



# Les circuits de neurones comme support de la transmission et du stockage de l'information dans le système nerveux

Jean-Gaël Barbara

## ► To cite this version:

Jean-Gaël Barbara. Les circuits de neurones comme support de la transmission et du stockage de l'information dans le système nerveux. 2016. halshs-03090880

**HAL Id: halshs-03090880**

**<https://halshs.archives-ouvertes.fr/halshs-03090880>**

Submitted on 30 Dec 2020

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

# Les circuits de neurones comme support de la transmission et du stockage de l'information dans le système nerveux

Jean-Gaël Barbara

Sorbonne université, UPMC université Paris 06, institut de biologie Paris Seine (IBPS), Neurosciences Paris Seine, UMR CNRS 8246, Inserm 1130 & Sorbonne Paris Cité, Paris Diderot, Philosophie, Histoire, SPHERE, CNRS UMR7219.

*Au XVII<sup>e</sup> siècle le terme d'« information » désigne une mise en forme de l'esprit à partir des sensations ou encore la formation des structures de l'embryon au cours du développement. Ces deux sens perdurent en biologie sous des formes modernes jusqu'à nous, parce qu'il s'agit en réalité de métaphores utiles. Ainsi, au XX<sup>e</sup> siècle, le terme d'« information » est utilisé en biologie théorique, en référence aux concepts de la physique, particulièrement dans la biologie de l'évolution et la neurophysiologie ou la neuropsychologie. On présente ici quelques contextes importants de l'histoire des neurosciences pour lesquels le concept d'« information » a été utilisé pour décrire des mécanismes neuroniques et leurs fonctions possibles, tels qu'ils ont été imaginés de manière formelle ou mis en évidence par la neurophysiologie.*

## **« L'information de nos sens » selon Francis Bacon**

Au XVII<sup>e</sup> siècle, le concept d'information est utilisé pour désigner une connaissance du monde extérieur qui provient de nos sens. On discute de son exactitude pour rendre compte de la réalité du monde, par rapport à l'intelligence que peut procurer la foi. Ainsi, Francis Bacon déclare que « l'information des sens même est trompeuse et insuffisante. » Dans l'étude du système nerveux au XIX<sup>e</sup> siècle, l'information nerveuse en provenance des organes des sens devient une entité matérielle dont la nature dépend de l'influx nerveux et qui a pour fonction d'informer l'esprit (par la sensation) en mettant en forme les impressions pour former une image ou une représentation du monde.

## **Santiago Ramón y Cajal et l'information nerveuse dans la proprioception**

La proprioception est une sensation inconsciente, provenant d'une innervation sensitive des muscles et des tendons, renseignant sur le tonus musculaire en vue d'adapter la force du mouvement. Suite à l'observation de la structure microscopique des organes de Golgi des tendons au XIX<sup>e</sup> siècle, S. Ramón y Cajal discute leur fonction d'« informer [...] du degré d'étirement et de tension éprouvé par le tendon durant la contraction du muscle [...] pour proportionner la force de contraction du muscle [...] ». Jusque-là le concept d'information désigne donc une *connaissance* que l'on localise dans une voie nerveuse pour en expliquer la fonction et qui n'est matériellement qu'un signal électrique, un influx nerveux, dont on ignore encore presque tout.

### **La métaphore réciproque de l'information nerveuse et du télégraphe au XIX<sup>e</sup> siècle**

Au milieu du XIX<sup>e</sup> siècle, les physiologistes allemands Hermann von Helmholtz et Émile du Bois-Reymond comparent le système nerveux au nouveau système télégraphique, tandis que les presses allemande et britannique comparent le télégraphe au système nerveux de la nation. Cette métaphore réciproque met l'accent sur la transmission à distance d'informations considérées là encore comme des connaissances. À ce stade la métaphore n'est pas exploitée en considérant les recherches des ingénieurs en télégraphie, du point de vue du physiologiste. Aussi demeure-t-elle au stade du concept précédent d'information nerveuse. Simplement, on considère que le système nerveux permet une communication par un réseau complexe organisé par des câbles, des stations relais et des stations centrales, selon des schémas qui seront exploités dans les modèles des physiologistes comme ceux par exemple de Louis Lapicque.

