



HAL
open science

Intégration neuronale dans le système auditif: modélisation de réseaux neuronaux temporo-dépendants

Frédéric Berthommier

► **To cite this version:**

Frédéric Berthommier. Intégration neuronale dans le système auditif: modélisation de réseaux neuronaux temporo-dépendants. Modélisation et simulation. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 1992. Français. NNT: . tel-00342101

HAL Id: tel-00342101

<https://theses.hal.science/tel-00342101>

Submitted on 26 Nov 2008

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.

T H E S E

présentée par

Berthommier Frédéric

Pour Obtenir le titre de
Docteur de L'UNIVERSITÉ JOSEPH FOURIER - GRENOBLE I
(Arrêté Ministériel du 5 Juillet 1984)
Spécialité **Génie Biologique et Médical**

Intégration neuronale dans le système auditif
Modélisation de Réseaux Neuronaux
Temporo-Dépendants

Date de Soutenance : **3 Décembre 1992**

Composition du jury :

J. Demongeot (Président)
Y. De Ribaupierre (Rapporteur)
J. L. Schwartz (Rapporteur)
J. Hérault
E. Bienenstock
A. Holley

Thèse préparée au sein du laboratoire TIM3 - TIMB

RESUME

Les réseaux de neurones formels sont conçus à partir d'unités dont les mécanismes ne reproduisent pas correctement les réponses temporelles des neurones biologiques. Afin d'approcher l'allure de ces réponses, les auteurs utilisent soit des modèles stochastiques binaires du type "intégration et décharge", soit des systèmes différentiels plus sophistiqués comme les équations de Hodgkin et Huxley. Nous entreprenons dans cette thèse une étude approfondie des mécanismes élémentaires de la sommation neuronale avec une approche probabiliste, tout en nous appuyant sur les observations des physiologistes du système auditif. Dans ce système, les neurones du noyau cochléaire, premier relais du traitement sensoriel, reçoivent directement des trains de potentiels d'action modulés à partir de l'information sonore décomposée par l'oreille interne. L'étude de ces réponses est donc facilitée par le petit nombre et la simplicité des traitements nerveux préalables. Ceci nous donne un point de vue unique sur les modalités de l'intégration nerveuse dans le domaine temporel, à l'heure où l'on s'interroge sur les mécanismes et les propriétés dynamiques des réseaux dans le système nerveux. Cette étude doit logiquement déboucher sur la conception de réseaux physiologiques; temporo-dépendants puisque la variable temporelle y est essentielle; dont les réponses et les capacités fonctionnelles correspondent mieux à la réalité.

Dans ce texte, nous développons les solutions que nous avons proposées en 1990; lors du colloque de Keele, où furent présents la plupart des physiologistes et des modélisateurs de ce système; pour décrire simplement trois des mécanismes élémentaires de l'intégration neuronale retrouvés dans le noyau cochléaire : détection de coïncidences, inhibition retardée et réfractorité. Afin de replacer ce travail dans une perspective plus générale, nous organisons cette description autour du double aspect stochastique et dynamique des codes nerveux. Tout d'abord, la prise en compte de la période réfractaire, dans le nerf auditif (Chapitre I), puis le noyau cochléaire (Chapitre II), nous donne accès à une formulation simplifiée de la dynamique neuronale qui exprime directement la probabilité de décharge des neurones sans passer par le décours temporel du potentiel de membrane, étudié indépendamment au cours des Chapitres III et IV. Un mécanisme de filtrage passe-bande, décrit Chapitre III, est fondé sur l'inhibition retardée. Il prend peu en compte ces aspects probabilistes, mais découle aussi de la nature impulsionnelle des signaux nerveux, à travers l'opération de rectification. De plus, il autorise l'analyse du traitement des signaux modulés en amplitude par des méthodes classiques, et permet d'aborder le problème de la séparation de sources sonores de fréquences fondamentales différentes. Puis, Chapitre IV, l'introduction d'un mode d'évolution du potentiel de membrane compatible avec le compartiment réfractaire précédemment défini permet de développer l'approche probabiliste de l'excitation neuronale et d'avancer dans l'application des équations différentielles avec délai. Dans ce modèle, le potentiel de membrane possède une valeur positive qui varie en fonction de l'arrivée des impulsions et revient à 0 au delà d'un seuil de décharge. Ce mode évolutif exprime correctement la notion de fenêtre d'intégration des détecteurs de coïncidences, et comporte aussi une opération essentielle à cette description probabiliste : le reset membranaire. Nous aboutissons à une solution formelle valide dans le cas stationnaire, ainsi qu'à une approximation très satisfaisante; utilisable dans le cas non-stationnaire; de la non-linéarité qui produit la branche inférieure de la sigmoïde des neurones formels. Enfin, la notion de réseau temporo-dépendant, fondée sur ces mécanismes intégratifs, est brièvement développée au cours du Chapitre V, avec de larges perspectives vers la conception de modèles proactifs ou récurrents à la fois physiologiquement plausibles et fonctionnellement viables.

REMERCIEMENTS

Je remercie vivement :

Jacques Demongeot, qui a dirigé ce travail de thèse. Je lui dois une orientation de ce travail vers la conception de systèmes dynamiques. Cette thèse a vu le jour à temps grâce à sa relecture efficace.

Jean-Luc Schwartz, avec qui j'ai collaboré sur les modèles du système auditif. De nombreuses discussions scientifiques et philosophiques ont émaillé ces quatre années.

Yves et François de Ribaupierre, qui m'ont fait l'honneur de rapporter cette thèse. Les journées NSI nous ont donné l'occasion d'avoir quelques discussions.

Eric Rouiller, pour participer au jury et nous avoir présenté avec une grande clarté les caractéristiques principales du noyau cochléaire en Décembre 1988 ... au bon moment.

Jeanny Hérault, pour participer au jury, avoir suivi ce travail à l'occasion du contrat Européen, et m'avoir apporté quelques conseils lors de l'élaboration du manuscrit.

Elie Bienenstock, pour participer au jury et pour m'avoir encouragé au moment où il était le plus important de développer ce sujet.

André Holley, pour participer au jury de cette thèse et pour favoriser ce type de travail en encourageant les liens entre scientifiques de la région Rhône-Alpes.

Michel Chaput et Nathalie Buonviso, avec qui nous avons travaillé avec efficacité sur les aspects physiologiques du codage temporel.

Pierre Escudier, qui m'a permis de donner quelques heures de cours dans le DEA de sciences cognitives, et peut être ainsi de susciter quelques vocations.

Rémy Lestienne, Bill Ainsworth, Odeh Gitzha, Dominique Béroule, Marie Cottrell et Mireille Chaleyat-Maurel, qui m'ont invité à des colloques ou à des séminaires.

Jean-Louis Martiel, Olivier François et Guillaume Champebloux, qui m'ont donné quelques conseils sur des aspects mathématiques.

Sophie et Luc Petit, qui m'ont encouragé et soutenu. Ils ont aussi relu cette thèse et corrigé quelques fautes.

Maribel Chenin, Corinne Meunier, Myriam Vial, Geneviève Burnod, qui soutiennent quotidiennement notre activité de recherche et nous apportent quotidiennement leurs compétences.

INTEGRATION NEURONALE DANS LE SYSTEME AUDITIF

MODELISATION DE RESEAUX NEURONAUX TEMPORO-DEPENDANTS

INTRODUCTION

- 1 - Modéliser les réponses neuronales
- 2 - Capacité d'intégration temporelle des Réseaux de neurones formels
- 3 - Du neurone formel de Mc Culloch et Pitts au neurone physiologique
- 4 - Le codage stochastique des signaux dans le système nerveux
- 5 - Le codage des transitoires
- 6 - Le codage temporel des objets dans les systèmes perceptifs
- 7 - La temporalité des réponses neuronales : Neurones ou Réseaux ?
- 8 - Temps linéaire et temps circulaire
- 9 - Etudier le système auditif pour comprendre la perception du temps

CHAPITRE I

SYNCHRONISATION ET PERIODE REFRACTAIRE DANS LE NERF AUDITIF

- 1 - La synchronisation des informations auditives
- 2 - La modélisation des trains de potentiels d'action
- 3 - La modélisation de la période réfractaire
- 4 - La période réfractaire est un AGC
- 5 - La réversibilité du code auditif
- 6 - Une généralisation des effets de la période réfractaire : le bursting

CHAPITRE II

MODELISATION PROBABILISTE DES REPONSES DE TYPE CHOPPER

- 1 - Une réponse particulière présente dans tout le noyau cochléaire
- 2 - Un lien entre systèmes dynamiques et codage probabiliste
- 3 - La modélisation de la réponse Chopper
- 4 - Un modèle de réfractorité simplifié
- 5 - Résolution heuristique d'une équation différentielle avec délai
- 6 - Résolution par la méthode de Laplace
- 7 - Cas non-stationnaire
- 8 - Que codent les cellules Chopper ?

CHAPITRE III

L'ANALYSE DES SIGNAUX STATIONNAIRES MODULES EN AMPLITUDE

- 1 - Les cellules Onset du noyau cochléaire
- 2 - Les cellules Onset et l'extraction des événements
- 3 - La sensibilité des cellules Onset à la modulation d'amplitude
- 5 - Le modèle DFI
- 4 - Le Modèle feedforward de Shamma
- 6 - L'effet de la rectification
- 7 - Séparation des sons et perception de la hauteur fondamentale

CHAPITRE IV

MODELISATION PROBABILISTE DES DETECTEURS DE COINCIDENCES

- 1 - Les corrélations temporelles dans le système nerveux
- 2 - Une modalité d'intégration délicate à formaliser
- 3 - Un rôle de renforcement de la modulation d'amplitude
- 4 - Modélisation probabiliste des distributions du potentiel membranaire sans reset
- 5 - Description du potentiel de membrane à partir de l'HIS
- 6 - Description probabiliste du potentiel membranaire avec reset
- 7 - La simulation des distributions transitoires

CHAPITRE V

MODELISATION DE RESEAUX NEURONAUX TEMPORO-DEPENDANTS

- 1 - Réseaux neuronaux formels et physiologiques
- 2 - La modélisation de réseaux physiologiques fonctionnels
- 3 - Corrélation feedforward, apprentissage et traitement du signal
- 4 - GMAP : Une cartographie associative à partir des corrélations temporelles
- 5 - Les modèles d'oscillateurs couplés
- 6 - CHOPLIFE : Un système dynamique réparti qui détecte les zones homogènes

CONCLUSION

- 1 - Des réseaux de neurones à architecture modulaire
- 2 - Du signal périphérique à l'identification
- 3 - Concevoir des systèmes dynamiques à la fois distribués et probabilistes

INTRODUCTION

"Se limiter aux faits ne peut qu'amener à l'accumulation d'une connaissance dépourvue de toute organisation interne, une connaissance chaotique et anarchique. En revanche, si l'on veut véritablement organiser les données de l'expérience, il faut nécessairement procéder d'une manière plus théorique, il convient de disposer de cadres a priori"

Paraboles et Catastrophes, René Thom

1 - Modéliser les réponses neuronales

Les modèles neuronaux utilisés par les modélisateurs sont classifiables en plusieurs groupes selon le type de résultats envisagé. On distinguera d'une part les modèles de sommation introduits dans les réseaux neuronaux formels, et d'autre part les modèles qui ont pour but une modélisation physiologique. Le modèle caractéristique du premier groupe est le neurone de McCulloch et Pitts (1943), et celui du second est le système de Hodgkin-Huxley (HH) (1952). Tandis que le premier est très simple et permet d'obtenir des capacités fonctionnelles après insertion dans un réseau, le second semble voué à une modélisation centrée sur les capacités d'intégration propres aux éléments neuronaux eux-mêmes. Il existe de nombreuses possibilités intermédiaires qui mettent en oeuvre des simplifications des équations HH - citons le Modèle de Fitzhugh (1962) et celui de Morris-Lecar (voir Rinzel et Ermentrout, 1989) - qui ont l'avantage d'être analysables mathématiquement. Elles préservent grossièrement le décours temporel du potentiel membranaire. Les modèles *stochastiques* ne comportent qu'une description de l'évolution du potentiel d'action post-synaptique, une étape de sommation et de seuillage. La réponse est soit déterministe, au moment du franchissement du seuil, comme avec le modèle intégration-déclenchement (Integrate and Fire), soit indéterministe, par tirage au sort à partir de la valeur courante du potentiel de membrane. Ces modèles ne reproduisent pas complètement les variations du potentiel de membrane, pendant et après le potentiel d'action, mais tiennent compte du caractère stochastique du codage neuronal, des variations temporelles du potentiel de membrane, ainsi que des non-linéarités de sommation. Devant toute cette variété de solutions, la question soulevée est :

Quel est le modèle de sommation le plus simple possible, analysable mathématiquement et qui préserve les propriétés de sommation observées dans une situation physiologique donnée ?

L'expérience montre que la modélisation HH permet d'obtenir une grande variété des réponses neuronales possibles. Mais elle présente l'inconvénient d'être une description trop fine qui met en oeuvre des calculs très lourds. Dans ce cas, on se situe au-dessous de la résolution des potentiel d'action eux-mêmes. Nous recherchons au contraire la signification et la manière dont sont traitées les informations dans des milliers de fibres ou de neurones simultanément. Cette solution ne se prête pas bien à l'analyse des caractéristiques mises en jeu dans une situation donnée, puisque ces équations combinent plusieurs propriétés à la fois, dans un système qui comporte une vingtaine de paramètres : seuillage, période réfractaire, évolution du potentiel membranaire. C'est pour cette raison que les modélisateurs se sont orientés vers des modèles plus simples compréhensibles fonctionnellement et analytiquement. Les équations HH doivent donc être décomposées de manière appropriée afin d'obtenir des équivalents plus simples. Ceci peut permettre l'application de théories physiques ou du traitement de l'information à l'analyse des phénomènes de sommation et aux réseaux neuronaux. Les lieux de passages entre les équations HH et le neurone de McCulloch et Pitts sont identifiés (Abbott et Kepler, 1990).

La modélisation directe des fonctions neuronales par les équations HH est difficilement orientable vers un but fonctionnel. Elles sont difficiles à utiliser dans des grands réseaux, et ce sont généralement des équations plus simples qui sont mises en jeu (voir les modèles

de rythmicité de l'hippocampe de Traub et coll., 1989). La plupart des modèles de systèmes perceptifs de bas niveau dérivent des techniques de traitement du signal, et il est impensable pour l'instant d'utiliser en pratique courante des modes de codage stochastique tels qu'ils sont observés dans le système nerveux, au moins tant que l'on n'a pas prouvé leur supériorité - si elle existe - sur les techniques classiques de codage des signaux. On notera l'existence de réalisations matérielles fondées sur les équations HH, comme ce circuit mis au point à Oxford, qui permet de construire une rétine artificielle dont les réponses sont tout à fait réalistes, puisqu'il mime les réponses des cellules ganglionnaires à des pinceaux ou à des barres lumineuses. Il existe aussi de grands modèles du système olfactif (bulbe et cortex piriforme) conçus à partir d'unités à seuil et d'un codage stochastique (Anton, Lynch et Granger, 1991). Ce type de modèles devrait apporter des éléments nouveaux sur les modalités de codage, les propriétés neuronales impliquées, les architectures, les facultés d'apprentissage ou d'adaptation, ou la dynamique des systèmes de neurones en interaction, à condition de mettre en rapport des capacités fonctionnelles et des éléments physiologiquement plausibles.

Notre point de vue est que, si la modélisation de systèmes neuronaux a comme intérêt la concrétisation des idées qualitatives issues d'une expérimentation, elle permet surtout de préciser la façon dont une fonction physiologique est globalement acquise. En ce sens, la démarche modélisatrice est épistémologiquement nouvelle puisqu'elle n'est pas réductionniste, mais au contraire constructiviste. Si l'expérimentateur a intérêt à concevoir des schémas expérimentaux en ne faisant varier qu'un nombre limité de paramètres, de façon à parvenir à en analyser les effets, le modélisateur doit reconstruire une fonction biologique à partir d'éléments très simples. Les modèles de réseaux neuronaux qui sont les plus utilisés sont en fait ceux à partir desquels on a pu faire émerger une propriété complexe à partir d'éléments simples.

La modélisation d'un système biologique doit avoir un but fonctionnel, et il ne semble pas souhaitable d'utiliser des unités dont les propriétés ne sont pas totalement adaptées à la fonction recherchée, d'une part parce que le risque d'échec est alors plus grand, d'autre part parce que cela nuit finalement à la compréhension du phénomène étudié. Il est préférable d'utiliser d'abord des éléments simples, puis d'introduire les fonctions plus complexes de façon contrôlée. En suivant ce point de vue, nous avons ainsi pu étudier les réponses du noyau cochléaire, d'abord en utilisant des modèles stochastiques (Berthommier, 1990), puis en modélisant certaines réponses à partir des équations HH (Lorenzi et Berthommier, 1992). S'il existe des simplifications de HH purement mathématiques, en examinant la structure du système d'équations différentielles, d'autres solutions sont formulables en prenant en compte les fonctionnalités de l'intégration neuronale. Nous travaillerons ainsi sur une décomposition fonctionnelle, *dirigée vers un but*, des propriétés d'intégration neuronales. Si certaines réductions des propriétés de sommation sont couramment admises et mises en oeuvre, nous montrerons que d'autres propriétés dynamiques, comme la période réfractaire sont tout aussi réductibles. Ce type de simplification facilite beaucoup l'étude des grands systèmes, comme cela a été vu dans l'étude des systèmes d'apprentissage, ou de la dynamique des réseaux de Hopfield.

2 - Capacité d'intégration temporelle des Réseaux de neurones formels

Deux contraintes guident le développement de ces réductions fonctionnelles : (1) équivalence avec les réponses physiologiques (2) compatibilité avec le principe des équations HH. La première notion suppose implicitement qu'il n'y a pas un seul, mais plusieurs types de neurones. Quelques modèles introduisent une combinaison de neurones excitateurs et de neurones inhibiteurs, mais l'ajustement de leurs propriétés est donné par des variations de poids synaptiques et les réseaux neuronaux formels ne font généralement pas intervenir des unités neuronales à capacité d'intégration temporelle : les neurones du perceptron, des réseaux de Kohonen, des réseaux de Hopfield ou de la machine de Boltzmann répondent instantanément à leurs entrées, sans phénomène de rémanence. On remarquera que la mémoire d'un réseau de Hopfield est distribuée dans l'ensemble des états des neurones du réseau. Des phénomènes dynamiques résultent des

interactions entre tous ces éléments. Si la description de phénomènes chaotiques, ou de réponses oscillantes à l'échelle du réseau a pu être faite, il est encore très difficile de leur attribuer une fonction précise. Les réseaux de Hopfield restent des automates ayant certes une propriété de mémorisation de patterns spatiaux, mais qui sont incapables de reproduire des phénomènes d'intégration temporelle complexes. Nous en déduisons que les unités neuronales qui les composent sont trop élémentaires, car elles ne sont pas douées elles-mêmes de ces propriétés. Dans ces réseaux, les capacités d'intégration spatiale sont distribuées dans les poids des connexions. Le problème posé est celui du contrôle de la dynamique temporelle. D'où l'idée de remplacer les unités binaires par des neurones possédant des capacités d'intégration temporelle propres, comme des oscillateurs non linéaires (Hoppenstead, 1986, 1992, Markus et Hess, 1990).

La construction de réseaux à capacité d'intégration dans le domaine temporel, contrôlables à partir de paramètres neuronaux, repose sur la mémorisation de ces paramètres et de ces états. Avec un réseau de Hopfield, on dispose seulement d'une matrice de poids et de la matrice d'états binaires des neurones. Les perceptrons sont dotés de même d'une mémoire donnée par la matrice des poids et l'état des neurones de plusieurs couches successives à un moment donné. Il est possible de mémoriser des séquences à partir d'un rebouclage de la couche de sortie sur la couche d'entrée (Réseaux de Jordan, 1989). Des lignes à retard sont ajoutées dans certaines implémentations (Hidden Markov Model).

La seule capacité que l'on peut donner au sommateur de McCulloch et Pitts dans le domaine temporel, c'est de pouvoir sommer des entrées instantanément.

Dans ce modèle, la sortie $S(t)$ est calculée à partir d'une sommation pondérée $P(t)$ des entrées $E(t)$ suivie d'un seuillage :

$$P_i(t) = \sum_j w_{ij} E_j(t)$$

si $P_i(t) > S$, alors $S_i(t) = 1$, sinon $S_i(t) = 0$

Nous voyons que cette propriété donne à ce sommateur la possibilité de détecter des coïncidences entre des entrées binaires. Soit, par exemple, le cas simple de deux entrées avec des poids égaux à 1 et un seuil situé entre 1 et 2. On vérifie que ce neurone ne répond que si ses deux entrées sont égales à 1, comme avec un AND logique. De même, l'opérateur logique OR est donné par un seuil situé entre 0 et 1. Un flot de données binaires temporel est transformable par ce type d'opérateur. La possibilité de sommer des informations non seulement distribuées spatialement, mais aussi réparties dans le temps, en découle simplement par l'ajout de lignes à retard. Ces lignes permettent de sommer des événements issus de canaux identiques ou différents, même lorsqu'ils sont décalés dans le temps. Des perceptrons capables de traiter des patterns spatio-temporels ont ainsi été mis au point avec les mêmes caractéristiques générales que les perceptrons multicouches. Une application effective identifie des mots courts à la sortie d'un banc de filtres (Unnikrishnan et coll., 1991). Notons que l'opérateur de seuillage utilisé dans ces réseaux est une fonction sigmoïde, plutôt qu'une fonction échelon. La notion de coïncidence persiste, mais la fonction AND est "floue".

L'opération de sommation+non-linéarité de seuillage peut, dans le cas le plus simple, être interprétée comme une multiplication.

Les physiologistes ont observé les activités multi-unitaires, en établissant des cross-corrélogrammes entre activités unitaires qui objectivent les relations temporelles et éventuellement les liens matériels qui existent entre les différents neurones enregistrés (Perkel et coll., 1967). Cette démarche a abouti à la notion plus générale de *codage corrélational* : l'information est représentée par des corrélations entre neurones membres d'une même assemblée, mesurables avec les cross-corrélogrammes. Or, la corrélation de trains d'impulsions est assimilable à une multiplication binaire. Il y a donc une relation

entre la multiplication binaire, les non-linéarités de sommation et les corrélations observées par les physiologistes.

3 - Du neurone formel de Mc Culloch et Pitts au neurone physiologique

Afin de justifier son modèle par des notions physiologiques, Hopfield supposait, dans son article original (1982), que l'intégration temporelle neuronale doit avoir lieu dans un temps très court, de l'ordre de quelques ms. La fonction de sommation est sigmoïde et l'information disponible est binarisée. Dans un réseau de Hopfield, la forme de la réponse temporelle n'a pas de signification et seule compte la fiabilité de la convergence vers une configuration spatiale adéquate. Parallèlement, C. von der Malsburg et E. Bienenstock (1986) construisent un réseau récurrent d'inspiration physiologique fondé sur un phénomène de sommation par coïncidences de potentiels d'actions. Les neurones échangent des spikes et les constantes de temps des potentiels membranaires sont des paramètres critiques fixés à quelques ms. Ces deux réseaux de philosophie analogue sont faits pour être comparés. A la limite, dans un réseau "physiologique" aussi proche que possible de celui de Hopfield, l'échantillonnage temporel serait ajusté sur une durée de l'ordre de la ms, afin que les événements soient sommés de manière convenable par le neurone de McCulloch et Pitts. Mais cette fenêtre d'intégration représente à la fois la durée d'un spike, de l'ordre de 0.1 ms (entre 0.5 et 1 ms), et la constante de temps du potentiel de membrane, plutôt de l'ordre de quelques millisecondes. La sommation instantanée des entrées dans un neurone de McCulloch et Pitts ne laisse qu'un seul paramètre pour contrôler le phénomène de sommation temporelle : la fréquence d'échantillonnage.

La non-linéarité de sommation de forme sigmoïde comporte (1) une partie basse, de seuillage, (2) une partie ascendante quasi-linéaire et (3) une partie haute, de saturation. Si la partie basse et la partie linéaire sont rapportées aux phénomènes de sommation par coïncidence, la partie saturante est attribuable à un phénomène de nature différente, comme la période réfractaire. On aboutit ici à une confusion des déterminants de la réponse neuronale. La non-linéarité de seuillage habituellement utilisée par les modélisateurs pour mimer les fonctions de sommation neuronales convient lorsque le signal à analyser est spatial. Citons par exemple l'application des perceptrons multicouches dans l'analyse de caractères alphanumériques. Dès que le signal comporte une dimension temporelle ou que le système doit comporter une réponse dont la dynamique est signifiante, il est probable qu'elle est insuffisante pour exprimer la réalité physiologique.

Comment des paramètres temporels peuvent-ils être introduits de façon pertinente dans un modèle d'intégration neuronal ?

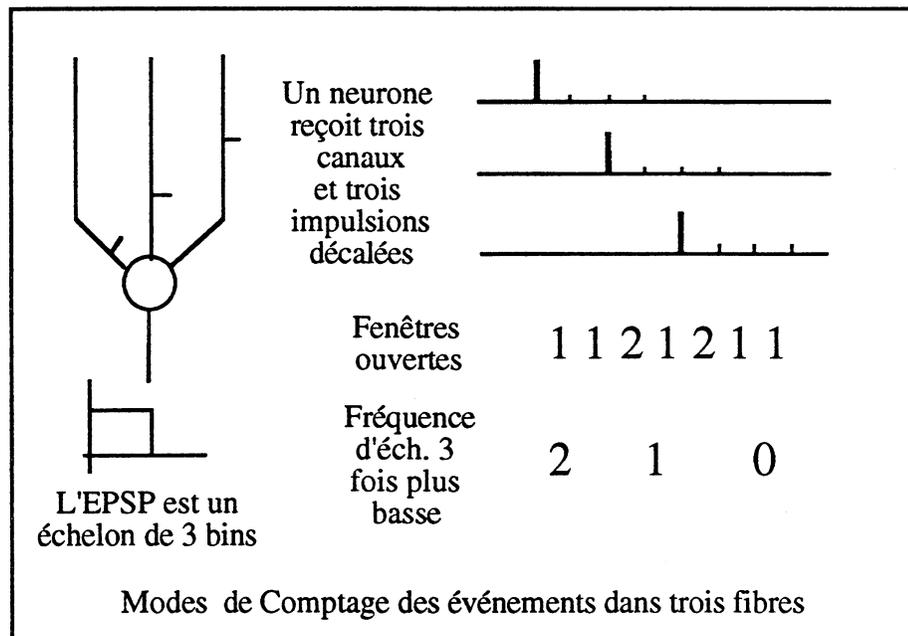
La fonction d'intégration neuronale comporte plusieurs étapes qui sont associées à des temps de transmission ou de relaxation. Ces étapes sont essentiellement :

- Le délai de transmission synaptique
- Le temps de dépolarisation ou d'hyperpolarisation de la membrane
- Le temps de propagation dendritique
- Le temps d'émission du potentiel d'action (PA)
- Les durées de la période réfractaire absolue et de la période réfractaire relative.

On peut ajouter à cela des caractéristiques plus complexes liées à des spécialisations neuronales, comme la possibilité d'émettre des bursts, de générer des spikes dans l'arbre dendritique, ou dues à une architecture particulière de connexions afférentes ou récurrentes. Les propriétés d'intégration d'un neurone isolé n'ont alors pas de sens et on peut parler de microréseau local. Des modèles d'intégration au niveau fonctionnel de la colonne corticale ont ainsi été constitués (Burnod, 1988). Dans notre travail, nous n'irons

pas au-delà de l'insertion d'un interneurone inhibiteur dans les afférences. Cette insertion autorise l'introduction d'un temps de latence supplémentaire.

A travers les modèles, si des fonctions précises sont attribuables à ces sous-étapes de l'intégration neuronale, on tente de pallier l'atemporalité du neurone de McCulloch et Pitts. Par exemple, il nous a semblé clair dès le début de ce travail que les constantes de temps du potentiel membranaire donnent un degré de liberté supplémentaire pour contrôler le phénomène de sommation. Pour l'élaboration d'un système dont le but est de traiter des signaux temporels, si un temps de 0.1 ms fixé par la fréquence d'échantillonnage peut être affecté à la durée du potentiel d'action, ces potentiels successifs sont sommables avec un délai plus large : le mécanisme de mise en coïncidence est fenêtré pour permettre à des impulsions légèrement asynchrones de s'additionner. En pratique, chaque impulsion parvenant à une cellule est associée à une fenêtre de d bins qui débute à ce moment. La durée de cette fenêtre constitue un paramètre libre du modèle. En chaque instant, on compte les fenêtres ouvertes des n trains d'impulsions qui convergent sur un même neurone. On obtiendrait un comptage différent avec une fenêtre de même durée, mais décalée, ou avec une fréquence d'échantillonnage d fois plus petite. Si ces différentes conditions de comptage sont associées à un seuil de décharge, des impulsions seraient émises par le neurone à des moments différents.



Le modèle de comptage des fenêtres ouvertes correspond aux conditions de sommation d'un neurone recevant plusieurs afférences excitatrices et émettant un spike dès que son seuil est atteint, à cela près que le potentiel excitateur physiologique n'a pas une forme rectangulaire. Il s'amortit exponentiellement au cours du temps. L'amortissement pondère les sommations en fonction du temps avec un poids décroissant. Par ce moyen, les délais qui séparent les impulsions afférentes, et donc leurs corrélations temporelles, sont implicitement évalués. Ces délais sont représentés par l'histogramme des intervalles interspikes (HIS). Nous verrons que ceci constitue un premier pas important vers l'élaboration de modèles neuronaux formels temporo-dépendants.

La seconde amélioration que nous proposerons est la prise en compte de la période réfractaire du neurone : si, au moment de la réception des spikes, chacun de ceux-ci est associé à une fenêtre de durée déterminée, il en est de même au moment de l'émission. La régulation de l'émission repose sur le fait que le neurone ne peut décharger une seconde fois durant une durée déterminée. La période réfractaire absolue est aussi une fenêtre

rectangulaire. Par analogie avec les fenêtres de sommation, une pondération exponentielle est donnée par la période réfractaire relative.

La modélisation des réseaux neuronaux physiologiques cumule une série de difficultés qui gênent l'analyse, tout en apportant les propriétés essentielles qui nous intéressent :

- Le codage stochastique des signaux
- L'existence de transitoires
- Des non-linéarités de sommation sous le seuil
- Les non-linéarités du seuillage
- La circularité de l'excitabilité neuronale
- L'éventuelle variabilité des poids de connexion

Les modèles neuronaux simplifiés peuvent comporter une ou plusieurs de ces propriétés mal comprises. La réduction fonctionnelle des capacités d'intégration neuronale peut passer par ce découpage de la fonction neuronale en plusieurs sous-propriétés qui se prêtent à une analyse séparée. Dans certains cas, l'une de ces sous-propriétés domine la réponse neuronale et donne lieu à une spécialisation. Ces neurones spécialisés sont modélisables sans faire appel à un système complet de description. Par exemple, on peut s'interroger sur la nécessité d'introduire la stochasticité des signaux dans le codage de l'information sensorielle, ou sur le fait qu'il s'agit là d'une contingence relative répondant à des nécessités d'économie ou de rapidité de transmission.

4 - Le codage stochastique des signaux dans le système nerveux

L'usage d'un code binaire est lié à l'un des modes de codage suivants : (1) logique, (2) stochastique, ou (3) analogique. Le code binaire peut être interprété en tant que tel, comme une suite de variables logiques, indiquant par exemple la présence ou l'absence d'un événement dans un canal, ou d'une séquence d'événements. Du bruit se surajoute au signal dans ce système de codage, à cause de la fiabilité limitée de la transmission, ou à cause de la nature aléatoire de l'activité neuronale. Enfin, le code est analogique si l'on admet que c'est seulement en interprétant la sommation de l'activité de plusieurs centaines de fibres que la forme du signal est transmissible. Il se trouve que les niveaux d'activité sont de plus en plus faibles à mesure que l'on s'élève vers des étages de traitement plus centraux. Si les neurones périphériques des systèmes auditifs ou visuels déchargent plusieurs dizaines ou plusieurs centaines de spikes par secondes, les aires préfrontales sont beaucoup moins actives, avec seulement quelques impulsions par seconde et par neurone. Cela peut correspondre à une réduction du débit d'information (en nombre de bits par seconde), mais aussi à un changement de nature de l'information transmise. Si le traitement périphérique de l'information est *analogique* - il faut transmettre des composantes du signal - il deviendrait *logique* dans des aires plus centrales, et chaque spike serait à ce niveau interprétable isolément comme un événement signifiant. D'où cet ancien débat concernant les modalités de codage dans le système nerveux, où on voit le code nerveux comme une suite de bits, ou comme des séquences précises d'événements (Klemm et Sherry, 1981, Lestienne et Strehler, 1987), plutôt que comme des impulsions générées aléatoirement. L'école stochastique donne une fonction au bruit. La résistance au bruit d'un système qui décode systématiquement des informations bruitées est plus grande, et le bruit est peut-être lui-même nécessaire à des propriétés de convergence ou de génération d'informations nouvelles. Certains systèmes, comme l'apprentissage par recuit simulé, ou l'ordre par le bruit de F. von Foerster (1960), suivent ce principe.

5 - Le codage des transitoires

L'étude de l'activité neuronale est rendue difficile par l'aspect bruité du signal enregistré à l'échelle du neurone. Il faut obtenir une centaine de réponses d'un neurone ou d'une fibre isolée pour voir apparaître une régularité statistique. Il est admis que cette activité neuronale représenterait l'activité de cent neurones enregistrés simultanément (Abeles, 1982). A contrario, il est aussi avancé que les activités neuronales sont particulières, à un

instant et un endroit donné, et jamais vraiment reproductibles. Si l'on observe une fibre isolée, il faut intégrer les trains de potentiel d'action pendant une durée assez longue pour obtenir une relation claire entre l'intensité de la réponse et l'intensité de la stimulation. Cela a conduit à la dévaluation de l'hypothèse du codage temporel, et on a longtemps pensé que le codage par impulsion ne pouvait avoir de signification qu'en terme d'intensité moyenne des décharges dans une fibre donnée. On a aussi pensé que la présence de spikes réguliers, déterminés par une stimulation donnée, étaient codés au sein d'autres informations, ou du bruit. Mais l'intensité des décharge transitoires est assez forte dans la plupart des codes sensoriels, et on peut donc voir une relation directe entre la première réponse d'un neurone et d'une fibre et le début ou la fin des stimulations. Le codage des transitoires aurait-il un statut différent ? A priori, ces transitoires ont un rôle prééminent pour le codage des séquences et des informations temporelles en général. Dans les divers systèmes sensoriels, auditif, olfactif et somesthésique, d'autres informations temporelles ne sont pas codées par les transitoires, mais par la partie continue et tonique de la réponse. Les différences entre systèmes résident dans les bandes passantes des fréquences transmises. Lorsque celles-ci sont élevées, le codage fréquentiel se fait à l'échelle de la durée du spike, sinon, il est observable sur des durées plus longues, comprenant des groupes de spikes, ou des bouffées (bursts).

Si on se place sur une échelle de temps de l'ordre de 100 ms, le système nerveux fonctionne sur un mode transitoire. Peut-on alors parler de réponse à l'équilibre ou de convergence à l'état stationnaire ? Il est probable que non, et que le système nerveux est un de ces systèmes biologiques qui fonctionnent loin de l'équilibre, comme cela a déjà été observé dans de nombreuses autres situations. L'activité nerveuse est perpétuellement soumise aux fluctuations de l'environnement. De même, elle est sans relâche génératrice de situations nouvelles.

Les réseaux neuronaux que nous pourrions concevoir sont des systèmes dynamiques entraînés par un flux continu d'informations.

Il existe néanmoins des spécialisations neuronales à travers lesquelles l'énergie moyenne a une signification. Dans le système visuel, on observe un canal X, tonique, qui code pour l'intensité de manière continue, et un canal Y qui code les informations transitoires liées au mouvement ou aux instants de début ou d'arrêt des stimulations. Dans une échelle de temps assez courte, les réponses de type X peuvent donc être considérées comme stationnaires, et être interprétées en terme d'énergie moyenne.

6 - Le codage temporel des objets dans les systèmes perceptifs

La modélisation des phénomènes neuronaux doit donc passer par une étude précise des échelles de temps mises en jeu dans une situation donnée. Ajoutons à cela que les phénomènes d'apprentissage et de variation des poids synaptiques sont généralement considérés comme ayant des constantes de temps plus longues que les mécanismes de représentation du signal d'entrée. On sait par ailleurs que l'apprentissage d'une situation donnée peut être très rapide. Un modèle fondé sur des synapses à poids rapidement variable a été proposé par C. von der Malsburg en 1981. Les traitement des signaux et la mémorisation d'une information dans un réseau de type Hopfieldien suivent alors les mêmes règles. Le présupposé fondamental de ce modèle est que les objets sont codés par des assemblées neuronales coactivées. Lorsque plusieurs objets sont présentés simultanément, plusieurs assemblées neuronales codantes coexistent à condition que celles-ci possèdent des activités décorréélées. Ce modèle a également été appliqué par von der Malsburg et coll. (1992) au codage de plusieurs odeurs dans le système olfactif. Un modèle similaire fondé sur des synapses labiles a aussi été élaboré par Hopfield (1991). L'hypothèse de codage sous-jacente est appelée *hypothèse du binding*. Selon ce schéma, la mémoire neuronale n'est pas localisée, mais distribuée dans le réseau, comme dans un modèle de Hopfield. La découverte de phénomènes oscillatoires dans le système visuel a rapidement été rapprochée avec cette possibilité de codage des objets sous le nom de *liage de primitives* (Eckhorn et coll., 1988).

L'hypothèse des neurones grand-mères peut être évitée, si on suppose que le codage des objets est associé à la coactivation d'assemblées neuronales.

Dans le même ordre d'idée, on suppose que des liens dynamiques s'établissent entre des neurones activés par des stimuli en fonction de la nature de leurs champs récepteurs. L'assemblée neuronale représenterait l'ensemble des caractéristiques primaires d'un objet donné. Le code est à la fois spatial et temporel, puisque ce n'est pas la réponse moyenne des neurones qui est représentative, mais les corrélations entre neurones coactivés. Selon ce modèle, un neurone donné peut être recruté par deux objets à deux instants différents. De nombreuses applications, souvent fondées sur des oscillateurs couplés par des connexions récurrentes, tentent de reproduire cette propriété. Ces travaux sont plus proches des processus de traitement des signaux que des modèles connexionnistes classiques, puisqu'ils tentent d'établir la représentation corticale de l'environnement sans avoir de capacité de mémorisation à long terme. La labilité des synapses et du binding peut servir à renforcer les corrélations entre caractéristiques existantes dans le signal et à établir des relations de coopération-compétition entre ces activités. Mais on ne peut pas, dans le même temps, donner à ce mécanisme des propriétés de rémanence sur grande base de connaissance. D'ailleurs, les réseaux Hopfieldiens, dont la mémoire est distribuée, présentent tous ce type de défaut et leur capacité de stockage est limitée à $0.13 N$, N étant le nombre des neurones, bien que le nombre de synapses soit lui de N^2 .

D'autre part, on sait que les champs récepteurs neuronaux eux-mêmes peuvent être modifiés par les stimulations, surtout chez l'animal nouveau-né (Frégnac et coll., 1988), et à partir des règles Hebbiennes. Cette observation a aussi récemment été faite dans le système auditif des mammifères, où on modifie la position des champs récepteurs neuronaux dans le domaine fréquentiel par un conditionnement associatif (Edeline et Weinberger, 1990). Ces expériences montrent que la plasticité thalamique et corticale est importante, et que les connexions varient rapidement en fonction des stimulations. D'autre part, les champs récepteurs neuronaux sont construits à partir de la convergence d'informations afférentes (qui viennent du niveau thalamique, si on est dans le cortex visuel primaire), et on supposera que la labilité synaptique a ici une fonction différente de celle des liens dynamiques horizontaux entre composantes d'un signal. Cette plasticité évoque plutôt celle d'un réseau feedforward comme celui de Kohonen (1982). Ces cellules dont le champ récepteur est modifié se comportent comme des cellules grand-mères qui codent pour une caractéristique du signal, mais c'est la topologie de la représentation complète qui est orientée vers telle ou telle dominante du signal à un moment donné. La plausibilité du réseau de Kohonen est affirmée par une démonstration de convergence convaincante dans le cas des cartes du cortex visuel primaire, qui prend en compte à la fois l'orientation et les disparités binoculaires (Obermayer et coll., 1992).

Ces expériences sur la plasticité des représentations nerveuses nous permettent aussi de dire qu'il existe une spécialisation des niveaux thalamiques et corticaux, où de nombreuses aires spécifiques sont décrites, non seulement par rapport aux modalités sensorielles, mais aussi par des facultés associatives à court terme. J.M. Edeline (1990) montre clairement que, dans le thalamus, les aires auditives dorsales, où la distribution des réponses est diffuse - la largeur de bande des champs récepteurs est large et il peut y avoir des réponses à bandes multiples - ont un degré de plasticité beaucoup plus important que les aires ventrales à tonotopie plus nette. Deux systèmes fonctionnent en parallèle : l'un est chargé d'établir des représentations selon les axes topiques et l'autre, plus souple, d'encoder des représentations associatives. Dans les niveaux corticaux, les relations entre différentes aires spécifiques pour des modalités visuelles différentes, couleur, forme, mouvement, et aussi entre localisations hémisphériques, semblent suivre le principe de codage par assemblées neuronales et corrélations temporelles (Bullier, 1992). Ce qui était proposé à l'échelle des réseaux neuronaux est généralisable à des systèmes entiers et peut-être au fonctionnement cérébral lui-même, par essence fondé sur le parallélisme.

7 - La temporalité des réponses neuronales : Neurones ou Réseaux ?

Si les enregistrements effectués dans les fibres neuronales ne permettent pas toujours d'exhiber des caractéristiques temporelles très nettes, sauf dans certains cas très particuliers comme dans le nerf auditif ou le système somesthésique périphérique, les activités de groupes de neurones plus importants sont souvent modulées par des basses fréquences. Ces synchronisations ont été observées à tous les niveaux, depuis l'activité globale du cerveau et des aires corticales jusqu'aux neurones eux-mêmes. Les enregistrements électroencéphalographiques montrent des synchronisations d'activité du cerveau pris dans son ensemble. Celles-ci sont plus nettes durant la phase de sommeil profond. Des synchronisations transitoires existent à l'état de veille, avec une succession activation/inhibition (potentiels évoqués, Ondes P300), contemporaine d'activités cognitives de haut niveau. Des enregistrements magnétoencéphalographiques auraient montré une synchronisation sur des fréquences autour de 40 Hz dans le système auditif (Llinas et coll., 1991). De même, les enregistrements par électrodes de masse (quelques milliers de neurones) du bulbe olfactif et du cortex visuel montrent clairement l'existence d'oscillations à 40 Hz.

Si la modulation de l'activité cérébrale sur des basses fréquences est un fait à présent assez bien établi, la valeur fonctionnelle de cette observation reste en grande partie un mystère (Buser, 1991). La réflexion intuitive nous invite à penser que les opérations cérébrales sont forcément structurées, spatialement et temporellement, sans qu'il y ait nécessairement un centre de coordination unique. Le pacemaker de la conscience serait constitué par la substance réticulée, qui entraînerait globalement l'activité corticale, et sans laquelle la conscience disparaît. De tels centres coordinateurs de l'activité de plusieurs aires, les aires PMLS, ont aussi été décrits dans le système visuel, où les corrélations entre les activités de plusieurs aires disparaissent si elles sont détruites (Bullier, 1992). Toutefois, la vision hiérarchique s'avère en général insuffisante pour mener à bien l'étude du système nerveux et il faut rechercher les causes de la coordination des fonctions cérébrales dans l'activité des neurones et des micro-circuits cérébraux eux-mêmes.

Des exemples d'activités oscillantes obtenues à partir d'éléments qui ne sont pas eux-mêmes de vrais oscillateurs sont décrits dans la littérature. Lorsque les cellules des îlots B de Langerhans du pancréas - sécrétrices d'insuline - sont rassemblées en petit nombre, les oscillations sont bruitées (Sherman et Rinzel, 1989). Elles apparaissent nettement lorsque plusieurs centaines d'éléments sont regroupés. L'émergence de phénomènes périodiques est alors due à l'effet d'entraînement réciproque, par rétroaction positive, d'éléments qui sont eux-mêmes des oscillateurs imparfaits. Ceux-ci présentent une activité spontanée quasiment aperiodique. Cet effet a aussi été étudié dans d'autres contextes, comme la communication sociale de certaines lucioles, qui émettent des impulsions très synchrones à condition de se trouver regroupées (Mirollo et Strogatz, 1990). Les oscillations naissent dans ce cas de l'interaction entre éléments à capacité oscillante réduite (par exemple régis par des dynamiques non linéaires, et qui isolés, ne pourraient présenter qu'un comportement "foyer stable"), mais susceptibles d'être entraînés par des éléments du même groupe. La synchronisation des réponses des éléments isolés peut aussi être obtenue à partir d'un entraînement ou par une stimulation extérieure.

On peut donc supposer que les neurones sont des préoscillateurs, dont les interactions réciproques conduisent à des activités oscillantes des assemblées neuronales.

Les assemblées neuronales oscillent, soit par entraînement d'origine externe, soit à partir des interactions entre neurones ou microcircuits neuronaux. Les neurones eux-mêmes sont des préoscillateurs et des systèmes qui contiennent des interactions rétroactives positives présentant des solutions oscillantes. Les oscillations observées dans le système nerveux apparaissent donc probablement par coopérativité d'éléments neuronaux qui sont des pré-oscillateurs. Les équations HH ont été simplifiées par Fitzhugh (1962). Elles conduisent à un système dynamique non-linéaire dont la réponse à un échelon d'intensité suffisante est oscillante et stable. Cette réduction est souvent utilisée pour modéliser les

corrélations temporelles d'activité et les oscillations présentes dans le système visuel, mais nous verrons que cette solution n'est peut-être pas la meilleure pour contrôler la génération d'une réponse collective propre à un groupe en présence d'un signal : (1) la transition vers la génération d'oscillations par ce modèle est produite de façon abrupte (2) elle est intrinsèque à chaque neurone et reste difficile à contrôler à partir des interactions neuronales. Il faut obtenir un élément qui oscille de façon conditionnelle. Cet élément, stimulé par un échelon, ne présenterait que quelques oscillations, qui ne se trouveraient renforcées que s'il entretient des interactions adéquates avec d'autres éléments du réseau. Cette idée est certes poursuivie lorsque des synapses labiles sont introduites dans les modèles, mais nous remarquerons que celles-ci agissent sur le taux moyen de réponse des éléments neuronaux - on fait varier le taux de corrélation en modifiant aussi la fréquence de décharge. Nous obtiendrons ce résultat sans changer le poids des connexions, ni ce taux moyen de réponse, avec un élément dont la réponse temporelle présente une structure variable.

Un tel élément existe dans le noyau cochléaire. Le modèle simplifié de ce type cellulaire possède la propriété de préoscillation prévisible à partir des équations HH. Cet effet est essentiellement fondé sur la prise en compte de la période réfractaire.

8 - Temps linéaire et temps circulaire

Un neurone qui reçoit plusieurs fibres répond mieux si les impulsions distribuées à travers ces entrées sont concentrées dans le temps. Ce neurone redevient excitable, passé le délai de la période réfractaire. Ces deux mécanismes peuvent être à la base de la génération et de l'interprétation du codage par corrélations temporelles. Corrélations et oscillations sont deux phénomènes complémentaires : les neurones ne voient que les corrélations de leurs entrées, et génèrent à partir de cela des réponses oscillantes, qui sont elles-mêmes corrélées... Le codage temporel des informations est peut-être fondé sur des impulsions et des délais entre ces impulsions, soit à l'intérieur d'un même canal, soit à travers les fibres. Ces délais sont décrits par les histogrammes d'intervalles inter-spikes (HIS). Il sont interprétables par des mécanismes neuronaux à *temps linéaire* : (1) délais synaptiques, axonaux ou dendritiques (2) durées de dépolarisation ou d'hyperpolarisation. Par ces mécanismes, les effets de sommation dépendent des distances entre événements selon l'axe temporel. Ces principes sont mis en oeuvre dans tous les modèles qui utilisent la notion de corrélation temporelle et de détection de coïncidences : modèle de perception des délais interauraux, du sonar de la chauve souris, de la perception de la hauteur fondamentale par autocorrélation. Des procédures plus sophistiquées font de l'appariement de séquences dans le domaine temporel (lignes à retard de Hopfield et Tank, 1989, TDNN de Waibel et coll., 1989, Propagation guidée de Béroule, 1990). Le phénomène d'adaptation, qui est une décroissance exponentielle des réponses au cours du temps, rentre aussi dans la catégorie des mécanismes à temps linéaire, puisqu'il dépend du délai qui sépare un instant donné du début de la stimulation.

Les modèles neuronaux fondés sur le couplage d'oscillateurs montrent la capacité de simuler le comportement global d'assemblées neuronales. On y observe des phénomènes de génération et de propagation d'ondes, liées à l'existence d'une *circularité* de l'excitabilité neuronale. La notion générale de milieu excitable peut ainsi être proposée (Markus et Hess, 1991). Ces modèles permettent de retrouver des paramètres globaux, comme la dimensionnalité des attracteurs mesurée à partir de données électroencéphalographiques, en entraînant ces réseaux à partir d'un générateur de basses fréquences "thalamique" (Babloyantz et Destexhe, 1991). D'autres mécanismes, en dehors de la réfractorité des cellules elles-mêmes, permettent de moduler la communication intercellulaire, tels que le phénomène d'activation-inhibition proposé comme principe général (Li et Goldbeter, 1989) et rencontré dans tous les systèmes perceptifs. Chaque activation des récepteurs ou des neurones est suivie d'une inhibition avec un délai fixe. Ce mode de communication que l'on peut ranger dans la catégorie des phénomènes à temps circulaire, puisqu'il est sensible à l'aspect séquentiel et à la périodicité du message, permet de constituer un filtre passe-bande sélectif pour une

fréquence donnée et éventuellement pour ses harmoniques. Il permet donc le contrôle de la fréquence des messages reçus. Ce type de décodage favorise la transmission des messages transitoires et périodiques, au détriment des signaux constants.

9 - Etudier le système auditif pour comprendre la perception du temps

Ces deux modalités de codage et de décodage, à temps linéaire ou à temps circulaire, existent dans le système auditif. On peut trouver dans ce système toutes les questions qui ont été soulevées précédemment, dont les réponses peuvent apporter des solutions sur les aspects temporels du codage et de l'intégration nerveuse. La manière dont le système auditif nous permet de percevoir les vibrations sonores est un mystère, mais c'est aussi le problème plus général de la perception du temps qui est soulevé...

Dans le système auditif, les neurones intègrent des signaux oscillants déjà corrélés. Ces systèmes sont entraînés par des entrées périodiques (en basses fréquences) ou aperiodiques (en haute fréquence). Ces neurones sont plus ou moins sensibles aux événements ou aux oscillations, et il peuvent eux-mêmes générer des pré-oscillations. L'étude de ces phénomènes d'intégration neuronaux est quantifiable, car le système est peu (ou pas) récurrent au niveau du noyau cochléaire ventral. De nombreux travaux ont permis la mise au point de systèmes de filtrage qui représentent l'oreille externe, l'oreille interne et les phénomènes de transduction qui transforment les signaux en trains de potentiels d'action (Patterson et Holdsworth, 1991, Slaney et Lyon, 1991). Ils ont en particulier abouti à une description assez fine de la structure temporelle des messages transmis dans le nerf auditif en terme de probabilité de décharge. Des modèles de perception de la hauteur fondamentale à temps linéaire (calcul de délais) ont été proposés pour interpréter l'image auditive. Nous pourrions ainsi obtenir des comparaisons entre les réponses physiologiques observées en aval du nerf auditif, dans le noyau cochléaire, et des simulations des mécanismes d'intégration que nous placerons à ce niveau. L'étude des paramètres mis en jeu nous conduira à une étude analytique qui permet d'obtenir quelques éléments importants pour la constitution de réseaux neuronaux physiologiques à capacités fonctionnelles effectives.

Bibliographie

L.F. Abbott & T.B. Kepler, Model Neurons : From Hodging-Huxley to Hopfield, in Statistical mechanics of neural networks, L. Garrido Ed., p. 5-18, 1990.

M. Abeles, Quantification, Smoothing, and confidence limits for single-units, histograms, J. of Neurosc. Meth., 5:317-325, 1982.

F. Alexandre, Y. Burnod, F. Guyot & J.P. Haton, La colonne corticale, nouvelle unité de base pour des réseaux multicouches, CRAS, Série III, 309:259-264, 1989.

P.S. Anton, G. Lynch & R. Granger, Computation of frequency to spatial transform by olfactory bulb glomeruli, Biol. Cybern., 65:407-414, 1991.

A. Babloyantz & A. Destexhe, Low-dimensional chaos in an instance of epilepsy, PNAS, 83:3513-3517, 1986.

D. Béroule, The never-ending learning, in Neural computers, R. Eckmiller & C. von der Malsburg (Eds.), Springer-Verlag, pp. 219-230, 1988.

J. Bullier, Aspects temporels du traitement cortical de l'information, Journées NSI 92, Oléron, 1992.

Y. Burnod, An adaptive neural network : the cerebral cortex, Prentice-Hall, London, 1988.

- P. Buser, Rhythmic integrative systems and rhythmic cells; some preliminary remarks, Exposé préliminaire, Neural nets an rhythms, Arcachon, 1991.
- A. Destexhe & A. Babloyantz, Deterministic chaos in a model of the thalamo-cortical system, Asymptotic Behavior of neural networks and image processing, A. Babloyantz Ed., Self organization, Emerging properties and Learning. NATO Series, N-Y : Plenum Press, pp. 127-147, 1991.
- R. Eckhorn, R. Bauer, W. Jordan, M. Brosch, W. Kruse, M. Munk & H.J. Reitboeck, Coherent Oscillations : A Mechanism of feature linking in the visual cortex ?, Biol. Cyber., 60, 121-130, 1988.
- J. M. Edeline & N.M. Weinberger, Subcortical adaptative filtering in the auditory system : associative receptive field plasticity in the dorsal medial geniculate body. Beh. Neurosc., vol. 105, 1 p. 154-175, 1990.
- R. Fitzhugh, Impulses and physiological states in theoritical models of nerve membrane, Biophys. J., 1:445:466, 1961.
- H. von Foerster, On self-organizing systems and their environments, in Self organizing systems, Yovitz & Cameron (Eds), Pergamon, p. 35-50, 1960.
- Y. Frégnac, D. Shulz, S. Thorpe & E. Bienenstock, A cellular analogue of visual cortical plasticity, Nature, 333:367-370, 1988.
- C.M. Gray, P. König, A.K. Engel & W. Singer, Oscillatory responses in cat visual cortex exhibit inter-columnar synchronization which reflects global stimulus properties, Nature, 338:334-337, 1989.
- A.L. Hodgkin & A.F. Huxley, Currents carried by sodium and potassium ions through membranes of the giant axon of Loligo, J. Physiol. , London, 116:500-544, 1952.
- J.J. Hopfield, Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities, PNAS, 79:2554-2558, 1982.
- J.J. Hopfield & D.W. Tank, Neural Architecture and Biophysics for sequence Recognition, In : Neural models for Plasticity, J.H. Byrne & W.O. Berry (Eds.), Ac. Press, pp. 363-377, 1989.
- J.J. Hopfield, Olfactory computation and object perception, PNAS, 88:6462-6466, 1991.
- F.C. Hoppensteadt, An introduction to the mathematics of neurons, Cambridge Univ. Press, 1986.
- F.C. Hoppensteadt, Signal processing by model neural networks, SIAM Rev., 34, 3:426-444, 1992.
- M. Jordan, Serial order : a parallel, distributed processing approach, In Advance in connectionist theory : speech, J.L. Elman & D.E. Rumelhart (Eds.), Hillsdal, N-J : Erlbaum, 1989.
- W.R. Klemm & C.J. Sherry, Serial ordering in spike trains: What's it " Tring to tell us" ?, Int. J. of Neurosc., 14:15-33, 1981.
- T. Kohonen, Self-organized formation of topologically correct feature maps, Biol. Cybern., 43:59-69, 1982.

- Y.X. Li & A. Goldbeter, Frequency encoding of pulsatile signals of cAMP based on receptor desensitivation in dictyostelium cells, *J. Theor. Biol.*, 146:355-367, 1990.
- R. Lestienne & B.L. Strehler, Time structure and stimulus dependence of precisely replicating patterns present in monkey cortical neuronal spike trains, *Brain Res.*, 437:214-238, 1987.
- C. Lorenzi & F. Berthommier, Modélisation physiologique des réponses de type Chopper du système auditif, Rapport technique IMAG, Grenoble, 1992.
- K. Obermayer, G.G. Blasdel & K. Schulten, Statistical-mechanical analysis of self-organization and pattern formation during the development of visual maps, *Phys. Rev.*, 45, 10:7568-7589, 1992.
- C. von der Malsburg, The correlation theory of brain function, Internal report 81-2, Max Plank Institute, Gottingen, 1981.
- C. von der Malsburg & E. Bienenstock, Statistical coding and short term plasticity : A scheme for Knowledge representation in the brain, in "Disordered systems and biological organization", Bienenstock E. et al. Eds., Springer Berlin, 247-272, 1986.
- C. von der Malsburg, Les corrélations temporelles dans le système nerveux, Exposé didactique, Journée NSI 92, Oléron, 1992.
- M. Markus & B. Hess, Isotropic cellular automaton for modelling excitable media, *Nature*, 347:56-58, 1990.
- W.S. McCulloch & W. Pitts, A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity, *Bull. of Math. Biophys.*, 5:115-133, 1943.
- R. Mirollo & S. Strogatz, *SIAM, J. of Appl. Math.*, 50, 1645-1662, 1990.
- R.D. Patterson & J. Holdsworth, A functional model of neural activity patterns and auditory images, in : *Advances in speech, Hearing and Langage processing*, Vol. 3, W.A. Ainsthworth (Ed.), JAI Press, London, 1991.
- D.H. Perkel, G.L. Gerstein & G.P. Moore, Neuronal spike trains and stochastic point proceses, II : Simultaneous spike trains, *Biophys. J.*, 7:419-440, 1967.
- U. Ribary, A. Ioannides & R. Llinas, Coherent thalamo-cortical 40 Hz oscillations in humans as analysed by magnetic recordings, *Neural nets an rhythms*, Arcachon, 1991.
- J. Rinzel & G. Ermentrout, Analysis of neural excitability and oscillations, In : *Methods in Neuronal modeling*, C. Koch & I. Segev (Eds.), MIT Press, pp. 135-170, 1989.
- A. Sherman & J. Rinzel, Collective properties of insulin-secreting cells, In : *Cell to Cell signalling*, A. Goldbeter ed., Ac. Press, p. 61-75, 1989.
- M. Slaney & R.F. Lyon, Apple Hearing Demo Reel, Apple Tech. Rep. 25, Apple Comp. Inc., 1991.
- R.D. Traub, R. Miles & R.K. Wong, Model of the origin of rhythmic population oscillations in the hippocampal slice, *Science*, 243:1319-1325, 1989.
- A. Weibel, T. Hanazawa, G. Hinton, K. Shihanio & K.J. Lang, Phoneme recognition using time-delay neural networks, *IEEE TSSP*, 37:328-339, 1989.

CHAPITRE I

SYNCHRONISATION ET PERIODE REFRACTAIRE DANS LE NERF AUDITIF

"Des individualités en nombre immense, les neurones, complètement indépendants, simplement au contact les uns avec les autres, constituent le système nerveux"

Histologie du système nerveux, Ramon y Cajal

Le code nerveux du nerf auditif a été observé dès les années 50 et on a remarqué à cette époque que les trains de potentiel d'action codent temporellement les signaux sonores. De nombreux travaux ont depuis porté sur cet aspect particulier du codage nerveux. Dans le même temps, les neurophysiologistes adoptent généralement l'opinion que seule la moyenne des trains de potentiel d'action est codante dans le système nerveux. Les enregistrements unitaires montrent presque toujours une activité très variable dans le temps. Des enregistrements précis de la réponse temporelle d'un élément isolé ont été réalisés (Gerstein et Kiang, 1960), de façon à observer le rapport temporel entre le signal et la réponse, par répétition de la stimulation. Quelques centaines de passages sont indispensables pour construire un PSTH (Post-Stimulus Time Histogram). Les auteurs qui ont développé les théories du codage temporel dans le système nerveux (Abeles, Gerstein..) ont presque tous étudié le système auditif. Néanmoins, les théories du codage temporel ne se sont pas rapidement développées, et ce n'est que très récemment qu'un regain d'intérêt est apparu. Ces travaux mènent actuellement à la définition des codes spatio-temporels dans les différentes parties du système nerveux. Si le code temporel observé dans le système auditif est l'un des plus aisés à mesurer et à comprendre, sa fonction et la manière dont ces informations sont décodées devront encore faire l'objet de nombreux travaux, dans lesquels ce qui va suivre s'inscrit.

La particularité du code auditif périphérique est d'être accessible expérimentalement, puis d'être modélisable. Les applications potentielles de ces études concernent (1) le traitement de la parole et des sons complexes, (2) la substitution prothétique de l'oreille interne (3) les mécanismes de codage de l'information dans le système nerveux. L'étude du système auditif périphérique est une porte d'entrée pour aboutir à la connaissance de ces mécanismes généraux. Si des études extensives ont été faites en vue de comprendre les deux premiers aspects (Sachs et Young 1979, Young et Sachs, 1980, Delgutte, 1984), le dernier point est un débouché fondamental et constitue une motivation toujours présente en toile de fond. Cette possibilité doit aussi faire l'objet d'un travail extensif. On se situe dans les "bas niveaux" des systèmes sensoriels. Ce qui s'y trouve peut sembler évident a priori et ne pas pouvoir apporter d'information sur les niveaux cognitifs. Les auteurs qui travaillent sur les niveaux décisionnels ont depuis longtemps avancé que les mécanismes de prétraitement de l'information sont essentiels, et que le signal doit être conditionné pour être compatible avec les systèmes de catégorisation. Le gap séparant les signaux des symboles doit être comblé (Smolensky, 1987). Le système auditif se prête bien à l'étude de ce gap et des aspects temporels et dynamiques du traitement des signaux. Il est ici possible de raisonner à partir d'un large ensemble de travaux menés par les physiologistes, et non à partir d'a priori seulement.

1 - La synchronisation des informations auditives

Des travaux plus anciens ont porté sur les mécanismes de perception des sons complexes (Ohm, 1843, Helmholtz, 1863). Les recherches ont progressé d'amont en aval et les mécanismes de filtrage de l'oreille interne sont déjà connus depuis trente ans (von Bekesy, 1960). Des modèles fonctionnels de décodage des informations temporelles ont été proposés bien avant leur éventuelle confirmation expérimentale. Ceux-ci concernent l'évaluation des délais interauraux et le positionnement de la source auditive (Jeffress, 1949) ou la perception de la hauteur fondamentale (Licklider, 1959). Des raisonnements ont pu être menés sur des structures biologiques difficilement accessibles à partir de

contraintes fonctionnelles, de la psychoacoustique et de données physiologiques incomplètes. Des processus centraux sont imaginables à partir d'un faisceau de données partielles, dans lequel la structure très régulière de l'information temporelle périphérique doit tenir une bonne place. La question du temps dans le système auditif est loin d'être tranchée. L'une des questions les plus spéculatives se trouvant à la charnière de la physiologie et de la modélisation concerne les mécanismes de perception de la hauteur fondamentale (Demany, 1988) : les physiologistes ne retrouvent pas les effecteurs proposés par les modélisateurs. Les observations physiologiques ont longtemps concerné les sons purs ou des combinaisons de sons purs, alors que ce sont peut-être des stimuli particuliers écologiquement parlant. La représentation des sons complexes comme les voyelles (Sachs et Young, 1980, Delgutte, 1984) et la représentation de la hauteur fondamentale dans le nerf auditif (Javel, 1980, Palmer et Winter, 1991) ont été abordées plus récemment.

L'observation du noyau cochléaire est contemporaine de ces travaux, mais le niveau de complexité qui y est observé est supérieur. Il est difficile d'y retrouver des régularités et des finalités aussi claires que dans d'autres systèmes spécialisés comme le sonar de la chauve-souris et le détecteur de délais interauraux de la chouette. Il y a ici une multiplicité de réponses qui semblent dégrader le signal plutôt que l'améliorer, et on voit mal a priori comment un système fonctionnel utilisable par les ingénieurs pourrait dériver directement de ces observations. Les principes de traitement des signaux auditifs ne sont pas apparents. Il faut s'inspirer de la structure du code auditif périphérique pour remonter pas à pas vers les mécanismes centraux. Nous partons ainsi d'un modèle appliqué au système périphérique pour le généraliser ensuite à un processus d'intégration nerveux présent dans le noyau cochléaire. La structure du code auditif a été modélisée de multiples manières. Nous insisterons sur l'aspect temporel de ce code en laissant plus ou moins de côté les mécanismes spatiaux, qui font l'objet d'autres développements.

Une quantification du phénomène de synchronisation des impulsions auditives a été établie par Goldberg et Brown (1969), qui ont mesuré le taux de synchronisation. Ceci a été depuis repris et approfondi par Anderson (1970) et Johnson (1974). Ces mesures associent une visualisation par l'histogramme des périodes et une quantification du phase locking (accrochage de phase) par un indice sensible et spécifique. Cette mesure est une simplification de la transformation de Fourier sachant la période du signal a priori. Celle-ci est donnée par la stimulation d'entraînement. Le signal nerveux est recalé sur cette période comme pour le PSTH, mais avec une fréquence généralement plus grande, afin de construire un histogramme des périodes (HP). Rappelons que les coefficients de Fourier sont calculés à partir du produit de la fonction à décomposer avec une base de fonctions périodiques :

$$\left\{ \begin{array}{l} a_n = \frac{1}{2T} \int_c^{c+T} f(x) \cos\left(\frac{2\pi nx}{T}\right) dx \\ b_n = \frac{1}{2T} \int_c^{c+T} f(x) \sin\left(\frac{2\pi nx}{T}\right) dx \end{array} \right.$$

Le calcul du taux de synchronisation suit le même principe, mais en partant de l'histogramme des périodes noté $f(x)$:

$$N_T = \int_c^{c+T} f(x) dx$$

$$\left\{ \begin{array}{l} r_s = \frac{1}{N_T} \int_c^{c+T} f(x) \sin \left(\frac{2\pi x}{T} \right) dx \\ r_c = \frac{1}{N_T} \int_c^{c+T} f(x) \cos \left(\frac{2\pi x}{T} \right) dx \end{array} \right\}$$

La période du signal est notée T, et le nombre total d'impulsions comptées N_T , mais, en pratique, l'histogramme est discret. On somme les produits des comptages par bin avec la cosinusoïde et la sinusoïde de même période, puis on renormalise par N_T :

$$\left\{ \begin{array}{l} r_s = \frac{1}{N_T} \sum_{i=0}^{M-1} N_i \sin \left(\frac{2\pi i}{M} \right) \\ r_c = \frac{1}{N_T} \sum_{i=0}^{M-1} N_i \cos \left(\frac{2\pi i}{M} \right) \end{array} \right\}$$

Ces sommes sont linéairement reliées aux premiers coefficients de Fourier par les relations suivantes, pratiques pour comparer des simulations informatiques et les données expérimentales :

$$\left\{ r_s = \frac{b_1 T}{2 N_T} ; r_c = \frac{a_1 T}{2 N_T} \right\}$$

Le taux de synchronisation et la phase sont respectivement le module et l'angle du vecteur moyen des bins de l'histogramme des périodes :

$$\left\{ \theta = \sqrt{r_s^2 + r_c^2} \quad \varphi = \text{Arctg} \frac{r_s}{r_c} \right\}$$

Ces indices concentrent en deux valeurs réelles la plus grande partie de l'information pertinente donnée par l'histogramme des périodes. La phase représente la position moyenne de la distribution et le taux de synchronisation son étalement. S'il n'y a pas de synchronisation, l'histogramme est plat, la phase est indéfinie et le taux de synchronisation est nul. Par contre, si toutes les réponses sont concentrées dans une phase donnée (une suite de pulses parfaitement périodique), ce taux est égal à 1. l'indice de synchronisation ressemble à une mesure d'organisation temporelle, d'entropie de la distribution : l'entropie est aussi évaluable à partir de l'histogramme des périodes. On renormalise entre 0 et 1 avec comme interprétation :

0 : incertitude sur la phase de survenue des pulses
1 : certitude absolue

Mais il s'agit d'un indice trop général (1) qui ne donne pas la phase (2) et qui est moins sensible que l'indice de synchronisation. Celui-ci est bien adapté à l'étude particulière du codage circulaire des sons purs ou des sons modulés dans le nerf auditif.

Nous avons aussi mis en oeuvre le calcul de cet indice pour classifier les réponses mitrales du bulbe olfactif en fonction de leur synchronisation sur le rythme respiratoire (Chaput et coll., 1992). L'adaptation de cette mesure à plusieurs contextes est due à cette capacité de discrimination de deux modalités primitives : celle où la transmission s'effectue par l'énergie moyenne et celle où il y a une modulation spatio-temporelle de cette énergie.

- Code temporel : transmission à partir de la modulation temporelle d'un taux de décharge donné. Le taux de synchronisation est alors une variable codante pour l'intensité de la stimulation.

- Code spatial : dans le cas contraire où il n'y a pas de modulation temporelle, c'est l'intensité du taux de décharge qui est signifiante. La modulation de la répartition d'activité est spatiale.

Ces deux modalités de codage existent conjointement dans le code auditif périphérique (Evans, 1978). L'évaluation simultanée du taux de synchronisation et de l'intensité moyenne dans un ensemble de positions permet de définir les 3 situations possibles : Codage mixte, Codage spatial et Codage temporel. Les codes auditif et olfactif périphériques sont mixtes.

2- La modélisation des trains de potentiels d'action

La modélisation la plus simple de l'influx nerveux dans le nerf auditif suppose que les impulsions sont générées à partir d'un processus ponctuel de Poisson. Il s'agit d'un processus sans mémoire : on décide à chaque instant de la présence d'un spike, à partir de la probabilité à un moment donné, par tirage au sort selon une loi uniforme dans [0,1]. Les propriétés mathématiques des flux de Poisson sont assez simples. Trois propriétés doivent être vérifiées pour parler de flux stationnaire de Poisson (Ventsel, 1973) :

(1) *Stationnarité* : le nombre d'événements qui se produisent durant un intervalle de temps ne dépend que de la longueur de l'intervalle et non de sa position le long de l'axe temporel.

(2) *Sans postaction* : pour tous intervalles disjoints, le nombre d'événements se produisant dans l'un d'eux ne dépend pas du nombre d'événements se produisant dans les autres.

(3) *Ordinaire* : la probabilité de survenue de deux événements ou plus dans l'intervalle élémentaire est négligeable devant la probabilité de survenue d'un seul événement.

La génération d'un flux de Poisson à partir d'un signal stationnaire ou non-stationnaire continu repose sur la discrétisation temporelle de ce signal, en fonction de ces trois contraintes. Cette conversion est nécessaire pour exprimer la transduction d'un signal analogique en signal nerveux binaire. La première étape est une normalisation linéaire du signal continu en fonction de la fréquence de décharge observée dans les fibres auditives. Le signal continu sans dimension est traduit en intensité d'un signal nerveux exprimée en spikes/seconde :

$$\lambda_{\max} = k S_{\max}$$

$$\lambda(t) = k S(t)$$

Par exemple, si le signal continu fluctue entre 0 et 10, on prendra $k = 20$ de façon à ce que le signal nerveux varie entre 0 et 200 sp/s. Une fois cette normalisation effectuée, le rapport entre intensité de décharge et probabilité de décharge à un moment donné ne dépend plus que de la durée de l'intervalle de temps élémentaire. En pratique, cette durée est choisie en fonction de plusieurs critères, pour effectuer des "simulations" : (1) l'intensité maximale du signal nerveux, pour respecter la troisième contrainte (flux ordinaire) (2) la composition fréquentielle du signal continu d'origine et la fréquence de coupure (3) les constantes de temps des divers mécanismes mis en jeu (4) la durée réelle de l'impulsion nerveuse (5) la capacité de calcul disponible (6) la facilité de conversion.

A chaque intervalle Δt est associée une probabilité ponctuelle de décharge qui dépend linéairement de la durée de l'intervalle et de l'intensité $\lambda(t)$ du signal :

$$\Delta t = 1/FS$$

$$P(\text{impulsion en } [t, t + \Delta t [) = \lambda(t) \Delta t$$

En pratique, la fréquence d'échantillonnage FS pour une simulation du nerf auditif est de 10 KHz : la probabilité de décharge maximale est de 0.02 pour 200 sp/s. L'étude des mécanismes d'intégration neuronaux nous conduira à l'utilisation de taux plus élevés à cause de la convergence des fibres auditives sur les cellules nerveuses. Avec des flux de "haute densité", la troisième contrainte sera donc respectée dans une moindre mesure, si on garde le même intervalle élémentaire à cause de la contrainte de temps de calcul. Les résultats resteront valables en pratique.

D'autre part, la définition de modèles continus nous oblige à définir la probabilité de décharge en chaque instant dt, indépendamment de toute fréquence d'échantillonnage. De la même manière, cette probabilité est reliée au taux de décharge P(t) par :

$$P(\text{impulsion en } [t, t + dt [) = P(t) dt$$

Etant donné la linéarité de toutes ces relations, les notions de probabilité et d'intensité de décharge exprimée en spikes/intervalle peuvent pratiquement être confondues dans tous les développements que nous présenterons, après avoir choisi une fréquence d'échantillonnage convenable, si l'unité de temps est l'intervalle élémentaire :

$$P(\text{impulsion en } [t, t + 1[) = P(t)$$

Un code nerveux purement spatial est approximable par un flux stationnaire temporellement et non-stationnaire spatialement. Le code auditif périphérique est généralement non-stationnaire. En modélisation, ces probabilités de décharge non-stationnaires sont données par une suite de processus qui représentent bien les non-linéarités de la transduction par les cellules ciliées internes. Celles-ci sont essentiellement (1) la rectification simple alternance (2) la compression de la dynamique (3) l'adaptation nerveuse. Ces trois phases sont traduites par le modèle probabiliste de Schroeder et Hall (1974), avec (1) une compression de dynamique implicite ne faisant pas directement appel à une fonction sigmoïde appliquée sur le signal et (2) un processus de rectification douce qui dépend de l'intensité avec une évolution quasi-physiologique. Nous avons construit la courbe intensité/taux de synchronisation avec la rectification douce en obtenant une fonction monotone croissante qui ressemble à celle mesurée dans le nerf auditif par Johnson (1974). Selon ces données physiologiques, si l'intensité sonore dégrade le code positionnel en recrutant les fibres auditives en largeur à partir de la position la mieux accordée, elle améliore au contraire le code temporel en augmentant le taux de synchronisation. Il y a une relation d'échange entre le code temporel et le code spatial des stimulations et l'intensité est à la fois représentée dans le taux de décharge, le nombre de fibres recrutées et le taux de synchronisation.

Divers modèles de transduction par les cellules ciliées, qualitatifs ou quantitatifs, ont été proposés, comprenant les nombreuses non-linéarités physiologiques (Patuzzi et Robertson, 1988) et faisant appel à plusieurs principes de codage des trains de potentiels d'action. Une classification de ces principes sera aussi valable pour l'étude des phénomènes d'intégration neuronale. Les modèles de transduction prennent en entrée le signal de sortie du filtrage cochléaire. Ils sont construits suivant trois principes : (1) les modèles stochastiques avec sommation et seuillage (2) les équations HH (3) les modèles probabilistes continus. Des pré-supposés sous-tendent ces divers modèles.

(1) Les *systèmes stochastiques* sont une simplification du type Integrate and Fire avec ajout de bruit, qui donne une représentation satisfaisante de la structure temporelle des trains de spikes (Donhouède, 1980) mesurée par le PSTH, l'HIS et le PH. La

mémoire temporelle est ici représentée par le décours temporel du potentiel de membrane et l'ajout de bruit est justifié par le déterminisme des signaux d'entrée.

(2) *Les systèmes différentiels* HH, au prix d'un effort de calcul plus intense, tentent de reproduire plus exactement les variations du potentiel de membrane dans la cellule ciliée. On suppose que la transduction dépend étroitement de la nature des processus électrophysiologiques et mécaniques sous-jacents, les flux ioniques, et qu'une description très fine à partir de ces mécanismes doit aboutir à des simulations plus réalistes. Ce sont des modèles explicatifs. Cette démarche est aussi développée en amont pour décrire les mouvements de la membrane basilaire avec des modèles électromécaniques très fins et en aval pour expliquer les différentes modalités d'intégration neuronales.

(3) *Les modèles probabilistes* adoptent un point de vue phénoménologique et fonctionnel. On suppose que le traitement de l'information dans les systèmes biologiques suit des règles générales qui doivent être instanciées physiologiquement, mais que les fonctions restent calculables et suivent les contraintes logiques. Cette démarche est moins rigoureuse sur le plan physiologique, mais elle aboutit généralement à des modèles satisfaisants qui sont facilement transposables dans la pratique (Marr, 1982). Nous supposons que les trains d'impulsions générés par cette étape transductionnelle sont Poissonniens ponctuels. Si les signaux sont communs à des fibres proches, les tirages sont indépendants. Un ensemble de fibres sera représenté par un canal logique. Un banc de filtres standard comprend 64 canaux. Les modèles d'intégration neuronale que nous développerons recevront un ou plusieurs de ces canaux porteurs de signaux continus. Les modèles de cellules ciliées reproduisent les non-linéarités du nerf auditif : l'adaptation par un mécanisme de réservoirs et de renouvellement de médiateur, la compression de dynamique et la rectification. Le processus de transduction est doté d'une mémoire temporelle qui disparaît, si on suppose que les flux de sortie sont Poissonniens ponctuels. Ce problème persistera. Une autre façon de le détourner serait de supposer que cette mémoire n'est pas codante, et que les cellules cibles ne la prennent pas en compte.

Ce phénomène de mémoire est mesurable à partir de la répartition des intervalles interspikes dans le nerf auditif et de l'écart par rapport à la distribution Poissonnienne idéale. Suivant les données expérimentales, nous constatons que l'écart principal par rapport à cette loi de référence est dû à la période réfractaire. La modélisation des flux observés dans le nerf auditif suivra donc un flux Poissonnien avec postaction, où la génération des spikes qui se succèdent n'est pas indépendante. La première question que nous traiterons concerne la conversion du signal source d'un flux Poissonnien standard en signal continu porteur d'un flux avec postaction. Remarquons d'emblée qu'un train de spikes avec période réfractaire est générable à partir d'un signal continu standard, mais qu'il ne l'est pas directement avec un signal converti qui tient déjà compte de la période réfractaire. Par contre, on envisage l'utilisation de ce signal, porteur de l'amplitude effective à un moment donné, pour construire des modèles d'intégration neuronale.

