

AIX MARSEILLE UNIVERSITÉ  
ÉCOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA  
SANTÉ

**MÉMOIRE DE RECHERCHE**

PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU

**MASTER DE NEUROSCIENCES**  
PARCOURS NEUROSCIENCES INTÉGRÉES, COGNITIVES ET  
COMPORTEMENTALES (NICC)

---

**Dynamiques d'apprentissage dans un  
modèle de microcircuit cortical**

---

*Auteur*  
Hugo LADRET

*Responsable de stage*  
Dr. Laurent PERRINET

*Laboratoire*  
Institut de Neurosciences de la Timone

*Période de stage*  
10/09/2018 - 11/01/2019

# Avant propos

Ce rapport de 18 pages comporte 6 figures et de 14 pages de texte, bibliographie comprise, figures et tables non comprises. Les termes ne pouvant être traduits de l'anglais sont en *italique* et chaque abréviation apparaît pour la première fois en **gras**.

S'agissant d'un travail de neuroscience computationnelle, le code informatique est en accès libre sur <https://github.com/hugoladret/InternshipM2>, sous la forme de notebooks interactifs commentés, accompagnés de figures animées et de résultats supplémentaires.

## Table des matières

<b>Avant propos</b>	i
<b>Table des matières</b>	i
<b>1 Résumé</b>	1
<b>2 Introduction</b>	2
<b>3 Matériel et méthodes</b>	4
<b>4 Résultats</b>	8
4.1 Apprentissage par la couche d'entrée . . . . .	8
4.2 Résistance au bruit . . . . .	9
4.3 Apprentissage sur deux couches . . . . .	10
4.4 Encodage prédictif . . . . .	11
4.5 Utilisation de scènes dynamiques . . . . .	12
<b>5 Discussion</b>	14
<b>6 Bibliographie commentée</b>	17
<b>A Annexes</b>	<b>Annexes 1</b>

# Résumé

Le cortex est organisé de façon modulaire, en microcolonnes corticales répétées sur toute sa surface. Ces dernières années, les connaissances électrophysiologiques et anatomiques sur le comportement de ces unités fonctionnelles se sont accumulées, motivant la création d'un grand nombre de modèles dans le but de fournir un cadre théorique à ces données. Bien que les microcolonnes corticales soient des systèmes biologiques capables de plasticité synaptique, étonnamment peu de modèles sont à la fois neurobiologiquement plausibles et capables de d'apprentissage par plasticité.

Dans le but de créer un modèle bioréaliste et fonctionnel, nous proposons ici un réseau de neurones organisé selon l'architecture corticale et capable d'une forme de plasticité temporelle hebbienne, la *Spike Timing Dependant Plasticity (STDP)*. Une première contribution de notre travail est de montrer que la STDP et la récurrence du réseau cortical permettent d'expliquer l'apprentissage des entrées thalamiques, d'une manière éliminant le bruit dans l'entrée et robuste au cours du temps. Deuxièmement, alors que la colonne est considérée comme homogène perpendiculairement au cortex, nous proposons ici un rôle distinct pour les couches IV et II/III. Troisièmement, nous établissons un modèle de la voie visuelle précoce qui permet au modèle de construire des représentations de n'importe quel flux d'image naturel.

Ces résultats sont exploités dans le cadre des processus visuels et notre réseau est analysé comme un modèle de l'aire visuelle primaire. Toutes ses propriétés sont en accord avec l'état de l'art et il permet d'expliquer un certain nombre de dynamiques sous-jacentes à l'apprentissage dans les microcircuits corticaux.

# Introduction

Pour comprendre le fonctionnement du néocortex, il est fondamental de comprendre celui ses unités fonctionnelles : les colonnes corticales. Ces groupes d'une centaine de neurones ayant le même champ récepteur sur les 6 couches du cortex sont relativement conservés dans leur organisation à travers le cerveau et un modèle uniifié de leur comportement consistue un objectif majeur des neurosciences depuis plus d'un demi-siècle [1]. Devant la dynamique complexe de ces circuits neuronaux, les neurosciences computationnelles sont devenus un outil de choix dans la recherche, car elles permettent de contrôler et d'observer tous les paramètres d'un système électrophysiologique *in silico*. Dans ces simulations, les neurones sont modélisés comme des intégrateurs à fuite (*leaky integrators*), avec des synapses dépendant de la conductance membranaire : la probabilité d'émettre un potentiel d'action dépend du potentiel membranaire actuel, comme dans un neurone biologique. Assemblés en réseaux de neurones bioréalistes, les *Spiking Neural Networks (SNN)*, ces modèles ont permis de décrire avec succès l'activité des microcircuits néocorticaux, au travers notamment du très connu Blue Brain Project [2].

Deux problèmes majeurs limitent cependant l'utilité de ces modèles néocorticaux. Le premier est l'absence de plasticité synaptique dans les simulations bio-réalistes : les circuits ne sont alors pas capables d'apprentissage et il ne s'agit donc pas de modèles fonctionnels mais de modèles uniquement descriptifs. Le second problème est que la recherche sur les modèles bio-réalistes équipés de plasticité synaptique est principalement motivée par des applications d'intelligence artificielle et ne possède donc qu'un intérêt explicatif neurobiologique très limité [3]. Or, réaliser un modèle à la fois suffisamment réaliste pour être descriptif mais également fonctionnel est nécessaire à la

compréhension de la dynamique corticale, mais les travaux combinant ces deux approches sont encore rares.

C'est dans le but de combler cet écart que nous proposons d'étudier les mécanismes d'apprentissage dans les circuits corticaux en utilisant un réseau de neurones descriptif et fonctionnel. Descriptif car constitué de neurones biologiquement plausibles, distribués en couches et connectés de manière récurrente, dans une architecture qui sous-tend la richesse d'interaction des réseaux corticaux [4]. Fonctionnel car capable de STDP et de plasticité intrinsèque, donc de modification des poids synaptiques, permettant l'apprentissage.

Pour vérifier ses propriétés, notre réseau a été utilisé comme un modèle du cortex visuel primaire (**V1**), ce qui nous permet de le tester face à un ensemble de propriétés déjà documentés dans la littérature, comme la sélectivité à l'orientation [5]. A ce titre, nous avons également réalisé un modèle simplifié de rétine et de thalamus, qui nous permet de présenter au modèle cortical des stimuli visuels contrôlés, utilisés en neurosciences de la vision, ou des scènes visuelles dynamiques naturelles, comme des films ou des flux optiques de caméra.

