

J.-P. BENZÉCRI

Sur un modèle mathématique d'interaction par inhibition

Les cahiers de l'analyse des données, tome 12, n° 3 (1987),
p. 257-270

http://www.numdam.org/item?id=CAD_1987__12_3_257_0

© Les cahiers de l'analyse des données, Dunod, 1987, tous droits réservés.

L'accès aux archives de la revue « Les cahiers de l'analyse des données » implique l'accord avec les conditions générales d'utilisation (<http://www.numdam.org/conditions>). Toute utilisation commerciale ou impression systématique est constitutive d'une infraction pénale. Toute copie ou impression de ce fichier doit contenir la présente mention de copyright.

NUMDAM

Article numérisé dans le cadre du programme
Numérisation de documents anciens mathématiques

<http://www.numdam.org/>

SUR UN MODELE MATHEMATIQUE D'INTERACTION PAR INHIBITION

[INTERACTION INHIBITION]

J.-P. BENZÉCRI

Mettant en formules les résultats de leurs belles expériences sur l'oeil composé de limulus, H. K. Hartline, F. Ratliff et W.M. Miller (cf. Hartline et al. 1961,) ont proposé un système d'équations qui, sous l'hypothèse que les inhibitions soient assez faibles, admet une solution unique (cf. H et al. P. 275). Or, pour naturelle que soit cette hypothèse, elle ne s'impose pas absolument: les résultats numériques publiés par les auteurs suggèrent au contraire que l'inhibition dépasse éventuellement les limites postulées. L'étude mathématique montre que le système peut alors admettre plusieurs solutions. Qu'une population neuronique faiblement excitée et fortement inhibée admette dans son activité plusieurs états d'équilibre, suggère qu'elle puisse osciller entre deux de ces états. Serait-ce une explication des phénomènes rythmiques observés à l'électroencéphalogramme, phénomènes qui, on le sait, dépendent étroitement de l'état de vigilance, donc du type d'inhibition? Cela nous sera, s'il en faut, une excuse pour discuter, sans hypothèse restrictive, les équations de l'oeil de limulus.

1 L'oeil et son modèle

L'oeil du branchiopode limulus est composé d'un millier de facettes (ou ommatidies). Chacun comprend une dizaine de cellules photosensibles, excitant un unique neurone collecteur dont l'axone se joint à ceux des autres facettes dans le nerf optique, pour transmettre au système nerveux central l'information visuelle. De chaque ommatidie proviennent des trains d'impulsions régulières; la fréquence de ces décharges, de l'ordre de quelques dizaines par seconde, apparaît proportionnelle au flux lumineux reçu (ou égale celui-ci si, comme nous le supposerons dans la suite, on fait choix d'un système d'unité convenable),

(*) Professeur de statistique. Université Pierre et Marie Curie.

déduction faite de termes d'inhibition, fonction de l'activité des ommatidies voisines.

Nous adopterons les notations suivantes, qui diffèrent de peu de celles des auteurs (Ratliff 1961 p. 190; Hartline et al 1961 p. 260):

e_p : l'excitation (flux lumineux) reçue par la p^e ommatidie.

r_p : l'activité (fréquence des impulsions) de la p^e ommatidie.

s_j^p : le seuil au-delà duquel la j^e ommatidie exerce sur le p^o une action inhibitrice.

K_p^j : le coefficient (toujours positif ou nul) d'inhibition de la j^o ommatidie sur le p^o ; on suppose qu'une ommatidie ne s'inhibe pas elle-même (i.e. $K_p^p = 0$).

Dans les formules, les sommations s'étendent aux nommatidies d'un même oeil. Ceci dit, le modèle proposé s'écrit:

$$e_p = \sum_j K_p^j \text{pos}(r_j - s_j^p)$$

sous cette réserve que la fréquence de réponse r_p et le terme d'inhibition ($r_j - s_j^p$) ne peuvent être négatifs; ce qui, mathématiquement, s'écrit en remplaçant le système linéaire par un système où intervient la fonction

$$\text{pos}(x) = \sup(0, x)$$

nulle si x est négatif et égale à x autrement:

$$\text{pos}(e_p - \sum_j \text{pos}(r_j - s_j^p))$$

Dans ce système, nous considérerons les K et les s comme des paramètres constants. Nous discuterons d'abord de la recherche des r (réponses inconnues) en fonction des e (excitations données). Puis pour compléter cette discussion nous en viendrons au problème réciproque: quelles excitations e (inconnues) peuvent produire des réponses r données?

