

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À CHICOUTIMI
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN INGÉNIERIE

par

PING TANG

**SIMULATION DU TRAITEMENT EFFECTUÉ PAR CERTAINES
CELLULES ÉTOILÉES DU NOYAU COCHLÉAIRE ANTÉROVENTRAL
ET ANALYSE DE LEUR COMPORTEMENT EN TERME DE
MODULATION D'AMPLITUDE**

NOVEMBRE 1995



Mise en garde/Advice

Afin de rendre accessible au plus grand nombre le résultat des travaux de recherche menés par ses étudiants gradués et dans l'esprit des règles qui régissent le dépôt et la diffusion des mémoires et thèses produits dans cette Institution, **l'Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** est fière de rendre accessible une version complète et gratuite de cette œuvre.

Motivated by a desire to make the results of its graduate students' research accessible to all, and in accordance with the rules governing the acceptance and diffusion of dissertations and theses in this Institution, the **Université du Québec à Chicoutimi (UQAC)** is proud to make a complete version of this work available at no cost to the reader.

L'auteur conserve néanmoins la propriété du droit d'auteur qui protège ce mémoire ou cette thèse. Ni le mémoire ou la thèse ni des extraits substantiels de ceux-ci ne peuvent être imprimés ou autrement reproduits sans son autorisation.

The author retains ownership of the copyright of this dissertation or thesis. Neither the dissertation or thesis, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

RÉSUMÉ

Ce travail fait une analyse approfondie des neurones dans le noyau cochléaire et des capacités de certains neurones à démoduler en amplitude à partir de l'information sonore. Plusieurs travaux de biologistes et de neurophysiologistes sont étudiés pour faire ressortir les qualités spécifiques de ces recherches en ce qui a trait aux modèles de neurones et réseaux de neurones aptes à démoduler un signal de type modulation d'amplitude.

Le noyau cochléaire est le premier centre d'intégration de l'information sonore véhiculée par les fibres du nerf auditif. Le complexe du noyau cochléaire comporte trois divisions principales: antéroventrale (NCAV), postéroventrale (NCPV) et dorsale (NCD). Plusieurs types de réponses cellulaires y sont observés, et sont dûs à des mécanismes différents. Nous proposons un patron pour la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Ce patron consiste en trois régions: la région primaire, la région transitoire et la région en dents de scie. À partir des travaux des biologistes et des neurophysiologistes, nous simulons une région qui est la région dite en dents de scies "chop-S". Un modèle physiologique de l'excitabilité de membrane des cellules "chop-S" a été développé à partir des équations d'Hodgkin et Huxley. Nous proposons un réseau de neurones spécialisés à partir des neurones en dents de scies "chop-S" pour modéliser le codage temporel de la modulation d'amplitude. Des réponses simulées à des stimulus simples sont

décrites et comparées avec des résultats publiés. Ce modèle est utilisé afin d'étudier les représentations de la démodulation d'amplitude du signal. La distribution des neurones pourrait être organisée en canaux spécialisés pour coder l'enveloppe du signal modulé en amplitude. En même temps notre simulation montre que les entrées inhibitrices peuvent avoir un effet substantiel sur la régularité du signal de sortie de la cellule en dents de scie "chop-S".

Mots clés: Noyau cochléaire, Neurones en dents de scies, Modèles neuronaux, Démodulation d'amplitude, Réseaux de neurones spécialisés.

REMERCIEMENTS

Je tiens avant tout à remercier M. Jean Rouat, professeur au département des sciences appliquées, directeur de recherche, qui a su m'orienter dans ma démarche de travail. Par ses questions pertinentes et ses conseils il m'a permis de réaliser ce travail. Je le remercie particulièrement pour avoir corrigé mon mémoire et pour m'avoir permis d'améliorer mes capacités à communiquer en français.

Je remercie également tous les membres d'ERMETIS (Équipe de Recherche en Microélectronique et Traitement Informatique des Signaux) pour leur soutien technique, et enfin, toutes les personnes ressources que j'aurais oubliées de citer.

TABLE DES MATIÈRES

RÉSUMÉ	ii
REMERCIEMENTS	iv
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES FIGURES	x
LISTE DES TABLEAUX	xv
LISTE DES ABRÉVIATIONS	xvi
INTRODUCTION	xvii
CHAPITRE 1. ORGANISATION FONCTIONNELLE DES VOIES	
AUDITIVES	1
1.1 La partie périphérique du système auditif	1
1.1.1 L'oreille externe	1
1.1.2 L'oreille moyenne	2
1.1.3 L'oreille interne	3
1.2 La cellule nerveuse et le nerf auditif	5
1.2.1 La cellule nerveuse	5
1.2.2 Le nerf auditif	8
1.3 Le système auditif central	10
1.3.1 Le noyau cochléaire	10
1.3.2 L'organisation du complexe du noyau cochléaire	12

1.3.3 Les types et les propriétés fonctionnelles des cellules	16
1.3.3.1 Classification structurale	16
1.3.3.2 Classification fonctionnelle	18
1.3.3.3 Correspondance entre types de cellules et types de réponse dans le noyau cochléaire	21
1.3.3.4 Sous-classifications des unités dans le noyau cochléaire antéroventral chez le mammifère	23
1.3.4 Traitements spécialisés dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire	25
1.3.4.1 Les subdivisions de la partie antéroventrale du noyau cochléaire	26
1.3.4.2 Les projections du nerf auditif dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire	28
1.3.4.3 Le patron du circuit des cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire	32
1.3.5 Encodage de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire	36
1.4 Conclusion	41
CHAPITRE 2. MODÈLE DE L'OREILLE PÉRIPHÉRIQUE ET	
 REVUE DES MODÈLES EXISTANTS DE CELLULES	42
2.1 Présentation générale du modèle proposé	42
2.2 Présentation générale de la simulation	44

2.3 Modèle de la périphérie auditive	45
2.4 Équation d'Hodgkin et Huxley	48
2.5 Modèle du corps cellulaire d'Arel et Kim et Modèle du corps cellulaire d'Hewitt et al.	50
2.6 Modèle de neurone selon Banks et Sachs	54
2.7 Conclusion	55
CHAPITRE 3. MODÈLE PROPOSÉ DE NEURONE "CHOP-S", RÉSEAU DE NEURONES DU NOYAU COCHLÉAIRE ANTÉROVENTRAL ET IMPLANTATION	
	57
3.1 Choix de l'architecture du réseau de neurones et du type de neurone	60
3.2 Spécification du modèle d'un seul neurone "chop-S"	63
3.2.1 Modèle du corps cellulaire "chop-S"	63
3.2.2 Modèle de l'arbre dendritique de la cellule "chop-S"	65
3.3 Signaux d'entrée pour le modèle d'un neurone "chop-S"	68
3.4 Environnement d'implantation du modèle	69
3.5 Implantation et étude du modèle d'une seule cellule "chop-S"	71
3.6 Implantation du réseau de neurones "chop-S"	74
3.7 Conclusion	76
CHAPITRE 4. RÉPONSES DU MODÈLE DES CELLULES "CHOP-S" DU NOYAU COCHLÉAIRE ANTÉROVENTRAL	
	77
4.1 Réponses du modèle à une excitation sur le corps de la cellule	78
4.2 Réponses du modèle à une excitation acoustique	82

4.2.1 Ajout du modèle auditif	82
4.2.2 Analyse de régularité	83
4.3 Comportement du modèle de cellule "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral vis-à-vis du codage de la modulation d'amplitude	86
4.3.1 Conditions expérimentales	89
4.3.2 Résultats expérimentaux	89
4.4 Analyse de la relation synchronique du stimulus avec le réponse de cellule "chop-S"	93
4.5 Influence de l'entrée inhibitrice sur le réseau de neurones "chop-S"	98
4.6 Analyse et discussion	105
CHAPITRE 5. CONCLUSION	110
BIBLIOGRAPHIE	113
ANNEXE A: CONDUCTANCES DU CORPS CELLULAIRE ET AXONE À PROPRIÉTÉS DÉPENDANTES DU POTENTIEL	124
ANNEXE B: PARAMÈTRES DU MODÈLE DU CORPS CELLULAIRE ET DE L'ARBRE DENDRITIQUE D'UN SEUL NEURONE "CHOP-S"	128
B.1 Paramètres du modèle du corps cellulaire	129
B.2 Paramètres du modèle de l'arbre dendritique	130
ANNEXE C: BREF GUIDE D'UTILISATION DU SIMULATEUR	131

C.1 Système de simulation du réseau de neurones et	
interface graphique	131
C.1.1 Simulation d'un seul neurone "chop-S"	132
C.1.2 Simulation de réseaux de neurones de	
plusieurs cellules "chop-S"	133
C.2 Logiciel du modèle d'image auditive	136
ANNEXE D: HISTOGRAMMES DES TEMPS POST-	
STIMULATOIRES	138

LISTE DES FIGURES

Figure 1.1 Coupe schématique de l'oreille.	1
Figure 1.2 Coupe schématique du tympan montrant les osselets.	3
Figure 1.3 Cochlée dans l'oreille interne.	4
Figure 1.4 Coupe schématique de la membrane basilaire.	5
Figure 1.5 Un neurone typique et axone en liaison synaptique avec un autre.	6
Figure 1.6 Coupe transversale d'un axone typique.	7
Figure 1.7 Forme de l'histogramme des décharges du nerf en réponse au stimulus.	9
Figure 1.8 Coupe schématique de la cochlée, des neurones auditifs primaires constituant le ganglion spiral, et projection centrale des axones des neurones auditifs primaires dans le noyau cochléaire.	11
Figure 1.9 Schéma des voies auditives reliant le cerveau et l'oreille.	12
Figure 1.10 Schéma d'une vue du noyau cochléaire, du nerf auditif et de la lame spirale.	13
Figure 1.11 Vue latérale schématique du noyau cochléaire indiquant ses principales subdivisions et les différentes populations de cellules.	15
Figure 1.12 Représentation schématique des cellules dans la noyau cochléaire.	17
Figure 1.13 Essai synthétique de classification des réponses du noyau cochléaire.	19
Figure 1.14 Correspondance entre types de cellules et types de réponse dans le noyau cochléaire.	23

Figure 1.15 Représentation schématique de la projection afférente des axones émis par le noyau cochléaire en direction du complexe de l'olive supérieur, du lemnisque latéral et du colliculus inférieur.	31
Figure 1.16 Représentation schématique de la projection des neurones de la partie antéroventrale du noyau cochléaire en direction du complexe de l'olive supérieure("COS"), du lemnisque latéral(LL) et du colliculus inférieur(CI).	31
Figure 1.17 Fibres du nerf auditif: connectivité interne entrant dans le noyau cochléaire.	33
Figure 1.18 Circuit du nerf dans le noyau cochléaire complexe.	33
Figure 1.19 Patron de circuit des cellules et projections des fibres afférents du NCD vers la partie antéroventrale du noyau cochléaire.	36
Figure 1.20 Codage de la modulation en amplitude dans les régions intermédiaires du noyau cochléaire ventral.	40
Figure 2.1 Structure du logiciel de traitement de la sensation auditive et partie périphérique.	47
Figure 2.2 Circuit du modèle d'Hodgkin et Huxley.	48
Figure 2.3 Circuit du modèle du corps cellulaire de neurone du noyau cochléaire.	50
Figure 2.4 Circuit du modèle de Banks et Sachs.	55
Figure 3.1 Circuit de réverbération à partir de la cellule du noyau cochléaire.	58

Figure 3.2 Modèle du réseau de neurones "chop-S" dans le noyau cochléaire antéroventral.	61
Figure 3.3 Schéma de cellule "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral.	62
Figure 3.4 Circuit équivalent du corps cellulaire.	65
Figure 3.5 Modèle compartimental dendritique de la cellule "chop-S".	67
Figure 3.6 Schéma du système avec la périphérie auditive et la cellule.	69
Figure 4.1 Potentiel de la membrane du corps cellulaire en réponse à un petit courant Injecté au niveau du corps cellulaire	78
Figure 4.2 Potentiel de la membrane à l'état stable en réponse au petit courant I_{inject} placé sur le corps cellulaire pour $t=40ms$ de la figure 4.1.	79
Figure 4.3 Réponse du modèle pour un courant dépolarisant soutenu $I_{inject} = 0.5nA$	80
Figure 4.4 Impulsions de décharge du corps cellulaire.	81
Figure 4.5 Taux de décharge du modèle pour un courant injecté.	81
Figure 4.6 Moyenne et écart type des intervalles entre décharges convécutes pour notre modèle	85
Figure 4.7 Moyenne et écart type des intervalles entre décharges convécutes pour une cellule "chop-S".	85
Figure 4.8 Valeur CV mesurée dans notre modèle.	86
Figure 4.9 Histogramme des temps post-stimulatoires de la réponse d'un neurone "chop-S" pour $f_c=5000Hz$ et $f_e=75Hz$ avec l'amplitude fixée à 100 unités.	90

Figure 4.10 Amplitude spectrale de l'histogramme des temps post-stimulateurs donné à la figure 4.9.	90
Figure 4.11 Gain en modulation pour un niveau d'entrée de 10 unités.	91
Figure 4.12 Gain en modulation pour un niveau d'entrée de 100 unités.	92
Figure 4.13 Gain en amplitude (normalisé) pour un group de cellules en dents de scie.	92
Figure 4.14 Signal de fréquence de 100 Hz et de porteuse de 5kHz.	93
Figure 4.15 Probabilité de décharge au niveau d'une fibre du nerf auditif pour une entrée de 100 unités.	94
Figure 4.16 Probabilité de décharge au niveau d'une fibre du nerf auditif pour une entrée d'amplitude égale à 10000 unités.	94
Figure 4.17 Train d'impulsions obtenu à partir des signaux donnés à la figure 4.15.	95
Figure 4.18 Train d'impulsions obtenu à partir des signaux donnés à la figure 4.16.	96
Figure 4.19 Impulsions de la sortie d'un neurone "chop-S" pour une entrée d'amplitude égale à 100 unités.	96
Figure 4.20 Impulsions de la sortie d'un neurone "chop-S" pour une entrée d'amplitude égale à 10000 unités.	97
Figure 4.21 Signal de voyelle /a/ extrait du mot "fa" prononcé par un homme en français.	98
Figure 4.22 Probabilité de décharge représentant la sortie du modèle de Meddis des cellules ciliées internes.	99
Figure 4.23 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie de la cellule ciliée interne pour le canal 1.	100

Figure 4.24 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie	
de la cellule ciliée interne pour le canal 16.	100
Figure 4.25 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie	
de la cellule ciliée interne pour le canal 32.	101
Figure 4.26 Potentiel de membrane de la cellule en dents de scie	
pour le canal 1.	101
Figure 4.27 Potentiel de membrane de la cellule en dents de scie	
pour le canal 16.	102
Figure 4.28 Potentiels de membrane de la cellule en dents de scie	
pour le canal 32.	102
Figure 4.29 Réponse de la cellule "chop-S" du canal 1 lorsque que	
l'inhibition est active.	103
Figure 4.30 Influence de l'entrée inhibitrice (10 impulsions/sec, canal 16).	104
Figure 4.31 Influence de l'entrée inhibitrice (60 impulsions/sec, canal 32).	104
Figure 4.32 Mouvement de la membrane basilaire idéalisée et correspondant à	
la décharge des potentiels d'action de cellule ciliée interne.	106
Figure B.1 Les Compartiments de la cellule "chop-S".	128
Figure C.1 Des exemples d'écran générés par GENESIS.	132
Figure D.1 Le train d'impulsions $f(t)$ et le train de décharges $g(t)$.	139

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1.1 Réponses des principaux types de cellules	22
Tableau 1.2 Correspondance entre les principales classes et sous-classes dans le noyau cochléaire antéroventral	25
Tableau 1.3 Principales classes de cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire	28
Tableau B.1 Paramètres du modèle du corps cellulaire en dents de scie chez le chat	129
Tableau B.2 Paramètres du modèle de la dendrite	130

LISTE DES ABRÉVIATIONS

BF: basses fréquences,

Cl⁻: ions de chlore,

chop-S, chop-T, chop-W, chop-LF: sous-catégories cellulaires en dents de scie,

CV: coefficient de variation,

FC: fréquence caractéristique,

HF: hautes fréquences,

K⁺: ions de potassium,

Na⁺: ions de sodium,

NA: nerf auditif,

NC: noyau cochléaire,

NCAV: noyau cochléaire antéroventral,

NCD: noyau cochléaire dorsal,

NCPV: noyau cochléaire postéroventral,

NCV: noyau cochléaire ventral,

NI: noyau interstitiel,

Pn, PN, Pr: sous-catégories cellulaires primaires,

PST: temps post-stimulateurs,

PSTH: histogrammes des temps post-stimulateurs,

O_C, O_L, O_I: trois sous-catégories cellulaires transitoires.

INTRODUCTION

Si nous comprenions parfaitement la nature de la perception de la parole, nous pourrions développer des techniques puissantes afin de réaliser des systèmes pour la reconnaissance de parole, pour assister les personnes handicapées, etc. Il semble donc qu'il faille regarder sous un autre angle le décodage acoustique car le signal de parole a une particularité fondamentale: celle d'être produit et analysé par un système biologique très efficace. Avec l'aide des travaux des biologistes et des neurophysiologistes, nous pouvons modéliser certaines unités de traitement du système auditif humain.

Du nerf auditif, l'information est transmise au cortex par le noyau cochléaire, l'olive supérieure complexe, le colliculus inférieur, le noyau médian du corps trapézoïdal et le cortex auditif. Toutes les fibres du nerf auditif se terminent dans le noyau cochléaire. Lorsqu'on quitte la cochlée et le nerf auditif pour entrer dans le noyau cochléaire, on ne trouve plus, comme dans le nerf auditif, une population de neurones relativement homogène. En effet, le complexe du noyau cochléaire comporte trois divisions principales: antéroventrale (NCAV), postéroventrale (NCPV) et dorsale (NCD). Des enregistrements intracellulaires sur des coupes apportent de précieux renseignements sur la façon dont les cellules du noyau cochléaire antéroventral réagissent aux stimulations du nerf auditif. Plusieurs types de réponses cellulaires y sont observés, et sont dûs à des mécanismes différents.

Nous allons tout d'abord étudier brièvement le système auditif, afin d'en dégager les caractéristiques principales ainsi que les modules fonctionnels de base. Tous ces éléments peuvent être rassemblés pour établir un schéma fonctionnel de l'intégration nerveuse dans le noyau cochléaire antéroventral, à la fois basé sur l'anatomie, la distribution des fréquences caractéristiques, l'allure des réponses extracellulaires et celle des réponses intracellulaires. À partir des travaux des biologistes et des neurophysiologistes, nous proposons un patron pour trois types de cellules, situées dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Ensuite, pour modéliser le codage temporel de la modulation d'amplitude, un modèle physiologique de l'excitabilité de membrane des cellules en dents de scies a été développé à partir des équations d'Hodgkin et Huxley. Nous simulons un type de neurones en dents de scies "chop-S" qui sont localisés dans le noyau cochléaire antéroventral. Nous proposons des réseaux de neurones spécialisés à partir de ces unités, chacune étant connectée à quelques fibres du nerf auditif, afin de traiter des informations issues de modèles cochléaires. Nous analysons le comportement d'un réseau de neurones "chop-S", en regard d'un éventuel processus de démodulation d'amplitude.

Les travaux de FitzHugh-Nagumo (Cronin 1987) simplifient le système d'équations différentielles suggéré par le modèle séminal de Hodgkin-Huxley. Dans ce mémoire, nous ne discutons pas ses travaux et n'analysons pas leur application.

Ce travail démontre la capacité de notre modèle de neurone dans le noyau cochléaire à coder l'enveloppe du signal modulé en amplitude.

CHAPITRE 1

ORGANISATION FONCTIONNELLE DES VOIES AUDITIVES

1.1 La partie périphérique du système auditif

En examinant le fonctionnement de l'oreille, il est commode de considérer séparément les trois régions: l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne (voir la figure 1.1).

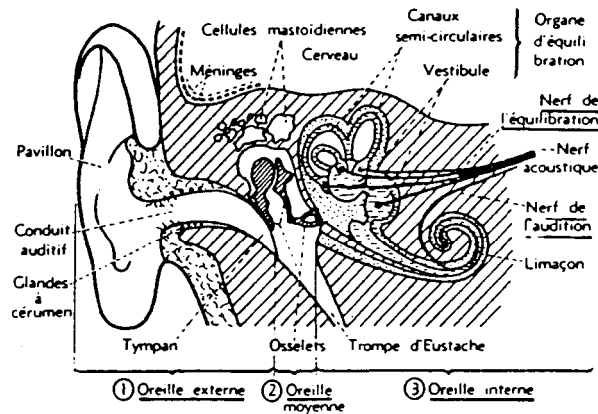


Fig. 1.1 Coupe schématique de l'oreille (d'après Cournoyer L. et Garon O., 1968).

1.1.1 L'oreille externe

L'oreille externe comprend un pavillon de nature cartilagineuse et un conduit auditif.

La peau qui tapisse ce dernier porte de petits poils et sécrète une matière grasse et jaune, le cérumen. Poils et cérumen arrêtent les poussières. Le conduit se termine par une membrane: le tympan. Elle a pour rôle essentiel de collecter les signaux sonores par l'intermédiaire du pavillon et de les conduire vers l'oreille moyenne.

1.1.2 L'oreille moyenne

L'oreille moyenne contient trois osselets (le marteau, l'enclume et l'étrier) qui relient mécaniquement le tympan à l'oreille interne par la fenêtre ovale (voir la figure 1.2). C'est une cavité osseuse du crâne, qu'on appelle caisse du tympan. Les osselets sont suspendus aux parois de la caisse par des ligaments. Le manche du marteau est soudé au tympan, dont il couvre de la moitié de la surface. Les mouvements du tympan sont transmis par le marteau à l'enclume, reliée elle-même à l'étrier. La platine de l'étrier couvre la fenêtre ovale, qui débouche sur l'oreille interne.

L'oreille moyenne joue le rôle d'adaptateur d'impédance. Les vibrations sonores mettent en mouvement le tympan qui transmet ses oscillations à la fenêtre ovale par l'intermédiaire de l'enclume, du marteau et de l'étrier. Le système nerveux central peut rétro-agir sur ce système en commandant la raideur des muscles des différents éléments [Denes et Elliot 1960]. Enfin la trompe d'Eustache permet d'équilibrer les pressions entre l'extérieur et l'oreille moyenne afin de conserver un point de fonctionnement stable [Pickles 1988].

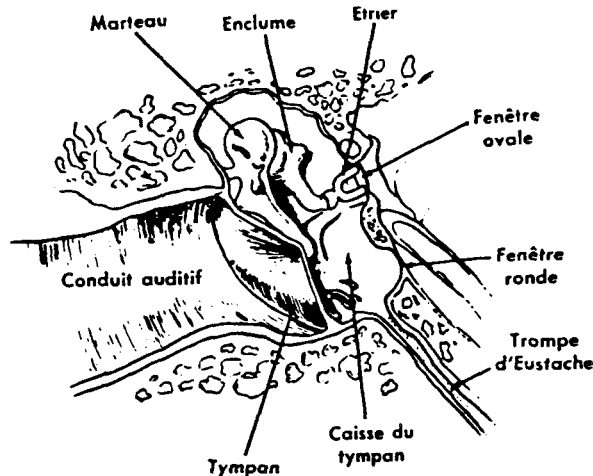


Fig. 1.2 Coupe schématique du tympan montrant les osselets (d'après Denes et Elliot, 1960)

1.1.3 L'oreille interne

L'oreille interne est un système compliqué consistant en menues cavités logées dans le crâne. Une de ces cavités enroulée comme une coquille d'escargot, s'appelle la cochlée ou limaçon (voir la figure 1.3). L'importante transformation des vibrations mécaniques en impulsions nerveuses a lieu dans la cochlée. La cochlée est constituée de trois compartiments séparés par la membrane de Ressner et la membrane basilaire (rampe vestibulaire, rampe médiale et rampe tympanique). On trouve sur la membrane basilaire l'organe de Corti qui est le transducteur chargé de convertir l'onde propagée dans le liquide en excitations nerveuses. Cet organe comprend des cellules munies de cils et dénommées internes ou externes. Les cils des cellules externes sont ancrés sur la membrane tectoriale et permettent de modifier les mouvements relatifs de la membrane basilaire avec cette dernière. Les cellules ciliées se comportent comme des capteurs qui permettent de générer des impulsions électriques caractérisant les mouvements de la membrane basilaire.

La rampe médiale comprise entre la membrane de Rensner et la membrane basilaire, divise la cochlée sur presque toute sa longueur en deux régions distinctes: la rampe vestibulaire, du côté de la fenêtre ovale, et la rampe tympanique, de l'autre côté. Les deux régions sont remplies d'un fluide deux fois visqueux comme l'eau et appelé périlymphe. La partition cochléaire (rampe médiale) est creuse et comprend un liquide appelé endolymphe. À la pointe du limaçon s'ouvre un passage, l'hélicotrème, qui permet au fluide de passer d'une rampe à l'autre. À la base du limaçon, la rampe tympanique aboutit à la fenêtre ronde, obturée par une membrane et donnant sur l'oreille moyenne. Les canaux semi-circulaires, qui ne jouent aucun rôle dans l'audition proprement dite, sont aussi remplis de périlymphe et raccordés directement à la cochlée.

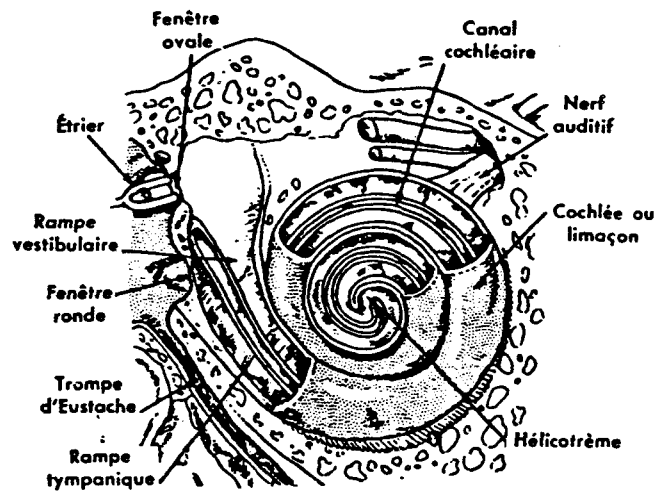


Fig. 1.3 Cochlée dans l'oreille interne (d'après Denes et Elliot 1960)

Les déplacements de la platine de l'étrier dans la fenêtre ovale induisent des ondes de pression, par l'intermédiaire de liquides (périlymphe), dans la cochlée, ce qui fait vibrer transversalement la membrane basilaire. L'organe de Corti joue le rôle d'analyseur de fréquences. La base sera sensible à des vibrations à hautes fréquences, tandis que l'apex

répondra à des basses fréquences. En effet, on observe une représentation spatiale le long de la membrane des fréquences du signal (tonotopie) (voir la figure 1.4). Les vibrations stimulent les cellules ciliées en modifiant leur conductance ionique, ce qui crée un courant qui est le départ du message nerveux à travers le nerf auditif [Denes et Elliot, 1960] [Piquenal M., 1992] [Green, 1976].

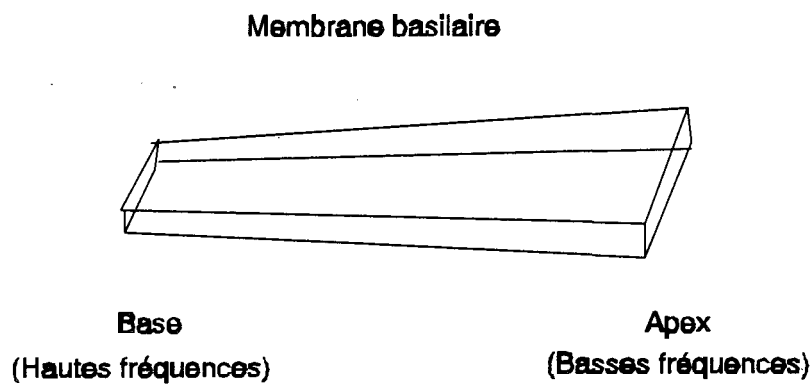


Fig. 1.4 Coupe schématique de la membrane basilaire (d'après Piquenal M., 1992)

1.2 La cellule nerveuse et le nerf auditif

1.2.1 La cellule nerveuse

Pour comprendre la tâche complexe du système nerveux, il faut avoir quelques notions de la cellule nerveuse, le neurone. Les milliards de neurones du système nerveux forment un réseau. Dans les organismes complexes, différents groupes de cellules

remplissent des fonctions diverses et ces groupes, en évoluant, ont pris des formes variées de façon à mieux remplir des fonctions spécifiques. Les neurones, sous des formes variées, ont des caractères communs (voir la figure 1.5).

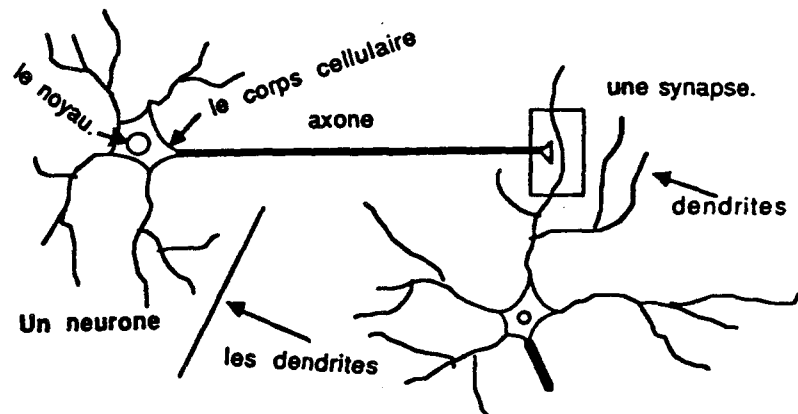


Fig. 1.5 Un neurone typique et l'axone en liaison synaptique avec un autre

Le neurone comprend un renflement, le corps cellulaire. En prolongement du corps cellulaire s'étend un filament ténu, l'axone. La liaison entre neurones s'établit essentiellement par des raccords appelés synapses. La synapse peut prendre différentes formes.

L'intérieur de l'axone consiste en une substance gélatineuse qui contient une concentration considérable d'ions de potassium à charge positive (symbole K^+). L'axone baigne dans un fluide intercellulaire ressemblant à l'eau de mer par sa composition et contenant en abondance des ions de sodium à charge positive (Na^+). Dans ces deux milieux se trouvent des ions de chlore à charge négative (Cl^-) (voir la figure 1.6).

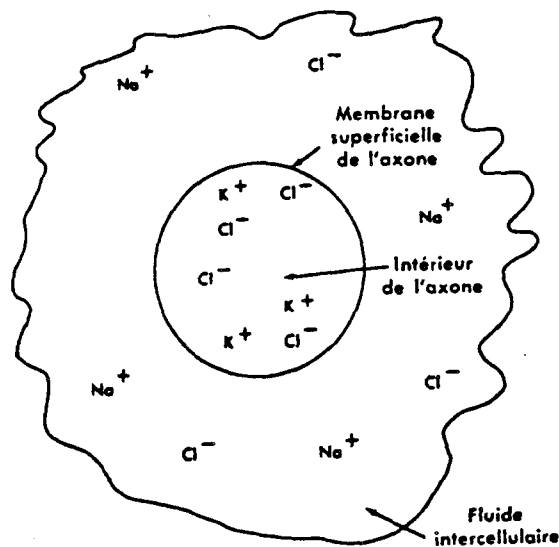


Fig. 1.6 Coupe transversale d'un axone typique (d'après Denes et Elliot, 1960)

On peut observer le comportement électrique de l'influx nerveux en implantant dans l'axone une électrode microscopique et en relevant la différence de potentiel.

L'étendue des informations que peut coder le système nerveux est forcément restreinte par certaines propriétés des nerfs et des impulsions nerveuses. La fibre nerveuse joue essentiellement un rôle d'interrupteur. Si le neurone n'est que faiblement stimulé, aucune impulsion ne parcourt l'axone. Pour obtenir une réaction, il faut accroître le stimulus jusqu'au seuil d'excitation du neurone. Une fois ce seuil dépassé, le neurone déclenche et lance une impulsion le long de son axone. Lorsque le seuil est franchi, la forme et l'amplitude de l'impulsion dépendent assez peu de l'intensité de la stimulation [Deutsch, 1993] [Denes et Elliot, 1960].

1.2.2 Le nerf auditif

Dans les cellules ciliées de l'oreille interne, le processus de l'audition commence à concerner le système nerveux. Les signaux reçus par l'oreille atteignent leur destination dans les centres sensoriels du cortex cérébral, après avoir suivi le réseau compliqué des voies nerveuses. Il se fait sans doute sur le parcours, aux liaisons synaptiques, un traitement d'information.

Les corps cellulaires des neurones récepteurs sont situés dans le ganglion spiral, qui s'enroule parallèlement à l'organe de Corti (voir la figure 1.9). Les axones issus de ces corps cellulaires gagnent la columelle, noyau poreux de la cochlée, où ils convergent en un faisceau régulier de fibres qu'on appelle nerf auditif. Le nerf auditif (les synapses entre ce dernier et les cellules ciliées) est le siège d'un phénomène très important: l'adaptation.

On peut obtenir l'histogramme des décharges du nerf (Histogrammes des Temps Post-Stimulatoires) en réponse à un stimulus (voir l'annexe D pour le détail). Il y a un niveau de décharges spontanées (en l'absence de stimulation). La réponse commence par un maximum à l'attaque du stimulus, puis diminue exponentiellement (adaptation) et se stabilise à une valeur supérieure à l'activité spontanée (d'autant plus grande que l'amplitude du stimulus est grande). Après la stimulation, cette réponse retombe à un minimum pour remonter graduellement aux taux d'activité spontanée (voir la figure 1.7).

Les signaux provenant des dendrites sont intégrés dans le corps cellulaire, et si le potentiel ainsi obtenu dépasse un certain seuil, une impulsion est générée et transmise par l'axone.

