \\ \alpha_i = \alpha + \Delta \alpha (1 - \frac{\chi}{2}) \\ r_i = r + \Delta r (1 - \frac{\chi}{2}) \\ c_i = c + \Delta c (1 - \frac{\chi}{2}) \\ s_i = s + \Delta s (1 - \frac{\chi}{2}) \end{cases} \quad (2.102)$$

Où χ est le facteur aléatoire d’inhomogénéité compris entre $]0; 1[$. Δa , $\Delta \alpha$, Δr , Δc et Δs sont les variations absolues associées à chacun de leurs paramètres respectifs [162].

Le réseau étant considéré dans un premier temps juste comme ayant des constituants non identiques, les variations assurant cette caractéristique sont fixées à :

$$\Delta a = \Delta \alpha = \Delta c = \Delta s = 0.001 \quad \text{et} \quad \Delta r = 0.00001. \quad (2.103)$$

Puisque r est d’une valeur plus petite par rapport aux autres.

L’étude de la synchronisation dans un tel réseau d’unités dynamiques non identiques ne peut pas être abordée dans le sens où les oscillateurs seront absolument coordonnés. La synchronisation de phases étant une option plausible dans ce cas, un des outils mathématique en adéquation avec son analyse est le *paramètre d’ordre complexe de Kuramoto* [161, 163, 164, 159].

2.8.1 Étude du processus de synchronisation : paramètre d’ordre de Kuramoto

Le paramètre d’ordre de Kuramoto provient du modèle mathématique du même nom proposé pour la première fois par Yoshiki Kuramoto afin d’étudier et de décrire la synchronisation. Sa formulation a été motivée par le comportement des oscillateurs chimiques et biologique et par la suite il a trouvé un large spectre d’applications dans divers domaines parmi lesquels on peut citer les neurosciences. La description du modèle mathématique originel et quelques notes historiques au sujet du paramètre d’ordre complexe de Kuramoto peuvent être retrouvées dans [164, 165, 166].

Le paramètre d’ordre de Kuramoto s’écrit :

$$R(t) = \frac{1}{N} \sum_{k=1}^N \exp^{j\theta_k^i(t)}. \quad (2.104)$$

Où l'indice i prend la valeur de x , y ou z pour la représentation des phases associées respectivement à ces variables qui sont $\theta_k^x(t)$, $\theta_k^y(t)$ et $\theta_k^z(t)$ définies suivant les transformations en adéquation avec la nature oscillatoire du neurone,

$$\theta_k^x(t) \equiv 2\pi \frac{x_k(t) - x_k^{min}}{x_k^{max} - x_k^{min}} \quad (2.105a)$$

$$\theta_k^y(t) \equiv 2\pi \frac{y_k(t) - y_k^{min}}{y_k^{max} - y_k^{min}} \quad (2.105b)$$

$$\theta_k^z(t) \equiv 2\pi \frac{z_k(t) - z_k^{min}}{z_k^{max} - z_k^{min}}. \quad (2.105c)$$

x_{max} , y_{max} et z_{max} sont les amplitudes maximales approximatives et x_{min} , y_{min} et z_{min} sont les amplitudes minimales approximatives de chacune des variables x , y et z respectivement à chaque cycle. Les variables $\theta_k^{x,y,z}(t)$ permettent de décrire l'évolution d'un neurone dans le réseau par le moyen d'un portrait de phase borné entre 0 et 2π . La définition des phases associées aux variables aux équations (2.105) est entre autres à même d'effectuer une translation des oscillations négatives du système de Hindmarsh-Rose en les rendant positives.

L'évolution des unités dynamiques étant chaotique, l'outil effectif dont nous nous servons dans cette analyse, qui est d'ailleurs purement numérique, est la valeur moyenne du paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$, qui selon les différents degrés de synchronisation, varie de manière standard de 0 à 1 *i.e* $\langle R \rangle \in [0; 1]$.

Le cas idéal pour lequel tous les neurones dans le réseau sont parfaitement coordonnés du point de vue de leurs phases est celui où $\langle R \rangle = 1$. Bien que n'importe quelle valeur non nulle de $\langle R \rangle$ implique pour le réseau d'être dans un quelconque degré de synchronisation de phase, celle-ci doit être suffisamment forte pour (valeur moyenne proche de 1) pour assurer la coordination dynamique de tout le réseau. Il est aussi important de ne pas négliger l'effet de réseau de taille limitée. Compte tenu de ces aspects pratique, un critère pragmatique est de considérer que le réseau entier est adéquatement coordonné en phase si $\langle R \rangle$ est déjà très proche de 1 tel que :

$$\langle \mathbf{R} \rangle \in [0.99; 1], \quad (2.106)$$

Si la valeur $\langle R \rangle \simeq 0$ traduit un état global parfaitement aléatoire, la valeur $\langle R \rangle \simeq 1$ exprime un état de phases synchrones ou encore un état de phases coordonnées où les neurones avec des phases identiques apportent chacun des contributions nettement palpables (*i.e* très proches de un pour chacun d'entre eux) [164, 161, 167, 168, 169]. L'avantage dans l'utilisation du paramètre R est justement la possibilité de mesurer la fraction des oscillateurs coordonnés dans les cas intermédiaires de synchronisation partielle (degré de synchronisation) [164], pour lesquelles le paramètre d'ordre n'est ni proche de zéro, ni proche de un. Ainsi, le paramètre d'ordre de Kuramoto est aussi capable de révéler les états des oscillateurs qui présentent certaines tendances de posséder un état commun cohérent à la différence de la FSM ou de la condition numérique en (2.100) qui illustre plutôt une synchronisation complète. Dans cette thèse, nous utiliserons le paramètre d'ordre complexe de Kuramoto comme un outil de mesure de la capacité des neurones à synchroniser en dépit de différences existantes entre les fréquences d'un oscillateur à un autre [161, 170]. L'approche suggérée et décrite dans cette étude de la synchronisation de neurones non-identiques est très proche de celle entreprise pour des oscillateurs de Josephson à l'aide du paramètre d'ordre de Kuramoto [167, 168, 169, 171, 172].

L'analyse du processus de synchronisation de phase sera menée à travers l'étude de l'évolution de $\langle R \rangle$ en fonction des forces de couplages, de la population du réseau et pour les types de couplages des proches voisins et global.

2.9 Formalisation du désordre dans un réseau déterministe de neurones non identiques

La non identité neuronale est en quelques sorte le commencement du désordre à proprement parler dans un système nerveux.

2.9.1 Définition

Comme nous l'avons affirmé à la section 2.6, dans un réseau neuronal mathématique par analogie avec un système nerveux naturel, il existe deux aspect fondamentaux : les caractéristiques dynamiques de chaque neurone et les connexions synaptiques entre les neurones qui assurent la transmission du signal bioélectrique. Le désordre est un facteur pouvant substantiellement altérer le fonctionnement du réseau neuronal en perturbant l'activité électrique soit en modifiant conséquemment les caractéristiques de chaque neurone, (désordre statique) ou en modifiant les paramètres synaptiques (désordre dynamique) [173], et finalement causer un phénomène de désynchronisation responsable de plusieurs anomalies enregistrées dans le fonctionnement du système nerveux tels que les maladies cérébrales [137, 174, 175].

2.9.2 Le désordre dans le processus de synchronisation

L'activité oscillatoire synchronisée cérébrale, et en général du système nerveux, a très particulièrement attiré l'attention des physiciens, tel que démontré dans la référence [176]. Le comportement global du réseau pouvant être analysé et modélisé grâce à l'approche de la dynamique non-linéaire (mécanique non-linéaire) [177]. Une évolution cohérente du réseau dans un cadre bien coordonné est la clé du comportement moteur et de la cognition [178] tandis que la désorganisation des forces de couplage et des chemins de synchronisation ont des liens très forts avec les désordres cérébraux tels que les maladies de Parkinson et d'Alzheimer [179]. Le désordre dans un réseau neuronal est un phénomène anormal qui en apparaissant, perturbe l'architecture du réseau (statiquement) et les paramètres synaptiques ou paramètres du couplage (dynamiquement) [173]. La valeur scientifique de ces deux manières de perturber un réseau neuronal a été reconnue récemment [180, 181].

Le rôle du désordre dans le processus de synchronisation des oscillateurs est une question clé dans les modèles physiques. Dans un réseau "désordonné", l'étude du processus de la synchronisation par le biais du paramètre d'ordre de Kuramoto permet de constater et ceci de façon fondamentale que le paramètre d'ordre en question dépend de la diffusion des fréquences naturelles des oscillateurs (ou différences entre les fréquences traduisant tout simplement un désordre probant) [164], de l'inertie [182, 183], et l'interaction entre les oscillateurs [184, 185]. Pour tous les modèles, de façon prévisionnelle, la diffusion agit en opposition à la synchronisation. Dans un cas assez simpliste, il est prévu un comportement régit par l'équation suivante [164] :

$$\langle R \rangle \simeq \sqrt{1 - \frac{\sigma}{K_{1,2}}} = \sqrt{1 - \frac{K_{1,2}^c}{K_{1,2}}}. \quad (2.107)$$

Où, σ est la largeur de la distribution Lorentzienne des fréquences des oscillateurs et $K_{1,2}^c$ est la valeur critique à laquelle les oscillations désordonnées commencent à synchroniser.

Ainsi, nous intégrons le point de vue pratique qu'il est tout à fait intéressant de comprendre, par l'analyse et des simulations, comment le désordre influence le paramètre d'ordre complexe de Kuramoto. Dans cette thèse, le désordre introduit une forme statique dans la mesure où il n'affecte que les caractéristiques dynamiques des neurones dans le réseau. Ainsi, la représentation structurelle de la perturbation du réseau de neurones est de considérer qu'une incertitude "imprévisible" la monotonie des paramètres a , d , α , r , s et c en étant uniformément répartie à l'intérieur d'un intervalle d'assez faible amplitude Θ , permettant de formaliser le désordre dans notre investigation :

$$\frac{\Delta a}{a} = \frac{\Delta \alpha}{\alpha} = \frac{\Delta r}{r} = \frac{\Delta c}{c} = \frac{\Delta s}{s} = \Theta, \quad (2.108)$$

Θ est aussi le paramètre qui contrôle l'incertitude. La synchronisation étant toujours étudiée par le paramètre d'ordre complexe de Kuramoto à l'équation (2.104), la condition de synchronisation de phases reste celle de l'équation (2.106).

2.10 Influence du bruit sur un réseau de neurones

Nous venons de poser les jalons de l'étude du processus de la synchronisation au sein d'un réseau de modèles de Hindmarsh-Rose identiques et non identiques avec ou sans désordre architectural dans un cadre purement déterministe. Cependant, s'il est vrai que le bruit influence le potentiel transmembranaire d'un neurone isolé (section 2.5), il va de soi que le bruit a également un ou plusieurs impacts certains sur l'activité émissive d'un réseau constitué de neurones en l'occurrence de type tridimensionnel de Hindmarsh-Rose.

En effet, les réseaux réels sont toujours sous influence du bruit qui se présente sous forme de fluctuations associées à la dissipation existante, telle que des actions aléatoires dues à l'environnement extérieur [63]. Par ailleurs, le couplage des unités au sein du réseau s'établit très souvent suivant un mode aléatoire [186], établissant de ce fait une sorte d'ubiquité des influences stochastiques dans l'évolution des réseaux neuronaux complexes.

Il est prouvé que le bruit est en mesure d'améliorer la détection et la transmission de faibles signaux dans certains systèmes biologiques non-linéaires entraînant l'apparition d'un phénomène de résonance stochastique [56, 187, 188]. En outre, le bruit est capable de rehausser la coordination des neurones au sein d'un réseau [189]. Contrairement, il est aussi important de relever que le signal transmis entre les neurones étant inévitablement sujet aux perturbations du bruit provenant de son environnement, ceci pourrait conduire à une perte probabiliste de l'information au cours de sa transmission [186].

En définitive, dans l'objectif d'étudier et de simuler de façon encore un peu plus réaliste un réseau neuronal complexe, les effets stochastiques provenant du bruit doivent être absolument pris en compte lors de la modélisation du réseau. En se servant du système (2.34) qui traduit l'action du bruit sur un neurone avec l'introduction du courant effectif stochastique de l'équation (2.33), nous définissons le réseau stochastique de modèles non-identiques de Hindmarsh-Rose en combinant à ces équations les fonctions de couplage que l'on peut consulter en l'équation (2.76), comme suit :

$$\begin{cases} \dot{x}_i = y_i - x_i^3 + a_i x_i^2 - z_i + I_{eff} + f_{x_i}(x_i) \\ \dot{y}_i = 1 - d_i x_i^2 - y_i + f_{y_i}(y_i) \\ \dot{z}_i = r_i [s_i (x_i - x_1) - z_i] \end{cases} \quad (2.109)$$

avec

$$\begin{cases} a_i = a + \Delta a (1 - \frac{x}{2}) \\ d_i = d + \Delta d (1 - \frac{x}{2}) \\ r_i = r + \Delta r (1 - \frac{x}{2}) \\ s_i = s + \Delta s (1 - \frac{x}{2}) \end{cases} \quad (2.110)$$

Uniformément au travail mené en la section 2.5, le bruit reste de type blanc gaussien (équations (2.9) et (2.10)) et le processus de synchronisation est analysé à l'aide de l'utilisation du paramètre d'ordre de Kuramoto.

$$\Delta a = \Delta d = \Delta s = 0.001 \quad \text{et} \quad \Delta r = 0.00001. \quad (2.111)$$

Les systèmes d'équations (2.109) et (2.110) permettent de définir un réseau neuronal mathématique assez proche d'un système nerveux biologique dans la mesure où les principales influences réelles existantes dans le contexte naturel y sont prises en compte.

Nous terminerons cette investigation stochastique du processus de synchronisation en incluant l'impact du désordre dans le réseau de Hindmarsh-Rose défini par les équations (2.109) et (2.110) en approfondissant l'ampleur mathématique des facteurs de la non identité pour les transformer en facteur de désordre comme à l'équation (2.108) :

$$\frac{\Delta a}{a} = \frac{\Delta d}{d} = \frac{\Delta r}{r} = \frac{\Delta s}{s} = \Theta. \quad (2.112)$$

2.11 Électronique et neurones

À la section 1.4, nous avons introduit l'évidence selon laquelle la compréhension électronique du neurone préalablement modélisé par des équations mathématiques ait permise des avancées manifestes pour la Robotique et ses branches dérivées. Généralement, bien que n'étant pas le seul axe d'étude, la synchronisation est un objectif qui demeure essentiel dans l'étude des phénomènes collectifs dans plusieurs domaines scientifiques (voir [34] et les références associées), et très particulièrement dans le domaine de la robotique neuromorphique qui est directement inspirée des applications neuroscientifiques dans l'électronique.

2.11.1 Quelques définitions

a - Robotique Neuromorphique

La Robotique Neuromorphique¹³ est une sous-discipline de la Robotique qui met l'accent sur le contrôle et les systèmes de détection à travers l'implémentation et l'usage électronique des neurones. Un aspect fondamental de la conception neuromorphique est la compréhension de la morphologie fonctionnelle des neurones. La Robotique Neuromorphique nécessite donc des connaissances en biologie.

13. en anglais Neuromorphic Robotics

b - Robotique Biomorphique

La Robotique Biomorphique¹⁴ est une sous-discipline de la Robotique qui propose d'ingénieuses améliorations morphologiques des produits de cette dernière. On peut citer par exemple la construction des robots ayant la forme des serpents, de lamproies ou encore de langoustines.

Ces deux sous-disciplines de la Robotique sont en quelque sorte inséparables puisque, contribuant à l'essor de la Robotique, la Robotique Neuromorphique met à la disposition des robots Biomorphes - adaptables par leurs formes à leur environnement- des sens les rendant ainsi doublement efficaces.

Cette efficacité est presque entièrement basée sur l'amélioration de leurs mouvements ou de leurs capacités à se mouvoir dans les milieux où ils sont introduits pour des buts particuliers. Par exemple, un robot serpent biomorphe possédant des atouts neuromorphiques est capable de circuler à travers les obstacles les plus impraticables dans des décombres d'un effondrement d'immeuble afin de détecter la présence d'éventuels survivants et contribuer ainsi à les ramener en lieu sûr [76, 79]. De façon conceptuelle, ces robots performants obéissent tous à la question dominante de la motricité. La sensibilité de ces machines neuromorphes biomorphes dotées de capteurs sensoriels de leur environnement, leur permet d'avoir des mouvements presque semblables à ceux des êtres biologiques (animaux généralement) qu'ils essaient de reproduire avec de plus en plus de succès.

La Robotique Neuromorphique se servant donc des principes moteurs d'un système nerveux naturel, il paraît donc crucial d'introduire le *Réseau Locomoteur Spinal*¹⁵ qui est l'origine même de cette sous-discipline de la Robotique.

2.11.2 Réseau locomoteur spinal

Le Réseau Locomoteur Spinal (RLS) est un réseau de neurones localisé dans la moelle épinière. La particularité de ce réseau est qu'il peut fonctionner de manière autonome, indépendamment des commandes descendantes du cerveau et des retours sensoriels [190, 191]. Après avoir été activé par le cortex moteur, ce réseau peut générer à lui seul l'activité locomotrice. Depuis 1910, ceci de façon déterminante, l'activité du RLS a fait l'objet d'études prolifiques chez des animaux comme la lamproie, le chat, le rat et avec assez de difficultés chez l'être Humain¹⁶ [192, 193, 194, 195].

Le comportement inné des vertébrés et des invertébrés est contrôlé par le RLS [196]. Le RLS coordonne les mouvements de marche, nage, respiration et autres fonctions motrices [197]. Un RLS peut soit contrôler un muscle, un membre ou encore un autre RLS dans la coordination des efforts moteurs [198].

À la lumière de l'implication du RLS dans les différents mouvements vitaux, l'approche Neuromorphique du contrôle Biomorphique des robots offre de manière révolutionnaire aux machines la possibilité d'avoir des mouvements naturels robustes en reproduisant les mécanismes de contrôle réels par une description électronique des RLS.

Les RLS peuvent être construits à partir de neurones électroniques basés sur les modèles mathématiques non-linéaires de neurones [199]. Le modèle mathématique le plus intéressant utilisé pour cet objectif est le modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose [75, 76]. De ce fait, certains chercheurs ont focalisé leur attention sur la description des systèmes nerveux biologiques à travers le contrôle Neuromorphique de la Robotique Biomorphique [200], et il en résulte une certaine

14. en anglais Biomimetic Robotics

15. Central Pattern Generator de la section (1.4)

16. La population neuronale étant très élevée et l'impossibilité de réaliser chez l'Homme les mêmes expérimentations que chez l'animal.

émulation dans l'étude de la coordination des mécanismes relevant d'un RLS électronique.

2.11.3 Modélisation électronique par Simulink[®]

Comme tout réseau neuronal, le point de départ d'un RLS électronique est un neurone électronique. Cependant, il faudrait aussi ajouter au neurone électronique une synapse électronique afin de constituer une maille de réseau [75]. Une méthode bien connue qui permette de concevoir un neurone électronique partant des équations mathématiques est d'utiliser des circuits analogiques [201]. Les circuits analogiques offrent de nombreux avantages, de nombreuses applications avec des résultats très précis. Créés à partir de l'addition des circuits d'intégrateurs et de trim-pots¹⁷ pour l'ajustement des coefficients, ils peuvent être sollicités pour des tâches uniques ou encore être sollicités dans des laboratoires pour résoudre une variété de problèmes par simulation [202]. Ces types d'usages incluent des contrôles de processus, des contrôles moteurs, des contrôles électriques et bien d'autres [203]. La conversion du neurone biologique au neurone électronique en passant par la modélisation mathématique est assez complexe et requiert l'utilisation des facteurs d'échelle concernant les intensités de tension pour arrimer les valeurs émissives du neurone constitué aux tensions d'alimentations et des facteurs d'échelle faisant intervenir le temps notamment pour réduire au mieux les valeurs des résistances utilisées dans le circuit [199, 203].

Tel qu'il a déjà été dit, les circuits analogiques consistent principalement en des jonctions additives et d'intégrateurs créés par des amplificateurs opérationnels que nous choisirons parfaits pour les besoins de l'implémentation. La Figure 2.4 illustre un amplificateur RC basique.

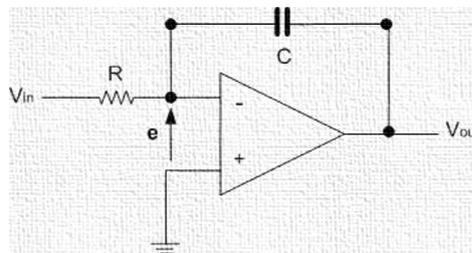


FIGURE 2.4 – Circuit de l'intégrateur d'un amplificateur opérationnel inverseur classique.

L'amplificateur opérationnel étant idéal, e est donc le plus négligeable possible voire nul. Un amplificateur opérationnel inverseur parfait ou intégrateur RC utilise la relation tension-courant aux bornes d'un condensateur en inversant la polarité de la tension d'entrée. Le résistor R permet d'obtenir d'une tension un courant qui lui est proportionnel, le coefficient de proportionnalité étant l'inverse de la résistance. Du reste, le principe de fonctionnement d'un amplificateur opérationnel parfait tel qu'illustré à la Figure 2.4 est suffisamment déterminé par les équations suivantes :

$$I = C \frac{dV}{dt} \quad (2.113)$$

$$V_{out} = -\frac{1}{RC} \int V_{in} dt + V_0 \quad (2.114)$$

17. résistance à trois pieds

a - Facteurs d'échelle

Plusieurs chercheurs ont expliqué avec succès les mécanismes qui conduisent inéluctablement l'implémentation électronique du neurone à prendre en compte les facteurs d'échelle en tension et en temps d'intégration [75, 76, 202].

Biologiquement, il est expérimentalement prouvé que le potentiel membranaire varie approximativement entre $-70mV$ et $40mV$. Cependant, les tensions d'alimentation souvent utilisées dans la microélectronique sont de l'ordre de $5V$ tel que l'on peut constater pour la technologie dite " $0.8\mu m$ **bicmos technology**" [204]. Ainsi, la tension d'alimentation est nettement plus élevée que la tension fonctionnelle du neurone naturel. Pour résoudre ce problème, la méthode la plus appropriée est d'utiliser un facteur d'échelle qui va "normaliser" en quelque sorte les intensités principales x , y et z du système 2.5 et ses semblables.

Initialement introduit pour résoudre l'adaptation des lenteurs en temps d'émissions spiking-bursting d'un neurone naturel par rapport au temps de charge-décharge d'un condensateur de l'ordre du pF par exemple, [191, 205]¹⁸, le facteur d'échelle en temps s'avère prioritairement nécessaire pour la réduction des valeurs de résistances utilisées dans le circuit et n'affecte donc pas significativement la dynamique du neurone électronique [76]. Les trim-pots sont des coefficients d'ajustement qui sont directement responsables de la réalisation effective de cette opération.

Les facteurs d'échelle en tension et en temps sont définis très simplement par une substitution de variables [75, 76],

$$x = X.x_{ms}, \quad y = Y.y_{ms}, \quad z = Z.z_{ms}, \quad T = t.T_s, \quad (2.115)$$

où x_{ms} , y_{ms} , z_{ms} et T_s sont les facteurs d'échelle. En incluant le changement de variables de l'équation (2.115) dans le système (2.5), on obtient le système différentiel du neurone électronique de Hindmarsh-Rose :

$$\begin{cases} \frac{dX}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(\frac{y_{ms}}{x_{ms}} Y - x_{ms}^2 X^3 + ax_{ms} X^2 - \frac{z_{ms}}{x_{ms}} Z + \frac{1}{x_{ms}} I \right) \\ \frac{dY}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(\frac{1}{y_{ms}} - d \frac{x_{ms}^2}{y_{ms}^3} X^2 - Y \right) \\ \frac{dZ}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(r \left[s \left(\frac{x_{ms}}{z_{ms}} X - \frac{1}{z_{ms}} x_1 \right) - Z \right] \right) \end{cases} \quad (2.116)$$

Si par exemple une tension d'alimentation de ± 4 est requise pour faire fonctionner le neurone électronique alors,

$$x_{ms} = 1, \quad y_{ms} = 3, \quad z_{ms} = 1 \quad (2.117)$$

seront suffisants [76]. Le choix de la valeur du facteur d'échelle en temps se fera dans la suite.

b - Circuit électronique du neurone de Hindmarsh-Rose

En conformité rigoureuse avec le principe de fonctionnement d'un amplificateur opérationnel parfait (ou quasi-parfait dans la pratique¹⁹) décrit par les équations (2.113) et (2.114), il est possible de reproduire complètement les équations du système (2.116) en utilisant de manière conjuguée des amplificateurs opérationnels, des multiplicateurs et des résistors (trim-pots) pour construire le circuit électronique du neurone de Hindmarsh-Rose.

18. ce problème peut aisément être résolu en considérant la relation $R - C$ de l'amplificateur opérationnel.

19. Le gain de l'amplificateur en question doit être très élevé

La Figure 2.5 représente de façon pré figurative le circuit qui sert à implémenter le neurone électronique de Hindmarsh-Rose. Cette Figure comporte trois pallier. Le pallier le plus au-dessus est celui qui modélise l'émission des potentiels d'action, le pallier intermédiaire est celui qui décrit les flux ioniques rapides et le pallier le plus en-dessous est celui qui représente la dynamique des ions lents. En considérant le pallier le plus au-dessus du circuit 2.5, on peut, suivant le caractère inverseur des amplificateurs opérationnels utilisés, constater que la tension aux bornes du condensateur C_x " V_{cx} ", et celle au nœud A_1 " V_{A1} ", sont liées par la relation

$$V_{A1} = -V_{cx}. \tag{2.118}$$

Les différents courants I_1, I_2, I_3, I_4 et I_5 sont donnés par les relations

$$\left\{ \begin{array}{l} I_1 = \frac{V_1}{R_{x1}} \\ I_2 = \frac{Y}{R_{xy}} \\ I_3 = \frac{-Z}{R_{xz}} \\ I_4 = \frac{X^2}{R_{xx2}} \\ I_5 = \frac{-X^3}{R_{xx3}} \end{array} \right. \tag{2.119}$$

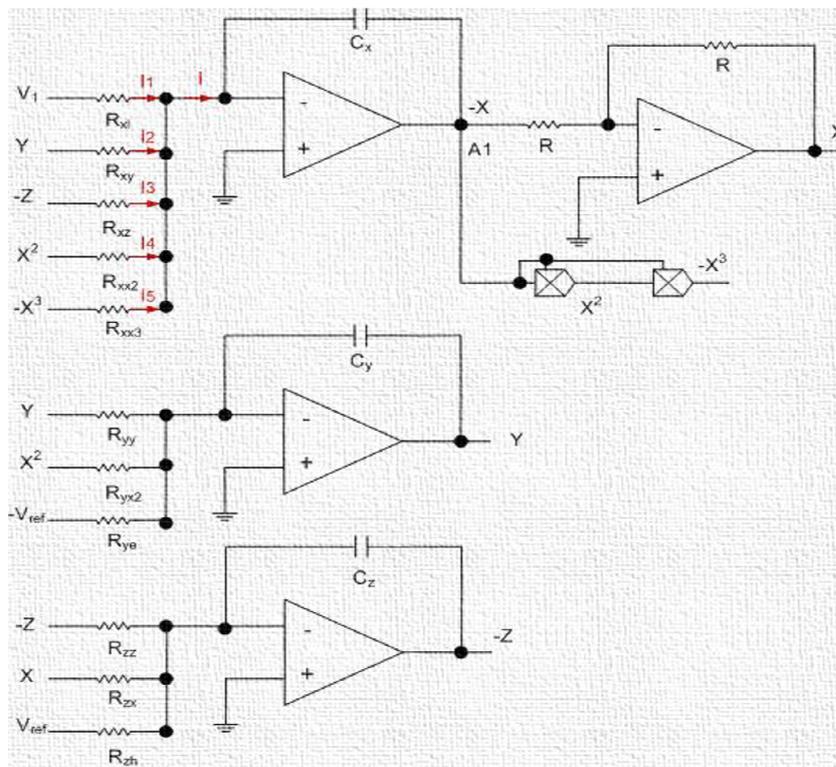


FIGURE 2.5 – Circuit primaire du neurone électronique de Hindmarsh-Rose.

On sait aussi que,

$$I = -C_x \frac{dV_{cx}}{dt}, \quad (2.120)$$

donc

$$I = -C_x \frac{dV_{A1}}{dt}. \quad (2.121)$$

Par ailleurs,

$$I = I_1 + I_2 + I_3 + I_4 + I_5. \quad (2.122)$$

Ainsi, en combinant les équations (2.121) et (2.122) on obtient

$$-C_x \frac{dV_{A1}}{dt} = \frac{V_1}{R_{xI}} + \frac{Y}{R_{xy}} - \frac{Z}{R_{xy}} + \frac{X^2}{R_{xx2}} - \frac{X^3}{R_{xx3}}. \quad (2.123)$$

La tension de sortie au nœud A_1 , est en fait la tension représentant l'opposée du potentiel d'action soit

$$V_{A1} = -X. \quad (2.124)$$

On peut écrire finalement,

$$\frac{dX}{dt} = \frac{V_1}{R_{xI}} + \frac{Y}{R_{xy}} - \frac{Z}{R_{xy}} + \frac{X^2}{R_{xx2}} - \frac{X^3}{R_{xx3}}. \quad (2.125)$$

En identifiant l'équation (2.125) à la toute première équation du système (2.116), on établit l'expression de chaque résistance utilisée dans ce pallier. Une étude similaire réalisée pour les autres palliers permet d'obtenir toutes les expressions littérales des résistances et partant, toutes les valeurs des résistances qui figurent dans le circuit. Le tableau 2.1 en est un récapitulatif.

Résistances	Expressions littérales
R_{xI}	$\frac{T_s x_{ms} V_1}{I C_x}$
R_{xx2}	$\frac{T_s}{a C_x x_{ms}}$
R_{xz}	$\frac{x_{ms} T_s}{z_{ms} C_x}$
R_{xx3}	$\frac{T_s}{C_x x_{ms}^2}$
R_{xy}	$\frac{T_s x_{ms}}{C_x y_{ms}}$
R_{yy}	$\frac{T_s}{C_y}$
R_{yx2}	$\frac{T_s y_{ms}}{d x_{ms}^2 C_y}$
R_{ye}	$\frac{T_s y_{ms} V_{ref}}{C_y}$
R_{zz}	$\frac{T_s}{r C_z}$
R_{zx}	$\frac{T_s z_{ms}}{r s x_{ms} C_z}$
R_{zh}	$\frac{T_s z_{ms} V_{ref}}{C_z r s x_1}$

TABLE 2.1 – Tableau récapitulatif des expressions littérales des résistances utilisées dans le circuit du neurone de Hindmarsh-Rose. L'unité est le Ohm.

Les expressions littérales des résistances étant connues, il est donc aisé de trouver les valeurs numériques de celle-ci moyennant bien évidemment la valeur du seul paramètre d'échelle manquant qui est T_s . Dans les travaux antérieurs relatifs à ce domaine, la valeur de T_s doit être positive et inférieure ou égale à un avec ceci de particulier et prouvé par des simulations analogiques que quelque soit $T_s \in]0; 1]$, la dynamique du neurone électronique est en tout point similaire à celle du modèle mathématique. Cependant, les coûts en termes de temps de calcul sont souvent très élevés lorsqu'il s'agit de simuler le circuit avec des valeurs de T_s de l'ordre de 10^{-2} ou d'un ordre encore un peu plus petit. Compte tenu de tout ce qui a déjà été dit à ce sujet dans cette thèse ou encore dans la référence [76], nous choisirons la valeur unitaire pour T_s dans nos simulations afin de produire des résultats fortement fiables en de temps de simulations convenables.

L'analyse théorique du circuit électronique du neurone de Hindmarsh-Rose étant achevée, on peut produire le circuit opérationnel du neurone électronique de Hindmarsh-Rose à l'aide du simulateur intégré au logiciel MATLAB qui est Simulink[®] et l'environnement Simscape[®] adéquat pour des simulations électroniques. La Figure 2.6 nous présente le circuit fonctionnel du neurone électronique de Hindmarsh-Rose. Cette Figure a été allégée de certains blocs incurtables à la simulation mais qui sont plutôt encombrant et ne permettrait certainement pas la lisibilité du schéma.

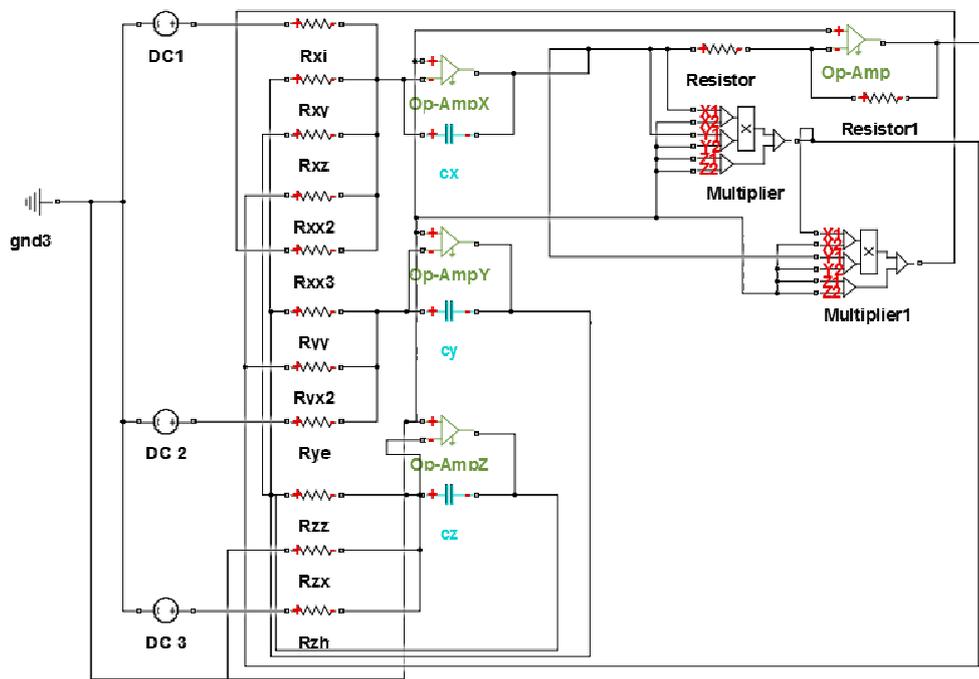


FIGURE 2.6 – Schéma du circuit opérationnel du neurone électronique de Hindmarsh-Rose.

Le circuit électronique du neurone de Hindmarsh-Rose nous permettra de ressortir les différentes phases du fonctionnement neuronal en fonction des paramètres de bifurcation classiques r , s et I .²⁰

²⁰. En fait, il s'agit ici d'appliquer les résultats obtenus pour la dynamique du neurone mathématique au neurone électronique.

2.11.4 Réseau de neurones électronique

Le neurone électronique de Hindmarsh-Rose étant appréhendé, nous allons par la suite passer à l'application des méthodes et des résultats obtenus pour la synchronisation d'un réseau mathématique de neurones sur un réseau de neurones électroniques de Hindmarsh-Rose. L'objectif sera pour nous de comparer les résultats provenant de l'étude théorique d'un réseau électronique sous différentes topologies et ceux provenant de la simulation analogique du même réseau.

En choisissant un couplage suivant la variable qui assure l'émission des potentiels d'action, les équations de base du réseau étudié se déclinent au système suivant localisé pour le $i^{\text{ième}}$ élément dans le réseau :

$$\begin{cases} \frac{dX_i}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(\frac{y_{ms}}{x_{ms}} Y_i - x_{ms}^2 X_i^3 + a_i x_{ms} X_i^2 - \frac{z_{ms}}{x_{ms}} Z_i + \frac{1}{x_{ms}} I \right) + f_{X_i}(X_i) \\ \frac{dY_i}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(\frac{1}{y_{ms}} - d_i \frac{x_{ms}^2}{y_{ms}^2} X_i^2 - Y_i \right) \\ \frac{dZ_i}{dT} = \left(\frac{1}{T_s}\right) \left(r_i \left[s_i \left(\frac{x_{ms}}{z_{ms}} X_i - \frac{1}{z_{ms}} x_1 \right) - Z_i \right] \right). \end{cases} \quad (2.126)$$

Les paramètres d'incertitude et la non-identité des dispositifs unitaires sont définis par les équations (2.102) et (2.103). La fonction $f_{X_i}(X_i)$ est la fonction de couplage. Elle décrit le type d'interaction entre les cellules électroniques. Sa forme, linéaire ou non-linéaire dépend du type de connexion synaptique entre les cellules naturelles. Les synapses chimiques étant celles que nous avons choisies pour nos investigations, la fonction de couplage a donc une forme linéaire par voie de conséquence.

a - Réseau sous la topologie des proches voisins

La Figure 2.7 illustre le couplage à travers la variable X en reprenant uniquement les premiers palliers correspondant à la Figure 2.5 de façon couplés.

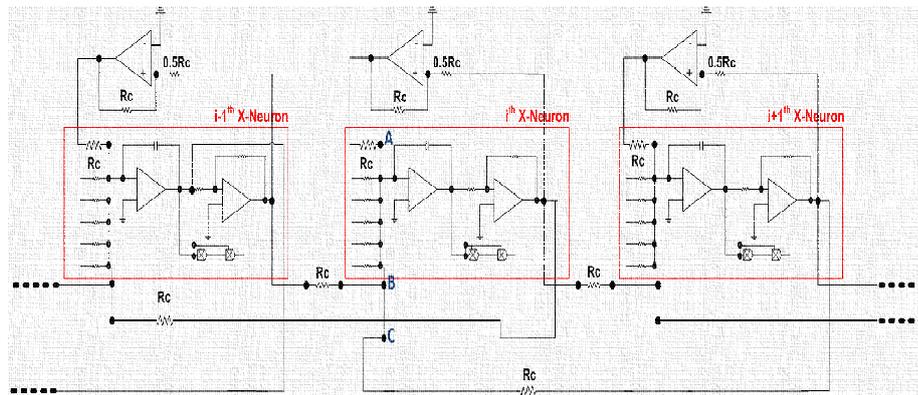


FIGURE 2.7 – Connexions entre les variables représentant l'émission des potentiels d'action des neurones électroniques au sein du réseau à travers les synapses électriques sous la configuration des proches voisins.

Une synapse électrique peut être construite sur un circuit électronique tel qu'il est représenté sur la Figure 2.7 où les courants I_A , I_B et I_C respectivement aux nœuds A , B et C sont :

$$\begin{cases} I_A = -2\frac{X_i}{R_c} \\ I_B = \frac{X_{i-1}}{R_c} \\ I_C = \frac{X_{i+1}}{R_c} \end{cases} \quad (2.127)$$

Ainsi, pour un réseau de neurones électroniques couplés par la variable X suivant la configuration des proches voisins,

$$f_{X_i}(X_i) = I_A + I_B + I_C = \frac{1}{R_c}(X_{i+1} - 2X_i + X_{i-1}). \quad (2.128)$$

Identification faite avec l'équation (2.76), le paramètre de couplage K_1 est assimilable à l'inverse de la résistance R_c tel que :

$$K_1 = \frac{1}{R_c}. \quad (2.129)$$

Pour notre analyse applicative du processus de synchronisation au sein d'un réseau neuronal électronique, nous utiliserons un réseau de 12 éléments (Figure 2.8) Chaque bloc est un neurone qui interagit suivant la variable X avec les autres.

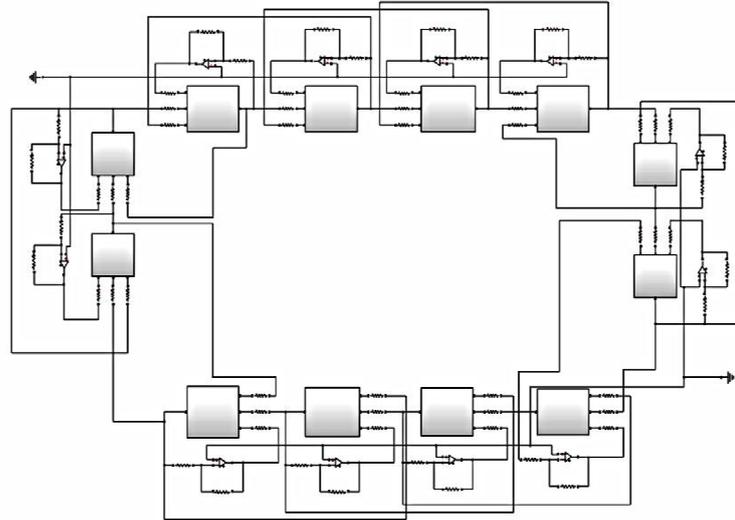


FIGURE 2.8 – Schéma du circuit opérationnel d'un réseau de 12 neurones électroniques de Hindmarsh-Rose couplés suivant la topologie des proches voisins.

b - Réseau sous la topologie du couplage global

Pour la topologie du couplage global, les équations du réseau restent identiques au système (2.126) avec la particularité que la fonction $f_{X_i}(X_i)$ est donnée par

$$f_{X_i}(X_i) = Q_1 \sum_{j=1}^N (X_j - X_i) \quad (2.130)$$

Un raisonnement similaire aux équations (2.127) et (2.128) peut être appliqué pour cette autre configuration afin de ressortir la méthode de construction des synapses électriques connectives du réseau.

Q_1 est le facteur de couplage qui dans le réseau de modèles électronique s'apparente à l'inverse de la résistance de couplage R_c soit

$$Q_1 = \frac{1}{R_c}. \quad (2.131)$$

La Figure 2.9 présente le circuit opérationnel d'un réseau de six neurones électroniques de Hindmarsh-Rose couplés sous la topologie globale à travers les synapses électriques par la variable qui gouverne l'émission des potentiels d'action.

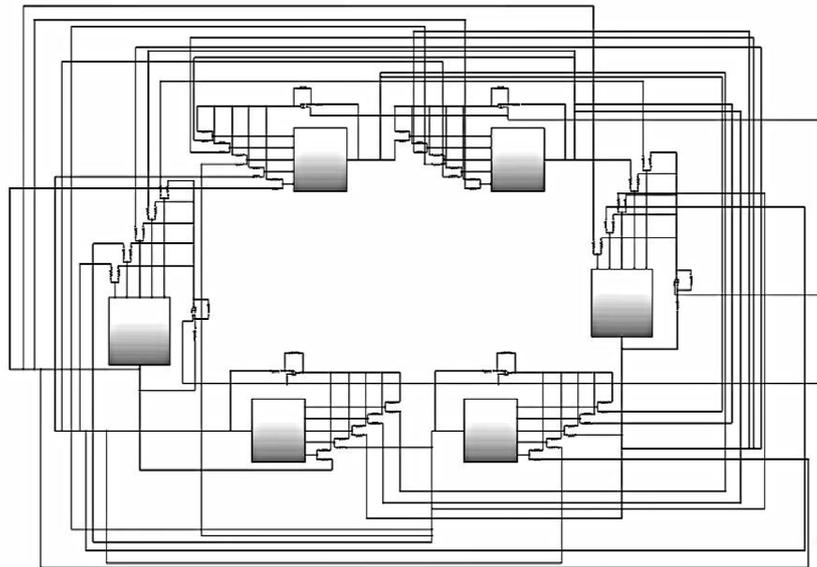


FIGURE 2.9 – Schéma du circuit opérationnel d'un réseau de 6 neurones électroniques de Hindmarsh-Rose couplés suivant la topologie globale.

2.11.5 Synchronisation au sein d'un réseau de neurones électronique, couplage non identique

Dans cette thèse, nous ne nous intéresserons pas à proprement parler à l'étude du processus de la synchronisation au sein d'un réseau de neurones électroniques de Hindmarsh-Rose. Il sera question pour nous d'effectuer un rapprochement entre l'étude mathématique du processus de la synchronisation au sein du réseau électronique et l'application de ces résultats dans le circuit électronique correspondant.

Bien qu'il puisse paraître simpliste de le faire, la correspondance théorie-analogie n'est pas toujours aussi aisée. En effet, le facteur T_s chargé de réduire les résistances possède très généralement un revers, que ce soit pour la valeur unitaire que pour des valeurs encore plus petites :

- Si $T_s = 1$, les temps de simulation sont acceptables et permettent effectivement l'obtention des résultats pour le matériel mis à notre disposition par contre, les valeurs des résistances sont très élevées et peuvent atteindre pour certaines un maximum de l'ordre de 10^{10} Ohm .

- Si T_s est de l'ordre de 10^{-6} , les valeurs des résistances diminuent considérablement et on peut se rendre compte que la résistance la plus élevée dans le circuit est de l'ordre de 10^3 . Par contre, les temps de simulation deviennent pour le moins, très éprouvants pour le matériel numérique.

Comme nous l'avons mentionné dans les lignes précédentes, la valeur de T_s n'affectant pas dynamiquement l'évolution du neurone électronique, nous avons choisi pour nos simulations numériques analogiques la valeur unitaire. Puisque cette valeur abouti à des résistances très élevées, tout porte à croire que, les résistances de couplage aussi seront élevées. Il apparait donc un problème de correspondance entre les simulations numériques mathématique et analogique du point de vue des facteurs de couplage. Ce problème est néanmoins résolu par le biais de simulations analogiques sous Simulink[®] qui permettent d'établir un facteur d'ajustement entre le paramètre de couplage K_1 et la résistance R_c . L'évaluation de ce facteur d'ajustement permet d'obtenir la loi définie à l'équation (2.132)

$$K_1 \simeq 10^6 K'_1 \quad \text{ou} \quad Q_1 \simeq 10^6 Q'_1 \quad (2.132)$$

Le comportement mathématique du réseau est dès lors analysé en considérant le coefficient K'_1 ou (Q'_1 pour le couplage global). La correspondance théorie-analogie est faite cette fois-ci entre ce nouveau coefficient de couplage et l'inverse de la résistance de couplage R_c .

Par ailleurs, il existe un résultat primordial obtenu analogiquement qui voudrait que des neurones électroniques couplés identiquement même s'ils sont non-identiques du point de vu de leurs paramètres fonctionnels respectifs, sont toujours synchrones quelque soit la valeur du paramètre de couplage. Pour donc investir le processus de synchronisation au sein d'un réseau électronique de façon à créer un intérêt scientifique, le couplage non identique apparaît comme une solution sérieusement indiquée et a déjà été réalisée notamment pour des oscillateurs de *Van der Pol* mutuellement couplés [206]. Fort de cette caractéristique, l'étude de la synchronisation du réseau électronique de neurones de Hindmarsh-Rose se fera dans le cadre déterministe pour des entités non identiques, suivant un couplage également non identique. En considérant les observations analogiques qui découlent de l'influence du facteur d'échelle temporelle sur la valeur des résistances, la non identité du couplage peut être définie pour le $i^{\text{ème}}$ élément dans le circuit par l'équation

$$R_{ci} = R_c * \varpi \quad \text{pour la simulation analogique} \quad (2.133)$$

ou

$$K'_{1i} = \frac{K'_1}{\varpi} \quad \text{pour l'étude mathématique,} \quad (2.134)$$

avec $\varpi \in]0; 1]$ qui est le facteur aléatoire de non identité. Il est important de noter que la non identité doit avoir un impact certain sur la résistance de couplage c'est pourquoi nous l'avons choisie multiplicative et non additive comme dans certains travaux où les modèles engagés ne flirtent pas avec des résistances très élevées [206].

Un profil d'évolution du paramètre d'ordre de Kuramoto sera représenté en fonction du couplage pour le modèle mathématique décrivant le réseau électronique et les résultats seront appliqués aux simulations analogiques du réseau électronique.

2.12 Conclusion

Ce chapitre a été consacré à la présentation de la méthodologie que nous suivrons pour notre analyse et des outils que nous utiliserons pour parvenir à cet objectif. L'étude du processus de synchronisation menée aura aussi un ton comparatif dans la mesure nous essayerons d'établir des rapprochements entre les différentes caractéristiques topologiques de chacun des types de réseaux considérés en rapport avec les forces de couplage.

Chapitre 3

Résultats et Discussions

Sommaire

3.1	Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose	60
3.1.1	Détermination des points d'équilibre	60
3.1.2	Stabilité des points d'équilibre	62
3.1.3	Point d'équilibre formel	65
3.1.4	Bilan	66
3.1.5	Dynamique asymptotique	67
3.1.6	Comportement chaotique	67
3.2	Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose	78
3.2.1	P-Bifurcation	78
3.2.2	D-Bifurcation	85
3.3	Réseau déterministe de modèles identiques de Hindmarsh-Rose	89
3.3.1	Couplage des proches voisins	89
3.3.2	Couplage global	95
3.4	Réseau déterministe de modèles non identiques de Hindmarsh-Rose	99
3.4.1	Couplage des proches voisins	99
3.4.2	Couplage global	103
3.5	Étude des propriétés dynamiques individuelles et collectives : cas déterministe	106
3.5.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	106
3.5.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	112
3.6	Influence du désordre sur la dynamique déterministe globale du réseau	114
3.6.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	115
3.6.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	119
3.6.3	Apport de la topologie du couplage global	120
3.7	L'impact du bruit sur un réseau de neurones	122
3.7.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	123
3.7.2	Comportement dynamique individuel et état global du réseau	127

3.7.3	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	130
3.8	Influences conjuguées du désordre et du bruit sur un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose	135
3.8.1	Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$	137
3.8.2	Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$	137
3.9	Dynamique asymptotique et comportement chaotique du neurone électronique	143
3.10	Synchronisation au sein des réseaux électroniques	145
3.10.1	Couplage des proches voisins	145
3.10.2	Couplage global	153
3.11	Conclusion	157

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 60

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose

3.1.1 Détermination des points d'équilibre

L'équation qui permet de retrouver les points d'équilibre est l'équation (2.19). La méthode de Cardan qui permet de la résoudre aboutit au discriminant de l'équation (2.24). Le signe de Δ nous permettant de prime abord de retrouver le nombre de points d'équilibre, nous allons étendre un peu plus le scénario global des différentes éventualités en étudiant le nombre de points d'équilibre en fonction de certains paramètres du système de Hindmarsh-Rose. De ce fait, on peut reformuler l'équation (2.24) en :

$$\Delta = I^2 - 2I\left[-\frac{11}{27} - s\left(x_1 + \frac{11}{27}\right)\right] + \left[-\frac{11}{27} - s\left(x_1 + \frac{2}{3}\right)\right]^2 + \frac{4}{27}\left(s - \frac{4}{3}\right)^3. \quad (3.1)$$

Le signe de Δ est aisément étudié à travers son discriminant

$$\Delta_{\Delta} = \frac{16}{27}\left(\frac{4}{3} - s\right)^3. \quad (3.2)$$

Ce nouveau discriminant n'est positif que pour

$$s \leq \frac{4}{3}. \quad (3.3)$$

L'équation (3.3) est une restriction sur le domaine où l'on pourra déterminer le nombre de points d'équilibre en fonction des variables choisies. La condition (3.3) étant respectée, les deux solutions obtenues de l'équation $\Delta = 0$ établissent le profil de frontière entre les différentes régions de nombre de points d'équilibre représenté à la Figure 3.1. Ces deux solutions sont :

$$\begin{cases} I_1 = -\frac{11}{27} - \left(x_1 + \frac{2}{3}\right)s - 2\left[\frac{1}{3}\left(\frac{4}{3} - s\right)\right]^{\frac{3}{2}} \\ I_2 = -\frac{11}{27} - \left(x_1 + \frac{2}{3}\right)s + 2\left[\frac{1}{3}\left(\frac{4}{3} - s\right)\right]^{\frac{3}{2}} \end{cases} \quad (3.4)$$

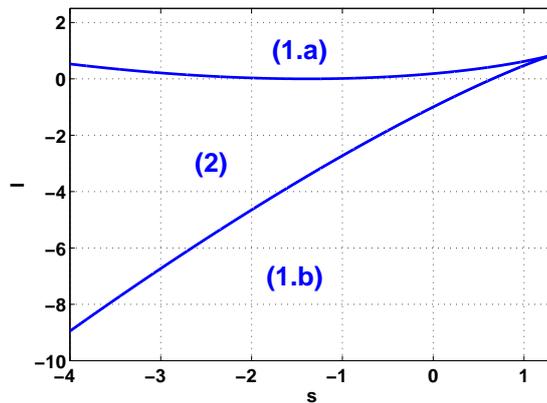


FIGURE 3.1 – Carte dans le plan (s, I) illustrant le nombre de points d'équilibre. Les régions (1.a) et (1.b), le modèle neuronal a un seul point d'équilibre, tandis que dans la région (2), on retrouve trois points d'équilibre. La frontière entre ces deux régions (ligne bleue), correspond au cas où le modèle mathématique a deux points d'équilibre.

