Modélisation de signaux EEG épileptiques par des systèmes dynamiques

J.-J. Bellanger, J.-P. Conze, B. Delyon,

S. Le Borgne, R. Lucas, F. Wendling

IRMAR, UMR CNRS 6625

LTSI, UMR CNRS 642

Université de Rennes I,
Campus de Beaulieu,
35042 Rennes Cedex, France

Résumé

Des modèles de systèmes dynamiques ont été proposés pour rendre compte des différentes phases observées sur les signaux EEG recueillis sur les malades au cours d'une crise d'épilepsie. L'un de ces modèles a fait l'objet des travaux de deux des co-auteurs de cette note. Après avoir rappelé brièvement leur démarche, nous présentons ici quelques éléments d'analyse mathématique du système dynamique correspondant.

Table des matières

Introduction

L'épilepsie est caractérisée par la répétition de crises au cours desquelles des altérations, souvent stéréotypées, surviennent dans le comportement du patient. Dans le cas des épilepsies partielles, on admet maintenant que les crises sont initialisées par une région du cerveau devenue hyperexcitable, dite "zone épileptogène", mettant en jeu un réseau de structures capable de générer et de propager des activités anormales (cf. notamment les travaux de Lopes da Silva "Epilepsy as a dynamical disease of brain systems").

Les travaux d'une équipe du laboratoire LTSI (université de Rennes I) ont porté sur l'étude d'une classe de modèles macroscopiques, physiologiquement interprétables, se plaçant au niveau "population neuronale". Cette démarche a conduit cette équipe à proposer un modèle dynamique représenté par un système paramétré d'équations différentielles non linéaires de petite dimension. La dynamique de ce système dépend des valeurs des paramètres, physiologiquement interprétables. Suivant le choix de ces valeurs, les dynamiques reproduisent, de façon satisfaisante, les dynamiques observées sur les signaux recueillis sur un malade au cours d'une crise.

Après avoir rappelé brièvement les principes de cette modélisation et la forme du système d'équations differentielles auquel elle conduit, nous présentons dans cette note les premiers éléments de l'étude du système dynamique correspondant, menée dans le cadre d'une collaboration entre les auteurs de cette modélisation et un groupe de mathématiciens.

1 Modélisation

Dans cette section, nous présentons brièvement le modèle propose par J.-J. Bellanger, F. Wendling et leur équipe ([16]).

1.1 Contexte de la modélisation

Les méthodes d'investigation utilisées en épilepsie fournissent des données cliniques (sémiologie, examen neurologique), anatomiques (IRM, Scanner) et physiologiques, ces dernières étant principalement apportées par l'électroencéphalographie (EEG) sous la forme de signaux enregistrés sur plusieurs voies à partir d'électrodes posées sur le scalp (EEG de surface) ou d'électrodes intracérébrales (EEG de profondeur ou stéréo-EEG). L'exploration SEEG, intervenant dans l'évaluation pré-chirurgicale des patients, fournit des informations sur l'activité électrique cérébrale sous la forme de signaux d'une excellente résolution temporelle enregistrés depuis différentes structures cérébrales choisies de manière stratégique par l'expert.

L'un des enjeux actuels est de progresser dans la compréhension des mécanismes impliqués dans l'épileptogénèse à partir des observations de type signal, au travers d'une modélisation physiologique des signaux EEG intracérébraux permettant d'analyser la relation entre mécanismes pathophysiologiques et observations.

Cette modélisation doit répondre aux contraintes suivantes. Tout d'abord, son niveau (du microscopique au macroscopique) doit être suffisamment profond pour que le modèle puisse apporter des informations sur les mécanismes sous-jacents non directement accessibles. Il doit aussi être lié à la nature des observations pour que les paramètres du modèle puissent être identifiés et les résultats validés. Dans un contexte d'analyse des signaux épileptiques, le modèle doit inclure des paramètres directement liés aux mécanismes sous-jacents tels que l'excitation, l'inhibition ou le couplage entre populations de neurones, mécanismes reconnus aujourd'hui comme essentiels dans la recherche sur l'épilepsie.

Les modèles proposés dans l'étude de l'activité cérébrale et ses rapports avec le signal EEG peuvent schématiquement être divisés en deux groupes : ceux composés de neurones interconnectés et formant des réseaux comportant un grand nombre d'unités (Miles, Traub et Wong [8], Kopell et Ermentrout [2]) et ceux se plaçant au niveau des populations neuronales (Freeman [3], Lopes Da Silva et al. [6], Jansen et al. [5]). Parmi les problèmes de base rencontrés, se pose en particulier celui de la transition vers un régime synchronisé entre systèmes couplés (cf. Pikovsky et al. [10]).

1.2 Principe de la modélisation

Les travaux au LTSI ont principalement porté sur l'étude d'une classe de modèles macroscopiques, physiologiquement interprétables, se plaçant au niveau "population neuronale". S'appuyant sur les modèles initialement développés par Lopes Da Silva et al. (1974) [6], ils ont conduit :
i) à l'élaboration d'un premier modèle capable de générer des signaux analogues aux signaux EEG épileptiques à partir de réseaux organisés de populations de neurones,
ii) à la simulation de trois sous-populations, dont les modes d'interaction sont modifiés en cohérence avec des hypothèses sur les troubles de l'inhibition et de l'excitation décrits en physiologie.

Ainsi une population est composée de trois sous-ensembles : le premier sous-ensemble est composé des cellules principales (cellules pyramidales) qui reçoivent un feedback (soit excitateur, soit inhibiteur) des deux autres sous-ensembles modélisant chacun les interneurones locaux. L'influence du voisinage et celle des populations plus distantes sont modélisées par une entrée excitatrice qui représente globalement la densité moyenne des potentiels d'action afférents. Le modèle est décrit par un système d'équations différentielles (non linéaires) ordinaires ou stochastiques, suivant que l'entrée est modélisée comme une perturbation déterministe ou est assimilée à un bruit blanc. Il produit un signal EEG (principalement reflet de la sommation des potentiels post-synaptiques des cellules pyramidales activées) à partir de populations neuronales couplées.

Sous certaines conditions (dictées par des hypothèses physio-pathologiques : rapport excitation/inhibition au sein des populations, couplage uni/bi-directionnel entre populations), les résultats ont montré que ce modèle produit des signaux épileptiformes qui, qualitativement comparés aux signaux SEEG réels, sont réalistes (Wendling et al. 2000 [16], [17]).

Extension du modèle

Cependant, dans ce premier modèle, les activités de "décharges rapides de faible amplitude", très souvent impliquées au début des crises et donc très importantes de ce point de vue, ne sont pas représentées. Ceci s'explique par la structure du modèle initial dont les constantes de temps des fonctions de transfert utilisées pour modéliser les activités dendritiques excitatrices et inhibitrices sont trop élevées pour générer des signaux de fréquences comparables à celles observées (30 à 80 Hz). Une extension à ce modèle initial, physiologiquement argumentée, a donc été proposée afin que celui-ci puisse également générer des activités rapides.

Cette extension s'appuie sur des données récentes de la littérature concernant :
i) le rôle des interneurones dans la génération des activités dans la bande gamma de l'EEG,
ii) le rôle respectif des interneurones projetant dans la région dendritique et dans la région péri-somatique des cellules pyramidales,
iii) l'altération possible des interneurones dendritiques qui peut apparaître dans le tissu épileptique (modèle focal).

Grâce à cette extension, le nouveau modèle produit, pour des modifications de paramètres réalistes, certaines activités caractéristiques ("activités rapides") des épilepsies partielles humaines (Wendling et al. 2002 [18]).

Quatre phases ont été définies selon la nature pseudo-stationnaire de l'activité reflétée par le signal réel :
1) activité normale de fond,
2) décharge rythmique de pointes,
3) décharge rapide de faible amplitude,
4) activité quasi-sinusoidale.

Ces dynamiques et les transitions sont expliquées, dans le modèle, par une baisse de l'inhibition dendritique graduelle.

1.3 Le modèle (S) et son extension

Le modèle proposé (au niveau macroscopique) permet une approche paramétrique de la dynamique des régions du cerveau susceptibles d'être responsables du déclenchement des crises (zones épileptogènes). Il conduit à un schéma où plusieurs sous-systèmes (correspondant aux sous-populations introduites plus haut) ont une dynamique propre représentée par un système de 3 équations différentielles du second ordre. En entrée, chaque sous-système peut recevoir un bruit ou être connecté à un ou plusieurs autres sous-systèmes.

Les équations pour chaque sous-système présentent un terme linéaire et un terme non-linéaire en forme de sigmoïde modélisant la résultante statistique dans une sous-population des effets de seuil et de saturation intervenant dans chaque neurone.

Le terme linéaire correspond à une fonction de transfert qui transforme l'information pré-synaptique (densité moyenne des trains de potentiels d'action) en une information post-synaptique (potentiel membranaire post-synaptique excitateur (PPSE) ou inhibiteur (PPSI)). Le terme non linéaire relie le potentiel membranaire moyen d'un sous-ensemble à la densité moyenne des potentiels d'action générés par les neurones.

La réponse impulsionnelle des fonctions de transfert linéaires est donnée par

$$\begin{aligned} H_e(t) &= u(t)Aa\,t\,e^{-at}, \\ H_i(t) &= u(t)Bb\,t\,e^{-bt}, \end{aligned}$$

suivant que l'on est dans le cas excitateur ou dans le cas inhibiteur, $u(t)$ étant la fonction de Heaviside. Etant données les constantes de temps $1/a$ et $1/b$, les paramètres A et B peuvent être ajustés pour régler la sensibilité des synapses excitatrices et inhibitrices, respectivement. La non linéarité est représentée par la fonction sigmoïde

$$S(\nu) = \frac{2e_0}{1 + e^{r(\nu_0 - \nu)}},$$

où $2e_0$ est le taux maximal d'activation des neurones, ν_0 le potentiel post-synaptique correspondant à un taux e_0 et r la raideur de la sigmoïde.

