

Rapport sur l'article "Deterministic analysis of
stochastic bifurcations in multi-stable
neurodynamical systems"

Gustavo Deco - Daniel Martí
(2007) Biological Cybernetics 96(5):487-496.

Serge BAYS

Master 2

Modèles Probabilistes en Neurosciences
Cours de Michèle THIEULLEN

Université Pierre et Marie Curie (Paris VI)
Laboratoire de Probabilités et Modèles Aléatoires

Résumé

Cette étude porte sur un article de Gustavo Deco et Daniel Martí publié en 2007. Les auteurs décrivent des phénomènes multistables qui apparaissent en présence de bruit dans de nombreux processus tels que la prise de décision et la perception bistable. Le rôle du bruit dans les systèmes neurodynamiques multistables peut être traité formellement dans le cadre des équations de Fokker-Planck. Cependant, à cause de la non linéarité sous-jacente, on utilise des simulations numériques des systèmes d'équations différentielles stochastiques qui demandent de très nombreux calculs et donc du temps. Pour éviter cela les auteurs ont une approche analytique qui permet l'obtention d'équations différentielles déterministes dont les inconnues sont les moments des lois des activités des populations neuronales, c'est la "méthode des moments" mise en œuvre ici. Par l'étude du système déterministe on évite tous les calculs associés à la nécessité de faire des moyennes sur de nombreux essais. Les résultats obtenus par cette technique montrent que l'accroissement de l'amplitude du bruit entraîne un décalage dans la structure en bifurcation du système.

Nous allons décrire cette méthode et présenter les différents résultats.

1 Introduction

Chez l'humain ou l'animal, les décisions se prennent en fonction de l'information perçue et du retour attendu selon l'alternative choisie. L'étude des processus de prise de décision au niveau du système nerveux peut aider à mieux comprendre le comportement intelligent.

Les modèles de diffusion permettent de décrire une large gamme de résultats expérimentaux au niveau du comportement (Smith et Ratcliff 2004 [14]). Dans ces modèles, l'information est accumulée continuellement jusqu'à l'atteinte d'un seuil de décision, et leur succès rend probable le même type de fonctionnement pour les processus de prise de décision au niveau du système nerveux. Des modèles alternatifs, "connexionnistes", ont été développés dans lesquels la dynamique est comparable à celle d'un processus Ornstein Uhlenbeck avec frontières fixes (Usher et McClelland 2001 [16]).

En neurophysiologie des expériences sur le comportement animal ont consisté à analyser les réponses des neurones en liaison avec la prise de décision et il a été montré que les processus de prise de décision et les processus générateurs d'actions ne peuvent être différenciés.

Des modèles de circuits réalistes du point de vue biologique ont été conçus en neurosciences afin d'implémenter les processus de décision soumis à un bruit stochastique (Brody 2003 et al. [2], Machens et al. 2005 [8]). Deux populations de neurones sont en interaction et la compétition entre elles est tempérée par l'inhibition. Les entrées sensorielles peuvent biaiser cette compétition en faveur de l'une des populations, une décision se développe

alors et les neurones de la population choisie montrent une activité croissante alors que l'activité de l'autre population est inhibée. Dans ce scénario, l'état spontané et l'état de décision sont bistables, c'est-à-dire stables pour le même ensemble de paramètres. Si de tels circuits sont constitués d'un grand nombre de neurones à impulsions, les fluctuations, nécessaires aux transitions, apparaissent naturellement par le bruit entrant et/ou le désordre dans le comportement collectif du réseau. Une telle activité peut être capturée dans un système non linéaire d'équations différentielles qui décrit l'évolution de la moyenne des fréquences de tir de chaque population. Dans ce cas, un terme de fluctuation doit être ajouté pour permettre les transitions, et on obtient un système de Langevin pour le modèle de fréquence de tir.

Le système d'équations différentielles qui traduit le rôle du bruit dans le processus de prise de décision peut être étudié à l'aide de l'équation de Fokker-Planck associée; voir Carillo, Cordier et Mancini (2011)[5]. Mais la nature non linéaire du système rend l'analyse difficile et celle-ci reste basée sur des études numériques qui consomment beaucoup de temps.

Une approche alternative consiste à obtenir des équations différentielles déterministes pour les moments du premier et du second ordre des variables représentant les activités des populations. Le système en résultant se prête mieux à l'analyse que celui de Langevin d'origine et la constitution d'échantillons de trajectoires n'est plus nécessaire. Cette approche, nommée la méthode des moments, a été appliquée par Rodriguez and Tuckwell (1996) [11] pour décrire l'évolution dans le temps des variables dynamiques pour des modèles de neurones et de réseaux de Fitzhugh-Nagumo et de Hodgkin-Huxley. Ils obtiennent une expression de la probabilité d'émission de pic de potentiel à un instant donné, basée sur les premiers et second moments des variables de potentiels.

L'objectif dans ce papier est de caractériser, à l'aide de la méthode des moments, les différentes solutions quasi-stationnaires d'un système de prise de décision qui est essentiellement un système multistable sujet à un bruit faible. Cette approche permet d'étudier de manière semi analytique la dépendance à l'amplitude du bruit de la structure en bifurcation du système.

2 Méthodes

2.1 Le problème à étudier

Nous considérons deux populations distinctes de neurones qui représentent un réseau de prise de décision probabiliste minimal. Nous supposons que les neurones sont déjà connectés et que suivant les idées de Donald O. Hebb sur les mécanismes de base de l'apprentissage, deux neurones en activité au même moment renforcent leur connexion de sorte que l'activation de l'un par l'autre sera plus facile à l'avenir ou bien sera plus faible si leur activité n'est pas corrélée. Puisque les neurones à l'intérieur d'une population

spécifique ont probablement une activité corrélée, ils interagissent avec une excitation récurrente importante notée w_+ , supérieure à la valeur de base $w = 1$. (Ces quantités n'ont pas de dimension). De manière analogique, les neurones se trouvant dans des populations différentes avec des activités non corrélées seront faiblement connectées avec des excitations de poids inférieur à la valeur de base, $w_- < 1$. De plus tous les neurones étant mutuellement couplés aux autres de manière inhibitoire, nous notons w_I le poids de l'inhibition.

C'est un système différentiel du premier ordre de type Wilson-Cowan (Renart et al. 2003 [10]; Camera et al. 2004 [4]), qui décrit la dynamique temporelle des fréquences de tir des populations neuronales et pour le processus qui nous intéresse, les équations sont :

$$\begin{cases} \tau \dot{v}_1(t) = -v_1(t) + \Phi([w_+ - w_I]v_1(t) + [w_- - w_I]v_2(t) + \lambda_1) + \sqrt{\tau}\xi_1(t) \\ \tau \dot{v}_2(t) = -v_2(t) + \Phi([w_+ - w_I]v_2(t) + [w_- - w_I]v_1(t) + \lambda_2) + \sqrt{\tau}\xi_2(t) \end{cases} \quad (1)$$

où $v_i(t)$ représente la fréquence de tir moyenne de la population $i = 1, 2$, au temps t . La constante de temps τ reflète le taux auquel l'activité de la population répond aux changements en entrées ou décroît en absence d'entrée. L'entrée reçue de l'extérieur par la population i est notée λ_i et $\Phi(\cdot)$ est la fonction d'activation sigmoïdale que nous supposons donnée par :

$$\Phi(x) = \frac{v_c}{1 + \exp\left[-\alpha\left(\frac{x}{v_c} - 1\right)\right]} \quad (2)$$

Par souci de simplification nous utilisons le même paramètre v_c pour noter le taux d'activité maximale de la population et la fréquence en entrée nécessaire pour amener la population à la moitié de son activité maximale.

