

REPUBLIQUE ALGERIENNE DEMOCRATIQUE ET POPULAIRE  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique  
Université Mohammed Seddik Ben Yahia-Jijel Faculté des Sciences Exactes et



Informatique  
Département de Mathématiques

N d'ordre : .....

N de séries : .....

## Mémoire

Présenté pour l'obtention du diplôme de

### Master

Spécialité Mathématiques Appliquées

Option EDP et applications

### Thème

**Etude qualitative d'un modèle dynamique  
Application : modèle neuronal**

Présenté par

**Mettai Asma**

Devant le jury composé de

Président	<b>T. Haddad</b>	Prof.	Université de Jijel
Encadreur	<b>W. Khellaf</b>	M.C.B.	Université de Jijel
Examineur	<b>R. Boufenouche</b>	M.C.A.	Université de Jijel

**Promotion 2022/2023**

# Remerciements

En préambule à ce mémoire je remercie **ALLAH** qui m'a aidé et m'a donné la patience et le courage durant ces longues années d'étude.

Je souhaite adresser mes remerciements les plus sincères aux personnes qui nous ont apporté leur aide et qui m'ont contribué à l'élaboration de ce mémoire ainsi qu'à la réussite de cette formidable année universitaire et particulièrement mon encadreur **W. Khellaf**. D'avoir voulu proposer et assurer la direction de ce mémoire, pour sa confiance et ses conseils judicieux et sa totale disponibilité.

Je tiens à remercier sincèrement les membres de jury **T. Haddad** et **R. Boufenouche** qui ont accepté de jurer mon travail.

Je n'oublie pas mes parents, membres de ma famille pour leur contribution, leur soutien et leur patience.

Enfin, je adresse mes plus sincères remerciements à tous mes proches et amis, qui m'ont toujours encouragé au cours de la réalisation de ce mémoire.

*Merci* à tous et à toutes.

*Asma*☺

# Dédicace

*Je dédie ce travail de fin d'études.*

*À mes chers parents ma mère \*Ghania\* et mon père \*Moussa\**

*Pour leur patience, leur amour, leur soutien et leurs encouragements.*

*À mes frères \*Amina\* et \*Oussama\*.*

*À toute ma famille.*

*À mes amies et mes camarades, surtout \*Nadjat\*, \*Soumia\*, \*Asma\* et \*Akila\*.*

*À tous qui m'ont aidé de près ou de loin.*

*Asma☺*

# Table des matières

<b>Introduction</b>	<b>5</b>
<b>1 Systèmes dynamiques et stabilité</b>	<b>8</b>
1.1 Notations et définitions . . . . .	8
1.1.1 Théorème d'existence et d'unicité . . . . .	9
1.1.2 Flot et trajectoires . . . . .	10
1.2 Stabilité des systèmes dynamiques . . . . .	11
1.2.1 Stabilité des systèmes linéaires . . . . .	13
1.2.2 Stabilité des systèmes non linéaires. Linéarisation . . . . .	14
1.2.3 Fonction de Lyapunov . . . . .	17
1.3 Théorie des bifurcations . . . . .	18
1.3.1 Notion d'une bifurcation . . . . .	18
1.3.2 Classification des bifurcations . . . . .	18
1.3.3 Bifurcations locales . . . . .	19
1.3.4 Bifurcations de codimension un . . . . .	19
1.3.5 Bifurcations de codimension deux . . . . .	25
1.3.6 Bifurcations de codimension trois . . . . .	27
1.3.7 Bifurcations globales . . . . .	27
<b>2 Etude qualitative d'un modèle dynamique neuronal</b>	<b>29</b>
2.1 Electrophysiology des Neurons . . . . .	29
2.1.1 Potentiel de repos . . . . .	30
2.1.2 Potentiel de d'action . . . . .	31
2.2 Modèle de Hodgkin-Huxley . . . . .	32
2.3 Présentation du Modèle général . . . . .	36

---

2.4	Existence des points d'équilibre . . . . .	36
2.5	Bifurcation de Bogdanov-Takens . . . . .	38
2.6	Bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp . . . . .	45
2.7	Existence de bifurcations . . . . .	48
<b>3</b>	<b>Simulation numérique : modèle de Wang-Buzsáki</b>	<b>53</b>
3.1	Présentation du modèle . . . . .	53
3.2	Mise en oeuvre numérique . . . . .	54
3.3	Changement de classe d'excitabilité neuronale du modèle de Wang-Buzsáki . . .	56
.1	Annexe . . . . .	60
.1.1	Sous-variété centrale et formes normales . . . . .	60
.1.2	Sous-variété centrale . . . . .	61
.1.3	Formes normales . . . . .	62

# Table des figures

1.1	Cycle limite de l'oscillateur de Van der Pol . . . . .	12
1.2	Illustration d'orbites homocline et hétérocline . . . . .	13
1.3	Diagramme de la stabilité. . . . .	14
1.4	Illustration du portrait de phase local . . . . .	17
1.5	Diagramme de bifurcation noeud-col . . . . .	20
1.6	Diagramme de bifurcation transcritique. . . . .	21
1.7	Diagramme de bifurcation fourche sur-critique. . . . .	23
1.8	Présentation de la bifurcation de Hopf supercritique. . . . .	25
1.9	Différent types de dynamique d'une bifurcation de Bogdanov-Takens. . . . .	26
1.10	Illustration de la bifurcation Cusp . . . . .	26
1.11	Présentation de la bifurcation homoclinique. . . . .	27
1.12	Présentation de la bifurcation hétéroclinique. . . . .	28
2.1	Schéma d'un neurone. . . . .	30
2.2	Schéma d'une membrane de neurone, composée d'une double couche de cellules lipidiques. . . . .	30
2.3	Évolution du potentiel de membrane dans le temps lors de l'émission d'un potentiel d'action. . . . .	32
2.4	La membrane cellulaire peut être vue comme un circuit électrique. . . . .	33
2.5	Canal ionique à sodium (rouge) et canal ionique à potassium (bleu). . . . .	35
3.1	Existence de points de bifurcation de codimension deux et trois dans le modèle de (3.1). . . . .	55
3.2	Diagramme de bifurcation dans l'espace des paramètres $(I_{app}, g_M)$ pour le modèle(3.1). . . . .	56
3.3	Diagrammes de bifurcation à un paramètre pour le modèle de (3.1). . . . .	57

3.4	Courbes F/I du modèle (3.1) correspondant à la Figure3.3 . . . . .	57
3.5	Illustration des détails pour les Courbes F/I du modèle (3.1) correspondant à la Figure3.3 . . . . .	58
6	Portrait de phase d'un système linéaire hyperbolique, de dimension 3. . . . .	60

# Introduction

Le terme neurosciences, est utilisé pour désigner l'ensemble des sciences qui permettent l'étude du fonctionnement du système nerveux.

Dans ce travail, nous nous sommes d'abord intéressés au fonctionnement d'un constituant du système nerveux, le **neurone**. Comme la plupart des phénomènes naturels, physiques ou biologiques par exemple, le fonctionnement d'un neurone peut être représenté par des équations décrivant l'évolution de ses caractéristiques principales dans le temps ou par rapport à un autre paramètre.

On doit le premier modèle mathématique décrivant le comportement d'un neurone à **Hodgkin et Huxley**. C'est la découverte dans les années cinquante des principaux mécanismes ioniques qui régissent le fonctionnement électrique d'un neurone qui leur a permis de mettre en équation l'évolution des différents acteurs de ces mécanismes. Ce modèle a par la suite été simplifié, mais également généralisé et le modèle générale basé sur la conductance est l'un des systèmes qui en découlent.

Le courant M est un courant potassique dépendant du voltage et non inactivant, dont l'existence a été démontrée dans de nombreux types de neurones, y compris les neurones excitateurs du cortex et les neurones inhibiteurs de l'hippocampe. Son nom vient du fait que ce courant est régulé à la baisse par la présence du neuromodulateur acétylcholine par son action sur le récepteur muscarinique. Cependant, ce courant a été impliqué dans de nombreux aspects de l'activité des cellules individuelles et des réseaux.

Nous adoptons dans notre recherche une approche différente et considérons l'effet du courant M dans un modèle général basé sur la conductance. Nous étudions les bifurcations du modèle dans l'espace des paramètres de deux paramètres communs à tout modèle basé sur la conductance avec un courant M, le courant appliqué  $I_{app}$  et la conductance maximale du courant M noté  $g_M$ . Nous dérivons des conditions nécessaires et suffisantes pour l'existence de deux bifurcations de codimension deux du point d'équilibre au repos : la bifurcation de Bogdanov-Takens

(BT) et la bifurcation cuspidale (CP)(i.e bifurcation de fonce ou plisser).

La bifurcation de Bogdanov-Takens (BT) est associée à un point d'équilibre qui a une valeur propre nulle avec une multiplicité algébrique de deux et une multiplicité géométrique de un. La bifurcation cusp se produit lorsque trois points d'équilibre fusionnent en un seul, et peut être considérée comme l'apparition simultanée de deux points d'équilibre. Lorsqu'un point d'équilibre subit simultanément une bifurcation BT et une bifurcation cuspidale, on obtient une Bogdanov-Takens-cusp (BTC). qui est une bifurcation de codimension trois.

Dans la littérature Les neurones et les modèles neuronaux sont souvent classés en fonction de leur classe d'excitabilité membranaire. Les neurones ayant une excitabilité de classe I ont une courbe de fréquence-courant (F/I) continue parce qu'ils commencent à effectuer des signaux de façon répétitifs à une fréquence nulle à partir de l'état de repos. En revanche, la courbe fréquence-courant des neurones de classe II est discontinue, parce qu'ils commencent à émettre avec une fréquence non nulle à partir de l'état de repos.

### Présentation du travail

Ce mémoire est une analyse détaillée d'un système dynamique non-linéaire qui modélise un problème neuronal.

Cette analyse est basée sur l'article de **Isam Al-Darabsah** et **Sue Ann Campbell**.

**"M-current induced Bogdanov–Takens bifurcation and switching of neuron excitability class [16]"**.

Le travail, dans ce mémoire se présentera de la manière suivante.

Nous donnerons une analyse détaillée des systèmes dynamiques et de leur stabilité dans le **premier chapitre**, nous présentons le théorème d'existence et d'unicité, et les résultats sur l'équivalence topologique entre les système linéaires et leur système linéarisé. En suite on donne une classification des bifurcation.

Dans le **chapitre 2** nous présentons le modèle générale (2.2) qui est un modèle basé sur la conductance avec l'inclusion du courant M sensible à l'acétycholine. Nous étudions les bifurcations dans l'espace des paramètres constitué du courant appliqué  $I_{app}$ , de la conductance maximale du courant  $g_M$  et la conductance du courant de fuite  $g_L$ . Nous donnons des conditions précises pour que le modèle assure l'existence d'un point Bogdanov-Takens (BT) et nous montrons qu'un tel point peut apparaître en faisant varier  $I_{app}$  et  $g_M$ . Nous discutons le cas lorsque le point BT devient un point Bogdanov-Takens-cusp (BTC) et finalement, nous vérifions qu'un tel point peut apparaître dans l'espace tridimensionnel des paramètres.

Dans le **chapitre 3**, comme dans l'article [16], nous allons donner une illustration par l'analyse d'un modèle typique proposé par Wang et Buzsáki. Puis nous examinons le changement de classe d'excitabilité neuronale du modèle et nous traçons un diagramme de bifurcation.

# Chapitre 1

## Systèmes dynamiques et stabilité

Dans ce premier chapitre, nous nous intéressons aux systèmes dynamiques, terminologie regroupant les systèmes d'équations différentielles ordinaires (EDO) et les systèmes d'évolution discrets [3, 4, 6, 9, 15, 19, 20].

### 1.1 Notations et définitions

On note  $x = (x_1, x_2, \dots, x_n)$  un élément de  $U$  tel que  $U$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n$ , sa norme  $\|x\|_{\mathbb{R}^n}$  sera l'une quelconque des normes usuelles sur  $\mathbb{R}^n$ .

Soient  $D$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n \times \mathbb{R}$  et  $f : D \rightarrow \mathbb{R}^n$  une fonction **continue**.

Pour tout  $(x, t) \in D$ , on notera  $f(x, t) = (f_1(x, t), \dots, f_n(x, t))$  où chaque fonction  $f_i$  est continue de  $D$  dans  $\mathbb{R}$ .

#### Définition 1.1.1. (*Système dynamique*)

On appelle *système dynamique* un système physique représentable par une équation différentiable de la forme (**cas continue**) :

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = f(x, t, \mu), \quad x \in U, \quad \mu \in \mathbb{R}^p. \quad (1.1)$$

Avec  $f$  un champ de vecteurs,  $\mathbb{R}^n$  est l'espace des phases,  $\mathbb{R}^p$  est l'espace des paramètres et  $t$  la variable temporelle.

Ou par des applications (**cas discret**) :

$$x_{k+1} = f(x_k, \mu), \quad x_k \in \mathbb{R}^n, \quad \mu \in \mathbb{R}^p, \quad k \in \mathbb{N}. \quad (1.2)$$

Avec  $f$  la fonction de récurrence,  $\mathbb{R}^n$  est l'espace des phases,  $\mathbb{R}^p$  est l'espace des paramètres.

**Définition 1.1.2. (Système dynamique autonome)**

Lorsque le champ de vecteurs  $f$  ne dépend pas explicitement du temps, on dit que le système dynamique est autonome, et on a :

$$\dot{x} = \frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in \mathbb{R}^n. \quad (1.3)$$

**Définition 1.1.3. (Point singulier)**

On appelle point d'équilibre (ou point fixe ou stationnaire ou point critique) de (1.3), le point  $\bar{x}$  de l'espace des phases qui vérifie (1.6) :

$$f(\bar{x}) = 0. \quad (1.4)$$

Par le changement de variable  $\xi = x - \bar{x}$ , on peut ramener le point  $\bar{x}$  à l'origine.

**1.1.1 Théorème d'existence et d'unicité****Définition 1.1.4.**

- 1) Une solution de l'équation (1.1) est un couple  $(\varphi, J)$  où  $J$  est un intervalle de  $\mathbb{R}$  et  $\varphi = (\varphi_1, \varphi_2, \dots, \varphi_n)$  est une fonction dérivable sur  $J$  à valeurs dans  $\mathbb{R}^n$  telle que  $(\varphi(t), t) \in D$  pour tout  $t \in J$  et  $\frac{d\varphi_i(t)}{dt} = f_i(\varphi(t), t)$ ,  $\forall t \in J$ ,  $\forall i = 1, \dots, n$ .
- 2) Soient  $x : I_x \rightarrow \mathbb{R}^n$ ,  $\tilde{x} : \tilde{I}_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  des solutions de (1.3), tel que  $I_x \subset \mathbb{R}^n$ . On dit que  $\tilde{x}$  est un prolongement de  $x$  si  $I_x \subset \tilde{I}_x$  et  $\tilde{x}|_{I_x} = x$ .
- 3) On dit qu'une solution  $x : I_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  est maximale si  $x$  n'admet pas de prolongement  $\tilde{x} : \tilde{I}_x \rightarrow \mathbb{R}^n$  avec  $I_x \subsetneq \tilde{I}_x$ .

**Remarque 1.1.1.** On remarque que  $f$  et  $\varphi$  étant deux fonctions continues, par composition  $\varphi' = (\varphi'_1, \varphi'_2, \dots, \varphi'_n)$  est également continue sur  $J$  et  $\varphi$  est de classe  $C^1$  sur  $J$ .

**Définition 1.1.5.** Soit  $(x_0, t_0) \in D$ . Résoudre le problème de Cauchy

$$\begin{cases} \frac{dx}{dt} = f(x, t), \\ x(t_0) = x_0, \end{cases} \quad (\text{PC})$$

consiste à déterminer un couple  $(\varphi, J)$  où  $J$  est un intervalle de  $\mathbb{R}$  contenant  $t_0$  et  $\varphi$  est une fonction dérivable de  $J$  dans  $\mathbb{R}^n$ , telle que

- 1)  $(\varphi(t), t) \in D$  pour tout  $t \in J$ .

$$2) \frac{d\varphi(t)}{dt} = f(\varphi(t), t), \text{ pour tout } t \in J \text{ et } \varphi(t_0) = x_0.$$

**Définition 1.1.6.** On appelle solution locale du problème la donnée d'un couple  $(\varphi, J_0)$  où  $J_0$  est un intervalle qu'est voisinage de  $t_0$  dans  $J$  et  $\varphi$  est une fonction appartenant à  $C^1(J_0)$  tel que

$$\frac{d\varphi}{dt} = f(\varphi(t), t) \quad (1.5)$$

pour tout  $t \in J_0$  et

$$\varphi(t_0) = x_0$$

**Définition 1.1.7.** On dit que  $(\varphi, J_0)$  est solution global du problème dans  $J$  (on que  $\varphi$  est solution du problème si  $(\varphi, J_0)$  est une solution locale et si  $J_0 = J$

On donne maintenant le théorème d'existence et d'unicité suivant :

**Théorème 1.1.1. (Cauchy-Lipschitz)**

Soit  $(x_0, t_0) \in D$  et soit  $a > 0$  et  $b > 0$  tels que le cylindre  $C = \{|t - t_0| \leq a, \|x - x_0\|_{\mathbb{R}^n} \leq b\}$  soit inclus dans  $D$ . on note

$$M = \sup_{(t,x) \in C} \|f(x, t)\|_{\mathbb{R}^n} \text{ et } \alpha = \min(a, \frac{b}{M}),$$

telle que  $f$  est continue et lipschitzienne en  $x$ .

Alors il **existe** une unique solution **maximale**  $\phi$  du problème de Cauchy (PC) sur l'intervalle  $[t_0 - \alpha, t_0 + \alpha]$ .

## 1.1.2 Flot et trajectoires

Soit le système dynamique autonome :

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in U. \quad (1.6)$$

**Définition 1.1.8. (flot)**

Soit  $x(x_0, t)$ , tel que  $(x_0, t) \in D$ , une solution de (1.6) avec conditions initiales  $x(t_0) = x_0$ . On appelle flot de (1.6), ou du champ de vecteurs  $f$ , l'application  $\phi_t : \mathbb{R} \rightarrow \mathbb{R}^n$  définie par

$$\phi_{t-t_0}(x_0) = x(x_0, t)$$

**Remarque 1.1.2.** Si  $f$  est linéaire, i.e,  $f(x)=Ax$ ,  $A \in \mathbb{M}_n(\mathbb{R})$ , le flot est donné par l'exponentielle de  $A$  :

$$\phi_t(x_0) = e^{tA}x_0, \quad \forall (x_0, t) \in D.$$

Ainsi, le flot est une généralisation de l'exponentielle d'une matrice. Il possède des propriétés similaires.

**Proposition 1.1.2.** Pour tous  $t, s \in \mathbb{R}$  on a les propriétés suivantes :

- 1)  $\phi_{-t} \circ \phi_t = id$ , c'est -à-dire  $(\phi)^{-1} = \phi_{-t}$ ,
- 2)  $\phi_0 = id$ ,
- 3)  $\frac{\partial \phi_t}{\partial t} = f \circ \phi_t$ ,
- 4)  $\phi_{t+s} = \phi_t \circ \phi_s$ .

**Définition 1.1.9. (trajectoire)**

On appelle trajectoire passant par  $x_0$  l'ensemble :

$$\mathcal{V}_{x_0} = \{\phi_t(x_0) : t \in I_x\}.$$

Autrement dit, la trajectoire passant par  $x_0$  est la courbe tracée sur  $\mathbb{R}^n$  par la solution maximale de l'équation (1.6) passant par  $x_0$  en  $t = 0$ .

