

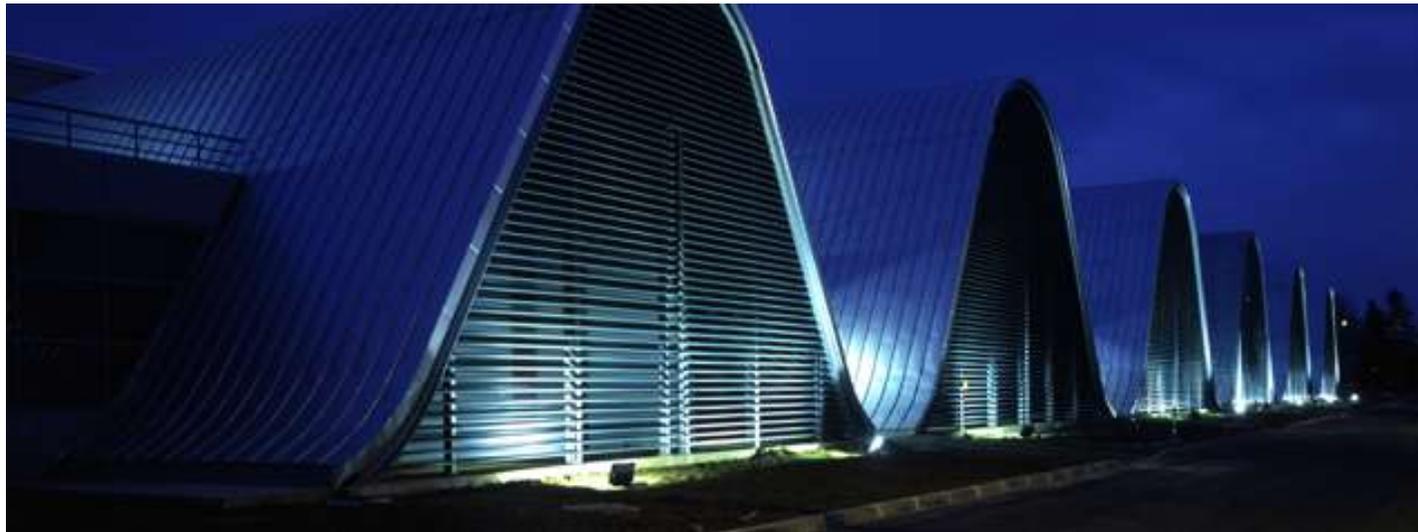
Cours 2018-2019:

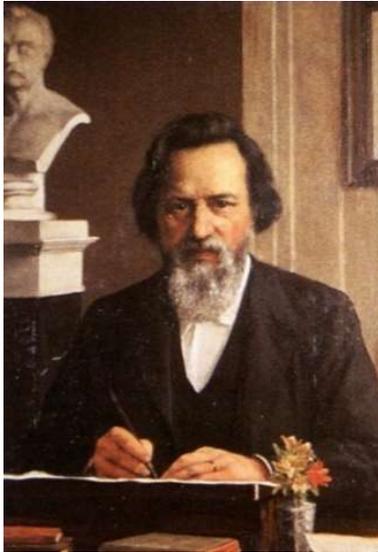
**Progrès récents en imagerie cérébrale
et décodage des représentations mentales**

Stanislas Dehaene
Chaire de Psychologie Cognitive Expérimentale

Cours n°5

Décodage du déroulement temporel des opérations mentales





Franciscus Donders

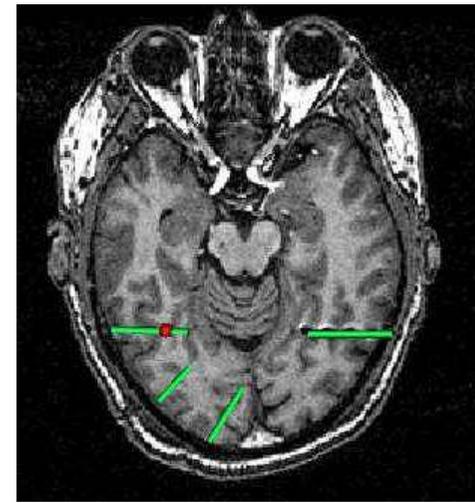
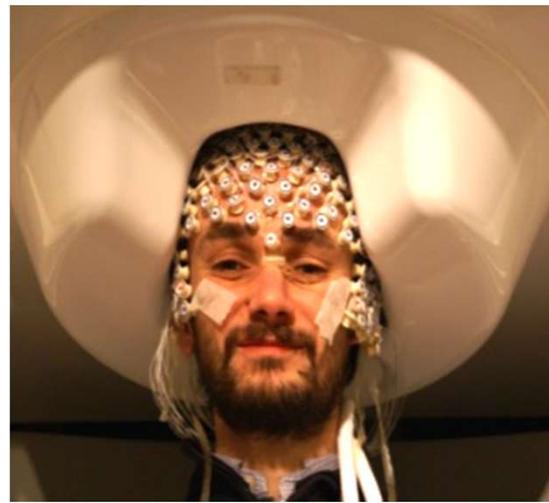
**Un problème classique :
Décomposer une tâche cognitive
en une série d'opérations
élémentaires**



Saul Sternberg



Jean-Rémi King



Sébastien Marti

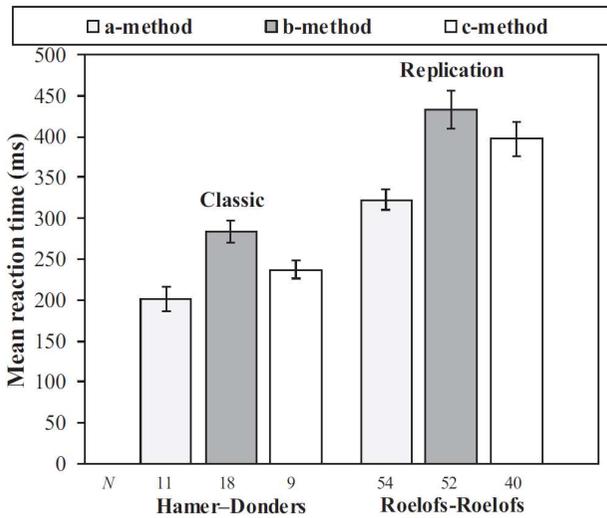
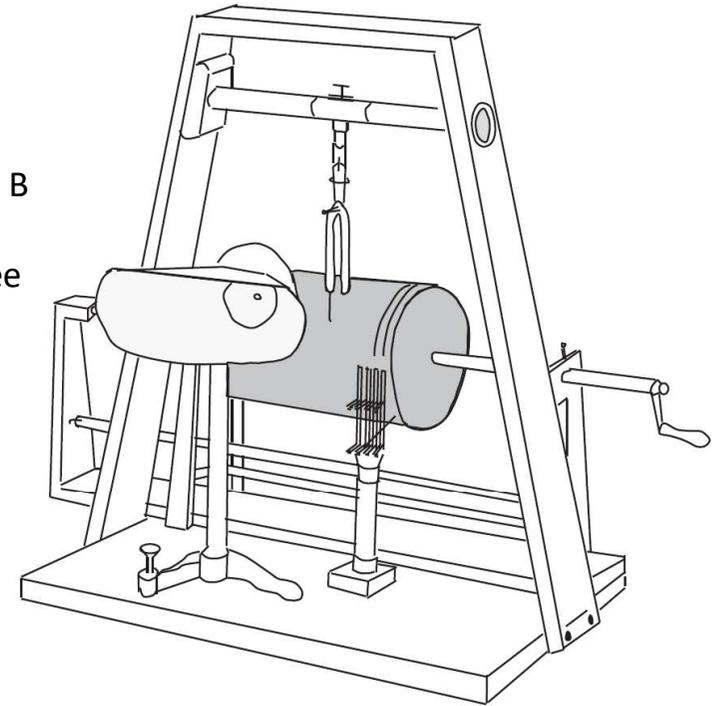


Franciscus Donders

Donders était inspiré par Helmholtz qui, en 1850, avait mesuré la vitesse de l'influx nerveux dans le nerf moteur de la grenouille (30 m/s).

Le lundi 21 Aout 1865, il réalise une expérience clé, dont l'idée est de mesurer la vitesse de deux processus mentaux: la **discrimination** des stimuli, et le **choix** d'une réponse.

- Méthode-A : la personne A énonce une syllabe fixe, et la personne B la répète aussi vite que possible.
- Méthode-B : une syllabe parmi 5 est prononcée et doit être répétée
- Méthode-C: une syllabe parmi 5 est prononcée, mais seule l'une d'entre elles, la cible, doit être répétée.



- Méthode-A: ni discrimination, ni choix
- Méthode-B: discrimination et choix
- Méthode-C: discrimination mais pas de choix de la réponse.

C-A = durée de l'étape de discrimination
B-C = durée de l'étape de choix

Résultats : 36 ms et 47 ms de délai supplémentaire.

La vitesse d'un processus mental pouvait être mesurée!



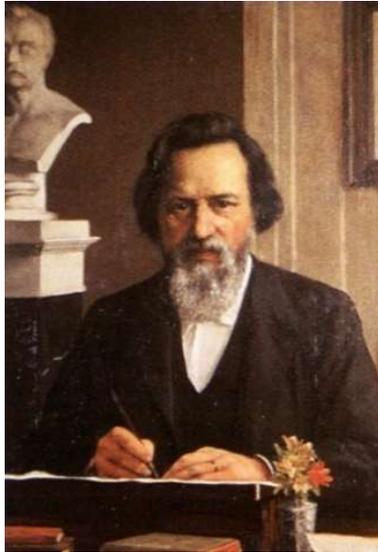
Fig. 1. Stylized versions of the phonautograph and noematachograph, and the noematachogram from Donders (1868) showing the speech waves of two persons (P), the sound wave of a tuning fork (T), and vertical marks indicating the speech onsets (A and B) of the persons.

Donders, F. C. (1969). On the speed of mental processes (translation). *Acta Psychologica*, 30, 412–431.

Roelofs, A. (2018). One hundred fifty years after Donders: Insights from unpublished data, a replication, and modeling of his reaction times. *Acta Psychologica*, 191, 228–233. <https://doi.org/10.1016/j.actpsy.2018.10.002>



Ann Treisman

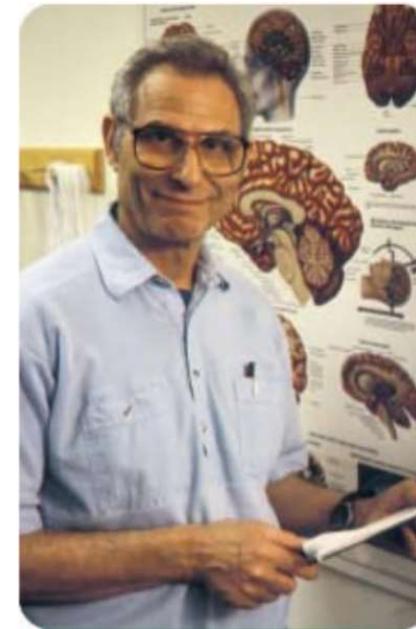


Franciscus Donders

Chronométrie mentale: La méthode des facteurs additifs



Saul Sternberg



Michael Posner

Deux idées supplémentaires:

1. Il n'est pas nécessaire de trouver des paires de tâches différentes, dans lesquelles une étape de traitement toute entière est ajoutée ou supprimée (**hypothèse d'insertion pure**).

Il suffit de **manipuler la difficulté** d'une étape et de mesurer le surcroît correspondant de temps de réaction.

Sternberg examine l'augmentation du temps de recherche en mémoire lorsqu'on ajoute un élément à l'ensemble mémorisé.

2. On peut manipuler **simultanément** la difficulté de plusieurs étapes de traitement.

→ Plan expérimental **factoriel** : on fait varier orthogonalement plusieurs facteurs supposés affecter des étapes distinctes.

Si chaque facteur influence la durée d'exécution d'une étape de traitement distincte, et si le temps de réaction est la somme des durées de ces étapes, alors les différents facteurs doivent avoir des effets additifs sur le temps de réaction total.

Sternberg, S. (1969). The discovery of processing stages: Extensions of Donders' method. *Acta Psychologica*. 30: 276-315.

Sternberg, S. (2001). Separate modifiability, mental modules, and the use of pure and composite measures to reveal them. *Acta Psychol*, 106(1-2), 147-246.

La méthode des facteurs additifs: chronométrie et imagerie cérébrale

Reconnaissance des symboles
Cinquante-huit

Effet de notation

110-170 ms

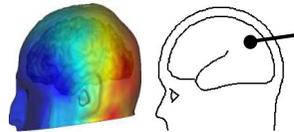


Conversion en quantité et décision
58

Signature comportementale

Effet de distance

190-300 ms



Programmation de la réponse
Main droite

Effets de latéralisation et de complexité motrice

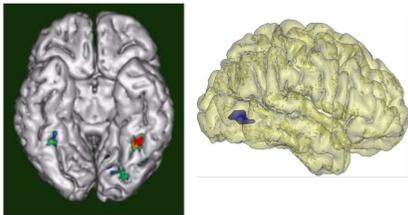
250-450 ms



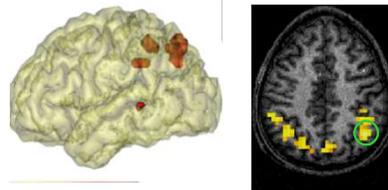
Déroulement temporel en potentiels évoqués

Localisation des circuits par IRM fonctionnelle

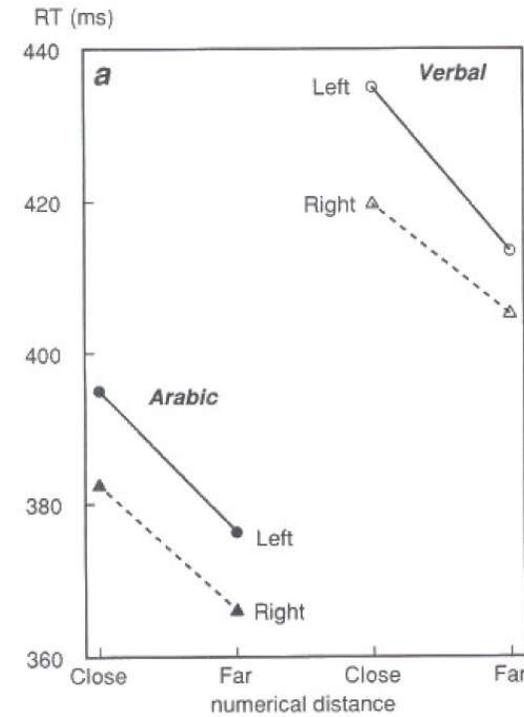
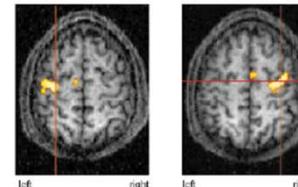
Région occipito-temporale ventrale



Région intrapariétale



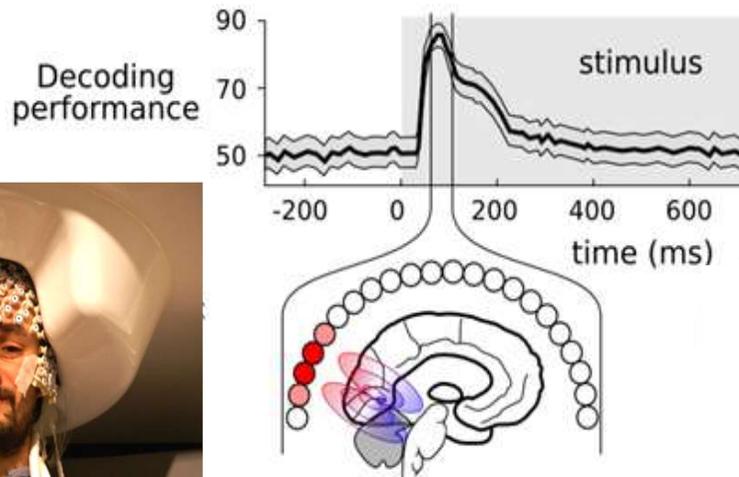
Régions prémotrices et motrices



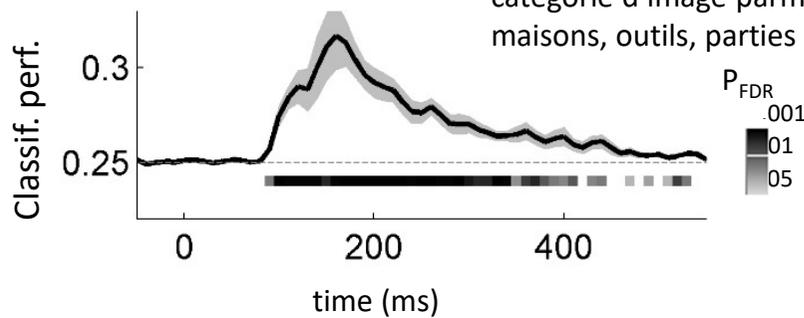
Le décodage multivarié des signaux MEG: une source remarquable d'informations sur le déroulement temporel des représentations mentales

King, J.-R., & Dehaene, S. (2014). Characterizing the dynamics of mental representations: the temporal generalization method. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(4), 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.01.002>

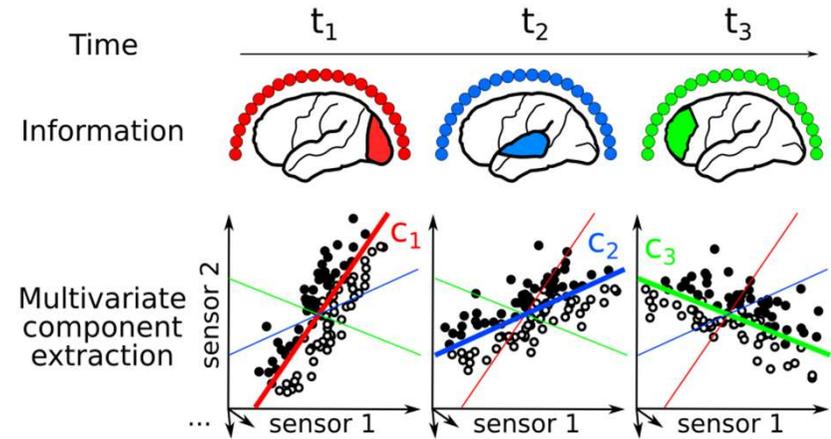
En chaque point de temps, nous pouvons entraîner un décodeur à identifier tel ou tel aspect du stimulus.