Enfin, les interactions entre les cellules principales et les interneurones sont résumées dans les quatre constantes du modèle C_i, $i = 1, \cdots, 4$, qui représentent le nombre moyen de contacts synaptiques entre cellules. Chaque fonction de transfert linéaire h_e et h_i introduit un couple d'équations différentielles du 1er ordre de la forme

$$\begin{aligned} z'(t) &= z_1(t), \\ z_1'(t) &= Ggx(t) - 2gz_1(t) - g^2 z(t), \end{aligned}$$

où $G = A$ où B et $g = a$ où b (suivant le cas excitateur ou inhibiteur) et où $x(t)$ et $z(t)$ sont, respectivement, les signaux d'entrée et de sortie. On obtient ainsi le modèle simple suivant formé de 3 équations différentielles du 2ème ordre, dans lequel p désigne une entrée détreministe ou aléatoire.

Modèle simple (S)

$$\left\{ \begin{array}{l} y_0'' + 2\alpha y_0' + \alpha^2 y_0 = A\alpha S(y_1 - y_2), \\ y_1'' + 2\alpha y_1' + \alpha^2 y_1 = A\alpha(p + C_2\ S(C_1 y_0)), \\ y_2'' + 2\beta y_2' + \beta^2 y_2 = B\beta C_4 S(C_3 y_0). \end{array} \right. \tag{1}$$

Les valeurs des constantes figurant dans les équations précédentes, liées à leur interprétation, seront précisées plus loin.

Il est admis que le déclenchement des crises est dû à une hyperexcitabilité. Dans le modèle, le facteur excitateur est donné par le paramètre A. Nous étudierons le comportement du système suivant les valeurs de ce paramètre.

Modèle avec couplage

Une constante de connectivité K^{ij} est utilisée pour définir le degré de couplage entre une population i et une population j, tandis qu'un filtre de réponse impulsionnelle $h_d(t)$, similaire à $h_e(t)$, peut être utilisé pour modéliser le retard dans la connexion entre les populations i et j :

$$h_d(t) = u(t)A\alpha_d t\ \exp(-\alpha_d t).$$

Cette fonction de transfert introduit une équation du second ordre. Par conséquent, le modèle est représenté par un ensemble de huit équations différentielles par population (les deux équations décrivant la sortie d'une population et les six équations précédemment décrites régissant le comportement intra-population) :

$$\left\{\begin{array}{l} \ddot{y}_0^n(t) + 2\alpha\dot{y}_0^n(t) + \alpha^2 y_0^n(t) = A\alpha S(y_1^n(t) - y_2^n(t)), \\ \ddot{y}_1^n(t) + 2\alpha\dot{y}_1^n(t) + \alpha^2 y_1^n(t) = A\alpha[p^n(t) + C_2 S(C_1 y_0^n(t)) - \sum_{i=1..N, i\neq n} K^i y_4^i(t)], \\ \ddot{y}_2^n(t) + 2\beta\dot{y}_2^n(t) + \beta^2 y_2^n(t) = B\beta[C_4 S(C_3 y_0^n(t)], \\ \ddot{y}_4^n(t) + 2\alpha_d\dot{y}_4^n(t) + \alpha_d^2 y_4^n(t) = A\alpha_d S(y_1^n(t) - y_2^n(t)), \end{array}\right. \tag{2}$$

où la population considérée, dénotée par l'exposant n, reçoit une information afférente de la population $i, i = 1, ..., N$, $i \neq n$, ainsi qu'une information $p^n(t)$ du voisinage.

Extension du modèle, modèle (R)

Pour obtenir une plage de valeurs des paramètres présentant une dynamique de type "décharges rapides", conformément à ce qui a été mentionné plus haut, le système (S) a été "augmenté" en un système de 5 équations du second ordre (modèle (R)).

$$\left\{\begin{array}{l} y_0'' + 2\alpha y_0' + \alpha^2 y_0 = A\alpha S(y_1 - y_2 - y_3), \\ y_1'' + 2\alpha y_1' + \alpha^2 y_1 = A\alpha(p + C_2\ S(C_1 y_0)), \\ y_2'' + 2\beta y_2' + \beta^2 y_2 = B\beta C_4 S(C_3 y_0), \\ y_3'' + 2\gamma y_3' + \gamma^2 y_3 = G\gamma C_7 S(C_5 y_0 - C_6 y_4), \\ y_4'' + 2\beta y_4' + \beta^2 y_4 = B\beta S(C_3 y_0). \end{array}\right. \tag{3}$$

Dans la suite, nous discuterons principalement le modèle simple.

2 Etude théorique et numérique du modèle (S)

2.1 Notion d'ensemble limite

Considérons d'abord des modèles de systèmes dynamiques généraux donnés par un système d'équations différentielles défini sur $\mathbb{R}^d$ du type (4) ci-dessous, qui généralise les modèles (S) ou (R) définis précédemment

$$\dot{X} = AX(t) + \Phi(X), \tag{4}$$

où l'on fait les hypothèses suivantes :

Φ est une fonction lipschitzienne bornée définie sur $\mathbb{R}^d$ et A une matrice dont les valeurs propres sont de partie réelle < 0.

On pourra également considérer le cas où Φ est plus dégénérée, par exemple une fonction localement constante.

Le système définit un flot de transformations (T_t) formant un groupe à un paramètre $(T_t)_{t\in\mathbb{R}}$ sur $\mathbb{R}^d$.

Un modèle à temps discret, proche du précédent, consiste en l'itération de la transformation T définie sur $\mathbb{R}^d$ par

$$Tx = A(x) + \Phi(x), \tag{5}$$

avec les hypothèses suivantes :

Φ est une fonction lipschitzienne bornée définie sur $\mathbb{R}^d$ et $x \to A(x)$ est une application de $\mathbb{R}^d$ à valeurs dans l'ensemble des applications linéaires dont les valeurs propres sont de module < 1.

Rappelons une notion classique dans l'étude des systèmes dynamiques, qui nous sera utile par la suite. Pour étudier le comportement limite des itérées de la transformation T définie par (5), on considère l'ensemble asymptotique D^+ formé des valeurs d'adhérences des orbites de la transformation T prises quand le temps tend vers $+\infty$. Pour chaque point $x \in \mathbb{R}^d$, on note

$$D^+(x) = \{y : y = \lim_k T^{n_k}x, \text{pour une suite strictement croissante d'entiers } (n_k)\}.$$

L'ensemble D^+ (appelé aussi *ensemble ω-limite* de T) est défini par :

$$D^+ := \bigcup_x D^+(x).$$

Dans le cas du système à temps continu défini par (4), on définit deux ensembles asymptotiques D^+ et D^-, l'ensemble ω-limite et l'ensemble α-limite pour le flot (T_t), formés de l'ensemble des valeurs d'adhérence des orbites du flot, respectivement pour t tendant vers $+\infty$ et t tendant vers $-\infty$.

Lemme 2.1 *Sous les hypothèses faites plus haut, l'ensemble ω-limite D^+ du système dynamique est borné.*

Preuve : Montrons le lemme dans le cas du système (S) défini par (3).

Soit $x = (y_0(0), \dot{y}_0(0), y_1(0), \dot{y}_1(0), y_2(0), \dot{y}_2(0))$. le vecteur des conditions initiales. Notons (y_0^x, y_1^x, y_2^x) la solution correspondante du système. Elle est C^1. En remplaçant dans le deuxième membre de (3) les y_i par leur valeur comme solution de (3), on obtient que (y_i) vérifie le système

$$\begin{aligned} \ddot{y}_0(t) + 2\dot{y}_0(t) + y_0(t) &= f_1(t), & (6)\\ \ddot{y}_1(t) + 2\dot{y}_1(t) + y_1(t) &= f_2(t), & (7)\\ \ddot{y}_2(t) + 2\dot{y}_1(t) + y_1(t) &= f_2(t), & (8) \end{aligned}$$

où les fonctions f_1, f_2, f_3 sont de classe C^1 et bornées en norme infinie par une constante M.

On déduit de (6),

$$-Me^{at} \leq (y_0^x(t)e^{at})'' \leq Me^{at},$$

d'où, en intégrant successivement, pour $t \geq 0$:

$$-M(\frac{e^{at}-1}{a}) \leq (y_0^x(t)e^{at})' - (\dot{y}_0^x(0) + ay_0^x(0)) \leq M(\frac{e^{at}-1}{a}), \tag{9}$$

$$\begin{aligned} (\dot{y}_0^x(0) + ay_0^x(0) + \frac{M}{a})t - M(\frac{e^{at}-1}{a^2}) &\leq y_0^x(t)e^{at} \leq (\dot{y}_0^x(0) + ay_0^x(0) - \frac{M}{a})t + M(\frac{e^{at}-1}{a^2})\\ -\frac{M}{a^2} + (\alpha_1 t + \beta_1)e^{-at} \leq y_0^x(t) &\leq \frac{M}{a^2} + (\gamma_1 t + \delta_1)e^{-at}, \end{aligned}$$

où $\alpha_1, \beta_1, \gamma_1, \delta_1$ sont des constantes.

