

# The evolution of distributed association networks in the human brain

Randy L. Buckner

Fenna M. Krienen

**Trends in Cognitive Sciences,**  
Volume 17, Issue 12, 648-665, 13 **November 2013**

# Mise en contexte :

Je suis tombé sur cet article par hasard en consultant le blogue de Deric Bownds, toujours très intéressant, au <http://mindblog.dericbownds.net/>

## DERIC BOWNDS' MINDBLOG


THIS BLOG REPORTS NEW IDEAS AND WORK ON MIND, BRAIN, AND BEHAVIOR - AS WELL AS RANDOM CURIOUS STUFF

DERIC'S WEBSITE

- HOME
- DERIC'S MIND BLOG
- BIOLOGY OF THE MIND  
BOOK AND COURSE
- LECTURES AND  
WRITING
- DERIC PERSONAL,  
Piano Performance,  
Professional, Personal  
History

---

FOLLOW ME ON  
TWITTER

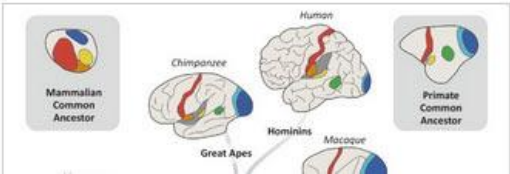


EMAIL DERIC

TUESDAY, DECEMBER 31, 2013

### How our advanced capabilities may have come from separation of our primary brain areas.

Buckner and Krienen put forward the fascinating idea that our advanced human capabilities may be a spandrel (i.e. a byproduct of the evolution of some other characteristic, rather than a direct product of adaptive selection). They note that the striking increase of hominid brain size over the past three million years (from ~ 400cc in chimps to ~600-800cc in H. habilis to 1,500-1,800 in H. sapiens) has gone with the enlargement not of the size of primary sensory and motor regions of the brain, but instead with the association regions between them, as if the primary regions had become untethered from each other. These association regions might be to form new circuits as they mature later in development in a more plastic and adaptive way than the primary regions. Now, instead of an automatic and tightly coupled linkage between sensory areas and motor areas driving behavior, the association cortices can insert the computations required for making more complex decisions, retrieving memories, and reflecting.



### DYNAMIC VIEWS OF MINDBLOG

---

ARCHIVES

- ▶ 2014 (10)
- ▼ 2013 (252)
  - ▼ December (18)
    - How our advanced capabilities may have come from s...
    - Your brain has many genomes.
    - Cognitive benefits of music lessons?
    - Oxytocin and the strength of romantic bonds in men...
    - In praise of failure
    - My grandsons - making it in the brave new world
    - ...
    - My grandsons making it in the brave new world

## Mise en contexte (suite) :

- Mon attention a été attirée par l'expression « association networks » dans le titre car j'avais l'impression que le concept de cortex associatif était un peu tombé en désuétude à mesure que les réseaux cérébraux avaient des fonctions mieux connues. Cet article allait me convaincre que ce concept était encore pertinent pour aider à comprendre l'évolution et le développement du cortex humain.
- On y fait également état d'une hypothèse particulière sur origine évolutive et développementale de ce cortex. Par conséquent, quelque chose d'assez spéculatif et donc approprié pour une présentation au sein du Cercle de recherche de l'Institut des Sciences Cognitives de Montréal (<http://www.cscm.isc.uqam.ca/?q=node/1039>)
- Enfin, c'était une façon de justifier un peu ma présence au sein de ce groupe de l'Institut des sciences cognitives de l'UQAM qui ne comporte pas de département de neuroscience en tant que tel, étant donné que je suis le rédacteur du site Le cerveau à tous les niveaux illustré dans les diapos suivantes :

# LE CERVEAU À TOUS LES NIVEAUX!

Un site web interactif sur le cerveau et les comportements humains

- 📍 Visite guidée
- 📍 Plan du site
- 📍 Diffusion
- 📍 Présentations
- 📍 Nouveautés
- 📍 English

## Principes fondamentaux



**Du simple au complexe**

- Anatomie des niveaux d'organisation
- Fonction des niveaux d'organisation



**Le bricolage de l'évolution**

- Notre héritage évolutif

**Le développement de nos facultés**

- De l'embryon à la morale



**Le plaisir et la douleur**

- La quête du plaisir
- Les paradis artificiels
- L'évitement de la douleur



**Les détecteurs sensoriels**

- La vision



**Le corps en mouvement**

- Produire un mouvement volontaire

## Fonctions complexes



**Au coeur de la mémoire**

- Les traces de l'apprentissage
- Oubli et amnésie



**Que d'émotions**

- Peur, anxiété et angoisse



**De la pensée au langage**

- Communiquer avec des mots



**Dormir, rêver...**

- Le cycle éveil - sommeil - rêve
- Nos horloges biologiques



**L'émergence de la conscience**

- Le sentiment d'être soi

## Dysfonctions



**Les troubles de l'esprit**

- Dépression et maniaque-dépression
- Les troubles anxieux
- La démence de type Alzheimer

## Le BLOGUE du CERVEAU À TOUS LES NIVEAUX

Chercher dans le blogue

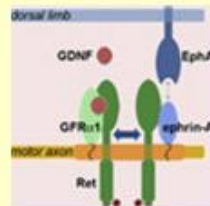
Envoyer

Catégories

- Au coeur de la mémoire
- De la pensée au langage

Lundi, 13 février 2012

### Des protéines qui guident le câblage cérébral



Le cerveau humain contient des millions de fois plus de connexions entre ses neurones que les quelque 20 000 ou 25 000 gènes contenus dans l'ADN de nos cellules. Et pourtant, durant le développement de notre cerveau, les extrémités des axones de nos neurones en développement ressemblent à de véritables « têtes chercheuses » qui réussissent à trouver leur cible spécifique à travers la soupe moléculaire complexe que constitue le milieu extracellulaire.

## Instituts de recherche en santé du Canada

Le cerveau à tous les niveaux est financé par l'**Institut des neurosciences, de la santé mentale et des toxicomanies (INSMT)**, l'un des 13 **instituts de recherche en santé du Canada (IRSC)**.

L'INSMT appuie la recherche dans différents domaines afin de réduire l'incidence des maladies du cerveau. L'INSMT fait ainsi progresser notre compréhension



# 3 niveaux d'explication

**Niveau d'explication**

**Débutant**

**Intermédiaire**

**Avancé**

◀ ◻ ▶

Débutant

Intermédiaire


Avancé

LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!

Thème: LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!  
Sous-thème: LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!  
Mots-clés: Cerveau, Niveaux d'explication

LES FONCTIONS DU CERVEAU

Le cerveau est un organe complexe qui permet de contrôler toutes les activités de notre corps. Il est divisé en plusieurs parties, dont la plus importante est le cortex, qui est la couche externe du cerveau. Le cortex est divisé en plusieurs régions, dont la plus importante est le cortex préfrontal, qui est responsable de la planification, de la prise de décision et de la régulation des émotions.




LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!

Thème: LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!  
Sous-thème: LA GUYE DU PLISSE  
Mots-clés: Cerveau, Niveaux d'explication

LES FONCTIONS DU CERVEAU

Le cerveau est un organe complexe qui permet de contrôler toutes les activités de notre corps. Il est divisé en plusieurs parties, dont la plus importante est le cortex, qui est la couche externe du cerveau. Le cortex est divisé en plusieurs régions, dont la plus importante est le cortex préfrontal, qui est responsable de la planification, de la prise de décision et de la régulation des émotions.



LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!

Thème: LE CERVEAU À TOUTS LES NIVEAUX!  
Sous-thème: LA GUYE DU PLISSE  
Mots-clés: Cerveau, Niveaux d'explication

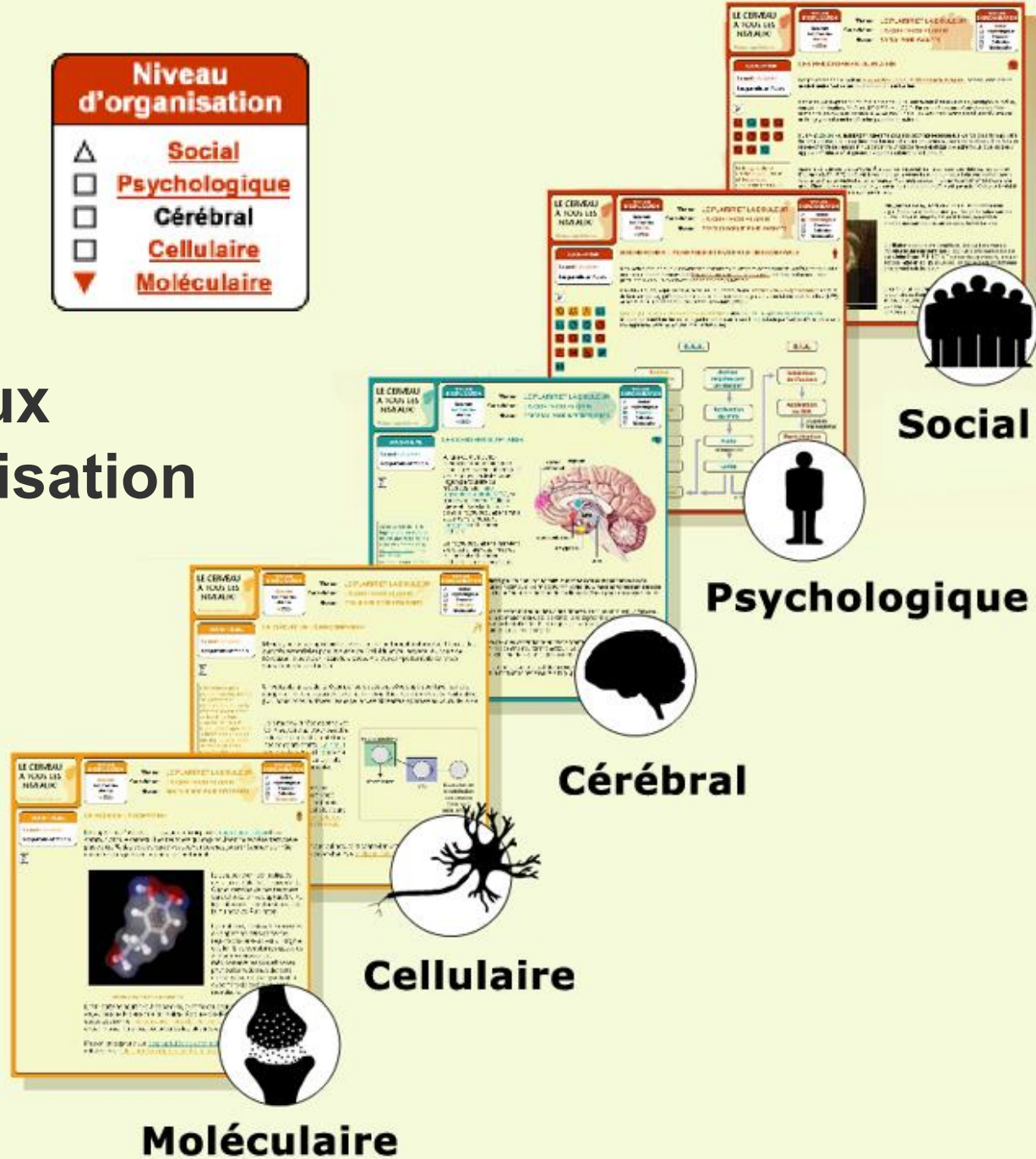
LES FONCTIONS DU CERVEAU

Le cerveau est un organe complexe qui permet de contrôler toutes les activités de notre corps. Il est divisé en plusieurs parties, dont la plus importante est le cortex, qui est la couche externe du cerveau. Le cortex est divisé en plusieurs régions, dont la plus importante est le cortex préfrontal, qui est responsable de la planification, de la prise de décision et de la régulation des émotions.





# 5 niveaux d'organisation



# The evolution of distributed association networks in the human brain

Randy L. Buckner



**Harvard University**

**Imagerie cérébrale** pour explorer le rôle du **cortex préfrontal** et **temporal médial** dans la mémoire.

Fenna M. Krienen



**PhD in Randy Buckner's laboratory**

**Imagerie cérébrale** pour explorer les réseaux à grande échelle ayant connu une expansion dans le cerveau.

# The evolution of distributed association networks in the human brain

## A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks



# A speculative hypothesis

(ou quelques généralités)

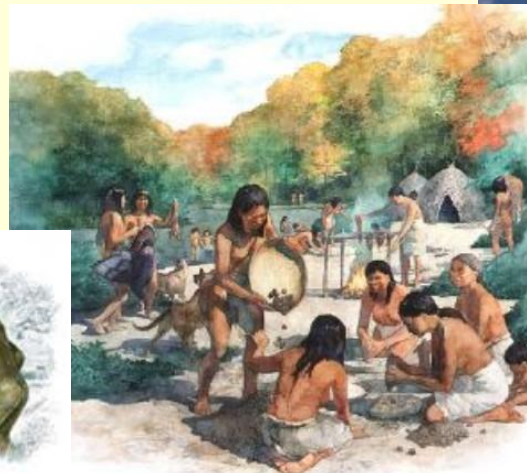
Évolution divergente chimpanzés / bonobos  
il y a **1-2 millions d'année** a donné :

- organisation sociale différente (bonobos: matriarcale; chimpanzé: dominée par mâle alpha)
- utilisation d'outils présente chez l'un (chimpanzé) mais pas chez l'autre.

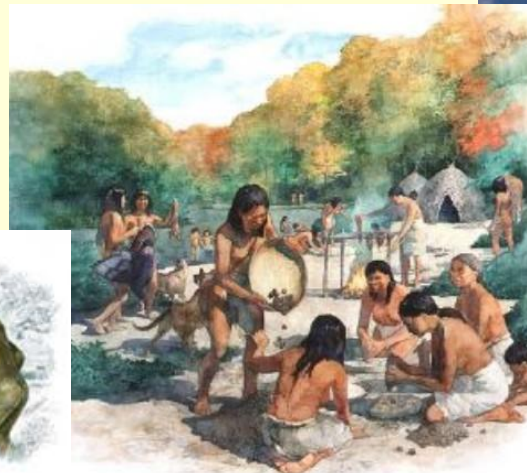
Mais **rien de comparable** aux transformations cognitives chez les hominidés durant une période de temps à peine plus longue.

Car en **3 millions d'années** :

langage, outils, structure sociale complexe, etc.



Comment les réseaux cérébraux derrière ces changements cognitifs spectaculaires ont-ils pu évoluer si rapidement ?







## À garder à l'esprit :

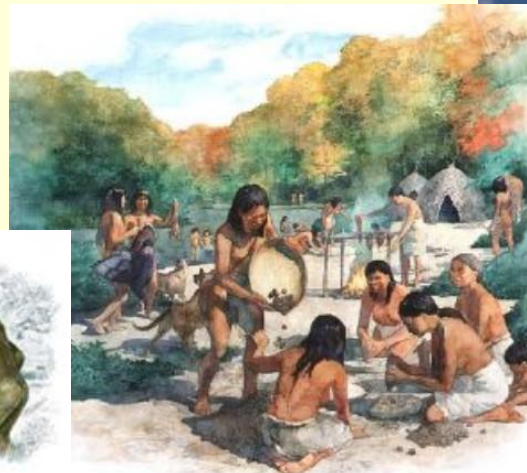
L'augmentation du volume cérébral humain

- est survenu durant sensiblement la même période que l'explosion de nos capacités cognitives, mais sans en être nécessairement responsable étape par étape

Une part de l'explication :

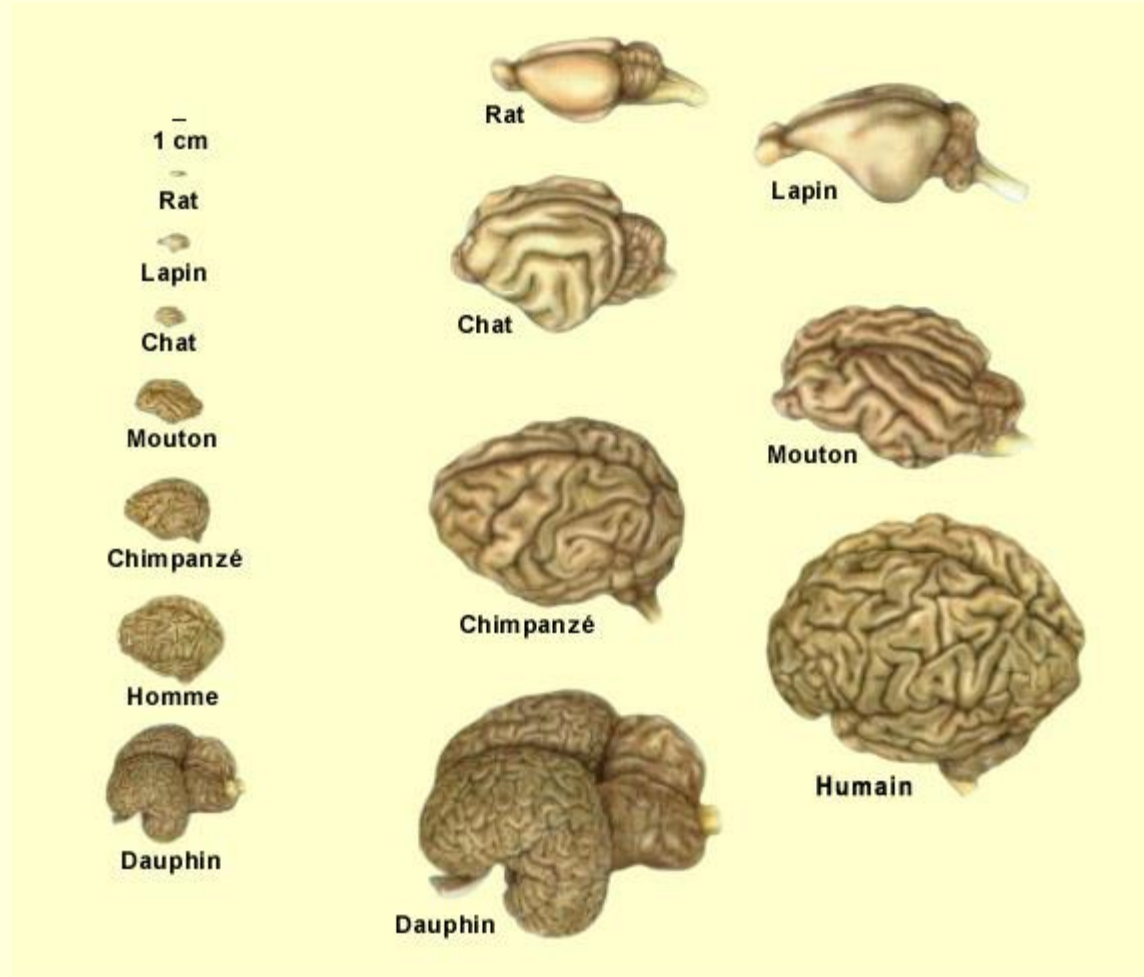
## **l'expansion cérébrale**

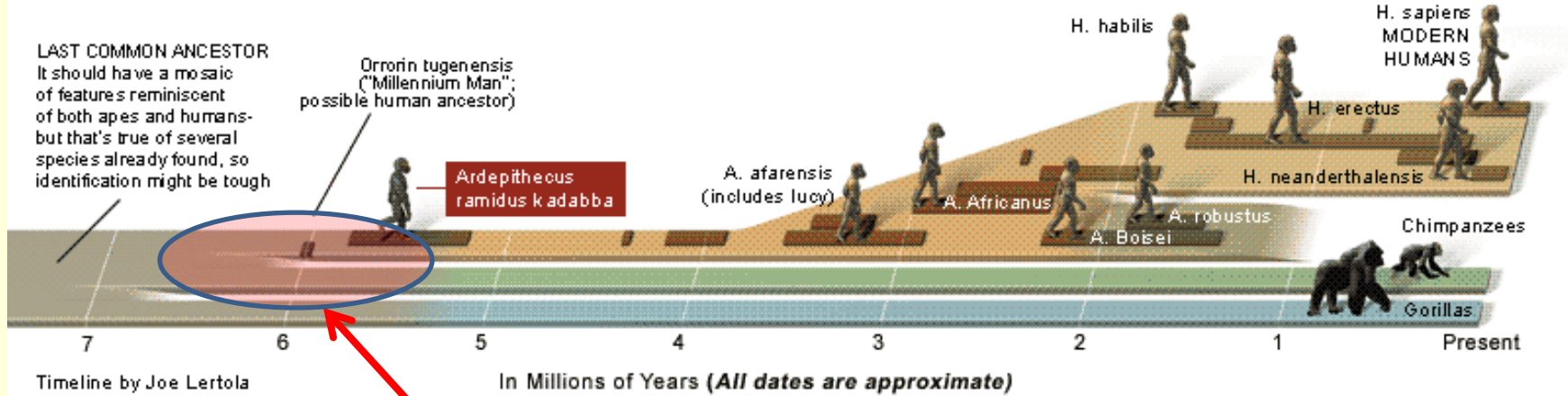
qui nous sépare des grands singes.



**La taille de l'animal rend compte de 85 % de la variance de la taille du cerveau chez les mammifères.**

**Mais notre cerveau est environ 5 fois plus gros que ce qu'on devrait s'attendre pour un mammifère de notre taille.**





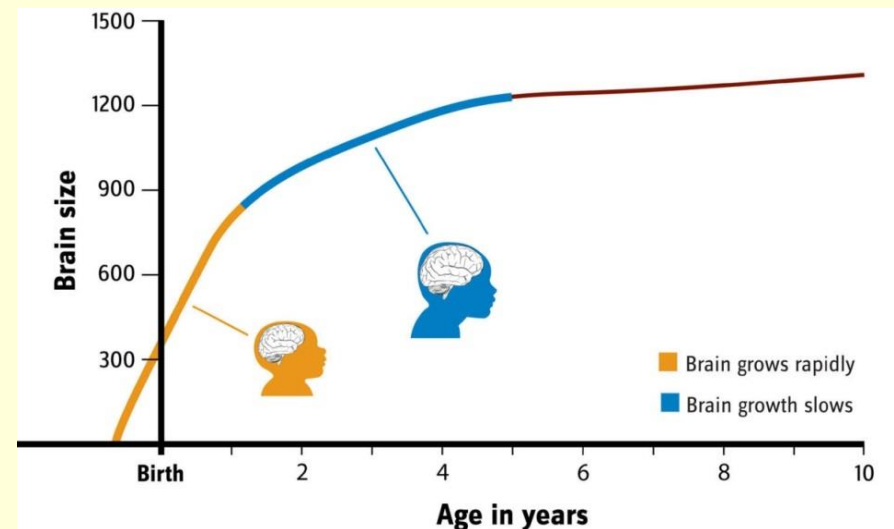
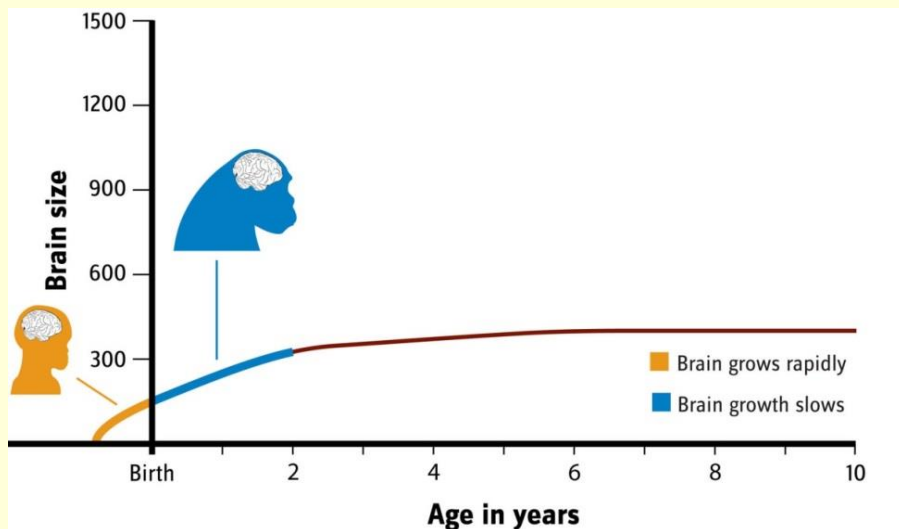
Les **humains** et les **chimpanzé** ont grosso modo la **même taille**

et partagent un ancêtre commun il y a 5 à 7 millions d'années.



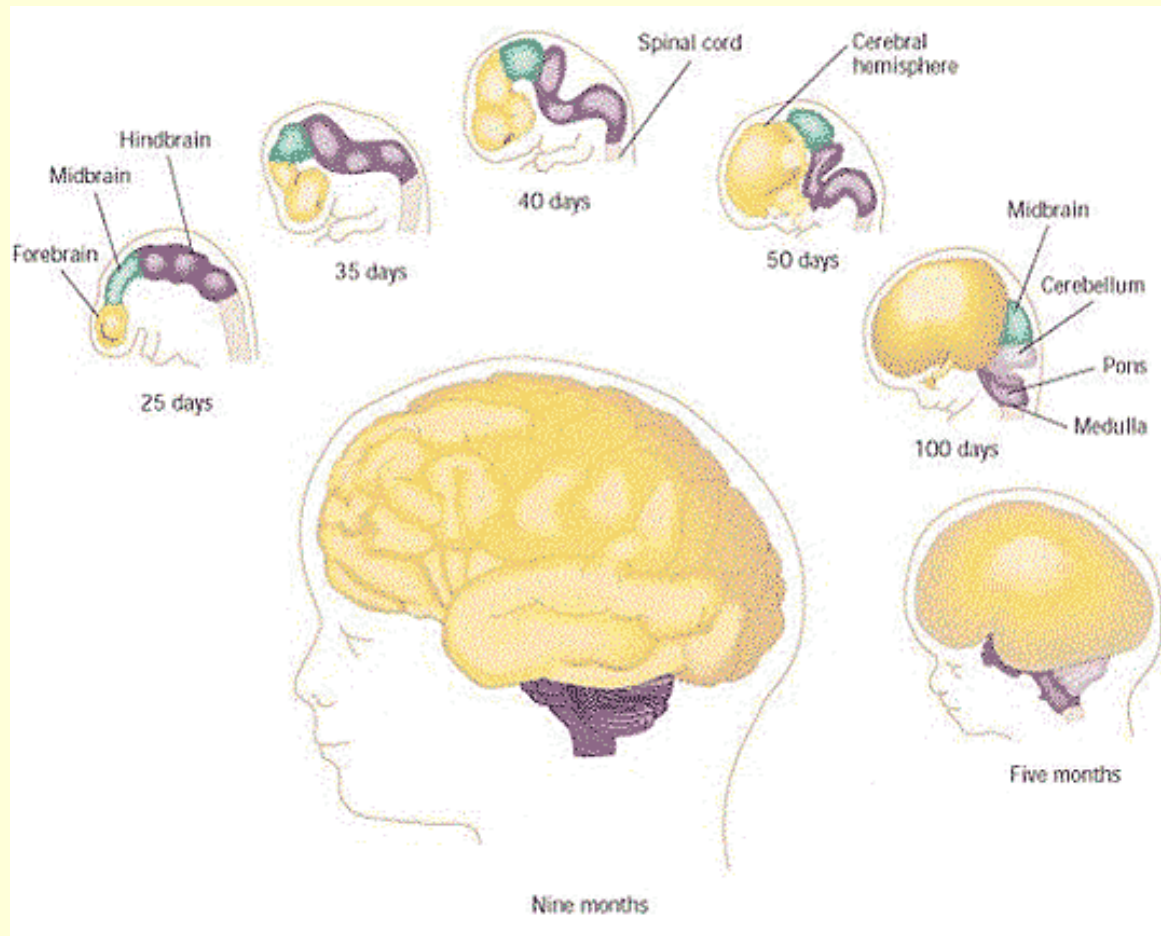
Les premières phase du développement cérébral sont conservée chez les deux espèces.

