

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 2

Neurophysiologie

La neurophysiologie est un domaine de la biologie qui s'intéresse aux propriétés morphologiques et électriques des cellules du système nerveux, principalement les **neurones**. Nous interesserons dans la section 2.1 au fonctionnement des neurones biologiques, puis nous introduirons dans la partie 2.2 les notions liées à la plasticité synaptique et enfin, dans la partie 2.3, nous décrirons les techniques de neuro-imagerie et de l'électrophysiologie permettant de mesurer l'activité l'activité cérébrale.

2.1 Fonctionnement des neurones biologiques

2.1.1 Propriétés des neurones biologiques

Morphologie des neurones

Les travaux de Ramon y Cajal (1911) ont été parmi les premiers à étudier la morphologie des neurones. Les neurones sont des cellules qui présentent une forme caractéristique : allongées dans une dimension, ces cellules présentent trois parties distinctes : une arborescence foisonnante (l'arbre dendritique) composée de dendrites, un corps cellulaire, contenant entre autre le noyau de la cellule, et une ramification, l'axone, qui peut s'étendre sur des distances longues, par comparaison à la taille de la cellule.

Potentiel d'action

En plus de messages chimiques communs à toutes les sortes de cellules, les neurones présentent la particularité de convoyer des messages sous forme électrique (McCulloch et Pitts, 1943). Cette propriété se traduit par l'émission de **potentiels d'action** (PA, ou *spike*) au niveau du corps cellulaire. Un potentiel d'action est un signal électrique, bref (durant une ou deux millisecondes), de forte amplitude (une centaine de mV) et relativement stéréotypé. Ce signal électrique est ensuite propagé le long de l'axone, et peut être acheminé sur de longues distances, jusqu'aux sites de jonction entre les neurones, les synapses. Une fois le PA émis, le neurone entre en période refractaire, c.à.d. qu'il ne peut pas émettre de nouveau PA pendant un certain temps, quelle que soit la stimulation qui lui parvient.

Connexions synaptiques

Les synapses correspondent aux jonctions entre les neurones (Sherrington, 1906). A ce niveau, le message électrique convoyé par l'intermédiaire d'un potentiel d'action est transformé en message chimique. Une synapse se compose de trois éléments : la membrane présynaptique, la fente synaptique, et la membrane postsynaptique. La membrane présynaptique est composée des vésicules, contenant des molécules chimiques, les *neurotransmetteurs*. L'arrivée d'un potentiel d'action a pour effet de libérer une certaine quantité de ces neurotransmetteurs dans la fente synaptique. Une fois cet espace traversé, les neurotransmetteurs vont se fixer, au niveau postsynaptique, sur des **récepteurs**, spécifiques à chaque type de neurotransmetteur. Cette association entre un neurotransmetteur et un récepteur induit l'entrée d'ions (K^+ , Ca^{2+}) dans la membrane. Ces ions sont responsables de la naissance d'un phénomène électrique au sein du neurone postsynaptique, le potentiel postsynaptique (PPS).

Propriétés d'intégration

Les dendrites convoient ensuite cette information électrique jusqu'au corps cellulaire. Les signaux ont une amplitude (quelques mV) plus faible que les potentiels d'action, et le décours temporel de chaque signal dépend de la nature excitatrice ou inhibitrice du neurotransmetteur, de la morphologie de la synapse et de sa distance au corps cellulaire.

Au niveau du corps cellulaire, les signaux provenant de l'ensemble des synapses sont intégrés en un signal unique, le **potentiel de membrane**, qui correspond à la sommation des différents signaux provenant des dendrites. En l'absence de stimulation, le potentiel de membrane est à son potentiel de repos. Si le potentiel de membrane dépasse un certain seuil, alors le neurone émet un potentiel d'action. Un PPS excitateur aura pour effet de rapprocher le potentiel de membrane du seuil, tandis qu'un PPS inhibiteur aura pour effet de l'en éloigner.

2.1.2 Codage de l'information par les neurones

On a longtemps considéré que les neurones étaient soumis à des processus stochastiques et bruités, ce qui expliquerait les trains de PA désordonnés qui sont observés sur les enregistrements unitaires (par exemple, Kruger et Aiple (1988)). Le décours temporel de chaque PA est considéré comme trop variable d'un essai sur l'autre pour porter une quelconque information (voir Shadlen et Newsome (1998), Shadlen et Movshon (1999)). Une des questions fondamentales du début des années 90 portait sur le mode de calcul des neurones biologiques.

