
ÉTUDE DU PREMIER MODÈLE DE HINDMARSH-ROSE

Vincent Matthys, Maureen Muscat et Mariène Wan

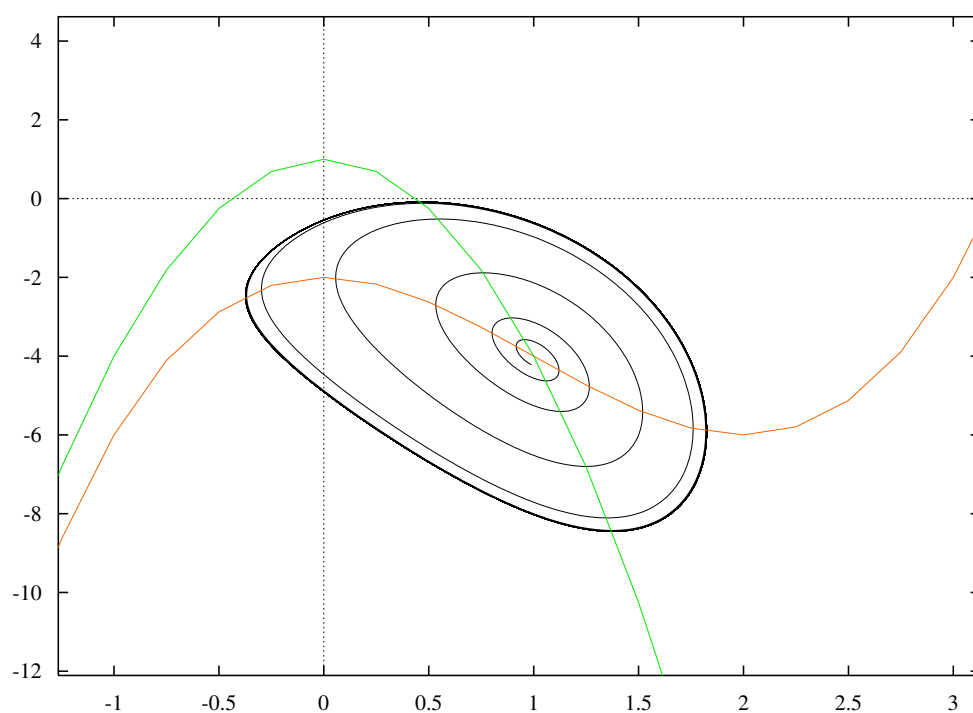


FIGURE 1 – Plan de phase, avec les nullclines en couleurs et une solution en noir avec $I = 2$ et $c = 2$

Etude du modèle Hindmarsh-Rose

Table des matières

1	Introduction historique	3
2	Etude théorique	3
a	Recherche des nullclines	3
a.1	Résolution par la méthode de Cardan	3
a.1.1	$\Delta_1 > 0$	4
a.1.2	$\Delta_1 = 0$	5
a.1.3	$\Delta_1 < 0$	5
a.2	Résultats	6
b	Stabilité et bifurcations	7
b.1	Matrice Jacobienne du système	7
b.2	Expression des valeurs propres	8
b.3	Condition pour avoir des valeurs propres complexes conjuguées	8
b.4	Condition algébrique pour une bifurcation pli	8
b.4.1	Interprétation avec le diagramme de bifurcation $v_0 = f(I_{ap})$	9
b.4.2	Interprétation avec le diagramme de bifurcation $I_{ap} = f(v_0)$	10
b.5	Condition algébrique pour une bifurcation de Hopf	10
b.6	Résumé des stabilités et des bifurcations	11
3	Simulations numériques	14
a	Pour $c = 2$	14
a.1	Simulations pour I_{ap} entre -2 et 10	14
a.1.1	I_{ap} entre -2 et -1	14
a.1.2	À $I_{ap} = -1$	14
a.1.3	I_{ap} entre -1 et -0.5672	14
a.1.4	I_{ap} entre -0.5672 et 0.185	15
a.1.5	À $I_{ap} \approx 0.185$	15
a.1.6	I_{ap} entre 0.185 et 7.9	15
a.1.7	I_{ap} entre 7.9001 et 10	16
a.2	Résumé pour $c = 2$	17
b	Pour $c = 1$	18
b.1	Simulations numériques pour I_{ap} entre -2 et 10	18
b.1.1	Pour I_{ap} entre -2 et -1	18
b.1.2	À $I_{ap} = -1$	18
b.1.3	Pour I_{ap} entre -1 et -0.9265	18
b.1.4	Pour I_{ap} entre -0.9265 et -0.8161	19
b.1.5	À $I_{ap} \approx -0.8161$	19
b.1.6	Pour I_{ap} entre -0.8161 et -0.08560	20
b.1.7	À $I_{ap} \approx -0.08560$	20
b.1.8	Pour I_{ap} entre -0.08560 et 0.1852	21
b.1.9	À $I_{ap} \approx 0.1852$	21
b.1.10	Pour I_{ap} entre 0.1852 et 10	22
b.2	Résumé pour $c = 1$	22
4	Système à 3D et bursting	23
a	Obtention du bursting	23
b	Influence de c sur le type de bursting	25
c	Transition entre $c = 2$ et $c = 1$	27

1 Introduction historique

Plusieurs simplifications au modèle de Hodgkin-Huxley (1) ont été proposées, de par sa complexité en termes d'équations et de paramètres, afin de pouvoir intégrer un tel modèle lors de la modélisation de réseaux de neurones. Fitzhugh a proposé un modèle (2) à deux équations pour le système lent qui ne peut cependant pas avoir une largeur de potentiel d'action très différente de la durée de la phase quiescente. Pour y remédier, Hindmarsh et Rose ont introduit cette flexibilité (3) en dessinant dans le plan de phase des nullclines très voisines autour d'une bifurcation pli.

2 Etude théorique

$$\begin{cases} v'(t) = \frac{w - v^3 + 3v^2 + I_{ap}}{c} = f(v, w) \\ w'(t) = 1 - 5v^2 - w = g(v, w) \end{cases} \quad \text{avec } c \neq 0 \quad (1)$$

a Recherche des nullclines

Recherche des nullclines :

$$\begin{aligned} \text{Nullcline pour } v : v' &= 0 & \Leftrightarrow w &= v^3 - 3v^2 - I_{ap} \\ \text{Nullcline pour } w : w' &= 0 & \Leftrightarrow w &= 1 - 5v^2 \end{aligned}$$

La nullcline de v est de forme **cubique**.

La nullcline de w est une **parabole**.

Les **points stationnaires** sont les points à l'intersection des deux nullclines, c'est-à-dire les points dans le plan de phase dont le vecteur tangent a ses deux composantes nulles. Nous résolvons :

$$\begin{aligned} v^3 - 3v^2 - I_{ap} &= 1 - 5v^2 \\ v^3 + 2v^2 - I_{ap} - 1 &= 0 \end{aligned} \quad (2)$$

a.1 Résolution par la méthode de Cardan

On peut réécrire 2 sous la forme suivante :

$$av^3 + bv^2 + cv + d = 0$$

Où $a = 1$, $b = 2$, $c = 0$ et $d = -(I_{ap} + 1)$. Et d'après la méthode de Cardan, le changement de variable se fait selon la formule :

$$v = t - \frac{b}{3a}$$

On pose alors $v = t - \frac{2}{3}$ et on obtient l'équation suivante :

$$\begin{aligned} \left(t - \frac{2}{3}\right) \left(t^2 - \frac{4}{3}t + \frac{4}{9}\right) + 2t^2 - \frac{8}{3}t + \frac{8}{9} - 1 - I_{ap} &= 0 \\ t^3 - 2t^2 + \frac{4}{9}t + \frac{8}{9}t - \frac{8}{27} + 2t^2 - \frac{8}{3}t + \frac{8}{9} - 1 - I_{ap} &= 0 \\ t^3 - \frac{4}{3}t - \frac{11}{27} - I_{ap} &= 0 \end{aligned} \quad (3)$$

On peut alors résoudre l'équation 3 par la méthode de Cardan :

$$\begin{aligned}
\Delta_1 &= - \left(- \left(\frac{11}{27} + I_{ap} \right) \right)^2 - \frac{4}{27} \left(- \frac{4}{3} \right)^3 \\
\Delta_1 &= - \frac{121}{729} - \frac{22}{27} I_{ap} - I_{ap}^2 + \frac{4}{27} \frac{64}{27} \\
\Delta_1 &= - I_{ap}^2 - \frac{22}{27} I_{ap} + \frac{5}{27} \\
\Delta_1 &= - (I_{ap} + 1) \left(I_{ap} - \frac{5}{27} \right)
\end{aligned} \tag{4}$$

Suivant cette méthode :

- Si $\Delta_1 > 0$, alors il y a trois solutions réelles distinctes.
- Si $\Delta_1 = 0$, alors il y a deux solutions réelles dont une solution double.
- Si $\Delta_1 < 0$, alors une solution est réelle et les deux autres sont complexes conjuguées.

On utilisera à profit la notation trigonométrique des solutions réelles telle que présentée par la littérature.

a.1.1 $\Delta_1 > 0$ L'équation possède trois solutions réelles distinctes.

En repartant de 3, et en posant $t = u \cos(\theta)$ il vient :

$$u^3 \cos^3(\theta) - \frac{4}{3} u \cos(\theta) - \left(\frac{11}{27} + I_{ap} \right) = 0 \tag{5}$$

L'idée est de choisir u pour se ramener à la relation : $4 \cos^3(\theta) - 3 \cos(\theta) - \cos(3\theta) = 0$, démontrée ci-après :

$$\begin{aligned}
\cos(3\theta) &= \cos(2\theta + \theta) \\
&= \cos(2\theta) \cos(\theta) - \sin(2\theta) \sin(\theta) \\
&= (2 \cos^2(\theta) - 1) \cos(\theta) - 2 \sin(\theta) \cos(\theta) \sin(\theta) \\
&= 2 \cos^3(\theta) - \cos(\theta) - 2 \cos(\theta) (1 - \cos^2(\theta)) \\
&= 2 \cos^3(\theta) - \cos(\theta) - 2 \cos(\theta) + 2 \cos^3(\theta) \\
&= 4 \cos^3(\theta) - 3 \cos(\theta)
\end{aligned}$$

En divisant 5 par u^3 puis en posant $u = \frac{4}{3}$:

$$\begin{aligned}
\cos^3(\theta) - \frac{\left(\frac{4}{3}\right)^2}{\left(\frac{4}{3}\right)^3} \cos(\theta) - \frac{\frac{11}{27} + I_{ap}}{\left(\frac{4}{3}\right)^3} &= 0 \\
\cos^3(\theta) - \frac{3}{4} \cos(\theta) - \frac{\frac{11}{27} + I_{ap}}{\left(\frac{4}{3}\right)^3} &= 0 \\
4 \cos^3(\theta) - 3 \cos(\theta) - \frac{27}{16} \left(\frac{11}{27} + I_{ap} \right) &= 0 \quad \text{en multipliant par 4}
\end{aligned}$$

On reconnaît alors l'identité trigonométrique souhaitée et il reste :

$$\cos(3\theta) = \frac{11 + 27 I_{ap}}{16} \tag{6}$$

Or étant dans le cas $\Delta_1 > 0$, on a $-1 < I_{ap} < \frac{5}{27}$, donc $-1 < \frac{11+27I_{ap}}{16} < 1$. On peut donc résoudre 6 sur un intervalle de 2π à l'aide de arccos et on a 3 solutions :

$$\begin{aligned}\theta_1 &= \frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) \\ \theta_2 &= \frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{2\pi}{3} \\ \theta_3 &= \frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{4\pi}{3}\end{aligned}$$

En remontant à l'expression des t correspondant, il vient :

$$\begin{aligned}t_1 &= u \cos(\theta_1) = \frac{4}{3} \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right)\right) \\ t_2 &= u \cos(\theta_2) = \frac{4}{3} \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{2\pi}{3}\right) \\ t_3 &= u \cos(\theta_3) = \frac{4}{3} \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{4\pi}{3}\right)\end{aligned}$$

Soit les solutions en v suivantes, en accord avec (4) page 734 :

$$v_1 = t_1 - \frac{2}{3} = \frac{2}{3} \left(2 \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right)\right) - 1 \right) \quad (7)$$

$$v_2 = t_2 - \frac{2}{3} = \frac{2}{3} \left(2 \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{2\pi}{3}\right) - 1 \right) \quad (8)$$

$$v_3 = t_3 - \frac{2}{3} = \frac{2}{3} \left(2 \cos\left(\frac{1}{3} \arccos\left(\frac{11 + 27I_{ap}}{16}\right) + \frac{4\pi}{3}\right) - 1 \right) \quad (9)$$

a.1.2 $\Delta_1 = 0$ L'équation possède alors deux solutions réelles, une simple (t_1) et une double (t_2) :

$$\begin{cases} t_1 = \frac{3q}{p} \\ t_2 = \frac{-3q}{2p} \end{cases} \text{ avec : } p = -\frac{4}{3} \text{ et } q = -\left(\frac{11}{27} + I_{ap}\right)$$

Soit les solutions en v suivantes :

$$v_1 = t_1 - \frac{2}{3} = \frac{-3(\frac{11}{27} + I_{ap})}{-\frac{4}{3}} - \frac{2}{3} = \frac{9}{4} \left(\frac{1}{9} + I_{ap} \right) \quad (10)$$

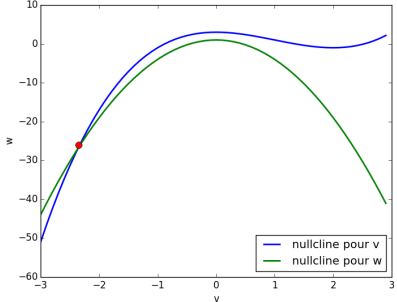
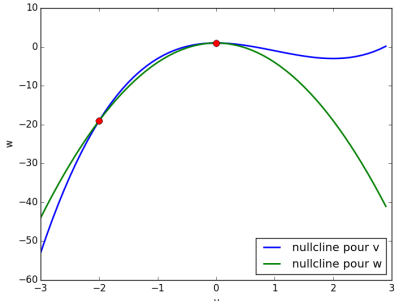
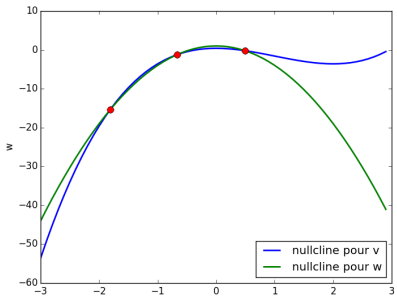
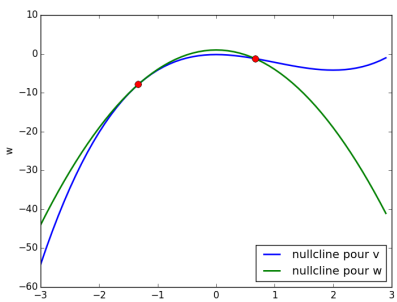
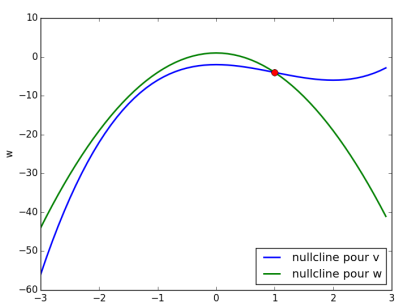
$$v_2 = t_2 - \frac{2}{3} = \frac{3(\frac{11}{27} + I_{ap})}{-2\frac{4}{3}} - \frac{2}{3} = -\frac{9}{8} (1 + I_{ap}) \quad (11)$$

a.1.3 $\Delta_1 < 0$ L'équation possède alors une solution réelle et deux solutions complexes :
La solution réelle en v , d'après (5), avec $p = -\frac{4}{3}$ et $q = -\left(\frac{11}{27} + I_{ap}\right)$:

$$\begin{aligned}v_1 &= -2 \frac{|q|}{q} \sqrt{-\frac{p}{3}} \cosh\left(\frac{1}{3} \cosh\left(-\frac{3q}{2p} \sqrt{-\frac{3}{p}}\right)\right) - \frac{2}{3} \\ &= \frac{2}{3} \left(2 \frac{\left| -\left(\frac{11}{27} + I_{ap}\right) \right|}{\left(\frac{11}{27} + I_{ap}\right)} \cosh\left(\frac{1}{3} \cosh\left(\frac{27}{16} \left| -\left(\frac{11}{27} + I_{ap}\right) \right| \right)\right) - 1 \right) \end{aligned} \quad (12)$$

a.2 Résultats

L'équation 2 à 1, 2 ou 3 solution selon la valeur de I_{ap} .

