Quatrième partie

Résultats

Les résultats originaux sont regroupés en trois grands thèmes.

Le premier chapitre justifie le choix de la description de l'activité neuronale adoptée par la suite. Les études bibliographiques ne laissent aucun doute sur l'importance de l'aspect temporel de l'activité, mais aucun consensus ne semble émerger en ce qui concerne sa description. Ce chapitre compare différentes descriptions de l'activité neuronale extraites des motifs de base en 45 dimensions pour ne retenir finalement que 15 dimensions. Il ne démontre pas que la description choisie soit la plus pertinente, mais donne plusieurs arguments indépendants en faveur de ce choix.

Le deuxième chapitre utilise cette description de l'activité par un motif temporel en 15 dimensions pour définir :

- la réactivité cellulaire à une odeur (lorsque le motif évoqué par l'odeur est significativement différent du motif spontané) ;
- la discrimination cellulaire de deux odeurs (lorsque les motifs évoqués par les deux odeurs sont significativement différents l'un de l'autre).

Il montre que les cellules mitrales répondent chacune à un sous-ensemble d'odorants particulier : elles présentent donc un profil de réactivité spécifique, mais le plus souvent peu sélectif. La sélectivité est encore plus faible vis-à-vis des mélanges puisque dans neuf cas sur dix, une cellule est réactive à un mélange si et seulement si elle est réactive à un au moins de ses composants. La faible sélectivité de la réactivité des cellules mitrales est toutefois accompagnée d'un fort pouvoir de discrimination des odorants grâce à des variations de motifs temporels de décharge. Cette observation est à l'origine de la troisième problématique abordée : celle de la loi de composition des motifs temporels dans les mélanges.

La question posée dans le troisième chapitre est la suivante : connaissant les motifs temporels évoqués par deux odeurs pures, peut-on prévoir le motif temporel évoqué par leur mélange ? Ce chapitre met en évidence dans un premier temps que le motif évoqué par un mélange est dans la majorité des cas identique au motif évoqué par l'un de ses composants. Sa prédiction se résume alors à la prédiction du composant dominant. Nous généralisons dans un deuxième temps cette observation en montrant que tous les motifs évoqués par des mélanges sont des moyennes pondérées des motifs évoqués par leurs composants. Leur prédiction se résume alors à la prédiction d'un paramètre de pondération. Nous étudions enfin l'influence de différents facteurs sur ce paramètre.

Chapitre 6

Choix d'une description de l'activité

Les données bibliographiques justifient largement la prise en compte de la variabilité temporelle dans la caractérisation de l'activité des cellules mitrales du mammifère. Elles montrent que l'information corrélée avec le cycle respiratoire, et perdue en réalisant des sommations sur un cycle (de l'ordre de 0.5 s) ou plus, est importante pour la discrimination des stimuli. C'est pourquoi les motifs temporels de décharge au cours du cycle respiratoire sont de plus en plus régulièrement utilisés pour décrire l'activité des cellules mitrales du mammifère.

Aucun consensus n'existe en revanche quant au nombre de dimensions nécessaires à cette description temporelle. Certaines études caractérisent l'évolution de la décharge sur deux intervalles seulement du cycle respiratoire, alors que d'autres le découpent en 45, sans qu'aucune étude comparative n'ait été réalisée.

C'est pourquoi nous commençons par justifier dans ce chapitre le choix de la description temporelle de l'activité qui sera adoptée par la suite. Nous analysons les motifs temporels en 45 dimensions dont nous disposons dans le but de choisir un espace approprié pour leur description. Il s'agit de réduire au maximum le nombre de dimensions utilisées pour la description en perdant un minimum de la variabilité des données. Comme nous n'avons pas les moyens à l'heure actuelle de savoir où se situe l'information utile au système olfactif, il n'est pas question de démontrer ici que la description que nous choisissons soit la “meilleure” pour comprendre le codage des odeurs, mais seulement de donner les arguments qui nous ont permis de faire ce choix. Nous utilisons pour cela l'ensemble des motifs à 45 dimensions, spontanés et évoqués par les odeurs pures ACE, CIN, ISO, CYM, MAK pour les 149 cellules enregistrées. L'étude est donc réalisée sur 745 motifs spontanés et 745 motifs évoqués, soit 745 paires SP/EV et 1490 paires EV/EV.

6.1 Analyse des motifs temporels en 45 dimensions

Les activités temporelles des cellules mitrales du bulbe olfactif de rat, hors stimulation et sous stimulation avec des odeurs pures, ont déjà été largement décrites par notre équipe [27, 28, 16, 25]. Nous résumons ici les caractéristiques des motifs temporels en 45 dimensions qui sont à la base de notre étude.

La figure 4.4 page 62 présente l'exemple d'une cellule mitrale, dont l'activité a été enregistrée dans 16 conditions différentes. Elle illustre le fait que l'activité d'une même cellule peut varier en termes d'intensité moyenne, et en termes de répartition de l'activité au cours du cycle respiratoire.

La figure 6.1 décrit l'ensemble des motifs de cette étude, obtenus à partir des 149 cellules, en termes d'intensité moyenne (graphique du haut) et en termes de répartition de l'activité au cours du cycle respiratoire (graphique du bas).

Le graphique du haut montre que l'intensité moyenne des motifs varie entre 0 et 25 PA par cycle respiratoire, ce qui correspond à une fréquence moyenne de décharge de 0 à 50 PA/s. Elle est dans l'ensemble légèrement plus faible pour les motifs évoqués que pour les motifs spontanés.

D'après la figure du bas, le pourcentage de l'activité totale concentré dans chacun des bins du cycle respiratoire varie de 0 à 5% environ. Les bins correspondant à la fin de l'expiration (bins 20 à 45) et au début de l'inspiration (bins 1 à 10) contiennent un pourcentage d'activité centré sur 2.2%, ce qui correspond à 1/45 de l'activité totale. Les bins correspondant à la transition inspiration/expiration (10 à 20) se distinguent par une variabilité beaucoup plus forte du pourcentage de l'activité qu'ils contiennent, avec un grand nombre de motifs caractérisés par une absence totale d'activité dans ces bins, et quelques motifs où la concentration de l'activité y est particulièrement forte.

6.1.1 Classification visuelle des motifs temporels en types

La répartition de l'activité au cours du cycle respiratoire a été décrite dans des travaux antérieurs par une classification des motifs en 9 types [16, 25] illustrés par la figure 2.2 page 35. Ces types sont définis par leur degré de synchronisation avec le rythme respiratoire et leur complexité :

- les motifs non synchronisés avec le rythme respiratoire : ces motifs présentent une activité uniforme tout au long du cycle, et sont dits de **type 1a** si l'activité est sporadique, et de **type 1b** si l'activité est soutenue ;
- les motifs présentant une synchronisation simple avec le rythme respiratoire : il peut s'agir d'une augmentation provisoire (pic) de l'activité à un moment donné du cycle (**type 2a** si l'activité de base est sporadique, et de **type 2b** si elle est soutenue) ; ou au contraire d'une diminution (creux) de l'activité de base à un moment donné du cycle (**type 3**) ;
- les motifs présentant une synchronisation complexe avec le rythme respiratoire : ils peuvent présenter successivement dans un même cycle un pic puis un creux (**type 4a**), ou un creux puis un pic (**type 4b**), ou un pic encadré de deux creux (**type 4c**), ou un creux encadré de deux pics (**type 4d**).

La figure 6.2 montre le résultat, sur nos données, de cette classification visuelle en types par deux observateurs. La comparaison des réponses des deux observateurs (en colonne) montre une différence d'appréciation des activités dites "sporadiques". L'observateur 2 classe en effet moins de motifs dans les types 1a et 2a, en faveur des différents types 4 en particulier. Une cohérence parfaite est toutefois respectée entre les deux observateurs dans le sens de variation entre le pourcentage de motifs spontanés et évoqués classés dans chaque type.

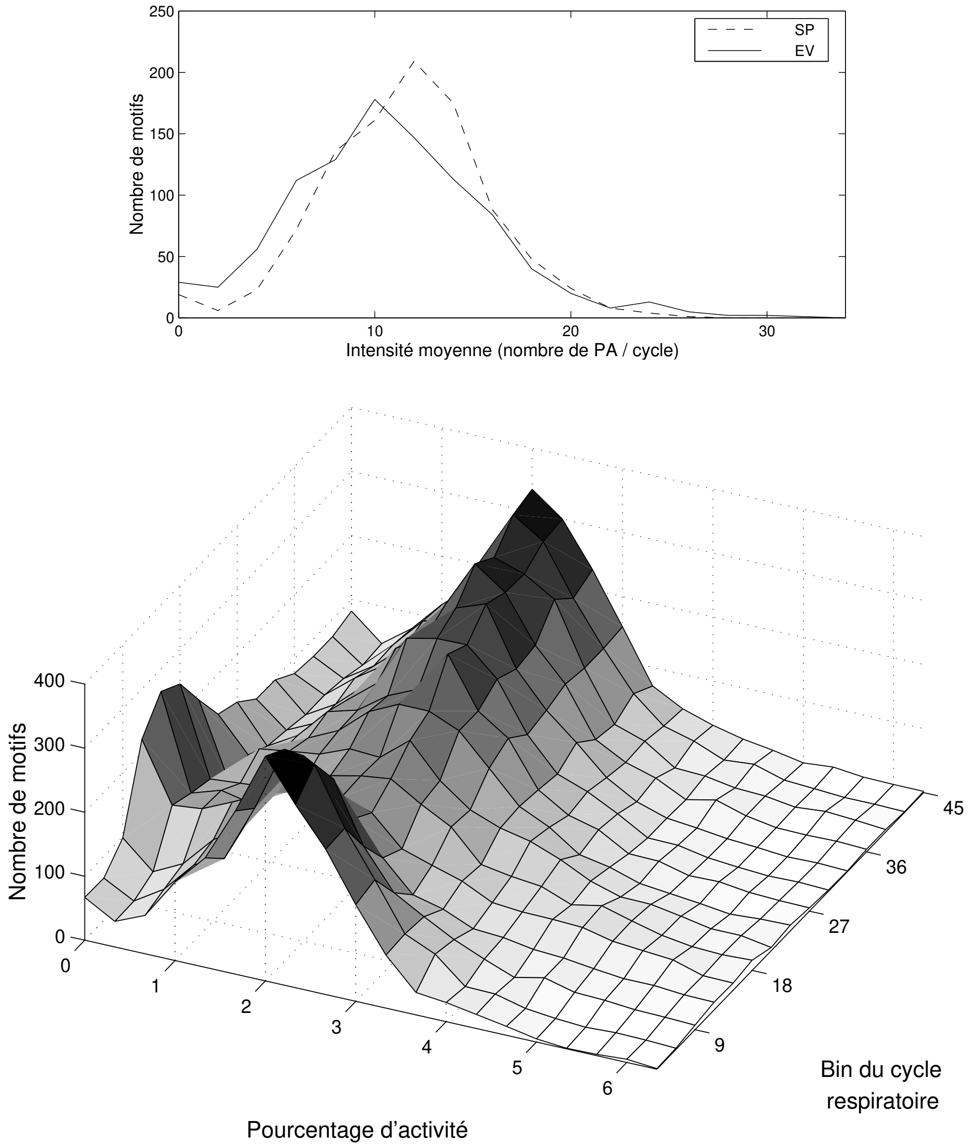


FIG. *6.1 : Description des motifs temporels en termes d'intensité moyenne et en termes de répartition de l'activité dans les bins. La figure du haut montre la répartition des motifs spontanés (SP) et évoqués (EV) en fonction de leur intensité moyenne de décharge sur l'ensemble du cycle respiratoire. La figure du bas représente, pour chaque bin du cycle respiratoire, la répartition des motifs en fonction du pourcentage de l'activité totale concentré dans ce bin. Les répartitions des motifs spontanés et évoqués étant identiques, elles ne sont pas distinguées dans cette figure.*

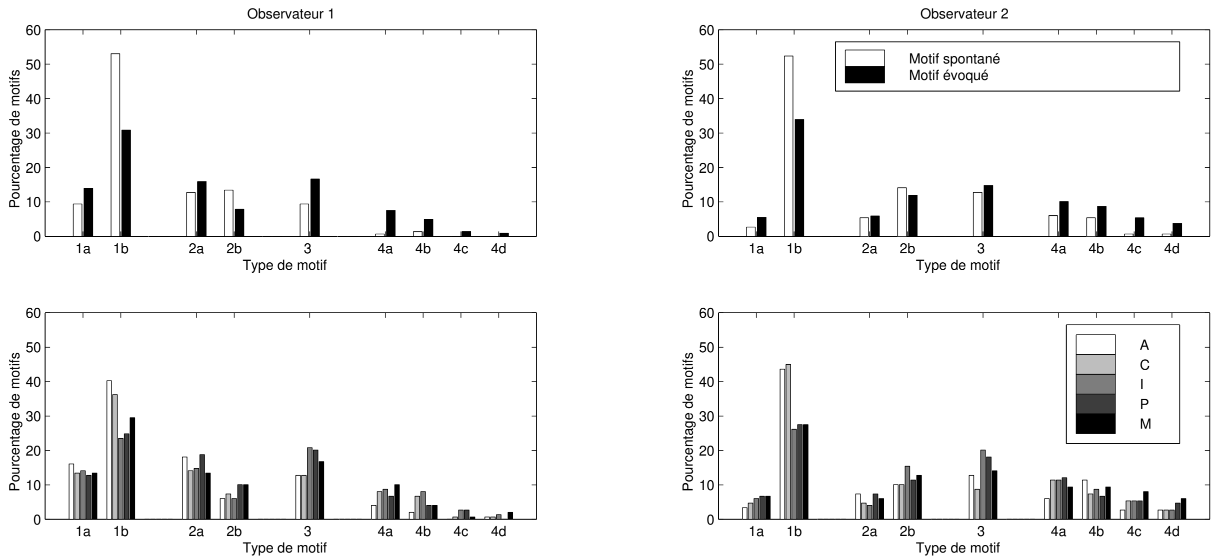


FIG. *6.2 : Classification visuelle des motifs temporels en types par deux observateurs (en colonne) : les histogrammes du haut montrent les répartitions en types des motifs spontanés et des motifs évoqués, et les histogrammes du bas montrent la répartition en types des motifs évoqués par les différentes odeurs pures.*

Les histogrammes du haut de la figure 6.2 montrent que les motifs spontanés ont en majorité une activité non synchronisée avec le rythme respiratoire (plus de 50% de type 1b), tandis que les motifs évoqués ont plus tendance à être de types 3 et 4. À peu près le même pourcentage de motifs évoqués et spontanés se trouvent dans le type 2.

Les histogrammes du bas montrent la répartition en différents types de motifs évoqués pour chacune des différentes odeurs : on vérifie que le type de motif n'est pas spécifique de l'odeur puisque chaque odeur présente à peu près la même répartition en types. On remarque toutefois un plus grand nombre de motifs de type 2b que la moyenne pour les odeurs A et C, au détriment en particulier des types 3 et 4. Cela est directement corrélé, nous le verrons dans le chapitre suivant, avec la plus faible efficacité des odeurs A et C à évoquer une réponse. La répartition en types de ces odeurs se rapproche donc de celle de l'activité spontanée.

6.1.2 Analyse en Composantes Principales des motifs temporels

Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été effectuée sur l'ensemble des motifs spontanés et évoqués par des odeurs pures dont nous disposons. Les 4 premiers axes de cette ACP, d'inertie 32, 14, 12 et 7 %, sont représentés par la figure 6.3.

Les coordonnées des quatre premiers axes semblent très proches de celles des types définis plus intuitivement dans les recherches précédentes : le premier axe correspond au type 3, le deuxième au type 2, le troisième au type 4a, et le quatrième au type 4d. Les axes suivants (non représentés) présentent des fréquences de modulation de plus en plus élevées.

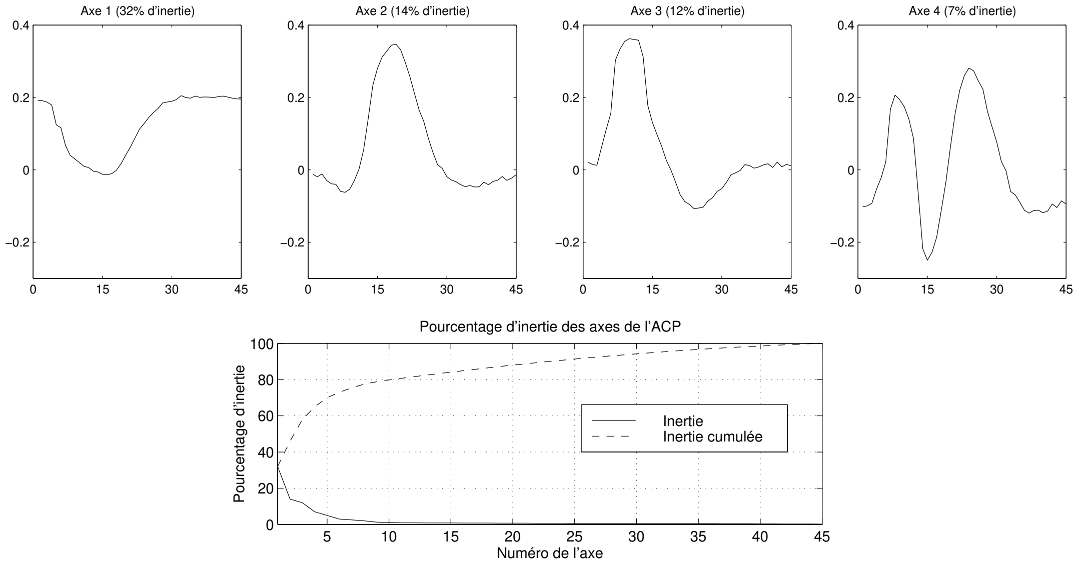


FIG. *6.3 : Les 4 premiers axes de l'ACP et l'inertie portée par chacun des axes. Les quatre courbes du haut représentent les coordonnées des quatre premiers axes de l'ACP dans l'espace de départ (les 45 dimensions du motif). La courbe du bas donne l'inertie de chacun des 45 axes définis par l'ACP.*

Cette analyse permet d'une part de confirmer la pertinence des types choisis dans les travaux précédents pour décrire les motifs temporels. Elle montre que les types 3, 2, 4ab, et 4cd, orthogonaux les uns aux autres, représentent les quatre axes de projection qui portent le maximum de la variabilité des motifs.

D'autre part, cette ACP pourrait permettre une classification automatique des motifs en types. En effet, nous pouvons nous attendre à retrouver dans le nouveau repère défini par l'ACP les motifs de types 3, 2, 4a et 4d pour les fortes valeurs des axes 1, 2, 3 et 4 respectivement. Les motifs de type 4b étant opposés à ceux de type 4a, ils devraient correspondre aux plus faibles valeurs de l'axe 3 ; de même les motifs de type 4c étant opposés à ceux de type 4d, ils devraient correspondre aux plus faibles valeurs de l'axe 4. Les motifs de type 1 seraient alors ceux qui ne se distinguent sur aucun des quatre premiers axes.

Une classification automatique en types 1ab/2ab/3/4ab/4cd basée sur ce principe a été testée. Les motifs normalisés sont projetés sur les quatre axes principaux. Un motif est classé dans un type à condition que sa projection sur l'axe correspondant A_i soit supérieure à un seuil S_i. Si aucune des projections ne dépasse le seuil lui correspondant, le motif est classé de type 1. Si plusieurs projections dépassent le seuil, le motif est classé dans le type correspondant à l'axe où la différence de la projection au seuil est la plus forte. Chaque seuil S_i est choisi de manière à égaliser sensibilité et spécificité de la discrimination par l'axe A_i du type lui correspondant par rapport à la classification visuelle. Cette méthode est résumée en Annexe B.

Cette classification automatique en 4 types donne 62% environ de réponses correctes par rapport à chacun des deux observateurs. La figure 6.4 montre, pour chaque type, la répartition des valeurs de projection sur l'axe correspondant des motifs classés dans ce type, et dans les autres types.

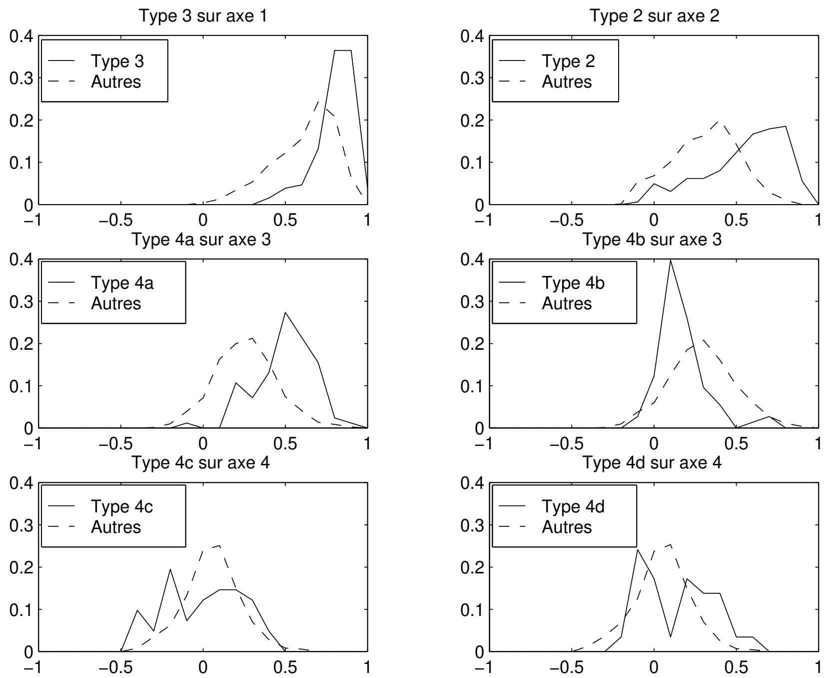


FIG. *6.4 : Projection des motifs des différents types sur les 4 premiers axes de l'ACP. Chaque figure représente, pour un type donné et l'axe lui correspondant, la répartition des valeurs de projection des motifs classés dans ce type (trait plein), et dans les autres types (trait en pointillé), par l'observateur 2.*

Sur les 38% de désaccord, 10 correspondent à des motifs ambigus pour les observateurs eux-mêmes, puisque la méthode donne 72% de bonnes classifications sur les motifs classés dans les mêmes types par les deux observateurs.

