

Université Lumière Lyon2

École Doctorale “Cerveau et Cognition”

Laboratoire d’InfoRmatique en Images et Systèmes d’information

LIRIS - UMR CNRS 5205 - Équipe TURING

UNE MODÉLISATION ÉVOLUTIONNISTE DU LIAGE TEMPOREL

Par David MEUNIER

Thèse de doctorat de **Sciences Cognitives**
Mention Informatique

Dirigée par Professeur Hélène PAUGAM-MOISY

Présenté et soutenue publiquement le **19 Octobre 2007**

Devant un jury composé de :

Docteur Hugues BERRY (Examineur)

Docteur Olivier BERTRAND (Examineur)

Docteur Agnès GUILLOT (Examineur)

Professeur Hélène PAUGAM-MOISY (Directeur de thèse)

Professeur Marc SCHOENAUER (Rapporteur)

Docteur Catherine TALLON-BAUDRY (Rapporteur)

Table des matières

1	Introduction	1
1.1	Problématique du liage des traits	1
1.2	Modèle de liage temporel	2
1.3	Emergence par l'évolution	2
1.4	Théorie des réseaux complexes	3
1.5	Plan de la thèse	3
2	Neurophysiologie	4
2.1	Fonctionnement des neurones biologiques	4
2.1.1	Propriétés des neurones biologiques	4
2.1.2	Codage de l'information par les neurones	5
2.2	Plasticité synaptique	8
2.2.1	Assemblées cellulaires	8
2.2.2	Plasticité synaptique par taux de décharge	9
2.2.3	Plasticité synaptique temporelle	9
2.3	Neuro-imagerie et électrophysiologie	10
2.3.1	Fonction cognitive localisée	11
2.3.2	Fonctionnement "en réseau"	11
3	Hypothèse du liage temporel	13
3.1	Problématique du liage des traits	13
3.2	Liage par convergence	14
3.3	Hypothèse du liage temporel	15
3.3.1	Assemblées temporelles	15
3.3.2	Oscillations	18
3.4	Évidence expérimentale du liage temporel	21
3.4.1	Perception	21
3.4.2	Processus de groupage	22
3.4.3	Attention et influence <i>top-down</i>	24
3.4.4	Mémorisation	25
3.4.5	Intégration multi-modale	26
3.4.6	Pathologies	27
4	Neurosciences computationnelles	29
4.1	Réseaux de neurones artificiels	29
4.1.1	Réseaux de neurones artificiels "classiques"	29

4.1.2	Réseaux de neurones temporels	32
4.2	Modèles de synchronisation neuronale	36
4.2.1	Synchronisation d'oscillateurs	37
4.2.2	Modèle des <i>synfire chains</i>	37
4.2.3	Polychronisation	38
4.2.4	Emergence d'oscillations dans une structure particulière	39
4.2.5	Modèles de liage des traits	42
4.2.6	Modèle <i>a priori</i> versus <i>a posteriori</i>	43
5	Evolution	45
5.1	Evolution biologique	45
5.1.1	Théorie synthétique de l'évolution	45
5.1.2	Effet Baldwin	47
5.2	Algorithme évolutionniste	48
5.2.1	Principes de fonctionnement	48
5.2.2	Explications du fonctionnement	50
5.2.3	Applications	50
5.3	Evolution et cerveau	51
5.3.1	Evolution et apprentissage	51
5.3.2	Simulation de l'évolution du cerveau	53
5.3.3	Applications en robotique	57
5.3.4	Retour à la problématique	60
6	Théorie des réseaux complexes	61
6.1	Introduction	61
6.1.1	Systèmes complexes	61
6.1.2	Réseaux complexes	61
6.1.3	Applications de la théorie des réseaux complexes	62
6.2	Modèles et mesures pour les réseaux complexes	63
6.2.1	Composantes fortement connexes	63
6.2.2	Modèle de réseaux petit-monde et mesures d'efficacité	64
6.2.3	Réseaux invariants d'échelle	68
6.2.4	Modularité	68
6.3	Dynamique dans les modèles de réseaux complexes	73
6.3.1	Dynamique dans les réseaux petit-monde	74
6.3.2	Dynamique dans les réseaux invariants d'échelle	74
7	Réseaux complexes et cerveau	76
7.1	Modularité du cerveau	77
7.1.1	Module Fodorien	77
7.1.2	Module Darwinien	77
7.2	Réseaux complexes et neuro-imagerie	78
7.2.1	Niveau anatomique	78
7.2.2	Niveau dynamique	79
7.3	Réseaux complexes et Neurosciences computationnelles	81
7.4	Réseaux complexes et évolution	83

