

Centre National de la Recherche Scientifique

Rapport d'activité scientifique

Laurent U 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

16 Février 2022

Table des matières

1 Curriculum Vitæ	2
1.1 Présentation rapide	2
1.2 Diplômes & titres universitaires	2
1.3 Expérience scientifique professionnelle	3
2 Résumé de mon activité scientifique	5
3 Rapport d'activité	6
4 Introduction : codage prédictif et code neural	6
5 Rappels sur mon travail de thèse	6
5.1 Codage par rang	7
5.2 Plasticité dépendent de la latence de décharge neurale	7
5.3 Codage épars	8
5.4 Synthèse	8
6 Travail accompli en tant que chargé de recherche (2004-2012)	9
6.1 Le champ récepteur comportemental (avec G. Masson)	9
6.2 Modélisation inférentielle dynamique (avec A. Montagnini et G. Masson) . .	10
6.3 Neurosciences Computationnelles : déchiffrer le code neuronal de la perception visuelle du mouvement	10
6.4 Implémentations neurales : diversité des réponses neurales et fonctionnalités visuelles (avec J. Kremkow et N. Voges)	10
7 Activités de recherche dans l'équipe InViBe (2012-2018)	11
7.1 Caractérisation fonctionnelle du système oculomoteur [Leo+12; Sim+12] . .	12
7.2 Rôle fonctionnel des interactions latérales dans l'intégration spatio-temporelle [KMP13; KMP17; PM12]	14
7.3 Rôle fonctionnel des interactions latérales dans l'intégration spatiale [PB15]	16
7.4 Modélisation de réseaux de neurones impulsionnels	16
7.5 Unification des théories computationnelles par la minimisation de l'énergie libre (MEL) [PAF14]	18
8 Motivation : Dynamique des calculs neuronaux sous-jacents au traitement visuel	21
9 L'inférence active et "l'optimalité de la vision"	23
9.1 Les perceptions comme hypothèses, les actions comme expériences : du principe de l'énergie libre (Free-Energy Principle, FEP) à l'Inférence Active (IA)	23
9.2 Existe-t-il une implémentation neurale pour l'inférence active (IA)?	25
9.3 Introduire des délais réalistes dans l'Inférence Active : dynamique du traitement prédictif	26
9.4 Résumé	28
10 Traitement prédictif sur les cartes visuelles	28
10.1 L'effet du flash retardé comme preuve pour le traitement prédictif dans les cartes topographiques	28
10.2 Corrélats neurales du mouvement apparent	30
10.3 Résumé	31

11 Problèmes ouverts des processus visuels prédictifs	31
11.1 Les défis de la représentation de l'information visuelle dans les réseaux de neurones impulsif (SNN)	32
11.2 Le rôle des vagues d'activité corticales dans le traitement dynamique de l'information visuelle	32
11.3 Propriétés intégratives des aires corticales	33
12 Résumé et conclusions	35
13 Transfert technologique, relations industrielles et valorisation	35
13.1 Contrats et collaborations	35
13.2 Encadrement, animation et management de la recherche	36
14 Productions scientifiques sélectionnées	36

1 Curriculum Vitæ

1.1 Présentation rapide

- 48 ans, né le 23 Février 1973 à Talence (Gironde, France).
- Directeur de Recherche (DR2, CNRS), Affiliation : Équipe NEural OPerations in TOpographies (NeOpTo) - Institut de Neurosciences de la Timone (UMR 7289, CNRS / Aix-Marseille Université)
 - Adresse : 27, Bd. Jean Moulin, 13385 Marseille Cedex 5, France
 - E-mail : <mailto:Laurent.Perrinet@univ-amu.fr>
 - Téléphone : 04 91 32 40 44
 - URL : <https://laurentperrinet.github.io/>

Résumé quantitatif des contributions

- 51 publications dans les revues avec comité de lecture (dont 4 en révision, 16 en premier auteur, 15 en dernier auteur), avec un total de 2916 citations, indice h= 26 et indice i10= 46¹,
- 120 publications dans des actes de congrès avec comité de lecture,
- 4 livres et 6 chapitres de livres,
- 53 conférences invitées (dont 19 dans des congrès internationaux),
- 3 thèses en cours de direction (Hugo Ladret, Jean-Nicolas Jérémie, Antoine Grimaldi) et 3 finalisées (Angelo Franciosini, Victor Boutin, Mina Khoei),
- 4 Post-docs dirigés (Wahiba Taouali, Nicole Voges, Alberto Vergani, 1 à venir),
- 4 thèses co-dirigées (A Gruel, Mansour Pour, JB Damasse, J. Kremkow),
- 1 contrat en PI local (150k€), 1 AAP (100k€), 3 bourses de thèse obtenues,
- 20 contrats en collaborateur (dont 12 ANRs).

1.2 Diplômes & titres universitaires

Habilitation à Diriger des Recherches, AMU, Marseille

2017

École Doctorale Sciences de la Vie et de la Santé, Aix-Marseille Université, France. Sous le titre “Codage prédictif dans les transformations visuo-motrices”, j’ai défendu mon Habilitation à Diriger des Recherches le 14 avril 2017.

