

ASSEMBLÉES TEMPORELLES DANS LES RÉSEAUX DE NEURONES IMPULSIONNELS

David Meunier, Régis Martinez et Hélène Paugam-Moisy
Équipe Connexionnisme et Modélisation Cognitive
Institut des Sciences Cognitives - UMR CNRS 5015
67 boulevard Pinel
69675 Bron cedex, France
email : dmeunier,rmartinez,hpaugam@isc.cnrs.fr

RÉSUMÉ

Le codage d'un stimulus par l'activation d'une assemblée de neurones est une hypothèse largement débattue en neurosciences computationnelles. Cependant, la nature exacte d'une assemblée de neurones n'est pas complètement établie. En nous appuyant sur deux modèles de réseaux de neurones impulsifs, nous mettons en évidence le fait que deux stimuli distincts, et correctement discriminés par le réseau, peuvent activer des assemblées où les neurones qui pulsent sont identiques, mais où les potentiels d'action de ces neurones sont émis selon des patterns temporels différents. Ces observations plaident en faveur d'une notion d'**assemblée temporelle**, par opposition à une notion d'assemblée spatialement distribuée de même nature qu'un "neurone grand-mère". La thèse de l'assemblée temporelle est étayée par la notion de polychronisation [7] et elle suggère, comme elle, une capacité de mémorisation théoriquement infinie.

MOTS-CLÉS

Réseaux de neurones impulsifs - Plasticité synaptique STDP - Groupes polychrones - Assemblées temporelles de neurones

1 Introduction

L'idée de codage par assemblée de neurones remonte aux travaux de Hebb [6]. Elle suppose que les neurones qui sont sélectivement activés par l'apparition d'un percept sont responsables de la représentation de ce percept dans le système nerveux. Dans cette première théorie, on appelle **assemblée** l'ensemble des neurones activés, cet ensemble étant caractérisé par sa distribution spatiale au sein du système. Les liens entre les neurones ainsi activés sont alors modifiés par la plasticité synaptique dite hebbienne, ce qui permet la consolidation de l'assemblée et donc un apprentissage du percept. Il en découle qu'un percept donné serait associé à un sous-ensemble particulier des neurones du système. Cette idée d'assemblée a été ensuite étendue dans une approche théorique pour prendre en compte la composante

temporelle, par l'introduction de l'*hypothèse de corrélation temporelle* [16]. L'hypothèse sous-jacente est que la représentation du percept est codée par la relation temporelle qui existe entre les instants d'émission des potentiels d'action (PA). En plus de son intérêt au niveau combinatoire, cette hypothèse permet de surmonter le problème de la superposition catastrophique [17] : si plusieurs percepts doivent être maintenus simultanément dans le système, les PA des neurones participant aux différentes assemblées peuvent être corrélés s'ils représentent un même percept, et décorrélés s'ils représentent des percepts différents. On parlera alors d'**assemblée temporelle**.

Cette hypothèse a reçu des confirmations expérimentales en électrophysiologie, aussi bien chez l'animal [4, 3] par l'étude des propriétés temporelles conjointes entre les trains de PAs multi-unitaires et les PCL¹, et chez l'homme [15, 8, 5] en EEG² ou en MEG³ (pour une revue, voir [14]). Dans ce type d'expériences, la corrélation apparaît par contraste entre deux conditions : l'une où le sujet perçoit un stimulus et l'autre où le sujet ne perçoit rien. Cependant, la différence entre la perception de deux objets différents ne peut pas être étudiée à ce niveau macroscopique. Seule une étude fine de la relation entre les temps de décharge précis de tous les neurones du système et les signaux oscillatoires qui peuvent être mesurés à un niveau macroscopique permettrait de définir précisément quelle activité neuronale représente le percept dans le système nerveux.

Par ailleurs, la mise en évidence d'une forme de plasticité basée sur le temps de décharge des potentiels d'action (STDP pour *Spike-Timing Dependent Plasticity*) a permis d'étendre l'apprentissage hebbien à la consolidation de ces assemblées temporelles [13]. Pour une connexion donnée, cette plasticité correspond à un changement du poids synaptique basé sur l'ordre de décharge des neurones pré- et post-synaptiques [2]. Cette modification est modélisée par une fenêtre temporelle [18]. D'après les données biologiques, pour les synapses excitatrices, si les temps d'émission des PA suivent un ordre causal (pré- puis post-synaptique), le poids de la synapse est augmenté. Il est diminué dans le cas contraire. La synapse accède aux

¹PCL = potentiels de champs locaux

²EEG = électro-encéphalographie

³MEG = magnéto-encéphalographie

informations sur le temps d'émission du neurone post-synaptique grâce à un PA rétropropagé [9].