Nous définissons dans (1) la force synaptique totale w_{ij} entre les populations j et i : $w_{11} = w_{22} = w_+ - w_I$ et $w_{12} = w_{21} = w_- - w_I$. Le cas où $w_- < w_I < w_+$ dans (1) correspond à un modèle de taux avec seulement une excitation propre et une inhibition croisée. C'est le cas sur lequel nous allons nous pencher puisqu'il reproduit la dynamique dite du "gagnant prend tout".

La présence de fluctuations dans le système est modélisée par l'addition de sources de bruit gaussien indépendants notés $\xi_1(t)$ et $\xi_2(t)$, d'espérances nulles et de covariance $\beta^2 \delta(t - t') \delta_{ij}$ où $\delta_{ij} = 1$ si $i = j$ et 0 sinon, $\delta(0) = 1$ et $\delta(x) = 0$ si $x \neq 0$. L'amplitude du bruit est la même pour les deux populations et représente les effets de taille finie qui proviennent du nombre fini N de neurones constituant la population.

Le cas sans bruit correspond à la limite $N \rightarrow \infty$, qui conduit à la classique approximation du "champ moyen" (Tuckwell 1988 [15]; Amit et Brunel 1997 [1]; Brunel et Wang 2001 [3]), et une analyse de bifurcation standard

des points fixes peut être menée. En particulier si w_+ croît, l'état spontané dans le système (1) perd la stabilité à partir d'une valeur critique w_+^{crit} et il apparaît une bifurcation conduisant aux solutions qui correspondent aux états de décision. Nous nous intéressons au cas où la bifurcation est sous-critique. Il existe alors une région de multistabilité entre l'état spontané et les états de décision, définie sur l'intervalle $[w_+^{SN}; w_+^{crit}[$ où w_+^{SN} est la valeur de w_+ pour laquelle l'état de décision stable s'annihile avec le point fixe instable dans une bifurcation en selle-nœud.

En absence de bruit, les points fixes du système (1) peuvent être déterminés en supposant que les dérivées par rapport au temps sont nulles et en résolvant pour v_i . Pour la prise de décision dans le régime multistable, les solutions correspondant aux points fixes sont l'état spontané et les deux états représentant une décision. Si l'inhibition w_I est suffisamment forte, le système se comporte comme un circuit flip-flop et les deux états de décision sont bistables l'un par rapport à l'autre. Nous allons ici nous concentrer sur le scénario multistable pour lequel les trois points fixes sont stables si la force de l'excitation récurrente w_+ varie dans un intervalle et étudier comment cet intervalle est affecté par la présence de fluctuations.

Pour déterminer les points fixes en absence de bruit nous utilisons donc le système (1) sans bruit :

$$\begin{cases} \tau \dot{v}_1(t) = -v_1(t) + \Phi(w_{11}v_1(t) + w_{12}v_2(t) + \lambda_1) \\ \tau \dot{v}_2(t) = -v_2(t) + \Phi(w_{21}v_1(t) + w_{22}v_2(t) + \lambda_2) \end{cases} \quad (3)$$

et si nous supposons $\dot{v}_i(t) = 0$ pour $i = 1, 2$, nous obtenons

$$\begin{cases} v_1(t) = \Phi(w_{11}v_1(t) + w_{12}v_2(t) + \lambda_1) \\ v_2(t) = \Phi(w_{21}v_1(t) + w_{22}v_2(t) + \lambda_2) \end{cases}$$

Or Φ est inversible avec

$$\Phi^{-1}(x) = v_c \left(1 - \frac{1}{\alpha} \ln\left(\frac{v_c}{x} - 1\right) \right)$$

et donc

$$\begin{cases} v_1(t) = \frac{1}{w_{21}} (-w_{22}v_2(t) + \Phi^{-1}(v_2(t)) - \lambda_2) \\ v_2(t) = \frac{1}{w_{12}} (-w_{11}v_1(t) + \Phi^{-1}(v_1(t)) - \lambda_1) \end{cases}$$

Ce sont les deux isoclines $\dot{v}_2(t) = 0$ et $\dot{v}_1(t) = 0$. Les points d'intersection donnent les points critiques. On peut tracer ces courbes et simuler l'évolution du système.

Les paramètres $\lambda_1 = \lambda_2 = 15$ Hz, $v_c = 20$ Hz, $\alpha = 4$ sont fixés.

Pour un premier essai avec $w_+ = 2,25$, $w_I = 1,9$, $w_- = 1 - \frac{0,3}{0,7}(w_+ - 1)$, $v_1(0) = 5$ et $v_2(0) = 1$, les deux isoclines ont un seul point d'intersection de coordonnées $(3,14; 3,14)$, c'est le seul point critique qui représente l'état spontané stable.

Pour un deuxième essai avec $w_+ = 2,38$, $v_1(0) = 7.2$ et $v_2(0) = 0.9$, on obtient trois points d'intersection donc trois points critiques de coordonnées $(3,21; 3,21)$ pour l'état spontané instable et deux autres symétriques qui représentent les états de décision stables $(7,2; 0,9)$ et $(0,9; 7,2)$.

On représente v_2 en fonction de v_1 sur les figures 1 gauche et 2 gauche et les évolutions de $v_1(t)$ et $v_2(t)$ sur les figures 1 droite et 2 droite.

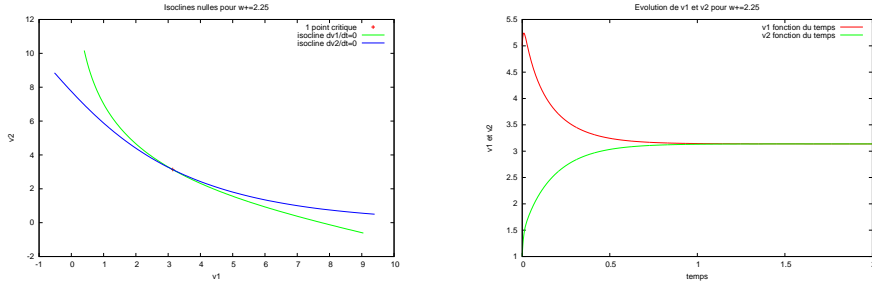


FIG. 1: A gauche les isoclines 0 et à droite les évolution de $v_1(t)$ et $v_2(t)$ pour $w_+ = 2,25$.

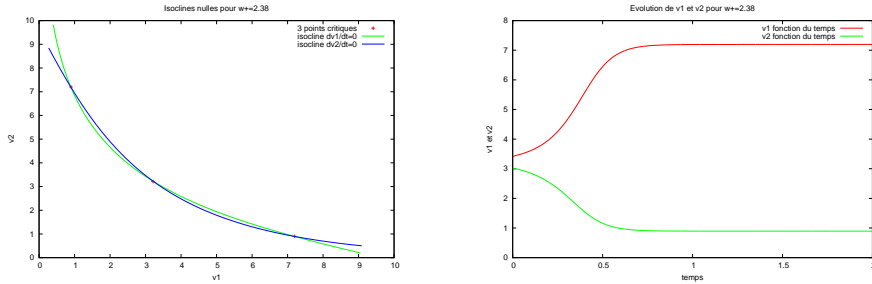


FIG. 2: A gauche les isoclines 0 et à droite les évolution de $v_1(t)$ et $v_2(t)$ pour $w_+ = 2,38$.

