

# Echantillonnage aléatoire de la rétine et micro-saccades : amélioration du traitement de l'information par le bruit ?

Steeve ZOZOR, Cédric DUCHÊNE et Pierre-Olivier AMBLARD

GIPSA-Lab, Rue de la Houille Blanche, B.-P. 46, 38402 Saint Martin d'Hères, France  
(steeve.zozor), (cedric.duchene), (bidou.amlard)@gipsa-lab.inpg.fr

**Résumé** — Ce papier concerne l'étude de l'influence des fluctuations auxquelles est soumis l'œil, sous un angle de traitement amélioré par le bruit. Nous modélisons la rétine comme un échantillonneur spatial régulier, soumis à la fois à du bruit spatial (échantillonnage aléatoire) et temporel (micro-saccades). Nous étudions le coefficient de corrélation (ou cohérence) entre la sortie de l'échantillonneur et une scène continue vue par la rétine. Ce coefficient est fonction des puissances des fluctuations et du filtrage spatial effectué par les photorécepteurs. Sous certaines conditions sur les fluctuations et/ou le filtrage spatial des photorécepteurs, les fluctuations peuvent accroître la cohérence : ce modèle exhibe un effet de traitement amélioré par le bruit.

**Abstract** — The goal of the paper is to study the influence of the fluctuations the eye is subjected to, from the point of view of noise-enhanced processing. We model the retina as a regular sampler in space subjected to both space (random sampling) and time fluctuations (micro-saccades). We study the correlation coefficient (or coherence) between the output of the sampler and the continuous scene the eye is looking at. The coefficient is evaluated as a function of the fluctuations intensities and the type of spatial filtering made by the photoreceptors. Under particular conditions on the fluctuations and/or the spatial response of the photoreceptors, the fluctuations may improve the coherence, thus showing the presence of noise-enhanced processing effect in this model.

## 1 Introduction

La rétine humaine est sujette à différentes sources de perturbations. En plus du bruit qui affecte les procédés neuronaux, on peut citer trois autres sources de bruit à savoir l'échantillonnage aléatoire de la rétine par les photorécepteurs, la distribution aléatoire des différents types de cônes et bâtonnets, ainsi que les fluctuations aléatoires de l'œil (ou micro-saccades) [1, 2, 3]. Bien que leur rôle exact ne semble pas clair, ces différentes perturbations semblent jouer un rôle constructif dans le processus de vision [2, 3, 4]. Dans cette mouvance, l'idée d'utiliser des caméras vibrantes dans un objectif de détection de contour a été mis en œuvre dans [5]. Dans ce travail, nous supposons que la rétine ne contient qu'un type de photorécepteur et donc nous ne nous concentrerons que sur l'effet de l'échantillonnage aléatoire de la rétine et des micro-saccades. L'objectif est de comprendre en quoi les perturbations intrinsèques du système visuel sont prises en compte par ce système afin d'améliorer le traitement de l'information. L'amélioration d'un traitement grâce à la présence de bruit a été étudié dans divers contextes, par exemple [5, 6, 7, 8] pour ne citer que les domaines proches de celui qui nous intéresse ici.

Dans ce papier, nous modélisons la rétine de façon élémentaire par un échantillonneur spatial régulier soumis à du jitter (spatial). Cet échantillonneur est soumis à des fluctuations temporelles afin de modéliser les micro-saccades. Nous présenterons alors la mesure de performance utilisée pour décrire l'amélioration du traitement de l'information par le bruit et étudions enfin le comportement de cette mesure en fonction de la puissance des fluctuations.

## 2 Modèle, mesure et hypothèses

**La rétine** Comme illustré figure 1, la rétine est modélisée par échantillonneur régulier où les photorécepteurs sont positionnés au centre de tesselles hexagonales [1, 9]. Ces photorécepteurs sont soumis à du bruit spatial modélisant l'aléa sur la position des photorécepteurs. Ils sont également soumis à du bruit temporel modélisant les micro-saccades de l'œil. Enfin nous prendrons en compte le champ réceptif des photorécepteurs en introduisant un filtrage spatial [10, 11, 12, 13, 14].