8	Le modèle EvoSNN	85
8.1	Modèle de neurone	85
8.2	Modèle de synapse	87
8.2.1	STDP	87
8.2.2	Règles additive ou multiplicative	87
8.2.3	Application de la STDP	88
8.3	Modèle d'évolution	88
8.3.1	Construction de la topologie du réseau	88
8.3.2	Environnement virtuel	93
8.3.3	Algorithme évolutionniste	95
9	Résultats sur l'évolution et l'apprentissage	97
9.1	Résultats sur le comportement	97
9.1.1	Résultats sur l'ensemble des simulations	97
9.1.2	Exemple d'une simulation d'évolution	99
9.1.3	Exemple du passage dans l'environnement	100
9.2	Résultats sur l'apprentissage	101
9.2.1	Protocole de test	101
9.2.2	Mise en œuvre du protocole de test	102
10	Résultats sur la topologie	105
10.1	Résultats sur la connectivité	105
10.1.1	Projections "interfaces"	105
10.1.2	Projections internes au réseau	106
10.2	Résultats sur la composante fortement connexe géante	107
10.3	Mesures "petit-monde" et efficacité	108
10.4	Résultats sur la modularité	109
10.4.1	Algorithme NG étendu aux graphes orientés	109
10.4.2	Exemple d'application de l'algorithme NG étendu	110
10.4.3	Résultats avec l'algorithme NG étendu	111
10.5	Interprétation des résultats topologiques	112
11	Résultats sur la dynamique	114
11.1	Protocole de stimulation	114
11.2	Résultats sur les bandes de fréquences	115
11.2.1	Calcul des fréquences à partir des PA	116
11.2.2	Calcul des fréquences à partir des signaux continus	117
11.3	Résultats sur les cross-corrélogrammes	120
11.3.1	Ajustements des cross-corrélogrammes	121
11.3.2	K-moyennes sur les paramètres d'ajustement	123
11.3.3	Résultats des ajustements	124
11.4	Différences entre les stimuli	128
11.5	Interprétation des résultats dynamiques	130

12 Discussion	132
12.1 Evolution	133
12.2 Apprentissage	134
12.2.1 Apprentissage dynamique	134
12.2.2 Connaissances innées	135
12.2.3 Effet Baldwin	135
12.3 Topologie	136
12.3.1 Augmentation du nombre de projections “interfaces”	136
12.3.2 Absence d’émergence de structures modulaires	137
12.3.3 Optimisation du coût de câblage	138
12.4 Dynamique	138
12.4.1 Considérations méthodologiques	139
12.4.2 Activité de fond	140
12.4.3 Injection d’un stimulus	142
12.4.4 Formation d’une assemblée temporelle et liage temporel	145
13 Conclusion	147
14 Perspectives	148
14.1 Améliorations du modèle	148
14.1.1 Inclusion d’un “coût” métabolique	148
14.1.2 Réseau petit-monde	149
14.1.3 Réseau exponentiel	149
14.2 Liens entre la topologie et la dynamique	149
14.3 Application aux études de neuro-imagerie	150
A Théorie des graphes	152
A.1 Plusieurs types de graphes	152
A.2 Représentation matricielle d’un graphe	153
A.3 Mesures sur un graphe	153
A.3.1 Degré	153
A.3.2 Plus court chemin	153
A.4 Réseaux aléatoires et réseaux de voisinage	154
A.5 Parité des circuits	154
B Méthodes d’analyse des signaux continus	156
B.1 Potentiels évoqués	156
B.2 Oscillations induites	157
B.2.1 Diagrammes Temps-Fréquence	157
B.2.2 Oscillations évoquées et induites	157
B.2.3 Synchronisation de phase	158
C Cross-corrélogrammes	159
C.1 Calcul d’un cross-corrélogramme	159
C.2 Cross-corrélogramme corrigé	160
C.3 Normalisation	160

D	Statistiques	161
D.1	ANOVA	161
D.2	χ^2 réduit	161
E	K-moyennes	162

Chapitre 9

Résultats sur l'évolution et l'apprentissage

Dans ce chapitre, nous montrons que le protocole d'évolution fonctionne correctement, et qu'il permet d'améliorer les performances des individus au cours des générations (section 9.1). D'autre part, nous étudions les capacités d'apprentissage des réseaux au fur et à mesure de l'évolution. Ces résultats ont fait l'objet d'une publication (Meunier et Paugam-Moisy, 2005).