Codage de l'information par taux de décharge

Le codage par taux de décharge date de Sherrington (1906), qui suppose que le taux de décharge d'un neurone est proportionnel à l'intensité avec laquelle le neurone est stimulé. Ces prédictions sont confirmées par Adrian et Zotterman (1926), qui montrent

que selon la nature des nerfs stimulés, la fréquence de décharge de certains neurones est proportionnelle à l'intensité de la température, de la pression ou de la douleur.

Plus tard, Hubel et Wiesel (1962) calculent la fréquence de décharge des neurones du cortex visuel primaire en fonction de l'orientation du stimuli présenté. Ils montrent que la fréquence de décharge est maximale pour une orientation particulière, qu'ils appellent orientation préférentielle.

L'hypothèse du codage de l'information par taux de décharge suppose que la contribution des neurones à un processus cognitif est de nature qualitative : certains neurones voient leurs activités augmenter ou diminuer selon leur implication, ou non, dans un processus cognitif. Ces variations se mesurent à l'aide de PSTH¹, un PSTH correspondant au nombre de potentiels d'action sommés dans le temps pour un grand nombre d'essais.

Chaque PA compte

Une autre hypothèse sur la nature de l'information transmise par les PA a émergé à la fin des années 1980. Les travaux de Thorpe et Imbert (1989) ont montré que la reconnaissance des objets complexes est trop rapide pour que l'information entre deux neurones puisse être portée par le taux de décharge. Les neurones du cortex inféro-temporal du singe sont capables de répondre sélectivement à des visages en 80-100ms (Rolls et Tovee, 1995). Or, si l'on considère qu'environ dix relais synaptiques sont nécessaires entre la rétine et le cortex inféro-temporal (Nowak et Bullier, 1997), cela laisse environ 10ms à chaque neurone pour intégrer l'information. Le plus grand taux de décharge constaté, de l'ordre de 100Hz, correspond à l'émission d'un PA en moyenne toutes les 10ms. L'intégration de la fréquence de décharge comme porteuse d'information nécessiterait de connaître au moins deux potentiels d'action pour estimer leur fréquence, ce qui ne peut vraisemblablement pas se produire dans un temps aussi court.

Le temps nécessaire au calcul étant trop faible, l'information traitée est nécessairement portée par un pulse unique, tout au moins dans le cas d'un traitement précoce. La propagation de l'information entre les neurones repose sur un codage précis, impliquant l'ordre l'arrivée des spikes provenant des neurones activés par la même perception.

Cette prédiction théorique a été confirmée par une étude en EEG (Thorpe et al., 1996), par la technique des potentiels évoqués (voir annexe B.1). Dans cette étude, des sujets humains devaient déterminer la présence ou l'absence d'animaux dans une scène naturelle. La taille, ainsi que la nature, ou la position sur l'écran des animaux était très diverse (insectes, mammifères, reptiles). Les temps de réponse des sujets ont été, contre toute attente, très rapides. D'autre part, au niveau cérébral, une différence au niveau des ondes associées à la présence ou à l'absence des animaux s'est manifestée à partir de 150ms. Le traitement différent des deux types de stimuli se fait donc très rapidement.

Mode de calcul du neurone : intégrateur temporel ou détecteur de synchronie ?

Dans le cadre du paradigme du calcul par taux de décharge, le neurone effectue un décompte des PPSs lui arrivant, et retranscrit ce nombre dans son taux de décharge. La

¹Peri-Stimulus Time Histogram

mise en évidence de l'influence de chaque PA dans la transmission de l'information a remis en cause le paradigme du codage de l'information par taux de décharge.