En reportant la dernière inégalité dans (9), on obtient :

$$-2\frac{M}{a} + (\alpha_2 t + \beta_2)e^{-at} \leq \dot{y}_0^x(t) \leq 2\frac{M}{a} + (\gamma_2 t + \delta_2)e^{-at}.$$

Donc, pour t assez grand, nous avons :

$$-\frac{M}{a^2} - 1 \leq y_0^x(t) \leq \frac{M}{a^2} + 1, \ -\frac{2M}{a} - 1 \leq \dot{y}_0^x(t) \leq \frac{2M}{a} + 1,$$

et de même :

$$\begin{aligned} -\frac{M}{a^2} - 1 &\leq y_1^x(t) \leq \frac{M}{a^2} + 1, \ -\frac{2M}{a} - 1 \leq \dot{y}_1^x(t) \leq \frac{2M}{a} + 1, \\ -\frac{M}{b^2} - 1 &\leq y_2^x(t) \leq \frac{M}{b^2} + 1, \ -\frac{2M}{b} - 1 \leq \dot{y}_2^x(t) \leq \frac{2M}{b} + 1. \end{aligned}$$

Ceci implique qu'il existe un compact K ne dependant que de M et de a et b tel que, pour toute condition initiale, les trajectoires finissent par appartenir à K. Il en résulte que D^+ est compact.
□

Lemme 2.2 *Soit τ une application continue d'un espace X localement compact dans lui-même telle que son ensemble ω-limite D^+ soit compact. L'ensemble D^+ est invariant par τ et par τ^{-1}. Tout point x, dont la trajectoire $\{\tau^n x\}$ pour n tendant vers $-\infty$ est non bornée, n'appartient pas à D^+.*

Preuve Soient $x \in X$ et (n_k) une sous-suite d'entiers tendant vers $+\infty$ tels que la limite $y := \lim_k \tau^{n_k} x \in D$ existe. La convergence $\tau^{n_k+1}x \to \tau y$ et $\tau^{n_k-1}x \to \tau^{-1}y$ montrent que τy et $\tau^{-1}y$ sont aussi dans D. La dernière assertion s'en déduit immédiatement. □

Ce qui précède donne une première information sur la dynamique des systèmes (S) ou (R) considérés : pour un ensemble fixé de valeurs des paramètres, il existe un ensemble compact dans lequel finissent par entrer les trajectoires partant de tout point de $\mathbb{R}^d$.

Il faut noter que, tout au moins dans le cas discret, pour des transformations du type (5), la dynamique peut être compliquée : un exemple très simple, en dimension 1, est celui de la transformation $x \to \beta x + \alpha \bmod 1$, avec $\beta \in]0, 1[$. On peut montrer (cf. [1]) l'existence de valeurs du couple (β, α) pour lesquels l'attracteur est un ensemble fermé infini du cercle. La dynamique, en restriction à cet attracteur, est conjuguée à une rotation irrationnelle. En particulier, elle n'est pas périodique.

Cependant, le cas de figure le plus simple, pour la dynamique des modèles du type (4) ou (5), est celle de la convergence vers un attracteur formé d'une famille finie de points fixes et d'orbites finies périodiques pour le cas discret, ou de points fixes et d'orbites périodiques pour le cas des systèmes à temps continu.

La question est donc : pour les différentes valeurs des paramètres, l'ensemble ω-limite du le système (S) est-il formé d'un ensemble fini de points fixes et de cycles périodiques. Nous verrons que c'est effectivement ce qui est observé à travers les simulations pour le système (S).

2.2 Paramètres du système

Dans ce qui suit on se restreint au modèle simple (S) donné par les équations (3), qui est donc un sous-système par rapport aux équations (2). Rappelons que ce système est de la forme

$$\begin{cases} y_0'' + 2\alpha y_0' + \alpha^2 y_0 = A\alpha S(y_1 - y_2), \\ y_1'' + 2\alpha y_1' + \alpha^2 y_1 = A\alpha(p + C_2\ S(C_1 y_0)), \\ y_2'' + 2\beta y_2' + \beta^2 y_2 = B\beta C_4 S(C_3 y_0). \end{cases}$$

L'interprétation des constantes figurant dans les équations conduit à leur donner les valeurs suivantes :

S est la fonction sigmoïde définie par $S(v) = \dfrac{d}{1 + e^{-r(v-v_0)}}$,
$e_0 = 2.5,\ d = 2e_0 = 5,\ v_0 = 6,\ r = 0.56$
$C = 135,\ C_1 = C,\ C_2 = 0.8C,\ C_3 = 0.25C,\ C_4 = 0.25C$
$A = 3.25$ (mv), $B = 22$ (mv), $\alpha = 100$, $\beta = 50$

L'entrée p est un bruit aléatoire.

Nous allons étudier le comportement du système en donnant au paramètre A différentes valeurs. Nous commençerons en négligeant le terme de bruit.

On prend pour commencer $p = 0$. On effectue un changement de temps en posant $y(t) = z(100t)$), ce qui ramène la valeur de référence 3.25 de A à la valeur $a = 0.0325$. On note désormais a le paramètre A ainsi normalisé, que l'on fera varier dans un plage de l'ordre de $[0.00, 0.172]$.

Le système s'écrit alors :

$$\begin{cases} y_0'' + 2y_0' + y_0 = aS(y_1 - y_2), \\ y_1'' + 2y_1' + y_1 = aC_2\ S(C_1 y_0), \\ y_2'' + y_2' + 0.25 y_2 = bC_4 S(C_3 y_0). \end{cases} \tag{10}$$

Soit le système du premier ordre :

$$\begin{cases} y_0' = y_3, \\ y_1' = y_4, \\ y_2' = y_5, \\ y_3' = -2y_3 - y_0 + aS(y_1 - y_2), \\ y_4' = -2y_4 - y_1 + aC_2\ S(C_1 y_0), \\ y_5' = -y_5 - 0.25 y_2 + bC_4 S(C_3 y_0). \end{cases}$$

La fonction S étant bornée, le système (10) possède une solution définie globalement, et de façon unique pour des conditions initiales au temps $t = 0$ données : $(y_0(0), \dot{y}_0(0), y_1(0), \dot{y}_1(0), y_2(0), \dot{y}_2(0))$.

2.3 Dynamiques observées suivant les valeurs de a

On observe des changements de dynamique suivant les zones dans lesquelles sont choisies les valeurs des paramètres. A l'intérieur d'une zone de valeurs du paramètre, la dynamique du système est qualitativement la même : convergence vers un point fixe, convergence vers un point fixe avec enroulement sur une boucle, convergence vers un cycle périodique attracteur.

Les valeurs critiques pour lesquelles s'observent les changements correspondent à des bifurcations. Un phénomène transitoire apparaît, pour des valeurs du paramètre proche d'une valeur critique correspondant à une bifurcation. En présence d'un bruit, on observe l'amplification du phénomène des pics sporadiques, le bruit ayant pour effet de relancer le système dans une dynamique transitoire.

Un autre fait à noter est que la simulation suggère l'absence de comportement de nature chaotique pour le modèle (S).

On fait varier le paramètre a dans la plage $[0.0, 0.17]$, avec $b = 0.11$.

La simulation numérique fait apparaître 4 types de dynamiques suivant les valeurs du paramètre a.

Zone 1

$0 \leq a \leq 0.031$: convergence vers un point fixe

La preuve de cette convergence, pour a assez petit, sera donnée plus loin.

Zone 2

$0.031 \leq a \leq 0.0722$: convergence vers un point fixe avec enroulement sur une boucle

Il y a transition de la zone 2 vers la zone 3 pour $a = 0.0722$: le point stable S et le point instable I_1 se confondent et disparaissent ; il reste le point fixe instable I_2 (correspondant à $y_0 = 0.168$).

Zone 3

$0.0722 \leq a \leq 0.144$: convergence vers un cycle limite

Quand la paramètre franchit la valeur 0.0722, un grand cycle limite attracteur apparaît. Son diamètre tend vers 0 quand a tend vers 0.144.

Notons que l'on passe un temps long au voisinage du point fixe, pour des valeurs de a proches de 0.07.

Zone 4

$a > 0.144$: le cycle est transformé en un point limite vers lequel il y a convergence

Pour $a = 0.144$, on a une bifurcation de Hopf : le point fixe, stable pour $a > 0.144$, devient instable quand a traverse la valeur 1.144 en décroissant et il y a naissance d'un petit cycle stable attracteur, dont le diamètre augmente quand a décroit jusqu'à la valeur $a = 0.0722$.

On peut suivre rigoureusement la dynamique au voisinage du point $a = 0.144$. Le spectre du Jacobien est formé de : 4 valeurs propres de partie réelle > 0, deux valeurs propres conjuguées de la forme : $\varepsilon \pm i\beta$, avec $\varepsilon < 0$ pour $a > 0.144$ et $\varepsilon > 0$ pour $a < 0.144$. On sait que par une transformation non linéaire des coordonnées, le système peut être mis sous forme normale au voisinage de la bifurcation.

Forme normale au voisinage de la bifurcation

Rappelons la forme canonique :

$$x' = \varepsilon x - \beta y - cx(x^2 + y^2),$$

$$y' = \beta x + \varepsilon y - cy(x^2 + y^2).$$

Pour $\varepsilon < 0$, il y a un point fixe stable, pour $\varepsilon > 0$, il y a apparition d'un petit cycle stable et d'un point fixe unstable.

Passons en coordonnées polaires $(\rho(t), \theta(t))$. Soit (ρ_0, θ_0) la position initiale.

Nous avons $\theta(t) = \beta t + \theta_0$. Le module ρ est solution de

$$\rho' = \rho(\varepsilon - c\rho^2),$$

soit, en posant

$$\delta = \sqrt{\frac{\varepsilon}{C}},\ K = \frac{\rho_0}{(1 - \delta^{-2}\rho_0^2)^{\delta/2}},$$

$$\frac{\rho(t)}{(1 - \delta^{-2}\rho(t)^2)^{\delta/2}} = Ke^t.$$

On écrit :

$$1 - \delta^{-1}\rho(t) = \frac{(K^{-1}\rho(t)e^{-t})^{\frac{2}{\delta}}}{1 + \delta^{-1}\rho(t)}.$$

Le module $\rho(t)$ reste borné et donc $\lim_{t\to+\infty} \rho(t) = \delta$. L'attracteur est un cercle de rayon $\delta = \sqrt{\frac{\varepsilon}{C}}$.

Pour $a = 0.0722$ l'attracteur disparaît et il y a apparition d'un point fixe stable.