9.1 Résultats sur le comportement

9.1.1 Résultats sur l'ensemble des simulations

Afin de mettre en évidence les propriétés émergentes des réseaux de neurones au cours de l'évolution, nous avons fait des simulations pour des degrés moyens $\langle k \rangle$ variant entre 1 et 5 (voir section 8.3.1). Chaque valeur du degré a été testée par 5 simulations d'évolution indépendantes. Les propriétés topologiques des réseaux obtenues lors de ces simulations seront étudiées dans le chapitre 10.

Il est à noter que le temps de calcul est relativement important. La phase de l'AE la plus coûteuse en temps de calcul est l'évaluation des individus dans l'environnement, les phases de sélection et de variation étant pratiquement instantanées. Pour les réseaux de degré moyen $\langle k \rangle = 1$, la simulation dure quelques heures. Le temps de simulation devient rapidement élevé, jusqu'à atteindre une dizaine de jours avec les réseaux de degré moyen $\langle k \rangle = 5$. Ceci est dû au fait que, pour une simulation d'évolution, 3000 individus doivent être évalués séquentiellement. D'autre part, si les populations des premières générations sont relativement rapides à être évaluées en raison de leurs performances médiocres, il en va différemment lorsqu'un grand nombre d'individu commence à être adaptés, car meilleurs ils sont, plus ils passent de temps dans l'environnement. Un individu dont le réseau a un degré moyen $\langle k \rangle = 5$ atteignant la valeur optimale de performance peut passer jusqu'à un quart d'heure en temps réel dans l'environnement !

Les résultats de la figure 9.1, à gauche, montrent la moyenne des performances des individus des générations aléatoires (Gen 0) et des individus des générations évoluées (Gen 29) pour les différentes valeurs du degré moyen $\langle k \rangle$. Sur la figure 9.1, à droite, les variations de la performance moyenne au cours des générations pour les 5 simulations

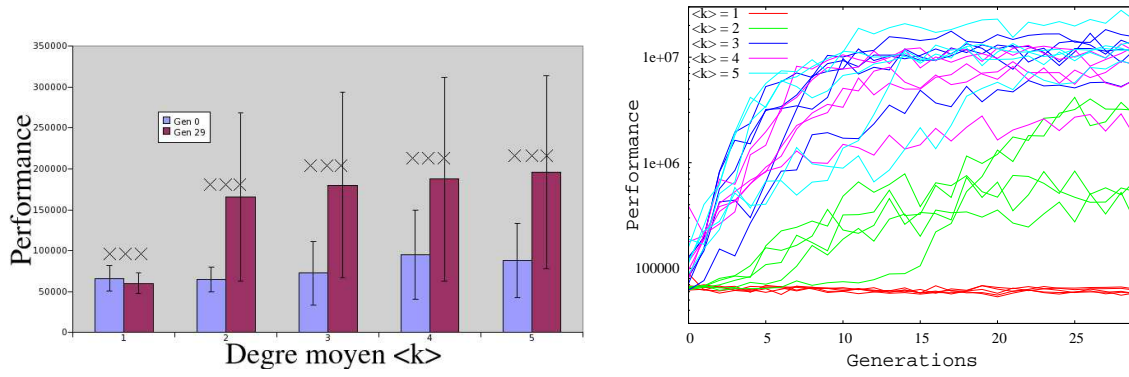


FIG. 9.1 – Performance moyenne des individus des générations aléatoires (Gen 0) et des générations évoluées, pour des degrés moyens $\langle k \rangle$ variants de 1 à 5 (à gauche) et performance moyenne (échelle logarithmique) au cours des générations de toutes les simulations (à droite).

correspondant à chaque degré moyen sont représentées.

Nous avons évalué par des tests d'analyse de variance (*ANOVA*, voir annexe D.1) le caractère significatif de la différence entre deux distributions, correspondant aux individus des populations aléatoires et évoluées (5*100 échantillons pour chaque distribution). Sur ce graphe et les graphes du même type (dans la section 10), une étoile signifie que la différence est significative avec un $p < 0,01$, deux étoiles pour un $p < 0,001$ et trois étoiles pour un $p < 0,0001$.

Les simulations pour les valeurs de $\langle k \rangle = 1$ correspondent à des simulations où l'évolution ne fonctionne pas, car le réseau est incapable de maintenir une activité interne en l'absence d'inputs. Ceci vient du fait que le seuil de percolation du réseau aléatoire (voir annexe A.4) n'est pas atteint, et donc la structure correspond à plusieurs sous-graphes déconnectés les uns des autres (voir annexe A.4). Du fait de la contrainte imposant au réseau de maintenir une activité interne en l'absence de stimulation (voir section 8.3.2), de tels réseaux sont tous directement retirés de l'environnement, avec la plus faible valeur de performance possible. De manière étonnante, la moyenne **décroit** significativement ($p \sim 10^{-4}$) au cours de l'évolution dans ce cas.