Les autres 28 % de désaccord sont dus à la différence de sensibilité au décalage horizontal du motif entre la classification visuelle et l'ACP. En effet, un motif est classé visuellement dans le type 2 que le pic se trouve dans le premier ou le deuxième tiers du cycle. En revanche, l'ACP ne classe un motif dans le type 2 que si le pic est à la bonne position temporelle. C'est la raison pour laquelle on peut trouver un nombre non négligeable de motifs, classés visuellement dans le type 2, mais qui se projettent autour de l'origine de l'axe 2. L'influence de ce décalage horizontal est particulièrement visible pour les motifs de types 4c et 4d qui peuvent se retrouver indifféremment autour des faibles ou des fortes valeurs de l'axe 4. En effet, plus la fréquence de modulation est élevée, plus un léger décalage entre deux motifs va les rendre très peu superposables. Ainsi, un léger décalage entre un motif classé visuellement dans le type 4d et l'axe 4 peut être responsable de sa classification automatique en 4c.

La classification en types, qu'elle soit visuelle ou automatique, permet de décrire les motifs mais est insuffisante pour leur discrimination. En effet, la classification visuelle ne tient pas compte des décalages horizontaux des motifs. Quant aux projections sur les quatre premiers axes de l'ACP, ils ne permettent de conserver que 65% de l'inertie des données, et regroupent pour les faibles valeurs des quatre axes, non seulement les motifs non synchronisés, mais aussi les motifs qui ne diffèrent d'un des types que par un décalage de phase (décalage horizontal). Nous utiliserons donc la classification des motifs en types pour les caractériser, mais non pour les comparer.

Enfin, l'ACP montre que l'on peut réduire le nombre de dimensions de description en ne perdant qu'une faible fraction de l'inertie des données. Elle fournit un ordre de grandeur du nombre de dimensions à conserver : si les nouveaux axes de description sont des combinaisons linéaires des axes de départ, il faut au moins 10 dimensions pour conserver 80% de la variabilité des données.

Pour réduire le nombre de dimensions de la description des motifs, nous chercherons dans un premier temps à réduire la fréquence d'analyse (c'est-à-dire le nombre de bins par cycle), et dans un deuxième temps à déterminer s'il existe des paramètres, ou des paires de paramètres, suffisants pour discriminer les motifs différents.

6.2 Détermination d'une fréquence d'analyse adaptée

6.2.1 Adéquation avec la comparaison visuelle

Nous testons ici l'adéquation de la capacité de différentes fréquences d'analyse (en termes de nombre de bins par cycle) à discriminer les motifs avec celle de la comparaison visuelle. Pour cela, nous évaluons les tests de comparaison probabiliste de motifs en 45, 15, 9, 5, 3, et 1 bin(s) par rapport aux résultats de comparaison visuelle des motifs en 45 bins. Le principe de cette évaluation est présenté en Annexe B.

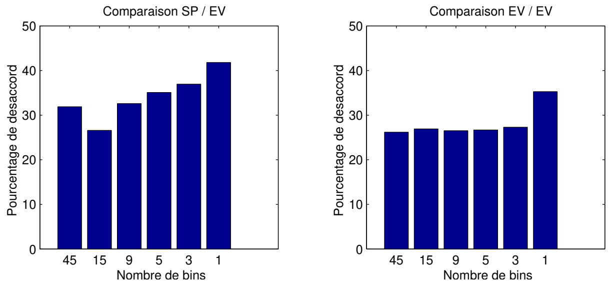


FIG. *6.5 : Représentation du pourcentage de désaccord entre la comparaison visuelle et la comparaison probabiliste pour une fréquence d'analyse variable. Le seuil a été choisi, pour chaque fréquence d'analyse, de manière à égaliser sensibilité et spécificité de la comparaison probabiliste par référence à la comparaison visuelle. La description en 15 bins est celle qui offre la meilleure adéquation avec les résultats de la comparaison visuelle.*

La figure 6.5 montre le pourcentage moyen de désaccord entre la comparaison visuelle et la comparaison probabiliste pour un nombre de bins variant entre 45 et 1, pour les comparaisons SP/EV et EV/EV. Le seuil de significativité de la comparaison probabiliste est choisi dans tous les cas de manière que sensibilité et spécificité soient égales. La précision de 15 intervalles est celle qui donne les résultats de classification les plus proches de la comparaison visuelle pour la comparaison SP/EV. Quant aux comparaisons EV/EV, les deux méthodes sont équivalentes quel que soit le nombre de bins s'il est supérieur à un.

L'œil semble donc faire dans la majorité des cas un lissage spatial sur les motifs en 45 bins pour ne retenir qu'une précision temporelle de 15 dimensions, ce qui pourrait signifier que les plus hautes fréquences apportent un bruit d'échantillonnage, éliminé visuellement, mais qui peut influencer les résultats de la classification automatique. C'est ce que nous allons vérifier dans les sections suivantes.

6.2.2 Étude de la densité spectrale de puissance

L'étude de la densité spectrale de puissance de la description à 45 dimensions donne une indication sur le nombre de dimensions à retenir. La figure 6.6 montre que, pour plus de 80%, la puissance du signal est contenue dans le premier tiers des fréquences allant de 0 à la moitié de la fréquence d'analyse de départ (45 bins par cycle).

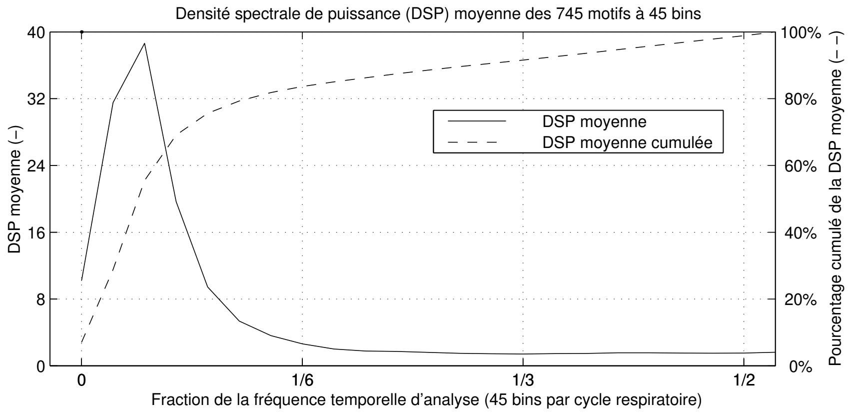


FIG. *6.6 : Densité spectrale de puissance (DSP), et pourcentage de la densité cumulée, caractéristique de chaque fréquence allant de 0 à la moitié de la fréquence d'analyse de départ (45 bins par cycle). La courbe représentée est la moyenne des DSP des 745 histogrammes à 45 dimensions.*

Selon le théorème de Shannon [99], un signal dont le contenu fréquentiel est limité à $f < f_c$ peut être échantillonné avec une fréquence $f_e \geq 2f_c$ sans aucune perte d'information. Par conséquent la précision temporelle de description peut être réduite 3 fois sans perte importante d'information.

À ce point, 15 bins/cycle semble une fréquence d'analyse suffisante pour décrire précisément l'ensemble des motifs temporels. Nous cherchons à savoir, dans la suite de ce chapitre, si cette fréquence est nécessaire.

6.2.3 Faible redondance des dimensions conservées

Pour réduire, le cas échéant, plus spécifiquement le nombre de bins utiles à la caractérisation des différentes réponses d'une cellule, nous avons vérifié d'une part si tous les bins participaient au processus de discrimination des motifs, et d'autre part s'ils y participaient de façon décorrélée.

Les positions des valeurs significativement différentes d'un motif à l'autre ont été systématiquement localisées. La figure 6.7 illustre, pour les 1490 comparaisons probabilistes, la position des bins significativement différents (p<10% et p<1%) qui ont été utilisés pour discriminer les motifs temporels.

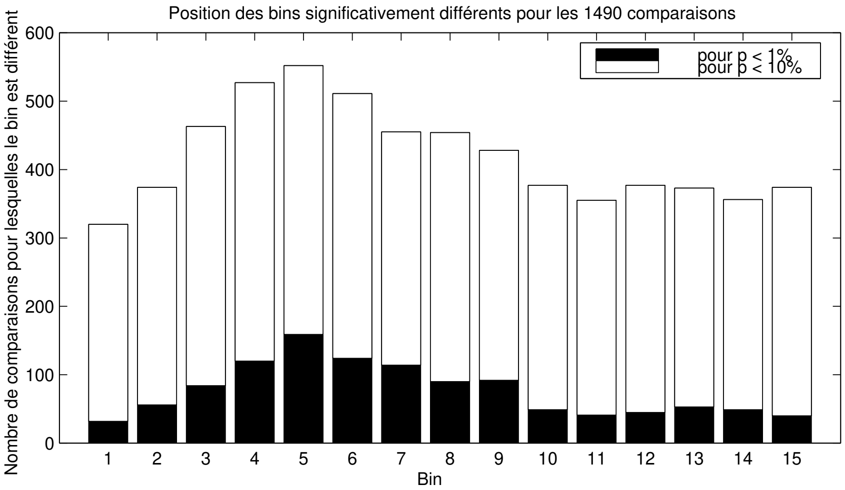


FIG. *6.7 : Résultats des 1490 comparaisons probabilistes de motifs : pour chacun des 15 bins retenus, représentation du nombre de paires de motifs présentant une différence significative sur ce bin, avec p<1% (noir) et p<10% (blanc).*

Quelques bins présentent plus fréquemment des différences significatives que d'autres (en particulier les bins 4 à 6 situés à la transition inspiration/expiration), mais tous les bins présentent une différence significative ($p < 10\%$) du taux de décharge dans au moins 300 paires de motifs sur 1490, c'est-à-dire plus de 20%. Aucune dimension ne peut donc être directement exclue de la description.

Nous avons dans un deuxième temps étudié la corrélation entre les différents bins de la significativité de leurs différences. En effet, même si tous les bins participent au processus de discrimination, il est possible que plusieurs bins y participent de façon très corrélée, et soient par conséquent redondants. Le tableau 6.1 énumère les coefficients de corrélations, pour chaque paire de bins, de la significativité de leur différence dans les 1490 comparaisons.

Le tableau 6.1 montre que deux dimensions adjacentes sont plus corrélées que deux dimensions éloignées, mais aucun des coefficients de corrélation n'est supérieur à 50% (ils sont de l'ordre de 80% pour deux bins adjacents de la description à 45 dimensions). Par conséquent, avec une fréquence d'analyse de 15 bins par cycle, les bins adjacents restent encore un peu plus corrélés que les bins éloignés, mais aucune dimension n'est fortement redondante avec une autre.

bin	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	-	19	10	5	5	6	4	4	5	13	13	12	12	18	23
2	29	-	17	7	3	8	2	8	12	10	11	12	20	22	19
3	12	21	-	17	8	3	-1	8	7	9	7	8	11	12	14
4	6	7	23	-	22	15	7	7	12	11	6	7	4	6	7
5	7	7	12	32	-	22	12	11	14	9	11	11	2	8	1
6	7	8	6	15	35	-	24	13	9	8	8	6	9	6	8
7	6	16	15	8	18	32	-	20	16	4	9	10	4	6	7
8	10	19	13	9	11	15	38	-	25	15	10	6	7	5	6
9	6	5	7	9	10	8	9	30	-	25	12	12	10	9	10
10	2	6	10	7	8	5	7	16	25	-	23	15	15	11	14
11	6	20	7	9	13	5	11	15	14	22	-	20	22	14	16
12	11	15	4	8	3	5	10	9	13	23	38	-	23	17	13
13	22	32	14	10	12	7	11	12	7	13	39	28	-	17	15
14	28	40	23	11	11	9	15	19	11	16	31	25	41	-	26
15	26	29	19	6	8	3	6	8	1	6	23	12	37	44	-

TAB. *6.1 : Pourcentages de corrélation entre les 15 dimensions dans la significativité de leurs différences. Triangle supérieur : p<10% ; triangle inférieur : p<1%. Pour chaque niveau de significativité p, chaque bin est caractérisé par une suite de 1490 valeurs binaires indicant la significativité de la différence de ce bin sur les 1490 paires de motifs. Nous représentons ici les coefficients de corrélation (en %) des deux suites pour chaque paire de bins et pour les deux niveaux de significativité.*

Nous choisissons donc une fréquence d'analyse de 15 bins par cycle pour décrire les motifs temporels. Une comparaison de cette description avec des descriptions scalaires classiques nous permettra de vérifier qu'il n'existe aucun paramètre unidimensionnel simple permettant de discriminer les motifs entre eux avec autant d'efficacité que le codage temporel à 15 dimensions.

6.3 Manque de sensibilité de l'intensité moyenne

L'intensité moyenne de décharge $\overline{I}$ est le descripteur le plus utilisé pour quantifier l'activité d'une cellule. Nous déterminons ici si ce paramètre pourrait suffire pour discriminer les motifs temporels différents.

Comme l'illustre la figure 6.8, les paires classifiées comme différentes peuvent l'être en termes d'intensité moyenne seulement, de forme seulement, ou à la fois en termes de forme et d'intensité moyenne.

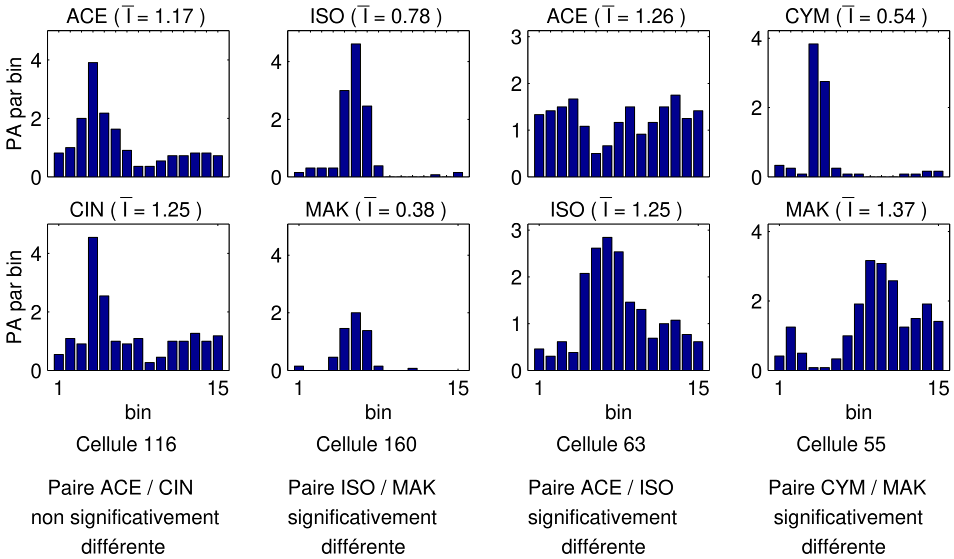


FIG. *6.8 : Quatre exemples de comparaison de motifs évoqués. La colonne 1 représente une paire de motifs classés comme non significativement différents. Les colonnes 2 à 4 représentent les paires de motifs significativement différents : ces motifs peuvent différer en termes d'intensité moyenne uniquement (colonne 2), en termes de répartition temporelle uniquement (colonne 3) ou en termes d'intensité moyenne et de répartition à la fois (colonne 4).*

Nous évaluons, pour chaque seuil S, la sensibilité et la spécificité du test de comparaison de deux intensités moyennes $|\overline{I}_1 - \overline{I}_2|/(\overline{I}_1 + \overline{I}_2) > S$ par rapport à la comparaison probabiliste des motifs temporels.

6.3.1 Pour la détermination de la réactivité cellulaire

Nous montrons dans un premier temps que l'intensité moyenne de décharge manque de sensibilité pour décrire la réactivité cellulaire, c'est-à-dire pour comparer un motif évoqué et un motif spontané.

La réactivité cellulaire se détermine en comparant les motifs temporels spontanés et évoqués. Pour les 5 odeurs pures principales et les 149 cellules, la classification probabiliste trouve 429 EV sur 745 significativement différents du SP moyen : ces motifs seront considérés comme une réponse de la cellule (R). Les 316 autres sont considérés comme des non-réponses (NR).

La figure 6.9 représente les fréquences moyennes de décharge évoquées ($\overline{I}$) et spontanées correspondantes ($\overline{I}_{sp}$) pour les motifs NR et les motifs R, ainsi que la sensibilité et la spécificité du test $|\overline{I} - \overline{I}_{sp}|/(\overline{I} + \overline{I}_{sp}) > S$ pour tous les seuils S possibles (de 0 à 1).

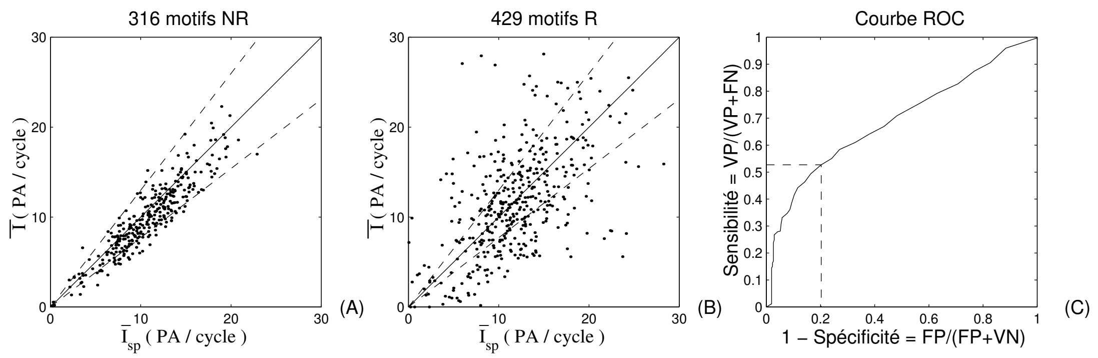


FIG. *6.9 : Représentation de la corrélation des fréquences moyennes de décharge spontanées ($\overline{I}_{sp}$) et évoquées ($\overline{I}$) pour les motifs NR **(A)** et R **(B)**. La courbe ROC **(C)** représente la sensibilité et la spécificité du test $|\overline{I} - \overline{I}_{sp}|/(\overline{I} + \overline{I}_{sp}) > S$ pour chaque seuil S. Les pointillés donnent la position du seuil pour une spécificité de 0.8.*

La figure 6.9A montre que tous les motifs NR ont une intensité moyenne de décharge peu différente de la spontanée. L'intensité moyenne de décharge étant la somme de tous les bins du motif temporel, elle ne peut en effet pas différer beaucoup pour deux motifs identiques. Pour l'homogénéité du niveau de significativité des deux méthodes utilisées, nous considérons que deux motifs non significativement différents ne doivent pas avoir une intensité moyenne de décharge significativement différente. Nous fixons donc le seuil S de manière qu'une majorité (80%) des NR aient une intensité moyenne de décharge identique à la spontanée (*cf.* Annexe B).

La figure 6.9C montre que, avec ce seuil fixé pour obtenir une spécificité de 80%, le test de comparaison basé sur l'intensité moyenne de décharge est très peu sensible (53%). Une importante proportion des R (47%) ont donc aussi une intensité moyenne identique à la spontanée. Pour augmenter la sensibilité, il faudrait réduire drastiquement la spécificité. L'aire sous la courbe ROC est de 0.71. Quel que soit le seuil, la sensibilité et la spécificité ne peuvent être toutes les deux supérieures à 65%, valeur pour laquelle la courbe croise la diagonale.

Nous vérifions donc avec les motifs que nous allons utiliser en mélange, et en accord avec des études antérieures [27, 25], que l'information temporelle est nécessaire pour un maximum de sensibilité dans la détection de la réactivité cellulaire.

6.3.2 Pour la détermination du pouvoir de discrimination

Nous montrons dans un deuxième temps que l'intensité moyenne de décharge manque de sensibilité pour déterminer le pouvoir de discrimination cellulaire, c'est-à-dire pour comparer deux motifs évoqués.

Sur les 1490 paires de motifs évoqués par deux odorants pour une même cellule, 325 sont constituées de deux NR, 614 d'une R et d'une NR, et 551 de deux R. Sur les 551 paires de motifs R/R, 183 ne sont pas significativement différents, et 368 sont significativement différents.

La figure 6.10 représente les intensités moyennes $\overline{I}_1$ et $\overline{I}_2$ des paires R/R identiques et différentes, ainsi que la sensibilité et la spécificité du test $|\overline{I}_1 - \overline{I}_2|/(\overline{I}_1 + \overline{I}_2) > S$ pour chaque seuil S. De manière à visualiser les réponses activatrices ($\overline{I} > \overline{I}_{sp}$) et les réponses inhibitrices ($\overline{I} < \overline{I}_{sp}$), nous avons normalisé l'intensité moyenne de décharge $\overline{I}$ par la spontanée moyenne $\overline{I}_{sp}$, ce qui ne modifie en rien le test de comparaison des intensités moyennes. Les réponses activatrices et inhibitrices sont alors localisées respectivement à droite ou au dessus, et à gauche ou au dessous, des droites $\overline{I}/\overline{I}_{sp} = 1$.