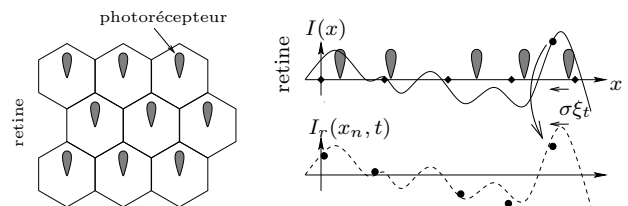


FIG. 1: Gauche : Pavage de la rétine par des tesselles hexagonales et position des photorécepteurs en leurs centres. Droite : illustration 1D du modèle de rétine. En haut : la scène  $I(x)$  est observée par la rétine – photorécepteurs régulièrement espacés (losanges) soumis à du bruit spatial –. En bas : les échantillons sont acquis par les photorécepteurs, après filtrage spatial (champ visuel) et soumis aux micro-saccades (points).

Considérons  $I(\mathbf{x})$  le champ illuminant la rétine, où  $\mathbf{x}$  représente la variable spatiale (continue). L'image vue par la rétine est alors

$$I_r(\mathbf{x}_n, t) = \int I(\mathbf{x}_n + \gamma\epsilon_n + \sigma\xi_t + \mathbf{u}) a(\mathbf{u}) d\mathbf{u} \quad (1)$$

où  $\mathbf{x}_n$  sont les coordonnées des centres de la grille régulière, où  $\gamma\epsilon_n$  est le bruit spatial affectant la posi-

tion  $\mathbf{x}_n$  des photorécepteurs et où  $\sigma\xi_t$  décrit les microsaccades.  $a(\cdot)$  est la réponse impulsionnelle du filtrage spatial des photorécepteurs. Nous supposons que la scène scrutée  $I$  est aléatoire, centrée, stationnaire au second ordre (homogène) et isotrope (statistiques invariantes par rotation), de fonction de corrélation normalisée  $R_I(\mathbf{u}) = \sigma_I^{-2} E[I(\mathbf{x})I(\mathbf{x} + \mathbf{u})]$  où  $\sigma_I^2$  est la variance de  $I(\mathbf{x})$ . L'isotropie implique que  $R_I(\mathbf{u}) = R_I(\|\mathbf{u}\|)$  où la même notation  $R_I$  est utilisée par abus d'écriture. Les bruits  $\epsilon_n$  et  $\xi_t$  seront également supposés centrés, stationnaires et isotropes, de matrices de covariance identité. Leurs densités de probabilité (ddp)  $f_{\epsilon, \xi}$  s'écrivent donc  $f_{\epsilon, \xi}(\mathbf{x}) = f_{\epsilon, \xi}(\|\mathbf{x}\|)$  Ils sont supposés indépendants et identiquement distribués (resp. selon  $n$  et  $t$ ), mutuellement indépendants et indépendants de  $I$ . Enfin, nous supposons que le filtrage spatial n'a pas non plus de direction privilégiée et qu'il peut s'écrire sous la forme  $a(\mathbf{u}) = a(\|\mathbf{u}\|) = \alpha^{-2} a_0(\|\mathbf{u}\|/\alpha)$  où  $\alpha$  est alors un paramètre qui décrit la "largeur" du champ réceptif des photorécepteurs.