## 1.2 Stabilité des systèmes dynamiques

Dans cette section nous nous intéressons à la stabilité d'un système autonome :

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in U. \tag{1.7}$$

**Définition 1.2.1. (Notion de la stabilité)**

- 1) Nous dirons qu'un équilibre  $\bar{x}$  de (1.7) est stable si pour tout  $\varepsilon > 0$ ,  $\forall t_0$  il existe  $\sigma_{t_0}$  tel que :

$$\|x_0 - \bar{x}\| \leq \sigma_{t_0} \Rightarrow \|\phi(x_0, t_0) - \bar{x}\| \leq \varepsilon, \quad \forall t \geq t_0.$$

- 2) Nous dirons qu'un équilibre  $\bar{x}$  de (1.7) est uniformément asymptotiquement stable s'il est uniformément stable et s'il existe un voisinage de  $\bar{x}$  où  $\phi(x_0, t)$  a pour limite  $\bar{x}$ , c'est-à-dire qu'il existe  $\rho > 0 : \|x_0 - \bar{x}\| \leq \rho \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} (\phi(x_0, t_0)) = \bar{x}$ .
- 3) Un équilibre qui n'est pas uniformément stable est dit instable.

**Définition 1.2.2. (Cycle limite)**

Soit le système différentiel de dimension deux suivant :

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y) \\ \dot{y} = g(x, y), \end{cases} \quad (1.8)$$

Où  $f$  et  $g$  sont des fonctions continues.

Un cycle limite  $C$  du système (1.8) est une trajectoire fermée isolée dans l'espace de phases, c'est à dire qu'il existe un voisinage de  $C$  dans lequel il n'a pas d'autres courbes fermées.

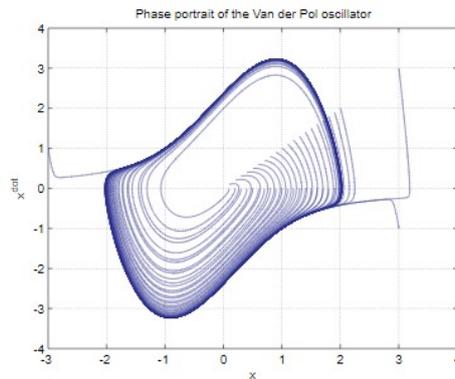


FIGURE 1.1 – Cycle limite de l'oscillateur de Van der Pol

**Définition 1.2.3. (Orbites homocline et hétérocline)**

Soit une orbite  $\gamma_{x_0}$  telle qu'il existe deux points d'équilibre  $a$  et  $b$  vérifiant :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \phi_t(x_0) = a \text{ et } \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi_t(x_0) = b$$

est dite orbite hétérocline si  $a \neq b$  et homocline si  $a=b$ .

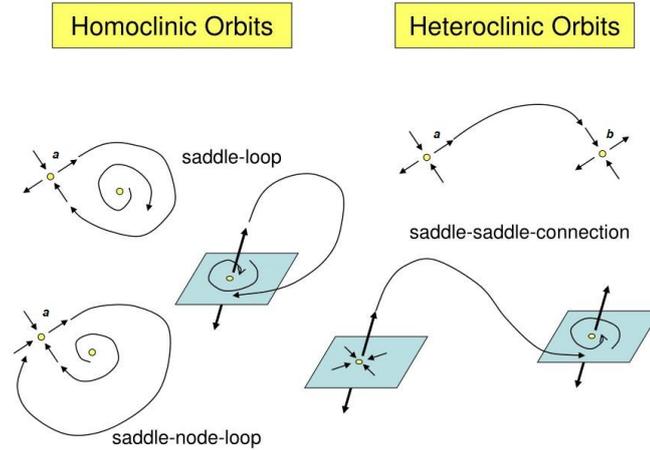


FIGURE 1.2 – Illustration d’orbites homocline et hétérocline

### 1.2.1 Stabilité des systèmes linéaires

Considérons le cas particulier d’une équation différentielle autonome linéaire

$$\frac{dx}{dt} = Ax, \quad x \in U,$$

où  $A \in M_n(\mathbb{R})$ . L’origine est toujours un équilibre de cette équation (mais il peut y en avoir d’autres tout élément de  $\text{Ker}(A)$  est un équilibre).

**Théorème 1.2.1.** Soit  $\frac{dx}{dt} = Ax$ , soient  $\lambda_1, \lambda_2, \dots, \lambda_n$  les valeurs propres distinctes de  $A$ .

- 1) L’origine est un équilibre uniformément stable si et seulement si  $\text{Re}(\lambda_i) \leq 0, \forall i = \overline{1, n}$ .
- 2) L’origine est un équilibre uniformément asymptotiquement stable si et seulement si  $\text{Re}(\lambda_i) < 0, \forall i = \overline{1, n}$ . Dans ce cas on dit que l’origine est un équilibre hyperbolique.
- 3) S’il existe une valeur propre  $\lambda$  telle que  $\text{Re}(\lambda) > 0$ , l’origine est instable.

#### Cas affine

Considérons maintenant l’équation

$$\frac{dx}{dt} = Ax + B, \tag{1.9}$$

où  $A \in M_n(\mathbb{K})$  et  $B \in \mathbb{R}^n$  un vecteur constant.

**Proposition 1.2.2.** La stabilité et la stabilité asymptotique d’un équilibre de l’équation (1.9) sont équivalentes respectivement à celles de l’origine pour l’équation  $\frac{dy}{dt} = Ay$ .

Dans la pratique pour un système de dimension deux on a la remarque suivante :

**Remarque 1.2.1.** Pour une équation différentielle  $\frac{dx}{dt} = Ax$  dans  $\mathbb{R}^2$ , le signe des parties réelles des valeurs propres se déduit directement des signes du déterminant et de la trace de  $A$ . En effet,  $\det A$  est le produit des valeurs propres de  $A$  et  $\text{tr}A$  est la somme de leurs parties réelles. Ainsi, en notant  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  les valeurs propres de  $A$ , on a

1) Si  $\det A < 0$ , alors  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont réelles de signe opposé (elles ne peuvent être complexes, car dans ce cas  $\det A = |\lambda|^2$ ).

2) Si  $\det A > 0$ , alors  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont réelles de même signe, soit complexes conjuguées, dans les deux cas, les parties réelles de  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont de même signe, qui est celui de  $\text{tr}A$ .

Notons que, si  $\text{tr}A = 0$ ,  $\lambda_1$  et  $\lambda_2$  sont forcément complexes conjuguées de partie réelle nulle.

3) Si  $\det A = 0$ , l'une des valeurs propres est nulle, l'autre étant égale à  $\text{tr}A$ . On note que  $q := \det A$ ,  $p := \text{tr}A$

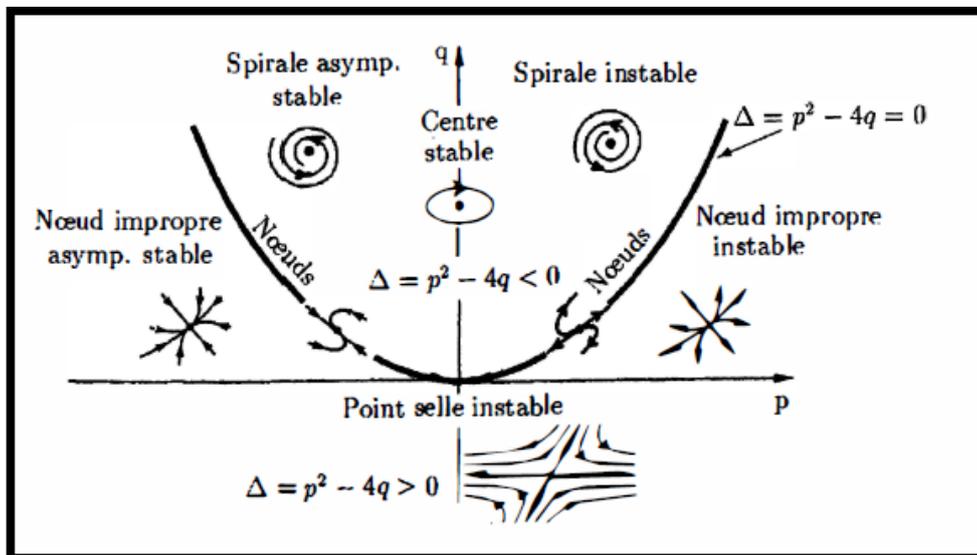


FIGURE 1.3 – Diagramme de la stabilité.

## 1.2.2 Stabilité des systèmes non linéaires. Linéarisation

Le développement de Taylor du champ de vecteurs  $f$  de (1.7) en  $\bar{x}$  s'écrit :

$$f(x) = df(\bar{x})(x - \bar{x}) + \frac{1}{2!}d^2f(\bar{x})(x - \bar{x}, x - \bar{x}) + \frac{1}{3!}d^3f(\bar{x})(x - \bar{x}, x - \bar{x}, x - \bar{x}) + \dots \quad (1.10)$$

où l'on a posé  $f = (f_1, \dots, f_n)^T$ ,  $x = (x_1, \dots, x_n)^T$ ,

$$df(x)x = \sum_j \left( \frac{\partial f(x)}{\partial x_j} \right) x_j, \quad d^2f(x)(x, x) = \sum_{i,j} \left( \frac{\partial^2 f(x)}{\partial x_i \partial x_j} \right) x_i x_j,$$

$$d^3 f(x)(x, x, x) = \sum_{i,j,k} \left( \frac{\partial^3 f(x)}{\partial x_i \partial x_j \partial x_k} \right) x_i x_j x_k. \quad (1.11)$$

La matrice

$$df(x) = \left( \frac{\partial f(x_i)}{\partial x_j} \right),$$

s'appelle matrice jacobienne de  $f$  (son déterminant est le jacobien). Pour  $x$  petit, (1.10) montre que le comportement du système au voisinage de  $\bar{x}$  est celui du système linéarisé :

$$\dot{x} = df(\bar{x})(x - \bar{x}). \quad (1.12)$$

Dans le cas où la matrice  $df(\bar{x})$  possède  $n$  valeurs propres  $\lambda_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  distinctes, la solution de (1.12) est :

$$x = \sum_{i=1}^n c_i a^{(i)} e^{\lambda_i t}, \quad (1.13)$$

où  $a^{(i)}$  est le vecteur propre correspondant à la valeur propre  $\lambda_i$  et les  $c_i$ ,  $i = 1, \dots, n$  sont des constantes (déterminées par les conditions initiales).

**Définition 1.2.4. (*Équilibre hyperbolique*)**

Soit  $\bar{x}$  le point d'équilibre du système dynamique autonome (1.7) :

$$\frac{dx}{dt} = f(x), \quad x \in U.$$

$\bar{x}$  est dit hyperbolique, si tout les valeurs propres de  $df(\bar{x})$  ont une partie réelle non-nulle ( $\text{Re}(\lambda) \neq 0$ ).

On peut énoncer le résultat d'équivalence topologique suivant

**Théorème 1.2.3. (*Hartman-Grobman*)**

Soit  $U$  un ouvert de  $\mathbb{R}^n$  contenant 0 et  $f$  une fonction de classe  $C^1$  sur  $U$  à valeurs dans  $\mathbb{R}^n$ . Pour tout  $x \in U$ , on note  $\phi(t, x)$  la solution de l'équation autonome (1.7)

$$\frac{dx}{dt} = f(x),$$

qui vérifie  $\phi(t, \bar{x}) = \bar{x}$ . On suppose que  $f(\bar{x}) = 0$  et que pour toute valeur propre  $\lambda$  de la matrice  $A = df(\bar{x})$ ,  $\text{Re}(\lambda) \neq 0$ . Alors il existe deux ouverts  $V_1$  et  $V_2$  de  $\mathbb{R}^n$  contenant  $\bar{x}$  et un homéomorphisme  $H$  de  $V_1$  dans  $V_2$  tel que, pour tout  $x \in V_1$

$$H(\phi(x, t)) = e^{tA} H(x), \quad \forall t \in I_x,$$

où  $I_x$  est un intervalle ouvert de  $\mathbb{R}$  contenant  $\bar{x}$ . En particulier  $H$  envoie les trajectoires du système

$$\frac{dx}{dt} = f(x),$$

sur les trajectoires du système linéaire à coefficients constants

$$\frac{dx}{dt} = A(x - \bar{x}).$$

**Corollaire 1.2.4. (Stabilité en première approximation)**

Soit  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  un système d'équations différentielles tel que  $f \in C^1(\mathbb{R}^n, \mathbb{R}^n)$ . Soit  $\bar{x} \in \mathbb{R}$  un équilibre de  $f$ . Si  $\bar{x}$  est un équilibre asymptotiquement stable du système linéarisé

$$\dot{x} = df(\bar{x})(x - \bar{x}),$$

alors c'est un équilibre asymptotiquement stable du système (1.7).

Si on suppose que  $df(\bar{x})$  a une valeur propre de partie réelle strictement positive. Alors,  $\bar{x}$  n'est pas un équilibre stable pour le système (1.7).

**Remarque 1.2.2. (Système dynamique de dimension deux)**

Soit un point singulier hyperbolique  $\bar{x}$  du système différentiel

$$\begin{cases} \dot{x} = f(x, y), \\ \dot{y} = g(x, y). \end{cases} \quad (1.14)$$

où  $f$  et  $g$  sont de classe  $C^2$  sur un ouvert  $U \subset \mathbb{R}^2$ .

Soit  $\mu$  et  $\lambda$  les valeurs propres (dans  $\mathbb{C}$ ) de la jacobienne associée au champ de vecteurs en ce point singulier, On a donc  $\operatorname{Re}(\lambda) \neq 0$  et  $\operatorname{Re}(\mu) \neq 0$ . le tableau suivant résume les différents cas des points singuliers et illustre le portrait de phase local au voisinage du point singulier (point singulier en violet, les orbites bleues appartiennent à  $W^s$ , les orbites rouges à  $W^u$ , les orbites noires complètent l'illustration du portrait de phase, les flèches indique le sens du flot). notons que  $W^s$  c'est la sous variété stable et  $W^u$  c'est la sous variété instable.

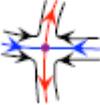
Points hyperboliques	$\lambda, \mu \in \mathbb{R}$	$\lambda = \bar{\mu} \in \mathbb{C} \setminus \mathbb{R}$
$\Re(\lambda) < 0, \Re(\mu) < 0$ stable $\dim(\mathcal{W}^s) = 2$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 0$	 Noeud attractif	 Foyer attractif
$\Re(\lambda) > 0, \Re(\mu) > 0$ instable $\dim(\mathcal{W}^s) = 0$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 2$	 Noeud répulsif	 Foyer répulsif
$\Re(\lambda) < 0, \Re(\mu) > 0$ instable $\dim(\mathcal{W}^s) = 1$ $\dim(\mathcal{W}^u) = 1$	 Col ou Point selle ("saddle")	Impossible !

FIGURE 1.4 – Illustration du portrait de phase local

### 1.2.3 Fonction de Lyapunov

Dans ce paragraphe, on étudie la stabilité d'un système à l'aide d'une fonction convenablement choisie, appelée fonction de Lyapunov. Cette méthode, dite directe, est utile pour les systèmes non linéaires. Plus précisément, l'idée de base de cette méthode est de chercher une fonction définie positive, dépendant de l'état du système, et qui est décroissante le long des trajectoires du système, quand le système évolue.

**Définition 1.2.5.** Une fonction  $V$  définie sur une région  $\Omega$  qui contient  $\bar{x}$  est une fonction de Lyapunov pour le système (1.7) et le point d'équilibre  $\bar{x}$  si

1.  $V$  est continue et ses dérivées partielles sont continues.
2.  $V$  admet un minimum unique en  $\bar{x}$  sur  $\Omega$ .
3. La fonction  $\dot{V}(x) = \nabla V(x)f(x)$  satisfait  $\dot{V}(x) \leq 0$  sur  $\Omega$ .

où

$$\begin{aligned} \dot{V}(x) &= \nabla V(x)f(x) \\ &= \frac{\partial V}{\partial x_1} \dot{x}_1(t) + \frac{\partial V}{\partial x_2} \dot{x}_2(t) + \dots + \frac{\partial V}{\partial x_n} \dot{x}_n(t) \end{aligned}$$

utilisant (1.7), on obtient

$$\dot{V}(x) = \frac{\partial V}{\partial x_1} f_1(x) + \frac{\partial V}{\partial x_2} f_2(x) + \cdots + \frac{\partial V}{\partial x_n} f_n(x)$$

avec  $f = (f_1, \dots, f_n)$ ,  $x = (x_1, \dots, x_n)^T$  et  $f_i : \mathbb{R}^n \rightarrow \mathbb{R}$ .

**Théorème 1.2.5.** *S'il existe une fonction de Lyapunov  $V(x)$  associée au système (1.7) dans une boule  $B(\bar{x}, R_0)$ , alors le point d'équilibre  $\bar{x}$  est stable. Si, de plus, la fonction  $\dot{V}(x) < 0$  en tout point sauf au point  $\bar{x}$ , alors  $\bar{x}$  est asymptotiquement stable.*

Pour la démonstration de ce théorème, voir par exemple [2].

## 1.3 Théorie des bifurcations

### 1.3.1 Notion d'une bifurcation

L'aspect fondamental de l'étude des systèmes dynamiques est la notion de bifurcation. Un terme qui a été introduit par Henri Poincaré au début du  $XX^e$  siècle dans ces travaux sur les systèmes différentiels. Soit le système dynamique non linéaire

$$\frac{dx}{dt} = f(x, t, \mu) \quad x \in \mathbb{R}^n, \mu \in \mathbb{R}^p \quad (1.15)$$

avec  $\mu$  le paramètre de contrôle, et  $x_e$  la solution de ce système.

**Définition 1.3.1.** *Une bifurcation d'un système dynamique est un changement qualitatif de sa dynamique produit en faisant varier les paramètres.*

**Définition 1.3.2.** *Un diagramme de bifurcation est une portion de l'espace des paramètres sur laquelle sont représentés tous les points de bifurcation.*

**Définition 1.3.3.** *La codimension d'une bifurcation est le nombre de paramètres qui doivent être modifiés pour la bifurcation de se produire.*

### 1.3.2 Classification des bifurcations

La théorie des bifurcations consiste à classer les différents types de bifurcation en classes. Il y a deux classes principales : bifurcations globales et bifurcation locales.

### 1.3.3 Bifurcations locales

### 1.3.4 Bifurcations de codimension un

Dans ce paragraphe, nous étudions les quatre bifurcations de codimension un : bifurcation noeud-col, bifurcation transcritique, bifurcation fourche et bifurcation de Hopf. Considérons le système (1.15).

#### a- Bifurcation noeud-col

Considérons le système (1.15). Si on peut réécrire la fonction  $f$  sous la forme :

$$f(x, \mu) = \mu - x^2 \quad (1.16)$$

On appelle la fonction (1.16) la forme normale de la bifurcation noeud-col.

Nous allons étudier le comportement de cette équation selon le paramètre de contrôle  $\mu$  :

$$f(x, \mu) = 0 \iff \mu = x^2$$

• Si  $\mu < 0$ , l'équation  $f(x, \mu) = 0$  n'admet pas une solution. Alors n'existe pas un point d'équilibre.

• Si  $\mu > 0$  on a :

$$\mu = x^2 \iff \begin{cases} x_e = \sqrt{\mu}, \\ x_e = -\sqrt{\mu}, \end{cases}$$

Par conséquent l'équation (1.16) admet deux solutions, alors il existe deux points d'équilibres, leur stabilité est déterminée par :

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = -2x,$$

alors

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = -2x \Big|_{x_e = \sqrt{\mu}} = -2\sqrt{\mu} < 0,$$

et

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = -2x \Big|_{x_e = -\sqrt{\mu}} = 2\sqrt{\mu} > 0,$$

par suite

$$\begin{cases} x_e = \sqrt{\mu} \text{ est stable,} \\ x_e = -\sqrt{\mu} \text{ est instable,} \end{cases}$$

• Si  $\mu = 0$  le seul point d'équilibre est  $x_e = 0$  par intégration de (1.16) et grâce à la condition initiale  $x(t_0) = x_0$  tel que  $x_0 \neq 0$  on obtient :

$$x(t) = \frac{1}{t + \frac{1}{x_0}}$$

Alors le point  $x_e = 0$  est semi-stable. (Stable si  $x_0 > 0$  et instable si  $x_0 < 0$ )

**Remarque 1.3.1.** Même étude faite lorsque  $f(x, \mu) = -\mu - x^2$ ,  $f(x, \mu) = \mu + x^2$ ,  $f(x, \mu) = -\mu + x^2$ .