Nous montrons que la STDP permet un apprentissage par renforcement dans le microcircuit cortical, c'est à dire une construction de la représentation des entrées synaptiques sans aucun signal extérieur guidant l'apprentissage. Grâce au cadre théorique du modèle, il nous est également possible de séparer la contribution des populations inhibitrices et excitatrices de chaque couche. Nous proposons deux rôles séparés pour les couches corticales IV, qui apprennent une structure dans l'entrée thalamique et les couches II/III, qui construisent des représentations multiples et dé-bruitées de la couche IV et font des inférences sur les entrées à venir. Enfin, dans le cadre des processus visuels, nous présentons le modèle de transformation des flux d'images en potentiels d'actions et son intégration dans le réseau de neurones cortical.

# Matériel et méthodes

## Code et matériel informatique

Pour construire notre réseau de neurones, le langage Python et le simulateur PyNN [6] ont été utilisés. Les simulations ont été effectuées sur un ordinateur avec un processeur Intel i7-7700 cadencé à 3.6 GHz et 16 GB de mémoire RAM. Le code a été optimisé pour le calcul multiprocesseurs et chaque seconde de simulation prend environ .89s à calculer, ce qui permet de faire fonctionner le réseau en temps réel.

## Neurones

Les neurones ont été modélisés comme des intégrateurs à fuite à décours exponentiel, qui reproduisent avec précision les activités des neurones néocorticaux in-vivo [7]. La conductance membranaire a été décrite par l'équation :

$$C \frac{dV}{dt} = -g_L(V - E_L) + g_L \exp\left(\frac{V - V_T}{\Delta_T}\right) + I \quad (\text{Eq. 1})$$

Où les variables  $V$  sont le potentiel membranaire et  $I$  la somme des courants synaptiques entrants dans le neurone. Les paramètres de l'équation ont été choisis comme :

Paramètre	Valeur	Description
$C$	500 pF	Capacitance membranaire
$g_L$	17 nS	Conductance de fuite
$E_L$	-65.5 mV	Potentiel d'inversion des courants de fuite
$V_T$	-52.5 mV	Seuil d'émission des potentiels d'actions

Table 1 : Paramètres des neurones basés sur la conductance

## Synapses

Les potentiels d'actions émis par les neurones ont été modélisés comme un changement de conductance post-synaptique décrit par une fonction exponentielle, avec des constantes de temps excitatrices  $\tau_e = 0.25$  ms et inhibitrices  $\tau_i = 0.75$  ms. La fonction exponentielle a été normalisée de telle manière qu'un poids synaptique de 1 (u.arb.) résulte en une conductance d'au maximum 1 nS.

## STDP

La STDP de notre modèle a été composée par deux fonctions : une fonction temporelle et une fonction de poids synaptique. La fonction temporelle est décrite par deux fonctions exponentielles, dont les paramètres  $\tau_+$  et  $\tau_-$  sont ceux minimisant l'erreur initiale du réseau (voir 'Matériel et méthodes - Evaluation du modèle') et comme étant en accord avec la littérature, qui ont été obtenus par répétition itérative de simulations. Comme dans les réseaux biologiques [8], une règle distincte a été utilisée pour chaque population neuronale (fig. S1) :

Type de STDP	Paramètres
Hebbienne ( <i>STDP classique</i> )	$\tau_+ = 37.5$ ms ; $\tau_- = 30$ ms
Anti-hebbienne ( <i>STDP inhibitrice</i> )	$\tau_+ = 22.5$ ms ; $\tau_- = 30$ ms
Hebbienne symétrique ( <i>STDP de renforcement</i> )	$\tau_+ = 48$ ms ; $\tau_- = 30$ ms
Anti-hebbienne symétrique ( <i>STDP de depression</i> )	$\tau_+ = 48$ ms ; $\tau_- = 30$ ms

Table 2 : Paramètres temporels de STDP

La fonction de poids synaptique associée est multiplicative : l'amplitude du changement de poids  $\Delta_W$  induit par la STDP dépend du poids actuel, ce qui produit une variation graduelle des poids. Pour la dépression, on a  $\Delta_w \propto w - w_{min}$  et pour la potentiation  $\Delta_w \propto w_{max} - w$ , avec  $w$  le poids synaptique actuel,  $w_{min}$  et  $w_{max}$  la limite de variation poids, qui est de 200 % du poids initial [8].

## Structure du réseau

De manière locale, le réseau a été construit comme doublement récurrent : les neurones peuvent se connecter entre eux au sein d'une même population et entre populations (fig.S3). La probabilité de connexion entre deux neurones au sein d'une même population suit une loi de probabilité  $P(connection) = e^{(-2distance)}$ , les neurones ayant étant distribués de manière homogène dans un volume circulaire [9].

De manière globale, le réseau est constitué de deux couches de 120 neurones, mimant les couches IV et II/III du néocortex, chacune composé d'un réseau récurrent de neurones excitateurs et inhibiteurs en proportions égales (fig.S3). La première couche reçoit les entrées du réseau dans une topologie qui assure la spécificité de certaines sous-populations pour certaines entrées uniquement, comme dans un schéma thalamocortical classique. La seconde couche reçoit uniquement les afférences de la première couche, avec un respect de la topologie de la couche IV : les deux couches reçoivent donc la même information.

## Evaluation du modèle

La performance du modèle a été évaluée en approximant ses réponses par une loi normale circulaire, la loi de Von Mises, plus adaptée que la loi normale pour représenter des angles visuels (fig. S2).

L'angle  $\theta$  est le centre de la distribution, comme  $\mu$  pour la loi normale. L'angle  $B_\theta$  correspond à la mesure de la distribution autour de  $\theta$ , comme  $\sigma^2$ . Plus  $B_\theta$  est petit, plus la distribution est serrée, plus le modèle est évalué comme précis.

## Entrée visuelle

La transformation de séquences d'images en potentiels d'actions (**P.A.**) pouvant communiquer avec le réseau cortical a été construit comme une modélisation simplifiée de la voie visuelle précoce (répine et thalamus). Les champs récepteurs rétiniens

ont été approximés comme des filtres spatio-temporels, le filtre spatial 3D suivant la structure des champs récepteurs rétinien ON / OFF et la réponse temporelle étant exprimée comme la différence de deux gaussiennes, d'après [10]. Chaque filtre spatial a été défini comme recouvrant 3 pixels de l'image avec une résolution de 64x64 points.

Ces filtres spatio-temporels ont ensuite été groupés selon une topologie de patch de Gabor, ce qui produit un ensemble de filtres présentant une sélectivité à l'orientation (fig.5). 12 angles de Gabor de 0 à  $\pi$  ont été utilisés pour ces ensembles de filtres, et les activations de chaque ensemble ont été transformés en P.A. par des neurones aux propriétés similaires à celle de la couche IV de notre modèle cortical.

Les patchs de Gabor utilisés ont une ouverture de  $B_\theta = 15^\circ$  et des champs de tailles similaires pour les parties positives et négatives.