**La mesure** Le but de ce travail est de quantifier l'information de la scène  $I$ , *continue en espace*, acquise par les photorécepteurs  $I_r$ , *discret en espace*. Une mesure naturelle d'information serait par exemple l'information mutuelle de Shannon entre  $I$  et  $I_r$ . Cette mesure est utilisée par exemple pour quantifier le transfert d'information dans les processus neuronaux rétiniens [7, 10, 11, 14]. Dans le contexte dans lequel nous nous plaçons, l'utilisation d'une telle mesure conduit à des calculs intraitables, en particulier en raison de la différence de nature entre  $I$  – continue en espace – et  $I_r$  – discret en espace –. Dans la suite de ce papier nous nous focaliserons sur une mesure de ressemblance plus simple, fondée sur des statistiques à l'ordre 2, à savoir le coefficient de corrélation ou cohérence à l'instant  $t$  entre le champ vu par le photorécepteur  $\mathbf{n}$  et le point  $\mathbf{x} = \mathbf{x}_n + \mathbf{y}$  du champ excitateur  $I$ ,

$$C(\mathbf{y}) = \frac{E[I_r(\mathbf{x}_n, t)I(\mathbf{x}_n + \mathbf{y})]}{(E[I_r(\mathbf{x}_n, t)]^2 E[I(\mathbf{x}_n + \mathbf{y})^2])^{\frac{1}{2}}} \quad (2)$$

L'objectif est à présent d'analyser le comportement de  $C$  en fonction des puissances des fluctuations  $\gamma$  et  $\sigma$  pour étudier l'effet potentiellement bénéfique des fluctuations dans le système visuel.

### 3 Expression de la cohérence

Dans cette partie, nous analyserons le cas général en deux dimensions spatiales, ainsi que le cas d'une scène à une dimension "vue" par une ligne 1D de photorécepteur. Dans certains cas 1D l'analyse analytique complète du comportement de la cohérence est possible, tandis que dans le cas 2D, malgré une expression relativement simple, l'analyse ne pourra être que numérique. Les deux cas peuvent se traiter en un seul en appelant  $d$  la dimension (égale à 1 ou 2 donc) et  $a(\mathbf{u}) = \alpha^{-d} a_0(\|\mathbf{u}\|/\alpha)$ .

**Expression générale** En remplaçant  $I_r$  par son expression (1) dans la définition (2),  $C$  s'exprime sous la

forme  $C(\mathbf{y}) = \frac{\int R_I(\mathbf{y} - \epsilon - \xi - \mathbf{u}) a(\mathbf{u}) f_{\gamma\epsilon_n}(\epsilon) f_{\sigma\xi_t}(\xi) d\mathbf{u} d\epsilon d\xi}{(\int R_I(\mathbf{u}) R_a(\mathbf{u}) d\mathbf{u})^{\frac{1}{2}}}$  où  $R_a(\mathbf{u}) = \int a(\mathbf{v}) a(\mathbf{u} - \mathbf{v}) d\mathbf{v} = \alpha^{-d} R_{a_0}(\frac{\mathbf{u}}{\alpha})$ . La cohérence  $C$  est donc la convolution entre  $a$  et les ddp de  $\gamma\epsilon_n$  et de  $\sigma\xi_t$ . En exprimant  $C$  dans le domaine fréquentiel, on aboutit à  $\widehat{C}(\mathbf{f}) = \frac{S_I(\mathbf{f}) A_0(\alpha\mathbf{f}) \Phi_{\epsilon}(\gamma 2\pi\mathbf{f}) \Phi_{\xi}(\sigma 2\pi\mathbf{f})}{D^{\frac{1}{2}}}$  avec  $D = \alpha^{-d} \int R_I(\mathbf{u}) R_{a_0}(\frac{\mathbf{u}}{\alpha}) d\mathbf{u} = \int S_I(\mathbf{f}) |A_0(\alpha\mathbf{f})|^2 d\mathbf{f}$  où  $S_I$  est la densité spectrale de puissance normalisée de  $I$ ,  $\Phi_{\epsilon, \xi}$  les fonctions caractéristiques de  $\epsilon_n$  et  $\xi_t$  et où  $A_0$  est la réponse en fréquence spatiale des photorécepteurs. On utilise alors le fait que si une fonction  $g(\mathbf{x}) = g(\|\mathbf{x}\|)$  est invariante par rotation, ses transformée et transformée inverse de Fourier sont également invariantes par rotation et s'écrivent  $\widehat{g}(\mathbf{f}) = \widetilde{g}(\|\mathbf{f}\|)$  où  $\widetilde{g}$  est la transformée de Hankel modifiée de  $g(r)$  [15],