2. Existence d'une solution

Sans autre hypothèse restrictive, il est possible, les e étant données de déterminer au moins un système de réponses r satisfaisant aux questions du modèle.

Soit $x = (x_1, \dots, x_n)$ un vecteur à n composantes; nous noterons $y = F_e(x)$, le vecteur dont les n composantes sont données par les formules:

$$y_p = e_p - \sum_j K_p^j (x_j - s_j^p) \text{ pos}(e_p - \sum_j K_p^j \text{ pos}(x_j - s_j^p))$$

(où, répétons-le les e , k , s , sont considérés comme constants). Pour établir l'existence d'une solution il faut montrer que l'application F_e admet un point fixe r .

On vérifie que F_e est continue, et de plus décroissante, au sens suivant: si on donne à tous les x_p des accroissements positifs ou nuls (resp. négatifs ou nuls), les y_p prennent tous des accroissements négatifs ou nuls (resp. positifs ou nuls). Soit x un point du parallélépipède Π défini par les inégalités:

$$\forall p : 0 \leq x_p \leq e_p.$$

Parce que F_e est décroissante et que $F_e(0) = e$, on a $F_e(x) \in \Pi$. Autrement dit, F_e envoie dans lui-même le parallélépipède Π . Il résulte donc d'un théorème de topologie que F a au moins un point fixe r dans Π (cf. Seifert-Threlfall) p. 290 ex. 1).

3. Une condition suffisante d'unicité et sa portée pratique

Soit x , Δx deux vecteurs quelconques à n composantes. Notons:

$$\Delta y = F_e(x + \Delta x) - F_e(x).$$

On a les inégalités:

$$\forall p : |\Delta y_p| \leq \sum_j K_p^j |\Delta x_j|.$$

Munissons R^n de la norme suivante, (maximum du module des composantes):

$$\|x\| = \sup_p |x_p|.$$

On peut écrire:

$$\|\Delta y\| \leq \sup_p \sum_j \sup_p \|\Delta x\|.$$

S'il existe un nombre θ , inférieur à 1 strictement et tel que:

$$\forall p : \sum_j K_p^j \leq \theta < 1,$$

l'application F_e sera contractante pour la norme considérée; il y aura un unique point fixe r (tel que $F_e(r) = r$) et ce point pourra être obtenu comme limite de la suite, (qui converge au moins aussi vite que le développement en série de $1/(1 - \theta)$):

$$0, e = F_e(0), x^2 = F_e(e), x^3 = F_e(x^2), \dots$$

La condition suffisante d'unicité s'énonce ainsi sans formule: la somme des coefficients d'inhibition de l'ensemble des ommatidies vers l'une quelconque d'entre elles est inférieure à θ (avec $q < 1$). Or entre deux ommatidies voisines, le coefficient K peut être, selon nos auteurs, de 0,15 voire 0,17. A supposer que les ommatidies forment un pavage hexagonal, chacune a six voisines immédiates:

$$6 \times 0,15 = 0,9 < 1 < 6 \times 0,17 = 1,02$$

Il est tout à fait vraisemblable que les K ne satisfassent pas aux conditions considérées ci-dessus. D'où la recherche du § suivant.

4. Exemples de non-unicité

Nous construirons d'abord ces exemples en nous aidant d'une représentation graphique, puis en discuterons la portée pratique.

Plaçons-nous dans le cas très simple où il y a deux ommatidies: $n = 2$. A chacune des deux équations du modèle, correspond dans le plan des (r_1, r_2) une ligne brisée, et les solutions sont les points d'intersections de ces deux lignes. Ainsi à l'équation:

$$r_2 = \text{pos}(e_2 - K_2^1 \text{pos}(r_1 - s_1^2))$$

correspond la ligne de la figure 1.