### **L'information nerveuse comme signal**

La métaphore du télégraphe appliqué à l'information nerveuse va cependant tout de même un peu plus loin. Johannes Müller, puis Hermann von Helmholtz, considèrent l'influx nerveux du nerf sensitif comme un signe (*Zeichen*) associé à la cause de l'excitation sensorielle. Dans ce cas, le potentiel nerveux est considéré comme un signal électrique, parallèlement au code morse dont les signaux électriques représentent un code fait de points et de tirets. Néanmoins, par la suite, Müller et Helmholtz construisent deux théories différentes de la perception, dans lesquelles le concept d'information redevient uniquement métaphorique et n'est donc plus exploité dans le sens véritable de signal.

### **Le codage nerveux chez Adrian et le potentiel d'action comme signal**

À la fin des années 1920, le physiologiste britannique, Edgar Adrian, utilise l'amplification électronique par des valves, pour enregistrer les potentiels d'action de fibres nerveuses uniques en aboutissant au concept de potentiel d'action tout-ou-rien. Ce concept rejoint la conception de Keith Lucas de la contraction progressive d'un muscle résultant de l'addition de contractions élémentaires d'un nombre croissant de fibres musculaires. Pour Adrian, le message nerveux associé à une information tactile présente un véritable code, qui ne dépend pas de la structure des potentiels d'action (d'amplitude constante), mais de la structure temporelle de leurs successions. C'est le concept du codage de l'intensité de la stimulation sensorielle par la fréquence des potentiels d'action dans la fibre nerveuse. Dans ce schéma, la succession des potentiels d'action est un véritable signal, comme le signal morse dans l'ingénierie de la télégraphie.

### **L'étude formelle des conditions de la transmission de l'information nerveuse**

La physiologie nerveuse des réflexes étudie depuis le XIX<sup>e</sup> siècle comment les stimulations répétées d'un nerf augmente le réflexe moteur ou comment la stimulation de deux nerfs sensitifs, convergeant sur une voie motrice commune, interagissent en abaissant le seuil du réflexe. Dans certains cas, Sherrington considère que la stimulation de deux fibres nerveuses, issues de deux nerfs convergeant sur un même motoneurone, sont nécessaires pour le placer dans un état d'excitation.

Dans une perspective similaire, McCulloch et Pitts décrivent en 1943 comment on peut préciser les conditions d'excitation d'un neurone dans des schémas de réseaux de

neurones qui représentent des modèles simplifiés qui s'apparentent à des machines de Turing. Dans le cas le plus simple, un neurone ( $N_3$ ) n'est excité que si ses deux neurones présynaptiques ( $N_1, N_2$ ) le sont simultanément. Mais contrairement à ceux de Sherrington, les travaux de McCulloch et Pitts se placent dans la perspective philosophique de la logique propositionnelle et de l'algèbre de Boole, pour formaliser des fonctions logiques comme la fonction « ET » (si  $N_1$  est excité ET si  $N_2$  est excité, alors  $N_3$  est excité) par des circuits de neurones formels. Leur but est de faire comprendre que les réseaux de neurones peuvent réaliser des calculs logiques ou des opérations sur des signaux (les potentiels d'action) qui représentent, selon les travaux d'Adrian, une information codée.

Dans ces travaux, le concept d'information sous-jacent est encore métaphorique car l'influx nerveux (chez Sherrington) ou l'état excité (chez McCulloch, Pitts) sont simplement pensés comme l'équivalent d'une information nerveuse qui se définit à l'échelle de l'organisme, par exemple dans le cadre d'un réflexe.

Mais lorsque McCulloch applique la théorie de l'information de Shannon à ses circuits de neurones en 1952, pour établir les conditions permettant un flux maximum d'informations, il envisage également différents types de codage (et pas seulement celui d'Adrian) en fonction de la forme du signal des potentiels d'action, avec les intervalles les séparant. Par exemple, une question qui s'est maintenue dans la littérature actuelle est de savoir si ces intervalles inter-potentiels d'action contiennent de l'information, autrement dit, si ces intervalles participent au codage, ou encore, s'ils peuvent être considérés comme des variables dans des fonctions logiques de transmission de l'excitation à un certain neurone, dans un type de circuit formel.