D'après le système (3.4), on se rend compte que le signe de Δ dépend des paramètres I et s . La Figure 3.1 montre les différentes régions où $\Delta = 0$, $\Delta < 0$ et $\Delta > 0$. On peut y observer :

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 61

a - La région où $\Delta > 0$

Cette zone est représentée par les sous-régions 1.a et 1.b. Dans cette zone, le modèle neuronal de Hindmarsh-Rose admet un seul point d'équilibre $E^1(x_e, y_e, z_e)$, défini par

$$E^1 \begin{cases} x_e = \sqrt[3]{\frac{-q+\sqrt{\Delta}}{2}} + \sqrt[3]{\frac{-q-\sqrt{\Delta}}{2}} - \frac{2}{3}, \\ y_e = 1 - 5x_{1e}^2, \\ z_e = s(x_e - x_1). \end{cases} \quad (3.5)$$

Nous pouvons ainsi considérer dans cette zone quatre points,

$$P_1(s, I) = \begin{pmatrix} -1 \\ -\frac{11}{27} + (x_1 + \frac{2}{3}) + \frac{3}{2} \end{pmatrix}, \quad P_2(s, I) = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{11}{27} - (x_1 + \frac{2}{3}) + 1 \end{pmatrix}$$

dans la région (1.a) et

$$P_3(s, I) = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{11}{27} - (x_1 + \frac{2}{3}) - 1 \end{pmatrix}, \quad P_4(s, I) = \begin{pmatrix} -1 \\ -\frac{11}{27} - (x_1 + \frac{2}{3}) - 2 \end{pmatrix}$$

dans la région (1.b)

b - La région où $\Delta = 0$

Cette région est en fait la frontière en bleu sur la Figure 3.1. Tous les couples de points (s, I) choisis sur cette frontière aboutissent à l'existence de deux points d'équilibre pour le système de Hindmarsh-Rose, $E_i^2(x_e, y_e, z_e) |_{i=a,b}$, tels que :

$$E_a^2 \begin{cases} x_{ea} = \frac{3q}{p} - \frac{2}{3}, \\ y_{ea} = 1 - x_{ea}^2, \\ z_{ea} = s(x_{ea} - x_1), \end{cases} ; \quad E_b^2 \begin{cases} x_{eb} = -\frac{3q}{2p} - \frac{2}{3}, \\ y_{eb} = 1 - 5x_{eb}^2, \\ z_{eb} = s(x_{eb} - x_1). \end{cases} \quad (3.6)$$

On peut considérer les couples de points

$$P_5(s, I) = \begin{pmatrix} 0 \\ -\frac{11}{27} - 2(\frac{2}{3})^3 \end{pmatrix}, \quad P_6(s, I) = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{11}{27} - (x_1 + \frac{2}{3}) - \frac{2}{27} \end{pmatrix} \quad \text{et}$$

$$P_7(s, I) = \begin{pmatrix} 0 \\ -\frac{11}{27} + 2(\frac{2}{3})^3 \end{pmatrix}$$

c - La région où $\Delta < 0$

Cette région est la zone 2 sur la Figure 3.1 pour laquelle, quelque soit le couple de points (s, I) , le système de Hindmarsh-Rose admet trois points d'équilibres, $E_i^3(x_e, y_e, z_e) |_{i=c,d,e}$ tels que

$$E_c^3 \begin{cases} x_{ec} = \sqrt[2]{\frac{p}{3}} \cos \left[\frac{1}{3} \arccos \left(-\frac{q}{2} \sqrt{\frac{27}{-p^3}} \right) \right] - \frac{2}{3}, \\ y_{ec} = 1 - 5x_{ec}^2, \\ z_{ec} = s(x_{ec} - x_1), \end{cases}$$

$$E_d^3 \begin{cases} x_{ed} = \sqrt[2]{\frac{p}{3}} \cos \left[\frac{1}{3} \arccos \left(-\frac{q}{2} \sqrt{\frac{27}{-p^3}} \right) + \frac{2\pi}{3} \right] - \frac{2}{3}, \\ y_{ed} = 1 - 5x_{ed}^2, \\ z_{ed} = s(x_{ed} - x_1), \end{cases}$$

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 62

$$E_e^3 \begin{cases} x_{ee} = \sqrt{\frac{2}{3}} \cos \left[\frac{1}{3} \arccos \left(-\frac{q}{2} \sqrt{\frac{27}{-p^3}} \right) + \frac{4\pi}{3} \right] - \frac{2}{3}, \\ y_{ee} = 1 - 5x_{ee}^2, \\ z_{ee} = s(x_{ee} - x_1). \end{cases} \quad (3.7)$$

Dans cette région, on peut considérer les couple de points

$$P_8(s, I) = \begin{pmatrix} 0 \\ -\frac{11}{27} - \frac{1}{4} \end{pmatrix}, \quad P_9(s, I) = \begin{pmatrix} 1 \\ -\frac{11}{27} - (x_1 + \frac{2}{3}) - \frac{1}{15} \end{pmatrix}.$$

Les différents couples de points (s, I) choisis arbitrairement dans la carte présentée à la Figure 3.1 permettront de déterminer les points d'équilibre dont la stabilité sera étudiée.

3.1.2 Stabilité des points d'équilibre

La stabilité des points d'équilibre est déterminée en trouvant les valeurs propres de la matrice Jacobienne (équation (2.30)) qui sont directement obtenues par la résolution de l'équation annulant le polynôme caractéristique à l'équation (2.32).

a - Cas où le système admet un seul point d'équilibre

En fonction des couples de points P_1, P_2, P_3 et P_4 , on peut récapituler les différents points d'équilibre obtenus et leurs stabilités dans le tableau 3.1.

$P(s, I)$	Point d'équilibre $E(x_e, y_e, z_e)$	Valeurs propres de $DF(X_e)$	Nature du point d'équilibre
$P_1(s, I)$	$E_1^1 \begin{pmatrix} 1.115 \\ -5.128 \\ -2.7333 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = 0.9 + 2.6i$ $\lambda_2 = 0.9 - 2.6i$ $\lambda_3 = -0.0009$	Foyer-selle
$P_2(s, I)$	$E_2^1 \begin{pmatrix} 0.44 \\ 0.0304 \\ 2.058 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = 0.5 + 1.4i$ $\lambda_2 = 0.5 - 1.4i$ $\lambda_3 = -0.014$	Foyer-selle
$P_3(s, I)$	$E_3^1 \begin{pmatrix} -1.777 \\ -14.795 \\ -0.159 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -21.028$ $\lambda_2 = -0.112$ $\lambda_3 = -0.0014$	Nœud stable
$P_4(s, I)$	$E_3^1 \begin{pmatrix} -2.514 \\ -30.62 \\ -0.896 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -34.804$ $\lambda_2 = -0.2562$ $\lambda_3 = -0.0009$	Nœud stable

TABLE 3.1 – Quelques points d'équilibre dans la région où le discriminant est positif. Le système de Hindmarsh-Rose admet un seul point d'équilibre.

Nous pouvons observer sur la Figure 3.2 le comportement réel du système lorsqu'il est initialisé exactement au point d'équilibre $E_1^1 \equiv E_1$. On se rend compte que le système débutant sa dynamique évolutive à ce point, qui lui-même étant un équilibre foyer-instable, cette évolution s'éloigne de ce point de façon hélicoïdale, confirmant effectivement que ce point d'équilibre est un Foyer-selle.

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 63

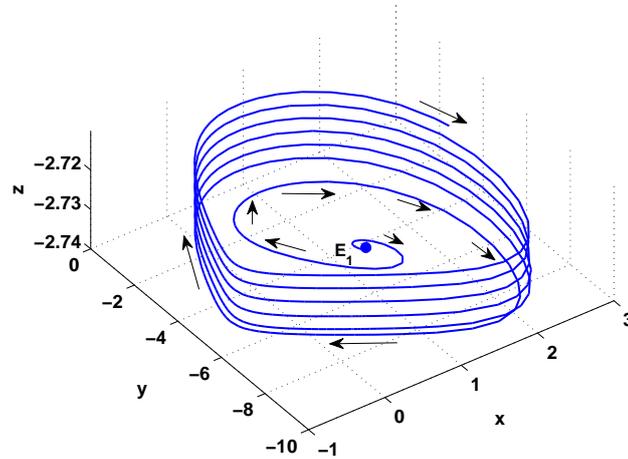


FIGURE 3.2 – Portraits de phase du système de Hindmarsh-Rose avec les paramètres $a = 3$, $d = 5$, $s = 4$ et $r = 10^{-3}$. Le point d'équilibre E_1 est un Foyer-selle.

b - Cas où le système admet deux points d'équilibre

Les résultats obtenus pour les couples de points P_5 , P_6 et P_7 sont consignés dans le tableau 3.2.

Par ailleurs, parmi ces équilibres, nous choisissons de représenter le portrait de phase du système de Hindmarsh-Rose autour des points d'équilibre $E_1^2 \equiv E_2$ et $E_2^2 \equiv E_3$ sur la Figure 3.3. On constate que toutes les trajectoires convergent vers E_2 tandis que les trajectoires initialisées à un voisinage infinitésimal de E_3 s'en échappent en convergeant systématiquement sur E_2 . Ce qui approuve que E_2 est un équilibre attracteur alors que E_3 est un équilibre répulsif.

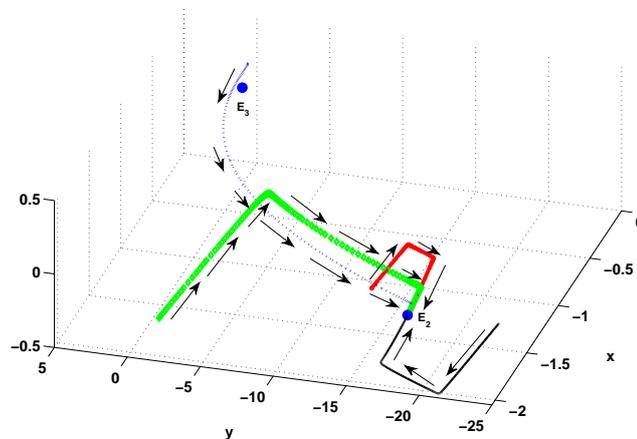


FIGURE 3.3 – Portraits de phase du système de Hindmarsh-Rose avec les paramètres $a = 3$, $d = 5$, $s = 4$ et $r = 10^{-3}$. Le point d'équilibre E_2 est un nœud stable tandis que le point E_3 est un équilibre instable.

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 64

$P(s, I)$	Point d'équilibre $E(x_e, y_e, z_e)$	Valeurs propres de $DF(X_e)$	Nature du point d'équilibre
$P_5(s, I)$	$E_1^2 \begin{pmatrix} -2 \\ -19 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -24.839$ $\lambda_2 = -0.161$ $\lambda_3 = -0.001$	Nœud stable
	$E_2^2 \begin{pmatrix} 0 \\ 1 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = 0$ $\lambda_2 = -1$ $\lambda_3 = -0.001$	Nœud-selle non-hyperbolique
$P_6(s, I)$	$E_3^2 \begin{pmatrix} -\frac{4}{3} \\ -7.8 \\ 0.2 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -14.333$ $\lambda_2 = 10^{-4}(-5 + 83i)$ $\lambda_3 = 10^{-4}(-5 - 83i)$	Foyer-Nœud stable
	$E_4^2 \begin{pmatrix} -\frac{1}{3} \\ 0.4 \\ 1.2 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -0.408$ $\lambda_2 = -1.4 + 2.2i$ $\lambda_3 = -1.4 - 2.2i$	Foyer-Nœud stable
$P_7(s, I)$	$E_5^2 \begin{pmatrix} \frac{2}{3} \\ -1.2 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -0.012$ $\lambda_2 = 0.8 + 1.8i$ $\lambda_3 = 0.8 - 1.8i$	Foyer - selle
	$E_6^2 \begin{pmatrix} -\frac{4}{3} \\ -7.8 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -14.33$ $\lambda_2 = 0$ $\lambda_3 = -0.001$	Nœud stable non-hyperbolique

TABLE 3.2 – Quelques points d'équilibre dans la région où le discriminant est nul. Le système de Hindmarsh-Rose admet deux points d'équilibre.

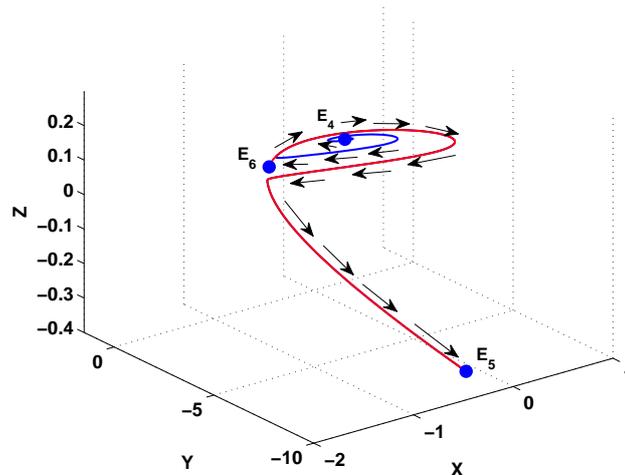


FIGURE 3.4 – Portraits de phase du système de Hindmarsh-Rose avec les paramètres $a = 3$, $d = 5$, $s = 4$ et $r = 10^{-3}$. Les équilibres E_4 et E_6 étant instables, toutes les trajectoires qui y sont initialisées ou même à un voisinage proche ou lointain se retrouvent toutes attirées vers le nœud stable qui est E_5 .

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 65

c - Cas où le système admet trois points d'équilibre

Pour les couples de points (s, I) choisis sur la Figure 3.1 pour lesquelles le discriminant est positif, on peut récapituler les différents points d'équilibres obtenus dans le tableau 3.3.

$P(s, I)$	Point d'équilibre $E(x_e, y_e, z_e)$	Valeurs propres de $DF(X_e)$	Nature du point d'équilibre
$P_8(s, I)$	$E_1^3 \begin{pmatrix} 0.37 \\ -7.88 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -0.001$ $\lambda_2 = 0.4 + 1.3i$ $\lambda_3 = 0.4 - 1.3i$	Foyer - selle
	$E_2^3 \begin{pmatrix} -1.9 \\ -17.15 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -23.18$ $\lambda_2 = -0.14$ $\lambda_3 = -0.001$	Nœud - stable
	$E_3^3 \begin{pmatrix} -0.43 \\ -0.12 \\ 0 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -4.77$ $\lambda_2 = 0.25$ $\lambda_3 = -0.001$	Point - selle
$P_9(s, I)$	$E_4^3 \begin{pmatrix} -0.2 \\ -6.85 \\ 1.3 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -2.96$ $\lambda_2 = 0.27$ $\lambda_3 = 2.10^{-4}$	Point - selle
	$E_5^3 \begin{pmatrix} -1.3 \\ -7.88 \\ 0.2 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -14.23$ $\lambda_2 = 10^{-4}(5 + 82i)$ $\lambda_3 = 10^{-4}(5 - 82i)$	Foyer - selle
	$E_6^3 \begin{pmatrix} -0.42 \\ -0.1 \\ 1.1 \end{pmatrix}$	$\lambda_1 = -4.34$ $\lambda_2 = 0.265$ $\lambda_3 = 10^{-4}$	Point - selle

TABLE 3.3 – Quelques points d'équilibre dans la région où le discriminant est positif. Le système de Hindmarsh-Rose admet alors trois points d'équilibre.

Pour illustrer le comportement du système de Hindmarsh-Rose en rapport avec l'équilibre, nous considérons les points d'équilibre $E_1^3 \equiv E_4$, $E_2^3 \equiv E_5$ et $E_3^3 \equiv E_6$. La Figure 3.4 montre les propriétés de stabilité de chacun de ces points fixes :

- E_4 est un Foyer-selle ce qui est prouvé par le fait que la trajectoire initialisée en ce point s'éloigne en faisant des tourbillons.
- E_6 est un point-selle. Étant un équilibre instable, la trajectoire qui débute en E_6 s'en éloignera toujours comme on peut effectivement le constater sur la Figure.
- Enfin, l'équilibre E_5 est un nœud stable. Ceci lui donne la possibilité d'attirer toutes les trajectoires qui sont initialisées en des points autres que lui et de conserver en lui-même toutes les trajectoires qui l'ont pour point initial.

3.1.3 Point d'équilibre formel

Les valeurs usuelles du couple $P(s, I)$ sont très souvent fixées à :

$$P(s, I) = \begin{pmatrix} 4 \\ 3.25 \end{pmatrix}.$$

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 66

Pour ce couple de point, nous avons l'équilibre formel du système de Hindmarsh-Rose. Cet équilibre est :

$$E \begin{pmatrix} -0.7221 \\ -1.6073 \\ 3.5836 \end{pmatrix}.$$

Les valeurs propres de la matrice Jacobienne calculées à partir de l'équation (2.32) sont :

$$\lambda_1 = -7.0836; \quad \lambda_2 = 0.1834; \quad \lambda_3 = 0.0021.$$

Le point d'équilibre est stable suivant la direction x et instable suivant les directions y et z . Il est donc un équilibre instable, en l'occurrence, un Point selle. Sur la Figure 3.5, on peut constater que pour les séries temporelles toutes initialisées au point d'équilibre, seul la trajectoire temporelle en x est constante. Les trajectoires $y(t)$ et $z(t)$ s'écartent toutes de leurs conditions initiales, divergeant de leurs positions d'équilibre.

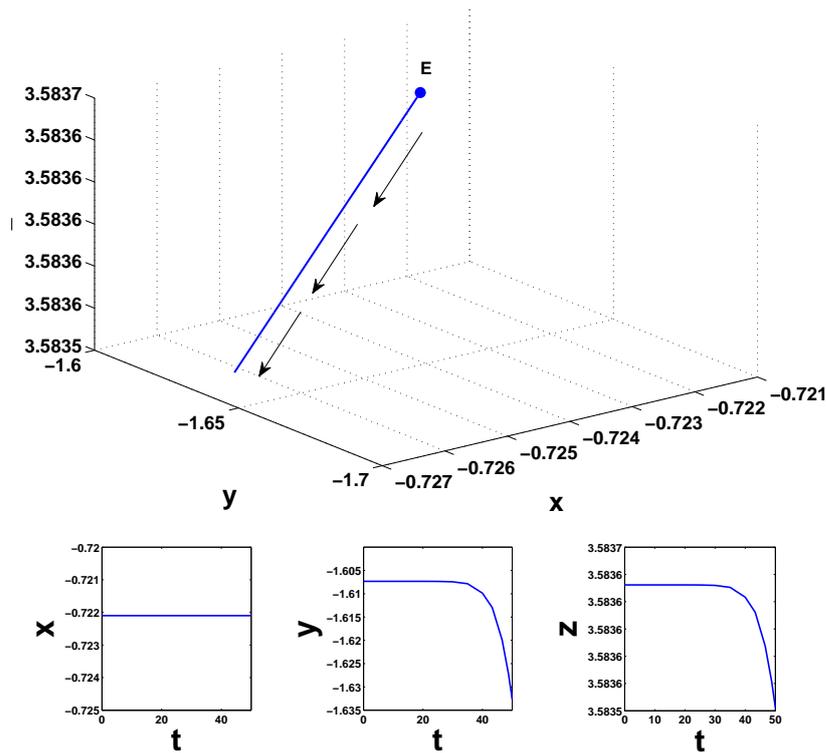


FIGURE 3.5 – Portrait de phase et séries temporelles du système de Hindmarsh-Rose dans le repère (x, y, z) avec les paramètres $a = 3$, $d = 5$, $s = 4$ et $r = 10^{-3}$, le point E étant la condition initiale. La trajectoire $x(t)$, (a), est stable en sa position initiale tandis que les trajectoires $y(t)$ et $z(t)$ sont instables. Le point d'équilibre est donc instable comme le montre le portrait de phase.

3.1.4 Bilan

Au sortir de l'étude des points d'équilibre du système de Hindmarsh-Rose à trois dimensions et surtout de leur stabilité, il est d'une certitude manifeste que ce système possède une très grande

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 67

variété de types de points d'équilibre. On a pu retrouver des Foyer-selles, des nœuds stables, des points selles et la liste n'est sûrement pas exhaustive, tout d'abord parce qu'il est impossible de tenir compte de la totalité des couples de points (s, I) sur la carte de la Figure 3.1, mais surtout parce que le domaine représenté est restreint par une condition portant sur s . En étudiant donc les éventualités proposées par les points fixes en fonction des paramètres s et I , nous ne nous situons pas encore dans le contexte de la complétude. Cependant, le domaine représenté étant assez vaste, il est très intéressant de noter, sur la frontière, des équilibres non-hyperboliques qui permettent à priori d'anticiper sur l'existence de bifurcations selle-nœud et de comportements divergents au cours de l'évolution temporelle du système.

3.1.5 Dynamique asymptotique

Rappelons que l'activité neuronale possède les phases de repos, *spiking* et *bursting*. Le modèle mathématique tridimensionnel de Hindmarsh-Rose a ceci de particulier qu'il est à même de reproduire ces phases de fonctionnement.

Le repos est l'état au cours duquel le neurone n'émet pas de potentiel d'action. Le *spiking* est l'émission continue de potentiels d'action (*spikes*¹) sous l'effet d'un stimulus. Le *Bursting* quant à lui représente une poussée de potentiels d'action séparés par des périodes lentes d'inactivation ou encore périodes réfractaires (périodes où le seuil d'excitabilité du neurone semble infini). Ainsi, de façon sommaire, lorsque le neurone n'est pas en période de repos, il est très souvent en activité d'émission de potentiels d'action en salve ou encore *bursting*.

La dynamique lente est induite dans le comportement du neurone de Hindmarsh-Rose par l'évolution de la variable principale z qui est lui-même caractérisé par le facteur r .

La Figure 3.6 illustre un neurone de Hindmarsh-Rose en activité. Le *spiking* peut être observé sur les séries temporelles $x(t)$ et $y(t)$ et la partie hélicoïdale du portrait de phase. Les périodes lentes sont aussi présentes sur les différentes projections de la dynamique neuronale. Elles sont notamment observables sur les sauts séparant les pics sur les séries temporelles $x(t)$ et $y(t)$ et la série temporelle $z(t)$ entièrement. La période lente est aussi illustrée sur le "S" du portrait de phase de cette figure. Le *bursting* qui est la mise ensemble du *spiking* et des périodes lentes se retrouve aussi illustré sur la Figure 3.6. Comme nous le savons à travers le chapitre 2, le système de Hindmarsh-Rose est non-linéaire et par conséquent est en proie à une dissipativité caractéristique de ce type de système. Une des matérialisations de cette propriété dynamique est l'existence d'un attracteur étrange illustré à la Figure 3.7. Il est donc opportun d'estimer la divergence des trajectoires infiniment proches sur cet attracteur afin de mettre en évidence l'évolution du système vers un régime chaotique déterministe. Le plus grand exposant de Lyapunov, les diagrammes de bifurcations et les sections de Poincaré sont des outils qui nous permettront d'accomplir cette tâche.

3.1.6 Comportement chaotique

Le comportement chaotique d'un système dynamique non-linéaire a été longuement décrit au chapitre précédent. Ajoutons ce détail assez révélateur que le comportement chaotique pourrait être observé sous l'angle de la modification substantielle et qualitative de la dynamique asymptotique d'un système dynamique en fonction des variations de l'un de ses paramètres. Nous analysons dans le paragraphe le fonctionnement "imprévisible" d'un neurone par le biais du système dynamique de Hindmarsh-Rose à l'aide des outils présentés au chapitre 2.

1. ou pics de potentiels en français

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 68

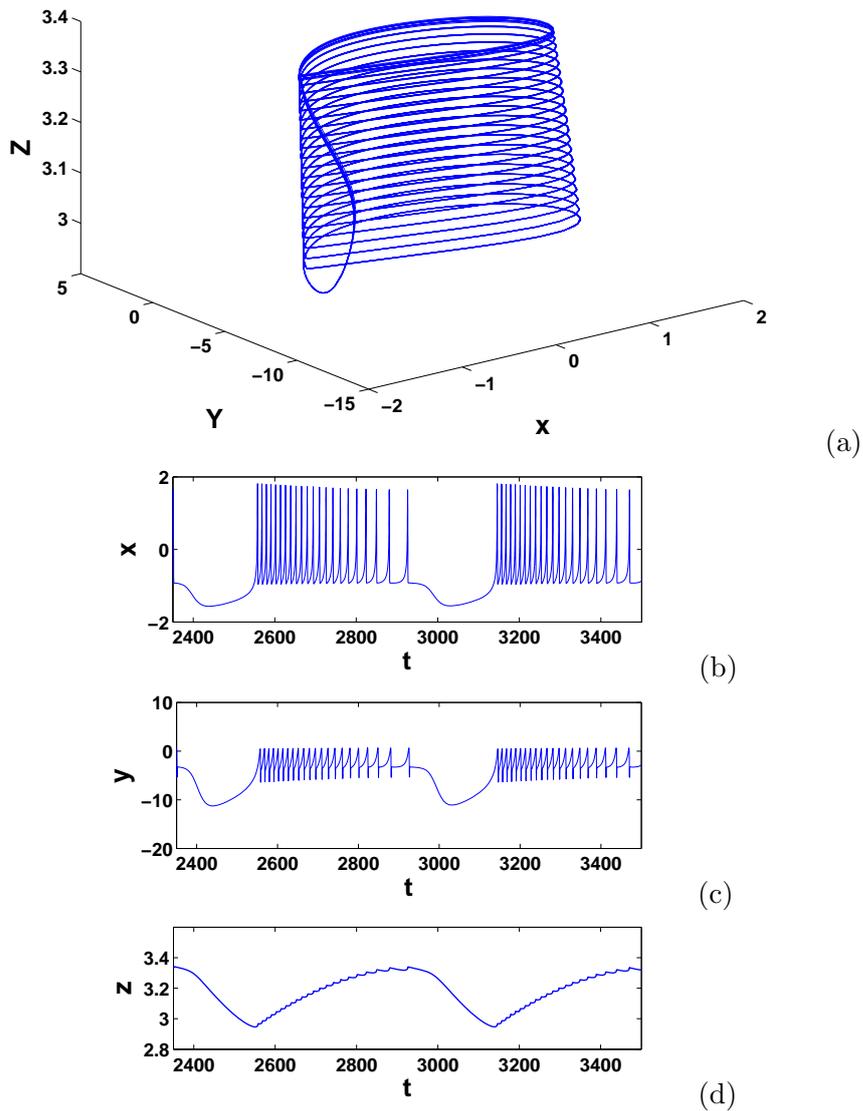
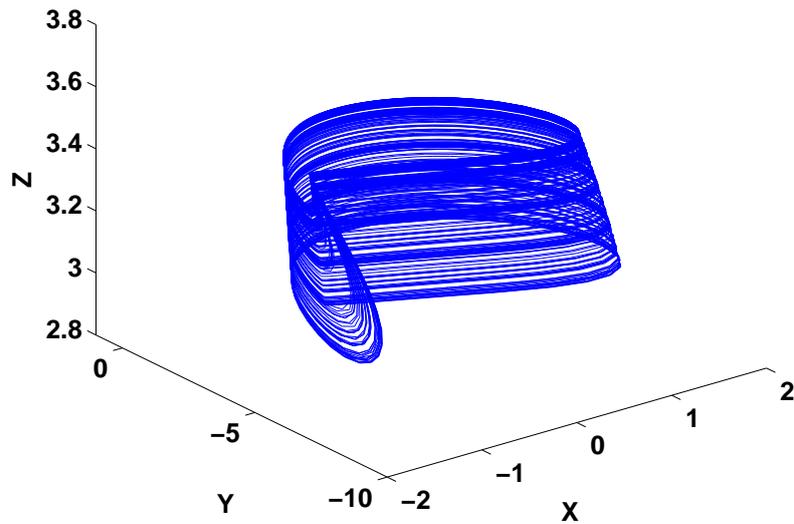
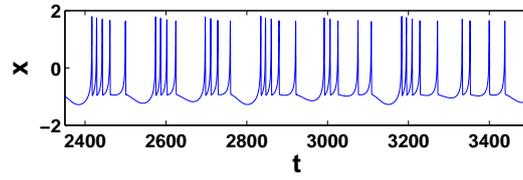


FIGURE 3.6 – *Simulations numérique du système (2.5) avec $r = 0.001$, $s = 4$ et $I = 3.25$. On peut observer en (a) le portrait de phase tridimensionnel. Les séries temporelles $x(t)$, $y(t)$ et $z(t)$ en (b), (c) et (d). Le spiking (partie hélicoïdale) et les périodes lentes ou réfractaires (courbe en "S") qui constituent le bursting (émission en salve de potentiels d'action) y sont représentés.*

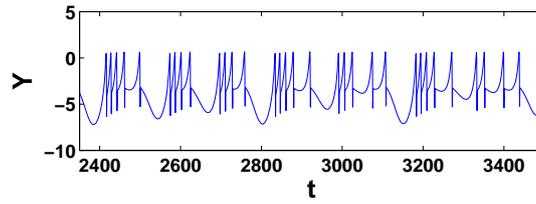
3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 69



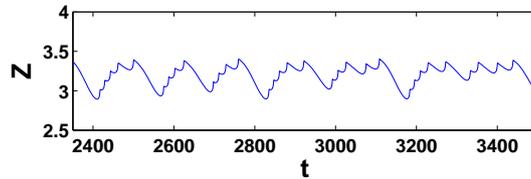
(a)



(b)



(c)



(d)

FIGURE 3.7 – Attracteur du système de Hindmarsh-Rose (équation 2.5). Les paramètres $r = 0.008001$, $s = 4$ et $I = 3.322$. En (a) on peut observer le portrait de phase, en (b) le potentiel d'action, (c) les flux d'ions rapides et en (d) les flux lents d'ions.

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 70

a - Étude en fonction du paramètre r

La Figure 3.8 nous montre le diagramme de bifurcations et les variations de l'exposant de Lyapunov pour $r \in [0; 0.05]$. La série de dédoublement de périodes régresse avec la progression du paramètre r . En partant de zéro, on observe déjà un comportement chaotique avec plusieurs zones où le comportement dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose est quasi-périodique contenant alors six, cinq ou plusieurs périodes (pour celles que l'on peut compter). À partir de $r \simeq 0.01$ le nombre de période passe à trois et ensuite, le comportement du neurone reprend une phase encore plus désordonnée que les précédentes. Enfin, le fonctionnement dynamique du neurone rentre dans une phase quasi-périodique avec quatre périodes, deux périodes pour finalement se stabiliser à une seule période. Le paramètre r induit bien évidemment, le système dynamique de Hindmarsh-Rose dans une série complexe d'additions de périodes [33] ou de soustractions de périodes si l'on considère le sens de croissance algébrique de r .

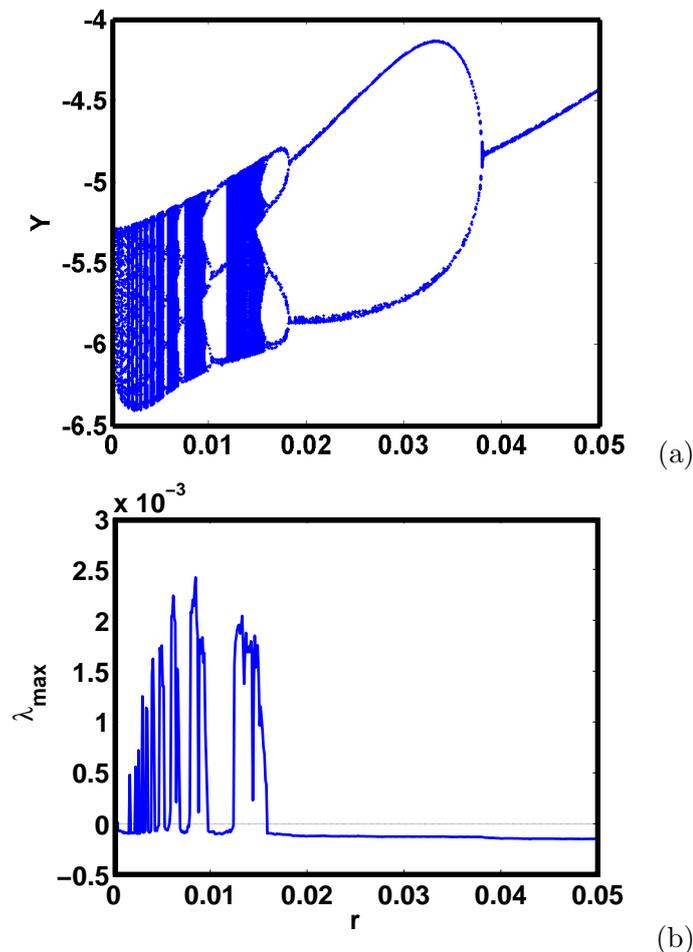


FIGURE 3.8 – Diagramme de bifurcations en (a) et variations de l'exposant de Lyapunov en (b) du système (2.5), $I = 3.25$ et $s = 4$. Le comportement du neurone de Hindmarsh-Rose présente une série complexe de bifurcations qui semble plutôt s'estomper avec la croissance du paramètre r .

De façon un peu plus concrète, nous proposons d'illustrer à la Figure 3.9 la série d'additions de

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose71

périodes à l'aide de portraits de phase et des sections de Poincaré correspondantes. Selon qu'une nouvelle période s'ajoute, on peut voir apparaître sur la section de Poincaré correspondante un nouveau point. Le processus étant itératif, on se retrouve en plein régime chaotique traduit par un ensemble indéfini de points sur la section de Poincaré.

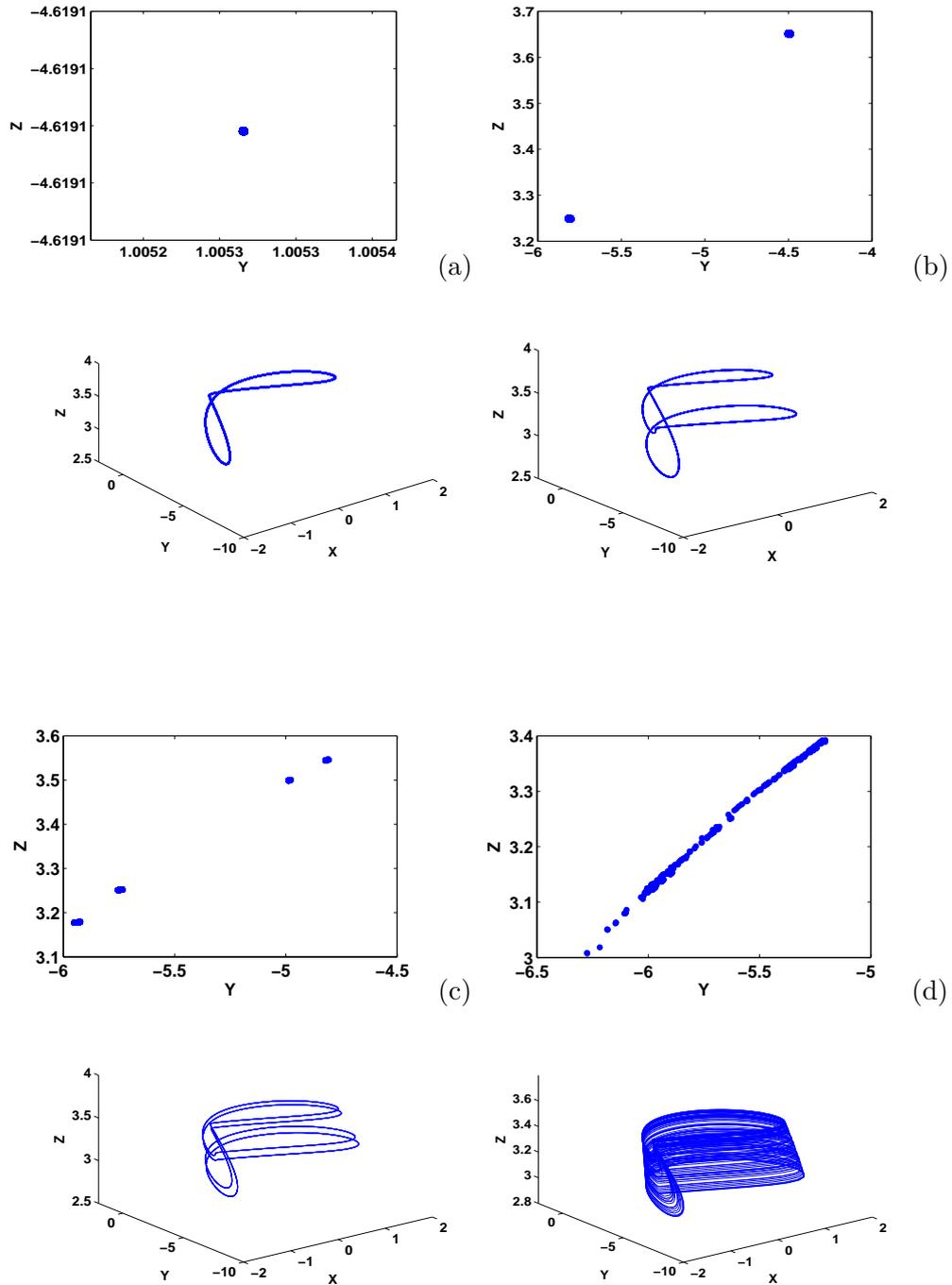


FIGURE 3.9 – Les sections de Poincaré $x = 1$ dans le plan (y, z) avec les portraits de phase correspondants. $r = 0.045$ en (a), $r = 0.025$ en (b), $r = 0.018$ en (c) et $r = 0.006$ en (d).

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 72

b - Étude en fonction du paramètre s

Le paramètre s est un paramètre essentiel au vu du rôle qu'il joue dans la dynamique fonctionnelle du neurone de Hindmarsh-Rose. Les variations de ce paramètre entraînent également des bifurcations dans le comportement du neurone. La Figure 3.10(a) montre tout d'abord une dynamique quasi-périodique à trois périodes, puis survient une bande de valeurs pour lesquelles le comportement du neurone est chaotique entre $s \simeq 3.4$ et $s \simeq 3.5$. Le fonctionnement du neurone de Hindmarsh-Rose se stabilise en revenant à une autre phase quasi-périodique de quatre périodes, suivie par un état de fonctionnement désordonné marqué par une assez fine pause d'un état possédant trois périodes lorsque $s \simeq 4.2$ et enfin, à partir de $s \simeq 4.4$, le comportement du neurone devient régulier et périodique à une seule période. La Figure 3.10(b) confirme ce scénario à travers les variations de l'exposant de Lyapunov.

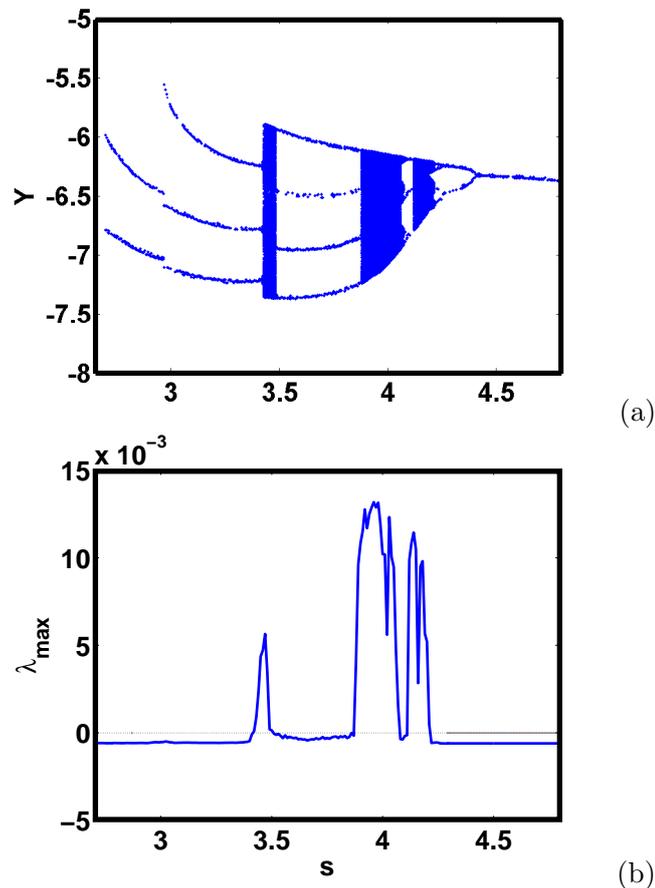


FIGURE 3.10 – Diagramme de bifurcations en (a) et variations de l'exposant de Lyapunov en (b) du système (2.5), $I = 3.322$ et $r = 0.008001$. Le paramètre d'adaptation est aussi capable d'induire le chaos dans la dynamique du neurone de Hindmarsh-Rose.

La Figure 3.11 illustrant les sections de Poincaré et les portraits de phase correspondants au cours de l'accentuation des bifurcations, nous montre comment les variations du paramètre s pourraient effectivement être à l'origine d'un chaos déterministe dans le fonctionnement neuronal.

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose73

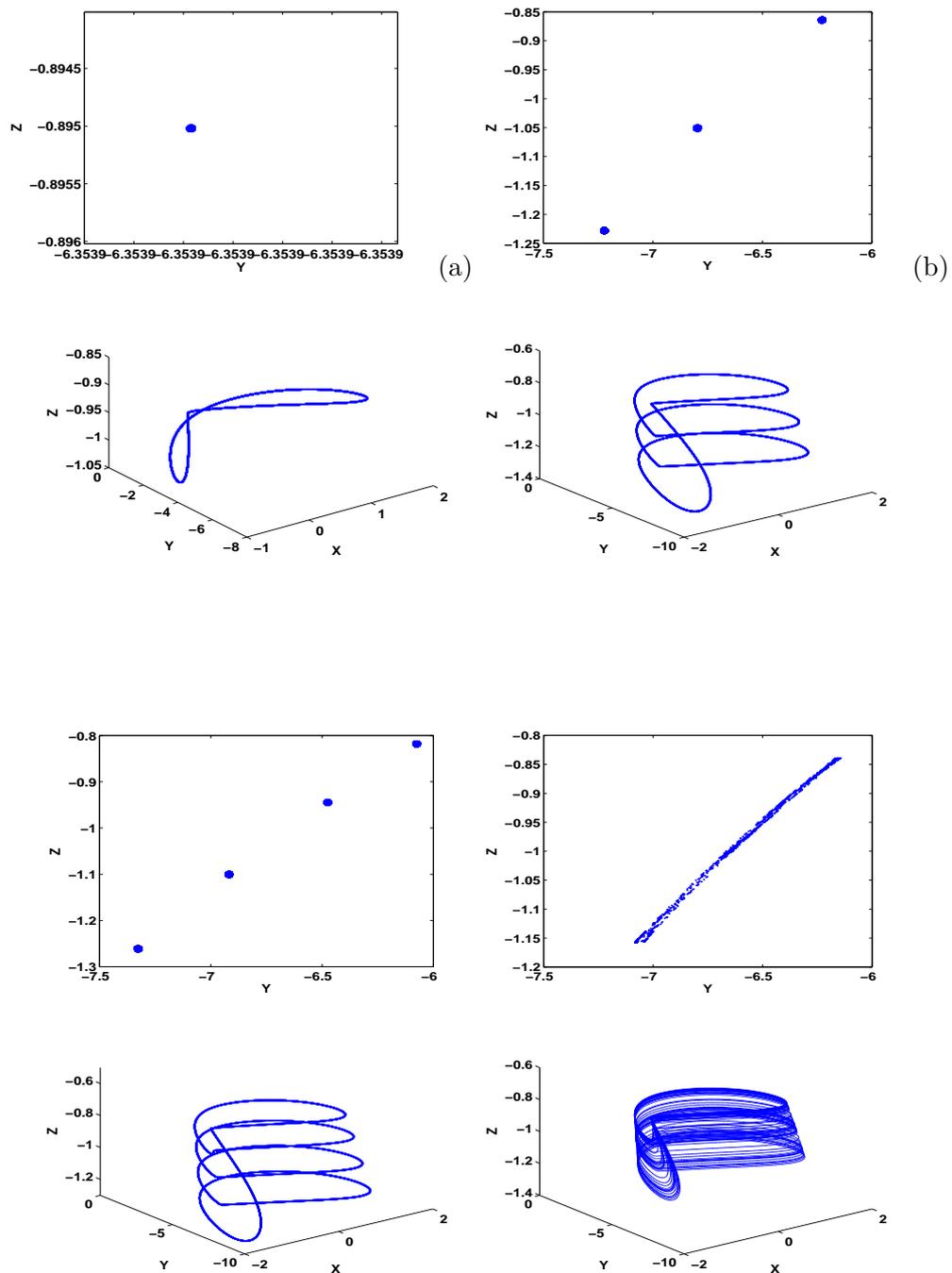


FIGURE 3.11 – Les sections de Poincaré $x = 1$ dans le plan (y, z) et les portraits de phase associés pour $s = 4.7$ en (a), $s = 3.36$ en (b), $s = 3.77$ en (d) et $s = 4$ en (e).

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 74

c - Étude en fonction du paramètre I

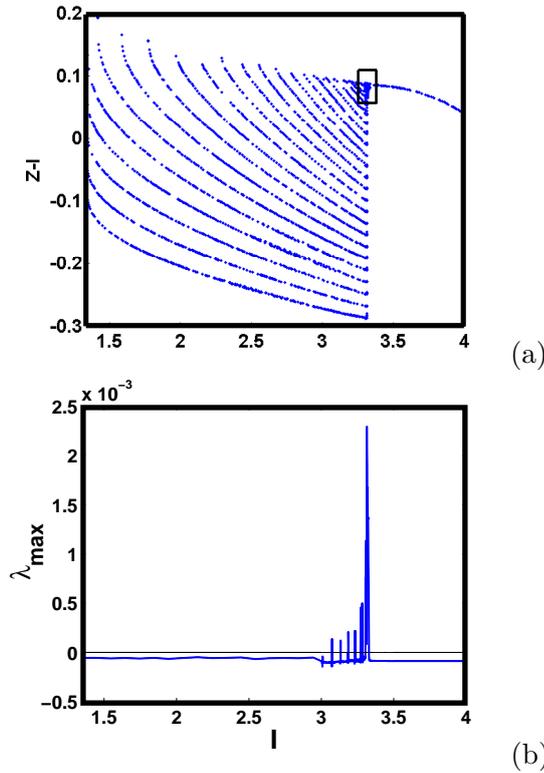


FIGURE 3.12 – Diagramme de bifurcations en (a) et variations de l'exposant de Lyapunov en (b) du système (2.5), $r = 0.001$ et $s = 4$. On peut noter sur le diagramme de bifurcation les 19 visibles des 23 spikes par burst de fonctionnement en mode bursting normal du neurone.

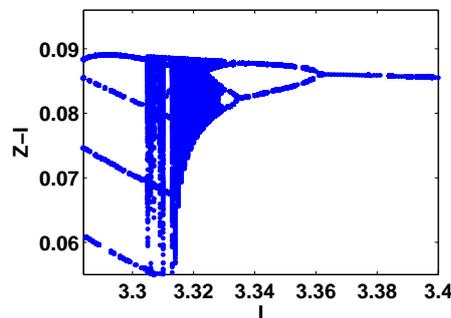


FIGURE 3.13 – Agrandissement de la Figure (3.12a). On remarque bien l'intervalle de fonctionnement chaotique et les quatre spikes restants.

Le courant appliqué I ou encore paramètre de contrôle, compte tenu de ses propriétés stimulatrices, possède intuitivement des effets sur la dynamique neuronale. Cependant, n'étant pas un paramètre faisant partie de l'adaptation, les effets du paramètre de contrôle ne sont pas tout à fait similaires à ceux enregistrés pour les paramètres r et s .

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 75

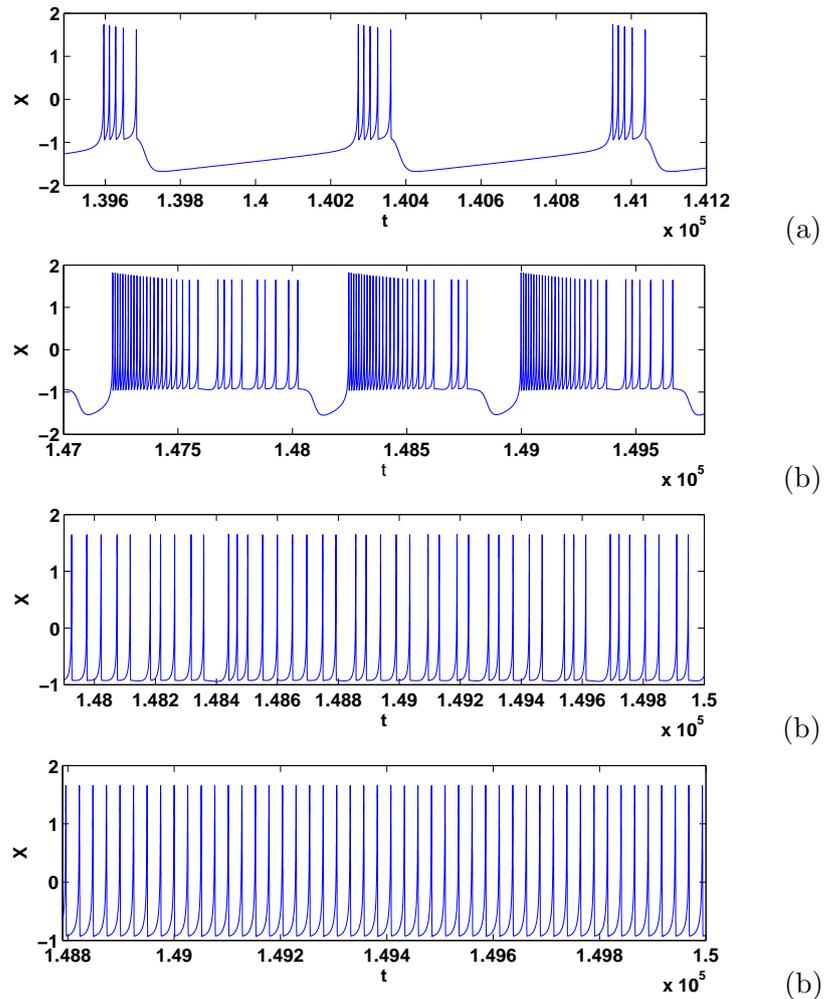


FIGURE 3.14 – Potentiels d'action aux différentes étapes de la transition chaotique entre le fonctionnement en *bursting* et en *spiking* du neurone. En (a), *bursting* périodique pour $I = 1.345$, en (b) *bursting* chaotique pour $I = 3.305$, en (c) *spiking* chaotique pour $I = 3.314$ et en (d) *spiking* périodique pour $I = 3.845$

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 76

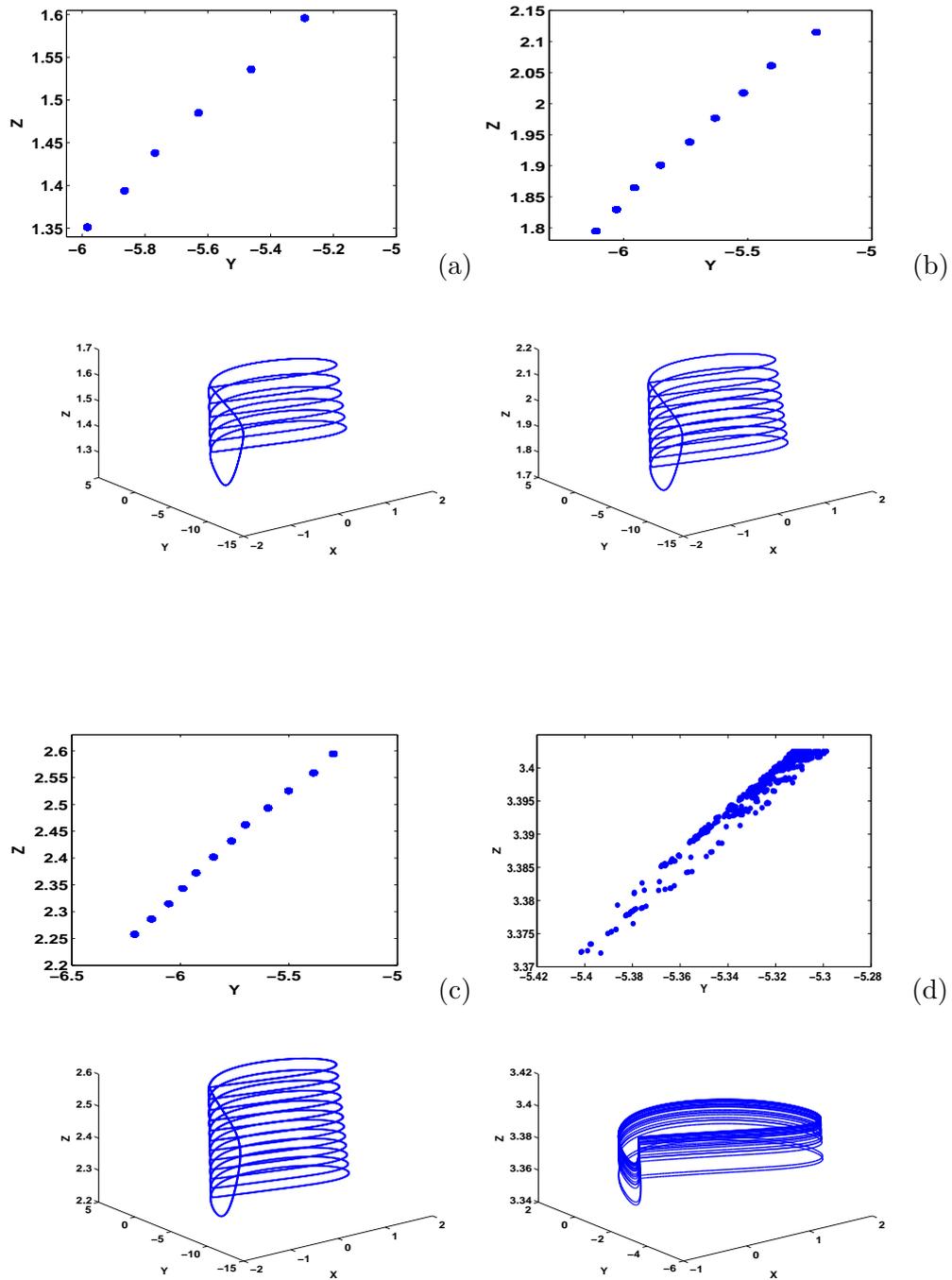


FIGURE 3.15 – Les sections de Poincaré $x = 1$ dans le plan (y, z) et les différents portraits de phase associés pour $I = 1.5$ en (a), $I = 2$ en (b), $I = 2.5$ en (c) et $I = 3.314$ en (d).

