

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

<b>1</b>	<b>Introduction</b>	<b>1</b>
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
<b>2</b>	<b>Neurophysiologie</b>	<b>4</b>
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
<b>3</b>	<b>Hypothèse du liage temporel</b>	<b>13</b>
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
<b>4</b>	<b>Neurosciences computationnelles</b>	<b>29</b>
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
<b>5</b>	<b>Evolution</b>	<b>45</b>
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
<b>6</b>	<b>Théorie des réseaux complexes</b>	<b>61</b>
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
<b>7</b>	<b>Réseaux complexes et cerveau</b>	<b>76</b>
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

<b>8</b>	<b>Le modèle EvoSNN</b>	<b>85</b>
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
<b>9</b>	<b>Résultats sur l'évolution et l'apprentissage</b>	<b>97</b>
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
<b>10</b>	<b>Résultats sur la topologie</b>	<b>105</b>
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
<b>11</b>	<b>Résultats sur la dynamique</b>	<b>114</b>
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

<b>12 Discussion</b>	<b>132</b>
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
<b>13 Conclusion</b>	<b>147</b>
<b>14 Perspectives</b>	<b>148</b>
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
<b>A Théorie des graphes</b>	<b>152</b>
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>B Méthodes d’analyse des signaux continus</b>	<b>156</b>
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
<b>C Cross-corrélogrammes</b>	<b>159</b>
C.1 Calcul d’un cross-corrélogramme . . . . .	159
C.2 Cross-corrélogramme corrigé . . . . .	160
C.3 Normalisation . . . . .	160

<b>D</b>	<b>Statistiques</b>	<b>161</b>
D.1	ANOVA . . . . .	161
D.2	$\chi^2$ réduit . . . . .	161
<b>E</b>	<b>K-moyennes</b>	<b>162</b>

# Chapitre 3

## Hypothèse du liage temporel

Nous expliciterons tout d’abord le problématique du liage des traits (section 3.1), puis nous verrons les différentes hypothèses qui ont été énoncées pour y répondre. Nous verrons dans un premier temps l’hypothèse du liage par convergence (section 3.2), qui est la plus communément admise. Nous énoncerons ensuite l’hypothèse du liage temporel (section 3.3), qui passe par l’hypothèse de corrélation temporelle. Nous aborderons ensuite la mise en évidence de cette hypothèse au niveau expérimental (section 3.4).

### 3.1 Problématique du liage des traits

La problématique du liage des traits (*feature binding*) a été introduite en psychologie cognitive par Treisman (Treisman et Gelade, 1980; Treisman, 1982, 1986). Le problème concerne la reconnaissance d’un objet dont les caractéristiques sont traitées dans des aires cérébrales différentes (par exemple, la couleur est traitée principalement dans l’aire du cortex visuel V4, et la forme dans les aires V1 et V2). Pourtant, cet objet nous apparaît comme un tout cohérent, une entité unique. Le même phénomène se produit pour une perception multimodale, c.à.d. un objet du monde extérieur accédant à nos sens par plusieurs modalités (par exemple, un chien qui aboie). Il nous apparaît sans effort que c’est bien le chien (dont nous percevons l’image) qui aboie (dont le son nous parvient). Pourtant, le son et l’image correspondant sont traités dans des parties distinctes du cortex (respectivement le cortex visuel et le cortex auditif). Comment les différents traits de cet objet sont-ils assemblés au sein du système nerveux pour que nous en ayons une représentation unifiée ?

L’énonciation de cette problématique a également fait resurgir une vieille théorie en psychologie, la théorie du *Gestalt*, aussi appelé psychologie de la forme (Köhler, 1929). Cette théorie se base sur le postulat qu’il n’existe pas de perception isolée, la perception est initialement structurée. Un motif est d’abord perçu globalement, avant qu’un traitement plus fin, au niveau des composants du motif, ne soit effectué. Un des exemples de ce type de traitement est représenté sur la figure 3.1. Lors d’une expérience en psychologie, les sujets déterminent beaucoup plus rapidement le sens de la flèche composée par les petites flèches que le sens des petites flèches elle-mêmes (Han et al., 2001).

La structuration des formes ne se fait pas au hasard, mais selon certaines lois dites ”naturelles” et qui s’imposent au sujet lorsqu’il perçoit. Ces différentes lois sont appelées

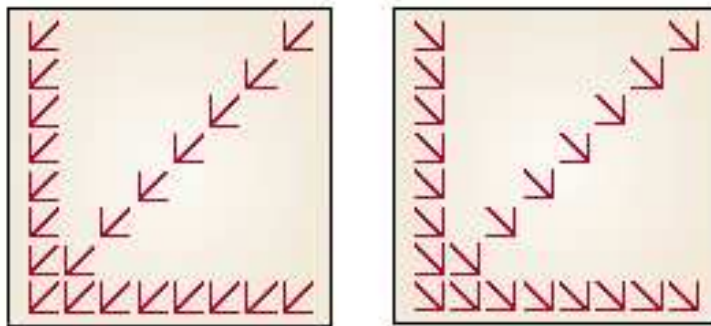


FIG. 3.1 – Exemple de figures utilisés pour mettre en évidence le phénomène de Gestalt : les sujets déterminent beaucoup plus rapidement le sens de la flèche composée par les petites flèches que le sens des petites flèches elle-mêmes. Figure reprise de Engel et al. (2001).

lois de groupage (*grouping laws*), et elle participe au **processus de groupage**, permettant de percevoir un ensemble de points comme un tout cohérent. On citera la loi de continuité (des points proches soient interprétés comme faisant parti d’un même objet), la loi de similitude (nous nous attachons à repérer les parties les plus similaires entre eux pour percevoir une forme), la loi de mouvement commun (des parties en mouvement ayant la même trajectoire sont perçues comme faisant partie de la même forme) et la loi de la proximité (nous regroupons les points d’abord les plus proches les uns des autres).

## 3.2 Liage par convergence

L’hypothèse la plus ancienne pour répondre à la problématique du liage des traits est basée sur l’existence de **zones de convergence**. Dans le cas de l’intégration multimodale, on a montré que certaines zones répondaient à des stimulations dans deux modalités ou plus. Par exemple, on détecte chez les singes des activités neuronales dans l’aire ventrale intra-pariétale pour les modalités visuelle et somesthésique (Duhamel et al., 1998; Avillac et al., 2007), ou dans le sulcus temporal supérieur (Watanabe et Iwai, 1991) pour les modalités visuelle et auditive (pour une revue complète sur ce sujet, voir la thèse de Reynaud (2002)).

Dans le cas de différentes caractéristiques au sein d’une même modalité, certaines zones répondent de manière spécifique à des stimuli complexes, comme les visages (Cortex inféro-temporal, en enregistrements unitaires (Yamane et al., 1988)), les arbres (cortex inféro-temporal, en enregistrements unitaires (Vogels, 1999)) ou les mots (gyrus fusiforme, en IRMf (Dehaene et al., 2002)). Une étude récente chez l’homme a montré que l’augmentation d’activité dans un neurone était spécifique à la reconnaissance d’une personne (Quiroga et al., 2005). L’hypothèse dite du “neurone grand-mère” (Gross, 2002) suppose l’activation spécifique d’un neurone pour chaque personne. Elle correspond à la notion de “cellule savante” (gnostic cell) de Barlow (1972), où l’activation d’un neurone spécifique reflète le résultat d’un traitement cognitif.

