# الجمهورية الجزائرية الديم قراطية الشعبية وزارة التعليم العالي و البحث العلمي



# FACULTÉ DES SCIENCES DÉPARTEMENT DE MATHÉMATIQUES

# MÉMOIRE DE MASTER EN MATHÉMATIQUES

Option : Biomathématiques et modélisation

#### Thème

# Analyse mathématique de la dynamique d'un modèle neuronal.

Soutenu publiquement le 10 Juin 2019 par

#### **AMRAOUI** Imane

Devant le jury composé de :

**Président :** Ali Moussaoui, Professeur, Université de Tlemcen

Examinateur :Mohamed Mamchaoui,MCB, Université de TlemcenExaminatrice :Fatima Zahra Mokkedem,MCB, Université de TlemcenEncadrant :Sabri Bensid,MCA, Université de Tlemcen

Année Universitaire 2018/2019

# **DÉDICACES**

A la mémoire de mon grand père le martyre Amraoui Okacha.

A mes chers parents.

A mes frères : Abdesamad et Abdelhak et à ma petite soeur Ibtissem.

A toutes mes amies de l'université.

A mes meilleures amies : Soumia, Rania, Imen et Sihem.

A tous ceux qui m'aiment et qui ont cru en moi! Qu'ils trouvent dans ce travail l'expression de ma reconnaissance, mon amour, mon amitié et mon estime.

# REMERCIEMENTS

A u début et avant tout, je rends grâce à Dieu tout puissant qui m'a aidé à terminer ce travail.

Je tiens à exprimer mes plus profonds remerciements à Monsieur Sabri Bensid. Tout au long de ce travail, il a su m'apporter un soutien constant, une disponibilité, une écoute, une confiance et des conseils précieux et avisés à la hauteur de ses compétences et de ses réelles qualités humaines.

En outre, je reste forte reconnaissante à Monsieur Ali Moussaoui, professeur à l'univerité de Tlemcen qui me fera honneur de présider ce jury, ainsi qu'à Monsieur Mohamed Mamchaoui et Madame Fatima Zahra Mokkedem d'avoir bien voulu accepter d'être examinateurs de ce même jury.

Une pensée spéciale à tous les professeurs qui m'ont enseigné durant les cinq années d'études, à Melle. Kaid Zineb et tous ceux qui ont contribué de près ou loin à l'aboutissement de ce travail.

Enfin, je remercie chaleureusement ma chère famille, en particulier, mes parents, mes deux frères et ma petite soeur pour leurs encouragements et pour tout.

"L'identité entre états mentaux et états physiologiques ou physico-chimiques du cerveau s'impose en toute légitimité... Toute activité mentale quelle qu'elle soit, réflexion ou décision, émotion ou sentiment, conscience de soi... est déterminée par l'ensemble des influx nerveux circulant sur des ensembles définis de cellules nerveuses... J'irais même plus loin en disant qu'elle n'est que cela".

Changeux Jean-Pierre. L'Homme neuronal (1983).

# Table des matières

D	ÉDIC	CACES	j		
R	EME	RCIEMENTS	i		
T	ABLE	DES FIGURES	vi		
In	TRO	DUCTION GÉNÉRALE	1		
	0.1	Généralités sur les neurones	1		
	0.2	Avantage de modéliser les champs de neurones	2		
	0.3	Organisation du manuscrit	3		
1	Préliminaires				
	1.1	Espaces fonctionnels	5		
	1.2	Rappel sur les équations intégrales de Volterra	6		
	1.3	Théorème des fonctions implicites	9		
2	Modélisation des champs neuronaux				
	2.1	Biologie des neurones	11		
		2.1.1 La structure du neurone	12		
		2.1.2 Le potentiel d'action	13		
		2.1.3 La synapse	14		
	2.2	Modélisation en neurosciences	15		
		2.2.1 Bref historique	16		
		2.2.2 Modèles des réseaux de neurones	17		
	2.3	Modélisation mathématique de la dynamique d'un champ neu-	_		
		RONAL	18		
3	Solvabilité du modèle de Amari				
	3.1	Introduction	20		
	3.2	FORMULATION DU PROBLÈME	22		
	3.3	Existence de la solution	23		
4	Analyse mathématique de la dynamique de l'activité				
		URONALE EN ABSENCE DE STIMULUS	28		
	4.1	Dynamique d'équilibre de la région active	28		
	4.2	Dynamique hors équilibre de la région active	32		
		4.2.1 Équation d'interface	32		
		4.2.2 Le comportement asymptotique de la solution	34		

5	Analyse mathématique de la dynamique de l'activité			
	NEURONALE EN PRÉSENCE DE STIMULUS			
	5.1	Dynamique d'équilibre de la région active	41	
	5.2	Dynamique hors équilibre de la région active	43	
Conclusion			50	
Bibliographie			51	

# Table des figures

1	Quelques exemples de la fonction d'activation	3
2.1	Le cerveau humain. [8]	11
2.2	Anatomie d'un neurone. [3]	13
2.3	Les différentes phases du potentiel d'action. [10]	14
2.4	La transmission synaptique.[17]	15
2.5	Alan Lloyd Hodgkin (à gauche), Andrew Huxley (à droite). Source :	
	https://fr.wikipedia.org	16
2.6	Shun-ichi Amari. Source: https://fr.wikipedia.org	18
2.7	Illustration graphique du schéma général, décrit par les équations	
	(2.1), (2.4), utilisé pour la modélisation de l'activité dynamique d'un	
	champ neuronal unidimensionnel.[1]	19
4.1	Une solution localisée	29
4.2	L'état stationnaire $U_b$ en absence de stimulus avec : $w(x) = 0.5e^{- x }$ ,	
	$b = 5$ et $\mu = 0.3.$	30
4.3	L'état stationnaire en absence de stimulus au point $b$ avec : $w(x) =$	
	$0.5e^{- x }$ et $\mu = 0.3.$	31
4.4	Région active en absence de stimulus avec $u_0(x) = w(x) = 0.5e^{- x }$	
• •	et $\mu = 0.3$	36
4.5	Propagation de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]	37
4.6	Extinction de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]	38
4.7	Stagnation de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]	39
5.1	Stimulus pour différentes valeurs de $a$ , $I_a(x) = 0.3e^{-a x }$	41
5.2	L'état stationnaire en présence de stimulus avec $w(x) = 0.5e^{- x }$ ,	,
J	$I(x)=0.3e^{- x },b=5.\ldots\ldots\ldots\ldots\ldots$	42
5.3	L'état stationnaire en présence de stimulus au point $b$ avec $w(x) =$	7~
<i>J</i> • <i>J</i>	$0.5e^{- x }$ , $I(x) = 0.3e^{- x }$ et $\mu = 0.3$	42
	$\frac{1}{2} \frac{1}{2} \frac{1}$	44

# Introduction générale

Du à la complexité de notre cerveau, les spécialistes utilisent souvent des expériences biologiques et des connaissances médicales acquises pour modéliser l'activité électrique des neurones (éléments de base dans notre cerveau).

La compréhension du fonctionnement du cerveau humain est un domaine de recherche très actif en médecine, biologie et en mathématiques. Souvent, les scientifiques font appel aux modèles mathématiques afin de bien comprendre les caractéristiques principales du fonctionnement des neurones.

Dans ce mémoire, nous nous intéressons à la dynamique de l'activité neuronale d'un modèle mathématique des populations des neurones. Ce modèle développé par S. Amari (voir [2]) est suffisamment simple pour obtenir des résultats sur la stabilité, la bifurcation et le comportement des solutions.

L'objectif principal étant de comprendre le comportement asymptotique de l'activité à long terme.

Il est évident que ce mémoire n'a aucune prétention d'innovation, il regroupe les résultats de quelques papiers scientifiques.

# 0.1 Généralités sur les neurones

Le neurone est l'unité de base de la transmission des informations dans notre cerveau. Cette unité est une cellule équipée de dendrites pour recevoir l'information et un axone pour transmettre cette information (voir la figure 2.2).

Les neurones constituent un réseau dans notre cerveau permettant le traitement de toutes les informations qui sont de nature électrique. Ainsi, les cellules nerveuses donnent naissance à des signaux électriques et elles sont capables aussi de répondre par un signal électrique à une stimulation électrique (appelée dans ce mémoire stimulus). Ceci va générer ce qu'on appelle un influx nerveux.

D'une manière générale, l'activité des neurones est mesurée par les techniques d'électrophysiologie et le signal électrique obtenu peut être une impulsion (spike) ou plusieurs impulsions séparées par des périodes de repos (silence). Plus précisément, deux cas de figures peuvent être observés. Le premier est quand un neurone n'est soumis à aucun stimulus, alors on dit qu'il est en repos. Le deuxième cas concerne l'activité qui va apparaître en présence de stimulus. Ce phénomène peut avoir lieu après que le stimulus atteint une valeur critique (dit seuil).

Ainsi, les potentiels de repos et d'action peuvent être modélisés par des équations

mathématiques.

# 0.2 Avantage de modéliser les champs de neurones

Un modèle mathématique est un outil permettant de décrire un phénomène de la réalité physique ou biologique en utilisant des équations mathématiques qui peuvent être des équations différentielles ordinaires (EDO) ou équations aux dérivées partielles (EDP).

Pour le fonctionnement des neurones, c'est en 1952 que le premier système d'équations différentielles décrivant un influx nerveux a été mis par Hodgkin et Huxley en étudiant l'axone géant d'un calamar (voir [5]).

Cette découverte leur permet d'obtenir le prix Nobel en médecine en 1963.

Par la suite, beaucoup de scientifiques ont essayé de simplifier le modèle de Hodgkin et Huxley qui reste compliqué par le nombre des équations utilisées. Parmi ces modèles, il y a le modèle de ce mémoire, dit modèle de Amari.

Plus précisément, si on note par u(x,t) le potentiel de membrane d'un neurone à la position x au temps t, alors son évolution par rapport au temps est gouvernée par l'équation suivante :

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = V_{ext} - V_{int} + I(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0.$$
 (1)

Le terme  $V_{int}$  reflète l'activité courante du neurone et il est donné par

$$V_{int} = u(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0.$$

Le terme  $V_{ext}$  est donné par

$$V_{ext} = \int_{-\infty}^{+\infty} w(|x-y|) f(u(y,t)) dy, \qquad x \in \mathbb{R}, \ t > 0,$$

représentant l'activité neuronale des neurones voisins (aux positions y) au neurone dans la position x.

La transmission de message nerveux n'est pas toujours assurée, pour cela Amari [2] a introduit une fonction notée par f qui reflète la relation entre le potentiel de membrane et la fréquence moyenne de décharge  $^1$  et donc l'activation de l'intensité électrique, elle s'appelle aussi une fonction de déclenchement.

L'intensité moyenne de connexion du neurone situé à l'endroit x au neurone situé à l'endroit y est donnée par w(x,y), elle dépend uniquement de la distance |x-y|,  $i \cdot e : w(x,y) = w(|x-y|)$ .

Finalement, le terme I(x,t) représente l'activité afférente à la position x et l'instant t.

<sup>1.</sup> la fréquence moyenne de décharge dans un temps T est exactement le nombre des spikes divisé sur T.

Ainsi, l'équation (1) devient

$$\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = -u(x,t) + \int_{-\infty}^{+\infty} w(|x-y|) f(u(y,t)) dy + I(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, \ t > 0. \quad (2)$$

Il existe plusieurs choix pour la fonction d'activation f tels que la fonction de Heaviside, la fonction sigmoïde ou les fonctions linéaires par morceau (voir la figure 1).

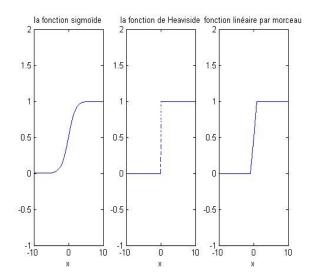


FIGURE 1 – Quelques exemples de la fonction d'activation.

D'une manière générale, la modélisation de l'activité d'un neurone ou population de neurones a pour but de reproduire le système de fonctionnement le plus proche possible d'un neurone "réel". Elle peut prédire aussi des maladies neurologiques telles que le tremblement, dysfonctionnement de la mémoire, ... etc.

Finalement, les modèles mathématiques des neurones permettent d'améliorer nos connaissances dans le domaine de l'intelligence artificielle puisque notre cerveau peut être comparé à une machine automate.

# 0.3 Organisation du manuscrit

Notre mémoire est organisé de la façon suivante :

Dans le premier chapitre, nous rappelons quelques résultats classiques utilisés dans ce mémoire.

Le deuxième chapitre présente un bref panorama des modèles de champ de neurones en précisant la biologie des neurones et le processus de la transmission des messages nerveux. Nous présentons aussi le modèle de l'activité neuronale qu'on va étudier (modèle de Amari) dans ce mémoire.

Dans le troisième chapitre, nous nous intéressons à l'existence des solutions du modèle de Amari en utilisant une formulation avec l'équation de Volterra.

Dans le quatrième chapitre, nous allons étudier mathématiquement la dynamique de l'activité neuronale en absence de stimulus, pour cela nous allons définir la région excitée (active), nous commençons d'abord par analyser la dynamique d'équilibre de la région active, ensuite nous nous focalisons sur sa dynamique hors équilibre où nous allons la caractériser par une équation différentielle.

Le résultat essentiel de ce chapitre concerne le comportement asymptotique de la solution.