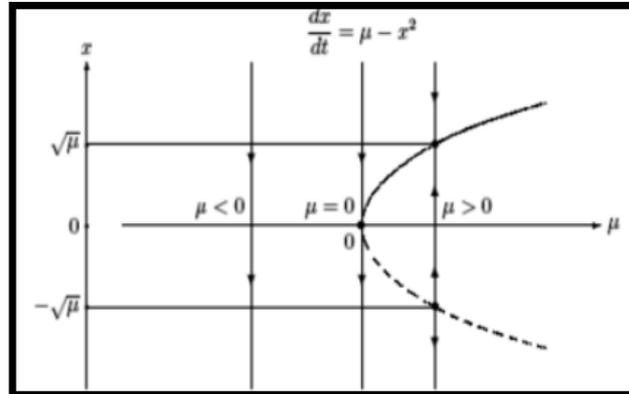


FIGURE 1.5 – Diagramme de bifurcation noeud-col

### b- Bifurcation transcritique

Considérons le système (1.15). Si on peut réécrire la fonction  $f$  sous la forme :

$$f(x, \mu) = \mu x - x^2 \quad (1.17)$$

On appelle la fonction (1.17) la forme normale de la bifurcation transcritique.

Nous allons étudier le comportement de cette équation selon le paramètre de contrôle  $\mu$  :

$$f(x, \mu) = 0 \iff x(\mu - x) = 0,$$

alors

$$\begin{cases} x_e = 0, \\ x_e = \mu. \end{cases}$$

Par conséquent l'équation (1.17) admet deux solutions, alors il existe deux points d'équilibre, leur stabilité est déterminée par :

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = \mu - 2x,$$

alors

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} \Big|_{x_e=0} = -2x \Big|_{x_e=0} = \mu,$$

et

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = -2x \Big|_{x_e = \mu} = -\mu.$$

Donc : le point d'équilibre  $x_e = 0$  stable pour  $\mu < 0$ , instable pour  $\mu > 0$  et  $x_e = \mu$  est stable pour  $\mu > 0$ , instable pour  $\mu < 0$

• Si  $\mu = 0$  le seul point d'équilibre est  $x_e = 0$  par intégration de (1.16) et grâce à la condition initiale  $x(t_0) = x_0$  tel que  $x_0 \neq 0$  on obtient :

$$x(t) = \frac{1}{t + \frac{1}{x_0}}$$

Alors le point  $x_e = 0$  est semi-stable. (Stable si  $x_0 > 0$  et instable si  $x_0 < 0$ )

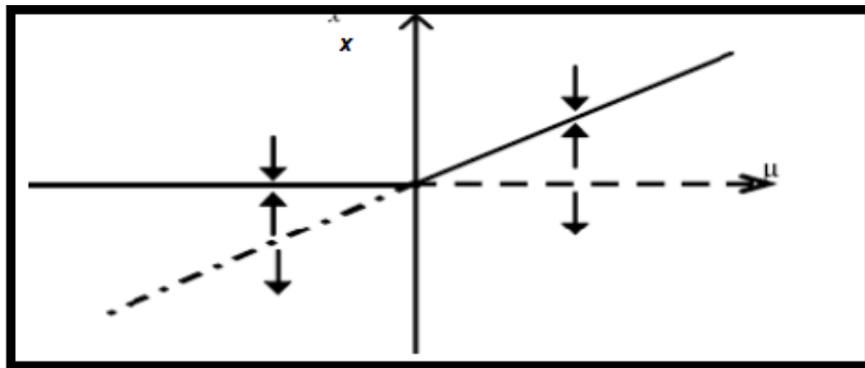


FIGURE 1.6 – Diagramme de bifurcation transcritique.

### c- Bifurcations fourches

Considérons le système (1.15). Si on peut réécrire la fonction  $f$  sous la forme :

$$f(x, \mu) = \mu x - x^3 \tag{1.18}$$

On appelle la fonction (1.18) L'équation générique d'une bifurcation fourche (sur-critique).

Et pour sous-critique est :

$$f(x, \mu) = \mu x + x^3 \tag{1.19}$$

Nous calculons ses points d'équilibres

• Dans le cas d'une bifurcation fourche sur-critique on a  $f(x, \mu) = 0$

$$f(x, \mu) = 0 \iff x(\mu - x^2) = 0,$$

alors

$$\begin{cases} x = 0, \\ x^2 = \mu. \end{cases}$$

Donc : Si  $\mu < 0$ , on a un seul point d'équilibre  $x_e = 0$ .

Si  $\mu > 0$ , on a : trois points d'équilibres :

$$\begin{cases} x_e = 0, \\ x_e = \pm\sqrt{\mu}. \end{cases}$$

Nous étudions la stabilité de ces points d'équilibres :

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} = \mu - 3x^2,$$

alors

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} \Big|_{x_e=0} = -2x \Big|_{x_e=0} = \mu,$$

et

$$\frac{df(x, \mu)}{dx} \Big|_{x_e=\pm\mu} = -2x \Big|_{x_e=\pm\mu} = -2\mu.$$

par suit

\* Si  $\mu < 0$  on a le seul point d'équilibre  $x_e = 0$  est stable.

\* Si  $\mu > 0$  on a le point d'équilibre :

$$\begin{cases} x_e = 0 \text{ est instable,} \\ x_e = \pm\sqrt{\mu} \text{ est stable.} \end{cases}$$

Si  $\mu = 0$  le seul point d'équilibre est  $x_e = 0$  par intégration de (1.18) on obtient :

$$x(t) = \pm \frac{1}{\sqrt{2t + \frac{1}{x_0^2}}}$$

Alors le point  $x_e = 0$  est semi-stable. (Stable si  $x_0 > 0$  et instable si  $x_0 < 0$ )

**Remarque 1.3.2.** Même étude faite lorsque  $f(x, \mu) = \mu x + x^3$  (sou-critique).

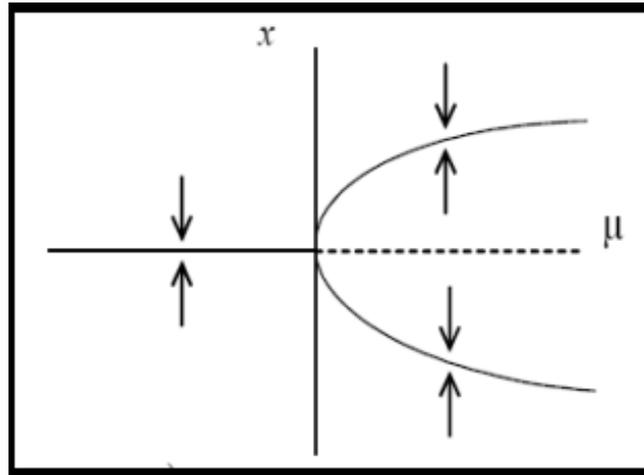


FIGURE 1.7 – Diagramme de bifurcation fourche sur-critique.

**d- Bifurcation de Hopf**

Donnons un exemple simple d'un point de bifurcation de Hopf. Considérons le système (1.15). Si on peut réécrire la fonction  $f$  sous la forme :

$$\begin{cases} \dot{x} = y + (\mu - x^2 - y^2)x, \\ \dot{y} = -x + (\mu - x^2 - y^2)y, \end{cases} \quad (1.20)$$

où  $\mu \in \mathbb{R}$

C'est trivial que l'origine  $(0,0)$  est un point d'équilibre de ce système non linéaire, étudions tout d'abord son stabilité.

La matrice jacobienne correspondant à (1.20)

$$Df(x, y) = \begin{pmatrix} \mu - 3x^2 - y^2 & 1 - 2xy \\ -1 - 2xy & \mu - x^2 - 3y^2 \end{pmatrix},$$

alors

$$Df(0, 0) = \begin{pmatrix} \mu & 1 \\ -1 & \mu \end{pmatrix},$$

$$P(\lambda) = \begin{vmatrix} \mu - \lambda & 1 \\ -1 & \mu - \lambda \end{vmatrix} = (\mu - \lambda)^2 + 1,$$

alors  $\lambda_{1,2} = \mu \pm i$

- Si  $\mu > 0$  l'origine est instable.
- Si  $\mu < 0$  l'origine est stable.

• Si  $\mu = 0$ , on peut rien conclure par la méthode de linéarisation, on pose  $v(x, y) = \frac{1}{2}(x^2 + y^2)$

$$v(0, 0) = 0,$$

$$v(x, y) > 0, \forall (x, y) \neq (0, 0),$$

$$v'(x, y) = \frac{\partial v}{\partial x} \dot{x} + \frac{\partial v}{\partial y} \dot{y} = -(x^2 + y^2)^2 < 0,$$

donc  $v$  est strictement décroissante le long des trajectoires, alors  $v$  est une fonction de Lyapunov strict. D'où l'origine est asymptotiquement stable.

\* En effectuant un changement en coordonnées polaire  $(r, \theta)$ , soit  $x = r \cos \theta$ , et  $y = r \sin \theta$ , sachant que  $x^2 + y^2 = r^2$ , il vient que

$$\begin{cases} \dot{r} \cos \theta - r \dot{\theta} \sin \theta = r \sin \theta + (\mu - r^2) r \cos \theta, \\ \dot{r} \sin \theta + r \dot{\theta} \cos \theta = -r \cos \theta + (\mu - r^2) r \sin \theta, \end{cases} \quad (1.21)$$

multiplions la première équation par  $\cos \theta$  et la deuxième par  $\sin \theta$ , et additionnons les deux équations, sachant que  $\cos^2 \theta + \sin^2 \theta = 1$ , on obtient

$$\dot{r} = r(\mu - r^2).$$

De même, multiplions la première équation par  $\sin \theta$  et la deuxième par  $\cos \theta$ , et additionnons les deux équations, on obtient

$$\dot{\theta} = -1.$$

Alors (1.20) en coordonnées polaires s'écrit donc

$$\begin{cases} \dot{r} = r(\mu - r^2), \\ \dot{\theta} = -1. \end{cases} \quad (1.22)$$

Remarquons tout d'abord que  $\dot{\theta} = \frac{d\theta}{dt} = -1$  est constant, alors l'angle varie avec une vitesse angulaire constante.

Cherchons maintenant les points d'équilibre de (1.22)

$$r(\mu - r^2) = 0 \iff r = 0 \text{ ou } r^2 = \mu$$

- Si  $\mu < 0$  le seul point d'équilibre est  $(0, 0)$  qui est asymptotiquement stable.
- Si  $\mu > 0$  il y a deux points d'équilibre  $(0, 0)$  qui est instable et le deuxième correspond à un cycle limite de rayon  $r = \sqrt{\mu}$  qui est asymptotiquement stable.

**Remarque 1.3.3.** Pour la bifurcation de Hopf il faut voir le coefficient de  $r^3$  dans  $r(\mu - r^2)$  s'il est non nul, alors il existe un cycle limite. De plus si ce coefficient est négatif, ce cycle limite est asymptotiquement stable, inversement s'il est positif, ce cycle limite est instable.

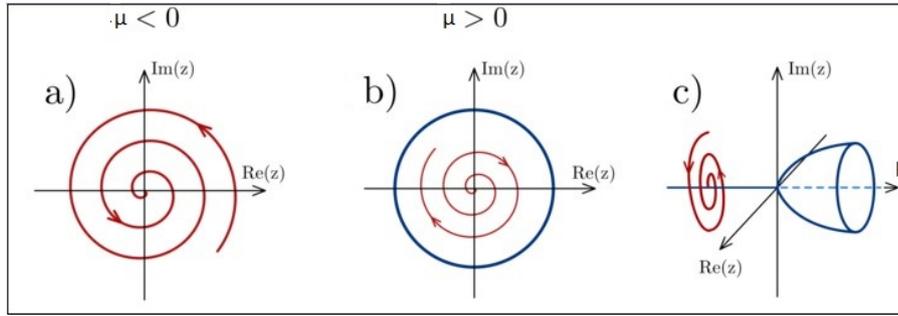


FIGURE 1.8 – Présentation de la bifurcation de Hopf supercritique.

### 1.3.5 Bifurcations de codimension deux

Ils y a cinq types de bifurcations de codimensions deux bifurcation de : Bautin, Bogdanov-Takens, Cusp, Fold-Hopf et Hopf-Hopf.

On s'intéresse à la bifurcation de Bogdanov-Takens et la bifurcation Cusp.

**Définition 1.3.4. (*Bifurcation de Bogdanov-Takens*)**

*La bifurcation de Bogdanov-Takens (BT) est une bifurcation d'un point d'équilibre dans une famille à deux paramètres d'EDO autonomes à laquelle l'équilibre critique a une valeur propre nulle de multiplicité algébrique deux et géométrique de un. Pour les valeurs de paramètres proches, le système dispose de deux équilibres (une selle et une non-selle) qui entrent en collision et disparaissent via une bifurcation selle-nœud. L'équilibre sans selle subit une bifurcation d'Andronov-Hopf générant un cycle limite. Ce cycle dégénère en une orbite homoclinique à la selle et disparaît via une bifurcation homoclinique de selle.*

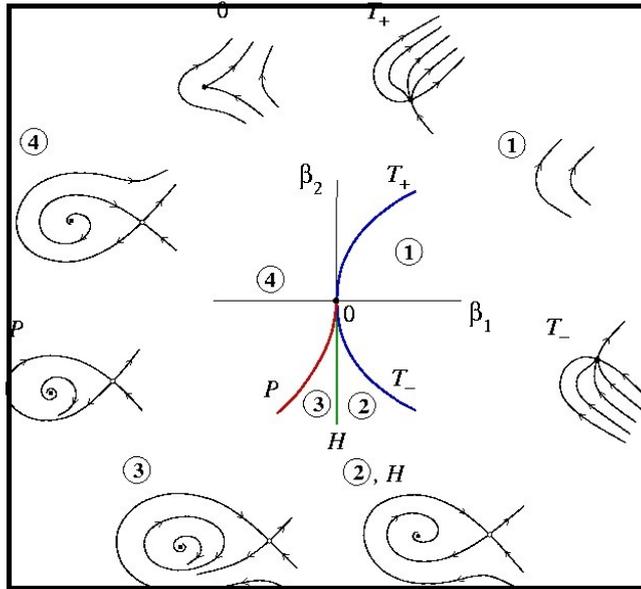


FIGURE 1.9 – Différent types de dynamique d'une bifurcation de Bogdanov-Takens.

**Définition 1.3.5. (Bifurcation Cusp)**

La bifurcation cuspidale (CP) est une bifurcation d'équilibres dans une famille à deux paramètres d'EDO autonomes où l'équilibre critique a une valeur propre nulle et le coefficient quadratique pour la bifurcation selle-nœud disparaît. Au point de bifurcation de la cuspidale, deux branches de la courbe de bifurcation du nœud de selle se rencontrent tangentiuellement, formant une parabole semi-cubique. Pour les valeurs de paramètres proches, le système peut avoir trois équilibres qui entrent en collision et disparaissent par paires via les bifurcations selle-nœud. La bifurcation de la cuspidale implique la présence d'un phénomène d'hystérésis.

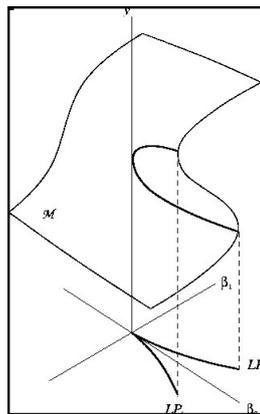


FIGURE 1.10 – Illustration de la bifurcation Cusp

### 1.3.6 Bifurcations de codimension trois

Ils y a plusieurs types de bifurcations de codimensions trois, dans notre travail on s'intéresse au bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp.

**Définition 1.3.6. (*Bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp*)**

La bifurcation Bogdanov-Takens-Cusp (BTC) est une bifurcation d'équilibres dans une famille à deux paramètres d'EDO autonomes où l'équilibre critique a une valeur propre nulle. l'état d'équilibre devient un point Bogdanov-Takens dégénéré (ou "point Bogdanov-Takens-Cusp"-BTC) lorsqu'un point BT se combine avec un point cusp.

### 1.3.7 Bifurcations globales

#### Bifurcation homoclinique

bifurcation homocline dans laquelle un cycle limite entre en collision avec un point de selle. Les bifurcations homoclines peuvent se produire de manière supercritique ou sous-critique.

#### Bifurcation hétéroclinique

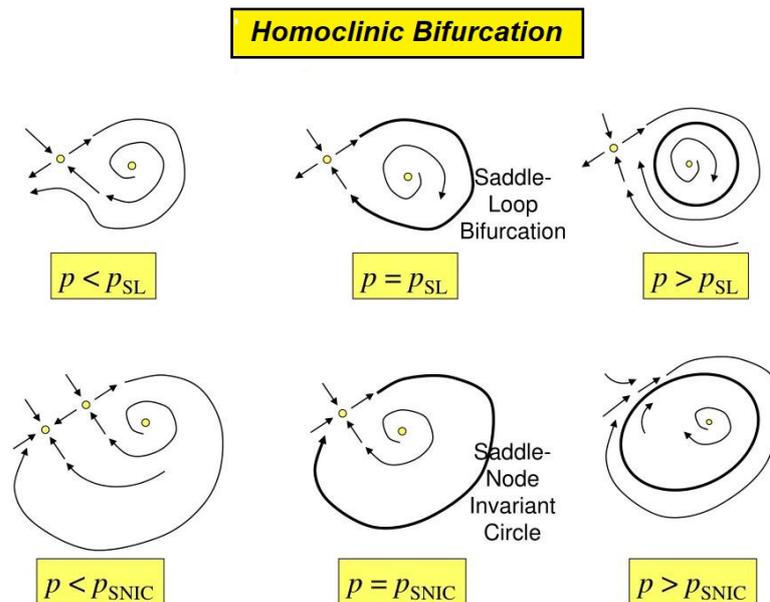


FIGURE 1.11 – Présentation de la bifurcation homoclinique.

Bifurcation hétéroclinique dans laquelle un cycle limite entre en collision avec deux points de selle ou plus, elle implique un cycle hétéroclinique.

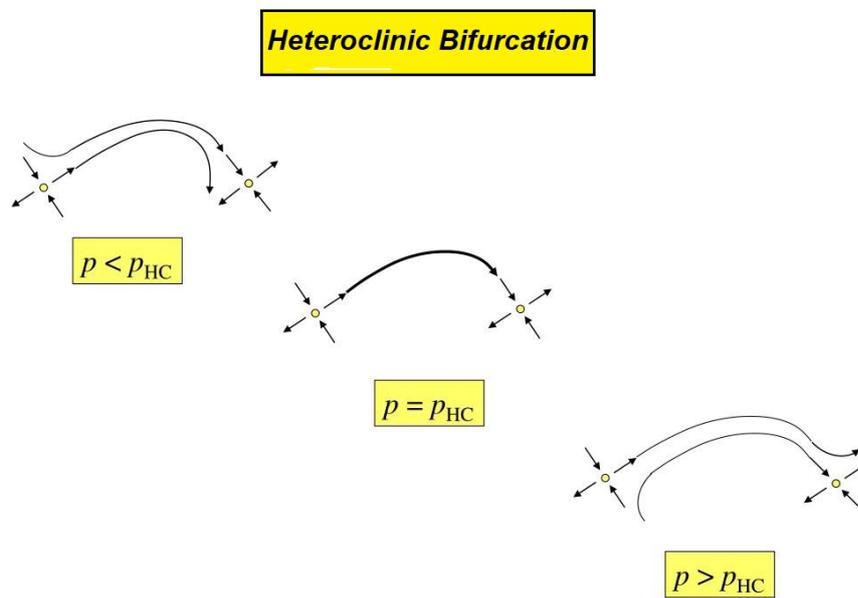


FIGURE 1.12 – Présentation de la bifurcation hétéroclinique.

