

parties du cerveau, mais il était difficile de mesurer l'activité de plus d'un neurone à la fois. Toutefois, divers travaux expérimentaux et théoriques, ainsi que le développement de modèles numériques du système nerveux, l'ont remise sur le devant de la scène.

Les cellules cérébrales reçoivent toutes sortes de signaux d'entrée, à différentes échelles de temps. Les hormones, véhiculées par le sang, circulent lentement. Pour les réponses rapides, les signaux les plus importants de la communication cérébrale sont les potentiels d'action, de brèves variations du potentiel électrique membranaire qui se propagent dans le réseau neuronal. Les impulsions utilisées pour la communication entre neurones durent quelques millisecondes. Chaque neurone reçoit de nombreux signaux d'entrée. Quand la somme des «entrées» qui tendent à l'activer dépasse la somme de celles qui tendent à l'inhiber, le neurone émet un potentiel d'action. Ce dernier court le long de l'axone (une extension du neurone jouant le rôle de câble électrique) jusqu'à ses extrémités. Le signal est ensuite transmis par voie chimique à travers des jonctions nommées synapses, qui relient l'extrémité de l'axone aux cellules réceptrices.

100 millions de photorécepteurs

Dans la rétine de chaque œil, 100 millions de photorécepteurs captent les variations de la lumière. Les signaux qu'ils émettent traversent plusieurs couches de neurones, puis sont convertis en séquences de potentiels d'action par un million de cellules ganglionnaires, situées à l'arrière de la rétine. Ces potentiels d'action sont transmis par des axones à diverses parties du cerveau, qui envoient à leur tour des signaux à d'autres régions et engendrent finalement une perception consciente du signal visuel. Chaque axone peut transmettre plusieurs centaines de potentiels d'action par seconde, bien qu'il n'en véhicule le plus souvent que quelques-uns par seconde. Tout ce que nous voyons (les formes, les couleurs et les mouvements) est encodé dans cette «rivière» de potentiels d'action espacés d'intervalles de temps variables.

L'enregistrement simultané de l'activité de nombreux neurones est essentiel

pour comprendre le fonctionnement du cerveau, mais il est extrêmement difficile à réaliser. Lors de travaux publiés en 2010, Eduardo Chichilnisky et ses collègues de l'Institut Salk d'études biologiques, à La Jolla, en Californie, ont enregistré simultanément les potentiels d'action de centaines de cellules ganglionnaires voisines dans des rétines de singe. Ces travaux ont permis d'identifier les photorécepteurs qui communiquent avec chaque cellule ganglionnaire. De tels progrès dans les techniques de mesure devraient nous aider à déchiffrer le code utilisé par le cerveau pour véhiculer les informations.

Les neurobiologistes utilisent plusieurs méthodes pour déceler la signification des

TOUT CE QUE NOUS VOYONS (les formes, les couleurs et les mouvements) est encodé dans cette «rivière» de potentiels d'action.

trains de potentiels d'action provenant de la rétine. L'une d'elles consiste à compter les potentiels d'action dans chaque axone pendant une période donnée : plus leur fréquence est élevée, plus le signal est intense. Certaines informations visuelles, telle la distribution locale du contraste, sont codées par des variations de cette fréquence et véhiculées par des groupes spécifiques de neurones.

Les informations sont également codées par la chronologie relative des potentiels d'action émis par plusieurs neurones. Les cellules ganglionnaires de la rétine, par exemple, sont sensibles à l'intensité lumineuse et répondent à une scène visuelle changeante en transmettant des potentiels d'action à diverses parties du cerveau. Chaque cellule ganglionnaire peut être activée par une caractéristique physique particulière d'un objet (par exemple, sa couleur ou son orientation). Lorsque plusieurs d'entre elles sont activées de façon quasi simultanée, le cerveau interprète cette simultanéité comme le signe de la détection d'un attribut particulier du même objet. Horace Barlow, de l'Université de Cambridge, qualifie ces activations simultanées de «coïncidences suspectes».

Des ingénieurs essaient de tirer parti de ces découvertes pour créer des systèmes d'enregistrement d'images plus efficaces, qui intègrent le principe de codage par la chronologie relative des signaux. L'un de nous (T. Delbruck) a

mis au point une caméra émettant des impulsions électriques en réaction aux variations de luminosité. Elle permet de filmer des objets qui se déplacent très vite, avec un traitement du signal minimal (voir l'encadré page 54).

De la rétine au cortex

Divers travaux ont confirmé que le cortex visuel s'appuie sur des indices temporels pour comprendre ce que voient les yeux. Les cellules ganglionnaires de la rétine n'ont pas de projections directes dans le cortex, mais elles lui sont reliées *via* le thalamus, situé au cœur du cerveau. Quelque 100 millions de cellules s'activent alors dans chaque cortex visuel (localisé à l'arrière de chaque hémisphère cérébral), puis les signaux sont envoyés à d'autres régions du cerveau pour l'interprétation consciente.

