

Centre National de la Recherche Scientifique

Rapport d'activité scientifique sur les travaux effectués

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
https://laurentperrinet.github.io/
Laurent.Perrinet@univ-amu.fr

7 janvier 2020

1 Introduction : codage prédictif et code neural

Le but de mon activité de recherche est de déchiffrer le “code neural”, c’est-à-dire de révéler dans la structure dynamique de l’activité neurale des algorithmes fonctionnels de traitement de l’information. Plus particulièrement je m’intéresse à comprendre comment le système visuel peut exploiter les régularités statistiques des scènes naturelles pour traiter le flux sensoriel de façon la plus efficace possible. Ce thème de recherche s’intègre donc plus généralement au problème de notre compréhension entre la structure du système nerveux central et de sa fonction. À ce titre, l’étude de l’intégration spatio-temporelle de l’information sensorielle est primordiale. En effet, les neurones présentent des contraintes physiologiques qui font que l’information sensorielle est locale aux premiers étages de captation du signal, alors qu’elle doit devenir globale et unique au niveau de la réponse comportementale. De plus, au fur et à mesure qu’ils montent les voies sensorielles jusqu’à la réponse motrice, ces signaux subissent de nombreuses transformations et subissent différentes sources de bruit. Ces problèmes se révèlent de façon saillante dans le système oculomoteur : Devant une réponse visuelle, comme l’image d’un prédateur pour une proie (et inversement), il est primordial à la survie du “sujet voyant” de pouvoir orienter son regard de façon efficace vers l’objet d’intérêt et de programmer une réponse adaptée le plus rapidement possible.

Dans ce cadre, le système oculomoteur procure un excellent modèle pour mettre à jour des processus de codage prédictif dans le code neural. En particulier, quel codage neural est le plus efficace pour l’intégration de l’information ? Comment intégrer différentes sources d’information (montante, associative, descendante) ? Quel est le meilleur compromis entre rapidité de la réponse et sa précision ? Afin de répondre à ces questions fondamentales pour les neurosciences, nous allons les aborder suivant les niveaux d’études suggérés par MARR [Mar83]. Ceux-ci structurent mes axes de recherche suivant différentes approches :

Fonctionnelle Quelles fonctions sont à la source de la perception visuelle du mouvement ?

Algorithmique Comment exploiter le parallélisme et la dynamique des réseaux neuraux de façon efficace par rapport à la représentation de l’information visuelle ?

Computationnelle Comment implanter ces algorithmes dans la circuiterie neurale ? Quels enseignements ces modèles nous donnent pour déchiffrer le code neural ?

Cette dichotomie est bien sûr *a priori* arbitraire et constitue plutôt une grille de lecture pour aborder ces problèmes complexes.

Dans cet rapport, nous résumerons donc mon activité de recherche en suivant cette grille. Nous débuterons par un rappel rapide de mes travaux de thèse dans la section 2 et en particulier par l’étude du lien entre une propriété fonctionnelle (le codage ultra-rapide d’images naturelles) et son corrélat neural (un code neural utilisant la latence de décharge d’un neurone) tout en détaillant des algorithmes faisant le lien entre ces deux niveaux. Ensuite nous détaillerons dans la section 3 le travail initié au sein de l’équipe DYVA, dirigée par Guillaume Masson à l’INCM et en particulier les modèles que nous avons développés autour du système oculomoteur comme modèle dynamique d’intégration sensorielle. Je détaillerai enfin dans la section 4 les travaux de recherche effectués au sein de l’équipe INVIBE dirigée par Frédéric Chavane à l’INT et nous nous sommes focalisés sur les liens entre codage neural et dynamique de la réponse oculaire. Cette section pourra ainsi introduire mon programme de recherche que je compte mener en temps que Directeur de Recherche.

2 Rappels sur mon travail de thèse

Le but de mon travail de thèse était d'étendre la compréhension de modèles des facultés cognitives sous la forme de réseaux de neurones réalisant des algorithmes de la perception visuelle. En effet, j'avais développé sous la direction de Manuel Samuelidès, professeur de mathématiques à SUPAÉRO, des algorithmes novateurs de traitement de l'image basé sur des réseaux de neurones. Ces algorithmes sont basés sur des réseaux de neurones impulsionnels. En effet, les brèves impulsions du potentiel de membrane se propageant au fil des neurones sont une caractéristique universelle des systèmes nerveux. Grâce à la collaboration de ce dernier avec Simon Thorpe, chercheur au CERCO, j'ai pu développer une démarche d'ingénierie inverse, c'est-à-dire de comprendre le fonctionnement du code neural à partir de contraintes fonctionnelles. En effet, Simon Thorpe a démontré qu'il était possible de catégoriser des images, par exemple contenant ou non un animal, de façon très rapide avec une latence d'environ 150 ms [TFM96]. Des algorithmes neuromimétiques réalisant une telle prouesse, en supposant qu'ils sont basés sur un certain nombre de couche de traitements, doivent nécessairement effectuer de tels traitement avec un nombre minimal d'impulsions. L'objectif de ma thèse était d'étudier des codes neuraux plausibles qui ne nécessitent au maximum d'une impulsion par neurone.

2.1 Codage par rang

Tout d'abord, j'ai étudié l'influence de la forme de l'information axonale émise par les neurones sur les propriétés fonctionnelles du code neural. En effet, par sa nature événementielle et parallèle, l'information contenue dans l'activité neurale est radicalement différente de formes classiques de représentation de l'information. Dans le formalisme que nous avons choisi, seul la latence de décharge de la première impulsion par neurone importe. Au niveau de la population, ce sont les rapports entre les valeurs qui importent plutôt que leur valeur analogique. : Ainsi, nous pouvons dans une large mesure catégoriser une image indépendamment du contraste. L'hypothèse que nous avons alors retenue prédit que la valeur analogique est codée par son rang plutôt que par une valeur analogique, telle la fréquence de décharge. Cette solution est à la fois économique (elle peut être implémentée de façon physiologique de façon simple [Del+01a]) et robuste. En particulier, j'ai alors montré le lien entre la transformation d'une valeur analogique en un rang et le processus d'égalisation de l'histogramme [Per99], qui est caractéristique du fonctionnement neural [Lau81]. Un tel rapprochement a été ensuite exploité pour élaborer un modèle de rétine [RT01] et étendu au décodage de valeurs de rang pour l'optimisation de la reconstruction [Per10 ; PST04b].

En outre, j'ai montré pendant ma thèse le lien entre le codage par rang tel qu'il était proposé par Simon Thorpe et son équipe et des tests statistiques classiques. En effet, le résultat d'un test de corrélation de type Wilcoxon pouvait être rapproché de la dynamique d'un neurone utilisant un codage par rang. Grâce à un tel rapprochement et aux résultats du théorème central limite permutational, j'ai ainsi pu démontrer de façon analytique la dynamique de la distribution de la densité de probabilité de l'activité d'un neurone pour une entrée aléatoire [Per03]. Grâce à de tels résultats, nous avons pu prédire les seuils qui sont optimaux pour atteindre un certain compromis entre vitesse et précision, un ingrédient qui est particulièrement important pour la classification mais aussi par exemple en cours d'apprentissage de poids synaptiques.

2.2 Plasticité dépendant de la latence de décharge neurale

Connaissant ainsi de façon complète le comportement d'un neurone à codage par rang, j'ai pu implanter des algorithmes d'apprentissage pour ce type de réseaux. Nous avons alors exploité la mise en évidence récente d'un phénomène de potentiation ou de dépotentiation des synapses dépendant de l'ordre d'arrivée des potentiels d'action [BP98 ; Mar+97] (ou STDP). Celle-ci a été alors formalisée dans un cadre physiologique par des modèles génératifs [Per+01 ; PS00]. Nous avons ainsi montré que cette règle pouvait conduire à l'émergence de champs récepteurs réalistes de l'aire primaire visuelle [Del+01b].

Pour étendre la compréhension de tels mécanismes, nous avons étendu cette approche phénoménologique en essayant de comprendre *pourquoi* une telle règle d'apprentissage était efficace. En nous basant sur un coût basé sur la précision de la détection d'une vague synchrone de potentiels d'action, nous avons établi une règle d'apprentissage — similaire en nature mais modifiée par rapport à la règle phénoménologique — qui permettait de détecter des structures cohérentes dans les entrées pré-synaptiques [PS02a]. De tels travaux ont été récemment étendus à des modèles physiologiques encore plus réalistes [Mas12]. Ils correspondent à des principes d'optimalité qui ont été étendus à des problèmes d'apprentissage plus complexes [HPM13].

2.3 Codage épars

Pour étendre ce type d'architectures à des entrées plus réalistes, comme des images naturelles, j'ai ensuite développé l'architecture proposée par RULLEN et THORPE [RT01]. En effet, celle-ci était basée sur une approximation d'une base d'ondelettes pour lequel nous avons montré qu'elle peut être optimisée en découplant base de décomposition et base de synthèse [PST04b]. Une fois ce modèle de rétine optimisé, j'ai voulu l'étendre et modéliser l'aire visuelle primaire qui se caractérise par un plus grand nombre de filtres sélectifs à différentes orientations. Toutefois, nous avons alors observé qu'en augmentant le nombre de filtres, de telle sorte que la base devient sur-complète, le code neural devient redondant et perd de son efficacité. Afin de lever cette source d'inefficacité, j'ai implanté une méthode de propagation "en-avant" d'un signal de décorrélation utilisant des connections latérales. Nous avons alors mis en évidence [PS02b ; PS02c ; PST04a] le parallèle entre une telle approche et l'algorithme de Matching Pursuit [MZ93].

J'ai alors appliqué ce modèle à une architecture simplifiée de l'aire visuelle primaire. Les résultats ont montré qu'une telle représentation était efficace et qu'elle répliquait le caractère épars du code neural dans l'aire visuelle primaire (V1). En effet, par rapport à un modèle classique (tel que celui de [RT01]), l'activité neurale telle qu'elle est mesurée physiologiquement est plus *éparse*, c'est-à-dire qu'on observe moins de potentiels d'action que la prédiction linéaire. Un tel principe peut s'expliquer en terme d'économie de moyen (on code le même signal avec moins de potentiels d'action) ou plus généralement en terme d'efficacité car on ne code que les parties les plus significatives du signal. Par ailleurs, cette règle a été utilisée pour la définition d'un coût de représentation qui permet d'expliquer la formation de champs récepteurs dans l'aire visuelle primaire [OF96]. Nous avons alors considéré un tel principe et montré des résultats similaires pour V1 [PST03] et qui ont été ensuite généralisés à des conditions expérimentales plus génériques [Per10]. De plus, j'ai montré qu'une telle représentation conduisait à une grande régularité des coefficients

analogiques en fonction de leur rang, une propriété essentielle pour leur utilisation dans des réseaux de neurones tels que nous les étudions [PST04b]. J’ai récemment publié une revue de l’état de l’art dans ce domaine [Per15] et ces travaux sont toujours menés activement (par exemple [Per16]).

2.4 Synthèse

Pour résumer, ces travaux de thèse ont permis de réaliser l’objectif initial et de proposer des solutions novatrices pour comprendre des aspects essentiels du codage neural dans les aires visuelles de bas niveau. À partir de l’architecture événementielle et parallèle du code neural dans l’aire V1, nous avons alors mis en évidence l’importance du caractère épars du code neural, aussi bien pour optimiser l’efficacité de la représentation d’une image (le codage) que pour implanter des algorithmes efficaces d’apprentissage non-supervisé.

En résumé, ces travaux sur l’étude du flux parallèle, asynchrone et épars dans le traitement visuel ultra-rapide [Per03] m’ont permis de développer des modèles tout en les confrontant à des applications au traitement de l’image comme la compression d’image ou la reconnaissance d’objets. Nous avons ainsi développé un formalisme original de représentation optimale par des réseaux de neurones impulsionnels de l’information visuelle pour des images statiques. Ceux-ci comprennent aussi bien des applications “bas-niveau” (compression d’image, denoising) que “haut-niveau” (détection, segmentation).

