

Cours 2012:

**Le cerveau statisticien:
La révolution Bayésienne en sciences cognitives**

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Cours n°6

L'implémentation neuronale des mécanismes Bayésiens

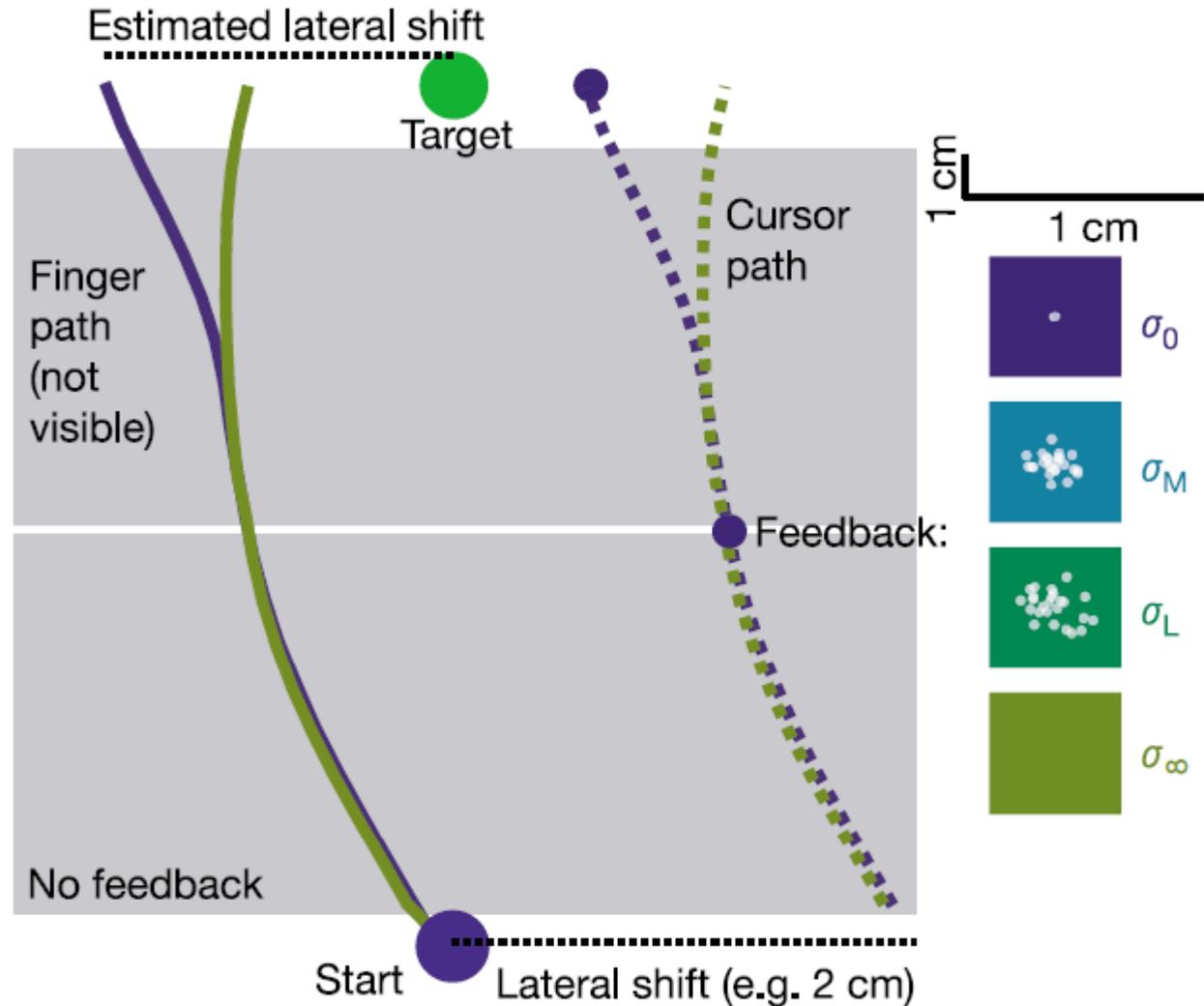
Nos actions reflètent-elles une intégration Bayésienne optimale?

Körding et Wolpert (2004):

Les sujets essaient d'atteindre une cible alors que leur doigt est déplacé d'une quantité inconnue

Injection de deux sources d'incertitude dans le mouvement:

- le point de départ est déplacé aléatoirement (moyenne = 1 cm, déviation standard = 0.5 cm)
- au milieu de la trajectoire, les sujets reçoivent une information sur la position de leur doigt, qui peut être
 - précise
 - incertaine
 - absente



Körding, K. P., & Wolpert, D. M. (2004). Bayesian integration in sensorimotor learning. *Nature*, 427(6971), 244-247.

Nos actions reflètent-elles une intégration Bayésienne optimale?

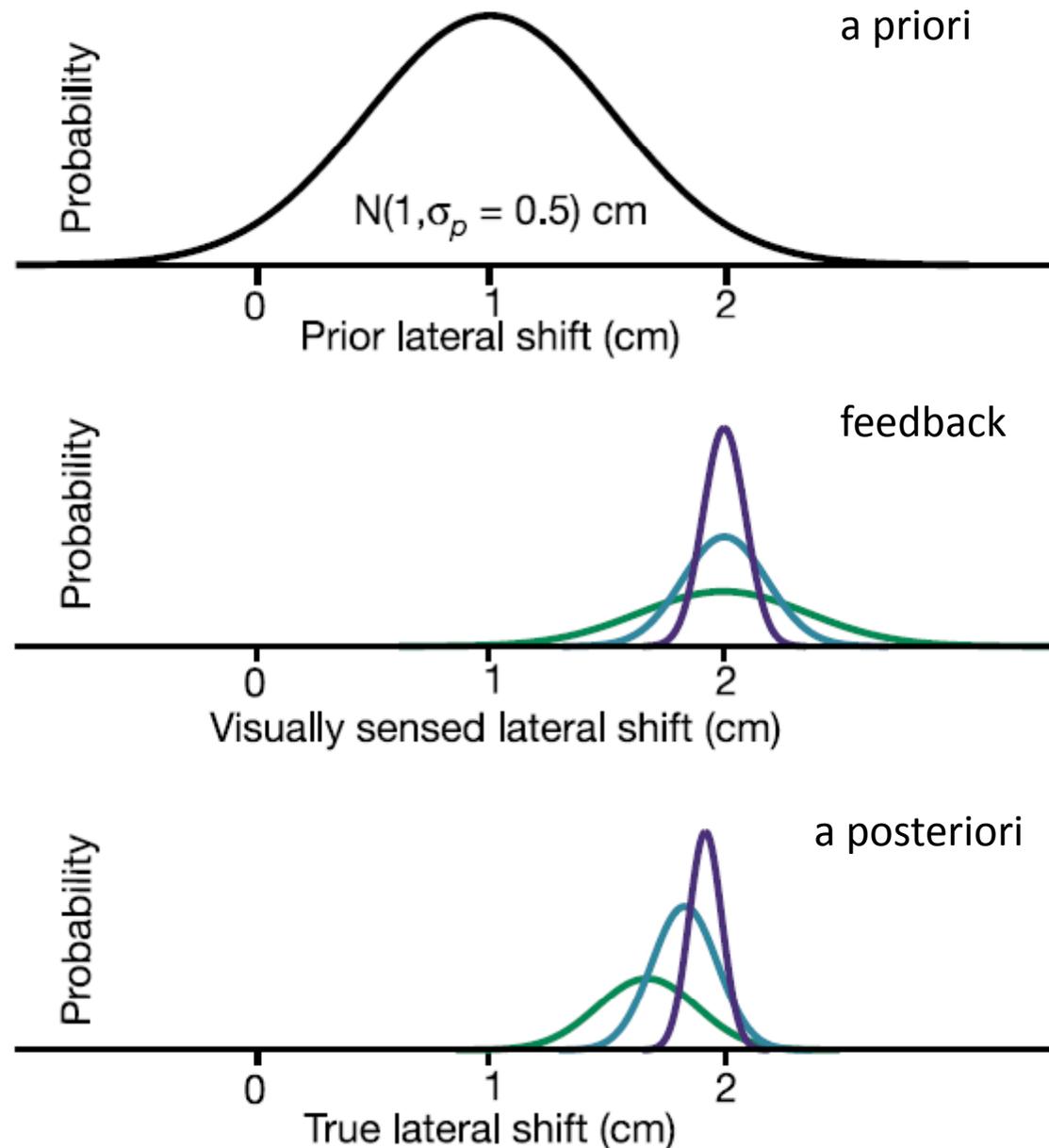
Que prédit le modèle Bayésien?

-la distribution a priori des déplacements est une Gaussienne centrée sur +1 cm

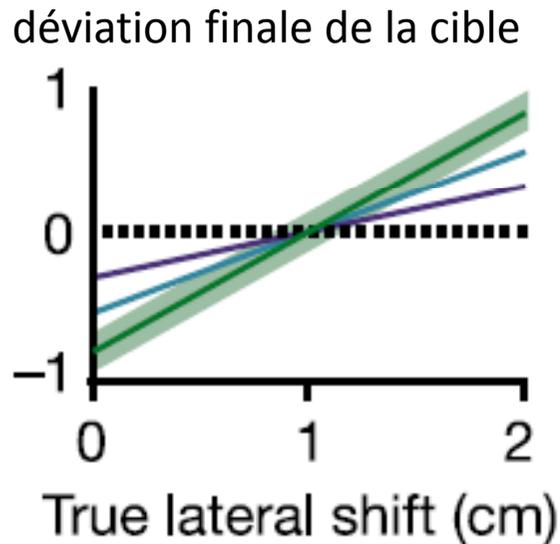
- Exemple de feedback reçu dans le cas d'un déplacement initial de 2 cm

La règle de Bayes prédit une combinaison de deux distributions selon la règle du produit.

Selon le niveau d'incertitude du point milieu, les sujets ont intérêt à ne compenser que partiellement pour la position perçue.



Nos actions reflètent-elles une intégration Bayésienne optimale?

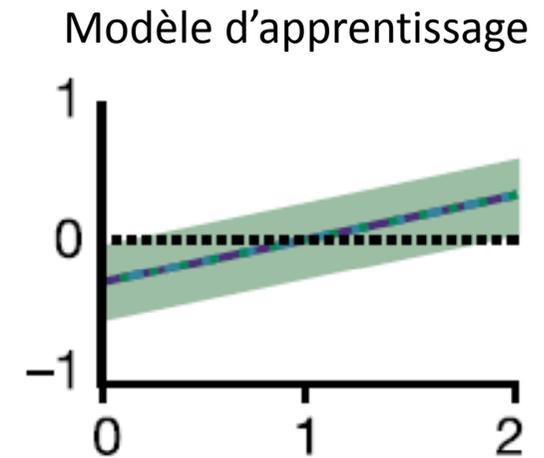
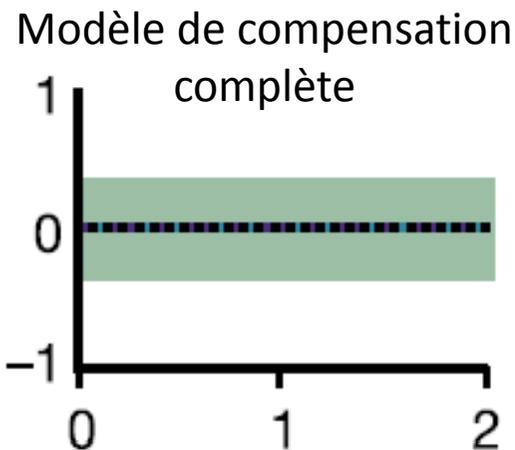


Prédictions du modèle Bayésien:

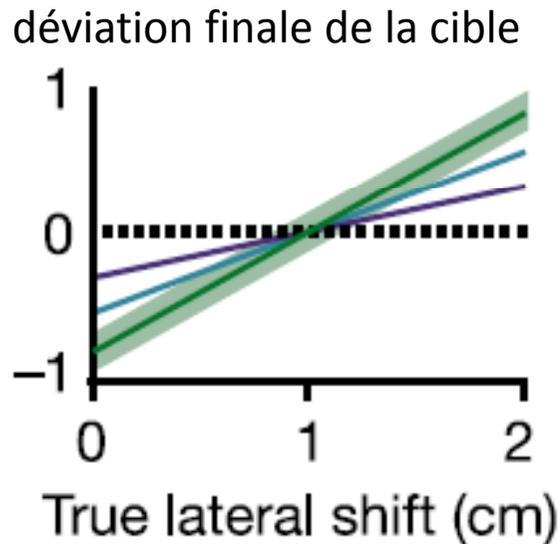
- lorsque la perception est précise, les sujets compensent bien le déplacement latéral initial, et la déviaton finale de la cible est faible (courbe violette)
- à mesure que l'incertitude sensorielle augmente, les sujets prennent de moins en moins en compte l'information sur le point milieu, et retournent à *l'a priori* (1 cm de déviaton en moyenne)

Deux autres modèles possibles

- **Compensation complète:** le sujet utilise toute l'information sur le point milieu. La moyenne est juste mais l'erreur moyenne augmente.
- **Apprentissage sur la base de la position finale:** comme celle-ci n'est donnée que la condition « précise », les sujets devraient adopter le même comportement à tous les niveaux d'incertitude.