Le cinquième chapitre est consacré à l'étude de l'activité neuronale avec un stimulus où les mêmes résultats du chapitre 4 sont obtenus.

Nous terminons ce mémoire par une conclusion.

# Préliminaires

1

Dans ce chapitre, nous introduisons les notions nécessaires au développement de ce mémoire, nous rappelons aussi quelques théorèmes classiques.

# 1.1 Espaces fonctionnels

Soit  $\Omega$  un ouvert de  $\mathbb{R}$ .

#### Définition 1.1

On désigne par  $BC(\Omega)$ , l'espace des fonctions continues bornées, pour tout  $x \in \Omega$ , muni de la norme suivante :

$$||f||_{BC(\Omega)} = \sup_{x \in \Omega} |f(x)|,$$

# Définition 1.2

Soit f une fonction définie sur  $\Omega$ .

On dit que f est  $\alpha$ -höldérienne d'exposant  $\alpha \in ]0,1]$ , s'il existe une constante positive C telle que pour tout  $x,y \in \Omega$ 

$$|f(x) - f(y)| \le C|x - y|^{\alpha}.$$

On définit par

$$C^{0,\alpha}(\overline{\Omega}) = \left\{ f \in C(\overline{\Omega}), \sup_{x,y \in \overline{\Omega}, x \neq y} \frac{|f(x) - f(y)|}{|x - y|^{\alpha}} < \infty \right\}$$

l'ensemble des fonctions  $\alpha$ -höldériennes, muni de la norme

$$||f||_{C^{0,\alpha}(\overline{\Omega})} = \sup_{x,y \in \overline{\Omega}} \frac{|f(x) - f(y)|}{|x - y|^{\alpha}} + \sup_{x \in \overline{\Omega}} |f(x)|.$$

**Définition 1.3** Espace de Lebesgue

On désigne par  $L^1(\Omega)$ , l'espace des fonctions Lebesgue intégrables sur  $\Omega$ , à valeurs dans  $\mathbb{R}$ ,  $L^1(\Omega)$  est muni de la norme suivante :

$$||f||_{L^1(\Omega)} = \int_{\Omega} |f| dx.$$

# Définition 1.4

Nous notons par

$$X_{T,\alpha} := BC^{0,\alpha}(\mathbb{R} \times [0,T]), \quad \alpha \in ]0,1],$$

l'espace des fonctions u(x,t) qui sont bornées et  $\alpha$ -höldériennes par rapport à x et par rapport à t, pour tout  $x \in \mathbb{R}$ ,  $t \in [0,T]$ .

Nous désignons aussi par

$$X_T := BC(\mathbb{R} \times [0,T]),$$

*l'espace des fonctions u(x,t) qui sont continues et bornées, pour tout x*  $\in$   $\mathbb{R}$ ,  $t \in [0,T]$ .

## Définition 1.5

Soient X et Y deux espaces vectoriels normés.

On dit que X s'injecte continûment dans Y, s'il existe une injection continue i de X dans Y et une constante c positive telle que

$$\forall x \in X, \quad ||i(x)||_Y \le c||x||_X.$$

On note alors  $X \hookrightarrow Y$ .

Un exemple typique est la propriété suivante :

$$X_{T,\alpha} \hookrightarrow X_T$$
.

Pour plus de détails, voir [6].

# 1.2 Rappel sur les équations intégrales de Volterra

Dans cette section, nous rappelons les équations intégrales en relation avec les équations différentielles du premier ordre. En effet, dans le début des années 1900, V. Volterra a introduit un nouveau type d'équations appelé équations intégro-différentielles. Pour plus de détail nous renvoyons le lecteur à voir [18].

Considérons le problème suivant :

$$\begin{cases}
 u'(t) = F(t, u), & t > t_0, \\
 u(t_0) = u_0,
\end{cases}$$
(1)

où F est une fonction continue par rapport à u et  $u_0 \in \mathbb{R}$ . En intégrant l'équation différentielle (1) entre  $t_0$  et t, nous avons

$$\int_{t_0}^t u'(s)ds = \int_{t_0}^t F(s, u(s))ds,$$

ce qui implique que

$$u(t) = u_0 + \int_{t_0}^t F(s, u(s)) ds, \qquad t \ge t_0.$$
 (1.1)

L'équation (1.1) est appelée l'équation intégrale de Volterra.

Dans quelques exemples, il est plus simple de montrer l'existence d'une solution de (1.1) que de montrer l'existence directe d'une solution de l'équation différentielle (1).

Un exemple typique de solvabilité d'une équation de Volterra qu'on va analyser dans ce travail est le problème suivant.

Pour  $x \in \mathbb{R}$  et t > 0, supposons que la fonction u(x,t) vérifie le problème de Cauchy

$$(PC): \left\{ \begin{array}{ll} \frac{\partial u}{\partial t}(x,t) + u(x,t) & = & \int_{-\infty}^{+\infty} f(u(y,t),t) dy, \qquad x \in \mathbb{R}, \, t > 0, \\ \\ u(x,0) = u_0(x), \end{array} \right.$$

où f est une fonction continue,  $u_0$  est une fonction donnée. Posons

$$(Fu)(x,t) := -u(x,t) + \int_{-\infty}^{+\infty} f(u(y,t),t)dy$$

et

$$(Au)(x,t) := \int_0^t (Fu)(x,s)ds.$$

Alors la solution du problème (PC) est donnée par :

$$u(x,t) = u_0(x) + (Au)(x,t).$$

Ainsi, pour une fonction régulière f, on pose

$$(A_1u)(x,t) := -\int_0^t u(x,s)ds$$

et

$$(A_2u)(x,t) := \int_0^t (Fu)(x,s)ds.$$

#### Définition 1.6

Un opérateur S est dit local s'il vérifie pour tout u, tout x, Su(x) ne dépend que des valeurs de u au voisinage de x, autrement dit : Supp  $Su \subset Supp$  u pour tout u.

On peut dire aussi qu'un opérateur S est local, si pour tout  $x \in M$ , S vérifie

$$S(\chi_M u) = (\chi_M S)(u),$$

avec  $\chi_M$  la fonction caractéristique de l'espace M, elle est donnée par :

$$\chi_M(x) = \begin{cases} 1 & x \in M, \\ 0 & x \notin M. \end{cases}$$

# Proposition 1.1

- 1. L'opérateur  $A_1: X_T \to X_T$  est linéaire et borné par T.
- 2. Si T < 1, alors l'opérateur  $(I A_1)$  est inversible dans  $X_T$ , de plus

$$(I - A_1)^{-1} = \sum_{i=0}^{+\infty} A_1^i.$$

3. Les opérateurs  $A_1$ ,  $(I-A_1)$  et  $(I-A_1)^{-1}$  sont locaux par rapport à x.

## Preuve

1. Montrons que l'opérateur  $A_1$  est borné par T

$$||A_1 u||_{X_T} = \sup_{x \in \mathbb{R}, t \in [0,T]} |-\int_0^t u(x,s)ds|,$$
  
 $\leq \sup_{x \in \mathbb{R}, t \in [0,T]} |u(x,t)| \int_0^t ds,$ 

Donc

$$||A_1 u||_{X_T} \le T ||u||_{X_T}. \tag{1.2}$$

2. Posons  $r = ||A_1||$ , alors r < 1 par hypothèse.

Si  $S = \sum_{i=0}^{+\infty} A_1^i$ , alors cette série converge uniformément.

$$(I - A_1)(\sum_{i=0}^{n} A_1^i) = I + A_1 + A_1^2 + \dots + A_1^n - A_1 - A_1^2 - \dots - A_1^n - A_1^{n+1},$$
  
=  $I - A_1^{n+1},$   
=  $I,$ 

car la série converge uniformément vers 0,  $(\lim_{n\to+\infty}A_1^{n+1}=0)$ . D'autre part,

$$(\sum_{i=0}^{n} A_1^i)(I - A_1) = I + A_1 + A_1^2 + \dots + A_1^n - A_1 - A_1^2 - \dots - A_1^n - A_1^{n+1},$$

$$= I - A_1^{n+1},$$

$$= I.$$

Donc l'opérateur  $(I-A_1)$  est inversible, de plus on a

$$(I - A_1)^{-1} = \sum_{i=0}^{+\infty} A_1^i.$$

3. a) 
$$A_{1}(\chi_{M}u) = -\int_{0}^{t} \chi_{M}u(x,s) ds,$$
 
$$= \begin{cases} -\int_{0}^{t} u(x,s) ds, & x \in M, \\ 0, & x \notin M, \end{cases}$$
 
$$= (\chi_{M}A_{1})u.$$

b) 
$$(I-A_1)(\chi_M u) = \chi_M u - A_1(\chi_M u),$$
 en utilisant  $(a)$ 

$$(I - A_1)(\chi_M u) = \chi_M u - (\chi_M A_1)u,$$
  
=  $(\chi_M (I - A_1))(u).$ 

c) Posons  $v = (I - A_1)^{-1}(\chi_M u)$ , ceci implique que

$$(I - A_1)v = \chi_M u,$$

$$= \begin{cases} u, & x \in M, \\ 0, & x \notin M. \end{cases}$$

Ce qui donne

$$v = \begin{cases} (I - A_1)^{-1} u, & x \in M, \\ 0, & x \notin M. \end{cases}$$
  
=  $(\chi_M (I - A_1)^{-1})(u).$ 

#### Remarque 1.1

La solution du problème de Cauchy (PC) est donnée aussi par

$$u(x,t) = u_0(x)e^{-t} + \int_0^t e^{s-t} \int_{-\infty}^{+\infty} f(u(y,s),s) dy ds, \qquad x \in \mathbb{R}, \ t \ge 0.$$

# 1.3 Théorème des fonctions implicites

Dans cette partie, nous rappelons le théorème des fonctions implicites utilisé dans la suite de notre travail.

Théorème 1.1 (Théorème des fonctions implicites) [4]

Soit f une fonction de classe  $C^k$  (les dérivées d'ordre k existent et sont continues) définie sur un ouvert  $\Omega$  de  $\mathbb{R}^2$ , à valeurs dans  $\mathbb{R}$ . Soit  $(a,b) \in \Omega$  tel que f(a,b) = 0. On suppose que la dérivée partielle de f par rapport à la seconde variable est non nulle en (a,b):

$$\frac{\partial f}{\partial y}(a,b) \neq 0.$$

Alors, il existe un voisinage ouvert U de (a,b) dans  $\mathbb{R}^2$ , un intervalle ouvert I de  $\mathbb{R}$  contenant a et une fonction  $g:I\longrightarrow \mathbb{R}$  de classe  $C^k$  telle que, pour tout  $(x,y)\in U$  on ait:

$$f(x,y) = 0 \Leftrightarrow y = g(x).$$

Exemple:

Soit  $f(x,y) = x^2 + y^3 - 1$  une fonction de classe  $C^k$ , pour lequel  $\frac{\partial f}{\partial y} = 3y^2$ .

• Au point (0,1), on a  $\frac{\partial f}{\partial y}(0,1) = 3 \neq 0$ . On peut donc exprimer autour de (0,1) la fonction y dépendant de x par  $y = \sqrt[3]{1-x^2}$ .

# Modélisation des champs neuronaux

Ce chapitre commence par initier le lecteur non spécialiste à la biologie des neurones et ses mécanismes de communication. Cela vise à mieux comprendre le processus de fonctionnement du cerveau humain. La seconde partie de ce chapitre concerne les différents modèles proposés par les scientifiques pour décrire l'activité des neurones. Ensuite, nous retiendrons plus particulièrement les modèles qui décrivent l'évolution spatio-temporelle de variables telles que le taux de décharge d'un réseau (champs) de neurones.

# 2.1 Biologie des neurones

Ici, nous présentons quelques notions biologiques générales sur le neurone et son fonctionnement.

Rappelons que notre cerveau comporte entre 50 à 100 milliards de neurones (à peu près), le nombre moyen de connexions pour un neurone est estimé à 10000, plus précisément,  $1 \, mm^3$  de cortex  $\approx 1$  milliard de connexions, (voir la figure 2.1).



FIGURE 2.1 – Le cerveau humain. [8]

Nous décrivons par la suite les différentes unités fondamentales du cerveau et leurs interactions pour bien comprendre les modèles décrivant le caractère chimique ou électrique des neurones. Pour plus de détails, nous invitons le lecteur à voir [1, 9].

#### 2.1.1 La structure du neurone

D'une manière générale, un neurone est une cellule du système nerveux qui intervient dans la transmission d'une information sous forme d'un signal de nature électrique, cette information arrive dans le neurone par les dendrites via les axones (voir la figure 2.2).

## • Dentrites

Les dendrites sont des prolongements du corps cellulaire des neurones dont elles partagent les organites (à l'exception du noyau et des lysosomes <sup>1</sup>), ils sont caractérisés par une arborescence très dense mais courte comparée à l'axone.

#### Axones

L'axone, ou fibre nerveuse, est un prolongement de diamètre 1 à  $15\,\mu\rm m$  du neurone qui conduit le signal électrique du corps cellulaire vers les zones synaptiques. Le long de l'axone, ce signal est constitué de potentiels d'action. Les autres prolongements du neurone sont les dendrites qui conduisent le signal des synapses au corps cellulaire. Les neurones ont le plus souvent un seul axone et plusieurs dendrites.