Le jury était constitué des Prof. Laurent Madelain (Université Lille III), Dr. Alain Destexhe (Université Paris XI, Rapporteur), Prof. Gustavo Deco (Universitat Pompeu Fabra, Barcelona, Rapporteur), Dr. Guillaume Masson (Aix-Marseille Université), Dr. Viktor Jirsa (Aix-Marseille Université, Rapporteur) et du Prof. Jean-Louis Mege (Aix-Marseille Université).

Doctorat de Sciences cognitives ONERA/DTIM, Toulouse

1999-2003

Titre : *Comment déchiffrer le code impulsif de la Vision ? Étude du flux parallèle, asynchrone et épars dans le traitement visuel ultra-rapide*. Allocataire d’une bourse MENRT, accueil à l’ONERA/DTIM.

- Cette thèse a été initiée par les résultats de la collaboration pendant le stage de DEA. Elle a été dirigée par Manuel Samuelides (professeur à SUPAÉRO et chargé de recherche à l’ONERA/DTIM) et co-dirigée par Simon Thorpe (directeur de recherche au CERCo)
- Participation et présentations à de nombreux colloques internationaux (IJCNN99, NeuroColt00, CNS00, CNS01, LFTNC01, ESANN02, NSI02). Participation aux écoles d’été “EU Advanced Course in Computational Neuroscience” à Trieste (Italie) et “Telluride Neuromorphic Workshop” au Colorado (États-Unis).
- En parallèle, j’ai participé à l’organisation d’une conférence sur les réseaux de neurones dynamiques (DYN*2000). Je me suis aussi impliqué dans des activités d’enseignement (initiation à la programmation sous Matlab et théorie de la probabilité) pour des élèves de première et deuxième année d’école d’ingénieur (à

1. Au 16 Février 2022, cf. <https://scholar.google.com/citations?user=TVyUV38AAAAJ&hl=fr>

SUPAÉRO et à l'ENSICA, Toulouse) et des travaux dirigés de robotique (Traitement de l'image et reconnaissance d'objets au laboratoire d'Informatique et d'Automatique de SUPAÉRO).

- La thèse de doctorat a été soutenue le 7 février 2003 à l'université Paul Sabatier avec la mention "Très honorable avec les félicitations du jury". Le jury était présidé par Michel Imbert (Prof. Université P. Sabatier) et constitué par Yves Burnod (Directeur de recherche à l'INSERM U483) et Jeanny Hérault (Professeur à l'INPG, Grenoble).

DEA de Sciences cognitives	1998-1999
Univ. Paris VII, P. Sabatier, EHESS, Polytechnique, mention TB. Allocataire d'une bourse de DEA.	
— Assistant de recherche, ONERA/DTIM (Département de Traitement de l'Image et de Modélisation), Toulouse (stage de DEA).	3/1999-7/1999
— Étude de l'apprentissage de type Hebbien de réseaux de neurones basés sur un codage par rang.	
— Application à la reconnaissance de textures visuelles.	
— Assistant de recherche, USAFB (Rome, NY) / University of San Diego in California (États-Unis). Étude de l'apprentissage autonome dans un système complexe de type automate cellulaire.	7/1999-8/1999
Diplôme d'ingénieur SUPAÉRO, Toulouse, France.	1993-1998
Spécialisation dans le traitement du signal et de l'image et en particulier dans les techniques des réseaux de neurones artificiels.	
— Projets individuels sur la perception visuelle, la reconnaissance de locuteur, la compression de la parole et sur la reconnaissance de caractères.	
— Ingénieur ALCATEL, Vienne (Autriche). Département du <i>Voice Processing Systems</i> . Ce 'stage long' volontaire, intégré à une formation de SUPAÉRO sur les systèmes industriels, impliquait toutes les étapes de la conception d'un système de messagerie téléphonique de technologie élevée : conception, prototype, contrôle de qualité et étude marketing.	9/1995-6/1996
— Assistant de recherche, JET PROPULSION LABORATORY (NASA), Pasadena, Californie. Département des Sciences de la Terre, Laboratoire d'imagerie radar, INTERFÉROMÉTRIE RADAR SAR APPLIQUÉE À LA GÉOPHYSIQUE	4/1997-9/1997
— Programmation d'un processus de traitement d'images radar interférométriques SAR comprenant des corrections géographiques, une série de filtrages et un traitement d'interférométrie.	
— Étude et programmation d'un générateur de carte topographique.	
— Traitement des images obtenues pour surveiller la déformation de la croûte terrestre. Étude des tremblements de terre de Landers (Californie) et de Gulan (Chine).	
— Assistant de recherche, CERCo (CNRS, UMR5549), Toulouse (stage de fin d'études d'ingénieur). Développement d'un réseau de neurones asynchrone appliqué à la reconnaissance de caractères.	4/1998-9/1998
— Programmation du code du réseau de neurones asynchrones.	
— Étude et utilisation des statistiques non-paramétriques pour l'utilisation d'un code basé sur le rang d'activation des neurones.	
— Implantation d'une nouvelle règle d'apprentissage du réseau de neurones.	

