



**HAL**  
open science

# Implémentation électronique d'un oscillateur non linéaire soumis au bruit : application à la modélisation du codage neuronal de l'information

Gaëtan Lassere

► **To cite this version:**

Gaëtan Lassere. Implémentation électronique d'un oscillateur non linéaire soumis au bruit : application à la modélisation du codage neuronal de l'information. Médecine humaine et pathologie. Université de Bourgogne, 2011. Français. NNT : 2011DIJOS031 . tel-00692347

**HAL Id: tel-00692347**

**<https://theses.hal.science/tel-00692347>**

Submitted on 30 Apr 2012

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Université de Bourgogne

U.F.R Sciences et Techniques  
Laboratoire L.E.2.I.

Année 2011

Numéro d'ordre :

Thèse soutenue le 16 Septembre 2011

pour obtenir le titre de

Docteur de l'Université de Bourgogne

Discipline : **Instrumentation et Informatique de l'Image**

Spécialité : **Electronique et Traitement du signal**

---

**Implémentation électronique d'un oscillateur non linéaire  
soumis au bruit :  
application à la modélisation du codage neuronal de l'information**

par

Gaëtan LASSERE

Commission d'examen :

A. FERRARI	Professeur à l'Université de Nice-Sophia Antipolis	Rapporteur
B. ROSSETTO	Professeur à l'Université du Sud Toulon Var	Rapporteur
J.M. BILBAULT	Professeur à l'Université de Bourgogne	Examinateur
K. TSE VE KOON	Maître de Conférences à l'Université de Lyon 1	Examinateur
P. MARQUIÉ	Professeur à l'Université de Bourgogne	Directeur de Thèse
S. MORFU	Maître de Conférences HDR à l'Université de Bourgogne	Co-directeur de Thèse

## Dédicace

À la mémoire de Gros Loup...

---

## Remerciement

J'ai réalisé cette thèse au sein du Laboratoire Le2i de Dijon dans un cadre et une ambiance propice à la bonne marche d'un travail de thèse. Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur P. Marquié et mon co-directeur S. Morfu pour toute leur attention. Je suis certain que la disponibilité dont ils ont fait preuve tout au long de la thèse a été un vecteur de réussite.

Je remercie également les membres du jury pour l'intérêt qu'ils ont bien voulu porter à ce travail: A. Ferrari, professeur à l'Université de Nice-Sophia Antipolis et B. Rossetto, professeur à l'Université du Sud Toulon Var qui m'ont fait l'honneur de rapporter mes travaux de thèse. Merci à messieurs J.M. Bilbault et K. Tse-Ve-Koon d'avoir accepté d'examiner mes travaux de thèse.

Je n'oublie pas non plus J. Parrot qui lors de son Projet de Fin d'Etude a fait un très bon travail qui déboucha sur la réalisation de la carte électronique par l'entremise de M. Rossé. Parallèlement à ma thèse, j'ai eu l'opportunité d'obtenir un poste de moniteur à l'école d'ingénieur ESIREM. Cela m'a permis de mieux appréhender le métier d'enseignant chercheur et je remercie l'administrateur de l'ESIREM G. Caboche pour m'avoir accueilli dans son équipe.

j'ai une pensée toute particulière pour les soutiens dont ont fait preuve mes proches, ma compagne V. Bonin, mes parents, mes sœurs, les Chasse ainsi que tous mes amis. Ils ont toujours été là dans les moments de doute ou simplement pour me faire décompresser. Pour finir, je remercie la providence d'avoir eu comme collègues des personnes aussi intéressantes: R.Vernay avec son besoin de tout contrôler, B. Bodo et sa gestion impressionnante de l'emploi du temps, B. Xu pour sa vision toute particulière du monde ainsi que tous ceux qui se sont succédés et qui se succèdent encore dans la petite salle G120: bonne chance à vous pour la suite.

## Résumé

Dans cette thèse, le comportement d'un modèle mathématique permettant de transcrire la dynamique neuronale est étudié : le système de FitzHugh-Nagumo. En particulier, nous nous intéressons au caractère aléatoire d'ouverture et de fermeture des canaux ioniques d'un neurone qui reçoit ou non un stimulus.

Ce caractère aléatoire de la dynamique neuronale est considéré, dans notre modèle, comme un bruit.

Dans un premier temps, le comportement du modèle de FitzHugh-Nagumo a été caractérisé au voisinage de la bifurcation d'Andronov-Hopf qui traduit la transition entre l'état d'activation et l'état de repos du neurone. Classiquement, un neurone positionné à l'état de repos ne produit aucun potentiel d'action. Cependant, il a été montré un phénomène pour lequel une quantité appropriée de bruit permet la production de potentiels d'action des plus réguliers : la résonance cohérente. Le deuxième effet observé lors de simulations numériques permet au neurone d'améliorer la détection et l'encodage d'un signal subliminal : il s'agit de la résonance stochastique.

De plus, cette thèse s'inscrit dans un contexte électronique puisqu'en plus de simuler numériquement le système de FitzHugh-Nagumo, les résultats de simulations ont également été confirmés en réalisant un circuit électronique. En effet, nous avons reproduit la dynamique non linéaire du système de FitzHugh-Nagumo à l'aide de ce circuit électronique. Cela a permis de mettre en évidence expérimentalement les deux phénomènes de résonance cohérente et de résonance stochastique pour lesquelles le bruit peut avoir une influence constructive sur le comportement de notre circuit électronique.

### Mots clés :

- Modèles neuronaux
- Système non linéaire de FitzHugh-Nagumo
- Bifurcation d'Andronov-Hopf
- Potentiels d'action et dynamique neuronale
- Phénomènes de résonance cohérente et résonance stochastique
- Influence constructive du bruit dans un circuit électronique non linéaire

---

## Abstract

We study the nonlinear FitzHugh-Nagumo model which describes the dynamics of excitable neural element. It is well known that this system exhibits three different possible responses. Indeed, the system can be mono-stable, oscillatory or bistable. In the oscillatory regime, the system periodically responds by generating action potential. By contrast, in the mono-stable state the system response remains constant after a transient. Under certain conditions, the system can undergo a bifurcation between the stable and the oscillatory regime via the so called Andronov-Hopf bifurcation.

In this Phd thesis, we consider the FitzHugh-Nagumo model in the stable state, that is set near the Andronov-Hopf bifurcation. Moreover, we take into account the contribution of noise which can induce two phenomena coherence resonance and stochastic resonance.

First, without external driving, we show the effect of coherence resonance since a critical noise level enhances the regularity of the system response.

Another numerical investigation reports how noise can allow to detect a subthreshold deterministic signal applied to the system. In this case, an appropriate amount of noise maximizes the signal to noise ratio revealing the stochastic resonance signature.

Besides this numerical studies, we have also built a non linear circuit simulating the FitzHugh-Nagumo model under the presence of noise. This circuit has allowed to confirm experimentally the numerical observation of stochastic resonance and coherence resonance. Therefore, this electronic circuit contributes a framework for further experimental investigation in the field of neural sciences to better understand the role of noise in neural encoding.

### Key Words :

- Neural model of FitzHugh-Nagumo
- Andronov-Hopf bifurcation
- Action potential
- Coherence resonance and stochastic resonance phenomenon
- Benefit of noise in nonlinear electronic circuit



# Table des matières

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>25</b>
<b>2</b>	<b>Présentation d'un oscillateur du type FitzHugh-Nagumo</b>	<b>29</b>
2.1	Un oscillateur particulier : le système de FitzHugh-Nagumo . . . . .	29
2.1.1	Réponse du système déterministe sans stimulus . . . . .	32
2.1.2	Réponse du système à une excitation sinusoïdale . . . . .	39
2.2	Réponse d'un oscillateur électronique du type FitzHugh-Nagumo . . . . .	46
2.2.1	Description du circuit . . . . .	47
2.2.2	Réponse du circuit électronique sans stimulus . . . . .	52
2.2.3	Réponse déterministe du circuit à une excitation sinusoïdale . . . . .	57
<b>3</b>	<b>Influence du bruit en l'absence de stimulus</b>	<b>63</b>
3.1	Mise en évidence de la résonance cohérente en simulation numérique . . . . .	64
3.2	Etude pratique de la résonance cohérente . . . . .	73
3.3	Le phénomène de résonance auto-induite ou une autre forme de résonance cohérente? . . . . .	78



3.4	Etude comparative des effets du bruit au voisinage de la bifurcation . . . . .	82
3.4.1	Lien existant entre les paramètres $A$ et $Z$ ajustant le seuil de la bifurcation d'Andronov-Hopf . . . . .	82
3.4.2	Comparaison de la réponse du système pour des bruits portant sur les paramètres $A$ et $Z$ . . . . .	85
3.5	Influence du bruit sur le seuil de la non linéarité . . . . .	85
3.5.1	Etude numérique . . . . .	86
3.5.2	Etude expérimentale . . . . .	91

#### **4 Influence du bruit sur la détection et l'encodage d'un signal sinusoïdal subliminal** **99**

4.1	Mise en évidence de la résonance stochastique à l'aide de simulations numériques	100
4.1.1	Etude de la résonance stochastique dans le système de FitzHugh-Nagumo	102
4.1.2	Etude en fonction de la fréquence d'excitation . . . . .	106
4.2	Etude de l'encodage d'un stimulus sinusoïdal par le système de FitzHugh-Nagumo . . . . .	108
4.2.1	Encodage d'un stimulus de fréquence égale à la fréquence propre du système de FitzHugh-Nagumo . . . . .	109
4.2.2	Encodage d'un stimulus de fréquence inférieure à la fréquence propre	111
4.2.3	Encodage d'un stimulus de fréquence multiple de la fréquence propre	113
4.2.4	Encodage d'un stimulus de fréquence non multiple de la fréquence propre	114
4.3	Etude pratique de la résonance stochastique . . . . .	116

---

4.3.1	Mise en évidence expérimentale de la résonance stochastique . . . . .	118
4.3.2	Etude en fonction de la fréquence d'excitation . . . . .	122
4.4	Encodage d'un stimulus sinusoïdal . . . . .	123
4.4.1	Encodage d'un stimulus de fréquence égale à la fréquence propre du circuit . . . . .	124
4.4.2	Encodage d'un stimulus de fréquence sous multiple de la fréquence propre . . . . .	126
4.4.3	Encodage d'un stimulus de fréquence multiple de la fréquence propre	128
4.4.4	Encodage d'un stimulus de fréquence non multiple de la fréquence propre	130
<b>5</b>	<b>Conclusion et perspectives</b>	<b>133</b>



# Table des figures

- 2.1 Nullclines du système d'équations (2.2) en trait plein ainsi que différentes trajectoires du plan de phase en pointillés pour les trois régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$  et  $\epsilon = 0.01$ . (a) Régime bistable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (2, -1)$ ; (b) régime excitable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -3)$  et (c) régime oscillant obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -1)$ . . . . . 32
- 2.2 Différentes formes d'ondes correspondant aux trois régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo pour la même condition initiale  $x(t=0)=0$ ,  $y(t=0)=0$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$  et  $\epsilon = 0.01$ . (a,d) Régime bistable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (2, -1)$ ; (b,e) régime excitable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -3)$  et (c,f) régime oscillant obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -1)$ . 34
- 2.3 Influence du paramètre  $\epsilon$  sur le plan de phase du système de FitzHugh-Nagumo. Les nullclines du système sont tracées en trait plein tandis que les trajectoires obtenues pour différentes conditions initiales sont représentées en pointillés. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $Z = -0.3$  et  $\gamma = 0.2444$ . Cas (a) :  $\epsilon = 0.01$  et cas (b) :  $\epsilon = 3.77$ . . . . . 36
- 2.4 Portrait de phase du système de FitzHugh-Nagumo avant (a) et après (b) la bifurcation d'Andronov-Hopf. (a) Régime excitable pour  $Z = -0.35$  inférieur au seuil  $Z_{inf}$ . (b) Régime oscillant pour  $Z = -0.3$  excédant la valeur critique  $Z_{inf}$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . 37

- 2.5 Évolution temporelle des variables rapide (a,d) et lente (b,e) et plans de phase associés (c,f) pour deux valeurs du paramètre  $Z$ :  $Z = -0.3$  (a,b,c) et  $Z = 0.66$  (d,e,f). Autres paramètres de la simulation:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Conditions initiales:  $x(t=0)=0$ ,  $y(t=0)=0$ . . . . . 38
- 2.6 Évolutions temporelles des signaux d'excitation en pointillés ainsi que des variables rapide (a,d) et lente (b,e) et les plans de phases correspondants (c,f) pour les deux fréquences du signal périodique:  $f=0.15$  (a,b,c) et  $f=0.3$  (d,e,f). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $B = 1$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . . . . . 40
- 2.7 Encodage d'un stimulus sinusoïdal d'amplitude  $B = 1$  en fonction de sa fréquence. Le paramètre  $D$  exprimé avec la relation (2.6) définit trois paliers pour lesquels le système oscille. Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $B = 1$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . . . . . 42
- 2.8 Diagramme d'encodage d'un stimulus sinusoïdal d'amplitude  $B$  et de fréquence  $f$ . Le rapport  $D = N/M$  est représenté en niveaux de gris en fonction de  $B$  et  $f$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . 43
- 2.9 Deux diagrammes d'encodage d'un stimulus sinusoïdal pour deux valeurs de  $E$ . Le rapport  $D = N/M$  est représenté en niveaux de gris en fonction de  $B$  et  $f$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Cas (a):  $E = -1.5$  et cas (b)  $E = -1$ . . . . . 44
- 2.10 Schéma synoptique de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo.  $C$  est un condensateur,  $L$  une self inductance,  $R$  et  $R_0$  deux résistances.  $Z$  est une source de tension continue et  $R_{NL}$  une résistance dont la caractéristique courant-tension est non linéaire. . . . . 48
- 2.11 Principe de construction de la résistance non linéaire  $R_{NL}$ . Le courant  $I_{NL}$  parcourt la résistance  $R_0$  qui reboucle l'entrée  $V$  et la sortie  $P(V)$  du générateur de tension polynômiale. . . . . 49

- 2.12 Le circuit électronique implémentant une résistance non linéaire dont la caractéristique courant-tension est représentée dans l'encadré en bas à droite. La caractéristique théorique est en trait plein, tandis que les données expérimentales sont représentées avec des croix. Valeurs des sources de tension et de la résistance  $R_0$ :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$  et  $R_0 = 1.31K\Omega$ . . . . . 50
- 2.13 Circuit complet modélisant un oscillateur non linéaire du type FitzHugh-Nagumo. Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$ :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 53
- 2.14 Schéma illustrant le principe de relevé des nullclines du système expérimental. Les trois branches en parallèle du circuit de la figure 2.13 sont remplacées par le générateur de rampe  $V(t_{exp})$ . . . . . 54
- 2.15 Fonctionnement du circuit en mode excitable. Chronogrammes des tensions  $V$  et  $X$  et plan de phase tracé par l'oscilloscope numérique LeCroy en mode XY. Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$ :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . 55
- 2.16 Fonctionnement du circuit en mode oscillant pour deux valeurs de la tension  $Z$ . Dans chaque cas, de haut en bas nullclines et chronogrammes de la variable rapide: Relevés (a) et (c):  $Z = -0.32V$ . Relevés (b) et (d):  $Z = 0.64V$ . Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$ :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . 56

- 2.17 Encodage par le circuit neuronal de deux signaux sinusoïdaux de fréquence différentes. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d) et lente (b,e), l'excitation sinusoïdale  $S(t_{exp})$  est reportée en pointillés. A droite, plans de phase correspondant (c,f). Les deux fréquences du signal sinusoïdal sont :  $f = 5KHz$  (a,b,c) et  $f = 10KHz$  (d,e,f). Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ ,  $B = 1V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 58
- 2.18 Diagramme d'encodage d'un signal sinusoïdal par le circuit électronique du type FitzHugh-Nagumo. Le rapport  $D$  défini par la relation (2.23) est représenté en niveaux de gris en fonction de l'amplitude  $B$  et de la fréquence  $f_{exp}$  du signal d'entrée. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 59
- 2.19 Courbes critiques expérimentales (+) et théoriques (pointillés) définissant les différents encodages possibles d'un stimulus sinusoïdal par un neurone du type FitzHugh-Nagumo. Pour effectuer une comparaison, les données expérimentales sont normalisées via le changement de fréquence (2.22). Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 60
- 2.20 Influence du paramètre  $E$  ajustant la bifurcation d'Andronov-Hopf sur l'encodage théorique et expérimental d'un stimulus sinusoïdal. Les courbes critiques expérimentales sont tracées avec des croix et comparées aux courbes théoriques représentées en pointillés. (a)  $E = -1.5V$  et (b)  $E = -1V$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 62

- 3.1 Évolution temporelle des variables lente (b,e,h) et rapide (a,d,g) du système d'équations (3.1) ainsi que les plans de phase correspondants (c,f,i) pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.08$  (a,b,c),  $\sigma = 0.4$  (d,e,f) et  $\sigma = 3$  (g,h,i). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ . . . . . 66
- 3.2 Autocorrélation de la réponse de la variable rapide du système d'équations (3.1) pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.08$  (a),  $\sigma = 0.4$  (b) et  $\sigma = 3$  (c). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ . . . . . 67
- 3.3 Temps de corrélation  $\tau_C$  du système d'équations (3.1) en fonction de l'écart type du bruit  $\sigma$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ . . . . . 68
- 3.4 Lois de probabilité du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues avec le système d'équations (3.1) pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.1$  (a),  $\sigma = 0.8$  (b) et  $\sigma = 3$  (c). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $E = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . . . . . 70
- 3.5 Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.1) en fonction de l'écart type du bruit. Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $E = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . . . 71
- 3.6 Evolution du rapport bruit sur signal  $R_P$  en fonction de l'écart type du bruit pour différentes valeurs de E. Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . . 72



- 3.7 Evolutions temporelles de la variable rapide (gauche) et plan de phase correspondant (droite) pour les trois valeurs de bruit suivantes : (a)  $\sigma = 0.055V_{RMS}$ , (b)  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  et (c)  $\sigma = 1.655V_{RMS}$ . Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 74
- 3.8 Autocorrélation normalisée de la variable rapide pour les trois valeurs de bruit suivantes : (a)  $\sigma = 0.055V_{RMS}$ , (b)  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  et (c)  $\sigma = 1.655V_{RMS}$ . Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $E = -0.35V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$  et  $C = 22nF$ . . . . . 75
- 3.9 Temps de corrélation pour différentes valeurs R.M.S. de bruit. Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 76
- 3.10 Coefficient de variation du temps entre deux potentiels d'actions consécutifs pour différentes valeurs R.M.S. de bruit. Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . Seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0.8$ . . . . . 77
- 3.11 Évolution temporelle des variables lente (b,e,h) et rapide (a,d,g) du système d'équations (3.10) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.1$  (a,b,c),  $\sigma = 0.8$  (d,e,f) et  $\sigma = 3$  (g,h,i). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $Z = -0.35$ . . . . . 80
- 3.12 Evolution du coefficient de variation en fonction de la valeur  $RMS$  de bruit  $\sigma$  selon que le bruit intervient dans la première (pointillés) ou la seconde équation (trait plein). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $Z = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . 81

3.13 (a) Translation verticale de la nullcline d'équation  $y = x/\gamma$  (représentée en pointillés) due à un paramètre  $A = -0.078$  non nul. Les nullclines définies par le système d'équations (3.12) sont représentées en trait plein. (b) Translation verticale de la nullcline d'équation  $y = f(x)$  (représentée en pointillés) due à un paramètre  $Z = -0.32$  non nul. Les nullclines définies par le système d'équations (3.13) sont représentées en trait plein. Paramètres du système:  $a = 2.03, b = -2.53, \gamma = 0.244$ . . . . . 83

3.14 Évolutions temporelles des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h) du système d'équations (3.8) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour les trois valeurs de bruits suivantes:  $\sigma = 0.1$  (a,b,c),  $\sigma = 0.8$  (d,e,f) et  $\sigma = 3$  (g,h,i). Paramètres du système:  $a = 2.03, b = -2.53, \epsilon = 3.77, \gamma = 0.244$  et  $A = -0.0854$ . . . . . 84

3.15 Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.8) en fonction de l'écart type du bruit. En trait plein:  $A = -0.0854$  et  $Z = 0$ ; avec des symboles (o):  $A = 0$  et  $Z = -0.35$ . Paramètres du système:  $a = 2.03, b = -2.53, \epsilon = 3.77, \gamma = 0.244$ , et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . . . . . 86

3.16 Les deux régimes de fonctionnement du système d'équations (3.13) en l'absence de bruit pour deux valeurs de  $b$  différentes: à gauche, régime stable pour  $b = -2.7$ , à droite, régime oscillant pour  $b = -2.5$ . De haut en bas, plans de phase (a,d) et évolutions temporelles des variables rapide (b,e) et lente (c,f). Paramètres du système:  $a = 2.03, E = -0.33, \epsilon = 3.77, \gamma = 0.244$  et  $\eta(t) = 0$ . 87

3.17 Évolutions temporelles des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h) du système d'équations (3.13) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.06$  (a,b,c),  $\sigma = 0.15$  (d,e,f) et  $\sigma = 0.5$  (g,h,i). Paramètres du système:  $a = 2.03, b = -2.7, E = -0.33, \epsilon = 3.77$  et  $\gamma = 0.244$ . . . . . 88

- 3.18 Temps de corrélation  $\tau_C$  du système d'équations (3.13) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois autocorrélations  $C_{xx}$  de la variable rapide obtenues pour les trois valeurs de bruits suivantes:  $\sigma = 0.06$  (a),  $\sigma = 0.15$  (b) et  $\sigma = 0.5$  (c). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.7$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$  et  $\gamma = 0.244$ . . . . . 90
- 3.19 Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.13) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois lois de probabilités du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.06$  (a),  $\sigma = 0.15$  (b) et  $\sigma = 0.5$  (c). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.7$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ . . . . . 90
- 3.20 Dispositif électronique pour l'étude des effets du bruit  $\eta$  sur le seuil de la non linéarité  $b$ .  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.7V$ ,  $E = -0.33V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$ ,  $C = 22nF$  et  $R = 320\Omega$ . . . . . 92
- 3.21 Évolutions temporelles des variables lente (b,e,h) et rapide (a,d,g) du circuit électronique (3.20) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour trois valeurs de bruit:  $\sigma = 0.046V_{RMS}$  (a,b,c),  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  (d,e,f) et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$  (g,h,i). Paramètres du dispositif expérimental:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 93
- 3.22 Temps de corrélation du système d'équations (3.14) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois autocorrélations de la variable rapide obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes:  $\sigma = 0.046V_{RMS}$  (a,b,c),  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  (d,e,f) et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$  (g,h,i). Paramètres du circuit:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.7V$ ,  $E = -0.33V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 94

3.23	Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.14) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois lois de probabilité du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes: $\sigma = 0.046V_{RMS}$ (a,b,c), $\sigma = 0.273V_{RMS}$ (d,e,f) et $\sigma = 1.465V_{RMS}$ (g,h,i). Paramètres du dispositif expérimental: $a = 2.03$ , $b = -2.53$ , $E = -0.35V$ , les paramètres $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ sont obtenus avec les valeurs de composants: $R_0 = 1.31K\Omega$ , $R = 320\Omega$ , $L = 10mH$ et $C = 22nF$ . Seuil de décision pour un potentiel d'action $V_{TH} = 0.8V$ . . . . .	95
3.24	Axone d'un nerf périodiquement enveloppé d'une gaine de myéline définissant ainsi les nœuds de Ranvier. . . . .	96
4.1	Illustration de la problématique abordée dans ce chapitre: le bruit peut-il faire passer le système du fonctionnement excitable au fonctionnement oscillant lorsque l'amplitude et la fréquence sont telles que le signal excitateur ne déclenche aucun potentiel d'action? Paramètres du système: $a = 2.03$ , $b = -2.53$ , $E = -1.3$ , $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ . . . . .	101
4.2	Influence du bruit sur la réponse du système de FitzHugh-Nagumo soumis à un stimulus sinusoïdal. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h). A droite, plans de phase correspondant (c,f,i). Cas (a,b,c) $\sigma = 0.06$ , cas (d,e,f) $\sigma = 0.25$ et cas (g,h,i) $\sigma = 1$ . Paramètres du système: $a = 2.03$ , $b = -2.53$ , $E = -1.3$ , $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude $B = 0.84$ et de fréquence $f = 0.15$ . . . . .	103
4.3	Spectre de puissance de la variable rapide $x$ pour trois amplitudes de bruit: Cas (a) $\sigma = 0.06$ , cas (b) $\sigma = 0.25$ et cas (c) $\sigma = 1$ . Paramètres du système: $a = 2.03$ , $b = -2.53$ , $E = -1.3$ , $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude $B = 0.84$ et de fréquence $f = 0.15$ . . . . .	104

- 4.4 Principe d'estimation du rapport signal sur bruit à partir du spectre de puissance de la variable rapide du système de FitzHugh-Nagumo. S représente la puissance du signal émergent du fond de bruit  $F_B$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ . La valeur efficace du bruit  $\sigma$  est 0.25. . . . . 105
- 4.5 Rapport signal sur bruit du système de FitzHugh-Nagumo évalué à l'aide de la variable rapide. La courbe (a) correspond au rapport signal sur bruit estimé à la fréquence fondamentale de la variable rapide tandis que la courbe (b) est obtenue à partir du second harmonique. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ . . . . . 106
- 4.6 Rapport signal sur bruit du système de FitzHugh-Nagumo pour quatre couples d'amplitude  $B$  et de fréquence  $f$  du stimulus sinusoïdal. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . . . . . 108
- 4.7 Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ . . . . . 110
- 4.8 Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est inférieure à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 1.02$  et de fréquence  $f = 0.1$ . . . . . 112

- 4.9 Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est le double de la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.71$  et de fréquence  $f = 0.3$ . . . . . 114
- 4.10 Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est supérieure à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.73$  et de fréquence  $f = 0.2$ . . . . . 115
- 4.11 Diagramme d'encodage d'un signal sinusoïdal réalisé par le circuit électronique du type FitzHugh-Nagumo. Le rapport  $D$  défini par la relation (2.23) est représenté en niveaux de gris en fonction de l'amplitude  $B$  et de la fréquence  $f_{exp}$  du signal d'entrée. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 117
- 4.12 Influence du bruit sur la réponse du circuit de FitzHugh-Nagumo soumis à un stimulus sinusoïdal. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h). A droite, plans de phase correspondants (c,f,i). Cas (a,b,c)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (d,e,f)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (g,h,i)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 119

- 4.13 Spectre de puissance de la variable rapide  $V$  pour trois amplitudes de bruit : cas (a)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (b)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (c)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 120
- 4.14 Rapport signal sur bruit du circuit évalué à partir de la variable rapide  $V$ . Pour la courbe (a), le rapport signal sur bruit est estimé à la fréquence fondamentale. La courbe (b) est calculée, quant à elle, à partir de la deuxième harmonique. Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 121
- 4.15 Rapport signal sur bruit du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo pour quatre couples des valeurs d'amplitudes  $B$  et de fréquence  $f_{exp}$  du stimulus sinusoïdal. Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 123
- 4.16 Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du circuit. Cas (a,b)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (e,f)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . . . . . 125

4.17	Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit $\sigma$ alors que la fréquence du stimulus est égale à la moitié de la fréquence propre du circuit. Cas (a,b) $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d) $\sigma = 0.273V_{RMS}$ et cas (e,f) $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes: $a = 2.03V$ , $b = -2.53V$ , $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude $B = 1.13V$ et de fréquence $f_{exp} = 2.5KHz$ . Les paramètres $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants: $R_0 = 1.31K\Omega$ , $R = 320\Omega$ , $L = 10mH$ et $C = 22nF$ . . . . .	127
4.18	Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit $\sigma$ alors que la fréquence du stimulus est égale au double de la fréquence propre du circuit. Cas (a,b) $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d) $\sigma = 0.273V_{RMS}$ et cas (e,f) $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes: $a = 2.03V$ , $b = -2.53V$ , $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude $B = 0.63V$ et de fréquence $f_{exp} = 10KHz$ . Les paramètres $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants: $R_0 = 1.31K\Omega$ , $R = 320\Omega$ , $L = 10mH$ et $C = 22nF$ . . . . .	129
4.19	Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit $\sigma$ . Cas (a,b) $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d) $\sigma = 0.273V_{RMS}$ et cas (e,f) $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes: $a = 2.03V$ , $b = -2.53V$ , $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude $B = 0.69V$ et de fréquence $f_{exp} = 8.5KHz$ . Les paramètres $\gamma = 0.244$ et $\epsilon = 3.77$ de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants: $R_0 = 1.31K\Omega$ , $R = 320\Omega$ , $L = 10mH$ et $C = 22nF$ . . . . .	130
5.1	Vue de dessus de la carte électronique. . . . .	138
5.2	Schéma électrique du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo réalisé sous le logiciel Kicad. . . . .	140
5.3	Présentation du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo dans le cadre de l'Experimentarium sous le marché couvert de Dijon. . . . .	141





# Chapitre 1

## Introduction

Il existe un certain nombre de phénomènes qui sont modélisés par des équations différentielles non linéaires. La dynamique de la surface des océans [1], la propagation d'impulsions dans les fibres optiques via le concept de soliton [2], l'ondulation des feuilles sous le vent ou encore la propagation des dislocations dans les réseaux cristallins [3] en sont quelques exemples.

Ainsi les équations différentielles qui rendent compte de ces phénomènes couvrent différents champs disciplinaires tels que la physique, la chimie et la biologie. Dans ce dernier domaine, les systèmes obéissant à des équations de type réaction-diffusion occupent une place particulière puisqu'ils permettent notamment de modéliser la communication neuronale ainsi que l'excitabilité des tissus cardiaques.

C'est la raison pour laquelle ces systèmes sont toujours largement étudiés tant sur les aspects théoriques [4], numériques [5] ou expérimentaux [6]. Ainsi, des dispositifs expérimentaux basés sur la dynamique de réactions chimiques [7, 8], de systèmes optique [9] et de circuits électronique ont été développés [10, 11]. En particulier, on peut citer les études de Kuhnert et co-auteurs qui utilisent la réaction chimique de Belousov-Zhabotinsky pour effectuer du traitement d'image. Dans leurs publications, ils tirent profit de la non linéarité inhérente à cette réaction chimique photosensible de Belousov-Zhabotinsky afin d'effectuer une détection de contours d'une image projetée sur un milieu photosensible [12, 13]. Ce procédé de traitement d'image est assez non conventionnel puisqu'il permet d'utiliser une réaction chimique comme

processeur de traitement. Adamatzky et De Lacy Costello ont poursuivi les recherches dans ce domaine du calcul non conventionnel en démontrant la possibilité d'utiliser un processus de réaction-diffusion chimique qui implémente une simple porte logique [14].

La ligne électrique de transmission, développé par Nagumo et co-auteurs, permet également de mettre en évidence expérimentalement une dynamique non linéaire. En effet, en utilisant l'effet tunnel des diodes, ils ont pu simuler la propagation de l'influx nerveux le long d'un axone [15].

En ce qui concerne les système neuronaux, le premier modèle décrivant les échanges ioniques au niveau de la membrane du neurone fut introduit par Hodgking et Huxley, ce qui leur a valu le prix Nobel de médecine et de physiologie en 1963 [16]. Par la suite, d'autres modèles ont été proposés tels que celui de FitzHugh-Nagumo [15, 17–19] ou plus récemment ceux de Morris-Lecar [20] et de Hindmarsh-Rose [21] pour n'en citer que trois. Le modèle de FitzHugh-Nagumo, version simplifiée de celui de décrivant l'oscillateur de Bonhoeffer-Vander Pol, est sans conteste le système le plus étudié tant sur les aspects théoriques [22–24], numériques [25–27] et expérimentaux [28].

Parallèlement, ces trois dernières décennies il a pu être mis en évidence que le bruit pouvait avoir un effet bénéfique dans les systèmes non linéaires via les phénomènes de résonance cohérente [29] et de résonance stochastique [30–32].

La résonance cohérente apparaît lorsque la régularité de la réponse d'un système non linéaire en l'absence de signal excitateur est améliorée par l'ajout d'une quantité optimum de bruit. Une mesure de la cohérence de la réponse du système, telle que le temps de corrélation, présente une résonance pour une valeur particulière de bruit [29, 33–35].

Si la résonance cohérente est observé dans un système non linéaire en présence exclusive de bruit, ce n'est pas le cas du phénomène de résonance stochastique puisqu'il est alors nécessaire d'exciter le système non linéaire par un signal d'information. Ce dernier doit être considéré comme subliminal, c'est-à-dire non décelable par le système en l'absence de bruit. La résonance stochastique fait donc intervenir un signal d'information, périodique ou non et un signal aléatoire, appelé bruit, caractérisé par sa fonction de répartition et qui peut être additif [36] ou multiplicatif [37], coloré [38] ou blanc [39]. L'addition ou la multiplication de

ces deux protagonistes est alors soumise à la décision d'un système non linéaire qui a été longtemps constitué d'un seul élément comme c'est le cas pour les systèmes électroniques du type trigger [40–43]. En sortie, on réalise une mesure de performance dont la plus couramment utilisée est le rapport signal sur bruit (S.N.R. en anglais). D'autres mesures peuvent être envisagées, selon le type de signaux cohérents traités, tels que le rapport du S.N.R. de sortie et d'entrée [44] ou une corrélation entrée-sortie, plus adaptée aux signaux aperiodiques [45]. On parle de résonance stochastique lorsque cette mesure de performance du système présente un extremum pour une valeur optimum de bruit. Le terme de résonance a été attribué par analogie avec la résonance du facteur de qualité d'un circuit bouchon.

Ces deux phénomènes ont été mis en évidence expérimentalement dans de nombreux domaines parmi lesquels la climatologie [30, 46, 47], la mécanique [31, 48], l'optique [49–51], la neurobiologie [52], les communications numériques [53, 54], ou encore la chimie [55]. En électronique, les effets bénéfiques du bruit ont été quantifiés en utilisant le circuit de Chua [56], le triggers de Schmitt [40, 57] ou encore des circuits basés sur les semiconducteurs [27, 50].

Les travaux présentés dans ce manuscrit de thèse portent sur le développement d'un circuit électronique permettant d'étudier expérimentalement le système de FitzHugh-Nagumo en présence de bruit. Ce système, depuis son introduction par FitzHugh dans sa version déterministe, fait l'objet d'un regain d'intérêt dès lors que la contribution du bruit est considérée [5, 6, 10, 28, 29, 32, 35, 58–61].

Ce manuscrit se décompose en trois parties pour lesquelles une étude numérique précède l'étude expérimentale. Les investigations numériques permettent ainsi d'expliquer le comportement du système de FitzHugh-Nagumo pour différents stimuli. De plus, l'étude numérique est un pré-requis à l'étude expérimentale afin de déterminer la valeur des paramètres.

Dans le premier chapitre, l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo est analysé en régime déterministe, c'est-à-dire sans la contribution du bruit. Sa réponse pouvant prendre trois formes distinctes (excitable, bistable ou oscillant), les conditions d'obtention de l'un ou l'autre des états sont détaillées.

Le circuit électronique est également introduit dans ce chapitre ainsi que les détails de son

développement. Ensuite, le comportement du circuit est comparé aux résultats issus des simulations numériques.

Le second chapitre traite de l'effet bénéfique du bruit sur le système de FitzHugh-Nagumo sans signal excitateur. Les simulations numériques ainsi que le circuit électronique permettent d'observer le phénomène de résonance cohérente. De plus, un autre phénomène introduit très récemment sous le terme résonance auto-induite est analysé dans ce chapitre. Cet effet étant très proche de la résonance cohérente, il sont tout les deux comparés via les simulations numériques et le circuit électronique.

Le troisième et dernier chapitre de cette thèse se focalise sur le phénomène de résonance stochastique. Le système de FitzHugh-Nagumo est alors excité par un signal subliminal et il est mesuré si le bruit peut permettre la détection de ce stimulus. La réponse est marquée par l'empreinte du signal c'est pourquoi les caractéristiques du stimulus sont modifiées afin de comprendre l'influence de chaque paramètre sur la réponse. Cela conduit à explorer l'encodage réalisé par le système de FitzHugh-Nagumo.

Comme précédemment, les simulations sont complétées par une étude expérimentale.

Pour finir, ce manuscrit termine en présentant une conclusion et plusieurs perspectives que les travaux permettent d'envisager.

## Chapitre 2

# Présentation d'un oscillateur du type FitzHugh-Nagumo

Parmi les différents modèles de systèmes excitables, cette thèse est dévolue à l'étude d'un oscillateur du type FitzHugh-Nagumo. Malgré la simplicité des équations de ce modèle, celui-ci permet une bonne interprétation des mécanismes de réaction-diffusion observés dans de nombreux systèmes naturels.

Alors que les chapitres suivants auront pour but de montrer les effets du bruit sur ce type d'oscillateur, le premier chapitre de cette thèse s'ouvre sur le fonctionnement de ce système de FitzHugh-Nagumo sans bruit, c'est-à-dire en régime déterministe.

### 2.1 Un oscillateur particulier : le système de FitzHugh-Nagumo

Le système de FitzHugh-Nagumo dérive du modèle plus complet de Bonhœffer-Van der Pol. En effet, ce dernier est un système non linéaire gouverné par des équations différentielles du second ordre. Développé de 1920 à 1928 par les deux chercheurs [62–69], ce modèle devient rapidement une référence pour décrire le comportement des milieux excitables et plus particulièrement pour expliquer la dynamique des systèmes neuronaux. Le système de

deux équations couplées, proposé par Bonhoeffer-Van der Pol, est le suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dX}{dT} &= C(F(X) + Y + Z) \\ \frac{dY}{dT} &= \frac{X + BY - A}{C}.\end{aligned}\tag{2.1}$$

Cet oscillateur modélise le milieu excitable par les variations de  $X$  et  $Y$  au cours du temps  $T$ . L'écart d'échelle de temps entre les deux équations est régi par la constante  $C$  tandis que  $F(X)$  est une fonction non linéaire.

Dans cette thèse, le paramètre  $B$  est considéré comme une constante, tandis que les paramètres  $A$  et  $Z$  constitueront les entrées du système qui pourront soit être constantes, soit varier au cours du temps.

Les réalisations pratiques, présentées dans la suite de ce manuscrit, ont amené à considérer le système d'équations suivant :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x) - y + Z \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y - A).\end{aligned}\tag{2.2}$$

Ce système correspond au modèle de FitzHugh-Nagumo avec comme particularité de ne pas négliger le paramètre  $\gamma$  qui est peu pris en compte dans la littérature.

De plus, ce système peut se mettre sous la forme des équations (2.1) proposées par Bonhoeffer-Van der Pol moyennant le changement de variables suivant soit effectué :

$$x = X, \quad y = -Y, \quad t = T \times C, \quad \epsilon = \frac{1}{C^2}, \quad \gamma = B.$$

Le système d'équations de FitzHugh-Nagumo étant approprié pour rendre compte de la dynamique des neurones, le paragraphe suivant détaille les grandeurs du système en précisant les implications biologiques de chacune.

Tout d'abord, la variable  $x(t)$  qui est appelée variable rapide du système FitzHugh-Nagumo (2.2) représente le potentiel de la membrane plasmique d'un neurone. Lors de la communication neuronale, l'évolution de la polarisation de cette membrane se fait en prenant la forme de potentiels d'actions.

Le degré de polarisation de cette membrane est modulable par les neurotransmetteurs. Il y a plusieurs échanges ioniques au niveau de ces neurotransmetteurs notamment des ions Sodium, Potassium, Chlorure et Calcium. Ce sont les échanges des ions Potassium qui sont

pris en compte avec la variable  $y(t)$  qui est aussi appelée variable “lente” [70].

La non linéarité de la dynamique neuronale est modélisée par la fonction cubique  $f(x)$ . Dans cette thèse, elle est définie de façon à présenter une racine fixe 0 et deux racines ajustables  $a$  et  $b$ . Ainsi, la fonction non linéaire s’exprime sous la forme cubique :

$$f(x) = -x(x - a)(x - b). \quad (2.3)$$

Dans la littérature, les travaux effectués sur ce modèle utilisent souvent le polynôme  $f(x) = x - \frac{x^3}{3}$  dont les racines  $-\sqrt{3}$  et  $\sqrt{3}$  sont symétriques par rapport à la racine 0. Dans cette thèse, les racines  $a$  et  $b$  sont ajustables afin d’induire une dissymétrie qui permet à la variable rapide  $x(t)$  de prendre une forme d’onde plus proche de celle observée dans le modèle physiologique, c’est-à-dire une forme de type potentiel d’action [71].

Les autres paramètres du système n’ont pas de correspondance directe avec des grandeurs biologiques. Néanmoins, ces paramètres sont introduits par FitzHugh et Nagumo pour décrire qualitativement le phénomène de la dynamique neuronale qui est très complexe :

- la constante  $\epsilon$  règle l’écart d’échelles de temps entre les deux équations.
- la constante  $\gamma$  ajuste le poids de la variable lente  $y$  par rapport à la variable rapide  $x$ .
- les paramètres  $A$  et  $Z$  sont les entrées du système et définissent les conditions d’activation du neurone.

Dans ce chapitre, deux cas de figure sont envisagés. Dans un premier temps, en l’absence de stimuli, ces entrées pourront être considérées comme constantes. Au contraire, lorsque le neurone sera soumis à un stimulus déterministe, les entrées  $A$  et  $Z$  pourront fluctuer au cours du temps.

Il est à noter que, dans les chapitres suivants, la contribution du bruit sur ces entrées sera également prise en considération.



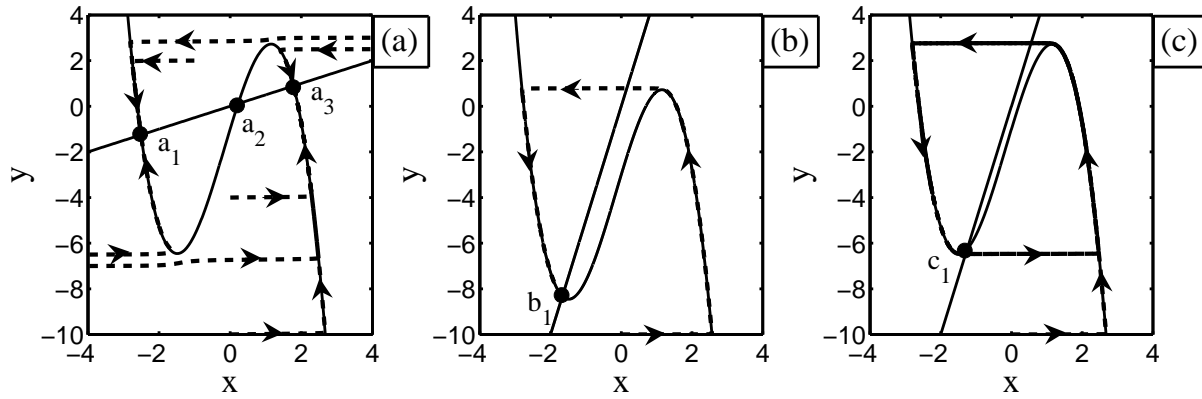


FIG. 2.1 – Nullclines du système d'équations (2.2) en trait plein ainsi que différentes trajectoires du plan de phase en pointillés pour les trois régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$  et  $\epsilon = 0.01$ . (a) Régime bistable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (2, -1)$ ; (b) régime excitable obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -3)$  et (c) régime oscillant obtenu pour  $(\gamma, Z) = (0.2, -1)$ .

### 2.1.1 Réponse du système déterministe sans stimulus

#### Les différents régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo

En l'absence de stimuli, c'est-à-dire lorsque les entrées  $A$  et  $Z$  sont constantes, la réponse du système de FitzHugh-Nagumo comporte trois régimes de fonctionnement distincts qui peuvent être déterminés graphiquement en traçant les nullclines. Ces dernières sont obtenues en annulant les dérivées du système d'équations (2.2), ce qui permet d'obtenir leurs équations sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}
 y &= f(x) + Z : \text{pour la x-nullcline obtenue en annulant la dérivée de } x. \\
 y &= \frac{x - A}{\gamma} : \text{pour la y-nullcline obtenue en annulant la dérivée de } y.
 \end{aligned} \tag{2.4}$$

La première équation définit la x-nullcline qui correspond à une cubique généralement avec deux extrema, tandis que la deuxième équation est une droite, appelée y-nullcline. Elles peuvent être toutes les deux translatées verticalement en agissant sur les variables  $Z$  et  $A$ , ce qui ajuste leurs intersections.

A titre d'exemple, les deux nullclines du système d'équations (2.4) sont représentées sur la

figure 2.1 dans le cas où les racines  $a$  et  $b$  de la fonction cubique  $f(x)$  sont fixées respectivement à 2.03 et  $-2.53$ . Tout comme dans plusieurs articles [29, 72], le paramètre  $\epsilon$  est réglé à 0.01, tandis que la nullcline droite ne subira aucun décalage en imposant  $A = 0$ .

De plus, trois couples de valeurs de  $\gamma$  et  $Z$  sont choisis pour que les intersections des nullclines correspondent aux trois régimes de fonctionnement possibles du système de FitzHugh-Nagumo, c'est-à-dire les régimes bistable, excitable et oscillant.

Le plan de phase étant le tracé de la variable  $y(t)$  en fonction de  $x(t)$ , il permet de caractériser le fonctionnement du système et de décrire ses attracteurs en analysant les trajectoires obtenues pour différentes conditions initiales. Les trajectoires sont reportées en pointillés sur la figure 2.1 pour chacun des trois couples  $(\gamma, Z)$  considérés. Pour ce faire, le système d'équations est simulé avec un algorithme de Runge Kutta d'ordre quatre.

L'intersection entre les deux nullclines ainsi que les trajectoires obtenues pour différentes conditions initiales permettent d'illustrer le comportement du système pour les trois régimes de fonctionnement suivants :

- Sur la figure 2.1(a), les nullclines ont trois points d'intersection. Le point central  $a_2$  est considéré comme un point instable tandis que les deux autres points  $a_1$  et  $a_3$  sont stables. En effet, les trajectoires du plan de phase se dirigent vers l'un ou l'autre des deux points stables selon la valeur de la condition initiale. Ce régime de fonctionnement est appelé bistable en raison des deux points d'attractions  $a_1$  et  $a_3$  du système.
- La figure 2.1(b) ne compte qu'une seule intersection  $b_1$  entre les nullclines et ce point d'intersection ne se trouve pas entre les deux extrema de la cubique, ce qui définit un seul point stable vers lequel évolue le système. Le régime du système est qualifié d'excitable.
- Sur la figure 2.1(c), la nullcline droite intersecte la nullcline cubique entre ses deux extrema en un seul point  $c_1$  qui est instable [29]. Les trajectoires montrent l'existence d'un régime de fonctionnement avec cycles périodiques. Le système oscille continuellement : il est en mode oscillant.