Toutefois, ils comportent des limites. Tout d’abord, ces modèles étaient le plus souvent limités aux modèles à codage par rang implanté dans le laboratoire et manquaient de généralité par rapport à des modèles neuro-mimétiques. Ensuite, les entrées que nous considérons étaient le plus souvent constituées d’images statiques. Enfin, les activités neurales sont sensées représenter des valeurs analogiques, mais de telles représentations ne peuvent pas explicitement coder pour des dimensions essentielles de l’information, comme l’incertitude d’une mesure. Mes travaux en post-doctorat et en tant que chercheur m’ont ensuite permis d’étendre de tels modèles à des entrées dynamiques.

3 Travail accompli en tant que chargé de recherche (2004-2012)

En effet, à mon arrivée dans l’équipe DyVA (Dynamique de la Vision et de l’Action) dirigée par Guillaume Masson à l’INCM, j’ai étendu les modèles développés durant ma thèse tout en les ouvrant à de nouveaux axes de recherche. En particulier, un objectif majeur a été :

1. de baser la représentation de l’information sur les solides fondations théoriques de la théorie de la probabilité,
2. d’élargir les modèles à des bases neurophysiologiques plus plausibles,
3. mais aussi de valider les modèles en lien direct avec les expériences comportementales et physiologiques qui étaient conduites dans le laboratoire.

Tout d’abord, je vais les placer dans leur contexte tant au niveau de leur intégration dans les travaux de l’équipe qu’aux niveaux des différents contrats que nous avons obtenus pour les réaliser. Ces travaux ont été développés entre les années 2004 et 2010 (date du déménagement du laboratoire dans un nouveau site), notamment

dans le cadre des projets européens “FACETS” et “BrainScaleS” et exposés dans de nombreuses conférences internationales et revues (Neural Computation, Vision Research, ...). Je vais dans cette section expliciter rapidement ces différents points essentiels pour comprendre mon activité de recherche des dix derniers semestres.

3.1 Le champ récepteur comportemental (avec G. Masson)

Nous avons poursuivi ainsi nos efforts de modélisation pour comprendre comment un décodage probabiliste de l’activité des différentes sous-populations neurales peut rendre compte de ce “champ récepteur comportemental”. Du point de vue théorique, ceci revient à tenter de reconstruire les propriétés de chacune des sous-populations à partir des distributions de probabilités obtenues comportementalement et de baser une fonction de décision sur un observateur idéal pouvant extraire vitesse et direction à partir d’une représentation distribuée probabiliste. Ce type de modèle Bayésien contraint l’espace de paramètres à explorer aussi bien comportementalement que pour les modèles : Il permet en particulier de valider l’efficacité du système visuel par rapport à un “observateur idéal”. Nous avons poursuivi nos travaux comportementaux chez l’homme et chez le singe visant à décrire les propriétés spatio-temporelles et leurs dynamiques du champ récepteur comportemental sous-jacent à l’initiation des réponses oculaires réflexes. Il est à noter que cette définition du champ récepteur est en quelque sorte un retour aux sources puisque c’est SHERRINGTON [She06] qui la formula en premier sous la forme suivante : “the whole set of points of skin surface from which the scratch-reflex can be elicited”. Nous avons exploré les interactions entre populations de neurones telles qu’il est possible de les mesurer en titrant la réponse à un stimulus en fonction de son contexte, spatialement recouvrant ou non. La structure spatio-temporelle du champ peut ainsi être cartographiée au moyen de la technique de corrélation inverse (ou classification d’image en psychophysique) adaptée pour les réponses oculaires réflexes. Ces travaux donnent ainsi une image complète de ce “champ sensorimoteur” au moyen d’un ensemble d’opérateurs définis à partir d’un modèle inférentiel de décodage des populations neurales sous-jacentes [Per+05 ; PBM06 ; PM08 ; PM07 ; Per+09b]. Ce travail a notamment abouti à une publication de revue dans *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* [MP12].

3.2 Modélisation inférentielle dynamique (avec A. Montagnini et G. Masson)

Ces travaux se rapprochent d’une modélisation Bayésien de l’intégration des signaux de mouvements : la décision perceptive est élaborée à partir de représentations distribuées, probabilistes, des différents signaux ambigus issus de l’image mais aussi des connaissances à priori que possède le système visuel sur les régularités de l’environnement. Cette approche permet de saisir dans un même cadre théorique le traitement de l’information visuelle à différents niveaux d’analyse (neural, comportemental). Un problème théorique majeur est cependant l’aspect statique de ces modélisations. Les connaissances a priori sont statiques et seules les représentations probabilistes de l’image peuvent évoluer dans le temps. Nous nous sommes attaqués à ce problème à partir de nos travaux antérieurs sur la poursuite oculaire. Sur le plan théorique, nous avons étudié différents modèles dynamiques comme la mise à jour du prior ou la propagation spatiale d’inférence. Cette approche s’est accompagnée d’un travail expérimental spécifique pour définir les différents paramètres du modèle

(estimation des variances des signaux 1D et 2D ; paramètres de l'évolution temporelle du prior). Les conséquences de cette approche pour la modélisation d'un système moteur simple ont été étudiées en prenant en compte la dynamique de la boucle sensorimotrice elle-même [Mon+06 ; Mon+07a ; Mon+07b ; Mon+07c]. Enfin, du point de vue oculomoteur, ce système dynamique peut s'apparenter à un filtre de Kalman et le contrôle de la boucle sensori-motrice implique de comprendre comment le système dans son ensemble peut contrôler de façon optimale les différentes stratégies de mouvement de l'œil [Bog+11 ; Fle+11]. Nous avons récemment publié une revue de l'état de l'art dans ce domaine [MPM15].

3.3 Neurosciences Computationnelles : déchiffrer le code neuronal de la perception visuelle du mouvement

L'équipe DyVA s'est largement impliquée dans le développement d'outils de modélisation afin de mieux comprendre les problèmes liés à l'intégration spatio-temporelle d'information pour la perception visuelle. Ces outils se définissent

1. en premier lieu dans un cadre théorique de compréhension des mécanismes des processus neuraux. Ceux-ci sont alors définis en utilisant les outils mathématiques pour l'étude des systèmes dynamiques complexes qui sont empruntés des probabilités, du calcul stochastique et de la physique statistique [DP10].
2. en interface avec les résultats neuro-physiologiques et comportementaux.

Nous avons construit des stratégies de simulation qui permettent de répondre à ces critères en utilisant une interface commune (basée sur Python) qui s'interface avec différents simulateurs [Dav+07 ; Dav+08] (Collaboration avec A. Davison, UNIC - Gif-sur-yvette, Eilif Mueller, Heidelberg). Cette méthode est devenue *de facto* un des standards pour la description de réseaux de neurones bio-mimétiques (voir <https://github.com/NeuralEnsemble/PyNN> - 508 citations à ce jour sur Google Scholar¹).

3.4 Implémentations neurales : diversité des réponses neurales et fonctionnalités visuelles (avec J. Kremkow et N. Voges)

Une stratégie complémentaire aux deux précédentes est de confronter les connaissances neuro-physiologiques à une implémentation de ce type d'algorithme dans un cadre de modélisation neurale. Nous avons simulé des réseaux de neurones récurrents de large taille afin de simuler des effets de populations qui ne peuvent pas être mis en évidence dans des systèmes plus simples [Kre05]. Ces réseaux sont utilisés traditionnellement afin d'étudier leur propriétés complexes des systèmes dynamiques [Kre+07a] et nous les avons étendu pour qu'ils implantent les fonctionnalités et algorithmes désirés (collaboration avec Ad Aertsen, Freiburg). Nous avons étudié en particulier l'importance de certaines caractéristiques neurales pour l'implémentation de ces réseaux :

1. caractère impulsionnel de l'information neurale : les neurones génèrent des signaux prototypiques (Potentiels d'Action, PA) qui favorisent la détection d'événements neuraux synchronisés. Nous avons étudié comment les PAs

1. Au 7 janvier 2020, cf. https://scholar.google.com/scholar?cluster=4324955271726120014&hl=fr&as_sdt=0,39

peuvent simplifier l'implémentation de fonctionnalités neurales et en particulier le rôle particulier de la balance active entre excitation et inhibition [Kre+08a; Kre+07b; Kre+09; Kre+10; Kre+16; Kre+08b; VKP08].

2. stratification des connexions corticales horizontales : le cortex révèle une connectivité par sauts et une connectivité prototypique qui permet une représentation explicite de l'information utilisée par le système inférentiel. Nous avons étudié pourquoi cette architecture est nécessaire à une implémentation de stratégie de contrôle prédictif et ses implications quant à la dynamique neurale [Per+09b; VKP08; VP08; VP12; VP09a; VP09b; Vog+10].

Ces études nécessitent un important ensemble de moyens humains et informatiques pour implanter ces algorithmes et produire des simulations de tailles réalistes (million de neurones, milliard de connections, centaines de conditions et paramètres expérimentaux) qui nécessitent des collaborations (dans le cadre de FACETS et BrainScaleS) et des moyens conséquents. Une telle méthodologie a permis des collaborations innovantes, comme par exemple en mettant en évidence des comportements non-linéaires en adéquation avec les observations en Imagerie Optique [Per+09a]. Toutefois, nous avons rencontrés des limites dans cette approche, notamment dans le manque d'interactions entre les différentes disciplines (modélisation, physiologie, comportement) et c'est pourquoi j'ai participé à l'élaboration d'un nouvel axe de recherche lors du déménagement de notre équipe sur le site de la Timone.

4 Activités de recherche dans l'équipe InViBe (2012-2018)

En effet, suivant la restructuration des neurosciences sur les différents sites du CNRS à Marseille, le laboratoire INCM a intégré un nouveau site sur le campus de la faculté de médecine de la Timone, l'Institut de Neurosciences de la Timone (INT). Ce déménagement a pris place fin 2010 et a donné lieu à une restructuration des équipes arrivantes pour assurer la cohésion de l'ensemble. Notamment, l'équipe DyVA est devenue l'équipe "inference and visual behavior" (INViBE). Tout en gardant de nombreux points commun avec les thèmes et méthodes développés à l'INCM, la formation de cette nouvelle équipe a permis de redéfinir son champ d'action. Notamment, l'accent a été mis sur l'intégration des pistes de recherche développées individuellement dans l'équipe et je vais développer dans cette section les principales contributions que j'ai pu apporter.

Une étape importante dans la structuration du thème de recherche a été la recherche de nouvelles sources de financement et de nouvelles collaborations. En particulier, nous avons obtenu un financement important grâce au projet BrainScaleS (commission européenne, contrat numéro FP7-269921), qui nous a permis d'envisager l'élaboration de nouveaux types d'algorithmes basés sur ces recherches. Une autre étape importante a été la collaboration avec Karl Friston à l'University College de Londres qui a permis d'étendre la portée théorique des modèles probabilistes que nous utilisons. Cette collaboration a pris la forme d'une mission longue de 14 mois (d'octobre 2010 à février 2012) sous l'invitation de Karl Friston et a permis l'établissement de nombreuses collaborations dans Londres et nationalement (notamment Jim Bednar à Edinburgh). Ces différents facteurs ont contribué à la restructuration du projet de recherche durant cette période que je détaille ici.

En particulier, tout en gardant une lecture proche des niveaux d'étude de Marr, nous allons progressivement les dépasser pour mettre en avant les collaborations entre différents niveaux. Pour cela nous allons d'abord étudier une approche héritée de l'ingénierie des systèmes pour caractériser le système oculomoteur (Sec. 4.1), pour ensuite étudier le rôle fonctionnel des interactions latérales dans l'intégration spatio-temporelle, et en particulier le rôle du codage prédictif (Sec. 4.2 et 4.3). Afin de confronter de tels modèles avec des données physiologiques et comportementales, nous allons enfin montrer des modèles de réseaux neuraux impulsifs à grande échelle, tout en formalisant une théorie de décodage de cette activité neurale en terme d'information visuelle (Sec. 4.4). Enfin, nous synthétiserons ces différentes approches en présentant le modèle de minimisation de l'énergie libre présentée par Karl Friston et son application à l'unification des différentes théories qui ont cours en neurosciences computationnelles (Sec. 4.5).