2.4 Points fixes et bifurcations

Points fixes

Les points fixes sont solutions de :

$$\begin{cases} 0 = -y_0 + aS(y_1 - y_2), \\ 0 = -y_1 + aC_2\ S(C_1 y_0), \\ 0 = -0.25y_2 + bC_4 S(C_3 y_0). \end{cases}$$

Le diagramme de bifurcation (en fonction du paramètre a) est représenté figure 1.

Bifurcations

Le comportement qualitatif du système peut changer quand le paramètre varie, les valeurs de bifurcation correspondant aux valeurs du paramètre auxquelles on observe ces changements. Comme on le sait, les différents types de bifurcations ont été classifiés en petite dimension. L'un des problèmes que nous rencontrons est l'identification des bifurcations apparaissant dans notre exemple. Un autre problème est qu'une étude de ces bifurcations ne donne pas nécessairement une information globale sur le comportement dynamique du système.

Nous retrouvons les 4 zones précédemment trouvées pour les changements de dynamique :

Zone 1 : $0 \leq a \leq 0.031$, le système n'a qu'un point fixe stable ;
Zone 2 : $0.031 \leq a \leq 0.0722$, apparaît ensuite un point fixe instable qui se dédouble en deux points fixes instables.

FIG. 1 – *valeur (coordonnée y_0) des points fixes du système, en fonction du paramètre a variant de 0.00 à 0.161*

Zone 3 : $0.0722 \leq a \leq 0.144$, l'un des points fixes instables se confond avec le point fixe stable en un point fixe instable qui disparaît.
Zone 4 : $a > 0.144$, il y a unicité du point qui est stable.

Variétés stables et instables des points fixes instables dans la zone 2

Dans la zone 2, le calcul numérique indique qu'il existe trois singularités : deux instables I1 et I2, une stable S. En dehors des variétés stables des points I1 et I2 les trajectoires convergent vers S.

Appelons V1 et V2 les variétés stables de I1 et I2, U1 et U2 leurs variétés instables. La variété V1 est de dimension 5, V2 de dimension 4, U1 de dimension 1, V2 de dimension 2. La structure topologique des variétés stables et instables reste à comprendre. On peut cependant se représenter la situation selon le schéma suivant :
- les deux parties de U1 joignent I1 à S, formant une boucle (parcourue dans les deux sens) ;
- la variété V2 est probablement le bord de V1. S'il existe une orbite hétérocline joignant I2 à I1 alors V2 est le bord de V1, et U1 le bord de U2 ;
- lorsqu'on s'approche de la zone 3, l'une des branches de U1 se raccourcit (pour finalement disparaître).

Remarque : L'étude des bifurcations a été faite en fonction du seul paramètre a. Une question à l'étude, qui devrait permettre de mieux comprendre les différentes dynamiques du système, est celle des bifurcations quand on varie plusieurs paramètres, par exemple le couple (a, b).

2.5 Convergence vers un point fixe pour $a \in [0, \delta[$ (zone 1)

Nous allons montrer que le système possède un unique point fixe qui est attracteur pour toute condition initiale, quand le paramètre A est choisi assez près de 0. La preuve met seulement en évidence l'existence d'un voisinage de 0. En fait tout semble indiquer que cette dynamique est celle du système dans toute la zone 1, c'est-à-dire tant que le paramètre ne franchit pas la valeur critique de bifurcation.

Lemme 2.3 *1) L'équation différentielle*

$$\dot{x}(t) = cx(t) - f(t), \tag{11}$$

avec f de classe C^1 et bornée, $B \leq f \leq C$ et c constante > 0, possède, pour toute condition initiale $x(0) = x_0$, une solution x et une seule définie sur $\mathbb{R}$.

S'il existe t_0 pour lequel $x(t_0) < \frac{B}{c}$ (resp. $x(t_0) > \frac{B}{c}$), alors $\lim_{t\to+\infty} x(t) = -\infty$ (resp. $\lim_{t\to+\infty} x(t) = +\infty$).

2) L'équation différentielle

$$(x'(t) - c_1 x(t))' = c_2(x'(t) - c_1 x(t)) + f(t), \tag{12}$$

avec f de classe C^1 et bornée, $B \leq f \leq C$ et $c_1, c_2 > 0$, possède pour toute condition initiale $x(0) = x_0$, $\dot{x}(0) = \dot{x}_0$, une solution et une seule.

S'il existe t_0 pour lequel $x(t_0) < \frac{B}{c_1 c_2}$ (resp. $x(t_0) > \frac{C}{c_1 c_2}$), alors $\lim_{t\to+\infty} x(t) = -\infty$ (resp. $\lim_{t\to+\infty} x(t) = +\infty$).

Preuve : 1) La première partie des deux points (existence et unicité), sous les hypothèses faites ici est classique.

Pour l'assertion suivante, on déduit des hypothèses les inégalités :

$$-Ce^{-ct} \leq (\dot{x}(t) - cx(t))e^{-ct} \leq -Be^{-ct}.$$

qui entraînent, par intégration de 0 à t :

$$-\frac{C}{c}(1 - e^{-ct}) \leq x(t)e^{-ct} - x_0 \leq -\frac{B}{c}(1 - e^{-ct});$$

d'où :

$$(x_0 - \frac{C}{c})\ e^{ct} + \frac{C}{c} \leq x(t) \leq (x_0 - \frac{B}{c})\ e^{ct} + \frac{B}{c},$$

ce qui montre que :

$$\lim_{t\to+\infty} x(t) \quad = \quad -\infty, \text{ si } x_0 < \frac{B}{c}, \tag{13}$$

$$\lim_{t\to+\infty} x(t) \quad = \quad +\infty, \text{ si } x_0 > \frac{B}{c}. \tag{14}$$

2) Pour $(x_0, \dot{x}_0)$ donné, posons $y(t) = x'(t) - c_1 x(t)$.

D'après le point 1), s'il existe t_0 tel que

$$y(t_0) < -\frac{C}{c_2}, \text{ ou } \ y(t) > -\frac{B}{c_2},$$

alors $\lim_t y(t) = \pm\infty$, d'où $\lim_t(x'(t) - c_1x(t)) = \pm\infty$, ce qui, par application du lemme de Gronwall implique que $\lim_{t\to\infty} x(t) = \pm\infty$.

Supposons qu'on ait, pour tout t,

$$-\frac{C}{c_2} \leq y(t) \leq -\frac{B}{c_2}.$$

Alors, la même preuve que dans le point 1) montre que,
si $x_0 < \frac{B/c_2}{c_1}$, alors $\lim_t x(t) = -\infty$,
si $x_0 > \frac{C/c_2}{c_1}$, alors $\lim_t x(t) = -\infty$
ce qui permet de conclure. $\square$

Existence d'une région de convergence

Proposition 2.4 *Il existe $\delta > 0$ tel que, pour $A \in [0, \delta]$, le système possède un point fixe unique vers lequel il converge, pour toute condition initiale.*

Preuve : 1) Considérons le système à temps inversé. Il s'écrit :

$$\begin{aligned}
(\dot{y}_0(t) - \alpha y_0(t))' &= \alpha(\dot{y}_0(t) - \alpha y_0(t)) + g_1(y_1(t) - y_2(t)) \quad (15)\\
(\dot{y}_1(t) - \alpha y_1(t))' &= \alpha(\dot{y}_1(t) - \alpha y_1(t)) + g_2(y_0(t)) \quad (16)\\
(\dot{y}_2(t) - \beta y_2(t))' &= \beta(\dot{y}_2(t) - \beta y_2(t)) + g_3(y_0(t)) \quad (17)
\end{aligned}$$

avec g_1, g_2, g_3 de classe C^1, croissantes et bornées en norme infinie par une constante K.

Dans le cas de l'équation (15), on a $a_1 = a_2 = \alpha$, $B = -K$, $C = K$. On en déduit que, s'il existe t_0 tel que $y_0^x(t_0) < -\frac{K}{\alpha^2}$ ou $y_0^x(t_0) > \frac{K}{\alpha^2}$, alors $\lim_{t\to+\infty} y_0^x(t) = +-\infty$. Donc $x \notin D$.

On pose $u_1 = -\frac{K}{\alpha^2}$, $v_1 = \frac{K}{\alpha^2}$, puis on définit D' par :

$$D' = \{x \in \mathbb{R}^6 : \forall t \in \mathbb{R}, u_1 \leq y_0^x(t) \leq v_1\}$$

Soit $x \in D'$. Nous allons améliorer les bornes pour $g_2 \circ y_0^x$ et $g_3 \circ y_0^x$. Les fonctions g_1 et g_2 étant croissantes, et comme $u_1 \leq y_0^x \leq v_1$, nous avons : $g_2 \circ y_0^x \in [g_2(u_1), g_2(v_1)]$ et de même pour g_3. Appliquons le lemme 2.3 aux équations (16), (17) en utilisant ces inégalités.

Pour l'équation (16), on a : $a_1 = a_2 = \alpha$, $B = g_2(u_1), C = g_2(v_1)$. S'il existe t_0 tel que $y_1^x(t_0) < \alpha^{-2}g_2(u_1)$ ou $y_1^x(t_0) > \alpha^{-2}g_2(v_1)$, alors $\lim_{t\to+\infty} y_1^x(t) = \pm\infty$ et dans ce cas $x \notin D$.

De même, pour l'équation (17), s'il existe t_0 tel que $y_2^x(t_0) < \beta^{-2}g_3(u_1)$ ou $y_1^x(t_0) > \beta^{-2}g_3(v_1)$, alors $\lim_{t\to+\infty} y_2^x(t) = \pm\infty$ et dans ce cas $x \notin D$.

Posons $a_1 = \alpha^{-2}g_2(u_1)$, $b_1 = \alpha^{-2}g_2(v_1)$, $c_1 = \beta^{-2}g_3(u_1)$, $d_1 = \beta^{-2}g_3(v_1)$ et soit D_1 défini par :

$$D_1 = \{x \in \mathbb{R}^6 : \forall t \geq 0, (y_0^x(t), y_0^x(t), y_0^x(t)) \in [u_1, v_1] \times [a_1, b_1] \times [c_1, d_1]\}.$$

Comme D est stable est borné, on a $D \subset D_1$.