# Résultats

## 4.1 Apprentissage par la couche d'entrée

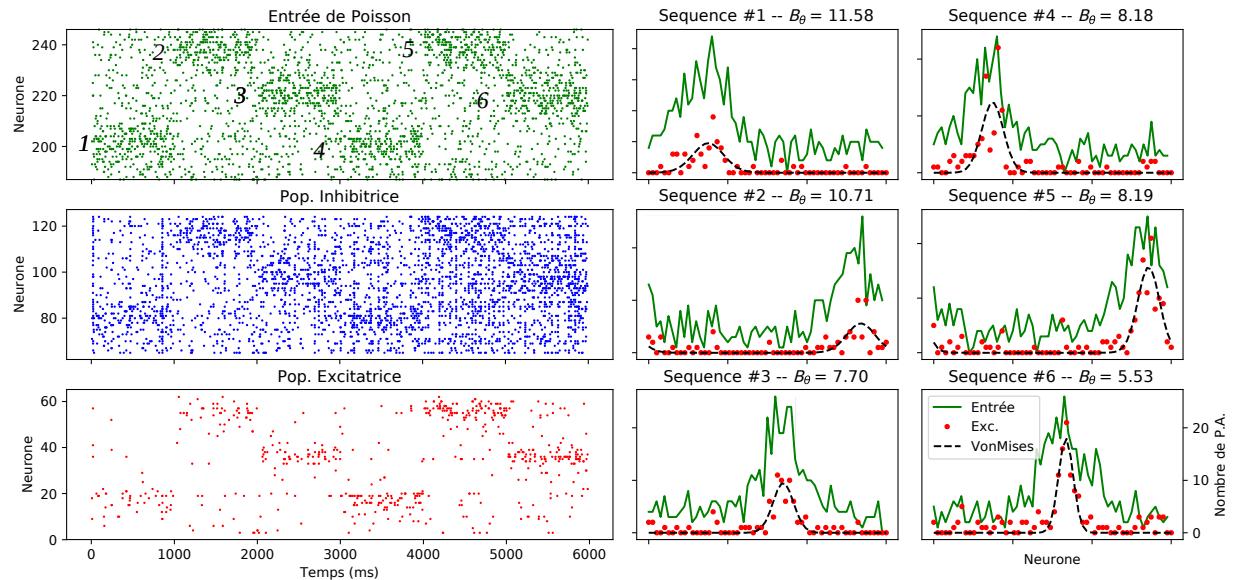


FIGURE 1 – Apprentissage d'une orientation par la couche d'entrée uniquement. 6 séquences d'orientations bruitées sont présentées au réseau. Chaque séquence dure 1250 ms et change l'orientation de l'entrée de 40°. *Gauche* : P.A. émis par cette entrée de Poisson bruitée (vert) et par les deux populations inh. (bleu) et exc. (rouge) de la couche d'entrée. *Droite* : Pour chaque séquence, loi de Von Mises (pointillés noirs) approximant les P.A. de la population excitatrice, avec le niveau de décharge de la population excitatrice, sur 1250 ms. La valeur de  $B_\theta$  donne la largeur de la distribution de l'activité de la population excitatrice.

Nous avons tout d'abord entraîné une unique couche du modèle (fig.S3-B) à représenter trois orientations bruitées, codées par des fréquences de décharges suivant une loi de Von Mises avec  $B_\theta = 15^\circ$ . La loi de Von Mises est ensuite cachée au sein d'un processus de Poisson, qui génère du bruit dans l'entrée.

Au cours de la première présentation de l'entrée (fig.1-séquences 1,2,3), l'activité des neurones excitateurs est faible et distribuée de même manière que l'entrée. La seconde présentation de la même orientation (fig.1-séquences 4,5,6) entraîne une augmentation du taux de décharge jusqu'à un niveau proche de celui de l'entrée, ainsi qu'un resserrement de la distribution. Le réseau a alors appris une représentation plus

précise de l'orientation que celle qui est présente dans l'entrée. L'activité inhibitrice s'élargie au cours de l'apprentissage, permettant de diminuer le niveau d'activité globale et donc le bruit dans la population excitatrice.

De plus, on observe un transfert d'apprentissage entre les trois groupes de neurones excitateurs. Les performances initiales devraient en effet être identiques pour des populations non-chevauchantes, puisqu'elles ont toutes des poids aléatoires. Or, plus la population apprend une séquence tard, plus sa performance est bonne. Par exemple, la population apprenant l'orientation des séquences 3 et 6 présente les meilleures performances initiales et finales, alors que les groupes des séquences 1 et 2 ont déjà commencés l'apprentissage, avec des performances moindres.

## 4.2 Résistance au bruit

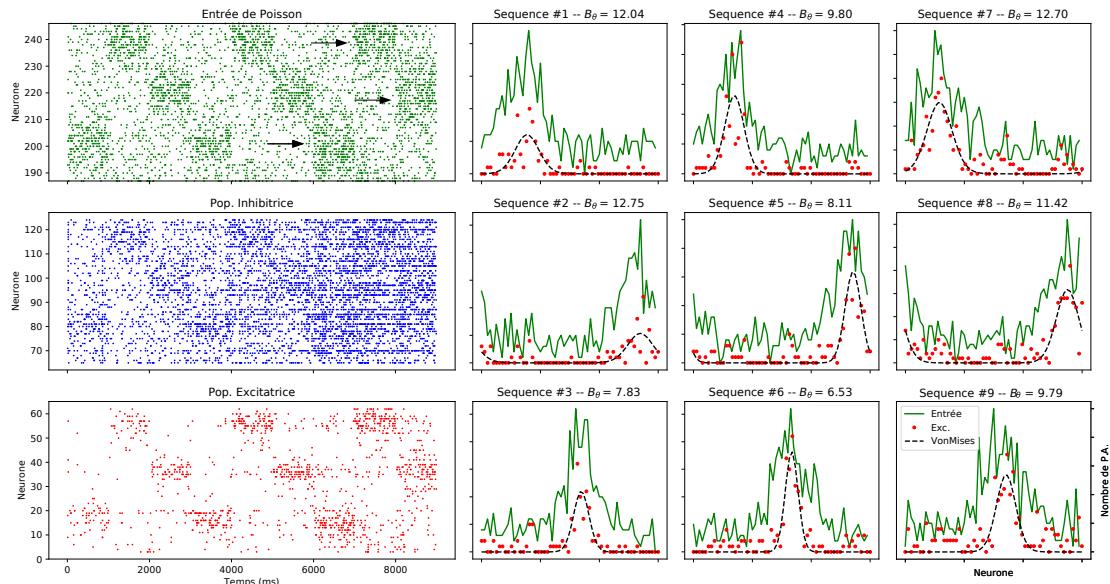


FIGURE 2 – Résistance au bruit de l'apprentissage de la première couche. Le protocole est identique à celui utilisé pour une seule couche (fig.1), mais les séquences 7 à 9 ont une entrée deux fois plus large en distribution (flèches noires).