4.1 Caractérisation fonctionnelle du système oculomoteur [Leo+12 ; Sim+12]

Mesurer la vitesse et la direction d'un objet en translation est une étape computationnelle cruciale pour bouger nos yeux, nos mains dans l'environnement, attraper un objet ainsi que percevoir l'organisation de la scène visuelle et de ses éléments. Par exemple, alors que nous avons une bonne connaissance des mécanismes perceptifs et neuronaux de l'encodage et du décodage de l'information de direction ainsi que des algorithmes biologiquement plausibles utilisés dans différentes espèces, comment le cerveau traite et représente l'information de vitesse reste largement incompris. Des neurones sélectifs à la vitesse ont été identifiés à différents niveaux hiérarchiques des voies visuelles chez l'homme et le singe mais ne savons toujours pas précisément comment cette sélectivité est construite. Ceci explique l'absence de modèle consensuel sur cette question. Une hypothèse de travail est que ces mécanismes neuronaux, et leurs corrélats perceptifs, combinent de façon non-linéaire l'information locale de mouvement extraite à travers plusieurs filtres spatiotemporels, prenant avantage de la structure multi-échelle des images naturelles. De plus, l'organisation perceptive de la scène et de ses parties doivent être pris en compte pour une intégration contextuelle et dépendant de la tâche. Enfin, le code neural sous-jacent à la perception de la vitesse reste lui aussi largement mystérieux et donc nous sommes loin de comprendre comment l'information de vitesse est décodé pour contrôler des réponses (oculo-)motrices et des jugements perceptifs. Récemment, nous avons proposé que l'estimation de la vitesse est intrinsèquement un problème multi-échelle et dépendant de la tâche [Sim+12]. Nous avons défini un nouveau type de stimulus visuel de mouvement, des textures dynamiques dont la phase est aléatoire. Ces stimuli possèdent plusieurs des propriétés statistiques des images naturelles [Leo+12 ; Vac+15].

Une étape fondamentale a été franchie en important dans nos méthodes une approche héritée de l'ingénierie des systèmes. En effet, il est usuel pour caractériser le système oculomoteur d'utiliser des stimuli visuel simples comme des points, lignes ou des réseaux et de varier les paramètres de ces stimuli (contraste, orientation, direction, vitesse) pour en déduire la réponse comportementale. L'avantage de cette méthode est clairement la simplicité des stimuli. Toutefois, celle-ci s'accompagne paradoxalement avec le désavantage de créer des stimuli pour lesquels l'information peut être distribuée à différents niveaux de complexité structurelle. Ainsi une ligne en mouvement apporte un signal simple de mouvement, mais inclut intrinsèquement

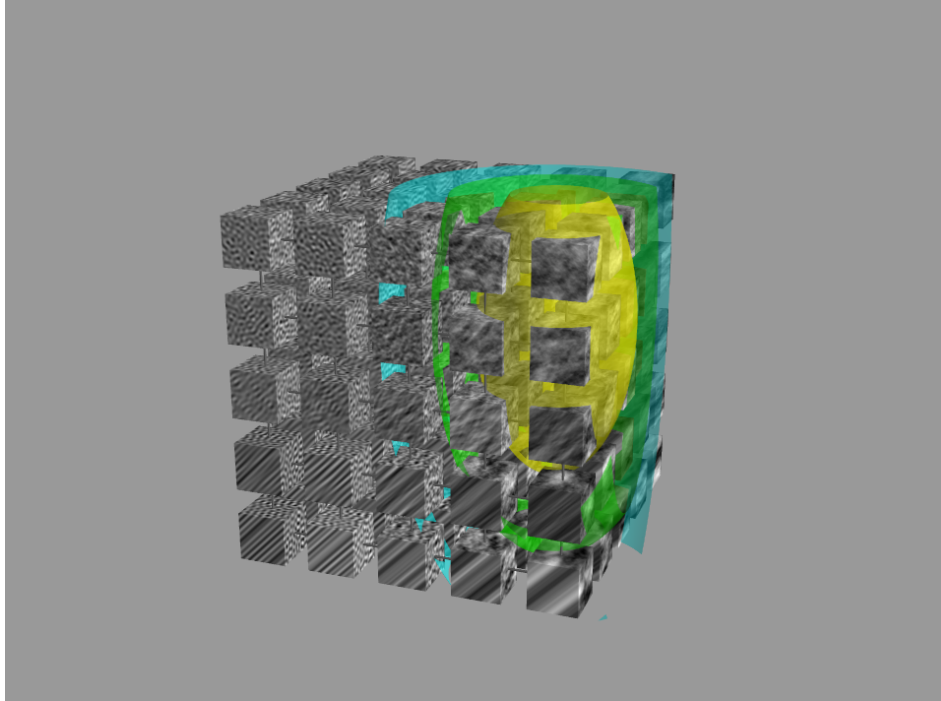


FIGURE 1 – **Motion Clouds.** Les *Motion Clouds* (voir <https://neuralensemble.github.io/MotionClouds/>) constituent un ensemble de stimuli visant à explorer de manière systématique la réponse fonctionnelle d’un système sensoriel à un stimulus en mouvement de type naturel. Ceux-ci sont optimisées pour décrire un mouvement de translation pure en plein champ et sont par construction des textures synthétisées à partir de “patches” élémentaires de mouvement semblable placés au hasard dans l’espace [Leo+12; Vac+15]. L’objet de cet axe de recherche était de tester systématiquement le système visuel en variant les paramètres de telles textures sur les dimensions perceptives principales (vitesse moyenne, direction, l’orientation spatiale et fréquence). Nous montrons ici un *espace de stimuli* comme une grille tri-dimensionnelle dont les nœuds correspondent à des stimuli et les axes des paramètres du mouvement : bande passante pour la vitesse (panneau de gauche), fréquence (panneau de droite) et orientation (partie supérieure). Chaque nœud contient un cube élémentaire qui représente le film correspondant au stimulus, avec le temps qui s’écoule du coin inférieur gauche au coin en haut à droite dans les facettes à droite et en haut. Nous avons superposé en couleur une teinte qui représente une mesure de la réponse sensorielle (ici un modèle d’énergie du mouvement) dans cet espace de stimuli. Ce genre de caractérisation permet une étude systématique du système (ici oculomoteur) qui est étudié.

aussi des informations de haut niveau, comme l’alignement des différentes informations locales de mouvement. Une approche inverse est d’utiliser des stimuli écologiques en utilisant cette fois-ci des scènes naturelles. Le désavantage de ces stimuli est cette fois-ci que la complexité du stimulus est trop grande alors que l’on ne contrôle pas le contenu informationnel. Une solution pour caractériser le système oculomoteur est plutôt de faire l’hypothèse qu’il infère le mouvement d’un objet à partir d’un modèle interne de ce mouvement. En paramétrisant ce modèle, on peut générer grâce au modèle direct des stimuli qui seront optimaux pour caractériser le système — sous réserve des hypothèses formulées.

J’ai formalisé un tel modèle de génération de texture qui a ensuite été implanté pour l’étude de la détection du mouvement [Leo+12], les *Motion Clouds* (voir <https://neuralensemble.github.io/MotionClouds/>). Il s’appuie sur la formalisation la plus simple d’un détecteur élémentaire de mouvement, le modèle “Motion Energy” [AB85]. Ce même modèle peut être de la même façon considéré comme la solution du problème inverse au modèle de conservation de la luminosité qui est souvent utilisé en vision par ordinateur [ADK99]. Nous avons ensuite formulé ce modèle sous la forme d’une texture à phases aléatoires [GGM10] en paramétrisant des axes perceptifs saillants (vitesse, direction, orientation) ainsi que les largeurs de bande (variabilité) qui leur sont associées (voir Fig. 1). On obtient alors des stimuli aux statistiques proches des images naturelles, avec un jeu de paramètres à contrôler et avec une implantation simple². Grâce à ce type de stimuli, nous avons pu par exemple caractériser la réponse oculomotrice en fonction de la richesse du contenu fréquentiel. Cette étude, parue dans *Nature Neuroscience* (impact factor 16.7), nous a permis de dissocier les différents processus non-linéaires en jeu dans une tâche décisionnelle ou perceptive : L’estimation du mouvement est intrinsèquement un problème multi-échelle et dépendant de la tâche [Sim+12] (voir Fig. 2). Ces Motion Clouds constituent une base pour l’intégration de différentes études aux niveaux de la modélisation (pour valider les résultats théoriques), et aux niveaux physiologiques et comportementaux.

En particulier, nous avons développé autour de cet ensemble de stimuli différents axes de recherche. Dans une première étude, en collaboration avec Andrew Meso et Guillaume Masson, nous avons étudié l’estimation de la vitesse en fonction du contenu fréquentiel de la texture. Cette tâche est importante car elle nous permet de dissocier les contributions indépendantes des différents canaux dans la hiérarchie des voies visuelles et ainsi de caractériser finement la dynamique de l’intégration spatio-temporelle. Les résultats de psychophysique indiquent l’importance d’une information a priori telle que prédite par des modèles Bayésiens [SS06]. De façon plus surprenante, nous observons aussi des phénomènes de sur-estimation de la vitesse qui peuvent être expliqués en complétant ce dernier modèle [Mes+14 ; Mes+13 ; Vac+15]. Ces résultats expérimentaux peuvent être expliqués de façon globale en modélisant l’ensemble des transformations visuelles. En modélisant la génération aléatoire de textures en trois dimensions transformées par des opérations géométriques telles que des rotations, des zooms et des translations nous avons expliqué l’émergence d’a priori probabilistes qui nous ont permis de valider ces hypothèses de façon expérimentale. Ces travaux ont été publiés dans une conférence à au niveau scientifique [Vac+15] et sont aussi publiés dans une revue à comité de lecture [Vac+18].

Ce projet a réuni des psychophysiciens, des spécialistes du contrôle oculomoteur

2. Le code de cet algorithme de génération de textures est disponible sur <https://github.com/NeuralEnsemble/MotionClouds>.

chez l’homme et des modélisateurs pour caractériser le système oculomoteur. Notre but est d’étendre le travail élaboré ensemble ces dernières années pour comprendre comment mouvements de poursuite et perception visuelle tirent avantage d’un traitement multi-échelle pour estimer le mouvement d’une cible. Nous poursuivons notre travail de conception mathématique de stimuli de haute dimensionnalité grâce à notre modèle génératif des images naturelles. Grâce à eux, nous recherchons comment la vitesse est encodé grâce à l’extraction de l’énergie de mouvement dans différents filtres spatiotemporels. En analysant les réponses motrices et perceptives, nous mettons ainsi en évidence les mécanismes non-linéaires (dépendance au contraste, superposition, supra-linéarité, précision...) sous-jacente à l’intégration des sorties de ces filtres et nous pouvons donc modéliser ces mécanismes dans une nouvelle version de notre modèle computationnel. Par exemple des tels stimuli ont récemment été utilisés sur la rétine de rongeurs [Rav+19]. De plus, nous avons testé notre hypothèse que dans les scènes naturelles, ces mécanismes non-linéaires augmentent la précision des réponses et diminuent leur variabilité d’un essai à l’autre, ce qui conduit à des réponses motrices optimales. En comparant ces réponses motrices avec les jugements perceptifs, nous avons pu mettre en évidence une seconde hypothèse de travail : ces calculs non-linéaires dépendent de la tâche et du contexte sensoriel ou sensori-moteur [Sim+12]. En particulier, nous avons vu dans quelle mesure les structures géométriques des scènes visuelles sont décisives pour la perception, au-delà du seul calcul de l’énergie de mouvement qui est utilisée par les mouvements oculaires.