Soit un codage de Poisson stationnaire sans mémoire, dont la loi de répartition des intervalles interspikes suit la loi exponentielle de paramètre λ :

$$f(t) = \lambda e^{-\lambda t}$$

La probabilité $P_0(t)$ de n'observer aucun spike pendant un délai t est donnée par :

$$P_0(t) = e^{-\lambda t}$$

Avec une période réfractaire absolue, une impulsion est émise avec une probabilité égale à celle du flux standard en dehors de la période réfractaire, mais avec une probabilité nulle durant toute la durée, notée t_{ref} , de celle-ci. La densité de probabilité des intervalles

interspikes et la probabilité de n'avoir aucun spike durant un délai t suivent des lois décalées :

$$f(t) = \begin{cases} 0 & t \leq \text{ref} \\ \lambda e^{-\lambda(t - \text{ref})} & t > \text{ref} \end{cases}$$

$$P_0(t) = 1, t \leq \text{ref}; P_0(t) = e^{-\lambda(t - \text{ref})}, t > \text{ref}$$

En pratique, le codage se fait en temps discret à partir d'un signal échantillonné à la fréquence FS. On trouve, à partir de la forme précédente :

$$\text{Log } f(t) = \text{Log } \lambda - \lambda t$$

Puis une expression équivalente de la distribution des intervalles interspikes (supposés indépendants et identiquement distribués selon la loi d'une variable aléatoire I), découle de la discrétisation de t, dans le cas sans période réfractaire :

$$t = n \Delta t \text{ avec } \Delta t = 1/\text{FS}$$

$$P(I = n \Delta t) = \lambda(1 - \lambda)^n$$

$$\text{Log } \lambda(1 - \lambda)^n = \text{Log } \lambda + n \text{Log } (1 - \lambda) \approx \text{Log } \lambda - n \lambda$$

$$\text{car } \text{Log } (1 - \lambda) \approx -\lambda, \text{ si } \lambda \text{ petit}$$

De même, les deux définitions avec période réfractaire sont aussi équivalentes. Lorsqu'il y a une période réfractaire de durée ref, la probabilité d'observer un délai de n bin est donnée par :

$$\text{ref} = n_{\text{ref}} \Delta t$$

$$P(I \leq \text{ref}) = 0$$

$$P(I = n \Delta t) = \lambda(1 - \lambda)^{(n - n_{\text{ref}})}, \text{ lorsque } I > \text{ref}$$

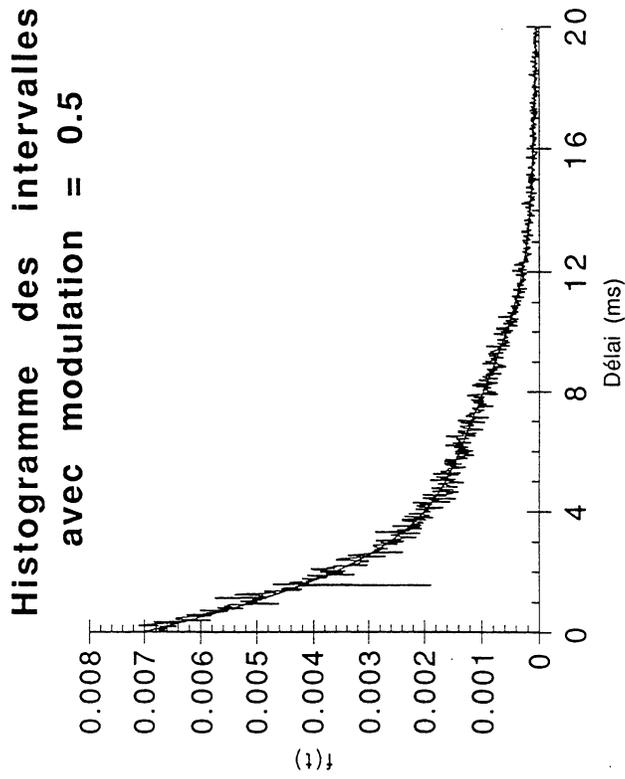
Les signaux transmis dans le nerf auditif sont généralement non-stationnaires. Les principes valables pour un flux stationnaire continuent à s'appliquer dans ce cas. Le codage des potentiels d'action suit le même principe, par tirage au sort en chaque instant suivant un signal d'entrée variable entre 0 et 1. Par contre, la génération d'un train de potentiels d'action à partir de l'histogramme des intervalles nécessite un tirage spécial pour le premier spike (Hervé et coll., 1990). Le calcul de la distribution des intervalles interspikes est fondé sur une moyenne du signal depuis l'instant de survenue du premier spike en t_0 :

$$a = \int_{t_0}^{t_0+t} \lambda(\theta) d\theta$$

$$P(I \geq t) = e^{-a} = e^{-\int_{t_0}^{t_0+t} \lambda(\theta) d\theta}$$

Figure 1.1

1.1a



1.1b

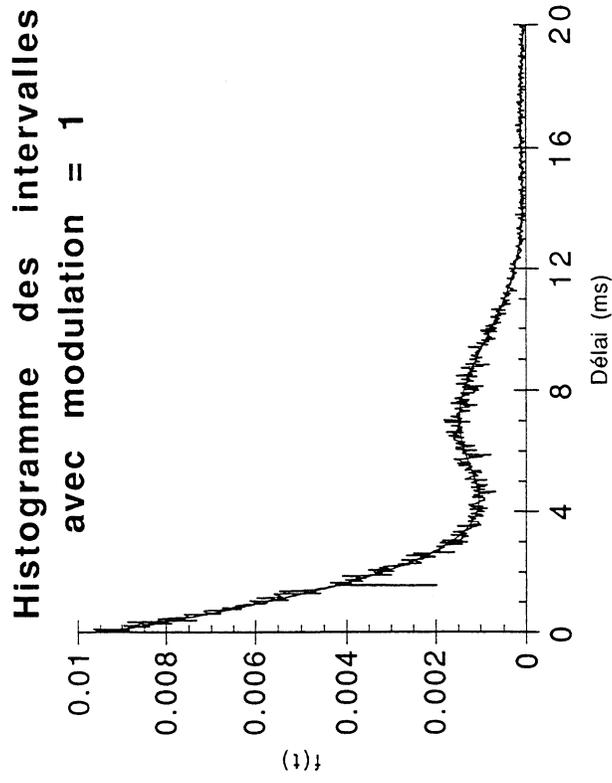


Figure 1.1 : Histogramme des intervalles (HIS) générés à partir d'un flux Poissonien non-stationnaire sans période réfractaire. En chaque intervalle élémentaire de 0.025 ms, on tire au hasard la présence d'un spike sans tenir compte des tirages précédents. La simulation comprend $10e+7$ itérations. La fréquence de modulation est de 100 Hz et l'amplitude moyenne de 250 sp/s. Fig 1.1.a : modulation = 0.5; 1.1b : modulation = 1. L'histogramme est construit à partir des délais de cette simulation jusqu'à 20 ms. La courbe continue est calculée en intégrant numériquement l'expression donnée dans le texte à partir de la probabilité de décharge elle-même. Le pic de modulation est absent en 1.1a et peu prononcé en 1.1b. Les histogrammes d'ordre 1 sont de mauvais descripteurs du codage temporel, et le décodage lui-même ne peut pas se faire à partir d'une évaluation de ces intervalles simples.

La fonction de répartition dépend donc de cet instant t_0 , et on calcule sa dérivée, qui donne la densité de probabilité des intervalles :

$$F(t_0, t) = 1 - e^{-\int_{t_0}^{t_0+t} \lambda(\theta) d\theta}$$

$$f(t_0, t) = \lambda(t_0 + t) e^{-\int_{t_0}^{t_0+t} \lambda(\theta) d\theta} \quad (t > 0)$$

Cette distribution est intégrable analytiquement dans le cas d'un signal non stationnaire périodique. On fait la moyenne pondérée par l'intensité en t_0 de toutes les distributions obtenues en prenant comme t_0 les instants de la période T de modulation :

$$N_T = \int_0^T \lambda(\theta) d\theta$$

$$f_\phi(t) = \frac{1}{N_T} \int_0^T \lambda(\theta) f(\theta, t) d\theta$$

$$f_\phi(t) = \frac{1}{N_T} \int_0^T \lambda(\theta) \lambda(\theta + t) e^{-\int_\theta^{\theta+t} \lambda(\theta') d\theta'} d\theta$$

Dans le cas d'un signal modulé, l'expression de la densité de probabilité de l'HIS est calculable analytiquement de la façon suivante :

$$\lambda(t) = \gamma (1 + \mu \sin \omega t) \quad \text{avec} \quad 0 \leq \mu \leq 1$$

$$f(t_0, t) = \gamma (1 + \mu \sin \omega (t_0 + t)) e^{-\gamma t - \frac{\gamma \mu}{\omega} (\cos \omega t_0 - \cos \omega (t_0 + t))}$$

$$N_T = \int_0^T \gamma (1 + \mu \sin \omega \theta) d\theta = \gamma T = \frac{2 \pi \gamma}{\omega}$$

$$f_\phi(t) = \frac{\gamma \omega}{2 \pi} \int_0^{2 \pi / \omega} (1 + \mu \sin \omega \theta) (1 + \mu \sin \omega (\theta + t)) e^{-\gamma t - \frac{\gamma \mu}{\omega} (\cos \omega \theta - \cos \omega (\theta + t))} d\theta$$

Les distributions obtenues avec des simulations stochastiques, ou à partir de ces expressions intégrables numériquement sont proches de celles observées expérimentalement dans le nerf auditif. L'enveloppe de l'HIS est globalement exponentielle, avec une périodicité qui dépend directement de la fréquence d'entraînement [Fig 1.1]. La périodicité apparaît peu dans l'histogramme des intervalles du premier ordre

Figure 1.2

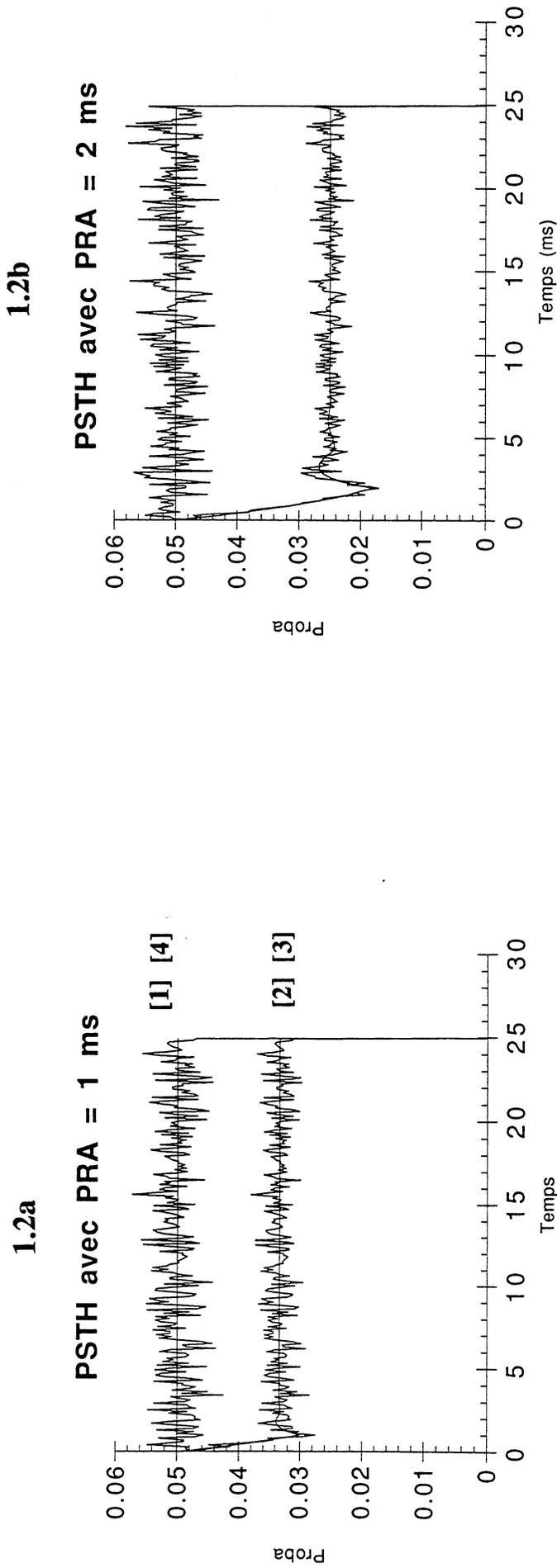
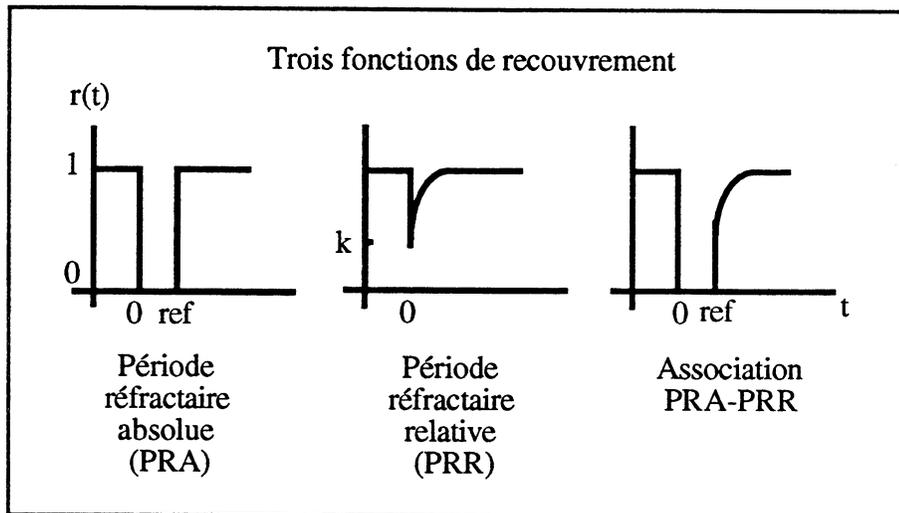


Figure 1.2 : Post-stimulus time histogram (PSTH) généré à partir de 10e+4 passages d'un échelon de probabilité 0.05 avec une fréquence d'échantillonnage de 10 KHz soit 500 sp/s. La variabilité de la réponse reste non négligeable, alors qu'on est proche du flux maximum transférable dans le nerf auditif à un moment donné. La période réfractaire absolue physiologique est de l'ordre de 1ms. Les 4 tracés représentent 1) le signal échelon continu [1] 2) le tirage avec période réfractaire absolue [2] (1.2a : 1ms; 1.2b : 2 ms) 3) l'intégration numérique de la probabilité de décharge avec période réfractaire [3] 4) la réversion de l'effet de la période réfractaire à partir des réalisations 2) [4]. La variance du signal restauré est supérieure à celle du signal source. Le pic initial, temporellement très précis, est probablement à l'origine de la composante rapide de l'adaptation nerveuse, qui est extraite préférentiellement par les cellules du noyau cochléaire.

d'un signal modulé, dès que l'intensité est suffisante pour que plusieurs spikes surviennent durant une même période, et au cours des deux phases du cycle. Par contre, l'autocorrélogramme, qui est un histogramme d'intervalles d'ordre supérieur, préserve mieux la périodicité du signal source.

3 - La modélisation de la période réfractaire

Nous établissons une comparaison entre le modèle stochastique binaire, qui reproduit bien la situation physiologique et un modèle probabiliste qui reste le plus fidèle possible. Les trains de potentiels d'un modèle stochastique binaire sont supposés être une instantiation à un moment donné d'une probabilité de décharge virtuelle, mais continue. Nous montrerons que les modèles probabilistes ont aussi la capacité de tenir compte de paramètres de codage comme la période réfractaire, qui ne sont habituellement pris en compte que dans les systèmes différentiels ou les systèmes stochastiques binaires. Dans un modèle stochastique binaire, la période réfractaire absolue est représentée par une probabilité de décharge nulle durant le délai ref qui suit l'émission d'un potentiel d'action, et par une probabilité de décharge ponctuelle stationnaire ou variable partout ailleurs. La période réfractaire relative est un délai pendant lequel la probabilité de décharge n'est pas nulle et tend vers une valeur imposée par le signal d'entrée.



Les trois fonctions de recouvrement, avec période réfractaire absolue seule, avec réfractorité relative seule, avec une combinaison des deux sont :

$$1) r(t) = \begin{cases} 1 & t \leq 0 \\ 0 & 0 < t \leq \text{ref} \\ 1 & t > \text{ref} \end{cases}$$

$$2) r(t) = \begin{cases} 1 & t \leq 0 \\ (1 - k e^{-t/\tau}) & t > 0 \end{cases}$$

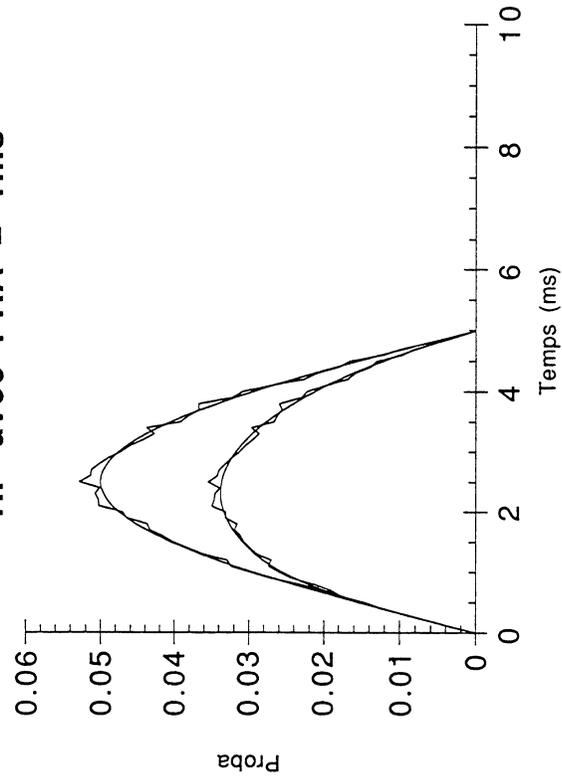
$$3) r(t) = \begin{cases} 1 & t \leq 0 \\ 0 & 0 < t \leq \text{ref} \\ (1 - k e^{-(t - \text{ref})/\tau}) & t > \text{ref} \end{cases}$$

Dans ces deux derniers cas, la probabilité de décharge pendant la période réfractaire relative dépend aussi du paramètre k qui détermine la profondeur de la réfractorité, et d'une constante de relaxation τ . Dans les deux premières situations, périodes réfractaires absolue ou relative simples, le taux de décharge en sortie est évalué à partir du produit du

Figure 1.3

1.3a

HP avec PRA = 1ms



1.3b

HP avec PRA = 2 ms

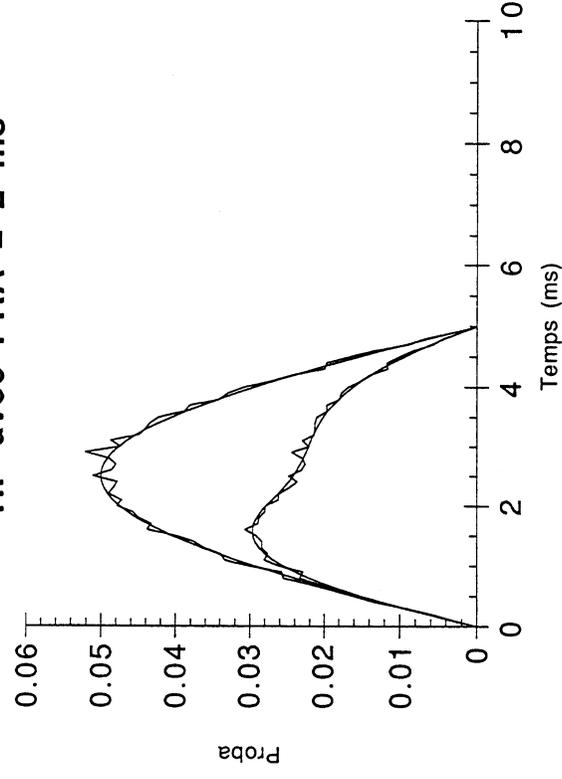


Figure 1.3 : Histogramme des périodes (HP) à 10 KHz et $5.10e+6$ itérations. L'amplitude de la sinusoïde est de 500 sp/s. Un signal sinusoïdal à 100 Hz est rectifié simple alternance et forme le support des tirages aléatoire. La période de 10 ms est en abscisse. Les spikes sont accumulés dans les 100 classes de l'histogramme. Les 4 courbes sont celles définies fig. 1.2. Une période réfractaire absolue de 1 ms est peu déformante dans les basses fréquences pour une forte intensité qui reste physiologique. La déformation augmente pour des fréquences plus grandes.

taux d'entrée (l'intensité du processus de Poisson) par la probabilité de ne pas être en période réfractaire à ce moment. Celle-ci est donnée par la probabilité de décharge en sortie elle-même convoluée par le complémentaire à 1 de la fonction de recouvrement (avec une restriction sur les valeurs de k et τ en fonction de l'intensité) :

$$P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{-\infty}^t P(\alpha) (1 - r(t - \alpha)) d\alpha \right)$$

Dans le cas de la réfractorité absolue, cette convolution est substituable par une intégrale simple de la probabilité de décharge durant le délai ref précédent. En chaque instant, la probabilité d'avoir une impulsion en sortie est donnée par :

$$P(\text{Impulsion en sortie}) = P(\text{Impulsion en entrée}) \cdot \overline{P(\text{Période réfractaire})}$$

En réduisant la fonction de recouvrement, la relation entre les taux de décharge en entrée et en sortie est donnée par :

$$P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t - \text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha \right) = \lambda(t) Q(t)$$

Plus précisément, le temps est exprimable en unités *avec* (en secondes) ou *sans* dimension (les intervalles). Dans ce dernier cas, $P(t)$ est toujours comprise entre 0 et 1. Sinon, $P(t)$ est une intensité de décharge, et la probabilité en tout t est donnée par le produit $P(t) dt$. En pratique, et avec toutes les précautions qui s'imposent, ces deux formulations sont équivalentes puisque :

$$P(t) dt = \lambda(t) dt \left(1 - \int_{t - \text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha \right), \text{ avec } P(t), \lambda(t) \text{ en sp/s et } t, \text{ ref en s}$$

$$\text{équivalent à } P(t) = \lambda(t) \left(1 - \sum_{i=1}^{\text{nref}} P(t - i) \right), \text{ avec } P(t), \lambda(t) \in [0,1] \text{ et } \text{ref} = \text{nref } \Delta t$$

La nouveauté des modèles découlant de ce calcul vient de la prise en compte de la période réfractaire. Celle-ci donne à chaque élément, fibre ou cellule nerveuse, une mémoire de délai ref. Nous définissons la probabilité d'avoir un spike en sortie à partir du produit de deux probabilités indépendantes : la probabilité de survenue d'une impulsion dans l'entrée et la probabilité de ne pas être en période réfractaire. Cette dernière valeur est l'excitabilité $Q(t)$ de l'élément neuronal.

Toutes les probabilités ponctuelles de décharge durant le délai ref précédent sont sommables puisque l'élément ne peut émettre qu'une seule fois durant cette période :

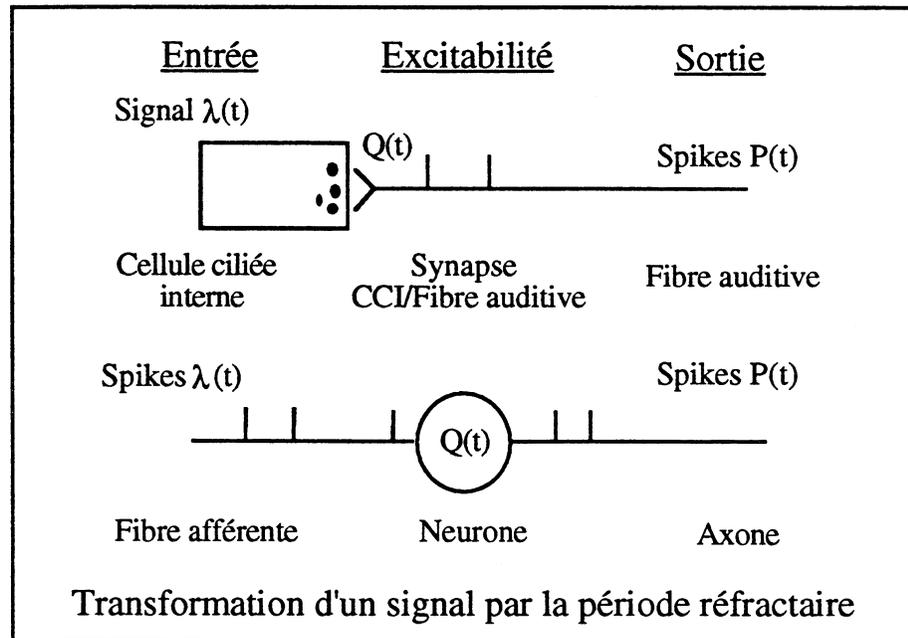
$$\text{ref} = \text{nref } \Delta t$$

$$P(\text{Période réfractaire}) = \sum_{i=1}^{\text{nref}} P(\text{Impulsion en } t - i) = \sum_{i=1}^{\text{nref}} P(t - i)$$

Ce modèle donne la probabilité de décharge $P(t)$ d'un flux Poissonien ponctuel avec postaction à partir d'une probabilité d'entrée quelconque (comprise entre 0 et 1). On peut vérifier que $P(t)$ est toujours comprise entre 0 et 1 si l'entrée est comprise entre 0 et 1 quelque soit la durée de la période réfractaire. On obtient ainsi directement l'expression

exacte qui relie le modèle stochastique binaire et son équivalent probabiliste [Fig. 1.2 et 1.3].

Avec la période réfractaire relative, une hypothèse supplémentaire est requise pour rendre comparables le modèle stochastique binaire et la convolution. Dans le modèle stochastique, une valeur est conservée en mémoire. Physiologiquement, c'est le potentiel de membrane de la fibre qui est abaissé d'une valeur k lorsqu'un spike est émis. La décision d'émettre un nouveau spike dépend à la fois de l'entrée et d'un tirage au hasard à partir de cette valeur de potentiel. Cette valeur suit un décours temporel exponentiel qui tend vers 1. On rapproche les modèles probabiliste et stochastique seulement si cette valeur de potentiel varie entre 0 et 1, et si le produit de la fréquence d'entrée par le potentiel est une probabilité. Seulement dans ce cas, la convolution de la probabilité de sortie par le complémentaire de la fonction de recouvrement est une moyenne des potentiels de membrane stochastiques.



Par contre, ces deux valeurs ne sont pas égales si le potentiel peut adopter des valeurs négatives. En pratique, il est impossible d'observer cela avec un flux d'entrée Poissonien comme entrée. Une approximation très satisfaisante est construite en ajustant la profondeur de la réfractorité en fonction de la cadence d'entrée et de la constante de temps de façon à ce que la probabilité d'obtenir un potentiel de membrane stochastique négatif devienne négligeable. Cette condition est assez facilement remplie en pratique, même pour des cadences élevées et $k \approx 0.5$, avec τ de l'ordre de la ms. La survenue d'un événement lorsque le potentiel tend vers zéro dépend du produit de la probabilité de décharge d'entrée et de cette faible valeur [Fig. 1.4 et 1.5].

$$P(t) = \lambda(t) (1 - k \int_{-\infty}^t P(\alpha) e^{-(t-\alpha)/\tau} d\alpha)$$

La relation potentiel de membrane/probabilité dépend d'une mémorisation des états précédents, et de l'additivité des potentiels donnée par le décours exponentiel de cette valeur. Soit la survenue d'un premier spike en entrée en $t=0$, alors que le potentiel membranaire est égal à 1, et $k=1$. Si x est le potentiel de membrane lorsque survient un second spike en t_1 , la valeur du potentiel de membrane en $t_2 > t_1$ est donnée par y :

$$\left\{ \begin{array}{l} x = 1 - e^{-t_1/\tau} \\ y = 1 - (1+x) e^{- (t_2-t_1)/\tau} \end{array} \right\}$$

On vérifie que les variations de potentiel causées par le premier et le second spike sont bien additives :

$$y = 1 - (e^{- (t_2-t_1)/\tau} + e^{- t_1/\tau} e^{- (t_2-t_1)/\tau})$$

$$y = 1 - (e^{- (t_2-t_1)/\tau} + e^{- t_2/\tau})$$

2^{ème} spike 1^{er} spike

L'association de la période réfractaire absolue avec une période réfractaire relative rend la comparaison entre modèle stochastique binaire et modèle probabiliste plus délicate [Fig. 1.6]. Le développement de la convolution par la fonction de recouvrement donne :

$$P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t-\text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha - \int_{-\infty}^{t-\text{ref}} P(\alpha) k e^{- (t - \text{ref} - \alpha)/\tau} d\alpha \right)$$

$$P(t) = \lambda(t) (1 - A - B)$$

Nous n'avons pas trouvé de forme stochastique équivalente simple à cette expression additive. Il faut passer par un processus à deux variables, l'une décrivant la période réfractaire absolue et l'autre le potentiel de membrane de la période réfractaire relative. Ces deux processus doivent être indépendants afin de sauvegarder la mémoire de la période réfractaire relative. Celle-ci ne doit pas être affectée par l'entrée en période réfractaire absolue pour que la convolution reste valide. La valeur de k est adaptée en fonction de l'intensité, de τ , mais aussi de ref, puisque la relaxation du processus associé à la période réfractaire relative continue pendant la période réfractaire absolue. Or, l'usage de deux "processus indépendants" n'est pas exactement associé à cette expression, mais plutôt à une formule multiplicative :

$$P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t-\text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha \right) \left(1 - \int_{-\infty}^{t-\text{ref}} P(\alpha) k e^{- (t - \text{ref} - \alpha)/\tau} d\alpha \right)$$

$$P(t) = \lambda(t) (1 - A) (1 - B)$$

La différence entre ces deux formes est égale au produit AB des intégrales car :

$$(1 - A) (1 - B) = 1 - A - B + AB$$

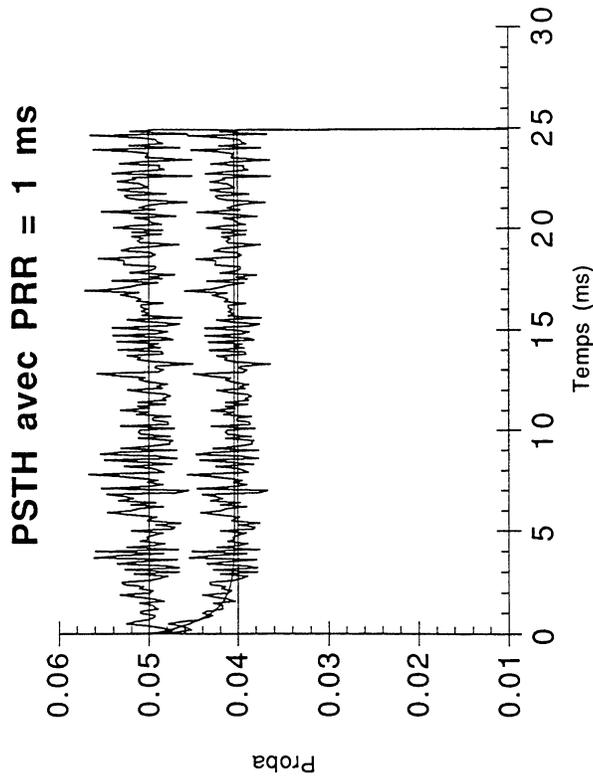
Au total, la modélisation probabiliste des périodes réfractaires absolue et relative prises isolément ne pose pas de problème et elle respecte la formule de convolution par une fonction de recouvrement. Leur association dépend de la rémanence de la période réfractaire relative pendant la période réfractaire absolue. Ceci nous conduit à décrire ce processus par deux "processus indépendants". Physiologiquement, cette indépendance présuppose que la fermeture des canaux potassium déjà ouverts n'est pas affectée par la génération d'un nouvel événement.

4 - La période réfractaire est un AGC

La dynamique des fibres auditives s'étend sur quelques dizaines de dB (environ 40 dB) avec une forme sigmoïde en intensité. Il existe dans le nerf auditif deux populations de fibres distinctes anatomiquement et fonctionnellement qui transmettent linéairement par relai jusqu'à 80 ou 90 dB. Dans tous les cas, la cadence de décharge dans une fibre ne

Figure 1.4

1.4a



1.4b

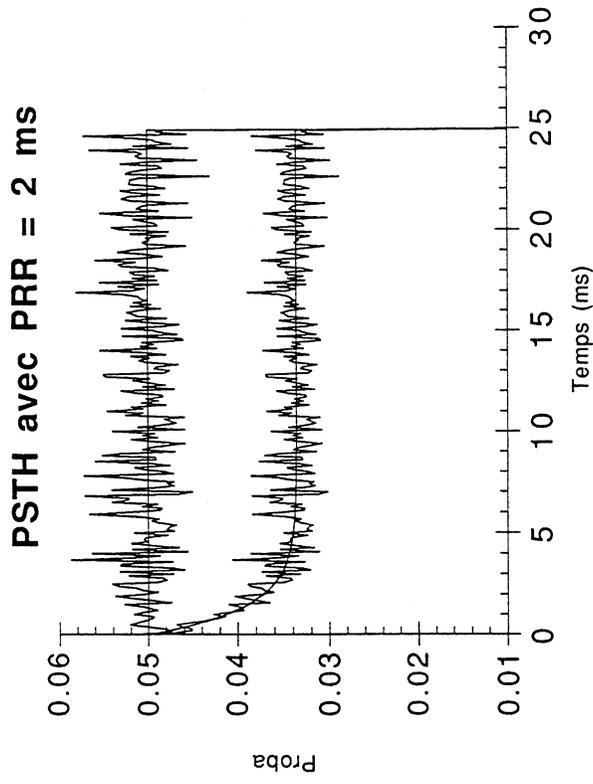


Figure 1.4 : Post-stimulus time histogram (PSTH) généré à partir de 10^4 passages d'un échelon de probabilité 0.05 avec une fréquence d'échantillonnage de 10 KHz, soit 500 sp/s. La période réfractaire relative du modèle stochastique binaire est basée sur une variable de recouvrement qui est décrémenée de $k=0.5$, lorsqu'un spike est généré et qui tend vers 1 spontanément avec une constante de temps de 1 ms (fig. 1.4a) ou 2 ms (fig. 1.4b). Cette variable est très rarement inférieure à 0 pour des cadences qui sont supérieures à celles observées dans le nerf auditif (la probabilité de tirage et de franchissement de cette limite est d'autant plus faible que la variable de recouvrement tend vers 0). Le produit de cette valeur avec le signal d'entrée donne la probabilité de générer un spike à un moment donné. La sortie de ce modèle est décrite par la fonction continue donnée dans le texte. L'approximation du plateau de décharge est biaisée avec une petite constante de temps (1.4a), à cause d'une faible erreur d'intégration qui décroît avec une fréquence d'échantillonnage plus forte. Elle est exacte en 1.4b (non dessiné). Les 4 courbes sont celles définies fig. 1.2.

dépasse pas 200 spikes par seconde en moyenne. Divers modèles ont été proposés pour exprimer la compression de dynamique réalisée dans le nerf auditif. La solution la plus triviale consiste à comprimer directement le signal avec une fonction logarithmique ou sigmoïde. Un schéma plus subtil est implicitement mis en oeuvre dans les modèles à réservoirs comme celui de Schroeder et Hall (1974). Ces modèles font partie de l'étage de transduction, et représentent l'adaptation nerveuse : l'intensité de la partie initiale de la réponse est renforcée. Dans le même temps, il faut éviter des déformations trop importantes du signal.

La compression directe respecte mal ces conditions et une auto-limitation de l'intensité fondée sur un feedback négatif est souvent mise en oeuvre. Le gain dépend alors de la réponse elle-même (voir par exemple Slaney et Lyon, 1990). Ces modèles sont rassemblés sous la désignation d'AGC (Automatic Gain Control). Or, il n'y a pas de réseau nerveux dans la cochlée (Pattuzi et Robertson, 1988), et ces modèles n'ont pas reçu de justification physiologique à partir d'une interaction entre cellules ciliées. L'auto-limitation est localisée, soit en amont dans les cellules ciliées, soit en aval dans les fibres. La dizaine de fibres afférentes qui connectent une cellule ciliée interne semble émettre des impulsions indépendantes. Ce fait n'est pas totalement établi expérimentalement. Dans ce cas, l'auto-limitation est localisée dans les fibres. La modélisation de la période réfractaire conduit à un modèle de type AGC, puisque le taux de décharge à un moment donné dépend de l'activité durant les instants précédents. Cette opération est localisable en aval d'un modèle d'adaptation à réservoir. Elle présente aussi la propriété remarquable d'affaiblir l'intensité du signal en moyenne, sans comprimer le taux de décharge initial. Avec une intensité d'entrée constante, le taux de décharge de sortie moyen d'un modèle à période réfractaire absolue est donné pour tout délai ref par :

$$P_{equ} = \lambda \left(1 - \int_{t-ref}^t P_{equ} d\alpha \right)$$

$$P_{equ} = \lambda (1 - ref P_{equ})$$

$$P_{equ} = \frac{\lambda}{1 + \lambda ref}$$

Cette fonction a une propriété compressive qui dépend de la durée de la période réfractaire [Fig. 1.2]. Avec un taux de décharge en entrée maximal égal à la fréquence d'échantillonnage FS, on vérifie que la fréquence en sortie ne peut pas dépasser :

$$P_{max} = \frac{FS}{1 + FS ref}$$

Par exemple, si la fréquence d'échantillonnage FS est de 10 KHz et que la période réfractaire absolue est de 4.9 ms (la durée de l'intervalle élémentaire étant de 0.1 ms), nous avons:

$$P_{max} = \frac{10^4}{1 + 49} = 200 \text{ sp/s}$$

La probabilité ponctuelle de décharge maximale suit la même relation, pour des raisons déjà énoncées, avec une entrée égale à 1 :

$$ref = nref \Delta t = nref/FS$$

$$P_{max} = \frac{1}{1 + nref} = \frac{1}{1 + 49} = 0.02$$

Figure 1.5

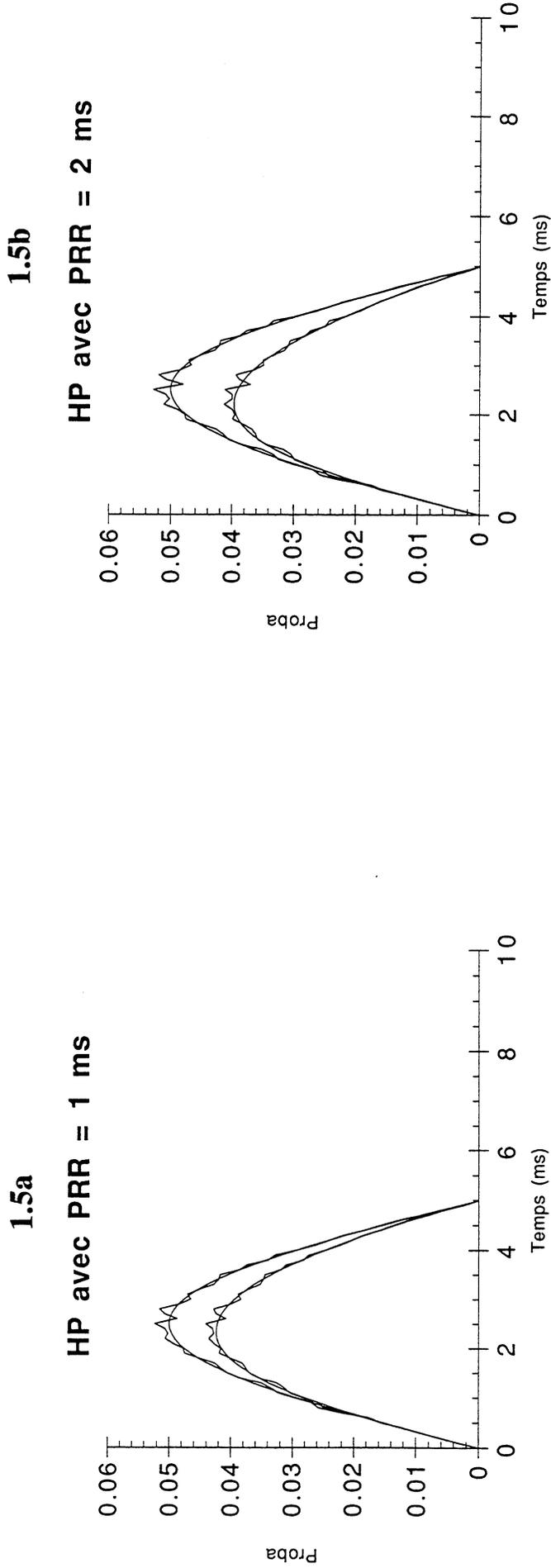


Figure 1.5 : Histogramme des périodes (HP) à 10 KHz et $5.10e+6$ itérations. Le signal de base est une sinusoïde rectifiée de fréquence 100 Hz, dont la période est de 10 ms. L'amplitude de la sinusoïde est de 500 sp/s, avec une probabilité ponctuelle de 0.05 à cette FS. Les 4 courbes sont celles définies fig. 1.2 et fig. 1.3. Les périodes réfractaires relatives sont celles de la fig. 1.4, 1 ms (fig. 1.5a) ou 2 ms (fig. 1.5b), avec $k = 0.5$. Les périodes réfractaires absolues équivalentes à l'équilibre seraient de 0.5 ou 1 ms. On remarque que les signaux résultants des fig. 1.3a (PRA de 1 ms) et 1.5b (PRR de 2 ms) n'ont pas la même forme. L'affaiblissement de l'amplitude de réponse est moins grand que prévu avec PRR = 2ms.

Si on passe d'une amplitude d'entrée λ_1 à une amplitude d'entrée λ_2 , l'amplitude de décharge initiale au moment de ce changement est égale à :

$$P_2 = \lambda_2 (1 - \text{ref } P_1)$$

$$P_2 = \lambda_2 \left(1 - \frac{\text{ref } \lambda_1}{1 + \lambda_1 \text{ ref}} \right) = \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 \text{ ref}}$$

On vérifie ainsi que l'effet compressif ne concerne pas la partie initiale du signal dans le cas où le taux de décharge est initialement nul :

$$P_2 = \lambda_2$$

Avec un saut positif d'intensité survenant au cours de l'état d'équilibre atteint avec λ_1 , le taux de sortie initial est linéairement dépendant du taux d'entrée λ_2 :

$$\lambda_2 > \lambda_1$$

$$\frac{\lambda_2}{1 + \lambda_1 \text{ ref}} > \frac{\lambda_2}{1 + \lambda_2 \text{ ref}}$$

Dans le cas non-stationnaire, l'intensité de sortie est bornée en fonction des limites de l'intensité d'entrée, posées à priori :

Proposition 1 : Le taux de sortie et l'excitabilité $Q(t)$ restent à tout moment positifs :

$$Q(t) \geq Q_{\min} \geq 1 - \text{ref } P_{\max}, \forall t$$

$$\text{d'où } Q(t) \geq 1 - \frac{\text{ref FS}}{1 + \text{ref FS}} > 0 \text{ et } \lambda(t) \geq 0 \Rightarrow P(t) \geq 0, \forall t$$

Proposition 2 : L'excitabilité $Q(t)$ reste inférieure à 1 :

$$P(t) \geq 0 \Rightarrow Q(t) \leq 1, \forall t$$

Proposition 3 : Le taux de sortie reste à tout moment inférieur au taux d'entrée maximum :

$$\lambda(t) \leq \lambda_{\max}, \forall t$$

$$P(t) \leq Q(t) \lambda_{\max} \text{ et } Q(t) \leq Q_{\max} \leq 1 \Rightarrow P(t) \leq \lambda_{\max}, \forall t$$

Proposition 4 : Il existe parfois une borne inférieure positive du taux de sortie, fonction des bornes de l'entrée et de ref :

$$P(t) \leq \lambda_{\max} \Rightarrow Q(t) \geq 1 - \text{ref } \lambda_{\max}, \forall t$$

$$\text{d'où } Q(t) \geq 1 - \text{ref } \lambda_{\max} \text{ et } \lambda(t) \geq \lambda_{\min} \geq 0 \Rightarrow P(t) \geq \lambda_{\min} (1 - \text{ref } \lambda_{\max}), \forall t$$

Remarquons que $\lambda_{\min} (1 - \text{ref } \lambda_{\max}) < 0$ si $\lambda_{\max} > 1/\text{ref}$

Figure 1.6

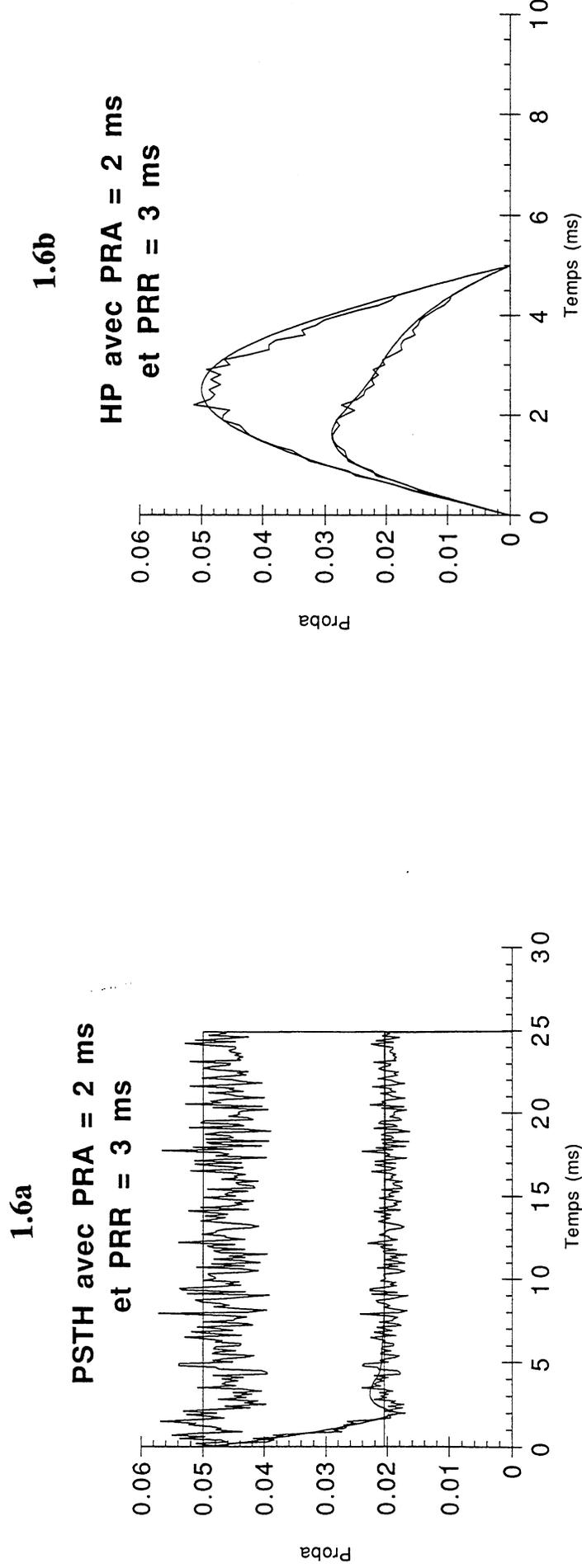


Figure 1.6 : Post-stimulus time histogram (PSTH) (fig. 1.6a) et Histogramme des périodes des périodes (HP) (fig. 1.6b) à 10 KHz et $5.10e+6$ itérations. Les signaux sont ceux des fig. 1.2 et 1.3. Les 4 courbes sont celles définies fig. 1.2 et fig. 1.3. On associe les périodes réfractaires absolue et relative par deux processus indépendants. Dans le modèle stochastique, l'élément rentre en période réfractaire absolue pour une durée de 2 ms quand un spike est émis. Pendant ce temps, la variable de recouvrement tend vers 1 spontanément avec une constante de temps de 3 ms. A la sortie de la PRA, cette variable de recouvrement est décrochée de $k = 0.5$. Le tirage d'un nouveau spike est déterminé par cette variable comme en fig. 1.4. L'approximation continue est donnée par la forme multiplicative décrite dans le texte. L'approximation du plateau de décharge est biaisée sur le PSTH, ainsi que la restauration du signal (fig. 1.6a), mais l'approximation du signal modulé reste satisfaisante (fig. 1.6b).

Un effet d'adaptation est aussi obtenu avec la période réfractaire relative [Fig. 1.4]. On déduit le taux de décharge d'équilibre en fonction de la constante de temps :

$$P_{\text{equ}} = \lambda (1 - k \int_{-\infty}^t P_{\text{equ}} e^{- (t - \alpha)/\tau} d\alpha)$$

$$\int_{-\infty}^t e^{- (t - \alpha)/\tau} d\alpha = \tau$$

$$P_{\text{equ}} = \lambda (1 - k \tau P_{\text{equ}})$$

$$P_{\text{equ}} = \frac{\lambda}{1 + \lambda k \tau}$$

Une période réfractaire absolue de 2 ms a le même effet sur le taux moyen à l'équilibre qu'une période réfractaire relative de même constante de temps (si $k = 1$). La forme de la réponse pendant la période transitoire est différente, lorsque l'intensité est élevée, dans les cas relatif et absolu. La précision du transitoire de la PRA est plus grande [Fig. 1.2 et 1.4]. L'association des deux types de périodes réfractaires par le modèle multiplicatif n'additionne pas les valeurs des paramètres temporels :

$$P_{\text{equ}} = \lambda (1 - \text{ref } P_{\text{equ}}) (1 - \tau P_{\text{equ}}) \neq \lambda (1 - (\tau + \text{ref}) P_{\text{equ}}), \text{ si } k = 1$$

$$- \lambda \tau \text{ref } P_{\text{equ}}^2 + (1 + \lambda (\text{ref} + \tau)) P_{\text{equ}} - \lambda = 0$$

$$\Delta = 1 + 2 \lambda (\tau + \text{ref}) + \lambda^2 (\tau - \text{ref})^2 > 0$$

$$P_{\text{equ}} = \frac{(1 + \lambda (\text{ref} + \tau)) - \sqrt{\Delta}}{2 \lambda \tau \text{ref}}$$

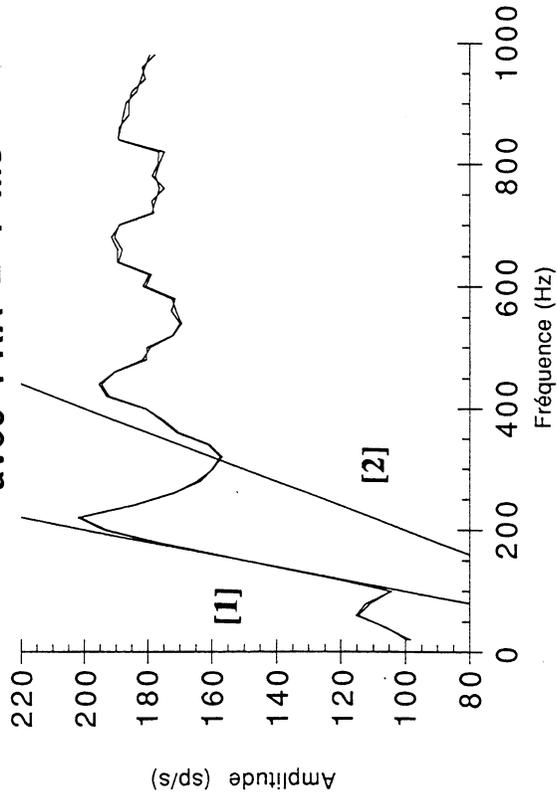
Cette valeur est la seule des deux solutions à être asymptotiquement stable. Dans ce dernier cas, on constate une faible différence entre les simulations stochastiques et cette analyse probabiliste [Fig. 1.6]. Cette différence peut en partie être attribuée à une erreur d'intégration numérique. En pratique, le signal redressé et adapté est convertible par ce mécanisme afin de représenter la réfractorité dans le nerf auditif, mais il faut souligner que la durée de période réfractaire est ici de l'ordre de 1 ms, ou 2 ms si on ajoute la période réfractaire relative. Ce mécanisme à lui seul ne peut donc pas expliquer un taux maximal de décharge de 200 sp/s. Par contre, il rend compte d'une manière originale de l'une des composantes, dite rapide, de l'adaptation nerveuse. Celle-ci est le plus souvent modélisée à partir d'un système d'adaptation à plusieurs réservoirs (Geisler et Schwild, 1982). Nous en déduisons l'existence de deux mécanismes d'adaptation, pré et post-synaptique, placés en série : (1) réservoirs de médiateurs (2) réfractorité. Le premier est localisé dans la cellule ciliée, alors que le second est propre à la fibre nerveuse. Nous verrons au chapitre suivant que la compression de dynamique par période réfractaire est un mécanisme très plausible qui entraîne la saturation de certains neurones à période réfractaire longue.

L'application systématique d'une courbe compressive dans les modèles neuronaux n'est pas toujours clairement justifiée, et elle se trouve mise en défaut, s'il s'agit de renforcer sélectivement la réponse initiale. Autrement dit, la non-linéarité de McCulloch et Pitts n'est pas valable dans le domaine temporel.

Figure 1.7

1.7c

**Sélectivité en fréquence
avec PRA = 4 ms**



1.7d

**Synchronisation
avec PRA = 4 ms**

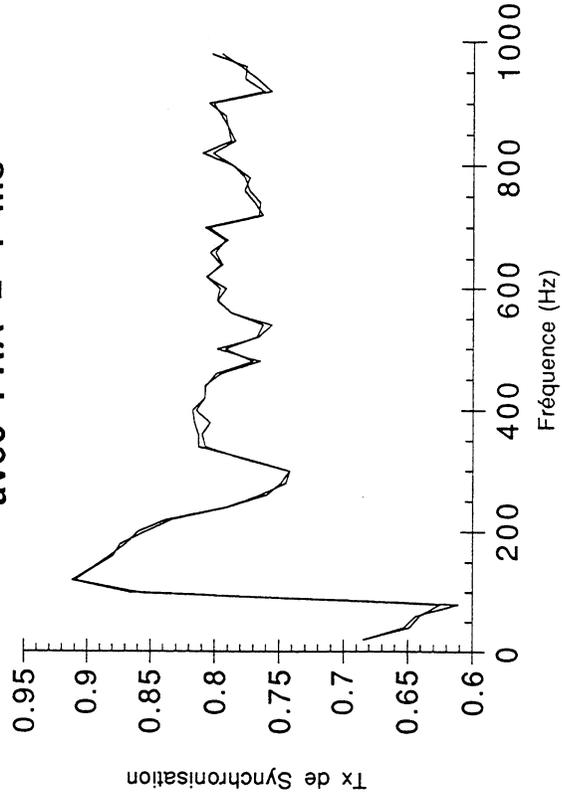
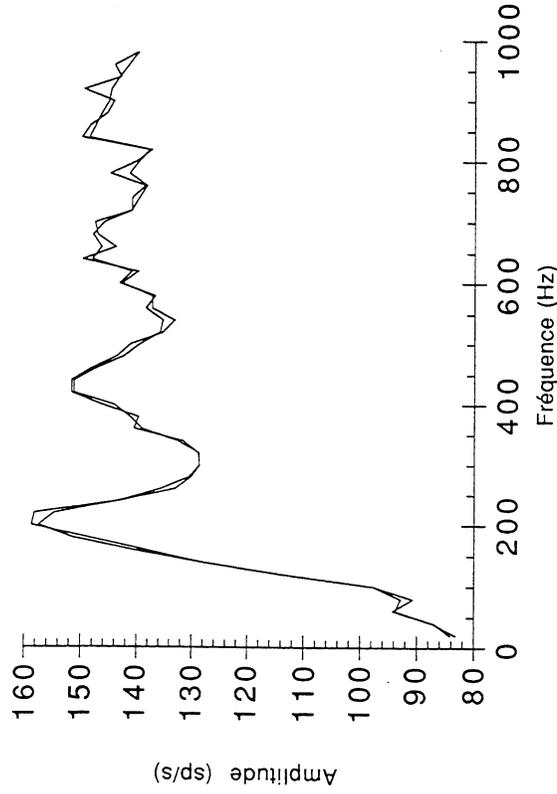


Figure 1.7

1.7a

**Sélectivité en fréquence
avec PRA = 4 ms**



1.7b

**Synchronisation
avec PRA = 4 ms**

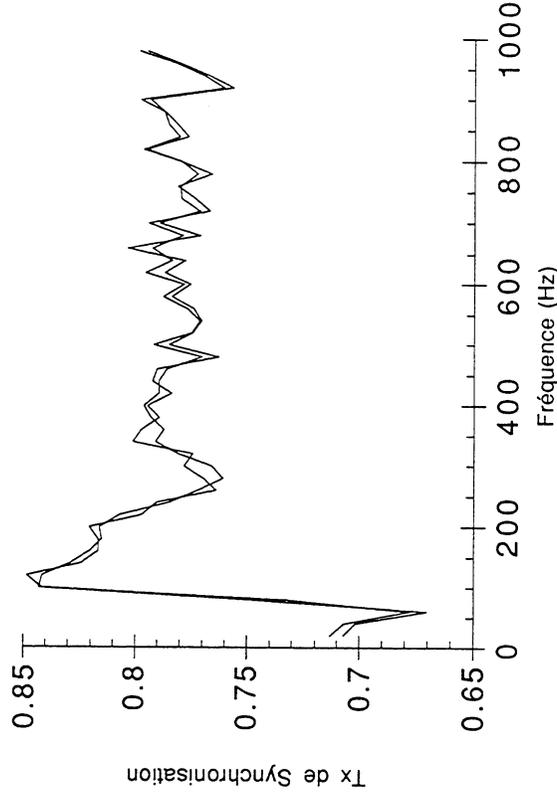


Figure 1.7 : Courbes d'amplitude moyenne (fig. 1.7a, 1.7c) et taux de synchronisation (fig. 1.7b, 1.7d) en fonction de la fréquence du signal d'entrée. On mesure ces deux variables pour 50 points, avec $10e+5$ itérations par point à 10 KHz. Le signal d'entrée est une sinusoïde rectifiée dont l'amplitude est de $a=0.1$ (fig. 1.7a et 1.7b) ou $a=0.2$ (fig. 1.7c et 1.7d). Le taux de synchronisation de l'entrée est donc de $\pi/4$. Ces courbes sont celles du filtrage par période réfractaire absolue. Elles sont valables pour l'effet de la période réfractaire dans le nerf auditif et la réponse de type Chopper. Les conséquences sont plus ténues dans le premier cas. La période réfractaire absolue des modèles stochastiques et continus dure 4 ms. Les approximations par intégration numérique du signal continu sont précises. Le premier pic de sélectivité en fréquence est centré sur 200 Hz, alors que la fréquence de référence est de 250 Hz= $1/4ms$. De même, le pic de taux de synchronisation apparaît à une fréquence encore plus basse. La fréquence de résonance de la réponse est plus faible que sa fréquence de référence. Le phénomène d'entraînement 1:1 et 1:2 est objectivé par le tracé des deux droites $y = x$ [1] et $y = x/2$ [2] (fig. 1.7c). Avec une intensité élevée, l'entraînement répond à 175 sp/s pour une fréquence de 175 Hz. Ces courbes de réponses tendent vers un plateau constant à fréquence élevée. Ce taux de décharge asymptotique est estimé à partir de la fréquence moyenne de réponse $x = a/(\pi + nref a)$ sachant que la fréquence moyenne de l'entrée qui est une partie positive de sinusoïde est a/π . Si $a = 0.1$, $x = 0.0140$ soit 140 sp/s (fig. 1.7a) et si $a = 0.2$, $x = 0.0179$, soit 179 sp/s (fig. 1.7c). L'asymptote horizontale du taux de synchronisation traduit une préservation de cet indice dans les fréquences élevées. Il est de $\pi/4$ pour les deux intensités (fig. 1.7b et 1.7d).

Figure 1.8

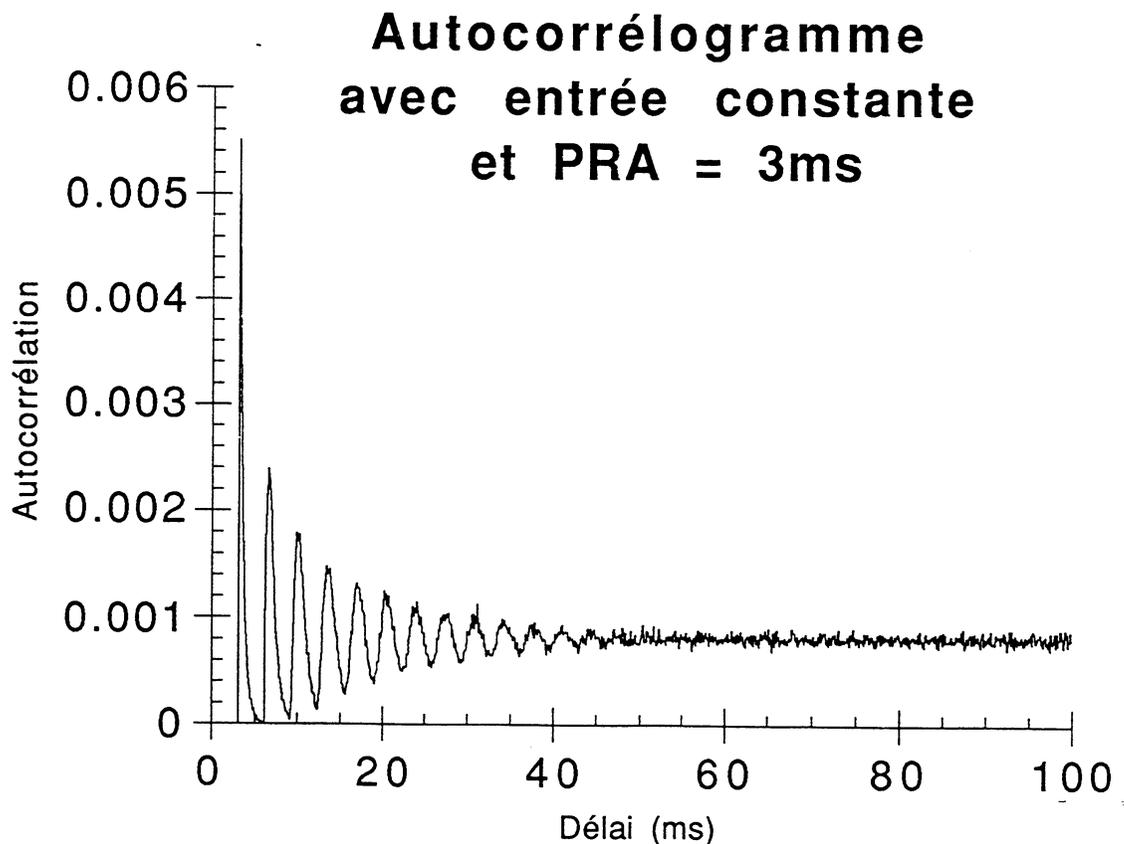


Figure 1.8 : Autocorrélogramme de la réponse d'un modèle stochastique à entrée constante. L'intensité est de $a=0.2$ à 10 KHz (2000 sp/s). La période réfractaire absolue dure 3 ms. On retrouve les réponses oscillantes observées dans le système somesthésique par Ahissar et Vaadia (1990). Le PSTH des réponses stochastiques est amorti au cours du temps, alors que l'autocorrélogramme s'amortit avec le délai. L'autocorrélogramme du signal continu filtré par période réfractaire est plat après le délai d'amortissement de la réponse initiale structurée temporellement en moyenne. Par contre, l'autocorrélogramme stochastique reste périodique : le signal continu représente les moyennes de réponse des éléments, alors que l'autocorrélogramme est significatif de la réponse d'un seul élément, qui reste structurée temporellement et qui garde la même mémoire. L'asymptote horizontale d'un autocorrélogramme d'élément à période réfractaire absolue est estimable à partir du carré de son intensité moyenne de décharge, avec $x = [a/(1 + nref a)]^2$. On retrouve ici $x = [0.2/(1 + 30*0.2)]^2 = 0.00081$.

Celle-ci n'est justifiée que pour exprimer le taux moyen de réponse des neurones et son utilisation dans des réseaux neuronaux qui tentent de reproduire des phénomènes dynamiques physiologiques est à remettre en question. A la suite d'une analyse plus fine des phénomènes de sommation neuronaux, nous verrons, au chapitre 4, qu'elle est avantageusement remplaçable par une courbe de réponse construite à partir de deux mécanismes complémentaires, l'un étant le seuillage et l'autre la saturation par la période réfractaire. Cette fonction aura comme propriété d'être plausible en moyenne, tout en préservant la partie initiale de la réponse.

La périodicité du signal conditionne aussi la fréquence moyenne de décharge d'un élément à période réfractaire. Nous avons tracé la fonction de transfert de la période réfractaire dans le domaine fréquentiel pour une intensité et une PRA données. Nous constatons que les fréquences compatibles avec la durée de la période réfractaire sont à l'origine d'un entraînement linéaire. La PRA est la cause du phénomène d'entraînement *sous-harmonique* des neurones. Celui-ci est classiquement décrit à partir d'un système différentiel HH ou avec des systèmes simplifiés. La courbe de sélectivité dans le domaine fréquentiel est constituée de pics centrés sur les fréquences multiples de la fréquence propre donnée par la période réfractaire [Fig. 1.7]. Nous n'avons pas établi la forme analytique de la fonction de transfert associée à la période réfractaire dans le domaine fréquentiel, mais une très bonne approximation est donnée par l'intégration numérique du signal converti. Remarquons que ces pics ne sont pas exactement multiples de la fréquence $f=1/\text{ref}$. Chacun de ces maxima d'amplitude décroissante est précédé par une branche linéaire qui signe un phénomène d'entraînement 1:1, puis 1:2, etc.. L'entraînabilité de systèmes dynamiques simples a aussi été étudiée dans le système respiratoire (Demongeot et coll., 1987), où on a retrouvé une structuration bien précise de la fréquence de réponse en fonction de l'intensité et de la fréquence d'entraînement, avec l'existence de domaines, appelés langues d'Arnold.

De telles observations ont également été faites dans le système somesthésique où certaines terminaisons nerveuses codent temporellement les vibrations. L'activité est aussi entraînée avec un codage de l'information non seulement en intensité, mais en fréquence (Darian-Smith, 1987). Dans ce même système, des oscillations corticales ont été mises en évidence par Ahissar et Vaadia (1990). Nous remarquons que les autocorrélogrammes construits par ces auteurs pour caractériser la rythmicité sont reproductibles avec le système stochastique à période réfractaire absolue et un flux d'entrée de haute densité [Fig. 1.8]. La génération d'un corrélogramme oscillant est modélisable à partir d'une entrée constante et d'un sommateur unitaire à période réfractaire absolue.

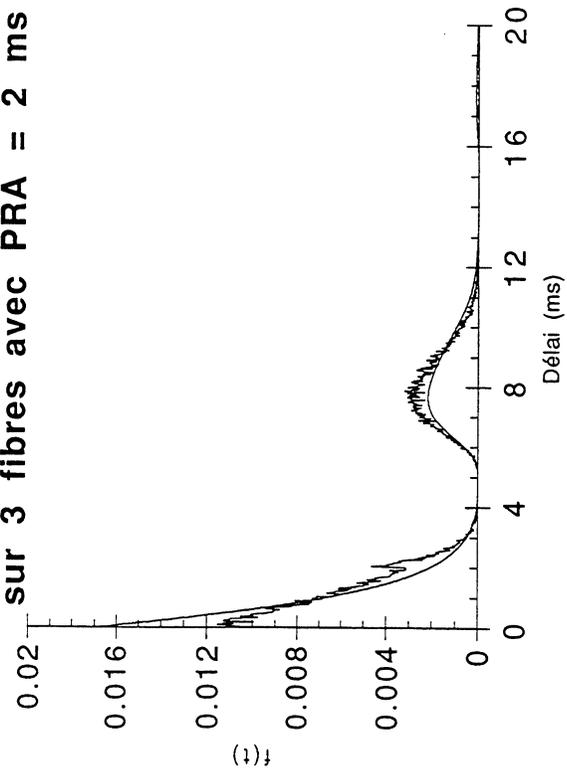
5 - La réversibilité du code auditif

Le mode d'interprétation par les centres des signaux qui ont subi un filtrage par la période réfractaire est une question importante. On peut aussi s'interroger sur le contenu informationnel de ce code. Si la période réfractaire modifie la forme du signal, y a-t-il une dégradation de l'information contenue dans ce signal ? Johnson et Swami (1980) ont abordé cette question par une méthode qui reconstruit la forme du PSTH stochastique de l'entrée à partir du PSTH d'un signal filtré avec la période réfractaire absolue. Ces auteurs supposent que, si le signal d'origine est reconstructible, c'est que l'information transmise aux centres subit juste une compression sans dégradation. Selon ce point de vue, le rôle de la période réfractaire est essentiellement économique. Il s'agit d'un mode de codage qui permet de répartir harmonieusement dans les fibres auditives les signaux cochléaires convertis en trains d'impulsions, jusqu'à ce que celles-ci atteignent leur capacité maximale. Remarquons aussi que la transformation d'un signal sinusoïdal, symétrique dans le temps, par la période réfractaire, produit un signal asymétrique et donne un sens à la flèche du temps, selon l'expression de Prigogine et Stengers (1992). Les signaux transmis par le nerf auditif sont "compactés" et ils peuvent être décompactés suivant une relation inverse. La méthode proposée par ces auteurs pour cette opération inverse est un

Figure 1.9

1.9c

**Histogramme des intervalles
sur 3 fibres avec PRA = 2 ms**



1.9d

**Histogramme des intervalles
sur 6 fibres avec PRA = 2 ms**

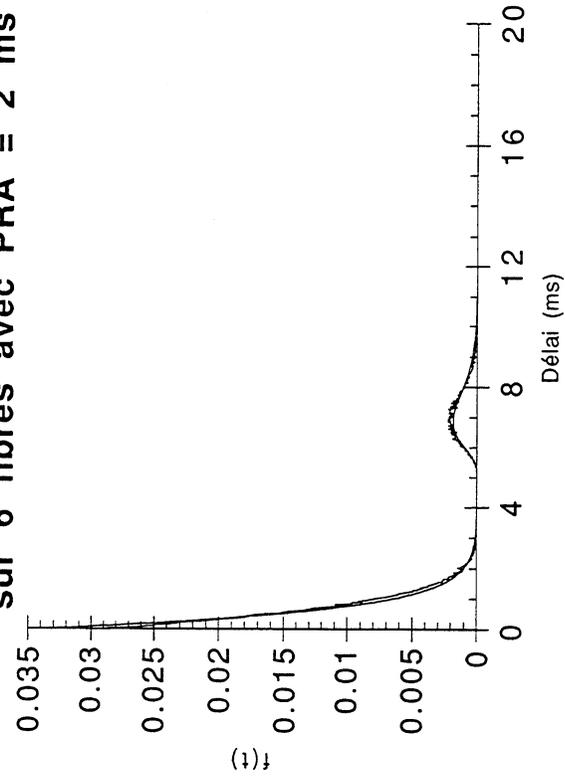


Figure 1.9

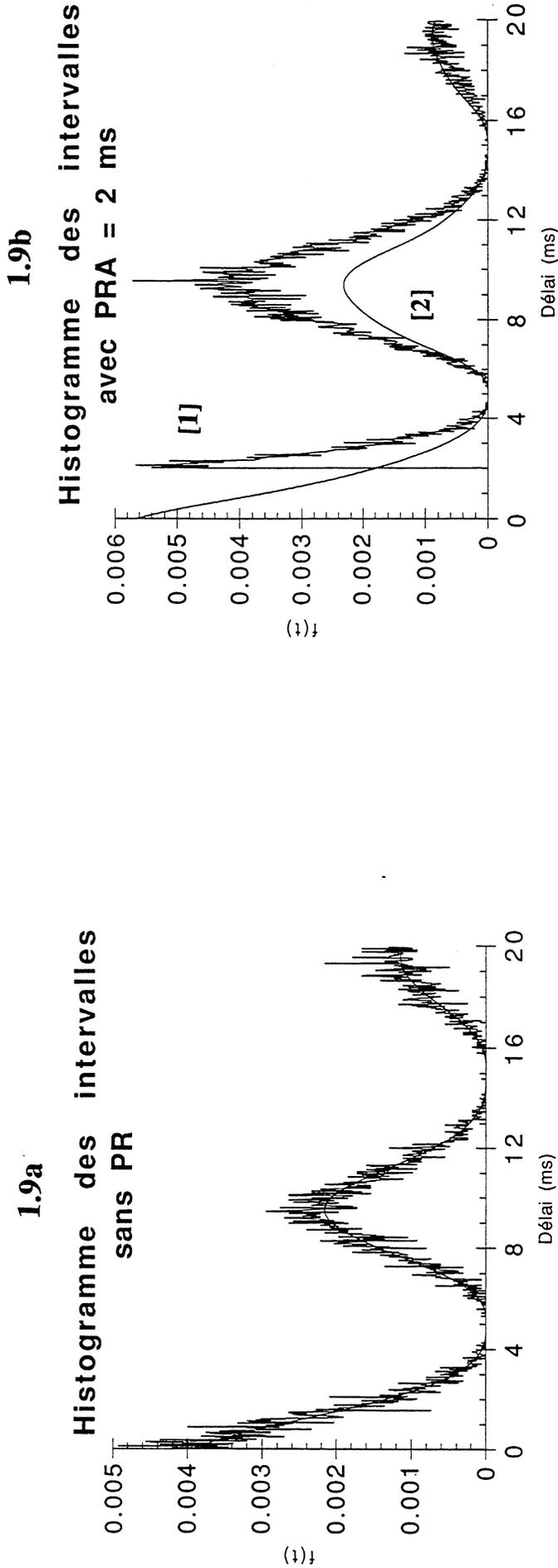


Figure 1.9 : Histogrammes des intervalles (HIS) sans période réfractaire [1] (fig. 1.9a), avec période réfractaire (fig. 1.9b) et sur plusieurs fibres (fig. 1.9c et 1.9d). Chaque simulation comprend $10e+7$ itérations à 40 KHz. Le signal d'entrée est une sinusoïde rectifiée à 100 Hz d'amplitude 200 sp/s. La procédure de construction est décrite fig. 1.1. Le calcul des intervalles a lieu entre les fibres en 1.9c et 1.9d, à chaque fois qu'une impulsion est générée dans l'une d'entre elles. L'approximation continue est donnée par intégration numérique à partir du signal continu [2] (fig. 1.9a) avec période réfractaire de 2 ms (fig. 1.9b) et d'amplitude multipliée par le nombre de fibres (fig. 1.9c et 1.9d). Si le délat de la période réfractaire absolue apparaît pour une fibre isolée avec le signal stochastique, il ne peut être pris en compte par le signal continu filtré (fig. 1.9b). Notons que l'histogramme avec PRA n'est pas simplement décalé par rapport à l'HIS sans PRA (fig. 1.9a et 1.9b). Lorsque le nombre de fibres augmente, l'effet de la période disparaît (fig 1.9b et 1.9c) et la distribution stochastique rejoint l'approximation continue : le mélange des impulsions fait perdre leurs origines et l'existence d'une période réfractaire à partir de flux Poissonniens avec période réfractaire sommés devient indécelable. La sommation de ces flux avec postaction est un flux Poissonnien standard d'utilisation plus aisée. Cette supposition est faite lorsque les flux de plusieurs fibres du nerf auditif sont sommés pour étudier l'intégration neuronale.

procédé itératif. Elle ne s'appuie pas sur le même point de vue probabiliste. Par contre, les expressions récurrentes qui définissent l'intensité de sortie sachant l'intensité d'entrée sont directement inversibles. On calcule l'intensité de l'entrée à partir de l'intensité de sortie en connaissant a priori la durée de la période réfractaire absolue ou relative :

$$1) \lambda(t) = P(t) / \left(1 - \int_{t - \text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha \right)$$

$$2) \lambda(t) = P(t) / \left(1 - k \int_{-\infty}^t P(\alpha) e^{- (t - \alpha)/\tau} d\alpha \right)$$

Cette procédure est applicable sur des signaux convertis par la procédure probabiliste, mais également sur des PSTHs générés à partir du modèle stochastique binaire. Dans ce cas, $P(t)$ est donnée par le PSTH simulé et on retrouve la forme du PSTH de l'entrée. Ces profils sont restaurés avec exactitude en moyenne dans les cas absolu et relatif, et avec une bonne approximation seulement, si on associe les deux types de périodes réfractaires [Fig. 1.2 à 1.6].

Le rôle des centres n'est pas de retrouver la forme des signaux périphériques à partir de signaux compactés transmis dans le nerf auditif, mais on peut remarquer que cette opération est réversible.

Cette possibilité de comprimer les signaux, en les recodant par des impulsions binaires et en limitant le nombre des impulsions par la période réfractaire, aurait une finalité. Il faut supposer que le codage par génération d'impulsions aléatoires et usage de la période réfractaire dans un ensemble de lignes redondantes est plus puissant qu'un échantillonnage classique. Soit un signal d'entrée continu analogique et une centaine de lignes de transmission binaires, dont la fréquence d'échantillonnage est élevée. Supposons dans un premier temps que le but est de transmettre dans des lignes binaires ce signal analogique avec un moindre coût et avec le minimum de déformations. Remarquons que, dans un système biologique, la transmission des 0 ne coûte rien, et il qu'il faut limiter le nombre de spikes (les 1). Un signal analogique est reconstituable en sortie à partir de la sommation des 1 transmis en chaque instant. Cette somme représente aussi l'estimation d'une probabilité moyenne de décharge dans une fibre donnée à un moment donné, à partir d'un ensemble de 100 fibres redondantes.

Il est évident que cette solution donne un résultat différent dans le cas d'une transmission analogique monocanal avec une fréquence d'échantillonnage plus basse, mais régulière. L'échantillonnage aléatoire est à l'origine d'un recouvrement de spectre (aliasing) qui ne dépend que de la fréquence d'échantillonnage élevée arbitrairement choisie, biologiquement illimitée. Par conséquent, le recouvrement de spectre d'une transmission à bas débit est réductible par ce procédé. Ici, la compression de données n'est pas relative à la fréquence d'échantillonnage, mais à l'usage de la période réfractaire. Nous avons vu que si celle-ci déforme le signal, cette déformation est compensable. Il existe néanmoins des limitations qui dépendent du nombre de fibres de transmission, de la durée du pas de temps, et de l'utilisation d'une fenêtre de comptage des impulsions. Cette dernière est indispensable, lorsque la fréquence d'échantillonnage est grande et que le nombre d'événements en sortie est insuffisant pour évaluer la forme du signal. Ce système présente aussi une fréquence de coupure dans le domaine fréquentiel et il faut enfin insister sur son défaut principal, qui est d'ajouter un bruit important au signal.

Le codage des signaux par impulsions binaires n'est pas reconnu comme étant un bon moyen de transmission à cause de l'ajout de bruit, mais il faut évaluer les avantages énumérés avec attention. Nous avons discuté le cas de la transmission en flux continu,

Figure 1.10

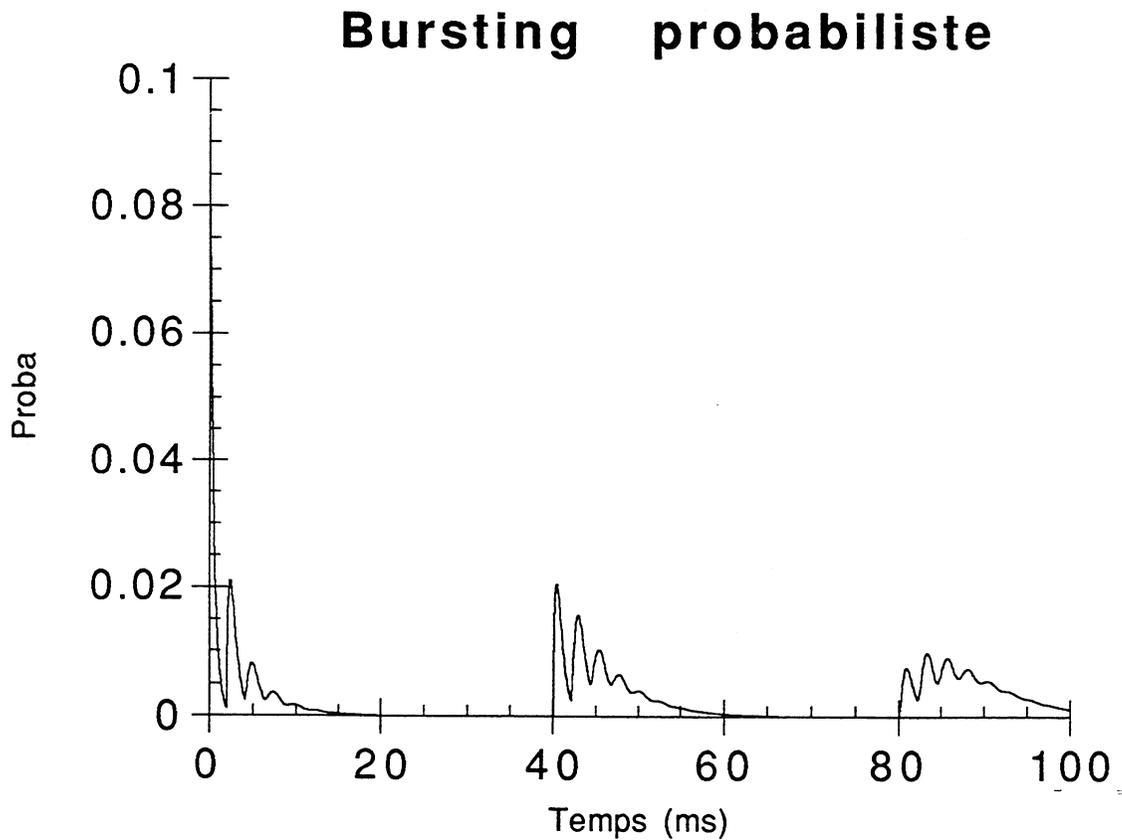


Figure 1.10 : Post-stimulus time histogram (PSTH) d'un train de bursts. Le signal d'entrée est constant, d'amplitude 1000 sp/s à 10 KHz. Les périodes réfractaires $ref1=2ms$ et $ref2=40ms$ sont couplées additivement, avec $k=1$. La structure temporelle fine s'amortit rapidement en moyenne, alors que la périodicité de basse fréquence persiste. Ce type de réponse est observé dès le niveau thalamique. Il reflète l'existence de 2 systèmes de canaux ioniques dont les constantes de temps sont très différentes. La structure temporelle de l'information transmise et décodée dans les niveaux thalamiques et corticaux est plutôt de basse fréquence. Le début de la stimulation est amplifié par les deux systèmes conjointement, alors que la partie stationnaire serait préservée par le second système seulement (si le signal d'entrée était périodique). Dans le système auditif, la synchronisation sur les hautes fréquences disparaît dès le noyau cochléaire et le colliculus. Les oscillations de basses fréquences à 40 Hz observées dans le système visuel sont peut-être générées à partir de la période réfractaire de ces neurones lorsqu'ils sont connectés en réseau par des liens excitateurs.

lorsqu'il s'agit de récupérer un signal intègre en sortie. Le système nerveux ne procède pas de la sorte, et seules certaines informations importantes doivent être transmises avec intégrité. Ce moyen de codage est en rapport avec les modalités de décodage. Dans ce cas, on constate que les inconvénients de ce système deviennent négligeables. Dans le nerf auditif, les signaux de début sont à la fois codés par un grand nombre de fibres - à cause du filtrage cochléaire - et par un signal plus intense - à cause de l'adaptation nerveuse produite par les cellules ciliées et la réfractorité. D'autre part, le code temporel qui aurait une signification prédominante est une modulation d'amplitude de basse fréquence, qui recrute un large ensemble de fibres - au moins 10000 - dans le cas de la transmission d'un son complexe. Un système de codage binaire avec période réfractaire est compatible avec ces deux catégories de signaux transitoires. En tout cas, il transmet mieux ces composantes qu'une ligne analogique échantillonnée à 200 Hz, échantillonnage qui causerait un recouvrement de spectre incompatible avec tout décodage.