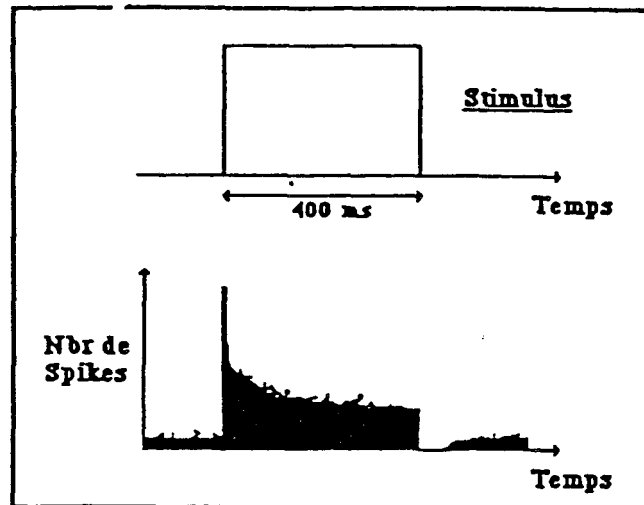


Fig. 1.7 Forme de l'histogramme des décharges du nerf en réponse au stimulus

(d'après Piquenal M., 1992)

A partir des corps cellulaires du ganglion spiral, des ramifications pénètrent dans l'organe de Corti, où leurs terminaisons font contact synaptique avec les cellules ciliées sensorielles. Fait caractéristique, une fibre peut faire liaison avec plusieurs cellules ciliées externes, et chaque cellule ciliée interne reçoit des prolongements de plusieurs fibres nerveuses. Bien que la plupart de ces fibres soient sensorielles, donc acheminement de l'information vers le système nerveux central, on sait que certaines d'entre elles acheminent par contre des signaux du cerveau vers l'organe de Corti. Cet agencement

constitue un circuit complexe d'aller et retour grâce auquel le système nerveux semble exercer un certain contrôle sur les organes périphériques de l'audition [Denes et Elliot 1960] [Piquenal M. 1992].

1.3 Le système auditif central

1.3.1 Le noyau cochléaire

Toutes les fibres du nerf auditif se terminent dans le noyau cochléaire (voir la figure 1.8). A partir du noyau cochléaire, les axones, réunis en faisceau fibreux qui s'appelle corps trapézoïdal, gagnent le prochain amas de corps cellulaires, où ils établissent des liaisons synaptiques. Cet amas cellulaire se dénomme complexe olivaire supérieur, à cause de ses formations en contour d'olive. Les fibres remontent en suivant des trajets qu'il est inutile de nommer en détail.

Dans la région du thalamus se trouve le corps genouillé médian. Cet amas de cellules est le dernier arrêt avant l'étage supérieur du cerveau. Les fibres auditives venues des régions inférieures y aboutissent. De ce point, les fibres nerveuses vont directement à la plage d'audition du cortex sensoriel (voir la figure 1.9).

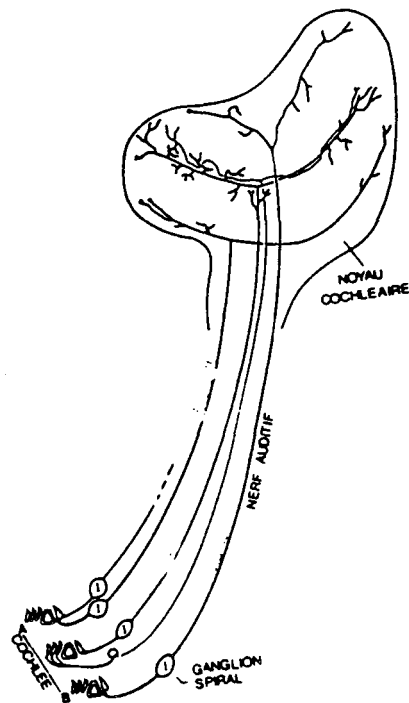


Fig. 1.8 Coupe schématique de la cochlée, des neurones auditifs primaires constituant le ganglion spiral, et projection centrale des axones des neurones auditifs primaires dans le noyau cochléaire

(d'après Rouiller Eric M., 1992)

Le noyau cochléaire est le premier relais des voies auditives: il contient donc les neurones auditifs dits "secondaires", qui reçoivent leur information ascendante de la part des fibres du nerf auditif, qui toutes se terminent dans le noyau cochléaire. La réception de ces signaux a donc lieu au moyen de contacts synaptiques entre les terminaisons axonales des fibres du nerf auditif et le corps cellulaire ou les dendrites des neurones du noyau cochléaire [Romand 1992a] [Rouiller, 1992].

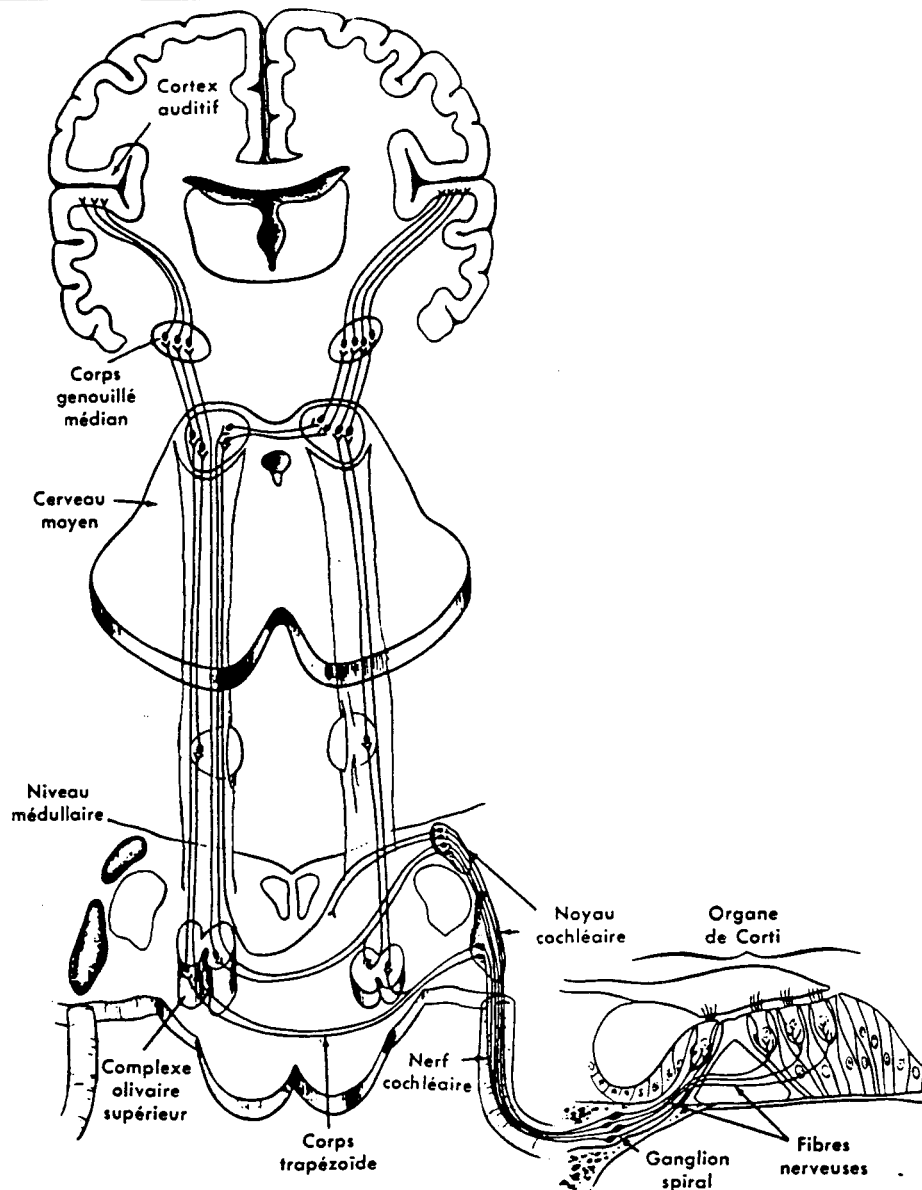


Fig. 1.9 Schéma des voies auditives reliant le cerveau et l'oreille (d'après Denes et Elliot, 1960)

1.3.2 L'organisation du complexe du noyau cochléaire

Le complexe du noyau cochléaire comporte trois divisions principales. La région innervée par les fibres ascendantes correspond au noyau cochléaire antéroventral (NCAV).

Quant aux fibres descendantes, elles innervent le noyau cochléaire postéroventral (NCPV) et poursuivent leur course pour se projeter dans le noyau cochléaire dorsal (NCD). Le NCD et le NCPV sont séparés du NCAV par la racine du nerf auditif (NA), dénommée noyau interstitiel (NI). L'ensemble des noyaux ventraux, NI, NCAV et NCPV, forment le noyau cochléaire ventral (NCV) (voir la figure 1.10) [Romand R.1992b] [Brawer et Morest 1974].

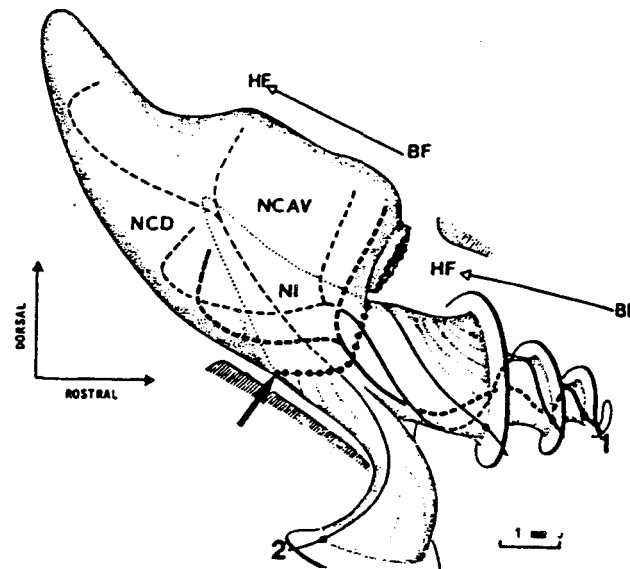


Fig. 1.10 Schéma d'une vue du noyau cochléaire, du nerf auditif et de la lame spirale

(d'après Raymond Romand, 1992b)

Le nombre de cellules du NCV s'élève, chez le chat, à 75000 [Powell et Cowan 1962]. Chez le chaton, le nombre de cellules s'élève à 108000 pour tout le NC, parmi lesquelles 29000 pour le NCD [Romand 1992b]. Sur la base de l'innervation, mais surtout à partir de la localisation de différentes populations nerveuses, on reconnaît trois grandes divisions: le noyau cochléaire antéroventral, le noyau cochléaire postéroventral et le noyau cochléaire dorsal.

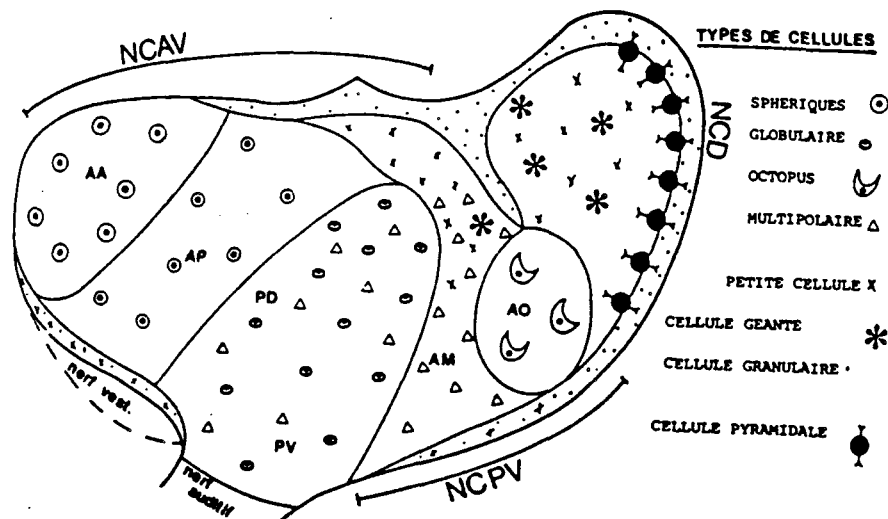
Le NCAV contient, dans sa partie antérieure, des cellules de grande taille dites "sphériques". Immédiatement en arrière de la zone des cellules sphériques, on trouve les cellules globulaires, qui se distinguent des premières par la position excentrée de leur noyau dans des coupes traitées. La position des cellules globulaires dans le noyau cochléaire correspond en fait essentiellement à la région d'entrée et de bifurcation des fibres du nerf auditif, zone qui correspond au noyau interstitiel ou nerf "roof" région. Les cellules sphériques et globulaires ont la même allure sur des coupes traitées, correspondant à la catégorie des cellules (en buisson) (bushy cells) [Rouiller, 1992] [Brawer et al., 1974].

En arrière de la zone d'entrée des fibres du nerf auditif dans le noyau cochléaire, se trouve la partie postéroventrale (NCPV); il y a deux types principaux de cellules: les cellules "multipolaires" ou "étoilées" qui sont groupées plutôt en avant du NCPV; mais ces mêmes cellules multipolaires ne sont pas localisées uniquement dans le NCPV. Elles sont aussi présentes dans le NCAV et le plus souvent mélangées avec les cellules globulaires. Les autres types sont les cellules "pieuvres"(octopus) qui constituent une sous-région bien définie, dans la partie postérieure du NCPV. Le NCPV reçoit les fibres afférentes principalement de la branche descendante des fibres du nerf auditif bien que certaines collatérales de la branche ascendante ou de la fibre avant la bifurcation puissent, dans certains cas, se distribuer dans le NCPV.

Le noyau cochléaire dorsal (NCD) qui correspond à la partie la plus dorsale et postérieure du noyau cochléaire contient également plusieurs types de cellules. En fait, le NCD a une structure lamellaire, car on peut distinguer une bande parallèle au pourtour du

NCD qui contient de grandes cellules dites "fusiformes" ou "pyramidales". Cette bande entoure une zone plus profonde du NCD où on rencontre les cellules dites "géantes". Le NCD est également riche en deux autres catégories de cellules, toutes deux de plus petite taille, les cellules dites "petites" et "granulaires". Il y a aussi les cellules petites et granulaires dans le NCPV, en plus petit nombre, dans le NCAV. Ces deux derniers types de cellules sont d'ailleurs très abondants à la périphérie du noyau cochléaire (voir la figure 1.11) [Brawer et al., 1974] [Rouiller, 1992].

Sur la base de populations cellulaires, de la morphologie synaptique et de la fibre, les subdivisions du NC peuvent être données. Mais la systématisation des subdivisions est plus délicate, expliquant l'existence de plusieurs classifications variant selon l'espèce étudiée et les auteurs.



AA: partie antérieure de la division antérieure du NCAV, AM: aire des cellules multipolaires,
 AP: Partie postérieure de la division antérieure de NCAV, AO: aire des cellules pieuvres,
 PD: partie dorsale de la division postérieure du NCAV,
 PV: partie ventrale de la division postérieure du NCAV.

Fig. 1.11 Vue latérale schématique du noyau cochléaire indiquant ses principales subdivisions et les différentes populations de cellules (d'après Rouiller M. Eric, 1992)

1.3.3 Les types et les propriétés fonctionnelles des cellules

La grande variété de types cellulaires dans le noyau cochléaire est corrélée avec une grande variété de types de réponse [Bourk 1976]. L'ensemble de ces neurones peut être classé en plusieurs catégories, selon leur anatomie et leurs propriétés neurophysiologiques.

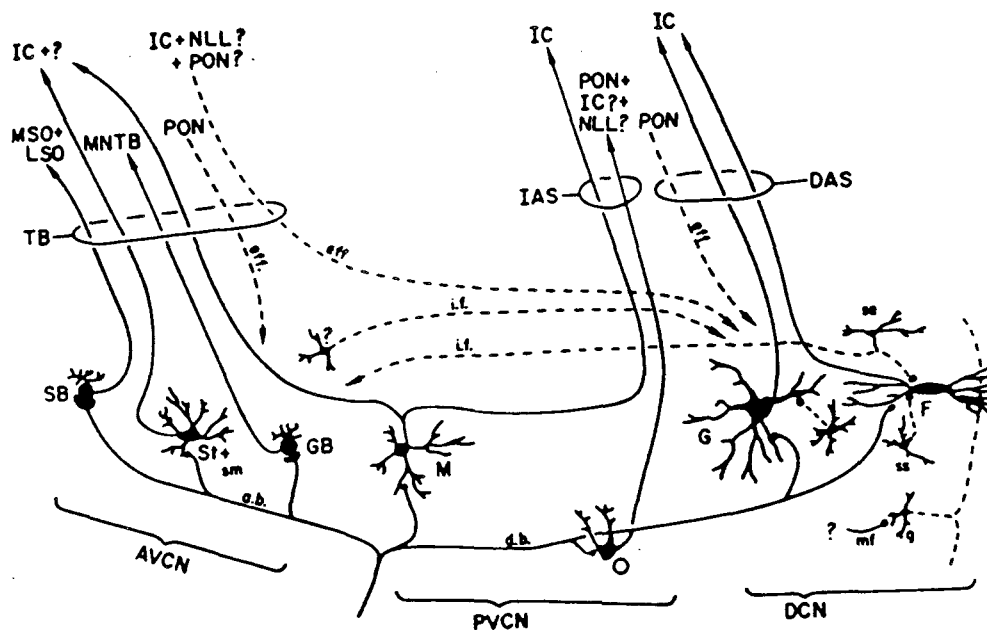
1.3.3.1 Classification structurale

Comme on l'a vu au paragraphe précédent, la définition des types cellulaires se base sur la taille et la forme des corps cellulaires et des dendrites, le type et la terminaison nerveuse du nerf auditif qu'ils acceptent, la somme relative des synapses associées avec les cellules, et les destinations de ses axones. [Young et al. 1988a]

Nous allons présenter ici quelques types principaux: les cellules en buissons et étoilées de la division antéroventrale du noyau cochléaire (NCAV) et les cellules fusiformes (dites pyramidales) du noyau cochléaire dorsal (NCD) (Voir la figure 1.12).

Les cellules en buissons dont les dendrites sont limitées reçoivent les terminaisons du nerf auditif sur leur corps. Les terminaisons sont relativement grandes [Young et al, 1988b]. Leurs axones se terminent dans l'olive supérieure complexe. Les cellules étoilées et multipolaires ont de longues dendrites. Certaines acceptent des terminaisons synaptiques

au niveau de leur corps. Leurs axones se terminent soit dans le pericolive complexe ou le colliculus inférieur ou le noyau cochléaire dorsal. Les cellules principales du noyau cochléaire sont de type fusiforme et géant. Les cellules fusiformes ont de grandes dendrites apicales et basales qui acceptent beaucoup de types de sources en entrées, incluant le nerf auditif et des inter-neurones. Les axones des fusiformes et cellules géantes se projettent dans le colliculus inférieur [Young et al, 1988b].



a.b: Branche montante du nerf auditif, DAS: Strie acoustique dorsale, d.b: Branche descendante, eff: Fibres efférentes, F: Cellules fusiformes, G: Colliculus géant, g: Cellules granulaires, i.f.: Fibres de l'association intranucléaire, O: Cellules pieuvres, IAS: Strie acoustique intermédiaire, TB: Corps trapézoïdal, IC: Colliculus inférieur, LSO et MSO: Noyau principal du SOC, M: Cellules multipolaires, mf: Fibres moussues terminales sur la cellule granulaire, MNTB: Noyau médian du corps trapézoïdal, NLL: Noyau du lemniscus latéral, PON: Pericolive complexe, SB,GB: Cellules en buissons, se,ss: cellules petites entre les neurones, SOC: Olive supérieure complexe, St: Cellules étoilées

Fig. 1.12 Représentation des cellules dans le noyau cochléaire (d'après Young et al., 1988b)

1.3.3.2 Classification fonctionnelle

Les formes principales de réponse dans le noyau cochléaire sont de type transitoire pur, en dents de scie et primaire (voir la figure 1.14).

Les cellules transitoires sont divisées en trois sous-catégories, O_c , O_L , et O_I . Les cellules O_c présentent une dynamique très grande (>80 db) et une sélectivité faible. Les neurones O_L et O_I sont différents des O_c par le fait que leur dynamique et sélectivité sont très semblables à celles des fibres du nerf auditif. Les neurones transitoires sont caractérisés par la très grande précision temporelle de l'émission de leurs premiers potentiels d'action. Les réponses transitoires ont été également trouvées pour les neurones multipolaires dans le noyau cochléaire à la partie ventrale [Wu 1990].

Les réponses des neurones en dents de scie sont très régulières. La latence du premier potentiel d'action est plus grande que pour les autres unités dans le noyau cochléaire pour la partie ventrale. Le spectre d'une voyelle est très bien représenté par le codage en activité moyenne dans ces cellules. Cette représentation est de plus très stable sur une grande zone d'intensité. Les cellules en dents de scie sont divisées en quelques sous-catégories, chop-S, chop-T, chop-W et chop-LF [Young et al 1988a] [Rhode and Smith 1986]. Les cellules chop-S sont telles que les intervalles de décharge restent constants au cours du temps. Les cellules chop-T sont caractérisées par des intervalles de décharge qui augmentent avec le temps [Hewitt et al., 1992].

Les fibres du nerf auditif établissent de grand boutons synaptiques terminaux (1 à 4) avec le corps des cellules primaires. Les histogrammes des cellules primaires montrent des temps post-stimulateurs (PST) similaires à ceux des fibres du nerf auditif.

La figure 1.13 présente les types de réponses des histogrammes PST et courbes d'accord des principaux neurones. Elle montre comment les réponses se relient avec les types de courbes d'accord observées dans le noyau cochléaire pour le chat non anesthésié et décérébré [Shofner and Young, 1985].

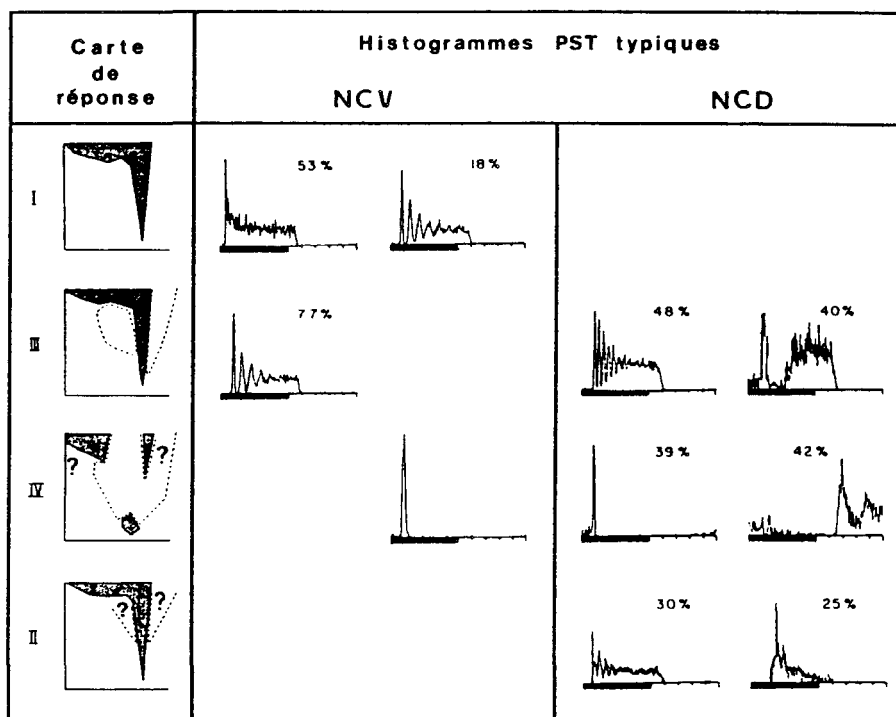


Fig. 1.13 Essai synthétique de classification des réponses du noyau cochléaire (d'après Raymond Romand 1992)

Les réponses en fréquence représentent le champ récepteur de l'unité nerveuse. La région ombrée des réponses de la figure 1.13 caractérise la combinaison des niveaux de fréquence et de sonie qui donnent une réponse excitatrice. La région non ombrée incluse dans la ligne pointillée est la région des réponses inhibitrices. Les cartes de réponse sont classées en cinq types. Seulement quatre types sont présentés à la figure 1.13. Le cinquième type est rare et ressemble au type IV [Young et al 1988b].

Les unités du type I ont une réponse simple qui consiste en une région excitatrice dont la forme se rapproche d'un V. Cette région est centrée autour de la meilleure fréquence ("best frequency") de l'unité. C'est la fréquence pour laquelle le seuil de sensibilité est le plus bas. Il n'y a pas de régions à réponse inhibitrice. Les fibres du nerf auditif ont une réponse en fréquence de ce type [Kiang et al., 1965] [Young et al, 1988a].

Les unités de type III ont des régions excitatrices comme celles de l'unité de type I, sauf qu'elles admettent des régions inhibitrices. Les unités de types IV donnent des réponses excitatrices en basses fréquences aux niveaux sonores près du seuil. Pour des niveaux sonores élevés, la réponse est inhibitrice, incluant les basses fréquences. Les régions excitatrices des hautes fréquences et basses fréquences (? à la figure 1.13) sont parfois observées.

Les unités de type II ont des régions excitatrices comme celles de types I et III.

Cependant, elles se distinguent de par leur activité spontanée qui est plus petite ou nulle. De plus, lorsque on stimule la cellule avec du bruit, on observe des réponses relativement faibles [Young et Voigt 1982] [Young et al, 1988b].

Les unités de type I se trouvent dans le NCV et présentent principalement deux types de réponse. Les réponses primaires sont observées dans 53% des unités. Les autres unités de type I (18%) ont des réponses de type en dents de scie ou "chopper". Les unités de type III sont trouvées partout dans le noyau cochléaire. Dans le NCV, la majorité des unités de type III donnent des réponses en "chopper". Dans le NCD, environ la moitié des unités donnent aussi des réponses en "chopper". Les autres présentent une réponse de type avec pause ou "pauser". Les unités de type IV sont trouvées principalement dans le NCD. Il y a une réponse inhibitrice tonique durant le stimulus qui est accompagnée par une décharge transitoire soutenue ou "onset" (39%). On trouve quelques unités dans le NCV dont la réponse est de type "onset". Les unités de type II se situent uniquement dans le NCD [Young et al, 1988b].

1.3.3.3 Correspondance entre types de cellules et types de réponse dans le noyau cochléaire

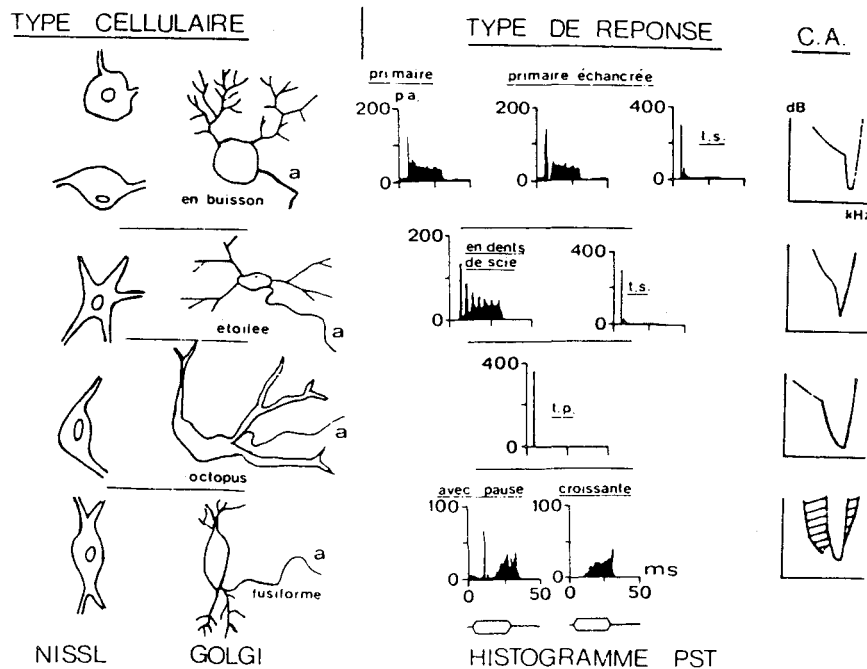
Les types de cellules dans le noyau cochléaire sont corrélés avec les types de réponse. Les neurones peuvent être classés en plusieurs catégories. La table 1.1 illustre la relation entre les types de réponses et les principaux types de cellules.

D'un point de vue neurophysiologique, plusieurs types d'histogrammes PST (voir la figure 1.13) ont été décrits dans le noyau cochléaire. Ces histogrammes PST ainsi que les courbes d'accord correspondantes sont présentés à la figure 1.14.

Il existe une corrélation entre les types cellulaires (anatomie), types de réponse (PSTH) et la région anatomique (voir Table 1.1 et figure 1.14).

Type Cellulaire	Type de Réponse	Trouvé de façon prédominante dans	Types d'activités principales
En buisson	Primaire (primary-like)	NCAV, NCPV	I
	Primaire échancrée (primary-like with notch)		
	Transitoire soutenue (on type-i)	NCAV, NCPV	III
Étoilé	En dents de scie (chopper)		
	Transitoire soutenue (on type-i)	NCPV	IV
Octopus	Transitoire pure (on type-I)		
Fusifforme	Réponse avec pause	NCD	II
	Réponse croissante		

Table 1.1 Réponses des principaux types de cellules



t.s.: réponse transitoire soutenue; t.p.: réponse transitoire pure.

Fig. 1.14 Correspondance entre types de cellules et types de réponse dans le noyau cochléaire (d'après Rouiller M. Eric, 1992).

1.3.3.4 Sous-classifications des unités dans le noyau cochléaire antéroventral chez le mammifère

Le noyau cochléaire est la zone terminale des fibres du nerf auditif. Il y a au moins six classes majeures de cellules principales dans le noyau cochléaire. Beaucoup de classes peuvent être sous-divisées en deux ou plus [Young et al 1988b]. La partie antéroventrale du noyau cochléaire comprend deux types principaux de cellules, en buissons et étoilées. L'enregistrement électrophysiologique dans le noyau cochléaire antéroventral a révélé une

diversité correspondante dans les propriétés des réponses d'une seule unité [Young 1984]. Trois classes de réponses majeures (primaires, en dents de scie, et transitoires pures) ont été décrites. Chaque classe a été divisée au moins en deux sous-classes [Bourk 1976] [Godfrey 1975a, 1975b][Blackburn et Sachs 1989]. Un arbre de décision a été fourni par Blackburn et ses collègues [Bourk 1976]. Cet arbre subdivise aussi le noyau cochléaire antéroventral en deux sous-populations primaires (Pri et PN) et en "chop-S", "chop-T" et "chop-L" etc. Les sous-populations de type "chop-S" et "chop-T" sont prédominantes. Une partie des unités est désignée comme étant transitoire pure, et quelques groupes d'unités inusitées ne sont pas incluses dans ces populations [Blackburn et Sachs 1989]. La table 1.2 est un essai de synthèse entre les principales classifications et les subdivisions dans le noyau cochléaire antéroventral. Nous résumons ici la classification:

1. Quelques réponses « primaires » sont enregistrées au niveau de cellules en buissons sphériques;
2. Les sous-classes « primaires échancrées » de la classe « primaire » sont enregistrées au niveau des cellules en buissons globulaires;
3. Les réponses « en dents de scie » sont enregistrées au niveau des cellules étoilées;
4. Les réponses « transitoires pures » sont observées pour plusieurs types de cellules morphologiquement différentes, y compris les deux types en buisson et étoilé.

TYPE DE RÉPONSE	TYPE DE RÉPONSE DE SOUS-CLASSES	TYPE CELLULAIRE
primaire	primaire (Pri)	en buisson
	primaire échancrée(PN)	
en dents de scie	"chop-S"	étoilée
	"chop-T"	
	
transitoire pure	"O _L "	en buisson, étoilée, etc.
	"O _C "	
	

Table 1.2 Correspondance entre les principales classes et sous-classes
dans le noyau cochléaire antéroventral.

1.3.4 Traitements spécialisés dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire

Le noyau cochléaire est le premier relais auditif sur la voie ascendante. Les fibres en provenance du nerf auditif correspondent aux axones des neurones localisés dans le ganglion spiral. A ce niveau on distingue deux types de neurones [Romand 1992a]:

Les cellules de type I connectées aux cellules ciliées internes de l'organe de Corti donnent naissance aux fibres avec myéline constituant environ 90 à 95% de la population des fibres du nerf auditif.

Les fibres sans myéline des cellules de type II sont reliées aux cellules ciliées externes de l'organe de Corti.

Ces fibres afférentes bifurquent à leur entrée dans le noyau cochléaire pour donner naissance à deux branches distinctes innervant des régions différentes du noyau cochléaire [Rouiller 1992].

Dans la région du noyau cochléaire les fibres des bifurcations entrent dans la partie ventrale du noyau cochléaire et se séparent sur la partie antéroventrale et la partie postéroventrale. Les branches montantes convergent vers la grande terminaison synaptique [Keidel and Neff 1974]. Les axones du nerf acoustique divergent en définissant respectivement la partie antéroventrale et la partie postéroventrale [Harrison et Irving 1964][Brawer et Morest 1975][Webster et al 1971]. Les fibres du nerf auditif terminent dans chacune de ces trois subdivisions du noyau cochléaire (la partie antéroventrale, la partie postéroventrale et le dorsal) [Webster et al 1971][Keidel et Neff 1974].

1.3.4.1 Les subdivisions de la partie antéroventrale du noyau cochléaire

Chez le rat, Harrison et Irving donnent les principales subdivisions de la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Le NCAV est divisé en régions I, III, et la partie antérieure de la région II [Harrison et Irving 1964b]. La région I occupe les deux tiers

dorsal de la partie antéroventrale entre le nerf acoustique et la région III. Celle-ci est composée de cellules sphériques petites et multipolaires. La région II occupe principalement un tiers ventral de la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Elle se situe entre la région III et la bifurcation du nerf acoustique. Cette région comprend des cellules "fusiformes", multipolaires, globulaires, etc. La région III occupe la partie antérieure et extérieure latérale du noyau cochléaire. La région III consiste en grandes cellules sphériques [Harrison et Irving 1964,1966a,b][Blackburn et Sachs 1989].