4.2 Rôle fonctionnel des interactions latérales dans l’intégration spatio-temporelle [KMP13 ; KMP17 ; PM12]

Les Motion Clouds ne sont qu’une étape dans la construction d’une approche systémique de la caractérisation du système oculomoteur. Ceux-ci sont en effet construits sur des hypothèses simples de synthèse du mouvement et vont nous servir de contrôle : Les scènes naturelles se caractérisent en effet par de nombreuses régularités statistiques qu’il faut alors introduire dans le modèle génératif de synthèse du mouvement. En particulier, il est plus probable que la trajectoire de l’image d’un objet suive une trajectoire continue plutôt que dis-continue. Il est remarquable de noter qu’alors les modèles qui considèrent une indépendance conditionnelle entre les mesures voisines de mouvements considèrent par conséquent qu’une trajectoire dis-continue est aussi probable qu’une trajectoire continue.

Partant de ce constat, j’ai proposé un modèle d’intégration spatio-temporelle qui propose d’inclure l’information a priori que le mouvement d’un mouvement est continu et doit donc être pris en compte dans la dynamique globale du modèle. Nous avons mis en évidence la proximité de cette approche avec celle de BURGI, YUILLE et GRZYWACZ [BYG00] et aussi les limites de ce dernier modèle. En effet, établir des prédictions sur un espace de position et de vitesse entraîne une explosion du nombre combinatoire de prédictions possible. À l’inverse du modèle précédent qui considère une approximation grossière de l’espace topographique de position et de vitesse, nous avons utilisé une technique de traitement de l’image appliquée au suivi de contours, les filtres particuliers. J’ai implanté un tel algorithme qui fournit ainsi une plateforme de modélisation que nous appliquons à différents problèmes.

Une première application de cette méthode a consisté à résoudre le problème de l’ouverture. En effet, ce problème est remarquable car il souligne qu’une information locale (par exemple le mouvement d’une ligne infinie) n’est pas suffisant pour

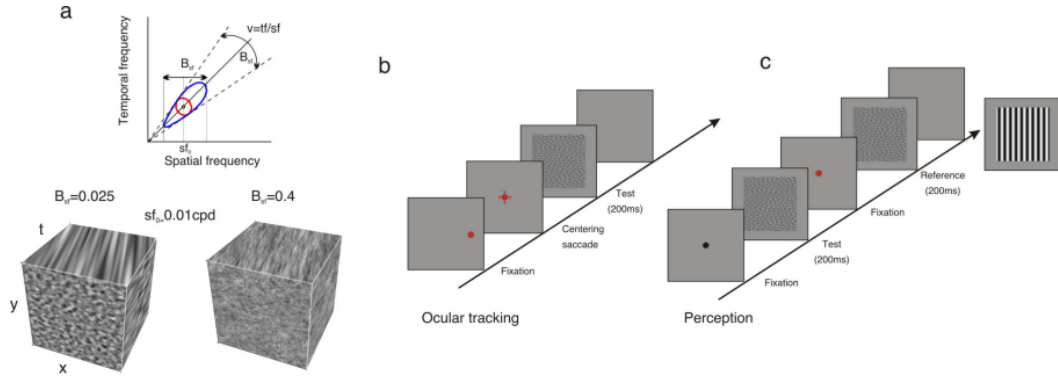


FIGURE 2 – Construction de stimuli de type Motion Clouds pour différentes tâches comportementales. Pour montrer que l’estimation du mouvement est intrinsèquement un problème multi-échelle et tâche dépendant, nous avons construit le protocole suivant. (a) Dans l’espace représentant la distribution spatio-temporelle de fréquence (espace de Fourier), chaque ligne passant par l’origine correspond à des stimuli se déplaçant à la même vitesse. Un simple réseau en translation pure correspond à un seul point dans cet espace. Nos stimuli de texture en mouvement ont une énergie distribuée dans une “ellipse” allongée le long d’une ligne de vitesse donné, en gardant constantes les fréquences spatiales et temporelles moyennes. La bande passante spatio-temporelle a été manipulée par des largeurs de bandes différentes suivant ces axes, comme illustré par les cubes représentant les stimuli. La performance humaine a été mesurée pour deux tâches différentes, gérées en blocs parallèles. (b) Pour le suivi oculaire, les stimuli de mouvement ont été présentés pour une courte durée (200 ms) à la suite d’un centrage saccadique, visant à contrôler à la fois l’attention et la précision de la fixation. (c) Pour la discrimination de la vitesse, des stimuli de test et de référence ont été présentés successivement pour la même durée et les sujets ont été invités à indiquer si le stimulus de test a été perçue comme lente ou plus rapide que la référence. Les résultats présentés dans [Sim+12] montrent alors des effets opposés de la largeur de bande dans ces deux tâches.

caractériser le mouvement global (le mouvement d’un segment fini dans une direction non perpendiculaire à son orientation). Classiquement, il est établi que ce problème est résolu par des mécanismes spécialisés qui détectent soit le mouvement au centre du segment, soit le mouvement des fins de lignes. Alors, il est courant d’admettre que cette dernière information résout le problème de l’ouverture par un processus de compétition. Grâce au modèle de codage prédictif basé sur le mouvement, nous avons au contraire montré que ces mécanismes spécialisés étaient plutôt une propriété émergente du système : il est suffisant pour résoudre les problèmes de l’ouverture (voir Fig. 3).

Il est étonnant de constater qu’avec des hypothèses simples —le codage prédictif basé sur le mouvement, nous pouvons ainsi caractériser des propriétés du système oculomoteur attribués classiquement à des mécanismes complexes et non-linéaires. Nous avons ainsi étendu, en collaboration avec Mina Khoei (en thèse FACETS-ITN) et Anna Montagnini (inViBe-INT), notre étude à un autre modèle classique pour l’oculomotricité : l’extrapolation du mouvement. Cette extension consiste à étudier le comportement du modèle lors d’une interruption transiente de l’entrée sensorielle. En effet, il est courant —par exemple lors d’un clignement de l’œil— que l’entrée sensorielle soit perturbée ou suspendue, et il est important pour le système de représenter une certaine continuité. Celle-ci se traduit à partir de certaines étapes dans la hiérarchie du système visuel par une activité neurale soutenue pendant l’interruption, comme montré dans le cortex infero-temporal chez le macaque [AM95]. Nous avons mis en évidence que notre modèle pouvait répliquer un tel comportement et en particulier, nous avons apporté trois points : 1) une prédiction à la fois en position et en vitesse est nécessaire pour avoir un comportement robuste, 2) la représentation du mouvement perd progressivement de sa précision lors de l’interruption, et 3) le système doit avoir accumulé assez d’information pour être dans un mode de suivi. Nous avons publié ces résultats dans différentes conférences et journaux [KMP13 ; KMP17]. Bien que ce modèle se base sur une conceptualisation de la propagation de l’information au sein d’une carte corticale (utilisant les filtres particuliers), nous verrons dans la section suivante (Sec. 4.4) qu’elle admet une implantation neuromimétique.

4.3 Rôle fonctionnel des interactions latérales dans l’intégration spatiale [PB15]

En parallèle de l’étude de la prédiction spatio-temporelles nous avons concentré nos efforts sur les dépendances spatiales dans les images naturelles. En effet, un autre axe d’exploration est d’implanter un prior d’association local similaire à celui utilisé pour le codage prédictif dans le temps (basé sur le mouvement), cette fois en étudiant les régularités statistiques des scènes naturelles dans l’espace à un instant donné. Une telle tâche est similaire à l’identification d’un “champ associatif” qui connecterait des neurones sélectifs à des orientations locales suivant leur régularités [FHH93]. Ce concept est controversé car les études qui ont montré un corrélât neural pour une telle connectivité [Bos+97] sont souvent en contradiction avec des études physiologiques [Cha+11 ; HIG12]. En collaboration avec Jim Bednar (DTC, Edinburgh), j’ai utilisé des travaux précédents sur la représentation en ondelettes [Fis+07] pour quantifier un tel champ associatif. Il en ressort deux traits principaux : 1) quand on mesure la probabilité de cooccurrence de deux contours (voir Figure 4), leurs propriétés absolues (échelle, distance) sont indépendantes de leurs propriétés géométriques (azimut, angle relatif) ; 2) les propriétés géométriques

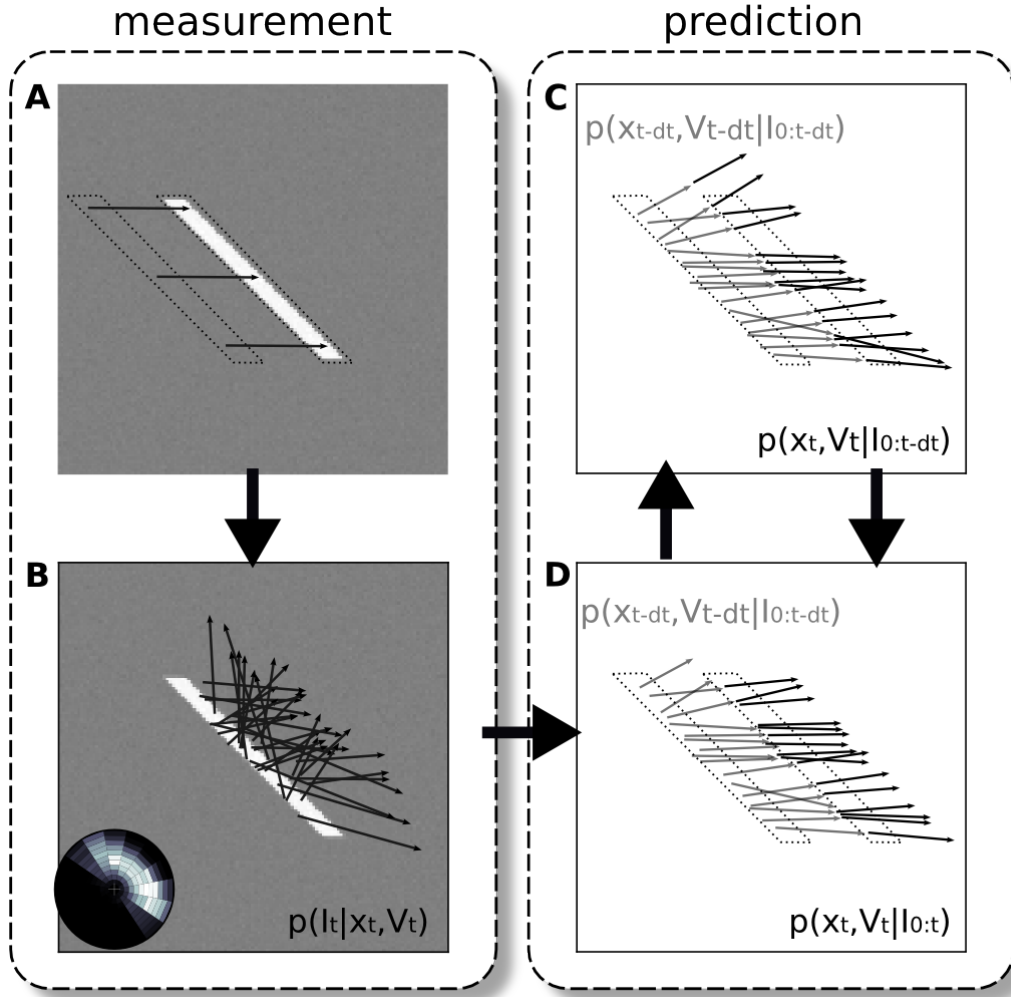


FIGURE 3 – **Un codage prédictif basé sur le mouvement est suffisant pour résoudre le problème de l'ouverture.** Ce modèle est constitué par un étage classique de mesure (estimation) et d'une couche de codage prédictif. L'étape de mesure consiste en (A) inférer à partir de deux trames consécutives du flux d'entrée (B) une distribution de probabilité de mouvement. Cette distribution est ici représentée par des échantillons dans l'espace possible des positions et vitesses du mouvement (flèches noires). Cette couche interagit avec la couche prédictive qui constitue (C) une étape de prédiction qui prédit l'état futur depuis l'estimation actuelle (des flèches grises aux flèches noires). Dans (D), l'étape d'estimation fusionne la prévision actuelle de mouvement avec la probabilité mesurée au même instant dans la couche précédente (B), comme représenté par les flèches noires. Dans [PM12], nous avons montré qu'un tel modèle permet de résoudre le problème de l'ouverture. Ce même modèle a été étendu pour modéliser l'extrapolation du mouvement [KMP13] ou inclure des délais [KMP17].

