

*Centre National de la Recherche Scientifique*  
PROGRAMME DE RECHERCHE

# La vision comme processus prédictif: Une approche bio-mimétique.

Laurent PERRINET

*Pour évaluation par les sections du Comité national*



Équipe NEural OPerations in TOpographies (NeOpTo)
Institut de Neurosciences de la Timone
UMR 7289, CNRS / Aix-Marseille Université
27, Bd. Jean Moulin, 13385 Marseille Cedex 5, France
<a href="https://laurentperrinet.github.io/">https://laurentperrinet.github.io/</a>
<a href="mailto:Laurent.Perrinet@univ-amu.fr">Laurent.Perrinet@univ-amu.fr</a>

7 janvier 2020

## Résumé

Mon programme de recherche s'articule autour de l'hypothèse que la dynamique de la vision est un processus prédictif. Cette hypothèse permet alors de construire une architecture innovante de calcul que nous appliquerons à un modèle du cortex visuel primaire. La démarche qui est suivie est de confronter directement ces modèles en testant leurs prédictions avec des expériences neurophysiologiques, notamment sur le caractère impulsionnel et parcimonieux du code neural. L'objectif est à la fois une meilleure compréhension des mécanismes neuraux dans les aires visuelles primaires mais aussi l'application de ces principes computationnels pour créer de nouveaux paradigmes computationnels en vision par ordinateur. En se focalisant sur cette approche bio-mimétique, l'ambition à long terme est de dépasser les limites des réseaux de neurones convolutionnels profonds actuels et créer une nouvelle génération de réseaux de neurones artificiels.

# Table des matières

<b>1</b>	<b>Motivation : Dynamique des calculs neuronaux sous-jacents au traitement visuel</b>	<b>3</b>
<b>2</b>	<b>L'inférence active et "l'optimalité de la vision"</b>	<b>6</b>
2.1	Les perceptions comme hypothèses, les actions comme expériences : du principe de l'énergie libre (Free-Energy Principle, FEP) à l'Inférence Active (IA) . . . . .	6
2.2	Existe-t-il une implémentation neurale pour l'inférence active (IA) ?	8
2.3	Introduire des délais réalistes dans l'Inférence Active : dynamique du traitement prédictif . . . . .	9
2.4	Résumé . . . . .	12
<b>3</b>	<b>Traitement prédictif sur les cartes visuelles</b>	<b>12</b>
3.1	L'effet du flash retardé comme preuve pour le traitement prédictif dans les cartes topographiques . . . . .	12
3.2	Corrélat neural du mouvement apparent . . . . .	14
3.3	Résumé . . . . .	15
<b>4</b>	<b>Problèmes ouverts des processus visuels prédictifs</b>	<b>16</b>
4.1	Les défis de la représentation de l'information visuelle dans les réseaux de neurones impulsionnel (SNN) . . . . .	16
4.2	Le rôle des vagues d'activité corticales dans le traitement dynamique de l'information visuelle . . . . .	17
4.3	Propriétés intégratives des aires corticales . . . . .	17
<b>5</b>	<b>Résumé et conclusions</b>	<b>19</b>

Au sein du système nerveux central, les aires visuelles sont essentielles pour transformer le signal lumineux brut en une représentation qui transmet efficacement des informations sur l'environnement. Ce processus est modelé par la nécessité d'être robuste et rapide. En effet, il existe d'un côté une grande variété de changements possibles dans les caractéristiques géométriques de la scène visuelle et de l'autre, il existe une urgence continue d'être capable de répondre à chaque instant et le plus rapidement possible au flux sensoriel entrant, par exemple pour entraîner un mouvement des yeux vers l'emplacement d'un danger potentiel. Des décennies d'études en neurophysiologie et en psychophysique aux différents niveaux de vision ont montré que de nombreuses facettes de ce système tirent profit des connaissances a priori sur la structure de l'information visuelle, telles que la régularité dans la forme et le mouvement des objets visuels. Ainsi, le cadre du *traitement prédictif* offre une théorie unifiée pour expliquer une large variété de mécanismes visuels. Toutefois, **il nous manque encore une approche normative globale unifiant les processus visuels.**

**Le projet de recherche que j'ai développé explore la dynamique du traitement prédictif dans le système visuel, de la rétine à l'action.** Afin de le définir, nous passerons rapidement en revue ici quelques approches récentes et prometteuses auxquelles j'ai eu la chance de contribuer. Tout d'abord, nous décrirons l'inférence active, une forme de traitement prédictif doté de la capacité d'échantillonner activement l'espace visuel. Ensuite, nous étendrons ce paradigme au cas où l'information est distribuée sur une topographie, comme c'est le cas pour les aires visuelles organisées rétinotopiquement. En particulier, nous comparerons ces modèles à la lumière de données neurophysiologiques récentes montrant le rôle des vagues d'activation dans la formation du traitement visuel. Enfin, **je vais proposer un programme de recherche original pour comprendre comment ces modèles fonctionnels peuvent être mis en œuvre au niveau neural sous la forme de cartes topographiques adaptatives de micro-circuits prototypiques.** Ceux-ci permettent de séparer les différents flux d'information, depuis l'erreur de prédiction sensorielle à l'erreur d'anticipation de la rétroaction. Néanmoins, la conception d'un tel circuit de traitement prédictif générique est un champ de recherche ouvert et nous énumérerons quelques implémentations possibles à l'aide de réseaux de neurones biomimétiques.

## 1 Motivation : Dynamique des calculs neuronaux sous-jacents au traitement visuel

La vision, c'est-à-dire la capacité de donner un sens à l'environnement lumineux, est traditionnellement considérée comme une séquence d'étapes de traitement allant de l'entrée rétinienne à une représentation de niveau supérieur, permettant éventuellement une action. On pense souvent que cette séquence d'étapes de traitement, ou "pipeline", est mise en œuvre par un processus "feed-forward" (en avant) dans les voies visuelles, à travers le thalamus et ensuite dans les aires visuelles du cortex cérébral. Un tel modèle de vision est suffisant pour expliquer la simple détection du caractère imprimé que vous êtes en train de regarder, et donc pour la lecture d'une phrase complète. En effet, une telle capacité implique des processus de bas niveau rapides et inconscients. Il est important de noter que cette aptitude chez l'homme est également largement robuste aux changements de luminance (comme une ombre sur cette page) ou aux déformations géométriques, comme lors

de la lecture de ce texte dans une perspective inclinée. Plus généralement, la vision biologique complétera correctement l'image d'un mot avec des lettres manquantes ou avec des détections ambiguës ou incorrectes dues à une occlusion ou un chevauchement. Une telle robustesse est caractéristique des systèmes biologiques, d'où son utilisation comme test de Turing pour les algorithmes de sécurité tels que les CAPTCHAs. De manière générale, les modèles de vision tels qu'ils sont mis en œuvre dans les ordinateurs peuvent apprendre de telles tâches sur des ensembles de données très précis. Par exemple, des réseaux de neurones artificiels de type "apprentissage profond" ont récemment prouvé qu'ils pouvaient dépasser la performance humaine sur une tâche de catégorisation d'images statiques [KSH12]. Toutefois, ces mêmes processus sont facilement surpassés par un enfant de 6 ans lorsqu'il s'agit d'un contexte écologique, flexible et générique. En allant encore plus loin, la vision humaine se caractérise aussi par des processus de plus haut niveau et permet des prédictions prospectives telles que celles révélées par l'imagerie mentale - et constitue la pierre angulaire de la créativité, ou de son *imagination*. La vision est donc un processus extrêmement complexe, et les étapes de traitement ne sont sûrement pas indépendantes. En fait, le plus surprenant au sujet de la vision est la facilité avec laquelle les personnes voyantes peuvent apprendre à exercer ces capacités. Pour reformuler WIGNER [Wig90], "l'efficacité déraisonnable de la vision dans le monde naturel" nous invite à nous concentrer sur cette capacité cognitive pour une meilleure compréhension du cerveau en général.

Anatomiquement, la vision est le résultat de l'interaction de réseaux neuro-naux qui sont organisés en une hiérarchie d'aires visuelles. Chaque aire visuelle est un processus dynamique, depuis sa première étape, la rétine, jusqu'aux aires visuelles efférentes qui contribuent à former une représentation parallèle et distribuée du monde visuel. De plus, cette organisation est largement auto-organisée et très efficace sur le plan métabolique. Pour comprendre le fonctionnement d'un réseau aussi complexe d'aires visuelles, il a été proposé que ce système soit organisé de manière à *prédire* efficacement les données sensorielles [Att54]. Cette approche écologique [Ati92] permet d'expliquer de nombreux aspects de la vision comme traitement prédictif. Une telle approche prend différentes formes telles que la réduction de la redondance [Bar61], la maximisation du transfert d'information [Lin90] ou la minimisation de l'énergie métabolique. La formalisation de ces stratégies d'optimisation en langage probabiliste peut être englobée dans le cadre du "cerveau Bayésien" [KP04]. Plus généralement, il est possible de relier ces différentes théories dans un cadre unique, le principe de l'énergie libre (Free-Energy Principle, FEP) [Fri10]. Ce principe constitue un changement de paradigme crucial pour l'étude des processus prédictifs tant au niveau philosophique que scientifique. La clé de ce principe est la notion que, connaissant les processus qui ont généré l'image visuelle et le modèle de génération interne qui permet sa représentation, les processus prédictifs profiteront de la connaissance *a priori* pour former une représentation optimale de la scène visuelle [RB99]. Cette connaissance constitue une représentation explicite (probabiliste) de la structure du monde. Par exemple, une image composée de bords sera comprise à un niveau supérieur dans la hiérarchie visuelle en utilisant la connaissance *a priori* du lien entre les bords individuels pour former une représentation des *contours* des objets visuels. Dans le domaine temporel, la connaissance des transformations géométriques telles que le mouvement des objets visuels aidera à prédire leur position future et à suivre les différents segments du mouvement, mais aussi à représenter les contours invariablement à ce mouvement.