Valeur de I_{ap}	Δ_1	Nombre de points stationnaires	Nullclines
$I_{ap} < -1$	$\Delta_1 < 0$	1	
$I_{ap} = -1$	$\Delta_1 = 0$	2	
$-1 < I_{ap} < 5/27$	$\Delta_1 > 0$	3	
$I_{ap} = 5/27$	$\Delta_1 = 0$	2	
$I_{ap} > 5/27$	$\Delta_1 < 0$	1	

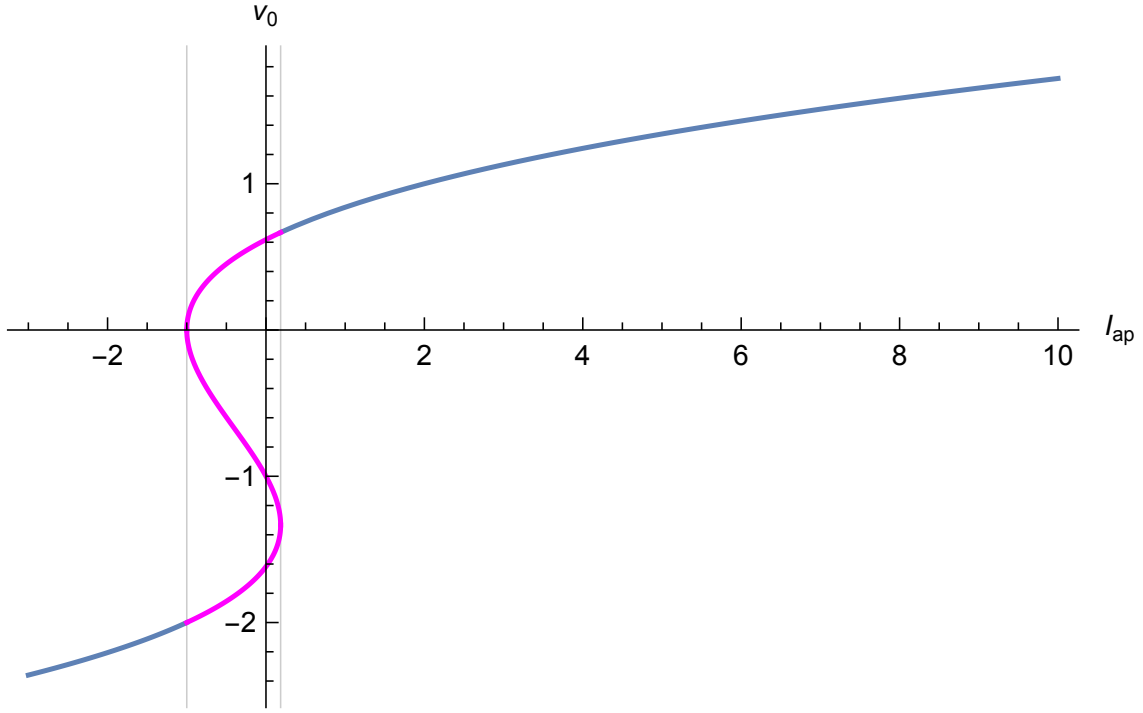


FIGURE 2 – Branches de points stationnaires par la méthode de Cardan

b Stabilité et bifurcations

b.1 Matrice Jacobienne du système

$$J(v, w) = \begin{pmatrix} \frac{\partial f}{\partial v}(v, w) & \frac{\partial f}{\partial w}(v, w) \\ \frac{\partial g}{\partial v}(v, w) & \frac{\partial g}{\partial w}(v, w) \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \frac{-3v}{c}(v-2) & \frac{1}{c} \\ -10v & -1 \end{pmatrix} = J(v)$$

Matrice jacobienne en un point $(v_0; w_0)$

$$\begin{aligned} \det \begin{pmatrix} \frac{-3v_0}{c}(v_0-2) - \lambda & \frac{1}{c} \\ -10v_0 & -1 - \lambda \end{pmatrix} &= \lambda^2 - \text{Tr}(J(v_0))\lambda + \det(J(v_0)) \\ &= \lambda^2 + \left(\frac{3v_0}{c}(v_0-2) + 1 \right) \lambda + \frac{v_0}{c}(4 + 3v_0) \\ &= \lambda^2 + \left(\frac{3}{c}v_0^2 - \frac{6}{c}v_0 + 1 \right) \lambda + \left(\frac{3}{c}v_0^2 + \frac{4}{c}v_0 \right) \end{aligned}$$

On distingue différents cas de stabilité en fonction du signe de $\det(J(v_0))$ et de $\text{Tr}(J(v_0))$.

Le discriminant réduit de $\text{Tr}(J(v_0)) = 0$ est $\Delta' = \left(\frac{3}{c}\right)^2 - \frac{3}{c} = \frac{3}{c}\left(\frac{3}{c} - 1\right)$. Si $c < 3$ alors $\Delta' > 0$ et $\text{Tr}(J(v_0)) = 0$ admet deux racines réelles données par :

$$x_{Tr+} = \frac{\frac{3}{c} + \sqrt{\frac{3}{c}\left(\frac{3}{c} - 1\right)}}{\frac{3}{c}} = 1 + \sqrt{1 - \frac{c}{3}} \quad \text{et} \quad x_{Tr-} = 1 - \sqrt{1 - \frac{c}{3}} \quad (13)$$

De plus $\det(J(v_0)) = \frac{v_0}{c}(3v_0 + 4) = 0$ admet 2 racines réelles :

$$x_{Det+} = 0 \quad \text{et} \quad x_{Det-} = -\frac{4}{3} \quad (14)$$

b.2 Expression des valeurs propres

$$\Delta = \left(\frac{3v_0}{c}(v_0 - 2) + 1 \right)^2 - 4 \frac{v_0}{c}(4 + 3v_0) = \frac{9v_0^4}{c^2} - \frac{36v_0^3}{c^2} + \frac{6}{c} \left(\frac{6}{c} - 1 \right) v_0^2 - \frac{28v_0}{c} + 1$$

$$\text{Pour } \Delta > 0 \quad \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(- \left(\frac{3v_0}{c}(v_0 - 2) + 1 \right) \pm \sqrt{\left(\frac{3v_0}{c}(v_0 - 2) + 1 \right)^2 - 4 \left(\frac{3}{c}v_0^2 + \frac{4}{c}v_0 \right)} \right)$$

$$\text{Pour } \Delta = 0 \quad \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(\frac{3v_0}{c}(2 - v_0) - 1 \right)$$

$$\text{Pour } \Delta < 0 \quad \lambda_{\pm} = \frac{1}{2} \left(- \left(\frac{3v_0}{c}(v_0 - 2) + 1 \right) \pm i \sqrt{4 \left(\frac{3}{c}v_0^2 + \frac{4}{c}v_0 \right) - \left(\frac{3v_0}{c}(v_0 - 2) + 1 \right)^2} \right)$$

b.3 Condition pour avoir des valeurs propres complexes conjuguées

Les conditions pour avoir des valeurs propres complexes conjuguées :

$$\begin{aligned} \Delta &< 0 \\ \frac{9v_0^4}{c^2} - \frac{36v_0^3}{c^2} + \frac{6}{c} \left(\frac{6}{c} - 1 \right) v_0^2 - \frac{28v_0}{c} + 1 &< 0 \end{aligned} \tag{15}$$

b.4 Condition algébrique pour une bifurcation pli

Pour avoir une bifurcation pli ou col-noeud, il faut que le produit des valeurs propres s'annule au point de bifurcation, puisque l'une des valeurs propres s'annule. Il faut donc que le déterminant de la Jacobienne (le produit des valeurs propres) s'annule et change de signe. Le déterminant est égal à $\frac{v_0}{c}(3v_0 + 4)$. Ce dernier s'annule et change de signe pour des points stationnaires en $v_0 = 0$ et $v_0 = -\frac{4}{3}$. D'après 2, cela correspond respectivement à des I_{ap} de -1 et $\frac{5}{27}$.

L'annulation d'une des deux valeurs propres est nécessaire au point de bifurcation, mais elle ne suffit peut-être pas à distinguer la bifurcation pli des bifurcations transcritique et fourche.

Nous pouvons regarder le diagramme de bifurcation sous deux angles différents, soit $I_{ap} = f(v_0)$, soit $v_0 = f(I_{ap})$. À partir de ces 2 visions nous allons prouver qu'il y a apparitions d'un point stationnaire, puis de 2 points stationnaires sur des branches distinctes du point déjà existant.

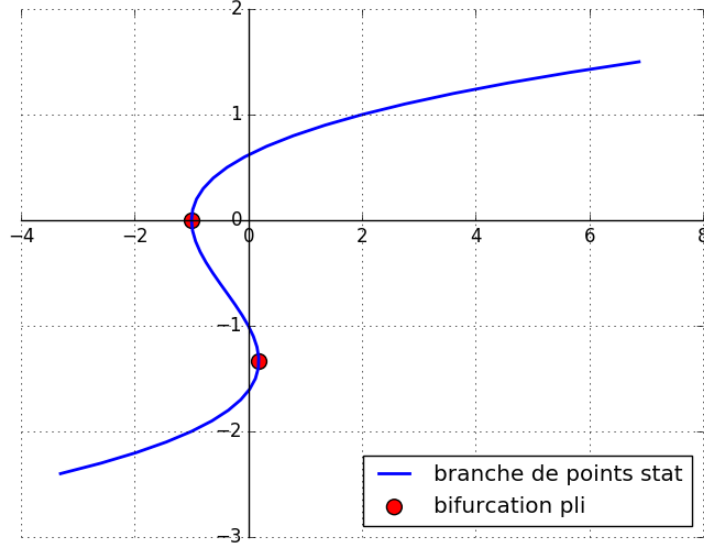


FIGURE 3 – Bifurcation pli sur le diagramme de bifurcation $v_0 = f(I_{ap})$

b.4.1 Interprétation avec le diagramme de bifurcation $v_0 = f(I_{ap})$ Pour une bifurcation pli, on a l'apparition d'un point stationnaire au point de bifurcation, puis de deux points stationnaires de stabilité opposé dont un col. Cependant, on a toujours au moins un point stationnaire. La question revient alors à savoir si les branches de points stationnaires nouvelles apparaissent (branches 7, 8, 9) dans la continuité ou non de la branche actuelle (quand $\Delta < 0$, branche 12). Une condition suffisante pour déterminer, en $I_{ap} = -1$ ou $\frac{5}{27}$, l'emplacement des nouvelles branches apparaissantes par rapport à l'ancienne est comparer leur limite. Si deux nouvelles branches apparaissent sans être dans la continuité de la branche 12, alors il y a bifurcation pli.

- en $I_{ap} = -1$ à droite de la branche stationnaire 12 avec $\Delta_1 < 0$ et à gauche avec des nouvelles branches stationnaires 7, 8, 9 avec $\Delta_1 > 0$

$$\sum_{i=7}^9 \mathbb{1}_{\lim_{\substack{I_{ap} \rightarrow -1 \\ I_{ap} < -1}} v_{1,12}(I_{ap}), \lim_{\substack{I_{ap} \rightarrow -1 \\ I_{ap} > -1}} v_{1,i}(I_{ap}) = 1}$$

- en $I_{ap} = \frac{5}{27}$ à droite des branches stationnaires 7, 8, 9 avec $\Delta_1 > 0$ et à gauche de l'unique branche 12 avec $\Delta_1 < 0$

$$\sum_{i=7}^9 \mathbb{1}_{\lim_{\substack{I_{ap} \rightarrow \frac{5}{27} \\ I_{ap} < \frac{5}{27}}} v_{1,i}(I_{ap}), \lim_{\substack{I_{ap} \rightarrow \frac{5}{27} \\ I_{ap} > \frac{5}{27}}} v_{1,12}(I_{ap}) = 1}$$

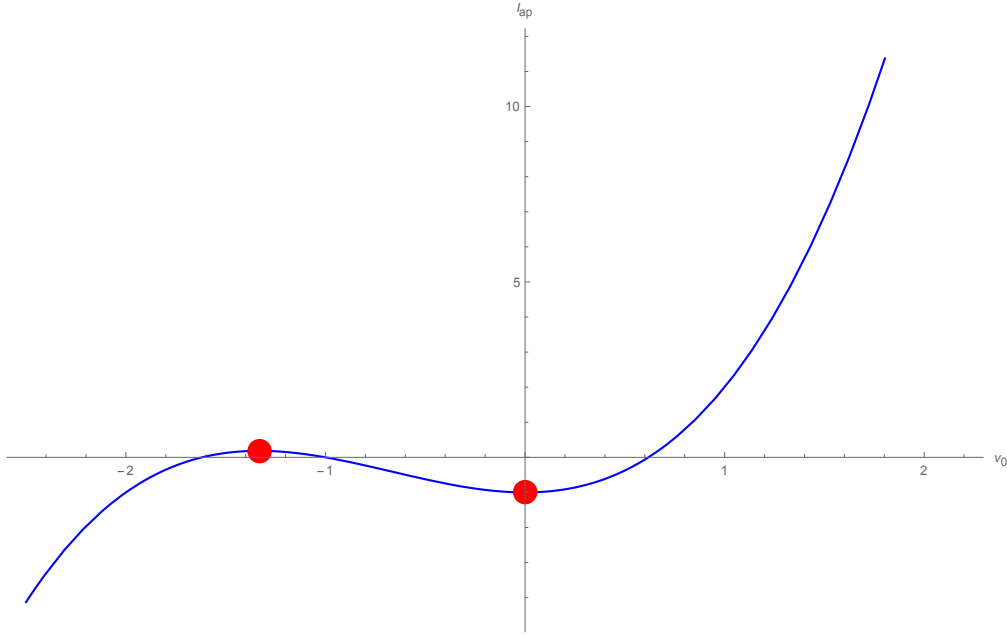


FIGURE 4 – Bifurcation pli sur le diagramme de bifurcation $I_{ap} = f(v_0)$

b.4.2 Interprétation avec le diagramme de bifurcation $I_{ap} = f(v_0)$ Les branches de points stationnaires restent les mêmes que l'on représente $v_0 = f(I_{ap})$ ou $I_{ap} = f(v_0)$. Dans cette dernière représentation, les points de bifurcation pli correspondent à des extrema locaux de la fonction $f : v \mapsto v_0^3 + 2v_0^2 - 1 = I_{ap}$.

$$\begin{aligned} \frac{df}{dv_0} &= 0 && \text{Extremum local} \\ 3v_0^2 + 4v_0 &= 0 \\ v_0(3v_0 + 4) &= 0 \end{aligned}$$

Les extrema locaux, et donc les points de bifurcation pli, correspondent à des valeurs de $v_0 = 0$ et $v_0 = -\frac{4}{3}$. Ces valeurs correspondent aux racines (équation 14) du déterminant de la jacobienne du système. Pour ces valeurs de v_0 , l'une des deux valeurs propre s'annule. Ainsi, la condition algébrique pour avoir une bifurcation pli sur les valeurs propres de la jacobienne du système est la suivante :

$$\begin{aligned} \text{Bifurcation pli} &\Leftrightarrow \text{Une des valeurs propres de la jacobienne s'annule} \\ &\Leftrightarrow v_0 = 0 \quad \text{ou} \quad v_0 = -\frac{4}{3} \end{aligned} \tag{16}$$

b.5 Condition algébrique pour une bifurcation de Hopf

Pour avoir une bifurcation de Hopf, il faut nécessairement un point stationnaire qui soit un foyer. Pour avoir un foyer en un point v_0 , il faut que $\Delta < 0$, c'est-à-dire que l'inéquation 15 doit être respectée. De plus, une bifurcation de Hopf ne peut avoir lieu que lors de la transition d'un foyer stable à un foyer instable. Les conditions algébriques pour une bifurcation de Hopf

en un point v_H sont les suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{ll} v < v_H & \text{foyer stable ou instable} \\ v > v_H & \text{foyer de stabilité opposée} \\ \frac{dRe(\lambda)}{dI_{ap}} \Big|_{v_H} \neq 0 & \Leftrightarrow \frac{d\left(\frac{3v_0}{2c}((2-v_0)-1)\right)}{dI_{ap}} \Big|_{v_H} \neq 0 \end{array} \right. \quad (17)$$

b.6 Résumé des stabilités et des bifurcations

D'après les équations 13 et 14, et à l'aide du théorème de Hartman-Grobman, on peut déduire la nature des points d'équilibre dans les deux tableaux 1 et 2. A l'aide des conditions de bifurcation pli 16 et de Hopf 17, validées pour certaines valeurs de v_0 , on a alors le résumé suivant pour $c = 1$ et $c = 2$.