On trouve beaucoup de types de cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Mais ici nous considérons quatre types de cellules: petites sphériques, grandes sphériques, globulaires et multipolaires. Les réponses des cellules dans le noyau cochléaire ventral sont divisées en trois classes: l'unité en dents de scie "chopper", l'unité primaire "primary-like" et l'unité transitoire "on"[Young et al 1988a][Blackburn et Sachs 1989].

Il y a accord général que des réponses en dents de scie sont enregistrées principalement dans le noyau cochléaire ventral et les cellules multipolaires ou étoilées. Les réponses primaires sont typiques des cellules globulaires en buisson [Young et al 1988b][Blackburn et Sachs 1989][Rouiller 1992][Popper et Fay 1992]. Les réponses transitoires "onset" sont typiques de certaines cellules, y compris toutes les cellules en buisson et étoilées [Blackburn et Sachs 1989]. Les classes des cellules majeures décrites ci-dessous sont résumées dans le table 1.3.

Région de cellules	Type de cellule	Réponse physiologique	Réponse en fonction de l'activité inhibitrice
I	Petite et Sphérique	Primaire	I
		Transitoire	III
	Multipolaire	En dents de scie	II
		Transitoire	III
II	Multipolaire	En dents de scie	II
		Transitoire	III
	Globulaire	Primaire-échancrée	I
III	Grande et Sphérique	Primaire	I
		Transitoire	III

Table 1.3 Principales classes de cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire.
[Romand 1992a][Uttal 1973][Brawer et al 1964][Keidel et Neff 1974][Young et al 1988a,b]

1.3.4.2 Les projections du nerf auditif dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire

Le noyau cochléaire est le premier centre nerveux traitant directement l'information provenant du nerf auditif. Il est aussi le lieu de l'établissement des premières synapses avec les fibres du nerf auditif. Le caractère du traitement devrait dépendre des propriétés des neurones secondaires dans le noyau cochléaire et des types d'entrée de l'axone qu'ils acceptent.

Le rôle du noyau cochléaire est donc de recevoir l'information provenant du nerf

auditif, de traiter cette information et de distribuer les signaux ainsi modifiés aux voies auditives supérieures. Il est de ce fait impératif, pour comprendre le mode de fonctionnement du système auditif, de connaître le mode de projection des axones des différents types de neurones du noyau cochléaire, en particulier d'établir quelles sont leurs zones cibles dans le tronc cérébral et le mésencéphale. Les voies de sortie du noyau cochléaire sont au nombre de trois [Rouiller 1992].

La première voie (strie acoustique ventrale ou corps trapézoïdal) comprend les axones issus principalement des neurones du NCAV (cellules sphériques et globulaires) et du NCPV (cellules multipolaires et quelques cellules pieuvres). Ces axones vont se terminer essentiellement dans les trois noyaux principaux du complexe de l'olive supérieure, certains poursuivant en outre leur chemin en direction du lemnisque latéral et du colliculus inférieur. La deuxième voie (strie acoustique intermédiaire) est formée principalement des axones issus des cellules pieuvres du NCPV qui vont se terminer dans des noyaux dits péri-olivaires, puis plus haut dans le lemnisque latéral et le colliculus inférieur. Ces deux derniers relais des voies auditives reçoivent enfin des afférences ascendantes par l'intermédiaire de la troisième voie (strie acoustique dorsale) qui contient les axones issus des neurones du NCD, dont la plupart ont la particularité de court-circuiter le complexe de l'olive supérieure. Un tel mode de projection semble donc être le support anatomique d'un mode parallèle et largement indépendant du traitement de divers aspects de l'information auditive [Rouiller 1992].

La figure 1.15 représente schématiquement le noyau principal dans le système nerveux auditif précortical des mammifères et quelque une de ses interconnexions.

Harrison a étudié la connexion de cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire chez le rat. L'étude indique que dans la région III les cellules acceptent sur leurs synapses (deux ou trois bulbes d'Held) le nerf auditif et aussi beaucoup de boutons terminaux. Quelques boutons terminaux ne proviennent pas du nerf auditif. Les axones de cellules de petit diamètre entrent dans le corps trapézoïdal. Dans la région II, les trois types de cellules (fusiforme, gobulaire et rondes et grandes) reçoivent les boutons terminaux des terminaisons synaptiques de nerf auditif et d'autre sources (non identifiées). Les fibres convergent en cellules. Quelques fibres entrent dans le corps trapézoïdal. Les cellules reçoivent le nerf auditif et les boutons terminaux. Dans la région I, les cellules multipolaires reçoivent les boutons terminaux du nerf auditif et convergent vers un grand axone qui entre dans le corps trapézoïdal. Dans cette région, Harrison et Irving ne virent pas les terminaisons synaptiques en petites cellules et les axones de ces cellules.

Webster(1971) et quelque chercheurs ont étudié la projection de la tournure basale, milieu et apical du ganglion spiral dans le noyau cochléaire chez le rat, le kangourou et le singe squirrel. La figure 1.16 présente la projection principale du système auditif en tenant compte du nerf acoustique sur le côté gauche de la figure.

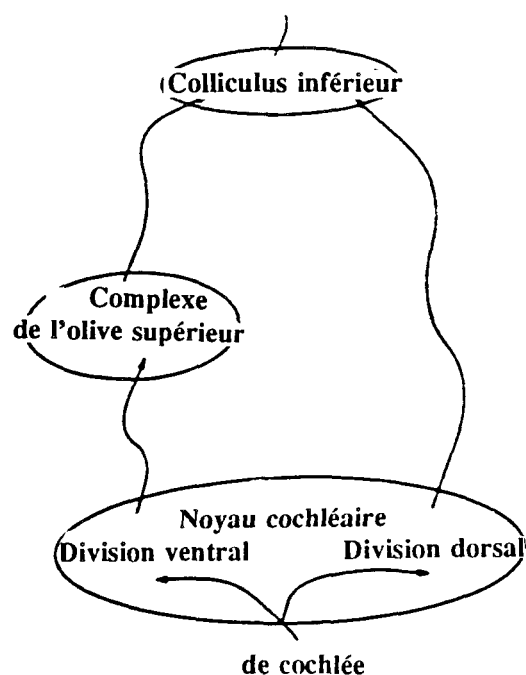
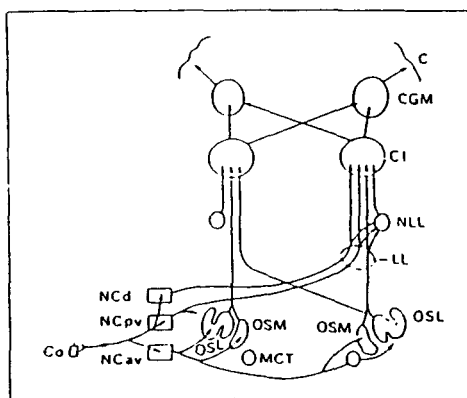


Fig.1.15 Représentation schématique de la projection afférente des axones émis par le noyau cochléaire en direction du complexe de l'olive supérieure, du lemnisque latéral et du colliculus inférieur.
(d'après Pont et Dampier 1989)



C: cortex auditif, CGM: corps genouillé médian, Co: cochlée, LL: Lemnisque latéral, OSL: olive supérieure latérale, MCT: noyau médian du corps trapézoïdal, MLL: noyau du LL, NCav: noyau cochléaire antérovéntral, NCpv: noyau cochléaire postérovéntral, Ncd: noyau cochléaire dorsal, OSM: olive supérieure et noyau médian.

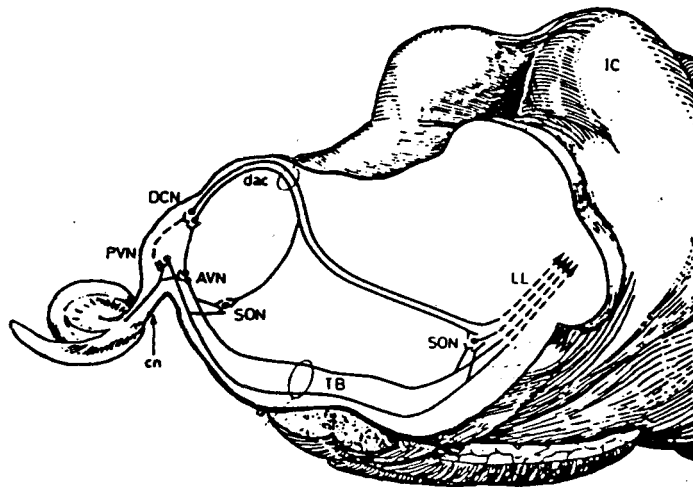
Fig.1.16 Représentation schématique de la projection des neurones de la partie antérovéntrale du noyau cochléaire en direction du complexe de l'olive supérieure("COS"), du lemnisque latéral(LL) et du colliculus inférieur(CI).(d'après Wu 1990)

1.3.4.3 Le patron du circuit des cellules dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire

La figure 1.17 résume les connectivités principales au niveau du noyau cochléaire: Les voies dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire et les voies dans la partie postéroventrale du noyau cochléaire se joignent aux signaux d'excitation. Les voies dans le noyau cochléaire dorsal, prédominant par la voie intranucléaire, se joignent aux signaux d'inhibition et d'exhibition.

Les expériences de Wickesberg et Oertel(1988) montrent que la projection de la couche profonde du noyau cochléaire dorsal au noyau cochléaire ventral est inhibitrice. Les résultats des expériences montrent que dans la souris, l'inhibition du noyau cochléaire dorsal affecte les cellules en buisson globulaire. L'inhibition affecte aussi les cellules étoilées dans le noyau cochléaire ventral [Wickesberg et Oertel 1990].

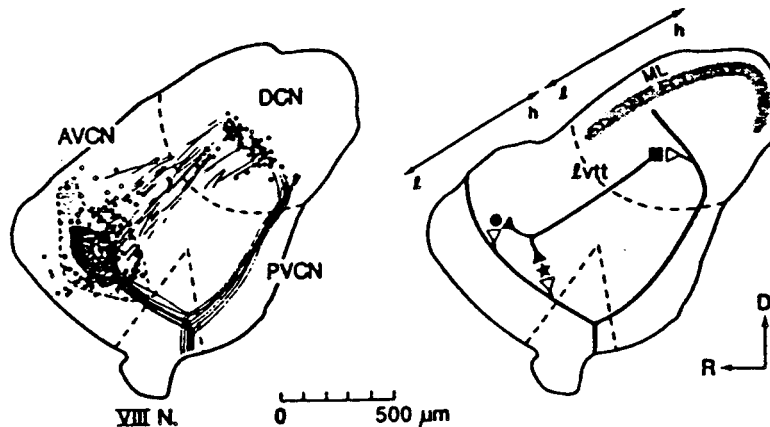
La figure 1.18 représente schématiquement la connexion du noyau cochléaire dorsal à la partie antéroventrale du noyau cochléaire. Il est toutefois difficile d'établir si la connexion est directe ou par interneurones.



DCN, AVN, PVN: les divisions du noyau cochléaire: dorsal, antéroventral et postéroventral;
cn: nerf auditif, dac: Strie acoustique dorsale, IC: Colliculus inférieur, LL: lemnisque latéral,
SON: Olive supérieure complexe, TB: Corps trapézoïdal.

Fig.1.17 Fibres du nerf auditif: connectivité interne entrant dans le noyau cochléaire.

(d'après Evans et Nelson 1973a)



l: basse fréquence, h: haute fréquence, lvtt: trace tuberculeux ventral latéral,
ML: couche moléculaire, FCL: couche de la cellule fusiforme,
R, D: diagramme du noyau cochléaire complexe, VIII N: racine du nerf auditif.
DCN, AVCN, PVCN: les divisions du noyau cochléaire: dorsal, antéroventral, postéroventral.

Fig.1.18 Circuit du nerf dans le noyau cochléaire complexe (d'après Wickesberg et Oertel 1988)

En raison des propriétés des cellules et fibres auditives, il apparaît que les aspects liés aux propriétés de la réponse des unités dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire peuvent être expliqués par les propriétés électroniques dendritiques et l'arrangement des propriétés membranaires des cellules. Selon la connaissance de la distribution de type des cellules, les relations physiologiques et les propriétés des réponses des unités dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire, nous concluons que la partie antéroventrale du noyau cochléaire peut être divisée en trois régions. Ces trois régions ont trois propriétés de réponses: Primaire, en dents de scie, transitoire. Les réponses primaires correspondent à des petites cellules en buisson sphériques et globulaires. Les réponses en dents de scie correspondent à des cellules multipolaires. Les réponses transitoires correspondent à des cellules multipolaires, sphériques petites et grandes.

Plusieurs études ont montré qu'il existe une projection dans le noyau cochléaire, respectant l'origine des fibres au niveau de la cochlée [Romand 1992a]. L'arrangement des fibres du nerf auditif dans le NCAV est lié à la fréquence caractéristique qu'elle représentent. Les fibres, ayant la fréquence caractéristique la plus élevée, passent par la partie la plus dorso-médiane; celles dont la fréquence caractéristique est la plus basse traversent la partie la plus ventro-latérale. Le même arrangement est préservé au niveau des terminaisons des fibres primaires à l'intérieur des subdivisions, comme cela a été montré par plusieurs études de dégénérescence expérimentale [Powell et Cowan 1962, Osen 1970] et par des injections de peroxydase de raifort dans différentes régions du ganglion spiral [Leake et Snyder 1989].

Du point de vue physiologique, les fibres du nerf auditif ayant la fréquence caractéristique la plus élevée sont connectées aux cellules du noyau cochléaire qui répondent en fréquence élevée. Il en est de même pour les autres fréquences. On peut dire que l'arrangement tonotopique du nerf auditif est conservé dans la distribution des cellules dans les trois régions des cellules des trois types.

Les fibres originaires du NCAV se projettent dans le NCD [Evans et Nelson 1973a, Shofner et Young 1985], plus particulièrement dans la couche des cellules dites polymorphes. Ce circuit fait partie, selon Lorente de No (1933b, 1981), d'une couche incluant les fibres précédentes entre le NCD et le NCAV. Récemment il a été montré que des collatérales de l'axone des cellules étoilées du NCAV se projettent dans le NCD. Les neurones granulaires situés dorsalement par rapport au NCAV envoient leur axone dans la couche moléculaire au niveau des dendrites apicales des cellules pyramidales [Adams 1983][Shofner et Young 1985][Romand 1992a](CF. la figure 1.18).

Un circuit en provenance de la couche polymorphe du NCD [Snyder et Leake 1988] se projette dans le NCAV [Lorente de No 1933a et b, 1981]. Feng et Vater (1985), Wickesberg et Oertel (1988), respectivement chez la chauve-souris et la souris, ont montré que la projection dans le NCAV respecte la tonotopie. C'est-à-dire que les fibres d'une certaine fréquence du NCD se terminent dans une région représentant la même fréquence dans le NCAV. Nous pouvons donc proposer un patron d'un circuit de cellules des trois types dans la partie antéroventrale du noyau cochléaire (figure 1.19).

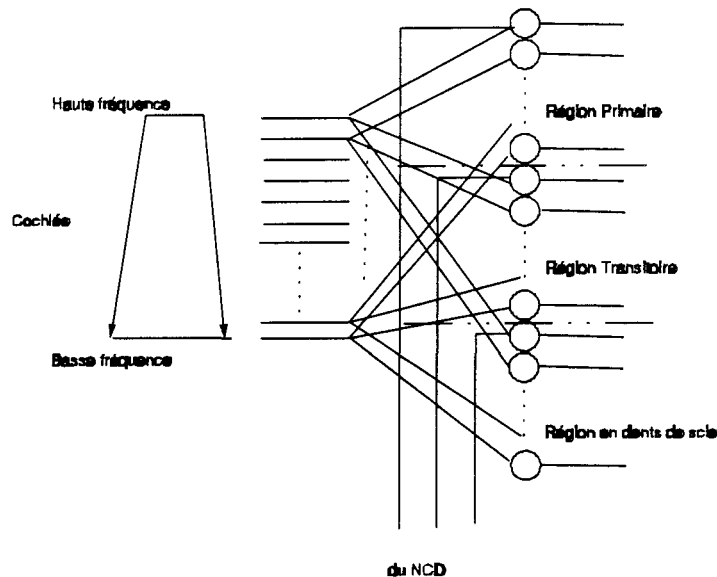


Fig.1.19 Patron de circuit des cellules et projections des fibres efférentes du NCD vers la partie antéroventrale du noyau cochléaire

1.3.5 Encodage de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire

L'organisation fondamentale du système nerveux est telle que les neurones sont connectés pour former un réseau fonctionnel. Ceci est particulièrement important pour l'animal supérieur dont les fonctions nerveuses dépendent fondamentalement de l'interconnectivité entre une grande quantité de neurones plutôt que de la réponse détaillée des neurones sur le plan individuel. Pour comprendre le rôle du codage de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire, nous croyons qu'il y a lieu de tenir compte des réponses détaillées ainsi que de la structure de chaque cellule dans un contexte plus général qui considère la distribution des réponses et l'interconnectivité sur un ensemble de plusieurs cellules de types différents.

Trois divisions majeures du noyau cochléaire (antéroventrale, postéroventrale, dorsale) montrent différentes propriétés des réponses physiologiques dans les grandes lignes, donc il est probable que chaque division a un rôle fonctionnel différent dans la perception du son [Hewitt et al 1992].

L'étude de Frisina et de ses collègues (1990) a démontré le codage du caractère acoustique de la modulation de l'amplitude dans un seul neurone du noyau cochléaire ventral (NCV) de la gerbille anesthésiée. Il est à noter que les unités du noyau cochléaire ventral ont des réponses synchrones importantes pour des signaux de modulation en amplitude de faible intensité et de basse-fréquence. Lorsque la fréquence augmente, l'intensité de la réponse synchronisée diminue. Les unités du NCV montrent des réponses fortes à haute intensité. Elles ont une réponse importante à des fréquences caractéristiques de modulation en amplitude bien précises. Chaque cellule a une réponse caractéristique qui dépend de la fréquence de modulation en amplitude. Les unités du NCV ont un rôle de codage du caractère acoustique de la modulation de l'amplitude.

Frisina et ses collègues (1990), Rhode et Greenberg (1994) explorent ceci en codant des sons complexes et en cherchant les relations possibles entre les réponses des unités pour des sons classiques simples et les réponses pour des signaux acoustiques plus complexes, par exemple de type modulation en amplitude. Ils découvrent qu'il existe une hiérarchie dans les aptitudes de traitement des signaux modulés en amplitude. Pour les cellules du

noyau cochléaire ventral, ces expériences ont été effectuées pour des signaux dont la fréquence de modulation varie entre 20HZ et 1000HZ. l'unité " O_L " offre le meilleur gain d'amplification, suivie des cellules "chopper", puis des cellules primaires.

Rhode et Greenberg (1994) fournissent l'information suivante sur les neurones du noyau cochléaire: les neurones du noyau cochléaire peuvent être divisés en trois groupes distincts sur la base de la capacité maximale de synchronisation. Dans le groupe 1 on trouve les unités primaires de la division antéroventrale. Leur capacité à synchroniser est comparable à celle des fibres du nerf auditif à haut taux de décharge spontanée. Le second groupe inclut les unités de type en dents de scie, de type transitoire pure-L (O_L) et de type réponse avec pause. Elles ont une capacité à synchroniser supérieure aux unités PL pour des sons purs de basse-fréquence et des signaux modulés en amplitude. Le groupe 3 comprend des unités transitoires (O_C), en dents de scie et à réponse croissante. Ces unités ont une aptitude à se synchroniser sur les signaux modulés en amplitude. Cette aptitude à se synchroniser est plus forte que pour les groupes 1 et 2.

Beaucoup de données reliées à l'encodage du signal changeant dynamiquement dans le nerf auditif et le noyau cochléaire ont été fournies par une série d'études. Un des stimulus complexe utilisé le plus fréquemment est basé sur des sons modulés en amplitude (Møller 1972, 1973, 1974; Kim et al 1990; Frisina et al 1990). L'encodage de la modulation en amplitude dans la région intermédiaire du noyau cochléaire ventral est

résumé par Frisina et ses collègues (1990). Ils représentent les données qui indiquent que l'unité transitoire montre la plus forte réponse synchrone, suivie ensuite par les unités en dents de scie, primaires échancrées, et primaires. Une hiérarchie de l'augmentation pour traitement de la modulation en amplitude existe dans le noyau cochléaire (Frisina et al. 1990). L'unité transitoire est la plus commune trouvée dans la division postéroventrale du noyau cochléaire, mais elle se rencontre aussi dans le noyau cochléaire antéroventral. Les unités en dents de scie se retrouvent au niveau de la réponse physiologique dans le noyau cochléaire. Les neurones du type en dents de scie peuvent être classés en un nombre de sous-groupes distincts incluant "chop-S", "chop-T"

L'unité "chop-S" (en dents de scie régulier) a des intervalles "interspikes" qui demeurent constants sur le temps, et l'unité "chop-T" (en dents de scie irrégulières) présente des intervalles "interspikes" qui augmentent avec le temps. L'unité "chop-T" est impliquée dans le mécanisme du codage spectral caractéristique de la parole. L'unité "chop-S" montre un encodage caractéristique de la modulation en amplitude du signal d'entrée, une autre caractéristique importante de la perception de la parole [Hewitt et al 1992]. L'étude de Frisina et al (1990) a montré que les neurones "chop-S" de même fréquence caractéristique sont accordées de préférence à une fréquence particulière de la modulation en amplitude. Pour n'importe quelle fréquence caractéristique, il existe un groupe de neurones dont la sensibilité à la modulation en amplitude varie systématiquement [Hewitt et al 1992].

Une corrélation existe entre l'aptitude de l'unité à encoder le signal de modulation en amplitude et ses réponses pour les sons simples. Plus particulièrement en ce qui concerne les unités en dents de scie, primaires échancrées et primaires [Frisina et al 1990]. Le codage de la modulation en amplitude dans les régions intermédiaires du NCV est résumé à la figure 1.20.

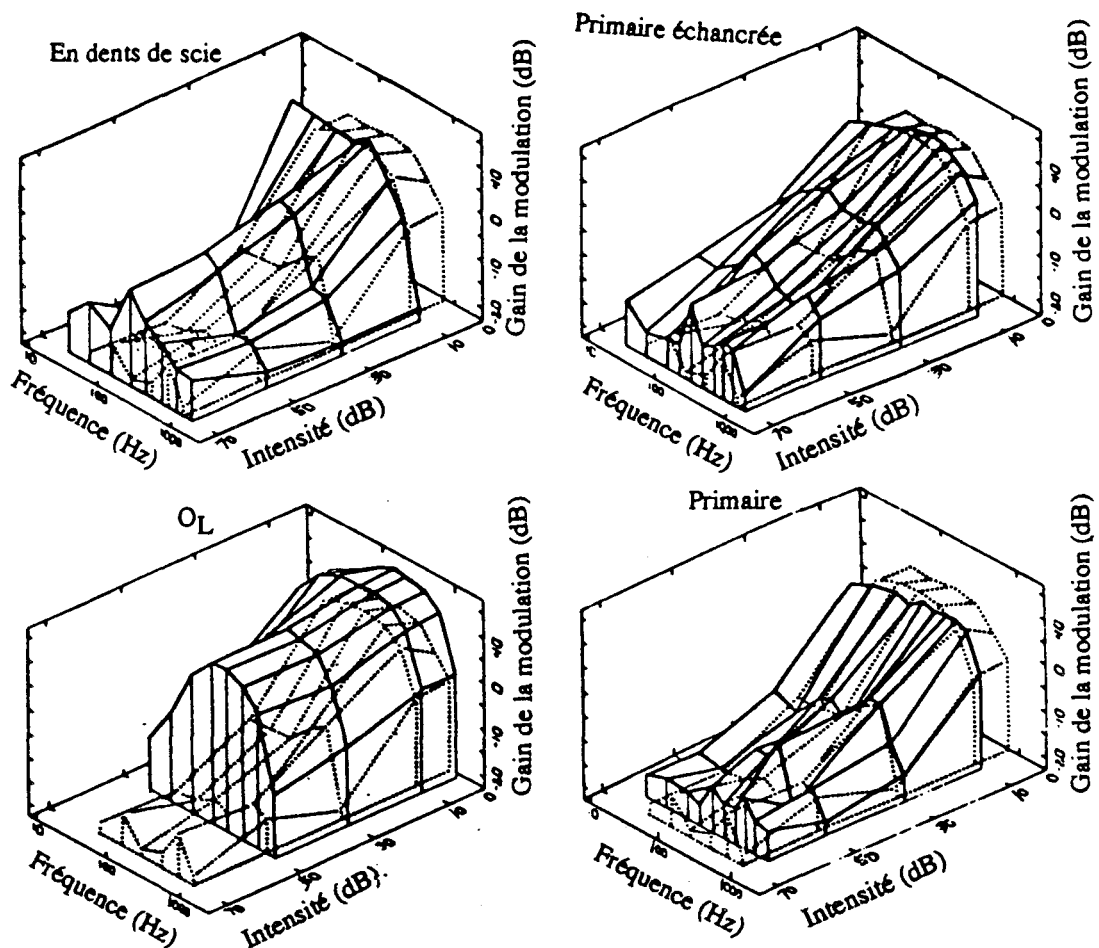


Fig. 1.20 Codage de la modulation en amplitude dans les régions intermédiaires du noyau cochléaire ventral (d'après Frisina et al 1990)

1.4 Conclusion

Nous avons présenté certaines voies auditives centrales chez les mammifères dans ce chapitre, du point de vue des propriétés de réponse des neurones auditifs à divers étages du système. En particulier, il apparaît que les propriétés de réponse des neurones auditifs se modifient progressivement. À cette organisation hiérarchique, se superpose un arrangement en parallèle des voies auditives sous des formes fonctionnelles distinctes qui pourraient contribuer au traitement spécifique de divers aspects de l'information auditive. On peut donc observer cette chaîne composée de l'oreille externe, l'oreille moyenne et l'oreille interne. La membrane basilaire et l'organe de Corti conjointement accomplissent la fonction de banc de filtre distribué. Les unités du noyau cochléaire ventral ont des réponses synchrones importantes pour des signaux modulés en amplitude.

Un modèle général pour la simulation du traitement effectué par certaines cellules étoilées du noyau cochléaire antéroventral en terme de modulation d'amplitude pourrait donc schématiquement être composé du modèle de la périphérie auditive et du modèle de cellules de la partie antéroventrale du noyau cochléaire.

CHAPITRE 2

MODÈLE DE L'OREILLE PÉRIPHÉRIQUE ET REVUE DES MODÈLES EXISTANTS DE CELLULES

Dans ce chapitre, nous présenterons d'abord une vue globale de la modélisation de systèmes de neurones. Nous ferons la synthèse des travaux effectués dans ce champ qui pourraient éventuellement contribuer, sur le plan théorique et expérimental à la conception de notre modèle. Finalement, nous ferons appel à des notions de démodulation en amplitude du signal.

2.1 Présentation générale du modèle proposé

Les modèles de réseaux de neurones présentent trois secteurs distincts et d'égale importance: biologique, algorithmique et "philosophique" [Shamma 1989]. La différence entre les diverses approches vient principalement des objectifs et contraintes qu'elles assument respectivement.

Pour les modèles orientés biologiques, une description mathématique concise est reliée directement aux données neurophysiologiques et anatomiques. On peut citer en

exemple les modèles de cellule en dents de scie "chopper" proposés par Arle et Kim (1991), Banks and Sachs (1991), Hewitt et al (1992) et Ghoshal et al. (1991), etc. Ces modèles sont fondés sur les données obtenues à partir de mesures périphériques du noyau cochléaire pour le traitement des sons.

Pour les modèles "philosophiques", le concept de la "boîte noire" est communément utilisé. L'accent du modèle "philosophique" porte sur la description de la fonction et de la perception psychophysique. Kiang et ses collègues (1975) ont défini un système de coordonnées pour le noyau cochléaire du chat à partir de blocs. Ce bloc tridimensionnel du noyau cochléaire est construit au niveau de la place originelle. Les frontières des diverses subdivisions du bloc sont fondées sur des critères cytoarchitectoniques. Le bloc est en relation avec des données physiologiques et anatomiques. Godfrey et ses collègues (1975a) recherchent l'activité d'une seule unité dans le noyau cochléaire postéroventral du chat. Ils s'attendent à relier l'activité de l'unité aux types de cellules pour utiliser la méthode du bloc. Une autre recherche de Godfrey et ses collègues (1975b) porte sur l'activité d'une seule unité dans le noyau cochléaire dorsal du chat. L'emplacement des unités est défini en utilisant le bloc tridimensionnel. La méthode en blocs est commode pour établir le modèle de la boîte noire, mais jusqu'à présent, nous connaissons seulement l'activité d'une seule unité dans le noyau cochléaire dorsal et dans le noyau cochléaire postéroventral chez le chat. Les données détaillées sur les réponses de chaque bloc n'en disent pas plus. De plus les données des connexions entre les blocs ne sont pas claires.

Les formulations algorithmiques sont intermédiaires lorsque cette structure calculée remplace "la boîte noire". Mais presque aucune tentative n'est faite pour relier les formulations algorithmiques et les substrats biologiques. Shamma (1989) illustre l'interaction entre l'approche biologique et algorithmique en étudiant le traitement neural dans le système auditif du mammifère. Il discute des formulations algorithmiques du réseau neural fondé sur le modèle d'un seul neurone. Yang et ses collègues (1992) ont développé des algorithmes pour évaluer l'intégrité du spectre acoustique aux étapes du traitement du signal.

Le but du modèle neural est de relier la fonction à la structure sur la base du fonctionnement du système nerveux. Les activités des modèles neuraux sont donc concernées en grande partie par le fonctionnement des diverses caractéristiques et particularités de la dynamique opérationnelle du système, du sous-système et des cellules de tissu nerveux.

2.2 Présentation générale de la simulation

Au cours des dernières décennies, les chercheurs ont étudié les réponses électriques d'une unité dans le noyau cochléaire du mammifère (Møller 1972, Evans et Nelson 1973a, Kiang et al 1965, Rose et al 1959). On trouve beaucoup de descriptions anatomiques du noyau cochléaire (Lorente de No 1933a, b, Harrison et Irving 1964, 1966a, b, Osen 1969,

1970). Il existe une abondance de données neurophysiologiques et anatomiques qui permettent d'établir un modèle biologique orienté d'une ou de plusieurs unités dans le noyau cochléaire. Les avancées récentes facilitent la simulation à partir de logiciels (MacGregor et Lewis 1977, 1987). Il est actuellement possible, en utilisant les résultats des études physiologiques (utilisant les animaux) et études anatomiques (utilisant les animaux et humains), d'établir des modèles par logiciels. La simulation utilise des neurones interconnectés de façon artificielle mais physiologiquement plausible, de manière à reproduire les réponses physiologiques observées pour un grand nombre de catégories de stimulus. Toute simulation doit utiliser des neurones "artificiels" physiologiquement plausibles.

2.3 Modèle de la périphérie auditive (Patterson et Allerhand 1995)

Ce système (Patterson et Allerhand 1995) est utilisé dans le présent travail afin de fournir aux cellules du noyau cochléaire les signaux d'entrée au modèle de cellules dans le noyau cochléaire.

Les étapes principales du traitement périphérique sont résumées ci-dessous:

Au niveau du système auditif périphérique, la première étape du traitement périphérique est une pseudo-analyse spectro-temporelle. Nous utilisons le modèle

physiologique du traitement de la sensation auditive (selon le modèle de Giguere et Woodland 1994). Dans ce modèle du traitement de la sensation auditive, l'analyse spectrale est effectuée par un modèle hydrodynamique ("transmission line filtering"), puis un rehaussement spectral et une compression dont la sortie est une simulation du mouvement de la membrane basilaire.

Les cellules ciliées internes situées le long du bord de la membrane basilaire sont connectées aux fibres sensorielles du nerf auditif. Elles convertissent le mouvement de la membrane basilaire en décharges neurales. La concentration de neurotransmetteur détermine la probabilité avec laquelle les fibres auditives se déchargent. Dans le modèle du traitement de la sensation auditive, on suppose que les cellules ciliées ne sont pas seulement des transducteurs passifs. On considère que la rangée de cellules ciliées externes rehausse les réponses de la membrane basilaire.

On utilise la caractéristique de la transduction neurale pour caractériser la seconde étape du traitement périphérique. La transduction neurale est excitée par un banc de générateurs du seuil d'adaptabilité, et la sortie est une simulation du patron d'activité neurale.

Ces étapes du traitement périphérique forment une simulation de la cochlée. On définit une onde comme étant la représentation du patron de l'information. Ce patron peut faire le traitement de la sensation auditive dans le nerf auditif au niveau du noyau

cochléaire. Il y a deux méthodes alternatives pour générer le patron d'activité neural simulé. La première fait appel à un mécanisme de seuil d'adaptabilité à deux-dimensions [Patterson and Holdsworth 1994] et la seconde comprend une rangée de cellules ciliées internes avec prise en compte du "feedback" des cellules ciliées externes [Meddis et al 1990; Giguere and Woodland 1994].

Nous utilisons le modèle physiologique de la cellule ciliée interne (selon le modèle de Meddis 1988). Le modèle de Meddis applique la compression due à la cellule ciliée et l'adaptation. Ce modèle simule la réponse des cellules ciliées internes. Le modèle de Giguere et Woodland et le modèle de Meddis forment une simulation de la cochlée "physiologique".

Dans le modèle du traitement de la sensation auditive, le patron d'activité neural est la sortie du système auditif périphérique et l'entrée du système auditif central. La figure 2.1 montre la structure de la partie périphérique du logiciel de traitement de la sensation auditive.