# Chapitre 2

## Etude qualitative d'un modèle dynamique neuronal

Dans ce chapitre, nous nous sommes d'abord intéressés au fonctionnement d'un constituant du système nerveux, le **neurone**, et de comprendre les processus de base intervenant dans la transmission de l'information au sein d'un neurone. Le fonctionnement d'un neurone peut être représenté par des équations décrivant l'évolution de ses caractéristiques principales dans le temps ou par rapport à un autre paramètre. Cette représentation, appelée modèle. On doit le premier modèle mathématique décrivant le comportement d'un neurone à Hodgkin et Huxley. Ce modèle a par la suite été simplifié, mais également généralisé[10, 22], C'est ce que nous allons voir dans la deuxième partie du chapitre.

Dans la troisième partie du chapitre nous présentons un modèle général de neurones basé sur la conductance. Nous étudions les bifurcations dans l'espace des paramètres constitué du courant appliqué  $I_{app}$ , de la conductance maximale du courant  $g_M$  et la conductance du courant de fuite  $g_L$ . Nous donnons des conditions précises pour que le modèle assure l'existence d'un point Bogdanov-Takens (BT) et montrons qu'un tel point peut apparaître en faisant varier  $I_{app}$  et  $g_M$ . Nous discutons le cas lorsque le point BT devient un point Bogdanov-Takens-cusp (BTC) et montrons qu'un tel point peut apparaître dans l'espace tridimensionnel des paramètres [16, 23].

### 2.1 Electrophysiology des Neurones

Les messages nerveux sont transportés à travers du système nerveu par des unités individuelles appelées **neurones** (voir figure 2.1), sont des cellules spécialisées pour transmettre

l'information à l'autre cellules nerveuses, musculaires et glandulaires. cette information à une nature électrique.

Nous rappelons d'abord les composantes du neurone ainsi que leurs propriétés. Le neurone est composé d'un corps cellulaire, de dendrites, d'un axone et de terminaisons axonales. Le corps cellulaire contient le noyau ainsi que les organites de la cellule. Le contour de tout le neurone, des dendrites aux terminaisons axonales est délimité par le membrane cellulaire (Voir figure 2.2). A travers les dendrites, le corps cellulaire reçoit l'information nerveuse provenant des neurones pré-synaptiques, L'information est propagée via l'axone aux neurones post-synaptiques.

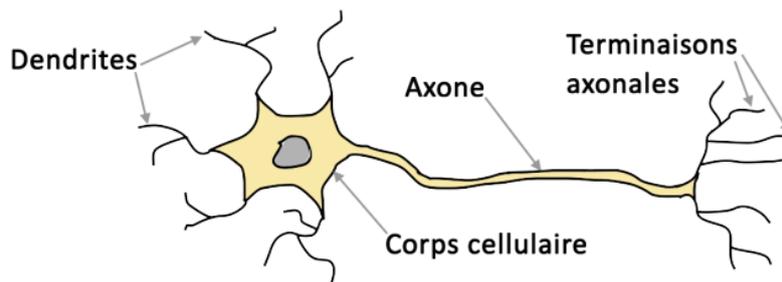


FIGURE 2.1 – Schéma d'un neurone.

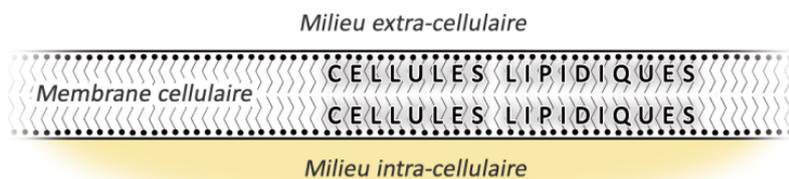


FIGURE 2.2 – Schéma d'une membrane de neurone, composée d'une double couche de cellules lipidiques.

### 2.1.1 Potentiel de repos

Pour toute cellule de l'organisme, il existe une différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur, ce potentiel est appelé potentiel membranaire de repos. Les principaux solutés du liquide extra cellulaire sont les ions sodium et chlore. Le liquide intracellulaire contient de fortes

concentrations de potassium et de molécules ionisées non diffusibles. L'amplitude du potentiel membranaire de repos varie de -5 à -100 mv suivant le type de cellule. Il s'explique par un léger surplus d'ions négatifs à l'intérieur et un léger surplus d'ions positifs à l'extérieur. En général, les ions sodium et potassium sont les principaux déterminants du potentiel de repos.

L'amplitude du potentiel de repos dépend principalement de la différence de concentration des ions spécifiques dans les liquides intra et extra-cellulaires et des différences de perméabilité membranaires aux différents ions. En fait, il y a un mouvement constant d'ions entre l'intérieur et l'extérieur de la cellule. Par exemple, les différences de concentration du sodium et du potassium sont déterminées par la pompe sodium-potassium, d'autre part certaines protéines peuvent constituer des canaux ioniques et laisser passer certains ions. Les ions diffusent alors sous l'effet des gradients électro-chimiques. Supposons qu'il n'y ait qu'un seul ion libre de circuler, alors sa circulation au travers de la membrane, est déterminée d'une part par le gradient de concentration, et d'autre part par la différence de potentiel de cet ion. Pour un ion donné, la valeur d'équilibre de la différence de potentiel relative au gradient de concentration de cet ion est donnée par l'équation de Nernst :

$$V = K \ln \frac{C_e}{C_i},$$

où  $K = 60$  est une constante dépendant de la constante universelle des gaz parfaits, de la température, de la valence de l'ion et de la constante électrique de Faraday.  $C_e$  et  $C_i$  sont les concentrations extra et intracellulaires de l'ion. Certaines cellules, comme par exemple les cellules nerveuses et musculaires, peuvent générer des potentiels d'action. Ces cellules sont dites excitables.

### 2.1.2 Potentiel de d'action

Les potentiels d'action sont initiés par une modification transitoire de la perméabilité membranaire permettant la diffusion des ions sodium et potassium le long de leur gradient de concentration. Au repos, ce sont principalement les canaux potassiques qui sont ouverts et le potentiel de repos est proche du potentiel d'équilibre du potassium. Suite à un stimulus, une dépolarisation graduelle est initiée par des mouvements d'ions sodiques et potassique. Lorsque la dépolarisation atteint un seuil donné, des canaux sodiques potentiels dépendants s'ouvrent sous l'action de protéines. Le potentiel de membrane s'inverse alors et se rapproche du potentiel d'équilibre du sodium sans l'atteindre. Au sommet du potentiel d'action, les canaux potassiques se ferment, les canaux potentiels dépendants potassiques s'ouvrent, et le potentiel se rapproche

de la valeur de repos. A la fermeture des canaux sodiques, certains canaux potassiques sont encore ouverts ce qui induit une hyper-polarisation. Une fois les canaux potassiques fermés le potentiel retrouve sa valeur de repos. A noter que la fermeture des canaux potassiques est due à la fermeture de l'extrémité intracellulaire du canal par une portion de l'une des protéines du canal. L'ouverture des canaux potassiques est elle déclenchée par les détecteurs qui répondent à la même dépolarisation qui ouvrent les canaux sodiques mais avec du retard. Ces potentiels d'action se propagent le long des tissus excitables.

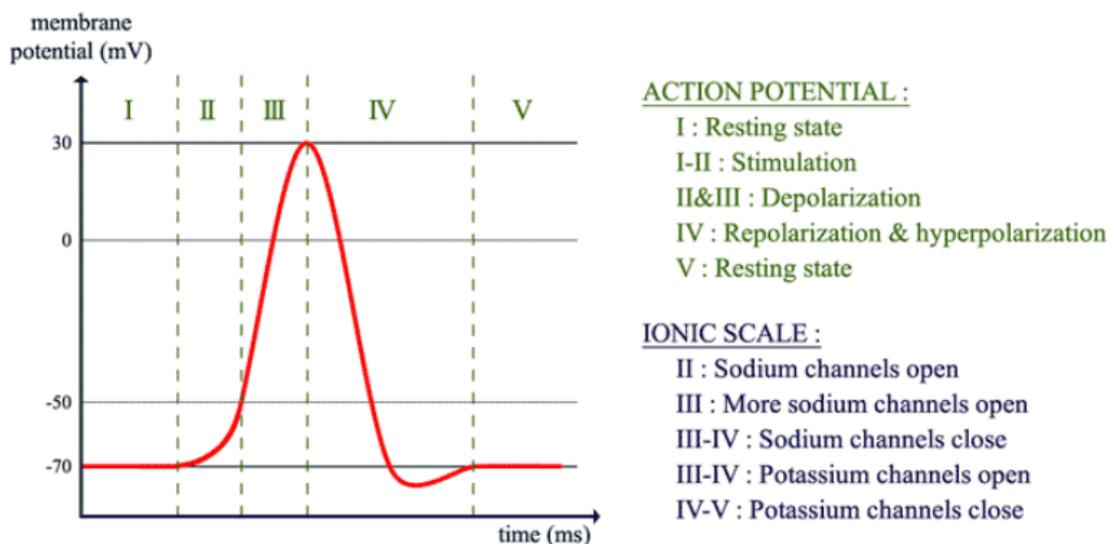


FIGURE 2.3 – Évolution du potentiel de membrane dans le temps lors de l'émission d'un potentiel d'action.

## 2.2 Modèle de Hodgkin-Huxley

Les flux de circulation des ions à travers la membrane influent directement sur le comportement du potentiel membranaire. En 1952, **Hodgkin et Huxley** ont établi un modèle qui lie le potentiel membranaire avec les conductances des ions de potassium et de sodium par des équations différentielles.

Le modèle présente l'activité électrique neuronale comme l'activité d'un circuit électrique. La membrane est d'abord considérée comme un condensateur. Notons  $C$  la capacité du conden-

sateur donnée en Farad, le courant  $I_C$  est alors donné par :

$$I_C = \frac{dQ}{dt} = C \frac{dV}{dt}$$

De même, les deux savants ont assimilé les canaux par lesquels passent les ions aux résistances électriques variables, car ces canaux ont deux états, soit ouvert, donc la résistance dans ce cas est très faible jusqu'à ce qu'elle permette aux ions de se croiser, soit fermée, donc la résistance est élevée.

Puisque le canal potassium permet la sortie des ions  $K^+$  et que le canal sodium permet l'entrée des ions  $Na^+$ , le flux d'ions de cette manière est représenté par la batterie électrique dans le circuit. (Voir figure 2.4)

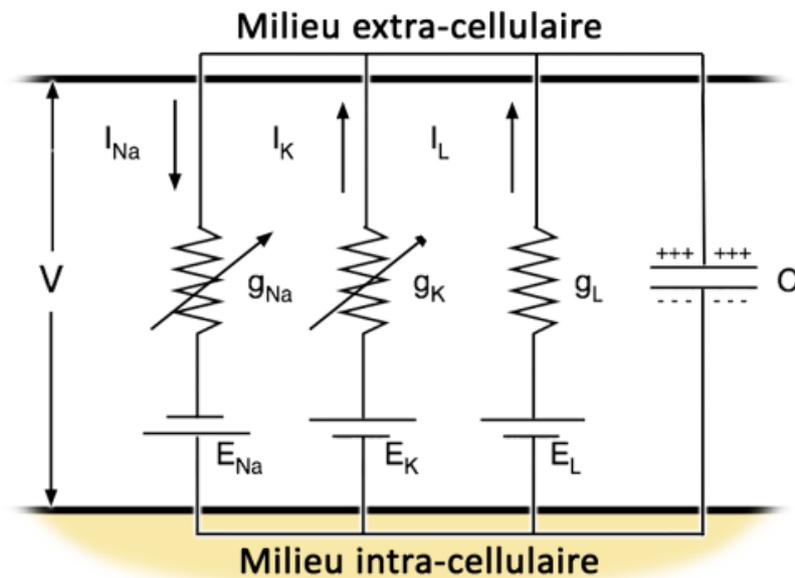


FIGURE 2.4 – La membrane cellulaire peut être vue comme un circuit électrique.

En notant  $I_K$ ,  $I_{Na}$  et  $I_L$  sont les intensités des courants électriques du potassium, sodium et le courant fuite, on a :

$$I_{Na} = g_{Na}(V - E_{Na}),$$

$$I_k = g_K(V - E_K),$$

$$I_L = g_L(V - E_L),$$

avec

$g_K$  est la conductance du canaux à potassium,

$g_L$  est la conductance du canaux de fuite,

$g_{Na}$  est la conductance du canaux à sodium,

$V$  est le potentiel du membrane,

$E_{Na}$  est le potentiel d'équilibre de sodium,

$E_K$  est le potentiel d'équilibre de potassium,

$E_L$  est le potentiel d'équilibre des ions fuites.

Le bilan des charges électriques est donné par l'équation,

$$I = C \frac{dV}{dt} + \alpha_1 I_{Na} + \alpha_2 I_K + \alpha_3 I_L.$$

On a donc

$$-C \frac{dV}{dt} = \alpha_1 I_{Na} + \alpha_2 I_K + \alpha_3 I_L - I$$

Dans l'expérimentale, Hodgkin et Huxley ont postulé l'existence de 2 types des canaux ioniques, les premiers étant toujours ouverts sont dus aux courant de fuite, les deuxièmes sont des canaux potentiels dépendants. Ces derniers sont les canaux à potassium et les canaux à sodium.

**Canaux à potassium** Chaque canal comporte 4 portes avec une probabilité d'ouverture  $n \in [0, 1]$ . L'ouverture et la fermeture de chaque porte du canal potassique dépendent des coefficients  $\alpha_n$  et  $\beta_n$ , eux mêmes dépendants du potentiel de membrane. On note  $(1-n)$  la probabilité qu'une porte est fermée, l'équation d'évolution de variable  $n$  est la suivante :

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n.$$

Posons,

$$n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n},$$

et

$$\tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n}.$$

$n_\infty$  n'est autre que la valeur  $n$  d'équilibre et  $\tau_n$  la constante de temps d'approche de cet équilibre.

On peut alors réécrire l'équation décrivant l'évolution de  $n$  comme suit,

$$\frac{dn}{dt} = \frac{n_\infty - n}{\tau_n}$$

**Canaux à sodium** Comme les canaux à potassium il y a quatre composantes pour chaque canal, une qui représente l'activation contrôlée par la variable  $m \in [0, 1]$  avec trois portes et l'autre l'inactivation contrôlée par la variable  $h \in [0, 1]$ . On note  $\alpha_m$  et  $\beta_m$  les coefficients

de transition de l'état ouvert a l'état fermé pour la composante m, et on note  $\alpha_h$  et  $\beta_h$  les coefficients de transition de l'état actif a l'état inactif pour la composante h. Les équations d'évolution de m et h sont les suivantes :

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m,$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h.$$

De la même façon que pour n, les évolutions de m et h sont données par les équations différentielles,

$$\frac{dm}{dt} = \frac{m_\infty - m}{\tau_m},$$

et

$$\frac{dh}{dt} = \frac{h_\infty - h}{\tau_h}.$$

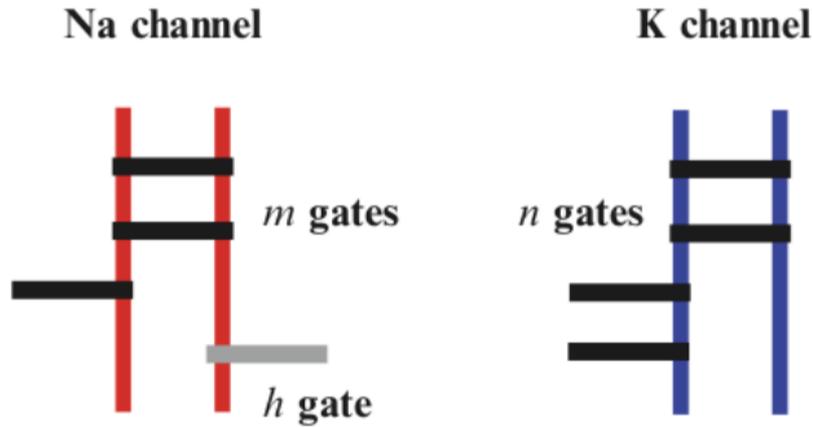


FIGURE 2.5 – Canal ionique à sodium (rouge) et canal ionique à potassium (bleu).

Combinons les équations (2.1), (2.1), (2.1). Ainsi, le modèle d'influx nerveux proposé par Hodgkin et Huxley est le suivant

$$\begin{cases} -C \frac{dV}{dt} = m^3 h \overbrace{g_{Na}(V - E_{Na})}^{I_{Na}} + n^4 \overbrace{g_K(V - E_K)}^{I_k} + \overbrace{g_L(V - E_L)}^{I_L} - I, \\ \frac{dn}{dt} = \alpha_n(1 - n) - \beta_n n = \frac{n_\infty - n}{\tau_n}, \\ \frac{dm}{dt} = \alpha_m(1 - m) - \beta_m m = \frac{m_\infty - m}{\tau_m}, \\ \frac{dh}{dt} = \alpha_h(1 - h) - \beta_h h = \frac{h_\infty - h}{\tau_h}. \end{cases} \quad (2.1)$$

Les valeurs des paramètres sont déterminées expérimentalement

$$\begin{aligned}
 C &= 1\mu F/cm^2, E_{Na} = 120mv, g_{Na} = 120mOhms^{-1}/cm^2, E_K = -12mv \\
 g_K &= 36mOhms^{-1}/cm^2, E_L = 10.6mv, g_L = 0.3mOhms^{-1}/cm^2, \\
 \alpha_n &= \frac{0.01(V+10)}{e^{\frac{V-10}{10}} - 1}, \beta_n = 0.125e^{\frac{V}{80}}, \alpha_m = \frac{0.01(V+25)}{e^{\frac{V+25}{10}} - 1}, \beta_m = 4e^{\frac{V}{18}}, \alpha_h = 0.007e^{\frac{V}{20}}, \beta_h = \frac{1}{e^{\frac{V+30}{10}} + 1}.
 \end{aligned}$$

**Remarque 2.2.1.** Dans la littérature, toutes modifications du modèle de Hodgkin-Huxley, souvent appelées modèles de type Hodgkin-Huxley, ou modèles basés sur la conductance.

## 2.3 Présentation du Modèle général

Un modèle général de neurone basé sur la conductance avec inclusion du courant M peut être écrit comme suit :

$$\begin{cases}
 C_m \frac{dV}{dt} = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w(V - V_K) + I_{ion}(V, a) \\
 \frac{dw}{dt} = \frac{1}{\tau(V)}(w_\infty(V) - w) \\
 \frac{da}{dt} = \tau^{-1}(V)(a_\infty(V) - a)
 \end{cases} \quad (2.2)$$

tel que

$$a = (a_3, \dots, a_N)^T, a_\infty(V) = (a_{3,\infty}(V), \dots, a_{N,\infty}(V))^T, \tau^{-1}(V) = \text{diag} \left( \frac{1}{\tau_3(V)}, \dots, \frac{1}{\tau_N(V)} \right),$$

et

$$I_{ion}(V, a) = \sum_{i=3}^N g_i(v_i - v) \prod_{j \in \phi_i} a_j^{p_j},$$

où  $I_{app}$  est le courant appliqué et  $\phi_i$  est l'ensemble des indices qui représentent les identités des variables de déclenchement présentes dans un courant ionique donné. Dans la suite, nous supposons que toutes les conductances  $g_j$  sont positives. Et que les activations à l'état d'équilibre  $w_\infty$  et  $a_{j,\infty}$  tel que  $j=3, \dots, N$ , sont des fonctions bornées non négatives, monotones,  $\mathcal{C}^3(\mathbb{R}, \mathbb{R})$ .

