

Rôle computationnel des corrélations neuronales dans les mécanismes élémentaires de vision

Introduction au domaine de recherche

Formation Interuniversitaire de
Mathématiques Fondamentales et Appliquées

École Normale Supérieure

Cyrille Rossant

Sous la direction de Romain Brette

Octobre 2008

Table des matières

Table des matières	2
Introduction	3
1 Les neurosciences computationnelles	4
1.1 Architecture du cerveau	4
1.2 Outils expérimentaux	4
1.3 Modélisation	6
1.4 Simulation	6
2 Le système visuel	6
2.1 Vue d'ensemble	6
2.2 Sélectivité à l'orientation dans le cortex visuel primaire	7
3 Les trains de potentiels d'action et les processus ponctuels	8
3.1 Les potentiels d'action	8
3.2 Les trains de potentiels d'action	9
3.3 Les processus ponctuels	9
3.4 Le processus de Poisson	10
4 Modèles impulsionnels et fréquentiels	10
4.1 Approches impulsionnelles et fréquentielles	10
4.2 L'indépendance conduit aux modèles fréquentiels	10
4.3 Exemple de modèle impulsionnel	11
4.4 Dynamique des modèles impulsionnels	11
5 Les corrélations : aspects expérimentaux et outils théoriques de base	11
5.1 Découvertes expérimentales	11
5.2 Outils théoriques	12
6 Comment modéliser les corrélations ?	13
6.1 L'approche de la fonction génératrice	13
6.2 Simulation de processus ponctuels corrélés	14
7 L'influence des corrélations des entrées dans les modèles de neurones	15
7.1 Approximation de diffusion	16
7.2 Impact des corrélations sur un modèle intègre-et-tire	17
8 Quelques hypothèses quant au rôle possible des corrélations	17
8.1 Détection de contours dans le système visuel primaire	17
8.2 Vision des araignées sauteuses	18
8.3 Localisation des proies par les scorpions	19
8.4 Amplification du signal thalamique	19
8.5 Liage temporel et conscience sensorielle	19
Bibliographie	19

Introduction

Le cerveau est un organe d'une très grande complexité. Il est constitué de très nombreux neurones (environ 10^{11} chez l'homme) fortement interconnectés qui sont responsables de la transmission de l'information au sein du cerveau. En particulier, les neurones sensoriels transforment les stimuli extérieurs (images, sons) en train d'impulsions électriques (les potentiels d'action). Ce sont les potentiels d'action qui sont transmis d'un neurone à l'autre au sein du cerveau. Individuellement, les neurones effectuent des opérations relativement élémentaires sur les potentiels d'action entrants. Mais les très riches interactions entre les neurones sont responsables de l'émergence de comportements globaux extrêmement complexes (perception, langage, cognition...).

La structure et le fonctionnement très particuliers des neurones rendent leur étude possible dans un cadre mathématique et informatique. Il s'agit, en s'aidant de données expérimentales, de modéliser et de simuler le fonctionnement des neurones, que ce soit à une échelle individuelle ou collective, pour comprendre comment des processus complexes émergent de leurs interactions. Ce domaine de recherche relativement récent, qui est actuellement en plein essor, porte le nom de **neurosciences computationnelles**.

Les chercheurs en neurosciences computationnelles ne s'accordent pas toujours sur certains principes clés portant sur le fonctionnement du cerveau. Un des débats majeurs, qui est toujours d'actualité, concerne le codage de l'information. Dans l'**approche fréquentielle**, seule la fréquence instantanée (variable dans le temps) d'émission des potentiels d'action par les neurones est porteuse d'information. Dans l'**approche impulsionnelle** au contraire, les temps précis d'émission jouent un rôle computationnel important. Si l'approche fréquentielle permet une plus grande simplicité d'étude théorique, les outils mathématiques existants étant plus adaptés, les données expérimentales obtenues grâce aux avancées technologiques de ces dernières années tendent plutôt à légitimer l'approche impulsionnelle.

Mon projet de thèse s'inscrit pleinement dans ce débat. L'une des hypothèses faites quasiment implicitement par les partisans de l'approche fréquentielle est l'indépendance des entrées dans les neurones du cortex cérébral. Cette hypothèse revient à modéliser les trains de potentiels d'action entrants comme des processus de Poisson indépendants. Or l'apparition récente de technologies multiélectrodes a permis de mettre en évidence des corrélations non négligeables dans les entrées. L'approche fréquentielle repose donc sur une hypothèse qui n'est pas vérifiée expérimentalement. Cela justifie que l'on s'intéresse de plus près à ces corrélations.

Il y a principalement deux grandes questions que l'on peut se poser suite à ces découvertes. D'abord, ces corrélations sont-elles suffisamment importantes expérimentalement pour qu'il faille abandonner l'hypothèse d'indépendance dans les modèles ? Autrement dit, peut-on montrer que la prise en compte des corrélations dans les modèles fréquentiels a une influence importante sur leur fonctionnement ? Dans l'affirmative, cela signifierait que l'approche fréquentielle repose sur une hypothèse clairement fautive, et cela justifierait un renouveau de l'approche impulsionnelle.

D'autre part, si l'on prouve que ces corrélations doivent être prises en compte dans les modèles, il s'agit de comprendre quel est leur rôle computationnel. Dans le cas particulier de la vision, une hypothèse est que la synchronisation des entrées thalamiques dans les neurones du cortex visuel primaire (V1) permet une détection de contours par détection de coïncidences

grâce aux propriétés d'invariance locale par translation dans l'image.

Pour répondre à ces questions, des outils mathématiques et informatiques seront utilisés ou développés, puis appliqués à des données expérimentales récentes. Il s'agira en particulier de trouver un cadre théorique efficace pour modéliser des processus ponctuels corrélés et étudier leur influence dans des modèles de réseaux de neurones. Il s'agira aussi d'utiliser des outils informatiques pour simuler numériquement ces modèles. Enfin, il serait intéressant de trouver des modèles d'implémentations neuronales d'algorithmes se basant sur des entrées corrélées qui pourraient être à l'œuvre dans le cerveau, et en particulier dans le système visuel primaire.

Dans ce mémoire, nous aborderons brièvement tous ces aspects d'une manière aussi élémentaire que possible. Après avoir introduit les concepts biologiques et théoriques de base des neurosciences computationnelles et de l'étude du système visuel, nous aborderons le débat confrontant approches fréquentielle et impulsionnelle, ainsi que quelques découvertes expérimentales récentes mettant en évidence les corrélations. Nous expliquerons pourquoi ces découvertes vont à l'encontre de l'approche fréquentielle, et pourquoi l'approche impulsionnelle est sans doute indispensable pour comprendre les mécanismes computationnels élémentaires mis en jeu dans le cerveau. Nous terminerons en mentionnant quelques pistes déjà explorées, ou à explorer, pour prendre en compte les corrélations dans les modèles, et pour découvrir des modèles computationnels fondamentalement impulsionnels qui ne pourraient être compris par l'approche fréquentielle.

1 Les neurosciences computationnelles

1.1 Architecture du cerveau

Le **cerveau**, organe central supervisant le système nerveux chez tous les vertébrés, est constitué d'un très grand nombre de neurones interconnectés. Ces cellules présentent une anatomie très particulière qui les rend adaptées à leur fonction : le traitement et la transmission de l'information au sein du cerveau.

Un **neurone** est constitué principalement de trois parties distinctes : un ensemble de dendrites, un corps cellulaire (soma), et un axone (voir figure 1, gauche). Les signaux électriques entrants, provenant de nombreux neurones connectés aux dendrites (connexions synaptiques), sont transmis par leur intermédiaire jusqu'au corps cellulaire où ils sont intégrés. Si le signal total dépasse un certain seuil, un potentiel d'action (impulsion électrique stéréotypée, voir section 3) est émis et se propage le long de l'axone jusqu'au neurone cible.