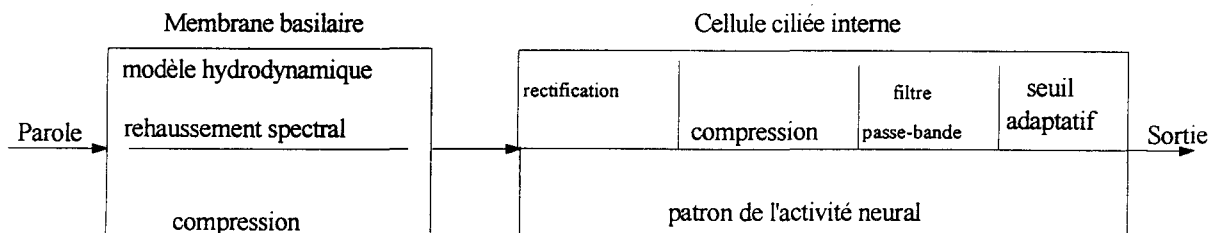


Fig 2.1 Structure du logiciel de traitement de la sensation auditive et la partie périphérique

2.4 Équations d'Hodgkin et Huxley (1952)

Le modèle mathématique de membrane biologique excitable est celui d'Hodgkin et Huxley (1952). Il permet de contrôler et suivre l'évolution de paramètres importants intervenant dans la genèse des décharges et la post-hyperpolarisation, à savoir les conductances des canaux sodium et potassium. Ce modèle conduit à la mise en relation de plusieurs piles de concentration (Figure 2.2).

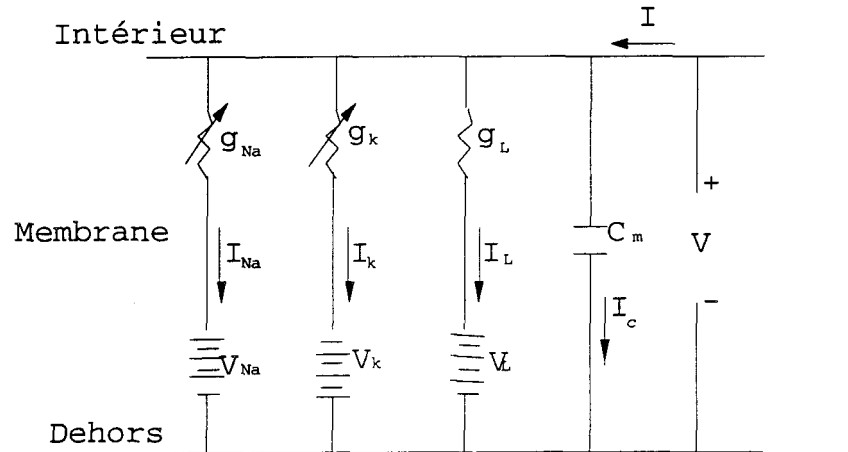


Fig. 2.2 Circuit du modèle d'Hodgkin et Huxley (d'après Deutsch 1993)

Les équations d'Hodgkin et Huxley sont décrites par le système d'équations suivant:

$$I = I_C + I_{Na} + I_K + I_L$$

$$I = C_m \frac{dV}{dt} + g_{Na} (V - V_{Na}) + g_K (V - V_K) + g_L (V - V_L)$$

$$g_{Na} = 120 m^3 h, \quad g_K = 36 n^4, \quad g_L = 0.3.$$

$$\frac{dm}{dt} = \alpha_m \cdot (1-m) - \beta_m \cdot m$$

$$\frac{dn}{dt} = \alpha_n \cdot (1-n) - \beta_n \cdot n$$

$$\frac{dh}{dt} = \alpha_h \cdot (1-h) - \beta_h \cdot h$$

Pour ces équations, C_m représente la capacité de membrane, I_{Na} et I_K , respectivement les courants ioniques transmembranaires pour le sodium et le potassium, I_L le courant de fuite. Le potentiel de membrane V est relié à l'intensité I des courants transversaux présents dans cette membrane. Le courant I représente l'entrée du modèle. V_{Na} , V_K , V_L sont respectivement les potentiels d'équilibre pour les ions sodium Na^+ , potassium K^+ et les autres ions. g_K , g_{Na} , g_L sont respectivement la valeur des conductances associées aux trois potentiels. n , m , h sont des coefficients variant entre 0 et 1. Ce sont des variables d'état caractérisant les processus de passage des ions sodium et potassium à travers la membrane lors de la dépolarisation. n , m sont des coefficients d'activation des canaux et h un coefficient d'inactivation. Elles sont calculées à partir de α_n , α_m , α_h , β_m , β_n , β_h qui dépendent uniquement du potentiel de membrane V .

Hodgkin et Huxley ont choisi un circuit équivalent mixte avec les conductances et les potentiels contraires fixes pour les ions potassium et sodium, et avec les conductances combinées et les potentiels opposés fixes pour toutes les autres espèces d'ions. Ils ont

supposé que la conductance combinée pour d'autres ions est constante et ont estimé ses valeurs à partir de l'état repos de la membrane. La capacitance de la membrane se trouve être constante sur toute la plage de potentiel considéré. Les paramètres variables de ce modèle sont donc les conductances potassium et sodium. Les courants des canaux potassium et sodium se distinguent expérimentalement à partir des expériences de choline et à partir des valeurs de la conductance correspondante qui sont trouvées.

2.5 Modèle du corps cellulaire d'Arle et Kim (1991) et Modèle du corps cellulaire d'Hewitt et al (1992)

Arle et Kim ont proposé un modèle neural pour étudier les réponses de certains neurones du noyau cochléaire. Ces neurones sont de type primaire, en dents de scie et transitoire pure. Le modèle utilise une version modifiée du neurone de MacGregor et Lewis (1987). Le circuit équivalent d'Arle et Kim est présenté à la figure 2.3.

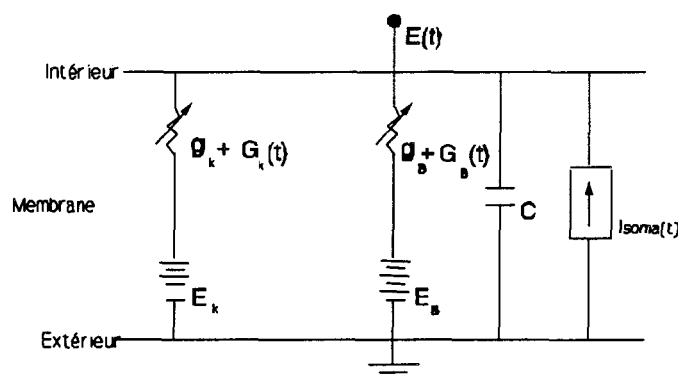


Fig.2.3 Circuit du modèle du corps cellulaire de neurone du noyau cochléaire(d'après Arle et Kim 1991)

Les équations du modèle pour un neurone (Arle et Kim 1991) sont données par

$$\frac{dV(t)}{dt} = [-V(t) + \frac{G_B(t)}{G} (V_B - V(t)) + \frac{G_K(t)}{G} (V_K(t) - V(t)) + (\frac{I_{soma}(t)}{G})] (\frac{1}{\tau_m}) ;$$

$$G_B(t) = g_B (e^{V(t)/V_{nl}} - 1) ;$$

$$\frac{dG_K(t)}{dt} = (-G(t) + bs) (\frac{1}{\tau_{G_K}}) ;$$

$$\frac{d\theta(t)}{dt} = [- (\theta(t) - \theta_0) + cV(t)] (\frac{1}{\tau_\theta}) ;$$

$$s=1 \quad Si \quad V(t) \geq \theta(t) ; \quad s=0 \quad Si \quad V(t) < \theta(t) .$$

Pour ces équations, g_k , $G_k(t)$ représentent la conductance potassium du corps cellulaire; g_B , $G_B(t)$ représentent toute autre conductance du corps cellulaire; $G=(g_k + g_B)$ représente toute conductance observée lors du repos du corps cellulaire; $E_r=(g_k E_K + g_B E_B)/(g_k + g_B)$ représente le potentiel de repos de la membrane du corps cellulaire; E_K représente le potentiel de la branche K; E_B est le potentiel de la branche B; $E(t)$ représente le potentiel instantané de la membrane du corps cellulaire; $V(t)=E(t)-E_r$; $V_K=E_K-E_r$; $V_B=E_B-E_r$; V_{nl} représente la constante de potentiel $V(t)$; $I_{soma}(t)$ représente le courant externe imposé ou bien tout simplement le courant du corps cellulaire; τ_m représente la constante de temps

de la membrane cellulaire au repos; τ_{GK} représente la constante de temps de la conductance potassium; θ_0 , $\theta(t)$ caractérisent le seuil; s est l'indicateur de décharge (1, 0), b représente l'intensité de délai de la rectification sur la conductance potassium.

Ghoshal et al (1992) utilisent aussi ce modèle pour étudier le comportement de codage de la modulation en amplitude par les neurones du noyau cochléaire. Cette étude montre que le modèle d'un neurone en dents de scie peut reproduire les caractéristiques de neurones (chop-S, chop-T, etc.) du noyau cochléaire. Ces neurones ont les caractéristiques de l'encodage de la modulation en amplitude.

Le modèle du corps cellulaire d'un neurone selon Hewitt et al (1992) est basé sur le modèle mathématique de membrane d'Hodgkin et Huxley (1952), MacGregor et Lewis (1987) et Arle et Kim (1991). Ce modèle reproduit les dynamiques réalistes relativement à la relation entrée-sortie pour les principales propriétés d'un neurone. Les équations d'Hewitt et al (1992) sont présentées ici en détail.

L'équation du potentiel de la membrane du corps cellulaire pour un courant d'entrée est donnée par:

$$\frac{dE(t)}{dt} = \frac{-E(t) + \{V(t) + G_K(t) [E_K - E(t)]\}}{\tau_m},$$

$E(t)$ est le potentiel de la membrane du corps cellulaire; $G_K(t)$ représente la conductance potassium; τ_m représente la constante de temps de la membrane; E_K est le potentiel de repos de la conductance potassium de la cellule; $V(t)$ représente le changement

instantané de potentiel de la membrane du corps cellulaire pour le courant d'entrée.

L'équation de la conductance potassium est

$$\frac{dG_K(t)}{dt} = \frac{-G_K(t) + (bs)}{\tau_{G_K}}$$

b représente un délai de la rectification sur la conductance potassium; s est la variation de décharge (0 ou 1); τ_{G_K} représente la constante de temps de délai sur la conductance potassium.

L'équation du seuil est

$$\frac{dTh}{dt} = \frac{-[Th(t) - Th_0] + cE(t)}{\tau_{Th}}$$

avec

Th(t) qui représente le seuil de la cellule interne;

Th₀ qui représente le seuil de repos de la cellule;

c qui représente la conductance;

et τ_{Th} qui représente la constante de temps liée à la variation du seuil.

L'équation de sortie est $p(t) = E(t) + s[E_b - E(t)]$ avec E_b étant le potentiel de la cellule;

$$s = 0, \quad \text{si} \quad E(t) < Th;$$

$$s = 1, \quad \text{si} \quad E(t) > Th.$$

$V(t) = I_s(t) \times R_i$, $I_s(t)$ représente la valeur instantanée du courant injecté sur le corps cellulaire et R_i est la résistance de la cellule.

Hewitt et al utilisent ce modèle pour étudier la réponse caractéristique de la cellule "chop-S" aux décharges du nerf auditif. Ce travail montre que le modèle de l'unité de cellule "chop-S" peut générer des réponses réalistes pour des stimulus modulés en amplitude à partir d'un son de type sinus (cosinus).

2.6 Modèle de neurone selon Banks et Sachs (1991)

Le modèle de canaux sodium et potassium dépendant du potentiel de Banks et Sachs est une modification du modèle d'Hodgkin et Huxley(1952). Le modèle comprenant le compartiment d'axone, le corps cellulaire et la dendrite sont illustrés à la figure 2.4.

Banks et Sachs (1991) ajustent les paramètres anatomiques et électriques afin de faire concorder les données de la cellule en dents de scie. Pour plus de détails, on peut se référer à l'ANNEXE A et B. Les travaux de Banks et Sachs portent sur l'unité "chopper" du noyau cochléaire antéroventral.

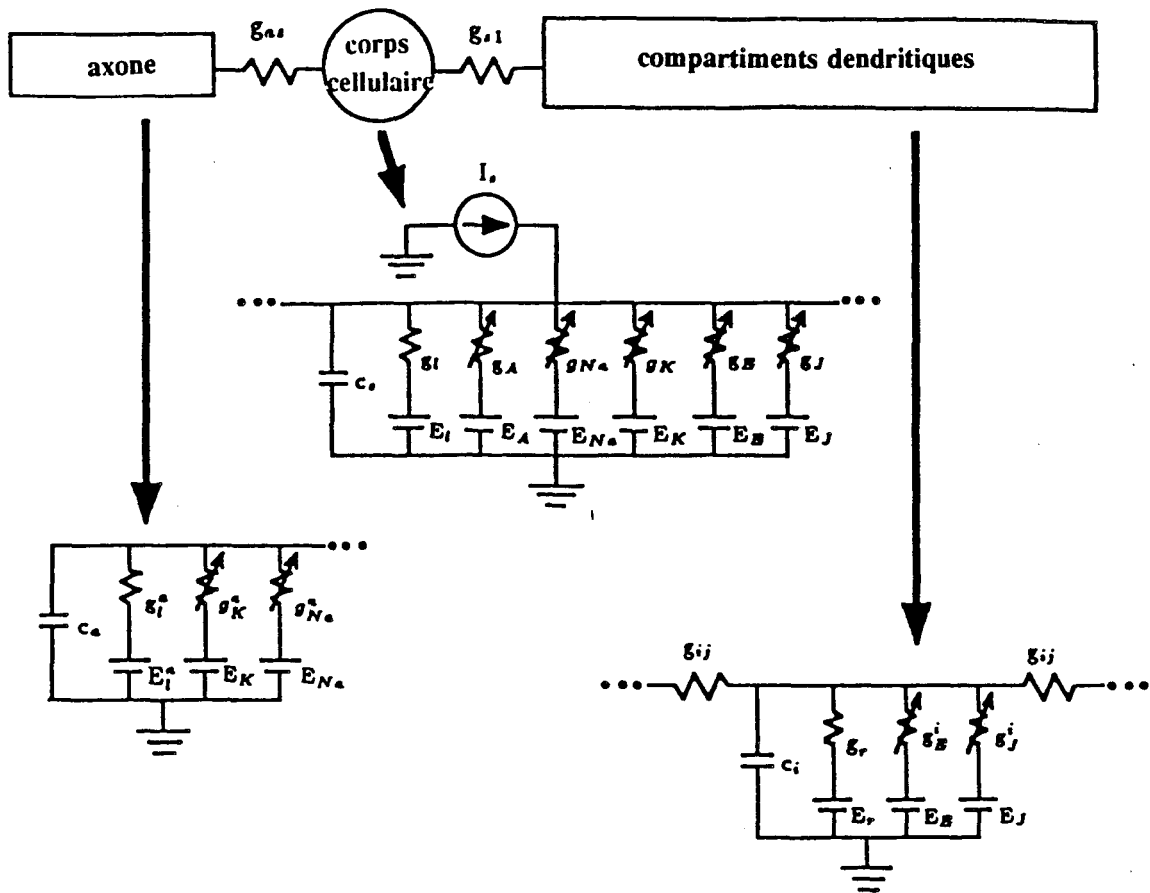


Fig. 2.4 Circuit du modèle de Banks et Sachs (d'après Banks et Sachs 1991)

2.7 Conclusion

Dans ce chapitre, nous avons vu, à travers la bibliographie présentée, le modèle mathématique du neurone. On peut reconnaître que le modèle d'Hodgkin et Huxley influence toute méthode de modélisation du neurone. Les travaux d'Hodgkin et Huxley sont le fondement du modèle mathématique du neurone. Le modèle de MacGregor et Lewis est un modèle de neurone général. Les travaux de MacGregor et Lewis donnent une orientation

de travail pour la simulation de neurone par l'informatique. Le modèle d'Arel et Kim est valable pour les neurones du noyau cochléaire. L'étude d'Arel et Kim cherche à caractériser les réponses des neurones dans le noyau cochléaire. Ghoshal et al recherchent les neurones de codage de la modulation en amplitude. Ils utilisent le modèle d'Arel et Kim. Toutefois ce modèle porte seulement sur le corps cellulaire. L'entrée du modèle de la cellule utilise seulement le courant injecté sur le corps cellulaire. Le modèle d'Hewitt et al est un modèle du corps cellulaire de neurone "chop-S". L'entrée du modèle est la somme de 60 fibres des neufs auditifs sur le corps cellulaire. Le modèle de Banks et Sachs porte sur le neurone en dents de scie et est très complet. Banks et Sachs donnent les détails du modèle de neurone en dents de scie. Le travail de Patterson et al. donne un patron d'activité neurale sur le nerf auditif. Ces travaux du traitement périphérique forment une simulation de la cochlée.

Maintenant que nous avons situé le sujet dans son contexte global, nous allons nous pencher dans les prochains chapitres sur l'établissement de notre modèle et sur le choix de ses paramètres.

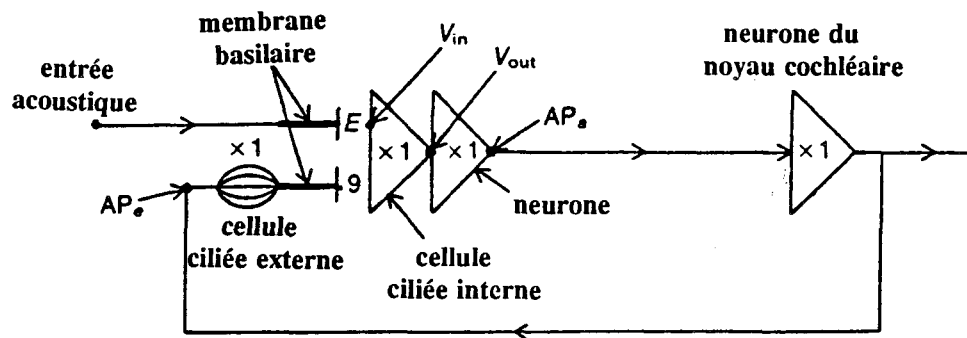
CHAPITRE 3

MODÈLE PROPOSÉ DE NEURONE "CHOP-S", RÉSEAU DE NEURONES DU NOYAU COCHLÉAIRE ANTÉROVENTRAL ET IMPLANTATION

Dans ce chapitre, nous présenterons le choix du type de neurone et de l'architecture du réseau. Ensuite, nous détaillerons le choix du modèle du corps cellulaire et de la dendrite en tenant compte des paramètres spécifiques à la cellule "chop-S".

L'encodage neural du stimulus acoustique commence par le patron de décharges des fibres du nerf auditif primaire projeté de la cochlée au système auditif central. Le rôle du nerf acoustique n'est pas le transport uniquement des potentiels d'action. En effet, ces potentiels sont synchronisés avec le mouvement vibratoire local à la cellule ciliée considérée pour les fibres basses fréquences. Si l'amplitude du stimulus augmente, le taux de décharges des potentiels d'action du récepteur sensoriel augmente [Deutsch 1993]. La figure 3.1 représente le circuit de la cellule ciliée à la cellule du noyau cochléaire.

Il est important que nous simulions du mieux possible la transformation entre la vibration de la membrane basilaire et le signal électrique nerveux.



V_{in} : signal d'entrée, V_{out} : sortie de réverbération, AP_a , AP_e : potentiels d'action

Fig. 3.1 Circuit de réverbération à partir de la cellule ciliée à la cellule du noyau cochléaire

(d'après DEUTSCH 1993)

Le modèle du nerf auditif est un modèle phénoménologique. Le nerf auditif transmet un composite de l'information spectrale et temporelle au noyau cochléaire. Notre modèle du nerf auditif inspire des travaux de Meddis et al (1990) et d'Hewitt et al (1992).

Nous supposons que la membrane dendritique est passive. En effet, nous ne disposons pas de données qui supportent ou réfutent directement cette hypothèse. Il y a deux problèmes avec cette hypothèse des configurations de l'entrée de l'excitation. Lors d'enregistrements de réponses physiologiques sur des cellules en dents de scie "in vivo" on constate que les cellules s'adaptent lentement. Toutefois, leur capacité à synchroniser ("phase-lock") sur le stimulus n'est pas modifiée (Blackburn et Sachs 1989, Bourk 1976). Mais les données de Banks et Sachs (1991) montrent que le changement en nombre et

position de l'entrée excitatrice peut résulter en différences marquées de la déviation standard et de la moyenne de la latence de la première décharge. De plus, on observe des différences dans la capacité de deux populations "chopper" à synchroniser ("phase-lock") sur un sinus de basse fréquence en raison du filtre dendritique (Young et al 1988b). Cette caractéristique de la morphologie conduit à l'atténuation progressive du signal pendant qu'il passe de la dendrite au corps de la cellule. Par essence, le corps de la cellule reçoit une version filtrée passe-bas de l'entrée du nerf auditif. En conséquence, en faisant abstraction nonlinéaire le patron temporel de l'entrée sera seulement conservé en basse fréquence. Cette propriété est opposée à celle de la cellule en buisson du noyau cochléaire, pour laquelle les fibres du nerf auditif sont en contact direct avec le corps de la cellule [Hewitt et al 1992].

Afin de comparer les propriétés de la réponse du modèle de la cellule étoilée "chop-S" avec les réponses neurales de la préparation animale, il a lieu de simuler l'entrée à la cellule étoilée "chop-S" du nerf auditif du mieux possible. À cette fin, certains modèles périphériques ont été développés. Le modèle d'Hewitt et al (1992) est basé sur le travail de Patterson et al (1990), et de Meddis et al (1990). Hewitt génère les décharges du nerf auditif à partir des probabilités de décharge des cellules ciliées en utilisant les techniques du nombre "pseudo-aléatoire". Le modèle d'Ainsworth et Meyer(1993) est basé sur les travaux de Meddis et al (1988), et la méthode de génération des décharges probabilistes est basée sur les travaux de Carney (1992).

Tout ceci suppose une analyse appropriée du modèle de cellule. Le modèle de cellule "chop-S" sera décrit en détail dans le présent chapitre.

3.1 Choix de l'architecture du réseau de neurones et du type de neurone

Les caractéristiques anatomiques et physiologiques des circuits neuronaux déterminent le comportement de la cellule ainsi que l'importance de la constitution de cette dernière.

Nous avons donné une description succincte du noyau cochléaire antéroventral. Il comprend trois types (Primaire, Transitoire et en dents de scie). Nous avons analysé les cellules du noyau cochléaire antéroventral en terme de modulation en amplitude. Dans le cadre du présent travail, le modèle de réseau de neurones est développé dans le but de simuler les types de réponses observées dans le noyau cochléaire antéroventral pour le codage de la modulation en amplitude. Nous nous concentrons au modèle des réponses de l'unité "chop-S". Ces cellules préservent et amplifient uniquement la caractéristique de modulation en amplitude du stimulus sur une vaste plage de niveaux d'entrée. Notre modèle du réseau de neurones "chop-S" situés dans le noyau cochléaire antéroventral est illustré schématiquement à la figure 3.2.

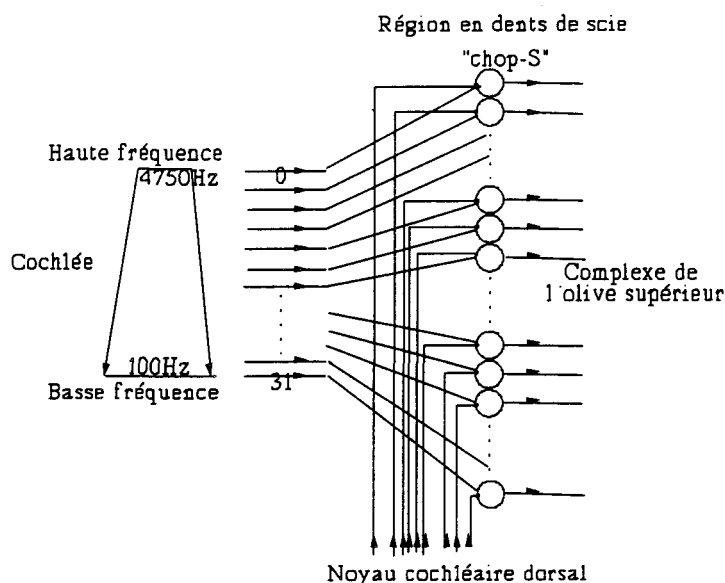


Fig.3.2 Modèle du réseau de neurones "chop-S" dans le noyau cochléaire antéroventral

Le modèle simule l'activité en trente-deux canaux, chaque canal représente le comportement d'un groupe de fibres du nerf auditif. Ces canaux sont caractérisés par un banc de filtres. La fréquence caractéristique du canal varie systématiquement entre 100 Hz et 4750 Hz. Une série de neurones "chop-S" du noyau cochléaire sont placés en sortie du nerf auditif.

Dans cette étude, le modèle considéré constitue une faible partie du noyau cochléaire antéroventral. Il essaye de reproduire certains traitements équivalents de la modulation en amplitude et comprend un réseau de neurones "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral.

Au niveau du réseau, nous donnons un modèle qui comprend 32 cellules de type "chop-S". Ce modèle inclut 64 dendrites de cellules représentant les entrées excitatrices et inhibitrices des cellules "chop-S". Chaque cellule a les mêmes valeurs de paramètres. Trente-deux dendrites acceptent leur interneurone inhibiteur en provenance du noyau cochléaire dorsal; Trente deux dendrites acceptent le signal des fibres du nerf auditif. Les cellules relient le signal d'entrée qui a une fréquence augmentant systématiquement. Nous donnons à la figure 3.3 un schéma de cellule "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral.

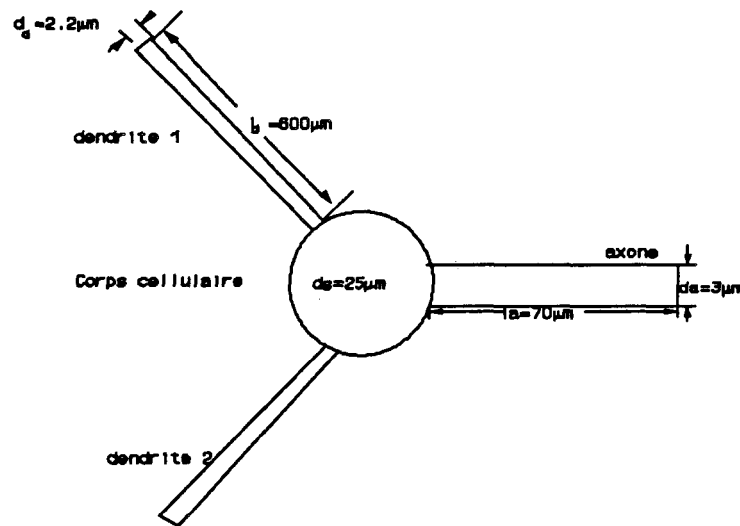


Fig 3.3 Schéma de cellule "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral

La majorité des paramètres du modèle (les constantes de temps, les propriétés d'intégration des neurones et les connexions de neurones) sont obtenus à partir de mesures anatomiques et physiologiques. Le poids associé avec chaque dendrite est une des variables primaires de l'ajustement du modèle. La détermination des valeurs des poids synaptiques dans le réseau du noyau cochléaire antéroventral est une tâche extrêmement difficile.

Toutefois, comme les poids ont une influence sur la conductance et donc sur l'amplitude et les constantes de temps des potentiels de la membrane; les mesures expérimentales réelles de ces facteurs peuvent servir à contraindre la plage opérationnelle des poids. Les secondes variables significatives du modèle ne permettent pas d'avoir une bonne idée de cette connexion. Mais hélas, les données expérimentales sont les patrons de connexion de cellule à cellule. En conséquence, nous contraignons les connexions en nous basant sur le patron de connexion général qui est représenté en utilisant les techniques physiologiques et automatiques.

3.2 Spécification du modèle d'un seul neurone "chop-S"

Notre but est de développer un modèle simple des cellules en dents de scie "Chop-S". À partir du modèle, nous pouvons explorer le codage des sons et les relations possibles entre les réponses unitaires aux sons classiques et simples ainsi que leurs réponses aux caractéristiques de modulation en amplitude de son plus complexes. L'implantation du modèle d'un seul neurone "chop-S" implique deux composantes: le corps cellulaire et l'arbre dendritique.

3.2.1 Modèle du corps cellulaire "chop-S"

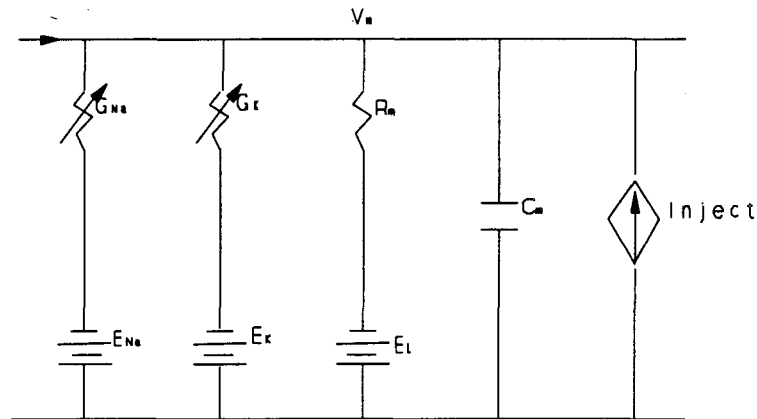
Le modèle utilisé pour le corps cellulaire est développé à partir du modèle

mathématique d'Hodgkin et Huxley (voir aussi MacGregor et Lewis 1987, Hewitt et al 1992, Arle et Kim 1991, Banks et Sachs 1991). Ce modèle reproduit les dynamiques réalistes relativement aux relations des entrées et sorties pour un neurone. Il reflète les principales propriétés du neurone "chop-S".

Le modèle que nous utilisons pour les compartiments du corps cellulaire est semblable à celui de Banks et Sachs (1991). Nous utilisons les paramètres anatomiques des cellules étoilées du chat de Banks et Sachs (1991).

Bien que le modèle actuel est principalement basé sur des données dérivées du chat (voir les détails à l'ANNEXE B), nous considérons que les réponses des neurones dans le modèle peuvent refléter les réponses pour l'humain. Tel qu'illustré à la figure 3.4, chaque compartiment représente une portion isopotentielle du cylindre dendritique. Le circuit équivalent électrique comprend cinq branches:

- 1) Une branche de fuite avec la batterie E_L et la résistivité de fuite R_m .
- 2) Une branche de capacité C_m .
- 3) Une branche avec la conductance G_{Na} qui varie au cours du temps et le potentiel qui comprend un générateur de décharges (batterie E_{Na}).
- 4) Une branche de conductance G_k variable au cours du temps et le potentiel qui comprend un générateur de décharge (potentiel E_k).
- 5) Une branche d'entrée par l'intermédiaire de laquelle un signal ("Inject") est placé au niveau du corps de la cellule.



"Inject" est un courant d'injection

Fig.3.4 Circuit équivalent du corps cellulaire

Le mécanisme de génération des décharges a été proposé par Banks et Sachs (1991) et est une modification de celui d'Hodgkin et Huxley (1952). Avec quelques modifications, les équations et les paramètres décrivant les processus dépendants du potentiel sont donnés à l'ANNEXE A.

3.2.2 Modèle de l'arbre dendritique de la cellule "chop-S"

Afin de pouvoir utiliser une approche par compartiment, il y a lieu de faire certaines hypothèses. Si un système distribué continu est divisé en segments (ou compartiments) suffisamment petits, l'erreur sera relativement faible. Chaque compartiment est isopotiel et uniforme dans l'espace sur ses propriétés; les propriétés physiques (par exemple: diamètre, propriété électrique spécifique) ne sont pas uniforme. Les différences de potentiel ont lieu entre les compartiments plutôt qu'à l'intérieur.

L'avantage de l'approche du compartiment est qu'il n'y a plus de restrictions sur les propriétés de la membrane de chaque compartiment. Les compartiments peuvent représenter les membranes du corps cellulaire, des dendritiques, ou des axones. Ils peuvent être passifs ou excitables, et peuvent comprendre un assortiment varié d'entrées synaptiques [Banks et Sachs 1991].

Nous présumons pour la simplicité que les dendrites sont passives. Du point de vue de la modélisation, la classe la plus simple de canaux de la membrane sont les canaux passifs. Un canal passif peut-être modélisé en utilisant un circuit électrique équivalent comprenant plusieurs branches (Figure 3.5). La branche la plus à droite est de type ohmique. Elle consiste en une conductance constante, g_r , en série avec le générateur (E_r) au travers duquel les courants ioniques passifs s'écoulent. La simulation des synapses peut se faire par l'intermédiaire de branches inhibitrices ou excitatrices. Suivant la nature de la synapse (inhibitrice, excitatrice) une branche du circuit dominera sur l'autre et est représentée par la branche la plus à gauche ou par la branche centrale. Une batterie E_{Ex} (E_{inh}), représente le potentiel des processus synaptiques. La résistance G_{Ex} (G_{inh}) dépend du temps et du potentiel. Elle est en série avec E_{Ex} (E_{inh}). Cette valeur est le potentiel d'équilibre des espèces ioniques (Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , etc.).

Le modèle que nous utilisons pour les compartiments dendritiques est semblable à l'un des modèles développé par Banks et Sachs (1991) (voir les données en détail dans

l'ANNEXE B. Le modèle d'arbre dendritique des cellules est représenté par certains modèles de cylindres équivalents. Ce modèle a deux dendrites identiques. Comme démontré à la figure 3.5, le compartiment représente la partie du cylindre dendritique. Nous modélisons cette section d'arbre dendritique à l'aide d'un circuit à quatre branches:

1. Une branche de perte avec la batterie E_r et la conductance g_r
2. Une branche de capacité C_m .
3. Une branche d'entrée excitatrice avec la batterie E_{Ex} et la conductance G_{Ex} .
4. Une branche d'entrée inhibitrice avec la batterie E_{inh} et la conductance G_{inh} .