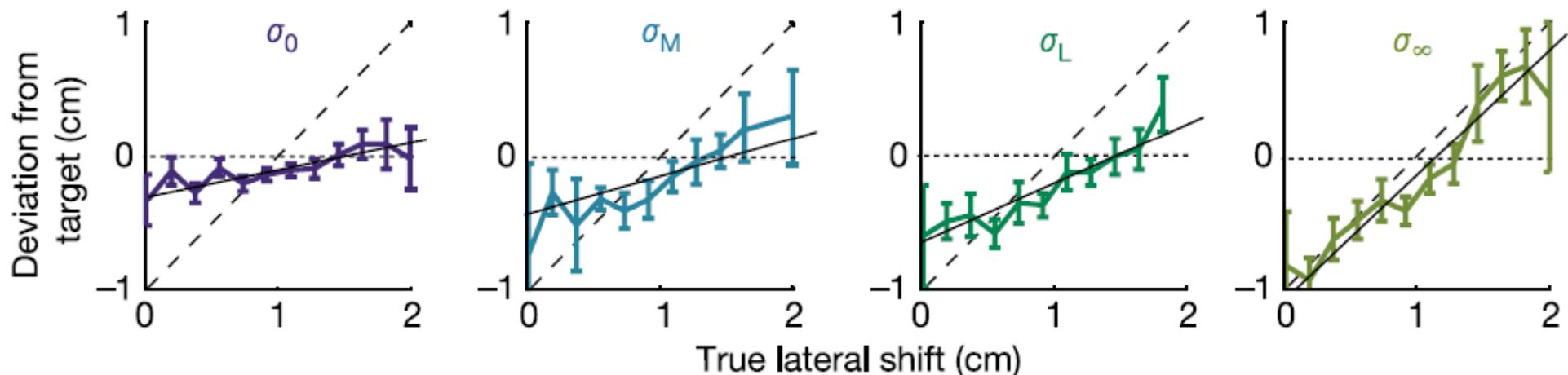
Nos actions reflètent-elles une intégration Bayésienne optimale?



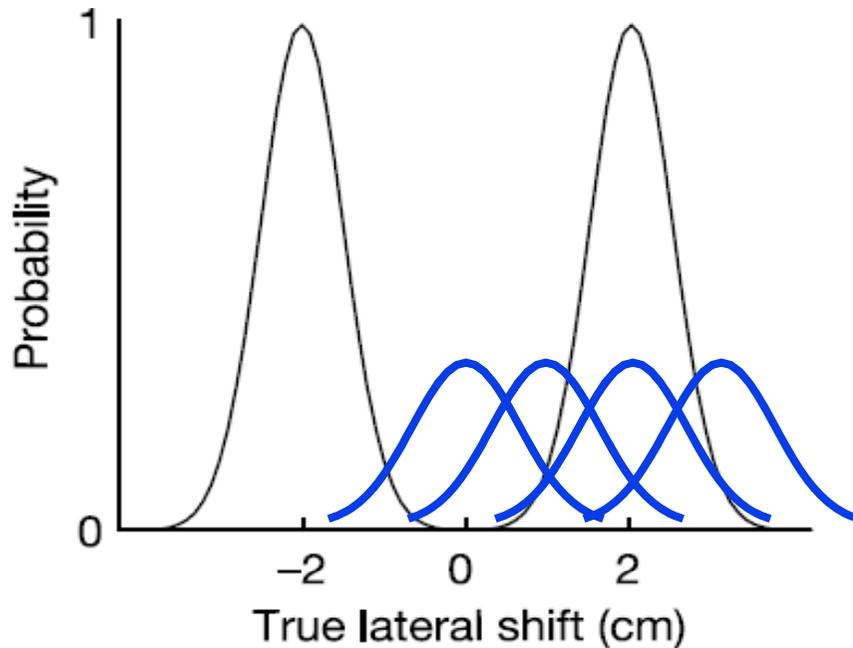
Prédictions du modèle Bayésien:

- lorsque la perception est précise, les sujets compensent bien le déplacement latéral initial, et la déviation finale de la cible est faible (courbe violette)
- à mesure que l'incertitude sensorielle augmente, les sujets prennent de moins en moins en compte l'information sur le point milieu, et retournent à l'*a priori* (1 cm de déviation en moyenne)

Les résultats expérimentaux sont conformes au modèle Bayésien.



Nos actions reflètent-elles une intégration Bayésienne optimale?



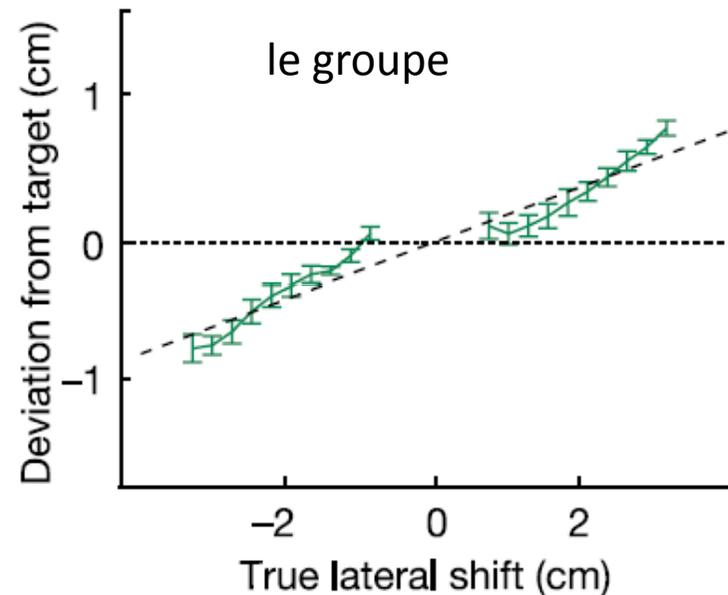
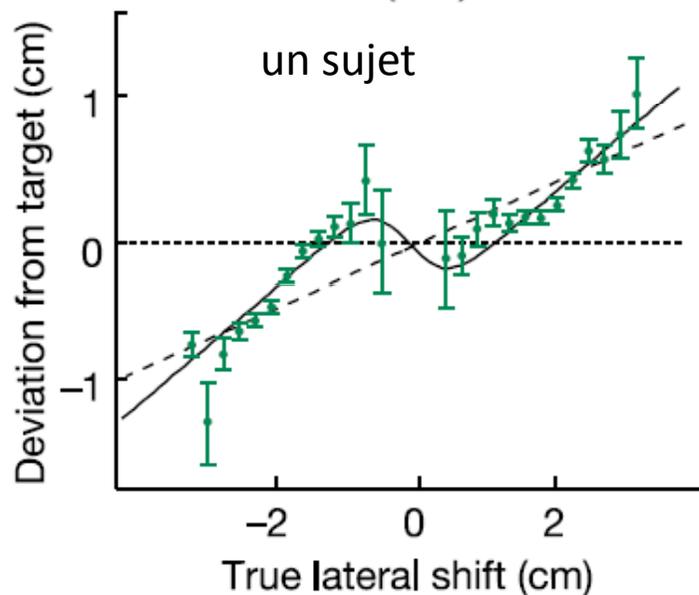
Expérience 2: distribution *a priori* non-Gaussienne

La réponse optimale est nettement moins facile à comprendre.

Elle dépend de façon non-linéaire de la position perçue.

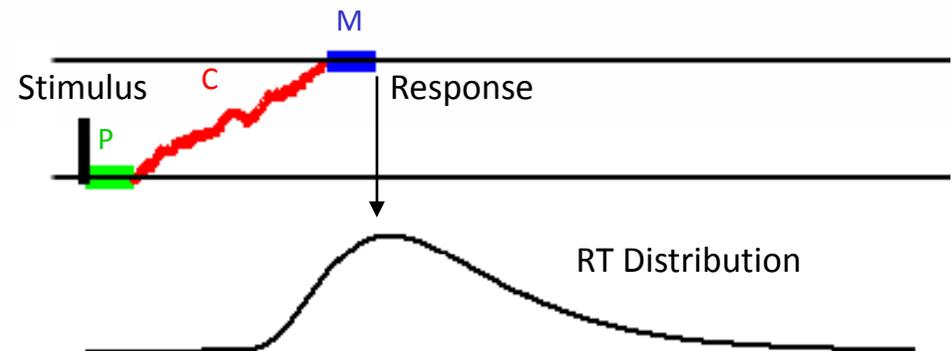
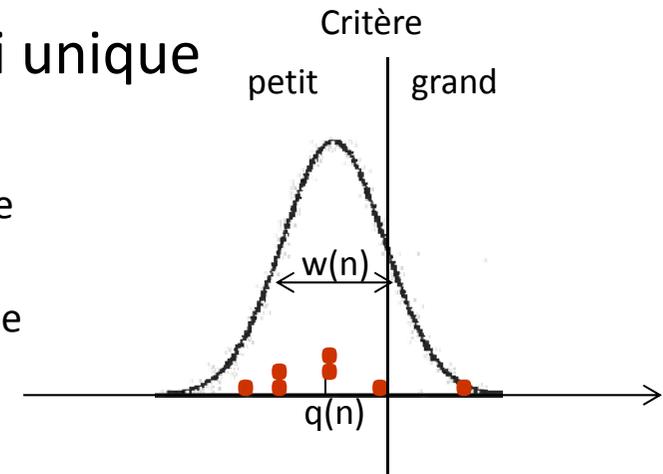
C'est exactement ce qui est observé!

Le cerveau serait donc capable de calculs Bayésiens avec des distributions quelconques (?).

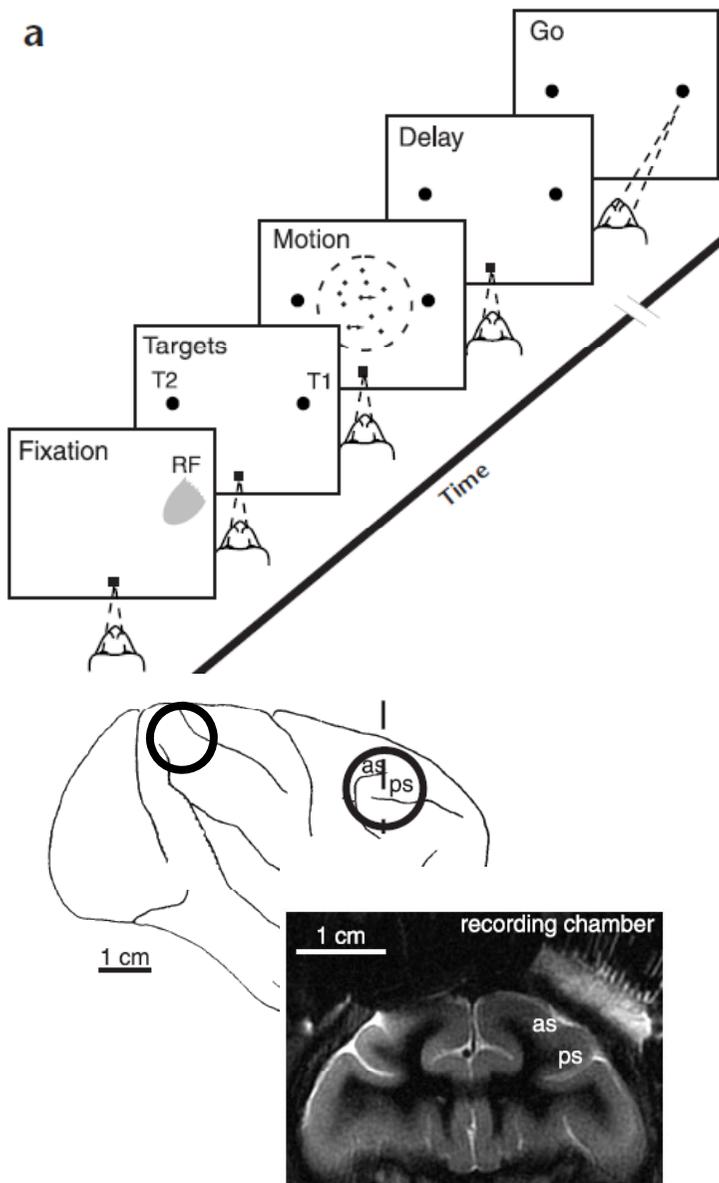


Toute décision implique une inférence Bayésienne: L'accumulation d'évidence au sein d'un essai unique

