Étude des systèmes complexes

Des réseaux au connectome du cerveau

Mémoire

Edward Laurence

Maîtrise en physique
Maître ès sciences (M.Sc.)

Québec, Canada

© Edward Laurence, 2016

Résumé

La connectomique est l'étude des cartes de connectivité du cerveau (animal ou humain), qu'on nomme connectomes. À l'aide des outils développés par la science des réseaux complexes, la connectomique tente de décrire la complexité fonctionnelle et structurelle du cerveau. L'organisation des connexions du connectome, particulièrement la hiérarchie sous-jacente, joue un rôle majeur. Jusqu'à présent, les modèles hiérarchiques utilisés en connectomique sont pauvres en propriétés émergentes et présentent des structures régulières. Or, la complexité et la richesse hiérarchique du connectome et de réseaux réels ne sont pas saisies par ces modèles. Nous introduisons un nouveau modèle de croissance de réseaux hiérarchiques basé sur l'attachement préférentiel (HPA - *Hierarchical preferential attachment*). La calibration du modèle sur les propriétés structurelles de réseaux hiérarchiques réels permet de reproduire plusieurs propriétés émergentes telles que la navigabilité, la fractalité et l'agrégation. Le modèle permet entre autres de contrôler la structure hiérarchique et apporte un support supplémentaire quant à l'influence de la structure sur les propriétés émergentes. Puisque le cerveau est continuellement en activité, nous nous intéressons également aux propriétés dynamiques sur des structures hiérarchiques produites par HPA. L'existence d'états dynamiques d'activité soutenue, analogues à l'état minimal de l'activité cérébrale, est étudiée en imposant une dynamique neuronale binaire. Bien que l'organisation hiérarchique favorise la présence d'un état d'activité minimal, l'activité persistante émerge du contrôle de la propagation par la structure du réseau.

Abstract

Connectomics is the study of the brain connectivity maps (animal or human), described as complex networks and named connectomes. The organization of the connections, including the network's hidden hierarchy, plays a major role in our understanding of the functional and structural complexity of the brain. Until now, the hierarchical models in connectomics have exhibited few emergent properties and have proposed regular structures whereas conectomes and real networks show complex structures. We introduce a new growth model of hierarchical networks based on preferential attachment (HPA - hierarchical preferential attachment). The structure can be controlled by a small set of parameters to fit real networks. We show how functional properties emerge from the projection of the hierarchical organization. Furthermore, we use HPA to investigate the minimum level of activity of the brain. The network response under binary dynamics shows evidence of persistent activity, similar to the resting-state of the brain. Even though hierarchical organization is beneficial for sustained activity, we show that persistent activity emerges from the control of the structure over the dynamics.

Table des matières

Résumé **iii**

Abstract **v**

Table des matières **vii**

Liste des tableaux **ix**

Liste des figures **xi**

Liste des abréviations **xiii**

Liste et définitions des symboles **xv**

Liste des contributions **xxi**

Avant-propos **xxiii**

Introduction **1**

1 La science des réseaux **5**
1.1 Avant-propos 5
1.2 La complexité 5
1.3 Les noeuds et les liens 6
1.3.1 Coefficient d'agrégation 7
1.3.2 Décomposition en coeurs 8
1.3.3 Fractalité 9
1.4 Une étude statistique des réseaux 10
1.5 Classes et croissance de réseaux 10
1.5.1 Les réseaux aléatoires 10
1.5.2 Invariance d'échelle 12
1.5.3 Small-world 13
1.6 Hiérarchie des réseaux 14
1.6.1 Détection des communautés : modularité 16
1.6.2 Le modèle de Barabási 17
1.6.3 Le modèle hiérarchique modulaire 18
1.7 Connectomique du cerveau 19
1.7.1 Méthodes d'imagerie et d'exploration cérébrales 20
1.7.2 Inférence du connectome 23

1.7.3 Les observations principales de la connectomique 24

2 Les réseaux complexes en tant que propriété émergente de l'attachement préférentiel hiérarchique 29
2.1 Avant-propos 30
2.2 Résumé 30
2.3 Abstract 30
2.4 Introduction 31
2.5 Preferential attachment (PA) 32
2.6 Structural preferential attachment (SPA) 33
2.7 Hierarchical preferential attachment (HPA) 35
2.7.1 Qualitative description 35
2.7.2 Algorithmic description 36
2.7.3 Mathematical description 38
2.8 Projection on networks 46
2.8.1 Degree, clustering, and centrality 46
2.8.2 Fractality 46
2.8.3 Navigability 48
2.9 Conclusion 49
2.10 Complément I : Taille moyenne des structures 51
2.11 Complément II : Distribution des degrés 51
2.11.1 Réseau aléatoire 52
2.12 Complément III : Inférence des paramètres 53

3 Activité persistante sur des structures hiérarchiques 57
3.1 Activité persistante 57
3.2 Dynamique binaire sans inhibition 60
3.3 États quasi endémiques sur des réseaux HMN 61
3.4 Activité persistante sur des réseaux HPA 63
3.4.1 Structures utilisées 64
3.4.2 Observation de l'activité persistante 64
3.5 Population des états 66
3.6 Modifications de la dynamique 67
3.6.1 Autoactivation 67
3.6.2 Temps minimal de repos 69
3.6.3 Temps maximal d'activité 71
3.6.4 Effet global 73
3.7 Conclusion 73
3.8 Complément I : Les structures hiérarchiques HPA 76
3.8.1 Génération des structures HPA à paramètre unique 76
3.8.2 Caractériser la structure 77
3.8.3 Caractériser le réseau 77

Conclusion et perspectives 79

Bibliographie 83

Liste des tableaux

1.1 Comparaison des coefficients d'agrégation et du plus petit parcours moyen . . . 15
1.2 Les principales ondes cérébrales 20
1.3 Résumé des principales méthodes d'imagerie cérébrale 22

2.1 Notation 39
2.2 Birth and Growth Function 44

3.1 Résumé des modifications à la dynamique 74

Liste des figures

1.1 Exemple d'une matrice d'adjacence 6
1.2 Exemple de calcul du coefficient d'agrégation 7
1.3 Exemple de calcul du 2-coeur 8
1.4 Exemple de la technique de recouvrement par boîtes 9
1.5 Exemple de réseaux invariants d'échelle 13
1.6 Exemple de construction d'un réseau *small-world* 14
1.7 Exemple de hiérarchies 16
1.8 Exemple de construction d'un réseau hiérarchique de Barabási 18
1.9 Exemple de construction de réseaux HMN 19
1.10 Schématisation du processus de création d'un réseau structurel 21
1.11 Schématisation du processus de création d'un réseau fonctionnel 24
1.12 Comparaison de *hubs*, *rich-club* et *core* 26
1.13 Coefficients du rich-club pour trois connectomes 27

2.1 An example of hierarchical structure 35
2.2 Schematization of hierarchical preferential attachment 37
2.3 An example of HPA 38
2.4 Hierarchical structure of film production 41
2.5 Scale-independence and clustering of a projected hierarchical systems 43
2.6 Fractality and navigability of projected hierarchical systems 47
2.7 Example of bridges 48
2.8 Exemple d'une projection à différents niveaux 52
2.9 Distribution aléatoire des degrés à l'interne 54
2.10 Solutions numériques des paramètres de HPA 55

3.1 États d'activité persistante pour un réseau HMN. 61
3.2 Illustration de la non-réciprocité de l'isolation dynamique et l'activité persistante 63
3.3 Fraction des noeuds actifs en fonction du paramètre structurel 64
3.4 Population des différents états possibles 67
3.5 Exemple de la fraction active et la population des états en fonction du temps avec autoactivation 68
3.6 Diagramme de stabilité des états avec $\lambda > 0$ 69
3.7 Fraction active lors de l'ajout d'un temps minimal de repos et de temps maximal d'activité 69
3.8 Schématisation de l'effet de la période réfractaire. 70
3.9 Ralentissement de la transition vers l'état endémique. 72
3.10 Taille et adhésion moyennes des structures HPA utilisées ($d = 4$) 76
3.11 Nombre de noeuds et de liens, et degré moyen des réseaux HPA utilisés 77

Liste des abréviations

Abréviations françaises

IRMf	**I**magerie par **R**ésonance **M**agnétique **f**onctionnelle
EEG	**É**lectro**e**ncéphalo**g**raphie

Abréviations anglaises

BOLD	**B**lood-**O**xygen-**L**evel **D**ependent
HMN	**H**ierarchical **M**odular **N**etwork
PA	**P**referentiel **A**ttachment
SPA	**S**tructural **P**referential **A**ttachment
HPA	**H**ierarchical **P**referential **A**ttachment
DMN	**D**efault **M**ode **N**etwork

Liste et définitions des symboles

Chapitre 1 : La science des réseaux

$\mathbf{A}$	Matrice d'adjacence.
n	Nombre de noeuds.
m	Nombre de liens.
k_i	Degré du noeud i.
ρ	Densité d'un graphe.
C	Coefficient d'agrégation global (*clustering coefficient*).
$\bar{C}$	Coefficient d'agrégation moyen (*average clustering coefficient*).
N_l	Nombre de boîtes de taille l.
$G(n, m)$	Réseau aléatoire de n noeuds et m liens.
$G(n, p)$	Réseau aléatoire de n noeuds et de probabilité de connexion p.
$P(k)$	Probabilité qu'un noeud choisi au hasard soit de degré k.
α	Exposant d'échelle.
$\boldsymbol{\kappa}$	Vecteur de sous-unités des modules d'un réseau HMN. Une structure au niveau i possède κ_{i+1} sous-unités.
C_i	Communauté i.
$\mathbf{s}$	Vecteur de partitionnement des noeuds.
Q	Modularité.
$\mathbf{B}$	Matrice de modularité.
$\phi(k)$	Coefficient du rich-club de degré k (*rich-club coefficient*).

Chapitre 2 : Les réseaux complexes en tant que propriété émergente de l'attachement préférentiel hiérarchique

p_k	Probabilité de créer une nouvelle k–structure.
q_k	Probabilité de choisir un nouveau noeud pour la k–structure sélectionnée.
d	Nombre de niveaux struturels d'organisation ($d = 1$ pour SPA).

${}^{(S)}B_k$	Taux de naissance structurel au niveau k.
${}^{(S)}G_k$	Taux de croissance structurel pour une k-structure (implique la création d'une structure au niveau $k+1$).
${}^{(N)}B_k$	Taux de naissance des noeuds au niveau k (équivalent au taux d'ajouter un nouveau noeud au système).
${}^{(N)}G_k$	Taux de croissance de l'adhésion des noeuds au niveau k (taux auquel un noeud acquiert une nouvelle adhésion à une k–structure).
$S_{k,n}$	Nombre de k–structures de taille n (i.e., contenant n différentes $(k+1)$–structures).
S_k	Nombre de structures au niveau k ($= \sum_n S_{k,n}$).
$N_{k,m}$	Nombre de noeuds avec m adhésions au niveau k (i.e., appartiennent à m différentes k–structures).
P_k	Probabilité de choisir une k–structure de taille 1 sous PA.
$R_k(d)$	Probabilité que le processus de construction termine par choisir un noeud existant au niveau k, considérant d niveaux d'organisation.
d_b	Dimension fractale du réseau.
$P_c(L)$	Probabilité de connexions entre deux noeuds de distance L après une projection du réseau dans un espace hyperbolique.

Chapitre 3 : Activité persistante sur des structures hiérarchiques

$F(m)$	Taux d'activation pour un noeud possédant m voisins actifs.
$R(m)$	Taux de désactivation pour un noeud possédant m voisins actifs.
Δt	Incrément de temps utilisé pour les simulations Monte-Carlo.
ν	Seuil d'activation.
μ	Taux de désactivation constant.
r	Probabilité de connexion entre deux noeuds d'une même d–structure.
λ	Taux d'autoactivation.
T_r	Temps de minimal de repos (*refractory period*).
T_e	Temps maximal d'activité (*exhaustion time*).
$\langle t_a \rangle$	Temps moyen d'activité consécutive.
μ_e	Taux de désactivation pour lequel l'ensemble de paramètres $(\mu = \mu_e, T_e = 0)$ est équivalent à $(\mu = \mu, T_e = T_e)$.

Remerciements

Ce mémoire conclut mon passage à la maîtrise en physique, chemin que je n'ai pas emprunté seul. J'en profite donc pour communiquer mes remerciements aux personnes méritantes.

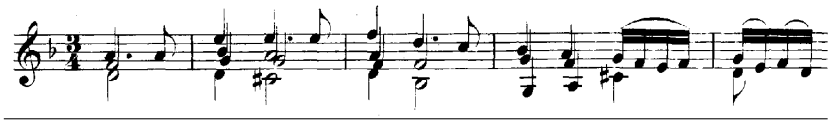
Je voudrais remercier Louis J Dubé, mon directeur de recherche, pour m'avoir intégré au sein de son groupe. Son intérêt pour les nouvelles sciences, la connectomique dans le cas qui nous intéresse, m'a permis de m'initier à une physique du 21ème siècle.

Je tiens à remercier Patrick Desrosiers qui a accepté de codiriger ma maîtrise. Il m'a supporté dans tous les projets et a un peu entrepris avec moi cette découverte de la connectomique. Cette maîtrise n'aurait pas été possible sans l'appui de mon codirecteur Daniel Côté, qui a fourni la propulsion initiale nécessaire. Également, je voudrais remercier Pierre Mathieu qui a accepté d'évaluer mon mémoire.

Les travaux présentés dans ce mémoire sont le fruit de collaborations entre les membres du groupe. Je remercie d'abord Antoine Allard et Laurent Hébert Dufresne, qui ont eu le temps de me transmettre une partie de leur grande sagesse sur les réseaux complexes. De la section réseaux, mon voisin de bureau, Jean-Gabriel Young, a fait beaucoup. En plus de m'identifier les problèmes convolués, il m'a prouvé, plusieurs fois par semaines, qu'on peut toujours s'améliorer aux échecs, dans l'espoir qu'un jour l'élève dépassera le maître. Toujours de la section réseaux, je remercie Charles Murphy et Guillaume St-Onge pour leur intérêt dans les projets passés et à venir. Du côté lumineux, je voudrais remercier Jean-Luc Déziel qui m'a instruit en optique et à qui je dois tant de commentaires pertinents sur les couleurs de mes graphiques. Enfin, je souligne le charisme et la bonne humeur de Joey Dumont et Denis Gagnon.

Bien qu'ayant apporté son savoir dans un domaine éloigné de la physique, je voudrais sincèrement remercier Romain Rocher, mon professeur de violon, qui est un modèle de rigueur et surtout de perfection. Il a su me faire remarquer le travail et la réflexion que demande chaque son, constat qui s'applique également en science.

Je termine en remerciant ma famille et ma belle-famille pour leurs efforts dépensés à comprendre mon projet de maîtrise. Je salue également mes amis *proches*, que j'apprécie beaucoup. Enfin, le dernier mot va à Marie-Ève, véritable source d'inspiration et qui m'a supporté dans tous mes projets.



Partita pour violon seul II - Chaconne

Johann Sebastian Bach

Liste des contributions

Articles

— **E. Laurence**, J.-G. Young, S. Melnik et L. J. Dubé
Exact analytical solution of irreversible binary dynamics on networks
En préparation

— L. Hébert-Dufresne, **E. Laurence**, A. Allard, J.-G. Young et L. J. Dubé
Complex networks as an emerging property of hierarchical preferential attachment
Phys. Rev. E., **92** (2015), p 062809, (voir Chapitre 2)

Conférences

— **E. Laurence***, J.-G. Young, S. Melnik et L. J. Dubé
Exact analytical solution of binary dynamics on networks (affiche)
10th International School and Conference on Network Science, Saragosse (Espagne), 2015

— J.-G. Young*, L. Hébert-Dufresne, **E. Laurence** et L. J. Dubé
Structural preferential attachment : scale-free benchmark graphs for overlapping community detection algorithms (affiche)
10th International School and Conference on Network Science, Saragosse (Espagne), 2015

— L. Hébert-Dufresne*, **E. Laurence**, A. Allard, J.-G. Young et L. J. Dubé
Complex networks are an emerging property of hierarchical preferential attachment (affiche)
9th International School and Conference on Network Science, Berkeley (USA), 2014, [Outstanding Poster Award]

* : Orateur

Avant-propos

Le chapitre 2 de ce mémoire est présenté sous la forme d'un article publié le 9 décembre 2015 dont la référence complète est

— L. Hébert-Dufresne, E. Laurence, A. Allard, J.-G. Young et L. J. Dubé
Complex networks as an emerging property of hierarchical preferential attachment
Phys. Rev. E., **92** (2015), p 062809

L. Hébert-Dufresne, E. Laurence, A. Allard et J.-G. Young étaient membres du groupe de recherche Dynamica, dirigé par L. J. Dubé. Tous les auteurs signant le papier ont contribué au projet. Pour ma part, j'ai réalisé les principales simulations numériques, participé à la définition du modèle et à la description analytique. J'ai également analysé les résultats obtenus et collaboré à la rédaction de l'article. Il est mentionné dans l'article que L. Hébert-Dufresne et moi avons contribué également.

La présentation de l'article au chapitre 2 est légèrement différente du papier original. En dehors des efforts de mise en page pour transformer la publication en une colonne, j'ai ajouté le complément III. De plus, le complément II de l'article original a été modifié pour permettre une description plus générale.

Introduction

Il est généralement accepté que le cerveau est l'organe à la source de notre intelligence et de nos émotions. Il régule, organise et coordonne les mouvements (sauf quelques exceptions, comme les réflexes). Le cerveau n'a pas toujours eu cette haute distinction. À la grande époque de l'Égypte ancienne (vers 1700 a.J.C.), le coeur était considéré comme l'organe régissant toute activité intellectuelle [33]. Les médecins des champs de bataille ont toutefois remarqué qu'une blessure à la tête pouvait mener à des complications importantes (confusion et crises). C'est à l'époque glorieuse des philosophes grecs (500 a.J.C.) qu'on voit émerger les premiers signes de neuroscience. Les philosophes s'interrogent sur la provenance de la pensée intellectuelle. Quelques médecins tiennent le cerveau pour responsable des sensations et de la pensée intellectuelle. D'autres interrogations surgissent sur la nature des maladies cérébrales, plus spécifiquement l'épilepsie. Cette maladie ne serait pas causée par des actes divins ou sacrés, mais par un dérèglement naturel. Le philosophe Platon (428-347 a.J.C.) prétend que le cerveau est responsable de la raison, que le coeur s'occupe des sensations alors que le foie gère les émotions et les désirs animaux. En Alexandrie (300 a.J.C.), on s'affaire aux premières dissections du cerveau. On distingue les nerfs, source de sensations et de motricité. La perte de mouvements ou de sensations aurait donc des origines cérébrales.

Différentes expériences sont menées jusqu'aux contributions de Descartes (1596-1650). Le corps est réduit à une machine. Les réflexes et les mouvements sont expliqués par un système mécanique similaire à des poulies. Le corps humain pourrait donc posséder une physique, de nature mécanique. Au 18e siècle, Galvani (1737-1798) explore la relation entre l'électricité et la force motrice. La physique du corps humain serait-elle de nature électrique ? Depuis cette époque, notre compréhension du cerveau a vu beaucoup de progrès. La science moderne (20e siècle) investigua les neurones, les synapses, les dendrites et tout le système nerveux. Le développement de l'imagerie médicale révolutionna complètement notre capacité à observer le cerveau en activité (jusqu'alors le corps était généralement mort).

Cette grande histoire des neurosciences se démarque par les contributions des physiciens et nous force à se questionner sur l'existence d'une physique du cerveau. À la mémoire de Descartes, le cerveau peut-il être vu comme un ensemble de neurones interagissant, tout comme un ordinateur (une machine !) ? Si tel était le cas, le travail du physicien serait de comprendre

l'organisation et la nature de ces interactions. Cette pensée motive toute une science moderne et trouve écho dans la science des réseaux complexes qui tente de réduire un système complexe à une représentation simplifiée et unificatrice : un réseau. Le réseau se décompose en noeuds et liens. Cette représentation serait suffisante afin de décrire toute une gamme de processus qui peuvent paraître de nature complexe. Par exemple, le réseau métabolique, où les noeuds sont des protéines et les liens sont les interactions entre protéines, fait partie des systèmes complexes. Sous la forme simplifiée de noeuds et de liens, on peut décrire, contrôler et prédire des comportements ; on assiste à la naissance d'une nouvelle science.

La science des réseaux complexes trouve une partie de ses origines en thermodynamique. Pour étudier le comportement d'un gaz, formé de milliards d'atomes, on doit d'abord s'attarder au fonctionnement d'une seule particule et de ses interactions avec ses voisins. Par la suite, on considère un ensemble de particules et l'on parvient à caractériser l'état macroscopique. La physique de l'ensemble est solutionnée par celle de l'individu et de ses interactions.

La physique du cerveau, du point de vue des réseaux complexes, aurait donc pour matière une organisation complexe de neurones (noeuds) et de synapses (liens). Similairement, pour un gaz moléculaire, il faut d'abord comprendre l'organisation des connexions entre les éléments et étudier les propriétés statistiques de l'ensemble pour en dégager une science.

Évidemment, un système complexe implique généralement une organisation complexe. Le défi principal de cette science est donc d'observer l'étroite relation entre la structure et les fonctionnalités. Par exemple, la spécialisation de certaines régions du cerveau implique-t-elle une ségrégation des noeuds en différents modules ? Comment une information est-elle communiquée rapidement entre deux régions éloignées du cerveau ? Pour y répondre, il faut d'abord étudier l'organisation modulaire du réseau. C'est sur quoi je m'attarderai dans ce mémoire. Cette rédaction se divise en trois chapitres. Le lecteur sera mené à travers une introduction aux réseaux complexes (Chapitre 1) suivie d'un modèle hiérarchique (Chapitre 2), capturant l'étroite relation entre les fonctions et la structure des connexions. Ces deux chapitres seront suivis de la présentation d'une approche dynamique sur réseaux hiérarchiques (Chapitre 3) dans l'espoir de dégager comment la structure module l'activité cérébrale.

Chapitre 1 : La science des réseaux

Le premier chapitre de ce mémoire se veut une introduction aux concepts de base de la science des réseaux. Il débute avec la présentation des premières définitions, outils et termes du physicien des réseaux. Lorsque ces concepts seront bien mis en place, le lecteur sera amené à découvrir les métriques courantes sur réseaux et divers modèles de croissance de réseaux. Par la suite, une revue de littérature de la physique du cerveau sera présentée, couvrant les méthodes d'imageries aux propriétés des structures inférées. Au terme de ce chapitre, le lecteur

aura les outils nécessaires pour apprécier le contenu entier de ce mémoire.

Chapitre 2 : Les réseaux complexes en tant que propriété émergente de l'attachement préférentiel hiérarchique

Le chapitre 2 fait état de ma première contribution dans le domaine des réseaux. Cette publication propose un processus de croissance hiérarchique découlant directement d'une généralisation de l'attachement préférentiel. Le modèle développé introduit le processus d'attachement à des structures hiérarchiques afin de générer des réseaux modulaires. Nous verrons d'ailleurs comment la complexité est une propriété émergente de la hiérarchie. Nous utiliserons des approches analytique et numérique pour contrôler la croissance et pour caractériser les structures produites.

Chapitre 3 : Activité persistante sur des structures hiérarchiques

Nous nous intéressons à l'état minimal d'activité (*resting-state*) du cerveau. Puisque le modèle développé au chapitre 2 (HPA) permet de contrôler la structure sous-jacente des réseaux générés, nous utilisons des réseaux issus de HPA présentant des caractéristiques structurelles différentes. À l'aide d'une dynamique binaire, nous étudions le comportement de ces réseaux. L'apparition d'un état minimal d'activité est soulevée et décrite comme une propriété qui émerge de la combinaison de la structure et la nature de la dynamique. Différentes modifications, motivées par un souci de réalisme, sont par la suite ajoutées à la dynamique nous permettant de mesurer la robustesse de nos conclusions. Les résultats montrent que les propriétés dynamiques découlent d'une interaction de l'activité et de la structure et indiquent que les structures hiérarchiques sont susceptibles de maintenir une activité minimale.

L'utilisation du genre masculin a été adoptée afin de faciliter la lecture et n'a aucune intention discriminatoire.

Chapitre 1

La science des réseaux

1.1 Avant-propos

Le thème principal de ce mémoire est la relation entre la structure et les propriétés émergentes des systèmes complexes. C'est essentiellement aux chapitres 2 et 3 que ce thème est analysé. Afin de préparer le lecteur, le premier chapitre du mémoire présente des concepts de la science des réseaux et de la connectomique. Nous nous attardons à la description d'un réseau et très rapidement nous regardons ses propriétés statistiques. Différentes mesures y sont expliquées avant de rencontrer les grandes classes de croissance, passant du réseau aléatoire au réseau modulaire. Ce parcours mène vers une revue de la littérature en connectomique où sont présentées les méthodes de construction du connectome et ses propriétés topologiques. Le chapitre a été conçu afin de permettre au lecteur de s'y référer à tout moment de la lecture du mémoire.

1.2 La complexité

Le terme *système complexe* est fréquemment utilisé pour caractériser une organisation ou un comportement portant un caractère complexe. Dans le cadre de ce mémoire, nous qualifierons un système de *complexe* s'il y a la présence de propriétés émergentes [73]. Autrement dit, un système devient complexe lorsqu'il présente des propriétés ne se trouvant pas chez l'individu. Le cerveau humain en est un excellent exemple. Un neurone seul ne permet pas la mémoire ou la réflexion alors qu'un très grand circuit de neurones présente une activité cognitive, ce qui distingue l'individu du système. Évidemment, cette complexité dépend de l'échelle d'observation. Par exemple, un neurone, vu comme un ensemble de molécules, possède des propriétés émergentes (activité neuronale) que les molécules n'ont pas. Ainsi, la complexité mesurée dépend du choix de l'unité de base. Il convient de préciser que tous les systèmes

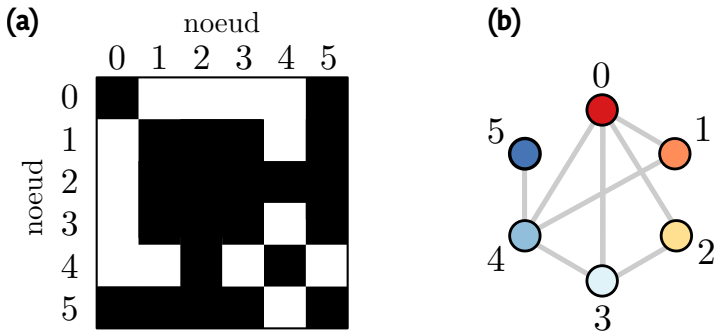


FIGURE 1.1 – **Exemple d'une matrice d'adjacence**. (a) La matrice d'adjacence, dont les cases noires sont les éléments nuls $a_{ij} = 0$ et les cases blanches les éléments non nuls $a_{ij} = 1$, du réseau (b) est symétrique et binaire (sans poids).

complexes ne présentent pas le même niveau de complexité. La quantification de la complexité d'un système n'est pas explicitement étudiée dans ce mémoire et pourrait constituer un sujet de recherche intéressant à explorer.

1.3 Les noeuds et les liens

Prenons deux systèmes complexes : un réseau social et un cerveau humain. Bien que la nature des constituants (individus et neurones) et des connexions (amitié et synapses) entre les composantes soit très différente, on réduit leurs organisations à un concept unifiant qu'on nomme *réseau*. Les réseaux sont constitués de noeuds (les composantes) et de liens (les connexions). Par exemple, les neurones forment les noeuds du réseau cérébral alors que les synapses servent de liens entre les noeuds. Sous cette forme, le système est libéré de plusieurs contraintes et est représenté par une structure abstraite. Ce cadre unificateur permet d'étudier des systèmes fondamentalement différents. La complexité est ensuite capturée via l'étude du système, que ce soit par des interactions entre les composantes ou simplement par les propriétés de l'organisation des connexions.

Pour décrire l'agencement des n noeuds d'un réseau, on utilise une matrice d'adjacence $\mathbf{A}$ de taille $n \times n$ dont les entrées binaires a_{ij} indiquent la présence d'un lien entre le noeud i et j [55].

On compte déjà quelques généralisations possibles. Tout d'abord, on parlera d'un réseau *dirigé* si le lien d'un individu à un autre n'est pas forcement réciproque (donc dirigé). Dans ce cas, la matrice d'adjacence est non-symétrique et la convention généralement utilisée est $a_{ij} = 1(0)$ dénote la présence (absence) d'un lien du noeud i vers le noeud j [1]. Naturellement, l'ajout d'un poids (ou une force) aux liens mène à un réseau *pondéré*. Les éléments

1. Certains auteurs influents utilisent tout de même une notation inverse où l'élément a_{ij} indique l'existence d'un lien du noeud j vers i.[55]

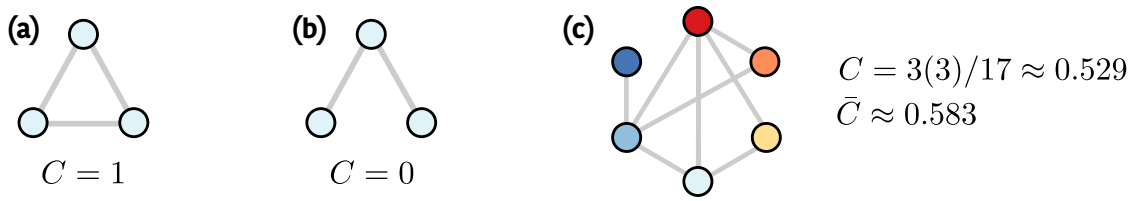


FIGURE 1.2 – **Exemple de calcul du coefficient d'agrégation.**Pour un triangle (a), le coefficient d'agrégation est maximal alors qu'un triangle ouvert (b) minimise le coefficient d'agrégation. Pour un réseau complexe (c), on observe que le coefficient d'agrégation global C est différent de la moyenne des coefficients d'agrégation de chaque noeud $\bar{C}$.

de la matrice d'adjacence des réseaux pondérés prennent des valeurs réelles ($\mathbb{R}$) généralement normalisées entre 0 et 1. Il est nécessaire d'ajouter que la diagonale de la matrice d'adjacence peut être non nulle si le réseau permet des liens autoréférents (du noeud i vers le noeud i) [55].