En présence de bruit, afin d'avoir une idée de ce qui se passe, on peut simuler des trajectoires de $v_1(t)$ et $v_2(t)$.

Pour cela on simule deux processus $W_1(t) = \beta B_1(t)$ et $W_2(t) = \beta B_2(t)$ où B_1 et B_2 sont deux browniens standards.

On obtient alors le schéma :

$$\begin{cases} v_1(t_{i+1}) = v_1(t_i) + \frac{t_{i+1}-t_i}{\tau} [-v_1(t_i) + \Phi(u_1)] + \frac{1}{\sqrt{\tau}}(W_1(t_{i+1}) - W_1(t_i)) \\ v_2(t_{i+1}) = v_2(t_i) + \frac{t_{i+1}-t_i}{\tau} [-v_2(t_i) + \Phi(u_2)] + \frac{1}{\sqrt{\tau}}(W_2(t_{i+1}) - W_2(t_i)) \end{cases}$$

où $u_1 = w_{11}v_1(t_i) + w_{12}v_2(t_i) + \lambda_1$, $u_2 = w_{22}v_2(t_i) + w_{21}v_1(t_i) + \lambda_2$ avec les constantes $\tau = 0.01$ (10 ms), $\lambda_1 = 15$, $\lambda_2 = \lambda_1 + \Delta\lambda$, $\alpha = 4$, $v_c = 20$.

On peut voir le résultat obtenu sur la figure 3 dans un cas sans biais et un cas avec biais.

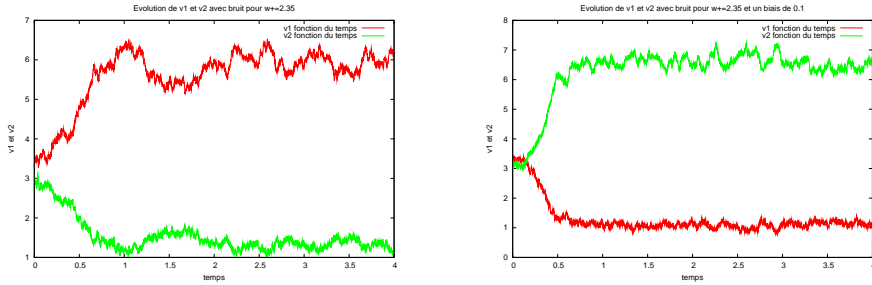


FIG. 3: Simulation avec bruit, $\beta = 0, 1$, pour $w_+ = 2,35$, cas sans biais à gauche ($\Delta\lambda = 0$) et le cas biaisé à droite ($\Delta\lambda = 0.1$).

On pourrait ainsi effectuer de nombreuses simulations puis calculer des moyennes afin de déterminer la loi des variables $v_i(t)$, mais tout ceci demande de nombreux calculs. Et le terme de bruit ne peut pas être négligé puisqu'il est nécessaire pour amener les transitions de l'état spontané aux états de transition. En fait dans le contexte de (1) le bruit peut être pensé comme amenant l'état du système $(v_1; v_2)$ à se soumettre à un processus de diffusion dans l'espace des phases. Pour un bruit faible, le flot est fort et attracteur près des points fixes stables et seule une large et rare fluctuation peut permettre au système de s'échapper vers un point fixe représentant un état de décision. Quand le bruit augmente, de tels événements deviennent plus communs et les transitions apparaissent plus rapidement. Pour un bruit suffisamment important, des transitions peuvent commencer à apparaître entre les états de décision sur des échelles de temps physiologiquement pertinentes, indiquant une cassure dans la robustesse de la décision prise. Afin de pouvoir étudier les effets du bruit sur la robustesse de la prise de décision, nous allons employer la méthode décrite ci-dessous, et accomplir notre étude à travers un système réduit d'équations qui décrit l'évolution des moments du premier et second ordre des variables aléatoires de taux dans (1).

2.2 Description de la méthode

Nous décrivons ici la méthode que l'on peut appeler "méthode des moments", utilisée par Rodriguez et Tuckwell (1996) [11] et évoquée par Leung (1984) [7].

Considérons un processus aléatoire en dimension n

$$X = \{X(t), t \geq 0\} = \{(X_1(t), X_2(t), \dots, X_n(t)), t \geq 0\}$$

dont les composantes satisfont les équations différentielles stochastiques :

$$dX_j(t) = f_j(X(t), t)dt + \sum_{k=1}^m g_{jk}(X(t), t)dW_k(t)$$

où $j = 1, 2, \dots, n$ et $m \geq 1$. Les $W_k = \{W_k(t), t \geq 0\}$, $k = 1, 2, \dots, m$ sont des processus de Wiener standards, (c'est-à-dire, de moyenne zéro, de valeur initiale zéro avec probabilité un, et de variance égale à t au temps t) que nous supposons indépendants. Nous supposons aussi que les conditions d'existence et d'unicité d'une solution sont satisfaites. Nous définissons les n moyennes des différentes composantes :

$$\overline{X_j}(t) = \mathbb{E}[X_j(t)]$$

avec $j = 1, 2, \dots, n$ et les n^2 quantités

$$K_{ij}(t) = \mathbb{E}[(X_i(t) - \overline{X_i}(t))(X_j(t) - \overline{X_j}(t))]$$

qui représentent les n variances pour $i = j$ et les $\frac{1}{2}n(n-1)$ covariances distinctes pour $i < j$. Sous certaines conditions, les $\frac{1}{2}n(n+3)$ moments du premier ordre et moments centrés du second ordre satisfont un système de $\frac{1}{2}n(n+3)$ équations différentielles ordinaires non linéaires. On obtient ce système d'équations déterministes d'abord avec des équations exactes. Pour les moyennes, il est immédiat que :

$$\frac{d\overline{X_j}(t)}{dt} = \mathbb{E}[f_j(X(t), t)] \quad (4)$$

On applique ensuite la formule d'Itô aux quantités $K_{ij}(t)$. Le terme complémentaire étant $\sum_{k=1}^m g_{ik}(X(t), t)g_{jk}(X(t), t)$, nous obtenons :

$$\begin{aligned} \frac{dK_{ij}(t)}{dt} = & \mathbb{E}[(X_i(t) - \overline{X_i}(t))f_j(X(t), t) + (X_j(t) - \overline{X_j}(t))f_i(X(t), t) \\ & + \sum_{k=1}^m g_{ik}(X(t), t)g_{jk}(X(t), t)] \end{aligned} \quad (5)$$

Nous obtenons ensuite des équations différentielles approchées pour les moments du premier et du second ordre en supposant que la loi de $X(t)$

est concentrée près du point moyen et symétrique par rapport à ce point. Il s'ensuit que les moments impairs d'ordre trois ou supérieur sont proches de zéro et que les moments pairs d'ordre quatre ou supérieur sont négligeables devant le moment d'ordre deux. On peut alors calculer les espérances de manière approchée à partir du développement de Taylor d'ordre deux de la loi de la moyenne.