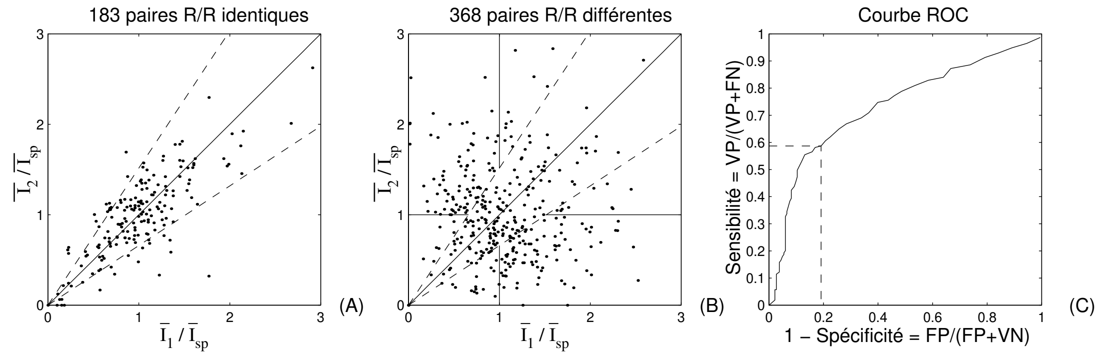


FIG. *6.10 : Représentation de la corrélation des intensités moyennes de décharge normalisées par l'intensité spontanée ($\overline{I}_1/\overline{I}_{sp}$ et $\overline{I}_2/\overline{I}_{sp}$) pour les paires R/R identiques **(A)** et différentes **(B)**. La courbe ROC **(C)** représente la sensibilité et la spécificité du test $|\overline{I}_1 - \overline{I}_2|/(\overline{I}_1 + \overline{I}_2) > S$ pour chaque seuil S. Les pointillés donnent la position du seuil pour une spécificité au moins égale à 0.8.*

Pour la même raison que précédemment, on peut voir dans la figure 6.10A que les motifs identiques ont à peu près les mêmes intensités moyennes. Pour un seuil fixé de manière à obtenir une spécificité au moins égale à 0.8, la sensibilité du test est de 59%. Une grande proportion des paires R/R différentes ont donc aussi une intensité moyenne identique (41%). L'aire sous la courbe est de 0.75, et par intersection de la courbe ROC avec la deuxième diagonale, on trouve que sensibilité et la spécificité ne peuvent dépasser en même temps 70%.

Les motifs temporels sont donc plus sensibles que l'intensité moyenne de décharge non seulement pour la détermination, mais aussi pour la discrimination des réponses.

6.4 Autres descripteurs scalaires

Nous avons vérifié que l'intensité moyenne de décharge est insuffisante pour discriminer les motifs temporels différents. La sensibilité d'autres descripteurs scalaires classiques, temporels par exemple, est testée ici selon le même principe. Tous les paramètres utilisés étant extraits du motif temporel, nous considérons qu'ils doivent être majoritairement identiques pour deux motifs identiques. Nous jugerons donc de la validité des tests de discrimination basés sur chacun des paramètres en calculant l'aire sous la courbe ROC, et la sensibilité correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.

6.4.1 Intensités caractéristiques du motif temporel

Les premiers paramètres scalaires que nous avons testés sont différentes intensités de décharge caractéristiques du motif temporel : son intensité minimale, son intensité maximale, et son intensité moyenne sur les bins 4 à 7 qui présentent le plus de variabilité (*cf.* figures 6.7 et 6.1).

Comme pour les intensités moyennes, nous comparons deux intensités de décharge, I_1 et I_2, au moyen du test $|I_1 - I_2|/(I_1 + I_2) > S$. Chacun de ces paramètres, ainsi que l'intensité moyenne pour comparaison, est évalué par une courbe ROC présentée dans la figure 6.11.

La figure 6.11 montre que tous ces paramètres ont une sensibilité variant de 50 à 60% lorsqu'on maintient la spécificité à 80%. Aucun d'eux ne permet donc à lui seul de discriminer plus de 60% des motifs qui sont différents.

6.4.2 Paramètres temporels

Dans un deuxième temps, nous avons testé des paramètres temporels issus des motifs. Il s'agit d'une part de la position de l'intensité minimale, de la position de l'intensité maximale, et de deux indices de modulation temporelle : l'écart-type du motif, et le rapport du maximum à la moyenne de son autocorrélation : figure 6.12.

D'autre part, nous avons testé les cinq premiers coefficients de Fourier, indicateurs de l'amplitude de la modulation pour des fréquences multiples de la fréquence respiratoire. Le premier coefficient de Fourier est l'intensité moyenne sur lequel nous ne reviendrons pas. Le deuxième est celui qui donne l'amplitude de la modulation du motif sur le rythme respiratoire. Les trois suivants correspondent aux fréquences 2, 3, et 4 fois plus élevées : figure 6.13.

La figure 6.12 montre que la position de l'intensité minimale et celle de l'intensité maximale sont extrêmement peu informatives pour décider de l'identité de deux motifs,

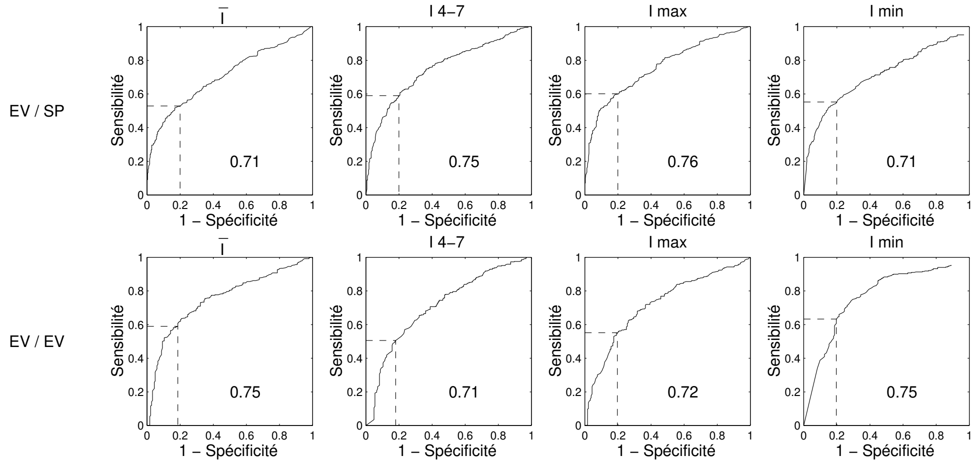


FIG. *6.11 : Courbes ROC évaluant les tests de comparaison des motifs au moyen de l'une de ses intensités de décharge caractéristiques I. Ces intensités sont l'intensité moyenne calculée sur tout le motif ($\overline{I}$), ou sur les bins 4 à 7 uniquement (I 4-7), l'intensité maximale (I max) ou minimale (I min). Deux motifs sont considérés comme différents si et seulement si* $|I_1 - I_2|/(I_1 + I_2) > S$*. La ligne du haut représente la comparaison EV/SP tandis que la ligne du bas représente la comparaison EV/EV. L'aire sous la courbe ROC est notée en bas à droite de chaque graphique. Les droites en pointillé indiquent la sensibilité correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.*

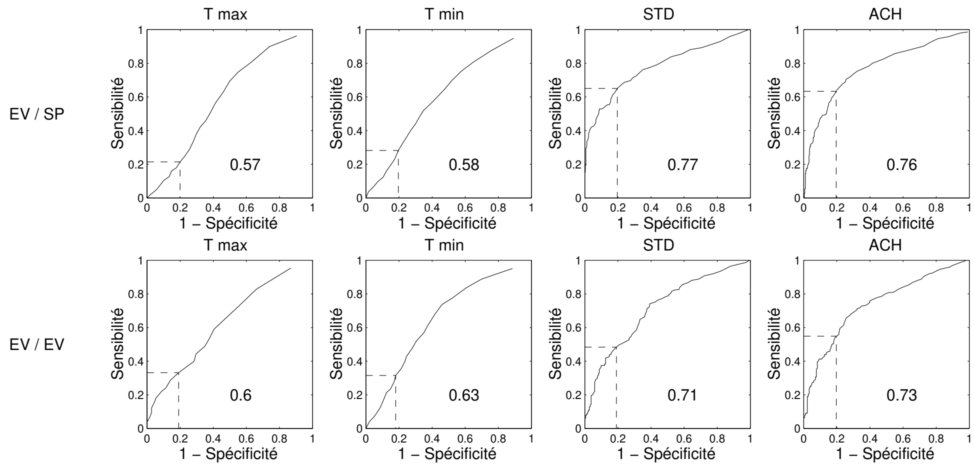


FIG. *6.12 : Courbes ROC évaluant les tests de comparaison des motifs au moyen d'un paramètre temporel scalaire : la position de l'intensité minimale (T min), la position de l'intensité maximale (T max), l'écart-type du motif à sa moyenne (STD), et le rapport ACH(0) /* $\overline{ACH}$ *du maximum sur la moyenne de son autocorrélation (ACH). La ligne du haut représente la comparaison EV/SP tandis que la ligne du bas représente la comparaison EV/EV. L'aire sous la courbe ROC est notée en bas à droite de chaque graphique. Les droites en pointillé indiquent la sensibilité correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.*

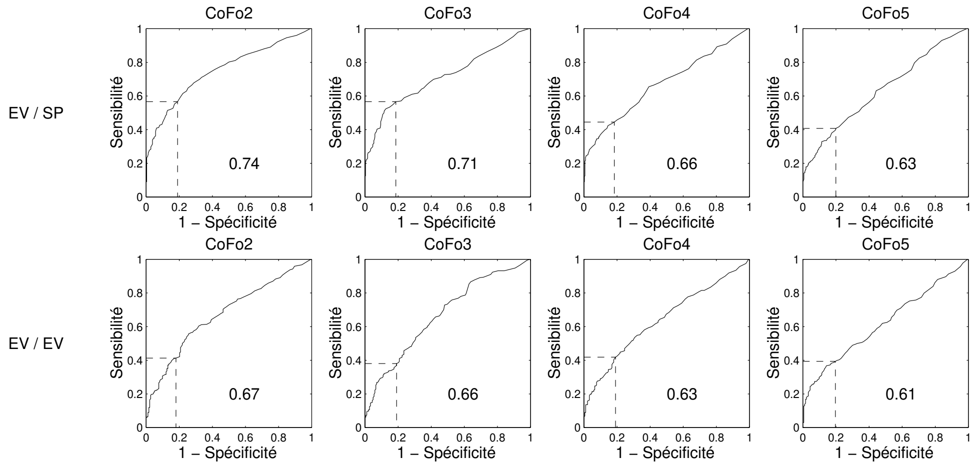


FIG. *6.13 : Courbes ROC évaluant les tests de comparaison des motifs au moyen de l'un des coefficients de Fourier. Le premier coefficient est l'intensité moyenne. Le deuxième est celui qui donne l'amplitude de la modulation du motif sur le rythme respiratoire (CoFo2). Les trois suivants (CoFo3, CoFo4, CoFo5) correspondent respectivement aux fréquences 2, 3, et 4 fois plus élevées que le rythme respiratoire. La ligne du haut représente la comparaison EV/SP tandis que la ligne du bas représente la comparaison EV/EV. L'aire sous la courbe ROC est notée en bas à droite de chaque graphique. Les droites en pointillé indiquent la sensibilité correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.*

aussi bien dans la comparaison SP/EV que EV/EV. Les paramètres de modulation temporelle semblent avoir environ la même sensibilité que l'intensité moyenne : de 50 à 60 % selon le type de comparaison et le paramètre choisi.

La figure 6.13 montre que le deuxième coefficient de Fourier est assez sensible pour distinguer SP de EV, mais beaucoup moins pour distinguer deux EV. En effet, les activités spontanée et évoquée ne présentent en général pas le même taux synchronisation avec la respiration. En revanche, il arrive souvent que deux EV aient des motifs différents mais tous deux synchronisés.

6.4.3 Projections sur les premiers axes de l'ACP

Les paramètres les plus porteurs de diversité parmi ceux calculés par combinaisons linéaires des 15 bins du motif temporel sont les projections des motifs sur les premiers axes de l'ACP. Habituellement, ces paramètres n'ont aucune signification *a priori*, mais nous avons vu que, dans le cas présent, les projections d'un motif sur les quatre premiers axes représentent son degré de corrélation avec les quatre types de motifs définis par Buonviso *et al.* [16, 25].

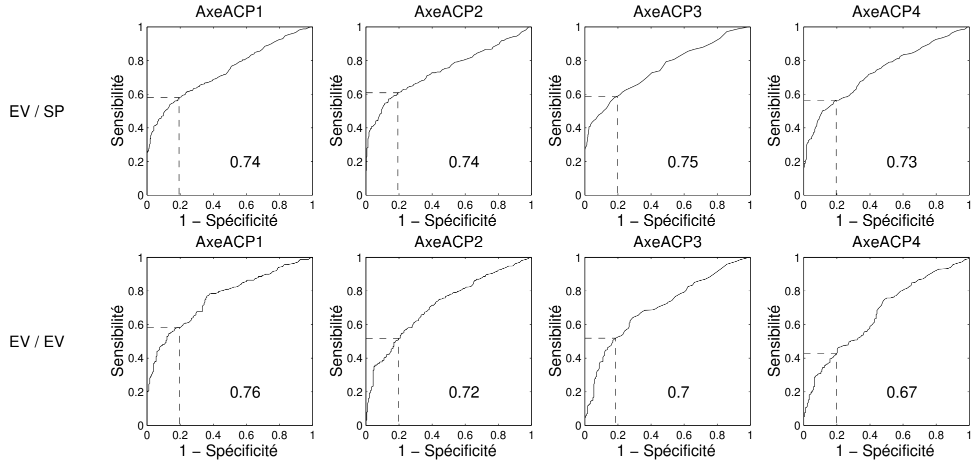


FIG. *6.14 : Courbes ROC évaluant les tests de comparaison des motifs au moyen de l'une des projections sur les quatre premiers axes de l'ACP (AxeACP1 à AxeACP4). La ligne du haut représente la comparaison EV/SP tandis que la ligne du bas représente la comparaison EV/EV. L'aire sous la courbe ROC est notée en bas à droite de chaque graphique. Les droites en pointillé indiquent la sensibilité correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.*

La figure 6.14 montre que la sensibilité de chacune de ces projections est proche de 60%, mais qu'aucune ne dépasse significativement cette valeur.

6.5 Description des motifs par deux paramètres

La caractérisation des motifs par un seul paramètre ne permet pas de discriminer plus de 60% des motifs différents. Cela est sans doute dû au fait que les motifs peuvent se distinguer par leur intensité moyenne aussi bien que par la répartition temporelle de leur activité. Nous avons donc évalué dans un deuxième temps différents tests de comparaison basés sur l'utilisation conjointe d'un paramètre d'intensité $\mathcal{I}$ et d'un paramètre temporel $\mathcal{T}$. Deux motifs sont alors considérés comme différents si et seulement si $|\mathcal{I}_1 - \mathcal{I}_2|/(\mathcal{I}_1 + \mathcal{I}_2) > S_1$ ou $|\mathcal{T}_1 - \mathcal{T}_2|/(\mathcal{T}_1 + \mathcal{T}_2) > S_2$. Sensibilité et spécificité doivent être évaluées en fonction de deux seuils S_1 et S_2. L'ensemble des couples (sensibilité, spécificité) ne forment plus une courbe, mais un nuage de points. Dans cette situation, nous proposons comme équivalent de la courbe ROC l'enveloppe supérieure du nuage de points, c'est-à-dire les associations (S_1, S_2) qui donnent pour chaque spécificité la sensibilité la plus élevée. Un exemple est donné dans la figure 6.15 pour $\mathcal{I} = \overline{I}$ et $\mathcal{T} = STD$.

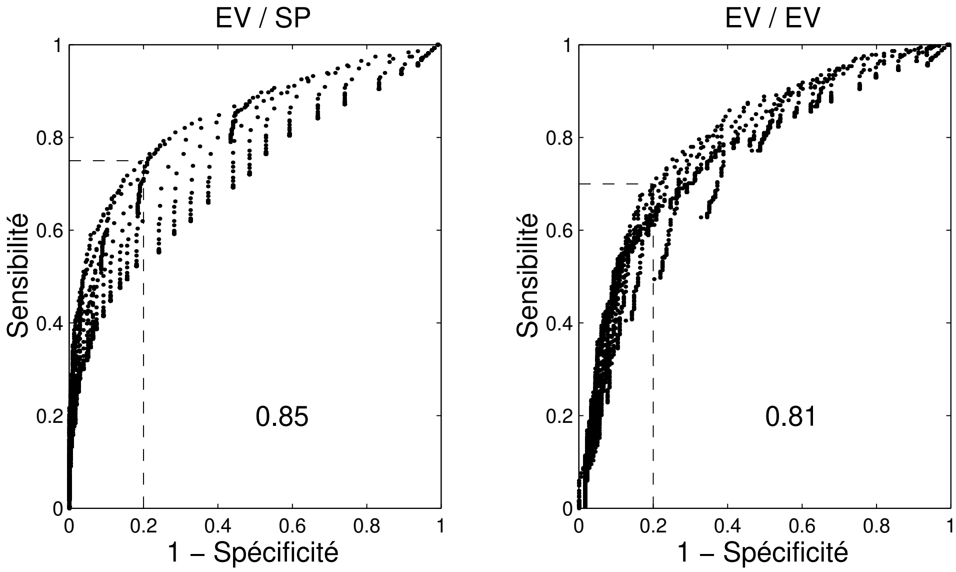


FIG. *6.15 : Évaluation du test de comparaison des motifs au moyen de l'utilisation conjointe de l'intensité moyenne et d'un indice de modulation temporelle (STD). Deux motifs sont considérés différents par ce test si et seulement si* $|\overline{I}_1 - \overline{I}_2|/(\overline{I}_1 + \overline{I}_2) > S_1$ *ou* $|STD_1 - STD_2|/(STD_1 + STD_2) > S_2$. *La non-monotonie de la relation entre sensibilité et spécificité provient de la variation de deux seuils* S_1 *et* S_2. *Le graphique de gauche représente la comparaison EV/SP tandis que le graphique de droite représente la comparaison EV/EV. La valeur indiquée en bas à droite de chaque graphique est l'aire sous l'enveloppe supérieure du nuage de points. Les droites en pointillé indiquent la sensibilité la plus haute correspondant à une spécificité au moins égale à 0.8.*

Le tableau 6.2 résume les résultats de l'évaluation de 12 associations de deux paramètres que nous avons testées.

Il montre que le test utilisant deux paramètres est toujours au moins aussi bon que le meilleur des deux tests basés sur un seul de ces paramètres. En effet, les courbes ROC de ces deux tests sont contenues dans le nuage de points puisque :

- pour S_1 inférieur au plus petit rapport $|\mathcal{I}_1 - \mathcal{I}_2|/(\mathcal{I}_1 + \mathcal{I}_2)$, on retrouve la courbe ROC du paramètre $\mathcal{T}$;

Paramètres		Test de comparaison EV/SP		Test de comparaison EV/EV	
$\mathcal{I}$	$\mathcal{T}$	Se / $Sp = 0.8$	aire	Se / $Sp = 0.8$	aire
$\overline{I}$	STD	0.75	0.85	0.70	0.81
I_{4-7}	STD	0.74	0.86	0.61	0.78
I_{max}	STD	0.69	0.82	0.60	0.77
I_{min}	STD	0.70	0.84	0.65	0.80
$\overline{I}$	ACH	0.72	0.84	0.70	0.82
I_{4-7}	ACH	0.71	0.84	0.68	0.80
I_{max}	ACH	0.72	0.84	0.60	0.79
I_{min}	ACH	0.68	0.80	0.67	0.81
$\overline{I}$	$CoFo2$	0.70	0.83	0.70	0.81
I_{4-7}	$CoFo2$	0.70	0.83	0.60	0.80
I_{max}	$CoFo2$	0.68	0.81	0.60	0.80
I_{min}	$CoFo2$	0.70	0.82	0.66	0.81

TAB. *6.2 : Évaluation des tests de comparaison de motifs au moyen de l'utilisation conjointe d'un paramètre d'intensité ($\mathcal{I}$) et d'un paramètre temporel ($\mathcal{T}$). Les quatre paramètres intensitifs sélectionnés sont l'intensité moyenne ($\overline{I}$), l'intensité moyenne dans les bins 4 à 7 (I_{4-7}), l'intensité maximale (I_{max}) et l'intensité minimale (I_{min}). Les trois paramètres temporels sélectionnés sont l'écart-type (STD), le rapport ACH(0) / $\overline{ACH}$ du maximum sur la moyenne de l'autocorrélogramme (ACH), et le deuxième coefficient de Fourier ($CoFo2$). Deux motifs sont considérés comme différents si et seulement si $|\mathcal{I}_1 - \mathcal{I}_2|/(\mathcal{I}_1 + \mathcal{I}_2) > S_1$ ou $|\mathcal{T}_1 - \mathcal{T}_2|/(\mathcal{T}_1 + \mathcal{T}_2) > S_2$. Pour les comparaisons EV/SP et EV/EV réalisées par chacun des tests, le tableau donne la sensibilité correspondant à une spécificité égale à 0.8, et l'aire sous la courbe (cf. figure 6.15 pour la définition de ces valeurs).*

– pour S_2 inférieur au plus petit rapport $|\mathcal{T}_1 - \mathcal{T}_2|/(\mathcal{T}_1 + \mathcal{T}_2)$, on retrouve la courbe ROC du paramètre $\mathcal{I}$.

La meilleure des associations de paramètres testées est celle de l'intensité moyenne avec l'écart-type. Elle permet la discrimination de 75% des paires EV/SP différentes, et 70% des paires EV/SP différentes. Les paires de motifs non discriminées comprennent en majorité celles qui se distinguent par une différence de phase.

6.6 Conclusion

L'analyse de l'aspect temporel de l'activité des cellules mitrales permet de vérifier qu'elle est bien entraînée par le cycle respiratoire dans une grande partie des cas : dans 60% des cas lorsqu'elle est évoquée par une odeur, et dans encore 40% des cas lorsqu'elle est spontanée. Il nous semble donc particulièrement important, dans cette étude dont le but est de comparer l'activité en réponse aux mélanges à celle en réponse aux composants, de tenir compte de cet aspect temporel de l'activité. Dans cette optique, il nous a semblé qu'une description en 15 dimensions constituait le meilleur compromis entre précision temporelle et élimination du bruit dû à un échantillonnage trop fin. À partir de cette description temporelle, nous avons vérifié qu'il n'existe aucun paramètre simple, unidimensionnel, qui permette de distinguer les activités cellulaires avec la même efficacité que le motif temporel. Ni l'intensité moyenne de décharge, ni les descripteurs temporels classiques extraits du motif ne permettent de rendre compte de toutes les différences de motif. Les descriptions fondées sur deux paramètres (une intensité de décharge associée à un paramètre de répartition temporelle) ne permettent pas non plus de discriminer plus de 75% des paires de motifs différents. Il serait donc nécessaire d'ajouter un paramètre de phase pour améliorer les scores de discrimination, mais les motifs étant caractérisés par des fréquences de modulation variables, un paramètre de phase adapté à chaque motif, et comparable d'un motif à l'autre, n'est pas simple à définir.