La matrice d'adjacence encode complètement la structure des connexions du réseau. Elle fournit alors une information essentielle qu'on nomme le *degré* k_i d'un noeud i, lequel est donné par la formule

$$k_i = \sum_j a_{ij}. \tag{1.1}$$

Le degré est une mesure du nombre de connexions d'un noeud et peut nous informer sur sa popularité au sein du réseau. Évidemment, si le réseau est dirigé, on distingue le degré entrant ($\sum_j a_{ji}$) et sortant($\sum_j a_{ij}$). On calculera ainsi la densité ρ d'un réseau comme le nombre de liens existants divisé par le nombre de liens possibles $\binom{n}{2}$:

$$\rho = \frac{\sum_{ij} a_{ij}}{n(n-1)}. \tag{1.2}$$

La matrice d'adjacence donne généralement des informations de nature combinatoire. Par exemple, les éléments $(\mathbf{A}^m)_{ij}$ de la puissance m-ième de la matrice d'adjacence nous indique le nombre de chemins menant du noeud i au noeud j en m pas. Les prochaines sous-sections présentent des métriques calculables directement sur un réseau dont on connaît la matrice d'adjacente.

1.3.1 Coefficient d'agrégation

Certaines mesures sur réseaux nous informent sur la structure locale. Par exemple, comment qualifier le voisinage d'un noeud ? On fait généralement appel au coefficient d'agrégation (*Clustering coefficient*) C [55] qui mesure la probabilité qu'un noeud j et un noeud k, tous les deux connectés à i, soient également connectés entre eux. Pour un réseau social, cette particularité est fondamentale, car elle indique si les amis d'un noeud sont aussi des amis. La quantification

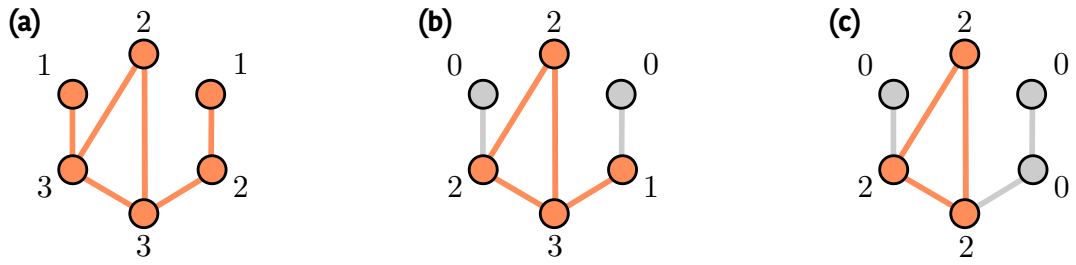


FIGURE 1.3 – **Exemple de calcul du 2-coeur.** (a) On mesure le degré de chaque noeud et on élimine les noeuds (colorés en gris) de degré inférieur à 2 (b). On met à jour les degrés et l'on recommence jusqu'à ce que tous les noeuds aient des degrés supérieurs ou égaux à 2, formant ainsi le 2-coeur du réseau (c).

se fait en comptant les triangles d'un réseau. On regarde chaque paire de liens d'un réseau qui partagent un noeud et on compte ceux dont les deux autres extrémités sont aussi reliées par un lien (triangle fermé). Le coefficient d'agrégation est donné par le rapport des deux quantités, soit

$$C = \frac{3(\text{nombre de triangles})}{(\text{nombre de paires de liens partageant un noeud})}. \tag{1.3}$$

Le facteur 3 est simplement ajouté pour compenser le surcomptage des triangles dans le réseau (6 pour un réseau dirigé). Pour un graphe de taille n où chaque noeud a un degré $n-1$ (complètement connecté), le coefficient est maximal $C = 1$. Pour chaque noeud d'un réseau, on peut aussi définir son coefficient d'agrégation :

$$C_i = \frac{(\text{nombre de paires de voisins de } i \text{ qui sont connectées})}{(\text{nombre de paires de voisins de } i)}, \tag{1.4}$$

où on compte le nombre de paires de voisins qui sont connectés ensemble. Comme chaque noeud a un degré k, on a aussi le coefficient d'agrégation par degré défini comme la moyenne des coefficients d'agrégation des noeuds de degré k. Notons que le coefficient d'agrégation moyen $\bar{C} = \langle C_i \rangle$ n'est normalement pas égal au coefficient d'agrégation global défini en (1.3) (Figure 1.2).

1.3.2 Décomposition en coeurs

Lorsque le coefficient d'agrégation est maximal $C = 1$, le réseau est complètement connecté et on parlera d'une n-clique (pour un réseau de n noeuds). Une n-clique se définit comme un ensemble de n noeuds dont la densité de connexions est $\rho = 1$. Une notion similaire à la clique est le c-coeur. Un c-coeur est le plus grand ensemble de noeuds parmi un réseau dont chaque individu de l'ensemble est connecté à au moins c noeuds du c-coeur.

Afin d'obtenir un c-coeur, on retire tous les noeuds possédant un degré inférieur à c. Évidemment, ces noeuds ne pourraient pas être membres du c-coeur. Comme on aura retiré certains

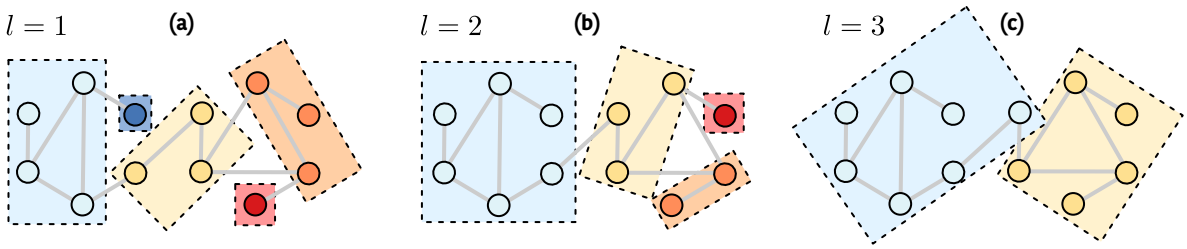


FIGURE 1.4 – **Exemple de la technique de recouvrement par boîtes.** Pour un réseau de 12 noeuds et 13 liens, on applique un algorithme de recouvrement par boîtes sur le réseau avec différentes tailles de boîtes (a) $l = 1$, (b) $l = 2$ et (c) $l = 3$. Dans chaque cas, un noeud non recouvert est choisi aléatoirement et on recouvre tous ses voisins non recouverts à une distance de l liens. La procédure s'arrête lorsqu'il n'y a plus de voisins.

noeuds, le degré des noeuds restant est réduit. On retire encore les noeuds de degré inférieur à c et ainsi de suite. Lorsque tous les noeuds ont un degré supérieur ou égal à c, alors les noeuds restants sont tous membres du c-coeur [55]. Un exemple est schématisé à la figure 1.3.

1.3.3 Fractalité

De manière générale, un réseau n'est pas défini dans un espace spatial. Il n'en reste pas moins que certains réseaux se comportent de manière fractale. On distingue les réseaux fractaux et les réseaux non fractaux par leur indépendance d'échelle de la distribution de degrés [74] qui se manifeste par la préservation de la forme de la distribution sous recouvrement du réseau. Les noeuds sont regroupés avec leurs l plus proches voisins et unifiés pour ne former qu'une seule boîte. Si la distribution des degrés des boîtes est similaire à celle des noeuds, on parlera d'une indépendance d'échelle.

Afin de déterminer précisément si un réseau binaire (non pondéré) est fractal, on procède par une méthode de recouvrement par boîtes (*box-counting*).

1. On choisit aléatoirement un noeud non recouvert.
2. On le recouvre ainsi que tous ses voisins à moins de l liens pour une boîte de taille l.
3. Refaire (1) et (2) jusqu'à ne plus avoir de noeuds.

Le nombre de boîtes N_l de taille l nécessaire pour recouvrir complètement un réseau fractal suit une loi de puissance avec la taille des boîtes, à savoir,

$$N_l \sim l^{-\beta}. \tag{1.5}$$

Lorsqu'un réseau n'est pas fractal, le réseau est recouvert rapidement ($N_l \approx 1$). Après le recouvrement, on connecte les boîtes partageant un même lien (donc une extrémité d'un lien).

Note : Pour les réseaux dirigés, la méthode présentée est encore valide. Pour les réseaux pondérés, la méthode de recouvrement est différente et demande des algorithmes de plus petit parcours entre deux noeuds et de coloration de graphes [83].

1.4 Une étude statistique des réseaux

La forme abstraite des réseaux complexes permet de modéliser une grande quantité de systèmes. Reprenons l'exemple du cerveau humain. On estime que celui-ci est composé 86×10^{10} neurones [5]. Une matrice d'adjacence d'un tel réseau ne serait pas manipulable par un ordinateur actuel, ce qui rend la tâche difficile pour l'analyse. Plus encore, serions-nous réellement capables d'obtenir une matrice d'adjacence du cerveau humain ? D'abord, l'imagerie cérébrale a ses limites et ne fournirait qu'une information imprécise des connexions. De plus, la plasticité du cerveau modifie spontanément la structure des connexions rendant la matrice d'adjacence valide que pour un cours intervalle de temps. On peut aussi penser à la généralité d'un résultat obtenu sur une seule matrice d'adjacence d'un cerveau, est-il généralisable à l'ensemble des cerveaux humains ?

Déjà, il semble essentiel de créer des catégories de réseaux afin d'analyser les propriétés moyennes de chaque classe et de s'affranchir de la matrice d'adjacence. On se tourne alors vers une analyse statistique du réseau. Celle-ci ouvre la porte à une grande richesse de propriétés difficilement accessibles via la route combinatoire. Les propriétés statistiques, comme la distribution des degrés d'un réseau, permettent d'associer les réseaux à différentes classes et de généraliser les études à des ensembles de réseaux.

1.5 Classes et croissance de réseaux

Nous avons déjà vu quelques métriques permettant de caractériser un réseau. Tout comme chaque science a l'habitude de faire, il est nécessaire de classifier les réseaux. Ces grandes classes permettent d'étudier le comportement pour un ensemble de réseaux. Parfois, les classes de réseaux se définiront par un processus génératif en commun (réseau aléatoire) alors que parfois le processus génératif vient s'ajouter pour expliquer la croissance d'un ensemble de réseaux possédants des propriétés similaires (small-world).

1.5.1 Les réseaux aléatoires

La première classe à étudier est celle des réseaux générés aléatoirement. On trouve deux modèles principaux pour la génération de graphes aléatoires, les graphes $G(n, m)$ et $G(n, p)$.

Modèle de Erdös-Rényi [24]

Pour créer un graphe $G(n, m)$ de n noeuds et m liens aléatoirement, on débute avec un ensemble de n noeuds et on choisit aléatoirement m paires de noeuds différentes. Chaque paire est ensuite connectée, tout simplement. Ce modèle attribue une probabilité non nulle de générer tous les graphes possibles de n noeuds et m liens. Ce faisant, la probabilité $P(G)$ de générer le graphe $G(n, m)$ est uniforme pour tous les graphes possibles :

$$P(G) = \binom{\binom{n}{2}}{m}^{-1}, \tag{1.6}$$

où le nombre de graphes possibles est le nombre de façons de choisir m paires parmi toutes les $\binom{n}{2}$ paires possibles.

Modèle de Gilbert [29]

Une variante du modèle aléatoire consiste à associer une probabilité d'existence à un lien. On construit ainsi un graphe $G(n, p)$ de n noeuds et chaque paire de liens est connectée avec une probabilité p. Ainsi, $G(n, p)$ désigne l'ensemble de tous les graphes à n noeuds, dont leur probabilité d'existence est donnée par

$$P(G) = p^m (1-p)^{\binom{n}{2}-m}, \tag{1.7}$$

où m est le nombre de liens du graphe. D'un point de vue de la physique statistique, le modèle d'Erdös–Rényi est microcanonique alors que le modèle de Gilbert est une variante canonique. En effet, en fixant la probabilité d'existence pour le modèle de Gilbert, on fixe la valeur moyenne du nombre de liens. Par exemple, si on génère plusieurs graphes de $G(n, p)$, la valeur moyenne du nombre de liens est

$$\langle m \rangle = \binom{n}{2} p. \tag{1.8}$$

Pour le modèle d'Erdös–Rényi, on fixe le nombre de liens, tout comme on fixerait le niveau d'énergie. Tous les états (graphes) de cette énergie (liens) sont équiprobables. En présence d'un réseau, on calcule en général la distribution des degrés $P(k)$. Celle-ci nous informe sur la probabilité qu'un noeud choisi aléatoirement ait un degré k. Pour le graphe aléatoire, la distribution des degrés $P_{\mathrm{ER}}(k)$ est calculée analytiquement :

$$P_{\mathrm{ER}}(k) = \binom{n-1}{k} p^k (1-p)^{n-1-k}. \tag{1.9}$$

Elle a donc une forme binomiale. Lorsque n est suffisamment grand, on peut montrer que cette distribution tend vers une loi de Poisson. À cette fin, nous utiliserons les fonctions génératrices.

On multiplie (1.9) par x^k et on somme sur tous les k

$$F(x) = \sum_k P_{\mathrm{ER}}(k) x^k = \sum_k \binom{n-1}{k} p^k (1-p)^{n-1-k} x^k \tag{1.10}$$

$$= (xp + (1-p))^{n-1} \tag{1.11}$$

qu'on réduit par le binôme de Newton. On introduit ensuite le paramètre $\langle k \rangle = p(n-1)$ qui n'est rien d'autre que la valeur moyenne de k. Pour un grand nombre de noeuds $n \to \infty$, l'expression se réduit à

$$F(x) = \left(1 - \frac{\langle k \rangle}{n-1}(x-1)\right)^{n-1} \simeq \mathrm{e}^{\langle k \rangle (x-1)}. \tag{1.12}$$

Le développement en série de ce dernier résultat donne

$$F(x) = \mathrm{e}^{\langle k \rangle (x-1)} = \mathrm{e}^{-\langle k \rangle} \sum_k \frac{\langle k \rangle^k x^k}{k!}. \tag{1.13}$$

De là, on extrait directement la distribution apsymptotique des degrés pour $n \to \infty$, soit

$$P_{\mathrm{ER}}(k) \sim \frac{\langle k \rangle^k}{k!} \mathrm{e}^{-\langle k \rangle}. \tag{1.14}$$

Si on s'intéresse au coefficient d'agrégation du graphe $G(n,p)$, celui-ci prend la valeur $C = p$. Comme il n'y a pas de corrélation, la probabilité que les voisins d'un noeud soient aussi des voisins est la probabilité de connexion entre deux noeuds.

1.5.2 Invariance d'échelle

La distribution naturelle d'une ressource dans certains systèmes suit parfois une loi de puissance. On parle d'un réseau invariant d'échelle lorsque sa distribution de degrés suit une loi de puissance d'échelle α, c'est-à-dire

$$P(k) \sim k^{-\alpha}. \tag{1.15}$$

Selon cette distribution, le ratio $P(\lambda k)/P(k) = \lambda^{-\alpha}$ est indépendant de k. Il est donc impossible de définir une échelle caractéristique. Lorsque cette propriété est observée, la queue de la distribution apparaît linéaire sur un graphique aux axes logarithmiques. Cette distribution des ressources s'observe pour plusieurs réseaux réels [6, 16] (Fig.1.5). Sous cette distribution, il existe très peu de noeuds ayant beaucoup de connexions alors que la majorité se trouve avec une ou deux connexions. Dans la limite où le réseau est très grand, c'est-à-dire $n \to \infty$ et $\alpha < 2$, le degré moyen est infini.

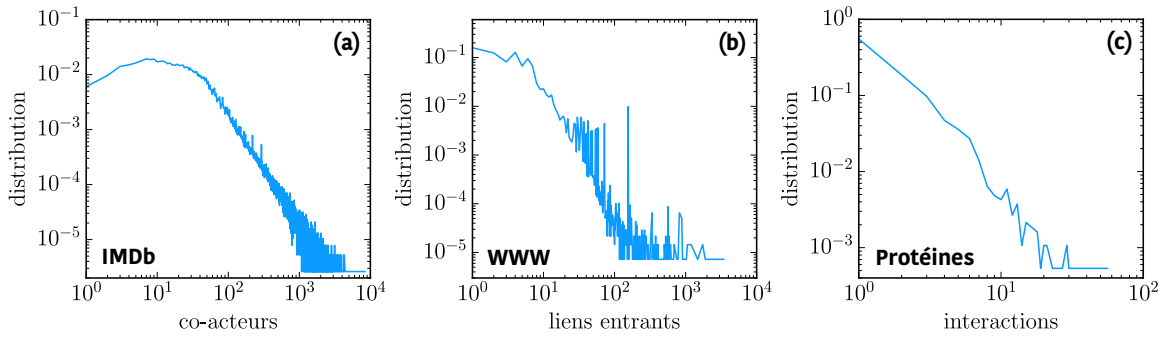


FIGURE 1.5 – **Exemple de réseaux invariants d'échelle**. Il existe plusieurs réseaux invariants d'échelle dans la nature (données provenant de [6]). (a) Distribution du nombre de collaborations d'un acteur dans des films (Données de *Internet Movie Database*, $\sim 10^6$ noeuds). (b) Distribution des liens sortants des sites web *nd.edu* de l'Université Notre-Dame ($\sim 10^5$ sites). (c) Distribution du nombre d'interactions entre protéines pour le réseau de la levure ($\sim 10^3$ protéines).

Les réseaux invariants d'échelle ont très peu de noeuds de haut degré. Il s'en dégage une vulnérabilité face à une attaque sur le réseau. En effet, en retirant des noeuds de haut degré, la probabilité de décomposer le réseau en différentes composantes est grande. On définit une composante comme le plus grand ensemble de noeuds, dont chaque paire de noeuds communique via un trajet sur la composante. Le coefficient d'agrégation d'un réseau invariant d'échelle est normalement très faible. Comme les noeuds ont seulement quelques degrés, il est très rare que les triangles se ferment. Le processus de génération des réseaux invariants d'échelle est le sujet principal de la section 2.5.

1.5.3 Small-world

En 1967, Stanley Milgram distribua des lettres à différents candidats choisis aléatoirement. Chaque lettre portait le nom d'un destinataire inconnu des candidats. Chaque candidat devait ensuite donner la lettre à un ami qu'il croyait susceptible d'être plus proche du destinataire (géographiquement ou en distance d'amitié). Lorsque la lettre se rendait finalement au destinataire, celui-ci la retournait à Milgram pour la compilation des résultats. Il remarqua alors que les lettres passaient entre 2 à 10 mains avant de trouver son destinataire. On en conclut à l'existence du phénomène *small-world*.

Pour décrire ce phénomène via la science des graphes, on tente de reproduire des réseaux tels que la distance entre deux noeuds soit petite. Les réseaux dits *small-world* possèdent une plus petite distance moyenne très faible. Il est ainsi très facile de rejoindre les autres noeuds en faisant très peu de déplacements sur le réseau. Nous verrons à la section 1.7.3 que cette propriété est essentielle dans le cadre de l'étude du cerveau humain. On présente parfois les *small-world* comme les réseaux possédants des raccourcis.

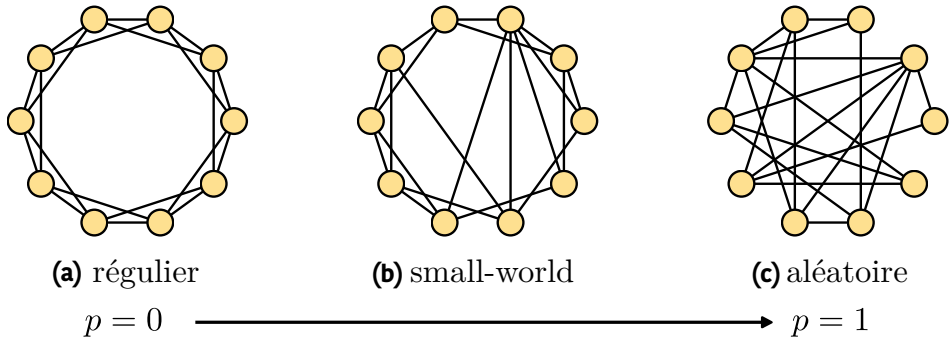


FIGURE 1.6 – **Exemple de construction d'un réseau small-world.** On débute avec un réseau où tous les noeuds ($n = 10$) ont le même degré $k = 4$. On augmente graduellement la probabilité de reconnexion p (b) jusqu'à obtenir un réseau totalement aléatoire (c) lorsque $p = 1$. Figure inspirée de [82].

Une procédure simple permet de générer les réseaux *small-world*. On considère un réseau avec n noeuds placés uniformément sur un cercle. On connecte ensuite chaque noeud avec ses k plus proches voisins. À cette étape, le réseau est dit *régulier* puisque l'arrangement des connexions est régi via une règle déterministe et régulière et chaque noeud a un même degré. Par la suite, on choisit chaque lien et on reconnecte avec une probabilité p l'extrémité antihoraire avec un noeud choisi aléatoirement. Lorsque $p = 1$, le réseau est aléatoire (de type microcanonique, car le nombre de liens est fixé à nk). Entre $0 < p < 1$, on trouve des réseaux de type *small-world*.

Les réseaux produits selon cette procédure possèdent un faible parcours moyen ainsi qu'un coefficient d'agrégation élevé, par rapport à un réseau aléatoire équivalent (autant de noeuds et de liens). Le tableau 1.1 compare quatre réseaux équivalents en taille. Le coefficient d'agrégation moyen est largement supérieur pour le réseau small-world avec une probabilité de reconnexions. On observe également que le plus petit parcours moyen du small-world avec une légère probabilité de reconnexion ($p = 0.2$) est largement inférieur au réseau régulier $p = 0$. Comme le réseau invariant d'échelle a l'avantage de posséder des noeuds de fort degré, le plus petit parcours moyen est très faible.

1.6 Hiérarchie des réseaux

La représentation visuelle de réseaux nous montre qu'on trouve parfois des ensembles de noeuds possédant une forte densité de connexions. Dans ces cas, on pourra diviser nos noeuds sous forme de communautés. La définition d'une communauté peut varier d'un auteur à l'autre. Généralement, on associe le titre de communauté à un groupe de noeuds dont la densité de connexions à l'interne est anormalement plus élevée que la densité de connexions à l'extérieur de la communauté.

Table 1.1 – **Comparaison des coefficients d'agrégation et du plus petit parcours moyen**

Type de réseau	Coefficient d'agrégation moyen $\bar{C}$	Plus petit parcours moyen
Aléatoire $n = 200$, $m = 600$	0.062	2.4
Small-world $n = 200$, $m = 600$ ($k = 6$), $p = 0.2$	0.323	3.8
Régulier (ou small-world avec $p = 0$) $n = 200$, $m = 600$ ($k = 6$)	0.6	17.1
Invariant d'échelle (Attachement préférentiel) $n = 200$, $m = 591$	0.13	2.88

L'étude des communautés est un domaine en soi dans la science des réseaux et plusieurs précisions peuvent être émises. Une schématisation des différentes hiérarchies est fournie à la figure 1.7. D'abord, si chaque noeud n'appartient qu'à une seule communauté on dira qu'il n'y a pas de *chevauchement*. Autrement, plusieurs communautés partagent un même membre. Par exemple, un violoniste peut faire partie de deux orchestres à la fois. Il arrive même qu'on retrouve toute une hiérarchie communautaire dans un réseau. Prenons par exemple les musiciens classiques. Cette large communauté peut être sous-divisée par orchestres. Chaque orchestre est ensuite divisé par sections (cordes, vents, bois, percussions) et finalement chaque section est divisée en sous-sections (cordes : violons 1, violons 2, violoncelles ...).

La hiérarchie décrite porte une signature, en général, dans la structure des connexions d'un réseau. Sous cette forme, les structures hiérarchiques ne forment qu'une organisation et n'interviennent pas directement dans le réseau comme composante. Le réseau des musiciens classiques en est un exemple : les composantes sont des musiciens et les sections (cordes, vents, bois, percussions) ne servent qu'à organiser le réseau et ne sont pas des composantes. Les structures hiérarchiques de ce type sont alors *modulaires*.

D'autres formes de hiérarchies peuvent se manifester. Dans un réseau sous forme d'arbre (aucun cycle), on pourra associer un niveau à chaque noeud et ainsi détecter une hiérarchie *séquentielle*, qui n'a rien à voir avec la modularité [43]. Le réseau des employés d'une compagnie en est un exemple. Chaque employé a un niveau hiérarchique associée (propriétaire/directeur/sous-directeur/main-d'oeuvre). Tous sont des composantes du réseau. Pour bien faire la distinction, le réseau des musiciens n'est pas séquentiel, car les orchestres, les sections et les sous-sections

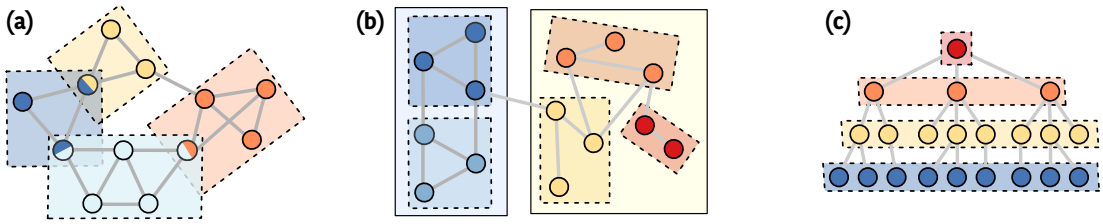


FIGURE 1.7 – **Exemple de hiérarchies.** (a) Le réseau est divisé en modules et le chevauchement est permis, on retrouve donc des individus dans plusieurs communautés. (b) Le réseau est modulaire, sans chevauchement et hiérarchique (2 niveaux d'organisation). (c) Le réseau possède une hiérarchie séquentielle. Comme le réseau est sous la forme d'un arbre, on associe un niveau hiérarchique aux noeuds, qui ne partagent pas nécessairement de liens.

ne sont pas des musiciens.

L'organisation en communautés occupe une grande place dans la recherche en réseaux complexes. Une partie importante se concentre sur la décomposition d'un réseau en structures hiérarchiques, on parlera de *détection de communautés* [2, 10, 54]. D'autres études portent plutôt sur l'influence qu'exerce la structure sur les fonctionnalités d'un réseau. Par exemple, est-ce qu'un haut coefficient d'agrégation serait une propriété d'un réseau possédant une structure hiérarchique ? Est-ce qu'une activité neuronale sur un réseau hiérarchique se comporte différemment de celle sur un réseau aléatoire ? Tout comme les réseaux invariants d'échelle et les réseaux aléatoires, pouvoir établir de grandes classes hiérarchiques serait un atout précieux.

Tout comme pour les réseaux aléatoires et small-world, il existe des méthodes permettant de générer des réseaux hiérarchiques. Les prochaines sous-sections présenteront une méthode de détection communautaire et quelques modèles génératifs de réseaux hiérarchiques. Également, le chapitre 2 porte sur une nouvelle méthode afin de générer des réseaux hiérarchiques.

1.6.1 Détection des communautés : modularité

Une approche traditionnelle de la détection de communautés consiste à utiliser la modularité [54]. La modularité mesure le nombre de liens entre deux communautés, C_1 et C_2, moins le nombre attendu (à un facteur près). En minimisant la modularité, on réduit le nombre de liens entre les communautés.

En définissant le degré d'un noeud i comme k_i, la probabilité que deux noeuds soient liés dans un réseau aléatoire non dirigé est $k_i k_j / 2m$. On introduit maintenant le vecteur $\mathbf{s}$ où les éléments s_i valent 1 si le noeud i appartient à la communauté C_1 et -1 si le noeud i appartient à la communauté C_2. On note que $\frac{1}{2}(s_i s_j + 1)$ vaut 0 si les deux noeuds ne sont pas de la même communauté et 1 autrement.

Avec ces considérations, on définit la modularité :

$$Q = \frac{1}{4m} \sum_{ij} \left(A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m} \right) \frac{1}{2}(s_i s_j + 1) = \frac{1}{4m} \mathbf{s}^T \mathbf{B} \mathbf{s}. \tag{1.16}$$

On regarde donc sur chaque paire de noeuds la probabilité qu'un noeud soit connecté par rapport à un réseau aléatoire. On choisit alors la matrice de modularité dans laquelle les éléments sont

$$B_{ij} = A_{ij} - \frac{k_i k_j}{2m}. \tag{1.17}$$

On écrit maintenant le vecteur $\mathbf{s}$ comme une combinaison linéaire des vecteurs propres normalisés $\mathbf{u}_i$ de $\mathbf{B}$. On a $\mathbf{s} = \sum_i \alpha_i \mathbf{u}_i$. On retire le facteur $4m$ qui n'a pas une grande pertinence (raison historique) et on obtient

$$Q = \sum_{ij} \alpha_i \mathbf{u}_i^T \mathbf{B} \alpha_j \mathbf{u}_j = \sum_{i=1}^{n} (\mathbf{u}_i^T \cdot \mathbf{s})^2 \beta_i, \tag{1.18}$$

où β_i est la valeur propre de $\mathbf{B}$ associée au vecteur propre $\mathbf{u}_i$. Comme on veut maximiser Q, on trouve la valeur propre maximale qui dominera le spectre. On obtient ensuite son vecteur propre associé et on divise la communauté selon les signes des éléments du vecteur propre. Numériquement, on obtient la valeur propre maximale par la technique des puissances.

Note : Une généralisation permettant de diviser en plusieurs communautés est présentée dans l'article [54].

1.6.2 Le modèle de Barabási

Le modèle de Barabási [65] permet de générer des réseaux hiérarchiques réguliers. Le réseau est d'abord formé d'un noeud central et de l noeuds auxiliaires (Fig. 1.8). Le noeud central est connecté aux l noeuds auxiliaires. On connecte ensuite les noeuds auxiliaires selon un agencement arbitraire de leurs connexions. En général, les noeuds auxiliaires sont connectés à deux voisins. Cette structure de base servira de bloc de construction. À chaque étape du processus de croissance, on duplique l fois le réseau. Chaque noeud auxiliaire est connecté au noeud central du réseau (le noeud central du bloc fondamental) et ainsi de suite. Suivant ce modèle, le nombre de noeuds croît avec le carré du nombre d'itérations.

Le modèle de Barabási est modulaire, on peut déterminer des structures abstraites pour regrouper les différents blocs. Toutefois, sa construction est fractale, déterministe et régulière. Ainsi, sa capacité à reproduire les systèmes réels est limitée. On introduit alors un modèle hiérarchique modulaire stochastique.