Dans cet article, nous nous appuyons sur deux modèles de réseaux de neurones impulsifs différents pour étudier la relation entre les instants de décharge des neurones (au niveau microscopique) et l'apprentissage de percepts (au niveau macroscopique). Dans la partie 2, nous présentons un réseau où des groupes de neurones sont fixés au niveau topologique et où des liens sont définis à l'échelle des groupes, les poids synaptiques étant modifiés par STDP [10]. Dans la partie 3, nous présentons un réseau de type "sac de neurones", avec des poids synaptiques modifiés par STDP, et dont le fonctionnement est basé sur la notion de groupes polychrones [11] récemment introduite dans [7]. Dans les deux cas, nous mettons en évidence le fait que deux stimuli distincts, et correctement discriminés par le réseau, peuvent activer des assemblées où les neurones qui pulsent sont identiques, mais où les potentiels d'action de ces neurones sont émis selon des patterns temporels différents. Ceci nous amène à conclure en faveur de la pertinence d'une notion d'assemblée temporelle, et non pas spatialement distribuée.

2 Modèle constitué de groupes de neurones

Modèle Dans un premier modèle, le réseau est constitué de plusieurs groupes de neurones (100 groupes de 25 neurones chacun). Ces groupes sont liés entre eux par des projections, correspondant à la formation d'une synapse entre chaque paire de neurones, chacun pris dans un groupe différent. Chaque projection produit des synapses de même nature, soit excitatrices, soit inhibitrices. Les neurones de chaque groupe ont donc les mêmes neurones afférents et efférents, mais les connexions diffèrent au niveau des délais de transmission, tirés aléatoirement à l'initialisation, puis fixes ensuite.

Les stimulations sensorielles sont des motifs provenant d'un environnement virtuel [12, 10], représentant des images stylisées d'animaux et des sons correspondant à leurs cris. Ces animaux sont classés en deux catégories, proie ou prédateur, selon la nature de l'interaction avec le robot dans l'environnement virtuel. La topologie du réseau, i.e. les projections et leur nature, a été apprise par un algorithme évolutionnaire (voir détails dans [10]), ce qui nous permet d'affirmer que le modèle est capable de discriminer une proie d'un prédateur.

Expériences Les diagrammes de potentiels d'action présentés sur la figure 1 correspondent à une sous-partie représentative de l'activité du réseau (les 125 premiers neurones). Pendant les 1000 premières millisecondes, le réseau développe une activité interne qui lui est propre, puis, pendant les 1000ms suivantes, il est stimulé par un percept externe (un animal) qui lui est présenté de manière répétitive toutes les 10ms. L'adaptation des poids par STDP est activée tout au long de la simulation.

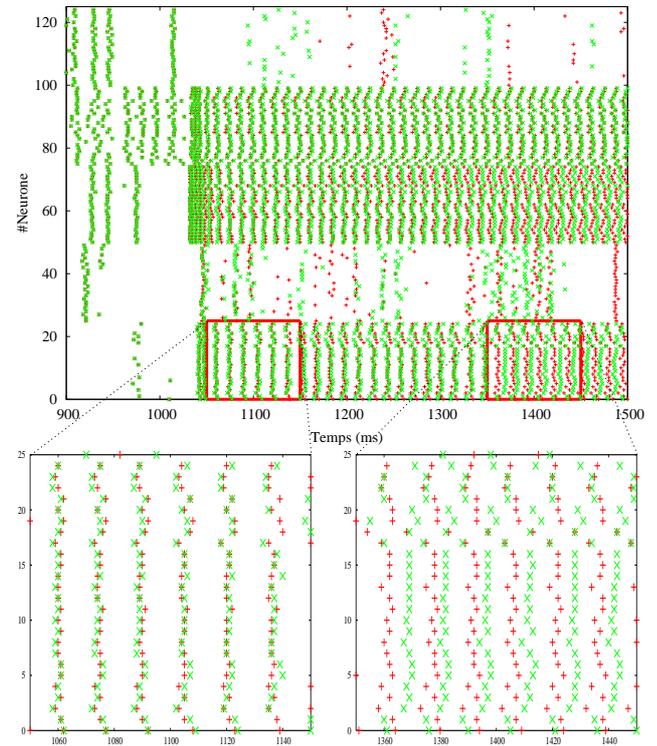


FIG. 1. Réponses du modèle à la présentation d'une proie ("x", en vert) ou d'un prédateur ("+", en rouge). À partir de conditions initiales identiques, les mêmes neurones sont activés, mais la STDP permet une discrimination des deux percepts en différenciant peu à peu les patterns temporels spécifiques des instants d'activation.