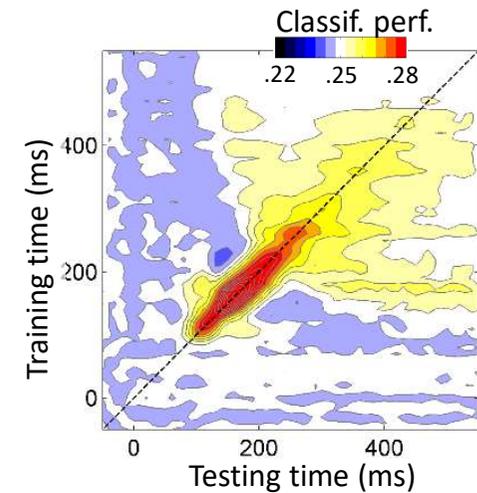
Exemple: le décodage d'une catégorie d'image parmi 4 (visages, maisons, outils, parties du corps)



Des moments différents peuvent contenir des informations différentes sur le même aspect du stimulus.



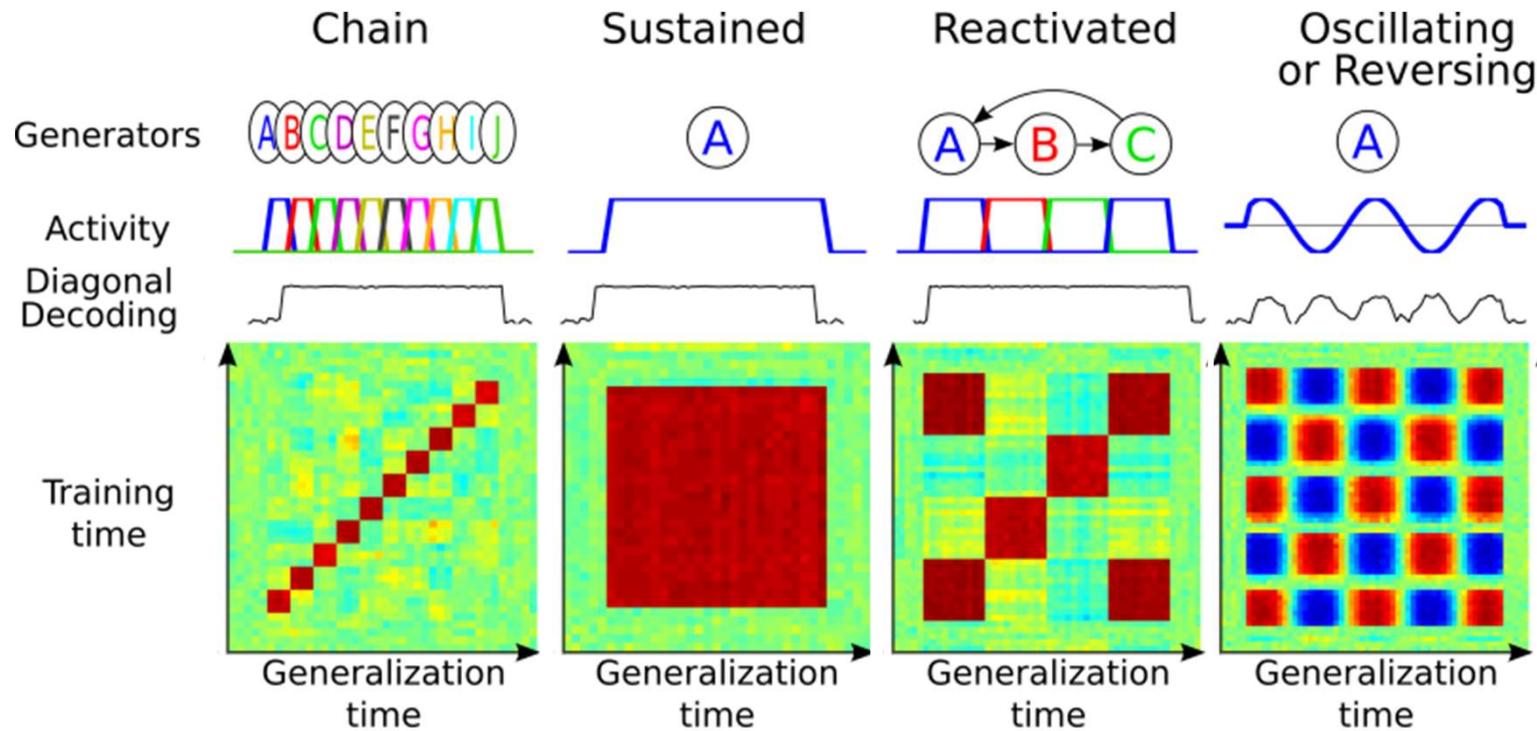
La manière dont le décodeur généralise à des temps différents peut nous fournir des informations extrêmement précieuses sur le déroulement temporel des représentations mentales.



Le décodage multivarié des signaux MEG: une source remarquable d'information sur le déroulement temporel des représentations mentales

King, J.-R., & Dehaene, S. (2014). Characterizing the dynamics of mental representations: the temporal generalization method. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(4), 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.01.002>

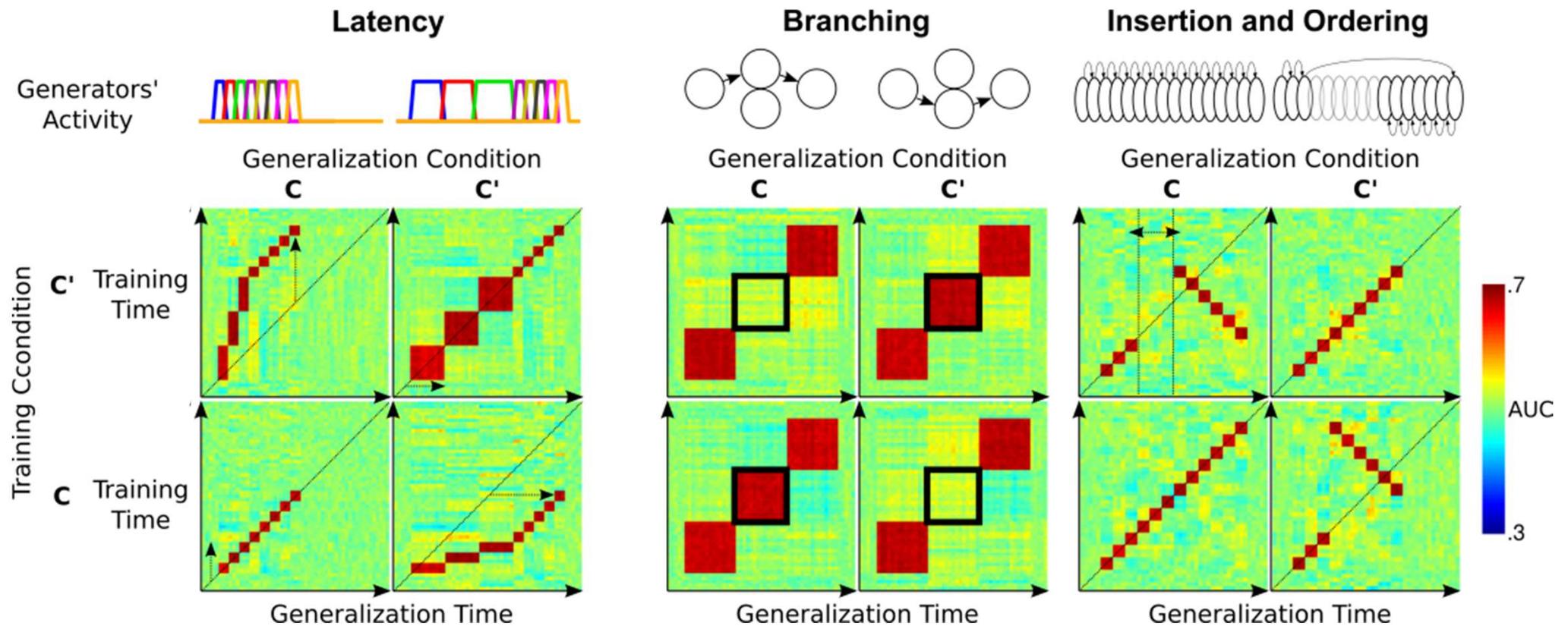
La matrice de généralisation à travers le temps (*GAT matrix*) permet d'analyser le déroulement temporel des opérations mentales



Le décodage multivarié des signaux MEG: une source remarquable d'information sur le déroulement temporel des représentations mentales

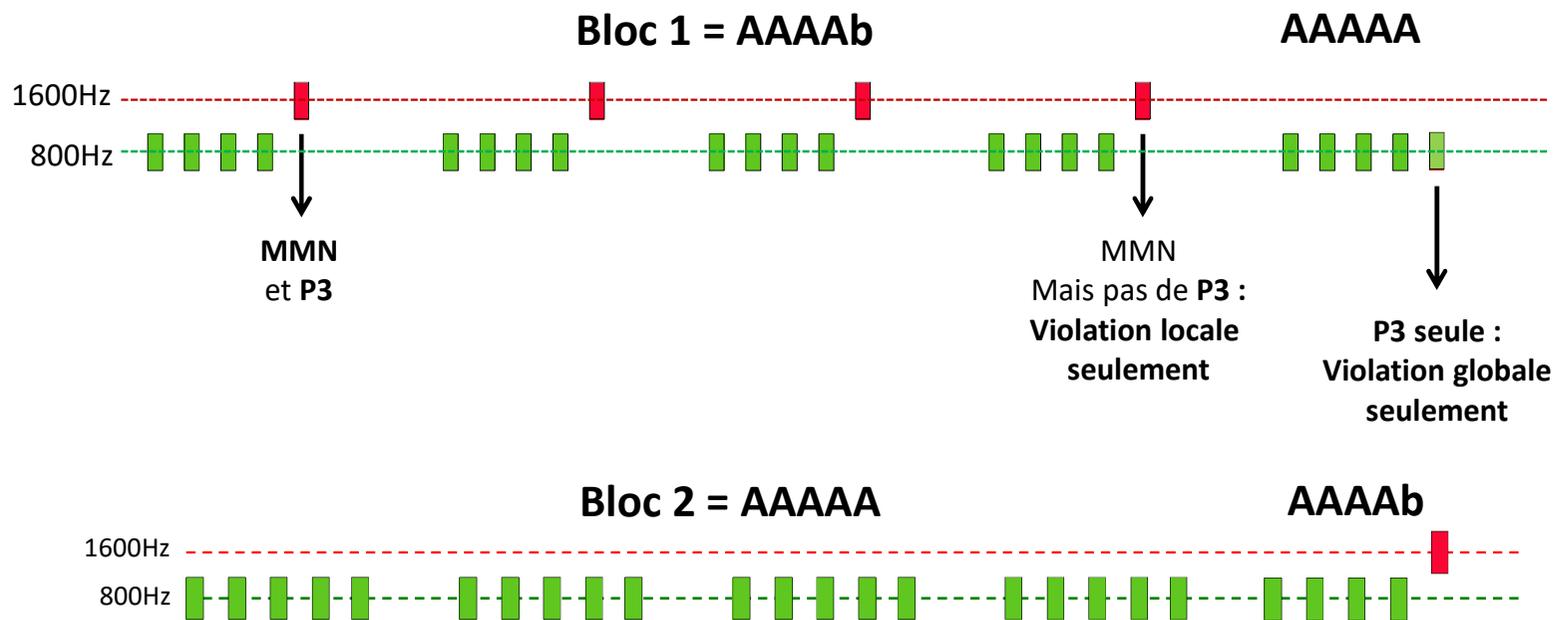
King, J.-R., & Dehaene, S. (2014). Characterizing the dynamics of mental representations: the temporal generalization method. *Trends in Cognitive Sciences*, 18(4), 203–210. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2014.01.002>

La généralisation à travers plusieurs conditions expérimentales nous informe sur la manière dont les processus ont été réorganisés :



Exemple 1: Décoder la réponse du cerveau humain à différents types de violations auditives

Bekinschtein, Dehaene, Rohaut, Tadel, Cohen & Naccache, *PNAS*, 2009



Un paradigme expérimental 2 x 2:

→ Deux effets orthogonaux: violation locale ou pas, et violation globale ou pas

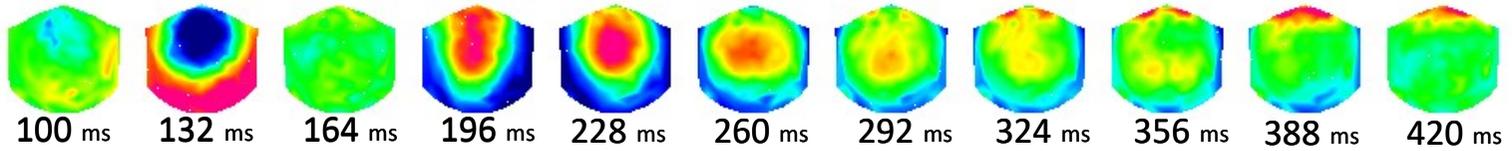
Dissociation entre violations locale et globale

Bekinschtein, Dehaene, Rohaut, Tadel, Cohen & Naccache, PNAS 2009

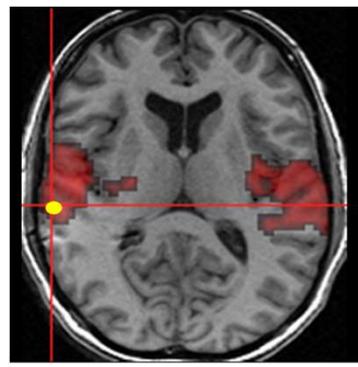
Les déviants locaux et globaux évoquent des activités cérébrales très différentes:

Effet Local :
Probabilité de transition

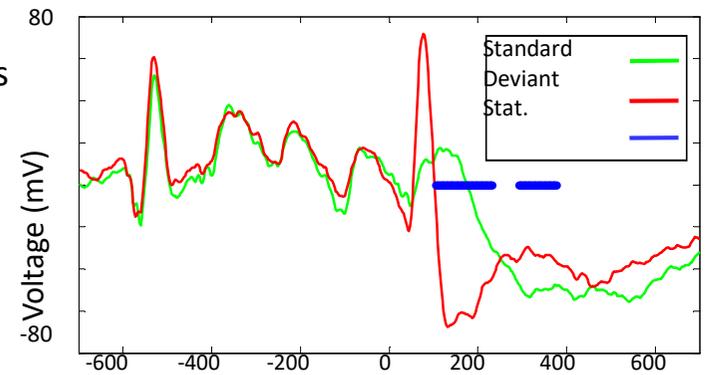
EEG



IRMf



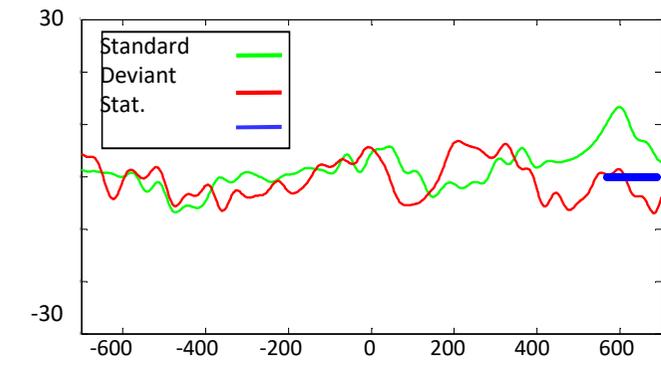
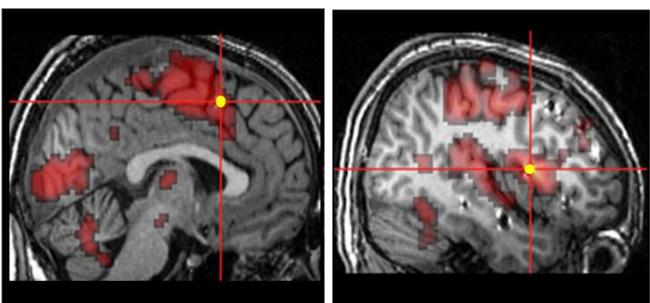
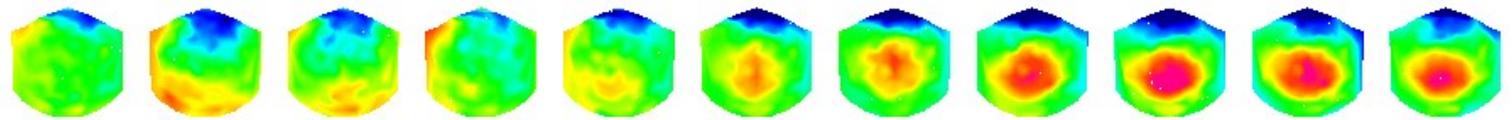
Enregistrements intracrâniens



Non-conscient:
Réponse préservée (quoique réduite) pendant une tâche double (inattention), le sommeil léger, l'anesthésie, le coma...