1.3 Expérience scientifique professionnelle

Directeur de Recherche (DR2) (section CID51), INT/CNRS, Marseille	2020-...
Chargé de Recherche Classe Normale , INT/CNRS, Marseille	2019-2020
Au 1er janvier 2019, j'ai intégré l'équipe NeOpTo de Frédéric Chavane (DR, CNRS). J'implémente les modèles prédictifs dans des architectures bio-mimétiques.	

<p>Chargé de Recherche grade 1, INT/CNRS, Marseille</p> <p>Au 1er janvier 2012, notre équipe a intégré l'Institut de Neurosciences de la Timone (UMR 7289, CNRS / Aix-Marseille Université) à Marseille (direction Guillaume Masson). J'ai approfondi les modèles en me concentrant sur un codage probabiliste distribué appliqué à la boucle sensori-motrice.</p>	<p><i>2012-2019</i></p>
<p>Mission longue Karl Friston's theoretical neurobiology group (The Wellcome Trust Centre for Neuroimaging, University College London, London, UK). Collaboration avec Karl Friston sur l'application de modèles d'énergie libre aux mouvements oculaires.</p>	<p><i>10/2010-01/2012</i></p>
<p>Chargé de Recherche grade 2 (section 7), INCM/CNRS, Marseille</p> <p>Sous la conduite de Guillaume Masson à l'INCM à Marseille, j'ai étudié des modèles spatio-temporels d'inférence dans des scènes naturelles en application de la compréhension des mouvements oculaires.</p>	<p><i>2004-2012</i></p>
<p>Post-doctorat, Redwood Neuroscience Institute (RNI), États-Unis</p> <p>Sous la conduite de Bruno Olshausen, j'ai comparé des modèles standards d'apprentissage avec une méthode originale centrée sur les potentiels d'action. Notamment, j'ai développé une méthode générique évaluant l'importance des processus homéostatiques dans l'apprentissage non-supervisé, qui a conduit à une publication dans le journal Neural Computation (référence A20-[Per10]). J'ai ensuite étendu ce modèle à l'apprentissage spatio-temporels dans des flux video.</p>	<p><i>2004</i></p>

2 Résumé de mon activité scientifique

Mon objectif de recherche est d'étudier l'hypothèse selon laquelle on peut comprendre les liens entre la structure neurale, notamment l'arrangement topographique des neurones entre eux et la nature du signal nerveux, et la fonction des systèmes sensoriels comme l'optimisation de leur adaptation aux statistiques des scènes naturelles par des processus de type prédictif.

Plus précisément, je vise à étendre la compréhension des facultés sensorielles et cognitives sous la forme de modèles de réseaux de neurones impulsionnels qui réalisent de façon efficace des algorithmes de perception visuelle. En effet, les brèves impulsions du potentiel de membrane se propageant au fil des neurones sont une caractéristique universelle des systèmes nerveux et permettent de construire des modèles efficaces du traitement dynamique de l'information. Dans un but fonctionnel, je désire notamment implanter dans ces modèles des stratégies d'inférence grâce à des mécanismes d'apprentissage auto-organisés fixant les relations spatio-temporelles entre les neurones. Dans une démarche applicative, nous envisageons la création de nouveaux types d'algorithmes basés sur ces recherches.

Résumé des travaux antérieurs et de leur impact scientifique

Mes travaux de thèse dirigés par Simon Thorpe et Manuel Samuelides ont permis d'explorer dans un cadre mathématique de nouveaux paradigmes de codage neural de type impulsif pour des images statiques [PST04a] et en particulier comment ceux-ci peuvent être appris [Per10]. Ceux-ci ont été étendus en collaboration avec Guillaume Masson à des modèles d'inférence statistique appliqués aux mouvements des yeux et à la boucle perception action [Sim+12]. Un cadre théorique précis a été élaboré, sous le patronage de Karl Friston, pour tenir compte de la présence de délais temporels [PAF14]. Actuellement, en collaboration avec Frédéric Chavane, j'étends des modèles dynamiques du traitement dynamique de scènes visuelles en mouvement [KMP17] dans des réseaux hiérarchiques [Bou+20a; Fra+21]. Nous avons récemment mis en évidence le rôle de la précision dans ce traitement d'information [Lad+22] et qui nous permet de construire de nouveaux algorithmes neuromorphiques de type Spiking Neural Networks [Gri+22]. Une contribution de ces travaux est enfin d'apporter un regard nouveau sur la structure des réseaux neuraux, notamment dans les aires corticales visuelles [CPR22].

Mots clés

Perception, vision, détection du mouvement. Calcul parallèle événementiel, émergence dans les systèmes complexes, codage neural. Inférence Bayésienne, minimisation de l'énergie libre, statistiques des scènes naturelles.

3 Rapport d'activité

4 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 **Marr83**. 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 débiterons par un rappel rapide de mes travaux de thèse dans la section 5 et en particulier par l’étude du lien entre une propriété fonctionnelle (le codage ultra-rapide d’images naturelles) et son corrélât 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 6 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 7 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.