La description temporelle en 15 dimensions sera finalement retenue dans la suite de cette étude pour caractériser l'activité des cellules mitrales, et pour comparer l'activité d'une même cellule en réponse à différentes stimulations.

Chapitre 7

Réactivité cellulaire et discrimination des odeurs

Ce chapitre présente les résultats généraux nécessaires à l'étude des motifs temporels évoqués par les mélanges. Il s'agit d'une part de l'étude de la réactivité cellulaire aux odeurs pures et à leurs mélanges binaires. Cette réactivité est identifiée par comparaison des motifs évoqués avec les motifs spontanés correspondants. Il s'agit d'autre part du pouvoir de discrimination cellulaire des odorants efficaces, grâce à des motifs de réponse spécifiques. Ce pouvoir de discrimination est défini cellule par cellule par l'ensemble des comparaisons paire à paire des motifs évoqués par les odeurs pures efficaces.

7.1 Réactivité cellulaire aux odeurs pures

La réactivité d'une cellule à une odeur s'obtient grâce à la comparaison du motif évoqué par cette odeur avec le motif spontané : si les deux motifs sont identiques, nous considérons que la cellule n'est pas réactive à l'odeur proposée (le motif évoqué sera qualifié de non-réponse ou NR) ; s'ils sont différents, nous admettons que la cellule est réactive à l'odeur (le motif évoqué sera qualifié de réponse, ou R). Ce chapitre décrit la réactivité des cellules aux odeurs pures,

- soit globalement, en termes de taux moyen de réponses évoqués sur l'ensemble des cellules par chaque odeur : nous parlerons alors d'efficacité des stimuli, ou de probabilité de réponse ;
- soit cellule par cellule, dans le but d'étudier le profil de réactivité des cellules et la corrélation de leur réactivité aux différentes odeurs.

7.1.1 Efficacité des odeurs pures

Le tableau 7.1 montre que l'efficacité des stimulations est largement variable avec la molécule odorante : ACE évoque toujours le moins de réponses, puis CIN, puis MAK, tandis que ISO et CYM évoquent le plus de réponses, dans un ordre variable d'une expérience à l'autre. Cela explique pourquoi nous avons observé précédemment un maximum de types 1b pour ACE et CIN dans la figure 6.2 : une majorité des NR, identiques aux motifs spontanés sont en effet de type 1b. La même figure réalisée uniquement sur les

Odeur	expérience 1 (63 cellules)		expérience 2 (86 cellules)	
	concentration	efficacité	concentration	efficacité
ACE	0.98	32% (20 sur 63)	2.9	35% (30 sur 86)
CIN	5.2	46% (29 sur 63)	2.9	49% (42 sur 86)
ISO	14.6	78% (49 sur 63)	2.9	72% (62 sur 86)
CYM	3.8	63% (40 sur 63)	2.9	80% (69 sur 86)
MAK	9.8	62% (39 sur 63)	2.9	57% (49 sur 86)
BUT	46.4	32% (1 sur 17)		
LIM	5.2	46% (11 sur 18)		
3-HEP	?	78% (14 sur 19)		
4-HEP	3.3	63% (13 sur 19)		
BZA	3.4	62% (4 sur 17)		

TAB. *7.1 : Efficacité des odeurs pures utilisées dans chacune des deux expériences à concentration fixe. Chaque efficacité est suivie par l'indication du rapport du nombre de cellules réactives sur le nombre de cellules testées. Les concentrations sont données en termes de pression partielle en Pa.*

motifs classés R montrerait une répartition identique en types pour les cinq odeurs (non figuré).

Par contre, l'efficacité est très peu variable avec la concentration utilisée : la seule différence significative d'efficacité d'une expérience à l'autre (test du $\chi^2, p < 5\%$) est celle de CYM, cette odeur étant celle dont la concentration a été le moins modifiée d'une expérience à l'autre.

Dans l'expérience 1, où la même dilution de vapeur saturante a été appliquée à toutes les molécules odorantes, la stimulation varie conjointement en nature (molécule utilisée) et en concentration. Il est donc impossible de conclure quant à l'influence de la nature de la molécule et de sa concentration sur son efficacité. D'autant plus que l'efficacité est globalement croissante avec la concentration utilisée (du moins pour les cinq odeurs principales). Cette constatation justifie la nécessité de la deuxième expérience, où les concentrations finales des molécules sont équilibrées grâce à des dilutions de leur vapeur saturante inversement proportionnelles à leurs pressions de vapeur saturante. L'observation de l'efficacité des 5 odorants de la deuxième expérience est à l'origine de deux résultats importants :

- d'une part, même dans la situation où les concentrations des stimuli ont été équilibrées, le rapport entre l'efficacité la plus basse et l'efficacité la plus élevée est toujours aussi fort. Cela montre que l'ordre hiérarchique d'efficacité entre les différentes odeurs, visible ici et dans d'autres études, est bien une propriété de leur nature moléculaire et non de la différence entre les concentrations utilisées pour les stimulations ;
- d'autre part, les efficacités ne sont pas significativement différentes d'une concentration à l'autre (test du χ^2, p<5%) : dans le seul cas où le seuil de significativité est atteint, l'efficacité la plus forte est observée pour la concentration la plus faible (CYM). Cela confirme que les ordres de grandeur des concentrations ont bien été choisis pour que la majorité des cellules réactives à une odeur soient recrutées.

L'efficacité de stimulation n'étant fonction que de la nature de la molécule odorante, et aucune augmentation significative n'étant observée entre deux concentrations croissantes de la même molécule, nous regrouperons dans la suite de ce chapitre les résultats des expériences 1 et 2.

7.1.2 Profil de réactivité cellulaire

Nous nous intéressons maintenant au profil de réactivité de chaque cellule aux cinq odeurs, c'est-à-dire au 5-uplet $(R_A, R_C, R_I, R_P, R_M)$ où R_X représente la réactivité de la cellule à l'odeur X. Nous caractérisons dans ce paragraphe les profils de réactivité des 149 cellules en déterminant combien d'odeurs peuvent évoquer une réponse au sein d'une même cellule. Nous nous intéresserons dans les paragraphes suivants aux corrélations entre les R_X à travers les différentes cellules.

La figure 7.1A rappelle l'efficacité moyenne des cinq odeurs principales pour l'ensemble des 149 cellules, et la figure 7.1B illustre le profil de réactivité de chaque cellule aux cinq odorants.

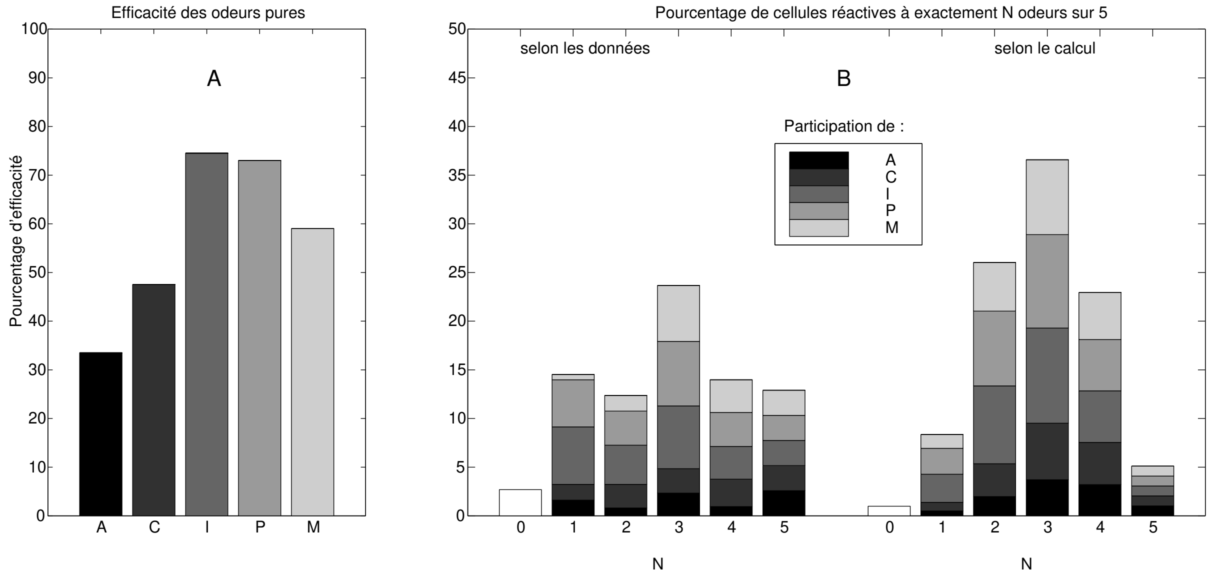


*FIG. 7.1 : **(A)** : Réactivité moyenne des 149 cellules aux 5 odeurs pures. **(B)** : Répartition du nombre de cellules répondant exactement à N odorants parmi les 5, d'après les enregistrements (à gauche) ou d'après le calcul sous l'hypothèse d'indépendance des réactivités aux différents odorants (à droite). Les niveaux de gris indiquent la participation relative des différents odorants dans la réactivité moyenne. La différence significative entre les 2 histogrammes montre une corrélation entre les efficacités des différents odorants à évoquer une réponse.*

Les deux histogrammes de droite donnent la répartition des cellules répondant exactement à N des 5 odeurs pures, selon les données, et selon le calcul réalisé sous l'hypothèse selon laquelle, pour chaque cellule, la réactivité à une odeur est indépendante de la réactivité aux autres. Selon cette hypothèse, la probabilité pour qu'une cellule réponde à exactement N odorants parmi les 5 est calculée en Annexe A.2.1 de ce document. Elle vaut :

$$\sum_{\substack{(R_A,R_C,R_I,R_P,R_M)\in\{0,1\}^5 \\ R_A+R_C+R_I+R_P+R_M=N}} \left(\prod_{X\in\{A,C,I,P,M\}} p(X)^{R_X}(1-p(X))^{1-R_X} \right) \tag{7.1}$$

Les deux distributions sont significativement différentes (test du χ^2, $p < 5\%$), ce qui signifie qu'il y a une corrélation entre la réactivité des cellules aux différentes odeurs. Il y a en particulier systématiquement plus de cellules qui présentent un nombre extrême de réponses (N=0, N=1, et N=5) que prévu par le calcul, au détriment des nombres intermédiaires de réponses (N=2, N=3, et N=4).

7.1.3 Corrélation de la réactivité aux différentes odeurs

Pour étudier la corrélation de la réactivité des cellules aux différentes odeurs mise en évidence dans le paragraphe précédent, nous avons calculé les "efficacités conditionnelles", c'est-à-dire les probabilités conditionnelles pour qu'une cellule réponde à une odeur X sachant qu'elle répond à une odeur Y, notées $p(X|Y)$. Une différence significative entre $p(X|Y)$ et $p(X)$ (représentée par * dans le tableau 7.2) montre une corrélation entre réactivité à X et réactivité à Y.

X	p(X)	p(X|A)	p(X|C)	p(X|I)	p(X|P)	p(X|M)
A	0.34	-	0.42	0.34	0.39	0.40
C	0.48	0.60	-	0.50	0.53	0.59*
I	0.74	0.76	0.79	-	0.78	0.90*
P	0.73	0.86*	0.82	0.77	-	0.85*
M	0.59	0.70	0.73*	0.71*	0.69*	-

TAB. *7.2 : Probabilités conditionnelles pour qu'une cellule réponde à une odeur X sachant qu'elle répond à une odeur Y. La régularité d'apparition de $p(X|Y) > p(X)$ montre une corrélation positive globale entre la réactivité aux différentes odeurs. * indique une probabilité conditionnelle $p(X|Y)$ significativement plus forte que la réactivité $p(X)$ correspondante ($\chi^2, p < 0.05$).*

Le tableau 7.2 montre d'une part que certaines odeurs sont bien corrélées entre elles dans leur efficacité à évoquer une réponse. Pour X=C, I ou P, les $p(X|M)$ et les $p(M|X)$ sont significativement plus fortes que les $p(X)$ et $p(M)$ respectivement, ce qui signifie qu'une réactivité envers M favorise une réactivité envers C, I et P et inversement. Cela peut expliquer, par exemple, qu'il y ait très peu de cellules répondant à M seulement (figure 7.1B, histogramme de gauche pour N=1).

Il montre d'autre part une régularité d'apparition de $p(X|Y) > p(X)$, donc une corrélation positive globale entre la réactivité aux différentes odeurs, ce qui veut dire que si une cellule répond à un quelconque des odorants, elle aura plus de chance de répondre à un autre quelconque. Cela pourrait expliquer qu'il y ait plus de cellules que prévu qui répondent à un nombre extrême d'odeurs (0 et 5) au détriment des valeurs intermédiaires (2 et 3). Le tableau 7.3 donne la probabilité de réponse à chaque odorant sachant la réactivité aux quatre autres.

X	p(X)	p(X|N=0)	p(X|N=1)	p(X|N=2)	p(X|N=3)	p(X|N=4)
A	0.34	0.37	0.11*	0.39	0.18*	0.56*
C	0.48	0.37	0.27*	0.50	0.41	0.83*
I	0.74	0.69	0.48*	0.82	0.76	0.96*
P	0.73	0.64	0.42*	0.79	0.79	1*
M	0.59	0.17*	0.19*	0.65	0.68	0.96*

TAB. *7.3 : Probabilités conditionnelles $p(X|N = n)$ pour qu'une cellule réponde à une odeur X sachant qu'elle est déjà réactive à n odeurs parmi les quatre autres. * indique une probabilité conditionnelle $p(X|N = n)$ significativement différente de la réactivité $p(X)$ correspondante (test du $\chi^2, p < 0.05$).*

Il montre que la supériorité de $p(X|Y)$ sur $p(X)$ illustrée dans le tableau 7.2 dépend en fait du nombre d'odorants efficaces en plus de Y. En effet, les $p(X|N = 1)$ sont systématiquement significativement inférieurs aux $p(X)$ tandis que les $p(X|N = 4)$ sont systématiquement significativement supérieurs aux $p(X)$. Par rapport à une répartition aléatoire de la réactivité, les cellules mitrales de cette étude ont tendance à privilégier soit une seule réponse (cellules très sélectives), soit au contraire un maximum de réponses (cellules non sélectives).

7.1.4 Spécificité et sélectivité de la réactivité cellulaire

Les cellules mitrales enregistrées présentent une réactivité très spécifique puisque sur les 149 cellules, 27 des 32 profils de réactivité possibles sont représentés. La réactivité n'est par contre pas très sélective puisque seulement 17% de la population répond à moins de deux odorants. C'est tout de même le double du pourcentage prévu sous l'hypothèse d'indépendance des réactivités (9%). Cette tendance est visible aussi dans le tableau 7.3 : lorsqu'une cellule répond à un seul odorant sur quatre, elle a une probabilité plus faible que dans tous les autres cas de répondre au cinquième. Les cellules ont donc tendance à être plus sélectives que des profils aléatoires de réactivité ne le laisseraient supposer.

Cas particulier des isomères

19 cellules ont été soumises à des stimulations par 3 isomères. Il s'agit de la MAK (ou 2-heptanone), et de la 3-HEP (3-heptanone) et 4-HEP (4-heptanone). Ces trois molécules ne se distinguent que par la position du groupement cétone sur la chaîne linéaire à 7 carbones. Sur les 8 profils possibles de réactivité à ces trois composants, 7 sont réalisés par les 19 cellules. La forte spécificité de la réactivité cellulaire s'étend donc même aux molécules ayant les mêmes fonctions chimiques. Le tableau 7.4 montre que les efficacités des 3 isomères sont corrélées, mais pas plus fortement que celles des odorants chimiquement très différents.

X	p(X)	p(X|M)	p(X|T)	p(X|Q)
M	0.58	-	0.71	0.69
T	0.74	0.90	-	0.77
Q	0.68	0.82	0.71	-

TAB. *7.4 : Probabilités conditionnelles pour qu'une cellule réponde à une odeur X (MAK, 3-HEP ou 4-HEP) sachant qu'elle est déjà réactive à un de ses isomères Y.*

7.2 Réactivité cellulaire aux mélanges

7.2.1 Efficacité des mélanges

Mélange	Efficacités respectives des composants		Efficacité du mélange
ACE+CIN	34 %	48 %	55 % (61 sur 110)
ISO+CYM	74 %	73 %	84 % (92 sur 110)
ACE+MAK	34 %	59 %	64 % (65 sur 102)
CIN+ISO	48 %	74 %	80 % (83 sur 104)
CYM+MAK	73 %	59 %	77 % (82 sur 107)
ACE+ISO	34 %	74 %	83 % (82 sur 99)
CIN+CYM	48 %	73 %	66 % (67 sur 101)
ISO+MAK	74 %	59 %	76 % (82 sur 108)
ACE+CYM	34 %	73 %	66 % (61 sur 93)
CIN+MAK	48 %	59 %	70 % (71 sur 101)
Moyenne	57 %		72 %

TAB. *7.5 : Efficacité des dix mélanges binaires en comparaison avec l'efficacité de leurs composants.*

Le tableau 7.5 donne les efficacités des dix mélanges binaires principaux, en comparaison avec celles de leurs composants. Elles s'échelonnent de 55 à 84%, et sont en moyenne significativement plus élevées que celles des odeurs pures (72 % contre 57 %). Dans huit cas sur dix, le mélange est d'ailleurs plus efficace que le plus efficace de ses deux composants. L'hypothèse la plus simple pour expliquer cette augmentation de l'efficacité dans les mélanges peut se résumer par la règle suivante :

$$\text{Le mélange } XY \text{ évoque une réponse } \Leftrightarrow X \text{ ou } Y \text{ évoque une réponse} \qquad (7.2)$$

Selon cette hypothèse, la probabilité $p(XY)$ pour qu'un mélange XY évoque une réponse peut se calculer à partir des deux probabilités $p(X)$ et $p(Y)$ et de l'une des probabilités conditionnelles $p(X|Y)$ ou $p(Y|X)$ (données dans le tableau 7.2), selon la formule :

$$\begin{aligned} p(XY) &= p(X \cup Y) \\ &= p(X) + p(Y) - p(X \cap Y) \\ &= p(X) + p(Y) - p(X|Y)p(Y) \end{aligned}$$

Pour tester l'hypothèse (7.2) mélange par mélange, le tableau 7.6 compare l'efficacité observée de chaque mélange XY à celle calculée sous cette hypothèse.

Mélange	AC	IP	AM	CI	PM	AI	CP	IM	AP	CM
Efficacité observée	55	84	64	80	77	83	66	76	66	70
Efficacité calculée	61	91	69	85	82	83	82	81	78	72
Significativité	NS	*	NS	NS	NS	NS	*	NS	*	NS

TAB. *7.6 : Pourcentage d'efficacité des 10 mélanges selon les enregistrements et le calcul sous l'hypothèse "Une cellule répond à X+Y si et seulement si elle répond à X ou à Y". * représente une différence significative entre les deux pourcentages (test du $\chi^2, p < 5\%$).*

Le tableau 7.6 montre que les efficacités des mélanges sont prévisibles sous l'hypothèse précédente, excepté celles de IP, CP, et AP qui sont sensiblement moins importantes que prévu. Lorsque P se trouve en mélange avec un composant dont l'efficacité est faible (A ou C), nous avons déjà observé dans le tableau 7.5 que l'efficacité du mélange est plus faible que celle de P. Elle ne peut donc pas être prédite par l'équation (7.2). Lorsque P se trouve en mélange avec M, dont l'efficacité est plus forte, le mélange est plus efficace que le plus efficace de ses deux composants, mais tout de même significativement moins efficace que prévu par l'hypothèse (7.2). Par conséquent, quand P n'est pas impliqué dans le mélange, l'hypothèse 7.2 semble raisonnable, tandis que les mélanges contenant P peuvent ne pas évoquer de réponse même lorsqu'un des composants évoque une réponse.

Comme il est possible que les odeurs évoquant des réponses de type inhibiteur (activité évoquée moyenne moins forte que l'activité spontanée) ou excitateur (activité évoquée moyenne plus forte que l'activité spontanée) n'aient pas la même influence pour déterminer l'efficacité du mélange dans lequel elles sont impliquées, nous avons calculé pour chaque odeur la proportion de réponses de type inhibiteur et excitateur.

Les réponses sont dites excitatrices lorsque le rapport $(\overline{I} - \overline{I}_{sp})/(\overline{I} + \overline{I}_{sp})$ est supérieur à un seuil S positif. Elles sont dites inhibitrices lorsque ce rapport est inférieur à l'opposé du seuil : $-S$. Elles sont dites neutres lorsqu'il est compris entre $-S$ et S. Le seuil est fixé à 0.13 pour conserver une spécificité au moins égale à 80% par rapport à la comparaison de motifs (voir chapitre précédent).

Odorant	A	C	I	P	M
Réponses inhibitrices	26%	28%	28%	40%	26%
Réponses neutres	54%	44%	52%	37%	58%
Réponses excitatrices	20%	28%	20%	23%	16%

TAB. *7.7 : Pourcentage de réponses inhibitrices, neutres et excitatrices en termes de $\overline{I}$ des cinq odorants principaux dans les deux expériences.*

Le tableau 7.7 montre que P est l'odeur qui évoque le plus de réponses inhibitrices. Les trois mélanges dont l'efficacité n'est pas prévisible par l'hypothèse d'union (7.2) sont donc ceux faisant intervenir un composant à fort taux de réponses inhibitrices (40%). Si nous supposons qu'un mélange d'un composant NR et d'un composant R inhibiteur est susceptible d'évoquer une NR, nous pouvons expliquer la surestimation de la réactivité des mélanges faisant intervenir P. Les résultats du paragraphe suivant, étudiant la réactivité cellule à cellule, donneront confirmation de cette hypothèse.

7.2.2 Réactivités comparées aux mélanges et à leurs composants

La réactivité globale semble en faveur de l'hypothèse (7.2) énoncée plus haut. Ce chapitre étudie, cellule par cellule, la réactivité aux mélanges en fonction de la réactivité à chacun de ses composants. Les résultats incluent les 1035 mélanges réalisés avec les cinq odeurs pures principales et les 110 mélanges réalisés avec les autres molécules, ce qui donne un total de 1145 mélanges.

