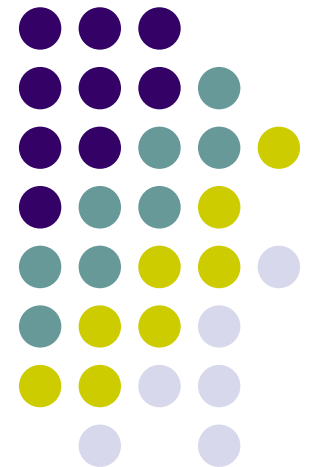


# Modèles Impulsionnels de Réseaux de Neurones Biologiques

Romain Brette

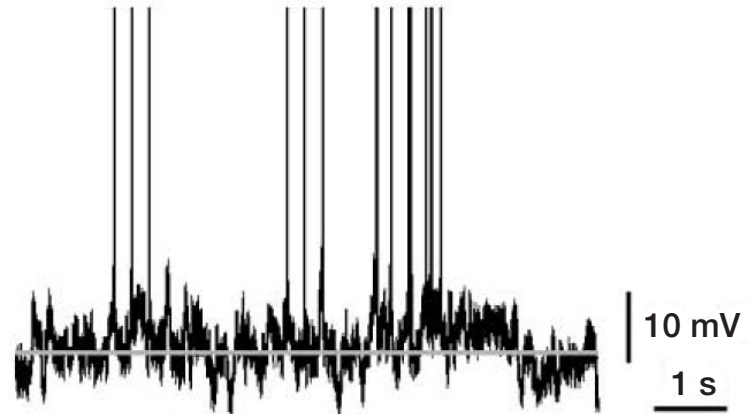
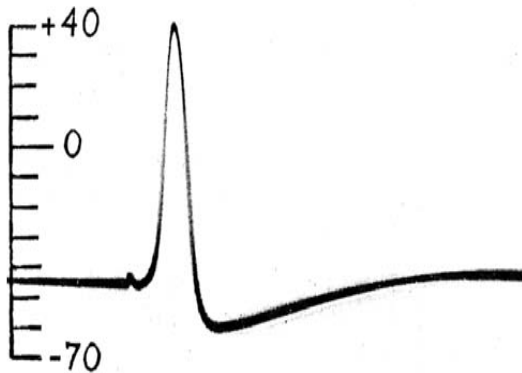
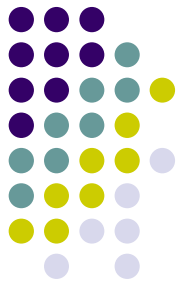
Thèse en neurosciences computationnelles  
dirigée par Yves Burnod

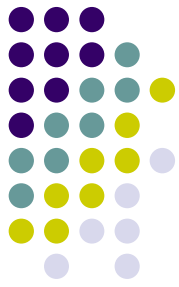
INSERM U483



# Le neurone

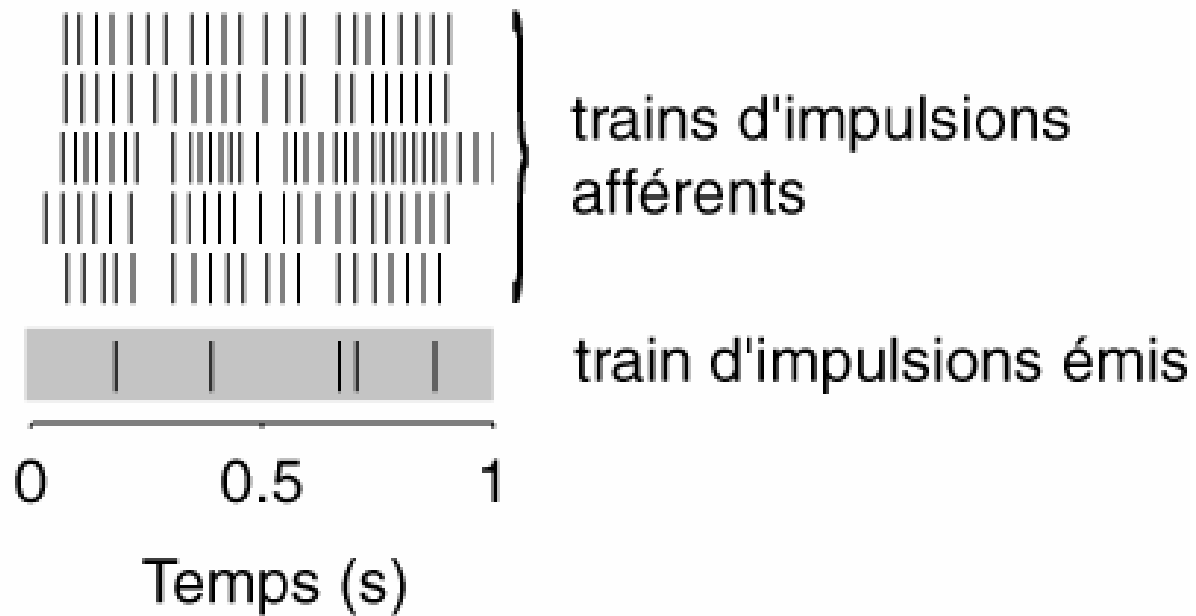
Les neurones communiquent par impulsions électriques (potentiels d'action).





# Modèles impulsionnels

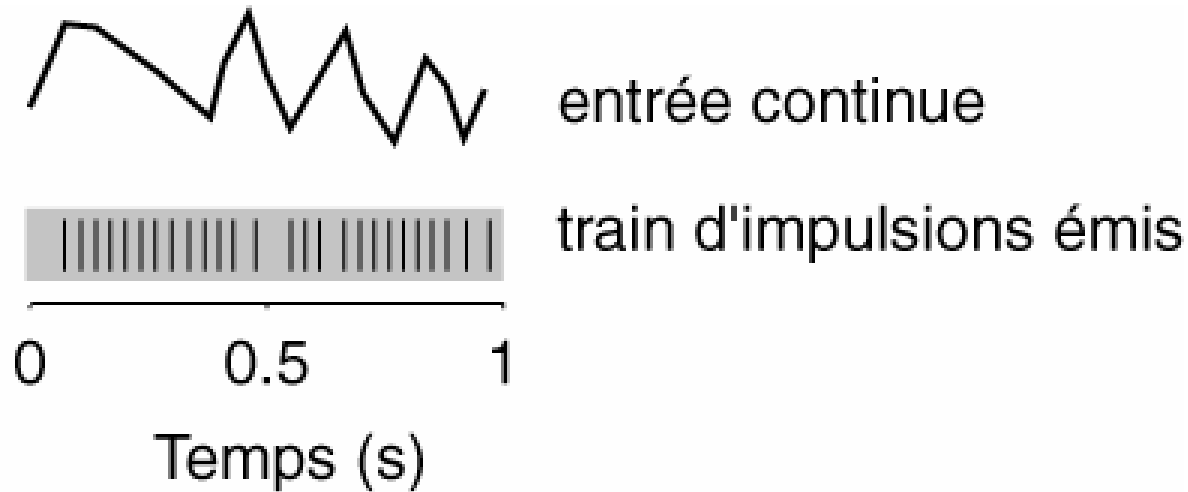
Impulsions  $\rightarrow$  impulsions



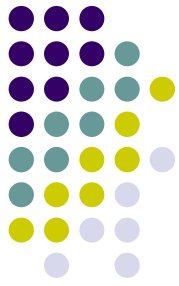


# Modèles impulsionnels

Variable continue  $\rightarrow$  impulsions  
(encodeur)