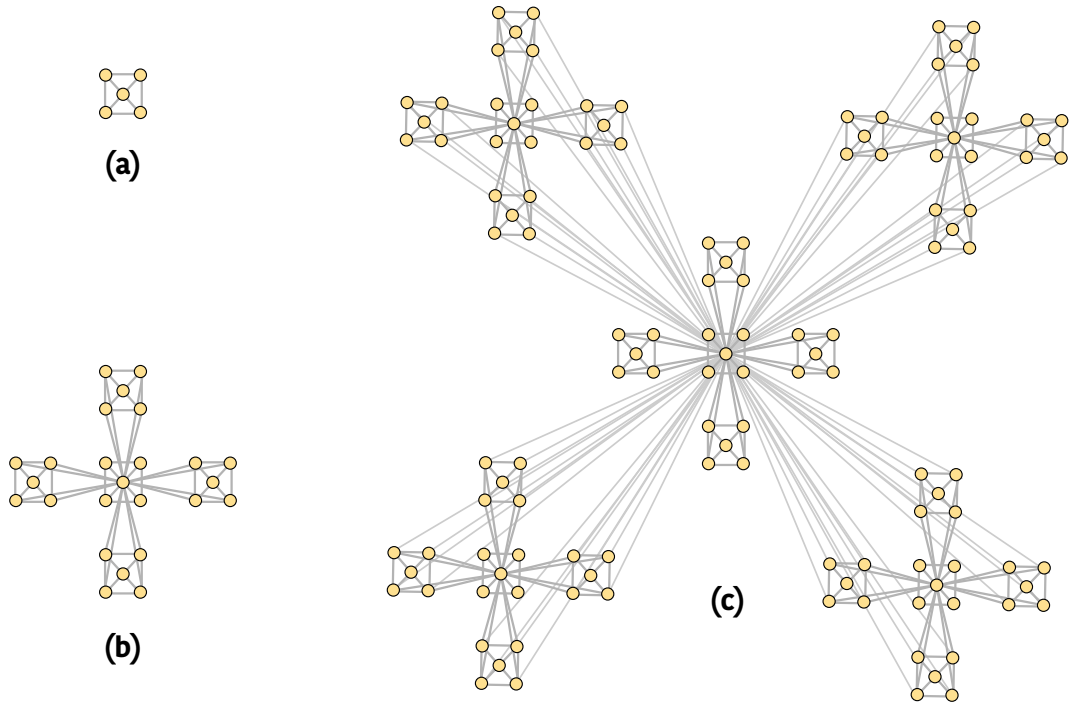


FIGURE 1.8 – **Exemple de construction d'un réseau hiérarchique de Barabási**. À chaque itération, le nombre de niveaux hiérarchiques n augmente, passant du bloc fondamental $n = 0$ (a) à $n = 1$ (b) et $n = 2$ (c).

1.6.3 Le modèle hiérarchique modulaire

Il existe plusieurs méthodes pour construire des réseaux hiérarchiques modulaires (HMN) [41, 43]. Nous présenterons l'une d'elles. On fournit à l'algorithme la dimension hiérarchique d désirée. Au niveau 0, on trouve un module. Le nombre de modules au niveau $i > 0$ est donné par $\prod_{j=1}^{i} \kappa_j$. Par exemple, pour $\boldsymbol{\kappa} = [4, 7, 3]$ et $d = 3$, on aura 4 modules au niveau 1, 28 modules au niveau 2 et 84 modules au niveau 3. Au niveau d, on répartie uniformément n noeuds dans les modules.

Variante microcanonique

Afin de connecter les noeuds, on procède de manière similaire au modèle de Gilbert (Sec. 1.5.1). On répartie m liens parmi les d niveaux. À chaque niveau k, on connecte $m/(d+1)$ liens entre les modules du niveau k (Fig. 1.9). Les liens du niveau k sont distribués aléatoirement parmi les paires de noeuds n'appartenant pas à la même communauté de niveau k. Seulement au niveau $k = d + 1$, on distribue $m/(d + 1)$ liens parmi des paires de noeuds appartenant à la même communauté de niveau d.

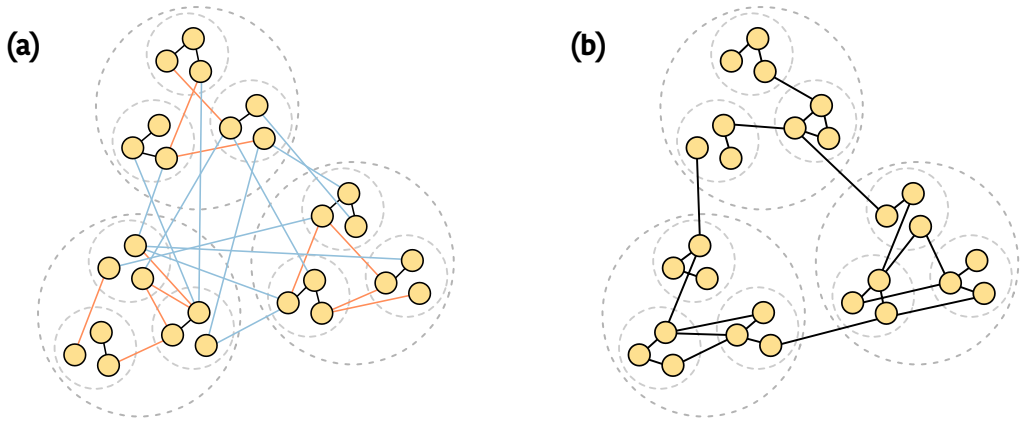


FIGURE 1.9 – **Exemple de construction de réseaux HMN.** Les deux réseaux sont HMN de paramètres $\boldsymbol{\kappa} = [3, 3]$, $d = 2$ et $n = 27$. En (a), le réseau est généré selon la variante microcanonique avec $m = 36$ (les liens de chaque niveau sont illustrés avec différentes couleurs), alors qu'en (b) le réseau est généré selon le modèle canonique.

Variante canonique

Comme pour le réseau aléatoire, on peut aussi considérer une probabilité de connexion entre deux communautés de niveau k qui constituera la variante canonique du réseau aléatoire HMN. On définit un vecteur de connexions à l'interne p_k indiquant la probabilité que deux noeuds ne partageant pas un même module au niveau k et de même module au niveau $k+1$ soient connectés. À $k = d+1$, p_{d+1} est la probabilité d'existence d'un lien entre deux noeuds partageant la même structure au niveau d.

1.7 Connectomique du cerveau

La base de la science des réseaux a été présentée aux sections précédentes. Au cours des années, la science des réseaux s'est spécialisée pour répondre à des questions sur un réseau réel précis : le connectome. Un connectome est une carte des connexions entre les différentes composantes neuronales du cerveau. Le connectome peut être de nature humaine ou animale. Dans le cadre de mémoire, nous nous intéresserons aux connectomes provenant de sujets humains. La branche étudiant le connectome au moyen de systèmes complexes se nomme *connectomique*. La recherche en connectomique est en plein essor et se taille une place importante auprès de la communauté scientifique.

Avant de discuter des observations de la connectomique, il est nécessaire de présenter quelques techniques d'imagerie nous permettant d'étudier le connectome (Sec. 1.7.1). Les méthodes choisies ne forment pas une liste complète pour imager le cerveau. Le choix de la présentation est principalement basé sur ce qui est souvent utilisé en connectomique.

1.7.1 Méthodes d'imagerie et d'exploration cérébrales

Électroencéphalographie

L'électroencéphalographie consiste à installer un casque d'électrodes sur le cuir chevelu du sujet. On mesure le potentiel électrique, résultant d'activités synaptiques, dans chaque électrode. La série temporelle de chaque électrode a une excellente résolution temporelle ($\sim 10^{-5}$s), mais une faible résolution spatiale. La résolution spatiale du cortex est déterminée par le nombre d'électrodes, environ quelques centaines [13]. Comme le courant est mesuré à la surface du cortex, cette technique se limite à une information de surface du cortex.

Les EEG sont particulièrement utiles lorsqu'il s'agit de mesurer certains modes d'activité du cortex cérébral. On distingue généralement 4 modes principaux (voir tableau 1.2). La haute résolution temporelle des EEG permet de mesurer ces ondes.

Table 1.2 – **Les principales ondes cérébrales**

Mode	Fréquence	État cognitif
θ	4-8 Hz	Sommeil
α	8-12 Hz	Entre l'éveil et le sommeil
β	12-40 Hz	Éveillé
γ	40-100 Hz	Tâches cognitives (mémoire,apprentissage...)

Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf) [15]

Pour obtenir une information en profondeur, on utilise généralement l'imagerie par résonance magnétique fonctionnelle. Cette méthode repose sur le signal BOLD *(blood-oxygen-level dependent)*. Lorsqu'un neurone est activé, il consomme de l'oxygène, produit des globules rouges désoxygénés et augmente le débit sanguin localement. Toutefois, comme le débit sanguin augmente plus rapidement que la consommation d'oxygène, on observe une réduction du ratio de globules rouges désoxygénés. Ainsi, en appliquant un champ magnétique, on peut mesurer une variation de la magnétisation et on détecte indirectement l'activité des neurones. Il est important de préciser que la relation entre débit sanguin (signal BOLD) et activité neuronale n'est pas certaine [56]. La mesure d'une augmentation du débit sanguin n'implique pas forcément une augmentation de l'activité neuronale. Cette critique ne doit pas être oubliée avant de tirer

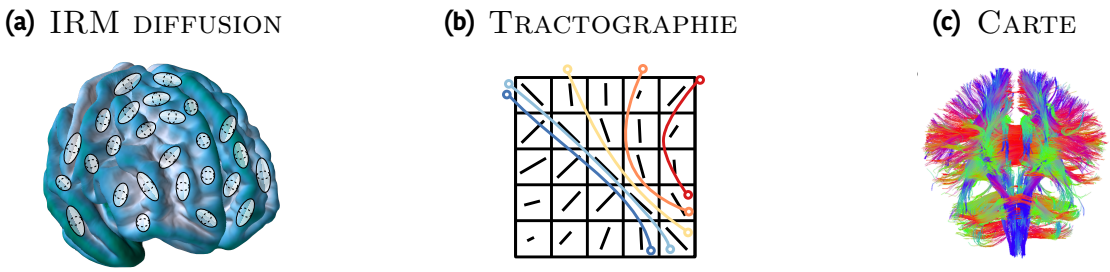


FIGURE 1.10 – **Schématisation du processus de création d'un réseau structurel.** À l'aide d'une IRM, on mesure l'anisotropie de la diffusion de l'eau dans le cerveau (a). Pour chaque voxel, l'axe principal anisotropique guide les fibres (b) afin de recomposer une carte des fibres du cerveau (c). Carte adaptée de [25]

des conclusions avec un connectome provenant de IRMf.

L'IRMf est non évasive et permet de mesurer en profondeur l'activité des neurones. Toutefois, le temps d'acquisition dépend de la rapidité du cerveau à augmenter le débit sanguin en direction des neurones actifs, ce qui se situe entre 1 et 6 secondes. En ce qui a trait à la résolution spatiale, l'IRMf parcellise le cerveau en voxels d'environ 1mm^3. Bien que des techniques de plus en plus poussées permettent de corriger la mesure du mouvement indésirable du patient, l'IRMf est vulnérable aux vibrations.

Tractographie [34]

L'imagerie par résonance magnétique (IRM) ne se limite pas au fonctionnel. On parle d'IRM de diffusion lorsqu'on s'intéresse à la diffusion de l'eau. Lorsqu'une molécule d'eau se déplace dans le cerveau, elle suit des fibres. Ces voies neuronales sont des neurones (l'axone). Comme ces fibres guident sa diffusion, la diffusion est dite anisotrope. L'imagerie mesure cette anisotropie et la direction principale pour chaque voxel. Des programmes informatiques sophistiqués permettent de recomposer de cette manière une carte 3D des fibres du cerveau [18].

Cette méthode comporte des avantages évidents. La carte est basée sur la diffusion de l'eau et permet ainsi de capturer de longues connexions. Bien que les voxels soient de taille similaire à IRMf, les fibres de quelques μm de diamètre sont facilement détectées, ce qui en fait une méthode très précise spatialement. Si les fibres se replient brusquement, il est difficile de capturer leur courbure. De plus, certaines régions très denses où les fibres se croisent mènent parfois à de faux parcours. Par la nature de la méthode, il n'y a pas de résolution temporelle.

Table 1.3 – **Résumé des principales méthodes d'imagerie cérébrale**

Méthode	Résolution	Avantages	Désavantages
Électroencéphalographie (EEG)	*Temporelle :* $\sim 10^{-5}$ s *Spatiale :* $\sim$ 200 électrodes	- Non évasif - Longue séries de données - Excellente résolution temporelle - Insensible aux mouvements du sujet	- Faible résolution spatiale - Imagerie de surface
Imagerie par résonance magnétique fonctionnelle (IRMf)	*Temporelle :* $\sim$ 2s *Spatiale :* $\sim$ 1mm^3	- Non évasif - Excellente résolution spatiale - Imagerie de profondeur	- Faible résolution temporelle - Vulnérable aux vibrations
Tractographie	*Temporelle :* - *Spatiale :* $\sim$ 1mm^3	- Non évasif - Reconstruction des fibres	- Difficulté à distinguer des brins très courbés et les régions denses - Réseau non pondéré

1.7.2 Inférence du connectome

Suite à la prise de mesures, il existe deux techniques pour inférer le connectome : *structurelle* et *fonctionnelle* [85].

Réseau structurel

Un connectome dit *structurel* est basé sur une information anatomique. Les connexions entre deux noeuds dans le connectome ne reposent pas sur une corrélation d'activités temporelles, mais sur une information neurobiologique. On peut inférer un connectome structurel à l'aide de données d'IRM ainsi qu'à l'aide de la tractographie. Par exemple, pour l'IRM, on obtient l'épaisseur des couches du cortex [36]. On suppose qu'une connexion entre deux régions existe si ces deux régions ont des épaisseurs statistiquement semblables. La similarité entre deux régions est définie comme le coefficient de corrélation de Pearson pour tous les sujets. Si le coefficient est supérieur à un certain seuil, alors les deux régions sont connectées. Pour la tractographie, le connectome est dit *structurel* puisqu'il se base sur l'anisotropie de la diffusion de l'eau qui nous informe de la présence des neurones. Ainsi, les liens du connectome sont des neurones (information anatomique).

Réseau fonctionnel

Pour les réseaux fonctionnels, on limite nos connaissances anatomiques. La technique d'inférence fonctionnelle nécessite des séries d'activités comme ceux provenant de EEG ou de IRMf. Dans les deux cas, la procédure est similaire. Une série d'activité temporelle est associée à chaque voxel. On procède à une inférence des connexions entre les voxels. La méthode la plus simple est une inférence par corrélations statistiques [25]. Les noeuds sont dits connectés si leur corrélation dépasse un certain seuil. Plus la série temporelle est longue et plus on observe des corrélations significatives. Les réseaux fonctionnels sont dirigés et pondérés (via la corrélation) [13].

Les données du IRMf ont une très mauvaise résolution temporelle, ce qui rend les corrélations parfois superficielles. De plus, l'activité mesurée est en réalité la consommation d'oxygène dans le neurone, qui n'est pas à proprement dit l'activité neuronale, contrairement aux EEG qui mesurent un potentiel synaptique. Les EEG offrent une excellente résolution temporelle, ce qui en fait un choix intéressant pour ce type de corrélations. Toutefois, leur faible résolution spatiale ne permet pas une parcellisation intéressante du cerveau.

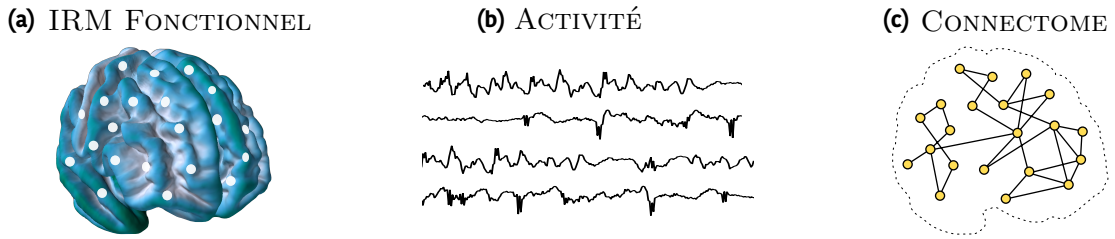


Figure 1.11 – **Schématisation du processus de création d'un réseau fonctionnel.** Pour obtenir un connectome fonctionnel, le sujet est soumis à (a) l'imagerie IRMf (ou EEG) et on mesure l'activité pour chaque voxel (b). La corrélation entre chaque série est calculée et on recompose une matrice de connexions (c) du cerveau.

1.7.3 Les observations principales de la connectomique

Une fois la matrice d'adjacence d'un connectome obtenu, il nous est possible de mesurer différentes propriétés du connectome. Les outils de la science des réseaux sont alors très adaptés pour la connectomique.

Ségrégation et intégration

On distingue deux principes de connectivité au niveau cérébral : la ségrégation et l'intégration [77]. La ségrégation est la propriété de spécialisation du cerveau. Des ensembles de neurones (régions) et des neurones individuels sont spécialisés dans le traitement de certaines tâches et organisés de façon à former un ensemble complexe, qu'on nommera région corticale ségrégée [76]. Par exemple, pour le cortex visuel primaire, on distingue des régions réagissant de façon différente selon le type de stimuli (par exemple la position rétinotopique [2] [86]). Lorsqu'un groupe est désigné pour traiter le signal, on distingue à nouveau une spécialisation de différentes sous-régions : forme, couleur, mouvement. On trouve ainsi dans le cerveau de la ségrégation fonctionnelle.

À l'opposé, lorsque plusieurs régions travaillent ensemble pour former une activité cognitive, on parlera d'intégration fonctionnelle. Pour l'intégration fonctionnelle, il est nécessaire que l'organisation des connexions entre les régions soit correctement réglée. En effet, la distance synaptique entre deux neurones est très faible. On remarque aussi que les connexions entre deux régions sont généralement réciproques. Cette réciprocité permet un phénomène de cohérence entre deux régions et permet une synchronisation des neurones. De cette manière, l'activité neuronale globale entre différentes régions paraît unifiée [13].

2. On observe que le traitement du stimulus visuel ne va pas toujours au même groupe de neurones et dépend de la localisation initiale du stimulus sur la rétine (donc du champ visuel). La rétinotopie est alors la relation entre la position sur la rétine et le groupe de neurones traitant l'information.

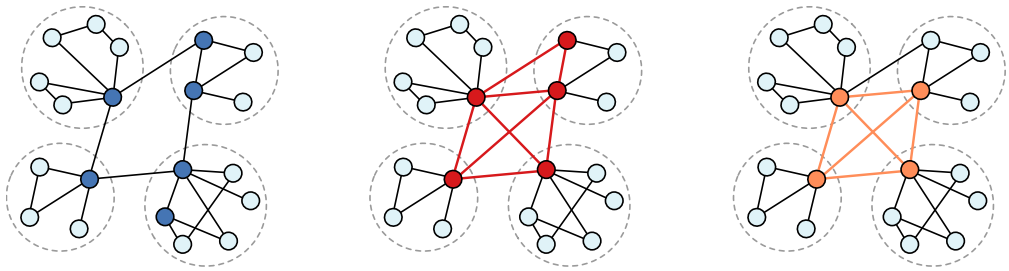
Ces phénomènes de ségrégation et d'intégration sont d'une grande importance afin de supporter la présence d'une activité cognitive. Toutefois, la coexistence de ces processus est surprenante puisqu'ils s'opposent mutuellement. Pour détecter la présence de l'intégration fonctionnelle, on note de fortes corrélations statistiques dans la dynamique neuronale de régions éloignées et stimulées. À l'opposé, la ségrégation se manifeste par une indépendance statistique entre deux régions. L'étude du connectome permet d'étudier l'équilibre entre ces deux concepts. Pour maintenir une intégration, le réseau nécessite de faibles distances entre deux noeuds. Pour la ségrégation, un haut coefficient d'agrégation permet de mesurer une indépendance entre deux régions [61, 77]. Ces deux propriétés se retrouvent chez les réseaux de type *small-world*.

Observation du small-world

Lorsque les techniques d'imagerie nous ont permis d'obtenir des cartes du connectome humain, l'engouement a été immédiat. La disponibilité de meilleurs connectomes a d'ailleurs permis de généraliser différents constats. Par exemple, les réseaux structurels et fonctionnels humains obtenus par IRMf et tractographie possèdent tous les caractéristiques d'un réseau small-world. Également, les connectomes non-humains, comme le *Caernorhabditis elegans*, celui du chat et le macaque [7, 82] partagent la propriété du small-world. Cette propriété favorise la ségrégation et l'intégration. Elle permet aussi un réseau peu dense et possédant seulement quelques longues connexions assurant une faible distance entre toutes les régions. L'origine de cette propriété pourrait être associée à une optimisation de l'organisation durant l'évolution. Tout en conservant une structure complexe possédant une balance entre ségrégation et intégration, le cerveau doit aussi minimiser les connexions à longue distance qui auraient un coût plus élevé [14].

Invariance d'échelle

Lorsqu'il est question d'invariance d'échelle, on recense différentes observations. Pour observer une invariance d'échelle, la distribution des degrés, ou des poids, doit suivre une loi de puissance. Pour un connectome fonctionnel d'un humain obtenu par IRMf, des chercheurs observent une distribution de degrés suivant une loi de puissance d'échelle $\alpha = 2.0$ [23]. Toutefois, lorsque le même traitement est appliqué à une échelle moins fine des régions, il est soutenu que le réseau conserve ses propriétés de *small-world* mais ne possède pas une invariance d'échelle [1]. Pour le vers *C. Elegans*, on ne retrouve pas d'invariance d'échelle [4]. Comment expliquer ces différentes conclusions ? Lorsqu'on observe une invariance d'échelle, on se base généralement sur la tendance de la distribution des degrés. Comme toute distribution, plus l'échantillon est large et plus on a une bonne fiabilité statistique. Lorsqu'on décompose le cerveau en régions, on réduit le nombre de noeuds du réseau à environ 100 (90 dans le cas



(a) *Hubs* **(b)** *Rich-Club* **(c)** *Core*

Figure 1.12 – **Comparaison de *hubs*, *rich-club* et *core*.** Schématisation de différents types de noeuds. Les noeuds possédant de très hauts degrés (queue de la distribution de degrés) sont des *hubs* (a). Un ensemble de *hubs*, denses entre eux, est un *rich-club* (b). La décomposition en coeur (c) (Sec.1.3.2) identifie plutôt un ensemble dont les noeuds ont au moins un degré de k entre eux ($k = 3$ dans l'exemple). Figure inspirée de [14]

de [1]). Pour des réseaux de chats, de vers ou de macaques, on trouve entre 30-300 noeuds. Un aussi faible nombre de noeuds ne permet pas de prendre une mesure robuste. De plus, lors d'une parcellisation, on altère directement la distribution des degrés de manière arbitraire.

Bien qu'une distribution soit une mesure concluante et importante pour détecter l'invariance d'échelle, la comparaison de la robustesse de réseaux aléatoires, small-world et invariants d'échelle avec des connectomes de macaque et de chats [44] nous informe sur les ressemblances topologiques. En retirant des noeuds et des liens, on observe que les propriétés topologiques (plus petit parcours moyen et le coefficient d'agrégation) évoluent similairement pour les connectomes et les réseaux invariants d'échelle. Ces similarités sont dues à la présence de *hubs*, généralement absentes pour un graphe aléatoire.

L'organisation en rich-club

L'étude du connectome montre la présence de noeuds possédant un fort degré et très connectés entre eux, on nomme ce phénomène le *rich-club* (Fig. 1.12). Ces ensembles ont un rôle important, car ils permettent de minimiser la distance entre différentes régions. Pour un connectome sans poids, le coefficient du rich-club $\Phi(k)$ où k est le degré se mesure via

$$\Phi(k) = \frac{2E_k}{N_k(N_k - 1)} \tag{1.19}$$

où E_k est le nombre de connexions restantes si on retire tous les noeuds ayant un degré inférieur ou égal à k et N_k est le nombre de noeuds ayant un degré supérieur à k. Le coefficient du rich-club s'exprime comme le rapport entre le nombre de liens dans l'ensemble des noeuds ayant un degré supérieur à k et le nombre de liens possibles dans cet ensemble. Autrement dit, il s'agit de la densité de connexions pour les noeuds ayant un degré supérieur à k. Le coefficient est borné entre 0 et 1. Lorsqu'on mesure le coefficient, il est essentiel de calculer un

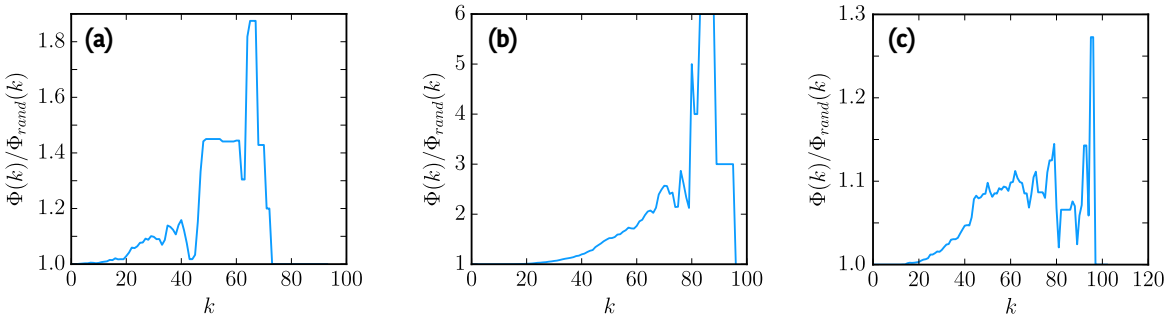


FIGURE 1.13 – **Coefficients du rich-club pour trois connectomes.** Les trois graphiques illustrent le coefficient du rich-club (1.19) normalisé par le coefficient du rich-club d'un réseau aléatoire équivalent pour le connectome du *C. Elegans* (a), du connectome humain (b) et de la souris (c).

coefficient normalisé par celui d'un réseau aléatoire équivalent (autant de noeuds et de liens). Les noeuds membres du rich-club se caractérisent par un haut degré, une haute centralité et ont une forte adhésion à différents modules.

La présence de rich-club a été détectée chez l'humain [79] (Fig.1.13). Comme ces membres assurent la transmission rapide d'information entre les modules éloignés, les rich-club sont essentiels pour l'intégration fonctionnelle. Leurs connexions sont toutefois très coûteuses et représentent une fraction importante du coût total de connexions du connectome [78]. On montre aussi que cette structure est primordiale pour le maintien d'un cerveau en santé [80].

L'organisation modulaire

La recherche de modules occupe une place importante en neurosciences. La modularité d'un réseau complexe est un atout essentiel lorsqu'il est question d'adaptabilité et de robustesse [45, 73]. D'un point de vue adaptatif, comme chaque module est stable dans ses fonctions, le système peut évoluer un module à la fois sans risquer de perdre son état actuel. Durant l'évolution, les fonctions sont assurées par les autres modules. On en conclut que les réseaux modulaires sont plus adaptés à l'évolution.

En connectomique, la présence de modules est justifiée par différentes raisons [50].

1. Une organisation modulaire favorise la ségrégation. Avec une structure hiérarchique, la spécification de différentes structures est encore plus marquée. De plus, comme les structures sont généralement denses, le plus petit parcours entre deux noeuds est faible et favorise également l'intégration fonctionnelle [50].

2. Les structures modulaires supportent généralement une dynamique complexe possédant différents régimes, comme nous aurons l'occasion de le voir au Chapitre 3 [52, 59].

3. Plusieurs mécanismes de développement du cerveau prédisent la formation de modules [50]. Une dynamique avec un réseau adaptatif sous une dynamique neuronale favorise le développement de modules.

Pour détecter une formation modulaire, la théorie des graphes fournit les outils nécessaires [2, 10, 54]. Un algorithme de détection hiérarchique a été appliqué sur les connectomes fonctionnels ($\sim 1\,800$ noeuds) de 18 sujets humains en santé [51]. À l'aide de l'information mutuelle, les différents modules ont été comparés entre les sujets. La similitude entre les modules des différents patients était suffisamment forte pour qu'un réseau soit utilisé afin de représenter le groupe. Sur ce réseau, à l'échelle hiérarchique la moins fine, les cinq modules les plus peuplés ont été directement associés à des fonctionnalités anatomiques bien connues : lobe central (sensorimoteur), lobe pariétal (attention), lobe occipital centre (visuel primaire), lobe occipital latéral (visuel secondaire), lobe fronto-temporal (symbolique). La présence de modules a également été détectée pour des connectomes structurels [17].

Chapitre 2

Les réseaux complexes en tant que propriété émergente de l'attachement préférentiel hiérarchique

Complex networks as an emerging property of hierarchical preferential attachment

Laurent Hébert-Dufresne[1,2], Edward Laurence[1], Antoine Allard[3],
Jean-Gabriel Young[1] et Louis J. Dubé[1]

[1] Département de Physique, de Génie Physique, et d'Optique
Université Laval, Québec, Québec, Canada G1V 0A6
[2] Santa Fe Institute, Santa Fe, NM, 87501
[3] Departament de Física Fonamental
Universitat de Barcelona, Martí i Franquès 1, 08028 Barcelona, Spain

Référence : Phys. Rev. E, 92 (2015), p. 062809.

© 2015 The American Physical Society (§2.3–§2.9)

2.1 Avant-propos

Au chapitre 1, nous avons vu les briques de base de la science des réseaux et de la connectomique. Afin de poursuivre notre compréhension du rôle de la structure sur les propriétés émergentes, il convient d'abord d'explorer la croissance d'une structure hiérarchique. Ce chapitre porte sur une généralisation hiérarchique du processus d'attachement préférentiel. Le modèle est d'abord présenté comme la généralisation naturelle de l'attachement préférentiel et ses propriétés sont explorées analytiquement et numériquement. On trouvera en compléments quelques résultats secondaires ne se trouvant pas dans le papier original et répondant à quelques interrogations laissées ouvertes dans cette publication. Nous verrons, à l'aide de ce modèle, comment les propriétés d'un réseau sont capturées en inférant la structure. Cette conclusion nous guidera vers l'étude des structures hiérarchiques sous une dynamique, selon une perspective de la connectomique, au chapitre 3.

2.2 Résumé

Les réseaux complexes n'ont pas une structure rigide ; il n'existe pas de règles claires pour leur fabrication. En admettant leur apparent caractère aléatoire, des propriétés complexes structurelles émergent universellement. Nous proposons qu'une large classe de systèmes complexes puisse être modélisée comme une organisation imbriquée à plusieurs niveaux (potentiellement une infinité), suivant la même règle de croissance connue sous le nom d'attachement préférentiel (*preferential attachment*). Nous donnons des exemples de ces hiérarchies dans ces systèmes réels, comme la pyramide des entités oeuvrant dans l'industrie du film. Nous montrons aussi comment les réseaux complexes réels peuvent être interprétés par une projection de notre modèle, où leur indépendance d'échelle, leur agrégation, leur hiérarchie, leur fractalité et leur navigabilité émergent naturellement. Nos résultats suggèrent que les réseaux complexes, vus comme des systèmes en croissance, peuvent être plutôt simples et que l'apparente complexité de leur structure n'est qu'une réflexion de leur nature hiérarchique inobservée.