Pour les trois régimes de fonctionnement, il est remarquable que les trajectoires du plan de phase convergent vers les deux branches extrêmes de la nullcline cubique qui constitue ainsi une courbe d'attraction.

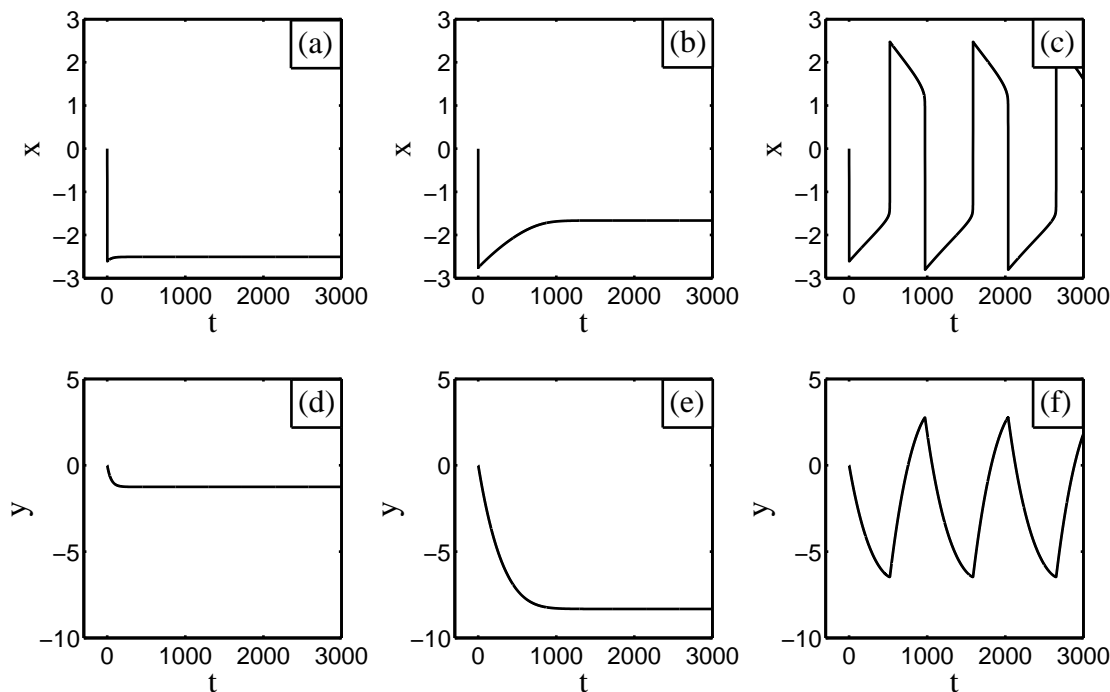


FIG. 2.2 – Différentes formes d'ondes correspondant aux trois régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo pour la même condition initiale  $x(t=0)=0$ ,  $y(t=0)=0$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$  et  $\epsilon = 0.01$ . (a,d) Régime bistable obtenu pour  $(\gamma, Z)=(2, -1)$ ; (b,e) régime excitable obtenu pour  $(\gamma, Z)=(0.2, -3)$  et (c,f) régime oscillant obtenu pour  $(\gamma, Z)=(0.2, -1)$ .

Le plan de phase permet d'avoir une vision synthétique de l'évolution des variables  $x$  et  $y$ . En ce qui concerne leurs évolutions temporelles, la figure 2.2 rassemble les profils d'ondes caractéristiques de chacun des trois régimes de fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo.

Dans le cas bistable, la condition initiale  $x = 0$ ,  $y = 0$  à l'instant  $t = 0$  permet au système d'évoluer vers le point stable  $a_1$  de coordonnées  $(-2.51, -1.25)$ . Ainsi, après un régime transitoire, la variable rapide se stabilise vers la valeur  $-2.51$ , tandis que la variable lente évolue vers  $-1.25$ . Le même phénomène est observable dans le cas excitable sauf que la condition initiale évolue vers le point stable  $b_1$  de coordonnées  $(-1.66, -8.32)$ , ce qui donne les profils d'ondes des figures 2.2(b) et (e). Enfin, sur la figure 2.2(c), les variations de  $x$  dénotent un comportement périodique avec une croissance et une décroissance très rapide des fronts montants et descendants du profil d'onde. Cette forme d'onde caractéristique est couramment

appelée potentiel d'action ou encore "spike" dans la littérature anglo-saxonne. La variable lente  $y$ , quant-à-elle, oscille avec le même période que la variable rapide mais sans front raide, comme présenté à la figure 2.2(f).

Il est possible de passer du mode excitable au mode oscillant en agissant uniquement sur certains paramètres du système comme par exemple  $Z$ ,  $A$  ou  $b$ . La transition entre ces deux régimes de fonctionnement porte le nom de bifurcation d'Andronov-Hopf. C'est l'étude des effets du bruit au voisinage de cette bifurcation, c'est-à-dire sur les paramètres  $Z$ ,  $A$  et  $b$ , qui fait l'objet de cette thèse. Cependant, il reste à comprendre l'influence du paramètre  $\epsilon$  sur le comportement du système. Le paragraphe qui suit va permettre de justifier la valeur de  $\epsilon$  retenue au cours de cette thèse.

### Choix de l'écart d'échelle de temps $\epsilon$

Dans un premier temps, il est important de souligner que la littérature néglige couramment le paramètre  $\gamma$ . Dans cette thèse la simplification n'a pas été effectuée ce qui permet au système d'équations utilisées d'approcher le modèle générique de Bonhoeffer-Van der Pol. Ainsi, la constante  $\gamma$  est fixée à 0.244 ce qui agit sur la pente de la  $y$ -nullcline et permettra d'accorder les simulations numériques et les manipulations qui seront effectuées.

Dans ce paragraphe, l'utilisation du plan de phase va permettre de caractériser les effets du paramètre  $\epsilon$  sur la réponse du système de FitzHugh-Nagumo lorsque ce dernier est en régime oscillant.

Le système d'équations (2.2) a été simulé numériquement afin d'établir les trajectoires du plan de phase résultant de différentes conditions initiales.

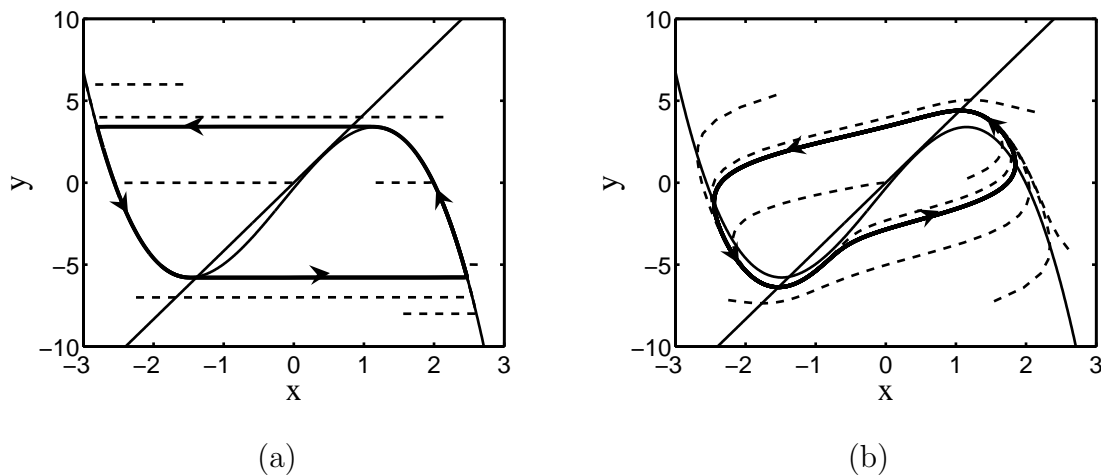


FIG. 2.3 – Influence du paramètre  $\epsilon$  sur le plan de phase du système de FitzHugh-Nagumo. Les nullclines du système sont tracées en trait plein tandis que les trajectoires obtenues pour différentes conditions initiales sont représentées en pointillés. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $Z = -0.3$  et  $\gamma = 0.2444$ . Cas (a) :  $\epsilon = 0.01$  et cas (b) :  $\epsilon = 3.77$ .

Deux valeurs de  $\epsilon$  choisies avec des ordres de grandeur complètement différents ont permis d'obtenir les plans de phase de la figure 2.3 qui sont complétés avec les nullclines du système. Cette étude numérique a permis de montrer que :

- Si  $\epsilon$  est faible, comme c'est le cas sur la figure 2.2(a) pour la valeur 0.01, l'influence de la nullcline cubique sur l'attraction du système est la plus prononcée puisque le cycle périodique est confondu par endroits avec les deux branches extrêmes de la nullcline cubique. De plus, les trajectoires sont très rectilignes ce qui traduit la faible influence de la variable lente lors de la production des fronts montant et descendant des potentiels d'actions observés à la figure 2.2(c).
- Au contraire, si la constante  $\epsilon$  est importante, les trajectoires du plan de phase sont plutôt curvilignes et ne suivent plus directement la nullcline cubique. La forme curviligne du cycle périodique est plus proche de la dynamique biologique des neurones modélisés par le système, c'est pourquoi la valeur  $\epsilon = 3.77$  est retenue dans la suite de manuscrit. En effet, c'est également la valeur qui sera fixée pour le dispositif électronique.

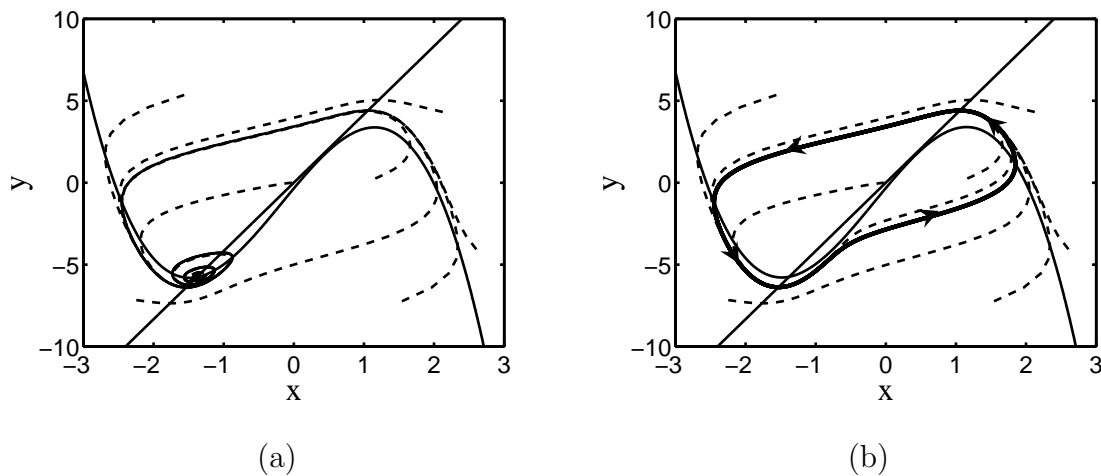


FIG. 2.4 – *Portrait de phase du système de FitzHugh-Nagumo avant (a) et après (b) la bifurcation d'Andronov-Hopf. (a) Régime excitable pour  $Z = -0.35$  inférieur au seuil  $Z_{inf}$ . (b) Régime oscillant pour  $Z = -0.3$  excédant la valeur critique  $Z_{inf}$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .*

### Ajustement du mode de fonctionnement du système via le paramètre $Z$

Dans le paragraphe précédent, les paramètres  $\gamma$  et  $\epsilon$  ont été choisis respectivement aux valeurs 0.244 et 3.77. Les zéros de la non linéarité cubique étant inchangés, dès lors que la constante  $A$  est nulle, c'est le paramètre  $Z$  qui va permettre au système d'être soit dans le régime oscillant, soit dans le régime excitable.

En effet, comme le montrent les plans de phase de la figure 2.4, la position de l'unique intersection des nullclines est commandée par la variable  $Z$  dont l'effet est de translater verticalement la nullcline cubique. Selon la valeur de  $Z$ , le point d'intersection peut se déplacer sur la nullcline cubique, ce qui permet de passer du régime excitable au régime oscillant via la bifurcation d'Andronov-Hopf. La valeur critique pour laquelle cette bifurcation a lieu sera noté  $Z_{inf}$ .

Par ailleurs, la bifurcation pourra également avoir lieu dans le sens régime oscillant-régime excitable pour une seconde valeur critique  $Z_{sup}$  pour laquelle l'intersection des nullclines est située cette fois-ci près du maximum local de la nullcline cubique.

Des simulations numériques ont permis d'estimer par dichotomie ces deux seuils  $Z_{inf}$  et  $Z_{sup}$  qui définissent un intervalle de valeurs entre lesquelles le système oscille.

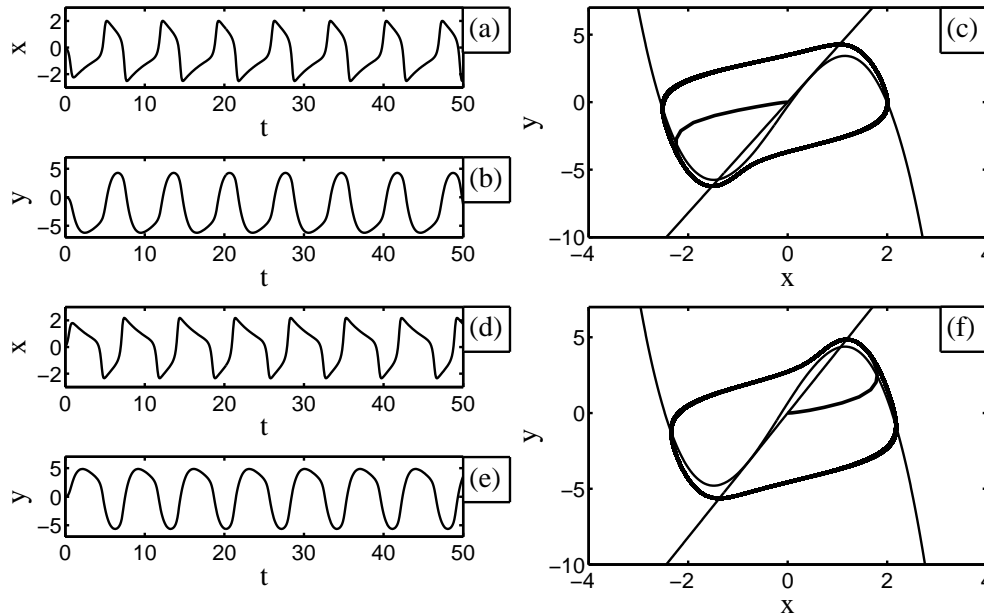


FIG. 2.5 – Évolution temporelle des variables rapide (a,d) et lente (b,e) et plans de phase associés (c,f) pour deux valeurs du paramètre  $Z$ :  $Z = -0.3$  (a,b,c) et  $Z = 0.66$  (d,e,f). Autres paramètres de la simulation:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $A = 0$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Conditions initiales:  $x(t=0)=0$ ,  $y(t=0)=0$ .

En effet, il a été observé numériquement que le système change de comportement pour  $Z_{inf}$  et  $Z_{sup}$  valant respectivement  $-0.320$  et  $0.683$ .

Dans les prochains chapitres, les effets du bruit sur ce système d'équations sont étudiés au voisinage de la bifurcation d'Andronov-Hopf. Étant donné que le système bifurque pour les deux valeurs critiques  $Z_{inf}$  et  $Z_{sup}$ , il convient de restreindre cette étude en ne considérant que l'une ou l'autre de ces valeurs seuils. Pour justifier le choix qui a été retenu, la réponse du système a été relevé lorsque celui est en régime oscillant et que la valeur de  $Z$  est proche des valeurs critiques  $Z_{inf}$  et  $Z_{sup}$ . La réponse temporelle du système ainsi que les plans de phase correspondants sont tracés sur la figure 2.5 pour une valeur de  $Z$  qui est supérieure à  $Z_{inf}$  ( $-0.3 > -0.320$ ) et une valeur de  $Z$  qui est inférieure à  $Z_{sup}$  ( $0.66 < 0.683$ ). Ces deux exemples permettent de formuler les remarques suivantes :

- L’amplitude et la fréquence des variables rapide et lente sont identiques dans les deux cas. De plus, la période des oscillations sans stimulus, qui définit dans cette thèse le temps propre du système, vaut 6.6.
- En outre, les profils d’ondes sont bien différents dans les deux exemples présentés. En effet, lorsque le système est positionné proche de la limite basse, pour  $Z = -0.3$ , les ondes générées prennent la forme typique des potentiels d’actions. Au contraire, si le système est positionné proche de la limite haute  $Z = 0.66$ , le profil des ondes est “renversé” comparé au profil d’onde précédent.

### 2.1.2 Réponse du système à une excitation sinusoïdale

Jusqu’à présent, le fonctionnement du système de FitzHugh-Nagumo était ajusté avec un paramètre d’entrée  $Z$  constant qui définissait un point de fonctionnement statique. L’objet du présent paragraphe est de caractériser le comportement du système en régime dynamique, c’est-à-dire en superposant un signal sinusoïdal au point de fonctionnement statique.

Dans un contexte neuronal, ce cas de figure modélise un neurone issu du système sensoriel qui reçoit un stimulus sinusoïdal et le transcode en produisant une réponse sous forme de trains de potentiels d’actions.

Pour décrire ce processus de codage d’un stimulus sinusoïdal, le système d’équations (2.2) a été modifié en décomposant le paramètre  $Z$  en une constante  $E$  à laquelle est ajouté un signal sinusoïdal. En remplaçant ainsi  $Z$  par  $E + B\cos(\omega t)$ , le système d’équations d’un neurone interprétant un signal sinusoïdal d’amplitude  $B$  et de pulsation  $\omega$  devient :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x) - y + E + B\cos(\omega t) \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y).\end{aligned}\tag{2.5}$$

La constante  $E$  permet d’ajuster le point de fonctionnement statique du système. Son rôle est similaire à celui du paramètre  $Z$  de la partie précédente. C’est donc ce paramètre  $E$  qui va positionner le système en régime excitable de telle sorte que ce soit le stimulus sinusoïdal qui permette de bifurquer en régime oscillant.

Ainsi, la valeur de  $E$  est choisie bien en dessous de la valeur seuil  $Z_{inf} = -0.32$  qui déclenche la bifurcation d’Andronov-Hopf, ce qui est réalisé en prenant  $E = -1.3$ .



Dans un premier temps, il est évident que l'amplitude du signal sinusoïdal sera déterminante pour passer dans le régime oscillant. Il est cependant plus complexe d'anticiper le rôle de la fréquence du signal périodique sur la réponse du système. Pour ce faire, des fréquences d'excitation multiples de la fréquence propre du système ont été considérées, c'est-à-dire multiples de la fréquence d'oscillation du système en régime oscillant et ce en l'absence de stimulus sinusoïdal.

Deux exemples de réponses périodiques sont présentés sur la figure 2.6 pour des fréquences d'excitation égales à 0.15 et 0.3, correspondant à la fréquence propre du système et à son double. L'amplitude du signal sinusoïdal reste dans les deux cas constante et égale à 1.

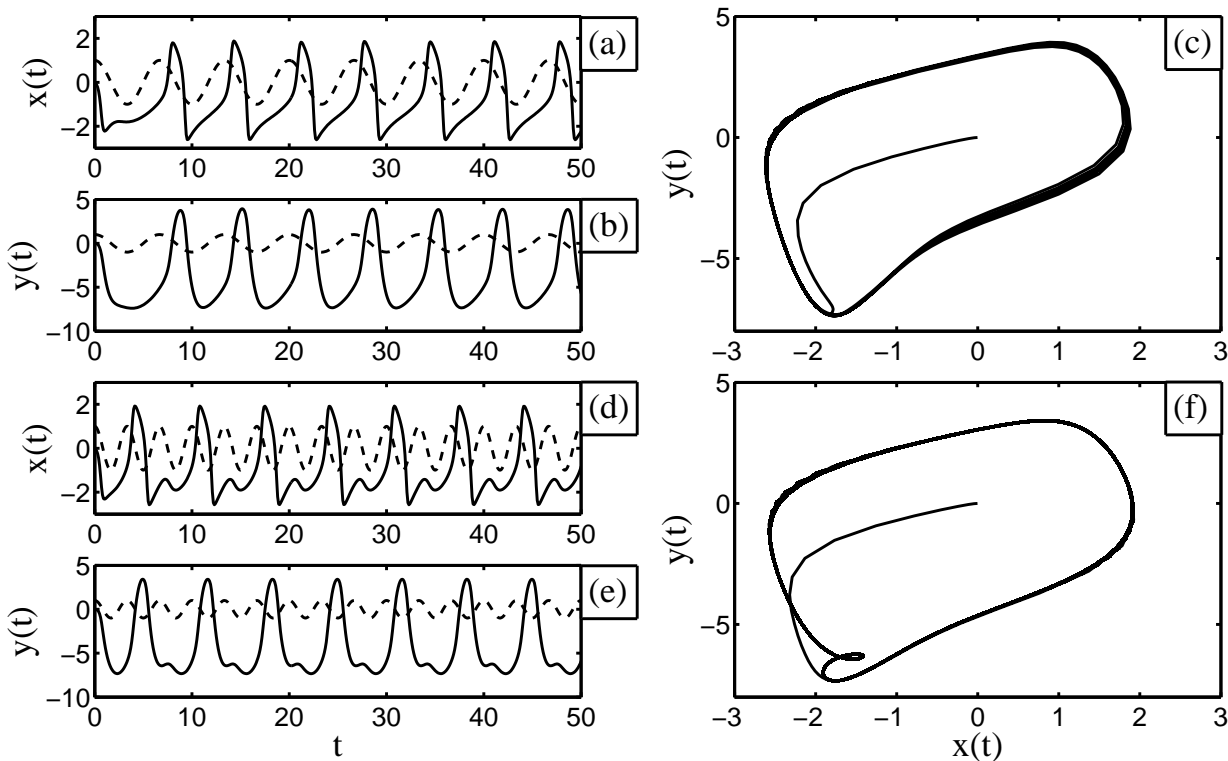


FIG. 2.6 – Évolutions temporelles des signaux d'excitation en pointillés ainsi que des variables rapide (a,d) et lente (b,e) et les plans de phases correspondants (c,f) pour les deux fréquences du signal périodique :  $f=0.15$  (a,b,c) et  $f=0.3$  (d,e,f). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $B = 1$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

Bien qu'étant périodique dans les deux cas, la réponse est très différente tant sur les profils

d'ondes que sur le plan de phase.

- Dans le premier exemple, pour la fréquence du signal valant 0.15, les oscillations des variables rapide et lente sont identiques à celles observées dans la partie précédente où le signal sinusoïdal n'était pas considéré. En effet, une transition dynamique est induite par le stimulus périodique entre les régimes excitable et oscillant. Cette transition dynamique étant aussi rapide que la fréquence du système sans stimulus, le système répond de la même manière.
- Au contraire, dans le deuxième exemple, la fréquence du signal exciteur est le double de la fréquence propre. Les figures 2.6(d)(e) et (f) montrent que deux périodes du signal exciteur sont nécessaires pour que la réponse du système se fasse sur une période. Ainsi, la fréquence des oscillations reste inchangée par rapport au premier cas. Si des fréquences multiples de la fréquence propre du système sont considérées, la fréquence propre du système devient la fréquence maximale de génération des potentiels d'actions.

Afin d'étudier complètement l'influence de la fréquence du stimulus périodique sur la réponse du système, il est possible d'introduire le paramètre  $D$  défini comme le rapport entre le nombre de périodes de la réponse du système et le nombre de périodes du signal d'excitation :

$$D = \frac{N}{M} \quad (2.6)$$

avec  $N$  : nombre de périodes de la réponse du système ,

et  $M$  : nombre de périodes du signal exciteur .

La figure 2.7 permet de visualiser l'influence de la fréquence du stimulus sur ce paramètre  $D$ . Tout d'abord, il existe un intervalle de fréquence pour lequel le système est en régime oscillant puisque  $D$  est non nul. Cet intervalle s'étend de la fréquence 0.105 jusqu'à la valeur 0.495. Par ailleurs, pour les fréquences de cet intervalle, trois paliers sont identifiables :

1. Le premier palier correspond aux fréquences pour lesquelles  $D$  est égal à 1, ce qui signifie que le système synchronise sa réponse avec l'excitation d'entrée en produisant un signal de même période que l'excitation. Un exemple de réponse illustrant ce comportement est tracé sur les figures 2.6(a)(b) et (c) pour la fréquence 0.15.

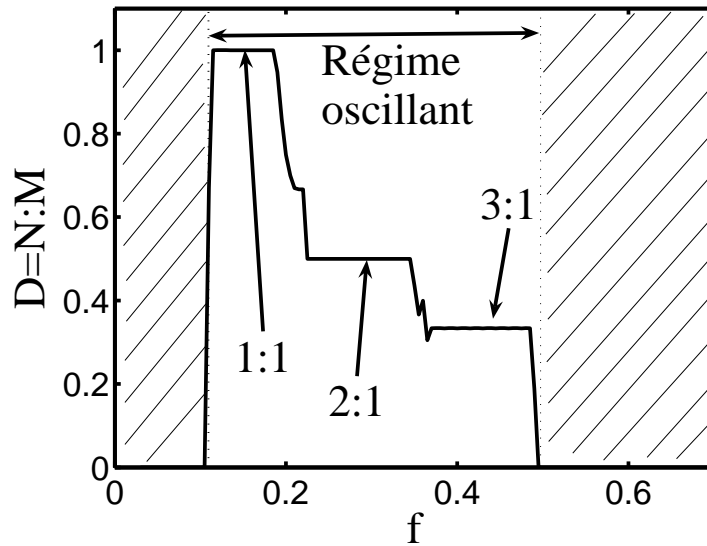


FIG. 2.7 – Encodage d'un stimulus sinusoïdal d'amplitude  $B = 1$  en fonction de sa fréquence. Le paramètre  $D$  exprimé avec la relation (2.6) définit trois paliers pour lesquels le système oscille. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $B = 1$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

De plus, pour les fréquences appartenant à ce palier, l'encodage du signal réalisé par le système neuronal peut s'identifier sous la forme  $M:N$  avec  $M = 1$  et  $N = 1$ . En effet, une période du signal excitateur ( $M = 1$ ) provoque en réponse une période en sortie du système ( $N = 1$ ).

2. Les fréquences de l'excitation sinusoïdale pour lesquelles le paramètre  $D$  vaut 0.5 définissent le deuxième palier. Pour ce palier, l'encodage sinusoïdal par le système neuronal est du type 2:1. En effet, deux périodes de l'excitation sinusoïdale produisent une réponse du système sur une seule période. A titre d'exemple, les signaux correspondant à ce type d'encodage ont été représentés sur les figures 2.6(d)(e) et (f) lorsque la fréquence d'excitation était 0.3.
3. Il existe un dernier intervalle de fréquence pour lequel le paramètre  $D$  ne varie pas et reste égal à 0.33. Il s'agit cette fois-ci d'un encodage du type 3:1 puisque le système développe une période en réponse à trois périodes du signal sinusoïdal.

Enfin, pour les fréquences n'appartenant pas à l'intervalle  $[0.105; 0.495]$ , le système demeure en régime excitable (zone hachurée de la figure 2.7).

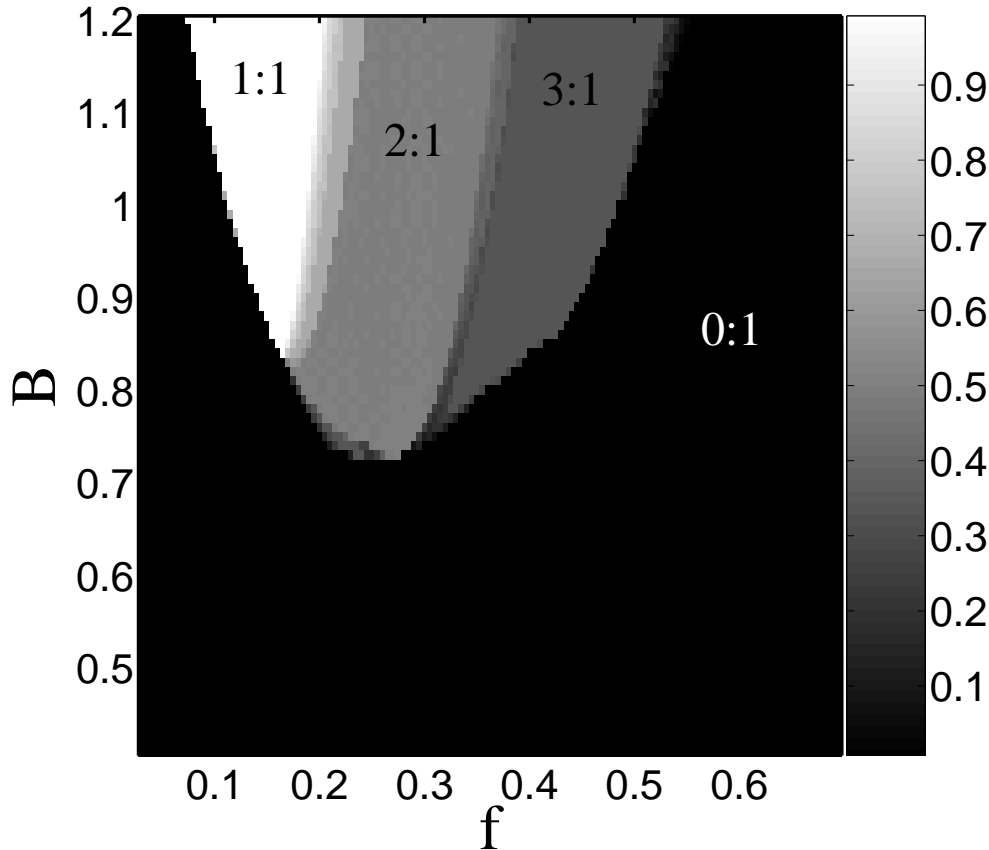


FIG. 2.8 – Diagramme d’encodage d’un stimulus sinusoïdal d’amplitude  $B$  et de fréquence  $f$ . Le rapport  $D = N/M$  est représenté en niveaux de gris en fonction de  $B$  et  $f$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

Il a déjà été noté que le régime de fonctionnement du système dépendait de l’amplitude du stimulus. De plus, la dépendance vis-à-vis de la fréquence de l’excitation qui vient d’être détaillée implique que le comportement du système est donc amplitude et fréquence dépendant.

Contrairement au cas sans excitation, où une valeur seuil du paramètre  $E$  définissait la bifurcation entre les deux modes de fonctionnement du système, cette notion de seuil disparaît en présence de stimulus. En effet, en plus de dépendre de la valeur du paramètre  $E$ , le régime de fonctionnement du système est dicté par les valeurs de la fréquence et de l’amplitude du signal exciteur.

Pour une valeur du paramètre  $E$  fixée, il convient donc d’établir les conditions d’oscillation du système en fonction de l’amplitude  $B$  et de la fréquence  $f$  du stimulus sinusoïdal. Pour cela,

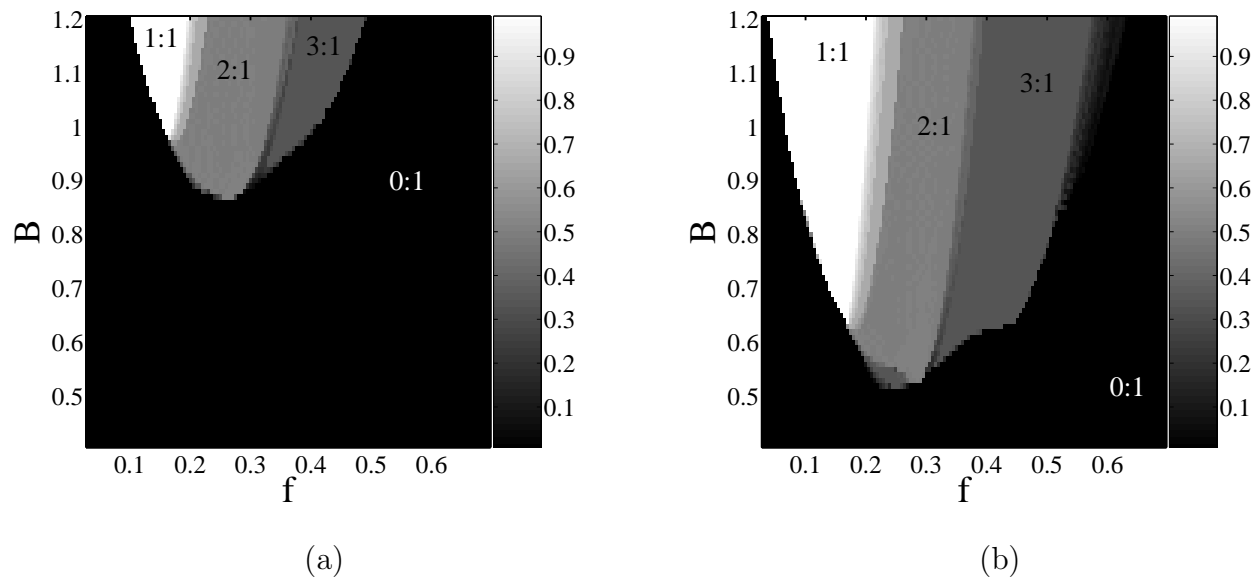


FIG. 2.9 – Deux diagrammes d’encodage d’un stimulus sinusoïdal pour deux valeurs de  $E$ . Le rapport  $D = N/M$  est représenté en niveaux de gris en fonction de  $B$  et  $f$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Cas (a) :  $E = -1.5$  et cas (b)  $E = -1$ .

le paramètre  $D$  est représenté en niveaux de gris dans un diagramme amplitude-fréquence. A titre d’exemple, un tel diagramme est présenté sur la figure 2.8 pour  $E = -1.3$ . En plus de préciser les régimes de fonctionnement du système, ce diagramme révèle les différents encodages possibles pour un stimulus sinusoïdal. En effet, la partie noire du diagramme de la figure 2.8 définit les conditions d’amplitude et de fréquence pour lesquelles le système n’oscille pas, tandis que pour les trois autres zones, le système est en mode oscillant.

Tout comme à la figure 2.7, qui correspond en fait à une coupe du diagramme de la figure 4.4, il est possible d’identifier trois types d’encodage :

- La zone blanche correspond à un encodage du type 1:1 puisque  $D$  est égal à 1.
- A côté de cette zone, une région gris clair marque l’encodage 2:1 du système. En effet, la valeur de  $D$  est alors 0.5.
- Enfin, la zone gris foncé révèle un encodage du type 3:1 avec le paramètre  $D$  valant 0.33.

L’allure du diagramme amplitude-fréquence dépend évidemment de l’écart du paramètre  $E$  avec la valeur seuil  $Z_{inf} = -0.320$  puisque cette dernière permet au système d’osciller en

l'absence de stimulus via la bifurcation d'Andronov-Hopf. En effet, deux autres valeurs du paramètre  $E$  ont été pris en compte et ont permis d'établir les diagrammes de la figure 4.2 avec des zones de fonctionnement similaires à celles observées précédemment. Cependant, plus le paramètre  $E$  s'éloigne de la valeur critique  $Z_{inf}$ , plus les plages d'amplitude et de fréquence définissant ces zones d'encodage du type 1:1, 2:1 et 3:1 se restreignent.

La résonance stochastique est un effet par lequel le bruit améliore la détection d'un signal subliminal. Pour observer ce phénomène, le système doit être positionné en régime excitable et proche du régime oscillant de telle sorte que le signal exciteur soit subliminal et donc non détectable en sortie du système. Ainsi, pour la valeur de  $E$  figée à  $-1.3$ , le diagramme amplitude-fréquence de la figure 2.8 permettra de choisir les valeurs de l'amplitude  $B$  et de la fréquence  $f$  qui positionnent le système en régime excitable et proche du régime oscillant, c'est-à-dire dans la zone en noir du diagramme amplitude-fréquence. En particulier, pour une fréquence d'excitation  $f$ , il existe une valeur critique d'amplitude  $B_{inf}$  qui fait passer le système du fonctionnement excitable au fonctionnement oscillant. Dans le tableau 2.1, sont rassemblées cette valeur seuil  $B_{inf}$  pour les différentes valeurs de  $E$  et de  $f$  qui seront considérées au chapitre 3 pour mettre en évidence le phénomène de résonance stochastique et étudier l'encodage réalisé par le système.

$f$	$E$	$B_{inf}$
0.1	1.02	1.04
0.12	0.93	0.95
0.14	0.87	0.89
0.15	0.84	0.86
0.2	0.73	0.75
0.3	0.71	0.73

TAB. 2.1 – Valeurs critiques  $B_{inf}$  de l'amplitude du signal exciteur qui permet de passer du régime excitable au régime oscillant. Ces résultats sont présentés pour différentes valeurs du paramètre  $E$  et de la fréquence  $f$  du stimulus sinusoïdal. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

## 2.2 Réponse d'un oscillateur électronique du type FitzHugh-Nagumo

En plus de simuler les effets du bruit sur le système de FitzHugh-Nagumo, un des aspects importants de cette thèse est de présenter un dispositif électronique capable de confirmer expérimentalement les phénomènes observés en simulations numériques. En effet, les réalisations pratiques permettant de mettre en évidence la résonance cohérente ou la résonance stochastique dans les systèmes neuronaux ne sont pas nombreuses.

Le circuit électronique de Chua, créé pour modéliser la dynamique du chaos [73], fut un des premiers circuits non linéaires qui permit de présenter l'effet de résonance cohérente [56]. D'autres circuits électroniques utilisent la non linéarité de l'amplificateur opérationnel et mettent en évidence l'influence du bruit sur le comportement d'un circuit non linéaire excitable [74]. Les effets de résonance cohérente [75–78], de résonance stochastique [79] et de propagation assistée par le bruit [53, 80] ont été révélés dans de tels systèmes.

Les premières études physiques de l'influence constructive du bruit ont été menées sur des systèmes simples avant d'être appliqués à des modèles neuronaux. De même, jusqu'à présent, les circuits électroniques qui ont été développés ne correspondent pas au modèle complet de FitzHugh-Nagumo. Le présent paragraphe propose ainsi la réalisation d'un tel oscillateur.

Bien que le bruit ne soit pas traité dans cette partie, différentes modifications possibles ont été prévues dès la conception du dispositif expérimental pour permettre l'étude des effets du bruit. Le dispositif a donc été développé avec les particularités suivantes :

- Les grandeurs du système  $a$ ,  $b$ ,  $Z$  et  $A$  du modèle normalisé de FitzHugh-Nagumo seront ajustables avec des sources de tensions.
- Un bruit pourra être ajouté à l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sur plusieurs de ses paramètres normalisés, tels que :  $Z$ ,  $A$  et  $b$ . Comme il sera traité dans le prochain chapitre, ceci permettra d'observer le phénomène de résonance cohérente.
- De plus, les paramètres normalisés  $Z$  et  $A$  pourront également subir l'influence d'un signal sinusoïdal. Les effets d'un stimulus sinusoïdal sur ce circuit électronique seront aussi étudiés à la fin de ce chapitre en l'absence de bruit.

Dans un premier temps, la démarche adoptée pour mener à bien la conception du circuit sera exposée. La réponse déterministe du circuit sera ensuite relevée sans stimulus, puis pour clore ce chapitre, un signal sinusoïdal sera enfin considéré. Les chapitres suivants montreront quant à eux l'influence du bruit sur le dispositif expérimental.

### 2.2.1 Description du circuit

Les difficultés rencontrées lors de la réalisation de cet oscillateur non linéaire obéissant au système d'équations couplés de FitzHugh-Nagumo furent les suivantes :

- Obtenir un circuit électronique régi par deux équations différentielles couplées.
- Implémenter la non linéarité cubique du système de FitzHugh-Nagumo et faire en sorte que ses racines soient facilement ajustables.

La première difficulté a pu être surmontée en considérant le circuit du type RLC de la figure 2.10. Il est constitué de la mise en parallèle des quatre branches suivantes :

- Une résistance non linéaire dont la caractéristique courant-tension permettra d'implanter la non linéarité cubique du modèle de FitzHugh-Nagumo. Dans un premier temps, le dispositif permettant d'introduire un courant non linéaire  $I_{NL}$  sera admis alors que le détail de ce circuit sera commenté par la suite.
- Un condensateur de capacité  $C$  traversé par un courant  $I_C$ .
- Une self inductance d'inductance  $L$  en série avec une résistance  $R$ . Le courant dans cette branche sera noté  $I_L$ .
- Une résistance  $R_0$  en série avec une source de tension  $Z$ , le tout étant parcouru par un courant  $I_R$ .

Le première équation du système de FitzHugh-Nagumo s'obtient en appliquant la loi des nœuds au circuit de la figure 2.10 :

$$I_{NL} + I_C + I_L + I_R = 0. \quad (2.7)$$



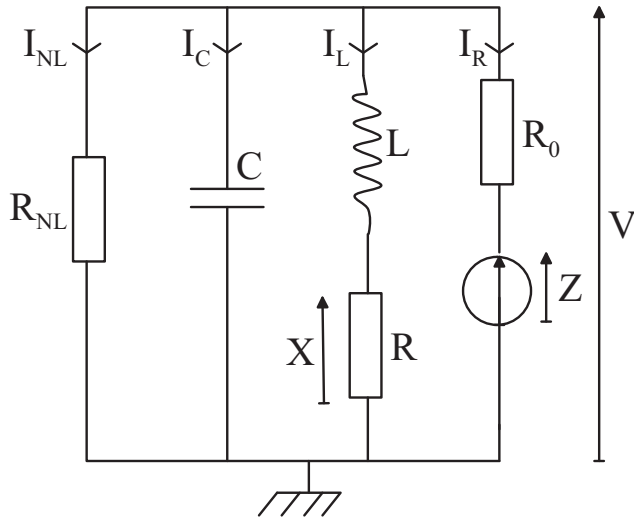


FIG. 2.10 – Schéma synoptique de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo.  $C$  est un condensateur,  $L$  une self inductance,  $R$  et  $R_0$  deux résistances.  $Z$  est une source de tension continue et  $R_{NL}$  une résistance dont la caractéristique courant-tension est non linéaire.