Réactivité aux odeurs pures			Réactivité aux mélanges correspondants	
odorant X	odorant Y	nb de paires	non-réponse	réponse
non-réponse	non-réponse	204	82%	18%
non-réponse	réponse	277	22%	78%
réponse	réponse	664	2%	98%

TAB. *7.8 : Corrélation entre la réactivité d'une cellule envers un mélange et sa réactivité envers chacun des deux composants du mélange.*

Le tableau 7.8 montre que, dans 90% des cas, la réactivité d'une cellule à un mélange peut être prédite à partir de la réactivité de cette cellule aux composants du mélange selon l'hypothèse (7.2). Un taux d'erreur important (18% de 204 mélanges) provient des mélanges évoquant une réponse alors que la cellule n'est réactive à aucun des deux composants. Ces mélanges font intervenir le plus souvent A, C et M, les molécules les moins efficaces, et la réponse peut être attribuée à un effet additif de chacun des composants (*cf.* discussion). La source la plus importante d'erreur dans la prédiction de la réactivité aux mélanges provient des mélanges dont un seul des deux composants évoque une réponse : le mélange ne provoque pas de réponse dans 22% des cas.

Le caractère inhibiteur, neutre et excitateur de la réponse a été étudié en corrélation avec la réactivité des mélanges NR/R dans le tableau 7.9 et la figure 7.2.

Le tableau 7.9 (lignes 2 à 4) montre que la dominance d'une non-réponse sur une réponse est plus probable si la réponse est inhibitrice (R-), comme suspecté dans le paragraphe précédent. La figure 7.9 vérifie que la moitié des réponses dominées par des non-réponses sont inhibitrices, et montre que ces réponses ne sont pas moins fortement inhibitrices que celles qui dominent dans le mélange. Par contre, les quelques rares réponses excitatrices dominées par des non-réponses sont moins fortement excitatrices que la moyenne. On ne peut toutefois pas conclure à l'absence systématique d'efficacité d'un mélange d'une réponse inhibitrice et d'une NR puisqu'il y a aussi un nombre important de ces cas où le mélange NR/R- évoque une réponse (66%).

7.3 Discrimination des odeurs par des motifs différents

Nous avons vu qu'une cellule mitrale peut répondre à plusieurs odeurs pures (jusqu'à cinq réponses sur les cinq odorants proposés). Nous déterminons ici si les cellules réactives

Réactivité aux composants		nombre de paires	Réactivité au mélange			
			NR	R+	Ro	R-
NR	NR	204	**83%**	0%	10%	7%
NR	R+	52	**8%**	**56%**	32%	4%
NR	Ro	137	**19%**	9%	**50%**	22%
NR	R-	88	**34%**	1%	16%	**49%**
R+	R+	66	0%	**77%**	21%	2%
R+	Ro	99	1%	**44%**	**49%**	6%
R+	R-	51	0%	**33%**	45%	**22%**
Ro	Ro	219	5%	13%	**57%**	25%
Ro	R-	159	1%	4%	**42%**	**53%**
R-	R-	70	3%	3%	11%	**83%**

TAB. *7.9 : Corrélation entre le type de réponse en termes d'intensité moyenne d'une cellule envers un mélange et sa réactivité envers chacun des deux composants du mélange. Les valeurs en gras indiquent les pourcentages de cas où le mélange est dans la même classe, en termes de non-réponse (NR), réponse excitatrice (R+), inhibitrice (R-) ou neutre(Ro), que l'un de ses composants.*

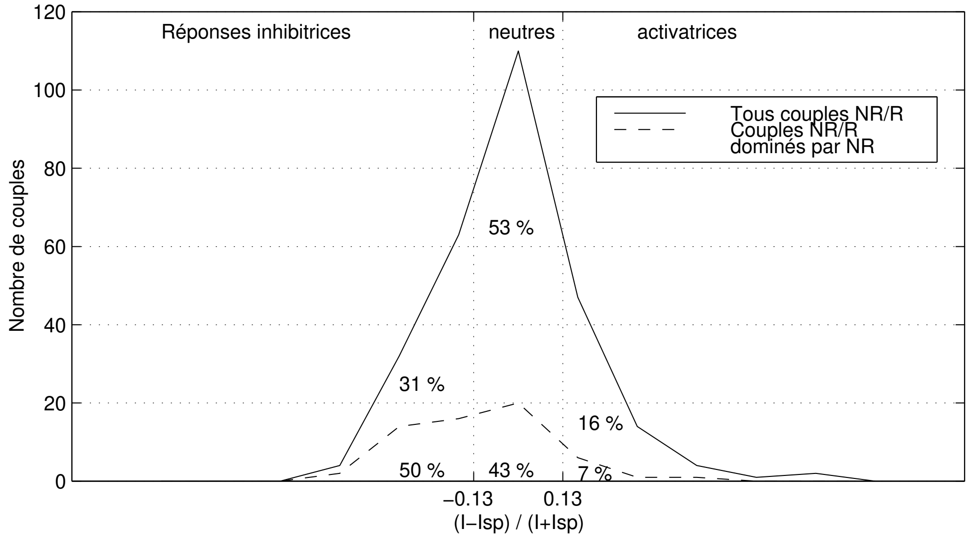


FIG. *7.2 : Répartition des rapports $(\overline{I}-\overline{I}_{sp})/(\overline{I}+\overline{I}_{sp})$ des motifs R des couples NR/R. La courbe en trait plein représente tous les motifs R des couples NR/R, tandis que la courbe en pointillé ne représente que les motifs R dominés par les NR. La répartition des réponses inhibitrices, neutres et excitatrices des couples NR/R est sensiblement identique à la répartition moyenne. La répartition des réponses inhibitrices, neutres et excitatrices dominées par une NR est fortement décalée vers les inhibitions.*

à plusieurs odorants sont capables de les discriminer au moyen de motifs temporels de décharge spécifiques. Nous approchons cette problématique :

- soit cellule par cellule, pour définir le répertoire de motifs, c'est-à-dire l'ensemble des motifs différents, dont dispose chaque cellule pour discriminer les stimuli auxquels est soumis l'animal ;
- soit paire d'odorants par paire d'odorants, pour calculer le taux moyen de discrimination de chaque paire, et juger ainsi de la proximité, en terme de représentation, des cinq odeurs pures choisies dans cette étude.

Les résultats que nous présentons ici, en termes de discrimination cellulaire des stimuli, dépendent bien entendu du mode de représentation choisi pour caractériser l'activité des cellules. Si deux motifs différents signifient bien une possibilité de discrimination cellulaire, deux motifs identiques ne permettent pas de conclure à une absence de discrimination cellulaire.

7.3.1 Le répertoire de motifs par cellule

Sur les 149 cellules étudiées, 5 ne répondent à aucun des odorants utilisés, et ne présentent donc qu'un motif d'activité : le motif spontané. 27 autres cellules ne répondent qu'en présence de l'un des cinq odorants : elles présentent donc deux motifs de réponse possibles : le spontané et l'unique motif évoqué. Quant aux 117 cellules qui évoquent plus d'une réponse, le nombre de motifs différents parmi les réponses est représenté dans la figure 7.3. Le nombre de motifs différents de réponse par cellule a été calculé en comptant le nombre de paires significativement différentes parmi les C_N^2 paires formées par les N odorants évoquant une réponse, et en regroupant les motifs identiques en classes, deux classes étant considérées comme différentes si au moins une des paires qu'elles partagent est différente.

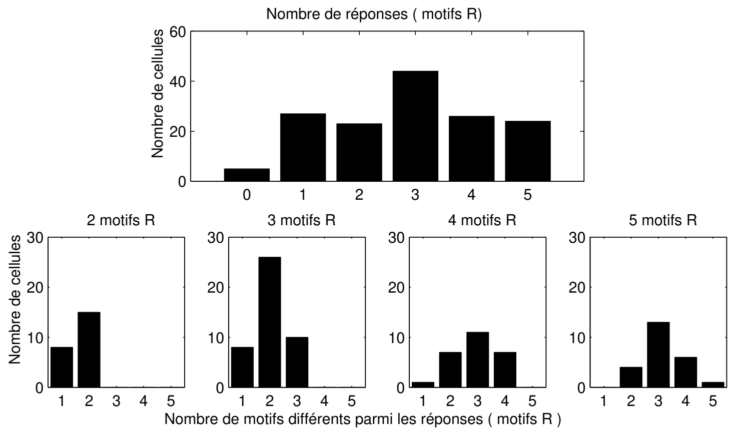


FIG. *7.3 : Résultat de la comparaison paire à paire des motifs évoqués. L'histogramme du haut rappelle la répartition des cellules répondant à N odeurs sur les 5 principales. Les quatre histogrammes du bas donnent, pour $N = 2$ (2 RP) à $N = 5$ (5 RP), la répartition des cellules pouvant discriminer par n motifs différents les N odeurs auxquelles elles sont réactives.*

La figure 7.3 montre qu'une majorité des cellules mitrales qui répondent à 2 ou 3 odeurs ont 2 motifs évoqués différents (et différents du spontané) pour distinguer les odorants ; et que la majorité des cellules mitrales qui répondent à 4 ou 5 odeurs présentent 3 motifs évoqués différents. En plus du motif spontané, les cellules disposent donc d'un répertoire de motifs temporels différents (jusqu'à 5) pour représenter les 5 odorants.

7.3.2 Taux de discrimination des paires d'odeurs

Pour chaque paire d'odorants, le pourcentage de discrimination des motifs R/R est présenté dans le tableau 7.10.

Paire d'odeurs	AC	IP	AM	CI	PM	AI	CP	IM	AP	CM
Discrimination	80%	61%	77%	77%	67%	68%	53%	57%	67%	79%
Réponse identique	20%	39%	23%	23%	33%	32%	47%	43%	33%	21%

TAB. *7.10 : Taux moyen de discrimination de chaque paire d'odorants. Pour chacune des 10 paires d'odorants, pourcentage de paires de motifs R/R qui sont classés par la comparaison probabiliste comme significativement différents (discrimination) et non significativement différents (réponse identique).*

La majorité des odorants sont discriminés par plus de 60% les cellules qui y sont réactives. Les odorants les plus fréquemment confondus par les cellules, en terme de motif temporel, sont C et P d'une part (47% de réponses identiques), et I et M d'autre part (43% de réponses identiques). Les odorants I et M étant déjà largement corrélés dans leur efficacité à évoquer une réponse (ce qui n'est pas le cas de C et P), et ayant d'autre part tendance à être confondus par les cellules qui y sont réactives, ils peuvent être considérés comme les plus proches en termes de représentation bulbaire. Ce résultat est à rapprocher des conclusions de Sicard *et al.* qui attribuent I et M à un même groupe perceptif chez la grenouille [130].

7.4 Conclusion

Nous avons jusqu'à présent utilisé le motif temporel évoqué par chaque stimulus pour en extraire une information binaire concernant la réactivité de la cellule à ce stimulus. Les résultats montrent qu'à concentration égale, toutes les molécules odorantes n'ont pas la même efficacité pour évoquer une réponse, qu'une cellule peut être réactive à un nombre variable d'odorants, et que les efficacités des différentes molécules sont corrélées entre elles. La hiérarchie dans l'efficacité moyenne des différents odorants n'est toutefois pas conservée d'une cellule à l'autre puisqu'une réponse à un odorant n'implique jamais de façon systématique une réponse aux odorants qui sont plus efficaces en moyenne. Les cellules ont donc un profil de réactivité qui leur est spécifique, mais rarement une sélectivité très étroite.

La réactivité aux mélanges est significativement plus forte que celle aux odeurs pures, et dans 90% des cas, un mélange évoque une réponse si et seulement si un des deux composants évoque une réponse. En utilisant uniquement l'information concernant la réactivité de la cellule aux différents stimuli, on peut donc prévoir 90% de la réactivité aux mélanges. En utilisant l'intensité moyenne, on peut commencer à comprendre une partie des prédictions erronées, mais nous ne pouvons pas chercher à expliquer plus avant les causes des différences de comportement des cellules aux différents mélanges sans utiliser l'information apportée par les motifs temporels évoqués.

Nous avons montré que la majorité des cellules peu sélectives discriminent tout de même une grande partie des stimuli auxquels elles sont réactives grâce à un répertoire de motifs temporels différents. Ces différents motifs évoqués par les odeurs pures posent le problème de leur mode de composition dans les motifs évoqués par les mélanges dans lesquels elles sont impliquées. Nous comparons directement par la suite l'ensemble des motifs temporels évoqués par les odeurs pures avec ceux évoqués par leurs mélanges pour trouver une éventuelle loi de composition des motifs temporels dans les mélanges.

Chapitre 8

Loi de composition des motifs temporels dans les mélanges

Les cellules mitrales discriminent une grande partie des odeurs pures auxquelles elles sont réactives grâce à des motifs temporels de décharge spécifiques des différents odorants. Ce chapitre s'intéresse à la façon dont ces motifs se combinent lorsque les odorants sont présentés en mélanges.

Une partie de la réponse a été donnée dans le chapitre précédent pour les cas où les deux odeurs pures n'évoquent pas de réponse (et présentent donc un motif évoqué identique au motif spontané d'activité) : leur mélange n'évoque en général pas de réponse non plus. Il évoque donc lui aussi le même motif temporel que ses composants.

Il reste à vérifier si cette identité des motifs évoqués par un mélange et par ses composants s'étend aux cas où deux odeurs pures évoquent une même réponse.

Quant aux nombreux cas où les deux odeurs pures évoquent des motifs différents, plusieurs hypothèses sont *a priori* envisageables en ce qui concerne la loi de composition des motifs temporels dans les mélanges :

- soit le motif du mélange est indépendant des motifs de ses deux composants. On parlera alors d'indépendance ;
- soit le motif du mélange est une combinaison des motifs de ses deux composants. On parlera alors de combinaison. La combinaison peut-être additive si le motif du mélange est la somme des deux motifs, ou bien une moyenne équilibrée, ou pondérée, des motifs de ses deux composants ;
- soit le motif du mélange ne dépend que de l'un des motifs de ses deux composants. On parlera alors de dominance.

Pour trancher entre ces différentes hypothèses, nous comparons dans un premier temps les motifs temporels évoqués par les mélanges avec les motifs temporels évoqués par chacun de leurs deux composants. Pour cela, plusieurs approches vont être présentées :

- la comparaison probabiliste permet de donner une première idée sur la question, en faveur de la dominance, mais ne permettent pas d'apporter de réponse tranchée, car, comme toute méthode de classification, elle force les ressemblances en regroupant des objets dans une même classe ;

- nous observons ensuite directement les distances des mélanges à chacun de ses composants, ce qui confirme qu'il y a une majorité de paires où la combinaison des deux motifs est largement dominée par l'un des deux ;
- nous proposons enfin une méthode originale, élaborée pour quantifier l'influence relative de chacun des composants sur le mélange : la représentation de chacun des motifs dans un espace à 15 dimensions, et une projection orthogonale du vecteur mélange sur chacun des vecteurs composants (lorsque ceux-ci sont différents). Cette représentation montre que les motifs évoqués par des mélanges sont des moyennes pondérées des motifs évoqués par leurs composants. Le plus souvent, les coefficients de pondération sont répartis autour de 0 et de 1, ce qui correspond à l'hypothèse de dominance. Dans les autres cas, ces coefficients sont compris entre 0 et 1, le motif évoqué par le mélange étant alors une moyenne plus ou moins équilibrée des motifs évoqués par ses composants.

Dans un deuxième temps, les facteurs susceptibles d'être corrélés avec le composant dominant, ou les coefficients de pondération, seront analysés.

8.1 Mise en évidence d'un phénomène de dominance

8.1.1 Comparaison des motifs temporels

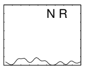
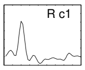
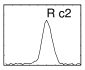
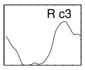
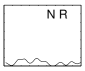
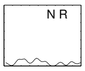
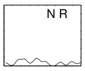
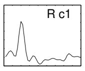
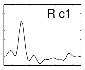
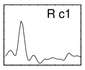
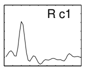
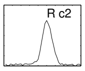
Le tableau 8.1 présente les résultats de la comparaison probabiliste des 1145 mélanges avec chacun de leurs composants, ainsi que la réactivité de chacun d'eux.

La classification probabiliste réalisant les comparaisons de motifs paire à paire, on peut obtenir des incohérences dans les résultats des trois comparaisons des triplets de motifs (odeur X, odeur Y, mélange XY) et des trois déterminations de réactivité. Pour les 1145 triplets étudiés, on trouve dans 12% des cas le mélange identique à un seul des deux composants, et pourtant les deux composants identiques entre eux, et dans 7% des cas le mélange identique aux deux composants et pourtant les deux composants différents. Dans les 81% des cas restants, les trois comparaisons sont cohérentes entre elles.

L'ensemble des incohérences est géré en privilégiant les résultats les plus éloignés du seuil de décision par rapport à ceux qui en sont les plus proches, lorsqu'ils se trouvent en contradiction. Dans plus de 89% des cas, l'ensemble des incohérences entre les six résultats peut être éliminé en n'en modifiant qu'un seul.

Le tableau 8.1 montre que, lorsque les deux composants évoquent le même motif de réponse, le mélange évoque aussi ce motif commun dans 72% des cas (ligne 3). Nous retrouvons que 82% des mélanges de composants inefficaces sont aussi inefficaces (ligne 1). Globalement, 76% des mélanges de composants évoquant des motifs identiques évoquent aussi ce même motif.

Les mélanges d'un composant efficace et d'un composant inefficace évoquent le même motif que l'un des composants dans 84% des cas (ligne 2) : ils sont le plus souvent dominés par le composant efficace (62% contre 22%). Lorsque les deux composants évoquent

	Résultat de la classification des :			• mélanges correspondants XY		
	• paires d'odeurs pures		nb de	NR	Rc1 ou Rc2	Rc3
	odeur X	odeur Y	paires		 ou 	
1	NR 	NR 	204	**82%**	/	18%
2	NR 	Rc1 	277	**22%**	**62%**	16%
3	Rc1 	Rc1 	319	4%	**72%**	24%
4	Rc1 	Rc2 	345	1%	**75%**	23%

TAB. *8.1 : Résultats statistiques sur les 149 cellules avec la classification probabiliste : pour chaque résultat possible de la classification des paires d'odeurs pures (lignes 1 à 4), les colonnes 4 à 6 représentent la répartition des mélanges correspondants. Globalement, le motif évoqué par un mélange est identique à l'un au moins des motifs évoqués par ses composants dans* ***78%*** *des cas (valeurs en gras). Plus précisément, il est identique aux deux motifs dans 76% des cas où ils sont identiques entre eux (lignes 1 et 3), et il est identique à un des deux motifs dans 79% des cas où ils sont différents (lignes 2 et 4) : c'est ce que nous appelons la* ***dominance****.*

deux motifs de réponse différents, 75% des mélanges évoquent le même motif que l'un des composants (ligne 4). Globalement, lorsque les deux composants évoquent des motifs différents, une large proportion (79%) des mélanges évoque le même motif que l'un des composants.

Ces premiers résultats semblent donc en faveur de l'hypothèse de dominance. Nous vérifions maintenant cette hypothèse grâce à une méthode qui quantifie de façon continue la distance entre le motif du mélange et ceux de ses composants.

8.1.2 Distance du mélange à chacun de ses composants

Pour vérifier le phénomène qui semble être mis en évidence par la comparaison probabiliste, nous étudions dans ce paragraphe les distances entre motifs, calculées de la même façon que pour établir la classification hiérarchique ascendante. Il s'agit de la distance d de Camberra :

$$d(X,Y) = \sum_i \frac{|X_i - Y_i|}{X_i + Y_i}$$

dont le choix est justifié dans les *Matériels et méthodes*. Pour connaître la position relative du mélange par rapport à ses deux composants, nous calculons les distances du mélange à chacun de ses composants : $d(XY,X)$ et $d(XY,Y)$.

La figure 8.1 représente le rapport de la plus faible des distances sur leur somme :

$$r = \frac{min(d(XY,X), d(XY,Y))}{d(XY,X) + d(XY,Y)}$$

Un rapport r proche de 0 signifie que le mélange est très proche de l'un des composants par rapport à l'autre, ce qui correspond aux cas de dominance définis plus haut, alors qu'un rapport proche de $1/2$ signifie que le mélange se situe à égale distance des deux composants.

L'histogramme de gauche montre une répartition de r autour de 0.5 : lorsque les réponses aux deux composants sont proches, le mélange se trouve le plus souvent à égale distance des deux composants. En revanche, l'histogramme de droite montre que les rapports sont centrés sur 0.2 : dès que les réponses s'éloignent et se différencient, le mélange tend à répondre comme l'un ou l'autre des composants, plutôt que d'une façon qui leur soit intermédiaire.

L'utilisation des distances entre motifs confirme le phénomène de dominance observé par comparaison de motifs, mais ne permet pas d'établir la loi de composition des motifs dans un mélange. La projection va permettre d'obtenir les coefficients α_X et α_Y pour le calcul du motif du mélange $\vec{V}_{XY} = \alpha_X \vec{V}_X + \alpha_Y \vec{V}_Y + \vec{R}$.

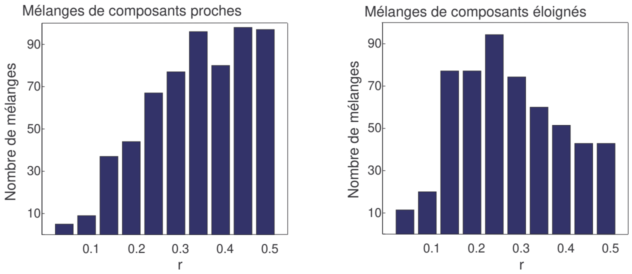


FIG. *8.1 : Histogrammes de répartition des rapports* $r = min(d(XY, X), d(XY, Y))/(d(XY, X) + d(XY, Y))$*, où* $d(XY, X)$ *représente la distance de Camberra du motif du mélange* XY *à son composant* X*. À gauche pour les mélanges dont les motifs des composants sont proches (*$d(X, Y) \leq 6$*), à droite pour les mélanges dont les motifs des composants sont assez éloignés (*$d(X, Y) > 6$*).*

8.2 Le motif de réponse au mélange est une moyenne pondérée des motifs évoqués par ses composants

8.2.1 Décomposition linéaire du mélange sur ses composants

Lorsque les deux composants d'un mélange évoquent des motifs qui ne sont pas colinéaires, ils définissent un plan dans l'espace de représentation du mélange. La projection orthogonale sur ce plan du motif évoqué par le mélange permet de séparer sa composante corrélée aux odeurs pures (le vecteur projeté) de sa composante indépendante (le résidu de projection). La projection du motif évoqué par le mélange est ensuite décomposée linéairement en fonction des motifs évoqués par les odeurs pures selon l'équation : $\vec{V}_{XY} = \alpha_X \vec{V}_X + \alpha_Y \vec{V}_Y + \vec{R}$. α_X et α_Y sont les deux coefficients de projection qui donnent la participation dans le motif du mélange des composants X et Y respectivement.