Si $G(x_1, x_2, \dots, x_n)$ est une fonction à valeurs réelles de n variables, alors nous avons la formule approchée :

$$\mathbb{E}[G(X(t), t)] \simeq G(\mathbf{m}, t) + \frac{1}{2} \sum_{l=1}^n \sum_{p=1}^n \left\{ \frac{\partial^2 G}{\partial x_l \partial x_p} \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{lp} \quad (6)$$

où $\mathbf{m} = m(t)$ est l'approximation de $\overline{X(t)}$ et $C_{lp} = C_{lp}(t)$ est l'approximation de $K_{lp}(t)$.

Nous appliquons (6) aux équations (4) pour les moyennes et obtenons les n équations différentielles :

$$\frac{dm_j}{dt} = f_j(\mathbf{m}, t) + \frac{1}{2} \sum_{l=1}^n \sum_{p=1}^n \left\{ \frac{\partial^2 f_j}{\partial x_l \partial x_p} \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{lp} \quad (7)$$

Appliquons maintenant (6) aux équations (5) pour les covariances. En remarquant que

$$\mathbb{E} \left[\left(X_i(t) - \overline{X_i(t)} \right) f_j(X(t), t) \right] = \frac{1}{2} \sum_{l=1}^n \sum_{p=1}^n \left\{ \frac{\partial^2}{\partial x_l \partial x_p} [(x_i - m_i) f_j] \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{lp}$$

et que

$$\left\{ \frac{\partial^2}{\partial x_l \partial x_p} [(x_i - m_i) f_j] \right\}_{(\mathbf{m}, t)} = \left\{ \delta_{il} \frac{\partial f_j}{\partial x_p} + \delta_{ip} \frac{\partial f_j}{\partial x_l} \right\}_{(\mathbf{m}, t)}$$

et après quelques calculs, nous obtenons :

$$\begin{aligned} \frac{dC_{ij}(t)}{dt} &= \sum_{l=1}^n \left\{ \frac{\partial f_i}{\partial x_l} \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{lj} + \sum_{l=1}^n \left\{ \frac{\partial f_j}{\partial x_l} \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{il} \\ &+ \sum_{k=1}^m g_{ik}(\mathbf{m}, t) g_{jk}(\mathbf{m}, t) + \sum_{k=1}^m \frac{1}{2} \sum_{l=1}^n \sum_{p=1}^n \left\{ g_{jk} \frac{\partial^2 g_{ik}}{\partial x_l \partial x_p} \right. \\ &\left. + \frac{\partial g_{ik}}{\partial x_l} \frac{\partial g_{jk}}{\partial x_p} + \frac{\partial g_{ik}}{\partial x_p} \frac{\partial g_{jk}}{\partial x_l} + g_{ik} \frac{\partial^2 g_{jk}}{\partial x_l \partial x_p} \right\}_{(\mathbf{m}, t)} C_{lp} \end{aligned} \quad (8)$$

Pour $i = j$, on obtient les formules des variances $S_j(t) \simeq V_j(t)$.

Avec seulement deux composantes et si le système différentiel s'écrit

$$\begin{cases} dX = f(X, Y, t)dt + a(t)dW_1 \\ dY = g(X, Y, t)dt + b(t)dW_2 \end{cases}$$

on obtient cinq équations différentielles déterministes où $\mathbf{m} = (m_1, m_2)$,

$$\begin{aligned} \frac{dm_1}{dt} &= f(\mathbf{m}, t) + \frac{1}{2} \left\{ \frac{\partial^2 f}{\partial x^2}(\mathbf{m}, t)S_1 + 2\frac{\partial^2 f}{\partial x \partial y}(\mathbf{m}, t)C_{12} + \frac{\partial^2 f}{\partial y^2}(\mathbf{m}, t)S_2 \right\} \\ \frac{dm_2}{dt} &= g(\mathbf{m}, t) + \frac{1}{2} \left\{ \frac{\partial^2 g}{\partial x^2}(\mathbf{m}, t)S_1 + 2\frac{\partial^2 g}{\partial x \partial y}(\mathbf{m}, t)C_{12} + \frac{\partial^2 g}{\partial y^2}(\mathbf{m}, t)S_2 \right\} \\ \frac{dS_1}{dt} &= 2 \left[\frac{\partial f}{\partial x}(\mathbf{m}, t)S_1 + \frac{\partial f}{\partial y}(\mathbf{m}, t)C_{12} \right] + a^2(t) \\ \frac{dS_2}{dt} &= 2 \left[\frac{\partial g}{\partial x}(\mathbf{m}, t)S_2 + \frac{\partial g}{\partial y}(\mathbf{m}, t)C_{12} \right] + b^2(t) \\ \frac{dC_{12}}{dt} &= \frac{\partial f}{\partial y}(\mathbf{m}, t)S_2 + \left[\frac{\partial f}{\partial x}(\mathbf{m}, t) + \frac{\partial g}{\partial y}(\mathbf{m}, t) \right] C_{12} + \frac{\partial g}{\partial x}(\mathbf{m}, t)S_1 \end{aligned} \quad (9)$$

2.3 Exemples simples

Dans tous les exemples présentés, W est un processus de Wiener standard et nous supposons $X(0) = x_0$ avec probabilité un. La moyenne et la variance de $X(t)$ sont notés respectivement $m(t)$ et $S(t)$. Si l'équation différentielle stochastique s'écrit $dX = f(X(t), t)dt + g(X(t), t)dW$, les formules exactes

nous donne pour la moyenne : $\frac{dm(t)}{dt} = \mathbb{E}[f(X(t), t)]$ et pour la variance :

$$\frac{dS(t)}{dt} = \mathbb{E} [2(X(t) - m(t))f(X(t), t) + g^2(X(t), t)].$$

2.3.1 Mouvement brownien géométrique

Considérons l'équation différentielle stochastique $dX = \mu X dt + \sigma X dW$. En appliquant les formules précédentes, nous obtenons

$$\frac{dm}{dt} = \mathbb{E}(\mu X) = \mu m$$

$$\frac{dS}{dt} = \mathbb{E} [2(X - m)\mu X + \sigma^2 X^2] = 2\mu S + \sigma^2(S + m^2) = (2\mu + \sigma^2)S + \sigma^2 m^2$$

Puisque $m(0) = x_0$ et $S(0) = 0$, nous en déduisons

$$m(t) = x_0 e^{\mu t} \quad \text{et} \quad S(t) = K(t) e^{(2\mu + \sigma^2)t}$$

$$\text{avec} \quad K'(t) = \sigma^2 m^2 e^{-(2\mu + \sigma^2)t} = \sigma^2 x_0^2 e^{-\sigma^2 t}$$

$$\text{Finalement,} \quad S(t) = x_0^2 e^{2\mu t} (e^{\sigma^2 t} - 1)$$

Ce sont bien les résultats attendus et ce sont des résultats exacts.

2.3.2 Processus d'Ornstein-Uhlenbeck

Considérons l'équation différentielle stochastique $dX = -bXdt + \sigma dW$.
En appliquant les formules précédentes, nous obtenons

$$\frac{dm}{dt} = \mathbb{E}(-bX) = -bm$$

$$\frac{dS}{dt} = \mathbb{E} [2(X - m)(-bX) + \sigma^2] = -2bS + \sigma^2$$

Puisque $m(0) = x_0$ et $S(0) = 0$, nous en déduisons $m(t) = x_0 e^{-bt}$

$$\text{et } S(t) = K(t)e^{-2bt} \text{ avec } K'(t) = \sigma^2 e^{2bt} \text{ soit } K(t) = \frac{\sigma^2}{2b}(e^{2bt} - 1)$$

Finalement, $S(t) = \frac{\sigma^2}{2b}(1 - e^{-2bt})$ et $\frac{\sigma^2}{2b}$ est la variance à long terme.