Une simulation a montré que, soumis à une arrivée aléatoire de PPS excitateurs et inhibiteurs, un neurone peut opérer un calcul basé sur la **détection de synchronie** (Softky et Koch, 1993). Si un neurone reçoit, pendant un court intervalle, plus de PPS excitateurs que d'inhibiteurs du fait des fluctuations dans les temps d'arrivée des PPS, il va décharger à la fin de cet intervalle. Dans ce cas le neurone ne retranscrit pas le nombre de PPS qu'il a reçus, mais l'instant précis auquel il a reçu un surnombre d'excitations. Ces simulations ont été largement critiquées, notamment pour certains auteurs (Shadlen et Newsome, 1998; Shadlen et Movshon, 1999) qui considèrent que, dans un laps de temps aussi court, un neurone reçoit trop de PPSs pour réaliser une opération aussi précise.

Pour Konig et al. (1996), le fait qu'un neurone possède la propriété d'intégrateur ou de détecteur de synchronie dépend de la forme des PPS. Si le temps d'intégration des PPS est relativement faible, le neurone aura la propriété d'intégrateur temporel. Si en revanche le temps d'intégration est plus grand, le neurone aura la propriété de détecteur de synchronie.

Cohabitation des deux formes de codage

Les propriétés d'intégration et de détection de synchronie des neurones biologiques ont été largement discutées. Une des réponses possibles à la controverse est de considérer que ces deux types de propriétés correspondent à des informations différentes. Le taux de décharge du neurone, correspondant à la propriété d'intégrateur temporel, est une information plus grossière, correspondant à un moment statistique du premier ordre. L'instant d'émission d'un PA, correspondant à la détection de synchronie, est en revanche une information plus fine, correspondant à un moment statistique du second ordre (Fujii et al., 1996).

Au niveau expérimental, la dualité entre les deux types de codage a également été mise en évidence. Dans une tâche de contrôle moteur, Grammont et Riehle (2003) montrent que les deux types d'information ne codent pas pour les mêmes propriétés : la présence de PA provenant de plusieurs neurones dans un bref intervalle de temps indique un événement bref, tel que l'apparition du stimulus ou la préparation d'un mouvement. L'augmentation du taux de décharge est en revanche présente lors d'événement durant plus longtemps, par exemple au moment de l'exécution du mouvement. D'autre part, des périodes de synchronisation précèdent en général des périodes d'augmentation du taux de décharge, indiquant que la synchronisation d'un ensemble de neurones peut être nécessaire pour l'élévation du taux de décharge.

Mainen et Sejnowski (1995) montrent à partir d'enregistrements *in vitro* que la reproductibilité des temps de PA en réponse à une stimulation est dépendante de la durée de la stimulation. Ainsi, une stimulation transitoire courte induit des temps de PA reproductibles d'un essai sur l'autre, tandis qu'une stimulation plus longue induit des temps de PA variables d'un essai sur l'autre.

Une mesure, développée par Victor et Purpura (1996) permet d'estimer si l'infor-

mation contenue dans un ensemble de PA est de type fréquentiel ou temporel. Mise en application dans des expériences sur la reconnaissance du chant chez le canari par Huetz et al. (2004, 2006), cette mesure permet de déterminer la coexistence de neurones plutôt fréquentiels avec d'autres plutôt temporels, au sein d'une même structure corticale.

Outre les variations possibles sur la forme des PPS du fait de la nature des neurotransmetteurs, les canaux synaptiques diffèrent aussi par leurs pondérations. En effet, la quantité de neurotransmetteurs disponible dans la membrane présynaptique peut varier. Cette propriété est appellée plasticité synaptique.

2.2 Plasticité synaptique

La règle de Hebb (1949) est une règle locale, expliquant comment l'activité de deux neurones peut modifier la connexion synaptique qui les relient, selon que leurs activités sont corrélées, ou non. La traduction de la phrase originale est la suivante : **Quand un axone de la cellule A est assez proche pour exciter une cellule B et quand, de façon répétée et persistante, il participe à son activation, un certain processus de croissance ou un changement métabolique s'installe dans une cellule ou dans les deux de manière à ce que l'efficacité de A, en sa qualité de cellule activant B, soit augmentée.**

Cette règle théorique a reçu une vérification expérimentale par les travaux de Bliss et Lømo (1973) (voir également Bliss et Collingridge (1993)), qui ont montré la persistance de la modification synaptique dans l'hippocampe, en réponse à une activité neuronale évoquée. La potentialisation à long terme (PLT) permet d'expliquer comment des neurones coactivés par un percept deviennent associés, par l'intermédiaire de modifications physiologiques à niveau de la morphologie des synapses.