Cependant, il y a des limites et des contraintes à l'efficacité de la vision. Premièrement, l'information lumineuse peut être bruitée et ambiguë, par exemple dans des conditions de faible luminosité. Cela contraint le système à être robuste face aux incertitudes. Cela met en évidence un avantage clé du traitement prédictif, car il implique l'apprentissage d'un modèle génératif des données sensorielles. D'une part, en représentant explicitement la précision des variables (l'inverse de la variance inférée de sa valeur), on peut intégrer de manière optimale des informations distribuées, même dans le cas où cette incertitude n'est pas uniforme et évolue dynamiquement dans le système. D'autre part, un modèle génératif permet de représenter explicitement les transformations des données (comme une transformation géométrique de l'image comme une translation ou une rotation) et donc de faire des prédictions sur les états futurs. Deuxièmement, les réseaux neuronaux ont des capacités limitées de transfert de l'information et ont toujours besoin d'un certain délai pour transmettre et traiter l'information. Chez l'humain, par exemple, le délai de transmission de l'information rétinienne au cortex est d'environ 50 ms, tandis que la latence minimale pour effectuer une action oculomotrice est d'environ 50 ms [KT06] (voir [LR00] pour des valeurs équivalentes chez le singe). Bien que cela limite naturellement la capacité du système visuel, nous profiterons ici de ces délais pour disséquer les différents processus visuels. **En particulier, nous nous concentrerons dans ce programme de recherche sur ma contribution dans l'étude du rôle de ces contraintes temporelles sur la dynamique des processus prédictifs.**

Pour illustrer le défi de représenter un signal dynamique, prenons l'exemple de l'enregistrement d'un ensemble de cellules neurales dans certaines aires visuelles. Supposons que ces enregistrements soient évoqués par un signal visuel analogique (comme un signal lumineux projeté sur une population de cellules sensorielles rétiniennes) et que l'on puisse extraire les temps exacts des événements de décharge pour une population de cellules. Nous pouvons ensuite choisir d'afficher ces données sur une figure sous forme de "tracé temporel", c'est-à-dire de montrer le moment des spikes pour chacune des cellules identifiées. Le temps est donc relatif à celui de l'expérimentateur et est donné grâce à une horloge externe : Il est montré *a posteriori*, c'est-à-dire après l'enregistrement. En général, cette définition d'un temps absolu a d'abord été formalisée par Newton et définit la plupart des lois de la physique, utilisant le temps comme un paramètre externe. Mais il n'y a encore aucune preuve que les neurones auraient accès à une horloge centrale qui donne accès à l'heure physique absolue. Au contraire, les réponses neurales sont uniquement contrôlées par la distribution *actuelle* des gradients électrochimiques sur leur membrane, potentiellement modulés par les cellules voisines. Une telle notion du temps est propre à chaque neurone et à son environnement. En conséquence, la dynamique du réseau est largement asynchrone, c'est-à-dire que le "chronométrage" est décentralisé. De plus, cette notion locale de temps (de traitement) est *a priori* disjointe du temps externe qui est utilisé pour représenter le signal visuel. Une telle observation est essentielle pour comprendre les principes qui guident l'organisation des processus visuels : Une théorie neurale des processus prédictifs ne peut être définie que dans ce temps local, en utilisant uniquement les informations disponibles localement et à l'instant présent. En particulier, nous proposerons que les processus neuronaux en vision visent à "prédire le présent" [Cha+08] en utilisant un modèle générateur interne de la scène visuelle et en utilisant des données sensorielles pour valider cette représentation interne.

Ce programme de recherche passe en revue ces approches de traitement prédictif

dynamique pour la vision à différentes échelles d’analyse, de l’ensemble du système aux représentations intermédiaires et enfin aux neurones (en suivant dans un ordre décroissant les niveaux d’analyse de MARR [Mar83]). Tout d’abord, nous appliquerons la FEP à la vision en tant qu’approche normative. De plus, les représentations visuelles doivent prendre en charge les transformations géométriques (comme le mouvement d’un objet visuel) mais aussi les modifications sensorielles, comme les mouvements des yeux. En étendant le principe précédent à la capacité d’échantillonner activement les données sensorielles, nous définirons l’inférence active (IA) et illustrerons son rôle potentiel dans la compréhension de la vision, ainsi que des comportements comme les mouvements oculaires. Ensuite, nous l’étendrons pour comprendre comment de tels processus peuvent être mis en œuvre sur des cartes rétinotopiques. En particulier, nous montrerons comment un tel modèle peut expliquer une illusion visuelle, l’effet du flash retardé. Ces données seront ensuite comparées aux données neurophysiologiques. Enfin, nous examinerons les implémentations possibles de tels modèles dans les réseaux de neurones impulsionnels. En particulier, nous passerons en revue quelques modèles de micro-circuits élémentaires et détaillerons quelques règles potentielles pour apprendre la structure de leurs connexions d’une manière non supervisée. Nous pourrions ainsi conclure en dessinant les perspectives de résultats de ce programme de recherche.

## 2 L’inférence active et “l’optimalité de la vision”

Les principes d’optimisation semblent le seul choix pour comprendre “L’efficacité déraisonnable de la vision dans le monde naturel”. Cependant, essayer de comprendre la vision comme un processus émergent d’un principe d’optimisation semble être un principe téléologique dans lequel la causalité serait inversée [Tur+19]. Pourtant, “l’utilisation du principe téléologique n’est qu’un moyen, et non la totalité ou l’unique, par lequel nous pouvons chercher à apprendre comment les choses sont apparues et ont pris leur place dans la complexité harmonieuse du monde.” [DAr17, chap. 1, ma traduction]. En d’autres termes, il n’est pas important d’un point de vue scientifique de savoir si le cerveau utilise explicitement un tel principe (par exemple que certaines de ses parties puissent utiliser la règle de Bayes), mais plutôt qu’un tel ensemble de règles offre une explication plus simple des enregistrements neuraux en mettant en lumière les processus se produisant dans ce système complexe [VP19]. Nous suivrons les principes de base du comportement auto-organisé : à savoir, l’impératif de prédire au mieux les données sensorielles, c’est-à-dire, en termes techniques, de minimiser l’entropie des états cachés du monde et leurs conséquences sensorielles.

### 2.1 Les perceptions comme hypothèses, les actions comme expériences : du principe de l’énergie libre (Free-Energy Principle, FEP) à l’Inférence Active (IA)

Par exemple, on ne sait pas encore pourquoi le système saccadique, qui est le mécanisme qui permet de diriger notre regard vers n’importe quelle position dans l’espace (visuel), est en même temps rapide et flexible. Par exemple, ce système peut s’adapter rapidement aux contextes, par exemple si on demande à l’observateur d’une photo de groupe d’identifier des visages ou plutôt de compter le nombre de personnes. La plupart des théories pour le système saccadique expliquent ces mécanismes à l’aide de modèles de contrôle sensoriel ou moteur, mais peu de

théories intègrent le système dans son ensemble. Dans cette perspective, le FEP offre une solution élégante. Dans un premier temps, nous avons considéré un agent simpliste qui reçoit un sous-ensemble de la scène visuelle (sa projection sur l'espace rétinotopique). L'agent a la capacité de diriger son regard à l'aide de saccades. En dotant l'agent de la capacité d'échantillonner activement le monde visuel, cela nous permet d'explorer l'idée que les actions (les mouvements oculaires de saccade) sont des expériences optimales, par lesquelles l'agent cherche à confirmer les modèles prédictifs du monde qui lui est caché. Cela rappelle la définition de la perception par VON HELMHOLTZ [Von67] comme un test d'hypothèse [Gre80]. Ceci fournit un modèle plausible de recherche visuelle qui peut être motivé à partir des principes de base du comportement auto-organisé. En termes mathématiques, cet impératif de maximiser le résultat des actions prévues équivaut à minimiser l'entropie des états cachés du monde et leurs conséquences sensorielles. Cet impératif est atteint si les agents échantillonnent efficacement les états cachés du monde. En pratique, une fois le modèle génératif défini, cet échantillonnage efficace de l'information saillante peut être dérivé en utilisant une inférence Bayésienne approchée et une minimisation variationnelle (c'est-à-dire qu'elle utilise une descente de gradient) de l'énergie libre [Fri10]. Un ingrédient clé de ce processus est la représentation (interne) des prédictions contrefactuelles, c'est-à-dire des conséquences probables des hypothèses possibles telles qu'elles seraient si elles étaient réalisées en actions. Cela étend la modélisation d'un agent utilisant le FEP de manière à définir l'inférence active (IA).

En utilisant l'environnement de simulation SPM [12], nous avons produit des simulations du comportement d'un tel agent qui détecte des images de visages, connaissant un modèle interne de leur architecture [Fri+12]. En modélisant l'agent, nous avons clairement délimité l'état externe caché (l'image visuelle, la position réelle de l'œil ou la commande motrice) de l'état interne de l'agent. Ces croyances ("beliefs") internes sont reliées par un graphe probabiliste de dépendance qui définit le modèle génératif. L'application du FEP à ce modèle génératif se traduit (ou se compile en termes informatiques) un ensemble d'équations différentielles qui règle la dynamique des croyances internes et les actions contrefactuelles. Un agent forme des attentes sur les conséquences sensorielles qu'il attend dans le futur pour chaque action possible. Cette formulation de l'inférence active définit de façon équivalente ce qu'on appelle un processus décisionnel de Markov [Mir+18]. En tant que système suivant la FEP, ce processus est prédictif. Pourtant, il étend le traitement prédictif classique de RAO et BALLARD [RB99] en incluant l'action (et les antécédents liés aux commandes moteur) au schéma d'optimisation global. L'action choisie est celle qui est censée réduire la surprise sensorielle et qui est finalement réalisée par un arc réflexe.

Les simulations du schéma d'IA qui en résulte reproduit des mouvements oculaires qui rappellent les saccades observées empiriquement et fournissent des résultats contre-intuitifs sur la façon dont les entrées sensorielles sont accumulées ou assimilées dans notre modèle du monde. En particulier, connaissant l'image localisée détectée sur la rétine, les saccades exploreront les points d'intérêt (yeux, bouche, nez) jusqu'à ce qu'une représentation interne de l'image globale soit faite. Ce processus d'IA permet de faire le pont entre l'image en coordonnées intrinsèques (réiniennes) et les coordonnées extrinsèques du monde qui prévalent dans la perception visuelle mais qui sont cachées à l'agent. Il est intéressant de noter que si l'on ne s'intéressait qu'au comportement de cet agent, on pourrait l'englober par un ensemble d'équations



différentielles, mais cela passerait à côté de la relation causale avec les variables internes telles que définies ci-dessus. De plus, ce modèle met en lumière une solution à une idée fausse courante au sujet du PEF, à savoir la minimisation des surprises. En effet, si l'agent devait fermer les yeux, la surprise sensorielle serait minime puisqu'on s'attendrait alors précisément à une scène visuelle sombre. Cependant, dans le graphe des dépendances (c'est-à-dire le modèle génératif) qui définit l'agent, une telle hypothèse contrefactuelle (prospective) serait fortement pénalisée car il serait également *a priori* connu qu'une telle action ne produirait pas une minimisation de la surprise sur la scène visuelle. Globalement, il est donc plus écologique de garder les yeux ouverts pour explorer les différentes parties de la scène visuelle.