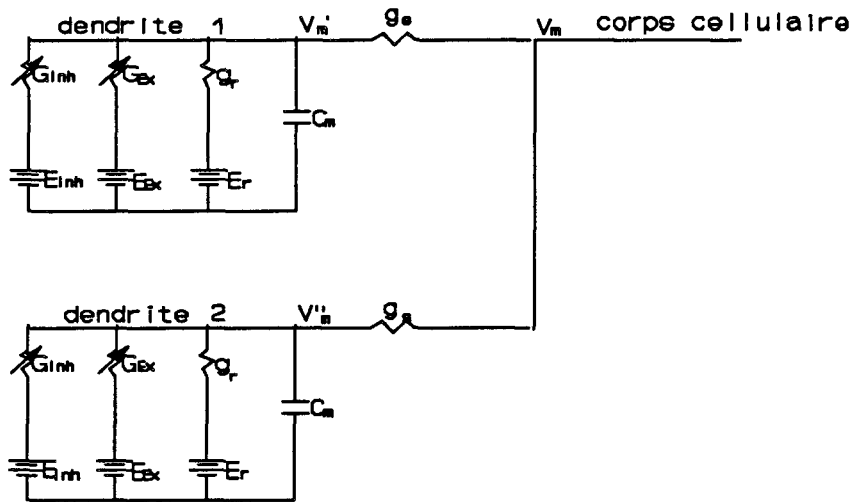


Fig.3.5 Modèle du compartiment dendritique de la cellule "chop-S"

Les compartiments sont connectés au corps cellulaire par $g_s = 2g_{ij}$; g_{ij} est la conductance de l'axone (à l'ANNEXE B).

3.3 Signaux d'entrée pour le modèle d'un neurone "chop-S"

Les études physiologiques démontrent que beaucoup de fibres auditives convergent sur les dendrites d'une cellule en dents de scie. D'ailleurs, Oertel (1983) a démontré que les cellules en dents de scie acceptent en entrées les décharges des fibres auditives. Mais nous ne connaissons pas les détails de la distribution des fibres du nerf auditif avec les cellules en dent de scie. Plus précisément, il ne sait pas combien de fibres individuelles convergent sur une seule cellule, et quelle est la distribution des terminaisons synaptiques dans le corps cellulaire et les dendrites. [Arle et Kim 1991].

Pour comparer les propriétés de la réponse du modèle de la cellule "chop-S" aux réponses neurales des préparations, nous avons besoin de simuler, aussi bien que possible, l'entrée normale du nerf auditif à la cellule "chop-S". Pour ce faire, nous utilisons le modèle périphérique développé par Patterson et al (1990) pour fournir le signal d'entrée à la cellule en dent de scie. Le signal inhibiteur du NCD est généré par notre logiciel. Nous supposons que le signal inhibiteur provenant du NCD est un signal pseudo-aléatoire.

À la figure 3.6, on présente un schéma du modèle qui est composé de la périphérie auditive et de la cellule. Le modèle de la périphérie a été décrit au paragraphe 2.3 (blocs 1 et 2). Le modèle de la cellule en dents de scie comprend deux modèles (blocs 4 et 5).

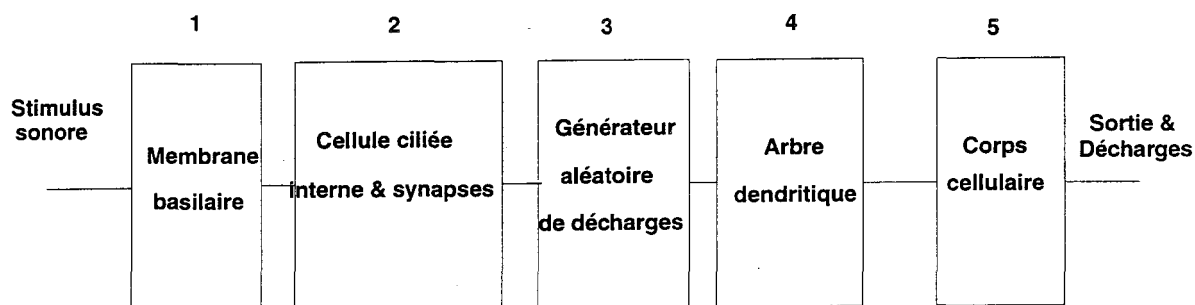


Fig. 3.6 Schéma du système avec la périphérie auditive et la cellule

3.4 Environnement d'implantation du modèle

Depuis ces dernières années, il y a eu une croissance importante de l'intérêt vis-à-vis des techniques de simulations sur ordinateurs pour étudier la structure et le fonctionnement des réseaux de cellules. La simulation de systèmes s'étend sur la reconstruction de neurones uniques ou de leurs composantes, et les simulations de réseaux de neurones complexes. Les simulateurs les plus intéressants ont été développés par les universitaires. Cependant, l'utilisateur doit déjà avoir une certaine expérience de la simulation. Certains simulateurs ont une interface basée sur un langage spécifique aux réseaux de neurones. Il y a seulement un petit nombre de systèmes disponibles qui semblent être utilisés plus particulièrement en ce moment. Plusieurs simulateurs de neurone intéressants sont actuellement en développement.

Certains simulateurs de neurones ont été développés pour des modèles comprenant un seul neurone. Ces modèles permettent l'exploration d'un seul neurone et de petits réseaux. Les neurones sont plus complexes que ceux employés dans les réseaux de neurones artificiels. Pour un neurone, l'activité électrique se déploie à partir des branches dendritiques. Ses propriétés dépendent de la structure et des propriétés électrochimiques de ses branches. Pour les modèles basés sur des simulations un neurone est divisé en un certain nombre de compartiments. Au sein du même compartiment, l'activité est supposée être égale. Un neurone complet est édifié à partir de plusieurs compartiments isopotentiels. Les simulateurs à compartiments permettent la création d'un seul neurone, ou les composants similaires d'un seul neurone, ou les simulations de réseaux de neurones complets.

Le système de simulation GENESIS est assez général et offre une simulation assez flexible (voir l'annexe C pour le détail). Il supporte des simulations avec des réseaux relativement importants. Wilson et Bower (1989) proposent un système de simulation général et une interface graphique XODUS ("X-based Output and Display Utility for Simulators") qui permet de construire des simulations de réseaux de neurones tout en faisant un minimum d'hypothèses au sujet de la structure véritable de l'élément neural [Bower et Beeman 1994].

3.5 Implantation et étude du modèle d'une seule cellule "chop-S"

Nous allons décrire ici notre implantation du modèle de la cellule de type "chop-S". Une partie des éléments nécessaires à la compréhension du modèle ont été décrits aux paragraphes précédants ainsi qu'en ANNEXE C.

En raison du caractère incomplet des informations liées aux réseaux de neurones à modéliser et de la puissance de calcul insuffisante à intégrer toutes les informations qui sont connues en ce moment, la modélisation de réseau de neurones peut être imaginée comme étant une opération qui va idéalement de pair avec le travail expérimental. Pour discuter ces relations générales entre la complexité et l'objectif de la simulation, nous considérons deux niveaux d'organisation structurale pour lesquels des approximations sont faites: le niveau des cellules et le niveau réseau.

Le modèle du corps cellulaire est basé sur une simulation numérique de la production des décharges selon la conception d'Hodgkin et Huxley. La cellule est composée de trois compartiments correspondant à un corps cellulaire et deux dendrites. Les potentiels des canaux dendritiques sont activés par les synapses et modifient le potentiel du corps cellulaire qui est décrit par les équations d'Hodgkin-Huxley.

La sortie de chaque cellule est une impulsion nerveuse. Ces impulsions arrivent à

destination après un délai spécifique. Lors du passage d'une impulsion dans le corps cellulaire, il y a un changement de conductance (G_K et G_{Na}) de ce corps cellulaire. Ces conductances varient au cours du temps et sont données à l'ANNEXE A.

Nous nous inspirons des travaux de Bower et Beeman (1994) et Banks et Sachs (1991). Il y a lieu de rappeler ici le circuit de base (à la figure 3.4 et 3.5).

Le changement de conductance postsynaptique (G_{inh} ou G_{Ex}) est une fonction contrôlée par les constantes de temps "tau1" et "tau2", la forme de la fonction est:

$$\text{Pour } \tau_1 = \tau_2 \quad G = G_p \times A \times e^{-(t/\tau)} \quad (G = G_{inh} \text{ ou } G = G_{Ex})$$

$$\text{Pour } \tau_1 \neq \tau_2 \quad G = G_p \times A \times (e^{-(t/\tau_1)} - e^{-(t/\tau_2)}) \quad (G = G_{inh} \text{ ou } G = G_{Ex})$$

A est un facteur de normalisation, G_p est une valeur maximum de conductance.

Le changement de potentiel de la membrane au niveau du corps cellulaire est provoqué par l'entrée de courant noté I_{inject} . On a:

$$\frac{dV_m}{dt} = \frac{\left[\frac{(V_m' - V_m)}{R_a} + \frac{(V_m'' - V_m)}{R_a} + (E_{Na} - V_m) * G_{Na} + (E_K - V_m) * G_K + \frac{(E_{rest} - V_m)}{R_m} + I_{inject} \right]}{C_m}$$

avec

E_{Na} et E_K sont le potentiel ionique d'équilibre pour chaque conductance,

R_m est la résistance de la membrane,

C_m est la capacité de la membrane,

E_{rest} est le potentiel repos de la membrane,

I_{inject} est un courant injecté au niveau du corps cellulaire,

V'_m, V''_m sont les potentiels de la membrane des compartiments adjacents,

V_m est le potentiel de la membrane du corps cellulaire,

R_a est la résistance axiale entre la dendrite et le corps cellulaire.

Les boutons terminaux des fibres du nerf auditif sont une source majeure d'excitation des cellules étoilées [Cant 1981; Cant et Moret 1984]. Les cellules en dents de scie dans le noyau cochléaire antéroventral sont divisées en deux catégories définies par les configurations de l'entrée. Les cellules en dents de scie de type I (chop-S) sont innervées de façon clairsemée et reçoivent la plupart des entrées synaptiques au niveau de la dendrite. Les cellules en dent de scie de type II (chop-T) reçoivent les entrées via des synapses distribuées en grande partie sur le corps cellulaire (80%) et la dendrite proximale. La grande proportion de ces entrées peut-être inhibitrice [Cant 1981, Tolbert et Moret 1982]. L'étude de Smith et Rhode (1989) montre aussi que les unités chop-S dans le noyau cochléaire ventral postérieur et la région de la racine du nerf auditif ont le corps cellulaire recevant la plupart des entrées synaptiques sur les dendrites proximales. Elles sont semblables aux cellules étoilées de type I dans le noyau cochléaire antéroventral.

Nous avons dans un premier temps implémenté le modèle d'une cellule de type

"chop-S". Nous pouvons utiliser ce modèle pour explorer l'origine de la régularité des décharges de la cellule ainsi que l'influence des entrées inhibitrices sur la réponse. De plus, nous pouvons étudier les réponses pour un signal modulé en amplitude. Comme dans le modèle les décharges du corps cellulaire sont produites de façon déterministe en réponse à un courant injecté, il n'y a pas de bruit intrinsèque au modèle de la cellule à la sortie. Toutes les variabilités statistiques doivent être présentées aux entrées [Banks et Sachs 1991].

Il y a quelques facteurs qui peuvent affecter la régularité de ces entrées pour la génération des décharges:

- 1) Le lieu d'entrée d'excitation et le nombre d'entrée d'excitation,
- 2) Le lieu d'entrée de l'inhibition,
- 3) le taux de décharge à l'entrée.

3.6 Implantation du réseau de neurones "chop-S"

Nous nous sommes penchés jusqu'à maintenant sur les activités des neurones pris individuellement ou reliés au nerf auditif par des synapses. Les neurones fonctionnent en groupe, et chacun de ces groupes contribue à des fonctions encore plus complexes. On voit donc que l'organisation du système nerveux est de type hiérarchique, un peu comme une

échelle dont il faut gravir les échelons un à un. Chaque fois qu'un grand nombre d'éléments sont réunis, il doit y avoir intégration. Nous allons expliquer l'implantation du modèle de réseau de neurones "chop-S" dans cette section.

Les milliards de neurones du système nerveux central sont répartis en groupes de neurones qui traitent l'information en provenance des récepteurs ou d'autres groupes de neurones.

Chaque neurone d'un groupe envoie et reçoit de l'information par ailleurs, les neurotransmetteurs sont transportés à travers les synapses. Cette interaction peut induire soit une excitation ou une inhibition. La disposition des synapses dans les groupes de neurones établit des réseaux, et ce sont ces derniers qui déterminent les capacités fonctionnelles des groupes. Certains réseaux sont très complexes, mais nous pouvons nous faire une idée de leurs propriétés de codage de la modulation d'amplitude dans le noyau cochléaire en étudiant la région en dents de scie régulier "chop-S". La figure 1.13 donne la répartition des cellules dans le noyau cochléaire et la figure 1.20 schématise la disposition de trois groupes de neurones dans le noyau cochléaire antéroventral.

Ces études fournissent un point de départ pour construire notre modèle. L'agencement des neurones et les propriétés individuelles sont basées sur les observations de plusieurs chercheurs. La structure du modèle est donc fondée sur des données

neuroanatomiques telles qu'il est possible de trouver dans la littérature. Le réseau simulé a déjà été donné à la figure 1.20.

Nous utilisons le système de simulation GENESIS pour cette simulation complexe. On peut trouver les détails de la simulation à l'ANNEXE C.

3.7 Conclusion

Nous avons présenté notre modèle de la cellule "chop-S" ainsi que l'architecture du réseau de neurones. Une implantation du système a été présentée. Au prochain chapitre, nous présenterons les expériences effectuées à partir du modèle ainsi que les résultats.

CHAPITRE 4

RÉPONSES DU MODÈLE DES CELLULES "CHOP-S" DU NOYAU COCHLÉAIRE ANTÉROVENTRAL

Dans ce chapitre, Nous exposerons les résultats des expériences et des simulations effectuées sur le modèle de cellule "chop-S". Le modèle comprend trois compartiments: le corps cellulaire et deux compartiments dendritiques. Le potentiel d'action dans le corps cellulaire est généré à partir de deux canaux ioniques pour le sodium (Na) et le potassium (K). Le potentiel dépend des conductances et obéit aux équations d' Hodgkin-Huxley. Les deux compartiments dendritiques, notés "dendrite #1" et "dendrite #2", ont chacun un canal d'excitation et un canal d'inhibition. Un courant d'entrée est injecté au niveau du corps cellulaire.

Dans la première section et la deuxième section, on présente les résultats que nous avons obtenus à partir du modèle de corps de la cellule. Ces simulations nous permettent de trouver que le modèle concorde avec des caractéristiques importantes de la membrane des cellules en dents de scie et du coefficient de variation (CV). Dans la troisième section et la quatrième section, on présente les résultats que nous avons obtenus à partir du modèle de cellule "chop-S" (la dendrite et le corps cellulaire). Nous utiliserons les résultats des simulations concernant le gain en modulation pour évaluer l'aptitude à coder la modulation d'amplitude et l'influence de l'entrée inhibitrice sur les réseau de neurones "chop-S".

4.1 Réponses du modèle à une excitation sur le corps de la cellule

Dans cette section, nous étudions les réponses du modèle en fonction de courants déterministes puis nous comparons nos résultats à ceux obtenus par Oertel et ses collègues (1983) sur des cellules provenant de souris. Ces résultats concordent avec le fait que la caractéristique importante de la membrane des cellules en dents de scie est une réponse linéaire.

À la figure 4.1, nous présentons le potentiel de la membrane du corps cellulaire (V_m) en réponse à un petit courant hyperpolarisant injecté au niveau du corps cellulaire ($I_{\text{inject}} = -0.1, -0.2, -0.3$ et -0.4 nA). Le petit courant hyperpolarisant commence en $t=5$ ms. Le potentiel de la membrane est exprimé en millivolts et le temps est en millisecondes.

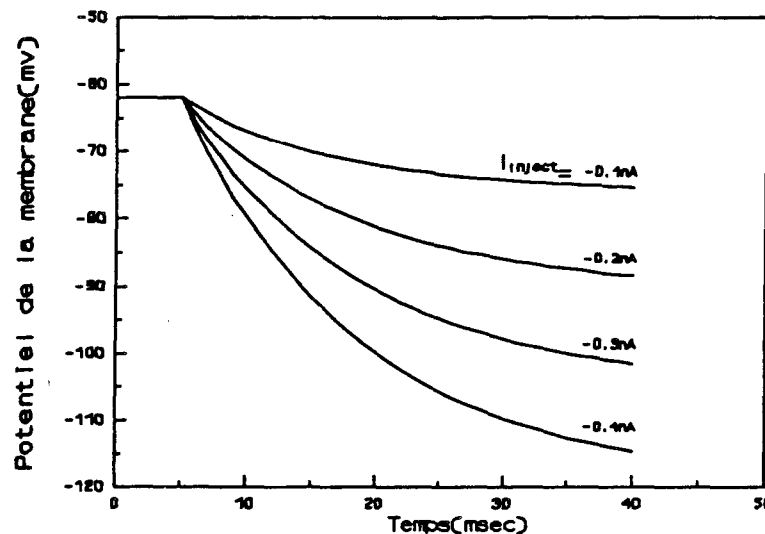


Fig. 4.1 Potentiel de la membrane du corps cellulaire en réponse

à un petit courant injecté au niveau du corps cellulaire ($\text{nA} = 10^{-9}\text{A}$).

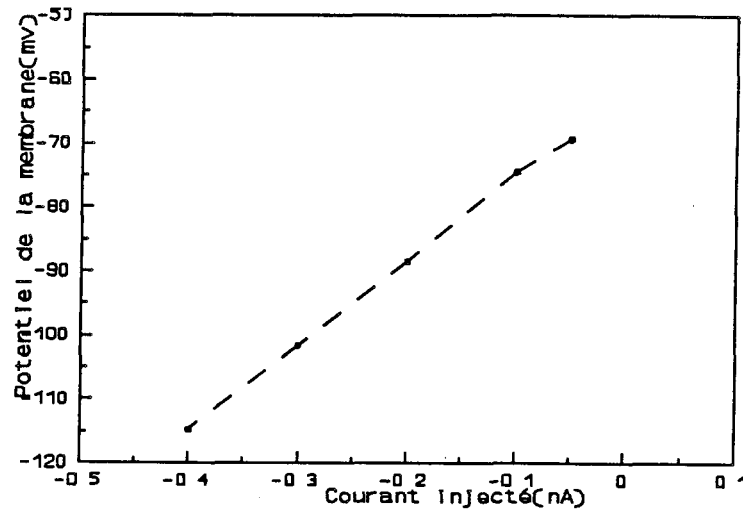


Fig. 4.2 Potentiel de la membrane à l'état stable en réponse au petit courant I_{inject} placé sur le corps cellulaire pour $t=40\text{ms}$ de la figure 4.1.

À la figure 4.2, nous présentons le potentiel de la membrane (V_m) à l'état stable, calculé pour $t=40\text{ms}$ à partir des réponses obtenues lorsqu'un courant I_{inject} est appliqué au corps cellulaire.

La courbe est approximativement linéaire sur une plage de potentiels de la membrane qui correspond à celle observée sur les cellules étoilées "in vitro" (Oertel 1983). Les résultats du modèle concordent avec le fait que la caractéristique importante de la membrane des cellules en dents de scie est une réponse linéaire à l'état stable pour une injection de faible courant [Banks et Sachs 1991].

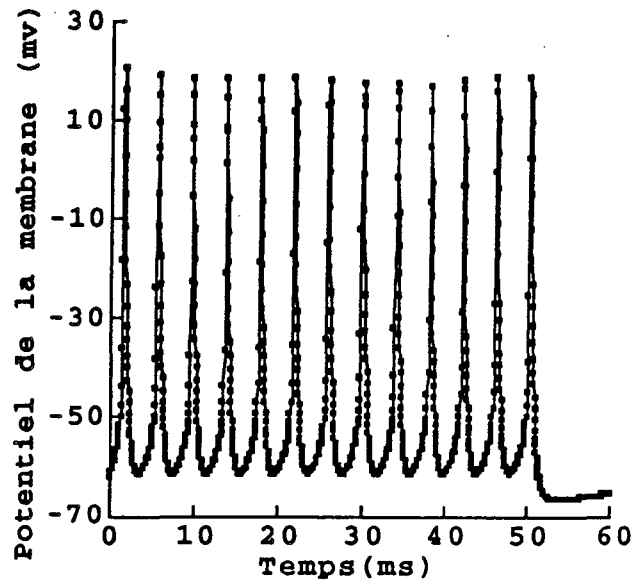


Fig. 4.3 Réponse du modèle pour un courant dépolarisant soutenu $I_{\text{inject}}=0.5\text{nA}$

Quand le courant injecté est dépolarisant, la réponse du modèle est d'une ou plusieurs impulsions de potentiel pendant la durée du stimulus. Par exemple: quand le courant dépolarisant est soutenu avec $I_{\text{inject}}=0.5\text{nA}$ pour $t=0\text{ms}$, la réponse du modèle est donnée à la figure 4.3. Au cours de chaque décharge, le potentiel de la membrane est monté à des valeurs comprises entre 0mV et 20mV. Ensuite il retombe rapidement à environ -60mV. Avant de dépasser le seuil de décharge le potentiel de la membrane croît linéairement. Les décharges sont répétitives avec une régularité presque parfaite. Ceci recoupe les données des cellules étoilées d'Oertel et al (1988) et les données du modèle de la cellule étoilée par Banks et Sachs (1991).

Les données tirées d'Oertel (1983) sont illustrées à la figure 4.4 qui montre les décharges de la cellule et les liens entre l'intensité du courant d'entrée et le potentiel de membrane sur la

cellule étoilée. La valeur du courant est comprise entre -0.6 nA et $+0.6$ nA. Les cellules analysées proviennent d'une préparation de tranche du noyau cochléaire chez la souris.

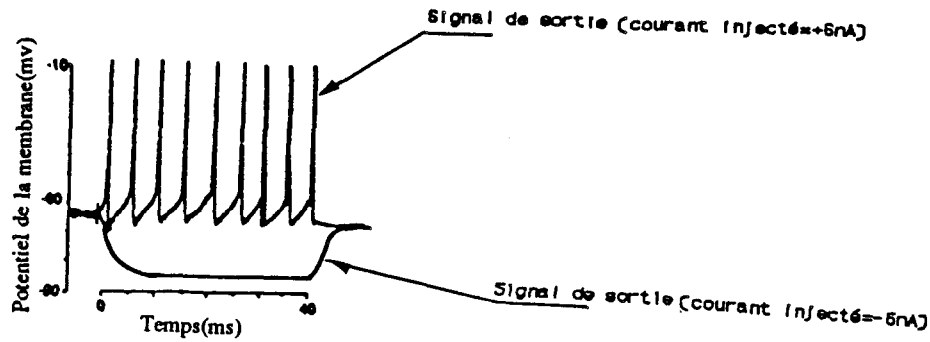


Fig. 4.4 Impulsions de décharge du corps cellulaire (d'après Oertel, 1983)

Le modèle montre une aptitude à couvrir une grande plage de décharges suivant le courant injecté $I_{\text{injecté}}$. Ceci est illustré à la figure 4.5.

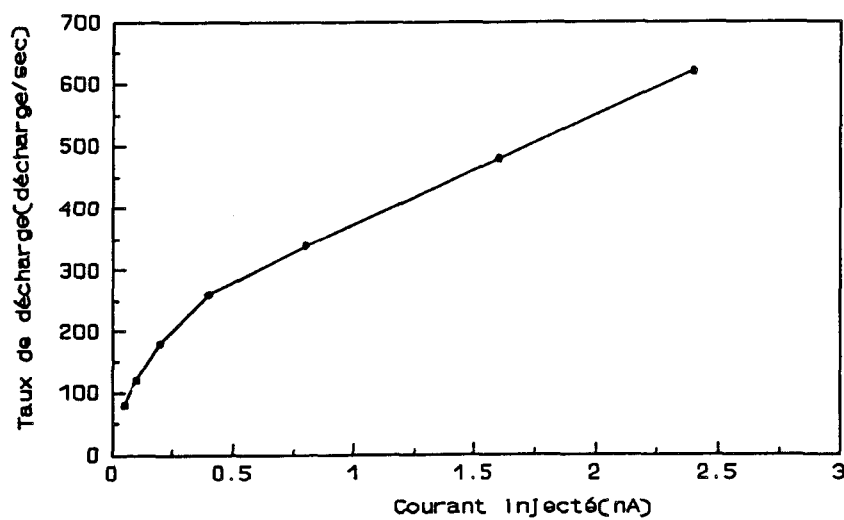


Fig. 4.5 Taux de décharge du modèle pour un courant injecté

Le taux de décharges est noté R_{out} , Le courant I_{inject} est injecté au niveau du corps cellulaire. La durée du stimulus est de $t=50ms$. Le minimum de répétition du taux de décharges est de 80 décharges/s, et le maximum est de 620 décharge/s.

4.2 Réponses du modèle à une excitation acoustique

4.2.1 Ajout du modèle auditif

Nous utilisons le logiciel d'images auditives [Patterson, Allerhand et Giguere 1995] (voir ANNEXE C pour le détail du logiciel de modèle d'image auditive) pour la génération du stimulus. Nous utilisons le modèle de la membrane basilaire de Giguere et Wood (1994), puis celui de la cellule ciliée interne (selon le modèle de Meddis et al. 1988) ensuite nous générons la transduction neurale au niveau des synapses entre cellules ciliées internes et le nerf auditif. Ce logiciel représente en quelque sorte l'information qui est exprimée comme étant la probabilité d'événement de décharges dans les fibres du nerf auditif.

Il y aurait lieu de tenir compte de l'action réfractaire des décharges du nerf auditif dans l'ajustement de la probabilité des décharges des cellules en fonction du temps. Meddis et Hewitt (1991) étudient les stimuli d'intensité moyenne et continus. Ils trouvent que les effets réfractaires influencent assez peu la probabilité des décharges. Nous ne considérons donc pas ces effets. Les cellules ciliées internes sont associées aux neurones qui convertissent l'impulsion originale en un potentiel d'action afférent. La probabilité que la décharge ait lieu est proportionnelle à l'amplitude du signal original [Deutsch 1993].

Le nerf auditif se termine dans des jonctions spécifiques du noyau cochléaire. Les décharges individuelles du nerf auditif sont générées selon la probabilité de décharge au niveau des cellules ciliées internes. Nous utilisons une méthode de génération de nombre pseudo-aléatoire (Hastings et Peacock 1975) pour générer les décharges. La sortie de ce traitement représente l'activité de fibres auditives pendant une unité de temps.

4.2.2 Analyse de régularité

Les cellules "chop-S" peuvent être classées en sous-groupes distincts par les techniques de l'analyse de la régularité (Bourk 1976, Young et al 1988a, Blackburn and Sachs 1989). La régularité est estimée en évaluant la moyenne (μ_R) et la déviation standard (σ_R) de l'intervalle des décharges en fonction du temps pour des réponses à un signal sinusoïdal. Le coefficient de variation ($CV = \sigma_R / \mu_R$) est utilisé comme mesure de l'irrégularité. L'augmentation de CV est équivalente à l'augmentation de l'irrégularité. Cette méthode donne une caractérisation sensible et stable des réponses de l'unité.

L'analyse de la régularité est basée sur un travail proposé d'abord par Bourk (1976). Dans cette analyse, la moyenne et l'écart type de l'intervalle de temps entre décharges consécutives sont calculés à partir du temps d'arrivée de la première décharge dans l'intervalle considéré. Le calcul est présenté ci-dessous [Young et al 1988a].

L'axe du temps est divisé en segments de 0.1ms ou 0.2ms appelés "bins". Le premier segment commence en même temps que l'excitation (stimulus d'entrée). Les intervalles (I_{ij}) de temps entre décharges consécutives sont ensuite calculés. Les valeurs des intervalles sont comparées aux segments ("bins") d'après le retard de la première décharge. Ce processus est répété pour un grand nombre de présentations N_j de stimulus (500 pour Young et al 1988a). La moyenne et l'écart type (σ_R) de I_{ij} pour chaque "bin" sont calculés à l'aide de l'équation:

$$\mu_{R_j} = \frac{1}{N_j} \sum_{i=1}^{N_j} I_{ij}$$

l'écart type du $j^{\text{ème}}$ segment est:

$$\sigma^2_{R_j} = \frac{1}{(N_j-1)} \sum_{i=1}^{N_j} (I_{ij} - \mu_{R_j})^2$$

La courbe de régularité présente μ_{R_j} et $\sigma_{R_{ij}}$ tracés en fonction du temps. Le graphique de CV en fonction du temps est ensuite obtenu.

Pour l'analyse de régularité de notre modèle, nous voulons trouver la moyenne (μ_R) et l'écart type (σ_R) de l'intervalle entre décharges consécutives en fonction du temps pour un signal d'entrée de 5kHz et de durée égale à 50ms. Les données de régularité sont calculables après les premières 25ms. Le stimulus est répété cent fois, la largeur des segments ("bin") est de 0.2ms.

La figure 4.6 présente la moyenne (μ_R) et l'écart type (σ_R) des intervalles entre décharges

consécutives en fonction de la durée de la réponse du modèle. À la figure 4.7 on reporte les résultats de Young et al (1988a) afin de comparer avec les nôtres. À partir d'une analyse de régularité, la cellule "chop-S" a un CV inférieur à 0.3. Ce CV varie assez peu au cours du temps. Le "chop-T" est le "chopper" irrégulier dont le CV est supérieur à 0.3 [Young 1988a]. Ce CV augmente au cours du temps.

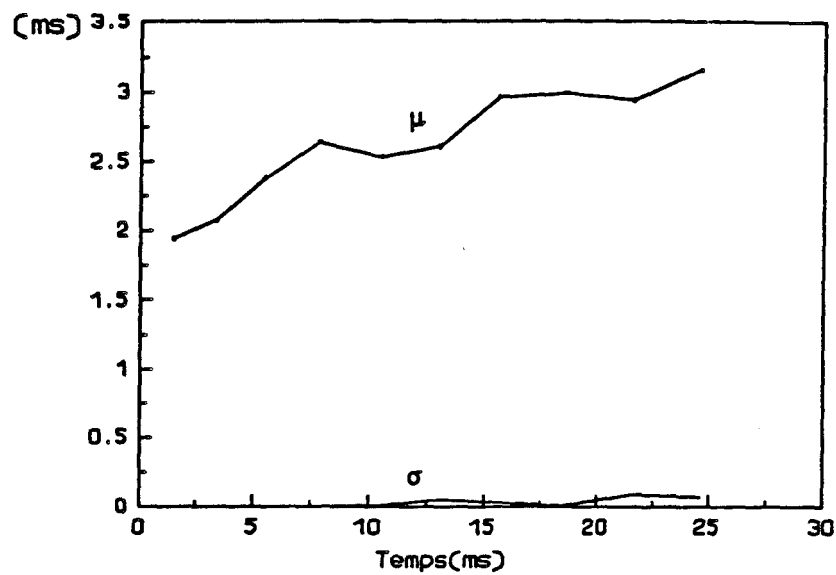


Fig. 4.6 Moyenne et écart type des intervalles entre décharges consécutives pour notre modèle

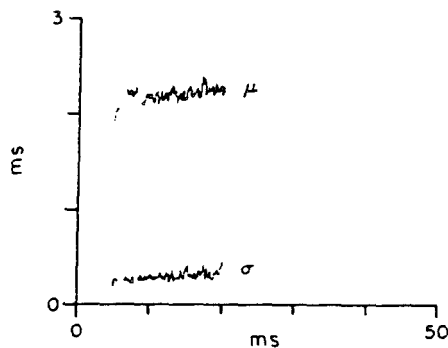


Fig. 4.7 Moyenne et écart type des intervalles entre décharges consécutives
pour une cellule "chop-S" (Young et al 1988a)

Le coefficient de variation (CV) est mesuré à partir de notre modèle du corps cellulaire. À la figure 4.8, on a reporté la valeur de CV. Nous observons que $1.9 \cdot 10^{-3} < CV < 3.1 \cdot 10^{-2}$. Ceci est typique des données neurales des "chop-S".

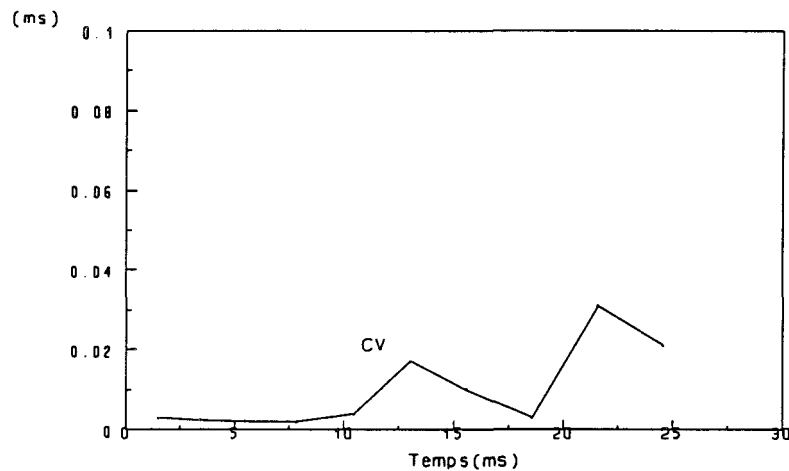


Fig. 4.8 Valeur de CV mesuré dans notre modèle

4.3 Comportement du modèle de cellule "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral vis-à-vis du codage de la modulation d'amplitude

La modulation d'amplitude est un type simple de stimulation dynamique. Elle joue un rôle clef dans le système auditif. Notre but est d'analyser la réponse du modèle de neurone vis à vis de la fidélité à suivre la modulation d'amplitude ainsi que ses changements.