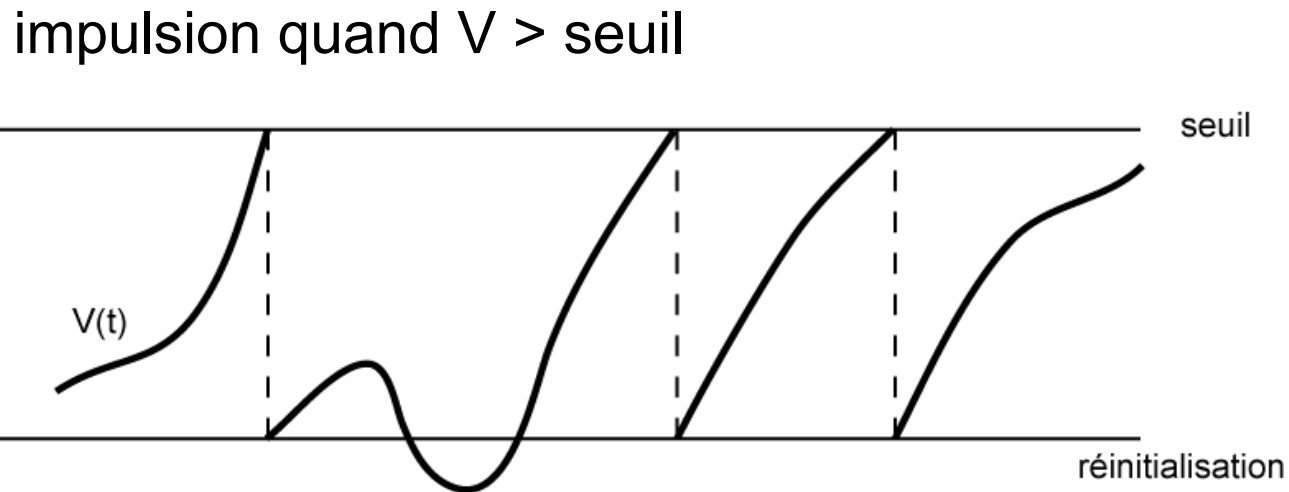
# Formulation générale



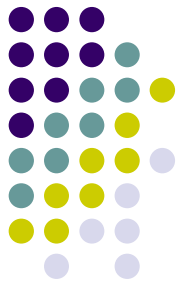
1) Une équation différentielle:

$$\frac{dV}{dt} = f(V, t)$$

2) Un mécanisme de réinitialisation:

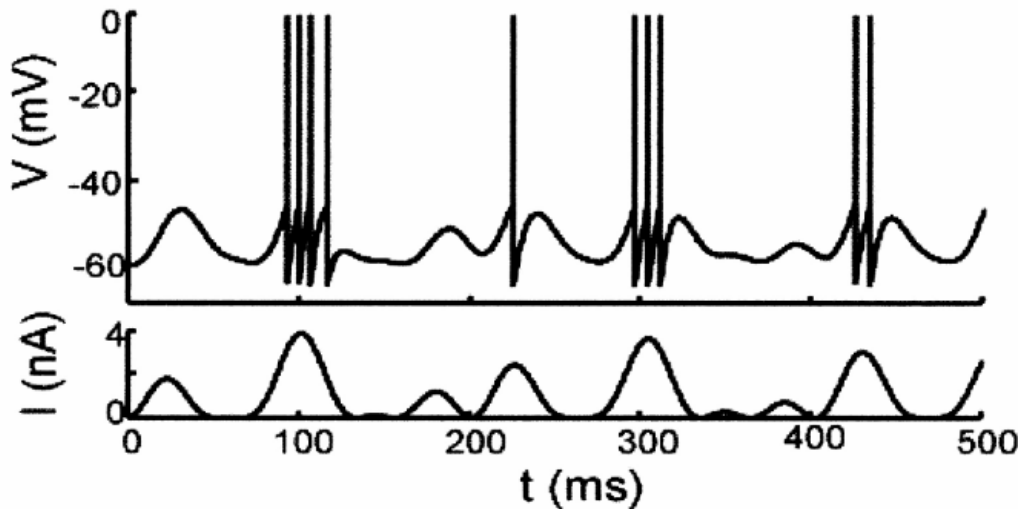


# Exemples

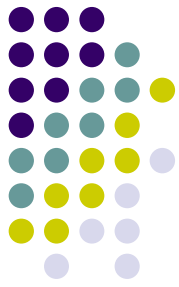


Modèle de Lapicque (1907):

$$C \frac{dV}{dt} = -g_l(V - V_0) + I(t)$$



L. Lapicque, *J physiol pathol gen* 9, 620-635 (1907)

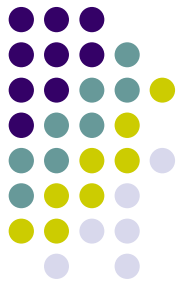


# Exemples

Modèle à conductances synaptiques:

$$\tau \frac{dV}{dt} = -(V - V_0) - \sum_i g_i(t)(V - E_{ex})$$

Propriété fondamentale, la fuite:  $\frac{\partial f}{\partial V} < 0$

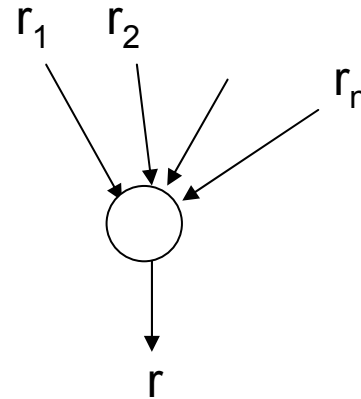


# Point de vue fréquentiel

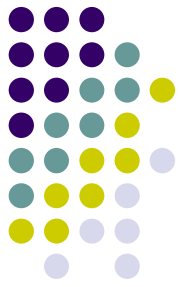
Information pertinente: la fréquence des impulsions  
(l'instant précis des impulsions est aléatoire)

Modèles fréquentiels:

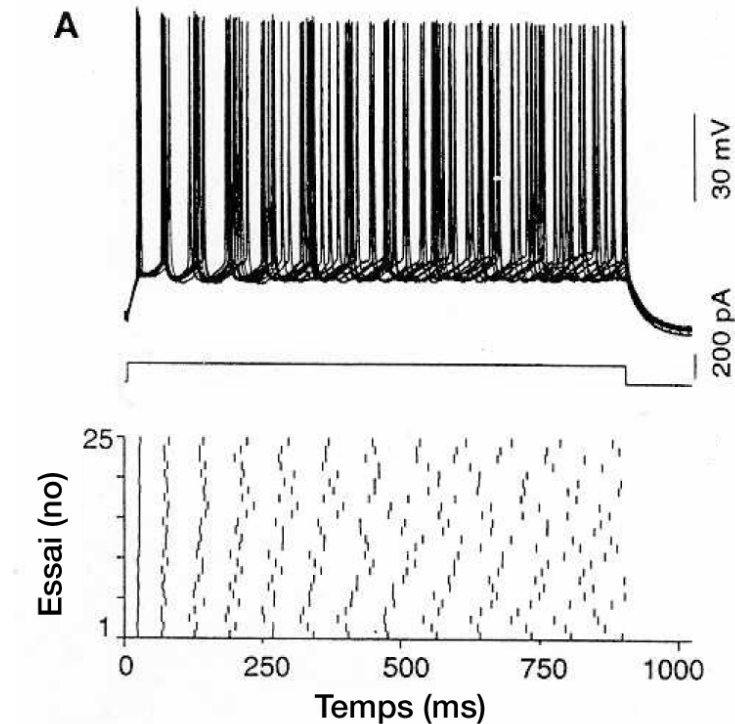
$$r = f(r_1, r_2, \dots, r_n)$$



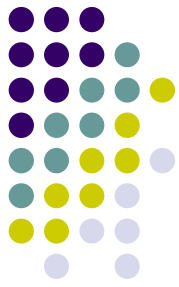
# Reproductibilité des impulsions



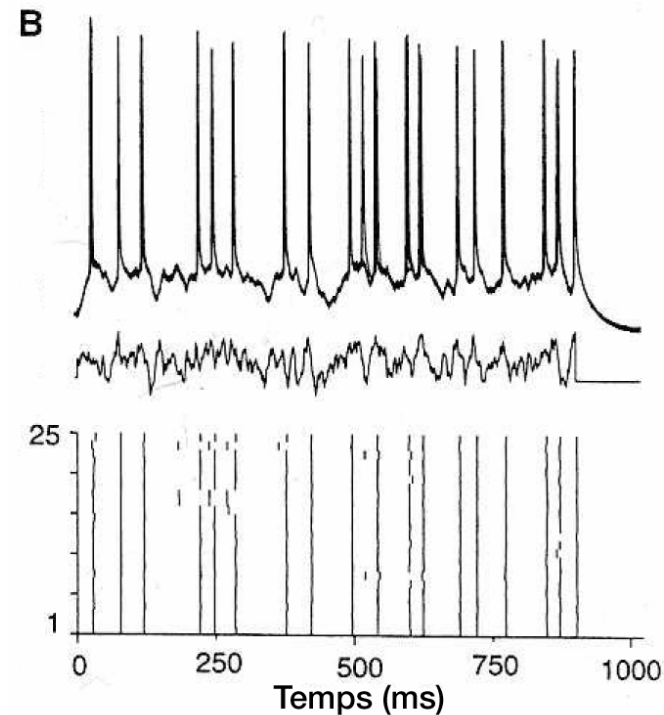
La réponse du neurone à un courant constant n'est pas reproductible