## 2.2 Existe-t-il une implémentation neurale pour l'inférence active (IA) ?

Comme nous l'avons vu plus haut, une fois résolu le problème d'optimisation étant donné l'ensemble de la paramétrisation (modèle génératif, modèle interne, ...) l'agent que nous avons défini est simplement régi par un ensemble d'équations différentielles régissant sa dynamique. Techniquement, ces équations sont le résultat d'une approximation générique sur la forme de la représentation interne. En particulier, le problème d'optimisation est simplifié lorsqu'on utilise l'approximation de Laplace, c'est-à-dire lorsque les croyances internes sont représentées par des fonctions multidimensionnelles de distribution de probabilités Gaussiennes. Cette approximation est validée en toute généralité lorsque l'on transforme des variables en dimensions supérieures, comme c'est le cas pour les coordonnées généralisées [Fri+10]. Mathématiquement, ces coordonnées représentent à tout moment l'expansion de Taylor temporelle de la trajectoire d'une variable, c'est-à-dire le vecteur contenant la position, la vitesse, l'accélération et les autres ordres de mouvement. Par conséquent, la solution fournie par ces équations donne une implémentation neurale plausible sous la forme d'un ensemble d'équations linéaires / non linéaires organisées hiérarchiquement [Hee17]. En particulier, ces équations sont la solution de filtrage de Kalman-Bucy [Kal60] qui fournit une estimation Bayes-optimale des états et actions cachés en coordonnées de mouvement généralisées. Cela généralise le cadre du codage prédictif proposé par RAO et BALLARD [RB99] pour expliquer les mécanismes de traitement dans le cortex visuel primaire. Comme dans ce modèle, l'évolution dynamique de l'activité aux différents niveaux de la hiérarchie est régie par l'équilibre dans l'intégration des croyances internes (passées) et des informations sensorielles (présentes) [Hee17]. En particulier, les pondérations relatives attribuées à la modulation de la transmission de l'information sont proportionnelles à la précision (inférée) de chaque variable individuelle du graphe de dépendance. Cela nous permet de prédire l'influence de la connaissance préalable de la précision à un niveau donné sur le résultat final.

En pratique, le pouvoir prédictif de l'IA dans la modélisation d'un tel agent est révélé par l'étude des écarts par rapport au comportement typique dans une population d'agents. Par exemple, il existe des différences aiguës dans les mouvements oculaires de poursuite lente (SPEM) entre les patients de groupes neurotypiques ou schizophrènes. Tout d'abord, les SPEM se distinguent des saccades définies ci-dessus car ce sont des mouvements oculaires volontaires qui visent à stabiliser l'image rétinienne d'un objet visuel en mouvement régulier. Pour une cible suivant le mouvement d'un pendule par exemple, l'œil produira une réponse prototypique pour suivre cette cible prévisible. Il est intéressant de noter que les agents schizophrènes

ont tendance à produire un modèle différent de SPEM dans le cas où le pendule est occlus sur des demi-cycles (par exemple, lorsqu’il passe derrière un carton opaque d’un côté de la ligne médiane). En général, le SPEM peut toujours suivre la cible, car il est occlus (derrière le carton) mais avec un gain inférieur [BA91]. Lorsque la cible réapparaît de derrière l’occlusion, les agents schizophrènes s’engagent plus rapidement dans une réponse SPEM [Avi+06]. En étendant l’agent modélisé dans [Fri+12], nous avons modélisé dans [APF12] un agent qui a la capacité de suivre continûment un tel objet en mouvement. Ce modèle permet en particulier de comprendre la plupart des SPEM prototypiques comme une solution probabiliste optimale pour minimiser la surprise dans la boucle perception / action mise en œuvre dans le graphe de dépendance de l’agent.

En particulier, en manipulant la précision *a priori* des croyances internes aux différents niveaux du modèle hiérarchique, on pourrait reproduire différentes classes de comportements SPEM qui reproduisent des stimuli psychophysiques classiques. Par exemple, nous avons trouvé (pour le pendule à demi-cycle occlus) des comportements qui reproduisent les observations dans les populations schizophrènes et témoins en manipulant le gain post-synaptique des neurones prédictifs [APF12]. Une telle différence dans l’équilibre des flux d’information pourrait par exemple avoir une origine génétique dans l’expression de ce gain et par conséquent dans le comportement de cette population. Il est important de noter qu’une telle méthode permet donc d’effectuer des prédictions quantitatives : De telles applications des neurosciences computationnelles semblent particulièrement pertinentes pour une meilleure compréhension de la diversité des comportements dans la population humaine (voir par exemple [Kar+18 ; Ken+19]).

### 2.3 Introduire des délais réalistes dans l’Inférence Active : dynamique du traitement prédictif

Une perspective intéressante pour étudier le rôle de la dynamique neurale dans la cognition est d’étendre ce modèle à une description plus réaliste des contraintes écologiques auxquelles fait face le système visuel. En effet, le système nerveux central est confronté à des délais axonaux, tant au niveau sensoriel que moteur. Comme nous l’avons vu dans l’introduction, il faut environ 50 ms pour que l’image rétinienne atteigne les aires visuelles impliquées dans la détection de mouvement, et 50 ms supplémentaires pour atteindre les muscles oculomoteurs et réaliser l’action [KT06]. L’un des défis de la modélisation du système visuo-oculomoteur humain est de comprendre les mouvements oculaires comme un problème de contrôle moteur optimal avec des délais axonaux. Prenons l’exemple d’un joueur de tennis qui tente d’intercepter une balle qui passe à une vitesse (conservatrice) de 20 m/s. La position détectée sur l’espace rétinien correspond à l’instant où l’image s’est formée sur les photorécepteurs de la rétine, et jusqu’à ce qu’elle atteigne notre hypothétique aire de perception du mouvement. À cet instant, la position physique détectée est en fait en décalage d’un mètre, c’est-à-dire approximativement à une excentricité de 45 degrés. Cependant, la position au moment de l’émission de la commande du moteur sera également de 45 degrés *en avant de* sa position physique actuelle dans l’espace visuel. Par conséquent, si le regard du joueur n’est pas dirigé vers l’image de la balle sur la rétine mais vers la balle dans sa position (physique) actuelle, c’est peut-être parce qu’il prend en compte, de manière anticipée, la distance parcourue par la balle pendant le délai sensoriel. Alternativement, un contrôle optimal peut diriger l’action (mouvement futur de l’œil) vers la position attendue lorsque les commandes

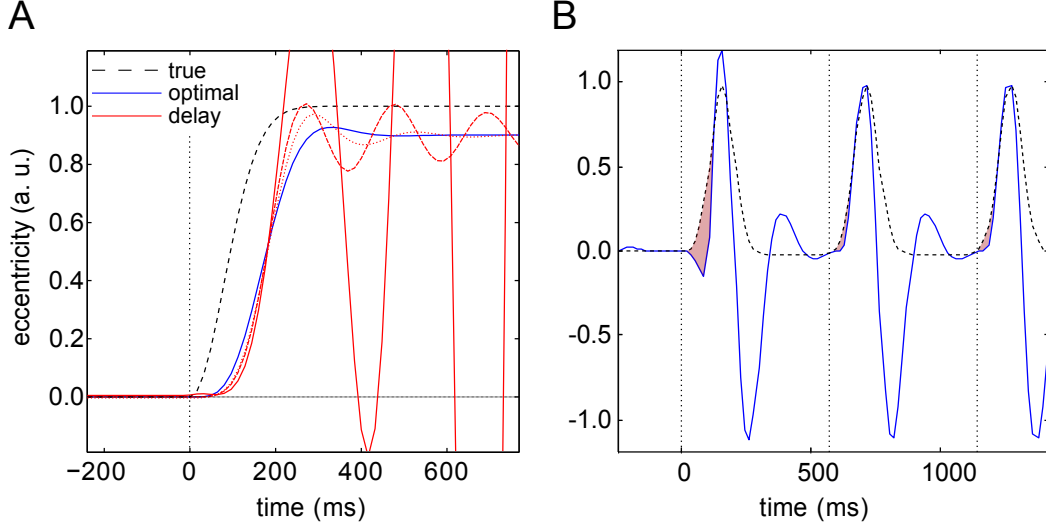


FIGURE 1 – **(A)** Cette figure montre la réponse du traitement prédictif lors de la simulation du début de la poursuite tout en compensant les délais sensoriels moteurs, en utilisant un mouvement sigmoïdal simple d’une cible visuelle. Ici, nous voyons des excursions horizontales de l’angle oculomoteur (trait bleu foncé). On peut voir clairement le déplacement initial de la cible qui est supprimé par l’action après environ 200 ms, modélisant un mouvement oculaire prototype de poursuite. De plus, nous illustrons les effets de l’hypothèse de la connaissance d’un délai sensori-moteur erroné sur le déclenchement de la poursuite. Avec un délai sensoriel pur (pointillés rouges), on peut voir clairement le délai des prédictions sensorielles par rapport aux entrées réelles. En cas de délai moteur pur (tirets rouges) et de délai sensori-moteur combiné (trait rouge), il y a un défaut de contrôle optimal avec des fluctuations oscillatoires dans les trajectoires oculomotrices, qui comme ici peuvent devenir instables. **(B)** Cette figure montre la simulation d’une poursuite oculaire lorsque le mouvement de la cible est hémisinusoïdal, comme dans le cas d’un pendule qui serait arrêté à chaque demi-cycle à gauche de la verticale (lignes noires discontinues). Le modèle génératif utilisé ici a été équipé d’un deuxième niveau hiérarchique qui contient des états cachés, modélisant le comportement périodique latent des causes (cachées) du mouvement de la cible. Avec cet ajout, l’amélioration de la précision de poursuite est apparente dès le début du deuxième cycle de mouvement (aire rouge ombragée), de façon semblable aux expériences psychophysiques [BA91]. (Reproduit de [PAF14] selon les termes de la Creative Commons Attribution License, © The Authors 2014.)

motrices atteignent la périphérie (muscles). Un tel exemple montre que même avec un délai relativement court, le système visuel est confronté à des perturbations importantes qui entraînent des choix ambigus. Cette ambiguïté est évidemment un défi intéressant pour la modélisation du traitement prédictif dans le système visuel.

En étendant notre précédent cadre de modélisation de la poursuite oculaire [APF12], nous avons observé dans [PAF14] que la représentation des états cachés en coordonnées généralisées offre un moyen simple de compenser les délais sensoriels et moteurs. Une nouveauté de cette approche est d’inclure les délais dans la dynamique en tirant profit des coordonnées généralisées. Techniquement, cela définit un opérateur linéaire sur ces variables qui permet de virtuellement “voyager dans le temps” avec des intervalles de temps arbitraires, permettant en particulier de représenter les variables d’état dans le passé (délai sensoriel) ou dans le futur (délai moteur). Notons que (1) cette représentation est seulement définie à l’instant présent, (2) qu’elle permet la représentation concomitante de la précision des variables d’état, et (3) qu’elle permet d’évaluer l’hypothèse contrefactuelle des états sensoriels (basée sur les états sensoriels passés) et d’une action qui doit être inférée maintenant, tout en sachant que celle-ci sera effective après le délai moteur. L’application d’un tel opérateur au FEP génère une formulation mathématique légèrement différente et plus complexe. Cependant, il est important de noter que pour compenser les délais, il n’y a pas de changement dans la structure du réseau mais seulement dans la façon dont les poids synaptiques sont réglés (comme nous l’avons fait dans la première partie de ce programme) : “Neurobiologiquement, l’application d’opérateurs de délai signifie simplement changer les forces de connexion synaptique pour prendre différents mélanges de sensations généralisées et leurs erreurs de prédiction.” [PAF14, section 3.1, ma traduction]. En particulier, lorsque l’agent a une certaine croyance au sujet de ces délais, il peut intégrer de façon optimale (au sens de Bayes) les croyances internes. Un tel comportement est toujours régulé par le même type d’équation interne.