2.3 Abstract

Real complex systems are not rigidly structured ; no clear rules or blueprints exist for their construction. Yet, amidst their apparent randomness, complex structural properties universally emerge. We propose that an important class of complex systems can be modelled as an organization of many embedded levels (potentially infinite in number), all of them following

the same universal growth principle known as preferential attachment. We give examples of such hierarchy in real systems, for instance in the pyramid of production entities of the film industry. More importantly, we show how real complex networks can be interpreted as a projection of our model, from which their scale independence, their clustering, their hierarchy, their fractality and their navigability naturally emerge. Our results suggest that complex networks, viewed as growing systems, can be quite simple, and that the apparent complexity of their structure is largely a reflection of their unobserved hierarchical nature.

2.4 Introduction

The science of complexity is concerned with systems displaying emerging properties ; systems where the properties of the whole do not directly follow from the properties of the parts [73]. However, we intend to show how one property of the whole, *hierarchy*, can alone be the origin of more complex features. We will describe hierarchical systems through a general model of *colored balls in embedded bins* which itself explains the emergence of other features through the projection of these hierarchical systems onto complex networks.

Most real networks tend to feature properties not found in most classic models of sparse random networks : *scale-independence*, fat-tailed degree distribution [6, 16] ; *modularity*, the grouping of nodes in denser groups [30, 37, 82] ; *hierarchy*, the embedding of multiple levels of organization [19, 66] ; *fractality*, the self-similarity between levels of organization [74, 75] ; and *navigability*, the possibility of efficient communication through a hidden metric space [11, 12, 60].

Sophisticated algorithms can be designed to reproduce most of these features, often based upon a multiplicative process to force their emergence by reproducing a basic unit on multiple scale of organization [58, 65]. These models are useful as they can create realistic structures and test hypotheses about measured data. However, these constructions are not intended to provide any insights on the underlying mechanisms behind the growth of the system.

In contrast, generative models are quite successful at suggesting principles of organization leading to specific properties. For example, simple models exist to propose possible origins for scale-independence [6] or of the small-world effect [82], but they fail to model the emergence of properties not included by design. Consequently, the identification of new universal properties requires the creation of new generative models. It is fair to say that a single unifying principle has yet to be proposed.

In this paper, we aim to close the gap between complex deterministic algorithms and simple stochastic growth models. The hierarchical nature of networks suggests that the observed links between nodes are merely projections of higher structural units [19, 37, 38] (e.g. people create

groups within cities in given countries). These subsystems will be our focus. We use one general assumption to design an equally general model of hierarchical systems : all embedded levels of organization follow preferential attachment.

On the one hand, our model can be seen as a generalization of classical preferential attachment models [21, 22, 37, 38, 46, 48]. We can thus apply methods developed in this context by generalizing them to hierarchical systems. On the other hand, our model fills the gap to previous studies wishing to introduce non-trivial structural properties, such as clustering and centrality. Past models manipulate the networks through local rules to add, remove or rewire links : for instance, triadic closure [8, 81] or copying mechanisms [27, 47]. We find that complex properties emerge more naturally when changing the focus of the model from the actual network and its properties to the hierarchical system that produces it.

We validate this model on the well documented dataset of production entities in the film industry (i.e. producers produce films within companies in given countries). We then study the structure of the projection of this system onto a complex network of co-productions between film producers. Interestingly, the resulting networks feature a scale-independent hierarchical organization, community structure, fractality and navigability.

The paper is structured as follows. In Sec. 2.5, we provide a brief review of preferential attachment (PA), followed by an overview of structural preferential attachment (SPA) in Sec. 2.6. In Sec. 2.7, we generalize this organization principle to a family of processes generating hierarchical systems of embedded structural levels. A particular process of this family is then algorithmically described in 2.7.2 and mathematically studied in 2.7.3. In Sec. 2.8, we explain how complex networks can be obtained from this process by projecting a hierarchical system onto a chosen structural level. Finally, our conclusions are presented in Sec. 2.9 and a few technical details are covered in two short Appendices.

2.5 Preferential attachment (PA)

The preferential attachment principle is a ubiquitous *rich-get-richer* mechanism modelling complex systems of all sorts [6, 16, 20, 28, 37, 72, 84]. It implies that the likelihood for a given entity to be involved in a new activity is roughly proportional to its total past activities. For instance, an individual with 10 acquaintances in a social network is roughly 10 times more likely to gain a new connection than one with a single acquaintance. This does not imply causation ; the individual does not necessarily gain a new connection because of its existing ones, but merely that its past is a good indicator of its future activity. This simple mechanism leads to a scale-independant distribution of the activity in question, modelling any system where the distribution of a resource among a population roughly follows a power-law distribution. Consequently, the number N_s of individuals with a share s ($\in \mathbb{N}$) of the resource

scales as $s^{-\gamma}$, where γ is called the scaling exponent.

In practice, we consider a discrete time process where, during a time step $\Delta t = 1$, a new element i of share $s_i = 1$ is introduced within the system with rate B (birth event) or the share s_j of an existing element j is increased to $s_j + 1$ with rate G (growth event). We can write a rate equation governing the expected number of individuals N_s with a given share s :

$$N_s(t+1) = N_s(t) + B\delta_{s,1} + \frac{G}{\sum sN_s(t)} \left[(s-1)\, N_{s-1}(t) - sN_s(t)\right] \tag{2.1}$$

where $\sum sN_s(t)$ is the sum of all shares (total resource) used to normalize the transition probabilities and which rapidly converges to $(B+G)\,t$. Consequently, we will hereafter use, $\sum_s sN_s(t) = (B+G)t$ interchangeably whenever they appear. Since B is the birth rate, the evolution of the normalized distribution $\{\tilde{N}_s(t)\}$ can be obtained by replacing $N_s(t)$ by $tB\tilde{N}_s(t)$:

$$(t+1)B\tilde{N}_s(t+1) = tB\tilde{N}_s(t) + B\delta_{s,1} + \frac{GB}{B+G}\left[(s-1)\,\tilde{N}_{s-1}(t) - s\tilde{N}_s(t)\right] . \tag{2.2}$$

Solving at statistical equilibrium, i.e. $\tilde{N}_s(t+1) = \tilde{N}_s(t) = \tilde{N}_s^*$, yields

$$\left(1 + s\frac{G}{B+G}\right)\tilde{N}_s^* = \frac{G}{B+G}\,(s-1)\,\tilde{N}_{s-1}^* + \delta_{s,1} \tag{2.3}$$

or more directly for $s > 1$

$$\tilde{N}_s^* = \frac{\prod_{m=1}^{s-1} \frac{G}{B+G} m}{\prod_{m=1}^{s}\left(1 + \frac{G}{B+G} m\right)} . \tag{2.4}$$

Asymptotically for $s \to \infty$, this steady state can be shown to scale as a power-law

$$\lim_{t,s\to\infty} \tilde{N}_s^*(t) \propto s^{-\gamma} \quad \text{with } \gamma = 2 + \frac{B}{G} . \tag{2.5}$$

2.6 Structural preferential attachment (SPA)

With the ongoing focus on the modularity of complex systems, e.g. the community structure of networks, it is essential to be able to consider structural properties of real systems within preferential attachment processes. In a recent study, we have introduced colored balls to represent individuals in social systems where unique individuals (unique colors) are a resource for communities (boxes) and vice versa [37, 38]. This can be mapped to a process where colored balls are placed in boxes. Balls of the same color are meant to represent different activities of the same individual, just as different boxes represent different structures growing by receiving new balls. We have extended preferential attachment to structured systems : just as an individual involved in more social groups is more likely to join a new group, a larger social group is more likely to gain new members than a small one. We have coined the name, structural preferential attachment (SPA), to describe this first level of extension of the PA principle.

In SPA, the two important quantities are the membership of a given color — i.e., the number of structures in which that color is found — and the size of a given structure — i.e., the number of balls it contains. They can be followed by the rate equation approach of Eq. (2.1). In distinction to the previous section, we now have a first structural level, and our notation reflects this extension by an extra index on the associated quantities. In the case of memberships, the share of a ball is now the number m of apparitions in different structures, whereas in the case of sizes, the share of a structure is now the number n of balls it contains. Hence, in both cases, the total resource is given by the sum of all balls found in the system, regardless of their colors. We can thus write

$$\begin{aligned} N_{1,m}(t+1) &= N_{1,m}(t) + {}^{(N)}B_1\delta_{m,1} \\ &\quad + \frac{{}^{(N)}G_1}{\left({}^{(N)}B_1 + {}^{(N)}G_1\right)t}\left[(m-1)\,N_{1,m-1}(t) - mN_{1,m}(t)\right] \end{aligned} \tag{2.6}$$

for the number $N_{1,m}$ of different colors with memberships m at the first structural level. ${}^{(N)}B_1$ and ${}^{(N)}G_1$ now represent the rates of introducing a new color (birth) or re-using an old one (growth), respectively. Similarly, the number of structures $S_{1,n}$ of size n evolves as

$$\begin{aligned} S_{1,n}(t+1) &= S_{1,n}(t) + {}^{(S)}B_1\delta_{n,1} \\ &\quad + \frac{{}^{(S)}G_1}{\left({}^{(S)}B_1 + {}^{(S)}G_1\right)t}\left[(n-1)\,S_{1,n-1}(t) - nS_{1,n}(t)\right]. \end{aligned} \tag{2.7}$$

Since Eqs. (2.6-2.7) and Eq. (2.1) are similar, the normalized distributions, $\{\tilde{N}_{1,s}(t)\}$ and $\{\tilde{S}_{1,s}(t)\}$, with $X_{1,s}(t) = t\,{}^{(X)}B\tilde{X}_{1,s}(t)$ (with $X = N$ or S), satisfy equations of the form (2.2) whose stationary solutions reproduce Eq. (2.4)

$$\tilde{X}^*_{1,s} = \frac{\prod_{m=1}^{s-1}\frac{{}^{(X)}G_1}{{}^{(X)}B_1+{}^{(X)}G_1}m}{\prod_{m=1}^{s}\left(1+\frac{{}^{(X)}G_1}{{}^{(X)}B_1+{}^{(X)}G_1}m\right)}\,, \tag{2.8}$$

from which we recover the scaling exponents directly :

$$\lim_{t,m\to\infty}\tilde{N}^*_{1,m}(t) \propto m^{-\gamma_{N,1}} \quad \text{with } \gamma_{N,1} = 2 + \frac{{}^{(N)}B_1}{{}^{(N)}G_1}\,, \tag{2.9a}$$

$$\lim_{t,n\to\infty}\tilde{S}^*_{1,n}(t) \propto n^{-\gamma_{S,1}} \quad \text{with } \gamma_{S,1} = 2 + \frac{{}^{(S)}B_1}{{}^{(S)}G_1}\,. \tag{2.9b}$$

In the context of social networks, this new process leads to a scale-independent community structure, where both the distribution of members per community and the distribution of communities per individual asymptotically follow a power-law organization. However considering that this organization is found in distributions of friends [6], of members in social groups [37] and of city population [88], it is natural to ask : how would a preferential attachment occurring on *multiple* structural levels influence the created system ? It is a popular idea that complexity frequently takes the form of hierarchy and that a hierarchical organization influences the property of the whole independently of the nature of its content [73]. With the recent successes of preferential attachment models, we hereafter propose a generalization for hierarchical systems.

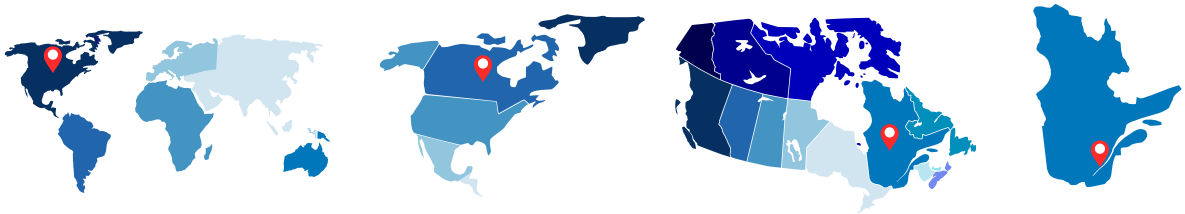


FIGURE 2.1 – (Color online) **An example of hierarchical structure.** Individuals involved in workshops taking place in given states or provinces forming countries within continents (4 embedded structures).

2.7 Hierarchical preferential attachment (HPA)

We now generalize the process of Sec. 2.6 by considering systems consisting of an arbitrary number d of embedded levels of organization. Hence, we can describe Hierarchical Preferential Attachment (HPA) as a scheme of throwing colored balls in d embedded levels of structures, which can be pictured as russian dolls but different.

2.7.1 Qualitative description

We will start with a tongue-in-cheek example of what a model of HPA could be. Its precise nature is of no concern, but serves its illustrative purpose well, for preferential attachment (classic, structural, hierarchical or otherwise) is not meant to mimic the actual mechanisms or microscopic details at play in any system [72]. In the following, the proposed urn scheme should be seen as a potential abstract model for the statistical properties of the system.

Let us assume that we want to study the distribution of scientists who have attended a small workshop held yearly in different states around the world. The network can then be constructed by ignoring time and simply assigning scientists to the different editions : we assign individual scientists to embedded structures (workshops held in geographical regions). Each structural level follows the preferential attachment principle based on the sub-structures they contain. Consider for instance the example of Fig. 2.1 : we are assigning one scientist to one workshop and to do so we must progressively go down the hierarchy of $d = 4$ embedded structures. In this case, large-scale structures represent continents (level $k = 1$) containing countries (level $k = 2$) containing provinces or states (level $k = 3$) containing fine-grained structures representing workshops (level $k = 4$) ; this should be enough to describe the global system (planet Earth, level $k = 0$). Thus, the level k refers to different resolution of coarse-graining, such that large-scale structures mean low resolution (small k) and fine-grained structures mean high resolution (large k).

We now choose a workshop. On Fig. 2.1, we associate the scientist to an existing continent

— $k = 1$, in this case North America — then within that continent we select a country — $k = 2$, Canada — then a province or state — $k = 3$, Québec — and finally a single workshop — $k = 4$, a workshop in Québec City. At each level, the process follows the preferential attachment principle ; e.g., the city was chosen proportionally to the number of workshops therein.

We can now determine the identity of the scientist. This is achieved by lowering the resolution progressively and probing all structural levels with the following question : is the scientist a new participant ? For instance, the scientist could be new to Canada (i.e. he has never attended a workshop in Canada), but not to North America, in which case his identity is borrowed from the United States or Mexico proportionally to his past activity in these two countries.

These embedded preferential attachment processes can be used to impose multiple constraints. Perhaps some countries host the workshop more often than others (preferential attachment at each structural level), and maybe some scientists seldom travel out of their own continent.

The HPA process can be mathematically described by using d different versions of Eq. (2.6) for the memberships of individuals (e.g., how many level k structures in which a given individual is found) and d more of Eq. (2.7) for the sizes of structures (e.g., how many level $(k+1)$ structures in each level k structures). The dynamics is then completely determined, assuming we set the birth ${}^{(N,S)}B_k$ and the growth ${}^{(N,S)}G_k$ rates properly at each level k.

2.7.2 Algorithmic description

We now describe a particular HPA model based on Herbert Simon's preferential attachment process [72] and explicitly show how it can be followed algorithmically. The next sub-section will then formalize the approach with an analytic description. Some visual representations of the model are given in Fig. 2.2 and a large hierarchical structure simulated with HPA is presented in Fig 2.3.

The model is represented either as a literal system of balls in embedded bins, or as the hierarchy it describes. For the rest of the paper, we will refer interchangeably to a level k structure as k–structure. Each event, or time step, is simply the act of throwing an additional ball in the system which depends on parameters p_k with $k \in [0, d+1]$ and q_k with $k \in [0, d]$. It will soon become clear that some of these parameters are trivially assigned to avoid irregularities in the equations : $p_0 = 0$, $p_{d+1} = 1$, and $q_d = 1$.

The general process goes as follows. At every time step $\Delta t = 1$, an event takes place : a ball is thrown in d embedded structures. We first choose a set of structures. Starting at level $k = 1$, we have two options :

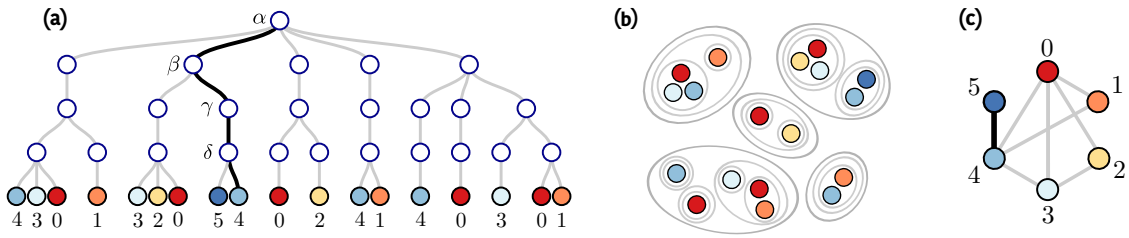


FIGURE 2.2 – (Color online) **Schematization of hierarchical preferential attachment.** HPA process frozen in time as a ball labelled 4 (the label representing a "color") is added to a $d = 3$ hierarchical structure. The process goes as follow. In this event, a structure at level 1 is chosen for growth (probability $1 - p_1$). Among the 5 structures of level 1 (total size 8), the structure β of size 2 is chosen for growth (probability 2/8). Then, into the selected structure β, a smaller structure labelled γ of size 1 is chosen for growth (probability $(1 - p_2) \cdot 1/2$) and finally a level 3 structure labelled δ of size 1 (probability $(1 - p_3) \cdot 1/1$). Since $q_{d=3} = 1$ by construction, the "color" has to be new for δ (probability q_3). Then, the color is also new for γ because it is a size 1 structure and the logical constraint applies. The color is chosen to be new for β (probability q_1), but old for level 0 structure labelled α (probability $1 - q_0$). At this point, the accessible "colors" are those labelled 1 and 4. Balls 0, 2, 3 and 5 can not be chosen since the color should be new for structure β. Balls 1 and 4 have the same probability of being chosen as they both belong to 3 level 1 structures. The ball 4 is then chosen with probability 3/6 and placed in δ. (a) Hierarchical representation as an inverted tree. Navigating downwards corresponds to moving towards ever smaller structures until we reach the balls therein. (b) Representation as labelled balls in embedded levels of structures. (c) Possible network representation of the system. In this case, two nodes share an edge if they belong to a same level 3 structure. Adding ball number 4 to structure δ creates the link highlighted in bold.

1a With probability p_k, we create a new structure. This forces the creation of one structure at all deeper levels $k' > k$ within that new structure. A larger structure cannot exist without containing at least one smaller structure.

1b. With probability $1 - p_k$, an existing k–structure is chosen for growth. It is done preferentially to its size, i.e., the number of $(k + 1)$–structures that it contains. Repeat this step within the chosen structure (i.e. level $k + 1$), until level $k = d$ is reached or until a structure is created at level $k < d$.

Once a new structure has been created at level k, or once the level $k = d$ is reached by choosing existing structures, the color of the ball must be determined. By construction, the ball is new for the k–structure. We must however determine if it is new for the containing $(k - 1)$–structure. If not, we must sequentially examine lower resolution structures. This is determined by one of the two possible choices :

2a. With probability q_k, the color is new for the k–structure. We then move to the level $k - 1$ and repeat the operation (2a or 2b). If level $k = 1$ is eventually reached, a new color is introduced in the system and the two steps process ends.

2b. With probability $1 - q_k$, the color is chosen among all colors already occurring within

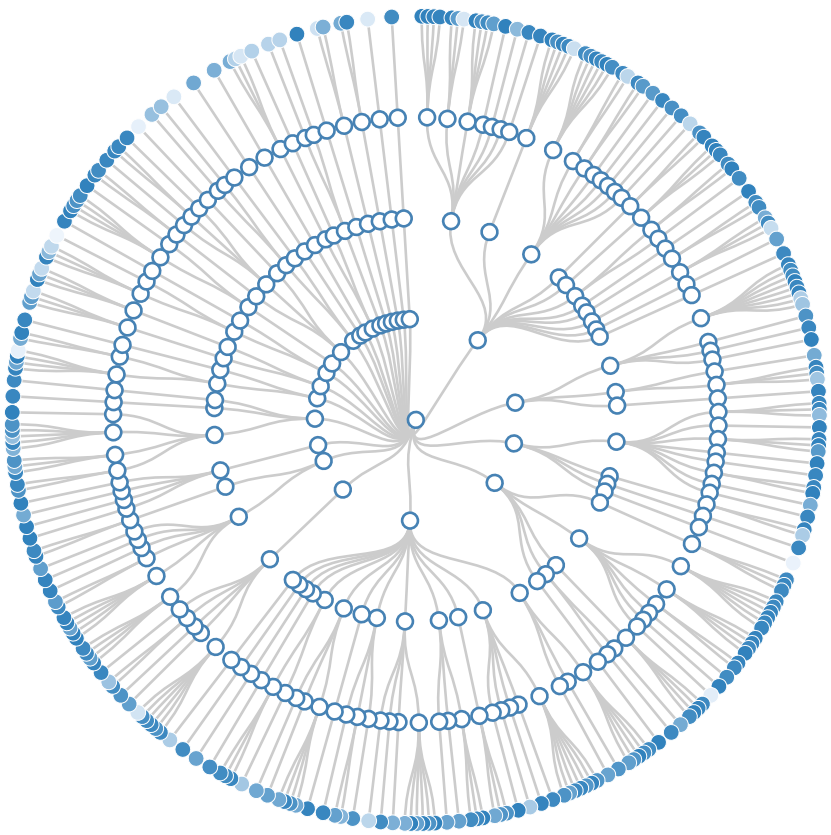


FIGURE 2.3 – (Color online) **An example of HPA.** HPA process for 250 steps on a structure of $d = 3$ levels. Each radius represents a level of organization. The nodes are found at the outermost circle and a unique color (shades of blue, more than 50) specifies their identity.

this particular k–structure. This is done proportionally to the number of $(k+1)$–structures, embedded in that selected k–structure, in which the colors appear. The two steps process concludes.

2.7.3 Mathematical description

The algorithmic rules just described can now be mapped onto an embedded system of preferential attachment equations. Table 2.1 gathers the different quantities involved.

Table 2.1 – **Notation**

p_k	Probability to create a new k–structure.
q_k	Probability to choose a new node for the selected k–structure.
d	Number of structural levels of organization ($d = 1$ for SPA).
${}^{(S)}B_k$	Rate of Structural Birth at level k.
${}^{(S)}G_k$	Rate of Structural Growth of a level k structure (it implies the creation of a new structure at level $k+1$).
${}^{(N)}B_k$	Rate of Nodal Birth at level k (equivalent to the rate of adding a new node to the system).
${}^{(N)}G_k$	Rate of Nodal membership Growth at level k (rate at which a node acquires membership to an existing k–structure).
$S_{k,n}$	Number of k–Structures of size n (i.e., containing n different $(k+1)$–structures).
S_k	Number of Structures at level k ($= \sum_n S_{k,n}$).
$N_{k,m}$	Number of Nodes with m memberships at level k (i.e., appearing in m different k–structures).
P_k	Probability to choose a k–structure of size 1 under PA.
$R_k(d)$	Probability that the construction process ends by choosing an existing node at level k, considering d levels of organization.

Structural birth and growth

The structures of level k have a rate of birth, ${}^{(S)}B_k$, and of growth, ${}^{(S)}G_k$, for $k \leq d$, given by

$$ {}^{(S)}B_k = \sum_{i=1}^{k} p_i \prod_{j=1}^{i-1} (1 - p_j) \tag{2.10a} $$

$$ \text{and} \quad {}^{(S)}G_k = p_{k+1} \prod_{i=1}^{k} (1 - p_i) \tag{2.10b} $$

since birth events occur if structures are created at level k or at a lower resolution ($k' < k$). The growth of a k–structure requires to choose existing structures at levels $1 \leq i \leq k$ (probability $\prod_{i=1}^{k}(1 - p_i)$) and the creation of a structure at level $k+1$ (probability p_{k+1}). In order to make every equation coherent, we adopt the product convention $\prod_{k=i}^{j} a_k = 1$ and the sum convention $\sum_{k=i}^{j} a_k = 0$ for $j < i$.

With these probabilities, the number $S_{k,n}(t)$ of k–structures with size n can be approximately followed using Eq. (2.7). However, while this is exact for the first structural level, it is an approximation for structures at a deeper level, $k > 1$. For example, the probability to choose a structure of size n at level 2 will depend on the size m of the level 1 structure in which it is nested. Mathematically, whereas level 1 evolves according to

$$\begin{aligned} S_{1,m}(t+1) = S_{1,m}(t) + {}^{(S)}B_1\delta_{m,1} \\ + \frac{{}^{(S)}G_1}{\left[{}^{(S)}B_1 + {}^{(S)}G_1\right]t}\left[(m-1)\,S_{1,m-1}(t) - mS_{1,m}(t)\right], \end{aligned} \tag{2.11}$$

level 2 is governed by a somewhat more involved expression

$$\begin{aligned} S_{2,n,m}(t+1) = S_{2,n,m}(t) + \\ \frac{mS_{1,m}(t)}{\left[{}^{(S)}B_1 + {}^{(S)}G_1\right]t}\left\{{}^{(S)}G_2\frac{(n-1)S_{2,n-1,m}(t) - nS_{2,n,m}(t)}{\sum_i iS_{2,i,m}(t)} - {}^{(S)}G_1\frac{S_{2,n,m}(t)}{S_{1,m}(t)}\right\} \\ + \frac{(m-1)S_{1,m-1}(t)}{\left[{}^{(S)}B_1 + {}^{(S)}G_1\right]t}\left\{{}^{(S)}G_1\frac{S_{2,n,m-1}(t)}{S_{1,m-1}(t)} + {}^{(S)}G_1\delta_{n,1}\right\} + {}^{(S)}B_1\delta_{n,1}\delta_{m,1} \end{aligned} \tag{2.12}$$

where $S_{2,n,m}(t)$ is the number of level 2 structures of size n, nested in a level 1 structure of size m. This equation takes into account the choice of a 1–structure of size m or $(m-1)$ and then the growth or the birth of a 2–structure.

To reduce Eq. (2.12) to a more manageable rate equation of the form Eq. (2.7), one must sum over all m to obtain an equation for $S_{2,n}(t) = \sum_m S_{2,n,m}(t)$. Under the approximation

$$\begin{aligned} \langle n\rangle_{S,2,m} &\equiv \sum_n n\frac{S_{2,n,m}}{mS_{1,m}} \\ &\simeq \sum_n n\frac{S_{2,n}}{\sum_j jS_{1,j}} = \sum_n n\frac{S_{2,n}}{\sum_j S_{2,j}} \equiv \langle n\rangle_{S,2} \end{aligned} \tag{2.13}$$

and using the relations $\sum_j jS_{k,j} = \left[{}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k\right]t$ and ${}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k = {}^{(S)}B_{k+1}$, the simplification follows immediately. This type of approximation can be applied successively to all levels (e.g. $\langle n\rangle_{S,3,i,j} = \langle n\rangle_{S,3}$), yielding equations similar to Eq. (2.7). The stationary counterparts and scaling exponents (Eq. 2.9) follow under the obvious replacements $(S_{1,n}, {}^{(S)}B_1, {}^{(S)}G_1) \to (S_{k,n}, {}^{(S)}B_k, {}^{(S)}G_k)$.

The resulting dynamical equations therefore describe a set of *uncorrelated* levels of structural organization with well-defined scaling exponents $\{\gamma_{S,k}\}$.

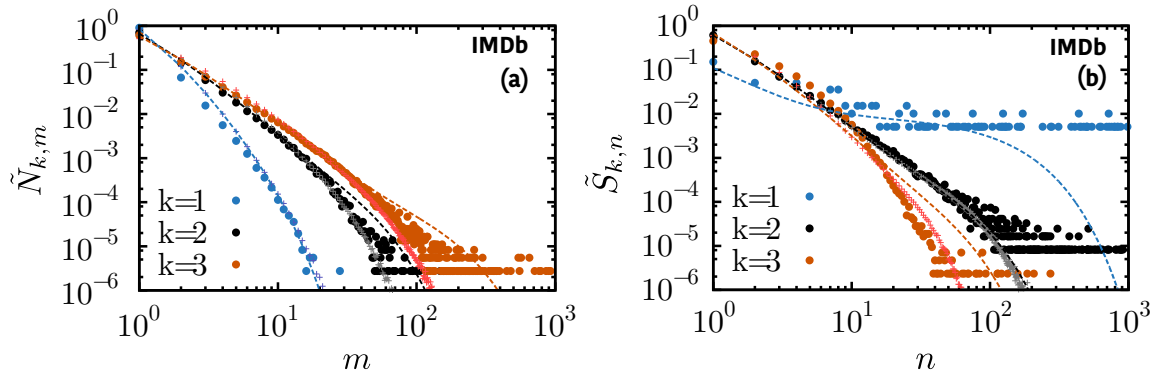


FIGURE 2.4 – (Color online) **Hierarchical structure of film production.** Events involving producers are distributed among $d = 3$ structural levels : films at $k = 3$ (sequence of upper dots in (a) and of lower dots in (b)), in production companies at $k = 2$ (sequence of middle dots in (a) and (b)) in countries at $k = 1$ (sequence of lower dots in (a) and of upper dots in (b)). (a) Distribution of the number of films/companies/countries a given producer is involved with. (b) Distribution of the number of producers/films/companies involved within a given film/company/country. The empirical data is shown with dots. Lines are obtained with Eqs (2.6-2.7) using the corresponding birth and growth probabilities ; crosses indicate direct Monte-Carlo simulations. Both calculations are iterated for 10^6 time steps using $(p_1, p_2, p_3) = (0.0005, 0.185, 0.385)$, $(q_0, q_1, q_2) = (0.80, 0.60, 0.50)$. Simulated results of $S_{1,n}$ are not shown to avoid cluttering the figure (note that the plateau observed in the empirical data is due to finite size). The correspondence between the observed scale exponents and our mathematical results implies that the model is not over parametrized : $2d$ parameters for $2d$ scale exponents. The chosen parameters were hand selected to roughly reproduce the qualitative behaviour of each distribution.