Le graphique de la figure 2 représente un système admettant 3 solutions, marquées A, B, C; sur la figure 3, les solutions forment un segment MN. Ici on a $K_1^2 = K_2^1$, et là: $K = K_2^1 = K_1^2 < 1$. Ecrivons, sans nous préoccuper des conditions de positivités, les équations linéaires satisfaites par r_1, r_2 . Il vient:

$$e_1 + Ks = x_1 + Kx_2$$

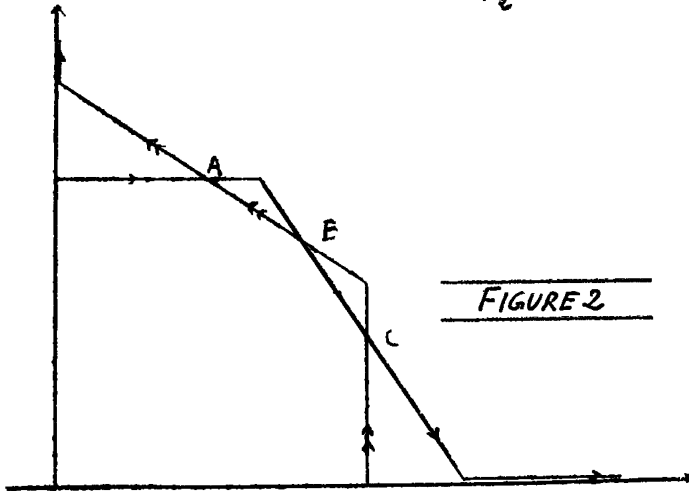
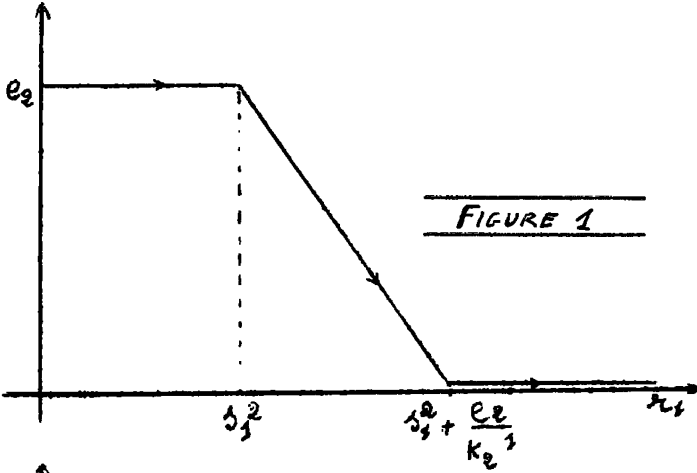
$$e_2 + Ks = Kx_1 + x_2$$

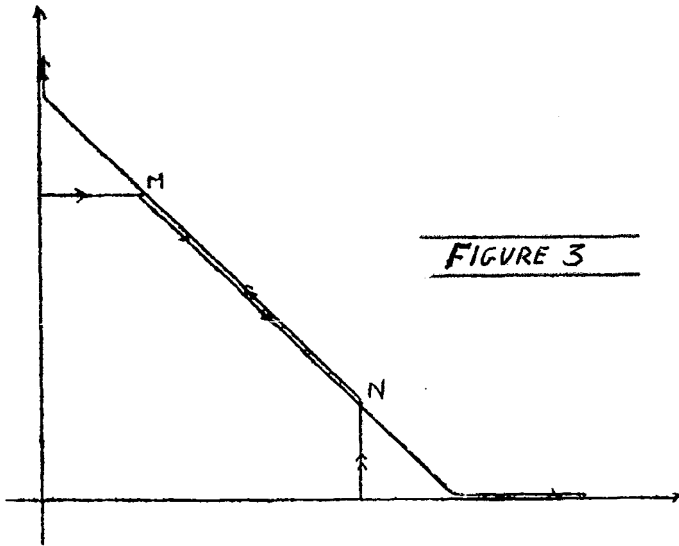
le déterminant de ce système vaut $1 - K^2$: s'il est positif la condition d'unicité du § 3 est satisfaite; quand il s'annule il peut y avoir une infinité de solutions (fig. 3); quand il devient négatif des solutions disjointes s'introduisent (fig. 2). Cette parenté entre le système qui régit l'inhibition mutuelle, et son linéarisé n'est pas fortuite: nous y reviendrons.

Les exemples trouvés pour $n = 2$, en suggèrent d'autres, correspondant à des valeurs quelconques de n : ces exemples comportant des K_1^j plus petits ils ont un intérêt pratique.