Même si l’on peut montrer une modification spécifique de l’activité d’un neurone



en réponse à un stimulus donné, il est impossible de supposer que ce neurone est **le seul** à répondre de manière spécifique à ce stimulus. En effet, de tels enregistrements se focalisent simultanément sur un, ou quelques neurones, mais il est impossible d’enregistrer les activités simultanées de l’ensemble des neurones d’une zone cérébrale, et encore moins de l’ensemble du cerveau. Dès lors, les résultats évoqués précédemment ne contredisent pas l’hypothèse supposant que les représentations au sein du système nerveux correspondent à la coactivation d’un ensemble de neurones.

### 3.3 Hypothèse du liage temporel

L’hypothèse des assemblées cellulaires de Hebb (section 2.2.1) est basée sur une augmentation des taux de décharge des neurones impliqués dans une assemblée. En effet, le poids synaptique est renforcé lorsque les neurones pré- et postsynaptique sont coactivés.

Cependant, le problème de la **superposition catastrophique** (von der Malsburg, 1981, 1995, 1999) se pose si l’on suppose que les neurones de cette assemblée cellulaire sont liés entre eux par une élévation conjointe de leur taux de décharge. Le problème se pose pour la coexistence de deux représentations différentes dans le système nerveux. Prenons l’exemple d’une personne habillée avec un pull rouge et un pantalon bleu. On sait que les différents attributs sont traités dans des structures cérébrales distinctes (voir section 3.1). Les couleurs rouge et bleu seront donc traitées dans une structure, et les formes “pull” et “pantalon” seront traitées dans une autre. Le problème est de savoir comment le système arrive à intégrer les informations, après leurs pré-traitements à bas niveau, sans confondre les attributs (c.à.d. pourquoi ne voyons-nous pas un pull bleu et un pantalon rouge?).

#### 3.3.1 Assemblées temporelles

##### Liage temporel par synchronie

Une solution à ce problème a été énoncée par von der Malsburg (1981) grâce à l’“hypothèse de corrélation temporelle”, reprise par la suite sous la dénomination d’“hypothèse du liage temporel” (Singer et Gray, 1995; Gray, 1999). Les neurones qui correspondent aux attributs d’un même percept (par exemple, les neurones codant pour le bleu dans V4 et ceux codant la forme “pantalon” dans V1) ont leurs temps d’émission corrélés, c.à.d émettent des PA avec une certaine régularité temporelle. En revanche, les temps d’émission des neurones correspondant aux attributs de percepts différents (par exemple, les neurones codant pour le bleu dans V4 et ceux codant la forme “pull” dans V1) ne seraient pas corrélés entre eux (voir figure 3.2). Ainsi, à un niveau supérieur de traitement, les attributs d’un même percept seraient reconnus comme appartenant au même objet, et les attributs correspondant à des percepts différents ne risqueraient pas d’être confondus. L’ensemble des neurones dont les temps d’émission de PA forment une **assemblée temporelle**, par extension de la notion d’assemblée cellulaire (voir section 2.2.1).

L’extension de l’hypothèse du liage temporel à l’intégration multimodale a été postulée par Damasio (1989, 1990). Il suppose ainsi que les activations de plusieurs aires sensoriels en réponse à un stimulus multimodal peuvent être intégrées comme un tout

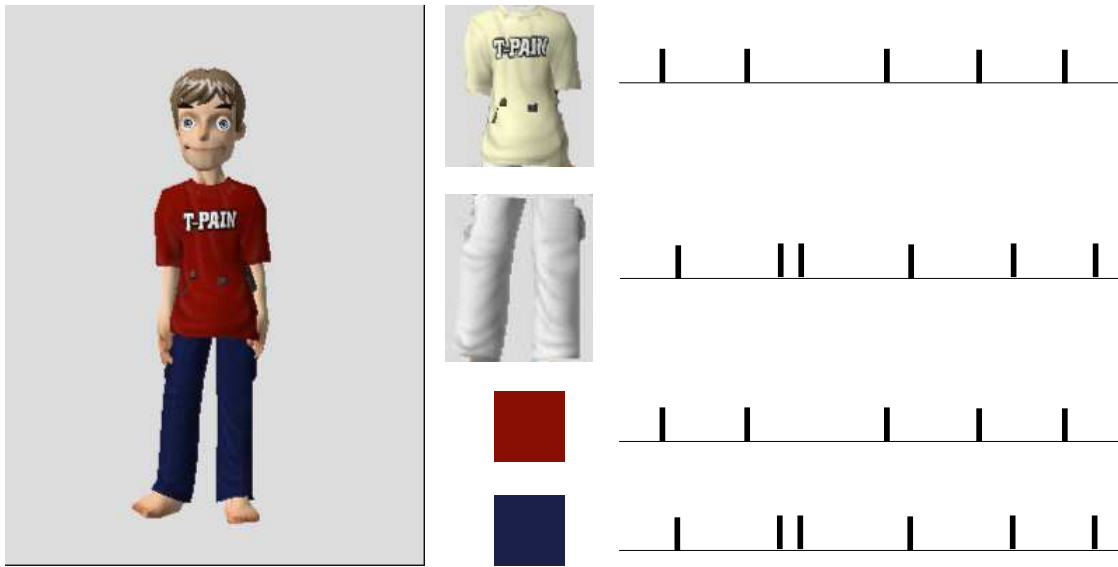


FIG. 3.2 – Théorie du liage temporel : les PA émis par les neurones codant pour la forme et la couleur d'un même objet sont synchronisés entre eux, tandis que les PA émis par des neurones codant pour les caractéristiques d'un objet différent sont désynchronisés.

cohérent grâce à la corrélation des activités entre ces différentes aires.

L'hypothèse de corrélation temporelle (von der Malsburg, 1981) repose sur l'existence d'une forme de plasticité rapide. En effet, les associations entre les neurones doivent pouvoir se faire et se défaire rapidement, par exemple si le sujet fait face à un pull bleu à la suite de l'exemple évoqué précédemment. Tout d'abord exposée de manière théorique, cette forme de plasticité basée sur les temps d'émissions de PA a été mise en évidence expérimentalement bien des années plus tard (voir section 2.2).

D'autre part, l'hypothèse du liage par convergence (section 3.2) pose un problème combinatoire. En effet, si l'on considère l'existence d'un unique neurone correspondant à chaque situation rencontrée par l'individu au cours de sa vie, le nombre de neurones nécessaires dépasserait largement le nombre de neurones  $N$  présents dans le système nerveux (Singer, 1999). En revanche, la possibilité de combiner les activités des neurones dans des assemblées transitoires, dont la composition est établie de manière dynamique, permet de faire face à ce problème. Dans le cadre de l'hypothèse du liage temporel par synchronie, chaque neurone peut appartenir à des assemblées différentes, ce qui permet de réaliser un nombre de combinaisons beaucoup plus important, théoriquement de l'ordre de  $N!$  pour  $N$  neurones.