5 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 Samuelides, 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 impulsifs.

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 [Thorpe96]. 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.

5.1 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+01]) 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 [Laughlin81]. Un tel rapprochement a été ensuite exploité pour élaborer un modèle de rétine [van-Rullen01a] et étendu au décodage de valeurs de rang pour l'optimisation de la reconstruction [Perrinet04a ; Per10].

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.

5.2 Plasticité dépendent 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 [Markram97a ; Bi98] (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 [Delorme01a].

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 [Masquelier12]. Ils correspondent à des principes d’optimalité qui ont été étendus à des problèmes d’apprentissage plus complexes [Habenschuss13].

5.3 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 **van-Rullen01a**. 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 [Perrinet04a]. 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 connexions latérales. Nous avons alors mis en évidence [PS02b; PS02c; PST04b] le parallèle entre une telle approche et l’algorithme de Matching Pursuit [Mallat93].

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 [van-Rullen01a]), 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 [Olshausen96]. 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 [Perrinet04a]. 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]).

5.4 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.

6 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.

6.1 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 **Sherrington06** 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].

6.2 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].

6.3 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 Scholar²).

6.4 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 [Kremkow05]. Ces réseaux sont utilisés traditionnellement afin d’étudier leur propriétés complexes des systèmes dynamiques [Kremkow07] 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 :

2. Au 16 Février 2022, cf. https://scholar.google.com/scholar?cluster=4324955271726120014&hl=fr&as_sdt=0,39

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 peuvent simplifier l'implémentation de fonctionnalités neurales et en particulier le rôle particulier de la balance active entre excitation et inhibition [Kre+08a; Kre+07; 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 [Voges10; Per+09b; VKP08; VP08; VP12; VP09a; VP09b].

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.

7 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. 7.1), pour ensuite étudier le rôle fonctionnel des interactions latérales dans l'intégration spatio-temporelle, et en particulier le rôle du codage prédictif (Sec. 7.2 et 7.3). Afin de confronter de tels modèles avec des données physiologiques et comportementales, nous allons enfin montrer des modèles de réseaux neuraux impulsionnels à grande échelle, tout en formalisant une théorie de décodage

de cette activité neurale en terme d'information visuelle (Sec. 11). 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. 7.5).

7.1 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 visuels 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 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" [Adelson85]. 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 [Aubert00]. Nous avons ensuite formulé ce modèle sous la forme d'une texture à phases aléatoires [Galerne10] en paramétrisant des axes perceptifs saillants (vitesse, direction, orientation) ainsi que les largeurs de bande (variabilité) qui leur sont associées

(voir Fig. ??). On obtient alors des stimuli aux statistiques proches des images naturelles, avec un jeu de paramètres à contrôler et avec une implantation simple³. 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. ??). 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 [Stocker06]. 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 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 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.

7.2 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

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

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 **Burgi00** 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 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. 1).

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 [Assad95]. 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. 11) qu'elle admet une implantation neuromimétique.