Supposons que les n ommatidies se répartissent en deux groupes I et J tels que

- 1°) $\forall i, i' \in I : K_i^{i'} = 0;$
 $\forall j, j' \in J : K_j^{j'} = 0;$
- 2°) $\forall i \in I : \Sigma\{K_i^j | j \in J\} = K;$
 $\forall j \in J : \Sigma\{K_j^i | i \in I\} = K;$
 $\forall i, j : s_i^j = s_j^i = s;$
- 3°) $\forall i, j : e_i = e_j = e$





Autrement dit; 1° les éléments d'un même groupe ne s'inhibent pas entre eux; 2° la somme des inhibitions reçues par un élément (de l'un ou de l'autre des groupes) est égale à une constante K ; tous les seuils ont même valeur s ; et, 3°, l'excitation est la même pour tous les éléments. On peut chercher des systèmes de réponses r telle que tous les éléments du groupe I (resp. J) donnent la même réponse r_I (resp. r_J): on retrouve le système déjà étudié graphiquement:

$$r_I = \text{pos}(e - K \text{ pos}(r_J - s)) ;$$

$$r_J = \text{pos}(e - K (\text{pos}(r_I - s)) ;$$

et donc si $K \geq 1$ les solutions multiples signalées plus haut.

Pratiquement, les hypothèses faites sont vérifiées si les éléments se laissent répartir en deux groupes I et J tels que chaque élément de l'un n'ait pour voisins immédiats que des éléments de l'autre. Soit v le nombre de voisins immédiats qu'admet chaque élément: soit k le coefficient d'inhibition entre deux voisins immédiats (le coefficient d'inhibition entre deux éléments plus éloignés étant nul): les phénomènes de solutions multiples se présenteront si

$$K = vk \geq 1 .$$

Supposons que les éléments excités (qui seuls interviennent dans notre calcul forment une ligne, où i et j alternent : on a ici $v = 2$; et il faut que $k \leq 0,5$.



Avec un pavage carré:

	i	i	i	i	i
i	o	o	o	o	o
j	*	*	*	*	*
i	o	o	o	o	o
j	*	*	*	*	*
i	o	o	o	o	o
j	*	*	*	*	*

on a $v = 4, k \geq 0,25$, ce qui approche les limites du possible. Enfin dans un système à inhibition mutuelle (autre que celui de l'oeil du limulus) qui serait réparti en volume avec deux réseaux cubiques I et J entrelacés, on aurait $v = 8, k \geq 0,125$. Dans le cerveau, il n'est pas invraisemblable qu'existe des formations en pile de couches s'inhibant mutuellement, plus ou moins selon l'état de vigilance. Resterait à démontrer que des états oscillatoires peuvent s'établir (sous une faible excitation) entre deux solutions des équations étudiées ici: interviendraient les équations des régimes transitoires, sur lesquels les auteurs proposent des vues intéressantes.

N.B. Remarque sur la stabilité . Quoi qu'il en soit des oscillations éventuelles, il est clair que des 3 solutions A, B, C, la solution B est instable au sens suivant. Supposons qu'à partir de l'état du système représenté par B la stimulation e_2 de l'ommatidie (2) soit augmentée; il en résultera une augmentation de l'activité de (2), et par conséquent de l'inhibition exercée sur 1; dans une diminution de l'activité de (1); l'inhibition exercée sur (2) se trouvant ainsi diminuée, le système sera porté vers le point A, où il y a équilibre au profit de l'activité de (2). Semblablement, si s'accroît la stimulation e_1 de (1), l'évolution se fera par C.

5. Etude globale de la correspondance excitations-réponses

L'objet de ce § est de décrire la correspondance (e-r) pour des K et des s fixes quelconques: il apparaîtra que les exemples de non-unicité, donnés au § 4, ne sont nullement des exceptions.