3.1 Dynamique déterministe d'un neurone de Hindmarsh-Rose 77

En effet, lorsque le courant appliqué varie dans l'intervalle $[1.345; 4]$, on note une série d'augmentation de *spikes* par *burst* à partir de cinq *spikes* par *burst* dès que la valeur du stimulus est suffisante pour déclencher les propriétés excitatrices du neurone ($I = 1.345$). Le comportement du neurone se retrouve pour sa grande majorité dans un état de fonctionnement quasi-périodique lorsque $I \in [1.345; 3.282]$. Lorsque $I \in]3.322, 4]$ le comportement du neurone est périodique. Néanmoins, on remarque la présence d'une légère bande de valeurs pour lesquelles le fonctionnement du neurone est chaotique lorsque $I \in [3.282; 3.322]$. Ceci est illustré sur la Figure 3.12 par le diagramme de bifurcation et l'unique pic marquant la seule valeur positive de l'exposant de Lyapunov. L'état chaotique sur le diagramme de bifurcation est mis en lumière par l'agrandissement du secteur compris entre $[3.305; 3.4]$ permettant de constater la présence du chaos induit par I (Figure 3.13). L'apparence pour le moins spéciale du diagramme de bifurcations associé aux variations du courant appliqué I , dévoile en fait une évolution complexe commençant par des émissions en salves de potentiels (*bursting*) et finissant par des émissions répétées et continues de potentiels d'actions (*spiking*). La transition entre ces deux états étant chaotique partant du *bursting* chaos au *spiking* chaos (Figure 3.12). Nous présentons ici les différentes périétés survenant au cours de cette transition. Pour d'amples explications à ce sujet, se référer à [41, 44, 207]. Cette matérialisation est faite à la Figure 3.14 où sont représentées les potentiels d'action qui permettent de caractériser cette transition. À partir du moment où les propriétés excitatrices du neurone sont enclenchées par un stimulus suffisant, $I \simeq 1.345$, on observe une solution de *bursting* avec cinq *spikes* par *burst* (figure 3.14(a) pour $I = 1.345$). Dès lors, le nombre de *spikes* par *burst* augmente d'une manière normale avec I jusqu'à atteindre une valeur de 23 *spikes* par *burst* pour $I \simeq 3.28$. Ensuite, l'augmentation de périodes devient chaotique en un mode de *bursting* chaos marqué par des solutions de *bursts* anormaux contenant des *spikes* du type $[23aN]$, où "a" désigne "anormaux" et N représente le groupe d'un ou plusieurs *spikes* survenant après un intervalle interspikes nettement plus long mais assez court pour ne pas donner lieu à un autre *burst*. Ces *spikes* sont appelés "spikes anormaux". Des exemples typiques de *bursts* anormaux sont représentés sur la Figure (3.14(b)) pour $I = 3.305$ où nous pouvons observer un mélange de $[23a9]$, $[23a3]$ et $[23a6]$ *bursts*. Après l'addition de périodes chaotiques, à une certaine valeur de I , la réponse neuronale au stimulus demeure chaotique mais adopte un mode *spiking* cette fois-ci. La Figure (3.14(c)) nous permet de visualiser une émission de spikes contenant trois, cinq, sept ou neuf *spikes* par cycle. Enfin, le neurone de Hindmarsh-Rose retourne à une activité périodique de fonctionnement en *spiking* continu contenant un seul *spike* par cycle (Figure 3.14(d)).

Par ailleurs, il est possible de représenter des séquences similaires à celles des Figures 3.9 et 3.11 où à l'aide des sections de Poincaré et des portraits de phase, nous proposons un cheminement probant du neurone de Hindmarsh-Rose vers le chaos lorsque le paramètre de contrôle varie. (Figure 3.15)

Une autre manière de caractériser les états chaotiques déterministes dans un système lorsque les paramètres de celui-ci varient, est de représenter les points pour lesquels l'exposant de Lyapunov est positif dans un plan arbitrairement choisi et constitué de variables qui sont aptes à pousser le système (neurone de Hindmarsh-Rose) dans un état de fonctionnement chaotique, c'est à dire I , r ou s . Les plans dans lesquelles seront donc représentés les états de valeurs positives de l'exposant de Lyapunov sont les plans $(r; s)$, $(r; I)$ et $(s; I)$. À chaque plan, la troisième variable est fixée à une valeur qui lui permet de conférer au neurone un comportement périodique et une valeur qui amène le neurone à produire un comportement chaotique. La courbe résultante de cette démarche, appelée "**Bassin de Chaoticité**", illustre un arrangement des points chaotiques en une sorte structure en vagues dans les plans $(r; s)$ et $(r; I)$ (Figures 3.16(a) et 3.16(b)). Cette structure semble dépendre du paramètre r puisqu'elle n'est pas observable sur le plan $(s; I)$ de

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 78

la Figure 3.16(c). La bande chaotique est plus large pour une valeur de r qui induit le chaos ($r = 0.008001$), que pour une valeur de r qui ne le fait pas ($r = 0.002$).

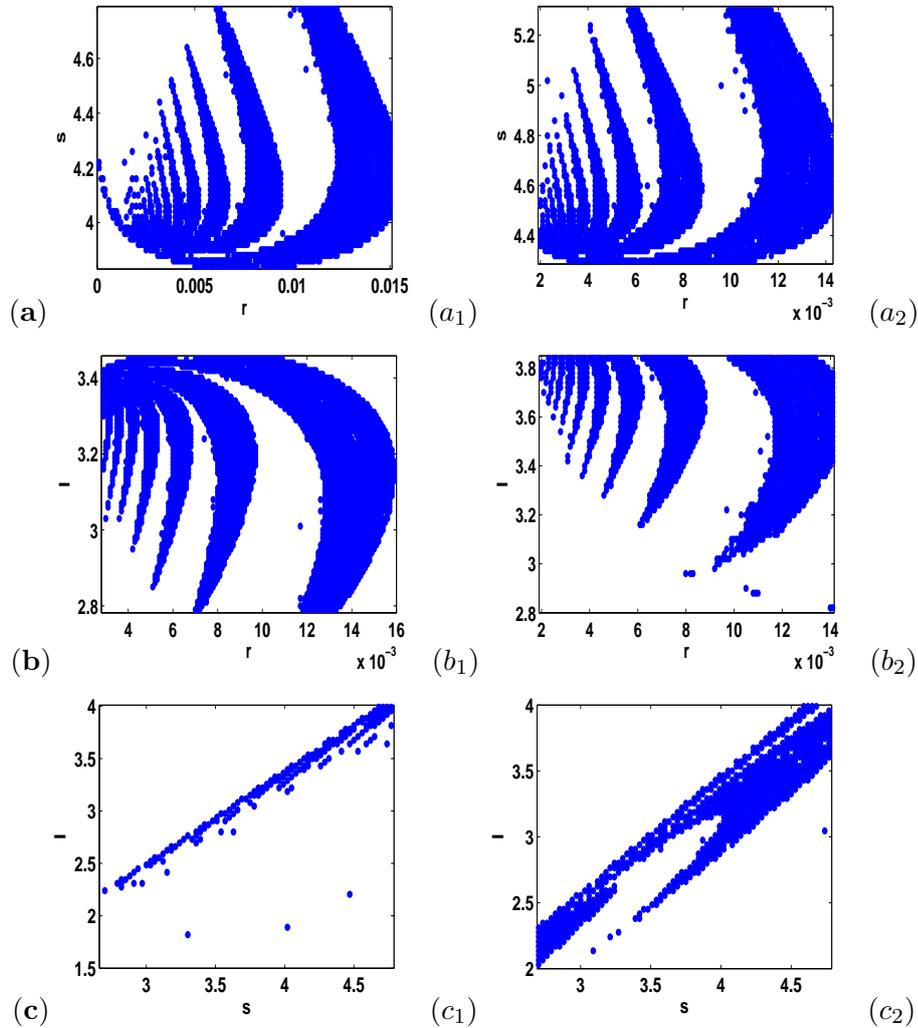


FIGURE 3.16 – Bassins de chaoticité dans les plans $(r; s)$ en (a), $(r; I)$ en (b) et $(s; I)$ en (c). Les valeurs des paramètres sont celles définies pour le système (2.5). En (a₁) $I = 3.322$, en (a₂) $I = 3.7$, en (b₁) $s = 4$, en (b₂) $s = 4.6$, en (c₁) $r = 0.002$ et en (c₂) $r = 0.008001$.

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose

3.2.1 P-Bifurcation

Les changements qualitatifs de la densité de probabilité seront analysés en se référant aux points d'équilibre du système asymptotique stochastique à l'équation (2.35).

Le système en question étant bidimensionnel, on peut retrouver les points d'équilibre par le tracé des nullclines lorsque $D = 0$. La Figure 3.17 montre l'intersection des nullclines $f_1(x, y) = 0$ et $f_2(x, y) = 0$

Le point d'équilibre obtenu par calculs numériques avec une précision de 10^{-5} est :

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 79

$$E_{asym} \begin{pmatrix} x_{e0} \\ y_{e0} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1.1680 \\ -5.8213 \end{pmatrix}. \quad (3.8)$$

L'analyse de la stabilité de ce point menée à l'aide des valeurs propres de la matrice Jacobienne prouve que ce point est un équilibre instable, plus précisément un Foyer-selle. Ce Foyer-selle constitue la référence de notre analyse des bifurcations phénoménologiques car tous les résultats que nous obtiendrons devront être en accord avec la nature de ce point.

Dans l'équation (2.71), $\sigma_1 = \sigma_2 = 0.9$ [125]. $\mu_1 = \frac{x_{max} - x_{e0}}{2}$ et $\mu_2 = \frac{y_{max} - y_{e0}}{2}$. Où x_{max} et y_{max} sont les valeurs maximales des variables principales x et y obtenues numériquement définissant ainsi les bornes de notre domaine spatial. La grille spatiale est constituée de $(2N + 1) \times (2N + 1)$ nœuds avec $N = 100$.

La Figure 3.18 montre le début d'un changement soudain de la densité de probabilité à $t = 0.05$. Il est donc aisé de remarquer la P-bifurcation en question avec en prime la diminution du pic de la densité de probabilité qui semble s'évanouir avec le temps. Afin de suivre la progression complète de la cloche, nous redimensionnons la grille spatiale choisie. Les Figures 3.19 à 3.22 confirment en effet, le fait que la densité de probabilité disparaisse presque totalement à un moment donné.

La conclusion que nous pouvons tirer de l'évolution de la densité de probabilité est en accord avec le point d'équilibre : Puisqu'il est instable, la densité de probabilité s'évanouit presque entièrement traduisant le fait qu'il n'y ait pas de probabilité conséquente de retrouver le système en un lieu particulier, et encore moins autour de son point fixe, car celui-ci est instable. Comparativement à une étude déterministe, l'instabilité du point fixe amène le système de Hindmarsh-Rose à repousser la dynamique stochastique très loin de celui-ci. Ceci explique pourquoi le domaine initialement choisi a dû être redimensionné. D'autres auteurs insistent particulièrement sur les valeurs des paramètres de l'équation (2.71) selon une description suivant laquelle les σ_i seraient la moyenne des variables concernées. La démarche que nous avons suivie est certes libre de telles contraintes mais surtout, reste en accord avec les attentes scienti-

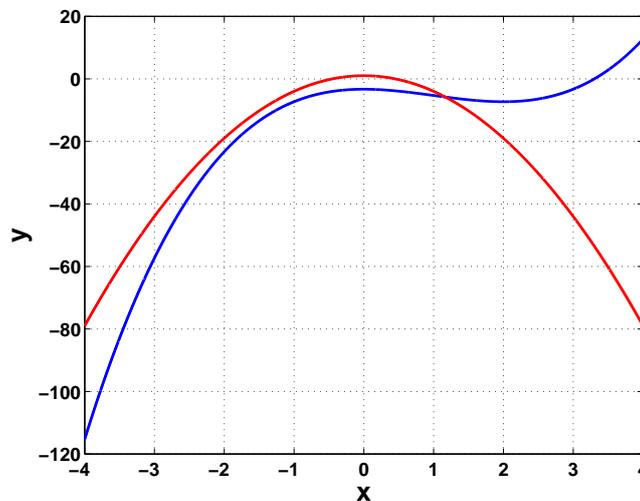


FIGURE 3.17 – En rouge nullcline $f_2(x, y) = 0$ et en bleu nullcline $f_1(x, y) = 0$ avec $I = 3.322$. Le système asymptotique de Hindmarsh-Rose admet un seul point d'équilibre.

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 80

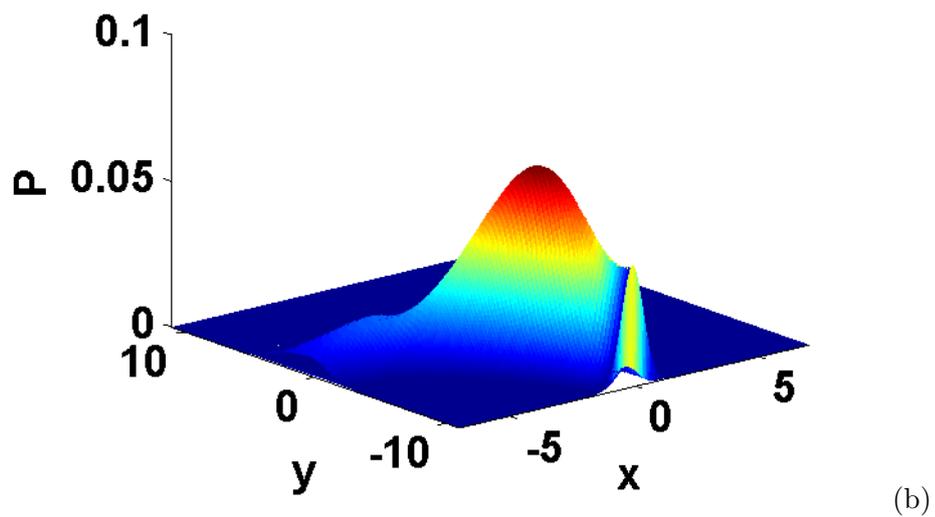
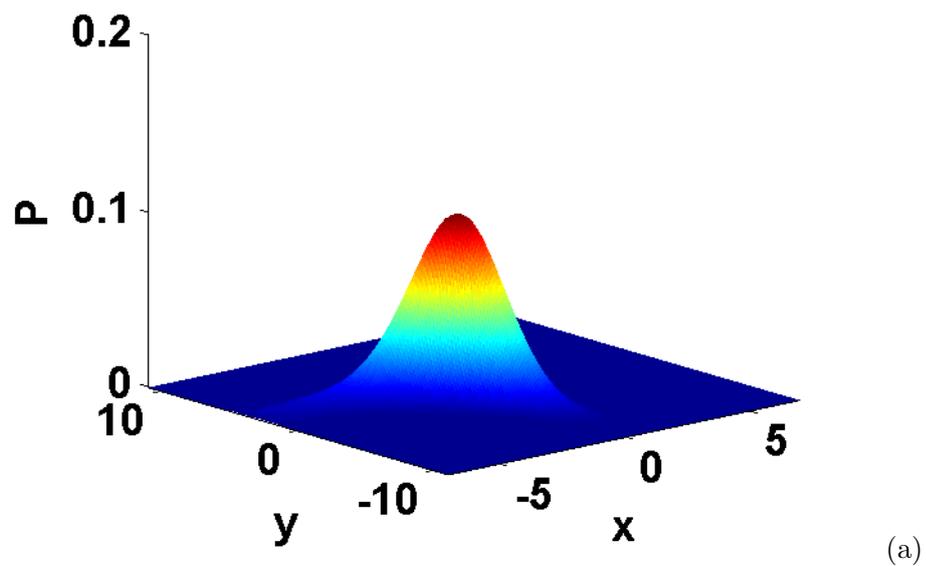


FIGURE 3.18 – *Bifurcations de la densité de probabilité aux instants $t = 0.025$ en (a) et $t = 0.05$ en (b). Le changement qualitatif amorcé (P-Bifurcation) est tel que le domaine initialement choisi devient petit pour contenir entièrement la densité de probabilité.*

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 81

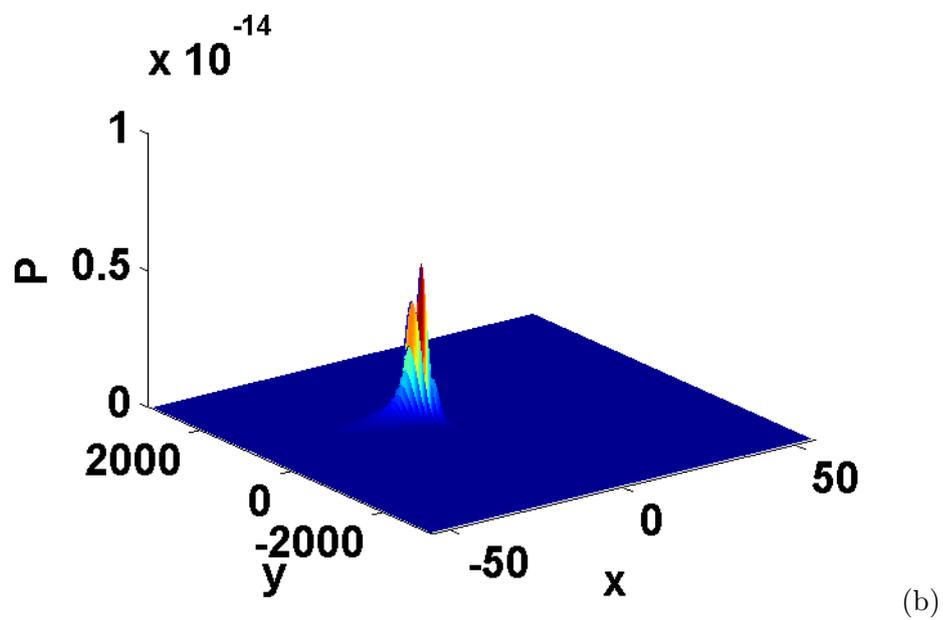
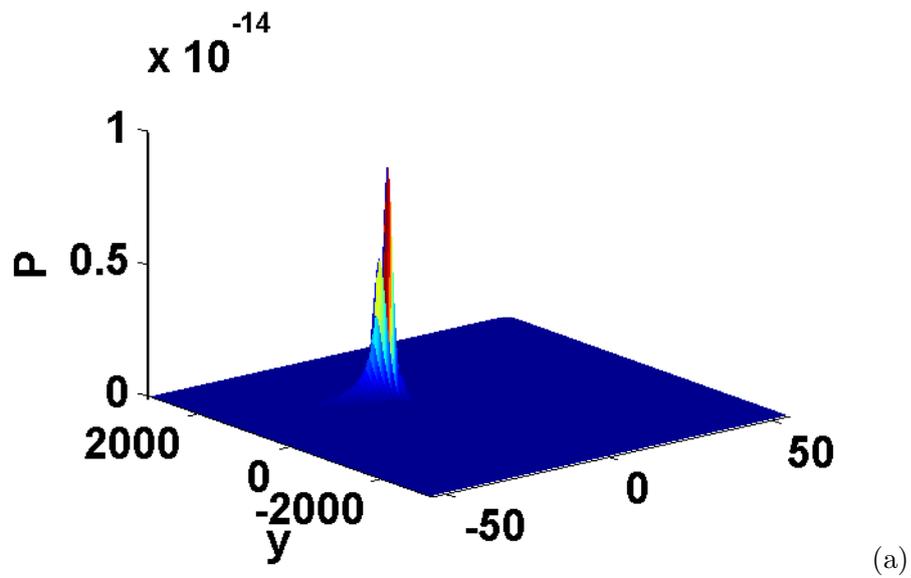


FIGURE 3.19 – Bifurcations de la densité de probabilité aux instants $t = 0.15$ en (a) et $t = 0.2$ en (b).

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 82

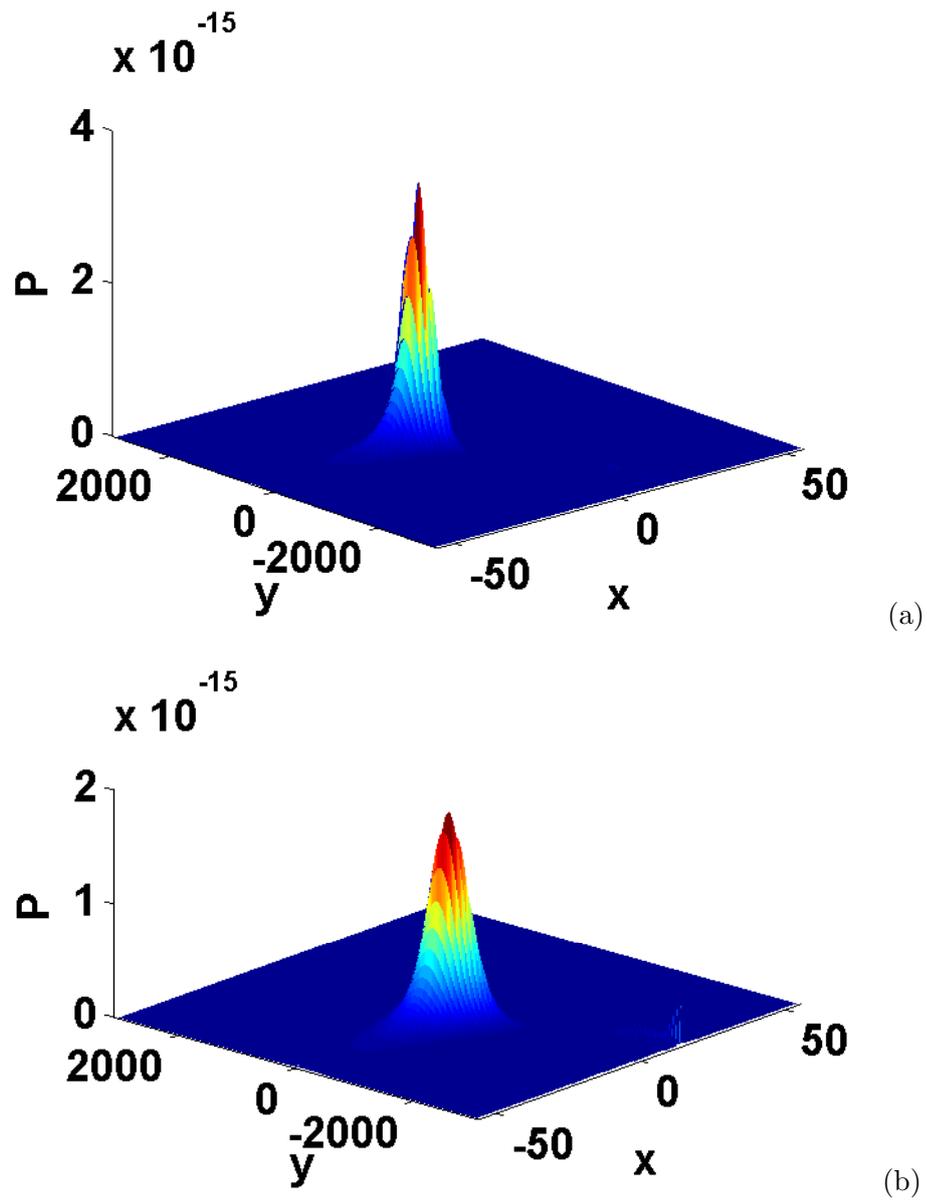


FIGURE 3.20 – Bifurcations de la densité de probabilité aux instants $t = 0.25$ en (a) et $t = 0.3$ en (b).

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 83

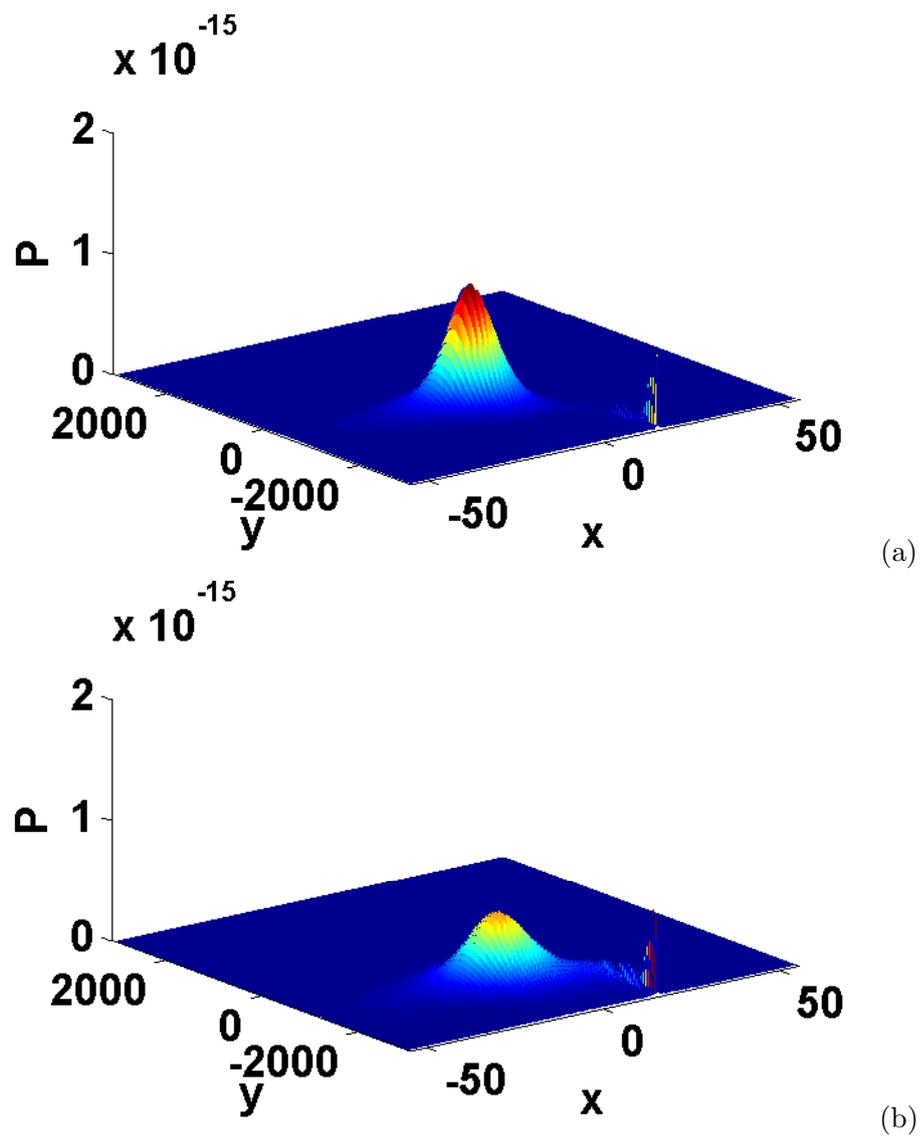


FIGURE 3.21 – Bifurcations de la densité de probabilité aux instants $t = 0.35$ en (a) et $t = 0.4$ en (b)

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 84

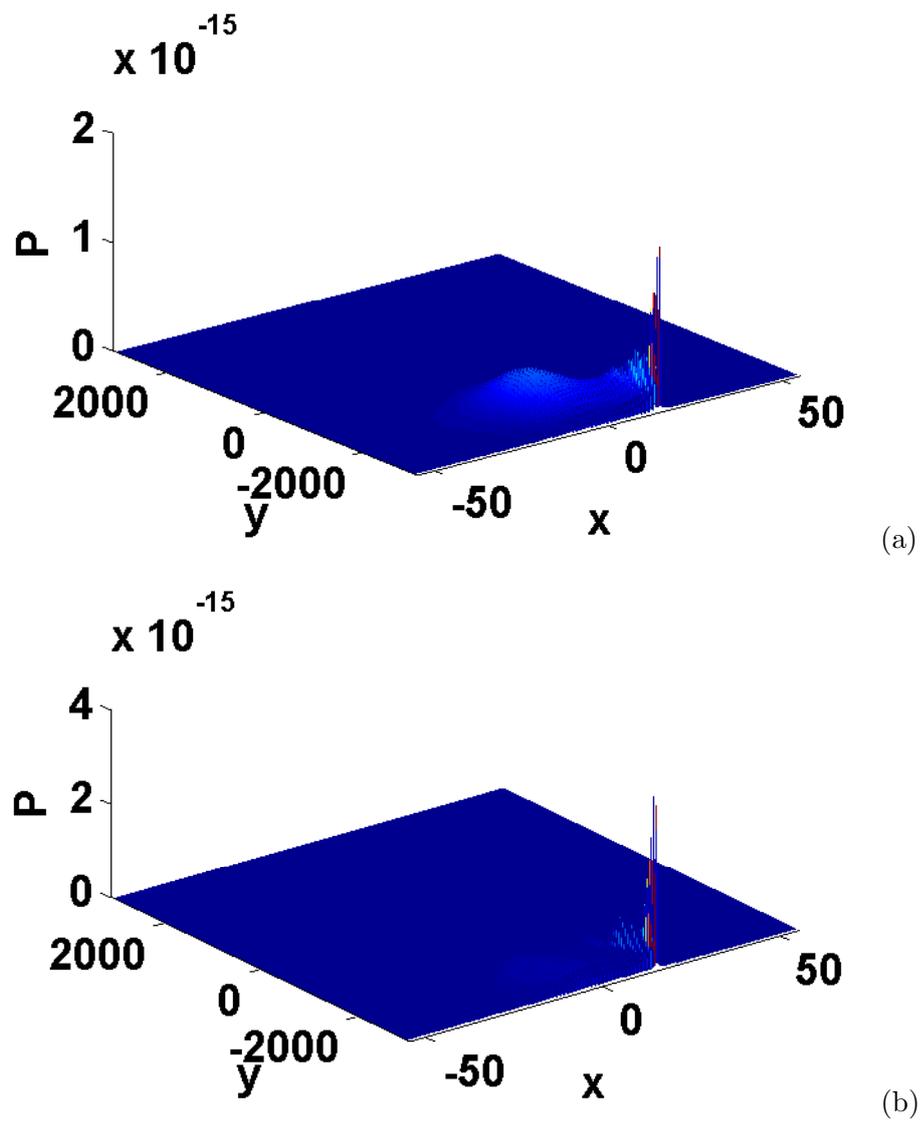


FIGURE 3.22 – Bifurcations de la densité de probabilité aux instants $t = 0.45$ en (a) et $t = 0.5$ en (b). À $t \simeq 0.5$, le système atteint l'état stationnaire.

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 85

figues proposées par la dynamique du système à savoir, la densité de probabilité atteint l'état stationnaire aux alentours du point (des points d'équilibre) ou encore d'un cycle limite existant [118].

3.2.2 D-Bifurcation

a - Étude en fonction du paramètre r

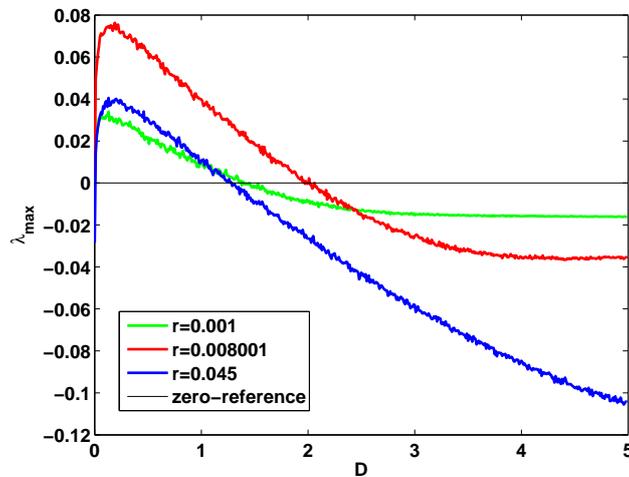
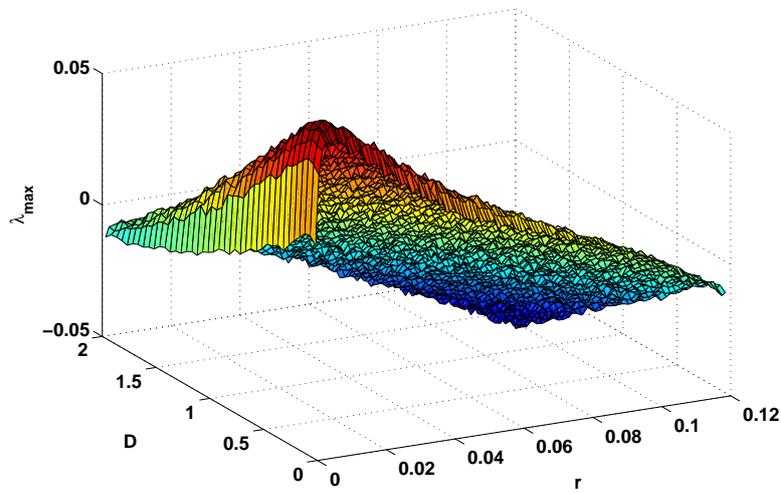


FIGURE 3.23 – Variations de l'exposant de Lyapunov maximal, λ_{max} , (moyenne de 50 realisations) pour $r = 0.001$ en (vert), $r = 0.008001$ en (rouge) et $r = 0.045$ en (bleu). Le couple (I, s) est fixé à $(3.322, 4)$.

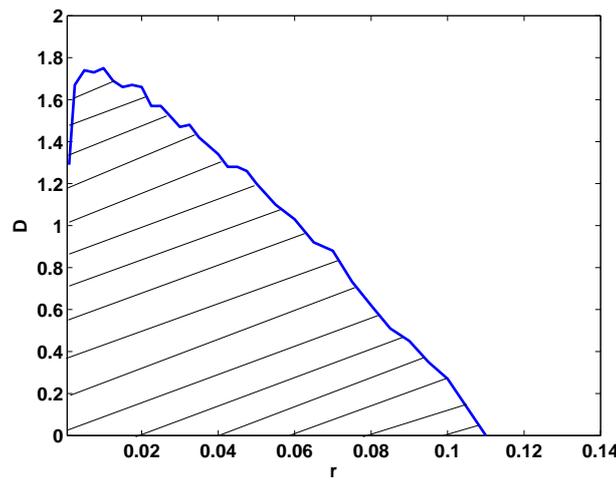
Cette étude consiste à rechercher le changement abrupt du signe de la valeur maximale de l'exposant de Lyapunov en considérant les variations du paramètre r du système de Hindmarsh-Rose sous l'effet de l'intensité du bruit, D . Sur la Figure 3.23, sont représentées les valeurs moyennes de l'exposant de Lyapunov λ_{max} en fonction de D pour trois valeurs différentes de r . Les valeurs critiques de l'intensité du bruit, D_{cr} , pour lesquelles le système de Hindmarsh-Rose effectue une transition d'un état de fonctionnement chaotique à un état de fonctionnement stable (points de bifurcation dynamique) sont $D_{cr} \simeq 1.27$ pour $r = 0.001$, $D_{cr} \simeq 1.99$ pour $r = 0.008001$ et $D_{cr} \simeq 1.27$ pour $r = 0.015$. D'après les résultats obtenus au paragraphe (3.1.6), le neurone déterministe de Hindmarsh-Rose est dans un mode de fonctionnement chaotique lorsque $r \in]0; 0.0157]$ approximativement. Dès lors, pour une valeur de r appartenant à cette zone de fonctionnement désordonné, le bruit (dont le rôle intuitif est de perturber l'activité neuronale) accentue le "degré" de l'état chaotique dans une sorte de phase transitoire avant que la cellule ne réorganise sa dynamique émissive. Le temps que le neurone prend à restructurer son activité ou encore le temps que le neurone passe dans un état chaotique avant de revenir à un fonctionnement stable sous l'effet de la diffusion augmente avec D jusqu'à ce que r franchisse la valeur $r \simeq 0.0157$ pour laquelle l'activité neuronale déterministe est périodique. À ce moment, le temps passé par le neurone de Hindmarsh-Rose dans un état chaotique sous la diffusion a plutôt tendance à diminuer puisque sa dynamique originelle est stable. Ceci explique pourquoi pour $r = 0.001; 0.008001$ et 0.045 , le point de bifurcation dynamique D_{cr} croît d'abord de 1.27 à 1.99 avant de chuter à 1.27. Ce comportement est généralisé sur la Figure 3.24 où la surface

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 86

et la projection correspondant dans le plan $(r; D)$ permettent de voir les domaines de fonctionnement stable (partie vierge) et instable ou chaotique (partie hachurée) de l'activité neuronale sous les effets stochastiques. Le point D_{cr} décroît jusqu'à zéro pour $r \simeq 0.11$, traduisant ainsi une limitation de la zone d'instabilité. Ce comportement global du neurone de Hindmarsh-Rose sous la diffusion permet d'illustrer clairement les effets de cohérence ou de résonance stochastique amenant ainsi à penser qu'un neurone est tout à fait capable de fonctionner parfaitement dans son environnement même s'il existe quelques fluctuations qui à priori seraient néfastes mais qui à posteriori sont très souvent bénéfiques pour l'activité neuronale.



(a)



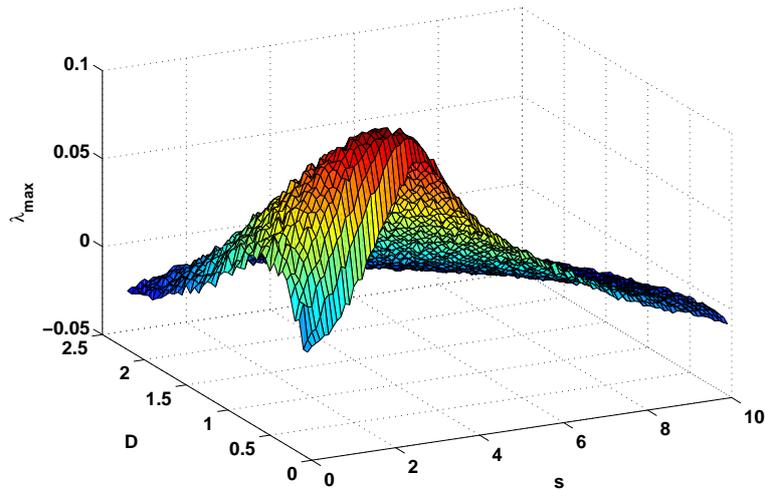
(b)

FIGURE 3.24 – La surface présentant les variations de l'exposant de Lyapunov en fonction de $(r; D)$ en (a). En (b) la carte de stabilité dans le plan $(r; D)$ montrant l'ensemble complet des D -Bifurcations pour le système de Hindmarsh-Rose. Le domaine vierge est le domaine de fonctionnement neuronal stochastique stable, c'est à dire, la région située en dessous du plan $\lambda_{max} = 0$. Le couple (I, s) est fixé à $(3.322, 4)$.

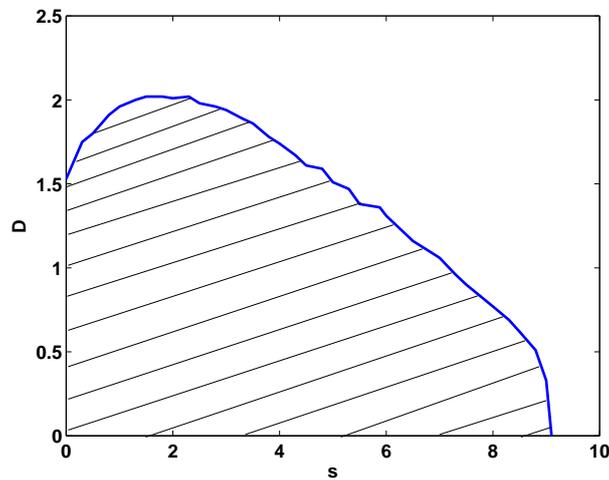
3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 87

b - Étude en fonction du paramètre s

L'influence des variations du paramètre s est la même que celle rencontrée pour le paramètre r . Une explication plausible serait le fait que, étant la variable qui gouverne l'adaptation et par l'entremise du produit $r * s$, la variable s contribuerait certainement à l'instauration du *bursting* dans le neurone d'une manière assez similaire à r .



(a)



(b)

FIGURE 3.25 – La surface présentant les variations de l'exposant de Lyapunov en fonction de $(s; D)$ en (a). En (b) la carte de stabilité dans le plan $(s; D)$ montrant l'ensemble complet des D -Bifurcations pour le système de Hindmarsh-Rose. Le domaine vierge est le domaine de fonctionnement neuronal stochastique stable, c'est à dire, la région située en dessous du plan $\lambda_{max} = 0$. Avec $r = 0.008001$ et $I = 3.322$.

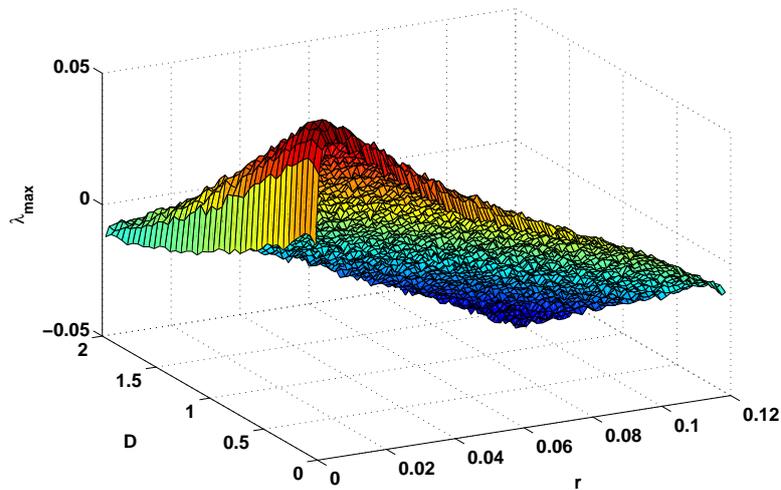
Le scénario affiché par le comportement du neurone de Hindmarsh-Rose sujet aux influences aléatoires de la part de son environnement et présenté sur les Figures 3.25(a) et 3.25(b), matérialise le phénomène de cohérence stochastique qui est traduit par un domaine d'instabilité complètement borné (partie hachurée sur la Figure 3.25(b)). Dans ce cas encore, le bruit provoque invraisem-

3.2 Dynamique stochastique d'un neurone de Hindmarsh-Rose 88

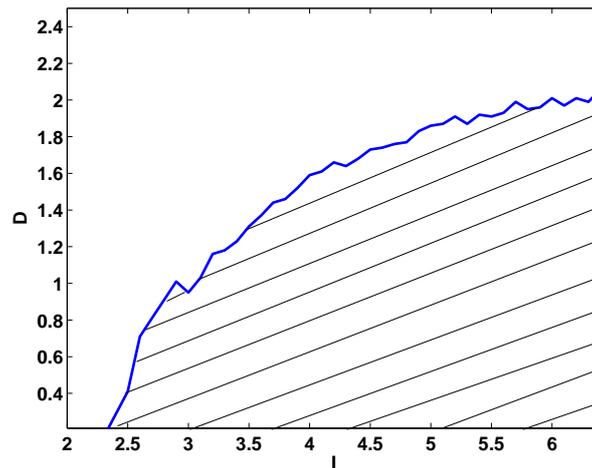
blement un effet certain de stabilité sur la dynamique du neurone après bien évidemment une période transitoire.

c - Étude en fonction du paramètre I

La D-Bifurcation analysée en fonction du courant appliqué ne présente pas les propriétés homogènes à celles déjà observées pour les paramètres d'adaptation. La Figure 3.26 montre un domaine d'instabilité (partie hachurée) non seulement illimité, mais surtout grandissant avec la croissance de I .



(a)



(b)

FIGURE 3.26 – La surface présentant les variations de l'exposant de Lyapunov en fonction de $(I; D)$ en (a). En (b) la carte de stabilité dans le plan $(I; D)$ montrant l'ensemble complet des D-Bifurcations pour le système de Hindmarsh-Rose. Le domaine vierge est le domaine de fonctionnement neuronal stochastique stable, c'est à dire, la région située en dessous du plan $\lambda_{\max} = 0$. Avec $r = 0.001$ et $s = 4.0$.

Manifestement, le courant appliqué est une source de perturbations sérieuses à la dyna-

mique stochastique d'un neurone. En fait, les effets stochastiques ont été définis dans le chapitre précédent comme provenant des différents courants ioniques qui ne seraient tous pas exactement pareils (section 2.5). Ceci a motivé le choix du paramètre par lequel les influences stochastiques seraient introduites dans le comportement neuronal. À cet effet, nous avons adopté pour une telle mise en œuvre la terminologie du courant effectif à l'équation (2.33) qui prendrait en compte toutes les sources ioniques du bruit. D'après cette équation, l'augmentation du courant appliqué participe à la croissance du courant effectif qui devient un obstacle à l'instauration d'une quelconque stabilité dans la dynamique même du neurone. La contribution du paramètre I est telle qu'elle coopère avec le bruit afin d'augmenter de quelque façon que ce soit la diffusion et troubler ainsi l'activité neuronale. On pourrait donc dire que lorsque le courant appliqué augmente, le bruit augmente également et le temps nécessaire au neurone pour se sortir d'une activité imprédictible et désordonnée augmente fatalement comme on peut le constater par l'accroissement de D_{cr} sur la Figure 3.26(b). Sur cette Figure le domaine vierge de stabilité n'est peut être pas borné, mais montre une diminution certaine. L'influence de I sur la bifurcation dynamique permet d'envisager un effet contraire au phénomène de cohérence stochastique qui est néanmoins toujours existant et quantifiable à condition de manipuler des valeurs "raisonnables" du courant appliqué.

3.3 Réseau déterministe de modèles identiques de Hindmarsh-Rose

Chaque neurone dans le réseau est défini par l'équation (2.74) dans laquelle les paramètres sont tous fixés à des valeurs qui permettent l'instauration d'un régime chaotique dans la dynamique du système. À cet effet, d'après les résultats obtenus au paragraphe 3.1.6 nous prenons

$$\begin{aligned} a = 3; \quad \alpha = -8; \quad r = 0.008001; \\ s = 4 \quad \text{et} \quad c = -4 \left[-\frac{1}{2}(1 + \sqrt{5}) \right] - 1 - 3.322. \end{aligned} \tag{3.9}$$

3.3.1 Couplage des proches voisins

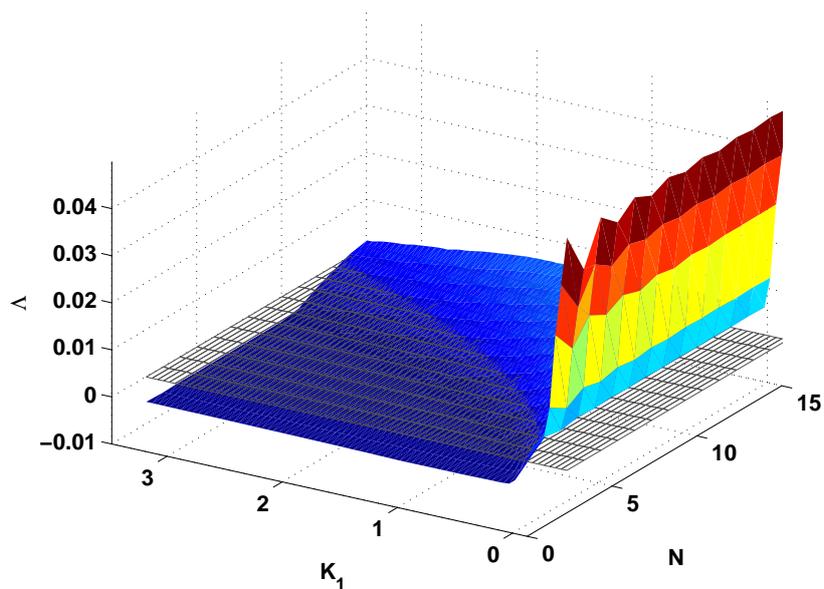
Les équations du réseau sous la configuration des proches voisins sont présentées aux systèmes (2.75) et (2.76).

a - Interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$

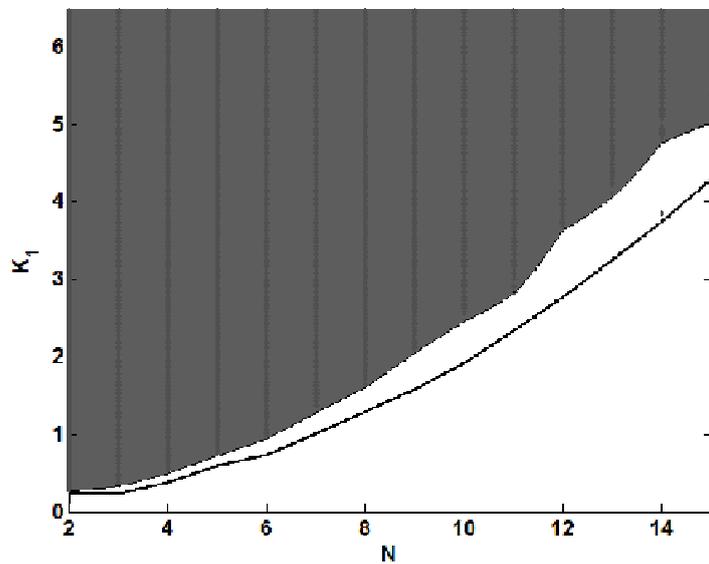
Sur la Figure 3.27 nous représentons la dépendance de la FSM (Λ) sur les paramètres de couplage K_1 et le nombre de neurones N .

Pour cette interaction, il apparaît sur cette figure que le seuil à la stabilité pour la synchronisation, *i.e* la valeur minimale du paramètre de couplage K_1 pour laquelle le processus de synchronisation devient stable augmente avec le nombre d'oscillateurs. En effet, nous observons que pour une valeur fixée de K_1 , lorsque N augmente, la valeur du plus grand exposant de Lyapunov transverse augmente également au point de passer aux valeurs positives faisant à ce que l'état synchrone devienne instable, tel que illustré sur la Figure 3.27(a) par le comportement de Λ dans le plan (N, K_1) . La valeur de la force de couplage seuil de la stabilité traduite par la condition $\Lambda < 0$ augmente lorsque le nombre N augmente. Ceci conduit le domaine de synchronisation stable (partie supérieure à la ligne) à un rétrécissement tel que le montre la Figure 3.27(b).

Sur la Figure 3.27(b), nous avons représenté les domaines de stabilité obtenus par la méthode FSM et aussi par simulation directe. Cette initiative permet de confirmer l'exactitude des résultats



(a)



(b)

FIGURE 3.27 – En (a), les variations du plus grand exposant de Lyapunov transverse, Λ dans le plan (N, K_1) pour un réseau de N modèles identiques couplés par la méthode des proches voisins à travers la variable exprimant le potentiel membranaire : La région de synchronisation stable est celle qui se situe en dessous du plan $\Lambda = 0$ illustré par la grille. En (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan (N, K_1) . La ligne incurvée noire est la frontière entre les domaines de synchronisation stable (au-dessus) et instable (en dessous) obtenus par la méthode FSM. La zone grise est la région de synchronisation complète obtenue cette fois par simulations numériques directes.

en ce qui concerne l'étude de la stabilité du processus de synchronisation, mais, surtout de constater un phénomène assez particulier. Assurément, en considérant la méthode FSM, la condition de stabilité, $\Lambda < 0$ ne garantit pas toujours l'instauration de l'état synchrone à cause de la présence probable de résonances paramétriques dans les équations variationnelles [162]. Dans la FSM-région stable et dans un voisinage assez proche du seuil de stabilité, l'état synchrone est faiblement stable, $\Lambda \simeq 0$, telle que le révèle les simulations numériques directes, offrant un domaine de stabilité (région grisée) qui se démarque de la frontière de la FSM-région stable. Des résultats similaires ont déjà été obtenus dans le couplage des appareils électromécaniques chaotiques [34]. Par ailleurs, la démarcation observée augmente sensiblement avec le nombre de neurones dans le réseau.

Nous illustrons à présent l'évolution des amplitudes d'émissions des neurones de Hindmarsh-Rose présents dans le réseau en fonction de leurs positions (espace) et du temps. Les amplitudes ainsi représentées montrent la transition de l'état instable à l'état de synchronisation stable (Figures 3.28-3.30). L'espace est décrit par le décomptage des neurones du réseau et la position de chaque neurone dans cette liste est vue comme une variable spatiale. Cette description spatiale est en adéquation avec la discrétisation du système nerveux naturel où tous les neurones seraient séparés les uns les autres par une grandeur physiquement palpable. Les amplitudes sont les valeurs des potentiels d'action de chaque neurone au sein du réseau. La synchronisation complète du réseau est atteinte lorsque toutes les amplitudes d'émission sont égales pour chaque neurone quel que soit le temps considéré.

La Figure 3.28 est construite pour des valeurs du paramètre de couplage qui ne peuvent pas assurer la stabilité du processus de synchronisation, elle montre donc l'instabilité de la synchronisation pour les valeurs choisies de la force de couplage ou encore le chaos spatio-temporel. Dans cet état, tous les exposants transverses de Lyapunov sont positifs. Sur la Figure 3.29, il apparaît une synchronisation quoique faiblement stable ou partiellement instable parce que juste quelques exposants transverses deviennent négatifs. On peut donc remarquer, comme caractérisation de cet état, que certains neurones ont des amplitudes similaires et d'autres non. La Figure 3.30 montre la synchronisation complète au sein du réseau de N modèles de Hindmarsh-Rose identiques. La manifestation de l'état synchrone sur cette Figure est telle que tous les neurones de Hindmarsh-Rose sont au même niveau émissif de potentiel. Ce qui traduit le fait que, pour les simulations de la dynamique du réseau entier, toutes les unités dynamiques présentent les mêmes caractéristiques fonctionnelles moyennant bien évidemment la considération des approximations numériques.