$$\widetilde{g}(u) = 2\pi u^{1-\frac{d}{2}} \int_0^{+\infty} r^{\frac{d}{2}} g(r) J_{\frac{d}{2}-1}(2\pi r u) dr \quad (3)$$

où  $J_\nu$  est la fonction de Bessel de première espèce et d'ordre  $\nu$ . En utilisant [16, 4.642] pour exprimer  $D$  on déduit que  $C(\mathbf{y}) = C(\|\mathbf{y}\|)$  avec

$$C(y) = \frac{1}{(2\pi)^{\frac{d}{2}} D^{\frac{1}{2}}} y^{1-\frac{d}{2}} \times \quad (4)$$

$$\int_0^{+\infty} f^{\frac{d}{2}} S_I\left(\frac{f}{2\pi}\right) A_0\left(\frac{\alpha f}{2\pi}\right) \Phi_{\epsilon}(\gamma f) \Phi_{\xi}(\sigma f) J_{\frac{d}{2}-1}(fy) df$$

$$D = \frac{2\pi^{\frac{d}{2}}}{\Gamma\left(\frac{d}{2}\right)} \int_0^{+\infty} f^{d-1} S_I(f) |A_0(\alpha f)|^2 df \quad (5)$$

Bien que l'expression de  $C$  ait une forme relativement simple, elle ne nous permet pas d'en tirer des conclusions générales quant à son comportement en fonction des paramètres  $\alpha$ ,  $\gamma$  et  $\sigma$ . Nous nous concentrons alors sur un modèle de scène naturelle, avant d'analyser plus en avant  $C$  pour différents types de bruit.

**Cas des scènes naturelles** Diverses études statistiques de scènes naturelles ont montré que la densité spectrale de puissance de scènes naturelles se comporte en loi de puissance  $1/|\mathbf{f}|^{2+\eta}$  à fréquence élevée [10, 11, 14, 17]. En dimension  $d$ , nous modélisons alors  $S_I(\mathbf{f})$  par

$$S_I(f) = \frac{2^d \pi^{\frac{d}{2}} \beta^{\eta-d+2} \Gamma\left(\frac{\eta}{2} + 1\right)}{\Gamma\left(\frac{\eta-d}{2} + 1\right) (\beta^2 + 4\pi^2 f^2)^{1+\eta/2}} \quad (6)$$

$\eta$  détermine la loi de puissance du spectre de la scène tandis que  $\beta$  gère sa bande passante. En reportant (6) dans (4)-(5) on aboutit alors à l'expression

$$C(y_0) = \frac{2^{\frac{d}{2}} \Gamma\left(\frac{\eta}{2} + 1\right)}{\Gamma\left(\frac{\eta-d}{2} + 1\right) D^{\frac{1}{2}}} y_0^{1-\frac{d}{2}} \times \quad (7)$$

$$\int_0^{+\infty} \frac{f^{\frac{d}{2}} A_0\left(\frac{\alpha f}{2\pi}\right) \Phi_{\epsilon}(\gamma_0 f) \Phi_{\xi}(\sigma_0 f) J_{\frac{d}{2}-1}(fy_0) df}{(1+f^2)^{1+\frac{\eta}{2}}}$$

$$D = \frac{2\Gamma\left(\frac{\eta}{2} + 1\right)}{\Gamma\left(\frac{d}{2}\right) \Gamma\left(\frac{\eta-d}{2} + 1\right)} \int_0^{+\infty} \frac{f^{d-1} |A_0\left(\frac{\alpha f}{2\pi}\right)|^2}{(1+f^2)^{1+\frac{\eta}{2}}} df \quad (8)$$

où  $y_0 = \beta y$ ,  $\sigma_0 = \beta\sigma$ ,  $\gamma_0 = \beta\gamma$  et  $\alpha_0 = \beta\alpha$ .