La compression par période réfractaire est compatible avec le principe de la transmission d'une moyenne à travers les fibres à chaque instant. D'une façon inattendue, la modification d'un signal continu par la PRA n'altère pas l'estimation de cette moyenne, et il n'est pas nécessaire d'effectuer des corrections pour estimer la densité des spikes à un moment donné à partir de ce signal. De façon à montrer cette insensibilité du neurone récepteur de plusieurs fibres à la PRA, nous avons construit l'HIS multifibres en mesurant les délais successifs, non pas fibre par fibre, mais au travers des fibres. Il faut, pour cela, augmenter la fréquence d'échantillonnage en fonction du nombre de fibres mixées, afin de réduire le taux de coïncidences et obtenir un flux résultant Poissonien. Nous constatons que, si le nombre de fibres est suffisant, > 5 , la distribution de ces délais tend vers une la distribution exponentielle non tronquée qui serait celle d'un codage sans période réfractaire. De plus, l'estimation de cette distribution stochastique à partir du signal continu converti en tenant compte de la période réfractaire tend à être exacte lorsque le nombre de fibres augmente. Cette assertion a été vérifiée à partir de simulations avec signaux stationnaires ou périodiques [Fig. 1.9]. Nous concluons que, si le neurone cible perd l'origine des impulsions en faisant la sommation, la période réfractaire n'a pas de rôle pour le récepteur. Lorsque nous mettrons en oeuvre des modèles probabilistes de sommation, la convergence de plusieurs fibres sur un même décodeur permettra de considérer la somme des flux Poissoniens avec postaction comme un flux Poissonien standard.

6 - Une généralisation des effets de la période réfractaire : le bursting

Une dernière possibilité offerte par ce mode d'encodage est l'emboîtement de plusieurs échelles de temps. Un mode de codage par burst de quelques spikes est décrit dès le niveau thalamique. Il est généralement modélisé à partir des équations HH avec plusieurs types de canaux ioniques (Hayashi et Ishizuka, 1992). La fréquence des macro-événements est alors plus basse, de l'ordre de quelques dizaines de Hz. Par contre, la fréquence des impulsions est très élevée durant chaque bouffée. La réfractorité neuronale dépend ici de deux systèmes au moins de canaux ioniques dont les constantes de temps ne sont pas les mêmes. Nous pouvons exprimer cette dualité à l'aide de deux systèmes réfractaires probabilistes couplés. Le premier est une réfractorité à court terme, de paramètre $ref1$ et l'autre une réfractorité à long terme, de paramètre $ref2$, pondérable par un paramètre k . Ces deux effets réfractaires sont soit additifs, soit multiplicatifs :

$$1) P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t-ref1}^t P(\alpha) d\alpha - k \int_{t-ref2}^t P(\alpha) d\alpha \right)$$

$$2) P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t-ref1}^t P(\alpha) d\alpha \right) \left(1 - k \int_{t-ref2}^t P(\alpha) d\alpha \right)$$

Par conséquent, il est donc possible de modéliser le PSTH de neurones qui déchargent par bursts [Fig. 1.10]. Le but de cette proposition est d'étendre aux phénomènes d'intégration plus complexes, la représentation probabiliste que nous proposons. Il faut supposer que, dans ces niveaux, le code nerveux suit la même règle de génération que dans le nerf auditif. A priori, les informations transmises par ces neurones ne sont pas les spikes eux-mêmes, mais des groupes de spikes indistincts. Ce mode de codage reste compatible avec le procédé de décodage par neurones cibles, qui évalueraient le taux de bursts à un moment donné et les probabilités de décharge associées aux stimulations ou aux réponses d'autres neurones. En périphérie, les fréquences des signaux sont élevées et le nombre de fibres nerveuses assez réduit. Des cadences de décharge assez élevées sont nécessaires pour transmettre fidèlement les signaux. Par contre, le nombre de neurones corticaux affectés à chaque fonction est très élevé, tandis que les fréquences de modulation observées à ce niveau sont plus basses. Les taux de décharge observés dans le cortex sont bas. La mise en relation de plusieurs dizaines de milliers d'afférences nécessite leur synchronisation dans un délai qui est logiquement allongé. Plutôt que de représenter ce délai par un allongement des potentiels membranaires localisés dans le récepteur, la génération d'événements plus longs est une solution alternative, qui permet de réguler les flux par ajustement de l'émission. Au total, trois niveaux de fenêtrage servent à la gestion des communications intercellulaires : (1) la durée de l'émission est contrôlée par la durée des spikes et des bursts (2) la fenêtre de réception est donnée par la durée des potentiels post-synaptiques (3) les neurones récepteurs ne sont pas sensibles à la période réfractaire des neurones émetteurs, si le nombre d'afférences est élevé; par contre, la période réfractaire bloque l'émission et éventuellement la réception.

Bibliographie

M. Abeles, Local cortical circuits : An Electrophysiological study, V. Braitenberg Ed., Springer-Verlag, Berlin, 1982.

E. Ahissar & E. Vaadia, Oscillatory activity of single units in a somatosensory cortex of an awake monkey and their possible role in texture analysis, PNAS, 87:8935-8939, 1990.

D.J. Anderson, J.E. Rose, J.E. Hind & J.F. Brugge, Temporal position of discharges in single auditory nerve fibers within the cycle of a sine-wave stimulus : Frequency and intensity effects, JASA, 49, 4:1131-1139, 1971.

D.J. Anderson, Quantitative model for the effects of stimulus frequency upon synchronization of auditory nerve discharges, JASA, 54, 2:361-364, 1973.

G. von Békésy, Experiments in hearing, New York, McGraw-Hill, 1960.

P. Buser & M. Imbert, Audition, Hermann, Paris, 1987.

M.A. Chaput, F. Berthommier & N. Buonviso, Temporal patterns in spontaneous and odor-evoked mitral cell discharges recorded in anesthetized freely-breathing animals, Eur. J. of Neurosc, 1992.

A. de Cheveigne, Auditory nerve fiber spike generation model, ATR int. rep., 1990.

I. Darian-Smith, The sense of Touch : Performance and peripheral neural processes, In The Handbook of physiology, I. Darian-Smith & al. Ed., Vol. 3, Am. Phys. Society, Bethesda, p. 739-788, 1984.

L. Demany, Perception de la hauteur tonale, dans "Psychoacoustique et perception auditive", M.C. Botte & Coll. (Eds.), Inserm-SFA, p. 43-81, 1988.

- J. Demongeot, P. Pachot, P. Baconnier, G. Benchetrit, S. Muzzin & T. Pham Dinh, Entrainment of the respiratory rhythm : concepts and technics of analysis, In : Concepts and formalizations in the control of breathing, G. Benchetrit & al. (Eds.), Manchester Un. Press, Manchester, p. 217-232, 1987.
- B. Delgutte, Codage de la parole dans le nerf auditif, Thèse de Doctorat d'état, Paris VI, 1984.
- J.M. Dolmazon, Contribution aux recherches sur l'appareil auditif, Elaboration et exploitation d'un modèle de fonctionnement du système périphérique, Thèse de doctorat d'état, USM-INPG, Grenoble, 1980.
- B. Donhouède, Le codage nerveux du message acoustique, Modélisation numérique des premiers étages du système auditif périphérique, Thèse de doctorat de 3ème cycle, INPG, Grenoble, 1984.
- E.F. Evans, Place and time coding of frequency in the peripheral auditory system : Some physiological pros and cons, *Audiology*, 17:369-420, 1978.
- C.D. Geisler, S. Le & H.A. Schwild, Further studies on the Schroeder-Hall hair-cell model, *JASA*, 65, 4:985-990, 1979.
- G.L. Gerstein & N.Y. Kiang, An approach to the quantitative analysis of electrophysiological data from single neurons, *Biophys. J.*, 1:15-28, 1960.
- J.M. Goldberg & P.B. Brown, Response of binaural neurons of dog superior olivary complex to dichotic tonal stimuli: Some physiological mechanisms of sound localization, *J. of Neurophysiol.*, 32:613-636, 1969.
- H. Hayaschi & S. Ishizuka, Chaotic Nature of Bursting discharges in the Onchidium Pacemaker neuron, *J. Theor. Biol.*, 156:269:291, 1992.
- T. Hervé, J.M. Dolmazon & J. Demongeot, Random Field and Neural Information, *PNAS*, 87:806-810, 1990.
- E. Javel, Coding of AM tones in the chinchilla auditory nerve: Implications for the pitch of complex tones, *JASA*, 68, 1:133-146, 1980.
- D.H. Johnson, The response of single auditory-nerve fibers in the cat to single tones, PhD thesis, MIT, 1974.
- D.H. Johnson & A. Swami, The transmission of signals by auditory-nerve fiber discharge patterns, *JASA*, 74, 2:493-501, 1983.
- N.Y. Kiang, Processing of speech by the auditory nervous system, *JASA*, 68, 3:830-835, 1980.
- D.O. Kim & C.E. Molnar, A population study of cochlear nerve fibers : Comparison of spatial distributions of average-rate and phase locking measures of responses to single tones, *J. Neurophysiol.*, 42, 1:16-30, 1979.
- R.A. Lavine, Phase-locking in response of single neurons in cochlear nuclear complex of the cat to low frequency tonal stimuli, *J. of Neurophysiol.*, 467-482, 1971.
- J.C. Licklider, Three auditory theories, In *Psychology : A study of a science*, S.Koch Ed., New york : McGraw-Hill, vol.I., pp. 41-144, 1959.

A.R. Palmer & I.M. Winter, Cochlear Nerve and Cochlear Nucleus responses to the fundamental frequency of voiced speech sounds and harmonic complex tones, Carcans, 1991.

R. Patuzzi & D. Robertson, Tuning in the mammalian cochlea, *Physiol. Rev.*, 68, 4:1009-1082, 1988.

I. Prigogine & I. Stengers, *Entre le temps et l'éternité*, Champs Flammarion, 1992.

M.D. Sachs & E.D. Young, Effect of nonlinearities on speech encoding in the auditory nerve, *JASA*, 68, 3:858-875, 1980.

M.R. Schroeder & J.L. Hall, Model for mechanical to neural transduction in the auditory receptor, *JASA*, 55, 5:1055-1060, 1974.

H.A. Schwild & C.D. Geisler, Multiple reservoir model of neurotransmitter release by a cochlear inner hair cell, *JASA*, 72, 5:1435-1440, 1982.

P. Smolensky, Information processing in dynamical systems : foundations of harmony theory, in *PDP*, 1:194:281, 1987.

H. Ventsel, *Théorie des probabilités*, Editions de Moscou, 1973.

E.D. Young & M.B. Sachs, Representation of steady-state vowels in the temporal aspects of the discharge patterns of populations of auditory-nerve fibers, *JASA*, 66, 5:1381-1402, 1979.

CHAPITRE II

MODELISATION PROBABILISTE DES REPONSES DE TYPE CHOPPER

"Enfin, si toujours les mouvements sont solidaires, si toujours un mouvement nouveau naît d'un ordre plus ancien suivant un ordre inflexible, si par leurs déclinaisons les atomes ne prenaient pas l'initiative d'un mouvement qui rompe les lois du destin, d'où vient cette liberté accordée sur terre à tout ce qui respire...?"

De la Nature, Lucrèce

1 - Une réponse particulière présente dans tout le noyau cochléaire

Les réponses de type Chopper sont distribuées dans tout le noyau cochléaire. Il en existe plusieurs sous-groupes. Il existe un rapport entre la morphologie de ces cellules et leur pattern de réponse. Anatomiquement, c'est le groupe des cellules stellaires. Le pattern électrophysiologique est typique, puisqu'il présente sur le PSTH plusieurs pics qui s'amortissent vers une réponse constante en 15 ou 20 ms, lors de l'application d'une stimulation échelon de moyenne ou de haute fréquence (> 1000 Hz). Les neurones du noyau cochléaire sont synchronisés sur les composantes de basse fréquence (Lavine, 1971). Les sous-groupes de réponses Chopper ont été définis à partir d'un indice de régularité des réponses, qui peut, soit rester constant au cours de la stimulation, soit varier avec une diminution ou une augmentation initiale (Young et coll., 1988). Nous étudions le sous-groupe Chop-S (Sustained) présent dans le noyau cochléaire ventral. Lorsque la stimulation est modulée en amplitude, ces cellules sont entraînées par la fréquence de modulation jusqu'à quelques centaines de Hz, et elles transmettent alors la modulation d'amplitude des signaux complexes observée dans le nerf auditif. Elles participent donc au codage temporel des impulsions nerveuses dans le système auditif.

Des travaux ont permis une comparaison précise entre les réponses de cellules stellaires stimulées in vitro avec une modélisation de type HH. Nous avons mis en oeuvre des modèles stochastiques plus simples, afin de retrouver la forme du patron de réponse Chop-S (Berthommier, 1991). Nous avons pu conclure, à partir de ce travail, que les déterminants principaux de ces réponses sont (1) l'intégration des informations afférentes fondée sur des EPSP longs et (2) la période réfractaire absolue. Le premier paramètre neuronal est une constante de temps *linéaire*, alors que la période réfractaire est une constante de temps *circulaire*. La résultante de ces deux propriétés d'intégration est dominée par la période réfractaire. Le pattern typique est reconstituable en faisant uniquement appel à la période réfractaire absolue. Nous sommes actuellement en mesure de comparer une modélisation de type HH (Arle et Kim, 1991, Ainsworth et coll., 1991, Lorenzi et Berthommier, 1992), avec le modèle stochastique à période réfractaire. Nous avons étudié au chapitre 1 les effets de la période réfractaire dans le nerf auditif. Nous poursuivons cet abord, pour affirmer le rôle de la période réfractaire dans l'intégration nerveuse elle-même.

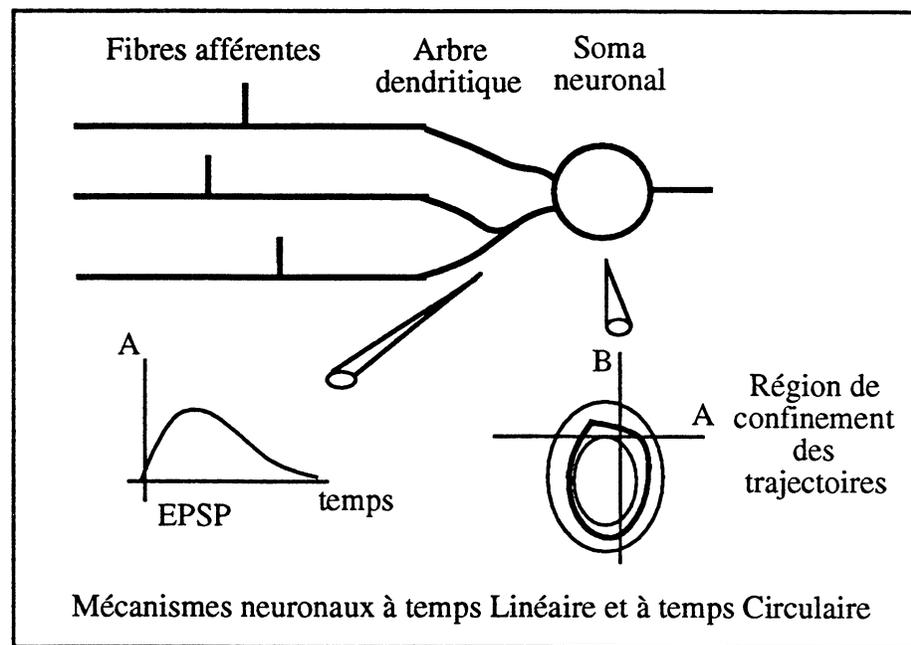
Le rôle des cellules Chopper dans la suite des traitements auditifs reste mal défini et sa répartition ubiquitaire dans le noyau cochléaire fait que plusieurs rôles fonctionnels peuvent être attribués à ce neurone (Blackburn et Sachs, 1990). La possibilité de reproduire ces réponses à partir des équations HH évoque un rôle plus général pour ce type de neurone. C'est cette possibilité de généralisation au reste du système nerveux qui nous intéresse ici, en plus de l'objectif de compréhension des traitements auditifs. Nous assistons dans ce système à l'interaction entre des informations externes périodiques et des éléments internes qui se comportent comme des pseudo-oscillateurs. Ceci laisse place à des travaux sur les interactions qui existent entre l'environnement, la structure des signaux et les propriétés neuronales. Ce type de démarche est généralement mené avec l'étude du neurone isolé, pour de petits réseaux neuronaux (Moulin et coll., 1989) ou dans d'autres systèmes biologiques. Citons la génération et la propagation de la rythmicité

cardiaque. Une situation bien particulière comme celle du noyau cochléaire autorise une étude non spéculative sur les déterminants de l'intégration neuronale chez l'homme.

2 - Un lien entre systèmes dynamiques et codage probabiliste

Les modèles de type HH ont été réduits, pour aboutir à des systèmes dynamiques plus simples, les oscillateurs non-linéaires (type Fitzhugh-Nagumo ou type van der Pol). Ces systèmes présentent l'avantage de pouvoir reproduire la forme des potentiels d'action et de rendre compte des phénomènes d'entraînement par une stimulation donnée. Nous avons été plus loin dans la simplification, en ne gardant pour déterminant principal de la réponse neuronale que la réfractorité absolue. Nous aboutissons à un système qui garde les mêmes propriétés d'entraînabilité, tout en étant mathématiquement plus simple. Ce type de simplification serait utile pour aborder efficacement l'étude (1) du codage stochastique dans le système nerveux et (2) des interactions cellulaires dans les réseaux neuronaux.

Si les simplifications des équations HH se prêtent facilement à l'analyse dans le cas déterministe, il en est tout autrement lorsque l'entrée du modèle est bruitée. Or, l'utilisation de bruit peut s'avérer indispensable pour modifier les propriétés trop abruptes de ces éléments oscillateurs (Kurrer et coll., 1991). Afin de relier les notions d'attracteur et de codage stochastique, le concept de *confiner* a été proposé (Cosnard et Demongeot, 1985, Demongeot et coll., 1987, Jacob, 1987). Si nous savons que les systèmes dynamiques sont sensibles aux conditions initiales, nous ne connaissons pas bien leur comportement lorsque du bruit est ajouté en permanence, comme c'est toujours le cas en biologie. Il s'agit de savoir comment la trajectoire va évoluer autour du bassin d'attraction dans le cas d'un cycle limite, comme celui parcouru par les oscillateurs non-linéaires de van der Pol ou de Fitzhugh. La notion de *confiner* est fondée sur l'évaluation de la *probabilité* de présence dans une certaine zone du plan de phase. Pour des conditions initiales données (1) la position de la trajectoire bruitée va varier autour du cycle limite déterministe et donner lieu à des variations transversales d'état (2) la phase du cycle peut aussi fluctuer avec une avance ou un retard, qui peut ou non s'accumuler dans le temps.



Lorsque les phases comme les états varient peu, on aboutit à la notion de *sous-confinement*. Chaque région du plan de phase dans laquelle le système a une probabilité de se trouver à un moment donné du cycle est un sous-confiner. Les propriétés prédictives des systèmes différentiels sont ainsi être préservées dans certains cas. Le système de réfractorité que nous décrivons supporte la première propriété, mais non la

deuxième, car les erreurs de phase pourront s'accumuler au cours du temps. Cette perte de la mémoire de phase pour une entrée constante bruitée explique la forme particulière du pattern de réponse des cellules Chopper. La prédictibilité de l'instant de décharge diminue au cours du temps, et si le cycle limite comprenant les états - (1) excitabilité (2) excitation (3) réfractorité - continue d'être parcouru, la position du point dans ce cycle à un moment donné devient rapidement imprévisible. La délocalisation temporelle progressive de ce système est descriptible avec précision dans le cas d'une entrée Poissonnienne constante avec une période réfractaire absolue fixe. Cette perte de mémoire a aussi été retrouvée avec les équations HH (Lorenzi et Berthommier, 1992). Nous en concluons par rapprochement que les équations HH ne sont pas sous-confinéurs dans ces conditions.

Il est très intéressant de constater que cette dégradation de la mémoire de phase n'est pas observée lorsque la source d'entraînement est un signal modulé. Ce signal périodique proviendrait, (1) soit d'une source externe, (2) soit d'un pacemaker, (3) soit des interactions neuronales. La première possibilité est un entraînement exogène, les autres sont une rythmogénèse intrinsèque. La mémoire temporelle et le sous-confinement sont préservés dans ce cas et le système devient robuste au bruit. Si les éléments eux-mêmes sont des "pauvres oscillateurs" qui perdent rapidement la mémoire de phase, un ensemble plus grand de cellules connectées par des liens excitateurs conserve mieux la phase, en diminuant la variance du délai de réponse en sortie de période réfractaire. Par les interactions excitatrices, c'est le premier élément actif d'un groupe qui excite ses voisins, et qui avance toutes les réponses en diminuant la moyenne du délai. Si la loi de décharge du neurone isolé est Poissonnienne avec période réfractaire, la distribution du délai de réponse est exponentielle : absence de mémoire en dehors de la période réfractaire. Lorsque les éléments sont reliés par des connexions excitatrices, la distribution des délais devient dans certains cas périodique ou exponentielle périodique. La périodicité signe l'acquisition d'une mémoire de phase et l'émergence d'un sous-confinement.

Reste donc à définir des éléments cellulaires qui présentent ces caractéristiques. En les reliant dans des automates à interactions simples semblables au jeu de la vie de Conway, des démonstrations mathématiques sont possibles. Cette démarche de simplification a montré son efficacité, puisque certaines propriétés temporelles d'automates neuronaux, comme la génération de noyaux synchrones stables, ont été démontrées par Golès (1985).

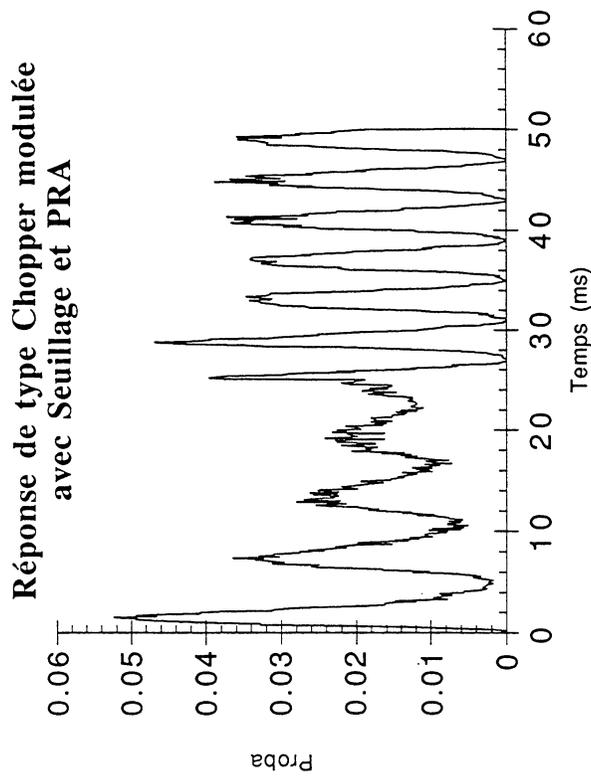
Nous pourrions de même aboutir à la construction de réseaux fonctionnels, à partir d'éléments très simplifiés qui possèdent des propriétés physiologiques avérées.

L'un des buts de notre travail est d'obtenir ces simplifications formelles de fonctions neuronales observées dans le noyau cochléaire. Cette démarche orientée par une situation bien définie vise l'acquisition d'une description fonctionnelle précise de ces neurones. Si l'effecteur neuronal est généralement décrit comme un sommateur non-linéaire, c'est que cette propriété à elle seule a permis l'obtention de nombreux résultats effectifs en traitement de l'information. Il est certain que les neurones ont des caractéristiques temporelles de réponses déterminantes pour la dynamique des réseaux, et qu'il serait hasardeux d'utiliser des modèles simplifiés selon un autre point de vue.

Le comportement d'assemblées d'oscillateurs couplés avec entraînement réciproque pulsé a été étudié mathématiquement. Une synchronisation de l'ensemble des oscillateurs est un état stable par absorption progressive des éléments s'ils sont entièrement connectés (Mirolo et Strogatz, 1990). Ce travail a abordé la question du synchronisme d'activité d'assemblées de lucioles. Les insectes émettent des impulsions lumineuses périodiques seulement s'ils sont groupés par centaines d'individus. Ermentrout (1991) commente ce résultat, en ajoutant que le problème est loin d'être résolu, si on utilise comme modèle des oscillateurs plus réalistes, dans le cas de connexions partielles limitées au voisinage. Chaque insecte ne voit qu'une portion réduite de l'assemblée qui peut s'étendre sur des dizaines de mètres. Les signaux sont pourtant synchrones.

Figure 2.1

2.1a



2.1b

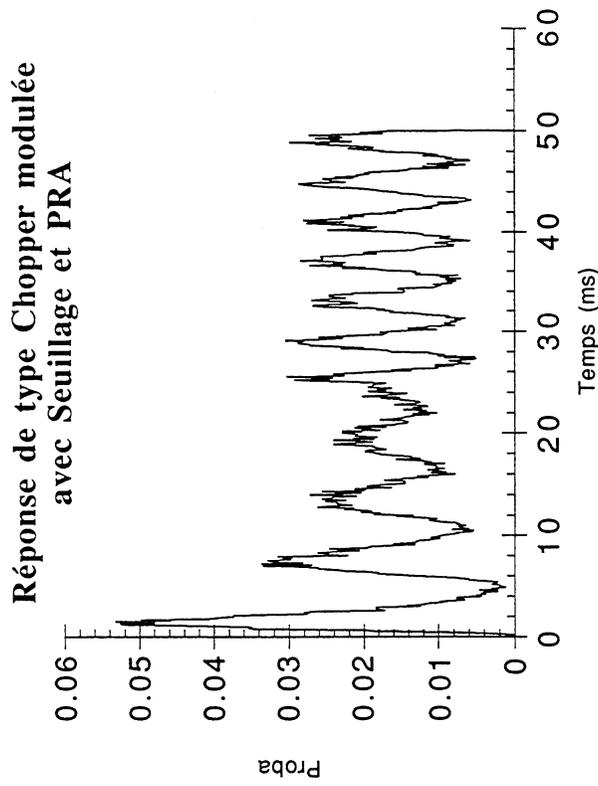


Figure 2.1 : PSTH du modèle Chopper stochastique généré à partir de $5 \cdot 10^+3$ passages d'un échelon de probabilité 0.2 (2000 sp/s) durant 25 ms, puis de bruit blanc modulé à 250 Hz jusqu'à 50 ms. La modulation est fixée à 1 (fig. 2.1a) ou 0.5 (fig 2.1b). La fréquence d'échantillonnage est de 10 KHz. Les paramètres de l'élément sont (1) la constante du potentiel de membrane exponentiel fixée à 4 ms (2) la période réfractaire absolue de 4 ms (3) le seuil de hauteur 3. Lorsque ce seuil est atteint, le neurone émet une impulsion puis le potentiel de membrane est remis à 0. Les impulsions arrivant au cours de la période réfractaire ne sont pas prises en compte. La sortie moyenne est de 170 sp/s. Notons qu'un modèle stochastique ne comportant pas de reset ou sommant ses entrées pendant la période réfractaire ne reproduit pas aussi bien le pattern Chopper. Les pics successifs ont un délai d'établissement qui dépend de la constante de l'EPSP et de la hauteur du seuil. La modulation est préservée par le filtrage dû à la PRA, lorsque la fréquence d'entraînement est égale à la fréquence de référence 1/ref. La forme générale du pattern est dominée par le paramètre de réfractorité absolue.

Dans le cadre d'une étude des systèmes perceptifs, il s'agit d'obtenir le contrôle du synchronisme du réseau à partir d'un signal d'entrée. Celui-ci modifie localement l'activité d'éléments à capacité oscillante propre réduite ou nulle. Un contrôle de la diffusion de l'activité à travers le réseau est nécessaire pour préserver le codage spatial au moins partiellement. Les couplages ne font pas disparaître toute information de localisation. Dans les aires corticales visuelles, on retrouve des essais de neurones dont certains sont précisément corrélés, tout en ayant dans leur voisinage des éléments à couplage plus lâche (Bullier, 1992). L'usage d'éléments dont les capacités oscillantes sont conditionnelles, et qui une fois interconnectés convergent vers deux états possibles en fonction de la distribution locale de leurs entrées semble être une étape déterminante dans cette voie. La propriété Chopper est un point de départ idéal pour obtenir cet effet. Le début de cette réponse est oscillant et elle évolue, soit vers un état stationnaire, soit vers un état oscillant, si les oscillations initiales sont entretenues. La fonction de transfert d'un système dynamique réparti est ainsi construite de façon claire et simplifiée. Nous verrons au chapitre 5 comment cette notion est mise en oeuvre et fait l'objet de simulations.

Dans le système visuel, la modélisation du comportement oscillant des réseaux repose la plupart du temps sur des entrées sensorielles complexes et non quantifiables. Du point de vue du modélisateur, la complexité de ce système sensoriel est de toute façon bien plus grande que celle du système auditif : on se situe d'emblée au niveau cortical, où de multiples causes contribuent à l'établissement de réponses oscillantes, en particulier (1) les interactions entre plusieurs aires (2) les rétroactions entre aires de niveau différent (3) le comportement oscillant des neurones ou des micro-circuits neuronaux eux-mêmes. Or, le moindre système différentiel du second ordre possède des solutions périodiques, et la connexion de 3 oscillateurs aboutit souvent à des solutions chaotiques pour lesquelles il est difficile d'identifier les variables et paramètres. La démarche que nous développons dans le système auditif repose au contraire sur la simplification et l'épuration des principes qui nous semblent fondamentaux.

3 - La modélisation de la réponse Chopper

L'existence d'une réfractorité cellulaire suggère une analyse des signaux à temps circulaire qui fait appel à une référence temporelle propre au décodeur. L'intervention de ce type de décodeur dans le noyau cochléaire a été suggérée par Langner (1987). Cet auteur suppose l'existence d'oscillateurs de référence dans un système de détection du pitch. Ces horloges internalisées permettraient de comparer la périodicité liée à la modulation d'amplitude avec la période de référence générée précisément par les cellules Chopper. Nous avons poursuivi dans cette voie en pensant que, si la périodicité de base est bien déterminée par la période réfractaire, on ne peut pas vraiment assimiler les cellules Chopper à des oscillateurs harmoniques, ni même à l'oscillation d'un pendule amorti. De même, l'utilisation d'*oscillateurs non-linéaires*, que nous avons aussi expérimentée pour démoduler des signaux bruités et calculer en temps réel la durée de la période de modulation (PHYSOS V2.0, Berthommier, 1992) ne permet pas d'avoir des réponses vraiment physiologiques. Celles-ci semblent trop bien synchronisées sur le signal d'entrée. De plus, ces systèmes génèrent des oscillations entretenues de périodicité fixe dans une large plage d'intensité, lorsque le signal d'entrée n'est pas modulé. Néanmoins, une très importante capacité de démodulation de signaux bruités a été observée, dont nous ne savons pas si elle est attribuable au système HH. Nous envisageons son utilisation en traitement du signal, pour effectuer la détection d'enveloppes de basse fréquence. Remarquons aussi que les enveloppes des composantes haute fréquence des signaux complexes sont éventuellement utilisables pour la détection des délais interauraux. Les cellules Chopper ne se synchronisent pas avec une périodicité fixe sur des entrées bruitées stationnaires, comme celles issues du nerf auditif stimulé par des sons purs (de fréquence > 1000 Hz). Les systèmes dynamiques de type HH se désynchronisent bien en 15 ou 20 ms, ce qui est compatible avec les observations physiologiques (Lorenzi et Berthommier, 1992). De même, un système stochastique avec

Figure 2.2a

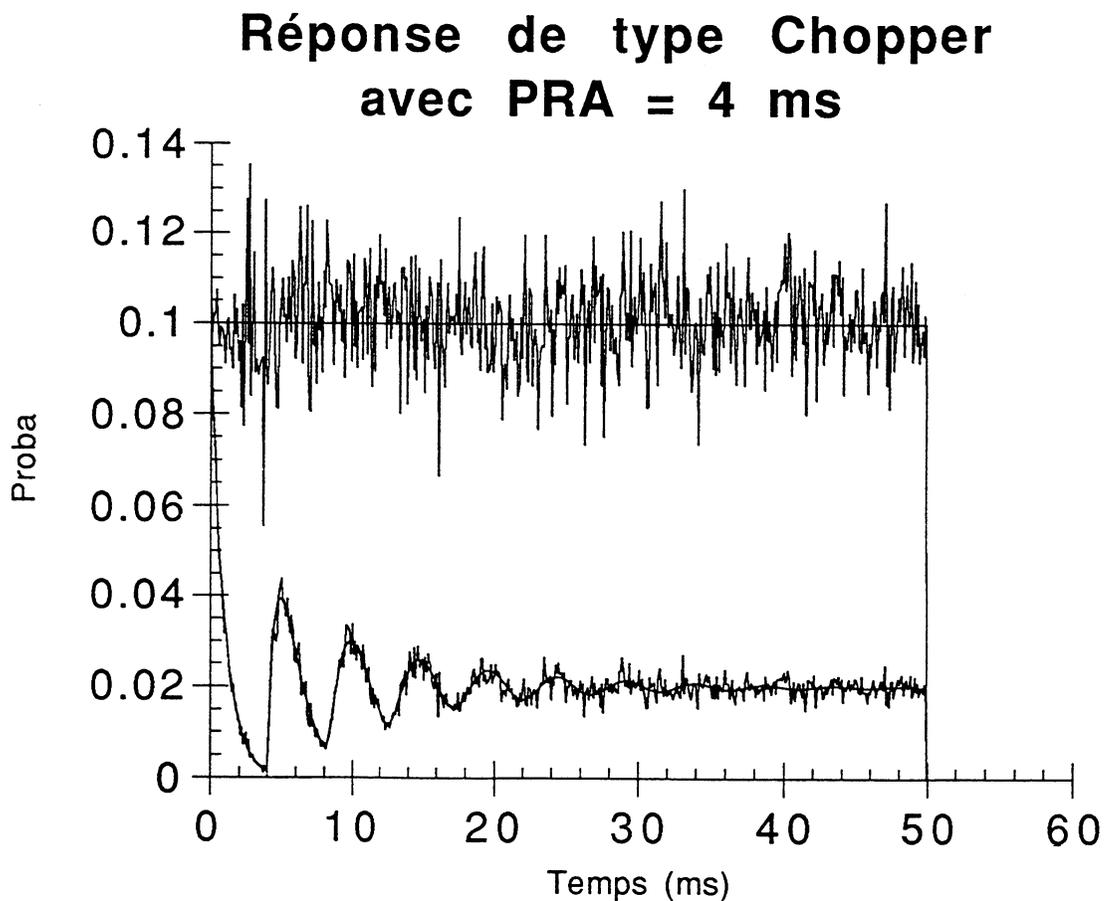


Figure 2.2 : PSTH de réponses de type Chopper simulées avec comme unique paramètre la période réfractaire absolue. Ces simulations comportent $5.10e+3$ passages d'un échelon de 1000 sp/s (fig. 2.2a) ou 1500 sp/s (fig. 2.2b) durant 50 ms ou de bruit blanc à 1000 sp/s modulé à 250 Hz et 0.5 entre 25 et 50 ms (fig. 2.2c). Fréquence d'échantillonnage à 10 KHz. La période réfractaire absolue, fixée à 4 ms, est le seul paramètre du modèle. La fréquence moyenne de sortie est à peu près de 200 sp/s dans les trois cas. Le mode de figuration est celui défini au chapitre 1 (fig. 2.2a et 2.2b) avec 4 courbes (voir fig. 1.2). La figure 2.2c ne comporte pas de reconstruction. Le signal continu intégré numériquement suit parfaitement la simulation stochastique. La reconstruction est peu bruitée durant la période de décroissance exponentielle, puis la variance s'amplifie au niveau du premier minimum et se stabilise sur une valeur moyenne au cours des modes suivants. L'amortissement des oscillations est bien visible fig. 2.2a et 2.2b. Son délai de 20 ou 30 ms dépend de l'intensité de l'entrée. La modulation est préservée par le filtrage dû à la période réfractaire, avec une fréquence d'entraînement de $1/ref$.

Figure 2.2b

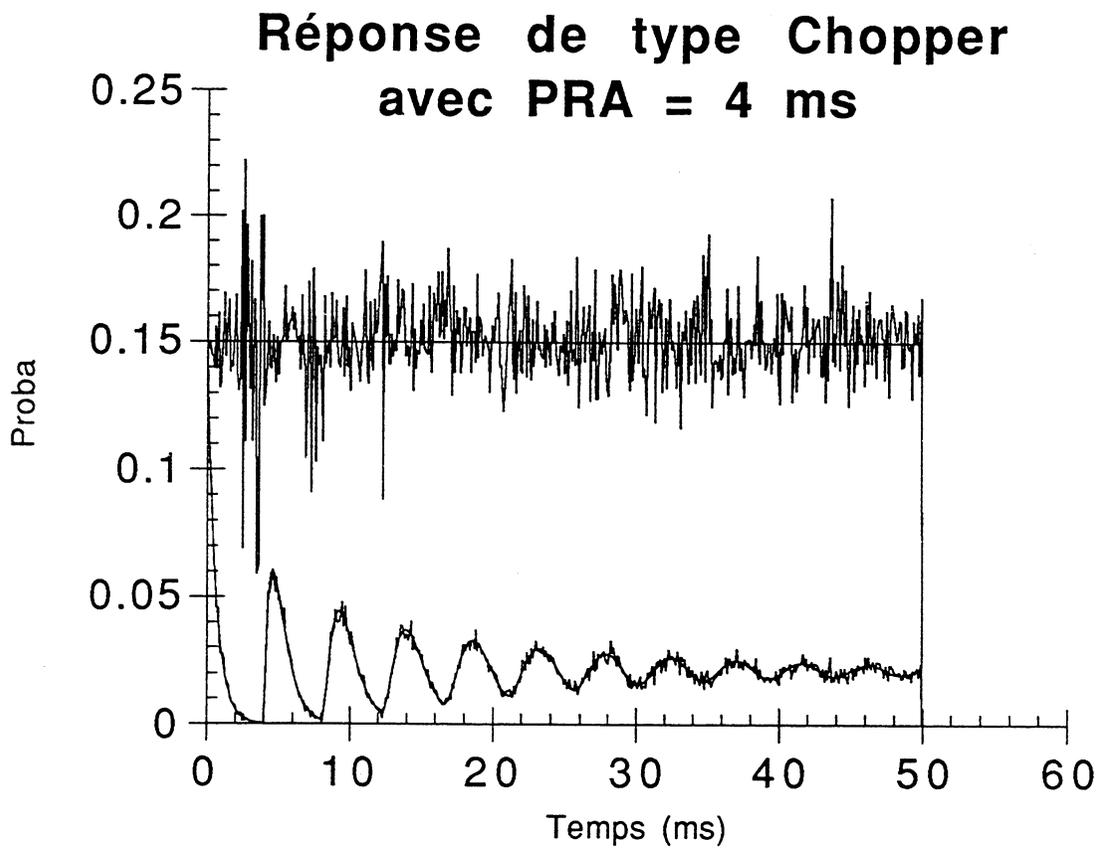
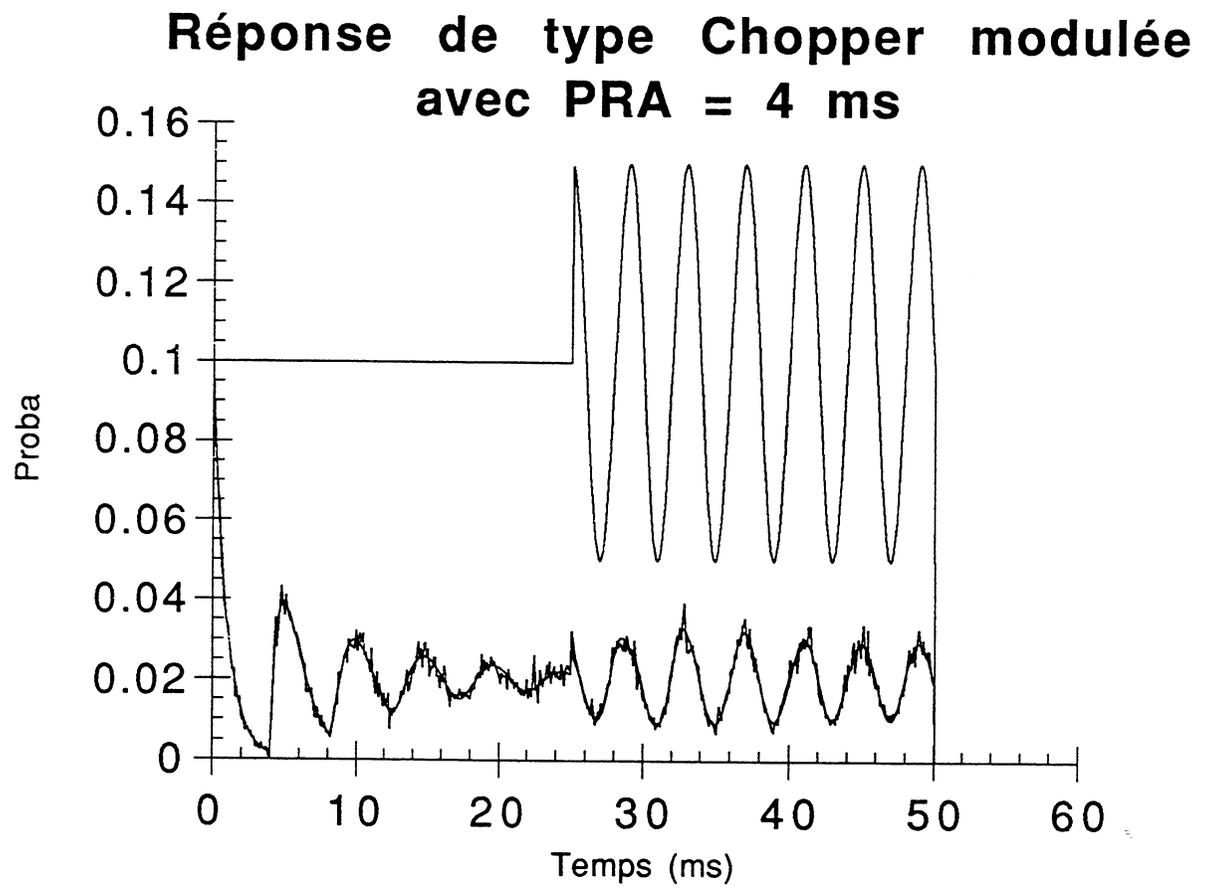


Figure 2.2c



des EPSPs exponentiels, un seuil, et une période réfractaire absolue, se désynchronise avec une entrée constante et se resynchronise sur un signal modulé [Fig. 2.1].

Dans cette étude du comportement pré-oscillant des cellules Chopper du système auditif (1) nous supposons que les cellules ne sont pas connectées entre elles et qu'elles ne reçoivent pas d'afférences récurrentes (2) les afférences directes de ces cellules ont une structure temporelle simple et assez bien connue (3) les tirages des spikes d'entrée sont indépendants. D'autre part, nous ferons partiellement abstraction des difficultés liées à la fonction de sommation des entrées, que nous étudierons au chapitre 4. Cette démarche permettra de rapprocher les notions de sommation neuronale et de corrélation temporelle à l'échelle du neurone. Elle donne accès aux représentations intermédiaires et aux propriétés de traitement des signaux par le système auditif.

La fonction de sommation que nous utilisons est du type Intégration-déclenchement (Integrate and Fire), la plus courante, avec sommation des événements d'entrées, chacun associé à une variation du potentiel de membrane sommée dans le corps cellulaire. Nous combinerons ensuite ces phénomènes de sommation par "coïncidences" des spikes, à l'origine des propriétés de détection des corrélations temporelles, avec la propriété de réfractorité cellulaire. Le premier modèle que nous avons simulé était une version stochastique simplifiée. Nous utilisons les principes suivants :

- Génération d'une sinusoïde, puis redressement et adaptation avec le modèle de Shroeder et Hall (1977). Génération de trains de spikes indépendants en considérant que ceux-ci suivent une loi Poissonnienne non-stationnaire.
- Chaque spike est associé à un EPSP de forme exponentielle, de durée assez longue (4 ou 5 ms).
- Ces potentiels sont sommés linéairement.
- Lorsque le seuil est dépassé, la cellule décharge, avec un reset partiel ou total.
- La cellule entre alors en période réfractaire absolue, et le potentiel membranaire décroît durant cette période. Il n'y a pas de sommation pendant ce temps.

Ces modalités de sommation et de réfractorité permettent d'obtenir un PSTH d'allure typique lorsque la fréquence de stimulation est assez élevée (à partir de 1000 Hz) [Fig. 2.1]. Ce modèle convient également pour exprimer la latence d'émission du premier spike par les cellules Chopper (Young et coll., 1988), et l'entraînabilité de l'émission des spikes en basses fréquences. A partir de cette forme intermédiaire, nous avons dirigé nos efforts vers les deux modèles utiles dans la pratique. Nous avons d'une part développé une modélisation physiologique, directement comparable avec les enregistrements extra- et intra-cellulaires (Lorenzi et Berthommier, 1992) et, d'autre part, un modèle probabiliste des réponses Chopper. Nous établissons un continuum de modèles avec (1) une *réduction fonctionnelle* des équations HH qui donne des résultats physiologiquement plausibles au moins pour le noyau cochléaire (2) un lien clair entre les formalismes et la physiologie. Ce lien est établi dans le cas de systèmes assez simples comportant une période réfractaire et un mécanisme de sommation avec seuil. Toutefois, nous verrons que la réduction de ce deuxième point est plus délicate, et que le cap des constatations issues de l'expérimentation numérique est plus difficile à passer.

4 - Un modèle de réfractorité simplifié

Si beaucoup de travaux existent sur les mécanismes intégrateurs (Holden, 1976), peu comportent une étude des effets de la période réfractaire, ou bien les deux effets sont confondus en un seul et même mécanisme. Le lien entre réfractorité et génération des oscillations neuronales est généralement formalisé à partir d'un système dynamique dont les solutions sont périodiques. Sous l'influence d'un paramètre d'entrée constant, ce système passe successivement par les états [1] d'excitabilité [2] d'excitation [3] de réfractorité. Les systèmes les plus simples qui passent par ces phases comportent un

compteur qui varie en fonction des entrées et du temps. L'état du neurone n'est alors pas simplement défini par 0 (inactif) ou 1 (actif), comme dans les verres de spins et le réseau de Hopfield. On fera donc appel au minimum à une variable neuronale multivaluée. De plus, la gestion de cette variable implique celle de référence temporelle interne. Si le neurone binaire change son état sous l'influence des états de l'ensemble des neurones, la période réfractaire est définie comme un temps pendant lequel le neurone ne peut pas décharger, qui doit être décompté d'une manière déterministe, et qui donne une mémoire à l'élément neuronal.

Une information sur l'état du neurone dans les étapes précédentes est stockée : (1) Si x est en période réfractaire, x a déchargé une fois durant les n ref pas précédents, ref étant la durée de la période réfractaire (2) Si x n'est pas en période réfractaire, c'est qu'il n'a pas déchargé depuis au moins n ref pas de temps. Cette information est donc certaine pour les n ref pas précédent et elle a une portée de ref . L'implémentation informatique de la période réfractaire nécessite au moins un compteur qui est remis à n ref lorsque le neurone décharge, et décrémenté tant que le neurone ne décharge pas à nouveau et tant que n ref est positif. Cette forme simple convient, si les codes d'entrée et de sortie sont binaires. En faisant appel à un modèle probabiliste des décharges, qui définit la probabilité de sortie en fonction des probabilités d'entrées, il faut en plus stocker les probabilités de sortie des étapes précédentes et utiliser à cette fin une ligne à retard, comme nous l'avons vu au chapitre 1. Cette ligne est une mémoire explicite puisqu'elle contient exactement les probabilités de décharge durant les n ref pas précédents.

L'horizon temporel d'un système dynamique probabiliste défini à partir d'une mémoire explicite est précisément déterminé par le délai de cette mémoire.

C'est cette mémoire explicite qui n'existe pas dans les systèmes différentiels oscillateurs où on calcule directement l'état en $t+1$ à partir de l'état en t . Dans ces systèmes, on peut savoir quel est le stade [1],[2] ou [3] dans lequel on se trouve, à partir de la position $\langle x,y \rangle$ dans le plan de phase, à partir de deux valeurs seulement.

La ligne à retard doit contenir n ref valeurs qui définissent l'état de l'élément à ce moment là, et l'excitabilité du neurone est définie à partir de la somme de ces valeurs. On peut aussi représenter l'état du système probabiliste à partir de deux variables $\langle x,y \rangle$, x étant l'excitation en t et y l'excitabilité définie à partir de la somme des variables contenues dans la mémoire. Avec une entrée constante, ces variables suivent un trajet circulaire, comme pour le système différentiel, mais amorti vers un foyer fixe. Des oscillations entretenues ne seront observées que dans des conditions de forçage périodique. Par contre, les systèmes oscillateurs classiques circulent sur un cycle limite sous l'influence d'une entrée constante d'intensité suffisante, à condition de franchir le point de bifurcation de Hopf. Soulignons que ces représentations à deux variables n'ont pas la même signification, puisque, dans un cas, on a une probabilité d'être dans un état donné, alors que, dans l'autre, on décrit les états eux-mêmes. Les variables probabilistes représentent la moyenne en chaque instant de tous les cycles particuliers possibles instanciés par un oscillateur stochastique, ou le comportement moyen d'un ensemble de ces oscillateurs. Fonctionnellement, le neurone probabiliste remplace un amas de quelque dizaines d'éléments (une colonne corticale ?).

Le pattern de type Chopper est simulé avec les méthodes définies au chapitre 1, sans faire appel à un seuillage, et avec une entrée stationnaire de plus haute densité. Celle-ci est justifiée par l'additivité des flux afférents. En comparant les figures 2.1 et 2.2, nous constatons la disparition du délai de sommation. L'équation intégrale qui définit la période réfractaire peut être mise sous forme différentielle dans le cas d'une entrée constante :

$$P(t) = \lambda(t) \left(1 - \int_{t-ref}^t P(\alpha) d\alpha \right) = \lambda(t) Q(t)$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = Q(t) \frac{d\lambda(t)}{dt} + \lambda(t) \frac{dQ(t)}{dt}$$

Dans le cas stationnaire, le premier terme du second membre est annulé :

$$\frac{dQ(t)}{dt} = P(t - \text{ref}) - P(t)$$

$$\frac{dP(t)}{dt} = \lambda P(t - \text{ref}) - \lambda P(t)$$

La variation de l'intensité en t ne dépend que de sa valeur en t et en (t - ref), et non des valeurs intermédiaires. Le problème est donc ramené dans le cas constant à la résolution d'une équation différentielle avec délai. Nous savons que le délai augmente l'ordre de l'équation et que les solutions attendues sont périodiques. Voyons tout d'abord une première proposition construite à cette fin.

5 - Résolution heuristique d'une équation différentielle avec délai

Cette solution est intéressante, puisqu'elle se situe à la charnière entre les solutions périodiques des équations différentielles du second ordre et la solution quasi-périodique que nous retrouverons. Elle a aussi l'avantage de se situer dans le contexte de la biomodélisation, puisqu'elle vise à représenter les réponses oscillantes des neurones observées dans le réseau rétinien de la limule (Barbi, 1991). Ces réponses sont représentées, comme dans notre cas, avec une équation intégrale ou une équation différentielle avec délai :

$$y(t) = 1 - \lambda \int_0^{+\infty} y(t - d - \alpha) e^{-\alpha} d\alpha$$

Ce qui est équivalent à l'équation (1) :

$$\frac{dy(t)}{dt} = 1 - y(t) - \lambda y(t - d)$$

Une solution heuristique de cette équation est proposée. On suppose qu'elle vérifie l'équation différentielle, puis on examine les conditions dans lesquelles cette adéquation est possible :

$$y(t) = \frac{1}{1 + \lambda} + e^{\beta t} \cos(\omega t)$$

On dérive donc cette nouvelle expression, puis on pose l'égalité avec le membre droit de l'équation (1). On regroupe les termes pour trouver :

$$(\beta + 1 + \lambda e^{-\beta d} \cos(\omega d)) \cos(\omega t) + (-\omega + \lambda e^{-\beta d} \sin(\omega d)) \sin(\omega t) = 0$$

Cette condition est vérifiée lorsque :

$$\omega = \sqrt{\lambda^2 e^{-2\beta d} - (1 + \beta)^2}$$

$$\beta = -\frac{\omega}{\tan(\omega d)} - 1$$

Figure 2.3

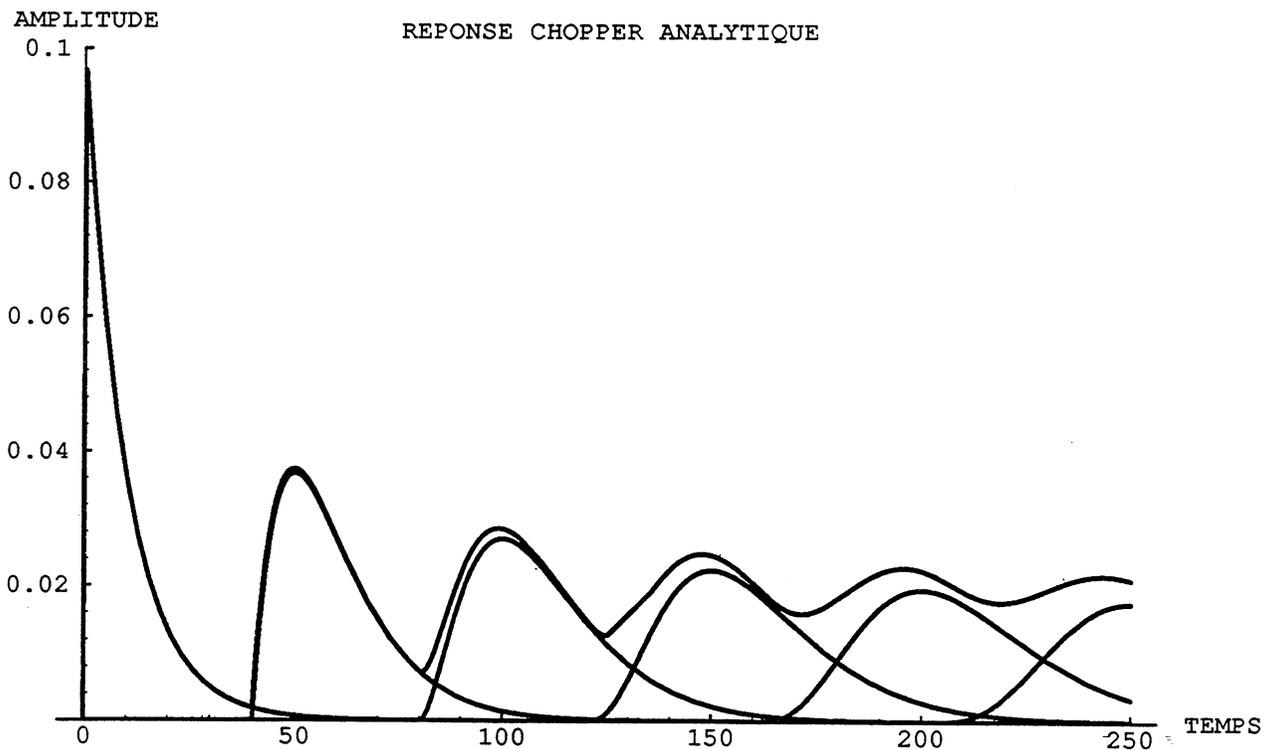


Figure 2.3 : PSTH de type Chopper simulée avec MATHEMATICA à partir de l'expression donnée dans le texte pour une entrée Poissonnienne stationnaire échelon de 0.1. La période réfractaire dure 40 pas de temps (unités arbitraires). La durée du pas sert à définir la probabilité de décharge ponctuelle. Les différentes composantes de la somme, qui sont des fonctions exponentielles, sont aussi figurées. On voit comment leur sommation tend vers une valeur constante égale à $0.1/(1 + 40 \cdot 0.1) = 0.02$ et comment les préoscillations sont générées. La réponse initiale en $t=0$ est égale à l'amplitude de l'entrée. Le logiciel comporte une prédéfinition de la somme indiquée, qui permet de générer directement cette fonction assez complexe dite réponse Chopper analytique.

Les solutions de ce système ne peuvent être retrouvées que graphiquement, mais elles existent. Nous avons procédé de même pour notre équation différentielle avec délai, en adoptant comme solution heuristique une équation qui tend vers la valeur d'équilibre définie au chapitre 1, et dont la valeur en 0 est égale à la hauteur de l'échelon :

$$P(t) = \frac{\lambda}{1 + \lambda \text{ ref}} + \frac{\lambda^2 \text{ ref}}{1 + \lambda \text{ ref}} e^{\beta t} \cos(\omega t)$$

$$P(0) = \lambda$$

$$P_{\text{equ}} = \frac{\lambda}{1 + \lambda \text{ ref}}$$

Nous retrouvons de même une expression qui doit être vérifiée afin que l'expression heuristique reste valable :

$$(\beta + \lambda - \lambda e^{-\beta \text{ref}} \cos(\omega \text{ref})) \cos(\omega t) + (-\omega - \lambda e^{-\beta \text{ref}} \sin(\omega \text{ref})) \sin(\omega t) = 0$$

Ce qui, d'une façon similaire, nous conduit à :

$$\begin{cases} \beta + \lambda = \lambda e^{-\beta \text{ref}} \cos(\omega \text{ref}) \\ \omega = -\lambda e^{-\beta \text{ref}} \sin(\omega \text{ref}) \end{cases}$$

$$\omega = \sqrt{\lambda^2 e^{-2\beta \text{ref}} - (\lambda + \beta)^2} = f(\beta)$$

$$\beta = -\frac{\omega}{\tan(\omega \text{ref})} - \lambda = g(\omega)$$

Sur un plan pratique, les solutions de ce système seront faciles à trouver en recherchant les points qui vérifient l'une des deux équations suivantes :

$$g(f(\beta)) = \beta \text{ ou } g(f(\beta)) - \beta = 0$$

$$f(g(\omega)) = \omega \text{ ou } f(g(\omega)) - \omega = 0$$

On prend le premier des couples de points possibles, puis on trace l'équation heuristique afin d'obtenir le PSTH correspondant à une intensité constante donnée. On obtient un profil de réponse oscillant qui s'amortit exponentiellement vers le taux d'équilibre.

6 - Résolution par la méthode de Laplace

Nous pouvons aboutir à une solution exacte de cette équation différentielle en utilisant la méthode du calcul opérationnel, lorsque l'entrée est un échelon constant. Cette solution donne l'intensité de décharge du neurone probabiliste en tout t, sans avoir à calculer les solutions aux instants précédents, tout en rendant compte du profil de décharge Chopper d'une manière très satisfaisante :

$$\frac{dP(t)}{dt} = \lambda P(t - \text{ref}) - \lambda P(t)$$

$$P(0) = \lambda$$

Figure 2.4

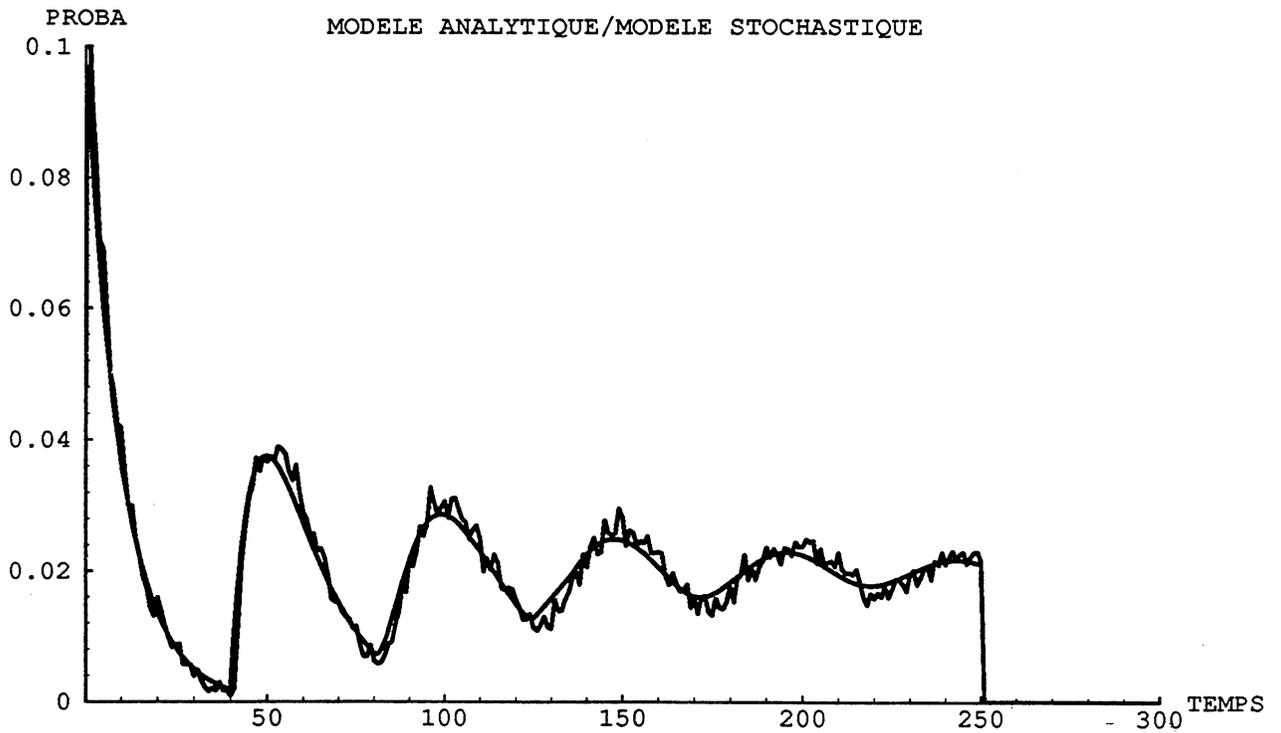


Figure 2.4 : Superposition de la réponse Chopper analytique (fig. 2.3) et du modèle stochastique avec période réfractaire absolue de 4 ms à 10 KHz (nref = 40 pas), généré dans les conditions décrites fig. 2.2a. Les deux patterns sont équivalents, hormis un petit décalage dû au recentrage des classes dans le modèle stochastique.

Cette solution est fondée sur une décomposition par partie du domaine temporel. On pose l'équation différentielle dans chacun de ces intervalles, puis on calcule sa transformée de Laplace, dont la fonction équivalente est donnée dans les tables :

$$\frac{dP(t)}{dt} + \lambda P(t) = 0, \quad 0 < t \leq \text{ref}$$

$$\bar{P}(s) (s + \lambda) = \lambda$$

$$\text{d'où } P(t) = \lambda e^{-\lambda t} u(t)$$

$u(t) = 0, t < 0; u(t) = 1, t \geq 0$ est la fonction échelon

Cette première solution forme le membre droit de l'équation du second intervalle. La condition initiale reste dans le membre droit de la transformée :

$$\frac{dP(t)}{dt} + \lambda P(t) = \lambda^2 e^{-\lambda (t - \text{ref})} u(t - \text{ref}), \quad \text{ref} < t \leq 2 \text{ ref}$$

$$\bar{P}(s) (s + \lambda) = \lambda + \frac{\lambda^2 e^{-s \text{ ref}}}{(s + \lambda)}$$

$$P(t) = \lambda e^{-\lambda t} u(t) + \lambda^2 (t - \text{ref}) e^{-\lambda (t - \text{ref})} u(t - \text{ref})$$

On trouve donc une forme récurrente de l'équation différentielle pour tout intervalle et la solution correspondante :

$$\frac{dP(t)}{dt} + \lambda P(t) = \lambda \sum_{i=1}^n \frac{\lambda^i}{(i-1)!} e^{-\lambda (t - i \text{ ref})} u(t - i \text{ ref}), \quad n \text{ ref} < t \leq (n+1) \text{ ref}$$

$$\bar{P}(s) (s + \lambda) = \lambda + \sum_{i=1}^n \frac{\lambda^{i+1} e^{-s i \text{ ref}}}{(s + \lambda)^i}$$

$$P(t) = \sum_{i=1}^{n+1} \frac{\lambda^i (t - (i-1) \text{ ref})^{i-1}}{(i-1)!} e^{-\lambda (t - (i-1) \text{ ref})} u(t - (i-1) \text{ ref})$$

Puis, par abaissement du rang de la somme :

$$n = E\left(\frac{t}{\text{ref}}\right)$$

$$P(t) = \lambda \sum_{i=0}^n \frac{(\lambda (t - i \text{ ref}))^i}{i!} e^{-\lambda (t - i \text{ ref})} u(t - i \text{ ref}),$$

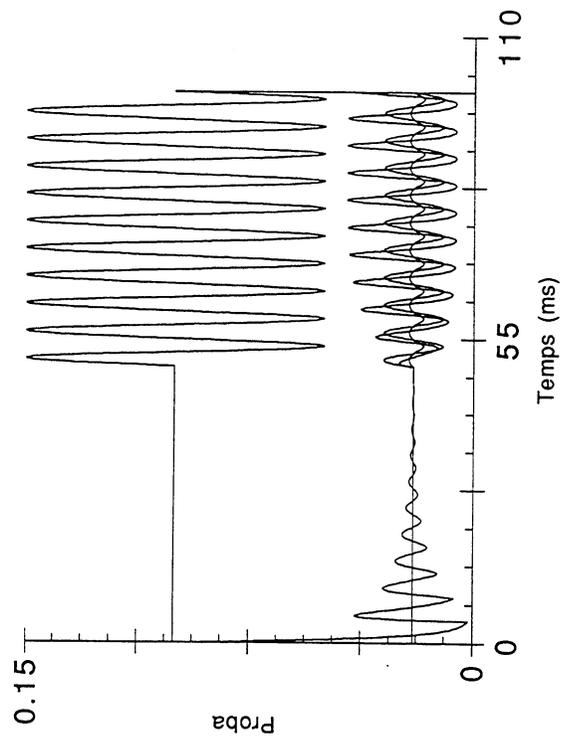
avec $E(x)$ comme partie entière de x . Cette fonction est tracée directement par MATHEMATICA, ainsi que les différentes composantes de la somme [Fig. 2.3]. Cette suite d'exponentielles traduit la "perte de mémoire" du système quant au moment de survenue du signal échelon. Elle suit avec précision la simulation stochastique [Fig. 2.4].

Cette série ressemble à celle de Poisson, dont la somme tend vers 1 :

Figure 2.5

2.5c

**Réponse en
Amplification de Modulation**



2.5d

**Réponse avec
Préservation de la Modulation**

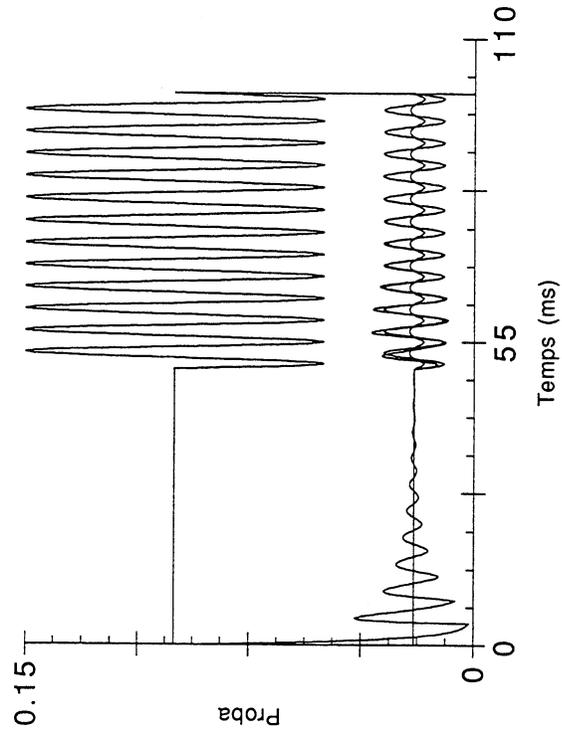
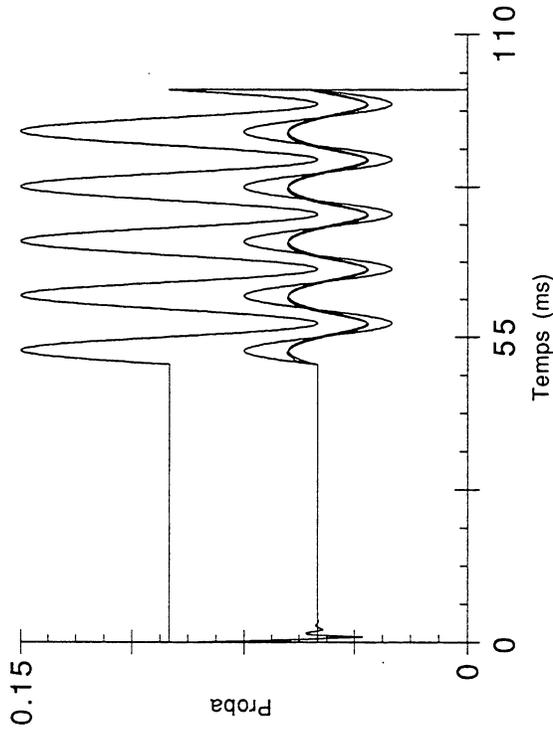


Figure 2.5

2.5a

Réponse en Rapport de Modulations



2.5b

Réponse avec Affaiblissement de la Modulation

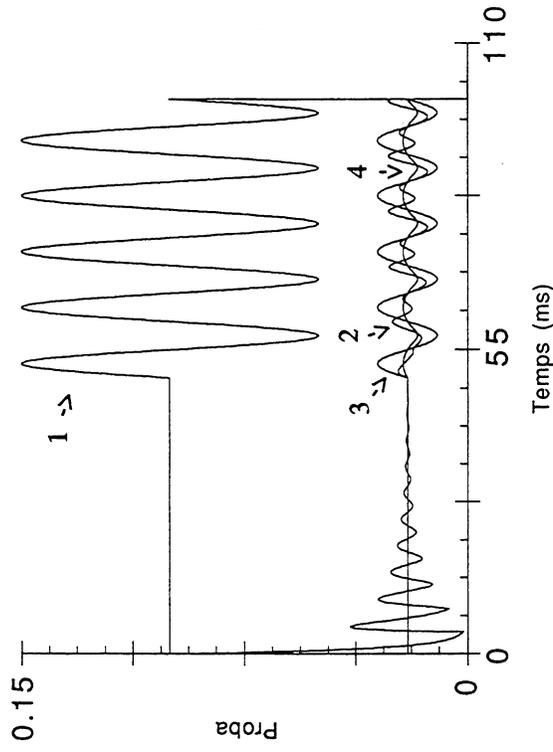


Figure 2.5 : Quatre types de réponses Chopper à des signaux modulés, dans les trois cas définis dans le texte. Les entrées sont stationnaires, de probabilité $a = 0.1$ durant 50 ms, puis sont modulées à 0.5 jusqu'à 100 ms. L'intégration numérique avec période réfractaire absolue suit les règles habituelles. Les quatre types de réponse définis dans le texte apparaissent suivant les conditions d'entraînement (1) réponse en rapport de modulations, $f = 100$ Hz, $\text{ref} = 1$ ms (fig. 2.5a) (2) réponse avec affaiblissement de la modulation, $f = 100$ Hz, $\text{ref} = 4$ ms à 10 KHz, soit $\text{nref} = 40$ (fig. 2.5b) (3) réponse avec amplification de la modulation, $f = 200$ Hz, $\text{ref} = 4$ ms (fig. 2.5c) (4) réponse avec préservation de la modulation, $f = 250$ Hz, $\text{ref} = 4$ ms. Les domaines d'apparition de ces réponses n'ont pas été définis avec précision (voir les courbes d'accord en fréquence fig. 1.7), mais quelques règles semblent se dégager : (1) la préservation de la modulation survient avec $f = 1/\text{ref}$ ou ses harmoniques (2) l'amplification avec une fréquence inférieure à $1/\text{ref}$ (3) l'affaiblissement pour des basses fréquences (4) le rapport de signaux modulés pour un signal de période beaucoup plus élevée que la durée de la période réfractaire. Notons que cette solution est vérifiée par le modèle analytique. Les quatre courbes figurées sur le graphique sont (1) le signal d'entrée x (2) le signal réponse (3) le signal d'entrée pondéré $x / (1 + a \cdot \text{nref})$ (4) le rapport de signaux modulés $x / (1 + x \cdot \text{nref})$.

$$\sum_{i=0}^{+\infty} \frac{\lambda^i}{i!} e^{-\lambda} = 1$$

Elle présente la particularité d'introduire l'indice i et le temps dans le produit et dans l'exponentielle. Nous vu au chapitre 1 que la limite de $P(t)$ calculée à partir de la forme intégrale est :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} P(t) = \frac{\lambda}{1 + \lambda \text{ ref}}$$

Cette réponse constante donne aussi une limite à la série :

$$n = E\left(\frac{t}{\text{ref}}\right)$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \sum_{i=0}^n \frac{(\lambda (t - i \text{ ref}))^i}{i!} e^{-\lambda (t - i \text{ ref})} u(t - i \text{ ref}) = \frac{1}{1 + \lambda \text{ ref}}$$

dont je n'ai point trouvé d'équivalent dans les tables.

7 - Cas non-stationnaire

Une seconde propriété de cet objet mathématique a été trouvée en comparant la solution obtenue par intégration numérique et celle donnée directement par cette expression en remplaçant le terme d'entrée constant par le terme variable d'une entrée modulée :

$$\lambda(t) = \gamma (1 + \mu \sin \omega t)$$

$$n = E\left(\frac{t}{\text{ref}}\right)$$

$$P(t) = \lambda(t) \sum_{i=0}^n \frac{(\lambda(t) (t - i \text{ ref}))^i}{i!} e^{-\lambda(t) (t - i \text{ ref})} u(t - i \text{ ref})$$

Cette expression tend vers la limite définie précédemment, mais cette fois-ci modulée au cours du temps :

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} P(t) = \frac{\gamma (1 + \mu \sin \omega t)}{1 + \gamma \text{ ref} (1 + \mu \sin \omega t)}$$

Selon l'intensité du signal, la modulation, la fréquence d'entraînement pour une période réfractaire donnée, $P(t)$ calculé par intégration numérique tend [fig. 2.5] (1) vers le rapport de signaux modulés précédent, (2) vers des solutions avec affaiblissement de la modulation et déformations (3) vers une amplification de la modulation avec déphasage et déformations (4) vers une solution modulée comme l'entrée, mais d'intensité dépendante de la durée de la période réfractaire :

$$\lambda(t) = \gamma (1 + \mu \sin \omega t)$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} P(t) = \gamma' (1 + \mu \sin \omega t)$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \gamma' = \frac{\gamma}{1 + \gamma_{\text{ref}}}$$

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} P(t) = \frac{\gamma(1 + \mu \sin \omega t)}{1 + \gamma_{\text{ref}}} = \frac{\lambda(t)}{1 + \gamma_{\text{ref}}}$$

Selon les simulations que nous avons effectuées, cette dernière solution survient autour de $f=1/\text{ref}$ et de ses harmoniques [Fig. 2.5]. L'analyse de la fonction de transfert du cas non-stationnaire n'est pas achevée, mais on peut suspecter a priori que la raison de cette compatibilité mathématique de la réponse Chopper avec les entrées modulées réside dans une compensation qui nous ramène au cas stationnaire. Comme premier élément de réponse, nous pouvons nous appuyer sur l'annulation de l'un des deux membres de la somme :

$$\frac{dP(t)}{dt} = Q(t) \frac{d\lambda(t)}{dt} + \lambda(t) \frac{dQ(t)}{dt}$$

Dans le cas où l'excitabilité $Q(t)$ varie peu, on obtiendrait la solution (4) :

$$\frac{dQ(t)}{dt} \approx 0$$

$$P(t) = c \lambda(t)$$

La propriété de conservation de la modulation sous-tend, ne l'oublions pas, la capacité des cellules Chopper à suivre et coder les signaux modulés présents dans le nerf auditif. Le gain de modulation de la sortie est variable en fonction de la fréquence d'entraînement : il est < 0 dB en basses fréquences et ≥ 0 dB pour des fréquences voisines et inférieures à $f=1/\text{ref}$. Le gain de modulation mesuré par les expérimentateurs (Frisina, 1983) est sans doute causé par l'association de ce gain réfractaire avec un gain dû au seuillage, comme nous le verrons au chapitre 4. Un troisième facteur est la bande passante des EPSPs. Avec un filtrage passe-bas, on retrouve une fonction de transfert du gain de modulation ayant un pic voisin de $1/\text{ref}$ et $>$ ou < 0 dB, selon le gain du filtre.

Ajoutons enfin que ces solutions approximent parfaitement les simulations du PSTH, lorsque l'entrée est un processus de Poisson stationnaire ou non-stationnaire [Fig. 2.2].

8 - Que codent les cellules Chopper ?

Les deux caractéristiques principales des cellules Chopper sont (1) de présenter une réponse oscillante au début de la stimulation, qui s'amortit rapidement (2) de suivre des entrées modulées. L'intérêt de ce type de réponse est majeur, puisque l'encodage est temporel. Les cellules Chopper ont à la fois une capacité d'encodage positionnel de l'intensité des composantes fréquentielles (Berthommier, 1991), mais aussi un rôle de codage de la modulation d'amplitude dans le système auditif (Frisina, 1983). Le contrôle de la structure temporelle à partir de ces éléments permettra, au cours du chapitre 5, d'obtenir, à partir d'un réseau récurrent de cellules Chopper interconnectées, une capacité de recodage temporel des signaux d'entrée en fonction de leur distribution spatiale. Les réponses collectives tendent, soit vers une activité constante, soit vers une activité modulée, en gardant la même moyenne temporelle. La réalisation d'un système de regroupement des composantes harmoniques fondé à la fois sur des critères positionnels et un critère de cohérence temporelle semble réalisable à partir de ce schéma. L'interconnexion d'éléments résonants est probablement absente du noyau cochléaire ventral, mais serait plausible dans les niveaux supérieurs, dès le colliculus. La sortie de ce

type de modèle pourrait être reprise par des cellules seulement sensibles aux variations, préservant la composante modulée. L'étude de ces cellules, dites Onset, puisqu'elle répondent préférentiellement au début des stimulations, fait l'objet du chapitre suivant.

Bibliographie

J.E. Arle & D.O. Kim, Neural modeling of intrinsic and spike-discharge properties of cochlear nucleus neurons, *Biol. Cybern.*, 64:273-283, 1991.

M. Barbi, Spontaneous oscillations by delayed self-inhibition, In *Math. App. to Biol. & Med.*, V. Capasso & J. Demongeot (Eds.), Alpe d'Huez, 1991.

F. Berthommier, Neural mapping of sensory inputs in the auditory system, in *Cognitiva 90*, Ed. T.Kohonen & F. Fogelman-Soulie, Amsterdam North Holland, p. 25-34, 1991.

C.C. Blackburn & M.B. Sachs, The representation of the steady-state vowel sound /e/ in the discharge patterns of cat anteroventral cochlear nucleus neurons, *J. of Neurophysiol.*, 63, 5:1191-1212, 1990.

M. Cosnard & J. Demongeot, Attracteurs : Une approche déterministe, *CRAS*, 300:551-556, 1985.

J. Demongeot, C. Jacob & P. Cinquin, Periodicity and chaos in biological systems : New tools for the study of attractors, in : *Chaos in Biological Systems*, H.Degn & al. (Ed.), NATO ASI series, 1987.

G. B. Ermentrout, Firefly synchrony, *Nature*, 353:220, 1991.

R.D. Frisina, Enhancement of responses to amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: Single-unit recordings using an improved surgical approach, Thèse, Syracuse, New York, 1983.

E. Golès, Comportement dynamique de réseaux d'automates, Thèse USMG, Grenoble, 1985.

A.V. Holden, Models of the stochastic activity of neurons, *Lect. Notes in Biomath.*, Springer Verlag, Berlin, 1976.

C. Jacob, Random oscillatory modelling, in *Time series analysis*, O.D. Anderson (Ed.), Elsevier, North Holland, pp. 101-117, 1985.

C. Kurrer, B. Nieswand & K. Schulten, A model for synchronous activity in the visual cortex, In *Self-organization, Emerging properties and Learning*, A. Babloyantz Ed., Plenum Press N.Y., p. 81-95, 1991.

G. Langner, Physiological properties of units in the cochlear nucleus are adequate for a model of periodicity analysis in the auditory midbrain, In *Auditory pathway*, J. Syka (Ed.), Plenum, New York, pp. 207-212, 1987.

G. Langner & C.E. Schreiner, Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. I. Neuronal mechanisms, *J. of Neurophysiol.*, 60, 6:1799-1822, 1988.

C. Lorenzi & F. Berthommier, Modélisation physiologique des réponses de type Chopper du système auditif, Rapport technique IMAG, Grenoble, 1992.

M. Markus & B. Hess, Isotropic cellular automaton for modelling excitable media, *Nature*, 347:56-58, 1990.

P. Meyrand, J. Simmers & M. Moulins, Construction of a pattern-generating circuit with neurons of different networks, *Nature*, 351:60-63, 1991.

R. Mirollo & S. Strogatz, Synchronization of pulse-coupled biological oscillators, *SIAM, J. of Appl. Math.*, 50, 1645-1662, 1990.

A.A. Tsonis, J.B. Elsner & P.A. Tsonis, On the dynamic of a forced reaction-diffusion model for biological pattern formation, *PNAS*, 86:4938-4942, 1989.