Mais dans les phases ultérieures, le cerveau humain continue d'augmenter sa taille pour atteindre plus de **3 fois** celle du chimpanzé.

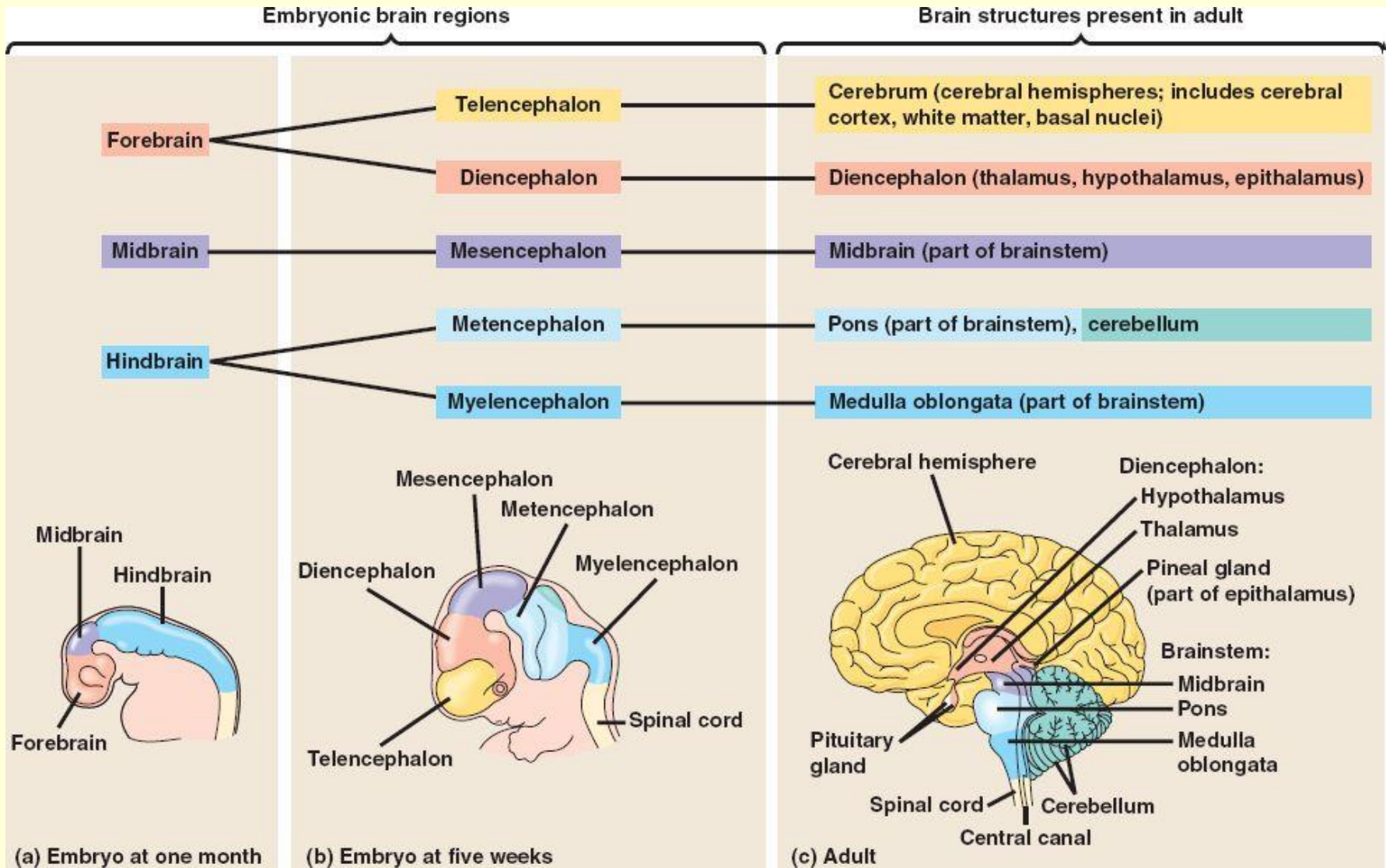


**Certaines régions** du cerveau voient leur volume croître de façon disproportionnée par rapport à d'autres :

c'est le cas du **cortex** chez les mammifères qui possède l'augmentation relative de taille la plus grande de toutes les structures cérébrales.



Les cellules souches du cortex sont les dernières à se développer parmi toutes les cellules cérébrales. D'où la formule « **late equals large** ».



Petite parenthèse sur un article publié sur le

**Le BLOGUE** du CERVEAU À TOUS LES NIVEAUX

Lundi, 28 février 2011

## **Taille du cerveau humain : quand évolution ne rime plus avec augmentation**

<http://www.blog-lecerveau.org/blog/2011/02/28/taille-du-cerveau-humain-quand-evolution-ne-rime-plus-avec-augmentation/>

## **If Modern Humans Are So Smart, Why Are Our Brains Shrinking?**

<http://discovermagazine.com/2010/sep/25-modern-humans-smart-why-brain-shrinking#.UtmpM84o6M8>

Discover, January 20, 2011

Extrait de ce billet de blogue :

- Depuis environ 20 000 ans, le volume moyen du cerveau humain mâle est passé de 1 500 cc à 1 350 cc.
- **Une perte de volume** de la taille d'une balle de tennis, en si peu de temps à l'échelle de l'évolution, ce n'est pas rien !
- Ce sont surtout les paléontologues qui sont au fait de cet étrange phénomène.
- Parmi les hypothèses pour l'expliquer, l'une des plus intéressantes est que depuis la sédentarisation des humains et leur mode de vie dans des groupes plus larges, ils se seraient « **auto-domestiqués** ».
- **Sur la trentaine d'espèces que l'humain a domestiquée, toutes ont perdu de 10 à 15% de leur volume cérébral** comparé à leurs ancêtres sauvages.
- Il s'agirait d'une « sélection contre l'agression », selon le primatologue Richard Wrangham, qui favoriserait des caractères juvéniles, et donc un volume cérébral moindre. »



Comment un **plus gros cerveau** pourrait-il permettre le développement de fonctions cognitives complexes ?

1) par **le nombre de neurones accru** et la combinatoire de connexions qui vient avec;



Cependant, l'attention des auteurs va être attirée par autre possibilité :

2) **le passage** d'une **organisation des circuits cérébraux**  
à prédominance sensori-motrice (« canonique »)

vers une organisation « non canonique »  
qui s'exprimerait à une **échelle disproportionnée**  
chez l'humain.

Et leur hypothèse sera que :

l'expansion rapide du cortex chez l'humain aurait eu pour effet de **détacher** de large portions de ce cortex « non canonique » des hiérarchies sensorimotrices primaires.

De sorte que l'espace entre ces hiérarchies sensorielle dans le cortex humain est maintenant constitué de :

- **réseaux associatifs** interconnectés et distribués
- qui se développent **tardivement** et
- qui sont préférentiellement **dépendants d'influences extérieures** découlant de cette maturation lente et prolongée

(**sur des années**, à ne pas confondre avec l'influence « bottom up » précoce des hiérarchies sensorielles...)

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion  
(ou comment les cortex frontaux, pariétaux et temporaux volent la vedette)

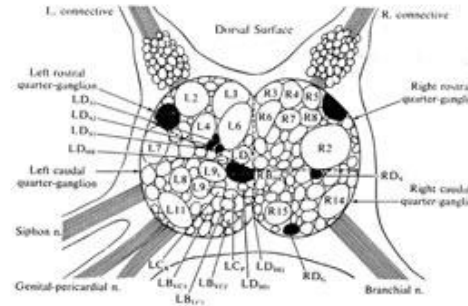
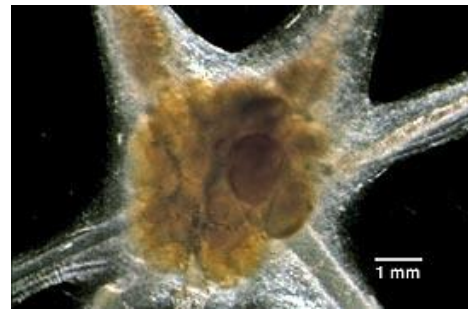




**Aplsysie**  
(mollusque marin)

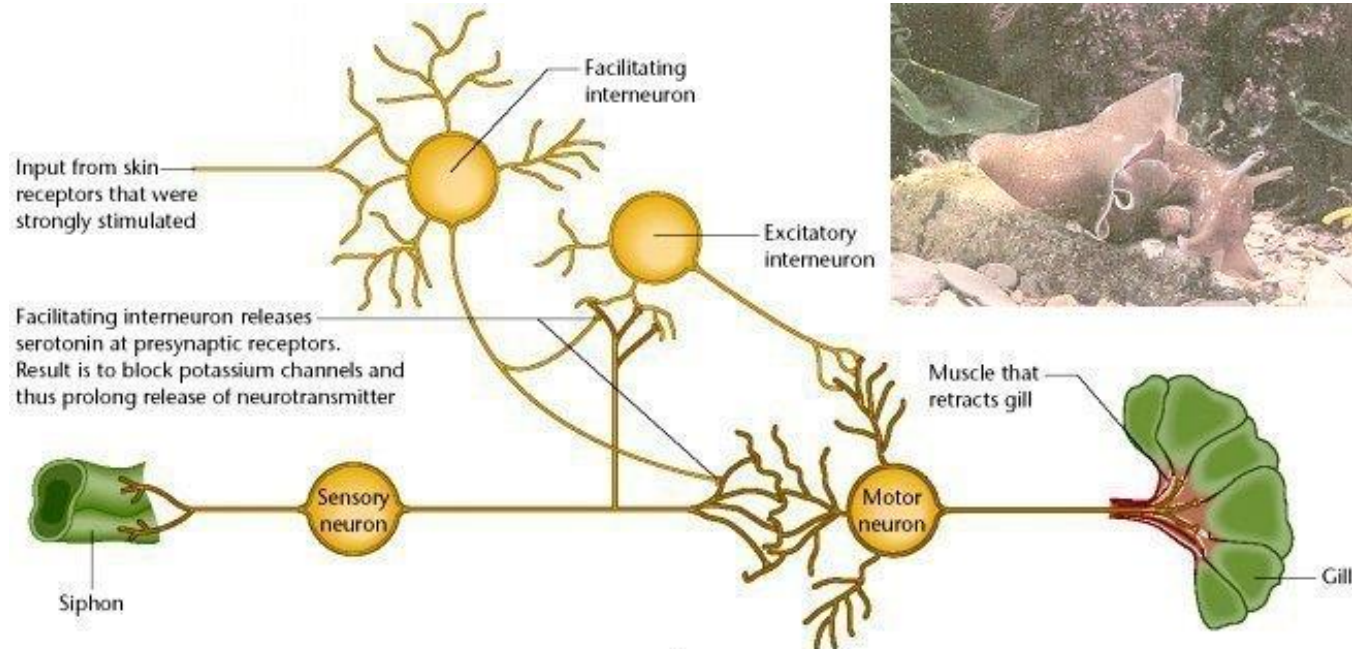
Mais avant :

**Petit retour aux sources...**



# Aplysie

(mollusque marin)

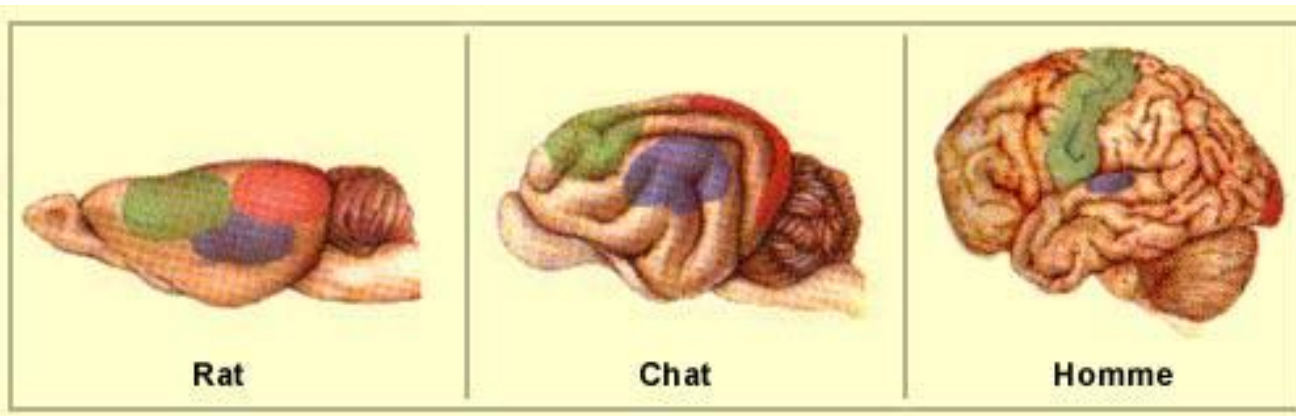


# Proportion des régions sensorielles primaire

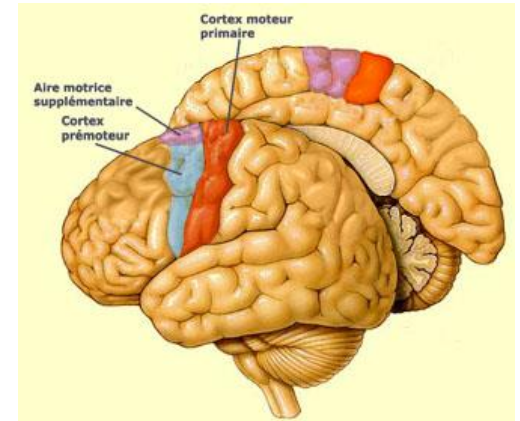
Vert : toucher

Rouge : vision

Bleu : audition

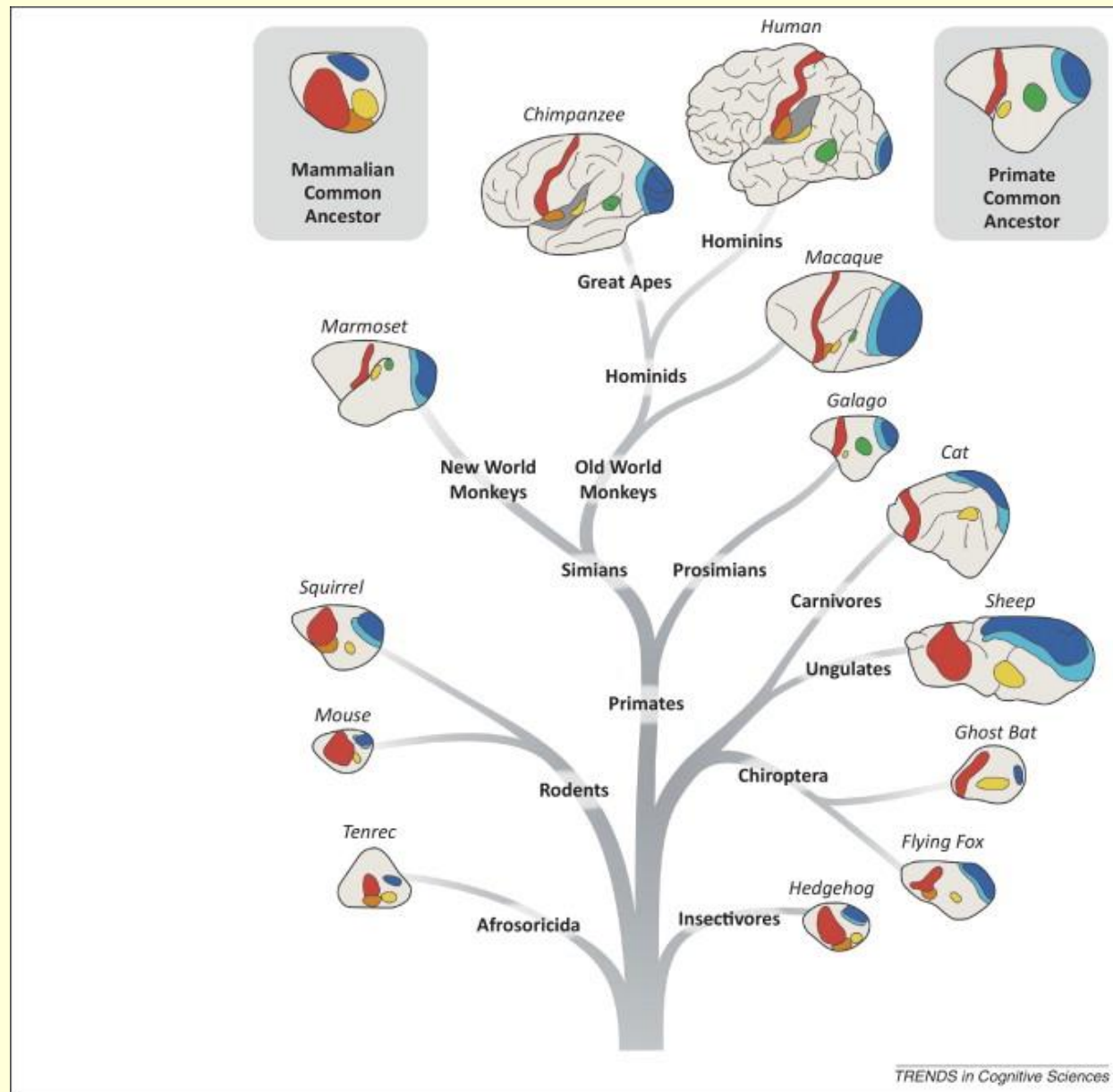


# Régions motrices primaires



**Certaines aires corticales ont été conservées** durant toute l'évolution des mammifère :

**Dark blue**, primary visual area (V1);  
**light blue**, secondary visual area (V2);  
**green**, middle temporal (MT) visual area;  
**yellow**, primary auditory area (A1);  
**red**, primary somatosensory area (S1);  
**orange**, secondary somatosensory area (S2).

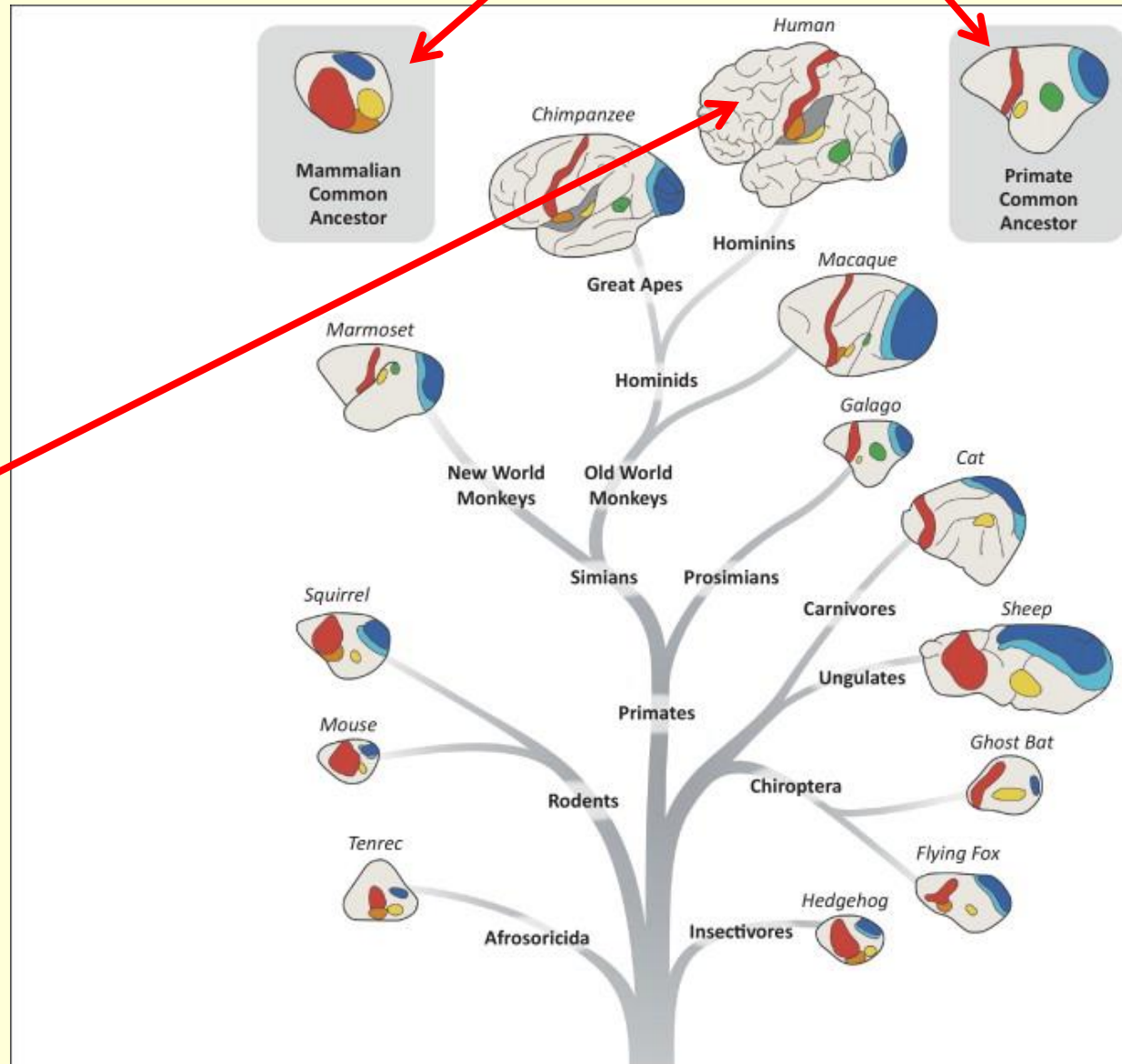




Et l'on peut ainsi inférer un prototype de cerveau de **mammifères** et de **primates** anciens avec ces zones.

Le cerveau humain garde donc encore la trace du **prototype** de l'ancien cerveau de mammifère.

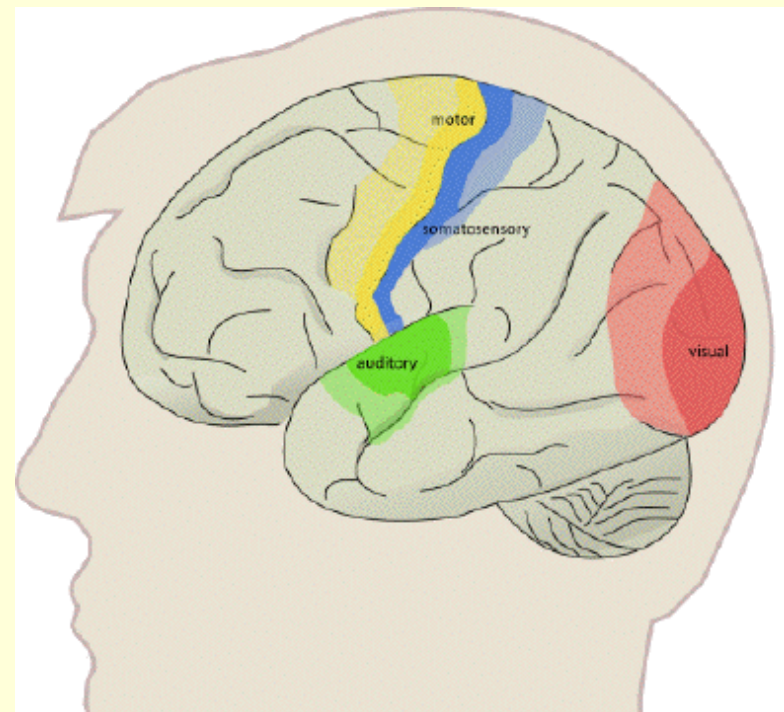
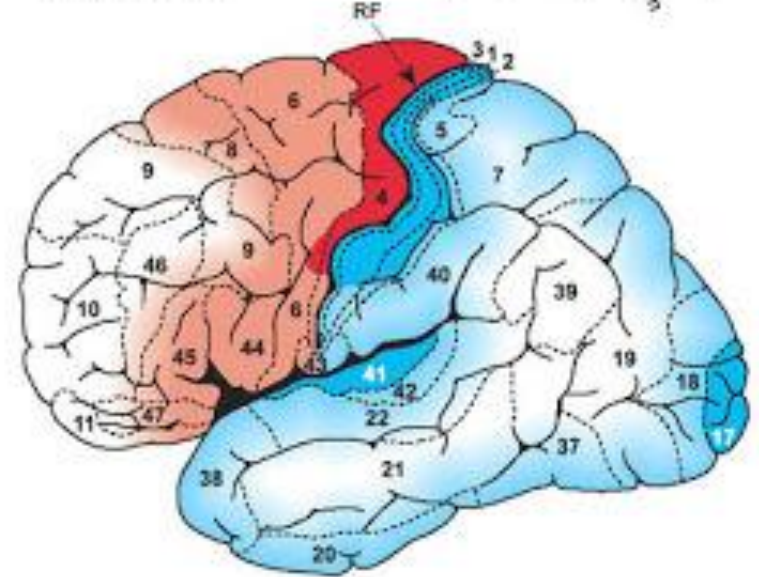
Mais on observe aussi une tendance du **cortex associatif** à occuper de plus en plus de surface corticale à mesure que l'on s'élève dans l'arbre phylogénétique des mammifère.