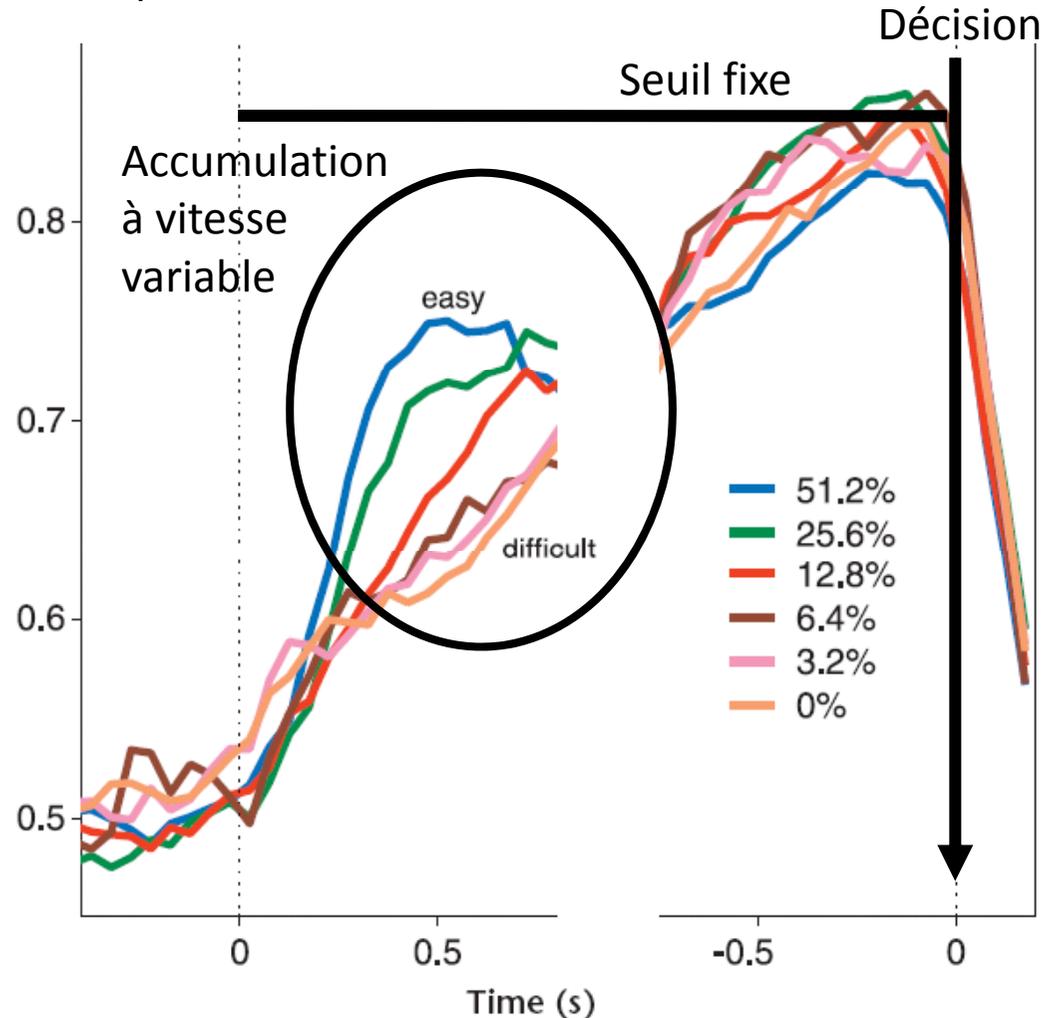
- Même une décision élémentaire (par exemple, des points bougent-ils vers la droite ou vers la gauche?) peut nécessiter de combiner plusieurs échantillons selon une règle Bayésienne.
- En effet, la présence de fluctuations (dans le stimulus ou dans le système nerveux) rend la décision ambiguë, et nécessite de calculer la réponse la plus **plausible**.
- Si l'on dispose de plusieurs échantillons successifs et indépendants, $X_1, X_2, X_3 \dots$ alors le théorème de Bayes fournit une façon simple d'**accumuler ces données**:
 $P(R | X_1, X_2, X_3 \dots)$ est proportionnel au produit $P(R) P(X_1 | R) P(X_2 | R) P(X_3 | R) \dots$
- En passant au logarithme, on obtient une sommation de l'évidence apportée par chaque échantillon.
- De nombreux problèmes Bayésiens peuvent donc se réduire à une **marche aléatoire interne**:
 - Chaque échantillon fait évoluer, en positif ou en négatif, l'évidence totale en faveur des différentes options de réponse
 - Une décision optimale peut être prise lorsque l'évidence totale atteint un seuil



Les neurones préfrontaux et pariétaux compilent des statistiques pertinentes pour la prise de décision



Le singe doit décider de la direction du mouvement. La cohérence du mouvement module l'augmentation des réponses neuronales au cours de la décision.



Probabilistic reasoning by neurons

Tianming Yang¹ & Michael N. Shadlen¹

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

Les neurones du cortex LIP réalisent-ils une authentique inférence Bayésienne?
Sont-ils capables de combiner plusieurs sources d'information probabilistes?

Tâche adaptée de la tâche humaine de « prévision météo ».

A chaque essai, le singe voit successivement 4 formes choisies
parmi 10 formes possibles.

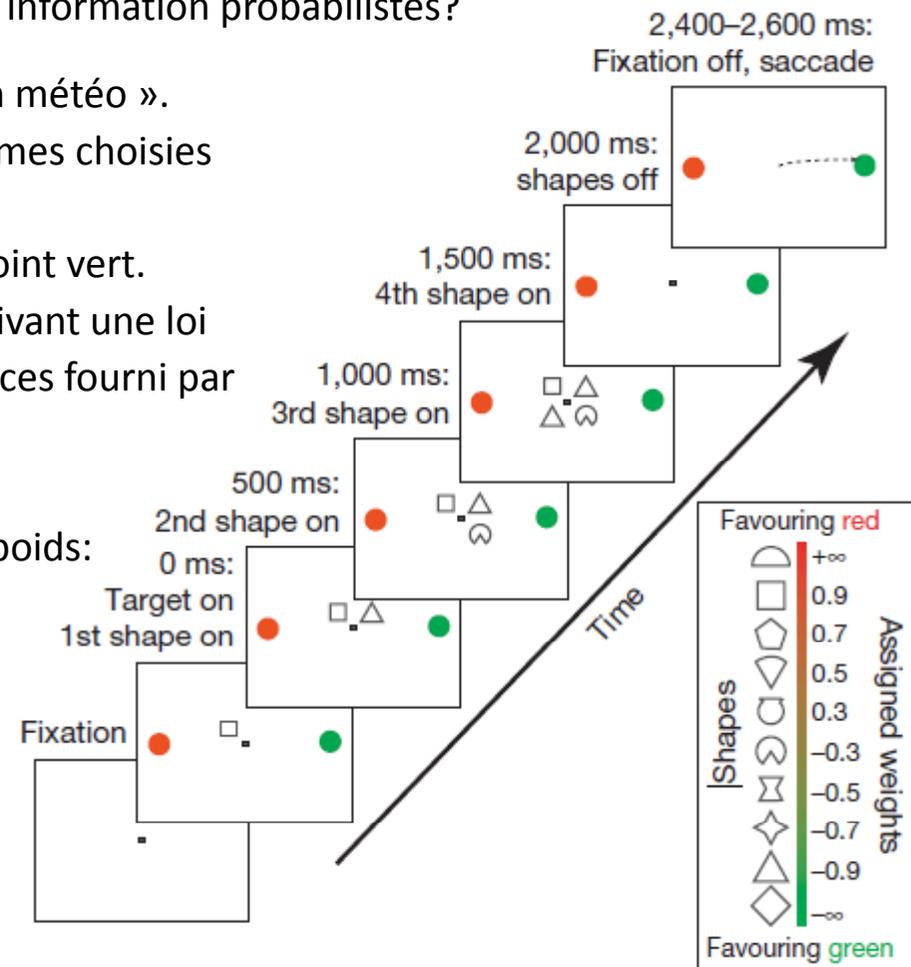
Puis il fait une saccade vers le point rouge ou le point vert.

Le renforcement n'est pas garanti, mais délivré suivant une loi
probabiliste qui dépend de la somme des indices fourni par
chaque forme.

L'évidence (*weight of evidence [WOE]* ou
log posterior odds) est égale à la somme des poids:

$$\log_{10} \frac{P(R|s_1, s_2, s_3, s_4)}{P(G|s_1, s_2, s_3, s_4)} = \sum_{i=1}^4 w_i$$

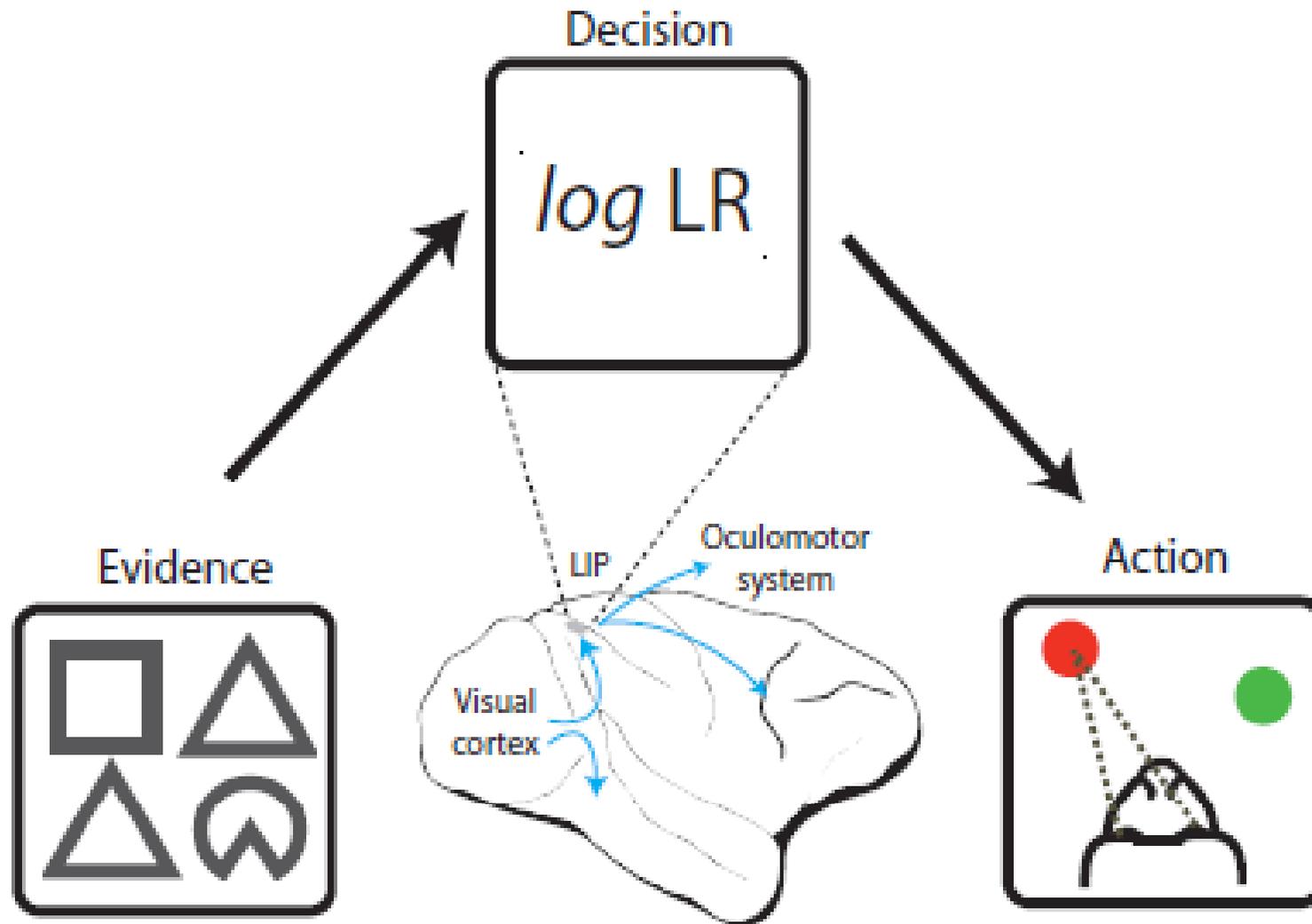
Le nombre de combinaisons de formes (10^4
permutations, 715 combinaisons) incite à
inférer une règle générale de comportement.