Nous effectuons une analyse de Fourier des histogrammes des temps post-stimulateurs (ou

PSTH "Post-Stimulus Time Histogram") pour la portion de signal de stimulation qui est modulée en amplitude afin d'obtenir une mesure quantitative de la réponse aux sons modulés en amplitude. Cette analyse fournit une estimation de la valeur moyenne de la réponse ainsi que de la fréquence fondamentale de la réponse à la modulation d'amplitude. Le rapport entre l'énergie à la fréquence fondamentale et la valeur moyenne donne le pourcentage de modulation. L'aptitude à bien coder la modulation d'amplitude est donnée comme étant le gain de la modulation mesuré en dB [Møller 1976, Frisina et al 1985, 1990]:

Le gain de modulation est posé comme étant égal à:

$$20 * \log_{10}(\% \text{modulation de la réponse} / \% \text{modulation de la stimulation})$$

Ce critère de mesure est choisi pour les raisons suivantes [Frisina et al 1985]:

1. Le pourcentage de modulation de la réponse est un bon indicateur du rapport entre le signal et le bruit à l'entrée du neurone. L'analyse de la réponse à la fréquence fondamentale permet de définir le seuil de détection lorsque l'entrée est le bruit naturel du système auditif. Plus le niveau du signal est élevé, plus grande sera sa fluctuation aléatoire relative au signal. Donc, le gain de modulation augmentera au fur et à mesure de la puissance du signal.
2. Le gain est normalisé vis-à-vis de la modulation du stimulus.
3. En adoptant cette échelle de gain, il est possible de comparer nos travaux vis-à-vis des autres.

Afin d'analyser les temps de décharge, nous utilisons la méthode suivante: Premièrement, un histogramme des temps post-stimulatoires (ou PSTH) est généré. Il caractérise la distribution des décharges vis-à-vis de l'instant initial correspondant à la présentation du stimulus périodique. Il est obtenu en faisant la somme des décharges pour plusieurs expériences. Un pic dans l'histogramme indique l'instant de réponse qui est privilégié par la cellule. Nous utilisons la notation de Gerstein et Kiang (1960) (voir l'ANNEXE D). Le signal de stimulation qui est modulé en amplitude a une fréquence porteuse notée (f_c) . La fréquence de modulation (f_m) est variable et l'indice de modulation est noté m . L'histogramme des temps post-stimulatoires montre des décharges synchronisées à une période de $1/f_m$. En effectuant la transformée de Fourier discrète de l'histogramme PSTH, nous obtenons la valeur moyenne et l'énergie à la composante fondamentale f_m .

Le pourcentage de modulation d'amplitude est spécifié par l'enveloppe et l'amplitude. On l'appelle "indice de modulation" ou "profondeur de modulation". Exprimé en pourcentage d'amplitude, il est d'habitude appelé " pourcentage de modulation" [Møller 1972]. Soient A_c , $A_c(\max)$, et $A_c(\min)$ les amplitudes de la porteuse non modulée, le maximum et le minimum de l'amplitude après modulation. Si la modulation est symétrique, le pourcentage de modulation est défini comme étant donné par l'équation suivante:

$$\frac{P}{100\%} = \frac{A_c(\max) - A_c}{A_c} = \frac{A_c - A_c(\min)}{A_c} = \frac{A_c(\max) - A_c(\min)}{2A_c}$$

4.3.1 Conditions expérimentales

Nous reportons ici la réponse du modèle à un signal modulé en amplitude de fréquence porteuse égale à 5 kHz. La fréquence porteuse du signal modulé en amplitude est choisie comme la fréquence caractéristique de la cellule "chop-S". La fréquence privilégiée de la cellule ("Best Modulation Frequency") est égale à la fréquence pour laquelle le gain en modulation est le plus grand et est différente en général de la fréquence caractéristique. Les expériences ont été effectuées pour deux niveaux du signal d'entrée. Ce signal est tel que la modulation de l'amplitude est créée à partir d'un sinus:

- la fréquence varie de 10Hz à 1000Hz (10Hz, 30Hz, 50Hz, 75Hz, 100Hz, 150Hz, 200Hz, 350Hz, 500Hz, 800Hz et 1000Hz),
- le signal d'entrée a une durée de 100 ms pour chaque expérience,
- à chaque répétition de l'expérience la fréquence du signal de modulation est modifiée,
- l'amplitude varie de 10 unités à 100 unités (10 unités et 100 unités).

4.3.2 Résultats expérimentaux

La figure 4.9 présente un histogramme des temps post-stimulatoires de la réponse d'un neurone "chop-S" de notre modèle. La fréquence porteuse f_c est égale à 5000Hz, la fréquence de modulation f_m est égale à 75Hz, l'indice de modulation m est égal à 0.5 et l'amplitude est fixée à 100 unités. La figure 4.10 illustre l'amplitude spectrale de cet histogramme des temps post-stimulatoires.

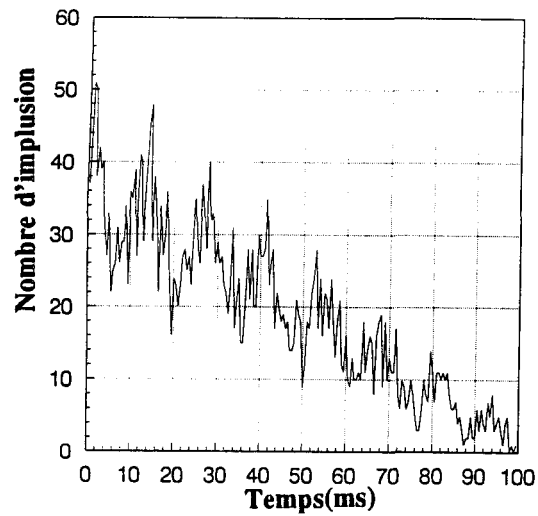


Fig. 4.9 Histogramme des temps post-stimulatoires de la réponse d'un neurone "chop-S"

(pour $f_c=5000\text{Hz}$ et $f_c=75\text{Hz}$ avec amplitude fixée à 100 unités)

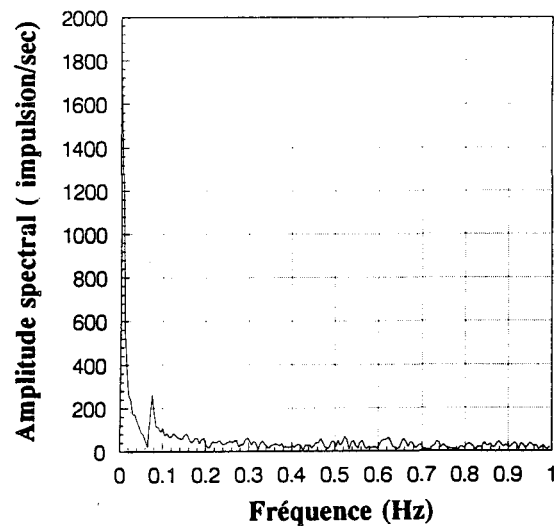


Fig. 4.10 Amplitude spectrale de l'histogramme des temps post-stimulatoires donné à la figure 4.9

Les figures 4.11 et 4.12 montrent que le modèle présente un gain différent suivant la fréquence de modulation du signal d'entrée pour les 2 niveaux du signal d'entrée.

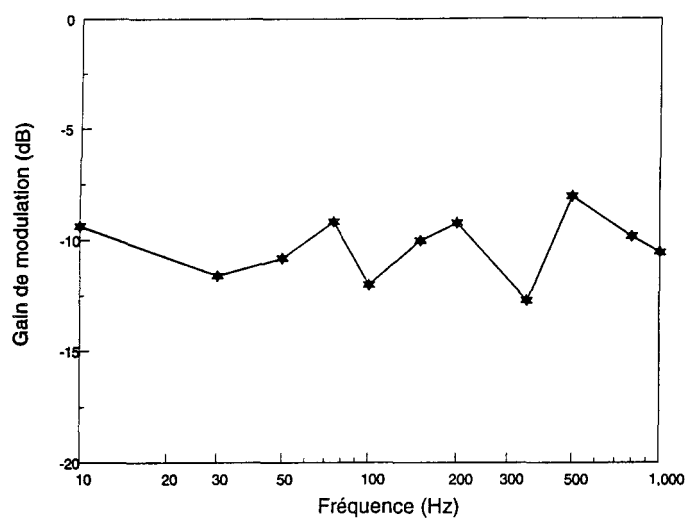


Fig. 4.11 Gain en modulation pour un niveau d'entrée de 10 unités

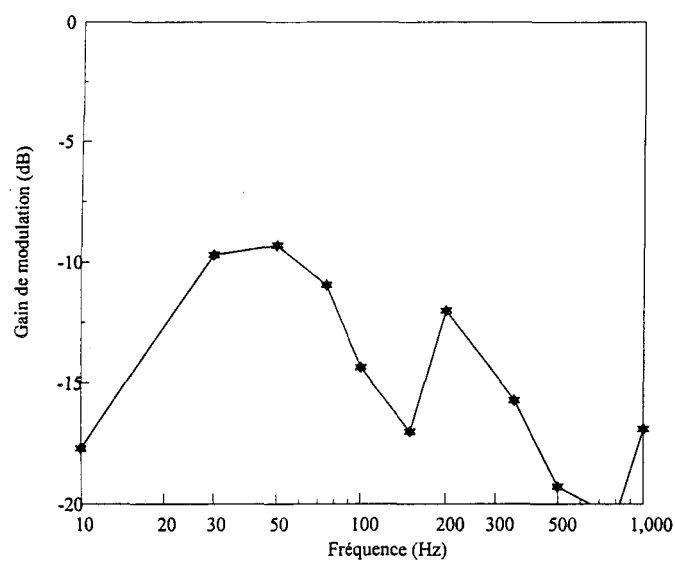


Fig. 4.12 Gain en modulation pour un niveau d'entrée de 100 unités

À des fins de comparaison, nous présentons à la figure 4.13 les réponses obtenues par Frisina et al (1990) sur des cellule. Hewitt et al (1992) ont étudié les fonctions de transfert en

réponse à des signaux modulés. Ils ont démontré que ces fonctions sont passe-bas pour des niveaux de stimulation inférieurs à 20 dB. Frisina et al (1990) ont montré que la valeur du gain en modulation était maximale quand le signal d'entrée est de 30 dB, puis la valeur du gain en modulation diminue pour chaque niveau de 5 dB du signal d'entrée quand le signal d'entrée est compris entre 30 dB et 50 dB. Les figures 4.11 et 4.12 présentent nos résultats. Notre modèle reproduit la fonction de transfert caractéristique des cellules "chop-S". On observe un comportement de type passe-bande lorsque le stimulus est de niveau élevé. De plus, une réduction du gain en modulation est observée lorsque le niveau de la puissance du stimulus augmente.

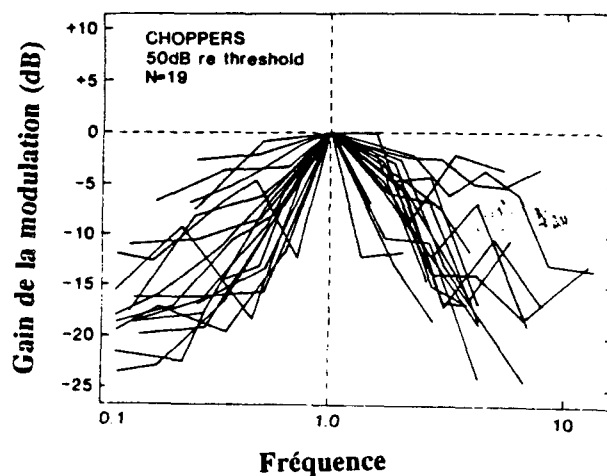


Fig. 4.13 Gain en amplitude (normalisé) pour un groupe de cellules en dents de scie (d'après Frisina et al 1990,

Fig. 14), le niveau du stimulus est 50db et la fréquence normalisée est comprise entre 0.1 et 10.

4.4 Analyse de la relation synchronique du stimulus avec la réponse de la cellule "chop-S"

Frisina et al (1990) ont montré que certaines fibres du nerf auditif sont connectées sur la dendrite de neurones en dents de scie. Nous combinons donc le modèle de neurone "chop-S" avec un modèle de la périphérie auditive pour obtenir les résultats de la sortie du modèle de neurone quand une stimulation entre le modèle auditif périphérique.

Nous considérons que la stimulation est un signal modulé en amplitude avec une fréquence de 100Hz et que la fréquence porteuse est de 5kHz. Nous utilisons deux niveaux d'amplitude de 100 et 10000 unités. La durée du signal est de 100ms. La figure 4.14 présente ce signal.

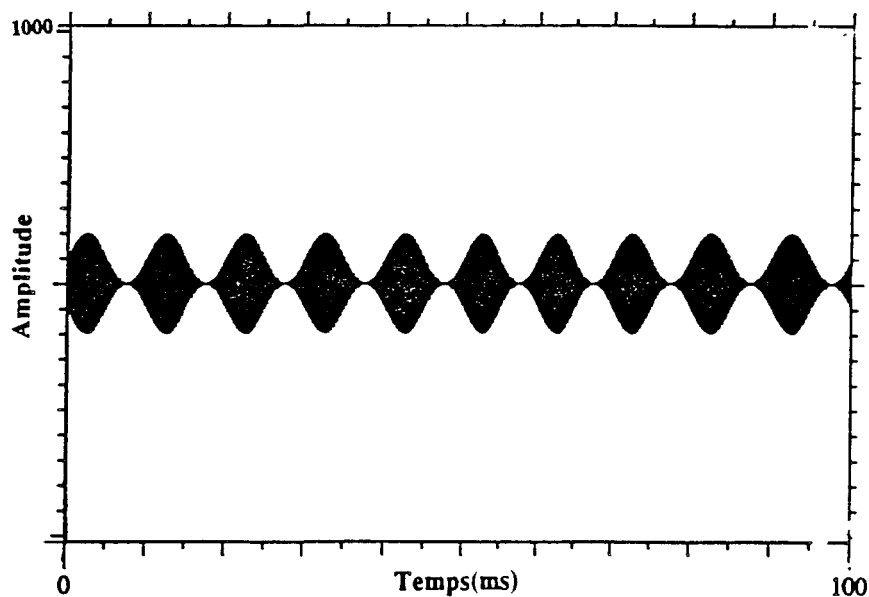


Fig. 4.14 Signal de fréquence de 100Hz et de porteuse de 5kHz

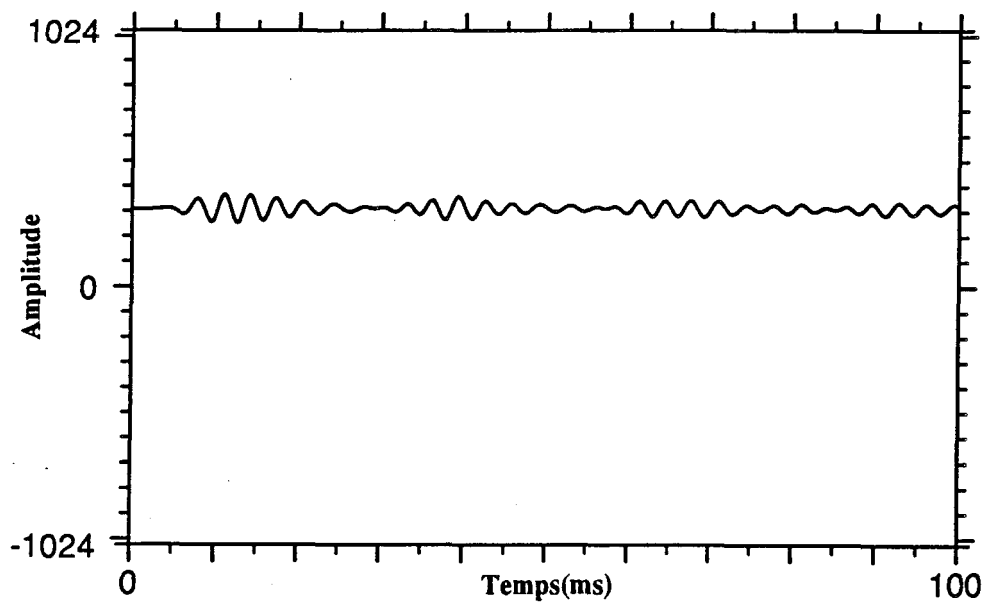


Fig. 4.15 Probabilité de décharge au niveau d'une fibre du nerf auditif

pour une entrée d'amplitude égale à 100 unités

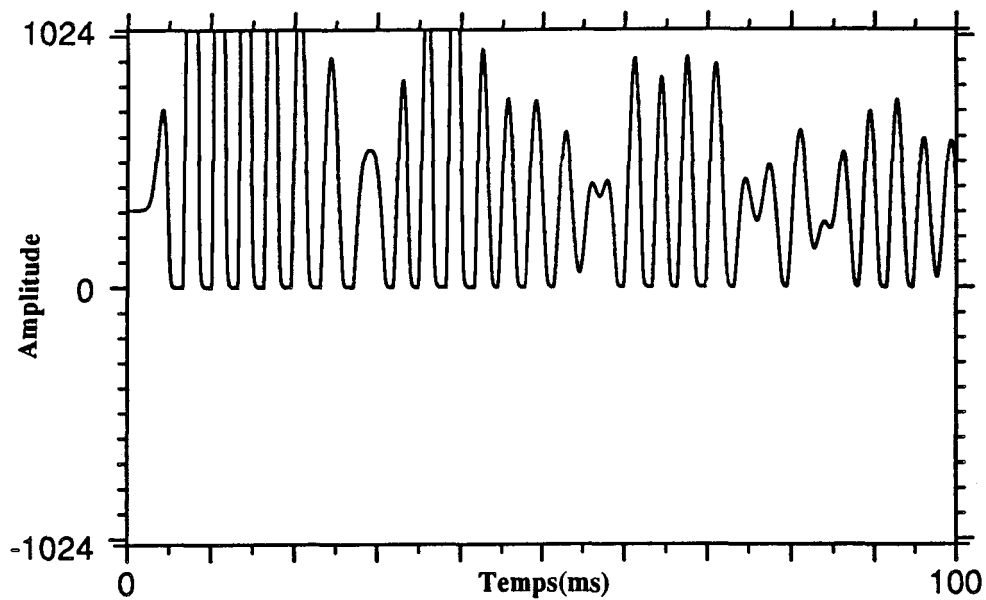


Fig. 4.16 Probabilité de décharge au niveau d'une fibre du nerf auditif

pour une entrée d'amplitude égale à 10000 unités

Dans le modèle auditif périphérique (voir l'ANNEXE C), la sortie des cellules ciliées suit le modèle de Meddis(1990) et est représentée sous forme de probabilité de décharges. Afin de visualiser la différence de comportement du modèle périphérique lorsque l'amplitude du signal d'entrée n'est pas la même que celle observée à la sortie du modèle au niveau du canal 6 (La fréquence centrale est d'environ 660Hz). Les figures 4.15 et 4.16 représentent respectivement les probabilités de décharge au niveau du nerf auditif pour une entrée d'amplitude égale à 100 et 10000 unités.

Après une normalisation du signal de probabilité des décharges du nerf auditif, les impulsions individuelles sont générées en utilisant la technique de génération du nombre pseudo-aléatoire telle qu'exposée par Hewitt et al (1992). Les figures 4.17 et 4.18 correspondent aux trains d'impulsions obtenus à partir des signaux donnés aux figures 4.15 et 4.16 Les trains d'impulsions servent ensuite d'entrée aux cellules "chop-S".

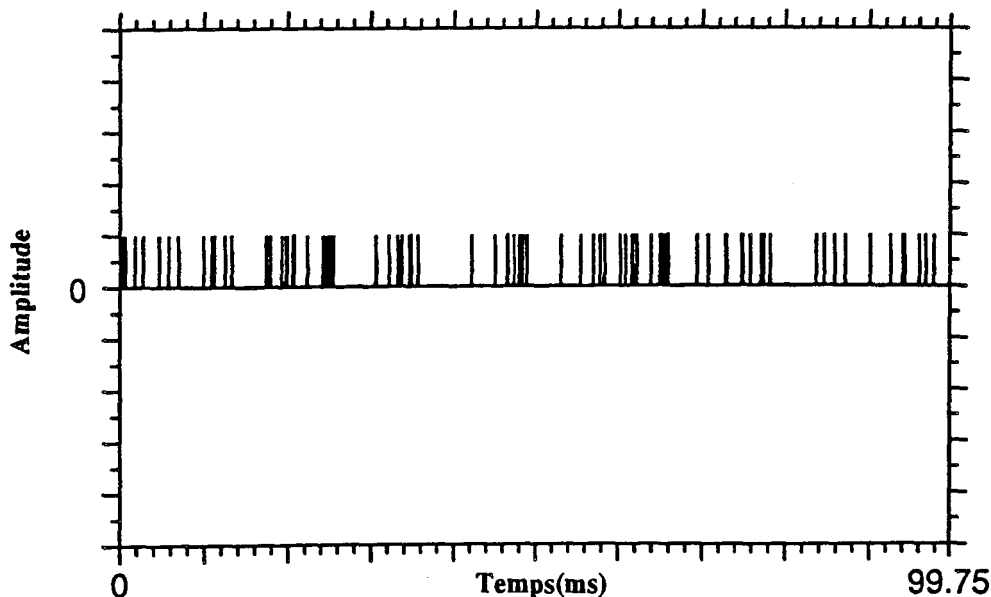


Fig. 4.17 Train d'impulsions obtenu à partir des signaux donnés à la figure 4.15

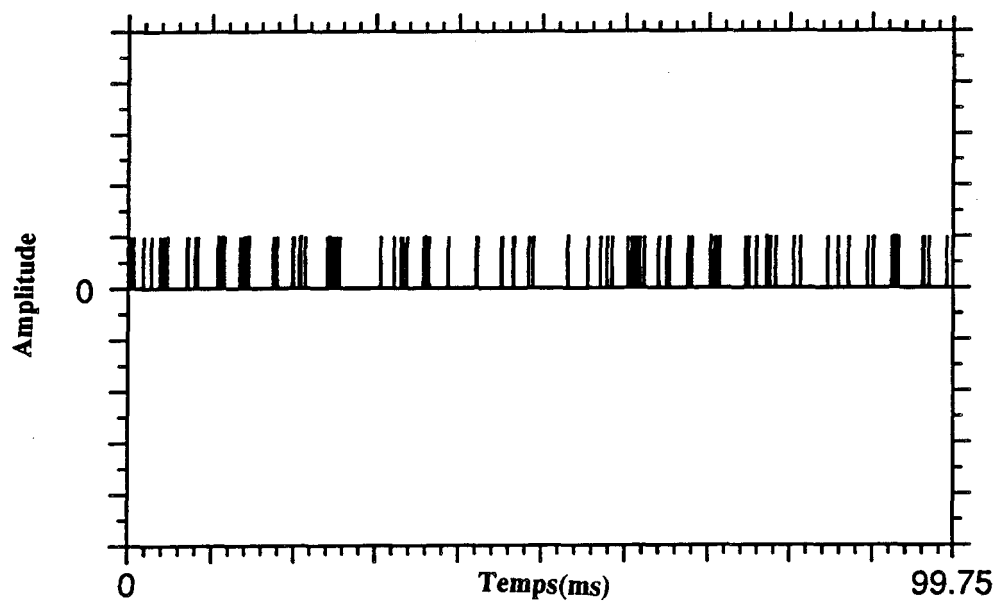


Fig. 4.18 Train d'impulsions obtenu à partir des signaux donnés à la figure 4.16

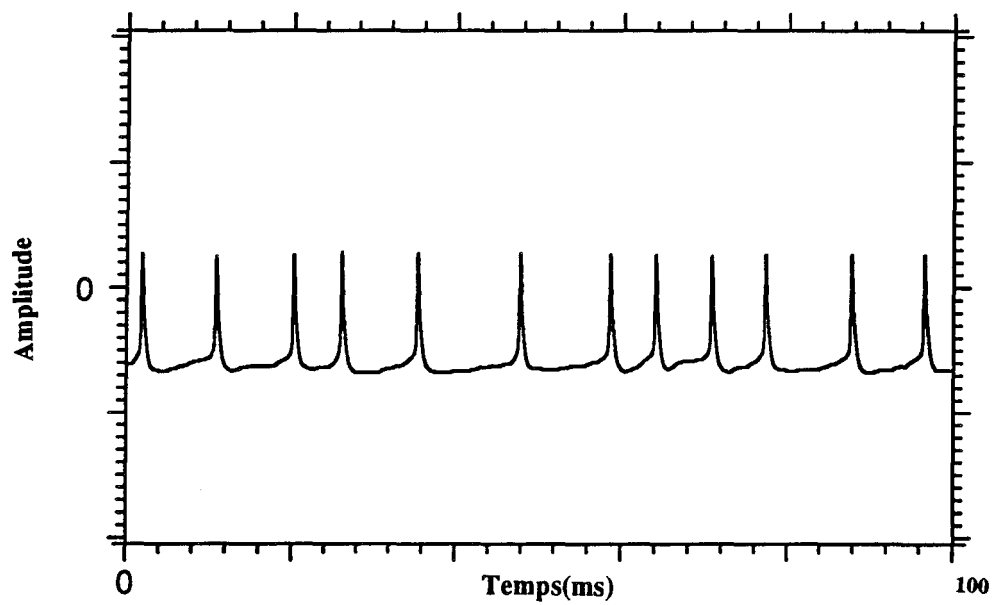


Fig. 4.19 Impulsions de la sortie d'un neurone "chop-S" pour une entrée d'amplitude égale à 100 unités

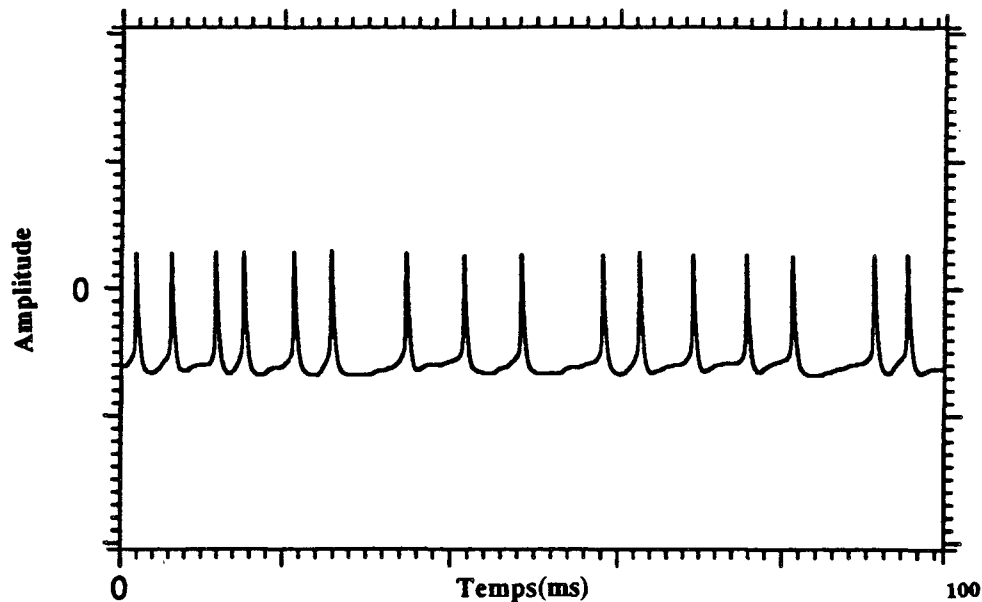


Fig. 4.20 Impulsions de la sortie d'un neurone "chop-S" pour une entrée d'amplitude égale à 10000 unités

La figure 4.19 montre que le neurone "chop-S" tend à émettre une impulsion presque synchronisée avec le cycle du signal d'entrée (Fig. 4.14). La figure 4.20 montre que le neurone n'émet pas l'impulsion sur chaque cycle du signal d'entrée (Fig. 4.14). Après une période réfractaire, une impulsion est émise. La fréquence d'impulsion varie naturellement. Ces résultats sont conformes aux résultats de la section précédente. De cette façon la synchronisation du stimulus avec la réponse est basse quand l'amplitude du stimulus est grande, puis le gain de modulation est petit.

4.5 Influence de l'entrée inhibitrice sur le réseau de neurones "chop-S"

Le modèle de réseau de neurones "chop-S" peut être utilisé afin d'analyser l'influence de la nature de l'entrée de la cellule en dents de scie. Pour les expériences considérées jusqu'à présent l'entrée étaient uniquement excitatrice. Mais les études anatomiques et physiologiques suggèrent que les cellules en dents de scie reçoivent des entrées d'excitation et d'inhibition [Hewitt et al 1992]. Notre modèle de réseau de neurones "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral est basé sur des cellules isopotentielles. Chaque cellule reçoit l'entrée excitatrice du nerf auditif et l'inhibition provient du noyau cochléaire dorsal (voir la figure 3.2). Les entrées et les caractéristiques de la membrane de la cellule déterminent la réponse du modèle.

Nous étudions ci-dessous les réponses du système à une entrée de type parole. Le signal de voyelle /a/ est extrait du mot "fa" prononcé par un homme en français, ce signal est représenté à la figure 4.21.

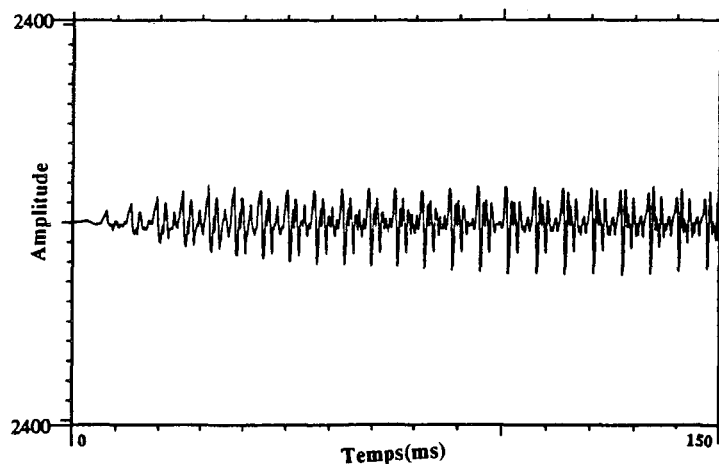


Fig. 4.21 Signal de voyelle /a/ extrait du mot "fa" prononcé par un homme en français

Nous avons choisi un nombre de canaux de 32. La probabilité de décharges représentant la sortie du modèle de Meddis de la cellule ciliée interne est représentée à la figure 4.22.

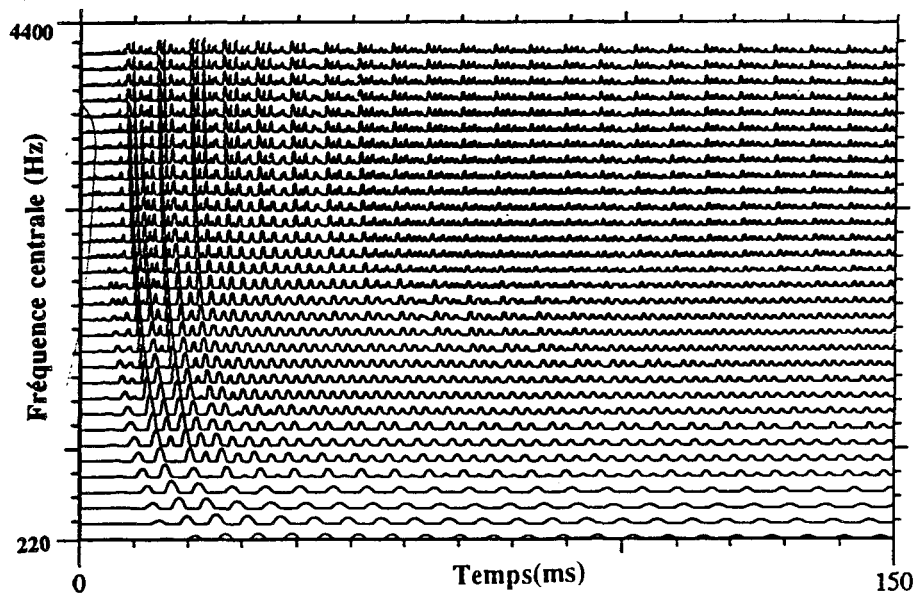


Fig. 4.22 Probabilité de décharge représentant la sortie du modèle des cellules ciliées internes

Les impulsions sont générées en utilisant la technique de génération du nombre pseudo-aléatoire, puis sont traitées par les cellules "chop-S". Les figures 4.23, 4.24 et 4.25 donnent les probabilité de décharge dans le nerf auditif à la sortie du modèle (Meddis et al. 1990) de cellule ciliée interne pour les canaux 1, 16 et 32 (fréquences centrales environ de 220Hz, 2KHz, et 4KHz). Les potentiels de membrane des cellules "chop-S" correspondantes sont représentés aux figures 4. 26, 4.27 et 4.28. Nous observons seulement les premiers 50ms (environ 8 périodes).