Pour évaluer la robustesse de l'apprentissage dans une seule couche, nous avons présenté un nouvel ensemble de 3 séquences à l'ouverture deux fois plus grande ( $B_\theta =$

30°) à la fin de l'apprentissage initial. L'activité de la population excitatrice reste centrée sur les mêmes neurones et conserve une distribution plus serrée que l'entrée, bien qu'elle s'élargisse quand même en réponse à l'augmentation du bruit. La représentation construite par la première couche est non seulement moins bruitée que l'entrée, elle est aussi résistante à une augmentation du bruit.

### 4.3 Apprentissage sur deux couches

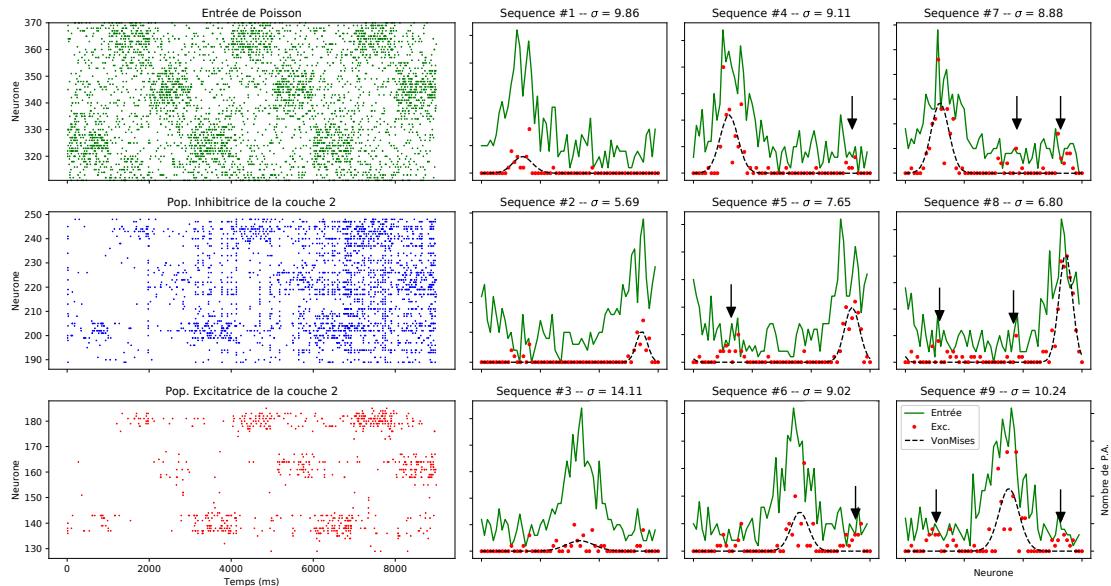


FIGURE 3 – Apprentissage d'une orientation sur deux couches. Le protocole est identique à celui utilisé pour une seule couche (fig.1). Les courbes d'activations de population sont celles de la seconde couche. L'activité excitatrice garde une trace de la réponse précédente du réseau (flèches noires).

Dans un réseau complet, la seconde couche apprend également une représentation débruitée, sur un angle identique à celle de la première couche, comme dans le cortex [5]. L'activité globale de la couche est encore moins bruitée que celle de la couche d'entrée.

L'orientation codée est moins précise ( $B_\theta$  plus grand), notamment à cause de réponses aspécifiques à l'entrée (fig.3-flèches noires). En analysant ces réponses, on se

rend compte qu'il s'agit de traces de l'activité antérieure du réseau. Dans un premier temps, cette activité supplémentaire se situe au niveau de la réponse produite par la séquence précédente. Avec une seconde présentation (séquences 7 à 9), le réseau construit une représentation pour toutes les orientations, en plus de répondre à l'entrée actuelle.

## 4.4 Encodage prédictif

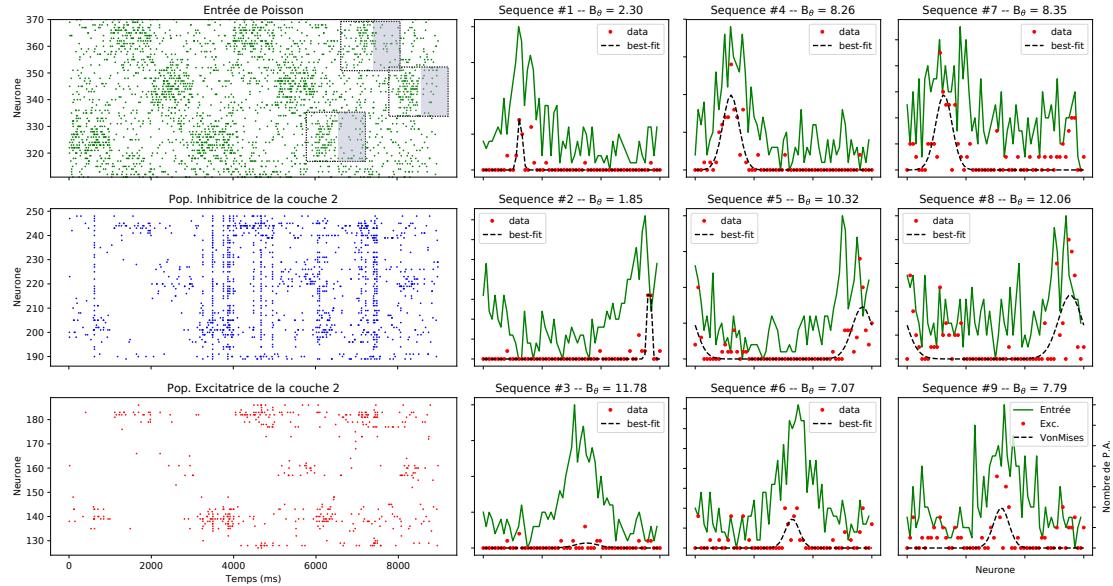


FIGURE 4 – Encodage prédictif dans la seconde couche. *Gauche* : Les séquences 7 à 9 sont interrompues à la moitié de la présentation (carrés noirs). *Droite* : L'activité excitatrice de la seconde couche est conservée alors que le stimulus est arrêté.

Afin d'observer la persistance temporelle de l'apprentissage du réseau, nous avons interrompu la présentation des séquences 7 à 9 au bout de 500 ms (fig.4-carrés noirs). Alors que le stimulus disparaît pour ne laisser que du bruit, le modèle continue de répondre à l'orientation présentée pendant les 500 ms. La réponse est de même amplitude que quand le stimulus est laissé 1250 ms, ce qui confirme que l'activité interne prédit une présence sur la durée habituelle du stimulus. Le modèle fait alors une erreur de prédiction temporelle sur l'entrée.