Probabilistic reasoning by neurons

Tianming Yang¹ & Michael N. Shadlen¹

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

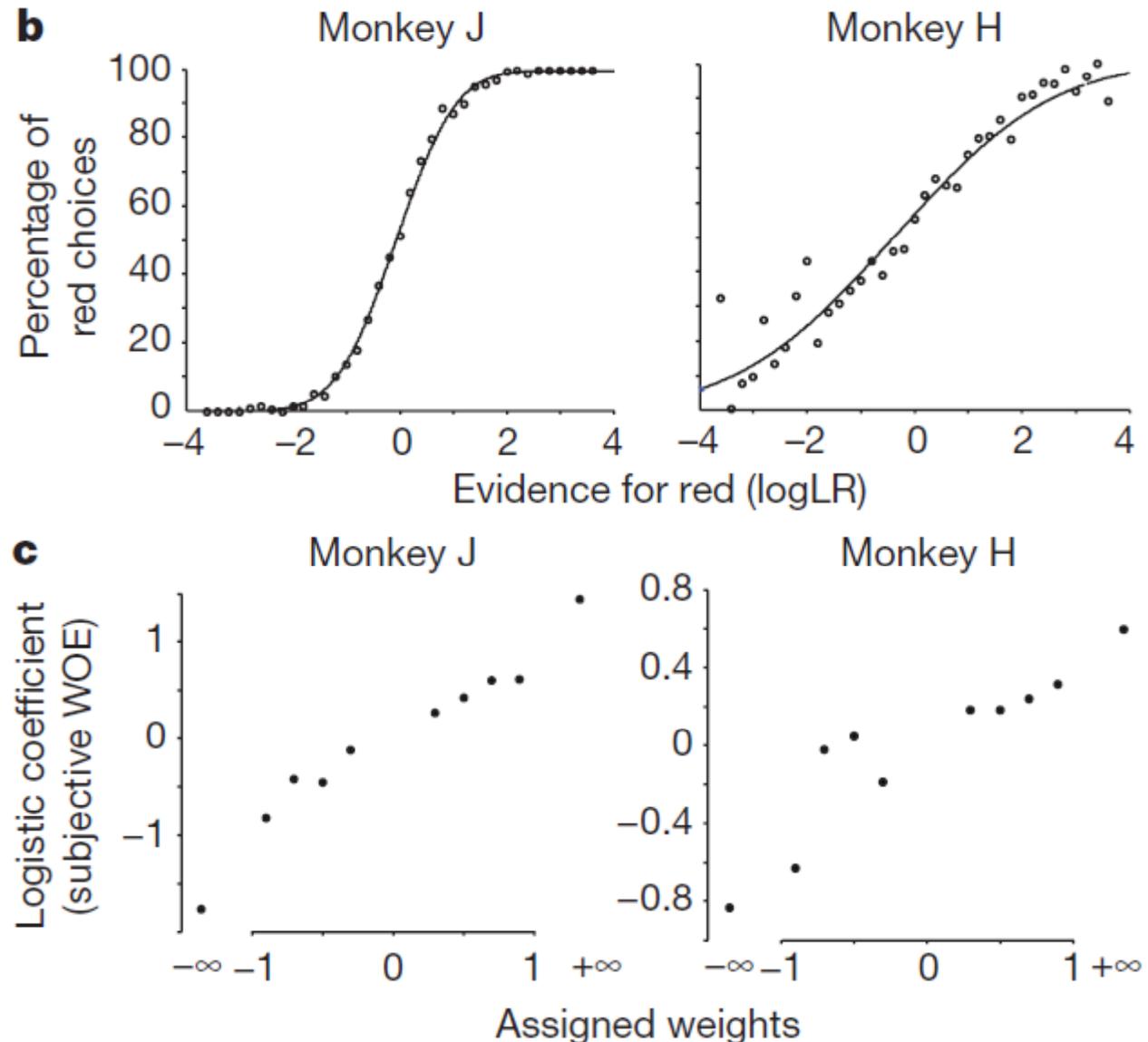
Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

Après plusieurs milliers d'essais d'entraînement, les singes répondent de manière probabiliste et régulière.

Leur taux de réponse est une fonction sigmoïdale de l'évidence objective [WOE].

Il peut être modélisé par une régression logistique.

Les poids subjectifs attribués à chaque forme sont étroitement corrélés aux poids objectifs.



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

Enregistrement de neurones de l'aire LIP, dont le champ récepteur recouvre l'une des cibles de la saccade.

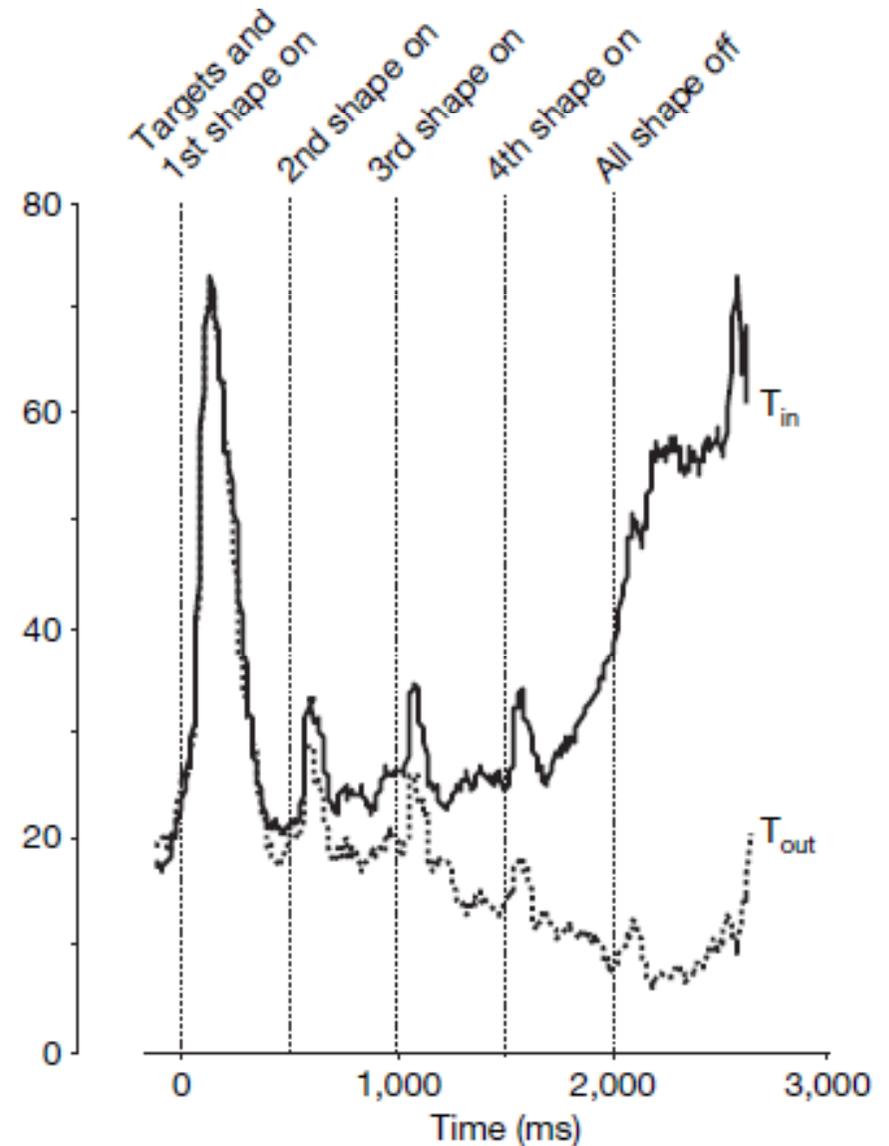
Hypothèse: le taux de décharge des neurones reflète l'évidence accumulée à chaque instant:

$$\text{WOE} \equiv \log LR_n$$
$$\equiv \log_{10} \frac{P(s_1, \dots, s_n | \text{reward at } T_{\text{in}})}{P(s_1, \dots, s_n | \text{reward at } T_{\text{out}})} \quad n = \{1, 2, 3 \text{ or } 4\}$$

Cette quantité est approximativement égale à la somme des n indices reçus (exactement pour $n = 4$).

Effectivement:

1. les décharges se séparent selon que la cible choisie est dans ou hors du champ visuel.