7.3 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

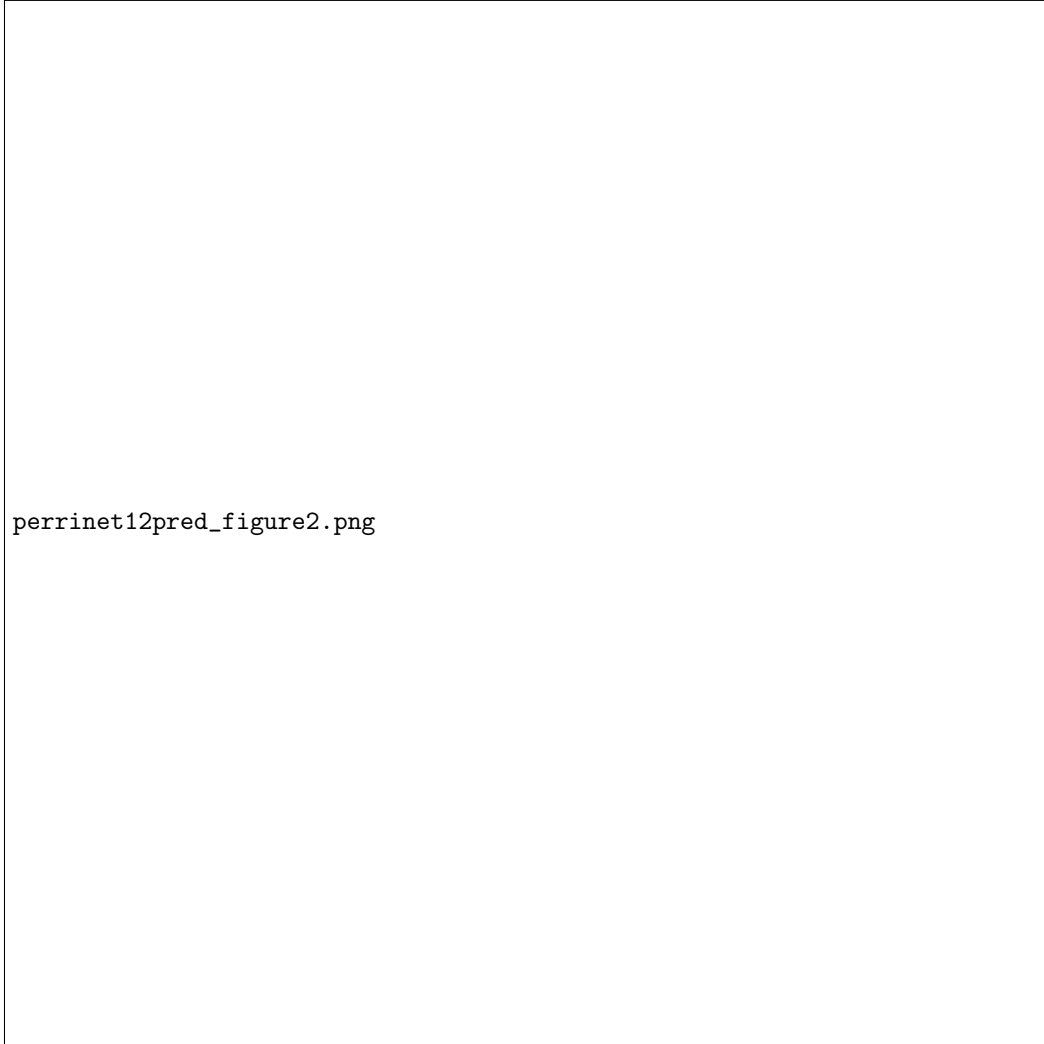


FIGURE 1 – **Un codage prédictif basé sur le mouvement est suffisant pour résoudre le problème de l'ouverture.** Ce modèle est constitué par un étage classique de mesure (estimation) et d'une couche de codage prédictif. L'étape de mesure consiste en **(A)** inférer à partir de deux trames consécutives 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].

à des orientations locales suivant leur régularités [Field93]. Ce concept est controversé car les études qui ont montré un corrélat neural pour une telle connectivité [Bosking97] sont souvent en contradiction avec des études physiologiques [Chavane11; Hunt12]. 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 2), leurs propriétés absolues (échelle, distance) sont indépendantes de leurs propriétés géométriques (azimut, angle relatif) ; 2) les propriétés géométriques 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.

7.4 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 validées 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 liée 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 [Assad95]. 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 anisotropique 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 Benvenutti (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 permet de valider des modèles de décodage et de représentation de l’information dans l’activité neurale (comme par exemple [Jazayeri06]) 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 neurophy-

figure_synthesis_FR.pdf

FIGURE 2 – **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 **Geisler01**, les arêtes en dehors d'un masque circulaire central sont rejetées dans le calcul des statistiques pour éviter les artefacts.

FIGURE 3 – 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 $\vec{V} = 20 \cdot s^{-1}$, 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).

siologiques 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].

7.5 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 [Friston08b],
- 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 [Friston09a].

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 Mumford92. 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