Définissons maintenant, pour $n \geq 1$, des suites $(u_n), (v_n), (a_n), (b_n), (c_n), (d_n)$ et une suite de sous-ensembles (D_n)par récurrence :

$$\begin{aligned}
u_{n+1} &= \alpha^{-2}g_1(a_n - d_n), \quad v_{n+1} = \alpha^{-2}g_1(b_n - c_n),\\
a_{n+1} &= \alpha^{-2}g_2(u_{n+1}), \quad b_{n+1} = \alpha^{-2}g_2(v_{n+1}),\\
c_{n+1} &= \beta^{-2}g_3(u_{n+1}), \quad d_{n+1} = \beta^{-2}g_3(v_{n+1}),
\end{aligned}$$

$$D_{n+1} = \{x \in \mathbb{R}^6 : \forall t \geq 0, (y_0^x(t), y_0^x(t), y_0^x(t)) \in [u_{n+1}, v_{n+1}] \times [a_{n+1}, b_{n+1}] \times [c_{n+1}, d_{n+1}]\}.$$

2) Montrons que, si $x \in D_n \bigcap D_{n+1}^c$, alors la trajectoire est non bornée.

La condition sur x implique les inégalités :

$$\begin{array}{rcl} g_1(a_n - d_n) & \leq & g_1(y_1^x - y_2^x) \leq g_1(b_n - c_n), \\ g_2(u_n) & \leq & g_2 \circ y_0 \leq g_2(v_n), \\ g_3(u_n) & \leq & g_3 \circ y_0 \leq g_3(v_n). \end{array}$$

En appliquant le lemme 2.3 aux trois équations, comme $x \notin D_{n+1}$ l'une au moins des conditions qui impliquent que la trajectoire est non bornée est vérifiée, d'où l'assertion.

Il en résulte par récurrence que $D \subset D_n$, pour tout $n \geq 1$. Il reste à montrer que l'intersection $\bigcap_{n \geq 1} D_n$ est réduite à un point, quand le paramètre a apartient à un intervalle $[0, \delta[$ pour un $\delta > 0$ assez petit.

3) Montrons d'abord que le suites (u_n) et (v_n) sont respectivement croissante et décroissante et que la deuxième majore la première.

Nous avons $u_1 \leq u_2 \leq v_2 \leq v_1$, puis, pour $n \geq 1$,

$$\begin{array}{r} u_{n+1} = \alpha^{-2} g_1(a_n - d_n) = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(u_n) - \beta^{-2} g_3(v_n)) \\ v_{n+1} = \alpha^{-2} g(b_n - c_n) = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(v_n) - \beta^{-2} g_3(u_n)). \end{array}$$

L'hypothèse de récurrence $u_{n-1} \leq u_n \leq v_n \leq v_{n-1}$ entraîne, les fonctions g_i étant croissantes :

$$\begin{array}{l} u_n = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(u_{n-1}) - \beta^{-2} g_3(v_{n-1})) \leq u_{n+1} = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(u_n) - \beta^{-2} g_3(v_n)) \\ \leq v_{n+1} = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(v_n) - \beta^{-2} g_3(u_n)) \leq v_n = \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(v_{n-1}) - \beta^{-2} g_3(u_{n-1})); \end{array}$$

d'où l'assertion.

Nous noterons u et v les limites respectives des suites (u_n) et (v_n).

4) Pour terminer, nous montrons que (u_n) et (v_n) sont deux suites adjaçantes pour des valeurs du paramètre A assez petites.

Les fonctions g_1 et g_2 étant continues, nous avons les relations :

$$\begin{array}{rcl} u & = & \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(u) - \beta^{-2} g_3(v)) \\ v & = & \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(v) - \beta^{-2} g_3(u)). \end{array}$$

Ces relations s'écrivent sous la forme : $F(u, v) = (u, v)$, avec

$$F(x, y) = (\alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(x) - \beta^{-2} g_3(y)), \alpha^{-2} g_1(\alpha^{-2} g_2(y) - \beta^{-2} g_3(x)),$$

soit

$$F(x, y) = A(\alpha^{-2} h_1(\alpha^{-2} h_2(x) - \beta^{-2} g_3(y)), \alpha^{-2} h_1(\alpha^{-2} h_2(y) - \beta^{-2} g_3(x)) = AG(x, y, A),$$

où h_1, h_2 et g_3 sont C^1 à dérivées bornées sur $\mathbb{R}$, indépendantes de A. On a donc $\|\partial(x, y) G\|_2$ bornée sur $\mathbb{R} \times [0, 10]$ par une constante $M > 0$. Par l'inégalité des accroissements finis, nous avons la majoration :

Donc pour $A \in [0, \inf(\frac{1}{M+1}, 10)] = [0, \delta]$, il y a unicité du point fixe de F. Soit (l_A, l'_A). On a donc $u = v = l_A$.

Comme, d'autre part, g_1 est bornée, l'équation

$$u = \frac{1}{\alpha^2} g_1(\alpha^{-2} g_2(x) - \beta^{-2} g_3(x))$$

possède au moins une solution l, ce qui montre que $l = l_A = l'_A$.

On a ainsi montré que, pour $A \in [0, \delta]$, le système converge vers son unique point fixe. Un calcul numérique permet de montrer que δ est au moins égal à 2. Avec la normalisation adoptée plus haut, cela signifie que pour $a \in [0, 0, 02]$, on a prouvé la convergence du système vers un points fixe. $\square$

2.6 Simulation, simulation avec bruit

Les simulations partent d'une valeur initiale (1,1,1,1,1,1).

Les figures 2.6, 3, 4 donnent le graphe de y_0 pour des valeurs du paramètre a resp. égales à 0.095, 0.110, 0.145.

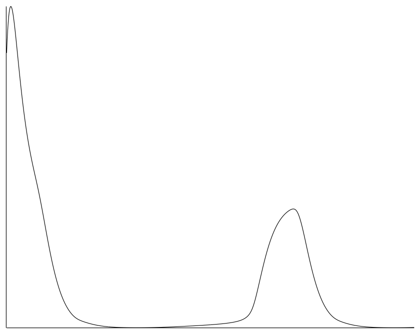

FIG. 2 – *Tracé de y_0 (**a** = 0.095)*

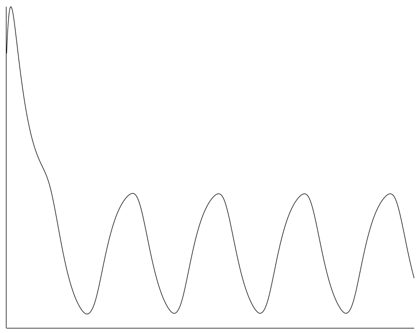

FIG. 3 – *Tracé de y_0 (**a** = 0.110)*

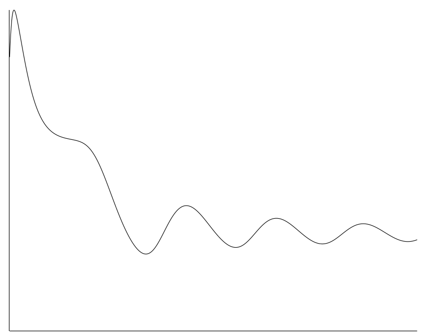

FIG. 4 – *Tracé de* y_0 *(*$\mathbf{a}$ *= 0.1450)*

En faisant varier continument le paramètre a de 0.065 à 0.161, on observe le changement de dynamique : convergence vers un point fixe, boucle, cycle, puis convergence vers un point fixe (figures 5 et 6).

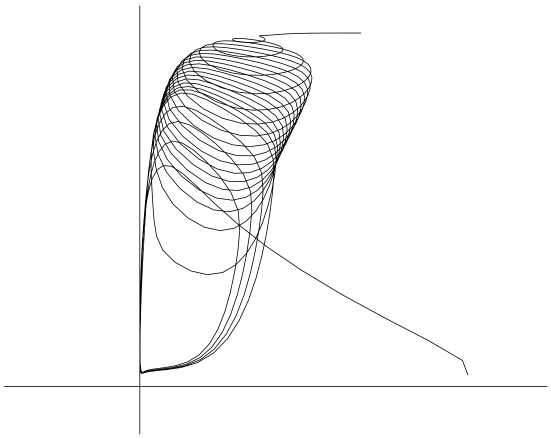

FIG. 5 – *Tracé de la projection* (y_0, y_2)*, (*$\mathbf{a}$ *variant de 0.065 à 0.161)*

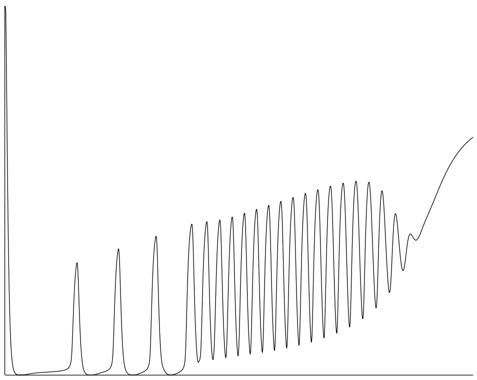

FIG. 6 – *graphe de* y_0*,* **a** *variant de 0.065 à 0.161*

Dans la dernière zone, on "suit" le point fixe qui se déplace avec le paramètre a.

La dynamique pour les valeurs de a fixées, respectivement égales à 0.065, 0.080, 0.095, 0.110, 0.125, 0.140, 0.155, sont représentées sur la figure 7 (tracé de la projection en (y_0, y_2)).