1.2 Outils expérimentaux

Dans le but de comprendre le fonctionnement des neurones et plus globalement du cerveau, il est primordial de se baser sur des données expérimentales. Pour cela, de nombreux outils d'enregistrement de l'activité des neurones existent. Ils se divisent généralement en deux catégories : les technologies d'enregistrement électrique à base d'électrodes, et les appareils d'enregistrement non invasifs.

- Les outils du premier type consistent à introduire divers types d'électrodes au sein du tissu nerveux à considérer. L'introduction de l'électrode peut être extra-cellulaire ou intra-

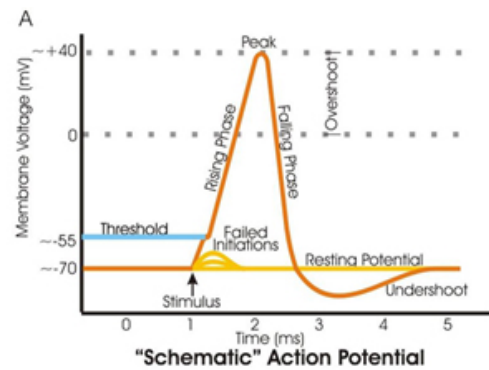
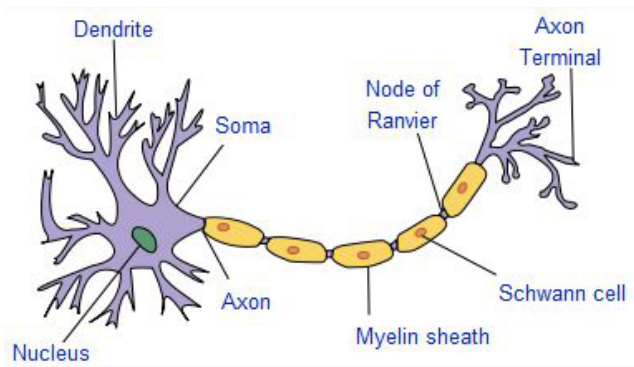


FIGURE 1 – Gauche : un neurone. Droite : un potentiel d'action.

cellulaire. Dans le premier cas, l'activité électrique enregistrée est la superposition de l'activité simultanée de nombreux neurones. Dans le second cas, la différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane d'un seul neurone est directement mesurée.

- Les outils d'enregistrement non invasif permettent d'enregistrer l'activité électrique interne du cerveau chez des animaux ou des humains vivants sans introduire aucun appareil dans le tissu nerveux. Les électroencéphalogrammes (EEG) et magnétoencéphalogrammes (MEG) enregistrent le champ électromagnétique très faible induit par les courants électriques traversant les neurones. Les appareils d'imagerie par résonance magnétique (IRM) enregistrent quant à eux certaines propriétés magnétiques des molécules d'hydrogène présentes dans le corps humain à l'aide d'un champ magnétique très puissant. Cela permet par exemple d'inférer l'activité de certaines zones du cerveau en temps réel (IRM fonctionnelle), ou d'obtenir des images anatomiques de grande précision de l'intérieur du cerveau (et du corps humain en général). Il faut aussi mentionner, entre autres, la technique de tomographie par émission de positons, ou TEP (mesurant la désintégration d'un produit radioactif injecté dans le sujet).

Les outils "invasifs" à base d'électrodes sont bien sûr bien plus précis et efficaces que les techniques d'imagerie. Ces dernières sont encore assez rudimentaires, dans le sens où elles ne permettent de mesurer que des activités moyennées d'un grand nombre de neurones. De plus, ces mesures sont parfois très indirectes, comme dans le cas de l'IRM fonctionnelle (mesure de l'activité sanguine). Néanmoins, leurs apports sont indéniables dans le sens où elles permettent d'explorer le cerveau d'êtres humains éveillés sans aucune intervention chirurgicale, ce qui était évidemment totalement impossible avant l'arrivée des techniques d'imagerie.

Le niveau dans lequel nous nous plaçons dans cette thèse est le niveau du neurone ou du réseau de neurones de taille relativement faible. Cela exclut totalement l'utilisation de données expérimentales obtenues à l'aide de techniques d'imagerie cérébrale, qui ne sont utiles quasiment qu'aux chercheurs se plaçant à un niveau supérieur (niveau des aires cérébrales et du comportement), comme par exemple en psychologie cognitive.

1.3 Modélisation

Les données expérimentales sont exploitées pour élaborer et tester par simulation informatique des modèles, que ce soit au niveau d'un neurone ou au niveau d'un réseau de neurones. Les modèles se classent grossièrement en deux catégories.

- Les **modèles biophysiques** s'attachent à capturer les propriétés biologiques ou physiques des neurones, en particulier l'intégration synaptique (exemple du modèle intègre-et-tire) et la génération de potentiels d'action (exemple du modèle de Hodgkin-Huxley [11]). Ces modèles se veulent réalistes sur le plan biologique : tant les variables que les outils mathématiques mis en jeu représentent des phénomènes physiques réels.
- Les **modèles phénoménologiques**, quant à eux, sont plutôt développés dans le but précis d'avoir un comportement en accord avec les observations expérimentales. Ils n'ont pas vocation à expliquer les mécanismes biophysiques sous-jacents. Citons comme exemple la modélisation de trains de potentiels d'action par des processus ponctuels réels, ou celle du champ récepteur d'un neurone de la rétine par un filtre linéaire.

Les **modèles computationnels**, qui forment une catégorie transverse de modèles, sont ceux qui cherchent à représenter un calcul effectué par la mise en réseau de plusieurs neurones. Par exemple, le modèle fréquentiel de sélectivité à l'orientation implémentant le schéma d'Hubel et Wiesel est un modèle computationnel (voir section 8.1).

1.4 Simulation

En ce qui concerne la simulation des réseaux de neurones impulsionnels, de nombreux algorithmes existent. Ils peuvent être basés sur une intégration numérique des équations différentielles qui régissent les neurones, avec génération artificielle de potentiels d'action lorsque le voltage dépasse le seuil ainsi que remise à zéro du potentiel (algorithmes synchrones), puis propagation des signaux à travers le réseau. Une autre stratégie consiste à faire avancer la simulation d'une émission de potentiel d'action à une autre, en calculant à chaque étape la durée avant la prochaine émission dans le réseau (algorithmes asynchrones) [6].

De nombreux outils informatiques, implémentant ces algorithmes pour permettre de simuler rapidement et efficacement des réseaux de neurones impulsionnels, existent. En particulier, Romain Brette et Dan Goodman ont développé *Brian* en 2008, un simulateur de réseaux de neurones impulsionnels entièrement écrit en *Python* [5]. Ce nouvel outil permet une grande simplicité et flexibilité d'utilisation sans pour autant sacrifier les performances.

2 Le système visuel

2.1 Vue d'ensemble

La perception visuelle est une tâche cognitive de haut niveau très complexe, qui est partagée par la plupart des animaux. Cette capacité est néanmoins particulièrement développée chez l'homme, ce qui peut expliquer que les chercheurs l'étudient intensivement depuis très longtemps.

