

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 (Examinateur)

Docteur Olivier BERTRAND (Examinateur)

Docteur Agnès GUILLOT (Examinateur)

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 Fodorian	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-corréogrammes	120
11.3.1 Ajustements des cross-corréogrammes	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-corréogrammes	159
C.1 Calcul d’un cross-corréogramme	159
C.2 Cross-corréogramme corrigé	160
C.3 Normalisation	160

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

Chapitre 14

Perspectives

14.1 Améliorations du modèle

Un certain nombre de caractéristiques du modèle ont été présupposés nécessaires pour aboutir à l'émergence des propriétés souhaitées dans le modèle. Certaines de ces caractéristiques se sont révélées pertinentes, d'autres ont montré leurs limites. Ainsi, le fait d'avoir une probabilité de connexion identique pour tous les groupes de neurones, quelle que soit leur position géographique dans le réseau, a effectivement permis d'aboutir à l'émergence de propriétés de synchronisation large-échelle. En revanche, certaines propriétés topologiques du réseau résultant, comme la présence de liens longue-portée plus nombreux que les liens à courte-portée, ne trouvent pas d'échos dans les réseaux de neurones naturels, tout au moins dans l'état actuel des connaissances en neurosciences. Nous supposons que cette propriété ne retrouve pas dans le modèle, du fait de la nécessité de prendre en compte d'un coût métabolique différent selon la longueur des connexions.

14.1.1 Inclusion d'un “coût” métabolique

La prise en compte d'un contrainte dans la longueur des connections pourrait permettre d'aboutir à des propriétés topologiques plus proches de celles observées dans les réseaux de neurones naturels. On pourrait mettre en place une contrainte supplémentaire dans la lecture du chromosome, par exemple en fixant une longueur totale de connexions maximale pour l'ensemble du réseau. On peut imposer la lecture des projections, et leur construction dans le réseau de neurones, dans l'ordre où elles apparaissent sur le chromosome, puis stopper la lecture lorsque la longueur maximale de connexions est atteinte. Ainsi, la lecture d'une connexion à longue portée coûtera autant que la lecture de plusieurs projection à courte portée. En gardant la contrainte sur le maintien de l'activité interne que nous avons imposée dans le modèle, on peut supposer que les réseaux ayant un grand nombre de liens à courte portée seront favorisés par l'évolution.

Nous insistons sur le fait que cette mesure, correspondant à une propriété topologique, ne doit pas être prise en compte directement dans le calcul de performance. Elle doit être prise en compte de manière indirecte, afin de conserver le fait que la sélection naturelle n'a accès qu'aux performances comportementales de l'individu dans son environnement. Le processus décrit précédemment permet de conserver le point de vue biologique, tout en contraignant de manière indirecte la topologie des réseaux.

14.1.2 Réseau petit-monde

Nous avons pu montrer l'émergence d'une connectivité propre aux réseaux évolués. Cependant, cette connectivité ne correspond pas aux propriétés des réseaux petit-monde. La raison en est que le processus de recâblage décrit par (Watts et Strogatz, 1998) part initialement d'une topologie régulière. L'introduction de quelques raccourcis, tout en conservant la structure régulière, permet de faire émerger les propriétés petit-monde. Or, dans les travaux effectués ici, le réseau part initialement d'une topologie aléatoire. Un prolongement de ce travail, effectué par Pauline Grand (2007), a eu pour but de forcer le réseau à devenir petit-monde, en partant initialement d'une topologie régulière. Dans ce travail, que j'ai co-encadré, la mutation permet d'introduire des raccourcis, et l'introduction de différentes probabilités de mutation, pour différentes exécutions de l'algorithme évolutionniste, permet de contrôler la probabilité de recâblage. Cette étude a permis de montrer que, pour une durée d'évolution identique (c.à.d. pour un nombre de générations fixé), les réseaux ayant des caractérisiques petit-monde aboutissaient à de meilleures performances comportementales que les réseaux réguliers (i.e. obtenus avec une simulation d'évolution où la probabilité de mutation est nulle) et que les réseaux aléatoires (avec une probabilité de mutation trop importante pour qu'ils restent dans la zone petit-monde). Ainsi, l'hypothèse de la transmission d'information optimale dans les réseaux petit-monde, démontrée au niveau théorique par Newman et al. (2000), peut également être démontrée à partir d'un critère de performance basé sur le comportement de l'individu, ce qui prouve ainsi l'intérêt des réseaux petit-monde, du point de vue de l'évolution.