## 4.5 Utilisation de scènes dynamiques

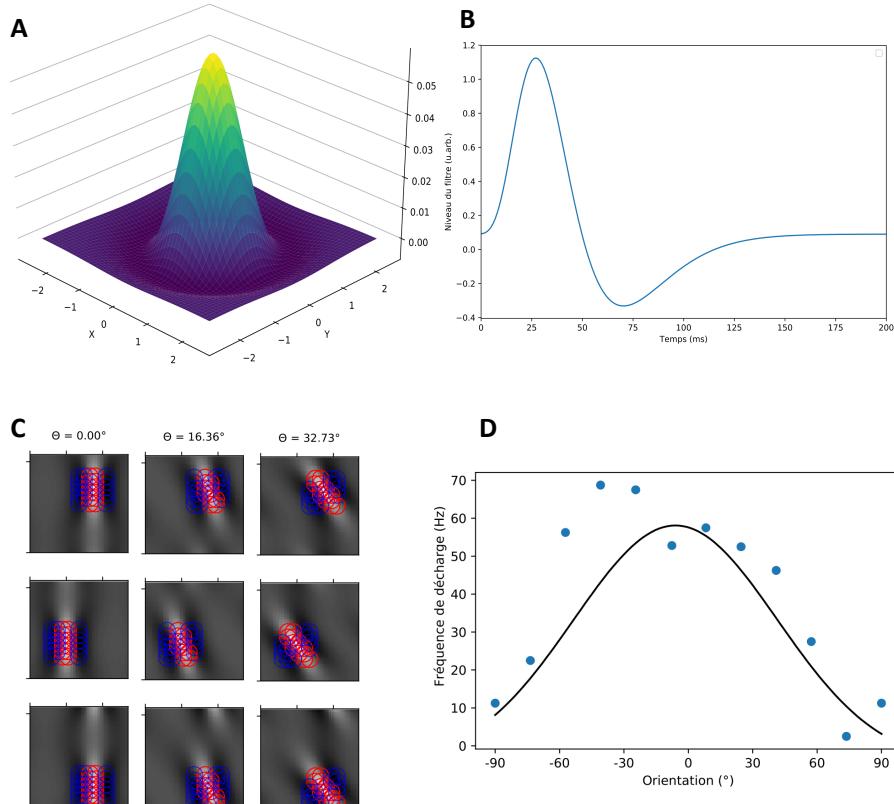


FIGURE 5 – Structure générale du modèle transformant les scènes dynamiques en potentiels d'actions. **A.** Un filtre spatial gaussien reproduisant un champ récepteur rétinien à centre ON. **B.** Un filtre temporel modulant l'activité du filtre spatial, produisant un filtre spatiotemporel. **C.** Assemblage de filtres à centre ON (rouge) et OFF (bleu) en patch de Gabor pour 9 positions et angles différents. **D.** Courbe d'accord de 12 neurones recevant les informations d'un ensemble de filtre sensible à 12 orientations différentes. Le stimulus montré est un *grating*, dont l'orientation à  $90^\circ$  est centrée sur cette courbe d'accord

Pour pouvoir utiliser des entrées synaptiques plus complexes que les entrées de Von Mises décrites précédemment, nous avons construit un modèle simplifié de la voie visuelle précoce. Comme décrit dans Matériel et Méthodes - Entrée Visuelle, celui-ci est composé d'un ensemble de filtres spatiaux gaussiens répliquant les cellules ON/OFF, associés à des filtres temporels correspondant aux activations canoniques des cellules du thalamus visuel [10] (fig.5A-B). Les filtres sont groupés en patch de Gabor pour produire des ensembles sélectifs à l'orientation (fig.5C).

L'utilisation de ce modèle est validée en lui faisant convertir des vidéos de barres d'orientations sur différents angles. La courbe d'accord produite en sortie correspond toujours à une gaussienne centrée sur l'orientation contenue dans les barres d'orientations (fig.5D). Les neurones répondent donc de manière maximum à l'orientation codés par la topologie de leur entrée, comme dans le cortex visuel primaire [5].

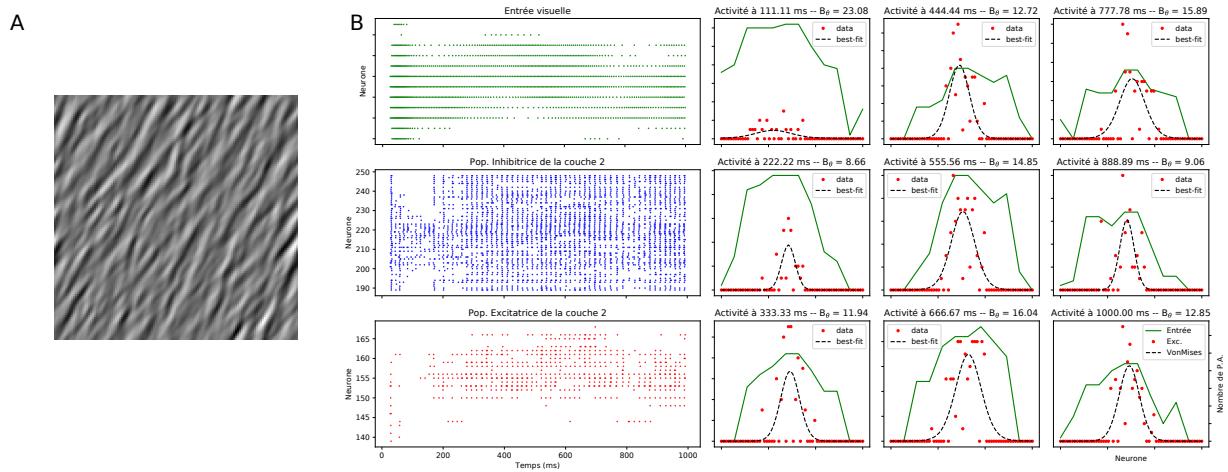


FIGURE 6 – Réponse du réseau à deux couche produite par une entrée du modèle de voie visuelle. **A** : Stimulus visuel utilisé, mimant une texture orientée [11]. **B Gauche** : 12 neurones sur une position centrale de l'image produisent des activités centrées sur l'unique orientation du stimulus **A**. **Droite** : La seconde couche construit toujours une représentation débruitée de l'entrée.

De plus, les propriétés du réseau observés précédemment sont toujours valide avec en utilisant ce modèle comme entrée (fig.6). Les neurones excitateurs de la seconde couche produisent apprennent toujours un motif d'activité centrée sur l'orientation d'entrée, tout en minimisant le bruit.