Nodal birth and membership growth

While the description of structure sizes is a straightforward problem, things get more involved for the number $N_{k,m}(t)$ of colors appearing in m structures of level k. An important logical constraint occurs for k–structures with size equal to one : if the color is new for the sole structure of level $k+1$ therein (probability q_{k+1}), it must logically be new for the structure of level k (as seen in the example of Fig. 2.2). Thus, the probabilities $\{q_k\}$ must be corrected to account for this logical constraint :

$$\begin{aligned} q'_k(t) &= q_k + P_k(t) q_{k+1} \\ &= q_k + \frac{\tilde{S}_{k,1}(t)}{\sum_n n \tilde{S}_{k,n}(t)} q_{k+1} \end{aligned} \tag{2.14}$$

where $P_k(t)$ is the probability that the k–structure of interest had a size equal to 1. In other words, if the color is new at level k, it can either be because of the initial probability q_k, or because it was forced to be new by the aforementioned logical constraint. Eq. (2.14) is only valid for $0 < k < d$ since there is no correction at $k = 0$ and $k = d$; $q_0 = q'_0$ and $q_d = q'_d = 1$.The probabilities $P_k(t)$ can be obtained from the rate equation for sizes of k–structures (Eq. (2.7)),

as well as from their steady state values in the limit $t \to \infty$. Together this yields

$$\lim_{t\to\infty} q'_k(t) = q_k + \frac{\tilde{S}^*_{k,1}}{\sum_n n \cdot \tilde{S}^*_{k,n}} q_{k+1} \tag{2.15}$$

$$= q_k + \frac{{}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k}{{}^{(S)}B_k + 2\,{}^{(S)}G_k} \frac{q_{k+1}}{\langle n^* \rangle_{S,k}} \tag{2.16}$$

where the average size $\langle n^* \rangle_{S,k} = \sum_n n \tilde{S}^*_{k,n}$ corresponds intuitively to the ratio of the total rate to the birth rate :

$$\langle n^* \rangle_{S,k} = \frac{\left[{}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k\right]}{{}^{(S)}B_k}. \tag{2.17}$$

This result can also be obtained analytically and its demonstration is relegated to Appendix 2.10. Inserting this last expression in Eq. (2.16) finally leads to

$$\lim_{t\to\infty} q'_k(t) = q_k + \frac{q_{k+1}}{1 + 2\,{}^{(S)}G_k / {}^{(S)}B_k} \ . \tag{2.18}$$

It is then a matter of evaluating the birth ${}^{(N)}B_k$ and growth rates ${}^{(N)}G_k$ (see Table 2.1). To obtain the growth rates, let us consider the probability $R_k(d)$ that the chosen color is an existing one selected according to level k. These probabilities are easily calculated for the three deepest levels. By definition, $R_d(d) = 0$, and :

$$R_{d-1}(d) = \left(1 - q'_{d-1}\right) \prod_{i=0}^{d-1} (1 - p_i) \tag{2.19}$$

$$\text{and } R_{d-2}(d) = \left(1 - q'_{d-2}\right) p_{d-1} \prod_{i=0}^{d-2} (1 - p_i) + \left(1 - q'_{d-2}\right) q'_{d-1} \prod_{i=0}^{d-1} (1 - p_i) \ . \tag{2.20}$$

These probabilities yield a recursive expression for $k \leq d - 2$:

$$R_k(d) = \left(1 - q'_k\right) p_{k+1} \prod_{i=0}^{k} (1 - p_i) + \left(1 - q'_k\right) q'_{k+1} \frac{R_{k+1}(d)}{1 - q'_{k+1}} \ , \tag{2.21}$$

starting from $R_{d-1}(d)$ given above. The terms ${}^{(N)}G_k$ can then be written as the sum of the probabilities of choosing an existing node according to level k or higher levels ($k' < k$) :

$${}^{(N)}G_k = \sum_{i=0}^{k-1} R_i(d) \ . \tag{2.22}$$

To obtain the birth rate, we calculate the probability of introducing a new individual at each time step. Since an individual has at least one membership at each level, the birth rate

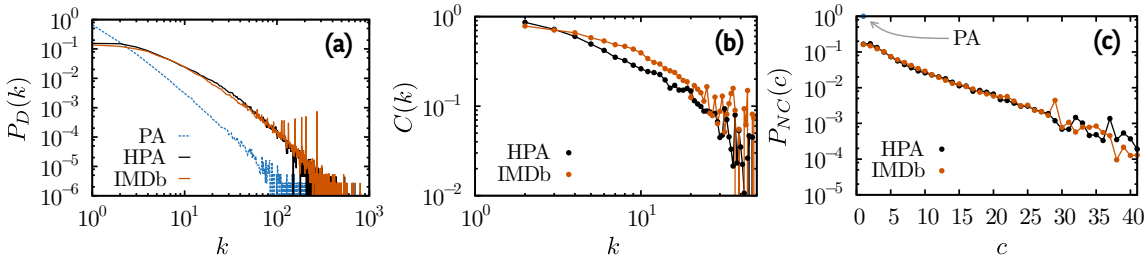


FIGURE 2.5 – (Color online) **Scale-independence and clustering of a projected hierarchical systems.** (a) Degree distribution $P_D(k)$ observed in networks created by projecting the systems of Fig. 2.4 on webs of co-productions (the actual data and one simulated system with the same parameters as those of Fig. 2.4). A network obtained through the classic preferential attachment model [6] (PA) is given for comparison. (b) Average clustering coefficient for nodes of degree k. PA leads to a vanishing clustering $C(k) = 0$ for all degree k in large networks. (c) Distribution of node centrality $P_{NC}(c)$ measured with their coreness c under k-core decomposition of the networks. PA leads to a unique shell of coreness $c = 1$ because of the tree-like structure of the network.

at each level is namely the rate of introducing a new color to the system. In consequence, ${}^{(N)}B_i = {}^{(N)}B_j$ for all i, j. Using the normalization ${}^{(N)}B_d(t) + {}^{(N)}G_d(t) = 1$, since we always add at least one ball to a d–structure, we infer :

$$ {}^{(N)}B_k = 1 - {}^{(N)}G_d = \frac{q_0}{1 - q_0} R_0(d). \tag{2.23} $$

At this point, it is perhaps helpful to collect some of the explicit expressions of the birth and growth functions for a few hierarchical depths, say $d = 1, 2,$ and 3. Table (2.2) illustrates the construction scheme of these functions. A few observations are worth noticing. First, for internal consistency and as already used previously, one observes that

$$ {}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k = {}^{(S)}B_{k+1} \quad , \quad 0 \leq k \leq d - 1 \tag{2.24} $$

as clearly seen from the definitions (2.10). Second, at level d, the birth and growth functions satisfy a normalisation condition for both structures and nodes ($X = S$ or N)

$$ {}^{(X)}B_d + {}^{(X)}G_d = 1 \ . \tag{2.25} $$

Finally, ${}^{(N)}B_k$ and ${}^{(N)}G_k$ depend explicitly on the probabilities $\{q'_k\}$ which themselves depend on the structural functions $\{{}^{(S)}B_k\}$ and $\{{}^{(S)}G_k\}$. In other words, the logical constraints, captured by the $\{q'_k\}$, induce correlations between the evolution of the hierarchical structure and the distribution of elements within this structure.

To validate the use of these birth and growth rates in Eqs (2.6-2.7), we examine the pyramid of production entities in the film industry. Based on the Internet Movie Database (IMDb), we study a system with $d = 3$ structural levels where 363 571 producers (colored balls) are assigned to films (426 913 films, $k = 3$) associated with one principal production company

Table 2.2 – **Birth and Growth Functions**

$d = 1$ (SPA)	$d = 2$	$d = 3$
${}^{(S)}B_0 = 0$ ${}^{(S)}B_1 = p_1$	${}^{(S)}B_0 = 0$ ${}^{(S)}B_1 = p_1$ ${}^{(S)}B_2 = p_1 + p_2(1 - p_1)$	${}^{(S)}B_0 = 0$ ${}^{(S)}B_1 = p_1$ ${}^{(S)}B_2 = p_1 + p_2(1 - p_1)$ ${}^{(S)}B_3 = p_1 + p_2(1 - p_1) + p_3(1 - p_1)(1 - p_2)$
${}^{(S)}G_0 = p_1$ ${}^{(S)}G_1 = (1 - p_1)$	${}^{(S)}G_0 = p_1$ ${}^{(S)}G_1 = p_2(1 - p_1)$ ${}^{(S)}G_2 = (1 - p_1)(1 - p_2)$	${}^{(S)}G_0 = p_1$ ${}^{(S)}G_1 = p_2(1 - p_1)$ ${}^{(S)}G_2 = p_3(1 - p_1)(1 - p_2)$ ${}^{(S)}G_3 = (1 - p_1)(1 - p_2)(1 - p_3)$
$R_0(1) = (1 - q_0)$	$R_0(2) = (1 - q_0)\,[p_1 + q_1'(1 - p_1)]$ $R_1(2) = (1 - q_1')(1 - p_1)$	$R_0(3) = (1 - q_0)\,\{p_1 + q_1'(1 - p_1)\,[p_2 + q_2'(1 - p_2)]\}$ $R_1(3) = (1 - q_1')(1 - p_1)\,[p_2 + q_2'(1 - p_2)]$ $R_2(3) = (1 - q_2')(1 - p_1)(1 - p_2)$
${}^{(N)}B_1 = q_0$ ${}^{(N)}G_1 = R_0(1)$	${}^{(N)}B_k = q_0\,[p_1 + q_1'(1 - p_1)]$ ${}^{(N)}G_k = \sum_{i=0}^{k-1} R_i(2)$ for $k = \{1, 2\}$	${}^{(N)}B_k = q_0\,\{p_1 + q_1'(1 - p_1)\,[p_2 + q_2'(1 - p_2)]\}$ ${}^{(N)}G_k = \sum_{i=0}^{k-1} R_i(3)$ for $k = \{1, 2, 3\}$

(121 958 companies, $k = 2$), in a given country (198 countries, $k = 1$). The results of this case study are presented in Fig. 2.4.

While the mean-field description of the distributions $\{\tilde{N}_{k,m}(t)\}$ suffers from neglecting possible correlations from one resolution level i to level $i + 1$, the numerical simulations correctly reproduce the system and its finite size effects (distribution cut-off). The approximation of uncorrelated levels is also the source of the error observed in the mean-field description of the distributions $\{\tilde{S}_{k,n}(t)\}$ for $k > 1$ and becomes increasingly inadequate for larger k. The progression of error is essentially caused by the fact that a strict description of the third level, for instance, should not only be given in terms of $S_{3,n,m}(t)$ (see Eq. 2.12), but of $S_{3,n,m,l}(t)$ describing the number of level 3 structures of size n nested in level 2 structures of size m themselves nested in level 1 structures of size l.

A few words are worth mentioning to describe our practical selection of the parameters $\{p_i\}_{i=1,d}$ and $\{q_j\}_{j=0,d-1}$. The heuristic method that we used amounts to a cascade from low to high resolution and back and mimics the generative procedure : first moving towards finer structures to obtain sequentially p_1 to p_d and then choosing the memberships by subsequent coarse graining to select q_{d-1} to q_0. With $d = 3$, we have 6 parameters to set. This leaves us with a significant amount freedom bounded however by three empirical size distributions and three empirical membership distributions to limit our choices. The size distribution at level $k = 1$ depends on p_1 and p_2, so one can put a value on these parameters by following the scale exponent of the empirical distribution. The size distributions of the following levels k' then depend on $p_{k \leq k'}$, such that every $p_{k'}$ can be chosen to reproduce the scale exponent of the size distribution at that level given the previous values of $p_{k<k'}$. Memberships follow a somewhat similar but reverse logic because of the constraints mentioned at the beginning of this sub-section. The membership distribution at $k = 3$ for instance will depend on all $\{p_i\}$ and on q_2, such that one should then start reproducing membership scale exponents at level $k = 3$ first.

The system of Fig. 2.4 is representative of a case where the number d of structural levels is known *a priori* and our experimentations show little variations in the final choice of parameters although an exhaustive optimization was not attempted. However, were the depth of the hierarchy unknown, any superfluous levels would lead to overfitting and non-uniqueness of the model parameters. To adequately infer the number of structural levels is still an open problem and its solution is currently being pursued.

2.8 Projection on networks

Despite the advent of large datasets, few hierarchical systems are categorized and referenced as such. Consequently, research tends to focus on a single level of activity. For instance, the IMDb is often studied as a network of co-actors [6, 82], or as in Fig. 2.4, a network of co-productions where producers are connected if they have produced a film together (if they are found within a common level d structure). Effectively, this implies that the system is reduced to a projection of all structural levels onto the chosen activity. While the involvement of actors and producers in films are well captured, their involvement in different companies and countries is somehow encoded, and more than often lost, in the resulting network.

2.8.1 Degree, clustering, and centrality

Following the projection procedure schematically illustrated on Fig. 2.2 (right), Fig. 2.5 presents some basic properties obtained by projecting the hierarchical system of film production onto a network of co-producers. We first investigate the degree distribution $P_D(k)$ (co-producing link per producer) and the clustering function $C(k)$ (probability that two links of a degree k producer are part of a triangle) of a network projection of a HPA system based on the parameters used in Fig. 2.4. The non-trivial clustering [66, 82] and the power-law tail of the degree distribution [6], properties ubiquitous in real networks, are reproduced in our framework as emergent features of the HPA model. Essentially, by only fitting the hierarchical structure of the IMDb co-production network, we obtain a good approximation of the complex properties of the network projection without having to directly account for them in the model. For an example of the calculation of the scaling exponents across multiple scales, we refer the reader to Appendix 2.12.

Moreover, Fig. 2.5 also presents the result of a centrality analysis known as core decomposition. This analysis relies on the concept of c-cores, i.e. the maximal subset where all nodes share c links amongst one another. A node is assigned coreness c if it belongs to the c-core but not to the $(c+1)$-core. This procedure effectively defines a periphery (low c) and core (high c) to the network and was recently shown to reflect structural organization beyond simple local correlations [39]. The HPA centrality distribution is seen to agree quite well with the data. This increases our confidence that the model effectively reproduces the structure of the real hierarchical system beyond the statistical properties previously considered in Fig. 2.4.

2.8.2 Fractality

Besides scale-independent degree distribution and non-trivial clustering function, the fractality of complex networks is often a sign of hierarchical organization [74, 75]. One can unravel the

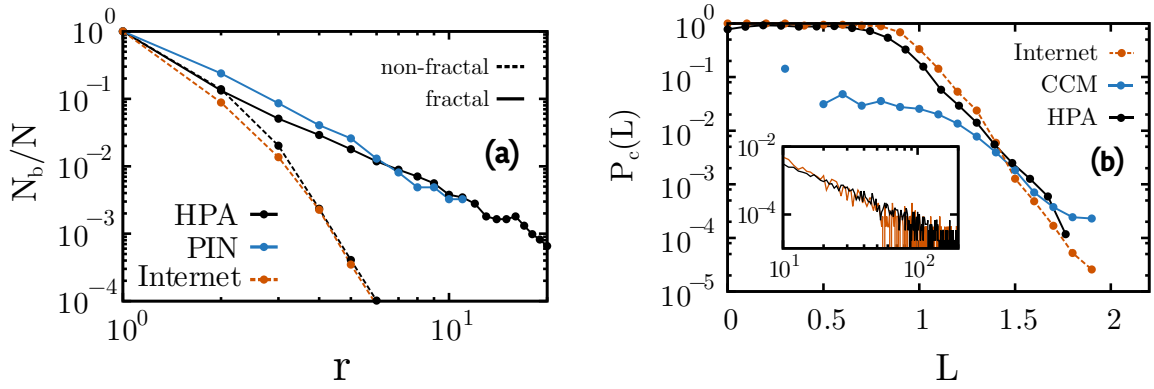


FIGURE 2.6 – (Color online) **Fractality and navigability of projected hierarchical systems.** (a) Box counting results on a well-known fractal network (protein interaction network (PIN) of Homo Sapiens) and a non-fractal network (the Internet at the level of autonomous systems) [74]. HPA can approximately model how both of these networks span and cover their respective space, with $(p_1, p_2, p_3) = (0.01, 0.02, 0.30)$, $(q_0, q_1, q_2) = (0.95, 0.80, 0.30)$ (fractal) or $(p_1, p_2, p_3) = (0.005, 0.195, 0.395)$, $(q_0, q_1, q_2) = (0.60, 0.40, 0.30)$ (non-fractal). (b) Probability of connection $P_c(L)$ between nodes at a distance L after an inferred projection of the networks onto an hyperbolic space. (The distance is given as a fraction of the hyperbolic disc radius. See Boguñá *et al.* [12] for details on the method.) Both the Internet and its HPA model are the same as presented on the left and share a similar scaling exponent for their degree distribution (see inset : degree distribution $D(k)$ versus k). The CCM corresponds to a rewired network preserving degree distribution and degree-degree correlations [53], but lacks the more complex structural correlations.

fractal nature of a network using a box counting method : groups of nodes within a distance (number of links) r of each other are assigned to the same box. The fractal dimension d_b of a network manifests itself as a scaling relation between the number N_b of boxes needed to cover all nodes and the size r of the boxes ($N_b \propto r^{-d_b}$). The self-similarity of network structure was previously assumed to stem from a repulsion or disassortativity between the most connected nodes [75]. However, Fig. 2.6 demonstrates that fractality can also emerge from a scale-independent hierarchical structure, without further assumptions. Interestingly, Fig. 2.6(left) also illustrates how, even if fractality might imply hierarchy, the opposite is not necessarily true.

HPA can produce both fractal and non-fractal networks. It remains to be determined whether or not this box counting method is truly equivalent to an actual measure of *dimensionality*. However, it can, at the very least, be interpreted as an observation of how easily a network can be covered. Of course, since the definition of network fractality is somewhat ambiguous, so is the distinction between sets of HPA parameters leading to fractality or not. Nevertheless, a useful empirical rule can be established.

Most models of stochastic network growth produce networks with very low mean shortest paths, low clustering and no long-range correlations. Consequently, the number of boxes needed

to cover the whole network falls very rapidly. In HPA, we can control the manner in which boxes cover the network since the distance between higher structural levels is directly influenced by the memberships at this level. Hence, HPA can generate networks that are more robust to box covering (i.e. such that $N_b(r)$ falls slower with respect to r) if higher structural levels feature less nodes that act as bridges between structures and levels. For example, in Fig. 2.7, only nodes 0, 1 and 2 can be used by boxes to move from one level to the other (from workshops to countries, here illustrated as an inverted tree).

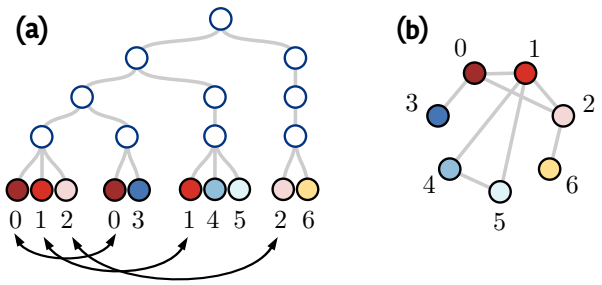


FIGURE 2.7 – (Color online) **Example of bridges.** (a) Inverted tree representation of a hierarchical structure and (b) the corresponding network projection which shows how nodes labelled 0,1 and 2 act as bridges between structures.

More precisely, let us consider the two different networks of Fig. 2.6 (left) built using the parameters given in the caption. Roughly speaking, in the non-fractal network, 2–structures contain on average around three 3–structures whereas nodes belong to over four 3–structures. Therefore, a single node typically grants access to all of the 3–structures contained within its 2–structure, such that a box covering at least *part* of a 2–structure typically covers *most* of it. The network is thus easily covered as higher levels are not any harder to navigate.

In contrast, 2–structures of the fractal network contain on average ten 3–structures while an average node may still be found within around three 3–structures. An average 2–structure may thus have nodes at a distance greater than three steps. The network is consequently harder to cover and can be expected to be much more robust to box-covering. As a general rule, we have found that to display *measurable* network self-similarity, the average size of a structure (at level k) has to be at least greater than the memberships of a node at the deeper level (at level $k+1$).

2.8.3 Navigability

The box decomposition method tells us something about how networks cover the space in which they are embedded, and consequently at what speed a random walker might encounter new nodes in this network. However, it tells us nothing about the geometrical space that supports the network, or how a walker could find one specific node. In that respect, the navigability of complex networks has recently been a subject of interest for two reasons. First, the

development of a mapping of networks to a geometrical space allows to predict the probability of links as a function of geometrical distance between nodes, which in turn enables an efficient navigation through the network [11, 12]. Second, network growth based on preferential attachment fails to capture this geometrical property [60]. In a recent paper [60], this metric was consequently considered as evidence of an opposition between two organizational forces : popularity (preferential attachment) and similarity (assortativity). Our last case study, shown in Fig. 2.6 (right), indicates that geometrical constraints, or network navigability, can emerge under a strict preferential attachment ; which implies a growth driven by popularity only, but one occurring on multiple structural levels. The different hierarchical levels can *a posteriori* be interpreted as indicators of similarity, but are conceptually much more general.

We also compare in Fig. 2.6 (right) the results obtained on the actual network and on its HPA model with those obtained on a rewired network that preserves the degree distribution and degree-degree correlations (Correlated Configuration Model, CCM) [53]. The fact that CCM does not preserve the navigability of the Internet structure indicates that it emerges mostly from clustering and long-range correlations. As the HPA network does reproduce the navigability of the Internet, these long-range correlations could very well be consequences of the hierarchical structure. It would be instructive to investigate whether the inferred structure corresponds to the actual hierarchy of the Internet (probably of geographical nature : continents, countries, regions).

2.9 Conclusion

We have presented a proof of concept for a Hierarchical Preferential Attachment (HPA) model in an attempt to reproduce the hierarchical nature of complex systems. We have illustrated how complex networks could be better analysed by first modelling their hierarchical structure, and then projecting this structure onto a network. Not only does this procedure yield the non-trivial clustering of networks and their degree/centrality distributions at multiple levels, but it also gives access to the hidden geometrical metrics of these networks and the way they occupy space.

The fact that so many key features of the network structure are modelled using two minimal assumptions, hierarchy and preferential attachment, indicates that HPA provides more than theoretical insights ; it leads support to the underlying assumptions. HPA could therefore be used to infer the possible hierarchical structure of networks when this information is not directly available.

Finally, while HPA is essentially a simple stochastic growth process, it nevertheless exemplifies eloquently how complex structural features of real networks — e.g. scale-independence, clustering, self-similarity, fractality and navigability — can emerge through the hierarchical

embedding of scale independent levels. Perhaps this is the most important message : to study the structure of complex networks, one should avoid focusing on unique level of activity (e.g. links), but instead investigate the hidden hierarchical organizations from which the networks emerge.

2.10 Complément I : Taille moyenne des structures

Nous désirons démontrer la relation suivante

$$\langle n^* \rangle_{S,k} = \sum_{n=1}^{\infty} n \tilde{S}^*_{k,n} = \frac{{}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k}{{}^{(S)}B_k} \tag{2.26}$$

pour la taille moyenne à l'équilibre des k–structures. Cette relation est d'abord justifiée par l'intuition que la valeur moyenne $\langle n^* \rangle_{S,k}$ est le ratio entre la ressource totale $({}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k)t$ et le nombre de structures ${}^{(S)}B_k t$. D'un point de vue mathématique, débutons par la définition de $\tilde{S}^*_{k,n}$ où on introduit (2.8), la solution asymptotique. On simplifie et on réarrange les termes pour obtenir

$$\sum_{n=1}^{\infty} n \tilde{S}^*_{k,n} = b \sum_{n=1}^{\infty} \prod_{m=1}^{n} \frac{m}{b+m} \tag{2.27}$$

où $b = ({}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k)/{}^{(S)}G_k$. Le numérateur et le dénominateur sont facilement identifiés. Le numérateur $\prod_{m=1}^{n} m = n!$ est une factorielle alors que le dénominateur $\prod_{m=1}^{n}(b+m) = (b+1)_n$, est un symbole de Pochhammer, i.e. $(x)_n = x(x+1)...(x+n-1)$. Notre expression se réduit donc à

$$\langle n^* \rangle_{S,k} = b \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n!}{(b+1)_n}. \tag{2.28}$$

On reconnaît la forme d'une série hypergéométrique (moins le premier terme)

$$\begin{aligned} b \sum_{n=1}^{\infty} \frac{n!}{(b+1)_n} &= b \sum_{n=1}^{\infty} \frac{(1)_n (1)_n}{(b+1)_n} \frac{1}{n!} \\ &= b\,[{}_2F_1(1,1;b+1;1) - 1]. \end{aligned} \tag{2.29}$$

Comme l'argument de ${}_2F_1$ est égal à 1, une transformation utile [32] propose

$${}_2F_1(\alpha,\beta;\gamma;1) = {}_2F_1(-\alpha,-\beta;\gamma-\alpha-\beta;1) \tag{2.30}$$

si Re $(\gamma) >$ Re$(\alpha+\beta)$. Cette propriété s'applique dans notre cas puisque $\alpha = \beta = 1$ et $\gamma = b+1$, menant à une série finie

$${}_2F_1(-1,-1;b-1;1) = 1 + \frac{(-1)(-1)}{(b-1)} \tag{2.31}$$

qui, une fois introduite dans (2.29), permet d'obtenir le résultat final

$$\langle n^* \rangle_{S,k} = b \left[\frac{1}{(b-1)} \right] = \frac{{}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k}{{}^{(S)}B_k}. \tag{2.32}$$

2.11 Complément II : Distribution des degrés

En ignorant les corrélations entre chaque niveau lors de la croissance, nous avons obtenu dans la sous-section 2.7.3 un ensemble d'équations couplées (2.6-2.7) pour chaque niveau k, ce qui nous

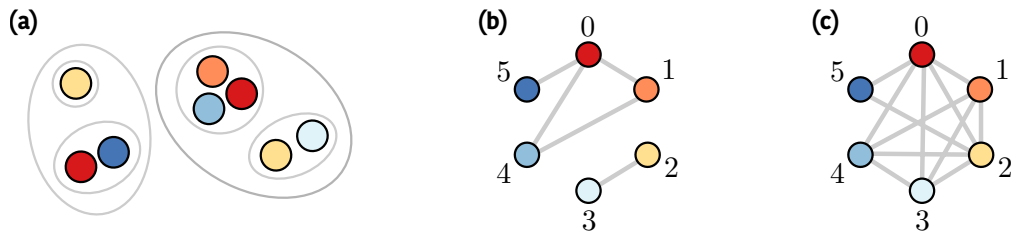


FIGURE 2.8 – **Exemple d'une projection à différents niveaux.** (a) La structure hiérarchique de deux niveaux hiérarchiques. (b) Projection de la structure sur réseaux par rapport au niveau 2. Tous les noeuds partageant une structure au niveau 2 sont connectés. (c) Projection de la structure sur réseaux par rapport au niveau 1. Pour faciliter la schématisation, la probabilité de connexions interne est maximale $p = 1$.

permet d'approximer les distributions de taille $\{\tilde{S}_{k,n}\}$ et d'adhésion $\{\tilde{N}_{k,m}\}$ pour chaque niveau k. Nous avons alors été capables d'obtenir leurs exposants d'échelle $\{\gamma_{S,k}, \gamma_{N,k}\}$ dans la limite $t \to \infty$, Eq. (2.9). Jusqu'ici, le système hiérarchique est indépendant de toute représentation. Pour le rendre pleinement fonctionnel, il reste à obtenir certaines distributions. Les fonctions génératices des probabilités (pgf) encapsulent toute l'information sur les distributions de tailles et d'adhésions, on a

$$\mathcal{S}_k(x) = \sum_n \tilde{S}_{k,n} x^n \quad \text{et} \quad \mathcal{L}_k(x) = \sum_n \tilde{L}_{k,n} x^n \quad \text{et} \quad \mathcal{N}_k(x) = \sum_m \tilde{N}_{k,m} x^m \,. \tag{2.33}$$

où $\tilde{L}_{k,n}$ est la probabilité qu'une structure de niveau k soit de taille n noeuds. Ainsi, $\tilde{L}_{k,n}$ nous informe de ce qui se trouve tout au fond (le nombre d'individus au niveau $d+1$) des k–structure. On construit $\mathcal{L}_k(x)$ par convolution répétée. Par exemple,

$$\begin{aligned}
\mathcal{L}_d(x) &= \mathcal{S}_d(x) \\
\mathcal{L}_{d-1}(x) &= \mathcal{S}_{d-1}(\mathcal{S}_d(x)) \\
\mathcal{L}_{d-2}(x) &= \mathcal{S}_{d-2}(\mathcal{S}_{d-1}(\mathcal{S}_d(x)))
\end{aligned}$$

2.11.1 Réseau aléatoire

La structure hiérarchique construite à l'aide de HPA n'est toujours pas contrainte par les connexions entre les individus. On peut donc projeter la structure sous la forme d'un réseau via un processus de connexions. Considérons une projection en réseau où les individus du $d+1$ niveau (les balles) serviront de noeuds. On connecte les noeuds d'une même communauté de niveau k selon un réseau aléatoire où la probabilité de connexion entre deux noeuds est p. Un exemple est présenté à la figure 2.8. La probabilité $P_n(k)$ qu'un noeud dans une communauté de taille n reçoive k liens de celle-ci est

$$P_n(k) = \binom{n-1}{k} p^k (1-p)^{n-k-1} \tag{2.34}$$

Puisqu'on ne considère par les liens autoréférents, chaque noeud peut espérer atteindre un maximum de $n-1$ liens dans une communauté de taille n. On considère maintenant la fonction génératrice $\mathcal{U}_k(x)$ du degré dans une communauté d'un noeud choisi aléatoirement dans HPA

$$\mathcal{U}_k(x) = \sum_n n\tilde{L}_{k,n} \sum_{i=0}^{n-1} \binom{n-1}{i} p^i (1-p)^{n-1-i} x^i. \tag{2.35}$$

Cette équation tient compte de la distribution des tailles des communautés. Ainsi, la distribution des degrés du réseau projeté selon l'adhésion au niveau k est donnée par $\mathcal{D}_k(x)$

$$\mathcal{D}_k(x) = \sum_m \tilde{N}_{k,m} [\mathcal{U}_k(x)/\mathcal{U}_k(1)]^m = \mathcal{N}_k(\mathcal{U}_k(x)/\mathcal{U}_k(1)) \tag{2.36}$$

où $\mathcal{U}_k(1)$ permet de normaliser la distribution. En plaçant $k = 0$, le réseau est purement aléatoire puisqu'on projette selon l'unique structure du niveau 0.
Lorque $p = 1$, l'exposant d'échelle de la distribution de degrés est donné par

$$\min\left[\gamma_{N,k}, \gamma_{L,k} - 1\right] \ . \tag{2.37}$$

Cette méthode pourrait s'appliquer pour différentes métriques de connexion à l'interne.