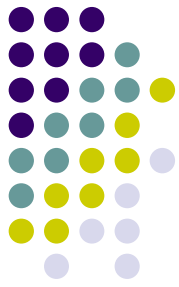
# Reproductibilité des impulsions



La réponse du neurone à un courant variable est reproductible

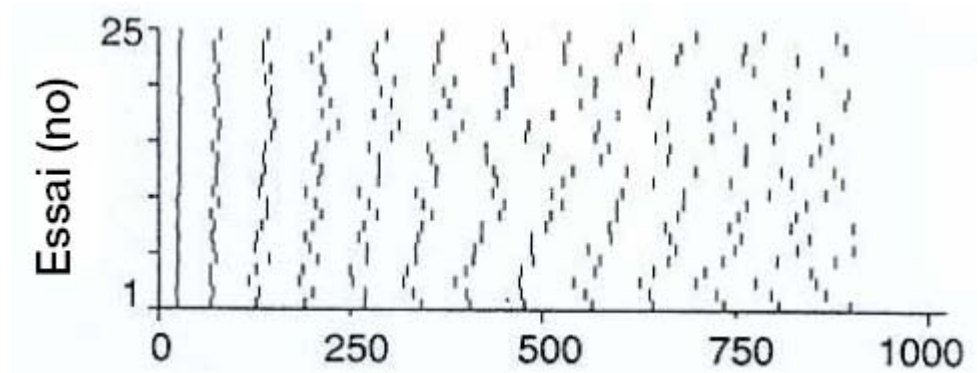


# Reproductibilité des impulsions

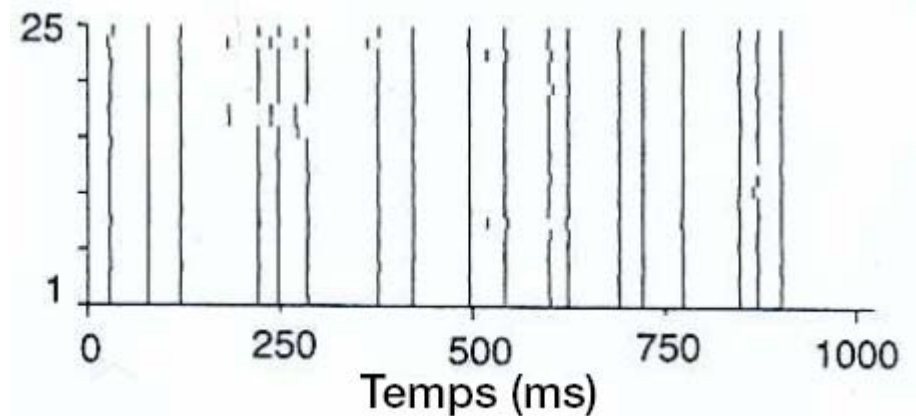


Dans les deux cas: le même neurone, le même bruit interne

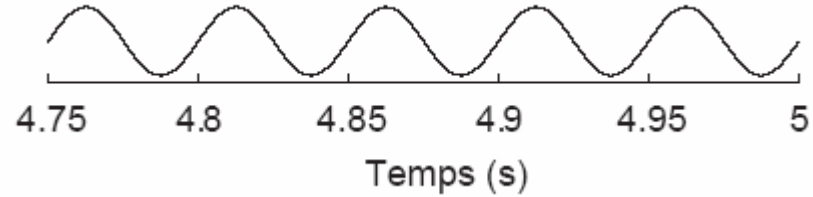
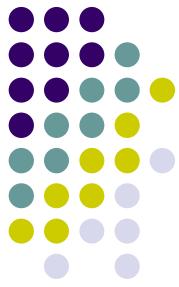
dynamique instable



dynamique stable



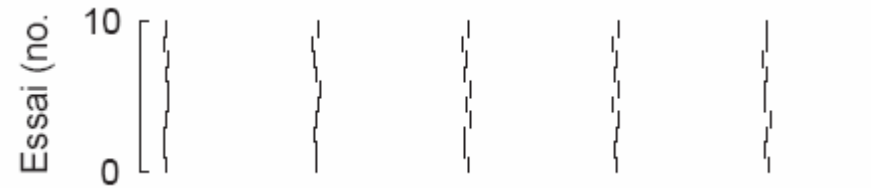
# Cas des stimulations périodiques



instabilité



stabilité



multistabilité



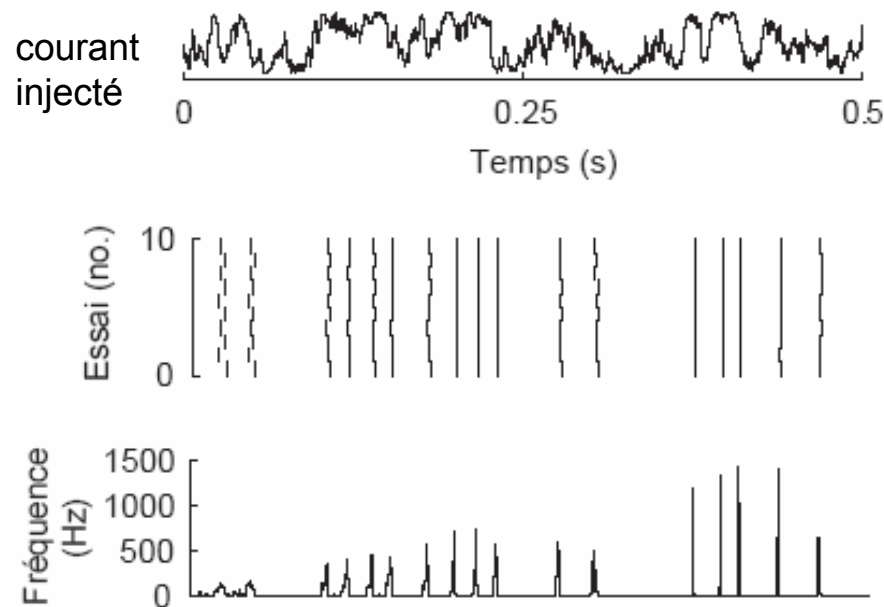
R. Brette, *J Math Biol* (2003). (*in press*)

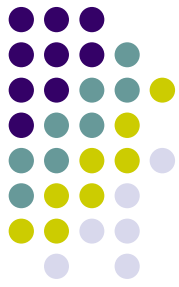
R. Brette, *Set-Valued Analysis* 11, 359-371 (2003).

# Fiabilité des modèles impulsionnels



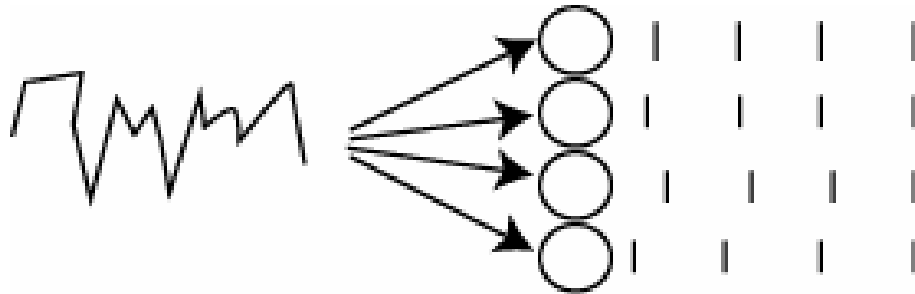
La réponse des modèles impulsionnels à *fuite* à un stimulus apériodique est 1) reproductible ; 2) indépendante de l'état initial





# Lien avec la synchronisation

Des neurones qui reçoivent le même stimulus dynamique se synchronisent, même s'ils sont au départ dans des états différents.

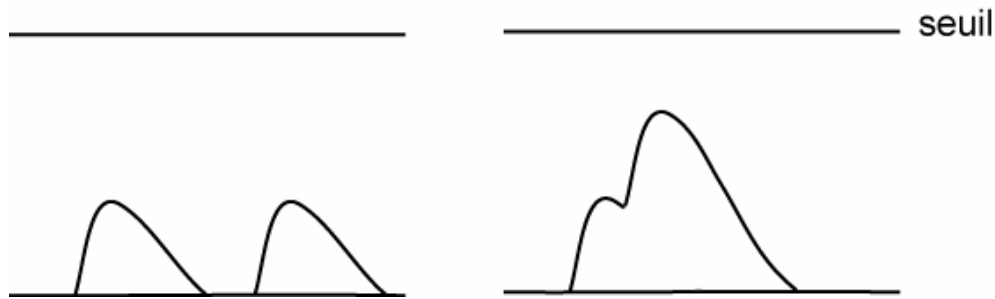


# Spécificité des modèles impulsionsnels



Deux propriétés spécifiques des modèles impulsionsnels:

- 1) la synchronisation,
- 2) la détection de coïncidences.