Néanmoins, la terminaison de l'axone est très ramifiée, on parle d'arborisation terminale ce qui lui permet de contacter plusieurs autres neurones avec la même information.

Ainsi, un neurone est une cellule excitable qui peut transmettre de l'information via des connexions (synapses) et d'autres neurones.

Le corps cellulaire d'un neurone typique est composé du noyau et des organites standards des cellules eucaryotes <sup>2</sup>. La spécificité des neurones réside en leurs prolongements membranaires de deux types maintenus par un cytosquelette <sup>3</sup> très dense.

<sup>1.</sup> Les isosomes sont des organites cellulaires de 0.2 à 0.5 micron présents dans le cytosol de toutes les cellules eucaryotes, animales à l'exception des érythrocytes (globules rouges)

<sup>2.</sup> Les eucaryotes (ou Eukaryota) sont un domaine regroupant tous les organismes, unicellulaires ou multicellulaires, qui se caractérisent par la présence d'un noyau et généralement d'organites spécialisés dans la respiration.

<sup>3.</sup> le cytosquelette d'une cellule est l'ensemble organisé des polymères biologiques qui lui confèrent l'essentiel de ses propriétés architecturales et mécaniques.

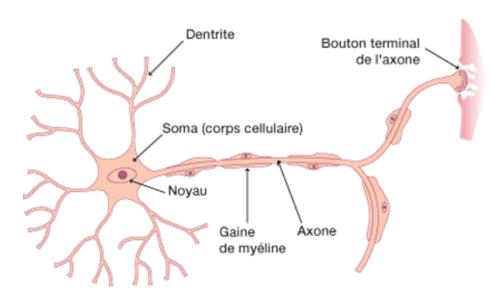


FIGURE 2.2 – Anatomie d'un neurone. [3]

Il existe plusieurs types de neurones (pyramides <sup>4</sup>, panier, Purkinje <sup>5</sup>, ... etc) avec différentes fonctions (sensoriels <sup>6</sup>, moteurs <sup>7</sup> d'association <sup>8</sup>, ... etc).

# 2.1.2 Le potentiel d'action

les membranes cellulaires en général, et les membranes des cellules nerveuses, en particulier, maintiennent une faible tension (ou potentiel) dans leur état normal de repos. Ce potentiel membranaire provient d'une différence de concentrations (entre l'extérieur et l'intérieur de la membrane) en électrolytes de calcium ( $Ca^{2+}$ ), potassium ( $K^+$ ) et sodium ( $Na^+$ ). Un neurone est donc caractérisé par un potentiel de repos qui vaut généralement -65 mV mais qui peut varier selon le type de neurone considéré. Cette polarisation est assurée par l'action de canaux-ioniques voltage-dépendants qui régulent la concentration des ions.

Les neurones peuvent réagir à des stimulus différents : lumière, son, pression, neurotransmetteur (synapse), ... etc.

<sup>4.</sup> Le neurone pyramidal : son nom vient de la morphologie triangulaire de son péricaryon, il possède en outre un arbre dentrique tré développé qui reçoit un grand nombre de synapse.

<sup>5.</sup> Les neurones de Purkinje : sont les neurones GABAeriques du cortex cérébelleux découvertes par Jan Purkinje au cours du 19<sup>ème</sup> siecle.

<sup>6.</sup> Les neurones sensitifs : ce sont les cellules nerveuses qui véhiculent les messages venant des récepteurs sensoriels du corps jusqu'au système nerveux central qui, lui, analyse les messages. Appelés impulsions nerveuses ces messages traduisent des sensations physiques comme la douleur.

<sup>7.</sup> Les neurones moteurs : ce sont les cellules nerveuses qui véhiculent les messages de commande en provenance du système nerveux central vers les organes, muscles ou glandes. Ceux-ci répondent alors par un mouvement ou une action.

<sup>8.</sup> Les neurones d'association : ce sont les cellules nerveuses qui complètent "le réseau câblé" en assurant le lien et la communication entre les neurones sensitifs et les neurones moteurs, réalisant parfois des connexions réflexes (une stimulation sensible entraîne automatiquement une réponse motrice).

La présence de ces stimulus induit une réaction de dépolarisation, plus précisément, le potentiel de membrane dépasse la valeur de repos. Dans le cas contraire, on parle d'une hyperpolarisation.

La puissance d'un stimulus a un effet sur l'intensité électrique, un stimulus fort (ou liminaire) entraîne une dépolarisation rapidement par contre un stimulus faible (ou infraliminaire) appliqué longtemps permet de dépasser le voltage liminaire et produire un potentiel d'action.

Les variations du potentiel membranaire induisent de courtes impulsions électriques dont l'amplitude est d'environ 100 mV et dont la durée moyenne est d'une milliseconde (voir la figure 2.3). Ces impulsions, appelées spikes (pointes) ou potentiels d'action, sont capables de se propager le long des axones permettant ainsi la transmission des informations.

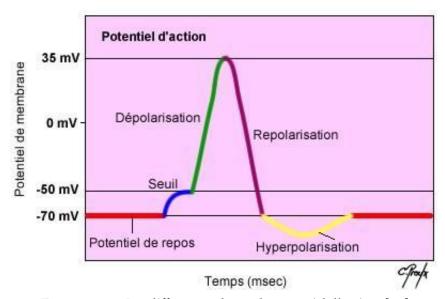


Figure 2.3 – Les différentes phases du potentiel d'action. [10]

# 2.1.3 La synapse

En terme général, la synapse est le lien où s'effectue une transmission au cerveau, c'est-à-dire une forme de courant qui passe d'un neurone à un autre. Plus particulièrement, la synapse est le rapprochement entre la fente synaptique du neurone et une région sur une dendrite d'un autre neurone (voir la figure 2.4).

En effet, quand un signal électrique arrive à une synapse à partir d'un neurone excité (activé), une substance chimique dite "neuro-transmetteur" se libère provoquant l'ouverture des canaux ioniques <sup>9</sup> dans la membrane du neurone au repos (neurone post-synaptique). Les ions circulent donc à travers les canaux créant un changement dans la polarisation membranaire de repos. Une variation temporaire

<sup>9.</sup> Les ions : sont des atomes ayant perdus ou gagnés des électrons

dans la polarisation électrique de la membrane d'un neurone est appelée potentiel post-synaptique <sup>10</sup> [Post synaptic potential (PSP)].

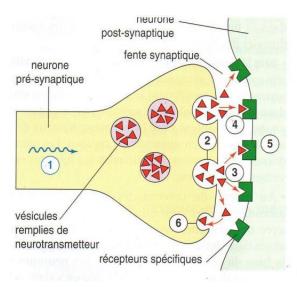


Figure 2.4 – La transmission synaptique.[17]

Ainsi, la communication entre les neurones produit un influx nerveux en réponse aux excitations dans différentes cellules nerveuses et ce sont les synapses qui traitent cette communication.

En effet, il existe deux types de synapse :

- Les synapses excitatrices car leurs neuro-transmetteurs font naître un nouveau message.
- Les synapses inhibitrices car leurs neuro-transmetteurs empêchent ou freinent l'émission de potentiel d'action par le neurone post-synaptique.

# 2.2 Modélisation en neurosciences

Les neurosciences est un domaine qui décrit le fonctionnement de notre cerveau du point de vue microscopique (neurones) et macroscopique (comportement cognitif humain).

Une attention particulière est portée aux mathématiques qui permettent de donner une formalisation aux processus du fonctionnement du cerveau.

<sup>10.</sup> Un élément post-synaptique est la plupart du temps constitué par les dendrites ou le corps cellulaire d'un autre neurone.

Dans cette section, nous présentons un panorama non exhaustif des modèles mathématiques liés au comportement d'une population de neurones. Nous renvoyons le lecteur au [5] pour plus de détails.

Souvent, ce sont des équations différentielles ou équations aux dérivées partielles qui sont utilisées pour modéliser la variation (l'évolution) d'une grandeur physique (ou autre) dans le temps ou l'espace.

Deux démarches sont utilisées pour modéliser le comportement des neurones. Une première basée sur l'émission d'un potentiel d'action d'un neurone (l'objectif de ce travail ) et la deuxième essaye de reproduire le fonctionnement chimique dans un neurone (spécialement dans les synapses).

Nous commençons par citer les travaux les plus importants de la littérature.

# 2.2.1 Bref historique

En 1786, les expériences de Galvani [13] ont montré que les nerfs produisent des courants électriques. Ceci a ramené Ramón y Cajal (voir [7]) à étudier en 1888 le signal neuronal et qui a donné naissance à la neurobiologie moderne (neuroscience actuellement).

L'un des premiers modèles des neurones est élaboré par Louis Lapicque en 1907 (voir [14]), où il modélise l'intensité électrique des membranes des cellules nerveuses.

Une avancée majeure vient en 1952 du travail de Hodgkin et Huxley (voir la figure 2.5), ils ont décrit un modèle afin d'expliquer les mécanismes ioniques sous-jacents à l'initiation et à la propagation des potentiels d'action dans l'axone géant du calamar. Ils ont reçu le prix Nobel en médecine en 1963 pour ce travail qui établi bien le sens biologique (il décrit la réalité chimique qui se passe dans un neurone).





Figure 2.5 – Alan Lloyd Hodgkin (à gauche), Andrew Huxley (à droite).

Source: https://fr.wikipedia.org

Hodgkin et Huxley ont mesuré aussi les réponses électriques en expliquant la génération et la propagation des potentiels d'action.

Cependant, ce modèle n'est pas très pratique à cause du nombre d'équations utilisées (4 équations). Ceci dit, en 1961, Fitzhuge et Nagumo ont proposé une simplification du modèle de Hodgkin-Huxley en le réduisant seulement à deux équations.

Plus particulièrement, pour des constantes a, b, les équations de Fitzhuge-Nagumo peuvent être écrites mathématiquement comme suit :

$$(S) \begin{cases} \dot{x} = a(-y - f(x) + I(t)), \\ \dot{y} = b(g(x) - y), \end{cases}$$

où x représente le potentiel de membrane, y les flux d'ions qui entrent dans la membrane, f une fonction donnée (en général cubique), g une fonction linéaire et I(t) est le courant appliqué au neurone.

Toutefois, l'analyse du problème (S) est simple mais le modèle n'est pas très réaliste du point de vue propagation du potentiel d'action sur une longue période.

Beaucoup d'autres généralisations ont été faites pour rendre les modèles plus réalistes. Pour plus de détails, nous renvoyons le lecteur aux [1, 16].

#### 2.2.2 Modèles des réseaux de neurones

Les expériences en anatomie ou en physiologie du cerveau ont montré que notre comportement intelligent dépend (en général) du cortex cérébral qui est un tissu neuronal avec beaucoup de couches (6 couches pour l'homme), pour une anatomie détaillée voir la thèse de Lucian [1].

La structure du cortex montre qu'il est composé d'un nombre important de neurones et donc prédire la réponse d'une population de neurones est nettement mieux que celle d'un neurone isolé. Pour cela, les scientifiques ont tenté de modéliser la connectivité entre neurones et leur comportement dynamique. Ces modèles sont appelés les modèles des champs de neurones.

Au début des années 70, Wilson et Cowan [19] ont formulé le premier modèle de la compétition entre les activités corticales. La nouveauté de ce modèle est qu'ils ont considéré que chaque cellule nerveuse se manifeste soit comme excitatrice, soit comme inhibitrice par rapport aux autres cellules avec les quelles est connectée. Le modèle de Wilson-Cowan est un système à deux équations qui décrivent  $U_E$  et  $U_I$  qui sont les activités électriques des neurones excitateurs E et inhibiteurs E respectivement, pour plus de détails nous renvoyons le lecteur à consulter [19].

S'inspirant du modèle de Wilson-Cowan, S. Amari (voir la figure 2.6) a proposé en 1977 un nouveau modèle pour un champ de neurones unidimensionnel (une seule couche) où les connexions à longue distance entre les unités fonctionnelles du champ sont explicitement de nature inhibitrice. Ceci, rend le modèle à une seule équation avec un noyau de poids de connexions (voir section suivante).

Cette simplification permet à Amari d'étudier analytiquement les solutions, leurs bifurcations et stabilité.

Nous notons que le modèle d'Amari est l'objet de ce mémoire. D'autres extensions ont été faites par Taylor en dimension 2 (voir aussi [16]).



Figure 2.6 – Shun-ichi Amari.
Source: https://fr.wikipedia.org

# 2.3 Modélisation mathématique de la dynamique d'un champ neuronal

Dans cette partie, nous allons présenter le modèle qui fait l'objet de notre travail. Pour cela, formellement, l'activité électrique u à chaque instant t au position x vérifie l'équation générale suivante :

$$\tau \frac{\partial u}{\partial t}(x,t) = \alpha A + \beta B + \gamma C + D, \tag{2.1}$$

 $\alpha$ ,  $\beta$  et  $\gamma$  sont des scalaires de pondération des quantités exprimées par les termes A, B et C, et  $\tau$  est une constante de temps.