Ces résultats théoriques ont été validés à l'aide de **XPP-aut**, dont les diagrammes de bifurcation obtenus par continuation sont présentés en figure 5 et 6

$c = 2$					
Valeur de v_0	$v_0 < -\frac{4}{3}$	$-\frac{4}{3} < v_0 < 0$	$0 < v_0 < 1 - \frac{\sqrt{3}}{3}$	$1 - \frac{\sqrt{3}}{3} < v_0 < 1 + \frac{\sqrt{3}}{3}$	$v_0 > 1 + \frac{\sqrt{3}}{3}$
$Tr(J)$	-	-	-	+	-
$Det(J)$	+	-	+	+	+
Nature	foyer ou noeud stable	col	foyer ou noeud stable	foyer ou noeud instable	foyer ou noeud stable

TABLE 1 – Résumé de la stabilité des points d'équilibre pour $c = 2$

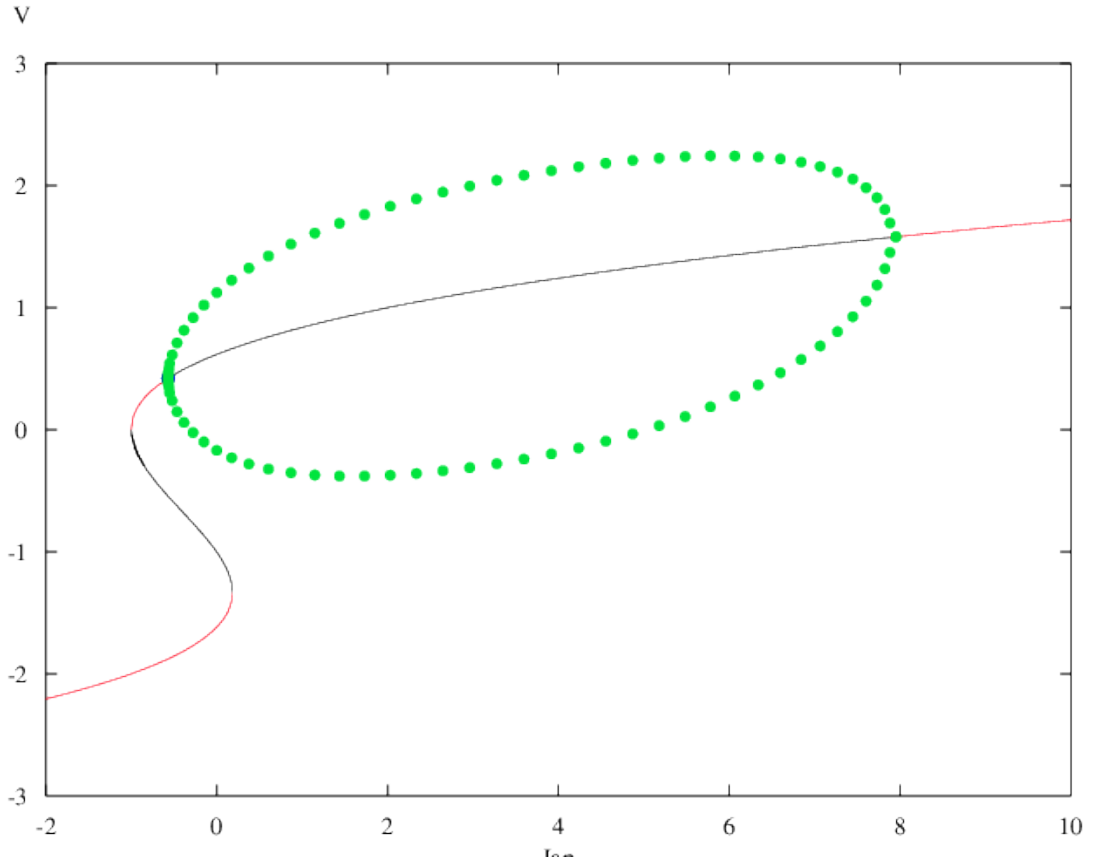


FIGURE 5 – Diagramme de bifurcation $v_0 = f(I_{ap})$ obtenu pour $c = 2$ à l'aide de XPP-aut par continuation. Les familles de points stationnaires stables sont représentées en trait continu rouge, les familles de points stationnaires instables en trait continu noir, et les familles de cycles limites stables en pointillés vert

Pour $c = 2$, il y a deux bifurcations de Hopf en $v_0 = 1 - \frac{\sqrt{3}}{3}$ et en $v_0 = 1 + \frac{\sqrt{3}}{3}$. Il y a également deux bifurcation pli en $v_0 = 0$ et $v_0 = -\frac{4}{3}$.

$c = 1$					
Valeur de v_0	$v_0 < -\frac{4}{3}$	$-\frac{4}{3} < v_0 < 0$	$0 < v_0 < 1 - \sqrt{\frac{2}{3}}$	$1 - \sqrt{\frac{2}{3}} < v_0 < 1 + \sqrt{\frac{2}{3}}$	$v_0 > 1 + \sqrt{\frac{2}{3}}$
$Tr(J)$	-	-	-	+	-
$Det(J)$	+	-	+	+	+
Nature	foyer ou noeud stable	col	foyer ou noeud stable	foyer ou noeud instable	foyer ou noeud stable

TABLE 2 – Résumé de la stabilité des points d'équilibre pour $c = 1$

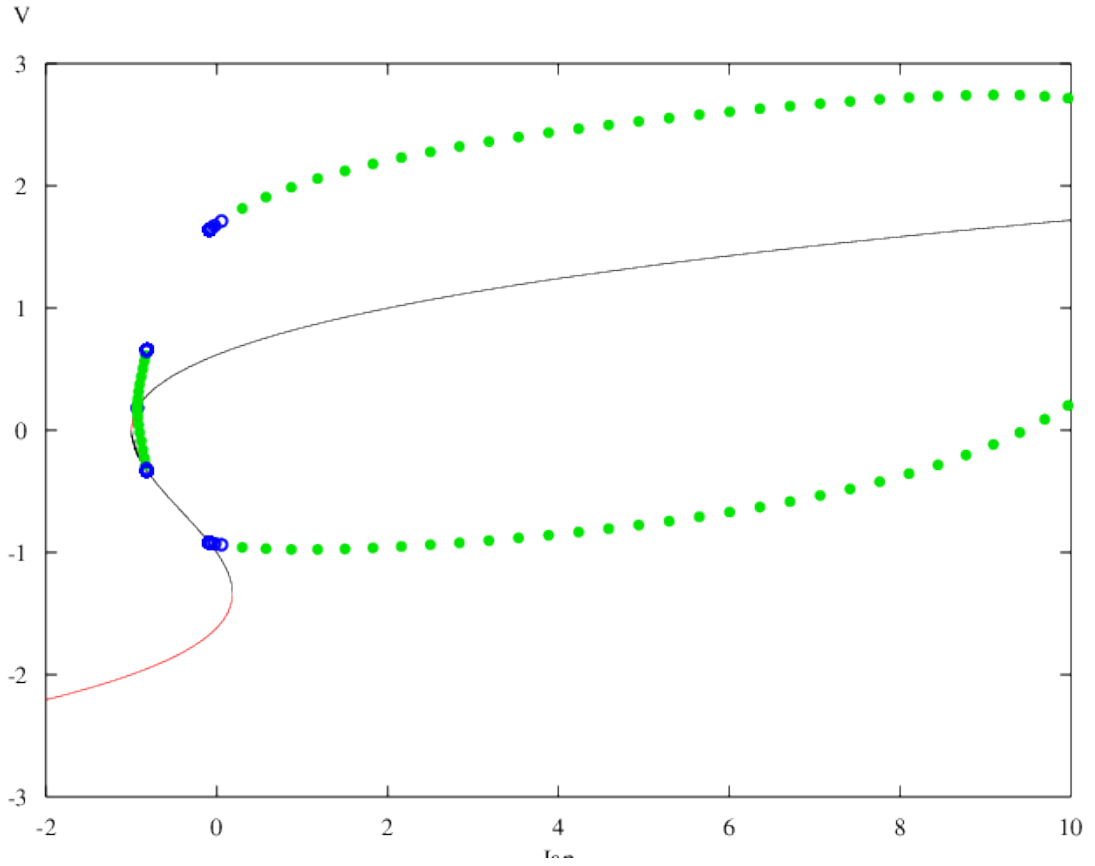


FIGURE 6 – Diagramme de bifurcation $v_0 = f(I_{ap})$ obtenu pour $c = 1$ à l'aide de XPP-aut par continuation. Les familles de points stationnaires stables sont représentées en trait continu rouge, les familles de points stationnaires instables en trait continu noir, et les familles de cycles limites stables en pointillés vert. Les points bleus correspondent aux points pour lesquels la période des solutions attirées par les cycles limites stables tend vers l'infini

Pour $c = 1$, il y a deux bifurcations de Hopf en $v_0 = 1 - \sqrt{\frac{2}{3}}$ et en $v_0 = 1 + \sqrt{\frac{2}{3}}$. Il y a également deux bifurcation pli en $v_0 = 0$ et $v_0 = -\frac{4}{3}$.

3 Simulations numériques

a Pour $c = 2$

a.1 Simulations pour I_{ap} entre -2 et 10

Comme nous l'avons précédemment vu le nombre de point stationnaire et leur stabilité dépend de I_{ap} . Nous avons réalisé nos simulations à l'aide de **XPP-aut**, dans lesquelles une variation de I_{ap} permet de parcourir tout le diagramme de bifurcation, comme le montre l'équation 2.

a.1.1 I_{ap} entre -2 et -1 Il n'y a qu'un point d'équilibre : un noeud stable.

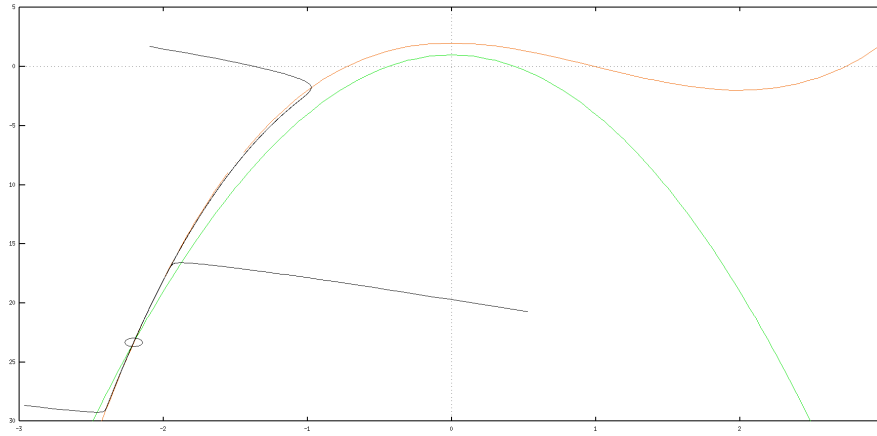


FIGURE 7 – Plan de phase pour $I = -2$, le point stationnaire est un noeud stable

a.1.2 À $I_{ap} = -1$ Bifurcation pli, apparition d'un nouveau point d'équilibre.

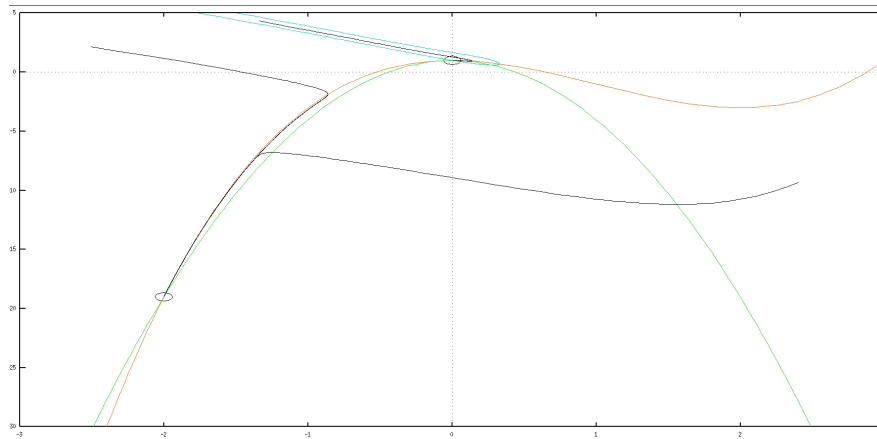


FIGURE 8 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I = -1$, deux points stationnaires

a.1.3 I_{ap} entre -1 et -0.5672 3 points stationnaires : un noeud stable, un col et un autre noeud stable qui devient ensuite un foyer stable. La varité instable du col sépare les deux bassins d'attraction de chaque noeud.

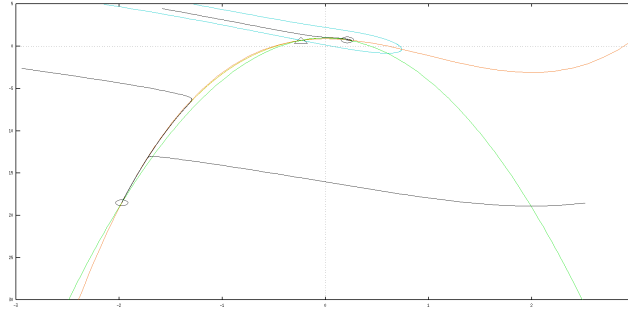


FIGURE 9 – Plan de phase $w = f(v)$, trois points stationnaires : 2 stables et 1 col.

a.1.4 I_{ap} entre -0.5672 et 0.185 Bifurcation de Hopf : le foyer stable devient instable et un cycle limite stable apparaît. Quand I_{ap} augmente, le cycle limite stable grossit. On compte 3 points stationnaires.

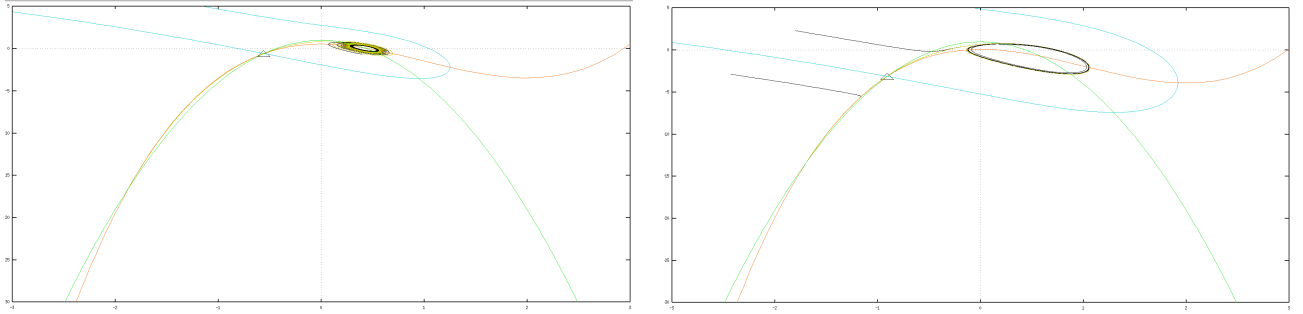


FIGURE 10 – Plan de phase $w = f(v)$, trois points stationnaires et un cycle limite stable.

a.1.5 À $I_{ap} \approx 0.185$ Bifurcation pli, le col et le noeud stable se rejoignent pour ne former qu'un seul point, puis disparaissent.