E.D. Young, J.M. Robert & W.P. Shofner, Regularity and latency of units in ventral cochlear nucleus: Implication for unit classification and generation of response properties, *J. of Neurophysiol.*, 60, 1:1-28, 1988.

CHAPITRE III

L'ANALYSE DES SIGNAUX STATIONNAIRES MODULES EN AMPLITUDE

"Nous ne pensons pas le temps réel. Mais nous le vivons, parce que la vie déborde l'intelligence. Le sentiment que nous avons de notre évolution et de l'évolution de toutes choses dans la pure durée est là, dessinant autour de la représentation intellectuelle proprement dite une frange indécise qui va se perdre dans la nuit"

L'Evolution créatrice, Bergson

L'une des questions traditionnelles des sciences de l'audition concerne la perception de la hauteur des sons. Celle-ci est-elle codée spatialement ou temporellement ? Si cette question reste encore mal résolue, il semble que le code temporel du nerf auditif contienne l'information sur la hauteur fondamentale. Celle-ci est en fait codée par la modulation d'amplitude de l'activité nerveuse. La modulation présente dans le nerf auditif est renforcée par les cellules Onset et Chopper du noyau cochléaire (Frisina, 1983, Palmer et Winter, 1991). La fréquence de modulation est cartographiée dans le colliculus inférieur (Langner et Schreiner, 1988). La communication de signaux par des variations d'amplitude est rencontrée dans tout le monde animal, et a fait l'objet de nombreux travaux, en particulier chez les anoures (Rose et Capranica, 1985), et les criquets (Hoy, 1989). Des systèmes neuronaux simplifiés sont rencontrés chez ces derniers, dont les mécanismes sont peu différents de ce que nous allons décrire. On peut donc s'attendre à ce que cette grandeur perceptive soit commune à tous les sons. Les traitements nerveux qui permettent de l'acquérir sont situés dans des structures par lesquelles transitent tous les messages auditifs, comme le noyau cochléaire. Des parallèles entre les capacités physiologiques et psychophysiques ont été établis (Hall, 1979, Kay, 1982). Le codage de la modulation d'amplitude est un second axe temporel, qui se surajoute à l'axe tonotopique spectral. Il constituerait un axe indépendant et une dimension perceptive, au même titre que l'axe positionnel, et il y aurait donc deux axes temporels dans le système auditif. Ces deux axes, en plus de la capacité d'analyse positionnelle permettraient la séparation des sources stationnaires complexes.

De plus, si l'analyse des fréquences porteuses est faite par le filtrage cochléaire et mène directement à un mode de codage positionnel, il n'en est pas de même pour cette seconde information temporelle, qui n'est pas d'emblée, et peut-être pas complètement recodée spatialement. La modélisation de la perception de la modulation d'amplitude nous permet d'entrevoir des solutions au problème plus complexe de l'analyse des séquences et des rythmes dans le système nerveux. Son étude apporte des arguments déterminants concernant la validité du codage temporel dans le système nerveux, car on trouve des éléments neuronaux qui ne sont pas de simples sommateurs. Ici, le code nerveux ne vaut pas que par l'énergie moyenne transmise.

L'analyse de cette caractéristique par le système auditif est associée à la perception de la hauteur tonale, mais elle peut être aussi essentielle pour effectuer le regroupement de l'énergie associée à un objet sonore donné dispersée le long de l'axe tonotopique à la suite de l'analyse fréquentielle cochléaire. Ce point de vue est compatible avec les notions acquises à partir d'expériences psychophysiques (Bregman, 1990) et avec les théories du codage corrélational qui supposent que le codage d'un objet par une population neuronale doit dépendre de l'existence d'une étiquette propre à l'objet, commune à l'ensemble codant (von der Malsburg et Schneider, 1986). La modulation commune de l'activité nerveuse par la fréquence fondamentale d'un son complexe constitue l'une des étiquettes possibles. Les autres possibilités d'étiquetage sont : (1) les instants de début communs et (2) la modulation de fréquence commune. Ces autres possibilités passent aussi par une étape de détection ou de renforcement (Blumstein et Stevens, 1977).

D'où la notion de système intermédiaire spécialisé pour l'extraction de ces caractéristiques. Ces spécialisations ne sont pas directement parallèles aux spécialisations

neuronales retrouvées dans le noyau cochléaire, mais on peut dire que les bas niveaux du système auditif sont à même d'assurer cette fonction intermédiaire avant les étapes de reconnaissance et d'associativité. Nous remarquerons aussi que, si la structure du système auditif est si sensiblement différente de celle des autres systèmes sensoriels, avec une multiplicité de noyaux intermédiaires situés dans le tronc cérébral et le thalamus, c'est que les modalités de traitement temporel nécessitent une grande précision du codage nerveux, qui demande (1) une proximité entre les étapes de transduction et d'intégration (2) une spécialisation neuronale des structures synaptiques et probablement de la géométrie dendritique et des caractéristiques de sommation, dont les constantes de temps et la précision doivent être très grandes. Les synapses à bulbe de Held (end bulb) qui connectent les cellules sphériques du noyau cochléaire ventral semblent visiblement spécialisées dans une transmission précise des impulsions, car elles sont à la fois redondantes et situées directement sur le corps cellulaire. Des rapports anatomo-fonctionnels peuvent être établis en examinant la façon dont chaque type cellulaire traite le signal d'entrée présent dans le nerf auditif. Nous allons examiner le cas des cellules Onset, qui semblent particulièrement impliquées dans l'extraction de deux primitives des sons complexes : les instants de début et la modulation d'amplitude. Il n'est pas exclu que la modulation de fréquence soit aussi extraite par ces cellules, mais nous manquons de données à ce propos.

1 - Les cellules Onset du noyau cochléaire

Les cellules Onset du noyau cochléaire sont présentes dans la partie ventrale de cette structure. Elles présentent plusieurs caractéristiques originales décrites par les physiologistes et les modélisateurs. Ces propriétés sont :

- Une forte réponse au début d'une stimulation échelon
- Une réponse très faible dans la partie stationnaire
- Une réponse aux basses fréquences
- Une réponse à la modulation d'amplitude
- Une largeur de bande assez grande sans flancs inhibiteurs

Certains auteurs en distinguent deux sous-populations à partir des enregistrements extracellulaires (Frisina, 1983). Les enregistrements intracellulaires indiquent que ces cellules reçoivent une double afférence, à la fois excitatrice et inhibitrice (Oertel, 1983, 1985), avec une inhibition médiée par la glycine produisant l'ouverture des canaux Cl^- . Ce type de réponse, défini à partir d'enregistrements extracellulaires, est classé comme type II à partir des caractéristiques intracellulaires :

- Potentiels excitateurs de courte durée
- Sommation spatiale des afférences
- Potentiels inhibiteurs survenant après un délai court

Les potentiels inhibiteurs sont médiés par un interneurone situé dans le noyau cochléaire dorsal (Wu et Oertel, 1984, 1986) ou par des afférences axonales qui pourraient comporter à la fois des boutons terminaux excitateurs et inhibiteurs (Kane, 1973). Les aspects anatomiques de ces circuits restent encore mal définis. On sait d'autre part que les patterns intra-ou extracellulaires restent propres à un type anatomique donné, les cellules octopus, et qu'il n'y aurait pas, comme pour le type Chopper, de fluctuation de cette relation entre l'anatomie et la physiologie. Notons toutefois que des cellules de type Onset sont aussi présentes dans la partie dorsale du noyau cochléaire.

2 - Les cellules Onset et l'extraction des événements

Les caractéristiques fonctionnelles de ces cellules sont de pouvoir extraire le début de la stimulation et aussi de répondre fortement aux signaux modulés. Nous nous sommes intéressés à leurs propriétés fonctionnelles pour mettre en rapport des propriétés d'extraction de caractéristiques des signaux de bas niveau, avec des capacités de

perception de la parole, et la catégorisation phonétique des consonnes. Nous savons que le début des signaux est bien représenté dans le nerf auditif, que le VOT, délai entre l'articulation consonantique et le début de la vocalisation est aussi bien représenté à ce niveau (Sinex et coll., 1991). En conséquence, l'extraction des événements est possible à partir de cette information présente simultanément dans un large ensemble de fibres du nerf auditif.

A partir d'une modélisation des fibres du nerf auditif, comportant (1) un banc de filtres, (2) des étapes de compression, de rectification, et d'adaptation nerveuse, puis (3) d'une étape de regroupement des canaux en deux ou trois bandes de fréquence, il est possible de retrouver les principaux événements articulatoires. Bertrand Delgutte (1984) a réalisé cette expérience en rassemblant les sorties de son modèle de cochlée en deux grands canaux. Les événements consonantiques liés au VOT des plosives sont clairement discernés après avoir évalué cette moyenne spatiale. Ce schéma a été repris extensivement par Wu et coll. (1989), qui parvient à déceler 80% des événements significatifs dans une base de données. La modélisation des fibres du nerf auditif comporte un processus d'adaptation renforcée. Elle est suivie d'une étape d'intégration spatiale dans trois groupes, d'un seuillage et d'une détection de pics. Ceci permet d'affirmer clairement que (1) l'information liée aux événements articulatoires décrits par l'école de phonétique de Grenoble (Abry et coll., 1985) est représentée dans le nerf auditif, et (2) que cette information est susceptible d'être extraite dans les bas niveaux de traitement. Elle pourrait permettre la mise en correspondance des représentations perceptives et motrices de bas-niveau, sans avoir à passer par des étapes de décodage phonétique et cognitive (Schwartz et coll., 1992).

Cette notion permet de relier des éléments fondamentaux de la neurophysiologie et des sciences cognitives. On parle souvent d'étapes subsymboliques et symboliques, en supposant que l'extraction des symboles est une finalité en soi. La capacité de manipulation des symboles n'est retrouvée que chez les primates, bien que le reste du genre animal, les oiseaux par exemple, soient capables de produire et d'interpréter des sons complexes. Les représentations nerveuses des signaux et les capacités de perception, de mémorisation et de production ne sont pas forcément construites autour de la notion de décomposition phonétique. On peut imaginer que des régularités présentes dans le signal (les primitives), comme des associations fréquentielles ou des séquences d'événements, sont engrammées directement et connectées à des représentations motrices de production. La notion de phonème et les capacités grammaticales qui s'y rattachent (la compositionnalité du langage) ont pu dériver de ces représentations plus primitives. Cette élaboration secondaire est certainement fondée sur les mécanismes qui associent des composantes de base, plus proches du signal, et sur la prise en compte d'un contexte plus large. Ces propriétés rendent difficile le découpage direct du signal en phonèmes.

Mais l'étude de la capacité prédictive des informations présentes dans le nerf auditif indique que les deux grandes catégories phonétiques de la parole, les voyelles et les consonnes, sont déductibles à partir de ce signal (Morris, 1992). L'extraction des événements liés au début et à la fin des syllabes par une simple opération de dérivation temporelle apporte une grande capacité prédictive pour les consonnes. A contrario, l'intégration canal par canal est mieux prédictive des voyelles. L'information consonantique est distribuée (1) à travers les événements, détectables par un système spécialisé comme celui des cellules Onset et (2) les transitions formantiques sont prétraitées dans les bas niveaux, qui recèlent des cellules sensibles à la modulation de fréquence, ou dans les niveaux corticaux, ou existerait une représentation plus explicite.

Les opérateurs physiologiques qui permettent la détection des événements sont ceux qui effectuent une opération de dérivation temporelle.

Cette notion remarquable permet de comparer les théories du système visuel avec celles que nous pouvons proposer dans le système auditif. Des opérateurs similaires, de filtrage passe-bas suivi de dérivation temporelle ont été proposés dans le système visuel (Adelson

et Bergen, 1992), à partir d'études psychophysiques de la sensibilité au papillotement, et par rapport à l'existence de plusieurs canaux fonctionnels, le canal Y observé dès le niveau rétinien répondant au début (champs On) ou à la fin des simulations (champs Off). Les opérations de dérivation spatiales ou temporelles doivent toujours être précédées d'un lissage pour éviter l'amplification du bruit. Ce lissage doit être optimal et ne doit pas dégrader les discontinuités. Il doit favoriser l'extraction des *singularités* présentes dans le signal, sur lesquelles s'appuient les fonctions cognitives et interprétatives (Kergosien, 1987). L'analyse des variations temporelles est aussi présente dans le bulbe olfactif (Holley, 1991).

Nous avons proposé deux types de modèles de la réponse Onset dans le cadre de notre étude des réponses physiologiques du noyau cochléaire. Un modèle stochastique binaire est élaboré en vue d'obtenir une capacité d'extraction des événements semblable à celle observée dans le noyau cochléaire. Sa capacité est de détecter les coïncidences de début. Son mécanisme comporte les étapes suivantes :

- Codage des trains de 40 ou 50 fibres à partir des probabilités ponctuelles de décharge en sortie d'un modèle de Shroeder et Hall.
- Production d'un EPSP à courte constante de temps (2 ms) à la réception de chaque spike.
- Sommation linéaire de ce potentiel au potentiel de membrane courant.
- Production d'un spike en sortie lorsqu'un seuil est dépassé.
- Remise à zéro de ce potentiel.
- Inhibition de la réponse et des sommations pendant une période réfractaire absolue de durée assez longue (10 ms).

Ce modèle stochastique avec reset possède des propriétés de sommation que nous étudierons au chapitre 4, associées à une période réfractaire longue, qui inhibe les réponses stationnaires sans comprimer le transitoire produit par l'adaptation nerveuse, ou la réponse à des événements trop rapprochés. Ses propriétés ne diffèrent pas sensiblement d'un modèle de sommation spatiale sans recodage en trains de potentiels d'action tels qu'ils ont été mis en oeuvre par Delgutte (1984) et Wu et coll. (1989). Ce modèle est représentatif de l'une des sous-populations de cellules Onset du noyau cochléaire, qui ne reçoit que des afférences excitatrices.

3 - La sensibilité des cellules Onset à la modulation d'amplitude

L'idée d'une modélisation fonctionnelle du traitement des signaux par le système auditif comportant deux types de canaux, l'un, tonique, en rapport avec la représentation des voyelles et les sons stationnaires, et l'autre phasique codant pour les transitoires et les consonnes est due à Chistovich (1980). Une multiplicité de réponses plus grande apparaît à l'examen des patterns de réponses dans le noyau cochléaire (Pfeiffer, 1966), mais il faut noter que, sur les 5 patterns de base habituellement proposés (Rhode, 1985, Rouiller, 1988) : (1) Primary Like (2) Chopper (3) Onset (4) Buildup (5) Pauser, les deux derniers sont exclusivement observés dans le noyau cochléaire dorsal et les cellules Primary Like représentent probablement une voie de passage vers d'autres structures, préservant ou affinant les informations déjà présentes dans le nerf auditif. Un sous-groupe de Primary Like (Pri-like with notch) code très précisément le premier spike d'une bouffée (Rouiller, communication personnelle). Reste le groupe des cellules Onset, qui serait en rapport avec un canal fonctionnel phasique et celui des cellules Chopper qui correspondrait au canal tonique.

Les propriétés physiologiques de ces deux groupes cellulaires sont en accord avec ce point de vue, mais celui-ci est complexifié par la double compétence des cellules Onset. Celles-ci renforcent à la fois les événements et la modulation d'amplitude, qui est une information tonique stationnaire. Le point de vue fonctionnel initial peut toutefois être retrouvé dans système visuel, où le canal Y est codant pour les informations transitoires liées au papillotement lumineux, qui est une modulation temporelle semblable à la

modulation de l'amplitude des sons. Mais une qualité perceptive particulière, la hauteur tonale, est attribuée à la modulation d'amplitude auditive, avec une impression de continuité dans le domaine temporel. Le système auditif présente la particularité d'associer une sensation globale continue à des stimulations vibratoires, ce qui semble ne pas être le cas dans le système visuel ou le système somesthésique. La continuité des sensations dans le domaine temporel ne serait pas construite de la même manière dans le système visuel. Son élaboration n'est pas associée à une sensation spécifique.

Une représentation spéciale des variations périodiques, propre au système auditif, est donc attendue pour expliquer la sensation de hauteur tonale.

Pourtant, on observe un codage temporel des informations périphériques à la sortie de la rétine, ou dans les terminaisons nerveuses tactiles (Darian-Smith, 1984). De même, on peut voir des oscillations de l'activité nerveuse centrale dans le système somesthésique, qui pourraient être en rapport avec ce mode de codage périphérique, et avec la façon dont le système nerveux central décode ces afférences (Ahissar et Vaadia, 1990). Mais des modalités de décodage spécifiques ont depuis longtemps été proposées dans le système auditif, qui supposaient l'existence d'un codage spatial. Celui-ci serait fondé sur des lignes à retard pour le décodage de la périodicité de la modulation d'amplitude. Cette représentation serait en rapport avec la sensation de hauteur tonale. Il se trouve que la fréquence maximale de la modulation d'amplitude que suivent les neurones auditifs s'abaisse de relais en relais jusqu'au cortex auditif. Elle est d'environ 1000 Hz dans le noyau cochléaire, 300 Hz dans le colliculus inférieur, 100 Hz dans le thalamus et de quelques dizaines de Hz dans le cortex primaire. Notons toutefois qu'une population d'environ 15% des neurones du cortex est entraînée par des trains de pulses à des fréquences plus élevées (de Ribaupierre et coll., 1972). Ces cellules sont-elles codantes pour la hauteur tonale dans le cortex, sans qu'il y ait de représentation spatiale de cette sensation ?

Par ailleurs, les détracteurs d'une théorie du codage spatial par un système de lignes à retard, comparable à celui qui permet la détection des délais interauraux en basse fréquence, n'ont pas les arguments expérimentaux pour affirmer l'existence de ce système dans les bas niveaux du système auditif, là où l'information temporelle du signal est encore bien représentée. La seule certitude qui a été obtenue concernant le codage spatial de la modulation d'amplitude est la découverte d'une cartographie de cette propriété physique du signal dans le colliculus inférieur (Langner et Schreiner, 1988). Ces auteurs ont initialement associé à ces observations expérimentales un modèle assez complexe, fondé sur l'existence d'oscillateurs de référence supposés localisés dans le noyau cochléaire (Langner, 1987). Mais l'établissement de cette carte pourrait suivre des règles plus simples, qui ne sont pas vraiment celles d'une représentation systématique par des lignes à retard telles qu'on les prévoyait dans le modèle de Licklider. Elle comporterait toutefois les notions de retard et de comparaison avec délai du signal avec lui-même. Cette idée découle des modèles de détection d'événements et suppose que le codage de la modulation d'amplitude est effectué avec les mêmes mécanismes.

Le codage de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire est en partie effectué par les cellules de type Onset. Ces réponses sont fondées sur la succession activation-inhibition à l'échelle d'une seule fibre afférente. Il est probable que des mécanismes équivalents sont à l'oeuvre dans les autres niveaux du système auditif et les autres systèmes sensoriels, car ce type de mécanisme se révèle en fait très courant dans les données de la littérature. Une balance activation-inhibition a été proposée par Suga (1968), pour expliquer la sensibilité aux variations d'intensité dans le colliculus inférieur de la souris. Dans le système visuel, des données précises sur ces délais ont été obtenues au niveau thalamique (Dubin et McClelland, 1977). Cet effet était inscrit dans la liste des mécanismes possibles par beaucoup de physiologistes, mais il n'est que depuis peu mis en oeuvre par les modélisateurs.

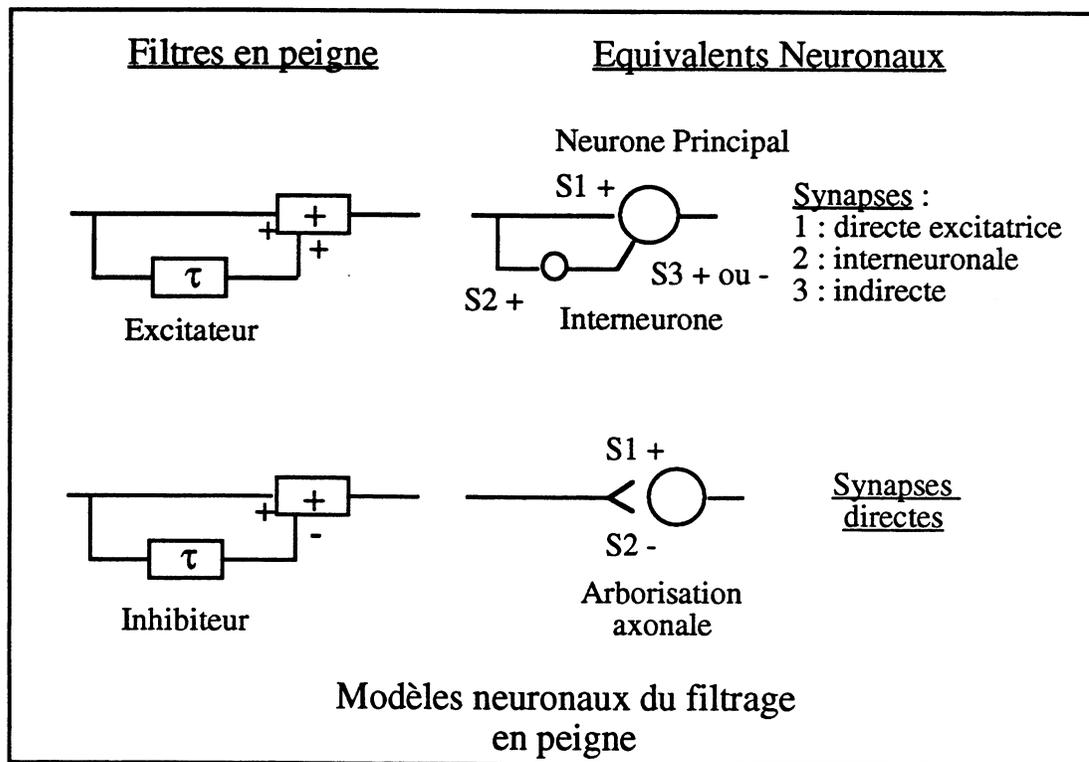
Nous nous sommes aperçus de son intérêt pour le codage de la modulation d'amplitude en travaillant sur les modes de traitement possibles de l'image auditive périphérique à partir des travaux de Oertel (1985). Nous avons vu, par des simulations, qu'un mécanisme activation-inhibition renforce considérablement ce trait commun à tout le signal (Berthommier, 1990). Il s'agit là d'une possibilité simple, à l'échelle des neurones eux-mêmes, ou de microcircuits neuronaux comprenant un interneurone inhibiteur en dérivation, de coder la modulation d'amplitude dans les premiers niveaux du système auditif. Si les enregistrements extracellulaires des neurones isolés révèlent la synchronisation avec la modulation d'amplitude jusqu'à des fréquences assez élevées, autour de 1000 Hz (Frisina, 1983), il n'en est pas de même dans le colliculus inférieur. La cartographie de sensibilité établie par Schreiner et Langner (1988) s'étend seulement jusqu'à 400 Hz. De plus, ces auteurs ajoutent que la synchronisation des réponses cellulaires entre 200 et 300 Hz est effective pour des *groupes* cellulaires, plus que pour des cellules isolées. Les réponses de cellules proches sont aussi corrélées dans le thalamus ventral et médial (Heierly et coll., 1987). Deux hypothèses sont avancées dans ce cas : soit le groupe cellulaire est entraîné par une même source et code les composantes fréquentielles du signal de la même manière que les fibres du nerf auditif, par redondance de la transmission, soit ces cellules entretiennent des relations récurrentes et renforcent par feedback positif les composantes fréquentielles présentes dans leurs entrées. Il se pourrait que, dans les niveaux situés en aval du noyau cochléaire, les composantes de fréquences élevées ne soient pas codées à l'échelle de chaque neurone, mais par des microcircuits neuronaux, comme cela a été suggéré par ces expériences.

Le mécanisme physiologique précis mis en oeuvre dans le noyau cochléaire reste imprécis, puisque deux hypothèses complémentaires sont avancées, l'une avec un interneurone et l'autre pas. Il y aurait dans ce cas une bifurcation axonale, atypique dans le système nerveux, qui comporterait à la fois des boutons synaptiques excitateurs et inhibiteurs. S'il s'agit d'un interneurone inhibiteur, sa localisation serait le noyau dorsal, à travers un circuit de dérivation. Une possibilité supplémentaire de contrôle de la transmission des informations par le noyau cochléaire ventral s'ouvre ainsi, mais l'origine et la nature de ce contrôle, quoique suggérées par la fonction du modèle comme nous le verrons, restent largement hypothétiques.

L'existence d'interneurones inhibiteurs situés en dérivation des entrées sensorielles directes est ubiquitaire dans le système nerveux, de la moelle épinière (Pierrot-Deseilligny, 1984) aux étages corticaux. Fonctionnellement, cette structure produit une séquence activation-inhibition qui est à la fois révélée par des enregistrements intracellulaires (de Ribaupierre et coll., 1972), et par les activités globales des potentiels évoqués, où on voit toujours une composante activatrice suivie d'une composante inhibitrice. Ce mode de traitement des entrées sensorielles est donc assez général.

D'autre part, une possibilité similaire de traitement du signal visant à extraire la composante fondamentale des sons existe avec le filtrage en peigne (parfois appelé filtrage de Comb). Cette technique est un filtrage du signal fondé sur une séquence activation-activation ou activation-inhibition. Une copie du signal est conduite en dérivation jusqu'au sommateur, avec un délai qui dépend de la fréquence que l'on veut renforcer ou atténuer. Dans sa version atténuatrice, le filtre présente des minima très prononcés qui apportent un haut degré de sélectivité. On a ainsi obtenu un modèle d'extraction des composantes fréquentielles (de Cheveigné, 1990). Dans la version stochastique du modèle activation-inhibition, les spikes qui parviennent successivement au sommateur directement et par l'interneurone sont générés à partir d'un unique potentiel d'action. De Cheveigné parle d'un modèle d'autocoïncidence des spikes avec délai, qui serait comparable au modèle de Licklider. Il suppose aussi que tous les délais possibles sont cartographiés. Ces modèles seraient donc des versions d'une même idée de base, qui consiste à obtenir des décodeurs de séquences et de périodicité, afin d'analyser le temps par des méthodes *circulaires*.

Néanmoins, nous verrons que la fonction de transfert est plutôt en rapport avec une propriété de *filtrage passe-bande* des signaux dans le domaine temporel, comme celle qui est construite dans le domaine spatial à partir de la fonction DOG (Marr, 1982). La fonction passe-bande du modèle qui nous avons appelé DFI (Delayed Forward Inhibition) n'est pas tout à fait la dérivée d'une fonction passe-bande temporelle. Mais on se rapproche de cette notion de champ récepteur passe-bande, également observée dans le système visuel. Les filtres en peigne et leurs harmoniques à partir d'un unique paramètre de délai. Nous ajoutons à ce paramètre des constantes de relaxation du potentiel de membrane, de façon à pouvoir contrôler non seulement les fréquences de coupure du filtre, mais aussi la position des maxima, le rapport entre le gain du premier pic et celui des pics suivants, et enfin la réponse constante du filtre. Neurophysiologiquement, le délai est contrôlé par des différences de délais entre deux ou trois synapses, ainsi que par le temps de réponse de l'interneurone. Il serait difficile d'obtenir des délais aussi courts que 0.5 ou 1 ms avec une seule synapse. Cela est par contre envisageable à partir de combinaisons synaptiques.



Les délais synaptiques de ces deux équivalents neuronaux vérifient :

$$1) S1 + d = S2 + S3 \quad \text{ou} \quad 2) S1 + d = S2$$

pour obtenir un délai d entre l'arrivée de l'excitation et celle de l'inhibition. Les délais physiologiques mesurés par Oertel (1985) sont de l'ordre de 2 ms.

Il se trouve que la fidélité de la transmission d'une synapse est aussi de l'ordre de la ms, et varie d'un moment à l'autre et selon différentes conditions physico-chimiques comme la température, selon un modèle synaptique courant (Parnas et Parnas, 1989). Les modèles à base de délais synaptiques seraient donc plus imprécis que d'autres mécanismes fondés sur des temps de relaxation membranaires, ou sur des temps de propagation électrique.

On peut donc difficilement prêter à ces modèles des propriétés qui reposent uniquement sur les délais synaptiques.

Ceux-ci constitueront certes des variables de contrôle de la fonction de transfert du filtre, mais secondaires quant à la sélectivité fréquentielle. On voit que ce n'est pas le cas, si le support de la sélectivité est la fréquence de coupure du filtre en peigne. De même, des schémas qui font appel à des délais très courts, en dessous de la ms, sont sujets à caution. C'est le cas des modèles fondés sur le renforcement du codage spatial à partir des composantes fréquentielles redondantes présentes dans le nerf auditif à la suite du filtrage cochléaire. Il est plus probable que ce renforcement soit lié à des corrélations locales d'activité qui reposent sur les temps de relaxation du potentiel de membrane, comme nous le proposons (Berthommier, 1989, 1990). Nous nous inspirerons de la démarche de Shamma (1989) pour proposer un nouveau modèle de représentation de la modulation d'amplitude dans le système auditif déjà formulé en 1990, auquel nous ajoutons quelques développements mathématiques. Il se trouve que la possibilité d'extraire cette information ne repose pas uniquement sur ce filtrage, mais qu'une opération préparatoire est impérative : la *rectification* du signal à la sortie du filtrage cochléaire. Cette opération introduit une forte non-linéarité, qui est le propre de toute transmission nerveuse, puisque seules des impulsions positives sont transmises. La partie négative du signal est reconstructible par les décodeurs de type Onset. Nous montrerons que le potentiel de membrane de ces décodeurs fluctue autour du point d'équilibre et que ces fluctuations contiennent une information qui est analysable par la transformation de Fourier. Par contre, les modèles physiologiques classiques sont fondés sur l'information extracellulaire des trains de spikes.

Ceci ajoute un degré de cohérence à notre point de vue, en montrant de plusieurs manières différentes que le code nerveux est à la fois intra- et extracellulaire, et que l'état d'un réseau de neurone n'est pas seulement défini par les informations circulantes relevées par les enregistrements extracellulaires. A chaque instant, une certaine quantité d'information est entreposée dans la mémoire de chaque neurone, qui est à la fois électrique et biochimique. Certains processus métaboliques sont engagés à partir des événements électriques. Si la fréquence fondamentale est représentée par l'évolution du potentiel de membrane neuronal, la question soulevée concerne la nécessité d'une représentation spatiale explicite de cette qualité perceptive.

Si on peut supposer que les vibrations neuronales à elles seules peuvent entraîner la conscience de hauteur tonale, ce qui restera ici une question de nature philosophique, on peut aussi penser que ce paramètre temporel a une fonction perceptive propre, qui nous permet de discerner et de séparer les objets sonores.

On rejoindra ainsi le problème de codage des objets dans le système nerveux, en supposant que les corrélations temporelles entre neurones synchronisés sur la même fréquence fondamentale, permettent de regrouper sous un label commun les composantes d'un objet donné. Les techniques de séparation de sources en fonction de la hauteur fondamentale suivent cette idée, en évitant un problème technique majeur : le déphasage entre composantes issues de canaux différents à la sortie d'un banc de filtres. La technique de l'autocorrélogramme permet d'éviter cet écueil en alignant les composantes le long de l'axe des délais en fonction de leur fréquence fondamentale. Il en est de même pour la méthode que nous développons, fondée sur la DFT (Transformée de Fourier Discrète).

4 - Le Modèle feedforward de Shamma

Une version du filtrage en peigne à activation retardée a été proposée par Shamma (1989), afin de renforcer la sélectivité de l'intégration neuronale des informations auditives périphériques. C'est l'information temporelle du nerf auditif, qui n'est pas liée à la synchronisation sur la fréquence fondamentale, qui est ici appropriée. Physiologiquement, un taux de synchronisation non nul avec la fréquence caractéristique de la fibre stimulée est observé jusqu'à 3000 Hz. Ce mode de codage temporel est en redondance avec le code spatial en sortie du filtre cochléaire. Plusieurs modèles ont été

proposés pour renforcer la représentation spectrale à partir de cette information temporelle. Avec le modèle de Shamma (1989), ce gain est obtenu en ajustant le délai du filtre en peigne avec la fréquence caractéristique de chaque fibre auditive.

Le modèle de la réponse unitaire d'un neurone i qu'il propose, est fondé sur la sommation directe d'informations x_j issues d'un ensemble de fibres j . La réponse impulsionnelle propre à l'entrée j est notée Q_{ij} , et correspond à la génération d'un EPSP ou d'un IPSP à la réception d'une impulsion. Le potentiel intracellulaire causé par $N + 1$ entrées est donné par la convolution :

$$y_i(t) = \sum_{j=0}^N Q_{ij}(t) * x_j(t) \quad \text{avec} \quad x_j(t) = \sum_k \delta(t - t_k)$$

La variable y_i est la réponse intracellulaire instantanée du neurone i . A partir d'entrées Poissonniennes non-stationnaires notées p_j , le potentiel intracellulaire est aussi représenté par la somme des convolutions de ces signaux continus par la réponse synaptique impulsionnelle Q :

$$y_i(t) = \sum_{j=0}^N Q_{ij}(t) * p_j(t)$$

La relation entre le potentiel intracellulaire et la probabilité de décharge z_i du neurone i est approximée par une fonction sigmoïde. Cette notion est couramment admise (voir par exemple Anton et coll., 1992). Nous la remettons en question au chapitre 4, en proposant une meilleure expression des réponses transitoires des neurones. Il s'agit là d'une formulation qui n'est valable qu'en moyenne seulement. Elle représentera donc très mal les réponses neuronales à des signaux non-stationnaires, comme les variations rapides associées aux débuts des stimulations :

$$z_i(t) = g(y_i(t)) = \frac{z_{\max}}{1 + e^{-b(y_i(t) - y_0)}}$$

En considérant $z_i(t)$ comme l'intensité d'un processus de Poisson ponctuel non-stationnaire, la sortie du modèle reste un signal continu. Elle peut aussi être traduite en un train d'impulsions par génération aléatoire.

Lorsqu'il s'agit d'obtenir un renforcement de la réponse par filtrage en peigne, le délai du filtre Q associé à chaque neurone est calculé en fonction de la fréquence caractéristique des fibres d'entrées :

$$\tau_c = 1/2\pi f_c$$

La réponse neuronale est donnée à partir d'une entrée directe et d'une entrée avec délai, et un potentiel de membrane exponentiellement décroissant :

$$\tau \frac{dy_i}{dt} + y_i(t) = e_i(t) + e_i(t - \tau_c)$$

La fonction de transfert de ce neurone est obtenue en calculant la transformée de Fourier :

$$Y(f) = E(f) (1 + e^{-i2\pi f \tau_c}) \frac{1}{1 + i2\pi f \tau}$$

La relation entre le spectre de puissance de la sortie et le spectre de l'entrée est déduite :

$$P_Y(f) = P_E(f) \frac{2 (1 + \cos(2\pi f \tau_c))}{1 + (2\pi f)^2 \tau^2}$$

Au total, le module de la réponse d'un filtre en peigne neurophysiologique à excitation retardée est donné par :

$$|TFQ(f)| = \sqrt{\frac{2 (1 + \cos (2\pi f d))}{(2\pi f)^2 + 1/\tau^2}}$$

La réponse de ce filtre dans le domaine fréquentiel est déterminée par le délai d et la constante de relaxation τ du potentiel de membrane. Le modèle DFI que nous proposons en 1990 est, dans sa forme la plus simple, la réponse à un filtre en peigne exciteur-inhibiteur, dont la fonction de transfert ne présente qu'une inversion de signe.

5 - Le modèle DFI

Le but de ce modèle n'est pas d'obtenir une amélioration des réponses positionnelles à partir du contenu fréquentiel des fibres auditives, mais (1) de reproduire les profils de réponses des cellules Onset (2) de renforcer la représentation de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire à partir de la modulation d'amplitude présente dans le nerf auditif. Ce modèle tient compte à la fois des connaissances sur la connectivité anatomique de ces cellules, de la forme des réponses extracellulaires, des modalités de réponses extracellulaires et des réponses fonctionnelles aux événements et à la modulation d'amplitude. Ce schéma a une vocation formelle puisqu'il vise l'obtention d'un traitement de signaux continus à la sortie d'un banc de filtres, pour obtenir la représentation continue des sons complexes dans le noyau cochléaire. Cette représentation comporte la particularité d'approximer les probabilités de décharges neuronales et donc de pouvoir comprimer dans quelques dizaines de canaux l'activité de plusieurs milliers de cellules. Néanmoins, nous verrons que cette approximation n'est pas rigoureuse, puisque le problème de l'évaluation des probabilités de décharge à partir des fluctuations du potentiel de membrane neuronal autour du potentiel de repos n'a pas été complètement résolu dans le cas non-stationnaire. Nous montrerons une image des fluctuations de ce potentiel dans le cas du modèle DFI, où les spikes activateurs et inhibiteurs arrivent avec un délai fixe [Fig. 4.3]. D'autres variantes comportant une fluctuation de ce délai n'ont pas été testées.

D'autre part, nous avons avancé dans un paragraphe précédent que les fluctuations du potentiel de membrane sont analysables temporellement par la transformée de Fourier, en vue d'extraire une information sur le codage de la fréquence fondamentale dans le système auditif. Nous supposons, comme Shamma (1989), que les sommations des entrées stochastiques sont évaluables en moyenne et qu'il est possible d'obtenir une probabilité de sortie du neurone correspondant aussi à une probabilité ponctuelle de décharge non stationnaire. Pour des raisons que nous exprimerons au chapitre 4, la fonction que nous proposons pour transformer le potentiel intracellulaire en probabilité extracellulaire n'est pas une sigmoïde. C'est une fonction à seuil, sans plateau de saturation, quand il n'y a pas de période réfractaire. La forme la plus simple de ce type de fonction est une rectification linéaire ne laissant en sortie que la partie positive du potentiel intracellulaire moyen.

Soulignons d'autre part que ce mécanisme devrait faire l'objet d'une modélisation à partir d'une description physiologique plus fine. Nous savons que les mécanismes mis en jeu dans les cellules Onset présentent peut-être plusieurs difficultés d'implémentation à partir des équations HH. Une première particularité est que les interactions entre les afférences excitatrices et inhibitrices sont peut-être locales sur l'arbre dendritique, comme dans le cas de l'inhibition avec shunt proposée pour les modèles détecteurs de vitesse (Grzywacz et Poggio, 1988). Cette inhibition localisée permettrait d'associer exclusivement les

événements excitateurs et inhibiteurs, puis de propager et sommer uniquement l'excitation. Une seconde particularité est que le potentiel de ces cellules semble subir une remise à zéro très rapide après l'émission d'un potentiel d'action. A cause de ces incertitudes, le modèle simplifié que nous proposons ne peut encore prétendre être une image fidèle de la réalité neurophysiologique.

Nous supposons que la fonction h du modèle est une séquence d'EPSP-IPSP. Le temps de montée de l'EPSP est supposé très court ou nul [Fig. 3.1]. Ceci permet à la fois de préserver une bonne représentation du début des stimulations et de supposer que ce modèle se comporte comme un détecteur de coïncidences avec un fenètre quasi-rectangulaire de délai d . Dans sa version initiale, les constantes de temps de l'inhibition et de l'excitation ne sont pas égales, comme c'est généralement le cas en neurophysiologie. Avec une dimension de temps ou d'espace, on a une action (1) proximale excitatrice intense et courte et (2) distale inhibitrice peu intense et plus longue (comme avec le chapeau mexicain). La réponse impulsionnelle du filtrage DFI est donc définie par parties:

$$\left\{ \begin{array}{l} Q(t) = \frac{1}{\tau_1} e^{-t/\tau_1} \quad (0 \leq t < d) \\ Q(t) = \frac{1}{\tau_1} (e^{-d/\tau_1} - 1) e^{-(t-d)/\tau_2} \quad (t \geq d) \end{array} \right\}$$

La réponse de ce filtre à une stimulation constante (appelée réponse DC) est nulle seulement si :

$$\tau_1 = \tau_2 = \tau$$

$$Q(t) = \frac{1}{\tau} e^{-t/\tau} u(t) - \frac{1}{\tau} e^{-(t-d)/\tau} u(t-d)$$

On vérifie dans ce cas l'égalité des parties positive et négative pour toute combinaison de valeurs de délai et de constante de temps :

$$Q^+ = Q^- \quad \forall \tau \in \mathcal{R}^+, \forall d \in \mathcal{R}^+$$

$$Q^+ = \frac{1}{\tau} \int_0^d e^{-t/\tau} dt = 1 - e^{-d/\tau}$$

$$Q^- = \frac{(1 - e^{-d/\tau})}{\tau} \int_d^{+\infty} e^{-(t-d)/\tau} dt = 1 - e^{-d/\tau}$$

Cette propriété permet d'obtenir un signal centré manipulable par la transformée de Fourier. Le pic en $f=0$, dont la largeur est d'autant plus grande que la fenètre d'intégration est courte, est éliminé. Ceci assure une plus grande fiabilité de la méthode de détection des deux premiers pics de fréquence fondamentale. Remarquons également que ce recentrage permettra d'appliquer la méthode de séparation de sources de Héroult et Jutten (1991) sur chaque canal du banc, et ainsi d'obtenir une application multicanaux de ce modèle avec deux ou trois jeux de canaux suivant le nombre de locuteurs à isoler.

Calculons la fonction de transfert de ce filtre par la transformée de Fourier de la réponse impulsionnelle :

Figure 3.1

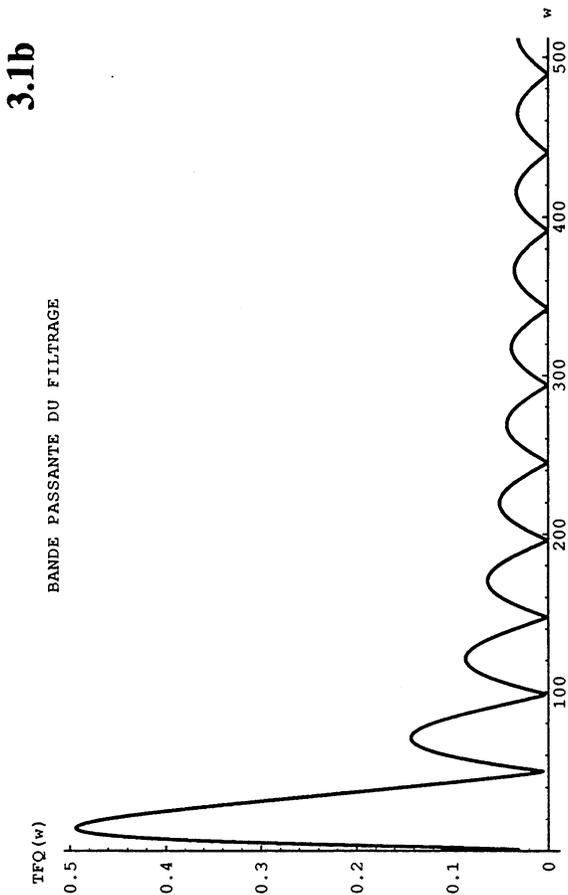
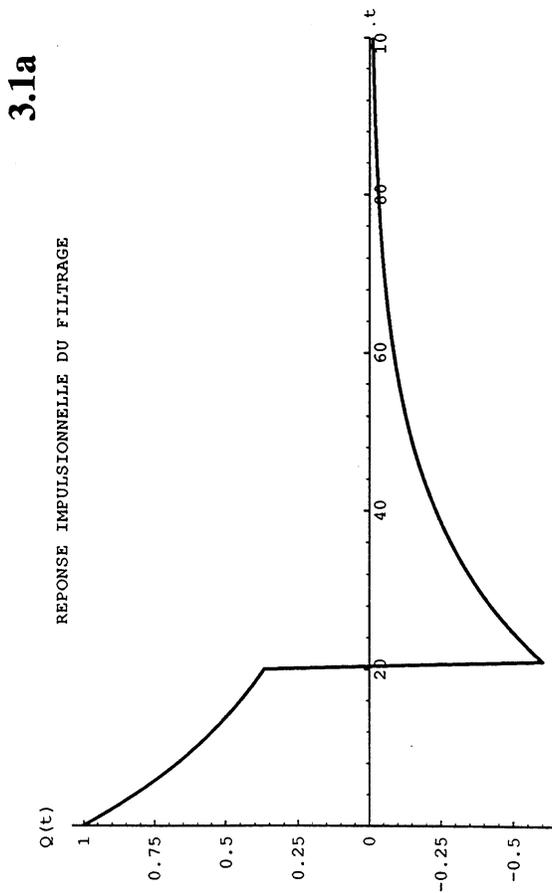


Figure 3.1 : Réponse impulsionnelle du filtrage activation-inhibition et transformée de Fourier de cette fonction calculée avec MATHEMATICA. Le filtre est $f(t) = (\exp[-a t], \text{ si } 0 \leq t < d; (\exp[-a d] - 1) \exp[-a(t-d)], \text{ si } t \geq d)$ (fig. 3.1a). Les paramètres du filtre sont $a = 0.1$ et $d = 20$. La transformée de Fourier de $f(t)$ donne une fonction multimodale dont les minima dépendent de d et les maxima sont donnés par un calcul décrit dans le texte (fig. 3.1b). Celle-ci présente un premier maxima très prononcé, qui favorise la détection de la fréquence fondamentale au détriment des harmoniques. Sa valeur est nulle en $w=0$.

$$X(f) = \int_{-\infty}^{+\infty} x(t) e^{-i2\pi ft} dt$$

Rappelons tout d'abord le gain obtenu à partir d'une réponse impulsionnelle exponentielle décroissante :

$$x(t) = e^{-t/\tau} u(t)$$

$$X(f) = \int_{-\infty}^{+\infty} e^{-t/\tau} u(t) e^{-i2\pi ft} dt$$

$$X(f) = \frac{1}{i2\pi f + 1/\tau}$$

$$|X(f)| = \frac{1}{\sqrt{(2\pi f)^2 + 1/\tau^2}}$$

Puis calculons de la même manière la réponse impulsionnelle du modèle DFI à une seule constante de temps (la hauteur de l'impulsion est égale à un) :

$$TFQ(f) = \int_{-\infty}^{+\infty} Q(t) e^{-i2\pi ft} dt$$

$$TFQ(f) = \frac{1 - e^{-i2\pi fd}}{i2\pi f + 1/\tau}$$

$$TFQ(f) = \frac{1 - (\cos(2\pi fd) + i \sin(2\pi fd))}{i2\pi f + 1/\tau}$$

$$|TFQ(f)| = \sqrt{\frac{2(1 - \cos(2\pi fd))}{(2\pi f)^2 + 1/\tau^2}}$$

Nous voyons que ce gain subit un simple changement de signe au numérateur par rapport au modèle excitateur-exciteur utilisé par Shamma (1989). La forme de ce filtre est très particulière, puisqu'il comporte, comme le filtre en peigne classique, plusieurs maxima, mais de hauteur décroissante [Fig. 3.1]. Elle résulte de la convolution d'un filtre passe-bas avec un passe-haut, équivalente à la dérivation d'un passe-bas. Les harmoniques sont atténuées par rapport à la fréquence fondamentale. Si l'espace fréquentiel de la modulation est découpé en bandes de largeur égales, il est possible de faire coopérer deux ou trois systèmes de filtres (avec deux ou trois délais) pour couvrir toutes les fréquences de manière égale. A l'intérieur de chacun de ces systèmes, les harmoniques et leurs fréquences fondamentales subissent le même traitement. La réponse en $f=0$ est annulée, comme nous l'avons déjà calculé.

Cette notion est couramment admise en vision, où il est exclu de faire appel à une multitude de canaux très sélectifs dans le domaine temporel et dans celui des fréquences spatiales. La représentation de la hauteur tonale nécessite une représentation plus fine, comme cela est observé dans le colliculus inférieur par Langner et Schreiner (1988), mais nous ne pouvons pas nous permettre d'établir une telle cartographie explicite sans en avoir la finalité exacte. Des schémas fonctionnels de coopération entre plusieurs canaux peu sélectifs doivent d'abord être envisagés.

Les minima du filtre sont directement déterminés par le délai. Par contre, le calcul des maxima est fondé sur la prise en compte des points qui annulent la dérivée première :

$$|TFQ(\omega)| = \sqrt{\frac{2(1 - \cos(\omega d))}{\omega^2 + 1/\tau^2}}$$

$$\frac{d|TFQ(\omega)|}{d\omega} = 0$$

$$\frac{-4\omega(1 - \cos(\omega d)) + 2d(\omega^2 + 1/\tau^2)\sin(\omega d)}{(\omega^2 + 1/\tau^2)^2} = 0$$

$$-4\omega(1 - \cos(\omega d)) + 2d(\omega^2 + 1/\tau^2)\sin(\omega d) = 0$$

Nous aboutissons après réduction à l'équation suivante :

$$\cos(\beta)\cos(\omega d) + \sin(\beta)\sin(\omega d) = \cos(\beta)$$

$$\begin{cases} \cos(\beta - \omega d) = \cos(\beta) \\ \cos(\omega d - \beta) = \cos(\beta) \end{cases}$$

$$\begin{cases} \beta - \omega d = 2k\pi - \beta \\ \omega d - \beta = 2k\pi - \beta \end{cases}$$

$$\begin{cases} \beta = k\pi + \frac{\omega d}{2} \\ \omega d = 2k\pi \end{cases}$$

Les solutions de ce système ne peuvent être obtenues qu'en résolvant graphiquement :

$$\text{Arctg}\left(\frac{d(\omega^2 + 1/\tau^2)}{2\omega}\right) = k\pi + \frac{\omega d}{2}$$

avec $(d(\omega^2 + 1/\tau^2))^2 + (2\omega)^2 = 1$

La position ω_{\max} du premier pic a été retrouvée par cette méthode, pour τ et d données. Nous sommes donc en mesure de contrôler la forme de ce filtre à partir de ces deux paramètres.

L'implémentation de cette méthode de filtrage est également très simple, puisqu'elle est exprimable par une forme récurrente avec délai.

Rappelons la forme récurrente du filtrage passe-bas du premier ordre de gain unité :

$$\alpha = e^{-10^3/\tau \text{ FS}} \text{ si } \tau \text{ en ms}$$

$$x_0 = 0$$

$$x_{n+1} = \alpha x_n + (1 - \alpha) e_n$$

La forme récurrente du filtre DFI à une constante de temps est donnée par :

$$x_0 = \dots = x_d = 0$$

$$x_{n+1} = \alpha x_n + (1 - \alpha) (e_n - e_{n-d})$$

Les d valeurs intermédiaires sont sauvegardées dans un tampon dont la gestion est optimisée par l'usage d'un pointeur circulaire. Des simulations de grande envergure et le traitement de la parole sont aisées avec ce modèle de filtrage sur un matériel courant. La sortie du modèle est obtenue après rectification du signal intracellulaire. Une rectification linéaire, ne gardant que la partie positive du signal, restitue le pattern de réponse Onset extracellulaire.

La couche de filtrage implémentable à partir du modèle DFI comporte, (1) soit une cellule par canal, si on ne veut pas tenir compte des corrélations spatiales, (2) soit un degré de convergence sur les cellules de la seconde couche. Dans ce deuxième cas, la sommation peut avoir lieu, soit avant, soit après l'application de la non-linéarité de rectification. Dans tous ces cas, les paramètres de filtrage seront les mêmes pour tous les canaux, car l'information à extraire, la modulation d'amplitude, est, a priori, représentée de la même manière dans tous les canaux fréquentiels. Cette notion est en fait inexacte, car la fréquence de modulation n'est bien présente que dans les basses fréquences, là où la fréquence fondamentale est positionnée dans le banc de filtres, et dans les hautes fréquences, où elle apparaît par mélange des harmoniques non résolues. Les fréquences moyennes sont aussi modulées par la source, mais le taux de synchronisation sur la fréquence de modulation est plus bas. Des pics apparaîtront dans les modes secondaires des filtres positionnés en regard des fréquences moyennes, et il faudra regrouper ces informations, pour récupérer l'énergie liée aux harmoniques.

Ces différentes représentations de la modulation d'amplitude à la sortie d'un banc de filtres et la répartition adaptée des modes de filtrage que l'on peut proposer sont à mettre en rapport avec les distributions inégales des différents types cellulaires qui sont observées dans le noyau cochléaire.

6 - L'effet de la rectification

Le traitement des signaux dans le système auditif peut être considéré comme quasi-linéaire durant l'étape de filtrage cochléaire. Si on néglige l'existence de phénomènes tels que le codage dans le nerf auditif de sons différentiels cubiques, $2 f_1 - f_2$, qui ne sont pas dus à la compression de dynamique, cette étape de filtrage peut être représentée par des convolutions. Nous avons utilisé le banc de filtres Gammatones mis au point par Patterson et Holdsworth (1991), qui est inclu dans un environnement informatique de grande qualité. Le filtrage Gammatones ressemble à une analyse par ondelettes de Gabor, où l'enveloppe Gaussienne est remplacée par une distribution Gamma, asymétrique dans le temps : le filtrage Gammatones est causal. Les non-linéarités classiquement appliquées sur ce signal distribué dans un nombre limité de canaux sont (1) la rectification (2) une compression de dynamique avec saturation (3) l'adaptation nerveuse. La composante rapide de l'adaptation nerveuse est due à la réfractorité des fibres du nerf auditif, ainsi qu'une partie de la saturation, comme nous l'avons vu au chapitre 2. Nous insisterons sur cette notion de base qui n'est habituellement pas relevée dans la littérature :

La rectification du signal par les cellules ciliées internes est le mécanisme primaire essentiel qui permet d'expliquer la perception de la hauteur fondamentale et la perception de la fondamentale absente.

Les effets de la rectification sont observés dans tous les systèmes sensoriels. Seule la partie positive du signal résultant des opérations de filtrage périphérique est transmise. L'analyse des effets de la rectification dans le domaine fréquentiel fait l'objet de quelques travaux, concernant en particulier la composition fréquentielle des signaux sommés, puis

rectifiés, qui peut être un apport intéressant dans l'étude de la décomposition de mélange de signaux (Regan et Regan, 1992). Toutefois, la rectification est une opération dont les effets sont complexes. Nous ne retiendrons que les deux notions vraiment utiles : (1) la rectification d'un son pur engendre des harmoniques (2) la rectification d'un son modulé engendre un pic à la fréquence de modulation. Ajoutons à cela l'apparition d'un pic en $f=0$, dû au décentrage du signal.

La première propriété est montrée en développant en série de Fourier une sinusoïde rectifiée :

$$\sin_+(x) = \begin{cases} \sin(x) & 0 \leq x < \pi \\ 0 & \pi \leq x < 2\pi \end{cases} = \frac{\sin(x) + |\sin(x)|}{2}$$

$$\sin_+(x) = \frac{1}{\pi} + \frac{1}{2} \sin(x) - \frac{2}{\pi} \left(\frac{\cos(2x)}{1 \cdot 3} + \frac{\cos(4x)}{3 \cdot 5} + \frac{\cos(6x)}{5 \cdot 7} + \dots \right)$$

On peut, à partir de ce développement, calculer le taux de synchronisation de la partie positive de sinusoïde, qui est utilisé en pratique pour définir la synchronisation dans le nerf auditif :

$$\left\{ r_s = \frac{2\pi \frac{1}{2}}{4} = \frac{\pi}{4} ; r_c = 0 \right\}$$

La seconde propriété donne un *puissant* moyen d'analyse des signaux modulés [Fig. 3.2]. Celui-ci est intrinsèque au mode de transmission par potentiels d'action, qui implique que toute variation soit codée positivement. Il est possible que l'évolution ait choisi ce moyen pour sa simplicité, au prix d'une déformation du signal, et de la perte de sa partie négative, ou de sa transmission par un second canal. Rappelons que la transformation de Fourier d'une sinusoïde donne deux pics centrés sur $f=0$:

$$\sin(\omega t) \leftrightarrow \frac{1}{2} (\delta(-\omega) + \delta(\omega))$$

Lorsqu'une sinusoïde de fréquence porteuse f est modulée par une fréquence de modulation m , deux pics apparaissent autour de la fréquence porteuse en $f+m$ et $f-m$, mais il n'y a aucun pic en m : la fréquence de modulation est absente du spectre. Il serait encore possible de rechercher ces deux pics dans cette situation simple, mais le spectre devient très complexe, lorsque plusieurs fréquences porteuses sont mixées, et il est plat dans le cas du bruit modulé. Les pics latéraux de l'infinité de fréquences porteuses se superposent et forment eux-mêmes du bruit indétectable. C'est là que l'effet de la rectification est le plus efficace, en faisant ressortir d'un coup cette information cachée. Un signal constant modulé est associé à deux pics latéraux, comme une fréquence pure, ainsi qu'à un pic supplémentaire en $f=0$:

$$\alpha (1 + \gamma \sin(\omega t)) \leftrightarrow \alpha \delta(0) + \frac{\alpha \gamma}{2} (\delta(-\omega) + \delta(\omega))$$

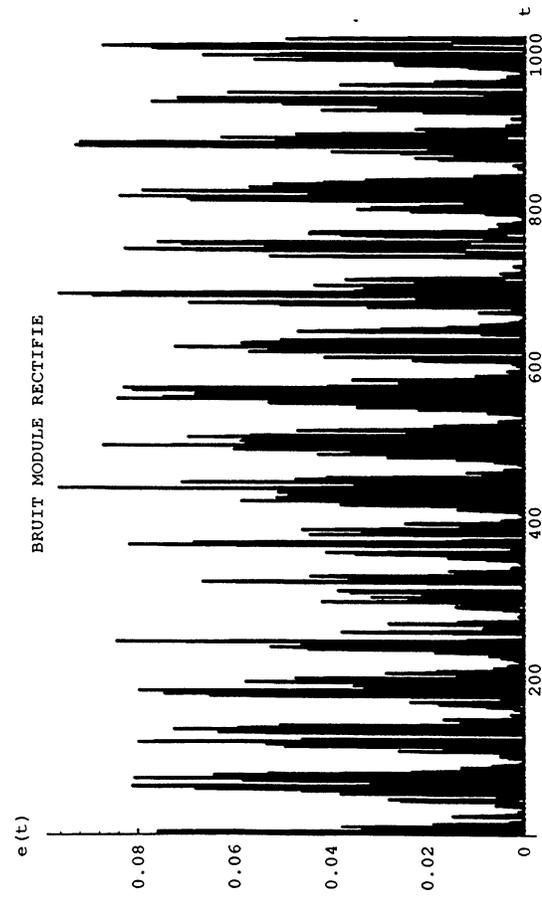
Il en est de même si ce signal constant est du bruit rectifié, et si une fréquence modulée est rectifiée. La rectification rend détectable le pic de la fréquence de modulation [Fig. 3.2].

7 - Séparation des sons et perception de la hauteur fondamentale

L'individualisation du pic de modulation est directe, par une méthode de détection de pics, ou passe par une étape de filtrage avec le passe-bande DFI. Le couplage de l'étape de rectification dans le nerf auditif et de l'étape de filtrage par les cellules du noyau cochléaire permet d'isoler les fréquences de modulation. Le filtre passe-bande renforce les

Figure 3.2

3.2a



3.2b

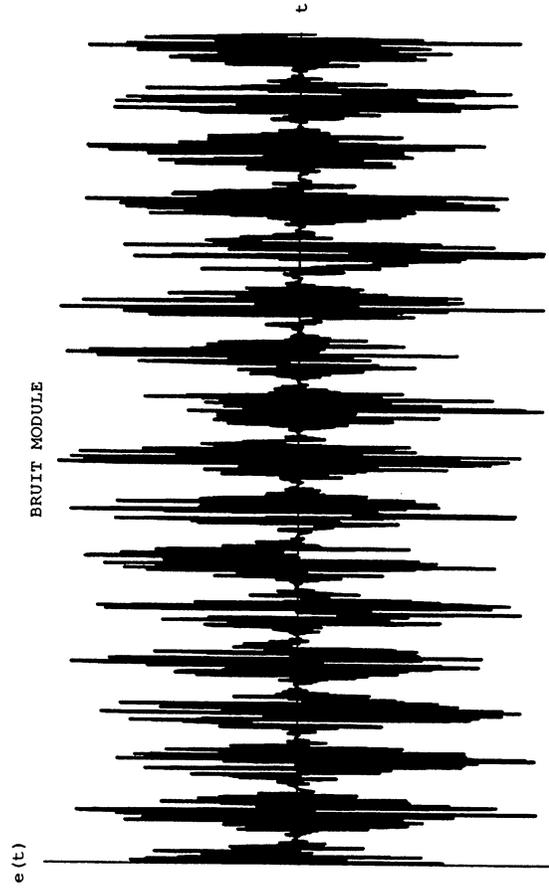
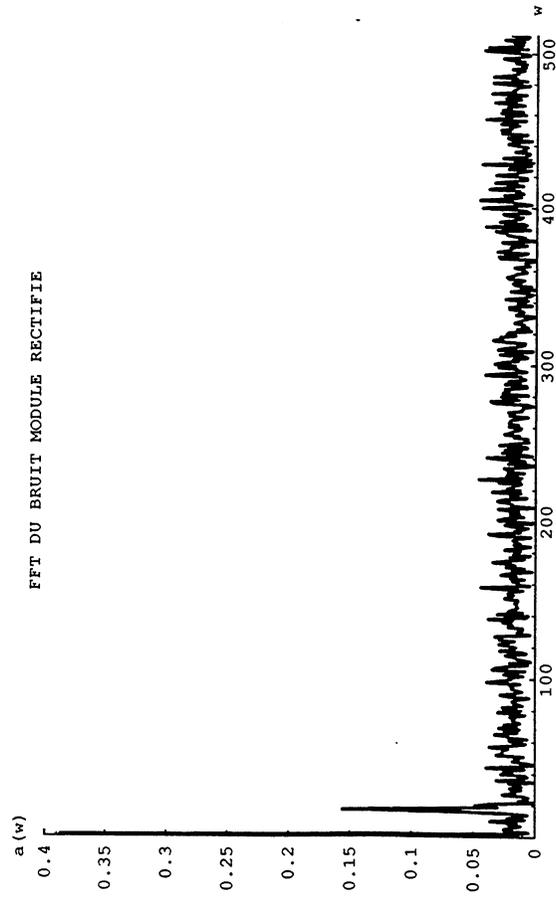


Figure 3.2 : Extraction de la fréquence de modulation d'un bruit. La méthode comporte deux étapes : 1) la rectification (fig. 3.2a et 3.2b) 2) le filtrage (fig. 3.2e et 3.2f). Cette simulation est réalisée sous MATHEMATICA. La génération du bruit modulé est faite avec la fonction $\text{Rnd} : e(t) = a (\text{rnd} - 0.5) (1 + \cos(m t))$, avec $a = 0.1$ et $m = 0.1$. Ce signal est rectifié (fig. 3.2a) ou non (fig. 3.2b). La transformation de Fourier du signal rectifié produit un pic en $w=0$ et un pic à la fréquence de modulation, en plus de la partie constante (fig. 3.2c), alors que le signal non rectifié présente seulement une partie constante (fig. 3.2d). $e(t)$ comprend dans les deux cas toutes les composantes fréquentielles du bruit. Ces composantes w_i sont chacune entourées de 2 pics de modulation en $w_i - m$ et $w_i + m$. La rectification est un puissant moyen de démasquage de cette structure cachée du spectre : en produisant un pic de forte intensité en $w=0$, le pic w_i+m d'intensité proportionnelle émerge avec un bon rapport signal/bruit. Ce pic de modulation est extrait à la suite de l'opération de filtrage activation/inhibition (voir fig. 3.1) qui annule le pic en $w=0$ (fig. 3.2e). Ce pic peut gêner l'identification de la fréquence de modulation avec une FFT à court terme qui produit un empatement. Par comparaison, la transformée du signal non rectifié reste plate (fig. 3.2f). La rectification et le filtrage activation/inhibition sont physiologiques. Ces processus de bas niveau sont à la base de la perception de la fondamentale absente.

Figure 3.2

3.2c



3.2d

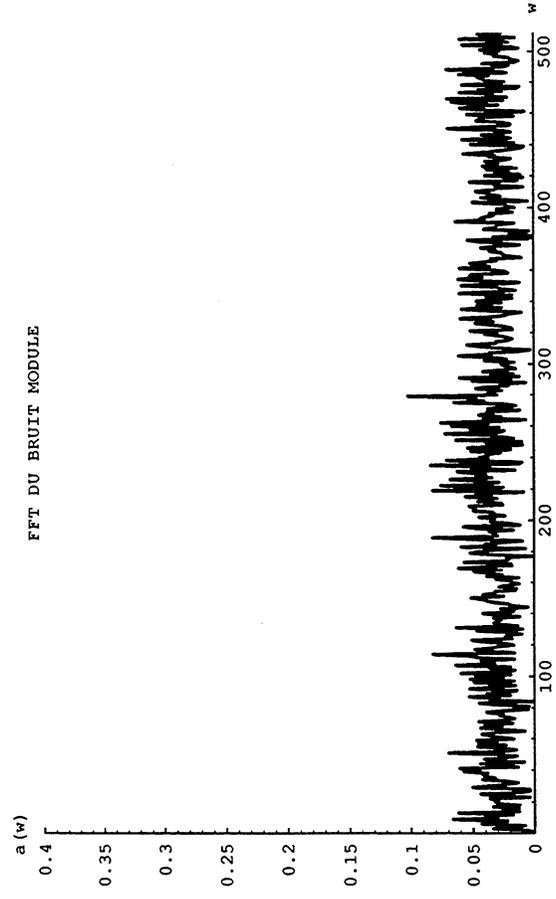
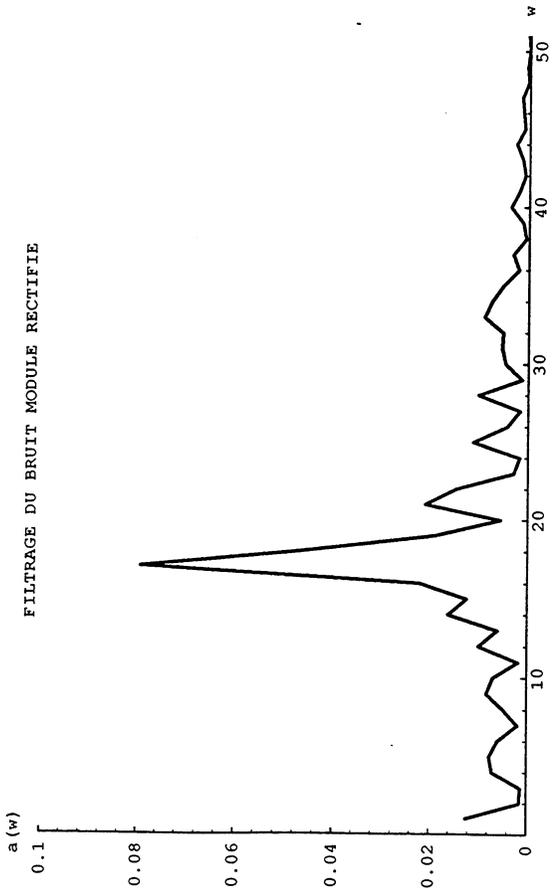
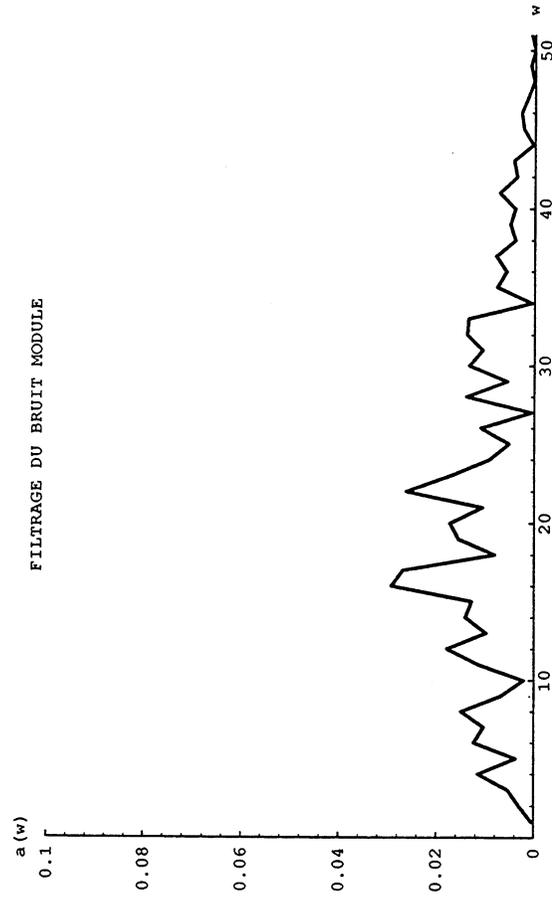


Figure 3.2

3.2e



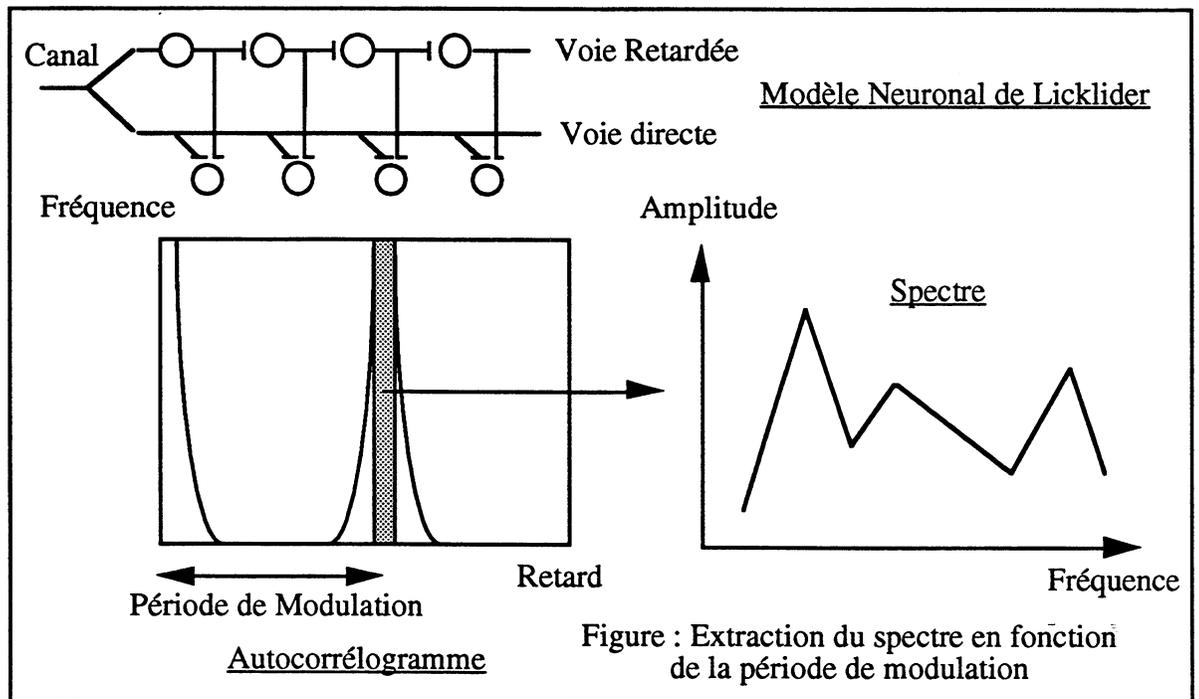
3.2f



composantes de basses fréquences, au détriment des harmoniques, et les pics liés à la modulation, qui apparaissent déjà nettement à la suite de l'étape de rectification, se trouvent encore plus proéminents [Fig. 3.2 et 3.3]. La fréquence porteuse et les harmoniques également modulées, qui sont issues de la rectification, forment des complexes de pics qui se prêtent difficilement à l'analyse, dès que deux fréquences porteuses ou deux fréquences de modulation sont présentes, en particulier à cause des sons de combinaisons [Fig. 3.3]. Les deux pics de basse fréquence les plus intenses seront en rapport avec les deux fréquences de modulation de deux sources complexes à la sortie du filtre passe bande, ce qui permet d'envisager, d'une part l'identification de ces deux fréquences fondamentales, et d'autre part un regroupement des composantes spectrales harmoniques non ou peu modulées.

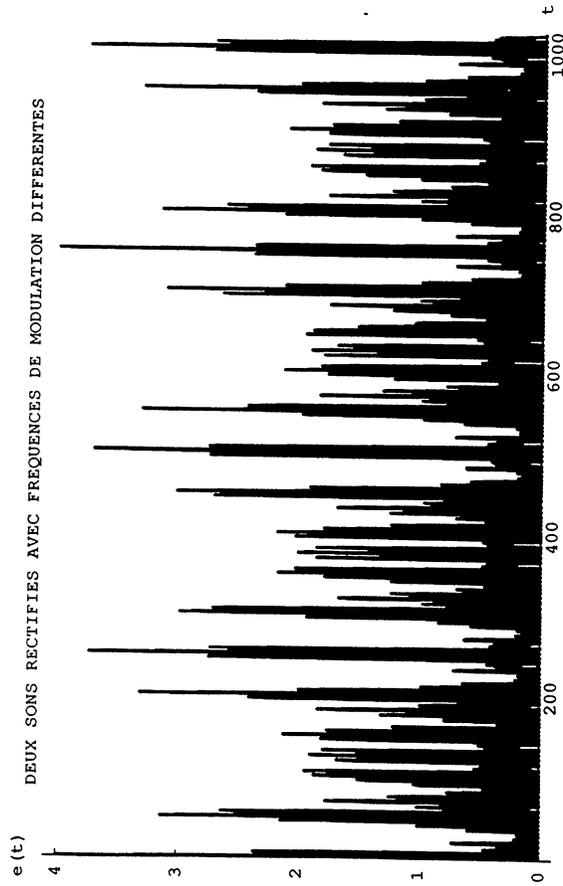
A la sortie de l'étape de filtrage cochléaire, on peut reconstruire les spectres des sons complexes à partir de la connaissance de leur fréquence fondamentale.

La plupart des modèles existants partent de l'identification du pitch, pour reconnaître un son complexe après reconstruction du spectre. Cependant, ceux-ci sont fondés sur les méthodes d'autocorrélation du signal, qui associent une fréquence de modulation à un délai. Les spectres particuliers à chaque source sont regroupables verticalement selon ce critère suivant l'axe des fréquences, pour un délai donné. Cette méthode a été utilisée avec succès par Assmann et Summerfield (1990), ainsi que par plusieurs autres groupes pour séparer des sources stationnaires complexes.



Les modèles existants utilisent l'autocorrélogramme pour séparer les sources, et ne font pas intervenir la vraie représentation de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire et le colliculus inférieur, qui repose en partie sur l'activité des cellules Onset. Dans ce but, nous isolons les fréquences fondamentales à la sortie d'un banc de filtres par un filtrage passe-bande, qui ressemble à celui effectué par les cellules Onset du noyau cochléaire, après rectification, en associant à chaque canal un filtre de délai fixe, compatible avec le type de sources, qui doivent être analysées ou séparées. Pour traiter la parole, nous choisisons un délai de l'ordre de 2 ms. Le premier mode du filtre s'étend alors de 0 à 500 Hz. Ce filtre restitue la partie négative du signal. Une FFT dont la durée dépend de la résolution attendue (de l'ordre de 50 ms) est applicable sur le signal non rectifié, qui représente les fluctuations du potentiel de membrane des cellules Onset. Des

3.3a



3.3b

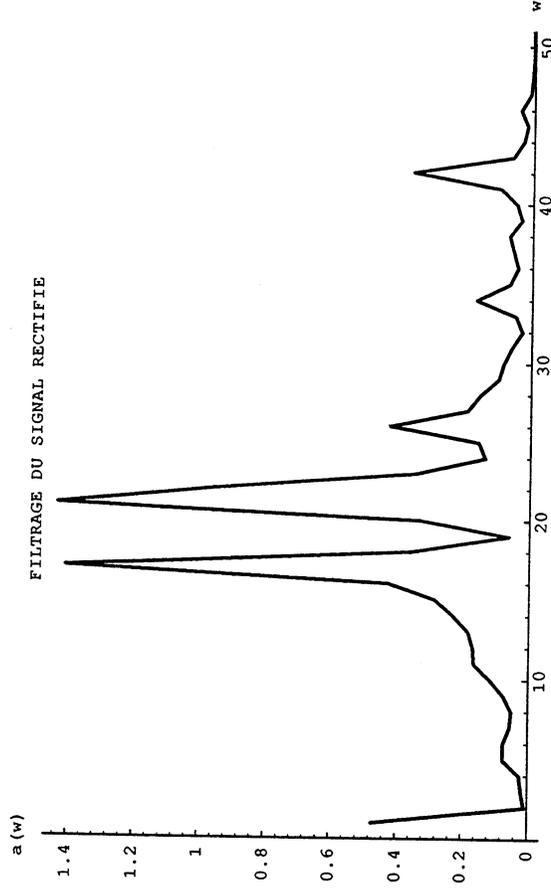
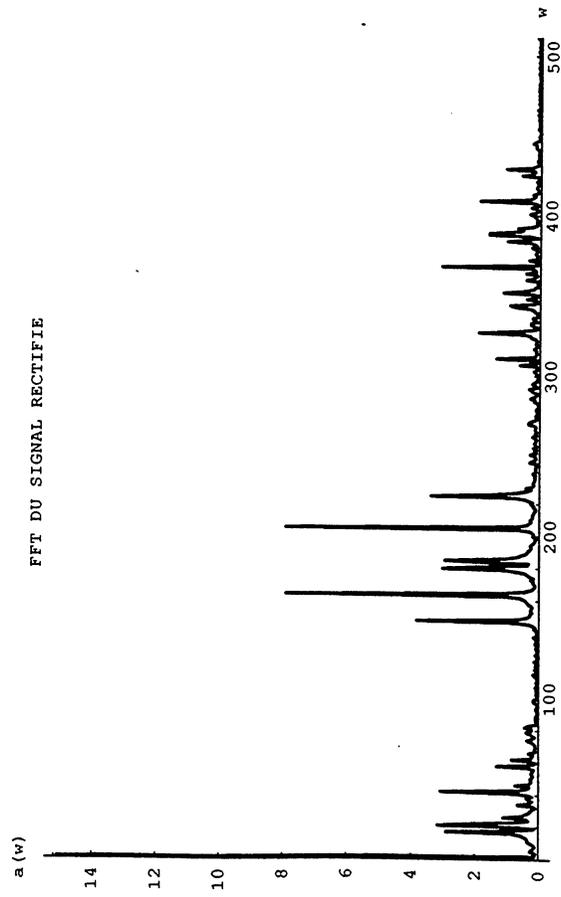


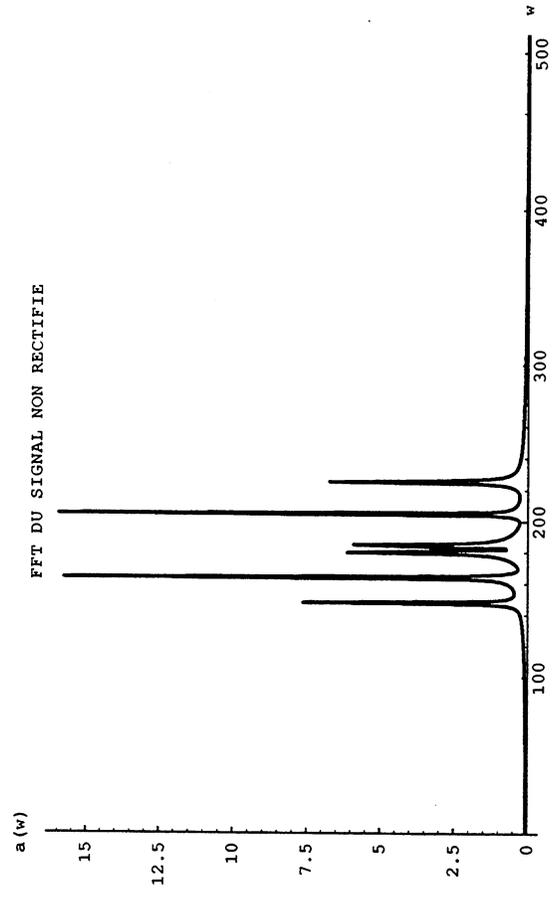
Figure 3.3 : Identification de deux fréquences de modulation. La méthode comporte les deux étapes décrites fig. 3.2. On génère des signaux modulés de fréquences porteuse et de modulation différentes sous MATHEMATICA : $e(t) = a \cos(w_1 t) (1 + b \cos(m_1 t)) + a \cos(w_2 t) (1 + b \cos(m_2 t))$ avec $a = 1$, $b = 1$, $w_1 = 1$, $w_2 = 1.25$, $m_1 = 0.1$, $m_2 = 0.125$. Les fréquences porteuses et de modulation suivent des relations harmoniques. Ce signal est rectifié (fig. 3.3a) puis filtré (caractéristiques du filtrage en fig. 3.1), puis on calcule sa transformée de Fourier. Les pics de modulation m_1 et m_2 apparaissent nettement (fig. 3.3b). L'effet de la modulation est visible fig. 3.3d, où les deux pics principaux en w_1 et w_2 sont encadrés par les pics de modulation en $w_1 - m$ et $w_1 + m$. La rectification a pour effet d'ajouter au spectre les harmoniques de chacun de ces pics et de faire apparaître un second complexe en haute fréquence. Un complexe de pics en basses fréquences correspond aux fréquences de modulation et à leurs combinaisons. L'usage du filtrage passe-bande amplifie les pics de modulation, élimine le pic en $w=0$ et affaiblit les composantes de haute fréquence. La détection des deux pics les plus intenses en basses fréquences conduit généralement à l'identification des deux fréquences de modulation (fig. 3.3b). Lorsque trois fréquences de modulation sont présentes, la génération de sons de combinaisons produit des complexes de pics difficiles à analyser avec cette méthode. D'autres critères de séparation sont alors indispensables. La rectification et le filtrage activation/inhibition sont physiologiques.