Les augmentations de performances au cours de l'évolution sont significatives pour les autres simulations de $\langle k \rangle = 2$ à $\langle k \rangle = 5$ avec, pour les ANOVA, des valeurs de p largement inférieures à 0,01 (la plus grande valeur est de l'ordre de 10^{-13}). Cependant, nous souhaitons insister sur la spécificité du cas $\langle k \rangle = 2$. En effet, il semble que la performance soit plus basse pour ce cas que pour l'ensemble des autres cas (visible sur les deux figures). Si les résultats sont relativement comparables de $\langle k \rangle = 3$ à $\langle k \rangle = 5$, le degré moyen $\langle k \rangle = 2$ semble un cas particulier, intermédiaire entre le degré moyen $\langle k \rangle = 1$ et les degrés moyens supérieurs. Nous y reviendrons dans la section 10.

Dès lors, on en déduit que l'évolution améliore les performances des individus au cours du temps si la contrainte de maintien de l'activité interne est respectée.

9.1.2 Exemple d’une simulation d’évolution

Nous étudions plus en détail la manière dont agit l’évolution sur les performances comportementales des individus. Les résultats présentés par la suite sont obtenus à partir d’une simulation de l’évolution, avec $\langle k \rangle = 4$.

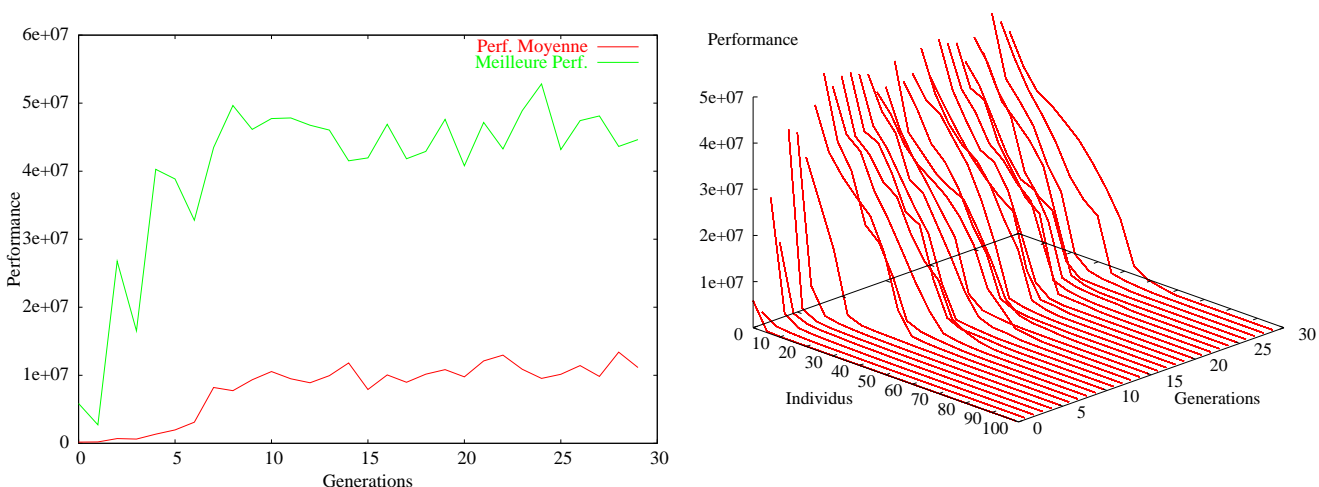


FIG. 9.2 – Performance moyenne des individus de chaque génération au cours des générations (à gauche) et performances de tous les individus (classés par ordre décroissant) au cours des générations (à droite).

Classiquement, pour un AE, on représente la performance du meilleur individu de chaque génération, et la performance moyenne de tous les individus d’une génération. Ces deux critères, représentés sur la figure 9.2, à gauche, permettent de montrer qu’il y a effectivement bien évolution de l’ensemble des individus d’une population, et pas seulement sélection des meilleurs individus, sans que le reste de la population ne s’améliore.

La figure 9.2, à droite, représente les performances de tous les individus d’une génération, classés par ordre décroissant pour chaque génération, de la génération 0 (population aléatoire) à la génération 29 (population évoluée). Dans la population initiale, la majorité des individus ont de faibles performances. Soit ils ne se déplacent pas, soit ils ne se déplacent pas suffisamment rapidement pour échapper aux prédateurs. Cependant, quelques individus “chanceux” se démarquent par leurs performances, comme le meilleur individu de la génération 0, qui atteint une valeur de performance de l’ordre de 500 000.