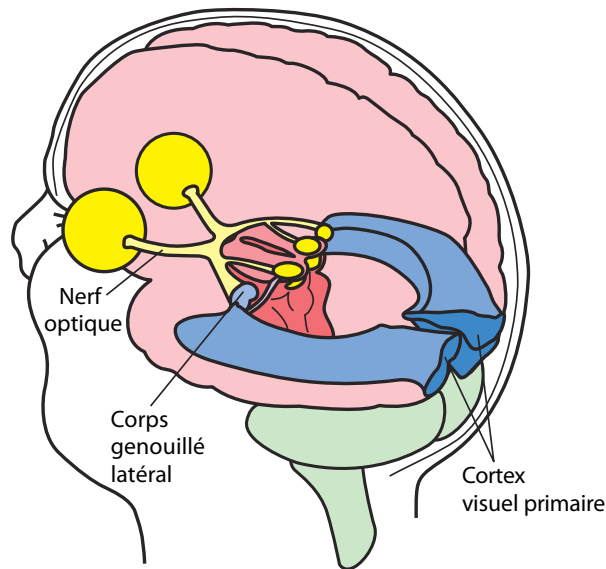


FIGURE 2 – Le système visuel primaire : la rétine, le corps genouillé latéral, le cortex visuel primaire.

Le rôle général de la vision est d'interpréter les signaux lumineux captés par l'œil, qui sont porteurs d'information sur le monde extérieur. Si l'information lumineuse est traitée dès la rétine, c'est principalement le cerveau qui effectue cette tâche d'interprétation. Une grande partie du cerveau humain est dédiée à ce processus extrêmement complexe : à l'heure actuelle, il est très loin d'être élucidé.

Le traitement de l'image commence par l'encodage de l'information lumineuse sous forme de signaux électriques (effectué par la rétine), puis se poursuit par la segmentation des objets (détection de contours, etc.) dans le thalamus et le cortex visuel primaire. Ensuite viennent la reconnaissance des objets de l'image puis l'interprétation de la scène. Ces tâches sont effectuées par des zones de plus en plus profondes du système visuel. C'est pourquoi l'on parle d'architecture fonctionnelle hiérarchique du système visuel.

L'un des objectifs de cette thèse est de se pencher sur les mécanismes computationnels des processus de bas-niveau de la vision, qui sont effectués par la système visuel primaire, comprenant la rétine, le corps genouillé latéral dans le thalamus, et le cortex visuel primaire (voir figure 2).

2.2 Sélectivité à l'orientation dans le cortex visuel primaire

Nous donnons ici un exemple de mécanisme élémentaire de vision. Dans le cortex visuel primaire, les neurones admettent un champ récepteur : c'est la zone du champ visuel à laquelle le neurone est sensible. Certaines cellules (cellules simples) satisfont à la propriété de **sélectivité à l'orientation** : elles répondent préférentiellement à des stimuli visuels présentant une invariance par translation locale dans une direction fixée (dépendant de la cellule). Autrement dit, une cellule simple donnée va répondre préférentiellement lorsqu'une barre orientée selon une certaine direction sera présentée dans son champ récepteur. La réponse diminue graduellement lorsque l'orientation de la barre s'éloigne de l'orientation préférée du neurone. La figure 3 (gauche) montre la réponse du neurone en fonction de l'orientation du signal.

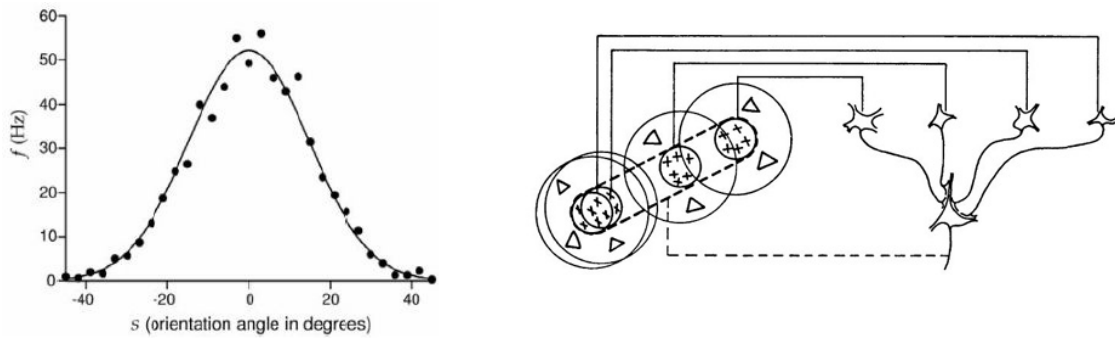


FIGURE 3 – Gauche : courbe de sélectivité à l’orientation d’une cellule simple du cortex visuel primaire (réponse du neurone en fonction de l’orientation du signal visuel). Droite : modèle de sélectivité à l’orientation par Hubel et Wiesel [12].

Hubel et Wiesel [12] (prix Nobel de médecine en 1981) ont proposé dans les années 1960 un modèle simple pour tenir compte de cette propriété de sélectivité à l’orientation. Selon ce modèle, les champs récepteurs de plusieurs neurones du thalamus sont alignés selon une certaine direction, et connectés à un neurone du cortex visuel primaire (voir figure 3, droite). Cela implique que lorsqu’un signal visuel présente une invariance par translation locale dans la direction d’alignement des neurones thalamiques, alors ces derniers répondent de manière synchrone, et la linéarité des réponses fait que le signal entrant est maximal dans ce cas. Ce modèle est encore utilisé de nos jours, malgré plusieurs défauts importants. En particulier, il est incapable de capturer l’invariance au contraste : la courbe de sélectivité d’un neurone a une largeur indépendante du contraste de l’image.

3 Les trains de potentiels d’action et les processus ponctuels

Nous abordons dans cette section l’étude des signaux électriques transitant dans le cerveau ainsi que leur formalisation mathématique.

3.1 Les potentiels d’action

Les signaux transitant d’un neurone à l’autre sont de nature électrique : il s’agit de la différence de potentiel entre l’intérieur et l’extérieur de la membrane cellulaire. Ces signaux sont constitués d’une suite de très brèves impulsions électriques stéréotypées appelées **potentiels d’action** (voir figure 1, droite).

La génération des potentiels d’action fait intervenir des processus physico-chimiques assez complexes. Le modèle d’Hodgkin-Huxley, datant d’une cinquantaine d’années, est encore aujourd’hui un très bon modèle explicatif du potentiel d’action. La très courte durée des potentiels d’action (quelques millisecondes) et leur caractère stéréotypé font néanmoins qu’on les considère souvent comme instantanés, en particulier dans les modèles phénoménologiques et computationnels.

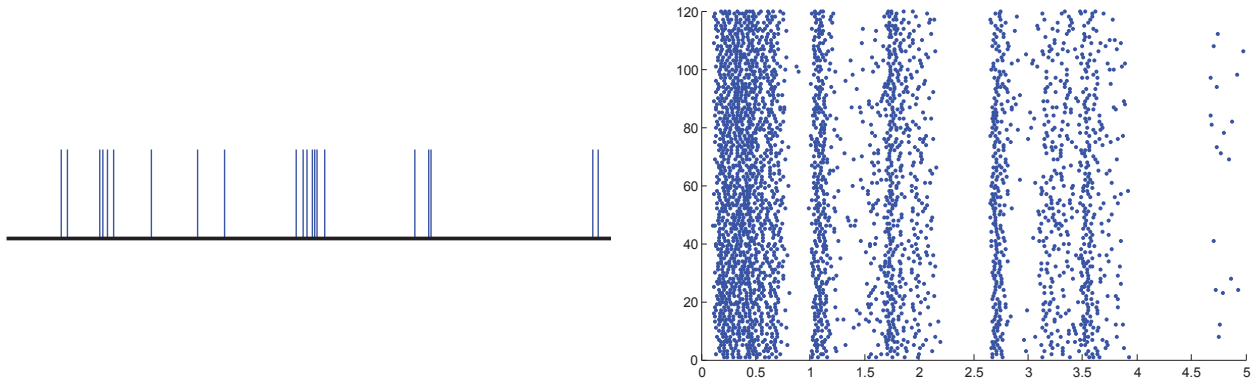


FIGURE 4 – Gauche : train de potentiels d’actions. Droite : un *raster plot*, ensemble de trains de potentiels d’action d’un seul neurone en réponse à un même stimulus.