## 4 Cohérence améliorée par le bruit

**Illustration 1D uniforme** Dans le cadre 1D, où  $\xi_t$  est uniforme, lorsque la rétine est régulière ( $\gamma_0 = 0$ ), n'effectue pas de moyennage spatial ( $\alpha_0 = 0$ ) et dans le cas particulier  $\eta = 0$ , par [16, 8.464-2 et 3.725-3] la cohérence s'exprime explicitement par

$$C(y_0) = \begin{cases} \frac{e^{-y_0} \sinh(\sqrt{3}\sigma_0)}{\sqrt{3}\sigma_0} & \text{si } \sigma_0 \leq \frac{y_0}{\sqrt{3}} \\ \frac{1 - e^{-\sqrt{3}\sigma_0} \cosh(y_0)}{\sqrt{3}\sigma_0} & \text{si } \sigma_0 > \frac{y_0}{\sqrt{3}} \end{cases} \quad (9)$$

D'après (9), pour  $\sigma_0 \leq \frac{y_0}{\sqrt{3}}$  la cohérence est fonction croissante de  $\sigma_0$ ,  $C(0) > 0$  et pour  $\sigma_0 \rightarrow +\infty$ ,  $C \rightarrow 0$  :  $C$  admet au moins un maximum. La figure 2 de gauche présente  $C$  en fonction de  $\sigma_0$  pour trois valeurs de  $y_0$ . On constate bien sur chacune des courbes l'existence d'une amélioration de la cohérence par le bruit : il existe une puissance de bruit non nulle maximisant  $C$ . On appellera cet effet "contrôle stochastique optimal". Dans ce cas uniforme 1D la valeur optimale de  $\sigma_0$  a une forme explicite via la fonction de Lambert (inverse de  $x e^x$ ) [18, 19]  $\sigma_0^{\text{opt}} = -\frac{\sqrt{3}}{3} \left( 1 + W_{-1} \left( -\frac{e^{-1}}{\cosh(y_0)} \right) \right)$  : cette amplitude optimale, fonction de  $y_0$ , est tracée figure 2 de droite (trait plein). Son allure linéaire est de l'ordre de  $y_0$ . Plus  $y_0$  est grand, plus les saccades doivent être importantes pour capter "de l'information" en  $x_n + y$ . Si la perturbation était constante, la meilleur possible serait  $\sigma \xi_t = y$  et  $C$  vaudrait 1. Le bruit permet de réaliser aléatoirement ce décalage. Toutefois, via les saccades tout une zone de l'image est "scrutée". Ceci a pour effet de diminuer la valeur maximale de  $C$ .

Si la rétine effectue en plus un filtrage spatial uniforme de largeur  $\alpha$ , via (7) et [16, 3.741-3 et 3.742-1]  $C$  a encore une expression analytique [19]. On peut alors montrer que lorsque la distance  $y_0 \leq \frac{\alpha_0}{2}$  (demi-largeur du champ visuel), la cohérence  $C$  décroît lorsque  $\sigma_0$  augmente : le photorécepteur a déjà de l'information sur le point comparé et toute saccade dégradera l'information reçue. En revanche, pour  $y_0 > \frac{\alpha_0}{2}$ , les saccades permettent de capter de l'information sur le point  $x_n + y$  et donc l'augmentation de  $C$  est possible. Ceci est illustré sur les figures 2 en pointillés. Pour  $y_0 > \frac{\alpha_0}{2}$ , l'allure de  $\sigma_0^{\text{opt}}$  s'interprète alors comme précédemment.