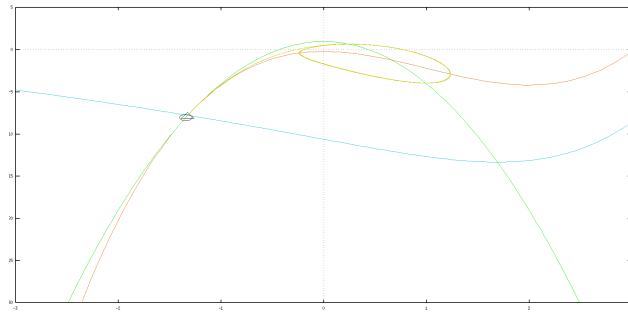


FIGURE 11 – Plan de phase $w = f(v)$, deux points stationnaires et un cycle limite stable.

a.1.6 I_{ap} entre 0.185 et 7.9 Il n'y a plus qu'un point stationnaire : le foyer instable. Le cycle limite grossit puis diminue.

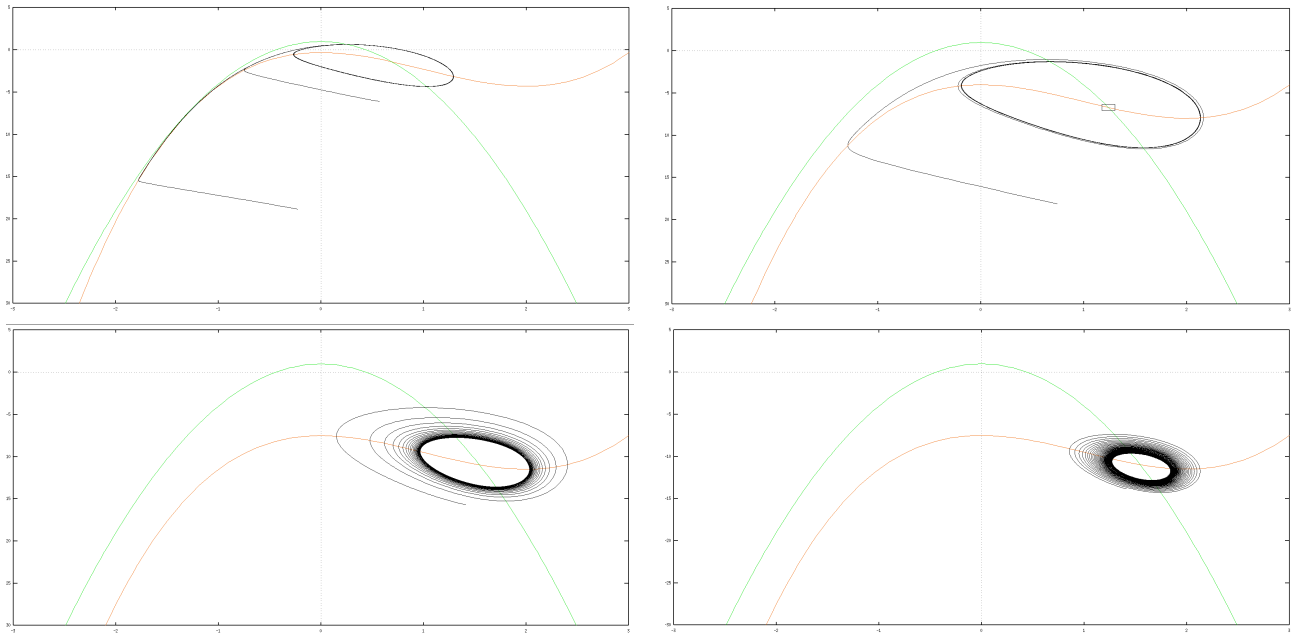


FIGURE 12 – Plan de phase $w = f(v)$, un foyer instable et un cycle limite stable dont la taille augmente puis diminue.

a.1.7 I_{ap} entre 7.9001 et 10 Bifurcation de Hopf, le cycle limite stable disparaît. Le foyer instable devient un foyer stable.

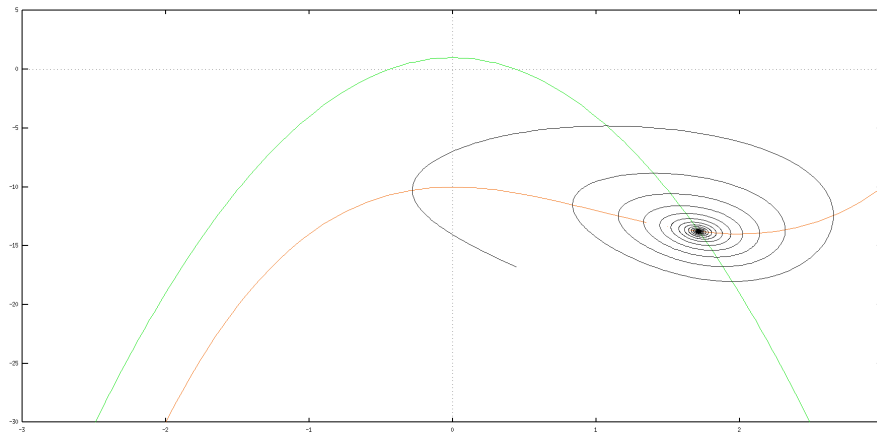


FIGURE 13 – Plan de phase $w = f(v)$, un foyer stable.

a.2 Résumé pour $c = 2$

Valeur de I_{ap}	Nombre de points stat	Caractérisation des points
$I_{ap} \in [-2, -1[$	1	noeud stable
$I_{ap} = -1$	2	Bifurcation pli noeud stable et col-noeud
$I_{ap} \in [-1, -0.9880[$	3	noeud stable et col et noeud stable
$I_{ap} \in [-0.9880, -0.5672[$	3	noeud stable et col et foyer stable
$I_{ap} \approx -0.5672$		Bifurcation Hopf
$I_{ap} \in] -0.5672, 5/27[$	3	noeud stable et col et foyer instable et cycle limite stable
$I_{ap} = 5/27$	2	Bifurcation pli foyer instable, cycle limite stable et col-noeud
$I_{ap} \in]5/27, 7.9001[$	1	foyer instable et cycle limite stable
$I_{ap} \approx 7.9001$		Bifurcation Hopf
$I_{ap} \in]7.9001, 10[$	1	foyer stable

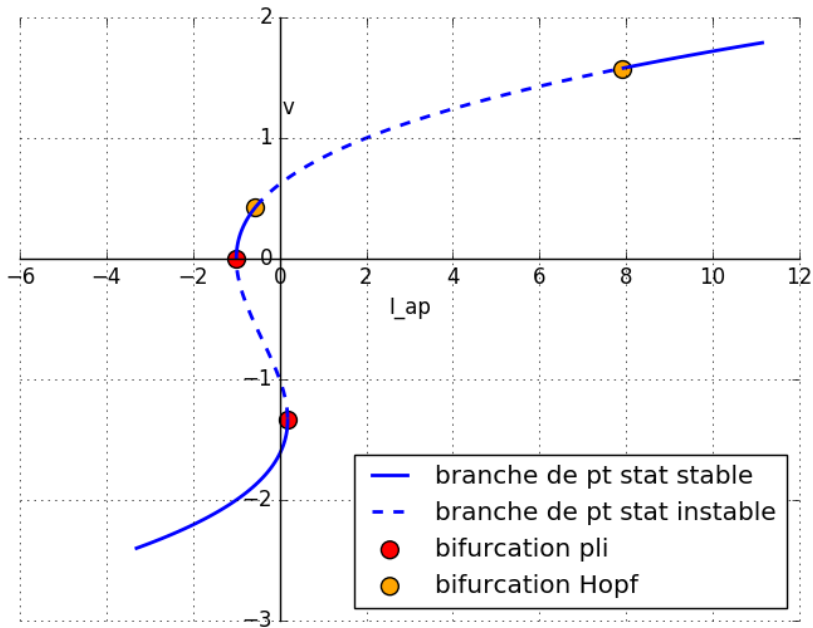


FIGURE 14 – A gauche : diagramme de bifurcation théorique (la famille de cycle limite n'est pas représentée). Le diagramme de bifurcation obtenu par continuation avec **XXP-aut** a déjà été présenté en figure 5

Le système possède des régions de **bistabilité** :

- Pour $I_{ap} \in] -1, -0,5672[$: deux famille de points stationnaires stables co-existent.
- Pour $I_{ap} \in] -0,5672, 5/27[$ une famille de points stationnaires stables co-existe avec une famille de cycle limite stable

C'est à dire, il y a bi-stabilité entre les deux bifurcations pli.

b Pour $c = 1$

Les bifurcations pli observées pour $c = 2$ restent inchangées mais les bifurcations de Hopf s'éloignent l'une de l'autre (que ce soit par rapport à v ou I_{ap}). Contrairement à $c = 2$, il y a deux bifurcations homoclines (pour $I_{ap} = -0.8161$ et $I_{ap} = -0.08560$), faisant disparaître puis réapparaître le cycle limite stable.

b.1 Simulations numériques pour I_{ap} entre -2 et 10

b.1.1 Pour I_{ap} entre -2 et -1 On commence avec un noeud stable. La nullcline pour v se rapproche du sommet de la nullcline de w quand I_{ap} augmente.

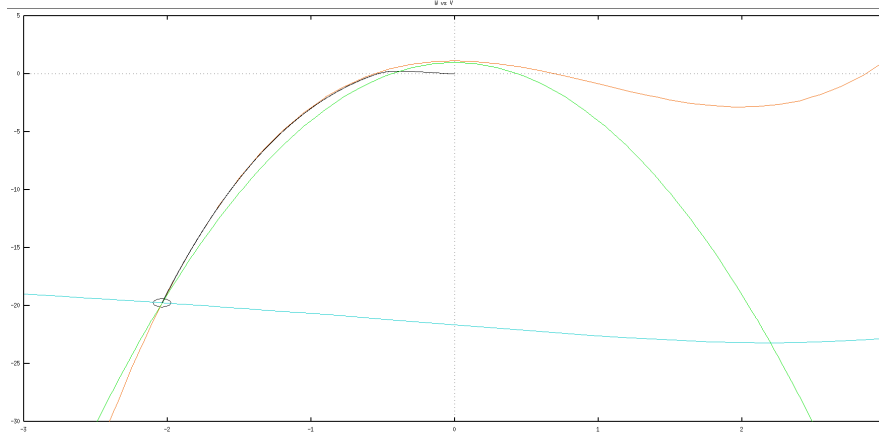


FIGURE 15 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -1.15$: 1 noeud stable

b.1.2 À $I_{ap} = -1$ Pour cette valeur de I_{ap} les deux nullclines coïncident au point du sommet de la nullcline pour w , et on a apparition d'un col noeud : c'est la première bifurcation pli.

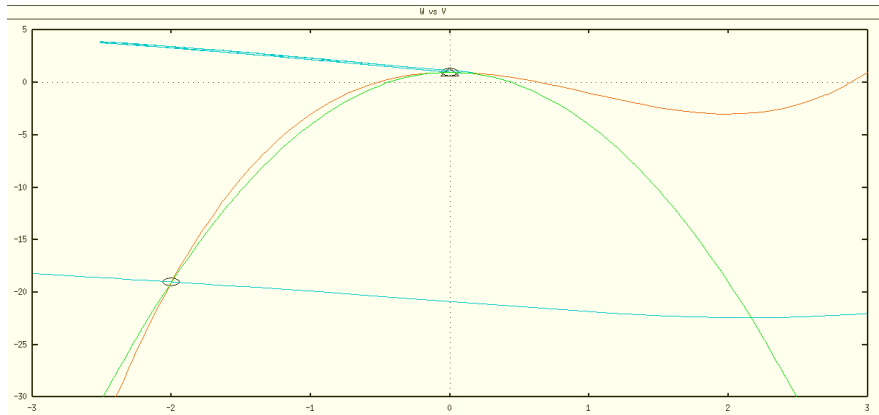


FIGURE 16 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -1$: 1 noeud stable et apparition d'un col-noeud

b.1.3 Pour I_{ap} entre -1 et -0.9265 Après la bifurcation pli, il y a 2 attracteurs, 1 noeud stable, et un autre noeud stable issu de la bifurcation pli qui devient foyer stable. Les bassins d'attraction de ces deux attracteurs sont séparés par la variété instable du col.

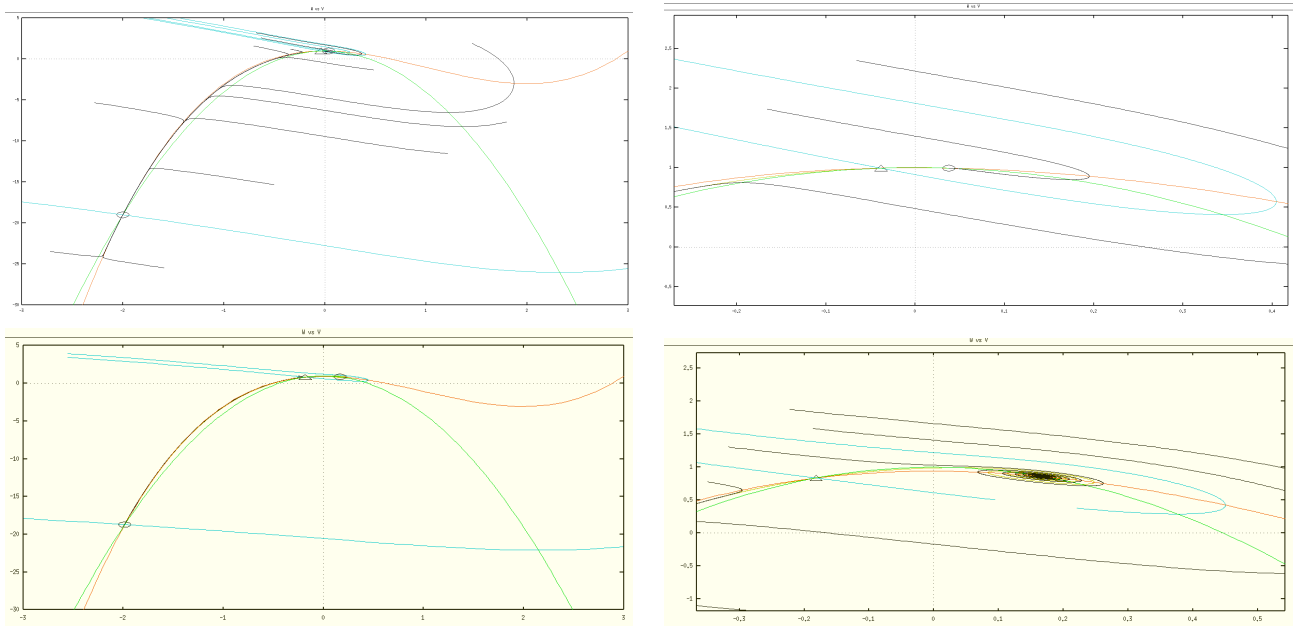


FIGURE 17 – Plan de phase $w = f(v)$. 2 attracteurs séparés par un col. En haut : pour $I_{ap} = -0.9971$ le noeud stable se transforme en foyer stable. En bas : naissance d'un cycle limite par bifurcation de Hopf. A droite, grossissement du plan de phase autour du nouvel attracteur.

b.1.4 Pour I_{ap} entre -0.9265 et -0.8161 Le foyer stable est devenu instable, et il naît un cycle limite stable par bifurcation de Hopf. Celui-ci grandit jusqu'à rencontrer le col.