Nous donnerons d'abord de l'ensemble C des couples (e,r):

$$C = \{(e,r) \mid r = F_e(r)\}$$

un paramétrage en fonction de l'ensemble:

$$P = \{\rho \mid \rho \in \mathbf{R}^n ; i : \rho_i > -1\}.$$

Quoique ce paramétrage s'écarte de la biunivocité, nous l'avons choisi pour sa simplicité. Si r_p est strictement positif, l'excitation e_p s'exprime en fonction des réponses r , par la formule:

$$e_p = r_p + \sum_j K_p^j \text{pos}(r_j - s_j^p)$$

mais si r_p est nul, on sait seulement que l'on a l'inégalité:

$$0 \leq e_p \leq \sum_j K_p^j \text{pos}(r_j - s_j^p).$$

Une réponse donnée r (système de n nombres positifs ou nuls, que nous noterons $r \in \mathbf{E}$ produit par toute excitation e (système de n $e_i \geq 0$; $e \in \mathbf{E}$) satisfaisant à un système de n relations dont la p^e est, selon que r_p est positif ou est nul, soit l'équation soit l'inéquation ci-dessus.

\mathbf{C} ne correspond donc pas biunivoquement à \mathbf{R} : il faut, en quelque sorte, en épaissir la frontière du fait de l'indétermination de e_p qui apparaît quand une composante r_p de r est nulle: d'où le paramétrage annoncé.

Soit $\rho \in \mathbf{P}$ nous poserons: $r = R(\rho) = p \in \mathbf{R}$, i.e.:

$$\forall i : r_i = \text{pos}(\rho_i);$$

donc en particulier, si toutes les composantes de ρ sont > 0 , $r = \rho$. Pour définir $e = E(\rho)$ on procède diversement pour chaque e_p selon que ρ_p est positif, ou qu'il appartient à l'intervalle $(-1,0)$. Dans le premier cas, on calcule simplement e_p en fonction de $r = \rho$ $\text{pos}(\rho)$ suivant l'équation ci-dessus; dans le second cas, ρ_p nous sert à choisir e_p dans l'intervalle possible que lui assigne l'inégalité donnée, et l'on pose:

$$e_p = (1 + \rho_p) \cdot \sum_j K_p^j \cdot \text{pos}(\text{pos}(r_j) - s_j^p)$$

Dans tous les cas, le couple (e,r) peut s'exprimer en fonction de ρ par une même formule:

$$r = \text{pos}(\rho)$$

$$e_i = \text{pos}(\rho_i) + (1 - \text{pos}(-\rho_i)) \cdot \sum_{j \neq i} K_i^j \text{pos}(\text{pos}(\rho_j) - s_j^i)$$

ou, plus simplement encore, en posant $s_i^i = 0$ et $K_i^i = 1$ (et non plus 0 comme ci-dessus en § 1):

$$e_i = (1 - \text{pos}(\rho_i)) \cdot \sum_j K_i^j \text{pos}(\text{pos}(\rho_j - s_j^i)).$$

On a ainsi un paramétrage de C par P ($\rho \rightarrow (E(\rho), \text{pos}(\rho))$) continu et simple mais non biunivoque: notamment, au cube ensemble des ρ tels que:

$$\forall i : \rho_i \in (-1, 0)$$

correspond l'unique couple (0,0).

Certaines propriétés générales de la correspondance (e, ρ) apparaissent bien sur le cas particulier, déjà traité au § 4, où $n = 2$; $K_1^2 = K$. il est facile alors de représenter géométriquement l'application E de P dans E . Le quart de plan P est divisé en 9 parties par les droites d'abscisses ou d'ordonnée 0 ou s : on a figuré ces parties (fig. 4) et leurs images dans E pour deux valeurs de K : un $K < 1$ (fig. 5) et un $K > 1$ (fig.6). Si $K < 1$, on sait (cf. § 4) qu'à toute excitation e correspond une réponse unique r ; et la correspondance entre P et E est elle-même biunivoque, à des accidents simples près dans la bande où l'un des ρ_i est < 0 . Mais si $K > 1$, il n'en est plus ainsi: P est envoyé sur E en faisant deux plis (fig.7); à chaque point e appartenant à l'angle aigu image par E du quart de plan P_s ($\rho_1 \leq s$; $\rho_2 < s$), correspondent trois points ρ (et aussi trois points r). C'est le cas de non-unicité de la figure 2 du § 4. Que le déterminant $1 - K^2$ soit négatif (cf. § 4), correspond au fait que le jacobien de $e(\rho)$ est lui-même négatif dans le quart de plan P_s ; ce quart de plan est retourné par E et c'est pourquoi il y a deux plis.