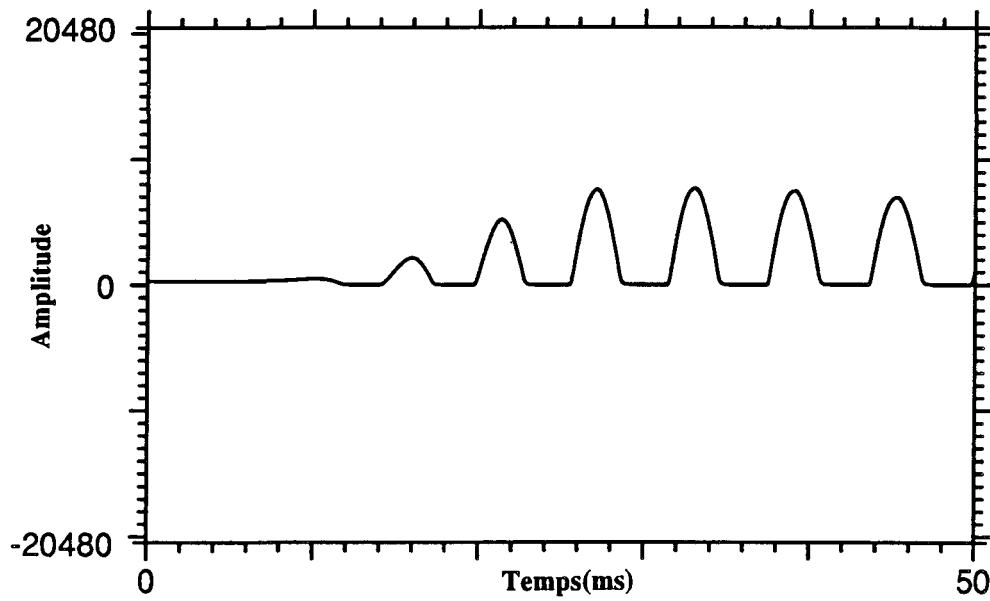


Fig. 4.23 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie de la cellule ciliée interne pour le canal 1

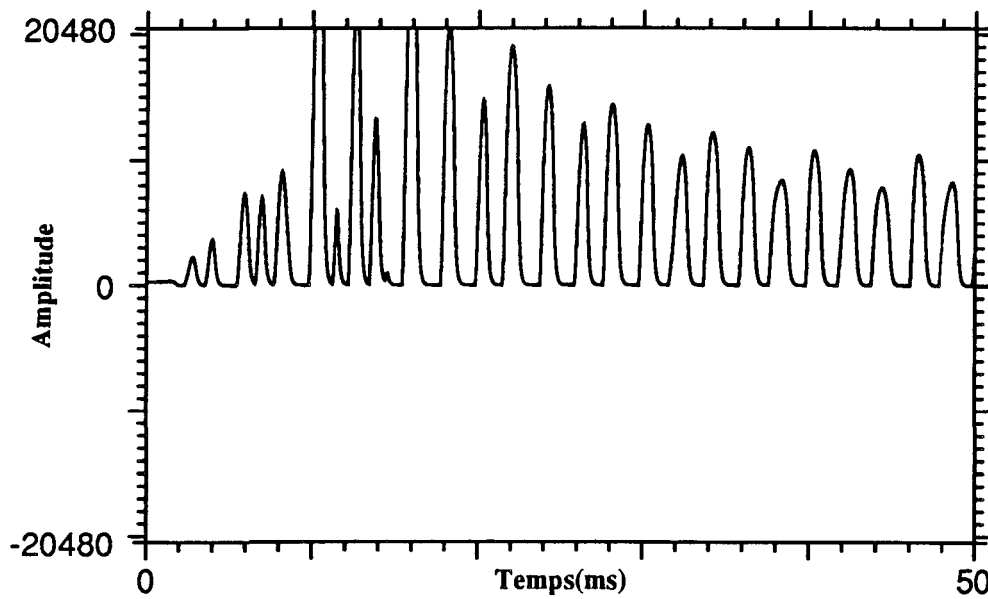


Fig. 4,24 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie de la cellule ciliée interne pour le canal 16

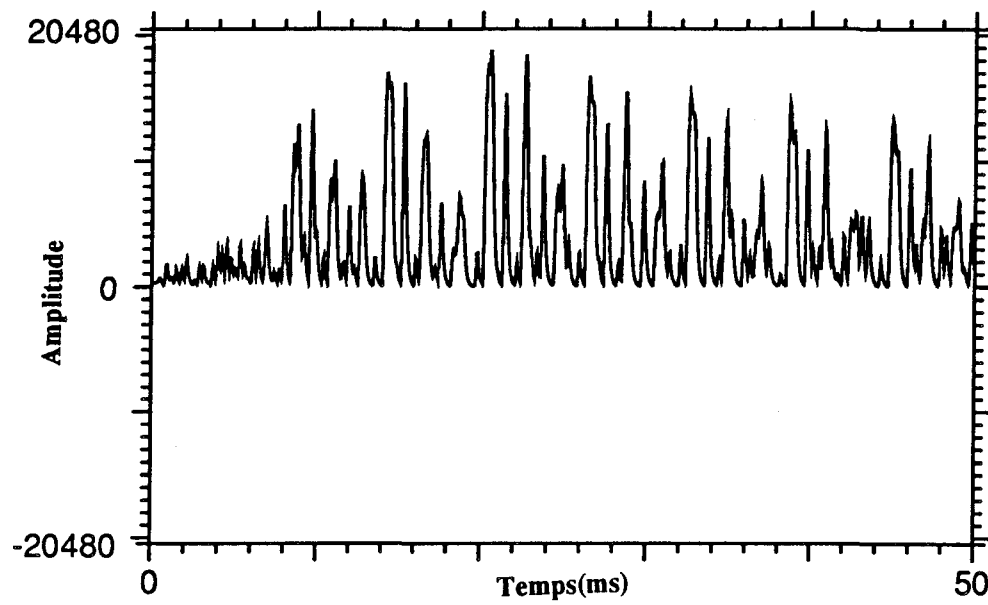


Fig. 4.25 Probabilité de décharge du nerf auditif à la sortie de la cellule ciliée interne pour le canal 32

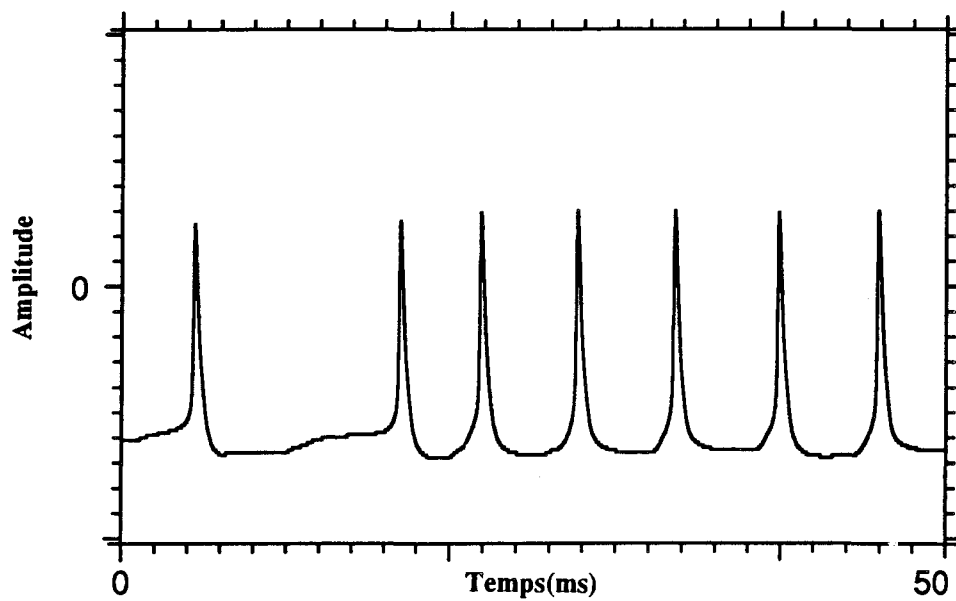


Fig. 4.26 Potentiel de membrane de la cellule en dents de scie pour le canal 1

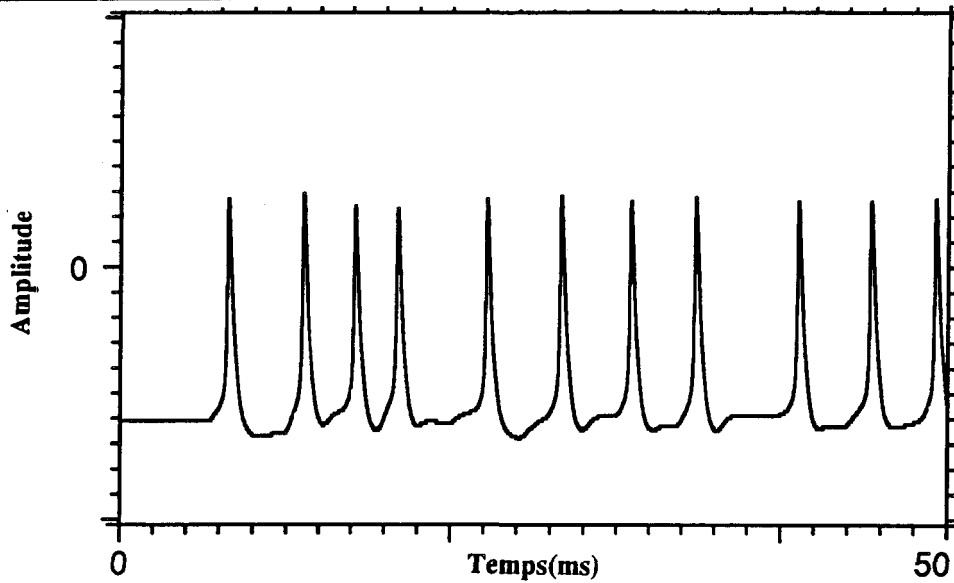


Fig. 4.27 Potentiel de membrane de la cellule en dents de scie pour le canal 16

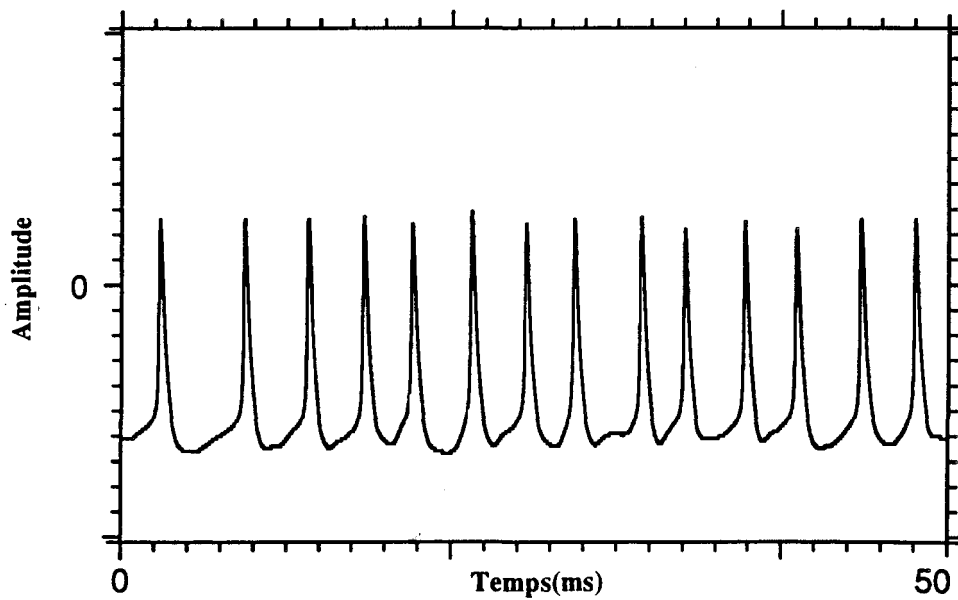


Fig. 4.28 Potentiel de membrane de la cellule en dents de scie pour le canal 32

Nous savons que chaque neurone dans le réseau reçoit l'entrée excitatrice d'une fibre dont la fréquence centrale est différente de celle des autres. La réponse de chaque neurone "chop-S" de notre réseau de neurones est donc différente.

Les études anatomiques ont noté que la projection spécifique en fréquence de la couche profonde du noyau cochléaire dorsal au noyau cochléaire antéroventral est inhibitrice. Ce circuit inhibiteur à travers le noyau cochléaire dorsal pourrait servir à la suppression de l'écho [Wickesberg et al 1988].

Pour étudier l'effet de l'entrée inhibitrice sur notre modèle, nous considérons que l'entrée inhibitrice aux neurones "chop-S" provient du noyau cochléaire dorsal. Nous effectuons les expériences avec ou sans entrée inhibitrice. Premièrement nous utilisons un signal inhibiteur qui est généré de façon pseudo-aléatoire et à distribution uniforme (30 impulsions/sec) [Hastings et Peacock 1975]. La réponse est représentée à la figure 4.29 pour le canal 1.

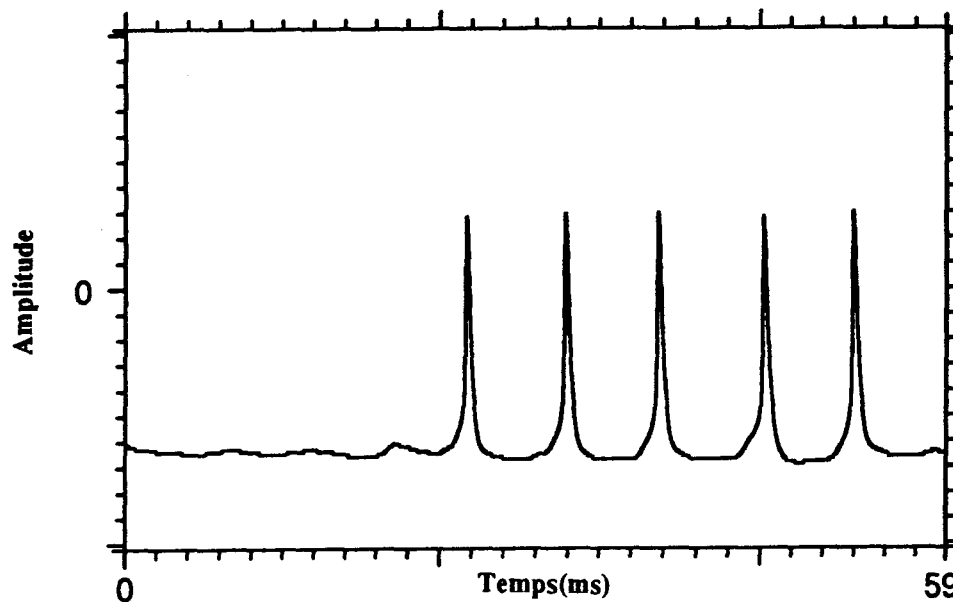


Fig. 4.29 Réponse de la cellule "chop-S" du canal 1 lorsque l'inhibition est active

En comparant les figures 4.26 et 4.29 on constate que l'effet inhibiteur est évident. La première impulsion est émise plus tard. Le nombre d'impulsions est plus petit. En augmentant l'amplitude du signal inhibiteur, l'effet est plus important.

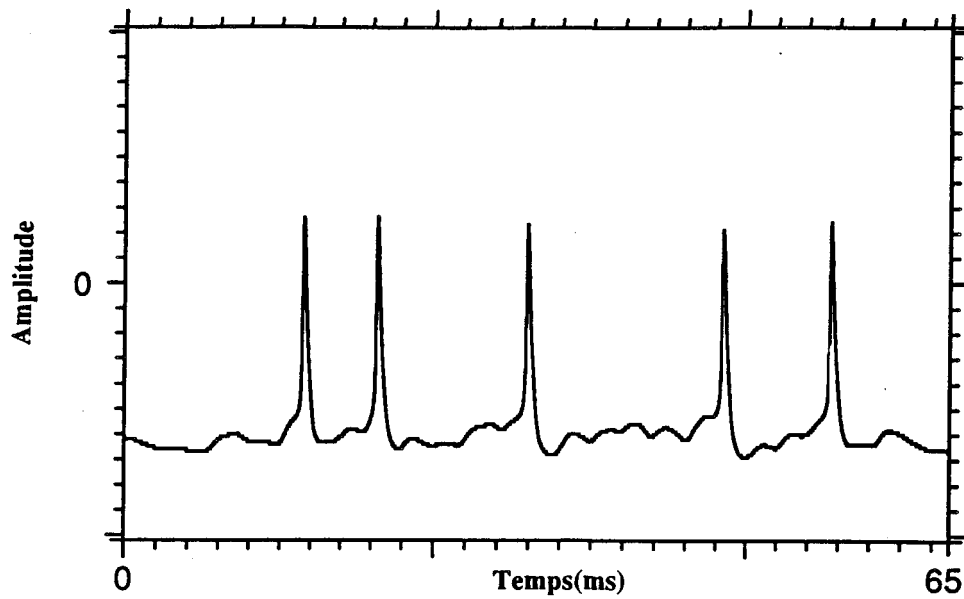


Fig. 4.30 Influence de l'entrée inhibitrice (l'entrée inhibitrice est de 10 impulsions/sec)

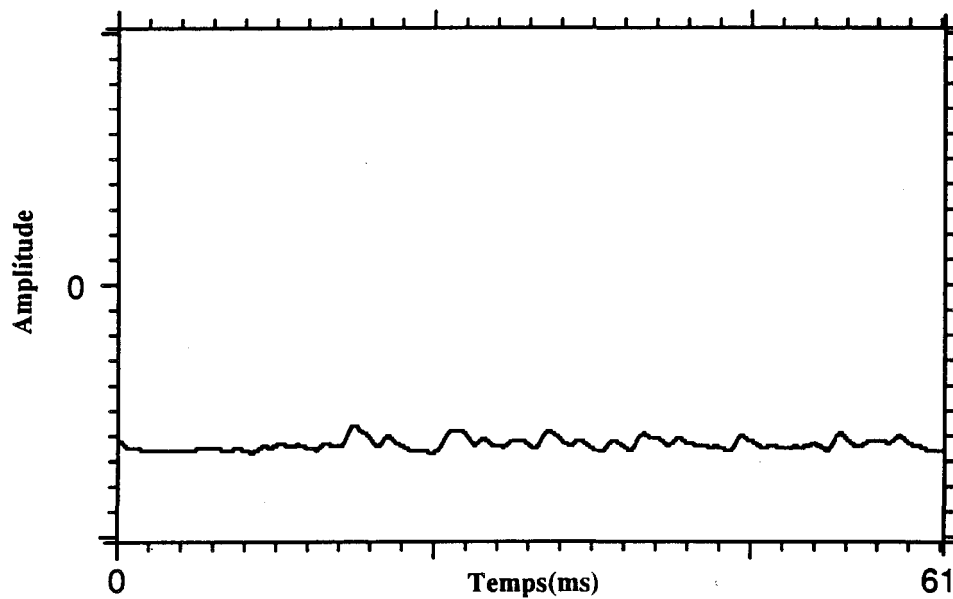


Fig. 4.31 Influence de l'entrée inhibitrice (l'entrée inhibitrice est de 60 impulsions/sec), canal 32.

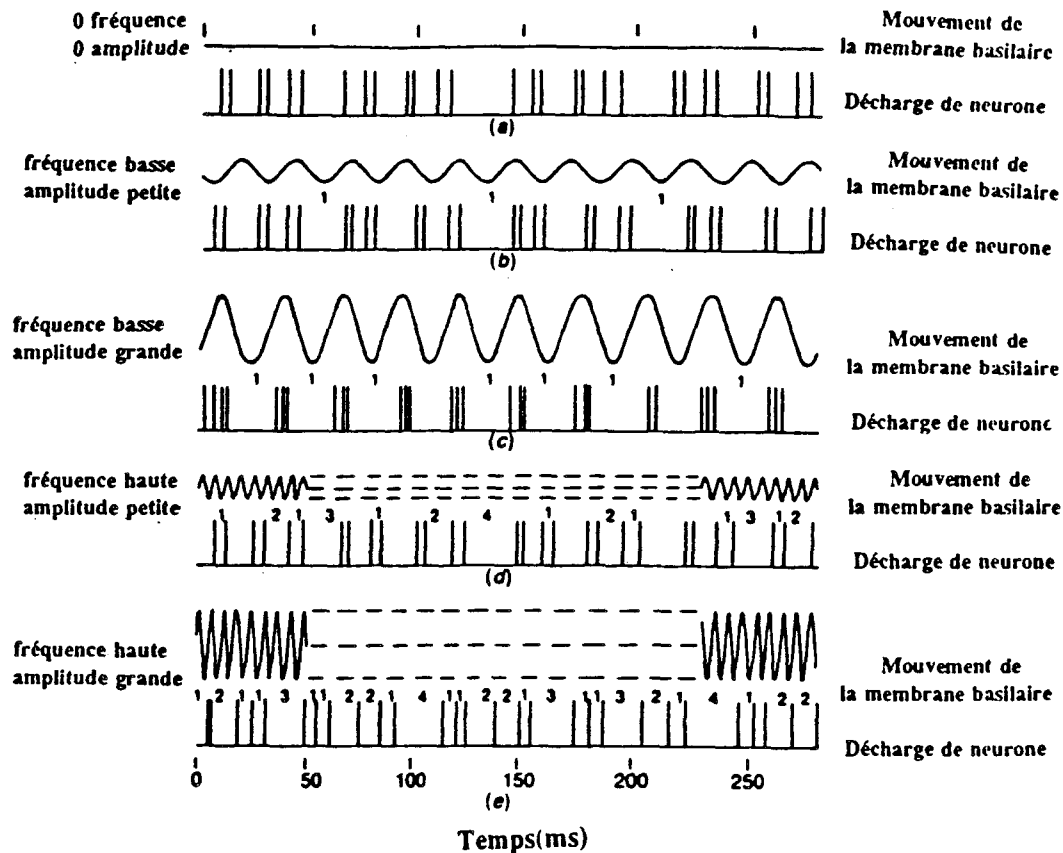
Les figures 4.30 et 4.31 illustrent l'effet inhibiteur pour la dendrite de neurones du canal 16 et 32. Ici le signal inhibiteur est de 10 impulsions/sec à la figure 4.30, et de 60 impulsions/sec à la figure 4.31.

L'effet inhibiteur diminue le taux de décharge. Si l'entrée inhibitrice a un plus grand taux de décharges que l'entrée excitatrice, l'effet du signal inhibiteur est plus grand. De plus, l'entrée inhibitrice a aussi une influence sur la régularité du taux de décharge. Le signal inhibiteur passe par les interneurons du noyau cochléaire dorsal aux neurones du noyau cochléaire antéroventral avec une fréquence caractéristique différente [Wicksberg et Oertel 1990]. En conséquence, l'influence inhibitrice a lieu directement au niveau des dendrites des interneurons. Elle permet de réduire la nombre de "spike" et de modifier les délais de transmission. Elle peut donc être prise en compte par l'efficacité synaptique et le taux de décharge.

4.6 Analyse et discussion

Nous avons présenté un modèle de neurones en dents de scie "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral. L'élément fondamental du modèle est une série d'équations conçues pour simuler le changement de potentiel de la membrane de la cellule pour la réponse à des décharges de courant dépolarisant et hyperpolarisant.

La simulation de la transformation entre la vibration de la membrane basilaire et le signal électrique nerveux est très importante. Deutsch (1993) illustre ce traitement à la figure 4.32.



Les nombres 1, 2, 3 et 4 indiquent le temps de l'intervalle de décharge

Fig. 4.32 Mouvement de la membrane basilaire idéalisée et correspondant à la décharge des potentiels d'action de cellule ciliée interne.

La figure 4.32 représente le mouvement de la membrane basilaire idéalisé ainsi que les décharges de cellules ciliées internes pour cinq conditions. La fréquence de décharge moyenne dans chaque cas est de 100 impulsions/s. La figure 4.32(a) montre que lorsque le mouvement est nul, les décharges sont spontanées et s'effectuent aléatoirement. La figure 4.32(b) montre que lorsque la fréquence du stimulus est égale à 39 Hz, et que celui-ci est d'amplitude faible. Il y a seulement trois synchronisations consécutives entre le stimulus et les décharges (le nombre 1

indique le lieu de synchronisation entre le stimulus et les décharges). La figure 4.32(c) est obtenue lorsqu'une fréquence du stimulus est égale à 36Hz, et que l'amplitude est grande. La synchronisation entre le stimulus et la décharge est alors presque complète. La figure 4.32(d) montre que, lorsque la fréquence du stimulus est égale à 170 Hz, l'amplitude du stimulus est petite. La période de la décharge est trois fois plus longue que la période du mouvement de la membrane basilaire. La figure 4.33(e) montre que lorsque la fréquence de stimulus est égale à 166 Hz, et que l'amplitude est importante; il y a synchronisation entre le stimulus et les décharges, la période du mouvement de la membrane basilaire est multiple de la période du stimulus.

L'étude de Ede Boer (1978) illustre que la probabilité de décharge est proportionnelle à l'amplitude de l'onde acoustique pour une excitation faible. Pour une excitation de moyenne intensité, la probabilité des décharges est approximativement proportionnelle à l'amplitude de l'onde acoustique sur l'oreille externe. Notre modèle du nerf auditif est inspiré des travaux de Meddis (1990) et Hewitt et al (1992). Les résultats des expériences reportées aux figures 4.15, 4.16, 4.17 et 4.18 sont très semblables à la figure 4.32.

Les résultats les plus importants de notre modèle sont liés au codage de la modulation d'amplitude. Bien que plusieurs neurones dans le noyau cochléaire ventral montrent une certaine aptitude au codage de la modulation d'amplitude comparé au nerf auditif, l'effet a surtout été mis en valeur au niveau des cellules étoilées "chop-S" [Frisina et al 1990].

La fonction de transfert de modulation de la cellule étoilée "chop-S" montre une dépendance vis-à-vis du stimulus. Elle est passe-bas pour de faibles stimulus et passe-bande pour des niveaux de stimulus élevés. Bien que notre modèle reproduit certaines propriétés du système périphérique auditif, il y a place à certaines améliorations.

Les études anatomiques ont montré que les entrées des cellules étoilées trouvent leur source dans la cochlée [Brawer et Morest 1975]. Oertel et ses collègues (1983, 1988) ont enregistré les potentiels excitateurs et inhibiteurs sur les cellules étoilées maintenues en vie afin d'étudier les réponses à la stimulation provenant du nerf auditif. Bien qu'il y ait évidence que les cellules "chopper" reçoivent des entrées inhibitrices, la source de ces entrées n'est pas encore connue exactement [Banks et al 1991].

Smith et Rhode (1989) suggèrent qu'une source possible de l'inhibition pour les cellules "chop-S" serait dans la région de la racine du nerf où se trouvent de nombreuses collatérales. Une autre source possible de l'inhibition serait les unités du noyau cochléaire dorsal. Ces unités sont possiblement les interneurons inhibiteurs. Ils trouvent leur origine dans le noyau cochléaire dorsal et entrent dans le noyau cochléaire antéroventral [Shofner et Young 1985, Wickesburg et Oertel 1990].

Jusqu'à présent il n'y a pas d'information détaillée du patron de projection sur l'entrée d'inhibition de l'arbre dendritique de la cellule en dents de scie. Donc l'arrangement spatial de

ces entrées d'excitation et ces entrées inhibitrices tel que formulé dans notre modèle est purement spéculatif [Oertel 1983].

Il y a un paramètre important qui affecte les caractéristiques dynamiques de la cellule en dents de scie. Ce paramètre est le temps que la conductance d'inhibition change à la valeur maximale. Il détermine l'efficacité de l'inhibition sur le canal de conductance inhibiteur. Il peut donc encore influencer la forme de l'histogramme du post-stimulus.

Alors que nous avons changé l'amplitude et le taux de décharges des signaux inhibiteurs, la simulation illustre le rôle important de l'inhibition. Ce signal peut affecter la réponse du modèle. Le signal d'excitation et le signal d'inhibition peuvent déterminer les propriétés de l'entrée et la réponse de cellules du noyau cochléaire.

Les connaissances de la morphologie et du fonctionnement du système auditif évoluent régulièrement. Le modèle du système auditif doit être constamment révisé. Bien que le présent modèle peut reproduire les résultats d'un nombre important d'études physiologiques, il n'en demeure pas moins qu'il doit être mis à jour de façon régulière.

CHAPITRE 5

CONCLUSION

Dans ce mémoire, nous nous sommes intéressés à modéliser le codage temporel de la modulation d'amplitude par les neurones étoilés "chop-S" du noyau cochléaire antéroventral. Le traitement de la modulation d'amplitude par ces neurones donne à penser qu'ils sont "des détecteurs de caractéristique" qui ont un rôle du codage du caractère acoustique de la modulation de l'amplitude. Une revue du fonctionnement global du système auditif périphérique, nous a conduit à penser que l'adaptation nerveuse dans les réponses du nerf auditif est un mécanisme déterminant pour le traitement des propriétés dynamiques et temporelles du signal de parole. Les décharges observées dans le nerf auditif sont produits par la stimulation de la périphérie auditive.

Nous avons essayé de faire une synthèse des diverses propriétés physiologiques du noyau cochléaire antéroventral, ainsi que de leurs manifestations dans des expériences psychoacoustiques. La description du noyau cochléaire antéroventral sur trois régions: la région primaire, la région transitoire et la région en dents de scie a été donnée. Il y a une comparaison systématique avec les propriétés physiologiques que nous avons résumées. Nos efforts se sont ensuite concentrés sur la recherche de mécanisme neural potentiellement important pour coder l'enveloppe du signal de modulation en amplitude. Nous avons proposé un modèle de la région

"chop-S" du noyau cochléaire antéroventral. Nous avons montré que ces neurones pourraient s'organiser en canaux spécialisés pour coder l'enveloppe des signaux modulés en amplitude. Le modèle pour les neurones "chop-S" localisés dans le noyau cochléaire antéroventral est semblable au modèle développé par Rall (1964) et Banks et al (1991).

Le modèle du corps cellulaire est fondé sur la simulation numérique selon la conception d'Hodgkin et Huxley de la génération d'impulsion. La régularité est mesurée par estimation de la moyenne μ_R et de la déviation standard σ_R de l'intervalle "interspike". Le coefficient de variation ($CV = \mu_R / \sigma_R$) est utilisé comme mesure de l'irrégularité. Pour déterminer la contribution à la modulation d'amplitude, nous avons calculé le gain de modulation pour chaque neurone en réponse à des stimulus modulés en basse fréquence. Les résultats sont similaires à ceux observés à partir d'expériences effectuées en milieu naturel.

La différence de régularité à l'intérieur de la population d'unités "chopper" pourrait être due à la présence ou l'absence de connexion inhibitrice importante. Il n'est pas clair si l'entrée inhibitrice peut influencer de façon significative l'aptitude de la cellule à synchroniser ("phase-lock"), mais la simulation semble montrer que cette entrée inhibitrice peut avoir un effet substantiel sur la régularité de la sortie de la cellule.

Les neurones du noyau cochléaire antéroventral ne nous aident pas directement à identifier le taux de modulation dans un canal donné. Ils amplifient seulement le codage temporel des

caractéristiques du son complexe (par exemple: la modulation d'amplitude). Pour identifier le taux de modulation d'amplitude réel nous avons besoin d'un autre traitement. Il est possible que les neurones du noyau central du colliculus inférieur fournissent la transformation nécessaire pour convertir l'information temporelle en une représentation plus caractéristique [Hewitt et al 1992].

En résumé, nous croyons que le modèle de la cellule en dents de scie "chop-S" peut fournir une information essentielle pour explorer les caractéristiques de codage des signaux modulés en amplitude.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] Adams J. C., "Multipolar cells in the ventral cochlear nuclei project to the dorsal cochlear nucleus and the inferior colliculus", *Neurosci Lett* 39: 205-208, 1983.
- [2] Ainsworth William et Meyer Georg "Speech analysis by means of a physiologically-based model of the cochlear nerve and cochlear nucleus", dans "Visual Representation of speech signal"; Martin Cooke, Steve Beet et Malcolm Crawford (eds), Wiley, 1993.
- [3] Arle J. E. et Kim D. O., "Neural modelling of intrinsic and spike-discharge properties of cochlear nucleus neurons", *Biological cybernetics*, 64, 273-283, 1991.
- [4] Banks Matthew I. et Sachs Murray B., "Regularity analysis in a compartmental model of chopper units in the anteroventral cochlear nucleus", *Journal of Neurophysiology*, PP. 606-629, Vol.65, No. 3. March 1991.
- [5] Blackburn Carol C. et Sachs Murray, "Classification of unit types in the anteroventral cochlear nucleus: PST histograms and regularity analysis", *Journal of neurophysiology*, PP. 1303-1329, Vol. 62, No. 6, December 1989.
- [6] Bourk TR., "Electrical responses of neural units in anteroventral cochlear nucleus of the cat", Ph. D. Thesis. Cambridge, Massachusetts institute of Technology Press, 1976.
- [7] Bower James M. et Beeman David, "GENESIS", Springer-Verlag, New York, Inc. Published by TELOS, 1995.

- [8] Brawer R. James, D. Kent Morest et Eileen Cohen Kane, "The neuronal Architecture of the cochlear nucleus of the cat", *Journal of comparative neurology*, Vol. 155, PP. 251-299, 1974.
- [9] Brawer R. James et Morest Kent D., "relations between auditory nerve endings and cell types in the cat's anteroventral cochlear nucleus seen with the golgi: method and nomarski optics", *J. Comp. Neur.*, 160: 491-506, 1975.
- [10] Cant, N. B., "The fine structure of two types of stellate cells in the anterior division of the anteroventral cochlear nucleus of the cat" *Neuroscience* 6: 2643-2655 1981.
- [11] Cant, N. B. et Morest, D. K., "The structural basis for stimulus coding in the cochlear nucleus of the cat", dans: *Hearing science recent advance*. C. I. Berlin. San Diago (eds), CA: College Hill Press, PP 371- 422, 1984.
- [12] Carney Laurel H., "Modelling the sensitivity of cells in the anteroventral cochlear nucleus to spatiotemporal discharge patterns", *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 1992, 336, 403-406.
- [13] Cournoyer L. et Garon O., "Biologie", Hatier-HMH, 1968.
- [14] Cronin Jane, "Mathematical aspects of Hodgkin-Huxley neural theory", Cambridge University Press, PP67-73, 1987.
- [15] Denes Peter B. et Elliot Pinson N., "La chaîne de communication verbale" ou "The speech Chain", Thérien Frères, 1960.
- [16] Deutsch Sid et Deutsch Alice, "Understanding the nervous system - An engineering perspective", IEEE press, 1993.
- [17] Ede Boer et H. R. de Jongh, "On cochlear encoding: Potentialities and limitations of the reverse- correlation technique" *J. acoust. Soc. Am.* 63(1), PP.1870-1879, Jan 1978.