### Propriété de détection de corrélation temporelle

Au niveau microscopique, une des causes de la formation d'assemblées temporelles serait la propriété de détection de synchronie, ou de détection de corrélation temporelle, par certains neurones (voir la section 2.1.2) (Fujii et al., 1996). Ainsi, Gray (1999) met en

avant une propriété fondamentale du liage par synchronisation d'ensembles de neurones : les émissions synchrones d'un groupe de neurones peuvent être détectées par d'autres neurones. Un neurone émet un PA si quelques neurones auxquels il est connecté en amont, pouvant se trouver dans des zones différentes du cerveau, émettent de manière synchrone entre eux. On postule que la synchronisation des zones cérébrales responsables du traitement des différentes caractéristiques d'un même objet constitue le code qui permet aux neurones des différentes assemblées de détecter quels sont les autres neurones appartenant à la même assemblée qu'eux (Treisman, 1999; Gray, 1999).

## Intégration large-échelle et chaos

D'autre part, si l'hypothèse du liage temporel par synchronie est pertinente, ce mécanisme doit être général dans le système nerveux. Ainsi, on peut supposer que la synchronisation à large-échelle permet une coordination dynamique entre différentes zones du cortex, éventuellement distantes les unes des autres (Bressler et Kelso, 2001; Varela et al., 2001; Buzsaki, 2004).

Un des principales objections à l'hypothèse du liage temporel réside dans le problème de la régulation de son activité. Déjà à l'époque de Hebb (1949), Milner (1957) lui opposait qu'un système basé sur une assemblée neuronale à l'activité reverbérante avait "de fortes chances d'être incontrôlable" (repris de Milner (1996)). Ainsi, Crick et Koch (1998) vont même jusqu'à postuler qu'il n'existe pas de boucles dans le cerveau, en raison justement de l'émergence de comportements chaotiques dans ce cas. Or l'existence de propriétés chaotiques dans le système nerveux a un certain nombre de preuves expérimentales (Skarda et Freeman, 1987; Faure et Korn, 2004; Korn et Faure, 2003).

Cependant, l'existence d'une dynamique chaotique ne signifie pas irrémédiablement une activité incontrôlable (Tegnér et al., 2002). D'autre part, une dynamique chaotique présente des propriétés intéressantes, qui ne peuvent pas être engendrées par une dynamique régulière. Freeman (1987) suppose par exemple qu'une dynamique chaotique entraîne un fonctionnement irrégulier comme celui observé dans les enregistrements électrophysiologiques au niveau des neurones (voir section 2.1.2), tout en conservant un fonctionnement déterministe, sans introduire de comportement stochastique.

Par ailleurs, l'existence d'une dynamique chaotique dans le cerveau permet de résoudre une limitation de l'hypothèse du liage temporel par synchronie : la difficulté résulte du problème de la transitivité de la synchronisation des neurones (Raffone et van Leeuwen, 2001). Prenons un exemple similaire à celui de la figure 3.2, mais avec un pull bleu et un pantalon bleu (figure 3.3). En suivant le mécanisme décrit dans la section 3, les neurones codant pour la couleur bleue vont synchroniser leurs émissions avec celles des neurones correspondant à la forme "pull", et vont également se synchroniser avec les neurones correspondant à la forme "pantalon". Ainsi, du fait de la transitivité de la synchronisation, les neurones correspondant à la forme "pull" auront leurs émissions synchronisées avec celles des neurones correspondant à la forme "pantalon". Il est alors impossible de discerner les deux formes. Pour résoudre le problème, Raffone et van Leeuwen (2003) proposent que les émissions des neurones correspondant à "bleu" et "pull" d'une part,

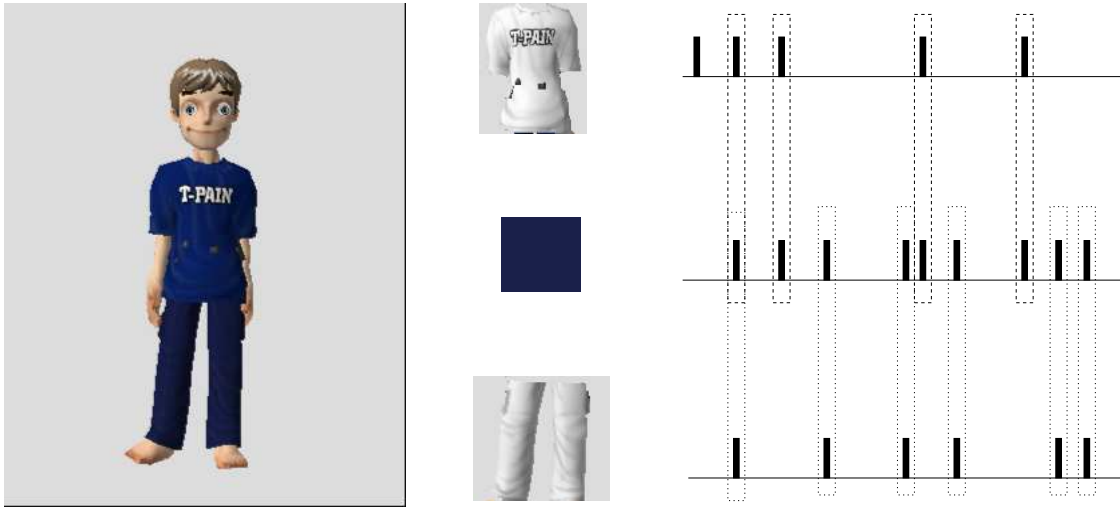


FIG. 3.3 – Problème de la transitivité de la synchronisation : si deux objets partagent un attribut identique (ici, la couleur bleue), les neurones correspondant aux autres attributs (ici, la forme “pull” et “pantalon”) vont également se synchroniser. Raffone et van Leeuwen (2003) introduisent la notion de chaos pour avoir une synchronisation alternative entre les neurones qui codent pour la couleur bleue et les neurones qui codent pour chacune des formes.

et “rouge” et “pantalon” d’autre part, soient synchronisées de manière alternative. Cette synchronisation alternative ne peut être envisagée qu’avec une dynamique chaotique (voir également la section 4.1.1).

### 3.3.2 Oscillations

L’hypothèse du liage temporel par synchronie est associée à l’existence d’oscillations dans les signaux électrophysiologiques. Les oscillations cérébrales sont connues depuis relativement longtemps, mais le lien avec l’hypothèse du liage temporel est assez récent.

#### Définition des oscillations

L’existence de rythmes dans les signaux continus, de type EEG ou PCL, est connue depuis longtemps en électrophysiologie (Adrian, 1950; Basar et al., 1975). Dans le cas du sommeil par exemple, les différentes phases telles que le sommeil paradoxal ou la phase de repos, sont caractérisées par des rythmes différents : ondes lentes pour la phase de repos, ondes rapides pour le sommeil paradoxal.