Le courant  $I_L$ , qui circule à travers l'inductance  $L$  et la résistance  $R$ , permet d'exprimer la deuxième équation du système de FitzHugh-Nagumo et de créer ainsi le couplage entre les deux équations. En notant  $t_{exp}$  le temps expérimental par opposition au temps normalisé  $t$  des équations de FitzHugh-Nagumo, les lois de Kirchhoff permettent donc d'écrire le système suivant :

$$\begin{aligned} C \frac{dV}{dt_{exp}} &= -I_{NL}(V) - I_L + \frac{Z - V}{R_0}. \\ L \frac{dI_L}{dt_{exp}} &= V - X. \end{aligned} \quad (2.8)$$

Le courant  $I_L$ , qui intervient dans les deux équations, peut également s'exprimer en fonction de la tension  $X$  aux bornes de la résistance  $R$ . Après avoir appliqué la loi d'Ohm pour obtenir le courant  $I_L$ , le système (2.8) peut être transformé comme suit :

$$\begin{aligned} R_0 C \frac{dV}{dt_{exp}} &= [-R_0 I_{NL}(V) - V] - \frac{R_0 X}{R} + Z. \\ \frac{L}{R} \frac{dX}{dt_{exp}} &= V - X, \quad \text{avec } I_L = \frac{X}{R}. \end{aligned} \quad (2.9)$$

Le système (2.9) est proche des équations de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo pour peu que le changement de variables suivant soit effectué :

$$\gamma = \frac{R}{R_0}, \quad W = \frac{R_0 X}{R}, \quad \epsilon = \frac{R_0^2 C}{L}, \quad t = \frac{t_{exp}}{R_0 C}. \quad (2.10)$$

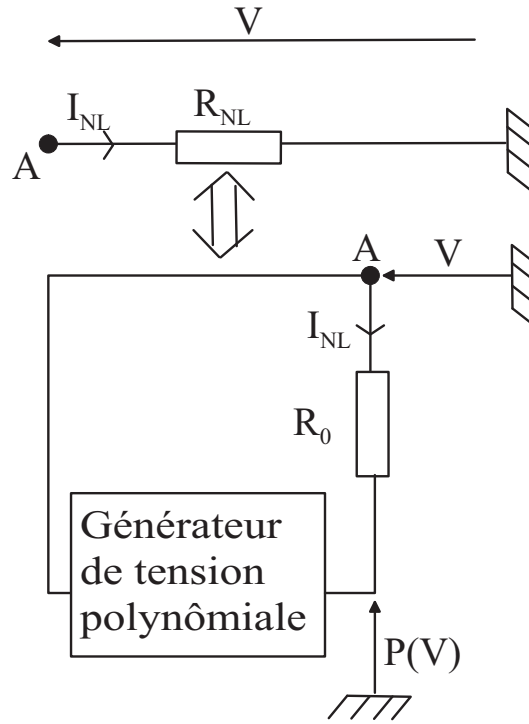


FIG. 2.11 – *Principe de construction de la résistance non linéaire  $R_{NL}$ . Le courant  $I_{NL}$  parcourt la résistance  $R_0$  qui reboucle l'entrée  $V$  et la sortie  $P(V)$  du générateur de tension polynômiale.*

En effet, à partir de ce changement de variables, il est possible de déduire les équations normalisées de fonctionnement du dispositif électronique sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= [-R_0 I_{NL}(V) - V] - W + Z. \\ \frac{dW}{dt} &= \epsilon(V - \gamma W). \end{aligned} \quad (2.11)$$

Ce système d'équations normalisées correspond à celui de FitzHugh-Nagumo lorsque le courant non linéaire  $I_{NL}$  suit la loi cubique suivante :

$$I_{NL}(V) = \frac{V(V - a)(V - b) - V}{R_0}. \quad (2.12)$$

En effet, si cette condition est réalisée, le dispositif électronique interprète bien le système de FitzHugh-Nagumo normalisé rappelé ci-après :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt} &= -V(V - a)(V - b) - W + Z. \\ \frac{dW}{dt} &= \epsilon(V - \gamma W). \end{aligned} \quad (2.13)$$

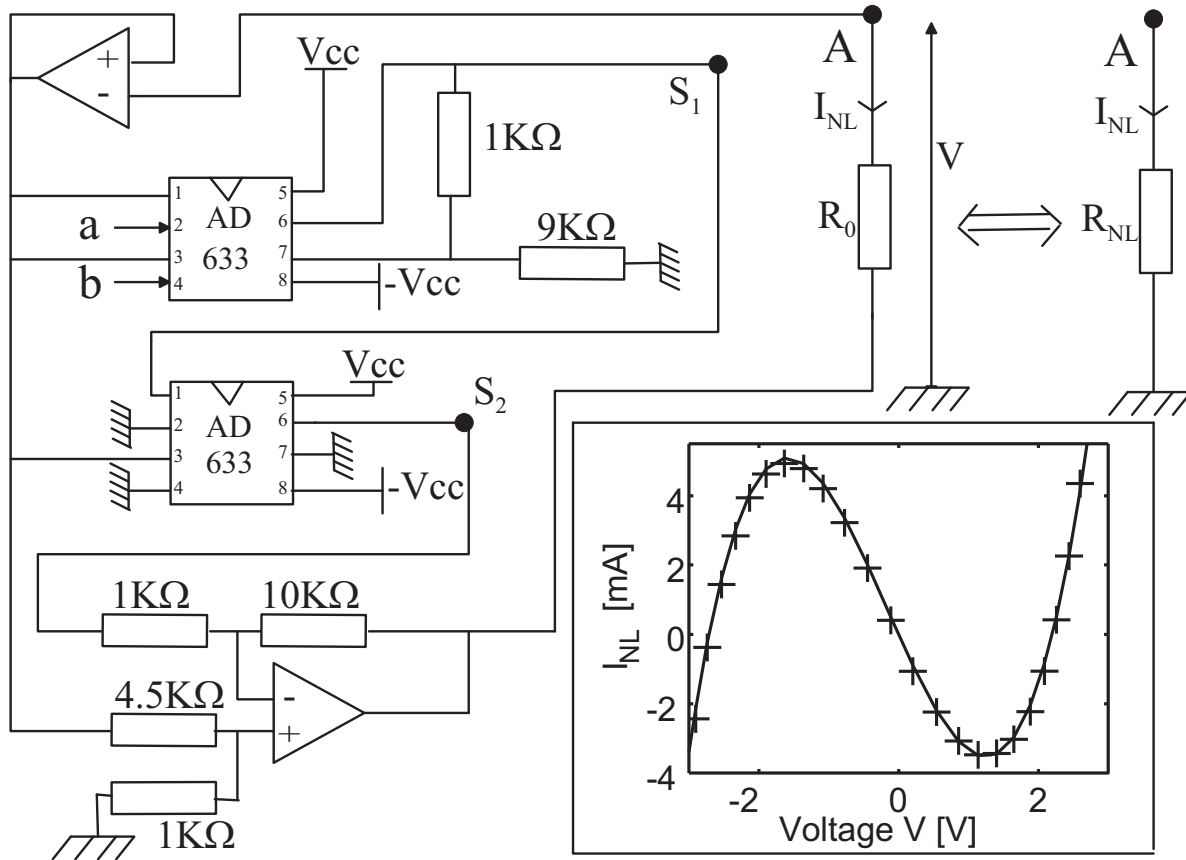


FIG. 2.12 – Le circuit électronique implémentant une résistance non linéaire dont la caractéristique courant-tension est représentée dans l’encadré en bas à droite. La caractéristique théorique est en trait plein, tandis que les données expérimentales sont représentées avec des croix. Valeurs des sources de tension et de la résistance  $R_0$  :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$  et  $R_0 = 1.31K\Omega$ .

La difficulté principale réside donc dans l’implémentation électronique de cette non linéarité. Pour résoudre ce problème, la méthodologie introduite par J.-C. Comte et P. Marquié [81] a été utilisée. Il s’agit de reboucler l’entrée et la sortie d’un générateur de tension polynômiale selon le principe de la figure 2.11 avec une résistance  $R_0$  de telle sorte que le courant  $I_{NL}$  la traversant suive la loi :

$$I_{NL}(V) = \frac{V - P(V)}{R_0}. \quad (2.14)$$

Dans l’expression (2.14), le polynôme  $P(V)$  est obtenu en pratique, comme indiqué à la figure 2.12, c’est-à-dire à l’aide de deux multiplieurs analogiques AD633 JNZ et d’un amplificateur opérationnel TL081CN. Afin d’exprimer le polynôme  $P(V)$ , il convient de déterminer les

tensions  $S_1$  et  $S_2$  en sortie des multiplieurs du circuit de la figure 2.12.

$a$  et  $b$  étant des sources externes de tension continue, la sortie du premier multiplieur obéit à :

$$S_1 = \frac{(V - a)(V - b)}{\beta}, \quad (2.15)$$

où  $\beta$  correspond au facteur d'échelle des multiplieurs analogiques et est ajusté à  $1V^{-1}$ .

Le second multiplieur délivre, à sa sortie, la tension :

$$S_2 = \frac{V(V - a)(V - b)}{10\beta^2}. \quad (2.16)$$

Pour finir, l'amplificateur opérationnel de la figure 2.12 est câblé en sommateur de sorte que sa sortie fournisse une tension qui prenne la forme suivante :

$$P(V) = 2V - \frac{V(V - a)(V - b)}{\beta^2}. \quad (2.17)$$

En reportant ce polynôme dans l'expression (2.14), le courant non linéaire peut s'écrire comme suit :

$$I_{NL}(V) = \frac{V(V - a)(V - b) - V}{R_0}. \quad (2.18)$$

Ce courant correspond à celui de l'expression (2.12) et permet ainsi d'implémenter parfaitement un oscillateur électronique régi par les équations de FitzHugh-Nagumo. L'encadré de la figure 2.12 compare le relevé expérimental de la caractéristique courant-tension de la résistance non linéaire avec l'expression théorique (2.18). Il semble que les données expérimentales soient en accord avec les données théoriques car les points de mesures sont présents sur la courbe issue des simulations numériques. L'écart entre les résultats expérimentaux et ceux des simulations permet de penser que le circuit électronique est bien une modélisation fidèle de la non linéarité du système de FitzHugh-Nagumo.

Pour obtenir ce résultat, les valeurs de composants du schéma 2.12 sont d'une précision de 1% et il n'a pas été nécessaire de compenser l'offset des amplificateurs opérationnels.

Ce circuit électronique a fait l'objet du PFE (projet de fin d'étude) de J. Parrot que j'ai co-encadré en septembre 2007 à l'école d'ingénieur ESIREM (Ecole Supérieure d'Ingénieur de Recherche En Matériaux et InfoTronique) sous la responsabilité de S. Morfu. A l'issue de

ce projet de 100 heures, J. Parrot a pu mettre au point une maquette d'expérimentation s'appuyant sur les schémas et les explications que nous lui avons fournis. De plus, la réalisation de cette maquette a été conçue pour permettre de caractériser ultérieurement les différents effets du bruit sans avoir besoin d'apporter de modifications conceptuelles à la maquette.

### 2.2.2 Réponse du circuit électronique sans stimulus

Le circuit électronique complet de l'oscillateur est détaillé sur la figure 2.13 avec les valeurs des composants qui seront utilisées tout au long de cette thèse. Ces valeurs de composants sont choisies de telle sorte qu'elles permettent de retrouver les paramètres  $\epsilon$  et  $\gamma$  qui ont été considérés dans l'étude numérique. Ainsi, pour obtenir  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ , les composants suivantes sont choisis :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$ , et  $C = 22nF$ . Les composants sont tous d'une précision de 1% et l'inductance a été bobiné manuellement afin de limiter sa résistance interne.

De plus, les valeurs des racines de la fonction cubique ont été conservées identiques à celles qui avait été considérées au paragraphe 2.1.1 lors de l'étude en simulation numérique du système de FitzHugh-Nagumo. Les racines  $a$  et  $b$  sont donc respectivement ajustées à  $2.03V$  et  $-2.53V$  avec deux sources de tension continues externes.

L'objet du présent paragraphe est d'étudier la réponse du circuit électronique de la figure 2.13 lorsque ce dernier est soumis à une tension  $Z$  constante. Les tensions  $V$  et  $W$  adoptent un comportement qui peut être anticipé grâce à la position de l'intersection des nullclines du système d'équations (2.13). Ces nullclines sont définies par les équations suivantes :

$$\begin{aligned} W &= -V(V - a)(V - b) + Z, && \text{pour la V-nullcline ,} \\ W &= \frac{V}{\gamma} && \text{pour la W-nullcline ,} \end{aligned} \tag{2.19}$$

D'après ces équations, l'entrée  $Z$  peut faire varier la position de la V-nullcline et ainsi changer le mode de fonctionnement du circuit. Pour mémoire, le système suit un comportement périodique lorsque les nullclines s'intersectent entre les deux extrema de la V-nullcline.

D'un point de vue expérimental, il est possible de relever les nullclines du circuit afin de prévoir sa réponse. Il suffit pour cela d'introduire le courant non linéaire donné par la relation (2.18) dans l'équation de la V-nullcline.

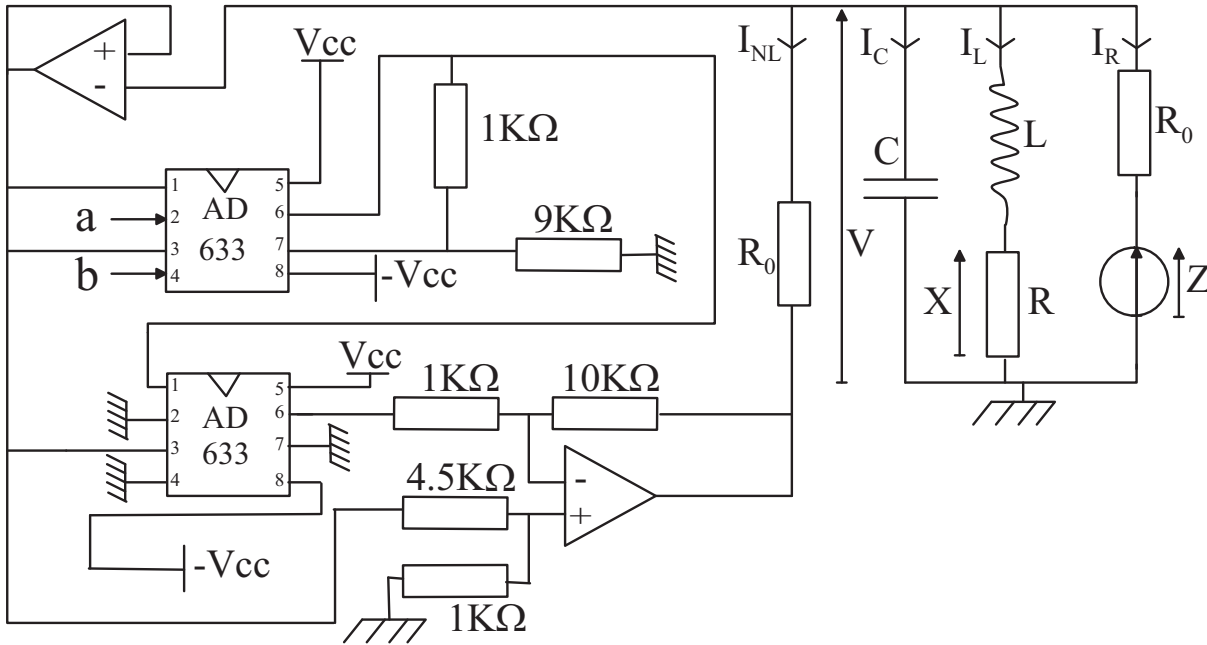


FIG. 2.13 – Circuit complet modélisant un oscillateur non linéaire du type FitzHugh-Nagumo. Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$  :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Les nullclines s'expriment alors sous la forme suivante :

$$\begin{aligned} W &= -R_0 I_{NL}(V) - V + Z. \\ W &= \frac{V}{\gamma}. \end{aligned} \quad (2.20)$$

A partir de cette nouvelle formulation des nullclines, connaissant  $Z$  et  $\gamma$ , il est remarquable que la mesure du courant non linéaire  $I_{NL}$  en fonction de la tension  $V$  permette d'avoir accès aux nullclines expérimentales. Le schéma électronique de la figure 2.17 montre comment le courant  $I_{NL}$  est relevé en fonction de la tension  $V$  en remplaçant les branches en parallèle du circuit de la figure 2.13 par un générateur de rampe.

De part leur intersection, les nullclines ont permis de mettre en évidence deux régimes de fonctionnement possible qui dépendent de la valeur de la tension  $Z$  :

- Le régime excitable pour lequel les variables  $V$  et  $W$  évoluent vers le point stable défini par l'intersection des nullclines.
- Le régime oscillant pour lequel la réponse du système est périodique.

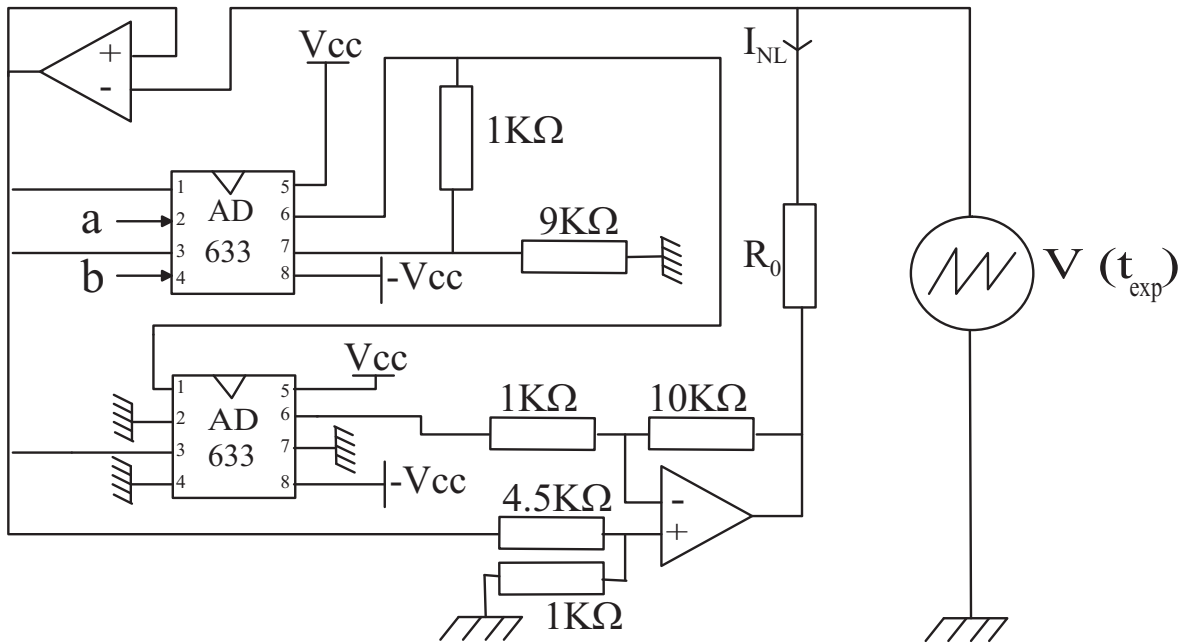


FIG. 2.14 – Schéma illustrant le principe de relevé des nullclines du système expérimental. Les trois branches en parallèle du circuit de la figure 2.13 sont remplacées par le générateur de rampe  $V(t_{exp})$ .

La transition qui s'effectue entre ces deux modes de fonctionnement correspond à la bifurcation d'Andronov-Hopf introduite au paragraphe 2.1.1.

La figure 2.15 présente un exemple de relevé expérimental lorsque le circuit est en mode excitable. Les tensions  $V$  et  $W$  sont mesurées au cours du temps à l'aide d'un oscilloscope numérique LeCroy qui permet d'afficher directement le plan de phase en se plaçant en mode XY. Dans ce cas de figure, le circuit électronique démarre au point de coordonnées  $[-2.08V; -2.07V]$  et il se stabilise au point  $[-1.42V; -1.42V]$ . Dans la suite de la thèse, les relevés expérimentaux provenant de l'oscilloscope seront sauvegardés puis traités et mis en forme avec le logiciel Matlab.

Comme il a été constaté en simulation numérique, il existe également expérimentalement deux valeurs critiques induisant une bifurcation du comportement du système :

- Si la tension  $Z$  excède la valeur seuil  $Z_{inf}^{exp}$  mesurée à  $-0.35V$ , le circuit passe du mode excitable au mode oscillant via une première bifurcation.
- Si maintenant la tension  $Z$  dépasse la valeur critique  $Z_{sup}^{exp}$  valant  $0.65V$ , la transition a lieu dans le sens régime oscillant - régime excitable via une deuxième bifurcation.

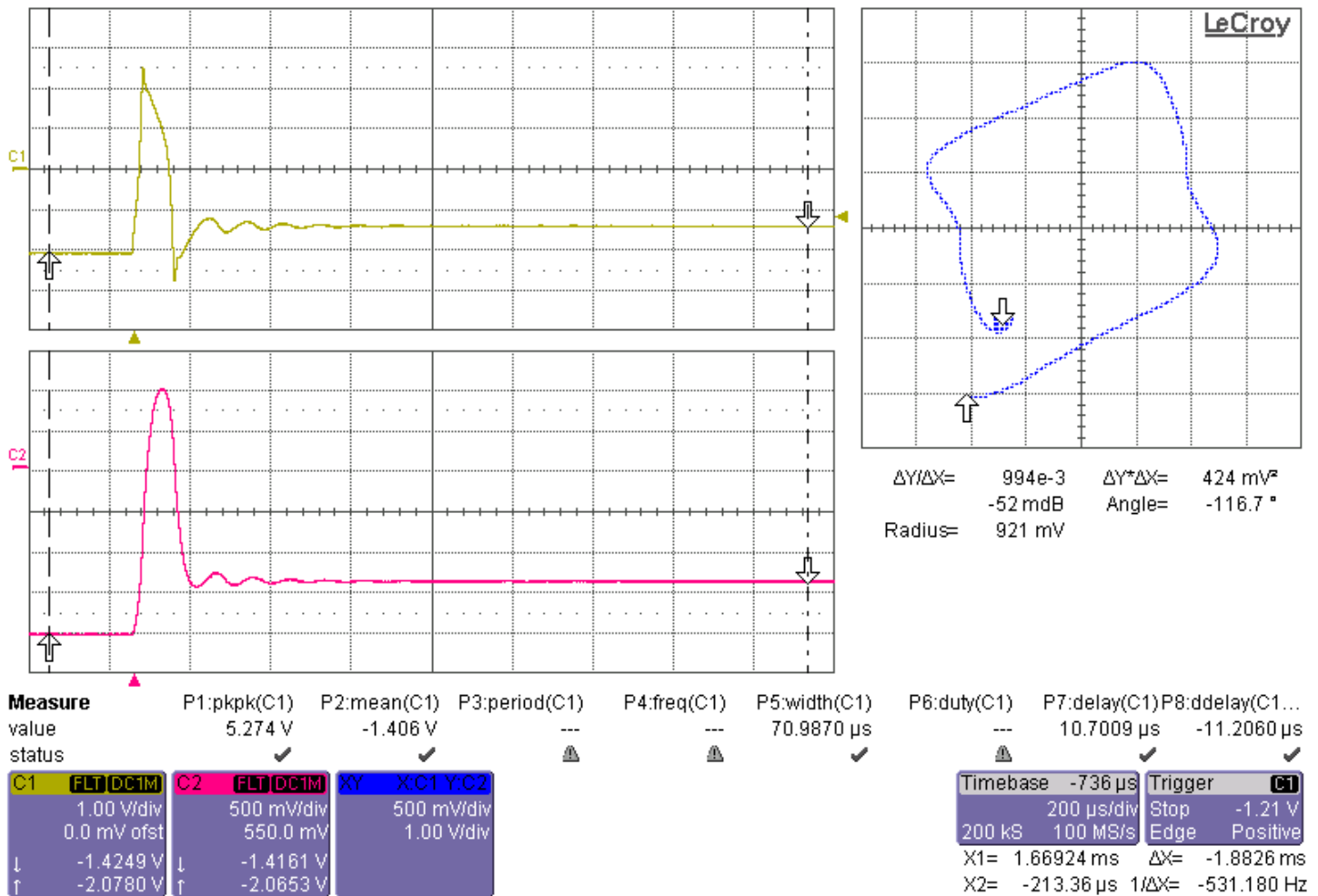


FIG. 2.15 – Fonctionnement du circuit en mode excitable. Chronogrammes des tensions  $V$  et  $X$  et plan de phase tracé par l'oscilloscope numérique LeCroy en mode XY. Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$ :  $a = 2.03\text{V}$ ,  $b = -2.53\text{V}$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31\text{K}\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10\text{mH}$  et  $C = 22\text{nF}$ .

Le circuit électronique oscille donc pour une tension  $Z$  appartenant à l'intervalle  $[-0.35\text{V}; 0.65\text{V}]$ , les deux bornes de cet intervalle définissant ces deux bifurcations.

C'est au voisinage de ces deux bifurcations et dans le régime oscillant que la réponse du circuit a été tracée sur la figure 2.16 ainsi que les nullclines expérimentales. Dans les deux cas, leurs intersections sont bien proches des deux extrema de la nullcline cubique définissant ainsi un point instable et donc un régime de fonctionnement avec cycles périodiques.



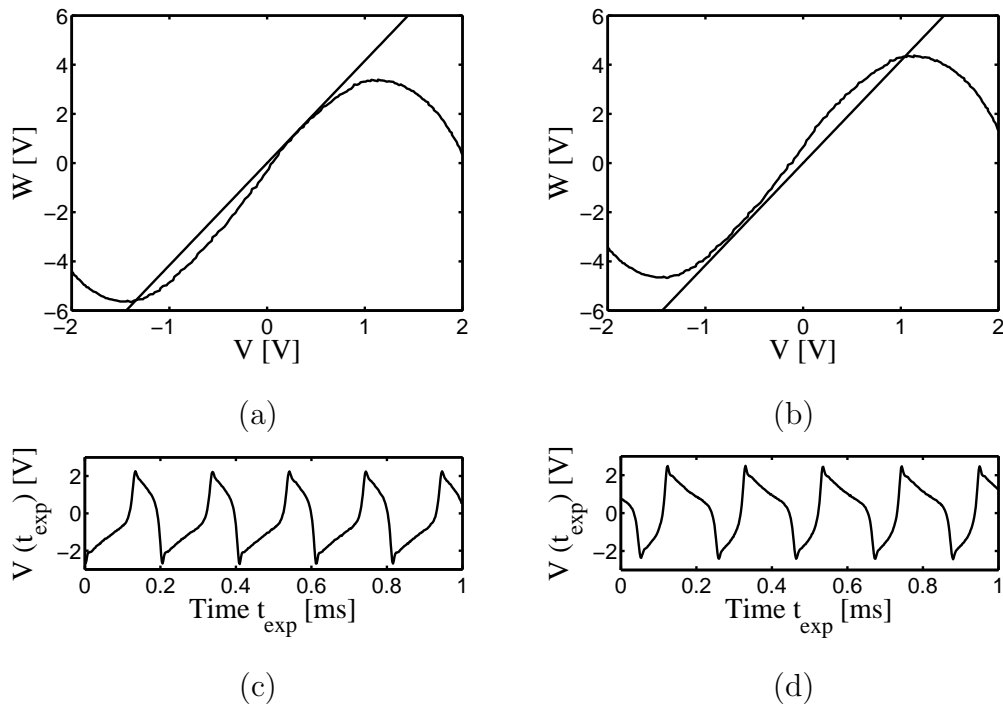


FIG. 2.16 – *Fonctionnement du circuit en mode oscillant pour deux valeurs de la tension  $Z$ . Dans chaque cas, de haut en bas nullclines et chronogrammes de la variable rapide: Relevés (a) et (c):  $Z = -0.32V$ . Relevés (b) et (d):  $Z = 0.64V$ . Valeurs des tensions externes  $a$  et  $b$ :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .*

De plus, la figure 2.16 permet de confirmer que la réponse de la variable rapide du système présente un profil d'onde de type potentiel d'action lorsque l'intersection des nullclines est proche de la bifurcation basse, soit pour une valeur de  $Z$  proche de  $Z_{inf}^{exp} = -0.35V$ . Les profils d'ondes sont donc proche de ceux obtenus en simulation numérique. Cependant, il y a un écart entre les valeurs critiques mesurées expérimentalement et celles obtenues en simulation numérique :

- En effet, la bifurcation basse a lieu expérimentalement pour  $Z_{inf}^{exp} = -0.35V$ , alors que les simulations ont révélé la valeur  $Z_{inf} = -0.320$ .
- En ce qui concerne la bifurcation haute, l'étude expérimentale dénote une bifurcation de l'ordre de  $Z_{sup}^{exp} = 0.65V$  alors que les simulations ont révélé la valeur seuil  $Z_{sup} = 0.683$ .

Cet écart est simplement dû à l'imprécision des composants et des appareils de mesures. Ainsi, bien que le dispositif soit très proche du modèle de FitzHugh-Nagumo, dans la suite de cette thèse les comparaisons seront uniquement qualitatives entre le circuit et les simulations numériques. Le but étant bien évidemment que le circuit mette en évidence les mêmes effets que les simulations numériques.

### 2.2.3 Réponse déterministe du circuit à une excitation sinusoïdale

Dans cette partie, la réponse du circuit sera relevée lorsque celui-ci subit l'influence d'un stimulus constitué d'un signal sinusoïdal issu d'un générateur de fonction auquel sera superposée une tension continue  $E$ .

Le générateur  $Z$  est donc remplacé par le générateur de fonction délivrant un signal  $S(t_{exp})$  avec une tension d'offset  $E$ . Les équations normalisées du dispositif expérimental soumis à un signal périodique peuvent s'écrire sous la forme :

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= -V(V - a)(V - b) - W + E + B\cos(\omega t). \\ \frac{dW}{dt} &= \epsilon(V - \gamma W).\end{aligned}\tag{2.21}$$

La tension continue  $E$  permet d'appliquer un décalage vertical de la V-nullcline et, comme pour les simulations numériques, elle sera réglée à  $-1.3V$ . Le système est alors paramétré loin de la valeur seuil  $Z_{inf}^{exp} = -0.35V$  qui provoque la bifurcation d'Andronov Hopf en l'absence de stimulus ( $B = 0$ ). Par conséquent, le circuit n'oscille pas sans la contribution de l'excitation sinusoïdale. Tout comme au paragraphe 2.1.2, où une analyse numérique avait été menée, l'amplitude de cette dernière sera ajustée à  $1V$ . L'équivalence entre la fréquence normalisée  $f$  et la fréquence expérimentale  $f_{exp}$  se déduit du changement de variable (3.15) qui impose :

$$f_{exp} = \frac{f}{R_0 C}.\tag{2.22}$$

D'après cette relation, la fréquence propre du système normalisé qui avait été mesurée à  $0.15$  correspond expérimentalement à la fréquence de  $5KHz$ .

Cette fréquence sera la première fréquence d'excitation appliquée au circuit, tandis que sa valeur double, soit  $10KHz$ , sera ensuite considérée.

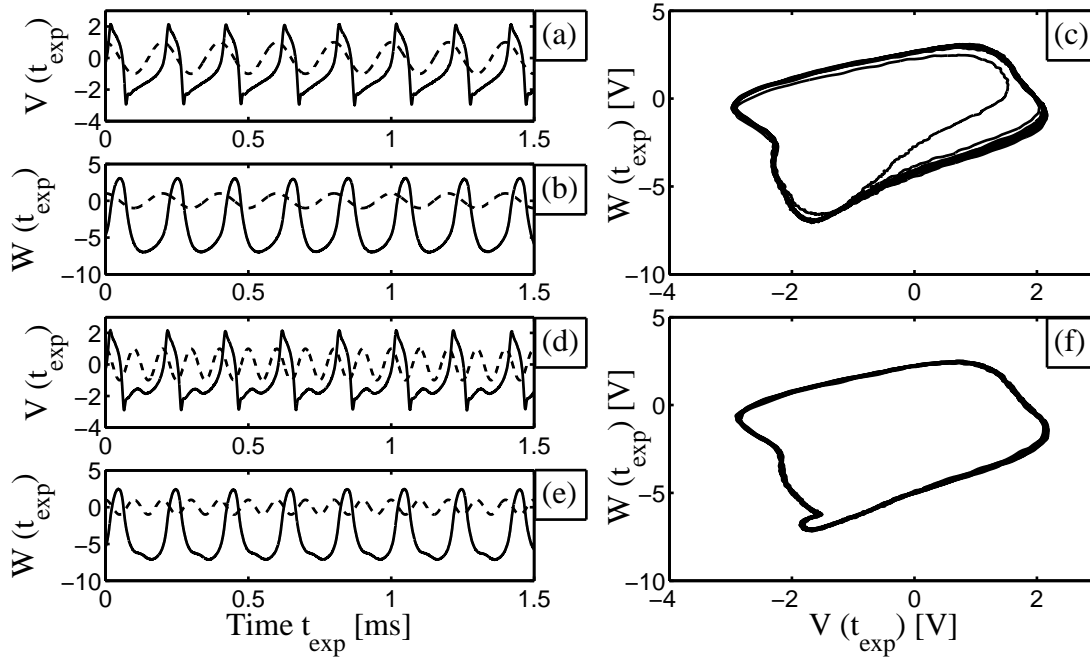


FIG. 2.17 – Encodage par le circuit neuronal de deux signaux sinusoïdaux de fréquence différentes. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d) et lente (b,e), l'excitation sinusoïdale  $S(t_{exp})$  est reportée en pointillés. A droite, plans de phase correspondant (c,f). Les deux fréquences du signal sinusoïdal sont:  $f = 5\text{KHz}$  (a,b,c) et  $f = 10\text{KHz}$  (d,e,f). Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03\text{V}$ ,  $b = -2.53\text{V}$ ,  $E = -1.3\text{V}$ ,  $B = 1\text{V}$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31\text{K}\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10\text{mH}$  et  $C = 22\text{nF}$ .

La réponse du circuit ainsi que les plans de phase associés sont représentés à la figure 2.17 pour ces deux fréquences du stimulus sinusoïdal. Dans les deux cas, bien que les tensions  $V$  et  $W$  évoluent périodiquement avec la même fréquence, les profils d'ondes sont différents :

- Comme le montre la figure 2.17(a), le circuit répond en délivrant un potentiel d'action pour chaque période du stimulus sinusoïdal. L'encodage réalisé par le circuit pour cette première fréquence est donc du type 1:1 car à une période du signal d'entrée correspond une période du signal de sortie.
- Au contraire dans le deuxième cas de figure, la fréquence  $10\text{KHz}$  du signal exciteur induit une réponse qui n'est pas aussi rapide que le signal d'entrée.

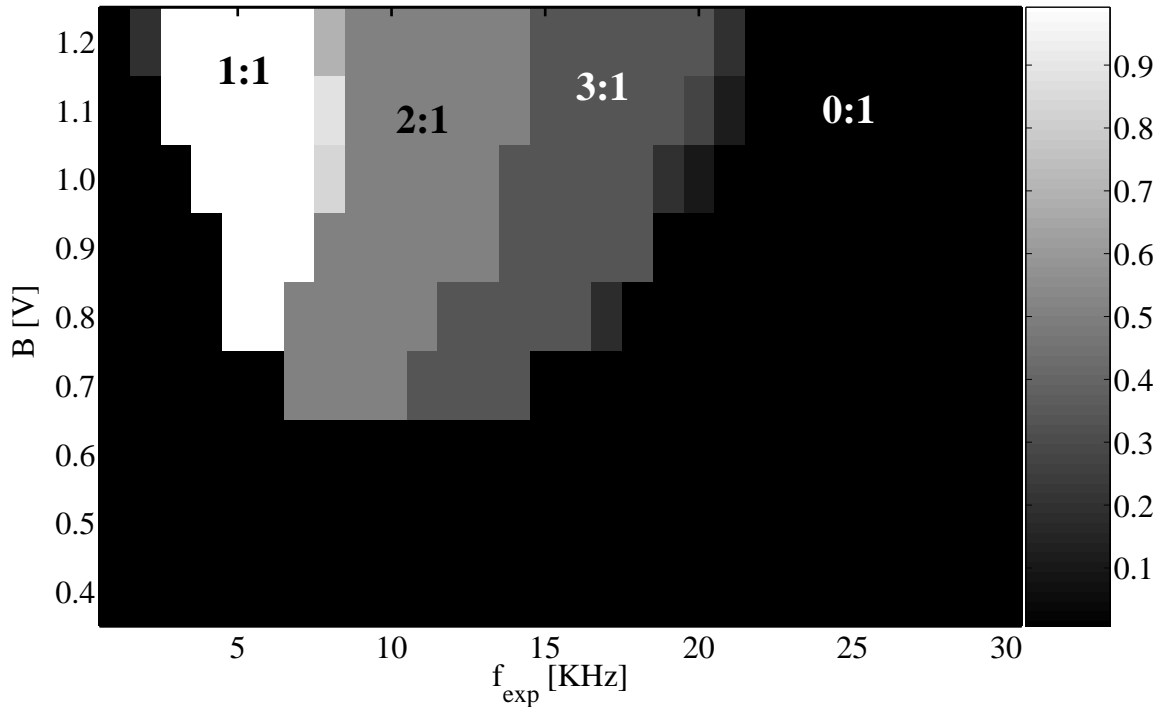


FIG. 2.18 – Diagramme d'encodage d'un signal sinusoïdal par le circuit électronique du type FitzHugh-Nagumo. Le rapport  $D$  défini par la relation (2.23) est représenté en niveaux de gris en fonction de l'amplitude  $B$  et de la fréquence  $f_{exp}$  du signal d'entrée. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

En effet, comme observé sur la figure 2.17(d), il faut deux périodes du signal sinusoïdal pour que la réponse présente une période : l'encodage est alors du type 2:1.

Les premières observations expérimentales sont conformes à celles effectuées lors des simulations numériques. De plus, le comportement du circuit électronique dépend de l'amplitude et de la fréquence du signal exciteur.

Afin de décrire l'encodage du stimulus sinusoïdal, le coefficient  $D$  sera réutilisé comme au paragraphe 2.1.2. Pour mémoire, il est défini par :

$$D = \frac{N}{M}$$

avec  $N$  : nombre de périodes de la réponse du circuit ,  
et  $M$  : nombre de périodes délivré par le générateur de fonction . (2.23)

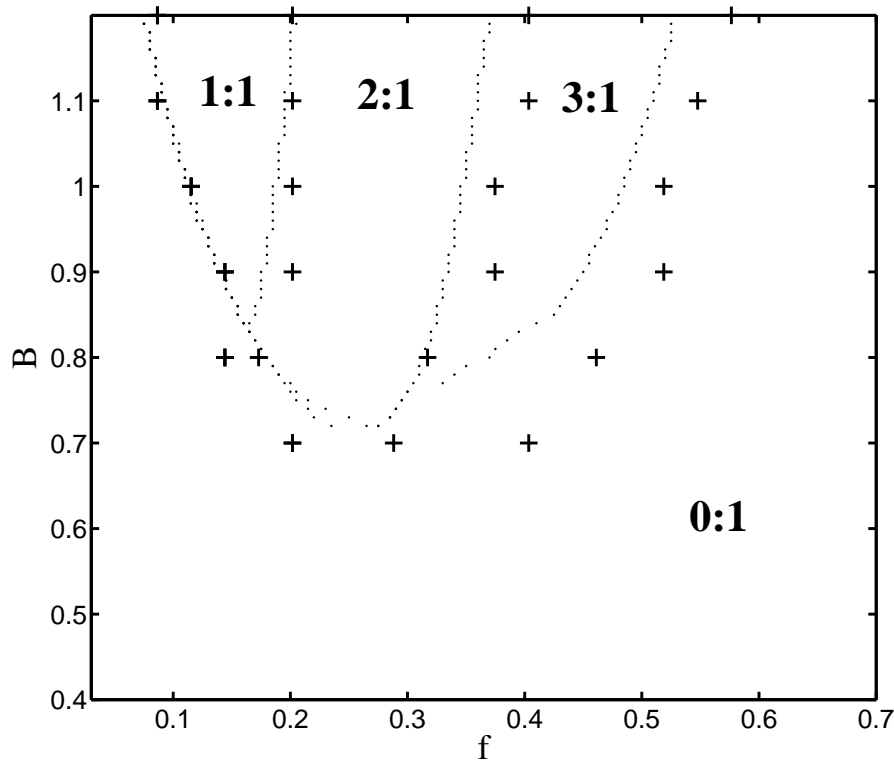


FIG. 2.19 – Courbes critiques expérimentales (+) et théoriques (pointillées) définissant les différents encodages possibles d'un stimulus sinusoïdal par un neurone du type FitzHugh-Nagumo. Pour effectuer une comparaison, les données expérimentales sont normalisées via le changement de fréquence (2.22). Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Ce coefficient permet d'établir le diagramme d'encodage d'un stimulus sinusoïdal avec le circuit électronique. Ce diagramme s'obtient en représentant en niveaux de gris la valeur du coefficient  $D$  en fonction de l'amplitude  $B$  et de la fréquence  $f$  du signal  $S(t_{exp})$ . La figure 2.18 révèle les conditions d'oscillations ainsi que les trois types d'encodages possibles.

En effet, chaque zone de la figure 2.18 correspond à un fonctionnement particulier du système :

- La zone en noir définit les conditions d'amplitude et de fréquence du signal sinusoïdal pour lesquelles le circuit électronique est en mode excitable. Dans les autres cas, le circuit sera en mode oscillant.

- Dans la zone blanche, l'amplitude et la fréquence du signal sinusoïdal permettent un encodage du type 1:1 puisque le coefficient d'encodage  $D$  reste constant et égal à 1. A titre d'exemple, les signaux correspondant à ce type d'encodage sont représentés aux figures 2.17(a)(b) et (c) pour une fréquence d'excitation de  $5KHz$ .
- En ce qui concerne les valeurs d'amplitude et de fréquence prises dans la zone en gris clair, le coefficient d'encodage  $D$  demeure égal à 0.5. Il s'agit donc d'un encodage du type 2:1 pour lequel un potentiel d'action est déclenché toutes les deux périodes du stimulus. La figure 2.17(d) illustre cet encodage.
- Enfin, dans la région en gris foncé, le coefficient  $D$  vaut  $\frac{1}{3}$ , l'encodage du stimulus sinusoïdal est du type 3:1 ; ce qui signifie qu'un potentiel d'action est produit toutes les trois périodes du signal exciteur.

Il semble donc que le circuit réalise qualitativement les mêmes types d'encodage que ceux observés en simulations numériques au paragraphe 2.1.2. Afin de mener une étude comparative entre les résultats expérimentaux et les simulations numériques, les valeurs seuil d'amplitude et de fréquence qui définissent les frontières entre les différentes zones du diagramme d'encodage sont fixées.

Tous les résultats sont tracés en unités normalisées en convertissant les fréquences expérimentales à l'aide du changement de variable (2.22). La figure 2.19 rassemble les différentes courbes critiques d'amplitudes et de fréquences délimitant les trois zones d'encodages du stimulus sinusoïdal.

Les données expérimentales, tracées avec des croix, suivent l'allure dictée par les courbes théoriques obtenues en simulations numériques et représentées en pointillés. Cependant, bien que l'accord soit très bon pour les fréquences inférieures à 0.3, certaines divergences entre données expérimentales et théoriques apparaissent pour des fréquences plus élevées.

La figure 2.20 montre également les courbes critiques entre les différentes zones d'encodage pour d'autres valeurs du paramètre  $E$  ajustant la bifurcation d'Andronov-Hopf soit  $-1.5V$  et  $-1V$ . Cela permet de confirmer que, quelle que soit la valeur de  $E$ , les résultats expérimentaux sont plus proches de ceux observés en simulations lorsque la fréquence du signal exciteur est inférieure à 0.3.

En outre, plus le système est paramétré loin de la bifurcation d'Andronov-Hopf, plus les intervalles de fréquence et d'amplitude définissant les trois types d'encodages se réduisent.

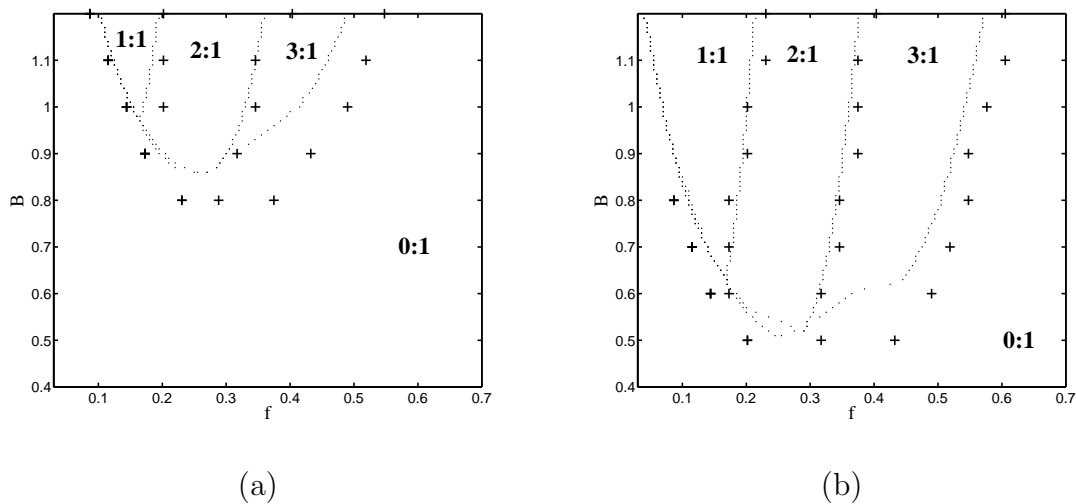


FIG. 2.20 – Influence du paramètre  $E$  ajustant la bifurcation d'Andronov-Hopf sur l'encodage théorique et expérimental d'un stimulus sinusoïdal. Les courbes critiques expérimentales sont tracées avec des croix et comparées aux courbes théoriques représentées en pointillés. (a)  $E = -1.5V$  et (b)  $E = -1V$ . Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Par conséquent, les études seront restreintes à des fréquences d'excitation normalisées inférieures à 0.3, ce qui correspond expérimentalement à  $10KHz$ .

Les diagrammes amplitude-fréquence relevés à l'aide du circuit électronique auront la même vocation que ceux présentés en simulation numérique, c'est-à-dire présenter le système pour étudier la résonance stochastique. En effet, dans le troisième chapitre, le circuit devra être positionné en mode excitable et proche du mode oscillant pour mettre en lumière le phénomène de résonance stochastique. Pour cela, l'amplitude et la fréquence du stimulus seront choisis de telle sorte que le circuit électronique soit dans la zone en noir du diagramme amplitude-fréquence de la figure 2.18.

## Chapitre 3

# Influence du bruit en l'absence de stimulus

Le bruit est généralement nuisible dans un système. Cependant, dans ce chapitre, il est présenté un mécanisme contraire à cette généralité. En effet, c'est le cas du phénomène de résonance cohérente par lequel une valeur optimum de bruit peut d'améliorer la régularité de la réponse d'un système en l'absence de stimulus. Les travaux de Pickovsky et Kurths sur l'activité neuronale ont mis en lumière ce phénomène via le système de FitzHugh-Nagumo [29, 58].

Cependant, il se retrouve dans d'autres modèles tel que celui de Hodgkin Huxley où le bruit intervient au niveau de la probabilité d'ouverture et de fermeture des canaux ioniques responsables de la conduction du potentiel d'action dans les systèmes neuronaux [82].

Des expériences pratiques ont mis en évidence ce phénomène sur plusieurs systèmes de réaction-diffusion dans des domaines très variés :

- En médecine, le phénomène de résonance cohérente a permis de rendre compte des mécanismes de l'apnée infantile [83].
- En optique, des expériences réalisées sur des lasers ont permis d'observer le même effet notamment sur le modèle de Yamada [49, 84].



- Dans le domaine expérimental de la chimie, la réaction de Belousov-Zabotinsky, qui peut être modélisée par le système d'Oregonator [61], a elle aussi révélé le comportement de résonance cohérente [55].
- En électronique, la réponse de certains circuits non-linéaires en présence exclusive de bruit a montré le même effet de résonance cohérente. Il s'agissait de circuits de Chua [56], de triggers de Schmitt [57] et de semiconducteurs [50]. Cependant, les non-linéarités implantées dans la plupart de ces circuits sont des plus simples car le plus souvent une approximation linéaire est réalisée à l'aide d'amplificateurs opérationnels.

L'originalité de ce travail est de considérer un circuit où la non linéarité est parfaitement cubique et d'étudier sa réponse à diverses excitations.

Dans ce chapitre, il est question de mettre en évidence le phénomène de résonance cohérente dans le système de FithzHugh-Nagumo. Dans un premier temps, une étude numérique permet d'analyser la réponse de ce système en présence exclusive de bruit. Dans un deuxième temps, afin de confirmer l'existence du phénomène de résonance cohérente dans le système de FithzHugh-Nagumo, des expérimentations sont menées sur le circuit électronique présenté au chapitre précédent.

### 3.1 Mise en évidence de la résonance cohérente en simulation numérique

Afin d'étudier les effets de la résonance cohérente, le système de FithzHugh-Nagumo est soumis à la seule influence du bruit, c'est-à-dire en l'absence de signal exciteur.