La loi de $X(t)$ converge vers la gaussienne centrée de variance $\frac{\sigma^2}{2b}$.

Remarque : si nous supposons que $X(0)$ suit la loi gaussienne $\mathcal{N}(0, \frac{\sigma^2}{2b})$, nous obtenons avec les calculs précédents : $K(t) = \frac{\sigma^2}{2b}e^{2bt}$ et donc $S(t) = \frac{\sigma^2}{2b}$. La loi gaussienne $\mathcal{N}(0, \frac{\sigma^2}{2b})$ est invariante pour ce processus.

2.3.3 Pont brownien

Considérons l'équation différentielle stochastique $dX = \frac{b-X}{1-t}dt + dW$.
En appliquant les formules précédentes, nous obtenons

$$\frac{dm}{dt} = \mathbb{E} \left(\frac{b-X}{1-t} \right) = \frac{b-m}{1-t}$$

$$\frac{dS}{dt} = \mathbb{E} \left[2(X - m) \frac{b-X}{1-t} + 1 \right] = -\frac{2S}{1-t} + 1$$

Puisque $m(0) = a$ et $S(0) = 0$, nous en déduisons

$$m(t) = a(1-t) + bt \text{ et } S(t) = (1-t)t$$

2.3.4 Processus de Cox-Ingersoll-Ross

Soit l'équation différentielle stochastique $dX = \kappa(\theta - X)dt + \sigma\sqrt{X}dW$.
Nous supposons $x_0 > 0$, $\kappa > 0$ et $2\kappa\theta > \sigma^2$ afin que $X(t) > 0$. En appliquant les formules précédentes, nous obtenons

$$\frac{dm}{dt} = \mathbb{E} [\kappa(\theta - X)] = \kappa(\theta - m)$$

$$\frac{dS}{dt} = \mathbb{E} [2(X - m)\kappa(\theta - X) + \sigma^2 X] = -2\kappa S + \sigma^2 m$$

Puisque $m(0) = x_0$ et $S(0) = 0$, nous en déduisons $m(t) = \theta + (x_0 - \theta)e^{-\kappa t}$ et nous vérifions que θ est la moyenne à long terme. Puis

$$S(t) = K(t)e^{(-2\kappa t)} \quad \text{avec} \quad K'(t) = \sigma^2 m(t)e^{2\kappa t} = \sigma^2 [\theta e^{2\kappa t} + (x_0 - \theta)e^{\kappa t}]$$

$$\text{Finalement,} \quad S(t) = \frac{\sigma^2}{2\kappa} [\theta + 2(x_0 - \theta)e^{-\kappa t} - (2x_0 - \theta)e^{-2\kappa t}]$$

La variance à long terme est $\frac{\sigma^2 \theta}{2\kappa}$.

2.4 Application

Nous allons appliquer cette méthode à notre système (1). Nous notons $\mu_i(t)$ les moments du premier ordre et $\gamma_{jk}(t)$ les moments du second ordre des taux $v_i(t)$ pour $i, j, k = 1, 2$.

Rappelons que pour une fonction $f(v_1, v_2)$ l'espérance est :

$$\mathbb{E}[f(v_1, v_2)] = \int \int f(v_1, v_2) p(v_1, v_2, t) dv_1 dv_2$$

où $p(v_1, v_2, t)$ est la densité de probabilité jointe des variables aléatoires v_1 et v_2 , qui atteignent, comme supposé précédemment leur maxima près de l'un des points fixes de la version sans bruit du système (1).

Si nous supposons les fluctuations faibles, $v_i(t) - \mu_i(t) \ll 1$ pour $i = 1, 2$, nous pouvons utiliser les résultats obtenus avec les équations (9).

Pour cela posons : $X = v_1, Y = v_2$,

$$f(x, y, t) = \frac{1}{\tau} (-x + \Phi(w_{11}x + w_{12}y + \lambda_1)),$$

$$g(x, y, t) = \frac{1}{\tau} (-y + \Phi(w_{21}x + w_{22}y + \lambda_2)),$$

$$\text{puis } a(t) = b(t) = \frac{\beta}{\sqrt{\tau}}$$

et enfin $\mathbf{m} = (\mu_1, \mu_2)$, $S_1 = \gamma_{11}$, $S_2 = \gamma_{22}$ et $C_{12} = \gamma_{12}$.

Il ne reste qu'à calculer les dérivées partielles de Φ pour obtenir le système (10) avec $u_1 = w_{11}\mu_1(t) + w_{12}\mu_2(t) + \lambda_1$, $u_2 = w_{21}\mu_1(t) + w_{22}\mu_2(t) + \lambda_2$. Ainsi le système d'origine décrit par deux équations de Langevin est transformé en un système de cinq équations différentielles déterministes d'inconnues les moyennes, les variances et la co-variance des taux $v_1(t)$ et $v_2(t)$.

$$\begin{aligned}
\tau \frac{d\mu_1(t)}{dt} &= -\mu_1(t) + \Phi(u_1) + \frac{1}{2} \Phi''(u_1) \sum_{j=1}^2 \sum_{k=1}^2 w_{1j} w_{1k} \gamma_{jk}(t) \\
\tau \frac{d\mu_2(t)}{dt} &= -\mu_2(t) + \Phi(u_2) + \frac{1}{2} \Phi''(u_2) \sum_{j=1}^2 \sum_{k=1}^2 w_{2j} w_{2k} \gamma_{jk}(t) \\
\tau \frac{d\gamma_{11}(t)}{dt} &= -2\gamma_{11}(t) + 2 \sum_{l=1}^2 [w_{1l} \gamma_{1l}(t) \Phi'(u_1)] + \beta^2 \\
\tau \frac{d\gamma_{22}(t)}{dt} &= -2\gamma_{22}(t) + 2 \sum_{l=1}^2 [w_{2l} \gamma_{2l}(t) \Phi'(u_2)] + \beta^2 \\
\tau \frac{d\gamma_{12}(t)}{dt} &= -2\gamma_{12}(t) + \sum_{l=1}^2 [w_{2l} \gamma_{1l}(t) \Phi'(u_2) + w_{1l} \gamma_{2l}(t) \Phi'(u_1)]
\end{aligned} \tag{10}$$

Dans l'analyse qui suit, nous supposons que les densités $p(v_1, v_2)$ sont Gaussiennes centrées sur le point moyen $\boldsymbol{\mu}^\alpha = (\mu_1, \mu_2)$, et de matrice de covariance γ_{ij}^α , où α représentent les différents points fixes solutions. Pour un choix spécifique des paramètres du système (w_+, β, \dots), on peut obtenir un ou plusieurs points fixes dans les équations des Moments (10). Dans le cas où le point fixe est unique, la solution correspond à l'approximation Gaussienne de la loi stationnaire du système dynamique (1). S'il y a plus d'un point fixe, chaque solution possible est une approximation Gaussienne des possibles états multistables du système dynamique.