Revenons maintenant au cas général: il faut utiliser des théorèmes de topologie, pour soutenir l'intuition qui ne suffit plus, comme en dimension 2. On se ramènera à la situation suivante: A et B sont deux n -simplexes topologiques (triangle si $n = 2$, tétraèdre en dimension 3...) de sommets $a_0, \dots, a_n, b_0, \dots, b_n$; B est muni d'une structure de simplexe projectif, donc en particulier de simplexe différentiable (on peut parler d'application différentiable dans B ...);

A est muni d'une subdivision en sous-polyèdres A_α dont les dimensions varient de 0 à n) dont chacun a une structure différentiable; φ est une application continue de A dans B , qui envoie chaque face $(a_{i_1}, a_{i_2}, \dots, a_{i_p})$ de A dans la face même du nom de B (e.g. (a_1, a_2, a_3) dans (b_1, b_2, b_3)), et qui est différentiable sur chacun des sous-polyèdres A_α , ou bien le jacobien de φ est nul (l'image de A_α a

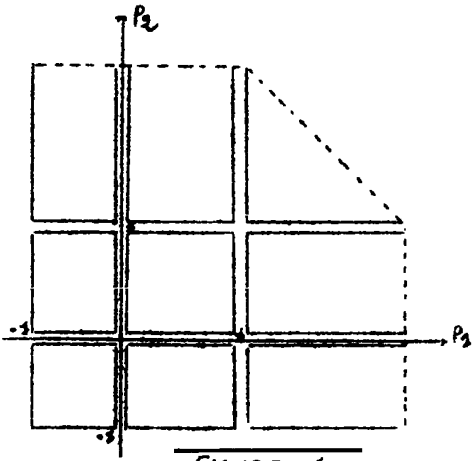


FIGURE 4

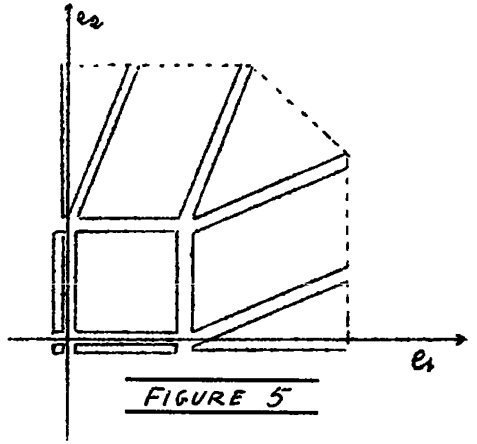


FIGURE 5

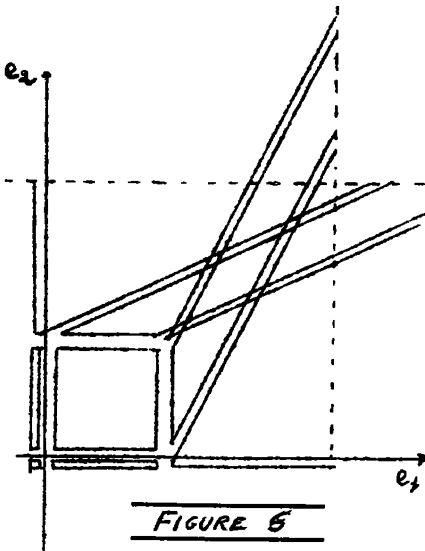


FIGURE 6

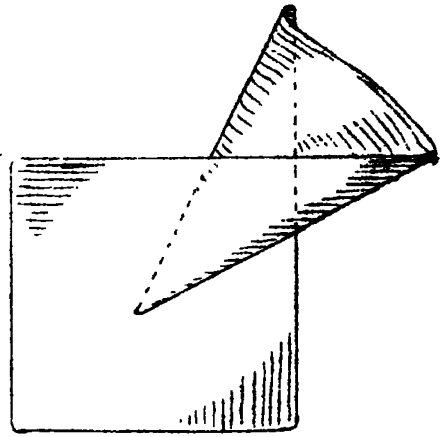


FIGURE 7

une dimension moindre que celle de B_a), ou bien φ est un difféomorphisme de A_α sur son image.