L'activité courante de l'unité est donnée par

$$A = -u(x, t), \tag{2.2}$$

le terme *B* est donné par

$$B = \int_{-\infty}^{+\infty} w(|x - y|) f(u(y, t)) dy,$$
 (2.3)

La fonction f reflète l'activation de l'intensité électrique et l'intensité moyenne de connexion du neurone situé à l'endroit x au neurone situé à l'endroit y est donnée par w(x,y). Ainsi le terme B reflète la contribution des activités neuronales des

unités voisines avec lesquelles l'unité *x* est connectée. La stimulation externe est notée par *C*, elle est donnée par

$$C = I(x, t), \tag{2.4}$$

et *D* est une quantité qui tient place pour d'autres termes qui pourraient influencer l'activité d'une unité fonctionnelle (par exemple un potentiel de repos, un niveau de bruit, ... etc). La figure ( 2.7) montre graphiquement certains de ces éléments.

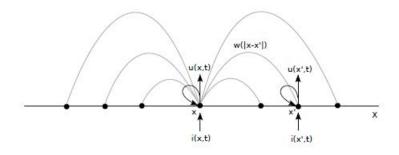


FIGURE 2.7 – Illustration graphique du schéma général, décrit par les équations (2.1), (2.4), utilisé pour la modélisation de l'activité dynamique d'un champ neuronal unidimensionnel.[1]

Dans la suite, nous supposons que f est une fonction de Heaviside, c'est la particularité du modèle d'Amari, ceci correspond au cas où un neurone se déclenche au maximum ou pas de tout, selon que l'activité synaptique est supérieure ou inférieure à un seuil donné qu'on a noté par  $\mu$  ( $\mu$  > 0), d'où cette discontinuité qui apparait.

Amari [2] introduit les champs neuronaux par une équation qui regroupe les termes excitateurs et inhibiteurs, il considère que si la fonction w est positive l'équation reflète l'excitation globale sinon l'inhibition globale.

Ainsi, la fonction *u* vérifie le modèle de Amari suivant :

$$\begin{cases}
\frac{\partial u(x,t)}{\partial t} = -u(x,t) + \int_{-\infty}^{+\infty} w(x,y)H(u(y,t) - \mu)dy + I(x,t), & x \in \mathbb{R}, t > 0, \\
u(x,0) = u_0(x), & \forall x \in \mathbb{R},
\end{cases} \tag{2.5}$$

où  $u_0(x)$  l'intensité électrique à l'instant t=0.

Dans le chapitre suivant, nous allons montrer la solvabilité de ce modèle.

# Solvabilité du modèle de Amari

# 3.1 Introduction

En 1977, S. Amari a introduit dans la littérature un nouveau modèle (une simplification du modèle de Wilson-Cowan) du champ neuronal.

Nous nous intéressons au début au cas où la fonction stimulus est nulle (voir le chapitre 2) i.e :  $I \equiv 0$ .

En effet, si on note par u(x,t) l'activité électrique globale du champ en  $x \in \mathbb{R}$  à l'instant t > 0, alors l'évolution de u est gouvernée par le modèle suivant (dit modèle Amari).

$$\begin{cases}
\partial_t u(x,t) &= -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x,y) f(u(y,t)) dy, & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\
u(x,0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R},
\end{cases}$$
(3.1)

où  $u_0(x)$  est une fonction donnée de l'activité électrique à l'instant t=0, la nonlinéarité f est dite fonction de transfert (ou de seuil).

Le noyau w représente la fonction qui décrit la synaptique des connexions du neurone à la position x au neurone à la position y. Pour plus de détails, voir section 2.3 du chapitre 2.

Dans ce chapitre, nous nous intéressons à l'existence des solutions du modèle (3.1) où la fonction f est donnée par

$$f(u) := H(u - \mu) = \begin{cases} 1, & \text{si } u \ge \mu, \\ 0, & \text{si } u < \mu, \end{cases}$$

où  $\mu > 0$  et H(.) est la fonction de Heaviside.

D'autre part, nous supposons que la fonction  $\boldsymbol{w}$  vérifie les propriétés suivantes :

- 1. w est supposée positive, paire, i·e : w(-x,y) = w(x,y), pour tout  $x \in \mathbb{R}$  et décroissante pour |x| > 0.
- 2.  $w(x,\cdot) \in L^1(\mathbb{R}), \quad \forall x \in \mathbb{R}.$
- 3.  $\sup_{x \in \mathbb{R}} \|w(x, \cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})} \le C_w, \qquad C_w > 0.$
- 4.  $\|w(x,\cdot)-w(\bar{x},\cdot)\|_{L^1(\mathbb{R})} \leq c_w|x-\bar{x}|, \quad \forall x,\bar{x} \in \mathbb{R}, c_w \in \mathbb{R}.$

5. 
$$w$$
 est bornée dans  $\mathbb{R}$ , i·e :  $|w(x,y)| \le c_{\infty}$ ,  $\forall x,y \in \mathbb{R}$ ,  $c_{\infty} \in \mathbb{R}$ .

Rappelons que dans le cas où f est une fonction régulière, la théorie classique des équations différentielles [11] nous donne les résultats d'existence.

Les résultats de ce chapitre ont été obtenus par R. Potthast et P. B. Graben dans [15].

Nous remarquons que l'équation du problème (3.1) peut être écrite comme une équation intégrale de Volterra [18] ( voir aussi les préliminaires) de la forme

$$u(x,t) = u(x,0) + \int_0^t (Fu)(x,s)ds, \quad \forall x \in \mathbb{R}, t > 0,$$
 (3.2)

où

$$(Fu)(x,t) = -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x,y)H(u(y,t) - \mu)dy, \qquad \forall x \in \mathbb{R}, \ t > 0.$$
 (3.3)

Ainsi, si on note par

$$(Au)(x,t) = \int_0^t (Fu)(x,s)ds,$$
 (3.4)

alors

$$u(x,t) = u_0(x) + (Au)(x,t), \quad \forall x \in \mathbb{R}, t > 0.$$
 (3.5)

Un premier résultat montre que l'équation de Volterra (3.2) n'est pas continue par rapport à u. Nous avons la proposition suivante :

#### Proposition 3.1

Si la fonction noyau w vérifie les propriétés 2, 3, 4 et 5, alors la fonction Fu n'est pas continue par rapport à u.

#### **Preuve**

Cherchons un exemple qui contredit la continuité de la fonction Fu. Soit  $(u_n)_{n\in\mathbb{N}}$  une suite des fonctions définie par :

$$u_n(x,t) = \begin{cases} 0, & x \le -2, \\ (\mu - \frac{1}{n})(2+x), & -2 < x < -1, \\ \mu - \frac{1}{n}, & -1 \le x \le 1, \\ (\mu - \frac{1}{n})(2-x), & 1 < x < 2, \\ 0, & x \ge 2. \end{cases}$$

Remarquons que  $u_n \to u$  quand  $n \to \infty$ , alors u satisfait

$$u(x,t) = \begin{cases} 0, & x \le -2, \\ \mu(2+x), & -2 < x < -1, \\ \mu, & -1 \le x \le 1, \\ \mu(2-x), & 1 < x < 2, \\ 0, & x \ge 2. \end{cases}$$

Vérifions si  $Fu_n \xrightarrow[n \to \infty]{} Fu$ , en utilisant (3.3)

$$(Fu_n)(x,t) = -u_n(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x,y)H(u_n(y,t)-\mu)dy,$$

or  $u_n < \mu$ ,  $\forall x \in \mathbb{R}$  (par construction), donc

$$(Fu_n)(x,t) = -u_n(x,t).$$
 (3.6)

D'autre part

$$(Fu)(x,t) = -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x,y)H(u(y,t)-\mu)dy,$$

par définition de la fonction u,  $u(x,t) \ge \mu$ ,  $\forall x \in [-1,1]$ , donc

$$(Fu)(x,t) = -u(x,t) + \int_{-1}^{1} w(x,y)dy,$$
 (3.7)

par soustraction entre les équations (3.6) et (3.7), on a

$$(Fu_n - Fu)(x,t) = -(u_n - u) - \int_{-1}^1 w(x,y)dy,$$

en faisant tendre *n* vers plus l'infini, on a :

$$\lim_{n \to \infty} (Fu_n - Fu)(x, t) = -\int_{-1}^1 w(x, y) dy := J_{\mu}(x).$$
 (3.8)

Si  $J_{\mu} \neq 0$ , alors l'opérateur F n'est pas continu, et par suite l'opérateur A n'est pas continu.

#### Remarque 3.1

Le faite que l'opérateur A n'est pas continu implique que les résultats classiques pour l'existence d'une solution de l'équation de Volterra ne peuvent pas être appliqués. Dans la suite de ce chapitre, nous allons montrer l'existence de la solution de l'équation (3.2) en utilisant une approche différente basée sur un argument de compacité.

# 3.2 Formulation du problème

On pose

$$(A_1 u)(x,t) := -\int_0^t u(x,s)ds, \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0,$$
 (3.9)

et

$$(A_2 u)(x,t) := \int_0^t (\int_{\mathbb{R}} w(x,y) H(u(y,s) - \mu) dy) ds, \qquad x \in \mathbb{R}, \ t > 0,$$
 (3.10)

alors l'opérateur *A* s'écrit de la façon suivante :

$$(Au)(x,t) = (A_1u)(x,t) + (A_2u)(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0.$$

# Définition 3.1

1) Pour tout  $v \in X_T$ , nous définissons par

$$M_{u,T,R}[v] := \{(y,s) \in [-R,R] \times [0,T] / v(y,s) = \mu\},$$

*l'ensemble des couples*  $(y,s) \in ([-R,R] \times [0,T])$  *tel que* v(y,s) *égale au seuil d'activation*  $\mu$ .

2) Nous notons aussi par  $BC^{0,\alpha}(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}))$ , pour  $\alpha \in (0,1]$  l'ensemble des fonctions w(x,y) vérifiant les propriétés 2, 3 et 4.

Considérons la suite continue  $(H_n)_{n\in\mathbb{N}}$  suivante définie par :

$$H_n(t-\mu) = \begin{cases} 1, & \text{si} \quad t \ge \mu, \\ 0, & \text{si} \quad t < \mu - \frac{1}{n}. \end{cases}$$

Nous notons aussi par :

$$(A_n u)(x,t) = (A_1 u)(x,t) + (A_{2,n} u)(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0,$$

où

$$(A_{2,n}u)(x,t) = \int_0^t \int_{\mathbb{R}} w(x,y) H_n(u(y,t) - \mu) dy ds.$$

Cette formulation permet d'énoncer le résultat d'existence d'une solution u de l'équation (3.2).

# 3.3 Existence de la solution

Le résultat essentiel de ce chapitre est donné par le théorème suivant :

**Théorème 3.1** (Existence locale)

Supposons que le noyau  $w \in BC^{0,\alpha}(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}))$  et vérifie les conditions 2, 3, 4 et 5. Supposons que  $u_n$  est une solution de l'équation

$$u_n - A_n u_n = u_0.$$

Si  $u_n \xrightarrow[n \to \infty]{} u^*$  vérifiant  $m(M_{\mu,T,\infty}[u^*]) = 0$ , où m(.) est la mesure de Lebesgue.

Alors  $u^*$  vérifie l'équation  $(I - A)u^* = u_0$ .

Donc l'équation intégrale de Volterra donnée par l'équation (3.5) possède une solution dans  $X_T$ .

La preuve de ce théorème est basée sur les deux propositions suivantes :

#### Proposition 3.2

Soit  $w \in BC^{0,\alpha}(\mathbb{R}, L^1(\mathbb{R}))$ , alors l'opérateur

$$A_2: X_T \to X_{T,\alpha}$$

est borné.

#### Preuve

Par définition de l'opérateur  $A_2$  qui est donnée par (3.10).

$$\begin{aligned} \left| A_2 u(x,t) - A_2 u(x,s) \right| \\ &= \left| \int_0^t \int_{\mathbb{R}} w(x,y) H(u(y,\tau) - \mu) dy d\tau - \int_0^s \int_{\mathbb{R}} w(x,y) H(u(y,\tau) - \mu) dy d\tau \right|. \end{aligned}$$

En appliquant la relation de Charles, on a

$$|A_{2}u(x,t) - A_{2}u(x,s)| = |\int_{s}^{t} \int_{\mathbb{R}} w(x,y)H(u(y,\tau) - \mu)dyd\tau|,$$

$$\leq |t - s| \int_{\mathbb{R}} |w(x,y)|dy,$$

$$= |t - s| ||w(x,\cdot)||_{L^{1}(\mathbb{R})},$$

$$\leq |t - s| \sup_{x \in \mathbb{R}} ||w(x,\cdot)||_{L^{1}(\mathbb{R})},$$

$$\leq C_{w}|t - s|.$$

Donc, on peut dire que l'opérateur  $A_2$  est Lipschitzien par rapport à t, avec une constante de Lipschitz égale à  $C_w$ .

Il reste à montrer qu'il est  $\alpha$ -höldérien par rapport à x.

$$|A_{2}u(x,t) - A_{2}u(\bar{x},t)|$$

$$= |\int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}} w(x,y)H(u(y,s) - \mu)dyds - \int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}} w(\bar{x},y)H(u(y,s) - \mu)dyds|,$$

$$= |\int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}} (w(x,y) - w(\bar{x},y))H(u(y,s) - \mu)dyds|,$$

$$\leq t \int_{\mathbb{R}} |w(x,y) - w(\bar{x},y)|dy = t||w(x,\cdot) - w(\bar{x},\cdot)||_{L^{1}(\mathbb{R})},$$

comme  $t \in [0, T]$  et  $||w(x, \cdot) - w(\bar{x}, \cdot)||_{L^1(\mathbb{R})} \le c_w |x - \bar{x}|$ ,  $\forall x, \bar{x} \in \mathbb{R}$ , par hypothèse, alors

$$|A_2u(x,t)-A_2u(\bar{x},s)|\leq T.c_w|x-\bar{x}|.$$

Ce qui montre que l'opérateur  $A_2$  est borné dans  $X_{T,\alpha}$ .