Le paramètre  $A$  est choisi nul tandis que la variable  $Z$  est considérée comme la somme d'un bruit blanc gaussien  $\eta(t)$ , de valeur efficace  $\sigma$ , et d'une constante  $E$ . Le système d'équations (2.2) soumis à une perturbation aléatoire  $\eta(t)$ , se met donc sous la forme :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x) - y + E + \eta(t) \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y), \quad \text{avec } f(x) = -x(x - a)(x - b). \end{aligned} \quad (3.1)$$

De plus, les paramètres  $a$ ,  $b$ ,  $\epsilon$  et  $\gamma$  sont ajustés aux mêmes valeurs que celles utilisées au chapitre précédent, c'est-à-dire :

$$a = 2.03, \quad b = -2.53, \quad \epsilon = 3.77, \quad \gamma = 0.244.$$

En l'absence de bruit, quand  $\eta(t) = 0$ , le régime de fonctionnement du système est défini par la constante  $E$ . Dans le premier chapitre, il a été établi que le système pouvait osciller et présenter un plan de phase avec cycle périodique si  $E$  appartient à l'intervalle  $[-0.320; 0.683]$ . La valeur de  $E$  est fixée à  $-0.35$  dans le cas où le système n'oscille pas, ce qui paramètre le système près de la bifurcation d'Andronov-Hopf qui a lieu pour  $E \simeq -0.320$ . L'ajout d'un bruit pourra sans doute induire un cycle limite périodique avec une certaine probabilité d'occurrence du cycle [58]. En effet, il est prévisible que lorsque le bruit sera faible, la génération de ces cycles limites périodiques sera rare. En augmentant le bruit, la fréquence d'apparition de ces cycles périodiques sera de plus en plus régulière. Enfin, quand le bruit sera trop important, l'apparition de ces cycles sera principalement due au caractère aléatoire du bruit si bien que la réponse du système perdra sa régularité [72].

Le bruit peut être introduit de manière multiplicative [37] ou additive [29] et ses caractéristiques peuvent être différentes : blanc ou coloré [10, 59]. Un bruit blanc gaussien additif sur la variable rapide a été choisi par analogie aux travaux de Pikovsky et Kurths [29]. De plus, la génération de ce bruit utilise une routine de simulation utilisée notamment par Harmer et Abbot [41].

Les graphiques de la figure 3.1 présentent les chronogrammes de la variable rapide et de la variable lente, ainsi que les plans de phase correspondants, pour trois valeurs caractéristiques d'écart type de bruit :  $\sigma = 0.08$ ,  $\sigma = 0.4$  et  $\sigma = 3$ .

Les simulations numériques ont pu montrer que :

- lorsque l'amplitude du bruit est assez faible, comme c'est le cas aux figures 3.1(a)(b)(c), très peu de potentiels d'action sont produits. La réponse du système est alors assez irrégulière.
- Pour une valeur de bruit beaucoup plus importante, présentée sur les figures 3.1.(g)(h)(i), même si un nombre plus important de potentiels d'action est généré, la régularité du système n'est pas optimale.

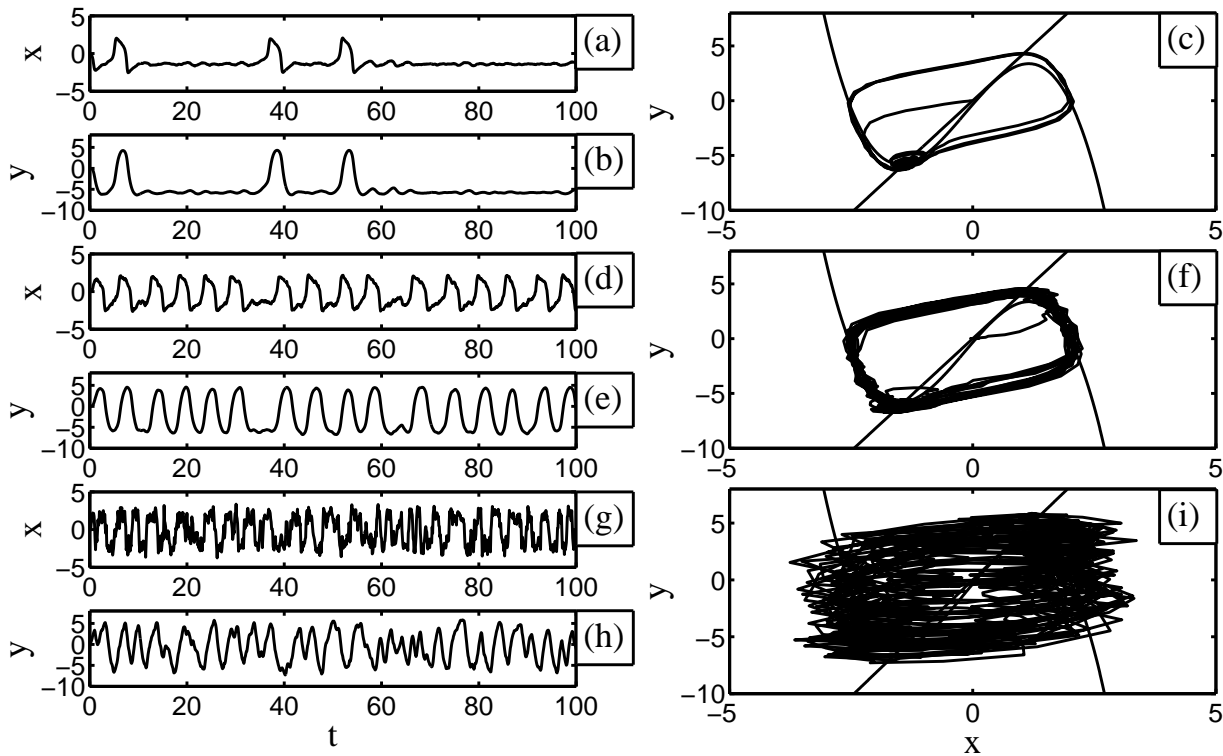


FIG. 3.1 – Évolution temporelle des variables lente ( $b, e, h$ ) et rapide ( $a, d, g$ ) du système d'équations (3.1) ainsi que les plans de phase correspondants ( $c, f, i$ ) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.08$  ( $a, b, c$ ),  $\sigma = 0.4$  ( $d, e, f$ ) et  $\sigma = 3$  ( $g, h, i$ ). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ .

- Au vu des figures 3.1.(d)(e)(f), c'est la valeur intermédiaire d'écart type de bruit,  $\sigma$  valant 0.4, qui améliore la régularité de la réponse du système.

Il semble donc exister une valeur optimum de bruit qui maximise la régularité de la réponse du système, d'où le terme de résonance cohérente.

Pour caractériser cet effet de résonance cohérente, il est nécessaire d'introduire un outil de mesure tel que l'autocorrélation normalisée  $C_{xx}(\tau)$  définie par

$$C_{xx}(\tau) = \frac{\langle \tilde{x}(t)\tilde{x}(t+\tau) \rangle}{\langle \tilde{x}(t)^2 \rangle},$$

avec  $\tilde{x}(t) = x(t) - \langle x(t) \rangle$ .

(3.2)

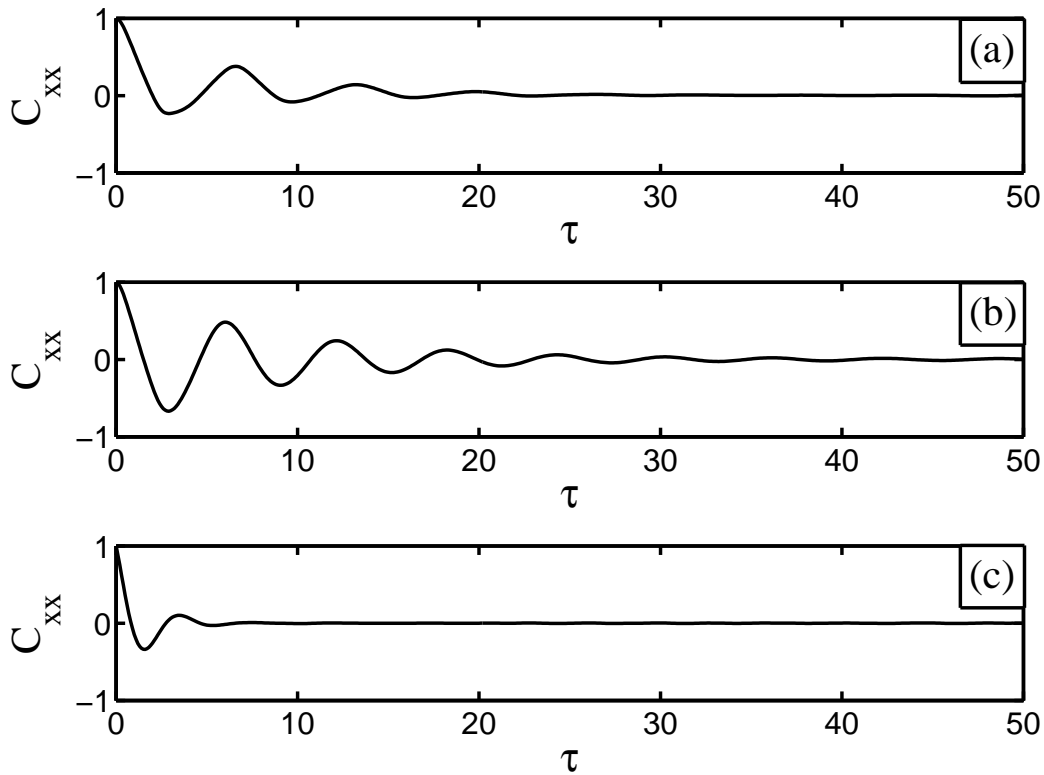


FIG. 3.2 – Autocorrélation de la réponse de la variable rapide du système d'équations (3.1) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.08$  (a),  $\sigma = 0.4$  (b) et  $\sigma = 3$  (c). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ .

L'autocorrélation est calculée sur la variable rapide du système (3.1) et la variable  $\tilde{x}(t)$  correspond à la variable  $x(t)$  sans sa valeur moyenne  $\langle x(t) \rangle$ . Le système (3.1) est simulé sur une durée d'observation  $T = 200 \times 10^6$  et l'autocorrélation normalisée est tracée sur la figure 3.2 pour les trois valeurs efficaces de bruit précédentes :  $\sigma = 0.08$ ,  $\sigma = 0.4$  et  $\sigma = 3$ . D'après la figure 3.2, l'autocorrélation qui correspond au processus le plus périodique est obtenue pour la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.4$ .

Le but de cet étude numérique est de quantifier le degré de régularité de la réponse du système en fonction de l'intensité de bruit  $\sigma$ . L'article référence de Pikovsky et Kurths permet d'introduire deux grandeurs [29, 58] :

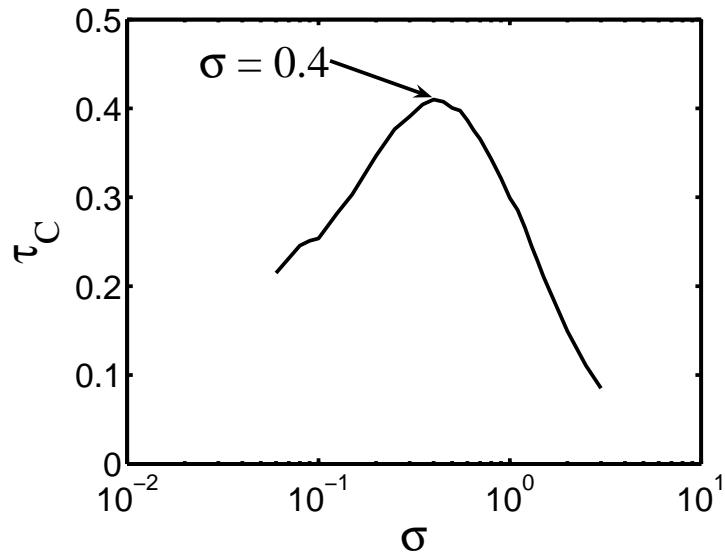


FIG. 3.3 – Temps de corrélation  $\tau_C$  du système d'équations (3.1) en fonction de l'écart type du bruit  $\sigma$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $E = -0.35$ .

- le temps de corrélation  $\tau_C$
- le coefficient de variation  $R_P$

En ce qui concerne le temps de corrélation  $\tau_C$ , il est défini comme l'intégrale du carré de l'autocorrélation normalisée :

$$\tau_C = \int_0^{+\infty} C_{xx}^2(t) dt. \quad (3.3)$$

La figure 3.3, qui présente l'évolution du temps de corrélation en fonction de la valeur efficace du bruit  $\sigma$ , montre que le temps de corrélation est maximum pour  $\sigma = 0.4$ , ce qui confirme les observations effectuées à la figure 3.2 :

*il existe une valeur optimum de bruit qui améliore la régularité de la réponse du système.*

Le coefficient de variation  $R_P$  est la seconde mesure de régularité introduite par Pikovsky et Kurths [29]. Cette quantité est spécifique à la dynamique neuronale puisqu'elle consiste à analyser le temps  $t_p$  entre deux potentiels d'action consécutifs. Contrairement au temps de corrélation, le coefficient de variation ne tient pas compte de la forme des ondes puisque

l'estimation de  $t_p$  s'effectue en déterminant les instants où le potentiel d'action à détecter franchit un seuil  $V_{TH}$  [29, 58].

Par ailleurs, dans les systèmes neuronaux, ce temps  $t_p$  permet de coder l'information que les neurones transmettent, il constitue donc une donnée importante. Lorsque les potentiels d'action sont peu fréquents, le neurone exerce une faible activité et cela peut se traduire par exemple par une faible contraction d'un muscle. En outre, lorsque les potentiels d'action émis par le neurone sont très fréquents, le neurone peut demander une contraction plus intense d'un muscle [85]. Bien entendu la communication neuronale va bien au delà de cet exemple. Ce temps entre chaque potentiel d'action est donc une information cruciale mais c'est aussi une variable aléatoire qui possède une valeur moyenne  $\langle t_p \rangle$  et un écart type  $\sqrt{Var(t_p)}$ . La loi de probabilité de  $t_p$  est représentée sur la figure 3.4 pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.1$ ,  $\sigma = 0.8$  et  $\sigma = 3$ . Pour obtenir numériquement les lois de probabilité, le protocole suivant est sélectionné :

Afin que chaque loi de probabilité soit estimée avec le même nombre d'échantillons de  $t_p$ , le système est simulé jusqu'à obtenir  $10^4$  potentiels d'action. Comme évoqué précédemment, le temps entre deux potentiels d'action consécutifs est mesuré à l'aide d'une détection par seuil  $V_{TH}$  suivant ainsi le protocole usuel de la littérature [86]. Les lois de probabilité obtenues permettent d'effectuer les observations suivantes :

- A la figure 3.4(a), la loi de probabilité possède une forte présence centrée sur la valeur  $t_p \simeq 6.6$ . Cette valeur correspond au temps propre du système en l'absence de bruit, c'est-à-dire à la période des oscillations obtenues lorsque le système est paramétré en régime oscillatoire. Cette forte présence au temps propre vient du fait que sur la réponse de la variable rapide du système, des paquets de potentiels d'action consécutifs sont observable. Cependant, ces groupes de potentiels d'action sont séparés par des intervalles de temps importants et aléatoires. Ce phénomène détériore la régularité de l'apparition des potentiels d'action puisque la valeur moyenne de  $t_p$  de la figure 3.4(a) est mesurée à  $\langle t_p \rangle = 20.5$ .
- Au contraire, la loi de probabilité de la figure 3.4(c) est très présente sur les faibles valeurs de  $t_p$  et cette loi est très étalée. L'intensité de bruit  $\sigma = 3$  ne permet donc pas au système d'avoir une réponse régulière.

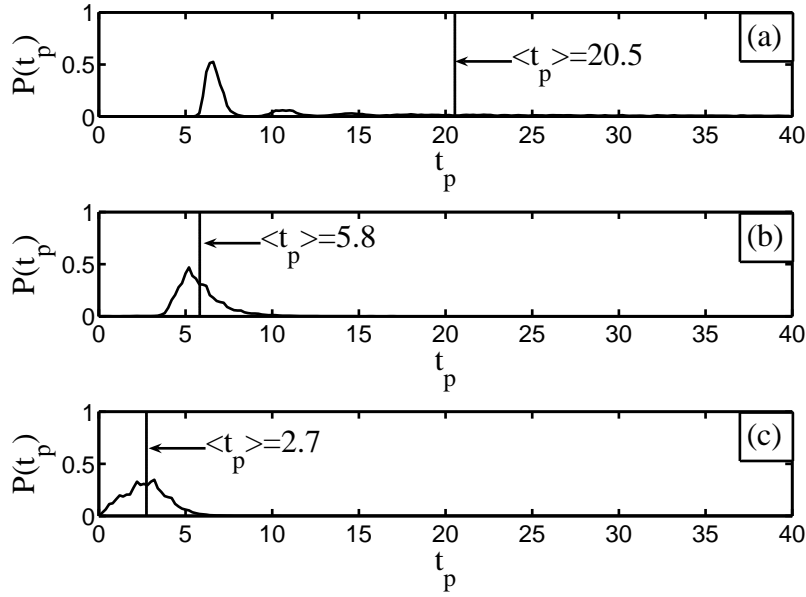


FIG. 3.4 – Lois de probabilité du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues avec le système d'équations (3.1) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.1$  (a),  $\sigma = 0.8$  (b) et  $\sigma = 3$  (c). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $E = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

- La loi de probabilité de la figure 3.4(b) est très localisée autour de la valeur de  $t_p \simeq 6$ . Ainsi, la valeur de bruit  $\sigma = 0.8$  permet au système de répondre en produisant des potentiels d'action séparés par un temps de l'ordre du temps caractéristique du système avec la meilleure régularité.

Le coefficient de variation  $R_P$  est défini par B. Lindner et co-auteurs comme le rapport entre l'écart type et la valeur moyenne du temps entre deux potentiels d'action consécutifs  $t_p$  [58] :

$$R_P = \frac{\sqrt{\text{Var}(t_p)}}{\langle t_p \rangle}. \quad (3.4)$$

En fait, si la réponse du système est parfaitement périodique, la variance du temps  $t_p$  sera nulle. Par conséquent, plus le coefficient de variation sera faible, plus la réponse du système sera régulière.

De plus, l'article de Pikovsky et Kurtz présente cette mesure de  $R_P$  comme un rapport bruit sur signal du système car un minimum de  $R_P$  traduit un maximum de cohérence de la réponse du système.

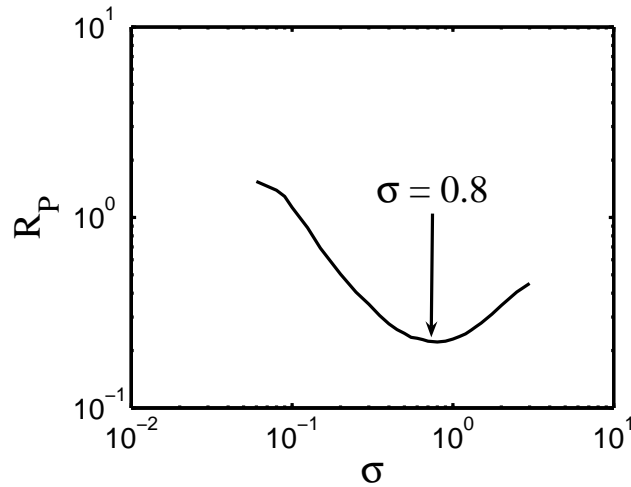


FIG. 3.5 – Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.1) en fonction de l'écart type du bruit. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $E = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

Ce coefficient  $R_P$ , qui est tracé sur la figure 3.5 en fonction de l'écart type du bruit, présente une forme anti-résonante avec un minimum pour la valeur d'écart type de bruit :  $\sigma = 0.8$ .

L'évolution du temps de corrélation  $\tau_C$  et celle du rapport bruit sur signal  $R_P$  révèlent que la réponse du système atteint un optimum de régularité pour une quantité appropriée de bruit ; cette signature est caractéristique du phénomène de résonance cohérente où le système est uniquement excité par le signal aléatoire.

Bien évidemment, les valeurs de paramètres du système vont modifier l'allure des courbes de résonance obtenues. Par exemple, la figure 3.6 présente différentes résonances simulées pour plusieurs valeurs de  $E$ , c'est à dire pour différents écarts par rapport à la valeur critique  $Z_{inf} \simeq -0.320$ . Ainsi, le minimum atteint par la courbe de  $R_P$  est d'autant plus faible que l'écart entre  $E$  et  $Z_{inf} = -0.320$  est faible.

Afin d'étudier l'évolution du rapport bruit sur signal  $R_P$  lorsque le système est positionné très près de la bifurcation d'Andronov-Hopf, une étude approfondie a été menée qui a permis d'estimer la valeur critique  $Z_{inf}$  avec une précision de  $10^{-7}$ . Le coefficient  $R_P$  est tracé, sur la figure 3.6, pour un écart très faible entre la valeur  $E = -0.3208939$  et la valeur critique mesurée avec plus de précision  $Z_{inf} = -0.3208938$ .

Cette étude a permis de montrer qu'en plus du comportement anti-résonant observé précédemment, il y a une résonance du rapport bruit sur signal pour de faibles valeurs de bruit. Cette



résonance a été montrée par A.M. Lacasta, F. Sargues et J.M. Sancho et a été qualifiée d'anti-résonance cohérente [87] car elle est contraire au mécanisme de la résonance cohérente. Ce phénomène d'anti-résonance cohérente découle des observations des lois de probabilités effectuées sur la figure 3.4(a) pour les faibles valeurs de bruit. En effet, des groupements de potentiels d'action se forment lorsque le bruit est très faible; ce qui détériore la mesure du coefficient de variation  $R_P$ .

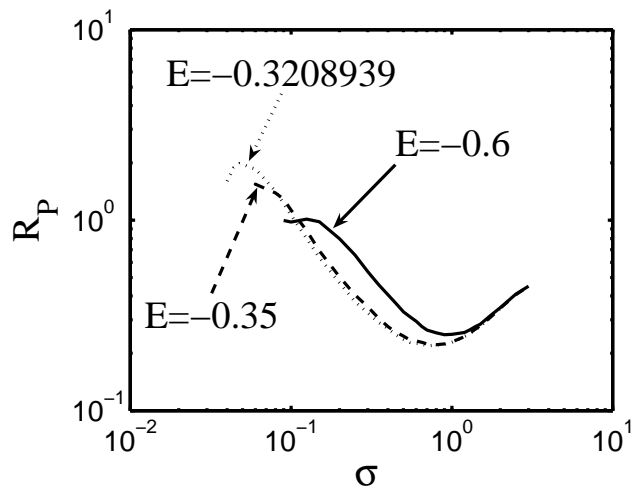


FIG. 3.6 – Evolution du rapport bruit sur signal  $R_P$  en fonction de l'écart type du bruit pour différentes valeurs de  $E$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

## 3.2 Etude pratique de la résonance cohérente

Dans cette partie, le phénomène de résonance cohérente, traité au paragraphe précédent, fait l'objet d'une étude pratique. Le dispositif expérimental a été introduit dans le premier chapitre de cette thèse et il est complété, dans cette partie, en ajoutant une source de bruit au générateur de tension continue  $E$ . Pour mémoire, cette tension  $E$  permet d'ajuster le point de fonctionnement du système et ainsi de passer du régime stable au régime périodique.

Afin de se placer dans les hypothèses d'observation de la résonance cohérente, le circuit électronique est configuré de telle sorte qu'il n'oscille pas. Ceci est réalisé en pratique en ajustant la tension  $E$  à  $-0.35V$ , c'est à dire en dessous de la valeur critique expérimentale  $E_{inf}^{exp} = -0.32V$  pour laquelle le système oscille.

Le but de cette étude est d'évaluer le comportement du dispositif expérimental en fonction de l'amplitude du bruit. Le bruit  $\eta$  sera blanc et gaussien et de valeur efficace R.M.S. (Root Mean Square)  $\sigma$ . Les chronogrammes de la variable rapide et les plans de phase correspondant sont représentés figure 3.7 pour trois valeurs de bruit différentes.

Tout comme il fut observé en simulations numériques :

- lorsque l'amplitude de bruit est assez faible,  $\sigma = 0.055V_{RMS}$ , le circuit répond en produisant quelques potentiels d'actions de manière irrégulière.
- Pour une valeur de bruit très importante,  $\sigma = 1.655V_{RMS}$ , un très grand nombre de potentiels d'actions sont visibles sur la figure 3.7(c). Cependant, cette réponse semble très irrégulière à cause de la forte amplitude de bruit, ce qui est encore plus remarquable sur le plan de phase correspondant.
- Pour une valeur de bruit intermédiaire,  $\sigma = 0.383V_{RMS}$ , la régularité de la réponse semble améliorée tant sur l'évolution de la variable rapide que sur le plan de phase.

La cohérence du système peut être appréciée par la fonction d'autocorrélation normalisée  $C(\tau)$  où, d'un point de vue électronique,  $\tilde{V}(t_{exp})$  correspond à la tension  $V$  sans sa composante continue :

$$C(\tau) = \frac{\langle \tilde{V}(t_{exp})\tilde{V}(t_{exp} + \tau) \rangle}{\langle \tilde{V}(t_{exp})^2 \rangle}, \quad (3.5)$$

$$\tilde{V}(t_{exp}) = V(t_{exp}) - \langle V(t_{exp}) \rangle .$$

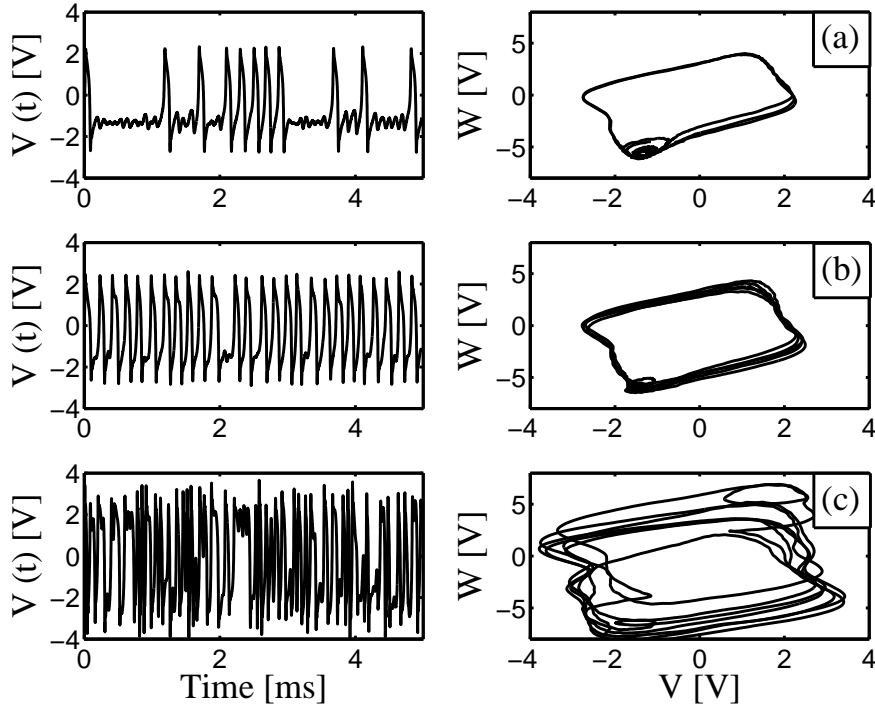


FIG. 3.7 – *Evolutions temporelles de la variable rapide (gauche) et plan de phase correspondant (droite) pour les trois valeurs de bruit suivantes: (a)  $\sigma = 0.055V_{RMS}$ , (b)  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  et (c)  $\sigma = 1.655V_{RMS}$ . Paramètres du dispositif expérimental:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenues avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .*

Les autocorrélations, qui sont représentées sur la figure 3.8 pour trois valeurs de bruit, suggèrent que c'est la valeur intermédiaire de bruit,  $0.383V_{RMS}$ , qui optimise la redondance de la réponse du circuit.

Comme il était prévisible, le bruit va donc tour à tour améliorer puis détériorer la réponse du circuit. C'est ce que nous allons mesurer à l'aide du temps de corrélation  $\tau_C$  qui a été défini précédemment comme:

$$\tau_C = \int_0^{+\infty} C^2(t_{exp}) dt_{exp} \quad (3.6)$$

Ce temps de corrélation est tracé à la figure 3.9 en fonction de la valeur R.M.S. de bruit. Le comportement résonant de la courbe obtenue est caractéristique du phénomène de résonance cohérente où l'amplitude de bruit  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  optimise la régularité de la réponse du circuit.

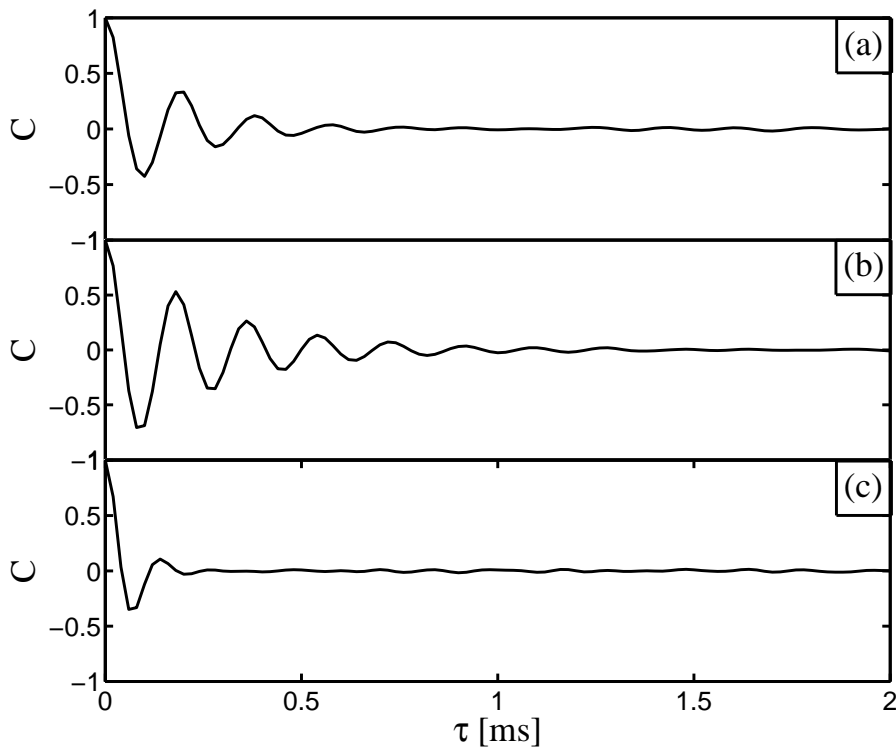


FIG. 3.8 – Autocorrélation normalisée de la variable rapide pour les trois valeurs de bruit suivantes : (a)  $\sigma = 0.055V_{RMS}$ , (b)  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  et (c)  $\sigma = 1.655V_{RMS}$ . Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $E = -0.35V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$  et  $C = 22nF$ .

Afin de confirmer l'existence de ce phénomène, une deuxième quantité a été introduite dans la partie précédente, elle consiste à analyser le temps entre deux potentiels d'action consécutifs  $t_p$ . Il s'agissait du coefficient de variation  $R_P$  dont voici l'expression :

$$R_P = \frac{\sqrt{Var(t_p)}}{\langle t_p \rangle}. \quad (3.7)$$

Pour estimer le coefficient de variation, le protocole expérimental suivant est utilisé :

- Pour chaque valeur de bruit, les chronogrammes de la variable rapide sont stockés sur une durée d'observation suffisamment grande.
- Pour approximer les temps correspondant à l'apparition des potentiels d'actions, les instants pour lesquels la variable rapide franchit un seuil  $V_{TH}$ , choisi à  $V_{TH} = 0.8V$ , ont été déterminés. Ce seuil de détection diffère de celui utilisé lors des simulations numériques qui était alors fixé à  $V_{TH} = 0$  puisque lors des simulations une vérification

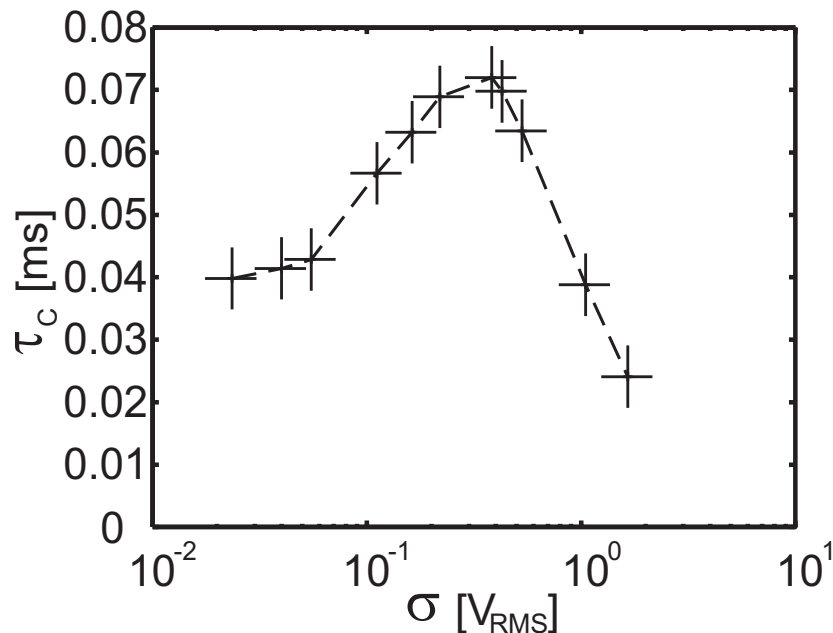


FIG. 3.9 – Temps de corrélation pour différentes valeurs R.M.S. de bruit. Paramètres du dispositif expérimental:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

de dépassement du seuil sur le prochain échantillon permet de réduire les erreurs de détection.

- Cela a permis de déduire les temps entre deux potentiels d'actions consécutifs  $t_p$ .

Les résultats expérimentaux sont reportés à la figure 3.10 où l'évolution du coefficient de variation en fonction du bruit met à nouveau en évidence le phénomène de résonance cohérente. En effet, la quantité de bruit  $\sigma = 0.383V_{RMS}$  minimise le rapport bruit sur signal  $R_P$  dont le comportement est anti-résonant. Le comportement de la résonance cohérente se retrouve à la fois dans les simulations numériques et le dispositif expérimental. Ce circuit permet ainsi d'avoir une réalisation électronique du fonctionnement neuronal tel qu'il est décrit par le modèle de FithzHugh-Nagumo.

Par ailleurs, le circuit n'a pas permis d'observer le phénomène de résonance anti-cohérente qui apparaît en simulation numérique pour les faibles valeurs de bruit. En fait, ce phénomène n'a lieu que si le système est paramétré extrêmement près de la bifurcation d'Andronov-Hopf, ce qui n'est pas envisageable avec tout dispositif expérimental. Tout comme ce système

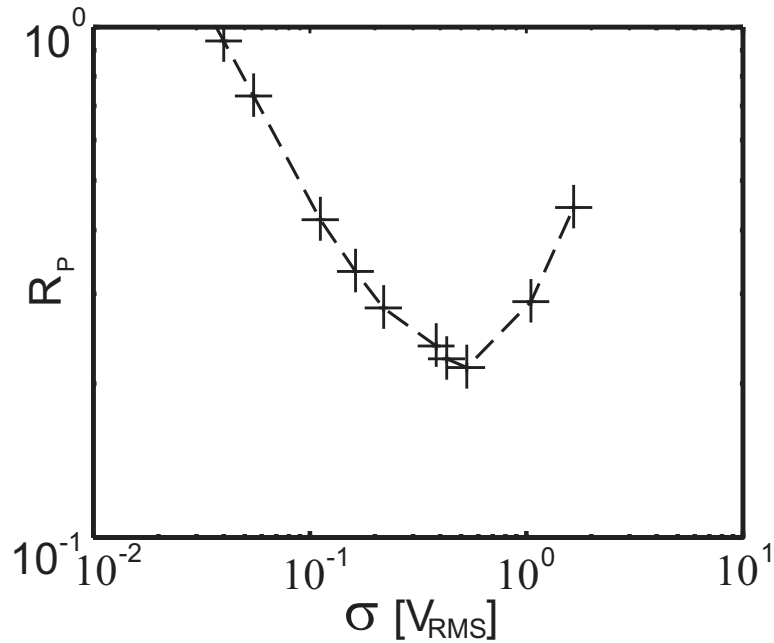


FIG. 3.10 – Coefficient de variation du temps entre deux potentiels d'actions consécutifs pour différentes valeurs R.M.S. de bruit. Paramètres du dispositif expérimental:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . Seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0.8$ .

expérimental, les systèmes naturels ne permettront donc pas d'observer ce phénomène qui semble à notre avis n'exister qu'en simulations numériques. Nous n'avons d'ailleurs pas trouvé d'autre référence faisant état de ce phénomène en pratique.

### 3.3 Le phénomène de résonance auto-induite ou une autre forme de résonance cohérente?

Le phénomène de résonance cohérente est uniquement imputable à un paramètre qui fluctue aléatoirement près de la bifurcation d'Andronov-Hopf. D'autres systèmes excitables présentent des comportements similaires tels que le phénomène de résonance stochastique autonome [88, 89] et celui de résonance auto-induite [90, 91].

L'étude effectuée au paragraphe précédent a conduit à négliger le paramètre  $A$  qui intervient dans la deuxième équation du système de FithzHugh-Nagumo rappelé ci-après

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x) - y + Z \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y - A).\end{aligned}\tag{3.8}$$

En fait, la résonance auto-induite a été introduite par l'équipe de Vanden-Eijnden afin de quantifier l'influence des conditions d'activation  $A$  et  $Z$  sur la réponse du système de FithzHugh-Nagumo. Le travail présenté par Vanden-Eijnden et co-auteurs est basé sur un modèle de FithzHugh-Nagumo proche de celui qui est défini par les équations (3.8). En effet, ils ont considéré le système suivant:

$$\begin{aligned}\epsilon \frac{dx}{dt} &= x - \frac{1}{3}x^3 - y + Z \\ \frac{dy}{dt} &= x + A.\end{aligned}\tag{3.9}$$

Par rapport au système qui a été étudié, il est remarquable que dans leurs travaux le paramètre  $\gamma$  est choisi nul. De plus, ils considèrent le paramètre  $A$  comme la somme d'une constante et d'une fluctuation aléatoire; le paramètre  $Z$  étant nul, ceci leur permet, dans un premier temps, de mettre en évidence le phénomène de résonance cohérente.

Dans un deuxième temps, ils considèrent que la fluctuation aléatoire est maintenant sur la variable  $Z$ . Ils constatent un effet qui améliore la régularité de la réponse du système pour une valeur optimale de bruit. Ils appellent cet effet résonance auto-induite et le comparent à l'effet de résonance cohérente. Pour permettre une comparaison des deux phénomènes sur une même gamme d'amplitude de bruit, ils définissent un facteur d'échelle  $\sqrt{\epsilon}$  entre les deux types de bruits considérés sur l'une ou l'autre des deux variables. La même méthodologie qu'eux a été utilisé dans le cas du système (3.8).

Le principal résultat de leur étude est que la régularité de la réponse du système présente une plus forte résonance si le paramètre aléatoire est considéré comme une composante de la variable  $Z$ . En fait, selon l'article de Pikovsky et Kurths, qui fait référence dans le domaine, la résonance cohérente peut être observée que le bruit soit inclu sur la première équation ou qu'il soit considéré dans la seconde équation [29]. Il n'y a donc pas lieu d'appeler le phénomène par deux noms différents. A noter enfin que dès 1995, le bruit a également été ajouté simultanément sur les deux équations de l'oscillateur de BVP par Paydarfar [83]. Le même phénomène de résonance cohérente a ainsi pu être observé, même si le terme n'ait été donné que deux ans plus tard par Pikovsky and Kurths [29].

Le but de ce paragraphe consiste à vérifier en simulation numérique qu'il est effectivement possible d'inclure le bruit sur le paramètre  $A$  de la seconde équation du système d'équation 3.8. Cependant, tout comme l'ont observé E. Vanden-Eijnden et co-auteurs, la régularité de la réponse du système sera moins importante que lorsque le bruit est ajouté sur la variable  $Z$ .

Naturellement, il est nécessaire de modifier le système (3.8) en remplaçant le paramètre  $A$  par un bruit blanc dont l'amplitude est divisée par  $\sqrt{\epsilon}$ . Cette division permettra d'obtenir des gammes d'amplitude de bruit du même ordre de grandeur que celle utilisée au paragraphe précédent. Le système étudié devient donc le suivant:

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= f(x) - y + Z \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y - \frac{\eta(t)}{\sqrt{\epsilon}}). \end{aligned} \quad (3.10)$$

La figure 3.10 résume le comportement du système pour trois valeurs caractéristiques de bruit  $\sigma = 0.1$ ,  $\sigma = 0.8$  et  $\sigma = 3$ . D'après cette figure, les observations suivantes peuvent être effectuées:

- Pour la plus faible valeur de bruit, les chronogrammes des variables lente et rapide représentés sur les figures 3.10.(a) et (b) montrent que très peu de potentiels d'action sont produits.
- Au contraire, aux figures 3.10.(g) et (h), la valeur de bruit la plus importante permet d'induire un certain nombre de potentiels d'action, mais quasiment sans aucune régularité. Cette absence de régularité est d'autant plus flagrante si l'on analyse le plan de phase correspondant qui est tracé à la figure 3.10.(i).



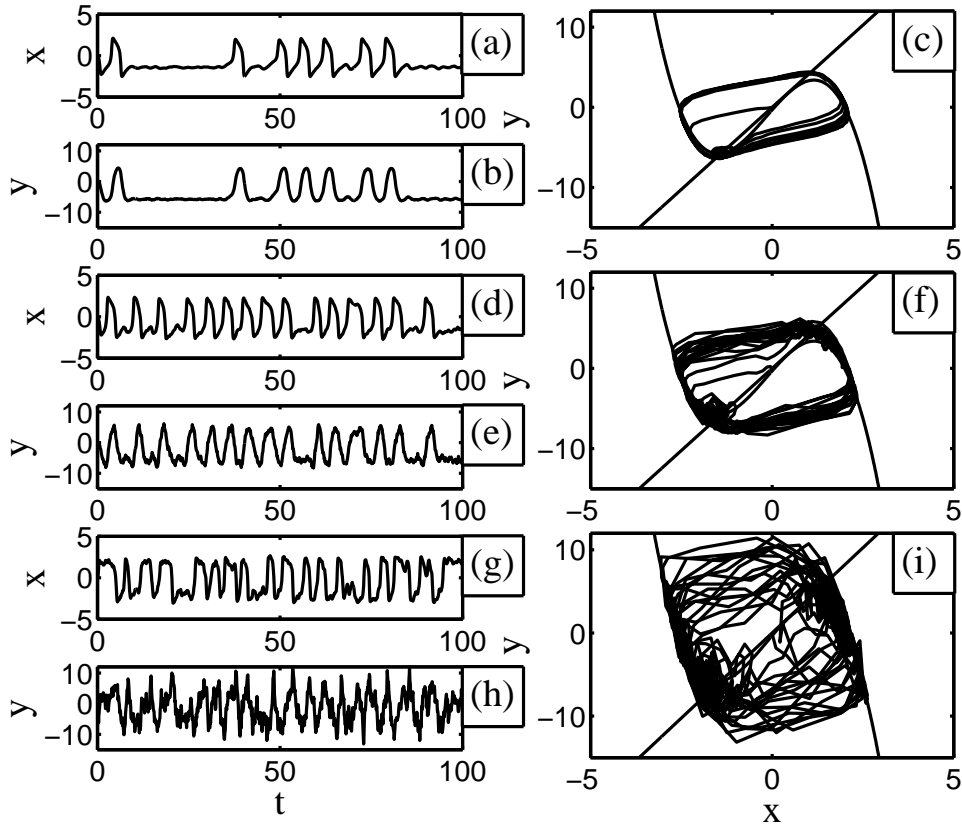


FIG. 3.11 – Évolution temporelle des variables lente ( $b, e, h$ ) et rapide ( $a, d, g$ ) du système d'équations (3.10) ainsi que les plans de phase correspondant ( $c, f, i$ ) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.1$  ( $a, b, c$ ),  $\sigma = 0.8$  ( $d, e, f$ ) et  $\sigma = 3$  ( $g, h, i$ ). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $Z = -0.35$ .

- Enfin, sur les figures 3.10.(d),(e) et (f), la valeur de bruit intermédiaire  $\sigma = 0.8$  semble permettre d'obtenir une meilleure régularité puisque les trajectoires obtenues en traçant le plan de phase sont plus cohérentes.

Il semble donc bien qu'il existe une valeur optimum de bruit qui optimise la régularité de la réponse du système. Pour mettre en évidence l'existence de cette valeur optimum de bruit, comme au paragraphe précédent, le coefficient de variation  $R_p$  est calculé pour différentes valeurs de bruit. Ce coefficient  $R_p$ , qui est analogue à un rapport bruit sur signal, est représenté en trait plein à la figure 3.12 où il atteint un minimum pour une valeur de bruit  $\sigma = 0.8$ .

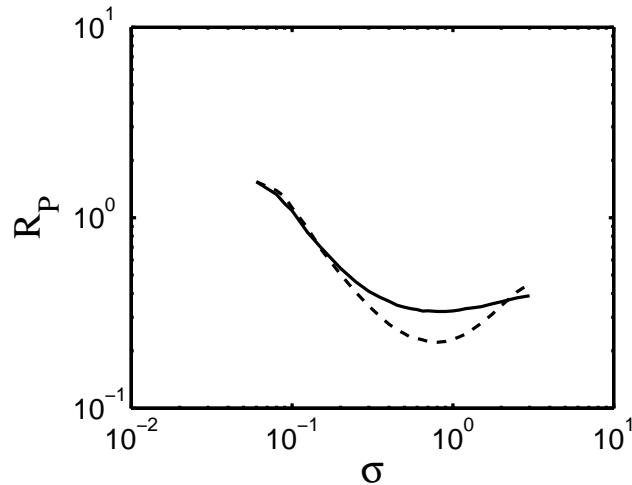


FIG. 3.12 – Evolution du coefficient de variation en fonction de la valeur RMS de bruit  $\sigma$  selon que le bruit intervient dans la première (pointillés) ou la seconde équation (trait plein). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ ,  $Z = -0.35$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

Afin d'étudier l'influence du bruit selon qu'il est considéré sur l'une ou l'autre des deux équations du système (3.8), le coefficient de variation est reporté en pointillés sur la courbe obtenue au paragraphe précédent, c'est-à-dire lorsque le bruit intervient dans la première équation. Ainsi, le coefficient apparaît plus faible quand le bruit intervient dans la première équation.

Par conséquent, la réponse du système sera plus régulière si le bruit est considéré sur la première équation. Ce résultat est en parfait accord avec les résultats obtenus par E. Vandeneijnden et co-auteurs qui ont considéré un système du même type que celui utilisé dans cette partie et qui ont préféré introduire le terme de résonance auto-induite [90,91]. Dans ce mémoire, le terme de résonance cohérente sera conservé dans les deux cas.