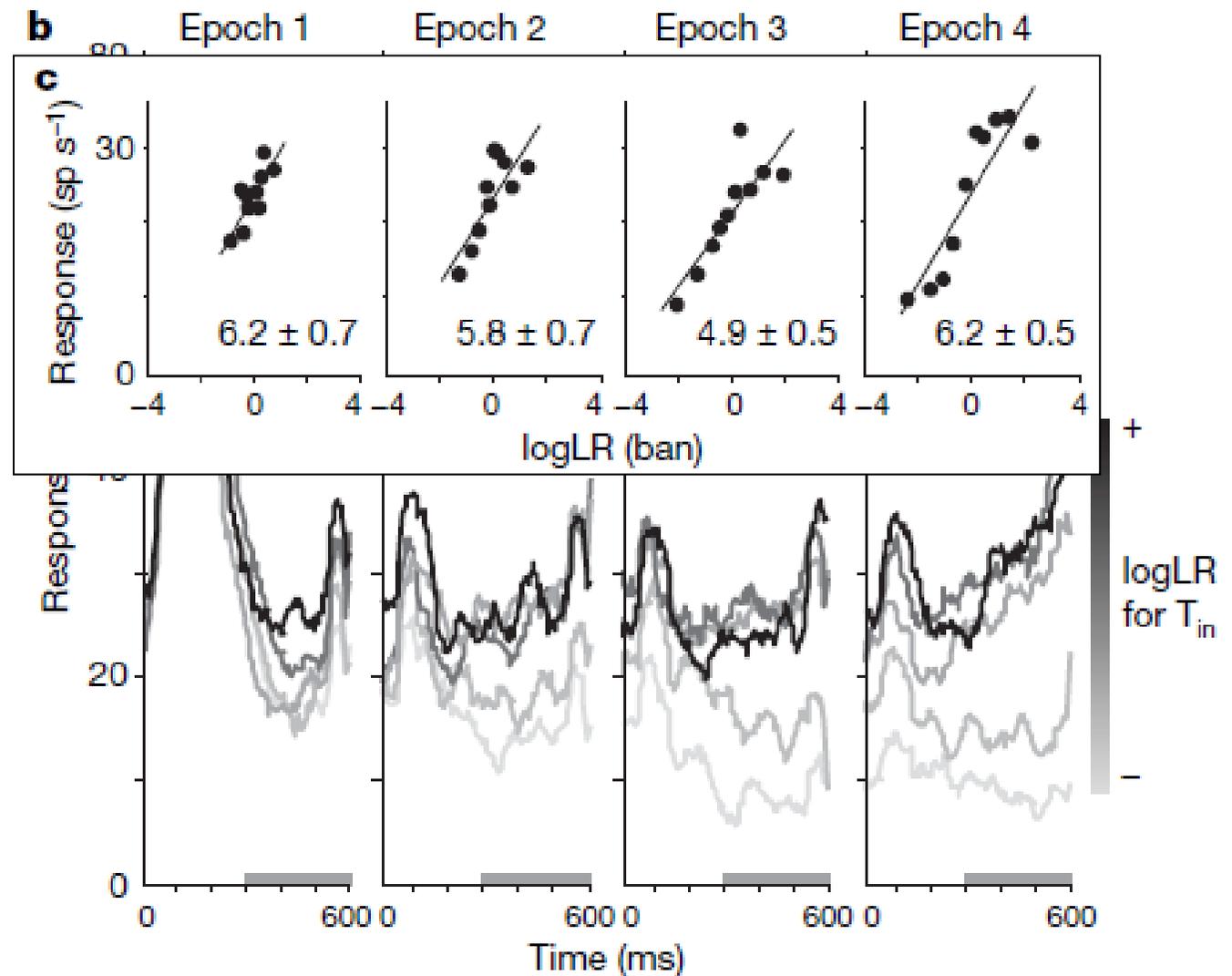


Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

2. Les décharges se séparent selon la valeur de l'évidence à chaque instant (séparée en quintiles).

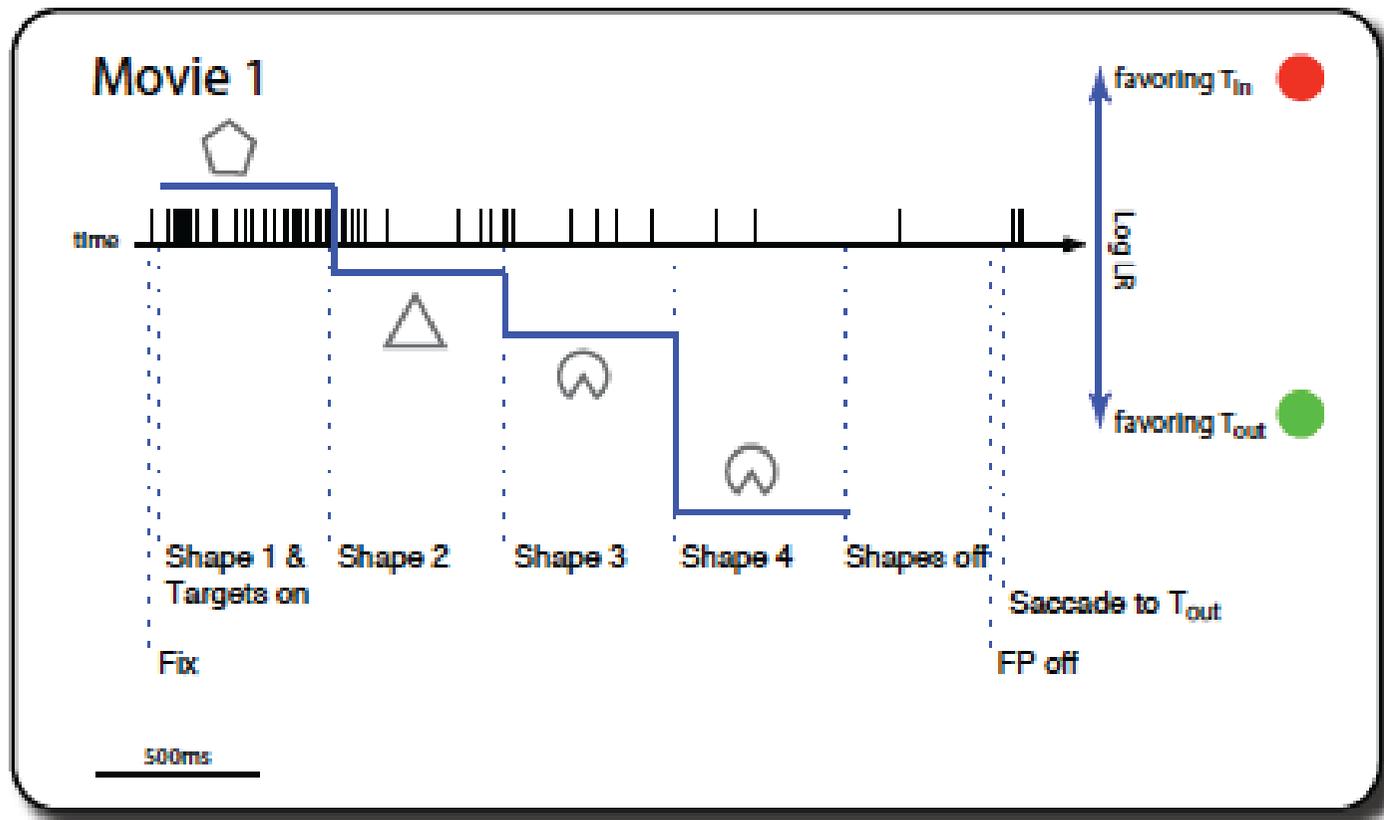
3. Ce neurone montre une variation linéaire de son taux de décharge en fonction de l'évidence.



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

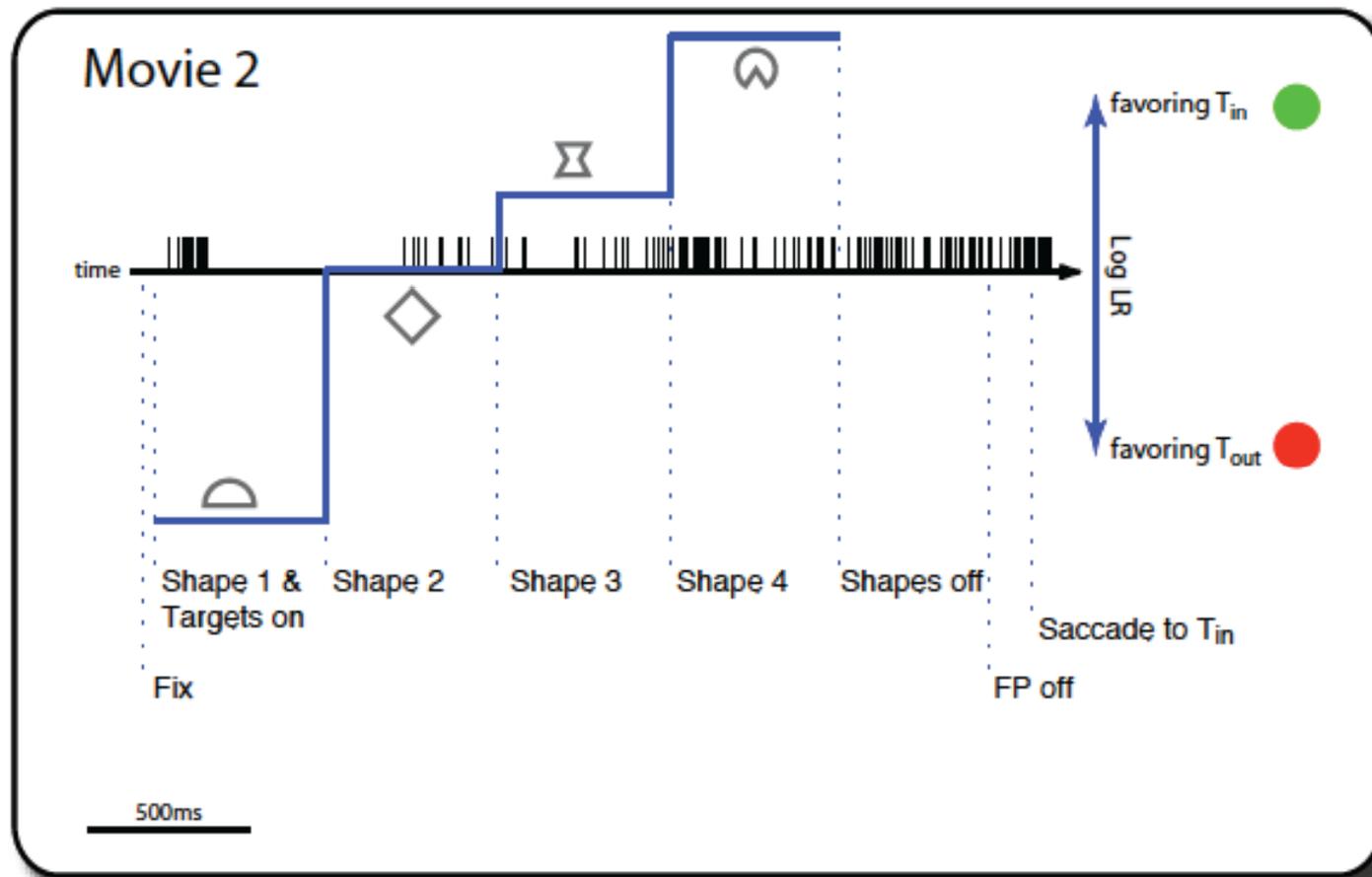
Films de l'activité neuronale à divers essais



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

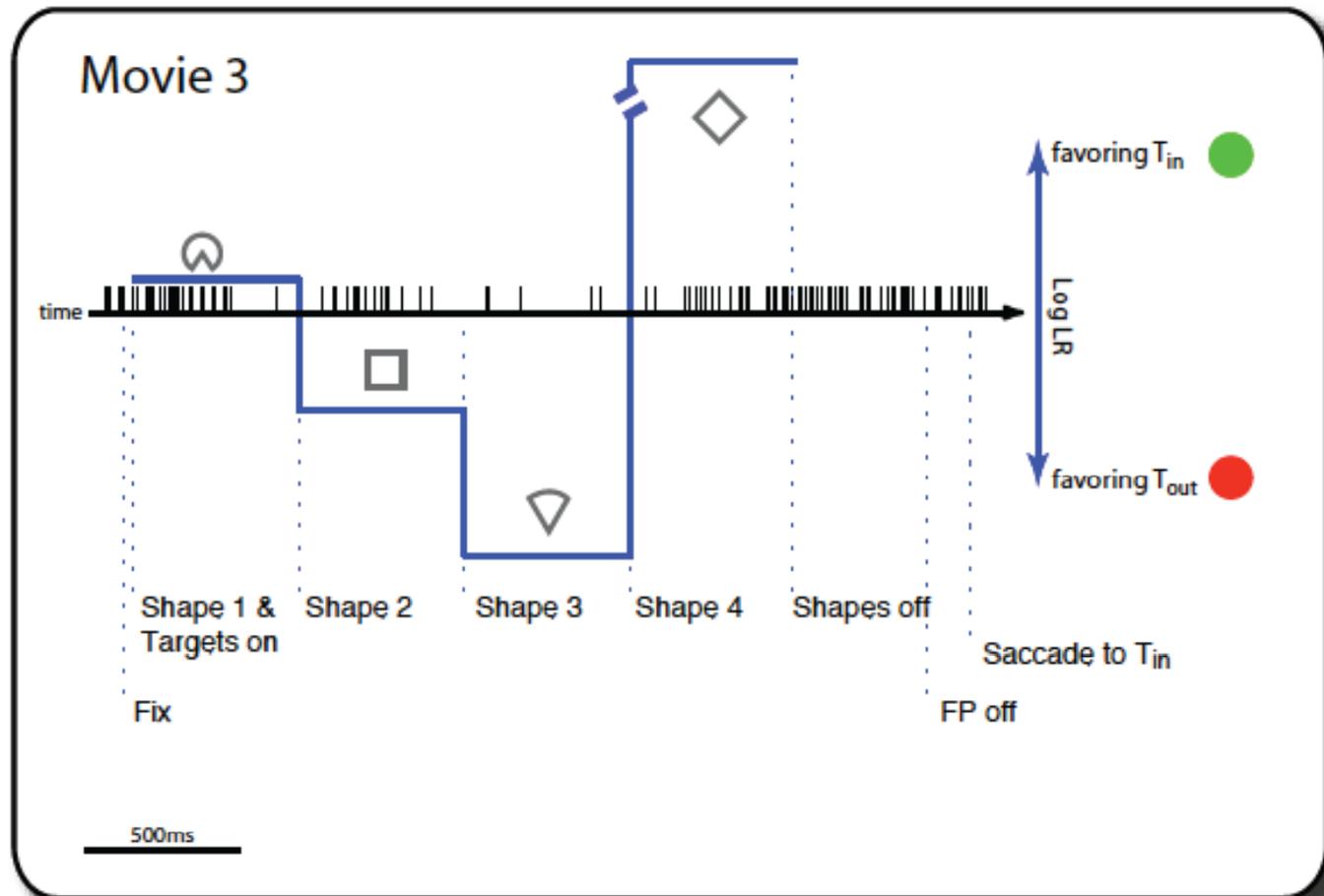
Films de l'activité neuronale à divers essais



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

Films de l'activité neuronale à divers essais



Quand les neurones implémentent un raisonnement probabiliste

Yang, T., & Shadlen, M. N. (2007). Probabilistic reasoning by neurons. *Nature*, 447(7148), 1075-1080.