14.1.3 Réseau exponentiel

Dans le même ordre d'idée, le fait de partir d'une topologie aléatoire ne permet pas d'aboutir à un réseau où la distribution de degrés serait plus complexe, par exemple invariante d'échelle. Une des solutions pour résoudre ce problème serait de tenir compte d'un processus développemental, les groupes de neurones les plus âgés devenant ainsi par la force des choses des *hubs* du réseau. Cependant, si ce processus revient à appliquer un modèle de croissance de réseaux, il manque alors la condition de l'attachement préférentiel pour aboutir à des réseaux ayant des distributions invariantes d'échelle. Les réseaux obtenus en utilisant seulement la condition d'âge des nœuds sont des réseaux exponentiels (Barabasi et Albert, 1999).

Néanmoins, les résultats préliminaires, obtenus avec des réseaux où une notion d'âge est introduite au niveau des groupes, sont surprenants, et aboutissent à des valeurs de performance beaucoup plus élevées que celles obtenues avec des réseaux aléatoires, et ceci beaucoup plus rapidement en termes de nombre de générations. De plus, le nombre de liens permettant de maintenir une activité interne dans le réseau est plus faible que pour les réseaux aléatoires.

14.2 Liens entre la topologie et la dynamique

Les résultats présentés jusqu'à présent ne nous ont pas permis de réaliser une correspondance précise entre les propriétés dynamiques et les propriétés topologiques du

modèle. Une étude actuellement en cours, réalisée en collaboration avec Hugues Berry, est menée dans ce but. Dans cette étude, nous utilisons les valeurs de σ des CC (écart-type de l'enveloppe gaussienne, issu des ajustements des CC avec une ondelette, voir section 11.3) pour construire des matrices d'adjacence, et étudier les réseaux correspondants avec les outils des réseaux complexes.

Les résultats préliminaires sont relativement encourageants, et montrent que les matrices obtenues à partir de la dynamique ont des propriétés relativement différentes des matrices topologiques correspondantes. Ainsi, même à partir d'une topologie de type réseau aléatoire (voir annexe A.4), on peut mettre en évidence des propriétés petit-monde sur les matrices dynamiques obtenues en ne gardant qu'une certaine catégorie de CC, celle correspondant à des CC ayant des pics centraux prononcés.

14.3 Application aux études de neuro-imagerie

Les outils de la théorie des systèmes complexes sont appliqués depuis peu en neuro-imagerie. La littérature développée dans la section 7.2 est pratiquement exhaustive, ce qui montre qu'il y a encore relativement peu d'applications dans ce domaine. Pourtant, la théorie des réseaux complexes propose des outils permettant l'analyse des réseaux dans leur globalité, et en cela elle se rapproche des nouveaux paradigmes qui sont apparus récemment en neurosciences, où les substrats neuronaux liés à une fonction cognitive sont de plus en plus analysés en terme de réseaux.

Le fait que les idées et les outils de la théorie des systèmes complexes s'infiltrent plus avant dans le domaine des neurosciences nous apparaît comme une perspective tout à fait enthousiasmante. Non seulement les méthodes de traitement des données peuvent permettre des analyses inédites jusque là, mais surtout la mise en place de paradigmes expérimentaux basés sur ces connaissances peuvent induire une nouvelle manière d'appréhender l'étude des mécanismes cognitifs.