L'examen des connexions entre les neurones relais du thalamus et ceux du cortex visuel nommés neurones étoilés épineux (appartenant à la couche du cortex où arrivent les axones des neurones thalamiques) est riche d'enseignements. En 1994, Kevan Martin, aujourd'hui à l'Université de Zurich, et ses collègues ont découvert que seulement six pour cent des synapses présentes sur chaque neurone étoilé épineux sont issues d'un axone de neurone thalamique. Comment un signal si faible peut-il être transmis de façon fiable à des neurones situés dans les différentes couches du cortex ?

Les neurones du cortex sont très sensibles aux signaux d'entrée fluctuants, auxquels ils peuvent répondre en émettant un potentiel d'action en quelques millisecondes. En 2010, avec Hsi-Ping Wang et Donald Spencer, de l'Institut Salk, et Jean-Marc Fellous, de l'Université de l'Arizona, l'un de nous (T. Sejnowski) a modélisé sur ordinateur un neurone étoilé épineux. Une telle cellule ne peut être activée par un seul potentiel d'action ; en revanche, les potentiels d'action transmis par seulement quatre axones entraînent son activation, à condition qu'ils ne soient espacés que de quelques millisecondes. Lorsque les signaux d'entrée proviennent du thalamus, il suffit qu'un petit sous-groupe de neurones du cortex visuel soit activé pour représenter le contour et la texture d'un objet. Chaque neurone étoilé épineux répond préférentiellement à un

stimulus visuel donné (traduit en potentiels d'action), tel que l'orientation d'un objet.

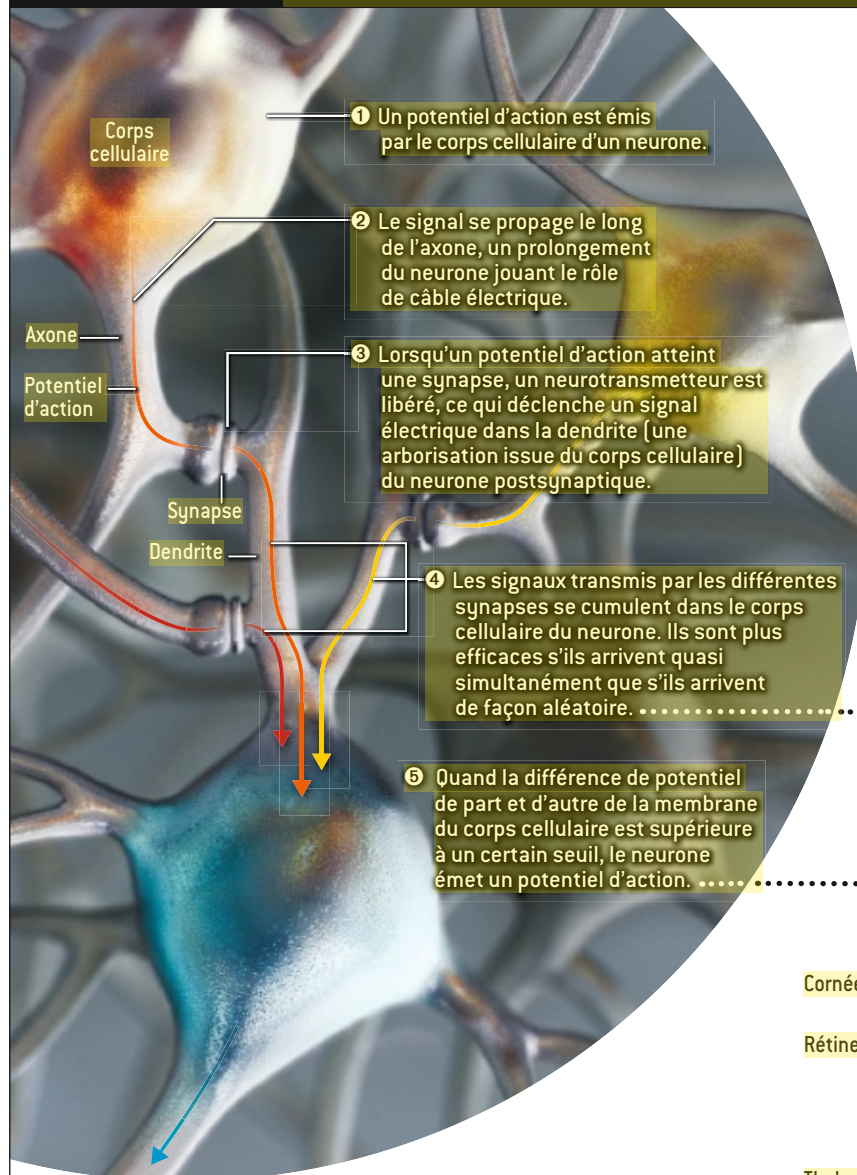
Dans les années 1960, David Hubel, de la Faculté de médecine de Harvard, et Torsten Wiesel, aujourd'hui à l'Université Rockefeller, ont découvert qu'un neurone du cortex ne répond intensément à son stimulus préférentiel que si l'objet correspondant se situe dans une zone particulière du champ visuel, nommée champ récepteur du neurone. Les neurones liés à la fovéa (la région cen-