3 Résultats

Nous appliquons la méthode des moments au système d'équations (1) afin d'étudier le rôle des fluctuations sur le comportement probabiliste du réseau. Dans toute cette section la constante de temps est $\tau = 10$ ms, identique pour les deux populations. Le poids propre récurrent w_+ varie dans l'intervalle $[2.2, 2.65]$, le poids global d'inhibition est fixé à $w_I = 1.9 < w_+$; le poids d'excitation entre les deux populations est $w_- = 0.43(w_+ - 1)$, ainsi $w_- < w_I < w_+$ pour les valeurs considérées de w_+ . Comme il est dit plus haut, ces valeurs permettent d'assurer l'apparition d'une dynamique du "gagnant prend tout". En entrée venant de l'extérieur pour la population 1, λ_1 est fixée à 15 Hz, et pour la population 2, λ_2 est posée à $\lambda_2 = \lambda_1 + \Delta\lambda$. Si $\Delta\lambda = 0$ Hz, c'est le cas "sans biais", et si $\Delta\lambda = 0,1$ Hz, c'est le cas "biaisé". Les paramètres de la fonction sigmoïdale (2) d'activation sont $\alpha = 4$ et $v_c = 20$ Hz.

On peut utiliser le schéma numérique de Newton-Raphson afin de déterminer les points fixes du système non linéaire (10), pour différentes valeurs

des paramètres. Par exemple, pour comparer avec le cas de la figure 1 plus haut avec $w_+ = 2,25$, on obtient le même point fixe $(3,14;3,14)$ en faisant $\beta = 0$ pour le cas sans bruit.

Avec $\beta = 0,1$ on obtient les points de coordonnées $\mu_1 = \mu_2 = 3,146$ avec des variances $\gamma_{11} = \gamma_{22} = 0,046$ et une covariance $\gamma_{12} = -0,0429$.

Avec $\beta = 0,5$ on obtient les points de coordonnées $\mu_1 = \mu_2 = 3,287$ avec des variances $\gamma_{11} = \gamma_{22} = 0,862$ et une covariance $\gamma_{12} = -0,783$. On peut voir l'évolution de v_1 dans ces deux cas sur la figure 4.

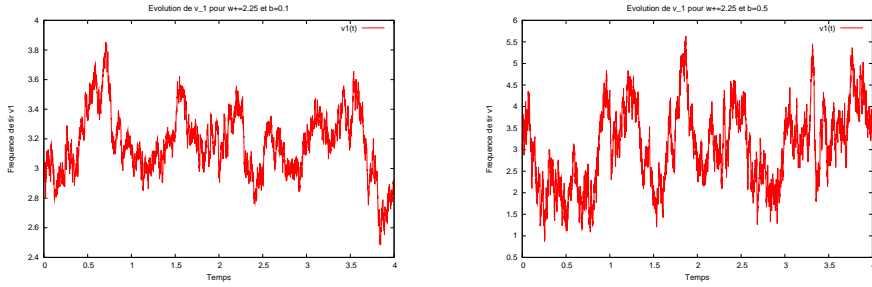


FIG. 4: Les évolutions de $v_1(t)$ pour $w_+ = 2,25$ avec à gauche un bruit $\beta = 0,1$ et à droite un bruit $\beta = 0,5$.

Pour $w_+ = 2,35$, avec un bruit faible $\beta = 0,1$ un état de décision apparaît, et on obtient $\mu_1 = 5,96$, $\mu_2 = 1,34$ avec des variances $\gamma_{11} = 0,0796$, $\gamma_{22} = 0,0206$ et une covariance $\gamma_{12} = -0,036$, alors qu'avec un bruit plus fort $\beta = 0,4$ l'état de décision n'est pas encore apparu et on obtient $\mu_1 = \mu_2 = 3,602$ avec des variances $\gamma_{11} = \gamma_{22} = 1,946$ et une covariance $\gamma_{12} = -1,894$.

On peut ainsi déterminer les différentes solutions (μ_1, μ_2) obtenues pour différentes valeurs de w_+ avec un certain niveau de bruit. Trois régimes différents peuvent être observés quand w_+ croît. Pour des valeurs faibles de l'excitation propre, il y a seulement la solution spontanée. À partir d'une certaine valeur w_+^{SN} , (par exemple 2,37 pour $\beta = 0,5$), deux nouvelles solutions apparaissent, qui sont associées aux états de décision et où l'une des populations montre une grande activité pendant que l'autre a une faible activité. Ces deux états coexistent avec l'état spontané jusqu'à ce que ce dernier perde sa stabilité pour $w_+ = w_+^{crit}$, (environ 2,54 pour $\beta = 0,5$). Au-dessus de cette valeur critique, les seuls états stables sont les états de décision. On peut voir un exemple sur la figure 5

L'effet du bruit sur le système d'origine peut être étudié systématiquement en faisant varier le paramètre β^2 . La variance du bruit blanc Gaussien du système (1) apparaît dans les équations (10) comme un paramètre déterministe et on peut constater l'effet de différents niveaux de bruit sur la structure en bifurcation des solutions. On peut facilement vérifier que pour $\beta = 0$, les moments du second ordre des équations (10) décroissent vers zéro,

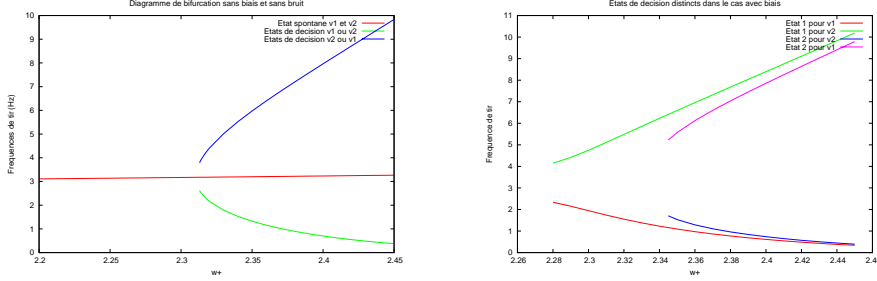


FIG. 5: *A gauche, sans biais les deux états de décision coïncident, à droite avec biais, ($\Delta\lambda = 0,1$) Hz, les deux états de décision sont distinguables.*

et en conséquence les derniers termes des équations des moyennes disparaissent et on retrouve le système (1) exactement.

Afin de vérifier que les solutions pour les lois stationnaires de v_1 et v_2 du système (10) sont en accord avec les solutions numériques des équations de Langevin d'origine, nous pouvons comparer les histogrammes des deux variables de taux avec les lois Gaussiennes dont les paramètres sont déterminés par les points fixes du système (10). On voit par exemple sur la figure 6 la densité de probabilité de la loi stationnaire asymptotique de v_1 pour $\beta = 0,1\beta_{max}$, $w_+ = 2,35$ et $\Delta\lambda = 0$. Les moyennes et variances sont données par les points fixes du système (10).