La figure 1 montre deux diagrammes de potentiels d'action superposés : ceux obtenus lors de la présentation d'une proie ("x", en vert) ou d'un prédateur ("+", en rouge), à partir d'une activité interne identique (jusqu'à 1000ms). On observe que, dans un premier temps, les potentiels d'action se comportent de la même manière (figure 1 en bas à gauche), puis les temps d'émission correspondant aux deux motifs se différencient après quelques instants de présentation (figure 1 en bas à droite). On constate que ce ne sont pas des assemblées spatiales différentes qui permettent de discriminer les percepts puisque les neurones activés sont les mêmes dans les deux expériences. En revanche, la différence se situe au niveau des patterns temporels des instants d'émission des PA. Cette différence émerge et se renforce à mesure que la durée de présentation des percepts augmente.

3 Modèle du type "sac de neurones"

Modèle Dans un second modèle, le réseau est constitué d'un "sac" de 100 neurones, dont 80 sont excitateurs et 20 sont inhibiteurs, pour respecter les proportions souvent observées dans des réseaux de neurones naturels. Les connexions entre les neurones du sac sont établies aléatoi-

rement avec une probabilité de 0,3. Les valeurs absolues des poids sont toutes initialisées à 0,5 et sont ensuite adaptées, par STDP, entre 0 et 1. Les délais des connexions sont initialisés aléatoirement, entre 1 et 20, puis restent fixes à l'intérieur du sac de neurones. Une couche d'entrée de 10 neurones projette des connexions sur l'assemblée avec une probabilité de 0,1. Deux neurones de sortie, connectés à tous les neurones du sac, servent à lire la classe attribuée par le modèle au stimulus présenté en entrée. L'apprentissage de ces neurones de sortie est contrôlé par l'optimisation d'un critère à marge, et porte sur la modification des délais des connexions de sortie (voir détails dans [11]). Ce procédé, basé sur une technique d'apprentissage artificiel, a pour seul objectif d'extraire du réseau une information résultant de son organisation interne. C'est uniquement cette organisation interne qui nous intéresse dans le présent article. Les neurones de sortie (cf. figure 3) nous permettent seulement de vérifier que le modèle est bien capable de discriminer les différents stimuli qui lui sont présentés en entrée. Les hypothèses qui ont conduit à la définition de ce modèle, de même que l'observation que nous faisons de l'organisation interne du réseau, sont basées sur la notion de groupes polychrones qui a été proposée récemment [7].

Groupes polychrones L'idée de base d'Izhikevich [7] consiste à remplacer la notion de synchronisation par celle de polychronisation. En effet, la notion de synfire chain, présentée initialement par Abeles [1], est basée sur l'hypothèse qu'un neurone s'active lorsqu'il reçoit des PA émis par des neurones présynaptiques s'activant de manière synchrone. Mais elle n'est plus valide si l'on tient compte du fait que les connexions afférentes ont des délais de transmission différents. La notion de polychronisation est donc plus riche puisqu'elle repose sur des groupes de neurones ayant la possibilité de se déclencher en chaîne selon divers patterns temporels. En particulier, un même PA émis par un neurone donné peut participer à l'activation de plusieurs groupes polychrones.

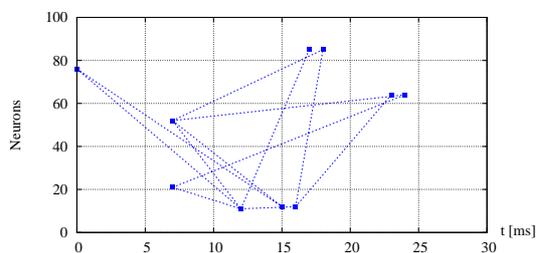


FIG. 2. Schéma temporel d'un groupe polychrone : lorsque les neurones déclencheurs 21, 52 et 76 émettent des PA dans la configuration temporelle relative (7,7,0), tous les neurones du groupe sont activés, en chaîne.