Remarquons que à cause de la discontinuité de la fonction de Heaviside, on n'a pas la convergence de l'opérateur  $A_{2,n}$  vers  $A_2$ , dans le cas général et plus précisément,

$$|A_2u(x,t)-A_{2,n}u(x,t)| \underset{n\to\infty}{\longrightarrow} 0$$

si et seulement si  $u(x,t) \in Supp(H-H_n)$ .

Pour détourner cette difficulté, nous montrons le résultat suivant :

# **Proposition 3.3**

L'opérateur  $A_2$  est continu localement sur  $X_T$  si et seulement si la mesure de  $M_{\mu,T,\infty}[u]$  égale à zéro, en plus

$$u_n \longrightarrow u \Longrightarrow A_{2,n}u_n \longrightarrow A_2u$$
.

#### Preuve

Nous remarquons que l'ensemble  $M_{\mu,T,R}[v]$  est fermé, ce qui implique que  $]-R,R[\setminus M_{\mu,T,R}[v]$  est ouvert.

Ainsi, nous choisissons une suite d'ensembles fermés  $G_n$ ,  $n \in \mathbb{N}$  dans  $]-R,R[\setminus M_{\mu,T,R}[v]$  vérifiant

$$m_n := m(] - R, R[\backslash G_n) \xrightarrow[n \to \infty]{} 0.$$

Supposons que  $v_n \xrightarrow[n \to \infty]{} v$  dans  $X_T$ , alors

$$|A_{2}v_{n}(x,t) - A_{2}v(x,t)| = |\int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}} w(x,y)[H(v_{n}(y,s) - \mu) - H(v(y,s) - \mu)]dyds|,$$

$$\leq |\int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}\setminus]-R,R[} w(x,y)[H(v_{n}(y,s) - \mu) - H(v(y,s) - \mu)]dyds|$$

$$+ |\int_{0}^{t} \int_{]-R,R[\setminus G_{n}} w(x,y)[H(v_{n}(y,s) - \mu) - H(v(y,s) - \mu)]dyds|,$$

$$+ |\int_{G_{n}} w(x,y)[H(v_{n}(y,s) - \mu) - H(v(y,s) - \mu)]dyds|,$$

$$\leq \int_{0}^{t} \int_{\mathbb{R}\setminus]-R,R[} |w(x,y)|dyds + \int_{0}^{t} \int_{]-R,R[\setminus G_{n}} |w(x,y)|dyds$$

$$+ \int_{G_{n}} |w(x,y)[H(v_{n}(y,s) - \mu) - H(v(y,s) - \mu)]|dyds,$$

$$\leq \frac{\epsilon}{2} + \frac{\epsilon}{2},$$

$$(3.11)$$

car :  $\int_{\mathbb{R}\setminus ]-R,R[}|w(x,y)|dy\leq \frac{\epsilon}{2},\quad x\in ]-R,R[$ , ce choix est toujours possible puisque  $w\in L^1(\mathbb{R}),$ 

et  $\int_{]-R,R[\setminus G_n} |w(x,y)| dy \le m_n \cdot c_\infty \le \frac{\epsilon}{2}$ , on peut toujours choisir un n tel que  $m_n \cdot c_\infty \le \frac{\epsilon}{2}$ .

Finalement, on remarque que  $H(v_n(y,s) - \mu) = H(v(y,s) - \mu)$ , pour  $(y,s) \in G_n$ . Ainsi,

$$|A_2v_n(x,t)-A_2v(x,t)| \le \epsilon, \qquad x \in ]-R, R[, t \in [0,T], n \ge N(\epsilon).$$

Ceci montre la continuité de  $A_2$  sur  $X_T$ .

Le résultat de la proposition 3.3 est une conséquence de l'inégalité (3.11) en remplaçant  $A_2$  par  $A_{2,n}$ . Ainsi

$$|A_{2,n}v_n(x,t)-A_2v(x,t)| \leq \epsilon, \qquad x \in ]-R, R[, t \in [0,T], n \geq N(\epsilon).$$

#### Preuve du théorème 3.1

Si  $u_n$  est une solution de l'équation

$$u_n - A_n u_n = u_0,$$

alors, en utilisant la définition de l'opérateur  $A_n$ , on a

$$u_n - A_1 u_n - A_{2,n} u_n = u_0.$$

D'après la proposition 1.1 (voir préliminaires), l'opérateur  $I - A_1$  est inversible. En multipliant par  $(I - A_1)^{-1}$ , on a

$$u_n - (I - A_1)^{-1} A_{2,n} u_n = (I - A_1)^{-1} u_0,$$

Posons  $\psi_n = A_{2,n}u_n \in X_{T,\alpha}$ , on sait que l'espace  $X_{T,\alpha} \hookrightarrow X_T$ ,

i·e :  $\forall (\psi_n)_{n \in \mathbb{N}}$  une suite bornée sur  $X_{T,\alpha}$ , elle admet une sous suite notée  $(\psi_k)_{k \in \mathbb{N}}$  qui converge localement vers  $\psi^*$  sur  $X_T$ , autrement dit :

$$\|\psi_k - \psi^*\|_{X_T} \underset{k \to \infty}{\longrightarrow} 0. \tag{3.12}$$

Ainsi, pour toute sous suite  $u_k$  nous avons

$$(I - A_1)u_k = u_0 + A_2 u_k$$

or, si  $u_k \xrightarrow[k \to \infty]{} u^*$  vérifiant  $m(M_{\mu,T,\infty}[u^*]) = 0$ , alors  $A_{2,k}u_k \to A_2u^*$  (voir la proposition 3.3), et par unicité de la limite on obtient  $A_2u^* = \psi^*$ . Ce qui implique

$$u^* - A_1 u^* - A_2 u^* = u_0,$$
  
$$u^* - A u^* = u_0.$$

D'où l'existence d'une solution pour l'équation de Volterra et par suite l'existence d'une solution dans  $X_T$  pour le problème (3.1).

## Théorème 3.2 (Existence globale)

Supposons que la fonction noyau w vérifie les conditions 2, 3, 4 et 5, alors on a l'existence globale d'une solution,  $i \cdot e : u \in X_{\infty} := BC(\mathbb{R} \times [0, +\infty[).$ 

## **Preuve**

Nous avons montré l'existence d'une solution locale dans [0, T]. Si on choisi la condition initiale  $u(x, T) = u_0(x)$  ( $u_0$  existe par continuité de la solution), alors nous pouvons montrer l'existence locale d'une solution dans [T, 2T]. Ceci dit, nous pouvons appliquer le théorème précédent d'une manière itérative jusqu'a avoir une solution pour  $t \in [nT, (n+1)T]$ .

En faisant tendre  $n \to +\infty$ , on obtient une solution définie pour tout  $t \ge 0$ .

# Remarque 3.2

Nous avons étudié l'existence d'une solution seulement dans le cas où I=0, si on veut étudier l'existence du problème (2.5), il suffit de poser

$$(A_1u)(x,t) := -\int_0^t u(x,s)ds + I(x,t), \qquad x \in \mathbb{R}, \ t > 0.$$

Dans ce chapitre, nous avons montré l'existence d'une fonction u qui vérifie le modèle de Amari. Par contre, la discontinuité  $u=\mu$  dans l'équation génère une interface qu'il faut étudier. Ceci est l'objectif du chapitre suivant.

# Analyse mathématique de la dynamique de l'activité neuronale en absence de stimulus

L'objectif de ce chapitre est d'analyser mathématiquement la dynamique de l'interface  $\{x \in \mathbb{R}, u(x,t) = \mu\}$  obtenue de la discontinuité dans la nonlinéarité du modèle de Amari suivant :

$$\begin{cases}
\partial_t u(x,t) &= -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x-y)H(u(y,t)-\mu)dy, & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\
u(x,0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R},
\end{cases} (4.1)$$

où  $u_0$ , w sont des fonctions données et  $\mu > 0$ .

Dans la suite, nous décrivons l'équation de l'interface qui divise notre domaine en deux régions :  $\{x \in \mathbb{R}/u(x,t) \ge \mu\}$  et  $\{x \in \mathbb{R}, u(x,t) < \mu\}$  dites régions actives et non actives respectivement.

Nous commençons par le cas sans stimulus ( $I \equiv 0$ ), en s'intéressant à la dynamique de l'équilibre de la région active et hors équilibre de la région active. Nous terminons cette partie par un résultat sur le comportement asymptotique de la solution du problème (4.1).

L'analyse de ce chapitre a fait l'objet du papier de G. Faye et Z. P. Kilpatrick dans [12].

# 4.1 Dynamique d'équilibre de la région active

Dans cette section on s'intéresse aux solutions stationnaires du problème (4.1). Rappelons que S. Amari [2] a proposé trois types de solutions dans le cas d'équilibre.

#### Définition 4.1

*Notons*  $E(x) = \{x \in \mathbb{R}, u(x) \ge \mu\}$  *la région excitée (active) du champ.* 

1. la fonction u est dite  $\emptyset$  solution si  $E(x) = \emptyset$ . La région d'excitation est vide.

- 2. La fonction u et dite  $\infty$  solution si  $E(x) = \mathbb{R}$ . Toute la région est excitée.
- 3. La fonction u est dite b-solution localisée ou bulle d'activité (bump en anglais) si E(x) = (-b, b), pour b > 0.

#### Définition 4.2

L'interface de la région active est définie par :

$$R(x) = \{x \in \mathbb{R}, u(x) = \mu\}.$$

Nous nous intéressons par la suite aux solutions localisées (bump solution, voir la figure 4.1).

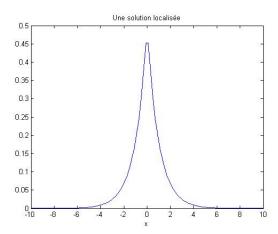


Figure 4.1 – Une solution localisée.

Ainsi, pour une longueur b, on a

$$u(x) = \int_{-b}^{+b} w(x - y) dy := U_b(x). \tag{4.2}$$

Par un changement de variable, et en posant z = x - y, on a

$$U_b(x) = \int_{x-b}^{x+b} w(z) dz.$$

Comme  $x \in [-b, +b]$ , alors l'intervalle [x-b, x+b] est aussi symétrique par rapport à 0, en appliquant la relation de Charles, on a

$$U_b(x) = \int_{x-b}^0 w(z) dz + \int_0^{x+b} w(z) dz,$$
  
=  $-\int_0^{x-b} w(z) dz + \int_0^{x+b} w(z) dz.$ 

En posant

$$W(x) = \int_0^x w(z)dz. \tag{4.3}$$

On obtient l'état stationnaire  $U_b$ , (voir la figure 4.2).

$$U_b(x) = W(x+b) - W(x-b).$$
 (4.4)

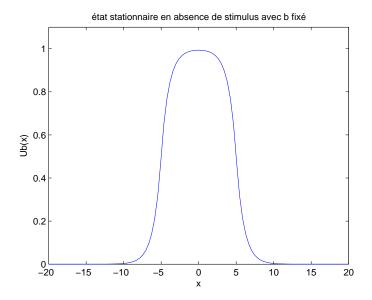


Figure 4.2 – L'état stationnaire  $U_b$  en absence de stimulus avec :  $w(x) = 0.5e^{-|x|}$ , b = 5 et  $\mu = 0.3$ .

En remplaçant x par b dans l'équation (4.4), on a

$$U_h(b) = W(2b) - W(0).$$

Ainsi,

$$U_b(b) = W(2b).$$

De la même manière, on remplace x par -b, on a

$$U_b(-b) = -W(-2b).$$

Pour la suite de démonstration, nous allons montrer que la fonction W est impaire, en utilisant l'équation (4.3)

$$W(-x) = \int_0^{-x} w(y)dy = \int_0^{-x} w(-y)dy,$$

car la fonction w est paire,

en utilisant le changement de variable suivant : z = -y, on a

$$W(-x) = -\int_0^x w(z)dz,$$

ce qui implique que

$$W(-x) = -W(x).$$

Donc

$$U_b(-b) = W(2b).$$

Ce qui donne

$$U_b(\pm b) = W(2b) := G(b).$$

Ainsi, nous pouvons déterminer la région active  $\{x \in \mathbb{R} / u(x) > \mu\}$  et donc l'interface en résolvant l'équation suivante :

$$W(2b) = \mu$$
.

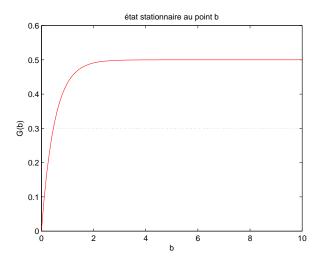


Figure 4.3 – L'état stationnaire en absence de stimulus au point b avec :  $w(x) = 0.5e^{-|x|}$  et  $\mu = 0.3$ .

On obtient  $b = \frac{W^{-1}(\mu)}{2} := b_0(\mu)$  tel que  $u(b_0) = \mu$ .

## Remarque 4.1

Il y a d'autres formes de solutions stationnaires, telles que les solutions périodiques (periodic solutions) ou les solutions de type front progressif (travelling wave). Nous renvoyons le lecteur à consulter [12] pour plus de détails.