### **L'étude de la structure des circuits neuroniques comme condition de la transmission de l'information nerveuse**

Au cours des années 1930 à Chicago, le biomathématicien Nicolas Rashevsky modélise le processus de l'excitation neuronale et sa transmission dans des modèles de réseaux de neurones pour modéliser certains réflexes et des processus de conditionnement pavlovien. Son élève, Alston Scott Householder, puis W. Pitts, cherchent ensuite à comprendre l'effet de la structure simple de réseaux neuroniques formels sur ses états d'équilibre. Dans le domaine de la neurophysiologie théorique, le neurophysiologiste Raphael Lorente de Nó cherche parallèlement à comprendre comment l'excitation peut se maintenir et se modifier pendant le délai du réflexe, pour aboutir à une commande motrice, en mettant en jeu des « boucles réverbérantes » d'excitation. Dans tous ces modèles, on considère qu'une excitation sensorielle présentant une certaine structure temporelle est traitée par un circuit neuronique dont l'organisation détermine, en fonction de la forme de l'excitation, et de manière non entièrement déterministe, un signal de sortie qui a valeur de commande motrice.

Si ces auteurs ne réfléchissaient en réalité qu'à des problèmes de circulations d'influx nerveux dans des circuits de neurones formels, il était clair pour eux – de manière métaphorique – que ce qui était en jeu sur un plan fonctionnel était un traitement d'une information sensorielle.

Progressivement, ces discussions s'inversent en considérant qu'au cours d'un apprentissage, un réseau de neurones peut subir une reconfiguration plastique qui détermine une nouvelle manière de circulation de l'influx nerveux, et d'un point de vue fonctionnel, un nouveau traitement de l'information qui représente en lui-même une nouvelle information de traitement stockée par des modifications de structure du circuit. C'est par ce cheminement intellectuel que le psychologue Donald Hebb développe au cours des années 1940 une théorie psychologique reposant sur le concept de neurone, celui d'assemblées de neurones et celui de synapse plastique.

### Le traitement et le stockage de l'information par des systèmes de neurones

Les approches de biomathématique et de neurophysiologie théorique des décennies 1930 et 1940, puis celles de la cybernétique des années 1950, permettent d'entrevoir des fonctions de traitement de signaux et de stockage d'informations sensorielles dans des circuits de neurones. À Chicago, John Rader Platt développe un modèle de traitement de l'information visuelle (une fonction) en imaginant un modèle purement électrophysiologique (un modèle de neurones). Ces travaux sont pertinents pour certains neurophysiologistes, comme le français Alfred Fessard, car même s'ils décrivent des mécanismes simples qui n'ont que peu de chance de survenir ainsi dans un organisme, ces modèles suggèrent des principes généraux nouveaux et intéressants pour l'interprétation des observations de la psychologie. Par exemple, dans certaines conditions, le signal de sortie d'un circuit neuronique peut être probabiliste ou encore relativement indépendant du signal d'entrée, ce que Fessard rapproche de manière métaphorique à des propriétés équivalentes des représentations mentales. Pour Fessard, les modèles mathématiques de neurones permettent d'envisager une forme de complexité élaborée de manière théorique qui sera nécessaire à l'interprétation des nouvelles données neurophysiologiques d'enregistrements de neurones dans le cortex d'animaux anesthésiés.

De fait, les analyses neurophysiologiques des systèmes visuels d'invertébrés et de vertébrés des décennies 1950, 1960 et 1970, aboutiront progressivement à l'idée que, sur un plan fonctionnel, l'information visuelle est traitée à des niveaux hiérarchiques différents de la rétine dans les différentes aires visuelles, et de manière parallèle. D'un point de vue expérimental, on établira par l'enregistrement d'activités neuroniques que le champ récepteur d'un neurone donné, soit l'ensemble des photorécepteurs rétiniens dont l'activation modifie la réponse de ce neurone, est modifié que l'on étudie une cellule ganglionnaire de la rétine ou des neurones corticaux. Ces modifications des champs récepteurs seront interprétées comme autant de fonctions de traitement de l'information visuelle, d'une manière qui se généralise dans l'étude neuroscientifique actuelle des fonctions du cerveau.