Des analyses plus fines démontrent que

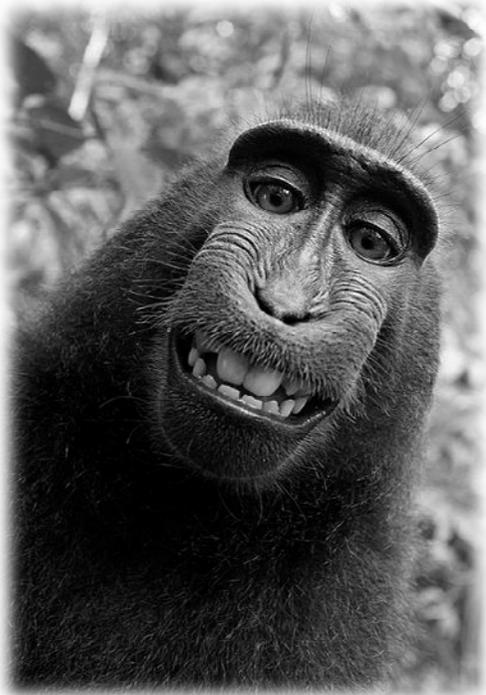
- chaque animal a appris des poids *subjectifs* pour chaque forme, qui s'écartent légèrement de la réalité
- l'identification de ces poids subjectifs permet de mieux prédire le choix final
- de même les fluctuations du taux de décharge neuronale à un essai donné permettent d'affiner la prédiction:

« *A variation of 1 spike per second from a single neuron was equivalent to 0.1 ban of evidence* »

Conclusions:

- Une décision simple est effectivement prise par accumulation d'évidence
- La décharge des neurones de LIP constitue une approximation de la marche aléatoire postulée par de nombreux modèles de la prise de décision chez l'homme (e.g. Ratcliff)
- les taux de décharge des neurones seraient proportionnels au logarithme du rapport de vraisemblance (*log likelihood ratio*).
- Les résultats n'excluent pas des interprétations plus simples ou complémentaires
 - codage du renforcement attendu
 - addition « naïve » de la probabilité qu'une forme donnée conduise au renforcement

Comment nos neurones codent-ils et manipulent-ils des distributions de probabilité?



Les circuits neuronaux des primates (et sans doute d'autres espèces) doivent permettre:

1. La représentation de plusieurs distributions de probabilité
2. Le calcul avec ces distributions:
 - le produit de deux distributions

$$p(H|t,v) \propto p(H|t)P(H|v)$$

- ou, ce qui est équivalent, l'addition de leur logarithme
- entre modalités ou au fil du temps

3. L'incorporation d'un *a priori*

$$p(H|D) \propto p(D|H) p(H)$$

4. L'identification du maximum d'une distribution a posteriori

T. Bayes.



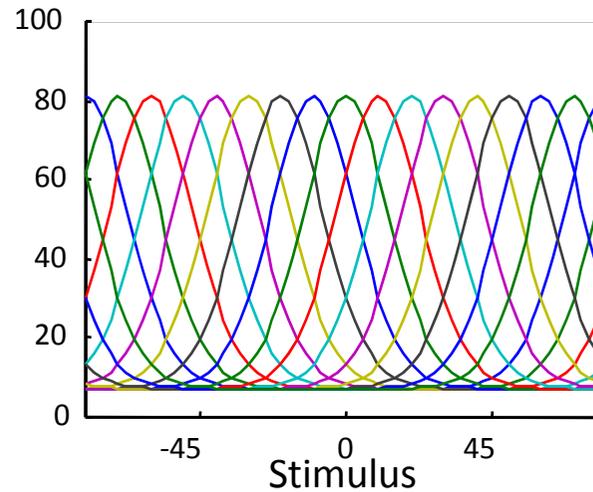
Le codage probabiliste par une population de neurones

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008). Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.

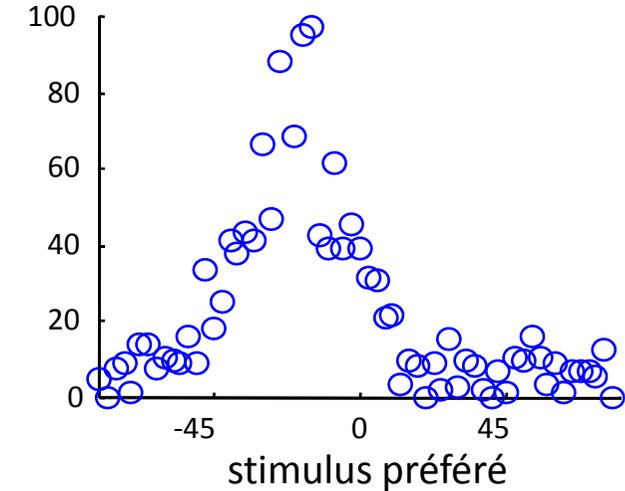
Un stimulus extérieur (par exemple la vitesse d'un ensemble de points) est représenté par un vecteur de décharges:

$$\mathbf{r} = \{r_1, r_2, \dots, r_n\}$$

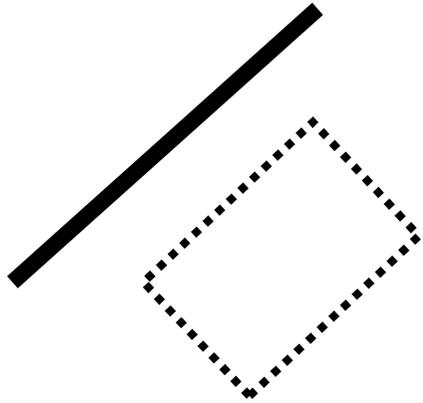
Activité moyenne



Activité à un essai donné



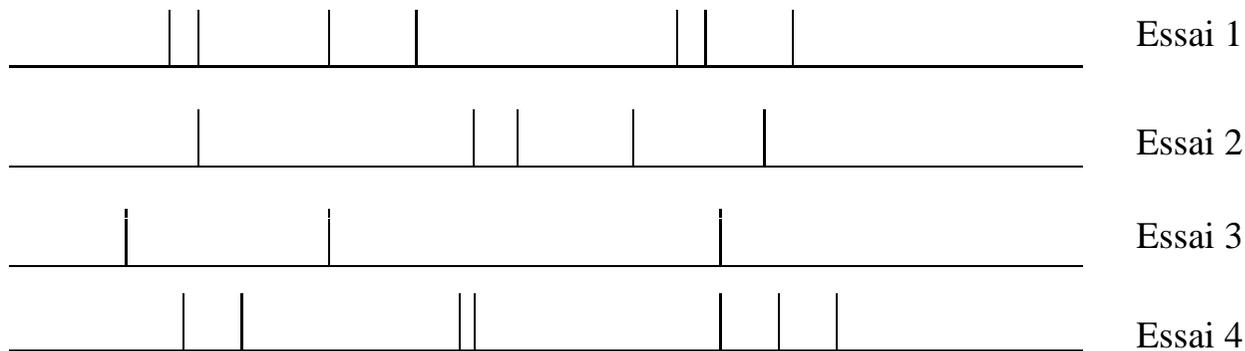
La loi de Poisson dans le cortex



Pour un neurone isolé, la variabilité des décharges neuronales suit une loi “de type Poisson” (appartenant à la “famille exponentielle” de distributions)

$p(r|s)$ (où r est le nombre de potentiels d’actions observés dans un intervalle de temps) suit une courbe en cloche, dont la variance est proportionnelle à la moyenne.

Le facteur de proportionnalité, dit *facteur de Fano*, varie entre 0.3 et 1.8.s



Remerciements à Alex Pouget

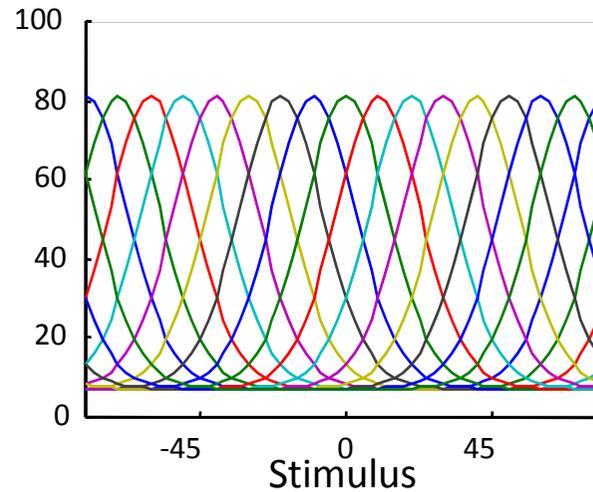
Le codage probabiliste par une population de neurones

Ma, W. J., Beck, J. M., Latham, P. E., & Pouget, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci*, 9(11), 1432-1438.

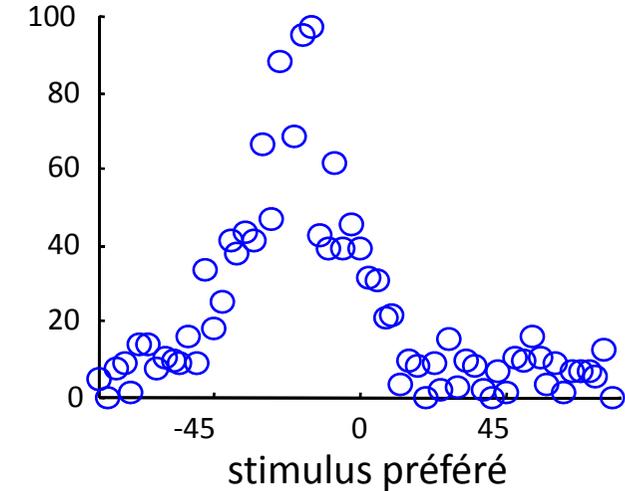
Un stimulus extérieur (par exemple la vitesse d'un ensemble de points) est représenté par un vecteur de décharges:

$$\mathbf{r} = \{r_1, r_2, \dots, r_n\}$$

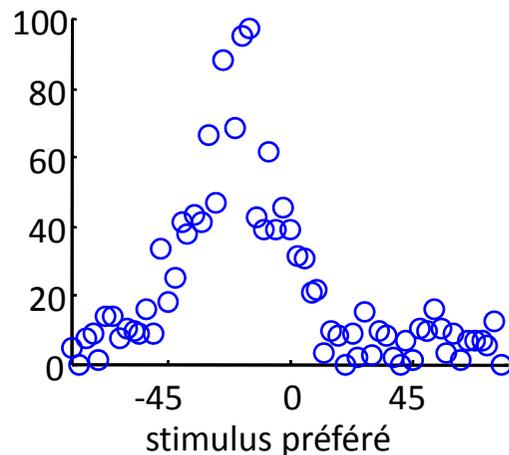
Activité moyenne



Activité à un essai donné



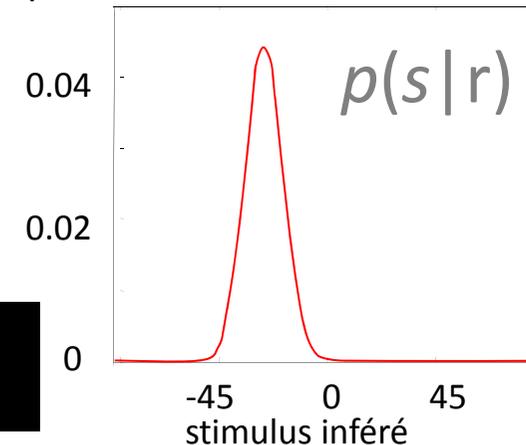
Hypothèse: par le biais de la règle de Bayes, les décharges d'une population de neurones constituent une **représentation d'une distribution de probabilité** sur l'espace des stimuli s