Effet Global:
Codage de la séquence entière

EEG



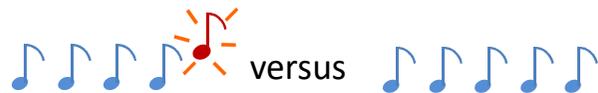
Conscient: La P3 disparaît immédiatement en cas de distraction, endormissement, anesthésie, coma...

Décodage de l'effet local et de l'effet global

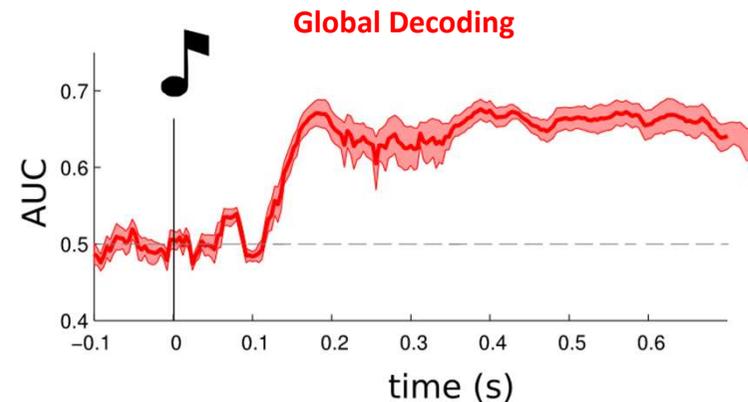
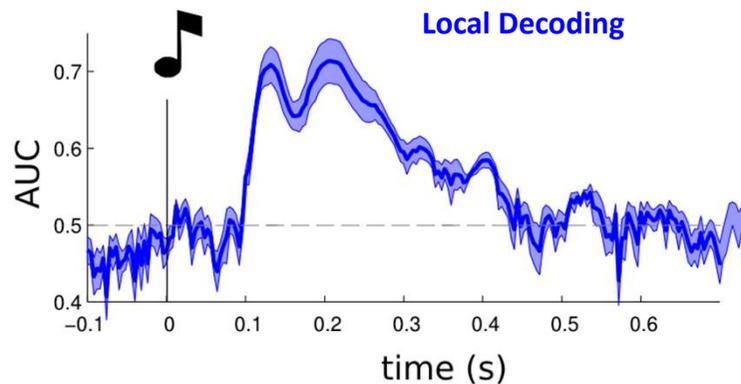
King et al., *NeuroImage* 2013

A chaque point de l'enregistrement MEG, on entraîne deux décodeurs:

L'un apprend à distinguer les violations locales



L'autre apprend à distinguer les séquences rares des séquences fréquentes:



- Le déroulé temporel est nettement différent
- Même si on demande simplement aux sujets de faire attention, sans répondre

Avantages du décodage:

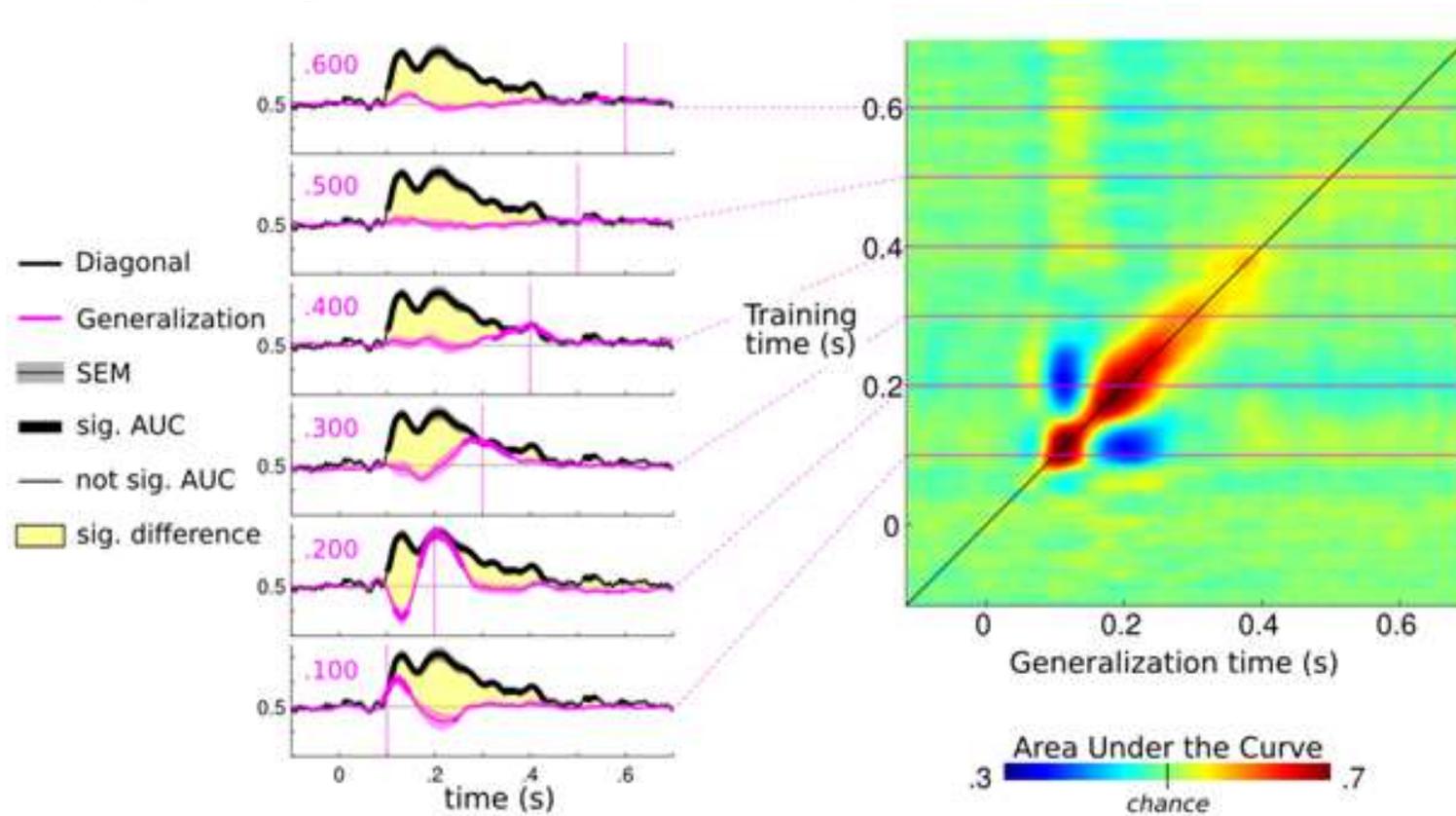
- On ne regarde ni les capteurs, ni les sources cérébrales – mais les opérations mentales.
- Au niveau du sujet unique : Meilleure détection des effets (décodeur optimisé, pas de comparaisons multiples)
- Au niveau du groupe: On moyenne les effets *après* décodage, ce qui tient compte des variations inter-individuelles de topographie.

Des dynamiques bien distinctes pour l'effet local et l'effet global

King et al., PLOS One 2014

Décodeur de l'effet de violation locale  versus 

L'effet local se caractérise par un décodage « diagonale »: une série de réponses brèves.
→ Propagation du signal d'erreur à travers une série d'étapes modulaires



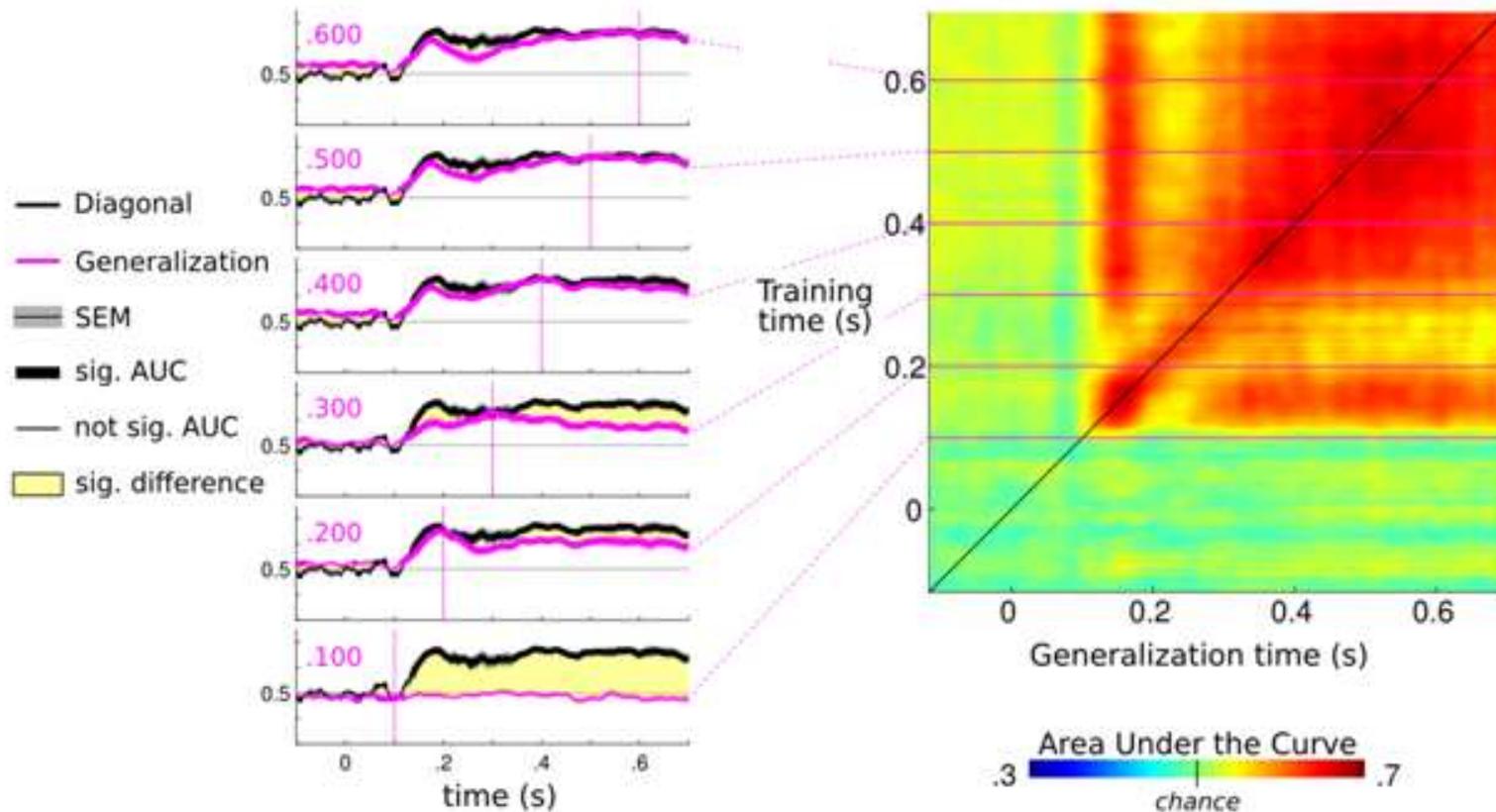
Des dynamiques bien distinctes pour l'effet local et l'effet global

King et al., PLOS One 2014

Décodeur entraîné à discriminer les séquences rares ou fréquentes

L'effet global se caractérise par une vaste matrice carrée: une activation stable et durable.

→ Entrée du signal de nouveauté dans un espace de représentation durable, métastable: l'espace de travail neuronal global.



L'utilisation du décodage en clinique, pour faciliter la détection d'une conscience résiduelle

Sitt, King et al., avec Lionel Naccache, Brain 2014



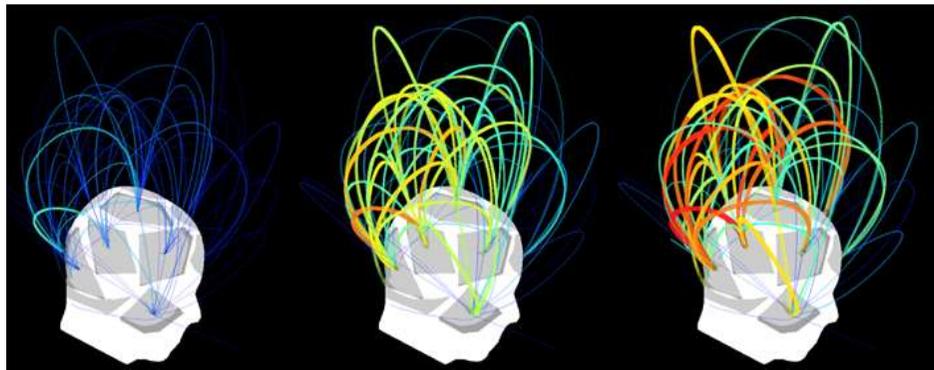
- ~200 patients en état végétatif, de conscience minimale, ou conscients.
- Si l'effet global est présent, le patient est très probablement conscient.

La combinaison de plusieurs marqueurs EEG permet (en partie) d'automatiser le diagnostic et de prédire la récupération.

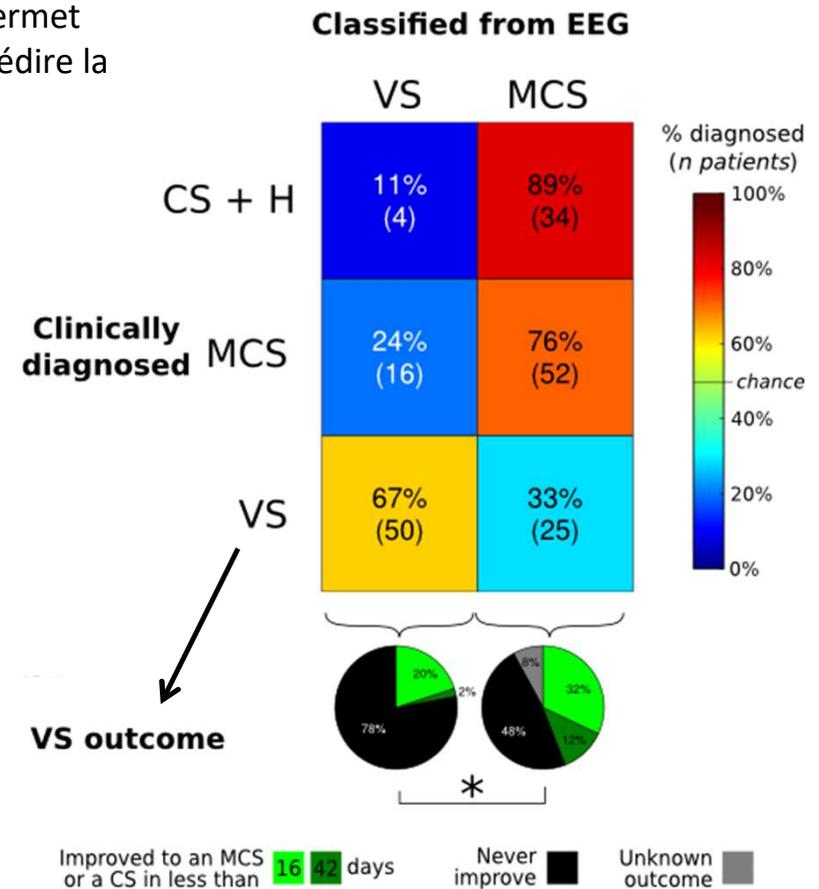
Les marqueurs les plus informatifs sont:

- **L'activation tardive et durable en réponse à un stimulus auditif nouveau**
- **Le partage d'information à longue distance** (dans la bande theta)
- **La complexité de l'EEG**
- **La présence d'ondes rapides** (alpha et theta) et la réduction des ondes lentes (delta)

Vegetative (n=75) Minimally Conscious (n=68) Conscious (n=24)



Sitt, King et al., with Lionel Naccache, Current Biology 2013



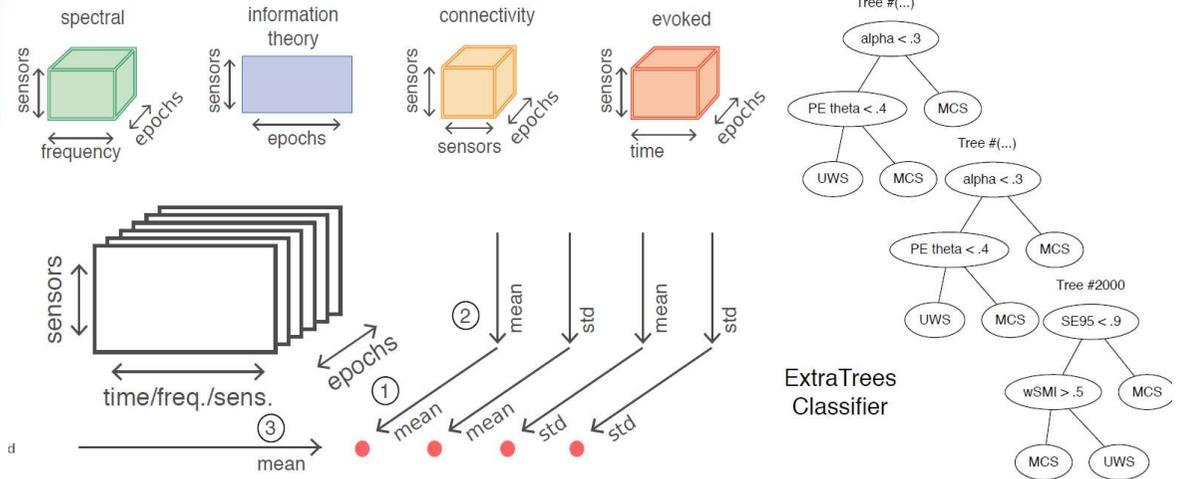
DOC-Forest = popular EEG-markers of consciousness + randomized decision trees classifier