En résumé, nous avons explicitement montré les transitions dynamiques du réseau partant de l'état de synchronisation instable à l'état de stabilité du processus de synchronisation en illustrant les potentiels d'actions de chaque neurone dans le réseau à chaque étape du processus de synchronisation (Figures 3.28-3.30). Lorsque l'état synchrone n'est pas stable ou lorsqu'il n'y a pas de coordination apparente (synchronisation instable), les neurones du réseau ont de différentes amplitudes de potentiel d'action et l'aspect panoramique de la dynamique est réellement confus (Figure 3.28). Lorsque les amplitudes sont pour le moins partiellement à la même hauteur sur le graphique, nous utilisons le terme de "synchronisation intermittente" pour l'état correspondant, puisque montrant un ou plusieurs sous-ensembles de neurones coordonnés dans le réseau encore désorganisé (Figure 3.29). Cet état est celui qui est proche de la FSM-frontière à la stabilité (dans la partie supérieure à la ligne incurvée de la Fig. 3.27(b)) où tous les exposants transverses de Lyapunov sont négatifs (ou positifs) mais proches de zéro. Nous avons qualifié cet état de faiblement stable. Enfin, lorsque les amplitudes émissives de tous les neurones de Hindmarsh-Rose sont à la même hauteur ou encore que l'aspect général du comportement émissif est lustré,

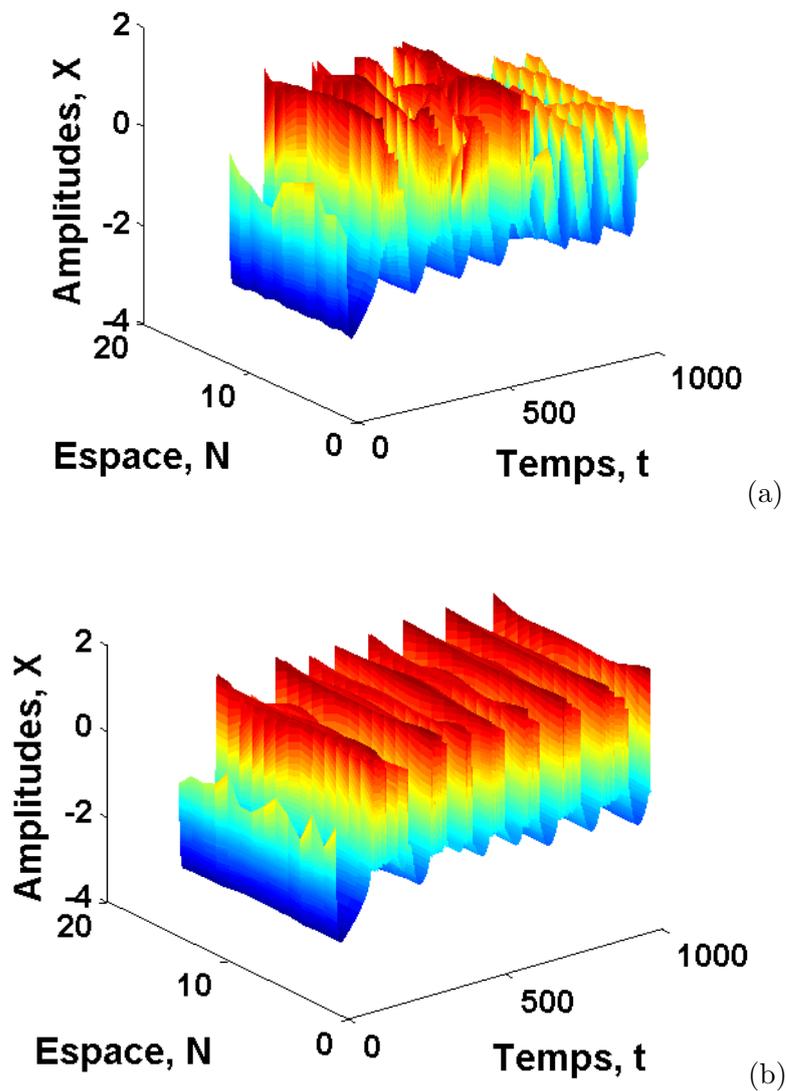


FIGURE 3.28 – Graphiques d’amplitudes-espace-temps montrant l’instabilité du phénomène de synchronisation (chaos spatio-temporel) dans un réseau de N modèles de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la méthode des proches voisins suivant la variable principale du potentiel membranaire. En (a), $N = 12$ et $K_1 = 1$. En (b), $N = 14$ et $K_1 = 3$.

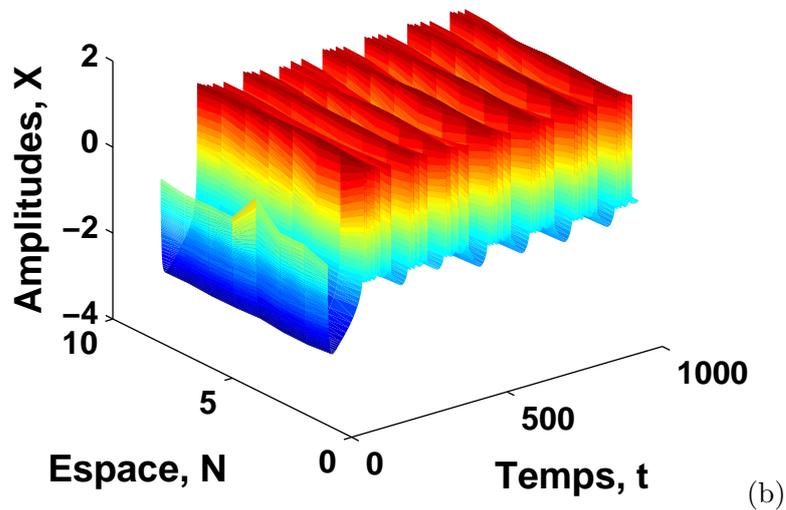
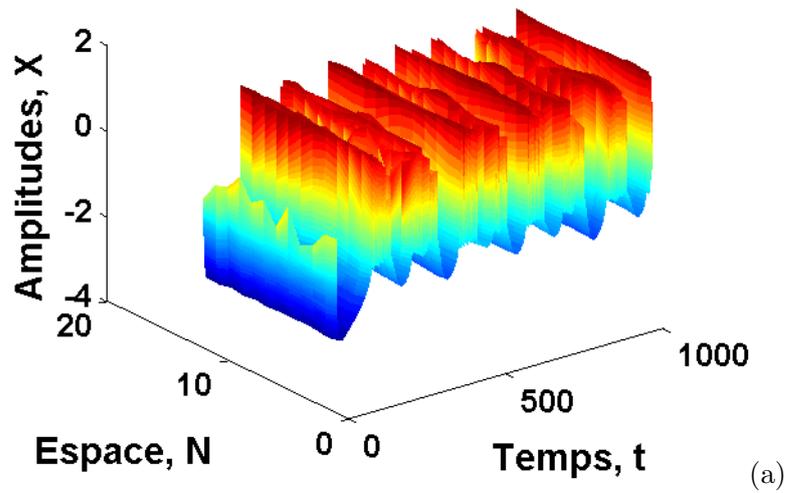


FIGURE 3.29 – Graphiques d’amplitudes-espace-temps montrant un régime intermittent de synchronisation ou synchronisation faiblement stable dans un réseau de N modèles de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la méthode des proches voisins suivant la variable principale du potentiel membranaire. En (a), $N = 12$ et $K_1 = 1.5$. En (b), $N = 8$ et $K_1 = 1.5$.

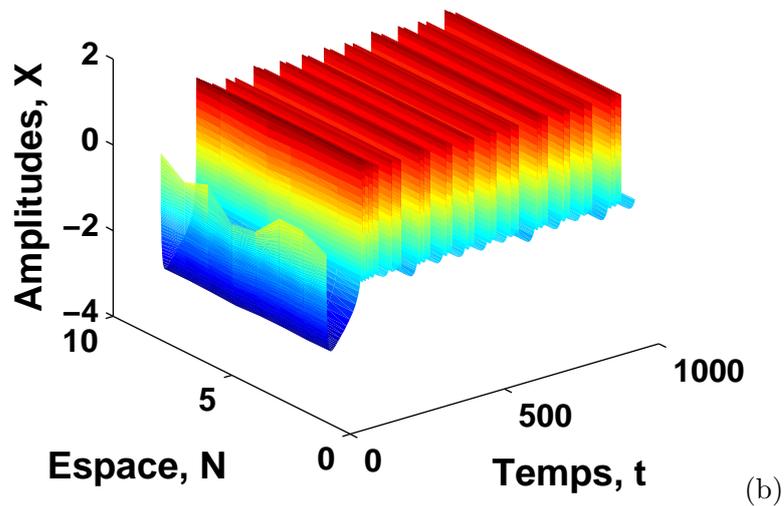
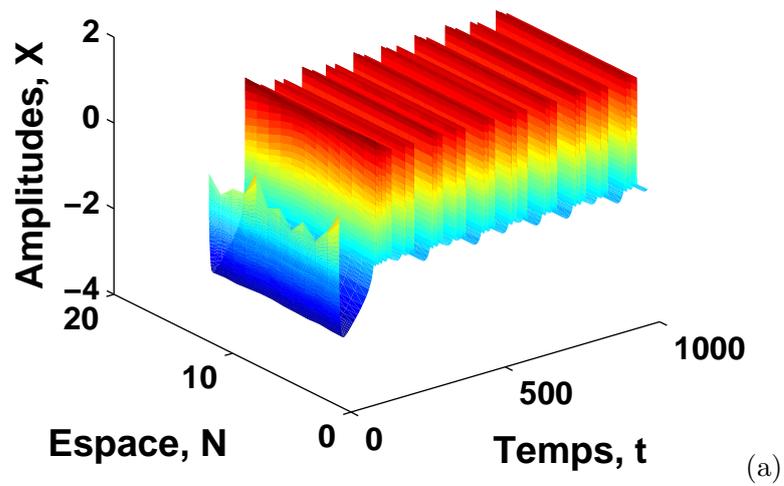


FIGURE 3.30 – Graphique d’amplitudes-espace-temps montrant la complétude et la stabilité du processus de synchronisation dans un réseau de N modèles de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la méthode des proches voisins suivant la variable principale du potentiel membranaire. En (a), $N = 12$ et $K_1 = 6$. En (b), $N = 8$ et $K_1 = 4$.

le processus de synchronisation est stable (Figure 3.30). Cette approche représentative ainsi décrite ou une méthode équivalente, sera utilisée tout au long de l'investigation pour montrer concrètement les étapes par lesquelles chemine le réseau afin d'atteindre l'état complètement coordonné (pour les réseaux de modèles identiques) ou l'état de phases coordonnés (pour les réseaux de modèles non-identiques).

b - Interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

Lorsque les neurones identiques sont couplés par la variable qui décrit les flux transmembranaires rapides d'ions, le comportement observé pour le couplage à travers la variable x est reproduit en ce qui concerne l'évolution du seuil à la stabilité du processus de synchronisation. Cependant, une toute petite différence existe au niveau de la vitesse de croissance du seuil K_2 qui somme toute, croît lentement par rapport à K_1 . La surface à la Figure 3.31(a) rapporte un phénomène identique de synchronisation progressive. Basée sur cette surface, la FSM-frontière à la stabilité de la synchronisation est également représentée par la ligne incurvée noire permettant ainsi de voir le domaine de synchronisation stable sur la Figure 3.31(b) (partie au-dessus de cette ligne). Sur cette dernière Figure, est représenté le domaine de stabilité numériquement obtenue (zone grise). Le seuil à la stabilité étant sans cesse croissant avec le nombre d'oscillateurs dans le réseau, il impose ainsi une diminution du domaine de synchronisation stable. Similairement au couplage avec la variable principale x , la différence entre la FSM-frontière et la frontière obtenue directement par calculs numériques est de plus en plus poussée lorsque le nombre de neurone N augmente.

3.3.2 Couplage global

Dans le couplage global, le réseau est défini par les équations des systèmes (2.75) et (2.77)

a - Interaction par l'émission des potentiels d'action, $Q_1 \neq 0$ et $Q_2 = 0$

Lorsque le réseau possède la topologie du couplage global, les résultats obtenus pour l'analyse du processus de synchronisation à travers l'interaction par la variable représentant l'émission des potentiels d'action sont in extenso opposés à ceux observé pour un couplage homologue sous la topologie des proches voisins . En effet, si on se réfère dans un premier temps à la FSM-condition à la stabilité ($\Lambda < 0$), on se rend effectivement compte que le seuil nécessaire pour réaliser cette condition diminue lorsque le nombre d'unités dynamiques oscillatoires augmentent dans le réseau tel qu'illustré à la Figure 3.32(b). Le domaine de stabilité synchrone augmente de ce fait. À l'inverse également, les méthodes FSM et numérique directe semblent converger toutes vers une valeur de seuil à la synchronisabilité constante. Ainsi, la grandeur croissante du nombre de neurone dans un réseau couplé par la configuration globale serait source de stabilité à la synchronisation. Ce résultat est en accord avec ceux trouvés à la référence [208]. Comparativement au mode de couplage des proches voisins, le nombre de connexions serait un atout déterminant à la coordination d'un réseau neuronal.

b - Interaction par les flux rapides d'ions à travers la membrane, $Q_1 = 0$ et $Q_2 \neq 0$

Sur la Figure 3.33, nous pouvons observer la surface qui illustre l'évolution de la plus grande valeur de l'exposant de Lyapunov transverse en fonction des paramètres N et Q_2 (Figure 3.33(a)) ainsi que la carte de stabilité dérivée (Figure 3.33(b)). On peut constater que lorsque les neurones

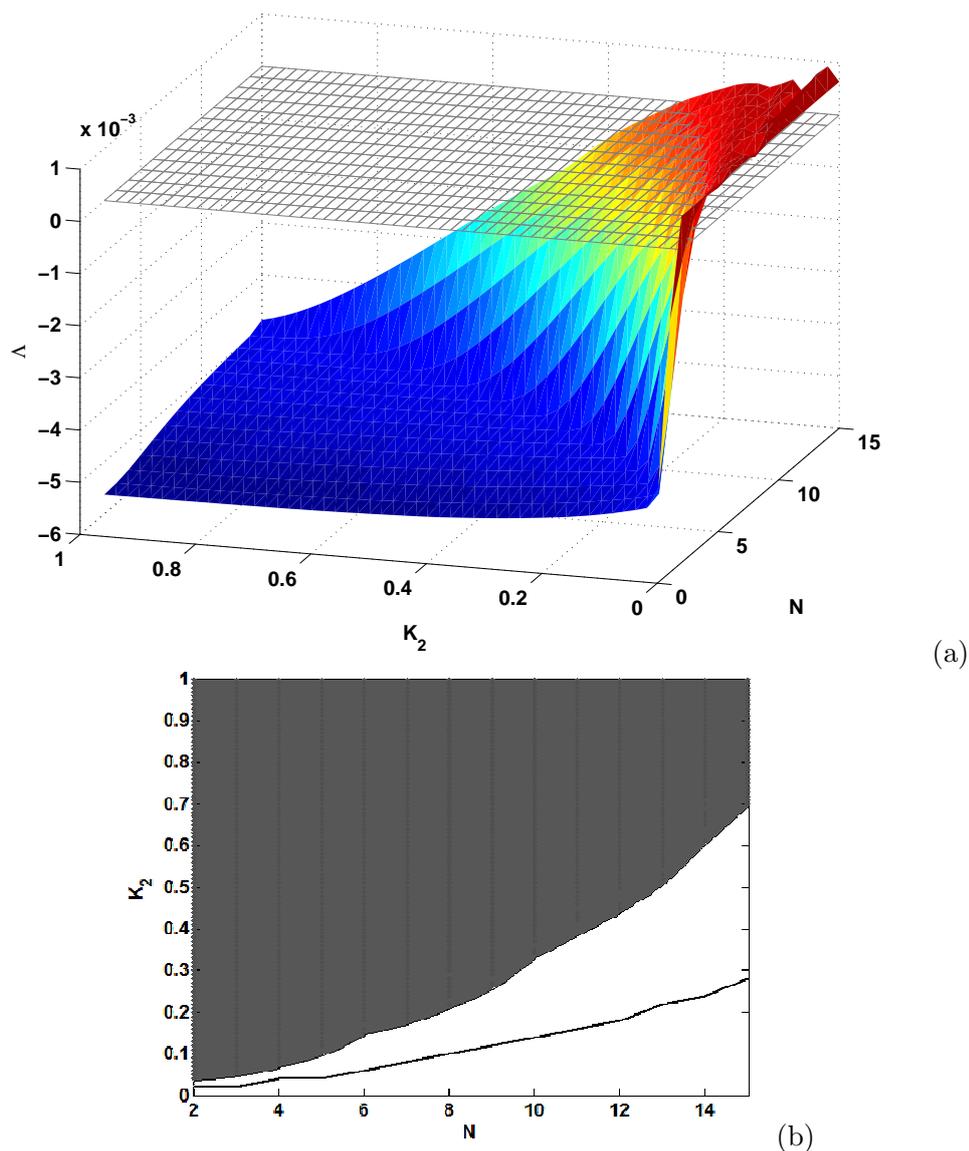


FIGURE 3.31 – En (a), les variations de Λ dans le plan (N, K_2) dans un réseau de N neurones de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la variable y . Le domaine de synchronisation stable est la région située en dessous du plan $\Lambda = 0$ matérialisé par la grille. En (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan (N, K_2) . La ligne incurvée noire est la frontière entre les domaines de synchronisation stable (au-dessus) et instable (en dessous) obtenus par la méthode FSM. La zone grise est la région de synchronisation complète obtenue cette fois par simulations numériques directes.

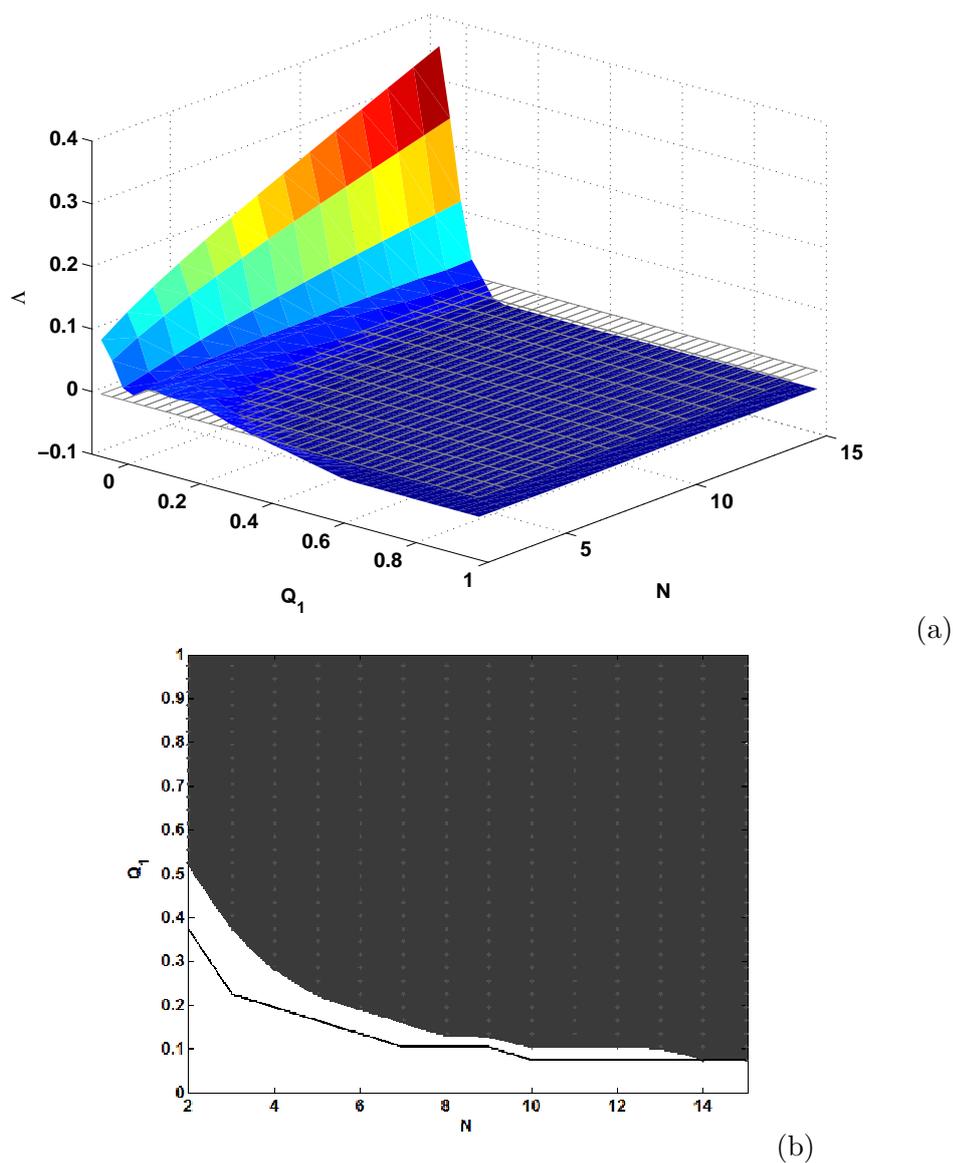
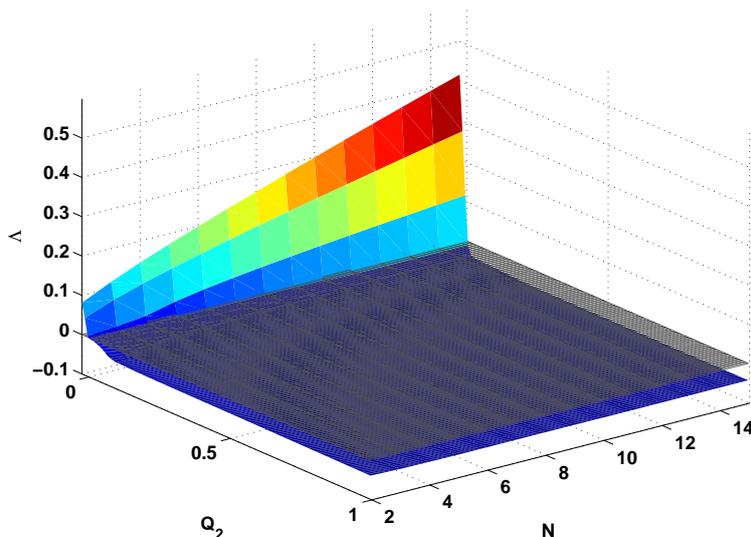
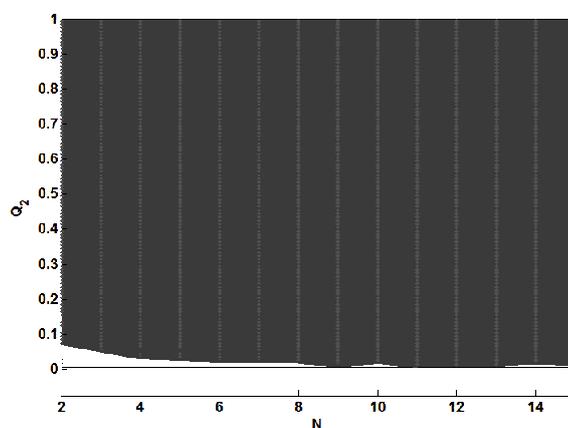


FIGURE 3.32 – En (a), les variations de Λ dans le plan (N, Q_1) dans un réseau de N neurones de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la variable représentant l'émission des potentiels d'action, x . Le domaine de synchronisation stable est la région située en dessous du plan $\Lambda = 0$, matérialisé par la grille. En (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan paramétrique (N, Q_1) . La ligne noire est la frontière entre les domaines de synchronisation stable (au-dessus) et instable (en dessous) obtenus par la méthode FSM. La zone grise est la région de synchronisation complète obtenue cette fois par simulations numériques directes. Le domaine de synchronisation stable augmente avec le nombre d'oscillateurs présents dans le réseau, N .



(a)



(b)

FIGURE 3.33 – En (a), les variations de Λ dans le plan (N, Q_2) dans un réseau de N neurones de Hindmarsh-Rose identiques couplés par la variable représentant les flux rapides d'ions à travers la membrane, y . Le domaine de synchronisation stable est la région située en dessous du plan $\Lambda = 0$, matérialisé par la grille. En (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan paramétrique (N, Q_2) . La ligne noire est la frontière entre les domaines de synchronisation stable (au-dessus) et instable (en dessous) obtenus par la méthode FSM. La zone grise est la région de synchronisation complète obtenue cette fois par simulations numériques directes. Le domaine de synchronisation stable augmente avec le nombre d'oscillateurs présents dans le réseau, N .

identiques au sein du réseau sont couplés sous la configuration globale à travers la variable y , le comportement collectif ressemble à celui illustré par la Figure 3.32. La dynamique du réseau évolue d'un état d'instabilité à un état de synchronisation stable. Cet état de synchronisation est bonifié par l'augmentation du nombre N qui diminue de plus en plus la valeur seuil de la force de couplage qui assure la stabilité de la synchronisation jusqu'à une valeur constante, d'après l'étude par la méthode FSM. Quel que soit la valeur du nombre d'oscillateur dans le réseau, la valeur de ce seuil étant assez petite par rapport à celle obtenue à la Figure 3.32 pour l'approche FSM, on se rend compte que pour des calculs numériques directs, cette valeur est quasiment constante. Le domaine de synchronisation stable par voie de conséquence reste équivalent ou augmente le cas échéant. Le nombre de connexions ici encore, favorise la coordination d'ensemble.

3.4 Réseau déterministe de modèles non identiques de Hindmarsh-Rose

Les valeurs des paramètres sont toujours celles qui induisent un comportement chaotique déterministe pour chaque neurone de Hindmarsh-Rose. Ces valeurs sont fixées à la section 3.3.

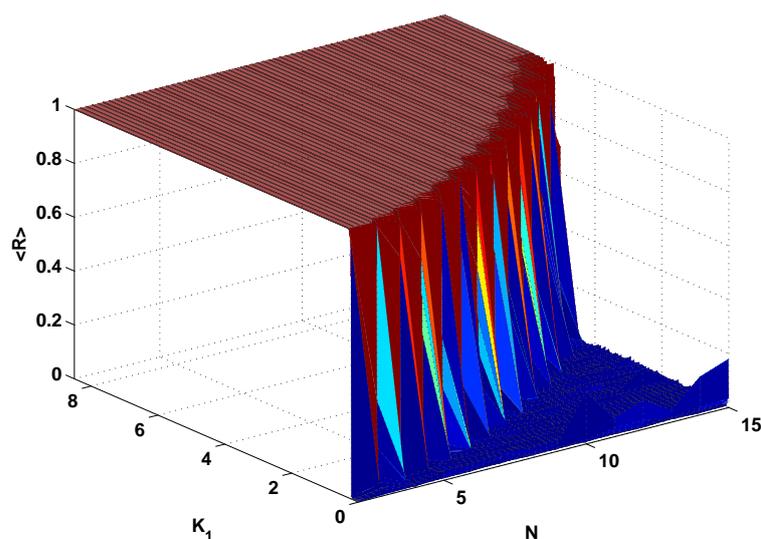
Par ailleurs, la définition des phases des oscillateurs possédant chacun sa fréquence propre est celle de l'équation (2.105).

3.4.1 Couplage des proches voisins

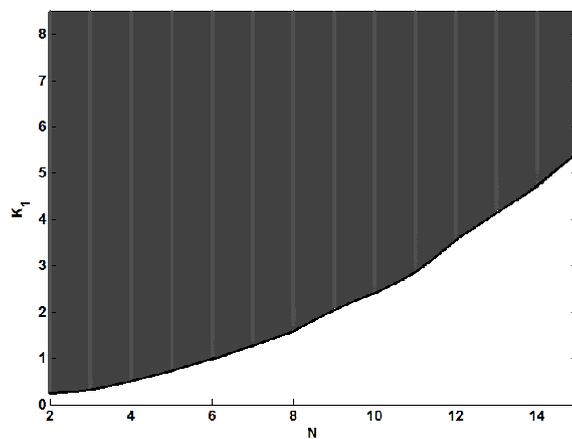
a - Interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$

Nous proposons à la Figure 3.34 un graphique qualitatif montrant les états dynamiques des oscillateurs et du réseau entier couplé suivant cette interaction à travers la valeur moyenne du paramètre d'ordre de Kuramoto R . Les variables qui permettent de visualiser les états du processus de synchronisation sont le nombre d'oscillateurs N et la force de couplage K_1 .

Comme résultat préminent provenant de cette figure, on peut affirmer que l'état de phases synchrones est atteint pour n'importe quel nombre d'unités dynamiques au sein du réseau. Néanmoins, le seuil de synchronisation est croissant avec l'augmentation du nombre d'oscillateurs N . Nous rappelons que le seuil de synchronisation est la valeur minimale de la force ou paramètre de couplage K_1 qui instaure un état de phases coordonnées dans le réseau. De ce fait, indépendamment du nombre de neurones non identiques, il est possible pour le réseau entier d'émettre des potentiels d'actions coordonnés entraînant ainsi un comportement à l'unisson de toutes les unités dynamiques. Cependant, pour une force de couplage fixée à une valeur qui instaure l'état de phases synchrones pour N neurones, il faudrait augmenter cette valeur si on veut synchroniser $N + 1$ neurones. Ceci explique pourquoi sur la carte de stabilité dans le plan (N, K_1) présentée à la Figure 3.34(b) le domaine de phases synchronisées (zone grisée sur la Figure 3.34(b)) diminue assez rapidement lorsque le nombre de neurones augmente. Il existe donc un phénomène de désynchronisation de proche en proche conduisant à l'impérativité de l'ajustement de la valeur du paramètre de couplage d'une manière similaire à l'étude du processus de synchronisation dans un réseau de modèles identiques. L'analyse de la dépendance directe du processus de synchronisation sur le nombre d'oscillateurs N (ou encore de la valeur de $\langle R \rangle$ sur N) peut être entreprise en traçant les courbes " $\langle R \rangle(N)$ " pour des valeurs fixes du paramètre de couplage (Figure 3.35). On peut y observer et ce, de façon claire que la croissance de N a un effet destructeur sur le processus de synchronisation de phases. La valeur de $\langle R \rangle$ qui décroît systématiquement moyennant un "saut" telle une transition de phase [164], corrobore à la nécessité de réajuster la valeur de



(a)



(b)

FIGURE 3.34 – En (a), l' évolution de la valeur moyenne du paramètre d'ordre R dans le plan (N, K_1) pour un réseau de modèles non-identiques de Hindmarsh-Rose couplés à travers la variable représentant l'émission des potentiels d'action. En (b), la courbe de stabilité correspondante dans le plan (N, K_1) . La zone grisée est le domaine où la synchronisation de phases atteint un degré situé dans l'intervalle de la condition à l'équation (2.106), tandis que la zone vierge représente l'état de non-synchronisation.

la force de couplage à chaque fois que la taille du réseau grandit si on veut conserver l'état de coordination. La manifestation du modèle de transition de phase est observable sur la surface de la Figure 3.34(a), qui montre que le passage de $\langle R \rangle \simeq 0$ à $\langle R \rangle \simeq 1$ s'opère toujours par le biais de l'apparition d'un saut à un moment donné. Cette particularité à l'évolution de $\langle R \rangle$ permettrait d'envisager une transition du second ordre dans le cadre d'une limite thermodynamique.

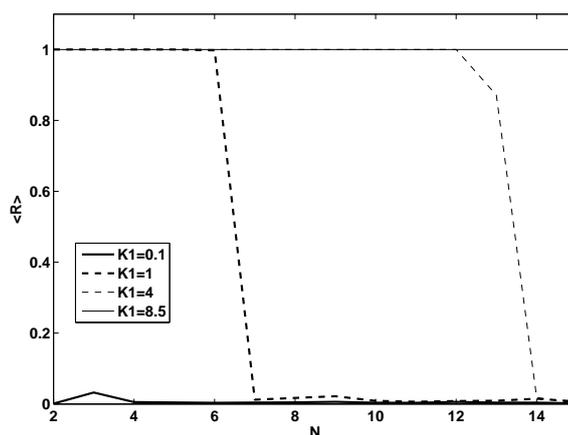


FIGURE 3.35 – Valeur moyenne du paramètre d'ordre complexe de Kuramoto R en fonction du nombre d'unités dynamiques oscillatoires dans le réseau, N avec des valeurs fixées de K_1 . Le réseau étant sous la configuration du couplage des proches voisins. Pour N croissant, il est nécessaire d'ajuster le paramètre de couplage en vue du maintien de l'état de phases synchrones.

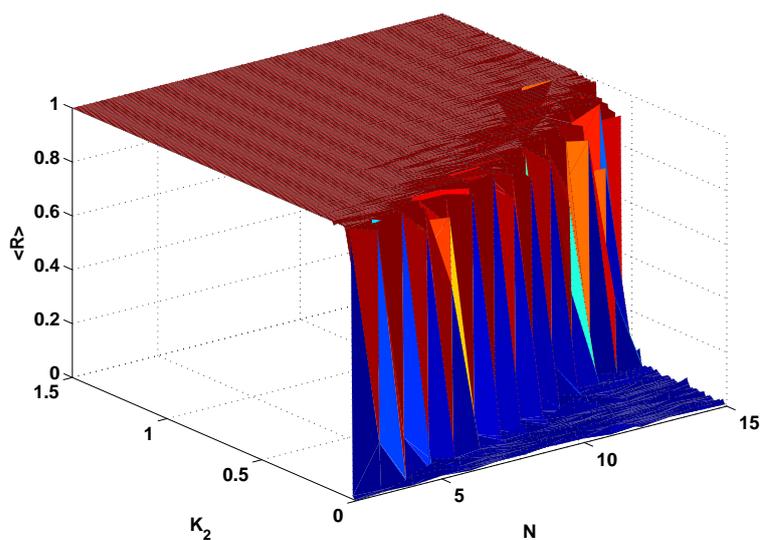
b - Interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

L'étude de la synchronisation lorsque les neurones sont couplés par leurs variables de flux d'ions rapides sous la configuration des proches voisins présente des similarités avec l'étude menée au paragraphe précédent.

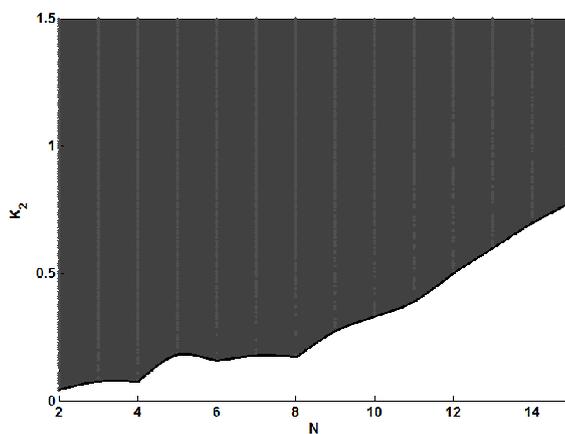
En effet, la Figure 3.36 permet de constater quelques propriétés déjà rencontrées telles que :

- La synchronisation des phases atteint un degré considérable qui permet de parler de coordination effective (Figures 3.36(a) et 3.36(b)).
- Le domaine de phases synchronisées (zone grisée sur la Figure 3.36(b)) diminue selon que le nombre de neurones augmente traduisant l'importance incontournable du réajustement du paramètre de couplage pour réassurer la coordination au sein du réseau. La différence sensiblement constatable à ce niveau est que le domaine de phases synchronisées diminue assez lentement, comparativement à la Figure 3.36(b).
- Le passage de $\langle R \rangle$ de zéro à un (sensiblement) obéit à une évolution qui permettrait de parler de transition de phase qui serait dans le cadre d'une limite thermodynamique, une transition du second ordre.

Le fait que le domaine de phases synchronisées associé au couplage suivant la variable de l'émission des potentiels d'action x diminue fortement, comparé à celui obtenu pour le couplage suivant la variable des flux ioniques transmembranaires rapides y , dévoile la robustesse de ce dernier type de couplage par rapport au premier concernant la stabilité du processus de synchronisation.



(a)



(b)

FIGURE 3.36 – En (a), l' évolution de la valeur moyenne du paramètre d'ordre R dans le plan (N, K_2) pour un réseau de modèles non-identiques de Hindmarsh-Rose couplés à travers la variable représentant les flux d'ions rapides à travers la membrane cellulaire. En (b), la courbe de stabilité correspondante dans le plan (N, K_2) . La zone grisée est le domaine de coordination situé dans la condition de synchronisation.

Par ailleurs, la Figure 3.37, à travers la décroissance du degré de synchronisation en fonction de N , permet également de constater que, dans l'optique de maintenir la coordination entre les éléments dynamiques du réseau, il faudrait augmenter la force de couplage si le nombre de neurones augmente.

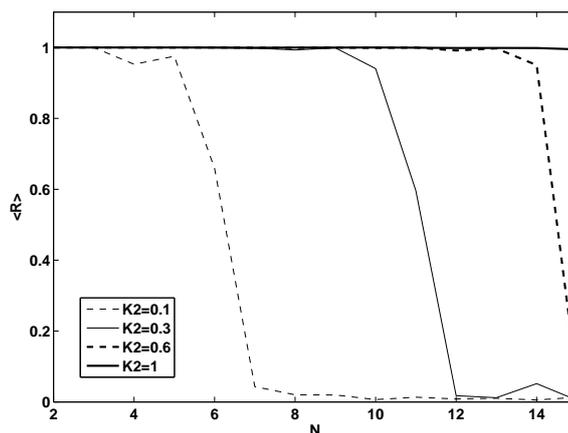


FIGURE 3.37 – Valeur moyenne du paramètre d'ordre complexe de Kuramoto R en fonction du nombre d'unité dynamiques oscillatoires dans le réseau, N avec des valeurs fixées de K_2 . Le réseau étant sous la configuration du couplage des proches voisins. Pour N croissant, il est nécessaire d'ajuster le paramètre de couplage en vue du maintien de l'état de phases synchrones.

3.4.2 Couplage global

a - Interaction par l'émission des potentiels d'action, $Q_1 \neq 0$ et $Q_2 = 0$

Le réseau étant sous la configuration du couplage global, les neurones sont connectés à travers la variable principale x . Nous nous servons de la valeur de $\langle R \rangle$ et de la condition de stabilité (équation (2.106)) pour déterminer le domaine où les phases sont synchronisées dans le plan (N, Q_1) . Ce domaine est la zone grise sur le schéma (3.38).

Le domaine de phases synchronisées augmente ce qui nous prouve deux résultats fondamentaux à savoir :

- Lorsque les neurones non identiques de Hindmarsh-Rose sont couplés par leurs variables décrivant l'émission des potentiels d'action, il existe un moment où tous les neurones se synchronisent par leurs phases pour fonctionner à l'unisson. L'étude du processus de la synchronisation montre qu'il existe un état coordonné pour le réseau.
- Le domaine de synchronisation augmente lorsque le nombre d'oscillateurs augmente. Ce résultat a déjà été trouvé pour le cas de la synchronisation d'un réseau de neurones identiques couplés globalement. Le nombre de connexions favorisant la coordination du réseau, le nombre d'unités dynamiques présentes dans le réseau devient un facteur adjuvant au processus de synchronisation par la relation étroite entre le nombre d'oscillateurs et le nombre de connexions, qui voudrait que le nombre d'oscillateur augmente le nombre de connexions.

Par ailleurs, il est possible d'illustrer un peu plus clairement l'apport bénéfique du nombre croissant d'oscillateurs dans le réseau sur la stabilité du système entier (Figure 3.39).

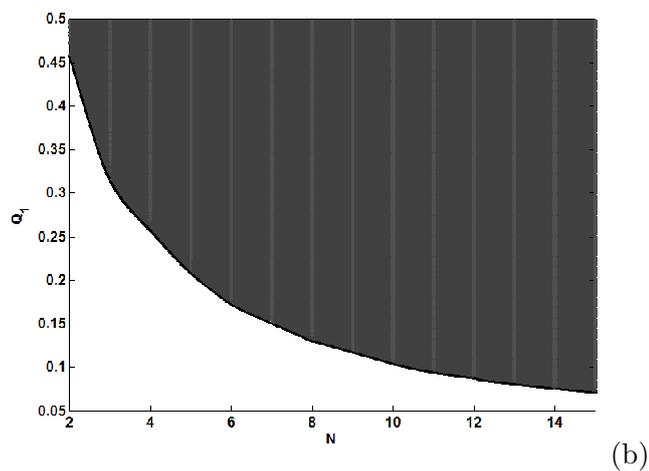


FIGURE 3.38 – Carte de stabilité dans le plan (N, Q_1) pour un réseau de modèles non identiques couplés sous la configuration global par la variable d'émission des potentiels d'action x . La zone grise est le domaine de phases synchrones.

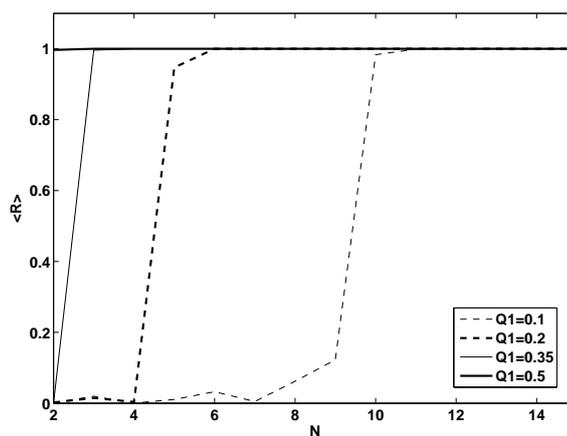


FIGURE 3.39 – Évolutions du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction de N . Le réseau est sous la configuration du couplage global et les neurones sont couplés à travers la variable décrivant l'émission des potentiels d'actions.

L'influence du nombre de neurones est telle que l'on puisse observer pour une valeur assez faible du couplage, l'instauration d'un état coordonné avec l'accroissement de ce nombre.

b - Interaction par les flux rapides d'ions à travers la membrane, $Q_1 = 0$ et $Q_2 \neq 0$

Lorsque les neurones sont couplés par les flux rapides d'ions à travers la membrane, le réseau ayant la topologie du couplage global, on observe les mêmes propriétés du processus de synchronisation qui sont désormais caractéristiques de la topologie du couplage global pour un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose non identiques. Sur les Figures 3.38 et 3.39 on peut constater que les phases des oscillateurs chaotiques parviennent à être coordonnées par l'action du couplage mais surtout que le nombre d'oscillateurs à travers le nombre de connexions favorise significativement la synchronisation.

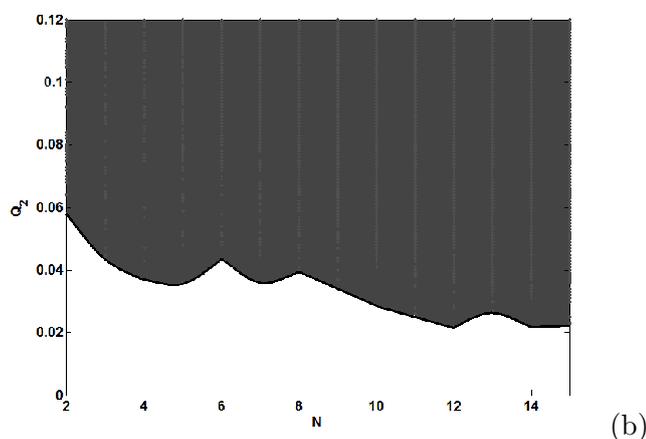


FIGURE 3.40 – Carte de stabilité dans le plan (N, Q_2) provenant du calcul numérique de $\langle R \rangle$ pour un réseau de modèles non identiques couplés sous la configuration globale par la variable des flux ioniques transmembranaires rapides y . La zone grise est le domaine de phases synchrones.

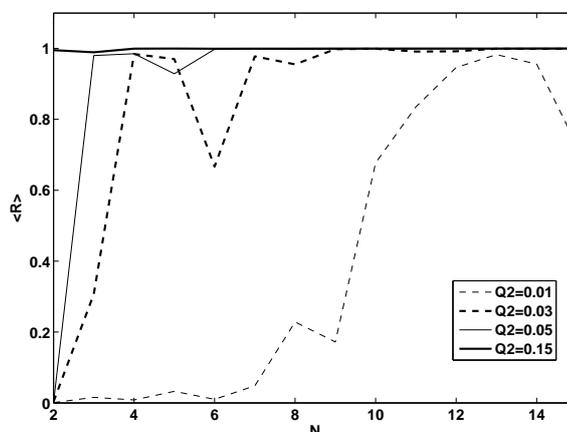


FIGURE 3.41 – Évolutions du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction de N Le réseau est sous la configuration du couplage global et les neurones sont couplés à travers la variable décrivant les flux rapides d'ions à travers la membrane.

c - Bilan pour l'étude du processus de synchronisation

Nous venons d'étudier le processus de synchronisation dans un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose identiques et non identiques. Le réseau ayant les topologies différentes du couplage des proches voisins et du couplage global. Une première comparaison entre ces deux types de configuration permet de constater que la configuration globale du réseau offre d'importantes propriétés avantageuses au processus de synchronisation que la configuration des proches voisins.

En outre, le réseau de modèles identiques étant un réseau assez approximatif pour décrire la réalité biologique, nous ne considérerons plus que le réseau de modèles non identiques dans la suite de notre investigation.

**3.5 Étude des propriétés dynamiques individuelles et collectives :
cas déterministe**

L'équation du réseau est celle présentée au système 2.101. Les valeurs des paramètres a , α , r , s et c sont toujours celles qui induisent un comportement chaotique déterministe pour chaque neurone de Hindmarsh-Rose. Ces valeurs sont fixées à la section 3.3. La définition des phases des oscillateurs possédant chacun sa fréquence propre est celle de l'équation 2.105.

Dans cette section, nous étudions les propriétés dynamiques individuelles de chaque neurone non identique de Hindmarsh-Rose au cours du processus de synchronisation. L'objectif est de savoir comment le couplage influence la dynamique d'un neurone au sein du réseau lorsque la valeur moyenne du paramètre d'ordre complexe de Kuramoto évolue de zéro à une valeur fortement proche de un.

Par ailleurs, nous étudions également dans cette section la dynamique collective du réseau au cours du même processus de synchronisation.

**3.5.1 Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels
d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$**

S'agissant du couplage des proches voisins, la Figure 3.42(a) présente des évolutions différentes mais superposées de la valeur moyenne du paramètre d'ordre complexe de Kuramoto $\langle R \rangle$ en fonction de la force de couplage K_1 . La transition de l'état désordonné du réseau à l'état coordonné étant donnée par l'équation (2.106), est effectivement caractérisée par une variation abrupte qui correspondrait à une transition de phase du second ordre dans la limite thermodynamique. Il est important de remarquer que le modèle original de Kuramoto [163] est caractérisé par une transition de phase du second ordre, tandis que des généralisations du modèle de Kuramoto aboutissent à des transitions de phase du premier ordre [182, 183, 185]. Sur la Figure 3.42(a), il est possible de constater que la valeur critique du coefficient de couplage K_1^c à laquelle l'état asynchrone devient synchrone augmente à chaque fois que le nombre de neurones augmente. Ce qui est une donnée importante déjà retrouvée pour le cas d'un réseau de modèles non identiques de taille plus petite. Par exemple, pour un nombre d'oscillateurs $N = 30$ et $N = 50$, on a $K_1^c \simeq 22$ et $K_1^c \simeq 60$. Pour un nombre de neurones dans un réseau encore plus grand, la Figure 3.42(b) confirme l'effet déjà décrit du nombre d'oscillateurs sur un pareil réseau, en considérant le cas où ce nombre ne serait pas fixé tel qu'il est souvent rencontré en électronique [209], dans les lasers [210] et dans les systèmes mécaniques [211]. La nécessité de réajuster le paramètre de couplage critique (ou seuil) K_1^c en l'augmentant pour conserver l'état de phases synchronisées lorsque le nombre d'oscillateurs augmente persiste.

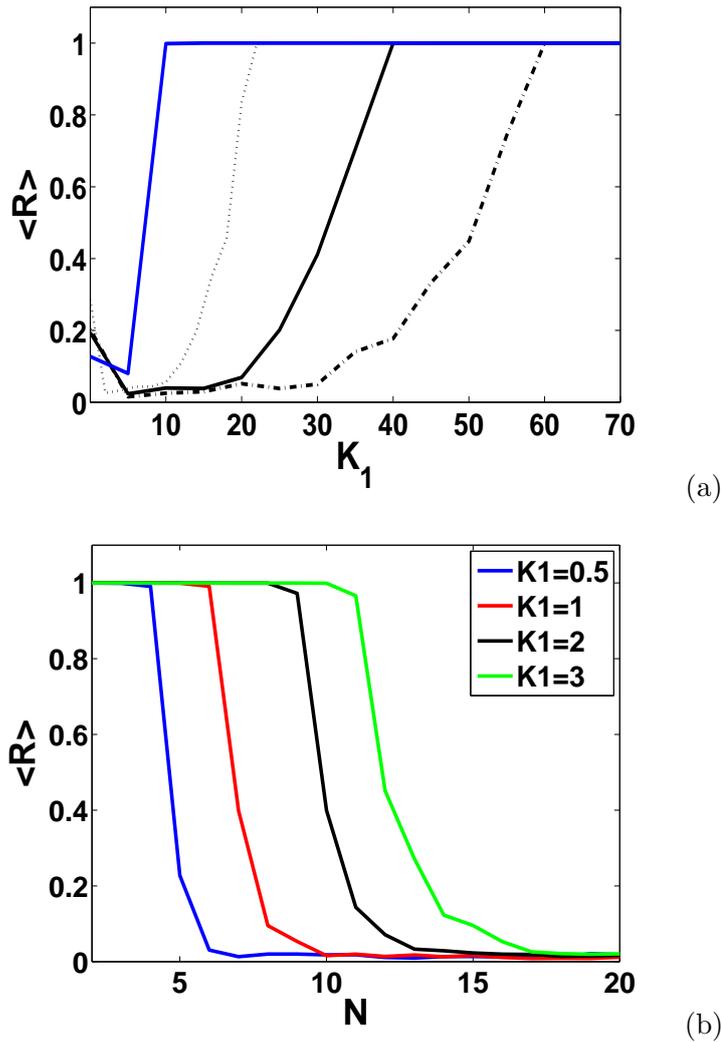


FIGURE 3.42 – En (a) : évolutions de la valeur moyenne du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction du paramètre de couplage K_1 pour quatre valeurs différentes de N . $N = 20$: (courbe bleue), $N = 30$: (courbe en pointillés fins), $N = 40$ (courbes continue) et $N = 50$ (courbes en pointillés gras). En (b) : évolutions de la valeur moyenne du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction du nombre de neurones N , pour quatre valeurs du paramètre de couplage : $K_1 = 0.5$, $K_1 = 1$, $K_2 = 2$ et $K_1 = 3$.

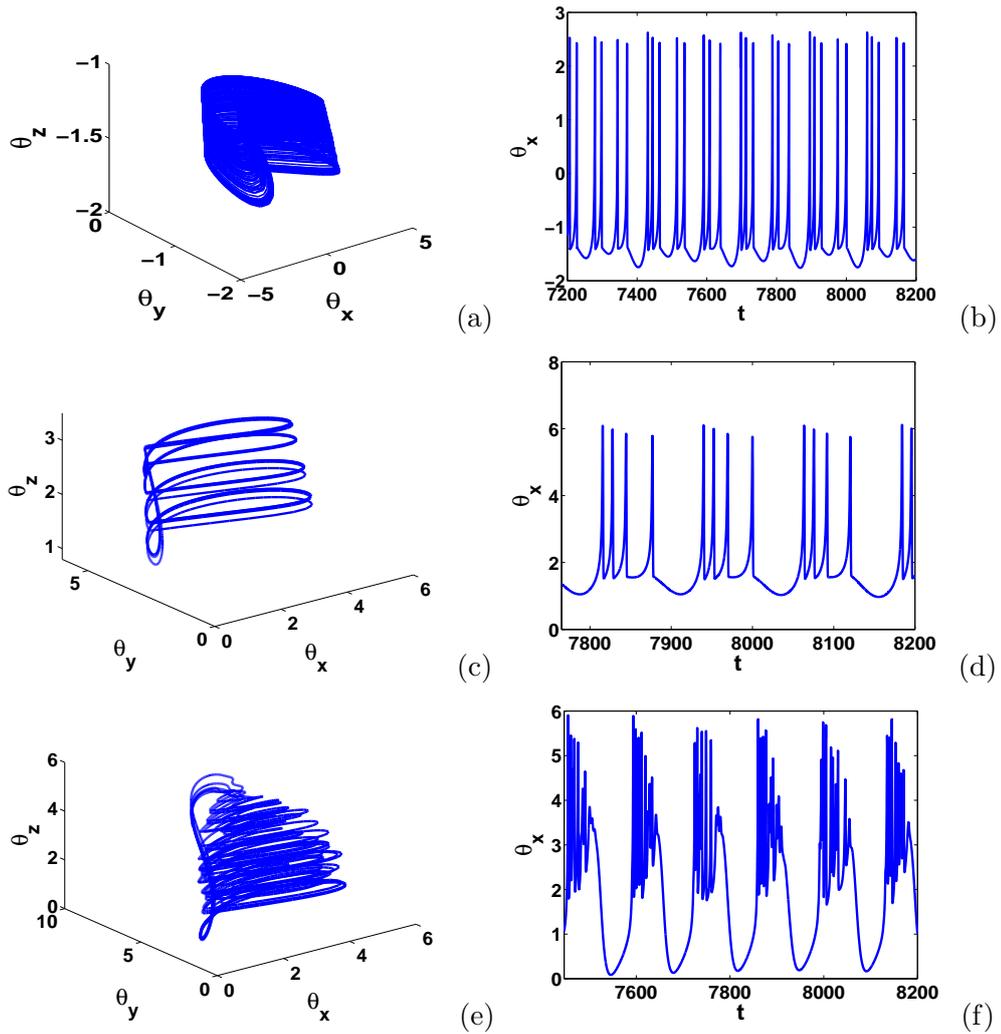


FIGURE 3.43 – Différents états dynamiques d'un neurone au sein d'un réseau en contenant 50, les unités oscillatoires étant asynchrones puisque $\langle R \rangle \simeq 0$. En (a) et (b) $K_1 = 0$, en (c) et (d) $K_1 = 0.01$ et en (e) et (f) $K_1 = 1$. À gauche, représentations tridimensionnelle des phases correspondantes à chaque variable principale ($\theta_x, \theta_y, \theta_z$) et à droite, séries temporelles (t, θ_x) correspondantes. Les neurones, à l'image de ce cas d'espèce, sont dans un régime de *burstings* chaotiques.

Le comportement intrinsèque du réseau, au cours du processus de synchronisation, à travers la dynamique propre à chacune de ses composantes est mis en lumière à travers les Figures 3.43, 3.44 et 3.45. Ces Figures sont réalisées pour des valeurs croissantes du paramètre de couplage K_1 qui permettent donc de partir d'un état de réseau complètement désordonné (phases asynchrones) à un état coordonné (phases synchronisées). Les neurones sont initialement couplés en étant individuellement en état de fonctionnement chaotique. Lorsque $\langle R \rangle \simeq 0$, tout d'abord, pour $K_1 = 0$ l'attracteur étrange tenant en compte la transformation des variables à l'équation (2.105), est le même que pour un neurone de Hindmarsh-Rose isolé (Figures 3.43(a) et 3.43(b)). Ce résultat est conforme car, le cas $K_1 = 0$ est identique à celui où il n'y a pas de couplage entre les neurones du réseau; chaque unité dynamique fonctionne alors encore indépendamment des autres. Par contre dès qu'il y a couplage et que celui-ci soit très faible, l'aspect de l'attracteur étrange produit par le neurone de Hindmarsh-Rose devient qualitativement différent de celui d'un neurone isolé en régime de *bursts* chaotiques. En effet, lorsque $K_1 = 0.01$, la Figure 3.43c montre une évolution quasi-périodique caractéristique d'un régime *bursting* périodique. La périodicité du comportement neuronal à cette valeur de couplage très faible est exaltée en la Figure 3.43(d), qui montre des oscillations en salves régulières avec quatre *spikes* par *burst*. Le paramètre de couplage qui augmente permet peu à peu à chaque neurone de Hindmarsh-Rose de retrouver l'état de *bursting* chaotique comme nous l'apprennent les Figures 3.43(e) et 3.43(f). Ceci permet de constater qu'au début du processus de synchronisation, un neurone quelconque retourne premièrement et ce, brièvement à un régime périodique sans pour autant s'y attarder tel que prouvé par le scénario illustré par la Figure 3.43.