3.2 Les trains de potentiels d’action

La nature des signaux émis par les neurones est donc très particulière. En effet, le caractère stéréotypé des potentiels d’action fait que l’émission d’un seul potentiel d’action n’apporte guère d’information. C’est la loi du tout ou rien (il y a émission d’un potentiel d’action ou il n’y en a pas), ou encore ce que l’on pourrait appeler le caractère binaire des potentiels d’action. Par conséquent, ce ne sont pas les potentiels d’action individuels qui portent de l’information, mais les successions temporelles de potentiels d’action, appelées encore **trains de potentiels d’action** (voir figure 4, gauche).

Ces trains présentent expérimentalement une part d’aléatoire. Par exemple, les cellules ganglionnaires de la rétine, soumises à plusieurs reprises à une même stimulation lumineuse dans leur champ récepteur, génèrent des trains de potentiels d’action très similaires d’un essai à l’autre, mais non identiques (voir figure 4, droite). Cela justifie que l’on utilise souvent un cadre probabiliste pour les modèles.

Néanmoins, il a été montré que le bruit ainsi observé provient plus de la mise en réseau de nombreux neurones que du mécanisme intrinsèque de génération de potentiel d’action dans un neurone. Ce dernier semble au contraire très fiable : soumis à des entrées électriques identiques, un neurone répond de manière extrêmement reproductible [16].

3.3 Les processus ponctuels

La nature très particulière des trains de potentiels d’action (suites temporelles aléatoires) fait que les outils mathématiques classiques (issus de l’analyse principalement, prévus pour les fonctions continues) sont inadaptés ici. Le bon cadre mathématique est celui des **processus ponctuels réels**. La théorie générale a été développée au cours de la seconde moitié du vingtième siècle, et a de nombreuses applications en dehors des neurosciences (réseaux de communication, géographie, sismologie, astronomie, épidémiologie...).

Un processus ponctuel réel peut être vu comme une suite aléatoire croissante de réels $\{t_i\} \subset \mathbb{R}$. Une définition bien plus générale, qui se place dans le cadre de la théorie de la mesure, existe, et permet une étude plus puissante des processus ponctuels. Un objet couramment associé à un

processus ponctuel (ou un train de potentiels d'action) est la fréquence de décharge instantanée : il s'agit de la densité moyenne instantanée de potentiels d'action (c'est une fonction continue).

3.4 Le processus de Poisson

L'exemple non-trivial le plus simple de processus ponctuel est le processus de Poisson. Intuitivement, il s'agit d'un processus entièrement aléatoire, avec une fréquence de décharge déterministe. C'est un processus sans mémoire : cela est dû au fait que la distribution des durées entre deux potentiels d'action consécutifs suit une loi exponentielle. De plus, les nombres de potentiels d'action dans des fenêtres temporelles bornées et disjointes sont indépendants (ils suivent des distributions de Poisson). Un processus de Poisson peut être homogène ou inhomogène selon que sa fréquence de décharge instantanée est constante ou non.

4 Modèles impulsionnels et fréquentiels

4.1 Approches impulsionnelles et fréquentielles

Les chercheurs en neurosciences computationnelles ne s'accordent pas sur la manière dont les neurones encodent l'information sous forme de trains de potentiels d'action. Dans l'**approche fréquentielle**, seule la fréquence de décharge est porteuse d'information, tandis que dans l'**approche impulsionnelle** au contraire, les instants précis des émissions jouent un rôle computationnel important.

Sur le plan de la modélisation, l'approche fréquentielle conduit au processus de Poisson. Ce processus vérifie effectivement que les émissions de potentiels d'action sont totalement aléatoires, avec une fréquence de décharge déterministe. Cela est motivé d'une part par des constatations expérimentales (les trains de potentiels d'action semblent irréguliers dans le cortex), d'autre part par le fait que le processus de Poisson est d'une grande simplicité. On n'a en effet guère d'autre modèle simple et pertinent de processus ponctuel.

Il faut donc souligner le caractère fondamental du processus de Poisson en neurosciences : c'est la bonne formalisation d'un train de potentiels d'action dans le cadre de l'approche fréquentielle, où seule la fréquence de décharge importe.

4.2 L'indépendance conduit aux modèles fréquentiels

Dans la modélisation du fonctionnement d'un neurone, les trains de potentiels d'action entrant dans le corps cellulaire sont donc supposés être des processus de Poisson indépendants. Cette hypothèse d'indépendance des entrées simplifie grandement l'étude. En effet, dans certains cas, elle permet de passer de modèles impulsionnels (prenant en compte chaque potentiel d'action entrant) à des modèles fréquentiels (les seules variables sont les fréquences de décharge).

En effet, la superposition de N processus de Poisson indépendants de fréquences de décharge λ_i est équivalente à un processus de Poisson de fréquence de décharge $\sum \lambda_i$. Un modèle impulsionnel qui décrit la réponse du neurone suite à ces entrées est donc équivalent à un modèle fréquentiel, qui prend en entrée la fréquence de décharge de ce processus de Poisson. Cela se généralise au cas où des poids sont appliqués aux entrées : ces poids peuvent être vus comme la probabilité qu'un potentiel d'action d'un processus de Poisson entrant soit transmis au neurone.

Au final, la superposition de processus de Poisson indépendants avec poids w_i équivaut à un processus de Poisson de fréquence de décharge $\sum w_i \lambda_i$.

4.3 Exemple de modèle impulsif

Nous présentons ici un modèle impulsif très classique de neurone, le **modèle intègre-et-tire** [15] (ou intégrateur à fuite). La variable d'évolution est le potentiel de membrane V du neurone, c'est-à-dire la différence de potentiel entre l'intérieur et l'extérieur de la membrane cellulaire. Cette variable est régie par l'équation différentielle ordinaire suivante :

$$C \frac{V(t)}{t} = -g_l(V(t) - V_0) + I(t),$$

où C est la capacité membranaire (due à la présence de charges électriques de part et d'autre de la membrane cellulaire), V_0 est le potentiel de repos (différence de potentiel en présence d'aucune stimulation électrique, en régime stationnaire), g_l est la conductance de fuite (inverse de la résistance), et $I(t)$ est le courant injecté dans le neurone. Le premier terme dans la somme est le terme de fuite, qui modélise le passage d'ions à travers la membrane sous l'effet de la différence de potentiel.

Lorsque le potentiel $V(t)$ atteint un seuil V_s à un instant t , alors un potentiel d'action est instantanément généré, et $V(t)$ est réinitialisé au temps t^+ à une valeur V_r . C'est cette discontinuité du modèle qui en fait la richesse, l'équation différentielle sous-jacente étant particulièrement simple. Les variables d'intérêt dans un tel modèle sont donc les temps d'émission des potentiels d'action. L'étude de l'évolution de la variable V sous le seuil n'est généralement intéressante qu'indirectement, par l'influence qu'elle a sur les émissions de potentiels d'action.

4.4 Dynamique des modèles impulsifs

Une étude mathématique générale de ce type de systèmes dynamiques hybrides (avec discontinuités), appelés modèles impulsifs, a été effectuée par Romain Brette [2, 3]. Le formalisme général des modèles impulsifs est le suivant :

$$\frac{V(t)}{t} = f(V(t), t),$$

avec génération d'un potentiel d'action lorsque le potentiel $V(t)$ atteint le seuil V_s , immédiatement suivi de la réinitialisation de la variable à V_r . Il a été montré un certain nombre de résultats lorsqu'au moins une des deux hypothèses suivantes est vérifiée : $f(V, t)$ est décroissante en V pour tout t , ou $f(V_r, t) > 0$. Dans ce cas, le système dynamique ne peut pas avoir un comportement chaotique. De plus, certaines caractéristiques du système ne dépendent pas de la condition initiale, comme par exemple la fréquence de décharge instantanée.