Figure 3.3

3.3c



3.3d



pics apparaissent dans les canaux extrêmes du banc de filtres, de basse (de 100 à 500 Hz) et de haute fréquence (2000 à 5000 Hz), avec des fréquences de modulation courantes. Une sommation à travers les canaux, le long de l'axe fréquentiel, améliore la détection de ces pics. Notons que, dans le modèle de Patterson et Holdsworth (1991), et pour la construction de l'image stabilisée, la détection de la modulation d'amplitude est faite canal par canal. Au contraire, la détermination du pitch proposée par Assmann et Summerfield (1990) repose sur l'intégration de l'ensemble des canaux le long de l'axe fréquentiel. Nous procédons de la même manière pour améliorer la résolution nécessaire à l'identification spectrale. Les maxima sont détectés et on retient seulement les deux pics les plus intenses. L'identification des fréquences fondamentales repose sur la détermination de la position de ces pics.

Puis vient l'étape de reconstruction d'une forme spectrale classifiable. Une séparation en deux temps est compatible avec l'identification séparée du timbre et du pitch par le système auditif (Semal et Demany, 1991). Elle est fondée sur un regroupement des composantes harmoniques à partir de la connaissance des fréquences fondamentales. Les harmoniques d'une fondamentale donnée sont recherchées, canal par canal, et l'énergie détectée dans ces positions est sommée, sans être retranchée. Des formes spectrales assez stables en résultent. Les causes de déformation sont multiples : intensité, spectres de fondamentales différentes, interférences entre les composantes, etc... Un cas typique d'ambiguïté se présente, lorsque deux fréquences de modulation sont elles-mêmes harmoniques. Elles auront dans ce cas des harmoniques en commun. Il est difficile de partager l'énergie associée à celles-ci : doit-elle être divisée en deux, attribuée à la voyelle la plus intense, ou distribuée en fonction de l'intensité globale de chacune ?

Nous avons ainsi pu obtenir de bons résultats à partir d'une base de données de 10 voyelles et 5 fréquences fondamentales différentes espacées de 30 Hz, soit 50 éléments. Les spectres de ces éléments sont classifiés avec un réseau de Kohonen après apprentissage de spectres de voyelles isolées ayant subi les mêmes étapes de filtrage et de reconstruction. Deux spectres vocaliques sont obtenus en sortie du système de séparation, qui sont classés indépendamment. Les performances de ce système sont comparables à celles qui sont habituelles avec cette méthode de classification, sensible aux déformations. De plus, une variabilité spectrale des voyelles gêne cette classification. Elle est liée à la hauteur fondamentale qui est aussi codée spatialement. Les informations tonale et spectrale ne sont pas complètement indépendantes.

Enfin, nous dirons que cette nouvelle méthode présente comme avantage l'utilisation d'une modalité de renforcement mise en évidence dans le système auditif, avec une utilisation d'un procédé de filtrage qui représente bien ce processus. La transformation de Fourier permet d'extraire l'information codée dans le potentiel de membrane des neurones. Elle autorise des opérations de regroupement qui sont en rapport avec les modalités de codage très probablement mises en oeuvre dans le système nerveux, en évitant le problème de l'utilisation exacte des informations de synchronisation dans le domaine fréquentiel, problème difficile sur lequel nous travaillons. L'obtention de pics résolus dans le domaine fréquentiel autorise le regroupement des harmoniques et l'identification des formes spectrales à partir d'une méthode algorithmique. Le problème technique difficile qui est évité est la sensibilité des méthodes cross-corrélationnelles aux déphasages des signaux. Il se trouve que l'oreille n'est pas ou peu sensible à la phase. Ces déphasages sont présents dans le signal que nous utilisons. La transformation de Fourier, comme l'autocorrélogramme, conviennent très bien pour rendre le regroupement insensible à la phase.

Bibliographie

C. Abry, C. Benoit, L.J. Boë & R. Sock, Un choix d'événements pour l'organisation temporelle du signal de parole, 14èmes journées SFA, 133-137, 1985.

- E.H. Adelson & J.R. Bergen, The Plenoptic function and the elements of early vision, Computational models of visual processing, M.S. Landy & J.A. Movshon (Eds), MIT Press, pp. 3-20, 1991.
- E. Ahissar & E. Vaadia, Oscillatory activity of single units in a somatosensory cortex of an awake monkey and their possible role in texture analysis, PNAS, 87:8935-8939, 1990.
- P.S. Anton, R. Granger & G. Lynch, Temporal Information processing in Synapses, Cells and Circuits, In Single Neuron Computation, T. McKenna & al. (Eds), p. 291-313, 1992.
- P.F. Assmann & Q. Summerfield : Modeling of concurrent vowels, JASA, 88:680-697, 1990.
- F. Berthommier, Modeling neural responses of the intermediary auditory system, First Eur. Conf. on Maths in Biol. & Med., Biomathematics, N-Y:Springer Verlag, Grenoble, 10 p., 1991 (à paraître).
- F. Berthommier, Réseaux de neurones et traitements des signaux dans le système auditif, Rapport du DEA de modélisation, Grenoble, 1990.
- S.E. Blumstein, K.N. Stevens & G.N. Nigro, Property detectors for bursts and transitions in speech perception, JASA, 61, 5:1301-1313, 1977.
- A.S. Bregman, Auditory scene analysis : The perceptual organization of sounds, MIT Press, 1990.
- A. de Cheveigné, A nerve discharge model for the study of pitch, Acous. Soc. of Jap., S85-37, 279-286, 1985.
- A. de Cheveigné, Pitch and the narrowed autocoincidence histogram, in The first Int. Conf. on Music perception and cognition, Kyoto, pp. 67-70, 1989.
- L.A. Chistovich, Auditory processing of speech, Language and Speech, 23, 1:67-73, 1980.
- I. Darian-Smith, The sense of Touch : Performance and peripheral neural processes, In The Handbook of physiology, I. Darian-Smith & al. Ed., Vol. 3, Am. Phys. Society, Bethesda, p. 739-788, 1984.
- M.W. Dubin & B.G. Mc Clelland, Organisation of visual inputs to interneurons of lateral geniculate nucleus of the cat, J. of Neurophysiol., 40:2, 410-427, 1977.
- R.D. Frisina, Enhancement of responses to amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: Single-unit recordings using an improved surgical approach, Thèse, Syracuse, New York, 1983.
- N.M. Grzywacz & T. Poggio, Computation of motion by real neurons, Internal report, MIT, 1988.
- J.W. Hall, Auditory brainstem frequency following responses to waveform envelope periodicity, Science, 205:1297-1299, 1979.
- P. Heierly, F. de Ribaupierre & Y. de Ribaupierre, Fonctionnal properties and interactions of neuron pairs simultaneously recorded in the medial geniculate body of the cat, Hear. Res., 25:209-225, 1987.
-

- A. Holley, Neural coding of olfactory information, In Smell and taste in Health and disease, T.V. Getchell & al. (Eds.), Raven Press N.Y., pp. 329-343, 1991.
- R.R. Hoy, Startle, categorical response, and attention in acoustic behavior of insects, *Ann. Rev. Neurosc.*, 12:355-375, 1989.
- C. Jutten & J. Herault, Blind separation of sources, Part I : An adaptative algorithm based on neuromimetic architecture, *Signal processing*, 24:1-10, 1991.
- E.C. Kane, Octopus Cells in the Cochlear Nucleus of the cat : Heterotypic synapses upon homeotypic neurons, *Int. J. Neurosc.*, 5:251-279, 1973.
- R.H. Kay, Hearing of modulation in sounds, *Physiol. Rev.*, 62, 3:894-975, 1982.
- Y.L. Kergosien, Projection de surfaces lisses : Primitives stables, *Cognitiva* 87, 447-454, 1987.
- E.I. Knudsen, S. du Lac & S.D. Esterly, Computational maps in the brain, *Ann. Rev. of Neurosc.*, 10:41-65, 1987.
- G. Langner, Physiological properties of units in the cochlear nucleus are adequate for a model of periodicity analysis in the auditory midbrain, In *Auditory pathway*, J. Syka (Ed.), Plenum, New York, pp. 207-212, 1987.
- G. Langner & C.E. Schreiner, Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. I. Neuronal mechanisms, *J. of Neurophysiol.*, 60, 6:1799-1822, 1988.
- J.C. Licklider, Three auditory theories, In *Psychology : A study of a science*, S.Koch Ed., New York : McGraw-Hill, vol.I., pp. 41-144, 1959.
- C. Marin, Processus de séparation perceptive des sources sonores simultanées, Thèse, Paris III, 1991.
- C. von der Malsburg and W. Schneider, A neural cocktail-party processor, *Biol. Cybern.*, 54, 29-40, 1986.
- D. Marr, *Vision*, W.H. Freeman, 1982.
- A. Morris, Analyse informationnelle du traitement de la parole dans le système auditif périphérique et le noyau cochléaire : Application à la reconnaissance des occlusives voisées du Français, Thèse ENSERG, Grenoble, 1992.
- D. Oertel, Synaptic responses and electrical properties of cells in brain slices of the mouse anteroventral cochlear nucleus, *J. of Neurosc.*, 3, 10:2043-2053, 1983.
- D. Oertel, Use of brain slices in the study of the auditory system : Spatial and temporal summation of synaptic inputs in cells in the anteroventral cochlear nucleus of the mouse, *JASA*, 78, 1:328-333, 1985.
- A.R. Palmer & I.M. Winter, Cochlear Nerve and Cochlear Nucleus responses to the fundamental frequency of voiced speech sounds and harmonic complex tones, Carcans, 1991.
- R.D. Patterson, A pulse ribbon model of monaural phase perception, *JASA*, 82, 5:1560-1586, 1987.

R.D. Patterson & J. Holdsworth, A functional model of neural activity patterns and auditory images, in : *Advances in speech, Hearing and Language processing*, Vol. 3, W.A. Ainsthworth (Ed.), JAI Press, London, 1991.

R.R. Pfeiffer, Classification of the response patterns of spike discharge for units in the cochlear nucleus : tone burst stimulation, *Exp. Brain Res.*, 1:220-235, 1966.

E. Pierrot-Deseilligny & L. Mazières, Circuits réflexes de la moelle épinière chez l'homme. Contrôle au cours du mouvement et rôle fonctionnel (2ème Partie), *Rev. Neurol.*, Paris, 140, 12:681-694, 1984.

M.P. Regan & D. Regan, A frequency domain method for isolating specific kinds of nonlinear neural processing and for testing nonlinear multineuron models against data, In *Nonlinear vision : Determination of neural Receptive Fields, Function, and Networks*, B. Pinter & B. Nabet (Eds), CRC Press, 1991.

A. Rees & A.R. Möller, Responses of neurons in the inferior colliculus of the rat to AM and FM tones, *Hear. Res.*, 10:301-330, 1983.

W.S. Rhode, The use of intracellular techniques in the study of the cochlear nucleus, *JASA*, 78:320-327, 1985.

F. de Ribaupierre, M.H. Goldstein, Jr. & G. Yeni-Komshian, Intracellular study of the cat's primary auditory cortex, *Brain Res.*, 48:185-204, 1972.

F. de Ribaupierre, M.H. Goldstein, Jr. & G. Yeni-Komshian, Cortical coding of repetitive acoustic pulses, *Brain Res.*, 48:205-225, 1972.

G.G. Rose & R.C. Capranica, Sensitivity to amplitude modulated sounds in the anuran auditory nervous system, *J. Neurophysiol.*, 53, 2:446-465, 1985.

C.E. Schreiner & J.V. Urbas, Representation of amplitude modulation in the auditory cortex of the cat. I. The anterior auditory field (AAF), *Hear. Res.*, 21:227-241, 1986.

C.E. Schreiner & J.V. Urbas, Representation of amplitude modulation in the auditory cortex of the cat. II. Comparison between cortical fields, *Hear. Res.*, 32:49-64, 1988.

C.E. Schreiner & G. Langner, Periodicity coding in the inferior colliculus of the cat. II. Topographical organization, *J. Neurophysiol.*, 60, 6:1823-1840, 1988.

J.-L. Schwartz, F. Berthommier & P. Escudier, Architectures auditives pour le décodage acoustico-phonétique, dans "Cognition, perception et action", Paris, 16 p., 1992 (à paraître).

J.L. Schwartz, D. Beautemps, Y. Arrouas & P. Escudier, Auditory analysis of speech gestures, In *The psychophysics of Speech Perception II*, Utrecht, 1991.

S.A. Shamma, Spatial and Temporal processing in central auditory networks, In : *Methods in Neuronal Modeling*, C. Koch & I. Segev (Eds.), MIT Press, pp. 247-289, 1989.

C. Semal & L. Demany, Dissociation of pitch from timbre in auditory short-term memory, *JASA*, 89, 5:2404-2410, 1991.

D.G. Sinex, L.P. McDonald & J.B. Mott, Neural correlates of nonmonotonic temporal acuity for voice onset time, *JASA*, 90, 5:2441-2449, 1991.

M. Slaney & R.F. Lyon, Apple Hearing Demo Reel, Apple Tech. Rep. 25, Apple Comp. Inc., 1991.

N. Suga, Responses of inferior collicular neurones of bats to tone bursts with different rise times, *J. Physiol.*, 217:159-177, 1971.

N. Suga, The extent to which biosonar information is represented in the bat auditory cortex, *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, G. Edelman & al. (Eds), New York:Wiley-Interscience, pp. 653-695, 1985.

S.H. Wu & D. Oertel, Intracellular injection with horseradish peroxidase of physiologically characterized stellate and bushy cells in slices of mouse anteroventral cochlear nucleus, *J. of Neurosc.*, 4, 6:1577-1588, 1984.

S.H. Wu & D. Oertel, Inhibitory circuitry in the ventral cochlear nucleus is probably mediated by glycine, *J. of Neurosc.*, 6, 9:2691-2706, 1986.

Z.L. Wu, J.L. Schwartz & P. Escudier, Theoretical study of neural mechanisms specialized in the detection of articulatory-acoustic events, *Eurospeech*, Paris France, pp.235-238, 1989.

CHAPITRE IV

MODELISATION PROBABILISTE DES DETECTEURS DE COINCIDENCES

"Ce n'est pas parce que les composantes du vecteur vitesse ou du vecteur impulsion changent par changement de référentiel que la vitesse ou l'impulsion ne sont pas des quantités intrinsèques ou objectives. Le caractère objectif des quantités vectorielles est lié au fait que l'on sait comment changent leurs composantes quand on change de référentiel, dès lors que la matrice du changement de référentiel est connue. Cette forme plus subtile de l'invariance est appelée la covariance... Comme Einstein le dit lui-même, il n'a pas inventé le principe de relativité. Il l'a étendu et généralisé."

La matière-espace-temps, Cohen-Tannoudji et Spiro

1 - Les corrélations temporelles dans le système nerveux

Le processus de sommation est probablement l'une des opérations essentielles dans le système nerveux. Il reste assez mal défini, physiologiquement et mathématiquement. Il existe en fait une variété d'opérations possibles à partir des mêmes mécanismes de base, qu'il faudrait replacer dans leur contexte fonctionnel. La non prise en compte des informations temporelles par la communauté scientifique a retardé la mise à jour des processus de codage et d'intégration élémentaires. Il y a des difficultés matérielles qui empêchent l'accès à tous les paramètres. Au cours d'un enregistrement unitaire, la sortie d'un neurone est connue, alors que les entrées ne le sont pas. Les enregistrements multi-unitaires sont une pratique relativement récente qui permet d'aborder une description des réseaux en tant que processus dynamiques, à partir de l'observation des représentations nerveuses complètes. Dans ces processus, les intégrateurs neuronaux sont à la fois détecteurs et générateurs de simultanéité. A l'heure actuelle, la plupart des chercheurs semblent d'accord pour penser que la représentation des objets est fondée sur les co-occurrences d'activité dans les assemblées neuronales (von der Malsburg, 1981, Abeles, 1982). Ces corrélations sont (1) soit déjà présentes dans le signal, et simplement préservées par les étapes de transduction et les différents relais qui mènent jusqu'aux représentations utiles, (2) soit générées dans le système nerveux lui-même, par des interactions entre neurones pour former des assemblées neuronales autonomes.

Mais la nature stochastique du code et les non-linéarités de sommation sont à l'origine de difficultés de modélisation. De nombreux travaux ont traité la question de l'intégration neuronale, mais les modes de description qui en découlent sont souvent arbitrairement simples ou trop complexes. De plus, la fonction de sommation neuronale est composite, corrélative sur l'arbre dendritique et sommative dans le corps cellulaire (Héroult, 1980, Shepherd et coll., 1987, 1990). Les premières sont locales et formalisables par un AND ou la multiplication, alors que les secondes sont plutôt additives. Une unité comportant les deux modes de sommation est résumée par la fonction sigma-pi. L'utilisation de ce type d'unité dans des réseaux feedforward approxime une fonction de transfert complexe par une fonction polynomiale mieux qu'avec la simple non-linéarité de sommation. Selon ce point de vue, il y aurait deux modalités de sommation dans le système nerveux, par sommation et par détection de coïncidences. Dans le premier cas, le neurone intégrerait ses entrées durant un temps assez long et la réponse neuronale serait "proportionnelle" à ces entrées, avec toutefois une non-linéarité de sommation, alors que le deuxième mode d'intégration dépend lui d'une opération multiplicative sur les entrées.

Dans le premier cas, le sommateur neuronal est sensible aux intervalles, mais peu sensible aux distributions spatiales des spikes au travers des fibres. Dans le second, ce sont ces distributions au travers des fibres et la répartition fine de l'activité sur l'arbre dendritique cible qui serait au contraire codante. Le codage corrélationnel favorise le second point de vue, car on suppose que le neurone doit être sensible aux simultanéités. L'idée du codage

corrélational a été promue en 1981 par von der Malsburg, et le modèle connexionniste qui en découle comporte des unités sensibles aux coïncidences, dont la constante de temps est courte (quelques ms). Cette idée est aussi avancée par Hopfield (1982) pour justifier la plausibilité physiologique de son modèle. La non-linéarité de sommation du neurone de McCulloch et Pitts y est intégrée pour représenter la probabilité de réponse neuronale à un moment donné.

Le rôle des coïncidences dans l'intégration neuronale a été étudié quantitativement par Abeles (1982), qui a évalué le nombre minimal d'impulsions qui déclenchent la réponse d'un neurone cortical, à partir des constantes de temps du potentiel de membrane. Il trouve qu'environ 30 fibres d'entrée sur 10^4 doivent être excitées simultanément. M. Abeles (1982) montre, avec une argumentation probabiliste (l'approche "shot noise"), qu'un avantage pour les événements coïncidents apparaît, lorsque cette constante de temps est petite. Le modèle mathématique sous-jacent est valable pour des flux d'entrée Poissonniens stationnaires de haute intensité (Papoulis, 1981). Au total, les neurones à longue constante de temps sont les intégrateurs, alors que ceux à courte constante de temps sont les détecteurs de coïncidences.

A partir de ces conclusions, Abeles (1982) propose un modèle de codage cortical fondé sur la notion de synfire chains, qui est une forme plutôt feedforward du codage corrélational, mais qui peut s'appliquer à des réseaux quelconques. Les délais entre événements jouent un rôle important dans ce modèle, où l'activation d'un neurone est déclenchée par coïncidence des flux qui se propagent dans le graphe. Cette modalité de décodage ferait appel à des délais compensateurs synaptiques, neuronaux, et à la concordance et additivité des flux. Des flux apparemment déphasés dans un enregistrement physiologique peuvent être réalignés comme dans le réseau (Villa et Abeles, 1991). Cette idée de compensation de décalages dans des lignes à retard est à la base de la plupart des modèles feedforward de décodage temporel, surtout appliqués en reconnaissance de la parole. Un modèle de compositionnalité des trains d'impulsions en fonction des corrélations temporelles a été proposé comme moyen d'interprétation de flux distribués dans plusieurs canaux porteurs d'un code symbolique de haut niveau (Bienenstock et Doursat, 1990, Shastri, 1990). Les pulses codant pour des symboles sont combinés comme avec les synfire chains. Cette capacité associative sous-tendrait la manipulation des symboles à partir des règles grammaticales câblées dans les réseaux, mais appliquées en fonction de la structure temporelle de signaux générés dans les aires de reconnaissance.

Toutefois, si l'hypothèse corrélational est actuellement dominante, la dichotomie intégrateur-détecteur de coïncidences persiste encore. De nombreux travaux ont auparavant mesuré les relations entre fréquence moyenne et intensité de stimulation et la question de la complémentarité de ces deux modalités de codage et de décodage se pose. Les deux modes de codage sont-ils présents dans tous les niveaux ? Dans le système auditif et d'autres systèmes sensoriels, on trouve généralement plusieurs canaux et plusieurs types de réponses cellulaires. Un même canal pourrait également porter un double code, à la fois interprétable spatialement et temporellement. En tout cas, le noyau cochléaire recèle très clairement deux types de réponses que nous avons étudiés au cours des chapitres précédents. Ces deux types de réponses ont aussi été définis à partir des enregistrements intracellulaires (Romand, 1978, Oertel, 1983), ce qui permet de mettre en relation des travaux sur le codage périphérique dans un système sensoriel, avec ceux réalisés dans le cortex préfrontal.

Le premier type (type I) est caractérisé par une longue constante de temps et la possibilité de sommer des spikes issus de la même fibre, alors que le second (type II) est au contraire un neurone qui somme les événements en fonction de leurs coïncidences. La constante de temps, de l'ordre de 1 ms, n'autorise pas la sommation d'impulsions afférentes issues de la même fibre du nerf auditif, car la période réfractaire a une durée égale ou supérieure. On peut essayer d'attribuer un rôle spécifique aux deux modes de représentation, qui existent conjointement dans le système auditif. Le premier groupe de

neurones est en rapport avec la modalité de réponse Chopper et le second avec les réponses extracellulaires Primary-Like et Onset. Le rôle des cellules Chopper serait de coder l'intensité des signaux, ainsi que la modulation d'amplitude, et celui des autres types de transmettre et de renforcer l'information temporelle fine de synchronisation avec des fréquences moyennes (Primary-Like) ou sur le début des stimulations (Onset). Nous avons vu que les cellules Onset transmettent aussi la modulation d'amplitude.

Le rôle de ces informations dans le système auditif est assez bien connu, et on sait que les Onsets et l'information fréquentielle fine sont utilisés pour le décodage des délais interauraux dans le tronc cérébral. Cette théorie d'essence corrélationnelle existe depuis Jeffress (1949), et a été confirmée par Konishi et coll. (1986,1987) chez la chouette. Sur le plan computationnel, ces modèles sont fondés sur une opération multiplicative sur deux voies, une pour chaque oreille. Le calcul de la carte des délais interauraux à partir de l'information auditive périphérique ne pose pas de problème. Ces possibilités de mise en correspondance d'une information temporelle fine ont sûrement été longtemps considérées comme un aspect particulier, exotique, des possibilités computationnelles du système nerveux. La représentation par délais de propagation est ici évidente, mais ceux-ci sont très courts, avec une précision de l'ordre de 10 microsecondes pour la population entière des fibres auditives. Cela permet juste d'affirmer que le système nerveux peut transporter et décoder des informations aussi précises, mais une telle précision n'est transmissible qu'à travers un nombre très limité de relais synaptiques. En fait, on ne sait toujours pas très bien quelle est la précision réelle des transmissions dans le système nerveux. Si beaucoup d'auteurs placent la limite autour de la ms, l'allure des enregistrements thalamiques et corticaux n'évoque pas une telle précision, même en ne regardant que le début des réponses. Les arguments fonctionnels restent en faveur d'une relative précision. Le code central est peu représenté, juste quelques sp/s et par fibre, mais chaque neurone possède $10e+4$ entrées. Avec 1 sp/s en moyenne par entrée, soit 10 sp/ms en tout, la fenêtre d'activation ne doit pas durer plus de 3 ou 4 ms pour un seuil de décharge à 30. La faible densité du code exige que chacun de ces spikes ait une grande valeur informative, donc qu'il soit codé précisément dans le temps (Abeles et coll., 1990). Dans ce cas, le décodage doit être fait à partir de la coïncidence des événements.

Le décodage des séquences reste une question mal résolue. Si la propagation dendritique est un effecteur de la mesure des délais interauraux, celle-ci est bien trop rapide pour expliquer la sensibilité à des séquences dont la base de temps s'étend de la dizaine de ms à la seconde. Il faut rechercher d'autres mécanismes pour expliquer la sensibilité aux longs délais. Il existe des possibilités de régulation et de mémorisation à partir des constantes de temps des processus neuronaux. Les travaux actuels montrent que les poids synaptiques et l'amplitude des EPSPs ne sont pas les seuls supports possibles de cette régulation (Alkon et Rassmusen, 1988). Typiquement, les constantes de temps du potentiel de membrane sont ajustables à partir de la densité d'un effecteur biochimique comme le canal potassium, dont on a montré le rôle dans la mémorisation.

Les paramètres temporels de l'intégration neuronale jouent un rôle important pour le décodage et la mémorisation, et finalement dans la dynamique de l'intégration neuronale. Les neurones sont sensibles à la structure temporelle de leurs entrées et à la cohérence de ces signaux, car ils effectuent une sommation de ces composantes filtrées par les EPSPs. Ceux-ci jouent un rôle de passe-bas ou de passe-bande (par le mécanisme activation-inhibition). Un passe-bas convertit une entrée de haute fréquence en un signal stationnaire. De plus, des entrées de fréquences différentes qui ont traversé ce filtrage donnent lieu à un signal constant après sommation. Les entrées incohérentes sont traitées par le neurone comme des entrées constantes, et entraînent une sortie constante d'intensité moindre en moyenne, après seuillage. Le processus de sommation permet de différencier les entrées cohérentes de celles qui ne le sont pas. En cas de cohérence, la sortie pourra être dans ce cas, non seulement plus précise dans le domaine temporel, mais aussi plus intense en moyenne. Du processus de sommation, qui est une fonction de la valeur du seuil, du nombre des fibres convergentes et de la forme des EPSPs, dépendent l'amplitude, le délai et la synchronisation des réponses.

Nous pensons qu'une définition exacte du processus de sommation neuronal dans le domaine temporel est nécessaire, pour obtenir la fonction de transfert liée à la sommation des EPSPs et à la non-linéarité de seuillage.

Nous avons étudié le rôle de la période réfractaire dans la réponse Chopper, sans prendre en compte les non-linéarités de sommation, car ce paramètre détermine fortement la forme des réponses de cette opération. Si nous avons avancé par ailleurs que la détection de coïncidences joue un rôle dans la préservation et l'extraction du signal dans du bruit (Berthommier, 1989), les opérations de sommation dans le domaine temporel conditionnent aussi la dynamique des neurones Chopper "intégrateurs". Un modèle de la sommation neuronale dans le domaine temporel est nécessaire pour obtenir la probabilité de réponse du neurone en fonction des probabilités de décharge dans les fibres d'entrée et replacer les opérations neuronales dans un cadre probabiliste continu. Nous étudions un trait distinctif qui permet d'améliorer la définition probabiliste des détecteurs de coïncidences : si la constante de temps du potentiel de membrane est un paramètre important, le comportement du neurone dépend aussi de l'existence d'un *reset membranaire* qui fait suite à la décharge, ainsi que de la période réfractaire.

L'obtention de représentations pratiques passe par cette amélioration. Certains chercheurs traitent des images en faisant appel à une modalité de codage stochastique, qui ajoute du bruit au signal. Par exemple, la machine de Boltzmann et le recuit simulé présupposent que le bruit est nécessaire à la convergence. Ces systèmes sont constitutionnellement résistants au bruit, et supposent qu'il s'agit d'un agent non seulement présent dans le signal, mais aussi généré par le système lui-même. On observe dans les systèmes sensoriels : (1) un recodage par spikes de signaux continus (2) l'existence d'un taux de décharge spontané. Ceci conduit à penser que le codage par spikes est irréductible et que le bruit est nécessaire. Inversement, la possibilité de traduire ces signaux stochastiques en représentation continue sans ajout de bruit est défendable. Dans ce cadre, les signaux spontanés sont des constantes et la probabilité de présence des spikes est un signal continu converti par différentes étapes qui sont des opérateurs fonctionnels probabilistes. Ce système devra aussi être résistant au bruit du signal, et gérer l'existence de minima locaux. Si cette philosophie est généralisable, l'activité de quelques centaines de neurones est probablement remplaçable par des opérations plus simples.

Quels sont les éléments en faveur de cette hypothèse de travail ? Les processus biochimiques assurent des fonctions élémentaires, qui sont elles-mêmes conjuguées en fonctions plus complexes, sans que celles-ci dépendent des détails d'implémentation. Les activités particulières des effecteurs biochimiques et des neurones n'influent pas sur ces activités globales, qui ne tiennent compte que des moyennes globales des niveaux inférieurs. Ceci nous conduit à supposer que les spikes, ou tout autre événement (par exemple l'ouverture ou la fermeture d'un canal) n'ont pas de valeur en eux-mêmes et qu'ils n'ont pas à être décodés individuellement. Ces processus de décodage sont fondés sur un équilibre global ne favorisant pas les phénomènes catastrophiques qui peuvent se développer à partir d'une activité locale peu significative. La perception et les processus de décision semblent dépendre d'une évaluation statistique globale, qui prend en compte le maximum d'information disponible à un moment donné, pour permettre d'extraire les invariants et les grandes lignes d'une situation donnée.

2 - Une modalité d'intégration délicate à formaliser

Une formalisation probabiliste des réponses neuronales permettrait d'aborder la construction de réseaux neuronaux à la fois physiologiques et fonctionnels avec un outil de plus grande précision. Il faut pour cela insérer des paramètres physiologiques dans des situations formelles très simplifiées, mais très étudiées mathématiquement, comme les réseaux de Kohonen ou ceux de Hopfield. Dans le cadre de cette étude, nous nous sommes intéressés au rôle de la période réfractaire et des séquences activation-inhibition. Le problème du seuillage est resté à l'écart, car il est plus difficile à formaliser, bien

qu'étant intuitivement plus accessible. De plus, sa solution dépend des résultats précédents. Pour obtenir la probabilité de décharge d'un neurone à un moment donné, une description probabiliste d'un état interne comme la valeur du potentiel de membrane est nécessaire. Curieusement, l'étude des distributions du potentiel somatique n'est pas une pratique courante en physiologie, bien qu'elle représente une partie importante de l'information. La plupart du temps, l'obtention d'enregistrements intracellulaires est difficile, sinon impossible. De plus, nous verrons que les distributions du potentiel intracellulaire sont complexes, même dans le cas stationnaire. Le cas idéal abordé par Abeles (1982), qui consiste à supposer que la distribution de ce potentiel suit une loi normale, et que le taux de décharge est proportionnel au taux de dépassement du seuil, ne permet pas toujours de quantifier la fonction entrée-sortie des neurones, à cause (1) des écarts à la normalité dans le cas non stationnaire (2) de l'intervention de la période réfractaire pour convertir la probabilité de dépassement du seuil en probabilité de décharge (3) de l'impossibilité de passer des distributions extracellulaires des entrées aux probabilités de décharge des neurones.

Tout d'abord, réintroduisons la description probabiliste du processus de codage. Nous avons vu que les processus de Poisson, généralement admis, fournissent une représentation plausible et pratique à partir de laquelle il est possible d'obtenir une description continue des réponses nerveuses. Pour un canal de transmission d'impulsions binaires, cette description peut être donnée par la probabilité d'avoir un spike à un moment donné ou par la densité des intervalles interspikes. Classiquement, si le neurone est un intégrateur dont le potentiel de membrane $V(t)$ varie entre 0 et 1, la moyenne de la longueur des intervalles interspikes en sortie est calculable à partir de la constante d'intégration et du signal d'entrée $x(t)$:

$$V(t) = \int_0^t x(u) e^{-(t-u)/\tau} du, \text{ où } 0 \text{ est l'instant du dernier spike émis}$$

Si V_0 désigne la valeur moyenne du potentiel à l'émission d'un spike, et si t_i désigne la longueur moyenne de l'intervalle interspike, nous avons alors approximativement, si τ est grand :

$$V_0 = \int_0^{t_i} x(u) e^{-(t_i-u)/\tau} du$$

La longueur moyenne t_i de l'intervalle interspike dépend de la constante de temps de l'intégrateur et du taux de décharge moyen c en entrée. La formule est approximativement:

$$t_i = -\tau \text{Log}(1 - 1/c\tau) \quad \text{avec } c\tau > 1$$

La fréquence de décharge moyenne est l'inverse de la longueur moyenne de l'intervalle interspikes :

$$f = 1 / t_i$$

La courbe de ce modèle n'est pas sigmoïde et comporte un seuil abrupt qui n'est pas très plausible. De plus, il ne comporte qu'une seule entrée. Afin de décrire la capacité de détection d'événements coïncidents issus de plusieurs entrées, on fait appel à une opération multiplicative de la fréquence des spikes dans deux canaux (Srinivasan et Bernard, 1976). Un neurone C ne décharge que si deux spikes arrivent durant un délai d dans les deux fibres A et B. La fréquence de chacune des fibres est limitée, en supposant que ce temps est aussi le délai minimal qui sépare la survenue de deux spikes dans la même fibre. Le neurone C est un intégrateur avec reset dont l'EPSP est une simple

Figure 4.1

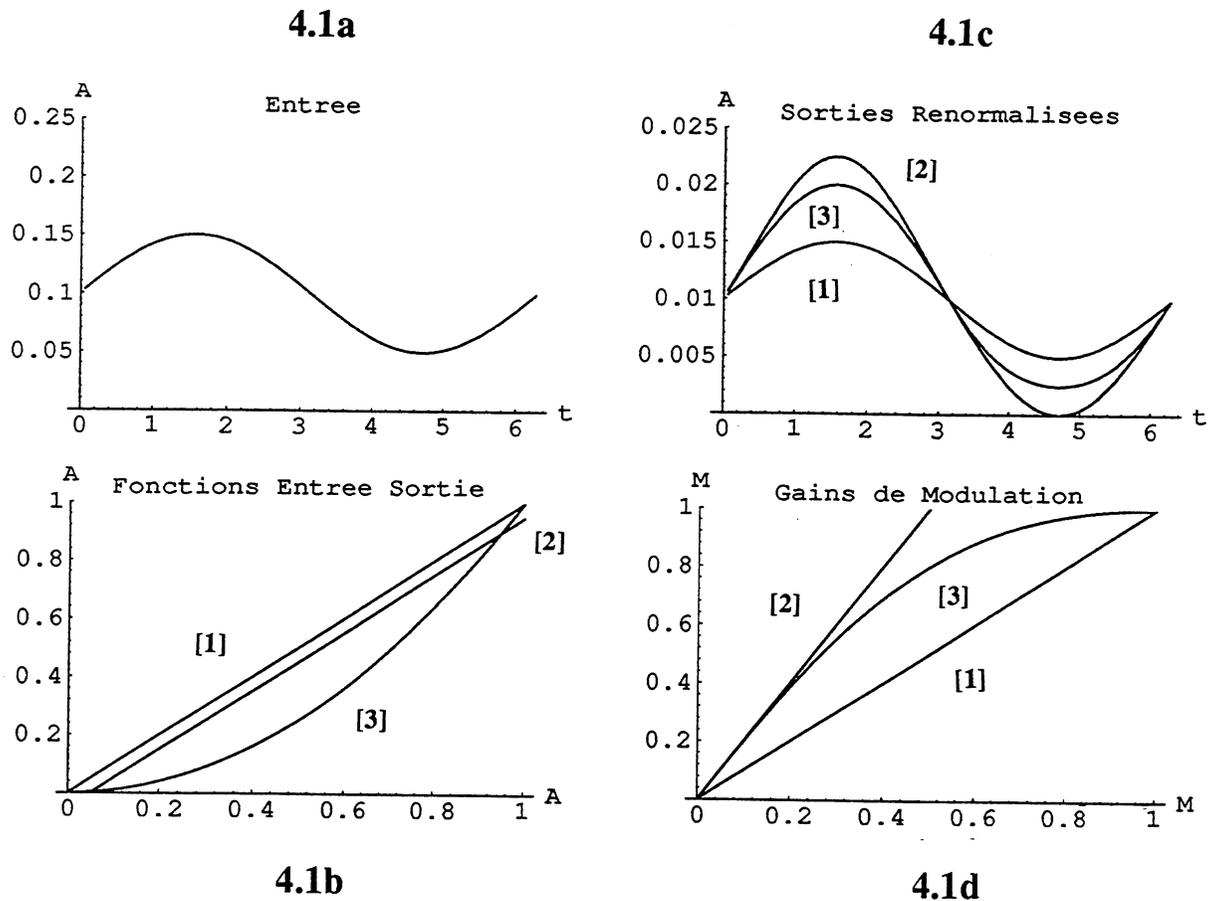


Figure 4.1 : Gains de modulation obtenus par application d'une non-linéarité. Le signal d'entrée est une fonction $f(t) = a (1 + b \sin t)$ dont une période est figurée, avec $a = 0.1$ et $b = 0.5$ (fig. 4.1a). Différentes fonctions entrée-sorties sont appliquées sur ce signal : (1) Identité, $y = f(t)$ (2) seuillage simple, $y = f(t) - 0.05$ (3) seuillage multiplicatif, $y = f(t)^2$. Les sorties sont renormalisées suivant une même intensité moyenne avec des rapports qui sont respectivement de (1) 0.1 (2) 0.2 (3) 1.0 (fig. 4.1c). Les gains de modulation obtenus avec les deux modalités de seuillage non-linéaires sont supérieurs à 1. La figure 4.1d donne la modulation de la sortie en fonction de la modulation de l'entrée. La fonction identité sert de référence. Le gain de modulation dépend du seuil et de l'intensité dans le cas du seuillage simple, alors qu'il ne dépend que de la modulation d'entrée dans le cas du seuillage multiplicatif (voir les fonctions entrée/sortie données dans le texte). Pour ces calculs, et afin de rendre comparables des signaux sinusoïdaux avec des signaux transformés avec des non-linéarités, la notion de modulation est prise au sens large : la modulation est le rapport $(\max - \min) / (|\max| + |\min|)$ égal à b lorsque le signal est sinusoïdal. L'usage de non-linéarités multiplicatives est plus élégant qu'un seuillage simple. La détection de coïncidences par les neurones donne une forme plus complexe de ces non-linéarités, mais dont le principe reste le même.

exponentielle. La fréquence moyenne de décharge par C est donnée par le produit des fréquences d'entrée :

$$f_c = 2 d f_a f_b$$

Cette proposition ne permet pas de construire la probabilité de réponse du neurone en fonction des probabilités d'entrée dans le cas non stationnaire.

3 - Un rôle de renforcement de la modulation d'amplitude

Dans le système auditif, le premier rôle que l'on peut attribuer à un seuillage est la capacité de contrôler la modulation du signal de sortie en fonction du signal d'entrée. Les cellules du noyau cochléaire peuvent ainsi amplifier certaines caractéristiques du signal. Cette proposition a été faite pour d'autres niveaux corticaux, au moment où l'on observait l'existence d'oscillations dans le cortex visuel (Stryker, 1989). Lorsque le processus d'intégration est multiplicatif, les signaux modulés sont favorisés par rapport aux signaux non-modulés (Berthommier, 1990). D'une façon générale, toute non-linéarité peut modifier la représentation de la modulation d'amplitude. Comme nous l'avons vu, les mesures physiologiques indiquent une possibilité de préservation ou d'amplification pour les cellules Chopper (Frisina, 1983). Nous avons vu comment le paramètre période réfractaire explique déjà l'amplification de la modulation. Cette amplification est aussi contrôlable à partir de la non-linéarité de seuillage. Soit le gain de modulation exprimé à partir du taux de synchronisation θ ou à partir de l'amplitude de modulation μ (μ_s en sortie et μ_e en entrée) :

$$MG \text{ (dB)} = 20 \log \frac{\mu_s}{\mu_e}$$

$$SG \text{ (dB)} = 20 \log \frac{\theta_s}{\theta_e}$$

Dans le cas d'un signal simplement modulé, la relation entre le taux de synchronisation et la modulation est directe :

$$\left\{ \theta_e = \frac{\mu_e}{2} ; \theta_s = \frac{\mu_s}{2} \Rightarrow MG = SG \right\}$$

Il existe une seconde définition de l'amplitude de modulation, dans le cas où des signaux périodiques ne sont pas sinusoïdaux (par exemple un signal en créneau). Dans ce cas, l'amplitude normalisée est calculée à partir des extrêmes :

$$\bar{\mu} = \frac{\max - \min}{|\max| + |\min|}$$

Les deux définitions sont équivalentes dans le cas sinusoïdal. Soit un signal modulé, auquel on applique un seuillage S. La modulation de la sortie suivant la seconde définition est calculable à partir de la modulation de l'entrée :

$$e(t) = \gamma_e (1 + \mu_e \cos(\omega t))$$

$$s(t) = \gamma_s (1 + \mu_s \cos(\omega t))$$

$$s(t) = e(t) - S \quad 0 \leq e(t) \leq 1$$

$$s(t) = \gamma_s (1 + \mu_s \cos(\omega t)) = \gamma_e (1 + \mu_e \cos(\omega t)) - S$$

La fonction de transfert de modulation après seuillage est définie par parties [Fig. 4.1] :

- 1) $\bar{\mu}_s = \frac{\gamma_e \mu_e}{\gamma_e - S}$, lorsque $S \leq \gamma_e(1 - \mu_e)$
- 2) $\bar{\mu}_s = 1$, lorsque $\gamma_e(1 - \mu_e) \leq S \leq \gamma_e(1 + \mu_e)$
- 3) $S > \gamma_e(1 + \mu_e)$ est absurde

Une non-linéarité multiplicative appliquée sur ce signal modulé, supposant que deux trains d'impulsions interagissent par coïncidence, amplifie aussi le taux de modulation. D'une manière plus élégante :

$$s(t) = e(t)^2, \quad 0 \leq e(t) \leq 1$$

$$s(t) = \gamma_s (1 + \mu_s \cos(\omega t)) = \gamma_e^2 (1 + \mu_e \cos(\omega t))^2$$

$$s(t) = \gamma_e^2 (1 + 2 \mu_e \cos(\omega t)) + \gamma_e^2 \mu_e^2 \cos^2(\omega t)$$

La seconde définition de la modulation est applicable sur ce signal de sortie, qui n'est pas une sinusoïde pure, après avoir recherché la sinusoïde pure qui présente les mêmes extrêmes :

$\alpha \cos(\omega t) + \beta \cos^2(\omega t)$ est périodique simple si $\beta/\alpha \leq 0.5$

et $\alpha \cos(\omega t) + \beta$ est la sinusoïde pure présentant les mêmes extrêmes

$$\frac{\beta}{\alpha} = \frac{\gamma_e^2 \mu_e^2}{2 \gamma_e^2 \mu_e} = \frac{\mu_e}{2} \leq 0.5$$

Cette condition étant toujours vérifiée pour un signal modulé d'entrée standard, le signal sinusoïdal équivalent est donné par :

$$s(t) \approx \gamma_e^2 (1 + 2 \mu_e \cos(\omega t)) + \gamma_e^2 \mu_e^2$$

$$s(t) \approx \gamma_e^2 (1 + \mu_e^2) \left(1 + \frac{2 \mu_e}{1 + \mu_e^2} \cos(\omega t)\right),$$

$$\text{d'où } \bar{\mu}_s = \frac{2 \mu_e}{1 + \mu_e^2}$$

Avec un modèle multiplicatif, le gain de modulation (suivant la seconde définition) dépend encore de la modulation de l'entrée, mais il est indépendant de l'intensité :

$$\text{MG (dB)} = 20 \log \frac{\mu_s}{\mu_e} = 20 \log \frac{2}{1 + \mu_e^2}$$

Ces lois très simples sont exprimables graphiquement [Fig. 4.1]. Une interaction de type multiplicatif amplifie la modulation, quelque soit l'intensité en entrée, alors que le seuillage simple ne peut être appliqué que dans un certain domaine. Il semble alors avantageux pour l'analyse de remplacer une non-linéarité de seuillage simple du signal continu d'entrée par une non-linéarité multiplicative. Nous avons proposé ce modèle en combinant non pas simplement deux entrées, comme dans le modèle de Jeffress (1949)

mais en sommant toutes les afférences d'un neurone du noyau cochléaire recevant des signaux modulés. Ce type de modèle est compatible avec l'amplification du rapport Onset/Réponse stationnaire par certaines cellules Primary-Like et Onset du noyau cochléaire. Après avoir supposé que cette interaction combine une entrée propre et des entrées voisines (Berthommier, 1989), nous avons développé un modèle où toutes les entrées interagissent durant un pas de temps très court, dont la durée dépend de la constante de temps du potentiel de membrane (Berthommier, 1990, 1991).

Les courbes de réponse de ce modèle multiplicatif en fonction de l'intensité et de la composition fréquentielle des entrées ressemblent à celles d'un modèle stochastique à seuil dont la constante de temps est courte. Elle présente un seuil suivi d'une pente quasi-linéaire, lorsque la période réfractaire n'est pas prise en compte. Ces simulations nous ont permis de rapprocher un modèle multiplicatif de son équivalent stochastique à seuil, en remarquant que la non-linéarité de sommation n'est pas à l'origine de la saturation. Toutefois, ce modèle multiplicatif ne permet pas d'exprimer clairement le rôle de la constante de temps du potentiel membranaire. Lorsque les signaux d'entrée sont filtrés par le passe-bas des EPSPs, puis multipliés, la sortie obtenue n'est pas celle d'un modèle d'intégration-déclenchement ayant une constante de temps de même durée. Ce dernier tient compte de la synchronisation des entrées et possède une réponse plus intense lorsque (1) la fréquence est basse, (2) les entrées sont en phase et (3) synchronisées sur une même fréquence. Le préfiltrage des signaux dans un modèle continu traduit ces propriétés, mais il ne rend pas compte de la forme et de la composition fréquentielle du signal de sortie avec le modèle stochastique. D'où la nécessité d'établir un modèle probabiliste de la sortie qui dépende de la distribution du potentiel membranaire. Nous allons présenter différentes tentatives pour décrire ces distributions de probabilité.

4 - Modélisation probabiliste des distributions du potentiel membranaire sans reset

La proposition d'Abeles (1982) consiste à calculer la probabilité de sortie du neurone à partir d'une distribution supposée normale de son potentiel membranaire, et de la période réfractaire ref :

$$\lambda = \frac{1}{\text{ref} \sqrt{2\pi}} \int_{S/\sigma}^{\infty} e^{-y^2/2} dy$$

La probabilité de dépassement du seuil S est calculée à partir de la variance du potentiel de membrane, évaluée à partir du taux de décharge en entrée. Celui-ci est généré à partir d'une loi de Poisson stationnaire. Cette probabilité de dépassement est ensuite divisée par la durée de la période réfractaire, pour donner la probabilité ponctuelle de décharge du neurone. Nous avons suivi ce raisonnement afin d'obtenir une expression de la probabilité de décharge à partir d'un signal d'entrée non stationnaire. Papoulis (1980) indique que la distribution du potentiel de membrane tend vers une loi normale lorsque le taux d'entrée est élevé, pour les fonctions exponentielles courantes. Nous avons établi cette statistique du potentiel de membrane, d'abord dans le cas stationnaire, puis pour des signaux modulés, pour des amplitudes d'entrées de l'ordre de 1000 à 2000 sp/s, équivalentes à celles reçues par un neurone auditif possédant 10 à 20 entrées indépendantes. L'aire des EPSPs est renormalisée à 1, de façon à ce que la moyenne du potentiel de membrane soit égale à celle du signal d'entrée. Trois cas ont été étudiés (1) EPSP rectangulaire, qui correspond au fenêtrage décrit dans l'introduction (2) EPSP exponentiel simple (3) EPSP exponentiel physiologique. Les fonctions qui décrivent ces trois cas sont :

$$1) Q(t) = k \quad (0 \leq t \leq \tau)$$

$$2) Q(t) = k e^{-t/\tau} \quad (t \geq 0)$$

$$3) Q(t) = k t e^{-t/\tau} \quad (t \geq 0)$$

Afin de rendre la moyenne du potentiel de membrane égale à la moyenne du signal d'entrée, la renormalisation de l'EPSP est effectuée dans ces trois cas en réajustant le paramètre k :

$$\int_0^{+\infty} Q(t) dt = 1$$

$$1) \int_0^{\tau} k dt = k \tau \Rightarrow k = \frac{1}{\tau}$$

$$2) \int_0^{+\infty} k e^{-t/\tau} dt = k \tau \Rightarrow k = \frac{1}{\tau}$$

$$3) \int_0^{+\infty} k t e^{-t/\tau} dt = k \tau^2 \Rightarrow k = \frac{1}{\tau^2}$$

La variance du signal de sortie est donnée par le produit de l'entrée et du carré de l'amplitude de l'EPSP, selon le théorème de Campbell :

$$\sigma^2 = \int_0^{+\infty} \lambda Q(t)^2 dt$$

$$1) \sigma^2 = \int_0^{\tau} \frac{\lambda}{\tau^2} dt = \frac{\lambda}{\tau}$$

$$2) \sigma^2 = \frac{1}{\tau^2} \int_0^{+\infty} \lambda e^{-2t/\tau} dt = \frac{\lambda}{2\tau}$$

$$3) \sigma^2 = \frac{1}{\tau^4} \int_0^{+\infty} \lambda t^2 e^{-2t/\tau} dt = \frac{\lambda}{4\tau}$$

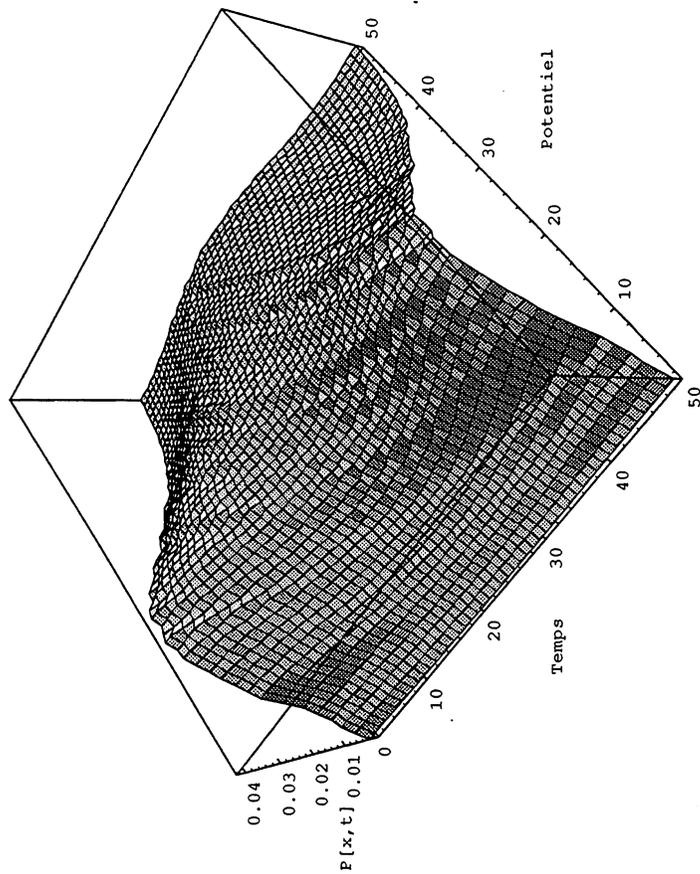
A partir de cette variance, le calcul proposé par Abeles (1982) repose sur l'évaluation du taux de dépassement $P(\lambda)$ du seuil S par le potentiel de membrane x avec une intensité d'entrée stationnaire λ . Ce taux est donné par la fonction Erf en supposant que la distribution de x suit une loi normale :

$$\text{Erf}(x) = z(x) = \frac{2}{\sqrt{\pi}} \int_0^x e^{-y^2} dy, \quad x \geq 0; \quad \text{Erf}(x) = -z(|x|), \quad x < 0$$

Figure 4.2

4.2a

POTENTIEL DE MEMBRANE EXPONENTIEL SANS RESET



4.2b

Potentiel sans reset

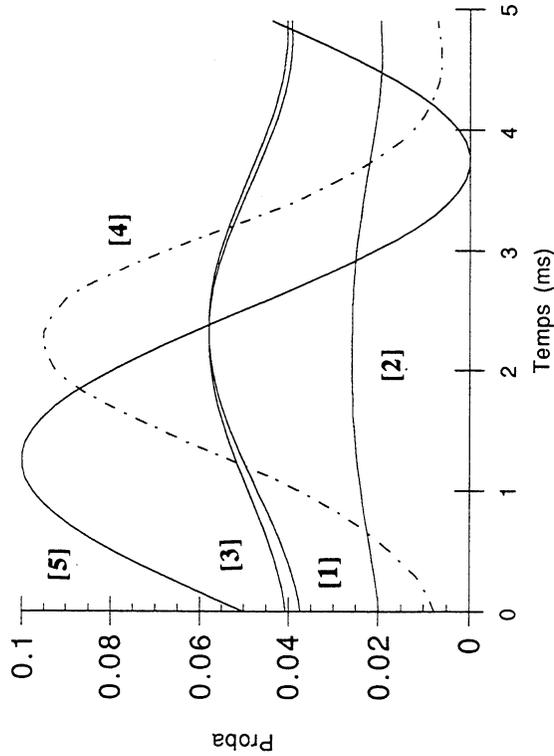
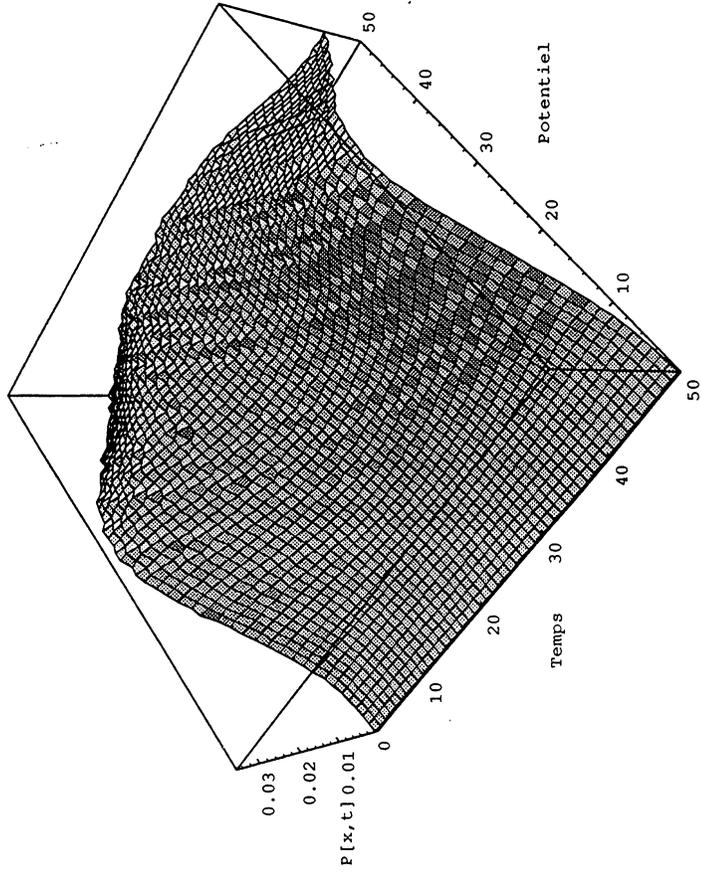


Figure 4.2 : Potentiel de Membrane d'un neurone sans Reset. Le modèle de sommation comporte une entrée Poissonnienne modulée périodique de 200 Hz ($a=500$ sp/s fig. 4.2a et 4.2b, $a=750$ sp/s fig. 4.2c et 4.2d, modulation=1) et chaque impulsion est associée à un EPSP de forme exponentielle. Les impulsions sont sommées et le potentiel de membrane décroît exponentiellement vers 0 avec une constante de temps de 4 ms. La fréquence d'échantillonnage est de 10 KHz, avec 10e+6 itérations. La probabilité d'être à un niveau donné de potentiel en chaque instant du cycle est figurée par un histogramme bidimensionnel, l'histogramme de potentiel intracellulaire (HIP) (fig. 4.2a et 4.2c). Cet histogramme comporte 50 classes selon chacun des deux axes, (1) la phase du cycle, comme pour l'histogramme des périodes, (2) les niveaux de potentiels. La classe de potentiel nul n'est pas figurée. Un seuil fixé à 4 δ limite les niveaux de potentiels de ces histogrammes (fig. 4.2a et 4.2c). Le paramètre δ est l'amplitude de la dépolarisation associée à la réception d'une impulsion (le "poids" de la connexion). Le niveau de potentiel est ici ajusté afin que la courbe du potentiel moyen reste comparable aux courbes de taux de décharge en entrée et en sortie. La procédure de filtrage avec un gain à 0 dB qui permet de calculer ce paramètre est décrite dans les chapitres 3 et 5. Avec une constante de temps de 4 ms à 10 KHz, on a $\delta = 0.0246$. Dans les

Figure 4.2

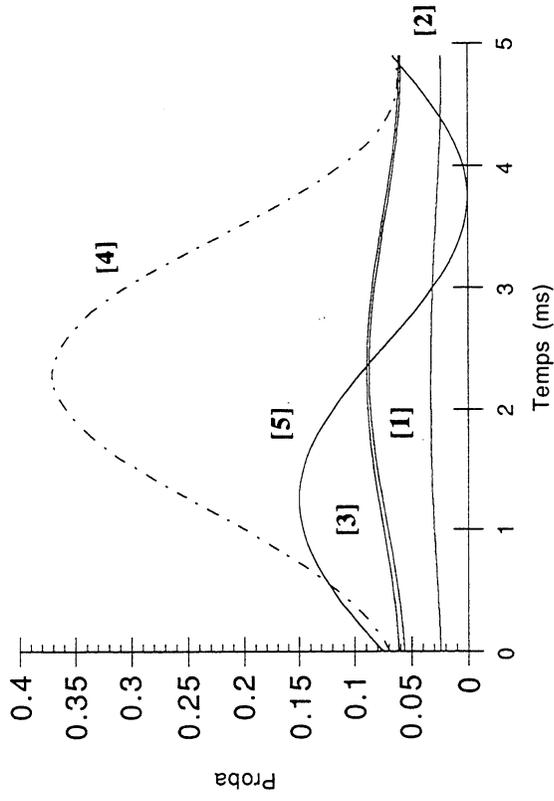
4.2c

POTENTIEL DE MEMBRANE EXPONENTIEL SANS RESET



4.2d

Potentiel sans reset



conditions non-stationnaires, la moyenne [1] et la variance [2] du potentiel de membrane ne suivent pas un déroulement strictement parallèle (fig. 4.2b et 4.2d). Le rapport moyenne/variance varie aussi en fonction de la constante de temps, comme l'indique le Théorème de Campbell. On voit aussi que le potentiel de membrane n'est pas tout à fait égal au signal filtré par un passe-bas de même constante de temps [3]. La sortie du modèle, figurée en poinillés [4], est donnée par la fréquence de dépassement du seuil (436/s fig. 4.2b et 2089/s fig. 4.2d). Le signal d'entrée est donné pour comparaison [5]. Le signal de sortie est évaluable à partir d'un filtrage de gain unité, suivi d'un seuillage simple. Cette sortie pourrait être traitée par la méthode de filtrage par période réfractaire. Elle présente à la fois l'inconvénient du filtrage passe-bas et des seuillages simples (voir

$$P(\lambda) = \frac{1}{2} (1 + \text{Erf}(\frac{\bar{x}(\lambda) - S}{\sigma(\lambda)}))$$

$$\bar{x}(\lambda) = \lambda \text{ à l'état stationnaire}$$

Cette fonction est construite à partir de la fonction sigmoïde Erf et ressemble donc en intensité à une réponse neuronale classique. Nous avons calculé les distributions du potentiel de membrane dans les trois cas mentionnés, de façon à tester ce modèle dans le cas d'entrées non stationnaires. Il se trouve que celui-ci est en fait très sensible aux écarts à la normalité et à la non-stationnarité du signal d'entrée. La moyenne et la variance du potentiel ne covarient pas linéairement comme l'indiquent les évaluations formelles, et l'expression $P(\lambda)$ ne semble pas être applicable dans une quantification précise. De plus, l'ensemble du décours temporel au-dessus du seuil donne la sortie. Il faut alors supposer que le neurone décharge tant que le seuil est dépassé. Dans ce cas, la constante de temps du potentiel de membrane modifie la forme du signal d'entrée comme un filtre passe-bas, et la sortie du neurone ressemble à une sortie filtrée [Fig. 4.2].

La constante de temps joue alors le rôle de filtre intégrateur. Un neurone détecteur de coïncidences sans reset doit comporter une constante de temps très courte.

Remarquons que le modèle DFI, avec une génération stochastique et un délai fixe, donne des fluctuations du potentiel de membrane centrées, dont les distributions sont à tout moment plus proches de la loi normale [Fig. 4.3]. De la même manière, Abeles (1982) introduit une composante inhibitrice pour recentrer le potentiel de membrane.

Le modèle stochastique avec reset nous semble plus approprié pour former la base d'un modèle probabiliste de la sommation excitatrice applicable dans le système auditif, car, si l'effet de filtrage reste présent en sortie, il ne se manifeste que par un délai de réponse. Ce délai est nécessaire pour accumuler les entrées et franchir le seuil. Mais il n'y a pas de rémanence de la réponse à l'arrêt de la stimulation, puisque la sortie de ce modèle avec reset dépend à la fois de la distribution du potentiel intracellulaire et de l'intensité des entrées à un moment donné, alors que, dans le premier cas, la réponse est provoquée uniquement par la rémanence du potentiel intracellulaire. Un modèle avec reset semble plus approprié pour filtrer le signal, avec une possibilité d'amélioration ou de maintien de la synchronisation.

La latence de réponse dépend de la constante de temps du potentiel de membrane et de l'intensité des entrées. Elle correspond à l'inertie de ce filtre. Il est possible de mettre en rapport les mesures du délai d'émission du premier potentiel d'action par les neurones du noyau cochléaire, avec leurs propriétés membranaires : les neurones Chopper ont le délai de réponse le plus long, de l'ordre de 2 à 3 ms (Kitzes et coll., 1978). Cette latence ne tient pas compte du délai d'arrivée jusqu'au noyau cochléaire. La constante de temps des EPSPs de cette classe est de 4 ou 5 ms (Oertel, 1983). Par ailleurs, un mode de codage par délais du premier spike est proposé par plusieurs auteurs dans le système visuel (Thorpe, 1990) et le système auditif (Geoffrois, 1991), ce qui nous a conduit à une discussion qui a ainsi été concrétisée. Il se trouve que la latence de réponse physiologique est évaluable à la sortie du banc de filtres cochléaire, en supposant qu'elle dépend uniquement de l'inertie du filtrage par l'EPSP. Avec un filtre exponentiel simple, lorsque le neurone reçoit un échelon d'intensité $n \delta$, le seuil S est traversé en un temps d vérifiant:

$$n \delta (1 - e^{-d/\tau}) = S$$

$$d = -\tau \text{Log} (1 - \frac{S}{n \delta})$$

On peut aussi évaluer le délai incompressible de réponse, qui correspond au recrutement simultané de toutes les fibres afférentes. A la sortie du banc de filtres Gammatones de Patterson & Holdsworth (1991), le signal est rectifié simple alternance, sans adaptation, puis filtré par un passe-bas exponentiel dont la constante de temps est de 5 ms. Le point de traversée d'un seuil placé d'une manière adéquate est enregistré dans les canaux recrutés. Nous avons construit les courbes de délais pour un son pur de 1000 Hz à différentes intensités. Les profils obtenus et l'ordre de grandeur des délais sont très proches de la réalité physiologique [Fig. 4.4].

5 - Description du potentiel de membrane à partir de l'HIS

Cette seconde démarche ne suppose pas que la distribution du potentiel membranaire suive une loi normale, ni que les entrées soient stationnaires. Elle vise au contraire à calculer la probabilité de franchissement du seuil à un moment donné à partir de la connaissance de l'histogramme des d'intervalles g de l'entrée d'un neurone dont l'EPSP est une exponentielle simple. Il s'agit là d'une tentative d'extension du modèle à deux entrées stationnaires (Srinivasan et Bernard, 1976, cité dans Koch et Poggio, 1992) au cas non stationnaire. Soit un spike en $t=0$, avec un potentiel x nul. Le seuil ne pouvant être franchi avec un seul événement, il faut qu'un second spike survienne avec un délai t_1 , ou deux spikes avec des délais t_1 et t_2 , etc... Nous ferons une approximation à l'ordre 2, en supposant que le seuil est assez bas ou que la cadence de décharge est assez forte. La probabilité de décharge en t est donnée par :

$$P(t) = P(x(t) > S) = P(t_1 < -\tau \text{Log } S) + P(t_1, t_2) + \dots$$

On calcule la relation qui relie t_1 et t_2 pour un franchissement du seuil à trois spikes [Fig. 4.5] :

$$e^{-t_1/\tau} + e^{-t_2/\tau} = S$$

$$t_2 = -\tau \text{Log}(S - e^{-t_1/\tau})$$

En négligeant les dépassements du seuil à plus de trois spikes, la probabilité de franchissement du seuil est donnée à partir de l'HIS non-stationnaire $g(t, \theta)$ dont la construction est présentée au chapitre 1 :

$$P(t) = \int_0^{-\tau \text{Log } S} g(t - \theta, \theta) d\theta$$

$$+ \int_{-\tau \text{Log } S}^{+\infty} \int_{-\tau \text{Log } S}^{+\infty} \delta(\theta_1, \theta_2) g(t - \theta_1, \theta_1) g(t - \theta_2, \theta_2) d\theta_1 d\theta_2$$

$$\delta(t_1, t_2) = 1, \text{ si } t_2 < -\tau \text{Log}(S - e^{-t_1/\tau})$$

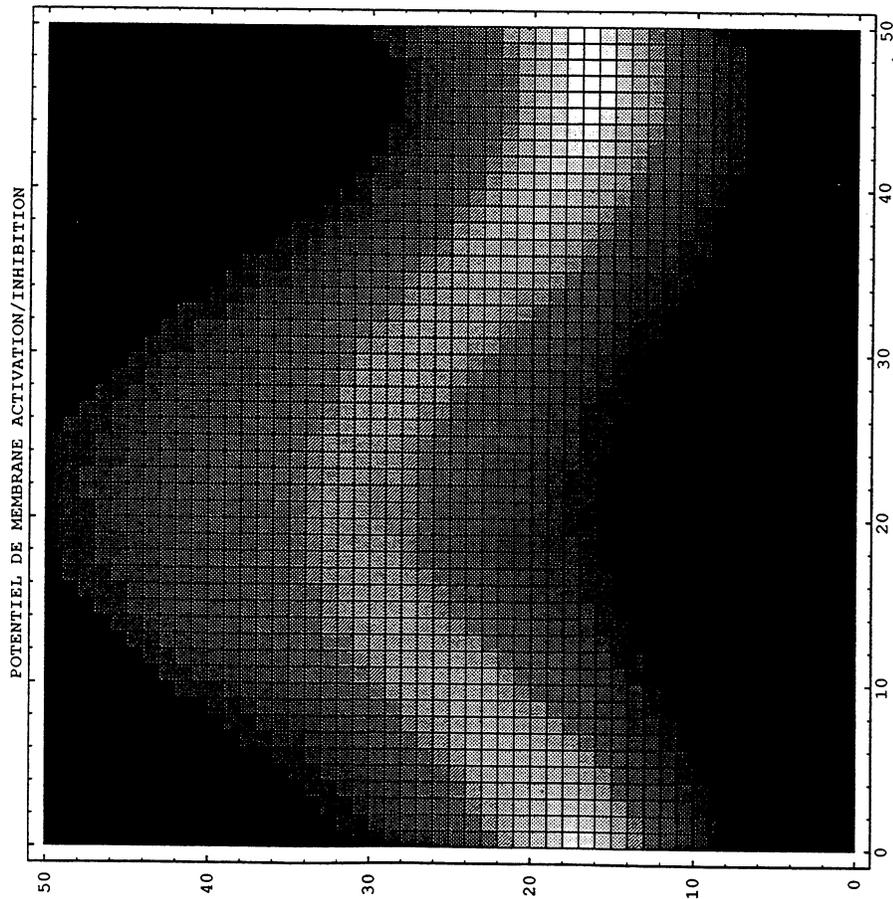
$$= 0 \quad \text{sinon}$$

Lorsque le neurone reçoit plusieurs fibres, $g(t, \theta)$ est l'histogramme multifibres construit à partir des délais de survenue des spikes à travers les canaux. En pratique, il faut augmenter la fréquence d'échantillonnage pour rendre la probabilité de coïncidence négligeable et sommer les flux de Poisson des entrées.

Pour un modèle d'intégration exponentiel avec reset et un seuil S juste supérieur à 1, la distribution $f(y)$ du potentiel intracellulaire y peut être évaluée à partir de l'HIS $g(x)$ qui donne la distribution des délais entre 2 impulsions d'entrée :

Figure 4.3

4.3a



4.3b

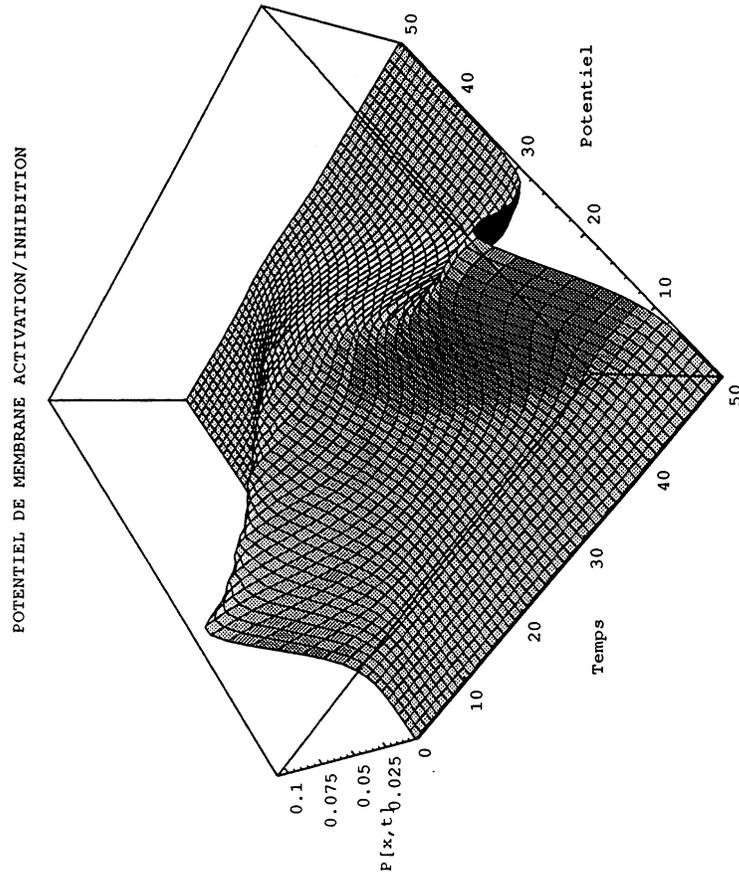


Figure 4.3 : Potentiel de Membrane du modèle DFI stochastique. Le modèle de sommation comporte une entrée Poissonnienne modulée périodique de 200 Hz ($a = 1000$ sp/s et modulation = 1) et chaque impulsion est associée à un EPSP d'activation/inhibition. Les deux constantes de temps exponentielles sont de 4 ms. Le délai de 2 ms est fixe. La fréquence d'échantillonnage est de 10 KHz avec 10e+6 itérations. La procédure de calcul de l'histogramme HIP figuré en niveau de gris (fig. 4.3a) et en trois dimensions (fig. 4.3b) est décrite fig. 4.2. La moyenne de la probabilité de présence est décrite par l'entrée filtrée, comme avec les EPSP excitateurs, ce qui justifie la démarche du chapitre 3. Le seuil de rectification serait alors placé en 0, ce qui correspond au niveau 25 de ces graphiques. On voit aussi que la variance dépend de la moyenne et que la distribution de probabilité reste mieux centrée que dans un modèle purement excitateur. Elle est mieux approximable par la loi Normale et par conséquent plus aisée à traiter.

Figure 4.4

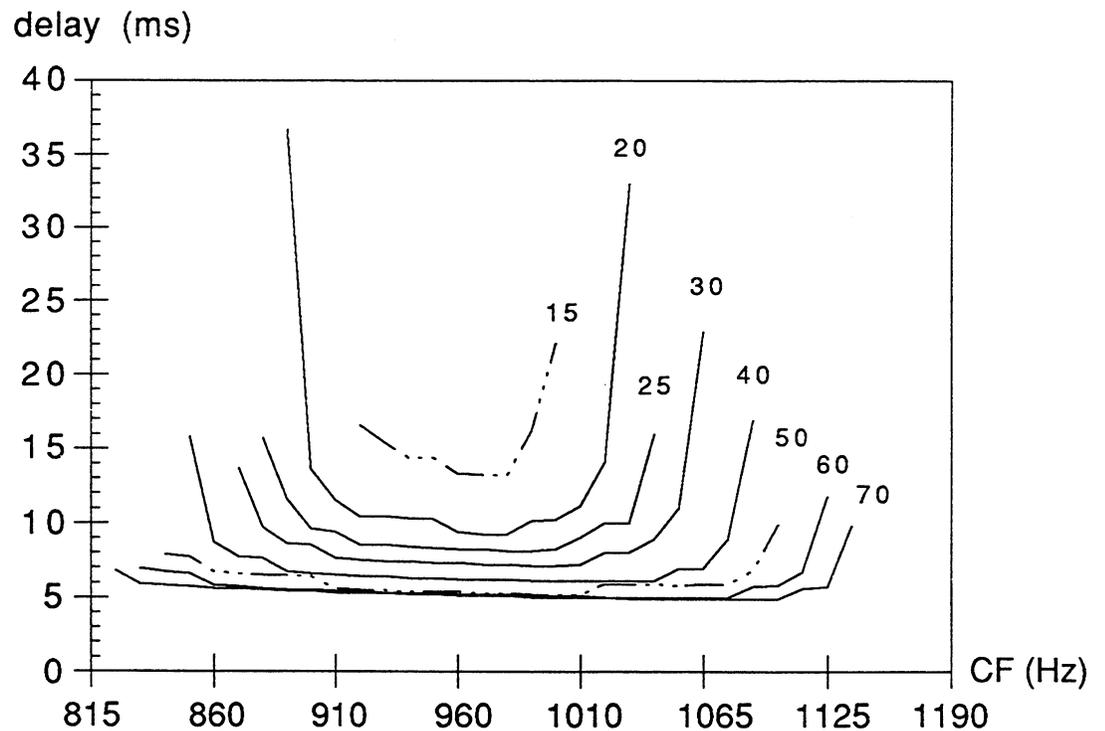


Figure 4.4 : Distribution des délais après intégration, en sortie d'un banc de filtres, en fonction de l'intensité. On utilise le logiciel de Patterson et Holdsworth (1991). Le stimulus est un son pur de 1000 Hz d'intensité variant entre 15 et 70 (unités arbitraires). Le son est filtré avec un banc de filtres gammatones à 128 canaux distribués logarithmiquement entre 500 et 2000 Hz. Le signal de chaque canal est rectifié simple alternance, sans compression de dynamique, ni adaptation. Le signal de chaque canal est ensuite intégré avec un filtre passe-bas exponentiel de constante de temps 5 ms, à peu près égale à celle de l'EPSP des cellules Chopper. On mesure, pour chaque intensité, et chaque canal, le délai séparant l'instant de début du stimulus et le franchissement d'un seuil arbitraire. Les courbes de retard associées aux intensités sont figurées. Elles sont comparables aux données expérimentales (Kitzes et coll., 1978). Les délais sont un peu plus longs, de l'ordre de 5 ms (ils sont de 2 ms pour les cellules Chopper), mais ils comprennent aussi l'inertie du filtrage cochléaire.

Figure 4.5

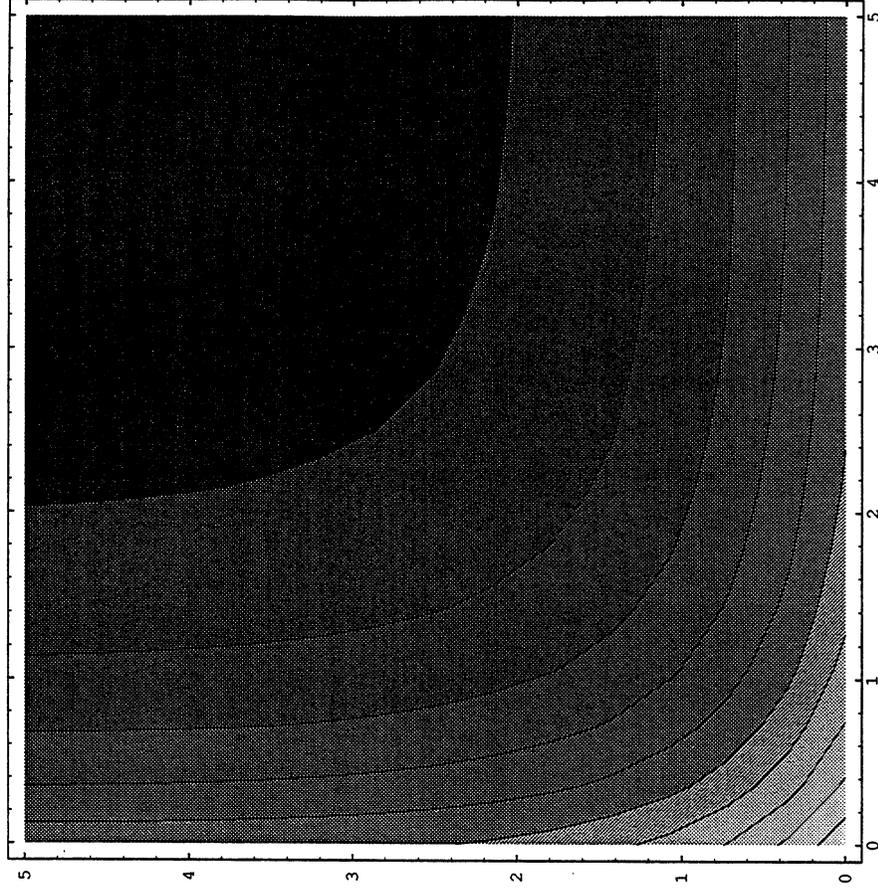


Figure 4.5 : Courbes de niveaux de la relation entre deux intervalles t_1 et t_2 pour un franchissement de seuil à trois spikes. Cette fonction $f(t_1, t_2) = \text{Exp}(-t_1) + \text{Exp}(-t_2)$ représente la valeur de potentiel atteinte pour un délai t_1 en abscisse et un délai t_2 en ordonnée, et une constante de temps unitaire. Ces délais séparent la réception d'une première impulsion de celle d'une seconde et d'une troisième impulsion (on a $t_1 > t_2$ ou $t_2 \geq t_1$). Une impulsion est émise, si le potentiel est plus élevé que le seuil. Les courbes de niveaux délimitent les domaines où cette condition est remplie et elles correspondent chacune à une valeur de seuil donnée. La probabilité d'avoir un délai t à la suite d'une première impulsion est donnée par l'HIS multifibres $g(t_0, t)$ défini au chapitre 1, qui dépend de l'instant t_0 de réception du premier événement. La probabilité d'avoir deux nouveaux événements qui amènent un dépassement de seuil est donnée par la somme des produits des prob. de ces deux év. indépendants dans le domaine de dépassement du seuil. Cette intégrale est donnée dans le texte. Elle est aussi bornée par la limite d'obtention du dépassement à partir d'un seul événement nouveau. Le domaine est décrit par la fonction booléenne $\delta(t_1, t_2)$. Les flux d'entrée sont sans période réfractaire.

$$\varphi(x) = e^{-\beta x}$$

$$f(y) = P(X \geq \varphi^{-1}(y)) = 1 - P(X < \varphi^{-1}(y))$$

$$f(y) = 1 - \int_0^{\varphi^{-1}(y)} g(x) dx = 1 - \int_0^{-\frac{\text{Log } y}{\beta}} \lambda e^{-\lambda x} dx = e^{-\frac{\lambda \text{Log } y}{\beta}}$$

On remarquera que $f(y)$ ne décrit que la distribution entre 0 et 1 et qu'il faut renormaliser pour tenir compte de la probabilité d'être en 0. Une approximation découle du fait qu'un événement sur deux environ ramène le potentiel en 0 par le reset. L'approximation vient du cas où le potentiel revient en 0 par décroissance exponentielle. Lorsque cette situation est négligée, on a une distribution renormalisée $f'(0) = 0.5$ et $f'(y) = f(y)/2$.

Nous verrons qu'il est difficile d'échapper à cette approximation de la distribution de probabilité, à cause de la composante de retour.

Dans le cas d'un potentiel linéairement décroissant, le même raisonnement nous conduit à une expression plus simple de $f(y)$, qui ne comporte pas de fonction Logarithme en exposant :

$$\varphi(x) = 1 - \beta x$$

$$f(y) = 1 - \int_0^{\varphi^{-1}(y)} g(x) dx = 1 - \int_0^{\frac{1-y}{\beta}} \lambda e^{-\lambda x} dx = e^{-\frac{\lambda(y-1)}{\beta}}$$

Cette relation subit aussi la remarque précédente. Lorsque le seuil est supérieur à 1, le potentiel de membrane peut prendre une valeur donnée, soit par une transition due à l'arrivée d'un spike, soit par une diffusion depuis une valeur supérieure. Une approximation de cette distribution est possible, en résolvant l'équation différentielle de ce système, lorsqu'il est à l'équilibre.