trale de la rétine) ont les plus petits champs récepteurs, environ de la taille de la lettre *e* sur cette page. C'est un peu comme si chacun de ces neurones observait le monde à travers une paille. Dans les années 1980, John Allman, de l'Institut de technologie de Californie (Caltech), a montré que la présence de divers stimulus dans la périphérie « silencieuse » du champ récepteur peut influencer sur la fréquence d'activation des neurones corticaux en réponse à un

stimulus situé dans leur champ récepteur. L'information issue du pourtour du champ récepteur permet ainsi au neurone de moduler sa réponse en fonction du contexte général.

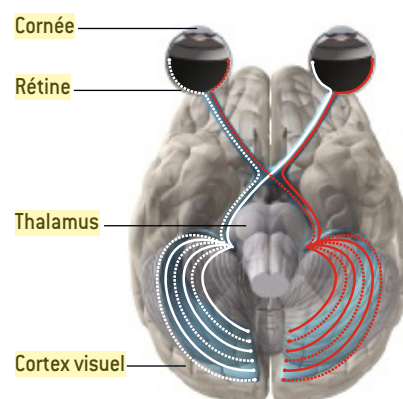
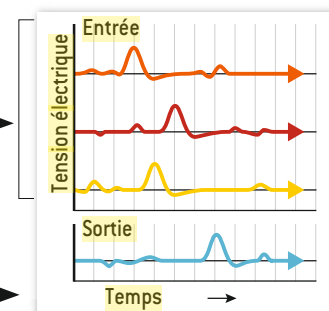
Le pourtour du champ récepteur n'influe pas seulement sur la fréquence moyenne, mais aussi sur la précision temporelle de la décharge neuronale, autrement dit sur les instants d'émission des potentiels d'action. Lors d'une expérience récente, David McCormick et ses collègues de l'Université Yale

LA VOIE RAPIDE DE LA COMMUNICATION CÉRÉBRALE



Les potentiels d'action sont de brèves variations de la différence de potentiel qui règne de part et d'autre de la membrane d'un neurone. Ils durent quelques millisecondes et se propagent dans les axones, du corps cellulaire d'un neurone jusqu'à d'autres neurones. Ces signaux permettent au cerveau de vite réagir à un événement. Leur coordination dans le temps augmente l'efficacité du réseau cérébral, qui comporte des milliers de milliards de connexions entre neurones.

Les potentiels d'action (ci-dessous) qui parviennent à un neurone dans une étroite fenêtre temporelle de quelques millisecondes sont en mesure d'activer ce neurone.



Lors de la perception visuelle d'un objet, des impulsions sont émises par des neurones de la rétine. Elles passent par la « station-relais » du thalamus, puis parviennent au cortex visuel. Des signaux synchronisés, représentant chacun une caractéristique donnée de l'objet (telle que la couleur ou l'orientation spatiale), sont intégrés dans le cortex, où s'élabore la perception de l'objet.

LES AUTEURS



Terry SEJNOWSKI est chercheur à l'Institut médical Howard Hugues et dirige le Laboratoire de neurobiologie computationnelle de l'Institut Salk d'études biologiques, à La Jolla, en Californie.

Tobi DELBRUCK codirige le groupe sur les capteurs de l'Institut de neuro-informatique, à l'Université de Zurich.

ont projeté un film à des chats et enregistré les réponses de certains neurones de leur cortex visuel. Lorsqu'ils réduisaient l'image du film pour la faire tenir dans le champ récepteur de ces neurones (aucun signal ne provenait de la zone environnante), les instants d'émission des potentiels d'action variaient aléatoirement. En revanche, lorsque les expérimentateurs agrandissaient l'image pour stimuler également la zone entourant la périphérie du champ récepteur, les potentiels d'action étaient moins fréquents, mais leur émission était temporellement plus précise (elle se produisait toujours aux mêmes instants du film). D'autres expériences montrent l'influence du contexte perceptuel sur la fréquence d'émission des potentiels d'action (voir l'encadré page ci-contre).