Robust EEG-based cross-site and cross-protocol classification of states of consciousness

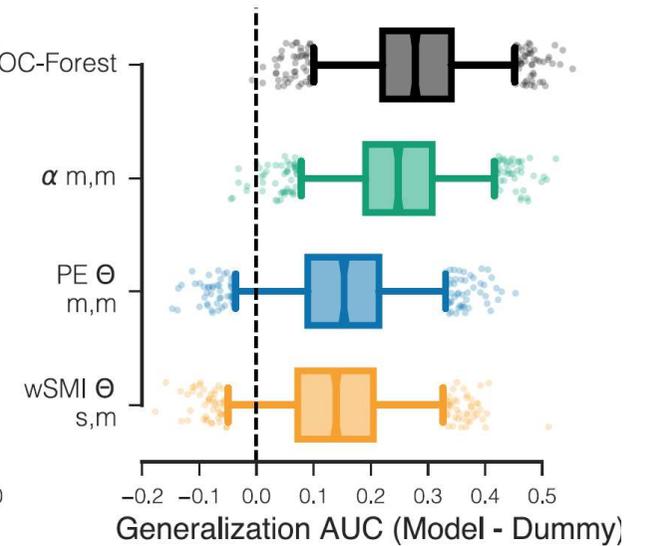
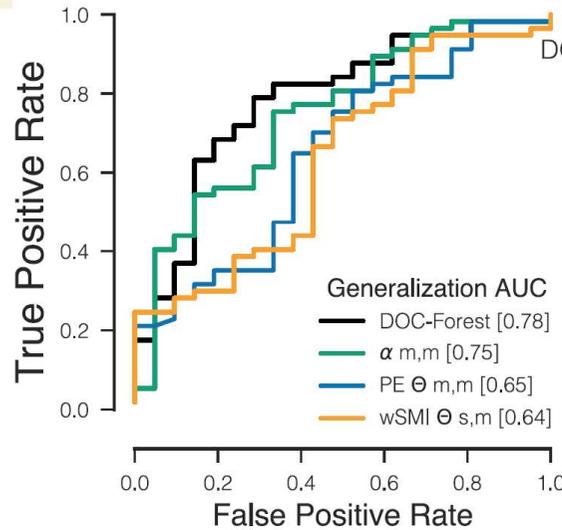
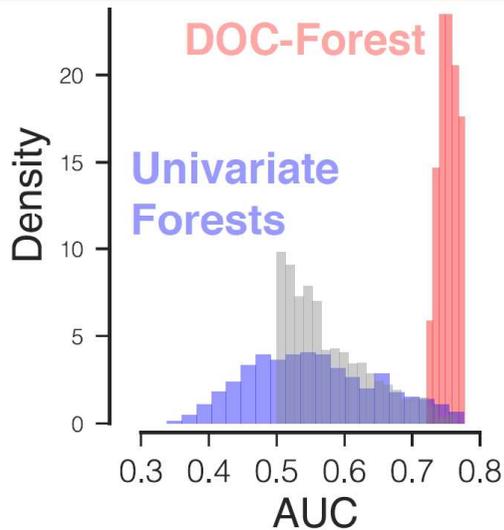
Denis A. Engemann,^{1,2,3,*} Federico Raimondo,^{3,4,5,6,*} Jean-Rémi King,^{2,7,8} Benjamin Rohaut,^{3,9} Gilles Louppe,⁷ Frédéric Faugeras,³ Jitka Annen,¹⁰ Helena Cassol,¹⁰ Olivia Gosseries,¹⁰ Diego Fernandez-Slezak,^{4,5} Steven Laureys,¹⁰ Lionel Naccache,^{3,6} Stanislas Dehaene^{2,11} and Jacobo D. Sitt^{3,6}

*These authors contributed equally to this work.

Determining the state of consciousness in patients with disorders of consciousness is a challenging practical and theoretical problem. Recent findings suggest that multiple markers of brain activity extracted from the EEG may index the state of consciousness in the human brain. Furthermore, machine learning has been found to optimize their capacity to discriminate different states of consciousness in clinical practice. However, it is unknown how dependable these EEG markers are in the face of signal variability because of different EEG configurations, EEG protocols and subpopulations from different centres encountered in practice. In this study we analysed 327 recordings of patients with disorders of consciousness (148 unresponsive wakefulness syndrome and 179 minimally conscious state) and 66 healthy controls obtained in two independent research centres (Paris Pitié-Salpêtrière and Liège).



Generalization from Paris (task-EEG) to Liège (rest-EEG) → complementary role of θ - α band dynamics



Exemple 2: Décoder les étapes d'une opération arithmétique

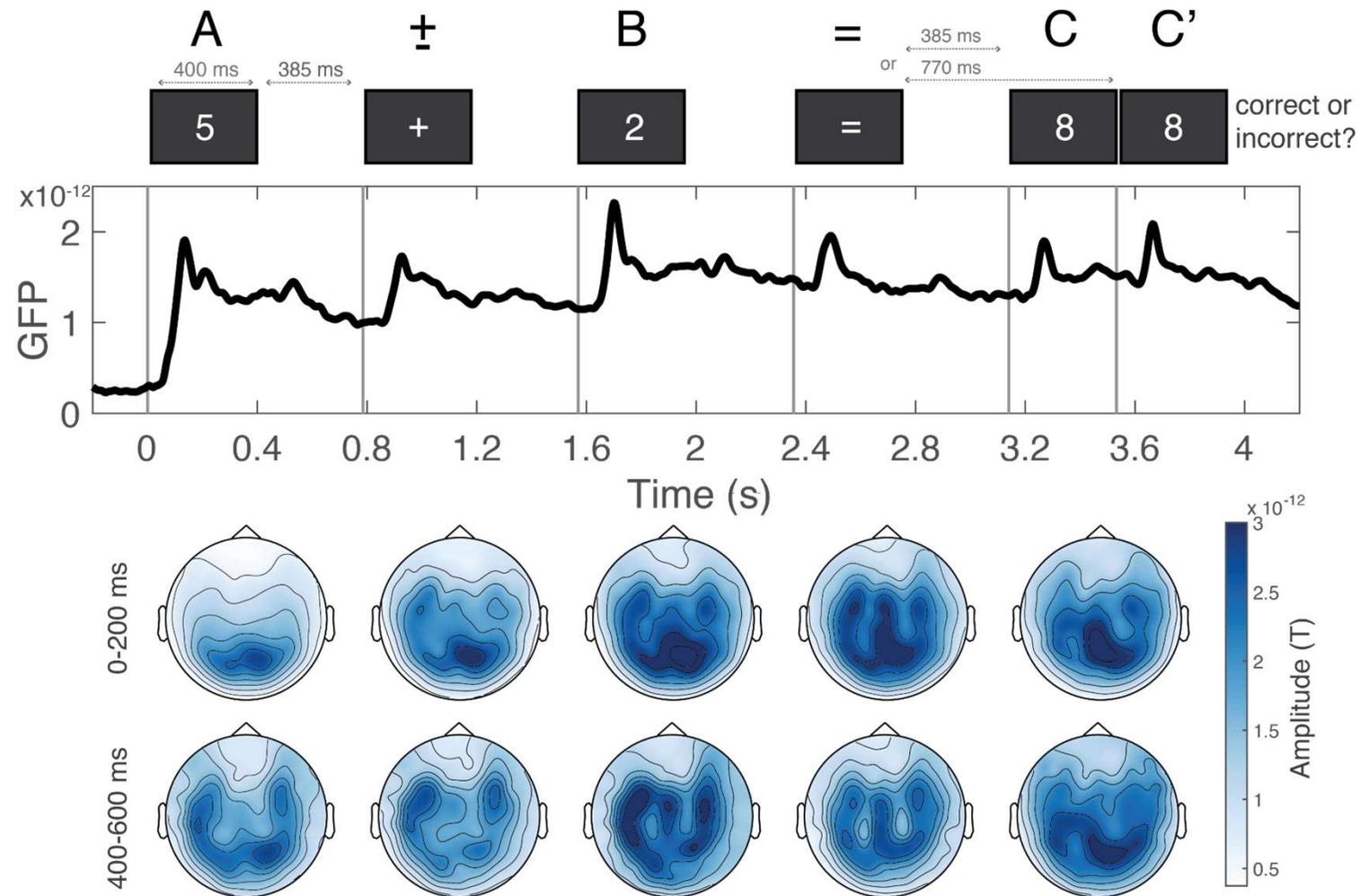
Pinheiro-Chagas, P., Piazza, M., & Dehaene, S. (2018). Decoding the processing stages of mental arithmetic with magnetoencephalography. *Cortex*. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.07.018>

Les sujets voient une addition ou une soustraction apparaître de façon séquentielle.

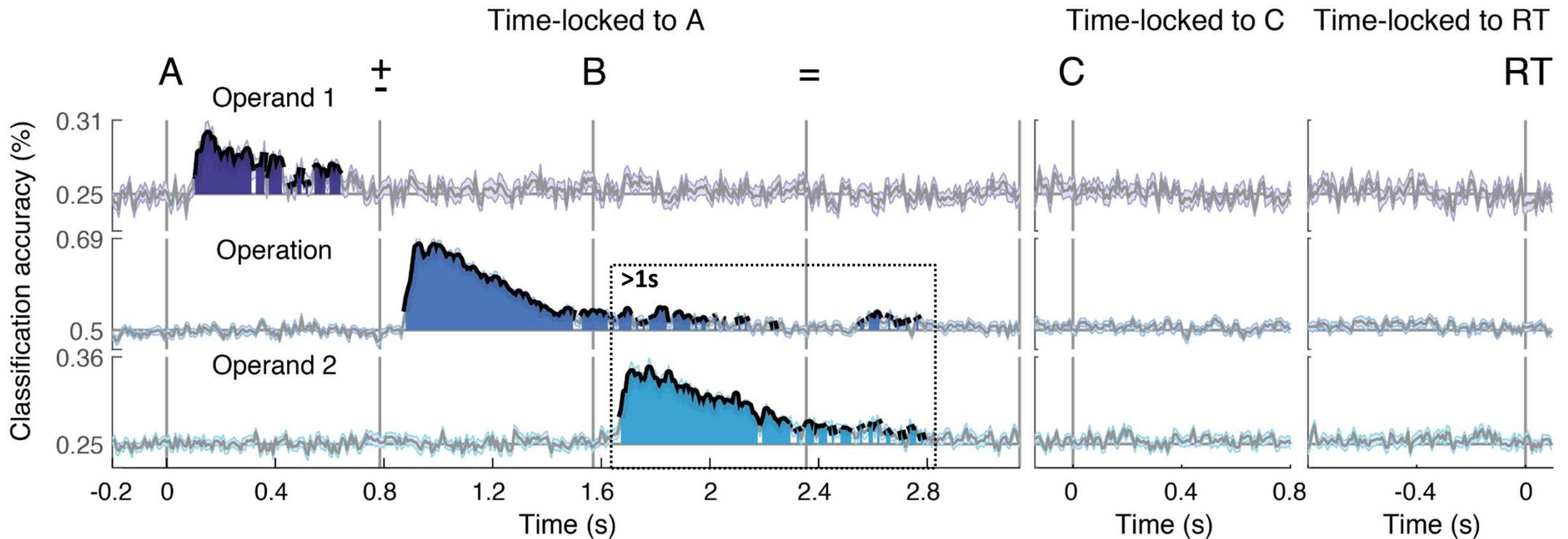
Les participants décident, le plus vite possible, si le résultat est vrai ou faux.

Peut-on decoder chaque étape?

- A = 3, 4, 5, 6
 - B = 0, 1, 2, 3
 - Résultat = 0 – 9 (avec souvent 3, 4, 5, 6 - 50 essais chacun)
 - C – résultat proposé = 0 – 9
- Le résultat est faux dans 50% des essais (distance = 1, 2, 3, ou 4).

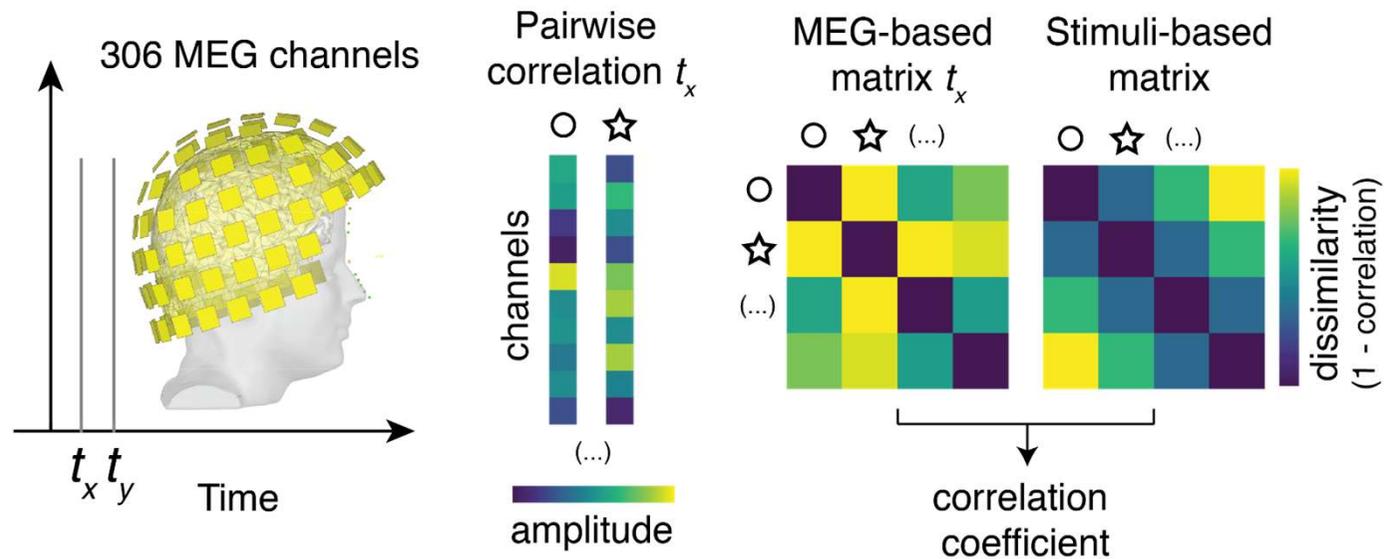


Le décodage de la donnée du problème arithmétique

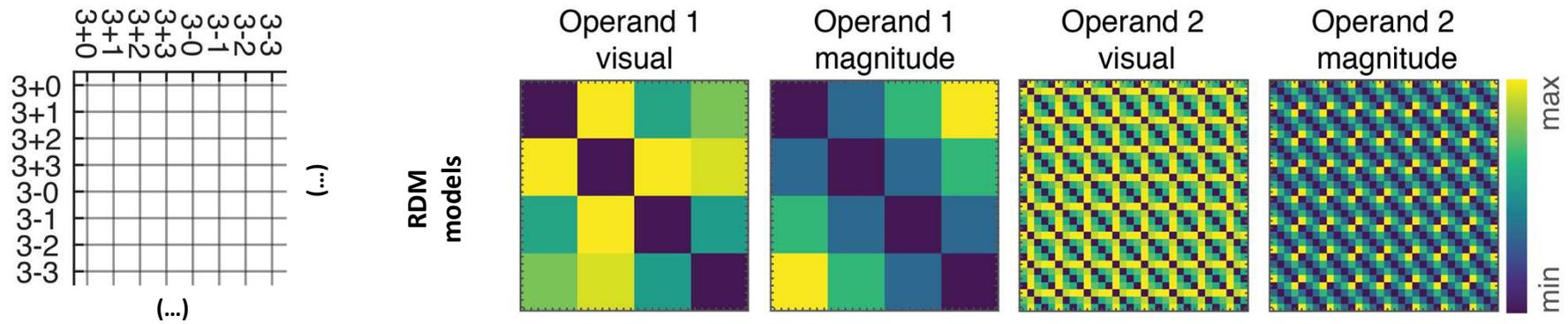


- Opérande 1: Activité brève et transitoire.
- Signe d'opération (+ ou -): Activité plus soutenue, et continuant durant la présentation du second opérande, avec un rebond au moment de la présentation du signe =
- Opérande 2: Décodage plus long que l'opérande 1, et se prolongeant pendant la présentation du signe =
 → Activité correspondant à la perception, mais aussi au calcul lui-même