5 Les corrélations : aspects expérimentaux et outils théoriques de base

5.1 Découvertes expérimentales

La découverte de l'omniprésence des corrélations entre neurones dans le cerveau date d'environ une quinzaine d'années, depuis que les technologies d'enregistrement multiélectrodes permet-

tant d'enregistrer l'activité de plusieurs neurones simultanément sont disponibles. Ces corrélations ont été observées en particulier dans le système visuel primaire (cellules ganglionnaires de la rétine [17] et corps genouillé latéral [1]). Ces corrélations peuvent être observées sur diverses échelles de temps et sur un nombre variable de cellules (forte synchronisation des potentiels d'action émis par des neurones différents, ou activité cohérente de larges assemblées de neurones). L'origine des corrélations peut être multiple [24] : anatomique (connexion d'un même neurone source vers plusieurs neurones cibles), dépendant du stimulus (corrélations présentes dans le stimulus qui impliquent des corrélations dans l'activité des neurones) ou émergentes (oscillations dans l'activité de nombreux neurones). Quant à la question de savoir si ces corrélations sont un épiphénomène ou si elles ont un rôle computationnel majeur dans le codage de l'information, elle reste largement débattue.

5.2 Outils théoriques

Nous présentons ici très brièvement des outils statistiques élémentaires pour mesurer les corrélations entre des trains de potentiels d'action. Ces outils ont été utilisés dans les travaux cités dans le paragraphe précédent. De plus, ils nous serviront dans la suite de ce mémoire.

Fréquence de décharge et fonction de cross-covariance

On représente ici un processus ponctuel comme une somme de masses de Dirac $S(t) = \sum_k \delta(t - t_k)$. La **fréquence de décharge** r est définie par :

$$r = \langle S(t) \rangle = \lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{1}{T} \int_0^T S(t) dt.$$

Si $S_i(t)$ et $S_j(t)$ sont deux processus ponctuels, la fonction de cross-covariance (CCVF) est :

$$CCVF_{i,j}(s) = \langle S_i(t)S_j(t+s) \rangle - \langle S_i(t) \rangle \langle S_j(t) \rangle .$$

Cette fonction quantifie la corrélation entre deux processus ponctuels. Par exemple, elle vaut 0 pour deux processus de Poisson homogènes indépendants. Il est possible d'estimer empiriquement cette fonction à partir de réalisations de trains de potentiels d'action grâce à un histogramme (cross-corrélogramme).

Ces deux définitions se généralisent immédiatement dans le cas de fonctions continues.

Le cas du processus de Poisson

Un processus de Poisson d'intensité $\lambda(t)$ admet comme fréquence de décharge (presque sûrement) :

$$r = \langle \lambda \rangle .$$

Deux processus de Poisson d'intensité $\lambda_i(t)$ et $\lambda_j(t)$ admettent comme fonction de cross-covariance :

$$CCVF_{i,j}(s) = \langle \lambda_i(t)\lambda_j(t+s) \rangle - \langle \lambda_i \rangle \langle \lambda_j \rangle .$$

Montrons le résultat pour la fréquence de décharge dans le cas homogène $\lambda(t) = \lambda$. Soit X_n le nombre de potentiels d'action dans l'intervalle $[n, n+1]$. D'après les propriétés élémentaires du processus de Poisson, ces variables aléatoires suivent une distribution de Poisson d'intensité λ

et sont toutes indépendantes (propriété des incréments indépendants). Ainsi, les X_n admettent toutes λ comme moyenne. La somme partielle $S_n = X_0 + \dots + X_n$ représente le nombre de potentiels d'action dans l'intervalle $[0, n + 1]$. D'après la loi forte des grands nombres, on a donc que S_n/n tend presque sûrement vers λ . Cela donne le résultat puisque :

$$\begin{aligned} r &= \lim_{T \rightarrow +\infty} \frac{1}{T} \int_0^T S(t) dt \\ &= \lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{1}{n} \int_0^n S(t) dt \\ &= \lim_{n \rightarrow +\infty} \frac{S_n}{n} \\ &= \lambda. \end{aligned}$$

Le cas inhomogène peut se prouver en transformant le processus inhomogène en un processus de Poisson homogène [13], à l'aide d'une reparamétrisation du temps.

6 Comment modéliser les corrélations ?

Les processus de Poisson indépendants ne sont évidemment guère adaptés pour modéliser des trains de potentiels d'action corrélés. Il se trouve qu'il n'existe pour le moment pas vraiment de cadre théorique général et pratique pour définir des modèles de processus ponctuels multidimensionnels corrélés. Dans cette section, plusieurs approches récemment proposées sont présentées. La première approche (section 6.1), qui permet de définir des modèles abstraitement, a été développée durant mon stage de M2, tandis que la seconde approche (section 6.2), qui permet de simuler numériquement des processus ponctuels corrélés, a été développée par Romain Brette en 2008.

6.1 L'approche de la fonction génératrice

Au cours de mon stage de recherche de M2 à l'Université de Princeton, j'ai développé avec Kolia Sadeghi une méthodologie générale pour définir, manipuler et inférer des modèles de processus ponctuels corrélés. Cette approche est basée sur la fonction génératrice d'un processus ponctuel. On considère un processus ponctuel multidimensionnel (ensemble de trains de potentiels d'action de N neurones) : $t_i^{(j)}$ est l'instant d'émission (aléatoire) du i -ème potentiel d'action par la cellule j . La fonction génératrice de ce processus est :

$$G(h_1, \dots, h_N) = \mathbb{E} \exp \left(\prod_{i,j} h_j(t_i^{(j)}) \right),$$

où les h_j sont des fonctions réelles mesurables valant 1 en dehors d'un intervalle borné.

Cet outil, très peu connu dans le domaine, est pourtant très agréable à utiliser, car il permet de manipuler des processus ponctuels de manière simple et efficace (opérations simples à effectuer : superposition indépendante, marginalisation, *cluster processes*). De plus, il est possible de définir un modèle de processus ponctuel particulier en explicitant une formule pour la fonction génératrice : un théorème d'existence comprenant des conditions très naturelles permet d'assurer l'existence d'un tel processus. J'ai aussi développé et implémenté un algorithme d'inférence

statistique pour comparer un tel modèle à des données expérimentales.

Cela m'a permis de trouver un modèle de processus ponctuel prometteur pour des données provenant de la rétine et capturant les corrélations entre cellules. La fonction génératrice de ce processus est :

$$G(h_1, \dots, h_n) = \exp \left(\lambda \int \left(\left(\frac{1}{1 + \sum_i \int K_i(t) (1 - \exp(\int \mu_i(u)(h_i(u-t-v) - 1)u)) dt} \right)^\kappa - 1 \right) v \right).$$

Les paramètres de ce modèle sont $\lambda, \kappa > 0$, et les fonctions positives $K_i(t)$ et $\mu_i(t)$. Les premiers résultats obtenus montrent que ce modèle parvient à capturer dans une certaine mesure à la fois la forme des distributions du nombre de potentiels d'action dans des fenêtres temporelles de diverses tailles, et les corrélations entre paires de cellules. Cependant, ce modèle ne parvient pas à capturer des corrélations négatives, ce qui constitue un défaut important de ce modèle. Plusieurs pistes pour améliorer le modèle en ce sens restent à être explorées.

Cette méthodologie mathématique fait l'objet d'un article en cours de rédaction, qui sera soumis à *Neural Computation*, tandis que le modèle particulier devrait être prochainement amélioré en vue d'une seconde publication dans une revue plus biologique.

6.2 Simulation de processus ponctuels corrélés

Deux méthodes ont été développées récemment pour générer numériquement des processus ponctuels corrélés, avec fréquences de décharge et corrélations imposées [4].