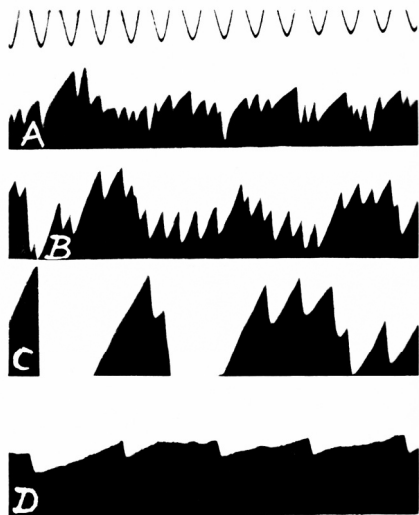
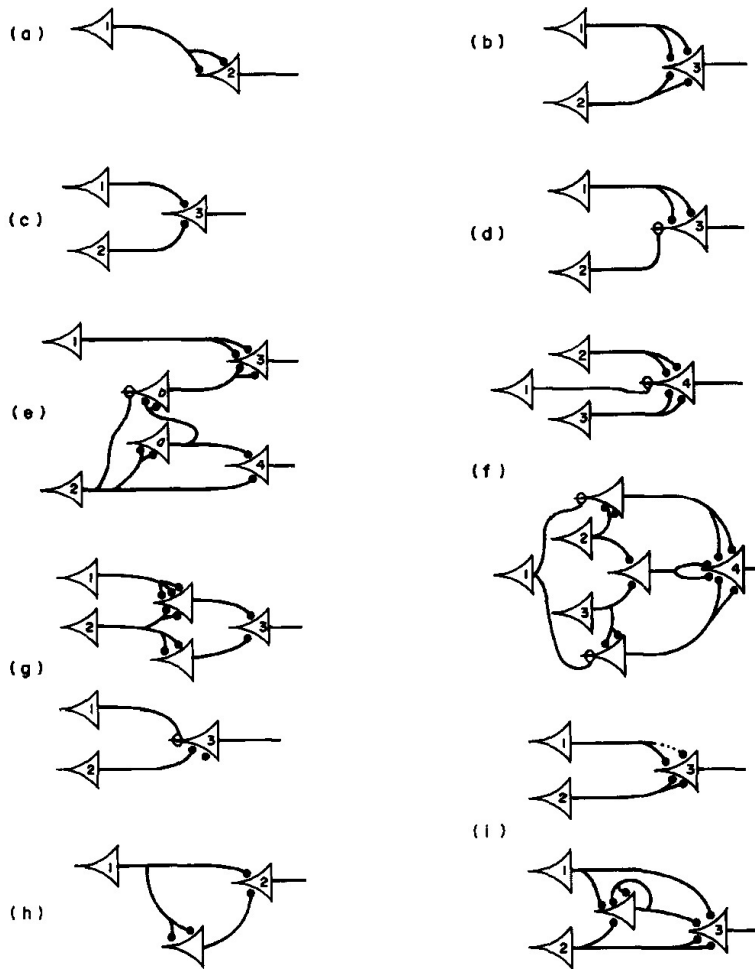


Figure 1. Potentiels d'action enregistrés dans un petit nerf afférent unique du muscle (*cutaneous pectoris*) de la grenouille. D'après Adrian, *The Basis of Sensation*, 1928. Les potentiels d'action sont déclenchés par l'étirement mécanique du muscle. A, muscle intact ; B, une partie du muscle est retirée ; C, un troisième fragment de muscle est retiré. En D, les impulsions d'amplitude fixe, tout-ou-rien, suggèrent qu'une seule fibre du nerf demeure fonctionnelle. Le nerf contient à l'origine entre 15 et 25 fibres.