## 4.2 Dynamique hors équilibre de la région active

Dans cette section, nous nous intéressons aux solutions non-stationnaires. Plus particulièrement, on considère le problème suivant :

$$\begin{cases}
\partial_t u(x,t) &= -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x-y)H(u(y,t)-\mu)dy, & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\
u(x,0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R},
\end{cases} (4.5)$$

où  $u_0(x)$  représente l'activité électrique à l'instant t=0, vérifiant les propriétés suivantes :

1. La fonction  $u_0$  est paire, i·e :  $u_0(-x) = u_0(x)$ , et satisfait

$$0 \le u_0(x) \le 1, \quad \forall x \in \mathbb{R}. \tag{4.6}$$

2. Si  $x_0$  est un point critique de  $u_0$ , alors

$$\begin{cases}
 u'_0(x_0) > 0, & \text{si} \quad x < x_0, \\
 u_0(x_0) < 0, & \text{si} \quad x > x_0.
\end{cases}$$
(4.7)

Ainsi, nous remarquons que la fonction  $u_0$  prend la forme d'une bosse.

Nous avons montré dans le chapitre précédent que formellement, il y a une fonction u qui vérifie le problème (4.5).

Si on note par  $A(t) = \{x \in \mathbb{R} / u(x,t) \ge \mu\}$  la région active symétrique, alors nous pouvons définir une fonction a(t), t > 0 vérifiant

$$u(\pm a(t),t)=\mu, \qquad t\geq 0.$$

L'existence d'une telle fonction est assurée par l'application du théorème des fonctions implicites (voir péliminaires, page 9, le théorème 1.1).

Plus précisément, soit  $F(x,t) = u(x,t) - \mu$ .

Alors, nous remarquons que la fonction *F* vérifie les propriétés suivantes :

- · D'après la section précédente, on a  $u(\pm b_0, 0) = \mu$ , donc il existe un point (b, 0) tel que F est nulle.
- · De plus,  $\frac{\partial F}{\partial x}(b,0) < 0$ , puisque u est solution de type bulle d'activité.

Ainsi, par le théorème des fonctions implicites, nous assurons l'existence d'une fonction a(t) telle que

$$F(a(t),t) = 0.$$

## 4.2.1 Équation d'interface

Le résultat de cette partie concerne l'évolution de l'interface  $\{x \in \mathbb{R} / u(x,t) = \mu\}$ . Nous dérivons notre modèle pour trouver l'équation différentielle qui gouverne la fonction a(t), on a le résultat suivant :

## **Proposition 4.1**

l'évolution de l'interface a(t) est donnée par

$$\begin{cases}
 a'(t) = \frac{\mu - W(2a(t))}{\alpha(t)}, & t > 0, \\
 a(0) = l > 0,
\end{cases}$$
(4.8)

 $où \alpha(t) = \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t).$ 

### **Preuve**

L'étude de problème (4.5) se restreint à A(t) = [-a(t), a(t)] au lieu de  $\mathbb{R}$ .

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x,t) = -u(x,t) + \int_{A(t)} w(x-y)dy,$$

$$= -u(x,t) + \int_{-a(t)}^{a(t)} w(x-y)dy.$$
(4.9)

En utilisant l'équation (4.3), l'équation de l'évolution de la fonction u par rapport au temps devient :

$$\frac{\partial u}{\partial t}(x,t) = -u(x,t) + W(x+a(t)) - W(x-a(t)). \tag{4.10}$$

La dynamique des deux interfaces peut être décrite par l'équation implicite suivante :

$$u(\pm a(t), t) = \mu. \tag{4.11}$$

En dérivant l'équation (4.11) par rapport au temps, on a

$$\frac{\partial u}{\partial x}(a(t),t) \cdot a'(t) + \frac{\partial u}{\partial t}(a(t),t) = 0,$$

posons  $\alpha(t) := \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t)$ , alors nous obtenons

$$a'(t) = \frac{-\frac{\partial u}{\partial t}(a(t), t)}{\alpha(t)},\tag{4.12}$$

avec  $\alpha(t) \neq 0$ .

On remplaçant x par a(t) dans l'équation (4.10), on a

$$\frac{\partial u}{\partial t}(a(t),t) = -u(a(t),t) + W(2a(t)),$$
$$= -\mu + W(2a(t)).$$

En injectant ce dernier résultat dans l'équation (4.12), on a

$$a'(t) = \frac{\mu - W(2a(t))}{\alpha(t)},$$
 (4.13)

avec  $\alpha(t) \neq 0$ . Posons  $z(x,t) = \frac{\partial u}{\partial x}(x,t)$ , alors

$$\frac{\partial z}{\partial t}(x,t) = \frac{\partial}{\partial t}(\frac{\partial u}{\partial x}(x,t)),$$

en utilisant l'égalité de Schwarz

$$\frac{\partial z}{\partial t}(x,t) = \frac{\partial}{\partial x}(\frac{\partial u}{\partial t}(x,t)).$$

D'après l'équation (4.10),

$$\begin{array}{lcl} \partial_t z(x,t) & = & -\partial_x u(x,t) + \partial_x (W(x+a(t)) - W(x-a(t))), \\ & = & -z(x,t) + w(x+a(t)) - w(x-a(t)), \end{array}$$

donc, on a le problème suivant :

$$\begin{cases} \partial_{t}z(x,t) + z(x,t) = w(x + a(t)) - w(x - a(t)), & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\ z(x,0) = u'_{0}(x), & x \in \mathbb{R}. \end{cases}$$

Ce problème admet une solution de la forme

$$z(x,t) = u_0'(x)e^{-t} + \int_0^t e^{s-t}(w(x+a(s)) - w(x-a(s)))ds.$$

Sachant que  $\alpha(t) = \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t)$ , alors

$$\alpha(t) = z(a(t),t),$$
  
=  $u_0'(a(t))e^{-t} + \int_0^t e^{s-t}(w(a(t)+a(s)) - w(a(t)-a(s)))ds.$  (4.14)

Étudions le signe de la fonction  $\alpha$ .

La fonction a(t) est une fonction positive et w est une fonction décroissante, donc

$$w(a(t) + a(s)) \le w(a(t) - a(s)).$$

En utilisant la définition de  $u_0$  donnée par (4.7), si a(t)>0, alors  $u_0^{'}(a(t))<0$ . Donc  $\alpha(t)$  est une fonction strictement négative.

$$\alpha(t) < 0, \quad \forall t > 0.$$

## 4.2.2 Le comportement asymptotique de la solution

Dans cette partie, nous nous intéressons au comportement asymptotique de la solution u du problème (4.1).

Pour cela, nous rappelons que la fonction  $u_0$  vérifie les conditions 4.6 et 4.7 et nous supposons aussi (un choix naturel) que la fonction  $u_0$  intersecte  $\mu$ . Ceci génère une

région active notée [-l, l], où l = a(0).

Nous remarquons aussi que le problème (4.1) admet deux solutions constantes à savoir  $u \equiv 0$  et  $u \equiv 1$ .

La position de l par rapport à b donne les trois comportements de notre solution (propagation, extinction, stagnation). Nous avons le résultat suivant :

## Théorème 4.1

Supposons que  $u_0$  vérifie les conditions 4.6 et 4.7 et soit u la solution du problème (4.1). Alors, on distingue trois cas :

- (i) Si  $l > W^{-1}(\mu)/2 = b_0$ , alors  $u \longrightarrow 1$  uniformément et localement dans le compact  $K = [-k, k], \ k > 0$  quand  $t \longrightarrow \infty$ .
- (ii) Si  $l < W^{-1}(\mu)/2$ , alors  $u \longrightarrow 0$  uniformément dans  $\mathbb{R}$  quand  $t \longrightarrow \infty$ .
- (iii) Si  $l = W^{-1}(\mu)/2$ , alors  $u \longrightarrow U_b$  uniformément dans  $\mathbb{R}$  quand  $t \longrightarrow \infty$ .

#### Preuve

## 1. Propagation:

Ici, on est concerné par le cas (i).

Remarquons que l'équation différentielle (4.8) s'annule si et seulement si a(t) = a(0) = l, c-à-d :

$$a'(t) = 0 \Rightarrow W(2a(t)) = \mu,$$
  
 $\Rightarrow a(t) = W^{-1}(\mu)/2.$ 

De plus, si a'(t) = 0, alors a(t) = a(0) = 1.

Ainsi, a(t) = l = b.

Donc, si on prend  $l>W^{-1}(\mu)/2$ , c-à-d :  $a(t)>b=W^{-1}(\mu)/2$ , Sachant que  $\alpha(t)<0$ ,  $\forall\,t>0$ , on obtient

$$a'(t) > 0, \quad \forall t > 0.$$

Ainsi, en faisant tendre t vers plus l'infini, on a

$$\lim_{t\to\infty}a(t)=\infty.$$

Ceci veut dire que la région d'activation A(t) explose en temps infini, (voir la figure 4.4).

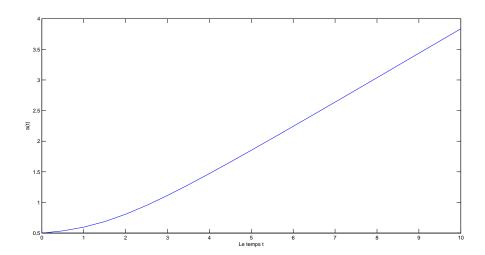


FIGURE 4.4 – Région active en absence de stimulus avec  $u_0(x) = w(x) = 0.5e^{-|x|}$  et  $\mu = 0.3$ .

Comme conséquence, et pour n'importe quel ensemble compact K=[-k,k] avec k>0 donné, quelque soit  $\epsilon>0$ , on peut trouver un  $t^*>0$  très grand tel que  $K\subset A(t^*)$ , et

$$|W(x+a(t^*))-W(x-a(t^*))-1|<\epsilon, \ \forall x\in K,$$

ceci est aussi vrai pour n'importe quel  $s \ge t^*$ , donc

$$|W(x+a(s)) - W(x-a(s)) - 1| < \epsilon, \ \forall x \in K.$$

La solution du problème (4.9) avec un point initial  $t_0 = t^*$  est donnée par :

$$u(x,t) = u(x,t^*)e^{t^*-t} + e^{-t}\int_{t^*}^t e^s(W(x+a(s)) - W(x-a(s)))ds.$$

Ceci implique que

$$|u(x,t)-1| = \left| (u(x,t^*)-1)e^{t^*-t} + e^{-t} \int_{t^*}^t e^s (W(x+a(s)) - W(x-a(s)) - 1) ds \right|.$$

La fonction u(x,t) est continue, donc  $|u(x,t^*)| \leq M$ ,  $\forall x \in K$ , ceci implique

$$|u(x,t)-1|\leq (1+M)e^{t^*-t}+\epsilon.$$

Ainsi, quand  $t \to +\infty$ , on a

$$\lim_{t\to\infty} |u(x,t)-1| = 0, \, \forall x\in K. \qquad \Box$$

D'où la propagation de l'intensité électrique, (voir la figure 4.5).

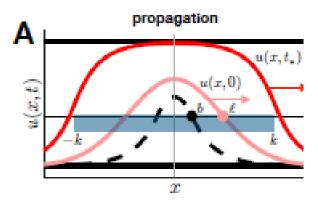


Figure 4.5 – Propagation de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]

## 2. Extinction:

Les mêmes arguments utilisés dans le premier cas impliquent que si l < b, alors

$$a(t) < b = W^{-1}(\mu)/2$$
.

donc on a :  $0 < a(t) < l \text{ pour } t \in (0, t_0)$ .

De plus, la fonction a est une fonction continue, ceci nous assure qu'il existe un  $t_0 > 0$  tel que  $a(t_0) = 0$ .

Notons aussi que pour  $t \in (0, t_0)$ , on a  $\alpha(t) < 0$ , et d'après l'équation (4.14), on obtient

$$\lim_{t \to t_0} \alpha(t) = u_0'(0)e^{-t_0} + \int_0^{t_0} e^{s-t_0} (w(a(s)) - w(-a(s))) \, ds,$$

on sait que  $u_0^{'}(0)=0$  et puisque w est paire, ceci implique que

$$\lim_{t\to t_0}\alpha(t)=0, \qquad t\in (0,t_0).$$

On remarque que si  $t > t_0$ , la région d'excitation est vide, i·e :  $A(t) = \emptyset$ , en injectant ce dernier résultat sur l'équation (4.9), on a

$$\partial_t u(x,t) = -u(x,t), \quad \forall t > t_0,$$

c'est une EDO que lorsqu'on l'intègre entre  $t_0$  et t, on a la solution suivante :

$$u(x,t) = e^{t_0 - t} u(x,t_0), \qquad \forall t > t_0,$$

en faisant tendre t<br/> vers plus l'infini, et en utilisant le faite que  $u(x,t_0)$  est bornée par  $\mu$ , on a

$$\lim_{t\to\infty}u(x,t)=0,\qquad\forall x\in\mathbb{R}.\qquad\Box$$

D'où l'extinction de la solution, (voir la figure 4.6).