Nous avons illustré l’efficacité de ce schéma à l’aide de simulations neurales des réponses d’initiation à la poursuite, avec et sans compensation. La figure 1-A présente les estimations des probabilités conditionnelles des états cachés et des causes pendant la simulation de l’initiation de la poursuite, en utilisant un simple mouvement rectiligne d’une cible visuelle, tout en compensant les délais sensoriels et moteurs. Ici, nous voyons les excursions horizontales de l’angle oculomoteur (trait bleu) par rapport à la position angulaire de la cible (pointillés noirs). On peut clairement voir le déplacement initial de la cible qui est supprimé après quelques centaines de millisecondes. Cette figure illustre également les effets des délais sensorimoteurs sur le déclenchement de la poursuite (lignes rouges) par rapport à l’inférence active compensée (optimale). Sous les délais sensoriels purs (ligne pointillée), on peut voir clairement le délai des prédictions sensorielles, par rapport aux entrées réelles. A noter ici l’échec du contrôle optimal avec des fluctuations oscillatoires dans les trajectoires oculomotrices, qui deviennent instables sous l’effet de délais sensorimoteurs combinés.

Il est intéressant de noter que ce modèle s’étend à des trajectoires visuelles plus complexes. En particulier, il a été démontré que le regard sera dirigé vers la position physique actuelle de la cible (donc de manière anticipée) si cette cible suit une trajectoire lisse (comme un pendule). Plus frappant, c’est également vrai si la trajectoire est *prévisible*, par exemple pour un pendule derrière une occlusion statique [APF12; BA91]. La figure 1-B montre la simulation d’une poursuite en

douceur lorsque le mouvement de la cible est hémisinusoïdal, comme dans le cas d'un pendule qui serait arrêté à chaque demi-cycle, à gauche de la verticale. Notons que contrairement à l'agent modélisé dans [APF12], cet agent inclut la contrainte biologique que le traitement sensoriel et moteur sont retardés. Le modèle génératif a été équipé d'un deuxième niveau hiérarchique qui contient des états cachés et qui tiennent compte du comportement périodique latent du mouvement de la cible. On peut clairement voir le déplacement initial de la cible qui est supprimé après quelques centaines de millisecondes (aire rouge). L'amélioration de la précision de la poursuite est apparente au début du deuxième cycle de mouvement, semblable aux expériences psychophysiques [BA91]. En effet, le modèle a une représentation interne des causes latentes du mouvement de la cible qui peut être utilisée même lorsque ces causes ne sont pas exprimées explicitement (occultées) dans la trajectoire cible. Un avantage particulier de ce modèle est qu'il fournit une solution pour l'intégration de l'information passée et future tout en étant gouverné par des équations différentielles en ligne. Ceci met donc en œuvre une certaine forme de mémoire temporelle optimale de Bayes.

## 2.4 Résumé

En résumé, nous avons montré ici qu'un cycle complet de perception / action pourrait être compris comme un processus prédictif dans le cadre de l'inférence active (IA). En particulier, nous avons montré que de tels modèles pouvaient reproduire la dynamique observée dans les mouvements oculaires, notamment en introduisant des contraintes réalistes telles que les délais sensorimoteurs. D'autres modèles devraient permettre l'introduction de contraintes structurelles encore plus complexes, comme les lois physiques régissant le mouvement des objets visuels comme le biais *a priori* [Dam+18], la gravité ou les repères externes [Kow+14]. Cela peut aider à synthétiser la plupart des lois qui régissent l'organisation de la perception visuelle, comme l'a formalisé la théorie de la Gestalt.

# 3 Traitement prédictif sur les cartes visuelles

Dans un premier temps, nous avons montré le rôle du traitement prédictif à l'échelle macroscopique en concevant chaque assemblage neural comme un nœud dans un graphe de dépendance. Mais existe-t-il des preuves de l'existence de tels processus à l'échelle de l'espace visuel ?

## 3.1 L'effet du flash retardé comme preuve pour le traitement prédictif dans les cartes topographiques

L'effet du flash retardé (Flash-Lag Effect, FLE) est une illusion visuelle populaire pour sa généralité et sa simplicité. Dans sa forme originale [Mac58], on demande à l'observateur de fixer une croix centrale sur l'écran pendant qu'un point traverse l'écran avec un mouvement constant et horizontal. Lorsqu'il atteint le centre de l'écran, un autre point clignote brièvement juste en dessous du point en mouvement. Alors qu'ils sont parfaitement alignés verticalement, le point clignotant est perçu comme *en retard* par rapport au point en mouvement [Per19b]. Cette illusion visuelle a vu un regain d'intérêt scientifique avec le modèle d'extrapolation de mouvement [Nij02 ; NW09]. Cependant, d'autres modèles tels que le modèle de latence différentielle ou la post-diction ont également été proposés, de sorte que

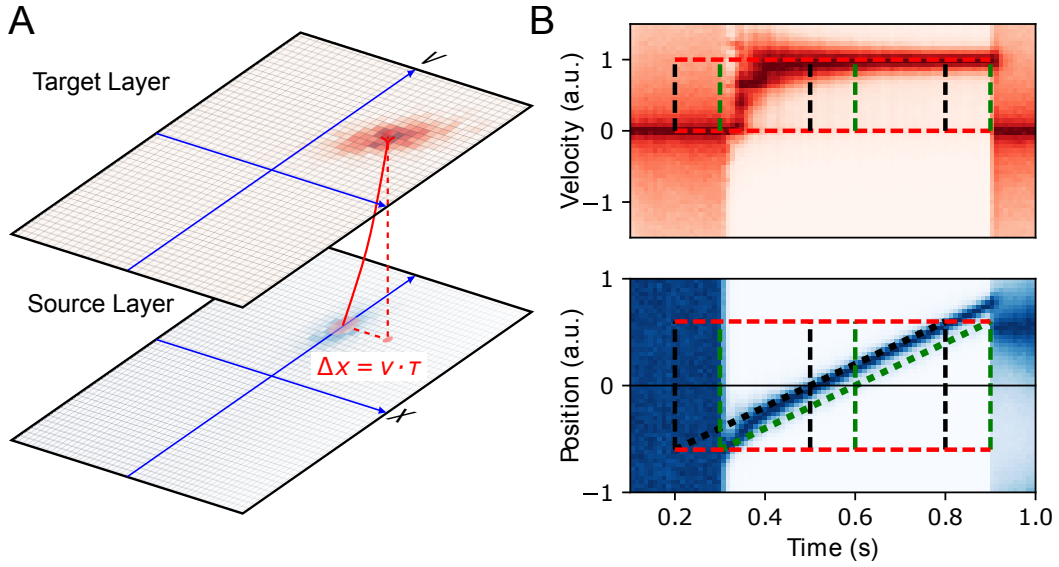


FIGURE 2 – Dans [KMP17], nous proposons un modèle de traitement prédictif sur une carte topographique. **(A)** le modèle consiste en une carte à deux couches : une cible source d’entrée intègre les informations des capteurs visuels. Par souci de simplicité, nous n’affichons ici que la dimension horizontale et cette carte représente sur chaque axe respectivement la position et la vitesse. En utilisant cette carte comme représentation de la croyance (ici en utilisant une fonction de distribution de probabilités), il est possible de projeter cette information sur une deuxième couche cible qui intègre l’information tout en compensant pour ce délai. Dans ce cas particulier, la vitesse est positive et donc l’information de position est transportée vers la droite. **(B)** Réponse d’un modèle compensant un délai de 100 ms pour le mouvement d’un point en mouvement. Représentation de la probabilité inférée de position et de vitesse avec compensation de délai en fonction des itérations du modèle (temps). Les couleurs plus foncées dénotent des probabilités plus élevées, tandis qu’une couleur claire correspond à une estimation improbable. En particulier, nous nous concentrons sur trois époques particulières le long de la trajectoire, correspondant à l’initiation, au milieu et à l’extinction. Le moment de ces trois époques est indiqué par des traits verticaux en pointillés : en noir pour le temps physique (réel) et en vert pour l’entrée retardée sachant un délai de 100 ms. Voir le texte pour une interprétation des résultats. (Reproduit de [KMP17] selon les termes de la Creative Commons Attribution License, © The Authors 2017.)

l'on ne savait pas encore clairement quel est le substrat neural du FLE. Ici, en étendant le modèle de compensation des délais [PAF14], nous avons défini un modèle de traitement prédictif généralisé sur la topographie visuelle en utilisant une représentation interne du mouvement visuel [PM12] qui utilise une diffusion anisotrope des informations 2-A.

Le modèle que nous avons utilisé pour le FLE peut être utilisé avec n'importe quelle image. En particulier, un point lumineux isolé évoque une activité isotrope en expansion puis en contraction, tandis qu'un point en mouvement peut produire une onde de type soliton qui peut traverser une occlusion [KMP13]. Plus généralement, ce modèle peut être décrit comme utilisant le terme d'advection de l'équation de Navier Stokes qui gouverne la dynamique des fluides. Ainsi, les solutions à ces équations sont typiquement des "vagues" qui se déplacent sur la carte rétinotopique. Une caractéristique particulière de ces équations prédictives est qu'elles comprennent un terme d'amplification pour les mouvements rectilignes. Par conséquent, une fois qu'un objet commence à être suivi, sa position est prévue dans le futur, de sorte que la position et la vitesse sont mieux estimées. Au contraire, un point qui se déplace sur une trajectoire imprévisible est éliminée par le système. Ceci explique certains des comportements non linéaires, de type binaire, qui sont expliqués par ce modèle [PM12]. Il est particulièrement intéressant à ce stade de comprendre si un tel modèle s'étend à d'autres stimuli ou si l'on peut préciser son implémentation neurale.

Appliquée à l'image du FLE, l'activité dans le modèle montre trois phases différentes, voir 2-B. Premièrement, il y a une augmentation rapide de la précision de la cible après la première apparition du point mobile (à 300 ms). En cohérence avec l'effet Fröhlich [JE10], le début de la trajectoire est vu "en avant" par rapport à sa position physique. Pendant la deuxième phase, le point en mouvement est suivi efficacement car sa vitesse et sa position sont correctement déduites. Comme observé dans l'illusion, l'extrapolation de mouvement prédit correctement la position actuelle et la position suit la position physique réelle du point (ligne pointillée noire) : Le point est perçu en avant de la trajectoire retardée du point (ligne pointillée verte). De façon équivalente, le flash est perçu en retard par rapport au point en mouvement. Enfin, la troisième phase correspond à la fin du mouvement. Le point en mouvement disparaît et l'activité correspondante disparaît dans la couche source à  $t = 900$  ms. Cependant, entre  $t = 800$  ms et  $t = 900$  ms, la position du point a été extrapolée et prédite avant la position finale. À  $t = 900$  ms, alors que l'information de mouvement est absente, l'information de position est encore transitoirement cohérente et extrapolée à l'aide d'une large distribution de vitesses centrée au préalable : Bien qu'elle soit moins précise, cette position du point à la fin du flash n'est donc pas perçue comme étant en avant du flash, mais *rétrospectivement* dû à cette nouvelle information.