On vérifie (2.36) sur une structure HPA de 500 noeuds dont on a appliqué une probabilité de connexion interne de $p = 0.5$ pour les structures de niveau 1 et 3. (Fig. 2.9). On moyenne ensuite les distributions sur 200 projections différentes sous forme de réseaux. La correspondance entre les distributions analytiques et numériques permet de confirmer (2.36). Pour la reproductibilité des résultats, il est à noter qu'un élément supplémentaire a été pris en considération lors des vérifications numériques. Comme une paire de noeuds peut se trouver dans plusieurs communautés, l'équation (2.36) est valide pour un degré pondéré entre deux noeuds. En effet, si une même paire se trouve dans i communautés, on notera la force de leur lien comme le nombre de fois où on observe un lien entre ces deux noeuds (minimum 0, maximum i). Le degré d'un noeud est donné par la somme de tous les poids de ses liens.

2.12 Complément III : Inférence des paramètres

Pour la reproduction des résultats numériques obtenus dans la section 2.8, il est nécessaire d'avoir une méthode décrivant l'obtention des paramètres p_k et q_k du modèle. Lorsqu'on a affaire à un réseau dont on ne connaît pas la structure hiérarchique, aucune méthode n'a encore été développée afin d'obtenir les paramètres p_k et q_k du modèle HPA. L'inférence bayésienne serait sans doute un bon candidat et offre une perspective à explorer.

Lorsque la structure hiérarchique est connue (comme pour l'industrie des films), on vérifie d'abord que les distributions des tailles et des adhésions suivent une loi d'échelle. S'ils répondent à ce critère, on extrait les exposants d'échelle $\gamma_{N,k}$ et $\gamma_{S,k}$ où k est le niveau d'obser-

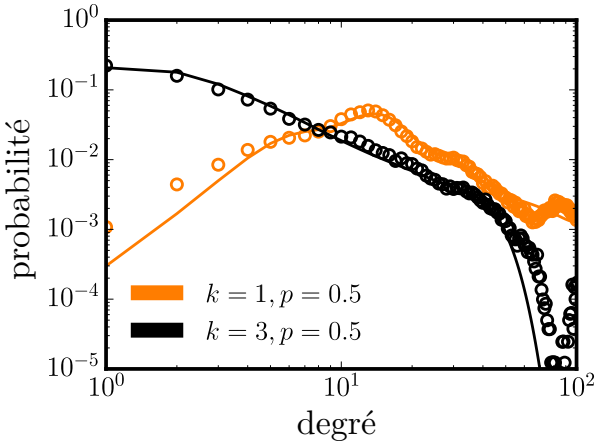


FIGURE 2.9 – **Distribution aléatoire des degrés d'une structure HPA projetée à différents niveaux.** Pour deux structures HPA, on connecte les noeuds par rapport à leur adhésion aux niveaux 1 (orange) et 3 (noir) via une probabilité interne de connexions $p = 0.5$. Les traits pleins représentent les valeurs analytiques (2.36) et les cercles sont obtenus via 200 réalisations de réseaux.

vation. À partir de l'analyse mathématique de notre modèle, il est essentiel que les exposants d'échelle soient supérieurs à 2 afin de pouvoir reproduire les propriétés statistiques avec HPA.

Ayant en main les exposants d'échelle, les solutions de ces équations

$$\gamma_{N,k} = 2 + \frac{{}^{(N)}B_k}{{}^{(N)}G_k} \tag{2.38a}$$

$$\gamma_{S,k} = 2 + \frac{{}^{(S)}B_k}{{}^{(S)}G_k} \tag{2.38b}$$

nous fournissent l'ensemble de paramètres $\{p_k\}$. ${}^{(S)}B_k$ et ${}^{(S)}G_k$ sont des fonctions de $\{p_k\}$ uniquement. On débute donc par solutionner ce système d'équations. Par exemple, pour $d = 3$ le système prend la forme explicite :

$$\gamma_{S,1} = 2 + \frac{p_1}{p_2(1-p_1)} \tag{2.39a}$$

$$\gamma_{S,2} = 2 + \frac{p_1 + p_2(1-p_1)}{p_3(1-p_1)(1-p_2)} \tag{2.39b}$$

$$\gamma_{S,3} = 2 + \frac{p_1 + p_2(1-p_1) + p_3(1-p_1)(1-p_2)}{(1-p_1)(1-p_2)(1-p_3)} \tag{2.39c}$$

La solution est obtenue en exprimant $p_2 = p_2(p_1)$ à partir de (2.39a) et $p_3 = p_3(p_2(p_1))$ à partir de (2.39b). On réinjecte ces relations dans (2.39c) afin d'obtenir une expression ne dépendant que de p_1. Numériquement, on applique la méthode de Newton-Raphson pour obtenir directement une solution pour p_1.

La figure 2.10 illustre différents ensembles de solutions. À titre d'exemple, on fixe $\gamma_{S,2} = \gamma_{S,3} = c$ et on fait varier $\gamma_{S,1}$ entre 2.5 et 10. Pour chaque coordonnée $(\gamma_{S,1}, \gamma_{S,2}, \gamma_{S,3})$, on

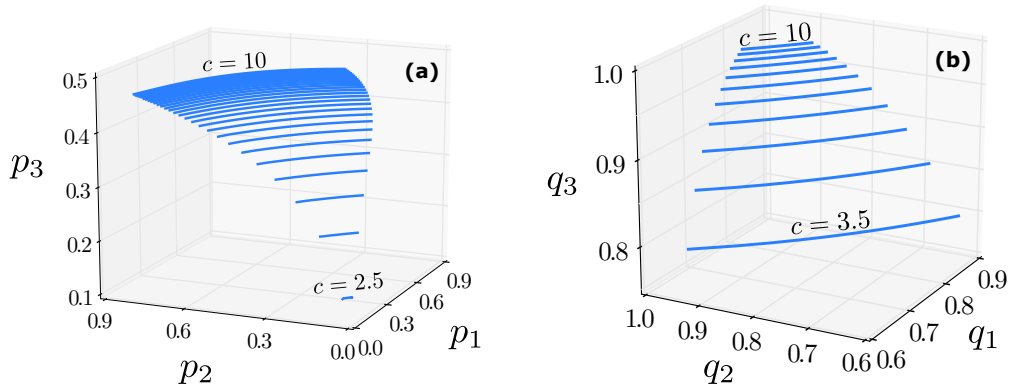


FIGURE 2.10 – **Solutions numériques des paramètres de HPA.** (a) On solutionne le système d'équations (2.39) pour différentes valeurs de $\gamma_{S,k}$. Pour chaque courbe, on fixe $\gamma_{S,2} = \gamma_{S,3} = c$ à une valeur entre 2.5 et 10 et on varie $\gamma_{S,1}$ entre 2.5 à 10. (b) En utilisant $p_1 = 0.1, p_2 = 0.2, p_3 = 0.3$, on solutionne (2.40) à l'aide de la méthode de Newton-Raphson. Pour chaque courbe, on fixe $\gamma_{N,2} = c$ et $\gamma_{N,3} = c - 1/2$ avec c entre 3.5 et 10 et on varie $\gamma_{N,1}$ entre 2.5 à 10.

obtient un point dans l'espace des paramètres. Ainsi, chaque courbe représente la variation des paramètres sous changement de $\gamma_{S,1}$. Lorsque $\gamma_{S,2}$ et $\gamma_{S,3}$ sont petits (~ 2.5), une très petite variation de p_1 permet de générer un large spectre d'exposants.

Pour obtenir les q_k une fois les paramètres p_k obtenus, on solutionne (2.38a). Nous avons alors d équations et d paramètres à inférer. Il n'est cependant pas possible d'exprimer simplement $q_2 = q_2(q_1)$ ou $q_3 = q_3(q_2)$. On prescrit alors la méthode de Newton-Raphson multidimensionnelle. Considérons les équations à solutionner pour $d = 3$

$$f_1(q_1, q_2, q_3) = 2 - \gamma_{N,1} + \frac{{}^{(N)}B_1}{{}^{(N)}G_1} \tag{2.40a}$$

$$f_2(q_1, q_2, q_3) = 2 - \gamma_{N,2} + \frac{{}^{(N)}B_2}{{}^{(N)}G_2} \tag{2.40b}$$

$$f_3(q_1, q_2, q_3) = 2 - \gamma_{N,3} + \frac{{}^{(N)}B_3}{{}^{(N)}G_3} \tag{2.40c}$$

dont on peut se référer au tableau 2.2 pour les différentes quantités. Pour simplifier l'exemple, on considérera les paramètres non corrigés q_k. On a donc un système d'équations (2.40) se réduisant à $f(\boldsymbol{q})$ dont on cherche la racine

$$f(\boldsymbol{q}) = 0 \quad \text{avec} \quad [q_1\ q_2\ q_3]^T = \boldsymbol{q}.$$

La méthode de Newton-Raphson multidimensionnelle itère la solution $\boldsymbol{q}$ selon

$$\boldsymbol{q}_{n+1} = \boldsymbol{q}_n - \boldsymbol{J}_f^{-1}(\boldsymbol{q}_n) f(\boldsymbol{q}_n)$$

où $J_f^{-1}(\boldsymbol{q}_n)$ est la matrice Jacobienne de $f(\boldsymbol{q}_n)$ au point $\boldsymbol{q}_n$. La méthode de Newton-Raphson parvient à solutionner le système (2.40) (Figure. 2.10(b)). Lorsque $\gamma_{N,2} = \gamma_{N,3}$, on obtient

la solution triviale où $q_3 = 1$. En effet, avec un paramètre trivial, le niveau n'offre aucune possibilité de choisir une balle et adhère aux choix du niveau supérieur.

En résumé, pour inférer l'ensemble complet des paramètres du modèle, on commence d'abord par trouver les paramètres p_k. On injecte ceux-ci dans (2.40) qu'on solutionne ensuite avec la méthode de Newton-Raphson pour obtenir q_k.

Chapitre 3

Activité persistante sur des structures hiérarchiques

Le modèle HPA présenté au chapitre 2 a validé le rôle de la structure pour l'émergence des propriétés des systèmes complexes telles que la navigabilité, la fractalité et l'indépendance d'échelle. En connectomique, un cadre plus large doit être considéré pour inclure l'effet de l'activité neuronale. Au cours de ce chapitre, nous introduirons une activité binaire sur des réseaux hiérarchiques dans l'optique de comprendre comment la structure contrôle la propagation de la dynamique. Nous débuterons par étudier la capacité de maintenir une activité persitante pour des réseaux hiérarchiques simples. Ensuite, nous étudierons des structures hiérarchiques plus complexes telles que HPA sous cette même dynamique. Cela nous permettra de nuancer la relation entre hiérarchie et activité persistante. Par la suite, différentes modifications seront apportées à la dynamique : l'autoactivation, un temps minimal de repos et un temps maximal d'activité. Les nouveaux comportements dynamiques émergeront de ces modifications et donneront lieu à une vision d'ensemble entre structure et propriétés dynamiques.

3.1 Activité persistante

Depuis quelques années, un intérêt en connectomique s'est manifesté pour mettre en lumière les propriétés topologiques du connectome [14, 23, 51]. Ces études ont permis d'établir que le connectome humain possède une structure hiérarchique, un faible parcours moyen et présente un rich-club. La détection de ces propriétés structurelles est un premier pas pour prédire les signes structurels des pathologies du cerveau [25] et mènent vers une relation entre la structure et les fonctions.

Une étape importante manque au portrait du connectome : l'étude de la fluidité de la dynamique sur réseaux. Tout comme l'efficacité du réseau routier est évaluée par la fluidité de la circulation de véhicules, les fonctionnalités du connectome (mémoire, cognition) émergent de la dynamique sur le réseau. L'activité neuronale est responsable de plusieurs phénomènes macroscopiques comme la réflexion et d'autres activités cognitives. Pour expliquer l'apparition de ces propriétés, il nous paraît nécessaire d'éclaircir le rôle de la structure sur le comportement de la dynamique du connectome. Nous nous concentrerons principalement sur la structure hiérarchique sous-jacente à un réseau ainsi que sur l'apparition d'une propriété dynamique importante : l'état de veille (*resting-state*) [1].

Le cerveau est continuellement en activité. Son inactivité peut mener vers la mort, processus que l'on considère irréversible [64] [2]. Selon le niveau d'activité intellectuelle requise par une action, le cerveau activera un certain nombre de régions. Le tableau 1.2 présente quelques fréquences d'activité synaptique moyenne pour différents scénarios. Dans le cas où un sujet est inattentif aux stimuli extérieurs (être *dans la lune*), le cerveau maintient un état minimal d'activité, connu comme l'état de veille [9, 26, 63]. C'est cette propriété qui nous intéressera dans ce chapitre.

L'état de veille est vu comme un maintien d'une activité minimale au sein du connectome. La préservation de cet état est effectuée sans l'aide de stimuli extérieurs (le sujet est inattentif à son environnement). À tout moment, le cerveau doit être prêt à réagir et basculer vers d'autres états d'activité intellectuelle. Pour donner une explication à l'origine de l'activité persistante au moyen de la connectomique, différents scénarios sont considérés et reposent sur la nature de la dynamique et/ou de l'organisation des connexions.

Dynamique neuronale avec inhibition

Une première explication de l'origine de l'activité persistante repose sur le contrôle des conditions de la dynamique neuronale utilisée. On partitionne les noeuds en deux types : les inhibiteurs et les excitateurs. Les noeuds inhibiteurs calment le système alors que les noeuds excitateurs activent le système. En dosant la quantité de chaque type de noeuds et en localisant adéquatement chaque type, on parvient à maintenir une activité minimale. Il est aussi possible de moduler leur potentiel d'interaction pour arriver au même résultat [71]. Cette reproduction de l'activité persistante repose sur la nature de la dynamique et laisse peu de place au réseau sur lequel la dynamique opère.

1. Dans la littérature, on parlera parfois de réseau de mode par défaut DMN (*Default mode network*). Le DMN se définit par les régions actives lorsque le patient n'est pas attentif à l'environnement extérieur.

2. L'absence de signal par électroencéphalographie est généralement un test confirmant la mort cérébrale. Toutefois, un signal résiduel a été observé pour des patients considérés morts. La législation de la mort cérébrale dépend donc de chaque pays .

Dynamique neuronale sans inhibition

Pour comprendre le rôle de la structure sur la présence de l'activité persistante, [68] utilise une dynamique neuronale (*integrate and fire*) sans inhibition sur des réseaux small-world. On élimine ainsi l'apport des noeuds inhibiteurs, laissant une place à la structure. On observe une activité persistante dont l'origine est attribuée aux faibles parcours entre les noeuds. On peut d'ailleurs montrer que dans un certain régime topologique, le système se trouve à la frontière entre les états d'activité minimale et ceux d'activité intense. Par un léger stimulus, le système transférera rapidement vers un état intense d'activité et reviendra naturellement à son état minimal. Cette observation vient supporter le fait que la structure a un impact sur les propriétés dynamiques du système.

Dynamique binaire sans inhibition

En réduisant encore davantage la dynamique, on pourra maximiser le rôle de la structure. C'est ce que les auteurs [41] ont fait en limitant la dynamique à une activité binaire, toujours sans inhibition. En réduisant la dynamique à une expression simple où les noeuds peuvent être soit actifs soit inactifs, l'essentiel du comportement sera un résultat de la structure des connexions. Les noeuds s'activent si leur voisinage rencontre une certaine condition et se désactivent à un taux constant. Les réseaux aléatoires $G(n, m)$ et les réseaux small-world ne possèdent pas d'états intermédiaires entre une activité se propageant à la grandeur du réseau et une inactivité complète. Les réseaux hiérarchiques modulaires HMNs se démarquent par un certain nombre d'états intermédiaires stables d'activité (voir sous-section 1.6.3 pour une description des réseaux HMN). On observe également que les réseaux HMNs et les small-world atteignent plus lentement l'état intensément excité que les réseaux aléatoires. Ces observations confirment la richesse structurelle des réseaux hiérarchiques.

Ces résultats ont guidé les auteurs de [42] vers une étude de l'activité persistante des structures HMN. En conservant la même dynamique binaire, ils comparent la qualité de différentes structures hiérarchiques HMN et concluent qu'il doit exister un nombre minimal de niveaux d'organisation [73]. Ce constat renforce l'idée intuitive que plus le réseau est grand et plus il doit exister de couches d'organisation. Ces conclusions sont supportées par l'analyse du connectome du macaque qui comporte un niveau de complexité supérieur à celui du chat et du rat. De plus, en comparant des connectomes de différentes tailles, on remarque que l'activité persistante est conservée lorsque le degré moyen demeure constant au détriment de la densité de connexions. Pour des connectomes de différentes espèces, on observe en effet que le nombre de synapses par neurones demeure constant, quelle que soit la taille du connectome [67, 70, 87].

L'activité persistante pourrait tirer son origine de la structure des connexions, particulière-

ment lorsque le réseau est hiérarchique. Cette conclusion est encore limitée à des structures hiérarchiques régulières comme les HMNs. Une comparaison de structures hiérarchiques plus complexes comme celles générées par l'attachement préférentiel hiérarchique (HPA) est encore manquante. Les structures HPA se démarquent des structures HMNs en introduisant du chevauchement (un noeud appartient à plusieurs communautés) ainsi qu'une loi d'échelle de tailles et d'adhésion à chaque niveau d'organisation. De plus, il a été montré que les réseaux HPA parviennent à saisir plusieurs propriétés émergentes des réseaux réels [40] (voir sous-section 2.8). Ainsi, le modèle HPA est un candidat très intéressant pour pousser l'analyse de la hiérarchie sur la présence de l'activité persistante.

Les études présentées ont utilisé des dynamiques et des structures différentes, ce qui rend difficile la distinction adéquate entre le rôle de la dynamique et celui de la structure. Nous verrons au cours de ce chapitre qu'il est possible de comprendre l'effet de la structure, particulièrement son caractère modulaire, sur la propagation d'une dynamique sur réseaux, concept directement relié à l'activité persistante. Nous mettrons à notre disposition une dynamique binaire ainsi que des réseaux générés par le modèle HPA.

3.2 Dynamique binaire sans inhibition

Comme il a été mentionné, il peut être utile de simplifier la dynamique neuronale sur le réseau afin de dégager les aspects importants de la structure. Nous utiliserons une dynamique binaire sans inhibition [41, 42]. Les noeuds prennent deux états : excité ou inactif. L'activation est régie par une fonction de réponse $F_i(m)$ indiquant le taux d'activation d'un noeud i ayant m voisins actifs [31]. Nous utiliserons une fonction de réponse simple et identique pour tous les noeuds ($F_i(m) = F(m)$) où une excitation peut se produire si au moins μ voisins sont excités [41, 42] :

$$F(m) = \begin{cases} 1 & m \geq \mu, \\ 0 & \text{autrement.} \end{cases} \tag{3.1}$$

Le taux de désactivation $R(m) = \nu$ est supposé constant pour chaque noeud. Cette dynamique est une approximation acceptable pour un neurone [49, 69].

La dynamique sur le réseau est opérée via un processus Monte-Carlo. Initialement, on active n_0 noeuds choisis aléatoirement sur le réseau. À chaque intervalle de temps discret Δt, la probabilité qu'un noeud s'active est $F(m)\Delta t$ et qu'un noeud se désactive est $R(m)\Delta t$. Il est donc essentiel de choisir une constante Δt telle que $R(m)\Delta t \leq 1$ et $F(m)\Delta t \leq 1$, assurant la normalisation des probabilités. Nous utiliserons $\Delta t = 10^{-3}$ pour respecter la normalisation et limiter suffisament l'erreur d'intégration de la dynamique stochastique. [3]

3. Dans [41, 42], il a été utilisé $\Delta t = 1$.

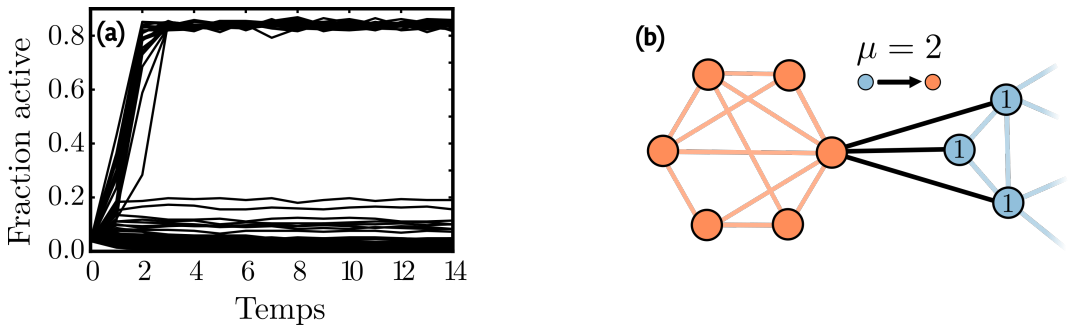


FIGURE 3.1 – **États d'activité persistante pour un réseau HMN.** (a) Chaque courbe représente une réalisation d'une dynamique définie par la fonction de réponse (3.1). On observe des états stables quasi endémiques où la dynamique est maintenue. Les paramètres de construction du réseau sont $d = 3,\ \boldsymbol{\kappa} = [10, 3, 2],\ n = 300,\ m = 594$. (b) Schématisation d'une isolation dynamique entre deux communautés. Si l'activité est initiée dans l'une ou l'autre des communautés, la propagation ne pourra s'étendre à la seconde communauté si $\mu \geq 3$.

3.3 États quasi endémiques sur des réseaux HMN

Il a été montré dans [41], par analyse numérique, que les réseaux HMNs permettent de maintenir une activité. À titre d'exemple, on tente d'abord de reproduire ce comportement pour un réseau HMN microcanonique de paramètres $d = 3,\ \boldsymbol{\kappa} = [10, 3, 2],\ n = 300$ et 594 liens. Le réseau est donc divisé en 10 communautés au niveau 1, 30 au niveau 2, 60 au niveau 3.

On soumet le réseau généré à une dynamique binaire sans inhibition décrite à la section 3.2. Pour chaque initialisation, on trace la fraction des noeuds actifs en fonction du temps (Fig. 3.1). On observe la présence d'un état où environ 82% des noeuds sont actifs, que l'on appellera *état endémique*. On remarque également la présence de bandes intermédiaires de noeuds actifs d'une fraction de 20% et moins.

Les auteurs de [41] attribue la présence de ces états intermédiaires à l'organisation des connexions. Les modules des réseaux hiérarchiques ont une densité interne supérieure à la densité externe. Ainsi, il existe peu de chemins permettant à la dynamique de se propager d'un module à l'autre. [41] compare cette forme à des entonnoirs où le passage est difficile. Cette interprétation permet de conceptualiser le phénomène que nous observons, mais ne justifie pas exactement pourquoi ces états sont stables. S'il existe une probabilité de propager la dynamique d'un module à l'autre, on aura, à un moment ou un autre, une propagation complète. Ainsi, il est plus probable que la structure hiérarchique ne tolère simplement pas de propagation entre différents modules.

Une dynamique de seuil

La dynamique donnée par la fonction de réponse $F(m)$ à l'équation (3.1) est sensible à ce qu'on nommera une *isolation dynamique*. On distingue deux types d'isolation. Dans un premier temps, les noeuds ayant un degré inférieur au seuil d'activation μ ne peuvent participer à la dynamique comme ils n'auront jamais suffisamment de voisins actifs. Ces noeuds agissent comme isolant dynamique et réduisent la portée de la dynamique. Cette forme d'isolation est uniquement causée par la nature de la dynamique de seuil qui est utilisée. L'effet global de cette isolation est supposé faible si le degré moyen du réseau est supérieur au seuil. En effet, comme les noeuds sont de faibles degrés, ils ne participent pas autant que les noeuds de hauts degrés à la communication dans le réseau.

Dans un second temps, on observe une isolation dynamique entre deux sous-graphes (Figure 3.1). Lorsque la dynamique est initiée dans un module, elle se propagera parmi les membres du module. Pour atteindre un second module, il doit exister au moins un noeud partageant μ liens communiquant avec le module actif dynamiquement. L'absence totale de noeuds ayant un degré externe supérieur au seuil rompt complètement la propagation de l'activité. Cette isolation est particulièrement importante lorsque la densité externe (liens entre communautés) est faible.

Il est possible de vérifier la présence de cette isolation dynamique. On considère le sous-graphe actif pour chaque état intermédiaire. On calcule ensuite le nombre de connexions, pour chaque noeud du sous-graphe inactif, avec le graphe actif. S'il existe un noeud dont le degré sortant est supérieur ou égal au seuil de propagation μ, alors l'hypothèse d'isolation dynamique est réfutée. Dans le cas du réseau HMN présenté à la figure 3.1, l'isolation dynamique est validée pour les états intermédiaires. Cette validation confirme l'origine des états intermédiaires.

Isolation dynamique et activée persistante

L'observation de l'isolation dynamique pour les états intermédiaires nuance les conclusions sur la relation entre la structure et l'activité persistante. En effet, la fonction de réponse de seuil choisie $F(m)$ est sensible à cet effet d'isolation alors que d'autres fonctions de réponse ne le sont pas. Ainsi, l'activité persistante, vue comme une isolation dynamique, trouve finalement ses racines dans la nature de la dynamique utilisée. Une précision reste à faire sur la dynamique. L'activité persistante, pour une dynamique binaire sans inhibition, n'a pas été observée pour des réseaux aléatoires et small-world. On en conclut que la modularité favorise l'existence d'isolation, ce qui en fait une propriété structurelle. En résumé, la dynamique binaire choisie est fragile à l'isolation dynamique qui est causée par l'organisation des connexions. L'activité persistante est donc le résultat d'une interaction entre la structure et la dynamique. Il semble alors tout à fait approprié de choisir une dynamique binaire qui est sensible à la structure du

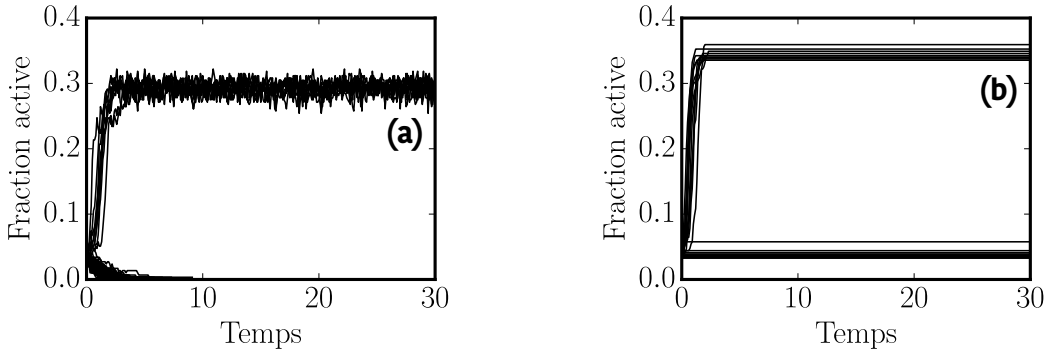


FIGURE 3.2 – **Illustration de la non-réciprocité de l'isolation dynamique et l'activité persistante**. Fraction active en fonction du temps pour une structure HPA ($d = 4$) soumise à la dynamique avec $\mu = 3$, $n_0 = 10$ et $\nu = 0.1$ (a) et $\nu = 0$ (b). Lorsque $\nu = 0$, les bandes indiquent la présence de sous-graphes isolés dynamiquement. Toutefois, leur présence ne garantit pas une activité persistante.

réseau.

Bien qu'il semble clair que la présence de l'activité persistante, dans le cadre de la dynamique binaire utilisée, implique une forme d'isolation de sous-graphes, la relation n'est pas réciproque. En effet, si un sous-graphe isolé est incapable de maintenir l'activité sans le soutien du reste du graphe, la dynamique s'éteindra d'elle-même. Pour supporter ce fait, on choisit $R(m) = 0$ et on lance la dynamique. Puisque les noeuds ne peuvent plus revenir inactifs, la dynamique occupera tout l'espace possible jusqu'à ce que l'isolation la limite (Fig.3.2b). On observe alors quelques états possibles. En réimposant un taux de désactivation non nul $R(m) = \nu > 0$, on remarque que la dynamique n'occupe pas ces états intermédiaires et se dirige vers un état endémique ou vers l'arrêt complet de l'activité (Fig.3.2a). Cette non-réciprocité entre activité persistante et isolation dynamique est particulièrement favorable aux réseaux modulaires hétérogènes. D'abord, un réseau modulaire favorise l'isolation dynamique comme il a été soutenu dans la section précédente. Ensuite, l'hétérogénéité des modules rend certains d'entre eux vulnérables à la dynamique (incapable de la supporter par elle-même). Ainsi, s'ils sont isolés du reste du graphe, la dynamique s'éteindra complètement.

3.4 Activité persistante sur des réseaux HPA

À la section précédente, on a montré que l'activité persistante pour une dynamique binaire de seuil est causée par une isolation de différents sous-graphes. Si ces sous-graphes sont capables de maintenir une dynamique binaire sans aide extérieure, on observera une activité persistante. L'isolation est une propriété se manifestant principalement pour des réseaux hiérarchiques. Toutefois, il n'est pas évident si tous les réseaux hiérarchiques sont capables de maintenir

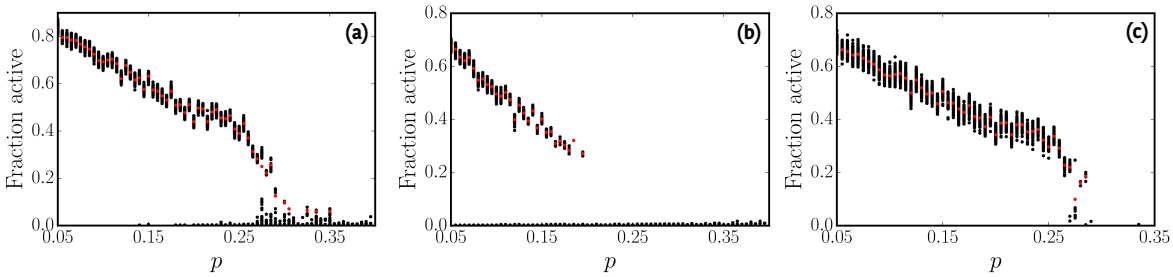


FIGURE 3.3 – **Fraction des noeuds actifs en fonction du paramètre structurel**. Pour un échantillon de 100 activités sur réseaux, on note la fraction de noeuds actifs à $t = 50$ (points noirs) et la fraction moyenne non nulle de noeuds actifs (points rouges) en fonction d'un paramètre structurel p pour $\mu = 3, \nu = 0.1$ (a), $\mu = 6, \nu = 0.1$ (b) et $\mu = 3, \nu = 0.3$ (c).

une activité persistante. On clarifiera ce point en considérant des structures hiérarchiques différentes des HMNs comme celles du HPA. Dans cette section, nous explorerons différentes combinaisons structurelles afin de décrire comment la hiérarchie soutient, ou pas, l'activité.