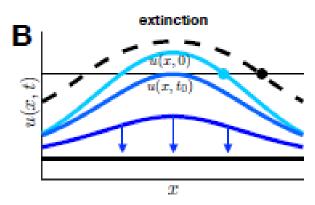


Figure 4.6 – Extinction de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]

## 3. Stagnation:

Dans cette partie, nous allons montrer que la stagnation de l'intensité électrique est vérifiée si et seulement si  $l = W^{-1}(\mu)/2$ . Dans ce cas a'(t) = 0,  $\forall t > 0$ , ceci implique que a(t) = l = b.

En injectant ce dernier résultat dans l'équation (4.14), on obtient

$$\alpha(t) = u_0'(l)e^{-t} + (1 - e^{-t})(w(2b) - w(0)) < 0, \forall t > 0,$$

en faisant tendre t vers plus l'infini, on a

$$\lim_{t\to\infty}\alpha(t)=w(2b)-w(0),\qquad \forall t>0.$$

Dans ce cas, A(t) = [-b, b], donc l'équation (4.9) devient

$$\partial_t u(x,t) = -u(x,t) + \int_{-b}^b w(x-y)dy, \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0,$$
  
=  $-u(x,t) + W(x+b) - W(x-b), \qquad x \in \mathbb{R}, t > 0.$ 

Cette équation admet comme solution

$$u(x,t) = W(x+b) - W(x-b) + e^{-t}|W(x+b) - W(x-b) - u_0(x)|, \qquad x \in \mathbb{R}, \ t > 0,$$

en faisant tendre t vers plus l'infini, on a

$$\lim_{t\to\infty} u(x,t) = W(x+b) - W(x-b), \qquad \forall x\in\mathbb{R}, \, t>0. \qquad \Box$$

Ce qui implique que la solution tend vers  $U_b$ , (voir la figure 4.7).

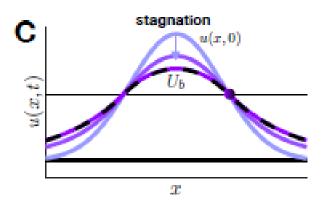


Figure 4.7 – Stagnation de l'intensité électrique en absence de stimulus. [12]

## Remarque 4.2

Le résultat du théorème 4.1 est très important du point de vue biologique puisqu'il explique le comportement de l'activité neuronale du cerveau sur une longue période.

# Analyse mathématique de la dynamique de l'activité neuronale en présence de stimulus

Dans ce chapitre, nous étudions l'impact du stimulus I(x,t) sur la dynamique de l'activité neuronale sur une longue période. Plus précisément, nous considérons le problème suivant :

$$\begin{cases}
\partial_{t}u(x,t) = -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x-y)H(u(y,t)-\mu)dy + I(x,t), & t > 0, x \in \mathbb{R}, \\
u(x,0) = u_{0}(x), & x \in \mathbb{R},
\end{cases}$$
(5.1)

où  $u_0(x)$ , w sont des fonctions données et  $\mu > 0$ .

La fonction I(x, t) représente l'entrée corticale de la position x à chaque instant t.

Pour simplifier notre étude, nous supposons que  $u_0(x)=0$ ,  $\forall x\in\mathbb{R}$ . (Cette condition a bien un sens biologique et mieux de supposer n'importe quelle fonction). Ainsi, les expériences sur le tissu cortical ont montré que souvent le stimulus prend la forme de  $I(x,t)=I(x)\chi_{[0,t_1]}$ , où  $t_1>0$  et  $\chi_{[0,t_1]}$  la fonction caractéristique donnée par

$$\chi_{[0,t_1]} = \begin{cases} 1, & \text{si} \quad t \in [0,t_1], \\ 0, & \text{si} \quad t > t_1. \end{cases}$$
 (5.2)

La fonction I(x) vérifie les propriétés suivantes :

- · I est positive, i·e : I(x) > 0,  $\forall x \in \mathbb{R}$ .
- · I est une fonction paire, i·e : I(-x) = I(x),  $\forall x \in \mathbb{R}$ .
- · Le maximum de la fonction I est atteint au point x = 0 vérifiant

$$\max_{x \in \mathbb{R}} I(x) = I(0) > \mu.$$

· On suppose aussi que I a la forme d'une bosse (voir la figure 5.1), i·e :

$$\begin{cases} I'(x) > 0, & \text{si} \quad x < 0, \\ I'(x) < 0, & \text{si} \quad x > 0. \end{cases}$$

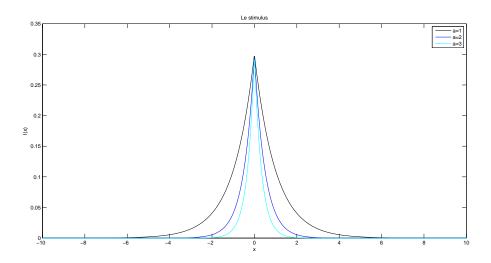


Figure 5.1 – Stimulus pour différentes valeurs de a,  $I_a(x) = 0.3e^{-a|x|}$ .

On remarque que si  $t > t_1$ , on revient au cas où on a pas de stimulus. Alors l'évolution de u entre 0 et  $t_1$  est donnée par le modèle suivant :

$$\begin{cases} \partial_t u(x,t) &= -u(x,t) + \int_{\mathbb{R}} w(x-y) H(u(y,t) - \mu) dy + I(x), & t \in [0,t_1], x \in \mathbb{R}, \\ u(x,0) &= u_0(x), & x \in \mathbb{R}. \end{cases}$$
(5.3)

## 5.1 Dynamique d'équilibre de la région active

Les définitions 4.1 et 4.2 (voir chapitre 4) restent vraies en ajoutant le stimulus I. Ainsi les solutions localisées du problème (5.1) de longueur b ont la forme suivante :

$$u(x) = \int_{-b}^{b} w(x - y) dy + I(x) := U_b(x), \qquad x \in \mathbb{R},$$

et en utilisant l'équation (4.3) du chapitre 4, on obtient l'état stationnaire, (voir la figure 5.2).

$$U_b(x) = W(x+b) - W(x-b) + I(x).$$
(5.4)

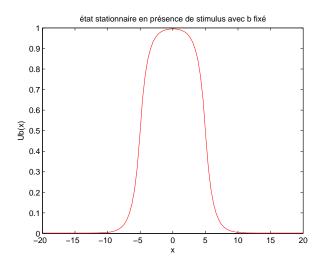


Figure 5.2 – L'état stationnaire en présence de stimulus avec  $w(x) = 0.5e^{-|x|}$ ,  $I(x) = 0.3e^{-|x|}$ , b = 5.

En remplaçant x par  $\pm b$  dans l'équation (5.4) et en utilisant le faite que la fonction W est impaire, on a

$$U_b(\pm b) = W(2b) + I(\pm b).$$

Or la fonction *I* est supposée paire, donc

$$U_b(\pm b) = W(2b) + I(b) := G(b) = \mu.$$
 (5.5)

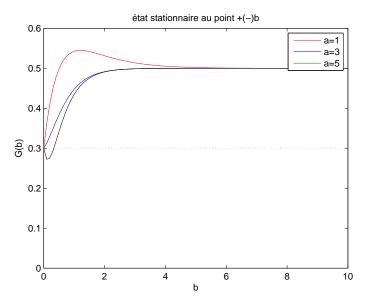


Figure 5.3 – L'état stationnaire en présence de stimulus au point b avec  $w(x) = 0.5e^{-|x|}$ ,  $I(x) = 0.3e^{-|x|}$  et  $\mu = 0.3$ .

Notons par  $b_0$  la longueur de la région d'activité hors équilibre et en absence de stimulus, alors  $b_0 = W^{-1}(\mu)/2$ .

L'équation (5.5) admet des solutions, si et seulement si  $b < W^{-1}(\mu)/2 = b_0$  (voir chapitre 4, section 1).

Puisque la fonction I est positive pour tout  $x \in \mathbb{R}$ , ceci implique que

$$W(2b) < W(2b) + I(b),$$

donc

$$W(2b) < \mu$$
,

alors

$$b < W^{-1}(\mu)/2 = b_0.$$

## 5.2 Dynamique hors équilibre de la région active

Nous commençons cette section par rappeler que le problème (5.1) admet bien une solution u (voir chapitre 3), notre objectif est d'étudier le comportement asymptotique de cette solution u, c-à-d un résultat équivalent au théorème 4.1 (cas où  $I \equiv 0$ ).

Avant, nous proposons de trouver le temps minimal  $t_0$  qui génère une région d'activité, c-à-d  $u(x,t_0)=\mu$ . Ainsi, pour  $t\leq t_0$  la région active est vide et on a le problème suivant :

$$\begin{cases}
\partial_t u(x,t) = -u(x,t) + I(x), & 0 < t \le t_1, x \in \mathbb{R}, \\
u(x,0) = 0,
\end{cases}$$
(5.6)

ce problème admet comme solution

$$u(x,t) = I(x)(1 - e^{-t}).$$
 (5.7)

Par hypothèse, on sait que le maximum de I est atteint au point x=0, donc le  $t_0$  peut être exprimé explicitement

$$\max_{x \in \mathbb{R}} u(x, t_0) = I(0)(1 - e^{-t_0}) = \mu.$$

Ce qui implique que

$$t_0 = \ln\left(\frac{I(0)}{I(0) - \mu}\right).$$

Nous remarquons que si  $t_1 < t_0$ , alors la région d'excitation est vide et I(x,t) = 0, alors le problème (5.1) devient

$$\begin{cases}
\partial_t u(x,t) &= -u(x,t), & t \in ]t_1,t_0], x \in \mathbb{R}, \\
u(x,t_1) &= u(t_1).
\end{cases}$$

En intégrant l'équation entre  $t_1$  et t, on a la solution suivante :

$$u(x,t) = u(t_1)e^{-(t-t_1)}.$$

D'après le chapitre 3, la fonction u est continue par rapport au temps t, en particulier, elle est continue en  $t=t_1$ .

L'équation (5.7) implique que

$$u(x,t) = I(x)(1 - e^{-t_1})e^{-(t-t_1)}.$$

Faisons tendre t vers plus l'infini, on a

$$\lim_{t\to\infty}u(x,t)=0$$

Nous nous intéressons par la suite au cas où  $t_1 > t_0$  correspondant au cas où l'ensemble  $A(t) \neq \emptyset$ .

Un premier résultat sur l'évolution de l'interface  $\{x \in \mathbb{R} / u(x,t) = \mu\}$  est donné par la proposition suivante :

## Proposition 5.1

L'évolution de la région active est gouvernée par l'équation différentielle suivante :

$$\begin{cases}
 a'(t) = \frac{\mu - W(2a(t)) - I(a(t))}{\alpha(t)}, & t \in ]t_0, t_1], \\
 a(t_0) = 0,
\end{cases}$$
(5.8)

avec  $\alpha(t) = \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t)$ .

#### **Preuve**

Si  $A(t) \neq \emptyset$  pour tout  $t > t_0$ , alors on a le problème suivant :

$$\begin{cases}
\partial_{t}u(x,t) = -u(x,t) + \int_{-a(t)}^{a(t)} w(x-y)dy + I(x), & t \in ]t_{0}, t_{1}], x \in \mathbb{R}, \\
u(x,t_{0}) = \mu, & x \in \mathbb{R}.
\end{cases} (5.9)$$

La dynamique des deux interfaces est décrite par l'équation implicite suivante :

$$u(\pm a(t), t) = \mu. \tag{5.10}$$

En dérivant l'équation (5.10) par rapport au temps, on a

$$\frac{\partial u}{\partial x}(a(t),t) \cdot a'(t) + \frac{\partial u}{\partial t}(a(t),t) = 0.$$

En posant  $\alpha(t) = \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t)$ , on a

$$\alpha(t) \cdot a'(t) + \frac{\partial u}{\partial t}(a(t), t) = 0.$$

Ceci implique que

$$a'(t) = \frac{-\frac{\partial u}{\partial t}(a(t), t)}{\alpha(t)},\tag{5.11}$$

avec  $\alpha(t) \neq 0$ .

On remplace x par a(t) dans l'équation (5.9), on a

$$\frac{\partial u}{\partial t}(a(t),t) = -u(a(t),t) + W(2a(t)) + I(a(t)),$$
$$= -\mu + W(2a(t)) + I(a(t)).$$

En injectant ce dernier dans l'équation (5.11), on a

$$a'(t) = \frac{\mu - W(2a(t)) - I(a(t))}{\alpha(t)},\tag{5.12}$$

avec  $\alpha(t) \neq 0$ .

Posons  $z(x,t) = \frac{\partial u}{\partial x}(x,t)$ .

$$\frac{\partial z}{\partial t}(x,t) = \frac{\partial}{\partial t}(\frac{\partial u}{\partial x}(x,t)),$$

en utilisant l'égalité de Schwarz

$$\frac{\partial z}{\partial t}(x,t) = \frac{\partial}{\partial x}(\frac{\partial u}{\partial t}(x,t)).$$

D'après l'équation (5.9)

$$\partial_t z(x,t) = -\partial_x u(x,t) + \partial_x (W(x+a(t)) - W(x-a(t)) + I(x)),$$
  
=  $-z(x,t) + w(x+a(t)) - w(x-a(t)) + I'(x).$ 

Donc, on a le problème suivant :

$$\begin{cases} \partial_t z(x,t) + z(x,t) = w(x+a(t)) - w(x-a(t)) + I'(x), & t \in ]t_0, t_1], x \in \mathbb{R}, \\ z(x,t_0) = 0, & x \in \mathbb{R}. \end{cases}$$
(5.13)

Ce problème admet comme solution

$$z(x,t) = \int_{t_0}^t e^{s-t}(w(x+a(s)) - w(x-a(s)) + I'(x))ds,$$

or

$$\alpha(t) = \frac{\partial u}{\partial x}(a(t), t),$$

donc

$$\alpha(t) = z(a(t),t),$$

$$= \int_{t_0}^t e^{s-t} (w(a(t) + a(s)) - w(a(t) - a(s)) + I'(a(t))) ds.$$
(5.14)

## Remarque 5.1

L'équation différentielle (5.8) est bien définie puisque la fonction  $\alpha(t)$  est intégrable au voisinage de  $t_0$ .