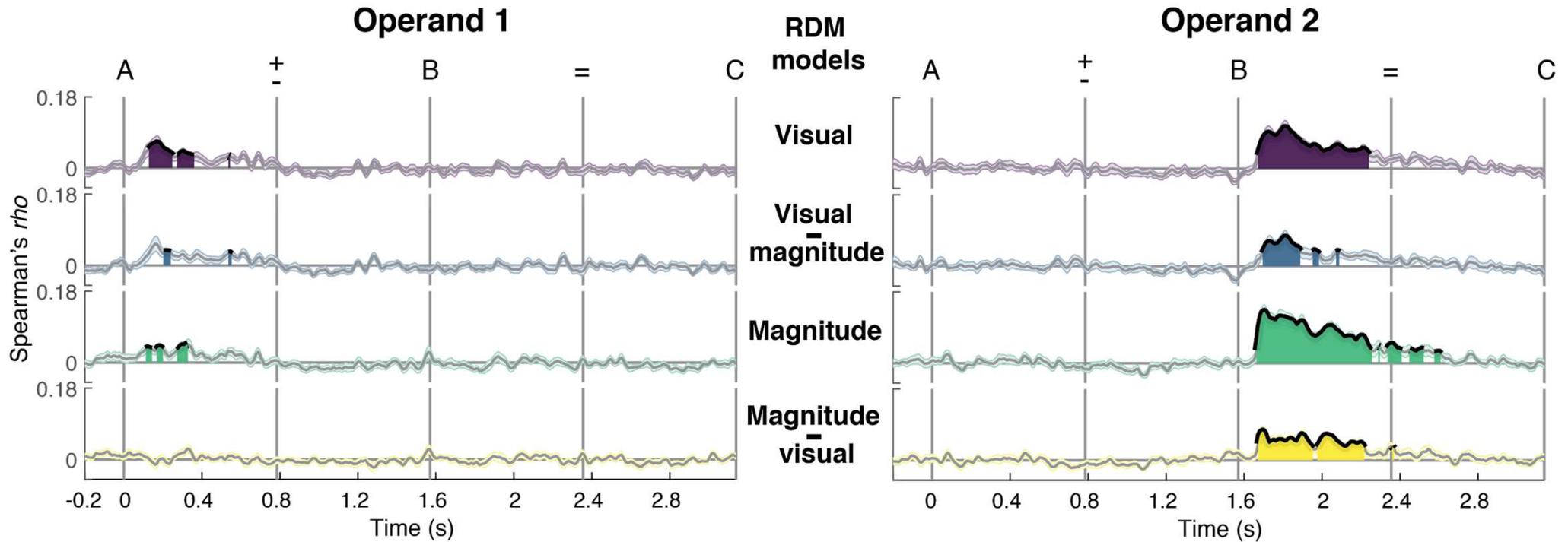
Quels sont les codes activés? Analyse de la similarité des représentations



- La matrice de similarité empirique est calculée en chaque point de temps t_x , t_y ..., et pour chaque sujet
- Une régression permet d'estimer la contribution de différents modèles



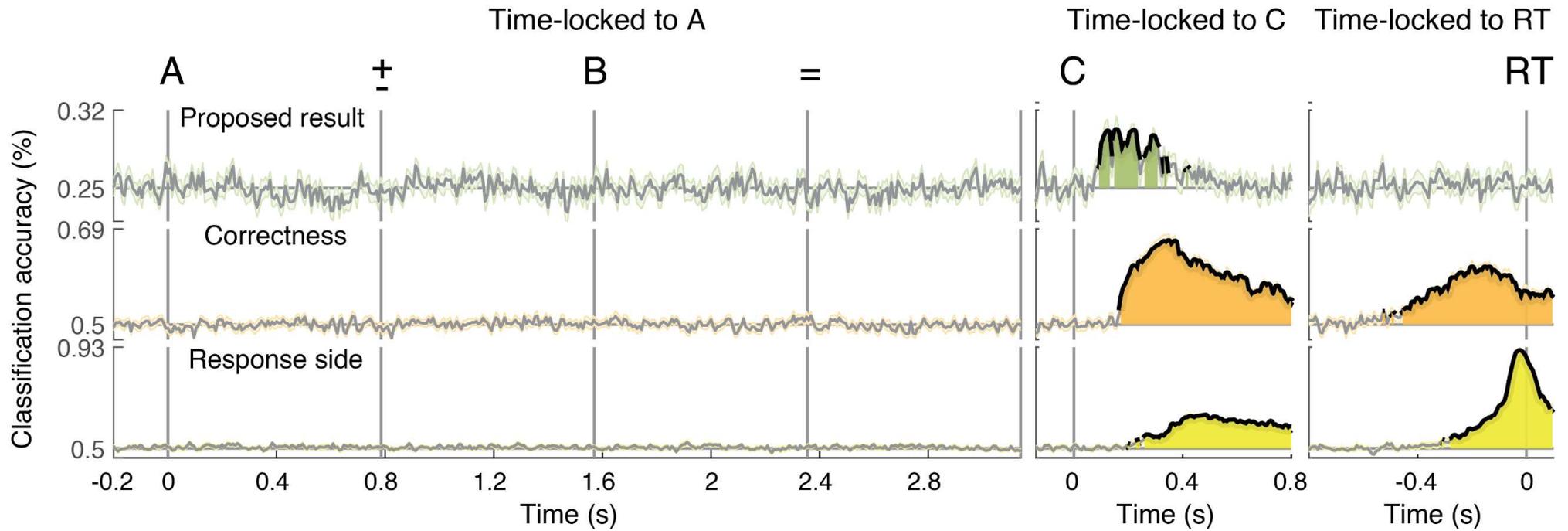
Quels sont les codes activés? Analyse de la similarité des représentations



- Opérande 1: le code visuel est prépondérant

- Opérande 2: le code visuel et le code de grandeur numérique sont tous deux activés, avec des dynamiques différentes.

Le décodage des étapes de la décision



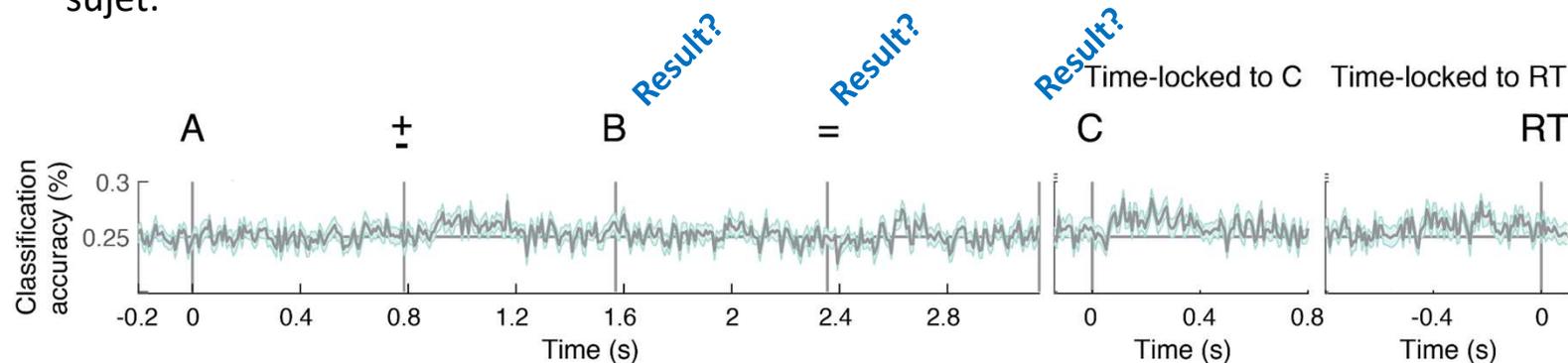
3 étapes séquentielles, avec recouvrement :

1. Identité du résultat proposé
2. Décision : est-il correct ou incorrect?
3. Appui sur le bouton de réponse

Une déception: pas de décodage du résultat de l'opération

Pinheiro-Chagas, P., Piazza, M., & Dehaene, S. (2018). Decoding the processing stages of mental arithmetic with magnetoencephalography. *Cortex*. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2018.07.018>

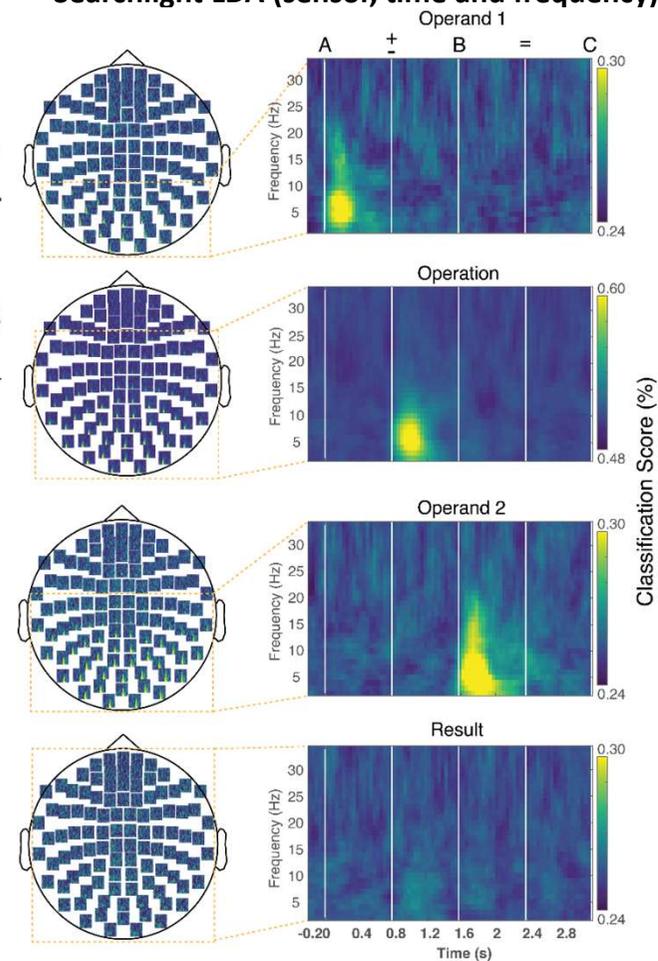
On ne parvient pas à décoder l'identité du résultat, qui doit pourtant être calculé par le sujet:

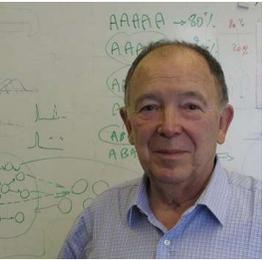


- Ni après le second opérande, ni au moment de la présentation du résultat proposé
- Même avec un décodeur qui cherche dans tout l'espace des capteurs et des fréquences
- Même avec un décodeur Riemannien et non une machine à vecteur de support (SVM)

Il reste donc un petit mystère: comment est codé un objet de pensée généré de façon purement mentale, de l'intérieur ?

Searchlight LDA (sensor, time and frequency)





Jean-Pierre Changeux

Exemple 3. Analyser la dynamique de l'accès à la conscience et tester l'hypothèse de l'espace de travail neuronal global

Dehaene & Changeux, 1998, 2003, 2005, 2011; Dehaene & Naccache, 2001



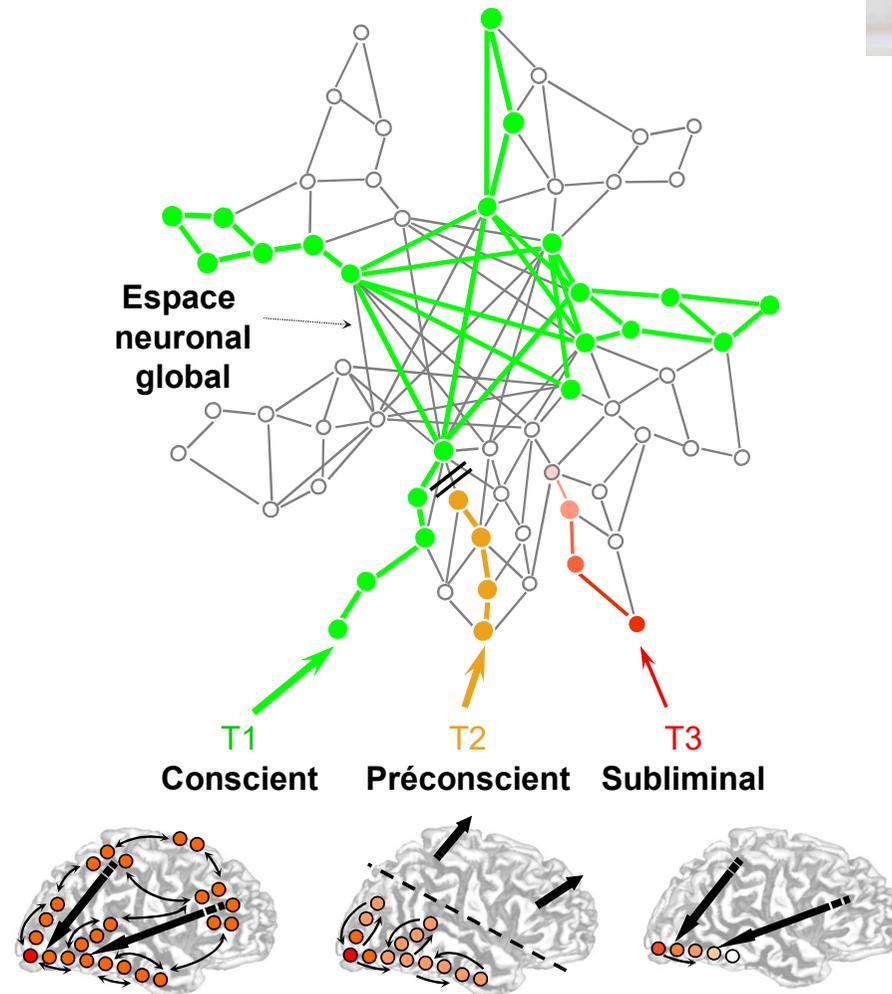
Lionel Naccache

Le cerveau comprend de nombreux processeurs spécialisés qui traitent les informations non-consciemment.

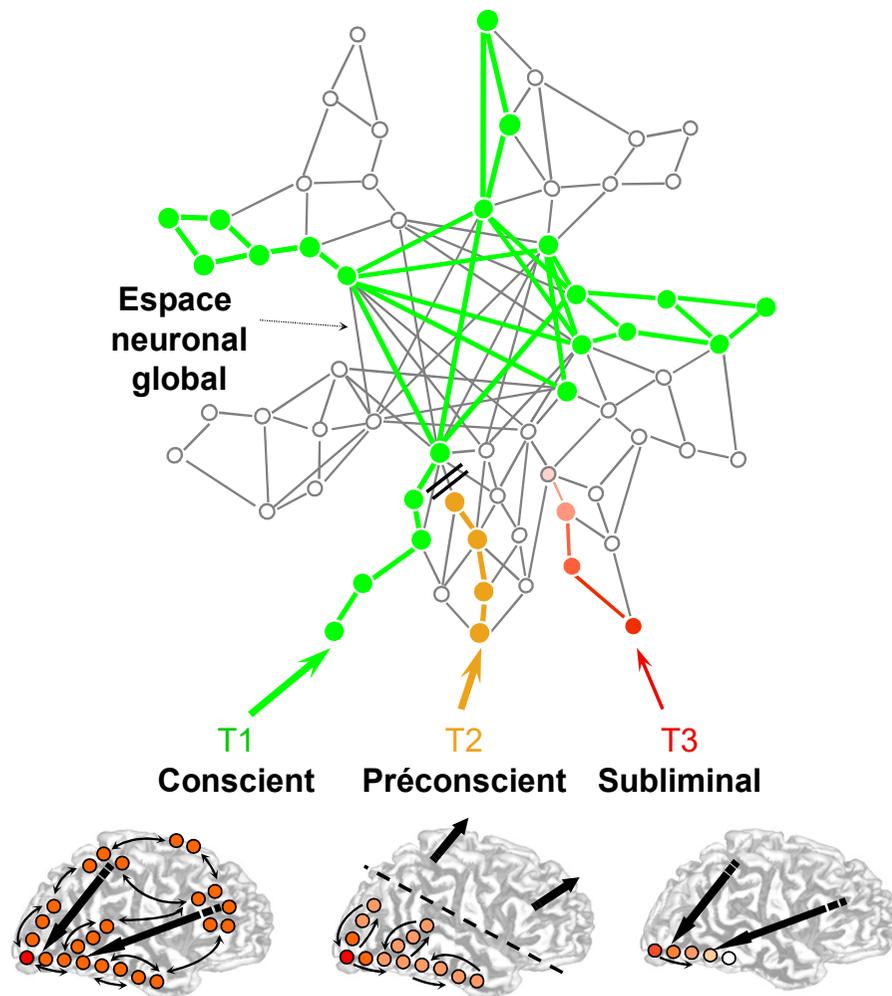
Ce que nous appelons « prise de conscience » correspond à l'entrée d'une information dans un système neuronal distinct:

l'**espace de travail neuronal global**, un système de neurones denses dans les régions préfrontales et pariétales, dont les axones longs diffusent les informations globalement.

L'information consciente devient stable et disponible à l'ensemble des processeurs, ce qui permet de l'utiliser avec flexibilité et de la rapporter aux autres.