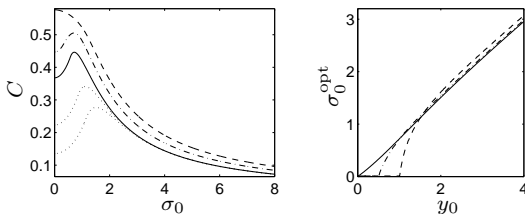


FIG. 2: Gauche : cohérence  $C$  dans le cas 1D régulier ( $\gamma_0 = 0$ ) de micro-saccades uniformes, en fonction de  $\sigma_0$ . Pour  $\alpha_0 = 0$  (pas de filtrage),  $y_0 = 1$  (trait plein),  $y_0 = 1.5$  (pointillés, courbe du haut) et  $y_0 = 2$  (pointillés, courbe du bas). Dans le cas du filtrage par une porte,  $y_0 = 1$  et  $\alpha_0 = 1$  (traits mixte),  $\alpha_0 = 2.02$  (tirets). Droite : niveau de bruit optimal  $\sigma_0^{\text{opt}}$  en fonction de la distance  $y_0$  (même légende en  $\alpha_0$ ).

**Fluctuations de type Student-r** Dans ce paragraphe nous nous plaçons le cadre plus réaliste de fluctuations spatiales et temporelles bornées : elle sont choisies Student-r,  $f_{\epsilon, \xi}(u) \propto (1 - u^2/(m+2))_+^{(m-2)/2}$  avec  $\cdot_+ = \max(\cdot, 0)$  et où le degré de liberté  $m$  est choisi égal à 5 (allure de la loi proche de la Gaussienne). Nous considérons les cas de figure d'un filtrage de type excitateur  $a_0 \geq 0$  également Student-r, et d'un filtrage ayant une zone excitatrice (positive) et une zone inhibitrice (négative) de type Hermite-Student-r,  $a_0(u) \propto (1 - u^2)(1 - u^2/(m+2))_+^{(m-2)/2}$ . Ce dernier filtre ressemble à un chapeau mexicain, mais est borné et est un modèle plausible du filtrage spatial effectué par les photorécepteurs [10]. Dans ces deux cadres on obtient aisément les expressions de  $\Phi_{\epsilon, \xi}$  et de  $A_0$  via [16, eq. 6.567-1] L'expression (7)-(8) de  $C$  est alors intégrée numériquement.

L'ensemble des fluctuations pouvant être vues à travers un seul bruit spatio-temporel d'amplitude  $\sqrt{\gamma^2 + \sigma^2}$ , nous avons choisi  $\gamma_0 = 0$ . Pour  $\gamma_0 \neq 0$  les courbes obtenues représentent grossièrement les "queues" des courbes obtenues pour  $\gamma_0 = 0$  (ceci est exact dans le cas gaussien). Les figures 3 (gauche) décrivent  $C$  en fonction de  $\sigma_0$ , pour  $y_0 = 1$  et différents  $\alpha_0$  ( $\eta = .5$ ). Comme dans le cas 1D, on y observe l'existence d'un contrôle stochastique optimum, effet de moins en moins important quand  $y_0$  augmente : l'interprétation est la même que dans le cas uniforme 1D. Les figures de droite de 3 représentent la puissance optimal en fonction de  $y_0$ . Pour  $y_0 \geq \sqrt{m+2} \alpha_0$  (demi-largeur du champ visuel) l'allure de ces courbes s'interprètent comme dans le cas uniforme 1D. Toutefois, dans le cas Hermite-Student-r, l'interprétation de  $\sigma_0^{\text{opt}}(y_0)$  pour les faibles  $y_0$  est plus subtile. En raison de la zone inhibitrice, les micro-saccades sont capables d'accroître la cohérence entre ce que voit le photorécepteur  $n$  et le point de l'image en  $x_n + y$ , même si ce point est dans le champ visuel du photorécepteur : la zone d'inhibition semble engendrer une dégradation de  $C$ , partiellement restaurée par les micro-saccades. Cet effet reste à être interprété plus en détail.