Lorsque le paramètre de couplage augmente de telle enseigne que $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$, on observe dans le réseau deux types de solutions chaotiques qui sont courantes au fonctionnement d'un neurone de Hindmarsh-Rose à savoir le *bursting* chaos et le *spiking* chaos. Les Figures 3.44(a) et 3.44(b) montrent effectivement un comportement neuronal chaotique en mode *bursting* pour $K_1 = 55$. Le coefficient de couplage augmentant, on se rend compte sur les Figures 3.44(c) et 3.44(d) qu'il y a bien dans le réseau un autre mode de fonctionnement chaotique qui est le *spiking*. Ceci permet déjà de constater la présence des deux modes de fonctionnements chaotiques et une probable transition qui existerait entre ces deux modes. La transition entre les modes *bursting* et *spiking* chaotiques est d'autant plus visible pour un neurone arbitraire dans le réseau sur les Figures 3.44(e) et 3.44(f). Le neurone considéré adopte majoritairement un fonctionnement chaotique en mode *spiking* même s'il est possible de distinguer une période lente, dévoilant ainsi la résurgence du mode *bursting* qui n'a pas encore complètement disparu à ce moment précis où $K_1 = 58$.

Lorsque la condition de synchronisation est atteinte pour le réseau, il n'existe plus que des solutions *spiking* chaotiques (figures 3.45(a) - 3.45(f)).

En effet, pour les valeurs de K_1 choisies sur ces Figures, la valeur de $\langle R \rangle$ satisfait la condition à l'équation (2.106). Le réseau est alors synchronisé en phase et comme caractéristique de cet état, la dynamique d'un neurone arbitraire au sein du réseau est symptomatique du *spiking* chaos.

Les caractéristiques neuronales présentées permettent de confirmer une propriété assez commune aux réseaux synchronisés à l'aide du paramètre d'ordre de Kuramoto. Cette propriété est que, pour un état de synchronisation intermédiaire, il existe au sein du réseau un groupe fonctionnant d'une manière bien coordonnée tandis qu'il y a parallèlement à ce groupe un autre où les oscillateurs seraient encore complètement désorganisés. Pour le cas particulier de cette étude, le *spiking* chaos est le comportement présenté par le réseau lorsque celui-ci est coordonné en phase et le *bursting* chaos est le mode de fonctionnement des neurones désorganisés. Il apparaît ainsi clairement que les neurones partant du *bursting* chaos lorsqu'ils sont non-couplés, passent sur le chemin du processus de la synchronisation par un état caractérisé par une mixture de modes

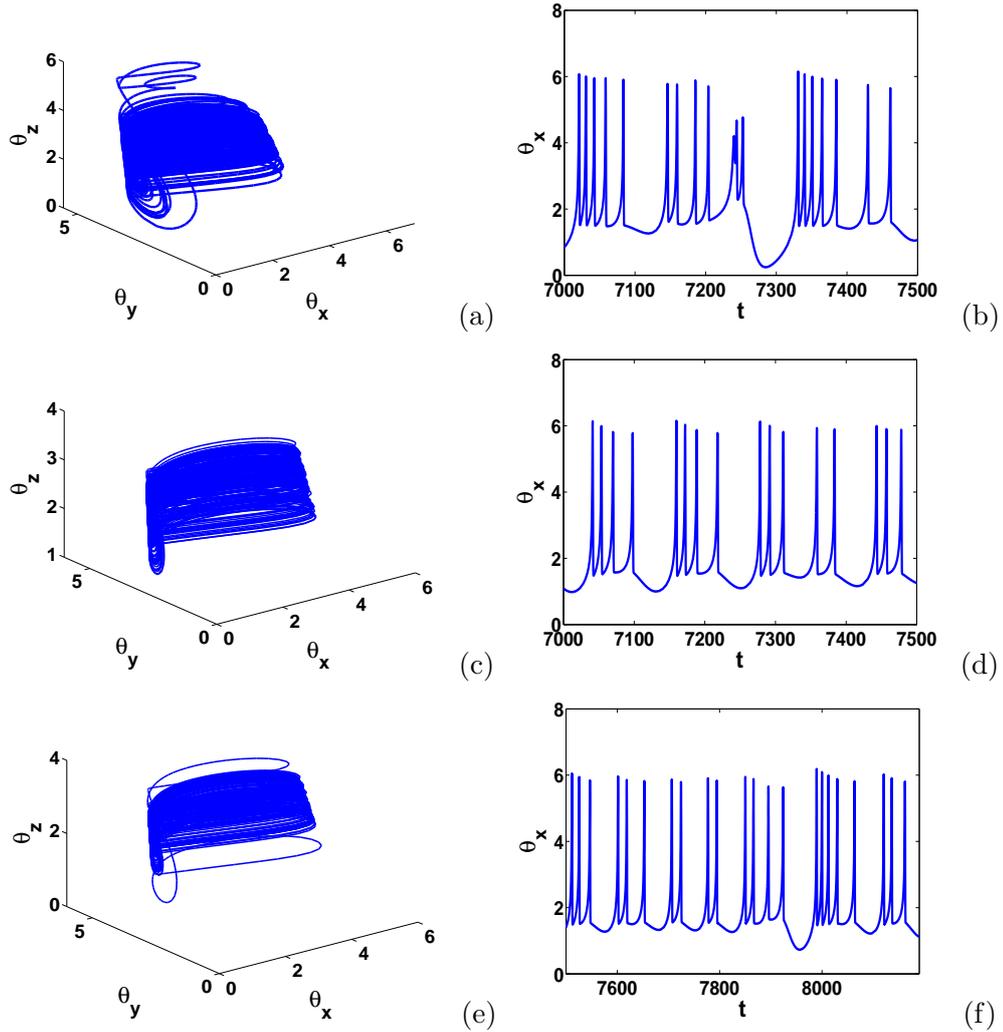


FIGURE 3.44 – Différents états dynamiques d'un neurone au sein d'un réseau en contenant 50, les unités oscillatoires étant dans un régime intermédiaire entre l'état de phases disparates et l'état de phases synchronisées avec $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$. En (a) et (b) $K_1 = 55$, en (c) et (d) $K_1 = 56.3$ et en (e) et (f) $K_1 = 58$. À gauche, représentations tridimensionnelle des phases correspondantes à chaque variable principale ($\theta_x, \theta_y, \theta_z$) et à droite, séries temporelles (t, θ_x) correspondantes. Au sein du réseau on peut observer des solutions chaotiques en mode bursting mais aussi des solution spiking chaotiques.

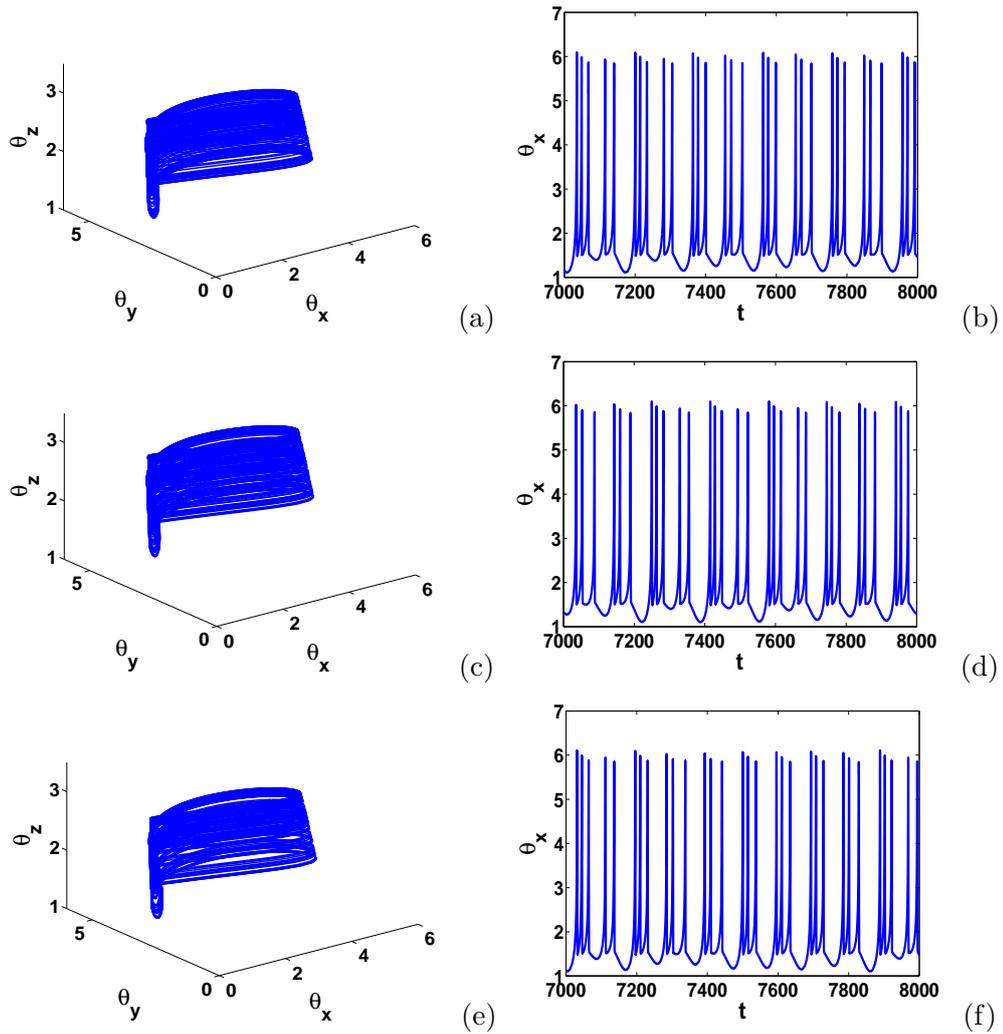


FIGURE 3.45 – Différents états dynamiques d'un neurone au sein d'un réseau en contenant 50, les unités oscillatoires étant dans un régime de phases synchronisées avec $\langle R \rangle \simeq 1$. En (a) et (b) $K_1 = 65$, en (c) et (d) $K_1 = 70$ et en (e) et (f) $K_1 = 75$. À gauche, représentations tridimensionnelles des phases correspondantes à chaque variable principale ($\theta_x, \theta_y, \theta_z$) et à droite, séries temporelles (t, θ_x) correspondantes. Il n'y a plus que des neurones en mode de fonctionnement spiking chaotique.

chaotiques avant de finir pour tous, à un comportement toujours chaotique mais dans un mode *spiking* cette fois.

Les états dynamiques du réseau entier sont explicités aux Figures 3.46, 3.47 et 3.48. Nous représentons de manière superposée, les évolutions des variables transformées $(\theta_j^x(t), \theta_j^y(t))$, où j dénote un neurone parmi les 50 considérés. Ces Figures sont, faudrait-il le remarquer, construites pour un intervalle de temps normalisé $[0; 60]$. Lorsque le réseau réside dans un état désorganisé pour $\langle R \rangle \simeq 0$, la description dynamique globale du réseau se décline comme une couche assez confuse de droites qui recouvre le cycle limite originel d'un neurone isolé. Le mode de fonctionnement désordonné du réseau est dès lors saillant au vu des Figures 3.46(a) et 3.46(b), qui sont construites pour des valeurs faibles du paramètre de couplage. L'aspect collectif est semblable au cycle limite d'un neurone de Hindmarsh-Rose constitué de lamelles avec une représentation assez palpable mais rétrécie des dynamiques individuelles de chaque oscillateur. Les Figures 3.47(a) et 3.47(b) construites pour des valeurs du paramètre de couplage qui assure une synchronisation intermédiaire du réseau ($\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$), permettent de constater l'état de synchronisation partielle du réseau. Pour un état de phases synchrones, la dynamique collective est caractérisée par un nuage de points parfaitement disposé sur le cycle limite originel de Hindmarsh-Rose. Pour cet état coordonné ($\langle R \rangle \simeq 1$), les Figures 3.48(a) et 3.48(b) sont représentées pour des valeurs différentes de la force de couplage.

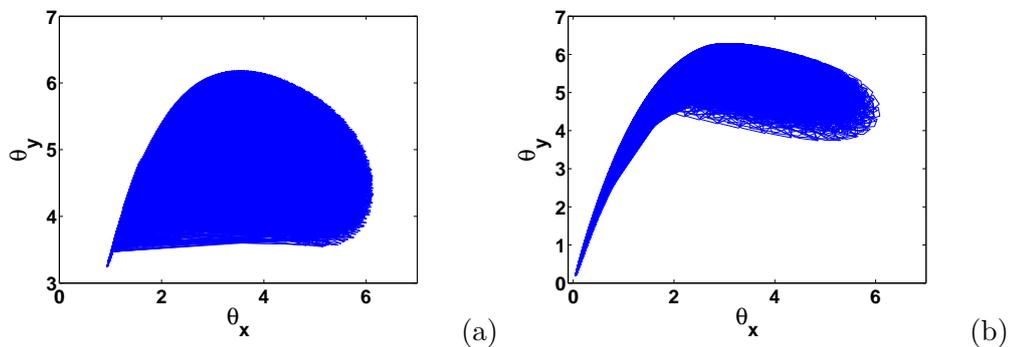


FIGURE 3.46 – Superpositions des évolutions de phases $\theta_y = f(\theta_x)$ pour 60 unités de temps des $N = 50$ oscillateurs de Hindmarsh-Rose présents dans le réseau lui-même dans un état de phases désorganisées. En (a) $K_1 = 0.01$ et en (b) $K_1 = 1$. Ces valeurs du paramètre de couplage correspondent à $\langle R \rangle \simeq 0$.

3.5.2 Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

La Figure 3.49(a) illustre l'influence directe du paramètre de couplage sur la valeur moyenne du paramètre d'ordre. L'allure des courbes prouve que le processus de synchronisation étudié par le couplage selon les flux rapides d'ions, présente les mêmes propriétés avec le couplage selon x , la valeur seuil du couplage à la stabilité du système, K_2^c étant manifestement plus petite permettant ainsi une instauration plus rapide de l'état de phases synchronisées. La Figure 3.42(b) quant à elle, confirme l'effet du nombre de neurones sur un réseau ayant la topologie du couplage des proches voisins. Le réseau étant plus grand, on se rend effectivement compte qu'il reste nécessaire d'augmenter la force de couplage si jamais le nombre de neurones augmentait afin de conserver la coordination du réseau. La transition de phase, dans le cas d'une limite thermodynamique,

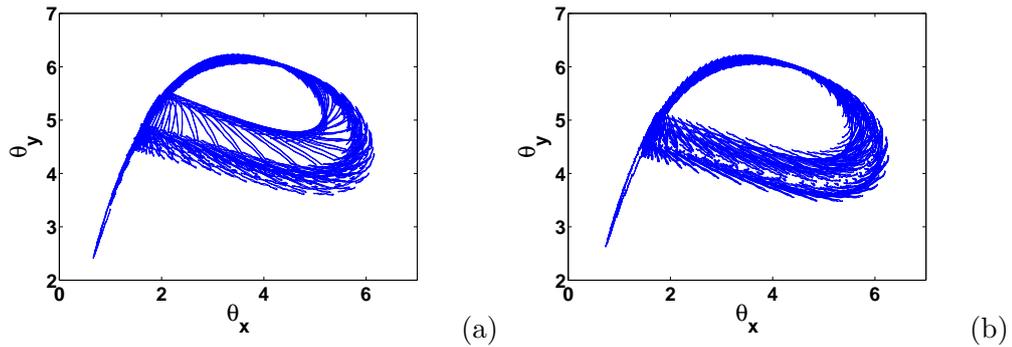


FIGURE 3.47 – *Superpositions des évolutions de phases $\theta_y = f(\theta_x)$ pour 60 unités de temps des $N = 50$ oscillateurs de Hindmarsh-Rose présents dans le réseau lui-même dans un état de phases partiellement désordonnées. En (a) $K_1 = 56.3$ et en (b) $K_1 = 58$. Ces valeurs du paramètre de couplage correspondent à $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$.*

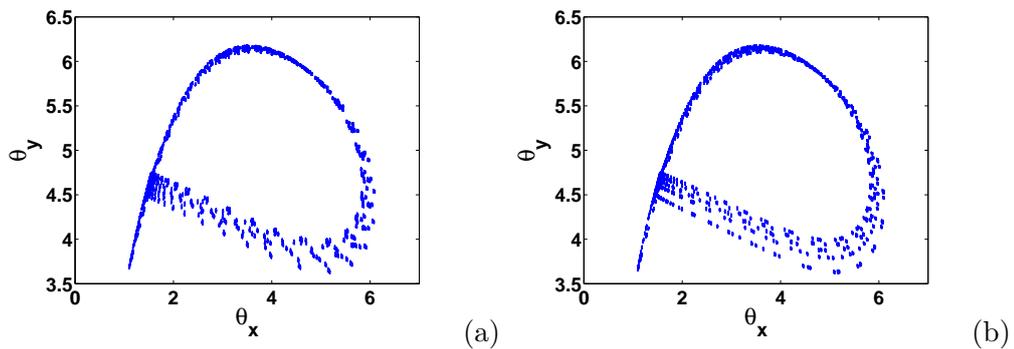


FIGURE 3.48 – *Superpositions des évolutions de phases $\theta_y = f(\theta_x)$ pour 60 unités de temps des $N = 50$ oscillateurs de Hindmarsh-Rose présents dans le réseau lui-même dans un état de phases ordonnées ou synchrones. En (a) $K_1 = 70$ et en (b) $K_1 = 75$. Ces valeurs du paramètre de couplage correspondent à $\langle R \rangle \simeq 1$.*

serait du second ordre.

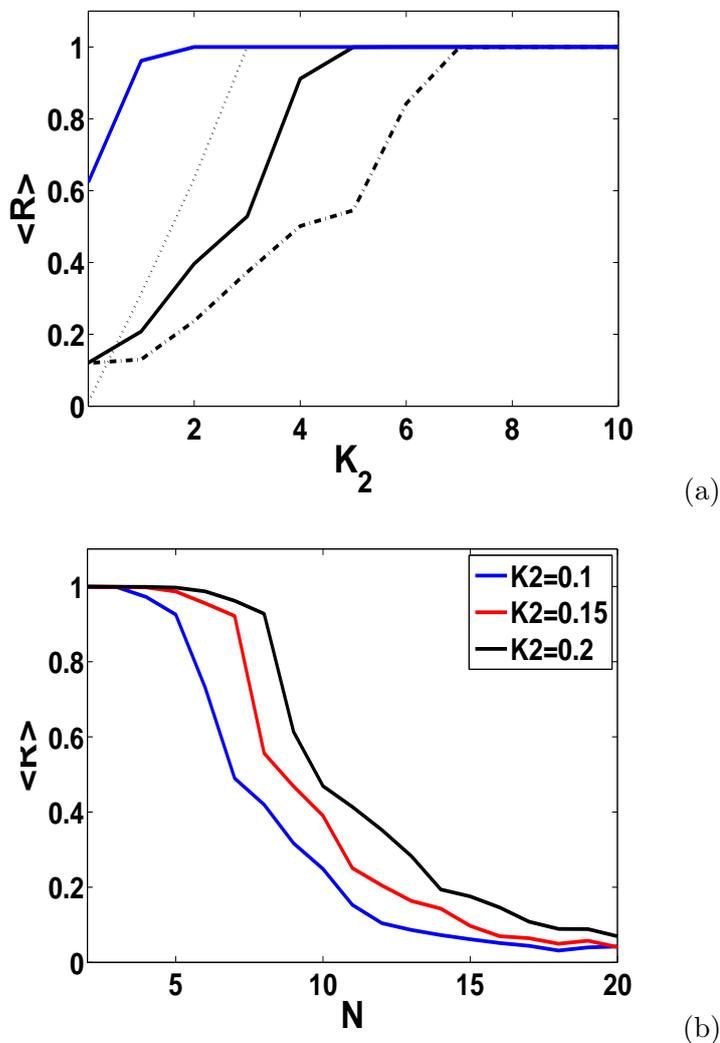


FIGURE 3.49 – En (a) : évolutions de la valeur moyenne du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction du paramètre de couplage K_2 pour quatre valeurs différentes de N . $N = 20$: (courbe bleue), $N = 30$: (courbe en pointillés fins), $N = 40$ (courbes continue) et $N = 50$ (courbes en pointillés gras). En (b) : évolutions de la valeur moyenne du paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ en fonction du nombre de neurones N , pour trois valeurs du paramètre de couplage : $K_2 = 0.1$, $K_2 = 0.15$ et $K_2 = 0.2$.

3.6 Influence du désordre sur la dynamique déterministe globale du réseau

Nous analysons dans cette section l'incidence du désordre sur la dynamique collective exhibée par le réseau à travers l'étude du processus de la synchronisation des phases des oscillateurs de Hindmarsh-Rose couplés, soit à travers la variable décrivant l'émission des potentiels d'action x , ou la variable décrivant les flux rapides d'ions à travers la membrane y . Le réseau étant sous les

configurations topologiques du couplage des proches voisins et du couplage global.

Le paramètre d'ordre de Kuramoto par sa valeur moyenne étant l'outil mathématique utilisé, la mise en œuvre pratique de l'étude du processus de la synchronisation se fera par l'observation des influences conjuguées du paramètre de couplage, K_i ou Q_i et de l'amplitude du désordre, Θ , en tenant compte de la taille du réseau, N . La condition de synchronisation est celle présentée à l'équation (2.106).

3.6.1 Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$

La Figure 3.50 montre la valeur moyenne du paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$ comme une fonction des paramètres (Θ, K_1) pour deux réseaux de tailles différentes (surfaces aux Figures 3.50(a) et 3.50(b)). Les Figures (3.50(c)) et (3.50(d)) sont les cartes de stabilités correspondantes dans le plan (Θ, K_1) obtenues par la condition définie à l'équation (2.106).

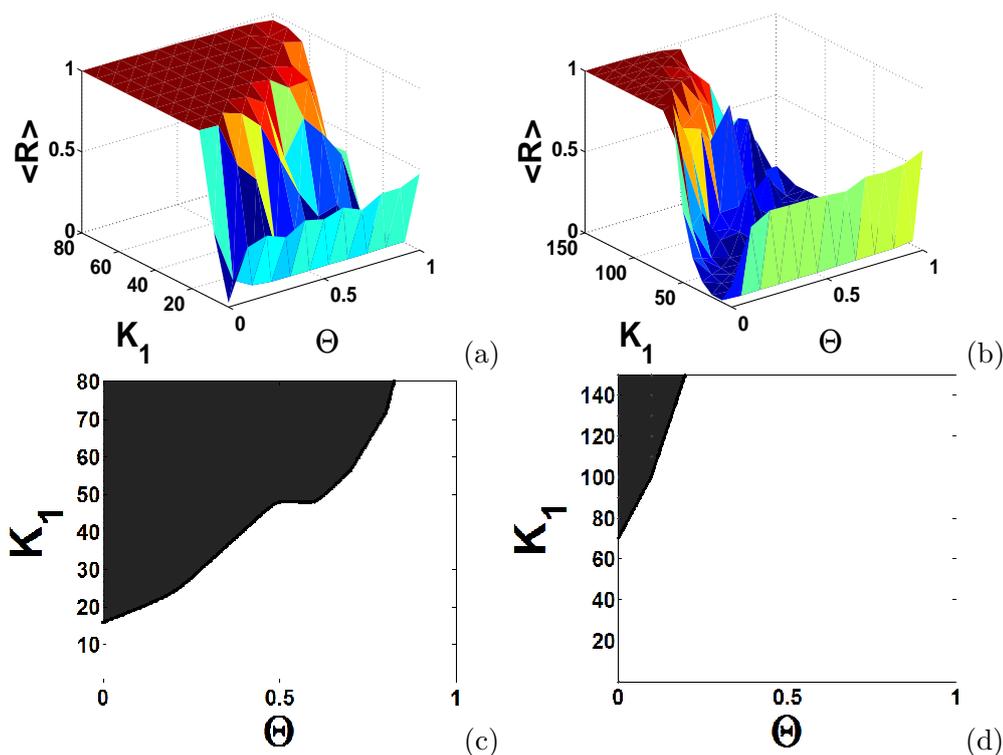


FIGURE 3.50 – En (a) et (b) : Effets du désordre (gouvernés par le paramètre Θ) et du couplage (gouverné par le paramètre K_1) sur le paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$. Les surfaces $(\Theta, K_1, \langle R \rangle)$ montrent un plafond de valeurs pour lesquelles il y a bien coordination dans le réseau. Cependant, le désordre induit la désynchronisation du réseau ; au-delà d'un seuil du paramètre Θ , l'état synchrone ne peut plus être recouvré. En (c) et (d) : Cartes de stabilités correspondantes dans le plan (Θ, K_1) . L'aire grise est le domaine de synchronisation stable, retrouvé conformément à la condition (2.106). Pour le panel de gauche, $N = 20$ et à droite $N = 50$.

La synchronisation du point de vue des phases survient dans le réseau pour de très petites valeurs de Θ et des valeurs assez grandes du coefficient de couplage K_1 . À une certaine valeur de l'amplitude du désordre Θ , la coordination entre les oscillateurs du réseau est systématiquement

éliminée et ne peut plus être restaurée même si la force de couplage continue d'augmenter jusqu'à 100 et au-delà même. Ainsi donc, les cartes de stabilité représentant les domaines de phases synchronisées illustrent des domaines de stabilité détruits à partir de certaines valeurs de Θ . On se rend par ailleurs compte que, conformément à l'effet déjà décrit du nombre d'oscillateurs sur le processus de synchronisation, le domaine de phases synchrones est plus grand pour des valeurs plus faibles du nombre N . Par exemple, pour $N = 20$, la force de couplage assure mieux la coordination entre les éléments du réseau que pour $N = 50$. Les cartes de stabilité aux Figures 3.50(c) et 3.50(d) en témoignent.

Il est possible, toujours dans le but d'analyser l'action du désordre dans le réseau, de représenter pour des valeurs fixées du paramètre de couplage et de la taille du réseau, la valeur moyenne $\langle R \rangle$ en fonction de Θ . Sur la Figure 3.51 On se rend compte que soit il n'y a pas de coordination entre

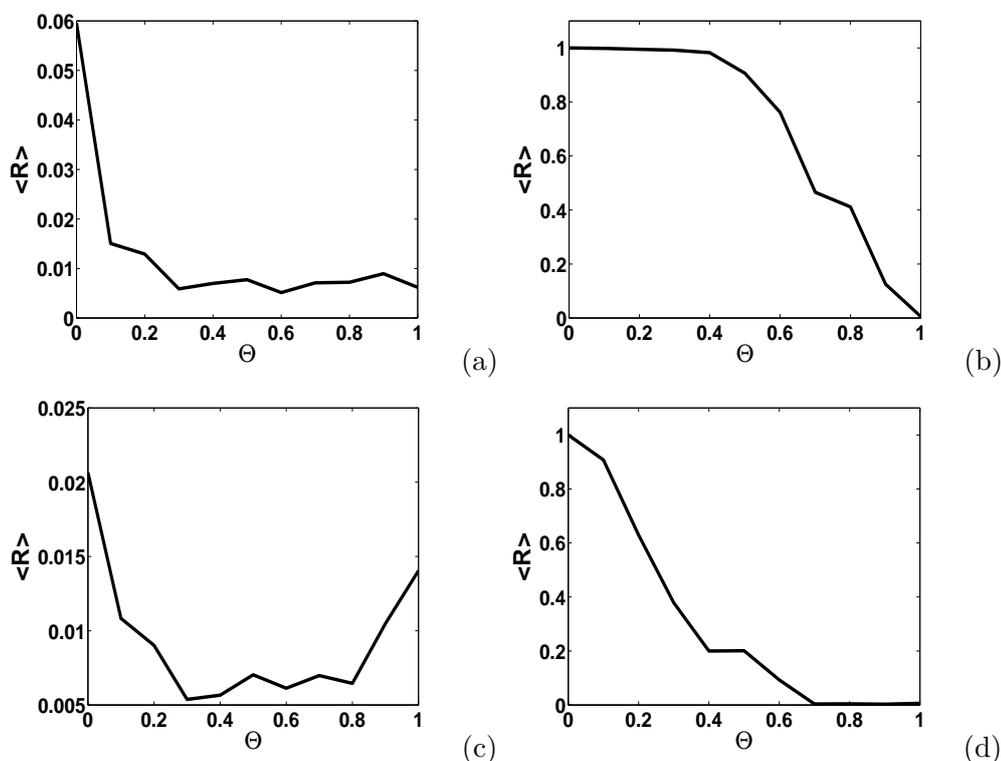


FIGURE 3.51 – Le paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ représenté comme une fonction du désordre Θ . $(N; K_1)$ égale à $(20; 3)$ en (a), $(20; 30)$ en (b), $(50; 20)$ en (c) et $(50; 75)$ en (d). Ici, l'impact du désordre sur le réseau est indéniable.

les éléments du réseau (Figure 3.51(a) et 3.51(c)), ou le cas échéant, il se produit un phénomène de désynchronisation du réseau sous l'action de la croissance de Θ (Figures 3.51(b) et 3.51(d)). On peut, par le biais d'une analyse comparative avec le comportement dynamique d'un réseau libre de l'influence du désordre statique, mettre en évidence l'impact destructeur du désordre sur la coordination des éléments du réseau (tableau 3.4). Ce tableau récapitule quelques résultats obtenus pour l'étude de la synchronisation dans un réseau de neurones non identiques de Hindmarsh-Rose sans désordre (Figure 3.42(a)) et un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose sous influence du désordre (Figure 3.51). Sur les Figures 3.51a et 3.51c Il n'y a pas de coordination apparente entre les éléments du réseau comme nous l'avons souligné. De façon intuitive, nous recherchons dans ces

	Réseau sans désordre	Réseau avec désordre
Taille du réseau, N et force de couplage K_1	État dynamique	État dynamique
$(N; K_1) = (20; 3)$	Dynamique désorganisée	Dynamique désorganisée
$(N; K_1) = (20; 30)$	Phases synchronisées	synchronisation de phases de plus en plus détériorée à partir de $\Theta \geq 0.7$
$(N; K_1) = (50; 20)$	Dynamique désorganisée	Dynamique désorganisée
$(N; K_1) = (50; 75)$	Phases synchronisées	synchronisation de phases de plus en plus détériorée à partir de $\Theta \geq 0.3$

TABLE 3.4 – Tableau récapitulatif du comportement du réseau neuronal couplé par la variable x avec et sans désordre. L'état de désynchronisation est traduit par une valeur de $\langle R \rangle$ inférieure à $\frac{1}{2}$. Ces comportements dynamiques peuvent être observés aux Figures (3.42) et (3.51).

Figures si le désordre subit par les paramètres équation (2.108) ne pourrait pas induire un effet contraire sur l'état déjà asynchrone du réseau pour les mêmes valeurs du couple $(N; K_1)$ qui ne favorisent pas la coordination des éléments du réseau. On se rend ainsi compte qu'il n'en est rien [212]. En effet, le désordre a un impact s'opposant à toute coordination des unités dynamiques du réseau et cet effet est d'ailleurs assez persistant. Ceci justifie pourquoi sur la Figure 3.51(b), pour laquelle $(N; K_1) = (20; 30)$ le désordre évoluant amène progressivement le paramètre d'ordre à décroître après un certain seuil. Les valeurs de N et K_1 choisies pour cette Figure font parti des valeurs qui permettent à ce que le réseau de modèles non identiques soit synchronisé en phase. L'action du désordre est telle que la valeur moyenne $\langle R \rangle$ atteint $\frac{1}{2}$ autour de $\Theta \simeq 7$. Au-delà de cette valeur de Θ , l'état synchrone disparaît progressivement jusqu'à atteindre un stade de désynchronisation quasi-complète ($\langle R \rangle \simeq 0$) pour $\Theta \simeq 1$. Il est important de souligner que la valeur $\langle R \rangle = 0$ ne peut pas être effective pour cause des effets de taille limitée du réseau. En augmentant la taille du réseau à $N = 50$ tout en réajustant la valeur de la force de couplage (Figure 3.51(d)), les propriétés qualitatives du système restent inchangées.

Un regard complémentaire sur le processus de synchronisation nous conduit à étudier le cas de l'influence du couplage sur un réseau de neurones lui-même préalablement soumis à l'action du désordre.

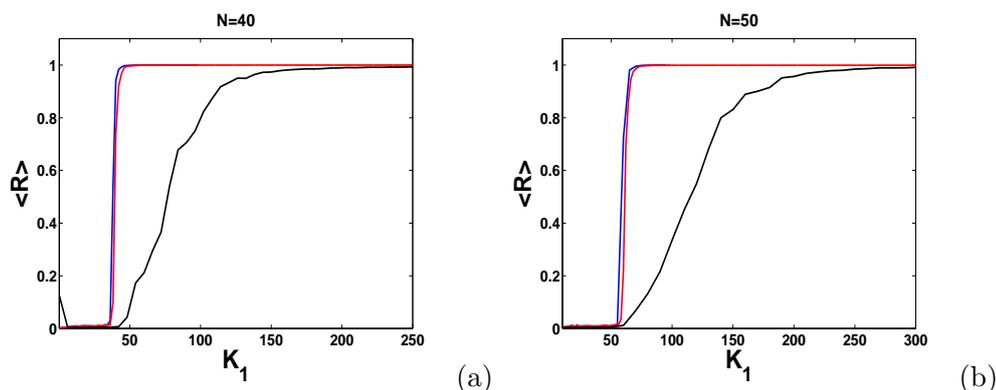


FIGURE 3.52 – Le paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$ en fonction du paramètre de couplage K_1 pour trois valeurs différentes de Θ . $\Theta = 0.01$ (courbe bleue), $\Theta = 0.02$ (courbe rouge) et $\Theta = 0.5$ (courbe noire). Le réseau a 40 éléments en (a) et 50 éléments en (b). Le seuil à la synchronisation du paramètre K_1 augmente significativement pour des valeurs faibles du paramètre du désordre.

La figure 3.52 montre pour deux réseaux de tailles différentes soumis aux effets du désordre, les efforts nécessaires du paramètre de couplage dans le but d'instaurer au sein du réseau un état de phases synchrones. Quel que soit la taille du réseau sous influence du désordre, il est possible pour le paramètre de couplage de faire à ce que la valeur moyenne $\langle R \rangle$ parvienne à un degré satisfaisant permettant de parler d'état synchrone pour le réseau. Cependant, la valeur de ce paramètre de couplage devient démesurément grande lorsque la valeur du paramètre de désordre augmente. Par exemple $K_1^c \simeq 200$ pour $\Theta = 50\%$. Cette dernière Figure nous permet de noter que la transition de phase (de $\langle R \rangle \simeq 0$ à $\langle R \rangle \simeq 1$) ressemble à une transition du second ordre.

3.6.2 Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

Lorsque le réseau neuronal, toujours sous la configuration du couplage des proches voisins a ses neurones connectés à travers la variable y , la dynamique globale du réseau est similaire à celle décrite à la section 3.6.1 pour le couplage suivant la variable x .

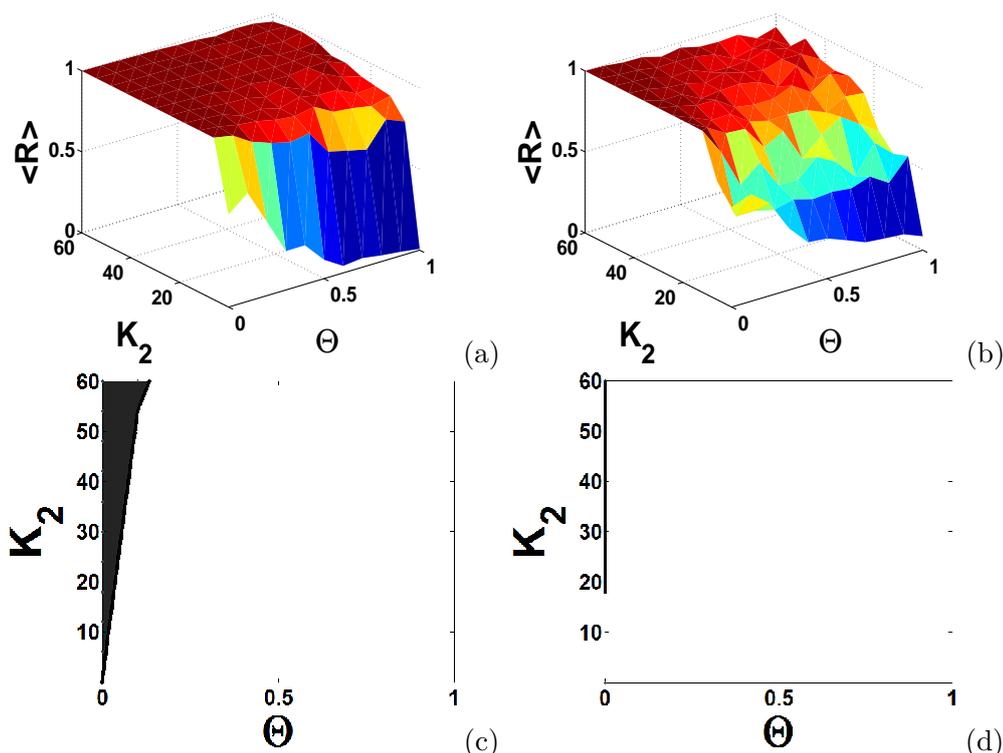


FIGURE 3.53 – En (a) et (b) : Effets du désordre (gouvernés par le paramètre Θ) et du couplage (gouverné par le paramètre K_2) sur le paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$. Les surfaces $(\Theta, K_2, \langle R \rangle)$. En (c) et (d) : Cartes de stabilités correspondantes dans le plan (Θ, K_2) . L'aire grise est le domaine de synchronisation stable, retrouvé conformément à la condition (2.106). Pour le panel de gauche, $N = 20$ et à droite $N = 50$.

Quantitativement, on remarque sur la Figure 3.53, que la désynchronisation survient de manière très brusque et que le domaine de synchronisation, s'il n'est pas très petit, est parfois inexistant en fonction de la taille du réseau. On observe sur le plafond de la surface (Figure 3.53(b)) juste une zone de synchronisation partielle pour laquelle la condition à l'équation (2.106) n'est pas complétée. Le couplage suivant les flux rapides d'ions offre des résultats assez frileux en terme de synchronisation car des pourcentages minimes de Θ , (inférieurs à 1%), agissent sur l'état synchrone qui devient alors de plus en plus instable.

À l'inverse, si pour de grandes taille de réseau, le couplage ne réussit qu'à instaurer un état "faible" de synchronisation de phases, ce degré de synchronisation ne disparaît pas de façon quasi-complète sous l'influence néfaste de la croissance du paramètre de désordre. C'est ce qui peut être constaté sur la Figure 3.54(b) où le degré de synchronisation reste supérieur à 40% et mieux encore, l'état de synchronisation de phase est résurgente avec un taux au-dessus de 75% sur la Figure 3.54(d). À défaut de présenter un domaine de synchronisation de phases satisfaisant,

le couplage suivant la variable des flux rapides d'ions offre une faible synchronisation de phase qui persiste malgré la croissance du paramètre décrivant l'influence du désordre

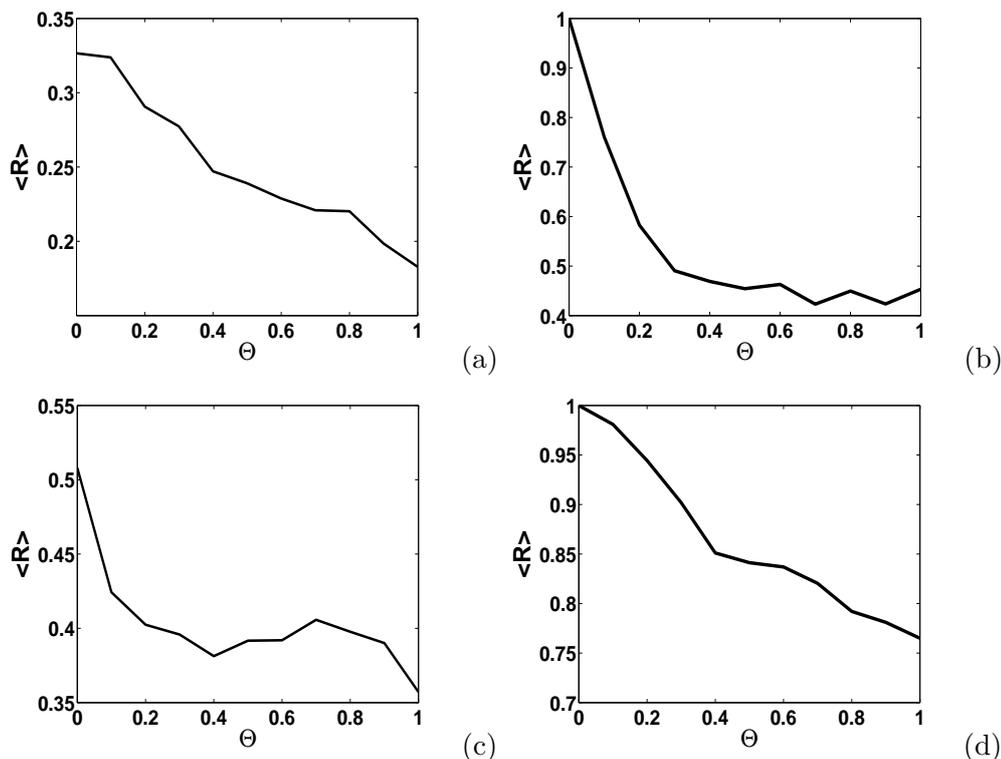


FIGURE 3.54 – Le paramètre d'ordre $\langle R \rangle$ représenté comme une fonction du désordre Θ . $(N; K_2)$ égale à $(20; 0.5)$ en (a), $(20; 10)$ en (b), $(50; 4)$ en (c) et $(50; 25)$ en (d). Ici, l'impact du désordre sur le réseau est indéniable malgré le fait qu'il existe des résidus non négligeables à la synchronisation des phases que le désordre ne parvient pas à éliminer.

Nous comparons au tableau 3.5 les propriétés dynamiques des réseaux couplés suivant la variable y lorsque ceux-ci sont soit sous influence du désordre, ou ne sont pas sous influence du désordre.

En étudiant l'évolution de la valeur moyenne du paramètre d'ordre comme une fonction du paramètre de couplage K_2 , on se rend compte également des efforts qu'il faudrait fournir en termes de force de couplage pour assurer la coordination entre les oscillateurs non-linéaires du réseau. La Figure 3.55 présente des réseaux de tailles différentes sous influence du désordre qui parviennent, grâce à l'action du couplage, à entrer en coordination de phases avec un degré convenable. Cependant, pour des valeurs relativement élevées du paramètre du désordre Θ , La valeur seuil à la synchronisation de la force de couplage K_2^c est considérablement grande.

3.6.3 Apport de la topologie du couplage global

Les sous-sections 3.6.1 et 3.6.2 permettent de comprendre l'action pour le moins néfaste que pourrait avoir le désordre sur un réseau de neurone à travers un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose couplés sous la topologie des proches voisins. Le couplage global peut être envisagé en substitution du couplage des proches voisins pour le réseau. Cette configuration a la particularité d'augmenter le nombre de connexions qui engendre une consolidation de la stabilité du système

	Réseau sans désordre	Réseau avec désordre
Taille du réseau, N et force de couplage K_2	État dynamique	État dynamique
$(N; K_2) = (20; 0.5)$	Dynamique désorganisée	Dynamique désorganisée
$(N; K_2) = (20; 10)$	Phases synchronisées	synchronisation de phases de plus en plus détériorée à partir de $\Theta \geq 0.3$
$(N; K_2) = (50; 4)$	Dynamique désorganisée	Dynamique désorganisée
$(N; K_2) = (20; 25)$	Phases synchronisées	Faible synchronisation de phases rémanente

TABLE 3.5 – Tableau récapitulatif du comportement du réseau neuronal couplé par la variable y avec et sans désordre. L'état de désynchronisation est traduit par une valeur de $\langle R \rangle$ inférieure à $\frac{1}{2}$. Ces comportements dynamiques peuvent être observés aux Figures (3.49) et (3.54).

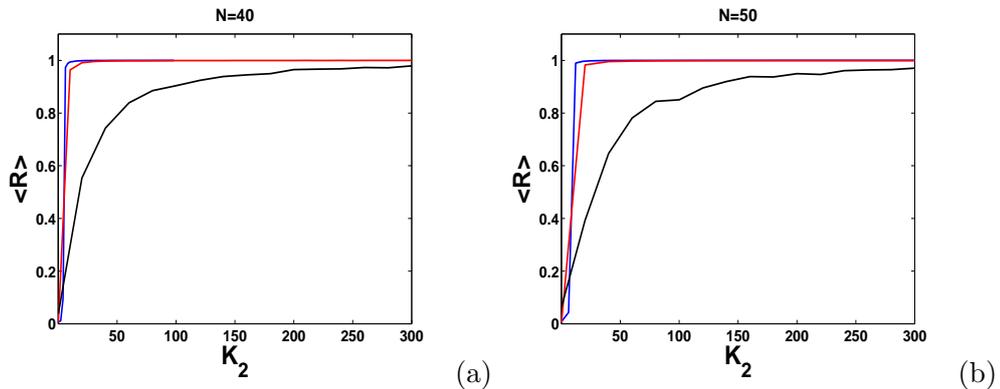


FIGURE 3.55 – Le paramètre d'ordre de Kuramoto $\langle R \rangle$ en fonction du paramètre de couplage K_2 pour trois valeurs différentes de Θ . $\Theta = 0.01$ (courbe bleue), $\Theta = 0.02$ (courbe rouge) et $\Theta = 0.5$ (courbe noire). Le réseau a 40 éléments en (a) et 50 éléments en (b). Le seuil à la synchronisation du paramètre K_2 augmente significativement pour des valeurs faibles du paramètre du désordre.

entier. En définissant les équations du réseau suivant les systèmes (2.101), (2.77) et l'équation (2.108), nous pouvons analyser l'apport de la configuration du couplage global sur le processus de la synchronisation.

Les neurones sont couplés à travers la variable qui décrit l'émission des potentiels d'actions. En représentant la fonction $\langle R \rangle = f(\Theta)$ pour une valeur de la force de couplage qui assure la synchronisation des phases dans un réseau de 50 neurones non identiques ($Q_1 = 1$). Il apparaît que le désordre conserve cet effet destructeur sur la coordination des éléments du réseau. Cependant, le couplage assurant une robustesse indubitable sur la synchronisation, l'état synchrone parvient à outrepasser l'influence destructrice du désordre. Sur la Figure 3.56, pour un pourcentage $\Theta = 100\%$, le degré de synchronisation, bien que n'étant plus situé dans l'intervalle de la condition définie à l'équation (2.106) reste néanmoins approximativement supérieur à 98.6%.

La Figure 3.57 illustre le cas de Figure homologue pour le réseau couplé à travers la variable des flux ioniques rapides y . Ici encore, le type de couplage offre une meilleure résistance à l'influence néfaste du désordre sur la coordination des unités oscillatoires au sein du réseau. Pour un paramètre du désordre égale à 1 ($\Theta = 100\%$), le degré de synchronisation se situe au-dessus de 99.4% ce qui traduit le fait que la synchronisation de phases reste singulièrement inaltérée pour le couplage suivant y puisque la condition de l'équation (2.106) reste vérifiée en dépit de la croissance du paramètre du désordre.

Le couplage global, à travers le nombre de connexions assure une stabilité à la synchronisation tellement robuste qu'une perturbation conséquente ne parvient pas réellement à désynchroniser les neurones préalablement synchronisés en phases. Le couplage suivant la variable principale y confère même au réseau neuronal une résistance absolue contre l'impact du désordre. De façon purement déterministe, le couplage global est nettement meilleur que le couplage des proches voisins d'un point de vue de solidité de l'état de phases synchrones.

3.7 L'impact du bruit sur un réseau de neurones

Nous rappelons que les équations du réseau sont définies à la section 2.10.

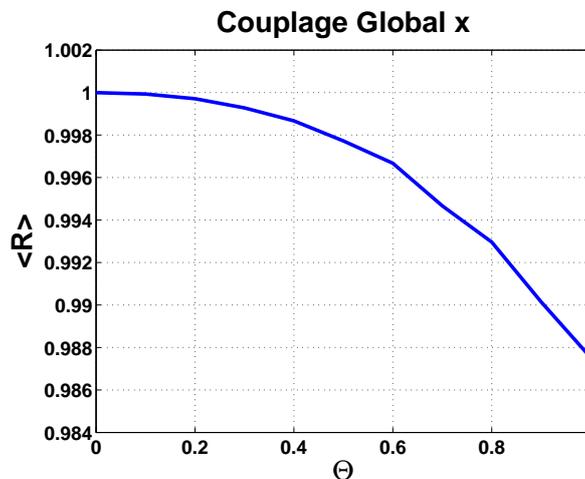


FIGURE 3.56 – Illustration de l'influence du désordre sur un réseau avec la topologie globale ($\langle R \rangle = f(\Theta)$). Le couplage offre une résistance tangible à l'influence du désordre.

3.7.1 Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$

Les neurones sont couplés par la variable qui gouverne l'émission des potentiels d'action, x . La Figure 3.58 représentant les variations de $\langle R \rangle$ et la carte de stabilité correspondante dans le plan (K_1, D) , illustre une vue assez générale du processus de synchronisation de phases dans le réseau. Ces variations sont fonction du paramètre de couplage K_1 , et de l'intensité du bruit D .

Cette figure nous permet de ressortir quelques propriétés non-triviales pouvant survenir au cours du processus de synchronisation dans un réseau de neurones sujet à l'influence du bruit. On peut ainsi y remarquer la synchronisation induite par le bruit et les répercussions des actions conjointes des couplages forts et des grandes intensités du bruit sur la réponse émissive des neurones de Hindmarsh-Rose [213].

En effet, lorsque les neurones sont couplés par la variable principale x , la synchronisation des phases atteint presque instantanément un degré fortement proche de 99%. Ceci explique pourquoi la valeur seuil K_c^1 est presque nulle lorsque l'intensité du bruit augmente. Ce n'est pourtant pas le cas pour un réseau déterministe où la synchronisation de phases ne peut être effective qu'après une transition quantifiable. La synchronisation est de ce fait améliorée par le bruit au regard de l'intensité de la force de couplage (synchronisation induite par le bruit). Les considérations stochastiques permettent l'instauration d'une cohérence certaine au sein du réseau. Cependant, lorsque le paramètre de couplage augmente et lorsque l'intensité du bruit s'accroît, l'état synchrone disparaît pour laisser place à un état désorganisé matérialisant ainsi la désynchronisation. Dans ce cas particulier, on se rend bien compte que la force de couplage conjuguée à de fortes intensités du bruit contribuent plutôt à détruire la coordination dynamique entre les éléments du réseau. La Figure (3.58(b)) traduit clairement cette situation en présentant un domaine de synchronisation (zone noire) disparaissant au gré de l'augmentation du paramètre de couplage et ceci, après de fortes valeurs de l'intensité du bruit.

La Figure 3.59 est la vue de dessus de la surface à la Figure 3.58(a). Chaque couleur traduit un

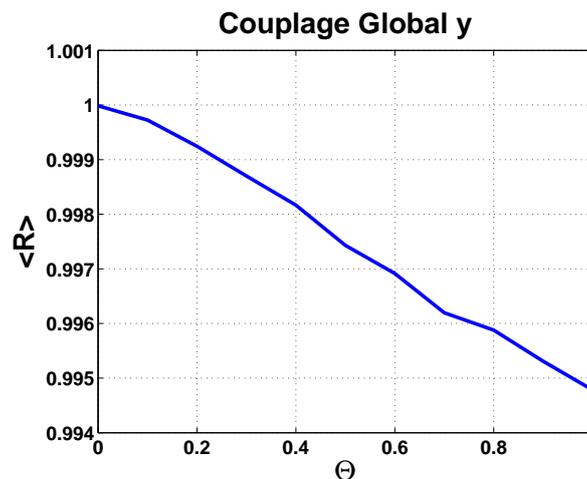


FIGURE 3.57 – Illustration de l'influence du désordre sur un réseau avec la topologie globale ($\langle R \rangle = f(\Theta)$). L'influence du désordre pour ce type de couplage est pratiquement inexistante car le degré de synchronisation est situé dans la condition de synchronisation ce qui traduit en fait que pour des phases initialement synchronisées, le désordre ne réussit pas à les désynchroniser.