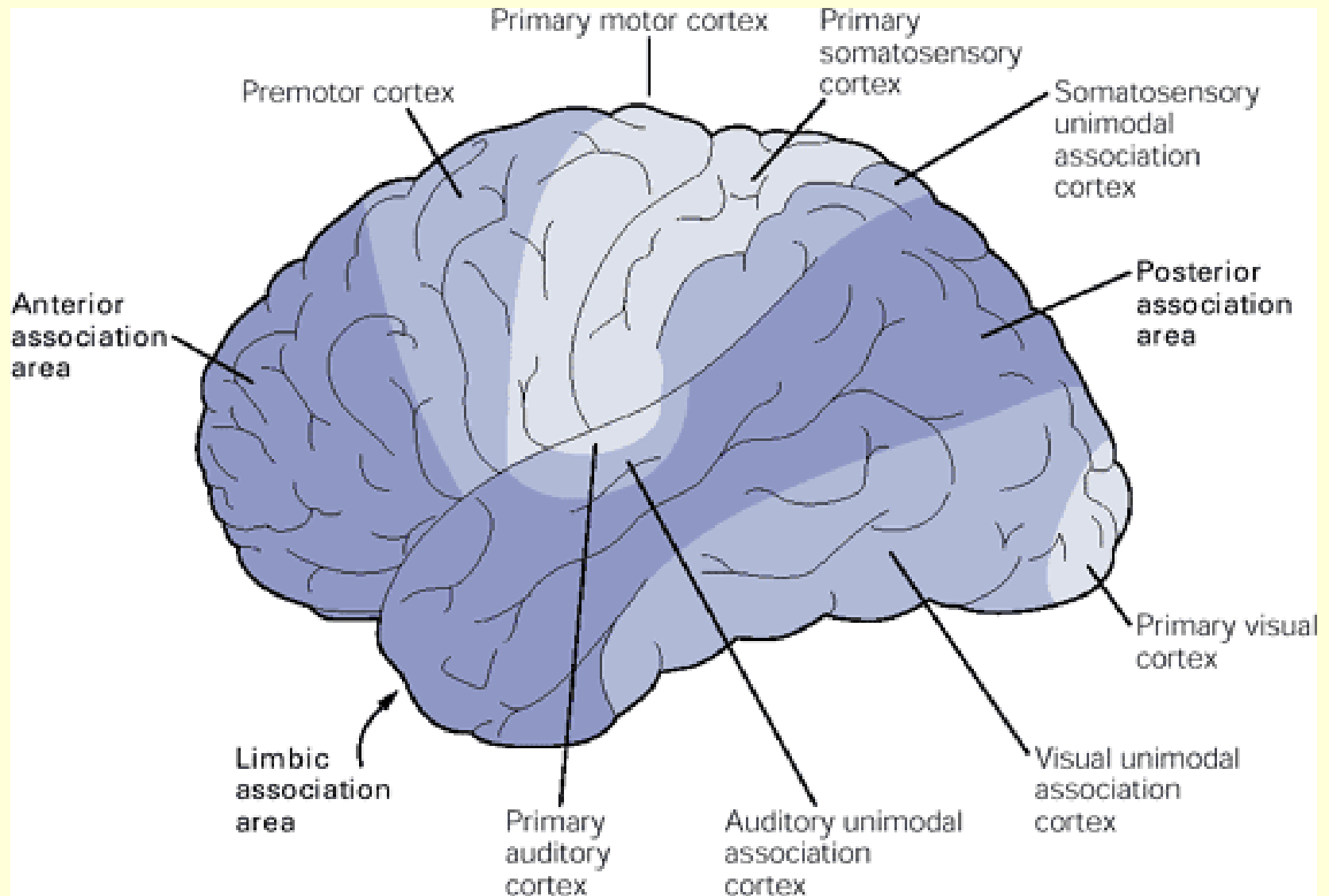
*Association cortex* : cortical areas that are **neither motor or sensory**

but are thought to be involved in higher processing of information

<http://www.thefreedictionary.com/association+cortex>





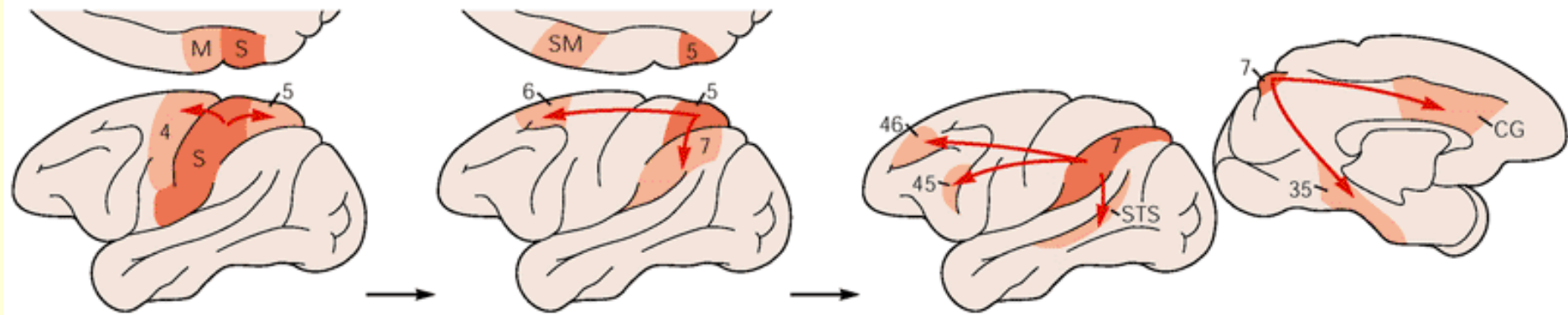


### Primary sensory cortex

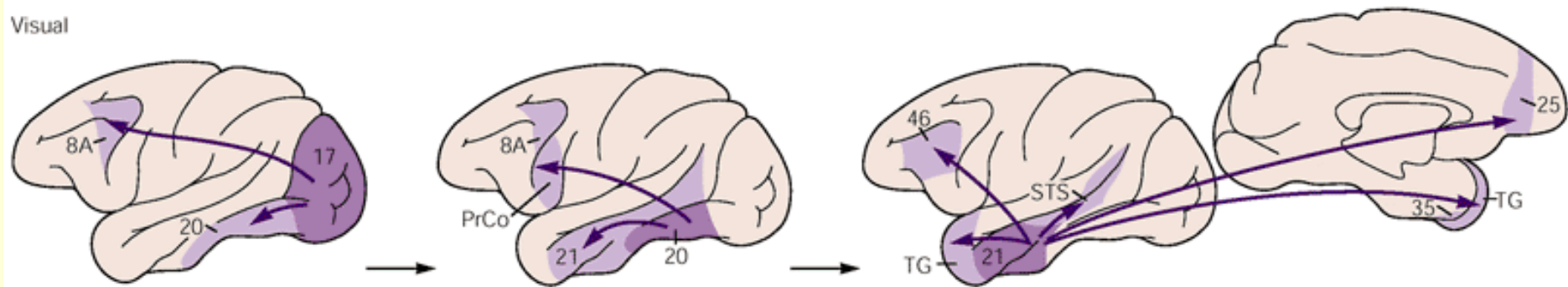
### Unimodal association cortex

### Multimodal association cortex

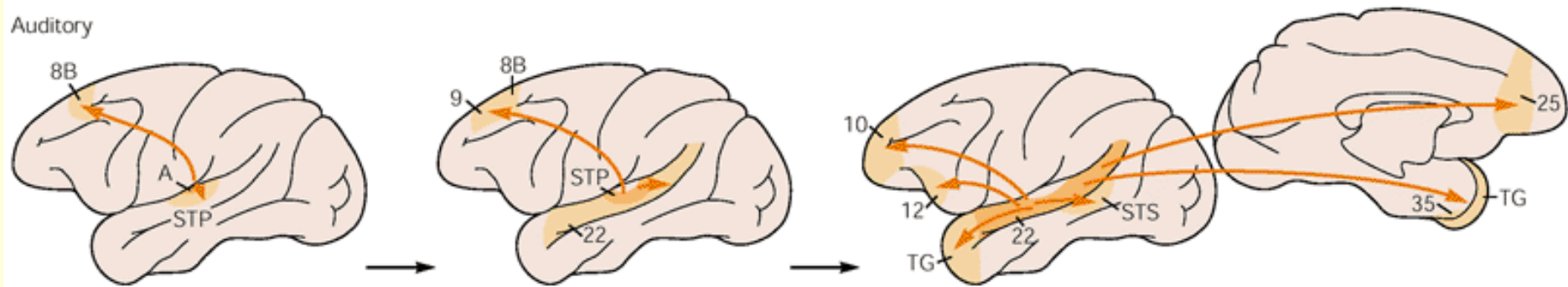
#### Somatosensory

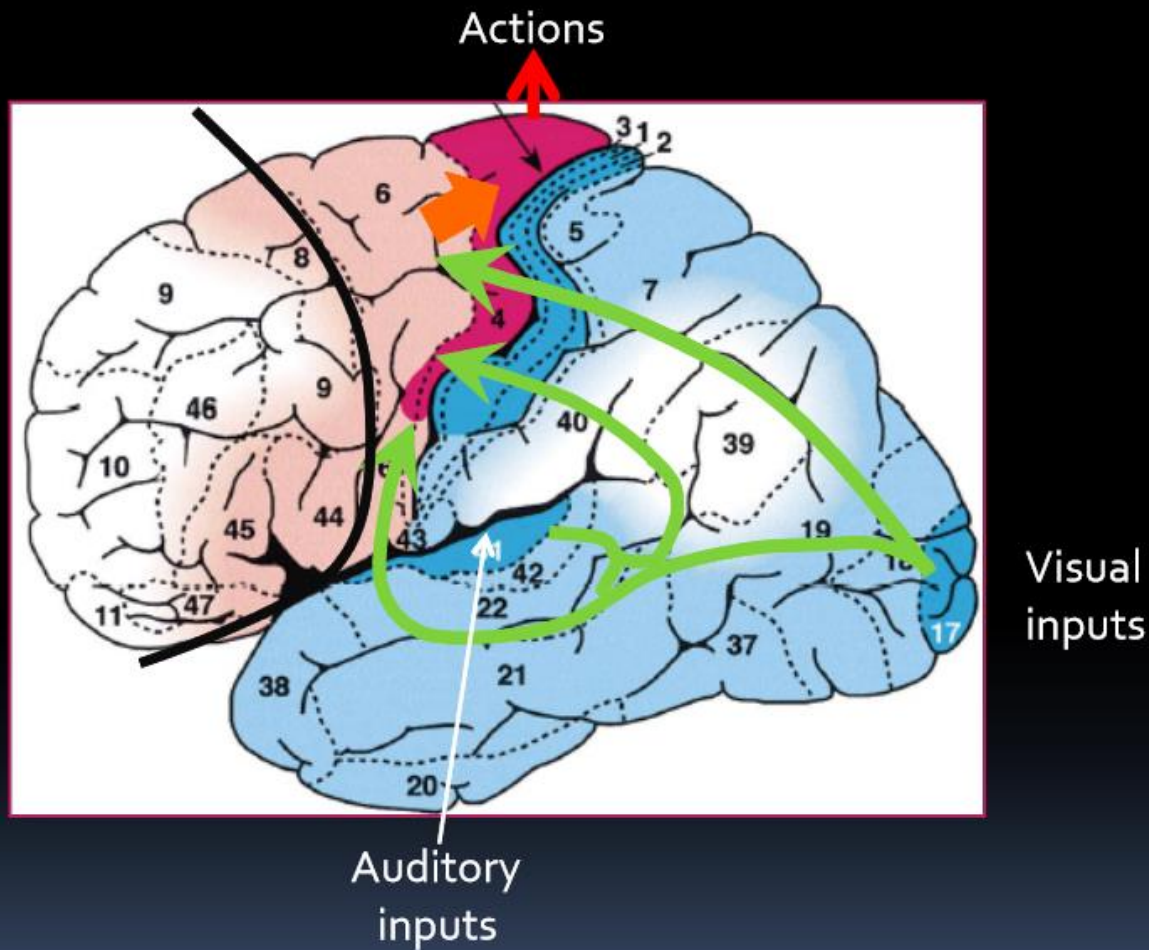


#### Visual



#### Auditory

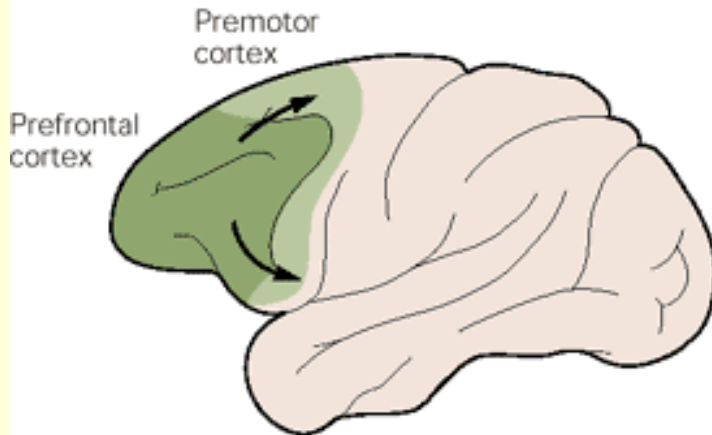




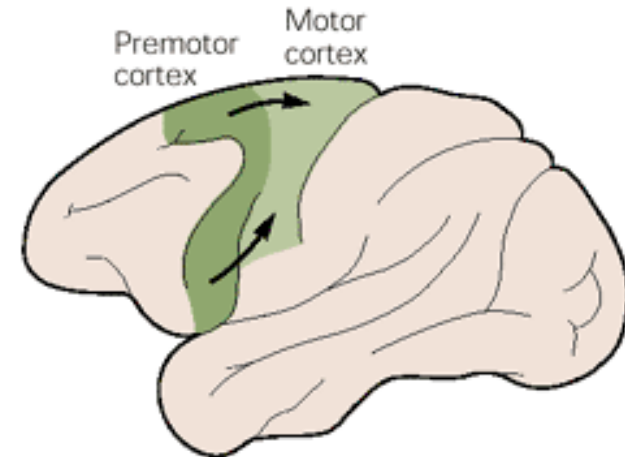
- *Provided that external contingencies are known and stable*



A Motor planning



B Motor programs

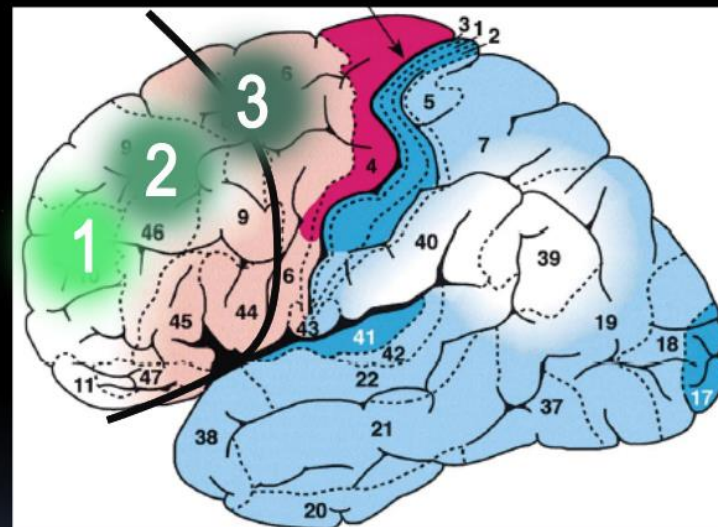


## The Prefrontal cortex subserve Decision-Making

3-Spécifique

2-Général

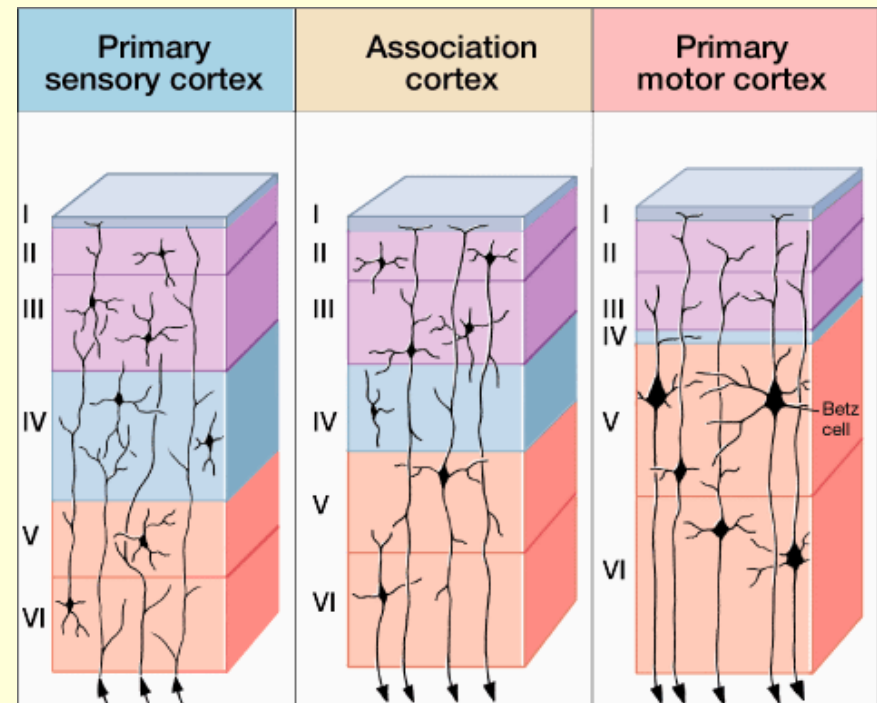
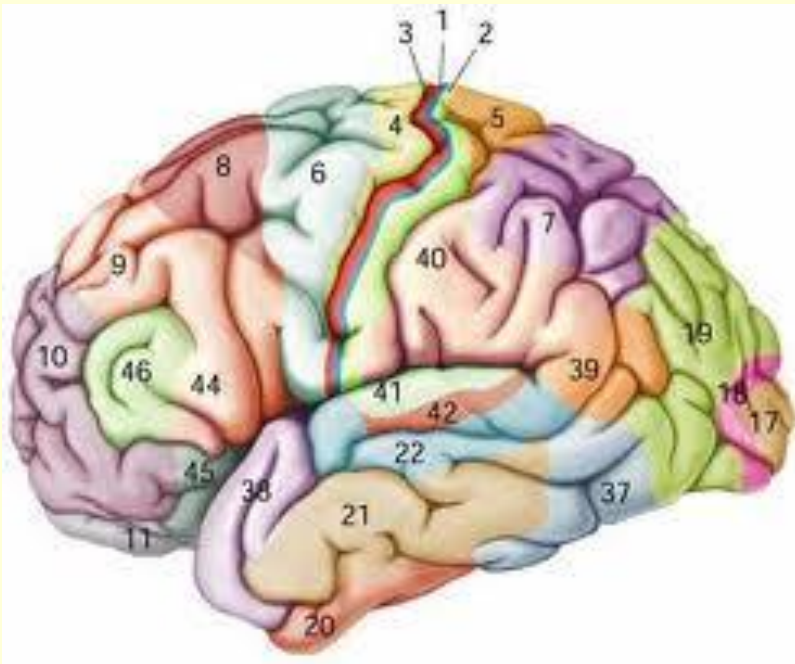
1-Abstrait



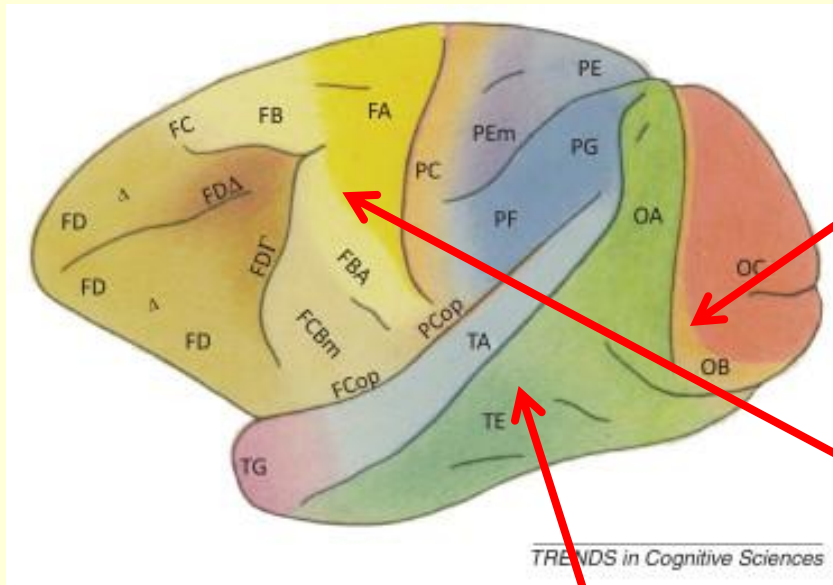
Nicolas Bourguignon

# Le concept d'aire corticale

a d'abord vu le jour sur la base d'observations **cytoarchitectoniques** (types cellulaire, organisation laminaire, myélinisation, etc.) des premiers neuroanatomistes Alfred Walter **Campbell** (1905) et Korbinian **Brodmann** (1909).







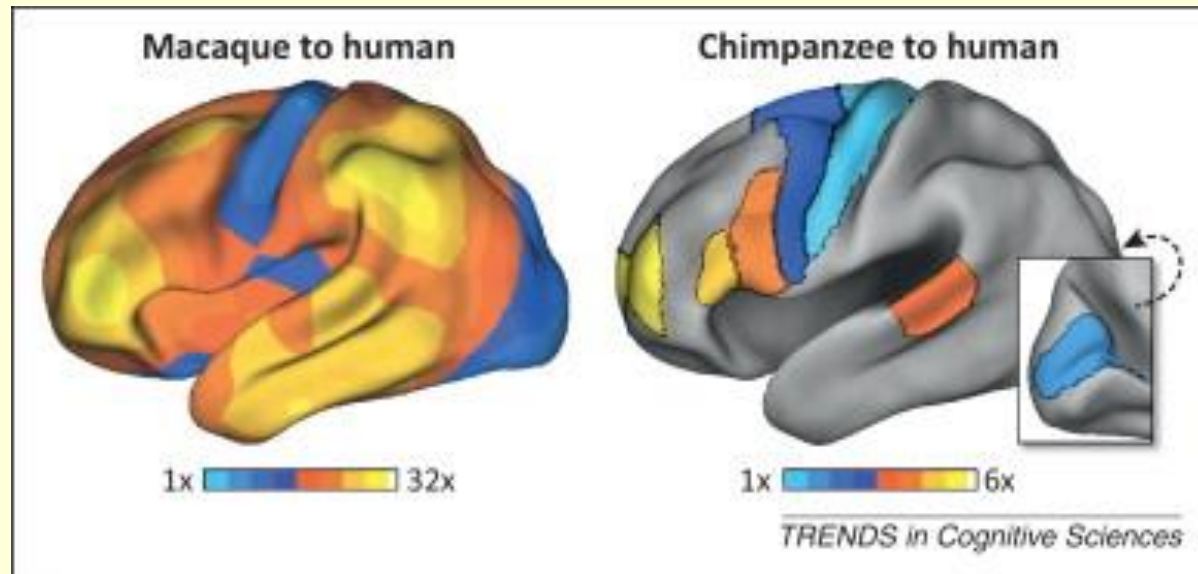
La transition entre différentes zones peut être abrupte, comme entre la couche IV dense en neurones du cortex **visuel primaire V1** et la couche IV moins dense de **V2**;

ou encore, entre l'épaisse couche V de neurones pyramidaux du cortex **moteur primaire** et les zones environnantes.

**D'autres transitions sont plus graduelles.**

Des zones limitrophes affichant un continuum graduel avec des propriétés intermédiaires ont été reconnues, par exemple dans plusieurs régions du cortex associatif (cf. la carte corticale du macaque ci-haut)

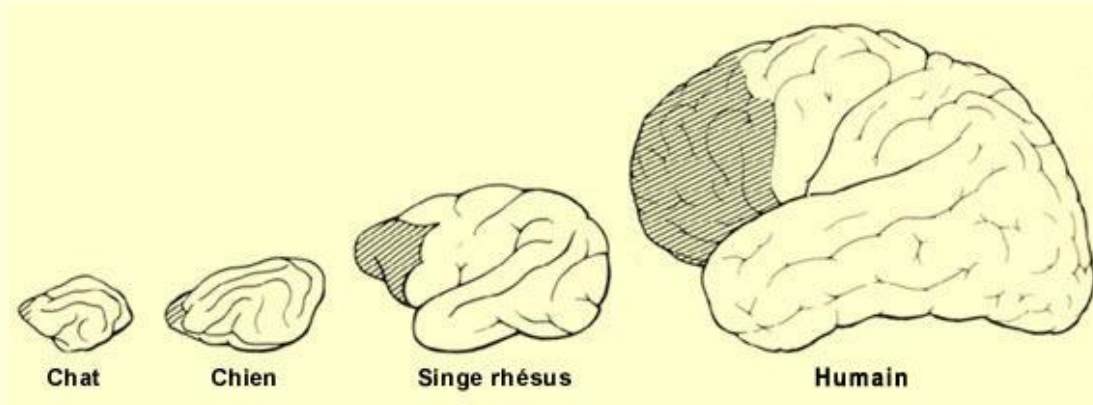
## Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion (suite...)



Les couleurs représentent ici la valeur de l'augmentation de surface nécessaire pour que chaque région soit transposée du cerveau de **macaque** et du cerveau de **chimpanzé** au cerveau humain.

(qui auraient vécu il y a environ 25 millions d'années pour le premier et 5-7 millions d'années pour le second).

Donc : les aires associatives distribuées subissent une **expansion disproportionnée** chez l'**humain** (dans les lobes temporaux, pariétaux et frontaux) par rapport au macaque et, dans une moindre mesure, au chimpanzé.



Ce dernier point rappelle **la mauvaise conception du cortex préfrontal comme l'épicentre de l'expansion corticale** chez les hominidés.

C'est vrai qu'il prend beaucoup d'expansion, mais les cortex temporaux et pariétaux aussi,

ce qui suggère plutôt une **augmentation coordonnée de l'ensemble de ces régions.**

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

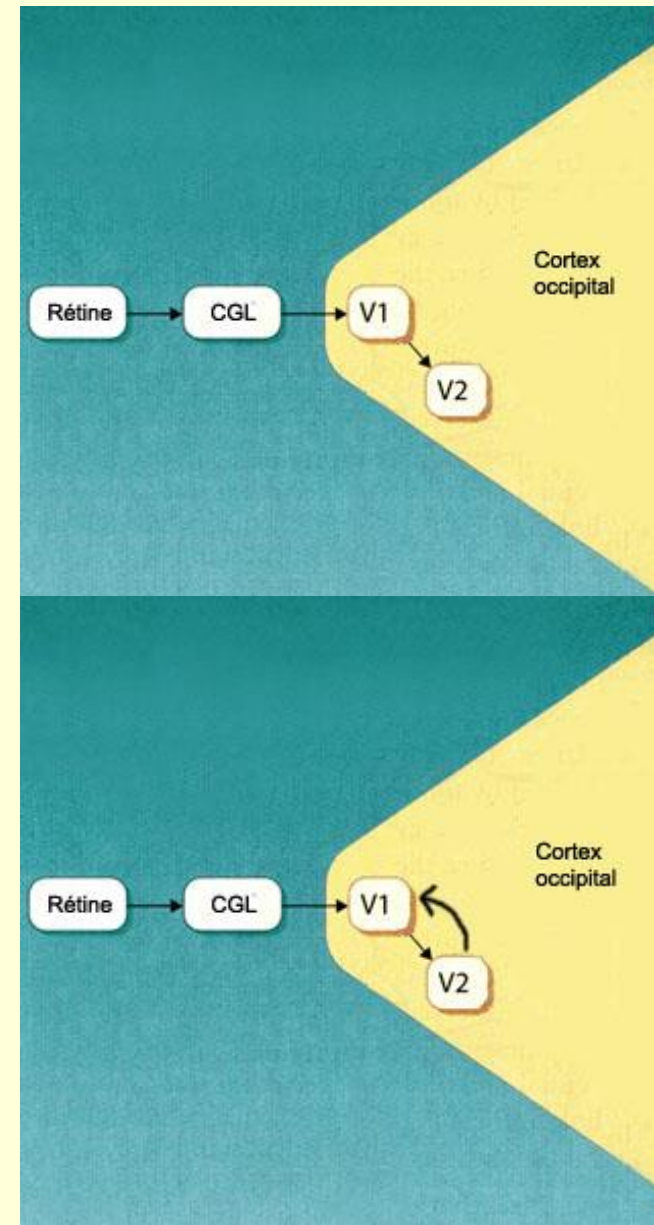
Concluding remarks

## Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Dans les aire **sensorielles primaires**, on observe une **organisation hiérarchique** (exemple : cortex visuel) :

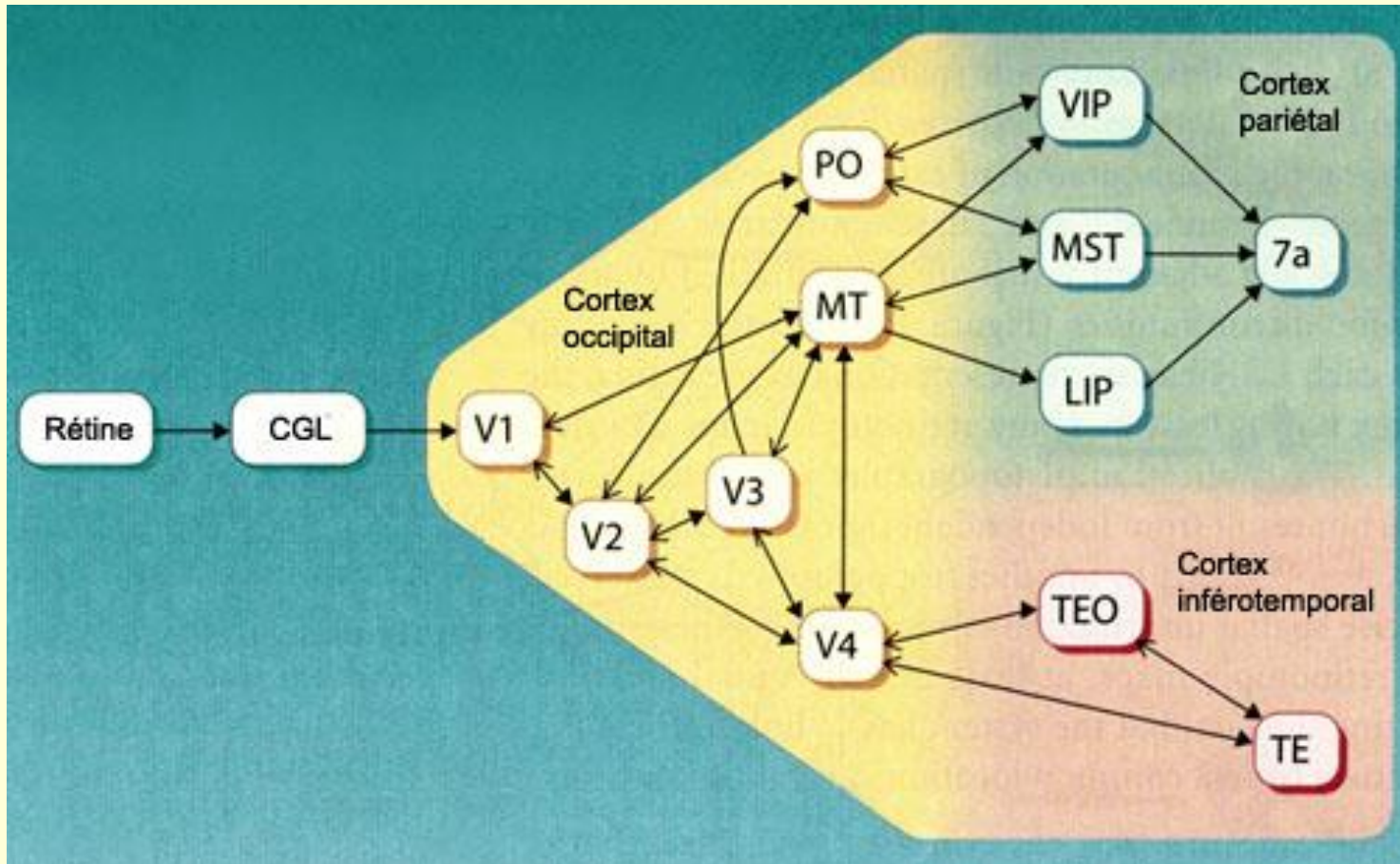
connexions sont **ascendantes** (« forward »)

souvent **associées** à des connexions **descendantes réciproques**, suggérant une rétroaction des régions supérieures vers les régions inférieures.