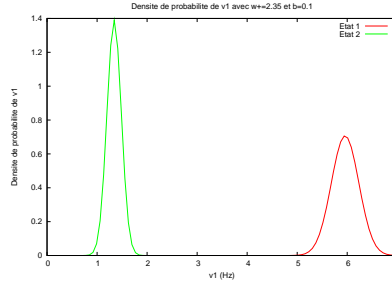


FIG. 6: *Densité de probabilité de v_1 pour $w_+ = 2,35$ avec $\beta = 0,1$ avec les paramètres trouvés précédemment ; $\mu_1^{(1)}$ et $\gamma_{11}^{(1)}$ à droite, $\mu_1^{(2)}$ et $\gamma_{11}^{(2)}$ à gauche.*

Un histogramme typique des instants auxquels une transition survient de l'état spontané à un état de décision est montré sur la figure 7 réalisée avec les mêmes essais utilisés pour la figure 6. Notons, (Ratcliff et al. 1999 [9]), que la forme de la courbe ressemblant à celle d'une loi gamma est consistante qualitativement avec les mesures expérimentales des temps de réaction dans

la prise de décision.

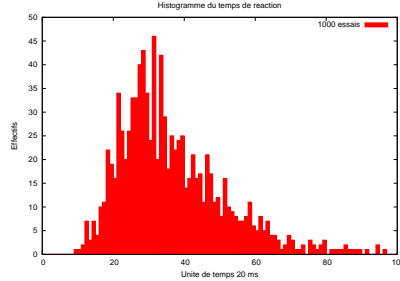


FIG. 7: *Histogramme du temps de réaction sur 1000 essais pour $w_+ = 2,35$, $\beta = 0,1$ et $\Delta\lambda = 0$. Le temps de réaction est le premier instant où la fréquence de tir d'une population est au-dessus de 5 Hz pendant que la fréquence de l'autre est en-dessous de 2Hz.*

Pour β non nul, la région de multistabilité est altérée. Dans tous les cas, l'effet du bruit est de décaler l'apparition de la bifurcation stochastique (w_+^{SN}) vers des valeurs plus grandes. L'explication de ce décalage est la suivante. Pour un bruit faible, les points fixes des équations des moments correspondent à des lois de probabilité resserrées autour de chaque point fixe du système d'origine. Pour un bruit plus important, les lois de probabilité peuvent s'élargir. Dans l'approximation Gaussienne, la loi bimodale résultant de l'écartement des deux états de décision peut être mieux représentée par une seule Gaussienne centrée sur l'état spontané plutôt que par deux Gaussiennes, chacune centrée sur leur état respectif de décision. Ceci correspond à la disparition de la branche de l'état de décision pour des valeurs des paramètres fixées quand la force du bruit augmente. Ainsi la structure en bifurcation de l'approximation Gaussienne sera altérée quand le niveau du bruit s'accroît, et en particulier, la branche de décision perdra son chemin vers la branche spontanée, réduisant ainsi la taille de la région de multistabilité. En particulier, le point de bifurcation w_+^{SN} est repoussé vers des valeurs plus grandes de w_+ .

Des simulations numériques des équations d'origine, montrent un effet d'étalement du bruit. A des niveaux de bruit trop importants, le système saute de gauche à droite entre l'état spontané et l'état de décision s'ils sont trop proches l'un de l'autre. Ainsi, la prise de décision n'est possible que si la fréquence de tir des deux états est suffisamment différente, repoussant ainsi w_+^{SN} vers des valeurs supérieures.

Nous explorons davantage cet effet en étudiant la robustesse de l'état de décision dans les équations d'origine de Langevin lorsque β est croissant. Pour des bas niveaux de bruit, une fois qu'une transition vers un état de

décision a eu lieu, le système s'y attarde pendant un temps très long. Un bruit suffisamment important, malgré tout, peut faire quitter le système de l'état de décision dans un temps physiologiquement réaliste, indiquant que la prise de décision n'est pas robuste.

Afin d'étudier cet effet nous pratiquons des simulations des équations de Langevin avec une condition initiale pour l'état de décision 1 ($v_1 = 6$ Hz et $v_2 = 1, 2$ Hz). Avec un total de 1000 essais de 20 sec chacun, nous calculons le temps d'échappement de l'état de décision 1 vers l'état de décision 2 dans le système (1) défini comme le temps au bout duquel le taux v_2 dépasse pour la première fois v_1 . Nous voyons sur les figures 8 et 9 que le temps d'échappement est beaucoup plus court pour une valeur plus élevée de β .

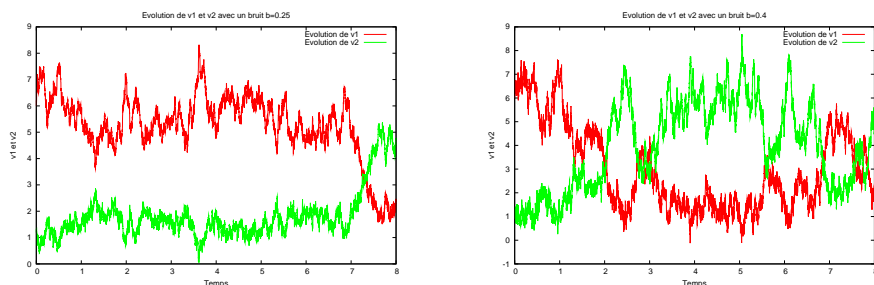


FIG. 8: Simulation pour $w_+ = 2,35$ avec bruit, $\beta = 0,25$ à gauche et $\beta = 0,4$ à droite; on constate que les transitions sont plus rapides avec un bruit important.

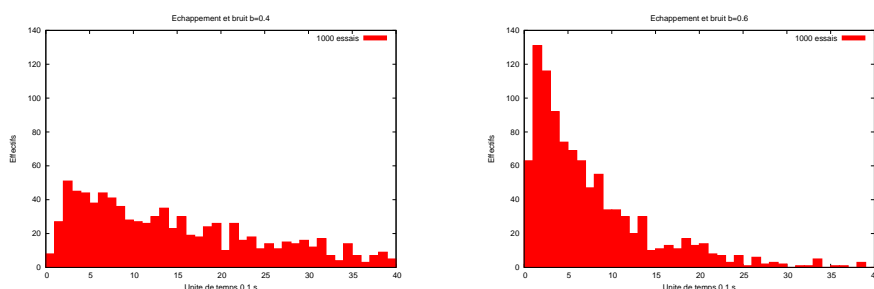


FIG. 9: Simulation pour $w_+ = 2,35$ avec bruit, $\beta = 0,4$ à gauche et $\beta = 0,6$ à droite; le temps d'échappement est plus court avec un bruit important.

Pour des valeurs plus petites de β , aucune transition n'apparaît pendant la simulation de 20 sec. Les lois des fréquences de tir sur les quatre premières secondes sont montrées sur la figure 10.

Comme il est montré ici, la prédiction par la méthode des moments de l'émergence d'une bifurcation est en accord avec l'émergence d'une bifurca-

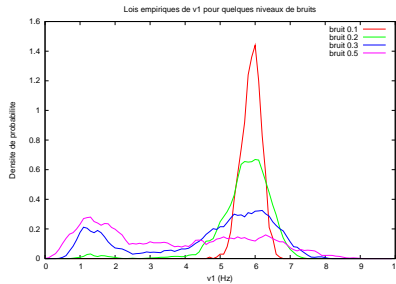


FIG. 10: Densités de probabilité empiriques de v_1 pour différents niveaux de bruits sur 1000 essais pour $w_+ = 2,35$ et $\Delta\lambda = 0$. Les essais durent 4 s et l’initialisation se fait à l’état de décision $v_1 = 6$ Hz et $v_2 = 1,2$ Hz.

tion stochastique obtenue par la simulation complète des équations d’origine du système de Langevin. Pour un niveau de bruit proche de celui prédit par la méthode des moments, le temps d’échappement s’accroît très rapidement, indiquant que la loi unimodale locale associée à un état de décision spécifique commence à dégénérer en une loi stationnaire bimodale, montrant l’émergence d’une bifurcation stochastique.