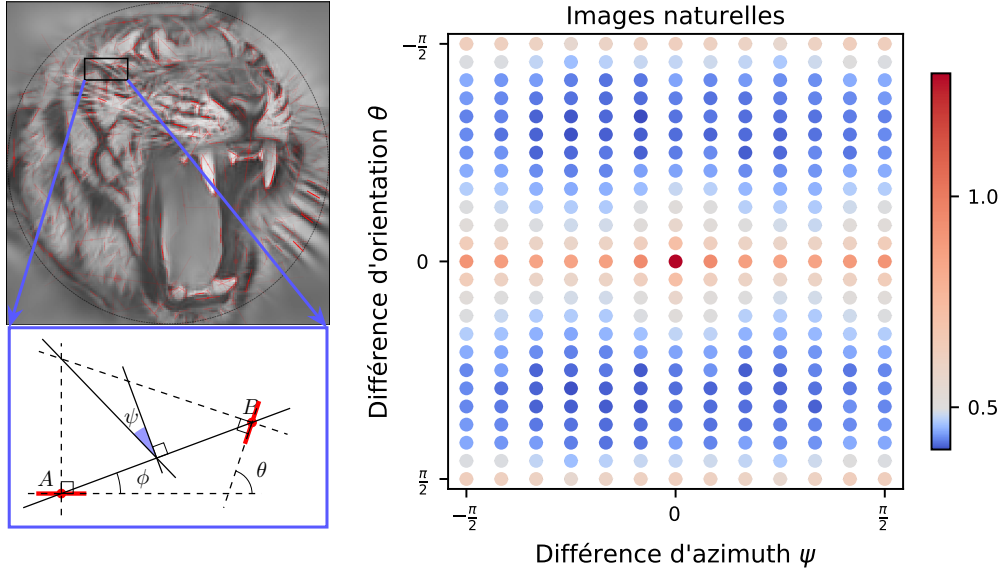


FIGURE 4 – **Co-occurrences de bord** : (A) Exemple d'image avec la liste des bords extraits superposés. Chaque arête est représentée par un segment de ligne rouge qui représente sa position (centre du segment), son orientation et son échelle (longueur du segment). Nous avons contrôlé la qualité de la reconstruction à partir de l'information de bord de sorte que l'énergie résiduelle était inférieure à 5%. (B) La relation entre un bord de référence «A» et un autre bord «B» peut être quantifiée en fonction de la différence entre leurs orientations θ , le rapport de l'échelle σ , la distance d entre leurs centres, mais aussi la différence d'azimuth ϕ . De plus, nous définissons $\psi = \phi - \theta/2$, qui est symétrique par rapport au choix du bord de référence ; En particulier, $\psi = 0$ pour toute arêtes co-circulaires. Comme dans GEISLER, PERRY, SUPER et GALLOGLY [Gei+01], les arêtes en dehors d'un masque circulaire central sont rejetées dans le calcul des statistiques pour éviter les artefacts.

sont suffisantes pour caractériser des propriétés de ces images comme par exemple leur catégorie (animal/ non-animal ou naturel / artificiel). Nous avons détaillé ces résultats dans une publication dans le journal Scientific Reports [PB15]. Ces axes de recherche —prédiction sur une trajectoire et dans l'espace— sont complémentaires et nous verrons dans mon programme de recherche qu'il est possible de les combiner.

Dans le futur, l'extension de cette représentation calculée sur l'ensemble de l'image pourrait être améliorée en la couplant à des processus de classification locaux permettant de déterminer par exemple la position de l'objet à classer et de segmenter progressivement la figure du fond afin de diminuer ainsi les distractions.

4.4 Modélisation de réseaux de neurones impulsionnels

L'étude que nous menons sur les régularités statistiques —dans les trajectoires des objets et dans l'espace— se doivent d'être validés par les résultats expérimentaux. Pour ce faire, nous utilisons deux approches complémentaires. La première consiste à utiliser des simulations à grande échelle des conductivités que nous avons mis en

évidence pour comprendre si ces principes s’étendent tels quels à des réseaux de neurones. La deuxième approche consiste à utiliser les données neurales collectées au laboratoire et d’utiliser nos modèles pour décoder de l’activité neurale l’information visuelle pertinente.

Dans le premier axe, nous avons implanté en collaboration avec Bernhard Kaplan, Anders Lansner (KTH, Suède) et Frédéric Chavane (inViBe-INT), et dans le cadre de BrainScaleS, des simulations à grande échelle d’une aire corticale implantant le codage prédictif basé sur le mouvement. Cette simulation est basée sur le savoir-faire du KTH en la matière et nous a permis de valider le modèle probabiliste à l’échelle neuro-morphique. Nous avons utilisé comme contrôle le protocole d’extrapolation du mouvement (voir plus haut et [KMP13]). Les résultats ont montré des résultats similaires aux résultats théoriques (notamment les trois points évoqués plus haut), ainsi qu’une propriété reliée à l’implantation neurale. Durant l’interruption, la représentation probabiliste au niveau de la population de neurones reste la même, mais le niveau d’activité global (en termes de fréquence de décharge) diminue, en accord avec par exemple les mesures dans le cortex infero-temporal chez le macaque [AM95]. Nous avons détaillé ces résultats dans une publication commune [Kap+14]. Il est important de noter que ce type d’implantation est basé sur une connectivité anisotrope qui n’avait jamais —à notre connaissance— été explorée. Ce modèle a fait partie des modèles sélectionnés dans BrainScaleS pour être implantés finalement sur les micro-circuits neuromorphiques à grande échelle.

Un aspect complémentaire à la simulation est l’étude du décodage de l’activité neurale. En collaboration avec Giacomo Benvenuti (thèse BrainScaleS) et Frédéric Chavane (inViBe-INT), nous avons étudié des modèles statistiques qui nous permettent d’extraire l’information visuelle de populations de neurones. En premier lieu, une telle approche permet de consolider les bases théoriques qui permettent de caractériser l’activité neurale, tant au niveau de la statistique de fréquence de tir des neurones que pour la paramétrisation des courbes de sélectivité neurale, par exemple en fonction de l’orientation et de la direction. Aussi, une telle caractérisation nous permettent de valider des modèles de décodage et de représentation de l’information dans l’activité neurale (comme par exemple [JM06]) et ainsi de boucler le lien avec l’implantation neurale de tels processus.

Pour ce faire nous avons recruté une étudiante en post doctorat, Wahiba Taouali, pour mieux comprendre les fondements mathématiques du décodage neural. Une première tâche a consisté à quantifier les différentes sources de bruit dans les enregistrements neurophysiologiques obtenus au laboratoire. En particulier, nous avons développé une méthodologie mathématique permettant de caractériser la variabilité des trains de potentiels d’action. Ce test statistique novateur nous a permis de montrer que la variabilité intrinsèque aux enregistrements s’établissaient de façon différentielle de la rétine, au thalamus et aux aires corticales supérieures. Ces travaux ont fait l’objet d’une publication dans un journal à comité de lecture [Tao+16c].

Une fois que ces principes du codage neural étaient mieux compris, nous les avons appliqués à des enregistrements effectués dans le cortex visuel primaire évoqué par une barre en mouvement. Grâce à la méthode de décodage neural nous avons pu valider l’hypothèse selon laquelle dans la représentation neurale, une population de neurones peut coder de façon efficace la position et l’orientation d’une barre en mouvement. En particulier, une signature particulière du codage neural montre qu’une barre en mouvement selon une trajectoire prédictive anticiper le long de son mouvement [Tao+16a; Tao+16b; Tao+19].

4.5 Unification des théories computationnelles par la minimisation de l'énergie libre (MEL) [PAF14]

L'énergie libre est une mesure statistique qui quantifie la surprise d'échantillonner des données (par exemple sensorielles), connaissant *a priori* un modèle génératif de la synthèse (cause) de ces données. L'hypothèse de minimisation de l'énergie libre (MEL) considère que tout agent qui résiste à la tendance au désordre (tendance dictée par le second principe de la thermodynamique) développe alors nécessairement des stratégies de MEL, car celle-ci donne une borne supérieure mesurable de la surprise, c'est-à-dire de l'entropie liée à un modèle génératif. Dans la théorie développée par Karl Friston (UCL, Londres), appliquant ce principe aux neurosciences, il ajoute deux hypothèses supplémentaires :

- Le modèle génératif est hiérarchique et non-linéaire [Fri08],
- La représentation des données comme densité de probabilité est approchée par des lois normales (approximation Laplacienne) dont les moments sont explicitement codés dans la décharge neurale [Fri09].

Une première conséquence de ce principe est qu'un système appliquant ce principe modifie son état interne pour minimiser sa surprise. Cette minimisation s'établit aux différents niveaux du modèle hiérarchique et s'implante par la communication de transferts d'informations, généralisant ainsi la théorie établie par MUMFORD [Mum92]. Cette jeune théorie, en plein développement théorique et applicatif, a engendré une unification —parfois décriée— de nombreux pans des approches computationnelles en neurosciences. Elle constitue à ce titre une avancée majeure dans les neurosciences dans ces dernières années.

J'ai initié une collaboration avec Karl Friston en 2010 pour appliquer ce principe à la modélisation du système oculomoteur. J'ai réalisé cette collaboration au cours d'une mission longue entre octobre 2010 et février 2012. Durant cette période, j'ai intégré son équipe de neurobiologie théorique, développé un modèle unificateur pour le système oculomoteur que nous avons décliné dans un premier temps en trois projets : Dans le premier, nous avons étudié comment ce principe pouvait permettre de décrire les principes computationnelles de la recherche visuelle (visual search) en l'appliquant à un modèle de saccades oculaires [Fri+12]. En parallèle, nous avons étudié dans un second papier comment un modèle de la poursuite lente pouvait expliquer des phénomènes observés chez des patients schizophréniques [APF12].

Ce travail a culminé avec la formalisation d'un modèle intégré du système oculomoteur. En particulier nous nous sommes attachés à prendre en compte l'existence d'inévitables délais de traitement entre la sensation rétinienne et la prise de décision oculo-motrice. L'inclusion de cette contrainte du système oculomoteur nous a permis le développement d'une théorie mathématique novatrice pour expliquer l'intégration du mouvement entre une sensation rétinienne retardée et le modèle interne. Ces travaux ont fait l'objet d'une publication dans le journal *Biological Cybernetics* [PAF14] et de nombreuses applications notamment de pouvoir modéliser l'illusion du Flash retardé [KMP17].