## 2.4 Existence des points d'équilibre

Nous allons montrer que le système (2.2) possède au moins un point d'équilibre. Nous établirons les conditions pour les quelles une bifurcation de codimension deux apparaît de type Bogdanov-Takens et de cette dernière une bifurcation de type Bogdanov-Takens-cusp se produit.

En appliquant le changement de variable  $t \rightarrow \frac{t}{C_m}$ , le système (2.2) peut être écrit comme suit :

$$\begin{cases} \frac{dV}{dt} = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w(V - V_K) + I_{ion}(V, a) := f_1(V, w, a), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{C_M}{r(V)}(w_\infty(V) - w) := f_2(V, w), \\ \frac{da}{dt} = C_M \tau^{-1}(V)(a_\infty(V) - a) := f_3(V, a). \end{cases} \quad (2.3)$$

où  $f_3(V, a) = (f_{33}(V, a_3), \dots, f_{3N}(V, a_N))^T$ .

**Théorème 2.4.1.** *Le système (2.2) admet toujours au moins un point d'équilibre non trivial  $E^* = (V^*, w^*, a^*)$ .*

**Démonstration.** A partir du système (2.2), un tel point vérifie,

$$w_\infty(V^*) = w^* \quad \text{et} \quad a_\infty(V^*) = a^*,$$

où  $V^*$  satisfait à

$$I_\infty(V^*) = 0. \quad (2.4)$$

Avec  $I_\infty$  est la courbe en régime permanent [10],[13] définie par

$$I_\infty(V) = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w_\infty(V)(V - V_K) + I_{ion,\infty}(V),$$

tel que  $I_{ion}(V, a^*) = I_{ion}(V, a_\infty(V^*)) = I_{ion,\infty}(V)$  et de (2.4) on a

$$I_{app} - g_L(V^* - V_L) - g_M w_\infty(V^*)(V^* - V_K) + I_{ion}(V^*, a_\infty^*) = 0,$$

pour assurer l'existence au moins d'un point d'équilibre, on pose

$$I_{app} = g_L(V^* - V_L) + g_M w_\infty(V^*)(V^* - V_K) - I_{ion}(V^*, a_\infty^*) := U(V^*),$$

Maintenant, nous écrivons  $U(V^*)$  sous la forme

$$U(V^*) = g_L V^* - g_L V_L + g_M w_\infty(V^*) V^* - g_M w_\infty(V^*) V_k - I_{ion,\infty}(V^*)$$

d'où

$$U(V^*) = (g_L + g_M w_\infty(V^*)) V^* - g_M w_\infty(V^*) V_k - g_L V_L - I_{ion,\infty}(V^*)$$

Quand  $V^* \rightarrow \pm\infty$ , on obtient

$$\lim_{V^* \rightarrow \pm\infty} U(V^*) = \pm\infty$$

car toutes les conductances maximales et les variables d'activation sont positives et bornées. Ainsi, l'équation (2.4) a au moins une solution. Par conséquent, le système (2.2) possède au moins un point d'équilibre non trivial. ■

## 2.5 Bifurcation de Bogdanov-Takens

Dans ce qui suit, nous examinons le point de Bogdanov-Takens (point BT) de codimension deux dans le plan  $(I_{app}, g_M)$ , lorsque tous les autres paramètres du modèle sont fixés. Supposons que  $V^*$  est une solution de (2.4), alors il existe des paramètres  $(I_{app}^*, g_M^*)$  tels que

$$I_{app}^* = g_L(V^* - V_L) + g_M^* w_\infty(V^* - V_K) - I_{ion}(V^*, a_\infty^*). \quad (2.5)$$

Rappelons que le point d'équilibre  $V^*$  est un point BT si la valeur propre zéro a une multiplicité algébrique de deux et une multiplicité géométrique de un.

**Théorème 2.1.** *Soit  $V^*$  une solution de (2.4) à  $(I_{app}^*, g_M^*)$  et définissons*

$$\frac{\partial f_1}{\partial a} = \left( \frac{\partial f_1}{\partial a_3}, \dots, \frac{\partial f_1}{\partial a_N} \right)^T, \quad \frac{\partial f_3}{\partial V} = \left( \frac{\partial f_{33}}{\partial V}, \dots, \frac{\partial f_{3N}}{\partial V} \right)^T$$

Supposons que

$$\frac{d}{dV} I_\infty(V) \Big|_{V^*} = 0 \quad (2.6)$$

$$1 + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial w} \Big|_{E^*} \frac{\partial f_2}{\partial V} \Big|_{E^*} + \frac{1}{C_M^2} \left( \frac{\partial f_1}{\partial a} \Big|_{E^*} \right)^T \tau^2 \left( \frac{\partial f_3}{\partial V} \Big|_{E^*} \right) = 0 \quad (2.7)$$

Alors  $E^*$  est un point BT ordinaire de codimension deux.

**Démonstration.** Soit  $F = (f_1, f_2, f_3)^T$ . La jacobien du (2.3) est alors

$$DF(V, w, a) = \begin{bmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_1}{\partial w} & \frac{\partial f_1}{\partial a} \\ \frac{\partial f_2}{\partial V} & -C_M r^{-1} & 0 \\ \frac{\partial f_3}{\partial V} & 0 & -C_M \tau^{-1} \end{bmatrix},$$

où  $r^{-1} = \frac{1}{r(V)}$ ,  $\tau^{-1} = \text{diag}(\frac{1}{\tau_3(V)}, \dots, \frac{1}{\tau_N(V)})$ .

Dans la suite, on a besoin d'un résultat algébrique suivant

**Proposition 2.5.1.** *(Composition de schur)*

On considérons la matrice par blocs

$$A = \begin{pmatrix} B_1 & B_2 \\ B_3 & B_4 \end{pmatrix}$$

où les blocs  $B_1 \in \mathbb{R}^{n \times n}$ ,  $B_2 \in \mathbb{R}^{n \times m}$ ,  $B_3 \in \mathbb{R}^{m \times n}$ ,  $B_4 \in \mathbb{R}^{m \times m}$ . Si on suppose que  $B_4$  inversible, on décompose la matrice  $A$  comme suit

$$A = \begin{pmatrix} I_n & B_2 B_4^{-1} \\ 0 & I_m \end{pmatrix} \begin{pmatrix} B_1 - B_2 B_4^{-1} B_3 & 0 \\ 0 & B_4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} I_n & 0 \\ B_4^{-1} B_3 & I_m \end{pmatrix}$$

En déduire que

$$\det \underbrace{\begin{pmatrix} B_1 & B_2 \\ B_3 & B_4 \end{pmatrix}}_{=A} = (\det B_4) \det(B_1 - B_2 B_4^{-1} B_3)$$

Dans notre cas, on a  $A = DF(V^*, w^*, a^*) - \lambda I$  prenant alors  $B_1 = (\frac{\partial f_1}{\partial V} - \lambda)$ ,  $B_2 = (\frac{\partial f_1}{\partial w} \quad \frac{\partial f_1^T}{\partial a})$ ,  $B_3 = (\frac{\partial f_2}{\partial V} \quad \frac{\partial f_3}{\partial V})^T$  et  $B_4 = \text{diag}(-C_M r^{-1} - \lambda, -C_M \tau^{-1} - \lambda I)$ , Nous avons le polynôme caractéristique

$$p_A(\lambda) := \Delta(\lambda) = \Delta_1(\lambda) \Delta_2(\lambda)$$

Où

$$\begin{aligned} \Delta_1(\lambda) &= \det(B_4) \\ &= \begin{pmatrix} -C_M r^{-1} - \lambda & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & -C_M \tau_3^{-1} - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & -C_M \tau_N^{-1} - \lambda \end{pmatrix} \\ \Delta_1(\lambda) &= (-1)^{N-1} (\lambda + C_M r^{-1}) \prod_{j=3}^N (\lambda + C_M \tau_j^{-1}), \end{aligned}$$

de plus

$$B_2 B_4^{-1} B_3 = \begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial w} & \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -C_M r^{-1} - \lambda & \cdots & \cdots & 0 \\ 0 & -C_M \tau_3^{-1} - \lambda & \cdots & 0 \\ \vdots & \ddots & \cdots & 0 \\ 0 & 0 & \cdots & -C_M \tau_N^{-1} - \lambda \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix}^T. \quad (2.8)$$

Alors

$$\begin{aligned}
 B_2 B_4^{-1} B_3 &= \left( \frac{\partial f_1}{\partial w}, \frac{\partial f_1}{\partial a_3}, \dots, \frac{\partial f_1}{\partial a_N} \right) \begin{pmatrix} -C_M r^{-1} - \lambda & \dots & \dots & 0 \\ 0 & -C_M \tau_3^{-1} - \lambda & \dots & 0 \\ \vdots & \ddots & \dots & 0 \\ 0 & 0 & \dots & -C_M \tau_N^{-1} - \lambda \end{pmatrix}^{-1} \begin{pmatrix} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\partial f_{33}}{\partial V} \\ \vdots \\ \frac{\partial f_{3N}}{\partial V} \end{pmatrix} \\
 &= \left( (-C_M r^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial w}, (-C_M \tau_3^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial a_3}, \dots, (-C_M \tau_N^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial a_N} \right) \begin{pmatrix} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\partial f_{33}}{\partial V} \\ \vdots \\ \frac{\partial f_{3N}}{\partial V} \end{pmatrix} \\
 &= (-C_M r^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + (-C_M \tau_3^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial a_3} \frac{\partial f_{33}}{\partial V} + \dots + (-C_M \tau_N^{-1} - \lambda)^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial a_N} \frac{\partial f_{3N}}{\partial V} \\
 B_2 B_4^{-1} B_3 &= (-\lambda - C_M r^{-1})^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{\partial f_1^T}{\partial a} (-\lambda I - C_M \tau^{-1})^{-1} \frac{\partial f_3}{\partial V}.
 \end{aligned}$$

Alors

$$\begin{aligned}
 \Delta_2(\lambda) &= \det(B_1 - B_2 B_4^{-1} B_3) \\
 &= \frac{\partial f_1}{\partial V} - \lambda + (\lambda + C_M r^{-1})^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{\partial f_1^T}{\partial a} (\lambda I + C_M \tau^{-1})^{-1} \frac{\partial f_3}{\partial V}.
 \end{aligned}$$

Par conséquent, nous avons

$$\begin{aligned}
 \Delta(0) &= \Delta_1(0) \Delta_2(0) \\
 &= \Delta_1(0) \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right).
 \end{aligned}$$

Ainsi en  $E^*$ , nous avons l'équation

$$\frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} = 0, \quad (2.9)$$

est équivalente à  $\frac{d}{dV} I_\infty(V)|_{V^*} = 0$ , ainsi  $\Delta(0) = 0$  lorsque (2.6) est satisfaite.

De plus on a

$$\begin{aligned}
 \Delta'(0) &= \Delta_1(0) \Delta_2'(0) + \Delta_1'(0) \Delta_2(0) \\
 \Delta'(0) &= -\Delta_1(0) \left( 1 + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{1}{C_M^2} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau^2 \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) \\
 &\quad + \Delta_1'(0) \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right)
 \end{aligned}$$

Ainsi en  $E^*$ , on obtient  $\Delta'(0) = 0$ , lorsque (2.6) et (2.7) sont satisfaites. Alors  $\lambda = 0$  est une racine double de  $\Delta(\lambda)$  et par conséquent  $\lambda = 0$  est une valeur propre double de  $A$ .

Nous montrons maintenant qu'un bloc de Jordan apparaît pour  $\lambda = 0$ . En d'autres termes, lorsque (2.6) et (2.7) sont satisfaites, nous exigeons l'existence de quatre vecteurs propres généralisés  $q_0, q_1, p_0, p_1$  de  $A$  tels que

$$Aq_0 = 0, \quad Aq_1 = q_0, \quad A^T p_1 = 0, \quad A^T p_0 = p_1.$$

Soit  $q_i = (q_{i1}, \dots, q_{iN})^T$  et  $p_i = (p_{i1}, \dots, p_{iN})$  pour  $i \in \{0, 1\}$ .

Premièrement,  $Aq_0 = 0$ , on a

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_1}{\partial w} & \frac{\partial f_1}{\partial a} \\ \frac{\partial f_2}{\partial V} & -C_M r^{-1} & 0 \\ \frac{\partial f_3}{\partial V} & 0 & -C_M \tau^{-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_{01} \\ q_{02} \\ q_{0j} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \forall j = \overline{1, N}$$

On obtient

$$q_{01} \frac{\partial f_1}{\partial V} + q_{02} \frac{\partial f_1}{\partial w} + \frac{\partial f_1}{\partial a} (q_{03}, \dots, q_{0N})^T = 0 \quad (2.10)$$

$$q_{01} \frac{\partial f_2}{\partial V} - q_{02} C_M r^{-1} = 0 \quad (2.11)$$

$$q_{01} \frac{\partial f_{3j}}{\partial V} - C_M \tau_j^{-1} q_{0j} = 0, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.12)$$

D'après (2.11) et (2.12) nous avons

$$q_{02} = q_{01} \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V},$$

et

$$q_{0j} = q_{01} \frac{\tau_j}{C_M} \frac{\partial f_{3j}}{\partial V}, \quad j = 3, \dots, N.$$

Alors

$$q_0 = q_{01} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix}.$$

Et il découle de (2.10) que

$$q_{01} \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) = 0. \quad (2.13)$$

Ensuite, pour  $Aq_1 = q_0$ , on a

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_1}{\partial w} & \frac{\partial f_1}{\partial a} \\ \frac{\partial f_2}{\partial V} & -C_M r^{-1} & 0 \\ \frac{\partial f_3}{\partial V} & 0 & -C_M \tau^{-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_{11} \\ q_{12} \\ q_{1j} \end{pmatrix} = q_{01} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix}, \forall j = \overline{1, N}$$

On obtient

$$q_{11} \frac{\partial f_1}{\partial V} + q_{12} \frac{\partial f_1}{\partial w} + \frac{\partial f_1^T}{\partial a} (q_{03}, \dots, q_{0N})^T = q_{01} \quad (2.14)$$

$$q_{11} \frac{\partial f_2}{\partial V} - q_{12} C_M r^{-1} = q_{01} \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \quad (2.15)$$

$$q_{11} \frac{\partial f_{3j}}{\partial V} - C_M \tau_j^{-1} q_{1j} = q_{01} \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V}, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.16)$$

De (2.15) et (2.16) on trouve

$$q_{12} = (q_{11} - q_{01} \frac{r}{C_M}) \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V},$$

et

$$q_{1j} = (q_{11} I_{N-3} - q_{01} \frac{\tau}{C_M}) \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \quad j = 3, \dots, N.$$

Donc

$$q_1 = \begin{pmatrix} q_{11} \\ (q_{11} - q_{01} \frac{r}{C_M}) \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ (q_{11} I_{N-3} - q_{01} \frac{\tau}{C_M}) \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix},$$

et il découle de (2.14) que

$$\begin{aligned} & q_{11} \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) \\ & - q_{01} \left( 1 + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{1}{C_M^2} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau^2 \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) = 0 \end{aligned} \quad (2.17)$$

De même pour  $A^T p_1 = 0$ , on trouve

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\partial f_3}{\partial V} \\ \frac{\partial f_1}{\partial w} & -C_M r^{-1} & 0 \\ \frac{\partial f_1}{\partial a} & 0 & -C_M \tau^{-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p_{11} \\ p_{12} \\ p_{1j} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 0 \\ \vdots \\ 0 \end{pmatrix}, \forall j = \overline{1, N}$$

On obtient

$$p_{11} \frac{\partial f_1}{\partial V} + p_{12} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{\partial f_{3j}}{\partial V} p_{1j} = 0, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.18)$$

$$p_{11} \frac{\partial f_1}{\partial w} - p_{12} C_M r^{-1} = 0, \quad (2.19)$$

$$p_{11} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} - C_M \tau_j^{-1} p_{1j} = 0, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.20)$$

De (2.19) et (2.20) on obtient

$$p_{12} = \frac{r}{C_M} p_{11} \frac{\partial f_1}{\partial w},$$

et

$$p_{1j} = \frac{\tau}{C_M} p_{11} \frac{\partial f_1^T}{\partial a}, \quad \forall j = \overline{1, N}$$

Alors

$$p_1 = p_{11} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \end{pmatrix},$$

Et il découle de (2.18) que

$$p_{11} \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) = 0, \quad (2.21)$$

Finalement,  $A^T p_0 = p_1$ , on a

$$\begin{pmatrix} \frac{\partial f_1}{\partial V} & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\partial f_3}{\partial V} \\ \frac{\partial f_1}{\partial w} & -C_M r^{-1} & 0 \\ \frac{\partial f_1}{\partial a} & 0 & -C_M \tau^{-1} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} p_{11} \\ p_{12} \\ p_{1j} \end{pmatrix} = p_{11} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \end{pmatrix}, \quad \forall j = \overline{1, N}$$

On obtient

$$p_{01} \frac{\partial f_1}{\partial V} + p_{02} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{\partial f_{3j}}{\partial V} p_{0j} = p_{11}, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.22)$$

$$p_{01} \frac{\partial f_1}{\partial w} - p_{02} C_M r^{-1} = p_{11} \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w}, \quad (2.23)$$

$$p_{11} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} - C_M \tau_j^{-1} p_{1j} = p_{11} \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial a}, \quad j = 3, \dots, N. \quad (2.24)$$

Alors de (2.23) et (2.24) on obtient

$$p_{02} = \left( p_{01} - p_{11} \frac{r}{C_M} \right) \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w},$$

et

$$p_{1j} = \left( p_{01} I_{N-3} - p_{11} \frac{\tau}{C_M} \right) \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a}, \quad \forall j = 1, \dots, N$$

alors

$$p_0 = \begin{pmatrix} p_{01} \\ \left( p_{01} - p_{11} \frac{r}{C_M} \right) \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \\ \left( p_{01} I_{N-3} - p_{11} \frac{\tau}{C_M} \right) \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \end{pmatrix}$$

Et il découle de (2.22) que

$$\begin{aligned} & p_{01} \left( \frac{\partial f_1}{\partial V} + C_M^{-1} r \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + C_M^{-1} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) \\ & - p_{11} \left( 1 + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{1}{C_M^2} \frac{\partial f_1^T}{\partial a} \tau^2 \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) = 0. \end{aligned} \quad (2.25)$$

Comme les vecteurs propres généralisés doivent être non nuls (i.e.  $AX = \lambda X$  tq  $X \neq 0$ ), nous laissons  $q_{01}$  et  $p_{11}$  être des constantes arbitraires non nulles. Ainsi, lorsque (2.6) et (2.7) sont satisfaites, les équations (2.13), (2.17), (2.21) et (2.25) sont satisfaites. Il existe donc quatre vecteurs propres généralisés. Par conséquent,  $V^*$  est un point de Bogdanov-Takens. ■

**Remarque 2.5.1.** Avec la condition supplémentaire suivante

$$p_i^T q_j = \begin{cases} 1 & \text{si } i = j \\ 0 & \text{si } i \neq j \end{cases}$$

nous pouvons garantir l'unicité des vecteurs généralisés  $q_0, q_1, p_0, p_1$  de  $A$  car sont des vecteurs d'une base orthonormée.