Pour notre modèle, un algorithme nous permet de calculer la liste des groupes polychrones supportés par la topologie du réseau et potentiellement activables. Pour per-

mettre une visualisation aisée du phénomène, nous avons réglé les paramètres des neurones de manière à ce que 3 PA arrivant simultanément sur un neurone provoquent l'émission d'un PA par ce neurone. Ainsi, en parcourant toutes les combinaisons possibles de 3 neurones dans le réseau, il suffit de suivre les connexions de ces triplets vers d'autres neurones, afin de détecter quel motif temporel d'activation d'un triplet déclencherait l'activation d'autres neurones, en aval. Ces PA déclenchés peuvent à leur tour en déclencher d'autres, en chaîne. La figure 2 montre l'un des 104 groupes détectés pour la topologie utilisée dans les simulations présentées ici.

Expériences Après une phase de stimulation aléatoire, pendant 300ms, qui génère une activité intense et une pré-organisation des poids, par STDP, nous laissons l'activité du réseau s'estomper (extinction vers 1750ms), puis nous débutons la phase d'apprentissage à 2000ms : deux stimuli (barres obliques, cf. [7]) sont présentés alternativement. L'activité du réseau, assez intense au début, se régule au fil des présentations, sous l'influence de la STDP. La figure 3 montre les stimuli injectés en entrée et l'activation du réseau, dans une tranche de temps telle que la distribution des poids ne varie quasiment plus. Tous les neurones répondent à chacun des stimuli, mais on observe l'alternance de deux patterns temporels d'activation qui sont stables et qui correspondent aux stimuli d'entrée. Ce sont donc bien des assemblées temporelles qui permettent la discrimination des percepts, et non pas des assemblées spatiales car celles-ci devraient alors être constituées de deux sous-ensembles de neurones distincts.

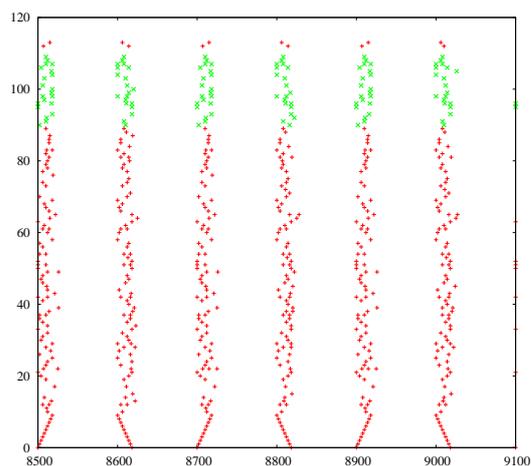


FIG. 3. Activation du réseau. En abscisse : temps en ms ; en ordonnée : numéros des neurones. Les 10 premiers neurones sont ceux de la couche d'entrée, les neurones numérotés de 11 à 110 sont les neurones du sac (en rouge les excitateurs, en vert les inhibiteurs), les 2 neurones du haut sont les neurones de sortie.

Les figures 4 et 5 permettent d'expliquer l'émergence de ce phénomène par l'observation des groupes polychrones qui sont effectivement activés dans le réseau. Ces

figures présentent le pourcentage d'activation des groupes polychrones (par souci de clarté, on ne montre que ceux numérotés entre 60 et 100, parmi tous les groupes possibles) en réponse à la présentation de chaque classe : barre noire pour la classe 1 et barre bleu clair pour la classe 2.

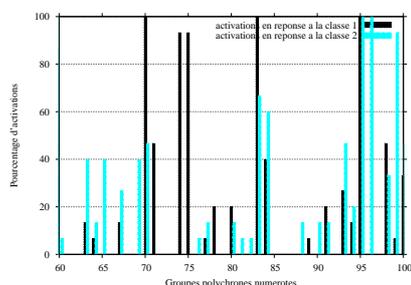


FIG. 4. Pourcentage d'activation de chaque groupe polychrone, au début de l'apprentissage (entre 2000 à 5000ms).

Au début de l'apprentissage (fig. 4), un grand nombre de groupes polychrones sont activés, tandis que ce nombre est très restreint à la fin de la simulation (fig. 5). Cette évolution résulte de la régulation générée par la STDP dans le sac de neurones : seuls quelques groupes polychrones sont sélectionnés pour représenter les stimulations.

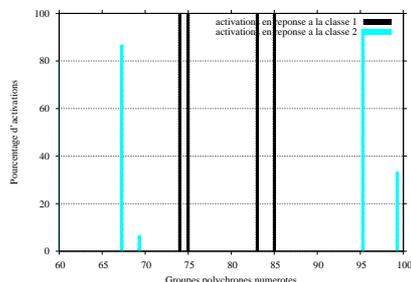


FIG. 5. Pourcentage d'activation de chaque groupe polychrone, après stabilisation des poids (entre 8000 à 11000ms).