Décodeur
Bayésien

$$p(s | \mathbf{r}) \propto p(\mathbf{r} | s)$$

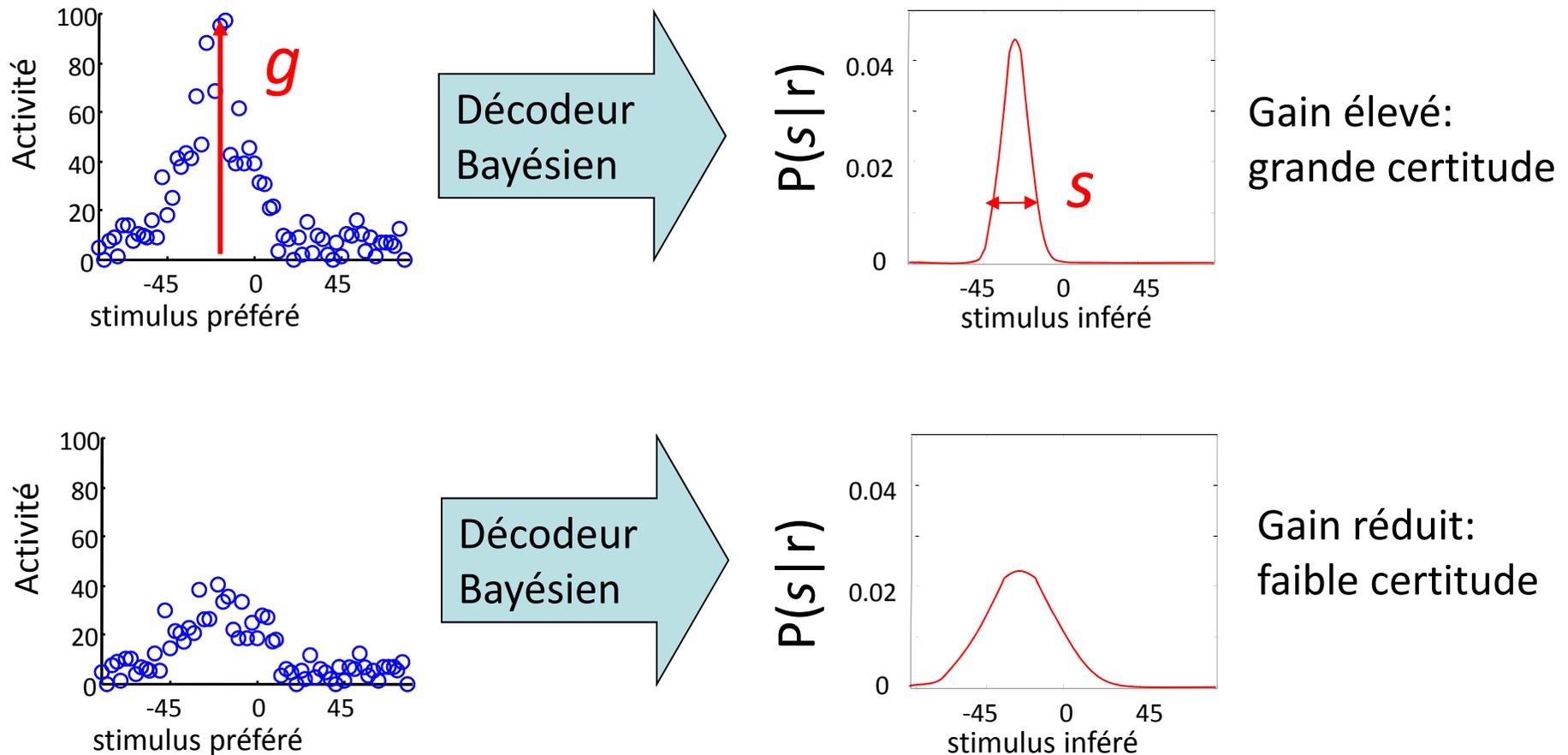
probabilité



Le codage probabiliste par une population de neurones

Ma, W. J., Beck, J. M., Latham, P. E., & Pouget, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci*, 9(11), 1432-1438.

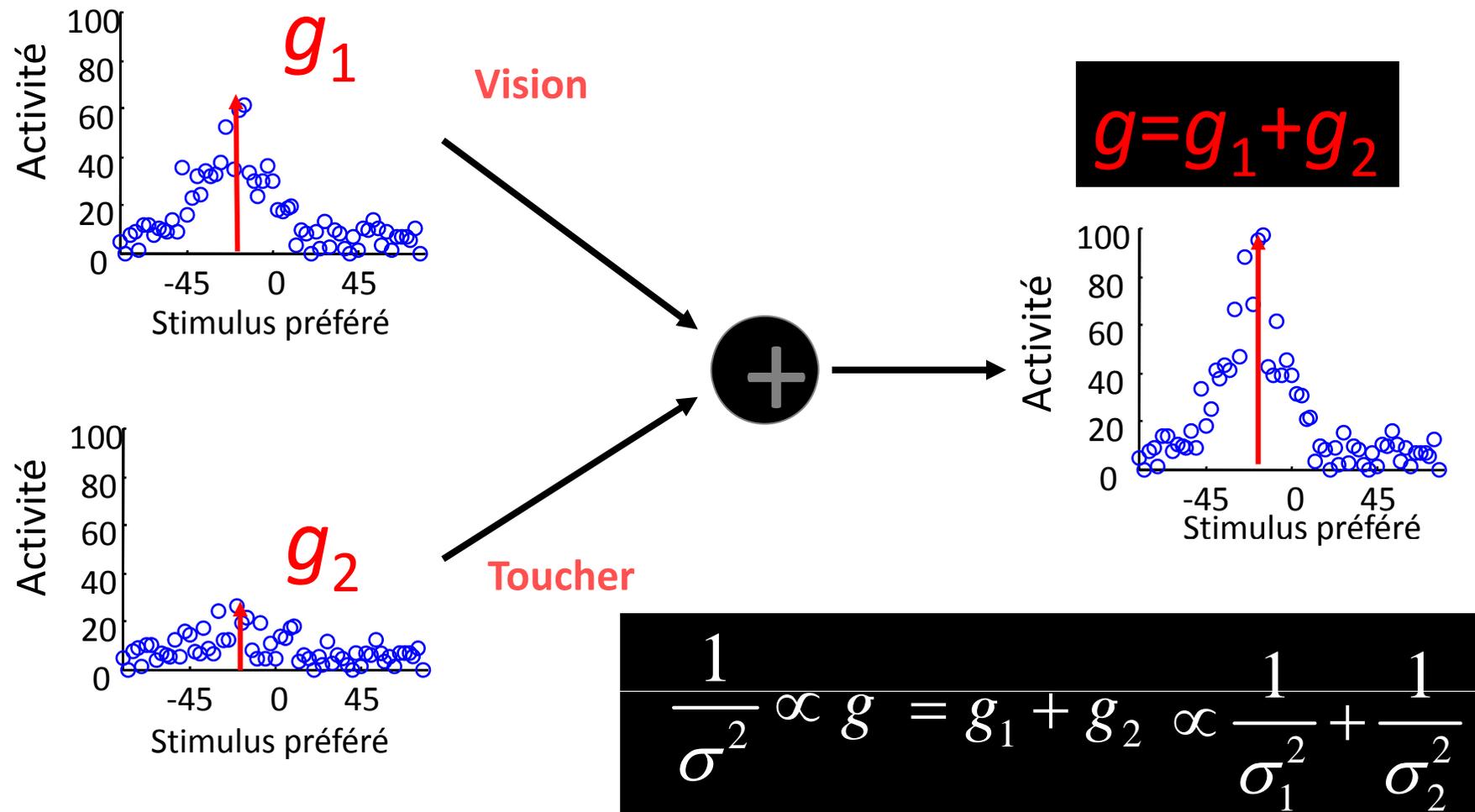
Le gain des décharges neuronales (leur intensité) code automatiquement pour la largeur de la Gaussienne qui donne la plausibilité des différents stimuli:
 g est proportionnel à $1/\sigma^2$



La combinaison automatique de deux indices

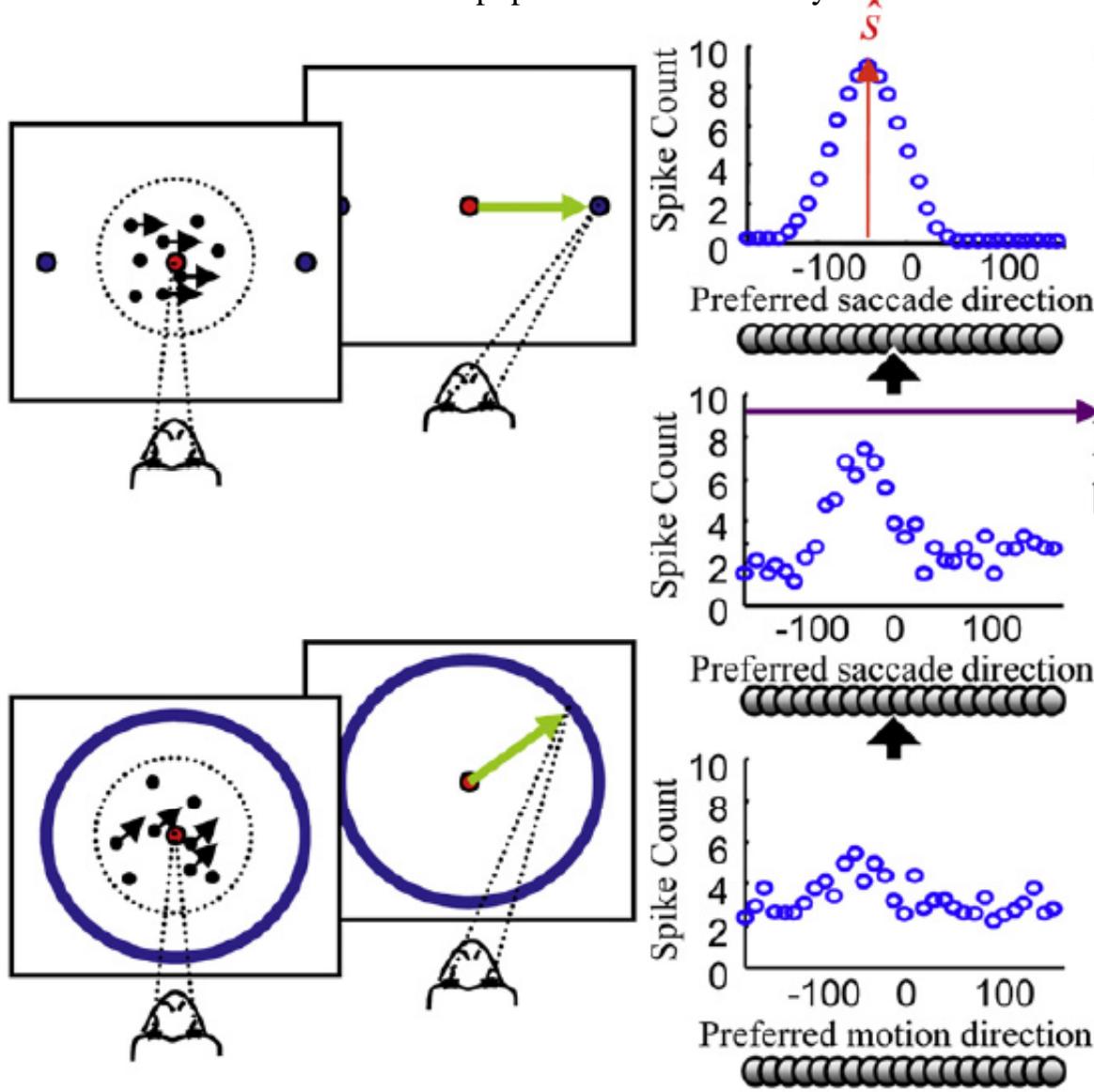
Ma, W. J., Beck, J. M., Latham, P. E., & Pouget, A. (2006). Bayesian inference with probabilistic population codes. *Nat Neurosci*, 9(11), 1432-1438.

Si la variabilité des décharges neuronales appartient à la famille exponentielle, alors la somme arithmétique des décharges de deux populations de neurones réalise, automatiquement, le calcul du produit des distributions qu'elles représentent.



Accumulation d'évidence et sélection d'une réponse optimale

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008).
 Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.



On aimerait que le colliculus supérieur ne représente que le maximum de cette distribution.

$$\hat{s} = \underset{s}{\operatorname{argmax}} p(s | \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1 : t_{\text{stop}}))$$

SCb

On aimerait que l'aire LIP accumule l'évidence et code la distribution de probabilité de chaque mouvement.

Decision boundary

$$p(s | \mathbf{r}^{\text{LIP}}(t_N)) = p(s | \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1 : t_N))$$

LIP

L'aire MT fournit une estimation instantanée du mouvement, avec un taux de décharge qui dépend du contraste.

MT

Une difficulté supplémentaire: la marginalisation

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008). Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.

Les décharges neuronales des neurones de MT dépendent de la direction du mouvement (s) mais aussi d'autres paramètres « de nuisance » tels que le contraste (c).

$$p(\mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1:t_N) | s, \mathbf{c})$$

On voudrait calculer la probabilité a posteriori de la vitesse, étant donné le contraste et les taux de décharge observés:

$$p(s | \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1 : t_N), \mathbf{c}) \propto \prod_{n=1}^N \frac{p(\mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n) | s, \mathbf{c})}{p(\mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n) | \mathbf{c})}$$

Ou mieux encore, la distribution de s dans laquelle la variable de nuisance c a été *marginalisée*

$$p(s | \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1:t_N))$$

Cela serait optimal pour que d'autres aires cérébrales puissent exploiter les signaux de l'aire MT comme des indicateurs de vitesse, sans plus avoir à tenir compte du contraste c

Beck et al. observent que tous ces problèmes sont résolus lorsque la fonction $p(r)$ appartient à la famille exponentielle

$$p(\mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n) | s, \mathbf{c}(t_n)) = \Phi(\mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n), \mathbf{c}(t_n)) \exp(\mathbf{h}(s) \cdot \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n))$$

La loi de Poisson, caractéristique des décharges neuronales observées expérimentalement, appartient à cette famille.

Une difficulté supplémentaire: la marginalisation

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008). Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.