- (a)  $N_2(t) \equiv N_1(t-1)$   
 (b)  $N_3(t) \equiv N_1(t-1) \vee N_2(t-1)$   
 (c)  $N_3(t) \equiv N_1(t-1) \cdot N_2(t-1)$   
 (d)  $N_3(t) \equiv N_1(t-1) \cdot \sim N_2(t-1)$   
 (e)  $N_3(t) \equiv N_1(t-1) \cdot \vee N_2(t-3) \cdot \sim N_2(t-2)$   
 $N_4(t) \equiv N_2(t-2) \cdot N_2(t-1)$   
 (f)  $N_4(t) \equiv \sim N_1(t-1) \cdot N_2(t-1) \vee N_3(t-1) \cdot \vee N_1(t-1)$   
 $N_2(t-1) \cdot N_3(t-1)$   
 $N_4(t) \equiv \sim N_1(t-2) \cdot N_2(t-2) \vee N_3(t-2) \cdot \vee N_1(t-2)$   
 $N_2(t-2) \cdot N_3(t-2)$   
 (g)  $N_3(t) \equiv N_2(t-2) \cdot \sim N_1(t-3)$   
 (h)  $N_2(t) \equiv N_1(t-1) \cdot N_1(t-2)$   
 (i)  $N_3(t) \equiv N_2(t-1) \cdot \vee N_1(t-1) \cdot (Ex)t-1 \cdot N_1(x) \cdot N_2(x)$

Figure 2. Circuits de neurones formels de W.S. McCulloch et W.H. Pitts décrits par la logique propositionnelle pour formaliser la fonction logique de chaque circuit. D'après W.S. McCulloch et W. H. Pitts. A Logical Calculus of the Ideas Immanent in Nervous Activity. *Bulletin of Mathematical Biophysics*, 5, 1943, 115-133, Figure 1, p. 105.

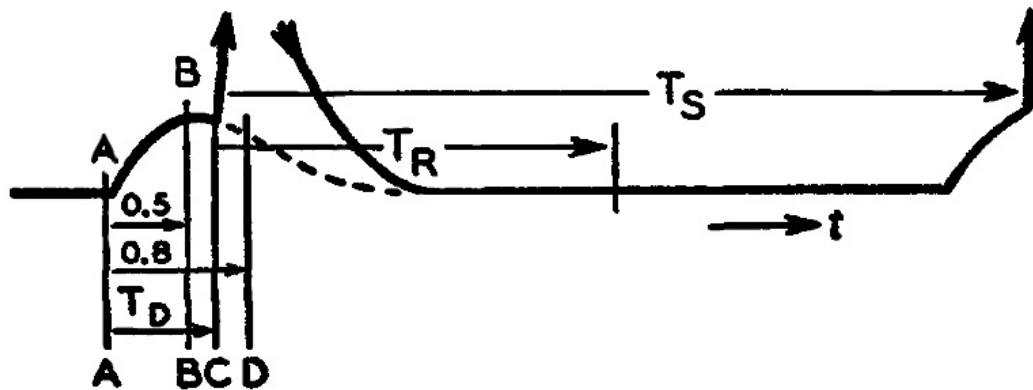


Figure 3. D.M. McKay et W.S. McCulloch étudient en 1952 la capacité limitante de transport d'informations sélectives par un élément nerveux. Cette capacité dépend de la quantité moyenne d'information par signal qui est établie par ces auteurs selon un modèle de transmission synaptique découvert l'année précédant la publication de leur article par le neurophysiologiste J.C. Eccles. Les auteurs résument sur cette figure les informations contenues dans les relations temporelles des différents potentiels de cette transmission. Un potentiel synaptique débute en A, et donne naissance au-delà d'un certain seuil d'excitabilité à un potentiel d'action qui se déclenche en C, et dans tous les cas entre B et D.  $T_D$ , délai synaptique ;  $T_S$ , durée minimale entre deux potentiels d'action,  $T_R$ , *dead time* (période réfractaire). D'après D.M. McKay, W.S. McCulloch. *The limiting information capacity of a neuronal link. Bulletin of Mathematical Biophysics*, 14, 1952, 127-135, Figure 1, p. 129.