### 3.2 Corrélats neural du mouvement apparent

Appliquons une approche similaire à une autre illusion visuelle : Lorsque deux points stationnaires clignotent à des positions et à des moments rapprochés l'un de l'autre, l'observateur peut percevoir une sensation de mouvement. Ce processus transforme la présentation d'un motif discret en un motif continu et est à la base des processus qui nous font percevoir au cinéma une image animée alors que nos yeux ne ressentent qu'une succession rapide d'images statiques. Cette illusion visuelle est appelée mouvement apparent et peut persister sur une distance spatiale relativement

longue (supérieure à la taille caractéristique de la RF d’un neurone dans le cortex visuel primaire, V1). Comme dans l’étude ci-dessus pour le FLE, nous pensons que ce mouvement apparent à longue portée (long-range Apparent Motion, lrAM) peut s’expliquer par des processus prédictifs. En raison des caractéristiques dynamiques du lrAM, une implémentation neurale de cette illusion peut consister en la propagation d’informations visuelles par des interactions intra-corticales. En particulier, ces interactions latérales peuvent évoquer des vagues d’activité dans V1 qui peuvent moduler l’intégration de l’information sensorielle provenant des connexions thalamo-corticales. Une perspective intéressante est donc d’enregistrer l’activité neurale lors de la présentation du stimulus lrAM. Ceci permet d’évaluer quantitativement pourquoi la superposition de deux points comme dans le lrAM est “plus” que la somme des deux points isolés.

Dans une étude récente [Che+19], nous avons utilisé la VSDI pour enregistrer l’activité du cortex visuel primaire (V1) de macaques éveillés. Y a-t-il une différence entre la réponse au point unique et celle aux deux points ? En effet, les enregistrements VSD permettent d’enregistrer l’activité de populations de neurones V1 qui sont approximativement à l’échelle d’une colonne corticale. De plus, la réponse enregistrée est assez rapide pour saisir la dynamique du stimulus lrAM. Les enregistrements montrent que lorsque l’activité évoquée par le second point atteint V1, une onde corticale suppressive se propage vers la vague rétinotopique évoquée par le premier point. Cela a été mis en évidence en comparant statistiquement la réponse du cerveau à la réponse des deux points isolés. En particulier, nous avons constaté que grâce à cette onde suppressive, l’activité du stimulus cérébral était plus précise, ce qui suggère que cette onde suppressive pourrait servir d’étape de traitement prédictive pour être lue dans les aires corticales en amont.

En particulier, nous avons constaté que l’activité que nous avons enregistrée était bien décrite par un modèle de champ moyen utilisant un contrôle de gain dynamique. Qualitativement, ce modèle reproduit la propagation de l’activité sur le cortex. Il est important de noter que ce modèle a permis de montrer que l’activité observée était mieux ajustée lorsque la vitesse des connexions latérales dans le champ moyen était d’environ  $1m/s$ , une vitesse de propagation qui est de l’ordre de celle mesurée pour les connexions intra-corticales dans le cortex visuel primaire (pour une revue, voir [Mul+18]). Un modèle plus fonctionnel (probabiliste) a également montré que la vague corticale suppressive permettait de lever l’ambiguïté sur le stimulus en supprimant les alternatives improbables. Par conséquent, (1) les interactions latérales sont essentielles pour générer des vagues d’activité en mouvement à la surface du cortex et (2) ces vagues aident à affiner la représentation du stimulus en entrée. Cela correspond à la mise en œuvre d’un processus prédictif utilisant une connaissance *a priori* des objets visuels en mouvement régulier.

### 3.3 Résumé

En résumé, nous avons vu qu’il est possible d’étendre le traitement prédictif aux cartes topographiques. En particulier, les calculs qui en résultent sont particulièrement adaptés à la vision. Nous avons montré (voir 2) un modèle qui représente (à un instant donné) différentes variables (ici “Source” et “Cible”). Dans un modèle plus réaliste, l’activité neurale est plus susceptible de former des représentations intermédiaires entre les représentations passées, présentes et futures [Gla+18] et à différents niveaux d’adaptation comme l’illustre le stimulus lrAM [Che+19]. En conséquence, de tels processus sont observés phénoménologiquement comme la



propagation de l’information neurale tangentielllement à la surface corticale, modulant dynamiquement les flux convergeant sur l’aire corticale (“feed-forward” vs “feed-back”). En particulier, la question reste ouverte de savoir si de tels calculs neuraux pourraient être mis en œuvre par des vagues d’activité sur la surface corticale [Mul+18].

## 4 Problèmes ouverts des processus visuels prédictifs

Dans la section 2, nous avons étudié la dynamique du traitement prédictif à l’échelle macroscopique, c’est-à-dire en considérant les aires (corticales) comme des noeuds d’un graphe de dépendance. En section 3, nous avons étendu ces modèles à la topographie de chaque aire visuelle. À une échelle encore plus fine que cette échelle mésoscopique intermédiaire se trouve l’échelle microscopique des cellules neurales. Pour mieux comprendre les mécanismes du traitement prédictif, je propose d’affiner maintenant la granularité de la modélisation à l’échelle neurale pour définir une hiérarchie de cartes de micro-circuits prototypiques. En particulier, en plus de la nature asynchrone de la représentation neurale que nous avons explorée ci-dessus, la communication entre neurones a la propriété d’être basée sur des événements. En effet, la grande majorité des cellules neurales à travers le monde vivant communiquent en utilisant des impulsions courtes et prototypiques appelées potentiels d’action ou *spikes*. Dans cette section, nous proposons trois problèmes ouverts qui sont soulevés lors de la modélisation de tels réseaux de neurones impulsionnels (Spiking Neural Networks, SNN), en particulier dans le contexte du traitement prédictif.

### 4.1 Les défis de la représentation de l’information visuelle dans les réseaux de neurones impulsionnel (SNN)

Après les premières générations d’ANN, les algorithmes actuels d’apprentissage machine tels que les algorithmes d’apprentissage profond (Deep Learning, DL) constituent une percée qui a formé une deuxième génération d’ANNs. Les SNN constituent une troisième génération potentielle [GA09]. En effet, la représentation événementielle présente de nombreux avantages par rapport aux ANNs classiques. Par exemple, au lieu de répéter tous les calculs pour chaque couche, canal et pixel d’un ANN hiérarchique, et pour lesquels des GPU gourmands en énergie sont nécessaires, il suffit dans un SNN d’effectuer les calculs seulement sur les événements émis par des unités actives (au moment du spike). En particulier, un domaine de recherche en plein essor consiste à développer des matériels dédiés, comme les puces neuromorphiques, qui permettraient d’étendre le volume effectif des calculs au-delà des dernières générations de semi-conducteurs classiques (CPU, GPU) qui atteignent les limites de la loi de Moore.

La nature discrète de l’adressage des neurones, d’une part, et la nature analogique de la synchronisation des spikes, d’autre part, sont essentielles dans ce nouveau type de représentation. Des résultats notables utilisant de telles architectures ont été obtenus dans la classification en temps réel et la fusion de capteurs [OCo+13] et dans la reconnaissance de formes [Lag+17]. En effet, une propriété importante des SNNs est la capacité d’encoder dynamiquement une variable interne latente (le potentiel de membrane en neuro-physiologie) et d’émettre un spike quand (et seulement quand) un seuil défini en interne est atteint. Ceci définit chaque neurone spikant comme un intégrateur (similaire aux neurones classiques), mais aussi potentiellement comme un

détecteur de synchronisation [Perrinet02]. Cette capacité à moduler le traitement en fonction de la synchronisation relative des spikes présynaptiques constitue un nouveau paradigme pour les calculs neuraux [PB12]. Cela montre en particulier que l'équilibre du flux des spikes excitateurs et inhibiteurs entrants est crucial pour maximiser l'efficacité de ces SNN [HV12].

## 4.2 Le rôle des vagues d'activité corticales dans le traitement dynamique de l'information visuelle

Un autre point crucial dans le décryptage des mécanismes de traitement prédictif est donné par l'anatomie fonctionnelle. En effet, dans le cortex visuel primaire (V1) comme dans les autres aires corticales, le réseau neural est très majoritairement récurrent avec un nombre médian de 10000 connexions par neurone. Étonnamment, 95% de ces connexions se produisent dans un rayon de  $2mm$  (singe macaque) [Mar+13]. Cela suggère qu'une majorité de ressources neurales est consacrée aux communications intra-régionales. Un rôle fonctionnel supposé de ce réseau dense est de générer des vagues d'activité qui modulent la force et la dynamique de l'activité neurale "feed-forward" [Mul+18]. Nous avons vu son rôle potentiel dans la désambiguïsation du mouvement [Che+19] et il a également été démontré qu'il facilite l'accumulation progressive de l'information visuelle [Bri+99]. Auparavant, nous avons modélisé avec succès un tel processus prédictif [KMP13 ; KMP17 ; PM12], et l'avons mis en œuvre dans un SNN [Kap+13].

Un "Saint Graal" dans cette direction est de trouver des micro-circuits canoniques pour le codage prédictif [Bas+12]. Cela découle de l'observation qu'à travers les espèces et les aires, le cortex semble suivre une structure prototypique en couches. Dans le cas particulier de V1, alors que l'entrée thalamique atteint principalement la couche granulaire (intermédiaire), un flux de feed-forward se propage principalement aux couches efférentes à travers les couches supra-granulaires tandis que le feed-back est en majorité conduit par les couches infra-granulaires. Cette ségrégation anatomique pourrait correspondre à différents types de signaux dans le codage prédictif, respectivement des états attendus et des erreurs de prédiction [Bas+12]. De tels micro-circuits de base ont été utilisés pour expliquer la réponse des neurones V1 aux scènes naturelles [Kre+16] en utilisant un mécanisme push-pull. Des réseaux fonctionnels utilisant un apprentissage dépendant du temps des spikes ont aussi été utilisés pour expliquer des réponses obtenues chez le chat [Lad+19]. Il n'en demeure pas moins qu'il est difficile de savoir comment un tel circuit peut émerger de principes computationnels généraux.