6 - Description probabiliste du potentiel membranaire avec reset

On étudie en premier lieu le cas d'une entrée stationnaire (qui peut être la somme de plusieurs flux Poissonniens stationnaires). Cette équation peut recevoir une solution qui ressemble à celle décrivant la période réfractaire lorsque la décroissance du potentiel est linéaire. Cette analogie vient de la simple observation de l'allure de ces deux distributions, qui évoque une simple inversion de l'équation différentielle avec décalage. Afin de déduire sa forme générale, posons à priori que :

$$\frac{dP(x)}{dx} = \gamma P(x) - \gamma P(x - \delta)$$

$$\gamma = \lambda\beta$$

La pente du potentiel de membrane et le taux de décharge en entrée, qui est la somme de toutes les entrées afférentes, ont un rôle inverse. La pente est inversement proportionnelle à la constante de temps. Le taux de décharge de l'unité dépend du taux de coïncidences entre des événements d'entrée. Il augmente lorsque la pente de décroissance du potentiel diminue. Autrement dit, il est d'autant plus élevé que le taux d'entrée est élevé et que la

fenêtre de coïncidence dure plus longtemps, lorsque le taux de décroissance du potentiel est faible.

On résout cette équation différentielle dans chaque intervalle de largeur égale au décalage δ , dont la valeur correspond à la variation de potentiel due à l'arrivée d'un spike. De plus, on remarque que la valeur de $P(x)$ résulte de la superposition de plusieurs distributions P_i , chacune associée à un intervalle, qui vérifient séparément cette équation différentielle. Celles-ci sont générées par décalage à partir du niveau inférieur. Cette décomposition va permettre d'exprimer la valeur des composantes de retour à partir des niveaux supérieurs :

$$\frac{dP(x)}{dx} = \sum_{i=j}^n \frac{dP_i(x)}{dx} = \sum_{i=j}^n \gamma P_i(x) - \gamma P_{i-1}(x - \delta) \quad \text{avec} \quad \left\{ \begin{array}{l} 0 < j \leq n - 2 \\ n = E(S/\delta) \\ (j + 1) \delta < x \leq (j + 2) \delta \end{array} \right.$$

On pose pour les intervalles de 2 à n :

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dP_1}{dx} = \gamma P_1(x) - \gamma P_0(x - \delta) \\ \frac{dP_2}{dx} = \gamma P_2(x) - \gamma P_1(x - \delta) \\ \vdots \\ \frac{dP_n}{dx} = \gamma P_n(x) - \gamma P_{n-1}(x - \delta) \end{array} \right. \quad \delta < x \leq 2 \delta$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dP_2}{dx} = \gamma P_2(x) - \gamma P_1(x - \delta) \\ \vdots \\ \frac{dP_n}{dx} = \gamma P_n(x) - \gamma P_{n-1}(x - \delta) \end{array} \right. \quad 2 \delta < x \leq 3 \delta$$

En utilisant la résolution par la méthode de Laplace, on trouve la forme de la seconde distribution, sachant que la première est exponentielle :

$$P_0(x) = \gamma e^{-\gamma(\delta - x)} u(\delta - x)$$

$$P_0(x - \delta) = \gamma e^{-\gamma(2\delta - x)} u(2\delta - x)$$

$$u(x) = 0, x < 0; u(x) = 1, x \geq 0 \quad \text{la fonction échelon}$$

Donc les transformées de Laplace vérifient :

$$\overline{P_1}(s) (s - \gamma) = P_1(0) - \gamma \overline{P_0}(s)$$

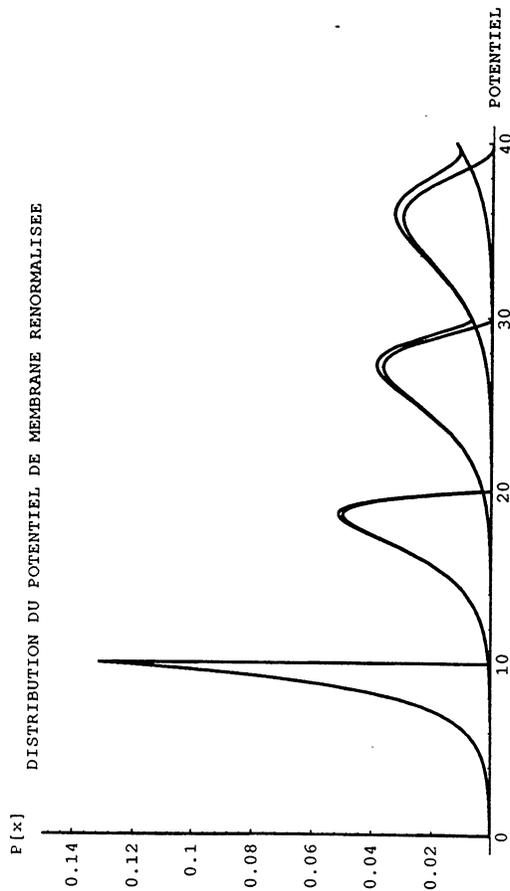
$$\overline{P_0}(s) = \int_0^{2\delta} P_0(x - \delta) e^{-s x} dx = \frac{\gamma (e^{-\gamma 2\delta} - e^{-2\delta s})}{(s - \gamma)}$$

$$\overline{P_1}(s) = \int_0^{2\delta} P_1(x) e^{-s x} dx = \frac{2\delta \gamma^2 e^{-2\delta \gamma}}{(s - \gamma)} + \frac{\gamma^2 (e^{-2\delta s} - e^{-\gamma 2\delta})}{(s - \gamma)^2},$$

$$\text{d'où } P_1(x) = \gamma^2 (2\delta - x) e^{-\gamma(2\delta - x)} u(2\delta - x)$$

Figure 4.6

4.6a



4.6b



Figure 4.6 : Distributions analytiques de potentiels intracellulaires (HIP) d'un neurone avec reset simulées avec MATHEMATICA pour des coefficients $\gamma = 0.7$ (fig. 4.6a) et $\gamma = 0.4$ (fig. 4.6b). Le décalage de potentiel à la réception d'une impulsion est de $\delta = 10$. Le seuil est fixé à 40 ($n = 4$). Les distributions partielles P_i sont figurées. Ce sont des fonctions exponentielles. L'enveloppe est formée par sommation de ces 5 distributions, auxquelles il faut ajouter le pic en 0. Toutes ces fonctions sont renormalisées en calculant θ par intégration numérique avec le logiciel, en suivant l'expression donnée dans le texte. On obtient $\theta = 0.193$ (fig. 4.6a) et $\theta = 0.178$ (fig. 4.6b). Ces valeurs sont inférieures à $1/5$. On voit comment évoluent les distributions partielles lorsque γ augmente : elles se resserrent vers leur décalage origine et la queue de la distribution $n = 4$ disparaît. Les probabilités de présence sont alors concentrées sur 5 pics : pic en 0 et 4 autres pics, avec une égale répartition entre ces pics. Le taux de décharge tend alors vers $\lambda/5$. L'accroissement du coefficient g est dû à une augmentation du taux d'entrée ou de la constante de temps du potentiel de membrane.

Pour les autres distributions, cette résolution mène au même type de solutions exponentielles que dans le cas de l'équation différentielle de la période réfractaire. Ces fonctions exponentielles forment la série des distributions Gamma, à présent inversées selon x :

$$P_i(x) = \frac{\gamma^{i+1} ((i+1)\delta - x)^i}{i!} e^{-\gamma((i+1)\delta - x)} u((i+1)\delta - x)$$

De plus, il existe une relation entre la valeur en 0 de chaque distribution et la valeur prise à la borne du premier intervalle, qui est vérifiée séparément pour chacune d'entre elles :

$$\begin{pmatrix} P_1(\delta) = \gamma P_0(0) \\ P_2(\delta) = \gamma P_1(0) \\ \vdots \\ P_n(\delta) = \gamma P_{n-1}(0) \end{pmatrix}$$

Afin de tenir compte de cette nouvelle contrainte, nous vérifions par récurrence qu'avec les distributions Gamma inversées, ces relations ne sont vraies que dans le cas d'un décalage δ unitaire. La relation est vraie pour P_1 :

$$P_1(\delta) = \delta \gamma^2 e^{-\gamma(2\delta - \delta)} = \gamma \delta P_0(0), \text{ donc } P_1(\delta) = \gamma P_0(0) \text{ si } \delta = 1$$

Si elle est vraie pour P_{n-1} , alors elle est vraie pour P_n :

$$P_n(\delta) = \frac{\gamma^{n+1} ((n+1)\delta - \delta)^n}{n!} e^{-\gamma((n+1)\delta - \delta)} = \frac{\gamma^{n+1} \delta (n\delta - 0)^{n-1}}{(n-1)!} e^{-\gamma(n\delta - 0)}$$

$$P_n(\delta) = \gamma \delta P_{n-1}(0), \text{ et } P_n(\delta) = \gamma P_{n-1}(0) \text{ si } \delta = 1$$

Au total, nous déduisons que la forme indiquée de P_i est :

$$P_i(x) = \frac{\gamma^{i+1} ((i+1) - \frac{x}{\delta})^i}{i!} e^{-\gamma((i+1) - \frac{x}{\delta})} u((i+1) - \frac{x}{\delta}),$$

$$\text{avec } P_0(\delta) = \gamma$$

Nous vérifions que, quelquesoit i :

$$\frac{dP_i(x)}{dx} = \frac{\gamma^{i+2} ((i+1) - \frac{x}{\delta})^i}{\delta i!} e^{-\gamma((i+1) - \frac{x}{\delta})} - \frac{\gamma^{i+1} ((i+1) - \frac{x}{\delta})^{i-1}}{\delta (i-1)!} e^{-\gamma((i+1) - \frac{x}{\delta})},$$

$$\text{avec } \frac{du^i}{dx} = n u^{i-1} \frac{du}{dx},$$

$$\text{donc } \frac{dP_i(x)}{dx} = \frac{\gamma}{\delta} P_i(x) - \frac{\gamma}{\delta} P_{i-1}(x - \delta)$$

Cette forme vérifie la nouvelle contrainte pour tout décalage δ réel et positif, et par conséquent, l'équation différentielle du système est :

Figure 4.7

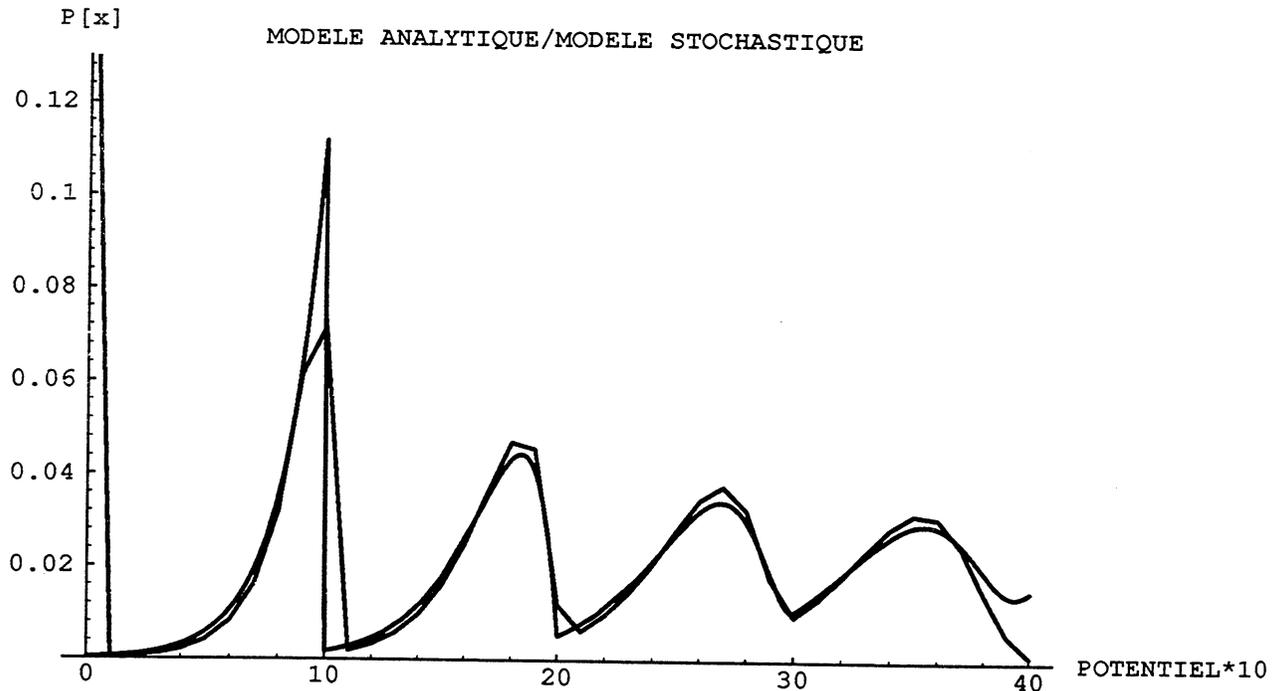


Figure 4.7 : Superposition d'une distribution de potentiel intracellulaire analytique (voir fig. 4.6) et de la distribution stochastique équivalente. Le modèle stochastique reçoit un train d'impulsions à 2000 sp/s durant $5.10e+6$ itérations à 10 KHz. Le potentiel de membrane décroît linéairement avec une constante de temps de 3 ms. Il reste à 0, lorsqu'il atteint cette valeur. Le seuil est fixé à 4 et le décalage est unitaire (ce qui équivaut à un seuil de 40 et un décalage de 10). Les valeurs de potentiel du modèle stochastique sont distribuées dans 41 classes (0-40), avec un recentrage de chaque classe. Un bruit de $\pm 1.25\%$ est ajouté au décalage unitaire au moment de la survenue d'une impulsion, de façon à lisser la distribution. Le coefficient γ du modèle analytique est égal à $\lambda/\beta = 0.6$, pour $\delta = 10$. On remarque que la superposition n'est pas bonne (1) pour P_0 à cause de l'ajout de bruit qui répartit le pic en deux classes et (2) au niveau du seuil, où c'est l'équation différentielle du modèle qui n'est plus valable. Cette approximation par le modèle analytique n'est satisfaisante que (1) pour des coefficients γ assez grands (2) des entrées stationnaires (3) un potentiel de membrane à décroissance linéaire.

$$\frac{dP(x)}{dx} = \frac{\gamma}{\delta} P(x) - \frac{\gamma}{\delta} P(x - \delta)$$

Soit pour $P(x)$, qui est la somme des P_i :

$$P(x) = \sum_{i=0}^n P_i(x)$$

$$P(x) = \sum_{i=1}^{n+1} \frac{\gamma^i (i - \frac{x}{\delta})^{i-1}}{(i-1)!} e^{-\gamma (i - \frac{x}{\delta})} u(i - \frac{x}{\delta})$$

Lorsque la valeur du seuil est quelconque, on prendra pour n la partie entière de S/δ :

$$n = E(S/\delta)$$

Ces distributions, représentées graphiquement avec MATHEMATICA, ressemblent à celles données par les simulations [Fig 4.6 et 4.7]. Plusieurs problèmes persistent. Tout d'abord, il faut ajouter un peu de bruit (1 % convient) à la valeur de décalage, pour obtenir une forme lisse. Les valeurs de potentiel ont sinon tendance à charger un peigne. D'autre part, la description du phénomène n'est pas tout à fait la même juste en dessous de S , puisque la distribution dépend à ce niveau du décalage depuis l'intervalle précédent, et non de la diffusion liée à la décroissance spontanée du potentiel. D'autre part, il faut renormaliser $P(x)$ de façon à obtenir une densité de probabilité :

$$\int_0^S P(x) dx = 1$$

Pour cela, nous remarquons que P_0 suit la même relation que les autres distributions par rapport au pic en 0, d'amplitude θ :

$$P_0(\delta) = \gamma \theta$$

La renormalisation se fait donc par ajout du pic en 0 et en multipliant toutes les distributions P_i par cette valeur de façon à respecter les relations qui les relient à P_0 :

$$\theta + \theta \sum_{i=0}^n \int_0^{n\delta} P_i(x) dx = 1 \quad \theta = 1 / (1 + \sum_{i=0}^n \int_0^{n\delta} P_i(x) dx)$$

L'intégrale séparée des distributions P_i tend vers 1 lorsque la constante γ est grande, elles sont sinon tronquées et moins grandes que 1 :

$$\left(\begin{array}{l} \int_0^{\delta} \gamma e^{-\gamma(1-\frac{x}{\delta})} dx \rightarrow 1 \\ \int_0^{2\delta} \gamma^2 (2-\frac{x}{\delta}) e^{-\gamma(2-\frac{x}{\delta})} dx \rightarrow 1 \\ \vdots \\ \int_0^{(i+1)\delta} P_i(x) dx \rightarrow 1 \end{array} \right)$$

avec $\gamma \rightarrow +\infty$

$$\text{d'où } \int_0^{n\delta} P(x) dx = \sum_{i=0}^n \int_0^{n\delta} P_i(x) dx \rightarrow n, \gamma \rightarrow +\infty$$

$$\text{avec } \int_0^{n\delta} P_n(x) dx \rightarrow 0, \gamma \rightarrow +\infty$$

De la même manière, à partir de la relation de renormalisation, le pic en 0 tend vers une valeur qui est fonction du nombre d'intervalles :

$$\theta \rightarrow \frac{1}{n+1}, \gamma \rightarrow +\infty$$

La sortie dépend du produit de la probabilité d'entrée par l'intégrale des potentiels qui sont sous le seuil, et qui franchissent celui-ci par l'ajout d'un décalage :

$$P_{\text{out}} = \lambda \int_{S-\delta}^S P(x) dx$$

Dans le cas d'un seuil multiple du décalage :

$$P_{\text{out}} = \lambda \int_{(n-1)\delta}^{n\delta} P(x) dx$$

Lorsque la constante γ est grande, la probabilité de sortie dépend du produit de l'entrée par la constante de renormalisation et par l'intégrale entre $S-\delta$ et S de P_{n-1} :

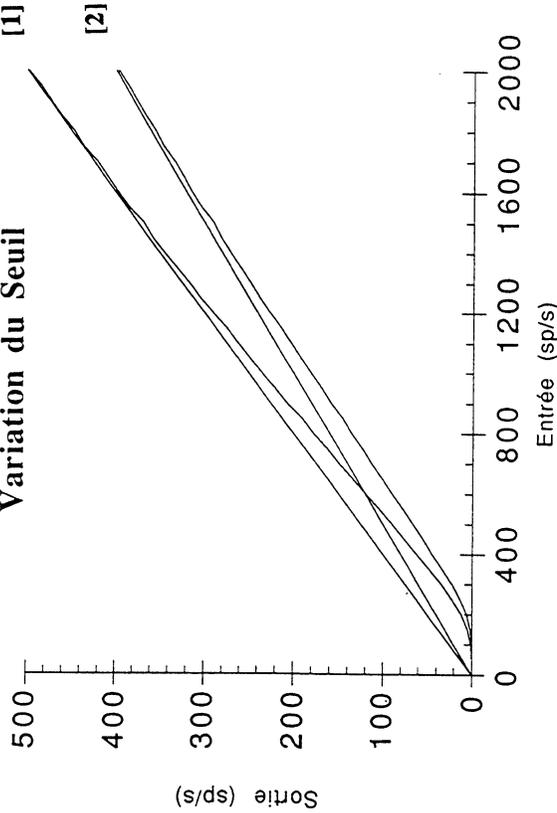
$$P_{\text{out}} \rightarrow \lambda \theta \int_{(n-1)\delta}^{n\delta} P_{n-1}(x) dx$$

L'intégrale sous le seuil de P_{n-1} tend aussi vers 1, et on aboutit donc à une relation linéaire qui relie le seuil et le taux de décharge à saturation :

Figure 4.8

4.8a

**Modèle Stochastique
Variation du Seuil**



4.8b

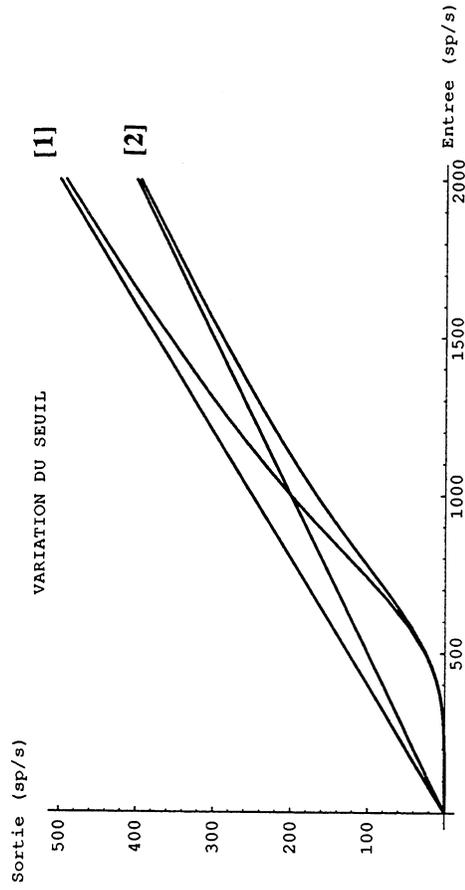
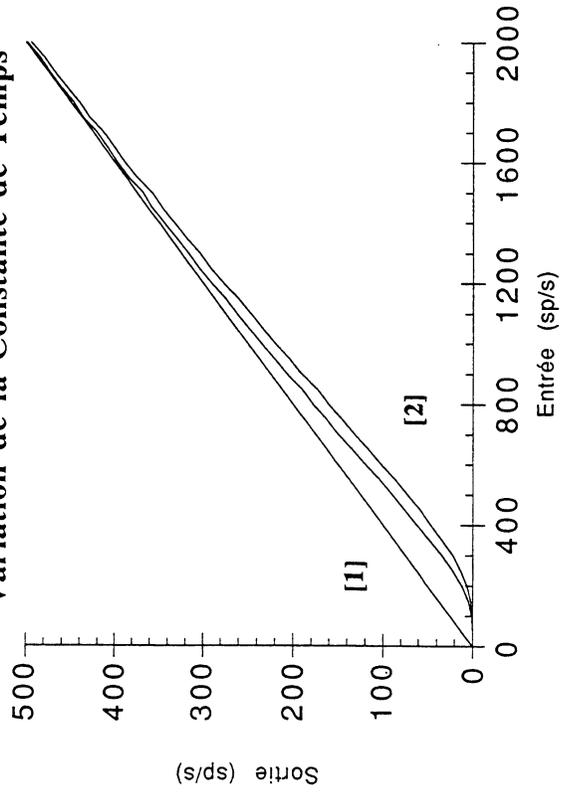


Figure 4.8 : Comparaison des courbes de réponses moyennes entre le modèle stochastique avec reset et l'expression simplifiée donnée dans le texte. Les simulations stochastiques (fig. 4.8a, 4.8c, 4.8e) comportent 40 points avec 10e+6 itérations à 10 KHz. L'expression simplifiée est figurée en regard (fig. 4.8b, 4.8d, 4.8e). Cette fonction $f(x) = x^k + 1/(s + n \cdot x^k)$ comprend trois paramètres qui correspondent chacun à un paramètre du modèle stochastique : (1) n varie avec le seuil (2) s varie avec la constante de temps du potentiel de membrane (3) k est un paramètre libre qui règle la concavité de la courbe et qui s'ajuste en fonction de la nature de la décroissance, linéaire ou exponentielle. Sans période réfractaire, toutes les fonctions tendent vers une asymptote oblique de pente $1/n$. Le taux du flux stationnaire d'entrée est en abscisse et le taux du flux de sortie en ordonnée. (1) Variations du seuil : constante de temps linéaire = 4 ms, seuil = 3 [1] et 4 [2] (fig. 4.8a), $n=4$, $s=10e-4$, $k=3$ [1] et 4 [2] (fig. 4.8b) (2) Variations de la constante de temps : seuil = 3, constante de temps linéaire = 4 [1] et 3 ms [2] (fig. 4.8c) $k=4$, $n=4$, $s=10e-4$ [1] et 4.10e-4 [2] (fig. 4.8d). La courbe de réponse moyenne du modèle stochastique avec période réfractaire et seuil (voir fig. 2.1) est comparée avec le modèle sans période réfractaire (fig. 4.8e). La fonction de transfert de la période réfractaire en moyenne est $g(y) = y/(1 + \text{ref } y)$. Pour le modèle simplifié (fig. 4.8f), on applique g sur la sortie f du seuillage. Cette relation est parfaitement vérifiée par le modèle stochastique : on prend la sortie du modèle sans période réfractaire, à laquelle on applique la fonction g . Le résultat, indiqué par les points cerclés, suit la courbe de réponse du modèle stochastique avec période réfractaire (fig. 4.8e). Paramètres du modèle : constante de temps linéaire = 4 ms, seuil = 3 [1], ref = 4 ms [2] (fig. 4.8e), $k=4$, $n=4$, $s=10e-4$

Figure 4.8

4.8c

**Modèle Stochastique
Variation de la Constante de Temps**



4.8d

VARIATION DE LA CONSTANCE DE TEMPS

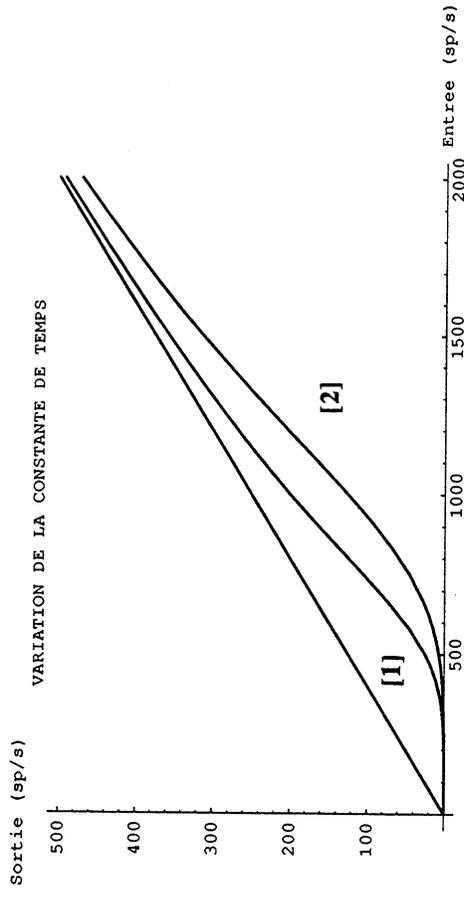
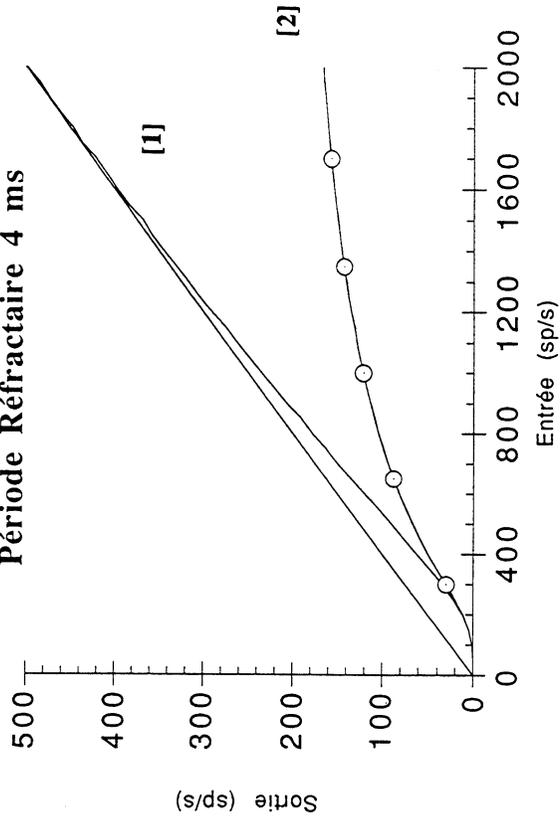


Figure 4.8

4.8e

**Modèle Stochastique
Période Réfractaire 4 ms**



4.8f

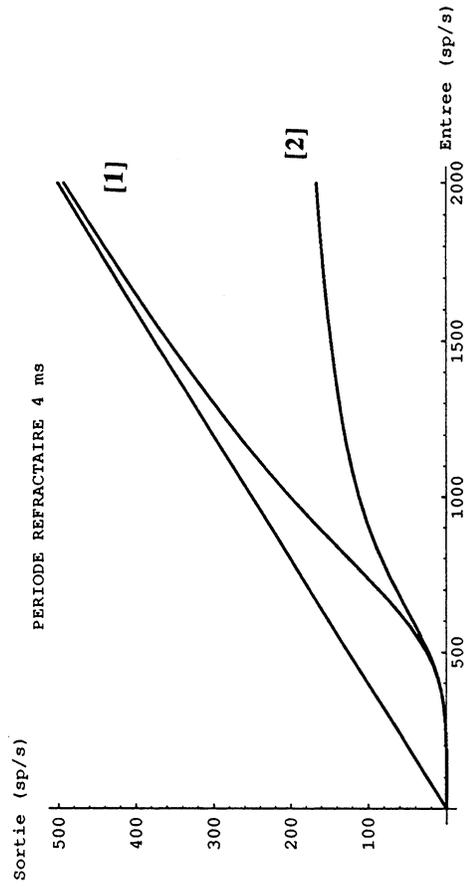
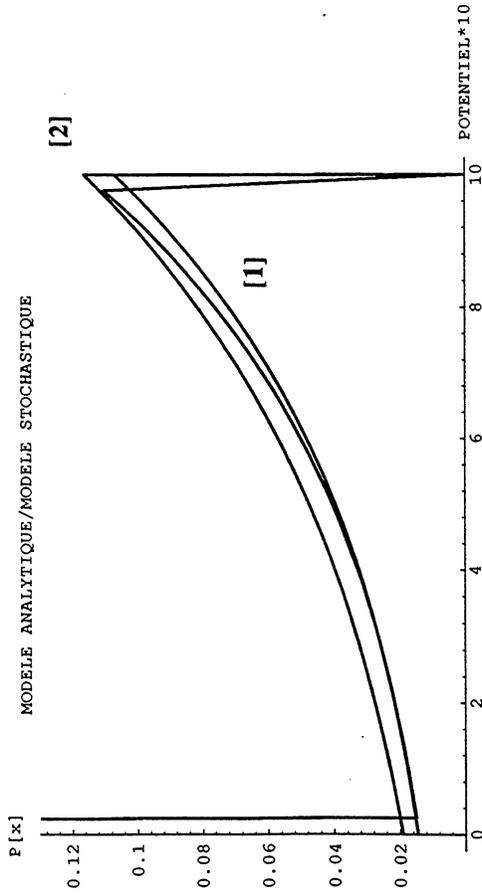


Figure 4.9

4.9a



4.9b

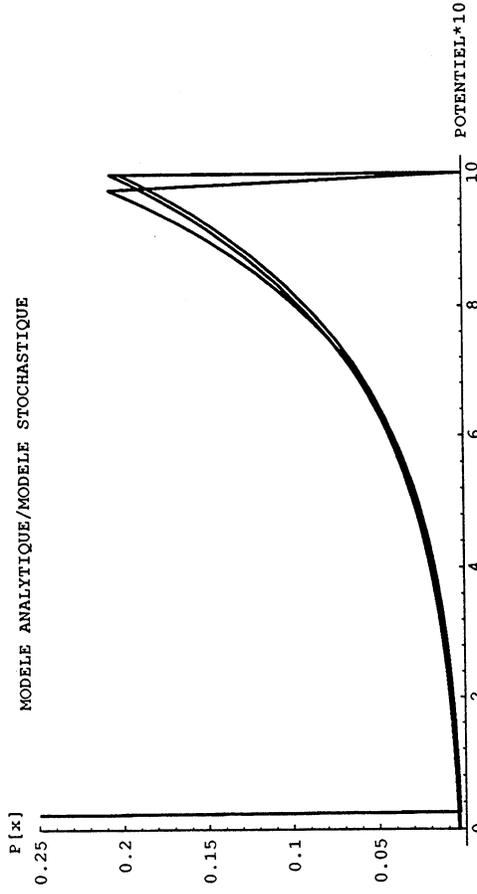


Figure 4.9 : Superposition d'une distribution de potentiel intracellulaire analytique et de la distribution stochastique équivalente (voir fig. 4.6 et 4.7) pour un seuil égal à 1. La procédure de calcul du modèle stochastique est décrite figure 4.7. Constante de temps du potentiel de membrane = 4 ms, seuil = 1.025, entrée 500 sp/s (fig. 4.9a) et 1000 sp/s (fig. 4.9b). Il n'y a que 11 classes de répartition des potentiels. Le coefficient γ du modèle analytique est égal à $\lambda/\beta = 0.2$ (fig. 4.9a) et 0.4 (fig. 4.9b) pour $\delta = 10$. Deux approximations sont tracées, l'une comporte une seule sous-distribution P_0 [1] et la seconde [2] les deux distributions P_0 et P_1 suivant le développement décrit dans le texte. Seule la somme est tracée. Dans les deux cas, on renormalise, et on obtient $\theta_1 = 0.536$ et $\theta_2 = 0.459$ (fig. 4.9a), $\theta_1 = 0.504$ et $\theta_2 = 0.483$ (fig. 4.9b). Seul le coefficient associé à deux distribution reste inférieur à 0.5. Avec un coefficient γ élevé, les deux solutions tendent à se rapprocher (fig. 4.9b). Avec un coefficient de faible valeur, l'approximation à deux distributions est meilleure (fig. 4.9a). Les fréquences moyennes de sortie sont proches de $a/2$: 232 sp/s (fig. 4.9a) et 497 sp/s (fig. 4.9b).

$$P_{\text{out}} \rightarrow \frac{\lambda}{n+1}$$

$$P_{\text{sat}} = \frac{\lambda}{1 + E(S)}$$

Cette relation est facilement vérifiée par les simulations et elle peut servir de support à une approximation de la probabilité de décharge. Mais à la suite de tous ces calculs, nous ne disposons toujours pas d'une expression pratique pour calculer le taux de décharge d'une unité. Dans ce but, nous proposons une fonction paramétrée qui comporte la même branche linéaire comme asymptote :

$$P_{\text{seuil}} = \frac{\lambda^{k+1}}{(n+1)\lambda^k + s} \rightarrow \frac{\lambda}{n+1}$$

Cette fonction à trois paramètres possède la même forme que les simulations stochastiques [Fig. 4.8]. De plus, les paramètres n , s et k sont ajustables séparément, pour représenter respectivement la variation du seuil, de la constante de temps et la concavité de la courbe, qui diffère selon le mode de décroissance linéaire ou exponentiel. L'effet compressif de la période réfractaire est aussi ajouté afin d'obtenir une fonction de transfert de forme sigmoïde :

$$P_{\text{out}} = \frac{P_{\text{seuil}}}{1 + \text{ref } P_{\text{seuil}}}$$

Cette relation est parfaitement vérifiée par un système stochastique avec seuillage, reset complet et période réfractaire absolue [Fig 4.8e]. La fonction de transfert a la particularité d'être construite en deux parties, l'une pour le seuillage et l'autre pour la saturation. Ces deux opérations résultent de deux mécanismes intracellulaires différents, paramétrables séparément : la sommation des entrées et la saturation par la période réfractaire. Cette fonction, comme les autres modalités de seuillage vues précédemment, peut renforcer la modulation des signaux variables.

D'autre part, on peut encore vérifier l'approximation de la distribution à partir des simulations, dans le cas le plus simple ou il n'y a qu'un seul intervalle. Selon notre développement, cette fonction comporte 2 distributions P_0 et P_1 . On compare cette solution avec celle qui découle d'une seule distribution seulement. Après renormalisation, nous obtenons dans ce cas :

$$\left\{ \begin{array}{l} f(1) = \gamma \theta \\ f(x) = \gamma \theta e^{-\gamma(1-x)} \end{array} \right\}$$

$$\theta + \theta \int_0^1 \gamma e^{-\gamma(1-x)} dx = 1$$

$$\theta = \frac{1}{2 - e^{-\gamma}} \quad f(x) = \frac{\gamma e^{-\gamma(1-x)}}{2 - e^{-\gamma}}$$

Avec deux distributions, on aurait les relations explicites suivantes :

$$\left\{ \begin{array}{l} f(1) = \gamma \theta + \gamma^2 \theta e^{-\gamma(1-x)} \\ f(x) = \gamma \theta e^{-\gamma(1-x)} + \gamma^2 \theta (2-x) e^{-\gamma(2-x)} \end{array} \right\}$$

$$\theta = \frac{1}{2 + \gamma e^{-\gamma} - (2\gamma + 1) e^{-2\gamma}}$$

Après avoir réalisé les simulations de ces deux cas, nous pouvons conclure que, si les approximations obtenues sont d'assez bonne qualité par rapport à la complexité du problème posé, la formalisation de ce modèle n'est pas tout à fait complète [Fig. 4.9].

7 - La simulation des distributions transitoires

A fortiori, la solution formelle rigoureuse de sa réponse transitoire n'est pas abordée. Elle consisterait à intégrer à chaque instant la distribution du potentiel sous le seuil, la sortie étant donnée par le produit de l'entrée et de cette valeur :

$$P_{\text{out}}(t) = \lambda(t) \int_{S-\delta}^S P(x,t) dx$$

A partir de cela, nous pouvons proposer des approximations et entrevoir des solutions à travers quelques simulations de sa réponse à des signaux modulés. Nous avons construit les histogrammes du potentiel intracellulaire en fonction de la phase du signal, afin de mieux voir comment se développe la réponse à des signaux modulés [Fig. 4.10 et 4.11]. On peut constater que les raies de concentration autour des valeurs multiples du décalage suivent une évolution temporelle. Un dédoublement de ces raies est observé, lorsque la période du signal est en phase avec leur évolution temporelle [Fig. 4.10]. Si, dans le cas général, on voit un délai de réponse dû à l'amortissement de la distribution qui suit la demi-période moins intense, ce délai peut être amoindri, si l'amortissement et la périodicité de l'entrée sont en phase. Nous avons figuré les sorties, en comparaison avec les entrées pondérées par la relation linéaire de saturation. Cette relation reste vraie dans le cas transitoire, où nous avons aussi :

$$P(t) \leq P_{\text{sat}}(t) = \frac{\lambda(t)}{1 + E(S)}, \forall t$$

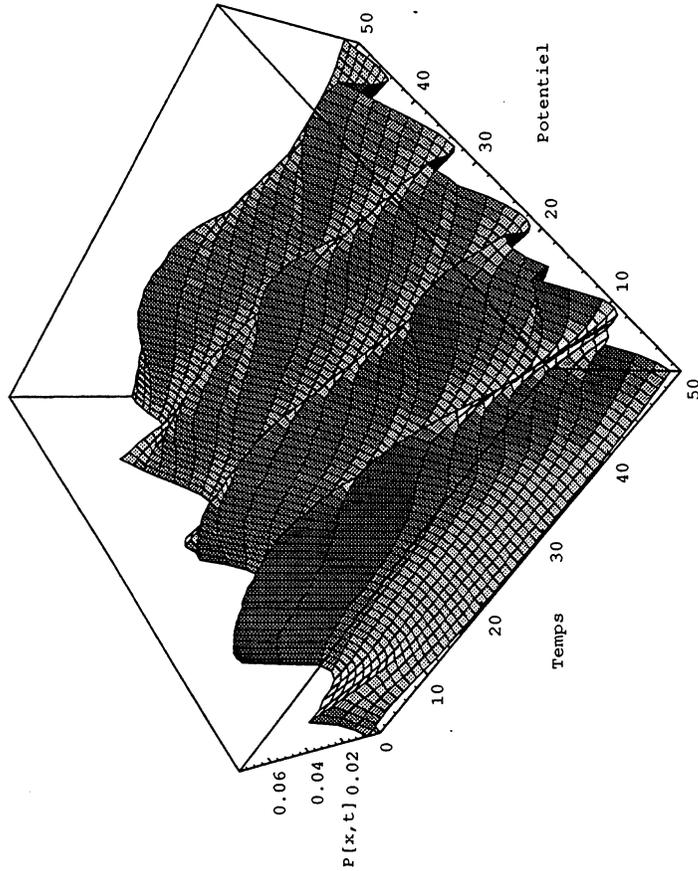
Par contre, l'utilisation de la relation non-linéaire que nous proposons comme simplification de la fonction entrée-sortie dans le cas stationnaire reste problématique, car elle ne représente pas les délais. La solution adoptée dans le modèle de Schroeder et Hall (1974) multiplie le signal d'entrée par une variable, qui mémorise les états antérieurs et représente l'inertie de la réponse, pourrait convenir, car il n'y aurait pas de rémanence après la cessation des entrées. Si le modèle SH comporte des réservoirs représentatifs de l'adaptation neuronale, sa variante neuronale posséderait une capacité correspondant à l'inertie de la réponse. Cette capacité est une "charge d'espace" qu'il faut accumuler avant de pouvoir décharger. Cette charge est représentée physiquement dans les tubes cathodiques. Elle correspond à l'élévation préalable du potentiel avant que le neurone devienne "conducteur". Avec une constante de temps exponentielle, la forme non-stationnaire de l'expression précédemment proposée dans le cas stationnaire serait :

$$P(t) = \frac{\lambda^k(t) \frac{1}{\tau} \int_{-\infty}^t \lambda(\alpha) e^{-(t-\alpha)/\tau} d\alpha}{(1 + E(S)) \lambda^k(t) + s(\tau)} = \frac{\lambda^k(t) \bar{\lambda}(t)}{(1 + n) \lambda^k(t) + s}$$

Figure 4.10

4.10a

POTENTIEL DE MEMBRANE LINEAIRE



4.10b

**Potentiel membranaire
linéaire avec reset (4 ms)**

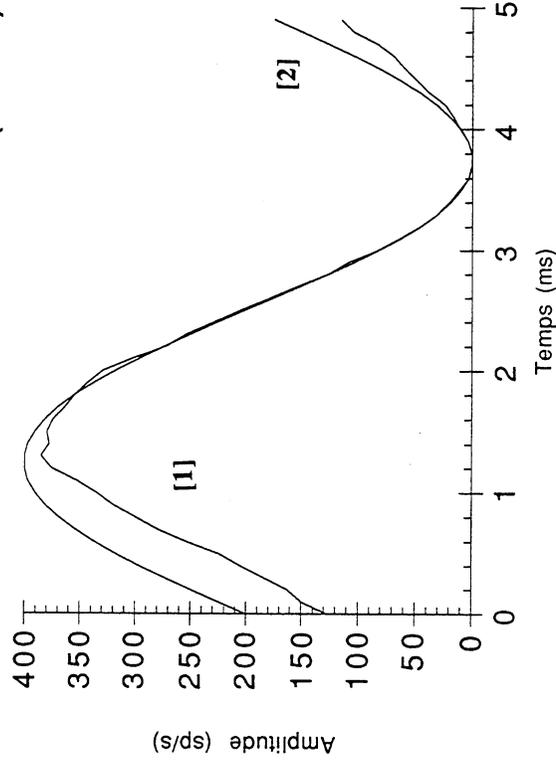
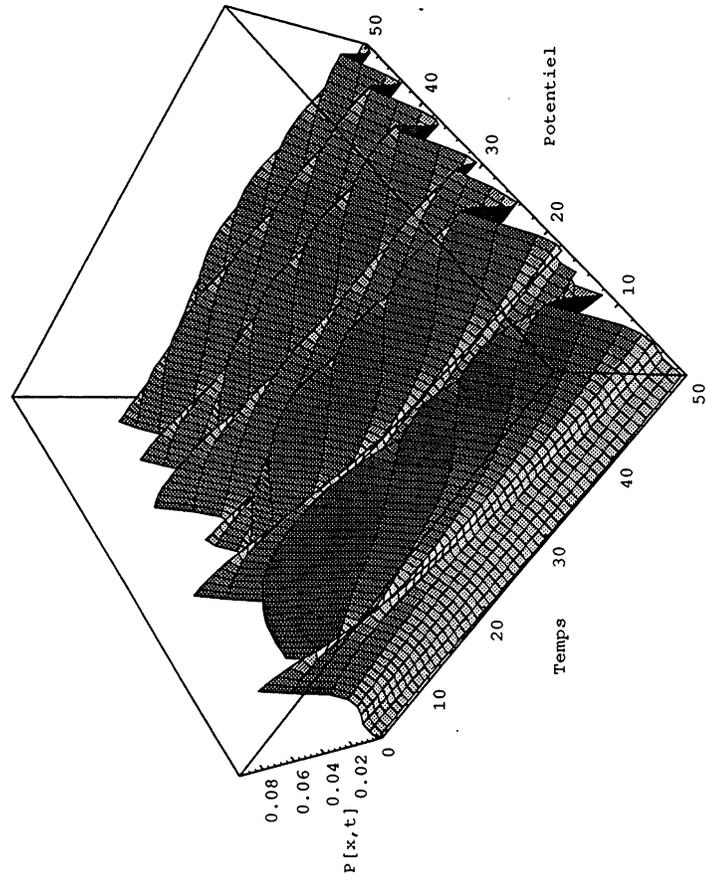


Figure 4.10 : Potentiel de Membrane d'un neurone avec reset et potentiel de membrane linéaire. Le modèle de sommation comporte une entrée Poissonnienne modulée périodique de 200 Hz ($a=1000$ sp/s fig. 4.10a et 4.10b, $a=250$ sp/s fig. 4.10c, 4.10d, 4.10e, 4.10f, modulation=1) et chaque impulsion est associée à un EPSP dont la décroissance est linéaire. Lorsque le potentiel 0 est atteint, sa valeur reste nulle. On fait varier la constante de temps du potentiel : 4 ms (fig. 4.10a et 4.10b), 10 ms (fig. 4.10c et 4.10d), 13 ms (fig. 4.10e et 4.10f). La procédure d'établissement des histogrammes est décrite fig. 4.2. Le seuil du neurone est fixé à 4, et sa sortie est exprimée sur un histogramme des périodes [1] (fig. 4.10b, 4.10d et 4.10f). Cette réponse est comparée au signal d'entrée multiplié par la pente de l'asymptote linéaire du neurone [2] dans le cas stationnaire égale à $1/(1 + E(S)) = 0.2$. Cette asymptote n'est pas franchie dans le cas non-stationnaire. On remarque l'existence d'un déphasage de la réponse (fig. 4.10a et 4.10f) qui n'existe pas lorsque la constante de temps du potentiel (10 ms) est multiple de la période du signal d'entraînement (5 ms) (fig. 4.10d). Les raies de concentration du potentiel sont alors dédoublées (fig. 4.10 c). Le taux de synchronisation est préservé, quelque soit la constante de temps du potentiel de membrane et l'intensité de l'entrée, ce qui n'est pas le cas avec un modèle sans reset.

Figure 4.10

4.10c

POTENTIEL DE MEMBRANE LINEAIRE



4.10d

**Potentiel membranaire
linéaire avec reset (10 ms)**

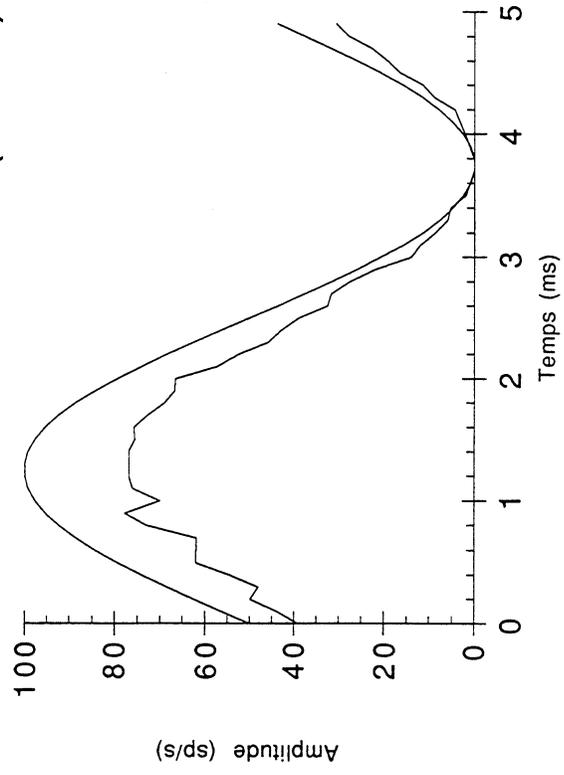
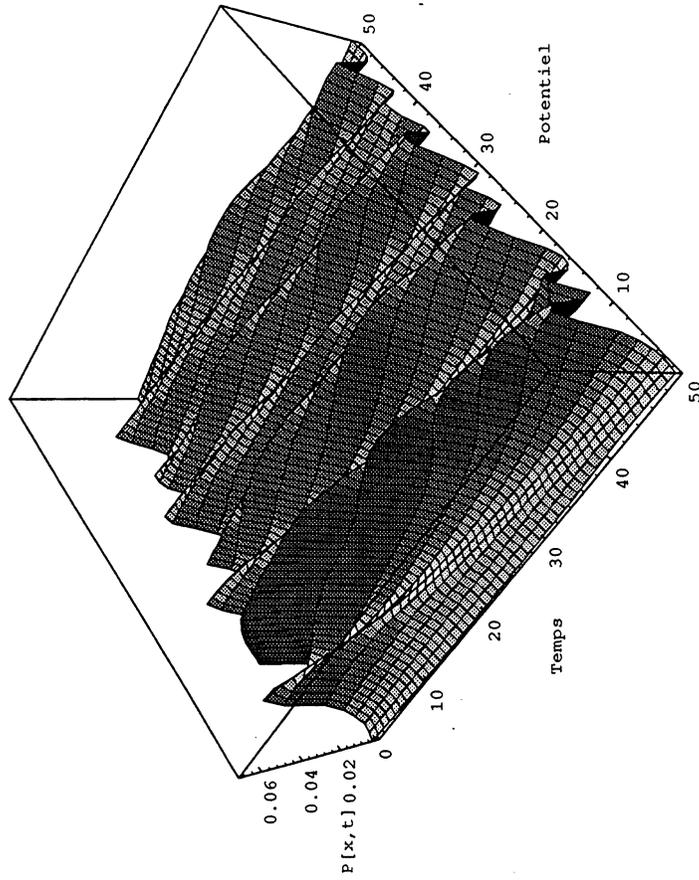


Figure 4.10

4.10e

POTENTIEL DE MEMBRANE LINEAIRE



4.10f

Potentiel membranaire
linéaire avec reset (13 ms)

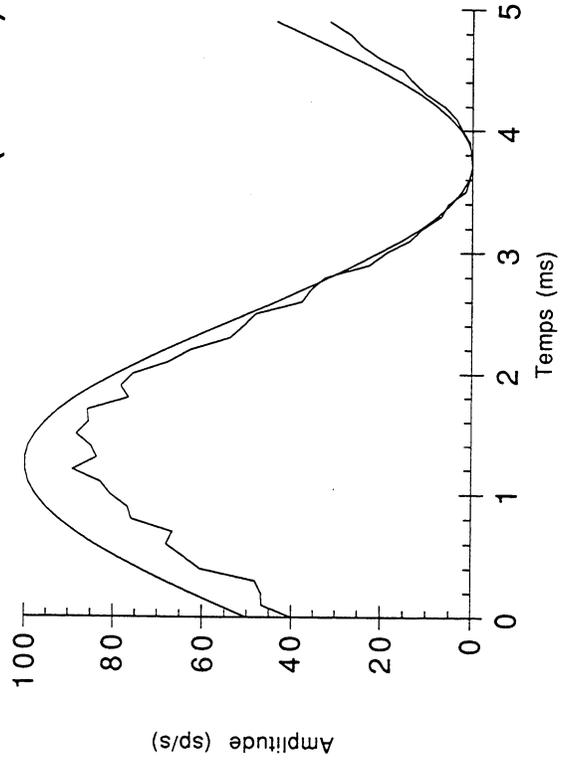
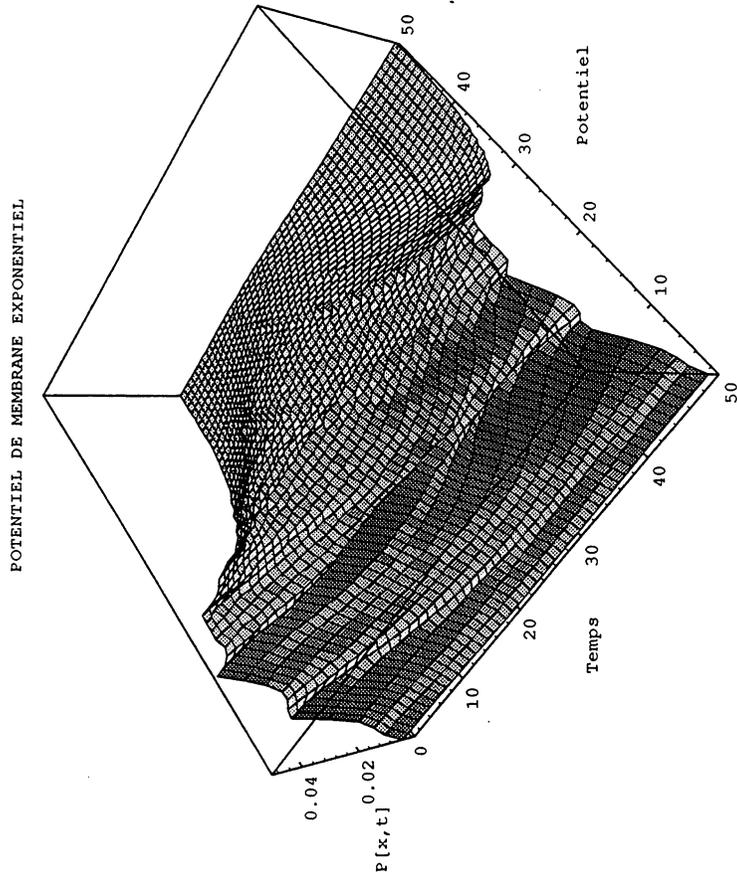


Figure 4.11

4.11a



4.11b

**Potentiel membranaire
exponentiel avec reset (4 ms)**

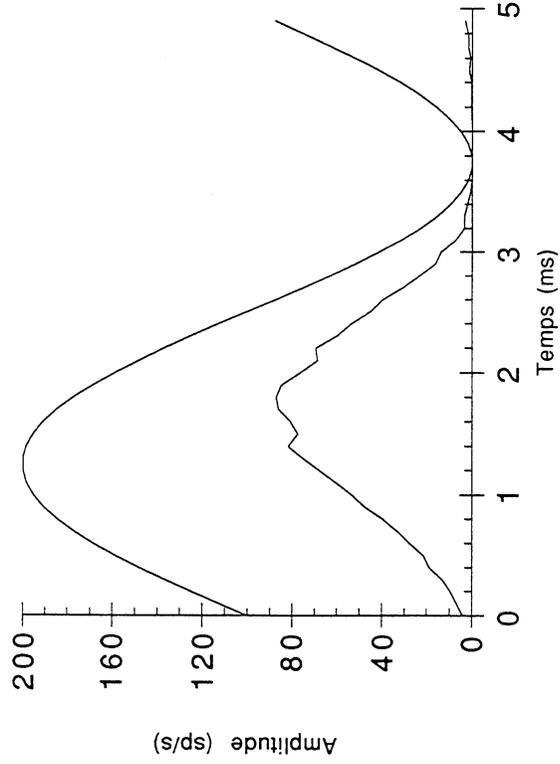
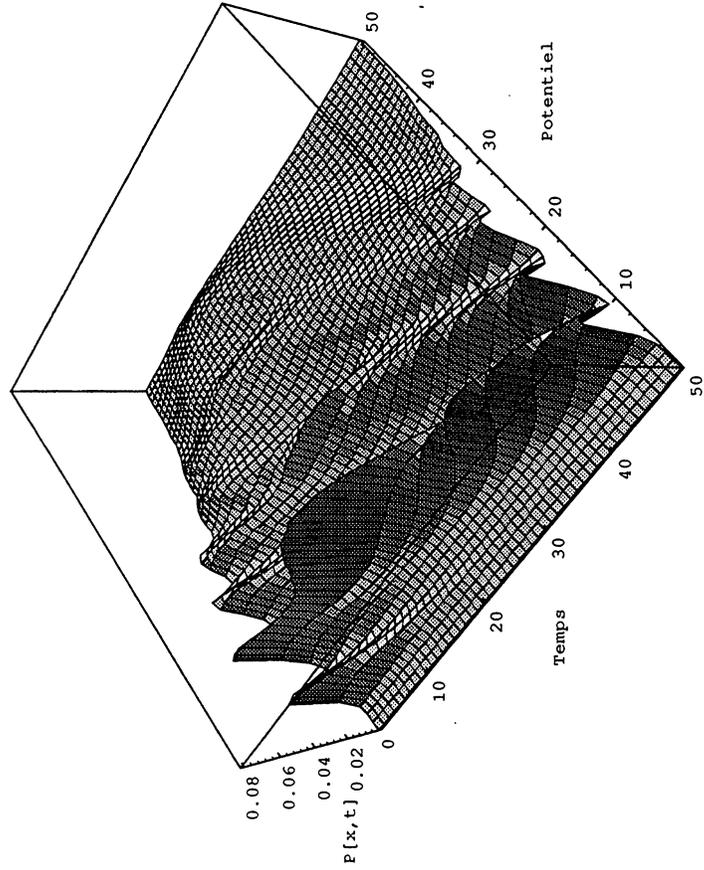


Figure 4.11 : Potentiel de Membrane d'un neurone avec reset et potentiel de membrane exponentiel. Le modèle de sommation comporte une entrée Poissonnienne modulée périodique de 200 Hz ($a=500$ sp/s fig. 4.11a et 4.11b, $a=1000$ sp/s fig. 4.11c, 4.11d, 4.11d, modulation=1) et chaque impulsion est associée à un EPSP de décroissance exponentielle de constante de temps 4 ms. Le seuil est égal à 4. Les histogrammes sont construits suivant les mêmes règles que fig. 4.10. Le profil des potentiels intracellulaires est "lissé", et on ne différencie plus les pics de distributions à basse intensité (fig. 4.11a). L'amortissement exponentiel de ces pics est par contre visible en haute intensité (fig. 4.11b). Une modélisation de $P(x,t)$ est envisageable. Comme dans le cas linéaire, la réponse comporte un délai (fig. 4.11b et 4.11d) et le taux de synchronisation est préservé.

Figure 4.11

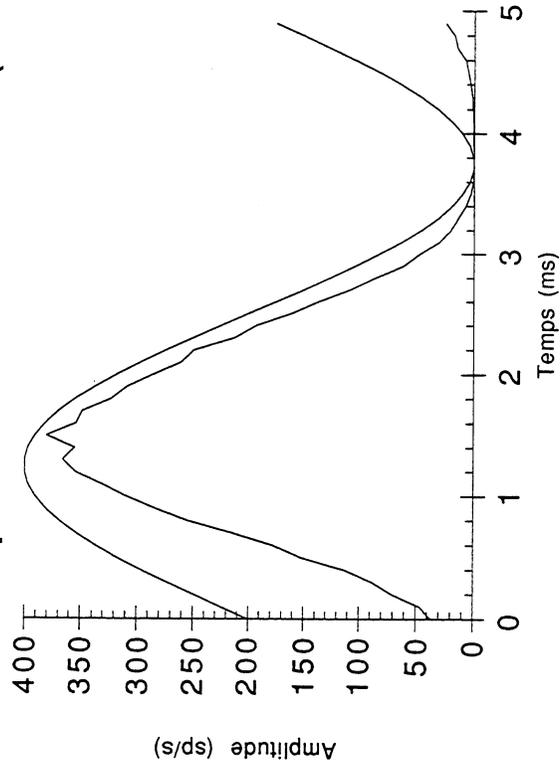
4.11c

POTENTIEL DE MEMBRANE EXPONENTIEL



4.11d

**Potentiel membranaire
exponentiel avec reset (4ms)**



Le produit du signal courant et du signal filtré y apparaît explicitement, comme dans le modèle SH. Ce terme de filtrage justifie les délais observés dans le noyau cochléaire, et correspond à l'EPSP. Le paramètre s dépend de la constante de temps. Avec τ petit, la forme du signal est préservée, et le neurone se comporte comme un détecteur de coïncidences. Inversement, lorsque τ est grand, la sortie de l'étape de filtrage tend vers une constante :

$$1) \tau \rightarrow 0, \bar{\lambda}(t) \rightarrow \lambda(t) \text{ et } s \rightarrow +\infty \Rightarrow P(t) \rightarrow \frac{\lambda^{k+1}(t)}{(1+n)\lambda^k(t) + s}$$

$$2) \tau \rightarrow +\infty, \bar{\lambda}(t) \rightarrow c \text{ et } s \rightarrow 0 \Rightarrow P(t) \rightarrow \frac{c}{(1+n)}$$

Le traitement des signaux continus par des modèles probabilistes peut associer en cascade la définition probabiliste de la période réfractaire que nous proposons :

$$P(t) = \frac{\lambda^k(t) \bar{\lambda}(t)}{(1+n)\lambda^k(t) + s} \left(1 - \int_{t-\text{ref}}^t P(\alpha) d\alpha\right)$$

Cette formulation sera modifiée par la prise en compte du blocage des entrées pendant la période réfractaire. En sortie de cette association, la courbe de réponse aux *transitoires* est linéaire, comme cela est observé pour les réponses Onset dans le système auditif, alors que la réponse en moyenne respecte la forme sigmoïde. Nous attendons de cette construction une meilleure dynamique de réponse et une plus grande sensibilité aux variations. Nous testerons cette association dans un réseau récurrent, afin d'examiner son éventuel avantage par rapport à une sommation non adaptative classique.

Bibliographie

M. Abeles, Local cortical circuits : An Electrophysiological study, V. Braitenberg Ed., Springer-Verlag, Berlin, 1982.

M. Abeles, Role of the cortical neuron : Integrator or coincidence detector ?, Isr. J. Med. Sci., 18:83-92, 1982.

M. Abeles & G.L. Gerstein, Detecting spatiotemporal firing patterns among simultaneously recorded single neurons, J. Neurophysiol., 60, 3:909-924, 1988.

M. Abeles, E. Vaadia & H. Bergman, Firing patterns of single units in the prefrontal cortex and neural network models, Network, 1:13-25, 1990.

D.L. Alkon & H. Rasmussen, A spatial-temporal model of cell activation, Science, 239:998-1005, 1988.

D. Bérroule, Guided propagation: current state of theory and applications, In Neurocomputing, F. Fogelman & J. Héroult (Eds.), NATO ASI Series, V. F68, Springer Verlag, 1990.

F. Berthommier, A model of the relation between tonotopy and synchronization in the auditory system, CR.Acad.Sc., Série III, 309:695-701, 1989.

F. Berthommier, Neurons sensitive to time structured inputs, Proc. INNC 90, Paris, Vol. I, p. 467-470, 1990.

- E. Bienenstock & R. Doursat, Spatio-Temporal coding and the compositionality of cognition, In Temporal correlations and Temporal coding in the Brain, R. Lestienne Ed., Workshop, Paris, p. 42-47, 1990.
- R.D. Frisina, Enhancement of responses to amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: Single-unit recordings using an improved surgical approach, Thèse, Syracuse, New York, 1983.
- E. Geoffrois & J.F. Vibert, Modélisation du réaccord de neurones dans un système sensoriel par modification de délais de transmission, Journées NSI 92, Oléron, 1992.
- J. Hérault, Traitement de l'information dans les structures nerveuses, Thèse de doctorat d'état, INPG, Grenoble, 1980.
- L.A. Jeffress, A place theory of sound localization, J. Comp. Physiol. Psychol., 41:35-39, 1948.
- L. Kitzes, M.M. Gibson, J.E. Rose, J. Hind, Initial discharge latency and threshold consideration for some neurons in cochlear nuclear complex of the cat, J. of Neurophys., 41:5, 1165-1182, 1978.
- C. Koch & T. Poggio, Multiplying with synapses and Neurons, in Single neuron computation, T. McKenna & al. (Eds), Ac. Press, p. 315-345, 1992.
- G. Langner, Physiological properties of units in the cochlear nucleus are adequate for a model of periodicity analysis in the auditory midbrain, In Auditory pathway, J. Syka (Ed.), Plenum, New York, pp. 207-212, 1987.
- C. von der Malsburg, The correlation theory of brain function, Internal report 81-2, Max Plank Institute, Gottingen, 1981.
- C. von der Malsburg & E. Bienenstock, Statistical coding and short term plasticity : A scheme for Knowledge representation in the brain, in "Disordered systems and biological organization", Bienenstock E. et al. Eds., Springer Berlin, 247-272, 1986.
- D. Oertel, Synaptic responses and electrical properties of cells in brain slices of the mouse anteroventral cochlear nucleus, J. of Neurosc., 3, 10:2043-2053, 1983.
- A. Papoulis, Probability, Random Variables and Stochastic Processes, McGraw Hill, International Book Company, 1981.
- R.D. Patterson & J. Holdsworth, A functional model of neural activity patterns and auditory images, in : Advances in speech, Hearing and Langage processing, Vol.-3, W.A. Ainsthworth (Ed.), JAI Press, London, 1991.
- R. Romand, Survey of intracellular recording in the cochlear nucleus of the cat, Brain Res., 148:43-65, 1978.
- M.R. Schroeder & J.L. Hall, Model for mechanical to neural transduction in the auditory receptor, JASA, 55, 5:1055-1060, 1974.
- L. Shastri, The role of temporal synchrony in rapid inference, In Temporal correlations and Temporal coding in the Brain, R. Lestienne Ed., Workshop, Paris, p. 37-41, 1990.
- G.M. Shepherd & R.K. Brayton, Logic operations are properties of computer-simulated interactions between excitable dendritic spines, Neurosc., 21, 1:151-165, 1987.

G.M. Shepherd, T.B. Woolf & N.T. Carnevale, Comparison between active properties of distal dendritic branches and spines: Implications for neuronal computations, *J. of Cognitive Sc.*, 1, 3:273-286, 1990.

M.V. Srinivasan & G.D. Bernard, A proposed mechanism for multiplication of neural signals, *Biol. Cybern.*, 21, 227-236, 1976.

M.P. Stryker, Is grandmother an oscillation ?, *Nature*, 338:297-298, 1989.

W.E. Sullivan & M. Konishi, Neural map of interaural phase difference in the owl's brainstem, *PNAS*, 83:8400-8404, 1986.

S.J. Thorpe, Spike arrival time : a highly efficient coding scheme for neural networks. In : *parallel Processing in Neural systems and Computer*, R. Eckmiller & G. Hauske (Eds), 91-94, Elsevier, North-Holland, 1990.

A.E. Villa & M. Abeles, Evidence for spatiotemporal firing patterns within the auditory thalamus of the cat, *Brain Res.*, 509:325-327, 1990.

H. Wagner, T. Takahashi & M. Konishi, Representation of interaural time difference in the central nucleus of the Barn Owl's inferior colliculus, *J. of Neurosc.*, 7, 10:3105-3116, 1987.

CHAPITRE V

MODELISATION DE RESEAUX NEURONAUX TEMPORO-DEPENDANTS

"Nous avons montré que le non-équilibre est source d'ordre. Nous pouvons maintenant préciser cet énoncé. Le non-équilibre en tant que résultant d'une contrainte macroscopique est moins un créateur qu'un révélateur. C'est lui qui permet à la flèche du temps d'apparaître au niveau macroscopique, de s'y manifester non seulement par l'évolution vers l'équilibre, mais aussi par la création de comportements collectifs cohérents"

Entre le Temps et l'Eternité, Prigogine et Stengers

1 - Réseaux neuronaux formels et physiologiques

Les modèles neuronaux unitaires probabilistes que nous avons décrits peuvent être les éléments de réseaux neuronaux. Des interactions entre ces unités probabilistes peut émerger une dynamique qui dépend à la fois de l'architecture des connexions et des propriétés intrinsèques des unités. Plusieurs propriétés sont attendues de la connexion d'éléments simples dans les réseaux neuronaux : regroupement pondéré d'information dispersée dans l'espace d'entrée sensoriel, rappel d'informations mémorisées, traitement des signaux, classification et généralisation, etc... Nous nous sommes intéressés aux aspects temporels du traitement des informations dans les systèmes perceptifs et au système auditif en particulier. Si le temps est généralement mal représenté dans les réseaux, la dimension temporelle est incontournable pour traiter des signaux sonores. Tous les aspects de la perception auditive ne sont pas réductibles à une simple cartographie des composantes temporelles, bien que cette démarche soit à la mode. Les aspects dynamiques de la perception visuelle ont aussi connu un récent regain d'intérêt en imagerie avec la création du concept de vision active, et en neurophysiologie, où les théories corrélationnelles connaissent un grand succès. Toutefois, les grands modèles formels proposés avant cette vague de travaux sur les aspects temporels - perceptron multicouches, réseaux de Kohonen et de Hopfield - restent encore les seuls capables de montrer des capacités computationnelles effectives.

La modélisation de la dynamique temporelle dans le système visuel a fait l'objet de nombreuses publications, mais elle n'a pas encore fait preuve de robustesse. Les acquis doivent être regroupés pour rechercher des modèles qui sont à la fois plausibles et fonctionnels. Parmi toutes les solutions potentielles, nous avons pensé à deux possibilités : (1) soit modifier un réseau formel dans le sens de la physiologie, (2) soit introduire une unité neuronale réaliste dans un modèle commun. La première option a conduit à la conception d'un modèle feedforward adaptatif, baptisé GMAP (Berthommier, 1992) et la seconde à un réseau récurrent sensible aux zones homogènes, appelé CHOPLIFE à cause de l'utilisation de cellules chopper et de la ressemblance visuelle de son activité avec un phénomène biologique. Ces deux réalisations sont complémentaires et intégrables dans une structure plus complète représentative d'une fonction ou d'un étage perceptif. Elles peuvent être mises en oeuvre pour modéliser de façon originale les fonctions du bulbe olfactif et les connexions épithélium-bulbe et bulbe-piriforme. Nous disposons aussi de travaux expérimentaux décrivant les aspects temporels de l'activité des cellules mitrales (Chaput et coll., 1992) qui seront comparables avec les sorties d'un modèle du bulbe olfactif.

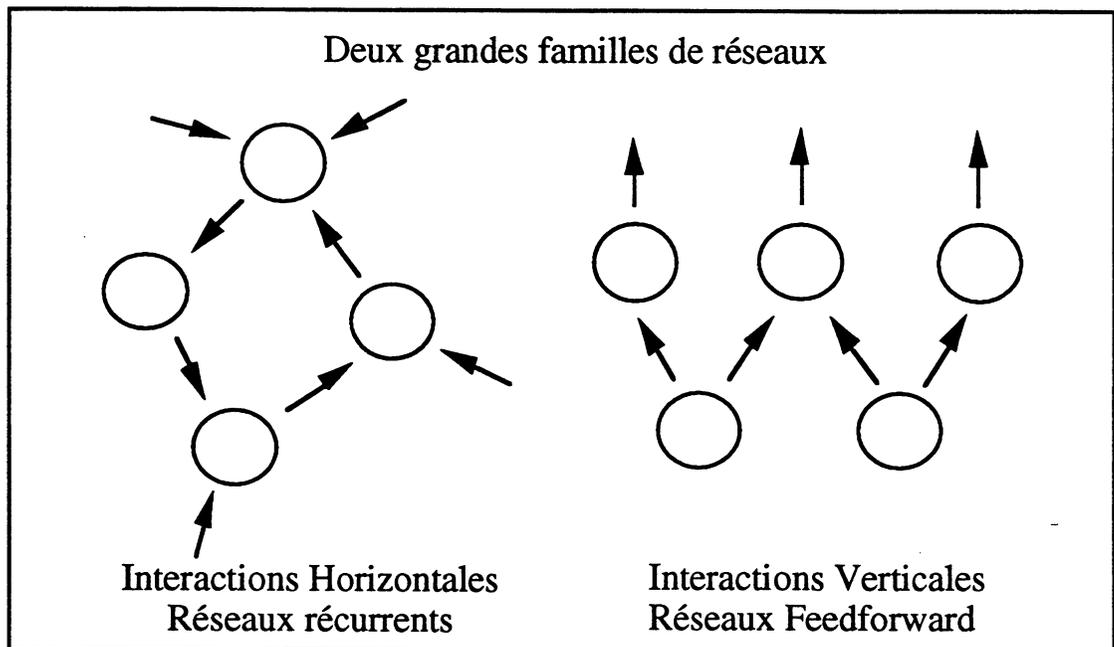
Les réseaux de neurones formels comportent deux grandes classes que tout semble opposer, les réseaux feedforward et les réseaux récurrents.

Les **réseaux feedforward**, parmi lesquels on peut classer le perceptron et le réseau de Kohonen ont pour caractéristiques reconnues :

- Convergence durant la Phase d'apprentissage

- Obtention immédiate de la réponse
- Fiabilité pour les perceptrons
- Plausibilité biologique pour le mapping de Kohonen.

Ces réseaux comportent une ou plusieurs couches, qui ressemblent aux différentes étapes qui mènent d'une représentation périphérique à la décision. Ils analysent les patterns avec une latence très faible (une itération par couche) qui permet une comparaison avec le temps très faible nécessaire aux tâches de reconnaissance (Thorpe, 1992). Les capacités de mémorisation et d'évocation de ces réseaux sont essentiellement fondées sur un produit scalaire entre le vecteur signal et le vecteur poids des connexions, seuillé dans le cas du perceptron. Physiologiquement, il existe une certaine plasticité des champs récepteurs qui pourrait être liée à une modification du poids des afférences fondée sur une règle Hebbienne (Frégnac et coll., 1991). Mais les perceptrons ne sont généralement pas structurés en champs récepteurs, sauf quand on désire ce résultat (Sewnojski, 1987), et leur règle d'apprentissage n'est pas vraiment Hebbienne. Les relations de convergence-divergence semblent bien exister entre les différentes couches de neurones, sans qu'il existe de façon sûre de mécanisme de rétropropagation de l'erreur. Le Néocognitron (Fukushima, 1991) remplace la rétropropagation par un flux descendant de l'information qui interagit avec le flux ascendant. Cette possibilité est à mettre en rapport avec les nombreuses boucles de rétroaction qui existent dans tous les systèmes perceptifs. Nous supposons dans un premier temps que ces boucles sont accessoires dans l'établissement d'une première représentation centrale (le bootstrap) soit durant l'ontogenèse, soit durant la phase de reconnaissance rapide sans ambiguïté ni retour arrière. Nous remarquerons que les informations afférentes interagissent et que ces interactions permettent un calcul sur le signal.



Le réseau récurrent type est celui de Hopfield. Ses caractéristiques reconnues sont :

- Distribution de l'information à travers tout le réseau
- Reconnaissance par convergence vers un état attracteur
- Capacité à compléter des informations partielles ou bruitées

Les défauts de ce réseau sont tout aussi reconnus, et il n'est pas très utilisable dans la pratique à cause de la faiblesse de sa capacité de stockage et des convergences vers des minima locaux non signifiants. De plus, l'algorithme de convergence n'est pas plausible, puisqu'il faut réactualiser les états neuronaux séquentiellement pour être sûr d'aboutir à un minimum de la fonction énergie. Sa qualité principale par rapport à la physiologie est

d'être le seul modèle bien décrit de traitement de l'information autonome et réparti. La sommation d'opérations effectuées par des éléments très simples donne une fonction globale de mémorisation et de reconnaissance de patterns. Néanmoins, nous avons déjà vu que les agents de ce réseau n'ont pas de capacité dynamique propre, et que celle-ci émerge seulement de l'interaction entre les multiples unités.

Il existe un lieu commun entre les réseaux feedforward et le réseau de Hopfield, qui vient du fait que ces deux réseaux partent de la même information et calculent en fait une "distance" entre des vecteurs de poids et un vecteur signal, pour sélectionner le vecteur dont la "distance" est la plus petite. Pratiquement tous les modèles neuronaux existants suivent cette démarche. Cette procédure a l'inconvénient de ne pas dépasser l'image de cire et le stockage par prototypes, ou le calcul de moyennes sur des ensembles d'apprentissage.

Nous pensons que le système nerveux ne se contente pas de classifier des patterns d'entrée en les comparant à des prototypes de référence, mais qu'il existe certaines règles et certains a priori, qui se substituent en grande partie à ce processus. Ces règles sont connues en psychophysique sous le nom de règles de regroupement. Cette démarche a été initiée par l'école de psychologie Gestaltiste (Rock et Palmer, 1991). Les organismes se sont adaptés à leur environnement et beaucoup d'informations sont contenues dans le code génétique, mais celles-ci ne forment que le cadre général du développement, et non tous les détails. La maturation du système nerveux se fait sous l'influence du signal, étage par étage, et il faut rechercher les informations contenues dans le signal qui permettent cette structuration. Les règles de traitement de l'information par les systèmes biologiques sont sûrement mises en oeuvre durant cette phase, ainsi que les processus associatifs et de mémorisation à l'âge adulte. Bien que ces règles associatives Gestaltistes paraissent simples, elles n'ont pas pu être implémentées et il n'existe pas de programme informatique capable de remplir des tâches de perception simples.

Ces difficultés ont d'abord été attribuées aux insuffisantes capacités des ordinateurs, puis au fait que ceux-ci sont en général séquentiels. Le courant connexionniste ne s'est pas vraiment inspiré de la psychologie Gestaltiste et ce n'est que plus récemment que des modèles de "feature linking" et de regroupement perceptif ont été proposés.

Ces modèles associent les composantes du signal en fonction de leur "affinité". Le critère de choix est la simultanéité de présence de deux composantes, qui s'accorde bien avec la règle de renforcement Hebbienne, mais aussi avec un processus coopératif lié à la dynamique des unités elle-même.

Le modèle représentatif de cette tendance et de la théorie corrélacionnelle est celui des synapses labiles de von der Malsburg (1981) qui prédit une accumulation rapide de la covariance d'activité dans les poids synaptiques, de façon à aboutir, en quelques centaines de ms, à une segmentation des objets dans la scène et un codage de ceux-ci par des populations neuronales synchrones, mais déphasées. Cette hypothèse n'a pas encore reçu de confirmation expérimentale directe. L'idée des liens dynamiques entre composantes du signal peut persister sous une autre forme qui ne fait pas appel à une variation des poids synaptiques, mais aux interactions neuronales elles-mêmes. Dans ces modèles, on oriente la tâche de reconnaissance par une architecture ou un processus qui favorise certaines caractéristiques, mais cette orientation est implicite, et ne résulte pas directement d'un calcul de distance.

2 - La modélisation de réseaux physiologiques fonctionnels

Nous avons, durant les chapitres précédents, étudié les modalités de codage et de sommation dans le domaine temporel. Nous avons plusieurs fois souligné que le but d'une modélisation analytique de neurones physiologique est d'obtenir des éléments à dynamique temporelle plausible. Si la fonction de seuillage de McCulloch et Pitts reste valable en moyenne, elle ne l'est probablement pas à un moment donné. Si le temps des

réseaux de Hopfield est déterminé par leur mode de convergence, on peut supposer qu'un réseau constitué d'éléments ayant une dynamique propre présente un comportement différent. Un progrès majeur serait l'obtention de la convergence d'un réseau non pas vers un état stationnaire indépendamment de toute variation externe, mais vers un état d'équilibre qui dépendrait d'entrées non stationnaires. Ce réseau fonctionnerait *loin de l'équilibre*. Il n'est déjà pas toujours aisé de définir l'état d'un seul neurone dans le cas non-stationnaire.

La propriété que nous avons le mieux prise en compte est la période réfractaire absolue. La solution est très simple - une seule équation différentielle avec délai - et cette simplicité canonique permet d'envisager une étude approfondie de son comportement dans un réseau. Le point fort de ce modèle est qu'il permet d'éviter le codage stochastique tout en exprimant les probabilités de décharge des unités. La prédiction dans un modèle feedforward est exacte si les entrées sont indépendantes, mais nous ne sommes pas tout à fait sûrs du résultat dans le cas récurrent. Des limitations viennent (1) du codage continu de la période réfractaire et (2) de la nature stochastique du code.

Si chaque neurone formel reçoit une valeur dans $[0,1]$ avec un codage Poissonien standard stationnaire ou non stationnaire, ce neurone code des valeurs qui tiennent compte de la période réfractaire et qui sont sommées indifféremment par les neurones auxquels il est connecté. Cette hypothèse est levée si les sommations avec ou sans période réfractaire sont équivalentes. Nous avons montré au chapitre 1 que la distribution des intervalles interspikes multifibres tend vers la valeur prédite avec le signal continu qui tient compte des périodes réfractaires. Les neurones perdent l'information sur la période réfractaire en sommant toutes leurs afférences et en ne disposant pas de l'origine exacte de chaque spike.

En modélisant le comportement d'unités recevant un flux Poissonien stationnaire, nous avons supposé que leurs entrées sont indépendantes. Ceci n'est plus vrai dès que les flux à sommer sont donnés par des unités qui ont elles-mêmes des entrées communes, comme dans le cas feedforward à champs récepteurs intriqués, ou a fortiori dans le cas récurrent. Nous faisons ici une simplification sous l'hypothèse que la prise en compte de ces dépendances ne changerait sensiblement pas la dynamique du système et les ordres de grandeur des "probabilités" ainsi calculées. Une expérience m'a été suggérée par Jeanny Héroult pour vérifier cette hypothèse. Celle-ci est falsifiable en partant d'un système feedforward à deux neurones sommateurs stochastiques à seuil et reset, et des entrées Poissonniennes indépendantes. On construit le cross-corrélogramme de sortie de ces neurones dans deux situations : (1) chaque neurone reçoit une entrée propre et une entrée commune (2) chaque neurone reçoit deux entrées propres. Les pics en 0 des deux corrélogrammes sont comparés pour mesurer la dépendance des sorties de ces neurones. Si deux entrées ne suffisent pas, il faut continuer avec un nombre plus grand d'entrées et un taux de recouvrement variable des champs récepteurs.