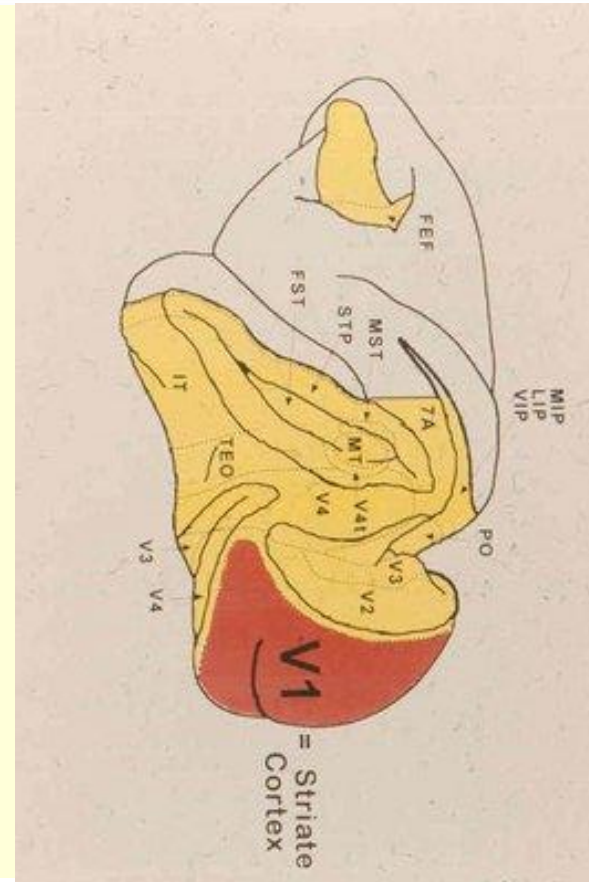
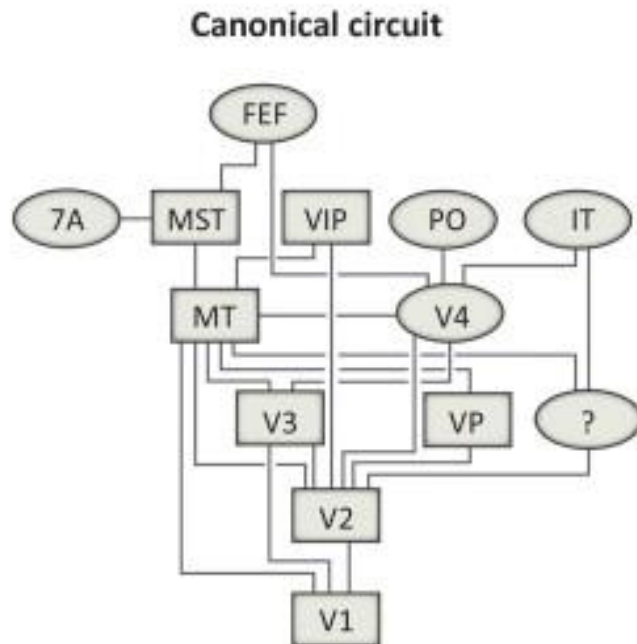
Mais on observe globalement une organisation hiérarchique



Les auteurs désignent une telle voie comme étant « **canonique** » parce qu'elle relie directement une entrée sensorielle à une action.

**Exemple :**

En 200-400 ms, ce circuit voies visuelles du macaque peut répondre en produisant un **mouvement des yeux** qui suit une cible en mouvement.

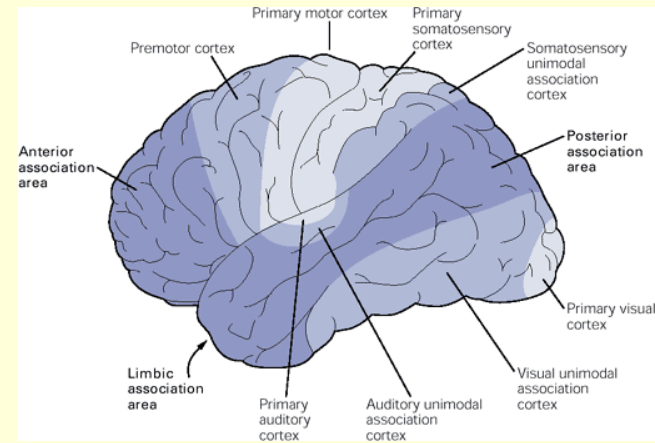


Quel rapport la vaste portion corticale **associative** du cortex humain entretient-elle avec les circuits canoniques ?

Trois possibilités :

1) Simple extension du circuit canonique :

- plus grand spectre d'intégration d'information sensorielle et la génération de patterns moteurs plus complexes.



# Quel rapport la vaste portion corticale associative du cortex humain entretient-elle avec les circuits canoniques ?

Trois possibilités :

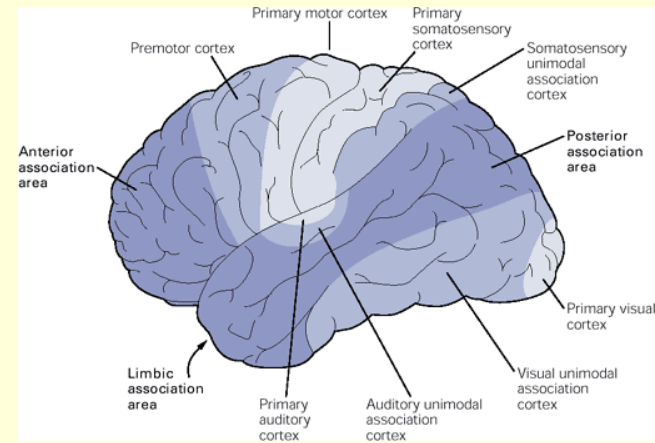
1) Simple extension du circuit canonique :

- plus grand spectre d'intégration d'information sensorielle et la génération de patterns moteurs plus complexes.

2) Participation à des fonctions de **contrôle** :

- des réseaux cérébraux qui contrôleraient d'autres réseaux cérébraux.

- comme le **contrôle « top down »**, qui favorise certaines actions quand on ne trouve pas automatiquement une réponse comportementale familière.

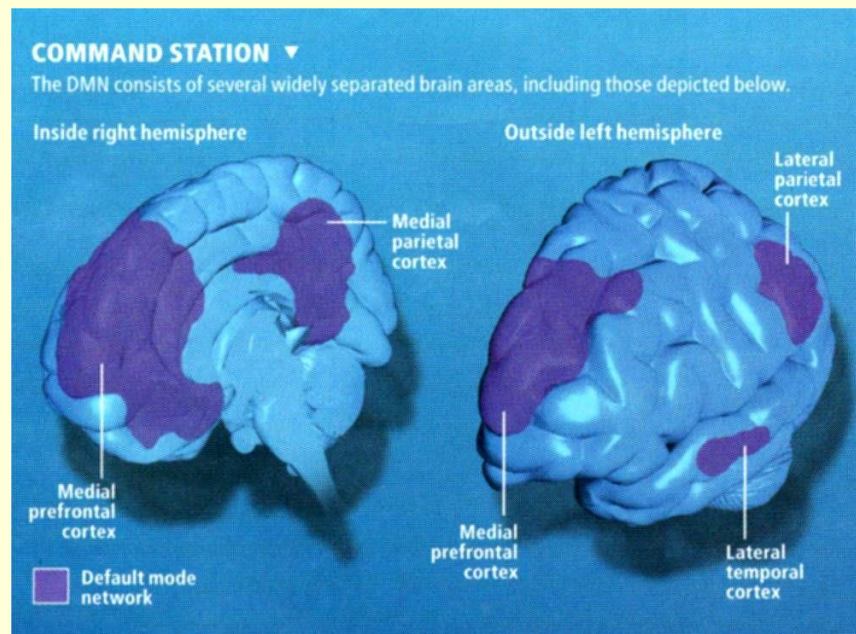


3) réseaux **en parallèle** permettant de traiter de l'information de manière « **détachée** » des perceptions sensorielles et des actions motrices

- Correspondrait à des « processus mentaux internes » où l'humain est performant
- par exemple: se souvenir, imaginer le futur, porter des jugements sociaux, et toute autre activité cognitive qui manipule de l'information dans la mémoire de travail.

Les expériences d'imagerie cérébrale ont maintes fois mis en évidence pour des tâches de **mémorisation** et **d'imagination du futur** l'implication d'un réseau à grande échelle impliquant très largement ces zones associatives corticales,

réseau qui est connu sous l'expression de « **réseau du mode par défaut** ».





Quelles seraient les caractéristiques particulières de ces circuits « **non canoniques** » des aires associatives ?

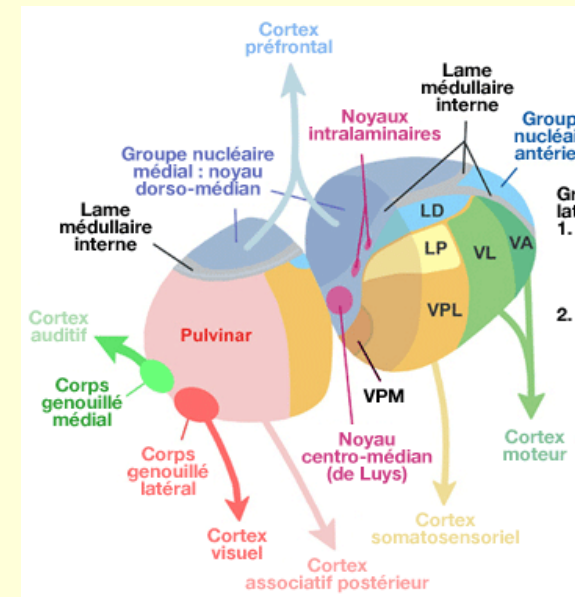
## Première approche :

Les travaux de **Patricia Goldman-Rakic et Lynn Selemon** avec injections de marqueurs permettant un double traçage chez le macaque montrent que :

- les régions du cortex préfrontal et pariétal **qui sont connectées l'une à l'autre** sont aussi interconnectées avec parfois une **quinzaine d'autres régions** corticales associatives.

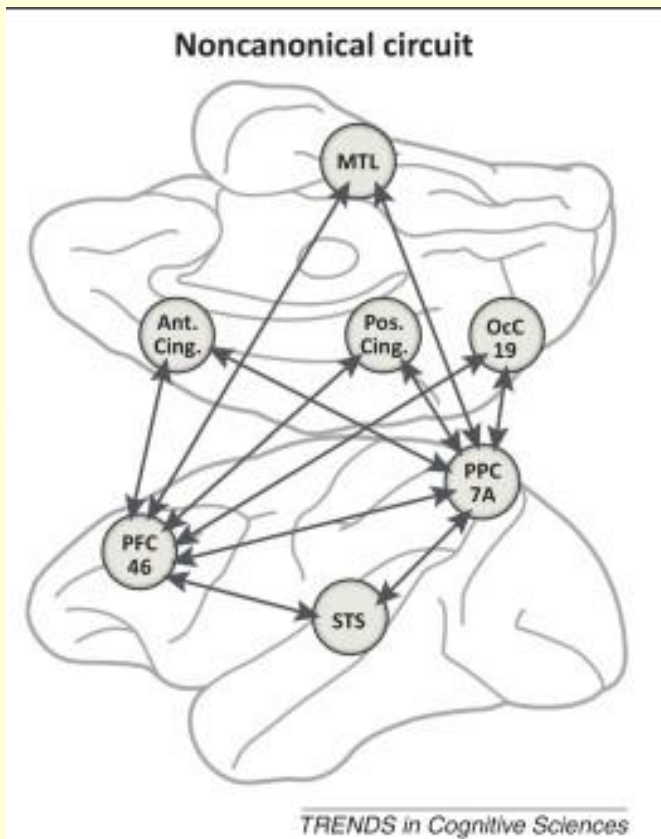
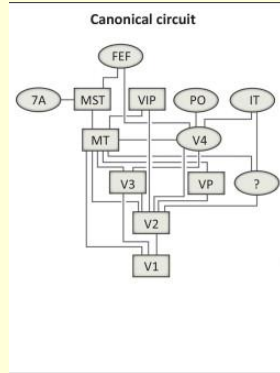
- certaines projections (comme les pariétofrontales) suivent un pattern de connexion canonique en termes de terminaisons laminaires et de feedforward et de feedback, mais **plusieurs autres possèdent des connexions où est absente cette organisation hiérarchique.**

- ces réseaux à grande échelle ont en commun **des inputs thalamiques en provenance du noyau médian du pulvinar**, un noyau important chez les primates.



## Leur travaux arrivent donc au tableau suivant :

Le cortex **associatif**, contrairement aux circuits canoniques sensori-moteurs, possède des réseaux densément interconnectés à partir de régions éloignées les unes des autres (**réseaux distribués**) mais qui peuvent toutes être recrutées d'inputs thalamiques commun.



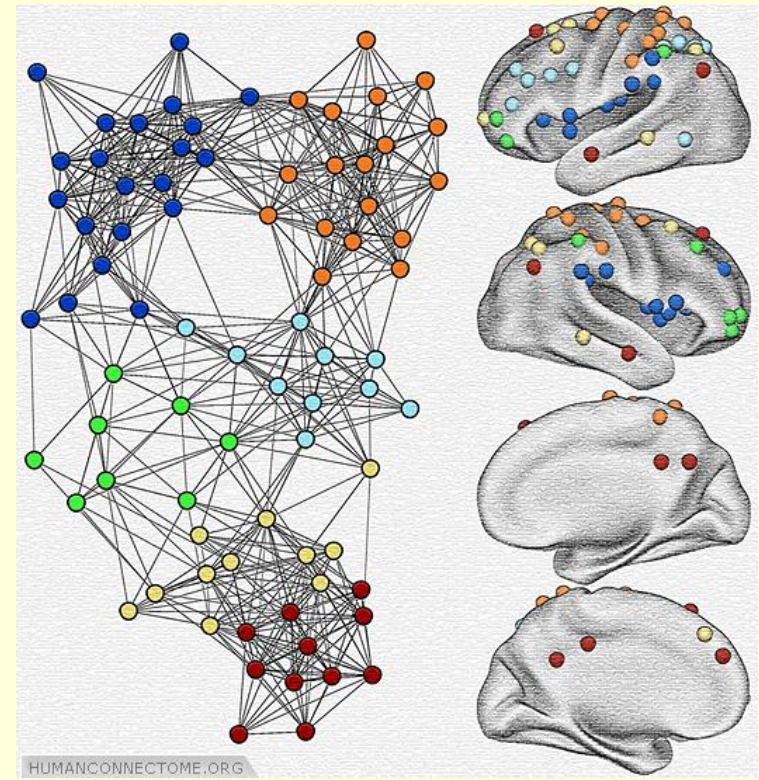
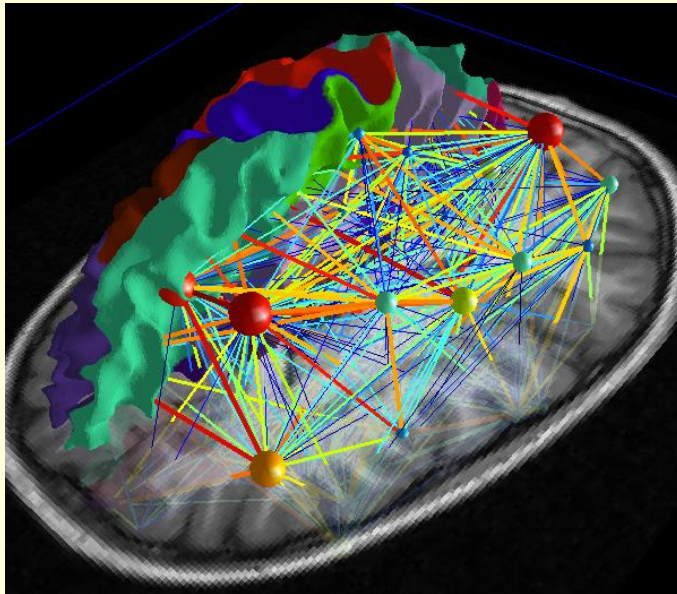
### Ces réseaux :

- peuvent servir plusieurs systèmes fonctionnels en parallèle;
- sont propices au contrôle top-down et aux « images mental internes » (internal mentation);
- et relient entre eux toutes les grandes subdivisions du cortex.

## Autre approche :

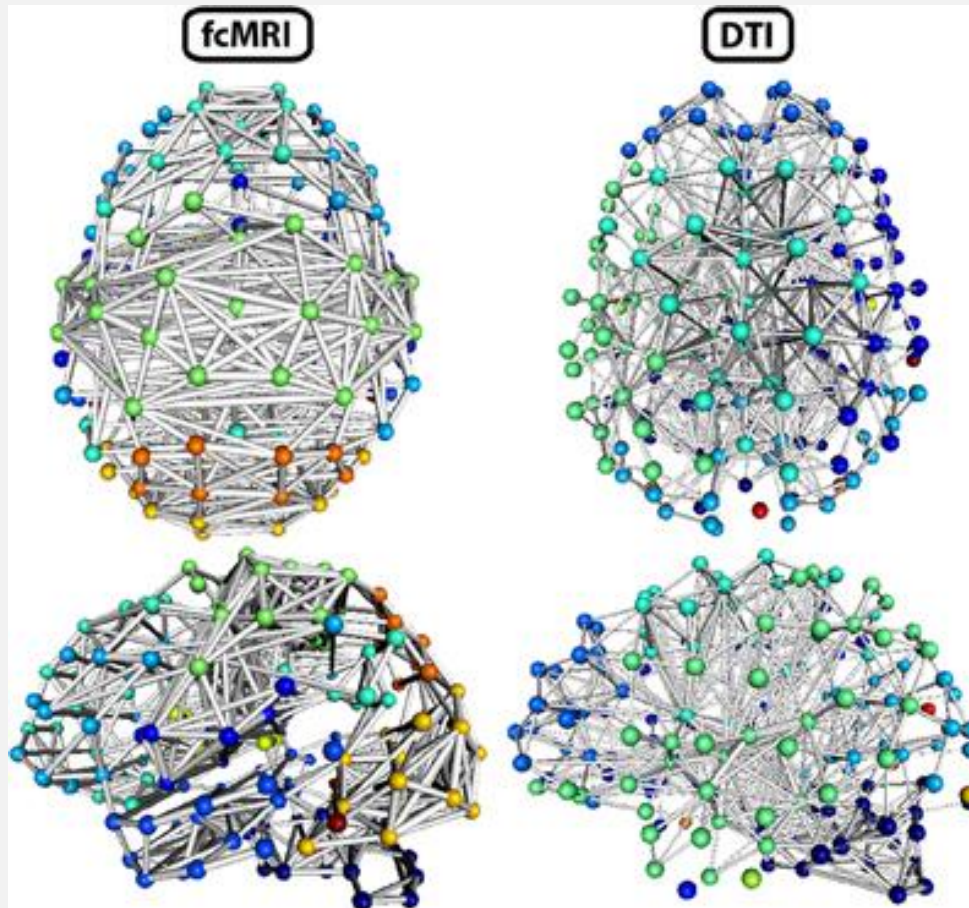
l'imagerie permettant d'évaluer la **connectivité fonctionnelle (fcMRI)** entre différentes régions du cerveau :

- mesure les fluctuations spontanées à basse fréquence de l'activité cérébrale entre ces différentes régions.
- ne mesure pas directement la **connectivité anatomique** mais est suffisamment **contrainte** par cette dernière pour estimer les **propriétés générales de connectivité du réseau**.





# The UCLA multimodal connectivity database: a web-based platform for brain connectivity matrix sharing and analysis



Brain **connectomics** research has rapidly expanded using functional MRI (fMRI) and diffusion-weighted MRI (dwMRI).

**A common product of these varied analyses is a connectivity matrix (CM).**

A CM stores the connection strength between any two regions (“nodes”) in a brain network.

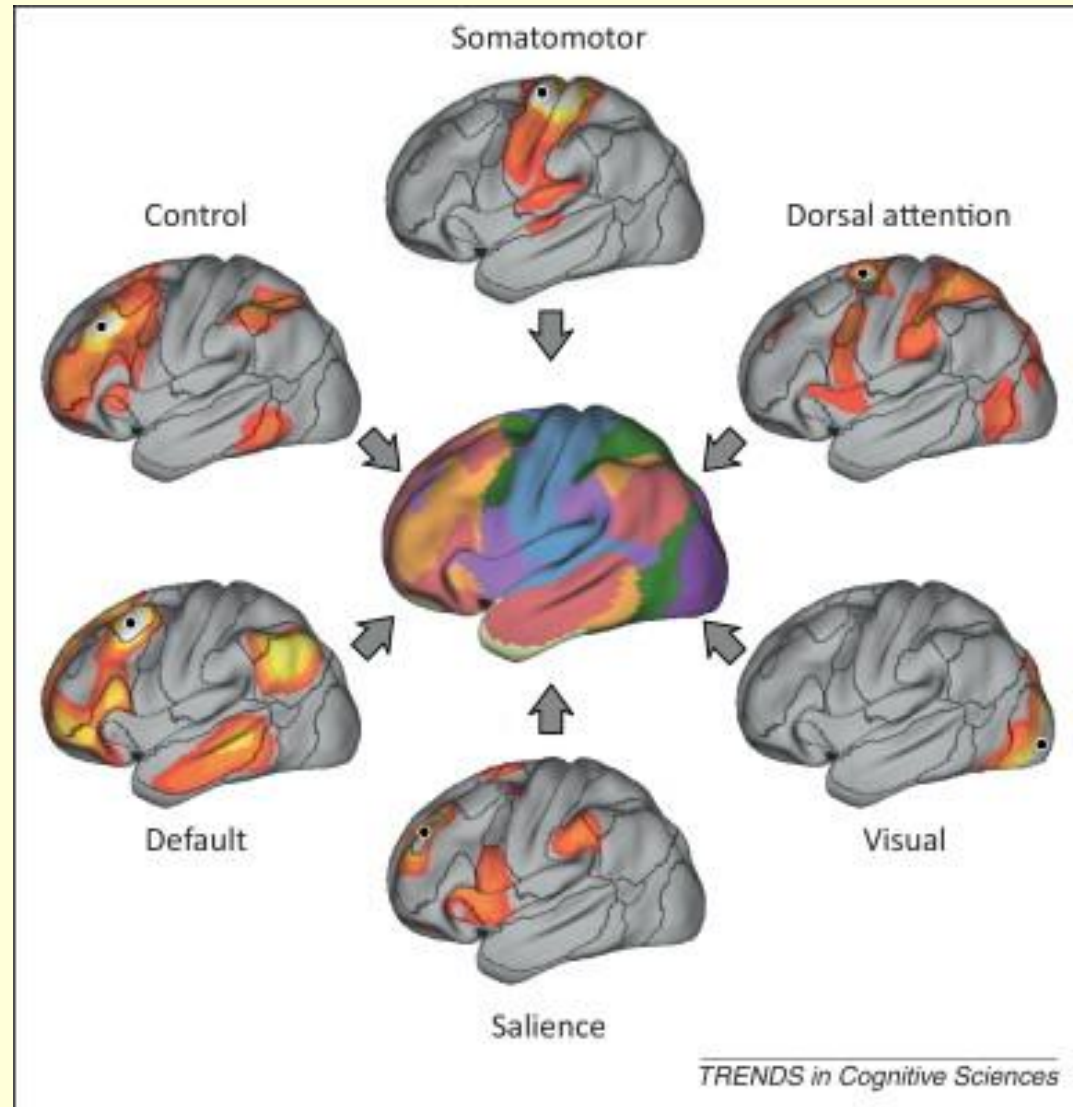


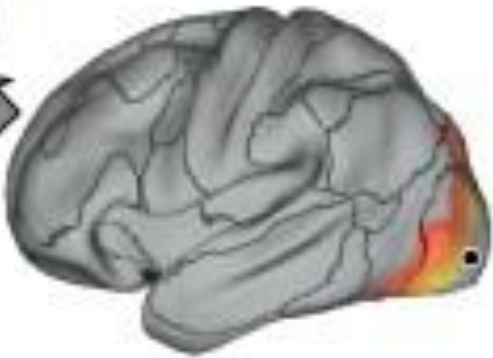
Chaque carte montre la **connectivité fonctionnelle** obtenue à partir d'une petite « région semence » (seed region) marquée par un **cercle noir**.