Par la suite la performance du meilleur individu de chaque génération croît rapidement, pour atteindre une valeur de 5 millions à la génération 5. Cette valeur correspond à des individus qui restent longtemps dans l’environnement, et qui attrapent pratiquement toutes les proies. Nous n’avons pas suivi l’ensemble des individus lors d’une simulation. Cependant, en regardant le fonctionnement de manière sporadique, nous avons pu constater que certains individus arrivent à attraper **toutes** les proies. Une fois qu’il ne reste plus aucune proie, l’individu se déplace rapidement dans l’environnement, et il maintient son niveau de vie en mangeant des points noirs. Il existe alors un seuil “haut” à la valeur de performance.

A la génération 5, seuls quelques individus arrivent à obtenir une très bonne performance. La très grande majorité des autres ont des performances médiocres. Dans les générations ultérieures, on voit progressivement croître la proportion des individus qui obtiennent de très bonnes performances. Ainsi, on passe de la génération 5, avec une dizaine d'individus, à la génération 10, avec une trentaine d'individus, pour culminer à la génération 29 à une cinquantaine d'individus. La phase d'évolution à partir de la génération 5 consiste donc à optimiser “le ventre mou” d'une génération, de manière à tirer l'ensemble de la population vers les performances des meilleurs individus.

Nous souhaitons insister sur le fait que cette phase ne consiste pas à cloner les meilleurs individus : tous les individus sont différents, du fait de la procédure de réinitialisation des doublons (voir section 8.3.3).

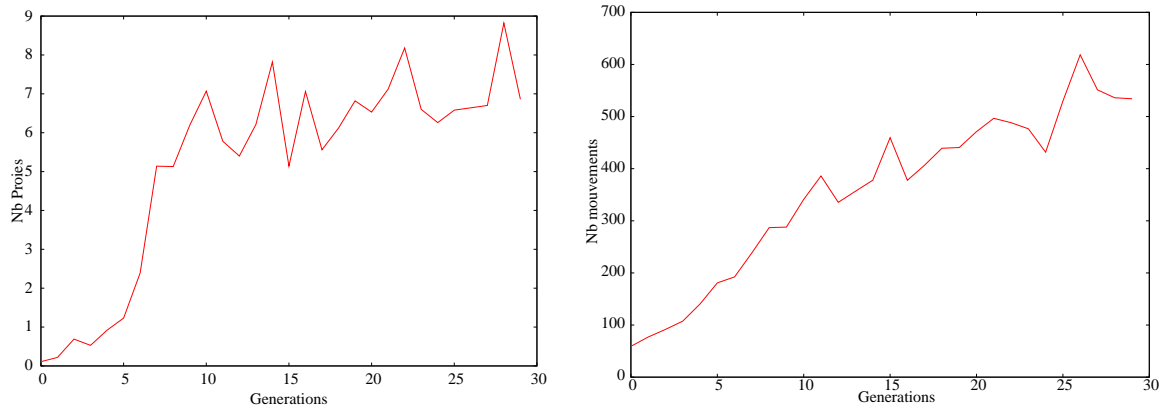


FIG. 9.3 – Nombre moyen de proies attrapées par les individus de chaque génération (à gauche) et nombre moyen de mouvements effectués par les individus de chaque génération (à droite).

Le temps passé dans l'environnement et le niveau de vie interviennent dans le critère de performance sur lequel est basé l'AE. Cependant, un certain nombre de paramètres apparaissant indirectement dans la mesure de la performance sont également optimisés. C'est par exemple le cas du nombre de proies attrapées en moyenne par les individus d'une génération (figure 9.3 à gauche), ou du nombre de mouvements effectués dans l'environnement (figure 9.3 à droite). Ces deux variables suivent une progression similaire à la moyenne des performances des individus d'une génération (figure 9.2 à droite).

Un autre constat au niveau comportemental est que les individus se déplaçant rapidement dans l'environnement sont favorisés, puisqu'ils peuvent plus facilement éviter les prédateurs avant qu'ils ne les rattrapent, et attraper les proies avant qu'elles ne se déplacent.