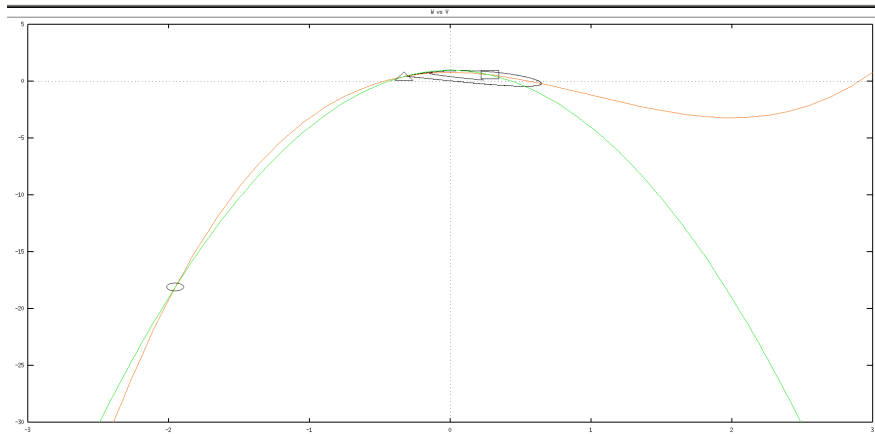


FIGURE 18 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -0.82$: 1 noeud stable, un col, un foyer instable et un cycle limite stable

b.1.5 À $I_{ap} \approx -0.8161$ La variété instable du col rejoint la variété stable en s'enroulant autour du cycle limite, et ce dernier disparaît par bifurcation homocline.

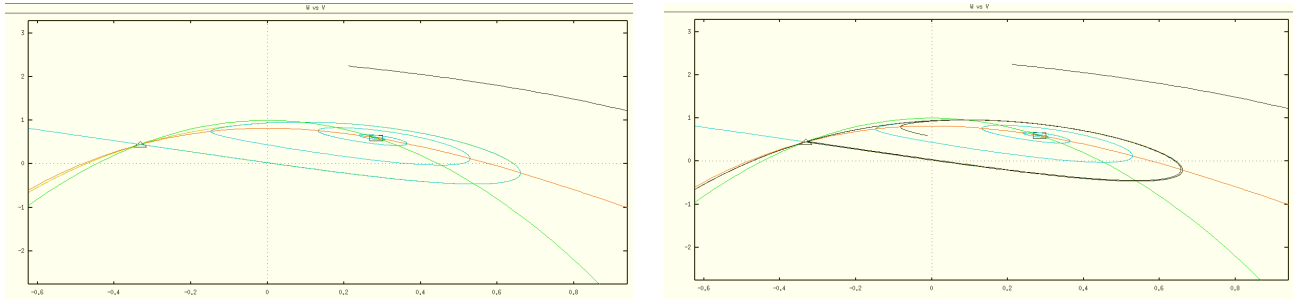


FIGURE 19 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -0.816$. La variété instable du col (en bleu) s'enroule au tour du cycle limite jusqu'à rejoindre la variété stable.

b.1.6 Pour I_{ap} entre -0.8161 et -0.08560 Il y a perte de bistabilité, et du deuxième bassin d'attraction. Le seul attracteur est donc le noeud stable initial. Toute condition initiale en dehors de l'enroulement de la variété instable du col rejoint le noeud en moins d'un tour. A l'inverse, toute condition initiale à l'intérieur de l'enroulement effecteur au moins un tour dans le plan de phase autour du foyer.

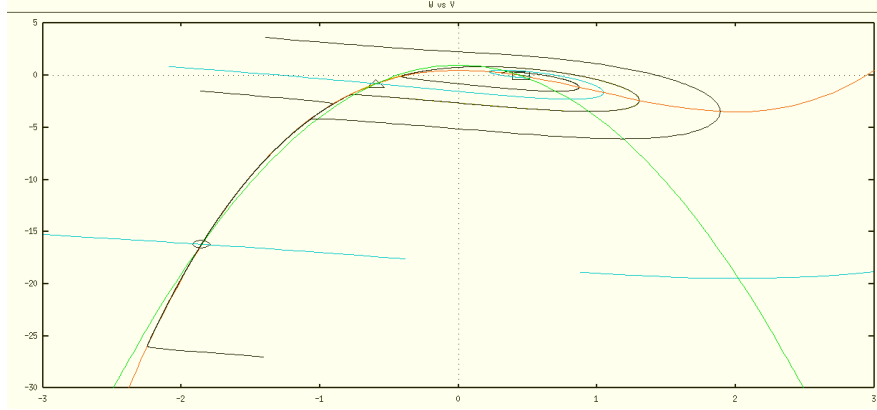


FIGURE 20 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -0.5$: 1 noeud stable, un col, et un foyer instable

b.1.7 À $I_{ap} \approx -0.08560$ La variété instable du col rejoint la variété stable. Naissance d'un cycle limite par bifurcation homocline.

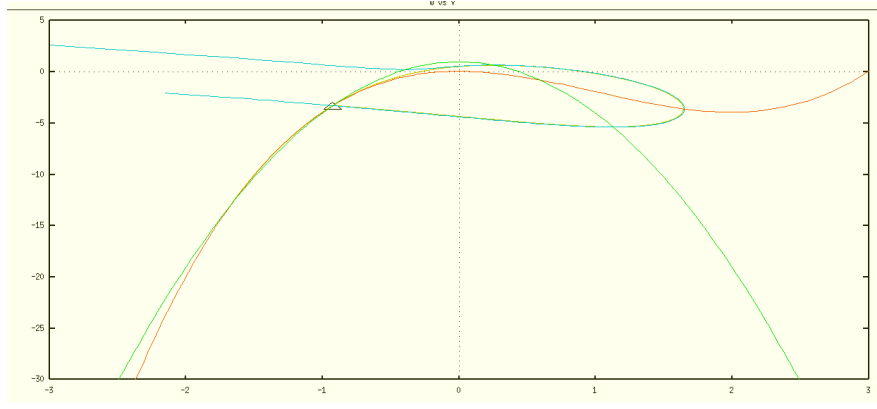


FIGURE 21 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = -0.0856$. La variété instable du col, en bleu, rejoint la variété stable en s'enroulant autour d'un cycle.

b.1.8 Pour I_{ap} entre -0.08560 et 0.1852 Le cycle limite grossit, et le col se rapproche du noeud stable

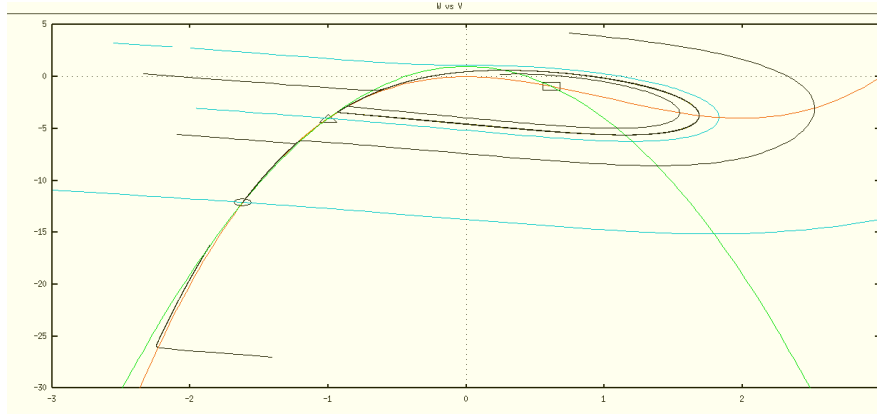


FIGURE 22 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = 0$: 1 noeud stable, un col, un foyer instable et un cycle limite stable

b.1.9 À $I_{ap} \approx 0.1852$ Le col est le noeud se rejoignent et disparaissent par bifurcation pli.

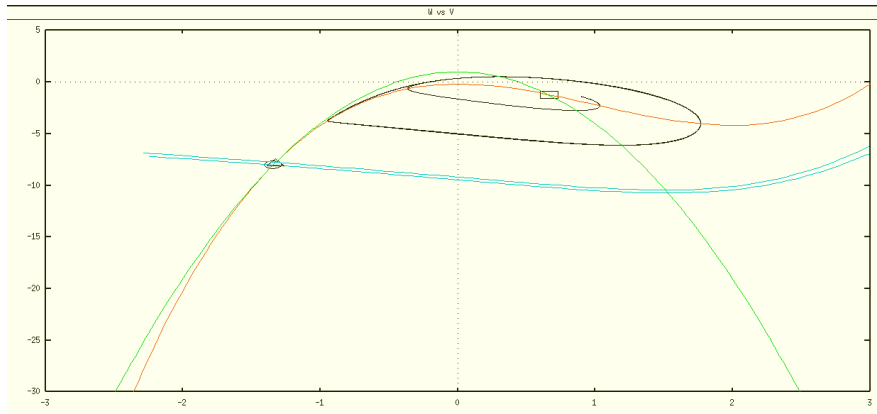


FIGURE 23 – Plan de phase $w = f(v)$ pour $I_{ap} = 0.185$: 1 noeud stable, un col, un foyer instable et un cycle limite stable

b.1.10 Pour I_{ap} entre 0.1852 et 10 Le cycle limite grossit puis rétrécit. Il ne disparaît pas dans cet intervalle.

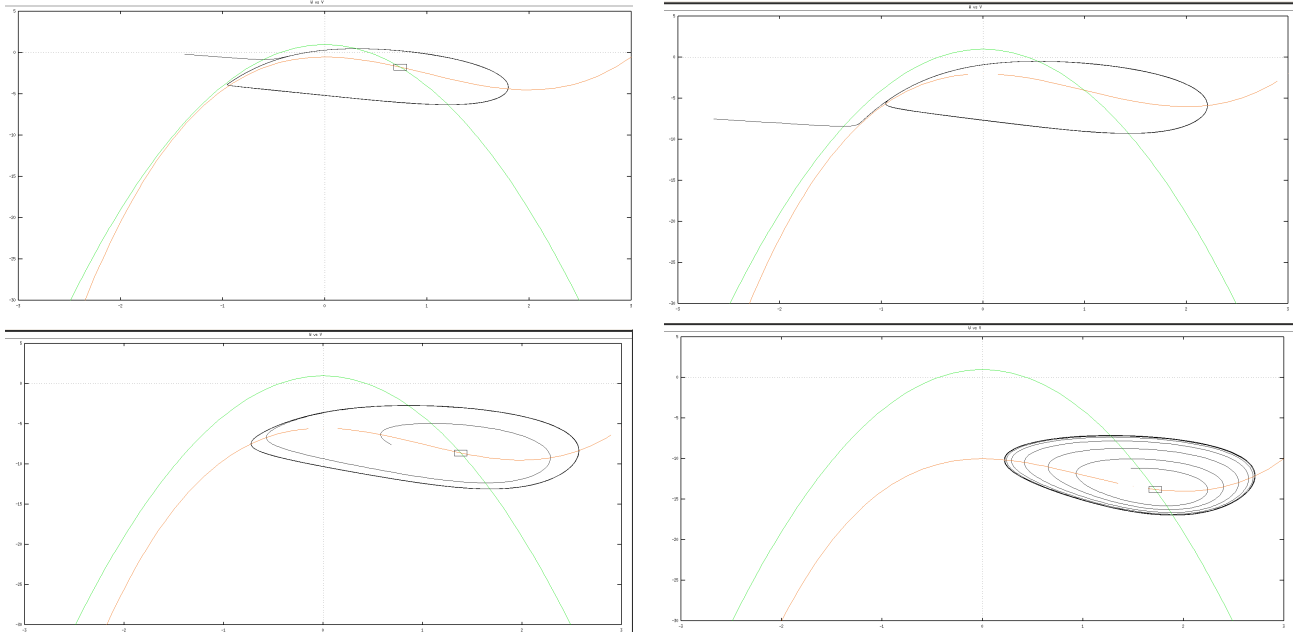


FIGURE 24 – Plan de phase $w = f(v)$ pour des valeurs de I_{ap} respectives de 0.5, 2, 5.5, et 10. Un seul point stationnaire, foyer instable et un seul attracteur, un cycle limite.

Le cycle limite disparaît aux alentours de $I_{ap} = 11, 5$, valeur pour laquelle le foyer redevient stable. Celui-ci se transforme ensuite un noeud stable pour $I_{ap} = 55, 26$.

b.2 Résumé pour $c = 1$

Valeur de I_{ap}	Nombre de points stat	Caractérisation des points
$I_{ap} \in [-2, -1[$	1	noeud stable
$I_{ap} = -1$	2	Bifurcation pli noeud stable et col-noeud
$I_{ap} \in [-1, -0.9972[$	3	noeud stable, col et noeud stable
$I_{ap} \in [-0.9972, -0.9265[$	3	noeud stable, col et foyer stable
$I_{ap} \approx -0.9265$		Bifurcation Hopf
$I_{ap} \in [-0.9265, -0.8161[$	3	noeud stable, col, foyer instable et cycle limite stable
$I_{ap} \approx -0.8161$		Bifurcation homocline
$I_{ap} \in [-0.8161, -0.08560[$	3	noeud stable, col et foyer instable
$I_{ap} \approx -0.08560$		Bifurcation Homocline
$I_{ap} \in [-0.08560, 5/27[$	3	noeud stable, col, foyer instable et cycle limite stable
$I_{ap} = 5/27$	2	Bifurcation pli foyer instable, cycle limite stable et col-noeud
$I_{ap} \in]5/27, 10]$	1	foyer instable et cycle limite stable

Le système possède des régions de bistabilité, comme présenté en figure 6

- Pour $I_{ap} \in]-1, -0,9262[$ avec 2 points stables,
- Pour $I_{ap} \in]-0,9262, -0,8161[$ avec 1 point stable et un cycle limite
- Pour $I_{ap} \in]-0,008560, 5/27[$ avec 1 point stable et un cycle limite stable

4 Système à 3D et bursting

a Obtention du bursting

Comme proposé dans l'article fondateur du modèle (6), une troisième équation est introduite, transformant I_{ap} en variable lente à l'aide d'un nouveau paramètre ϵ .

$$\begin{cases} v'(t) = (w - v^3 + 3v^2 + I_{ap})/c = f(v, w) \\ w'(t) = 1 - 5v^2 - w = g(v, w) \\ I'_{ap}(t) = \epsilon(0.3I_{ap} - 1 - v) \end{cases} \quad (18)$$

Dans ce nouveau système 18, (v, w) forme un sous-système rapide, qui a été étudié. Que ce soit pour $c = 2$ ou $c = 1$, il présente des zones de multistabilité.