Les données ont été acquises alors que les sujets se reposaient passivement.

L'échelle de couleur jaune-rouge montre les régions couplées fonctionnellement à la région « région semence ».

Les noms des réseaux indiquent leur appellation habituelle dans la littérature de la neuro-imagerie, mais ils ne devraient être considérés **que comme des heuristiques** .





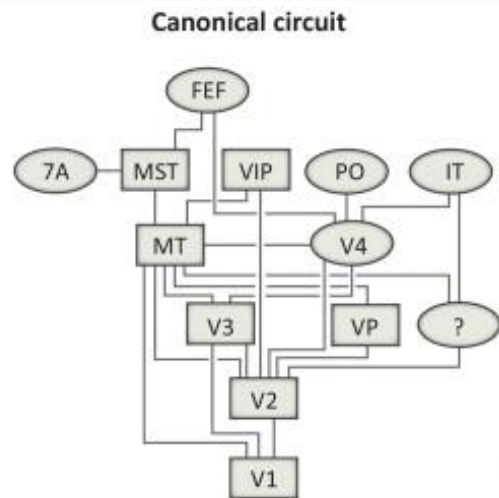
Visual

Si la « région semence » est placée dans les zones sensorielles et motrices **primaires**, les réseaux obtenus affichent une **connectivité largement locale** (réseaux visuels et sensorimoteurs).

Somatomotor



Le réseau hiérarchique canonique décrit dans la figure 4 chez le macaque peut être observé en plaçant « région semence » dans le « frontal eye field » (FEF) chez l'humain.



Dorsal attention



Ce réseau est identifié ici sous le nom de «**réseau d' attention dorsal**».

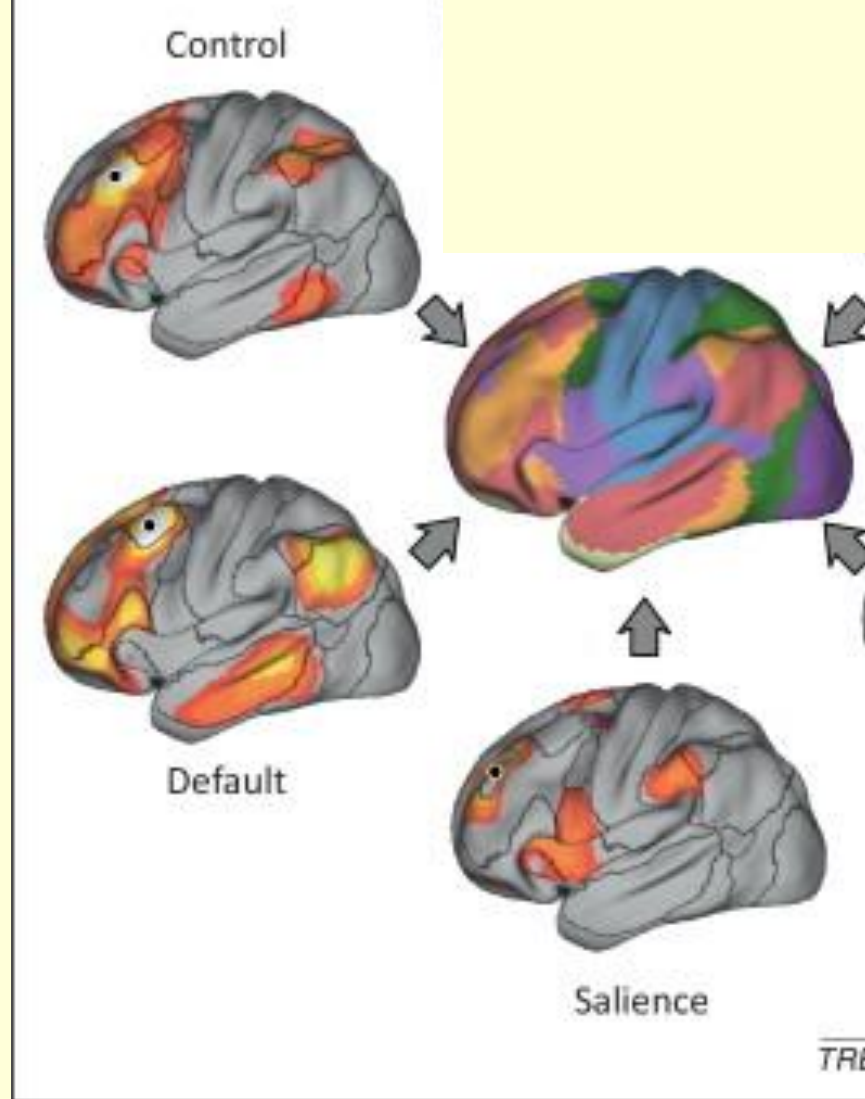
Les réseaux restants, qui constituent une part importante du cortex humain, pourrait bien être de la forme **non canonique**.

**Trois exemples** sont illustrés, comme le réseau par défaut, le réseau de contrôle, et le réseau de saillance.

Chaque réseau est couplé à des zones distribuées de cortex associatif

et chaque réseau possède **peu de couplages forts dans les zones sensorielles ou motrices**.

La carte du centre représente une image composite montrant la juxtaposition de **plusieurs réseaux associatifs distribués**.



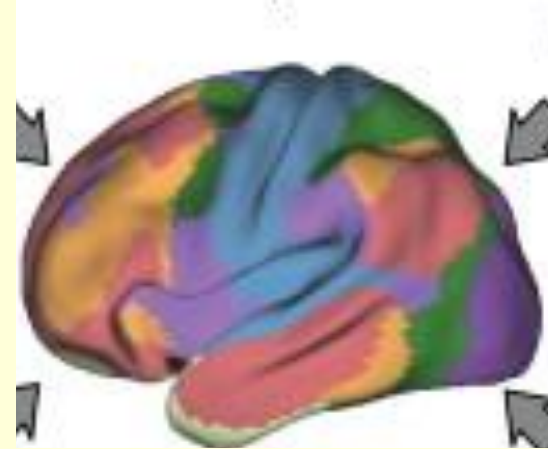
Ce qui ressort de manière constante de ces études de fcMRI du cerveau humain :

nos régions associatives contiennent de multiples **réseaux distribués à grande échelle**,

et ce dans la plus grande partie des cortex associatif préfrontal, temporal, pariétal et cingulaire;

Ces réseaux :

- sont **très peu couplés fonctionnellement aux régions sensorielles et motrices**
- sont **actifs durant des processus cognitifs de haut niveau**
- sont susceptibles **d'entretenir des relations complexes entre eux**, incluant certains réseaux contrôlant la fonction d'autres réseaux



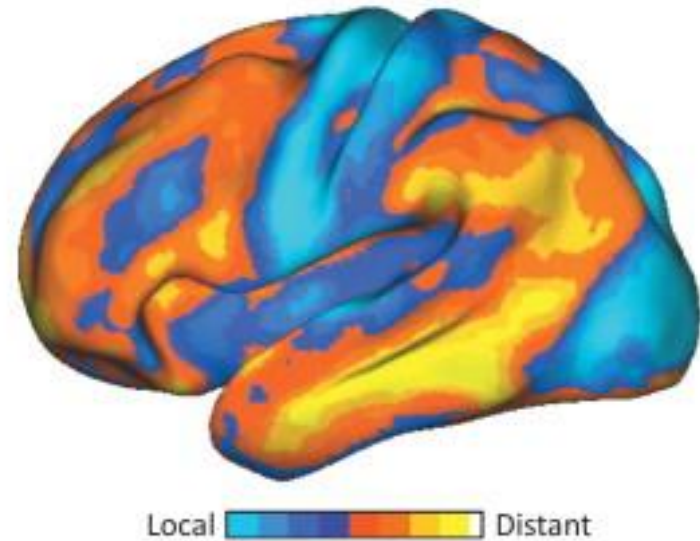


Ces réseaux : (suite)

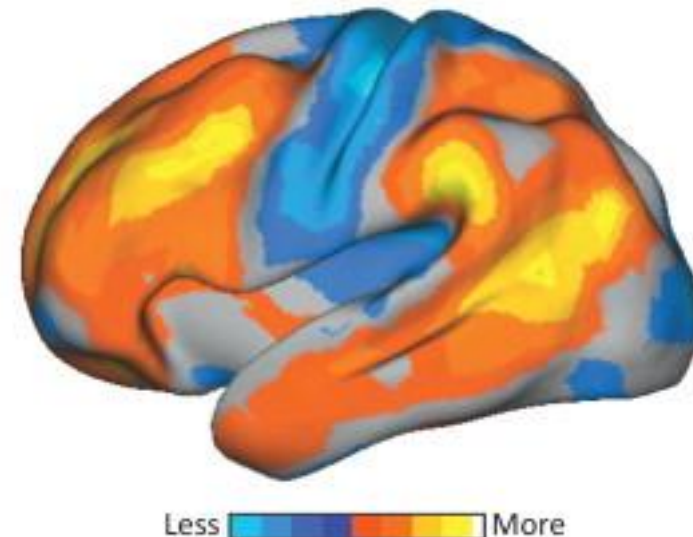
- ont tendance à avoir des **connexions distantes plutôt que locales** (comme c'est le cas dans les aires sensorimotrices).

Par ailleurs, les régions avec la plus grande **variabilité inter-individuelle** recourent les aires associatives.

Connectivity profile

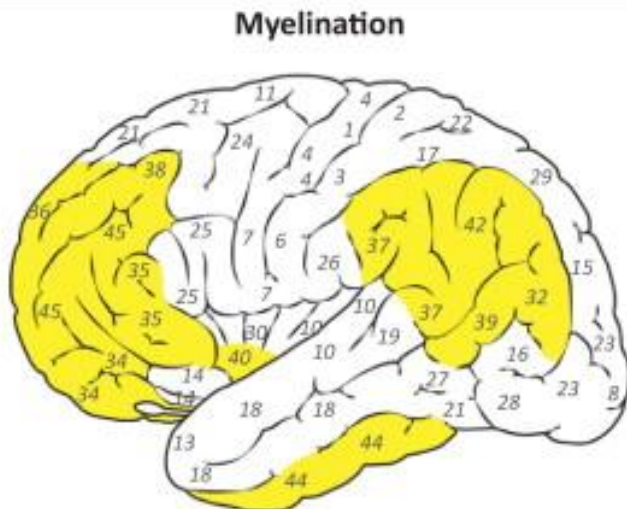


Variability



Enfin, des observations concernant la **maturation** de ce cortex **associatif** qui se développent **tardivement** comparé aux régions sensorielles et motrices :

- la **densité synaptique** de ces régions associatives est **loin d'être à son maximum** à la naissance.
- le développement des neurones pyramidaux du **cortex préfrontal** ont aussi un **retard de maturation** par rapport aux cortex sensori-moteurs.
- les régions associatives du cortex sont **les dernières à être myélinisées**.



En résumé :

1) le cortex associatif humain est constitué de réseaux neuronaux qui entretiennent des liens sur de longues distances

sans que l'on retrouve de façon significative la connectivité de type feedforward/feedback des régions sensori-motrices;

En ce sens, ils sont **typiquement de forme « non canonique »**.

2) ces circuits ont aussi une maturation lente et tardive.

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

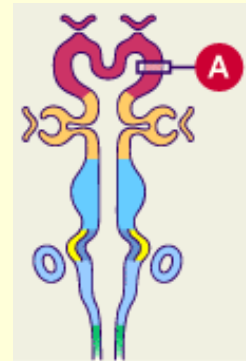
Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

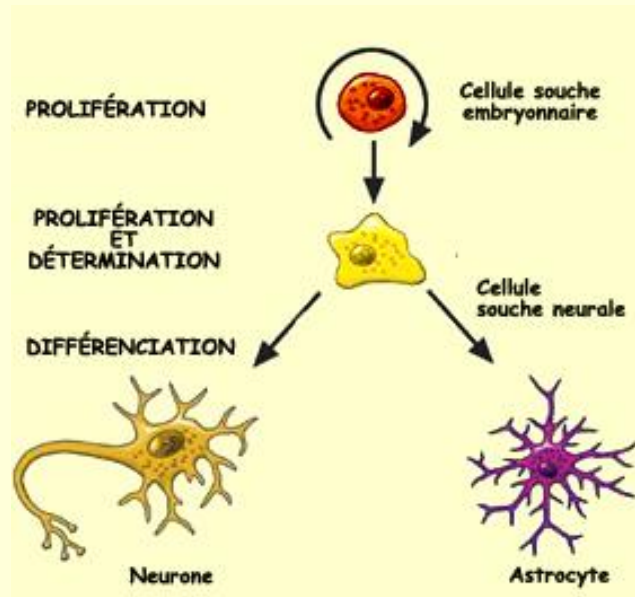
Concluding remarks

# Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas (ou quelques petits rappels sur le développement du cerveau)

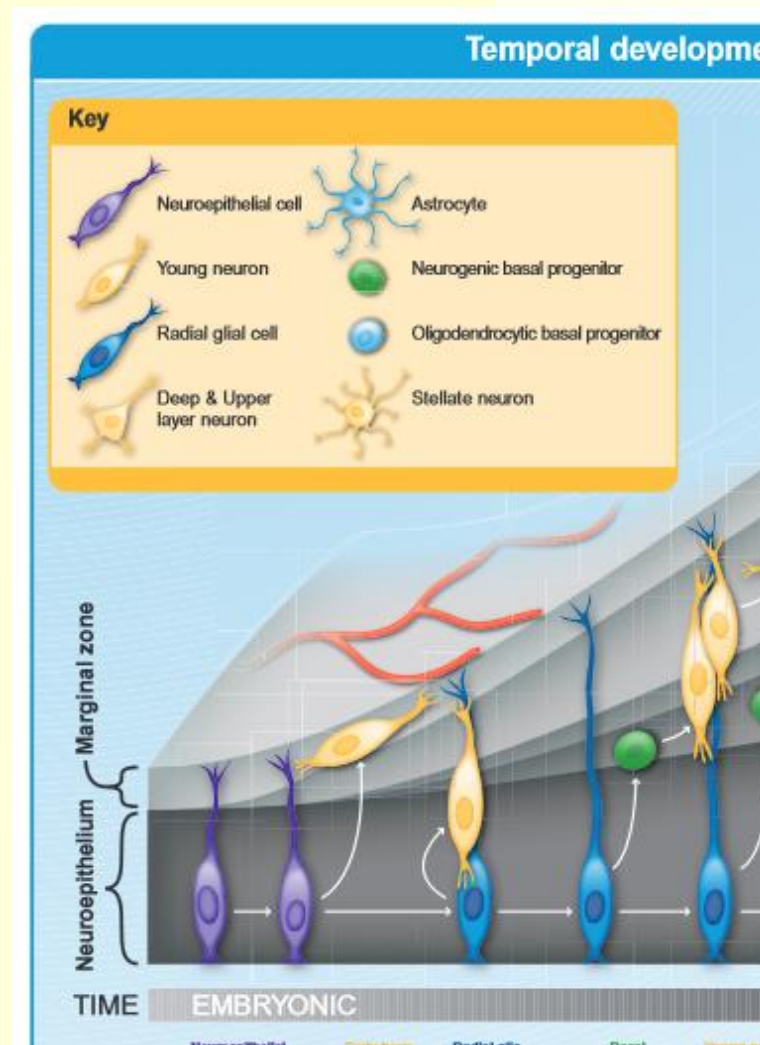


Le développement du cortex commence avec la **prolifération** cellulaire dans la zone ventriculaire du télencéphale

qui forment déjà des « colonnes » cellulaires;



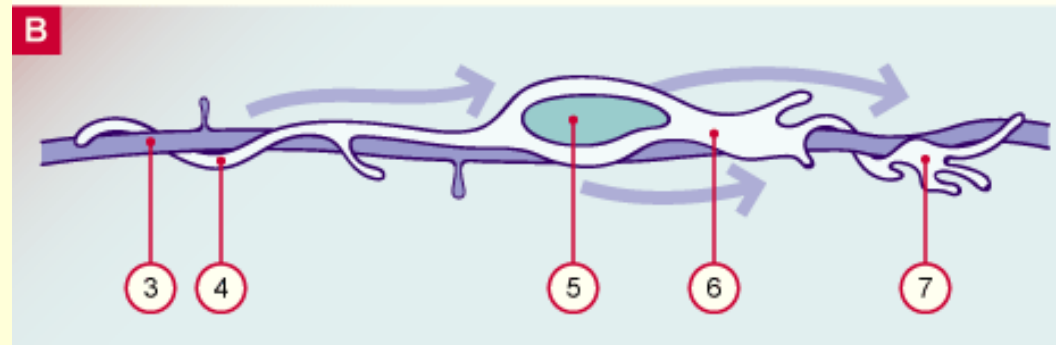
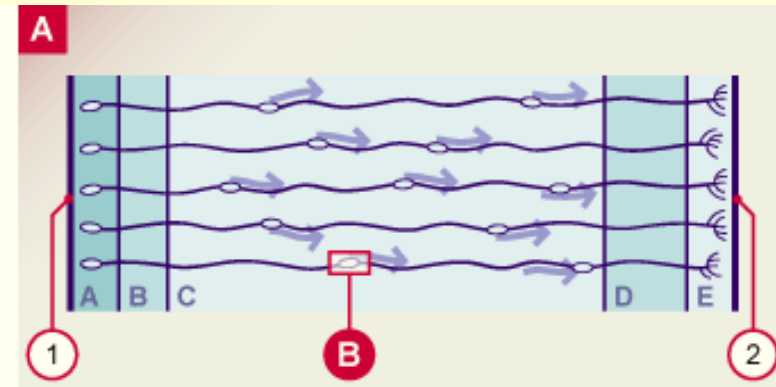
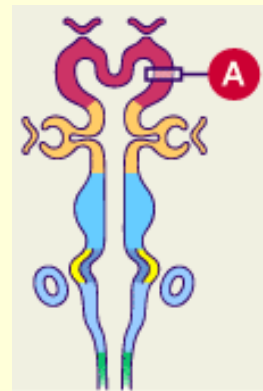
Celles-ci vont être le siège de **divisions asymétriques** donnant naissance aux neurones (**neurogenèse**);



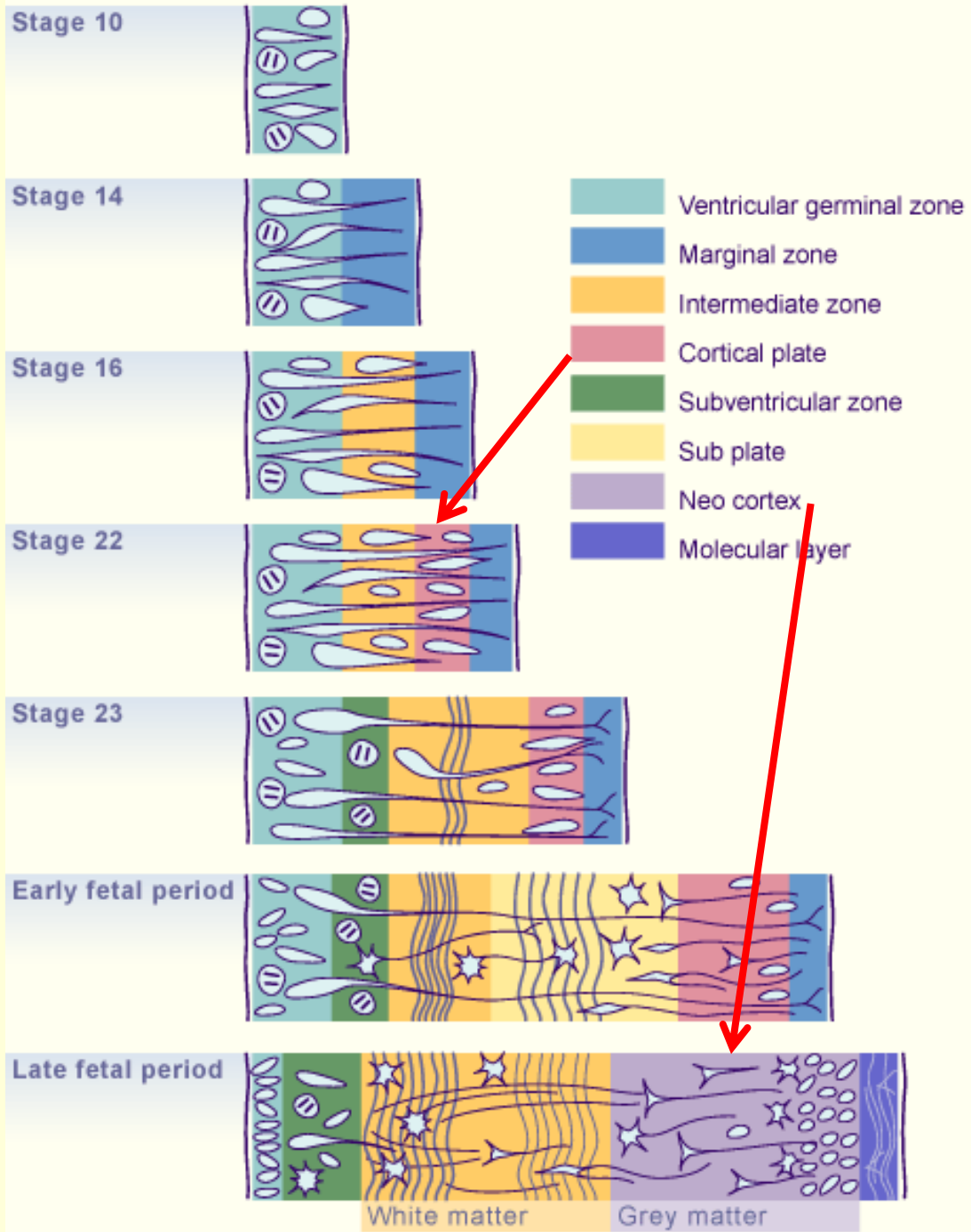


Ces neurones **migrent** le long de cellules gliales radiales jusqu'à la plaque corticale,

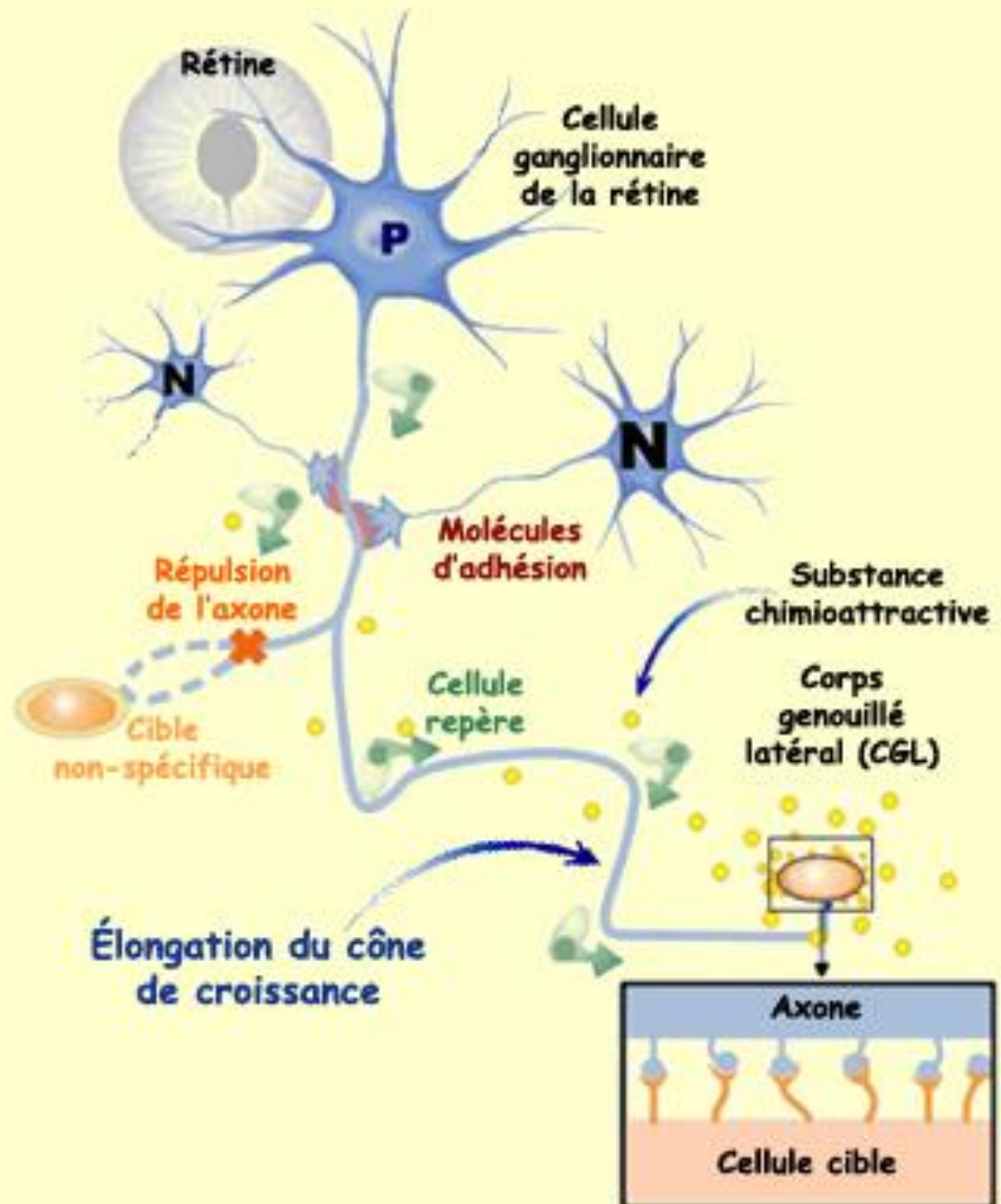
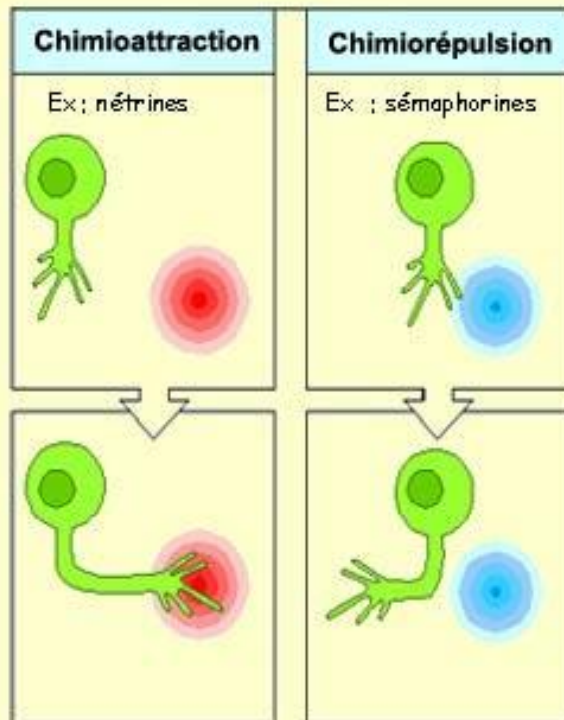
en préservant leur pattern topographique en colonnes qui est donc transféré au cortex;



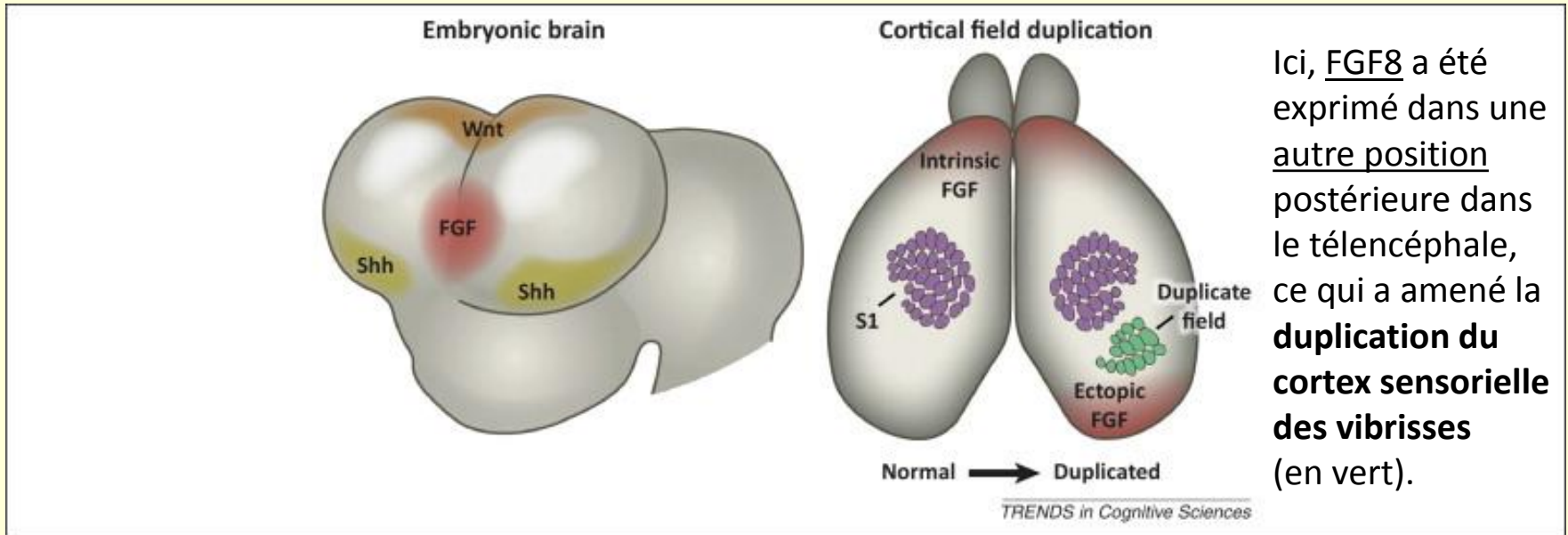
- 1 membrane limitante interne (cavité épendymaire)
- 2 membrane limitante externe (pie-mère)
- 3 prolongement cellulaire spécialisé de la glie radiale
- 4 processus postérieur du neurone en migration
- 5 noyau du neurone en migration
- 6 neurone en migration
- 7 processus antérieur du neurone en migration
- A Zone ventriculaire
- B Zone subventriculaire
- C Zone intermédiaire
- D Plaque corticale
- E Zone marginale



Différentes stratégies vont ensuite permettre aux axones d'atteindre leur **cellule cible**.