2.2.1 Assemblées cellulaires

La modification postulée, au niveau synaptique, par la règle de Hebb permet d'associer des stimuli présentés de manière simultanée, et donc de créer des associations entre des caractéristiques de natures différentes au sein d'une même modalité, ou entre différentes modalités, par le fonctionnement en assemblées cellulaires (*cell assemblies*).

Si l'on considère qu'un groupe de neurones est activé par la présentation d'un stimulus, alors les liens entre ces neurones vont être renforcés. Cette notion permet d'expliquer comment une représentation distribuée dans le cortex peut être générée par l'activation spécifique d'un groupe de neurones (Hebb, 1949). La répétition des présentations du même percept consolide l'assemblée qui le représente, permettant ainsi de garder une trace de plus en plus forte de ce stimulus dans le système. Dès lors, la représentation d'un stimulus dans le système nerveux va pouvoir être plus facilement rappelée.

Ainsi, la formation puis la consolidation des assemblées cellulaires auraient un lien avec la plasticité du système nerveux : le renforcement des liens synaptiques serait responsable du stockage des engrammes (Lashley, 1950), c.à.d. le support des souvenirs

dans le système nerveux. Cette propriété a été développée par la suite dans les modèles connexionnistes, sous la forme de règles d'apprentissage dites **hebbiennes** (Milner, 1957). Ce fonctionnement en assemblées permet d'avoir une forme explicite d'engrammes, c.a.d. de représentations des souvenirs au sein du système nerveux, correspondant à l'ensemble de ces liens renforcés.

2.2.2 Plasticité synaptique par taux de décharge

Dans l'énonciation de la règle originale de Hebb, il n'est pas fait mention de diminution de la force des liens synaptiques (Ito et al., 1982; Ito, 1989). Un processus passif de régulation peut permettre de maintenir l'efficacité totale des synapses à une valeur stable, en diminuant l'efficacité des synapses n'ayant pas été potentielles par la règle de Hebb. Cependant, un mécanisme actif a été mis en évidence expérimentalement par Ito et al. (1982) (voir également Ito (1989)), appellé **dépression à long terme** (DLT) : si le taux de décharge des deux neurones n'est pas suffisant (i.e. ne dépasse pas un certain seuil), alors l'efficacité de la synapse sera diminuée.

2.2.3 Plasticité synaptique temporelle

Généralités

Les temps d'émission des PA ont une influence sur la plasticité synaptique. La STDP (pour *Spike-Timing Dependent Plasticity*) correspond à une forme de plasticité à l'échelle de la milliseconde, basée sur les instants d'émission de PA des neurones pré- et postsynaptiques. Cette forme de plasticité a été mise en évidence par la découverte de l'existence d'un PA retropropagé dans les dendrites (Markram et al., 1995; Larkum et al., 1996), puis de l'observation d'une influence, sur le poids de la synapse, de l'interaction entre les PPS et ce PA retropropagé (Markram et al., 1997; Magee et Johnston, 1997). L'étude systématique de la différence entre le temps d'émission du neurone présynaptique t_{pre} et le temps d'émission du neurone postsynaptique t_{post} a permis la construction de fenêtres temporelles (voir figure 2.1), définissant la modification ΔW du poids synaptique en fonction de la différence $\Delta t = t_{pre} - t_{post}$. Pour les synapses excitatrices, l'ordre des émissions est important, tandis que pour les synapses inhibitrices, seule la proximité temporelle est prise en compte.

Synapses excitatrices

Pour les synapses excitatrices, si le neurone présynaptique émet un potentiel d'action **avant** le neurone postsynaptique, cela signifie que le signal qui a traversé la synapse a participé à l'émission du PA par le neurone postsynaptique : la synapse est alors renforcée. Si le neurone présynaptique émet un potentiel d'action **après** le neurone postsynaptique, cela signifie que le signal qui a traversé la synapse n'a pas participé à l'émission du PA par le neurone postsynaptique : la synapse est alors dépréciée. Des résultats plus précis mettent en évidence une fenêtre temporelle asymétrique (Bi et Poo, 1998; Zhang et al., 1998), correspondant à la modification du poids de la synapse en fonction de la **différence**