Deux manières d'interférer avec la prise de conscience

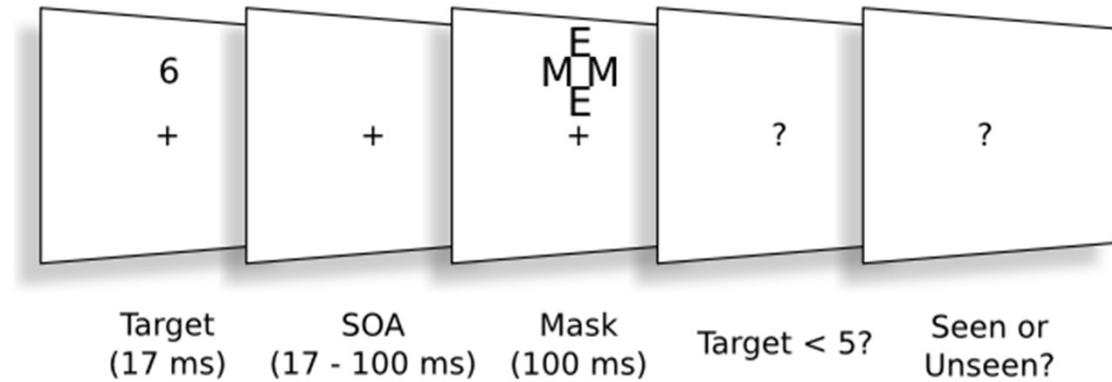


En réduisant la force du signal sensoriel.
Le masquage, par exemple, interrompt l'activité entrante et la réduit à une brève impulsion, incapable de franchir le seuil d'ignition globale
= condition subliminale

En induisant une compétition centrale pour l'accès à l'espace de travail global
Les paradigmes de double tâche, par exemple, occupent le sujet avec une première tâche et l'empêchent de se concentrer sur un second stimulus, qui doit attendre dans un buffer sensoriel.
= condition préconsciente

L'imagerie cérébrale du masquage

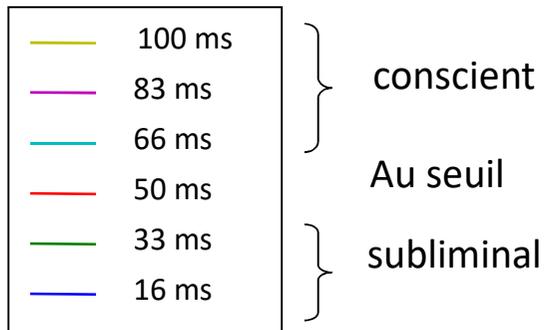
Une expérience paramétrique : démasquer progressivement un chiffre



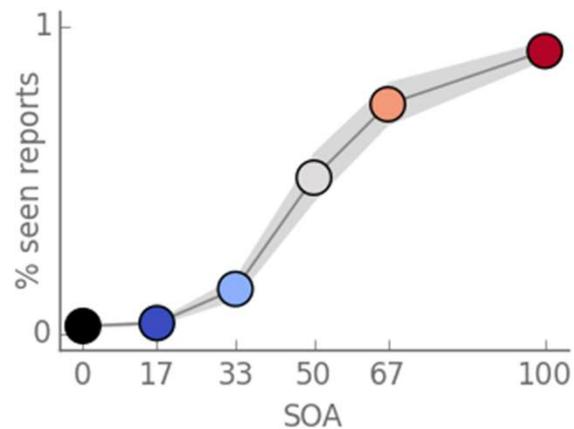
Questions:

- Quelle est la profondeur de traitement d'un stimulus inconscient
- Quels changements d'activité cérébrale accompagnent la prise de conscience?

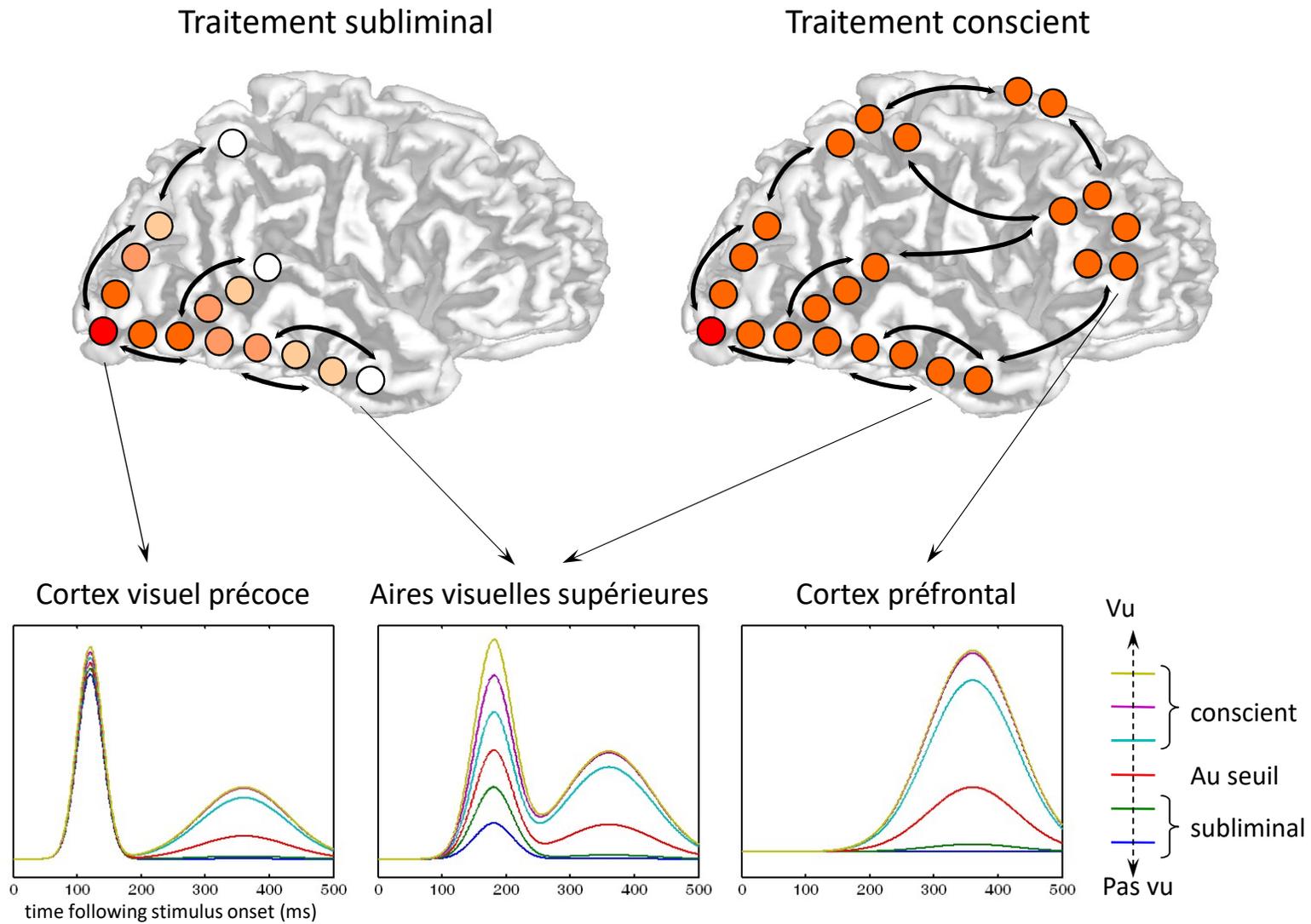
Le délai affecte la prise de conscience:



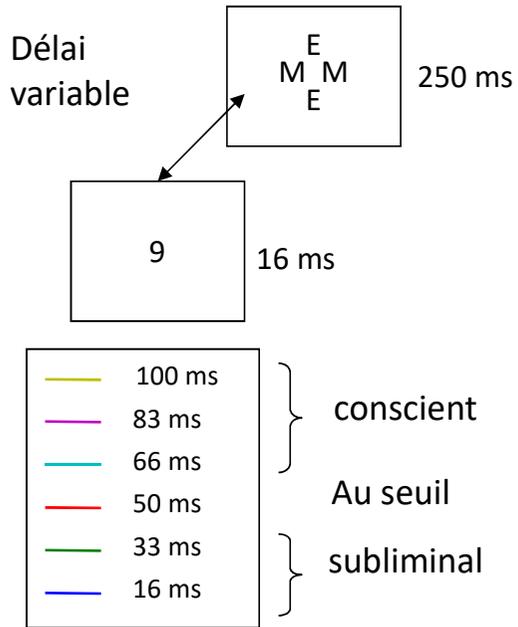
Rapport subjectif de « voir » le chiffre



Prédictions du modèle de l'espace de travail neuronal global



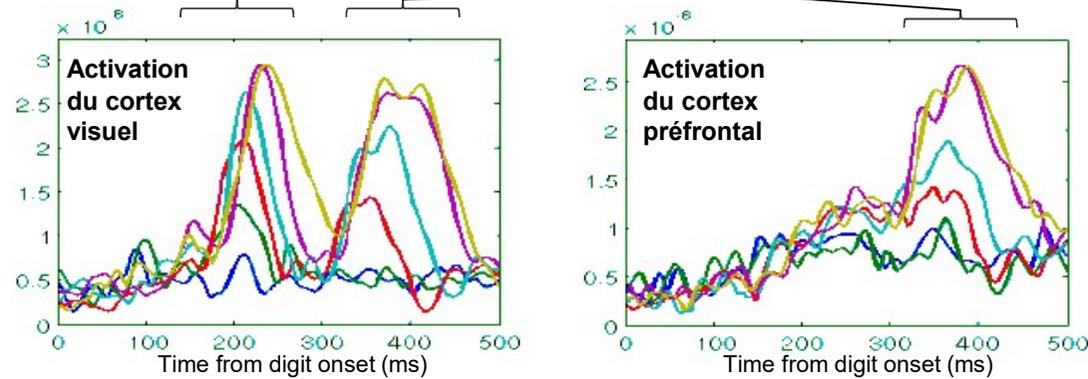
Une signature de l'accès à la conscience: l'embrassement tardif (*ignition*)



1. Accumulation linéaire d'evidence sensorielle

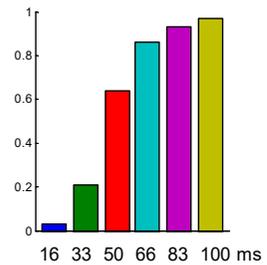
2. Embrassement tout-ou-rien

Delcul et al, PLOS Biology 2007

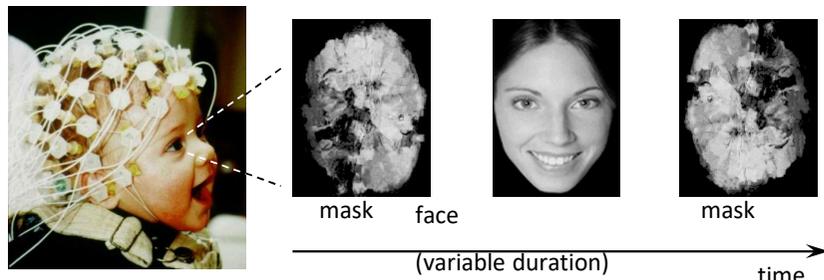
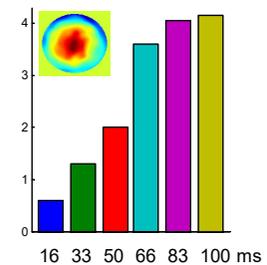


EEG et MEG chez l'adulte: Del Cul et al, PLOS Biology 2007; Charles et al, 2013, 2014

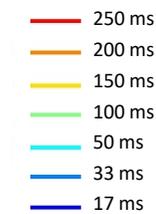
Fraction d'essais "vus"



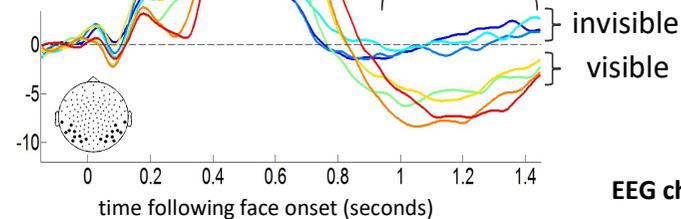
Taille de l'onde P3



1. Accumulation linéaire



2. Embrassement tout-ou-rien

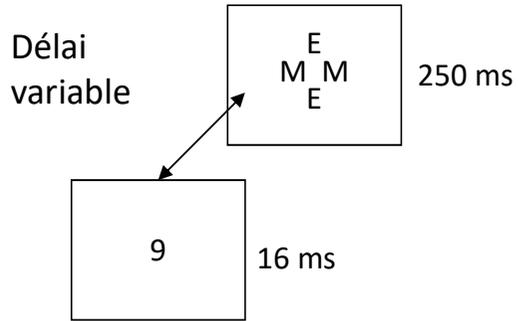


EEG chez le bébé: Kouider et al, Science 2013

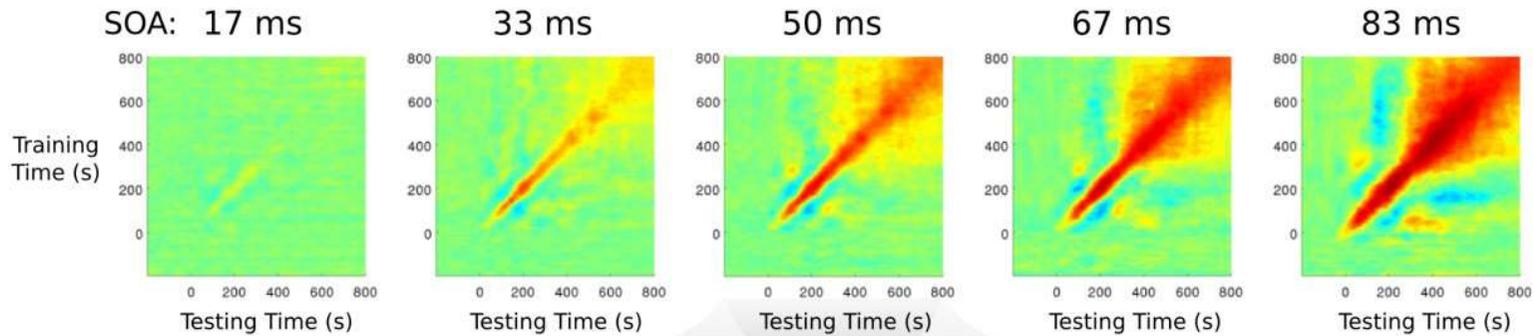
Le décodage révèle deux étapes:

1. Cascade sérielle d'activité précoce
2. accès à une représentation métastable dans le cas conscient

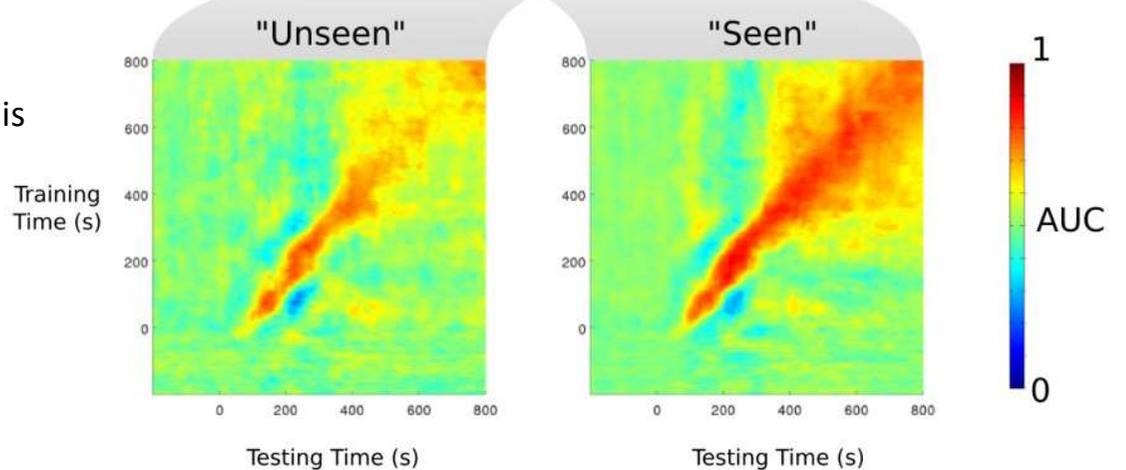
King, Charles & Dehaene



- 100 ms
 - 83 ms
 - 66 ms
 - 50 ms
 - 33 ms
 - 16 ms
- } conscient
- } Au seuil
- } subliminal



On entraîne un décodeur à distinguer les essais « présents » et « absents »



La métastabilité tardive de l'activité cérébrale est une signature de la conscience. (voir aussi Schurger et al., Science, 2009; Schurger et al., PNAS 2015)

Décodage du contenu conscient et non-conscient

Salti, M., Monto, S., Charles, L., King, J.-R., Parkkonen, L., & Dehaene, S. (2015). Distinct cortical codes and temporal dynamics for conscious and unconscious percepts. *ELife*, 4. <https://doi.org/10.7554/eLife.05652>



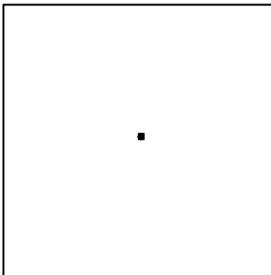
Objectif: répondre à deux critiques des expériences précédentes:

Critique 1:

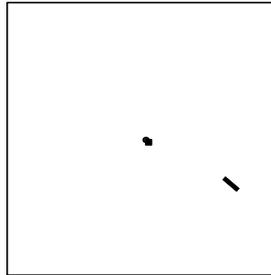
Le simple contraste entre essais vus et pas vus pourrait refléter des processus non-spécifiques (attention, alerte, surprise).

Prédiction plus spécifique : L'activité tardive doit contenir des informations décodables sur l'identité du stimulus perçu, qui seraient amplifiées dans les essais conscients et absentes dans les essais non conscients?