### 3.4 Etude comparative des effets du bruit au voisinage de la bifurcation

Dans les précédents paragraphes, les cas de figure suivants ont été considérés :

- Le bruit est ajouté dans la première équation et le système est paramétré près de la bifurcation d'Andronov-Hopf via le paramètre constant  $Z$  intervenant dans la première équation du système (3.8).
- Le bruit est ajouté dans la seconde équation et le système est paramétré près de la bifurcation d'Andronov-Hopf via le paramètre constant  $Z$  intervenant dans la première équation du système (3.8).

Il n'a cependant pas été envisagé le cas où le bruit est ajouté dans la première équation et que le paramètre constant  $A$  de cette seconde équation ajuste le système à proximité de la bifurcation d'Andronov-Hopf. C'est en fait l'objet du présent paragraphe.

Une pré-étude en l'absence de bruit a été menée, consistant à estimer les deux intervalles de valeurs des paramètres  $A$  et  $Z$  pour lesquels le système de FitzHugh Nagumo (3.8) oscille. Cette pré-étude sert à déterminer le lien qui existe entre ces deux intervalles pour permettre ensuite une étude comparative des effets du bruit lorsqu'il est inclus dans l'une ou l'autre des équations du système (3.8).

Bien évidemment, tout au long de cette étude, les paramètres  $\gamma$  et  $\epsilon$  ne changent pas et sont fixés à  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ , tandis que les zéros  $a$  et  $b$  de la fonction non linéaire  $f$  valent respectivement 2.03 et -2.53.

#### 3.4.1 Lien existant entre les paramètres $A$ et $Z$ ajustant le seuil de la bifurcation d'Andronov-Hopf

Les simulations numériques ont pu montrer que lorsque le paramètre  $Z$  est nul, le paramètre  $A$  permet au système d'osciller s'il appartient à l'intervalle  $[-0.078; 0.164]$ . Si maintenant le paramètre  $A$  est choisi nul, c'est le paramètre  $Z$  qui va permettre au système d'os-

ciller s'il est choisi dans l'intervalle  $[-0.320; 0.683]$ . De plus, il existe un rapport d'échelle qui est de l'ordre de la valeur du paramètre  $\gamma$  entre les deux bornes inférieures de ces deux intervalles ainsi qu'entre les deux bornes supérieures, cela peut sembler normal puisque ce paramètre ajuste le poids de la variable rapide par rapport à la variable lente.

Par ailleurs, une autre façon de justifier que ce rapport est de l'ordre de  $\gamma$  consiste à exprimer les nullclines dans chacun des cas de figures étudiés:

- **Cas 1:** Si  $Z$  est nul alors, l'expression des nullclines est

$$\begin{aligned} y &= f(x) && \text{pour la x-nullcline correspondant à une cubique.} && (3.11) \\ y &= \frac{x - A}{\gamma} && \text{pour la y-nullcline correspondant à une droite.} \end{aligned}$$

- **Cas 2:** Au contraire, si  $A$  est nul alors, l'expression des nullclines devient

$$\begin{aligned} y &= f(x) + Z && \text{pour la x-nullcline correspondant à une cubique.} && (3.12) \\ y &= \frac{x}{\gamma} && \text{pour la y-nullcline correspondant à une droite.} \end{aligned}$$

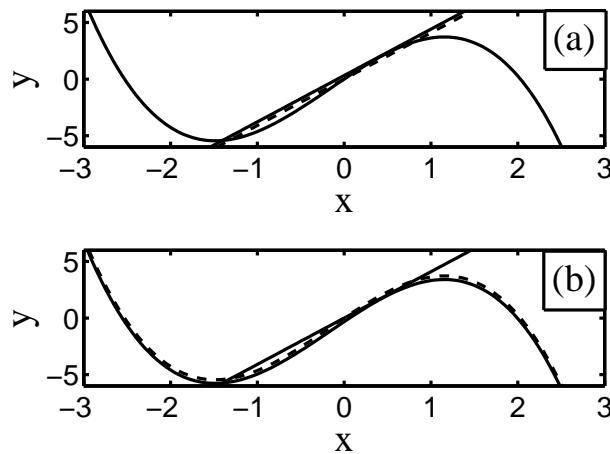


FIG. 3.13 – (a) Translation verticale de la nullcline d'équation  $y = x/\gamma$  (représentée en pointillés) due à un paramètre  $A = -0.078$  non nul. Les nullclines définies par le système d'équations (3.12) sont représentées en trait plein. (b) Translation verticale de la nullcline d'équation  $y = f(x)$  (représentée en pointillés) due à un paramètre  $Z = -0.32$  non nul. Les nullclines définies par le système d'équations (3.13) sont représentées en trait plein. Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\gamma = 0.244$ .

Comme le montre la figure 3.13, dans le premier cas, l'intersection des nullclines s'obtient en translatant verticalement la droite correspondant à la  $y$ -nullcline définie par  $y = x/\gamma$  d'une quantité  $-A/\gamma$ . Dans le second cas, c'est la nullcline cubique définie par  $y = f(x)$  qui est translatée verticalement de  $Z$  tandis que l'autre nullcline reste inchangée. En première approximation, considérant le déplacement relatif des deux nullclines, il s'agit, dans le premier cas, d'une translation de  $Z$  qui est identifiée à une translation de  $-A/\gamma$  dans le second cas. Il y a donc bien un rapport de l'ordre de  $\gamma$  dont il faudra tenir compte pour paramétrer dans les deux cas le système avec le même écart par rapport au point de bifurcation.

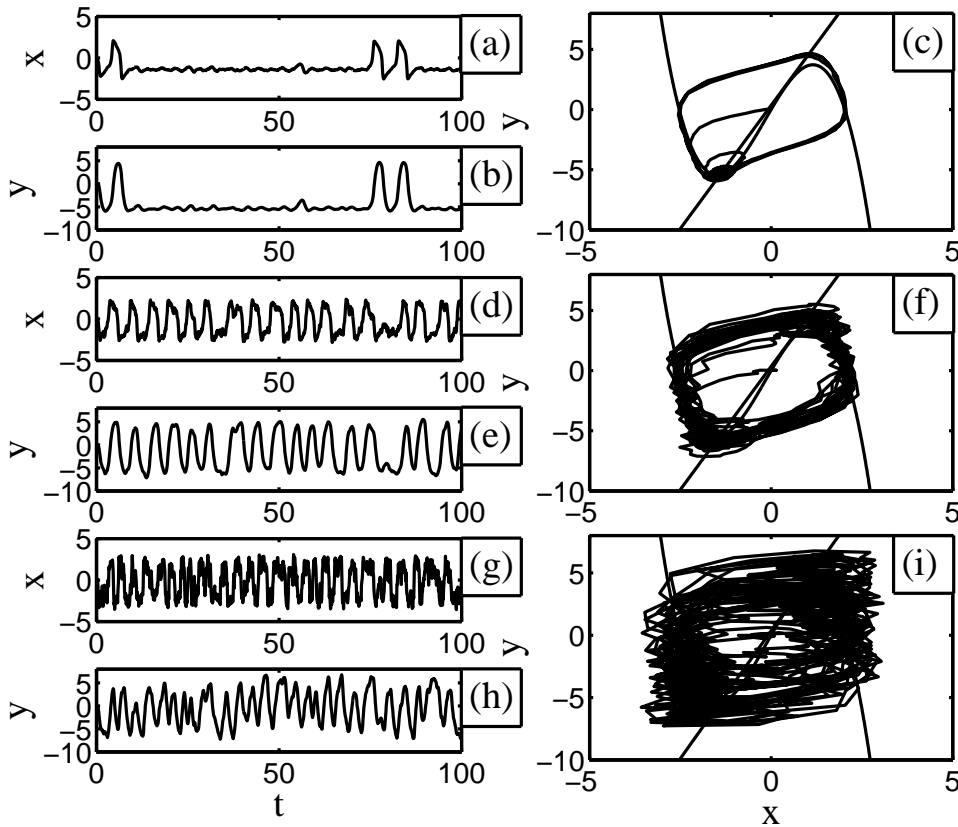


FIG. 3.14 – Évolutions temporelles des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h) du système d'équations (3.8) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour les trois valeurs de bruits suivantes:  $\sigma = 0.1$  (a,b,c),  $\sigma = 0.8$  (d,e,f) et  $\sigma = 3$  (g,h,i). Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $A = -0.0854$ .

### 3.4.2 Comparaison de la réponse du système pour des bruits portant sur les paramètres $A$ et $Z$

Dans le premier cas de figure, le paramètre  $Z$  étant nul, le système est paramétré près de la bifurcation d'Andronov-Hopf en ajustant le paramètre  $A$  à  $-0.0854$ .

Dans le second cas, le paramètre  $A$  étant nul, le paramètre  $Z$  est choisi égal à  $-0.35$  pour tenir compte du facteur  $\gamma$  qui existe entre les deux paramètres. Ce second cas a déjà été traité au paragraphe 3.1. Les signaux obtenus dans le premier cas de figure sont tout d'abord traité alors que le bruit perturbe le paramètre  $A$  de la seconde équation du système de FitzHugh-Nagumo.

Lorsque le couple de valeurs de  $(A, Z)$  est  $(0, -0.0854)$ , les signaux et les plans de phase ont été relevé en simulation numérique pour les trois amplitudes de bruit suivantes:  $\sigma = 0.1$ ,  $\sigma = 0.8$  et  $\sigma = 3$ . Tout comme dans les paragraphes précédents, la fig. 3.14 montre qu'il existe une valeur optimum de bruit qui maximise la régularité de la réponse du système.

De plus, le degré de régularité peut être estimé en fonction de la valeur efficace de bruit  $\sigma$  à l'aide du coefficient de variation  $R_p$ . Ce coefficient est tracé sur la fig. 3.15 pour les deux cas de figure qu'il a été choisi d'étudier. Les deux courbes obtenues étant confondues, cela permet de conclure qu'en statique, les paramètres constants  $A$  et  $Z$  ont la même influence sur le système, pour peu que le paramètre  $\gamma$  soit pris en compte. Par conséquent, comme suggéré par Pikovsky et Kurths, le phénomène de résonance cohérente est présent que l'on perturbe aléatoirement le paramètre  $Z$  de la première équation ou le paramètre  $A$  de la seconde équation.

## 3.5 Influence du bruit sur le seuil de la non linéarité

Dans les paragraphes précédents, le cas où le bruit était placé à l'entrée du neurone a été envisagé, c'est-à-dire lorsqu'il était ajouté aux variables d'entrées  $A$  et  $Z$  du système d'équation (3.8). Pour clore ce chapitre, le bruit est ajouté sur l'une des racines de la fonction non linéaire  $f(x)$  qui agit sur la forme des solutions du système d'équations (3.8).

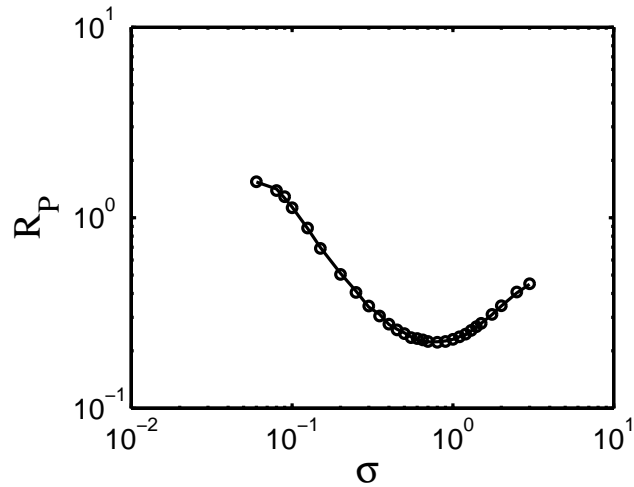


FIG. 3.15 – Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.8) en fonction de l'écart type du bruit. En trait plein:  $A = -0.0854$  et  $Z = 0$ ; avec des symboles (o):  $A = 0$  et  $Z = -0.35$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$ , et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

Le bruit va donc influencer sur le point de fonctionnement du système via une des racines de la fonction non linéaire (2.3) et permettre au système d'osciller.

### 3.5.1 Etude numérique

Afin d'étudier en simulation numérique les effets d'un bruit contenu dans la fonction cubique du système de FithzHugh Nagumo, le système a été normalisé comme suit :

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -x(x-a)(x-b-\eta(t)) - y + E \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y). \end{aligned} \quad (3.13)$$

Les paramètres  $\epsilon$ ,  $\gamma$  et  $a$  conservent les mêmes valeurs qu'aux paragraphes précédents, c'est-à-dire  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $a = 2.03$ . En l'absence de bruit ( $\eta(t) = 0$ ), c'était jusqu'alors la valeur du paramètre  $E$  qui permettait au système d'osciller. Cette fois-ci,  $E$  est fixé à  $E = -0.33$  si bien que c'est la forme de la non linéarité qui ajuste le point de fonctionnement du système via le paramètre  $b$ . Pour les valeurs de  $a$  et  $E$  choisies, le système oscille en l'absence de bruit pour des valeurs de  $b$  supérieures à la valeur seuil  $b_{inf} = -2.52$ .

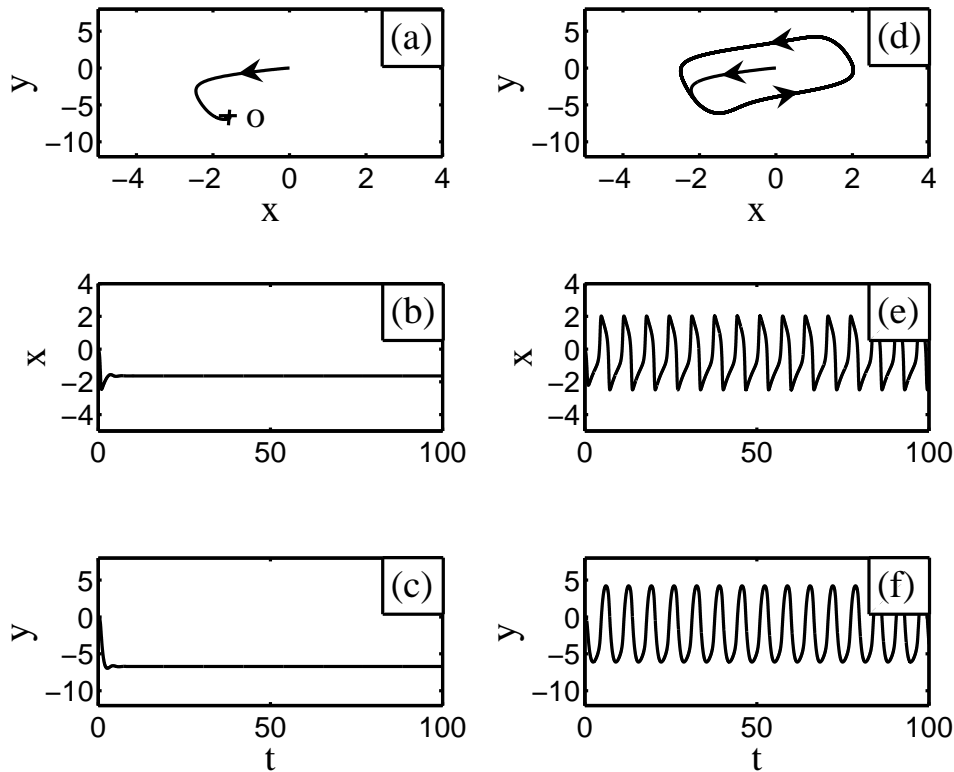


FIG. 3.16 – Les deux régimes de fonctionnement du système d'équations (3.13) en l'absence de bruit pour deux valeurs de  $b$  différentes : à gauche, régime stable pour  $b = -2.7$ , à droite, régime oscillant pour  $b = -2.5$ . De haut en bas, plans de phase (a,d) et évolutions temporelles des variables rapide (b,e) et lente (c,f). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\eta(t) = 0$ .

En effet, les simulations numériques en l'absence de bruit ont révélé deux régimes de fonctionnements illustrés à la figure 3.16 :

- Si  $b$  est inférieur à la valeur critique  $b_{inf}$ , le système évolue depuis la condition initiale ( $x = 0, y = 0$ ) vers le point stable “O” du plan de phase de la figure 3.16.(a). L'évolution temporelle des variables lente et rapide, présentée aux figures 3.16(b) et (c), montre bien qu'après un régime transitoire, le système se stabilise.



- Au contraire, si  $b$  excède la valeur seuil, le système ne se stabilise jamais. Ainsi, dans le cas des figures 3.16(e) et (f) où  $b = -2.5$ , l'évolution temporelle des variables rapide et lente présente des oscillations parfaitement régulières de période 6.6.

Le seuil de la non linéarité  $b$  permet donc au système de bifurquer entre les deux régimes de fonctionnement. Une étude portant sur l'influence du bruit a été menée sur la réponse du système lorsque celui-ci se trouve dans le régime stable, c'est-à-dire lorsque  $b$  est fixé à  $-2.7$ . Pour permettre au système d'osciller, le bruit va devoir compenser l'écart entre  $b = -2.7$  et la valeur seuil  $b_{inf} = -2.52$ .

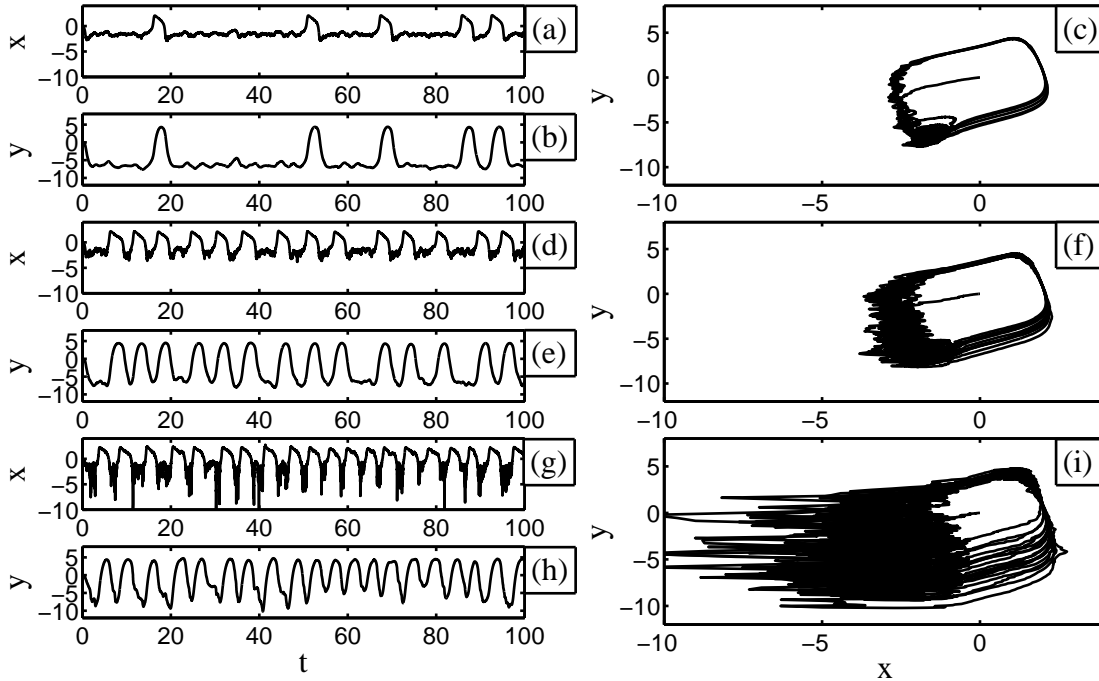


FIG. 3.17 – Évolutions temporelles des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h) du système d'équations (3.13) ainsi que les plans de phase correspondant (c,f,i) pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.06$  (a,b,c),  $\sigma = 0.15$  (d,e,f) et  $\sigma = 0.5$  (g,h,i). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.7$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$  et  $\gamma = 0.244$ .

En effet, sur la figure 3.17, les trois valeurs de bruits différentes ont été considérées et permettent de faire les observations suivantes :

- Lorsque le seuil de la non linéarité est soumis à un bruit de faible écart type  $\sigma = 0.06$ , la figure 3.17.(a) révèle que les potentiels d'action apparaissent irrégulièrement et peu fréquemment. Le plan de phase correspondant, tracé sur la figure 3.17.(c), montre que le bruit influe sur la partie négative du plan de phase autour de la valeur de  $b$  fixée à  $-2.7$ .
- Pour la plus grande valeur de bruit  $\sigma = 0.5$ , les figures 3.17.(g)(h) et (i) montrent que le bruit agit de façon prépondérante sur la réponse du système. L'apparition des potentiels d'action est grandement dirigée par le caractère aléatoire du bruit qui est très visible sur la variable rapide car la fonction non linéaire est présente sur la première équation du système (3.13).  
De plus cette fonction non linéaire amplifie le bruit dans le système, son influence semble ainsi décuplée par rapport aux résultats présentés dans les chapitres précédents où le bruit était ajouté directement sur la variable rapide.
- La valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.15$  impose une régularité dans l'apparition des potentiels d'action qui semble meilleure que pour les autres valeurs de bruit considérées (figures 3.17.(d)(e) et (f)).

La régularité d'apparition des potentiels d'action peut être quantifiée par les deux quantités introduites dans ce chapitre. La première mesure s'effectue avec le temps de corrélation, défini avec l'équation (3.3), qui qualifie la régularité du signal à l'aide de l'autocorrélation de celui-ci.

A gauche sur la figure 3.18, l'évolution du temps de corrélation est tracée en fonction de l'amplitude du bruit. De plus, pour les valeurs de bruit correspondant aux trois points (a), (b) et (c) de cette courbe, les autocorrélations correspondantes sont également représentées. L'amplitude des oscillations de l'autocorrélation semble plus importante pour la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.15$  que pour les deux autres valeurs de bruit considérées. Le temps de corrélation atteint ainsi un maximum pour une valeur optimum de bruit  $\sigma = 0.25$ , indiquant que, dans une certaine mesure, il permet d'améliorer la régularité de la variable rapide. Ce comportement est donc caractéristique du phénomène de résonance cohérente.

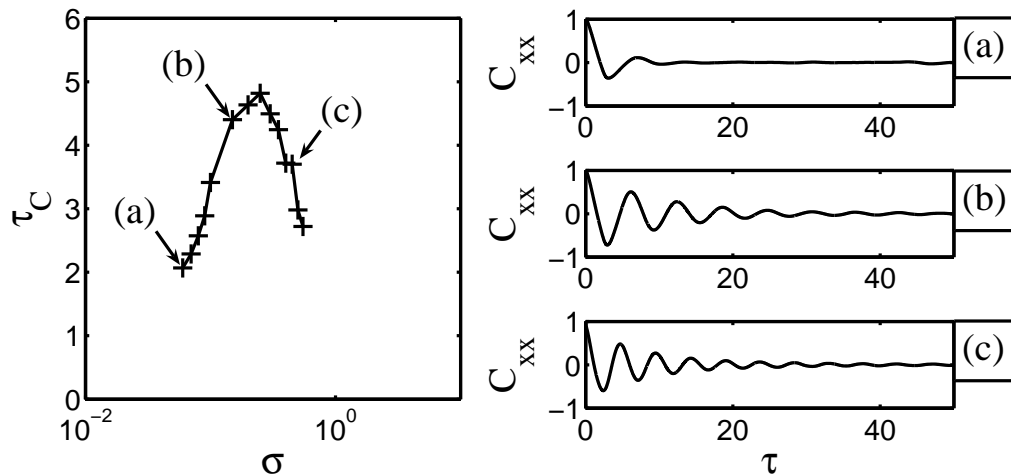


FIG. 3.18 – Temps de corrélation  $\tau_C$  du système d'équations (3.13) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois autocorrélations  $C_{xx}$  de la variable rapide obtenues pour les trois valeurs de bruits suivantes :  $\sigma = 0.06$  (a),  $\sigma = 0.15$  (b) et  $\sigma = 0.5$  (c). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.7$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$  et  $\gamma = 0.244$ .

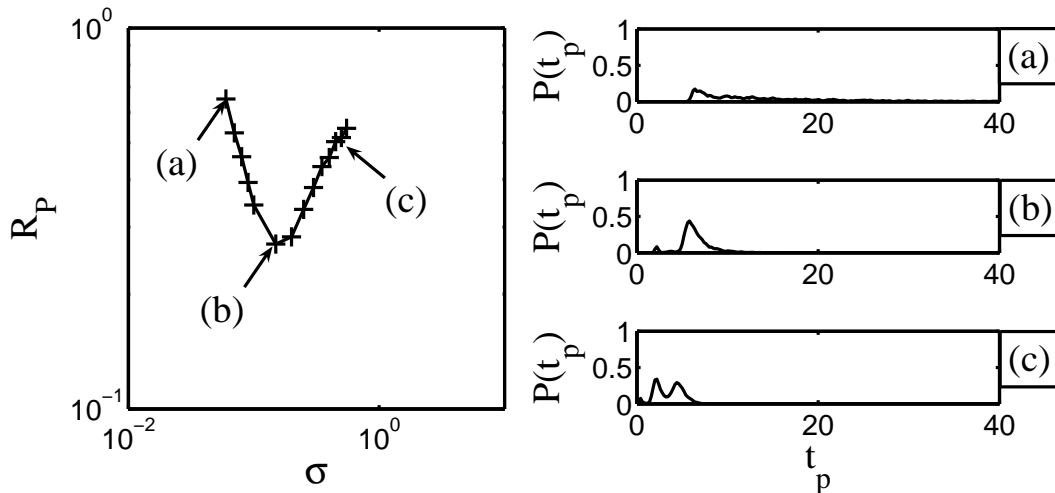


FIG. 3.19 – Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.13) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois lois de probabilités du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.06$  (a),  $\sigma = 0.15$  (b) et  $\sigma = 0.5$  (c). Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.7$ ,  $E = -0.33$ ,  $\epsilon = 3.77$ ,  $\gamma = 0.244$  et seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0$ .

La deuxième méthode de quantification de la régularité d'apparition des potentiels d'action consiste à analyser le temps entre deux potentiels d'action consécutifs, noté  $t_p$ .

En effet, c'est à partir de cette variable aléatoire qu'est calculé le coefficient de variation  $R_P$  défini par l'équation (3.4) [29, 58]. Ce coefficient de variation, qui peut être assimilé au rapport bruit sur signal du système, est tracé en fonction de la valeur efficace de bruit  $\sigma$ , à gauche sur la figure 3.19. Cette courbe, dont la forme est anti-résonante, atteint un minimum pour la valeur efficace de bruit  $\sigma = 0.15$ , ce qui traduit bien que pour une quantité appropriée de bruit, il est possible d'améliorer la régularité du temps entre deux potentiels d'action consécutifs.

Le comportement du système a été caractérisé en estimant les lois de probabilité de la variable aléatoire  $t_p$  pour les trois points caractéristiques (a), (b) et (c) de la figure 3.19. Sur la figure 3.19.(a), la loi de probabilité correspondant à la plus faible valeur de bruit  $\sigma = 0.006$  est plus étendue, ce qui traduit donc une très faible régularité d'apparition des potentiels d'action. Au contraire, pour la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.15$ , la loi de probabilité est bien centrée autour de la valeur  $t_p = 6.6$  qui correspond à la période des oscillations du système en déterministe. Enfin, la loi de probabilité pour la dernière valeur de bruit  $\sigma = 0.5$  n'est pas localisée exclusivement autour du temps caractéristique du système  $t_p = 6.6$ , ce qui indique une réponse plus aléatoire.

La résonance du temps de corrélation couplée avec un minimum du rapport bruit sur signal atteste de l'apparition du phénomène de résonance cohérente lorsque le bruit influe sur la non linéarité du système de FithzHugh-Nagumo. Le prochain paragraphe montrera ce phénomène sur le circuit électronique.

### 3.5.2 Etude expérimentale

Dans cette partie, une expérience électronique a été réalisée afin de mettre en lumière les effets du bruit sur la non linéarité du système de FithzHugh Nagumo. Le circuit sera similaire à celui présenté au début de ce chapitre, de plus les valeurs des composants restent identiques aux valeurs utilisées précédemment :

$$R_0 = 1.31K\Omega, \quad L = 10mH, \quad C = 22nF, \quad R = 320\Omega.$$

La tension  $E$ , qui jusqu'à présent permettait d'ajuster le point de fonctionnement du système, est fixée à  $-0.33V$ .

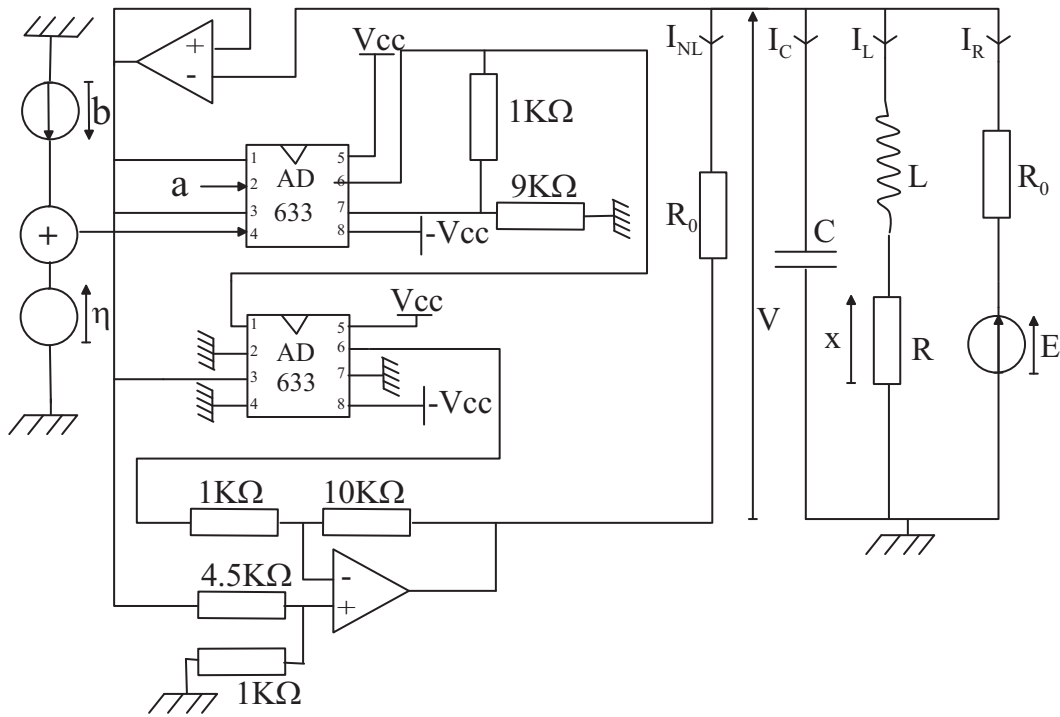


FIG. 3.20 – Dispositif électronique pour l'étude des effets du bruit  $\eta$  sur le seuil de la non linéarité  $b$ .  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.7V$ ,  $E = -0.33V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$ ,  $C = 22nF$  et  $R = 320\Omega$ .

Jusqu' alors les tensions  $a$  et  $b$  ont été considérées comme des sources externes au montage. Pour cette étude, conformément à la figure 3.20, le générateur définissant le paramètre  $b$  est remplacé par un circuit sommateur qui additionne la source  $b$  au générateur de bruit  $\eta$ . Les équations de fonctionnement du circuit électronique deviennent donc :

$$\begin{aligned} \frac{dV}{dt_{exp}} &= -V(V - a)(V - b - \eta(t_{exp})) - W + E. \\ \frac{dW}{dt_{exp}} &= \epsilon(V - \gamma W). \end{aligned} \quad (3.14)$$

Ce système d'équations du dispositif expérimental correspond bien à celui qui a été simulé au paragraphe précédent, pour peu que les changements de variables suivants soient effectués :

$$\gamma = \frac{R}{R_0}, \quad W = \frac{R_0 X}{R}, \quad \epsilon = \frac{R_0^2 C}{L}, \quad t = \frac{t_{exp}}{R_0 C}. \quad (3.15)$$

En régime déterministe, le circuit oscille pour les valeurs de  $b$  qui sont supérieures à  $b_{inf}^{exp} = -2.5V$ . La valeur seuil de  $b$ , qui fait la transition entre les régimes stable et périodique, est donc très proche de celle obtenue en simulations numériques puisqu'il a été mesuré  $b_{inf} = -2.52V$ . La valeur de  $b$  est fixée à  $-2.7V$ , soit bien en dessous de la valeur critique

$b_{inf}^{exp} = -2.5$  de telle sorte que le système n'oscille pas. Pour autoriser des oscillations occasionnelles, le bruit blanc gaussien  $\eta$  va compenser l'écart entre la valeur de  $b$  et le seuil  $b_{inf}^{exp}$  de bifurcation .

Des relevés expérimentaux ont été effectués pour trois niveaux caractéristiques de bruit. Les résultats expérimentaux sont rassemblés à la figure 3.21 qui permet d'effectuer les observations suivantes :

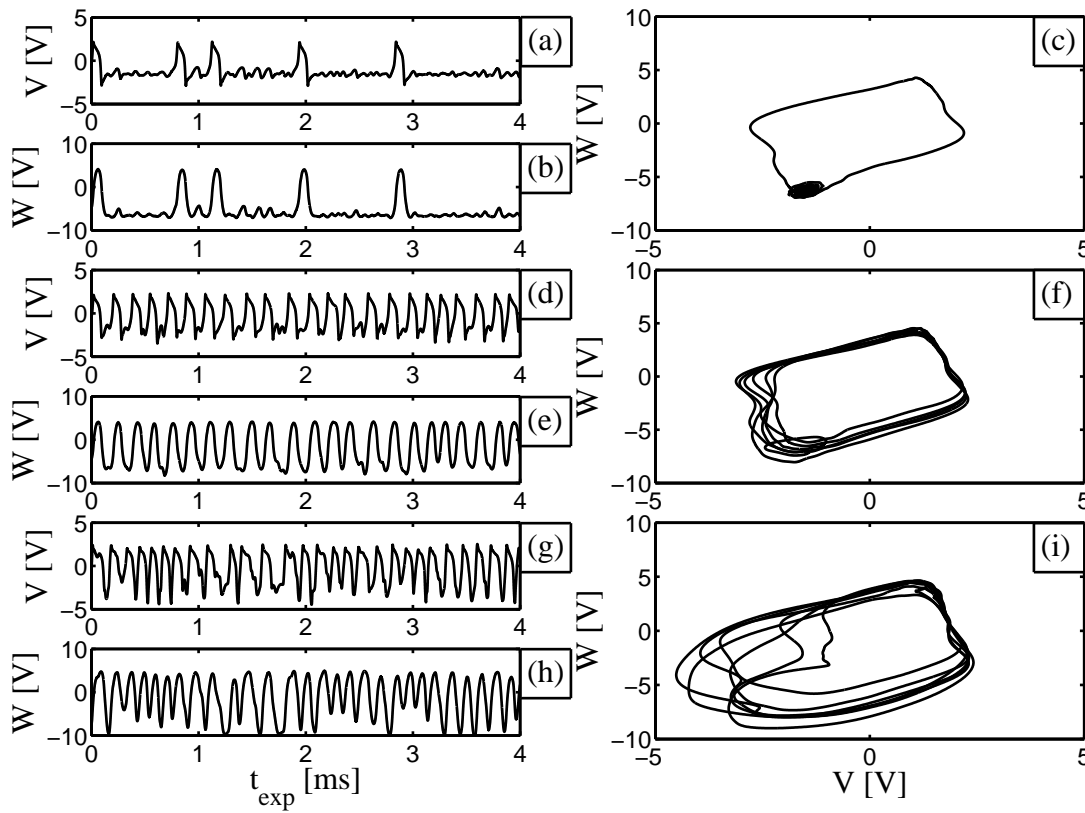


FIG. 3.21 – Évolutions temporelles des variables lente ( $b, e, h$ ) et rapide ( $a, d, g$ ) du circuit électronique (3.20) ainsi que les plans de phase correspondant ( $c, f, i$ ) pour trois valeurs de bruit :  $\sigma = 0.046V_{RMS}$  ( $a, b, c$ ),  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  ( $d, e, f$ ) et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$  ( $g, h, i$ ). Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

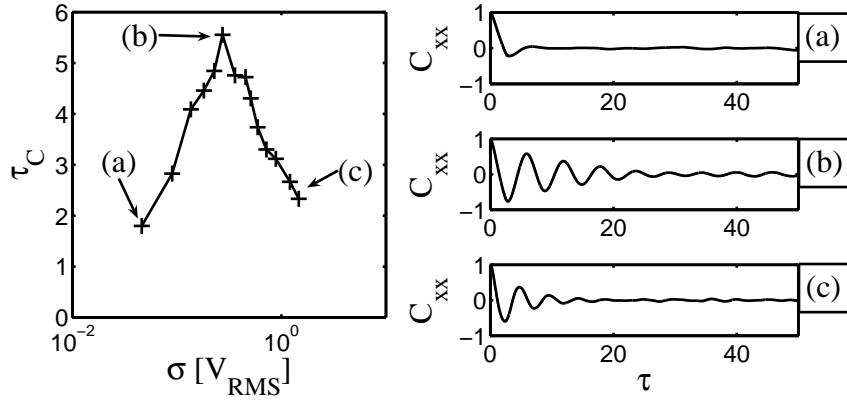


FIG. 3.22 – Temps de corrélation du système d'équations (3.14) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois autocorrélations de la variable rapide obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.046V_{RMS}$  (a,b,c),  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  (d,e,f) et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$  (g,h,i). Paramètres du circuit :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.7V$ ,  $E = -0.33V$ ,  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

- A la figure 3.21.(a), la plus faible valeur de bruit déclenche des potentiels d'action de façon irrégulière et peu fréquente, ce qui se traduit à la figure 3.21.(c) par un plan de phase avec très peu de cycles.
- Les figures 3.21.(g)(h) et (i) sont obtenues pour la valeur de bruit extrême  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Le bruit est clairement trop important et détériore la régularité de la réponse du système. En accord avec les simulations numériques, l'influence du bruit est très marquée sur une partie du plan de phase de la figure 3.21.(i). Ceci est dû au fait que le bruit n'est ajouté que sur le zéro  $b$  de la non linéarité cubique et par conséquent son influence est plus marquée sur la partie correspondante du plan de phase.
- Comme le montrent les figures 3.21.(d)(e) et (f), c'est la valeur intermédiaire de bruit,  $\sigma = 0.273V_{RMS}$ , qui permet au système de répondre de la façon la plus régulière.

L'estimation de la régularité se mesurera avec les mêmes outils qu'au paragraphe précédent. De plus, la variable rapide sur laquelle sera mesurée la régularité est normalisée avec le changement de variable (3.15). Le temps de corrélation est représenté sur la figure 3.22 en fonction de l'écart type du bruit. En outre, trois points particuliers sont fléchés et les

autocorrélations correspondantes de la variable rapide sont détaillées sur les figures de droite. L'autocorrélation du processus le plus régulier est obtenue pour la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$ . De plus, c'est pour cette valeur de bruit que le temps de corrélation atteint son maximum.

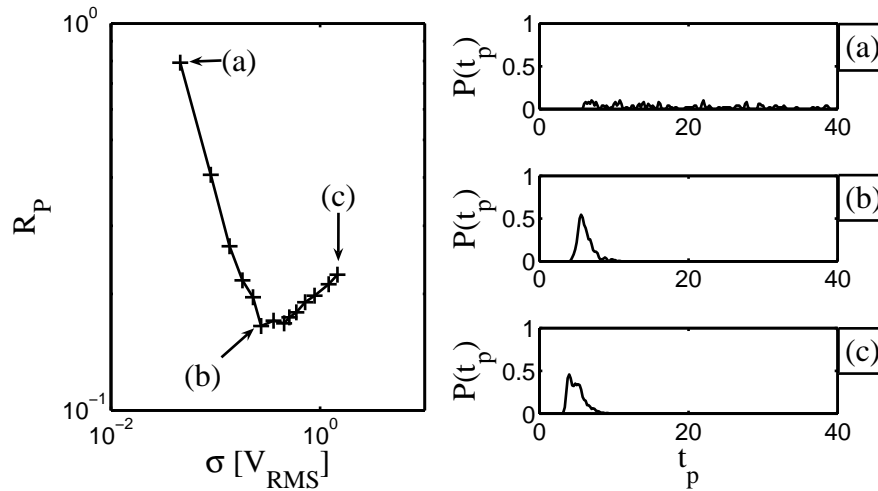


FIG. 3.23 – Rapport bruit sur signal du système d'équations (3.14) en fonction de l'écart type du bruit ainsi que trois lois de probabilité du temps entre deux potentiels d'action consécutifs obtenues pour les trois valeurs de bruit suivantes :  $\sigma = 0.046V_{RMS}$  (a,b,c),  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  (d,e,f) et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$  (g,h,i). Paramètres du dispositif expérimental :  $a = 2.03$ ,  $b = -2.53$ ,  $E = -0.35V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ . Seuil de décision pour un potentiel d'action  $V_{TH} = 0.8V$ .

Sur la figure 3.23, le temps entre deux potentiels d'action consécutifs a été étudié. Le coefficient de variation qui mesure une sorte de rapport bruit sur signal possède un comportement anti-résonant puisque un minimum est atteint pour la valeur optimum de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$ . Les lois de probabilité estimées aux figures 3.23.(a)(b) et (c) pour trois valeurs de bruit différentes sont conformes aux observations effectuées en simulations numériques au paragraphe précédent.

Les simulations numériques et les mesures expérimentales autorisent donc à affirmer que le phénomène de résonance cohérente est toujours présent si le bruit agit sur la non linéarité du système de FitzHugh-Nagumo.



En conclusion, l'étude menée dans ce paragraphe peut trouver un certain intérêt lorsque le système de FithzHugh-Nagumo est considéré dans sa version couplée, c'est-à-dire sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\frac{dx_n}{dt} &= D(x_{n+1} + x_{n-1} - 2x_n) + f(x_n) - y_n, \\ \frac{dy_n}{dt} &= \epsilon(x_n - \gamma y_n),\end{aligned}\tag{3.16}$$

où  $D$  constitue le couplage ou coefficient de diffusion [15, 92].

En effet, ce système modélise la propagation de l'influx nerveux dans les fibres nerveuses myélinisées. Dans ces fibres, la partie centrale du nerf composant l'axone dans laquelle se propage le potentiel d'action est périodiquement entourée d'une gaine de myéline comme représentée sur la figure 3.24. La conduction des potentiels d'action s'effectue par échanges

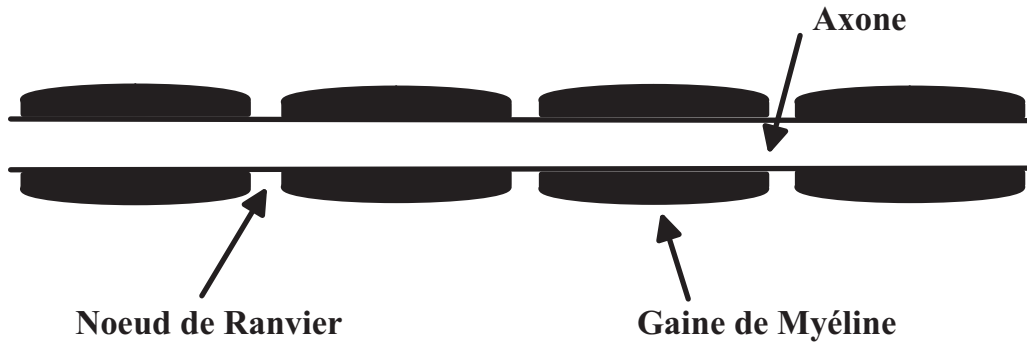


FIG. 3.24 – Axone d'un nerf périodiquement enveloppé d'une gaine de myéline définissant ainsi les nœuds de Ranvier.

ioniques aux nœuds de Ranvier entre deux gaines de myéline consécutives. Dans le modèle de FithzHugh-Nagumo couplé (3.16), c'est la fonction non linéaire  $f(x_n)$  qui modélise les échanges ioniques aux nœuds de Ranvier entre les milieux intra et extra cellulaires. Le bruit ajouté dans la fonction non linéaire peut ainsi rendre compte de l'aspect aléatoire des échanges ioniques qui ont lieu aux nœuds de Ranvier, cet aspect aléatoire des échanges pouvant améliorer la propagation de l'influx nerveux [93–95].

Les résultats expérimentaux contenus dans ce chapitre ont donné lieu à une publication dans le journal international *Electronic Letters*: “Coherence resonance in a Bonhoeffer Van der Pol circuit”. Cet article présente tout d'abord le contexte expérimental de la résonance cohérente avant d'introduire le circuit électronique. Les équations de fonctionnement du

circuit sont ainsi décrites ainsi que les moyens mis en oeuvre pour réaliser le circuit. Plusieurs relevés des signaux attestent ensuite du fonctionnement attendu pour le système de FitzHugh-Nagumo. Pour finir, les mesures de temps de corrélation et de rapport bruit sur signal montrent la présence du phénomène de résonance cohérente sur le circuit.



## Chapitre 4

# Influence du bruit sur la détection et l'encodage d'un signal sinusoïdal subliminal

Les premiers travaux portant sur les effets du bruit dans les systèmes non linéaires ont débuté en 1981 dans le cadre de l'étude de la dynamique des climats afin d'expliquer la récurrence des ères glaciaires [30, 46, 47]. En fait, la survenue des ères glaciaires résulte d'une interaction non linéaire entre une cause périodique due aux mouvements planétaires (signal utile ou cohérent) et une cause aléatoire due aux perturbations atmosphériques et climatiques (bruit). Il a été montré que l'influence, sur le résultat, de la cause cohérente périodique peut être renforcée en augmentant la cause aléatoire. Cet effet est maintenant connu sous le nom de résonance stochastique [31, 32].

Bien que les recherches sur la récurrence des ères glaciaires soient encore d'actualité [96], ce nouveau phénomène naturel a permis d'ouvrir des perspectives de recherches dans de nombreux domaines dont la biologie [97] et l'électronique [40, 98, 99].

La première mise en évidence du phénomène de résonance stochastique en biologie fut réalisée sur les mécano-récepteurs de l'écrevisse où il a pu être montré que le bruit pouvait participer à la détection d'un très faible mouvement d'eau de l'ordre de  $10nm$  d'amplitude [100].