La figure 8.2 montre la répartition des valeurs des coefficients et des résidus de projection pour les 1145 mélanges, dans les cas où les vecteurs représentant les odeurs pures sont presque colinéaires (angle inférieur à $\pi/4$) en tant que témoins, et dans les cas où ces vecteurs forment un angle supérieur à $\pi/4$ et sont donc assez différents pour que la projection soit stable.

Lorsque l'angle entre les deux composants est faible (ligne du haut), c'est-à-dire lorsque les motifs sont fortement corrélés, la plan de projection est très peu stable : il peut changer considérablement d'inclinaison dans l'espace de représentation avec la variabilité des deux motifs qui le définissent. Les coefficients de projection se répartissent majoritairement autour de 0.5, ce qui signifie soit que le motif évoqué par le mélange est une moyenne équilibrée des motifs évoqués par ses composants, soit que la variabilité des motifs est du même ordre que leur différence. On commence aussi à voir apparaître le pic autour de 0 et celui autour de 1, correspondant aux cas où le motif d'un composant n'apparaît pas ou au contraire est totalement inclus dans le motif du mélange.

À partir du moment où l'angle entre les deux composants est assez important ($\pi/4$

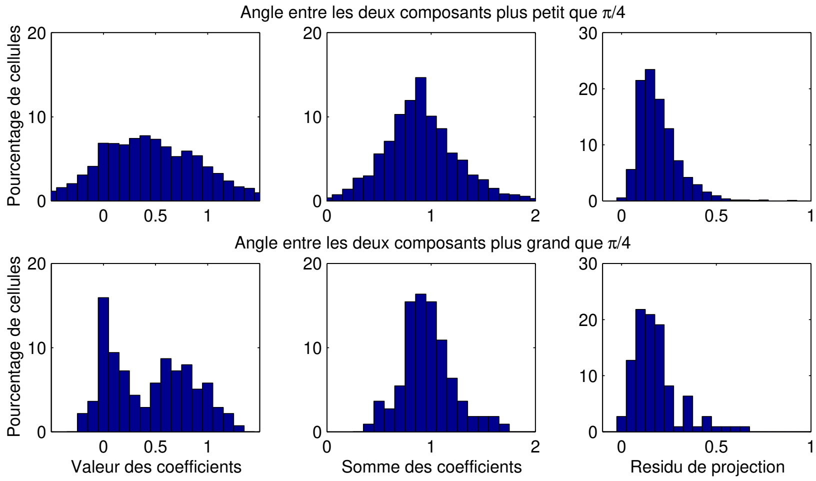


FIG. *8.2 : Répartition des valeurs des coefficients de projection α_X et α_Y, de leur somme $\alpha_X + \alpha_Y$, et de la norme du résidu R de la projection (rapportée à la norme du vecteur-mélange) pour tous les mélanges XY confondus. La ligne du haut représente les mélanges dont les composants forment un angle faible (inférieur à $\pi/4$), et la ligne du bas les mélanges dont les composants forment un angle important (supérieur à $\pi/4$).*

environ), la répartition des coefficients et du résidu de projection ne dépendent plus de cet angle.

La ligne du bas de la figure 8.2 représente les cas où la projection a toute sa signification. L'angle entre les deux composants étant important (supérieur à $\pi/4$), le plan de projection est bien défini.

Tandis que les deux coefficients peuvent prendre des valeurs comprises entre -0.2 et 1.3, leur somme est dans une grande majorité des cas comprise entre 0.8 et 1.1. Cela montre que plus le poids d'un composant est fort dans le motif du mélange, plus le poids de l'autre y est faible. Le motif évoqué par le mélange est donc proche d'une moyenne pondérée des motifs de ses composants, avec toutefois une somme des poids non centrée sur 1 mais sur 0.9 seulement.

La répartition des coefficients autour de 0 et de 0.8 montre que la majorité des mélanges évoquent des motifs qui sont des cas extrèmes de moyennes pondérées, l'un des coefficient de pondération devenant alors totalement nul. Cela confirme la prépondérance de la dominance sur les autres modes de combinaison.

La distribution de la norme du résidu de projection sur la norme du vecteur mélange montre qu'une proportion variable mais non négligeable (10 à 20%) du motif évoqué par le mélange est imprévisible à partir des motifs des deux composants. Ce résidu est par construction indépendant du motif évoqué par chacun des composants. L'étude de sa projection sur le vecteur spontané (non figurée) montre qu'il est aussi largement indépendant du motif spontané. Ce résidu est donc totalement imprévisible. Il est peut-être représentatif de la variabilité des motifs temporels.

Pour étudier plus précisément la répartition des paires de coefficients de projection, la figure 8.3 représente le plus petit des deux coefficients ($\alpha_1 = \min(\alpha_X, \alpha_Y)$) en fonction du coefficient le plus grand ($\alpha_2 = \max(\alpha_X, \alpha_Y)$) pour les paires d'odeurs pures dont l'angle est supérieur à $\pi/4$, et replace les différentes modalités de combinaison aux positions qui leur correspondent.

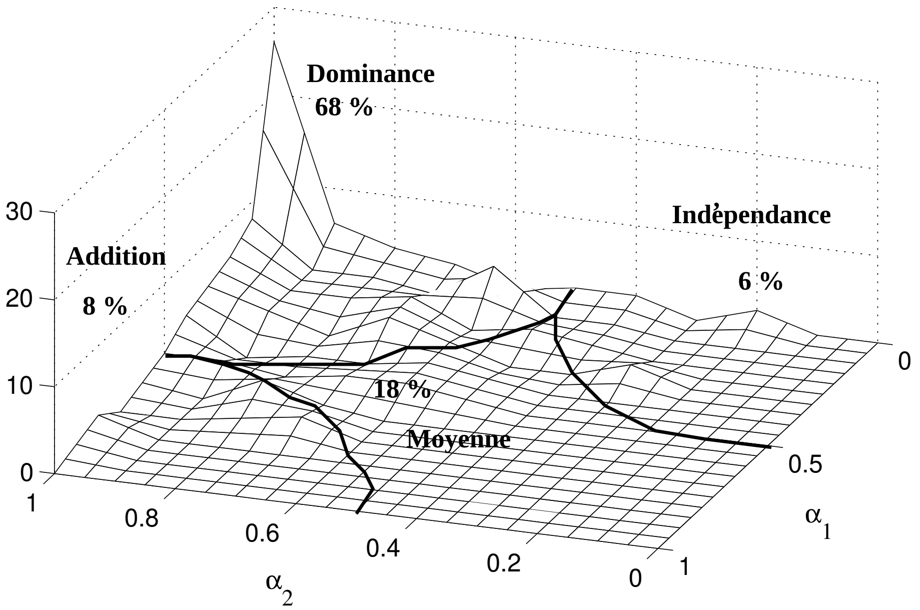


FIG. *8.3 : Répartition des paires de coefficients de projection (α_X,α_Y) de chaque mélange sur ses deux composants X et Y. Sur l'un des deux axes est représenté le plus petit des deux coefficients $\alpha_1 = \min(\alpha_X, \alpha_Y)$, et sur l'autre axe le plus grand des deux coefficients $\alpha_2 = \max(\alpha_X, \alpha_Y)$. Les paires ne se distribuent donc que sur le triangle $\alpha_1 \leq \alpha_2$. Pour la lisibilité de la représentation, la surface a été lissée par convolution avec un filtre $[\frac{1}{4}\frac{1}{2}\frac{1}{4}]$. C'est la raison pour laquelle la distribution mord légèrement sur le triangle $\alpha_1 > \alpha_2$. Les traits en gras représentent les limites approximatives des différentes hypothèses.*

La figure 8.3 montre que les différentes modalités de combinaisons forment un continuum où tous les intermédiaires sont représentés. Elle permet aussi de vérifier que les couples (α_1,α_2) se répartissent majoritairement autour de (0,1), ce qui correspond à la dominance du motif d'un composant sur l'autre dans le mélange.

Les coefficients de projection constituent un estimateur continu de l'influence de chaque composant sur le mélange, et permettent d'établir deux résultats :

- d'une part, la tendance mise en évidence par la méthode de classification est vérifiée. Lorsque deux composants évoquent des motifs de réponse sensiblement différents, le motif en réponse à leur mélange est dans la majorité des cas identique à l'un d'eux, et complètement indépendant de l'autre : c'est ce que nous avons appelé phénomène de dominance, et que nous retrouvons ici dans environ 2/3 des cas ;
- nous avons d'autre part mis en évidence un nombre non négligeable de cas où le motif du mélange est un intermédiaire entre les deux motifs, proche d'une moyenne pondérée dont les coefficients peuvent être variables, avec une composante (envi-

ron 20%) non prévisible à partir du motif spontané et des motifs évoqués par les composants.

8.2.2 Effet de la variabilité des motifs sur la projection

L'étude précédente montre que le motif évoqué par le mélange est très proche d'une moyenne pondérée des motifs évoqués par ses composants. En effet, la somme des coefficients est centrée sur 0.9 et non sur 1, et le résidu de projection n'est pas nul, mais de norme environ égale à 0.2 fois la norme du mélange. Nous cherchons à déterminer dans ce paragraphe si cette différence peut être uniquement due à la variabilité des motifs.

Pour cela, nous avons construit pour les 1145 mélanges des motifs artificiels EV'_{XY} qui sont les moyennes pondérées exactes des motifs de leurs composants : $\vec{V'}_{XY} = \alpha'_X \vec{V}_X + \alpha'_Y \vec{V}_Y$. Les coefficients α'_X et α'_Y ont été choisis les plus proches possible des coefficients réels, mais toujours de façon à ce que $0 \leq \alpha'_X \leq 1$, $0 \leq \alpha'_Y \leq 1$, et $\alpha'_X + \alpha'_Y = 1$. Nous avons ensuite ajouté sur ces motifs artificiels un bruit poissonnien assez faible pour qu'il n'induise pas de modifications significatives (selon la méthode de comparaison probabiliste, $p < 0.05$). Nous avons enfin projeté ces motifs artificiels sur les motifs des odeurs pures.

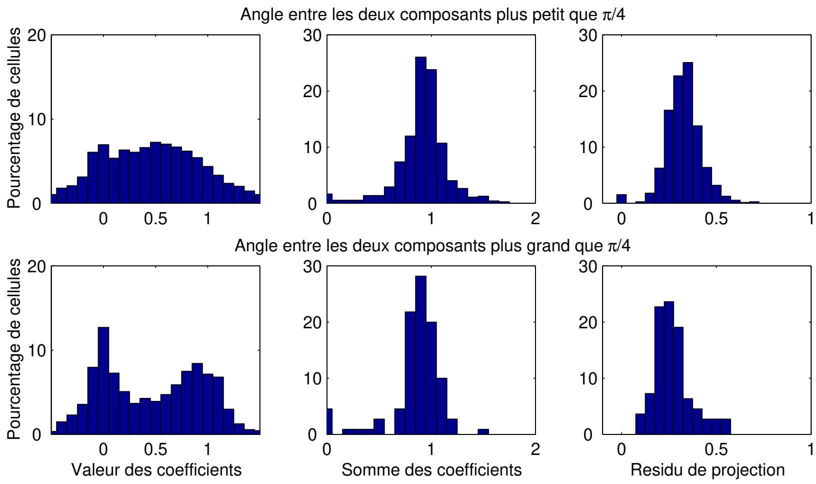


FIG. 8.4 : *Répartition des valeurs des coefficients de projection α_X et α_Y, de leur somme $\alpha_X+\alpha_Y$, et de la norme du résidu R de la projection (rapportée à la norme du vecteur-mélange) pour tous les motifs artificiels obtenus par moyenne pondérée exacte des motifs des odeurs pures, puis bruitage poissonnien.*

La figure 8.4 montre qu'avec ces motifs artificiels, on retrouve les différentes caractéristiques des coefficients de projection réels qui pouvaient paraître incompatibles avec l'hypothèse de moyenne pondérée (cf figure 8.3) dans le paragraphe précédent :

- une asymétrie entre 0 et 1,
- une somme des coefficients inférieure à 1,
- la présence d'un résidu de projection non négligeable.

Une faible variabilité des motifs temporels est donc suffisante pour expliquer ces trois caractéristiques. La variabilité ajoutée n'est en effet pas supérieure à la variabilité naturelle de l'activité spontanée, puisque l'on trouve régulièrement des paires de motifs spontanés classés significativement différents par la comparaison probabiliste. L'ajout de variabilité sur deux composants indépendants fait apparaître un résidu, mais ne modifie pas leur indépendance (les coefficients de projection nuls restent nuls) ; en revanche, la variabilité décorrèle les motifs fortement corrélés (les coefficients égaux à 1 diminuent significativement). Cela explique la somme des coefficients inférieure à 1, ainsi que l'asymétrie entre les faibles coefficients (centrés sur 0) et les forts coefficients (centrés sur une valeur légèrement inférieure à 1).

L'hypothèse selon laquelle le motif évoqué par un mélange est une moyenne pondérée des motifs évoqués par ses composants semble donc parfaitement en accord avec les résultats de décomposition linéaire, si on admet pour les motifs évoqués une variabilité environ égale à la variabilité spontanée.

8.3 Transitivité et ordre de dominance

Les résultats en termes de dominance sont présentés dans ce paragraphe cellule par cellule. Nous nous intéressons en particulier à la question de la transitivité de la relation de dominance, et à la question de l'ordre de dominance des cinq odeurs pures (si la relation est transitive). Dans la section suivante, nous considérerons le phénomène de dominance sur l'ensemble de la population cellulaire.

Pour une cellule donnée, la représentation d'un mélange XY peut être résumée par une des deux situations suivantes :

- soit on peut mettre en évidence la dominance d'un composant (disons X) sur l'autre, que nous noterons $X \triangleright Y$, parce que les motifs évoqués par X et Y sont différents, et que le motif évoqué par le mélange est identique à celui évoqué par X ;
- soit on ne peut pas mettre en évidence la dominance d'un composant, situation que nous noterons $X \diamond Y$, parce que les motifs évoqués par X et Y sont identiques, ou parce que le motif évoqué par le mélange est intermédiaire entre les motifs évoqués par X et Y.

La première question qui se pose est celle de la transitivité de la relation de dominance. La relation de dominance est transitive si et seulement si :

$$\forall(W, X, Y),\ W \triangleright X \text{ et } X \triangleright Y \Rightarrow W \triangleright Y \tag{8.1}$$

La transitivité peut être testée à partir du moment où il existe au moins un triplet (W, X, Y) tel que les motifs évoqués par les trois odorants X, Y et W et par les trois mélanges binaires WX, WY et XY aient été enregistrés.

Sur les 149 cellules, 116 ont été enregistrées sous stimulation avec suffisamment de mélanges pour que la transitivité de la dominance puisse être testée. Sur ces 116 cellules, toutes vérifient la transitivité de la dominance, sauf une, pour laquelle $A \triangleright I$ et $I \triangleright P$, et pourtant $P \triangleright A$.

Nous concluons donc que la dominance est une relation transitive au niveau cellulaire.

Puisque la dominance est transitive, la deuxième question qui se pose est celle de l'ordre de dominance des cinq odorants. Comme tous les mélanges ne sont pas forcément caractérisés par une relation de dominance, toutes les cellules ne permettent pas d'établir un ordre strict de dominance du type : $U \triangleright V \triangleright W \triangleright X \triangleright Y$. La majorité des cellules permettent d'établir une hiérarchie de dominance du type $U \diamond V \triangleright W \diamond X \triangleright Y$, par exemple. Sur les 115 cellules, nous n'observons jamais plus de deux cellules pour lesquelles l'ordre hiérarchique de dominance soit exactement identique.

Nous avons donc calculé le pourcentage de cellules dont l'ordre de dominance est compatible avec chacun des ordres stricts possibles. Comme avec cinq odeurs, il y a 120 ordres de dominance possibles, nous avons représenté dans le tableau 8.2 seulement les cas les plus fréquemment et les moins fréquemment rencontrés. La somme des pourcentages dépasse largement 100% puisque une cellule du type $U \diamond V \triangleright W \diamond X \triangleright Y$ est compatible avec quatre ordres stricts.

Le tableau 8.2 montre que tous les ordres de dominance ne sont pas également représentés parmi les 115 cellules. Les ordres que l'on retrouve le plus fréquemment sont ceux où les deux premières positions sont occupées par I, P, ou M, et la dernière par A ou C. Les odeurs qui sont en moyenne plus efficaces (I, P et M) semblent être aussi en moyenne les plus dominantes. Nous vérifierons cette question dans la section suivante, consacrée aux facteurs corrélés avec la dominance.

Le tableau 8.2 montre d'autre part qu'aucun des 120 ordres de dominance stricte théoriquement possibles n'est incompatible avec les ordres de dominance propres aux différentes cellules. Comme tous les profils de réactivité étaient représentés par les 149 cellules, tous les ordres de dominance possibles sont aussi réalisés. Chaque cellule présente donc non seulement une spécificité de réactivité, mais aussi une spécificité de dominance.

8.4 Les facteurs corrélés avec la dominance

Lorsque deux odeurs pures évoquent des motifs de réponse différents, l'un d'entre eux domine dans 2/3 à 3/4 des cas sur l'autre dans le motif évoqué par le mélange. Nous nous intéressons ici aux facteurs corrélés avec cet effet de dominance, et qui permettraient éventuellement de prédire le motif dominant dans la réponse au mélange. Comme nous avons vu que la dominance est transitive, nous pouvons chercher à la corréler directement avec des facteurs caratéristiques de chaque composant.

8.4.1 La réactivité de la cellule aux deux composants du mélanges

Le premier facteur ayant toutes les chances d'être corrélé avec la dominance est la réactivité de la cellule aux deux composants. Nous pouvons nous attendre en effet à ce que le mélange d'une molécule à laquelle la cellule n'est pas réactive, et d'une molécule qui évoque une réponse, évoque lui aussi une réponse, caractérisée par le même motif.

Cette corrélation a d'ailleurs déjà pu être relevée dans le tableau 8.1 page 115 qui croise les résultats de réactivité avec ceux de dominance.

Relation stricte de dominance									Cellules compatibles
I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	27%
M	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	27%
I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	23%
M	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	23%
P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	22%
I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	21%
I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	20%
P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	18%
P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	18%
I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	18%
M	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	17%
P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	17%
M	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	16%
P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	16%
I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	16%
I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	15%
M	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	15%
I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	14%
M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	13%
M	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	A	13%
P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	12%
M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	11%
...	...	...	...	...	...	...	...	...	...
A	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	M	1%
A	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	M	1%
A	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	1%
A	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	1%
C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	A	$\triangleright$	M	1%
P	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	A	$\triangleright$	M	1%
A	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	1%
A	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	1%
I	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	$\triangleright$	A	$\triangleright$	P	1%
A	$\triangleright$	C	$\triangleright$	M	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	1%
A	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	1%
A	$\triangleright$	I	$\triangleright$	P	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	1%
A	$\triangleright$	P	$\triangleright$	I	$\triangleright$	M	$\triangleright$	C	1%

TAB. *8.2 : Ordre de dominance cellulaire. Chaque ligne indique un ordre de dominance strict, et le pourcentage de cellules dont l'ordre de dominance est compatible avec cet ordre strict. Par exemple, une cellule telle que* $U \triangleright V \triangleright W \diamond X \triangleright Y$ *est compatible avec les deux ordres stricts* $U \triangleright V \triangleright W \triangleright X \triangleright Y$ *et* $U \triangleright V \triangleright X \triangleright W \triangleright Y$. *Seuls les ordres de dominance les plus fréquemment et les moins fréquemment rencontrés parmi les 115 cellules sont représentés, et classés par fréquences d'apparition décroissantes.*

Le tableau 8.3 résume les résultats de la dominance en fonction de la réactivité aux composants. Pour une cellule et un mélange donnés, il y a trois cas de figure : soit aucun des deux composants n'évoque de réponse, soit un seul des deux composants évoque une réponse, soit les deux composants évoquent une réponse.

Odeurs pures		Mélanges		
Réactivité	Nb de paires	Dominance		Autres cas
		NR	R	
NR-NR	204	82%	/	18%
NR-R	277	22%	62%	16%
R-R	664	/	74%	26%

TAB. *8.3 : Pourcentages de dominance dans les différentes situations de réactivité aux deux composants (résumé du tableau 8.1).*

Le tableau 8.3 montre d'une part que le taux global de dominance est variable selon l'efficacité des composants du mélange : lorsque les deux composants évoquent une réponse, la probabilité de dominance est plus faible (74%) que lorsque l'un au moins des composants est inefficace (82 et 84%). D'autre part, en cas de mélange d'un composant efficace avec un composant inefficace (ligne NR-R), le composant efficace a une probabilité trois fois plus forte de dominer que le composant inefficace.

La réactivité de la cellule aux deux composants est corrélée à la fois avec la probabilité de dominance, et avec le composant dominant lorsque les deux composants ne provoquent pas la même réactivité.

8.4.2 La nature et l'efficacité de l'odorant

Le deuxième facteur testé est la nature moléculaire des composants. La corrélation entre dominance et nature de l'odorant était déjà partiellement visible dans le tableau 8.2 ; nous présentons ici les statistiques de dominance pour l'ensemble des 149 cellules. Les pourcentages de dominance des odeurs pures se répartissent ainsi : 12% pour A, 17% pour C, 37% pour P, 46% pour M, et 67% pour I. L'ordre de dominance observé statistiquement sur l'ensemble des cellules ne se retrouve toutefois pas pour toutes les cellules individuellement puisque toutes les possibilités théoriques de dominance ont été observées, même les moins probables, comme celle de ACE sur ISO.