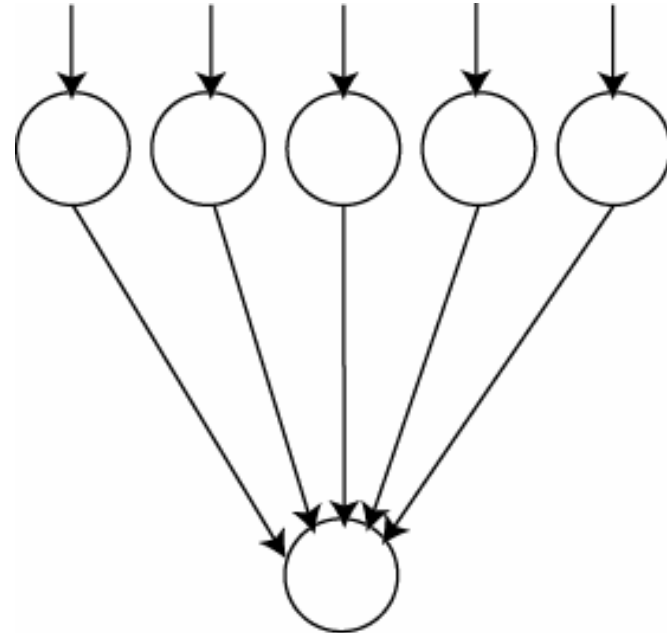


# Le perceptron impulsionnel

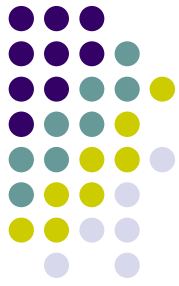


Architecture du perceptron  
(feedforward)

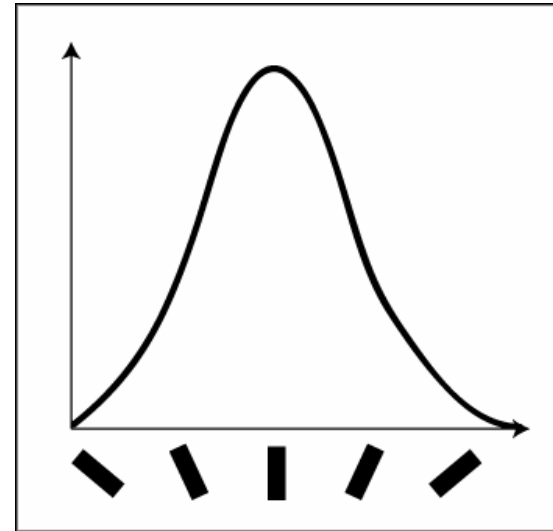
et modèles impulsionnels  
(au lieu de fréquentiels)



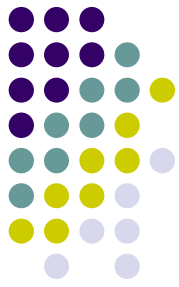
# Sélectivité à l'orientation



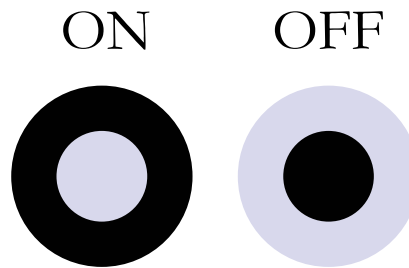
Dans le cortex visuel primaire (V1), des neurones répondent à des contours ou des barres orientés, avec une orientation et à une position spécifiques.



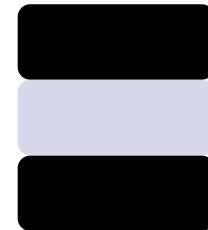
# Premières étapes du traitement visuel



Rétine → Thalamus → V1

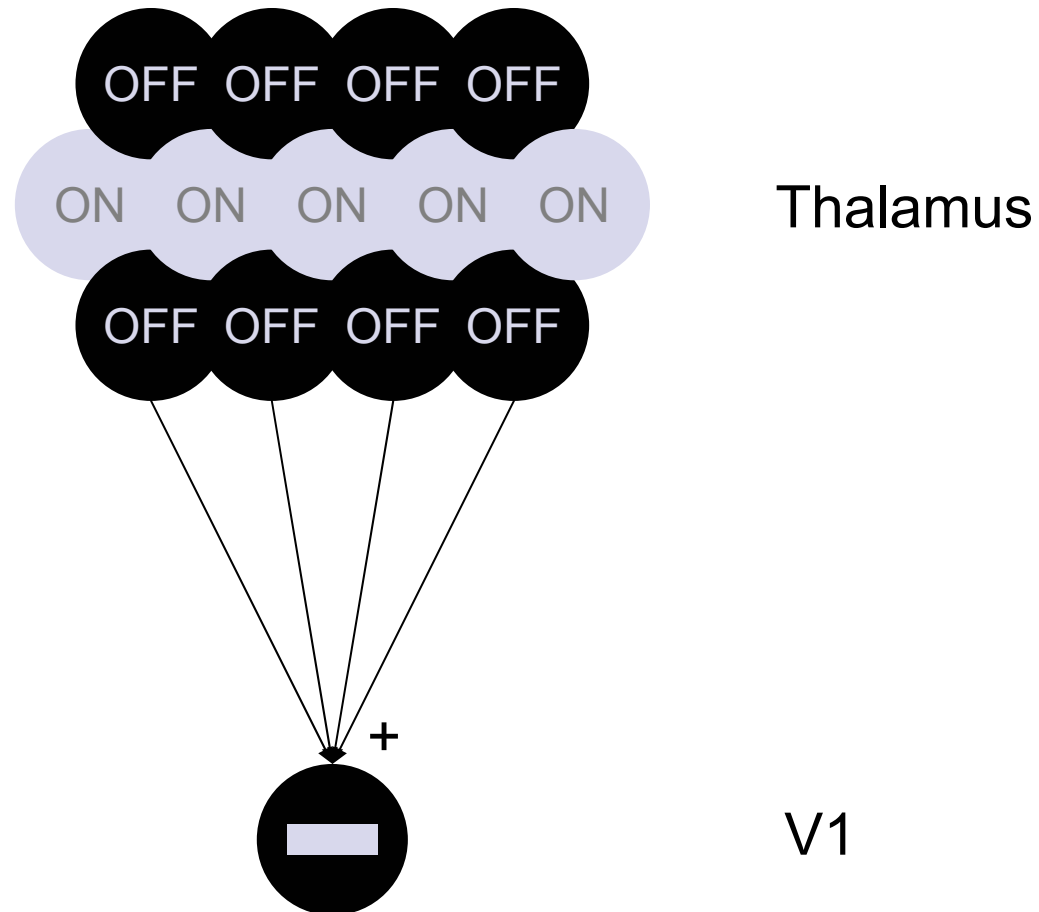


contraste local

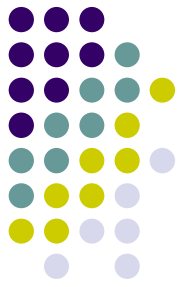


orientation locale

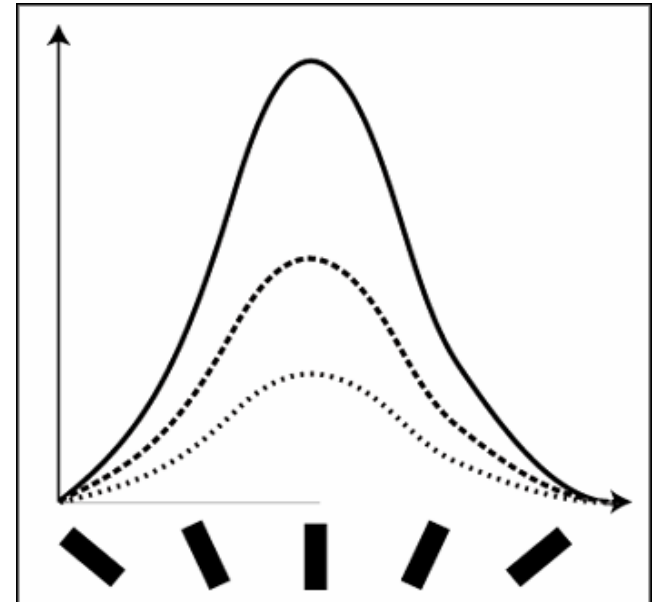
# Connectivité thalamocorticale: le modèle de Hubel et Wiesel