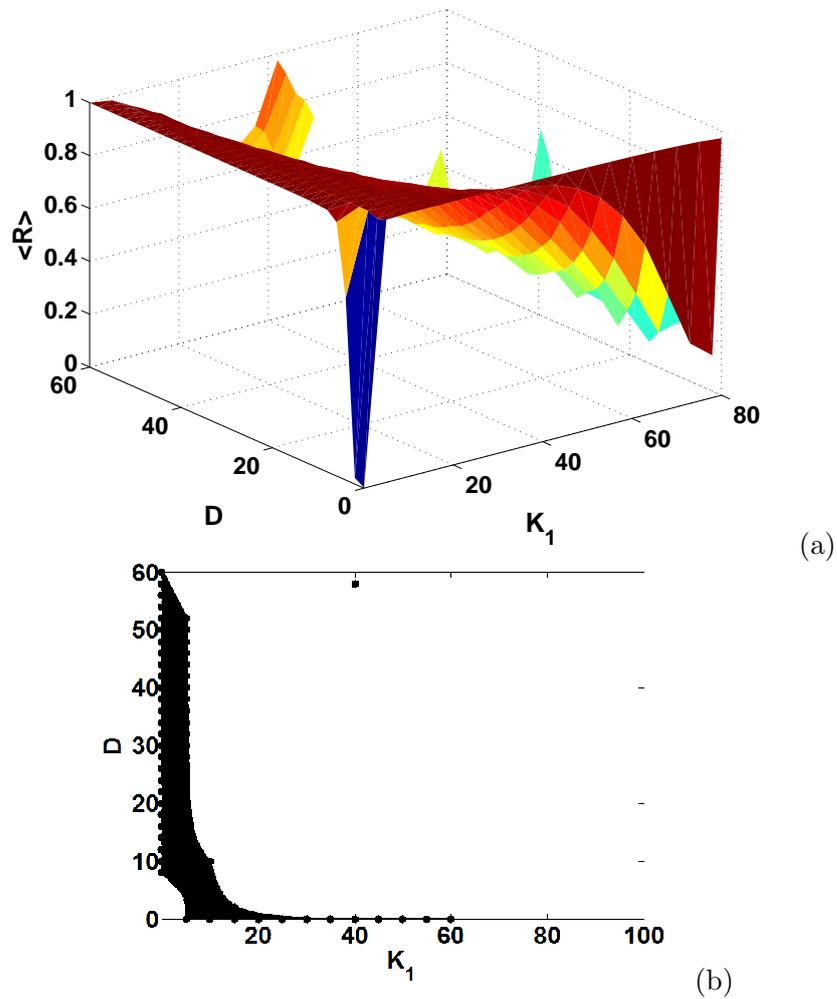


FIGURE 3.58 – Panorama du processus de synchronisation et du comportement dynamique du réseau stochastiques de neurones non identiques de Hindmarsh-Rose présentant de manière conjointe plusieurs phénomènes tels que la synchronisation induite par le bruit, et la désynchronisation. En (a), la surface $(D, K_1, \langle R \rangle)$ et en (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan (K_1, D) . La zone sombre est le domaine stable, tandis la zone blanche est le domaine instable.

dégré de synchronisation. Par exemple, la couleur rouge-foncé correspond au domaine de phases synchrones de la Figure 3.58(b) et les autres couleurs sont des indicateurs de degrés de synchronisation inférieurs. L'information importante qui découle de cette Figure est l'existence d'une zone blanche qui signifie la non-existence de la valeur numérique de $\langle R \rangle$. Cette non-existence de $\langle R \rangle$ signifie concrètement une profonde altération de la dynamique individuelle de chaque neurone non identique de Hindmarsh-Rose au sein du réseau. Cette altération qui s'installe de façon progressive est due aux couplages forts dans un réseau sujet aux influences stochastiques et est de plus en plus poussé pour des valeurs croissantes de l'intensité du bruit. Un réseau stochastique démontre non seulement les apports bénéfiques que pourraient avoir le bruit mais, ressort aussi les effets des couplages forts qui ne peuvent être observés pour des réseaux déterministes.

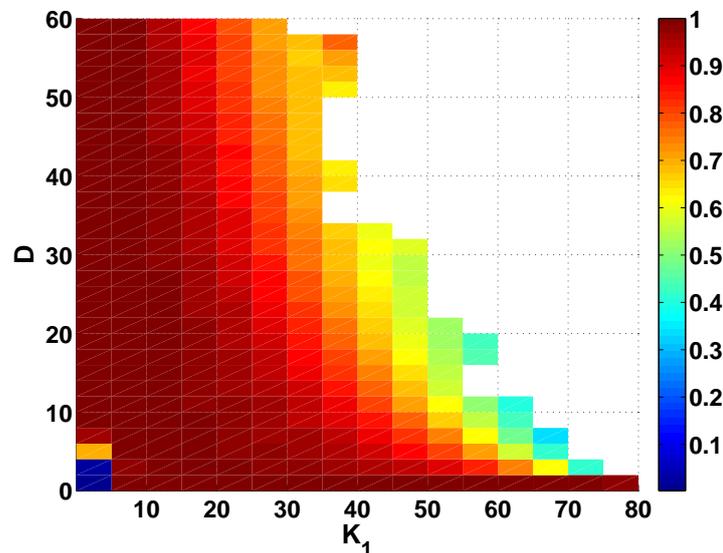


FIGURE 3.59 – Vue de dessus de la Figure (3.58(a)) montrant les étapes de l'évolution du paramètre $\langle R \rangle$ dans le plan (K_1, D) . La zone rouge-foncé est le domaine de phases synchronisées, tandis que la zone blanche est le domaine où $\langle R \rangle$ semble disparaître numériquement traduisant une dynamique émissive des oscillateurs sérieusement compromise.

a - Impact direct de la diffusion sur la coordination du réseau

En fixant la valeur du coefficient à des valeurs qui permettent ou pas la synchronisation des phases des oscillateurs au sein du réseau déterministe, il est possible d'observer l'influence directe que peut avoir le bruit sur un réseau neuronal.

– Si le réseau est préalablement coordonné

Les Figures 3.60(a) et 3.60(b) présentent l'évolution de $\langle R \rangle$ en fonction de D pour des valeurs du paramètre de couplage qui assurent la synchronisation en phases des oscillateurs. Bien que finissant en dessous du critère de la condition à l'équation (2.106), le degré de synchronisation reste assez élevé avec une valeur minimale de 86% pour $K_1 = 7$ et 82% pour $K_1 = 15$. Si le bruit contribue de façon globale à maintenir l'état synchrone, il n'est cependant pas permis de simuler

le système pour de plus grandes intensités du coefficient de diffusion car, l'effet produit serait dommageable pour la dynamique des oscillateurs. Sur ces Figures, on constate donc, pour de grandes valeurs de D , que les courbes $\langle R \rangle = f(D)$ sont interrompues brusquement à des valeurs critiques de l'intensité du bruit D_D . $D_D \simeq 190$ sur la Figure (3.60(a)) et $D_D \simeq 165$ sur la Figure (3.60(b)).

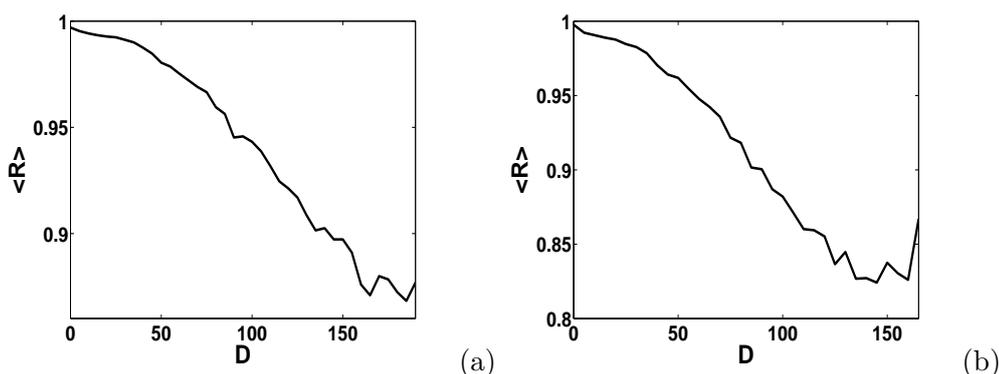


FIGURE 3.60 – Courbes $\langle R \rangle = f(D)$. L'état synchrone est assez bien maintenu par la diffusion jusqu'à une soudaine rupture à l'existence de $\langle R \rangle$. Le bruit serait sources de perturbations sérieuses à la dynamique des unités oscillatoires pour de grandes intensités. En (a) $K_1 = 7$ et en (b), $K_1 = 15$.

– Si le réseau n'est préalablement pas coordonné

Les Figures 3.61(a) et 3.61(b) présentent l'évolution de $\langle R \rangle$ en fonction de D pour des valeurs du paramètre de couplage qui ne permettent pas la synchronisation en phases des oscillateurs dans un réseau déterministe. Pour ces valeurs du paramètre de couplage ($K_1 = 3$ à la Fig. 3.61(a) et $K_1 = 4$ à la Fig. 3.61(b)), on se rend compte que le bruit induit la synchronisation dans un réseau préalablement asynchrone. L'influence des effets stochastiques sont telles que la synchronisation des phases peut survenir pour des couplages insuffisants même si le degré de synchronisation diminue avec une valeur minimale de 88.34% à la Figure 3.61(a) et 90.22% à la Figure 3.61(b). La Figure 3.61 met en exergue le phénomène de résonance stochastique dans la coordination du réseau avec cependant une limite à l'intensité du bruit à ne pas outrepasser à cause des effets nocifs des bruits élevés sur la dynamique individuelle et partant, sur la dynamique globale du réseau.

b - À propos de la force de couplage

Le processus de synchronisation au sein du réseau est analysé à travers l'influence du paramètre de couplage, K_1 sur le paramètre d'ordre de Kuramoto pour quelques valeurs fixées de l'intensité du bruit, D . Cette analyse peut par ailleurs permettre d'entrevoir la dynamique de chaque neurone grâce à l'interprétation du comportement de $\langle R \rangle$. Les Figures 3.62(a) et 3.62(b) montrent l'évolution de $\langle R \rangle$ pour $D = 0.1$ et $D = 5$ respectivement. Il est évident de constater que le processus de synchronisation est achevé assez rapidement (pour des valeurs significatives de l'intensité du bruit) comparé aux résultats retrouvés pour un réseau déterministe de 15 neurones. En effet, $K_1^c \simeq 5$ sur la Figure (3.62(a)) et $K_1^c \simeq 1$ sur la Figure 3.62(b) alors que pour un réseau libre

de toute action du bruit $K_1^c \simeq 6$ (Figure 3.34). Ces observations confirment la cohérence stochastique au niveau de la coordination du réseau. Les effets du couplage fort sont aussi matérialisés par ces figures qui permettent d'attester d'une diminution sévère du degré de coordination (jusqu'à 8% à la Fig. 3.62(a)), illustrant un phénomène de désynchronisation. La cohérence stochastique est encore plus significative lorsque l'intensité du bruit augmente légèrement. Sur les Figures 3.62(c) et 3.62(d) la valeur seuil du couplage à la synchronisation étant presque nulle, *i.e* $K_1^c \simeq 0$, il est possible de parler dans ce cas de synchronisation des phases quasi-instantanée faisant directement référence à la cohérence stochastique. Pour des valeurs croissantes de la force de couplage, le réseau stochastique désynchronise avec un degré de synchronisation approximativement égal à 29% et 41% jusqu'à ce que survienne une "faible" resynchronisation avec un degré maximal situé autour de 86% et 92% sur les Figures 3.62(c) et 3.62(d) respectivement.

Par ailleurs, les couplages forts dont les effets ont déjà été décrits, reproduisent les mêmes actions sur la dynamique des oscillateurs au sein du réseau sujet aux influences stochastiques. Sur la Figure 3.62 on peut constater la cessation brusque de l'existence de la valeur moyenne $\langle R \rangle$ pour $K_1^D \simeq 92$, $K_1^D \simeq 72$, $K_1^D \simeq 70$ et $K_1^D \simeq 68$ sur les Figures 3.62(a), 3.62(b), 3.62(c) et 3.62(d) respectivement. Le paramètre de couplage en croissant pour ce type de réseau, altère donc de plus en plus la dynamique individuelle de chaque oscillateur.

3.7.2 Comportement dynamique individuel et état global du réseau

Les neurones au sein du réseau sont couplés à travers la variable principale x .

Comme nous l'avons dit dans les paragraphes précédents, il est impensable que le courant externe bruité n'ait pas d'impact sur la dynamique individuelle d'un neurone. En effet, la Figure 3.63 représentant l'attracteur étrange stochastique et les séries temporelles chaotiques stochastiques du système de Hindmarsh-Rose démontre une différence certaine avec la Figure 3.7. Le fonctionnement *bursting* naturel est remplacé par une activité sensiblement *spiking* où les pics sont assez distants les uns des autres. Conformément à ce qui aurait déjà été stipulé précédemment, le bruit agit évidemment sur la dynamique individuelle d'un neurone et cette action peut produire des changements aussi profonds que la croissance de l'intensité du bruit.

Le couplage aussi agit sur la dynamique individuelle des neurones tout au long du processus de synchronisation. Nous le savons, le phénomène de cohérence stochastique pousse le réseau

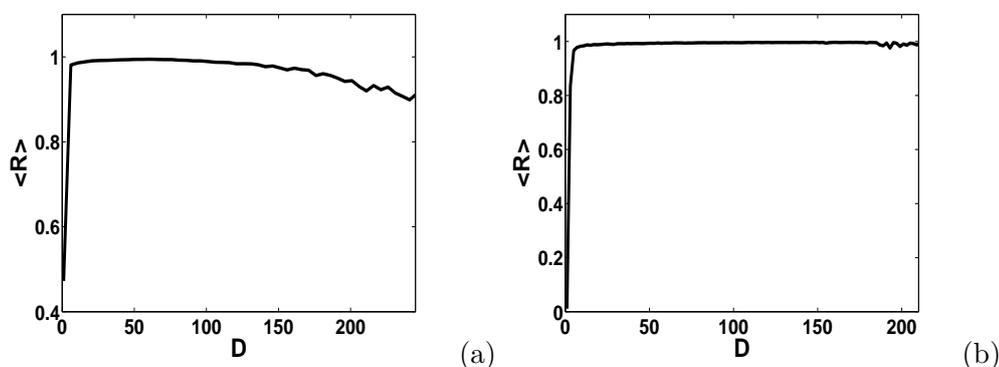


FIGURE 3.61 – Courbes $\langle R \rangle = f(D)$. Le bruit induit la synchronisation dans un réseau initialement asynchrone avec également une valeur critique au-delà de laquelle la dynamique propre à chaque oscillateur se retrouve sérieusement altérée. En (a) $K_1 = 3$ et en (b), $K_1 = 4$.

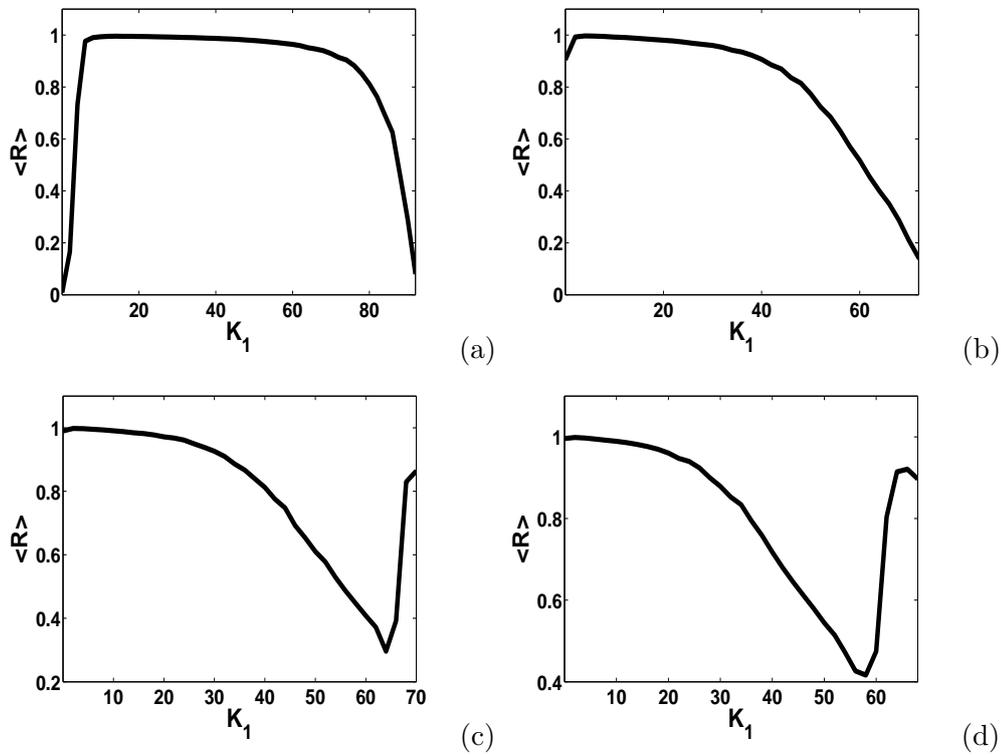


FIGURE 3.62 – Variations de $\langle R \rangle$ en fonction de K_1 pour $N = 15$. En (a), $D = 0.1$; en (b), $D = 5$; en (c), $D = 10$ et en (d), $D = 15$. Ces Figures montrent les phénomènes de synchronisation induite par le bruit, la désynchronisation et les effets du couplage fort. On remarque aussi une sorte de faible resynchronisation avant que $\langle R \rangle$ ne cesse d'exister numériquement sous l'effet des couplages forts.

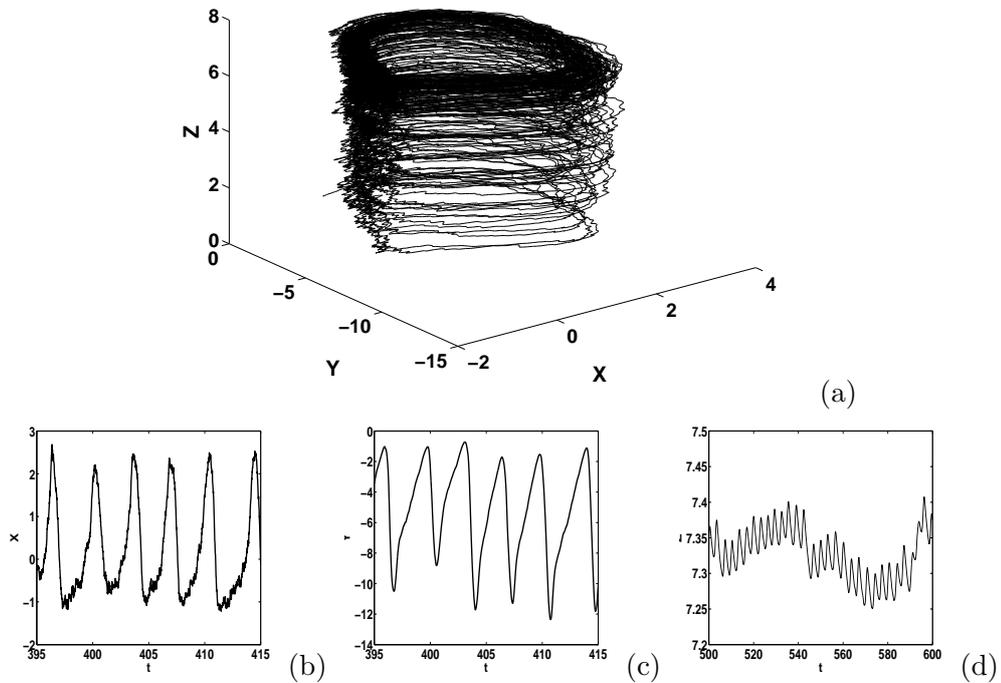


FIGURE 3.63 – Simulations numérique du système (2.34) avec $r = 0.008001$, $s = 4$, $I = 3.322$ et $D = 0.1$. On peut observer en (a) le portrait de phase tridimensionnel. Les séries temporelles $x(t)$, $y(t)$ et $z(t)$ en (b), (c) et (d). Illustration de l'impact du bruit sur le comportement dynamique d'un neurone.

à synchroniser pour de faibles couplages. De ce fait, pour un réseau stochastique de neurones couplés faiblement, la coordination en phases est effective ($\langle R \rangle \in [0.99; 1]$) et l'état dynamique d'un neurone quelconque au sein du réseau est identique à celui observé à la Figure 3.63 comme le démontrent l'attracteur et la série temporelle des Figures 3.64(a) et 3.64(b). Avec la croissance du paramètre de couplage, le réseau entre en phase médium de synchronisation. À cette étape, $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$ et le réseau se retrouve en un état mi-synchronisé en phases et mi-désynchronisé en phases. L'intervalle inter-spikes de chaque neurone diminue et la réponse émissive neuronale devient légèrement brouillée (Figures 3.64(c) et 3.64(d)). Lorsque le paramètre de couplage atteint une valeur qui conduit les neurones au sein du réseau à désynchroniser ($\langle R \rangle \simeq 0$) la dynamique individuelle de chaque neurone est complètement brouillée comparativement à l'attracteur de la Figure 3.63. L'activité émissive de chaque neurone est confuse avec un fonctionnement *spiking* absolument abîmé (Figures 3.64(e) et 3.64(f)). Ainsi, le couplage n'influence pas que la coordination globale mais aussi chaque neurone dans sa dynamique fonctionnelle individuelle et les couplages forts perturbent profondément l'activité neuronale. Une séquence similaire peut être obtenue en tenant compte de l'intensité de la diffusion.

Sur la Figure 3.65, nous représentons les différents états du réseau au cours du processus de synchronisation. Cette représentation permet de voir à travers les potentiels d'action de chaque neurone comment est-ce que les oscillateurs sont coordonnés ou pas.

3.7.3 Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

L'investigation menée à la sous-section 3.7.1 est à présent reprise pour des neurones couplés cette fois-ci par la variable correspondant aux flux transmembranaires rapides d'ions. Une vue générale du processus de synchronisation (Figure 3.66), nous permet de constater aussi pour ce couplage que la transition de l'état désorganisé à l'état synchrone n'est pas réellement quantifiable pour la bonne raison que K_2^c est sensiblement nul pour des bruits d'intensités supérieures à 5 environ. Cette valeur seuil du couplage à la synchronisation permet d'envisager également pour le couplage à travers y , que le phénomène de cohérence stochastique ou de synchronisation induite par bruit persiste. La surface $(D, K_2, \langle R \rangle)$ à la Figure 3.66(a) et la carte de stabilité correspondante à la Figure 3.66(b) montrent en dehors de la cohérence stochastique, un phénomène de désynchronisation aussi.

Avec le couplage suivant la variable y , les fortes valeurs du couplage altèrent la dynamique individuelle et partant, la dynamique collective. La vue de dessus de la surface à la Figure 3.66(a) permet par une série de couleur, de voir l'évolution de la valeur moyenne du paramètre d'ordre. Cette séquence de couleurs matérialise pour chacune d'entre elle un intervalle de valeurs dans lequel serait situé à chaque fois $\langle R \rangle$. C'est ainsi que la couleur rouge-foncée traduit le domaine de synchronisation des phases qui est déjà visible sur la Figure 3.66(b). Cependant la couleur blanche traduit le fait qu'à un moment donné, la valeur moyenne $\langle R \rangle$ n'existe plus numériquement. Ceci montre que le couplage fort a les caractéristiques destructrices analogues sur un réseau stochastique et ceci même pour le couplage à travers la variable principale y .

a - Impact direct de la diffusion sur la coordination du réseau

– Si le réseau est préalablement coordonné

Si le réseau de modèles non identiques libre des influences stochastiques est préalablement

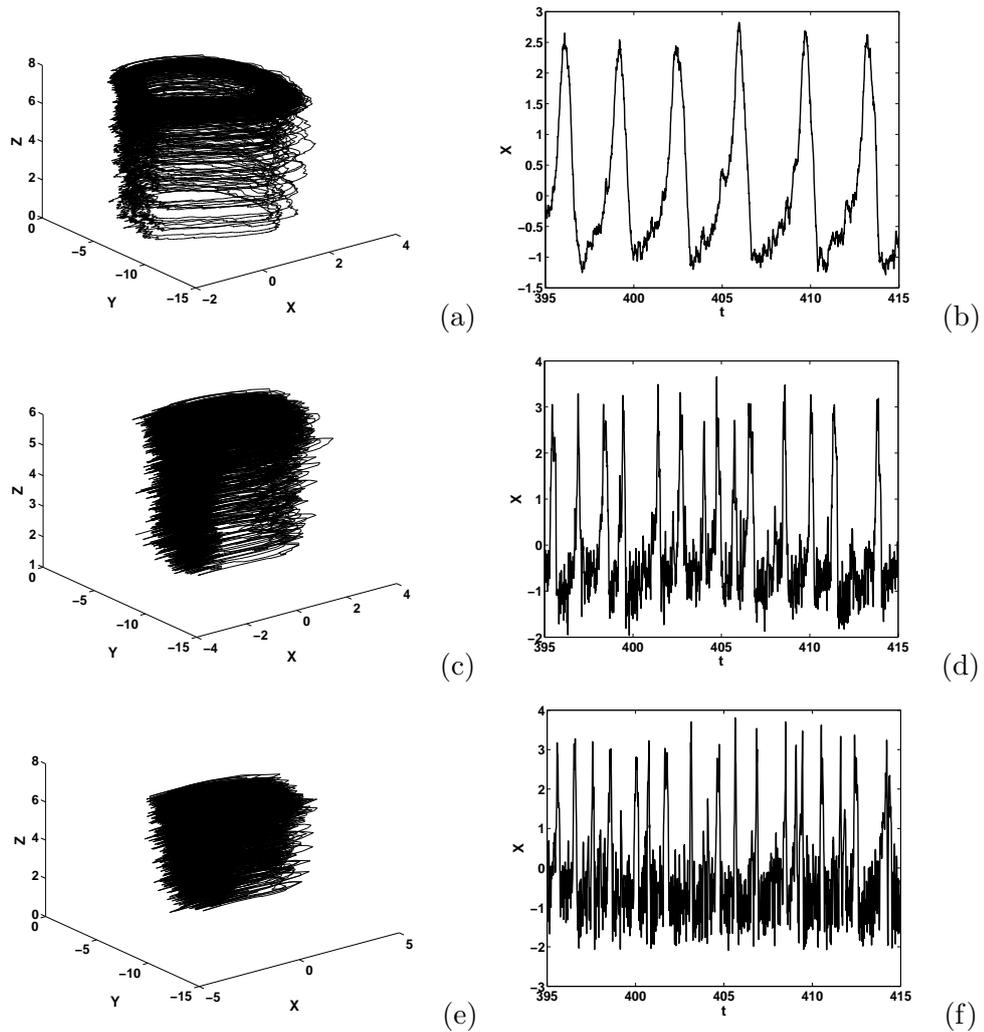


FIGURE 3.64 – Séquence du comportement dynamique d'un neurone au sein du réseau lorsque le paramètre de couplage impose différentes étapes dans la coordination du réseau pour $D = 0.1$. En (a) et (b), $K_1 = 12$ (synchronisation induite par bruit); en (c) et (d), $K_1 = 87$ (phase intermédiaire) et en (e) et (f), $K_1 = 92$ (désynchronisation). Lorsqu'il augmente, le paramètre de couplage impacte sérieusement la dynamique neuronale en produisant comme conséquence sa destruction et par ricochet la non-existence de $\langle R \rangle$.

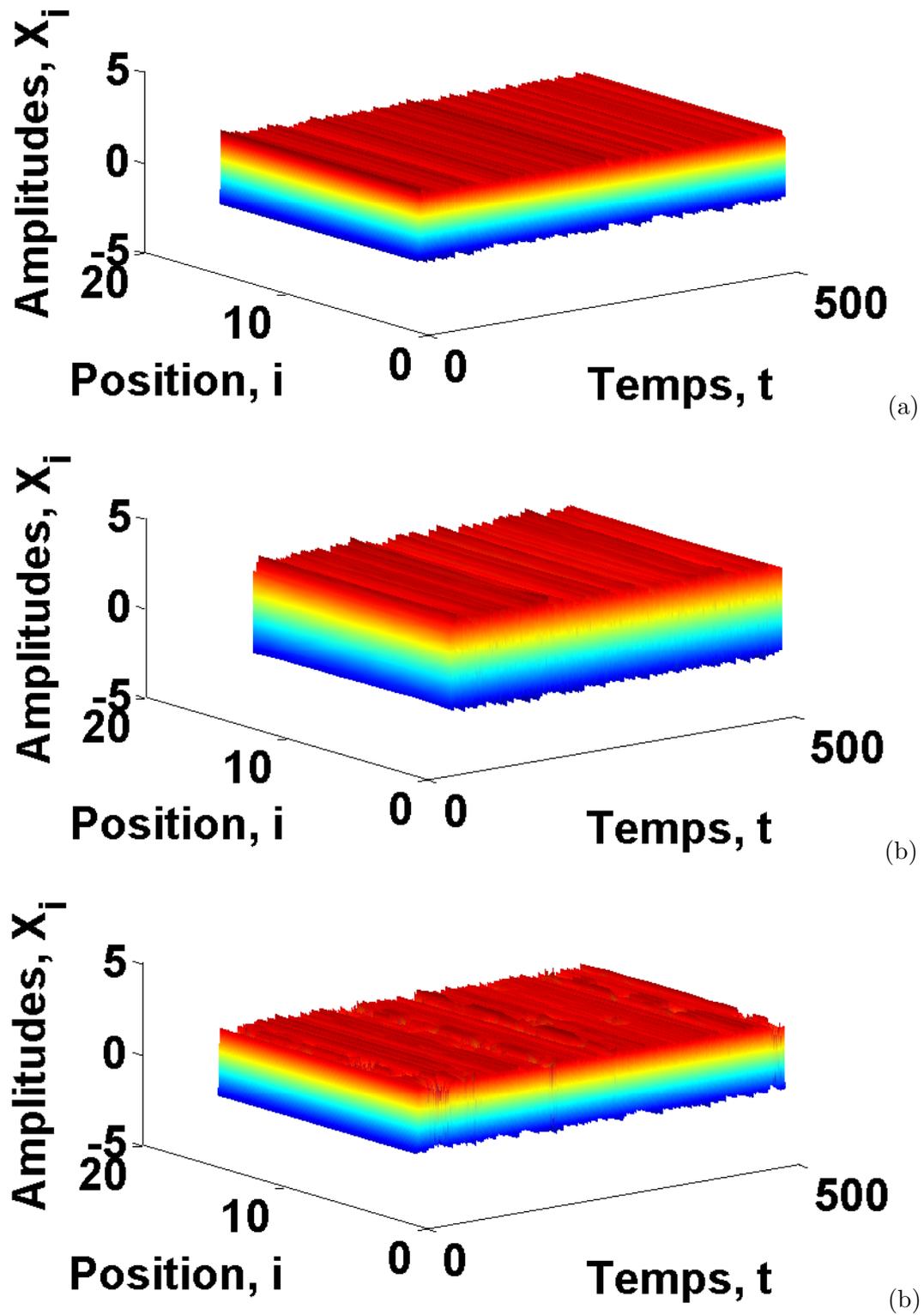


FIGURE 3.65 – Aspect d'ensemble de la dynamique du réseau pour $D = 0.1$. En (a), $K_1 = 12$ le réseau est synchronisé; en (b), $K_1 = 82.3$ le réseau est dans un état médium de synchronisation et en (c), $K_1 = 0.01$ le réseau n'est pas synchronisé.

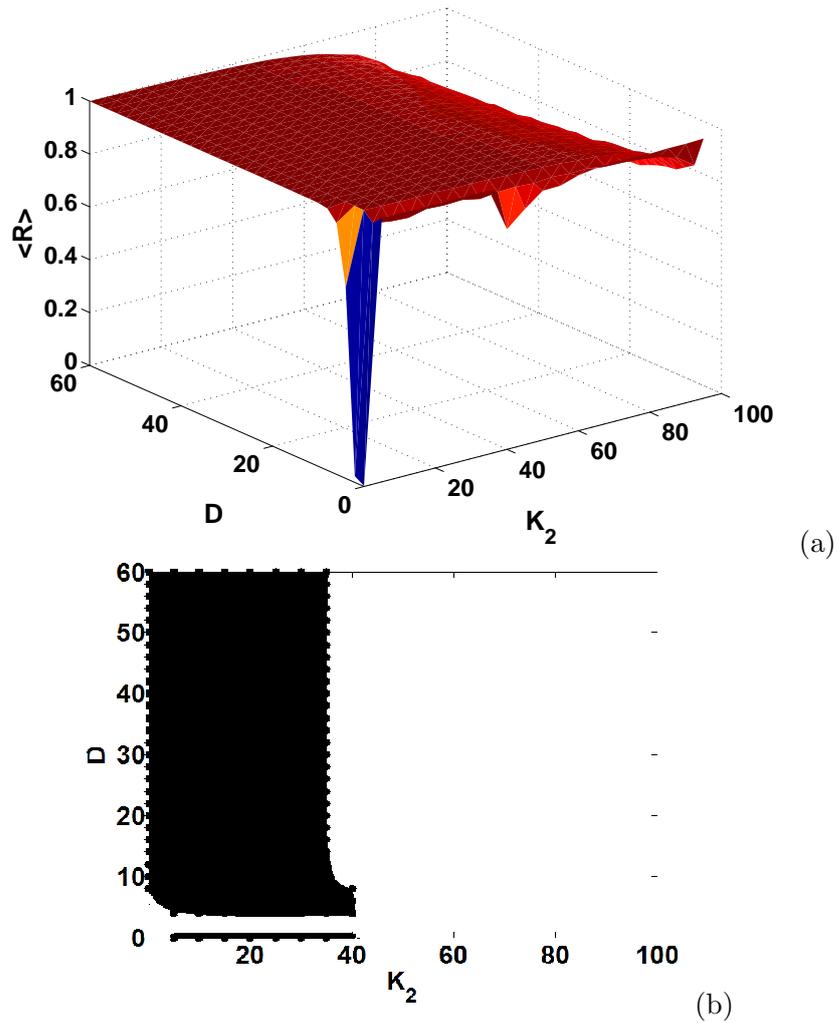


FIGURE 3.66 – Panorama du processus de synchronisation et du comportement dynamique du réseau stochastique de neurones non identiques de Hindmarsh-Rose présentant également de manière conjointe plusieurs phénomènes tels que la synchronisation induite par le bruit, et la désynchronisation. En (a), la surface $(D, K_2, \langle R \rangle)$ et en (b), la carte de stabilité correspondante dans le plan (K_2, D) . La zone sombre est le domaine stable, tandis la zone blanche est le domaine instable.

synchronisé en phases, par exemple pour $K_2 = 1.5$ et $K_2 = 10$, l'état synchrone est assez bien maintenu lors de l'introduction du bruit dans le réseau. La valeur minimale du degré de synchronisation étant approximativement égale à 85% et 94% sur les Figures 3.68(a) et 3.68(b) respectivement.

– Si le réseau n'est préalablement pas coordonné

Lorsque le couplage assez faible ne peut assurer la coordination des éléments du réseau déterministe, on se rend bien compte une fois de plus que le bruit induit la synchronisation en phases des oscillateurs du réseau. Ce phénomène de résonance ou cohérence stochastique est

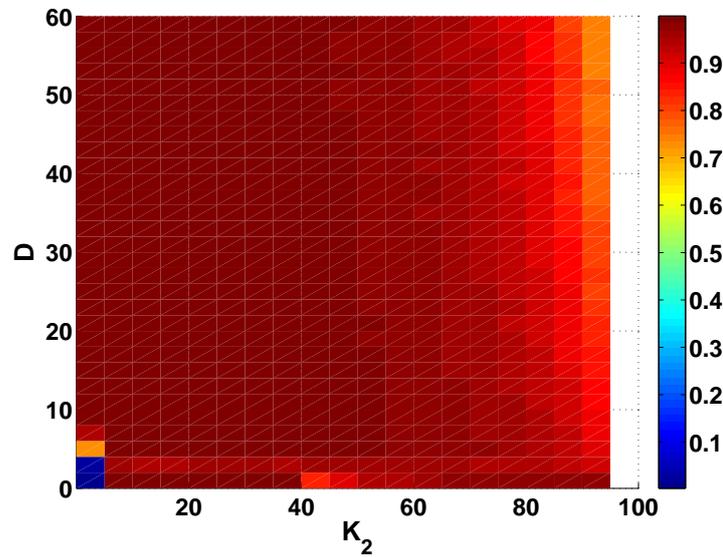


FIGURE 3.67 – Vue de dessus de la Figure (3.66(a)) montrant les étapes de l'évolution du paramètre $\langle R \rangle$ dans le plan (K_2, D) . La zone rouge-foncé est le domaine de phases synchronisées, tandis que la zone blanche est le domaine où $\langle R \rangle$ semble disparaître numériquement traduisant une dynamique émissive des oscillateurs sérieusement compromise.

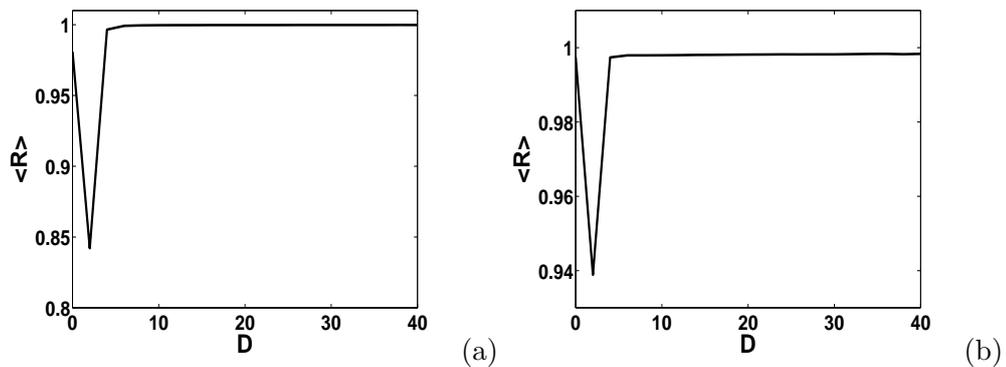


FIGURE 3.68 – Courbes $\langle R \rangle = f(D)$. L'état synchrone est assez bien maintenu par la diffusion. $N = 15$. En (a) $K_2 = 1.5$ et en (b), $K_2 = 10$.

observable sur les Figures 3.69(a) et 3.69(b) où pour des valeurs insuffisantes de K_2 , le bruit ne se limite pas seulement à améliorer substantiellement la coordination entre les neurones mais synchronise carrément les phases de ces oscillateurs chaotiques. La croissance de $\langle R \rangle$ vers 1 témoigne parfaitement de l'existence d'une synchronisation induite par bruit. La synchronisation est effective au sein du réseau pour $D_c \simeq 6$.

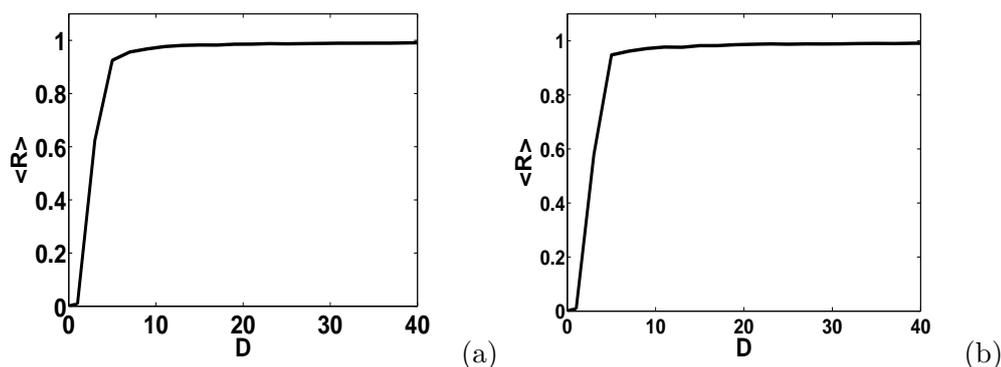


FIGURE 3.69 – Courbes $\langle R \rangle = f(D)$. Résonance stochastique au niveau du réseau puisque le bruit induit une cohérence entre les unités dynamiques qui n'en avaient pas. $N = 15$. En (a) $K_2 = 0.25$ et en (b), $K_2 = 0.5$.

b - À propos de la force de couplage

Le couplage pour des réseaux stochastiques n'a plus seulement l'effet trivial et simpliste de la synchronisation des unités dynamiques après un certain seuil. Ceci étant démontré pour le couplage à travers x , il serait intéressant de reprendre cette analyse lorsque les neurones au sein du réseau sont couplés par la variable qui gouverne les flux rapides d'ions à travers la membrane cellulaire.

En fixant l'intensité de la diffusion, nous étudions à travers les simulations numériques et le tracé des courbes $\langle R \rangle = f(K_2)$ l'impact de la force de couplage sur la dynamique du réseau et même sur les dynamiques individuelles des neurones de Hindmarsh-Rose. Après avoir rempli sa fonction primaire qui est de synchroniser les oscillateurs présents au sein du réseau (Figures 3.70(a) et 3.70(b)), la force de couplage peut, pour de grandes valeurs de l'intensité du bruit imposer d'abord l'effet contraire à celui qu'il a lui-même instauré au sein du réseau, c'est à dire la désynchronisation, s'il continue de croître (Figures 3.70(c) et 3.70(d)). Ensuite le couplage devenant de plus en fort, va entamer la dynamique individuelle de chaque oscillateur dans le réseau pour finalement, à une certaine valeur critique K_2^D , détruire la dynamique individuelle qui se matérialise par une suspension parfois soudaine de la valeur de $\langle R \rangle$. On peut noter $K_2^D \simeq 95$ sur les Figures (3.70a) et (3.70b), et $K_2^D \simeq 100$ sur les Figures (3.70(c) et (3.70(d)).

3.8 Influences conjuguées du désordre et du bruit sur un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose

Dans cette section, nous étudions les influences du bruit et du couplage sur le processus de synchronisation sur un réseau de neurones sujet à un désordre affectant uniquement les paramètres dynamiques de chaque neurones (désordre statique).

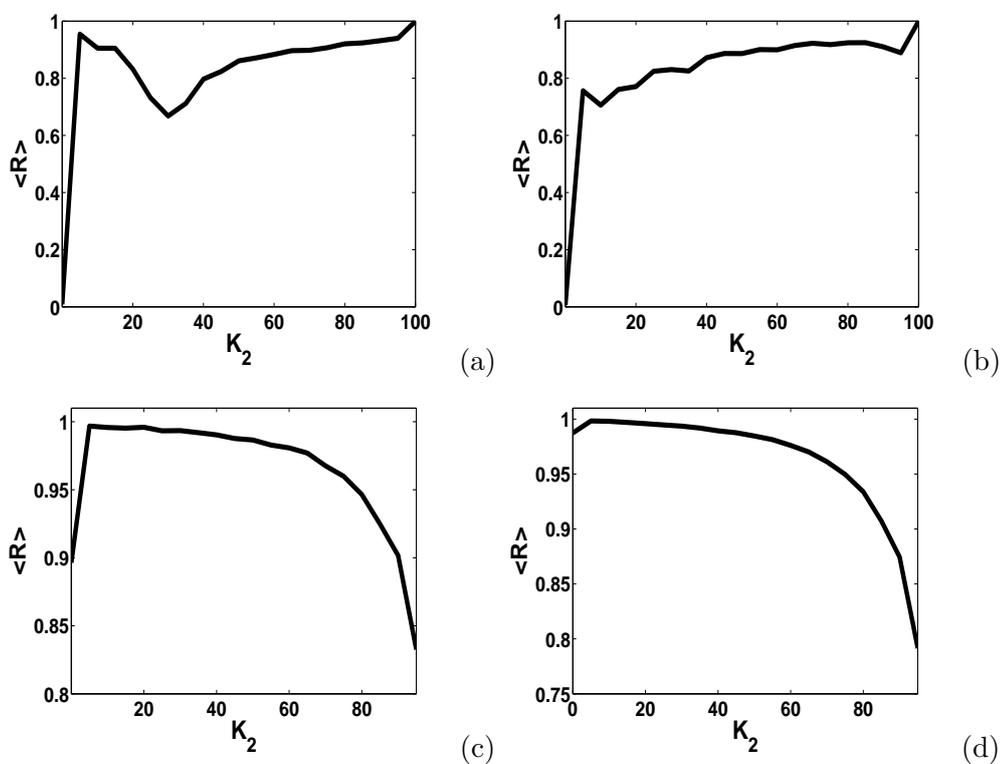


FIGURE 3.70 – Variations de $\langle R \rangle$ en fonction de K_2 pour $N = 15$. En (a), $D = 0.1$; en (b), $D = 1$; en (c), $D = 5$ et en (d), $D = 10$. Ces Figures montrent les phénomènes de synchronisation induite par le bruit, la désynchronisation et les effets du couplage fort.

3.8.1 Couplage des proches voisins : interaction par l'émission des potentiels d'action, $K_1 \neq 0$ et $K_2 = 0$

a - Influence directe du bruit

Lorsque la force de couplage est insuffisante pour assurer la coordination entre les éléments non identiques d'un réseau déterministe, le bruit, contrairement aux résultats trouvés à la section précédente, n'est pas plus capable d'induire la synchronisation des phases au sein d'un réseau sujet au désordre. Cet échec à la résonance (cohérence) stochastique est due à l'effet du désordre qui, comme nous l'avons déjà observé, demeure une source de destruction ou d'obstruction à la synchronisation (Figure 3.71(a)). Lorsque le couplage assure la synchronisation des phases des neurones au sein du réseau déterministe, certaines valeurs élevées de l'intensité du bruit laissent transparaître un semblant de synchronisation au-delà de $D \simeq 20$. Cet état de synchronisation qui ne possède pas un degré pour lequel on pourrait effectivement parler de synchronisation de phases serait en fait un état de faible synchronisation avec un degré maximal approximativement égal à 96.26% (Figure 3.71(b)). Cependant, lorsque l'intensité du désordre Θ dévie de la valeur zéro, tous les efforts de la diffusion pour assurer une quelconque coordination deviennent complètement vains (Figures 3.71(a) et 3.71(b)). En général, la Figure 3.71 montre soit un état de synchronisation impossible, soit un état de faible synchronisation. Mais dans l'un ou l'autre cas, le degré de synchronisation diminue fatalement. Le désordre comme précédemment établi, reste un facteur important opposant au processus de synchronisation un obstacle sérieux.

b - Influence directe du paramètre de couplage

L'accroissement de la force de couplage K_1 , permet l'existence de toutes petites zones de synchronisation de phases effectives et stables (Figures 3.72(a) et 3.72(b)). Naturellement, l'effet destructeur (de la coordination) du désordre est prédominant. Pour un réseau stochastique sujet au désordre, la force de couplage n'arrive que très peu à offrir une stabilité coordonnatrice au réseau. La solution à ce problème n'est certainement pas d'augmenter la force de couplage, car comme pour les résultats précédents, des couplages trop forts impactent directement sur les dynamiques individuelles en les altérant sérieusement. Pour $K_1^D \simeq 94$ sur la Figure (3.72(a)) et $K_1^D \simeq 80$ sur la Figure (3.72(b)), la réponse émissive des neurones est altérée et le plafond atteint par $\langle R \rangle$ n'est alors l'illustration que d'un domaine de synchronisation fantôme.

3.8.2 Couplage des proches voisins : interaction par les flux ioniques transmembranaires rapides, $K_1 = 0$ et $K_2 \neq 0$

a - Influence directe du bruit

Lorsque la force de couplage est faible, on n'observe pas de synchronisation des phases. Le bruit n'arrive pas de façon quantitative à maintenir un état synchrone au sein du réseau qui désynchronise avec un degré de synchronisation de plus en plus bas pour un paramètre de désordre de plus en plus haut (Figure 3.73).

Par contre, lorsque la force de couplage est assez grande, le bruit oppose une résistance certes intense mais pas absolue. Pour un réseau déterministe où le couplage entre les unités dynamiques est conséquent, la diffusion, en grandissant, maintient l'état synchrone de telle sorte qu'il est possible de constater une coordination au sein du réseau. Lorsque les neurones sont couplés à travers y , on observe un seuil à la synchronisation $D_c \simeq 2$. On peut donc affirmer ici aussi avec certitude que, la valeur du couplage permettant, le bruit assure une cohérence

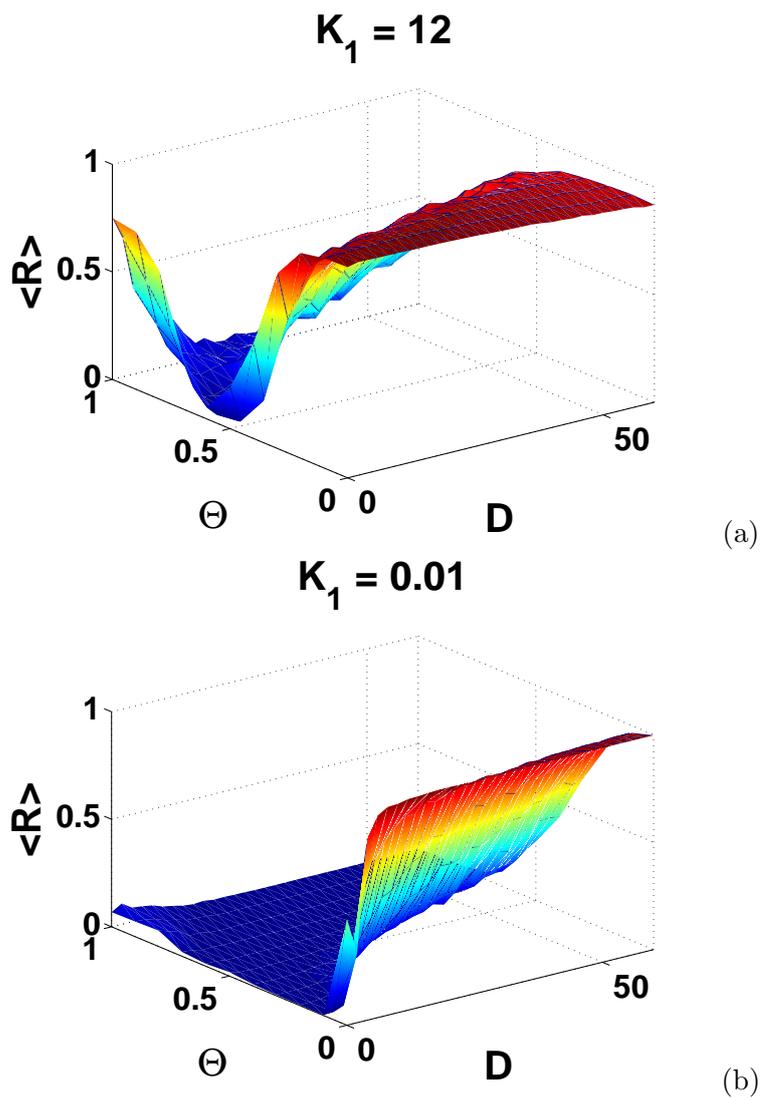


FIGURE 3.71 – L'évolution du désordre empêche ou détruit la synchronisation et même le bruit ne parvient pas proposer pour le réseau une cohérence stochastique. On observe en (b) zone de faible synchronisation qui elle-même se retrouve complètement anéantie par l'accroissement du paramètre du désordre, fut-il léger.

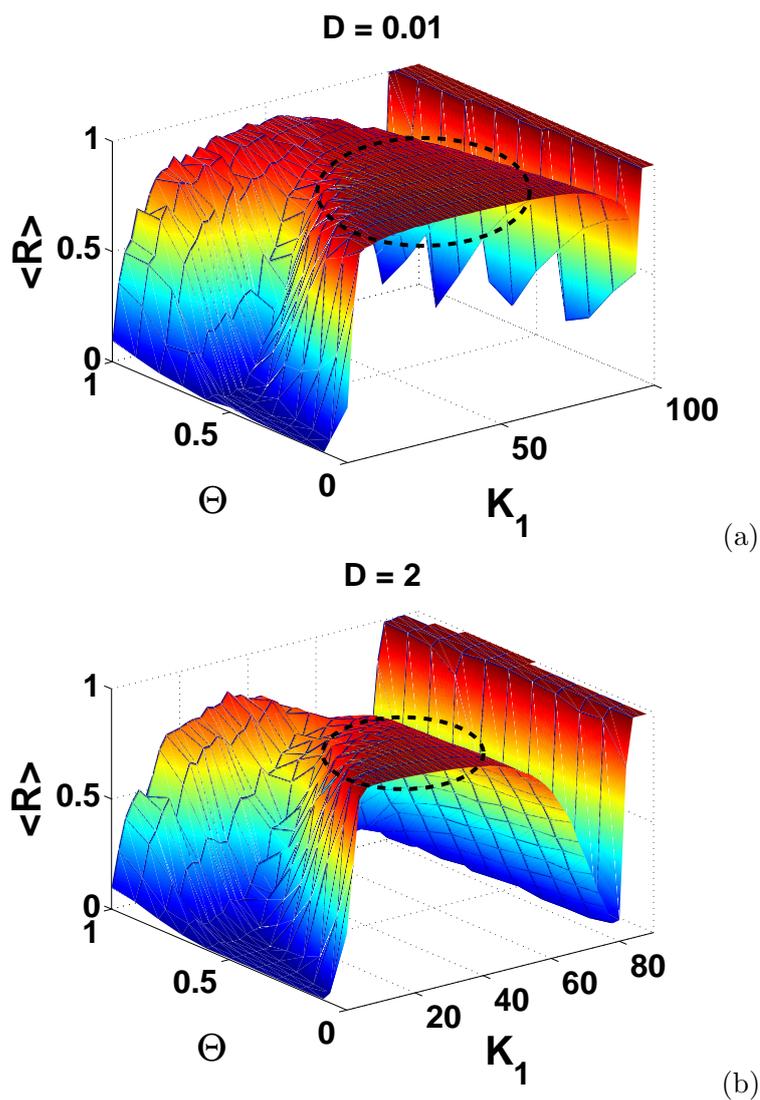


FIGURE 3.72 – L'influence destructrice du désordre est préminente mais il existe de toutes petites zones de synchronisation stable effective en (a) et (b) qui sont les zones encerclées. Par contre les zones "linéaires" n'indiquent en fait que des domaines fantômes de synchronisation de phases puisque les valeurs fortes de couplage conservent aussi leur effet néfaste sur la dynamique individuelle.

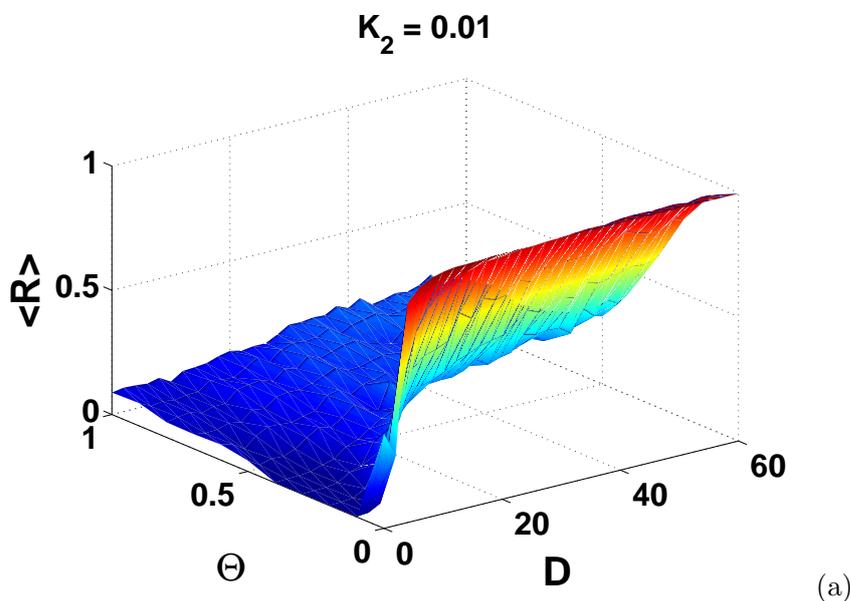


FIGURE 3.73 – Surface $(D, \Theta, \langle R \rangle)$. L'évolution du désordre empêche la synchronisation et même le bruit ne parvient pas à instaurer au sein du réseau une cohérence stochastique.

nettement visible au sein du réseau. Cependant, avec l'augmentation de l'intensité du désordre, la synchronisation en phases s'estompe progressivement mais ne disparaissant pas totalement, elle se situe dans une zone de faible synchronisation. Ceci est visible sur la Figure 3.74(a) où le degré minimal de synchronisation obtenu par le calcul de $\langle R \rangle$ est d'environ 80%. Ce comportement dynamique traduit la rusticité de la synchronisation assurée par le couplage suivant les flux ioniques rapides par rapport à l'émission des potentiels d'action (Figure 3.74).

b - Influence directe du paramètre de couplage

Pour une intensité du bruit fixée, les neurones appartenant au réseau sont de façon globale, faiblement synchronisés lorsque le paramètre de couplage et l'intensité du désordre augmentent. Sur les Figures 3.75(a) et 3.75(b), la valeur moyenne du paramètre d'ordre de Kuramoto augmente sous l'action du couplage jusqu'à atteindre 0.97 et 0.98 respectivement. Le domaine de faible synchronisation est assez significatif de telle sorte que l'on peut affirmer que la force de couplage parvient néanmoins à entretenir le réseau stochastique dans un état de phases assez bien coordonnées malgré l'action fortement nuisible du désordre sur le processus de synchronisation.