La chronologie des potentiels d'action est aussi importante pour d'autres processus neuronaux. On pense que leur synchronisation est nécessaire à l'assemblage d'une image à partir de ses différentes composantes (telles que la couleur et l'orientation),

chaque potentiel d'action véhiculant l'une d'elles. Un potentiel d'action codant la propriété « rouge » est par exemple émis de façon synchrone avec un autre codant un contour arrondi, ce qui permet au cortex visuel de fusionner ces signaux pour créer une image mentale de pot de fleurs.

Les neurones corticaux qui reçoivent les signaux d'entrée visuels ont aussi des interactions excitatrices et inhibitrices avec d'autres neurones corticaux. Un grand nombre de ces derniers, distants les uns des autres, s'activent spontanément et périodiquement, à des fréquences inférieures à 100 hertz. Cela permettrait de coordonner les multiples neurones responsables de la perception visuelle.

L'attention, facette essentielle de la cognition, serait aussi fondée sur des séquences de potentiels d'action synchronisés. Celles-ci renforceraient l'importance d'une perception ou d'un souvenir atteignant la conscience. Robert Desimone, aujourd'hui à l'Institut de technologie du Massachusetts (MIT), et ses collègues ont étudié ce phénomène sur des singes : lorsque ces derniers prêtent attention à un stimulus donné, il en résulte une augmentation du nombre de neurones corticaux émettant des potentiels d'action synchronisés à des fréquences situées dans la bande gamma (30 à 80 hertz), ainsi qu'une augmentation du rythme d'émission.

Synchronisation et maladies mentales

L'étude de cette bande de fréquences pourrait aussi se révéler utile pour comprendre l'autisme et la schizophrénie. En effet, les électroencéphalogrammes, qui mesurent des variations de potentiel électrique à la surface du crâne résultant de l'activité d'un grand nombre de neurones, enregistrent des oscillations aux fréquences de la bande gamma. Or ces oscillations sont moins amples chez les patients atteints de schizophrénie ou d'autisme. David Lewis, de l'Université de Pittsburgh, Margarita Behrens, de l'Institut Salk, et d'autres chercheurs ont incriminé des neurones corticaux nommés cellules à panier, qui participent à la synchronisation des potentiels d'action : un déséquilibre de l'inhibition ou de l'excitation de ces neurones (eux-mêmes inhibiteurs d'autres neurones) semble réduire l'activité synchronisée dans la bande gamma et pourrait expliquer en partie les troubles neurologiques. Des anomalies

Quand la rétine inspire un nouveau type de caméra

Les caméras numériques traditionnelles sont peu efficaces. Elles enregistrent 24 images par seconde (une toutes les 40 millisecondes), chacune étant composée d'une mosaïque de pixels. Chaque pixel enregistre l'intensité moyenne reçue pendant les 40 dernières millisecondes, le temps mis par une balle de tennis pour parcourir environ 1,5 mètre. Ainsi, les caméras produisent une avalanche de données, qui nécessitent un temps de traitement très long. Avec ses collègues de l'Institut de neuro-informatique de

l'Université de Zurich (INI), l'un des auteurs (T. Delbruck) a alors développé un nouveau type de caméra, qui imite la façon dont certaines parties de la rétine encodent des images pour le cerveau.

Nommée capteur de vision dynamique (ou DVS, pour *Dynamic Vision Sensor*), la caméra ne détecte que les parties d'une scène qui varient d'une image à l'autre. Les pixels se comportent comme certaines cellules ganglionnaires rétiniennes : ils émettent une impulsion électrique quand la luminosité change.

Ainsi, la caméra peut filmer des objets qui se déplacent en enregistrant très peu de données. Elle capte un changement d'intensité lumineuse en une microseconde, de sorte qu'elle peut suivre des mouvements plus rapides que les caméras ordinaires, qui enregistrent une image toutes les 40 millisecondes.

La caméra DVS pourrait jouer un rôle de sentinelle, détectant tout ce qui bouge : voiture, piéton, personne âgée qui glisse et qui tombe... Elle a déjà été incorporée dans divers dispositifs robotiques : système placé devant une cage de but pour empêcher les balles d'entrer, dispositif tenant un crayon en équilibre, véhicule qui suit une ligne tracée au sol, capteurs qui détectent des particules dans des écoulements.

L'approche consistant à ne réenregistrer que ce qui change dans une scène visuelle est également utilisée pour d'autres applications. Des chercheurs de l'Université Cornell ont ainsi élaboré une prothèse de rétine qui fonctionne sur ce principe.



La caméra DVS n'enregistre que les parties changeantes d'une scène, en détectant les variations de luminosité sur chaque pixel. De telles variations se produisent par exemple lorsqu'un enfant bouge (à gauche). Sur l'image du jongleur (à droite), les mouvements de balle récents apparaissent en rouge et les plus anciens en bleu.