Comme nous venons de voir que la réactivité de la cellule a une forte influence sur l'effet de dominance, et que toutes les odeurs n'ont pas la même efficacité, l'ordre de dominance constaté ici peut être la conséquence directe de ces deux dernières observations. Nous ne conserverons donc que les mélanges de deux composants réactifs (mélanges R/R). Les pourcentages de dominance sont alors légèrement différents, mais l'ordre de dominance reste le même : il est représenté par le premier histogramme de la figure 8.5.

Le deuxième histogramme de la figure rappelle, pour comparaison, les efficacités des mêmes odorants présentées dans le tableau 7.2. Au p-cymène près, l'ordre de dominance

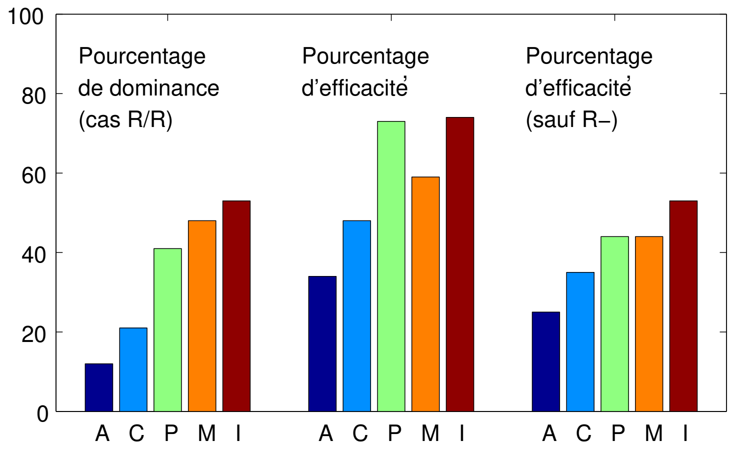


FIG. *8.5 : Pourcentages de dominance (dans les cas R/R) et d'efficacité, en termes de R+, Ro, R-, et en termes de R+ et Ro uniquement, des cinq odorants principaux.*

correspond à l'ordre d'efficacité. Cet odorant étant celui qui évoque un maximum de réponses inhibitrices (40%), nous avons représenté dans le troisième histogramme la réactivité des odorants en termes de réponses activatrices et neutres uniquement (les inhibitions n'étant plus comptabilisées comme des réponses). L'ordre de dominance est alors identique à ce nouvel ordre d'efficacité. La proportion de cellules pour lesquelles un odorant est dominant est donc corrélée à la proportion de cellules réactives (hors inhibitions) à cet odorant.

8.4.3 La forme du motif

Le tableau 8.4 donne le pourcentage de dominance des motifs de chaque type (selon Buonviso *et al.*) lorsqu'ils sont associés en mélange avec des motifs de même type ou de chacun des autres types.

La forme du motif évoqué par chacun des composants est corrélée avec l'effet de dominance : bien qu'aucun type de motif ne domine systématiquement sur un autre, le type 1 (non synchronisé) domine moins fréquemment que les autres (synchronisés sur la respiration). Il semble donc qu'une réponse dont l'activité est synchronisée sur le cycle respiratoire ait tendance à dominer sur une réponse uniforme.

La figure 8.6 illustre les pourcentages de cas où un paramètre comme l'intensité moyenne, l'intensité maximale, ou l'écart-type, est plus élevé dans le motif dominant. Elle permet de vérifier que, dans 70% des cas, le motif dominant présente un écart-type plus fort que l'autre motif. Et ce n'est pas dû uniquement au fort taux de dominance de R sur NR, puisque ce taux se maintient dans les situations R/R.

Les autres paramètres décrivant le motif temporel sont moins corrélés avec la dominance. En effet, le seul pourcentage qui s'éloigne de 50% est celui de $\overline{I}$ dans les cas NR/R, ce qui s'explique par la dominance des NR sur les réponses inhibitrices presque exclusivement.

		Type dominant			
		1ab	2ab	3	4abcd
Type dominé	1ab	74%	39%	64%	51%
	2ab	29%	69%	33%	27%
	3	26%	51%	90%	72%
	4abcd	26%	46%	16%	77%
Dominance moyenne		38%	52%	55%	56%

TAB. *8.4 : Pourcentage de dominance de chaque type de motif sur chacun des autres. Le pourcentage de dominance d'un type X sur un type Y est donné par le nombre de cas où X est dominant sur Y, ramené au nombre de cas où les types X et Y sont associés en mélange (entre 50 et 100 selon les paires de types). La somme des proportions de dominance de X sur Y et de Y sur X n'atteint pas 1 à cause des cas où la réponse au mélange n'est dominée par aucun des motifs de ses composants.*

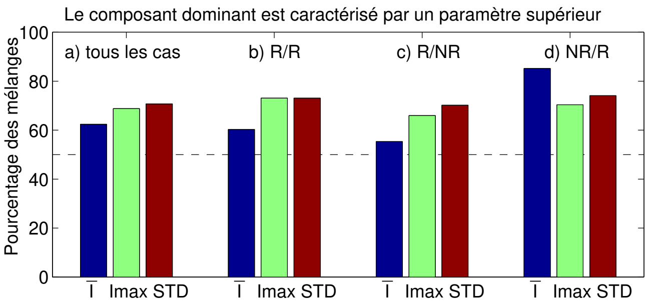


FIG. *8.6 : Corrélation de la forme du motif avec la dominance : les barres indiquent le pourcentage de cas où le motif dominant est caractérisé par un* $\overline{I}$*, un* I_{max} *ou un* STD *plus fort que l'autre motif, dans tous les cas, puis pour chacun des cas de dominance séparément (R/R, R/NR et NR/R). Plus ces pourcentages s'éloignent de 50% (ligne en pointillé), plus le paramètre est corrélé avec le phénomène de dominance.*

8.4.4 La localisation antéropostérieure de la cellule

Les taux de réactivité et de dominance ont été calculés séparément pour les cellules enregistrées dans des régions plutôt postérieures, médianes ou antérieures du bulbe olfactif.

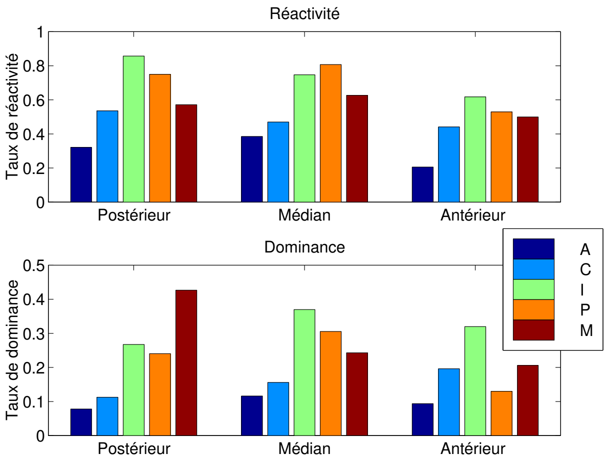


Fig. *8.7 : Influence de la localisation antéro-postérieure sur la réactivité et la dominance : 30 cellules ont été enregistrées dans une région postérieure du bulbe, 83 dans une région centrale et 36 dans une zone antérieure.*

Bien que le taux de réactivité de chacune des cinq odeurs ne soit pas significativement différent d'une région du bulbe à l'autre, le taux de dominance de P et M varie significativement avec la zone du bulbe considérée.

8.5 Évolution de la dominance avec la concentration

L'efficacité d'une molécule dépend de sa concentration, et le taux de dominance d'une odeur dépend de son efficacité. Il est donc très probable que la dominance soit corrélée avec la concentration de l'odorant.

Toute la suite de ce chapitre est consacré à l'influence de la concentration relative des deux composants sur la loi de composition de leurs motifs. Elle présente les résultats de l'expérience à concentration variable. Dans cette section, nous décrivons la composition des motifs en termes de dominance ; dans la suivante, nous la décrirons en termes de coefficients de pondération.

Nous présentons dans un premier temps l'évolution de taux de dominance des composants avec leur concentration relative dans les mélanges. Dans un deuxième temps l'évolution de la dominance avec la concentration sera détaillée cas par cas.

8.5.1 Évolution du taux de dominance

Pour tester l'influence de la concentration relative d'un composant d'un mélange sur sa capacité à dominer, nous étudions dans un premier temps le pourcentage de dominance d'un composant X de nature quelconque en fonction de sa concentration relative dans un mélange. Cette concentration relative est exprimée par le logarithme en base 10 du rapport de sa concentration sur celle de l'autre composant du mélange : $log_{10}([X]/[Y])$.

Les résultats de cette étude sont présentés dans la figure 8.8. L'origine de l'axe des abscisses représente donc des concentrations équilibrées, 1 représente une concentration en X dix fois plus forte que celle de l'autre composant, et -1 une concentration en X dix fois moins forte que celle de l'autre composant.

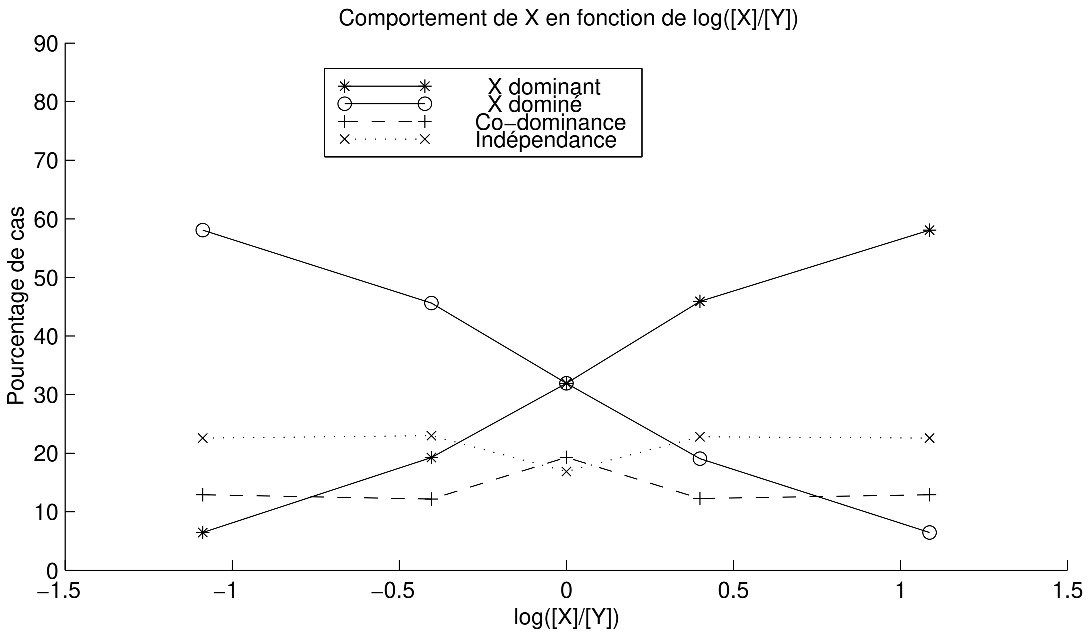


FIG. *8.8 : Taux moyens de dominance, de co-dominance (c'est-à-dire que le mélange évoque un motif intermédiaire entre les deux motifs évoqués par ses composants), et d'indépendance, pour l'ensemble des odorants en fonction de leur concentration relative dans le mélange.*

Cette figure montre que le taux de dominance augmente régulièrement avec la concentration relative d'un composant dans un mélange. Le taux de co-dominance (lorsque le motif évoqué par le mélange est intermédiaire entre les deux motifs évoqués par ses composants) est pratiquement constant quelle que soit la concentration, avec une légère augmentation pour les concentrations équilibrées. De même, le taux d'indépendance reste constant lorsque la concentration varie, avec toutefois une légère baisse pour les concentrations équilibrées.

Comme toutes les odeurs n'ont pu être testées sur la même gamme de rapports de concentration à cause de leurs très fortes différences de pression de vapeur saturante, les pourcentages moyens de dominance n'ont pas été calculés avec les mêmes odorants d'un rapport à l'autre. Par exemple, on ne peut obtenir $log_{10}([X]/[Y])<-1$ que pour X=A. Nous décomposons donc, dans la figure 8.9, le pourcentage de dominance moyen de la figure 8.8 en pourcentage de dominance pour chaque composant X séparément.

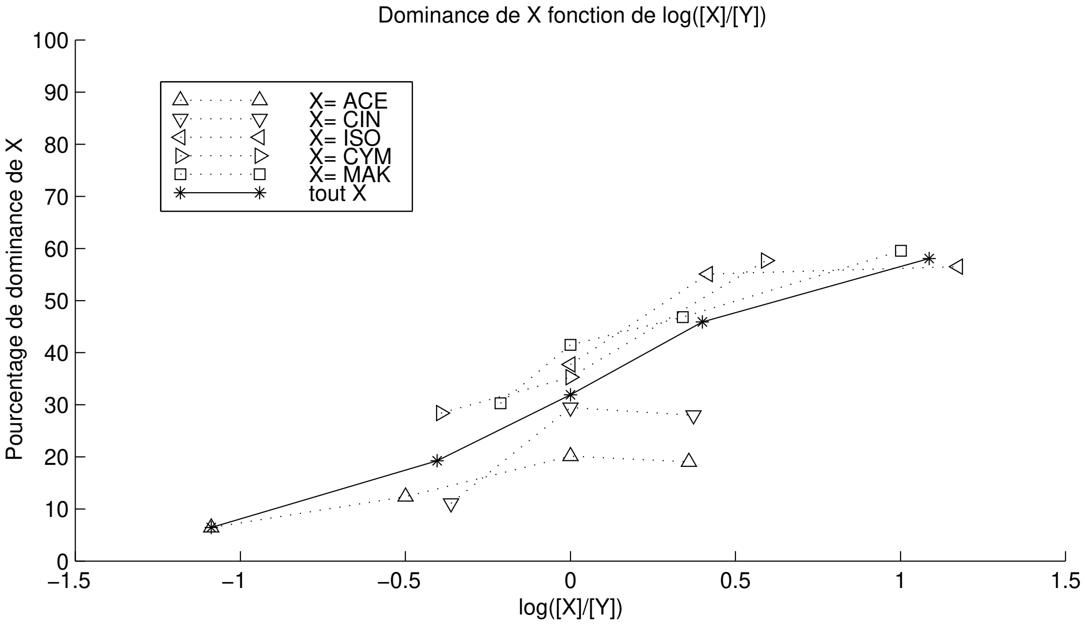


FIG. *8.9 : Taux de dominance de chaque odorant en fonction de sa concentration relative dans le mélange.*

La figure 8.9 montre que l'augmentation du taux de dominance avec la concentration se retrouve odorant par odorant, avec toutefois l'apparition d'un plateau pour A et C au delà des concentrations équilibrées, et pour I dans les forts rapports de concentration.

Ces résultats confirment qu'il semble y avoir une augmentation du taux de dominance en fonction de la concentration relative. Il reste toutefois une distorsion dû au fait que chaque odorant X n'est pas associé au même odorant Y dans le mélange selon leurs rapports de concentration. Pour X=A par exemple, le rapport le plus faible correspond à des mélanges avec I et M, tandis que le rapport suivant correspond aux mélanges avec I, P et M, et le suivant (rapport équilibré) avec tous les odorants (C, I, P et M). L'augmentation du taux de dominance avec la concentration doit donc être vérifiée cas par cas.

8.5.2 Évolution de la dominance cas par cas

Pour 61 mélanges, dont les motifs évoqués ont été enregistrés dans 36 cellules de la seconde étude, nous avons appliqué une gamme de concentrations à l'un des deux odorants (noté X), aussi bien lorsqu'il était utilisé pur que lorsqu'il était utilisé en mélange avec un autre odorant (noté Y) dont la concentration reste constante (2.9 Pa).

Nous n'avons gardé des 61 mélanges que les 45 qui présentent au moins deux rapports de concentration pour lesquels les motifs évoqués par les composants sont différents. Sur ces 45 couples, nous avons observé le sens de variation de la dominance de chacun des deux odorants en fonction de la concentration de l'odorant X.

Quatre sens de variation de la dominance sont théoriquement possibles pour chacun des deux odorants :

– soit la dominance est croissante avec la concentration, c'est-à-dire que l'odorant passe de la position de dominé à celle de dominant lorsque sa concentration relative augmente ;

– soit la dominance est décroissante avec la concentration, l'odorant passant de la position de dominant à celle de dominé ;
– soit la dominance est stationnaire, c'est-à-dire que l'odorant garde la position de dominant ou de dominé sur toute la gamme de concentrations ;
– soit la dominance est non-monotone, c'est-à-dire que l'odorant passe alternativement de la position de dominé à celle de dominant selon les concentrations. Finalement, 16 cas de figure sont donc envisageables lorsqu'on considère le comportement des deux odorants.

Le tableau 8.5 donne le pourcentage de paires se trouvant dans chacun des cas possibles, et la figure 8.10 un exemple de paire se trouvant dans chacun des quatre cas de figure les plus fréquents (en gras dans le tableau 8.5).

Odeur variable à dominance :	Odeur fixe à dominance : décroissante	stationnaire	croissante	non-monotone	total
décroissante	0 %	2 %	2 %	0 %	4 %
stationnaire	**16 %**	**31 %**	4 %	0 %	**51 %**
croissante	**13 %**	**16 %**	0 %	0 %	**29 %**
non-monotone	2 %	2 %	2 %	10 %	16 %
total	**31 %**	**51 %**	8 %	10 %	100 %

TAB. *8.5 : Répartition des 45 couples dans les 16 cas de figure pour l'évolution de la dominance des deux odorants avec le rapport de leur concentration.*

Le tableau 8.5 montre, lorsque l'on compare les totaux par ligne avec ceux par colonne, qu'il y a autant de diminution de la dominance du composant à concentration fixe que d'augmentation de la dominance du composant à concentration variable. La dominance d'un composant sur un autre évolue donc avec le rapport de leur concentration, et non avec la valeur absolue de chaque concentration.

Le détail du tableau montre que 13% des mélanges présentent une augmentation de la dominance du composant à concentration relative croissante, accompagnée d'une diminution de la dominance du composant à concentration relative décroissante. On observe donc là une réelle transition de dominance d'un composant sur l'autre.

Plus généralement, 76 % des paires qui ont été soumises à une gamme de rapports de concentration présentent une augmentation ou une monotonie de la dominance du composant dont la concentration relative augmente, et une diminution ou une monotonie de la dominance du composant dont la concentration relative diminue (valeurs en gras). On peut supposer que la gamme des concentrations testés n'est pas assez large pour observer la transition de dominance. Ces 76 % des enregistrements sont donc compatibles avec l'hypothèse d'une augmentation de la dominance avec l'augmentation relative de la concentration d'un composant dans un mélange.

Les 24 % des cas restants présentent soit un comportement opposé (8% des cas), soit le plus souvent un comportement de dominance non monotone, un composant passant irrégulièrement de l'état de dominant à celui de dominé. Cela peut s'expliquer par une

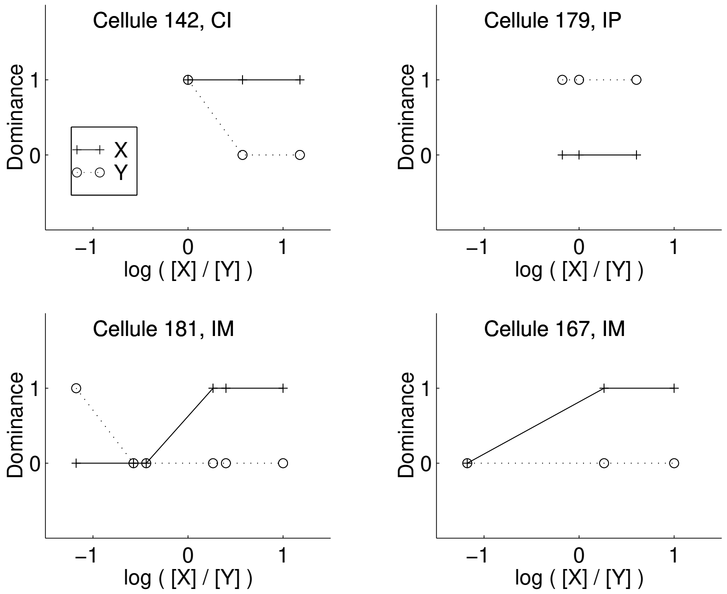


FIG. *8.10 : Quatre exemples d'évolution de la dominance avec le rapport des concentrations : la ligne du haut présente des exemples où la dominance de X est stationnaire, et la ligne du bas des exemples où elle est croissante ; la colonne de gauche des exemples où la dominance de Y est décroissante, et la colonne de droite des exemples où elle est stationnaire. Ces quatre exemples correspondent à quatre des seize cas de figure les plus fréquents, notés en gras dans le tableau 8.5.*

différence entre le motif évoqué par le mélange et celui évoqué par son composant qui se trouve à la limite du seuil de significativité de la méthode probabiliste, et passe alternativement de part et d'autre de ce seuil avec la variabilité des enregistrements.

Pour aller au delà de cette binarité, et éliminer l'éventuel effet de seuil que nous venons de mentionner, nous nous intéressons maintenant à l'évolution des coefficients de projection du mélange sur chacun des composants.

8.6 Évolution des coefficients de pondération avec la concentration

L'évolution de la composition des motifs temporels des composants en fonction de leur concentration relative est étudié ici en termes de coefficients de pondération. La présentation des résultats de cette étude est organisée selon la même logique que précédemment.

8.6.1 Évolution des coefficients de pondération moyens

La figure 8.11 montre que le coefficient de pondération moyen $\overline{\alpha}_X$ du composant X d'un mélange augmente logarithmiquement avec sa concentration relative dans le mélange selon $\overline{\alpha}_X = 0.5 + 0.3 log_{10}([X]/[Y])$, lorsque le rapport des concentrations est compris entre 0.1 et 10 environ. Lorsqu'un composant est dix fois plus concentré que l'autre dans un mélange, le coefficient du composant le plus concentré est 0.8 en moyenne, et celui du composant le moins concentré est de 0.2 en moyenne.