De plus, si on considère comme établi le régime stationnaire c'est-à-dire que v a atteint un état stationnaire v_0 alors on peut utiliser l'équation 2 pour la nouvelle équation introduite dans le système :

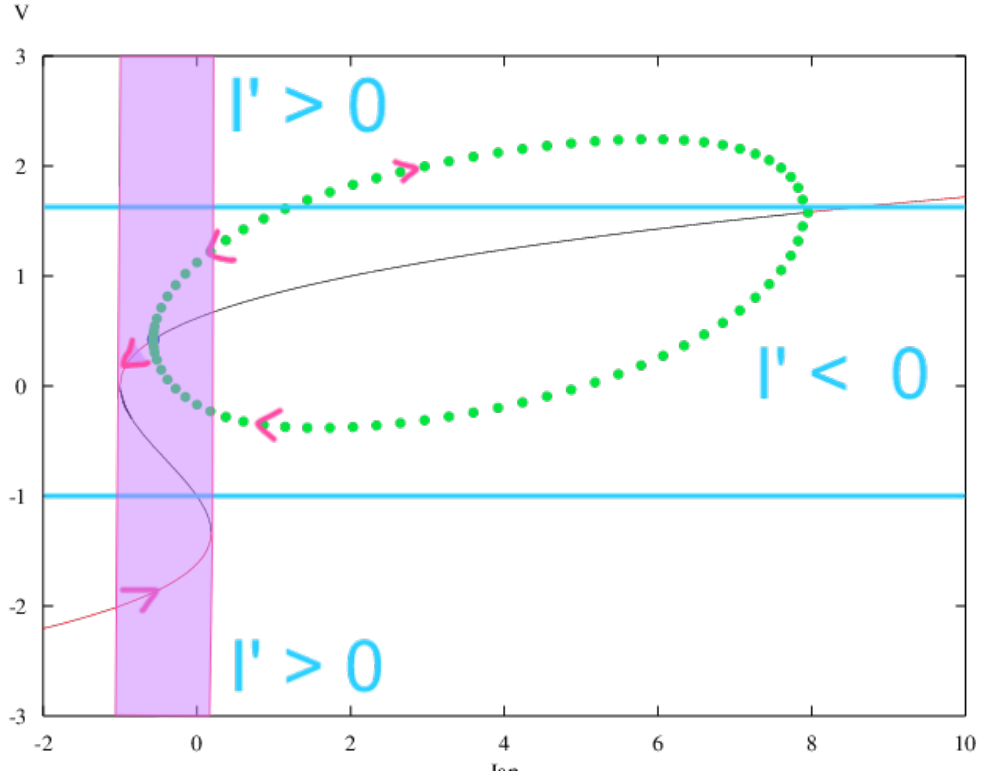
$$I'_{ap}(t) = \epsilon(0.9v_0^3 + 0.6v_0^2 - v_0 - 1.3)$$

Il y a trois racines réelles de $I'_{ap} = 0$: $\begin{cases} v_1 \approx -2.64087 \\ v_2 \approx -1 \\ v_3 \approx 1.64087 \end{cases}$ Ce qui permet le signe de I'_{ap} :

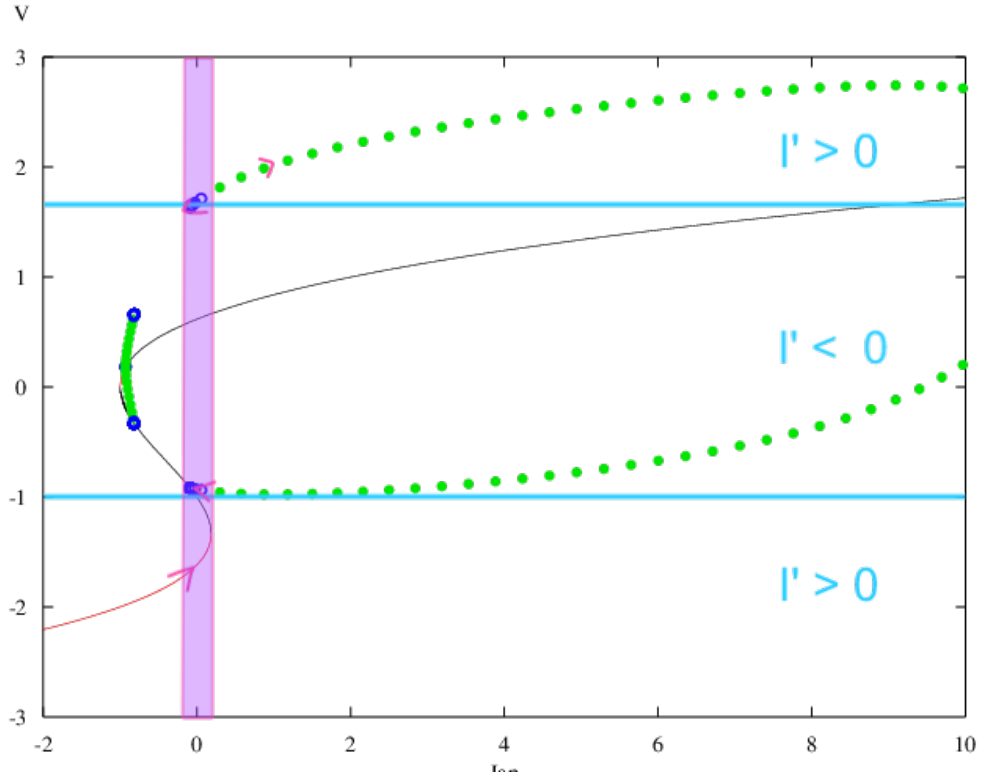
$c \in [1, 2]$							
Valeur de v	$v < -2.64$	$v = -2.64$	$-2.64 < v < -1$	$v = -1$	$-1 < v < 1.64$	$v = 1.64$	$v > 1.64$
I'_{ap}	-	0	+	0	-	0	+

Avec ce tableau de signe, on peut alors déterminer l'existence de phénomène d'hystérèse pour $c = 2$ et $c = 1$ en figure 25 :

- pour $c = 2$: une bifurcation pli de points stationnaires fait passer, avec $I'_{ap} > 0$ en $I_{ap} = 0$, d'une famille de noeuds stables à une famille de cycles limites stables. Alors $I'_{ap} < 0$ et une bifurcation de Hopf fait repasser de cette famille de cycles à une famille de noeuds stables qui disparaît par bifurcation pli de points stationnaires avec $I'_{ap} < 0$ pour retrouver la famille de noeuds stables initiale, avec $I'_{ap} > 0$ en $I_{ap} = -4/3$.
- pour $c = 1$: une bifurcation pli de points stationnaires fait passer, avec $I'_{ap} > 0$ en $I_{ap} = 0$, d'une famille de noeuds stables à une famille de cycles limites stables. Alors $I'_{ap} < 0$ et une bifurcation homocline fait disparaître la famille de cycles limites pour retomber sur la famille de noeuds stables initiale, avec $I'_{ap} > 0$ en $I_{ap} \approx -0.1$



(a) Diagramme de bifurcation pour $c = 2$ enrichi



(b) Diagramme de bifurcation pour $c = 1$ enrichi

FIGURE 25 – Mise en évidence de phénomène d’hystérèse. Les lignes horizontales en bleu correspondent aux zéros de $I'_{ap} = 0$. Les flèches roses correspondent au sens de variation de I_{ap} . Les zones violettes correspondent aux phénomènes d’hystérèse

Théoriquement, on devrait donc avoir un bursting pour $c = 2$ compris pour $I_{ap} \in [-1, 0]$

et, pour $c = 1$ entre $I_{ap} \in [-0.1, 0]$.

b Influence de c sur le type de bursting

En ne s'intéressant qu'à la trace en temps de I_{ap} en figure 26, on remarque que l'amplitude des oscillations de I_{ap} est 4 fois plus importante pour $c = 2$ que pour $c = 1$, et que la fréquence d'oscillations est 2 fois plus élevée pour $c = 1$.

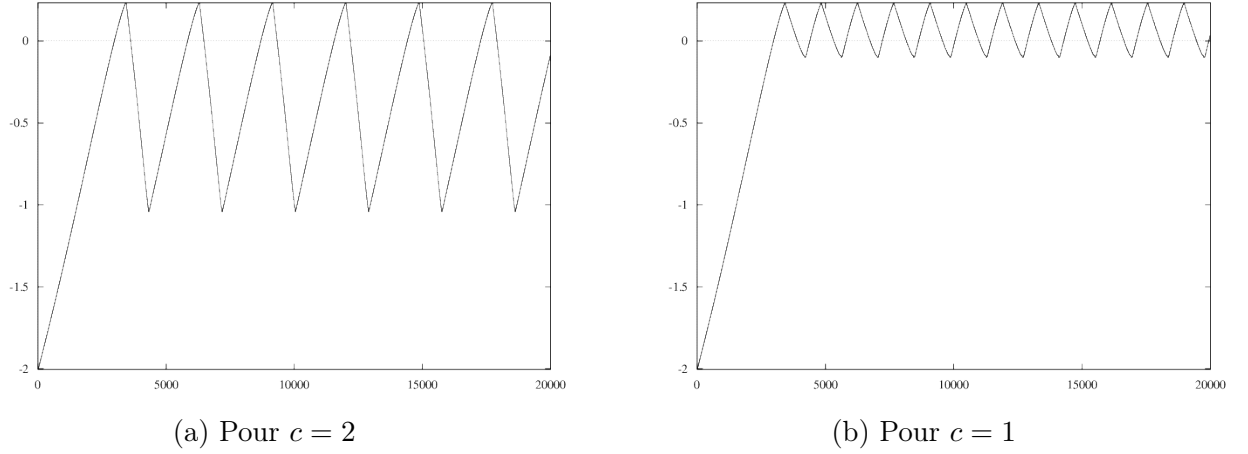
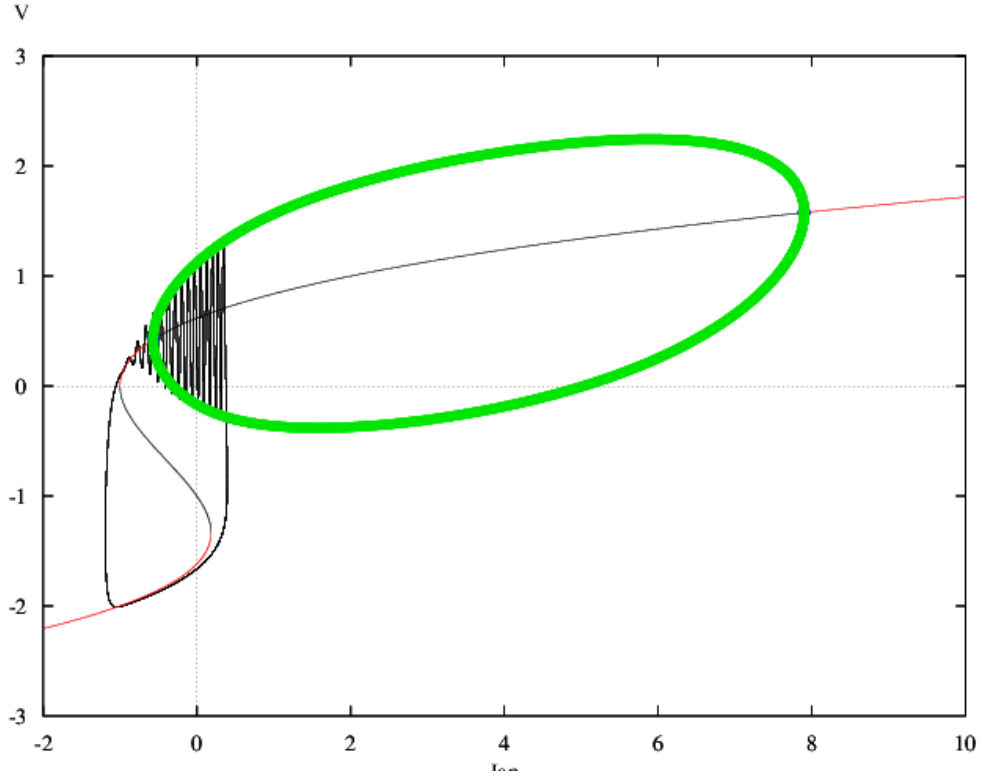
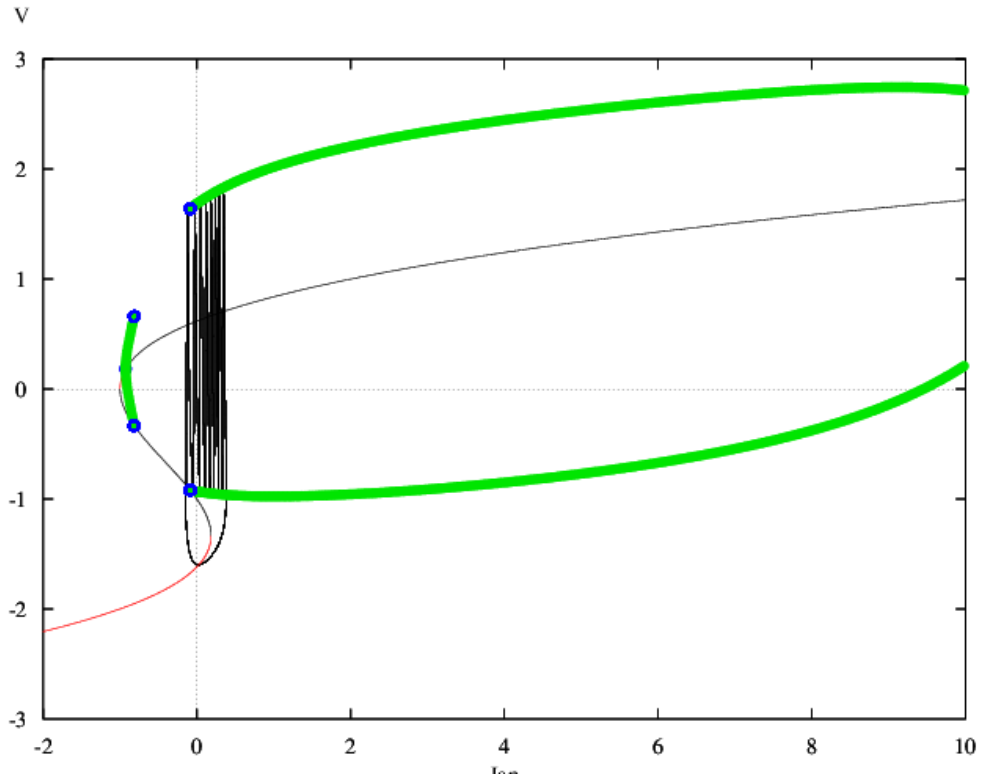


FIGURE 26 – Trace en temps de I_{ap} sur 20000 secondes, avec $\epsilon = 0.01$

Si on superpose le diagramme de bifurcation du sous-système rapide (v, w) avec $v = f(I_{ap})$ pour chaque valeur de c , on obtient la figure 27. Pour $c = 2$, le bursting est initié par une bifurcation pli, et terminé par une bifurcation de Hopf surcritique. L'amplitude des spikes est décroissante au cours du temps, et leur fréquence constante, autour de 2π . Le potentiel de burst est également supérieur au potentiel en phase quiescente. Il n'y a pas de classification de Rinzel associée, néanmoins dans celle d'Izhikevich, ce bursting est dit fold/Hopf. Pour $c = 1$, le bursting est initié par une bifurcation pli, et est terminé par une bifurcation homocline. L'amplitude des spikes est constante et la fréquence des spikes décroît pour tendre vers 0. De plus, le potentiel en burst est supérieur au potentiel dans la phase quiescente. Dans la classification de Rinzel, ce bursting est dit de type square-wave.



(a) Pour $c = 2$: bursting de type fold/Hopf



(b) Pour $c = 1$: bursting de type square-wave

FIGURE 27 – Superposition du diagramme de bifurcation du sous-système rapide et de $v = f(I_{ap})$ avec $\epsilon = 0.01$. Les simulations ont été faites avec XPP-aut.

Les observations sur la trace en temps de la figure 26 prennent alors sens. En effet, pour $c = 2$, on le burst est terminé par une bifurcation de Hopf : I_{ap} varie entre -1.1 et 0.2 . A

l'inverse, pour $c = 1$, le burst est terminé par une bifurcation homocline, qui a lieu pour une valeur de I_{ap} de -0.1 environ. On trouve donc les différents profils d'amplitude sont expliqués par la largeur de la fenêtre d'hystérèse.