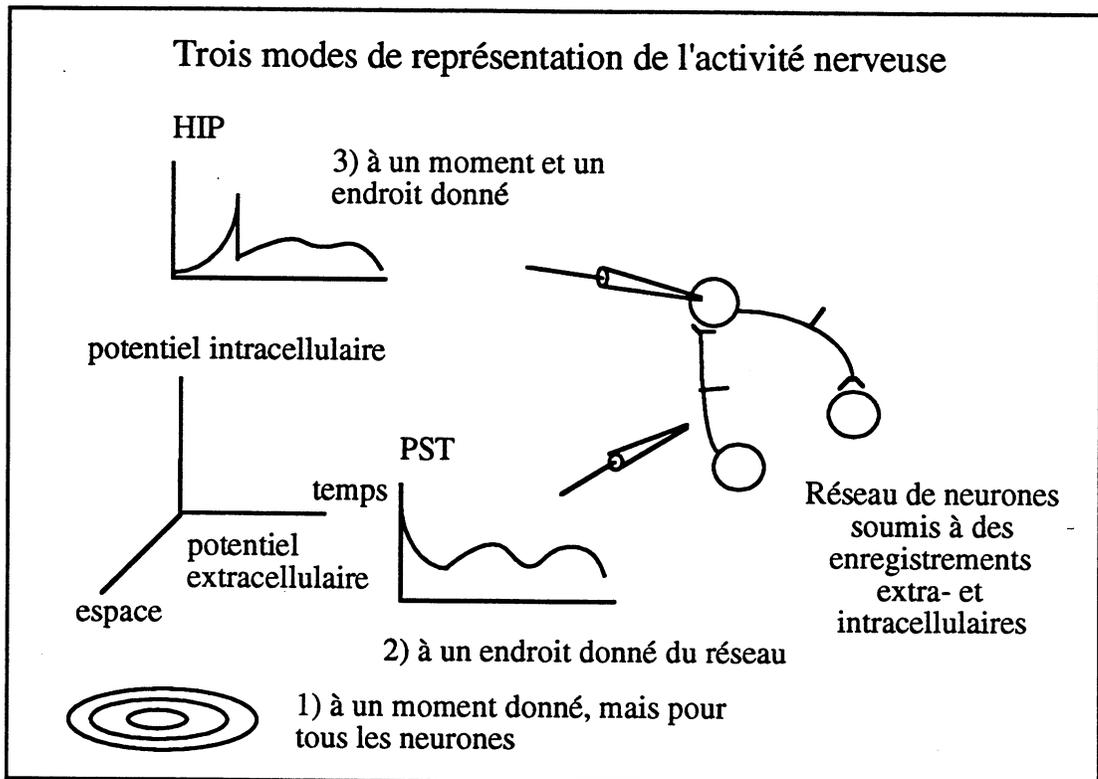
Pour décrire complètement l'état d'un système stochastique comportant des unités à potentiel de membrane seuillé et à période réfractaire, il faudrait connaître en tout point du réseau, pour tout neurone et toute connexion : 1) la présence ou l'absence de spike dans une connexion 2) la valeur du potentiel intracellulaire. L'état de ce système ne serait significatif que d'une seule réalisation par rapport à une stimulation donnée. Dans la pratique, il faut observer de nombreuses réalisations pour connaître le comportement moyen du système.

Une supposition fondamentale est qu'un système stochastique, où les flux ne sont pas indépendants, est modélisable par des éléments probabilistes à condition de comporter de nombreuses unités dont le comportement moyen est significativement représenté.

Nous n'avons pas de preuve à apporter dans ce sens, et il faudrait comparer les résultats obtenus avec les deux systèmes. Ce travail de comparaison entre modèle stochastique simplifié et modèle continu, que nous avons mené au cours des chapitres précédents n'est

pas fait. Il faudrait de même établir une comparaison entre les modèles stochastiques et les modèles physiologiques qui comportent à la fois un mode de codage stochastique et une description continue de la réfractorité cellulaire et du seuillage, de façon à corroborer ces approches. Afin d'obtenir la première confirmation, il faut multiplier la quantité de calculs par 10 (au moins). La fréquence d'échantillonnage doit encore être multipliée par 10 pour résoudre les équations différentielles HH dans le second cas. En comptant l'accroissement de la complexité des calculs eux-mêmes, le rapport entre un modèle fondé sur les équations HH et un modèle probabiliste serait de l'ordre de $10e+3$ à $10e+4$ pour le même résultat fonctionnel. En commençant par ces simulations simplifiées, il est possible d'établir les architectures et les ordres de grandeurs des paramètres qui donneront des résultats fonctionnels dans des réseaux physiologiques.

Si une représentation probabiliste est plus concise sur le plan computationnel, elle doit parvenir à représenter l'information qui circule dans un réseau réel. Les physiologistes observent habituellement les variations externes, dans le temps, par des enregistrements unitaires, mais aussi, dans l'espace, grâce aux nouvelles possibilités d'enregistrements globaux et d'enregistrements optiques. Nous avons vu que, s'il est difficile d'obtenir une expression probabiliste des distributions de potentiel intracellulaire dans le cas stationnaire et surtout dans le cas transitoire, il n'existe pas non plus d'enregistrements extensifs de celles-ci, qui sont nécessaires pour définir l'état du système. L'échappatoire consiste à dire que les enregistrements externes et l'état interne sont deux informations bien corrélées et qu'il n'est pas nécessaire d'en disposer simultanément. Il suffirait seulement de connaître les mécanismes de sommation neuronaux pour inférer l'une à partir de l'autre.



Ajoutons que la connaissance précise de l'architecture et de la nature des connexions est indispensable pour établir cette déduction. Par exemple, la modulation d'une synapse par un neurone est parfois difficile à déduire des enregistrements externes, car la survenue d'une inhibition reste silencieuse, si elle n'affecte pas une activité préalable ou prévisible. Par contre, l'inhibition est traduite par la modification des distributions intracellulaires, car elle ne se transmet pas directement. Toutefois, nous avons vu que les distributions de

probabilité dans ces trois modes de représentation de l'activité nerveuse, présentent de profondes symétries qui expliquent leur interchangeabilité au sein des processus de communication intercellulaires et le traitement distribué de l'information dans le système nerveux.

Une analyse plus poussée du traitement des transitoires dans le cadre probabiliste aboutirait à une formalisation des modèles physiologiques. Il faut aussi ajouter que, si nous avons étudié le cas de quelques neurones du système auditif, il peut y avoir d'autres situations plus complexes qui ne se prêtent pas bien à cette approche. Citons par exemple le cas des neurones épineux, étudiés par J.L. Martiel et coll. (1992), qui subissent des modifications de leurs propriétés d'intégration à partir de changements géométriques locaux dans l'arbre dendritique, tels que la densité d'épines. Les potentiels locaux de l'arbre dendritique ont alors une valeur fonctionnelle, comme si celui-ci était à lui seul un micro-réseau neuronal.

Ces modélisations physiologiques permettent d'imaginer des solutions qui ne sont pas représentées dans les modèles formels. Les capacités adaptatives de ces derniers font généralement appel à la notion de distance et de prototypes. Elle supposent aussi que la mémorisation dépend du poids des connexions.

Nous pensons que les capacités de mémorisation sont aussi fonction de la géométrie des connexions et des paramètres temporels des unités neuronales.

Nous illustrons cette idée par deux modèles originaux qui diffèrent des modèles classiques équivalents par quelques modifications adéquates. Le premier (GMAP) est du type feedforward. Il permet de représenter l'information de l'ensemble d'apprentissage dans un ensemble de liens bijectifs qui relie deux couches de neurones, ou les projections sur l'arbre dendritique d'un unique neurone. Sa fonction est de mémoriser l'information de covariance d'activités survenant dans la première couche par une redistribution de liens.

Dénomination	GMAP	CHOPLIFE
Modèle Parent	Kohonen	Hopfield
Type	Feedforward	Récurrent
Unités	Liens géométriques	Période Réfractaire
Poids	Fixes/Loc. Variables	Fixes
Entrées	Spatio-Temporelles	Spatiales
Réponse	Spatiale Distribuée	Temporelle

Le second (CHOPLIFE) est récurrent avec des connexions locales, excitatrices et fixes. Sa fonction est de différencier un objet de son fond, en associant aux pixels homogènes de l'objet une activité périodique et aux pixels décorrélés du fond une activité constante sans que les poids de connexion varient au cours du temps. Ces deux modèles sont complémentaires puisque le premier convertit une information temporelle en information spatiale alors que le second fait l'inverse. Le modèle GMAP distribue l'information en sortie, et ne cherche pas à obtenir la représentation d'un objet par chaque neurone. Cette propriété de distribution de la mémoire est classiquement attribuée au modèle de Hopfield. Ajoutons que les informations afférentes peuvent interagir explicitement dans ce réseau. Le modèle CHOPLIFE possède des poids de connexions fixes et un mode de convergence parallèle. L'information extraite est spatiale comme dans le cas du réseau de

Hopfield, mais la réponse est purement temporelle, puisque le taux moyen de décharge par neurone est pratiquement constant. Nous simulons à partir de ces variantes de modèles formels déjà bien étudiés d'intéressantes capacités de conversion des informations spatiotemporelles.

3 - Corrélation feedforward, apprentissage et traitement du signal

Les neurones sont par construction des sommateurs d'afférences, et cette opération peut soit être récurrente dans un même ensemble de neurones, soit être une transformation d'un motif d'entrée en motif de sortie. C'est alors la fonction de transfert propre à chaque neurone qui détermine le rôle fonctionnel du réseau. On peut attribuer aux éléments neuronaux eux-mêmes des fonctions complexes de traitement des signaux et d'apprentissage. Ces fonctions sont d'autant plus complexes que l'on examine les processus d'échanges biochimiques intracellulaires, avec l'existence d'un micro-réseau d'échange non seulement électrophysiologique, mais aussi métabolique. D'autres chercheurs examinent ces possibilités en détail, mais nous connecterons cette voie de recherche aux modèles que nous proposons, en construisant un modèle simplifié d'interactions feedforward prenant en compte le codage temporel des informations afférentes. Remarquons tout d'abord que l'hypothèse corrélationnelle ne s'applique pas exclusivement aux réseaux récurrents et que les réseaux feedforward sont des modèles tout aussi performants et surtout mieux connus. La mise en oeuvre des algorithmes de rétropropagation du gradient a peut-être faussé notre point de vue sur le rôle des interactions feedforward dans les systèmes biologiques. Celles-ci dépendent du signal et de la géométrie des connexions : (1) des relations de convergence/divergence entre différents réseaux et (2) des relations internes à chaque réseau.

Les modèles formels ne représentent pas encore la complexité des réseaux physiologiques qui comprennent généralement plusieurs types d'unités et de connexions. Celles-ci peuvent être activatrices, inhibitrices, modulatrices, ou bidirectionnelles. Une connectique assez complexe, celle des glomérules, comprenant à la fois les afférences, des fibres corticales et des liens locaux est par exemple observée dans les noyaux sensoriels du thalamus. Le rôle fonctionnel des interneurons inhibiteurs commence à être bien établi, et des modèles comprenant ce type d'organisation sont sur le point d'être créés. Ces modèles pourront comporter à la fois un traitement feedforward fondé sur une organisation en champs récepteurs spatiaux et temporels, et des interactions et contrôles descendants qui viendront moduler la forme et la sélectivité des champs récepteurs en fonction d'une information contextuelle. Mais la mise au point de ce type de modèle passe nécessairement par l'élaboration de schémas plus simples, ne comprenant qu'un sous-ensemble réduit de ces possibilités. Les problèmes de fond du traitement adaptatif des signaux sont assez bien connus par ceux qui les pratiquent, et il semble illusoire de vouloir les résoudre d'un coup.

Les informations qui circulent verticalement entre les couches neuronales interagissent soit directement dans le soma des neurones soit sur l'arbre dendritique. Dans chacune de ces étapes, le signal est représenté d'une manière différente et un renforcement des composantes significatives peut s'y dérouler, soit à partir d'interactions horizontales, soit à partir de la fonction de transfert des neurones eux-mêmes. Dans les bas niveaux du système auditif, cette seconde possibilité semble prédominante, mais il existe aussi une composante rétroactive, modulant peut-être les interneurons inhibiteurs situés dans le noyau cochléaire dorsal. Dans cette structure, existe probablement une image mieux intégrée de la scène auditive, qui permet de tenir compte du contexte. Si la cible de la modulation est l'interneurone inhibiteur, ces variations intéressent le gain, le seuil, le délai, ou la constante de temps de l'inhibition feedforward. De même, on peut imaginer des interactions horizontales entre neurones qui favoriseraient le verrouillage en phase de populations neuronales sur des signaux de fréquences fondamentales différentes. Néanmoins, le rôle du noyau cochléaire semble plutôt de transmettre et de renforcer certaines composantes du signal. Des interactions horizontales trop larges dégradent

l'information contenue dans le signal, et ces deux types d'interactions prendraient place dans des structures parallèles.

Dans les différentes voies sensorielles, on observe un parallélisme entre des structures topiques et des noyaux diffus. Ces représentations sont en fait ternaires - Ventrale/Médiale/Dorsale. Le rôle des structures dorsales est de permettre, à tous les niveaux, des interactions associatives intégratrices, alors que les premières transmettent des représentations intermédiaires du signal qui préservent mieux les relations topiques. La voie topique a un rôle de traitement du signal, alors que les projections diffuses sont associatives et intégratrices. La notion d'apprentissage et de plasticité recouvre plusieurs mécanismes d'adaptation à plus ou moins long terme. Durant l'ontogenèse, s'établissent des connexions entre les couches topiques. Les aires diffuses semblent pouvoir remanier leurs champs récepteurs à court terme, alors que les liaisons topiques sont plus stables. Néanmoins, les mécanismes mis en jeu dans les différents types d'adaptabilité sont peut être très semblables. Des modifications à court terme des champs récepteurs visuels ont été décrites chez le chat nouveau-né (Frégnac et coll., 1988), et dans le système auditif du rat en cas de conditionnement (Edeline et Weinberger, 1990). Ces modifications à court terme sont une extension de mécanismes adaptatifs de traitement des signaux fondés sur la variabilité des champs récepteurs. De même, les mécanismes ontogénétiques de formation des champs récepteurs eux-mêmes et de câblage des liens topiques sont des mécanismes irréversibles, mais dont les principes sont sans doute très semblables en terme de traitement du signal.

L'interaction feedforward des signaux afférents est peut-être l'un des supports de cette adaptabilité. Les connexions sont organisées en fonction de la structure spatio-temporelle des messages. Des modèles ontogénétiques initialement proposés ne tenaient pas compte des signaux et supposaient l'existence d'une information génétiquement codée, exprimée sous forme de marqueurs biochimiques. Il semble plutôt que le code génétique spécifie des règles générales de traitement des signaux, et une évolution favorable de l'interaction entre le signal et le support biologique qui satisfait ces règles. L'évolution des réponses neuronales et de la forme des champs récepteurs a été décrite dans les systèmes sensoriels. Dans le système visuel (Wilson, 1986), les champs récepteurs sont d'abord purement excitateurs, et la fonction de sensibilité au contraste est un filtre passe-bas, puis la largeur des champs diminue et l'inhibition latérale se surajoute de façon à obtenir un filtre passe-bande. L'observation du développement dans le système auditif est instructive par rapport aux aspects temporels. Comme dans le système visuel, les projections sont d'abord excitatrices, puis inhibitrices. La sélection des projections excitatrices, qui servirait de support préalable à l'établissement des afférences inhibitrices, est due à la synchronisation des informations afférentes (Constantine-Paton, 1983, Sanes et Constantine-Paton, 1985).

La règle qui permet l'établissement des liens topiques entre couches successives est fondée sur les corrélations temporelles qui existent a priori entre les informations qui circulent dans ces liens.

La règle de Hebb est admise comme étant à la base des mécanismes d'apprentissage, mais il faut faire appel à un corollaire de cette règle, énoncé par Stent (1973), pour comprendre comment elle peut opérer la sélection des liens feedforward. Si la règle de Hebb est locale et suppose une corrélation entre une entrée donnée et la sortie cellulaire, Stent suppose que plusieurs canaux doivent être corrélés pour produire une sortie, et que la sélection synaptique est en fait une coopération de plusieurs afférences pour établir la réponse et une compétition entre ces afférences qui tend à sélectionner celles qui agissent de concert. La matérialisation de ce corollaire est donnée par la limitation physique du nombre et du poids des connexions qui convergent sur une cellule donnée. Dans les modèles, elle se traduira par la renormalisation du poids total des connexions pour une cellule donnée. Ce principe d'apprentissage feedforward par règle Hebbienne et renormalisation du poids des connexions est mise en oeuvre dans le réseau de Kohonen, mais elle est à la base de travaux antérieurs sur l'auto-organisation des colonnes de dominance oculaire (von der

Malsburg, 1973) et le problème des projections topiques (Willshaw et von der Malsburg, 1976). Ce type de règle est candidate pour se substituer aux algorithmes de rétropropagation du gradient. Ce sont des processus qui tiennent compte de la structure du signal et des processus de regroupement physiologiques.

Le rôle du temps dans l'établissement des projections visuelles a récemment été objectivé chez le furet, où l'on observe précocement dans la rétine des vagues d'activité spontanée synchrone, dont le moment de survenue et le lieu sont aléatoires (Meister et coll., 1991). Ces vagues ressemblent à celles que l'on peut produire numériquement dans un milieu excitable tel que nous le définirons dans un prochain paragraphe. L'activité des cellules proches est corrélée, alors que l'activité des cellules lointaines est déphasée, à cause du temps de propagation de la vague. L'information de synchronisation serait presque suffisante pour organiser les projections rétinotopiques dans le thalamus, puis le cortex. De même, la désynchronisation des deux rétines est nécessaire pour aboutir à la ségrégation des colonnes de dominance oculaire (Miller et Stryker, 1990). Il en serait de même dans le système auditif, où les vagues d'activité sont directement produites par la propagation mécanique le long de la membrane basilaire.

L'information temporo-spatiale nécessaire au développement des projections topiques est une corrélation temporelle proportionnelle à la distance des neurones et des liens.

Cette règle de développement rejoint probablement les règles de traitement des signaux et de plasticité mises en oeuvre chez l'adulte. Dans une structure de projection topique, les signaux voisins et synchrones provoquent une sortie neuronale plus intense. Mais ils peuvent aussi modifier les interactions neuronales de façon à garder en mémoire les relations temporelles. L'utilisation de ces relations temporelles entre éléments proches est sûrement utile à l'ontogenèse, mais elle servirait aussi à traiter les signaux. Nous avons proposé ce type de mécanisme pour établir une relation fonctionnelle entre la tonotopie et la synchronisation, utile pour extraire les signaux dans le bruit (Schwartz, 1987, Berthommier et coll., 1989). Il semble que la situation où cette relation est la plus évidente dans le système auditif est l'extraction des événements par les Cellules Primary-Like et Onset (Arrouas et coll., 1991, Berthommier, 1991). Nous avons appliqué le même procédé d'extraction au problème de l'analyse des zones homogènes en imagerie. La nouveauté de cette approche est que les signaux (les niveaux de gris des pixels) sont recodés temporellement de façon à avoir un pattern temporo-spatial comparable à celui du nerf auditif.

Si les sons purs ou les formants des sons complexes recrutent des fibres voisines, celles-ci peuvent coopérer pour produire une réponse plus intense que des signaux de même intensité, comme la cadence spontanée de décharge, d'origine interne, relativement élevée dans le système auditif périphérique. De la même manière, les zones homogènes des images peuvent être associées à des éléments synchrones qui vont coopérer pour produire une sortie plus intense. Les discontinuités spatiales seront par contre associées à des signaux décorrélés. Le mécanisme de ce traitement est donc essentiellement basé sur l'idée de recodage temporel, mais l'étape de décodage doit être capable de différencier les éléments corrélés des éléments décorrélés. C'est ici qu'intervient le processus de sommation seuillage étudié au chapitre précédent. Ce processus a été instancié de plusieurs façons : comptage des coïncidences après fenêtrage ou calcul direct de la corrélation à partir des probabilités de décharges. Ces modèles sont à la racine des résultats exposés dans les chapitres précédents.

Dans ces modèles dits d'extraction de cohérence, les probabilités de décharges afférentes étaient multipliées entre elles. Les interactions locales dans l'arbre dendritique étaient représentées par une somme de produits (non-linéarité de sommation) entre une entrée propre et des entrées voisines, comme avec une unité sigma-pi. Cette interaction est moyennée au cours du temps par le neurone. Cette moyenne (linéaire) était appelée modulation (à ne pas confondre avec la modulation des signaux périodiques) :

$$M_i(t) = \frac{1}{t} \sum_{s \leq t} \sum_{j \in V} e_i(s) \cdot e_j(s) \text{ avec } t > 0$$

Une application à l'image de ce modèle a été proposée en 1989. Les niveaux de gris sont recodés temporellement par des parties positives de sinusoïdes qui débutent en phase, et dont la fréquence dépend directement de l'intensité de gris :

$$e(t) = \sin_+(\omega t) \text{ avec } \omega = k I(x,y)$$

La sortie affichée est la modulation définie précédemment, après un temps suffisant, pour associer aux zones de gradient maximum de l'image des minimas et aux zones homogènes des maximas. Les oscillateurs de même fréquence restent en phase, alors que les autres se découplent en un temps qui dépend de la différence des intensités. Cette idée de recodage temporel des niveaux de gris d'une image RMN est motivée par des présuppositions qui concernent pas seulement le processus de perception des régions homogènes, mais aussi le rapport entre l'interprétation d'une information et la manière dont elle a été générée. Nous avons pour cela choisi un exemple qui comporte au moins deux niveaux de causalité, physique et biologique, (Berthommier et coll., 1991) en traitant une image de tumeur cérébrale : (1) le principe de la résonance magnétique nucléaire repose sur l'amortissement des spins des protons en fonction du milieu dans lequel ils sont plongés. L'oscillation de ces protons est amortie et on mesure les moyennes locales des constantes de temps de l'amortissement. Ces constantes varient peut-être en fonction d'interactions locales avec d'autres spins. (2) Une tumeur cérébrale est une entité homogène où toutes les cellules se ressemblent et se divisent avec le même rythme, alors que le tissu cérébral environnant possède une variété de types cellulaires et de structures. On peut détecter un clone de cellules à partir d'une étude de ressemblance locale. Plus les cellules se ressemblent, plus elles se divisent rapidement, moins elles ont de temps pour se différencier. Le recodage temporel de l'image restaure les homogénéités temporelles locales de la résonance des protons et dans une moindre mesure celles du cycle cellulaire. Les systèmes perceptifs suivent parfois ce principe de restauration de la causalité physique ou biologique. C'est aussi pour cette raison que les capacités de perception et de production de formes sont aussi dépendantes l'une de l'autre.

Une autre version de ce même modèle (Berthommier et coll., 1991) stocke dans le poids de connexions supposées locales sur l'arbre dendritique le résultat de cette opération de sommation non-linéaire, et l'image obtenue est la même. Cet algorithme a aussi été implémenté sur machine parallèle MASP (Peugeot, 1992). Les poids de connexion des paires sont ici explicites et le rôle du corollaire de Stent, sans doute valable physiologiquement (voir aussi Alkon, 1990), apparaît clairement. Dans ce modèle de mémorisation des corrélations feedforward, la sortie est donnée par :

$$S_i(t) = \sum_{j \in V} w_{ij}(t) \cdot e_i(t) \cdot e_j(t)$$

La règle d'évolution du poids des paires de connexions est liée à une constante de temps, courte si les synapses sont labiles :

$$\frac{dw_{ij}}{dt} = -\frac{1}{\tau} w_{ij}(t) + k e_i(t) \cdot e_j(t)$$

L'intégration de cette équation différentielle est équivalente à l'évaluation itérative d'un filtre passe-bas du premier ordre. On ajuste la valeur de k, comme au chapitre 3, afin d'obtenir un gain de 0 dB :

$$\alpha = (1 - \frac{1}{\tau}) \approx e^{-1/\tau}$$

$$\alpha = e^{-10^3/\tau \text{ FS}} \text{ si } \tau \text{ en ms}$$

$$w(0) = 0$$

$$w(t+1) = \alpha w(t) + (1 - \alpha) e_i(t+1).e_j(t+1)$$

Quand la constante de temps τ est grande, la valeur de α est proche de 1 et w varie lentement. Par contre, l'entrée est alors pondérée par une faible valeur $(1 - \alpha)$ afin d'obtenir un gain unité. L'effet de cette normalisation est que les poids se stabilisent sur la moyenne temporelle des entrées lorsque la constante de temps est grande. Une relation apparaît entre la modulation définie précédemment et la moyenne temporelle du poids des connexions lorsque la valeur des poids est ainsi normalisée :

$$M_i(t) = E\left[\sum_{j \in V} w_{ij}\right] = \sum_{j \in V} E[w_{ij}]$$

$$M_i(t) \approx \sum_{j \in V} w_{ij} \text{ si } \tau \text{ grand}$$

Par comparaison, la règle de Hebb exprime le produit de la sortie et des entrées :

$$\frac{dw_{ij}}{dt} = -\frac{1}{\tau} w_{ij}(t) + k S_i(t).e_j(t)$$

$$S_i(t) = \sum_{j \in V} w_{ij}(t).e_j(t)$$

Cette règle fait intervenir le poids des connexions dans le terme croissant, alors qu'il n'apparaît que dans le terme décroissant dans notre solution. Cette distinction est rendue possible par l'explicitation du corollaire de Stent. La limitation de ce modèle est computationnelle. Si l'usage d'une entrée propre limite le nombre de synapses, il faudrait en fait coupler un ensemble d'entrées pour obtenir une image plus réaliste des interactions dendritiques locales. Ces interactions permettent de mémoriser la matrice de corrélation d'un ensemble d'entrées dans un jeu de connexions propre à chaque neurones. Cette matrice est habituellement stockée dans les connexions de tout un réseau, soit a priori (Hopfield, 1982), soit au cours du traitement lui même (von der Malsburg, 1981, François et coll., 1992). Nous proposons ainsi une variante feedforward de la théorie corrélationnelle, qui suppose une dépendance directe du système vis-à-vis de la structure spatiotemporelle du signal d'entrée. Ce type de modèle peut être utile non pas pour mémoriser des informations redondantes comme la tonotopie et la synchronisation dans le système auditif, mais des relations temporelles entre éléments séparés. Nous avons vu que les sons complexes sont synchronisés sur une même fréquence fondamentale. Les composantes formantiques d'un même signal vocalique sont déjà synchrones en fréquence à la sortie d'un banc de filtres. Cette synchronisation est rehaussable par le filtrage passe bande étudié au chapitre 3. Il est alors possible d'évaluer la synchronisation entre des paires de positions le long de l'axe tonotopique (Berthommier et Schwartz, 1991), mais cette opération est sensible aux déphasages entre les composantes, alors que l'oreille ne l'est pas ou peu. Cette synchronisation peut toutefois être à la base d'un mécanisme associatif entre des positions lointaines, à condition que les déphasages soient compensés d'une manière ou d'une autre. Certaines cellules du colliculus inférieur sont sensibles à plusieurs fréquences et peuvent ainsi associer les composantes formantiques d'un son complexe (Ehret et Merzenich, 1988). On observe aussi de telles sensibilités multiples au niveau cortical.

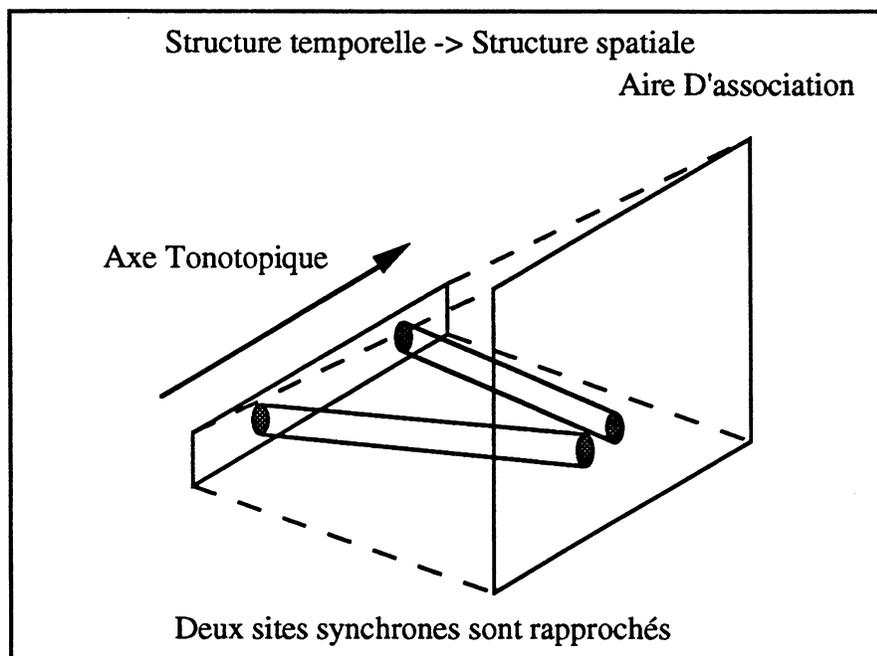
4 - GMAP : Une cartographie associative à partir des corrélations temporelles

Le modèle feedforward de Kohonen repose sur une variation de poids des synapses de chaque neurone connecté avec la totalité des entrées. La convergence du réseau est meilleure, si la somme des poids de chaque neurone est renormalisée. A chaque itération, un neurone élu est choisi dans la couche de sortie (Winner Take All) et son vecteur de poids est approché du vecteur d'entrée avec un gain décroissant au cours du temps. Si les neurones voisins du neurone élu subissent aussi une variation, une projection plane de l'espace d'entrée va se structurer progressivement. Chaque neurone, ou groupe de neurones voisins peut ainsi être associé à un domaine de l'espace d'entrée, mais les neurones pris séparément ont une spécificité pour un groupe d'éléments de l'espace d'apprentissage. Le type de codage effectué se rapproche des modalités de codage par cellules grands-mères (Barlow, 1972). Cependant, cet ensemble de cellules est structuré et on peut retrouver, dans cet ordre des relations de proximité entre des éléments semblables de l'ensemble d'apprentissage. Les relations d'ordre sont traductibles par des relations de proximité dans une représentation.

D'autre part, les modèles ontogénétiques de projection topique utilisent, comme nous l'avons dit, l'information de synchronisation des positions voisines pour réorganiser ces positions dans la couche de sortie. Cette règle peut être utilisée directement, si les liens entre la couche d'entrée et la couche de sortie sont bijectifs. A chaque cellule de la couche d'entrée sont associés un lien et une cellule dans la couche de sortie. La règle d'organisation des projections est simple :

A chaque itération, les liens sont rapprochés du barycentre de l'activité dans l'espace de sortie. Ce remaniement est fait par permutation avec des éléments inactifs.

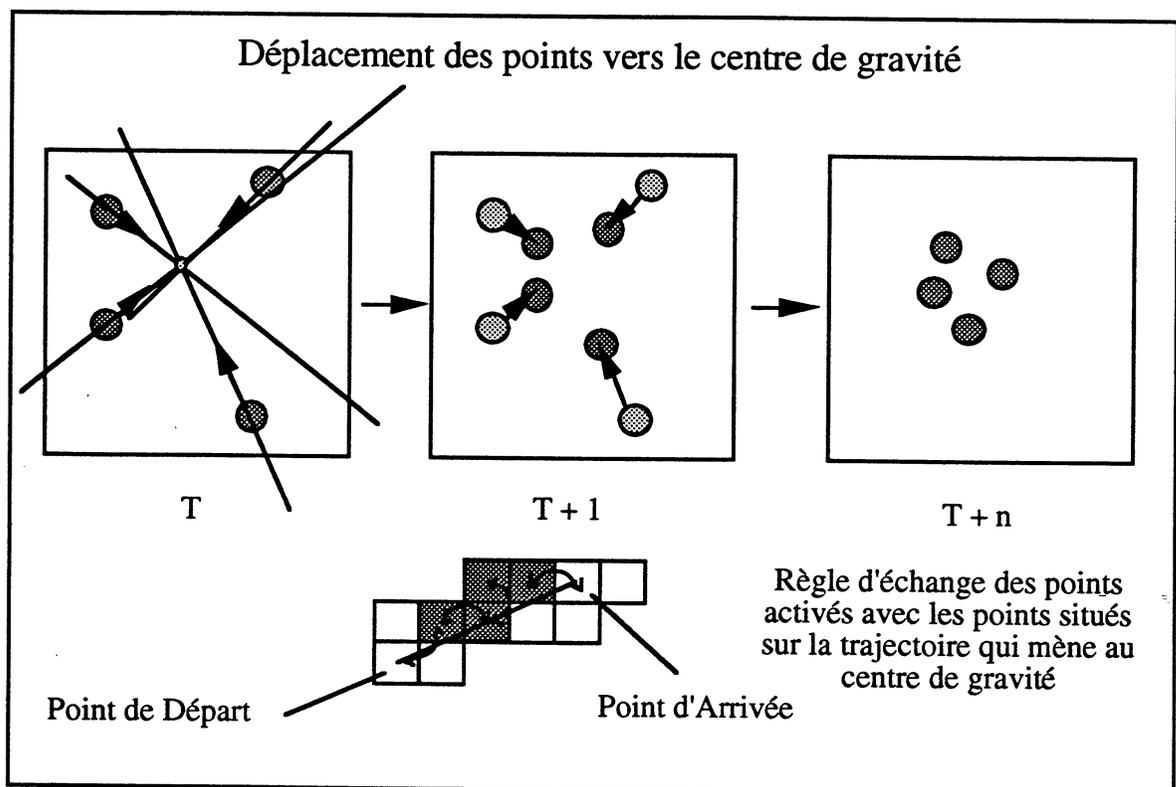
Les cellules de l'espace de sortie coopèrent pour représenter le stimulus, qui n'est pas reconnu spécifiquement par une cellule, comme dans le réseau de Kohonen. Les liens entrent en compétition pour occuper les sites centraux de l'espace de sortie. Dans un modèle continu, les positions sont renormalisées de façon à occuper en permanence tout l'espace de sortie et à éviter le collapsus de la carte [Fig. 5.1], alors que, dans un modèle discret, ce sont les sites eux-mêmes qui sont permutés.



L'effet de cette compétition entre les liens pour occuper des sites dont le nombre est limité est similaire à celui obtenu à partir d'une règle Hebbienne avec renormalisation. La

philosophie corrélacionnelle de ce modèle est affirmée explicitement. Il s'agit là encore d'une explicitation des effets de la règle de Hebb et surtout du corollaire de Stent dans l'organisation des projections feedforward. On affirme, par ce mécanisme, que ce sont les corrélations déjà présentes dans le signal d'entrée qui sont à la base de la structuration des projections. Cette idée a été implémentée sur MacII (Unfold V2.0) et les simulations donnent un résultat clair. Ce procédé de convergence a été exploré mathématiquement (Cottrell et Fort, 1986), et la démonstration mathématique de cette nouvelle version, que nous n'avons pas abordée, doit être semblable à la première démonstration. La représentation des corrélations temporelles dans un système où des éléments convergeraient vers un centre de gravité commun est l'objet de la théorie gravitationnelle de Gerstein (1988). L'intérêt spécifique de notre démarche est la conception d'un modèle compatible avec ces différentes théories, pas toujours mises en relation.

Si le modèle converge, lorsque des entrées proches sont corrélées, vers une projection topique de la première couche sur la seconde, c'est que les corrélations temporelles décroissent en fonction de la distance, lorsque des groupes de cellules voisines sont stimulés aléatoirement. Dans le système auditif, cela équivaudrait à avoir une stimulation par des sons purs, qui recrutent chacun une partie de l'espace tonotopique. De plus, la largeur de bande du recrutement d'une couche vers la couche suivante peut diminuer, une fois que les relations topiques sont établies, et cette couche peut servir de base à l'établissement de la couche suivante. Cette variation de la taille du voisinage est utilisée dans le modèle de Kohonen. Celui-ci ajoute en fin de convergence un opérateur DOG pour augmenter la sélectivité de la carte.



Nous avons vu que ces relations inhibitrices apparaissent aussi en fin de maturation dans le système visuel (Wilson, 1986). L'inhibition du système auditif est plutôt de type feedforward dans le domaine temporel, et on décrit aussi des variations de la largeur de bande de ces filtres (Eggermont, 1990). C'est de ce filtrage dans le domaine temporel que dépend l'évaluation des corrélations entre les informations afférentes. Lorsque le filtrage par les EPSPs est à longue constante de temps, l'établissement des corrélations entre les entrées par les neurones est moins restrictif qu'avec l'ajout de l'inhibition feedforward. Celle-ci fait interagir négativement tout pattern décorrélé temporellement.

Figure 5.1

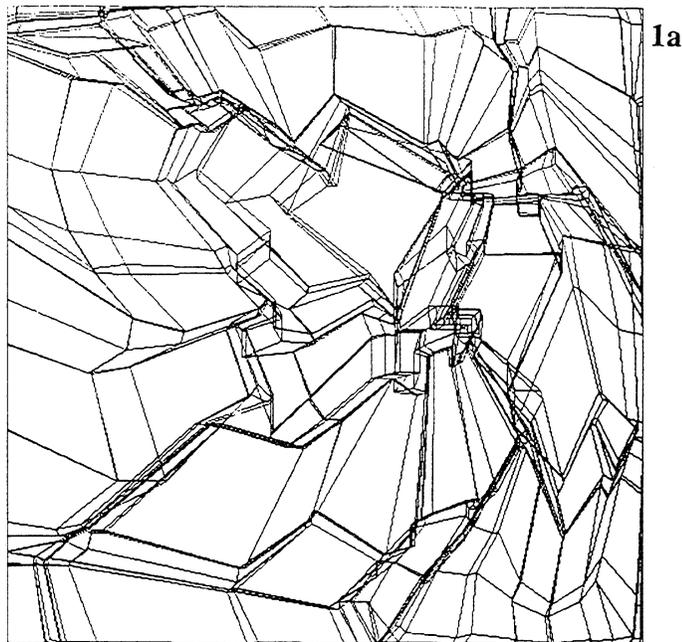


Figure 1 : Developpement d'une carte topologique continue dans $[0,1]$ de taille $[75,75]$. le gain attractif décroît linéairement de 0.5 à 0, et le voisinage de $[51,51]$ à $[3,3]$ au cours des 2000 itérations. On observe que les relations de proximité sont préservées alors que les positions sont imprécises. La partie centrale de la carte est mieux représentée. a) 500 itérations. b) 1000 c) 2000.

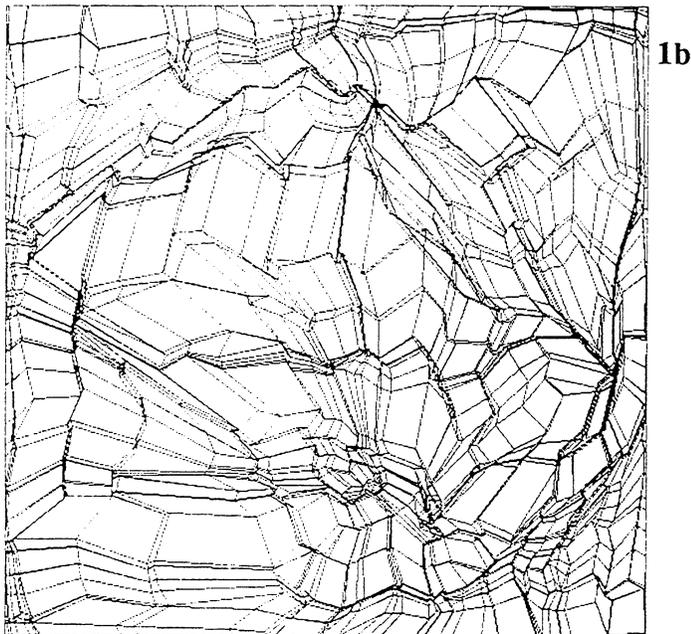
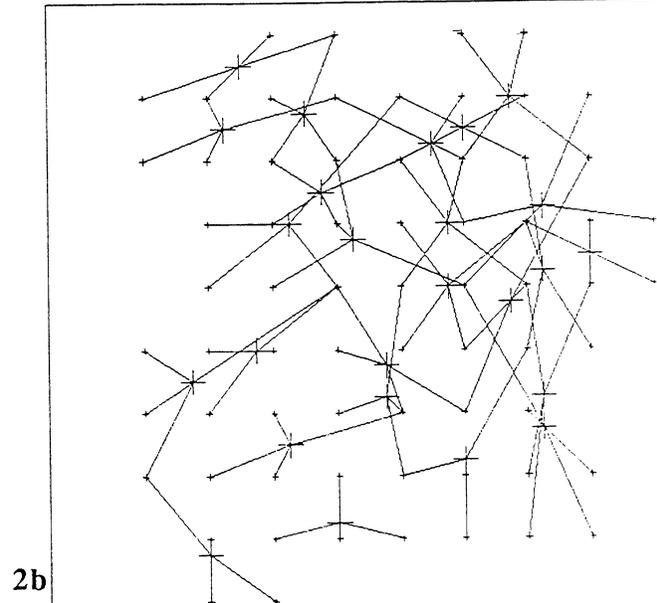
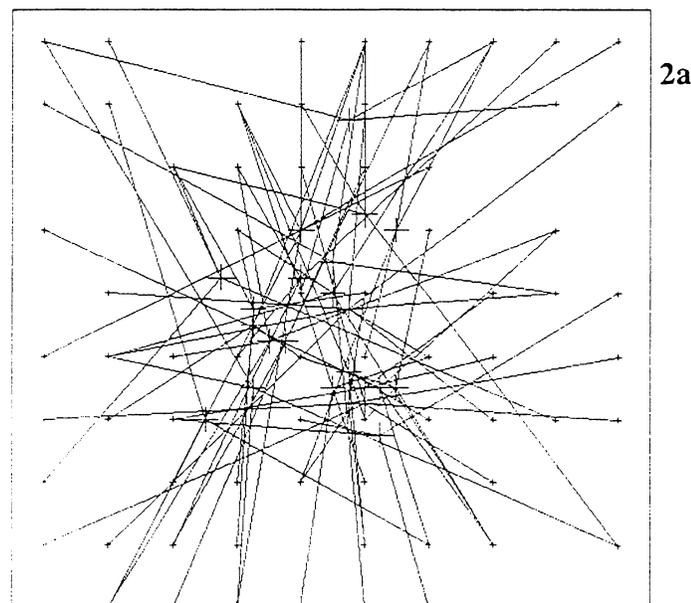
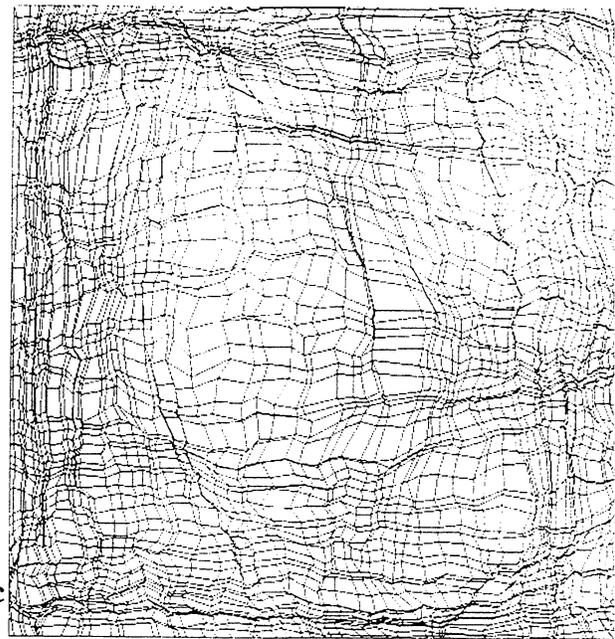
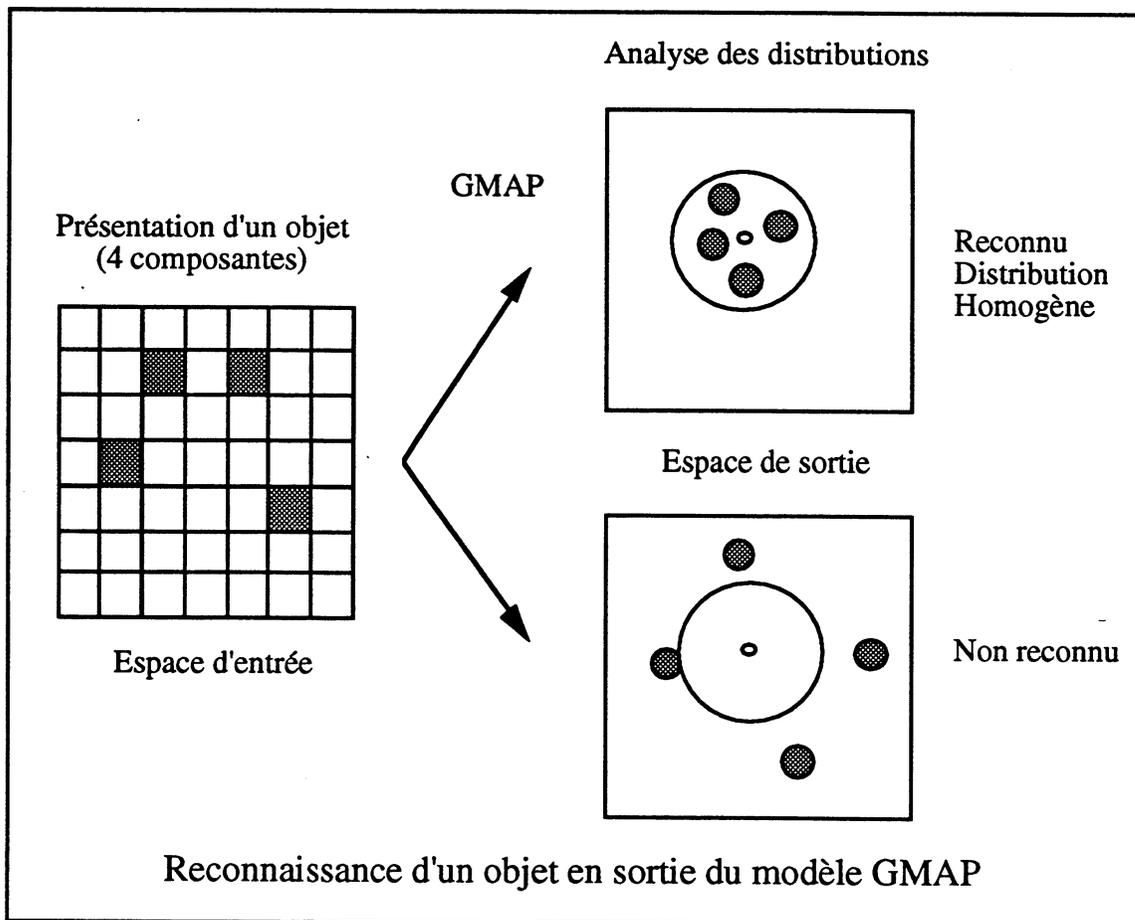


Figure 2 : Convergence d'une GMap discrète de taille $[10,10]$. Les 25 objets possédant chacun 4 caractéristiques différentes générées aléatoirement dans $[10,10]$ sont présentés durant 5000 itérations. a) positions initiales des cellules b) après 5000 itérations. Les petites croix représentent les positions des cellules associées aux traits caractéristiques. Les grandes croix sont les barycentres de chaque objet. Elles sont reliées à chacun des traits de chaque objet. Les traits caractéristiques absents de la base d'objets sont rejetés en périphérie (non dessinés) alors que les traits communs sont plutôt en position centrale.



Les mécanismes de plasticité observés durant l'ontogenèse peuvent être ceux qui gèrent la plasticité des aires associatives. Si on poursuit cette idée, on dira que la structure des liens qui réunissent les couches topiques et associatives, ou des couches associatives entre elles, est organisée avec cette même règle de regroupement par synchronisation.

L'utilisation de liens bijectifs évite le recours à une matrice complète d'association, et on dira que ces liens sont chacun le centre de gravité du cône qui relie un site de la première couche aux cellules de la seconde. Ce raisonnement est aussi présenté par Cottrell et Fort (1986). Lors de la phase d'apprentissage, on présente un ensemble de patterns dans la première couche et la règle de convergence est appliquée itérativement [Fig. 5.1]. Le résultat de cette convergence dépend de la matrice associative de l'ensemble d'apprentissage. Si tous les patterns sont corrélés entre eux, il n'y a pas de discrimination possible. De même, si le nombre de patterns est trop élevé, leur discrimination devient difficile. On retrouve ici le problème du stockage de l'information dans une matrice associative. Cette mémorisation passe ici par une organisation de type feedforward. On suppose que les mécanismes de compétition entre les liens pour les sites dans l'espace d'arrivée sont suffisamment non-linéaires pour permettre une catégorisation dans l'espace de sortie. Cette classification peut tenir compte non seulement de la moyenne et de la position des éléments activés en sortie, mais aussi de leur distribution. Si celle-ci est uniforme dans l'espace de sortie, c'est que l'objet n'est pas reconnu. La moyenne tend dans ce cas à être centrée.



Physiologiquement, il existe des arguments dans le système olfactif pour penser que les projections s'organisent ainsi. Les projections du bulbe vers le piriforme suivraient cette règle de regroupement à partir de la synchronisation de l'activité des cellules mitrales (Buonviso, 1991). De même, il existe une organisation particulière des relations entre l'épithélium bulbaire et le bulbe, qui n'est pas topique (Astic, 1992) et qui pourrait faire

l'objet d'une application de GMAP. De plus, la classification des odeurs par des méthodes de classification traditionnelles, à partir des réponses cellulaires, réduit la dimensionnalité de l'espace de représentation des odeurs (Sicard et Holley, 1984). La classification donnée par GMAP est une projection non-linéaire semblable à l'ACP. Nous sommes conduit à penser que le système olfactif classe les odeurs de la même manière qu'une analyse statistique des réponses cellulaires au moyen de l'ACP. Remarquons que l'activité des sites glomérulaires ne produirait pas une forme analysée en tant que telle, mais une position dans un système d'axes. Le nombre des axes est alors égal au nombre des glomérules, si l'activité de ceux-ci est décorrélée. Le rôle de la couche des connexions bulbaires horizontales est peut-être d'organiser un espace de représentation où les réponses sont bien décorrélées (Rospars et coll., 1992).

Dans le système visuel, l'organisation des colonnes de dominance oculaire et d'orientation a été retrouvée à partir des algorithmes de von der Malsburg (1973), de Kohonen (Obermayer, 1990) et de Linsker (Linsker, 1986, Mougéot, 1991). D'autres auteurs (Jones et coll., 1991) ont aussi proposé un algorithme séquentiel fondé sur une minimisation des distances entre détecteurs du même type. C'est précisément cette minimisation qui est réalisée dans le modèle GMAP, mais avec un processus parallèle.

5 - Les modèles d'oscillateurs couplés

Les modèles récurrents proposés dans la littérature sont, soit des modèles formels, soit des réseaux d'éléments à dynamique propre. Le jeu de la vie de Conway est l'automate cellulaire le plus simple. Il dépend des états voisins précédents, et il est donc markovien d'ordre 1. On a pu montrer que tous les calculs possibles sont implémentables et que, de l'interaction d'éléments simples binaires, peuvent émerger des capacités fonctionnelles plus générales. Le calcul collectif par interaction d'éléments simples a été introduit par Hopfield dans l'ensemble des schémas connexionnistes. Une progression vers des modèles plus physiologiques est expérimentée en remplaçant les unités binaires par des oscillateurs. D'une part, nous savons que les neurones ont eux-mêmes des capacités oscillantes, d'autre part, il existe dans le système nerveux de nombreux générateurs de rythmes. La mise en évidence d'oscillations dans le système visuel a accéléré cette démarche, et de nombreux modèles comportent des unités à capacité dynamique propre. Citons Sompolinsky et coll. (1990), dont les cellules sont des oscillateurs couplés avec des poids de connexions locaux et fixes, König et Schillen (1991), qui utilisent des oscillateurs non-linéaires dans les mêmes conditions. Sporns et coll. (1991) et Hervé et coll. (1990), comme von der Malsburg et Bienenstock (1986), mettent en oeuvre le principe de renforcement des corrélations par synapses labiles.

	Unités	Connexions
Jeu de la vie	Conditionnelles	Locales
Hopfield	Seuil	Globales
von der Malsburg	Integrate and Fire	Labiles, Globales
Markus	Période Réfractaire	Locales
Sompolinsky	Oscillateurs	Locales

L'étude des rythmes biologiques est une pratique ancienne et sa formalisation a comme exemple le système de Hodgkin et Huxley et ses systèmes simplifiés. Ces systèmes, comportant des connexions locales excitatrices fixes, donnent lieu à la notion de milieu excitable. Les cellules dotées d'une période réfractaire ont une mémoire propre. Selon

Markus et Hess (1990), tout milieu excitable est composé d'éléments dont l'activité est décrite par un cycle limite. Le comportement dynamique de ces milieux, où l'on observe la génération de fronts et des propagations d'activité suivis par une période silencieuse due à la réfractorité, peut être, soit simulé numériquement, soit décrit à partir d'un système d'équations différentielles. Ces systèmes, dits de réaction-diffusion ont été étudiés en tant que tels (Ermentrout et Troy, 1986, Tsonis et coll., 1990) ou appliqués dans d'autres contextes, comme l'imagerie. Un rapprochement avec une description de l'activité électrique cérébrale globale a aussi été fait par Babloyantz et coll. (1991). Ces modèles sont donc des candidats potentiels pour décrire la dynamique de l'activité nerveuse. Nous introduisons, dans ce cadre, le schéma probabiliste vu précédemment.

Les unités de type Chopper se comportent comme de "pauvres oscillateurs" répondant initialement à une stimulation constante bruitée par une activité oscillante qui s'amortit rapidement. Les cellules probabilistes équivalentes possèdent une mémoire de nref pas, ref étant la durée de la période réfractaire. Cette période est la durée pendant laquelle une cellule ne peut pas décharger une seconde fois. Chaque unité probabiliste représente l'état moyen d'une série d'oscillateurs indépendants qui se déphasent progressivement, comme l'indique le PSTH de ce type cellulaire. L'oscillateur probabiliste décrit un ensemble de vrais oscillateurs qui parcourent un cycle limite. Mais cette moyenne est attirée vers un foyer avec une entrée constante. Alors que chacun des systèmes pris séparément a franchi une bifurcation de Hopf, la moyenne de ces systèmes ne suit pas un cycle limite. Cette propriété permet de différencier les systèmes confineurs et les systèmes sous-confineurs (Demongeot et coll., 1987, Jacob, 1987). Au sens strict, ces derniers préservent l'information temporelle et la moyenne de sous-confineurs continue théoriquement à parcourir un cycle. Un système sous-confiner franchit la bifurcation de Hopf en *probabilité*. Au sens large, il existe un recouvrement entre les domaines de sous-confinement, et la moyenne tend vers un foyer avec une constante d'amortissement qui dépend du taux de recouvrement. Par contre, les modèles neuronaux simplifiés comme celui de Fitzhugh préservent l'information temporelle et sont des vrais oscillateurs lorsque leurs entrées ne sont pas bruitées. Ces éléments ne représentent que des oscillateurs unitaires déterministes et non des distributions moyennes. On est obligé d'ajouter du bruit à ce système pour retrouver des conditions physiologiques et le comportement des neurones individuels, alors que l'on veut justement éviter l'explicitation du bruit : dans notre système probabiliste, le bruit est un signal constant.

Il ne faut pas introduire des unités qui sont, à elles seules, des oscillateurs déterministes si on souhaite obtenir des réseaux récurrents à dynamique réaliste.

La construction d'un milieu excitable à partir d'unités probabilistes est triviale. Néanmoins, les aspects quantitatifs de ce modèle ne sont pas élucidés : (1) la fonction entrée-sortie de la non-linéarité de seuillage n'est pas probabiliste et (2) les entrées des neurones ne sont pas indépendantes. On connecte chaque unité à ses voisins proches avec des poids décroissant en fonction de la distance Euclidienne. La pondération permet d'éviter partiellement l'anisotropie de propagation. Certaines cellules reçoivent une entrée propre supplémentaire, et on étudie la réponse du réseau à un échelon localisé dans l'espace. Avec une notation comportant une seule dimension spatiale, la réponse d'une cellule est donnée par le produit de la somme de l'entrée propre éventuelle et des entrées voisines pondérées par la distance, et de la probabilité de ne pas être en période réfractaire. On a simplement pris en compte les entrées voisines dans le premier terme de l'équation étudiée précédemment. Celles-ci sont pondérées par un facteur k de façon à ce que le facteur d'entraînement reste entre 0 et 1 :

$$P(x,t) = (\lambda(x) + k \int_V G(x - \xi) P(\xi,t - \Delta t) d\xi) (1 - \int_{t-ref}^t P(x,\alpha) d\alpha)$$

$$G(x) = \frac{1}{\|x\|}$$

Figure 5.2

5.2b

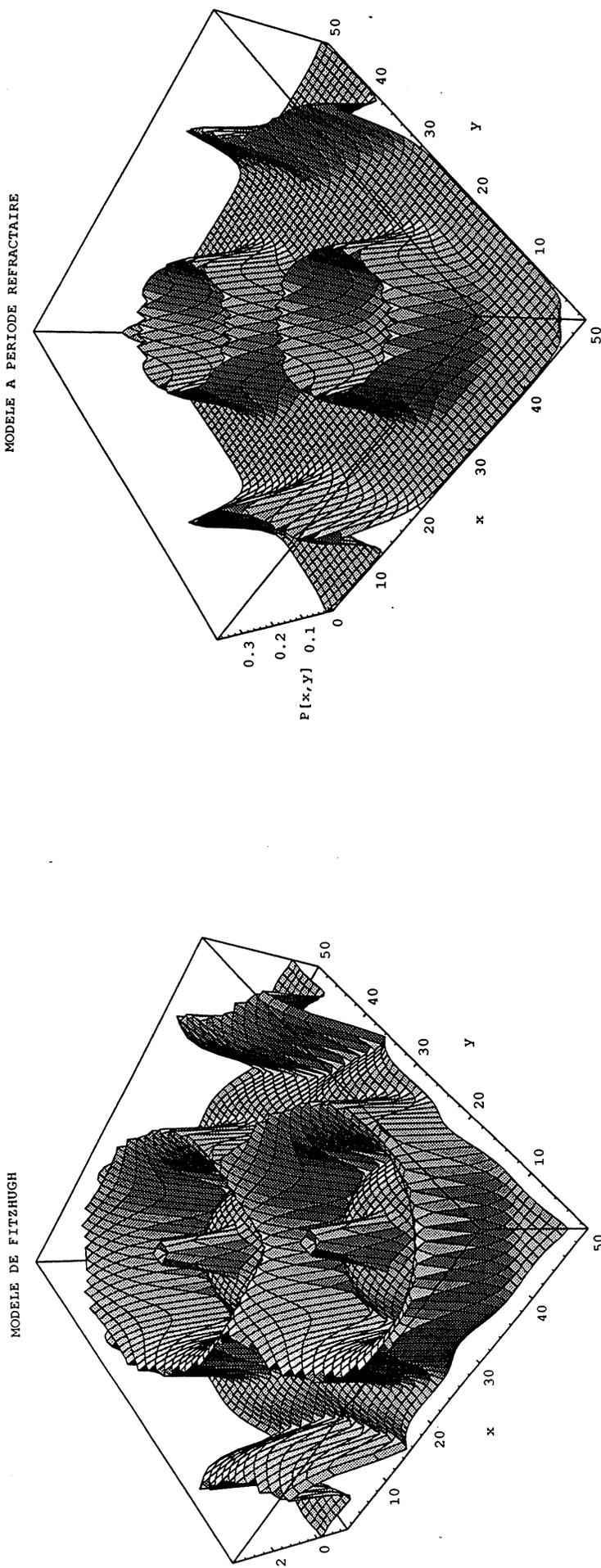


Figure 5.2 : Simulation de milieux excitable à partir du modèle de Fitzhugh (fig. 5.2a) et à période réfractaire (fig. 5.2b). Les équations de ces simulations sont décrites dans le texte. Le milieu comporte $[50,50]$ neurones animés "en temps réel" sur une station de travail. Seuls deux neurones reçoivent une entrée propre. Dans les deux cas, les connexions horizontales avec le voisinage sont excitatrices avec un poids décroissant linéairement en fonction de la distance, sans autoexcitation. La distance entre deux neurones voisins est de 1. Un coefficient k "d'excitabilité" contrôle linéairement l'entrée de chaque neurone (1) afin qu'elle ne dépasse pas 1 dans le cas du modèle à période réfractaire (cette limitation est aussi en rapport avec la réponse linéaire des neurones avec reset) (2) afin de pondérer le poids des connexions dans le cas des oscillateurs couplés de Fitzhugh. Paramètres des simulations : $k = 0.5$, $\lambda = 0.3$, $C = 2$ (fig. 5.2a) $k = 0.1$, $n_{ref} = 10$ pas (fig. 5.2b). On figure l'activité des neurones à un moment donné: (1) le potentiel intracellulaire $A(x,y,t)$ des neurones (fig. 5.2a) (2) l'intensité $P(x,y,t)$ de décharge (fig. 5.2b). Des vagues d'excitation se propagent à partir des points excitateurs. Les sections des bords dégagent les profils de propagation. Ceux-ci sont abrupts sur leur face externe et amortis sur leur face interne. Dans le modèle à période réfractaire, une modélisation de cette structure à partir de l'équation différentielle qui régit la propagation est envisageable.

Dans la simulation [Fig. 5.2], il existe un décalage temporel de 1 pas, dont la durée est déterminée par la fréquence d'échantillonnage. Ce délai est le temps de propagation de la réentrée. On pourrait construire un schéma comportant un délai de diffusion qui dépend de la distance. La réponse à des stimulations ponctuelles continues donne lieu à des vagues de propagation, dont la distance dépend de la durée de la période réfractaire, de la taille du voisinage (donnée par la fonction $G(x)$), du délai de propagation et de l'excitabilité k . Le point excité à haute intensité génère une oscillation qui est entretenue et propagée dans le réseau. Ce modèle peut être comparé à un autre milieu excitable constitué d'oscillateurs non-linéaires de Fitzhugh :

$$\begin{cases} \dot{a} = b - a^3 + 3 a^2 + I(x,t-\Delta t) \\ \dot{b} = 1 - 5 a - b \end{cases}$$

$$I(x,t-\Delta t) = \lambda(x) + k \int_V G(x - \xi) R_+(a(\xi,t - \Delta t)) d\xi - C$$

La sortie des voisins est rectifiée de façon à ne propager que la partie positive de l'activité. On retranche une valeur $C = 2$ de la sommation des entrées, car sinon une entrée nulle peut déjà donner une réponse oscillante. On représente la variable A du potentiel neuronal, et on observe ainsi la propagation d'une onde à partir du point exciteur au dessus d'une valeur seuil de l'intensité de stimulation [Fig. 5.2].

Le modèle probabiliste est compatible avec la notion de milieu excitable, et il génère aussi une onde propagée. En plus des avantages théoriques que nous avons cités, il est plus simple sur le plan computationnel, puisqu'il ne comporte qu'une seule équation différentielle du premier ordre avec délai, au lieu de deux équations du premier ordre. Il semble difficile d'imaginer un calcul plus simple pour représenter la période réfractaire et le cycle limite des oscillateurs dans un modèle continu. Les oscillations du modèle probabiliste sont aussi *générées et maintenues* à partir d'un pattern spatial complexe. Dans ce cas, il n'y a ni entraînement par une source constante à haute intensité ou périodique, ni oscillations générées par franchissement de la bifurcation de Hopf des neurones isolés. Le maintien des oscillations résulte *exclusivement* d'un processus coopératif local.

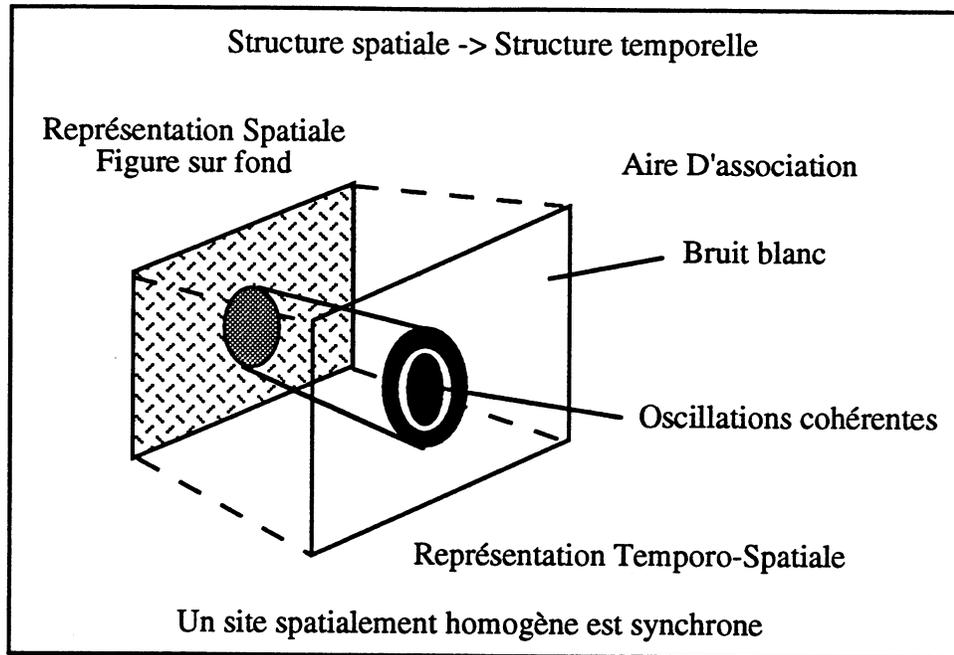
6 - CHOPLIFE : Un système dynamique réparti qui détecte les zones homogènes

Un problème classique est celui de la détection d'une figure sur un fond. Les algorithmes de vision artificielle procèdent en prétraitant l'image avec opérateurs sensibles au gradient. Les cellules ganglionnaires rétiniennes possèdent une telle sensibilité. Des opérateurs plus sophistiqués permettent aussi de traiter les orientations, les courbures, les angles etc.. Il faut ensuite regrouper ces informations de façon à reconstruire les surfaces et les objets. Mais cette opération est combinatoire et pose un problème d'optimisation difficile à résoudre (Hérault, 1991). A partir de notre travail sur le recodage périodique des niveaux de gris et l'extraction des zones homogènes et cohérentes en imagerie, nous avons poursuivi l'étude de l'extraction des informations régionales contenues dans les images. Celles-ci sont complémentaires des informations sur les bords et des algorithmes fondés sur la réaction-diffusion s'appuyant sur toute l'information disponible sont actuellement développés (Kuhnert et coll., 1989, Price et coll., 1989, Cottet, 1991, Berthommier et coll., 1991). Nous avons aussi conçu un algorithme d'extraction des discontinuités de l'orientation du gradient présentes dans les zones homogènes qui montre des performances supérieures au classique seuillage du gradient lorsque le bruit de fond est très intense, comme dans certaines artériographies (Dornaika et Berthommier, 1992). La représentation de ces discontinuités dans les colonnes d'orientation corticales est suspectée.

La mise en oeuvre de la coopération d'unités distribuées dans l'espace pour reconstruire les objets par la corrélation temporelle des assemblées neuronales est maintenant un problème classique qui a été abordé avec des réseaux d'oscillateurs couplés (Skarda et Freeman, 1987, Sporns et coll., 1989, Sompolinsky et coll., 1990). Les traits reliés sont codés par des cellules dont l'activité est corrélée (cross-corrélogramme avec un pic en 0), alors que les traits qui n'appartiennent pas au même objet sont décorrélés (cross-corrélogramme plat). Cette observation a été obtenue expérimentalement (Engel et coll., 1991). Mais décorrélation ne veut pas dire absence d'activité oscillante. Un modèle corrélationnel au sens strict, c'est-à-dire qui ne présuppose pas le type d'activité que les cellules présentent par ailleurs, suppose une capacité d'extraction des points corrélés dans une activité de fond qui peut rester oscillante. Or, l'extraction de l'information dans ce système reste combinatoire, puisqu'il faut tester toutes les cliques de points corrélés entre eux. De plus, on ajoute la complexité du traitement temporel. L'une des solutions avancées pour extraire la corrélation repose sur un a priori. On suppose que les points corrélés sont perçus par des détecteurs de coïncidences - des cellules grands-mères - qui ne sont activés que lorsque le pattern est codé dans le réseau primaire (Stryker, 1989). Le système oscillant a juste pour fonction de gérer les liens entre les traits d'un même objet. Une solution plus performante est obtenue, si les traits de l'objet sont reliés, tout en produisant une activité différenciable du fond, sans avoir à regrouper une seconde fois l'information extraite.

Nous savons que certaines cellules, comme les éléments Onset du noyau cochléaire, et certains canaux sensoriels du système nerveux, sont sensibles aux variations d'activité et à la périodicité. La différenciation résultante du liage serait décodable par ce type d'éléments, si elle est codée dans le domaine temporel : il suffit de coder les objets différenciés par une activité périodique et de laisser le reste à un niveau constant. De plus, les cellules Chopper du système auditif prises isolément *renforcent* cette différence entre composantes isolées et composantes appartenant à un objet, en renforçant la modulation d'amplitude, qui est une marque d'appartenance à un ensemble. Ces cellules répondent aux sons purs de haute fréquence par un niveau constant, alors qu'elles sont modulées, lorsqu'une composante de même fréquence fait partie d'un son complexe. La comodulation est déjà présente en sortie du banc de filtres cochléaire. Toutefois, on peut imaginer que des cellules de type Chopper sont connectées entre elles dans d'autres niveaux pour renforcer la comodulation de composantes déjà synchrones en modulation d'amplitude, mais déphasées. Les cellules Chopper sont candidates pour être effectrices de l'opération de liage des composantes.

La problématique du renforcement des zones homogènes convient pour tester le comportement des neurones probabilistes dans un milieu excitable. C'est une question plus simple que le problème général du liage des composantes, puisque les points de l'objet appartiennent à un même voisinage. Des liens fonctionnels entre traits éloignés dans l'espace nécessitent, soit une diffusion à longue portée de l'activité, soit des connexions à longue distance. Il nous semble plus logique que ces liens à longue portée soient des connexions feedforward sur des éléments à champs larges, sur lesquels convergent des informations issues de récepteurs locaux, ceci pour éviter la diffusion incontrôlée. Les relations à courte portée seraient, elles, sujettes à une coopération locale de laquelle peuvent résulter des activités différenciables *localisées* dans le réseau. A la différenciation classique activité/absence d'activité mesurée à partir de l'intensité moyenne, on ajoute ici une nouvelle différenciation activité constante/activité variable, mesurable uniquement dans le domaine temporel. Le réseau probabiliste de cellules à période réfractaire recode les distributions spatiales en distributions temporelles, en associant aux plages homogènes des activités oscillantes, et au fond hétérogène une activité constante. Cette activité constante est la représentation probabiliste, dans un système sans bruit, du bruit blanc Poissonien.



Ce réseau est construit suivant le même principe que le réseau excitable vu précédemment. Une seule équation relie les variables temporelles aux variables spatiales. Cette expression est simplement fondée sur le produit de deux quantités : la première n'est fonction que des variables spatiales à un moment donné, et la seconde ne tient compte que des variables temporelles à un endroit donné.

$$P(x,t) = \int_{\text{ESPACE}} G(x - \xi) P(\xi, t - \Delta t) d\xi \left(1 - \int_{\text{TEMPS}} P(x, \alpha) d\alpha \right)$$

A la formule donnée pour la construction du milieu excitable, il faut ajouter une non-linéarité de Heaviside $H(x)$, qui exprime les effets du seuillage vus au chapitre 4. Nous avons utilisé dans CHOPLIFE la formulation classique par une fonction sigmoïde. Le rôle de la fonction $H(x)$ est de borner le membre d'entraînement entre $[0,1]$ de façon à ce que $P(x,t)$ reste dans $[0,1]$:

$$P(x,t) = H(\lambda(x) + k) \int_{\text{ESPACE}} G(x - \xi) P(\xi, t - \Delta t) d\xi \left(1 - \int_{\text{TEMPS}} P(x, \alpha) d\alpha \right)$$

$$G(x) = \frac{1}{\|x\|}$$

$$H(x) = \frac{1}{1 + e^{-(x - S)}}$$

Cette fonction sigmoïde comporte une partie quasi-linéaire, dans laquelle se situe le domaine de fonctionnement du réseau ($x \approx S$). Les neurones reçoivent tous une entrée propre. On reprend l'entrée type choisie pour montrer les effets de renforcement de la corrélation feedforward. La distribution de ces entrées est ajustée de façon à avoir une entrée homogène de moyenne 10 et de dimension supérieure au voisinage des neurones, plongée dans un ensemble de points de moyenne 10, mais distribuée aléatoirement selon une loi uniforme entre 5 et 15. Toutes les lignes à retard associées aux neurones sont initialisées à 0 et l'image est présentée en $t=0$. Chaque neurone reçoit à cet instant une

Figure 5.3

Figure 5.3 : Détection d'une zone homogène par un réseau de cellules Chopper couplées. Le milieu excitable comporte [26,26] neurones animés "en temps réel" sur une station de travail DS 5000. Le problème est de différencier le rectangle homogène. L'activité des unités est bornée entre 0 et 1 par la fonction de Heaviside avec un seuil $S = 4$. Les connexions horizontales sont pondérées par la distance (distance entre 2 neurones voisins = 1) et le paramètre d'excitabilité $k = 1.5$. Le voisinage est limité à [5,5] en pratique. Tous les neurones reçoivent une entrée propre dont l'intensité est proportionnelle aux niveaux de gris (fig. 5.3a). Elle est égale à $\lambda = 0.2 * I$, avec I entre 5 et 15, 10 dans la zone homogène, soit une variation entre 1 et 3. La période réfractaire est de $nref=10$ pas. Les paramètres du réseau sont initialisés à 0, et la simulation débute en $t=0$ avec la présentation de l'image. Le niveau d'activité durant 4 cycles (4 figures par cycle : par exemple aux itérations 10,13,16,19 pour le premier cycle) est dessiné en 3 dimensions (fig. 5.3b). La période dominante des oscillations est supérieure à la durée de la période réfractaire. Les 4 cycles figurés sont en phase et l'activité est décrite pendant une durée de $nref = 10$ pas. Le dernier cycle (1510,1513,1516,1519) fait l'objet d'une présentation séparée (fig. 5.3c,5.3d,5.3e,5.3f). Les neurones en regard de la zone homogène sont synchrones avec une forte modulation, alors que les éléments du fond sont très faiblement modulés. La variation d'activité de l'un de ces neurones au cours de la simulation est visible fig. 5.3g, avec une décroissance de la modulation suivie d'une stabilisation en 1000 itérations. L'activité moyenne des neurones est déterminée par la période réfractaire : elle est proche de la saturation $1/(nref + 1) = 0.09$. La différenciation entre zone homogène et fond survient en 500 itérations, et il semble que le réseau se stabilise en 1000 itérations, mais la modulation de la zone homogène décroît encore dans certains cas.