Position du problème

Le problème consiste à générer numériquement N processus ponctuels (trains de potentiels d'action) avec des fréquences de décharges et des corrélations imposées. Plus précisément, on se donne des fréquences r_i et des fonctions de cross-covariance $CCVF_{i,j}(s) = c_{i,j}f(s)$, où f est une fonction fixée. On note aussi R le vecteur des r_i et C la matrice des coefficients $c_{i,j}$. Il s'agit alors de simuler des processus ponctuels admettant ces statistiques.

Processus doublement stochastiques

La première méthode se place dans le cas $f(s) = \exp(-|s|/\tau_c)$, bien qu'elle puisse s'adapter à d'autres fonctions. Elle consiste à d'abord générer numériquement N processus d'Ornstein-Uhlenbeck indépendants $y_i(t)$, de moyenne 0 et de variance 1. Par définition, un processus d'Ornstein-Uhlenbeck satisfait à l'équation différentielle stochastique suivante :

$$\tau_c \dot{X}(t) = (r - X(t))dt + \sigma W.$$

Ici, on a $r = 0$ et $\sigma = \sqrt{2\tau_c}$. Si L est obtenue par la décomposition de Cholesky de $C : C = L^t L$, et si Y est formé des N réalisations $y_i(t)$, alors le vecteur $X = R + LY$ est formé de processus d'Ornstein-Uhlenbeck $x_i(t)$ de moyennes r_i et de covariances $c_{i,j}$. Il ne reste plus qu'à générer des processus de Poisson inhomogènes de fréquences $x_i(t)$ pour obtenir les réalisations de processus ponctuels recherchés. La preuve de ce résultat vient essentiellement du fait que la fonction d'autocovariance d'un processus d'Ornstein-Uhlenbeck est :

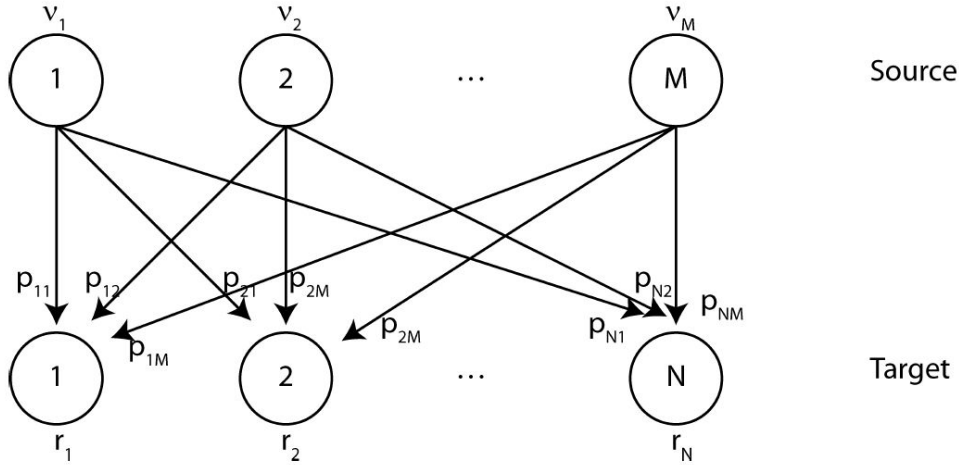


FIGURE 5 – Processus de mélange. [4].

$$ACVF(s) = \frac{\sigma^2}{2\tau_c} \exp\left(-\frac{|s|}{\tau_c}\right).$$

Un problème majeur avec cette technique est évidemment la non-positivité du processus d’Ornstein-Uhlenbeck. Il est possible de rectifier la réalisation pour la rendre positive, et de modifier numériquement les paramètres du processus pour que la moyenne et la variance du processus soient celles voulues. Cependant, cette procédure est peu satisfaisante pour des fortes corrélations (le processus devient alors nul trop souvent). La seconde méthode présentée maintenant, qui est totalement différente, est au contraire adaptée aux fortes corrélations.

Processus de mélange

La seconde méthode consiste à mélanger aléatoirement des processus de Poisson indépendants selon une certaine matrice de probabilité. Plus précisément, on génère d’abord M processus de Poisson homogènes indépendants d’intensités ν_i (processus sources). On veut ensuite simuler N processus cibles. Pour cela, chaque potentiel d’action du processus source i est copié indépendamment dans le processus cible j avec une probabilité $p_{i,j}$ (voir figure 5). Les processus ainsi générés sont encore des processus de Poisson, et on peut contrôler leurs statistiques à partir de la matrice de probabilité $(p_{i,j})$. En réalité, cette procédure est valable dans le cas où f est une masse de Dirac, mais il est possible de l’adapter pour une fonction f exponentielle en translatant aléatoirement les potentiels d’action dans les processus cibles.

7 L’influence des corrélations des entrées dans les modèles de neurones

Les deux méthodes exposées plus haut permettent de modéliser, respectivement analytiquement ou numériquement, des trains de potentiels d’action corrélés, d’une manière consistante avec les observations expérimentales. L’étape suivante consiste à utiliser ces modèles de processus

ponctuels corrélés pour étudier l'influence de ces corrélations dans les neurones. Plus précisément, il s'agit de quantifier la différence entre les réponses d'un modèle de neurone, lorsque les entrées sont indépendantes d'une part, ou corrélées d'autre part.

7.1 Approximation de diffusion

Nous introduisons dans cette section une approximation qui est couramment faite et qui permet d'utiliser les outils de la théorie des équations différentielles stochastiques pour étudier la dynamique d'un neurone sous l'effet des trains de potentiels d'action entrants. En effet, on peut approcher le courant post-synaptique total d'un neurone, dans le cas où le nombre d'entrées est très grand, par un mouvement brownien [23].

Considérons N trains de potentiels d'action poissonniens indépendants de paramètres μ_i , avec des poids synaptiques ω_i , qui entrent dans un neurone. On note $S_i(t)$ le processus stochastique associé au processus de Poisson i (nombre de potentiels d'action entre 0 et t). Dans le cas des courants synaptiques instantanés, on modélise le courant synaptique total par :

$$I_{syn}(t) = \sum_i \omega_i S_i(t).$$

Sous les hypothèses $\sum_i \omega_i \mu_i \rightarrow \mu$ et $\sum_i \omega_i^2 \mu_i \rightarrow \sigma^2$ lorsque $N \rightarrow \infty$, alors on a, d'après le théorème de Donsker, pour un très grand nombre de synapses [22] :

$$I_{syn}(t) \simeq \mu t + \sigma W(t),$$

où $W(t)$ est un mouvement brownien. Plus généralement, l'approximation de diffusion permet de remplacer les entrées poissonniennes par un mouvement brownien, dans la limite d'un très grand nombre d'entrées. L'étape d'après consiste à utiliser cette approximation dans les modèles de neurones, où la dynamique du voltage est régie par une équation différentielle ordinaire avec une entrée stochastique. Cela conduit à une équation différentielle stochastique. Par exemple, en utilisant le modèle intègre-et-tire, avec des courants synaptiques instantanés, l'équation différentielle stochastique associée est celle du processus d'Ornstein-Uhlenbeck mentionné plus haut.

Ces modèles décrivent la dynamique du voltage sous le seuil : pour obtenir des modèles impulsionsnels, il suffit d'ajouter un mécanisme d'émission de potentiel d'action lorsque le voltage dépasse un certain seuil. L'analyse de tels modèles peut faire intervenir par exemple le calcul de la distribution de probabilité du temps inter-spikes. Cela revient à calculer le temps d'atteinte d'un processus de diffusion à un certain seuil. C'est en général un problème difficile [22].