Pour chaque A_α il existe une unique face $a_\alpha = (a_{i_1}, \dots, a_{i_p})$, de même dimension que A_α et le contenant: φ envoie A_α dans $b_\alpha = (b_{i_1}, \dots, b_{i_p})$: à une orientation de a_α , correspond une orientation de b_α , et l'on peut parler du sens $I(A_\alpha)$ de φ sur A_α . On posera, $I(A_\alpha) = 1, -1, 0$, selon que la restriction de φ est directe, inverse ou dégénérée.

Sous ces hypothèses, on peut définir l'indice $I(\varphi)$ de φ , entier algébrique jouissant des propriétés suivantes (cf. Seifert - Threlfall ch. XI): Soit b^p une face de dimension p de B :

$$b^p = (b_{i_1}, \dots, b_{i_p}); a^p = (a_{i_1}, \dots, a_{i_p})$$

Notons b_S^p l'ensemble, de mesure nulle dans b^p des points qui appartiennent à l'image d'un sous-polyèdre A_α^p de dimension p sur lequel φ est dégénéré. ($I(A_\alpha^p) = 0$). Soit b un point de B : $b \in b^p, b \in b_S^p$. On a:

$$I(\varphi) = I(A) \Sigma \{ I(A) \mid A \in A_b \}$$

$$\text{où : } A_b = \{ A_\alpha \mid \dim A_\alpha = p; b \in \varphi(A_\alpha) \}$$

Intuitivement, on peut dire que φ envoie a^p vers b^p , et qu'au dessus de b^p il y a $I(\varphi)$ couches (comptées algébriquement) de a^p .

Si $I(\varphi) \neq 0$, en particulier si $I(\varphi) = 1$, l'application φ est surjective: $\varphi(A) = B$ (et plus généralement, $\varphi(a_b) = b_p$ pour toute face de a). Si $I(\varphi) = 1$, et que sur un sous-polyèdre A_α de dimension n de A , $I(A_\alpha) = -1$, il est clair que φ ne peut être injectif (biunivoque) car au-dessus d'un point b de b_a , A_b devra comprendre au moins 3 sous-polyèdres dont A_α et deux autres sur lesquels φ soit direct.

Reste maintenant à ramener (P, E, E) à (A, B, φ) . Le point délicat est de compléter P à l'infini pour en faire un simplexe topologique P^c , auquel E s'étende en une application continue dans le complété projectif ordinaire, E^c de

E. On ne peut prendre pour P^c le complété projectif de P (un point à l'infini dans chaque direction) car à des points de P tendant vers l'infini dans la même direction, peuvent correspondre des points de E tendant vers l'infini dans deux directions différentes; ainsi en dimension 2 (cf. *supra*) $E(0,x)$, si $x \rightarrow \infty$, tend vers l'infini dans la direction d'un "pli", mais $E(-1,x)$ tend vers l'infini dans la direction d'un axe. Il faut, ici encore, élargir des éléments à l'infini correspondant aux directions des axes.

Nous utiliserons la factorisation suivante de E . Notons T le cube, produit de n intervalles $(0,1)$. Considérons l'application δ de P dans le produit $T \times R$:

$$\delta(\rho) = (t,r)$$

$$\forall i : t_i = \text{pos}(-\rho_i) ; r_i = \text{pos}(\rho_i) ;$$

δ envoie biunivoquement P sur la partie de $T \times R$ définie par les conditions:

$$\forall i : t_i r_i = 0$$

Si on pose $\varepsilon(t,r) = e$ avec:

$$\forall i : e_i = (1 - t_i) \sum_j K_i^j (r_j - s_i^j)$$

on aura $E = \varepsilon \circ \delta$

Notons R^c le complété projectif ordinaire de R : ε se prolonge en une application continue de $T \times R^c$ dans E^c . Nous définirons le complété projectif P^c de P , par la fermeture de l'image $\delta(P)$ de P dans $T \times R^c$. Ainsi les éléments à l'infini de P^c (éléments n'appartenant pas à P) forment un simplexe, et $E = \varepsilon \circ \delta$ s'étend à P^c .

Il est maintenant facile de donner de P^c une subdivision polyédrale convenable, et de démontrer, (par récurrence sur la dimension n) que l'application E a pour indice 1.