Dans ce cas, en effet, la dépendance du contraste disparaît et il vient:

$$p(s | \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_1 : t_N)) \propto \exp\left(\mathbf{h}(s) \cdot \sum_{n=1}^N \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n)\right)$$

Avec une constante de proportionnalité qui dépend de l'activité de MT, mais pas du contraste c .

Pour que l'aire LIP représente la distribution inférée de la vitesse, étant donné tous les échantillons successifs reçus de l'aire MT, il suffit donc que

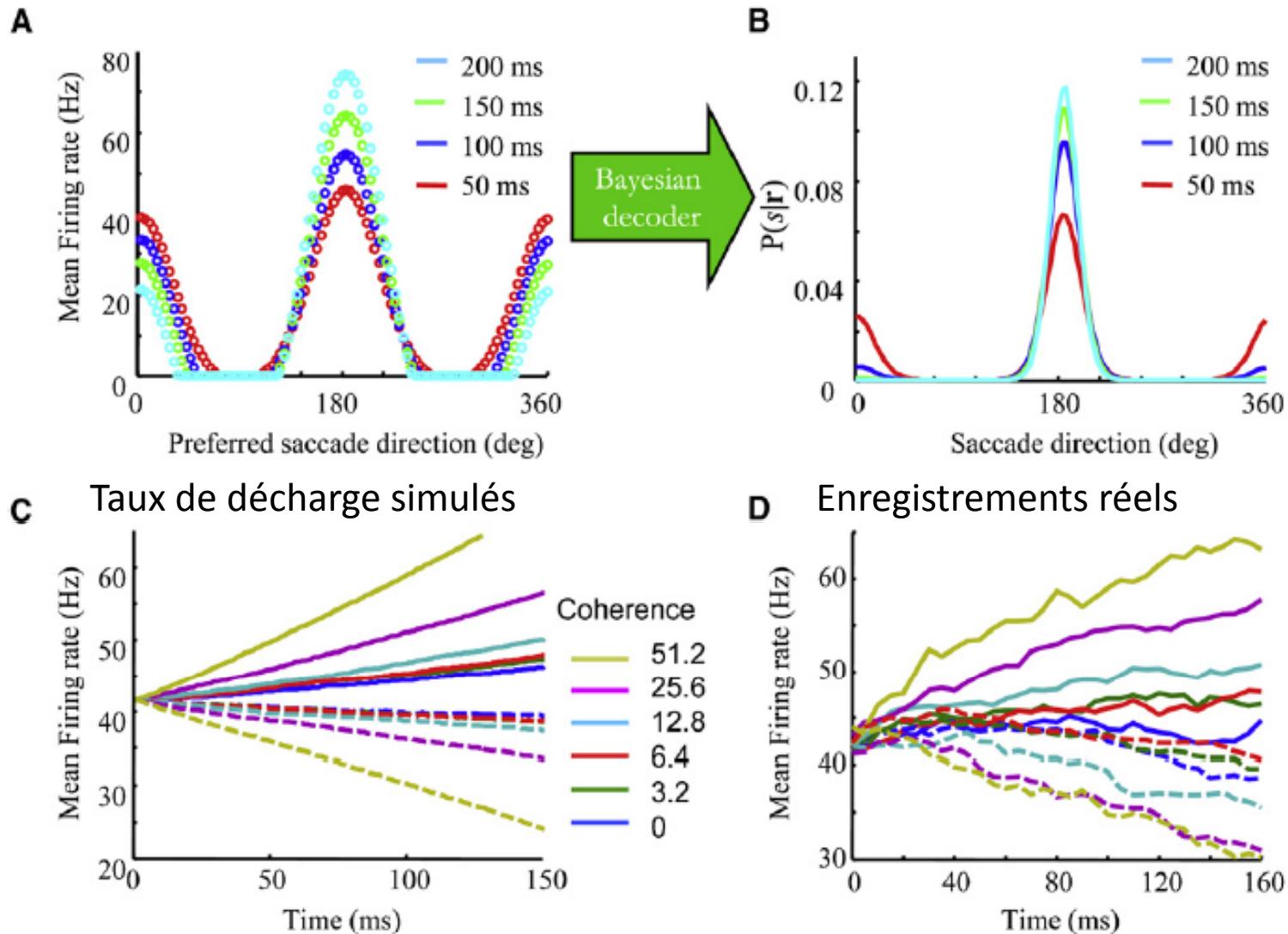
$$\mathbf{r}^{\text{LIP}}(t_N) = \sum_{n=1}^N \mathbf{r}^{\text{MT}}(t_n)$$

Pour éviter la saturation que cette équation implique, il suffit d'appliquer une inhibition récurrente globale qui soustrait, à chaque instant, l'activité totale de l'aire LIP (sans perte d'information).

Et pour choisir le maximum global, il suffit que le colliculus supérieur (1) ne reçoive pas d'entrées avant que le seuil soit franchi (2) soit initialisé avec la valeur des décharges de LIP à ce moment (3) se relaxe avec des connexions latérales bien choisies pour implémenter un *winner-take-all*.

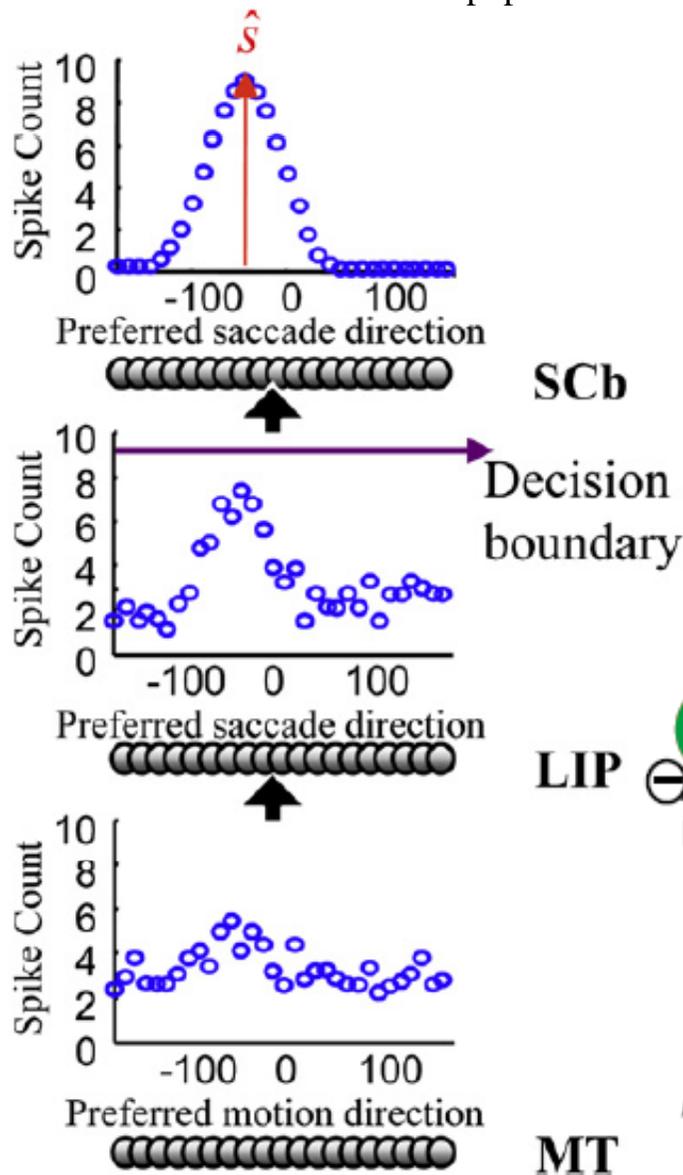
Simulations du réseau proposé

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008). Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.



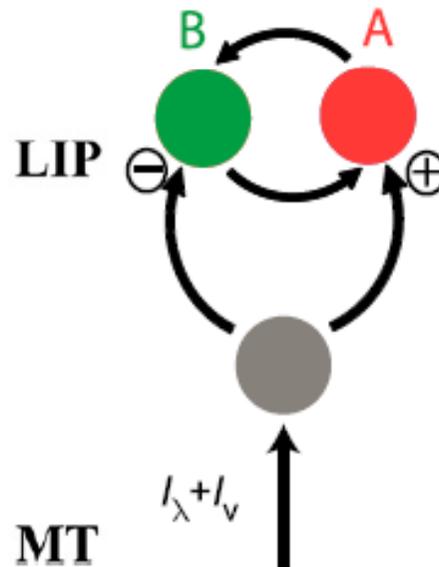
Conclusion: Les points à retenir

Beck, J. M., Ma, W. J., Kiani, R., Hanks, T., Churchland, A. K., Roitman, J., et al. (2008). Probabilistic population codes for Bayesian decision making. *Neuron*, 60(6), 1142-1152.



Le type de code neural et de réseau proposés par Alex Pouget et ses collaborateurs calcule *exactement* et à *chaque instant* la distribution de probabilité a posteriori de la vitesse du stimulus:

- même si le contraste varie à chaque instant
- sans avoir besoin de connaître ou d'estimer ce contraste
- sans savoir combien de temps s'est écoulé depuis le début de l'essai

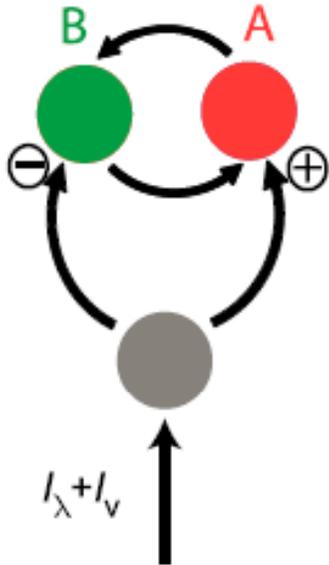


Moreno-Bote et al (PNAS, 2011) montrent que des principes similaires rendent compte de l'échantillonnage lors de la perception multi-stable.

Xiao-Jing Wang et ses collaborateurs proposent des réseaux plus réalistes encore sur le plan neurobiologique, et qui approximent une fonction similaire.

Appendice : Comment modéliser l'échantillonnage Bayésien?

Moreno-Bote, R., Knill, D. C., & Pouget, A. (2011). Bayesian sampling in visual perception. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(30), 12491-12496.



Pour que le modèle échantillonne la distribution *a posteriori* en accord avec la règle de Bayes, il faut et il suffit que la variabilité des entrées soit liée au stimulus s selon la loi de Bayes:

$$p(s = A | I_i) \propto p(I_i | s = A) = \frac{1}{1 + e^{-2I_i/\sigma_{\text{eff}}^2}}$$

Cela n'est vrai que si la variabilité des décharges neuronales r d'une population de neurones suit une distribution bien particulière en fonction du stimulus, qui appartient à la « famille exponentielle »:

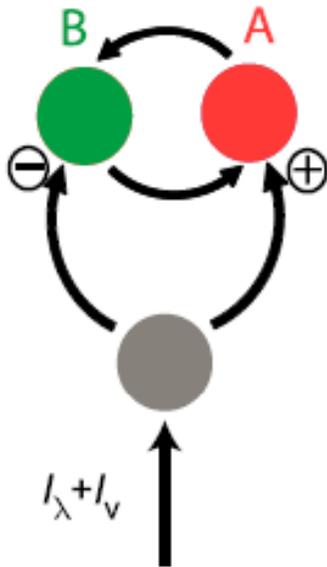
$$p(\mathbf{r} | s) \propto \phi(\mathbf{r}) \exp(\mathbf{h}(s) \cdot \mathbf{r})$$

ou $h(s)$ est une fonction du stimulus s qui dépend uniquement des courbes d'accord (*tuning curves*) des neurones et de la matrice de covariance de leurs décharges.

Or cette famille de distributions est une excellente approximation de la statistique de décharge réelle des neurones (voir Ma et al., *Nat Neurosci* 2006).

Appendice: Comment modéliser l'échantillonnage Bayésien?

Moreno-Bote, R., Knill, D. C., & Pouget, A. (2011). Bayesian sampling in visual perception. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 108(30), 12491-12496.



La famille exponentielle de distributions présente un double avantage:

- elle permet l'échantillonnage Bayésien
- mais aussi la combinaison optimale de deux indices selon la règle de Bayes

Hypothèse d'Alex Pouget (Ma, Beck, Latham et Pouget, *Nature Neuroscience* 2006):

La variabilité des décharges neuronales fournit un codage automatique des distributions de probabilités

De plus, cette variabilité présente exactement la bonne forme pour simplifier les calculs:

- l'addition de deux populations de neurones correspond au calcul du produit de leurs distributions de probabilité
- la compétition entre populations (*winner take all*) permet de choisir, approximativement, le stimulus de probabilité maximale (Denève et al., *Nature Neuroscience*, 1999).