9.1.3 Exemple du passage dans l'environnement

Nous reproduisons sur la figure 9.4 la variation des niveaux de vie de deux individus pendant les 300 premiers pas de temps, au cours du passage dans l'environnement. Ces deux individus font partie des 10 meilleurs individus de la dixième génération de la

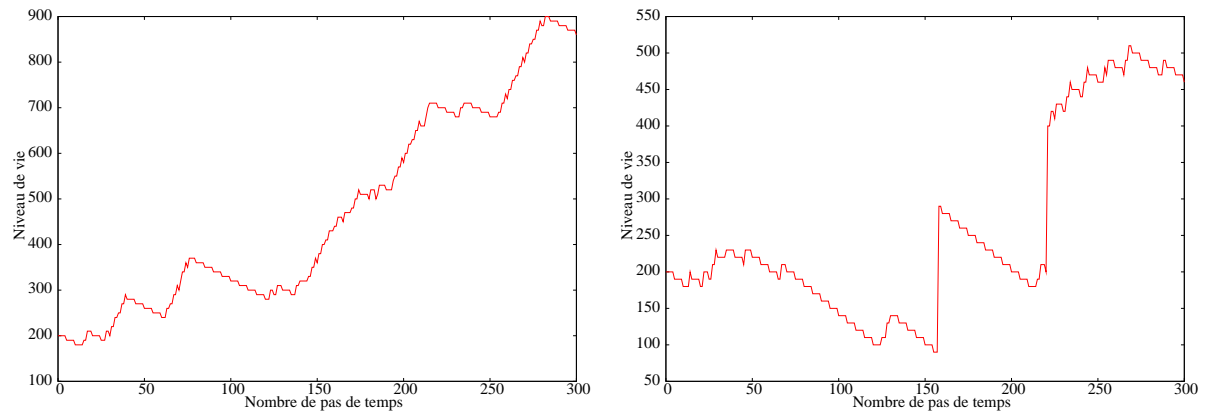


FIG. 9.4 – Variation du niveau de vie pendant les 300 premiers pas de temps de deux individus de la génération 5.

simulation étudiée dans la section précédente. C’est l’intégrale de cette courbe dans le temps qui constitue le critère de performance utilisé pour l’AE (section 5.2).

Le premier individu (à gauche) se déplace rapidement, puisque son niveau de vie augmente pratiquement de manière continue, ce qui correspond à des passages sur des points noirs.

Sur la figure de droite, on voit comment le niveau de vie diminue si l’individu ne se déplace pas (par exemple entre les pas de temps 75 et 125). D’autre part, la figure reproduit le passage sur deux proies (aux pas de temps 158 et 224).

Nous avons voulu tester si les individus étaient capables d’acquérir des connaissances innées sur l’environnement virtuel au fur et à mesure de l’évolution. D’autre part, nous avons voulu tester la capacité des individus à acquérir de nouvelles connaissances du fait de leurs interactions avec les animaux.

9.2 Résultats sur l’apprentissage

9.2.1 Protocole de test



FIG. 9.5 – L’environnement utilisé pour le protocole de test (testLab)

Un environnement plus petit a été défini pour tester l'apprentissage des comportements des individus. Le testLab (figure 9.5) consiste en un environnement réduit de 5*9 cases. Un animal est placé d'un côté de l'environnement, l'individu étant placé de l'autre. L'animal ne peut pas se déplacer. Dans le testLab, les signaux punition/récompense sont désactivés. L'individu est testé à partir des 4 orientations initiales possibles pour son corps (haut, bas, gauche, droite), avec les 10 animaux "actifs" de l'environnement, c.a.d que l'on ne teste que les prédateurs et les proies. L'orientation initiale de la tête est identique à celle du corps. Le score du test est attribué en évaluant les bons et les mauvais comportements : si l'animal est une proie, un bon comportement est de s'en rapprocher et de le manger, un mauvais comportement est de sortir du testLab ; si l'animal est un prédateur, un bon comportement est de sortir du testLab, un mauvais comportement est d'aller le manger. Chacune des 40 (4 orientations initiales*10 animaux) situations dure 20 pas de temps. Si au bout de ce laps de temps, l'individu n'est pas sorti du testLab, ni n'a pas mangé l'animal, on lui attribue un mauvais comportement.

$$score = nb\ bons\ comportements - nb\ mauvais\ comportements + 20 \quad (9.1)$$

La valeur finale correspond à la différence entre les bons et les mauvais comportements.

Afin d'évaluer les différences entre les connaissances "innées" et les connaissances acquises par l'individu, un protocole de test a été défini (figure 9.6). L'individu est d'abord testé dans le testLab. Il n'a alors aucun moyen de connaître la nature des animaux auxquels il fait face. Il est ensuite plongé dans l'environnement virtuel. Puis il est de nouveau évalué dans le testLab. Comme le seul moment où l'individu a eu accès à la nature des animaux est le passage dans l'environnement virtuel, la différence entre les deux scores correspond à des connaissances acquises durant cette période.