Les n hyperplans (non nécessairement tous distincts):

$$\rho_i = s_i^j$$

divisent P en un nombre fini de parties sur chacune desquelles les fonctions $\text{pos}(\text{pos}(\rho_j) - s_j^i)$, et donc E , ont une expression algébrique déterminée. Plus précisément, sur chaque partie du domaine P_0 ($\forall i \rho_i \geq 0$), E est linéaire tandis

que dans la bande (si un ρ_i au moins est < 0), E comporte des termes quadratiques. En notant ρ_{α}^{-} (resp. ρ_{α}^{+}) le vecteur des composantes de ρ négatives (resp. positives) sur une partie de P_{α} de P , et e_{α}^{-} , e_{α}^{+} les sous-vecteurs formés de même à partir de e, on a:

$$e_{\alpha}^{+} = E_{\alpha}^{+}(\rho_{\alpha}^{+})$$

$$e_{\alpha}^{-} = (1 + \rho_{\alpha}^{-}) * E'_{\alpha}(\rho_{\alpha}^{+})$$

où E_{α}^{+} , E'_{α} sont linéaires et où, dans la deuxième formule, le produit * doit s'entendre ainsi: si ρ_i est négatif, e_i est le produit de $(1 + \rho_i)$ par une forme linéaire en les composantes positives du vecteur ρ . En particulier quand une bande est envoyée sur un triangle (cf. *supra*) on a une fibration:

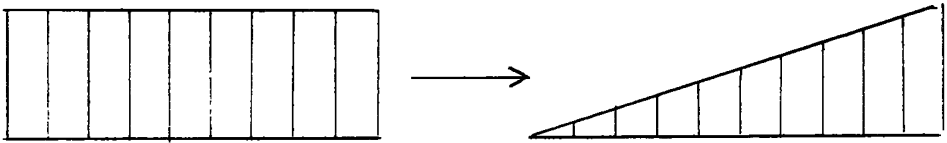


Figure 8

sur chaque fibre ($\rho_{\alpha}^{-} = \text{cte}$), E est linéaire. On vérifie que E est un difféomorphisme de P_{α} sur son image et si E_{α}^{+} et E'_{α} sont des surjections (de l'espace vectoriel R^p , où p est le nombre des composantes positives de ρ , sur R^p et R^{n-p} respectivement). Sinon E est dégénéré sur P_{α} .

Ainsi on voit que E (complété) a bien les propriétés demandées de ϕ . Il reste à vérifier que $I(E) = 1$. Pour cela il suffit de remarquer que la restriction de E à l'hyperplan $\rho_n = -1$, est une fonction des $n - 1$ variables $\rho_1, \dots, \rho_{n-1}$, qui coïncide avec l'association E associée au système obtenu, en supprimant de celui étudié la n° - excitation et la n° - réponse. Par récurrence, on est ramené à démontrer que $i(E) = 1$ si $n = 1$, ce qui est trivial.

Un corollaire important de ce que $I(E) = 1$ est le suivant: E est surjectif (déjà démontré au § 4) et si sur l'un quelconque des P_α le jacobien de E est négatif (e.g. si le déterminant des K_i^j est négatif) E n'est pas injectif: il existe des excitations e auxquelles correspondent plusieurs (au moins trois) réponses. Réciproquement s'il existe une partie E' de E , de mesure strictement positive, telle qu'à tout $e \in E'$ correspondent plusieurs réponses r , le jacobien de E doit être négatif sur un P_α au moins (car si au-dessus de E' il y a plusieurs couches, une au moins de celles-ci doit être comptée négativement. L'on voit maintenant toute la portée de la remarque faite au § 4 sur le signe déterminant $1 - K^2$.

Bibliographie:

H.K. Hartline, F.Ratliff, W.H. Miller: Inhibitory interaction in the retina and its significance in vision; in *Nervous inhibition*, edited by E. Florey; Pergamon, Oxford, London, New-York, Paris 1961.

F. Ratliff: Inhibitory interaction and the enhancement of contours; in *Sensory communication*, edited by W.A.Rosenblith; The M.I.T. Press and J. Wiley and S., New-York, London. 1961.

H. Seifert, W.Threfall: *Lehrbuch der Topologie*; Teubner, Leipzig. 1934; reprinted by Chelsea, New-York.