# Trois propriétés essentielles des neurones sélectifs à l'orientation



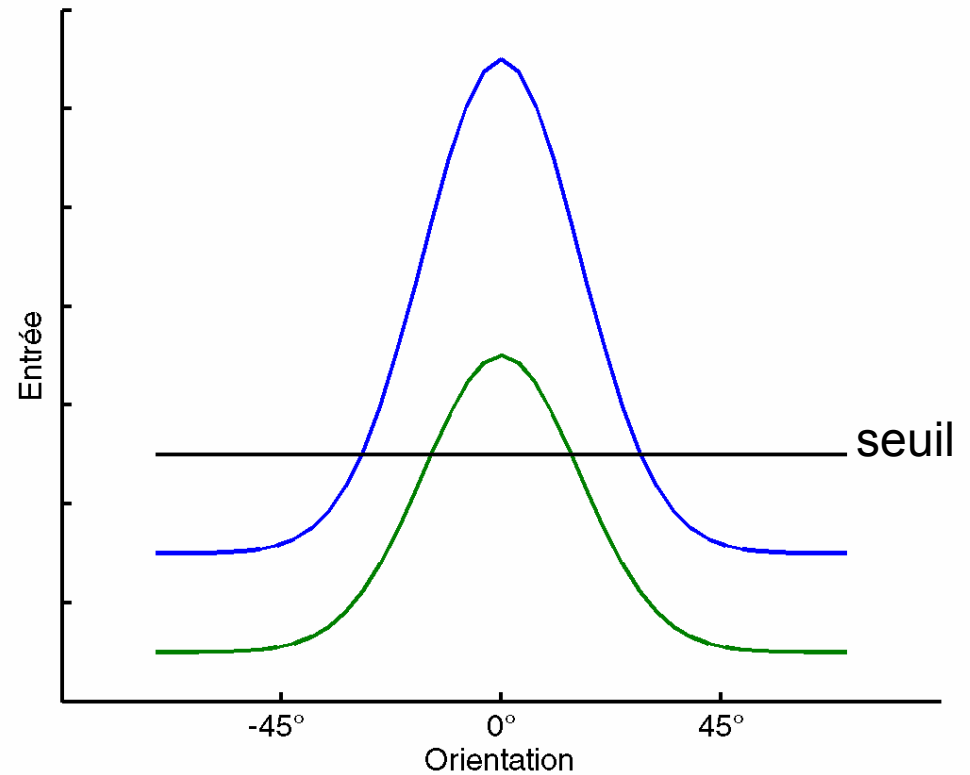
- 1) *Forte sélectivité à l'orientation* (mi-hauteur à mi-largeur  $< 20^\circ$ )
- 2) *Invariance au contraste*: la largeur (mais pas la hauteur) de la courbe de sélectivité est indépendante du contraste.
- 3) *Suppression*: si l'on superpose sur le stimulus optimal un stimulus non-optimal, la réponse du neurone décroît de manière significative.



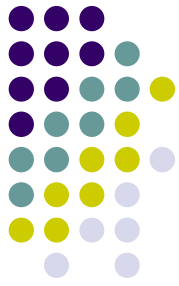
# Le problème de l'iceberg



A cause du seuil, la largeur de la courbe de sélectivité augmente avec le contraste.



# Solutions proposées

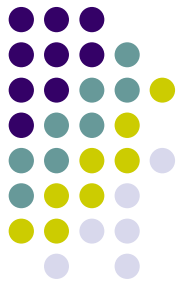


- Interactions corticales<sup>1</sup>
- Inhibition feedforward + bruit cortical (invariance)  
+ dépression synaptique (suppression)<sup>2</sup>

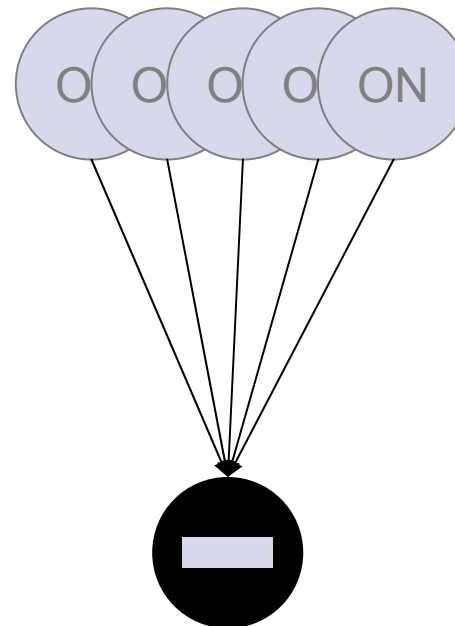
<sup>1</sup> D. Somers, S. Nelson, M. Sur, *J neurosci* 15, 5448-65 (1995)

<sup>2</sup> M. Carandini, D. Heeger, W. Senn, *J neurosci* 22, 10053-65 (2002)

# Perceptron impulsif



Particularité:  
les entrées thalamiques ne  
sont pas indépendantes a  
priori.

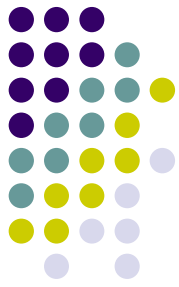


Thalamus

V1

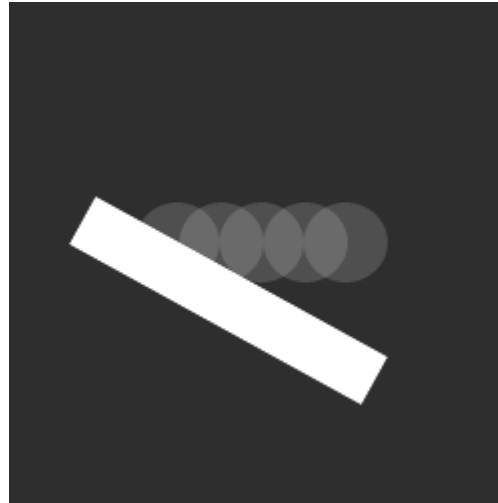
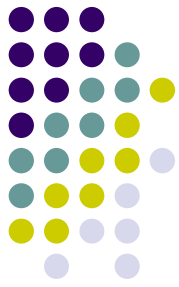
*Expérimentalement.* les neurones thalamiques ayant des  
champs récepteurs proches sont souvent synchronisés.

# Stimuli



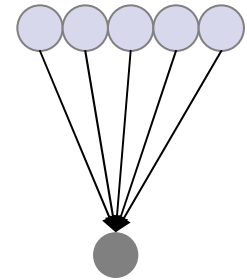
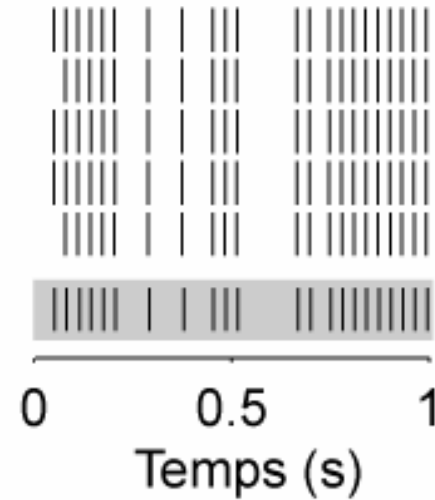
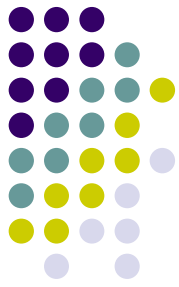
Barres orientées en mouvement  
(type micro-saccades ; durée d'une fixation = 40  
ms en moyenne)

# Stimuli



Barres orientées en mouvement  
(type micro-saccades ; durée d'une fixation = 40  
ms en moyenne)

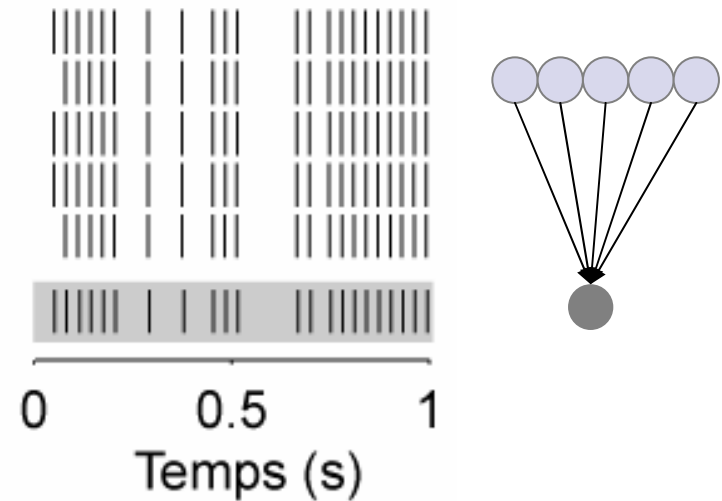
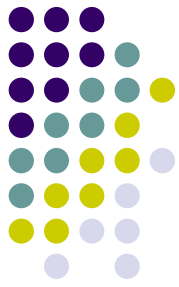
# Synchronisation neuronale induite par le stimulus