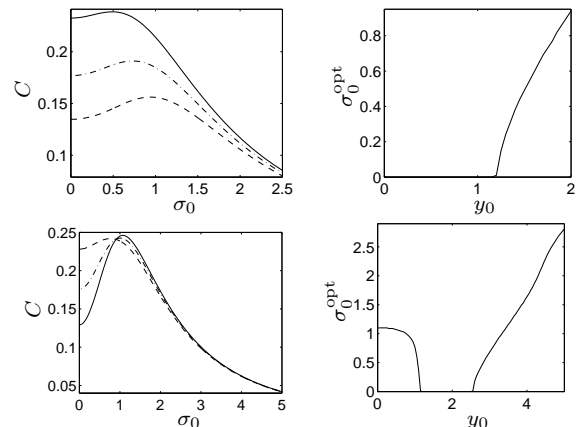


FIG. 3: Gauche : cohérence  $C$  fonction de  $\sigma_0$  dans le cas 2D Hermite-Student-r pour  $\gamma_0 = 0$  et  $\eta = .5$ . Droite : puissance de bruit optimale  $\sigma_0^{\text{opt}}$  en fonction de la distance  $y_0$ . Haut : filtrage Student-r avec  $\alpha_0 = .5$  et  $y_0 = 1.5$  (trait plein),  $y_0 = 1.75$  (trait mixte) et  $y_0 = 2$  (tirets); Bas : filtrage Hermite-Student-r avec  $\alpha_0 = 1$  et  $y_0 = .5$  (trait plein),  $y_0 = .75$  (trait mixte) et  $y_0 = 1$  (tirets).

## 5 Discussions

Cet article propose une interprétation du rôle des micro-saccades dans le processus de vision : les fluctuations permettent aux premières couches de la rétine de “capter” de l’information au delà du champ visuel des photorécepteurs. De plus, il est connu que l’échantillonnage aléatoire d’un signal réduit l’effet de repliement spectral : les micro-saccades peuvent être vues comme une manière naturelle de réaliser un moyennage d’ensemble. Néanmoins, de nombreux points cruciaux restent en suspens. Le premier d’entre eux concerne la mesure : la cohérence est une mesure locale, c’est-à-dire qu’à niveau de bruit donné,  $C$  peut être amélioré pour une distance donnée du photorécepteur, et dégradée pour une autre distance. L’utilisation d’une mesure globale, du type information mutuelle de Shannon, est cruciale pour pouvoir réellement quantifier la quantité d’information sur la scène scrutée, acquise (ou perdue) par les photorécepteurs, grâce aux saccades de l’œil. De même, l’aspect temporel n’est pas pris en compte, ni l’aspect spatio-temporel des filtres rétinaux [20], ni encore l’adaptation des réponses des photorécepteurs à l’intensité lumineuse les excitant [9, 20]. Dans l’expression de  $C$ , les puissances des aléas semblent jouer un rôle d’échelle, comme celle apparaissant dans une transformée en ondelette : les micro-saccades peuvent-elles avoir un rôle d’analyse multirésolution ? En d’autres termes, il serait intéressant de mesurer *in vivo* de quoi peut dépendre la puissance des fluctuations (distance de l’image, largeur de bande  $\beta$  de l’image, paramètre  $\eta$ ). Enfin il semble important d’étudier l’influence de ces aléas sur les traitements neuronaux en aval de la “mesure” faite par les photorécepteurs.