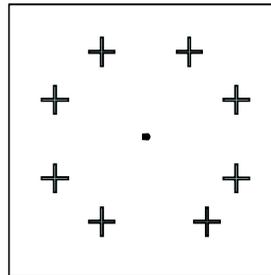
Fixation (800 ms)



Target (33 ms)



Mask (400 ms)



- Tâche = rapporter **immédiatement** la position de la barre
- Le contraste du masque est ajusté pour chaque sujet, afin de se situer au seuil

Critique 2:

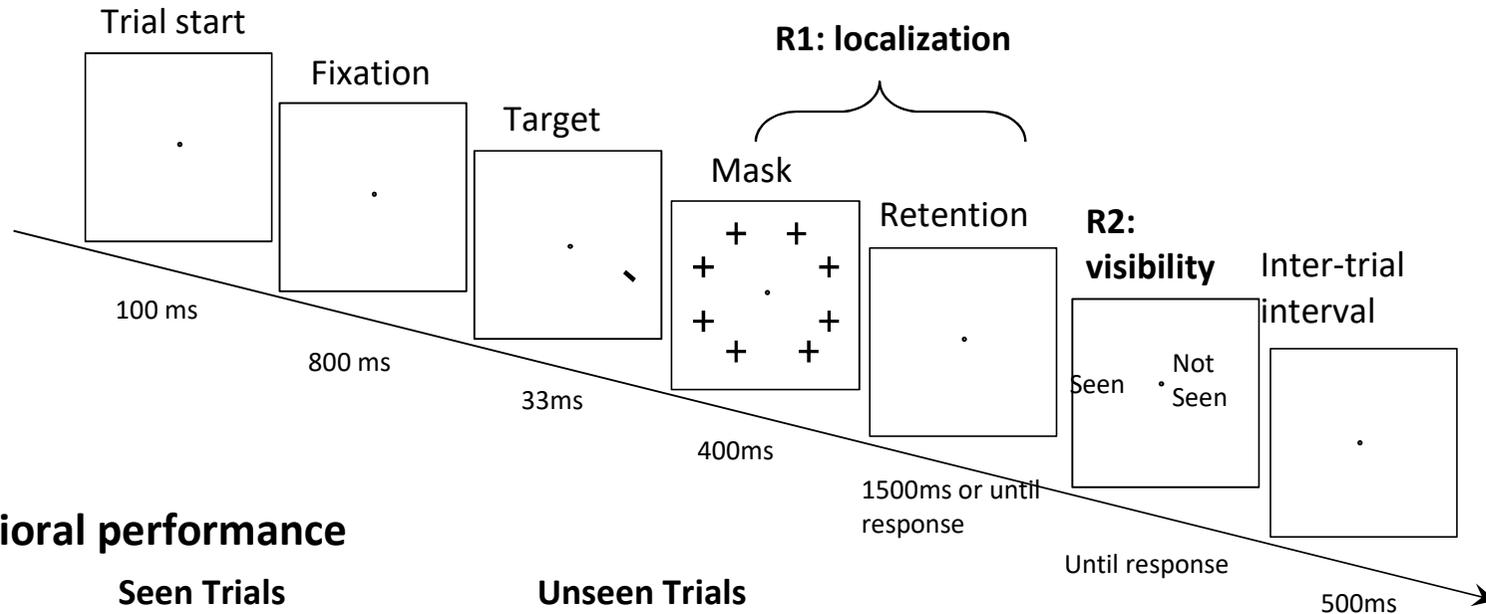
L'amplification tardive de l'activité pourrait refléter la performance supérieure dans les essais conscients.

→ Choix d'une tâche spatiale qui conduit à un nombre important d'essais avec « vision aveugle » (**blindsight**) où le sujet réussit la tâche tout en déclarant ne pas voir le stimulus.

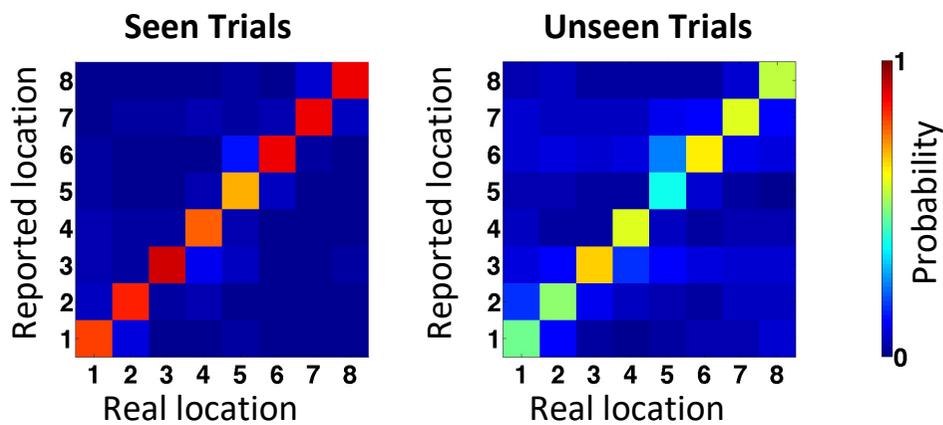
→ Comparaison des essais « vus » et des essais « pas vus, corrects » : stimulus physiquement identique, réponse identique, et performance réussie, mais avec ou sans conscience du stimulus.

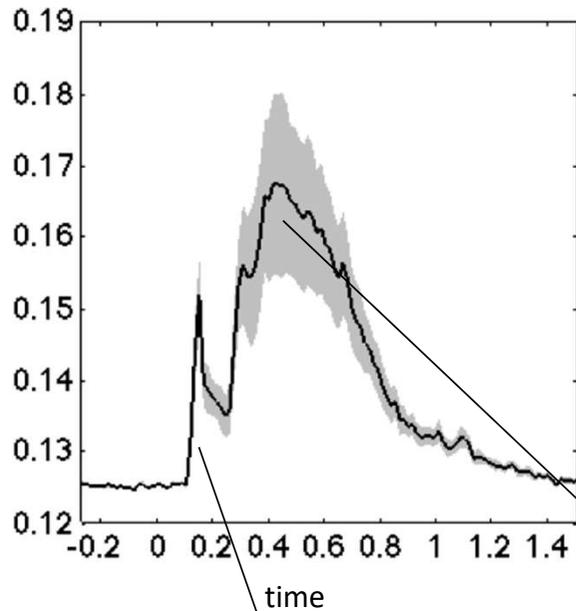
Comportement: Blindsight

Experimental design



Behavioral performance





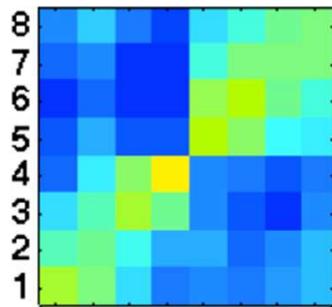
Décodage de la position d'une barre flashée pendant 33 ms

Chacune des 8 positions peut être décodée par une machine à vecteurs de support (*support vector machine* ou SVM)

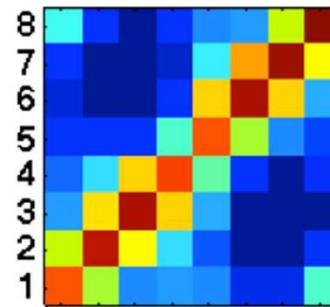
147 ms

428 ms

decoded location



real location

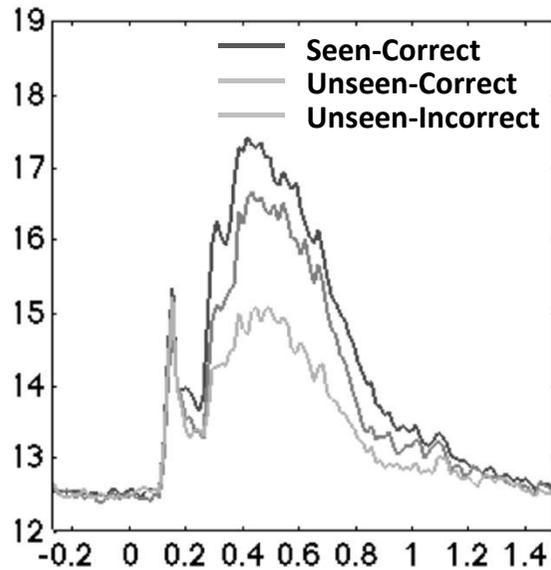


real location

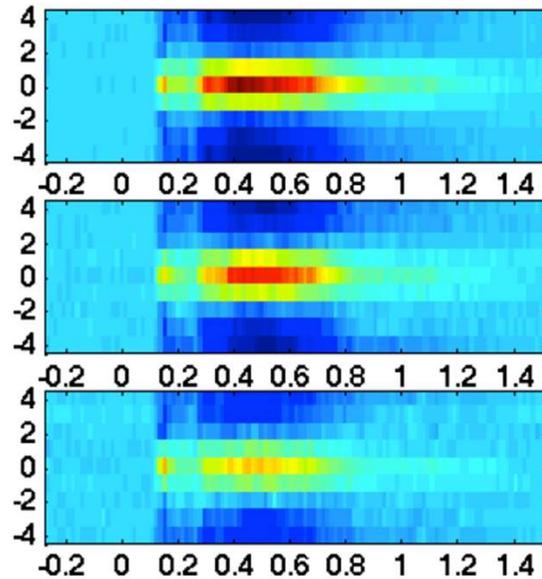
Dans une fenêtre tardive, le décodage est bien meilleur pour les essais vus

Même lorsque la performance est égalisée

Le code neural de la position de la cible est **amplifié** et **plus durable** lors des essais conscients.



distance from correct location



Seen-Correct

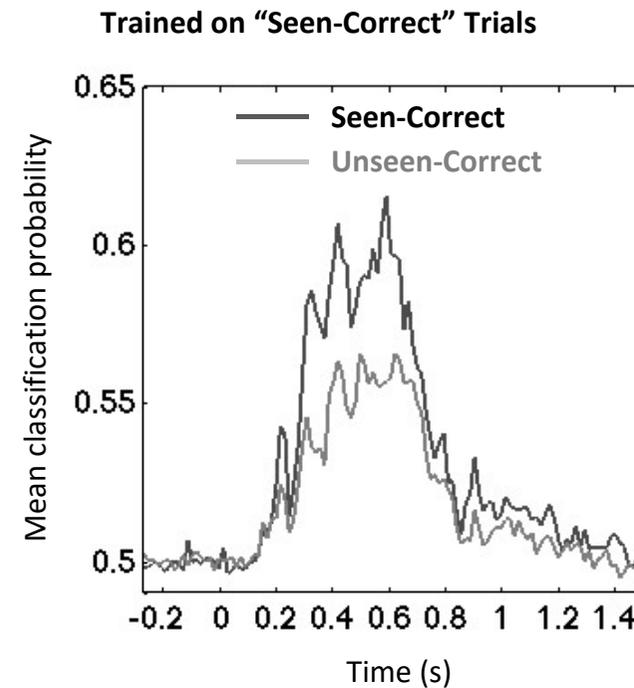
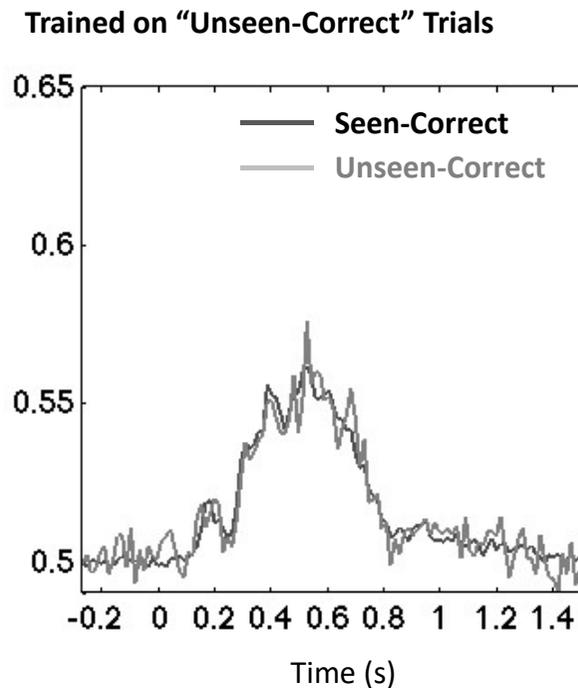
Unseen-Correct

Unseen-Incorrect

La généralisation est asymétrique: les essais conscients contiennent plus d'information que les essais non-conscients

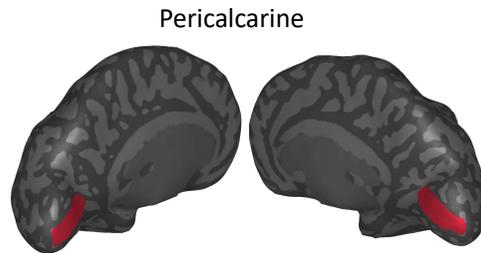
On teste la **généralisation** du décodeur de position (réduit au décodage des essais à droite vs à gauche, dû au nombre plus faible d'essais)

- Généralisation des essais non-conscients aux essais conscients : généralisation totale
→ Les mêmes processeurs activés par l'information subliminale sont recrutés pour le traitement conscient.
- Généralisation des essais conscients aux essais non-conscients: généralisation partielle
→ Un stimulus conscient contacte des **régions** ou des **codes neuraux supplémentaires propres à l'expérience consciente**.

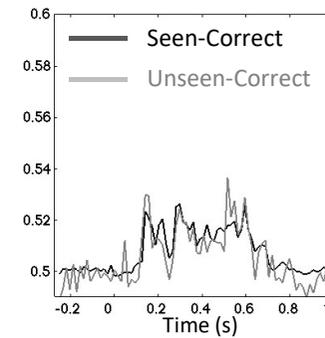


Les sources de ces effets: principalement un réseau pariéto-préfrontal

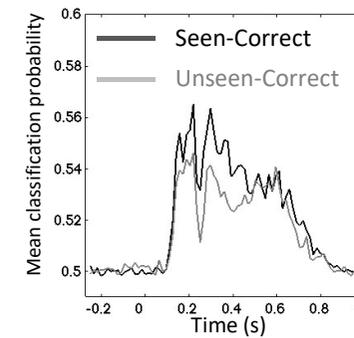
- Reconstruction des sources distribuées à chaque essai
- Décodage à partir de différentes régions d'intérêt



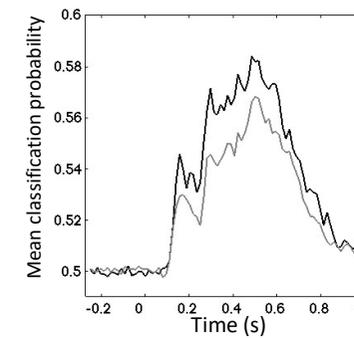
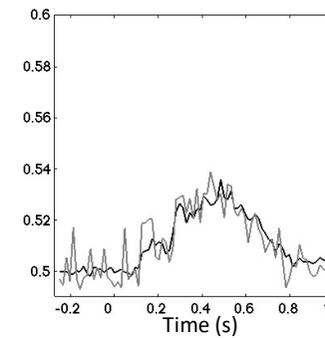
Trained on "Unseen correct"



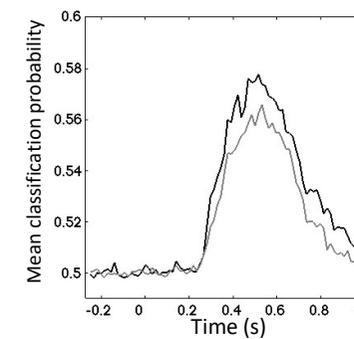
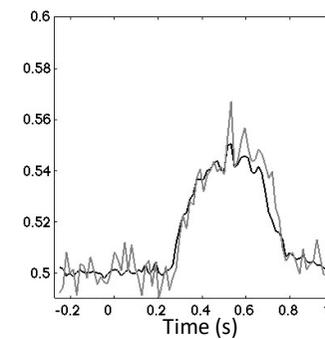
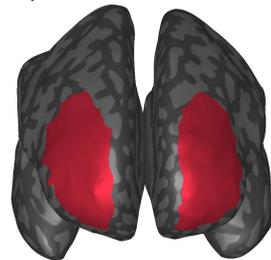
Trained on "Seen correct"