Les différents rythmes sont catégorisés en bandes de fréquences, dont les noms proviennent de la similarité avec le rayonnement électromagnétique. Les intervalles caractérisant ses bandes de fréquences sont relativement flous, et différent selon l’espèce (homme ou animal) considérée. On parle ainsi de bandes  $\theta$  ( $\sim 5 - 10Hz$ )  $\alpha$  ( $\sim 10 - 20Hz$ ),  $\beta$  ( $\sim 20 - 30Hz$ ),  $\gamma$  ( $\sim 30 - 80Hz$ ) (Buzsaki et Draguhn, 2004). On trouve des sous-catégories au sein de ces différentes bandes, par exemple le bas  $\gamma$  ( $\sim 30 - 50Hz$ ) et le haut  $\gamma$  ( $\sim 50 - 80Hz$ ).

Le rôle fonctionnel précis de ces différentes ondes dans la cognition n'étaient pas établis, jusqu'à ce que Gray et Singer (1989) montrent qu'il existe un lien entre les propriétés du stimulus et l'émergence spécifique de la bande  $\gamma$  dans les signaux mesurés au sein du cortex visuel chez le chat (voir section 3.4.1).

## Oscillations et synchronisation

Le lien entre les oscillations, mesurées au niveau macroscopique sur des signaux continus de type EEG, MEG ou PCL, et la synchronisation neuronale, mesurée au niveau des PA, est ténu. De plus, différentes méthodes permettent de mesurer la synchronisation entre des signaux continus, comme par exemple la synchronisation de phase (voir annexe B.2.3). On parle dans ce cas de synchronie oscillatoire (*oscillatory synchrony*).

Une des hypothèses est que l'oscillation permet de définir une fenêtre temporelle, dans laquelle les PPSs afférents ont une chance accrue de déclencher un PA. Comme tous les neurones reçoivent la même oscillation sous le seuil, la fenêtre temporelle où la probabilité de décharge est la plus grande va être la même pour tous les neurones, si bien qu'ils vont décharger de manière synchrone. Ainsi, des études expérimentales *in vitro* ont montré que la présence d'oscillations permet de traduire un codage en taux de décharge, par exemple en provenance des entrées du système, en codage temporel (Volgushev et al., 1998).

Une autre hypothèse pour l'explication de l'émergence d'oscillations prenant certaines valeurs de fréquences discrètes est que la fréquence de l'oscillation est directement liée à la taille du réseau impliqué : plus le réseau est grand, plus la fréquence est faible (Buzsaki et Draguhn, 2004).

Engel et al. (2001) proposent que le rythme de base intrinsèque au système soit modulé par les attentes du sujet. La préparation de certains neurones correspondant à un stimulus attendu correspond à la mise en place d'oscillations rapides de type  $\gamma$  au niveau de leurs potentiels de membrane (voir figure 3.4). Ceci permet aux neurones ainsi préparés d'effectuer un traitement plus rapide si le stimulus attendu est effectivement perçu.

La figure 3.4 est une illustration théorique du mécanisme sous-jacent.

Sur le haut de la figure, on représente trois situations différentes (a, b, c). Dans chaque situation trois groupes de trois neurones sont représentés. Chaque groupe correspond à une partie du champ visuel (en haut, au centre, à droite), où trois neurones avec des orientations préférentielles différentes, mais des champs récepteurs qui se chevauchent, sont présentés (les orientations de chaque neurone sont indiquées par des barres dans les cercles). Les fluctuations du potentiel de membrane et les PA de chaque neurone sont également représentés. L'hypothèse de base est que les neurones préparés à recevoir un percept subissent au niveau de leur potentiel de membrane une stimulation interne de type  $\gamma$ . Les neurones ayant les mêmes orientations préférentielles subissent alors le même rythme, les neurones avec des orientations préférentielles différentes subissent des stimulations déphasées.

Dans la situation (a), le système est préparé, et un motif d'orientation identique pour les trois parties du champ visuel est présenté. Les potentiels de membrane des neurones oscillent de manière cohérente pour les neurones ayant les mêmes orientations préférentielles. Dès lors, les neurones correspondant à la barre verticale émettent des PA

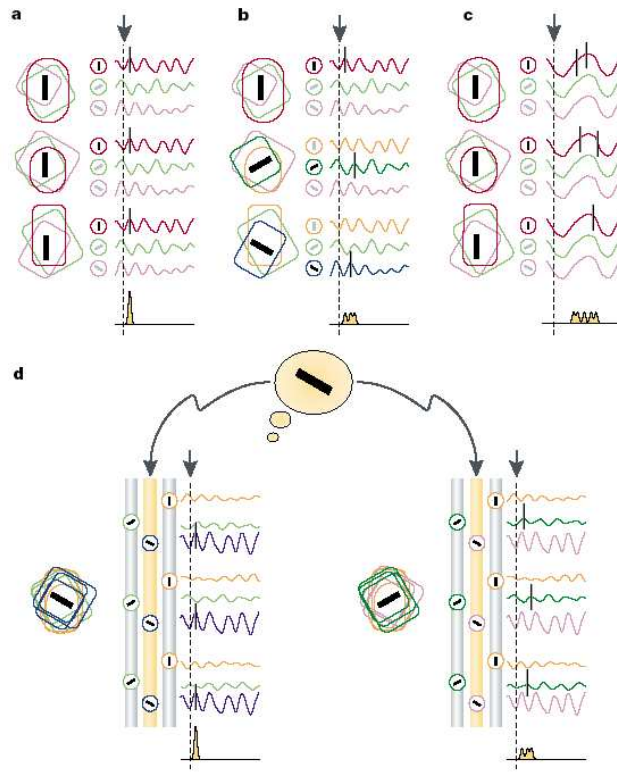


FIG. 3.4 – Mécanisme de l'influence *top-down* sur les oscillations. Repris de Engel et al. (2001).

simultanément, car la fenêtre temporelle ouverte par l'oscillation est très étroite. Dans la situation (b), le système est préparé, et le motif ne correspond à la même orientation dans les trois parties du champ visuel. Les neurones ayant l'orientation préférentielle correspondant au motif dans leur partie du champ visuel émettent un PA, mais ces PA ne sont pas synchronisés entre eux. Ces deux situations permettent de voir comment un objet dont les différentes parties respectent la loi de similarité (voir section 3.1), ici au niveau de l'orientation va être intégré plus facilement qu'un objet ne respectant pas cette loi.

Dans la situation (c), le motif est identique à celui de la première situation, mais cette fois le système n'est pas préparé (les oscillations sont de plus basses fréquences). Les potentiels de membrane des neurones oscillent avec une fréquence beaucoup plus lente. Dès lors, les neurones ayant l'orientation préférentielle correspondant au motif émettent un PA, mais ceux-ci ne sont pas synchronisés entre eux, car la fenêtre temporelle est beaucoup trop large.