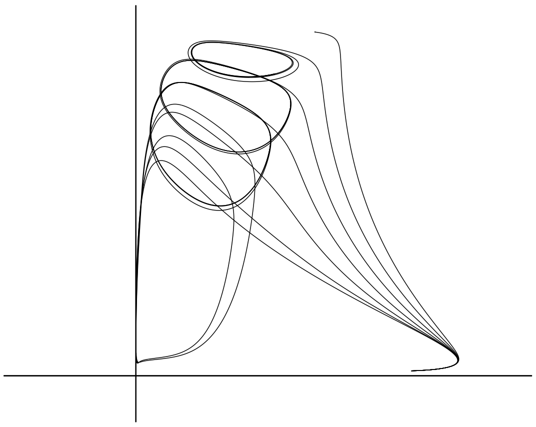

FIG. 7 – *graphe de* (y_0, y_2) (**a** = 0.065, 0.080, 0.095, 0.110, 0.125, 0.140, 0.155)

Simulation avec bruit

On se place au voisinage de $a = 0.0722$ à la limite de la zone 2 où le point stable S est proche du point instable I_1.

L'incidence d'une entrée bruitée sur la dynamique est l'apparition de pics sporadiques.

Le bruit a pour effet de faire errer l'orbite au voisinage du point stable S et lui permet de franchir la variété stable $V1$. Il décrit une longue boucle de retour proche de U_1 et revient dans un voisinage de S, puis le même phénomène se reproduit à des temps aléatoires, qui dépendent des tirages des variable aléatoires simulant le bruit. On obtient ainsi des pics sporadiques. La variance croit avec la variance du bruit et la fréquence des pics est croissante quand le bruit augmente. En dehors de cette zone, l'influence du bruit se traduit simplement par un bruitage des comportements déterministes observés précédemment. Voir figure (8).

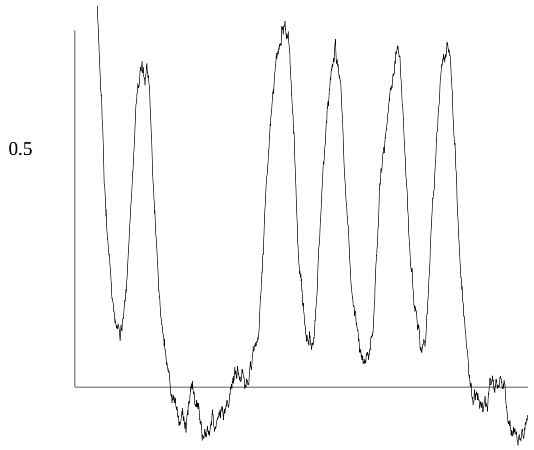

FIG. 8 – trajectoire avec bruit ($0.002 * N(0,1)$, $a = 0.10$)

3 Modèles approchés linéaires par morceaux

3.1 Principe de l'approximation

On peut proposer deux modèles simplifiés approchant le système (S).

- Une première approximation consiste à remplacer la fonction sigmoïde par une fonction linéaire par morceaux continue.

- On peut également remplacer la sigmoïde par une fonction de seuil à deux valeurs.

Ceci donne un moyen simple de construire des dynamiques avec des comportements dépendants des paramètres. Dans le modèle obtenu par approximation de (S), on observe des changements de dynamique intéressants en fonction des paramètres analogues à ceux du modèle initial. Ces modèles simplifiés présentent l'intérêt d'être plus accessibles à l'interprétation des transitions entre les différentes dynamiques observées.

Les modèles simplifiés obtenus relèvent de la méthode générale de construction suivante :

Après avoir subdivisé $\mathbb{R}^d$ en régions R_i de frontières régulières, en restriction à chaque domaine R_i on définit la dynamique (T_i^t) de façon à ce qu'elle conduise vers un attracteur situé dans un domaine D_j différent de R_i. On peut en particulier considérer le cas où la restriction de la dynamique à chaque R_i est contractante vers un point fixe appartenant à un domaine différent de R_i.

Le modèle du "générateur à lampe" décrit plus bas est un modèle simple construit suivant ce principe et donnant une dynamique non triviale (convergence vers un cycle périodique).

La frontière F réunion des frontières des domaines R_i est une section de Poincaré du flot puisque toute trajectoire recoupe nécessairement cette frontière.

Notons que ce procédé de construction de dynamique peut conduire à une ambiguïté pour la définition du flot sur la frontière (voir les remarques en sous-section 4.3). On doit supposer que le flot, à la frontière, entre à l'intérieur du domaine R_i contigü à celui d'où il vient. Il se peut également qu'il y ait des attracteurs réduits à un point qui ne soient pas des points fixes des flots (T_i^t).

Quand on remplace les fonctions sigmoïdes par des fonctions de Heaviside ou par des fonctions continues affines par morceaux, le système est localement un système linéaire (stable) avec un second membre qui dépend de la position du point relativement à certains hyperplans dans l'espace des phases. L'avantage de cette approximation est que l'on peut comprendre dans ce cas, au moins heuristiquement, comment peut apparaître une orbite périodique, lorsque l'on modifie la place des hyperplans par rapport aux points fixes des différents systèmes "locaux" avec second membre.

Le comportement du système obtenu, comme nous le verrons, est, du moins qualitativement, proche de celui du système initial.

3.2 Exemples de systèmes localement linéaires avec attracteur périodique

Un exemple élémentaire dans le plan

Illustrons d'abord par un exemple élementaire les dynamiques contruites par la méthode précédente. Considérons un système de la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = -x + a_i, \\ \dot{y} = -y + b_i, \end{cases}$$

où l'on choisit les paramètres (a_i, b_i), $i = 1, .., 4$, suivant le quadrant dans lequel se trouve le point (x, y), de façon à renvoyer la trajectoire dans un autre quadrant quand elle traverse la frontière.

Les trajectoires partant de (x, y) sont, sur chaque quadrant, de la forme $((x - a_i)e^{-t} + a_i, (y - b_i)e^{-t} + b_i)$.

On obtient :

$$\begin{aligned}
&\text{pour } x > 0, y > 0, \quad T^t(x,y) = (e^{-t}(x + a_1) - a_1, e^{-t}(y - b_1) + b_1, \\
&\text{pour } x < 0, y > 0, \quad T^t(x,y) = (e^{-t}(x + a_2) - a_2, e^{-t}(y + b_2) - b_2, \\
&\text{pour } x < 0, y < 0, \quad T^t(x,y) = (e^{-t}(x - a_3) + a_3, e^{-t}(y + b_3) - b_3, \\
&\text{pour } x > 0, y < 0, \quad T^t(x,y) = (e^{-t}(x - a_4) + a_4, e^{-t}(y - a_4) + a_4.
\end{aligned}$$

Le flot est défini pour $(x, y) \neq (0, 0)$. L'application de Poincaré sur la demi-droite $(x > 0, y = 0)$ est

$$x \to \tau x = \frac{ux}{wx + v},$$

avec $u = a_4 b_3 a_2 b_1$, $v = b_4 a_3 b_2 a_1$, $w = (b_4 a_3 (b_1 + b_2) + a_2 b_1 (b_3 + b_4))$.

Si $u = v$, on a $\tau x = \frac{x}{w/u + x}$ et les trajectoires du flot convergent vers le point $(0, 0)$.

Si $u > v$, les trajectoires convergent vers un cycle attracteur stable, correspondant au point fixe stable de l'application τ

Exemple du "générateur à lampes"

Un montage comportant une triode, des résistances et un condensenteur peut être source d'oscillations électriques périodiques. La théorie mathématique de ce "générateur à lampes" a été développée par le mathématicien russe Andronov.

Soit f la fonction (dite) caractéristique de la triode, fonction de forme "sigmoïde" croissant de 0 à une valeur asymptotique I_s courant de saturation de la triode : $\lim_{-\infty} f(U) = 0$, $\lim_{+\infty} f(U) = I_s$.

L'intensité J du courant dans la résistance vérifie l'équation différentielle suivante :

$$L\ddot{J} + R\dot{J} + C^{-1}J = C^{-1}f(MJ). \tag{18}$$

On trouvera dans le livre de Pontryagin [11] la preuve du résultat suivant.

Proposition 3.1 *Dans le plan des phases (J, J'), l'équation (*) possède une seule position d'équilibre $J = f(0)$, $J' = 0$ qui est :*
- asymptotiquement stable si $R > MC^{-1}f'(0)$, (AS)
- instable si $R < MC^{-1}f'(0)$. (Ins)

Il existe un domaine borné dans lequelle toutes les trajectoires finissent par rentrer et rester. Si la condition (Ins) est vérifiée, la position d'équilibre est instable ; l'ensemble ω-limite de toute trajectoire est une trajectoire fermée. Pour des choix convenables des constantes et de la fonction f, il y a unicité du cycle limite, qui est un cycle attracteur.

Pour démontrer ce résultat, on réécrit l'équation sous la forme du système du premier ordre suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} & = y, \\ \dot{y} & = -\omega^2 x - 2\delta y + g(y), \end{cases}$$

où g est une fonction sigmoïde.

Dans le cas simple de ce système, la méthode d'approximation envisagée dans cette section, consiste à remplaçer la fonction g par une fonction à deux valeurs :

$$g = \begin{cases} -\omega^2 a & \text{pour } y < 0, \\ +\omega^2 a & \text{pour } y > 0. \end{cases}$$

On peut alors démontrer l'existence d'un cycle attracteur en examinant la transformation de premier retour sur la séparatrice $y = 0$ (voir [11]).

3.3 Approximation linéaire par morceaux continue du système (S)

On approche la fonction sigmoïde S par la fonction S_1 définie par :

$$\begin{aligned} S_1(x) &= \sigma x + \tau, \text{ pour } x \in [v_0 - r_0, v_0 + r_0], \\ &= d_0, \text{ pour } x > v_0 + r_0, \\ &= 0, \text{ pour } x < v_0 - r_0. \end{aligned}$$

On note (S1) le système obtenu en remplaçant S par la fonction S_1 linéaire par morceaux définie ci-dessus.

Une bonne approximation de la sigmoïde (S) est obtenue avec $\sigma = 0.5$ et $\tau = -0.5$. Ce sont ces valeurs que nous utiliserons dans la discussion numérique.