Des **gradients** de telles molécules **chimio-attractives** ou **répulsives** contribuent à la formation des aires corticales durant le développement embryonnaire de la souris.



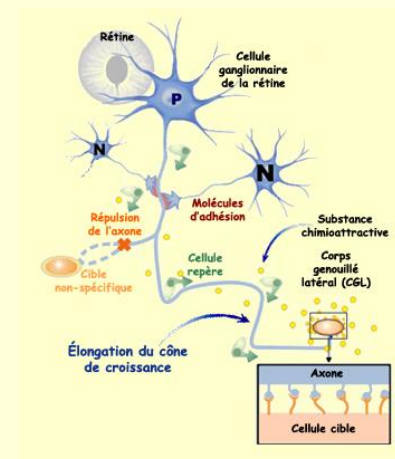
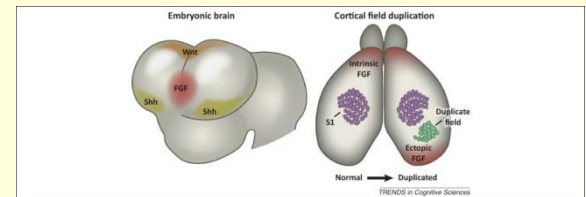
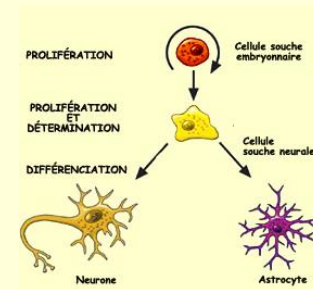
**On appelle “centres d’induction de patterns”**

les régions qui, par leur sécrétion moléculaire transitoire, vont influencer la destinée des neurones corticaux émergeant des zones de prolifération.

En **manipulant ces gradients de concentration**, on peut rapetisser ou élargir des champs corticaux.

Donc parmi les événements survenu durant l'évolution et qui auraient pu **modifier les aires corticales durant le développement** et causé leur expansion, on peut citer ceux qui auraient :

- augmenté ou diminué la prolifération cellulaire;
- influencé les "centres d'induction de patterns";
- modifié les mécanismes moléculaires qui déterminent la destinée des neurones.





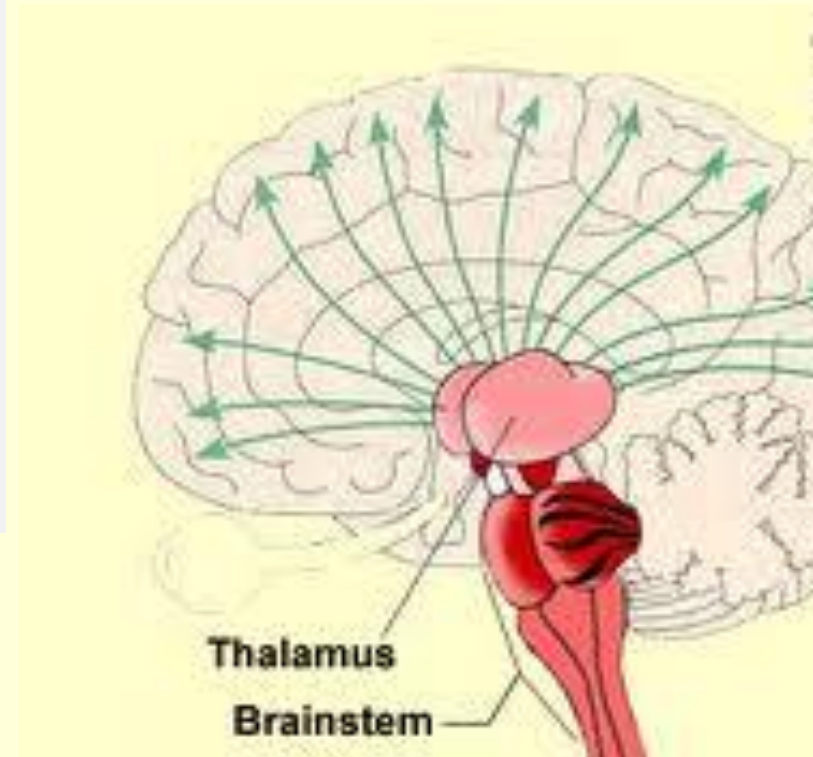
L'autre grand facteur dans la formation des aires corticales :

les inputs extérieurs en provenance du thalamus

**Durant le développement,**  
pour les aires sensorielles, par exemple :

**l'activité spontanée** dans les  
cellules ganglionnaires de la rétine  
**(bien avant que l'œil ne s'ouvre)**  
et dont l'arrêt provoque un cortex visuel  
déficient, sans différenciation claire entre  
V1 et les aires secondaires voisines extrastriées.

Une fois leur position  
atteinte, l'identité de  
ces neurones va guider  
l'établissement des  
**connexions en**  
**provenance du**  
**thalamus**;



Donc en résumé :

pour organiser les cortex sensoriels primaires et d'ordre supérieur, i.e. les **hiérarchies canoniques**,

on doit avoir **à la fois un marquage moléculaire** suffisant pour guider l'établissement des domaines corticaux sensoriels aux bons endroits,

**et à la fois la nécessité d'input dépendants de l'activité.**

Donc en résumé :

pour organiser les cortex sensoriels primaires et d'ordre supérieur, i.e. les **hiérarchies canoniques**,

on doit avoir **à la fois un marquage moléculaire** suffisant pour guider l'établissement des domaines corticaux sensoriels aux bons endroits,

et **à la fois la nécessité d'input dépendants de l'activité.**

Comment a alors pu se mettre en place,  
à partir de tels processus **déjà présent**,  
**l'expansion corticale humaine** avec ses vastes régions  
**éloignées de l'influence** des "centres d'induction de patterns"  
des aires primaires **et de l'input des noyaux sensoriels du thalamus ?**

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

## The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks

## The tethering hypothesis (l'hypothèse du “port d'attache”) (où le cortex associatif flirte avec l'anarchisme (Partie II : auto-organisation) !)

**Deux cadres théoriques** concernant la formation du cortex visuel chez le singe vont mener à la proposition de la « tethering hypothesis » pour le cortex associatif humain.

**Le premier cadre théorique,** propose que des événements spécifiques survenus durant l'évolution ont pu causer **la duplication de certaines aires.**

On sait que l'aire visuelle primaire V1 possède une **carte topographique complète** du champ visuel et une frontière clairement définie par un changement d'organisation laminaire (les 6 couches du cortex).

**L'aire MT** présentant ces deux mêmes caractéristiques,

Allman et Kaas ont postulé qu'**une mutation génétique** peut amener **la duplication** d'une région du corps, et que par la suite au fil des générations on peut assister à une **divergence anatomique et fonctionnelle des parties dupliquées.**

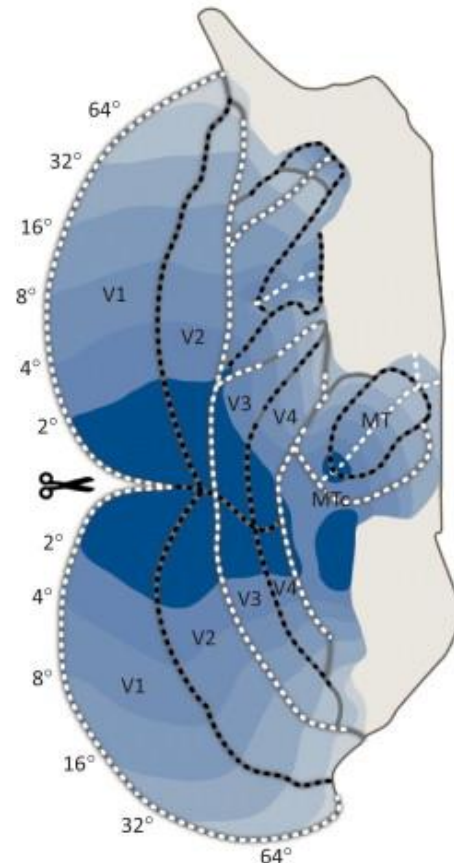
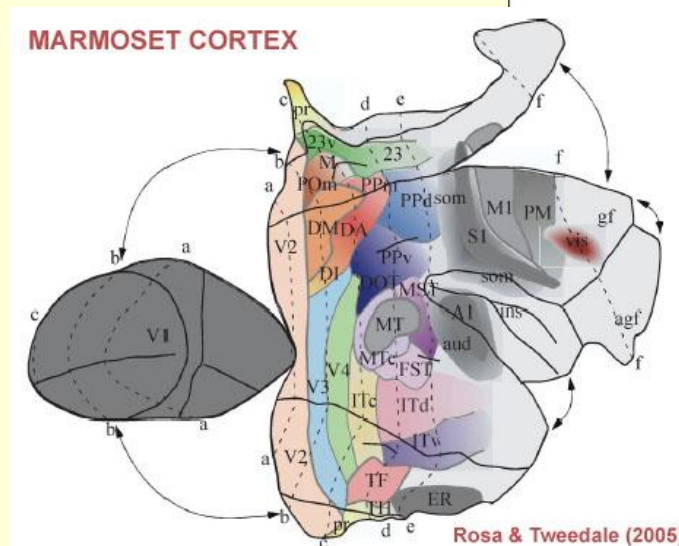
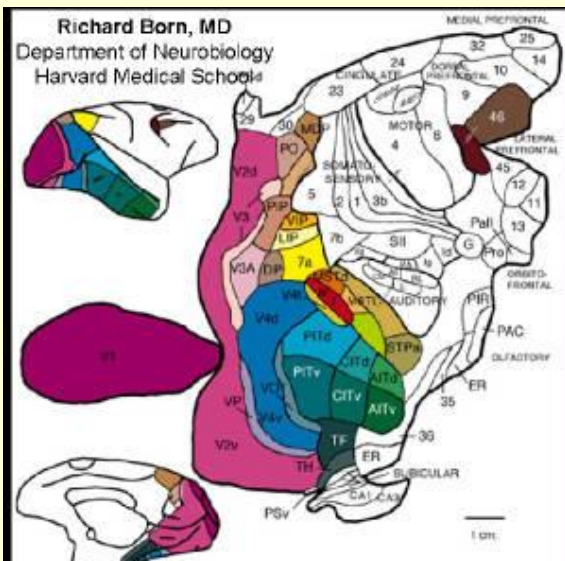
Ce phénomène a été observé plusieurs fois durant l'évolution des crustacés, des arthropodes, etc. et aurait pu s'appliquer à de **nouvelles régions corticales.**



Mais la duplication seule n'explique pas d'autres caractéristiques des aires visuelles extra-striées.

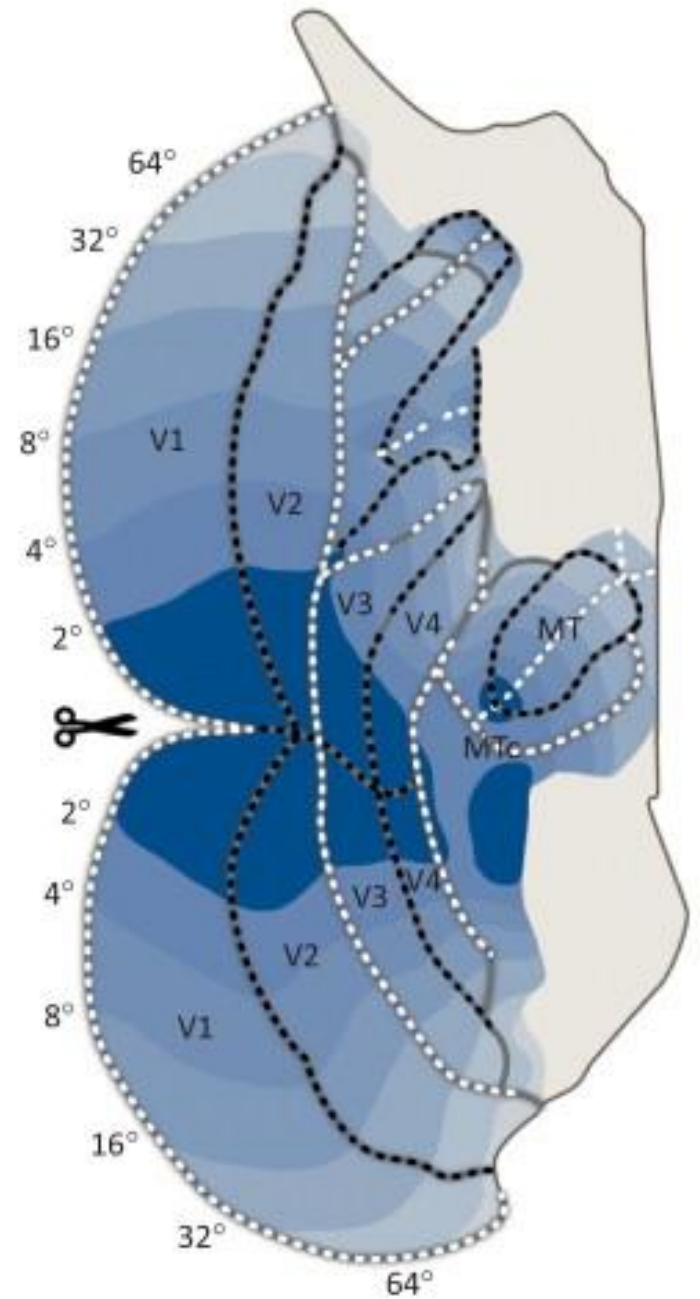
D'où un second cadre théorique, qui a été proposé par Rosa qui inclut un rôle clé pour l'auto-organisation au cours du développement.

Le modèle de Rosa s'appuie sur la présence d'une **organisation supra-visuotopique** qui apparaît en affichant les premières aires visuelles sur un plan plat où la densité de la couleur représente **l'excentricité visuelle**.



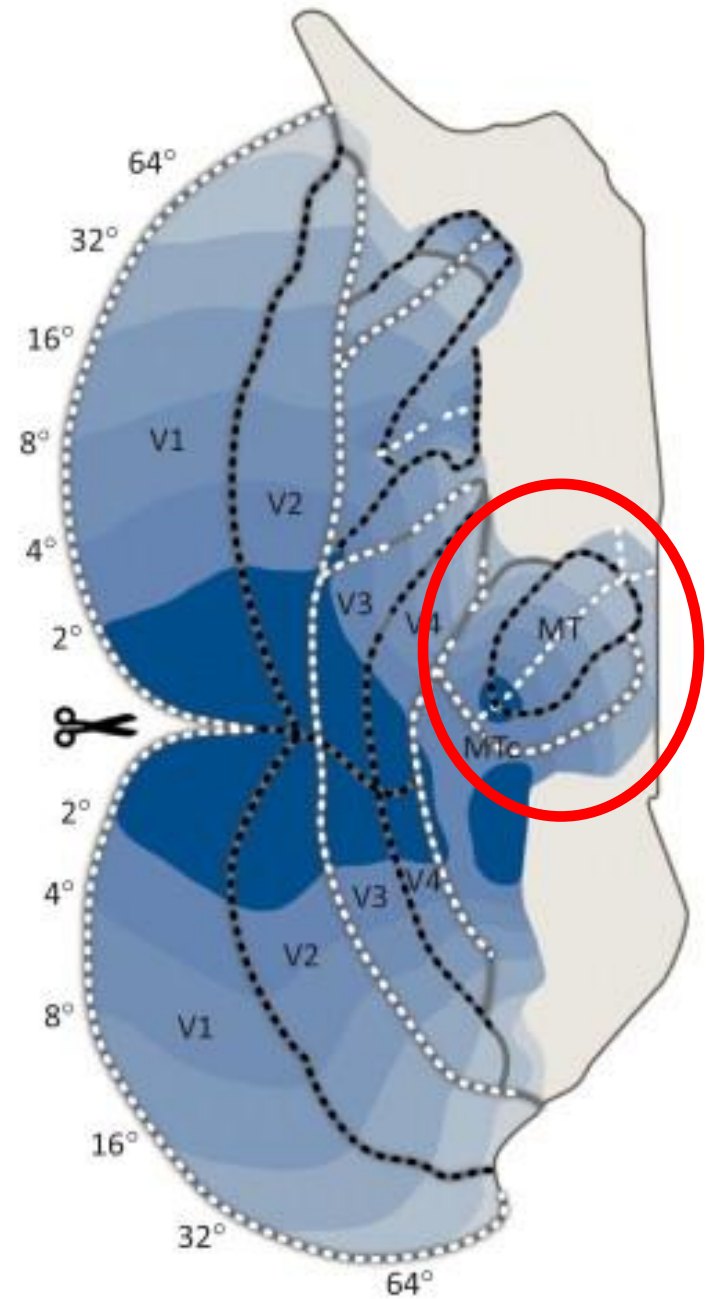
L'aire **visuelle primaire (V1)**, qui possède une carte complète et continue hémichamp visuel, se trouve représentée sur le côté gauche, et les autres (**V2, V3...**) suivent vers la droite.

Les bleus plus **sombres** représentant la **fovéa** et les tons de bleus plus légers représentent progressivement les zones les plus périphériques du champ visuel.

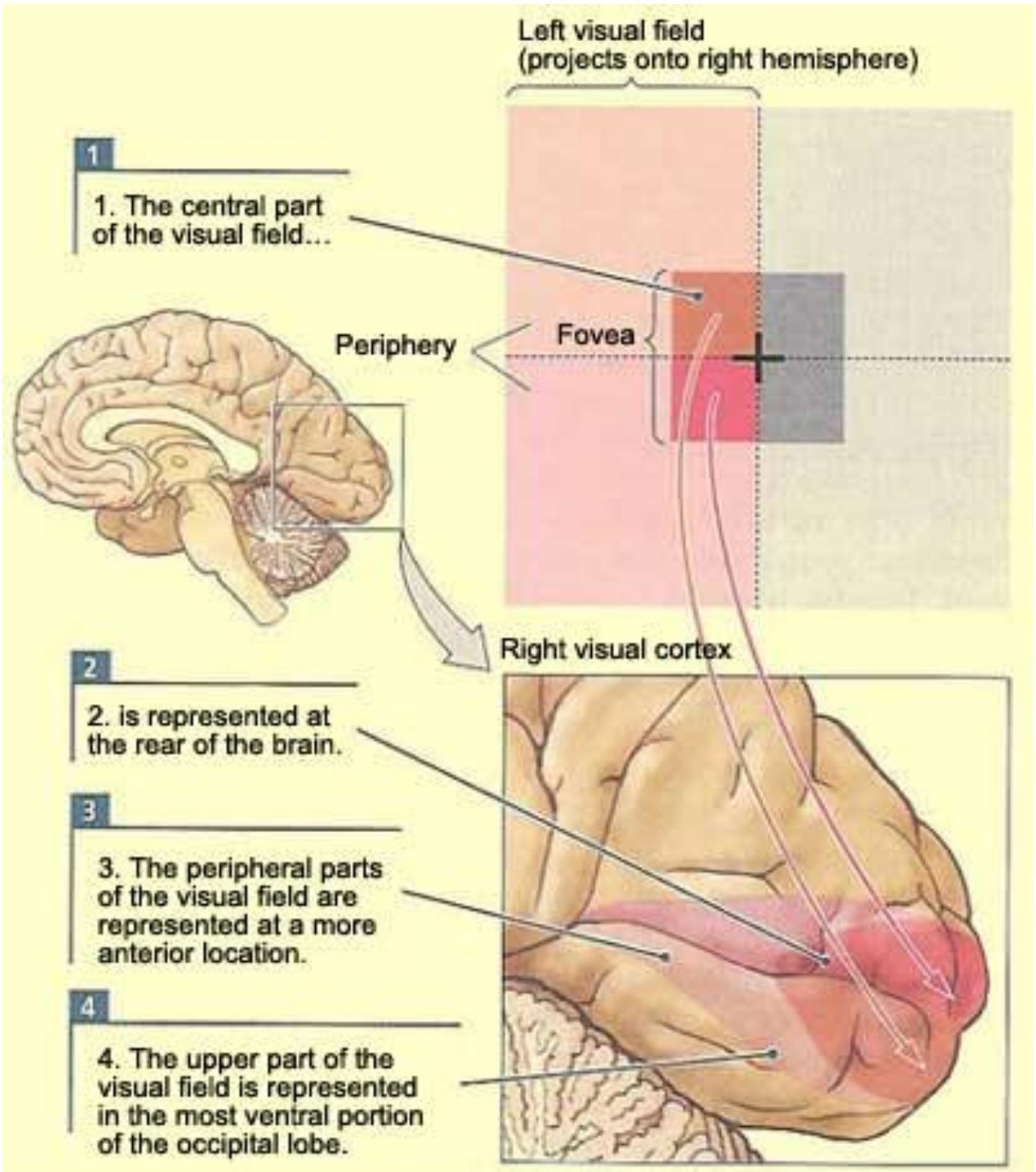


On constate qu'il y a **correspondance des zones d'excentricité rayonnant vers l'extérieur** pour les multiples aires visuelles du singe marmoset.

**La zone MT** possède également une carte complète de l'hémichamp visuel, et le même phénomène de correspondance des zones d'excentricité est observé avec l'aire MTC.

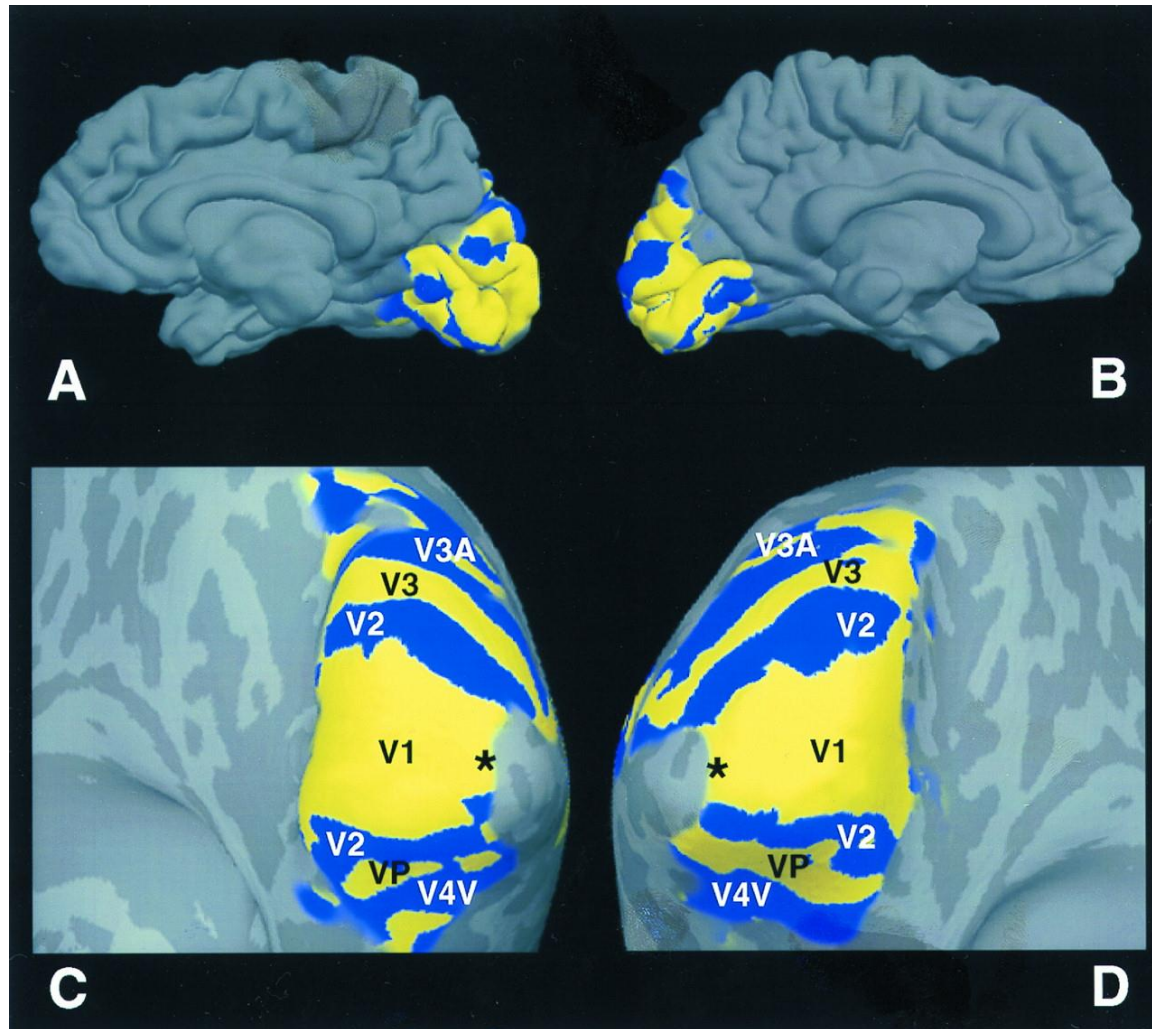


Les études de rétinotopie chez l'humain révèlent **le même type d'organisation** de niveau macro.