## References

- [1] J. D. Mollon and J. K. Bowmaker, “The spatial arrangement of cones in the primate fovea,” *Nature*, vol. 360, pp. 677–679, December 1992.
- [2] A. Lewis, R. Garcia, and L. Zhaoping, “Understanding cone distribution from saccadic dynamics. is information rate maximised?,” *Neurocomputing*, vol. 58–60, pp. 807–813, June 2004.
- [3] M. H. Hennig, N. J. Kerscher, K. Funke, and F. Wörgötter, “Stochastic resonance in visual cortical neurons: Does the eye-tremor actually improve visual acuity?,” *Neurocomputing*, vol. 44–46, pp. 115–121, June 2002.
- [4] S. Martinez-Conde, S. L. Macknik, and D. H. Hubel, “The role of fixational eye movements in visual perception,” *Nature Reviews. Neurosciences*, vol. 5, pp. 229–240, March 2004.
- [5] M.-O. Hongler, Y. L. de Meneses, A. Beyeler, and J. Jacot, “The resonant retina: Exploiting vibration noise to optimally detect edges in an image,” *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*, vol. 25, pp. 1051–1062, September 2003.
- [6] P. Hänggi, “Stochastic resonance in biology: How noise can enhance detection of weak signals and help improve biological information processing,” *A European Journal of Chemical Physics and Physical Chemistry*, vol. 3, pp. 285–290, March 2002.
- [7] N. G. Stocks and R. Mannella, “Generic noise-enhanced coding in neuronal arrays,” *Physical Review E*, vol. 64, September 2001.
- [8] T. Hoch, G. Wenning, and K. Obermayer, “Optimal noise-aided signal transmission through populations of neurons,” *Physical Review E*, vol. 68, July 2003.
- [9] D. Alleysson, *Le traitement du signal chromatique dans la rétine. Un modèle de base pour la perception humaine des couleurs*. PhD thesis, Institut National Polytechnique de Grenoble, Grenoble, France, March 1999.
- [10] J. J. Atick, “Could information theory provide an ecological theory of sensory processing?,” *Network: Computation in Neural Systems*, vol. 3, pp. 213–251, May 1992.
- [11] J. J. Atick and A. N. Redlich, “What does the retina know about natural scenes?,” *Neural Computation*, vol. 4, pp. 196–210, March 1992.
- [12] M. H. Hennig, K. Funke, and F. Wörgötter, “The influence of different retinal sub-circuits on the non-linearity of ganglion cell behavior,” *Journal of Neuroscience*, vol. 22, pp. 8726–8738, October 2002.
- [13] P. Gaudiano, “A unified neural network model of spatio-temporal processing in X and Y retinal ganglion cells. I: Analytical results,” *Biological Cybernetics*, vol. 67, pp. 11–21, May 1992.
- [14] M. Haft and J. L. van Hemmen, “Theory and implementation of infomax filters for the retina,” *Network: Computation in Neural Systems*, vol. 9, pp. 39–71, February 1998.
- [15] R. Lord, “The use of the hankel transform in statistics I. General theory and examples,” *Biometrika*, vol. 41, pp. 44–55, June 1954.
- [16] I. S. Gradshteyn and I. M. Ryzhik, *Table of Integrals, Series, and Products*. San Diego: Academic Press, 1980.
- [17] D. L. Ruderman, “The statistics of natural images,” *Network: Computation in Neural Systems*, vol. 5, pp. 517–548, November 1994.
- [18] R. M. Corless, G. H. Gonnet, D. E. G. Hare, D. J. Jeffrey, and D. E. Knuth, “On the Lambert W function,” *Advances in Computational Mathematics*, vol. 5, pp. 329–359, December 1996.
- [19] S. Zozor, P.-O. Amblard, and C. Duchêne, “On the micro-saccades in the retina as a noise-enhanced processing,” in *International workshop on Physics in Signal and Image Processing (PSIP’07)*, (Mulhouse, France), 31 January–2 February 2007.
- [20] S. Shah and M. D. Levin, “Visual information processing in primate cone pathway – part I: A model,” *IEEE transactions on Systems, Man and Cybernetics – Part B: Cybernetics*, vol. 26, pp. 259–274, April 1996.