Un outil couramment employé dans ce cadre est l'équation de Fokker-Planck, que vérifie, dans certains cas, la densité de probabilité $p(t, y)$ d'un processus de diffusion d'équation :

$$\dot{X}(t) = b(X(t))\dagger + \sigma(X(t))W.$$

En notant $(a_{ij}(y))$ la matrice $\sigma(y)^t \sigma(y)$, cette équation s'écrit :

$$\frac{\partial p(t, y)}{\partial t} = \frac{1}{2} \sum_{i,j} \frac{\partial^2 a_{ij}(y) p(t, y)}{\partial y_i \partial y_j} - \sum_j \frac{\partial b_j(y) p(t, y)}{\partial y_j}.$$

Si l'équation de Fokker-Planck n'admet pas de solution analytique dans de nombreux cas, elle permet d'obtenir des quantités intéressantes, comme par exemple la fréquence de décharge stationnaire [7], ou alors des méthodes numériques permettent d'obtenir des solutions approchées.

7.2 Impact des corrélations sur un modèle intègre-et-tire

En particulier, l'influence des corrélations des entrées sur la réponse d'un modèle intègre-et-tire a été explorée récemment [18, 19]. Plus précisément, les corrélations sont caractérisées à l'aide des fréquences de décharges, du facteur de Fano, des coefficients et des échelles temporelles des corrélations des trains de potentiels d'action entrants. Il est alors montré que le courant total post-synaptique ne peut pas être, dans ce cas, modélisé par un bruit blanc, mais plutôt par un processus gaussien coloré. L'équation de Fokker-Planck associée au modèle permet de calculer la fréquence de décharge du neurone dans les limites où les échelles temporelles de corrélation sont très courtes ou très longues.

Il est en particulier montré que la fréquence de décharge diminue lorsque l'échelle temporelle des corrélations positives augmente (inversement pour les corrélations négatives), et augmente avec l'intensité des corrélations. Ce résultat était attendu : lorsque les entrées sont fortement synchronisées, les courants post-synaptiques s'ajoutent et font augmenter la réponse du neurone.

Ces travaux fournissent une première approche pour l'étude de l'influence des corrélations dans un modèle simple de neurones. Pour continuer dans cette voie, il serait intéressant d'utiliser des courants synaptiques non instantanés.

8 Quelques hypothèses quant au rôle possible des corrélations

Les corrélations et les phénomènes de synchronisation entre neurones sont observés dans tout le système nerveux, tandis que leur rôle éventuel est encore inconnu [24]. De nombreuses hypothèses ont d'ores et déjà été émises dans des cas très variés (système visuel, auditif, olfactif, tactile...). Elles pourront être explorées dans cette thèse : il s'agira de proposer des modèles simples et de les simuler informatiquement pour éventuellement les valider ou les améliorer. Des données expérimentales pourront aussi être exploitées dans l'étude de ces hypothèses.

Dans cette dernière partie, nous présentons rapidement un petit nombre d'études (surtout expérimentales) qui ont été conduites dans des cadres très différents, et qui évoquent l'idée que des phénomènes de synchronisation dans des réseaux de neurones pourraient permettre des implémentations de processus sensoriels élémentaires.

8.1 Détection de contours dans le système visuel primaire

Comme il a été mentionné dans la section 2.2, les neurones du cortex visuel primaire du chat sont sensibles à l'orientation. Selon le modèle classique de Hubel et Wiesel, cette sélectivité à l'orientation provient de l'arrangement topographique des champs récepteurs des neurones thalamiques. L'implémentation fréquentielle de ce modèle ne parvient cependant pas du tout à capturer l'invariance au contraste. Néanmoins, il est possible que ce modèle soit malgré tout pertinent. Dans un cadre impulsionnel plutôt qu'un cadre fréquentiel, c'est-à-dire en considérant une architecture similaire, mais avec des modèles de neurones intègre-et-tire, la propriété de sélectivité à l'orientation indépendante du contraste semble être vérifiée [2]. Dans ce cas, des invariances par translation locale dans l'image sont détectées de par l'arrangement topographique des champs récepteurs, qui sont responsables des corrélations dans les entrées des neurones corticaux. Ces détections sont rendues possibles grâce aux microscopiques mouvements incessants de l'œil, les microsaccades oculaires, qui provoquent de la synchronisation le long des contours [10].

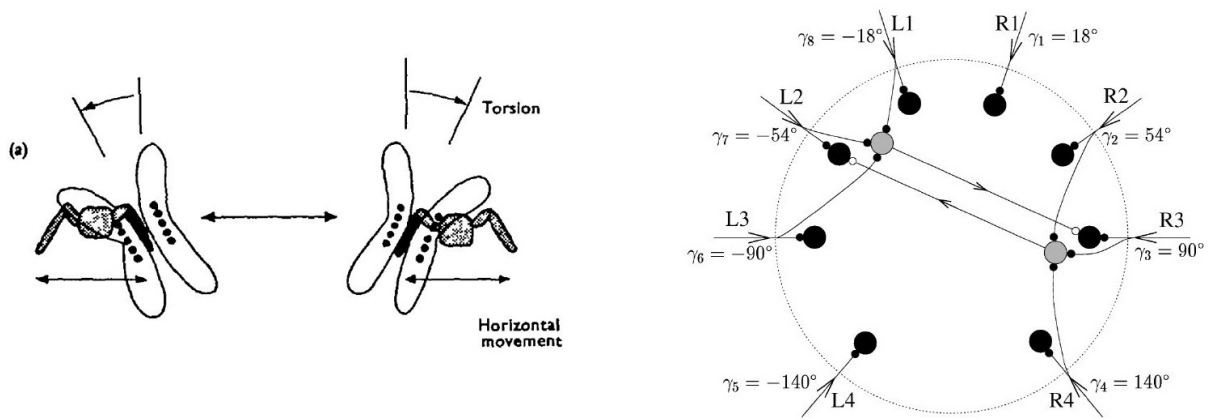


FIGURE 6 – Gauche : détection des pattes par les mouvements de la rétine des araignées sauteuses. Droite : architecture du système de détection de proies chez les arachnides (scorpion par exemple).

Plusieurs améliorations restent toutefois à faire dans cette étude préliminaire pour obtenir des résultats réellement satisfaisants. Un tel travail permettrait de souligner l'importance des corrélations et des modèles impulsionnels, et de montrer les limites des modèles fréquentiels.

8.2 Vision des araignées sauteuses

Le principe de la détection de coïncidences par synchronisation, mentionné dans le paragraphe précédent, a aussi été proposé dans le cas de la vision des araignées sauteuses [14]. Ces dernières possèdent en effet (tout comme d'autres espèces [9]) une rétine unidimensionnelle en forme de *boomerang* (voir figure 6, gauche) qui admet des types de mouvements bien précis. Ainsi, lorsqu'un objet se trouve dans le champ visuel de l'araignée, cette dernière va d'abord effectuer un mouvement de saccade avec sa rétine, de telle sorte que l'objet se trouve dans la zone de haute précision du champ visuel (l'analogue de la fovéa chez l'homme). Ensuite, elle va effectuer des mouvements périodiques de balayage (*scanning*) admettant deux composantes : un mouvement horizontal assez rapide d'une période d'environ une seconde, et un mouvement lent de torsion d'une période d'une dizaine de seconde. Lors du mouvement de torsion, l'angle de la rétine varie d'une amplitude d'une cinquantaine de degrés.

Ce balayage précède la réaction de l'araignée face à l'objet : chasse s'il s'agit d'une proie, parade amoureuse s'il s'agit d'une araignée de sexe différent, ou encore fuite s'il s'agit d'un prédateur. Vraisemblablement, ce balayage constitue donc une étape de détection de l'objet, rendue possible par la structure complexe des mouvements stéréotypés de la rétine. Une hypothèse proposée est que ce mouvement est adapté pour permettre de détecter, le cas échéant, les pattes de l'araignée vue. Lorsque la rétine se trouve dans la même orientation que les pattes, les neurones vont décharger simultanément, et des neurones d'une couche ultérieure pourront effectuer la reconnaissance de l'objet. Un modèle supportant cette hypothèse reste encore à développer.