3.4.1 Structures utilisées

Les structures HPA utilisées afficheront quatre niveaux d'organisation $d = 4$. L'espace paramétrique de ces structures est de 8 dimensions. Pour éviter d'explorer tout l'espace paramétrique, nous générerons des structures se situant sur une droite dans cet espace. Tous les paramètres $p_1 = p_2 = ... = p_d = q_0 = q_1 = ... = q_{d-1} = p$ sont fixés égaux à un paramètre unique p. Lorsque $p \approx 0$, les structures sont de grandes tailles et les noeuds ont généralement une forte adhésion. Lorsque $p \approx 1$, les structures sont de petites tailles et les noeuds ont une très faible adhésion. Les structures sont projetées sous la forme d'un réseau via un processus aléatoire. Différents détails et caractéristiques sont présentés à la section 3.8.

3.4.2 Observation de l'activité persistante

On lance la dynamique binaire sur les réseaux HPA. Dans un premier temps, on choisit $\mu = 3$ et $\nu = 0.1$ (Fig. 3.3a). Pour chaque simulation d'une activité, on mesure la fraction de noeuds actifs après $t = 50$. Pour un petit p, la dynamique se stabilise vers un état endémique où la majorité des noeuds sont actifs. Il n'y a pas de présence d'activité persistante. À mesure que p augmente, la fraction endémique diminue jusqu'à atteindre un seuil critique $p_c \sim 0.3$ où la dynamique ne parvient pas à survivre. Dans le voisinage de ce point critique, on voit l'apparition d'états intermédiaires, une forme d'activité persistante.

D'abord, il est observé que la fraction endémique diminue en fonction de p. Cette observation est supportée par la signification structurelle du paramètre p. Plus p est grand et plus

les modules sont de petites tailles. Ainsi, les noeuds ont tendance à s'agréger en plus petites communautés. Il résulte que certaines communautés n'ont simplement pas suffisamment de membres pour supporter la dynamique et la fraction endémique se voit donc diminuée. L'apparition d'un paramètre critique p_c apparaît naturellement dans cette explication. Pour $p \geq p_c$, les modules sont incapables d'héberger une dynamique et l'activité s'éteint. On observe quand même, pour $p > p_c$, quelques noeuds actifs. Il est probable qu'une légère fraction de modules sont suffisamment organisés pour maintenir la dynamique.

Augmentation du seuil

En augmentant le seuil d'activation (Fig. 3.3b) à $\mu = 6$, le paramètre critique $p_c \sim 0.2$ est diminué. En effet, comme le seuil est plus élevé, on rencontre plus rapidement la situation où les modules sont de trop petites tailles pour héberger la dynamique. Conséquence secondaire de cet effet, la décroissance de la fraction endémique est plus rapide que le cas où $\mu = 3$. On observe aussi une transition discontinue entre un état endémique et l'absence d'activité dans le réseau.

Augmentation du taux de désactivation

Pour un taux de désactivation plus élevé $\nu = 0.3$ et avec le même seuil $\mu = 3$ (Fig. 3.3c), le paramètre p_c est diminué légèrement. On observe toujours une activité persistante, mais principalement concentrée autour de p_c. L'augmentation du taux de désactivation élimine également plusieurs états intermédiaires. Lorsque $p > p_c$, on note maintenant l'absence complète d'activité intermédiaire. En effet, l'augmentation du taux de désactivation rend l'activité plus difficile à maintenir, laquelle se limite davantage à des modules ayant les ressources dynamiques nécessaires, donc plus denses ou de plus grandes tailles.

Discussion

En modifiant la structure à l'aide d'un paramètre unique p, nous sommes en mesure de vérifier que l'activité persistante est une propriété se retrouvant sur toute une gamme de structures hiérarchiques différentes. L'analyse montre que l'activité persistante apparaît très soudainement dans un régime critique se situant à la frontière entre une propagation contrôlée de l'activité et l'inactivité totale. À l'extérieur de ce régime critique, l'activité se déplace vers un état endémique ou une inactivité totale. On observe également que certains paramètres, comme le taux de désactivation et le seuil d'activation, permettent de modifier la localisation du seuil critique.

Notre étude s'est concentrée sur les structures de type HPA et sur une dynamique binaire bien spécifique. Suite à une variation des paramètres, nous avons pu constater que les variations structurelles et dynamiques modifient des caractéristiques essentielles au maintien d'une activité minimale. Il nous est donc permis de conclure que l'activité persistante est une propriété qui n'est pas uniquement fondée sur la structure hiérarchique ; elle dépend principalement de la cohabitation d'une dynamique dans une structure organisée. Les conclusions renforcent la thèse selon laquelle la structure a un rôle important sur l'activité persistante, mais indiquent également que la dynamique considérée a un effet non négligeable.

3.5 Population des états

Lorsqu'on lance une dynamique sur un réseau, on dénombre trois états possibles : activité endémique, activité persistante et inactivité. L'activité endémique se démarque par une fraction importante de noeuds actifs. L'activité persistante sera tout ce qui se trouve entre la fraction endémique et l'inactivité. Chaque simulation de l'activité sur le réseau est initialisée avec un certain nombre de noeuds localisés aléatoirement. Cette initialisation fournit une "énergie" initiale au réseau afin qu'il se dirige vers l'état qui lui est destiné. Il est possible de suivre les activités dans leurs régimes asymptotique ou instantané. L'état asymptotique est défini par la fraction active de noeuds lorsque l'activité s'est stabilisée. À l'inverse, si on considère l'état instantané, une activité pourra se déplacer d'un état à l'autre. Nous utiliserons toujours l'état instantané d'une activité pour deux raisons. D'abord, on peut lire l'état asymptotique d'une activité en observant sa fraction active après un long temps, donc l'information n'est pas perdue. Ensuite, nous pourrons observer les transitions d'un état intermédiaire vers un état endémique.

On étudie la fraction de courbes d'activité dans les états énumérés en fonction du temps (Fig. 3.4). Pour y arriver, on mesure d'abord le seuil où on atteint la fraction endémique. Les courbes demeurant sous la région endémique sont dites persistantes.

La fraction de population dans l'état endémique atteint rapidement une valeur constante. L'état intermédiaire voit sa population diminuée, au profit de l'état inactif, jusqu'à converger vers un nombre constant. Cette représentation nous permet de supposer que l'état endémique asymptotique est une propriété de l'initialisation de l'activité. Autrement dit, dans l'état actuel de la dynamique, une activité se dirigera vers un état endémique dès les premiers instants d'activité. Ce constat implique que l'état endémique et l'état inactif sont deux états irréversibles : une fois atteint, aucun retour en arrière n'est possible.

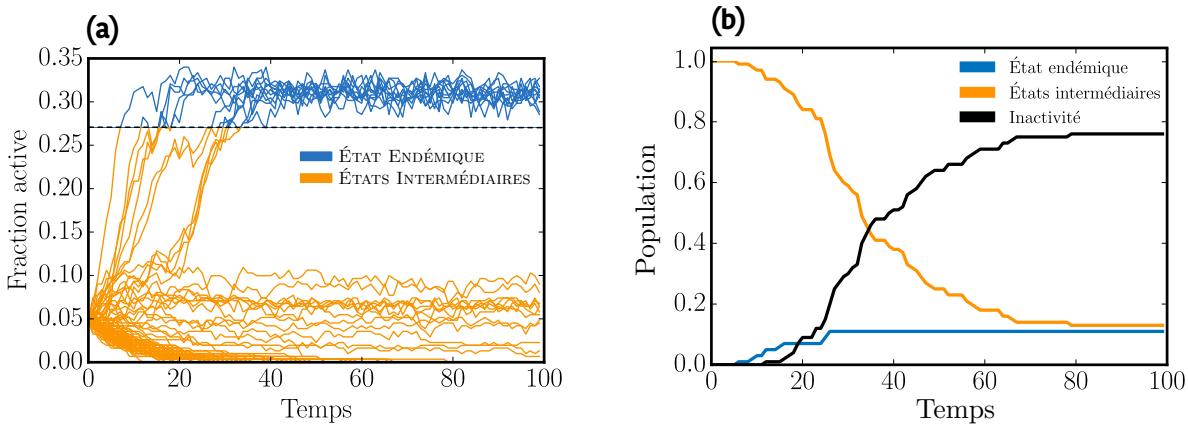


FIGURE 3.4 – **Population des différents états possibles.** 100 activités ($\mu = 3$, $\nu = 0.1$) sont simulées sur une structure à $p = 0.275$ (a). On identifie les activités passant dans l'état endémique comme celles activant au moins 27% des individus. La fraction de population dans chaque état est ensuite tracée en fonction du temps (b).

3.6 Modifications de la dynamique

À la section 3.3, l'origine des états intermédiaires a été discutée et décrite en termes d'isolation en sous-graphes. La dynamique binaire utilisée est fragile à l'absence de liens entre modules causant ainsi un arrêt de la propagation de la dynamique. Dans cette section, nous explorerons différentes modifications de la dynamique, d'abord pour retirer cette susceptibilité à l'isolation et pour observer la robustesse de nos observations sous changement à la dynamique. Le résumé des observations est présenté au tableau 3.1.

3.6.1 Autoactivation

Avant même de lancer la dynamique binaire sur les réseaux, il est possible de détecter des sous-graphes isolés (Fig. 3.2). Ainsi, si les noeuds choisis pour l'activation initiale se situent dans un sous-graphe isolé, il est possible que nous observions une activité persistante causée par l'isolation dynamique. Afin de rompre la fragilité de la dynamique face à cette isolation, nous introduisons la propriété d'autoactivation des noeuds. Un taux constant λ d'autoactivation est introduit, modifiant la fonction de réponse pour

$$F(m) = \begin{cases} 1 + \lambda & m \geq \mu \\ \lambda & \text{autrement} \end{cases} \tag{3.2}$$

La propriété d'autoactivation est supportée par deux éléments importants. Dans un premier temps, l'autoactivation permettra à la dynamique de se propager vers des sous-graphes inactifs et isolés de l'activité initiale. Ainsi, l'isolation dynamique devient impossible et rend beaucoup

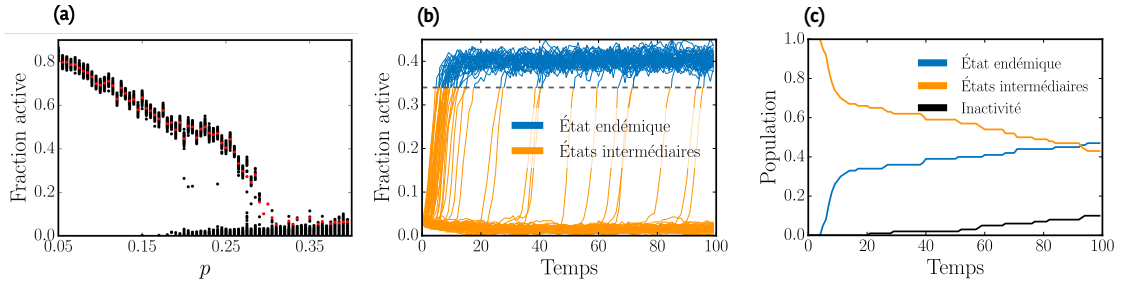


FIGURE 3.5 – **Exemple de la fraction active et la population des états en fonction du temps avec autoactivation.** (a) Fraction des noeuds actifs (points noirs) en fonction du paramètre structurel pour 100 activités avec $\mu = 3, \nu = 0.1$, $\lambda = 0.001$ et la fraction moyenne non nulle de noeuds actifs (points rouges) (b) Fraction active du réseau $p = 0.25$ pour 100 séries temporelles d'activité. Le seuil de la fraction endémique est de 0.35. (c) Population dans chaque état correspondant à (b).

plus difficile de conserver une activité persistante. Dans un deuxième temps, l'autoactivation est une propriété observée pour des neurones réels [3, 35, 57]. Le neurone peut émettre un potentiel d'action sans stimulation de neurones voisins. Cet ajout porte donc notre dynamique vers un comportement plus réaliste.

Observations avec l'autoactivation

Les réseaux de la section 3.4 sont soumis à la dynamique régie par la fonction de réponse modifiée (Éq. (3.2)). Les paramètres sont $\mu = 3, \nu = 0.1$ et $\lambda = 0.001$. Le paramètre d'autoactivation λ est maintenu très bas. La Fig. 3.5(a) illustre les fractions actives pour chaque activité en fonction du paramètre structurel p. On observe un début d'activité persistante dès $p = 0.17$. La présence d'activité de faible intensité est maintenue après le seuil critique où l'état endémique semble disparaître $p_c \approx 0.27$. Pour $\lambda > 0$, l'activité persistante est plus importante et plus riche (davantage d'états) que $\lambda = 0$.

L'autoactivation introduit un comportement irrégulier dans la fraction de population de chaque état (endémique, intermédiaire, inactif) comme on peut l'observer pour $p = 0.25$ aux figures 3.5(b) et (c). Peu de temps suivant l'initialisation de la dynamique, on observe une fraction importante d'activités se dirigeant vers l'état endémique. Les états intermédiaires restants se désactivent ensuite, ou s'activent intensément, à taux constant. Il en résulte que l'activité persistante n'est pas stable et sa population tendra éventuellement vers une valeur nulle. L'état endémique et l'état inactif deviennent ainsi des attracteurs. Il n'a pas été observé de transition d'un état endémique vers un état intermédiaire, ce qui en fait possiblement un état stable et irréversible, tout comme le passage vers l'inactivité. L'attraction de l'état endémique est contrôlée par le paramètre λ. Plus λ est élevé et plus l'état endémique attire les états intermédiaires, au détriment du peuplement de l'état inactif. Le diagramme de stabilité est

illustré à la figure 3.6.

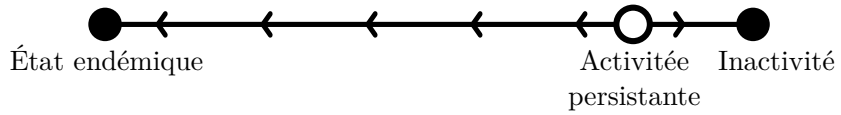


FIGURE 3.6 – **Diagramme de stabilité des états avec $\lambda > 0$.**

En comparant avec le cas où $\lambda = 0$, l'autoactivation introduit davantage d'états intermédiaires, mais élimine leur stabilité. L'instabilité installée peut être vue comme un élément important pour la criticalité de l'activité persistante. En effet, avec une très faible autoactivation $\lambda = 0.001$, le système est capable de passer d'un état intermédiaire à un état intense. La sensibilité du système à de faibles perturbations semble donc être très grande. Les effets non linéaires de la structure amplifient les stimulations dans la dynamique et permettent de naviguer vers des états plus excités.

3.6.2 Temps minimal de repos

À la section précédente, nous avons introduit l'autoactivation afin d'éliminer la contrainte de l'isolation. Cet ajout augmente le nombre d'états intermédiaires et des transitions de l'activité persistante vers l'état endémique. L'état endémique et l'état inactif deviennent des attracteurs d'activité. Nous allons maintenant considérer un temps minimal de repos T_r (*refractory period*). Après une période d'activité, un noeud devra obligatoirement attendre un temps minimum T_r avant une autre session d'activité.

La justification de cet ajout repose d'abord sur des considérations neurobiologiques. Le neurone

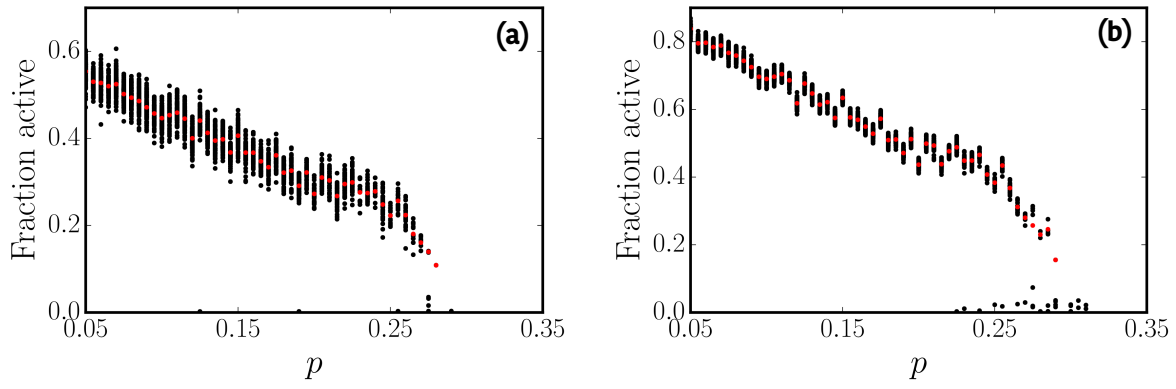


FIGURE 3.7 – **Fraction active lors de l'ajout d'un temps minimal de repos et de temps maximal d'activité.** (a) Fraction active pour $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0, T_r = 10$ ($T_e = 0$) et (b) pour $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0, T_r = 0, T_e = 10$. Chaque point noir est associé à une simulation (100 activités par structure) alors que les points rouges indiquent la fraction moyenne pour une même structure.

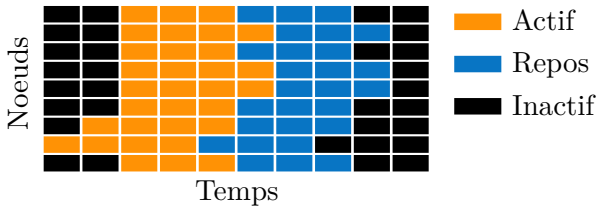


FIGURE 3.8 – **Schématisation de l'effet de la période réfractaire.** Chaque rectangle représente l'état d'un noeud à un certain temps. La synchronisation de l'activité combinée à un temps minimal de repos rend la réactivation difficile dans la structure.

présente une période réfractaire à l'activation. Après un potentiel d'action, le neurone est incapable de répondre à nouveau à un stimulus, le rendant inactif pendant une période de temps [62]. La seconde motivation est d'augmenter le réalisme de notre dynamique tout en évaluant la robustesse des conclusions développées jusqu'à présent.

Un choix adéquat d'une valeur de T_r est le temps moyen d'activité $\langle t_a \rangle$. Le calcul $\langle t_a \rangle$ se fait par une équation discrète ou continue (si $\Delta t \ll 1$). Lorsqu'on considère la réactivation comme un processus discret, on utilise les résultats d'une épreuve de Bernouilli de succès $\theta = \nu \Delta t$ et d'échec $q = 1 - \nu \Delta t$. La durée d'activation est alors une loi géométrique $P(i) = q^{i-1}\theta$ où $i = t/\Delta t$. Le nombre moyen d'épreuves $\langle i \rangle = \langle t_a \rangle / \Delta t$ est obtenu par la somme suivante

$$\begin{aligned} \langle i \rangle &= \sum_{i=0}^{\infty} iP(i) = \theta \sum_{i=0}^{\infty} iq^{i-1} \\ &= \theta \frac{\partial}{\partial q} \sum_{i=0}^{\infty} q^i \\ &= \theta \frac{1}{(1-q)^2} \\ &= \frac{1}{\theta} \end{aligned} \tag{3.3}$$

On obtient alors le temps moyen d'activité

$$\langle t_a \rangle = \frac{1}{\nu}. \tag{3.4}$$

Comme ν est un taux de désactivation et ses unités sont l'inverse d'un temps, la dimension de $\langle t_a \rangle$ est ainsi cohérente. Pour le continu, on remplace la somme (3.3) par une intégrale (cette transformation est justifiée si Δt est très petit). Pour $\nu = 0.1$, $\langle t_a \rangle = 10$.

On lance la dynamique pour $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0$ et $T_r = 10$ (Fig. 3.7a). À nouveau, le seuil de présence d'un état endémique est de $p_c \approx 0.27$. L'ajout d'une période réfractaire élimine presque tous les états intermédiaires dans le voisinage du seuil critique. Par le temps minimal de repos, il devient beaucoup plus difficile de maintenir une activité dans des modules de petites tailles.

Grâce à leur formation modulaire, les structures hiérarchiques sont sensibles à de petites stimulations, comme nous l'avons vu pour l'autoactivation. Si quelques noeuds s'activent dans un module, une fraction importante du réseau deviendra active en très peu de temps. Lorsque tous ces noeuds se désactiveront, dans un court intervalle de temps, la réactivation de la région ne pourra pas être assurée puisqu'on exige un temps minimal de repos. Conséquemment, il peut exister un intervalle de temps où la région se désactivera complètement. La schématisation de cet effet est illustrée à la figure 3.8. Le même effet a également été observé pour une dynamique neuronale [68]. Plus la synchronisation d'une région est grande et plus cet effet peut être important. Comme les états intermédiaires sont soupçonnés d'être des régions denses, la synchronisation est favorisée (propriété d'intégration discutée à la section 1.7.3). Pour un état endémique, plusieurs structures sont actives, ce qui rend plus difficile la synchronisation générale de tous les membres. De ce fait, on remarque de plus grandes variations de la fraction active autour de la fraction endémique, mais sans permettre une désactivation complète de la région endémique.

3.6.3 Temps maximal d'activité

Deux modifications ont été faites à la dynamique. La première est l'ajout de l'autoactivation, brisant ainsi l'isolation entre deux régions. La seconde modification est le temps minimal de repos qui a eu pour effet de limiter les activités persistantes. Nous étudierons une dernière modification, soit un temps maximal d'activation.

L'activité de neurones peut être limitée par la demande énergétique. Nous contraindrons donc les noeuds à avoir une activité consécutive inférieure à T_e (*exhaustion*).

$$R(m) = \begin{cases} 1 & t_a \geq T_e \\ \nu & \text{autrement} \end{cases} \tag{3.5}$$

où t_a est le temps consécutif d'activité d'un noeud. Un choix intéressant de paramètre est $T_e \sim \langle t_a \rangle$. Pour $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0, T_r = 0, T_e = 10 = \langle t_a \rangle$, on remarque la présence d'activité persistante (Fig. 3.7b).

Il est probable que l'effet moyen du temps maximal d'activité pour les paramètres ($\nu = \nu, T_e = T_e$) soit équivalent à un choix de paramètres ($\nu = \nu_e, T_e = 0$). Pour calculer ν_e, on calcule le temps moyen d'activité lorsque $T_e > 0$. On considère une épreuve de Bernouilli de succès $\theta = \nu\Delta t$ et d'échec $q = 1 - \nu\Delta t$. La durée d'activation suit une loi géométrique tronquée :

$$P(i) = \begin{cases} \theta q^{i-1}, & i < i_e, \\ q^{i_e - 1}, & \text{autrement}, \end{cases} \tag{3.6}$$

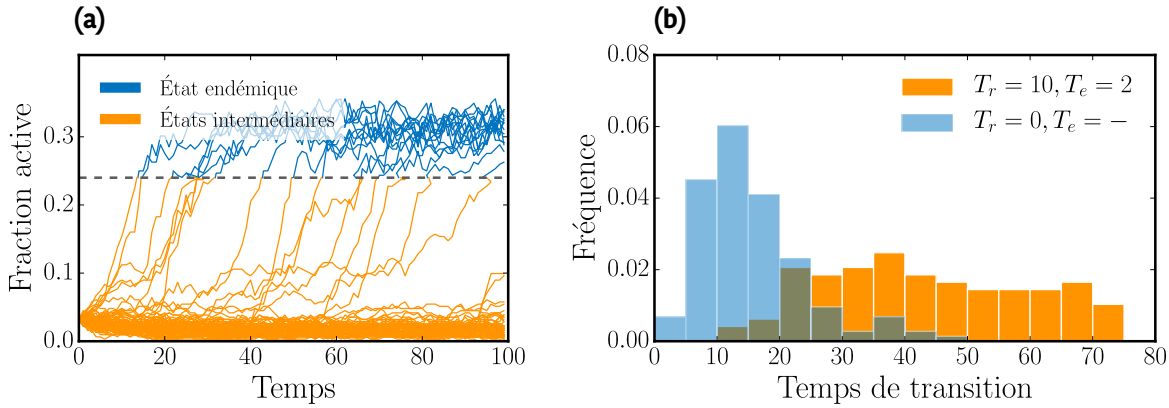


FIGURE 3.9 – **Ralentissement de la transition vers l'état endémique**. (a) Pour $p = 0.27 \approx p_c$ et une dynamique $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0.0015, T_r = 10, T_e = 2$, la fraction active est tracée pour 100 activités sur le réseau. (b) Distribution du temps de transition pour le même réseau de $p = 0.27, \mu = 3, \mu = 0.1$ et $\lambda = 0.0015$ sur un échantillon 500 activités sur chaque réseau. Une transparence a été ajoutée aux histogrammes afin d'illustrer le chevauchement.

où $i = t/\Delta t$ et $i_e \equiv T_e/\Delta t$. Le nombre moyen d'épreuves $\langle i \rangle$ est

$$\begin{aligned}
\langle i \rangle &= \sum_{i=1}^{\infty} iP(i) = \theta \sum_{i=1}^{i_e-1} iq^{i-1} + i_e q^{i_e-1} \\
&= \theta \frac{\partial}{\partial q} \sum_{i=0}^{i_e-1} q^i + i_e q^{i_e-1} \\
&= \theta \frac{(i_e-1)q^{i_e} - i_e q^{i_e-1} + 1}{(1-q)^2} + i_e q^{i_e-1} \\
&= \frac{(i_e-1)q^{i_e} - i_e q^{i_e-1} + 1}{\theta} + i_e q^{i_e-1}. \qquad (3.7)
\end{aligned}$$

Cette dernière équation se réduit à

$$\langle i \rangle = \frac{1}{\theta}[1 - q^{i_e}]. \qquad (3.8)$$

On remplace $q = 1 - \nu\Delta t$, $\theta = \nu\Delta t$ et $\Delta t = T_e/i_e = 1/(\nu i_e)$, ce qui conduit à

$$\langle i \rangle = \frac{1}{\nu\Delta t}\left[1 - \left(1 - \frac{1}{i_e}\right)^{i_e}\right] \qquad (3.9)$$

On introduit aussi la quantité recherchée $\langle t_a \rangle = \Delta t \langle i \rangle$, de sorte que

$$\langle t_a \rangle = \frac{1}{\nu}\left[1 - \left(1 - \frac{1}{i_e}\right)^{i_e}\right]. \qquad (3.10)$$

Pour un Δt très petit, i_e est très grand et il est raisonnable de prendre la limite infinie :

$$\begin{aligned}
\langle t_a \rangle &= \lim_{i_e \to \infty} \frac{1}{\nu}\left[1 - \left(1 - \frac{1}{i_e}\right)^{i_e}\right] \\
\langle t_a \rangle &= \frac{1 - \mathrm{e}^{-1}}{\nu} \qquad (3.11)
\end{aligned}$$

Par conséquent,

$$\nu_e \equiv \frac{1}{\langle t_a \rangle} = \frac{\nu}{1 - \mathrm{e}^{-1}}. \tag{3.12}$$

Dans les simulations, l'incrément temporel est maintenu à $\Delta t = 10^{-3}$. Ainsi, pour un $\nu = 0.1$, $i_e = 1/(\nu \Delta t) = 10^4$ et nous permet de faire l'approximation $i_e \to \infty$.
Lorsque $\nu = 0.1$ et $T_e = 10 = 1/\nu$, on obtient $\langle t_a \rangle \approx 6.32$ et $\nu_e \approx 0.16$.

3.6.4 Effet global

Chaque modification à la dynamique a été étudiée afin de relever leurs effets. Il reste maintenant à combiner le tout afin d'avoir une dynamique possédant une autoactivation, un temps minimal de repos et un temps maximal d'activité. On lance 100 activités de paramètres $\mu = 3, \nu = 0.1, \lambda = 0.0015, T_r = 10, T_e = 2$ sur un réseau $p = 0.27$, donc dans une région qu'on croit posséder une activité persistante (Fig. 3.9a). Les paramètres ont été choisis afin d'amplifier l'impact des modifications à la dynamique.

La combinaison de tous les paramètres présente un nouveau phénomène. La transition d'une activité d'un état intermédiaire vers un état endémique est ralentie. Pour comparer, on a tracé la distribution du temps requis pour une activité pour passer de l'état intermédiaire vers un état endémique (Fig. 3.9b). La distribution est largement déplacée vers la droite et élargie lorsqu'on impose un temps minimal de repos et un temps maximal d'activité. Le ralentissement de la transition nous informe directement sur la perte de sensibilité du système aux stimuli et aux perturbations.

3.7 Conclusion

Nous avons présenté une étude d'une dynamique binaire sur un réseau hiérarchique provenant du modèle HPA dans le but de clarifier le rôle de la structure et de la dynamique dans l'existence de l'activité persistante. Il a été montré que l'organisation modulaire est responsable d'isolation entre différentes structures. Cette propriété a des effets importants pour une dynamique binaire de seuil et rend possible l'existence d'activité persistante. Pour une structure complexe comme HPA, l'activité persistante émerge lorsque la dynamique est dans un régime critique de propagation ; la structure est à la limite d'être capable d'héberger l'activité. Ce constat nuance le rôle de la hiérarchie et indique qu'il est nécessaire de considérer l'ensemble du portrait : la nature de l'organisation et la nature de la dynamique. Une structure hiérarchique n'implique pas la capacité à maintenir une activité persistante. Cette propriété dynamique doit donc être vue comme émergente de l'organisation de la structure et de la dynamique particulière impliquée.

Table 3.1 – **Résumé des modifications à la dynamique**

Type	Contrôle	Motivations	Effets
Autoactivation	λ	- Éliminer l'isolation dynamique - Prendre en compte l'activation spontanée des neurones	- Modifie l'attraction des états - Augmente le nombre d'états intermédiaires - Élimine la stabilité des états intermédiaires
Temps minimal de repos	T_r	- Vérifier la robustesse des conclusions - Prendre en compte la période réfractaire des neurones	- La synchronisation est désavantagée - Le nombre d'états intermédiaires est réduit
Temps maximal d'activité	T_e	- Vérifier la robustesse des conclusions - Limitation énergétique des neurones	- Équivalent à modifier le taux de désactivation ν

Dans cette optique, différents comportements du neurone ont été pris en compte pour ajouter du réalisme à la dynamique : l'autoactivation, temps minimal de repos et temps maximal d'activité. L'autoactivation modifie la stabilité de l'activité persistante et montre la grande sensibilité du système aux perturbations extérieures. Le temps minimal de repos réduit les activités persistantes dans les modules où la synchronisation de l'activité est très présente. Le contrôle de la réactivité du réseau pourrait donc éventuellement se faire grâce à des stimulations en combinant les variations à la dynamique. Ces conclusions illustrent l'importance de considérer la dynamique dans son ensemble puisque les effets de la dynamique seront évidemment affectés par la structure du réseau.