Les différents régimes dynamiques observés pour le système (S1), quand on fait varier le paramètre a, sont analogues à ceux que l'on observe pour le système (S).

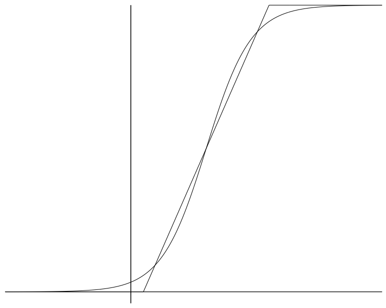

Fig. 9 – *Approximation linéaire S_1 de la sigmoïde*

A la différence de (S), le système (S1) possède un point fixe stable $y_0 = y_1 = y_2 = 0$, avec un bassin d'attraction qui persiste pour toutes les valeurs de a. Outre le point fixe de valeur constante $y_0 = 0$, le deuxième point fixe varie peu et est proche de 0.

Changements de caractéristiques du système

On fait varier le paramètre a dans la plage $[0.0, 0.17]$, avec $b = 0.11$.

La simulation numérique fait apparaître 4 régions suivant les valeurs du paramètre a :

Zone 1

$0 \leq a \leq a_1$, avec $a_1 \sim 0.023$

Un seul point fixe ; convergence vers ce point fixe.

Zone 2

$a_1 \leq a \leq a_2$, avec $a_2 \sim 0.1056$: deux autres points fixes apparaissent pour $a > a_1$ et subsistent pour toute valeur de $a > a_1$.

Le deuxième point fixe est proche du premier. Il est instable : la matrice jacobienne du système possède une valeur propre réelle positive, une valeur propre réelle négative et deux paires de valeurs propres de parties réelles négatives.

Le troisième point fixe est instable : la matrice jacobienne du système possède deux valeurs propres conjuguées de partie réelle positive

Il y a convergence vers le point fixe stable $(0, 0, 0)$ (convergence avec enroulement le long d'une boucle autour du troisième point fixe).

Zone 3

$0.1056 \leq a \leq 0.15$: convergence vers un cycle limite dont le diamètre tend vers 0 quand a tend vers 0.144 ;

On passe un temps long au voisinage du point fixe, quand a est proche de 0.07.

Zone 4

$a \geq 0.15$: Le troisième point fixe devient point fixe stable.

Il y a convergence vers ce point fixe. Le cycle est transformé en un point limite vers lequel il y a convergence.

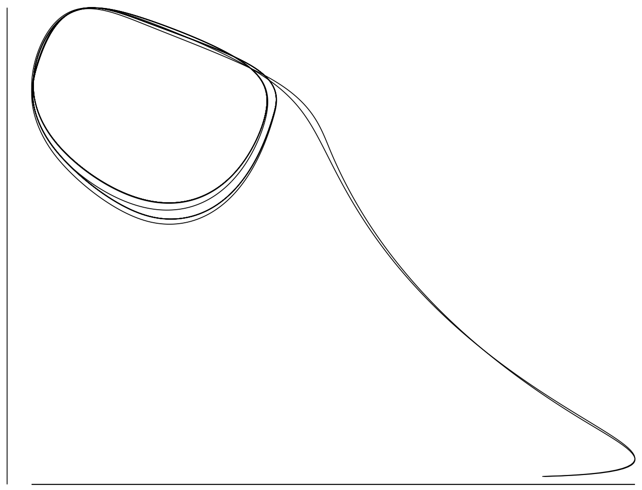

FIG. 10 – comparaison des systèmes (S) et (S1), tracé de (y_0, y_2) $a = 0.11$, $\sigma = 0.8$

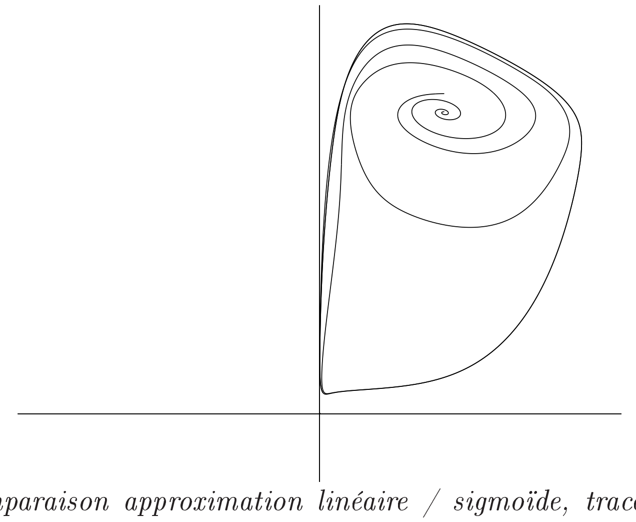

FIG. 11 – *Comparaison approximation linéaire / sigmoïde, tracé de* $(y_0(t), y_2(t))$. Les deux trajectoires s'accompagnent au début du tracé, puis dans le cas de la sigmoïde, la trajectoire s'approche d'un cycle périodique, tandis que celle du système (S1) converge vers le point d'équilibre 0.

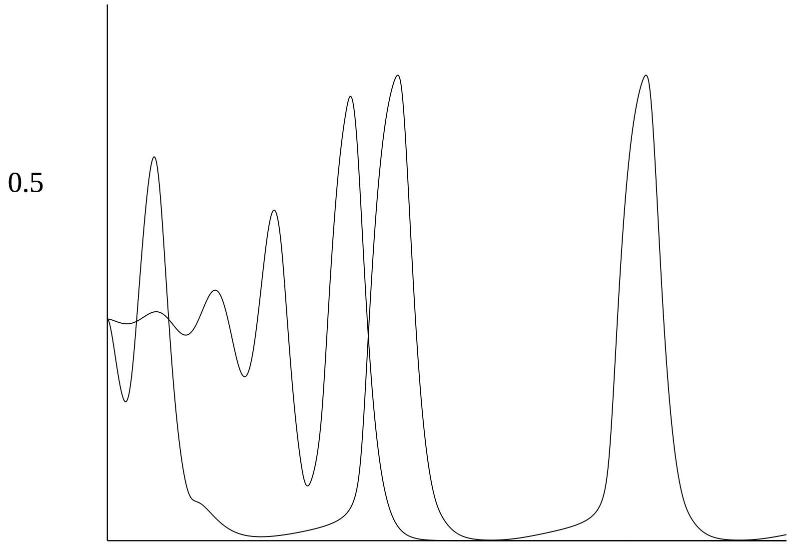

FIG. 12 – *Comparaison approximation linéaire / sigmoïde*

4 Remarques générales

Avant de conclure, faisons quelques remarques sur le lien entre le modèle proposé et deux grandes classes de systèmes dynamiques : les réseaux de Hopfield et la classe de Morse-Smale de systèmes dynamiques.

4.1 Réseaux de Hopfield

Les systèmes considérés ici se rattachent aux modèles de systèmes du type *réseaux de Hopfield*, classe très utilisée dans l'étude des réseaux de neurones.

Rappelons que les systèmes de réseaux de Hopfield peuvent être définis, pour le temps continu, par un système d'équations différentielles de la forme :

$$x_i' + b_i x_i = \sum_{j=1}^{N} K_{i,j}\sigma(x_j) + \theta_i,$$

σ étant une fonction sigmoïde telle que σ' soit strictement > 0, $\sigma'(0) = 1$, et dans la classe de Schwartz, $K = (K_{i,j})$ une matrice à coefficients ± 1, ou 0 et nulle sur la diagonale, (θ_i) un paramètre.

Les dynamiques générées par des réseaux de Hopfield peuvent être très diverses. On peut voir ceci comme résultant du fait que les champs de vecteurs définissant les systèmes d'équations différentielles associées aux réseaux de Hopfield vérifient une propriété de densité et donc d'approximation dans de larges classes de champs de vecteurs.

Un résultat précisant cette idée est dû à S. Vakulenko ([14]) : il assure notamment qu'il est, en théorie, possible d'approcher (à homéomorphisme près) n'importe quelle dynamique structurellement stable par un réseau de Hopfield.

On doit considérer que la "flexibilité" théorique des ces modèles de réseaux de Hopfield vient justifier a posteriori leur usage et leur succès, notamment dans la modélisation de la dynamique

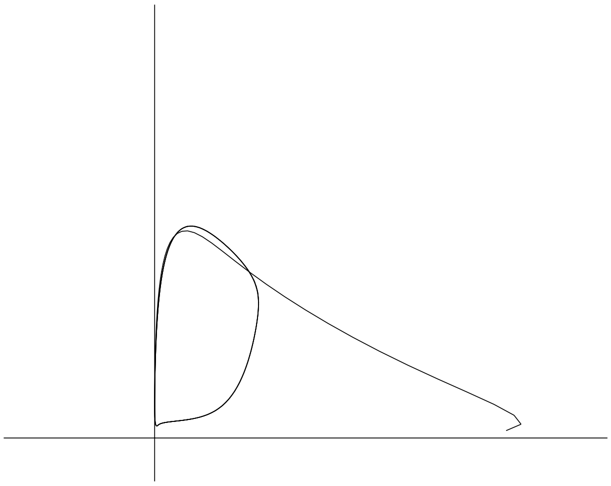

FIG. 13 – *a=0.075, approximation linéaire par morceaux, boucle et convergence vers 0, sigmoïde : cycle attracteur*

du cerveau.

Cependant, même si un algorithme d'approximation peut être décrit dans le cadre de la preuve du résultat de S. Vakulenko mentionné plus haut, cet algorithme reste théorique. Les modèles proposés dans la modélisation des signaux EEG, tels que ceux du système (S), sont, à la différence d'une approche numérique, basés sur une analyse des phénomènes physiologiques. Cette démarche est évidemment primordiale. Néanmoins, on peut imaginer qu'elle soit accompagnée par une méthode d'approximation numérique, comme celle que suggère l'usage des réseaux de Hopfield, dans une phase d'identification des paramètres.