Par ailleurs, on peut également noter les effets négatifs des couplages forts sur la dynamique du réseau. Les parties planaires des surfaces témoignent en fait d'une altération profonde de la dynamique de chaque oscillateur causée par la force de couplage qui devient de plus en plus grande.

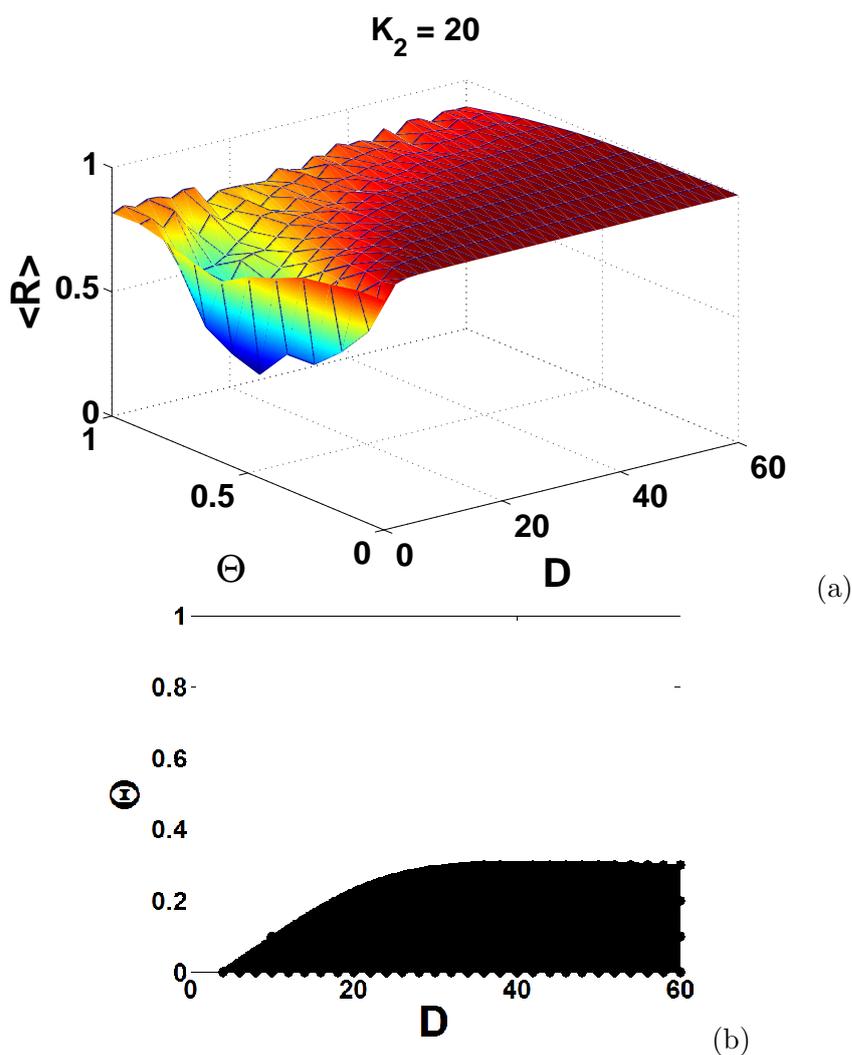


FIGURE 3.74 – Surface $(D, \Theta, \langle R \rangle)$ en (a) et carte de stabilité correspondante dans le plan (D, Θ) en (b). Le couplage suivant les flux ioniques rapides offre une meilleure robustesse à la synchronisation si bien qu'un domaine de stabilité est clairement visible et palpable. Bien évidemment de fortes valeurs de l'intensité du désordre déstabilisent la coordination et désynchronisent le réseau.

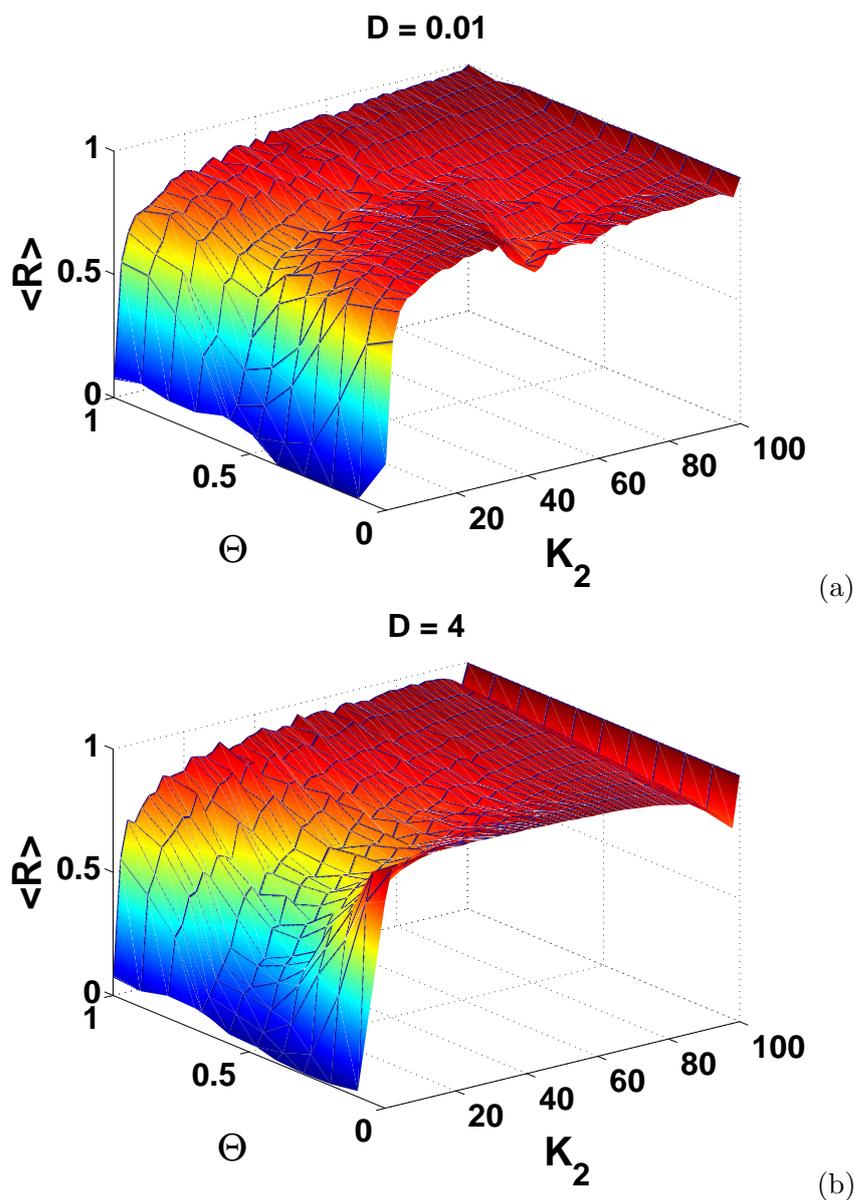


FIGURE 3.75 – Surfaces $(K_1, \Theta, \langle R \rangle)$. L'influence destructrice du désordre est prééminente. Le réseau sous l'action du couplage grandissant n'adopte qu'un régime faiblement synchronisé. Les zones "linéaires" n'indiquent en fait que des domaines fantômes de synchronisation de phases puisque les valeurs fortes de couplage conservent aussi leur effet néfaste sur la dynamique individuelle.

3.9 Dynamique asymptotique et comportement chaotique du neurone électronique

Dans les sections précédentes, nous avons étudié la dynamique d'un neurone de Hindmarsh-Rose dans sa modélisation mathématique. Dans cette section, nous appliquons les résultats fondamentaux de la dynamique neuronale au modèle électronique par le biais de simulations numériques analogiques.

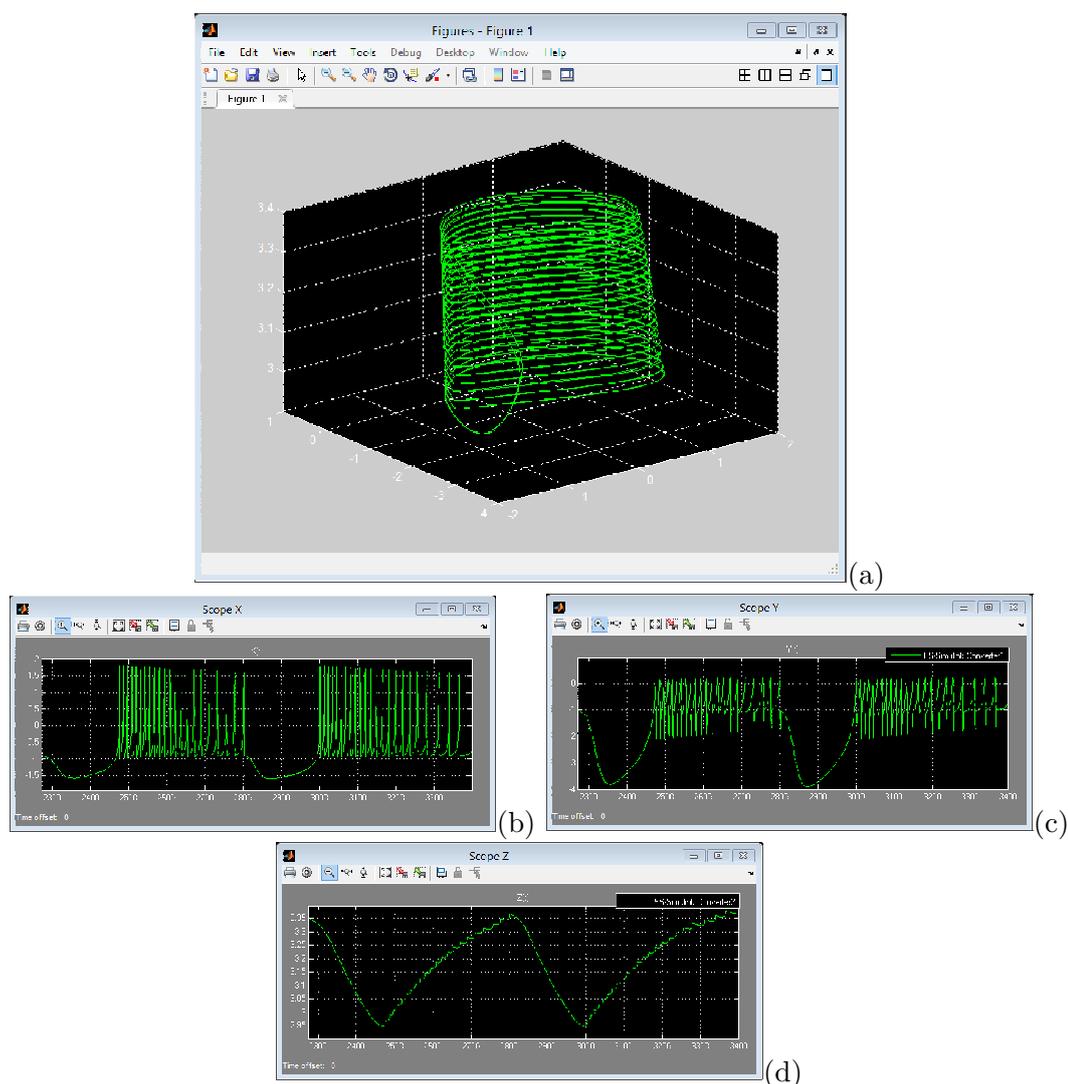


FIGURE 3.76 – Simulations numériques analogiques du circuit de la Figure 2.6 pour $r = 0.001$, $s = 4$ et $I = 3.25$. On peut observer en (a) le portrait de phase tridimensionnel et les séries temporelles $X(t)$, $Y(t)$ et $Z(t)$ en (b), (c) et (d) respectivement.

La Figure 3.76 illustre le comportement déterministe asymptotique du neurone électronique. En omettant une étape transitoire, on peut effectivement se rendre compte des similitudes qui existent entre les Figures 3.76 et 3.6.

De façon similaire, on peut observer le comportement chaotique du neurone électronique de Hindmarsh-Rose pour des valeurs de ses paramètres adéquatement choisis. Par exemple, on

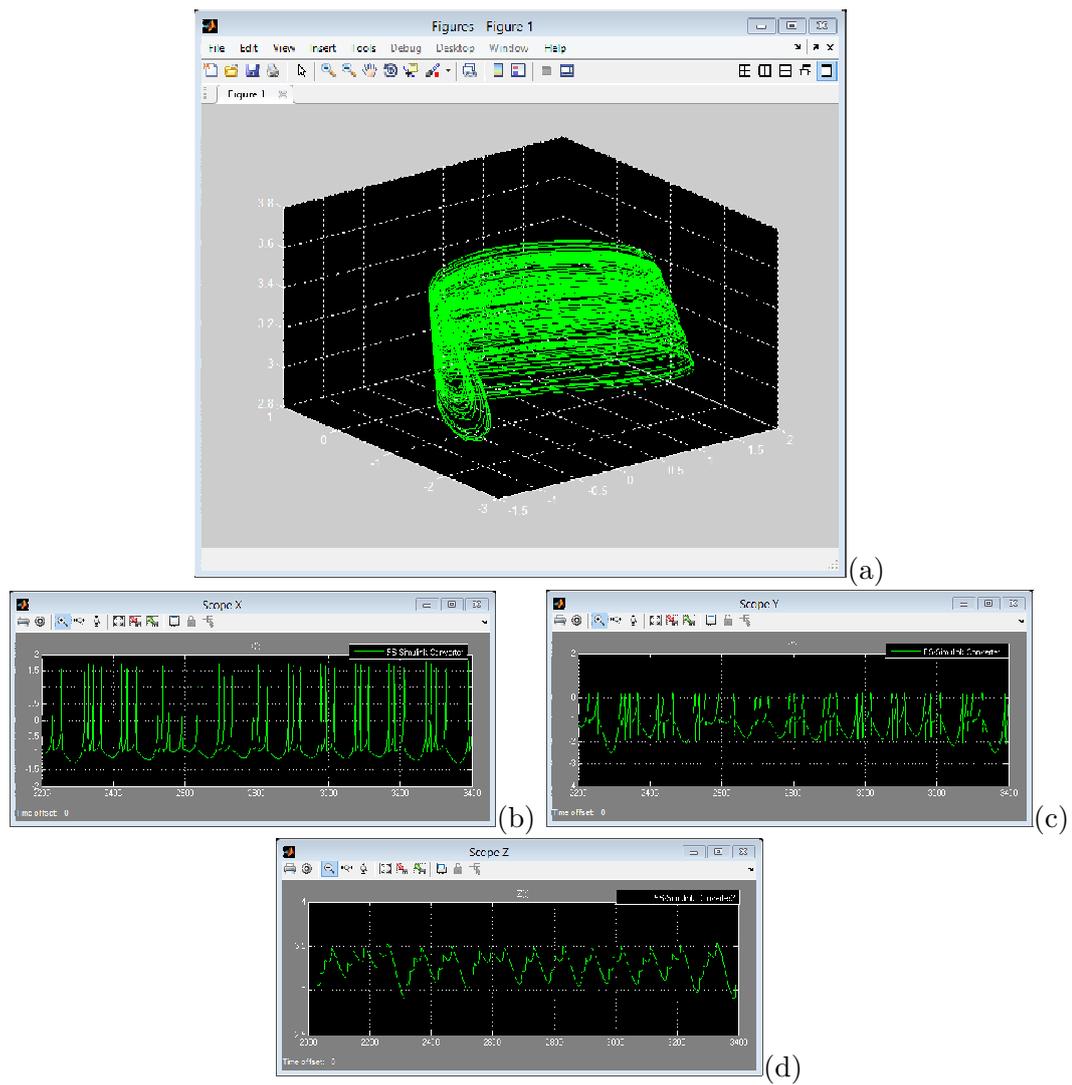


FIGURE 3.77 – Simulations numériques analogiques du circuit de la Figure 2.6 pour $r = 0.008001$, $s = 4$ et $I = 3.322$. On peut observer en (a) le portrait de phase tridimensionnel et les séries temporelles $X(t)$, $Y(t)$ et $Z(t)$ en (b), (c) et (d) respectivement.

sait que pour $r = 0.008001$, $s = 4$ et $I = 3.322$, le comportement du neurone est complètement désordonné (Figure 3.7). Cet attracteur est identique à celui qu'illustre la Figure 3.77. Le neurone électronique de Hindmarsh-Rose présente donc un comportement homogène à celui du neurone biologique mathématiquement simulé du point de vue de la dynamique asymptotique et des états chaotiques. Par ailleurs, la Figure 3.77 illustre le comportement d'un neurone électronique chaotique au sein du réseau analogique en l'absence de couplage.

3.10 Synchronisation au sein des réseaux électroniques

3.10.1 Couplage des proches voisins

À présent, nous abordons l'application des résultats numériquement obtenus pour la synchronisation d'un réseau mathématique aux simulations numériques analogiques. Le réseau électronique sous la configuration des proches voisins étant défini par les équations (2.126), (2.128), (2.132) et (2.134), nous pouvons suivant le paramètre d'ordre de Kuramoto, faire ressortir le profil prévisionnel des variations effectives de ce paramètre dans le réseau analogique (électronique). Il est important de préciser que les unités dynamiques sont en fonctionnement chaotique avec les paramètres $r = 0.008001$, $s = 4$ et $I = 3.322$. La Figure (3.78) nous montre effectivement qu'en dépit du couplage non identique, les unités électroniques non identiques du réseau sont à même de se coordonner pour une valeur suffisante du paramètre de couplage. L'évolution vers cette coordination semble être du second ordre.

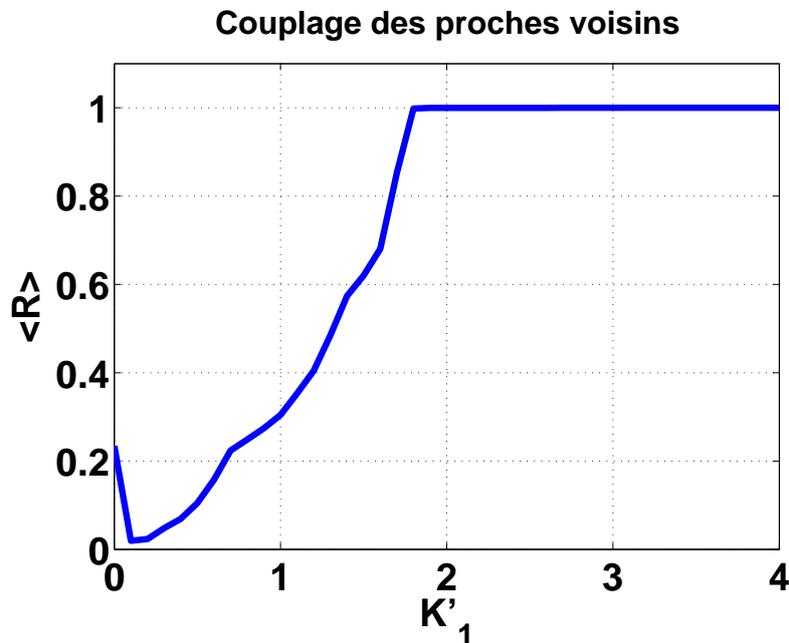


FIGURE 3.78 – Profil prévisionnel de l'évolution du paramètre d'ordre de Kuramoto lors de la synchronisation pour la description mathématique du réseau électronique de 12 neurones couplés sous la configuration des proches voisins.

La Figure 3.79 montre les différents états dynamiques d'un neurone quelconque au sein du réseau électronique au cours du processus de synchronisation. Ces états sont obtenus par l'analyse

numérique de la description mathématique du réseau et les simulations numériques analogiques. Le neurone se trouve dans un régime bursting.

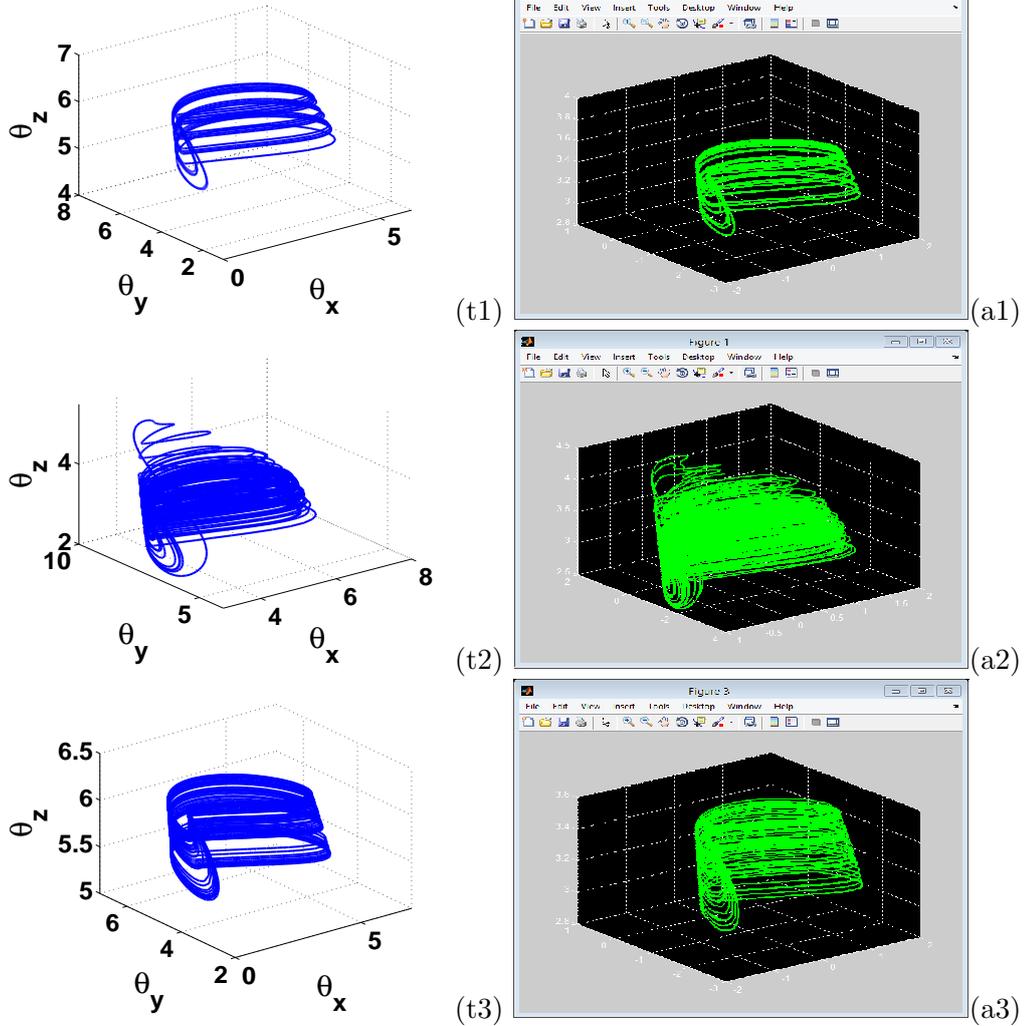


FIGURE 3.79 – Portraits de Phase traduisant l'état dynamique d'un neurone au sein du réseau électronique. À gauche courbes obtenues par simulations numériques du réseau mathématique, à droite courbes obtenues par simulations numériques du circuit analogique. En (t1) et (a1), $\langle R \rangle \simeq 0$; le réseau est désorganisé. En (t2) et (a2), $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$; le réseau est semi-organisé. En (t3) et (a3), $\langle R \rangle \simeq 1$; le réseau est coordonné.

a - Cas où $\langle R \rangle \simeq 0$

Nous choisissons une valeur de K'_1 assez petite et sa correspondante en R_c pour observer les états dynamiques du réseau dans les deux cas pour un $i^{\text{ième}}$ neurone électronique chaotique ou encore pour le réseau en entier.

Nous représentons la phase associée à la variable X (" θ_X ") d'un neurone arbitrairement choisi au sein du réseau mathématique et la variable X du neurone électronique d'un indice similaire au sein du circuit électronique. Nous pouvons constater que pour une valeur du paramètre de couplage qui ne permet pas la coordination du réseau, les neurones fonctionnent en un régime bursting.

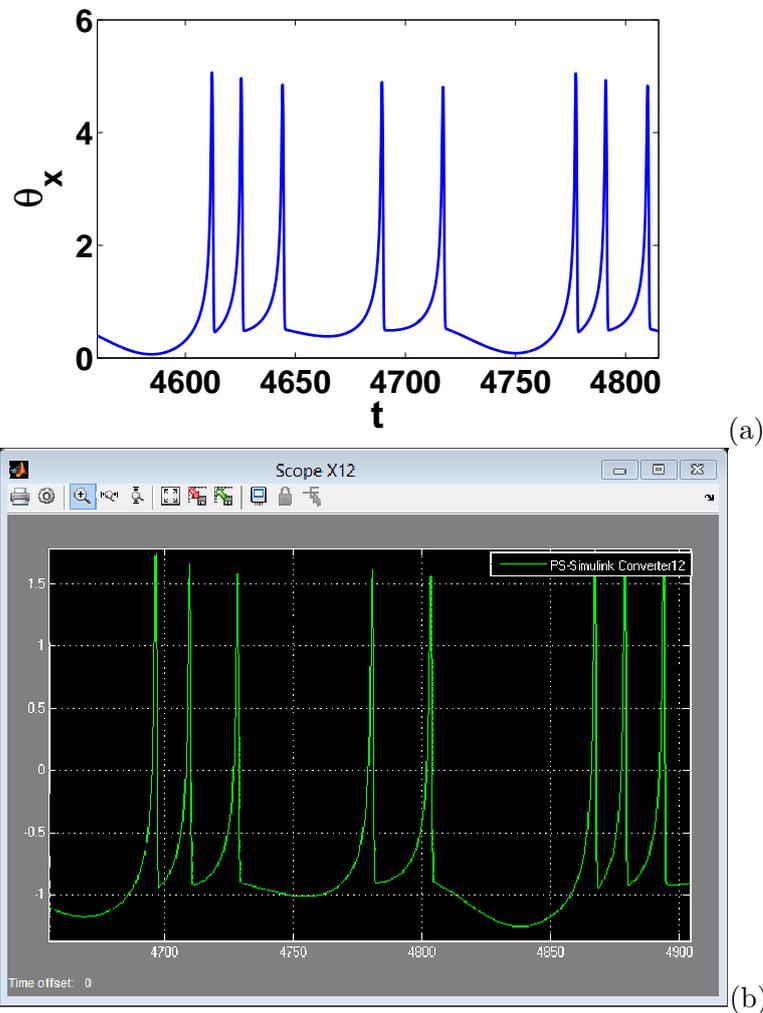


FIGURE 3.80 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci n'est pas coordonné. En (a) la phase θ_X en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

Malgré l'existence de quelques dissemblances dues essentiellement aux conditions initiales, la Figure 3.81 nous montre essentiellement l'état de désordre qui existe dans le réseau électronique suivant l'analyse mathématique théorique (Fig. 3.81(a)) et la simulation analogique (Fig. 3.81(b)).

Les neurones électroniques sont chacun en régime *bursting* chaotique mais, aucun d'entre eux n'exhibe une dynamique ne serait-ce qu'à peu près similaire à une autre au sein du réseau électronique.

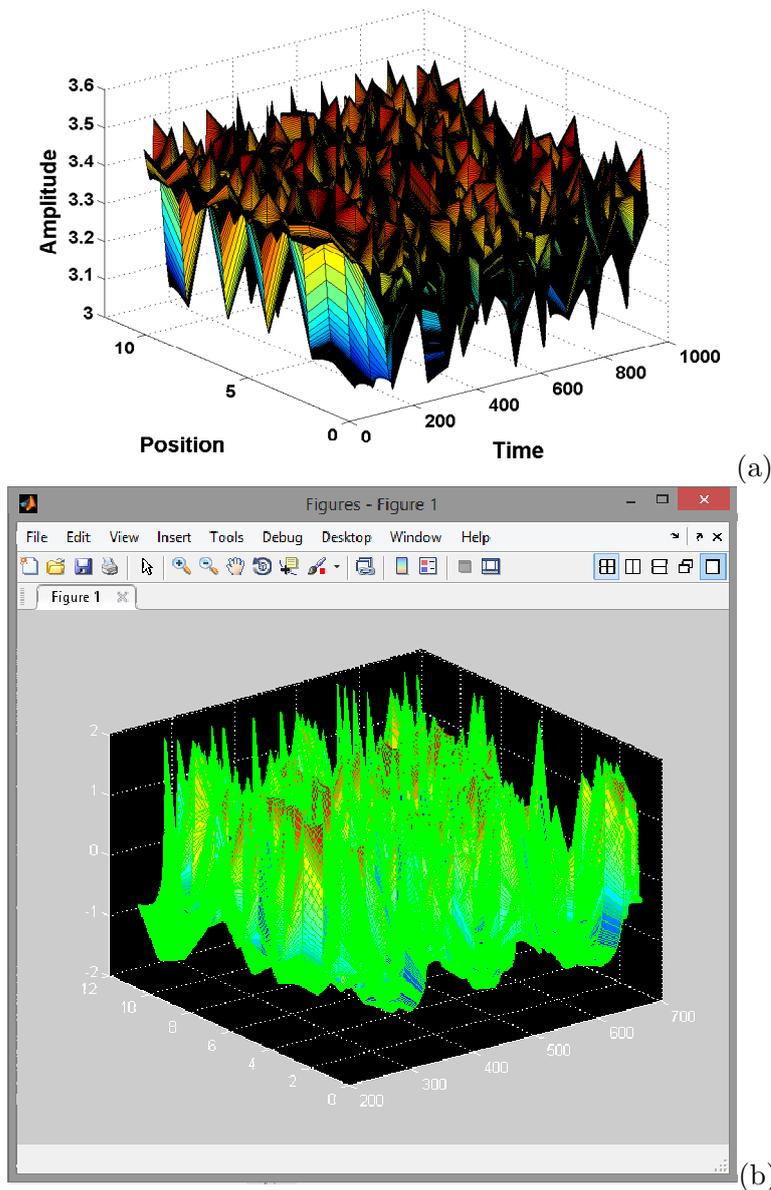


FIGURE 3.81 – Courbes surfaciques représentant le temps, la position d'un neurone électronique au sein du réseau et l'amplitude d'émission de chacun d'entre eux. En (a) illustration provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) illustration provenant de la simulation numérique analogique. Il n'existe aucune coordination entre les unités dynamiques du réseau.

En examinant le cas de la synchronisation au sein d'un réseau de neurones non identiques effectuée au paragraphe 3.5, on se rend compte de la confirmation d'un résultat, celui pour lequel lorsque le paramètre de couplage est très faible (et que le réseau se trouve dans un état désorganisé), la dynamique individuelle est bien plus proche d'un régime *bursting* périodique qu'un régime *bursting* chaotique. Malgré l'état chaotique de chaque oscillateur électronique, le

couplage initié dans le réseau, influence qualitativement le fonctionnement individuel.

b - Cas où $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$

Lorsque $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$ le réseau se trouve dans un stade de semi-synchronisation et la dynamique de chaque neurone électronique s'en retrouve affectée comme on peut l'observer sur la Figure 3.82. Sous l'effet du couplage croissant, le nombre de *spikes* par *burst* augmente.

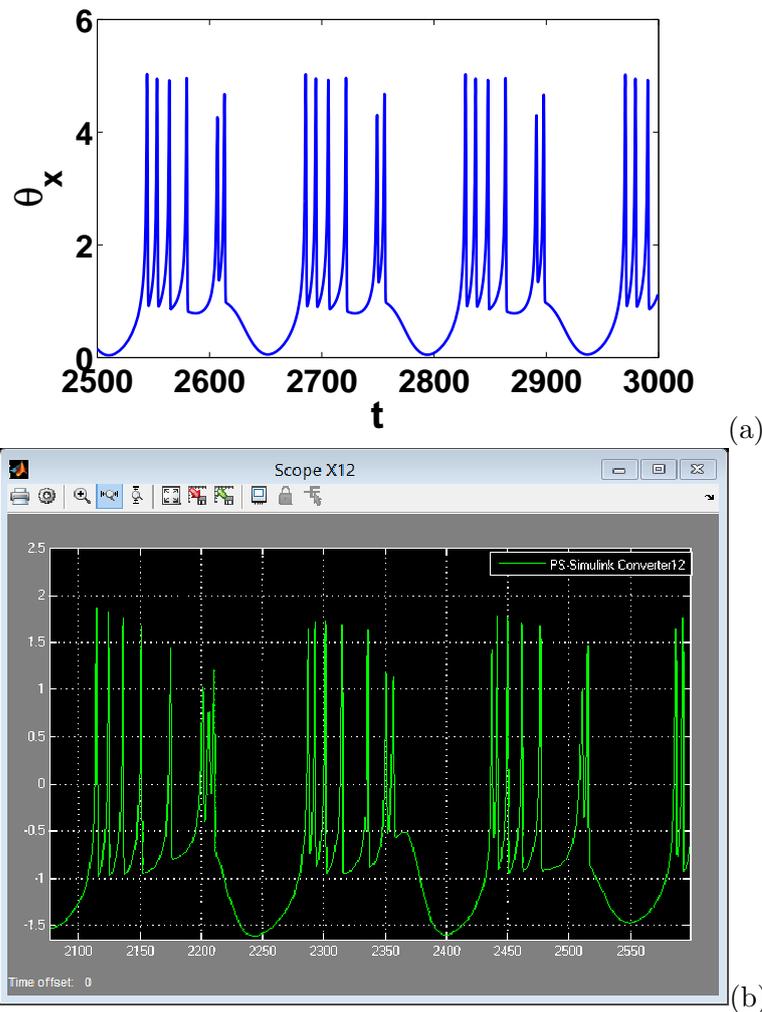


FIGURE 3.82 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci est dans un état intermédiaire de synchronisation. En (a) la phase θ_X en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

À l'étape semi-synchrone du réseau, nous illustrons en parallèle l'état dynamique global du réseau pour les analyses numérique mathématique (Fig. 3.83(a)) et numérique analogique (Fig. 3.83(b)).

Le nombre de *spikes* par *burst* augmente mais pas de façon aussi significative que lorsque l'on entreprend la synchronisation d'un réseau déterministe de neurones non identiquement

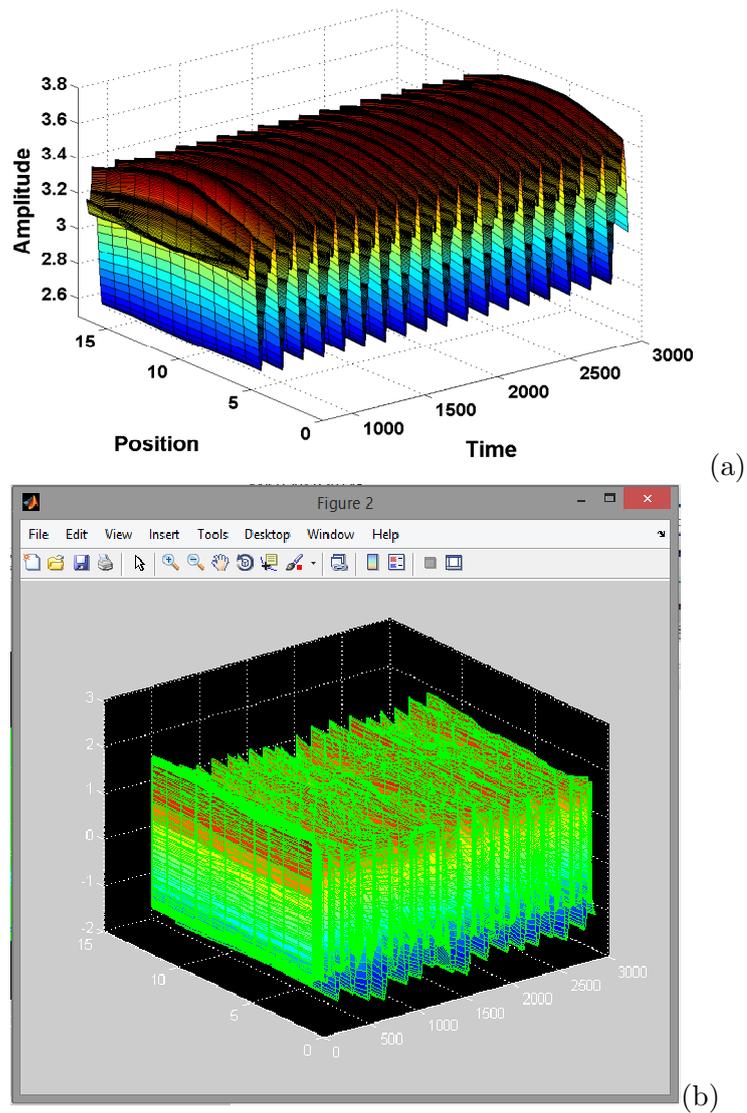


FIGURE 3.83 – Courbes surfaciques représentant le temps, la position d'un neurone électronique au sein du réseau et l'amplitude d'émission de chacun d'entre eux. En (a) illustration provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) illustration provenant de la simulation numérique analogique. La coordination des neurones électroniques est partielle.

couplés (paragraphe 3.5). Cet état de choses marque donc l'influence du couplage non identique sur la dynamique individuelle et collective au sein du réseau électronique déterministe.

c - Cas où $\langle R \rangle \simeq 1$

À un *spike* par *burst* près, les courbes présentées aux Figures 3.84(a) et 3.84(b) sont parfaitement superposables. Les légères différences observées pouvant découler des principes appliqués pour les deux méthodes, l'information principale provenant de la Figure 3.84 est que, lorsque le paramètre et la résistance de couplage sont choisis de telle enseigne que le réseau soit synchrone, tous les neurones électroniques fonctionnent en un régime bursting chaotique.

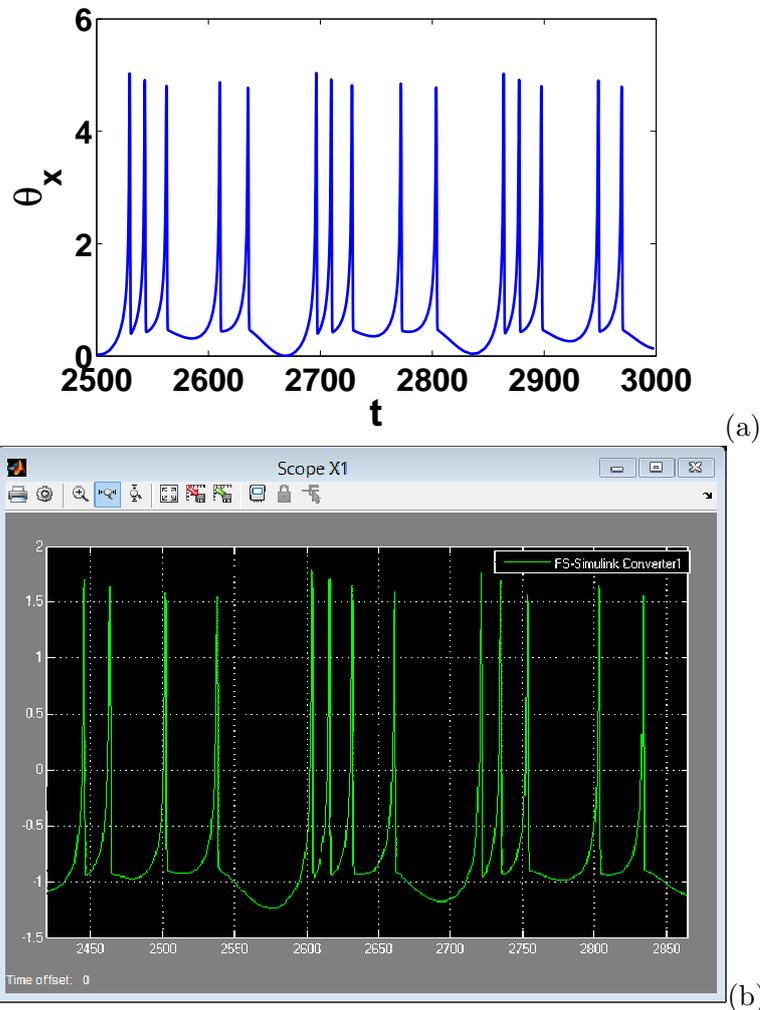


FIGURE 3.84 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci est synchrone. En (a) la phase θ_X en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

La Figure 3.85 illustre une superposition d'amplitudes au cours du temps provenant des deux types de réseau homologues considérés pour des valeurs correspondantes du coefficient et de la résistance de couplage. L'état synchrone est instauré dans le réseau et le régime bursting demeure.

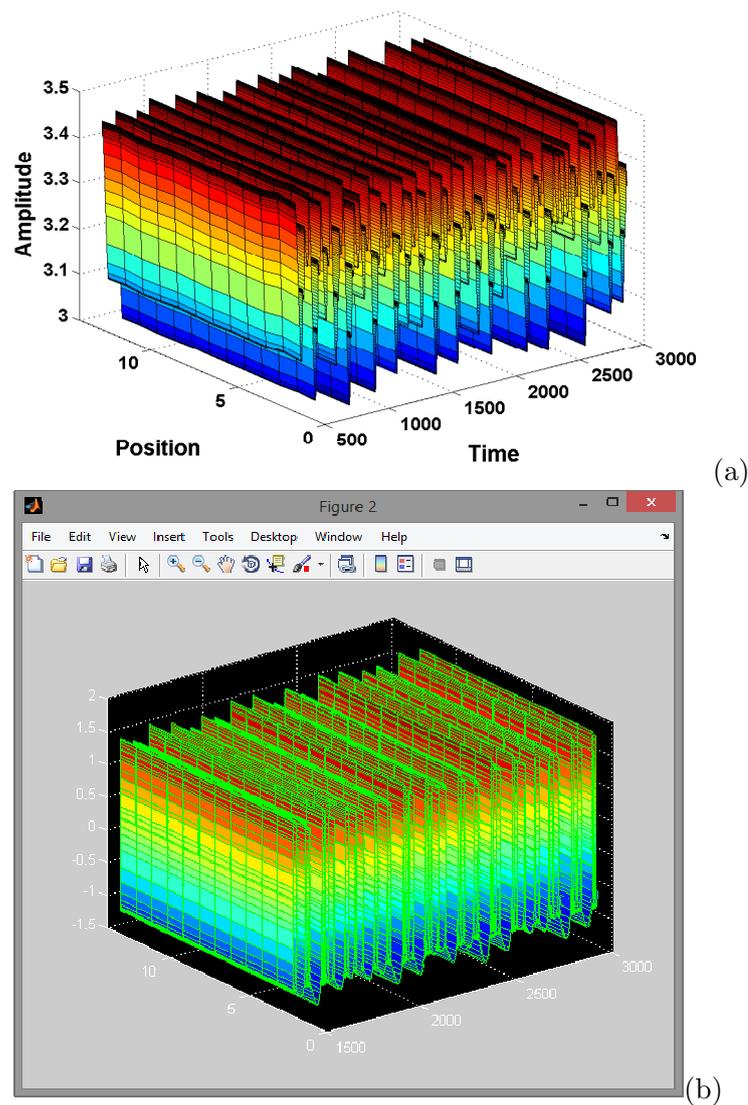


FIGURE 3.85 – Courbes surfaciques représentant le temps, la position d'un neurone électronique au sein du réseau et l'amplitude d'émission de chacun d'entre eux. En (a) illustration provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) illustration provenant de la simulation numérique analogique. La coordination des neurones électroniques au sein du réseau est totale.

3.10.2 Couplage global

Les unités électroniques chaotiques dans le réseau déterministe sont couplées via les synapses électriques sous une topologie globale. À l'aide du paramètre d'ordre de Kuramoto, nous illustrons le profil de l'évolution du réseau électronique vers la coordination. La transition semble être du second ordre. Malgré l'influence du couplage non identique, la caractéristique principale du couplage global reste efficace : Celle qui permet à de petites valeurs du paramètre de couplage d'assurer la coordination du réseau comme nous l'avons vu au paragraphe 3.4 pour ce même type de couplage.

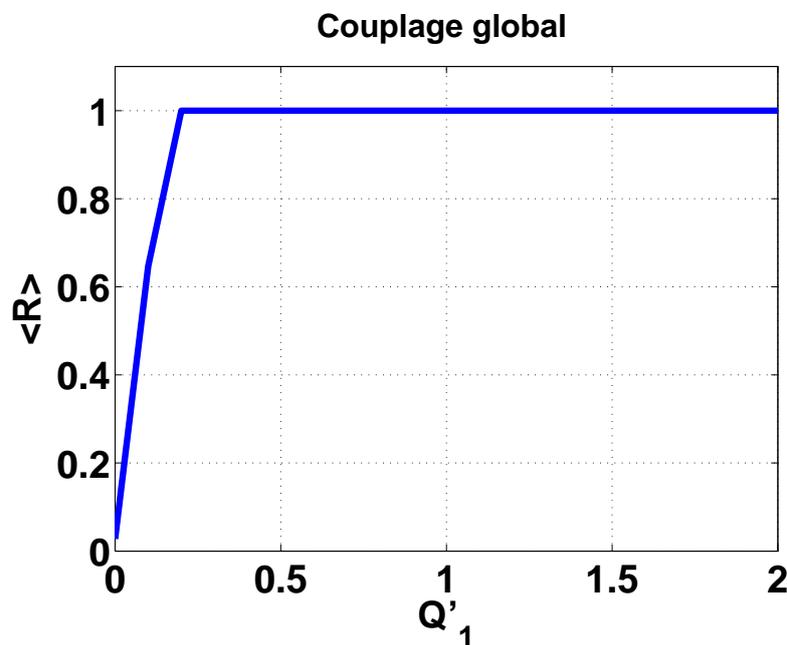


FIGURE 3.86 – Profil prévisionnel de l'évolution du paramètre d'ordre de Kuramoto lors de la synchronisation de la description mathématique du réseau électronique de 6 neurones couplés sous la configuration globale.

a - Cas où $\langle R \rangle \simeq 0$

Lorsque le paramètre et la résistance de couplage ont des valeurs correspondantes qui ne permettent pas au réseau d'être synchrone, chaque oscillateur électronique se trouve dans un régime de fonctionnement qu'on peut désigner par *bursting* chaotique. La Figure 3.87 nous montre à travers les séries temporelles d'un neurone quelconque dans les deux approches utilisées, que l'activité du neurone électronique est du mode *bursting*.

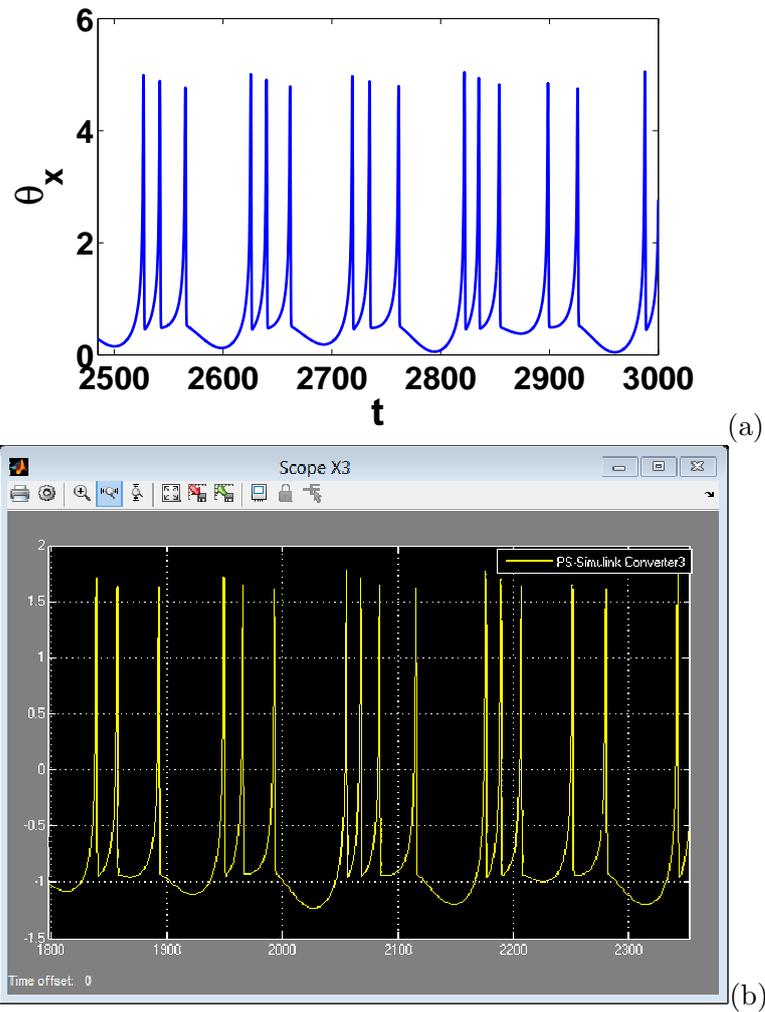


FIGURE 3.87 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci n'est pas coordonné. En (a) la phase θ_X en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

b - Cas où $\langle R \rangle \simeq \frac{1}{2}$

Le réseau est dans un état intermédiaire de synchronisation. On observe toujours la dynamique bursting pour chaque neurone électronique (Figure 3.88).

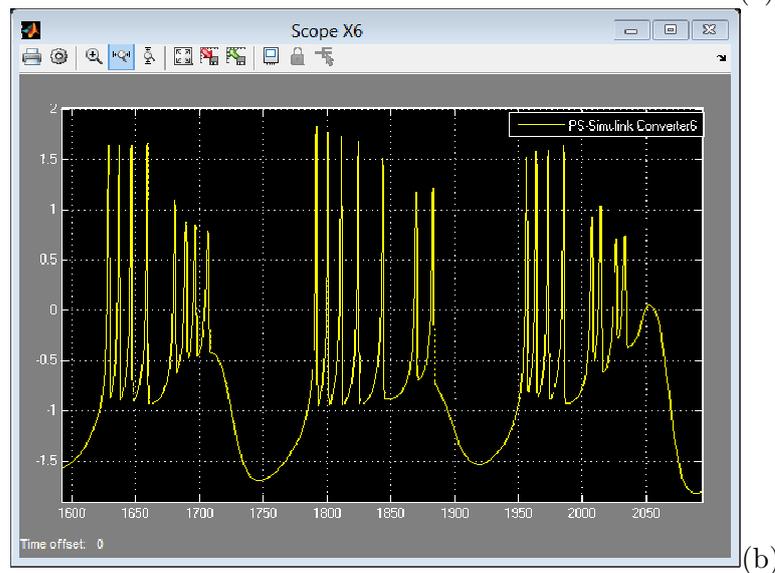
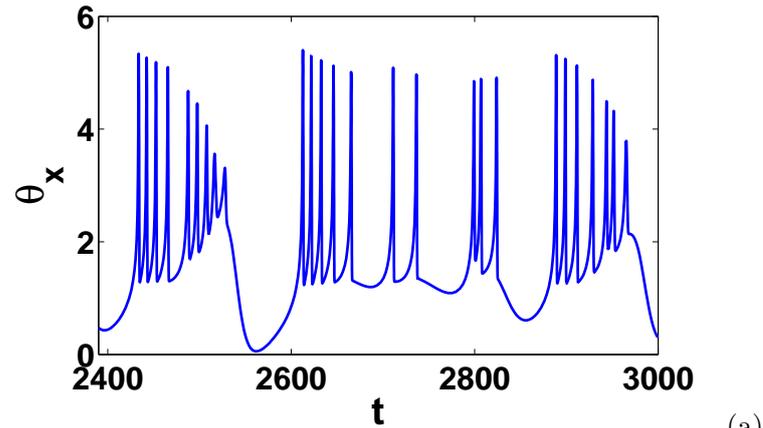


FIGURE 3.88 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci est dans un état intermédiaire de synchronisation. En (a) la phase θ_X en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

c - Cas où $\langle R \rangle \simeq 1$

Lorsque le paramètre d'ordre de Kuramoto atteint une valeur suffisante pour parler de synchronisation, la Figure 3.89 montre que les unités dynamiques électroniques restent dans un régime bursting

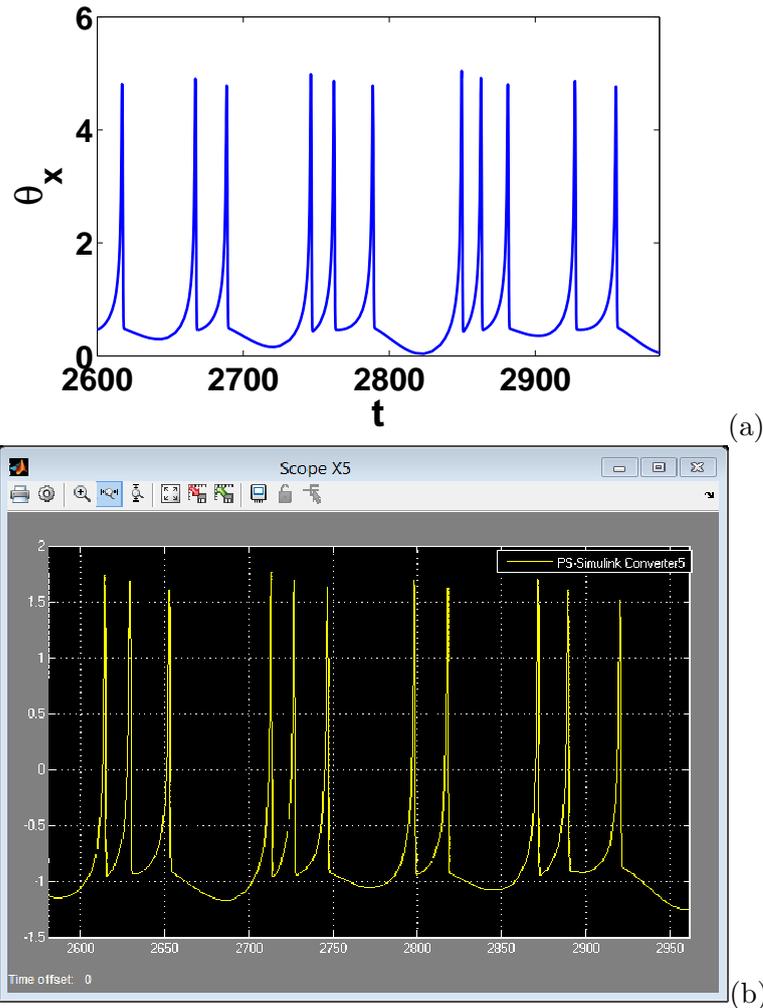


FIGURE 3.89 – Représentations temporelles illustrant un neurone au sein du réseau lorsque celui-ci est synchrone. En (a) la phase θ_x en fonction du temps provenant de l'analyse numérique mathématique, et en (b) la série temporelle $X(t)$ provenant de la simulation numérique analogique.