La majeure innovation de ce principe est de considérer l'agent et son environnement de façon globale. Dans cette approche systémique, le système oculomoteur est considéré comme un système intégré plutôt que le chaînage de processus élémentaires de traitement comme ce qui est classiquement accepté [KL89; RGG86]. Appliqué à un agent, c'est-à-dire à un système pouvant agir sur son environnement pour minimiser son énergie libre, le principe de MEL conduit à l'*inférence active* [FDK09]. Cette théorie permet d'unifier des modèles de natures différentes (probabilistes,

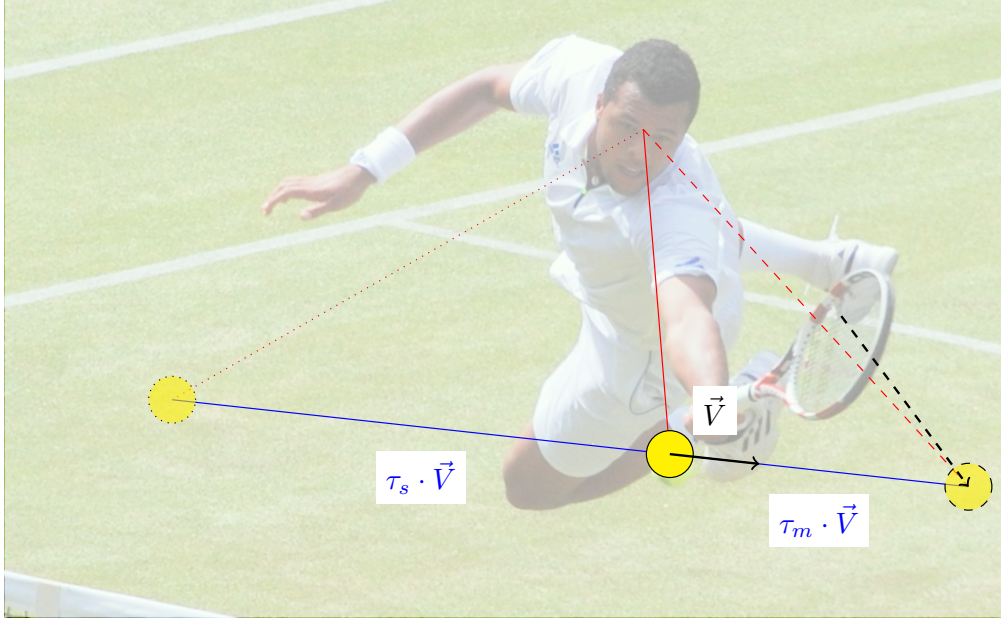


FIGURE 5 – La commande motrice doit être optimale sous la contrainte de délais axonaux. En effet, le système nerveux central doit faire face aux retards axonaux, tant au niveau sensoriel que moteur. Par exemple, dans le système visuo-oculomoteur humain, il faut environ $\tau_s = 50$ ms pour que l'image rétinienne atteigne les zones visuelles impliquées dans la détection de mouvement, et encore $\tau_m = 40$ ms pour atteindre les muscles oculomoteurs. En conséquence, pour un joueur de tennis qui essaie d'intercepter une balle à une vitesse de $\vec{V} = 20 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, la position physique détectée est en fait à environ 1 m derrière la position vraie (comme représenté ici par $\tau_s \cdot \vec{V}$), alors que la position au moment de l'émission de la commande motrice se situera à .8 m après son exécution ($\tau_m \cdot \vec{V}$). Notez qu'à cet instant, si la position réelle de la balle donnée par son image visuelle transmise par les photorécepteurs de la rétine est approximativement à 45 degrés d'excentricité (ligne pointillée rouge), le regard du joueur est dirigé vers la balle à sa position *présente* (ligne rouge), de façon anticipée. Un contrôle optimal commande l'action (le mouvement futur de l'œil) de cette position retardée de la balle dans l'avenir — vers celle de la raquette (ligne noire brisée) pour diriger l'action vers la position attendue de la balle lorsque l'action atteint la périphérie (muscles).

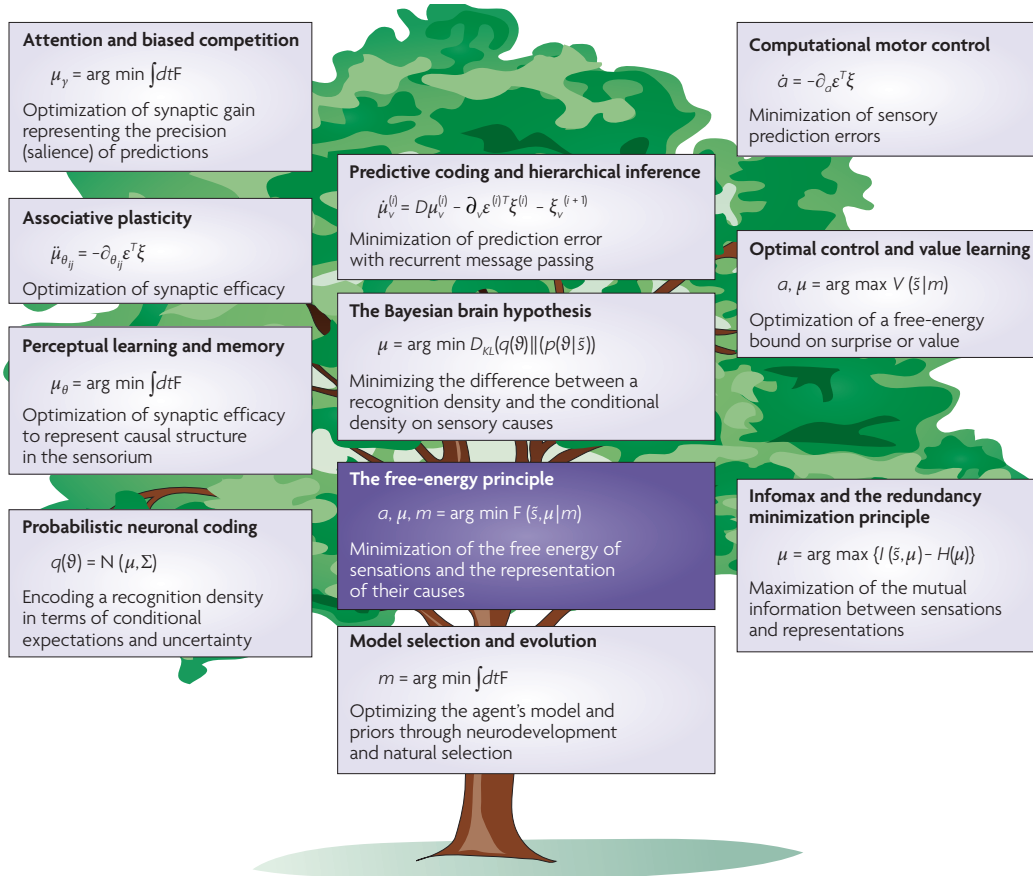


FIGURE 6 – **Unification des théories computationnelles par la minimisation de l'énergie libre (MEL)**. Cette figure extraite de [Fri10] représente la place central du principe de MEL dans l'ensemble des théories computationnelles. En particulier, on peut noter que les principes que nous avons détaillés plus haut dans les chapitres précédents (réseaux de neurones heuristiques, principes d'optimisation, codage prédictif, ...) peuvent se rapporter à ce langage commun.

modèle de contrôle, codage prédictif, réseaux Bayesiens, heuristiques sur des réseaux de neurones, ...) en proposant un langage commun [Fri10] (voir Fig. 6). Nous avons détaillé cette proposition dans une publication dans le journal *Biological Cybernetics* qui montre des exemples concrets de ces différentes approches sur l'application de ce principe [PAF14].

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. 17).
- [2] Edward H. ADELSON et James R. BERGEN. « Spatiotemporal energy models for the perception of motion ». In : *Journal of Optical Society of America, A*. 2.2 (fév. 1985), p. 284-99. DOI : 10.1364/josaa.2.000284. URL : <http://dx.doi.org/10.1364/josaa.2.000284> (cf. p. 10).
- [3] John A. ASSAD et John H. R. MAUNSELL. « Neuronal correlates of inferred motion in primate posterior parietal cortex ». In : *Nature* 373.6514 (fév. 1995), p. 518-521. ISSN : 0028-0836. DOI : 10.1038/373518a0. URL : [http://wexler.free.fr/library/files/assad%5C%20\(1995\)%5C%20neuronal%5C%20correlates%5C%20of%5C%20inferred%5C%20motion%5C%20in%5C%20primate%5C%20posterior%5C%20parietal%5C%20cortex.pdf](http://wexler.free.fr/library/files/assad%5C%20(1995)%5C%20neuronal%5C%20correlates%5C%20of%5C%20inferred%5C%20motion%5C%20in%5C%20primate%5C%20posterior%5C%20parietal%5C%20cortex.pdf) (cf. p. 13, 16).
- [4] G. AUBERT, R. DERICHE et P. KORNPROBST. « Computing optical flow via variational techniques ». In : *SIAM Journal on Applied Mathematics* 60.1 (jan. 1999), p. 156-182. ISSN : 1095-712X. DOI : 10.1137/S0036139998340170. URL : <http://dx.doi.org/10.1137/S0036139998340170> (cf. p. 10).
- [5] G. Q. BI et Mu-ming POO. « Synaptic Modifications in Cultured Hippocampal Neurons : Dependence on Spike Timing, Synaptic Strength, and Postsynaptic Cell Type ». In : *Journal of Neuroscience* 18 (1998), p. 10464-72 (cf. p. 3).
- [6] Amarender BOGADHI, Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN, Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Pursuing motion illusions : a realistic oculomotor framework for Bayesian inference ». In : *Vision research* 51.8 (22 avr. 2011), p. 867-880. ISSN : 1878-5646. DOI : 10.1016/j.visres.2010.10.021. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.visres.2010.10.021> (cf. p. 6).
- [7] William H. BOSKING, Y. ZHANG, B. SCHOFIELD et D. FITZPATRICK. « Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex ». In : *The Journal of neuroscience* 17.6 (mars 1997), p. 2112-2127. ISSN : 1529-2401. URL : <http://www.jneurosci.org/cgi/content/abstract/17/6/2112> (cf. p. 13).
- [8] Pierre Y. BURGI, Alan L. YUILLE et Norberto M. GRZYWACZ. « Probabilistic Motion Estimation Based on Temporal Coherence ». In : *Neural Comput.* 12.8 (août 2000), p. 1839-67. ISSN : 0899-7667. URL : <http://portal.acm.org/citation.cfm?id=1121336> (cf. p. 11).

- [9] Frédéric CHAVANE, Dahlia SHARON, Dirk JANCKE, Olivier MARRE, Yves FRÉGNAC et Amiram GRINVALD. « Lateral Spread of Orientation Selectivity in V1 is Controlled by Intracortical Cooperativity ». In : *Frontiers in Systems Neuroscience* 5 (2011). ISSN : 1662-5137. DOI : 10.3389/fnsys.2011.00004. URL : <http://dx.doi.org/10.3389/fnsys.2011.00004> (cf. p. 13).
- [10] Emmanuel DAUCÉ et Laurent U PERRINET. « Computational Neuroscience, from Multiple Levels to Multi-level ». In : *Journal of Physiology-Paris* 104.1–2 (2010), p. 1-4. DOI : 10.1016/j.jphysparis.2009.11.001. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2009.11.001> (cf. p. 6).
- [11] Andrew P DAVISON, Pierre YGER, Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET et Eilif MULLER. « PyNN : towards a universal neural simulator API in Python ». In : *Sixteenth Annual Computational Neuroscience Meeting : CNS*2007, Toronto, Canada. 7–12 July 2007*. Sous la dir. de B. M. C. NEUROSCIENCE. T. 8(Suppl 2) :P2. 2007. DOI : 10.1186/1471-2202-8-S2-P2. URL : <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2202-8-S2-P2> (cf. p. 6).
- [12] Andrew P DAVISON et al. « PyNN : A Common Interface for Neuronal Network Simulators ». In : *Frontiers in Neuroinformatics* 2 (2008), p. 11. ISSN : 16625196. DOI : 10.3389/neuro.11.011.2008. URL : <http://dx.doi.org/10.3389/neuro.11.011.2008> (cf. p. 6).
- [13] Arnaud DELORME, Laurent U PERRINET, Simon J THORPE et Manuel SAMUELIDES. « Network of integrate-and-fire neurons using Rank Order Coding B : spike timing dependant plasticity and emergence of orientation selectivity ». In : *Neurocomputing* 38–40.1–4 (2001), p. 539-45. DOI : 10.1.1.18.4990. URL : <http://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/summary?doi=10.1.1.18.4990> (cf. p. 2).
- [14] Arnaud DELORME, Laurent U. PERRINET, Simon J. THORPE et Manuel SAMUELIDES. « Network of integrate-and-fire neurons using Rank Order Coding B : spike timing dependant plasticity and emergence of orientation selectivity ». In : *Neurocomputing* 38–40.1–4 (2001), p. 539-45 (cf. p. 3).
- [15] D. J. FIELD, A. HAYES et R. F. HESS. « Contour integration by the human visual system : evidence for a local "association field" ». In : *Vision Research* 33.2 (jan. 1993), p. 173-193. ISSN : 0042-6989. URL : <http://view.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/8447091> (cf. p. 13).
- [16] Sylvain FISCHER, Filip ŠROUBEK, Laurent U PERRINET, Rafael REDONDO et Gabriel CRISTÓBAL. « Self-Invertible 2D Log-Gabor Wavelets ». In : *International Journal of Computer Vision* 75.2 (13 jan. 2007), p. 231-246. ISSN : 1573-1405. DOI : 10.1007/s11263-006-0026-8. URL : <http://dx.doi.org/10.1007/s11263-006-0026-8> (cf. p. 13).
- [17] Jérôme FLEURIET, Sandrine HUGUES, Laurent U PERRINET et Laurent GOFFART. « Saccadic foveation of a moving visual target in the rhesus monkey ». In : *Journal of Neurophysiology* 105.2 (1^{er} fév. 2011), p. 883-895. ISSN : 1522-1598. DOI : 10.1152/jn.00622.2010. URL : <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00622.2010> (cf. p. 6).
- [18] Karl FRISTON. « Hierarchical models in the brain ». In : *PLoS Computational Biology* 4.11 (nov. 2008). Sous la dir. d'Olaf SPORNS, e1000211+. ISSN : 1553-7358. DOI : 10.1371/journal.pcbi.1000211. URL : <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pcbi.1000211> (cf. p. 17).