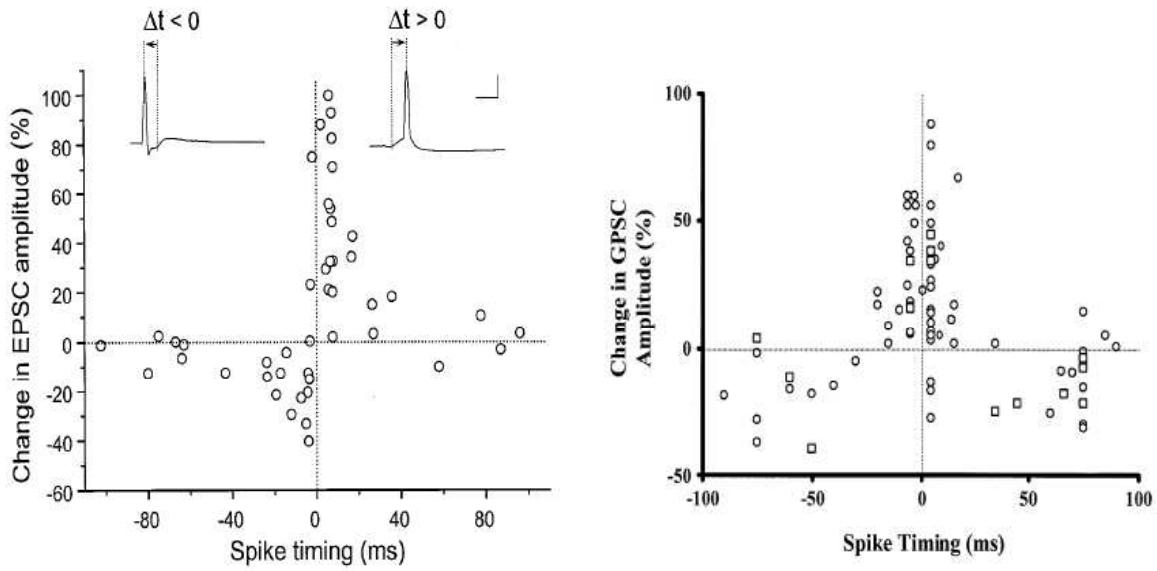


FIG. 2.1 – Fenêtres temporelles expérimentales obtenues pour les synapses excitatrices (à gauche) et inhibitrices (à droite). Figures tirées de Bi et Poo (1998) et Woodin et al. (2003).

entre les temps d'émission des neurones pré- et postsynaptiques (voir figure 2.1, à gauche). Cette règle de plasticité permet de renforcer les synapses dont les temps d'émission des neurones pré- et postsynaptiques suivent un enchaînement **causal**. Elle correspond à une forme hebbienne de plasticité (Sejnowski, 1999; Bi et Poo, 2001). Cependant, du fait que les poids sont modifiés en permanence, la conception hebbienne du stockage des engrammes dans les poids synaptiques ne peut plus s'appliquer (Abbott et Nelson, 2000). Dans le cadre de ce modèle, le poids synaptique joue plutôt un rôle de régulation de l'activité neuronale (Abarbanel et al., 2002; Chance et al., 2002; Nowotny et al., 2003).

Synapses inhibitrices

Les modifications sont différentes pour les synapses inhibitrices (voir figure 2.1, à droite). En effet, des données expérimentales montrent que dans ce cas, l'ordre des PA importe peu, c'est la proximité temporelle qui est prise en compte (Woodin et al., 2003). Ce mécanisme implique que l'inhibition n'a pas pour vocation de faire disparaître l'activité du neurone postsynaptique, mais qu'elle joue, tout comme l'excitation, un rôle de régulateur de l'activité neuronale : si le neurone, malgré la présence de l'inhibition, a émis un PA peu avant ou peu après le PPS inhibiteur, cela signifie que l'inhibition a peu d'influence et que la synapse doit être renforcée (en valeur absolue), tandis que si le neurone postsynaptique n'émet pas de PA sur une longue période, cela signifie qu'il est trop inhibé, et donc la valeur du poids synaptique (toujours en valeur absolue) doit être diminuée.