Les équations (10) capturent ainsi l’étalement dans l’espace des phases des fréquences de tir (1) comme un décalage dans la structure en bifurcation, repoussant les branches des états uniques vers de plus grandes valeurs de w_+ . La disparition de la branche d’état unique quand le bruit s’accroît peut être utilisée pour vérifier la robustesse de la prise de décision dans le système d’origine en réduisant grandement les efforts de calcul.

4 Conclusion

Une caractéristique importante de l’activité neurale est son haut degré de variabilité. Une approche courante est de travailler avec des mesures répétées et des moyennes, empêchant ainsi l’étude du rôle éventuel de la variabilité. Des travaux expérimentaux et théoriques (Romo and Salinas 2001 [12], 2003 [13]; Deco and Rolls 2006 [6]; Machens et al. 2005 [8]) font penser que ces fluctuations neurales peuvent avoir une pertinence fonctionnelle. En particulier, elles sous-tendent les aspects probabilistes du comportement et de la perception chez l’animal. Afin d’examiner la validité de ces hypothèses, nous devons étudier comment la variabilité au niveau neuronal peut donner lieu à des fluctuations au niveau d’un réseau et comment ces fluctuations influencent la dynamique du réseau. La théorie des systèmes dynamiques stochastiques offre un cadre particulièrement utile à cette étude et les transitions stochastiques y jouent un rôle crucial.

Il est donc nécessaire d'analyser des circuits neuraux biophysiquement réalistes qui implémentent les transitions stochastiques induites par le bruit. En général, ces modèles impliquent des populations de neurones excités entrant dans une interaction compétitive tempérée par l'inhibition. Dans ce scénario les états en activité haute ou basse sont stables pour le même ensemble de valeurs des paramètres; le système est multistable.

L'utilisation de la méthode des moments pour étudier les variations dues au bruit, qui est un paramètre décisif, du comportement probabiliste dans un système neural multistable de prise de décision, permet de déduire un système réduit d'équations différentielles déterministes qui décrivent les moments du premier et second ordre des variables d'état et qui inclut implicitement l'information sur les fluctuations.

Ceci permet d'éviter des calculs gourmands en temps associés à la nécessité de faire des moyennes sur de nombreux essais.

La structure en bifurcation du système déterministe permet des prédictions consistantes avec les simulations numériques complètes du système stochastique et il est montré que l'accroissement de l'amplitude du bruit résulte en un décalage du début de la bifurcation, et que de plus fortes valeurs de l'excitation récurrente sont alors nécessaires à l'existence d'un état de décision stable. En dessous de la valeur critique de l'excitation récurrente à laquelle une bifurcation selle-nœud apparaît dans les équations des moments, l'un des points d'équilibre est instable (le point selle), pendant que l'autre est stable (le nœud). Plus la probabilité de transition entre les états de décision est grande, (et plus le temps d'échappement est petit), plus la capacité de prise de décision du système est dégradée. Au-dessus de cette valeur critique il y a deux lois bimodales bistables, chacune correspond à un attracteur associé à un état de décision. La probabilité de transition entre ces deux attracteurs est négligeable (le temps d'échappement est très grand), et ce qui était alors une loi bimodale s'effondre maintenant en deux lois unimodales bistables.

Précisément, la formulation par la méthode des moments permet de détecter ce passage.

Nous savons que l'apprentissage ajuste les paramètres de connexions et sans doute aussi le nombre de neurones à impulsions montrant une activité corrélée, ceci signifiant qu'il pourrait aussi ajuster le niveau des fluctuations de taille finies, responsables du bruit, pour obtenir un comportement adaptif (par exemple dans notre cas,, quand l'entrée externe est symétrique, l'apprentissage pourrait conduire le système d'abord dans un état dynamique qui implémente un jeu de pile ou face sans biais qui permet une décision aléatoire équiprobable entre les deux choix alternatifs). Ce premier point est fondamental avant d'autres étapes d'apprentissage, optimisant la décision en accord avec la récompense attendue. En ce sens, le bruit est un ingrédient clé dans la prise de décision qui aurait besoin d'être maîtrisé.

Références

- [1] Amit D, Brunel N (1997) Model of global spontaneous activity and local structured activity during delay periods in the cerebral cortex. *Cereb Cortex* 7 :237-252 [4](#)
- [2] Brody C, Romo R, Kepecs A (2003) Basic mechanisms for graded persistent activity : discrete attractors, continuous attractors, and dynamic representations. *Curr Opin Neurobiol* 13 :204-211 [2](#)
- [3] Brunel N, Wang X (2001) Effects of neuromodulation in a cortical networks model of object working memory dominated by recurrent inhibition. *J Comput Neurosci* 11 :63-85 [4](#)
- [4] Camera GL, Rauch A, Luescher H, Senn W, Fusi S (2004) Minimal models of adapted neuronal response to in vivo-like input currents. *Neural Comput* 16 :2101-2124 [4](#)
- [5] Carrillo J. A., Cordier S., Mancini S. (2011) A decision-making Fokker-Planck model in computational neuroscience, *J. Math. Biol.* 63 : 801-830 [3](#)
- [6] Deco G, Rolls E (2006) Decision-making and weber's law : a neurophysiological model. *Eur J Neurosci* 24 :901-916 [18](#)
- [7] Leung H. K. (1984) Metastable states in a nonlinear stochastic model *Phys Rev A* Vol 30, Number 5 : 2609 [8](#)
- [8] Machens C, Romo R, Brody C (2005) Flexible control of mutual inhibition : a neural model of two-interval discrimination. *Science* 307 :1121-1124 [2](#), [18](#)
- [9] Ratcliff R, Zandt TV, McKoon G (1999) Connectionist and diffusion models of reaction time. *Psychol Rev* 106(2) :261-300 [15](#)
- [10] Renart A, Brunel N, Wang XJ (2003) Mean field theory of irregularly spiking neuronal populations and working memory in recurrent cortical networks. In : *Feng J (ed) Computational neuroscience : a comprehensive approach. Chapman and Hall, Boca Raton*, pp 431-490 [4](#)
- [11] Rodriguez R, Tuckwell HC (1996) Statistical properties of stochastic nonlinear dynamical models of single neurons and neural networks, *Phys Rev E* 54 :5585-5590 [3](#), [8](#)
- [12] Romo R, Salinas E (2001) Touch and go : Decision-making mechanisms in somatosensation. *Annu Rev Neurosci* 24 :107-137 [18](#)
- [13] Romo R, Salinas E (2003) Flutter discrimination : neural codes, perception, memory and decision making. *Nat Rev Neurosci* 4 :203-218 [18](#)
- [14] Smith P, Ratcliff R (2004) Psychology and neurobiology of simple decisions, *Trends Neurosci* 23 :161-168 [2](#)
- [15] Tuckwell HC (1988) Introduction to theoretical neurobiology. *Cambridge University Press, Cambridge* [4](#)
- [16] Usher M, McClelland JL (2001) The time course of perceptual choice : the leaky, competing accumulator model. *Psychol Rev* 108(3) :550-592 [2](#)