- [19] Karl FRISTON. « Some free-energy puzzles resolved : response to Thornton ». In : *Trends in Cognitive Sciences* 14.2 (fév. 2010), p. 54-55. ISSN : 13646613. DOI : 10.1016/j.tics.2009.11.008. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2009.11.008> (cf. p. 19, 20).
- [20] Karl FRISTON. « The free-energy principle : a rough guide to the brain ? » In : *Trends in cognitive sciences* 13.7 (juill. 2009), p. 293-301. ISSN : 1364-6613. DOI : 10.1016/j.tics.2009.04.005. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.tics.2009.04.005> (cf. p. 17).
- [21] 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. 17).
- [22] Karl J. FRISTON, Jean DAUNIZEAU et Stefan J. KIEBEL. « Reinforcement learning or active inference ? » In : *PLoS ONE* 4.7 (juill. 2009), e6421+. ISSN : 1932-6203. DOI : 10.1371/journal.pone.0006421. URL : <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0006421> (cf. p. 17).
- [23] B. GALERNE, Y. GOUSSEAU et J. M. MOREL. « Random Phase Textures : Theory and Synthesis. » In : *IEEE T. Image. Process.* (2010). URL : <http://www.biomedsearch.com/nih/Random-Phase-Textures-Theory-Synthesis/20550995.html> (cf. p. 10).
- [24] W. GEISLER, J. PERRY, B. SUPER et D. GALLOGLY. « Edge co-occurrence in natural images predicts contour grouping performance ». In : *Vision Research* 41.6 (mars 2001), p. 711-724. ISSN : 0042-6989. DOI : 10.1016/S0042-6989(00)00277-7. URL : [http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989\(00\)00277-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0042-6989(00)00277-7) (cf. p. 15).
- [25] Stefan HABENSCHUSS, Helmut PUHR et Wolfgang MAASS. « Emergence of Optimal Decoding of Population Codes Through STDP. » In : *Neural computation* 25.6 (juin 2013), p. 1371-1407. ISSN : 1530-888X. DOI : 10.1162/neco_a_00446. URL : <http://www.igi.tugraz.at/psfiles/216.pdf> (cf. p. 3).
- [26] Jonathan J. HUNT, Michael IBBOTSON et Geoffrey J. GOODHILL. « Sparse coding on the spot : spontaneous retinal waves suffice for orientation selectivity. » In : *Neural computation* 24.9 (sept. 2012), p. 2422-2433. ISSN : 1530-888X. DOI : 10.1162/neco_a_00333. URL : http://dx.doi.org/10.1162/neco%5C_a%5C_00333 (cf. p. 13).
- [27] Mehrdad JAZAYERI et Anthony A. MOVSHON. « Optimal representation of sensory information by neural populations ». In : *Nature Neuroscience* 9.5 (mai 2006), p. 690-696. ISSN : 1097-6256. DOI : 10.1038/nn1691. URL : <http://dx.doi.org/10.1038/nn1691> (cf. p. 16).
- [28] Bernhard A KAPLAN, Mina A KHOEI, Anders LANSNER et Laurent U PERRINET. « Signature of an anticipatory response in area V1 as modeled by a probabilistic model and a spiking neural network ». In : *IEEE International Joint Conference on Neural Networks (IJCNN) 2014 Beijing, China*. Bernhard A Kaplan and Mina A Khoei contributed equally to this work. 2014. DOI : 10.1109/IJCNN.2014.6889847. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/kaplan-khoei-14> (cf. p. 16).

- [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 : <https://laurentperrinet.github.io/publication/khoei-13-jpp/> (cf. p. 11, 13, 14, 16).
- [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. 11, 13, 14, 17).
- [31] R. J. KRAUZLIS et S. G. LISBERGER. « A control systems model of Smooth Pursuit Eye Movements with realistic emergent properties ». In : *Neural Computation* 1.1 (mars 1989), p. 116-122. ISSN : 1530-888X. DOI : 10.1162/neco.1989.1.1.116. URL : <http://dx.doi.org/10.1162/neco.1989.1.1.116> (cf. p. 17).
- [32] Jens KREMKOW. *Dynamics of structured networks - Networks with 3-compartment model neurons*. MSc. Thesis. Dept. Neurobiology & Biophysics, Fac. Biology, Albert-Ludwigs University Freiburg., 2005 (cf. p. 6).
- [33] Jens KREMKOW, Arvind KUMAR, Stefan ROTTER et Ad AERTSEN. « Emergence of population synchrony in a layered network of the cat visual cortex ». In : *Neurocomputing* 70.10-12 (juin 2007), p. 2069-2073. ISSN : 0925-2312. DOI : 10.1016/j.neucom.2006.10.130. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.neucom.2006.10.130> (cf. p. 6).
- [34] Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET, Ad M AERTSEN et Guillaume S MASSON. « Functional properties of feed-forward inhibition ». In : *Proceedings of NeuroComp08, Marseille*. Sous la dir. de Laurent U PERRINET et Emmanuel DAUCÉ. Oct. 2008 (cf. p. 7).
- [35] Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET, Arvind KUMAR, Ad M AERTSEN et Guillaume S MASSON. « Synchrony in thalamic inputs enhances propagation of activity through cortical layers ». In : *BMC Neuroscience*. Sous la dir. de BMC NEUROSCIENCE. T. 8. Suppl 2. 6 juill. 2007, P180+. DOI : 10.1186/1471-2202-8-S2-P180. URL : <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2202-8-S2-P180> (cf. p. 7).
- [36] Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET, Guillaume S MASSON et Ad M AERTSEN. « Functional consequences of correlated excitation and inhibition on single neuron integration and signal propagation through synfire chains ». In : *Eighth Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society*. 2009, T26-6B (cf. p. 7).
- [37] Jens KREMKOW, Laurent U PERRINET, Guillaume S MASSON et Ad M AERTSEN. « Functional consequences of correlated excitatory and inhibitory conductances in cortical networks ». In : *Journal of Computational Neuroscience* 28.3 (juin 2010), p. 579-94. DOI : 10.1007/s10827-010-0240-9. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/20490645> (cf. p. 7).

- [38] 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. 7).
- [39] Jens KREMKOW et al. « Control of the temporal interplay between excitation and inhibition by the statistics of visual input : a V1 network modelling study ». In : *Proceedings of the Society for Neuroscience conference*. 2008 (cf. p. 7).
- [40] Simon B. LAUGHLIN. « A simple coding procedure enhances a neuron's information capacity ». In : *Zeitung für Naturforschung* 9-10.36 (1981), p. 910-2 (cf. p. 2).
- [41] Paula S LEON, Ivo VANZETTA, Guillaume S MASSON et Laurent U PERRINET. « Motion Clouds : Model-based stimulus synthesis of natural-like random textures for the study of motion perception ». In : *Journal of Neurophysiology* 107.11 (14 mars 2012), p. 3217-3226. ISSN : 1522-1598. DOI : 10.1152/jn.00737.2011. URL : <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00737.2011> (cf. p. 8-10).
- [42] Stéphane MALLAT et Zhifeng ZHANG. « Matching Pursuit with time-frequency dictionaries ». In : *IEEE Transactions on Signal Processing* 41.12 (1993), p. 3397-3414 (cf. p. 3).
- [43] Henry MARKRAM, J. LUEBKE, M. FROTSCHER et B. SAKMANN. « Regulation of Synaptic Efficacy by Coincidence of Postsynaptic APs and EPSPs ». In : *Science* 275 (1997), p. 213-215 (cf. p. 3).
- [44] 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. 1).
- [45] Timothée MASQUELIER. « Relative spike time coding and STDP-based orientation selectivity in the early visual system in natural continuous and saccadic vision : a computational model ». In : *Journal of computational neuroscience* 32.3 (sept. 2012), p. 425-441. ISSN : 1573-6873. DOI : 10.1007/s10827-011-0361-9. URL : <http://dx.doi.org/10.1007/s10827-011-0361-9> (cf. p. 3).
- [46] Guillaume S MASSON et Laurent U PERRINET. « The behavioral receptive field underlying motion integration for primate tracking eye movements ». In : *Neuroscience and biobehavioral reviews* (21 mars 2012). ISSN : 1873-7528. DOI : 10.1016/j.neubiorev.2011.03.009. URL : <http://view.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/21421006> (cf. p. 5).
- [47] Andrew Isaac MESO, Claudio SIMONCINI, Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Beyond simply faster and slower : exploring paradoxes in speed perception ». In : t. 14. 10. Association for Research in Vision et Ophthalmology, 22 août 2014, p. 491. DOI : 10.1167/14.10.491. URL : <http://dx.doi.org/10.1167/14.10.491> (cf. p. 10).

- [48] Andrew Isaac MESO, Claudio SIMONCINI, Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « How and why do image frequency properties influence perceived speed ? » In : *VSS Conference Abstract*. T. (13)9. 2013, p. 354. DOI : 10.1167/13.9.354. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/meso-13-vss> (cf. p. 10).
- [49] Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN, Laurent U PERRINET, Eric CASTET et Guillaume S MASSON. « Bayesian modeling of dynamic motion integration ». In : *1ère conférence francophone NEUROsciences COMPutationnelles (NeuroComp)*. 2006 (cf. p. 6).
- [50] Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN, Laurent U PERRINET, Eric CASTET et Guillaume S MASSON. « Bayesian modeling of dynamic motion integration ». In : *Journal of Physiology-Paris* 101.1-3 (jan. 2007), p. 64-77. ISSN : 0928-4257. DOI : 10.1016/j.jphysparis.2007.10.013. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2007.10.013> (cf. p. 6).
- [51] Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN, Laurent U PERRINET, Eric CASTET et Guillaume S MASSON. « Dynamic inference for motion tracking ». In : *Perception 36 ECVF Abstract Supplement*. 2007 (cf. p. 6).
- [52] Anna MONTAGNINI, Pascal MAMASSIAN, Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Visual tracking of ambiguous moving objects : A recursive Bayesian model ». In : *Journal of Vision*. T. 7. 9. 2007, p. 406 (cf. p. 6).
- [53] Anna MONTAGNINI, Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Visual motion processing and human tracking behavior ». 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. 12. DOI : 10.1002/9783527680863.ch12. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/montagnini-15-bicv/> (cf. p. 6).
- [54] D. MUMFORD. « On the computational architecture of the neocortex. II. The role of cortico-cortical loops. » In : *Biological cybernetics* 66.3 (1992), p. 241-251. ISSN : 0340-1200. URL : <http://view.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/1540675> (cf. p. 17).
- [55] B. A. OLSHAUSEN et D. J. FIELD. « Emergence of simple-cell receptive field properties by learning a sparse code for natural images. » In : *Nature* 381.6583 (juin 1996), p. 607-609. ISSN : 0028-0836. DOI : 10.1038/381607a0. URL : <http://dx.doi.org/10.1038/381607a0> (cf. p. 3).
- [56] Laurent U PERRINET. « Apprentissage hebbien d'un reseau de neurones asynchrone a codage par rang ». Rapp. tech. Rapport de stage du DEA de Sciences Cognitives, CERT, Toulouse, France, 1999 (cf. p. 2).
- [57] Laurent U PERRINET. « Biologically-inspired characterization of sparseness in natural images ». In : *2016 6th European Workshop on Visual Information Processing (EUVIP)*. IEEE, oct. 2016, p. 1-6. ISBN : 978-1-5090-2781-1. DOI : 10.1109/EUVIP.2016.7764592. URL : <https://doi.org/10.1109/EUVIP.2016.7764592> (cf. p. 4).
- [58] Laurent U PERRINET. « Comment déchiffrer le code impulsif de la vision ? Étude du flux parallèle, asynchrone et éparé dans le traitement visuel ultra-rapide ». Thèse de doct. Université Paul Sabatier, Toulouse, France, 2003. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/perrinet-03-these> (cf. p. 2, 4).