# Discussion

Dans ce travail, nous avons mis en évidence certaines dynamiques de l'apprentissage des réseaux corticaux à travers un modèle computationnel. La première contribution du modèle est de montrer que la STDP est théoriquement suffisante pour permettre l'encodage de plusieurs profils d'entrées synaptiques dans la couche IV du néocortex (fig.1), de manière moins bruitée et plus précise que l'entrée 2. Cette dynamique d'apprentissage par STDP est une propriété déjà connue du cortex visuel primaire [12], ce qui valide donc une première partie de nos résultats.

Une des approches originales permise par notre modélisation est la possibilité de pouvoir séparer clairement des populations spatialement proches mais apprenant différentes entrées. C'est grâce à cela que nous montrons que les interactions entre colonnes d'une même aire (interactions latérales) que nous avons modélisés par les connexions intra-excitatrices, facilitent l'apprentissage de l'ensemble de la population de neurones (fig.1). Les interactions latérales sont déjà connues pour jouer un rôle crucial dans le comportement des cartes corticales et sont particulièrement étudiés dans la vision, où on sait qu'elles jouent un rôle dans l'intégration spatiale et dans la précision des courbes d'accords [4]. Nous proposons ici un rôle de facilitation d'apprentissage pour ces connexions latérales : elles permettent au réseau de transmettre l'information sur le fait qu'une partie des poids est indisponible pour un nouveau codage. Les entrées n'ayant pas encore été apprises sont alors contraintes d'être représentées avec moins de neurones, ce qui donne un apprentissage plus précis de manière plus rapide.

Bien que l'apprentissage sur une couche propose déjà des dynamiques riches, la force principale de notre modèle est d'utiliser deux couches de neurones pour proposer des dynamiques séparés pour les couches corticales IV et II/III. Modélisée par la seconde couche du modèle, la couche II/III utilise une forme d'apprentissage qui

n'est plus uniquement centré sur l'entrée actuelle, mais qui établit également des représentations plus faibles pour les autres entrées du réseau (fig.3). Chez le singe, il a été observé que la courbe d'accord des neurones de la couche II/III est composée de plusieurs courbes de faibles réponses secondaires, distribuées autour de la réponse préférée de la couche IV[13], par opposition au modèle canonique qui considère que toute la colonne code pour la même orientation [5]. L'origine de cette forme de réponse est restée putative, et nous proposons ici qu'elle émerge naturellement dans un réseau récurrent topologique et plastique. Cette dynamique implémente de plus une forme de mémoire de l'ensemble des entrées, ce qui facilite l'activation ultérieure d'entrée aux propriétés similaires à celles précédemment observées.

Dans les travaux sur les modèles visuels, il est courant de transformer les images en spikes en convertissant simplement l'intensité des pixels en fréquence de décharge. L'utilité de notre modèle d'entrée rétinien simplifié est qu'il nous permet de faire des inférences sur l'activité du cortex visuel de manière plus réaliste(fig.5). Par coïncidence, un article utilisant une version plus poussée de notre modèle d'entrée a été publié [14] alors que nous étions en cours de développement, qui confirme la pertinence de ce modèle pour prédire l'activité électrophysiologie de la couche IV de V1. A ce titre, l'utilisation de notre modèle d'entrée est pertinente pour faire des inférences en neurobiologie visuelle.

La limite de ce travail est intrinsèque à son but, à savoir produire un modèle biologique mais simplifié. Nous n'avons donc utilisé qu'un nombre réduit de neurones pour nos expériences, même si les résultats sont identiques quand on augmente la taille et qu'on divise les poids pour les garder au même niveau (fig.S4). Le modèle n'implémente également pas le feedback de la couche II/III vers une couche V puis IV ([15]), qui pourrait constituer un axe intéressant de recherche dans l'autorégulation de l'activité de la colonne. De plus, nous ne nous sommes intéressés qu'à deux formes de

plasticité, la plasticité intrinsèque de l'excitabilité cellulaire des neurones et la STDP.

Un autre axe de continuation serait de considérer nos observations d'un point de vue de l'encodage prédictif, à savoir l'idée que notre modèle construit des représentations internes pour prédire ses états à venir, comme le cerveau [15]. Nous avons brièvement abordé cet aspect en induisant une erreur de prédiction dans le réseau (fig.4), qui, ayant appris la temporalité précise des entrées, fournit des réponses d'une durée de 1250 ms de manière systématique, même quand l'entrée ne dure plus que 500 ms. Sur des apprentissages plus longs et en interaction avec des réseaux représentant des informations hiérarchiquement plus hautes, il serait intéressant de voir comment se comporte notre modèle quand il est mis en situation de conflit sensoriel (erreur dans l'entrée, *bottom-up*) et de conflit prédictif (erreur de feedback, *top-down*). Alors que notre modèle apprend par renforcement (sans guidage extérieur), il serait intéressant de voir comment il se comporte quand on lui donne un signal guide différent de son entrée, comme protocole de conflit de représentation interne.

En conclusion, nos observations sont adéquates avec l'état de l'art des connaissances sur les dynamiques corticales et complémentent les connaissances en matière d'apprentissage dans les microcircuits corticaux. La possibilité d'utiliser des films comme entrée de l'activité du modèle cortical nous permet de construire des protocoles d'expérimentations transposables à l'animal. A ce titre lors du second stage de Master, les prédictions créées par ce modèle seront étudiés en électrophysiologie mésoscopique (LFP et Multi-Electrodes Array) chez le modèle murin, dans le laboratoire de l'école d'optométrie de Montréal.

# Bibliographie commentée

1. MOUNTCASTLE, V. B. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. *Journal of Neurophysiology* **20**. PMID : 13439410, 408–434 (1957).  
*Première observation anatomique de l'organisation modulaire du cortex en colonnes.*
2. MARKRAM, H. *et al.* Reconstruction and Simulation of Neocortical Microcircuitry. *Cell* **163**, 456–492 (2015).  
*Reconstruction sans plasticité d'une portion de cortex somatosensoriel du rat.*
3. KHERADPISHEH, S. R., MOHAMMAD, G., THORPE, S. J. & MASQUELIER, T. STDP-based spiking deep convolutional neural networks for object recognition. *Neural Networks* **99**, 56–67 (2018).  
*Utilisation de la STDP dans les SNN pour la recherche en reconnaissance d'objets.*
4. FELSEN, G. *et al.* Dynamic Modification of Cortical Orientation Tuning Mediated by Recurrent Connections. *Neuron* **36**, 945–954 (2002).  
*Modulation de la selectivité à l'orientation des colonnes corticales par la STDP des synapses récurrentes.*
5. HUBEL, H. & WIESEL, N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* **160**, 106–154 (1962).  
*Première caractérisation des champs récepteurs de V1 chez le chat anesthésié.*
6. DAVISON, A. *et al.* PyNN : a common interface for neuronal network simulators. *Frontiers in Neuroinformatics* **2**, 11. ISSN : 1662-5196 (2009).  
*Meta-simulateur de SNN, permettant aux résultats d'être unifiés entre équipes de recherche.*
7. FOURCAUD-TROCME, N., HANSEL, D., van VREESWIJK, C. & BRUNEL, N. How spike generation mechanisms determine the neuronal response to fluctuating inputs. *J. Neurosci.* **23**, 11628–11640 (2003).  
*Création de l'intégrateur à fuite exponentiel comme modèle de neurone.*
8. ABBOTT, L. F. & NELSON, S. B. Synaptic plasticity : taming the beast. *Nat. Neurosci.* **3**, 1178–1183 (2000).  
*Review des différentes formes de STDP pour plusieurs types neuronaux.*
9. PERIN, R., BERGER, T. K. & MARKRAM, H. A synaptic organizing principle for cortical neuronal groups. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **108**, 5419–5424 (2011).  
*Règles d'organisation de la connectivité et des poids synaptiques au sein d'une colonne corticale.*