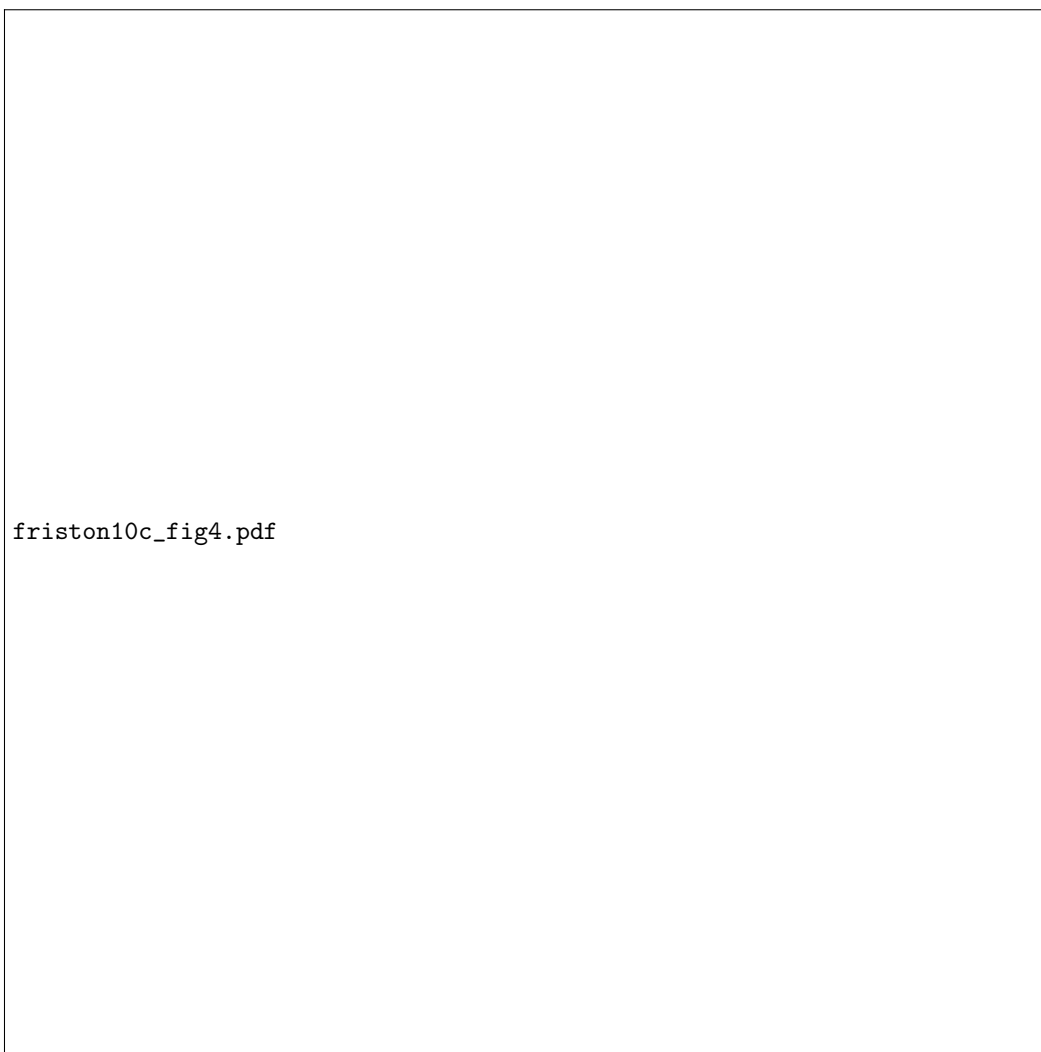


FIGURE 4 – **Unification des théories computationnelles par la minimisation de l'énergie libre (MEL).** Cette figure extraite de [Friston10c] représente la place central du principe de MEL dans l'ensemble des théories computationnelles. En particulier, on peut noter que les principes que nous avons détaillés plus haut dans les chapitres précédents (réseaux de neurones heuristiques, principes d'optimisation, codage prédictif, ...) peuvent se rapporter à ce langage commun.

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. On 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. C'est 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 [Robinson86 ; Krauzlis89]. 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* [Friston09c]. Cette théorie permet d'unifier des modèles de natures différentes (probabilistes, modèle de contrôle, codage prédictif, réseaux Bayesiens, heuristiques sur des réseaux de neurones, ...) en proposant un langage commun [Friston10c] (voir Fig. 4). 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].

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 modélisé 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.

8 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 complètera 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 [NIPS2012'4824]. 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 **Wigner90**, "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 neuronaux 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 [Attneave54]. Cette approche écologique [Atick92] 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 [Barlow61], la maximisation du transfert d'information [Linsker90] 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" [Knill04]. Plus généralement, il est possible de relier ces différentes théories dans un cadre unique, le principe de l'énergie libre (Free-Energy Principle, FEP) [Friston10]. 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 [Rao99]. 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 [Kirchner06] (voir [Lamme00] 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 rétinienne) 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" [Changizi08] 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 Marr83). 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 rétino-topiques. 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 impulsifs. 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.

9 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 [Turkheimer19]. 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." [DArcy-Thompson17]. 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 neuronaux en mettant en lumière les processus se produisant dans ce système complexe [Varoquaux19]. 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.

9.1 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 au contexte, 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 rétino-topique). 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 vonHelmholtz1867 comme un test d'hypothèse [Gregory80]. 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 [Friston10]. 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 [SPM12], 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 [Mirza18]. En tant que système suivant la FEP, ce processus est prédictif. Pourtant, il étend le traitement prédictif classique de Rao99 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 (rétiennes) 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.

9.2 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 [Friston10generalized]. 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 [Heeger17]. En particulier, ces équations sont la solution de filtrage de Kalman-Bucy [Kalman60] 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 Rao99 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) [Heeger17]. 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 [Barnes91]. Lorsque la cible réapparaît de derrière l'occlusion, les agents schizophrènes s'engagent plus rapidement dans une réponse SPEM [Avila06]. 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 [Karvelis18autistic ; Kent19]).

9.3 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 [Kirchner06]. 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.

PerrinetAdamsFriston14.pdf

FIGURE 5 – **(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 [Barnes91]. (Reproduit de [PAF14] selon les termes de la Creative Commons Attribution License, © The Authors 2014.)

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 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 5-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. À 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 [Barnes91 ; APF12]. La figure 5-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 [Barnes91]. 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.

9.4 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 [Kowler14]. 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.

10 Traitement prédictif sur les cartes visuelles

Dans un premier temps, nous ayons 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 ?

10.1 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 [MacKay58], 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 [Nijhawan02 ; Nijhawan09]. Cependant, d’autres modèles tels que le modèle de latence différentielle ou la post-diction ont également été proposés, de sorte que 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 6-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

KhoeiMassonPerrinet17.pdf

FIGURE 6 – 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.)

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 6-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 [Jancke10], 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.

10.2 Corrélât 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 [Muller18]). 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.