## 4.3 Propriétés intégratives des aires corticales

Une autre perspective intéressante est la nature intégrative des calculs neuraux. Bien que l'on croit souvent que les neurones représentent la combinaison de caractéristiques visuelles, ce n'est en général pas correct [TR18]. Au lieu de cela, il a été constaté que l'activité peut devenir plus précise à mesure que les caractéristiques visuelles s'accumulent. Par exemple, [Bau+13] a montré que les neurones de l'aire 17 du chat réagissent plus sélectivement lorsqu'ils présentent des images naturelles (qui consistent localement en une somme de bords) qu'à un seul bord isolé. Récemment, nous avons montré qu'un résultat similaire peut se produire chez les rongeurs dès la rétine [Rav+19]. Sur le plan comportemental, cela correspond également à l'observation chez l'homme que des textures plus complexes entraînent des mouvements

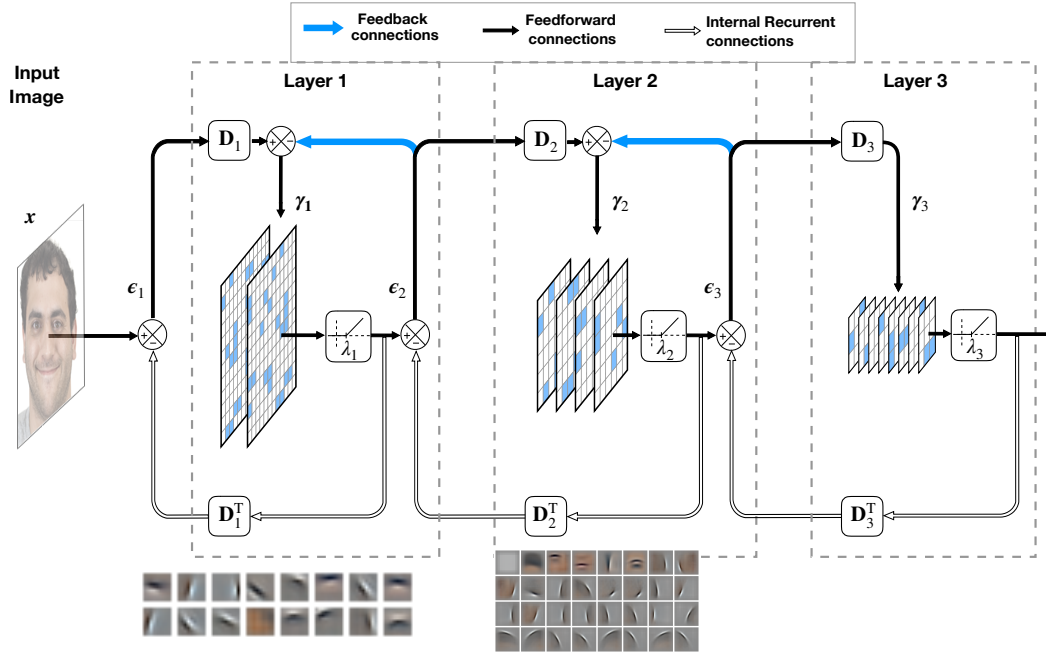


FIGURE 3 – Dans [BoutinFranciosiniChavaneRuffierPerrinet19], nous proposons un modèle de traitement hiérarchique de l'information visuelle (ici de 3 couches). De façon similaire à des réseaux de neurones convolutionnels classiques, chaque couche est constituée de canaux auxquels sont attribués des champs récepteurs. Toutefois, contrairement aux réseaux classiques, l'apprentissage est ici bio-mimétique, c'est-à-dire qu'au lieu d'opérer une retro-propagation (globale) du gradient, les opérations sont toutes locales et s'opèrent de proche en proche. Cet apprentissage non-supervisé est possible par l'introduction d'une contrainte de régularisation assurant la parcimonie de la représentation. On observe l'émergence de champs récepteurs sensibles à des bords orientés dans la première couche, de façon similaire à ce qui est observé dans le cortex visuel primaire. De façon plus surprenante, quand on apprend le réseau sur une base d'images de visages, on observe l'émergence de cellules sensibles à des composantes indépendantes : bouche, yeux, contours allongés, ...

oculaires plus robustes [Sim+12]. Ces phénomènes sont conformes au principe du traitement prédictif selon lequel, en accumulant des informations cohérentes, la probabilité *a posteriori* (et donc la réponse du système) devient plus précise.

Fait frappant, cela se traduit dans l’activité neurale par le fait que, pour un ensemble plus cohérent d’entrées sensorielles, l’activité neurale de la population est plus “parcimonieux” (en anglais, “sparse”) [Bau+13 ; VG02]. Cela s’expliquait déjà par le modèle de codage prédictif de [RB99] et mis en œuvre dans [Kre+16] par exemple. Il est important de noter que le principe de codage parcimonieux est lui-même suffisant pour (1) expliquer de façon raisonnée une grande partie des mécanismes de contrôle du gain [Hee17] et (2) guider l’apprentissage de la connectivité dans une population de neurones, comme dans V1 [OF97 ; Per19a ; Per10 ; Per15]. Cela aide à résoudre un problème important, à savoir que le système est auto-organisé et que l’apprentissage de la connectivité ne doit pas être supervisé. Ainsi, les règles de plasticité qui devraient être élaborées dans les SNN devraient utiliser des principes directeurs similaires.

Cependant, il nous manque encore des modèles réalistes d’un tel traitement prédictif visuel. Nous avons construit un modèle simplifié capable de traiter des images statiques [BoutinFranciosiniChavaneRuffierPerrinet19]. Il s’agit d’un réseau neural convolutionnel multicouche, où chaque couche comprend à la fois un mécanisme intra-cortical récursif pour générer des représentations parcimonieuses et la possibilité pour chaque couche d’intégrer des informations (feedback) provenant d’une couche de niveau supérieur, voir Figure 3. La principale nouveauté de ce réseau est qu’il permet l’apprentissage non supervisé des noyaux convolutionnels à chaque couche. Comparés aux réseaux de neurones convolutionnels classiques tels que ceux que l’on trouve couramment dans les architectures d’apprentissage profond, nous avons constaté que les noyaux émergents étaient plus interprétables : Par exemple, en apprenant sur une classe d’images de visages humains, nous avons observé dans la deuxième couche différents neurones sensibles aux caractéristiques du visage comme les yeux, la bouche ou le nez. C’est similaire à ce que l’on trouve dans l’aire corticale du lobule fusiforme, mais d’autres simulations sont nécessaires pour valider l’émergence de cette représentation. Nous avons aussi observé que les connections en retour, en “feedback” avaient une importance significative sur cette émergence [Bou+20]. Toutefois, ces simulations sont intensives en calcul et interdisent leur extension à des flux dynamiques sur des architectures informatiques conventionnelles. Une traduction de cet algorithme en un réseau neural impulsif serait donc très bénéfique et permettrait de l’appliquer à un flux dynamique d’images.

## 5 Résumé et conclusions

En résumé, nous avons examiné dans ce programme de recherche différents modèles de codage prédictif appliqués à la vision. Nous avons vu à l’échelle macroscopique le rôle de la dynamique à l’aide de l’inférence active (voir section 2). En étendant ce modèle à une carte rétinotopique, nous pourrions décrire une onde progressive fonctionnelle pour améliorer la sélectivité à des stimuli visuels (voir section 3). Cependant, nous avons également montré une limite de ces modèles à l’échelle microscopique (voir section 4). En particulier, on ne comprend pas encore, au niveau de la cellule unique, comment (1) l’information est représentée dans l’activité impulsif, (2) quel est le rôle fonctionnel des vagues d’activité sur les surfaces corticales, (3) si un principe d’efficacité commun (comme un codage parcimonieux)

pouvait être utilisé pour guider l'organisation de ces réseaux hautement récurrents dans un circuit universel unique.

Pour approfondir nos connaissances du traitement prédictif en vision (voir section 4), il semble donc nécessaire de pouvoir mettre en œuvre des SNN à grande échelle mettant en œuvre des processus visuels complexes. Cependant, les trois différentes échelles anatomiques que nous avons mises en évidence ci-dessus (feed-forward, latéral, feedback) semblent être étroitement couplées et peuvent être difficiles à modéliser séparément. Plus généralement, c'est également vrai pour les échelles que nous avons définies, depuis le macroscopique, jusqu'au mésoscopique et au microscopique. Il est donc très difficile de produire des modèles assez simples pour nous aider à comprendre le traitement sous-jacent [Bre19; VP19]. Par exemple, après les avoir déduits des principes d'optimisation, tous les modèles que nous avons présentés ici sont préconnectés : Les hyper-paramètres contrôlant l'interconnexion des neurones sont fixes. Bien que nous ayons fourni des simulations montrant le rôle de ces hyperparamètres, il semble nécessaire de mieux comprendre leurs effets relatifs.

En effet, une théorie normative du traitement prédictif ne devrait pas seulement fournir une solution possible (un modèle donné avec un ensemble d'hyperparamètres) mais aussi explorer *toutes les solutions possibles*. Une première méthodologie consiste à avoir une compréhension complète de l'ensemble des modèles à l'aide de l'analyse mathématique. Cependant, cela devient impossible pour des systèmes aussi complexes et l'utilisation d'hypothèses simplificatrices conduit souvent à une complexité superficielle. Un autre moyen consiste à élaborer des stratégies d'adaptation pour explorer l'espace fonctionnel de différents modèles. Ceci peut par exemple être développé à l'aide de techniques d'apprentissage machine telles que la descente stochastique de gradient couramment utilisée dans l'apprentissage profond. Une autre solution prometteuse consiste à explorer des stratégies d'adaptation inspirées de la biologie. Celles-ci existent à différentes échelles temporelles, allant des mécanismes d'adaptation rapide, à un apprentissage plus lent des connexions, ou à l'évolution à long terme des hyper-paramètres. En particulier, on ne comprend pas encore tout à fait comment implanter dans les SNNs une plasticité dépendante du temps de spike. Cela pose un défi futur dans notre compréhension de la science des processus prédictifs en vision qui définira mon prochain programme de recherche.

## Références

- [1] Rick A ADAMS, Laurent U PERRINET et Karl FRISTON. « Smooth Pursuit and Visual Occlusion : Active Inference and Oculomotor Control in Schizophrenia ». In : *PLoS ONE* 7.10 (26 oct. 2012), e47502+. DOI : 10.1371/journal.pone.0047502. URL : <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0047502> (cf. p. 9, 11, 12).
- [2] Joseph J. ATICK. « Could information theory provide an ecological theory of sensory processing? » In : *Network : Computation in Neural Systems* 3.2 (1992). 00932, p. 213-52 (cf. p. 4).
- [3] F. ATTNEAVE. « Some informational aspects of visual perception. » In : *Psychological Review* 61.3 (1954). 03404, p. 183-93. ISSN : 0033-295X. URL : <http://view.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/13167245> (cf. p. 4).