9.2.2 Mise en œuvre du protocole de test

Nous avons utilisé la simulation d'évolution dont les performances sont décrites dans la section 9.1.2. Les résultats présentés ne se prennent en compte que les 80 meilleurs individus de chaque population, car les mauvaises performances des individus réinitialisés du fait des doublons (voir section 8.3.3) faussent les résultats. Cependant, les résultats sont suffisamment robustes pour être extrapolés à l'ensemble des individus de la population.

La figure 9.7 montre les scores dans le testLab pour les deux populations extrêmes : aléatoire (Gen 0) et évoluée (Gen 29), avant et après passage dans l'environnement. La figure de gauche représente chaque individu comme un point dont les coordonnées dépendent de son score avant (en abscisse) et après (en ordonnée) le passage dans l'environnement. Si le score de l'individu a progressé entre les 2 tests, le point doit se situer au-dessus de la diagonale $y = x$. La figure de droite montre les scores moyens des populations aléatoire et évoluée, avant et après passage dans l'environnement virtuel.

Nous pouvons tirer deux conclusions de ces figures :

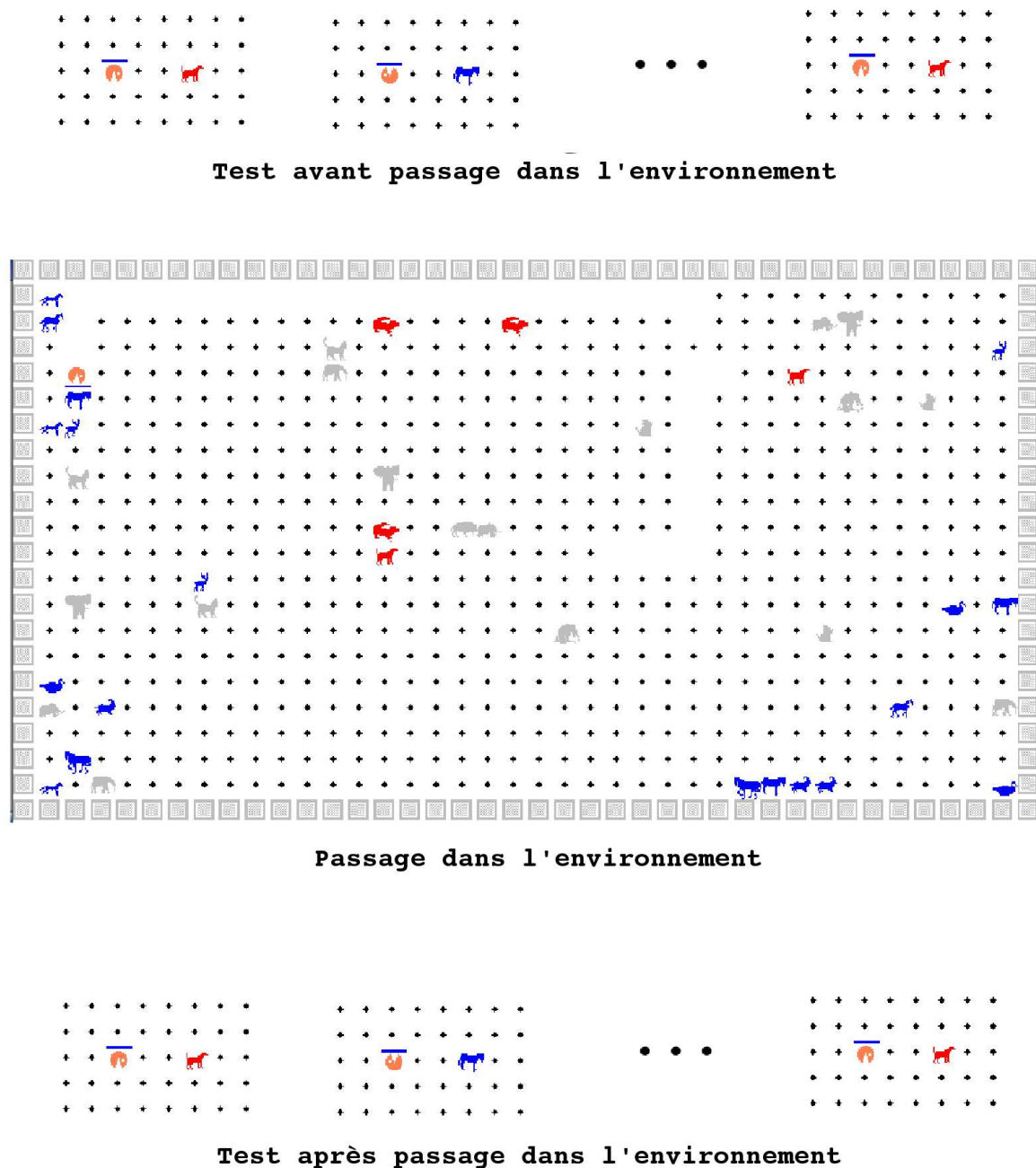


FIG. 9.6 – Protocole de test de l'apprentissage : l'individu est testé dans un premier temps dans le testLab, passe dans l'environnement, puis est de nouveau testé le testLab.