Les neurones reçoivent la même entrée dynamique,

ils se synchronisent ;  
le neurone cortical décharge

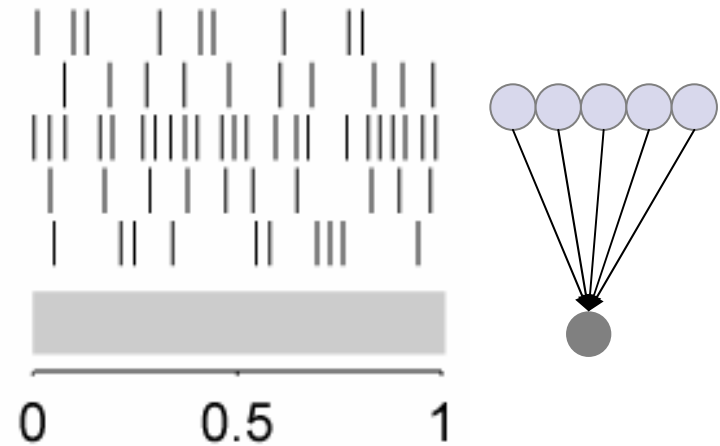
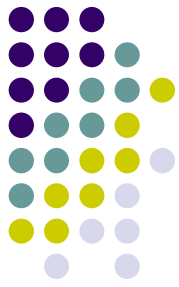
# Synchronisation neuronale induite par le stimulus



Les neurones reçoivent la même entrée dynamique,

ils se synchronisent ;  
le neurone cortical décharge

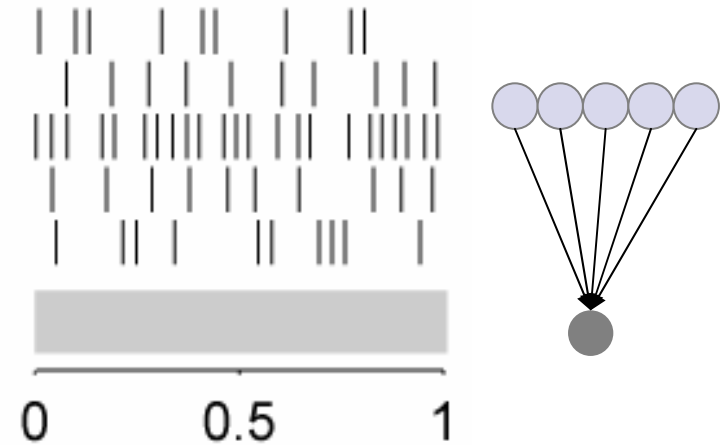
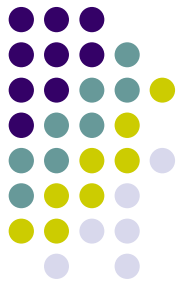
# Synchronisation neuronale induite par le stimulus



Les neurones reçoivent une entrée dynamique différente,

ils se désynchronisent ;  
le neurone cortical ne  
décharge pas

# Synchronisation neuronale induite par le stimulus



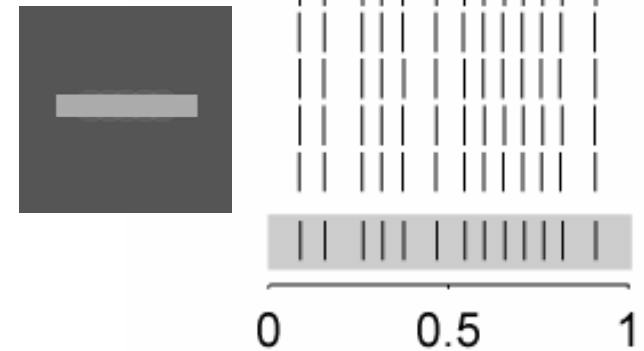
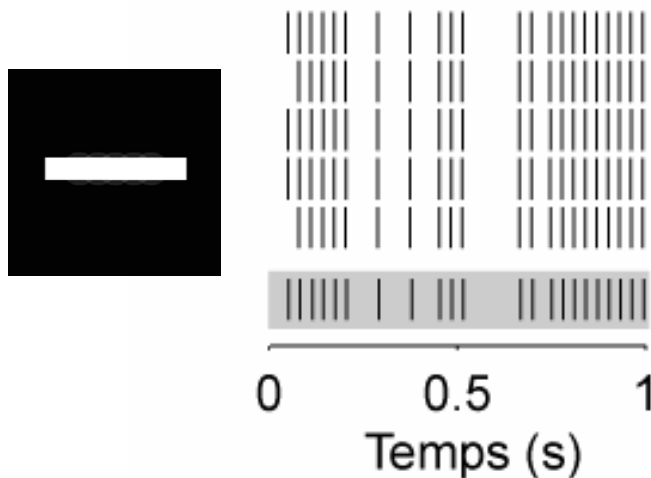
Les neurones reçoivent une entrée dynamique différente,

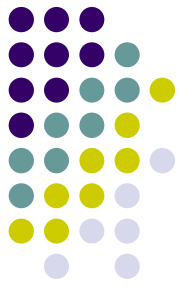
ils se désynchronisent ;  
le neurone cortical ne décharge pas



# Observations principales

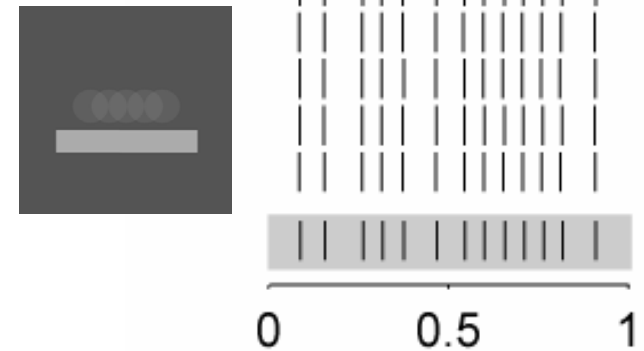
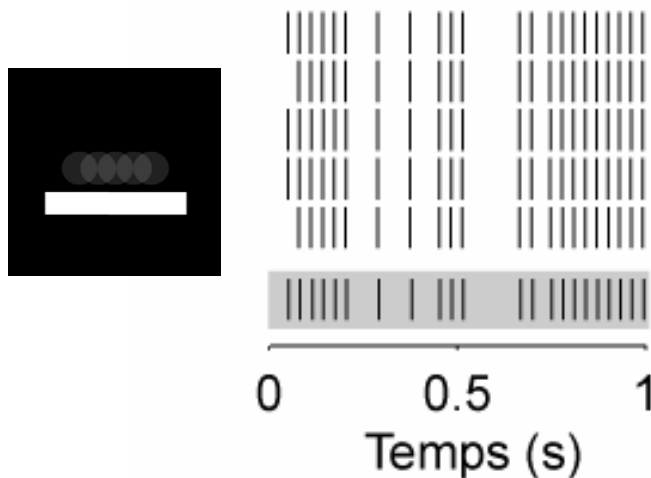
- Les neurones thalamiques se synchronisent spécifiquement à l'orientation optimale, ce qui provoque la réponse du neurone cortical.
- Cette propriété dépend peu du contraste, car elle est fondée sur l'alignement.





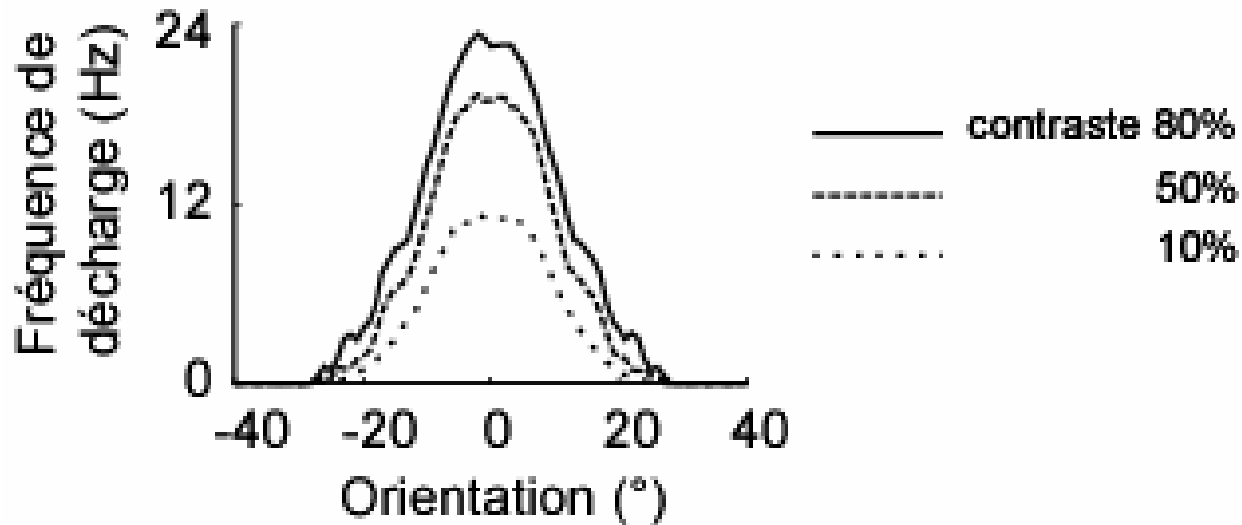
# Observations principales

- Les neurones thalamiques se synchronisent spécifiquement à l'orientation optimale, ce qui provoque la réponse du neurone cortical.
- Cette propriété dépend peu du contraste, car elle est fondée sur l'alignement.