10. CAI, D., DEANGELIS, G. C. & FREEMAN, R. D. Spatiotemporal receptive field organization in the lateral geniculate nucleus of cats and kittens. *J. Neurophysiol.* **78**, 1045–1061 (1997).  
*Caractérisation du déroulement temporel des champs récepteurs du thalamus visuel.*
11. LEON, P. S., VANZETTA, I., MASSON, G. S. & PERRINET, L. U. Motion clouds : model-based stimulus synthesis of natural-like random textures for the study of motion perception. *Journal of Neurophysiology* **107**. PMID : 22423003, 3217–3226 (2012).  
*Stimulus contrôlés mimant des textures, permettant de faire des barres d'orientation au contenu ressemblant celui des images naturelles .*
12. FRÉGNAC, Y. A Re-Examination of Hebbian-Covariance Rules and Spike Timing-Dependent Plasticity in Cat Visual Cortex in vivo. *Frontiers in Synaptic Neuroscience* **2**, 147. ISSN : 1663-3563 (2010).  
*Effets et limites de la STDP dans le cortex visuel du chat.*
13. RINGACH, D. L., HAWKEN, M. J. & SHAPLEY, R. Dynamics of orientation tuning in macaque primary visual cortex. *Nature* **387**, 281–284 (1997).  
*Différence de sélectivité à l'orientation par la couche IV et II/III de V1.*
14. ARKHIPOV, A. *et al.* Visual physiology of the layer 4 cortical circuit in silico. *PLOS Computational Biology* **14** (éd. DOIRON, B.) e1006535 (2018).  
*Modélisation de la voie visuelle primaire et de la couche IV de V1 avec des SNN.*
15. BASTOS, A. M. *et al.* Canonical microcircuits for predictive coding. *Neuron* **76**, 695–711 (2012).  
*Rôle théorique du microcircuit cortical dans la génération de modèles sensoriels internes.*

# Annexes

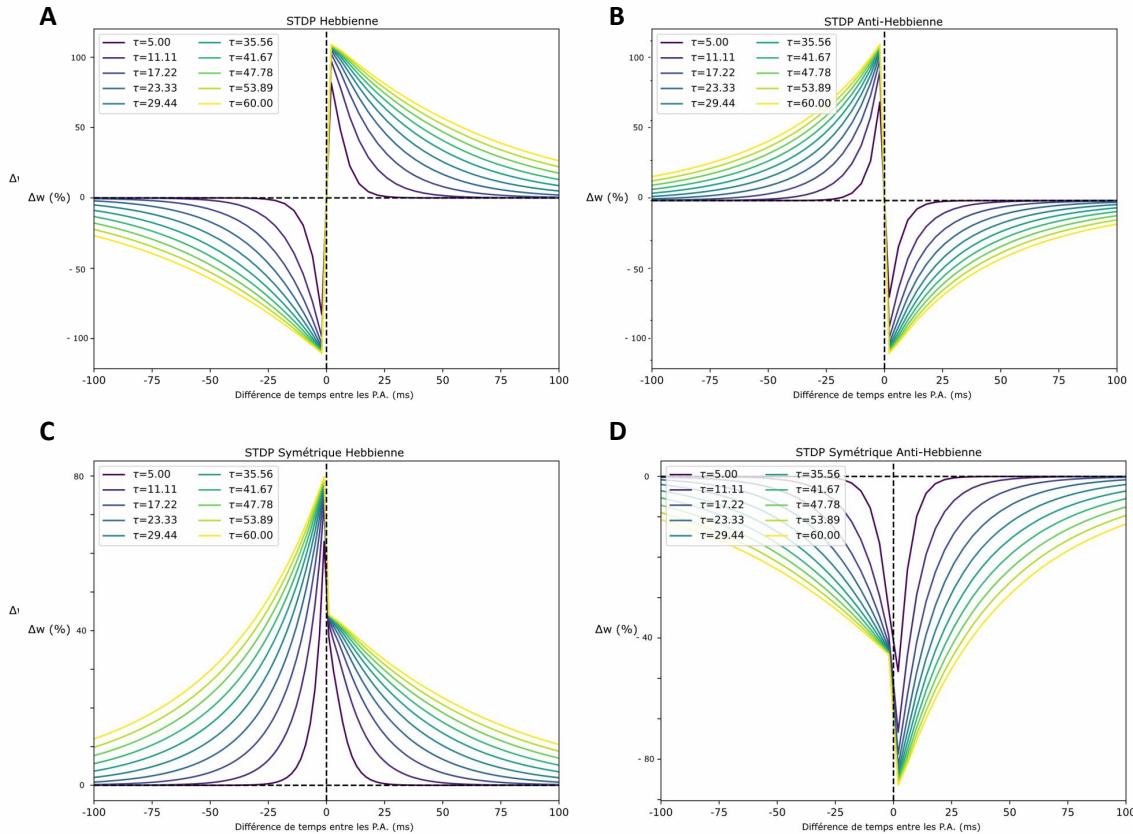


FIGURE S1 – Variation du paramètre  $\tau$  des fonctions de STDP. **A.** STDP Hebbienne classique, implémentée entre l'entrée et les neurones inhibiteurs. **B.** STDP Anti-Hebbienne, implémentée entre l'entrée et les neurones inhibiteurs. **C.** STDP Symétrique Hebbienne, implémentée dans les synapses intra-excitatrices. **D** STDP Symétrique Anti-Hebbienne, implémentée dans les synapses intra-inhibitrices.