Systèmes de Morse-Smale

Dans une approche théorique, l'étude du modèle est également à replacer dans le cadre de la famille des systèmes de Morse-Smale.

Rappelons qu'un champ de vecteurs sur une variété est dit de *Morse-Smale* si, pour le flot associé
1) les éléments critiques (singularités et orbites fermées) sont en nombre fini et hyperboliques,
2) les variétés stables des éléments critiques sont transversales entre elles,
3) l'ensemble non errant est égal à l'union des éléments critiques.

On peut penser que le système (S) appartient à la classe des systèmes de Morse-Smale (ou du moins qu'on peut approcher le système par un système de Morse-Smale). Il existe par ailleurs des résultats théoriques sur la densité des systèmes de Morse-Smale (cf. Crovizier). Mais là encore les résultats théoriques ne fournissent pas vraiment de méthode effective pour construire les systèmes approximants.

4.2 Sur l'existence de cycles limites

Des conditions nécessaires à la présence de cycles dans des systèmes de type réseaux de Hopfield ont été obtenues par différentes personnes, par exemple Vilela Mendes.

On dispose aussi de la théorie de Melnikov, développée dans un premier temps pour les systèmes plans (moins particuliers), mais qui a aussi des généralisations. Mais là aussi les utilisations de ces fonctionnelles portent sur l'étude de systèmes perturbés de systèmes bien connus (exemple : travaux d'Arnaud Tonnelier sur le nombre de cycles pour certains systèmes de Liénard). La fonction de Melnikov (ou une fonction analogue) peut-elle être utilisée pour détecter et localiser un cycle dans un système qui n'est pas a priori près d'un système qu'on sait bien décrire ?

Dans certains cas, il est possible d'établir l'existence d'un cycle limite grâce au théorème du point fixe de Brouwer. Mais l'information théorique ainsi obtenue est de peu d'utilité pratique. Elle ne permet pas, par exemple, d'exclure des comportements chaotiques très complexes comportant une infinité d'orbites périodiques. A fortiori cet argument n'établit pas l'existence d'un cycle attracteur. D'un point de vue plus général, la littérature traitant ces questions montrent que l'étude mathématique rigoureuse des systèmes dynamiques en dimension > 3 soulève de grandes difficultés. Une quantité considérable de travaux est consacrée à des problèmes difficiles en dimension 2. L'augmentation de la dimension accroît très rapidement les combinatoires possibles. Les connaissances théoriques disponibles pour l'étude d'un exemple donné complexe semblent minces.

Néanmoins, dans le cas qui nous occupe, le système (au moins pour certaines valeurs des paramètres) a un comportement simple : enroulement sur un cycle limite. La démonstration "semi-rigoureuse" de cette propriété peut être envisagée de la façon suivante : repérer numériquement la position approximative du cycle, construire une section et montrer numériquement que l'application de retour sur cette section est contractante

Il convient de mentionner également les travaux P. Polcik et I. Terescak ([12]), qui montrent que la plupart des trajectoires d'un système d'équations différentielles "fortement monotone" convergent vers un cycle. Le système (S) est proche des systèmes étudiés par ces auteurs et son comportement correspond à celui décrit dans le résultat cité.

4.3 Sur l'approximation par des champs de vecteurs affines par morceaux

Les systèmes que nous avons considérés dans la section 3 ont la particularité d'avoir un membre de droite affine par morceaux, non-nécessairement continu. Des problèmes d'existence et d'unicité des trajectoires pourraient apparaître dans ce type de modèle.

Un programme possible, et relativement classique, pour le traitement général, est de se placer dans le cadre des fonctions à variation bornée (les fonctions affines par morceaux en sont un cas particulier) et d'étudier l'équation différentielle (EDO) $dY/dt = F(Y)$ par le biais de l'équation aux dérivées partielles (EDP) $div(uF) = 0$, équation en u. Nous ne précisons pas ici les liens entre les solutions Y et u, mais il s'agit d'une approche désormais classique des équations de transport introduite par P.-L. Lions, il y a une dizaine d'années, et reprise abondamment par l'école de de Pise (Ambrosio,...) dans le cas de fonctions Y assez irrégulières.

Avec N. Lerner, nous avons entamé une collaboration, la nouveauté étant que notre espace de fonctions à variation bornée contient des fonctions discontinues, ce qui n'a jamais encore été étudié et soulève des questions nouvelles et motivantes sur le plan théorique. Ceci nous a conduit à introduire la notion d'*amendabilité* d'un champ de vecteur (ici F), qui signifie l'existence d'une fonction à valeurs réelles a telle que $div(aF)$ (toujours défini au sens des distributions) est une fonction bornée. L'hypothèse d'amendabilité permet de résoudre l'EDP en un sens raisonnable, puis l'EDO.

Mentionnons également les travaux de J.-L.Gouzé et T. Sari ([4]) qui utilisent le concept de solutions de Filippov des équations différentielles avec discontinuité dans l'étude de tels systèmes.

5 Conclusion

La modélisation proposée fournit une famille de modèles paramétrisables simples, adaptables, permettant de décrire par modification des paramètres les changements de dynamique observés sur des signaux EEG recueillis sur les malades en état de crise. Dans cette approche la pertinence du modèle est assurée à la fois par l'intégration au niveau macroscopique des modèles physiologiques et par la comparaison aux données.

Ces modèles présentent, outre les changements de dynamique liés aux bifurcations tels qu'une bifurcation de Hopf, des phénomènes de disparition brutale de grands cycles périodiques attracteurs. L'approximation par des modèles linéaires par morceaux permet de comprendre et d'interpréter ces phénomènes, à défaut de pouvoir les "prouver" rigoureusement. Le rôle du bruit dans l'apparition de "pics périodiques" peut également être interprété. La structure des bassins d'attraction des points fixes stables entraîne une forme d'intermittence sous l'effet d'une entrée bruitée ou non (le système revient à son état d'équilibre en décrivant une orbite longue).

L'étude nous a permis d'arriver à bonne compréhension des phénomènes observés, même si les résultats théoriques rigoureux sont encore limités et s'il paraît difficile d'obtenir des preuves complètes et rigoureuses. Il nous apparaît clairement, au terme de cette première phase d'étude, que l'étude mathématique des dynamiques de ces systèmes doit suivre une méthodologie intégrant méthodes rigoureuses et estimations numériques. En particulier dans le cas des systèmes approximants linéaires par morceaux, il doit être possible de mettre au point un algorithme "effectif" explicitant l'ensemble limite du flot. Nous souhaitons pouvoir poursuivre dans cette voie.

Références

[1] Bugeaud Y., Conze J.-P. : Calcul de la dynamique de transformations linéaires contractantes mod 1 et arbre de Farey, Acta Arithmetica, LXXXVIII.3 (1999), p. 201-218.

[2] Kopell N., Ermentrout G.B. : Mechanisms of phase-locking and frequency control in pairs of coupled neural oscillators, (2002) Handbook on Dynamical Systems : Toward applications. Ed. B. Fiedler, Elsevier 2 :3-54

[3] Freeman W.J. : Models of the dynamics of neural populations, (1978) Electroencephalogr Clin Neurophysiol Suppl, 34 :9-18

[4] Gouzé, J.-L., Sari, T. : A class of piecewise linear differential equations arising in biological models. Special issue : Non-smooth dynamical systems, theory and applications. Dyn. Syst. 17 (2002), no. 4, 299-316.

[5] Jansen BH, Zouridakis G, Brandt ME : (1993) A neurophysiologically-based mathematical model of flash visual evoked potentials, Biol Cybern, 68(3) :275-83

[6] Lopes da Silva FH, Hoek A., Smith H., Zetterberg L.H. (1974) Model of brain rythmic activity, Kybernetic, 15 :27-37

[7] Lopes da Silva, Blanes, Kalitzin, Parra, Suffszynski, Velis (2003), Epilepsies as dynamical diseases of brain systems : basic models of transition between normal and epileptic activity, Epilepsia 44 (Suppl.), 72-83

[8] Miles R, Traub RD, Wong RK (1988) Spread of synchronous firing in longitudinal slices from the CA3 region of the hippocampus, J Neurophysiol,60(4) :1481-96

[9] Palis J. : Global Analysis of Dynamical Systems

[10] Pikovsky A., Rosenblum M., Kurths J. (2001), Synchronisation. A universal concept in nonlinear sciences, Cambridge University Press.

[11] Pontryagin L. : Equations différentielles ordinaires Editions Mir (1975)

[12] Polcik P., Terescak I. : Convergence to Cycles as a Typical Asymptotic Behavior in Smooth Strongly Monotone Discrete-Time Dynamical Systems, Arch. Rational Mech. Anal. 116 (1991) p. 339-360.

[13] Suffczynski P, Kalitzin S, Pfurtscheller G, Lopes da Silva FH. (2001) Computational model of thalamo-cortical networks : dynamical control of alpha rhythms in relation to focal attention, Int J Psychophysiol. 2001, 43(1) :25-40.

[14] Vakulenko, Serge : Complexité dynamique des réseaux de Hopfield. [Dynamical complexity of the Hopfield networks] C. R. Math. Acad. Sci. Paris 335 (2002), no. 7, p. 639-642.

[15] Vakulenko, S. A.; Gordon, P. V. : Neural networks with prescribed large time behaviour. J. Phys. A 31 (1998), no. 47, p. 9555-9570.

[16] Wendling F, Bartolomei F, Bellanger JJ, Chauvel P. (2002) Epileptic fast activity can be explained by a model of impaired GABAergic dendritic inhibition, Eur J Neurosci., 15(9) :1499-508

[17] Wendling F, Bellanger JJ, Bartolomei F, Chauvel P. (2000) Relevance of nonlinear lumped-parameter models in the analysis of depth-EEG epileptic signals, Biol Cybern., 83(4) :367-78

[18] Wendling F., Bartolomei F., Bellanger J.J., Chauvel P. : Epileptic fast activities can be explained by a model of impaired GABAergic dendritic inhibition (2002)