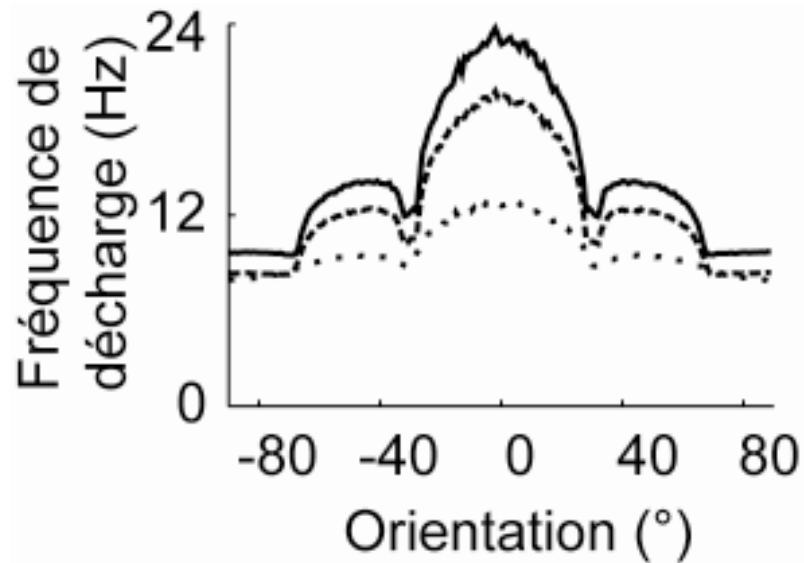
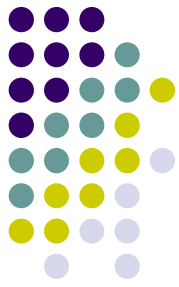


# Invariance au contraste



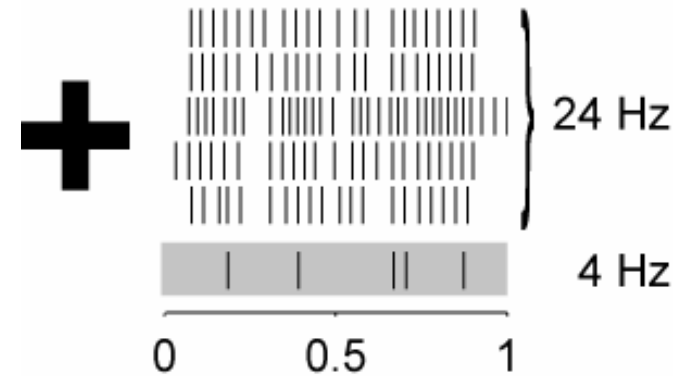
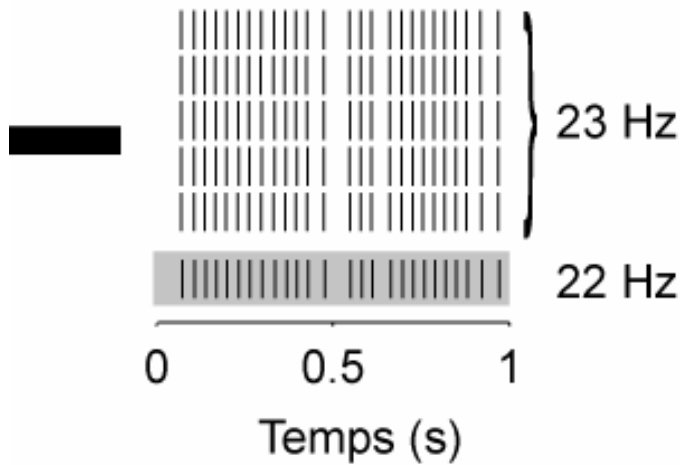
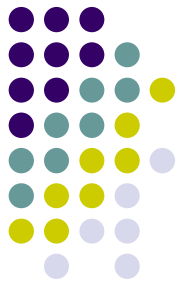
Mi-largeur à mi-hauteur: 10°

# Sélectivité de l'entrée



- peu sélective
- dépend du contraste
- irrégulière

# Suppression

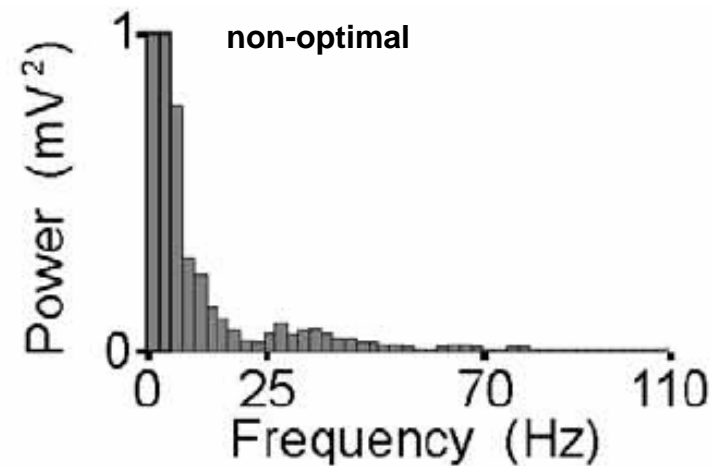
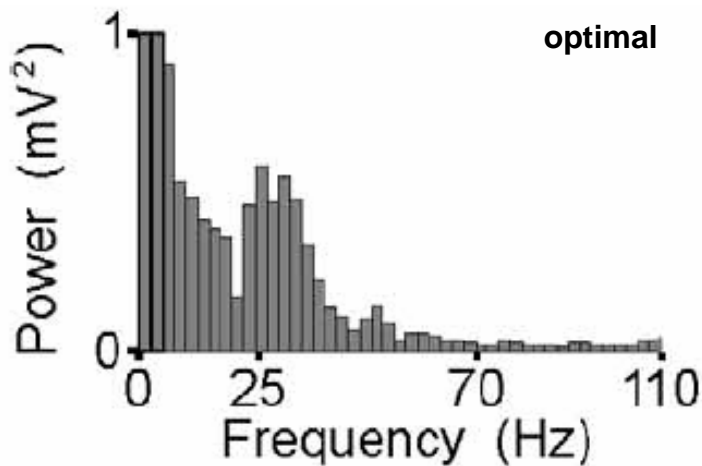


La superposition d'une autre barre désynchronise les neurones

# Propriétés temporelles du potentiel membranaire



Expérimentalement: oscillations  $\gamma$  (25-70 Hz) à l'orientation optimale\*

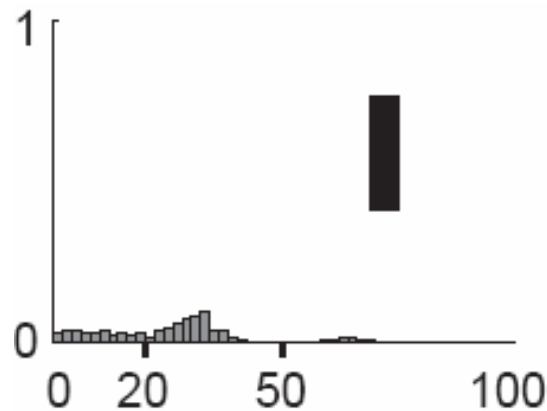
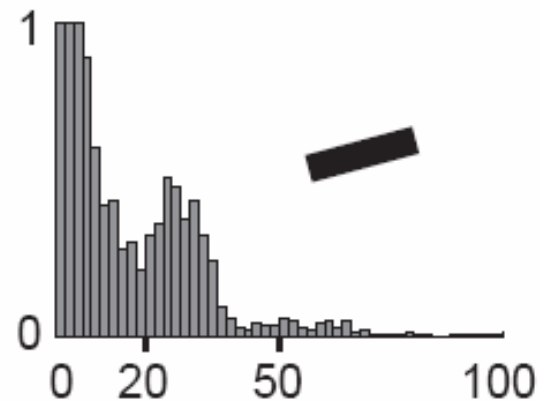
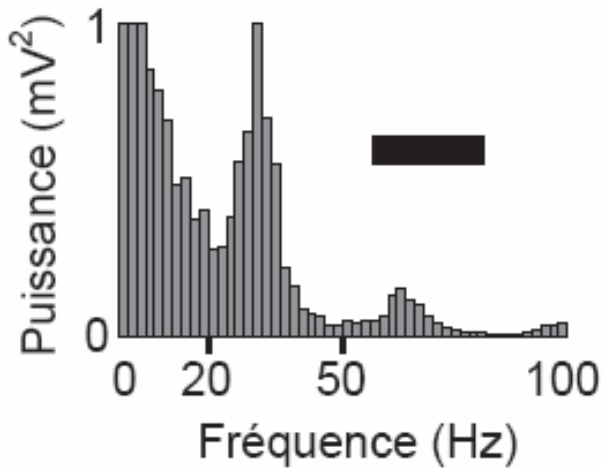


\* M. Volgushev, J. Pernberg, U. Eysel, *J physiol* 540, 307-20 (2002).