Ces premières expérimentations dans le domaine des neurosciences furent le point de départ

de nombreuses études consacrées à la résonance stochastique dans les systèmes neuronaux [9,101–104]. Des systèmes de type monostables [105], multistables [31] et excitables [31] furent alors considérés comme modèles de neurones avec parfois des réalisations électroniques.

Les investigations de la résonance stochastique qui ont été menées dans le cadre de cette thèse portent exclusivement sur le système de FitzHugh-Nagumo et son modèle électronique.

Dans un premier temps, une étude par simulations numériques permet d'analyser la réponse du modèle de FitzHugh-Nagumo soumis à un stimulus sinusoïdal et au bruit. Cela permet de déterminer les conditions nécessaires à l'apparition du phénomène de résonance stochastique.

Dans un deuxième temps, des expérimentations pratiques confirment la présence de ce phénomène sur le circuit électronique de FitzHugh-Nagumo.

## 4.1 Mise en évidence de la résonance stochastique à l'aide de simulations numériques

La résonance stochastique apparaît dans un système non linéaire lorsqu'une cause aléatoire (bruit) permet la détection d'un signal. Pour analyser ce phénomène, un signal sinusoïdal d'amplitude  $B$  et de fréquence  $f$  est ajouté au système de FitzHugh-Nagumo. Au niveau des équations, la contribution du bruit et du stimulus intervient sur la première équation du système (3.1) [38, 106, 107]. Dans cette partie, le système de FitzHugh-Nagumo peut ainsi s'écrire sous la forme suivante :

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= f(x) - y + E + B\cos(2\pi ft) + \eta(t) \\ \frac{dy}{dt} &= \epsilon(x - \gamma y), \quad \text{avec } f(x) = -x(x - a)(x - b).\end{aligned}\tag{4.1}$$

Dans le premier chapitre, pour faire le lien entre les simulations numériques et le dispositif expérimental, les paramètres suivants ont été fixés :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Seuls le signal sinusoïdal et sur l'amplitude du bruit sont variables dans cette partie.

Pour que le bruit  $\eta(t)$  participe à la détection du stimulus, le signal sinusoïdal doit être subliminal, c'est-à-dire non décelable par le système sans bruit.

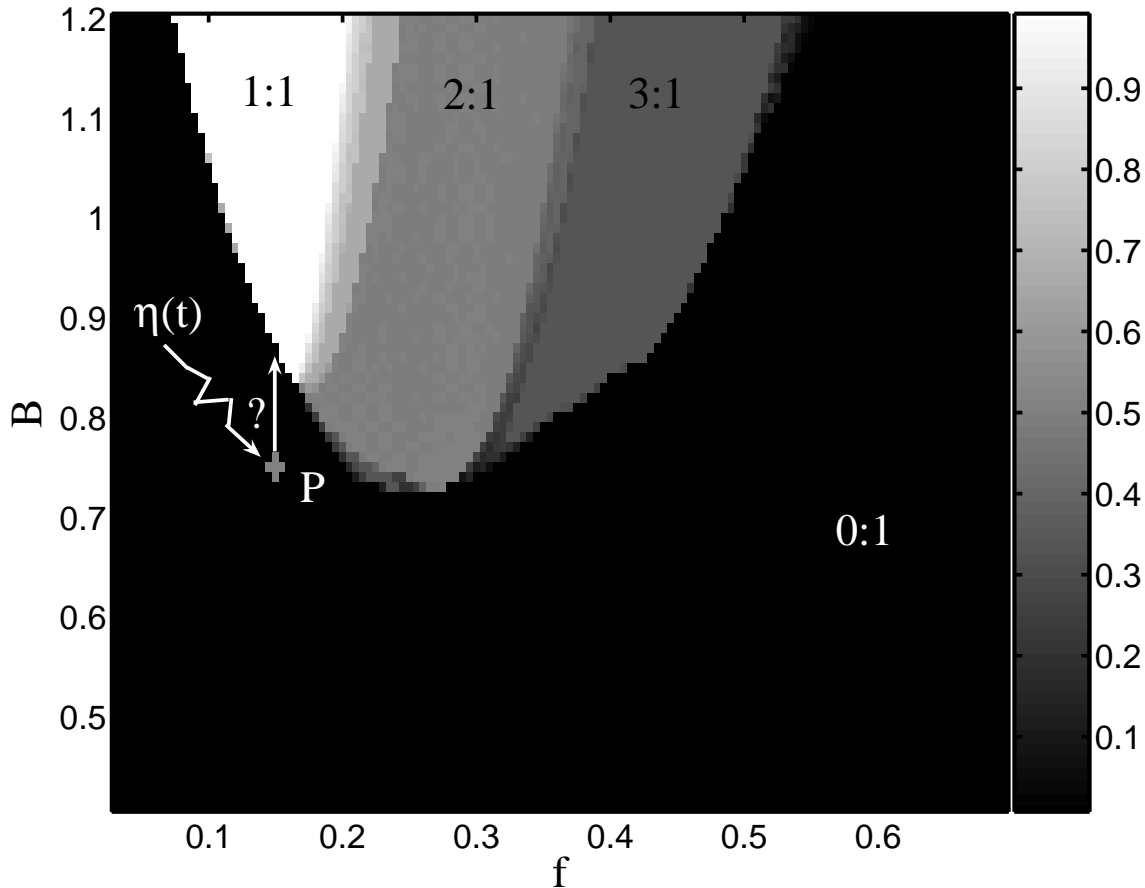


FIG. 4.1 – Illustration de la problématique abordée dans ce chapitre : le bruit peut-il faire passer le système du fonctionnement excitable au fonctionnement oscillant lorsque l'amplitude et la fréquence sont telles que le signal exciteur ne déclenche aucun potentiel d'action? Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

Dans le premier chapitre alors que le bruit n'était pas considéré, un diagramme amplitude-fréquence montrait que, pour chaque valeur de fréquence du signal exciteur, il existe une valeur d'amplitude critique pour laquelle le système passe du régime excitable au régime oscillant.

C'est avec ce diagramme amplitude-fréquence que la problématique de ce chapitre a été résumée à la figure 4.1. Il s'agit en fait de positionner le système dans la zone de fonctionnement représentée en noir. Comme l'indique le point  $P$  de la figure 4.1, l'amplitude  $B$  et la fréquence  $f$  du signal sinusoïdal n'autorisent pas le déclenchement de potentiels d'action en l'absence de bruit. Il est question d'étudier si le bruit déclenche des potentiels d'action et

améliore l'encodage du stimulus sinusoïdal.

Tout d'abord, il sera étudié si le bruit permet de détecter le signal sinusoïdal. Pour cela les représentations temporelle et spectrale couramment utilisées pour analyser un signal [60,97,107] sont analysées. De plus, c'est à l'aide de la représentation spectrale qu'est défini et présenté le rapport signal sur bruit du système de FitzHugh-Nagumo.

Ensuite, l'objectif est de comprendre l'encodage réalisé par le système, ce qui conduira à analyser la loi de probabilité de l'intervalle de temps entre deux potentiels d'action consécutifs. Différentes valeurs d'amplitude et de fréquence du stimulus sinusoïdal seront alors considérées.

### 4.1.1 Etude de la résonance stochastique dans le système de FitzHugh-Nagumo

Dans le premier chapitre, la fréquence propre du système a été définie comme étant la fréquence de production des potentiels d'action lorsque le système est en mode oscillant et qu'il n'est excité par aucun signal. Dans ces conditions, le système oscille naturellement à la fréquence 0.15 qui constitue sa fréquence propre.

Pour cette première étude, la fréquence du signal sinusoïdal est choisie égale à cette fréquence propre.

Par ailleurs, pour cette fréquence de 0.15, le système bifurque en passant du comportement excitable au comportement oscillant pour une amplitude d'excitation  $B$  excédant la valeur critique 0.86.

En considérant le stimulus de fréquence 0.15 et d'amplitude 0.84, le signal est ainsi subliminal en l'absence du bruit :

*aucun potentiel d'action n'est produit en réponse au stimulus sinusoïdal.*

La figure 4.2 présente alors la réponse du système pour les trois amplitudes de bruit suivantes :  $\sigma = 0.06$ ,  $\sigma = 0.25$  et  $\sigma = 1$ .

Cette figure permet de formuler les remarques suivantes :

- Pour la plus faible amplitude de bruit,  $\sigma = 0.06$ , il apparaît peu de potentiels d'action sur le profil d'onde de la variable rapide.

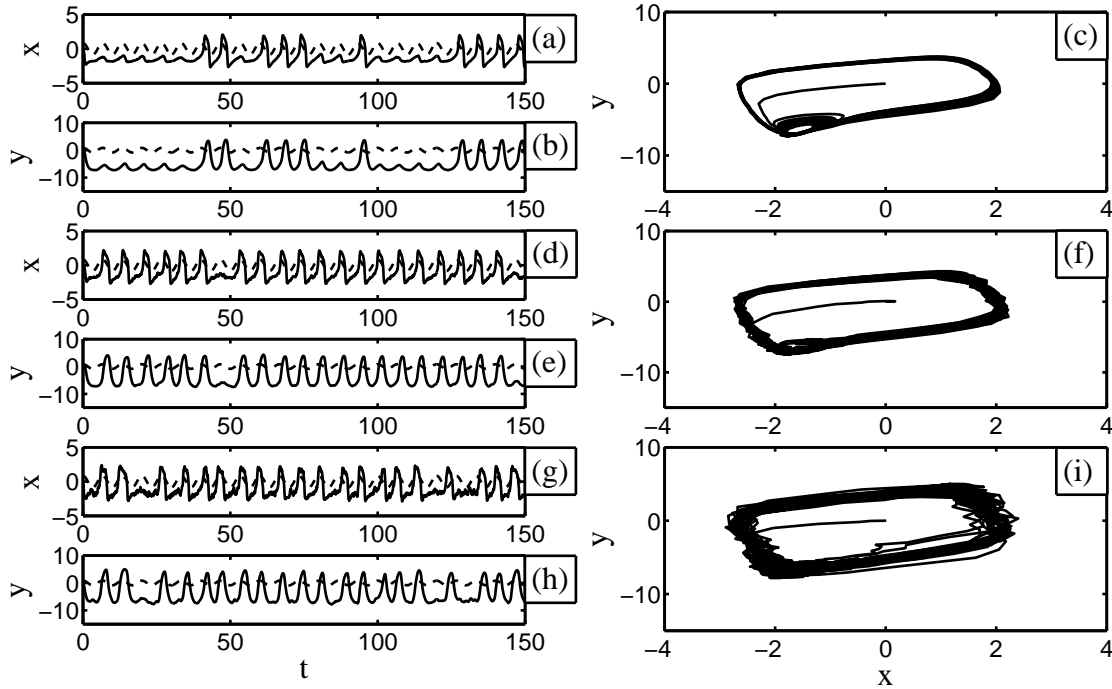


FIG. 4.2 – Influence du bruit sur la réponse du système de FitzHugh-Nagumo soumis à un stimulus sinusoïdal. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h). A droite, plans de phase correspondant (c,f,i). Cas (a,b,c)  $\sigma = 0.06$ , cas (d,e,f)  $\sigma = 0.25$  et cas (g,h,i)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ .

Contrairement aux chronogrammes de la résonance cohérente, pour cette faible amplitude de bruit il apparaît de petites oscillations qui résultent du signal sinusoïdal.

- C'est pour la valeur intermédiaire de bruit,  $\sigma = 0.25$ , que les chronogrammes présentent la génération de potentiels d'action la plus régulière. De plus, les potentiels d'action se déclenchent uniquement sur les maxima du signal sinusoïdal.
- Enfin, pour la plus forte amplitude de bruit,  $\sigma = 1$ , l'augmentation du bruit n'améliore pas la régularité d'apparition des potentiels d'action. De plus, le plan de phase de la figure 4.2(i) permet d'observer que le bruit détériore la forme des cycles.

Il apparaît ainsi qu'il existe une valeur optimum de bruit, de l'ordre de  $\sigma = 0.25$ , pour laquelle la réponse du système est la plus régulière.



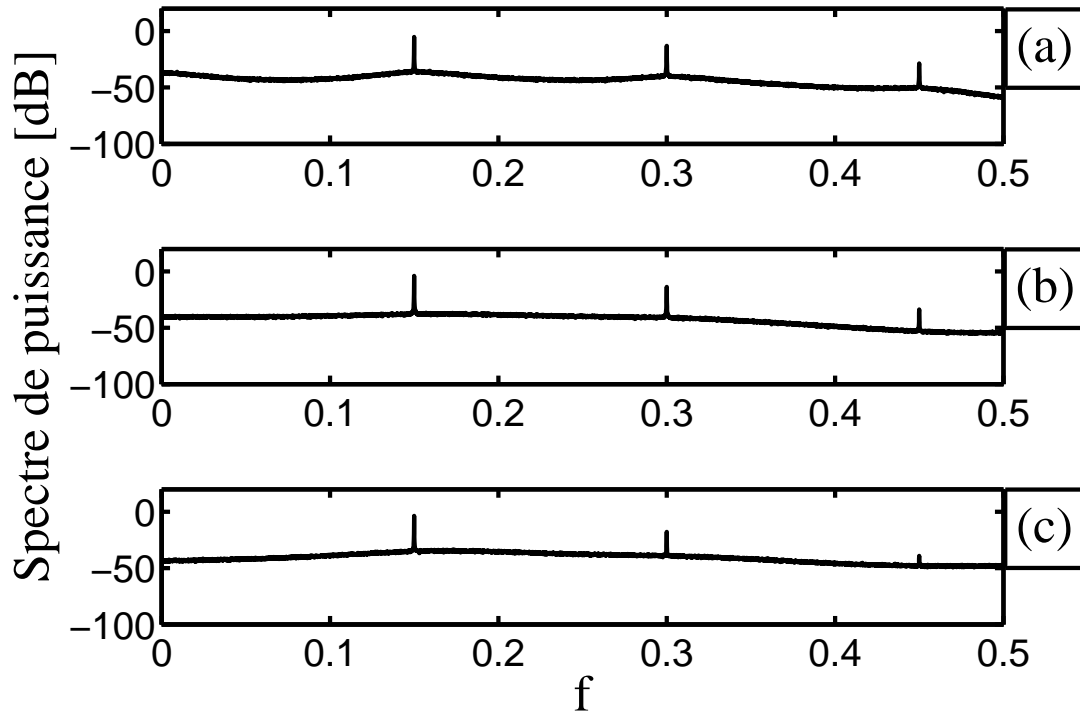


FIG. 4.3 – *Spectre de puissance de la variable rapide  $x$  pour trois amplitudes de bruit : Cas (a)  $\sigma = 0.06$ , cas (b)  $\sigma = 0.25$  et cas (c)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ .*

La variable rapide est représentée dans le domaine spectral afin d'obtenir de plus amples informations sur la composition du signal en sortie du système et d'introduire un outil de quantification : le rapport signal sur bruit.

Le spectre de puissance obtenu sur un moyennage de cent réalisations est tracé à la figure 4.3 en décibel ( $dB$ ).

Dans chaque cas, différentes raies apparaissent aux multiples de la fréquence du stimulus : 0.15, 0.30, 0.45,... De plus, l'amplitude des raies est sensiblement plus importante pour la valeur intermédiaire de bruit.

Les raies émergent de ce qui est généralement appelé le fond de bruit. Afin de quantifier la contribution du signal par rapport au bruit, le rapport signal sur bruit est introduit ou "signal to noise ratio" (SNR) dans la littérature anglo-saxonne.

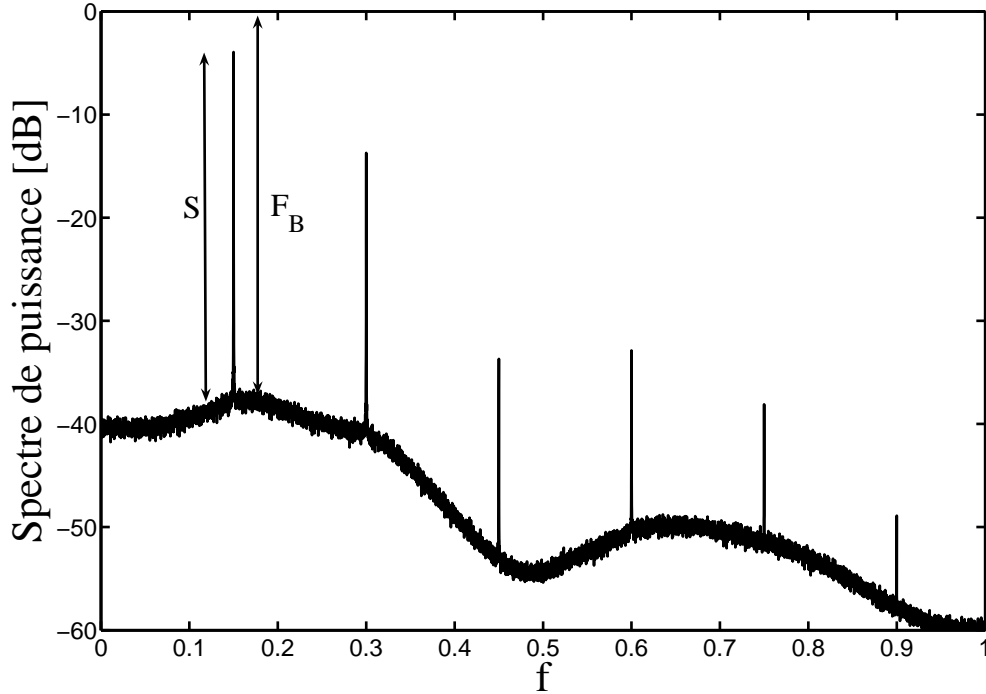


FIG. 4.4 – Principe d'estimation du rapport signal sur bruit à partir du spectre de puissance de la variable rapide du système de FitzHugh-Nagumo.  $S$  représente la puissance du signal émergent du fond de bruit  $F_B$ . Paramètres du système:  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ . La valeur efficace du bruit  $\sigma$  est 0.25.

La rapport signal sur bruit peut être estimé à la fréquence de chaque raie du spectre de la figure 4.3 en utilisant la définition suivante [31, 33, 108]:

$$SNR = 10 \log_{10} \left( \frac{S}{F_B} \right), \quad (4.2)$$

ou  $S$  représentant l'amplitude de la raie qui émerge du fond de bruit  $B$ .

Pour la valeur de bruit qui semble améliorer la réponse,  $\sigma = 0.25$ , la figure 4.4 montre un exemple de mesure des grandeurs  $S$  et  $F_B$  pour la première harmonique du spectre de puissance.

A la figure 4.5, l'évolution du rapport signal sur bruit a ainsi pu être mesurée en fonction de l'amplitude du bruit pour la fréquence du stimulus ainsi que pour la deuxième harmonique présente sur le spectre.

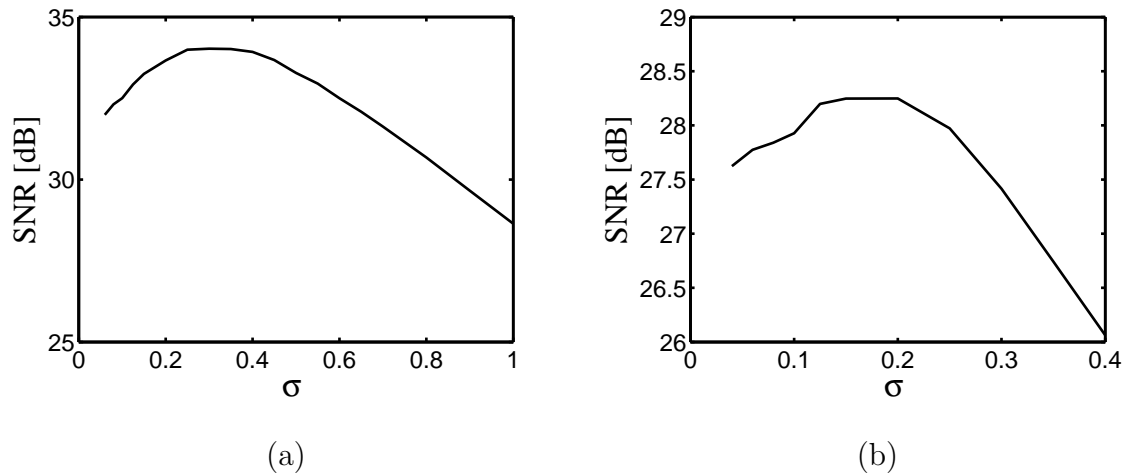


FIG. 4.5 – Rapport signal sur bruit du système de FitzHugh-Nagumo évalué à l'aide de la variable rapide. La courbe (a) correspond au rapport signal sur bruit estimé à la fréquence fondamentale de la variable rapide tandis que la courbe (b) est obtenue à partir du second harmonique. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ .

L'évolution du rapport signal sur bruit (SNR) estimé à la fréquence fondamentale révèle un comportement résonant puisque la courbe 4.5(a) montre une croissance du SNR jusqu'à  $33.5\text{dB}$ , suivie d'une décroissance au fur et à mesure que l'intensité du bruit  $\sigma$  augmente:

La valeur de bruit qui maximise le rapport signal sur bruit est alors 0.25.

Cette résonance atteinte pour une valeur optimum de bruit démontre le phénomène de résonance stochastique. De plus, c'est également l'amplitude de bruit qui permet de produire la réponse la plus régulière sur la figure 4.2.

Bien que toujours présente, la résonance est moins importante pour la deuxième harmonique. C'est pourquoi, les prochaines études se limitent à estimer le rapport signal sur bruit à la fréquence fondamentale du stimulus.

#### 4.1.2 Etude en fonction de la fréquence d'excitation

Le phénomène de résonance stochastique a été montré pour un exemple de fréquence et d'amplitude du stimulus. Dans cette partie, l'objectif est de connaître l'impact de la fréquence du signal exciteur sur la réponse du système bruité.

$f$	$B$	$B_{inf}$
0.1	1.02	1.04
0.12	0.93	0.95
0.14	0.87	0.89
0.15	0.84	0.86

TAB. 4.1 – Pour chacun des quatre couples amplitude fréquence étudiés  $(B, f)$ , nous avons précisé l'amplitude seuil  $B_{inf}$  induisant la bifurcation d'Andronov-Hopf en l'absence de bruit. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

En premier lieu, il faut déterminer la valeur d'amplitude  $B$  qui sera considérée pour chaque fréquence étudiée. En effet, pour que le signal soit subliminal, il faut que l'amplitude soit inférieure à l'amplitude seuil  $B_{inf}$  qui fait la transition entre les fonctionnements excitable et oscillant. Comme cette amplitude critique est différente pour chaque fréquence, les valeurs de fréquence et d'amplitude choisies ont été résumées dans le tableau 4.1 ainsi que la valeur seuil  $B_{inf}$  correspondante.

Dans chaque cas, la valeur d'amplitude  $B$  est ajustée de façon à imposer un écart de 0.02 avec la valeur critique  $B_{inf}$ . Pour les quatre couples d'amplitude et de fréquence du tableau 4.1, la figure 4.15 montre l'évolution du rapport signal sur bruit en fonction de l'amplitude du bruit. Ces quatre courbes révèlent une croissance jusqu'à la valeur de bruit  $\sigma = 0.275$ , suivie d'une décroissance. L'empreinte de la résonance stochastique est donc visible dans chacun des cas considérés et le rapport signal sur bruit semble sensiblement équivalent puisque du même ordre.

Ce résultat n'est pas surprenant et peut s'expliquer par le fait que dans chacun des cas envisagés, l'écart est constant entre l'amplitude du signal sinusoïdal et l'amplitude critique  $B_{inf}$  induisant la bifurcation du comportement du système.

Ces observations permettent d'admettre que la résonance stochastique apparaît bien pour le système de FitzHugh-Nagumo. De plus, quelle que soit la fréquence choisie, l'influence du bruit est similaire sur la mesure du rapport signal sur bruit en paramétrant le système avec le même écart à la bifurcation.

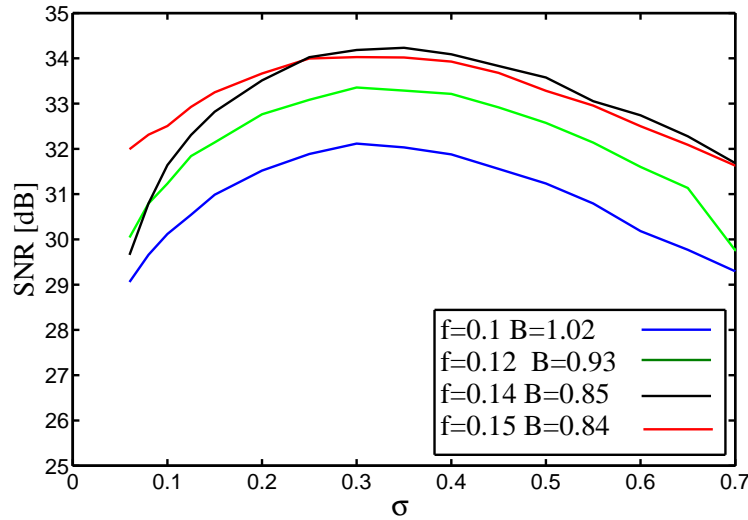


FIG. 4.6 – Rapport signal sur bruit du système de FitzHugh-Nagumo pour quatre couples d'amplitude  $B$  et de fréquence  $f$  du stimulus sinusoïdal. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

## 4.2 Etude de l'encodage d'un stimulus sinusoïdal par le système de FitzHugh-Nagumo

Bien que le rapport signal sur bruit révèle la présence du phénomène de résonance stochastique, il ne rend pas compte du processus de codage de l'information qui est réalisé par le système neuronal. En effet, à un signal d'entrée correspond un signal de sortie qui peut avoir une forme et une fréquence différente : il y a donc un encodage réalisé par le système [109]. Le bruit va naturellement jouer un rôle dans ce processus de codage et son effet est observé sur le temps entre deux potentiels d'action consécutifs, noté  $t_p$  [110]. Ce temps  $t_p$  étant une variable aléatoire, il s'agit de représenter sa loi de probabilité encore appelée "probability density fonction" (PDF) dans la littérature anglo-saxonne.

Dans la suite de ce chapitre, les lois de probabilité sont obtenues avec quatre couples d'amplitude et de fréquence du stimulus sinusoïdal. Les valeurs choisies sont résumées dans le tableau 4.2 où est également précisée la valeur d'amplitude seuil  $B_{inf}$  induisant la bifurcation du système.

Tout comme au paragraphe précédent, l'amplitude de l'excitation sinusoïdale sera ajustée avec un écart de 0.02 par rapport à la valeur seuil  $B_{inf}$ .

$f$	$B$	$B_{inf}$
0.1	1.02	1.04
0.15	0.84	0.86
0.2	0.73	0.75
0.3	0.71	0.73

TAB. 4.2 – Pour chacun des quatre couples amplitude fréquence étudiés  $(B, f)$ , nous avons précisé l'amplitude seuil  $B_{inf}$  induisant la bifurcation d'Andronov-Hopf en l'absence de bruit. Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ .

En ce qui concerne le choix de la fréquence d'excitation, il est analysé les cas où :

- la fréquence est égale à la fréquence propre, soit 0.15.
- la fréquence est inférieure à la fréquence propre, soit 0.1.
- la fréquence est multiple de la fréquence propre, soit 0.3.
- la fréquence est non multiple et supérieure à la fréquence propre, soit 0.2.

#### 4.2.1 Encodage d'un stimulus de fréquence égale à la fréquence propre du système de FitzHugh-Nagumo

Dans un premier temps, la fréquence de stimulus a été choisie égale à la fréquence propre du système de FitzHugh-Nagumo. Cette fréquence est de 0.15 et l'amplitude du signal sinusoïdal correspondante vaut 0.84 afin que le signal excitateur soit subliminal en l'absence de bruit.

Sur la figure 4.7, le chronogramme de la variable rapide est reporté ainsi que la loi de probabilité de l'intervalle de temps entre deux potentiels d'action consécutifs pour les trois amplitudes de bruit particulières suivantes :

1. la valeur  $\sigma = 0.06$ , qui est la valeur la plus faible étudiée.
2. la valeur  $\sigma = 0.275$ , qui correspond à un ordre de grandeur d'amplitude de bruit qui permet de maximiser tous les rapports signal sur bruit tracés à la figure 4.15.
3. la valeur  $\sigma = 1$ , qui est la plus grande amplitude de bruit considérée.

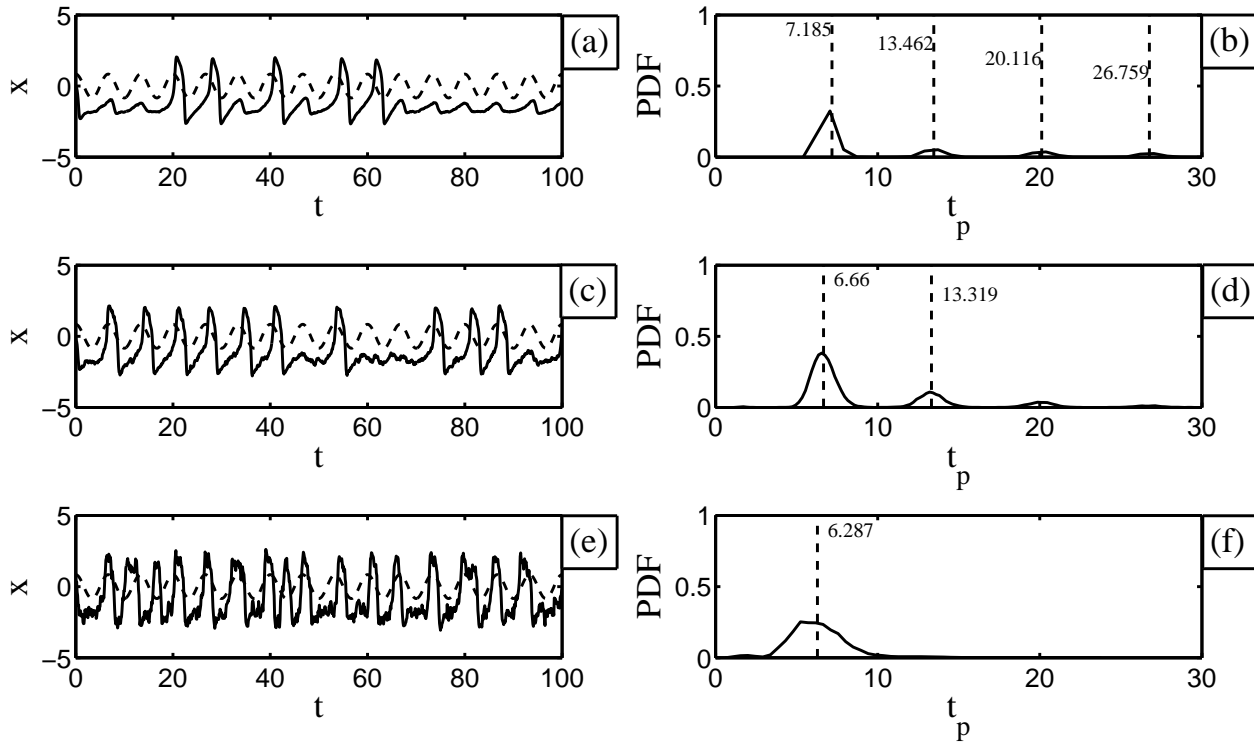


FIG. 4.7 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.84$  et de fréquence  $f = 0.15$ .

Ces chronogrammes et ces lois de probabilité délivrent de nombreuses informations :

- Tout d'abord, aux figures 4.7(a) et (b), pour la plus faible amplitude de bruit, le chronogramme de la réponse du système montre des potentiels d'action peu nombreux et distants d'intervalles de temps très irréguliers. De plus, les potentiels d'actions sont déclenchés en se synchronisant sur les maxima du signal sinusoïdal. Cela se traduit au niveau de la loi de probabilité par une présence aux multiples de la période du stimulus, soit  $T = 6.66$ .
- Ensuite, la réponse du système pour la valeur de bruit qui optimise le rapport signal sur bruit,  $\sigma = 0.275$ , est tracée aux figures 4.7(c) et (d). L'apparition des potentiels d'action semble plus régulière sur le chronogramme correspondant. De plus, la loi de probabilité

témoigne d'une forte concentration autour de la période propre du système  $T = 6.66$ . Cela signifie que quasiment tous les potentiels d'action apparaissent à chaque période du signal excitateur. Toutefois, il y a une probabilité non nulle que si un potentiel d'action n'est pas généré sur une période, il soit produit sur la période suivante. Ceci se traduit au niveau de la loi de probabilité par une faible localisation près du double de la période, soit  $T = 13.3$ .

L'encodage réalisé par le système neuronal est le plus souvent du type 1:1 puisqu'à une période du stimulus correspond une période du signal en sortie. En fait, au niveau du diagramme amplitude-fréquence de la figure 4.4, le point de fonctionnement défini par l'amplitude et la fréquence du signal sinusoïdal se situe près de la zone d'encodage du type 1:1. Le bruit a donc permis au système d'accrocher cette zone de fonctionnement.

- Enfin, les figures 4.7(e) et (f) dévoilent l'impact d'une importante valeur de bruit sur le système de FitzHugh-Nagumo. En effet, dans le cas où  $\sigma = 1$ , le bruit détériore la forme des potentiels d'action du chronogramme de la figure 4.7(e). De plus, la loi de probabilité est très étalée, ce qui indique une dégradation de la régularité d'apparition des potentiels d'action.

En conclusion, il a pu être établi que l'amplitude de bruit qui maximise le rapport signal sur bruit améliore dans le même temps l'encodage réalisé par le système. En effet, un potentiel d'action est alors déclenché presque sur toutes les périodes du stimulus sinusoïdal.

### 4.2.2 Encodage d'un stimulus de fréquence inférieure à la fréquence propre

Dans la partie précédente, l'encodage a été réalisé pour un cas simple: lorsque la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du système. Cependant, d'autres cas de figure ont été envisagés comme celui-ci où le signal sinusoïdal est de fréquence inférieure à la fréquence propre.

La fréquence du signal est réglée à 0.1 et son amplitude à 1.02 afin que le stimulus soit subliminal.



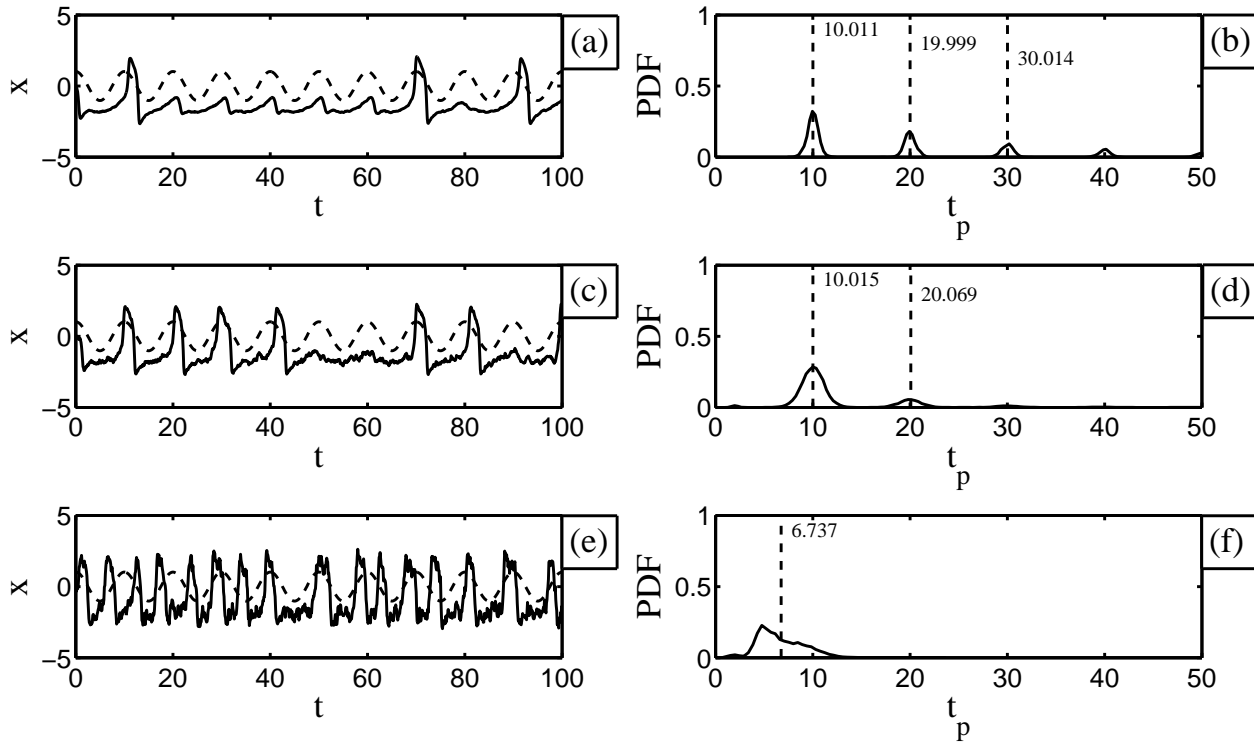


FIG. 4.8 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est inférieure à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 1.02$  et de fréquence  $f = 0.1$ .

Les chronogrammes et les lois de probabilité correspondantes sont représentés sur la figure 4.8 pour les mêmes amplitudes de bruit que précédemment :  $\sigma = 0.06$ ,  $\sigma = 0.275$  et  $\sigma = 1$ . Pour la plus faible amplitude de bruit, au niveau de la loi de probabilité, les intervalles de temps se répartissent aux multiples de la période du signal excitateur : 10, 20, 30... Ce type de loi de probabilité montre que des encodages du type 1:1, 2:1 et 3:1 sont possibles sans toutefois sélectionner un encodage particulier.

Au contraire, l'amplitude intermédiaire de bruit améliore l'encodage puisque quasiment la totalité des intervalles de temps se concentrent à la période du stimulus valant 10. Il s'agit donc d'un encodage du type 1:1.

C'est pour la plus forte valeur de bruit que le comportement est le plus surprenant. En

effet, les intervalles de temps entre deux potentiels d'actions consécutifs se localisent autour de la période propre du système 6.66 et non autour de la période du stimulus. En fait, le signal sinusoïdal n'a plus d'influence sur la réponse du système qui n'est gouverné que par le bruit. Les observations sont alors similaires au cas de la résonance cohérente où une quantité appropriée de bruit permet, à elle seule, d'induire une certaine régularité dans la réponse du système. Malgré cette régularité, qui n'a rien à voir avec le stimulus sinusoïdal, le bruit dégrade l'encodage du stimulus excitateur.

Pour conclure, il a été observé que si le bruit est convenablement dosé, il permet bien d'améliorer l'encodage du stimulus par le système en réalisant un encodage du type 1:1.

### 4.2.3 Encodage d'un stimulus de fréquence multiple de la fréquence propre

Ce troisième exemple est différent puisque, cette fois-ci, la fréquence du stimulus est égale au double de la fréquence propre du système, soit 0.3. L'amplitude  $B$  correspondante vaut 0.71, ce qui positionne le système dans le régime excitable en l'absence de bruit.

En conservant les trois mêmes amplitudes de bruit caractéristiques qu'au paragraphe précédent, la réponse du système en relevant les chronogrammes de la variable rapide a été reportée sur la figure 4.9, ainsi que les lois de probabilité de l'intervalle de temps entre deux potentiels d'actions consécutifs.

Pour la plus forte valeur de bruit (figure 4.9(e) et (f)) le même comportement qu'au paragraphe précédent apparaît : le bruit dégrade l'encodage du stimulus sinusoïdal.

Lorsque le bruit n'est pas prépondérant dans le système, le temps entre deux potentiels d'action consécutifs se synchronise aux multiples de la période du stimulus, supérieurs ou égaux à la période propre. La période du stimulus étant 3.33 et la période propre du système valant 6.66, la loi de probabilité est centrée aux instants : 6.66, 9.99, 13.22,... Pour expliquer cette réponse, il faut se référer au diagramme amplitude-fréquence de la figure 4.4. En effet, dans ce cas de figure, le signal sinusoïdal est positionné proche de la zone de fonctionnement où un potentiel d'action est émis toutes les deux périodes du stimulus. En conclusion, le bruit, s'il est convenablement dosé, permet de favoriser l'encodage du type 2:1.

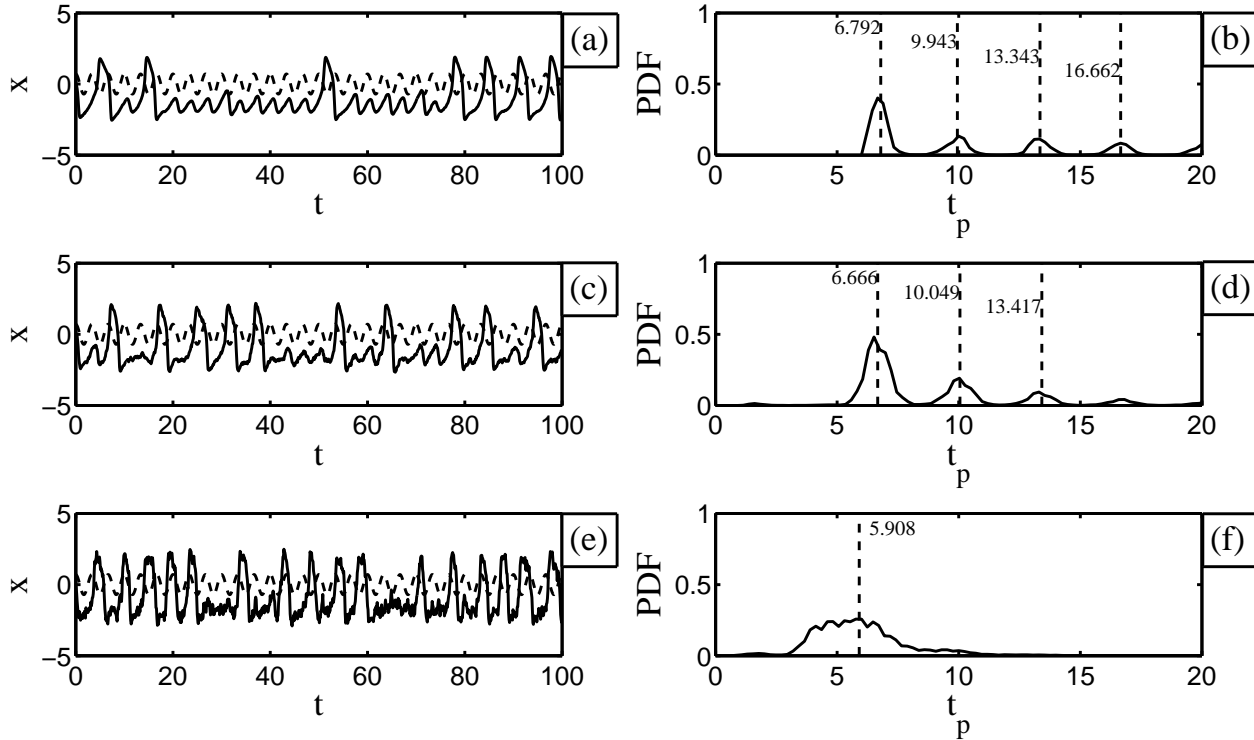


FIG. 4.9 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est le double de la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.71$  et de fréquence  $f = 0.3$ .

#### 4.2.4 Encodage d'un stimulus de fréquence non multiple de la fréquence propre

Pour terminer cette étude numérique, les observations précédentes ont été confirmées à partir d'un dernier exemple. Le signal subliminal est maintenant de fréquence 0.2 et d'amplitude 0.73, ce qui présente l'avantage de ne plus être multiple de la fréquence propre du système. Les chronogrammes et les lois de probabilité sont tracés sur la figure 4.10 pour les trois amplitudes de bruit suivantes :  $\sigma = 0.06$ ,  $\sigma = 0.275$  et  $\sigma = 1$ .

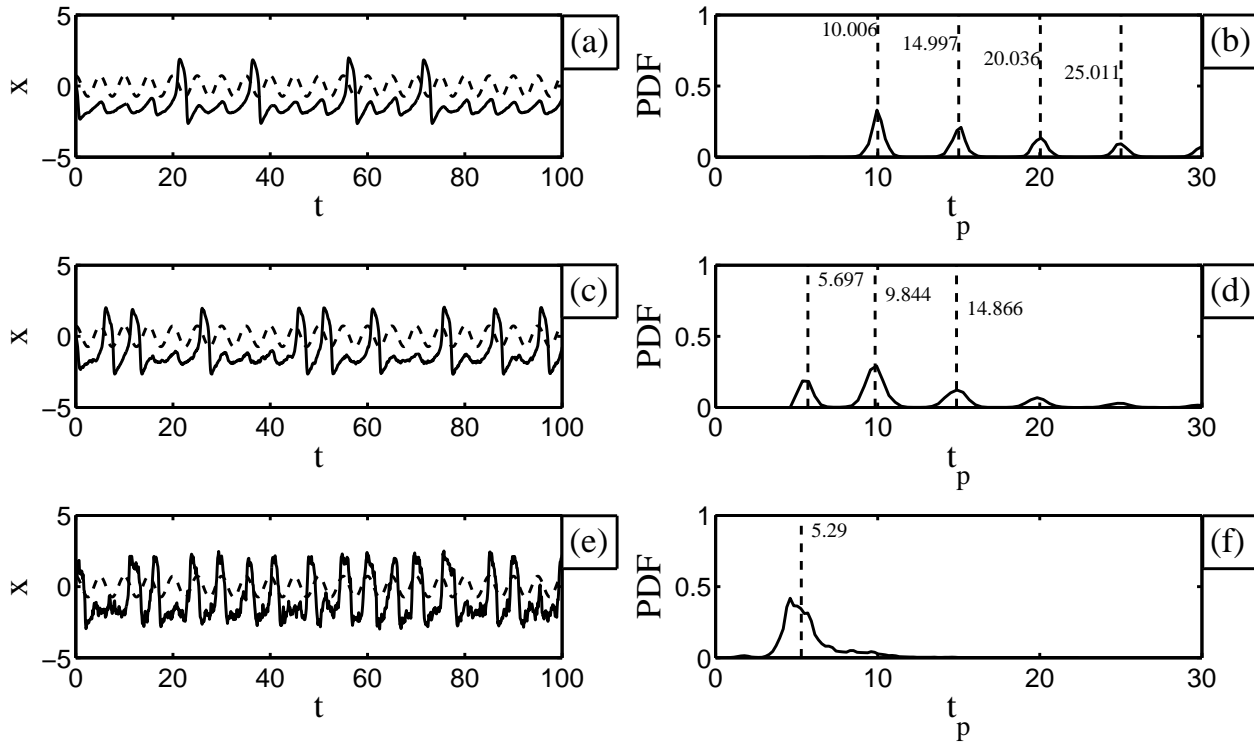


FIG. 4.10 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est supérieure à la fréquence propre du système. Cas (a,b)  $\sigma = 0.06$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.275$  et cas (e,f)  $\sigma = 1$ . Paramètres du système :  $a = 2.03$ ,  $b = 2.53$ ,  $E = -1.3$ ,  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.73$  et de fréquence  $f = 0.2$ .