- [4] Matthew T. AVILA, L. Elliot HONG, Amanda MOATES, Kathleen A. TURANO et Gunvant K. THAKER. « Role of anticipation in schizophrenia-related pursuit initiation deficits. » In : *Journal of neurophysiology* 95.2 (oct. 2006), p. 593-601. ISSN : 0022-3077. DOI : 10.1152/jn.00369.2005. URL : <http://jn.physiology.org/cgi/doi/10.1152/jn.00369.2005><http://jn.physiology.org/content/95/2/593.abstract><http://jn.physiology.org/content/95/2/593.full.pdf> (cf. p. 9).
- [5] H B BARLOW. « Possible principles underlying the transformation of sensory messages ». In : *Sensory communication* (1961). Citation Key : Barlow :1961ww (cf. p. 4).
- [6] Graham R. BARNES et PT T. ASSELMAN. « The mechanism of prediction in human smooth pursuit eye movements. » In : *The Journal of physiology* 439 (1991). 00292 bibtex : Barnes1991 bibtex[mendeley-groups=biblio thesis;pmid=1895243], p. 439-461. ISSN : 0022-3751. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1180117/> (cf. p. 9-12).
- [7] Andre M. BASTOS, W. Martin USREY, Rick A. ADAMS, George R. MANGUN, Pascal FRIES et Karl J. FRISTON. « Canonical Microcircuits for Predictive Coding ». In : *Neuron* 76.4 (2012). 00696 bibtex : Bastos2012 bibtex[isb=1053-8119;publisher=Elsevier Inc.;arxiv=NIHMS150003;pmid=23177956] arXiv : NIHMS150003, p. 695-711. ISSN : 08966273. DOI : 10/f4gsgg. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2012.10.038> (cf. p. 17).
- [8] Pierre BAUDOT, Manuel LEVY, Olivier MARRE, Cyril MONIER, Marc PANANCEAU et Yves FRÉGNAC. « Animation of natural scene by virtual eye-movements evokes high precision and low noise in V1 neurons ». In : *Frontiers in Neural Circuits* 7 (2013), p. 206. ISSN : 1662-5110. DOI : 10.3389/fncir.2013.00206. URL : <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fncir.2013.00206/abstract> (cf. p. 17, 19).
- [9] Victor BOUTIN, Angelo FRANCIOSINI, Franck RUFFIER et Laurent U PERRINET. « Effect of top-down connections in Hierarchical Sparse Coding ». In : *Neural Computation* (4 fév. 2020). URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/boutin-franciosini-ruffier-perrinet-20-feedback/> (cf. p. 19).
- [10] Romain BRETTE. « Is coding a relevant metaphor for the brain ? » en. In : *Behavioral and Brain Sciences* (fév. 2019). 00002, p. 1-44. ISSN : 0140-525X, 1469-1825. DOI : 10/gfvs6r. URL : [https://www.cambridge.org/core/product/identifiser/S0140525X19000049/type/journal\\_article](https://www.cambridge.org/core/product/identifiser/S0140525X19000049/type/journal_article) (visité le 22/02/2019) (cf. p. 20).
- [11] Vincent BRINGUIER, Frédéric CHAVANE, Larry GLAESER et Yves FRÉGNAC. « Horizontal Propagation of Visual Activity in the Synaptic Integration Field of Area 17 Neurons ». en. In : *Science* 283.5402 (jan. 1999). 00535, p. 695-699. ISSN : 0036-8075, 1095-9203. DOI : 10/b9shf4. URL : <http://science.sciencemag.org/content/283/5402/695> (visité le 07/02/2019) (cf. p. 17).
- [12] Mark a CHANGIZI, Andrew HSIEH, Romi NIJHAWAN, Ryota KANAI et Shinsuke SHIMOJO. « Perceiving the Present and a Systematization of Illusions. » In : *Cognitive science* (2008). ISSN : 0364-0213. DOI : 10.1080/03640210802035191. pmid : 21635343 (cf. p. 5).

- [13] Sandrine CHEMLA, Alexandre REYNAUD, Matteo DIVOLO, Yann ZERLAUT, Laurent U PERRINET, Alain DESTEXHE et Frédéric Y CHAVANE. « Suppressive waves disambiguate the representation of long-range apparent motion in awake monkey V1 ». In : *Journal of Neuroscience* 2792 (18 mars 2019), p. 18. DOI : 10.1523/JNEUROSCI.2792-18.2019. URL : <http://www.jneurosci.org/content/early/2019/03/18/JNEUROSCI.2792-18.2019> (visité le 27/07/2018) (cf. p. 15, 17).
- [14] Wentworth D'ARCY THOMPSON. *On growth and form*. Open Library ID : OL6604798M. Cambridge [Eng.] : University press, 1917. xv, 793 (cf. p. 6).
- [15] Jean-Bernard DAMASSE, Laurent U PERRINET, Laurent MADELAIN et Anna MONTAGNINI. « Reinforcement effects in anticipatory smooth eye movements ». In : *Journal of Vision* 18.11 (1<sup>er</sup> oct. 2018), p. 14-14. ISSN : 1534-7362. DOI : 10.1167/18.11.14. URL : <https://jov.arvojournals.org/article.aspx?articleid=2707670> (visité le 22/10/2018) (cf. p. 12).
- [16] Karl FRISTON. « The free-energy principle : a unified brain theory ? » In : *Nature Reviews Neuroscience* 11.2 (2010), p. 127-138. ISSN : 1471-003X. DOI : 10.1038/nrn2787. URL : <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nrn2787> (cf. p. 4, 7).
- [17] Karl FRISTON, Rick A ADAMS, Laurent U PERRINET et Michael BREAKSPEAR. « Perceptions as Hypotheses : Saccades as Experiments ». In : *Frontiers in Psychology* 3 (2012). ISSN : 1664-1078. DOI : 10.3389/fpsyg.2012.00151. URL : <http://dx.doi.org/10.3389/fpsyg.2012.00151> (cf. p. 7, 9).
- [18] Karl FRISTON, Klaas STEPHAN, Baojuan LI et Jean DAUNIZEAU. « Generalised Filtering ». In : *Mathematical Problems in Engineering* 2010 (2010), p. 1-34. ISSN : 1024-123X. DOI : 10.1155/2010/621670. URL : <http://www.hindawi.com/journals/mpe/2010/621670/> (cf. p. 8).
- [19] Samanwoy GHOSH-DASTIDAR et Hojjat ADELI. « Third generation neural networks : Spiking neural networks ». In : *Advances in Computational Intelligence*. Springer, 2009, p. 167-178 (cf. p. 16).
- [20] Joshua I. GLASER, Matthew G. PERICH, Pavan RAMKUMAR, Lee E. MILLER et Konrad P. KORDING. « Population coding of conditional probability distributions in dorsal premotor cortex ». En. In : *Nature Communications* 9.1 (mai 2018). 00005, p. 1788. ISSN : 2041-1723. DOI : 10/gdhvzr. URL : <https://www.nature.com/articles/s41467-018-04062-6> (visité le 08/02/2019) (cf. p. 15).
- [21] R L GREGORY. « Perceptions as hypotheses ». In : *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences* 290.1038 (juill. 1980). 00670, p. 181-197. DOI : 10/cgdwx9 (cf. p. 7).
- [22] David HANSEL et Carl van VREESWIJK. « The mechanism of orientation selectivity in primary visual cortex without a functional map ». In : *Journal of Neuroscience* 32.12 (2012), p. 4049-4064 (cf. p. 17).
- [23] David J HEEGER. « Theory of cortical function. » In : *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* (2017), p. 201619788. ISSN : 1091-6490. DOI : 10.1073/pnas.1619788114. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/28167793> (cf. p. 8, 19).

- [24] Dirk JANCKE et Wolfram ERLHAGEN. « Bridging the gap : a model of common neural mechanisms underlying the Frblich effect, the flash-lag effect, and the representational momentum effect ». In : *Space and time in perception and action* (2010), p. 422-440. DOI : 10.1017/CB09780511750540.025 (cf. p. 14).
- [25] R. E. KALMAN. « A New Approach to Linear Filtering and Prediction Problems ». In : *Journal of Basic Engineering* 82.1 (1960), p. 35. ISSN : 00219223. DOI : 10.1115/1.3662552. URL : <http://fluidsengineering.asmedigitalcollection.asme.org/article.aspx?articleid=1430402> (cf. p. 8).
- [26] Bernhard A KAPLAN, Anders LANSNER, Guillaume S MASSON et Laurent U PERRINET. « Anisotropic connectivity implements motion-based prediction in a spiking neural network ». In : *Frontiers in Computational Neuroscience* 7.112 (17 sept. 2013). DOI : 10.3389/fncom.2013.00112. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/kaplan-13> (cf. p. 17).
- [27] Povilas KARVELIS, Aaron R SEITZ, Stephen M LAWRIE et Peggy SÈRIÈS. « Autistic traits, but not schizotypy, predict increased weighting of sensory information in Bayesian visual integration ». In : *eLife* 7 (2018), e34115 (cf. p. 9).
- [28] Lachlan KENT, George van DOORN, Jakob HOHWY et Britt KLEIN. « Bayes, time perception, and relativity : The central role of hopelessness ». In : *Consciousness and Cognition* 69 (mars 2019). 00000, p. 70-80. ISSN : 1053-8100. DOI : 10/gft7b2. URL : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1053810018304161> (visité le 06/02/2019) (cf. p. 9).
- [29] Mina A KHOEI, Guillaume S MASSON et Laurent U PERRINET. « Motion-based prediction explains the role of tracking in motion extrapolation ». In : *Journal of Physiology-Paris* 107.5 (nov. 2013), p. 409-420. ISSN : 0928-4257. DOI : 10.1016/j.jphysparis.2013.08.001. URL : <http://www.citeulike.org/user/LaurentPerrinet/article/12281049> (cf. p. 14, 17).
- [30] Mina A KHOEI, Guillaume S MASSON et Laurent U PERRINET. « The flash-lag effect as a motion-based predictive shift ». In : *PLoS Computational Biology* 13.1 (26 jan. 2017), e1005068. DOI : 10.1371/journal.pcbi.1005068. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/khoei-masson-perrinet-17/> (cf. p. 13, 17).
- [31] H KIRCHNER et Sj THORPE. « Ultra-Rapid Object Detection with Saccadic Eye Movements : Visual Processing Speed Revisited ». In : *Vision Research* 46.11 (2006), p. 1762-76. ISSN : 0042-6989. DOI : 10.1016/j.visres.2005.10.002. pmid : 16289663. URL : <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0042698905005110> (cf. p. 5, 9).
- [32] David C. KNILL et Alexandre POUGET. « The Bayesian brain : the role of uncertainty in neural coding and computation ». In : *Trends in Neurosciences* 27.12 (2004), p. 712-719. ISSN : 0166-2236. DOI : 10.1016/j.tins.2004.10.007. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tins.2004.10.007>  
<http://www.bcs.rochester.edu/people/alex/Publications.htm>  
<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0166223604003352>  
<http://www.sciencedirect.com/science/article/B6T0V-4DSGXRV-1/2/cd1dd12abdb9ba8e3aeef84e023> (cf. p. 4).