10.3 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 6) 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 [Glaser18] 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 tangentiellement 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 [Muller18].

11 Problèmes ouverts des processus visuels prédictifs

Dans la section 9, 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 10, 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 impulsifs (Spiking Neural Networks, SNN), en particulier dans le contexte du traitement prédictif.

11.1 Les défis de la représentation de l'information visuelle dans les réseaux de neurones impulsif (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 [Ghosh09]. 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 [Oconnor13] et dans la reconnaissance de formes [Lagorce17]. 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 [Paugam12]. Cela montre en particulier que l’équilibre du flux des spikes excitateurs et inhibiteurs entrants est crucial pour maximiser l’efficacité de ces SNN [Hansel12].

11.2 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) [Markov13]. 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” [Muller18]. 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 [Bringuier99]. 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 [Bastos12]. 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 [Bastos12]. 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.

11.3 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 [Tring18]. Au lieu de cela, il a été constaté que l’activité peut devenir plus précise à mesure que les caractéristiques visuelles s’accumulent.

BoutinFranciosiniChavaneRuffierPerrinet19.pdf

FIGURE 7 – 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, ...

Par exemple, [Baudot13] 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 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”) [Vinje02; Baudot13]. Cela s’expliquait déjà par le modèle de codage prédictif de [Rao99] 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 [Heeger17] et (2) guider l’apprentissage de la connectivité dans une population de neurones, comme dans V1 [Olshausen97; 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 intracortical 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 7. 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+20b]. 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 impulsionnel serait donc très bénéfique et permettrait de l’appliquer à un flux dynamique d’images.

12 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 9). 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 10). Cependant, nous avons également montré une limite de ces modèles à l’échelle microscopique (voir section 11). En particulier, on ne comprend pas encore, au niveau de la cellule unique, comment (1) l’information est représentée dans l’activité impulsionnelle, (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 11), 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 [Varoquaux19; Brette19]. 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.

13 Transfert technologique, relations industrielles et valorisation

13.1 Contrats et collaborations

Au cours de 10 derniers semestres, j’ai eu l’occasion de collaborer sur plusieurs contrats de niveau national (ANR) et international (cf <https://laurentperrinet.github.io/#grants>) :

Actuellement, je suis impliqué dans les contrats suivants

- soit à titre d’investigateur principal :
 - ANR AgileNeuroBot (Co-ordinateur principal) : “Robots aériens agiles biomimétiques pour le vol en conditions réelles” (2021/2024)
 - APROVIS3D : “Aprovis3D : Event-Based Artificial Intelligence” (2019–2023, coordination globale du projet par Jean Martinet, université de Nice).
 - ANR PRIOSSENS (2021/2024) : “Modelling behavioural and neuronal data within the active inference framework” avec Anna Montagnini,
- soit à titre de collaborateur :
 - ANR ShootingStar (2021/2024) avec Frédéric Chavane,
 - ANR ACES (2021/2024) : “CAssignment of credit and constraints on eye movement learning” avec Anna Montagnini,
 - ANR RubinVase (2021/2024) avec Dario Prandi et Luca Calatroni.

Précédemment, j’ai eu l’occasion de collaborer sur les contrats suivants durant cette période :

- PhD DOC2AMU : An Excellence Fellowship, H2020 (Excellence Scientifique) : Actions Marie Skłodowska-Curie (IF, ITN, RISE, COFUND) (2016–2019)
- PhD ICN A grant from the Ph.D. program in Integrative and Clinical Neuroscience (PhD position, 2017 / 2021).

- SpikeAI : lauréat du Défi Biomimétisme (2019) “Algorithmes événementiels d’Intelligence Artificielle / Event-Based Artificial Intelligence” (2019).
- ANR Horizontal-V1 (2017–2021) : “Connectivité Horizontale et Prédiction de Cohérences dans l’Intégration de Contour” avec Yves Fregnac et Frédéric Chavane,

13.2 Encadrement, animation et management de la recherche

Depuis Janvier 2022, je suis nommé à la commission interdisciplinaire (CID) 51 : Modélisation mathématique, informatique et physique pour les sciences du vivant.

Outre ces responsabilités scientifiques, je participe à l’animation scientifique sous d’autres formes. Tout d’abord pour l’évaluation de la recherche par les chercheurs en tant que membre d’un comité éditorial ou en temps que relecteur. Je développe aussi des collaborations internationales et en même temps dans la vie sociale de l’organisme :

- Scientific reports (Nature group) Membre du comité éditorial
- Relecteur dans de nombreuses revues et conférences, voir <https://publons.com/author/1206845/laurent-u-perrinet#profile>
- Membre élu CLAS GLM de Marseille-Joseph Aiguier/Timone, responsable de la petite enfance.