Sans tenir compte de la faible présence à l'instant 5.765, qui peut être attribuée au phénomène de résonance cohérente, l'encodage amélioré par le bruit est toujours du type 2:1 puisque la plus forte présence est relevée au double de la période du stimulus, soit 10 (voir figure 4.10(d)).

En résumé, cette étude numérique a permis de confirmer l'influence bénéfique du bruit sur l'encodage du stimulus sinusoïdal réalisé par le système de FitzHugh-Nagumo. De plus, le système bruité impose un encodage du type 1:1, 2:1 ou 3:1 en fonction de la fréquence du signal excitateur.

Dans la suite de ce chapitre, les mêmes effets sont étudiés expérimentalement sur le circuit électronique du type FitzHugh-Nagumo.

### 4.3 Etude pratique de la résonance stochastique

La résonance stochastique n'a pas été uniquement observée expérimentalement sur des organismes vivants.

En effet, dans le domaine de l'optique, les travaux de McNamara sur les lasers, réalisés en 1988 [111], ont suscité un grand intérêt, si bien que de nos jours, des équipes de chercheurs continuent d'étudier les effets du bruit dans les lasers [112].

En électronique, les problématiques de signal et de bruit sont des plus courantes. Il n'est donc pas surprenant que dès 1983, Fauve et Heslot aient réussi à montrer l'effet de résonance stochastique sur le trigger de Schmitt [40]. D'autres circuits ont ensuite permis de révéler ce phénomène [41, 43, 78]. Cependant, comme évoqué au chapitre précédent dans le cadre de la résonance cohérente, les non linéarités implantées dans la plupart de ces circuits étaient des plus simples et modélisent les systèmes neuronaux de façon grossière.

L'originalité de ce travail est d'étudier le phénomène de résonance stochastique avec une non linéarité parfaitement cubique qui permet ainsi de modéliser fidèlement la réponse des systèmes neuronaux.

Ainsi, le circuit électronique de FitzHugh-Nagumo qui est considéré dans cette partie sera équivalent à celui utilisé au paragraphe 3.2 pour mettre en évidence la résonance cohérente. Cette fois-ci, en plus du bruit  $\eta(t)$ , un générateur de signaux est introduit à l'entrée du circuit. Un signal excitateur sinusoïdal a été choisi possédant une amplitude  $B$  et une fréquence  $f_{exp}$  de telle sorte que les équations de fonctionnement du circuit électronique deviennent :

$$\begin{aligned}\frac{dV}{dt} &= -V(V - a)(V - b) - W + E + B\cos(2\pi f_{exp}t) + \eta(t). \\ \frac{dW}{dt} &= \epsilon(V - \gamma W).\end{aligned}\tag{4.3}$$

Pour pouvoir observer le phénomène de résonance stochastique, le signal excitateur doit être subliminal, c'est-à-dire non détectable en sortie du système. Par conséquent, pour le système de FitzHugh-Nagumo (4.3), il faut que l'amplitude et la fréquence soient choisies de telle sorte que la réponse du système ne présente pas de potentiels d'actions.

Pour ce faire, cette étude s'appuie sur le diagramme amplitude-fréquence qui a été établi au premier chapitre alors que le bruit n'était pas considéré.

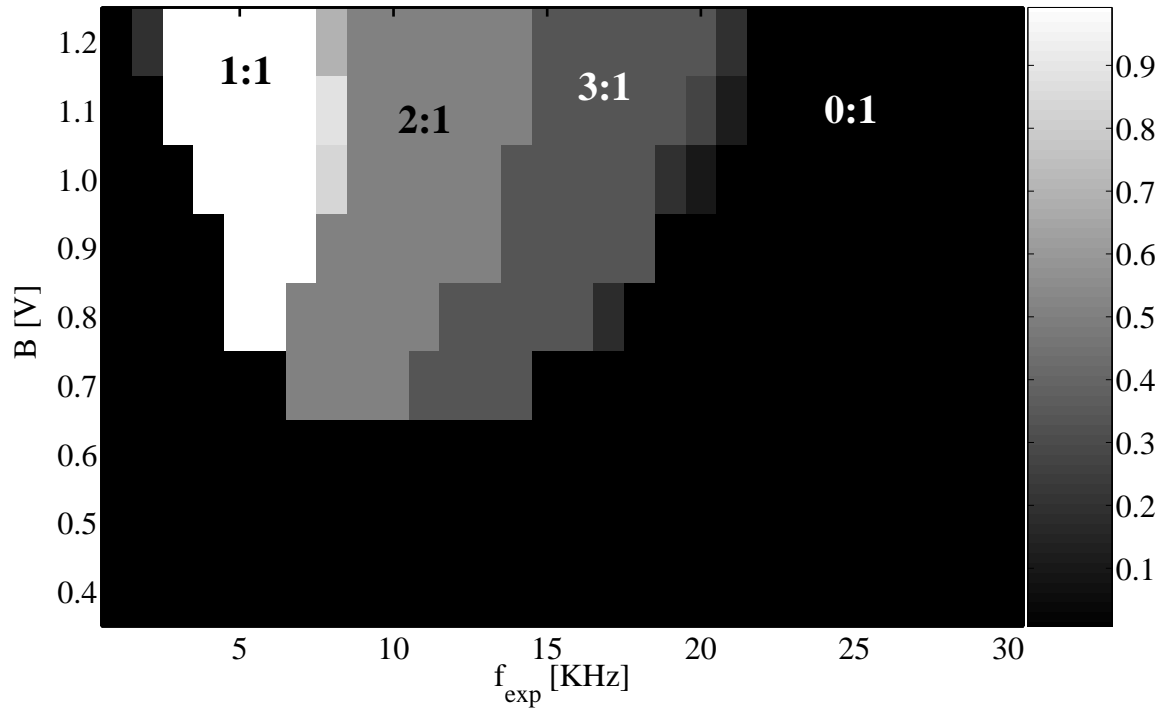


FIG. 4.11 – Diagramme d’encodage d’un signal sinusoïdal réalisé par le circuit électronique du type FitzHugh-Nagumo. Le rapport  $D$  défini par la relation (2.23) est représenté en niveaux de gris en fonction de l’amplitude  $B$  et de la fréquence  $f_{exp}$  du signal d’entrée. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ , les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l’oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Pour la valeur de  $E$  sélectionnée à  $-1.3V$ , ce diagramme, qui est rappelé à la figure 4.11, possède une zone de couleur noire pour laquelle l’amplitude et la fréquence du stimulus ne permettent pas au circuit de produire de potentiel d’action. Pour que le stimulus soit subliminal, il faut donc choisir une amplitude  $B$  et une fréquence  $f_{exp}$  dans la zone en couleur noire de la figure 4.11, c’est-à-dire placer le système en régime excitable.

Dans ce paragraphe, il est mesuré expérimentalement si le bruit peut faire passer le circuit du fonctionnement excitable au fonctionnement oscillant. Dans un premier temps, le rapport signal sur bruit est utilisé et permet de mettre en évidence le phénomène de résonance stochastique. Puis, il est étudié comment le bruit intervient dans le processus d’encodage d’un stimulus sinusoïdal afin de confirmer les observations qui ont été effectuées en simulations numériques. En particulier, le temps entre deux potentiels d’action consécutifs est analysé

pour différentes fréquences d'excitations.

### 4.3.1 Mise en évidence expérimentale de la résonance stochastique

Pour cette étude, les paramètres du circuit sont identiques à ceux utilisés pour tracer le diagramme de la figure 4.11. De plus, la réponse du circuit a tout d'abord été observée lorsque la fréquence d'excitation est égale à la fréquence propre du circuit soit  $5\text{KHz}$ .

Dans le cas où le paramètre  $E$  vaut  $-1.3\text{V}$  et la fréquence du signal d'entrée  $5\text{KHz}$ , aucun potentiel d'action n'est produit si la valeur de l'amplitude  $B$  n'excède pas la valeur seuil  $B_{inf}^{exp} = 0.78\text{V}$ . La valeur d'amplitude  $B$  qui a été retenue pour mettre en évidence la résonance stochastique est  $0.76\text{V}$ . Le signal est donc subliminal, si bien que l'amplitude du bruit détermine la forme de la réponse du circuit. La figure 4.12 révèle l'évolution de la réponse du circuit pour trois amplitudes caractéristiques de bruit. Ces chronogrammes permettent d'effectuer les observations suivantes :

- Si l'amplitude du bruit est faible ( $\sigma = 0.046V_{RMS}$ ), peu de potentiels d'action sont produits. Il demeure des oscillations de très faibles amplitudes qui trahissent la présence du stimulus sinusoïdal.
- Pour une amplitude de bruit modérée ( $\sigma = 0.273V_{RMS}$ ), des potentiels d'action sont générés quasiment pour chaque période du stimulus. De plus, le déclenchement de ces potentiels d'action s'effectue sur les maxima du signal excitateur.
- Dans le dernier cas, alors que l'amplitude du bruit est très forte ( $\sigma = 1.465V_{RMS}$ ), la réponse du circuit est fortement perturbée par le bruit. En effet, la forme de la variable rapide ne suit plus un profil d'onde du type potentiel d'action et la régularité de la réponse du système est dégradée.

Comme en témoignent les plans de phases de la figure 4.12, il semble qu'il existe une valeur optimale de bruit de l'ordre de  $0.273V_{RMS}$  qui améliore la régularité de la réponse du circuit. Afin de quantifier l'apport bénéfique du bruit sur la réponse du système, il est nécessaire d'introduire un critère spectral.

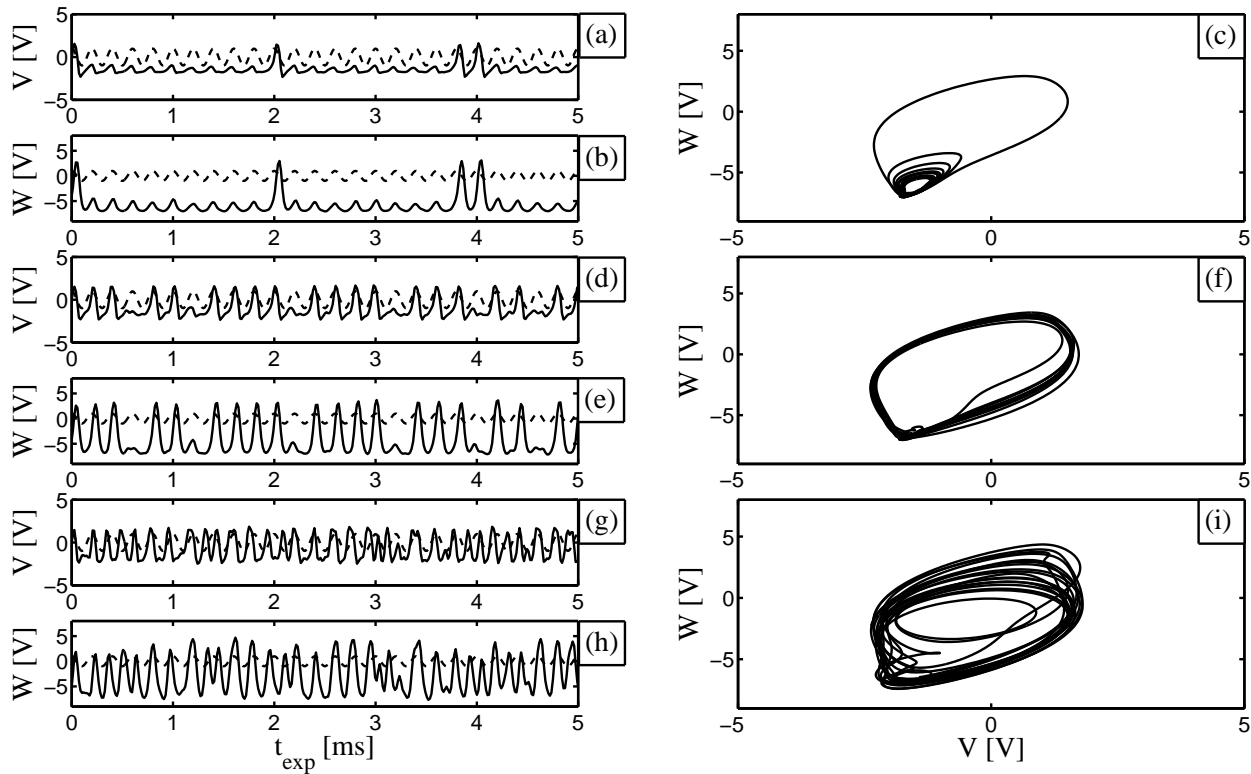


FIG. 4.12 – Influence du bruit sur la réponse du circuit de FitzHugh-Nagumo soumis à un stimulus sinusoïdal. A gauche, chronogrammes des variables rapide (a,d,g) et lente (b,e,h). A droite, plans de phase correspondants (c,f,i). Cas (a,b,c)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (d,e,f)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (g,h,i)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Expérimentalement, le spectre de puissance a été relevé sur un oscilloscope numérique LeCroy en effectuant une moyenne sur 100 réalisations. Le spectre ainsi obtenu est disponible à la figure 4.13 pour les trois amplitudes de bruit précédentes, c'est-à-dire  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ ,  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Dans chaque cas, en plus du fond de bruit, les spectres comprennent également la fréquence fondamentale qui correspond bien à la fréquence d'excitation de  $5KHz$  et différentes raies aux multiples de la fréquence du stimulus.



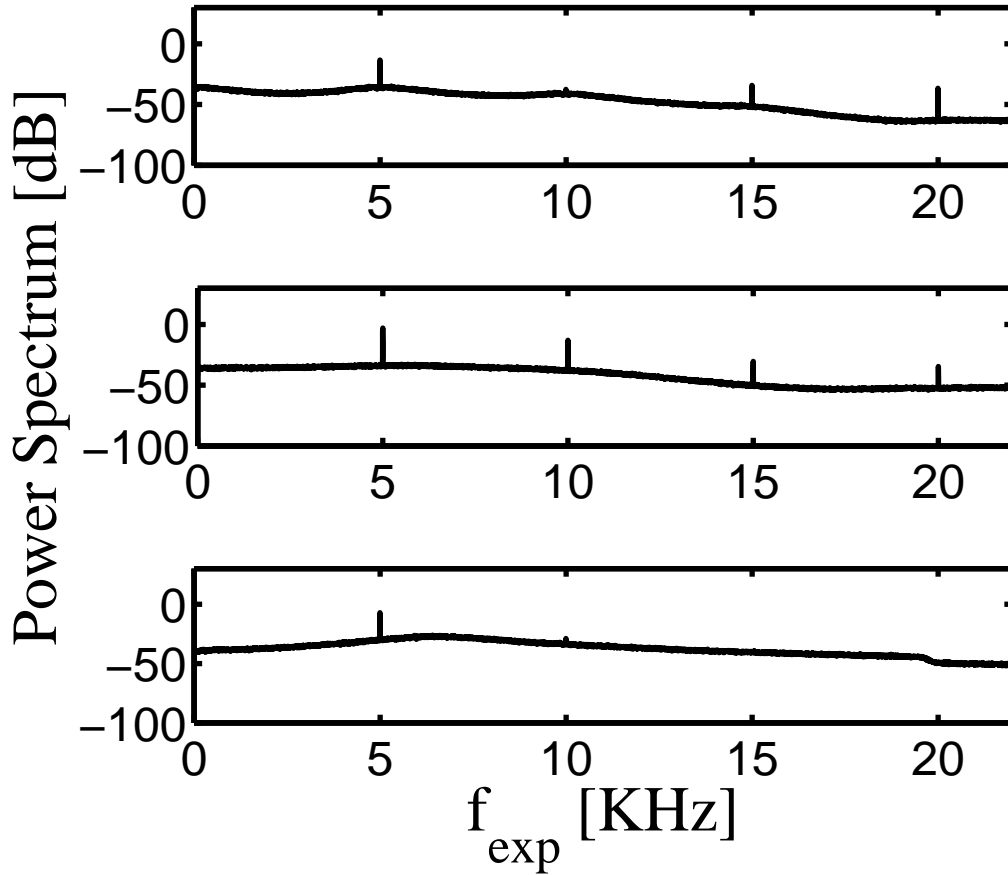


FIG. 4.13 – Spectre de puissance de la variable rapide  $V$  pour trois amplitudes de bruit : cas (a)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (b)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (c)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

De plus, l'amplitude des raies semble plus importante pour la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$ , ce qui confirme les observations des chronogrammes de la figure 4.12.

Naturellement, le fond de bruit s'amplifie à mesure que l'intensité de la cause aléatoire augmente. Tout comme introduit lors de l'étude en simulation, c'est la mesure de l'amplitude des raies émergeant du fond de bruit divisée par ce fond de bruit qui définit le rapport sur bruit.

A la figure 4.14, ce rapport signal sur bruit a été évalué à la fréquence fondamentale mais aussi au second harmonique.

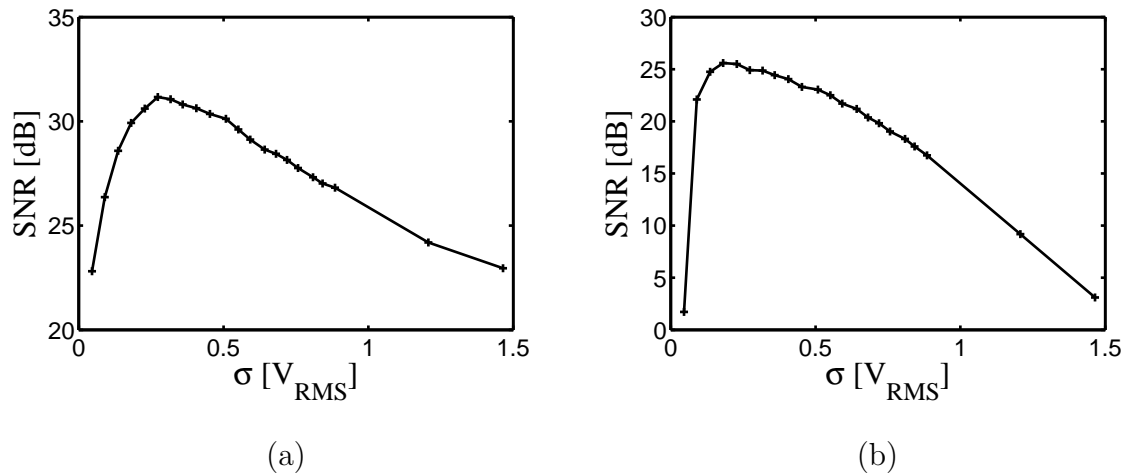


FIG. 4.14 – Rapport signal sur bruit du circuit évalué à partir de la variable rapide  $V$ . Pour la courbe (a), le rapport signal sur bruit est estimé à la fréquence fondamentale. La courbe (b) est calculée, quant à elle, à partir de la deuxième harmonique. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d’amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l’oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Dans les deux cas, le tracé du rapport signal sur bruit en fonction de la valeur efficace de bruit  $\sigma$  révèle un comportement résonant :

*“il existe une valeur optimum de bruit qui maximise le rapport signal sur bruit”.*

En effet, la valeur efficace de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  permet de maximiser le rapport signal sur bruit qui dépasse les  $30dB$  lorsqu’il est évalué au fondamental. A noter qu’il avait déjà été remarqué à la figure 4.12 que c’est pour cette valeur de bruit que la réponse du circuit semblait la plus régulière.

En fait, cette amélioration de la réponse du circuit pour une valeur optimum de bruit confirme l’existence du phénomène de résonance stochastique dans le système de FitzHugh-Nagumo. Dans les paragraphes qui suivent, alors que la fréquence d’excitation est modifiée, la mesure du rapport signal sur bruit est effectuée uniquement à la fréquence fondamentale.

$f_{exp}$	$B$	$B_{inf}^{exp}$
2.5 KHz	1.13V	1.15V
5 KHz	0.76V	0.78V

TAB. 4.3 – Pour chacun des deux couples amplitude fréquence étudiés  $(B, f_{exp})$ , il est précisé l'amplitude seuil  $B_{inf}^{exp}$  induisant la bifurcation d'Andronov-Hopf en l'absence de bruit. Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

### 4.3.2 Etude en fonction de la fréquence d'excitation

Dans cette partie, le comportement du circuit est quantifié en présence de bruit pour différentes fréquences d'excitations. Pour chaque fréquence du stimulus sinusoïdal et en l'absence de bruit, il a été établi au paragraphe 4.3 qu'il existait une valeur d'amplitude seuil  $B_{inf}^{exp}$  qui déclenchait la transition entre les modes de fonctionnement excitable et oscillant. Le tableau 4.3 rassemble les valeurs d'amplitude seuil  $B_{inf}^{exp}$  pour les deux fréquences d'excitations qui ont été considérées. Il a été également ajouté dans ce tableau les deux valeurs d'amplitude  $B$  retenues pour mener à bien notre étude expérimentale.

Pour chacune des deux fréquences choisies, l'amplitude de l'excitation sinusoïdale  $B$  est de  $0.02V$  moins élevée que l'amplitude seuil  $B_{inf}^{exp}$ , de telle sorte qu'en absence de bruit le système reste dans le mode excitable.

Ainsi, pour ces deux couples d'amplitude et de fréquence, une étude de la réponse du circuit a été menée en fonction de la valeur efficace de bruit en évaluant le rapport signal sur bruit à la fréquence fondamentale.

Les résultats présentés à la figure 4.15 révèlent la signature de la résonance stochastique, puisque pour chacune des deux valeurs de fréquence considérée, il existe une valeur optimum de bruit qui maximise le rapport signal sur bruit.

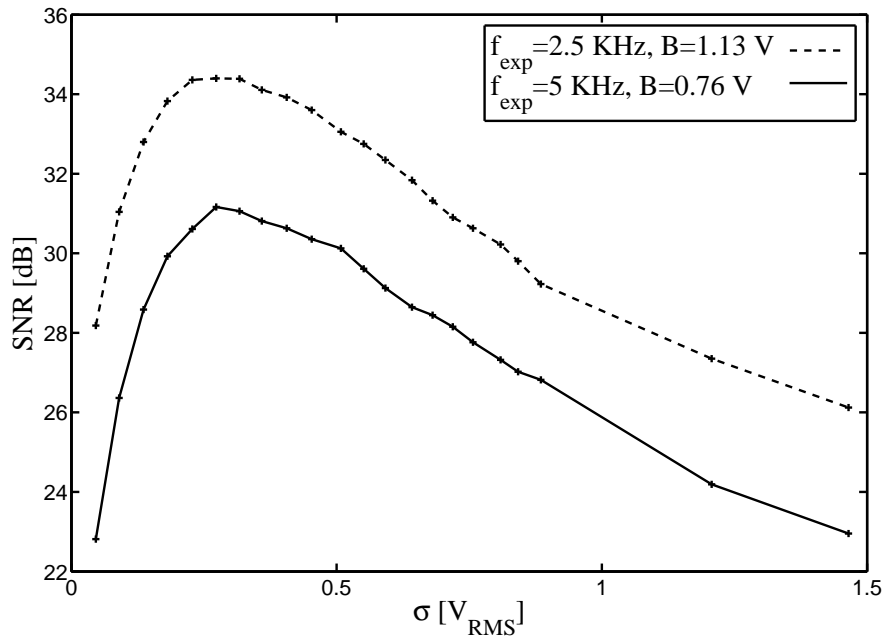


FIG. 4.15 – Rapport signal sur bruit du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo pour quatre couples des valeurs d'amplitudes  $B$  et de fréquence  $f_{exp}$  du stimulus sinusoïdal. Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

## 4.4 Encodage d'un stimulus sinusoïdal

Comme il a été montré en simulations numériques, l'évolution du rapport signal sur bruit, bien que révélant le phénomène de résonance stochastique, ne permet pas de rendre compte du processus de codage de l'information par le système neuronal. En effet, rappelons que l'information est contenue dans l'intervalle de temps  $t_p$  entre deux potentiels d'action consécutifs. Cet intervalle est une grandeur qui varie aléatoirement et dont il est possible de déterminer la loi de probabilité. Dans cette partie, l'analyse de cette loi de probabilité permet de valider les observations qui ont été effectuées en simulations numériques.

Pour réaliser cette étude expérimentale, différentes fréquences et amplitudes d'excitation du tableau 4.4 sont considérées qui rappellent également la valeur seuil d'amplitude  $B_{inf}^{exp}$  en dessous de laquelle aucun potentiel d'action n'est produit en l'absence de bruit.

Néanmoins, dans la partie déterministe, une limite à la fréquence de  $10KHz$  a été choisie

afin de garder une bonne cohérence entre les résultats expérimentaux et ceux issus des simulations. C'est pourquoi, dans ce qui suit, la contribution du bruit ne sera considérée que pour des fréquences d'excitations n'excédant pas  $10\text{KHz}$ .

$f_{exp}$	$B$	$B_{inf}^{exp}$
2.5 KHz	1.13V	1.15V
5 KHz	0.76V	0.78V
8.5 KHz	0.69V	0.71V
10 KHz	0.69V	0.65V <sub>x</sub>

TAB. 4.4 – Pour chacun des quatres couples amplitude fréquence étudiés ( $B, f_{exp}$ ), l'amplitude seuil  $B_{inf}^{exp}$  induisant la bifurcation d'Andronov-Hopf est précisé en l'absence de bruit. Valeurs des tensions externes:  $a = 2.03\text{V}$ ,  $b = -2.53\text{V}$ ,  $E = -1.3\text{V}$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants:  $R_0 = 1.31\text{K}\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10\text{mH}$  et  $C = 22\text{nF}$ .

L'encodage d'un signal est donc analysé selon qu'il soit :

- de fréquence égale à la fréquence propre du circuit, soit  $f_{exp} = 5\text{KHz}$ .
- de fréquence sous multiple de la fréquence propre, soit  $f_{exp} = 2.5\text{KHz}$ .
- de fréquence multiple de la fréquence propre, soit  $f_{exp} = 10\text{KHz}$ .
- de fréquence non multiple et excédant la fréquence propre, soit  $f_{exp} = 8.5\text{KHz}$ .

#### 4.4.1 Encodage d'un stimulus de fréquence égale à la fréquence propre du circuit

Pour commencer cette étude, la réponse du circuit est analysée lorsque la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du circuit. Pour les trois amplitudes de bruit  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ ,  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ , la loi de probabilité de l'intervalle de temps entre deux potentiels d'actions consécutifs est tracée à la figure 4.16. Ces lois de probabilité permettent de dégager les observations suivantes :

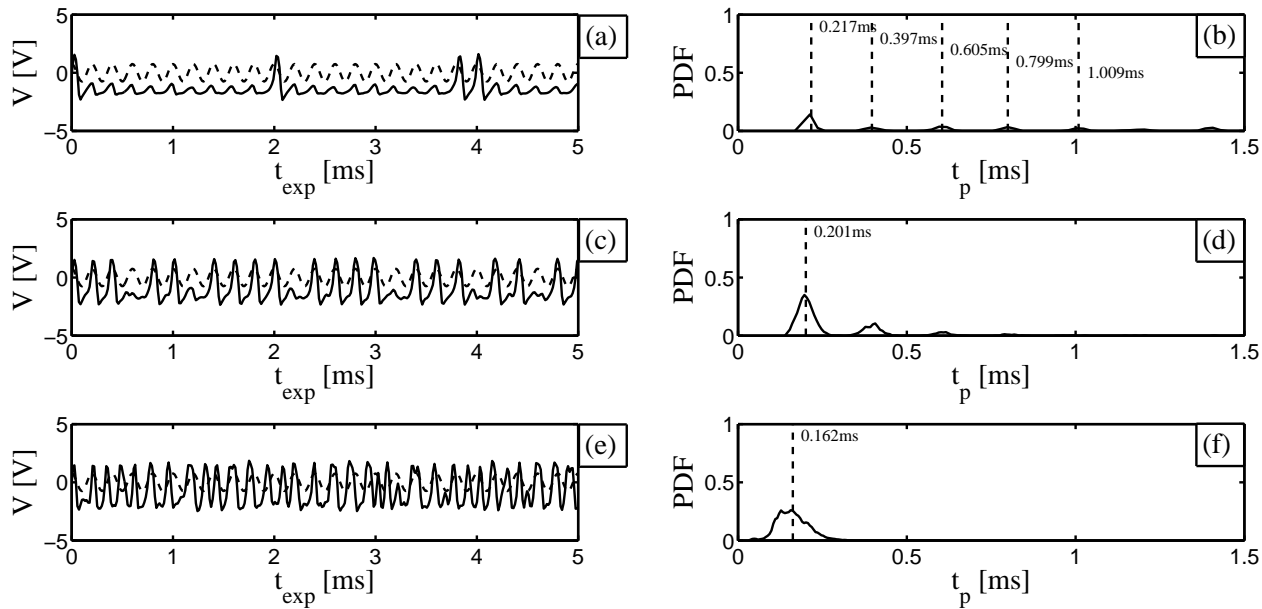


FIG. 4.16 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale à la fréquence propre du circuit. Cas (a,b)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (e,f)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.76V$  et de fréquence  $f_{exp} = 5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

- Pour les faibles amplitudes de bruit, la loi de probabilité est localisée aux multiples de la période d'excitation, c'est-à-dire  $T_0 = 0.2ms$ . Une telle distribution traduit le fait que le circuit ne déclenche pas systématiquement un potentiel d'action à chaque période de l'excitation sinusoïdale.
- Au contraire, pour la valeur de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  qui maximise le rapport signal sur bruit, la loi de probabilité est quasi exclusivement centrée à la période de l'excitation. En effet, d'après les chronogrammes de la figure 4.12, il apparaît qu'un potentiel d'action est quasiment émis à chaque période de l'excitation sinusoïdale. Ce résultat peut trouver une explication en se référant au diagramme amplitude fréquence de la

figure 4.11. Dans ce cas, l'amplitude de l'excitation  $B$  valant  $0.76V$  et la valeur de la fréquence  $f_{exp}$  étant choisie à la fréquence propre  $5KHz$ , le circuit électronique ne peut pas déclencher de potentiel d'action en l'absence de bruit. De plus, ce couple amplitude fréquence est localisé près de la zone de paramètres qui permet d'obtenir un potentiel d'action à chaque période de l'excitation. Par conséquent, comme il a été vu en simulation numérique, une quantité appropriée de bruit peut permettre de passer dans la zone de fonctionnement où le neurone produit un potentiel d'action toutes les périodes de l'excitation.

- Pour les fortes valeurs de bruit, le comportement de la loi de probabilité est différent puisque cette dernière est plus étalée tout en restant localisée près de la période propre, ce qui montre que le bruit commande le déclenchement des potentiels d'action indépendamment de l'excitation sinusoïdale. Ce comportement est également conforme aux simulations numériques.

D'après l'analyse des lois de probabilité présentées à la figure 4.12, ce circuit confirme que la valeur intermédiaire de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  permet au circuit d'améliorer l'encodage du stimulus sinusoïdal en déclenchant un potentiel d'action quasiment pour toutes les périodes du signal sinusoidal.

#### 4.4.2 Encodage d'un stimulus de fréquence sous multiple de la fréquence propre

D'autres valeurs d'amplitudes et de fréquences du signal sinusoïdal ont bien évidemment été considérées alors qu'elles n'autorisent pas la production de potentiel d'action en l'absence de bruit.

Dans un premier temps, le circuit est excité avec une fréquence deux fois plus lente que la fréquence propre du système. Ainsi, pour une fréquence de  $2.5KHz$ , l'amplitude du stimulus sinusoïdal doit être fixée à  $1.13V$  afin qu'il soit subliminal en l'absence de bruit.

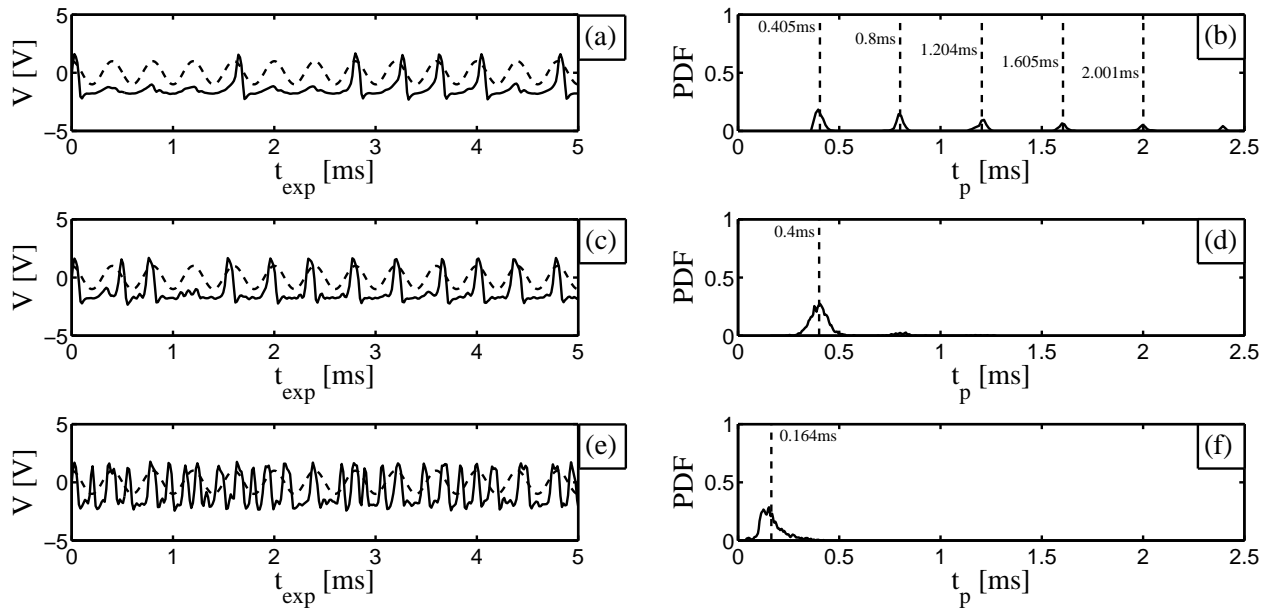


FIG. 4.17 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale à la moitié de la fréquence propre du circuit. Cas (a,b)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (e,f)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 1.13V$  et de fréquence  $f_{exp} = 2.5KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Sur la figure 4.17, les lois de probabilité montrent comment se répartit l'intervalle de temps entre deux potentiels d'actions consécutifs  $t_p$  pour trois valeurs particulières de l'intensité du bruit. Il est ainsi possible de tirer les observations suivantes :

- Pour la figure 4.17(b), alors que l'intensité du bruit  $\sigma$  est  $0.046V_{RMS}$ , les intervalles de temps entre deux potentiels d'action consécutifs se placent aux multiples de la période du signal d'entrée, soit  $0.405ms$ ,  $0.8ms$ ,  $1.204ms$ ,...
- Au contraire, si l'amplitude de bruit est trop importante, la loi de probabilité est restreinte et centrée à l'instant  $t = 0.164ms$  qui est de l'ordre de grandeur de la période propre du système, soit  $t = 0.2ms$ . Dans ce cas de figure, la période du stimulus sinusoïdal de  $0.4ms$  n'apparaît pas au niveau de la loi de probabilité. En fait, l'amplitude



du bruit est si importante que le stimulus sinusoïdal n'influe plus sur la réponse du système. Le comportement du circuit suit alors les remarques qui ont été effectuées dans le contexte de la résonance cohérente, où le bruit, à lui seul, induit une certaine régularité de la réponse du système. Ceci se traduit par la forte présence de la loi de probabilité centrée à l'instant  $0.164ms$ .

- Enfin, d'après le chronogramme de la figure 4.17(c), la valeur intermédiaire de bruit  $0.273V_{RMS}$  permet au circuit de produire des potentiels d'action séparés par un intervalle de temps assez régulier. Lorsque cet intervalle de temps est analysé en traçant sa loi de probabilité, il est visible sur la figure 4.17(d) que la loi est centrée à la période du stimulus, ce qui confirme qu'un potentiel d'action est déclenché quasiment toutes les périodes du stimulus sinusoïdal.

En résumé, si la fréquence du stimulus est sous multiple de la fréquence propre, il existe une valeur de bruit optimale (ici  $\sigma = 0.273V_{RMS}$ ) qui permet au circuit de réaliser un encodage du type 1:1.

### 4.4.3 Encodage d'un stimulus de fréquence multiple de la fréquence propre

Pour cet autre exemple, la fréquence d'excitation est réglée à  $10KHz$  et l'amplitude à  $0.63V$ , soit une fréquence deux fois plus grande que la fréquence propre du circuit. En se référant au diagramme d'encodage de la figure 4.11, le circuit est positionné près de la région de fonctionnement où un potentiel d'action est émis toutes les deux périodes du signal excitateur. Le bruit va donc naturellement permettre, s'il est convenablement dosé, de se rapprocher de cette zone de fonctionnement.

C'est ce que révèlent les lois de probabilités de la figure 4.18 qui ont été tracées pour trois valeurs efficaces de bruit. En effet, pour chacune des valeurs de bruit considérées, il n'y a aucune présence à la période du stimulus qui est de  $0.1ms$ . Cependant, la loi de probabilité sera la plus dense à l'instant  $0.2ms$  qui correspond au double de la période du stimulus sinusoïdal. De plus, si la valeur de bruit la plus importante (figure 4.18(c)) est exclue, il demeure également une certaine localisation de la loi de probabilité aux instants multiples

de la période d'excitation soient  $0.3ms$ ,  $0.4ms$ ,...

Enfin, la valeur de bruit  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  (figure 4.18(b)) permet au circuit de produire des potentiels d'action le plus régulièrement toutes les deux périodes du stimulus sinusoïdal.

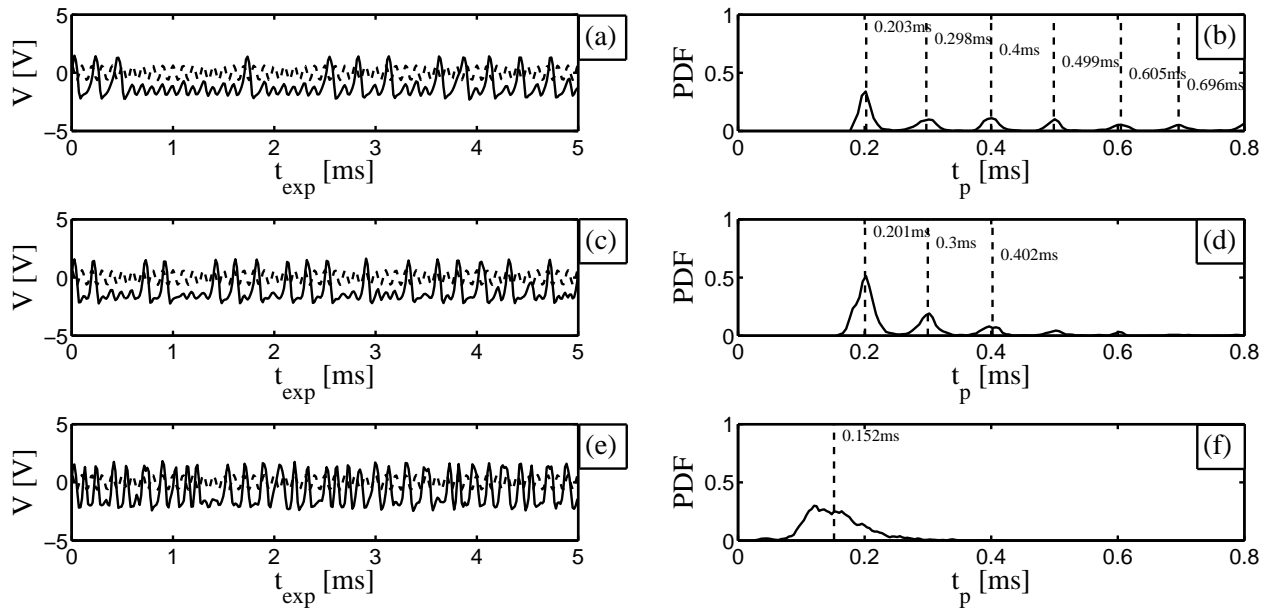


FIG. 4.18 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$  alors que la fréquence du stimulus est égale au double de la fréquence propre du circuit. Cas (a,b)  $\sigma = 0.046V_{RMS}$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.273V_{RMS}$  et cas (e,f)  $\sigma = 1.465V_{RMS}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03V$ ,  $b = -2.53V$ ,  $E = -1.3V$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.63V$  et de fréquence  $f_{exp} = 10KHz$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31K\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10mH$  et  $C = 22nF$ .

Cette partie permet de conclure que si le bruit est convenablement dosé, l'intervalle de temps entre deux potentiels d'action consécutifs se synchronise au premier multiple de la période du stimulus qui est supérieure à la période propre du système, soit  $T_{propre} = 0.2ms$ .

### 4.4.4 Encodage d'un stimulus de fréquence non multiple de la fréquence propre

Pour cette dernière partie, il a été choisi de vérifier si les observations effectuées aux paragraphes précédents restent toujours valables lorsque la fréquence du stimulus n'est pas multiple de la fréquence propre du circuit. C'est pourquoi la fréquence du signal sera fixée à  $8.5\text{KHz}$  et son amplitude  $B$  à  $0.69\text{V}$  afin que celui-ci soit subliminal.

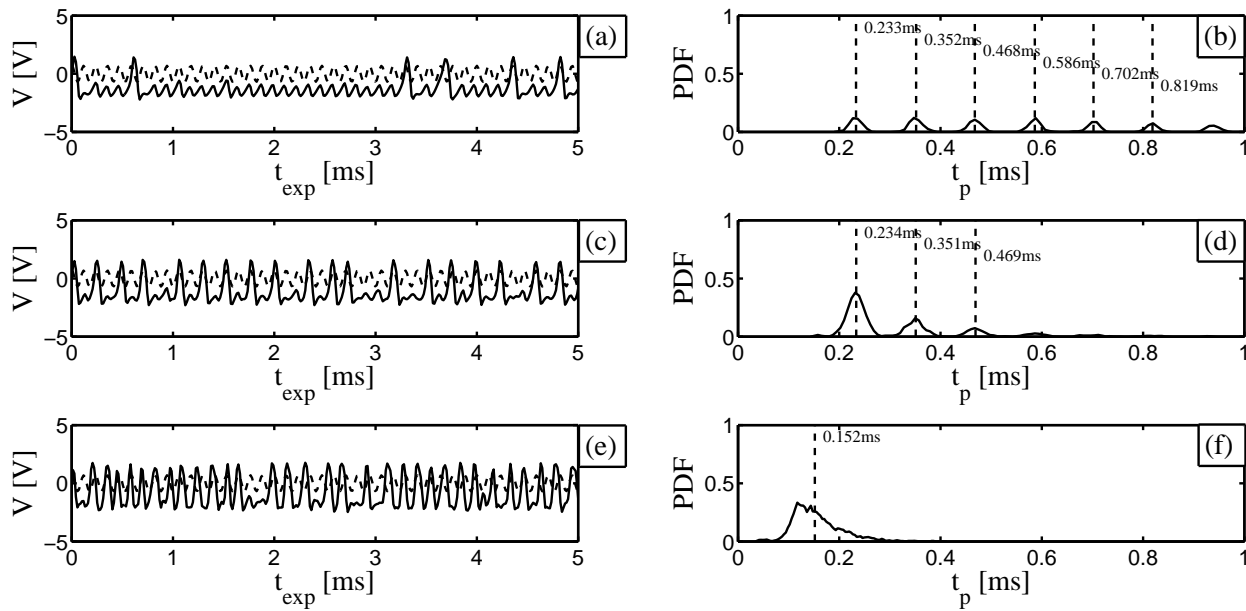


FIG. 4.19 – Chronogrammes et lois de probabilité pour trois valeurs efficaces de bruit  $\sigma$ . Cas (a,b)  $\sigma = 0.046V_{\text{RMS}}$ , cas (c,d)  $\sigma = 0.273V_{\text{RMS}}$  et cas (e,f)  $\sigma = 1.465V_{\text{RMS}}$ . Valeurs des tensions externes :  $a = 2.03\text{V}$ ,  $b = -2.53\text{V}$ ,  $E = -1.3\text{V}$ . Le stimulus sinusoïdal est d'amplitude  $B = 0.69\text{V}$  et de fréquence  $f_{\text{exp}} = 8.5\text{KHz}$ . Les paramètres  $\gamma = 0.244$  et  $\epsilon = 3.77$  de l'oscillateur de FitzHugh-Nagumo sont obtenus avec les valeurs de composants :  $R_0 = 1.31\text{K}\Omega$ ,  $R = 320\Omega$ ,  $L = 10\text{mH}$  et  $C = 22\text{nF}$ .

A la figure 4.19, le comportement qui a été relevé correspond à celui obtenu pour un stimulus multiple de la fréquence propre :

*une quantité appropriée de bruit autorise l'encodage d'un stimulus subliminal en déclenchant un potentiel d'action toutes les deux périodes de l'excitation.*

En effet, la période du signal excitateur étant de  $0.117\text{ms}$ , le circuit se synchronise sur le

premier multiple de cette période qui est supérieur à la période propre du système  $0.2ms$ . Si le bruit n'est pas prépondérant sur le stimulus (figures 4.19(b) et (d)), le premier instant sur lequel se regroupe l'intervalle de temps entre deux potentiels d'action est donc  $0.23ms$ . Les résultats montrent ensuite une forte présence aux autres multiples de la période du stimulus soient  $0.35ms$ ,  $0.47ms$ ,...

A nouveau, la loi de probabilité est étalée autour de la fréquence propre du circuit lorsque le bruit devient prépondérant sur le stimulus (figure 4.19(f)). Dans ce dernier cas, le phénomène de résonance cohérente est prédominant sur le circuit et le signal sinusoïdal est noyé dans le bruit.