2.3 Neuro-imagerie et électrophysiologie

La neuro-imagerie cherche à déterminer les substrats neuronaux sous-tendant des fonctions cognitives. Les chercheurs de cette discipline utilisent des techniques d'imagerie cérébrale, permettant de mesurer l'activité des neurones. On distingue généralement deux types de méthodes :

- Les méthodes dites **indirectes**, comme la TEP² ou l'IRMf³. Elles permettent de mesurer l'activité de l'ensemble des neurones de manière indirecte, par le fait qu'une plus grande consommation d'énergie par les neurones est lié à une activité plus importante : la TEP se base sur la concentration dans les tissus d'un sucre rendu radioactif, l'IRMf sur la consommation d'oxygène.
- Les méthodes dites **directes**, comme l'EEG⁴, la MEG⁵ ou d'autres techniques propres à l'électrophysiologie. Ces techniques mesurent des courants électriques résultant de l'activité neuronale (dans le cas de la MEG, des champs magnétiques issus de l'activité électrique). Il est possible de réaliser des enregistrements en plaçant directement une électrode dans le cortex, chez l'animal et, dans certains cas, chez l'homme (par exemple avec des patients épileptiques). Plusieurs types de mesures sont possibles : on peut mesurer le potentiel de membrane d'un neurone (enregistrement intracellulaire), mesurer les potentiels d'action de quelques neurones en se plaçant à leur voisinage proche (enregistrements unitaire, ou multi-unitaire), ou extraire d'un tel signal un PCL⁶, qui mesure les activités dendritiques de plusieurs milliers ou millions de neurones. Dans le cas d'enregistrements de tels signaux chez l'homme, on appelle cette technique EEGi⁷.

Ces deux types de méthodes ont des contraintes spatiales et temporelles différentes. Les méthodes indirectes offrent une bonne résolution spatiale, permettant de localiser précisément quelle structure cérébrale est activée, mais une faible résolution temporelle. Les techniques directes offrent, quant à elles, une bonne résolution temporelle, permettant d'observer les variations d'activité sur de courtes périodes (quelques dizaines de millisecondes) mais elles présentent le désavantage de rendre difficile la localisation de la source de ces activités. Seuls l'EEGi permet d'avoir une résolution temporelle comparable à l'EEG et une résolution spatiale comparable à l'IRMf. Cependant, la plupart du temps, ces électrodes ne couvrent qu'une partie de cerveau.

2.3.1 Fonction cognitive localisée

Un paradigme largement utilisé en neurosciences cognitives établit une correspondance directe entre l'activation d'une ou plusieurs structures cérébrales et une fonction cognitive. Largement dû aux études en IRMf et TEP, ce paradigme suppose que si une

²Tomographie par émission de positons

³Imagerie par Résonance Magnétique fonctionnelle

⁴ElectroencéphaloGraphie

⁵MagnétoencéphaloGraphie

⁶Potentiel de Champ Local

⁷ElectroencéphaloGraphie intracranien

structure cérébrale est spécifiquement activée dans un processus cognitif, c'est que cette structure est responsable de la réalisation de ce processus. Ainsi, dans la méthode par soustraction, on réalise deux tâches, l'une correspondant à un processus cognitif que l'on souhaite étudier, l'autre tous les processus cognitifs hormis celui qui nous intéresse (condition contrôle). Pour révéler les substrats neuronaux liés au seul processus cognitif étudié, on soustrait aux activités enregistrées lors de la tâche les activités obtenus lors de la condition contrôle.

2.3.2 Fonctionnement “en réseau”

Ce paradigme de la correspondance entre activation cérébrale observable et implication des zones activées dans des tâches cognitives est cependant remis en cause. Le fait de voir une activité spécifique dans une structure cérébrale donnée peut simplement signifier l'implication de cette structure dans un processus cognitif, sans pour autant qu'elle soit la seule responsable de ce processus. Des structures impliquées également dans la tâche contrôle, et donc ne ressortant plus après soustraction des deux tâches, peuvent également jouer un rôle dans le processus cognitif. Sous l'hypothèse d'un fonctionnement distribué, le substrat neuronal sous-tendant un processus cognitif correspondrait alors à un réseau de structures cérébrales (voir à ce propos la section 7.2).