- [18] Evans E. F. et Nelson P. G., "The responses of single neurones in the cochlear nucleus of the cat as a function of their location and the anaesthetic state", *Exp. Brain res.* 17, 402-427, 1973a.
- [19] Feng AS et Vater M., "Functional organization of the cochlear nucleus of rafus horseshoe bats (*kbinolopbus rouxi*): Frequencies and internal connections are arranged in slabs", *J. Comp. Neural* 235: 529-553, 1985.
- [20] Frisina R. D., et al., "Differential encoding of rapid changes in sound amplitude by second-order auditory neurons", *Experimental brain research*, 60, PP417-422, 1985.
- [21] Frisina R. D., Smith Robert L. et Chamberlain Steven C., "Encoding of amplitude modulation in the gerbil cochlear nucleus: I. A hierarchy of enhancement", *Hearing Research*, PP99-122, 44, 1990,.
- [22] Gerstein, G.L. et Kiang, H.Y.S., "An approach to the quantitative analysis of electrophysiological data from singal neurons", *Biophysic. J.*, PP15-30, 1960,1.
- [23] Ghoshal, S., Kim, D. O. et Northrop, R. B., "Modelling amplitude - modulated (AM)tone encoding behaviour of cochlear nucleus", 1. Proceedings of the 1991 IEEE seventeenth Annual Northeast Bioengineering conference, Vol. (17th), April 4-5, 1991, pp 5-6. 2. *Hearing Research*, PP153-165, 58, 1992.
- [24] Giguere, C. et Woodland, P. C., "A computational modele of the anditory periphery for speech and hearing research, I. Ascending path." *J.Acoust. soc.Am.* 95:331-342, 1994.
- [25] Godfrey, D.A., Kiang, N.Y.S. et Norris, B.E., "single unit activity in the posteroventral cochler, nucleus of the cat" *J. comp. Neurol.* 162, 247-268, 1975a.
- [26] Godfrey, D.A., Kiang, N.Y.S. et Norris, B.E., "single unit activity in the dorsal cochler, nucleus of the cat" *J. comp. Neurol.* 162, 269-284, 1975b.

- [27] Green David M., "An introduction to hearing", Laurence erlbaum associates, publishers 1976.
- [28] Harrison J. M. et Irving R., "The anterior ventral cochlear nucleus", J. Comp. Neur., 124: 15-42, 1964.
- [29] Harrison J. M. et Irving R., "Ascending connections of the anterior ventral cochlear nucleus in the rat", J. Comp. Neur., 126: 51-64, 1966a.
- [30] Harrison J. M. et Irving R., "The organization of the posterior ventral cochlear nucleus in the rat", J. comp. Neur., 126: 391-402, 1966b.
- [31] Hastings, N. A. J. et Peacock, J. B. "Statistical distributions", London, 1975.
- [32] Hewitt Michael J., Ray Meddis et Trevorm Shackleton, "A computer model of a cochlear-nucleus stellate cell: Responses to amplitude-modulated and pure-tone stimuli", J. Acoust. Soc. Am. 91(4), Pt. 1, April 1992.
- [33] Hodgkin, AL. et Huxley, A.F., "A quantitative description of membrane current and its application to conduction and excitation in aerve". J.Physiol.(London) 117:500-544, 1952.
- [34] Keidel Wolf D. et Neff William D. (eds), "Auditory system anatomy physiology (ear)", Springer-Verlag, New York, 1974.
- [35] Kiang N. Y. S., R. R. Pfeiffer, W. B. Warr et A. S. N. Backus, "Stimulus coding in the cochlear nucleus", Ann. Otol. Rhinal. Laryngol, 74:463-485, 1965.
- [36] Kiang Y.S. Nelson, Godfrey A. Donald, Norris E.Barbara et Moxon E.Susan, "A block model cf the cat cochlear Nucleus" J.comp. Neir. 162: 221-247. 1975.
- [37] Kim, D.O., Sirianni, J.G., et Chang, S.O., "Responses of DCN-PVCN Nenrons and anditory nave fibers in unanesthetijed decerbrate cats to AM and pure tones: Aualysis with autocorrelation/power-spectrum", Hear. Res.45, 95-113, 1990.

- [38] Leak PA et Suyder RL, "Topographies organization of the central projection of spiral ganglion in cats:, J. Comp. Neural 281:621-629, 1989.
- [39] Lorente De No R., "Anatomy of the eight nerve. The central projection of the nerve endings of the internal ear", Laryngoscope 43:1-38, 1933a.
- [40] Lorente De No R., "Anatomy of the eight nerve, III. General plan of structure of the primary cochlear nuclei", Laryngoscope 43:327-350, 1933b.
- [41] Lorente De No R., "The primary acoustic nuclei", Raven Press, New York, 177p, 1981.
- [42] MacGregor J.Ronald et Edwin R.Lewis "Neural Modeling electrical signal Processing in the Nervous system" 1977 Plenum Press, New York.
- [43] MacGregor Ronald J. et Lewis Edwin R. "Neural Modeling" 1987 plenum press, New York.
- [44] MacGregor Rouald J., "Simplified models of single neurons", dans "Neural and Brain Modelling", PP. 221-259, Academic Press, INC. 1987.
- [45] Meddis, R., "Simulation of auditory-neural transduction: Further studies." J.Acoust. Soc. Am. 83: 1056-1063, 1988.
- [46] Meddis, R., Hewitt, M. et Shackleton, T., "Implementa details of a computational model of the innerhaicell/auditory". J. Acoust. Soc. Am. 87: 1813-1816, 1990.
- [47] Meyer G. F., Blackwood N. et Anisworth W.A., " A computational model of the auditory nerve and cochlear nucleus", Dans " Modelling & Simulation" B. Schmi DT, (eds), Fourth European multiconference, Nuremberg, 1990.
- [48] Meyer G. F. et Anisworth W. A., "Vowel pitch period extraction by models of neurones in the mammalian brain-stem", Eurospeech, PP. 2029-2032, 1993.

- [49] Møller Aage R., "Coding of amplitude and frequency modulated sounds in the cochlear nucleus of the rat", PP. 223-238, 86, Acta physiol. scand. 1972.
- [50] Møller Aage R., "Statistical evaluation of the dynamic properties of cochlear nucleus units using stimuli modulated with pseudo-random noise", Brain Res. 57, 443-456, 1973.
- [51] Møller Aage R., "Responses of units in the cochlear nucleus to sinusoidally amplitude-modulated tones", Experimental neurology 45, PP104-117, 1974.
- [52] Møller Aage R., "Dynamic properties of primary auditory fibers compared with cells in the cochlear nucleus", PP157-167, 98, Acta physiol. scand. 1976.
- [53] Møller Aage R., "Auditory Physiology", Academic Press 1983.
- [54] Oertel, D. "Synaptic responses and electrical properties of cells in brain slices of the mouse anteroventral cochlea", J.Neurosci. 3:2043-2053, 1983.
- [55] Oertel Donata, Wu Shu Hui et Hirsch Judith A., "Electrical characteristics of cells and neuronal circuitry in the cochlear nuclei studied with intracellular recordings from brain slices", PP.313-337, Edited by Gerald M. Edelman, W. Einar Gall, W. Maxwell Cowan, "Auditory function neurobiological bases of hearing", A neurosciences Institute Publication 1988.
- [56] Osen Kirsten Kjelsberg, "Cytoarchitecture of the cochlear nuclei in the cat", J. Comp. Neural, 136:453-483, 1969.
- [57] Osen Kirsten Kjelsberg et Roth Karl, "Histochemical localization of cholinesterase in the cochlear nuclei of the cat with notes on the origin of acetylcholinesterase-positive afferent and the superior olive", Brain Research, Vol .16 No.1, 165-185, Nov. 1969.

- [58] Osen K. K., "Course and termination of the primary afferent in the cochlear nuclei of the cat: an experimental anatomical study" *Arch Ital Biol* 108:21-51, 1970.
- [59] Patterson Roy et Holdsworth John "An introduction to auditory sensation Processing" MRC Applied Psychology Unit, 15 Chaucer Road, Cambridge CB2 2EF, England, report, June 1990.
- [60] Patterson, R.D. et J. Holdsworth, "A functional model of neural activity patterns and auditory image. dans: Advance in speech, Hearing and Language processing," (W.A.Ainsworth, ed.), vol 3. JAI press:London, 1994.
- [61] Patterson, R. D. et Allerhand M. H., Giguere C., "Time-domain modelling of peripheral auditory processing: A modular architecture and a software platform", *JASA*, v 98, n. 4, PP.1980-1990, Oct. 01 1995.
- [62] Pickles O. James, "An introduction to the physiology of hearing", Academic Press 1988.
- [63] Piquenal Michel, "Modèles biologiques pour la détection d'événement acoustique", Mémoire de DEA, École nationale supérieure d'électronique et de radioélectricité de GRENOBLE, 1992.
- [64] Pont M. J. et Damper R. I., "Software for a computational model of afferent neural activity from the cochlea to dorsal acoustic stria", VSSP Technical Report 89/TR2, University of Southampton S09 5NH, August 16, 1989.
- [65] Popper Arthur N. et Fay Richard R (eds), "The mammalian auditory pathway: Neurophysiology" Springer-Verlag, New york, 1992.
- [66] Powell T.P.S. et Cowan W.M., "An experimental study of the projection of the cochlea", *J. Anat* 96:269-284, 1962.

- [67] Rall, W. "Core conductor theory and cable properties of neurons ", In:Handbook of Physiology. The Nervous System, cellular Biology of Neurons, washington,DC: AM. Physiol. soc, sect. 1, vol. 1, PP.39-37, 1977.
- [68] Rhode W. S. et Smith P. H., "Encoding timing and intensity in the ventral cochlear nucleus of the cat", J. Neurophysiol. 56, 261-286, 1986.
- [69] Rhode W. S. et Greenberg S., "Encoding amplitude modulation in the cochlear nucleus of the cat", Journal of neurophysiology, Vol. 71., No. 5, PP.1797-1825, May 1994.
- [70] Romand R., "Le systeme auditif central", INSERM/SFA, 1992a.
- [71] Romand Raymand, "Aspects anatomise-fonctionnels du noyau cochléaire", Dans "Le systeme auditif central", PP.120-150, INSERM/SFA, 1992b.
- [72] Rose, J.E, Glambos, R. et Hughes, J.R., "Microelectrode studies of the cochlear nuclei of cat", Bull. Johns Hopkins Hosp. 104, 211-251, 1959.
- [73] Rouiller Eric M., "Organisation fonctionnelle des voies auditives", ÉDITÉ PAR R. Romand, Les Éditions INSERM 1992.
- [74] Shamma Shihab, "Spatial and temporal processing in central auditory networks", In "Methods in Neuronal Modeling", PP247-289, Koch and Segev editors. The MIT press 1989.
- [75] Shofner, W. P. et E. D. Young, "Excitatory/inhibitory response types in the cochlear nucleus: Relationships to discharge patterns and responses to electrical stimulation of the auditory nerve", J. Neurophysiol. 54: 917-939, 1985.
- [76] Smith Philip H. et Rhode William S., "Structural and Functional properties distinguish two types of multipolar cells in the ventral cochlear nucleus", The journal of comparative neurology 282:595-616, 1989.

- [77] Snyder R.L. et Leake P.A., "Intrinsic connections within and between cochlear nucleus subdivision in cat", J. Comp. Neural 278:209-225, 1988.
- [78] Tolbert, L. P. et Morest, D. K., "The neuronal architecture of the antero-ventral cochlear nucleus of the cat in the region of the cochlear nerve root : electronmicroscopy" Neuroscience 7: 3053-3067, 1982.
- [79] Yang Xiaowei, Wang Kuansan et Shamma Shihab A., "Auditory representations of acoustic signals", IEEE transactions on information theory, Vol. 38, No. 2, PP.110-132, March 1992.
- [80] Young Eric D. et Brownell William, "Responses to tones and noise of single cell in dorsal cochlear nucleus of unanesthetized cats", Journal of neurophysiology, Vol.39, No.2, PP.282-300, March 1976.
- [81] Young Eric D., "Identification of response properties of ascending axons from dorsal cochlear nucleus", Brain research, PP23-27, 200, 1980.
- [82] Young E. D. et H. F. Voigt, "Response properties of type II and type III units in the dorsal cochlear nuclear", Hear. Res., 6:153-169, 1982.
- [83] Young, E.D."Response characteristics of neurons of the cochlear nuclei" In:Hearing Science Recent Advances, edited by C.I.Balin. San Diego: College-Hill Press, PP.423-460, 1984.
- [84] Young E. D., William P. Shofner, John A. White, Jeanne-Marie Robert, Herbert F. Voigt, "Response properties of cochlear nucleus neurons in relationship to physiological mechanisms", PP.277-312, Edited by Gerald M. Edelman, W. Einar Gall, W. Maxwell Cowan, "Auditory function neurobiological bases of hearing", A neurosciences Institute Publication, 1988a.

- [85] Young Eric D., Robert Jeanne-Marie, et Shofner William P. (1988b), "Regularity and Latency of Units in Ventral Cochlear Nuclei: Implications for Unit Classification and Generation of Response Properties", *Journal of neurophysiology*, Vol. 60, No.1, July 1988.
- [86] Young Eric D., Robert Jeanne-Marie, et Shofner William P. "Neural organization and responses to complex stimuli in the dorsal cochlear nucleus", *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, PP407-413, B (1992) 336.
- [87] Uttal William R., "The psychobiology of sensory coding", 1973 Harper & Row, Publishers.
- [88] Webster Douglas B., "Projection of the cochlea to cochlear nuclei in Merriam's Kangaroo rat", *J. Comp. Neur.*, 143: 323-340, 1971.
- [89] Webster Douglas B., Ackermann Robert F. et Longa G. C., "Central auditory system of the Kangaroo Rat, *Dipodomys merriami*", *J. Comp. Neuro.*, Vol. 133, No. 4. 477-494, 1971.
- [90] Webster Doouglas B., Popper Arthur N. et Fay Richard R., "The mammalian auditory pathway neuroanatomy", Springer-Verlag, 1992 New York, Inc.
- [91] Wickesberg Robert E. et Oertel Donata, "Tonotopic projection from the dorsal to the anteroventral cochlear nucleus of mice", *J. Comp. Neural* 268:389-399, 1988.
- [92] Wickesberg Robert E. et Oertel Donata, "Delayed, Frequency-specific inhibition in the cochlear nuclei of mice: A mechanism for monaural echo suppression", *The journal of neuroscience*, 10(6):1762-1768, June 1990.
- [93] Wilson, M. A. et Bower, J. M., "The simulation of large scale neural network", dans "methods in neuronal modeling", PP.350-410, MFT Press, Cambridge, MA., 1989.

- [94] Wu Zong Liang "Peut-on 'entendre' des événements articulatoires? Traitement temporel de la parole dans un modèle du système auditif", These, Institut National Polytechnique de Grenoble, 1990.

ANNEXE A

CONDUCTANCES DU CORPS CELLULAIRE ET AXONE À PROPRIÉTÉS DÉPENDANTES DU POTENTIEL [Banks et Sachs 1991]

Pour un compartiment du corps cellulaire ou axone, le modèle des canaux de sodium et potassium à propriétés dépendantes du potentiel est une modification du modèle proposé par Hodgkin et Huxley (1952) (voir la section 2.4).

1) Sodium

La conductance g_{Na} du sodium est une fonction du potentiel V de la membrane au temps t .

$$g_{Na} = g_{Na}^0 * m^3(V,t) * h(V,t) * S$$

g_{Na}^0 est la conductance maximale pour la membrane du corps cellulaire ou axone.

S est l'aire de surface de la membrane du corps cellulaire ou axone.

$m(V,t)$, $h(V,t) \in (0,1)$ sont les fonctions d'activation et d'inactivation.

La fonction m est la solution de l'équation différentielle du premier ordre

$$\tau_m \frac{\partial m}{\partial t} + m = m_\infty$$

$$\text{avec } \tau_m = \frac{\frac{1}{T_{fac}}}{\alpha_m + \beta_m}$$

$$m_\infty = \frac{\alpha_m}{\alpha_m + \beta_m}$$

$$\text{et } \alpha_m = \frac{-0.1 \times (V + 37 + M_{sh})}{\exp\left\{\frac{-V + 37 + M_{sh}}{10}\right\} - 1}$$

$$\beta_m = 4 \exp\left\{\frac{-(V + 62 + M_{SH})}{18}\right\}$$

de la même manière h est définie comme étant la solution de l'équation:

$$\tau_h \frac{\partial h}{\partial t} + h = h_\infty$$

$$\text{avec } \tau_h = \frac{\frac{1}{T_{fac}}}{\alpha_h + \beta_h}$$

$$h_\infty = \frac{\alpha_h}{\alpha_h + \beta_h}$$

$$\text{et } \alpha_h = 0.07 \exp\left\{\frac{-(V + 62 + H_{SH})}{20}\right\}$$

$$\beta_h = \frac{1}{\exp \left\{ \frac{-V + 32 + H_{SH}}{10} \right\} - 1}$$

Pour le corps cellulaire, M_{sh} est égale à 2.3 mv et H_{sh} est égale à -10 mv;

Pour l'axone, M_{sh} est égale à 2.3 mv et H_{sh} est égale à -10.8 mv;

Pour le corps cellulaire ou l'axone, la conductance maximale g_{Na}^0 est égale à 0.17 S/cm²;

La température est posée comme le facteur d'échelle de température T_{fac} égale à 16 et correspond à peu près à 36°C.

2) Potassium

La conductance g_K du potassium est aussi une fonction du potentiel V et du temps t , l'équation est :

$$g_K = g_K^0 * n^4(V, t) * S$$

g_K^0 est la conductance maximale du potassium pour la membrane du corps cellulaire ou de l'axone.

La fonction n d'activation est définie comme étant la solution de l'équation:

$$\tau_n \frac{\partial n}{\partial t} + n = n_\infty$$

$$n_\infty = \frac{\alpha_n}{\alpha_n + \beta_n}$$

$$\text{avec } \tau_n = \frac{\frac{1}{T_{fac}}}{\delta(V) \cdot (\alpha_n + \beta_n)}$$

$$\text{et } \alpha_n = \frac{-0.01 (V + 52 + N_{SH})}{\exp\left\{\frac{-(V + 52 + N_{SH})}{10}\right\} - 1}$$

$$\beta_n = 0.125 \exp\left\{\frac{-(V + 62 + N_{SH})}{80}\right\}$$

$$\delta(V) = \delta_0 + 0.0087 (1 - \delta_0) (V - E_r) \quad \delta_0 = 0.19$$

δ est un facteur d'échelle de température à propriétés dépendantes du potentiel;

δ_0 est égale à 0.19 quand la potentiel est égal à 0;

Pour le corps cellulaire, N_{SH} est égale à -1.3mv;

Pour l'axone, N_{SH} est égale à 2.6 mv;

Pour le corps cellulaire, la conductance maximale g_k^0 est égale à 0.040 S/cm²;

Pour l'axone, la conductance maximale g_k^0 est égale à 0.020 S/cm².

ANNEXE B

PARAMÈTRES DU MODÈLE DU CORPS CELLULAIRE ET DE L'ARBRE DENDRITIQUE D'UN SEUL NEURONE "CHOP-S" [Banks et Sachs 1991]

Les compartiments de la dendrite et du corps cellulaire de la cellule "chop-S" sont illustrés à la figure B.1.

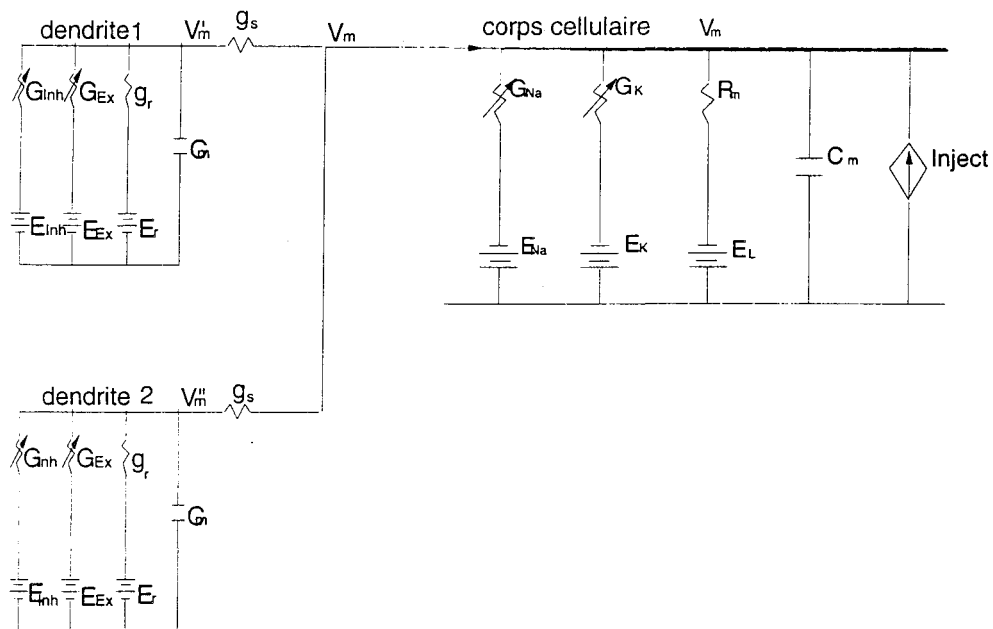


Fig. B.1 Les compartiments de la cellule "chop-S"

B.1 Paramètres du modèle du corps cellulaire

Les paramètres du circuit du modèle du corps cellulaire sont donnés à la Table B.1.

paramètres	valeurs
E_L (potentiel de repos)	-53mV
$C_s = C_m \cdot S$ (capacité de membrane)	$0.20 \cdot 10^{-4} \mu F$
E_{Na} (potentiel de sodium)	55mV
E_K (potentiel de potassium)	-80mV
R_m (résistance de membrane)	$10 K\Omega / cm^2$
g_{Na} (conductance du sodium)	(les équations et les paramètres décrivant g_{Na} sont données à l'ANNEXE A)
g_K (conductance du potassium)	(les équations et les paramètres décrivant g_K sont données à l'ANNEXE A)

* C_m est égale à $1.0 \mu F / cm^2$, S représente l'aire de membrane et est égale à πd_s^2 , d_s représente le diamètre du corps cellulaire ($25 \mu m$).

Table B.1 Paramètres du modèle de corps cellulaire en dents de scie chez le chat.

B.2 Paramètres du modèle de l'arbre dendritique

Le modèle des compartiments dendritiques ne représente pas toute la dendrite de la cellule. Nous utilisons un seul compartiment pour la branche dendritique dans notre modèle. Le modèle de l'arbre dendritique qui est donné à la figure B.1 comprend deux compartiments. Les paramètres sont ajustés pour s'accorder avec l'enregistrement intracellulaire et les données. Les paramètres anatomiques des deux dendrites sont reportés à la Table B.2. Les longueurs sont $l_d=600\mu\text{m}$ et les diamètres sont $d_d=2.2\mu\text{m}$.

Les paramètres de la dendrite sont présentés à la Table B.2 (les paramètres G_{inh} et G_{Ex} à la page 72).

paramètres	valeurs
E_x (batterie dans la branche de perte)	-60mv
E_{Ex} (batterie dans la branche d'entrée excitatrice)	0mv
E_{inh} (batterie dans la branche d'entrée inhibitrice)	-68mv
g_x (conductance dans la branche de perte)	$0.25 \times 10^{-8} \text{s}$
$g_a=2g_{ij}$ (conductance axiale)	$2 \times 0.25 \times 10^{-6} \text{s}$
$C_m=C_m \cdot S_a$ (capacité de membrane)	$0.66 \times 10^{-5} \mu\text{F}$
τ_d (constante de temps)	10ms
R_a (résistance axiale)	$150 \Omega/\text{cm}$
L_d (longueur électrique)	1

Table B.2 Paramètres du modèle de la dendrite

ANNEXE C

BREF GUIDE D'UTILISATION DU SIMULATEUR

C.1. Système de simulation du réseau de neurones et interface graphique

Le système de simulation du réseau général et l'interface graphique XODUS sont écrits en langage c et sont exécutables sur une station SUN (travaux utilisant des stations graphiques sous UNIX, sun version 4.0 et plus, Ultrix 3.1, 4.0 et plus), dans l'environnement "X-windows" (version X11R3, X11R4, et X11R5). Le système de simulation nous fournit un outil de développement orienté objet de façon interactive. Il est similaire aux outils de type conception assistée par ordinateur. Les bibliothèques permettent le contrôle commun et incluent les fonctions supportant tout le système [Bower et Beeman 1994]. La figure C.1 présente des exemples d'écran générés par GENESIS.

Les modules du système de simulation sont divisés en modules de calcul, modules de communications et modules graphiques. Toutes fonctions du module de calcul peuvent communiquer par l'intermédiaire de 2 voies: via un lien et via une injonction. Les modules sont utilisés pour construire l'interface. Ils permettent d'entrer les commandes de codes et d'obtenir les réponses à ces commandes.

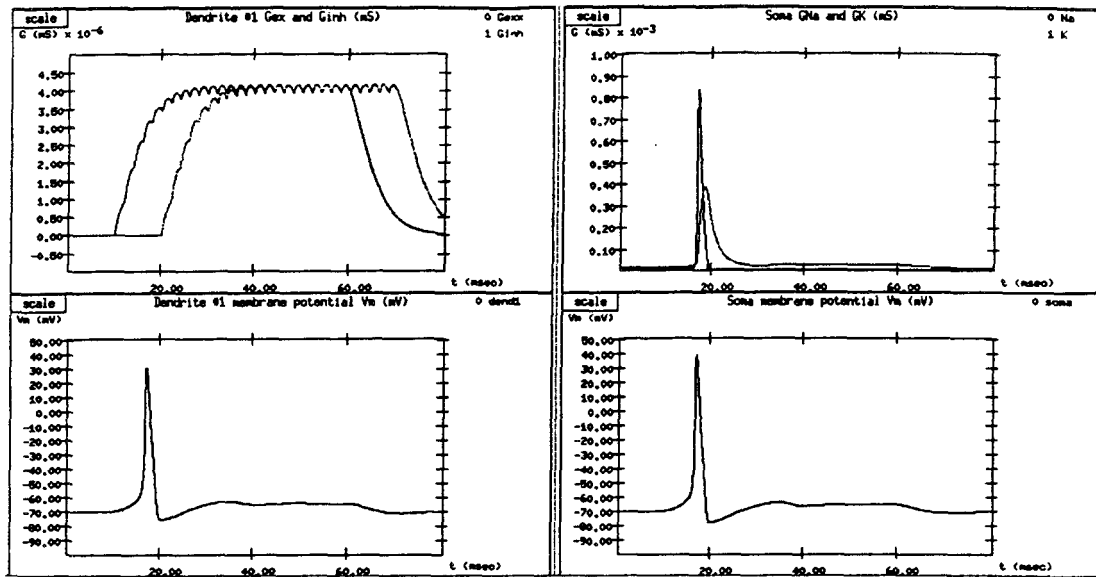


Figure C.1 Des exemples d'écran générés par GENESIS

L'utilisation du système de simulation implique de sélectionner au préalable certains modules qui vont être nécessaires pour une simulation particulière. Une fois que les composants ont été liés au code; une simulation est réalisée suite à une séquence de commandes dans le langage descriptif du système de simulation qui établit un réseau et l'interface graphique pour une simulation particulière.

C.1.1 Simulation d'un seul neurone "chop-S"

Une simulation inclut les étapes suivantes [Bower et Beeman 1994]:

- 1) Créer les différents types d'éléments composant les cellules et leur attribuer un nom,
- 2) Établir le lien fonctionnel entre les éléments,

- 3) Désigner les paramètres associés aux éléments,
- 4) Faire les copies de sous arbres des éléments entiers,
- 5) Établir les "liens" entre deux éléments,
- 6) Décrire un graphique de boutons pour contrôler un élément variable,
- 7) Créer un panneau de contrôle avec quelques boutons de contrôle.

La simulation d'un seul neurone "chop-S" utilise les programmes principaux suivants:

"Seulcellule.g" est le fichier principal pour le programme de ce modèle;

"Constantes.g" est le fichier des constantes globales utilisées dans la spécification du modèle;

"Canal.g" est le fichier des fonctions pour créer les canaux de certains types;

"compartiment.g" est le fichier des fonctions pour créer un compartiment principal;

"Input.g" est le fichier pour fournir l'entrée du courant au corps cellulaire et pour fournir les séries de décharges à la dendrite.

C.1.2 Simulation de réseaux de neurones de plusieurs cellules "chop-S"

La procédure pour établir une simulation de réseaux de neurones à partir du système de simulation du réseau général peut être divisée en plusieurs étapes:

1. Spécifier la composante principale de la simulation, cette composante est utilisée pour construire la cellule.

2. Relier ces composantes principales en une seule cellule. Cette cellule peut représenter la classe différente à incorporer au modèle.
3. Créer une rangée de cellules "chop-S". Ceci correspond à la structure à simuler.
4. Relier les cellules en un réseau en spécifiant la puissance de la jonction, l'axone, le délai de la transmission synaptique et tous les autres paramètres de la jonction synaptique. Créer ensuite le signal d'entrée.
5. Finalement, établir l'interface usager et la fonction de sortie. Cette interface permet à l'utilisateur d'exécuter la simulation et de voir les données se générer. La fonction de sortie permet de sauver les données sur disque pour les analyses ultérieures.

Notre simulation est composée du fichier "script" suivant:

Initialisation de la simulation:

Norient_all.g

Norient_sim.g

Nconstantes.g

Ncanaux.g

Ncellules.g

Njonction.g

Npoids.g

Ninput_fonc.g

Nsortie.g

Initialisation de l'interface:

xorient.g

xcontrol.g

xgraphs.g

xout.g

Interface pour observer les simulations:

xfileview.g

Norient_all.g crée le fichier d'installation du réseau de neurones et le fichier d'installation de l'interface X 11.

Norient_sim.g installe le réseau. Il connecte les fichiers qui incluent *Nconstantes.g*, *Ncanaux.g*, *Ncellules.g*, *Njonction.g*, *Npoids.g*, *Ninput_fonc.g* et *Nsortie.g*.

Nconstantes.g définit les constantes utilisées et les paramètres des diverses simulations.

Ncanaux.g définit les compartiments de la cellule du prototype et la fonction utilisée.

Njonction.g crée la cellule réceptrice, cette cellule est seulement un générateur des décharges.

Ncellules.g crée les cellules "chop-S".

Npoids.g accomplit les interconnexions entre la cellule réceptrice et la cellule "chop-S".

Ninput_fonc.g spécifie le patron d'entrée de la cellule réceptrice.

xorient.g établit les graphiques de réseaux de neurones. Ce fichier devrait être créé après que le réseau a été établi par *Norient_sim.g*. Il crée:

xcontrol.g installe le panneau de contrôle de la simulation.

xgraphiques.g trace les graphiques.

xout.g trace la sortie.

xfileview.g est un "script" pour observer les fichiers de données générées par la simulation.

C.2 Logiciel du modèle d'image auditive [Patterson, Allerhand et Giguere1995]

1) la génération du stimulus

Nous utilisons une commande ("*genwav*") du logiciel du modèle d'image auditive [Patterson, Allerhand et Giguere1995] pour générer une fonction sinus à une fréquence et une amplitude et une durée donnée.

2) le banc de filtres cochléaires

Nous utilisons la commande (par exemple "*genbmm filter=tlf length=50 channels=32 mag=0.02*") du logiciel du modèle d'image auditive. Cette commande simule une portion de l'analyse effectuée par le système auditif. Plus précisément "*genbmm*" convertit un signal d'entrée en une série de signaux à largeur de bande limitée de la membrane basilaire.

3) Transduction neurale au niveau de la synapse entre cellule ciliée interne et le nerf auditif

Dans l'oreille interne, les cellules ciliées internes transforment l'énergie hydromécanique

de la membrane basilaire. Le processus de transduction neurale génère le patron pour produire les décharges du nerf auditif. Nous utilisons la commande (par exemple "gennap compress=off filter=tlf channels_afb=32 transduction=meddis length=50 mag=0.02") du logiciel du modèle d'image auditive qui convertit un signal d'entrée en un patron d'activité neurale simulée. L'entrée du modèle est le mouvement de la membrane basilaire, la sortie est le patron de l'activité neurale. Cette procédure est la représentation de l'information qui provient de la cochlée. Elle est exprimée comme étant la probabilité de décharge dans les fibres du nerf auditif.

ANNEXE D

HISTOGRAMMES DES TEMPS POST-STIMULATOIRES [Gerstein et Kiang 1960]

Si le train d'impulsions à la sortie d'une cellule est représenté par:

$$f(t) = \sum_{k=1}^N \delta(t - t_k) \quad (1)$$

et le train de décharges à l'entrée de la cellule est représenté par:

$$g(t) = \sum_{l=1}^N \delta(t - t_l) \quad (2)$$

Une estimation de la fonction d'inter-corrélation entre le train d'impulsions et le signal d'entrée est représentée par:

$$\varphi_{fg}(\tau) = \sum_{l=1}^N \left[\sum_k \delta(t_k - t_l - \tau) + \sum_k \delta(t_k - t_l - \tau) \right] \quad (3)$$

$$t_l < t_k < t_{l+1}$$

$$t_k > t_{l+1}$$

$$t_k < t_l$$

Ici $\delta(t)$ est une fonction δ de Dirac, et N est un grand nombre.

Pour mesurer les valeurs continues du temps (τ), ils utilisent les valeurs discrètes du temps (τ_j $j= 1, 2, 3, \dots$) comme les valeurs continues du temps (τ). Dans cette méthode, le τ est compris entre $\tau_j \leq \tau \leq \tau_{j+1}$, Donc $\tau_{j+1} - \tau_j$ égale à $\Delta\tau$. $\Delta\tau$ est défini comme une largeur de la portion du temps. Cette largeur détermine la résolution de l'analyse. Les deux termes à droite de l'équation (3) sont les histogrammes du temps. En d'autres mots, un pic dans l'histogramme du temps indique le temps de l'impulsion $f(t)$ relativement à la décharge $g(t)$. Les valeurs des temps indiquent la position du pic en abscisse. L'ordonnée est le nombre d'impulsions mesuré. Ces impulsions sont incluses entre chaque largeur de la portion du temps discret. La figure D.1 présente le train d'impulsions et le train de décharges.

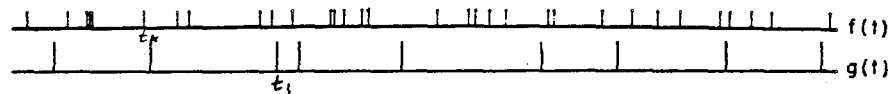


Figure D.1 Le train d'impulsions $f(t)$ et le train de décharges $g(t)$.