Lorsque  $V^*$  est un point de BT, le système (2.3) a deux sous variété centrale, dont la forme normale est donnée par [Voir l'annexe]

$$\begin{aligned} \frac{d\xi_0}{dt} &= \xi_1, \\ \frac{d\xi_1}{dt} &= \alpha_2 \xi_0^2 + \beta_2 \xi_0 \xi_1 + o(\|(\xi_0, \xi_1)^3\|), \end{aligned} \quad (2.26)$$

Où

$$\begin{aligned} \alpha_2 &= \frac{1}{2} p_1^T G(q_0, q_0), \\ \beta_2 &= p_1^T G(q_0, q_1) - p_1^T h_{20}. \end{aligned} \quad (2.27)$$

Où  $h_{20}$  est la solution de l'équation

$$Ah_{20} = 2\alpha_2 q_1 - G(q_0, q_0), \quad (2.28)$$

et la fonction  $G$  définie comme suit

$$G(z_1, z_2) := \begin{pmatrix} z_1^T D^2 f_1(V^*) z_2 \\ z_1^T D^2 f_2(V^*) z_2 \\ z_1^T D^2 f_3(V^*) z_2 \end{pmatrix}.$$

Où  $D^2 f = (\frac{\partial^2 f}{\partial x_i \partial x_j})_{1 \leq i, j \leq N}$  est la matrice hessienne d'une forme quadratique en  $V^*$ .

## 2.6 Bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp

Rappelons que l'état d'équilibre  $V^*$  devient un point Bogdanov-Takens dégénéré (ou "point Bogdanov-Takens-Cusp"-BTC) lorsqu'un point BT se combine avec un point cusp. Un point BTC est une bifurcation de codimension trois et elle se produit dans les deux cas suivants :  $\alpha_2 = 0$  et  $\beta_2 \neq 0$  ou  $\alpha_2 \neq 0$  et  $\beta_2 = 0$ .

**Théorème 2.2.** *Supposons que  $V^*$  est un point BT ordinaire. Si de plus*

$$\frac{d^2}{dV^2} I_\infty(V)|_{V^*} = 0, \quad (2.29)$$

alors on a  $\alpha_2 = 0$  et  $\beta_2 \neq 0$ , c'est-à-dire que  $V^*$  devient une cuspidé. .

**Démonstration.** On veut montrer que si  $\frac{d^2}{dV^2} I_\infty(V)|_{V^*} = 0$ , alors  $\alpha_2 = 0$  et  $\beta_2 \neq 0$ .

Les composantes de  $G(q_0, q_0)$  sont données par

$$\begin{aligned} \frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_1(V^*) q_0 &= \frac{1}{q_{01}^2} q_{01} \begin{pmatrix} 1 & r & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_1}{\partial w \partial V} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial w \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_1}{\partial a \partial V} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial a \partial w} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2} \end{pmatrix} q_{01} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 1 & r & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_1}{\partial w \partial V} & \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} & 0 \\ \frac{\partial^2 f_1}{\partial a \partial V} & 0 & \frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

alors

$$\begin{aligned} \frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_1(V^*) q_0 &= \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + \frac{2r}{C_M} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} \left( \frac{\partial f_2}{\partial V} \right)^2 \\ &\quad + \frac{2\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial V \partial a} \frac{\partial f_3}{\partial V} + \frac{\tau}{C_M^2} \left( \frac{f_3^T}{\partial V} \right)^2 \frac{\partial f_1^2}{\partial a^2}, \end{aligned} \quad (2.30)$$

de même

$$\begin{aligned} \frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_2(V^*) q_0 &= \frac{1}{q_{01}^2} q_{01} \begin{pmatrix} 1 & r & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial V \partial w} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial V \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_2}{\partial w \partial V} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial w^2} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial w \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_2}{\partial a \partial V} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial a \partial w} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial a^2} \end{pmatrix} q_{01} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \\ &= \begin{pmatrix} 1 & r & \frac{\partial f_2}{\partial V} & \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} & \frac{\partial^2 f_2}{\partial V \partial w} & 0 \\ \frac{\partial^2 f_2}{\partial w \partial V} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

alors

$$\frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_2(V^*) q_0 = \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} + \frac{2}{r} \frac{dr}{dV} \frac{\partial f_2}{\partial V}, \quad (2.31)$$

de même

$$\begin{aligned} \frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_3(V^*) q_0 &= \frac{1}{q_{01}^2} q_{01} \left( 1 \quad \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \quad \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial V \partial w} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial V \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_3}{\partial w \partial V} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial w^2} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial w \partial a} \\ \frac{\partial^2 f_3}{\partial a \partial V} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial a \partial w} & \frac{\partial^2 f_3}{\partial a^2} \end{pmatrix} q_{01} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \\ &= \left( 1 \quad \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \quad \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \right) \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} & 0 & \frac{\partial^2 f_3}{\partial V \partial a} \\ 0 & 0 & 0 \\ \frac{\partial^2 f_3}{\partial a \partial V} & 0 & 0 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1 \\ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

alors

$$\frac{1}{q_{01}^2} q_0^T D^2 f_3(V^*) q_0 = \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} + \frac{2}{\tau} \frac{d\tau}{dV} \frac{\partial f_3}{\partial V}, \quad (2.32)$$

où  $\frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2} = \left( \frac{\partial^2 f_1}{\partial a_3^2}, \dots, \frac{\partial^2 f_1}{\partial a_N^2} \right)$ .

De plus, combinons (2.30), (2.31) et (2.32), on obtient,

$$\begin{aligned} 2 \frac{1}{p_{11} q_{01}^2} \alpha_2 &= 2 \frac{1}{p_{11} q_{01}^2} \frac{1}{2} p_1^T G(q_0, q_0) \\ &= 2 \frac{1}{p_{11} q_{01}^2} \frac{1}{2} p_{11} \left( 1 \quad \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \quad \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \right) G(q_0, q_0) \\ &= \frac{1}{q_{01}^2} \left( 1 \quad \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \quad \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \right) G(q_0, q_0) \\ &= \frac{1}{q_{01}^2} \left( 1 \quad \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \quad \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \right) q_{01}^2 \begin{pmatrix} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + \frac{2r}{C_M} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} \left( \frac{\partial f_2}{\partial V} \right)^2 \\ + \frac{2\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial V \partial a} \frac{\partial f_3}{\partial V} + \frac{\tau}{C_M^2} \left( \frac{f_3^T}{\partial V} \right)^2 \frac{\partial f_1^2}{\partial a^2} \\ \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} + \frac{2}{r} \frac{dr}{dV} \frac{\partial f_2}{\partial V} \\ \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} + \frac{2}{\tau} \frac{d\tau}{dV} \frac{\partial f_3}{\partial V} \end{pmatrix} \end{aligned}$$

donc

$$\begin{aligned} 2 \frac{1}{p_{11} q_{01}^2} \alpha_2 &= \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + \frac{2r}{C_M} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} \left( \frac{\partial f_2}{\partial V} \right)^2 + \frac{2\tau}{C_M} \frac{\partial f_1^T}{\partial V \partial a} \frac{\partial f_3}{\partial V} \\ &\quad + \frac{\tau}{C_M^2} \left( \frac{f_3^T}{\partial V} \right)^2 \frac{\partial f_1^2}{\partial a^2} + \frac{r}{C_M} \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} + \frac{2}{C_M} \frac{dr}{dV} \frac{\partial f_2}{\partial V} \frac{\partial f_1}{\partial w} \\ &\quad + \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} + \frac{2}{C_M} \frac{d\tau}{dV} \frac{\partial f_3}{\partial V} \frac{\partial f_1}{\partial a}, \end{aligned} \quad (2.33)$$

de plus, on a

$$f_2(V, w) = \frac{C_M}{r(V)}(w_\infty(V) - w),$$

alors

$$\frac{\partial f_2}{\partial V} = \frac{C_M}{r(V)} \frac{dw_\infty(V)}{\partial V} - \frac{C_M}{r^2(V)} \frac{dr(V)}{dV} (w_\infty(V) - w),$$

alors pour  $E = E^*$

$$\left. \frac{\partial f_2}{\partial V} \right|_{E^*} = \left. \frac{C_M}{r(V)} \frac{dw_\infty(V)}{\partial V} \right|_{E^*}, \quad (2.34)$$

et de plus

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} &= \frac{C_M}{r(V)} \frac{d^2 w_\infty(V)}{\partial V^2} - \frac{C_M}{r^2(V)} \frac{dr(V)}{dV} \frac{w_\infty(V)}{dV} - \frac{C_M}{r^2(V)} \frac{d}{dV} \left[ \frac{dr(V)}{dV} (w_\infty(V) - w) \right] \\ &+ \frac{C_M}{r^4} \left( \frac{dr}{dV} \right)^2 (w_\infty - w) \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} &= \frac{C_M}{r(V)} \frac{d^2 w_\infty(V)}{\partial V^2} - \frac{C_M}{r^2(V)} \frac{dr(V)}{dV} \frac{w_\infty(V)}{dV} - \frac{C_M}{r^2} \frac{d^2 r(V)}{dV^2} (w_\infty - w) - \frac{C_M}{r(V)^2} \frac{dr}{dV} \frac{dw_\infty}{dV} + \\ &\frac{C_M}{r^4(V)} \left( \frac{dr}{dV} \right)^2 (w_\infty - w), \end{aligned}$$

alors pour  $E = E^*$

$$\left. \frac{\partial^2 f_2}{\partial V^2} \right|_{E^*} = \left. \frac{C_M}{r(V)} \frac{d^2 w_\infty(V)}{\partial V^2} - 2 \frac{C_M}{r^2(V)} \frac{dr(V)}{dV} \frac{w_\infty(V)}{dV} \right|_{E^*}, \quad (2.35)$$

et on a

$$f_3(V, a) = \frac{C_M}{\tau(V)}(a_\infty(V) - a),$$

on procède de la même manière, on obtient

$$\left. \frac{\partial f_3}{\partial V} \right|_{E^*} = \left. \frac{C_M}{\tau(V)} \frac{da_\infty(V)}{\partial V} \right|_{E^*}, \quad (2.36)$$

et de plus

$$\left. \frac{\partial^2 f_3}{\partial V^2} \right|_{E^*} = \left. \frac{C_M}{\tau(V)} \frac{d^2 a_\infty(V)}{\partial V^2} - 2 \frac{C_M}{\tau^2(V)} \frac{d\tau(V)}{dV} \frac{a_\infty(V)}{dV} \right|_{E^*}. \quad (2.37)$$

On remplace (2.34), (2.35), (2.36) et (2.37) dans (2.33) avec  $V = V^*$ , on obtient

$$\begin{aligned} 2 \frac{1}{p_{11} q_{01}^2} \alpha_2 \Big|_{V^*} &= \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + \frac{2r}{C_M} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial w} \left[ \frac{C_M}{r} \frac{dw_\infty}{dV} \right] + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2} \frac{C_M^2}{r^2} \left( \frac{dw_\infty}{dV} \right)^2 \\ &+ \frac{2\tau}{C_M} \frac{\partial^2 f_1}{\partial V \partial a} \left[ \frac{C_M}{\tau} \frac{da_\infty}{dV} \right] + \frac{\tau^2}{C_M^2} \frac{C_M^2}{\tau^2} \left( \frac{da_\infty}{dV} \right)^2 \frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2} \\ &+ \frac{r}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \left[ \frac{C_M}{r} \frac{d^2 w_\infty(V)}{dV^2} - 2 \frac{C_M}{r^2} \frac{dr}{dV} \frac{dw_\infty}{dV} \right] + \frac{2}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{dr}{dV} \frac{C_M}{r} \frac{dw_\infty}{dV} \\ &+ \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \left[ \frac{C_M}{\tau} \frac{d^2 a_\infty(V)}{dV^2} - 2 \frac{C_M}{\tau^2} \frac{d\tau}{dV} \frac{da_\infty}{dV} \right] + \frac{2}{C_M} \frac{\partial f_1}{\partial a} \frac{d\tau}{dV} \frac{C_M}{\tau} \frac{da_\infty}{dV}, \end{aligned}$$

d'où

$$\begin{aligned} 2\frac{1}{p_{11}q_{01}^2}\alpha_2\Big|_{V^*} &= \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + 2\frac{\partial^2 f_1}{\partial V\partial w}\frac{dw_\infty}{dV} + \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2}\left(\frac{dw_\infty}{dV}\right)^2 + 2\frac{\partial f_1}{\partial V\partial a}\frac{da_\infty}{dV} + \frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2}\left(\frac{da_\infty}{dV}\right)^2 \\ &+ \frac{\partial f_1}{\partial w}\frac{d^2 w_\infty}{dV^2} - \frac{2}{r}\frac{\partial f_1}{\partial w}\frac{dr}{dV}\frac{dw_\infty}{dV} + \frac{2}{r}\frac{\partial f_1}{\partial w}\frac{dr}{dV}\frac{dw_\infty}{dV} \\ &+ \frac{\partial f_1}{\partial a}\frac{d^2 a_\infty}{dV^2} - \frac{2}{\tau}\frac{\partial f_1}{\partial a}\frac{d\tau}{dV}\frac{da_\infty}{dV} + \frac{2}{\tau}\frac{\partial f_1}{\partial a}\frac{d\tau}{dV}\frac{da_\infty}{dV}, \end{aligned}$$

après simplifications, on trouve

$$\begin{aligned} 2\frac{1}{p_{11}q_{01}^2}\alpha_2\Big|_{V^*} &= \frac{\partial^2 f_1}{\partial V^2} + 2\frac{\partial^2 f_1}{\partial V\partial w}\frac{dw_\infty}{dV} + \frac{\partial^2 f_1}{\partial w^2}\left(\frac{dw_\infty}{dV}\right)^2 + 2\frac{\partial f_1}{\partial V\partial a}\frac{da_\infty}{dV} + \frac{\partial^2 f_1}{\partial a^2}\left(\frac{da_\infty}{dV}\right)^2 \\ &+ \frac{\partial f_1}{\partial w}\frac{d^2 w_\infty}{dV^2} + \frac{\partial f_1}{\partial a}\frac{d^2 a_\infty}{dV^2}, \end{aligned}$$

alors

$$2\frac{1}{p_{11}q_{01}^2}\alpha_2\Big|_{V^*} = \frac{d^2}{dV^2}I_{\infty(V)}\Big|_{V^*}.$$

Ainsi  $\alpha_2 = 0$  si et seulement si

$$\frac{d^2}{dV^2}I_{\infty(V)}\Big|_{V^*} = 0.$$

Par conséquent, d'après (2.28), nous avons  $Ah_{20} = -G(q_0, q_0)$ , qui a des solutions infinies. Alors,  $h_{20}$  peut être choisi de telle sorte que  $\beta_2 \neq 0$  dans (2.27). Ceci complète la preuve. ■

## 2.7 Existence de bifurcations

Notons que ces théorèmes (2.1) et (2.2) impliquent l'existence des trois bifurcations BT, CP et BTC, caractérisées par les équations (2.5), (2.6), (2.7) et (2.29). Dans la suite nous discutons **la garantie** de cette existence, on suppose que les conditions sont vérifiées et on donne explicitement les expressions des paramètres qui engendrent la bifurcation BT et BTC respectivement. Posons

$$\begin{aligned} X_1(V^*) &= w^* + (V^* - V_k)\frac{dw_\infty(V)}{dV}\Big|_{V^*} \\ X_2(V^*) &= \frac{d}{dV}I_{ion, \infty(V)}\Big|_{V^*} \end{aligned}$$

et

$$\begin{aligned} Y_1(V^*) &= \frac{r(V^*)}{C_M}(V^* - V_k)\frac{dw_\infty}{dV}\Big|_{V^*}, \\ Y_2(V^*) &= \frac{1}{C_M}\left[\frac{\partial}{\partial a}I_{ion, \infty(V, a)}\tau(V)\frac{da_\infty(V)}{dV}\right]\Big|_{V^*}. \end{aligned}$$

et

$$Z_1(V^*) = 2 \frac{dw_\infty(V)}{dV} \Big|_{V^*} + (V - V_k) \frac{d^2w_\infty(V)}{dV^2} \Big|_{V^*}$$

$$Z_2(V^*) = \frac{d^2I_{ion,\infty}(V)}{dV^2} \Big|_{V^*}$$

**Théorème 2.7.1.** *Supposons qu'il existe  $V^*$  qui satisfait*

$$[g_L - X_2(V^*)]Y_1(V^*) + X_1(V^*)(Y_2(V^*) + 1) = 0 \quad (2.38)$$

$$[Y_2(V^*) + 1]Z_1(V^*) - Y_1(V^*)Z_2(V^*) = 0 \quad (2.39)$$

$$[g_L - X_2(V^*)]Z_1(V^*) + X_1(V^*)Z_2(V^*) = 0 \quad (2.40)$$

tel que au moins  $X_1(V^*) \neq 0$  ou  $Y_1(V^*) \neq 0$ ,  $Y_1(V^*) \neq 0$  ou  $Z_1(V^*) \neq 0$ ,  $X_1(V^*) \neq 0$  ou  $Z_1(V^*) \neq 0$ , alors il existe un équilibre non trivial  $E^* = (V^*, w^*, a^*)$  qui subit une bifurcation de Bogdanov-Takens à  $(I_{app}, g_M) = (I_{app}^*, g_M^*)$ , une bifurcation de Cusp à  $(I_{app}, g_M) = (I_{app}^*, g_M^{**})$  et une bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp pour  $(I_{app}, g_M, g_L) = (I_{app}^*, g_M^{***}, g_L^*)$ .

tels que

$$g_M^* = \frac{X_2(V^*) - g_L}{X_1(V^*)} = \frac{Y_2(V^*) + 1}{Y_1(V^*)},$$

$$g_M^{**} = \frac{X_2(V^*) - g_L}{X_1(V^*)} = \frac{Z_2(V^*)}{Z_1(V^*)},$$

$$g_M^{***} = \frac{Y_2(V^*) + 1}{Y_1(V^*)} = \frac{Z_2(V^*)}{Z_1(V^*)},$$

$$g_L^* = X_2^*(V^*) - g_M^* X_1(V^*),$$

et  $I_{app}^*$  est donnée par (2.5).