Le mécanisme top-down va plus loin que la préparation à recevoir un stimulus, quel qu'il soit. Le système peut se préparer à recevoir un stimulus précis. Dans la situation (d), le système se prépare à recevoir la stimulation représentée dans la bulle. Dans ce cas, seuls les neurones correspondant à l'orientation préférentielle du stimulus attendu vont être préparés, et vont subir la stimulation de type  $\gamma$ . Lorsque ce stimulus est effectivement présenté (à gauche), les PA de ces neurones sont synchronisées. Si en revanche, c'est un autre stimulus qui est présenté (à droite), les neurones correspondant à ce stimulus ne

sont pas préparés, et les PA se seront pas synchrones.

## Corrélation temporelle et synchronisation

L’hypothèse de corrélation temporelle est parfois appelée, par abus de langage, hypothèse de synchronisation neuronale. Fujii et al. (1996) relèvent que dans son énoncé de l’hypothèse de corrélation temporelle, von der Malsburg (1981) ne parle pas d’émissions **synchronisées**, mais d’émissions **corrélées**. Cette corrélation signifie qu’au niveau des PA, les neurones ne déchargent pas obligatoirement de manière simultanée, mais simplement avec une certaine régularité les uns par rapport aux autres. C’est effectivement ce que l’on constate au niveau des cross-corrélogrammes (voir section C), puisque le pic du diagramme n’est jamais centré exactement sur la valeur zéro.

De la même manière, on parle pour les enregistrements macroscopiques réalisés avec des électrodes (signaux EEG ou MEG) de “synchronisation oscillatoire” (*oscillatory synchrony*), ou de “synchronisation de phase” (voir annexe B.2.3). Là encore, il s’agit d’un abus de langage, puisque on cherche à mesurer la reproduction d’une relation de phase entre des signaux, mais cette phase peut là encore être différente de zéro.

Nous avons pris le parti de regrouper sous le nom “liage temporel” l’ensemble des phénomènes, aux niveaux microscopique et macroscopique, qui font intervenir une interaction entre signaux dans le temps. Néanmoins, Les termes “corrélation” et “synchronisation” seront employés indifféremment par la suite.

## 3.4 Évidence expérimentale du liage temporel

L’hypothèse du liage temporel a été mise en évidence au niveau expérimental, dans des tâches impliquant des fonctions cognitives diverses, chez l’homme comme chez l’animal.

C’est tout d’abord chez l’animal que le mécanisme de liage temporel a été mis en évidence expérimentalement au niveau neuronal. On peut relier les premières mises en évidence directes à l’apparition de nouvelles méthodes en électrophysiologie, permettant les enregistrements unitaires de plusieurs cellules en même temps. Disposer de plusieurs enregistrements simultanés permet ainsi de mesurer des corrélations entre différents trains de PA, en utilisant des cross-corrélogrammes (voir annexe C).

Chez l’homme, l’hypothèse du liage temporel par synchronie a été testée à l’aide de la MEG, de l’EEG et de l’iEEG. Les méthodes pour étudier les synchronisations entre signaux continus se basent sur deux techniques : des calculs de contributions de temps-fréquence (Bertrand et al., 1994; Tallon-Baudry et al., 1997b), et l’évaluation du Phase-Locking Factor (Lachaux et al., 1999) (voir annexe B.2).

### 3.4.1 Perception

Les travaux de Gray et Singer (1989) ont montré chez le chat que les neurones du cortex strié (aire 17) ayant une orientation préférentielle identique se synchronisent de manière spécifique lors de la présentation d’une barre lumineuse en mouvement avec l’orientation correspondante. Les auteurs montrent que cette synchronisation est liée à

l'émergence d'un rythme  $\gamma$  au niveau du PCL enregistré dans la même aire. Cette synchronisation peut avoir lieu localement dans une colonne corticale, mais également entre des neurones distribués dans le cortex (Singer, 1999).

Les assemblées recrutées pour se synchroniser sont définies de manière **dynamique** (Singer et al., 1997). Si l'on présente deux barres avec des orientations différentes, alors les neurones répondant sélectivement à chacune des deux orientations ne présentent aucune corrélation dans leurs émissions. En revanche, si l'on présente un objet unique, avec une orientation intermédiaire entre les orientations des deux objets précédents, les neurones répondent et se synchronisent. Ainsi les assemblées de neurones qui se synchronisent sont capables de se modifier en fonction des objets perçus. Le manque de synchronisation ne résulte pas d'une absence de connexions entre ces neurones (Engel et al., 1991a). En vision, l'émergence d'oscillations est également impliquée dans l'établissement de relations entre des aires sensorielles primaires (la rétine et le corps genouillé latéral) et des aires sensorielles de plus haut niveau (cortex visuel primaire et associatif) (Neuenschwander et Singer, 1996).

Une des controverses porte sur l'origine de cette synchronisation. Certains auteurs suggèrent que la synchronisation mesurée entre les deux hémisphères résulterait d'un rythme, impulsé au niveau de structures sous-corticales, impliquant notamment le thalamus. L'expérience de Engel et al. (1991b) a montré que la synchronisation entre les deux hémisphères est une propriété émergente impliquant les structures corticales. En effet, des lésions au niveau du corps calleux ont pour effet de supprimer la synchronisation inter-hémisphérique, mais pas la synchronisation au sein d'un même hémisphère.

La synchronisation neuronale est également impliquée dans d'autres modalités, et pour d'autres espèces animales. Par exemple, pour la vision (Rols et al., 2001) ou l'audition (deCharms et Merzenich, 1996; deCharms et al., 1998) chez le singe, pour l'olfaction chez le rat (Martin et al., 2004) ou chez l'insecte (Laurent et Davidowitz, 1994; Laurent, 1996; Laurent et al., 2001).

### 3.4.2 Processus de groupage

De nombreux travaux en EEG et en MEG se sont intéressés à la perception chez l'homme. La perception d'un tout cohérent peut être mise en évidence par plusieurs paradigmes. Dans l'un des premiers travaux en EEG (Tallon-Baudry et al., 1996), repris en EEG-MEG couplés (Tallon-Baudry et al., 1997b), on montre à des sujets un triangle de Kanisza, c.à.d. une figure où la perception d'un triangle est suggérée par la présence de trois formes sur les bords qui induisent chacun la présence d'un des angles du triangle (voir motif (a) sur la figure 3.5). Les trois formes sont disposées de manière à ce qu'un triangle puisse effectivement exister à cet endroit. Les auteurs constatent que le diagramme temps-fréquence mesuré dans le cortex pariétal est similaire à celui correspondant à la figure où un triangle est réellement présent entre les trois formes (voir motif (b) sur la figure 3.5), mais qu'il est très différent de celui d'une figure où un triangle ne peut pas exister entre les trois formes (voir motif (c) sur la figure 3.5).