Cette augmentation moyenne peut être le reflet d'une augmentation progressive de chacun des coefficients de projection, ou bien de la transition rapide d'un nombre progressivement croissant de coefficients.

Pour trancher entre ces deux hypothèses, la figure 8.11 représente aussi les proportions de coefficients inférieurs à 1/3, compris entre 1/3 et 2/3, et supérieurs à 2/3. Selon la première hypothèse, le nombre de coefficients compris entre 1/3 et 2/3 devrait augmenter fortement pour les concentrations équilibrées, tandis que selon la deuxième, il devrait rester relativement constant pour toutes les concentrations.

La relativement faible variation de la proportion de coefficients compris entre 1/3 et 2/3 par rapport à la forte variation des coefficients aux valeurs plus extrêmes semble plutôt en faveur de l'hypothèse selon laquelle l'augmentation du coefficient moyen est due à un nombre croissant de coefficients ayant effectué une transition relativement rapide d'une valeur faible à une valeur forte. Cette transition sera étudiée plus précisément cas par cas dans la section suivante.

Pour la même raison que dans le paragraphe précédent, nous avons étudié dans la figure 8.12 l'évolution du coefficient de projection moyen sur chacun des odorants en fonction de sa concentration relative dans le mélange.

Les résultats sont très proches de ceux observés à propos de la dominance : le coefficient de pondération de chaque odorant est d'autant plus important (en moyenne) que sa concentration relative est forte. Pour la gamme de concentrations réalisable, certains

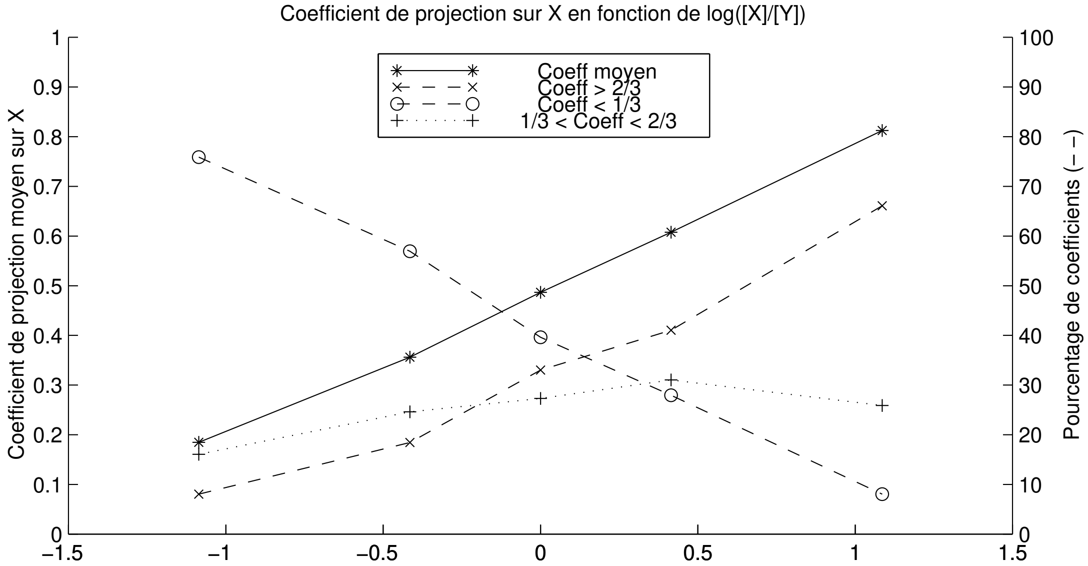


FIG. *8.11 : Trait plein : coefficient de projection moyen sur l'ensemble des odorants en fonction de leur concentration relative dans le mélange. Traits pointillés : proportion de coefficients de projection inférieurs à 1/3, compris entre 1/3 et 2/3 et supérieurs à 2/3 en fonction de la concentration relative de l'odorant sur lequel est faite la projection.*

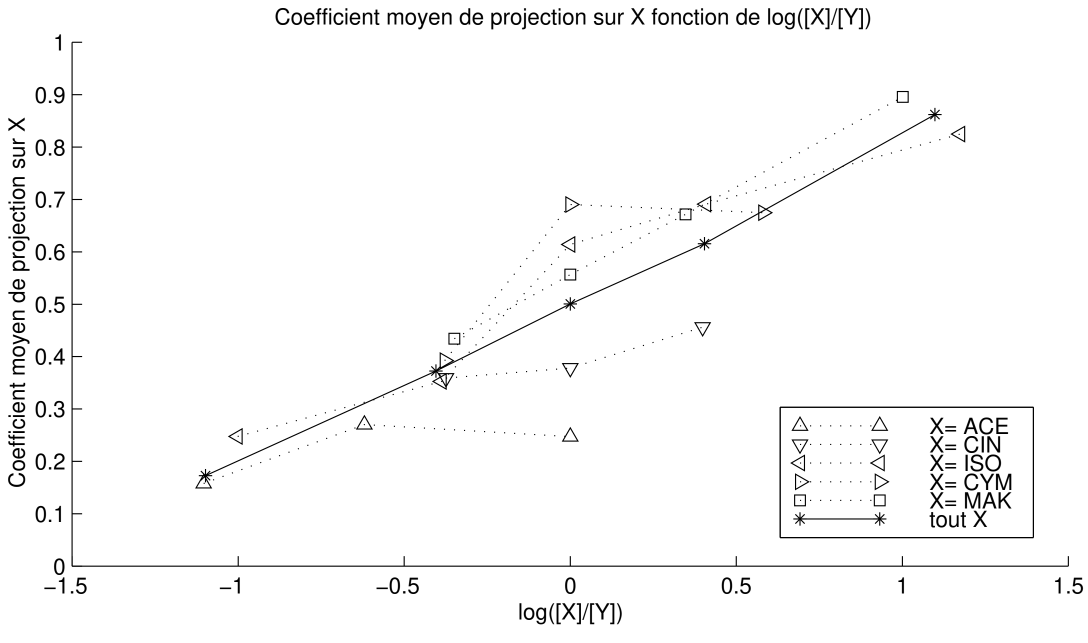


FIG. *8.12 : Coefficient de projection moyen sur chacun des odorants en fonction de sa concentration relative dans le mélange.*

odorants semblent atteindre un plateau, comme l'ACE pour 0.2, et le CYM pour 0.7. Il est toutefois probable que la croissance de leur coefficient de pondération moyen se poursuive pour des concentrations relatives suffisamment élevées. En effet, en augmentant fortement la concentration relative d'un composant, on se rapproche de la condition où il est présenté pur.

8.6.2 Évolution des coefficients de pondération cas par cas

La figure 8.13 montre deux exemples d'évolution des motifs évoqués par un mélange et par ses composants en fonction de leurs concentrations relatives. Les coefficients de pondération correspondants sont aussi indiqués dans chacun des cas.

Dans l'exemple du haut, les deux odorants I et M sont efficaces à toutes les concentrations réalisées. Les motifs évoqués par I et M semblent proches visuellement, mais leurs représentations vectorielles forment tout de même un angle supérieur à $\pi/4$. Il ne faut pas chercher à distinguer ces motifs par la position du pic (qui est toujours centré sur le 7^e ou 8^e bin), mais par la forte inhibition au niveau des bins 12 et 13, évoquée spécifiquement par l'odorant M. Pour le premier rapport de concentration ([I]/[M]=1/2), le motif évoqué par le mélange est parfaitement identique au motif évoqué par M, et $(\alpha_I, \alpha_M) = (-0.1, 1.2)$. Dans le deuxième rapport de concentration ([I]/[M]=3), le motif évoqué par le mélange présente encore l'inhibition caractéristique de M, mais les coefficients de pondération sont moins contrastés : $(\alpha_I, \alpha_M) = (0.4, 0.8)$. Dès le troisième rapport de concentration ([I]/[M]=4), la dominance est inversée, et le motif du mélange est identique à celui de I : $(\alpha_I, \alpha_M) = (1, 0.2)$. Cette dominance de I se maintient pour le quatrième rapport de concentration.

Dans l'exemple du bas, C n'évoque pas de réponse tandis que P est efficace pour toutes les concentrations testées. P est dominant pour les deux premiers rapports de concentration. Pour le troisième rapport de concentration ([C]/[P]=2), il est intéressant de noter que le mélange CP est dominé par le composant C inefficace. P présenté isolement évoque une réponse, mais devient inefficace lorsqu'il est peu concentré et mélangé avec le composant C.

Dans ces deux exemples, les coefficients de pondération de chaque composant sont fonction croissante de sa concentration relative dans le mélange.

Le tableau 8.6 présente les statistiques sur le sens de variation des coefficients de projection sur chacun des composants d'un mélange. Sur les 61 paires d'odeurs enregistrées, 45 sont conservées car elles présentent au moins deux rapports de concentration où les vecteurs-composants sont séparés d'un angle assez important (supérieur à $\pi/4$) pour que les coefficients de projection aient un sens.

Les totaux par ligne et par colonne du tableau 8.6 montre que les coefficients de pondération d'un composant évoluent dans la majorité des cas (61%) avec le même sens de variation que sa concentration relative, que cet odorant ait une concentration fixe ou variable. L'influence du motif de chaque composant dans un mélange est donc fonction de sa concentration relative et non absolue.

L'analyse plus détaillée du tableau montre que les mélanges dont les deux coefficients varient dans le même sens sont très peu nombreux (2%). Cette observation est à rapprocher d'un résultat précédent établissant que la somme des deux coefficients reste en général

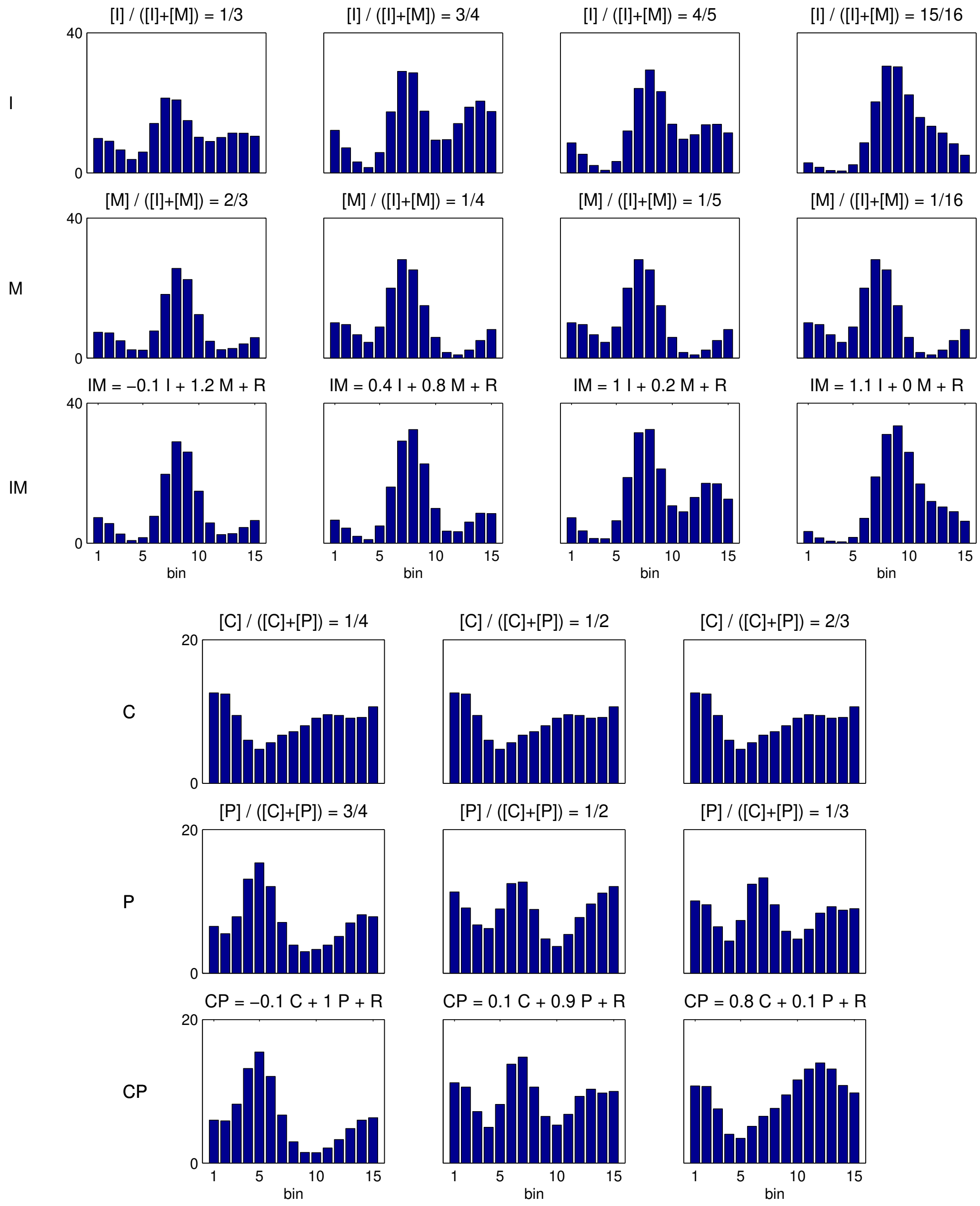


FIG. *8.13 : Deux exemples d'évolution du motif évoqué par un mélange avec la concentration relative de ses deux composants. L'exemple du haut correspond à l'activité de la cellule 134 en réponse au mélange IM. L'odorant sur lequel la gamme de concentrations a été appliqué est I. L'activité spontanée de cette cellule (non représentée) n'est pas modulée, et significativement différente de tous les motifs évoqués présentés. L'exemple du bas correspond à l'activité de la cellule 138 en réponse au mélange CP. L'odorant sur lequel la gamme de concentration a été appliqué est P. L'activité spontanée de cette cellule (non représentée) est identique à celle de l'odorant C, qui n'est donc pas efficace à la concentration utilisée.*

Odeur variable à coefficients :	Odeur fixe à coefficients : décroissants	stationnaires	croissants	non-monotones	total
décroissants	0 %	0 %	11 %	0 %	11 %
stationnaires	**4 %**	**15 %**	2 %	0 %	**21 %**
croissants	**57 %**	**0 %**	2 %	2 %	**61 %**
non-monotones	0 %	0 %	0 %	7 %	7 %
total	**61 %**	**15 %**	15 %	9 %	100 %

TAB. *8.6 : Répartition des 45 couples dans les 16 cas de figure pour l'évolution des coefficients de projection sur les deux odorants avec le rapport de leur concentration.*

constante et proche de 1.

D'autre part, nous obtenons à nouveau 75 % de paires (en gras dans le tableau 8.6) dont les coefficients de pondération de chaque composant sont fonction croissante (au sens large) de leur concentration relative dans le mélange.

Dans 15% des cas, les deux coefficients restent constants : les gammes de concentrations ont peut-être été effectuées en dehors du domaine de variation.

Par contre dans 57% des cas, ce qui correspond à 25 mélanges, les coefficients de pondération des composants sont fonction croissante (au sens strict) de leur concentration relative. Ce pourcentage est beaucoup plus élevé que les 13% observés dans le cas de la dominance (*cf.* tableau 8.5). Le fort taux de dominance stationnaire observé précédemment correspondrait donc à une évolution croissante de l'influence relative de chaque composant avec sa concentration, mais insuffisante pour croiser le seuil de significativité.

Cinq exemples de transition du couple (α_X, α_Y) de valeurs proches de (0,1) à des valeurs proches de (1,0) sont représentés par la figure 8.14 : elles sont en général rapides et s'effectuent d'un rapport au suivant lorsqu'ils sont assez éloignés, ou sur plusieurs rapports mais en moins d'une demi-unité log_{10} lorsque les rapports sont serrés. Le seuil autour duquel s'effectue la transition dépend du mélange et de la cellule. Nous n'avons pas observé suffisamment de transitions par mélange pour calculer un seuil d'inversion moyen par mélange.

8.6.3 Évolution conjointe de la réactivité

Pour les 25 mélanges dont on observe la transition de dominance d'un composant à l'autre, nous avons vérifié si le seuil autour duquel s'effectue cette transition était corrélé avec le seuil de réactivité cellulaire à l'odorant dont la concentration varie.

Le tableau 8.7 répertorie le nombre de mélanges se trouvant dans chacun des huit cas possibles de réactivité cellulaire vis-à-vis de chacun des deux composants. La figure 8.14 montre des exemples de transition représentatifs des quatre cas de figure les plus fréquents et d'un cas particulier où l'augmentation de la concentration d'un composant le rend inefficace.

Le tableau 8.7 montre que dans 12 cas sur 25, comme dans les exemples 1 et 2 de

Évolution de la réactivité à l'odeur variable :	Réactivité à l'odeur fixe : Non-réponse	Réponse	total
NR → NR	1	0	1
NR → R	**4**	**8**	12
R → NR	0	**1**	1
R → R	**4**	**7**	11

TAB. *8.7 : Répartition des 25 mélanges présentant une transition de dominance dans les huit cas possibles de réactivité. Le composant à concentration fixe peut évoquer une réponse ou une non-réponse, et le composant à concentration variable peut n'évoquer que des NR (NR → NR), que des R (R → R), ou évoluer avec l'augmentation de la concentration de NR à R (NR → R) ou de R à NR (R → NR). Des exemples des cas indiqués en gras sont représentés dans la figure 8.14.*

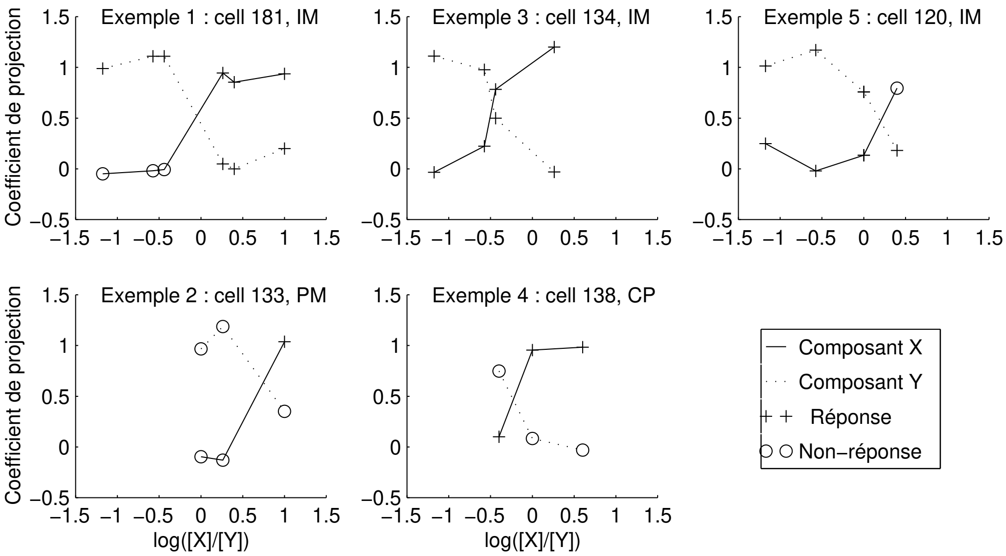


FIG. *8.14 : Exemples d'évolution de coefficients de projection.*

la figure 8.14, la transition de dominance s'accompagne d'une transition de réactivité, c'est-à-dire qu'un composant inefficace et dominé à faible concentration devient efficace et dominant à forte concentration. Ces deux transitions peuvent avoir lieu entre les deux mêmes rapports de concentration comme c'est le cas dans les exemples 1 et 2 de la figure 8.14 (7 cas sur 12), ou bien être décalées : la dominance peut apparaître juste avant la détection de la réponse (4 cas sur 12) ou juste après (1 cas sur 12).

Nous observons aussi, dans le tableau 8.7, 11 cas sur 25, comme les exemples 3 et 4 de la figure 8.14, où le composant à concentration variable est efficace à toutes les concentrations testées : la transition de dominance s'effectue donc bien après la transition de réactivité, qui n'a pas pu être observée dans la gamme effectuée.

Le seuil de transition de dominance n'est donc pas strictement corrélé avec le seuil d'efficacité de l'odorant à concentration variable. Il est possible qu'il dépende des seuils d'efficacité des deux odorants.

8.7 Conclusion

Le motif évoqué par un mélange est donc une moyenne pondérée des motifs évoqués par ses composants. En général, le coefficient de pondération d'un composant est largement plus important que celui de l'autre, et le mélange évoque donc le même motif que ce composant dominant. Plusieurs facteurs sont corrélés avec les coefficients de pondération des deux composants, comme l'efficacité et la nature de l'odorant, la forme du motif, et la position de la cellule dans le bulbe.

La concentration relative des composants dans un mélange joue un rôle fondamental dans l'influence de leurs motifs évoqués respectifs sur le motif du mélange. Dans 75% des cas observés, l'influence augmente ou reste constante avec la concentration relative. Comme les gammes de concentrations applicables aux différents odorants étaient techniquement limitées, nous ne pouvons vérifier si, avec des concentrations relatives suffisamment élevés, tous les composants finissent par dominer dans un mélange. Mais cela est très vraisemblablement le cas, puisqu'en augmentant très fortement la concentration relative d'un composant dans un mélange, on se rapproche de la stimulation où il est présenté pur.

La transition de dominance d'un composant sur l'autre se réalise très rapidement avec l'évolution de leurs concentrations relatives, autour d'un seuil propre à chaque cellule et à chaque mélange. Ce seuil de transition n'est pas corrélé avec le seuil d'efficacité du composant dont on a fait varier la concentration. Il est toutefois possible qu'il soit corrélé avec le rapport des seuils d'efficacité des deux odorants. Il nous est impossible de répondre ici à cette question puisque l'un des deux odorants n'a été utilisé qu'à une seule concentration. Nous ne connaissons donc pas son seuil d'efficacité.

Les résultats de cette expérience à concentration variable nous permettent d'interpréter ce que nous avons observé dans les deux expériences à concentration fixe. Les 70% environ de dominance correspondent à des rapports de concentration qui se situent en dehors de la bande étroite de variation des coefficients de pondération, et les autres correspondent à des concentrations dont le rapport se situe dans cette bande.