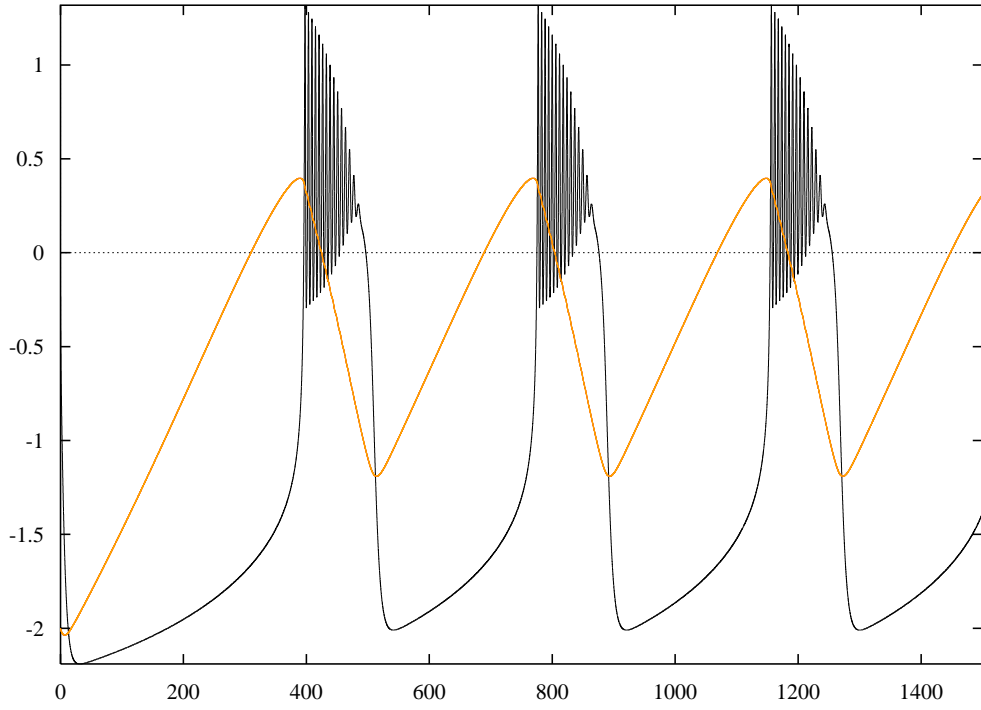
c Transition entre $c = 2$ et $c = 1$

Afin d'établir plus finement le lien entre c et le type de bursting obtenu, on s'intéresse à la transition entre les deux types de bursting observés pour $c = 2$ et pour $c = 1$. Les résultats de la simulation par **XPP-aut** sont présentés en figure 28. Quand c diminue, l'amplitude de bursting augmente. La fréquence de bursting, d'abord à peu près constante pour $c = 2$ autour de $1/2\pi$ diminue. Cette diminution apparaît comme un minimum global de la fréquence qui tire vers le bas le profil entier de la fréquence en fonction de I_{ap} , jusqu'à atteindre 0 pour $c = 1.2$. Avant cette valeur de c , on a un profil de bursting semblable à celui de $c = 2$, de type fold/Hopf. Après $c = 1.2$, on a un profil semblable à celui pour $c = 1$ et un bursting square-wave. L'annulation de la fréquence de bursting est annonciateur de la bifurcation homocline, qui a pour particularité de faire apparaître un cycle limite dont la fréquence est nulle.

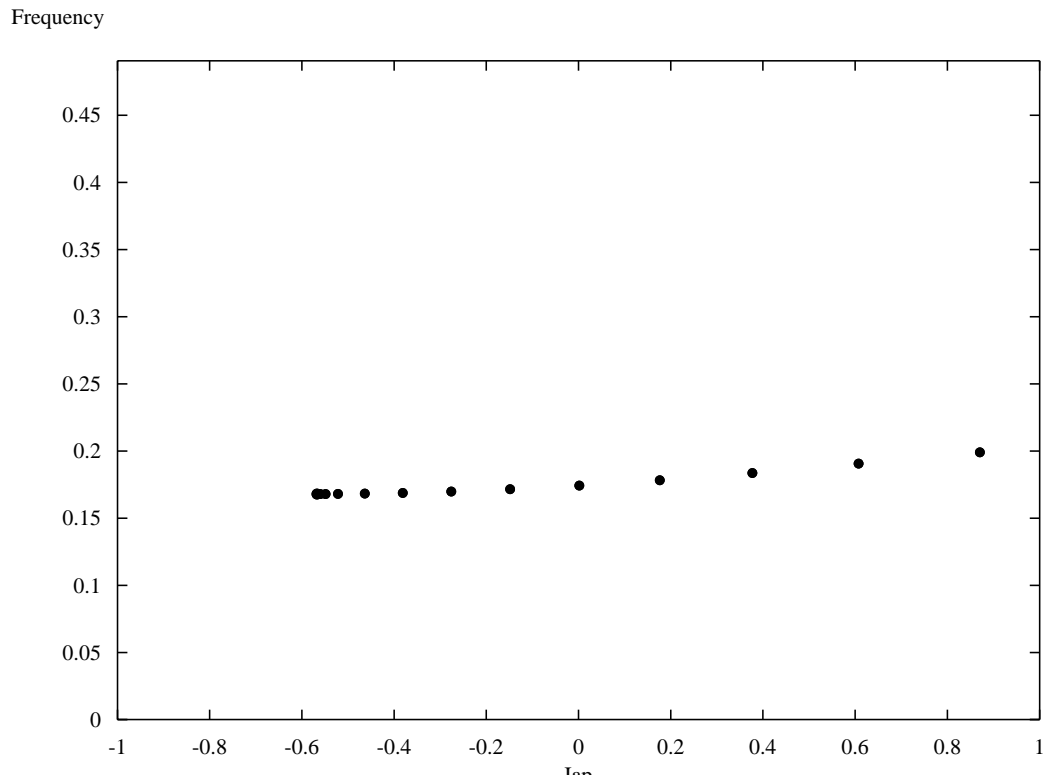
D'autre part, on constate que la largeur de la fenêtre de bursting diminue avec c , ce qui est en adéquation avec les observations faites en figure 26. Ce rétrécissement de la fenêtre d'hystérèse est à rapporter avec l'éloignement des bifurcations de Hopf quand c diminue. L'enveloppe de la famille de cycles limites vient alors rencontrer, dans le diagramme de bifurcation, la famille de points cols pour $c = 1.2$, engendrant une bifurcation homocline. Si c diminue encore, on aura alors 2 bifurcations homoclines, comme il est présenté en figure 29. En définitif, le diagramme de bifurcation présente une bifurcation de bifurcations homoclines pour $c = 1.2$.

Références

1. A. L. HODGKIN, A. F. HUXLEY, *The Journal of physiology* **117**, 500 (1952).
2. R. FITZHUGH, *Biophysical journal* **1**, 445–466 (1961).
3. J. HINDMARSH, R. ROSE, *Nature* **296**, 162–164 (1982).
4. D. ZWILLINGER, *CRC standard mathematical tables and formulae* (CRC press, 2011).
5. G. HOLMES, *The Mathematical Gazette* **86**, 473–477 (2002).
6. J. L. HINDMARSH, R. ROSE, *Proceedings of the Royal Society of London B : Biological Sciences* **221**, 87–102 (1984).