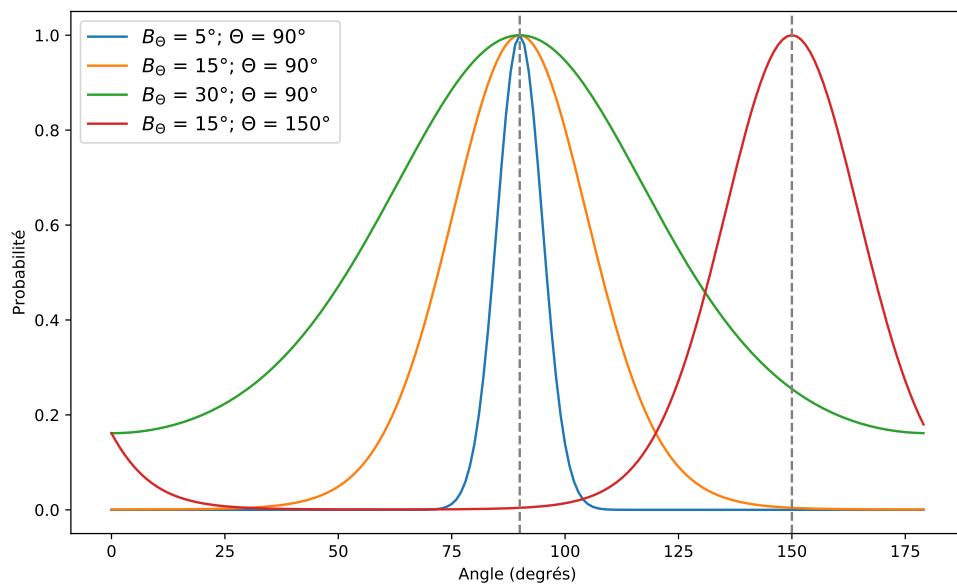


FIGURE S2 – Visualisation de la loi de Von Mises, ou loi normale circulaire. La distribution est centrée sur l'angle  $\theta$ , avec une largeur de  $B_\theta$ .

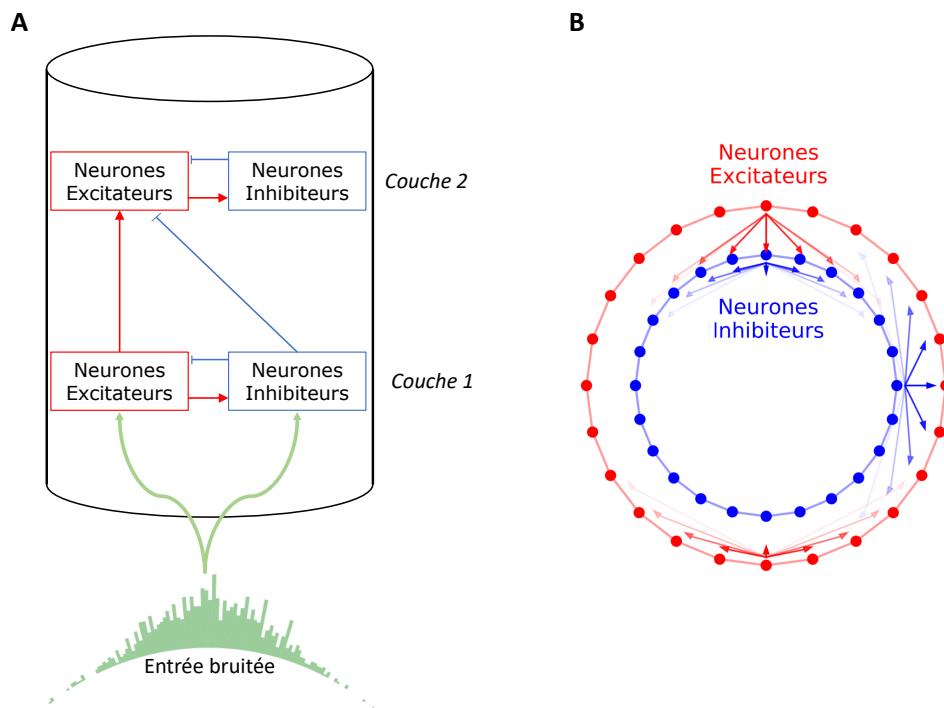


FIGURE S3 – Représentation schématique de la structure récurrente du réseau. Les synapses excitatrices sont en rouges ou vert et les synapses inhibitrices en bleu. A. L'entrée affère parallèlement sur les neurones excitateurs et inhibiteurs. Chaque population est connectée à elle-même (connections intras) et à l'autre population (connections inters). B. Structure détaillée d'une seule couche du réseau.

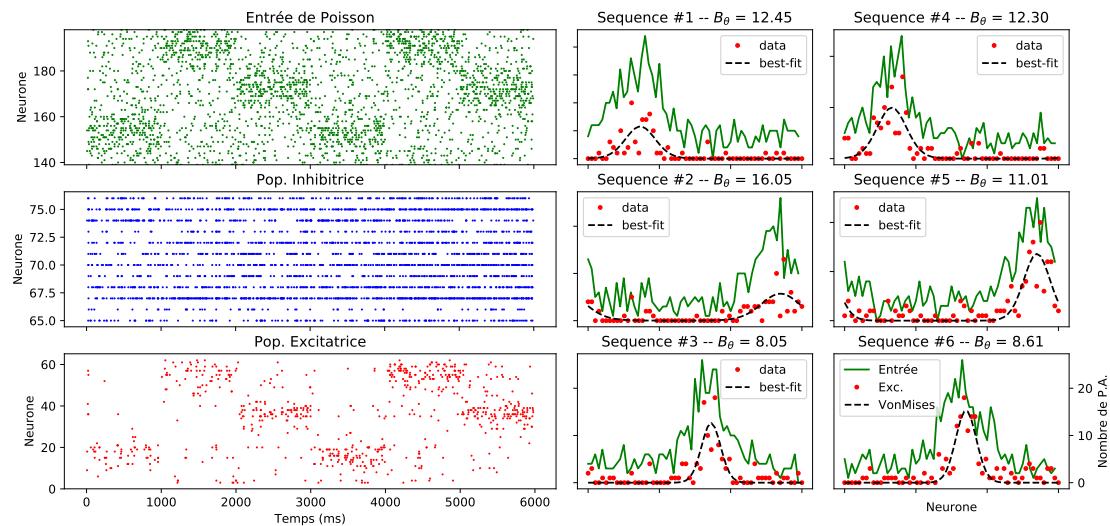


FIGURE S4 – Apprentissage à une couche du modèle, en utilisant la proportion 5 pour 1 de neurones excitateurs pour inhibiteurs. *Gauche* : L'activité inhibitrice est plus complexe à analyser, car il y a une convergence entre les 60 neurones d'entrées et les 20 de la population inhibitrice.

*Droite* : Les propriétés d'apprentissages montrés dans la fig.1 restent valides.