L'effet de résonance stochastique a donc bien été observé dans le système de FitzHugh-Nagumo en simulation numérique et il a pu être confirmé expérimentalement à l'aide du circuit électronique. En effet, à l'aide du rapport signal sur bruit, il a été montré qu'un stimulus non décelable peut être détecté grâce au bruit en déclenchant une réponse sous forme de potentiels d'action : le stimulus sinusoïdal est donc transcodé en train de potentiels d'action.

En ce qui concerne l'encodage, les expérimentations qui ont été menées ont confirmé les observations effectuées en simulations numériques : le bruit s'il est convenablement dosé peut autoriser un encodage du type 1:1, 2:1 ou 3:1 selon la valeur de la fréquence du stimulus.

Les résultats expérimentaux de ce chapitre permettent d'envisager un article qui est en cours d'écriture et qui a pour titre : "A non linear circuit performing the neural encoding of sinusoïdal signal in presence of noise". Cette publication a pour but de montrer sur le circuit électronique le phénomène de résonance stochastique. De plus, la distribution du temps entre deux potentiels d'action consécutifs est mise en avant pour conforter les observations du rapport signal sur bruit.



## Chapitre 5

# Conclusion et perspectives

Cette thèse a porté sur le développement d'un dispositif électronique soumis au bruit régit par un système d'équations non linéaire du type FitzHugh-Nagumo. Ce modèle de FitzHugh-Nagumo constitue une version simplifiée du modèle plus complet de Hodgking-Huxley qui permet une interprétation de la dynamique neuronale.

Le premier chapitre de cette thèse s'ouvre sur une description de ce système de FitzHugh-Nagumo. A l'aide de simulations numériques, il a été observé qu'en fonction des paramètres du système, celui-ci peut adopter trois régimes de fonctionnement : bistable, excitable et oscillant. C'est dans le mode de fonctionnement oscillant que la sortie du système adopte le profil d'onde caractéristique de la communication neuronale. En effet, si les paramètres sont correctement réglés, des potentiels d'action sont générés sur la variable rapide de façon périodique. Il a été notamment montré l'impact de l'écart d'échelle de temps entre les variables sur la forme de la réponse.

En outre, les conditions pour lesquelles le système est en régime excitable ont suscité une grande attention dans ce premier chapitre. La bifurcation d'Andronov-Hopf pour laquelle le système passe du fonctionnement excitable au régime oscillant a pu être retrouvée et confirmée expérimentalement à l'aide du circuit électronique.

Par ailleurs, la prise en compte des effets du bruit au voisinage de la bifurcation d'Andronov-Hopf a pu être étudiée et a permis d'observer deux phénomènes : la résonance cohérente et la résonance stochastique.

Dans le cas de la résonance cohérente, les mesures du taux de corrélation et du rapport bruit sur signal ont permis de constater qu'une dose appropriée de bruit déclenchait une activité neuronale des plus régulières. En effet, cela se manifeste par une résonance de régularité d'apparition des potentiels d'actions. La littérature inclut la cause aléatoire à différents niveaux des équations du système de FitzHugh-Nagumo. En ce qui concerne les choix de ces travaux, le phénomène de résonance cohérente a été révélé lorsque le bruit est considéré sur la première ou la deuxième équation ou encore lorsqu'il influe sur le seuil de la non linéarité. Cette étude a permis de nuancer un effet introduit récemment sous le terme résonance auto-induite. Ce phénomène résulte tout simplement d'un changement d'échelle sur l'amplitude du bruit intervenant dans l'une ou l'autre des deux équations du système de FitzHugh-Nagumo. Un stimulus sinusoïdal excitant l'entrée du système neuronal a également été pris en compte. En l'absence de bruit, le stimulus est subliminal, c'est-à-dire non décelable en sortie du système. En effet, l'amplitude et la fréquence du stimulus sinusoïdal ne permettent alors pas de déclencher des potentiels d'action. Il a été ainsi montré que le bruit pouvait participer à la génération de trains de potentiels d'action et maximiser le rapport signal sur bruit en sortie du système via le phénomène de résonance stochastique. Ainsi, une dose appropriée de bruit permet l'amélioration de la détection du stimulus subliminal. Par ailleurs, trois encodages possibles du stimulus sinusoïdal ont été constatés alors que celui-ci est favorisé par le bruit. Il s'agit d'encodages du type 1:1, 2:1 et 3:1 qui correspondent respectivement à la production d'un potentiel d'action toutes les 1, 2 ou 3 périodes du signal excitateur.

Cette étude en simulation numérique, répartie sur les trois chapitres, fournit une étude complète de l'influence du bruit sur le système de FitzHugh-Nagumo. Le rôle de chaque paramètre a été discuté puis fixé pour la plus grande partie de l'investigation numérique. Contrairement à la plupart des études portant sur le système de FitzHugh-Nagumo, il a également été choisi de ne pas négliger le paramètre  $\gamma$  qui ajuste le poids de la variable lente  $y$  par rapport à la variable rapide  $x$ .

En plus d'avoir mis en évidence ces deux effets du bruit sur le système de FitzHugh-Nagumo, cette thèse se distingue par une réalisation pratique de ce système.

---

Jusqu'alors, les éléments non linéaires développés expérimentalement ne reproduisaient pas fidèlement les non linéarités des modèles théoriques. En effet, c'est une particularité de ce dispositif expérimental que d'implémenter le plus fidèlement possible la non linéarité nécessaire à la réalisation du modèle de FitzHugh-Nagumo. A noter qu'aucun comportement chaotique n'a été observé durant les expérimentations.

Parmi les réalisations électroniques de systèmes non linéaires soumis au bruit, on peut citer le circuit de Chua [56], les circuits basés sur les transistors unijonctions [27] ou encore sur le trigger de Schmitt [113]. Ce ne sont pas des dispositifs ayant pour but d'approximer la dynamique neuronale contrairement au système de FitzHugh-Nagumo. L'intérêt majeur de cette thèse est d'avoir réussi à implanter électroniquement le modèle de FitzHugh-Nagumo soumis au bruit et en observer sa réponse pour différents stimuli.

A l'aide de ce circuit électronique, les résultats issus des simulations numériques ont été confirmés expérimentalement constituant ainsi la principale avancée de ces travaux. Ce circuit a été présenté dans le premier chapitre où il a pu être montré que ce dernier obéit bien à la non linéarité du système théorique. C'est au deuxième chapitre que, conformément aux simulations numériques, le phénomène de résonance cohérente a pu être observé en présence exclusive de bruit. Par la suite, en plus du bruit, un signal a été ajouté en entrée du circuit ce qui a permis de mettre en évidence expérimentalement le phénomène de résonance stochastique. Il a été ainsi montré que le bruit pouvait favoriser l'encodage d'un stimulus sinusoïdal.

En outre, ce dispositif électronique permet une étude de la réponse du système en temps réel puisque les paramètres sont ajustés avec des potentiomètres ou des sources de tension continue extérieures au montage, ce qui constituent un protocole expérimental de réglage des plus simples. En particulier, sur ce circuit électronique, il n'est pas nécessaire de relever systématiquement la caractéristique courant-tension expérimentale pour déterminer précisément les valeurs des paramètres  $a$  et  $b$  de la non linéarité du système de FitzHugh-Nagumo. Ainsi, la réponse du système peut être tracée en temps réel sur un oscilloscope alors que les simulations numériques nécessitent un temps de calcul souvent long pour connaître la réponse que va présenter le système selon ses paramètres. De plus, l'étude expérimentale peut trouver un intérêt pour les biologistes ou les chercheurs du domaine des systèmes dynamiques



afin d'observer les différences entre des intégrations numériques et les expérimentations pratiques.

Dans le cadre de cette thèse, le bruit a été considéré sous forme additive, ce qui constitue l'hypothèse la plus souvent retenue pour étudier les effets du bruit dans les systèmes non linéaires [33, 114]. Cependant, il semblerait que le caractère aléatoire de la dynamique neuronale puisse être perçu en introduisant un bruit multiplicatif dans les équations du modèle de FitzHugh-Nagumo [10]. Nous pensons que cette vision du bruit peut se révéler intéressante. De plus, un bruit multiplicatif peut être réalisé expérimentalement en ajoutant le bruit directement sur les alimentations du circuit.

Le troisième chapitre de cette thèse traite du deuxième phénomène connu sous le nom de résonance stochastique. Bien que cet effet du bruit a été révélé avec un stimulus sinusoïdal, nous pensons qu'il serait intéressant de modifier la nature du signal excitateur. Par exemple, il pourrait s'avérer intéressant de considérer un profil d'onde de type potentiel d'action comme signal excitateur. En effet, cela permettrait de coupler plusieurs cellules neuronales entre elles et de mettre en évidence un autre effet du bruit : la propagation assistée par le bruit [22, 115–120].

Enfin, il faut être conscient que le circuit électronique développé dans le cadre de cette thèse est basé sur des composants discrets. Cela pose un problème sérieux pour la réalisation d'un grand nombre de cellules neuronales. En fait, il est clair qu'il faudrait une implantation à l'aide de transistors puisque cela présenterait l'avantage d'autoriser une intégration à plus large échelle. C'est pourquoi l'étude d'un nouveau circuit électronique basé sur des transistors a été amorcé récemment pouvant également mettre en évidence les phénomènes de résonance cohérente et de résonance stochastique.

Cette thèse a donné lieu à :

- une publication dans un journal international

“**Coherence resonance in a Bonhoeffer Van der Pol circuit**”, Gaëtan LAS-  
SERE, Savério MORFU, Patrick MARQUIÉ, Electron. letters, 45 (Issue 13), pp. 669-  
670, 18 June 2009.

- une publication dans une conférence internationale

“**A nonlinear electronic circuit exhibiting coherence resonance**”, Gaëtan LAS-  
SERE, Savério MORFU, Patrick MARQUIÉ, NDES 2009 17th International Workshop  
on Nonlinear Dynamics of Electronic Systems Rapperswil, Switzerland, June 21-24,  
2009.

## Annexe 1 : le circuit électronique de FitzHugh-Nagumo

Cette annexe permet une description complète du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo avec lequel nous avons mis en évidence les effets bénéfiques du bruit.

Sous l'encadrement de S. Morfu et moi-même, ce circuit fut réalisé dans le cadre du Projet de Fin d'Etude de Parrot en 2007. Une vue de dessus de la carte finale est disponible à la figure 5.1.

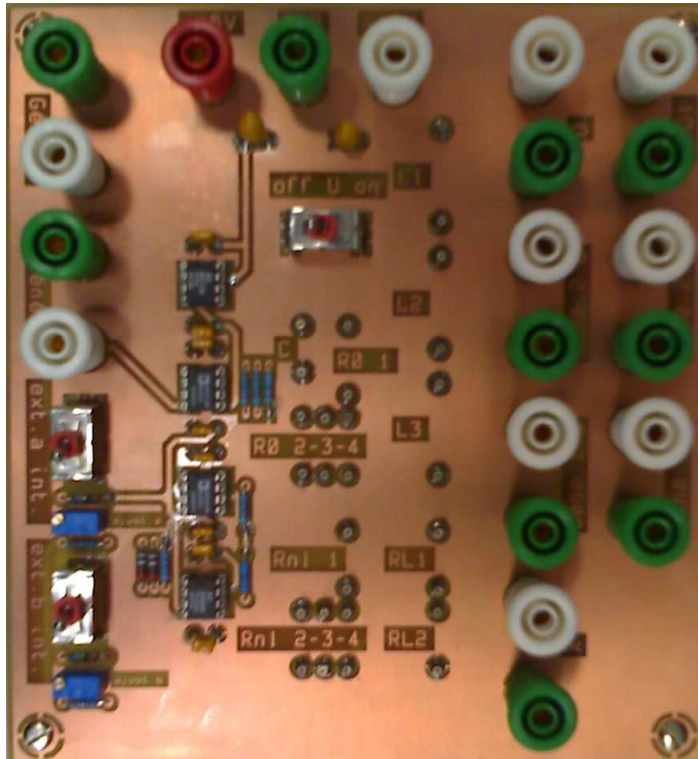


FIG. 5.1 – *Vue de dessus de la carte électronique.*

Le système de FitzHugh-Nagumo a été implanté sur un circuit imprimé double face de dimensions  $165 \times 153$  mm. Sur la figure 5.1, on remarque un important plan de masse qui permet d'éviter les perturbations. De plus, plusieurs éléments sont visibles et montrent les choix que nous avons effectués afin que notre circuit soit des plus simple à utiliser.

Tout d'abord, des embases « bananes » autorisent la connexion des sources de tensions et des appareils de mesures. L'alimentation est placée en haut de la carte avec trois fiches :  $+15V$ ,  $0V$  et  $-15V$ . Les connecteurs présents à gauche de la carte permettent d'injecter les tensions  $a$  et  $b$  qui paramètrent la fonction non linéaire du modèle de FitzHugh-Nagumo. Le bruit fut injecté sur la tension  $b$  lorsque nous observons l'effet du bruit sur le seuil de la non

---

linéarité au chapitre 4. Les autres embases « bananes », visibles sur la droite de la carte, ont deux utilités :

- certaines fiches supportent la connexion avec les appareils de mesures qui relèvent les tensions  $V$ ,  $X$  et le polynôme  $P(V)$ .
- les autres permettent d’injecter le bruit sur l’une au l’autre des deux équations du système de FitzHugh-Nagumo.

La carte présente également trois interrupteurs dont les deux de gauche servent uniquement à changer le mode de réglage des tensions de la non linéarité. En effet, nous avons choisi de pouvoir générer directement ces tensions à l’aide d’un pont diviseur entre les alimentations du circuit. Cela réduit la précision des tensions appliqués mais permet également de simplifier une démonstration publique du circuit. L’interrupteur présent au milieu de la carte a un rôle plus crucial car il permet de déconnecter une partie du circuit afin de relever le polynôme  $P(V)$  constituant la non linéarité du système. C’est ainsi que nous avons vérifié que notre circuit suit bien la non linéarité théorique du système de FitzHugh-Nagumo.

Pour terminer la description de cette carte, on peut noter que chaque composant est placé sur des contacts « tulipes », ce qui leur permet d’être facilement interchangeables. Il est donc possible de modifier facilement les différents paramètres du système de FitzHugh-Nagumo  $\epsilon$  et  $\gamma$ .

Cette carte fut réalisée avec le logiciel de CAO Kicad (open source) avec lequel nous avons obtenu le schéma électrique de la figure 5.2.

Le protocole expérimental est également des plus simples avec cette carte électronique. Une fois les paramètres réglés, le bruit est introduit par un ordinateur via une carte d’acquisition de notre fabrication. Les valeurs des tensions  $V$  et  $X$  sont relevées au cours du temps avec un oscilloscope numérique LeCroy qui permet un certain nombre de traitement temps réel.

Ce circuit m’a ainsi permis de présenter nos travaux en public dans une démarche de vulgarisation. En effet, le programme Experimentarium permet la rencontre entre des jeunes chercheurs et le grand public. Autour d’expériences ou d’objets de leur quotidien, des chercheurs de disciplines diverses (physique, biologie, littérature, psychologie, histoire, etc.) dialoguent avec des petits groupes de visiteurs.

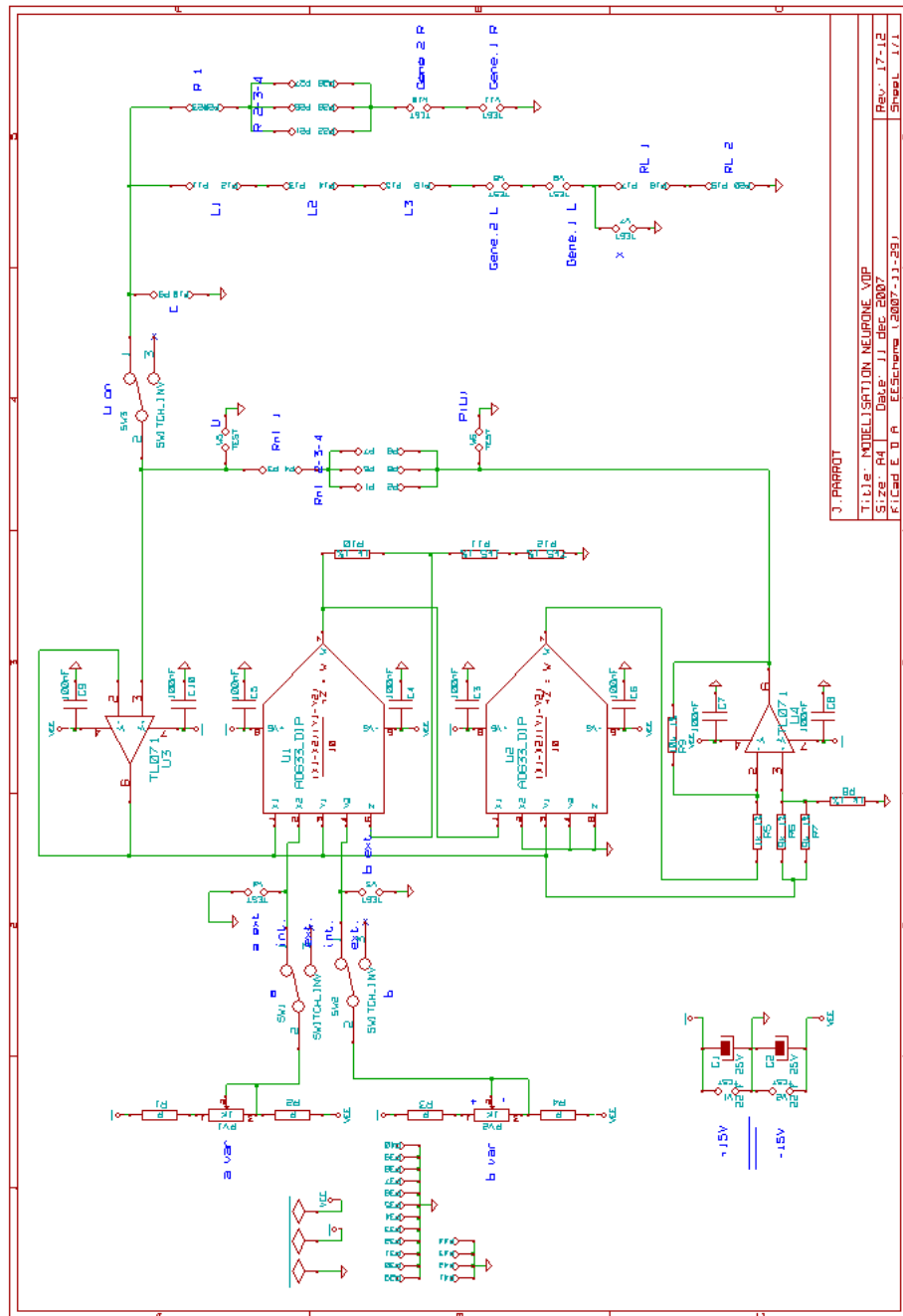


FIG. 5.2 – Schéma électrique du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo réalisé sous le logiciel Kicad.

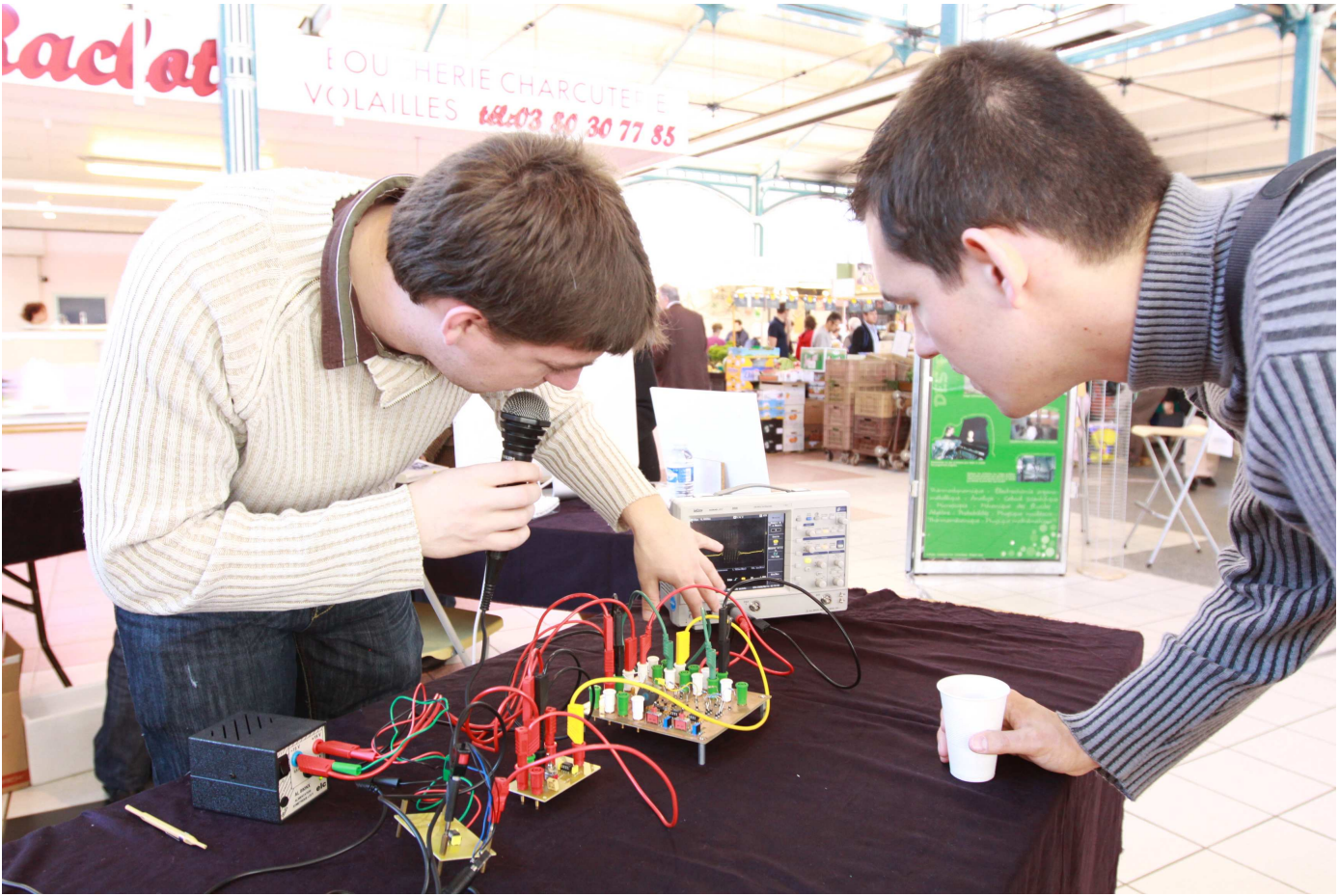


FIG. 5.3 – Présentation du circuit électronique de FitzHugh-Nagumo dans le cadre de l'Experimentarium sous le marché couvert de Dijon.



# Bibliographie

- [1] A.C. SCOTT: *Nonlinear Science - Emergence and Dynamics of Coherent Structures*. OxfordUniversity Press, New York, 1999.
- [2] M. REMOISSENET: *Waves called solitons: concepts and experiments (3rd revised and enlarged edition)*. Springer-Verlag, 1999.
- [3] M. PEYRARD et T. DAUXOIS: *Physique des solitons*. Sciences / CNRS Edition, 2004.
- [4] D. E. POSTNOV, F. MÜLLER, R. B. SCHUPPNER et L. SCHIMANSKY-GEIER: Dynamical structures in binary media of potassium-driven neurons. *Phys. Rev. E*, 80(3):031921, Sep 2009.
- [5] E. P. ZEMSKOV et I. R. EPSTEIN: Wave propagation in a FitzHugh-Nagumo-type model with modified excitability. *Phys. Rev. E*, 82(2):026207, Aug 2010.
- [6] S. BISWAS, D. DAS, P. PARMANANDA et A. SAIN: Predicting the coherence resonance curve using a semianalytical treatment. *Phys. Rev. E*, 80(4):046220, Oct 2009.
- [7] A. N. ZAIKIN et A. M. ZHABOTINSKY: Concentration wave propagation in a two-dimensional, liquid-phase self oscillating system. *Nature*, 225:535–537, 1970.
- [8] F. TAKENS: Dynamical systems and turbulence. *Springer-Verlag, Berlin*, 898:366–381., 1980.
- [9] D. NOZAKI, D. J. MAR, P. GRIGG et J. J. COLLINS: Effects of colored noise on stochastic resonance in sensory neurons. *Phys. Rev. Lett.*, 82(11):2402–2405, 1999.
- [10] A. A. ZAIKIN, J. GARCIA-OJALVO, E. BASCONES, E. ULLNER et J. KURTHS: Doubly stochastic coherence via noise-induced symmetry in bistable neural models. *Phys. Rev. Lett.*, 90(3):030601.1–030601.4, 2003.



- 
- [11] J. L. LANCASTER, E. M. LEISE et E. H. HELLEN : Modeling excitable systems: Reentrant tachycardia. *Am. J. Phys*, 78:56–63, 2008.
- [12] L. KUHNERT : A new optical photochemical memory device in a light-sensitive chemical active medium. *Nature*, 319:393–394, January 1986.
- [13] L. KUHNERT, K.I. AGLADZE et V.I. KRINSKY : Image processing using light-sensitive chemical waves. *Nature*, 337(6):244–247, 1989.
- [14] A. ADAMATZKY et B. DE LACY COSTELLO : Experimental logical gates in a reaction-diffusion medium: The xor gate and beyond. *Phys. Rev. E*, 66(4):046112, Oct 2002.
- [15] J. NAGUMO, S. ARIMOTO et S. YOSHISAWA : An active pulse transmission line simulating nerve axon. *Proc. of the IRE*, 50(10):2061–2070, 1962.
- [16] A.L. HODGKING et A.F. HUXLEY : A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in nerve. *Journal of physiology*, 117:500–514, 1952.
- [17] R. FITZHUGH : Mathematical models of threshold phenomena in the nerve membrane. *Bull. Math. Biophysics*, 17:257–278, 1955.
- [18] R. FITZHUGH : Impulses and physiological states in theoretical models of nerve membrane. *Biophys J*, 1(6):445–466, 1961.
- [19] R. FITZHUGH : Motion picture of nerve impulse propagation using computer animation. *Journal of Applied Physiology*, 25:628–630, 1968.
- [20] C. MORRIS et H. LECAR : Voltage oscillations in the barnacle giant muscle fiber. *Biophys. J.*, 35:193–213, 1981.
- [21] J. L. HINDMARSH et R. M. ROSE : A model of neuronal bursting using three coupled first order differential equations. *Proc. R. Soc. London*, 221:87–102, 1984.
- [22] T. KANAMARU, T. HORITA et Y. OKABE : Theoretical analysis of array-enhanced stochastic resonance in the diffusively coupled FitzHugh-Nagumo equation. *Phys. Rev. E*, 64:031908.1–031908.10, 2001.
- [23] F. DUAN, F. CHAPEAU-BLONDEAU et D. ABBOTT : Noise-enhanced snr gain in parallel array of bistable oscillators. *Elect. Lett.*, 42(17):1008–1009, 2006.
- [24] D. VALENTI, G. AUGELLO et B. SPAGNOLO : Dynamics of a FitzHugh-Nagumo system subjected to autocorrelated noise. *Eur. Phys. J. B*, 65:443–451, 2008.

- 
- [25] A. LONGTIN et D. R. CHIALVO: Stochastic and deterministic resonances for excitable systems. *Phys. Rev. Lett.*, 81(18):4012–4015, Nov 1998.
- [26] E. V. PANKRATOVA, A. V. POLOVINKIN et B. SPAGNOLO: Suppression of noise in FitzHugh-Nagumo model driven by a strong periodic signal. *Phys. Lett. A*, 344:43–50, 2005.
- [27] Md. NURUJJAMAN, P. S. BHATTACHARYA, A. N. S. IYENGAR et S. SARKAR: Coherence resonance in a unijunction transistor relaxation oscillator. *Phys. Rev. E*, 80(1):015201, Jul 2009.
- [28] R. DODLA et C. J. WILSON: Coherence resonance due to transient thresholds in excitable systems. *Phys. Rev. E*, 82(2):021105, Aug 2010.
- [29] A. S. PIKOVSKY et J. KURTHS: Coherence resonance in a noise-driven excitable system. *Phys. Rev. Lett.*, 78(5):775–778, 1997.
- [30] R. BENZI, G. PARISI, A. SUTERA et A. VULPIANI: Stochastic resonance in climate changes. *Tellus*, 34:10–16, 1982.
- [31] L. GAMMAITONI, P. HÄNGGI, P. JUNG et F. MARCHESONI: Stochastic resonance. *Rev. Mod. Phys.*, 70:223–282, 1998.
- [32] L. GAMMAITONI, P. HÄNGGI, P. JUNG et F. MARCHESONI: Stochastic resonance: a remarkable idea that changed our perception of noise. *Eur. Phys. J.*, 69:1–2, 2009.
- [33] J. F. LINDNER, S. CHANDRAMOULI, A. R. BULSARA, M. LOCHER et W. L. DITTO: Noise enhanced propagation. *Phys. Rev. Lett.*, 81(23):5048–5051, 1998.
- [34] B. LINDNER et L. SCHIMANSKY-GEIER: Analytical approach to the stochastic FitzHugh-Nagumo system and coherence resonance. *Phys. Rev. E*, 60(6):7270–7276, Dec 1999.
- [35] O. A. ROSSO et C. MASOLLER: Detecting and quantifying stochastic and coherence resonances via information-theory complexity measurements. *Phys. Rev. E*, 79(4):040106, Apr 2009.
- [36] X. GODIVIER, et F. CHAPEAU-BLONDEAU: Theory of stochastic resonance in signal transmission by static nonlinear systems. *Phys. Rev. E*, 55:1478–1495, 1997.
- [37] J. TANG, Y. JIA, M. MING YI, J. MA et J. LI: Multiplicative-noise-induced coherence resonance via two different mechanisms in bistable neural models. *Int. J. of Bifurcation and Chaos*, 77(061905):061905.1–061905.7, 2008.

- [38] D. NOZAKI et Y. YAMAMOTO: Enhancement of stochastic resonance in a FitzHugh-Nagumo neuronal model driven by colored noise. *Phys. Lett. A*, 243:281–287, 1998.
- [39] F. CHAPEAU-BLONDEAU: Stochastic resonance and the benefit of noise in nonlinear systems. *Springer Berlin ed., Lecture Notes in Physics*, 550:137–155, 2000.
- [40] S. FAUVE et F. HELSLOT: Stochastic resonance in a bistable system. *Phys. Lett. A*, 97:5–7, 1983.
- [41] G. P. HARMER et D. ABBOTT: Simulation of circuits demonstrating stochastic resonance. *Microelectronics J*, 3893:195–203, 2000.
- [42] L. GAMMAITONI, M. LÖCHER, A. BULSARA, P. HÄNGGI, J. NEFF, K. WIESENFELD, W. DITTO et M. E. INCHIOSA: Controlling stochastic resonance. *Phys. Rev. Lett.*, 82(23):4574–4577, Jun 1999.
- [43] X. GODIVIER, J. ROJAS-VARELA et F. CHAPEAU-BLONDEAU: Noise-assisted signal transmission via stochastic resonance in a diode nonlinearity. *Electron. Lett.*, 33(20):1666–1668, 1997.
- [44] F. CHAPEAU-BLONDEAU: Input-output gains for signal in noise in stochastic resonance. *Phys. Lett. A*, 232:41–48, 1997.
- [45] J. J. COLLINS, C. C. CHOW et T. T. IMHOFF: Aperiodic stochastic resonance in excitable systems. *Phys Rev E Stat Nonlin Soft Matter Phys*, 52(4):3321–3324, 1995.
- [46] R. BENZI, A. SUTERA et A. VULPIANI: The mechanism of stochastic resonance. *J Phys. A*, 14:453–458, 1981.
- [47] C. NICOLIS: Stochastic aspects of climatic transitions-response to periodic forcing. *Tellus*, 34:1–9, 1982.
- [48] N. SUNGAR, J. P. SHARPE et S. WEBER: Stochastic resonance in two-dimensional arrays of coupled nonlinear oscillators. *Phys. Rev. E*, 62(1):1413–1415, 2000.
- [49] G. GIACOMELLI, M. GIUDICI, S. BALLE et J. R. TREDICCE: Experimental evidence of coherence resonance in an optical system. *Phys. Rev. Lett.*, 84(15):3298–3301, 2000.
- [50] O. V. USHAKOV, H.-J. WUNSCH, F. HENNEBERGER, I. A. KHOVANOS, L. SCHIMANSKY-GEIER et M. A. ZAKS: Coherence resonance near a hopf bifurcation. *Phys. Rev. Lett.*, 95(12):123903.1–123903.4, 2005.

- 
- [51] F. MARINO, M. GIUDICI, S. BARLAND et S. BALLE : Experimental evidence of stochastic resonance in an excitable optical system. *Phys. Rev. Lett.*, 88(4):040601.1–040601.4, 2002.
- [52] S. ZENG et P. JUNG : Mechanism for neuronal spike generation by small and large ion channel clusters. *Phys. Rev. E*, 70(1):011903.1–011903.8, 2004.
- [53] R. BÁSCONES, J. GARCÍA-OJALVO et J. M. SANCHO : Pulse propagation sustained by noise in arrays of bistable electronic circuits. *Phys. Rev. E*, 65(6):061108.1–061108.5, 2002.
- [54] R. REIGADA, A. SARMIENTO et K. LINDENBERG : Thermal resonance in signal transmission. *Phys. Rev. E*, 63:066113.1–066113.12, 2001.
- [55] K. MIYAKAWA et H. ISIKAWA : Experimental observation of coherence resonance in an excitable chemical reaction system. *Phys. Rev. E*, 66(4):046204.1–046204.4, 2002.
- [56] O. CALVO, C. R. MIRASSO et R. TORAL : Coherence resonance in chaotic electronic circuits. *Elec. Lett.*, 37(1062):1–2, 2001.
- [57] M. MISONO, T. TODO et K. MIYAKAWA : Coherence resonance in a Schmitt-trigger inverter with delayed feedback. *J. of the Phys. Soc. of Japan*, 78(1):014802.1–014802.4, 2008.
- [58] B. LINDNER, J. GARCIA-OJALVO, A. NEIMAN et L. SCHIMANSKY-GEIER : Effects of noise in excitable systems. *Phys. Rep.*, 392(6):321–424, 2004.
- [59] T. KREUZ, S. LUCCIOLI et A. TORCINI : Double coherence resonance in neuron models driven by discrete correlate noise. *Phys. Rev. Lett.*, 97(23):38101.1–238101.4, 2006.
- [60] F. GUO et Y. ZHOU : Stochastic resonance in a stochastic bistable system subject to additive white noise and dichotomous noise. *Physica A*, 388:3371–3376, 2009.
- [61] J.-C. SHI : The cooperation effect of noise and an external signal on implicit and explicit coherence resonances in the brusselator system. *Physica Scripta*, 81(045003):1–6, 2010.
- [62] B. Van der POL : A theory of the amplitude of free and forced triode vibrations. *Radio Review*, 1:701–710, 1920.
- [63] E. V. APPLETON et B. van der POL : On the form of free triode vibrations. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.6*, 42:201–220, 1921.

- [64] E. V. APPLETON et B. van der POL: On a type of oscillation-hysteresis in a simple triode generator. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.6*, 43:177–193, 1922.
- [65] B. van der POL: On oscillation hysteresis in a triode generator with two degrees of freedom. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.6*, 43:700–719, 1922.
- [66] B. van der POL: On "relaxation-oscillations". *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.7*, 2:978–992, 1926.
- [67] B. van der POL: Forced oscillations in a circuit with non-linear resistance (reception with reactive triode). *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.7*, 3:65–80, 1927.
- [68] B. van der POL et J. van der MARK: Frequency demultiplication. *Nature*, 120:363–364, 1927.
- [69] B. van der POL et J. van der MARK: The heartbeat considered as a relaxation oscillation, and an electrical model of the heart. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science Ser.7*, 6:763–775, 1928.
- [70] J. KEENER et J. SNYDER: *Mathematical Physiology*. New York, 1998.
- [71] Y. MA et K. YOSHIKAWA: Self-sustained collective oscillation generated in an array of nonoscillatory cells. *Phys. Rev. E*, 79(4):046217.1–046217.11, 2009.
- [72] V. BEATO: *Noise-induced pattern formation in excitable media*. Erlangung des akademischen grades doktor der naturwissenschaft, Fakultät 2 – Mathematik und Naturwissenschaften der Technischen Universität Berlin, 2006.
- [73] Leon O. CHUA, M. ITOH, L. KOCAREV et K. ECKERT: Chaos synchronization in chua's circuit. Rapport technique UCB/ERL M92/111, EECS Department, University of California, Berkeley, 1992.
- [74] D. E. POSTNOV, O. V. SOSNOVTSEVA, S. K. HAN et W. S. KIM: Noise-induced multimode behavior in excitable systems. *Phys. Rev. E*, 66(2):016203.1–016203.5, 2002.
- [75] D. E. POSTNOV, S. K. HAN, T. G. YIM et O. V. SOSNOVTSEVA: Experimental observation of coherence resonance in cascaded excitable systems. *Phys. Rev. E*, 59(4): 3791–3794, 1999.

- [76] A. G. BALANOV, N. B. JANSON, D. E. POSTNOV et P. V. E. MCCLINTOCK : Coherence resonance versus synchronization in a periodically forced self-sustained system. *Phys. Rev. E*, 65(4):041105.1–041105.4, 2002.
- [77] A. LOPERA, J. M. BULDU, M. C. TORRENT, D. R. CHIALVO et J. GARCIA-OJALVO : Ghost stochastic resonance with distributed inputs in pulse-coupled electric neurons. *Phys. Rev. E.*, 73:021101–1–021101–5, 2006.
- [78] J. P. WERNER, T. STEMLER et H. BENNER : Crisis and stochastic resonance in shiriki's circuit. *Physica D*, 237:859–865, 2007.
- [79] A. A. ZAIKIN, K. MURALI et J. KURTHS : Simple electronic circuit model for doubly stochastic resonance. *Phys. Rev. E*, 63(2):020103.1–020103.4, 2001.
- [80] A. A. ZAIKIN, J. GARCIA-OJALVO, L. SCHIMANSKY-GEIER et J. KURTHS : Noise induced propagation in monostable media. *Phys. Rev. Lett.*, 88(1):010601.1–010601.4, 2002.
- [81] J.C. COMTE et P. MARQUIÉ : Generation of current-voltage characteristics: A general method. *Int. J. of Bifurcation and Chaos*, 12:447, 2002.
- [82] G. SCHMID, I. GOYCHUK et P. HANGGI : Channel noise and synchronization in excitable membranes. *Physica A*, 325:165–175, 2003.
- [83] D. PAYDARFAR et D. M. BUERKEL : Dysrhythmias of the respiratory oscillator. *Chaos*, 5(1):18–29, 1995.
- [84] J. L. A. DUBBELDAM, B. KRAUSKOPF et D. LENSTRA : Excitability and coherence resonance in laser with saturable absorber. *Phys. Rev. E*, 60(6):6580–6588, 1999.
- [85] P. BAWA et B. CALANCIE : Rate-coding of spinal motoneurons with highfrequency magnetic stimulation of human motor cortex. *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 82(8–9):740–748, 2004.
- [86] R. TORAL, C. R. MIRASSO et J. D. GUNTON : System size coherence resonance in coupled FitzHugh-Nagumo models. *Europhys. Lett.*, 61(2):162–167, 2003.
- [87] A. M. LACASTA, F. SAGUES et J. M. SANCHO : Coherence and anticoherence resonance tuned by noise. *Phys. Rev. E*, 66:045105, 2002.
- [88] H. GANG, T. DITZINGER, C. Z. NING et H. HAKEN : Stochastic resonance without external periodic force. *Phys. Rev. Lett.*, 71(6):807–810, 1993.

- [89] A. LONGTIN, A. BUSARA et F. MOSS : Time-interval in bistable systems and the noise-induced transmission of information by sensory neurons. *Phys. Rev. Lett.*, 67(5):656–659, 1991.
- [90] C. B. MURATOV, E. VANDEN-EIJNDEN et E. WEINAN : Self-induced stochastic resonance in excitable systems. *Physica D*, 210(3–4):227–240, 2005.
- [91] R. E. DEVILLE et E. VANDEN-EIJNDEN : Two distinct mechanisms of coherence in randomly perturbed dynamical systems. *Phys. Rev. E*, 72(3):031105.1–031105.10, 2005.
- [92] P. MARQUIÉ, J.C. COMTE et S. MORFU : Analog simulation of neural information propagation using an electrical FitzHugh–Nagumo lattice. *Chaos, solitons and fractals*, 19:27–30, 2004.
- [93] A. KULKA, M. BODE et H.G. PURWINS : On the influence of inhomogeneities in a reaction-diffusion system. *Phys. Lett. A*, 203:33–39, 1995.
- [94] S. MORFU : *Etude des défauts et perturbations dans les réseaux électroniques dissipatifs non linéaires*. thèse soutenue à l’université de bourgogne, mai 2002.
- [95] S. MORFU : Propagation failure reduction in a Nagumo chain. *Phys. Lett. A*, 317(1–2):73–79, 2003.
- [96] H. BRAUN, M. CHRISTL, S. RAHMSTORF, A. GANOPOLSKI, A. MANGINI, C. KUBATZKI, K. ROTH et B. KROMER : Possible solar origin of the 1,470-year glacial climate cycle demonstrated in a coupled model. *Nature*, 438:208–211, 2005.
- [97] P. HÄNGGI : Stochastic resonance in biology. how noise can enhance detection of weak signals and help improve biological information processing. *Chemphyschem*, 3:285–290, 2002.
- [98] S. MORFU, J.C. COMTE et J.-M. BILBAULT : Digital information receiver based on stochastic resonance. *Int. J. of Bifurcation and Chaos*, 13:233–236, 2003.
- [99] J.C. COMTE et S. MORFU : Stochastic resonance: another way to retrieve subthreshold digital data. *Phys. Lett. A*, 309:39–43, 2003.
- [100] J. K. DOUGLASS, L. WILKENS, E. PANTAZELOU et F. MOSS : Noise enhancement of information transfer in crayfish mechanoreceptors by stochastic resonance. *Nature*, 365:337–340, 1993.
- [101] X. PEI, K. BACHMANN et F. MOSS : The detection threshold, noise and stochastic resonance in the FitzHugh–Nagumo neuron model. *Phys. Rev. E*, 206(4):61–65, 1995.

- [102] E. SIMONOTTO, M. RIANI, C. SEIFE, M. ROBERTS, J. TWITTY et F. MOSS: Visual perception of stochastic resonance. *Phys. Rev. Lett.*, 78:1186–1189, 1997.
- [103] S. R. MASSANÉS et C. J. PÉREZ VICENTE: Nonadiabatic resonance in a noisy FitzHugn-Nagumo neuron model. *Phys. Rev. E*, 59:4490–4497, 1999.
- [104] S. ZHONG et H. XIN: Noise-induced oscillations and internal stochastic resonance in a model of excitable biomembrane. *Chem Phys Lett*, 321:309–314, 2000.
- [105] M. GITTERMAN et G. H. WEISS: The behavior of a periodically-forced nonlinear system subject to additive noise. *J. Stat. Phys.*, 71(1–2):1213–1220, 1993.
- [106] J. A. ACEBRON, A. R. BULSARA et Rappel W. J.: Noisy FitzHugH-Nagumo model: from single elements to globally coupled networks. *Phys. Rev. E*, 69:026202–1–026202–9, 2004.
- [107] A. PATEL et B. KOSKO: Stochastic resonance in continuous and spiking neuron models with levy noise. *IEEE*, 19(12):1993–2008, 2008.
- [108] S. MORFU, J.-C. COMTE, J.-M. BILBAULT et P. MARQUIÉ: Noise enhanced propagation in a dissipative chain of triggers. *Int. J. of Bifurcation and Chaos*, 12(3):629–633, 2002.
- [109] M. D. MCDONNELL, N. G. Pearce STOCKS et D. C. E. M. ABBOTT: Stochastic resonance and the data processing inequality. *Electron. Lett.*, 39(17):1287–1298, 2003.
- [110] H. C. TUCKWELL et Jost J.: Inhibition and modulation of rhythmic neuronal spiking by noise. *Phys. Rev. E.*, 80:031907–1–031907–7, 2009.
- [111] B. MCNAMARA, K. WIESENFILED et R. ROY: Observation of stochastic resonance in a ring laser. *Phys. Rev. Lett.*, 60(25):2626–2629, 1988.
- [112] J. GUO-XIANG, Z. LIANG-YING et C. LI: Stochastic resonance in a single-mode laser driven by frequency modulates signal and coloured noises. *Chinese Phys. B*, 18(3):952–957, 2009.
- [113] Masatoshi MISONO, Tuyoshi TODO et Kenji MIYAKAWA: Coherence resonance in a schmitt-trigger inverter with delayed feedback. *J. of Phys. Soc. of Japan*, 78(1):014802, 2009.
- [114] J. ZHANG, Z. YUAN, J. WANG et T. ZHOU: Interacting stochastic oscillators. *Phys. Rev. E*, 77:021101–1–021101–10, 2008.



- 
- [115] J. F. LINDNER, B. J. BREEN, M. E. WILLS, A. R. BULSARA et W. L. DITTO: Monostable array-enhanced stochastic resonance. *Phys. Rev. E*, 66(1):013101.1–013102.3, 2002.
- [116] E. AREVALO, Y. GAIDIDEI et F. G. MERTENS: Soliton diffusion on chains of coupled nonlinear oscillators. *Physica A*, 334(3–4):417–443, 2004.
- [117] H. C. TUCKWELL: Spike trains in a stochastic Hodgking-Huxley system. *BioSystems*, 80:25–36, 2004.
- [118] T. YANAGITA et Y. NISHIURA: Signal propagation and failure in one-dimensional FitzHugh-Nagumo equations with periodic stimuli. *Phys. Rev. E*, 71:036226–1–036226–4, 2005.
- [119] F. SAGUÉS, J. M. SANCHO et J. GARCÍA-OJALVO: Spatiotemporal order out of noise. *Rev. Mod. Phys.*, 79(3):829–882, Jul 2007.
- [120] A. OCHAB-MARCINEK, I. SCHMID, G. Goychuk et P. HANGGI: Noise-assisted spike propagation in myelinated neurons. *Phys. Rev. E*, 79:011904–1–011904–7, 2009.