On observe également que les groupes polychrones sélectionnés se sont spécialisés pour l'une ou l'autre des deux classes. En effet, sur la figure 4, de nombreux groupes sont activés en réponse aux deux classes, même si c'est préférentiellement pour l'une d'elles. Tandis que sur la figure 5, les quelques groupes qui restent activés ne le sont plus que spécifiquement pour une seule classe. Les groupes numérotés 67 et 95 sont deux exemples de cette évolution sélective.

4 Conclusion

En partant de deux modèles de réseaux de neurones impulsifs très distincts, n'ayant en commun que le modèle de neurone (SRM_0 dans les deux cas) et de plasticité synaptique (mêmes fenêtres de STDP, cf. [10, 11]), nous

avons constaté que l'activité interne aux réseaux accréditait la thèse d'une représentation des percepts par des assemblées temporelles de neurones, mais pas par des assemblées spatiales. Le lien entre les notions d'assemblées temporelles et de groupes polychrones mérite une investigation plus poussée qui sera menée dans des travaux ultérieurs.

Références

- [1] Moshe Abeles. *Local Cortical Circuits : An Electrophysiological Study*. Springer-Verlag, 1982.
- [2] G-Q Bi and M-M Poo. Synaptic modifications in cultured hippocampal neurons : dependence on spike timing, synaptic strength, and postsynaptic cell type. *J. Neurosci.*, 18 :10464–10472, 1998.
- [3] A K Engel, P Konig, and W Singer. Direct physiological evidence for scene segmentation by temporal coding. *Proc. Nat. Aca. Sci. USA*, 88 :9136–9140, 1991.
- [4] C M Gray and W Singer. Stimulus specific neuronal oscillations in orientation columns of cat visual cortex. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86 :1698–1702, 1989.
- [5] T Gruber and M M Muller. Oscillatory brain activity dissociates between associative stimulus content in a repetition priming task in the human EEG. *Cereb. Cortex*, 15 :109–116, 2005.
- [6] D O Hebb. *The organisation of behaviour : a neurophysiological theory*. Wiley, New York, 1949.
- [7] E M Izhikevich. Polychronization : Computation with spikes. *Neural Comp.*, 18 :245–282, 2006.
- [8] A Keil, M M Muller, W J Ray, T Gruber, and T Elbert. Human gamma band activity and perception of a gestalt. *J. Neurosci.*, 19 :7152–7161, 1999.
- [9] H Markram, J Lubke, M Frotscher, and B Sakmann. Regulation of synaptic efficacy by coincidence of postsynaptic APs and EPSPs. *Science*, 275 :213–215, 1997.
- [10] D. Meunier and H. Paugam-Moisy. Evolutionary supervision of a dynamical neural network allows to learn with on-going weights. In *Proc. of IJCNN'05*, pages 1493–1498. IEEE, INNS, 2005.
- [11] H Paugam-Moisy, R Martinez, and S Bengio. A supervised learning approach based on polychronization in spiking neural networks. Technical report, IDIAP, 2006.
- [12] E Reynaud and D Puzenat. A multisensory identification system for robotics. In *Proc. of IJCNN'01, Int. Joint Conf. on Neural Networks*, pages 2924–2929. IEEE, INNS, 2001.
- [13] T J Sejnowski. The book of Hebb. *Neuron*, 24 :773–776, 1999.
- [14] W Singer. Neural synchrony : a versatile code for the definition of relations ? *Neuron*, 24 :49–65, 1999.
- [15] C Tallon-Baudry, O Bertrand, C Wienbruch, B Ross, and C Pantev. Combined EEG and MEG recordings of visual 40 hz responses to illusory triangles in human. *Neuroreport*, 8(5) :1103–1107, 1997.
- [16] C. von der Malsburg. The correlation theory of brain function. Technical report, Max Planck Institute for Biophysical Chemistry, Göttingen, Germany, 1981.
- [17] C. von der Malsburg. The what and why of binding : The modeler's perspective. *Neuron*, 24 :95–104, 1999.
- [18] L I Zhang, H W Tao, C E Holt, W A Harris, and M-M Poo. A critical window for cooperation and competition among developing retinotectal synapses. *Nature*, 395 :37–44, 1998.