- [33] E. KOWLER, C. D. AITKIN, N. M. ROSS, E. M. SANTOS et M. ZHAO. « Davida Teller Award Lecture 2013 : The importance of prediction and anticipation in the control of smooth pursuit eye movements ». In : *Journal of Vision* 14.5 (2014), p. 1-16. ISSN : 1534-7362. DOI : 10.1167/14.5.10. URL : <http://jov.arvojournals.org/Article.aspx?doi=10.1167/14.5.10> (cf. p. 12).
- [34] Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET, Cyril MONIER, Jose-Manuel ALONSO, Ad M AERTSEN, Yves FRÉGNAC et Guillaume S MASSON. « Push-Pull Receptive Field Organization and Synaptic Depression : Mechanisms for Reliably Encoding Naturalistic Stimuli in V1 ». In : *Frontiers in Neural Circuits* 10 (2016). ISSN : 1662-5110. DOI : 10.3389/fncir.2016.00037. URL : <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fncir.2016.00037/full> (cf. p. 17, 19).
- [35] Alex KRIZHEVSKY, Ilya SUTSKEVER et Geoffrey E HINTON. « ImageNet Classification with Deep Convolutional Neural Networks ». In : *Advances in Neural Information Processing Systems 25*. Sous la dir. de F. PEREIRA, C. J. C. BURGES, L. BOTTOU et K. Q. WEINBERGER. Curran Associates, Inc., 2012, p. 1097-1105. URL : <http://papers.nips.cc/paper/4824-imagenet-classification-with-deep-convolutional-neural-networks.pdf> (cf. p. 4).
- [36] Hugo LADRET, Nelson CORTES, Frédéric Y CHAVANE, Laurent U PERRINET et Christian CASANOVA. « Orientation selectivity to synthetic natural patterns in a cortical-like model of the cat primary visual cortex ». In : *Proceedings of the Society for Neuroscience conference*. 403.16 / P20. 2019. URL : <https://www.abstractsonline.com/pp8/#!/7883/presentation/65859> (cf. p. 17).
- [37] Xavier LAGORCE, Garrick ORCHARD, Francesco GALLUPPI, Bertram E. SHI et Ryad B. BENOSMAN. « HOTS : A Hierarchy of Event-Based Time-Surfaces for Pattern Recognition ». In : *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 39.7 (2017), p. 1346-1359. ISSN : 0162-8828. DOI : 10.1109/TPAMI.2016.2574707. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/27411216><http://ieeexplore.ieee.org/document/7508476/> (cf. p. 16).
- [38] Victor A. F. LAMME et Pieter R. ROELFSEMA. « The Distinct Modes of Vision Offered by Feedforward and Recurrent Processing ». In : *Trends in Neurosciences* 23.11 (1<sup>er</sup> nov. 2000), p. 571-579. ISSN : 0166-2236, 1878-108X. DOI : 10/ccv3w2. pmid : 11074267. URL : [https://www.cell.com/trends/neurosciences/abstract/S0166-2236\(00\)01657-X](https://www.cell.com/trends/neurosciences/abstract/S0166-2236(00)01657-X) (visité le 18/03/2019) (cf. p. 5).
- [39] Ralph LINSKER. « Perceptual neural organization : Some approaches based on network models and information theory ». In : *Annual review of Neuroscience* 13.1 (1990), p. 257-281 (cf. p. 4).
- [40] D.M M. MACKAY. « Perceptual Stability of a Stroboscopically Lit Visual Field containing Self-Luminous Objects ». In : *Nature* 181.4607 (1958), p. 507-508. ISSN : 0028-0836. DOI : 10.1038/181507a0. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/13517199><http://dx.doi.org/10.1038/181507a0><http://www.nature.com/doifinder/10.1038/181507a0> (cf. p. 12).

- [41] Nikola T. MARKOV et al. « The role of long-range connections on the specificity of the macaque interareal cortical network ». In : *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110.13 (2013), p. 5187-5192. ISSN : 0027-8424. DOI : 10.1073/PNAS.1218972110. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/23479610><http://www.pubmedcentral.nih.gov/articlerender.fcgi?artid=PMC3612613> (cf. p. 17).
- [42] D. MARR. *Vision : A Computational Investigation into the Human Representation and Processing of Visual Information*. 00278 Published : Paperback. Henry Holt & Company, 1983. URL : <http://www.worldcat.org/isbn/0716715678> (cf. p. 6).
- [43] M. Berk MIRZA, Rick A. ADAMS, Christoph MATHYS et Karl J. FRISTON. « Human visual exploration reduces uncertainty about the sensed world ». In : *PLOS ONE* 13.1 (jan. 2018). Sous la dir. de Stefan KIEBEL, e0190429. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0190429. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/29304087> (cf. p. 7).
- [44] Lyle MULLER, Frédéric CHAVANE, John REYNOLDS et Terrence J. SEJNOWSKI. « Cortical travelling waves : mechanisms and computational principles ». In : *Nature Reviews Neuroscience* (mars 2018). ISSN : 1471-003X. DOI : 10.1038/nrn.2018.20. URL : <http://www.nature.com/doifinder/10.1038/nrn.2018.20> (cf. p. 15-17).
- [45] Romi NIJHAWAN. « Neural delays, visual motion and the flash-lag effect. » In : *Trends in Cognitive Sciences* 6.9 (2002), p. 387-393. ISSN : 1364-6613. DOI : 10.1016/S1364-6613(02)01963-0. URL : <http://view.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/12200181> (cf. p. 12).
- [46] Romi NIJHAWAN et S. Si WU. « Compensating time delays with neural predictions : are predictions sensory or motor ? » In : *Philosophical Transactions of the Royal Society A : Mathematical, Physical and Engineering Sciences* 367.1891 (2009), p. 1063-1078. ISSN : 1471-2962. DOI : 10.1098/rsta.2008.0270. URL : <http://rsta.royalsocietypublishing.org/cgi/doi/10.1098/rsta.2008.0270><http://dx.doi.org/10.1098/rsta.2008.0270> (cf. p. 12).
- [47] Peter O'CONNOR, Daniel NEIL, Shih-Chii LIU, Tobi DELBRUCK et Michael PFEIFFER. « Real-time classification and sensor fusion with a spiking deep belief network ». In : *Frontiers in Neuroscience* 7 (2013), p. 178. ISSN : 1662-453X. DOI : 10.3389/fnins.2013.00178. URL : <http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fnins.2013.00178/abstract> (cf. p. 16).
- [48] Bruno A OLSHAUSEN et David J FIELD. « Sparse coding with an overcomplete basis set : A strategy employed by V1 ? » In : *Vision research* 37.23 (1997), p. 3311-3325 (cf. p. 19).
- [49] Hélène PAUGAM-MOISY et Sander BOHTE. « Computing with spiking neuron networks ». In : *Handbook of natural computing*. Springer, 2012, p. 335-376 (cf. p. 17).
- [50] Laurent U PERRINET. « An adaptive homeostatic algorithm for the unsupervised learning of visual features ». In : *Vision* 3.3 (2019), p. 47. DOI : 10.3390/vision3030047. URL : <https://spikeai.github.io/HULK/> (cf. p. 19).

- [51] Laurent U PERRINET. « Role of homeostasis in learning sparse representations ». In : *Neural Computation* 22.7 (17 juill. 2010), p. 1812-36. ISSN : 1530-888X. DOI : 10.1162/neco.2010.05-08-795. URL : <https://arxiv.org/abs/0706.3177> (cf. p. 19).
- [52] Laurent U PERRINET. « Sparse Models for Computer Vision ». In : *Biologically Inspired Computer Vision*. Sous la dir. de Gabriel CRISTÓBAL, Laurent U PERRINET et Matthias S KEIL. Wiley-VCH Verlag GmbH et Co. KGaA, nov. 2015. Chap. 13. ISBN : 9783527680863. DOI : 10.1002/9783527680863.ch14. URL : <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9783527680863.ch14/summary> (cf. p. 19).
- [53] Laurent U PERRINET. « Temps et cerveau : comment notre perception nous fait voyager dans le temps ». In : *The Conversation* (2019). URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/perrinet-19-temps/> (cf. p. 12).
- [54] Laurent U PERRINET, Rick A ADAMS et Karl FRISTON. « Active inference, eye movements and oculomotor delays ». In : *Biological Cybernetics* 108.6 (16 déc. 2014), p. 777-801. ISSN : 1432-0770. DOI : 10.1007/s00422-014-0620-8. URL : <http://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00422-014-0620-8> (cf. p. 10, 11, 14).
- [55] Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Motion-based prediction is sufficient to solve the aperture problem ». In : *Neural Computation* 24.10 (2012), p. 2726-50. URL : <https://arxiv.org/abs/1208.6471> (cf. p. 14, 17).
- [56] R P RAO et D H BALLARD. « Predictive coding in the visual cortex : a functional interpretation of some extra-classical receptive-field effects. » In : *Nature neuroscience* (1999). ISSN : 1097-6256. DOI : 10.1038/4580 (cf. p. 4, 7, 8, 19).
- [57] Cesar U RAVELLO, Laurent U PERRINET, Maria-José ESCOBAR et Adrián G PALACIOS. « Speed-Selectivity in Retinal Ganglion Cells is Sharpened by Broad Spatial Frequency, Naturalistic Stimuli ». In : *Scientific Reports* 9.1 (24 jan. 2019). DOI : 10.1038/s41598-018-36861-8. URL : <https://doi.org/10.1038%2Fs41598-018-36861-8> (cf. p. 17).
- [58] Claudio SIMONCINI, Laurent U PERRINET, Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN et Guillaume S MASSON. « More is not always better : dissociation between perception and action explained by adaptive gain control ». In : *Nature Neuroscience* (2012). DOI : 10.1038/nn.3229. URL : <http://www.nature.com/neuro/journal/vaop/ncurrent/full/nn.3229.html> (cf. p. 19).
- [59] *Statistical Parametric Mapping : The Analysis of Functional Brain Images - 1st Edition*. 02405. 2012. URL : <https://www.elsevier.com/books/statistical-parametric-mapping-the-analysis-of-functional-brain-images/penny/978-0-12-372560-8> (visité le 04/02/2019) (cf. p. 7).
- [60] Elaine TRING et Dario L. RINGACH. « On the Subspace Invariance of Population Responses ». en. In : *arXiv :1811.03251 [q-bio]* (nov. 2018). 00000 arXiv : 1811.03251. URL : <http://arxiv.org/abs/1811.03251> (visité le 08/02/2019) (cf. p. 17).

- [61] Federico E. TURKHEIMER et al. « Conflicting Emergences. Weak vs. strong emergence for the modelling of brain function ». In : *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* (jan. 2019). 00000. ISSN : 0149-7634. DOI : 10/gft5mn. URL : <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0149763418308315> (visité le 04/02/2019) (cf. p. 6).
- [62] Gaël VAROQUAUX et Russell POLDRACK. « Predictive models avoid excessive reductionism in cognitive neuroimaging ». en. In : (2019), p. 6. DOI : 10.1016/j.conb.2018.11.002. URL : <https://doi.org/10.1016/j.conb.2018.11.002> (cf. p. 6, 20).
- [63] William E VINJE et Jack L GALLANT. « Natural Stimulation of the Nonclassical Receptive Field Increases Information Transmission Efficiency in V1 ». In : (2002) (cf. p. 19).
- [64] Hermann VON HELMHOLTZ. *Handbuch der physiologischen Optik*. T. 9. Leipzig : Leopold Voss, 1867 (cf. p. 7).
- [65] Eugene P WIGNER. « The unreasonable effectiveness of mathematics in the natural sciences ». In : *Mathematics and Science*. World Scientific, 1990, p. 291-306 (cf. p. 4).