Que ce soit pour la topologie des proches voisins ou globale, la dynamique des oscillateurs électroniques au sein du réseau est fortement affectée par le couplage non identique. Malgré le fait qu'il existe bel et bien un phénomène de coordination, les neurones électroniques restent dans un régime de fonctionnement assimilable au bursting qu'il soit périodique ou chaotique.

3.11 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons mené l'étude de la dynamique du neurone et l'étude du processus de la synchronisation dans un réseau de modèles neuronaux tant bien sur le plan mathématique que de façon comparative avec des simulations électroniques. Cette étude a été réalisée moyennant la considération des facteurs existants y relatifs et de l'outillage prédéfini.

Conclusion Générale

Rappels des investigations

Dans cette thèse, il a été question pour nous d'étudier mathématiquement et numériquement le comportement déterministe et stochastique d'un neurone à travers le modèle mathématique de Hindmarsh-Rose, et d'étudier numériquement le processus de synchronisation au sein de différents réseaux neuronaux sujets ou pas à des influences biologiquement existantes modélisées elles aussi mathématiquement. Le point de chute de ces investigations a été pour nous de considérer la formulation électronique du neurone de Hindmarsh-Rose afin d'analyser les mécanismes régissant la coordination de tels oscillateurs dans un réseau locomoteur spinal électronique. L'étude du processus de synchronisation dans la multiplicité des cas abordés a été menée en tenant compte d'importants facteurs dont l'essence a une signification biologique.

Après une introduction générale dans laquelle un des objectifs locaux majeurs était de poser la problématique de cette thèse, nous avons dans le chapitre 1 procédé à une énumération commentée des travaux ayant une relation stricte avec l'étude de la dynamique du modèle mathématique de Hindmarsh-Rose, l'étude de la synchronisation des réseaux faisant intervenir des neurones de Hindmarsh-Rose, l'étude dynamique du modèle électronique de Hindmarsh-Rose et l'étude de la synchronisation dans un réseau de modèles électroniques de Hindmarsh-Rose. Cette revue certes non-exhaustive de la littérature s'est révélée être un moyen efficace en ce qui concerne l'optique de marquer l'intérêt scientifique de cette thèse. Il était donc question pour nous, dans une première grande étape implicite, d'étudier la dynamique d'un neurone à travers le modèle mathématique de Hindmarsh-Rose en observant l'importance du paramètre d'adaptation qui a toujours été négligé et d'étudier le processus de synchronisation dans un réseau de neurones de Hindmarsh-Rose en considérant tous les facteurs qui en dehors du couplage sont capables d'impacter sérieusement le réseau et sa coordination, d'autant plus que ces facteurs sont biologiquement existant. Dans la seconde grande étape implicite, il était question d'appliquer la méthode et les résultats obtenus dans la première étape à un réseau électronique de neurones de Hindmarsh-Rose dans un cadre déterministe en incluant un nouveau type de couplage. Il y a aussi été question d'effectuer des comparaisons entre les résultats obtenus pour les simulations numériques mathématiques et analogiques. Dans l'une ou l'autre étape, la synchronisation a été entreprise dans deux types de topologies biologiquement acceptables que sont le couplage des proches voisins et le couplage global.

Dans le chapitre 2, nous avons défini la méthodologie utile qui serait le socle de notre investigation. La méthodologie en question, a incorporé deux aspects nécessaires à la réalisation optimale de cette thèse. En effet, cette méthodologie présentait les outils numérico-mathématiques qui serviraient à l'investigation à proprement parler mais surtout nous a permis de dévoiler de façon graduelle, le cheminement que nous avons jugé adéquat pour la compréhension de la démarche scientifique. L'outillage de l'investigation, pour ainsi dire, nous aura donc permis dans un premier

temps de présenter le modèle de Hindmarsh-Rose en tenant compte de sa genèse mathématique avec une incursion assez détaillée dans les méandres de la génération du potentiel d'action à travers la présentation des équations de Goldman-Hodgkin-Katz, et la modélisation électrique d'un canal ionique qui est la source même de la modélisation électrique du neurone, qui aboutit finalement après de nombreuses modélisations, au modèle tridimensionnel de Hindmarsh-Rose. Cette étape essentielle du point de vue descriptif, a donc été suivie par le cheminement scientifique graduel qui nous laissait déjà entrevoir qu'afin de parvenir à une étude applicative du processus de la synchronisation d'un réseau de modèles électroniques, il fallait premièrement appréhender la dynamique d'un neurone seul et d'un neurone dans son environnement, ensuite d'étudier les mécanismes de coordination au sein des réseaux de neurones identiques, ensuite non identiques (réseau plus réaliste), en considérant de façon compétitive les deux principaux types de couplage et tous les facteurs biologiques incontournables. Il est ici essentiel de mentionner que le réseau de neurones a premièrement été considéré comme constitué d'éléments identiques où la synchronisation complète a été envisagée, et deuxièmement le réseau a été considéré comme constitué d'éléments non identiques où a été dans ce cas analysée la synchronisation des phases.

Dans le chapitre 3, nous avons présenté d'une manière pleinement détaillée les résultats découlant de la méthodologie définie au chapitre 2. Il en est ressorti quelques résultats importants que nous résumons dans le paragraphe suivant.

Principaux résultats de la thèse

Bien qu'il soit parfaitement établi que le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose entre dans une phase de comportement chaotique pour des plages de valeurs de certains de ses paramètres clés, la variable qui assure l'adaptation convenable entre les sous-systèmes rapides et lents n'a quasiment jamais été considérée dans l'étude des bifurcations du système dynamique. En fonction donc des variations de s , le système tridimensionnel de Hindmarsh-Rose est capable d'entrer en phase de comportement chaotique. D'un point de vue asymptotique, l'évolution de la densité de probabilité montre bien évidemment que le système de Hindmarsh-Rose n'a pas d'équilibre stable. Une analyse complémentaire des effets stochastiques sur la dynamique du neurone a contribué dans la compréhension du fonctionnement correct d'un neurone soumis aux influences divergentes de son environnement. Le phénomène de résonance stochastique n'est cependant observé que pour les variables d'adaptation et d'échelle. Quant au courant appliqué, l'augmentation de son intensité produirait l'effet inverse traduisant le dysfonctionnement neuronal. L'étude du processus de la synchronisation dans un réseau de modèles identiques et non identiques a produit comme résultat l'existence d'un domaine où les neurones se comportent à l'unisson malgré la chaoticité fonctionnelle de chacun. Ce résultat étant bien connu, la particularité constatée à travers les courbes et schémas constitués, révèlent que la configuration du couplage global est meilleure que celle des proches voisins en termes de coordination et de stabilité. Cette observation est absolument magnifiée par l'introduction d'un facteur de désordre (statique dans cette thèse) qui, ayant pour effet naturel de détruire la coordination entre les oscillateurs, voit son influence nuisible être combattue efficacement par le nombre de connexions neuronales que prodigue le couplage global au réseau. La considération des influences stochastiques sur le réseau a démontré d'autres propriétés caractéristiques telles que, le couplage grandissant n'est plus source de synchronisation mais, de désynchronisation ou encore que le bruit assure premièrement la coordination entre les oscillateurs (synchronisation pour de faibles valeurs du coefficient de couplage permettant de parler de résonance ou cohérence stochastique) pour ensuite se transformer en élément perturbateur à la coordination du réseau. Les couplages forts

et les intensités fortes des bruits sont telles que la dynamique propre à chaque neurone au sein du réseau se trouve être altérée si bien que dynamique du réseau lui-même, par ricochet, devient anormalement singulière. Dans cette zone de fonctionnement inhabituelle, le taux de synchronisation atteint souvent un degré très fort avant un crash complet de la dynamique oscillatoire. Le chemin vers la coordination du réseau, lorsqu'elle a été existante, s'est uniquement décliné en un mode d'évolution qui laisserait penser à une transition de phase du second ordre dans une possible limite thermodynamique. L'application des méthodes de la théorie mathématique sur des réseaux électroniques de différentes topologies nous ont imposé un certains nombre de conditions préalables (tels que le couplage non identique ou encore le facteur d'ajustement en couplage) avec l'obtention de certains résultats non triviaux. Par exemple, l'influence du couplage non identique est telle que la dynamique du neurone électronique au sein du réseau reste du type bursting au cours du processus de synchronisation bien qu'elle se retrouve de temps en temps modifiée selon l'état de synchronisation, traduisant ainsi l'effet du couplage non identique.

Perspectives

Le travail scientifique dont cette thèse a fait l'objet pourrait bénéficier de plusieurs améliorations s'inscrivant ainsi dans le cadre de perspectives. Ici, nous en citons quelques-unes.

L'étude de la P-Bifurcation pour le système complet de Hindmarsh-Rose est donc une perspective au combien émulative qui ferait certainement l'objet de travaux antérieurs.

Pour emboîter le pas à cette étude de la bifurcation phénoménologique, il est aussi possible d'envisager l'utilisation d'autres schémas de discrétisation de l'équation de Fokker-Planck. Le schéma implicite est majoritairement conditionnellement stable. Le challenge captivant ici consisterait à trouver des schémas absolument stables pour les différentes directions de la méthode des temps intermédiaires. Des schémas de résolution tels que le schéma Upwind-differencing, le schéma de Lax ou encore le schéma Staggered leapfrog pourraient être entrevus comme des alternatives fiables.

L'étude de la synchronisation a été réalisée dans des réseaux d'assez petite taille ($N = 50$ pour le maximum). Une perspective très intéressante qui serait en même temps un défi capital, est d'étudier le processus de synchronisation pour un nombre très élevé de neurones, ceci permettra certainement de parler avec beaucoup plus de certitude du type de transition de phase.

Les effets stochastiques considérés ont été formulés à partir du courant appliqué à la cellule. Il existe dans la littérature des travaux démontrant que les effets stochastiques peuvent être aussi retrouvés au niveau des synapses, sans compter les autres sources de bruit recensées dans cette thèse. Dans l'optique donc de modéliser les effets du bruit, il serait certainement judicieux d'en tenir compte.

En dehors du désordre affectant les synapses (désordre statique), Il existe aussi un autre type de désordre, qualifié de dynamique, qui affecte plutôt l'espace synaptique. Bien que les effets du désordre dans cette thèse écartent toute idée équivoque, la formalisation dynamique de celui-ci et ses éventuelles répercussions reste cependant un secteur à explorer.

L'étude électronique du réseau peut être aussi réalisée de façon directe en obtenant de façon substantielle les variations du paramètre d'ordre de Kuramoto provenant des simulations analogiques.

Annexe A

Stabilité de quelques autres schémas de différentiation

A.1 Introduction

Dans cette annexe, nous allons étudier la stabilité des schémas de différentiation cités à la section 2.5.1. Le but étant de montrer que le schéma choisi pour la résolution de l'équation de Fokker-Planck offre de meilleures possibilités en termes de stabilité.

A.2 Schéma explicite

A.2.1 première direction

$$\frac{P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}} - P_{i,j}^n}{\Delta t} = -\frac{f_{i+1,j}P_{i+1,j}^n - f_{i-1,j}P_{i-1,j}^n}{2\Delta x} \quad (\text{A.1})$$

L'introduction de la condition de Von Neumann donne :

$$\xi^{\frac{1}{3}} = 1 - \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} \exp(\iota k \Delta x) + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} \exp(-\iota k \Delta x). \quad (\text{A.2})$$

On obtient,

$$\begin{aligned} \xi^{\frac{1}{3}} &= 1 + \left[\frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} - \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} \right] \cos(k\Delta x) \\ &\quad - \iota \left[\frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} \right] \sin(k\Delta x) \end{aligned} \quad (\text{A.3})$$

Le schéma explicite est conditionnellement stable pour la première direction.

A.2.2 Seconde direction

$$\frac{P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} - P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}}}{\Delta t} = \frac{(y_{j+1} - h_i)P_{i,j+1}^{n+\frac{1}{3}} - (y_{j+1} - h_i)P_{i,j-1}^{n+\frac{1}{3}}}{2\Delta y}. \quad (\text{A.4})$$

Avec la condition de stabilité de Von Neumann on a :

$$\xi^{\frac{1}{3}} = 1 + \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j+1} - h_i) \exp(\iota k \Delta x) - \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j-1} - h_i) \exp(-\iota k \Delta x). \quad (\text{A.5})$$

Ce qui nous permet d'obtenir,

$$\begin{aligned} \xi^{\frac{1}{3}} &= 1 + \left[\frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j+1} - h_i) - \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j-1} - h_i) \right] \cos(k\Delta x) \\ &\quad + \iota \left[\frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j+1} - h_i) - \frac{\Delta t}{2\Delta y}(y_{j-1} - h_i) \right] \sin(k\Delta x) \end{aligned} \quad (\text{A.6})$$

Le schéma explicite est conditionnellement stable pour la deuxième direction.

A.2.3 Troisième direction

$$\frac{P_{i,j}^{n+1} - P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}}}{\Delta t} = D \frac{P_{i+1,j}^{n+\frac{2}{3}} - 2P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} + P_{i-1,j}^{n+\frac{2}{3}}}{\Delta x^2} \quad (\text{A.7})$$

La condition de Von Neumann pour la troisième direction permet d'écrire,

$$\xi^{\frac{1}{3}} = 1 - \frac{2D\Delta t}{\Delta x^2} + \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \exp(\iota k \Delta x) + \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \exp(-\iota k \Delta x). \quad (\text{A.8})$$

On obtient finalement,

$$\xi^{\frac{1}{3}} = 1 + \frac{2D\Delta t}{\Delta x^2} [\cos(k\Delta x) - 1] \quad (\text{A.9})$$

Le schéma explicite étant stable aussi pour la troisième direction, nous pouvons conclure que ce schéma n'offre pas de meilleures conditions de stabilité, comparé au schéma implicite.

A.3 Schéma de Lax

A.3.1 Première direction

$$\frac{P_{i+1,j}^n + P_{i-1,j}^n - 2P_{i,j}^{n+\frac{1}{3}}}{\Delta t} = - \frac{f_{i+1,j} P_{i+1,j}^n - f_{i-1,j} P_{i-1,j}^n}{2\Delta x} \quad (\text{A.10})$$

En introduisant la condition de stabilité de Von Neumann pour la première direction on a :

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{2} \left[\left(1 + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} \right) \exp(\iota k \Delta x) + \left(1 - \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} \right) \exp(-\iota k \Delta x) \right] \quad (\text{A.11})$$

Le critère de stabilité pour cette direction est défini pour

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \left(2 + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} - \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} \right) \cos(k\Delta x) + \iota \left(\frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i+1,j} + \frac{\Delta t}{2\Delta x} f_{i-1,j} \right) \sin(k\Delta x) \quad (\text{A.12})$$

Le schéma de Lax est donc conditionnellement stable pour la première direction.

A.3.2 Seconde direction

$$\frac{P_{i,j+1}^{n+\frac{1}{3}} + P_{i,j-1}^{n+\frac{1}{3}} - 2P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}}}{\Delta t} = \frac{(y_{j+1} - h_i)P_{i,j+1}^{n+\frac{1}{3}} - (y_{j-1} - h_i)P_{i,j-1}^{n+\frac{1}{3}}}{2\Delta y}. \quad (\text{A.13})$$

La condition de Von Neumann pour la deuxième direction donne,

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{j+1} - h_i) \right) \exp(\iota k \Delta x) + \left(1 + \frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{j-1} - h_i) \right) \exp(-\iota k \Delta x) \right]. \quad (\text{A.14})$$

Ainsi, on obtient

$$\begin{aligned} \xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{2} \left[\left(2 - \frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{j+1} - h_i) + \frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{i-1} - h_i) \right) \cos(k\Delta y) \right. \\ \left. - \iota \left(\frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{j+1} - h_i) + \frac{\Delta t}{2\Delta y} (y_{i-1} - h_i) \right) \sin(k\Delta y) \right] \end{aligned} \quad (\text{A.15})$$

Le schéma de Lax est donc conditionnellement stable pour la deuxième direction.

A.3.3 Troisième direction

$$\frac{P_{i+1,j}^{n+\frac{2}{3}} + P_{i-1,j}^{n+\frac{2}{3}} - 2P_{i,j}^{n+1}}{\Delta t} = D \frac{P_{i+1,j}^{n+\frac{2}{3}} - 2P_{i,j}^{n+\frac{2}{3}} + P_{i-1,j}^{n+\frac{2}{3}}}{\Delta x^2}. \quad (\text{A.16})$$

La condition de Von Neumann permet d'écrire,

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \frac{1}{2} \left[\left(1 - \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \right) \exp(\iota k \Delta x) + \left(1 - \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \right) \exp(-\iota k \Delta x) + 2 \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \right]. \quad (\text{A.17})$$

On obtient :

$$\xi^{\frac{1}{3}} = \left(1 - \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \right) \cos(k\Delta x) + \frac{D\Delta t}{\Delta x^2} \quad (\text{A.18})$$

Ce schéma est aussi conditionnellement stable pour la dernière direction.

A.4 Conclusion

La stabilité des schémas de différentiation évoqués n'est pas meilleure que celle du schéma implicite. Ceci a motivé notre choix pour le schéma implicite tout en sachant qu'il constitue un schéma basique couramment utilisé pour la résolution numérique des équations aux dérivées partielles.

Annexe B

Articles publiés en relation directe avec cette thèse

Dans cette annexe, nous présentons les articles publiés qui débouchent directement de cette thèse. Ces articles pourraient sensiblement contenir quelques informations et notamment des publications référencées qui n'apparaissent pas dans ce travail. Il s'agit de :

- 1 S. R. Dtchetgnia Djeundam, R. Yamapi, T. C. Kofane and M. A. Aziz-Alaoui, Deterministic and stochastic bifurcations in the Hindmarsh-Rose neuronal model, **CHAOS**, **23**, **033125(2013)** ; doi : **10.1063/1.4818545**.
- 2 S. R. Dtchetgnia Djeundam, R. Yamapi, G. Filatrella and T. C. Kofane, Stability of the synchronized network of Hindmarsh-Rose neuronal models with nearest and global couplingd, **commun. nonlinear sci. numer. simulat.** **22(2014)** **545-563**
- 3 S. R. Dtchetgnia Djeundam, R. Yamapi, G. Filatrella and T. C. Kofane, Dynamics of disordered network of coupled Hindmarsh-Rose neuronal models, **IJBC**, **Vol. 26**, **No. 3(2016)** **1650048**

Bibliographie

- [1] Futura Santé. Neurone. *Futura-Sciences web site*, 2015.
- [2] Wikitionnaire. étymologie du neurone. *wikipedia*, 2014.
- [3] Françoise Coblenche. Neurosciences et psychanalyse. *Revue française de la psychanalyse*, 2007.
- [4] G. Chapouthier and J.J. Matras. Introduction au fonctionnement du système nerveux (codage et traitement de l'information). *Éditions MEDSI*, 1982.
- [5] Lionel Naccache. Un sujet en soi : Les neurosciences, le talmud et la subjectivité. *Odile Jacob*, 2013.
- [6] 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*, 1952.
- [7] R. FitzHugh. Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophysical Journal*, 1961.
- [8] J. Nagumo, S. Arimoto, and S. Yoshizawa. An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proc IRE*, 1962.
- [9] C. Morris and H. Lecar. Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophysical Journal*, 1981.
- [10] J.L. Hindmarsh and R.M. Rose. A model of the nerve impulse using two first order differential equations. *Nature*, 1982.
- [11] J.L. Hindmarsh and R.M. Rose. Bvp models of nerve membrane (reply to c.ja game). *Nature*, 1982.
- [12] 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*, 1984.
- [13] N.F. Rulkov. Modeling of spiking-bursting neural behavior using two-dimensional map. *Physical Review E*, 2002.
- [14] S. Boccaletti, V. Latora, Y. Moreno, M. Chavez, and D.-U. Hwang. Complex networks : Structure and dynamics. *Physics Reports*, 2006.
- [15] M. Chavez, D.-U. Hwang, and S. Boccaletti. Synchronization processes in complex networks. *Eur. Phys. J. Special Topics*, 2007.
- [16] M. Chen and D. Zhou. Synchronization in uncertain complex networks. *Chaos*, 2006.
- [17] C. P. Li, W. G. Sun, and J. Kurths. Synchronization of complex dynamical networks with time delay. *Physica A*, 2006.
- [18] L. M. Pecora and T. L. Carrol. Synchronization in chaotic systems. *Physics Review Letter*, 1990.

- [19] M. A. Aziz-Alaoui. Synchronization of chaos. *Encyclopedia of mathematical physics.*, 2006.
- [20] I. Belykh, V. Belykh, K. Nevidin, and M. Hasler. Persistent clusters in lattices of coupled nonidentical chaotic systems. *CHAOS*, 2003.
- [21] I. Belykh, V. Belykh, and M. Hasler. Connection graph stability method for synchronized coupled chaotic systems. *Physica D*, 2004.
- [22] M. A. Azziz-Alaoui S. Deriviere. Estimation of attractors and synchronization of generalized lorenz systems. *Dynamics of Continuous, Discrete and Impulsive Systems.*, 2003.
- [23] N. Koshita and J. C. Smith. Neuronal pacemaker for breathing visualized in vivo. *Nature*, 1997.
- [24] L. M. Pecora, T. L. Carroll, A. G. Johnson, D. J. Mar, and J. F. Heagy. Fundamentals of synchronization in chaotic systems, concepts, and applications. *CHAOS*, 1997.
- [25] A. V. Oppenheim, G. W. Wornell, S. H. Isabelle, and K. Cuomo. Signal processing in the context of chaotic signals. *IEEE proceeding of the international conference on acoustic speech and signal processing, New York*, 1992.
- [26] L. J. Kovarev, K. S. Halle, K. Eckert, U. Parlitz, and L. O. Chua. Experimental demonstration of secure communications via chaotic synchronization. *International Journal of Bifurcation and Chaos*, 1992.
- [27] G. Perez and H. A. Cerdeira. Extracting messages masked by chaos. *Physical Review Letter*, 74.
- [28] P. Woafu. Transitions to chaos and synchronization in a nonlinear emitter-receiver system. *Physics Letters A*, 200.
- [29] W. Lauterborn. V. Ahlers, U. Parlitz. Hyperchaotic dynamics and synchronization of external-cavity semiconductor lasers. *Physical Review E*, 1998.
- [30] Y. C. Kouomou, P. Colet, N. Gastaud, and L. Larger. Effect of parameter mismatch on the synchronization of chaotic semiconductor lasers with electro-optical feedback. *Physical Review E*, 2004.
- [31] S. Nakata, T. Miyata, N. Ojima, and K. Yoshikawa. Self-synchronization in coupled salt-water oscillators. *Physica D*, 2001.
- [32] K. Miyakawa and K. Yamada. Synchronization and clustering in globally coupled salt water oscillators. *Physica D*, 2001.
- [33] N. Corson. Dynamique d'un modèle neuronal, synchronisation et complexité. *Thèse de Doctorat, Université du Havre.*, 2009.
- [34] S. G. Ngueteu Mbouna. Synchronization in chains, rings and networks of electromechanical systems. *Ph. D. Thesis, Université de Yaounde I*, 2012.
- [35] A. Aldo Faisal, Luc P. Selen, and Daniel M. Wolpert. Noise in the nervous system. *Nat. Rev. Neurosciences*, 2008.
- [36] H. Berry and B. Cessac. Du chaos dans les neurones. *Pour la science*, 2009.
- [37] R. Paris. Le cerveau. *Matière et Revolution*, 2008.
- [38] Arun V. Holden and Yinshui Fan. Crisis-induced chaos in the rose-hindmarsh model for neuronal activity. *Chaos, Solitons and fractals*, 1992.
- [39] Marius-F. Danca and Qingyun Wang. Synthesizing attractors of hindmarsh-rose neuronal systems. *Nonlinear Dynamics*, 2010.

- [40] N. Corson and M.A. Aziz-Alaoui. Asymptotic dynamics of the slow-fast hindmarsh-rose neuronal system. *Dynamics of continuous and impulsive systems series B : Algorithm and Applications*, 2009.
- [41] J.M. González-Miranda. Complex bifurcation structures in the hindmarsh-rose neuron model. *International Journal of Bifurcation and Chaos.*, 2007.
- [42] S. Tsutji, H. Kawakami, T. Ueta, H. Fujii, and K. Aihara. Bifurcations in two-dimensional hindmarsh-rose type. *International Journal of Bifurcation and Chaos.*, 2007.
- [43] A. Shilnikov and M. Kolomiets. Methods of the qualitative theory for the hindmarsh-rose model : A case study. a tutorial. *International journal of Bifurcation and chaos.*, 2008.
- [44] G. Innocenti, A. Morelli, R. Genesio, and A. Torcini. Dynamical phases of the hindmarsh-rose neuronal model : Studies transition from bursting to spiking chaos. *chaos.*, 2007.
- [45] G. Innocenti and R. Genesio. On the dynamics of chaotic spiking-bursting transition in the hindmarsh-rose neuron. *chaos.*, 2009.
- [46] M. Storace, D. Linaro, and E. de Lange. The hindmarsh-rose neuron model : Bifurcation analysis and piecewise-linear approximations. *chaos.*, 2008.
- [47] P. Julián, A. Desages, and O. Agamennoni. Ieee trans. circuits syst., i : Fundam. theory appl. *IEEE Transactions*, 1999.
- [48] P. Julián, A. Desages, and B. D'Amico. Ieee trans. circuits syst., i : Fundam. theory appl. *IEEE Transactions*, 2000.
- [49] M. Storace, L. Repetto, and M. Parodi. Int. j. circuit theory appl. *Int. J. Circuit Theory Appl.*, 2003.
- [50] M. Storace and O. de Feo. Piecewise-linear approximation of nonlinear dynamical systems. *IEEE Transactions on circuits and systems I : Regular papers.*, 2004.
- [51] M. Storace and F. Bizari. Towards accurate pwl approximations of parameter-dependent nonlinear dynamical systems with equilibria and limit cycles. *IEEE Transactions on circuits and systems I : Regular papers.*, 2007.
- [52] H. sabbagh. Control of chaotic solutions of the hindmarsh-rose equations. *Chaos, solitons and fractals.*, 2000.
- [53] Y. Wang, Z.D. Wang, and W. Wang. Dynamical behaviors of periodical forced hindmarsh-rose neural model : The role of excitability and "intrinsic" stochastic resonance. *Journal of the Physical Society of Japan.*, 2000.
- [54] S. Reinker, E. Pul, and R.M. Mura. Resonance and noise in a stochastic hindmarsh-rose model of thalamic neurons. *Bulletin of Mathematical Biology.*, 2003.
- [55] J.P. Baltanás and J.M. Casado. Noise-induced resonances in the hindmarsh-rose neuronal model. *Physical review E.*, 2002.
- [56] S. Wu, W. Ren, K. He, and Z. Huang. Burst and coherence resonance in rose-hindmarsh model induced by additive noise. *Physical Letters A.*, 2001.
- [57] M.W.S. Sanjaya, M. Mamat, Z. Salleh, and I. Mohd. Bidirectional chaotic synchronization of hindmarsh-rose neuron model. *Applied Mathematical Sciences*, 2011.
- [58] P. Checco, M. Righero, M. Biey, and L. Kocarev. Synchronization in networks of hindmarsh-rose neurons. *IEEE Transactions on Circuits and Systems-II : Express Briefs*, 2008.

- [59] D. Linaro, M. Righero, M. Biey, and M. Storage. Synchronization properties in networks of hindmarsh-rose neurons and their pwl approximations with linear symmetric coupling. *PRIN no. 2006093814 and GENOA university*, 2009.
- [60] N. Corson, M.A. Aziz-Alaoui, R. Ghnemat, S. Balev, and C. Bertelle. Modeling the dynamics of complex interaction systems : from morphogenesis to control. *International Journal of Bifurcation an Chaos.*, 2012.
- [61] Ying Wu, Jianxue Xu, Daihai He, and David J.D. Earn. Generalized synchronization induced by noise and parameter mismatching in hindmarsh-rose neurons. *Chaos, solitons and Fractals.*, 2004.
- [62] Katsuki Katayama and Tsuyochi Horiguchi. Synchronous phenomena of neural network models using hindmarsh-rose equations. *Interdisciplinary Information Sciences.*, 2004.
- [63] Wei Du-Qu and Luo Xia-Shu. Coherence resonance and noise-induced synchronization in hindmars-rose neural network with different topologies. *Commun. Theor. Phys. (Beijing, China).*, 2007.
- [64] Mahdi Jalili. Collective behavior of interacting locally synchronized oscillations in neuronal networks. *Commun Nonlinear Sci Numer Simulat.*, 2012.
- [65] Wei Wang, G. Perez, and Hilda A. Cerdeira. Dynamical behavior of the firings in a coupled neuronal system. *Physical Review E.*, 1993.
- [66] Chun-Hsien Li and Suh-Yuh Yang. Error and attack tolerance of synchronization in hindmarsh-rose neural networks with community structure. *Physical Letters A.*, 2014.
- [67] F.M. Aray, T. Biyikoglu, and J. Jost. Network synchronization : spectral versus statical properties. *Physical D.*, 2006.
- [68] M. Jalili, A. Ajdari Rad, and M. Hasler. Enhancing synchronizability of weighte dynamical networks using betweeness centraly. *Physical rev E.*, 2004.
- [69] J.Lü, X. Yu, G. Chen, and D. Cheng. Characterizing the synchronizability of small word dynamical networks. *IEEE Trans. Circuits Syst. I.*, 2004.
- [70] X. Wang and G. Chen. Synchronization in scale-free dynamical networks : Robutsness and fragility. *IEEE Trans. Circuits Syst. I.*, 2002.
- [71] F.M. Moukam Kakmeni, E.M. Inack, and E.M. Yamakou. Localized nonlinear excitations in diffusive hindmarsh-rose neural network. *Physical Review E.*, 2014.
- [72] M. A. C. Maher, S. P. Deweerth, and M. A. Mahowald. Implementing neural architectures using analog vlsi circuits. *IEEE transactions on circuits and systems.*, 1989.
- [73] M. A. Mahowald and R. J. Douglas. A silicon neuron. *Nature.*, 1991.
- [74] R. Douglas, M. Mahowald, and C. Mead. Neuromorphic analogue vlsi. *Annu. Rev. Neurosci.*, 1995.
- [75] Y. J. Lee, J. Lee, K. K. Kim, Y. B. Kim, and J. Ayer. Low power cmos electronic central pattern generator design for a biomimetic underwater robot. *Neurocomput.*, 2007.
- [76] D. T. Debolt. Application of the hindmarsh-rose neural model in electronic circuits. *Thesis Northeastern University, Boston, Massachusetts*, 2011.
- [77] D. Blustein and J. Ayers. A conserved network for control of arthropod exteroceptive optical flow reflexes during locomotion in proceedings of the 11th international conference on simulation of adaptive behavior : from animals to animals. *Springer-Verlag.*, 2010.

- [78] J. Yu and L. Wang. Design framework and motion control for biomimetic robot fish. *in Intelligent Control. Proceedings of the 2005 IEEE International Symposium on mediterranean conference on control and automation*, 2005.
- [79] K. Lipkin, I. Brown, A. Peck, H. Choset, J. Rembisz, P. Gianfortoni, and A. Naaktgeboren. Differentiable and piecewise differentiable gaits for snake robots. *in Intelligent Robots and Systems, 2007. IROS 2007. IEEE/RSJ International Conference on*, 2007.
- [80] J. Ayers and J. Witting. Biomimetic approaches to the control of underwater walking machines. *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and ENgineering Sciences*, 365, 2007.
- [81] J. H. Witing, J. Ayers, and K. Safak. Development of a biomimetic underwater ambulatory robot : advantages of matching biomimetic control architecture with biomimetic actuators. *SPIE.*, 2000.
- [82] C.-P.-B. Siu and M. Chiao. A microfabricated pdms microbial fuel cell. *Journal of Microelectromechanical systems*, 2008.
- [83] E. Steur, L. Kodde, and H. Nijemeijer. Synchronization of diffusely coupled electronic hindmarsh-rose oscillators. *World Scientific Book 9*6*, 2009.
- [84] Timoléon Crépin Kofane. Systèmes dynamiques et chaos, notes de cours. *Université de Yaoundé I*, 2011.
- [85] R. F. Brown, M. Furi, L. Gorniewicz, and B. Jiang. Handbook of topological fixed point theory. *Springer*, 2005.
- [86] N. Rouche and J. Mawhin. Equations différentielles ordinaires, tome1 : Théorie générale. *Masson*, 1973.
- [87] N. Rouche and J. Mawhin. Equations différentielles ordinaires, tome2 : Stabilité et soutions périodiques. *Masson*, 1973.
- [88] T. Archibald, C. Fraser, and I. Grattan-Guinness. The history of differential equations 1670-1950. *Mathematisches Forschungsinstitut Oberwolfach Report*, 2004.
- [89] L. Pontriaguine. Equations différentielles ordinaires. *Éditions Mir*, 1969.
- [90] I. Coppo and V. Rougier. Le nouveau pendule chaotique, étude détaillée du pendule chaotique. section de poincaré. *e-Article*, 2012.
- [91] Launay Frédéric. étude des systèmes non-linéaires. *Cours Master II, Commande robuste et systèmes nonlinéaires*, 2011.
- [92] Luc Pastur. Systèmes dynamiques, bifurcations. *Université de Paris-Sud*, 2010 - 2011.
- [93] S. Renner and M. Fouchard. Exposants de lyapunov. *L'astronomie dans l'apprentissage des Mathématiques, online*, page 1, 2011.
- [94] Dauce Emmanuel. Exposants de lyapunov. *e-Article*, 2003.
- [95] Ronald F. Fox, Ian R. Gatland, Rajarshi Roy, and Gautam Vemuri. Fast, accurate algorithm for numerical simulation of exponentially correlated colored noise. *Physical Review A*, 1998.
- [96] R. Yamapi, G. Filatrella, M. A. Aziz-Alaoui, and C. Hilda. . *Chaos*, 2012.
- [97] D. E. Knuth. The art of computer programming. *Addison-Wesley Reading*, 1996.
- [98] Luc Pastur. Systèmes dynamiques. *Université de Paris-Sud 11*, 2010 - 2011.
- [99] Jérôme Cardan. Ars magna. *Ars. Magna*, 1545.

- [100] John J. O'Connor and Edmund F. Robertson. Quadratic, cubic and quartic equations. *Mac Tutor History of Mathematics Archive*, 1945.
- [101] Brook Taylor. Methodus incrementorum directa & inversa. *Prop. VII, theo. III, P21*, 1715.
- [102] J. Felong-Ferrand and J-M Arnaudès. Cours de mathématiques (t2 : Analyse). *Bordas*, 1977.
- [103] Eugene M. Izhikevich. Equilibrium. *Scholarpedia*, 2014.
- [104] J. Guckenheimer and P. Holmes. Nonlinear oscillations, dynamical systems and bifurcations of vector fields. *Springer*, 1983.
- [105] E. M. Izhikevich. Dynamical systems in neuroscience : The geometry of excitability and bursting. *The MIT Press, Cambridge, MA*, 2007.
- [106] Yu. A Kuznetsov. Elements of applied bifurcation theory. *Springer, 3rd edition*, 2004.
- [107] Cathérine Beauchemin. L'impact du bruit sur la dynamique d'un neurone. *Département de Physique, Université d'Ottawa*, 2006.
- [108] Ronald F. Fox. Stochastic versions of the hodgkin-huxley equations. *Biophysical Journal*, 1990.
- [109] C. H. Ko and al. Emergence of noise-induced oscillations in the central cicardian pacemaker. *Plos Biology*, 2010.
- [110] E. O. Mazzoni and al. Cicardian pacemaker neurons transmit and modulate visual information to control a rapid behavioral response. *Neuron*, 2005.
- [111] André Longtin. Neuronal noise. *Scholarpedia*, 2013.
- [112] L. Arnold. Random dynamical systems. *Springer, New York*, 1998.
- [113] P. A. Martin. Introduction aux processuss stochastiques en physisque. <http://seminaire-transalpin.in2p3.fr/2006/talks/martin.pdf>, 2006.
- [114] Christophe Ancey. Simulations stochastiques, application aux écoulements géophysiques et à la turbulence. *Ecole polytechnique fédérale de lausanne*, 2005.
- [115] Complex Systems Roadmaps. Systèmes dynamiques aléatoires et bifurcations stochastiques. *e-Article*, 2012.
- [116] A. C. Chamgoué, R. Yamapi, and P. Wofo. Bifurcations in a birhythmic biological system with time-delayed noise. *Nonlinear dynamics*, 2013.
- [117] T. D. Frank. Nonlinear fokker-planck equations, fundamentals and applications, springer series in synergetics. *Springer-verlag, Berlin, Heidelberg*, 2005.
- [118] F. Schmidt. Systèmes dynamiques et incertitudes, thèse de doctorat. *Institut national des sciences appliquées de Lyon*, 2009.
- [119] M. Dehghan. Finite difference procedures for solving a problem arising in modeling and design of certain optoelectronic devices. *Mathematics and computers in simulation*, 2006.
- [120] M. P. Zorzano, H. Mais, and L. Vasquez. Numerical solution of two dimensional fokker-planck equations. *Applied Mathematics and Computation*, 1999.
- [121] V. V. Osipov and E. V. Ponizovskaya. . *Phys. Lett. A*, 1998.
- [122] V. V. Osipov and E. V. Ponizovskaya. . *Phys. Lett. A*, 200.
- [123] René Yamapi. Analyse numérique, notes de cours. *Université de Douala*, 2012-2013.

- [124] W. H. Press, B. P. Flannery, S. A. Teukolsky, and W. T. Vetterling. Numerical recipes in c : The art of scientific computing. *Cambridge University Press, Cambridge*, 1992.
- [125] Y. Wang. Generalized fokker-planck equation with generalized interval probability. *Mech. Syst. Signal Process*, 2013.
- [126] Benjamin Pfeuty. Rôles des synapses électriques dans la synchronisation neuronale : Une étude théorique. *Neuron and Cognition. Université Pierre et Marie Curie- Paris IV*, 2004.
- [127] E. J. Furshpan and D. D. Potter. Transmission at the giant motor synapses of the crayfish. *J. Physiol*, 1959.
- [128] Bennet M. V. and R. S. Zukin. Eletrical coupling and neuronal synchronization in the mammalian brain. *Neuron*, 2004.
- [129] B. W. Connors and M. A. Long. Electrical synapses in the mammmalian brain. *Annu. Rev. Neurodci*, 2004.
- [130] H. Fujii and I. Tsuda. Itinerant dynamics of class 1* neurons coupled by gap junctions, cortical dynamics, eds. erdi, p. esposito, a. marinaro, m. scarpetta, s. lecture notes in computer science. *Springer-Verlag*, 2004.
- [131] W. Singer and C. M. Gray. Visual feature integration and and the temporal correlation hypothesis. *Annu. Rev. Neurosci*, 1995.
- [132] W. Singer. Striving of coherence. *Nature*, 1995.
- [133] I. Tsuda, H. Fujii, S. Tadokoro, and T. Yamaguti. Chaotic itinerancy as a mechanism of irregular changes between synchronization an desynchronization in a neural network. *J. Integr. Neurosci*, 2004.
- [134] C. M. Gray, P. Konig, A. K. Engel, and W. Singer. Oscillatory response in cat visual cortex exhibit inter-columnar sychronization which reflects global stimulus properties. *Nature*, 1989.
- [135] R. J. ELbe and W. C. Koller. Tremor. *John Hopkins University press, Baltimore*, 1990.
- [136] H.-J. Freund. Motor unit and muscle activity in voluntary motor contro. *Physiol. Rev.*, 1983.
- [137] J. Engel and T. A. Pedley. Epilepsy : A comprehensive textbook. *Lippincott-Raven, Philadelphia*, 1975.
- [138] M. Stopfer, S. Bhagavan, B. H. Smith, and G. Laurent. Impaired odour descrimination of desynchronization of odour-encoding neural assemblies. *Nature*, 1997.
- [139] P. Steinmetz, A. Roy, P. J. Fitzgerald, S. S. Hsiao, K. O. Johnson, and E. Niebur. Attention modulates synchronized neuronal firing in primate somatosensory cortex. *Nature*, 2000.
- [140] E. A. Stern D. Jeager and C. J. Wilson. Membrane potential synchrony of simultaneously recorded striatal spiny neurons in vivo. *Nature*, 1998.
- [141] R. C. Elson, A. I. Selverston, R. Huerta, N. F. Rulkov, M. I. Rabinovich, and H. D. I. Abarbanel. Synchronous behaviour of two coupled biological neurons. *Phys. Rev. Letter*, 1998.
- [142] A. Watanabe. The interaction of electrical activity among neurons of lobster cardiac ganglion. *Jap. J. Physiol*, 1958.
- [143] M. V. Bennet, S. M. Crain, and H. Grundfest. Electrophysiology of supramedullary neurons in spheroides maculatus. i. orthodromic and antidromic responses. *J. Gen. Physiol*, 1959.

- [144] D. H. Edwards, S. R. Yeh, and F. B. Krasne. Neuronal coincidence detection by voltage-sensitive electrical synapses. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998.
- [145] d T. H. Bullock K. T. Moortgat a and T. J. Sejnowski. Gap junction effects on precision and frequency of a model pacemaker network. *J. Neurophysiol*, 2000.
- [146] T. P. Norekian. Gaba ergic excitatory synapses and electrical coupling sustain prolonged discharges in the prey capture neural network of clione limacia. *J. Neurosci.*, 1999.
- [147] M. P. Nusbaum and M. P. Beenhakker. A small-systems approach to motor pattern generation. *Nature*, 2002.
- [148] J. J. Sloper. Gap junctions between dendrites in the primate neocortex brain. *Res*, 1972.
- [149] C. Stolelo and R. Llinàs. Specialized membrane junctions between neurons in the vertebrate cerebellar cortex. *J. Cell Biol*, 1972.
- [150] I. Belykh, E. DE Lange, and M. Hasler. Synchronization of bursting neurons : What matters in the network topolgy. *Phys. Rev. Lett.*, 2005.
- [151] R. Yamapi and S. Boccaletti. Active control of the synchronization manifold in a ring of mutually coupled oscillators. *Phys. Lett. A*, 2008.
- [152] L. M. Pecora and T. Carroll. Master stability function for synchronized coupled systems. *Phys. Rev. Lett.*, 1998.
- [153] L. M. Pecora. Synchronization conditions and desynchronization patterns in coupled limit-cycle and chaotic systems. *Phys. Rev. E*, 1998.
- [154] T. Huang, C. Li, W. Yu, and G. Chen. Synchronization of delayed chaotic systems with parameter mismatches by using intermittent linear state feedback. *Nonlinearity*, 2009.
- [155] P. Tass, M. G. Rosenblum, J. Weule, J. Kurths, A. Pikovsky, J. Volkmann, A. Schnitzler, and H. J. Freund. Detection of n :m phase locking from noisy data : application to magnetoencephalography. *Phys. Rev. Lett*, 1998.
- [156] E. M. Shahverdiev, S. Sivaprakasm, and K. A. Shore. Lag synchronization intime-delayed systems. *Phys. Lett. Sect A*, 2002.
- [157] T. Pereira, M.S. Baptista, and J. Kurths. Multi-time-scaling synchronization and information processing in bursting neuron networks. *Eur. Phys. J. Special Topics*, 2007.
- [158] Faculté de médecine-Université Pierre et marie curie. Le système nerveux. les neurones. www.chups.jussieu.fr, 2015.
- [159] A. Arenasa, A. Daz-Guilera, J. Kurths, Y. Moreno, and C. Zhou. Synchronization in complex networks. *Phys. rep.*, 2008.
- [160] J. Sun, E. M. Bolt, and T. Nishikawa. Master stability function for coupled nearly identical dynamical systems. *EPL*, 2009.
- [161] M. V. Ivanchenko, G. Osipov, D. V. Shalfeev, and J. Kurths. Phase synchronization in ensembles of bursting oscillators. *Phys. Rev. Lett.*, 2004.
- [162] J. Mahdi. Synchronizing hindmarsh-rose neurons over newman-watts networks. *Chaos*, 2009.
- [163] Y. Kuramoto. Chemical oscillations, waves and turbulences. *Berlin, Springer*, 1984.
- [164] A. A. Acebron, L. L. Bonilla, C. J. P. Vicente, F. Ritort, and R. Spigler. The kuramoto model : a simple paradigm for synchronization. *Rev. Mod. Phys*, 2005.

- [165] Alexandre Mauroy. Phénomènes dynamiques de synchronisation par couplage impulsif. *Université de Liège, Faculté des sciences appliquées*, 2006-2007.
- [166] Wikipédia. Kuramoto model. *The free encyclopedia*, 2011.
- [167] K. Wiesenfeld, P. Colet, and S. H. Strogatz. Synchronization transitions in a disordered josephson series array. *Phys. Rev. Lett.*, 1996.
- [168] K. Wiesenfeld, P. Colet, and S. H. Strogatz. Frequency locking in josephson arrays : connection with the kuramoto model. *Phys. Rev. E*, 1998.
- [169] G. Filatrella, N.F. Pedersen, and C. J. Lobb P. Barbara. Synchronization of underdamped josephson-junction arrays. *Eur. Phys. J. B.*, 2003.
- [170] R. Yamapi, H. G. Enjieu Kadji, and G. Filatrella. Stability of the synchronisation manifold in nearest neighbors non identical van der pol-like oscillators. *Nonlinear Dyn.*, 2010.
- [171] M. Dhamala and K. Wiesenfeld. Generalized stability law for josephson series arrays. *Phys. Lett. A*, 2002.
- [172] Li Fan, Liu Qirui, Guo Haiyan, Zhao Yehua, Tang Jun, and Ma Jun. Simulating the electric activity of fitzhugh-nagumo neuron by using josephson junction model. *Nonlinear Dyn.*, 2012.
- [173] J. J. Torres, P. L. Garrido, J. M. Cortes, F. Ramos, and M. A. Mu noz. Effects of static and dynamic disorder on the performance of neural automata onset using artificial neural network. *Elsevier, Biophysical Chemistry*, 2005.
- [174] C. Par and L. L. Rubchinsky M. R. Worth. Neural dynamics in parkinsonian brain : boundary between synchronized and nonsynchronized dynamics. *Phys. Rev. E*, 2011.
- [175] F. Mormann, T. Kreuz, R. Andrzejak, D. Peter, K. Lehnertz, and C. Elger. Epileptic seizures are preceded by a decrease in synchronization. *Epilepsy Res*, 2003.
- [176] A. T. Winfree. Biological rythms and the behaviors of population of coupled oscillators. *J. Theor. Biol.*, 1967.
- [177] M. I. Rabinovich, P. Varona, A. I. Selverston, and D. I. H. Abarbanel. Dynamical principles in neurosciences. *Rev. Mod. Phys.*, 2006.
- [178] J. N. Sanes and J. P. Donoghue. Oscillations in local fields potentials of the primate motor cortex during voluntary movement. *Proc. Natl. Acad. sci. USA*, 1993.
- [179] A. Schnitzler and J. Gross. Normal and pathological oscillatory communication in the brain.. *Nat. Rev. Neurosci.*, 2005.
- [180] O. Shefi, I. Golding, R. Segev, E. Ben-Jacob, and A. Ayali. Morphological characterization of in vitro neuronal networks. *Phys. rev E.*, 2002.
- [181] L. Pantic, J. J. Torres, H. J. Kappen, and S. C. A. M. Gielen. Associative memory with dynamic synapses. *Neural Comput.*, 2002.
- [182] H. A. Tanaka, A. J. Lichtenberg, and S. Oishi. Self-synchronisation of coupled oscillators with hysteretic responses. *Physica D*, 1997.
- [183] H. A. Tanaka, A. J. Lichtenberg, and S. Oishi. First order phase transition resulting from finite inertia in coupled oscillator systems. *Phys. Rev. Lett*, 1997.
- [184] G. Filatrella, N.F. Pedersen, and K. Wiesenfeld. Generalized coupling in the kuramoto model. *Phys. Rev. E*, 2007.

- [185] F. Giannuzi, D. Marinazzo, G. Nardulli, M. Pellicoro, and S. Stramagli. Phase diagram of a generalized winfree model. *Phys. Rev. E*, 2007.
- [186] J. Cao, Z. Wang, and Y. Sun. Synchronization in array of linearly stochastically coupled networks with time delays. *Physica A*, 2009.
- [187] G. Wainrib M., Thieulen, and K. Pakdaman. Reduction of stochastic conductance-based neuron models with time-scales separation. *Journal of computational Neurosciences*, 2011.
- [188] J. J. Collins, T. T. Imhof, and P. Grigg. Noise-mediated enhancements and decrements in human tactile sensation. *Phys. Rev. E.*, 1997.
- [189] C. J. Tessone. Synchronization and collective effects in extended stochastic system, tesi doctoral. *Universitat de les illes Balears, departament de Física*, 2006.
- [190] Grillner and Zangger. On the central generation of locomotion in the low spinal cat. *Stockholm, Suède*, 1979.
- [191] G. M. sherpher. Neurobiology. *Oxford University Press*, 1994.
- [192] J. T. Buchanan and S. Grillner. Newly identified "glutamate interneurons" and their role in locomotion in the lamprey spinal cord. *Science*, 1987.
- [193] S. Rossignol, H. Barbeau, and C. Julien. Locomotion of the adult chronic spinal cat and its modification by monoaminergic agonists. in : Development and plasticity of the mammalian spinal cord. *Fidia Research, Series 111. Liviana Press, Padova*, 1986.
- [194] J. R. Cazalets and S. Bertrand. Coupling between lumbar and sacral motor networks in the neonatal rat spinal cord. *eur. J. Neurosci.*, 2000.
- [195] Sylvain Lavoie et Réjean Dubuc. Le contrôle de la locomotion. <http://dubreserv.physio.umontreal.ca/kin2000/locomotion>, 2011.
- [196] F. Delcomyn. A neural basis of rhythmic behavior in animals. *Science*,), 1980.
- [197] A. I. Selverston. A neural infrastructure for rhythmic motor patterns. *Cellular and Molecular Neurobiology*, 2005.
- [198] A. Selverston, M. Rabinovich, R. Huerta, T. Novotny, R. Levi, Y. Axshavky, A. Volkovsky, T. Ayers, and R. Pinto. Biomimetic central pattern generators for robotics and prosthetics, in robotics and biomimetics. *ROBIO, IEEE International conference on*, 2004.
- [199] R. P. Pinto, P. Varona A. R. Volkovskii, A. Szucs, D. I. Abardanel, and M. I. Rabinovich. Synchronous behavior of two coupled electronic neurons. *Physical Review E*, 2000.
- [200] J. Ayers. Chapter 13 : Architectures for adaptative behavior in biomimetic underwter robot, biomechanisms of swimming and flying, n. kato, j. ayers, j. morikawa, h. tokyo. *Springer-Verlag*, 2002.
- [201] A. Clymer. The mathematical analog computers of hannibal ford and william newwel. *Annals of the history of computing, IEEE*, 1993.
- [202] J. Blum. Introduction to analog computation. *Harcourt, Brace and World*, 1969.
- [203] T. Stout. Analog or digital computer for process control? *Automatic control, IRE Transactions on*, 1957.
- [204] V. Douence. Circuits et systèmes de modélisation analogique de neurones biologiques. *Thèse de doctorat Université de Bordeaux 1, France*, 2000.
- [205] G. J. Augustine, D. Fitzpatrick, and D. Purves. Neuroscience. *Sinauer Associates*, 2004.

-
- [206] B. Nana and P. Wofo. Synchronization in a ring of four mutually coupled van der pol oscillators : Theory and experiment. *Physical Review E*, 2006.
- [207] D. Terman. The transition from bursting to continuous spiking in an excitable membrane model. *J. Nonlin. Sci.*, 1992.
- [208] J. Qiuju and C. Zengqiang. Coupled network synchronization of non-identical hindmarsh-rose model. In : *Proceedings of international conference on modelling identification and control, Shanghai, China*, 2011.
- [209] P. Barbara, A. B. Cowthorne, S. V. Shitov, and C. J. Lobb. Stimulated emission and amplification in josephson junction arrays. *Phys. Rev. Lett.*, 1999.
- [210] H. Brusselbach, D. Cris Jones, M. S. Mangir, M. Minden, and J. L. Rogers. Self-organized coherence in fiber laser arrays. *Opt. Lett.*, 2005.
- [211] S. H. Strogatz, D. M. Abrams, A. Mc Robie, B. Eckhardt, and E. Ott. . *Nature (London)*, 2005.
- [212] A. S. Landsberg, Y. Braiman, and K. Weisenfeld. Effect of disorder on synchronisation in prototype 2-dimensional josephson arrays. *Phys. Rev. B*, 1995.
- [213] Okyu Kwon, H. H. Jo, and H. T. Moon. The effect of spatially correlated noise on coherence resonance in a network of excitable cells. *arXiv :Cond-mat 050621v1*, 2005.