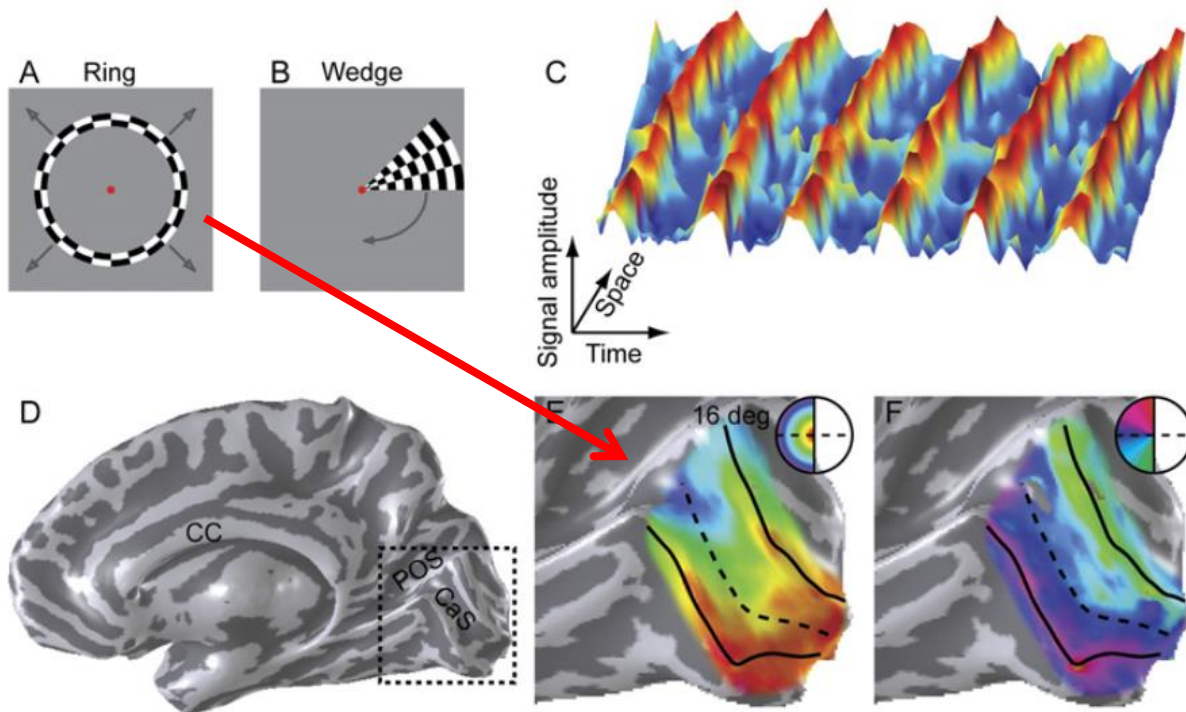


# Topography of primary visual cortex and surrounding areas.



Tootell R B H et al. PNAS 1998;95:811-817

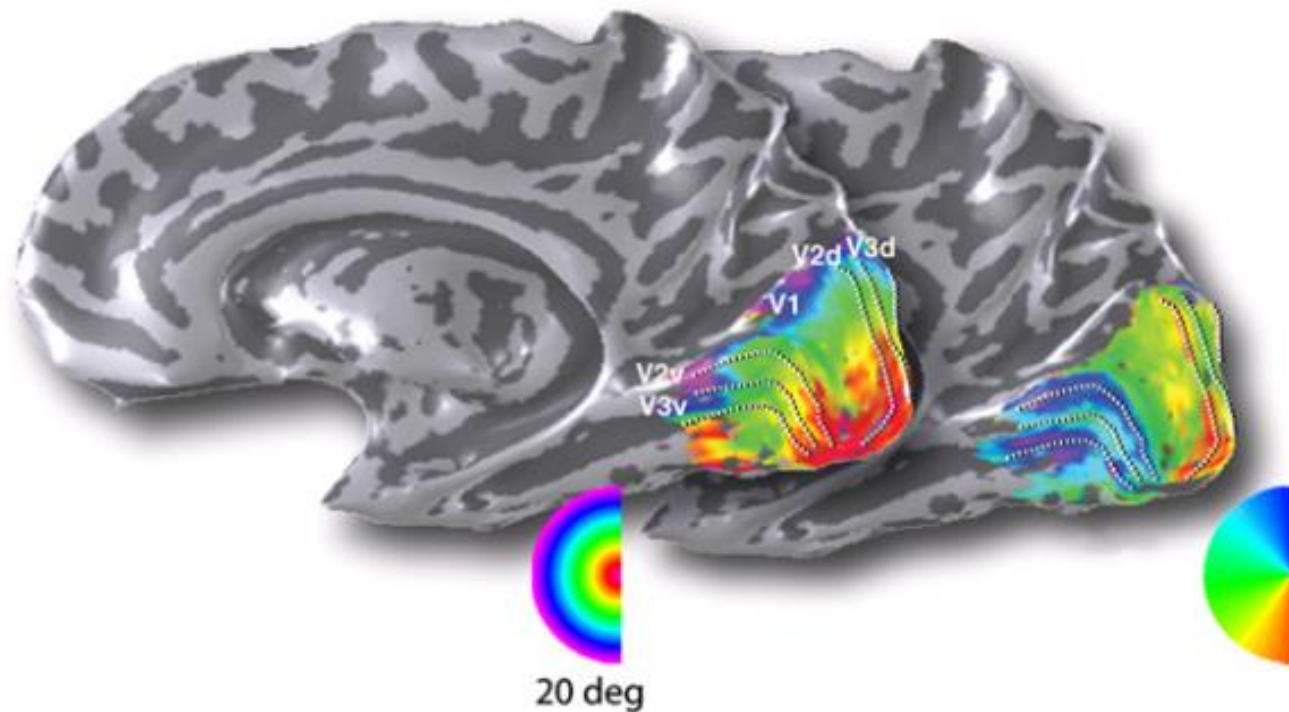




### Figure 3. Traveling-Wave Method

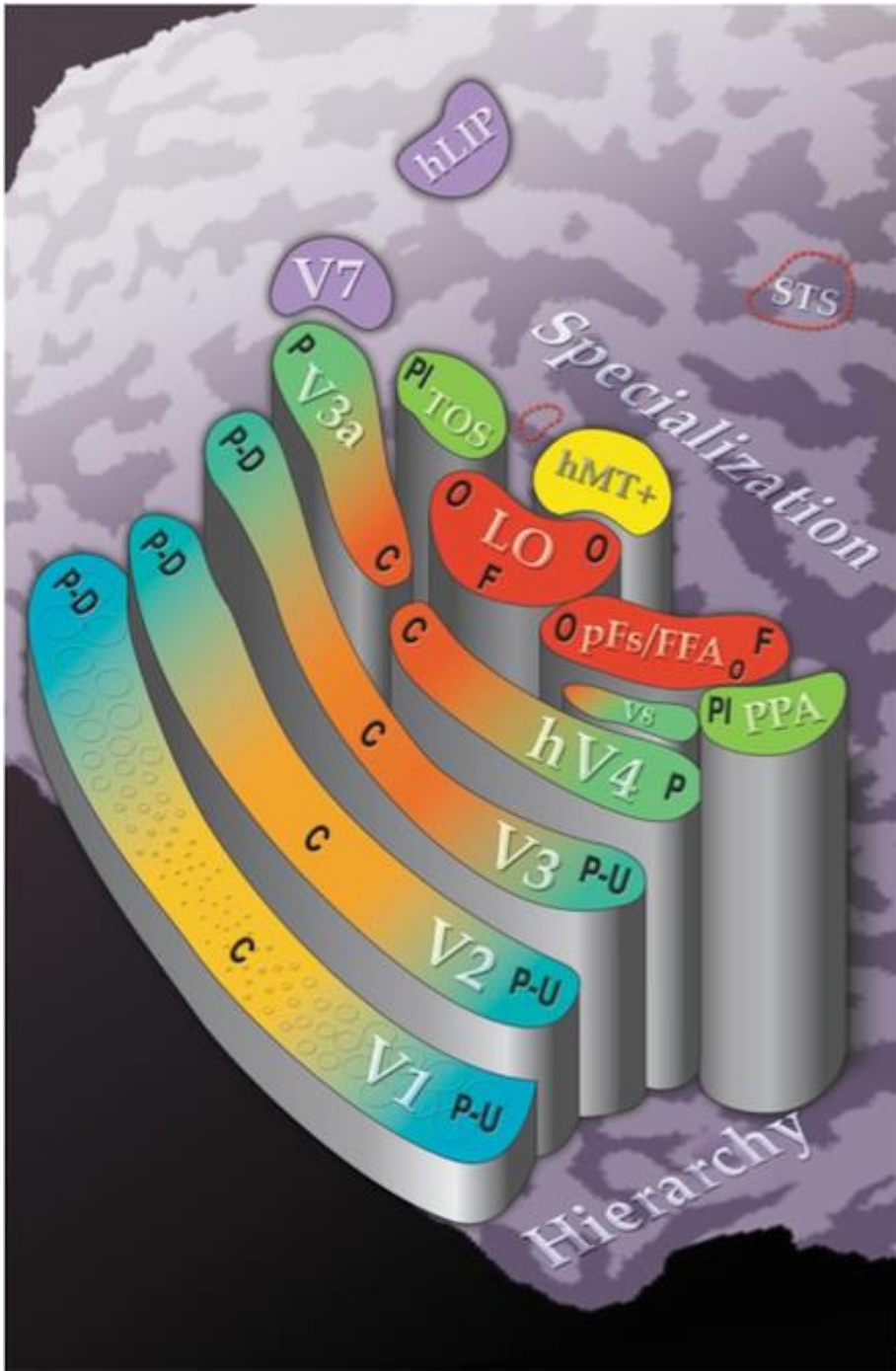
Traveling-wave stimuli comprise a set of contrast patterns at different eccentricities or angles. We show an example of one stimulus frame from the expanding ring (A) and rotating wedge (B) stimulus sequence. The arrows indicate the direction in which the contrast pattern sections are moving in sequential stimulus frames, but the arrows are not present in the stimulus. These stimuli elicit a BOLD signal modulation on the order of 1%–3%. (C). This modulation is typically 15–20 standard deviations above the background noise. The time (phase) of the peak modulation varies smoothly across the cortical surface (space). Six stimulus repetitions are shown. In this case, space measures distance along the calcarine sulcus in the right hemisphere (indicated by the dashed lines in panels E and F). The time delay (phase) defines the most effective stimulus eccentricity (ring) and angle (wedge) in the stimulus sequence. The inflated cortical surface (D)

is labeled as follows: corpus callosum, CC; the parietal-occipital sulcus, POS; calcarine sulcus, CaS. An expanded view of this surface near calcarine is overlaid with a color map showing the response phase at each location for an eccentricity (E) and angle experiment (F) (see the colored legends). The stimuli covered the central 16 degrees radius. Calcarine sulcus contains the V1 hemifield map of the contralateral visual field. For clarity, only locations near the calcarine sulcus are colored, and only locations with a powerful response are shown.



### **Figure 4. V1, V2, and V3 Visual Field Maps**

Visual field maps are measured in the right hemisphere of a single subject using expanding ring and rotating wedge stimuli. The color overlay indicates the eccentricity (left) or angle (right) that produces the most powerful response at each cortical location. The stimuli covered the central 20 degrees radius. For clarity, only responses near the medial occipital cortex are shown. The stimulus-driven responses shown in this paper are substantially above statistical threshold ( $p < 0.001$ , uncorrected). Other details as in Figure 3.



<http://phineasgagge.wordpress.com/2007/10/22/visual-cortex-a-schematic-map/>

Grill-Spector, K, and Malach, R. (2004). [The Human Visual Cortex](#). *Annual Review of Neuroscience*, 27, 649-677.

- P = Periphery
- D = Down
- U = Up
- C = Center
  
- Pl = Places
- O = Objects
- F = Faces



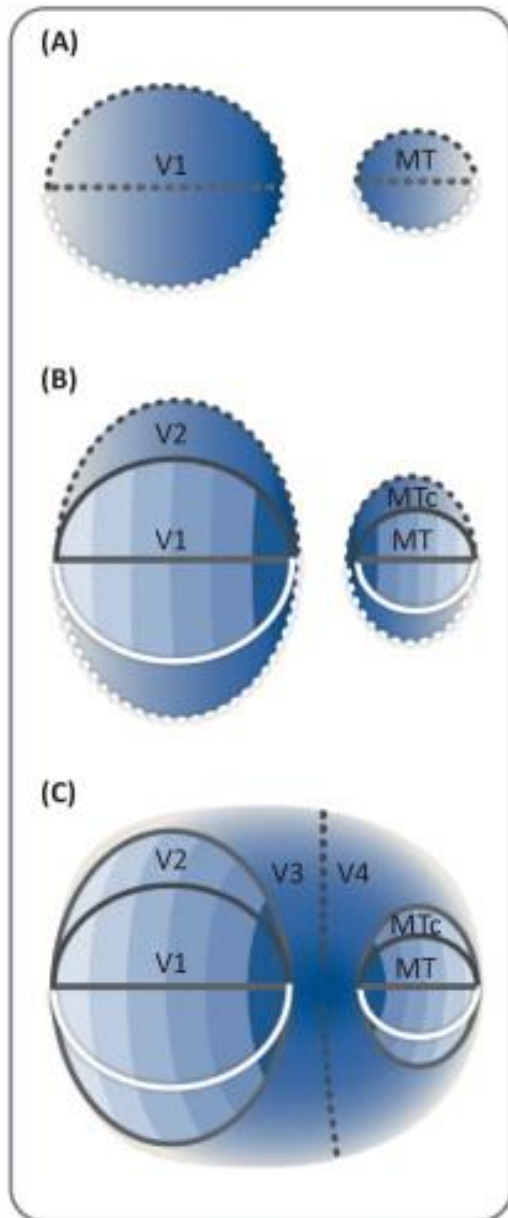
D'où ce **modèle**, pouvant expliquer la façon dont les bandes d'excentricité se développent :

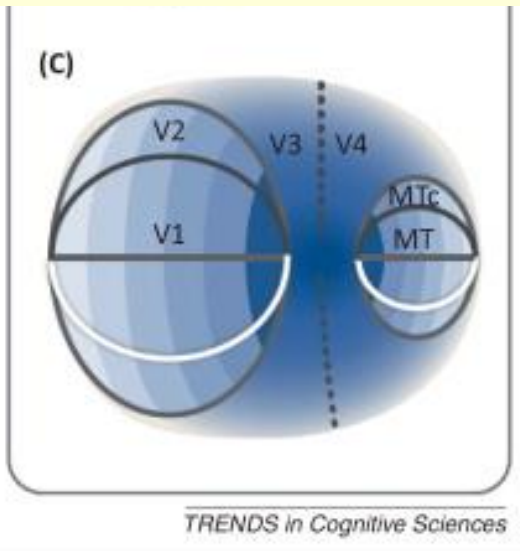
( A ) **Des cartes de base** du champ visuel se forment dans **V1** et la zone **MT** , héritant de contraintes topographiques des entrées thalamocorticales.

( B ) **Les processus dépendants de l'activité sculptent** le territoire cortical des différentes aires en développement de tel sorte que les colonnes avec des propriétés de réponse similaires se regroupent près les unes des autres.

( C ) Les cartes entièrement formés qui émergent contiennent plusieurs représentations du champ visuel

mais également une **organisation supra-visuotopique qui reflète leur émergence** des points d'ancrage initiaux de V1 et de MT .





V1 et MT seraient donc de tels points d'ancrage **avec la zone MT qui dériverait d'une ancienne duplication de V1.**

Conformément à cette idée, on observe que la **zone MT mature tôt dans le développement**, en même temps que les aires sensorielles primaires (A1, S1 et V1).



En se basant sur les observations de Rosa et ses collègues sur l'organisation des aires visuelles, les auteurs proposent une **hypothèse plus générale** : **The tethering hypothesis** (l'hypothèse du "port d'attache")

pour expliquer **comment les nouvelles caractéristiques de l'organisation corticale des aires associatives** ont pu émerger lors de l'expansion rapide de la surface corticale durant l'hominisation.

Le mot « **attache** » ('**tether**') qui désigne cette hypothèse est utilisé pour souligner que le cortex associatif est rattaché à des gradients ayant d'abord évolué dans un cortex avec une surface beaucoup plus petite.

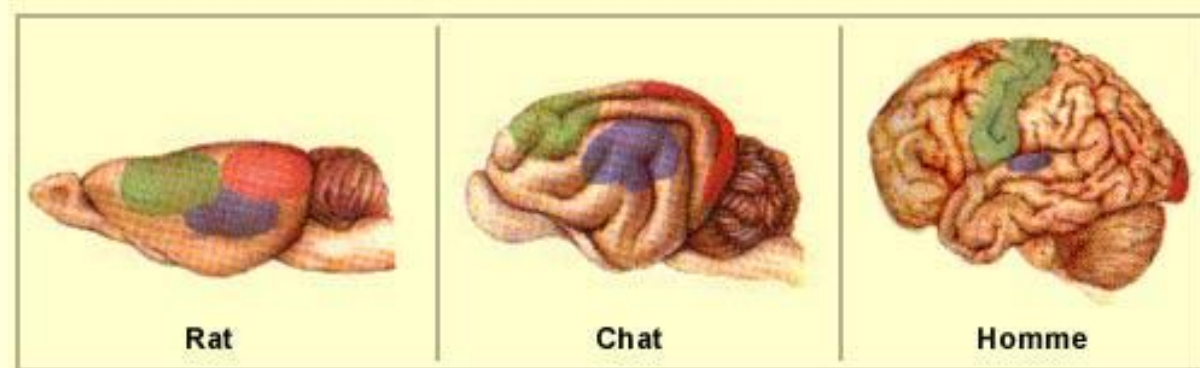
**Tout comme de la tige** qu'on étire et qui s'amincit jusqu'à ce qu'elle casse au milieu, les zones corticales en expansion, loin des fortes contraintes de gradients de développement des entrées sensorielles, **pourraient se « détacher » des hiérarchies sensori-motrices canoniques** (d'où ma tentative de traduction par « port d'attache » pour indiquer qu'il s'agit d'une attache originelle à partir de laquelle on peut s'éloigner).

Cette hypothèse s'appuie sur les **deux présupposés présentés** :

**Le premier présupposé,** c'est que le cortex cérébral se développe à partir d'un petit nombre de cartes d'organisation de base qui agissent comme des **ancres** (ou "**centres d'induction de patterns**").

Les candidats pour ces "**centres d'induction de patterns**" comprennent **V1 , l' aire MT, S1, et A1**, qui émergent probablement tôt dans le développement suite à des contraintes de gradients moléculaires et aux stimuli thalamocorticaux.

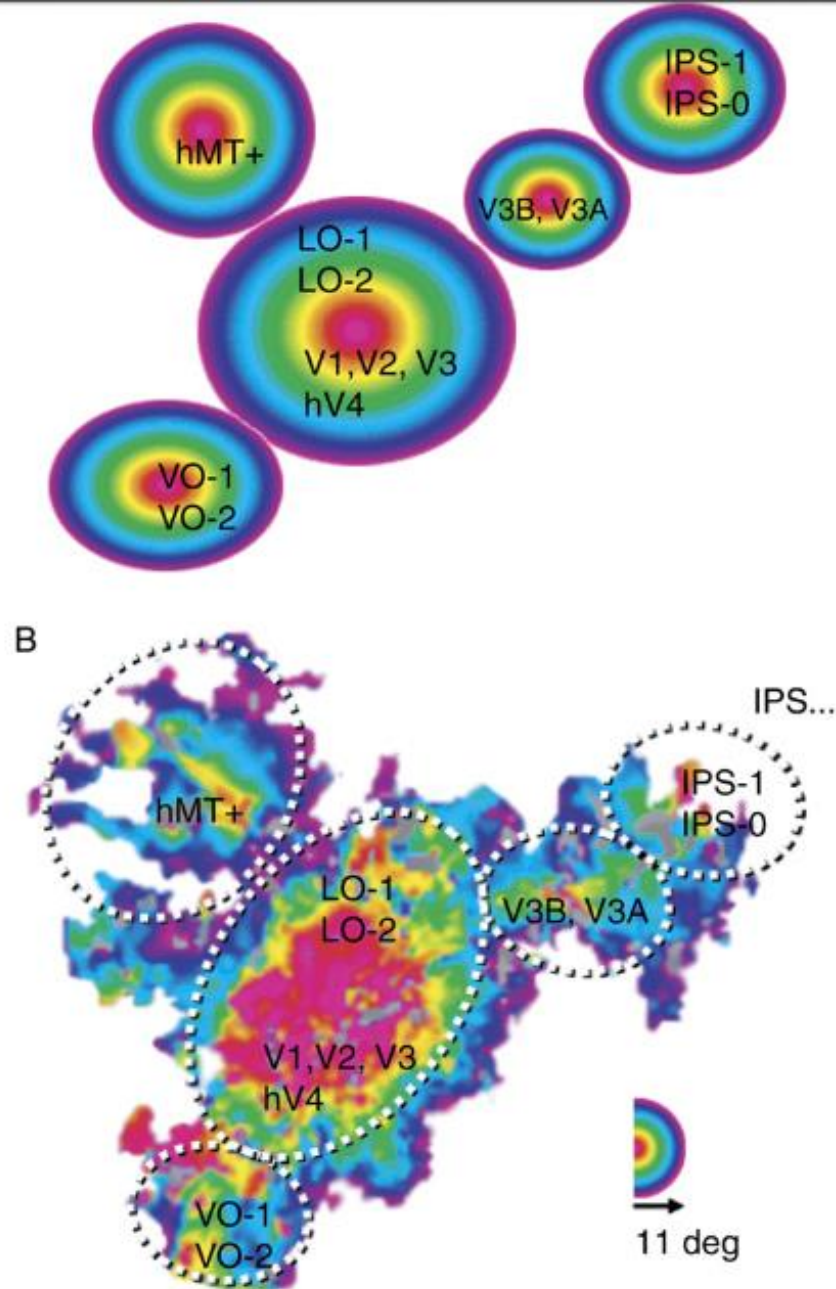
Ces points d'ancrages couvrent beaucoup du cortex ancestral des mammifères mais occupe maintenant peu d'espace sur le cortex cérébral humain moderne



L'analyse détaillée des cartes d'excentricité visuelle chez l'homme suggère **5 groupes** distincts carte.

Comme l'émergence d'un nouveau point d'ancrage doit être un **événement évolutif rare**, le principal déterminant de l'expansion démesurée de cortex associatif provient plus probablement d'une expansion **à partir des ancrages déjà présents** qu'à partir de nouveaux points ancrage.

L'hypothèse proposée ici suppose donc que ces "centres d'induction de patterns" sont des **déterminants majeurs** de l'organisation corticale.



**Figure 9. Visual Field Map Clusters**

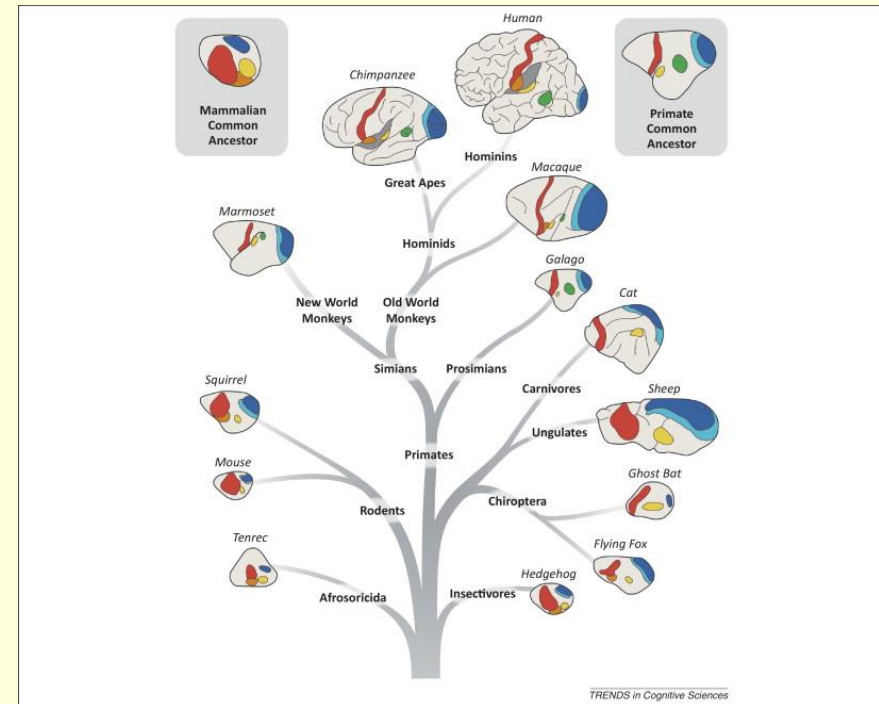
(A) A schematic diagram of the organization of eccentricity representations in visual cortex is shown. The image shows the visual field map

**L'autre présupposé,** est que c'est l'auto-organisation dépendante de l'activité qui constitue la contrainte principale dans la formation des zones corticales qui sont éloignées des "centres d'induction de patterns" sensoriel.

(mais une dépendance de l'activité **qui survient plus tard durant le développement**)

Ces nouvelles zones sont situées entre les anciens gradients et formeront les cortex associatifs **préfrontaux, temporaux et pariétaux** dans le cerveau adulte.

**L'expansion de ces zones associatives** observée entre les espèces de primates viendrait de ces « **écarts plus ou moins grands à combler** » entre les "centres d'induction de patterns" primaires.