**Démonstration.** De (2.6), on a

$$\frac{dI_\infty(V)}{dV} \Big|_{V^*} = 0,$$

tel que

$$I_\infty = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w_\infty(V)(V - V_k) + I_{ion,\infty}(V),$$

alors on a

$$\begin{aligned} \frac{dI_\infty(V)}{dV} &= \frac{d}{dV} [I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w_\infty(V)(V - V_k) + I_{ion,\infty}(V)] \\ &= -g_L - g_M w_\infty(V) - g_M(V - V_k) \frac{dw_\infty(V)}{dV} + \frac{d}{dV} I_{ion,\infty}(V). \end{aligned}$$

Pour  $V = V^*$ , on a  $w_\infty(V) = w^*$  et

$$\left. \frac{dI_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} = -g_L - g_M \left[ w^* + (V^* - V_k) \left. \frac{dw_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} \right] + \left. \frac{d}{dV} I_{ion,\infty(V)} \right|_{V^*},$$

donc (2.6) est satisfaite lorsque

$$g_L = X_2(V^*) - g_M^* X_1(V^*) \quad (2.41)$$

tel que

$$X_1(V^*) = w^* + (V^* - V_k) \left. \frac{dw_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*}$$

$$X_2(V^*) = \left. \frac{d}{dV} I_{ion,\infty(V)} \right|_{V^*}$$

De la même façon, on a (2.7)

$$1 + \frac{r^2}{C_M^2} \left. \frac{\partial f_1}{\partial w} \right|_{V^*} \left. \frac{\partial f_2}{\partial V} \right|_{V^*} + \frac{1}{C_M^2} \left( \left. \frac{\partial f_1}{\partial a} \right|_{V^*} \right) \tau^2 \left( \left. \frac{\partial f_3}{\partial V} \right|_{V^*} \right) = 0,$$

tel que

$$f_1(V, w, a) = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w(V - V_K) + I_{ion}(V, a),$$

alors

$$\left. \frac{\partial f_1}{\partial w} \right|_{V^*} = -g_M(V - V_k), \quad (2.42)$$

$$\left. \frac{\partial f_1}{\partial a} \right|_{V^*} = \left. \frac{\partial}{\partial a} I_{ion,\infty(V,a)} \right|_{V^*}, \quad (2.43)$$

et

$$f_2(V, w) = \frac{dw}{dt} = \frac{C_M}{r(V)} (w_\infty(V) - w),$$

alors

$$\left. \frac{\partial f_2}{\partial V} \right|_{V^*} = C_M \left. \frac{dw_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} r(V)^{-1} - C_M \left. \frac{dr(V)}{dV} \right|_{V^*} \frac{(w_\infty(V) - w)}{r(V)^2}, \quad (2.44)$$

et

$$f_3(V, a) \frac{da}{dt} = C_M \tau^{-1}(V) (a_\infty(V) - a),$$

alors

$$\left. \frac{\partial f_3}{\partial V} \right|_{V^*} = C_M \tau(V)^{-1} \left. \frac{da_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} - C_M \left. \frac{d\tau(V)}{dV} \right|_{V^*} \frac{(a_\infty(V) - a)}{\tau(V)^2}, \quad (2.45)$$

combinons (2.42), (2.43), (2.44) et (2.45), on obtient

$$\begin{aligned} 1 + \frac{r^2}{C_M^2} \left. \frac{\partial f_1}{\partial w} \right|_{V^*} \left. \frac{\partial f_2}{\partial V} \right|_{V^*} + \frac{1}{C_M^2} \left. \frac{\partial f_1}{\partial a} \right|_{V^*} \tau^2 \left. \frac{\partial f_3}{\partial V} \right|_{V^*} &= 1 + \frac{r^2}{C_M^2} (-g_M(V - V_k)) \times \\ &\left( C_M \left. \frac{dw_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} r(V)^{-1} - C_M \left. \frac{dr(V)}{dV} \right|_{V^*} \frac{(w_\infty(V) - w)}{r(V)^2} \right) \\ &+ \frac{1}{C_M^2} \left. \frac{\partial}{\partial a} I_{ion,\infty(V,a)} \right|_{V^*} \tau^2 \left( C_M \tau(V)^{-1} \left. \frac{da_\infty(V)}{dV} \right|_{V^*} - C_M \left. \frac{d\tau(V)}{dV} \right|_{V^*} \frac{(a_\infty(V) - a)}{\tau(V)^2} \right). \end{aligned}$$

Pour  $V = V^*$  on a  $w_\infty(V^*) = w^*$  et  $a_\infty(V^*) = a^*$  et (2.7) devient

$$1 + \frac{r^2}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial w} \frac{\partial f_2}{\partial V} + \frac{1}{C_M^2} \frac{\partial f_1}{\partial a} \tau^2 \frac{\partial f_3}{\partial V} \Big|_{V^*} = 1 + \frac{r}{C_M} (-g_M(V - V_k)) \frac{dw_\infty(V)}{dV} + \frac{\tau}{C_M} \frac{\partial}{\partial a} I_{ion,\infty(V,a)} \frac{da_\infty(V)}{dV} \Big|_{V^*} = 0.$$

Par conséquent

$$1 - g_M \left[ \frac{r(V)}{C_M} (V - V_k) \frac{dw_\infty(V)}{dV} \right]_{V^*} + \left[ \frac{\tau(V)}{C_M} \frac{\partial}{\partial a} I_{ion,\infty(V,a)} \frac{da_\infty(V)}{dV} \right]_{V^*} = 0,$$

alors

$$-g_M Y_1(V^*) + Y_2(V^*) = -1, \quad (2.46)$$

tel que

$$Y_1(V^*) = \frac{r(V^*)}{C_M} (V^* - V_k) \frac{dw_\infty}{dV} \Big|_{V^*},$$

$$Y_2(V^*) = \frac{1}{C_M} \left[ \frac{\partial}{\partial a} I_{ion,\infty(V,a)} \tau(V) \frac{da_\infty(V)}{dV} \right]_{V^*}.$$

Comparons (2.41) et (2.46), on obtient,

$$g_M^* = \frac{X_2(V^*) - g_L}{X_1(V^*)} = \frac{Y_2(V^*) + 1}{Y_1(V^*)}, \quad (2.47)$$

De plus il est facile de vérifier que la dérivée seconde de  $I_\infty$  est donnée par

$$\frac{d^2}{dV^2} I_\infty(V) \Big|_{V^*} = -g_M \left[ 2 \frac{dw_\infty}{dV} \Big|_{V^*} + \frac{d^2 w_\infty}{dV^2} \Big|_{V^*} (V^* - V_k) \right] + \frac{d^2}{dV^2} I_{ion,\infty(V)} \Big|_{V^*}$$

En effet, on a

$$I_\infty = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w_\infty(V)(V - V_K) + I_{ion,\infty}(V).$$

Alors

$$\frac{d}{dV} I_\infty(V) = -g_L - g_M w_\infty(V) - g_M (V - V_k) \frac{dw_\infty(V)}{dV} + \frac{d}{dV} I_{ion,\infty}(V)$$

Donc

$$\begin{aligned} \frac{d^2}{dV^2} I_\infty(V) &= -g_M \frac{dw_\infty(V)}{dV} - g_M \frac{dw_\infty(V)}{dV} - g_M (V - V_k) \frac{d^2 w_\infty(V)}{dV^2} + \frac{d^2 I_{ion,\infty}(V)}{dV^2} \\ &= -g_M \left[ 2 \frac{dw_\infty(V)}{dV} + (V - V_k) \frac{d^2 w_\infty(V)}{dV^2} \right] + \frac{d^2 I_{ion,\infty}(V)}{dV^2} \end{aligned}$$

Ainsi, (2.29) est valable lorsque

$$\left[ -g_M \left[ 2 \frac{dw_\infty(V)}{dV} + (V - V_k) \frac{d^2 w_\infty(V)}{dV^2} \right] + \frac{d^2 I_{ion,\infty}(V)}{dV^2} \right]_{V^*} = 0$$

c'est à dire pour

$$-g_M Z_1(V^*) + Z_2(V^*) = 0 \quad (2.48)$$

tel que

$$\begin{aligned} Z_1(V^*) &= 2 \frac{dw_\infty(V)}{dV} \Big|_{V^*} + (V - V_k) \frac{d^2 w_\infty(V)}{dV^2} \Big|_{V^*} \\ Z_2(V^*) &= \frac{d^2 I_{ion,\infty}(V)}{dV^2} \Big|_{V^*}, \end{aligned}$$

De (2.41) et (2.48), on obtient

$$g_M^{**} = \frac{X_2(V^*) - g_L}{X_1(V^*)} = \frac{Z_2(V^*)}{Z_1(V^*)}. \quad (2.49)$$

De plus de (2.46) et (2.48), on obtient,

$$g_M^{***} = \frac{Y_2(V^*) + 1}{Y_1(V^*)} = \frac{Z_2(V^*)}{Z_1(V^*)} \quad (2.50)$$

et  $I_{app}^*$  est donnée par (2.5).

Et de (2.41) on a

$$g_L^* = X_2^*(V^*) - g_M^* X_1(V^*) \quad (2.51)$$

Alors il existe un équilibre non trivial  $E^* = (V^*, w^*, a^*)$  qui subit une bifurcation de Bogdanov-Takens à  $(I_{app}, g_M) = (I_{app}^*, g_M^*)$ , une bifurcation de Cusp à  $(I_{app}, g_M) = (I_{app}^*, g_M^{**})$  et une bifurcation de Bogdanov-Takens-Cusp pour  $(I_{app}, g_M, g_L) = (I_{app}^*, g_M^{***}, g_L^*)$ . Ce qui termine la preuve. ■

# Chapitre 3

## Simulation numérique : modèle de Wang-Buzsáki

Dans ce chapitre, comme dans l'article [16], nous allons donner une illustration par l'analogie d'un modèle typique proposé par Wang et Buzsáki. Pour étudier les oscillations neuronales rapides dans le néocortex et l'hippocampe pendant l'excitation comportementale. Le modèle est basé sur une cellule corbeille inhibitrice dans l'hippocampe de rat.

### 3.1 Présentation du modèle

Le modèle avec l'inclusion du M-courant est de dimension cinq et peut être écrit comme suit

$$\begin{cases} C_M \frac{dV}{dt} = I_{app} - g_L(V - V_L) - g_M w(V - V_K) - g_{Na} m_\infty^3(V) h(V - V_{Na}) - g_K n^4(V - V_K), \\ \frac{dw}{dt} = \frac{1}{\tau_w(V)} (w_\infty(V) - w), \\ \frac{d\sigma}{dt} = \frac{\phi}{\tau_\sigma(V)} (\sigma_\infty(V) - \sigma), \sigma \in \{h, n, m\}, \end{cases} \quad (3.1)$$

tels que

$I_{app}$  est le courant appliqué.

$C$  la capacité du condensateur donnée en Farad,

$g_K$  est la conductance du canaux à potassium,

$g_L$  est la conductance du canaux de fuite,

$g_{Na}$  est la conductance du canaux à sodium,

$V$  est le potentiel du membrane,

$V_{Na}$  est le potentiel d'équilibre de sodium,  
 $V_K$  est le potentiel d'équilibre de potassium,  
 $V_L$  est le potentiel d'équilibre des ions fuites.

### 3.2 Mise en oeuvre numérique

Dans cette section, nous allons présenter les résultats donnés dans l'article [16]. Citons que l'auteur a utilisé le package MATCONT qui est un packages de continuation numérique MATLAB pour l'analyse interactive de bifurcation de systèmes dynamiques, pour vérifié les résultats théoriques et les complétés avec des diagrammes de bifurcation numériques. Les tableaux suivants regroupent les valeurs expérimentales du modèle (3.1).

Conductance	Potentiel	Capacité	Autres
$g_L = 0.1$	$V_L = -65$	$C_M = 1$	$\phi = 5$
$g_{Na} = 35$	$V_{Na} = 55$	/	/
$g_K = 9$	$V_K = -90$	/	/

TABLE 3.1 – Les valeurs des paramètres du modèle de Wang–Buzsaki

$\sigma_\infty$	$\tau_\sigma$	$\alpha_\sigma$	$\beta_\sigma$
$w_\infty = \frac{1}{e^{-\frac{V+27}{7}}+1}$	$\tau_w = \frac{1}{0.003 \left( e^{\frac{V+63}{15}} + e^{-\frac{V+63}{15}} \right)}$	/	/
$h_\infty = \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_h}$	$\tau_h = \frac{1}{\alpha_h + \beta_h}$	$\alpha_h = 0.007e^{-\frac{V+58}{20}}$	$\beta_h = \frac{1}{e^{-0.1(V+28)}+1}$
$n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n}$	$\tau_n = \frac{1}{\alpha_n + \beta_n}$	$\alpha_n = -\frac{0.01(V+34)}{e^{-0.1(V+34)}-1}$	$\beta_n = 0.125e^{-\frac{V+44}{80}}$
$m_\infty = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m}$	/	$\alpha_m = -\frac{0.1(V+35)}{e^{-0.1(V+35)}-1}$	$\beta_m = 4e^{-\frac{V+60}{18}}$

TABLE 3.2 – Les valeurs des des fonctions d'infinité du modèle de Wang–Buzsaki

Étiquettes	Bifurcation
LP	point d'équilibres : foyer ou noeud
red/black H	super-critique Andronov–Hopf
LPC	cycle limite
BT	Bogdanov–Takens
CP	Cusp
GH	Hopf Généralisé (Bautin)

TABLE 3.3 – Étiquettes utilisées pour marquer les points de bifurcation dans les diagrammes de bifurcation à un et deux paramètres

**Remarque 3.2.1.** Notons que l'équation (2.6) est l'équation (6), l'équation (2.7) est l'équation (7) et l'équation (2.29) est l'équation (20) dans l'article [16].

La figure 3.1 montre le tracé des contours des équations (2.6), (2.7) et (2.29) représentées dans l'espace  $(V, g_M)$ . Dans la figure 3.1a, il y a deux intersections (points rouges) des équations (2.6) et (2.7) à  $g_M = -0.0368$  et  $g_M = 0.1455$ . Alors il existe deux points de Bogdanov-Takens  $(V^*, I_{app}^*, g_M^*) = (-40.9926, -6.7925, -0.0368)$  et  $(V^*, I_{app}^*, g_M^*) = (-59.6978, 0.2000, 0.1455)$ .

De plus, il existe une intersection entre (2.6) et (2.29), ce qui implique que le point de cuspide est  $(V, I_{app}, g_M) = (-51.5531, 1.2382, 2.3316)$ .

Et pour un  $g_L$  suffisamment grand, nous devrions obtenir un seul point d'intersection des trois courbes correspondant à un point BTC. La figure 3.2b confirme que lorsque nous augmentons  $g_L$  à 0,7507, nous trouvons le point BTC  $(-46.6416, 7.75907, -0.0166046)$ .

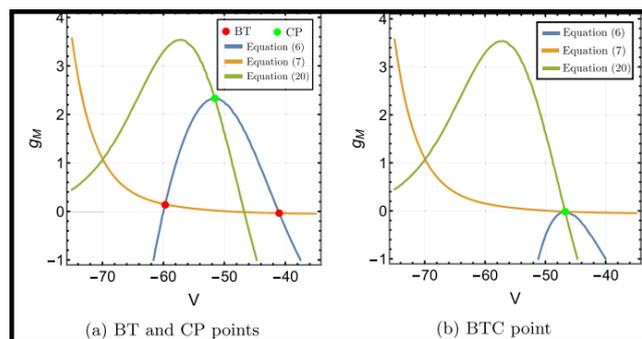


FIGURE 3.1 – Existence de points de bifurcation de codimension deux et trois dans le modèle de (3.1).

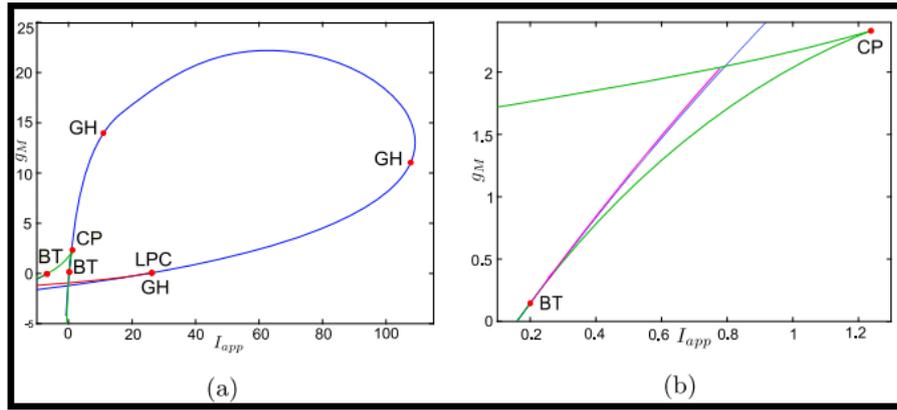


FIGURE 3.2 – Diagramme de bifurcation dans l'espace des paramètres  $(I_{app}, g_M)$  pour le modèle(3.1).

Les courbes vertes sont des bifurcations de point selle, les courbes bleues sont des bifurcations d'Andronov-Hopf, les courbes violets sont des bifurcations homocliniques et les courbes rouges sont des bifurcations de point limite des cycles limites.

### 3.3 Changement de classe d'excitabilité neuronale du modèle de Wang-Buzsáki

Nous examinons dans cette section le changement de classe d'excitabilité neuronale du modèle à mesure que  $g_M$  augmente. Nous traçons un diagramme de bifurcation dans la zone  $(I_{app}, g_M)$  pour le modèle (3.1), voir figure 3.3, 3.4 et 3.5.

Dans la littérature Les neurones et les modèles neuronaux sont souvent classés en fonction de leur classe d'excitabilité membranaire. Les neurones ayant une excitabilité de classe I ont une courbe de fréquence-courant (F/I) continue parce qu'ils commencent à effectuer des signaux de façon répétitifs à une fréquence nulle à partir de l'état de repos. En revanche, la courbe fréquence-courant des neurones de classe II est discontinue, parce qu'ils commencent à émettre avec une fréquence non nulle à partir de l'état de repos.

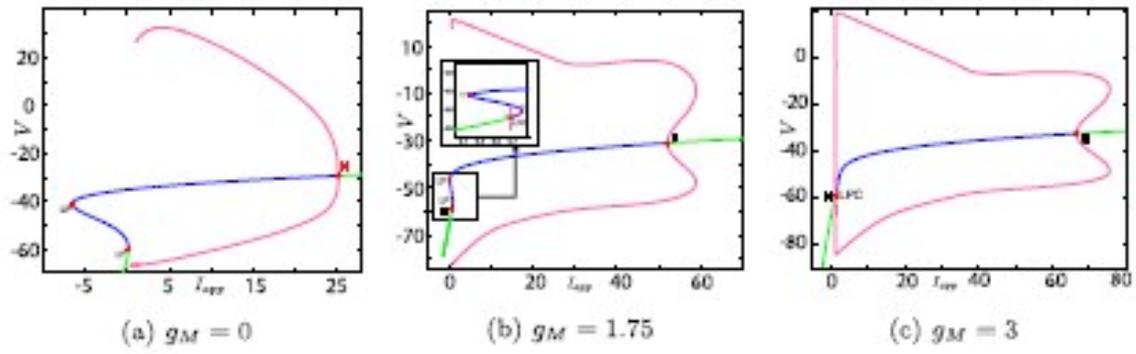


FIGURE 3.3 – Diagrammes de bifurcation à un paramètre pour le modèle de (3.1).

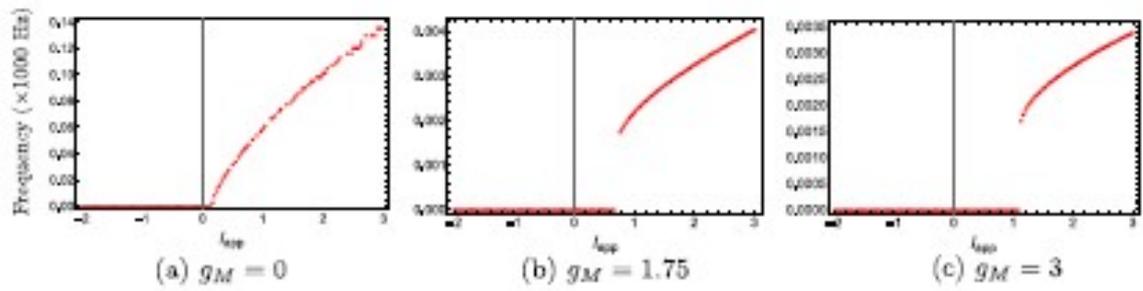


FIGURE 3.4 – Courbes F/I du modèle (3.1) correspondant à la Figure 3.3

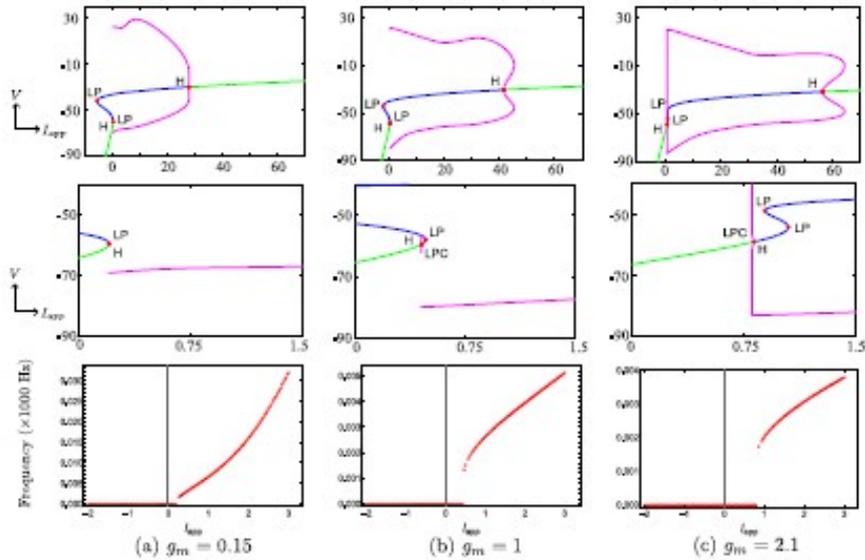


FIGURE 3.5 – Illustration des détails pour les Courbes F/I du modèle (3.1) correspondant à la Figure 3.3

Diagrammes de bifurcation à un paramètre pour le modèle (3.1), montrant le changement de la structure de bifurcation lorsque  $g_M$  varie.

dans la figure 3.2. Comme prévu par l'analyse de la forme normale, il existe une courbe de bifurcations homoclines, une courbe de bifurcation de Hopf et une courbe de nœud-selle d'équilibres émanant du point BT. La bifurcation de Hopf est sous-critique et il existe donc une orbite périodique instable pour tout paramètre situé entre les courbes homoclines et de Hopf. Voir la figure 3.2b. Ces courbes sont associées à la transition dans la classe d'excitabilité neuronale et montrent trois cas.