Les résultats obtenus sont un pas vers une meilleure compréhension de l'émergence des propriétés dynamiques sur réseaux. La prochaine étape est d'explorer différentes dynamiques et structures afin d'étendre les conclusions de ce travail. Par exemple, une dynamique neuronale plus réaliste comme *integrate and fire* [68] changera complètement la propagation de l'activité. Sous cette dynamique, chaque neurone a un potentiel associé et pourra envoyer des impulsions dans le système lorsque certaines conditions sont atteintes. Cette dynamique nous fournira d'autres paramètres qui influenceront la propagation sur le réseau. En ce qui concerne la structure, il serait bon de considérer des structures hiérarchiques qui respectent

certaines propriétés mesurées sur des connectomes réels, comme par exemple, en choisissant des paramètres structurels, dont le coefficient d'agrégation, le nombre de niveaux d'organisation et le plus petit parcours moyen sont similaires à ceux du connectome humain. Enfin, un travail analytique est toujours manquant pour décrire l'activité persistante. Comme nous utilisons des réseaux modulaires, une approche différente, basée sur une description modulaire des réseaux, doit être employée afin de détecter l'activité persistante à l'aide d'équations de la dynamique.

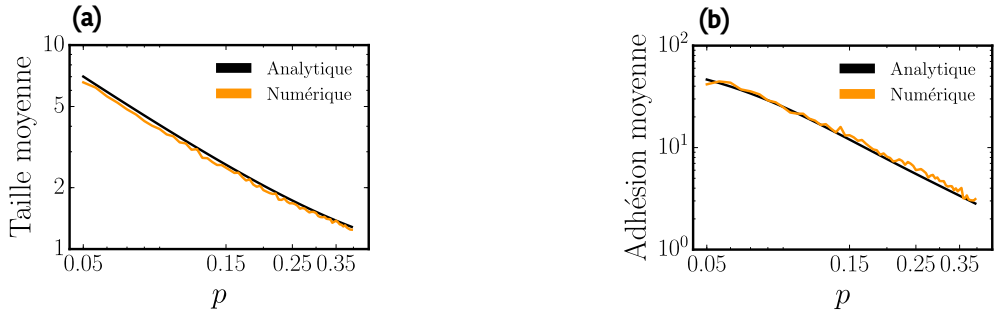


FIGURE 3.10 – **Taille et adhésion moyennes des structures HPA utilisées ($d = 4$).** (a) Taille moyenne des d–structures et (b) adhésion moyenne aux d–structures numérique (orange) et analytique (noir) en fonction du paramètre structurel p.

3.8 Complément I : Les structures hiérarchiques HPA

Cette section présente la méthode de génération des structures hiérarchiques utilisées pour l'étude. De plus, quelques caractéristiques sont quantifiées afin d'appuyer les conclusions obtenues et de mieux comprendre l'évolution de la structure sous le paramètre p.

3.8.1 Génération des structures HPA à paramètre unique

Pour $d = 4$ niveaux d'organisation, le modèle de croissance HPA possède 8 paramètres p_1, p_2, p_3, p_4 et q_0, q_1, q_2, q_3. Pour simplifier l'exploration de ces paramètres, nous avons considéré une droite dans l'espace p_k et q_k donnée par $p_1 = p_2 = p_3 = p_4 = q_0 = q_1 = q_2 = q_3 = p$ où p devient le paramètre unique contrôlant la structure.

Les structures générées pour l'étude ont toutes 500 noeuds. Le processus de croissance s'arrête lorsque le nombre d'individus différents au niveau $d+1$ est égal à 500. Le nombre d'itérations t pour atteindre cette condition est donné par $n/{}^{(N)}B$ où n est le nombre de noeuds et ${}^{(N)}B$ est le taux de naissance d'un noeud (Éq. (2.23)).

On projette la structure sous la forme de réseaux par une connexion aléatoire parmi les noeuds d'une même communauté au niveau d. Deux noeuds d'une même communauté ont une probabilité $r = 0.8$ d'être connectés. Grâce au chevauchement (appartenance d'un noeud à plusieurs communautés), la plus grande composante du réseau est généralement grande. Bien qu'il existe souvent de petites composantes déconnectées, on conserve uniquement la plus grande composante pour les simulations. Par conséquent, le réseau projeté comporte généralement moins de noeuds que la structure complète.

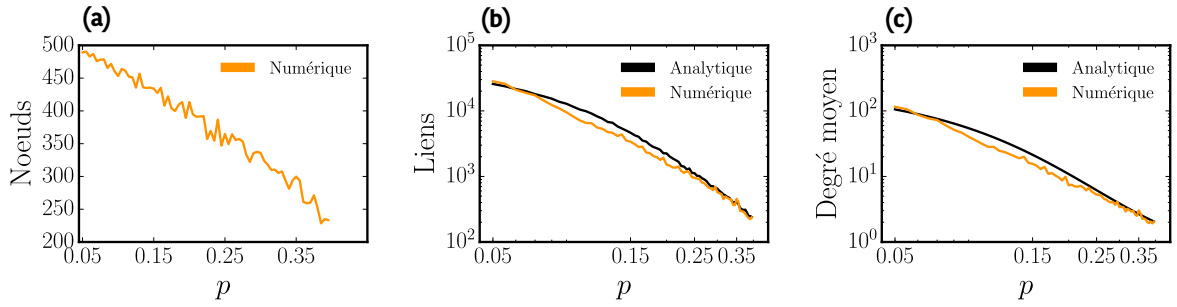


FIGURE 3.11 – **Nombre de noeuds et de liens, et degré moyen des structures HPA utilisées.** (a) Nombre de noeuds moyen, (b) nombre de liens moyen et (c) degré moyen numérique (orange) et analytique (noir) en fonction du paramètre structurel p. Chaque quantité est moyennée sur 100 projections différentes pour $r = 0.8$ d'une même structure HPA.

3.8.2 Caractériser la structure

Dans un premier temps, on caractérise la structure HPA utilisée. On trace la taille moyenne des structures au niveau $k = d = 4$ et l'adhésion moyenne aux structures du niveau $k = d = 4$ (Fig. 3.10). La courbe analytique est solution de l'équation 2.11 généralisée, nous la réécrivons ici pour le niveau k :

$$\begin{aligned} S_{k,n}(t+1) &= S_{k,n}(t) + {}^{(S)}B_k \delta_{n,k} \\ &+ \frac{{}^{(S)}G_k}{\left({}^{(S)}B_k + {}^{(S)}G_k\right) t} \left[(n-1)\, S_{k,n-1}(t) - n S_{k,n}(t)\right]. \end{aligned} \tag{3.13}$$

La décroissance des tailles moyennes des structures suit une loi de puissance, laissant présager que la structure évolue rapidement sur l'échelle des p. Les tailles moyennes ne sont pas particulièrement élevées, indiquant que le réseau est décomposé en plusieurs petites communautés. L'adhésion moyenne varie également en loi de puissance et prend de grandes valeurs pour p faible. En fonction de p, les structures sont de plus en plus petites et les noeuds beaucoup moins fréquents. Ainsi, il est plus difficile d'obtenir une composante totalement connectée lors de la projection en réseaux, comme il sera discuté à la sous-section 3.8.3.

3.8.3 Caractériser le réseau

Une fois les structures projetées sous forme de réseaux, on peut observer quelques caractéristiques de base (Fig. 3.11). On s'intéresse d'abord à la taille du réseau obtenu. Comme la taille des structures et l'adhésion des noeuds diminuent en fonction de p, il est plus difficile pour un noeud d'obtenir des connexions. Conséquemment, le nombre de noeuds n diminue avec p. Pour les mêmes raisons, le nombre de liens m dans le réseau diminue. En combinant ces deux résultats, le degré moyen $\langle k \rangle = m/2n$ diminue.

La courbe analytique du degré moyen est obtenue en résolvant l'équation 2.36, rappelons ici :

$$\mathcal{D}_k(x) = \sum_m \tilde{N}_{k,m}[\mathcal{U}_k(x)/\mathcal{U}_k(1)]^m = \mathcal{N}_k(\mathcal{U}_k(x)/\mathcal{U}_k(1)). \tag{3.14}$$

Le nombre de liens moyen analytique est ensuite obtenu par combinaison du nombre de noeuds et du degré moyen $m = 2n/\langle k \rangle$. Pour ces deux quantités, on remarque un écart entre la courbe analytique et numérique. Cet écart est principalement causé par l'approximation dans les équations maîtresses des tailles et des adhésions. Plus le niveau k est grand ($k = d$ dans notre cas), et plus l'approximation est mauvaise, comme discuté à la section 2.7.3. Il en résulte que le temps d'évolution des équations maîtresses n'est pas identique à celui de la simulation et dépendra des paramètres utilisés. Ainsi, comme nous utilisons un temps constant d'intégration pour tout p, certains intervalles sont moins bien représentés par l'équation maîtresse. Il est également possible que le mauvais accord soit causé par l'hétérogénéité des degrés du réseau. En effet, comme le nombre de noeuds de la plus grande composante connectée diminue en fonction de p, il est plus probable que les noeuds de plus faibles degrés ne fassent pas partie de la plus grande composante. Ainsi, le degré moyen analytique surestime le degré moyen numérique.

Conclusion et perspectives

Le cerveau est sans nul doute un système complexe. Les neurones communiquent entre eux et produisent des propriétés émergentes comme notre capacité à réfléchir ou à mémoriser. De ce constat, une branche spécialisée de la science des systèmes complexes est née qu'on nomme la *connectomique*. Grâce aux rapides avancées de l'imagerie médicale, les cartes des connexions du cerveau humain sont de plus en plus détaillées et permettent l'étude des cerveaux sous la forme de réseaux, nommés connectomes. Ce nouveau paradigme modifie radicalement l'étude du cerveau. Plutôt que d'observer les changements d'activation de régions cérébrales, l'intérêt des chercheurs se tourne maintenant vers une compréhension de l'architecture statique des connexions. Ce vaste champ d'études ouvre des portes importantes pour la compréhension des pathologies du cerveau. Similairement à ce qu'on observe dans un réseau électrique, l'absence ou la présence de structures pathologiques pourrait nous renseigner sur la santé mentale d'un individu.

La science des réseaux complexes nous offre une panoplie d'outils particulièrement appropriés à l'analyse d'une carte cérébrale. Différentes quantités nous permettent en effet d'associer le cerveau étudié à des propriétés structurelles, comme le coefficient d'agrégation ou le plus petit parcours moyen du réseau. Bien que ces mesures nous informent en partie sur la présence de ségrégation et d'intégration, elles ne procurent pas une description complète et globale de l'organisation. La détection des structures hiérarchiques du connectome vient pallier ce manque. En la combinant aux connaissances des neurosciences, il est possible de montrer que les structures détectées sont spécialisées dans différentes tâches comme la motricité, le langage, etc. Différentes hypothèses indiquent qu'une organisation hiérarchique favorise l'évolution, la spécialisation et la complexité. Entre la détection de la hiérarchie du connectome et l'argument de la complexité, il manque un travail de précision du rôle concret de la hiérarchie et les fonctionnalités du réseau. À l'heure actuelle, les ressources de la connectomique en matière de modèles hiérarchiques, pour traiter ce problème, sont faibles.

En réponse à l'imprécision entre l'organisation hiérarchique et son rôle au sein d'un réseau, nous avons développé un modèle de croissance hiérarchique. Chaque niveau d'organisation croît selon le principe simple d'attachement préférentiel parfois connu sous le nom de *rich get richer*. La structure, non triviale, résultant de ce processus possède des propriétés d'inva-

riance d'échelle dans les tailles des structures et également dans le nombre d'appartenances des noeuds. À l'aide d'un ensemble de paramètres bien défini, il nous est possible de modifier ces propriétés structurelles. Une fois générées, on peut comparer différentes structures et leurs propriétés émergentes, telles que la distribution de degrés, le coefficient d'agrégation, la navigabilité, la décomposition en coeurs et la fractalité. Également, il s'offre à nous d'inférer un ensemble de paramètres reproduisant les caractéristiques structurelles d'un réseau hiérarchique réel, comme celui des coproductions de films. Ce travail a permis de montrer que différentes propriétés émergentes sont saisies par notre modèle inféré. Cette considération apporte une preuve supplémentaire de l'importance de la hiérarchie pour la compréhension du fonctionnement des réseaux.

Le modèle développé a l'avantage d'être en mesure de générer des structures hiérarchiques complexes et invariantes d'échelle. Cette organisation se trouve dans des réseaux réels complexes comme le réseau des coproductions de films (utilisé pour l'analyse), mais possiblement dans d'autres réseaux hiérarchiques. Ainsi, la richesse de notre modèle ouvre la porte à une modélisation de plusieurs types de réseaux. Se distinguant des modèles de croissance basés sur la génération d'une fonctionnalité quelconque, notre modèle fait le pari que le contrôle de la hiérarchie, gouverné par un processus simple, permet la reproduction de propriétés émergentes menant à la complexité. Il reste à noter quelques limitations du modèle. Dans l'état actuel, le processus d'attachement préférentiel imposé peut limiter sa capacité à modéliser certains réseaux réels. Un projet futur pourrait pallier ce problème en combinant différents processus de croissance structurelle, autres que l'attachement préférentiel. Également, l'inférence du modèle sur les réseaux réels nécessite une connaissance explicite de la structure hiérarchique. Or, pour un réseau réel, l'organisation hiérarchique est bien souvent inconnue, comme pour le connectome. Afin de modéliser ces réseaux, deux possibilités sont envisagées. La première solution est d'effectuer une détection communautaire et ensuite d'inférer les paramètres du modèle sur le résultat de la détection. La deuxième solution est d'explorer et de caractériser la structure hiérarchique. Avec suffisamment de mesures sur un réseau réel, on pourra identifier la structure hiérarchique saisissant les propriétés et ainsi directement obtenir les paramètres menant à cette organisation. Ces projets d'inférence ne sont évidemment pas les seules, mais constituent des candidats réalistes d'amélioration du modèle.

Une fois le modèle développé, nous avons tenté de préciser l'impact de la hiérarchie en connectomique. Notre intérêt s'est porté sur la propriété d'activité minimale (ou activité soutenue/persistante). Sans aide extérieure, le cerveau préserve continuellement un niveau minimal d'activité. Auparavant, l'existence de cet état minimal était expliquée par une proportion adéquate de noeuds inhibiteurs et excitateurs. Toutefois, la présence d'activité persistante a également été relevée en absence de noeuds inhibiteurs, suggérant une contribution de la part de l'organisation des connexions. Cette avenue a donc été explorée en soumettant les structures hiérarchiques, générées à l'aide du modèle décrit ci-dessus, à une dynamique sans noeud

inhibiteur. Grâce à la paramétrisation de la structure, nous avons observé un point critique de propagation de l'activité sur le réseau. Le premier constat de l'étude est que la hiérarchie n'implique pas nécessairement l'activité persistante. L'état minimal d'activité émerge lorsque l'hétérogénéité de la structure permet l'activité tout en limitant sa propagation de l'activité. La topologie du réseau devient un outil puissant pour contrôler les états d'activité possibles. Une analyse approfondie montre que l'organisation hiérarchique est un atout pour contrôler la topologie et autoriser un état minimal d'activité. Différentes modifications à la dynamique, reflétant un aspect neurologique, ont été apportées. Les variations à la dynamique ont modifié les conditions d'apparition et l'amplitude de l'état minimal.

L'étude de la dynamique sur réseaux hiérarchiques donne lieu à un nombre important de questions dont les réponses sont encore manquantes. Par exemple, nos conclusions sur l'état minimal d'activité ont une portée limitée. Peut-on étendre les résultats à des dynamiques neuronales plus réalistes ? Selon nos travaux actuels, nous devrions être en mesure de trouver des topologies adaptées à la nature de la dynamique menant à un contrôle de l'activité et de l'apparition d'états persistants. Différents pistes de continuité au projet s'offrent à nous. Une avenue intéressante est le développement d'outils analytiques pour l'étude de l'activité persistante, qui n'est pas saisie par les équations régissant l'activité binaire sur réseaux. Une description analytique d'activité persistante pourrait mener à une optimisation de l'organisation et à la prédiction de comportements pathologiques. Maintenant que la présence d'activité persistante a été détectée, il pourrait être intéressant d'en étudier son comportement (oscillations, navigation ...) et sa localisation dans le connectome. Cette voie pourrait mener à une quantité de résultats fondamentaux sur l'activité cérébrale et les relations entre les différentes régions du cerveau.

Comme il a été mentionné, la connectomique est une science très jeune se basant sur une description architecturale du cerveau. La connectomique pourrait ultimement avoir des impacts significatifs dans la compréhension générale du cerveau humain, mais également dans la détection, la prédiction et l'explication des pathologies du cerveau. Déjà, différentes conclusions sur la structure du connectome ont permis à cette science multidisciplinaire de se bâtir une crédibilité auprès de la communauté neuroscientifique et physicienne. Ce mémoire établit un outil supplémentaire en connectomique, le modèle hiérarchique HPA et fait un pas vers une meilleure compréhension de la préservation de l'activité dans le cerveau, suggérant que la science des systèmes complexes peut profiter aux neurosciences.

Bibliographie

[1] Achard S., Salvador R., Whitcher B., Suckling J. et Bullmore E., *A resilient, low frequency, small-world human brain functional network with highly connected association cortical hubs*, J. Neurosci., 26 (2006), p. 63.

[2] Ahn Y.-Y., Bagrow J. P. et Lehmann S., *Link communities reveal multiscale complexity in networks*, Nature, 466 (2010), p. 761.

[3] Alving B. O., *Spontaneous activity in isolated somata of aplysia pacemaker neurons.*, J. Gen. Physiol., 51 (1968), p. 29.

[4] Amaral L., Scala A., Barthélémy M. et Stanley H. E., *Classes of small-world networks*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 97 (2000), p. 11149.

[5] Azevedo F. A. *et al.*, *Equal numbers of neuronal and nonneuronal cells make the human brain an isometrically scaled-up primate brain*, J. Comp. Neurol., 513 (2009), p. 532.

[6] Barabási A.-L. et Albert R., *Emergence of scaling in random networks*, Science, 286 (1999), p. 509.

[7] Basset S. D. et Bullmore E., *Small-world brain networks*, Neuroscientist, 12 (2006), p. 512.

[8] Bianconi G., Darst R. K., Iacovacci J. et Fortunato S., *Triadic closure as a basic generating mechanism of communities in complex networks*, Phys. Rev. E, 90 (2014), p. 042806.

[9] Biswal B. B., *Resting state fMRI : A personal history*, Neuroimage, 62 (2012), p. 938.

[10] Blondel V. D., Guillaume J.-L., Lambiotte R. et Lefebvre E., *Fast unfolding of communities in large networks*, J. Stat. Mech : Theory Exp., 2008 (2008), p. 10008.

[11] Boguñá M., Krioukov D. et Claffy K. C., *Navigability of complex networks*, Nat. Phys., 5 (2009), p. 74.

[12] Boguñá M., Papadopoulos F. et Krioukov D., *Sustaining the Internet with hyperbolic mapping*, Nat. Commun., 1 (2010), p. 1.

[13] Bullmore E. et Sporns O., *Complex brain networks : graph theoretical analysis of structural and functional systems*, Nat. Rev. Neurosci., 10 (2009), p. 186.

[14] ——, *The economy of brain network organization*, Nat. Rev. Neurosci., 13 (2012), p. 336.

[15] Buxton R. B., *Introduction to functional magnetic resonance imaging : principles and pechniques*, Cambridge University Press, New York, 2009.

[16] Champernowne D. G., *A model of income distribution*, Econ. J., 63 (1953), p. 318.

[17] Chen Z. J., He Y., Rosa-Neto P., Germann J. et Evans A. C., *Revealing modular architecture of human brain structural networks by using cortical thickness from MRI*, Cereb. Cortex, 18 (2008), p. 2374.

[18] Ciccarelli O., Catani M., Johansen-Berg H., Clark C. et Thompson A., *Diffusion-based tractography in neurological disorders : concepts, applications, and future developments*, Lancet Neurol., 7 (2008), p. 715.

[19] Clauset A., Moore C. et Newman M. E. J., *Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks*, Nature, 453 (2008), p. 98.

[20] de Solla Price D., *A general theory of bibliometric and other cumulative advantage processes*, J. Assoc. Inf. Sci. Technol., 27 (1996), p. 292.

[21] Dorogovtsev S. N. et Mendes J. F. F., *Scaling properties of scale-free evolving networks : Continuous approach*, Phys. Rev. E, 63 (2001), p. 056125.

[22] Dorogovtsev S. N., Mendes J. F. F. et Samukhin A. N., *Structure of growing networks with preferential linking*, Phys. Rev. Lett., 85 (2000), p. 4633.

[23] Eguiluz V. M., Chialvo D. R., Cecchi G. A., Baliki M. et Apkarian A. V., *Scale-free brain functional networks*, Phys. Rev. Lett., 94 (2005), p. 018102.

[24] Erdös P. et Rényi A., *On random graphs I.*, Publ. Math. Debrecen, 6 (1959), p. 290.

[25] Fornito A. et Bullmore E. T., *Connectomics : A new paradigm for understanding brain disease*, Eur. Neuropsychopharmacol., 25 (2015), p. 733.

[26] Fox M. D., Snyder A. Z., Vincent J. L., Corbetta M., Van Essen D. C. et Raichle M. E., *The human brain is intrinsically organized into dynamic, anticorrelated functional networks*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 102 (2005), p. 9673.

[27] Gabel A., Krapivsky P. L. et Redner S., *Highly dispersed networks by enhanced redirection*, Phys. Rev. E, 88 (2013), p. 050802.

[28] Gibrat R., *Les inégalités économiques, PhD thesis*, Université de Lyon, 1931.

[29] Gilbert E. N., *Random graphs*, Ann. Math. Stat., 30 (1959), p. 1141.

[30] Girvan M. et Newman M. E. J., *Community structure in social and biological networks*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 99 (2002), p. 7821.

[31] Gleeson J. P., *Binary-state dynamics on complex networks : pair approximation and beyond*, Phys. Rev. X, 3 (2013), p. 021004.

[32] Gradshteyn I. S. et Ryzhik I. M., *Table of Integral, Series and Products*, 7th ed. Academic Press, Amsterdam, 2007.

[33] Gross C., *Neuroscience, early history of*, Encycl. Neurosci., 1987, p. 843-847.

[34] Hagmann P., *From Diffusion MRI to Brain Connectomics, Thèse de doctorat*, Ecole Polytechnique Fédérale de Lausanne, 2005.

[35] Hahn *et al.*, *Neuronal avalanches in spontaneous activity in vivo.*, J. Neurophysiol., 104 (2010).

[36] He Y., Chen Z. J. et Evans A. C., *Small-world anatomical networks in the human brain revealed by cortical thickness from MRI*, Cereb. Cortex, 17 (2007), p. 2407.

[37] Hébert-Dufresne L., Allard A., Marceau V., Noël P.-A. et Dubé L. J., *Structural Preferential Attachment : Network Organization beyond the Link*, Phys. Rev.Lett., 107 (2011), p. 158702.

[38] ——, *Structural preferential attachment : Stochastic process for the growth of scale-free, modular, and self-similar systems*, Phys. Rev. E, 85 (2012), p. 026108.

[39] Hébert-Dufresne L., Allard A., Young J.-G. et Dubé L. J., *Percolation on random networks with arbitrary k -core structure*, Phys. Rev. E, 88 (2013), p. 062820.

[40] Hébert-Dufresne L., Laurence E., Allard A., Young J.-G. et L.J. D., *Complex networks as an emerging property of hierarchical preferential attachment*, Phys. Rev. E, 92 (2015), p. 062809.

[41] Kaiser M., Görner M. et Hilgetag C. C., *Criticality of spreading dynamics in hierarchical cluster networks without inhibition*, New J. Phys., 9 (2007), p. 110.

[42] Kaiser M. et Hilgetag C. C., *Optimal hierarchical modular topologies for producing limited sustained activation of neural networks*, Front. Neuroinf., 4 (2010), p. 1.

[43] Kaiser M., Hilgetag C. C. et Kötter R., *Hierarchy and dynamics of neural networks*, Front. Neuroinf., 4 (2010), p. 1.

[44] Kaiser M., Martin R., Andras P. et Young M. P., *Simulation of robustness against lesions of cortical networks*, Eur. J. Neurosci., 25 (2007), p. 3185.

[45] Kirschner M. et Gerhart J., *Evolvability*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 95 (1998), p. 8420.

[46] Krapivsky P. L. et Redner S., *Organization of growing random networks*, Phys. Rev. E, 63 (2001), p. 066123.

[47] ——, *Network growth by copying*, Phys. Rev. E, 71 (2005), p. 036118.

[48] Krapivsky P. L., Redner S. et Leyvraz F., *Connectivity of growing random networks*, Phys. Rev. Lett., 85 (2000), p. 4629.

[49] McCulloch W. S. et Pitts W., *A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity*, Bull. Math. Biop., 5 (1943), p. 115.

[50] Meunier D., Lambiotte R. et Bullmore E. T., *Modular and hierarchically modular organization of brain networks*, Front. Neurosci., 4 (2010), p. 1.

[51] Meunier D., Lambiotte R., Fornito A., Ersche K. D. et Bullmore E. T., *Hierarchical modularity in human brain functional networks*, Front. Neuroinf., 3 (2009), p. 37.

[52] Müller-Linow M., Hilgetag C. C. et Hütt M.-T., *Organization of excitable dynamics in hierarchical biological networks*, PLoS Comput. Biol., 4 (2008), p. 1000190.

[53] Newman M. E. J., *Assortative mixing in networks*, Phys. Rev. Lett., 89 (2002), p. 208701.

[54] ——, *Modularity and community structure in networks*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 103 (2006), p. 8577.

[55] ——, *Networks, An Introduction*, Oxford University Press, New York, 2010.

[56] Ojemann G. A., Ramsey N. F. et Ojemann J., *Relation between functional magnetic resonance imaging (fMRI) and single neuron, local field potential (LFP) and electrocorticography (ECoG) activity in human cortex*, Front. Hum. Neurosci., 7 (2013), p. 1.

[57] Orlandi J. G. *et al.*, *Noise focusing and the emergence of coherent activity in neuronal cultures.*, Nat. Phys., 9 (2013), p. 582.

[58] Palla G., Lovász L. et Vicsek T., *Multifractal network generator*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 107 (2010), p. 7640.

[59] Pan R. K. et Sinha S., *Modularity produces small-world networks with dynamical time-scale separation*, Europhys. Lett., 85 (2009), p. 68006.

[60] Papadopoulos F., Kitsak M., Serrano M. Á., Boguñá M. et Krioukov D., *Popularity versus similarity in growing networks*, Nature, 489 (2012), p. 537.

[61] Park H.-J. et Friston K., *Structural and functional brain networks : From connections to cognition*, Science, 342 (2013), p. 1238411.

[62] Purves D. *et al.*, *Neuroscience : Third Edition*, Sinauer Associates Inc, Sunderland, 2004.

[63] Raichle M. E., MacLeod A. M., Snyder A. Z., Powers W. J., Gusnard D. A. et Shulman G. L., *Inaugural article : A default mode of brain function*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 98 (2001), p. 676.

[64] Randell T. T., *Medical and legal considerations of brain death*, Acta Anaesthesiol. Scand., 48 (2004), p. 139.

[65] Ravasz E. et Barabási A.-L., *Hierarchical organization in complex networks*, Phys. Rev. E, 67 (2003), p. 026112.

[66] Ravasz E., Somera A. L., Mongru D. A., Oltvai Z. N. et Barabási A. L., *Hierarchical organization of modularity in metabolic networks*, Science, 297 (2002), p. 1551.

[67] Ringo J. L., *Neuronal interconnection as a function of brain size*, Brain Behav. Evol., 36 (1991), p. 1.

[68] Roxin A., Riecke H. et Solla S. A., *Self-sustained activity in a small-world network of excitable neuron*, Phys. Rev. L., 92 (2004), p. 198101.

[69] Schutter E. D., *Computational modeling methods for neuroscientists*, The MIT Press, 2009.

[70] Schüz A. et Demianenko G. P., *Constancy and variability in cortical structure. a study on synapses and dendritic spines in hedgehog and monkey*, J. Hirnforsch., 36 (1995), p. 113.

[71] Sheng-Jun W., Claus C. H. et Changsong Z., *Sustained activity in hierarchical modular neural networks : self-organized criticality and oscillations*, Front. Comput. Neurosci., 5 (2011), p. 1.

[72] Simon H. A., *Models of Man*, John Wiley & Sons, New York, 1991.

[73] ——, *The architecture of complexity*, Proc. Am. Philos. Soc., 106 (2003), p. 411.

[74] Song C., Havlin S. et Makse H. A., *Self-similarity of complex networks*, Nature, 433 (2005), p. 392.

[75] ——, *Origins of fractality in the growth of complex networks*, Nat. Phys., 2 (2006), p. 275.

[76] Sporns O., *Brain connectivity*, Scholarpedia, 2 (2007), p. 4695.

[77] Tononi G., Sporns O. et Edelman G. M., *A measure for brain complexity : relating functional segregation and integration in the nervous system*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 91 (1994), p. 5033.

[78] van den Heuvel M. P., Khan R. S., Goñi J. et Sporns O., *High-cost, high-capacity backbone for global brain communication*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 109 (2011), p. 15775.

[79] van den Heuvel M. P. et Sporns O., *Rich-club organization of the human connectome*, J. Neurosci., 31 (2011), p. 15775.

[80] van den Heuvel M. P., Stam J. C., Kahn R. S. et Hulshoff Pol H. E., *Efficiency of functional brain networks and intellectual performance*, J. Neurosci., 29 (2009), p. 7619.

[81] Volz E., *Random networks with tunable degree distribution and clustering*, Phys. Rev. E, 70 (2004), p. 056115.

[82] Watts D. J. et Strogatz S. H., *Collective dynamics of 'small-world' networks*, Nature, 393 (1998), p. 440.

[83] Wei D.-J., Liu Q., Zhang H.-X., Hu Y., Deng Y. et Mahadevan S., *Box-covering algorithm for fractal dimension of weighted networks*, Sci. Rep., 3 (2013), p. 1.

[84] Yule G. U., *A mathematical theory of evolution, based on the conclusions of Dr. J.C. Willis, F.R.S*, Philos. Trans. R. Soc. B, 213 (1925), p. 21.

[85] Zalesky A., Fornito A., Harding I., Cocchi L., Murat Y., Pantelis C. et Bullmore E., *Whole-brain anatomical networks : Does the choice of nodes matter ?*, NeuroImage, 50 (2010), p. 970.

[86] Zeki S. M., *Functional specialisation in the visual cortex of the rhesus monkey*, Nature, 273 (1978), p. 423.

[87] Zhang K. et Sejnowski T. J., *A universal scaling law between gray matter and white matter of cerebral cortex*, Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 97 (2000), p. 5621.

[88] Zipf G. K., *Human Behavior and the Principle of Least Effort*, Addison-Wesley Press, Cambridge, 1949.