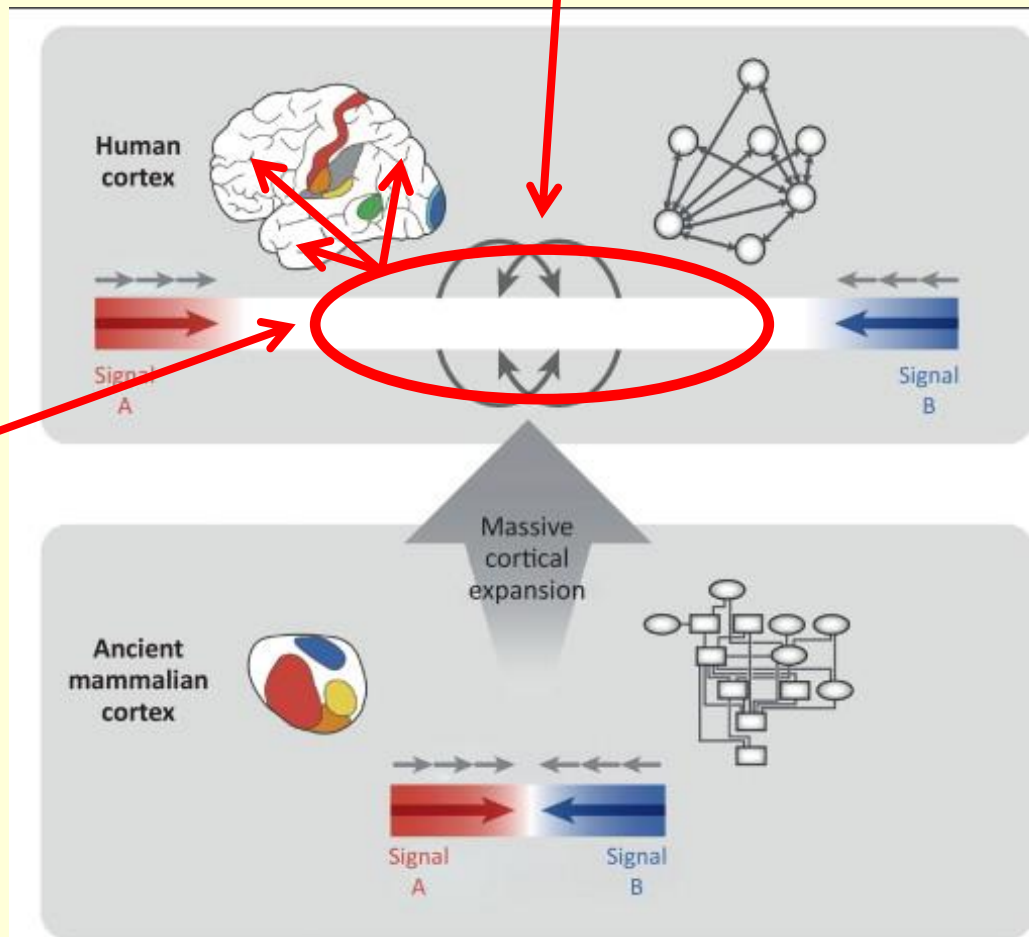
En résumé, les **principales caractéristiques de l'hypothèse des auteurs** :

À mesure que **les zones corticales prolifératives accroissent leur surface**, une partie de plus en plus grande de cortex associatif émerge entre les gradients qui définissent les systèmes sensoriels.

L'activité spontanée et évoquée des systèmes sensoriels n'aurait qu'une influence minimale sur les zones intermédiaires de cette région corticale **durant le développement.**

Des zones frontalières du cortex associatif deviennent ainsi « **détachées** » des zones sensorielles.

Et à mesure que le cortex prend de l'expansion durant l'hominisation, ces **zones frontalières deviennent la majorité de la surface corticale.**



# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

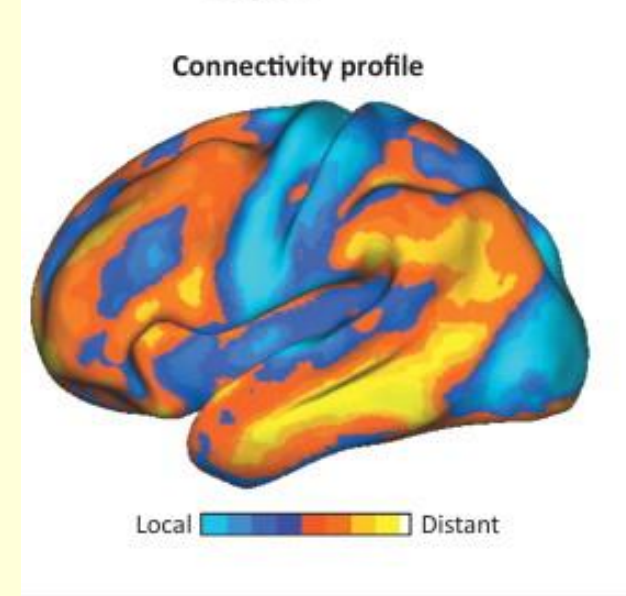
Concluding remarks



## Gaps

(ou quelques questions laissées ouvertes par cette hypothèse)

Pourquoi les régions associatives,  
souvent éloignées les unes des autres,  
**se connectent préférentiellement entre elles ?**



Pourquoi des régions distantes de différents points d'ancrage développementaux  
**en viennent à établir ces connexions de longue distance au lieu d'une**  
**connectivité locale** plus caractéristique des voies sensorielles ?

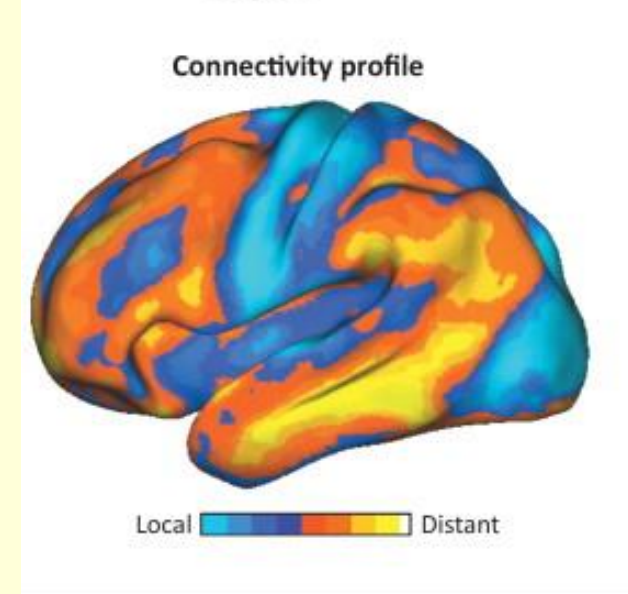
## Une explication possible :

ces règles d'auto-organisation des aires associatives prévalent simplement **parce qu'elles ne sont pas soumises aux fortes contraintes « bottom up »** que subissent les aires sensorielles.

Elles s'associeraient donc ainsi plus ou moins « **par défaut** » entre elles.

Les auteurs imaginent aussi que **des projections thalamo-corticales pourraient fournir un signal de synchronisation** à travers différentes zones du cortex associatif permettant à ces zones de se connecter les unes aux autres.

Bref, **tout cela est très spéculatif** et on connaît encore très peu les facteurs qui déterminent ce type de connectivité longue distance.



## Autre question laissée ouverte par cette hypothèse :

Quelle serait la cible d'une éventuelle sélection pour de plus gros cerveaux ?

**La taille du cerveau** pourrait être en soi cette cible de la sélection, mais pas nécessairement.

La sélection aurait aussi pu se faire spécifiquement **sur le caractère associatif de ces aires corticales.**

Autrement dit, à mesure que les bénéfices adaptatifs des réseaux associatifs émergent, la sélection aurait pu pousser la taille globale du cerveau qui serait devenue une **exaptation** découlant d'une **sélection directe pour les fonctions accomplies par les réseaux associatifs.**

**Ou encore :**

**La maturation prolongée du cortex associatif après la naissance aurait pu constituer un avantage pour acquérir toutes les habiletés et les innovations culturelles humaine.**

La sélection aurait alors **pu favoriser le caractère labile** de ces réseaux corticaux en expansion, et pas directement l'accroissement de la surface corticale en soi.

**Toujours très difficile d'inférer des processus évolutifs,** surtout quand certains éléments ont pu constituer des exaptations à un certain stade évolutif, puis aient été sélectionnés à un autre stade.

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

**Cerebellar spandrels**

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks



## Cerebellar spandrels

(ou comment les structures sous-corticales ont pu « suivre » l'expansion corticale)

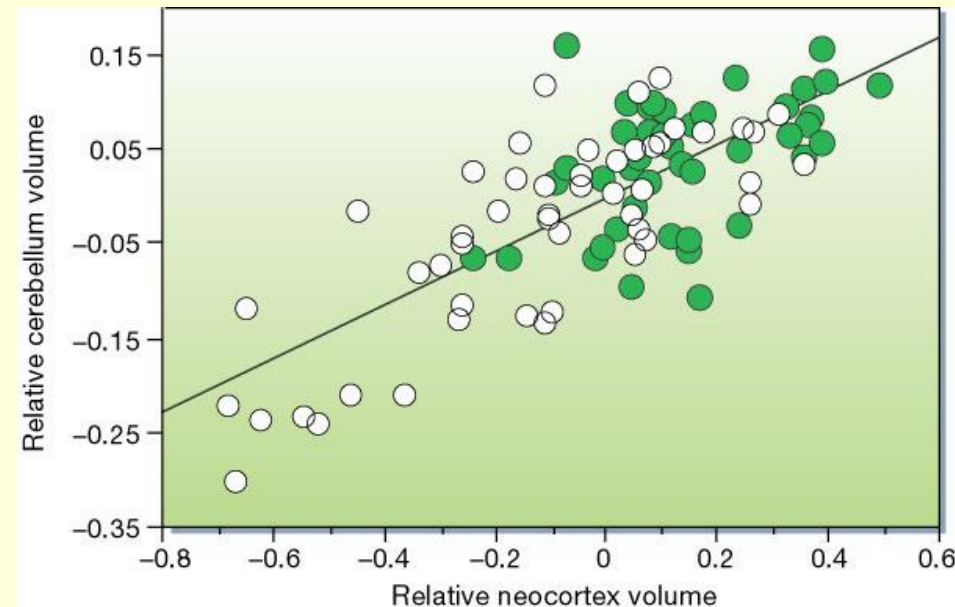
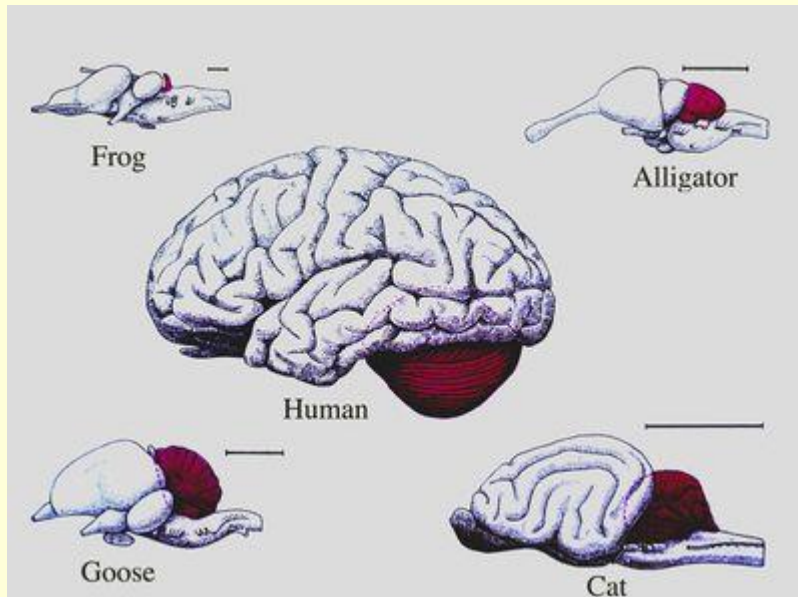
## Cerebellar spandrels

(ou comment les structures sous-corticales ont pu « suivre » l'expansion corticale)

La taille du **cervelet**,

jusqu'à récemment considéré comme surtout une structure cérébrale liée à la **motricité**,

**augmente avec l'expansion générale du cerveau.**



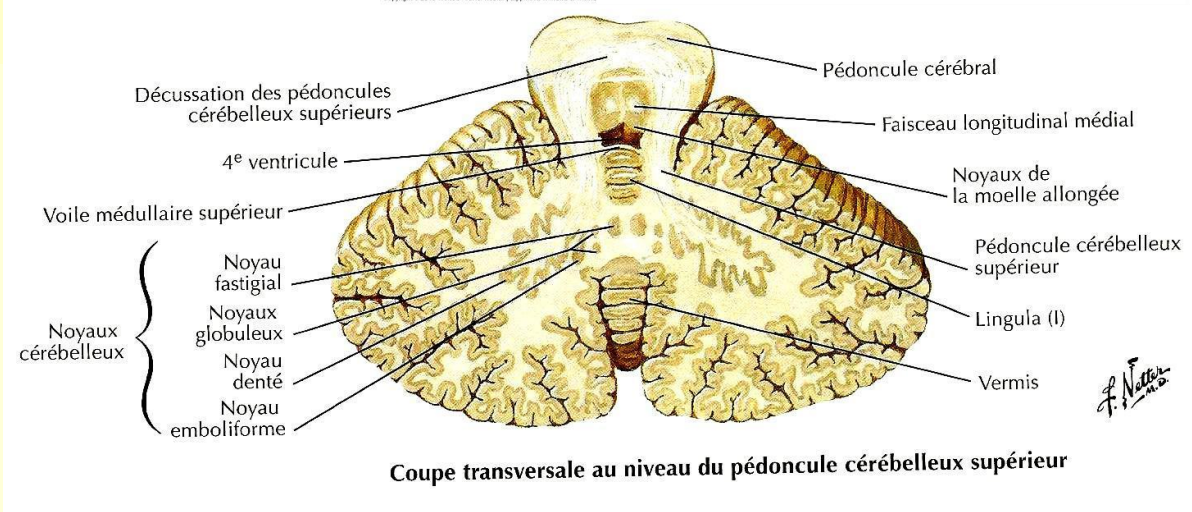
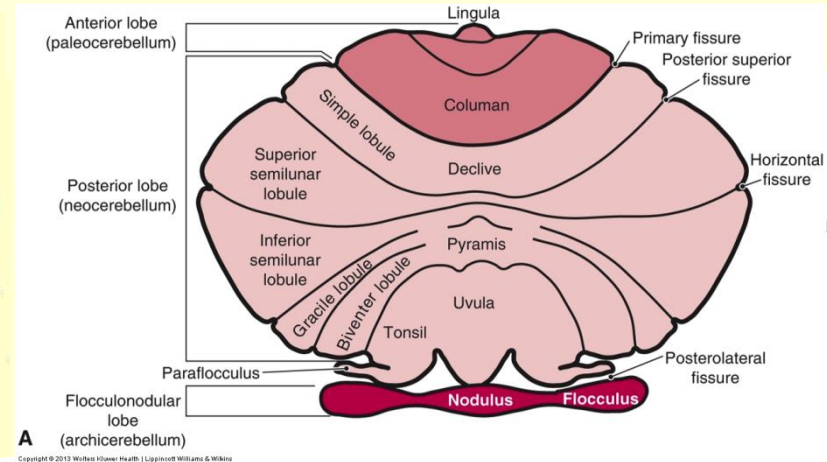
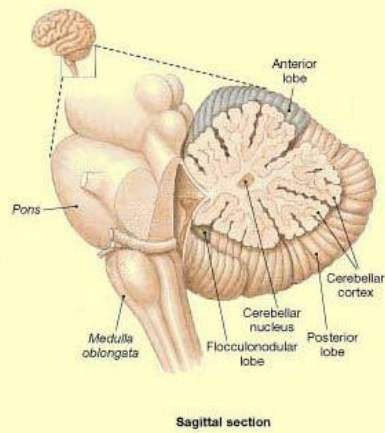
(insectivores : points blancs; primates: points verts)

Une hypothèse classique consiste à dire que le développement des **lobes latéraux du cervelet**

(« néo-cervelet »)

se fait en parallèle avec la libération progressive des mains des singes à l'humain,

avec la **bipédie** croissante et qui permet des mouvements plus fins et délicats.



**Mais d'autres** présentent des données sur d'importantes zones du cervelet qui font des connexions avec les aires associatives du cortex,

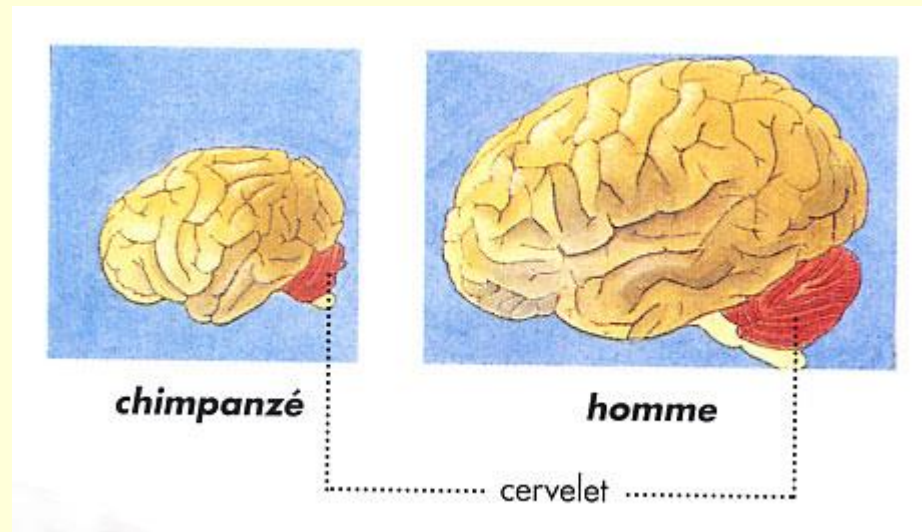
Données basées sur l'observation que la taille de la partie **ventro-latérale du noyau dentelé**, qui est un relai de sortie du cervelet, suit en parallèle l'expansion des aires associatives corticales.

En considérant également d'autres données,  
les auteurs proposent qu'à partir d'un cervelet largement impliqué dans le contrôle  
sensori-moteur de nos lointains ancêtres primates et mammifères,

**celui-ci a simplement suivi ensuite l'expansion des aires corticales associatives.**

On ne serait donc pas obligé de faire appel à des pressions sélectives spécifiques  
pour expliquer expansions du cervelet.

Et ses liens avec les réseaux associatifs du cortex pourraient rendre compte des  
fonctions autres que la motricité maintenant associées au cervelet.



# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks



## Specializations of the human brain beyond its large size

(ou comment il se passe aussi pas mal de choses au niveau cellulaire et moléculaire lors de l'expansion corticale)

Les auteurs examinent enfin différentes autres spécialisations observées dans le cerveau humain **au niveau cellulaire** :

- de nouvelles formes de neurones (quant au nombre d'épines dendritiques),
- une plus grande diversité neuronale,
- des différences dans les étapes du développement et des voies de migration des neurones, etc.

Suggère **comment ces circuits neuronaux ont pu évoluer de concert avec l'expansion cérébrale.**

Ils rappellent d'abord que l'expression des gènes peut constituer un moteur important de l'évolution.

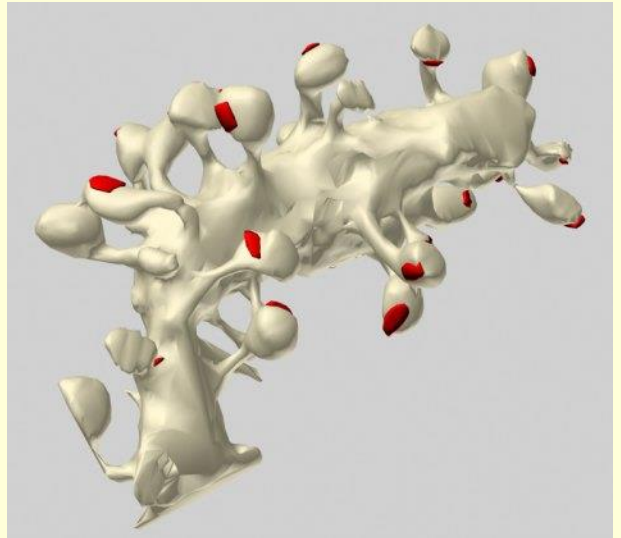
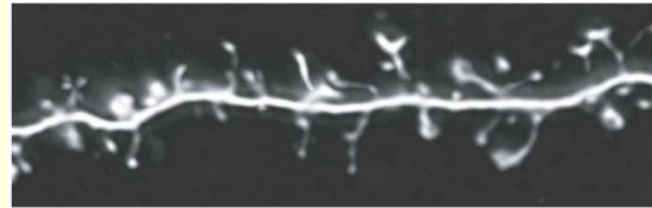
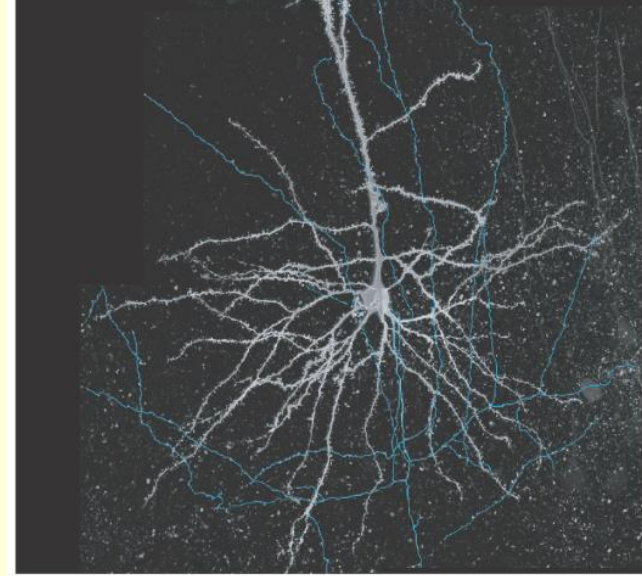
Exemple : étude où les patterns d'expression de 995 gènes ont été visualisé en post-mortem sur la souris et l'humain et où **21 % de ces patterns d'expression différaient** :

- une prépondérance de marqueurs dans la couche V chez la souris, où les neurones projettent surtout aux structures sous-corticales; la moitié de ces marqueurs de la couche V chez la souris montraient **aucune ou peu d'activité d'expression chez l'humain**.
- **un sous-ensemble de ces gènes** s'exprimaient plutôt **dans la couche III chez l'humain**, une couche reconnue pour faire des **connexions cortico-corticales importantes**.

D'où la possibilité que **ces gènes supportent un nouveau type de neurones pyramidaux** de la couche III faisant des projections intracorticales de longue distance et qui seraient apparues après le dernier ancêtre commun des rongeurs et des primates.

Les **neurones pyramidaux du cortex préfrontal** montrent ensuite davantage de complexité dendritique, avec parfois jusqu'à 23 fois plus d'épines dendritiques que le cortex visuel primaire, ce qui offre de meilleures possibilités d'intégration des inputs.

- Cette complexité dendritique augmente des singes du nouveau monde vers l'ancien monde vers l'humain.
- On vient aussi de démontrer que l'arbre dendritique de ces neurones est **plus élaboré chez l'humain que chez le chimpanzé**.
- Les épines dendritiques du cortex préfrontal viennent aussi à maturité tardivement, suggérant que leur développement dépendrait de façon importante des inputs provenant de l'activité d'autres régions qui contribueraient à sculpter ces réseaux associatifs **jusqu'à l'adolescence**.



Article sur un sujet similaire  
paru récemment :

## Scientists Show How a Gene Duplication Helped Our Brains Become 'Human'

<http://neurosciencenews.com/srgap2-gene-duplication-human-brain-evolution/>

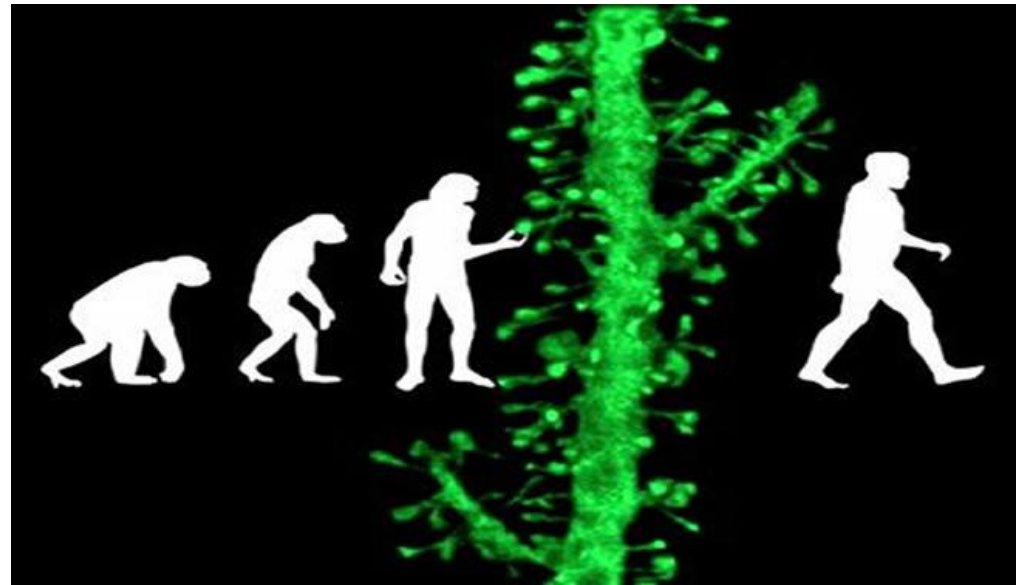
## Inhibition of SRGAP2 function by its human-specific paralogs induces neoteny of spine maturation.

<http://www.cell.com/abstract/S0092-8674%2812%2900462-X>

Cécile Charrier *et al.*

Cell, [Volume 149, Issue 4](#), 923-935, 03

May **2012**



Extrait :

“The affected neurons migrated faster and took much longer to sprout their full complement of dendritic spines. This **delayed spine maturation** had an unexpected effect:

pyramidal neurons ultimately formed many more spines when they finally matured.”

Les auteurs rappellent ensuite que les aires associatives corticales qui prennent de l'expansion chez l'humain **reçoivent des afférences** de structures sous-corticales, dont le **pulvinar médian du thalamus**.

Ce qui soulevait une question jusque-là sans réponse :

comment ces zones sous-corticales qui subissent moins d'expansion **parviennent-elles à suivre, ou si vous voulez à « nourrir »** les nouvelles surfaces créées dans le cortex ?

Or, Rakic et ses collègues auraient mis en évidence une nouvelle voie de migration de **neurones qui partent de l'éminence ganglionnaire téleencéphalique** et qui deviennent des interneurones des noyaux associatifs du thalamus, y compris du pulvinar. Une voie migratoire qui est absente chez les rongeurs et les singes étudiés à ce jour.

Pas de mécanisme évolutif encore associé à ce phénomène, mais les auteurs donnent un exemple de mécanisme possible : la perte d'une source de substance chemo-répulsive du thalamus, qui aurait pu permettre la venue de ces nouveaux neurones dans le pulvinar, **venant ainsi à la rescousse** des neurones déjà présents pour suivre l'expansion corticale.



**Toutefois**, ces différences cellulaires peuvent être tantôt des facilitateurs ou tantôt des réponses à l'expansion corticale : il est **difficile de distinguer** les deux et de dire lesquelles des adaptations ci-dessus est spécifique à l'évolution de hominidés.

# The evolution of distributed association networks in the human brain

A speculative hypothesis

Distributed zones of association cortex show disproportionate expansion

Association cortex possesses noncanonical circuit properties

Intrinsic signaling gradients and extrinsic activity shape cortical areas

The tethering hypothesis

Gaps

Cerebellar spandrels

Specializations of the human brain beyond its large size

Concluding remarks

## Concluding remarks

(ou ce que l'article dit et ne dit pas...)

Il ne dit rien sur le **type de pressions sélectives** ou les **mécanismes qui ont pu sculpter ces circuits associatif** de manière à ce qu'ils poussent un enfant à communiquer, à avoir des interactions sociales, à devenir conscient de soi, etc.

Ce sur quoi l'hypothèse de cet article met l'accent est cette **caractéristique particulière de l'expansion corticale favorisant les circuits associatifs** qui pourraient avoir facilité l'évolution de nos habiletés extraordinaires.

Ils proposent que ces circuits associatifs distribués ont pu prendre de plus en plus d'importance **grâce à des règles anciennes de développement** qui continuent de jouer un rôle majeur dans l'évolution récente du cerveau.

Ils espèrent en cela **démystifier un peu l'écart** entre les capacités de notre cerveau et ceux de nos ancêtres.

En espérant que cela vous aura permis  
de faire quelques associations...

Merci de votre attention

;-)