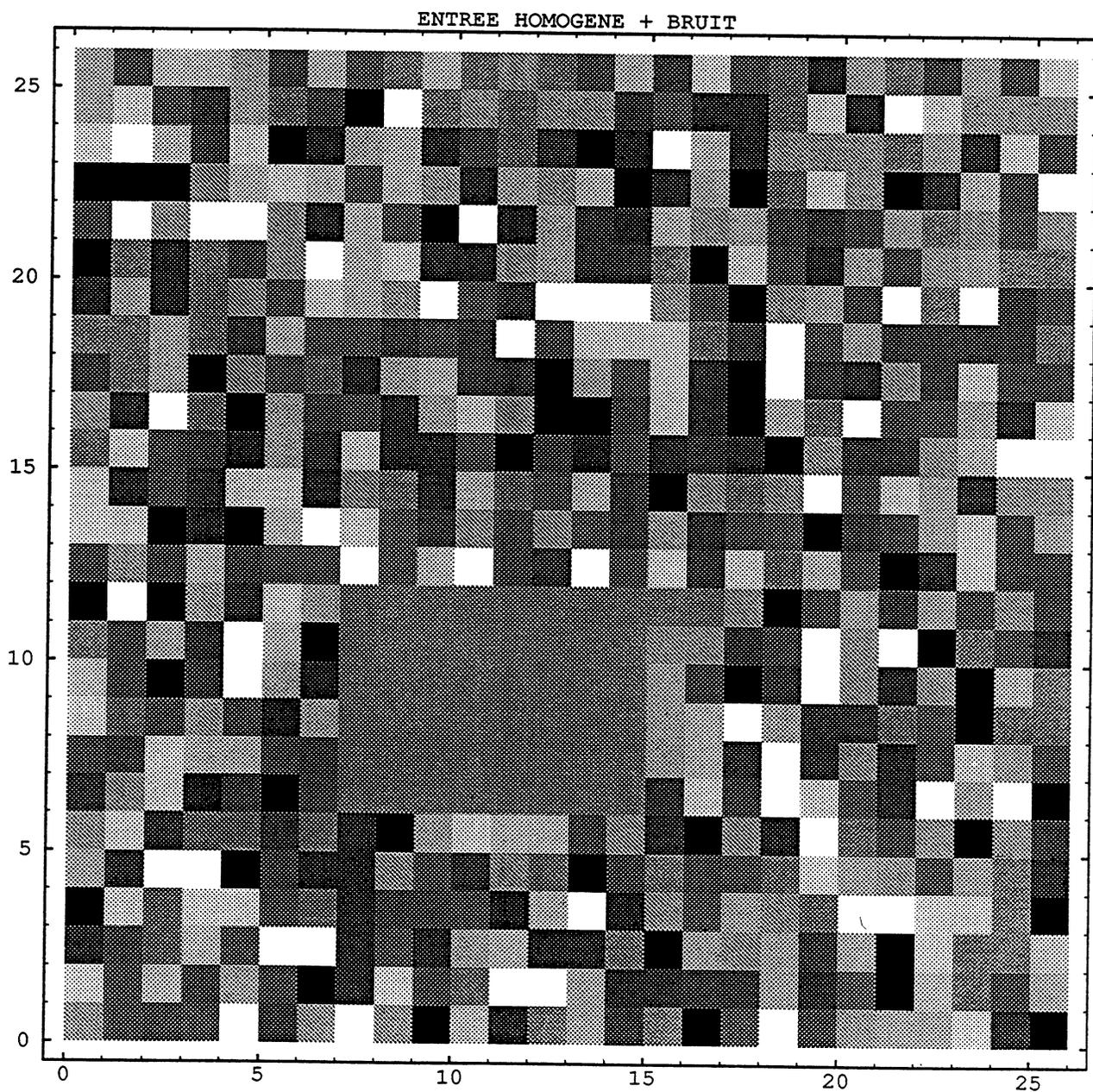


Figure 5.3a

Probabilité de décharge Détection de la zone homogène

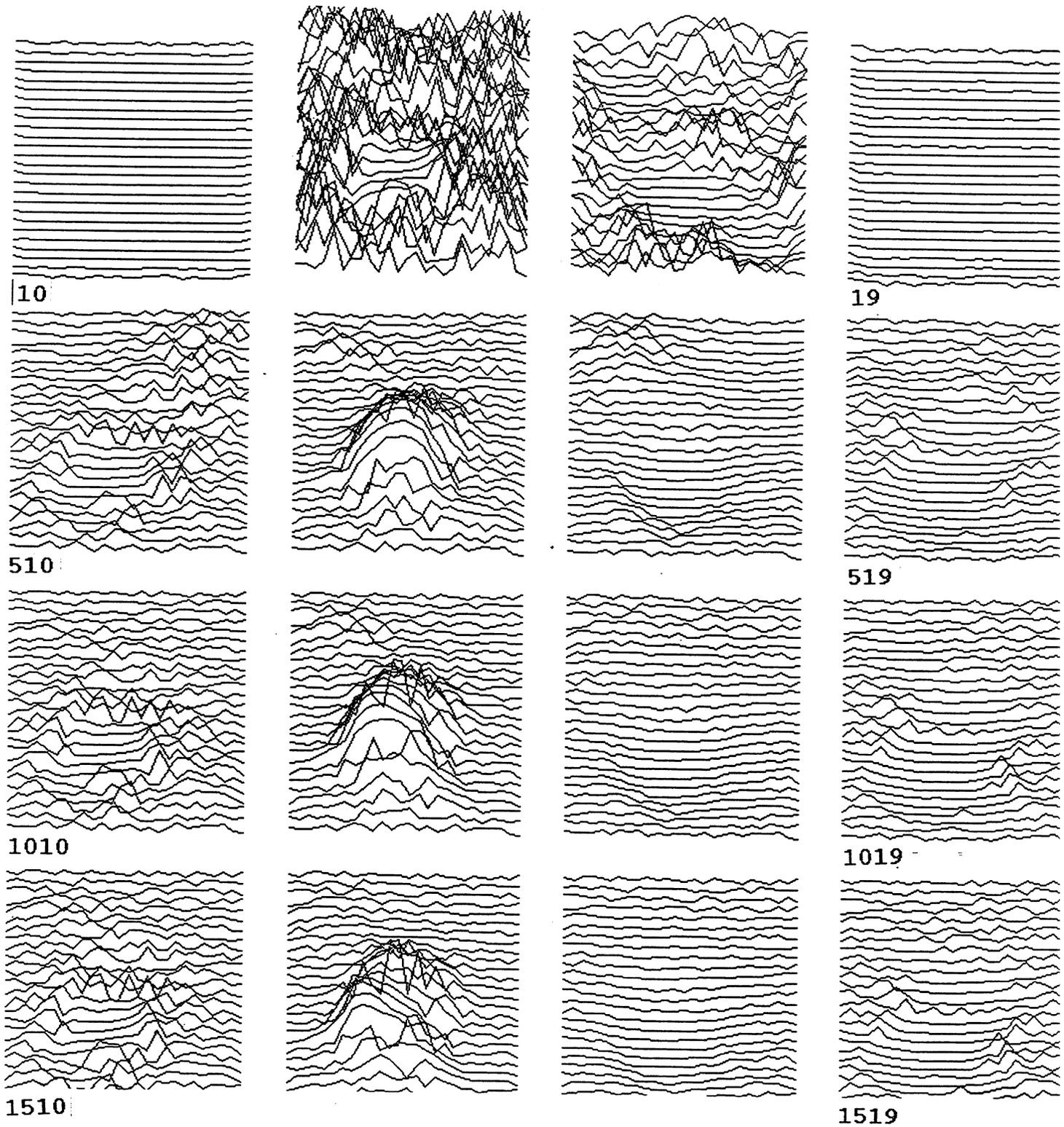


Figure 5.3b

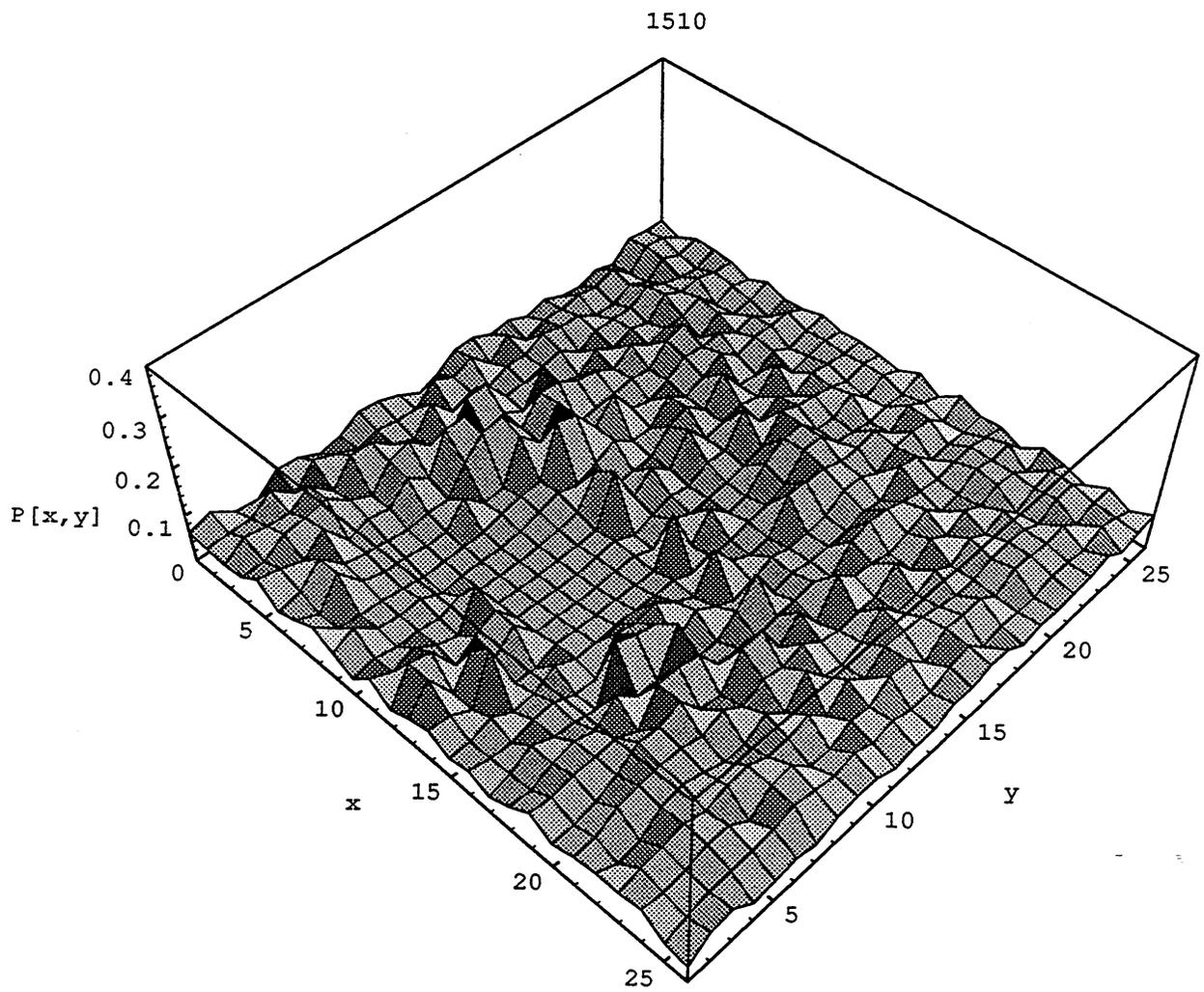


Figure 5.3c

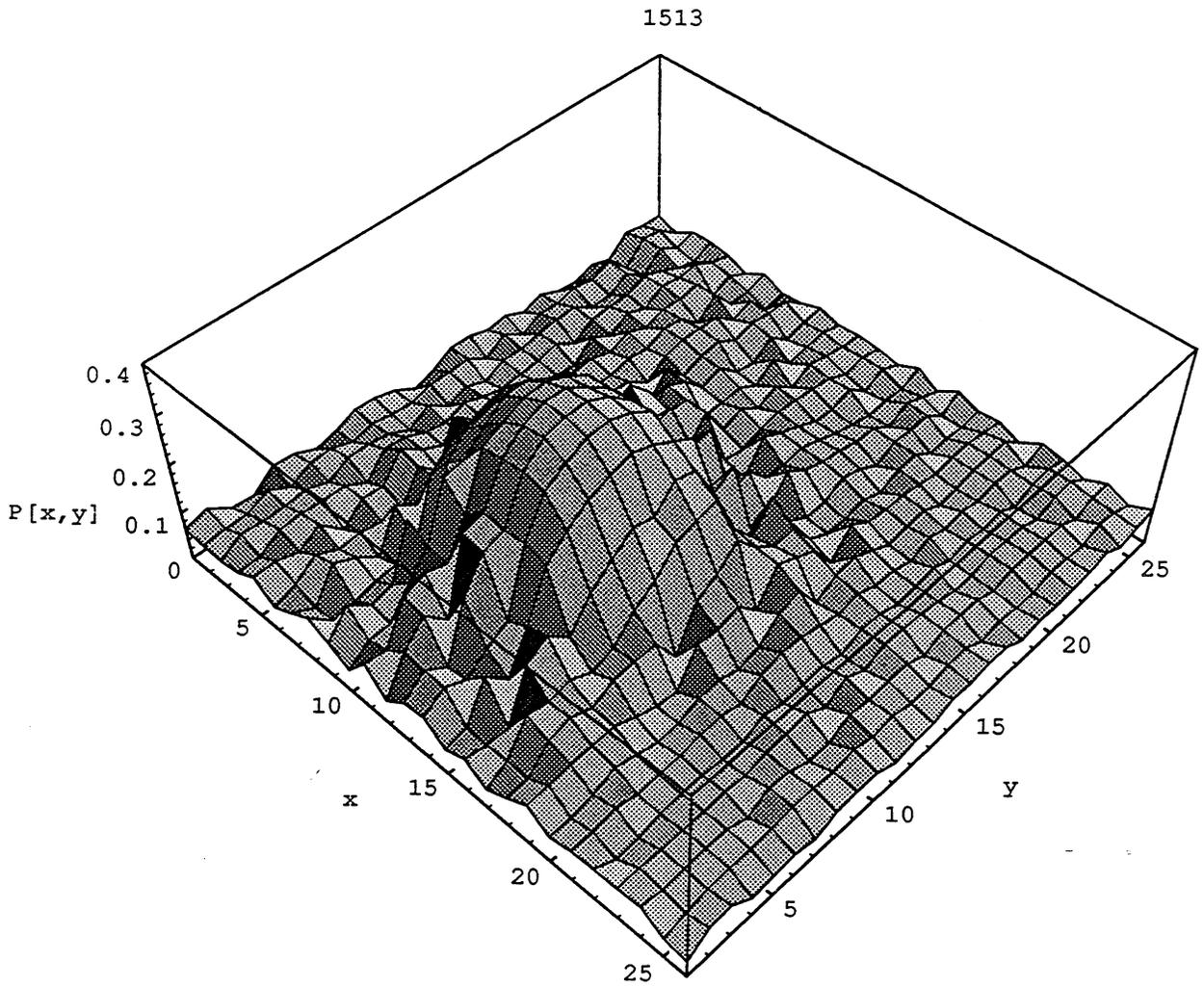


Figure 5.3d

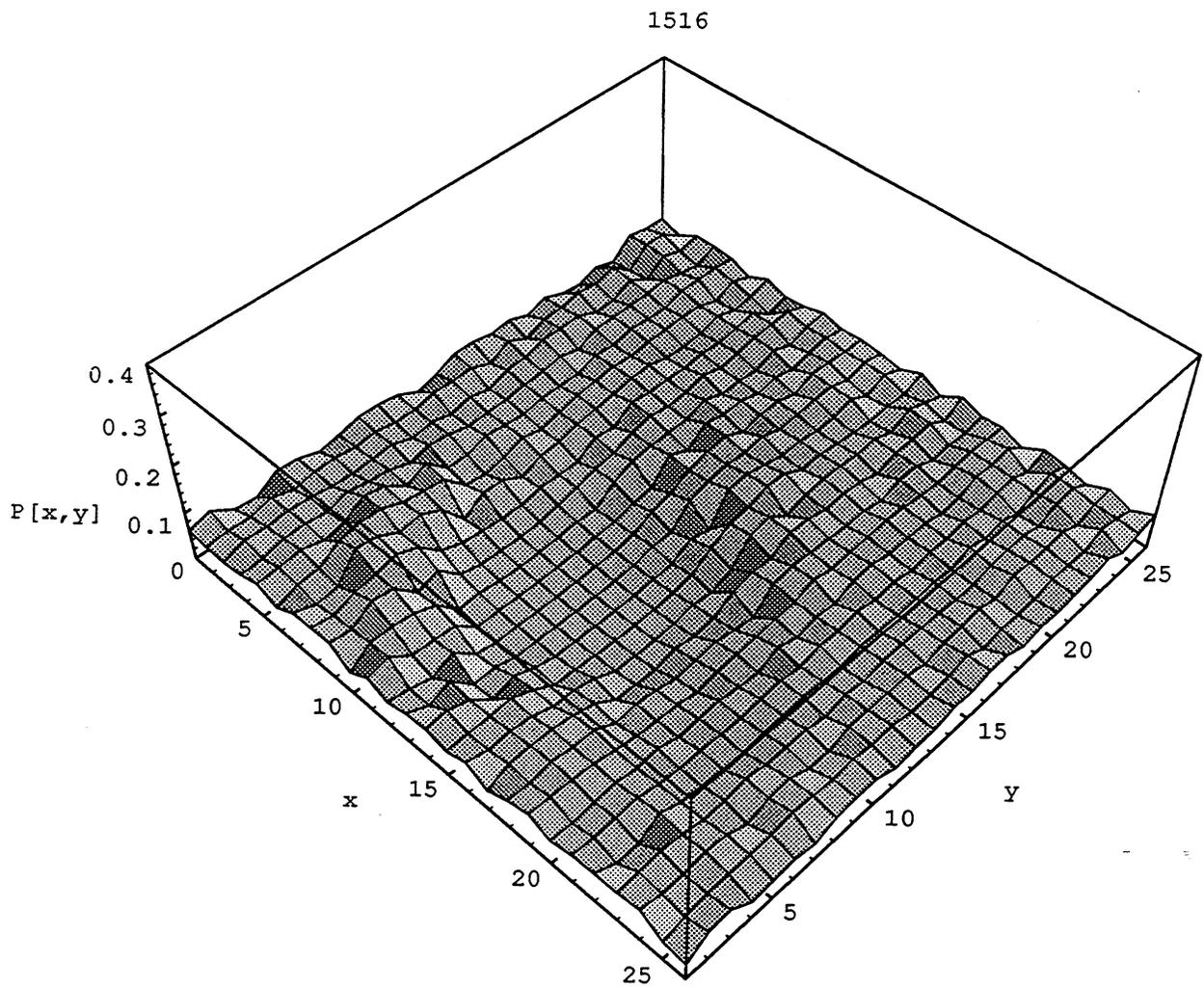


Figure 5.3e

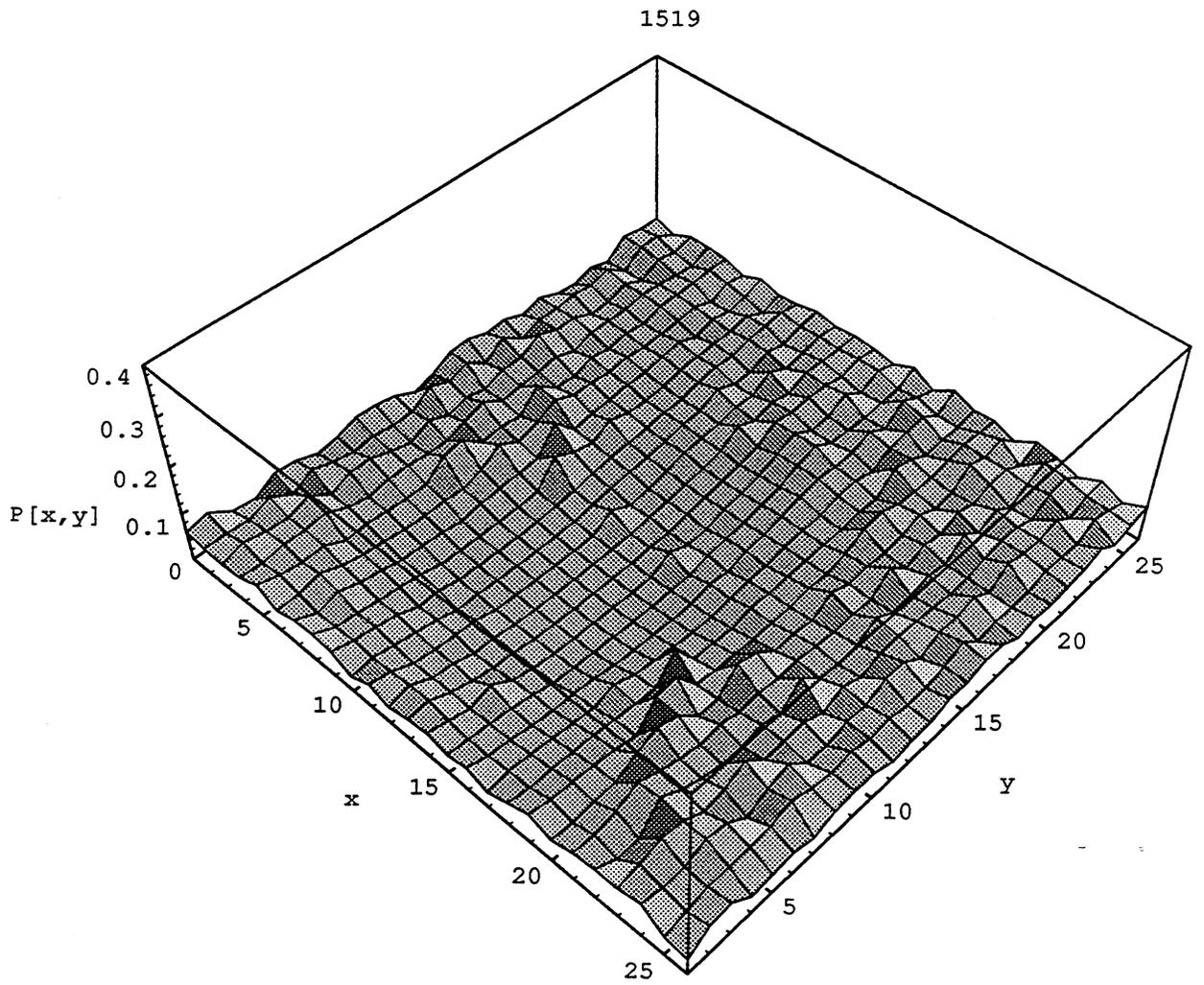


Figure 5.3f

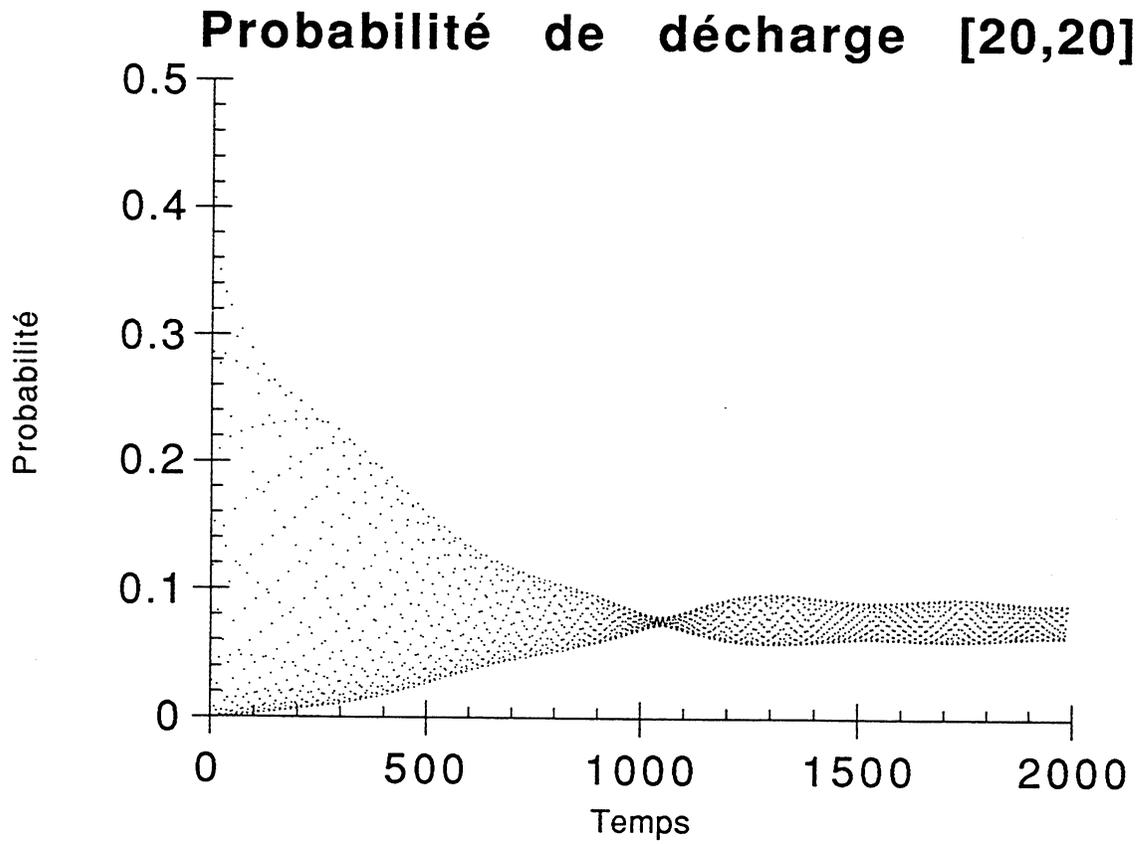


Figure 5.3g

fonction échelon. La dissociation des activités liées à la zone homogène et liées au fond apparaît nettement en 400 ou 500 itérations, mais on peut attendre plus pour avoir, d'une part une zone parfaitement synchrone et, d'autre part, un fond quasiment plat. Dans la simulation que nous présentons, la durée de la période réfractaire est $n_{ref}=10$. La synchronisation dominante du réseau est de périodicité supérieure. Nous montrons quatre images de l'activité des [26,26] neurones durant un cycle, alors que la différenciation est très marquée [Fig. 5.3]. L'activité moyenne de tous les neurones est pratiquement équivalente. Nous avons aussi étudié l'activité du réseau, en calculant le taux et la phase de synchronisation des cellules sur la période réfractaire. Ces indices sont encore plus spécifiques et montrent que l'activité liée à la zone homogène est séparable. Il n'est nul besoin de calculer des cross-corrélogrammes avec ces représentations qui permettent à l'oeil d'évaluer directement les mouvements d'ensemble. L'observateur est bien doté pour cela... Des diagrammes de flux locaux montrent, comme on s'y attend, la divergence de l'activité de la zone homogène vers l'extérieur durant la partie haute du cycle et inversement durant la partie basse.

La différenciation en deux types d'activité est provoquée par les paramètres de contrôle de la dynamique du réseau que sont les entrées. Lorsque celles-ci sont différentes, les oscillations propres à chaque neurone se décalent et la sommation de ces activités déphasées tend vers une activité constante. Ceci rejoint bien la fonction du modèle de corrélation feedforward (Berthommier, 1989). Par contre, les neurones qui reçoivent la même entrée propre restent en phase. La sommation de l'entrée propre et d'activités voisines en phase redonne une activité de même fréquence et de même phase, et la périodicité de l'activité ne s'amortit pas ou peu. Par contre, l'amortissement est irréversible. On attribue au groupe de neurones situé en regard de la zone homogène la propriété de sous-confiner lorsque la synchronisation est soutenue. Peut-on dire que les éléments probabilistes connectés ont franchi collectivement une bifurcation de Hopf ? Dans un système excitable classique, les cellules auraient chacune bifurqué ou non en fonction de la sommation de leurs entrées. Ici, l'équilibre est instable car le système est ouvert, et on tend vers une homogénéisation de l'activité du réseau. Si l'activité diffuse, on ne peut pas dire que l'ensemble de neurones synchrones a franchi une bifurcation de Hopf, puisque l'activité s'amortira vers un foyer. Seule la constante de temps de l'amortissement est significative. Néanmoins, la différenciation est effective, si on observe le système pendant un temps assez court et si on mesure les constantes de relaxation.

Comment ce système réparti peut-il être analysé ? Si on se situe dans la partie linéaire de la sigmoïde, on pose pour chaque neurone :

$$P(t) \approx A(t) \left(1 - \int_{t-ref}^t P(\alpha) d\alpha \right) = A(t) B(t)$$

Cette expression peut recevoir des solutions (1) lorsque la probabilité de décharge est constante (2) lorsqu'elle est périodique et que la période réfractaire est égale ou multiple de la période :

- 1) $P(t) \approx \text{cst}$, $A(t)$ et $B(t) \approx \text{cst}$
- 2) $P(t) \approx P(t - \text{ref})$, $A(t) \approx c P(t)$ et $B(t) \approx \text{cst}$

On retrouve les deux situations extrêmes, périodique ou non périodique. En fait, seul l'état constant est attracteur, alors que l'état périodique serait un cycle limite répulseur. Le système tend vers le foyer attracteur en oscillant.

Un second type de solution périodique semble possible, obtenu à partir de l'équation différentielle étudiée au chapitre 2. Le système peut alors se stabiliser sur une solution oscillante qui est un rapport de signaux modulés :

$$3) P(t) \approx \frac{\gamma (1 + \mu \cos(\omega t))}{1 + \text{ref } \gamma (1 + \mu \cos(\omega t))}$$

Rappelons que ce signal est aussi produit par le modèle analytique des cellules Chopper avec une entrée modulée simple. De plus, cette forme est stable par réentrance. Si x est une première sortie, ce signal est réinjecté pour donner y :

$$x = \frac{\lambda}{1 + \text{ref } \lambda}$$
$$y = \frac{k x}{1 + \text{ref } k x}$$
$$y = \frac{k \frac{\lambda}{1 + \text{ref } \lambda}}{1 + \text{ref } k \frac{\lambda}{1 + \text{ref } \lambda}} = \frac{k \lambda}{1 + (k + 1) \text{ref } \lambda}$$

Enfin, nous avons vu que les cellules Chopper transmettent un signal simplement modulé sans en modifier la fréquence. Si on admet que ce signal périodique est généré à partir des préoscillations, et que celles-ci ont une fréquence inférieure à $1/\text{ref}$, le système se stabiliserait sur une période plus grande que ref :

$$4) P(t) \approx \gamma (1 + \mu \cos(\omega t)), A(t) \approx c P(t) \text{ et } B(t) \approx \text{cst}$$

L'amplitude du signal et le taux de modulation varient. Dans ce cas, la différenciation entre zones homogène et bruitée repose sur le contrôle du taux de modulation alors que la probabilité moyenne de décharge, donnée par l'amplitude, est peu significative. Ce système et ses différentes solutions doivent faire l'objet d'une étude plus approfondie.

Ajoutons que le comportement des neurones thalamiques et corticaux n'est pas fondé sur une seule constante de réfractorité. Nous avons vu, au chapitre 1, qu'il est possible d'associer plusieurs durées de période réfractaire pour produire un phénomène de bursting. La durée d'un burst étant de 10 ou 20 ms, on retrouve l'ordre de grandeur des phénomènes oscillants observés dans le cortex.

Bibliographie

D.L. Alkon, Mémorisation et neurones, Pour la science, 143:38-46, 1989.

Y. Arrouas, P. Escudier, J.L. Schwartz & Z.L. Wu, Représentation auditive de signaux acoustiques, Société Française d'acoustique, Le Mans, 1991.

L. Astic, Neuro-olfactique : Aspect connectivité, 2ème colloque du pôle régional de sciences cognitives, Megève, 1992.

H.B. Barlow, Single units and sensation : a neuron doctrine for perceptual psychology ?, Perception, 1:371-394, 1972.

F. Berthommier, Neural mapping of sensory inputs in the auditory system, in *Cognitiva* 90, T.Kohonen & F. Fogelman-Soulie (Eds), Amsterdam North Holland, pp. 25-34, 1991.

Berthommier F., Schwartz J.L. & Escudier P., Auditory processing in a post-cochlear neural network : Vowel spectrum processing based on spike synchrony, *Proc.Eurospeech*, Paris, p. 247-250, 1989.

F. Berthommier & J.L. Schwartz, Auditory processing with spatio-temporal codes, *IEEE workshop on Application of signal processing to audio and acoustics*, Mohonk, 1991.

F. Berthommier, Modèles du système auditif : Extraction et regroupement de caractéristiques primaires, *Journées NSI 92*, D. Béroule Ed., Oléron, 1992.

F. Berthommier, O. François, D. Francillard, T. Coll, P. Cinquin, I. Marque & J. Demongeot, Asymptotic Behavior of neural networks and image processing, A. Babloyantz Ed., *Self organization, Emerging properties and Learning*. NATO Series, N-Y : Plenum Press, pp. 219-239, 1991.

F. Berthommier, GMAP : Une représentation auto-organisée à partir des corrélations temporelles, *Aspects théoriques des réseaux de neurones*, M. Chaleya-Maurel & coll. (Eds.), Paris, 1992.

N. Buonviso, Etude de l'organisation fonctionnelle des éfferences du glomérule olfactif chez le rat, *Thèse UCB*, Lyon I, 1991.

M.A. Chaput, F. Berthommier & N. Buonviso, Temporal patterns in spontaneous and odor-evoked mitral cell discharges recorded in anesthetized freely-breathing animals, *Eur. J. of Neurosc*, 1992.

M. Constantine-Paton, Altered activity patterns during development reduce neural tuning, *Science*, 221:1183-1185, 1983.

M. Cosnard & J. Demongeot, Attracteurs : Une approche déterministe, *CRAS*, 300:551-556, 1985.

G.H. Cottet, Modèles de réaction-diffusion pour des réseaux de neurones stochastiques et déterministes, *CRAS*, 312:217-221, 1991.

M. Cottrell & J.C. Fort, A stochastic model of retinotopy : A self organizing process, *Biol. Cybern.*, 53:405-411, 1986.

J. Demongeot, F. Estève & P. Pachot, Comportement asymptotique des systèmes: Applications en biologie, *Rev. Int. de Systémique*, 2, 4:417-442, 1988.

A. Destexhe & A. Babloyantz, Deterministic chaos in a model of the thalamo-cortical system, *Asymptotic Behavior of neural networks and image processing*, A. Babloyantz Ed., *Self organization, Emerging properties and Learning*. NATO Series, N-Y : Plenum Press, pp. 127-147, 1991.

F. Dornaika & F. Berthommier, Extraction de caractéristiques à partir de l'orientation du gradient, *Rapport du DEA Signal, Image & Parole*, Grenoble, 1992.

R. Eckhorn, H.J. Reitboeck, M. Arndt & P. Dicke, Feature linking via synchronization among distributed assemblies : Simulation of results from cat visual cortex, *Neural Comp.*, 2:293-307, 1990.

- J. M. Edeline & N.M. Weinberger, Subcortical adaptative filtering in the auditory system : associative receptive field plasticity in the dorsal medial geniculate body. *Beh. Neurosc.*, vol. 105, 1 p. 154-175, 1990.
- J.M. Edeline & N.M. Weinberger, Subcortical adaptative filtering in the auditory system : Associative receptive field plasticity in the ventral medial geniculate body, *Beh. Neurosc.*, 105, 5:618-639, 1991.
- J.J. Eggermont, Maturation aspects of periodicity coding in cat primary auditory cortex, *Hear. Res.*, 57:45-56, 1991.
- G. Ehret & M.M. Merzenich, Complex sound analysis (frequency resolution, filtering and spectral integration) by single units of the inferior colliculus of the cat, *Brain Res. Rev.*, 13:139-163, 1988.
- A.K. Engel, P. König & W. Singer, Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding, *PNAS*, 88:9136-9140, 1991.
- G.B. Ermentrout & W.C. Troy, Phase locking in a reaction-diffusion system with a linear frequency gradient, *SIAM, Appl. Math.*, 46, 3:359-367, 1986.
- O. François, J. Demongeot, T. Hervé, Convergence of a self-organizing neural network, *Neural Network*, 5:277-282, 1992.
- Y. Frégnac, D. Shulz, S. Thorpe & E. Bienenstock, A cellular analogue of visual cortical plasticity, *Nature*, 33:367-370, 1988.
- Y. Frégnac, Synaptic and network plasticity in te vertebrate visual cortex: compared in vivo and in vitro approaches, *Neural nets and rhythms*, S26, Arcachon, 1991.
- K. Fukushima, Neural networks for visual pattern recognition, *IEICE Trans.*, 74:179-190, 1991.
- G.L. Gerstein & A.M. Aertsen, Representation of cooperative firing activity among simultaneously recorded neurons, *J. of Neurophysiol.*, 54, 6:1513-1528, 1985.
- L. Héroult, Réseaux de neurones récursifs pour l'optimisation combinatoire, Thèse, Grenoble, 1991.
- T. Hervé, J.M. Dolmazon & J. Demongeot, Random Field and Neural Information, *PNAS*, 87:806-810, 1990.
- C. Jacob, Cycles limites stochastiques et confieurs, Etude mathématique et Interêt en biologie, Thèse de doctorat d'état USMG, Grenoble, 1987.
- D.G. Jones, R.C. van Sluyters & K.M. Murphy, A computational model for the overall pattern of ocular dominance, *J. of Neurosc.*, 11, 12:3794-3808, 1991.
- T. Kohonen, Self-organized formation of topologically correct feature maps, *Biol. Cybern.*, 43:59-69, 1982.
- P. König & T.B. Schillen, Stimulus-dependent assembly formation of oscillatory responses : I. Synchronization, *Neural Comp.*, 3:155-166, 1991.
- L. Kuhnert, K.I. Agladze & V.I. Krinsky, Image processing using light-sensitive chemical waves, *Nature*, 337:244-247, 1989.

- C. Kurrer, B. Nieswand & K. Schulten, A model for synchronous activity in the visual cortex, In *Self-organization, Emerging properties and Learning*, A. Babloyantz Ed., Plenum Press N.Y., p. 81-95, 1991.
- R. Linsker, From basic network principles to neural architecture, *PNAS*, 83:7508-7512, 83:8390-8394, 83:8779-8783, 1986.
- C. von der Malsburg, Self-organization of orientation sensitive cells in the striata cortex, *Kybernetik*, 14:85-100, 1973.
- C. von der Malsburg & D.J. Willshaw, How to label nerve cells so that they can interconnect in an ordered fashion, *PNAS*, 74:5176-5178, 1977.
- C. von der Malsburg & E. Bienenstock, Statistical coding and short term plasticity : A shemé for Knowledge representation in the brain, in "Disordered systems and biological organization", Bienenstock E. et al. Eds., Springer Berlin, 247-272, 1986.
- M. Markus & B. Hess, Isotropic cellular automaton for modelling excitable media, *Nature*, 347:56-58, 1990.
- M. Meister, R.O.L. Wong, D.A. Baylor & C. J. Shatz, Synchronous Bursts of action potentials in ganglion cells of the developing Mammalian retina, *Science*, 252:939-943, 1991.
- K.D. Miller & M.P. Stryker, The development of ocular dominance columns : Mechanisms and models, in *Connectionist modeling and Brain function*, S.J. Hanson & C.R. Olson (Eds), MIT press, pp. 255-350, 1990.
- M. Mougeot, Modèles connexionistes appliqués à la compression d'images et à l'autoorganisation du système visuel des mammifères, Thèse, 1991.
- K. Obermayer, G.G. Blasdel & K. Schulten, Statistical-mechanical analysis of self-organization and pattern formation during the development of visual maps, *Phys. Rev.*, 45, 10:7568-7589, 1992.
- T. Peugeot, Implémentation de réseaux neuronaux sur MASPARE, Rapport du DEA de sciences cognitives, Grenoble, 1992.
- C.B. Price, P. Wambacq & A. Oosterlinck, Image enhancement with reactio-diffusion paradigm, *IEE Proc.*, 137, 1,3:136-146, 1989.
- I. Rock & S. Palmer, L'héritage du gestaltisme, *Pour la science*, 160, 64-70, 1991.
- J.P. Rospars & J.C. Fort, Modélisation de la discrimination qualitative des odeurs par l'algorithme de séparation de sources de Jutten-Hérault, *Journée NSI 92*, Oléron, 1992.
- D.H. Sanes & M. Constantine-Paton, The sharpening of frequency tuning curves requires patterned activity during development of the mouse, *Mus musculus*, *J. of Neurosc.*, 5, 5:1152-1166, 1985.
- J.L. Schwartz, Représentation auditive de spectres vocaliques, Thèse de doctorat d'état, USM-INPG, Grenoble, 1987.
- T.J. Sejnowski, C. Koch & P.S. Churchland, Computational Neuroscience, *Science*, 241, 1299-1306, 1988.
-

J.A. Sepulchre & A. Babloyantz, Spatio-temporal and Network computation, A. Babloyantz Ed., Self organization, Emerging properties and Learning. NATO Series, N-Y : Plenum Press, p. 1-20, 1991.

G. Sicard & A. Holley, Receptor cell responses to odorants : similarities and differences among odorants, *Brain Res.*, 292:283-296, 1984.

C.A. Skarda & W. Freeman, How brains make chaos in order to make sense of the world, *Beh. and Brain Sciences*, 10:161-195, 1987.

H. Sompolinsky, D. Golomb & D. Kleinfeld, Global processing of visual stimuli in a neural network of coupled oscillators, *PNAS*, 87:7200-7204, 1990.

O. Sporns, G. Tononi & G.M. Edelman, Modeling perceptual grouping and figure-ground segregation by means of active reentrant connections, *PNAS*, 88:129-133, 1991.

G.S. Stent, A physiological mechanism for Hebb's postulate of learning, *PNAS*, 70, 4:997-1001, 1973.

M.P. Stryker, Is grandmother an oscillation ?, *Nature*, 338:297-298, 1989.

S.J. Thorpe, Spike arrival time : a highly efficient coding scheme for neural networks. In : *parallel Processing in Neural systems and Computer*, R. Eckmiller & G. Hauske (Eds), 91-94, Elsevier, North-Holland, 1990.

A.A. Tsonis, J.B. Elsner & P.A. Tsonis, On the dynamic of a forced reaction-diffusion model for biological pattern formation, *PNAS*, 86:4938-4942, 1989.

H.R. Wilson, Development of spatiotemporal mechanisms in infant vision, *Vision Res.*, 28,5:611-628, 1988.

D.J. Willshaw & C. von der Malsburg, How patterned neural connections can be set up by self organization ? *Proc. R. Soc. London (Biol.)*, 194:431-445, 1976.

CONCLUSION

"La fixation non démonstrative de la croyance scientifique est isotrope et quinienne... Plus des capacités cognitives sont 'supérieures' et 'intelligentes', plus elles posséderont des propriétés globales comme l'isotropie... Si la confirmation scientifique est quinienne, c'est parce que le degré de confirmation attribué à une hypothèse quelconque est sensible aux propriétés de l'ensemble du système de croyance. C'est comme si la forme de la science dans sa totalité influait sur le statut épistémique de chaque hypothèse"

La Modularité de L'Esprit, Fodor

1 - Des réseaux de neurones à architecture modulaire

L'interprétation des signaux sensoriels est élaborée en plusieurs étapes. Un réseau doit pouvoir (1) traiter le signal et en extraire les traits pertinents dans des conditions de déformation, de bruit et de superposition (2) s'adapter à des stimuli nouveaux (3) tenir compte du contexte (4) donner une représentation qui permet le contrôle moteur et les prises de décision. On retrouve donc ici les vieilles problématiques de l'intelligence artificielle et de la cybernétique qui l'a précédée : (1) les connaissances et les contrôles sont-ils distribués ou centralisés ? (2) comment tenir compte d'une information et de son contexte ? (3) les flux d'informations sont-ils à la fois bottom up et top down ? (4) quels sont les traitements parallélisables ? (5) comment le signal est-il traité pour être compatible avec le cadre computationnel ? (6) comment les symboles sont-ils représentés ? Ces questions traditionnelles entrent en résonance avec les observations les plus récentes des neurophysiologistes, et des pans entiers de disciplines autrefois séparées pourront être réunis pour comprendre les fondements de la cognition. Il est évident que ces fonctions doivent être distribuées dans une architecture comportant des modules spécialisés et ces traitements spécialisés sont connectés entre eux par des liens mono- ou bidirectionnels, effecteurs ou modulateurs. La clarification de ces mécanismes résultera de collaborations étroites entre des physiologistes et des spécialistes du traitement de l'information, et du centrage de ces travaux sur des problématiques communes. Ces progrès passent à notre sens par un principe de simplicité selon lequel les modèles les plus utiles, parce qu'à la fois démontrables/falsifiables/communicables/améliorables, sont ceux qui comportent le moins de cas particuliers, d'équations et de paramètres.

On peut s'interroger sur le modèle minimal d'une fonction perceptive. Douglas Hofstadter pense qu'un système intelligent devrait comporter une dizaine de couches. Le nombre d'étapes traversées pour reconnaître un visage ou effectuer une action motrice est de cet ordre. Le délai de cette transmission est de l'ordre de 100 ms. La faible durée de cette opération vient en contradiction avec la complexité des tâches réalisées. On peut penser que plusieurs conditions doivent être réunies dans ces cas de reconnaissance ou d'action rapide : (1) absence d'ambiguïtés (2) prédominance du message par rapport au contexte (3) codage explicite d'informations (4) préparation attentionnelle et activation préalable de schémas mémorisés. Les expériences qui mettent en avant la durée des traitements ne sont pas significatives des interactions à long terme, et il est probable qu'une bonne partie de la complexité du problème de reconnaissance posé est réduite d'emblée dans ce cas. Le codage des informations nerveuses reflète cette dichotomie du fonctionnement cognitif en actions rapides préparées et actions lentes et réfléchies. Le rapport entre mémoire, reconnaissance et action repose sur cette distinction.

Si le codage par énergie moyenne a longtemps été pris en compte pour quantifier les réponses neuronales, c'est qu'il a été considéré comme le seul à être vraiment invariant, à cause des fluctuations importantes des enregistrements nerveux mono-unitaires. Il se

trouve que les réponses initiales sont précises temporellement et que le lien entre la stimulation et la réponse d'un neurone peut être établi avec précision en utilisant juste cette information (Krüger et Becker, 1991). Les travaux sur l'adaptation nerveuse dans le système auditif vont également dans ce sens. Les taux de décharge à l'attaque dans le nerf auditif sont à la fois plus élevés et plus linéaires en fonction de l'intensité (Westerman et Smith, 1984). En ce qui concerne la détection des événements, nous avons relié les réponses physiologiques observées dans les bas niveaux et les modalités d'intégration neuronales (Wu 1990, Berthommier 1990), retrouvé les relations fonctionnelles entre les stimuli et les réponses (Morris, 1992) et proposé un rôle fonctionnel dans l'inversion et le contrôle des séquences motrices phonatoires (Schwartz et coll., 1991).

Mais, si l'opération d'extraction des événements est précise, c'est qu'elle repose (1) soit sur un codage plus précis au moment de la transduction (2) soit sur une intégration en largeur de réponses distribuées dans un nombre de fibres assez grand (3) soit sur une intégration temporelle à court terme. Autrement dit, pour être précis il faut intégrer, soit spatialement, soit temporellement. La relation d'incertitude temps-fréquence est incontournable. Les durées et les largeurs d'intégration sont sans doute des paramètres modulables. Différents canaux et types cellulaires ont une spécificité de réponse caractérisée par ces deux modes d'intégration. Les cellules Onset intègrent en largeur alors que les cellules Chopper intègrent temporellement. Le codage par pulses réalise la représentation binaire d'un signal analogique dans une représentation spatialisée, mais nous ne savons pas quel est le degré de compression réalisé. Celle-ci résulte d'une étape d'extraction qui est susceptible d'entraîner une expansion du nombre de représentations et de traitements parallèles. Les paramètres qui gèrent la détection des événements pourraient faire l'objet d'un contrôle descendant par modification des constantes d'intégration temporelle et spatiale ou de la valeur des seuils. Si le rétrocontrôle attentionnel spécifie la population cellulaire qui doit recevoir un message, les seuils de ces cellules sont susceptibles d'être abaissés. La réponse serait à la fois plus rapide et plus intense. Ce type de relation modulatrice existe peut-être entre les aires prémotrices qui contrôlent la production de la parole et les aires d'analyse phonétique. La théorie motrice de la perception ne serait-elle pas plutôt une théorie modulatrice ?

Une question importante concerne l'existence d'un niveau d'analyse objective des signaux dans les systèmes perceptifs. Existe-t-il un niveau où toute l'information du signal est présente sous une forme propice aux traitements ultérieurs ? Nous pensons que cette représentation intermédiaire idéale, qui suit une étape de décomposition et qui précède des opérations de regroupement associatif est *virtuelle* et qu'on ne peut pas la localiser précisément dans une structure nerveuse anatomique. Si toute l'information que nous utilisons pour une identification ne vient pas à un moment donné du signal, mais résulte aussi d'un a priori qui est le fruit d'un apprentissage, nous voyons aussi que l'information du signal n'est pas transformée d'emblée. L'observation et la modélisation des flux du nerf auditif nous indiquent que l'étape initiale n'est pas à proprement parler un filtrage qui entraîne la perte d'une partie du signal, mais plutôt une décomposition spatio-temporelle. D'ailleurs, on pourrait encore restaurer ce signal à la sortie d'un processus comportant des non-linéarités : (1) la rectification par reconstruction de la partie négative du signal (2) la compression de dynamique avec plusieurs populations de fibres (3) l'effet de la période réfractaire et de l'adaptation par une méthode similaire à celle vue au chapitre 1. Le système auditif n'opère pas forcément dans ce sens. Toutefois, le signal analogique semble bien représenté en périphérie.

C'est ensuite que les traits importants sont isolés et regroupés. A priori, ces opérations peuvent être réversibles ou irréversibles. Toutefois, les intégrations, spatiales ou temporelles, sont toujours irréversibles. Des structures parallèles préservent des composantes particulières au détriment d'autres traits. Les systèmes sensoriels possèdent en général plusieurs voies anatomiques parallèles. Certaines sont chargées d'extraire des composantes, alors que d'autres les regroupent avec une rémanence à plus ou moins long

terme. Des liens horizontaux et verticaux existent entre ces structures, qui associent toutes ces intégrations partielles en un même processus d'identification. La dynamique temporelle de ces systèmes doit permettre de filtrer les signaux, de les intégrer, de regrouper des composantes distribuées sur une ou plusieurs aires et de faire rétroagir ces flux. Peu de réalisations techniques prennent en compte tous ces processus en même temps parce qu'on aboutirait rapidement à un système dont le fonctionnement est incertain. La réussite la plus significative dans ce domaine est peut-être le néocognitron, qui est appliqué à la reconnaissance de caractères manuscrits (Fukushima, 1991). Celui-ci est composé de plusieurs couches de neurones comportant des champs récepteurs de tailles variables. Un processus de regroupement adaptatif permet d'acquérir une invariance en translation et une relative insensibilité aux déformations. Le processus de décision conclut au choix d'un pattern dans une base de données. Un flux d'informations descendant module le flux ascendant, en favorisant les traits du pattern reconnu et en inhibant le reste. Des caractères superposés sont reconnaissables séquentiellement.

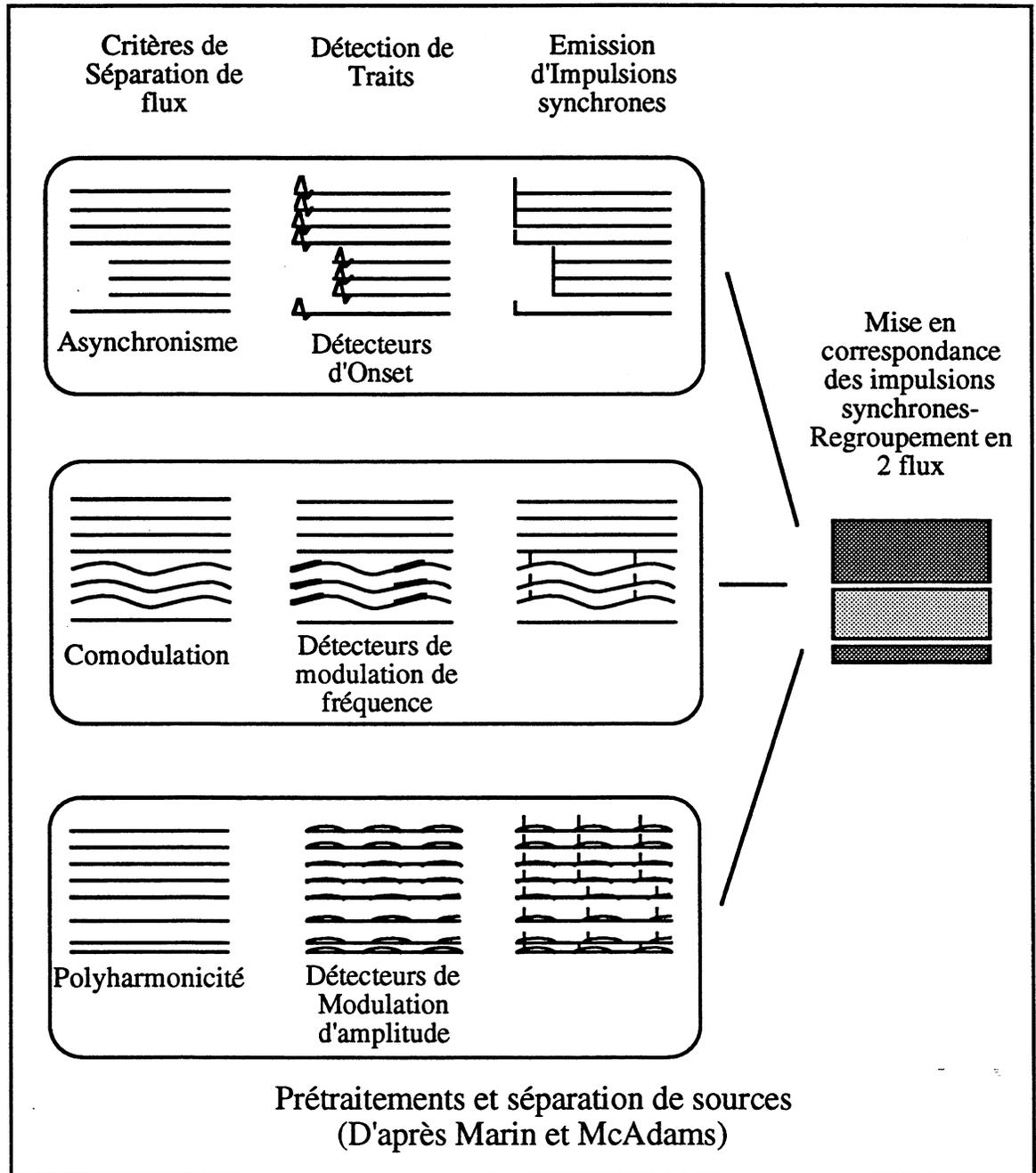
Il n'y a pas, dans ce système, d'interactions entre des modules spécialisés comme les aires cérébrales pour la couleur, le mouvement etc... Les interactions entre plusieurs aires, qui font l'objet d'expériences récentes (Bullier, 1991) ne sont pas encore vraiment implémentées, sauf peut-être dans des réalisations de vision artificielle, où des capteurs de mouvement sont associés à des dispositifs de reconnaissance des formes. Les aspects temporels des signaux sont encore mal intégrés dans ce type de système. De même, le traitement de la parole fera appel à la coopération de plusieurs modules spécialisés pour l'extraction (1) des séquences d'événements (2) de la dynamique des variations spectrales (3) des composantes spectrales propres à chaque flux. Ces modules pourront interagir entre eux, et avec une base de patterns spectraux ou de séquences mémorisées, et avec une base de patterns moteurs prototypiques. La notion de base de données est prise au sens large, et elle est instanciable avec des règles de regroupement de composantes perceptives ou motrices, programmées ou câblées.

Nous aboutissons au chapitre 3 à l'élaboration d'un système de séparation de spectres vocaliques en fonction de la fréquence fondamentale fondé sur la transformation de Fourier d'un signal en sortie d'un banc de filtres, qui identifie l'un des deux signaux dans un pourcentage élevé de cas. Nous sommes donc en mesure de traiter des signaux dans le domaine temporel comme le néocognitron le fait dans le domaine spatial, en comparant des informations mémorisées avec des signaux d'entrée. Par ailleurs, il existe une relation entre les variations spectrales et le rythme prosodique. Ce rythme est analysable en suivant la fréquence fondamentale des sources identifiées et les variations spectrales liées à la coarticulation avec des détecteurs de mouvements dans le domaine fréquentiel. Ces deux suivis peuvent être couplés puisqu'ils sont synchrones. L'amorçage de ces procédures dépendrait de la détection des événements (Schwartz et coll., 1991). Cette détection marque le moment de survenue des variations d'intensité dans de larges portions du spectre, et donne une référence temporelle. Le liage entre des points de certitude dans le domaine spectral et dans le domaine temporel sera ainsi rendu possible dans un système de traitement de la parole.

2 - Du signal périphérique à l'identification

L'étude du système auditif est particulièrement appropriée pour comprendre comment les neurones traitent des signaux transitoires et quelles sont les parts respectives des codes spatiaux et temporels dans le système nerveux. Les réponses neuronales de bas niveau semblent orientées vers la représentation de traits dont l'importance a été démontrée en psychophysique de la perception des sons complexes (Bregman, 1990, Marin et McAdams, 1991). Les mécanismes qui permettent de traiter le signal périphérique pour effectuer l'identification seraient : (1) la détection de traits par des unités à champs récepteurs (2) la cartographie de ces traits (3) le liage des réponses neuronales (4) la convergence/divergence entre plusieurs niveaux (5) la modification des propriétés des

champs récepteurs par des interactions horizontales ou verticales. Les fonctions perceptives sont classées en trois catégories : détectrices (1,2), coopératives (3,4) et actives (5). Nous passons en revue ces possibilités.



Ces critères de séparation et de regroupement en flux sonores sont recherchés à partir du signal du nerf auditif, étudié au chapitre 1. Nous avons montrés les mécanismes qui permettent la sensibilité des neurones du noyau cochléaire à la modulation d'amplitude et au début des stimulations. Ceux-ci sont aussi sensibles à la modulation de fréquence, mais cette caractéristique plus globale semble être représentée d'une manière extensive dans le cortex auditif seulement (Shamma et coll., 1991). Des neurones du tronc cérébral ont parfois des réponses spécifiques aux sweeps fréquentiels (Erulkar et coll., 1968, Vartanian, 1974, Rees et Möller, 1983). Il existe donc probablement un canal sensible aux modulations de fréquences (Kay et Matthews, 1972), qui serait l'équivalent du canal de vitesse dans le système visuel. Selon l'approche bottom-up que nous avons

développée, ces informations présentes dans le signal sont extraites et représentées dans le système auditif intermédiaire (Djeziri et Berthommier, 1991).

Les câblages neuronaux élémentaires que nous avons étudiés réalisent cette extraction localement sans récurrence. Les différents capteurs émettent des impulsions synchrones qui sont regroupées afin d'identifier les spectres propres de chaque source.

Des traits et des associations de traits sont peut-être cartographiés de façon assez exhaustive (Knudsen et coll., 1987). On imagine facilement l'existence de lignes à retards pour évaluer le VOT, ou de neurones spécifiques pour une bande de modulation de fréquence. Nous avons vu que cette spécificité existe pour la modulation d'amplitude. Cette hypothèse "cartographique" a été corroborée par l'étude d'organismes assez spécialisés pour l'audition nocturne comme la chouette (Konishi et coll., 1984) et la chauve-souris (Suga, 1985), mais ce type d'organisation n'est pas aussi caricatural chez les mammifères supérieurs. Les cartographies sont ici moins exhaustives et sont surtout orientées par l'apprentissage. Si des champs récepteurs neuronaux spécialisés sont décrits, il est improbable que toutes les possibilités soient représentées a priori et, si les cartographies corticales existent, elles sont sans doute aussi plastiques et dynamiques. Il y aurait une relation fonctionnelle entre mémoire à long terme et précâblage d'une part, comme entre traitement du signal et champs récepteurs dynamiques d'autre part.

Les cartographies précâblées, comme celles des délais interauraux, ou organisées, sont programmables génétiquement et la mémoire à long terme est engrammable dans des architectures, des lignes à retard, des poids de connexions, des constantes de temps, etc..., mais d'une façon apparemment moins organisée pour l'observateur. La mémoire à court terme est au moins partiellement donnée par la plasticité de cartes de champs récepteurs extracteurs de traits. De plus, la forme des champs récepteurs et leur spécificité pour un domaine particulier de l'espace de représentation est modulable par des mécanismes attentionnels et des flux descendants (Villa, 1988, Villa et coll., 1991). Ces différents niveaux d'adaptation sont rendus nécessaires par le nombre très élevé de champs récepteurs spécifiques dont il faudrait disposer a priori pour décrire des signaux complexes. Ceci est surtout vrai en vision, ou, pour chaque région de l'espace, une batterie de filtres détecteurs de lignes, de courbes, d'angles à différents niveaux de résolution, etc..., est généralement appliquée pour segmenter l'image. La solution des filtres dynamiques et déformables à partir d'un petit nombre de paramètres de contrôle semble appropriée (Perona, 1991).

De la notion de détecteur de traits découle celle de cartographie de traits et les contraintes combinatoires donnent lieu à une nécessaire adaptabilité. Celle-ci peut être le résultat de la coopération d'un nombre limité d'éléments pour établir une fonction donnée. La coopération entre détecteurs de traits pour l'analyse d'un signal est sans doute une fonction importante des systèmes perceptifs intermédiaires. Si l'opération primaire de détection est entachée d'un compromis entre sensibilité et spécificité, le regroupement de ces traits est de nature combinatoire. La coopérativité des détecteurs par modification de leurs propriétés de filtrage est aussi de nature combinatoire. C'est là que les travaux sur les mécanismes de synchronisation et la dynamique des réseaux physiologiques sont utiles pour comprendre comment rompre la combinatoire d'une recherche séquentielle de la solution optimale. Si la convergence est peut être parallèle dans un module donné, des interactions séquentielles sont aussi possibles, par propagation et par feedback d'origine haute. Si les détecteurs fournissent une information interprétable sans ambiguïté, la coopérativité n'est pas indispensable : la sortie des détecteurs de modulation produit une émission d'impulsions synchrones déjà logiquement reliées entre elles. L'intégration de ces événements par des détecteurs de coïncidences suffit alors pour regrouper et identifier les informations synchrones.

La constitution des liens est entravée s'il existe des déphasages ou lorsqu'un canal code pour plusieurs modulations. Les schémas classiques font appel au rattrapage des déphasages par des lignes à retard câblées a priori ou adaptées par apprentissage. Une solution dynamique fondée sur une interaction horizontale qui renforce la corrélation entre unités présynchronisées par le signal a été proposée pour résoudre l'effet cocktail-party (von der Malsburg et Schneider, 1986). On sait que l'oreille n'est pas sensible à la phase des composantes harmoniques et que des sons complexes sont perçus en bloc grâce aux comodulations. La comodulation par la fréquence fondamentale est perçue malgré les déphasages des composantes harmoniques. Un simple regroupement par détection de coïncidences serait très sensible aux déphasages. Ceci laisse place à la solution dynamique par liage des éléments synchronisés sur une même fréquence, en espérant qu'elle soit robuste aux déphasages.

La largeur de bande et la position des filtres est dynamiquement ajustable (Hirahara, 1991). En partant d'une couverture complète du domaine par des filtres peu spécifiques "au repos" (état "ouvert"), on ajuste itérativement leur position et la largeur de bande en fonction du signal et du contexte (état "fermé"). En audition, le codage périphérique est modifiable en modulant la largeur de bande des filtres cochléaires. Une faible sélectivité favorise le codage temporel et le mélange des harmoniques, alors qu'une grande sélectivité privilégie le codage positionnel. L'identification de la hauteur tonale est meilleure à partir de la première option et celle du spectre à partir de la seconde. L'amélioration d'un système de séparation de source par identification des hauteurs fondamentales en système d'écoute "active" semble réaliste : il suffit de commencer en position ouverte afin de déceler le nombre de sources et choisir l'une d'entre elles, puis de passer en position fermée pour extraire le spectre avec une plus grande précision. Les systèmes de vision active font appel à la motricité pour modifier la position du regard et des champs récepteurs rétiniens. Suivant ce concept d'audition active, la fonction des effecteurs périphériques est modulée à partir des représentations centrales pour assurer une meilleure "préhension" des percepts.

Quel est l'apport d'une étude des réponses spécialisées du noyau cochléaire dans l'élaboration de ces différentes options ?

L'étude de la modalité d'intégration de type Onset au chapitre 3 nous permet de dire : (1) qu'elle est très sensible aux déphasages (2) qu'elle est sensible aux variations et supprime les taux de décharge constants (3) que les variations du potentiel de membrane des neurones peuvent porter les informations de plusieurs flux sonores simultanés. Techniquement, la première propriété est gênante pour le regroupement des signaux à la sortie d'un banc de filtres résonants, car ceux-ci déphasent les composantes harmoniques. Par contre, les événements recrutent le banc de filtres par une propagation le long de la membrane basilaire, assortie d'un déphasage plus faible localement. Cette modalité d'intégration est détectrice de coïncidences. Ceci est valable pour détecter les événements dans un large domaine fréquentiel. Cette largeur d'intégration est réduite à un canal du banc de filtres, si on veut renforcer la modulation d'amplitude. La troisième propriété a été exploitée par la transformation de Fourier et permet de reconstruire les spectres à partir de l'information contenue dans des signaux mixés. Cette méthode évite peut-être, sur le plan technique, le recours à un système dynamique plus complexe pour lier les composantes harmoniques entre elles. On élimine le déphasage des composantes, comme avec l'autocorrélogramme. Ajoutons à cela que le calcul des intervalles interspikes du premier ordre n'est pas une bonne méthode pour déterminer la fréquence fondamentale à partir de signaux Poissonniens ponctuels, et que seule une modulation de forte amplitude est visible sur cet histogramme. L'HIS est un sous-ensemble de l'autocorrélogramme qui contient, lui, les intervalles d'ordre n et l'information de modulation.

Les cellules de type Chopper vues au chapitre 2 (1) codent pour l'intensité du stimulus (2) codent la modulation d'amplitude (3) présentent des oscillations à l'installation de la

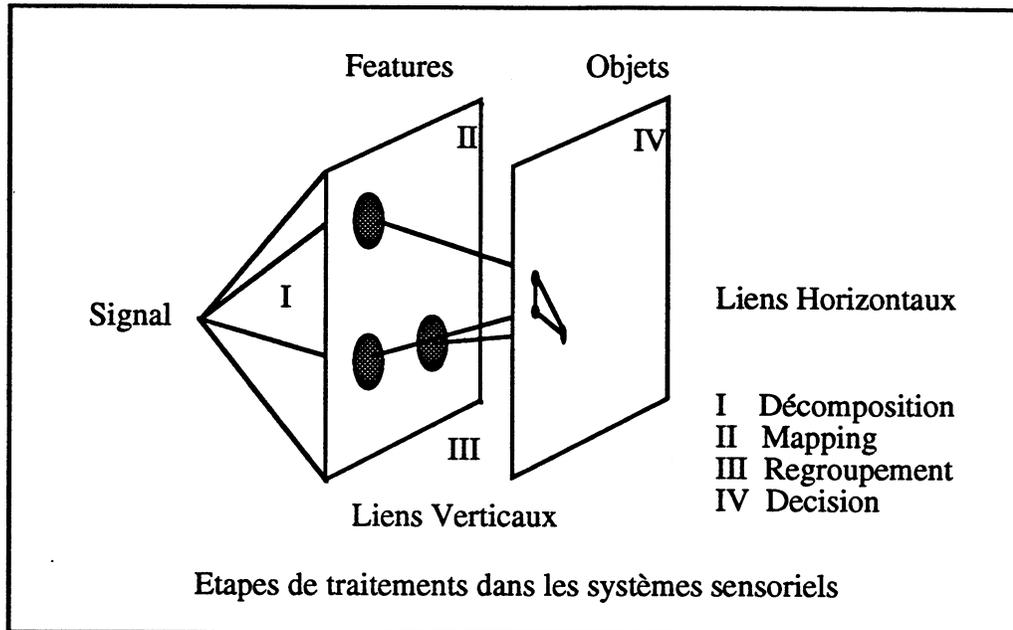
stimulation (4) peuvent coopérer entre elles pour entretenir des oscillations autonomes ou entraînées. Cette modalité d'intégration est une bonne candidate pour l'opération de liage entre composantes harmoniques. Elle tient compte à la fois de la simultanéité de début et de la modulation d'amplitude puisque les réponses sont en phase au début de la stimulation. Elle peut probablement lier des composantes déphasées, mais de même fréquence. En premier lieu, cette population renforce la modulation d'amplitude. Nous avons développé un premier modèle feedforward recevant la sortie du banc de filtres cochléaire qui met en correspondance les formants d'une voyelle stationnaire. Le regroupement par paires est mieux visible à la sortie de ce traitement que directement à la sortie du banc de filtres (Berthommier et Schwartz, 1991).

Nous avons tenté quelques expériences significatives de couplage horizontal qui donnent encore de trop mauvais résultats pour faire l'objet d'une présentation. Cette démarche vise à séparer des sons complexes de fréquences fondamentales différentes dans un réseau de cellules Chopper probabilistes connectées localement ou globalement. Si deux sources sont présentes, elles entraînent des populations neuronales à des rythmes différents. La population se répartirait en quatre sous-groupes (1) ceux qui ne sont pas excités (2) ceux qui dépendent exclusivement de l'une ou de l'autre source (3) ceux qui dépendent des deux sources. Ce type de résultat serait une illustration d'une possibilité de liage dans un réseau obtenue par convergence, en présence d'un signal transitoire, sans faire appel à des synapses labiles. Il est possible d'accélérer cette convergence, par l'ajout d'interneurones inhibiteurs horizontaux, qui donnent au réseau une capacité de sélection des oscillations dans une certaine largeur de bande et la possibilité d'éliminer les taux de décharge constants, qui résultent de la sommation de composantes incohérentes. On aurait de plus tout intérêt à mettre en oeuvre la fonction de sommation définie au chapitre 4, qui attribue un avantage à la partie initiale des stimulations, synchrone pour une source donnée. L'intensité de réponse est alors quasi linéaire (état "ouvert"), puis devient sigmoïde durant la phase stationnaire, à cause de la période réfractaire (état "fermé").

Afin de modifier les paramètres de filtrage des champs récepteurs, deux types d'interaction sont envisageables, soit par feedback d'une couche d'identification vers une couche de filtrage, soit par coopérativité horizontale. Nous savons qu'une cartographie de la modulation d'amplitude existe dans le colliculus inférieur, mais qu'elle est assez peu précise. Il en est de même pour la détection de la modulation de fréquence. La ségrégation des populations de filtres en plusieurs sous-groupes spécifiques pour les différentes sources sonores présentées est envisageable. Une telle ségrégation pourrait donner lieu à une redistribution bilatérale, par exemple par coopération-compétition des deux structures colliculaires, en tenant éventuellement compte du système de *localisation* des sources : on favoriserait l'affectation des sources aux deux côtés selon un critère de position. Elle subirait également une influence corticale et suivrait un critère de *type*. L'analyse des sons est latéralisée dans le cortex : les sons musicaux sont plutôt analysés dans l'hémisphère droit alors que la parole est plutôt analysée dans l'hémisphère gauche. Ce mécanisme adaptatif modifierait les paramètres de filtrage identifiés : inhibition latérale dans le domaine fréquentiel, seuils des réponses, paramètres de relaxation membranaires, délais activation/inhibition, périodes réfractaires. Il est possible à partir de cela de construire un système comportant des rétroactions verticales ou horizontales modulatrices de ces paramètres. Les interactions ne modifieraient pas seulement le taux de réponse des éléments, mais aussi leur fonction de transfert. Des interactions neuronales résulteraient non seulement des modifications du niveau ou de la structure temporelle de l'activité, mais aussi d'une modulation de la fonction champ récepteur.

Enfin, le système de projection adaptatif GMAP, vu au chapitre 5, forme un lien entre les processus de traitement des signaux, de détection de traits caractéristiques et un niveau d'identification. On évite ainsi l'établissement de connexions globales dans la couche d'arrivée. Ici, la coopérativité entre composantes (1) dépend du rapprochement des sites d'arrivée par ce câblage a priori (2) de la synchronisation de la partie transitoire et de la

partie stationnaire des composantes du signal (3) des connexions excitatrices locales à poids fixes.



On espère ainsi favoriser la ségrégation de deux sources en mélangeant une information a priori contenue dans le câblage feedforward, avec une information qui vient du signal et qui interagit dynamiquement dans les connexions horizontales. Ce système de projection pourra aussi être comparé au mapping de Kohonen utilisé comme système de convergence/divergence, qui définit une matrice de connexions complète entre les couches II et IV.

Ce schéma modifie l'architecture en couches L1/L2 proposée par von der Malsburg et Bienenstock (1986), en attribuant aux liens feedforward un rôle plus important et en séparant les fonctions d'apprentissage et de traitement des signaux. Il n'est pas possible de garder à la fois une trace à long terme et de traiter dynamiquement les signaux avec une seule couche de liens horizontaux à poids variables. De plus, les liens bijectifs de GMAP autorisent la mise en place de liens rétroactifs de la couche IV vers la couche II. Ces systèmes associatifs seraient situés en dérivation d'une voie ascendante qui préserve les relations topiques, comme le suggèrent les répartitions anatomiques en voies dorsales et ventrales. Les grandes lignes des fonctions cérébrales sont guidées par cette dichotomie de représentations qui préservent la topie, les relations spatiales ou temporelles, et celles qui intègrent et associent ces éléments en un tout.

3 - Concevoir des systèmes dynamiques à la fois distribués et probabilistes

La construction de modèles est contrainte par les aspects fonctionnels et la ressemblance avec des objets biologiques. Ces deux conditions ne sont généralement pas remplies simultanément. Le réalisme physiologique veut que l'on s'intéresse au code nerveux lui-même et à la façon dont il est intégré par les cellules. Mais ces signaux sont a priori impropres à une utilisation effective dans un système de traitement de l'information. Il faut donc comprendre comment l'efficacité du système nerveux est compatible avec un code aussi bruité. Si la réponse de neurones isolés est souvent statistiquement reliée à une stimulation complexe, cette relation dépend généralement de la mise en jeu de millions d'éléments, au moins par des relations de convergence/divergence. Nous pensons que les processus d'identification ne sont pas uniquement fondés sur les coïncidences et le temps linéaire des délais de rattrapage, mais aussi sur une dynamique intrinsèque au neurone et une analyse du *temps circulaire*. On remarque des analogies et des parallèles entre les

concepts de câblage feedforward/délais/coïncidences/temps linéaire et connexions récurrentes/dynamique neuronale/temps circulaire.

Nous avons vu comment intégrer ces notions dans des systèmes dynamiques sensibles à des distributions d'activité spatiales ou temporelles.

Les neurones et les réseaux neuronaux évalueraient des distributions spatio-temporelles de probabilité par référence à des distributions canoniques, comme le font les statisticiens. Ces répartitions primitives peuvent être mesurées et générées par les neurones ou les ensembles neuronaux. Comme références primitives, nous avons vu des distributions uniformes, l'homogénéité spatiale, la stationnarité, et la périodicité temporelle. Un cas de périodicité spatiale des réponses neuronales est aussi retrouvé expérimentalement : la détection des délais interauraux, où le pic central de réponse est associé à des pics latéraux dans les hautes fréquences (Sullivan et Konishi, 1984). Dans le domaine fréquentiel, il n'est pas exclu que les positions harmoniques soient connectées entre elles selon l'axe tonotopique. De tels détecteurs de périodicité spatiale semblent exister dans le domaine visuel pour la perception des textures et des symétries (Delord et Gorea, 1992) et la construction de modèles généraux d'analyse de la périodicité spatiale est envisageable (Héroult, 1980). Ces distributions primitives issues des lois physiques sont "pondérées" génétiquement ou par apprentissage, pour représenter les règles biologiques ou psychologiques de la perception et de la motricité.

Comme le courant cognitiviste l'a affirmé, le milieu analogique et biologique sous-tend des opérations logiques. Mais une bonne partie de cette logique nous échappe, si on ne tient pas compte des observations et si on tente de reconstruire le système avec des idées trop influencées par une démarche de programmation classique. Les enjeux sont la compréhension de l'optimalité du traitement des signaux et de la parallélisation. Nous avons exposé quelques solutions pour utiliser du signal "propre" qui n'a pas été converti en trains de potentiels d'action. L'utilisation des équations HH et de codes physiologiques n'est peut-être pas vraiment nécessaire pour exprimer un processus d'intégration réaliste, à condition de bien comprendre comment ces deux facettes s'articulent. Les algorithmes traditionnels ne font pas ou peu intervenir le parallélisme des représentations multiagents et passent par la notion de variables (les symboles) et d'opérateurs fonctionnels. Il se trouve que la recherche d'équivalents symboliques localisés dans le système nerveux est souvent mise en défaut. Si les représentations conscientes sont unitaires, l'activité sous-jacente est distribuée. Il faut donc comprendre comment cette répartition est réalisée, alors même que l'observation est délicate. Les opérateurs biologiques ne sont pas ceux que les mathématiques permettent de décrire facilement, à cause des non-linéarités et de la stochasticité.

La notion de système dynamique distribué repose sur l'absence de hiérarchie de contrôle et sur la coopération d'éléments qui ne sont pas suffisants à eux seuls. L'exemple de coopérativité horizontale que nous avons simulé comporte des cellules qui ne sont pas des vrais oscillateurs. Il n'y a pas de localisation de la fonction oscillateur. Par contre, chaque élément possède une base de temps intrinsèque qui est donnée par la durée de la période réfractaire. Les oscillations périodiques n'apparaissent que si les cellules sont connectées entre elles par des liens excitateurs. Il n'y a pas de pacemaker d'entraînement hiérarchique. Le système est autonome, pas les cellules. Ce principe est applicable dans d'autres domaines de la biologie, comme la régulation de la multiplication cellulaire, ou l'étude des cycles biologiques. Les cellules communiquent localement et possèdent leur base de temps propre. Pour gérer la croissance ou le renouvellement d'un organe, la multiplication doit être gérée globalement à partir d'interactions locales. Deux causes de dérèglement seraient dues, soit à une modification matérielle du contrôle intracellulaire de la base de temps, soit à une perturbation fonctionnelle du système. La référence intracellulaire est peut-être donnée par l'activité de certains gènes de contrôle "temporel" (Beardsley, 1991).

Si l'étude des systèmes dynamiques déterministes est assez récente, l'inclusion du parallélisme et des probabilités est encore plus nouvelle et nous réserve sans doute de nombreuses surprises.

Bibliographie

T. Beardsley, La régulation des gènes, *Pour la science*, 168:54-65, 1991.

F. Berthommier & J.L. Schwartz, Auditory processing with spatio-temporal codes, *IEEE workshop on Application of signal processing to audio and acoustics*, Mohonk, 1991.

A.S. Bregman, Auditory scene analysis : The perceptual organization of sounds, MIT Press, 1990.

J. Bullier, P.A. Salin & P. Girard, *Le cerveau en temps réel*, La recherche, 1992.

B. Delord & A. Gorea, Caractéristiques de l'intégration spatiale de la perception de la symétrie bilatérale, *Journées NSI 92*, Oléron, 1992.

S. Djeziri S. & F. Berthommier, Détection et codage de la modulation de fréquence dans le système auditif intermédiaire : étude de son rôle fonctionnel et modélisation, *Rapport technique IMAG*, Grenoble, 1991.

S.D. Erulkar, R.A. Butler & G.L. Gerstein, Excitation and inhibition in cochlear nucleus. II. Frequency-modulated tones, 537-548, 1968.

K. Fukushima, Neural networks for visual pattern recognition, *IEICE Trans.*, 74:179-190, 1991.

J. Héroult, Traitement de l'information dans les structures nerveuses, Thèse de doctorat d'état, INPG, Grenoble, 1980.

T. Hirahara, An adaptive Q cochlear filter in Phoneme recognition, *IEEE workshop on Application of signal processing to audio and acoustics*, Mohonk, 1991.

D. Hofstadter, Gödel, Escher, Bach, *Les brins d'une guirlande éternelle*, Interédition, 1985.

R.H. Kay & D.R. Matthews, On the existence in human auditory pathways of channels selectively tuned to the modulation present in frequency-modulated tones, *J. Physiol.*, 225:657-677, 1972.

E.I. Knudsen, S. du Lac & S.D. Esterly, Computational maps in the brain, *Ann. Rev. of Neurosc.*, 10:41-65, 1987.

C. Marin, *Processus de séparation perceptive des sources sonores simultanées*, Thèse, Paris III, 1991.

C. von der Malsburg and W. Schneider, A neural cocktail-party processor, *Biol. Cybern.*, 54, 29-40, 1986.

A. Morris, Analyse informationnelle du traitement de la parole dans le système auditif périphérique et le noyau cochléaire : Application à la reconnaissance des occlusives voisées du Français, Thèse ENSERG, Grenoble, 1992.

- P. Perona, Deformable kernels for early vision, Technical report MIT-LIDS-P-2039, Octobre 1991.
- A. Rees & A.R. Möller, Responses of neurons in the inferior colliculus of the rat to AM and FM tones, *Hear. Res.*, 10:301-330, 1983.
- J.L. Schwartz, D. Beutemps, Y. Arrouas & P. Escudier, Auditory analysis of speech gestures, In *The psychophysics of Speech Perception II*, Utrecht, 1991.
- S.A. Shamma, S. Vranic & P. Wiser, Spectral gradient columns in primary auditory cortex : Physiological and psychoacoustical correlates, Carcans, 1991.
- W.E. Sullivan & M. Konishi, Segregation of stimulus phase and intensity coding in the cochlear nucleus of the barn owl, *J. of Neurosc.*, 4, 7:1787-1789, 1984.
- N. Suga, The extent to which biosonar information is represented in the bat auditory cortex, *Dynamic Aspects of Neocortical Function*, G. Edelman & al. (Eds), New York:Wiley-Interscience, pp. 653-695, 1985.
- T. Takahashi, A. Moiseff & M. Konishi, Time and intensity cues are processed independently in the auditory system of the owl, *J. of Neurosc.*, 4, 7:1781-1786, 1984.
- I.A. Vartanian, On mechanisms of specialized reactions of central auditory neurons to frequency-modulated sounds, *Acustica*, 31:305-310, 1974.
- A.E. Villa, Influence de l'écorce cérébrale sur l'activité spontanée et évoquée du thalamus auditif du chat, Thèse, Lausanne, 1988.
- A.E. Villa, E.M. Rouiller, G.M. Simm, P. Zurita, Y. de Ribaupierre & F. de Ribaupierre, Corticofugal modulation of the information processing in the auditory thalamus of the cat, *Exp. Brain Res.*, 86:506-517, 1991.
- L.A. Westerman & R.L. Smith, Rapid and short adaptation in auditory nerve responses, *Hear. Res.*, 15:249-260, 1984.
- Z. L. Wu, Peut-on "entendre" des événements articulatoires ? Traitement temporel de la parole dans un modèle du système auditif, Thèse INPG, Grenoble, 1990.

Abréviations

ACP	Analyse en Composantes Principales
AGC	Automatic Gain Control
DFI	Delayed Forward Inhibition
DFT	Discrete Fourier Transform
DOG	Difference Of Gaussians
EPSP	Exitatory Post Stimulus Potential
FFT	Fast Fourier Transform
FS	Frequency Sampling
HH	(système d'équations de) Hodgkin et Huxley
HIP	Histogram of Intracellular Potential
HIS	Histogramme des Intervalles inter Spikes
HP	Histogramme des Périodes
IPSP	Inhibitory Post Stimulus Potential
PSTH	Post Stimulus Time Histogram
PH	Period Histogram
PRA	Période Réfractaire Absolue
PRR	Période Réfractaire Relative
RMN	Résonance Magnétique Nucléaire
SH	(modèle de) Schroeder et Hall
VOT	Voice Onset Time

RESUME

Les réseaux de neurones formels sont conçus à partir d'unités dont les mécanismes ne reproduisent pas correctement les réponses temporelles des neurones biologiques. Afin d'approcher l'allure de ces réponses, les auteurs utilisent soit des modèles stochastiques binaires du type "intégration et décharge", soit des systèmes différentiels plus sophistiqués comme les équations de Hodgkin et Huxley. Nous entreprenons dans cette thèse une étude approfondie des mécanismes élémentaires de la sommation neuronale avec une approche probabiliste, tout en nous appuyant sur les observations des physiologistes du système auditif. Dans ce système, les neurones du noyau cochléaire, premier relais du traitement sensoriel, reçoivent directement des trains de potentiels d'action modulés à partir de l'information sonore décomposée par l'oreille interne. L'étude de ces réponses est donc facilitée par le petit nombre et la simplicité des traitements nerveux préalables. Ceci nous donne un point de vue unique sur les modalités de l'intégration nerveuse dans le domaine temporel, à l'heure où l'on s'interroge sur les mécanismes et les propriétés dynamiques des réseaux dans le système nerveux. Cette étude doit logiquement déboucher sur la conception de réseaux physiologiques; temporo-dépendants puisque la variable temporelle y est essentielle; dont les réponses et les capacités fonctionnelles correspondent mieux à la réalité.

Dans ce texte, nous développons les solutions que nous avons proposées en 1990; lors du colloque de Keele, où furent présents la plupart des physiologistes et des modélisateurs de ce système; pour décrire simplement trois des mécanismes élémentaires de l'intégration neuronale retrouvés dans le noyau cochléaire : détection de coïncidences, inhibition retardée et réfractorité. Afin de replacer ce travail dans une perspective plus générale, nous organisons cette description autour du double aspect stochastique et dynamique des codes nerveux. Tout d'abord, la prise en compte de la période réfractaire, dans le nerf auditif (Chapitre I), puis le noyau cochléaire (Chapitre II), nous donne accès à une formulation simplifiée de la dynamique neuronale qui exprime directement la probabilité de décharge des neurones sans passer par le décours temporel du potentiel de membrane, étudié indépendamment au cours des Chapitre III et IV. Un mécanisme de filtrage passe-bande, décrit Chapitre III, est fondé sur l'inhibition retardée. Il prend peu en compte ces aspects probabilistes, mais découle aussi de la nature impulsivité des signaux nerveux, à travers l'opération de rectification. De plus, il autorise l'analyse du traitement des signaux modulés en amplitude par des méthodes classiques, et permet d'aborder le problème de la séparation de sources sonores de fréquences fondamentales différentes. Puis, Chapitre IV, l'introduction d'un mode d'évolution du potentiel de membrane compatible avec le compartiment réfractaire précédemment défini permet de développer l'approche probabiliste de l'excitation neuronale et d'avancer dans l'application des équations différentielles avec délai. Dans ce modèle, le potentiel de membrane possède une valeur positive qui varie en fonction de l'arrivée des impulsions et revient à 0 au delà d'un seuil de décharge. Ce mode évolutif exprime correctement la notion de fenêtre d'intégration des détecteurs de coïncidences, et comporte aussi une opération essentielle à cette description probabiliste : le reset membranaire. Nous aboutissons à une solution formelle valide dans le cas stationnaire, ainsi qu'à une approximation très satisfaisante; utilisable dans le cas non-stationnaire; de la non-linéarité qui produit la branche inférieure de la sigmoïde des neurones formels. Enfin, la notion de réseau temporo-dépendant, fondée sur ces mécanismes intégratifs, est brièvement développée au cours du Chapitre V, avec de larges perspectives vers la conception de modèles proactifs ou récurrents à la fois physiologiquement plausibles et fonctionnellement viables.