- $g_M < g_M^*$  : Dans la figure 3.3a, lorsque  $g_M = 0$  et  $I_{app} < 0,16$  il existe un point d'équilibre stable qui détermine l'état de repos et deux équilibres instables. Lorsque le courant appliqué augmente, le point fixe stable et un point fixe instable entrent en collision dans un point de bifurcation à nœud selle (LP). Par conséquent, un cycle limite naît simultanément et émane du point de bifurcation, c'est-à-dire que le cycle limite est créé via un nœud-selle sur cercle invariant. Comme prévu, les oscillations sur le cycle limite apparaissent avec une fréquence arbitrairement lente, voir figure 3.4a, ce qui indique une excitabilité de classe I.

- $g_M > g_M^*$  : Pour des  $g_M$  assez grands, on observe une séquence de bifurcations différente. Dans la figure 3.2c, lorsque  $g_M = 3$  à  $I_{app} = 1$  une bifurcation de point limite des cycles (LPC)

se produit, donnant lieu à une orbite périodique instable et à une orbite périodique stable. Ensuite, à  $I_{app} = 1,1416$  l'orbite périodique instable disparaît dans une bifurcation de Hopf sous-critique (subHopf) du point d'équilibre solitaire, le déstabilisant. Par conséquent, des tirs avec une fréquence positive apparaissent via le LPC, et l'excitabilité neuronale de classe II se produit. Voir les figures 3.3c-3.4c.

- $g_M^* < g_M < \widehat{g}_M$  : Dans ce cas, il y a à la fois subHopf et LP. Le point d'équilibre stable disparaît par subHopf, et le LP se produit lorsque deux équilibres instables entrent en collision. La dynamique du modèle présente deux modèles différents, qui ne se distinguent que par les bifurcations des orbites périodiques instables.

1. Lorsque  $g_M^* < g_M < 2.1$  (Voir la Figure 3.5a-3.5c et Figure3.3b), un cycle limite instable est créé par une bifurcation homocline (la courbe magenta dans la Figure 3.2b) et disparaît dans la sous-Hopf. Dans ce cas, le cycle limite stable apparaît via un LPC avec un cycle limite instable différent qui disparaît via une bifurcation d'orbite homoclinique (non représentée sur la figure 3.2b).
2. Lorsque  $2.1 \lesssim g_M < \widehat{g}_M$  la séquence de bifurcations est très similaire à celle de  $g_M > \widehat{g}_M$ . Une bifurcation LPC crée des orbites périodiques à la fois instables et stables. La première est perdue dans le subHopf, voir la Figure3.5 Pour tous les  $g_M \in (g_M^*, \widehat{g}_M)$  il existe une région de bistabilité entre un cycle limite stable et un point d'équilibre stable, entre les bifurcations LPC et subHopf. Par conséquent, lorsque  $g_M^* < g_M < \widehat{g}_M$  une excitabilité neuronale de classe II se produit.

## .1 Annexe

### .1.1 Sous-variété centrale et formes normales

**Proposition .1.1.** *Tout système linéaire continu,  $\frac{dx}{dt} = Ax$  est décomposable de la façon suivante :*

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c, \\ \frac{dx^h}{dt} = A^h x^h. \end{cases} \quad (2)$$

Avec  $x = (x^c, x^h)$ ,  $A = \begin{pmatrix} A^c & 0 \\ 0 & A^h \end{pmatrix}$  et où  $A^h$  correspond aux valeurs propres à partie réelle non nulle (la partie hyperbolique de  $A$ ) et  $A^c$  aux valeurs propres sur l'axe imaginaire (la partie centrale de  $A$ ). Les ensembles (espaces vectoriels) définis par  $x^c = 0$  (resp.  $x^h = 0$ ) sont invariants par le flot de (2). L'ensemble  $x^c = 0$  n'est autre que la somme directe des espaces vectoriels rentrant et sortant,  $E^s \oplus E^i$ , figure 6.

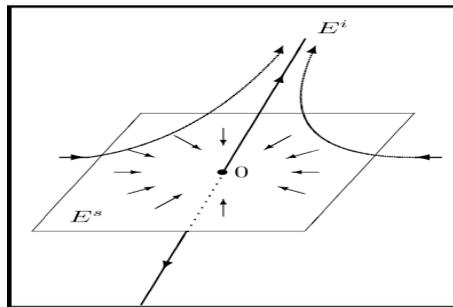


FIGURE 6 – Portrait de phase d'un système linéaire hyperbolique, de dimension 3.

**Remarque .1.1.** 1) *Une telle séparation entre la partie hyperbolique et la partie centrale du linéarisé tangent se prolonge également au non linéaire, de la même façon que les espaces vectoriels stable et instable,  $E^s$  et  $E^i$ , s'étendent aux sous-variétés invariantes stable et instable,  $W_{loc}^s$  et  $W_{loc}^i$ . Comme pour le linéaire, si la partie hyperbolique est stable asymptotiquement, la stabilité autour de  $\bar{x}$  peut être directement analysée à partir de la dynamique sur une sous-variété (non nécessairement unique comme nous le verrons plus loin), appelée sous-variété centrale, dont l'espace tangent en  $\bar{x}$  est égal à  $E^c$ .*

2) *En linéaire, tous les calculs, changement de base et matrices  $A^c$  et  $A^h$ , sont explicites et reposent sur la décomposition d'une matrice en sa forme de Jordan. En non linéaire,*

les calculs sont nécessairement approchés et donnent, de manière itérative, les termes des développements limités autour de  $\bar{x}$  des équations de la sous-variété centrale et de la dynamique sur cette sous-variété. En pratique, on arrête les calculs à l'ordre à partir duquel le portrait de phases n'est plus modifié de manière qualitative par les termes d'ordre supérieur.

## .1.2 Sous-variété centrale

Nous énonçons d'abord les résultats généraux, dont les démonstration se trouvent, pour l'essentiel.

Le théorème de décomposition en sous-variétés stable et instable autour d'un point d'équilibre hyperbolique, ainsi que le théorème de Grobman-Hartman se généralise comme suit aux points d'équilibre non hyperboliques [14].

### **Théorème .1.2. (Sous-variété centrale pour les systèmes continus)**

Soient un champ de vecteurs  $f$  sur un ouvert  $U$  de  $\mathbb{R}^n$ ,  $r$  fois continûment dérivable s'annulant en  $\bar{x} \in U$ ,  $V$  un petit voisinage de  $\bar{x}$  dans  $U$ , et  $\phi_t$  le flot. Considérons  $E^s$ ,  $E^c$  et  $E^i$ , les espaces propres généralisés correspondants aux valeurs propres de  $df(\bar{x})$  à partie réelle strictement négative, nulles et strictement positive, respectivement :  $E^s$ ,  $E^c$  et  $E^i$  sont des espaces vectoriels stable par  $df(\bar{x})$  et  $\mathbb{R}^n = E^s \oplus E^c \oplus E^i$ . Alors, les sous-espaces rentrant,

$$W_{loc}^s = \{x \in V : \lim_{t \rightarrow +\infty} \phi_t(x) = \bar{x} \text{ et } \forall t \geq 0 \ \phi_t(x) \in V\},$$

et sortant,

$$W_{loc}^i = \{x \in V : \lim_{t \rightarrow -\infty} \phi_t(x) = \bar{x} \text{ et } \forall t \leq 0 \ \phi_t(x) \in V\},$$

possèdent des structures de sous-variétés différentiables de classe  $C^r$  autour de  $\bar{x}$  et admettent pour espaces vectoriels tangentes en  $\bar{x}$ ,  $E^s$  et  $E^i$ , respectivement. Il existe aussi une sous-variété différentiable de classe  $C^{r-1}$ ,  $W_{loc}^c$ , (non nécessairement unique contrairement à  $W_{loc}^s$  et  $W_{loc}^i$ ), invariante par le flot, et dont l'espace tangent en  $\bar{x}$  est égal à  $E^c$ .  $W_{loc}^c$  est appelée sous-variété centrale. Elle est définie localement autour de  $\bar{x}$ . Soient  $x^c$  des coordonnées locales sur  $W_{loc}^c$  et  $f^c(x^c)$  le champ de vecteurs induit par  $f$  sur  $W_{loc}^c$  (cela a un sens car  $f$  est tangent à  $W_{loc}^c$ ).

Alors  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  est, autour de  $\bar{x}$ , topologiquement équivalent au système suivant :

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c), \\ \frac{dx^s}{dt} = -x^s, \\ \frac{dx^i}{dt} = x^i, \end{cases} \quad (3)$$

où les dimensions de  $x^s$  et  $x^i$  sont égales à celles de  $E^s$  et  $E^i$ .

**Remarque .1.2.** En particulier, le théorème précédent implique que, si  $df(\bar{x})$  n'a pas de valeurs propres à partie réelle strictement positive, la stabilité de  $\bar{x}$  est alors conditionnée par celle la dynamique sur la sous-variété centrale, plus précisément :

1) Si  $\frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c)$ , est stable (resp. asymptotiquement stable) au sens de Lyapounov en  $\bar{x}$ , alors le système complet  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  est aussi stable (asymptotiquement stable) au sens de Lyapounov.

2) Si  $\frac{dx^c}{dt} = f^c(x^c)$  n'est pas stable au sens de Lyapounov en  $\bar{x}$ , alors le système complet  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  n'est pas stable au sens de Lyapounov.

### .1.3 Formes normales

**Approximation de la partie centrale** Il ne reste plus qu'à compléter les résultats précédents par le calcul de  $f^c$  sur la sous-variété centrale. Pour cela, il suffit de connaître les équations de  $W_{loc}^c$ , étant donné que le champ de vecteurs  $f$  restreint à  $W_{loc}^c$  n'est autre que  $f^c$ . Il est, en général, impossible d'obtenir les équations exactes définissant  $W_{loc}^c$ , d'autant plus que cette sous-variété n'est pas unique. Ainsi, on peut se contenter d'une connaissance approximative, au sens des développements limités, des équations de  $W_{loc}^c$  et donc de  $f^c$ . Considérons donc le ( $C^\infty$  par exemple)  $\frac{dx}{dt} = f(x)$ , pour  $x \in U$ , ouvert de  $\mathbb{R}^n$  et un point d'équilibre  $\bar{x}$ . On note  $A = df(\bar{x})$  la matrice jacobienne de  $f$  en  $\bar{x}$ . La décomposition en blocs de Jordan de  $A$  conduit à la factorisation suivante

$$A = P \begin{pmatrix} A^c & 0 & 0 \\ 0 & A^s & 0 \\ 0 & 0 & A^i \end{pmatrix} P^{-1},$$

où  $A^c$  a ses valeurs propres sur l'axe imaginaire,  $A^s$  a ses valeurs propres stables aux parties réelles négatives,  $A^i$  a ses valeurs propres instables aux parties réelles positives et  $P$  est une matrice inversible. Le changement affine de coordonnées,

$$x \longrightarrow P^{-1}(x - \bar{x}),$$

permet de se ramener au voisinage de 0 et de découpler le linéarise tangent. Sans changer de notation, on peut donc supposer que  $\frac{dx}{dt} = f(x)$  s'écrit, au voisinage du point d'équilibre  $\bar{x} = 0$ , de la manière suivante :

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, (x^s, x^i)), \\ \frac{dx^s}{dt} = A^s x^s + g^s(x^c, (x^s, x^i)), \\ \frac{dx^i}{dt} = A^i x^i + g^i(x^c, (x^s, x^i)). \end{cases} \quad (4)$$

Avec  $x = (x^c, x^s, x^i)$  et où  $g^c, g^s, g^i$  sont des fonctions régulières de  $x$ , nulles ainsi que leurs dérivées en 0. On note  $x^h = (x^s, x^i)$  la partie hyperbolique de  $x$  et

$$A^h = \begin{pmatrix} A^s & 0 \\ 0 & A^i \end{pmatrix},$$

Le système (4) s'écrit alors

$$\begin{cases} \frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, x^h), \\ \frac{dx^h}{dt} = A^h x^h + g^h(x^c, x^h). \end{cases} \quad (5)$$

Avec  $g^h = (g^s, g^i)$ .

$W_{loc}^c$  est, par définition, tangente en 0 à  $E^c$ , l'espace vectoriel d'équation  $x^h = 0$ . Il est donc normal de chercher une équation de  $W_{loc}^c$  sous la forme de  $x^h = h(x^c)$  avec  $h(0) = 0$  ( $0 \in W_{loc}^c$ ) et  $dh(0) = 0$  ( $E^c$  tangente en 0 à  $W_{loc}^c$ ). La dynamique sur la sous-variété centrale est alors, dans les coordonnées locales  $x^c$ , donnée par :

$$\frac{dx^c}{dt} = A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c)) = f^c(x^c).$$

Comme  $h(x^c) = O(\|x^c\|^2)$  et  $g^c(x^c, x^h) = O(\|x^c\|^2 + \|x^h\|^2)$ , on a

$$f^c(x^c) = A^c x^c + g^c(x^c, 0) + O(\|x^c\|^3).$$

Ainsi, la projection de  $f$  sur le plan  $x^h = 0$  fournit une approximation jusqu'à l'ordre 2 inclus de dynamique sur la sous-variété centrale. Le vecteur  $f$  est tangent à  $W_{loc}^c$  cette condition de tangence s'exprime par les égalités suivantes où intervient le Jacobien  $dh$  de  $h$  :

$$\frac{dx^h}{dt} = \frac{d}{dt}(h(x^c)) = dh(x^c)\frac{dx^c}{dt} = dh(x^c)(A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c))),$$

de plus

$$\frac{dx^h}{dt} = A^h x^h + g^h(x^c, x^h) = A^h h(x^c) + g^h(x^c, h(x^c)).$$

Cette dernière expression est appelée forme normale du système (1.18).

Ainsi,  $h$  vérifie l'équation aux dérivées partielles suivantes

$$\mathcal{N}(h(x^c)) = dh(x^c)(A^c x^c + g^c(x^c, h(x^c))) - A^h h(x^c) - g^h(x^c, h(x^c)) = 0. \quad (6)$$

Cette équation aux dérivées partielles ne peut pas, en général, être résolue de manière exacte. En revanche, elle permet de calculer de façon récurrence les termes successifs du développement limité de  $h$  en  $x^c = 0$  grâce au résultat d'approximation suivant :

**Théorème .1.3. (*Approximation de la sous-variété centrale*)**

*Si une fonction  $\rho(x^c)$ , telle que  $\rho(0) = 0$  et  $d\rho(0) = 0$ , est autour de  $x^c$  de l'équation aux dérivées partielles(6)*

$$\mathcal{N}(\rho(x^c)) = O(\|x^c\|^k),$$

*alors  $\rho$  est également une approximation à l'ordre  $k$  de  $h$  :*

$$h(x^c) = \rho(x^c) + O(\|x^c\|^k).$$

# Bibliographie

- [1] A. Balti., Analyse et Comportement Asymptotique de Systèmes Dynamiques Complexes. Application en Neuroscienc.
- [2] A. EL JAI, E. Zerrik., Stabilité des systèmes dynamiques. Livre-Stabilite, (2013).
- [3] A. Gasri., Chaos et synchronisation (généralisé) dans les systèmes dynamiques. *Doctorat en sciences de Mathématiques Université Freres Mentouri-Constantine-1*, (2018).
- [4] A. Mohamed Salah., Les systèmes Chaotiques à dérivées Fractionnaires. *Mémoire Magistère en Mathématiques Université Mentouri-Constantine*, (2009).
- [5] A. Vidal., Modèles mathématique EDO pour la biologie université de Marne-la-vallée, (2014-2015).
- [6] C. Berrehail., Cycles limites de trois classes d'équations différentielles ordinaires perturbées. *Doctorat Université Badji Mokht*, (2014).
- [7] C.Kirst,J. Ammer,F. Felmy,A. Herz, M.Stemmler., Fundamental structure and modulation of neuronal excitability :synaptic control of coding, resonance, and network synchronization. bioRxiv, (2015).
- [8] DS. Bernstein., Matrix mathematics : theory, facts, and formulas. Princeton : Princeton University Press, (2009).
- [9] E.A. Conddington and N.Levinson., Theory of ordinary differtial equations, Mc Graw-Hill book Company, New York (1995).
- [10] EM. Izhikevich., Dynamical systems in neuroscience, Cambridge, (2007).
- [11] J-P. Françoise., *Oscillations en biologie Analyse qualitative et modèles.*, springer, New York, (2000).
- [12] J. Guckenheimer, P.J. Holmes., Nonlinear oscillations, dynamical systems and bifurcations of vector fields. New York : Springer, (1983).

- 
- [13] J. Rinzel, GB. Ermentrout., Analysis of neural excitability and oscillations. In : Methods in neuronal modeling. (1998).
- [14] H. Dang-Vu et C. Delcarte., Bifurcation et Chaos., *Ellipses*, Paris, (2000).
- [15] H. Reinhard., Equations différentielles fondements et applications., *Bords*, Paris, (1989).
- [16] I. Al-Darabsah and S. Ann Campbell., M-current induced Bogdanov–Takens bifurcation and switching of neuron excitability class.
- [17] G. Morin., Calcul moulien et théorie des formes normales classiques et renormalisées. Mathématiques. Observatoire de Paris, (2010).
- [18] L. Amodei J-P. Dedieu., Analyse numérique matricielle. Dunod, Paris, (2008).
- [19] L. Perko., Differential equations and dynamical systems., *Springer*, New York, (2000).
- [20] M. Tidjani., Synchronisation des Systèmes Dynamiques Chaotiques à Dérivées Fractionnaires. *Doctorat en Sciences en Mathématiques Université-Constantine1*, (2014).
- [21] M. W. Hirsch et S. Smale., Differential equations, dynamical systems and linear algebra., *Academic Press*, New York, (1974).
- [22] N. Corson., Dynamique d’un modèle neuronal, synchronisation et complexité. Mathématiques [math]. Université du Havre, (2009).
- [23] R. Mohieddine., Chaos in the Hodgkin–Huxley equations : the Takens–Bogdanov cusp bifurcation. Cornell University, (2008).
- [24] U. Pereira, P. Coulet, E. Tirapegui., The Bogdanov–Takens normal form : a minimal model for single neuron dynamics. *Entropy*. (2015).
- [25] W. Khellaf., Systèmes dynamiques et modèles d’évaluation des actifs naturels et environnementaux : Application aux problèmes de dynamique des populations., *Thèse de doctorat en science, Université de Constantine*, (2013).
- [26] YA. Kuznetsov., Practical computation of normal forms on center manifolds at degenerate Bogdanov–Takens bifurcations. *Int J Bifurc Chaos*. (2005).