8.3 Localisation des proies par les scorpions

Un autre cas où la synchronisation aurait un rôle fonctionnel est le système de localisation des proies chez les scorpions (plus généralement les arachnides). Les scorpions possèdent huit pattes

disposées en cercle, sur lesquelles se trouvent des récepteurs sensoriels qui permettent de détecter de très faibles vibrations sur le sable (de l'ordre du nanomètre) [21]. Cela leur permet de détecter le mouvement de leurs proies, et plus précisément leur localisation. Les ondes mécaniques que les proies génèrent en se déplaçant (ondes de Rayleigh) sont détectées par les huit récepteurs du scorpion. La localisation des proies est possible de par la différence temporelle entre les réceptions de l'onde par les différents capteurs. C'est d'ailleurs un principe similaire qui nous permet de détecter la localisation de sources sonores dans l'espace.

L'architecture anatomique de ce système, comportant à la fois des neurones excitateurs et inhibiteurs (voir figure 6, droite), permet vraisemblablement d'utiliser les corrélations des entrées provenant des neurones sensoriels pour en déduire la localisation de la proie. Le modèle de Stürzl et al., bien que performant, est encore trop idéalisé. Un modèle impulsionnel robuste permettant de valider cette hypothèse reste donc à développer.

8.4 Amplification du signal thalamique

Il a été proposé que la synchronisation dans les entrées des neurones du cortex visuel primaire chez le chat (provenant du LGN, dans le thalamus) permet l'amplification de ce signal. En effet, les neurones corticaux admettent proportionnellement peu d'entrées thalamiques, mais beaucoup d'entrées corticales [20]. La synchronisation de neurones thalamiques avec des champs récepteurs qui se recouvrent partiellement, connectés à un même neurone cortical, pourrait renforcer le signal provenant du thalamus, et compenser cette faible proportion de connexions thalamocorticales [1].

8.5 Liage temporel et conscience sensorielle

Il a été émise l'hypothèse que la synchronisation serait la base d'une forme de liage temporel (*temporal binding*) dans le cadre de la conscience sensorielle. [8] En effet, avoir conscience de quelque chose, par exemple un objet dans la scène visuelle, implique le fonctionnement d'un grand nombre de zones différentes du cerveau, chacune spécialisée dans un aspect spécifique de l'objet. Par exemple, différents groupes de neurones traitent de la forme, de la couleur ou du mouvement de l'objet. Nous avons pourtant une conscience unifiée de l'objet. Comment ces réseaux de neurones peuvent-ils identifier l'objet traité, parmi les autres objets de la scène, lors des échanges d'informations avec les autres groupes neuronaux? Selon l'hypothèse du liage temporel, soutenue par plusieurs études expérimentales, cela est possible grâce à la synchronisation des signaux échangés entre différents groupes de neurones, et qui concernent un même objet. Cela permet d'unifier des traitements effectués dans de nombreuses zones cérébrales différentes.

Références

- [1] ALONSO, J.-M., USREY, W. M., AND REID, R. C. Precisely correlated firing in cells of the lateral geniculate nucleus. *Nature* 383, 6603 (Oct. 1996), 815–819.
- [2] BRETTE, R. Modèles impulsionnels de réseaux de neurones biologiques. *Thèse de doctorat en Neurosciences computationnelles. Université Pierre et Marie Curie-Paris VI* (2003).
- [3] BRETTE, R. Dynamics of one-dimensional spiking neuron models. *Journal of Mathematical Biology* 48, 1 (2004), 38–56.
- [4] BRETTE, R. Generation of correlated spike trains. *Neural Computation* 20 (2008), 1–28.

- [5] BRETTE, R., AND GOODMAN, D. Brian : a simulator for spiking neural networks in python. *Frontiers in Neuroinformatics (submitted)* (2008).
- [6] BRETTE, R., RUDOLPH, M., CARNEVALE, T., HINES, M., BEEMAN, D., BOWER, J., DIESMANN, M., MORRISON, A., GOODMAN, P., HARRIS, F., ET AL. Simulation of networks of spiking neurons : A review of tools and strategies. *Journal of Computational Neuroscience* 23, 3 (2007), 349–398.
- [7] BRUNEL, N., AND SERGI, S. Firing frequency of leaky integrate-and-fire neurons with synaptic current dynamics. *Journal of Theoretical Biology* 195, 1 (Nov. 1998), 87–95.
- [8] ENGEL, A. K., AND SINGER, W. Temporal binding and the neural correlates of sensory awareness. *Trends in Cognitive Sciences* 5, 1 (2001), 16–25.
- [9] FINDLAY, D. J. M., WALKER, R., AND KENTRIDGE, R. W. *Eye Movement Research*. Elsevier, 1995.
- [10] GRESCHNER, M., BONGARD, M., RUJAN, P., AND AMMERMULLER, J. Retinal ganglion cell synchronization by fixational eye movements improves feature estimation. *Nat Neurosci* 5 (2002), 341.
- [11] HODGKIN, A. L., AND HUXLEY, A. F. A quantitative description of ion currents and its applications to conduction and excitation in nerve membranes. *J. Physiol.(Lond.)* 117 (1952), 500–544.
- [12] HUBEL, D. H., AND WIESEL, T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat’s visual cortex. *The Journal of Physiology* 160 (1962), 106–54.
- [13] KINGMAN, J. F. C. *Poisson Processes*. Oxford University Press, USA, 1993.
- [14] LAND, M. Movements of the retinae of jumping spiders (salticidae : Dendryphantinae) in response to visual stimuli. *Journal of Experimental Biology* 51, 2 (1969), 471–493.
- [15] LAPICQUE, L. Recherches quantitatives sur l’excitation électrique des nerfs traitée comme une polarisation. *J. Physiol. Pathol. Gen* 9 (1907), 620–635.
- [16] MAINEN, Z. F., AND SEJNOWSKI, T. J. Reliability of spike timing in neocortical neurons. *Science* 268, 5216 (1995), 1503–1506.
- [17] MEISTER, M., LAGNADO, L., AND BAYLOR, D. A. Concerted signaling by retinal ganglion cells. *Science* 270, 5239 (1995), 1207.
- [18] MORENO, R., DE LA ROCHA, J., RENART, A., AND PARGA, N. Response of spiking neurons to correlated inputs. *Physical Review Letters* 89, 28 (Dec. 2002), 288101.
- [19] MORENO-BOTE, R., RENART, A., AND PARGA, N. Theory of input spike auto- and cross-correlations and their effect on the response of spiking neurons. *Neural Computation* 20, 7 (2008), 1651–1705.
- [20] PETERS, A., AND PAYNE, B. R. Numerical relationships between geniculocortical afferents and pyramidal cell modules in cat primary visual cortex. *Cerebral Cortex* 3, 1 (1993), 69–78.
- [21] STÜRZL, W., KEMPTER, R., AND VAN HEMMEN, J. L. Theory of arachnid prey localization. *Physical Review Letters* 84, 24 (2000), 5668–5671.
- [22] TOUBOUL, J., AND FAUGERAS, O. The spikes trains probability distributions : A stochastic calculus approach. *Journal of Physiology-Paris* 101, 1-3 (2007), 78–98.
- [23] TUCKWELL, H. C. *Introduction to theoretical neurobiology. Volume 2 : Nonlinear and stochastic theories*. Cambridge University Press, 1988.
- [24] USREY, W. M., AND REID, R. C. Synchronous activity in the visual system. *Annual Reviews in Physiology* 61, 1 (1999), 435–456.