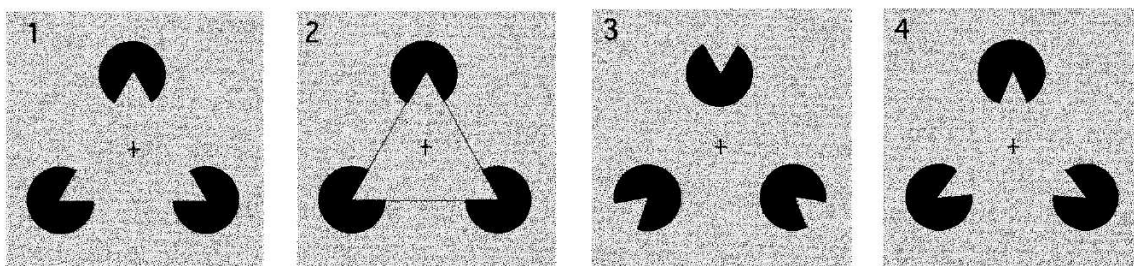


FIG. 3.5 – Motifs utilisés dans l’expérience de Tallon-Baudry et al. (1996) : un motif de Kanisza, où un triangle est suggéré par la présence des trois disques tronqués (a), un motif où le triangle est effectivement dessiné, et un motif où le triangle n’est pas suggéré (c). Les sujets devaient compter le nombre d’occurrences d’un quatrième motif (d), induisant la perception d’un triangle incurvé. Figure reprise de Tallon-Baudry et al. (1996).

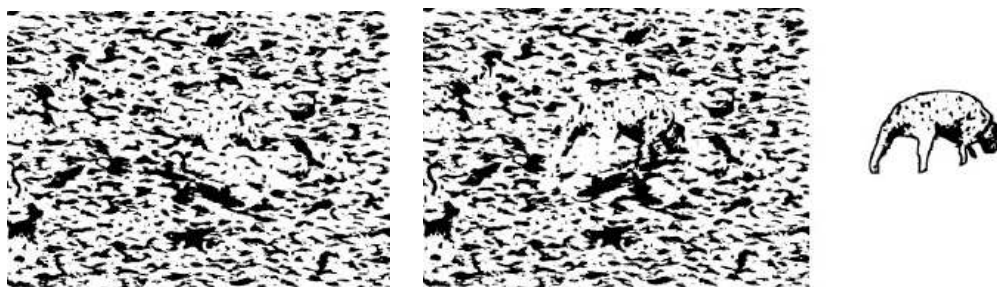


FIG. 3.6 – Deux des stimuli utilisés dans l’exprience de Tallon-Baudry et al. (1997a) : à gauche, un stimuli neutre ; à droite, un stimuli où est caché un dalmatien (représenté hors contexte à droite de la figure). Repris de Tallon-Baudry et al. (1997a).

Dans Tallon-Baudry et al. (1997a), une figure représentant des taches noires sur un fond blanc est présentée au sujet (voir figure 3.6). Sur cette figure complexe, l’image d’un dalmatien est représentée, cachée au milieu des autres tâches (à droite sur la figure 3.6). L’étude, réalisée en EEG, porte sur deux conditions. Dans un premier temps, on montre l’image au sujet, sans indication, au milieu d’autre figures neutres (à gauche sur la figure 3.6). C’est la condition “naïve”. On montre alors au sujet l’image correspondant au dalmatien en dehors des autres taches, puis on remontre la première image au sujet. Le sujet voit alors le dalmatien au milieu des autres taches. Les diagrammes temps-fréquence montrent une réponse induite dans la bande  $\gamma$  dans le cas où le sujet discerne le dalmatien sur l’image. En revanche, cette réponse n’apparaît ni dans la condition naïve, ni avec les stimuli neutres. L’émergence de la réponse induite dans la bande  $\gamma$  n’est donc pas liée au simple fait de percevoir, mais correspond au phénomène de groupement des différentes taches pour former un tout cohérent, à savoir l’image du dalmatien.

Dans Keil et al. (1999), l’étude s’intéresse à la perception de percepts bistables, c.a.d. d’images pouvant correspondre à deux stimuli différents en fonction de l’orientation selon laquelle on les regarde. Ces percepts sont en rotation, si bien que l’on peut déterminer précisément le moment où la perception du sujet passe d’un stimulus à un autre. Les auteurs mettent en relation la modification de la perception des sujets et la formation

d’une réponse induite dans la bande  $\gamma$  sur le diagramme temps-fréquence.

Dans Gruber et Müller (2005), une étude en EEG s’intéresse à la différence entre la formation d’une représentation connue et la formation d’une représentation inconnue au niveau de bande  $\gamma$ . On présente au sujet des stimuli existants (par exemple, l’image d’une girafe ou d’une harpe) et inconnus (des images déformées, réalisées à partir des stimuli existants). La présentation de chaque stimulus est répétée plusieurs fois, dans un ordre aléatoire. Les auteurs identifient une dynamique différente au niveau de la bande  $\gamma$  entre les deux types de stimuli. Dans le cas des stimuli existants, la réponse dans la bande  $\gamma$  est très forte à la première présentation, puis s’estompe lors des présentations ultérieures. Dans le cas des stimuli inconnus, la réponse dans la bande  $\gamma$  est faible à la première présentation, puis devient de plus en plus forte au fur et à mesure que le stimulus devient “connu” pour le sujet, lors des présentations suivantes.

Toutes ces expériences vont dans le sens d’une assimilation entre le processus de formation d’une perception de type *Gestalt* (voir section 3.1) et l’émergence d’une activité dans la bande de fréquences  $\gamma$ .

### 3.4.3 Attention et influence *top-down*

La synchronisation neuronale est impliquée dans les processus attentionnels. Ceci est par exemple mis en évidence dans les expériences de rivalité binoculaire (*binocular rivalry*). Dans l’expérience de Fries et al. (1997), un chat est placé en face d’un dispositif qui permet de projeter deux images différentes sur chacun de ses yeux. Les images envoyées sur les deux yeux sont perçues en alternance. Lorsque l’un des stimuli est perçu par un oeil, on constate une augmentation dans l’amplitude des oscillations dans le cortex visuel associé (hémisphère contralatéral). L’autre stimulus, traité inconsciemment par l’autre oeil, induit en revanche une faible synchronisation au niveau du cortex visuel traitant ce stimulus.

Les effets *top-down*, c.à.d l’influence du contexte sur le traitement des informations perceptives, trouvent également une explication par l’hypothèse du liage temporel par synchronie. Ainsi, (Fries et al., 2001) montrent que, chez le chat, la latence de réponse d’un neurone est directement corrélée à l’activité oscillatoire spontanée **avant** la présentation du stimulus. Dès lors, le fait que le système se prépare à recevoir un stimulus attendu sera traité plus rapidement qu’un stimulus non-attendu (voir section 3.3.2).

Vidal et al. (2006) manipulent dans une étude en MEG chez l’homme les processus de groupage (voir section précédente) et les processus attentionnels, pour étudier la différence entre ces deux processus au niveau de la bande  $\gamma$ . Ils montrent que les valeurs de la bande  $\gamma$  diffèrent entre les deux processus. Le processus de liage induit des oscillations dans une bande de fréquences plus haute (70-120 Hz) que la bande de fréquences obtenue avec le processus attentionnel (44-66 Hz). D’autre part, les localisations de ces fréquences au niveau du scalp sont différentes : le processus de groupage implique les zones occipitales, tandis que le processus attentionnel implique les zones pariétales. Les auteurs en concluent que les processus de groupage et attentionnels impliquent le même type de traitement, à savoir la synchronisation dans la bande  $\gamma$ , mais la localisation différente de ces traitements

permet de les différencier.