14 Productions scientifiques sélectionnées

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>.
- [2] 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>.
- [3] Victor BOUTIN, Angelo FRANCIOSINI, Frédéric Y CHAVANE, Franck RUFFIER et Laurent U PERRINET. « Sparse Deep Predictive Coding captures contour integration capabilities of the early visual system ». In : *PLoS Computational Biology* (12 mai 2020). DOI : 10.1371/journal.pcbi.1008629. URL : <https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1008629>.
- [4] Victor BOUTIN, Angelo FRANCIOSINI, Franck RUFFIER et Laurent U PERRINET. « Effect of top-down connections in Hierarchical Sparse Coding ». In : *Neural Computation* 32.11 (4 fév. 2020), p. 2279-2309. DOI : 10.1162/neco_a_01325. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/boutin-franciosini-ruffier-perrinet-20-feedback/>.
- [5] Frédéric CHAVANE, Laurent U PERRINET et James RANKIN. « Revisiting Horizontal Connectivity Rules in V1 : From like-to-like towards like-to-All ». In : *Brain Structure and Function* (5 fév. 2022). ISSN : 1863-2661. DOI : 10.1007/s00429-022-02455-4. URL : <https://doi.org/10.1007/s00429-022-02455-4> (visité le 06/02/2022).
- [6] Sandrine CHEMLA, Alexandre REYNAUD, Matteo DI VOLO, 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).

- [7] 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^{er} oct. 2018), p. 14-14. ISSN : 1534-7362. DOI : 10.1167/18.11.14. URL : <https://jov.arvojournals.org/article.aspx?articleid=2707670> (visit  le 22/10/2018).
- [8] Emmanuel DAUC  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>.
- [9] 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>.
- [10] 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>.
- [11] 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>.
- [12] Sylvain FISCHER, Filip ŠROUBEK, Laurent U PERRINET, Rafael REDONDO et Gabriel CRIST BAL. « 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>.
- [13] J r me 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} f v. 2011), p. 883-895. ISSN : 1522-1598. DOI : 10.1152/jn.00622.2010. URL : <http://dx.doi.org/10.1152/jn.00622.2010>.
- [14] Angelo FRANCIOSINI, Victor BOUTIN, Fr d ric Y CHAVANE et Laurent U PERRINET. « Pooling in a predictive model of V1 explains functional and structural diversity across species ». In : (21 avr. 2021). DOI : 10.1101/2021.04.19.440444. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/franciosini-21>.
- [15] 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>.
- [16] Antoine GRIMALDI, Victor BOUTIN, Sio-Hoi IENG, Ryad BENOSMAN et Laurent U PERRINET. « A Robust Event-Driven Approach to Always-on Object Recognition ». In : *TechRxiv preprint* (13 jan. 2022). DOI : 10.36227/techrxiv.18003077.v1. URL : https://www.techrxiv.org/articles/preprint/A_robust_event-driven_approach_to_always-on_object_recognition/18003077/1 (visit  le 13/01/2022).
- [17] 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>.

- [18] 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>.
- [19] 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/>.
- [20] 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/>.
- [21] 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.
- [22] 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 : *Annual Computational Neuroscience Meeting : 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>.
- [23] 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.
- [24] 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>.
- [25] 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>.
- [26] 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.
- [27] 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>.
- [28] Hugo LADRET, Nelson CORTES, Lamyae IKAN, Frédéric CHAVANE, Christian CASANOVA et Laurent U PERRINET. « Dynamical processing of orientation precision in the primary visual cortex ». In : *bioRxiv* (17 jan. 2022). DOI : 10.1101/2021.03.30.437692. eprint : <https://www.biorxiv.org/content/10.1101/2021.03.30.437692v4.full.pdf>. URL : <https://laurentperrinet.github.io/publication/ladret-22/>.

- [29] 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>.
- [30] 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>.
- [31] 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>.
- [32] 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>.
- [33] 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.
- [34] 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>.
- [35] 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.
- [36] 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.
- [37] 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/>.
- [38] 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/>.
- [39] 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.
- [40] 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>.
- [41] 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>.

- [42] 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>.
- [43] 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>.
- [44] 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/>.
- [45] 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>.
- [46] 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.
- [47] 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.
- [48] 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>.
- [49] 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.
- [50] 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.
- [51] 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>.
- [52] 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>.
- [53] 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.
- [54] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « A generative model for Spike Time Dependent Hebbian Plasticity ». In : *Proceedings of DYNM*. 2000.
- [55] 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).

- [56] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « Sparse Image Coding Using an Asynchronous Spiking Neural Network ». In : *Proceedings of ESANN*. 2002, p. 313-8.
- [57] Laurent U PERRINET et Manuel SAMUELIDES. « Visual Strategies for Sparse Spike Coding ». In : *Actes de Neurosciences et Sciences de l'Ingenieur, L'Agelonde*, 2002.
- [58] 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>.
- [59] 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>.
- [60] 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>.
- [61] 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.
- [62] 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>.
- [63] 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>.
- [64] 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>.
- [65] 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.
- [66] 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>.
- [67] 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>.
- [68] 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.

- [69] 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>.
- [70] 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.
- [71] 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.
- [72] 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>.
- [73] Nicole VOGES et Laurent U PERRINET. « Dynamical state spaces of cortical networks representing various horizontal connectivities ». In : *Proceedings of COSYNE*. 2009.
- [74] 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.