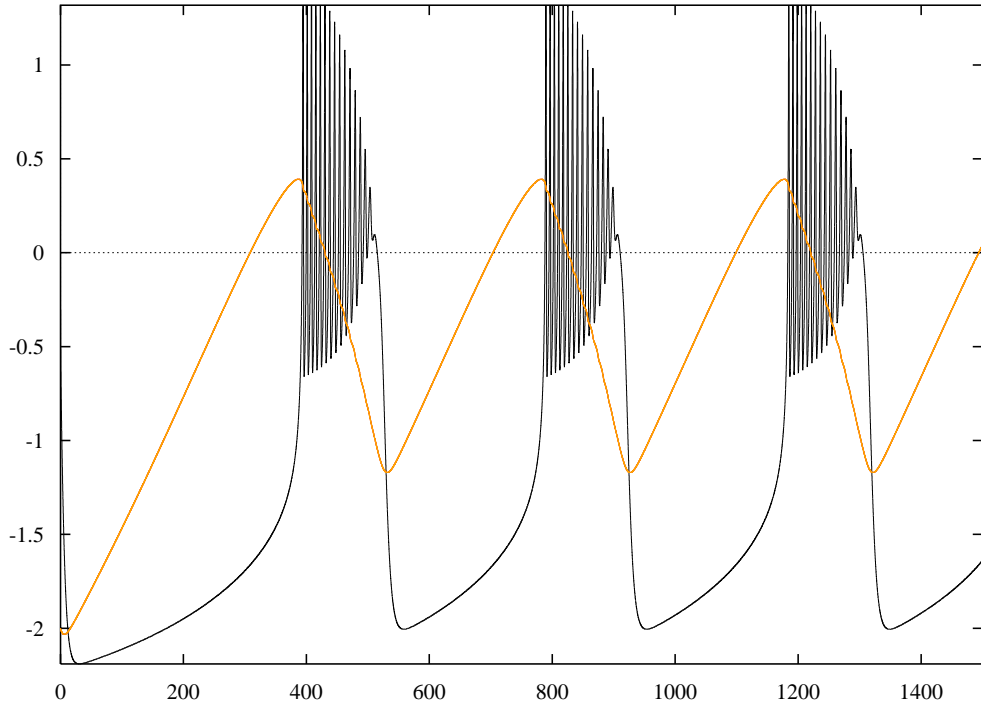


(a) Trace en temps de I_{ap} et de v

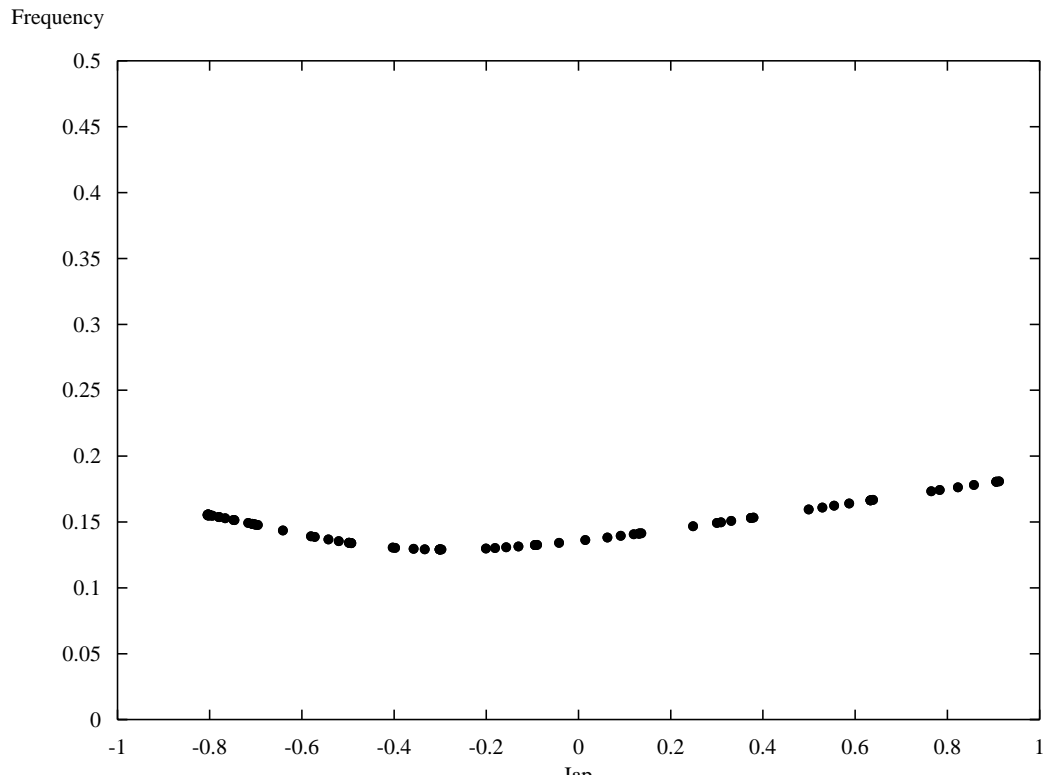


(b) Fréquence de la famille de cycles limites en fonction de I_{ap}

FIGURE 28 – Pour $c = 1.5$ et $\epsilon = 0.01$

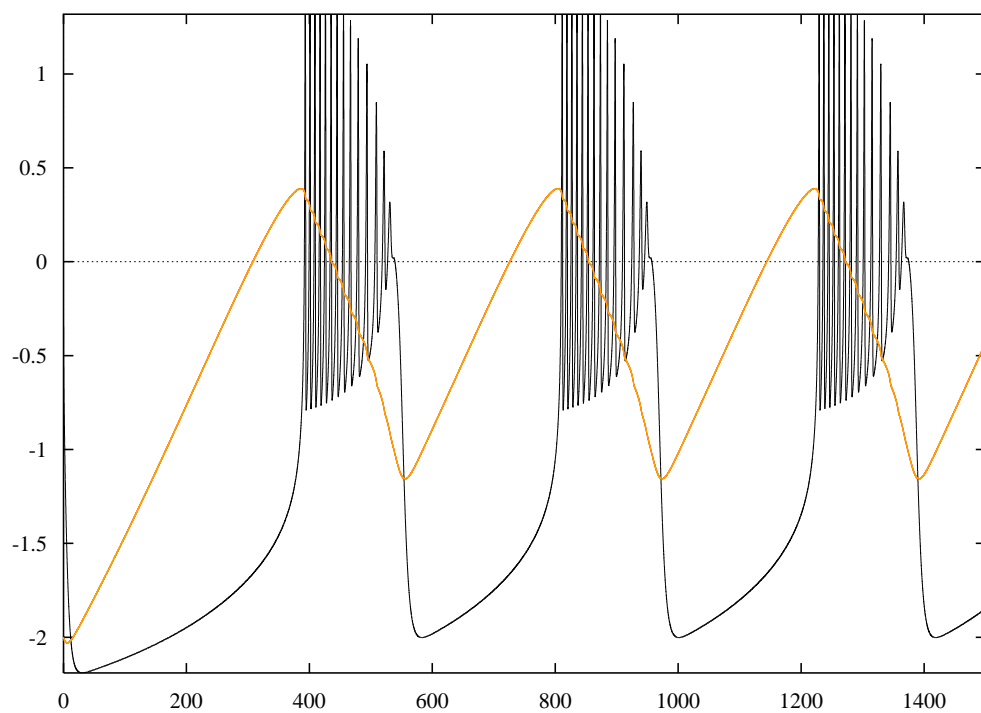


(c) Trace en temps de I_{ap} et de v

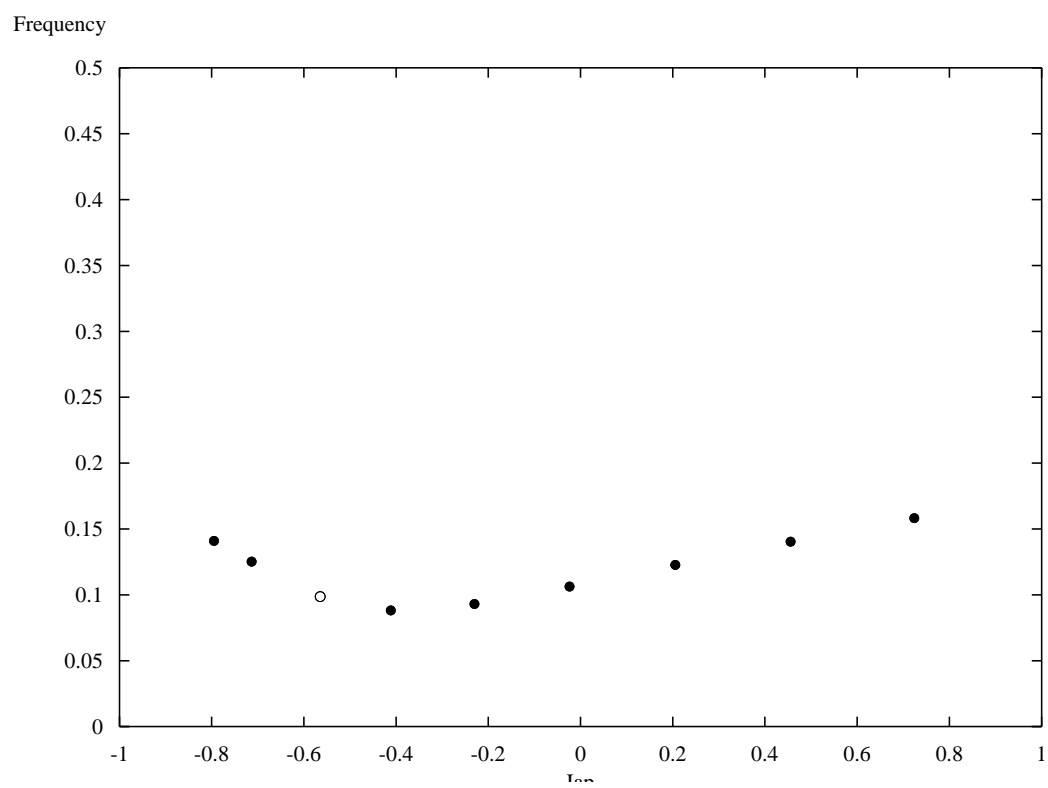


(d) Fréquence de la famille de cycles limites en fonction de I_{ap}

FIGURE 28 – Pour $c = 1.5$ et $\epsilon = 0.01$

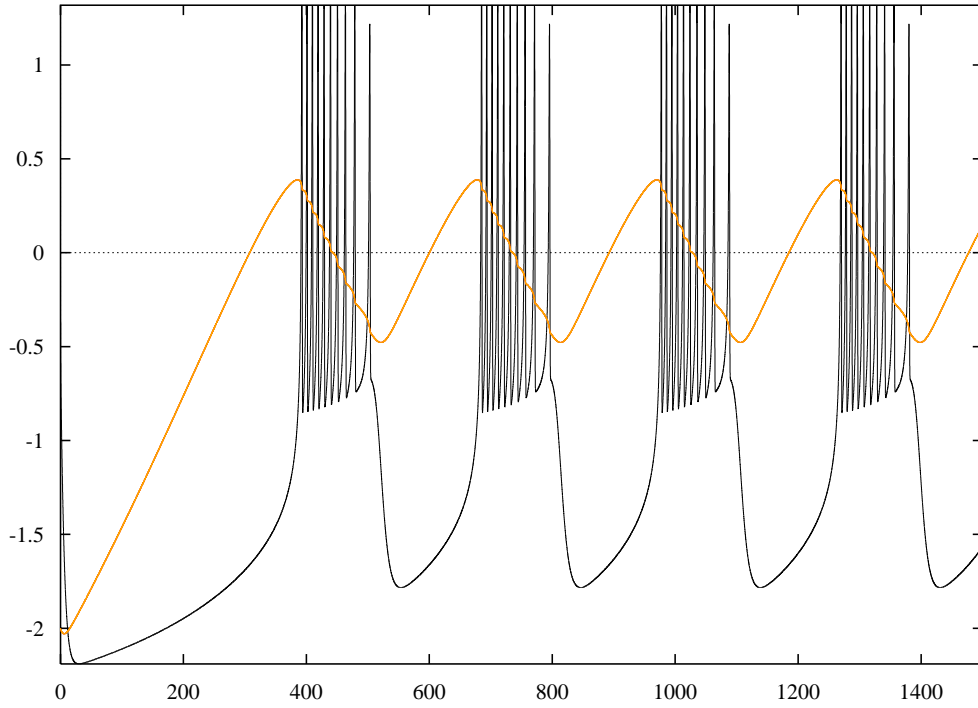


(e) Trace en temps de I_{ap} et de v

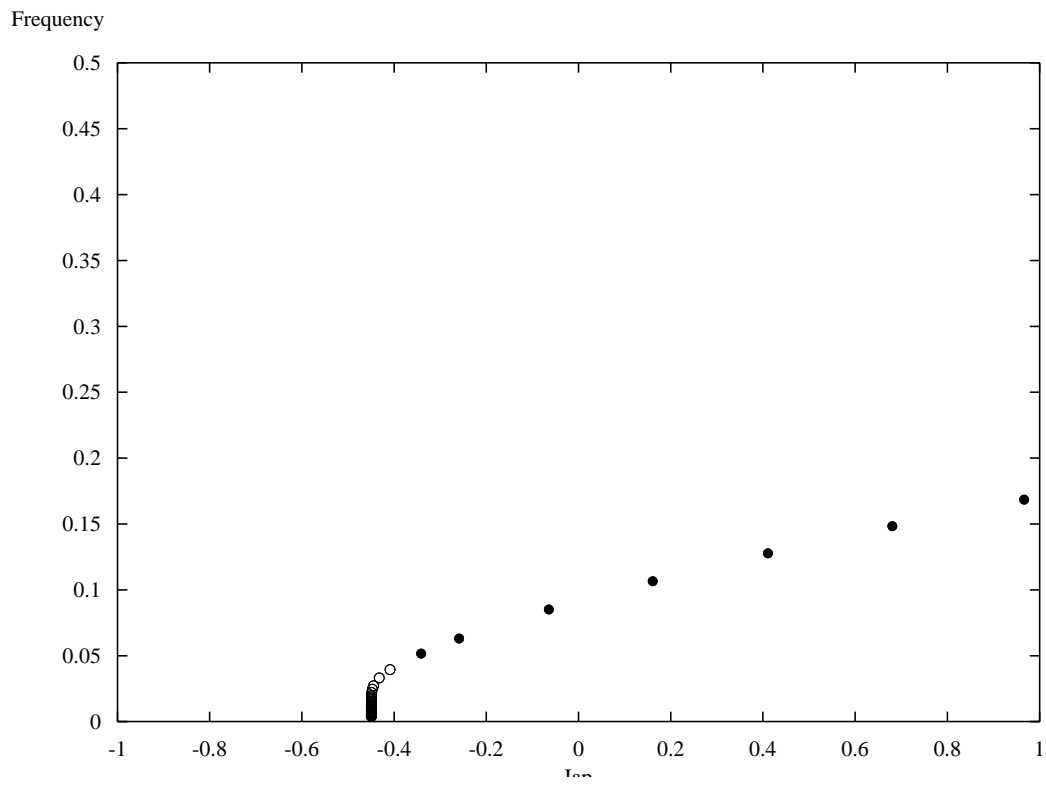


(f) Fréquence de la famille de cycles limites en fonction de I_{ap}

FIGURE 28 – Pour $c = 1.3$ et $\epsilon = 0.01$

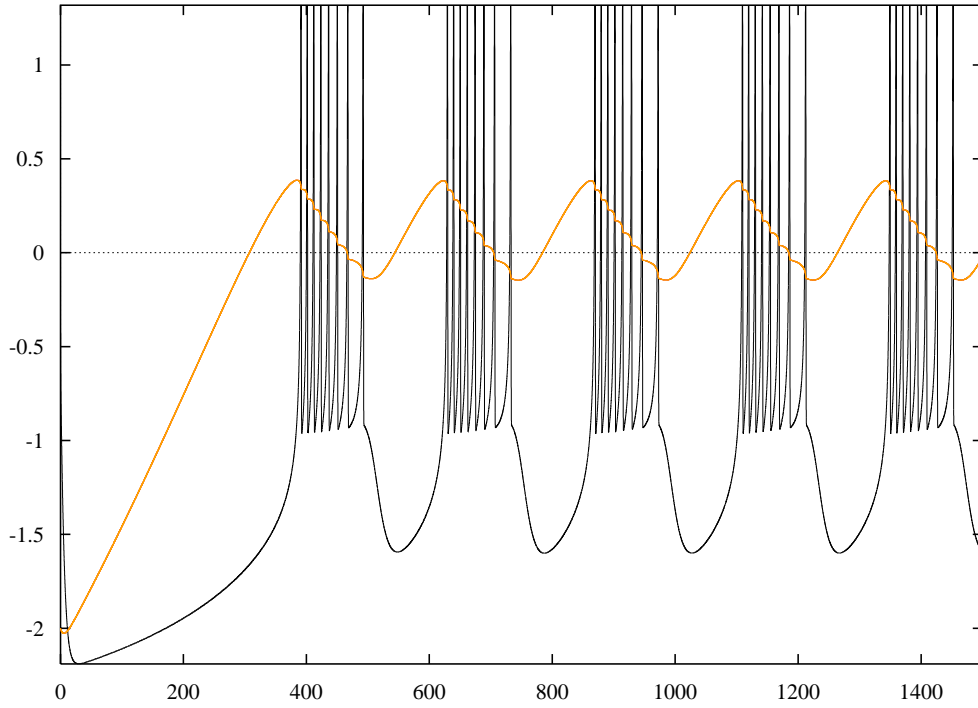


(g) Trace en temps de I_{ap} et de v

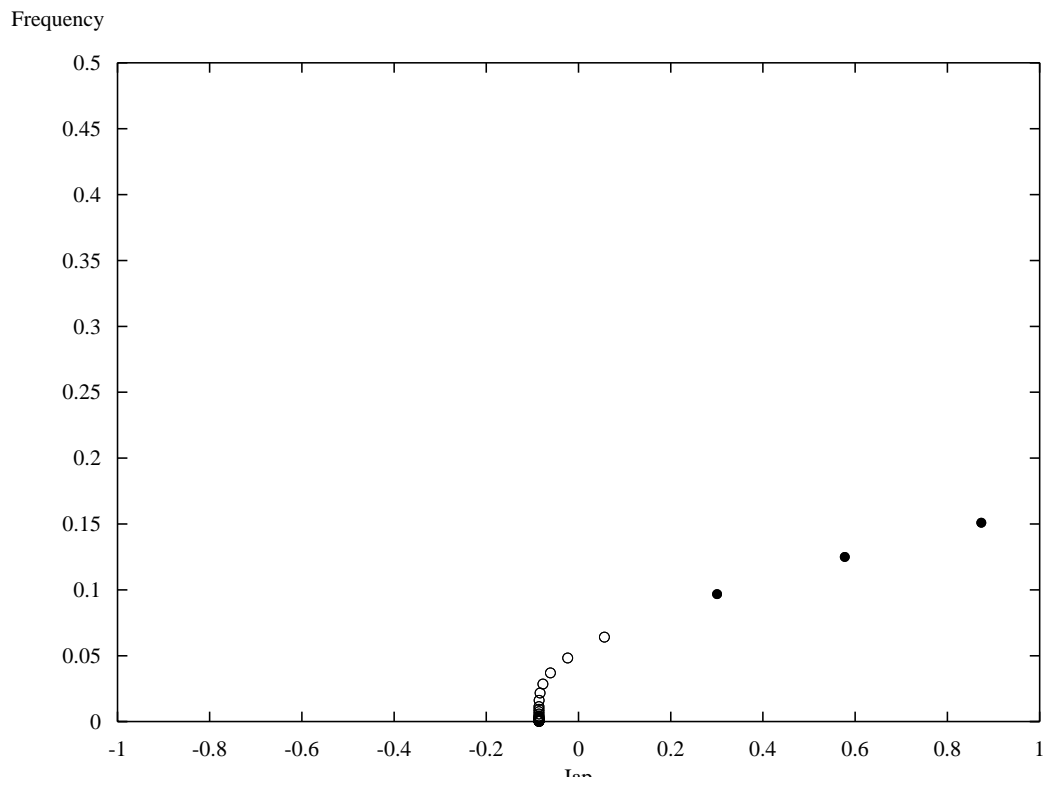


(h) Fréquence de la famille de cycles limites en fonction de I_{ap}

FIGURE 28 – Pour $c = 1.2$ et $\epsilon = 0.01$

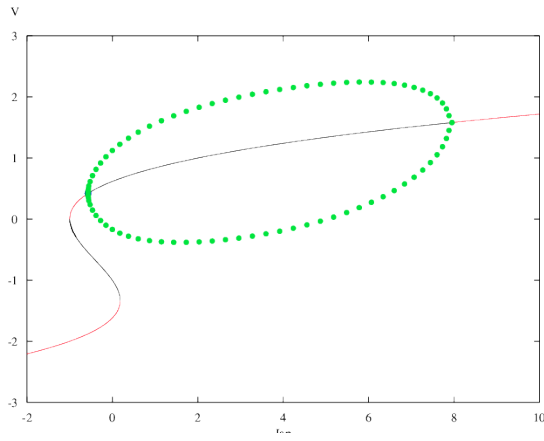


(i) Trace en temps de I_{ap} et de v

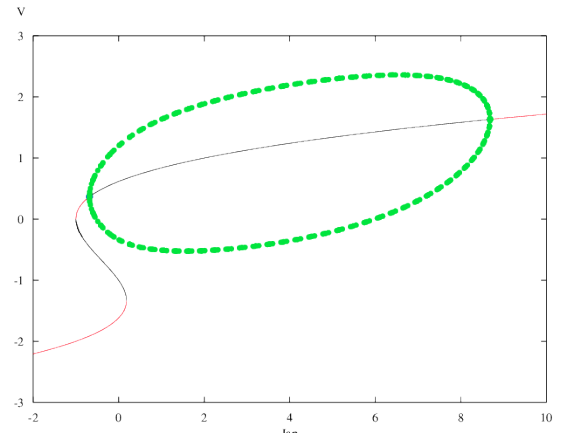


(j) Fréquence de la famille de cycles limites en fonction de I_{ap}

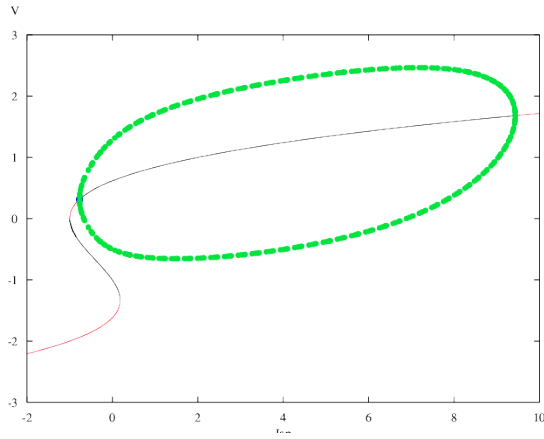
FIGURE 28 – Pour $c = 1$ et $\epsilon = 0.01$



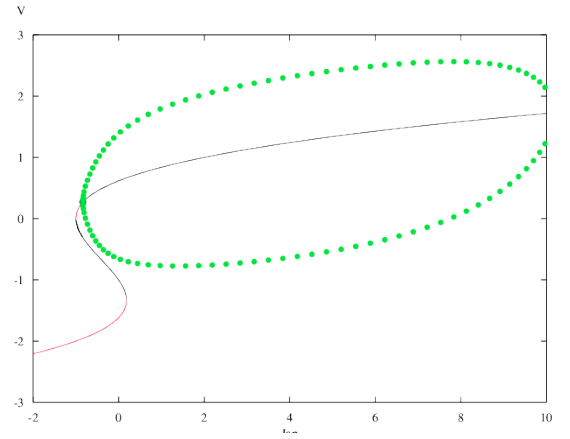
(a) Pour $c = 2$



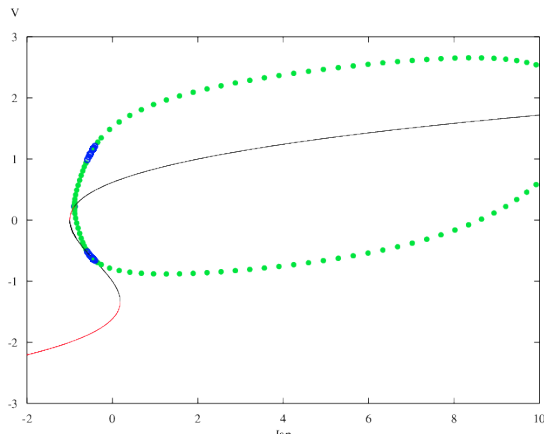
(b) Pour $c = 1.8$



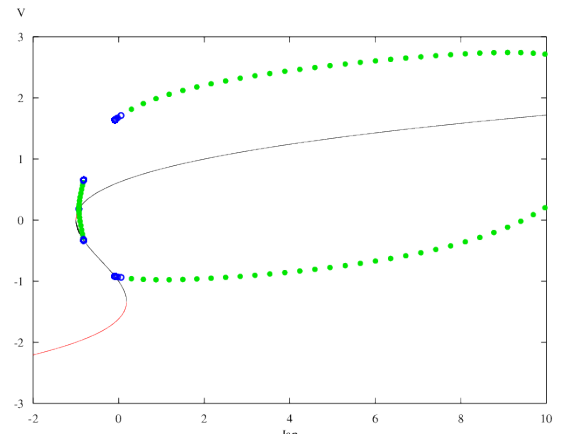
(c) Pour $c = 1.6$



(d) Pour $c = 1.4$



(e) Pour $c = 1.2$: apparition d'une bifurcation homocline



(f) Pour $c = 1$: deux bifurcations homoclines

FIGURE 29 – Evolution du diagramme de bifurcation en fonction de c et mise en évidence de la bifurcation de bifurcations homoclines.