- [59] 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. 2, 3).
- [60] 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. 4).
- [61] 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. 17, 20).
- [62] Laurent U PERRINET, Frédéric V BARTHÉLEMY, Eric CASTET et Guillaume S MASSON. « Dynamics of motion representation in short-latency ocular following : A two-pathways Bayesian model ». In : *Perception*. Sous la dir. de Ricardo A. CARMONA et Gustavo LINAN-CEMBRANO. T. 34. ECVF. 2005, p. 38 (cf. p. 5).
- [63] Laurent U PERRINET, Frédéric V BARTHÉLEMY et Guillaume S MASSON. « Input-output transformation in the visuo-oculomotor loop : modeling the ocular following response to center-surround stimulation in a probabilistic framework ». In : *1ère conférence francophone NEUROsciences COMPutationnelles - NeuroComp*. 2006 (cf. p. 5).
- [64] Laurent U PERRINET et James A BEDNAR. « Edge co-occurrences can account for rapid categorization of natural versus animal images ». In : *Scientific Reports* 5 (2015), p. 11400. DOI : 10.1038/srep11400. URL : <http://www.nature.com/articles/srep11400> (cf. p. 13, 15).
- [65] Laurent U PERRINET, Arnaud DELORME, Simon J THORPE et Manuel SAMUELIDES. « Network of integrate-and-fire neurons using Rank Order Coding A : how to implement spike timing dependant plasticity ». In : *Neurocomputing* 38-40.1-4 (2001), p. 817-22. DOI : 10.1016/S0925-2312(01)00460-X (cf. p. 3).
- [66] Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Decoding the population dynamics underlying ocular following response using a probabilistic framework ». In : *Proceedings of AREADNE, 2008*. 2008 (cf. p. 5).
- [67] Laurent U PERRINET et Guillaume S MASSON. « Modeling spatial integration in the ocular following response using a probabilistic framework ». In : *Journal of Physiology-Paris* 101.1-3 (2007), p. 46-55. DOI : 10.1016/j.jphysparis.2007.10.011. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.jphysparis.2007.10.011> (cf. p. 5).
- [68] 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. 11, 14).

- [69] Laurent U PERRINET, Alexandre REYNAUD, Frédéric Y CHAVANE et Guillaume S MASSON. « Inferring monkey ocular following responses from V1 population dynamics using a probabilistic model of motion integration ». In : *Vision Science Society*. 23.411. 2009 (cf. p. 7).
- [70] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « A generative model for Spike Time Dependent Hebbian Plasticity ». In : *Proceedings of DYNN*. 2000 (cf. p. 3).
- [71] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « Coherence detection in a spiking neuron via Hebbian learning ». In : *Neurocomputing* 44-46.C (juin 2002), p. 817-22. DOI : 10.1016/S0925-2312(02)00374-0. URL : [http://dx.doi.org/10.1016/S0925-2312\(02\)00374-0](http://dx.doi.org/10.1016/S0925-2312(02)00374-0) (cf. p. 3).
- [72] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « Sparse Image Coding Using an Asynchronous Spiking Neural Network ». In : *Proceedings of ESANN*. 2002, p. 313-8 (cf. p. 3).
- [73] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « Visual Strategies for Sparse Spike Coding ». In : *Actes de Neurosciences et Sciences de l'Ingenieur, L'Agelonde*, 2002 (cf. p. 3).
- [74] Laurent U PERRINET, Manuel SAMUELIDES et Simon J THORPE. « Emergence of filters from natural scenes in a sparse spike coding scheme ». In : *Neurocomputing* 58-60.C (2003). Special issue : Computational Neuroscience : Trends in Research 2004 - Edited by E. De Schutter, p. 821-6. DOI : 10.1016/j.neucom.2004.01.133. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.neucom.2004.01.133> (cf. p. 3).
- [75] Laurent U PERRINET, Manuel SAMUELIDES et Simon J THORPE. « Sparse spike coding in an asynchronous feed-forward multi-layer neural network using matching pursuit ». In : *Neurocomputing* 57 (mars 2004). Special issue : New Aspects in Neurocomputing : 10th European Symposium on Artificial Neural Networks 2002 - Edited by T. Villmann, p. 125-134. ISSN : 0925-2312. DOI : 10.1016/j.neucom.2004.01.010. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.neucom.2004.01.010> (cf. p. 3).
- [76] Laurent U PERRINET, Nicole VOGES, Jens KREMKOW et Guillaume S MASSON. « Decoding center-surround interactions in population of neurons for the ocular following response ». In : *Proceedings of COSYNE*. 2009 (cf. p. 5, 7).
- [77] Laurent U. PERRINET, Manuel SAMUELIDES et Simon J. THORPE. « Coding static natural images using spiking event times : do neurons cooperate ? » In : *IEEE Transactions on Neural Networks* 15.5 (sept. 2004). Special issue on 'Temporal Coding for Neural Information Processing', p. 1164-75. DOI : 10.1109/TNN.2004.833303. URL : <http://dx.doi.org/10.1109/TNN.2004.833303> (cf. p. 2-4).
- [78] 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/s41598-018-36861-8> (cf. p. 11).

- [79] D. A. ROBINSON, J. L. GORDON et S. E. GORDON. « A model of the smooth pursuit eye movement system ». In : *Biological Cybernetics* 55.1 (oct. 1986), p. 43-57. ISSN : 0340-1200. DOI : 10.1007/bf00363977. URL : <http://dx.doi.org/10.1007/bf00363977> (cf. p. 17).
- [80] Rufin van RULLEN et Simon J. THORPE. « Rate coding versus temporal order coding : what the retina ganglion cells tell the visual cortex ». In : *Neural Computation* 13.6 (2001), p. 1255-83 (cf. p. 2, 3).
- [81] C. S. SHERRINGTON. « Observations on the scratch-reflex in the spinal dog ». In : *Journal of Physiology* 34.1-2 (mars 1906) (cf. p. 5).
- [82] 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. 8, 10-12).
- [83] Alan A. STOCKER et Eero P. SIMONCELLI. « Noise characteristics and prior expectations in human visual speed perception ». In : *Nature Neuroscience* 9.4 (mars 2006), p. 578-585. ISSN : 1097-6256. DOI : 10.1038/nn1669. URL : <http://www.nature.com/neuro/journal/v9/n4/abs/nn1669.html> (cf. p. 10).
- [84] Wahiba TAOUALI, Giacomo BENVENUTI, Frédéric Y CHAVANE et Laurent U PERRINET. « A dynamic model for decoding direction and orientation in macaque primary visual cortex ». In : *Proceedings of VSS*. 2016. DOI : 10.1167/15.12.484. URL : <http://jov.arvojournals.org/article.aspx?articleid=2433592> (cf. p. 16).
- [85] Wahiba TAOUALI, Giacomo BENVENUTI, Frédéric Y CHAVANE et Laurent U PERRINET. « A dynamic model for decoding direction and orientation in macaque primary visual cortex ». In : *Proceedings of AREADNE*. 2016. DOI : 10.1167/15.12.484 (cf. p. 16).
- [86] Wahiba TAOUALI, Giacomo BENVENUTI, Frédéric Y CHAVANE et Laurent U PERRINET. « A dynamic model for decoding direction and orientation in macaque primary visual cortex ». In : *Proceedings of NCCD, Capbreton*. 23 sept. 2019. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/perrinet-19-nccd> (cf. p. 16).
- [87] Wahiba TAOUALI, Giacomo BENVENUTI, Pascal WALLISCH, Frédéric Y CHAVANE et Laurent U PERRINET. « Testing the odds of inherent vs. observed overdispersion in neural spike counts ». In : *Journal of Neurophysiology* 115.1 (22 jan. 2016), p. 434-444. ISSN : 1522-1598. DOI : 10.1152/jn.00194.2015. URL : <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/26445864> (cf. p. 16).
- [88] Simon THORPE, Denis FIZE et Catherine MARLOT. « Speed of processing in the human visual system ». In : *Nature* 381.6582 (juin 1996), p. 520-522. ISSN : 0028-0836. DOI : 10.1038/381520a0. URL : <http://dx.doi.org/10.1038/381520a0> (cf. p. 2).

- [89] Jonathan VACHER, Andrew Isaac MESO, Laurent U PERRINET et Gabriel PEYRÉ. « Bayesian Modeling of Motion Perception using Dynamical Stochastic Textures ». In : *Neural Computation* (21 nov. 2018). DOI : 10.1162/neco_a_01142. URL : https://www.mitpressjournals.org/doi/abs/10.1162/neco_a_01142 (cf. p. 10).
- [90] Jonathan VACHER, Andrew Isaac MESO, Laurent U PERRINET et Gabriel PEYRÉ. « Biologically Inspired Dynamic Textures for Probing Motion Perception ». In : *Advances in Neural Information Processing Systems* 28 (2015), p. 1918-1926. URL : <http://papers.nips.cc/paper/5769-biologically-inspired-dynamic-textures-for-probing-motion-perception.pdf> (cf. p. 8-10).
- [91] Nicole VOGES, Jens KREMKOW et Laurent U PERRINET. « Dynamics of cortical networks based on patchy connectivity patterns ». In : *FENS Abstract*. T. 4. 075.14. 2008 (cf. p. 7).
- [92] Nicole VOGES et Laurent U PERRINET. « Analyzing cortical network dynamics with respect to different connectivity assumptions ». In : *Proceedings of NeuroComp08, Marseille*. Sous la dir. de Laurent U PERRINET et Emmanuel DAUCÉ. Oct. 2008 (cf. p. 7).
- [93] Nicole VOGES et Laurent U PERRINET. « Complex dynamics in recurrent cortical networks based on spatially realistic connectivities ». In : *Frontiers in Computational Neuroscience* 6 (2012). ISSN : 1662-5188. DOI : 10.3389/fncom.2012.00041. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/voges-12> (cf. p. 7).
- [94] Nicole VOGES et Laurent U PERRINET. « Dynamical state spaces of cortical networks representing various horizontal connectivities ». In : *Proceedings of COSYNE*. 2009 (cf. p. 7).
- [95] Nicole VOGES et Laurent U PERRINET. « Dynamics of cortical networks including long-range patchy connections ». In : *Eighth Göttingen Meeting of the German Neuroscience Society*. 2009, T26-3C (cf. p. 7).
- [96] Nicole VOGES, Almut SCHÜZ, Ad AERTSEN et Stefan ROTTER. « A modeler's view on the spatial structure of intrinsic horizontal connectivity in the neocortex ». In : *Progress in neurobiology* 92.3 (nov. 2010), p. 277-292. ISSN : 1873-5118. DOI : 10.1016/j.pneurobio.2010.05.001. URL : <http://dx.doi.org/10.1016/j.pneurobio.2010.05.001> (cf. p. 7).