Dans une étude récente en EEG, chez l'homme, Doesburg et al. (2007) étudient le déploiement de l'attention spatiale. Ils montrent ainsi une augmentation de la puissance dans la bande  $\gamma$ , avec un pic autour de 39Hz, lorsque le stimulus apparaît du côté où il est attendu. Ils étudient également le décours temporel de la formation et de la destruction de ce réseau dans la bande  $\gamma$ . Ainsi, juste après la présentation du stimulus, le réseau est largement désynchronisé dans cette bande de fréquences, puis apparaît un réseau fortement synchronisé vers 300ms, impliquant des zones pariétales contralatérales à la présentation du stimulus (c.à.d. du côté où le stimulus est traité). Ce réseau se détruit rapidement, et on assiste à l'émergence, vers 500ms, d'un second réseau dans la bande  $\gamma$ , cette fois d'étendue plus restreinte, mais impliquant également le cortex pariétal contralatéral. L'émergence de ce rebond d'activité dans la bande  $\gamma$  est mis en relation avec un raffinement du premier réseau attentionnel mis en place, et le décours temporel séparant les deux réseaux serait liés à la longueur d'un cycle d'oscillation  $\theta$  ( $\sim 5Hz$ , donc 200ms). Cette perspective d'étude du décours temporel du réseau de synchronisation large-échelle dans la bande  $\gamma$  est particulièrement intéressante dans la perspective des réseaux complexes (voir section 7.2.2).

## Integration Sensori-moteur

D'autres études ont montré que la synchronisation n'ont pas lieu uniquement au sein des zones perceptives, mais qu'elle peut également impliquer d'autres zones cérébrales. Roelfsema et al. (1997) mesurent les activités neuronales dans les cortex visuel, pariétal, prémoteur et moteur, dans une tâche de réponse motrice à un stimulus visuel chez le chat conditionné. Lorsque le chat se prépare à la tâche motrice, avant d'effectuer l'action, on mesure une augmentation significative de la corrélation temporelle entre les neurones du cortex prémoteur. La phase d'attente du stimulus correspond ainsi à une présynchronisation du cortex moteur, pour que le chat réponde rapidement à la présentation du stimulus visuel. Lorsque le stimulus visuel présenté est celui pour lequel une réponse est attendue, le cortex pariétal et le cortex prémoteur se synchronisent effectivement, et le chat effectue alors la réponse motrice. En revanche, si le stimulus présenté est un distracteur, on observe seulement une synchronisation entre le cortex visuel et le cortex pariétal, liée au fait que le chat perçoit le stimulus, mais on ne mesure pas de synchronisation entre le cortex pariétal et le cortex prémoteur. La synchronisation de ces deux zones est donc spécifique de la tâche à accomplir.

Chez l'homme, une étude en EEG a montré le rôle prépondérant de la synchronisation large-échelle dans le traitement perceptif (Rodriguez et al., 1999). Les stimuli sont des percepts bistables, les visages de Mooney, qui peuvent être reconnus comme des visages, ou comme des vases. En faisant varier le contraste de l'image, on peut induire plus facilement la reconnaissance du percept comme un visage ou comme un vase. Les sujets doivent effectuer une action motrice s'ils ont perçu le stimulus en tant que visage. Les auteurs montrent la formation d'un réseau de synchronisation large-échelle, impliquant les zones perceptives et motrices, uniquement dans le cas où le visage a été reconnu en tant que tel. Cette expérience peut être considérée comme l'équivalent chez l'homme de l'expérience de Roelfsema et al. (1997). Enfin, en se basant sur le même protocole expérimental, mais

en mesurant cette fois des signaux EEGi, l'étude de Lachaux et al. (2005) permet de connaître plus précisément la répartition spectrale des signaux. Les auteurs montrent ainsi la prévalence de la bande  $\gamma$  et la suppression des bandes  $\beta$  et  $\alpha$  dans le cas où le percept correspond à ce qui est attendu par le sujet.

### 3.4.4 Mémorisation

#### Mémorisation à long terme

De nombreux travaux chez le rat ont montré le rôle des oscillations dans la mémorisation. Les oscillations de type  $\theta$ , mesurées dans l'hippocampe, sont associées au mécanisme d'encodage et de décodage des souvenirs (Buzsaki, 2002). On sait qu'il existe dans l'hippocampe des neurones qui s'activent spécifiquement lorsque le rat se trouve dans un lieu particulier, par exemple dans une portion précise d'un labyrinthe (O'Keefe, 1971). Ces neurones sont appelés "cellules de lieu". O'Keefe et Recce (1993) décrivent une interaction entre le rythme  $\theta$  mesuré dans l'hippocampe, et l'activité des neurones codant pour un lieu particulier. Ils montrent que les PA de ces neurones sont "en avance de phase" par rapport au cycle du rythme  $\theta$  lorsque le rat passe dans le lieu codé par ces neurones.

La génération d'un rythme oscillant à basse fréquence permettrait un codage temporel unifié de l'information provenant de différentes modalités, afin d'associer l'ensemble sous la forme d'un épisode (Lengyel et al., 2003; Huxter et al., 2003; Sato et Yamaguchi, 2003; Yamaguchi et al., 2004). Ainsi, Sato et Yamaguchi (2005) supposent que ce rythme permet également un encodage au niveau synaptique par la STDP (voir section 2.2.3). En effet, un rythme interne permet de "caler" les PA pour qu'ils aient une relation temporelle stable au cours des différents cycles de l'oscillation  $\theta$ . D'autre part, il est à noter que l'influence de boucles relativement larges entre l'hippocampe et le cortex, impliquant un réseau étendu, serait responsable des basses valeurs de fréquences observées dans cette structure (voir section 3.3.2).

#### Mémoire de travail

Chez l'homme, la répartition spectrale des signaux EEG a été utilisée pour des tâches faisant intervenir la mémoire de travail : Tallon-Baudry et al. (1998) montrent ainsi une augmentation spécifique de la puissance dans la bande  $\gamma$  durant le délai entre deux présentations d'un stimulus. Cette augmentation est associée à la rétention de ce stimulus en mémoire de travail. Dans une étude comparable avec la même tâche en EEGi, la bande  $\beta$  est impliquée. La différence, tenant à des signaux plus précis dans le cas de l'EEGi, reflèterait la mise en place d'une synchronisation large-échelle entre des structures éloignées, tandis que la bande  $\gamma$  serait responsable d'un traitement sensoriel, localisé dans les zones corticales associées. Ce résultat est en faveur d'une corrélation entre la valeur de fréquence observée et la taille du réseau impliqué (voir section 3.3.2).

### 3.4.5 Intégration multi-modale

Un certain nombre de travaux se sont intéressés au lien entre oscillations et le liage de signaux en provenance de différentes modalités.

Chez l'homme, von Stein et al. (1999) montrent une augmentation de la puissance de la bande  $\gamma$  dans le cortex temporal et le cortex pariétal lors d'une tâche d'intégration audio-visuelle, par rapport à une tâche auditive ou visuelle simple. Cependant, cette étude ne montre pas l'émergence d'une interaction fonctionnelle entre les zones spécifiques aux traitements visuel et auditif, comme postulée par Damasio (1989) (voir section 3.3.1).