Plus précisément, les fonctions w et I sont continues, ceci implique que leur intégrale dans un domaine borné est fini, donc on peut trouver une constante c telle que l'équation (5.14) devient :

$$\alpha(t) \leq c|t-t_0|, \qquad c \in \mathbb{R},$$

or  $|t-t_0|\ll 1$ , donc on a l'inégalité suivante

$$\alpha(t) \le c\sqrt{|t-t_0|}, \qquad c \in \mathbb{R},$$

ceci implique que

$$\frac{-1}{\alpha(t)} \le \frac{-1}{c\sqrt{|t-t_0|}}, \qquad c \in \mathbb{R}.$$

Posons  $K = W(2a(t)) + I(a(t)) - \mu$ ,

alors K est une fonction positive par définition de la fonction I et W, ce qui implique

$$a'(t) \le \frac{-K}{c\sqrt{|t-t_0|}}, \qquad c \in \mathbb{R},$$

en intégrant les deux membres entre to et t, on a

$$\int_{t_0}^t a'(s)ds \leq \tilde{K} \int_{t_0}^t \frac{ds}{\sqrt{|t-t_0|}}, \qquad \tilde{K} \in \mathbb{R},$$

et on sait aussi que  $a(t_0) = 0$ , alors

$$a(t) \leq \tilde{\tilde{K}}\sqrt{|t-t_0|}, \qquad \tilde{\tilde{K}} \in \mathbb{R}.$$

Le résultat principal de ce chapitre est le théorème suivant qui concerne le comportement asymptotique de la solution dans le cas où le stimulus est donné par  $I(x,t)=I(x)\chi_{[0,t_1]}, \quad t_1>0, \, x\in\mathbb{R}.$ 

## Théorème 5.1

Si l'équation (5.5) ne possède pas de solutions et pour un  $t_1 > 0$ , on a  $a(t_1) > b_0$ , alors, on a un phénomène de propagation c-à-d

$$\lim_{t \to +\infty} u(x,t) = 1.$$

#### Preuve

Premièrement, nous remarquons que la démonstration est basée sur l'équation différentielle (5.8) de la proposition 5.1 (c-à-d elle dépend du comportement de la fonction a(t)). Pour cela, nous commençons par simplifier cette équation différentielle en utilisant le changement de variable suivant :

$$\tau = -\int_{t_0}^t \frac{ds}{\alpha(s)} := \tau(t).$$

En posant :  $\tau = f(t)$ , on a :  $t = f^{-1}(\tau)$ , et nous avons

$$a(t) = a(f^{-1}(\tau)) := \tilde{a}(\tau).$$

Ceci implique que

$$\frac{d\tilde{a}(\tau)}{d\tau} = \frac{da(t)}{dt} \frac{dt}{d\tau},$$

en utilisant l'équation (5.8), on obtient

$$\frac{d\tilde{a}(\tau)}{d\tau} = \frac{-1}{\alpha(t)}(W(2\tilde{a}(\tau)) + I(\tilde{a}(\tau)) - \mu)\frac{dt}{d\tau}.$$

Par définition de  $\tau$ ,  $\frac{d\tau}{dt} = \frac{-1}{\alpha(t)}$ , ce qui donne

$$\frac{dt}{d\tau} = -\alpha(t).$$

Ainsi,

$$\begin{cases}
\frac{d\tilde{a}(\tau)}{d\tau} = W(2\tilde{a}(\tau)) + I(\tilde{a}(\tau)) - \mu, & \tau > 0, \\
\tilde{a}(0) = 0.
\end{cases} (5.15)$$

Sachant que  $\alpha(t) < 0$  pour tout  $t > t_0$ , donc la fonction  $\tau$  est une fonction croissante par rapport à t.

Ainsi,

$$\begin{array}{rcl} \frac{d\tilde{a}(\tau(t_0))}{d\tau} & = & \frac{d\tilde{a}(0)}{d\tau}, \\ \\ & = & W(2\tilde{a}(0)) + I(\tilde{a}(0)) - \mu, \\ \\ & = & W(0) + I(0) - \mu, \\ \\ & = & I(0) - \mu. \end{array}$$

Par hypothèse  $I(0) > \mu$ , on a

$$\frac{d\tilde{a}(\tau(t_0))}{d\tau} > 0.$$

Ceci implique qu'on peut toujours trouver des  $\tau$  tels que :

$$\frac{d\tilde{a}(\tau(t))}{d\tau} > 0. \tag{5.16}$$

Pour démontrer le résultat de notre théorème, nous discutons tous les cas possibles.

**Premier cas :** " $\min_{x \in \mathbb{R}} G(x) \le \mu$ ".

Dans ce cas, l'équation (5.5) possède au moins une solution notée  $b_{min}$  vérifiant  $b_{min} < b_0$ .

Nous remarquons que  $\frac{d\tilde{a}}{d\tau}$  s'annule pour  $\tilde{a}=b_{min}$ , (rappelons que  $\frac{d\tilde{a}}{d\tau}(\tau)=G(\tilde{a}(\tau))-\mu)$ .

Puisque d'après (5.16),  $\frac{d\tilde{a}}{d\tau} > 0$  pour tout  $\tau < \tau_1 := \tau(t_1)$ , alors le point  $b_{min}$  est un maximum et on a

$$\tilde{a}(\tau) < b_{min} < b_0$$
.

Ainsi, en utilisant le changement de variable précédent, nous sommes dans les conditions du théorème 4.1, (ii) (voir la page 35) impliquant que

$$\lim_{t\to+\infty}u(x,t)=0,$$

d'où l'extinction de la solution.

**Deuxième cas :** " $\min_{x \in \mathbb{R}} G(x) > \mu$ , et  $\tau_1 \le \tau_c$ , avec  $\tau_1 = \tau(t_1)$  et  $\tau_c$  vérifie  $\tilde{a}(\tau_c) = b_0$ ".

Ici, l'équation (5.5) ne possède pas de solutions. Sachant (d'après l'équation différentielle (5.15)) que

$$\frac{d\tau}{d\tilde{a}} = \frac{1}{W(2\tilde{a}) + I(\tilde{a}) - \mu'}$$

alors, en intégrant terme à terme, nous avons

$$\int_{t_0}^{t_c} d\tau(t) = \int_0^{b_0} \frac{d\tilde{a}}{W(2\tilde{a}) - \mu + I(\tilde{a})},\tag{5.17}$$

où  $t_c$  vérifie  $\tau(t_c) = \tau_c$ . Ceci implique que

$$\int_0^{b_0} \frac{d\tilde{a}}{W(2\tilde{a}) - \mu + I(\tilde{a})} = -\int_{t_0}^{t_c} \frac{dt}{\alpha(t)} = \tau_c.$$

En utilisant le fait que  $\tau_1 \leq \tau_c$ , alors

$$-\int_{t_0}^{t_1} \frac{dt}{\alpha(t)} \leq -\int_{t_0}^{t_c} \frac{dt}{\alpha(t)},$$

qui implique encore que

$$\int_0^{b_1} \frac{d\tilde{a}}{W(2\tilde{a}) - \mu + I(\tilde{a})} \le \int_0^{b_0} \frac{d\tilde{a}}{W(2\tilde{a}) - \mu + I(\tilde{a})}.$$

Donc, pour le cas  $\tau_1 < \tau_c$ , on a  $b_1 < b_0$ , où  $b_1 = \tilde{a}(\tau_1)$ . Cette situation implique encore que

$$\lim_{t\to+\infty}u(x,t)=0,$$

puisque  $\tilde{a}(\tau_1) < b_0$ .

Ainsi, si  $\tau_1 = \tau_c$  alors  $\tilde{a}(\tau_1) = b_0$ .

Les mêmes arguments du théorème 4.1 impliquent la stagnation de la solution.

$$\lim_{t\to+\infty}u(x,t)=U_b(x),$$

avec  $U_b$  donnée par l'équation (5.4).

**Troisième cas :** " $\min_{x \in \mathbb{R}} G(x) > \mu$ , et  $\tau_1 > \tau_c$ ".

En utilisant l'égalité (5.17), nous remarquons que  $\tilde{a}(\tau_1)>b_0$ . Ceci génère une propagation, c-à-d

$$\lim_{t\to+\infty}u(x,t)=1.$$

(Voir chapitre 4 théorème 4.1 page 35).

# Conclusion

Dans ce mémoire, nous avons étudié le modèle construit par Amari, qui est basé sur d'autres modèles en dynamique de neurones et des données expérimentales obtenues par plusieurs biologistes.

L'étude principale effectuée durant ce travail est le comportement asymptotique de l'activité neuronale, nous envisageons d'enrichir cette étude en abordant la stabilité des équilibres constants et non-constants (bump solution), ainsi que l'existence de solutions périodiques et d'ondes progressives.

Pour la clarté de l'étude, nous avons choisi d'analyser un modèle pour un champ de neurone unidimensionnel, mais c'est intéressant de l'étudier pour des dimensions supérieures.

Le modèle présenté ne prend pas en compte la diffusion de l'intensité électrique dans l'espace, la présence de cette dernière complique énormément cette étude.

# **BIBLIOGRAPHIE**

- [1] L. Alecu, *Une approche neuro-dynamique de conception des processus d'auto-organisation*, Thèse de doctorat. Université Henri Poincaré-Nancy I, (2011).
- [2] S. Amari, Dynamics of pattern formation in lateral-inhibition type neural fields, *Biological cybernetics*, vol. 27, no 2, p. 77-87, (1977).
- [3] Anatomie d'un neurone:

  https://thanatofrance.wordpress.com/2015/08/15/
  le-systeme-nerveux-les-neurones/
- [4] A. Avez, Calcul différentiel, Masson, (1983).
- [5] S. Benzekry, Neural bubble dynamics in two dimensions, *Foundation Biol. cyb*, (2007).
- [6] H. Brezis, Théorie et application, Analyse fonctionnelle, (1983).
- [7] S. R. Y. Cajal, Estructura de los centros nerviosos de las aves, (1888).
- [8] Cerveau humain :

```
www.infosmaintenant.net/memoire-comment-memorise-t-on-les-choses/
```

- [9] B. C. De Vangel, *Modèles cellulaires de champs neuronaux dynamiques*, Thèse de doctorat. Université de Lorraine (Nancy), (2016).
- [10] Différentes phases du potentiel d'action :

```
http://tpesurletaser.e-monsite.com/pages/
le-potentiel-d-action.html
```

- [11] L. C. Evans, *Partial Differential Equation*, Graduate studies in Mathematics, Amer. Math. Soc, vol 19, (1998).
- [12] G. Faye, Z. P. Kilpatrick, Threshold of front propagation in neural fields: An interface dynamics approach, *SIAM Journal on Applied Mathematics*, vol. 78, no 5, p. 2575-2596, (2018).
- [13] L. Galvani, Commentary of the effects of electricity on muscular motion. Foley MG, translator, Norwalk, CT: Burndy Library, no 10, (1953).
- [14] L. Lapicque, Recherches quantitatives sur l'excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation, *Journal de Physiologie et de Pathologie Generalej*, vol. 9, p. 620-635, (1907).

- [15] R. Potthast, P. B. Graben, Existence and properties of solutions for neural field equations, *Mathematical Methods in the Applied Sciences*, vol. 33, no 8, p. 935-949, (2010).
- [16] J. G. Taylor, Introduction aux mathématiques des neurosciences, vol. 80, no 6, p. 393-409, (1999).
- [17] Transmission synaptique:
   http://opiaces-tpe.e-monsite.com/pages/
   morphine-et-heroine/mode-d-action.html
- [18] V. Volterra, Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Gauthier-Villars, (1931).
- [19] H. R. Wilson, J. D. Cowan, A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue, *Kybernetik*, vol. 13, no 2, p. 55-80, (1973).

#### Résumé

Nous nous intéressons dans ce mémoire à l'analyse mathématique de la dynamique de l'activité neuronale d'un modèle de population des neurones développé par Shun-ichi Amari.

Les principales questions abordées sont l'existence d'une solution pour le modèle et le comportement asymptotique de l'activité neuronale en absence de stimulus ensuite en présence de stimulus.

Nous donnerons ainsi des équations gouvernant l'évolution de la région active.

**Mots clés :** Équations du champ neural, discontinuité, seuil d'activation, région active, interface libre, solution localisée, stimulus.

#### **Abstract**

We are interested in the mathematical analysis of the dynamics of the neuronal activity of a neuron population model developed by Shun-ichi Amari.

The main questions are the existence of a solution and the asymptotic behavior of the neuronal activity in the presence and the absence of stimuli. We will thus give equations governing the evolution of the acive region.

**Keywords:** Neural field equations, discontinuity, propagation threshold, active region, free boundary, bump solution, stimuli.