# Propriétés temporelles du potentiel membranaire



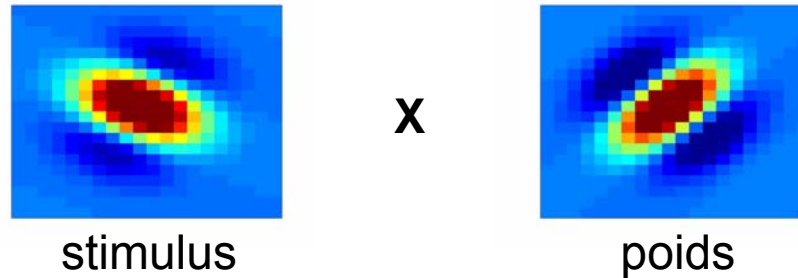
Dans le perceptron impulsionnel:



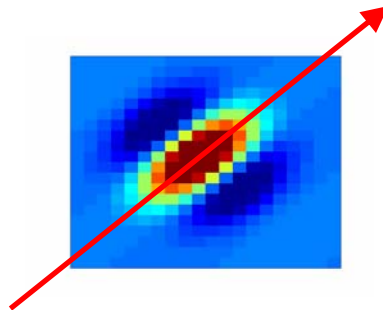
# Perceptron classique vs. perceptron impulsionnel



Perceptron classique: détecte un motif par produit scalaire



Perceptron impulsionnel: détecte une propriété géométrique du stimulus (invariance par translation dans une direction)

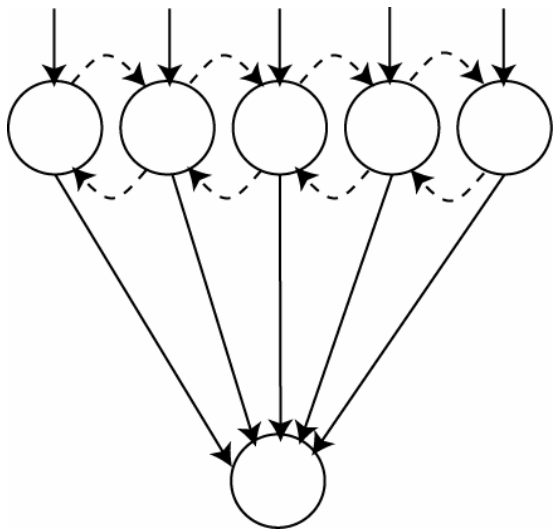


# Discussion: source de synchronisation

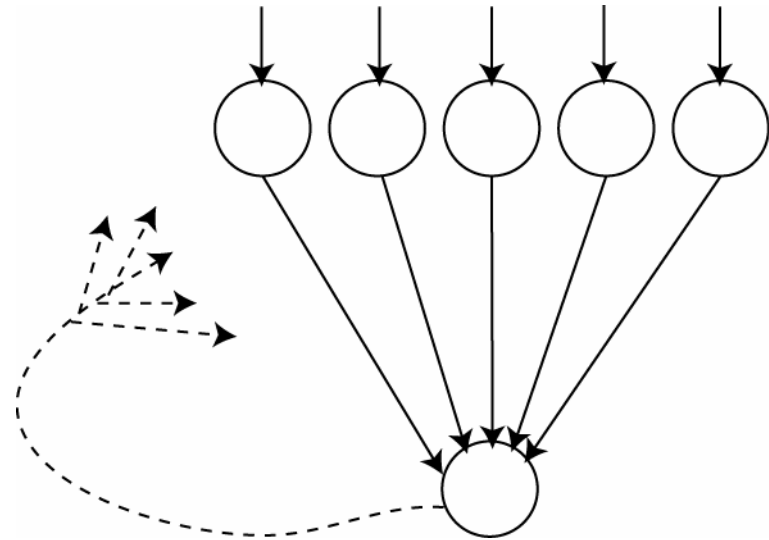


Défaut de la synchronisation induite par le stimulus:  
la sélectivité dépend du stimulus.

Synchronisation interne:



interactions latérales



rétroaction

# Discussion: modèle de neurone cortical



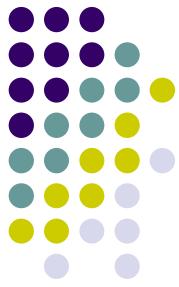
*In vivo*, le neurone cortical est spontanément actif ;  
état de *haute conductance*\*.

$$\tau \frac{dV}{dt} = -(V - V_{repos}) - g_{ex}(t)(V - V_{ex})$$

- =>
- plus grande sensibilité
  - constante de temps plus faible

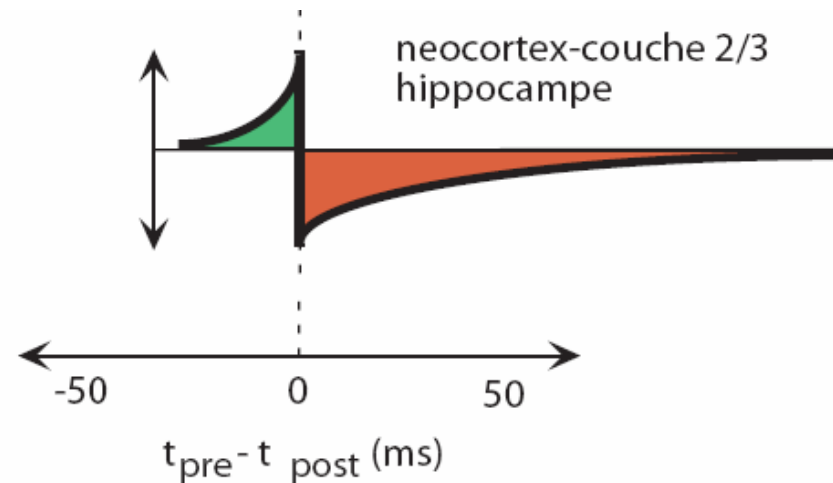
\* A. Destexhe, M. Rudolph, D. Pare, *Nat rev neurosci* 4, 739-51 (Sep, 2003).

# Discussion: apprentissage impulsionnel

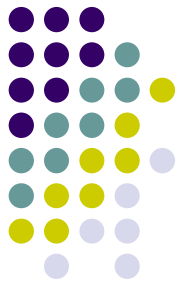


Plasticité Hebbienne impulsionnelle (STDP): un algorithme d'apprentissage compétitif non supervisé.

- Si une impulsion présynaptique précède une impulsion postsynaptique: *potentiation* (LTP)
- Si une impulsion postsynaptique précède une impulsion présynaptique: *dépression* (LTD)



# Discussion: calcul impulsionnel dans d'autres modalités



- L'audition:
  - \* localisation de sources sonores<sup>1</sup>
  - \* perception de la hauteur par autocorrélation<sup>2</sup>
- L'olfaction:
  - codage d'une odeur en un motif spatio-temporel<sup>3</sup>
- Le toucher:
  - codage impulsionnel de la position des objets<sup>4</sup>

<sup>1</sup> L. A. Jeffress, *J Comp physiol psychol* 41, 35-39 (1948)

<sup>2</sup> J. C. R. Licklider, *Experientia* 7, 128-134 (1951)

<sup>3</sup> G. Laurent, *Nat rev neurosci* 3, 884-95 (2002)

<sup>4</sup> M. Szwed, K. Bagdasarian, E. Ahissar, *Neuron* 40, 621-630 (2003)