Toujours chez l'homme, Sakowitz et al. (2001), dans une étude en EEG, observent les diagrammes temps-fréquence obtenus sur les potentiels évoqués (voir annexe B.1) dans une tâche audiovisuelle. Ils montrent une augmentation de la contribution de la bande  $\gamma$  dans la condition multimodale. Cependant, leur étude ne se base sur les oscillations induites.

Kaiser et al. (2005) réalisent une étude en MEG sur l'effet Mc Gurk, c'est-à-dire la confusion induite entre une syllabe entendue, et une autre syllabe prononcée (pour laquelle on voit les lèvres d'une personne qui bougent). Ils montrent que les potentiels évoqués ont une répartition spectrale différente selon que les syllabes prononcées et entendues sont congruentes ou incongruentes. La puissance dans la bande de fréquences  $\gamma$  est plus forte lorsque les stimuli sont discordants. Là encore, l'analyse est basée sur les potentiels évoqués.

Chez le singe, Lakatos et al. (2007) ont récemment étudié l'interaction entre l'audition et le toucher à l'aide d'enregistrements multi-unitaires situés dans le cortex auditif. D'une part, ils montrent que les stimuli tactiles induisent une réponse dans le cortex auditif. D'autre part, les auteurs montrent que les stimuli tactiles induisent une modification de la phase d'oscillations propres au système. Ainsi, comme le stimulus auditif arrive au moment où l'amplitude de l'oscillation est la plus grande, il a plus d'impact et est intégré plus rapidement. Ce mécanisme fonctionnerait de la même manière que les effets *top-down* décrit dans la section 3.3.2, si ce n'est que la préparation à l'intégration d'un stimulus n'est pas commandant par un processus de plus haut niveau, mais par l'intégration d'un stimulus dans une autre modalité.

Au niveau de l'intégration multi-modale, les résultats obtenus jusqu'à présent ne sont pas vraiment démonstratifs d'un mécanisme de liage basé sur la synchronisation. En effet, ils rendent compte de l'existence d'oscillations associées au processus d'intégration, mais ils ne prouvent pas l'existence d'une coopération entre plusieurs zones unimodales impliquées dans le processus de perception, chacune pour sa modalité.

### 3.4.6 Pathologies

L'hypothèse du liage temporel est également utilisée pour tenter d'expliquer un certain nombre de dysfonctionnements cognitifs liés à des pathologies (pour revue, voir Traub (2003), et plus spécifiquement Herrmann et Demiralp (2005)). Nous évoquerons ici les études traitant de dysfonctionnements de l'hypothèse du liage temporel associés à des pathologies telles que l'épilepsie, la schizophrénie et la maladie d'Alzheimer.

## Epilepsie

Des études sur des patients épileptiques ont étudié la synchronisation de phase (voir annexe B.2.3). Mormann et al. (2000) montrent notamment la corrélation entre une diminution de la synchronisation de phase et l'occurrence proche d'une crise d'épilepsie. D'autre part, la survenue de crise d'épilepsie se caractérise par une réduction de complexité dans le signal mesuré (Elger et al., 2000), et correspond à un signal oscillant beaucoup plus régulier que dans l'état normal (Traub, 2003; Worrell et al., 2004).

## Schizophrénie

Kwon et al. (1999) étudient l'émergence de la bande de fréquence  $\gamma$  en EEG chez une population de patients schizophrènes et une population de sujets sains, lors d'une tâche de stimulation auditive. Ils montrent que la puissance de la bande  $\gamma$  est moins forte chez les patients que chez les sujets sains. D'autre part, la synchronisation de phase (voir annexe B.2.3) apparaît de manière plus tardive chez les patients que les sujets sains. Les auteurs concluent que la diminution de la puissance de la bande  $\gamma$  peut être liée à un défaut d'inhibition dans les circuits neuronaux des patients, dont on savait déjà que les neurotransmetteurs de type GABA se comportent anormalement.

Spencer et al. (2004) étudient en EEG les performances d'une population de patients schizophrènes et une population de sujets sains, dans une tâche de reconnaissance visuelle de formes globales. D'une part ils montrent l'émergence d'une bande de fréquences  $\gamma$  dans des valeurs plus basses chez les patients que chez les sujets sains. Ils observent que cette diminution est corrélée à la diminution des performances au niveau comportemental dans la tâche de reconnaissance. D'autre part, la synchronisation de phase (voir annexe B.2.3) est corrélée aux hallucinations visuelles des patients. Les auteurs en déduisent que le circuit neuronal des patients est touché dans sa capacité à permettre l'émergence de la synchronisation neuronale dans des fréquences hautes, et que ce déficit permet d'expliquer les symptômes principaux associés à la pathologie, tels que les hallucinations visuelles.

## Maladie d'Alzheimer

Stam et al. (2006) réalisent une étude en MEG, en comparant une population de patients atteints de la maladie d'Alzheimer et une population de sujets sains dans une tâche de repos. Ils montrent notamment une baisse de la connectivité fonctionnelle à longue-portée dans les bandes de fréquences  $\alpha$  et  $\beta$ . Les auteurs interprètent ce résultat comme la conséquence de perte de neurones à la suite de la pathologie. Ce résultat est confirmé par une étude ultérieure (Stam et al., 2006), où les auteurs montrent que le réseau fonctionnel des patients est moins efficace pour transmettre l'information que celui des sujets sains (voir section 7.2.2).

L'hypothèse du liage temporel, bien que relativement ancienne et ayant reçu des confirmations expérimentales ultérieures, est encore largement discutée (voir Singer (1999)). Un des points d'achoppement est la réalisation d'un modèle permettant d'expliquer comment un système basé sur l'hypothèse du liage temporel par synchronie peut fonctionner. Une

des solutions consiste à modéliser, grâce à un réseau de neurones, les processus mis en oeuvre dans l'hypothèse du liage temporel. D'une part, la simulation des ces processus par un modèle permet d'avoir accès à toutes les données du réseau. Ainsi, la connectivité du réseau est complètement définie, alors que l'anatomie des connexions sous-jacentes aux enregistrements électrophysiologiques est largement inconnue.

Un autre point non résolu est le lien qui existe entre les signaux mesurés au niveau macroscopique (tels que ceux issus d'une électrode en EEG) ou intermédiaire (tels que les PCL mesurés chez l'homme ou les signaux issus d'électrodes intracrâniennes en EEGi) et les enregistrements au niveau des PA (enregistrements unitaires ou multi-unitaires). Enfin, un dernier point est le rapport entre la dynamique mesurée à l'aide des outils de l'électrophysiologie, et la structure (l'anatomie) permettant d'obtenir une telle dynamique. Là encore, le développement de modèles permettant d'observer simultanément le niveau microscopique (PA) et le niveau macroscopique (l'activité globale résultante, équivalent aux enregistrements effectués par des électrodes) serait un moyen de mieux comprendre les liens entre ces différents niveaux.