- D'une part les scores avant le passage dans le zoo sont beaucoup plus élevés pour les individus de la population évoluée que pour les individus de la population aléatoire. Ainsi les individus de la population évoluée ont plus de connaissances "innées" sur leur environnement que les individus de la population initiale.
- D'autre part les scores après le passage dans le zoo sont plus élevés que les scores

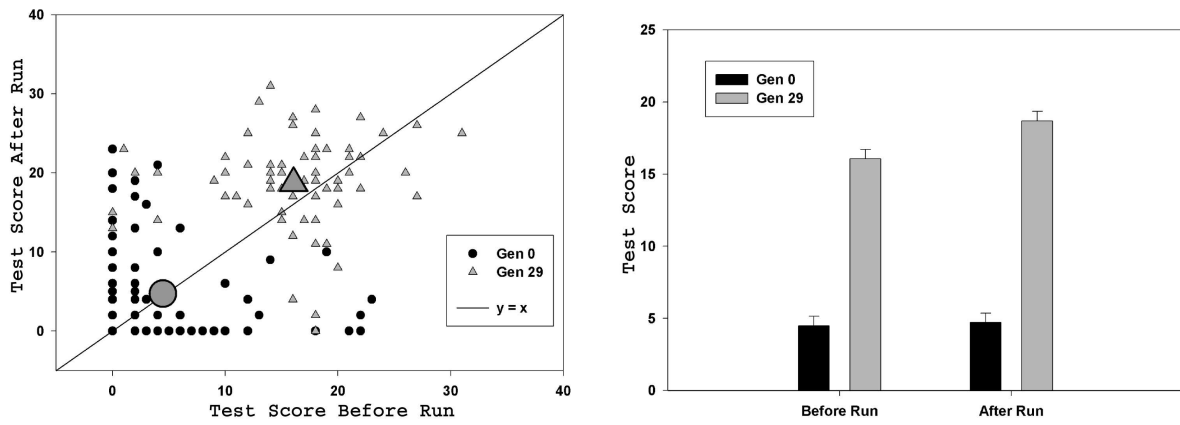


FIG. 9.7 – Répartition (à gauche) et résultats moyens (à droite) des scores dans le testLab avant et après le passage dans le zoo pour la population aléatoire et la population évoluée.

avant le passage dans le zoo pour les individus de la population évoluée, mais pas pour les individus de la population aléatoire. Ceci indique une augmentation des connaissances du fait de l’interaction avec les animaux de l’environnement virtuel, et donc une capacité à apprendre qui émerge du fait de l’évolution. Nous reviendrons sur ce résultat, que nous assimilons à l’effet Baldwin, dans la discussion (section 12.2.3).

TAB. 9.1 – ANOVA à deux critères de classification pour les facteurs “Apprentissage” et “Evolution”. Notations : dl = degré de liberté, p = probabilité, F = rapport des variances au carré

	Facteur	dl	erreur dl	F	p
Evolution (Gen 0/Gen 29)		1	158	260,9	$< 10^{-4}$
Apprentissage (Avant/Après passage dans le zoo)		1	158	9,69	0,0022
Interaction Évolution/Apprentissage		1	158	6,74	0,0103

Cette dernière propriété peut être vérifiée statistiquement grâce à une ANOVA (voir annexe D.1) à deux critères de classification, par le calcul de l’effet d’interaction entre les facteurs “Évolution” et “Apprentissage” (tableau 9.1). Sur ce tableau, on voit d’une part que les résultats entre les populations aléatoires et évoluées sont significativement différents (Facteur “Évolution”), et d’autre part que les résultats sont significativement différents avant et après le passage dans l’environnement virtuel (Facteur “Apprentissage”). Enfin, il existe un effet d’interaction entre les deux facteurs, c.à.d que l’évolution a une influence sur l’apprentissage.

Le modèle ne repose pas sur une approche classique de l’apprentissage, au sens “apprentissage machine”, où les motifs sont stockés au niveau des poids synaptiques lors de la phase d’apprentissage, puis fixes lors du test de la capacité de généralisation du système. Nous avons cherché à déterminer quelles propriétés du réseau étaient responsables de cet apprentissage. Dans le chapitre suivant, nous nous intéressons aux propriétés topologiques.