Superior-Parietal cortex



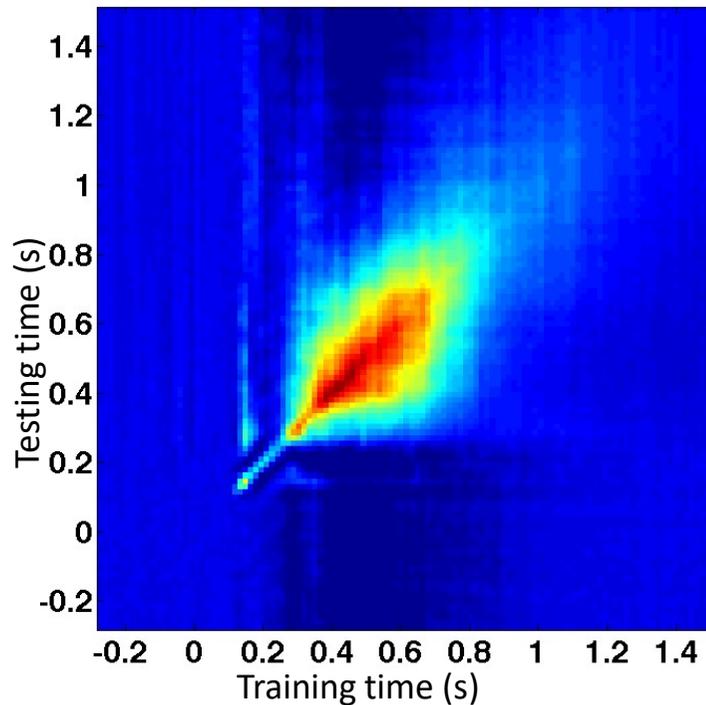
Superior Frontal cortex



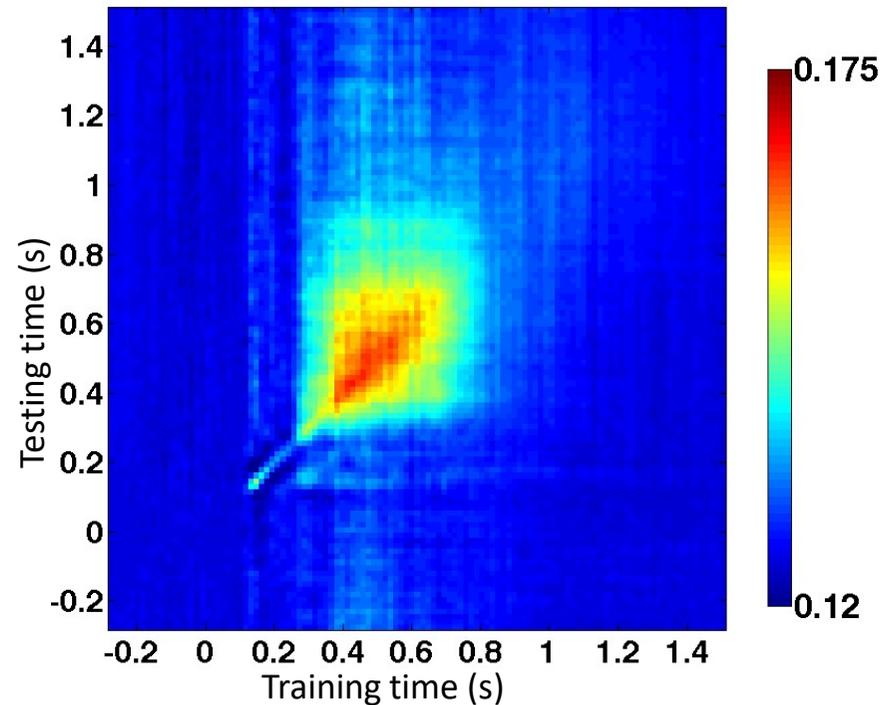
La dynamique de l'accès à la conscience: Généralisation à travers le temps

- On entraîne le décodeur au temps t , et on teste sa généralisation au temps t'
- Le code de la position spatiale est transitoire entre 100 et ~ 300 ms, puis devient plus stable

Seen correct

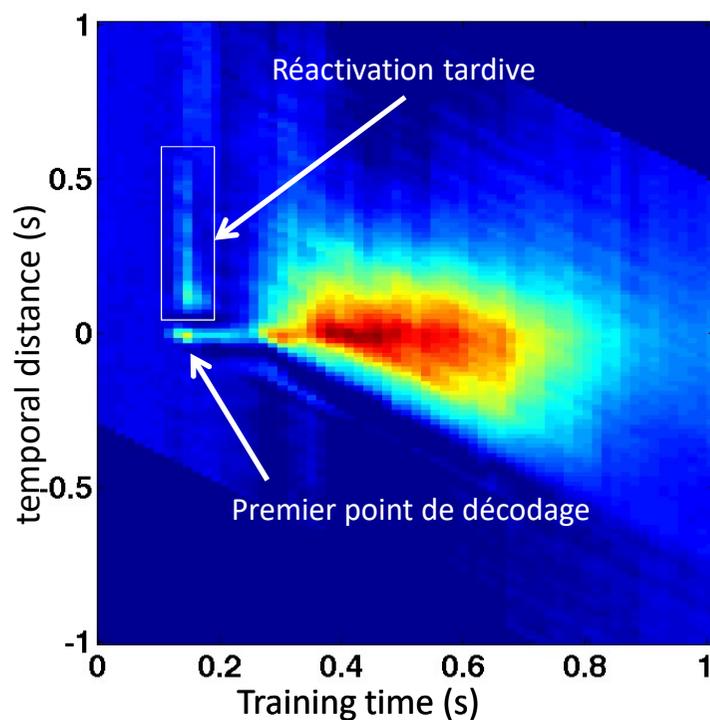


Unseen correct

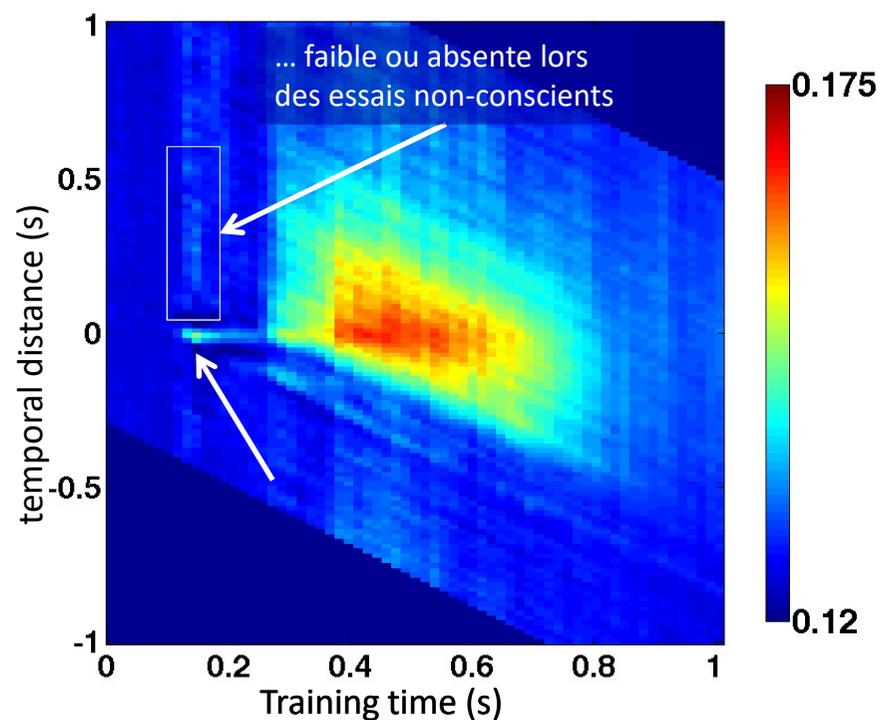


Généralisation en fonction de la distance temporelle

Seen correct



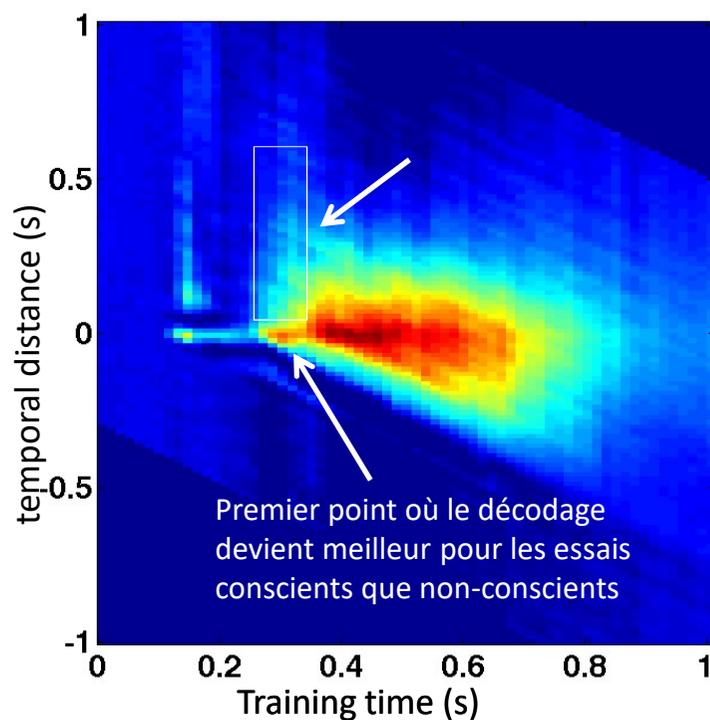
Unseen correct



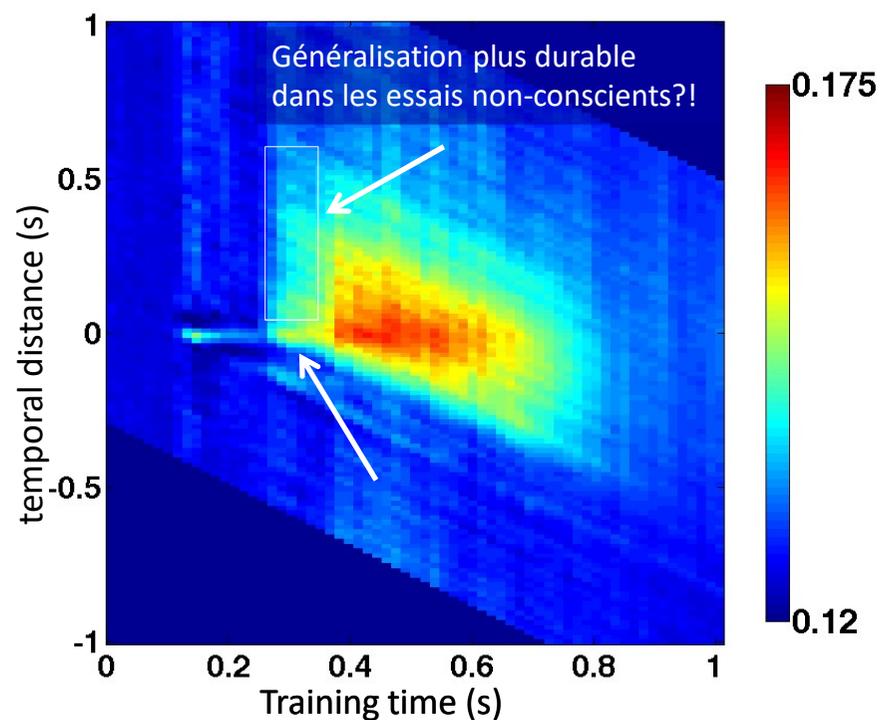
On peut redessiner ces données, mais cette fois en portant, sur l'axe des y, la distance de généralisation dans le temps (en avant ou en arrière).

Généralisation en fonction de la distance temporelle

Seen correct



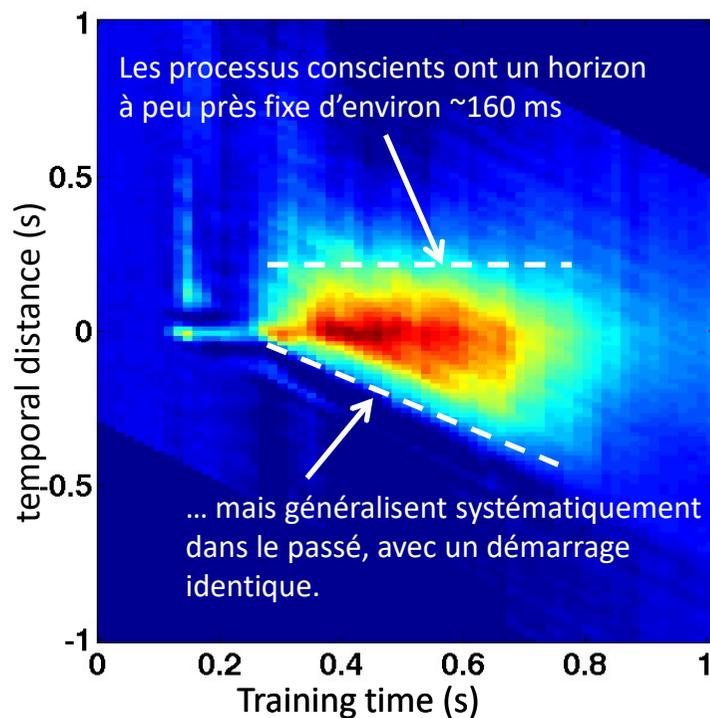
Unseen correct



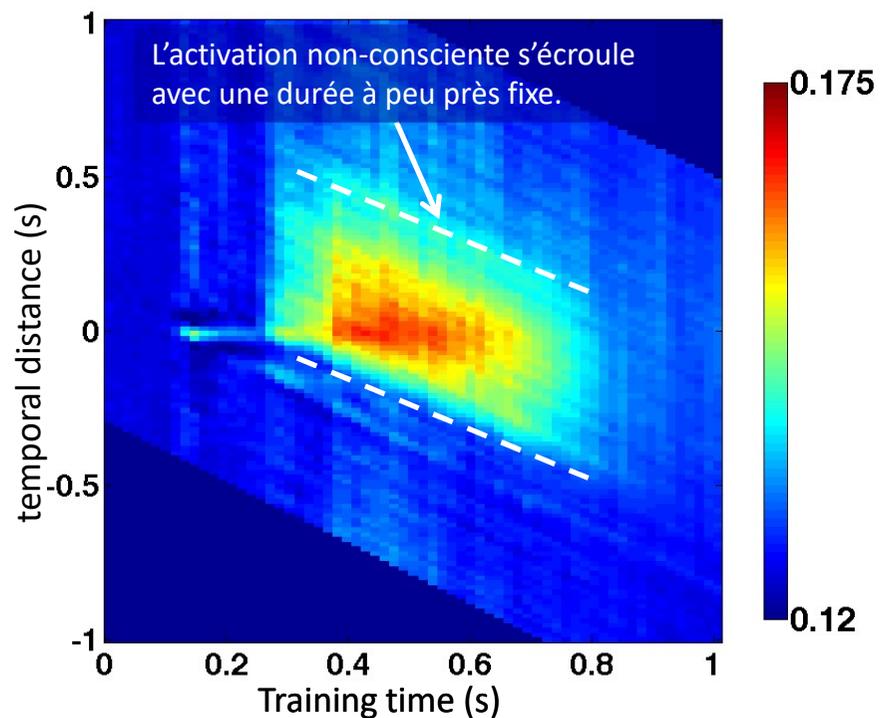
On peut redessiner ces données, mais cette fois en portant, sur l'axe des y, la distance de généralisation dans le temps (en avant ou en arrière).

Généralisation en fonction de la distance temporelle

Seen correct



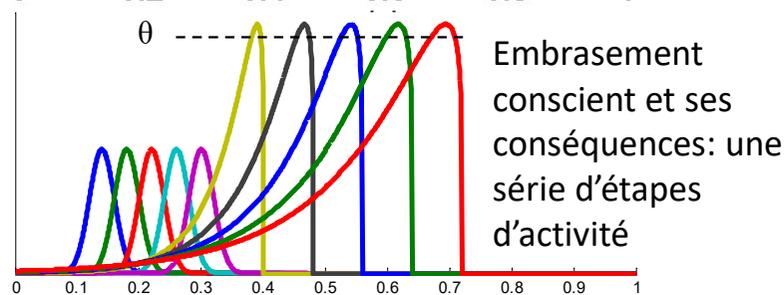
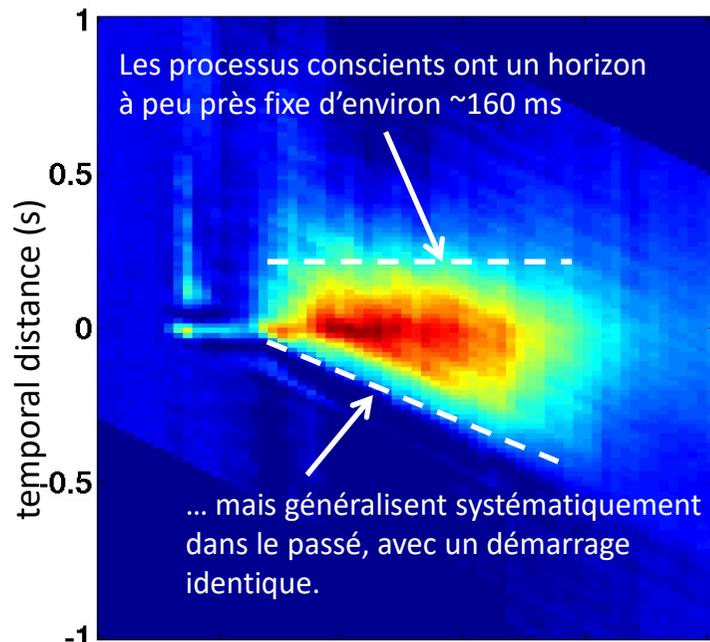
Unseen correct



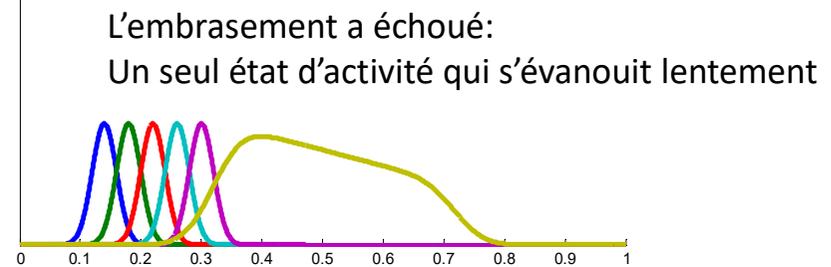
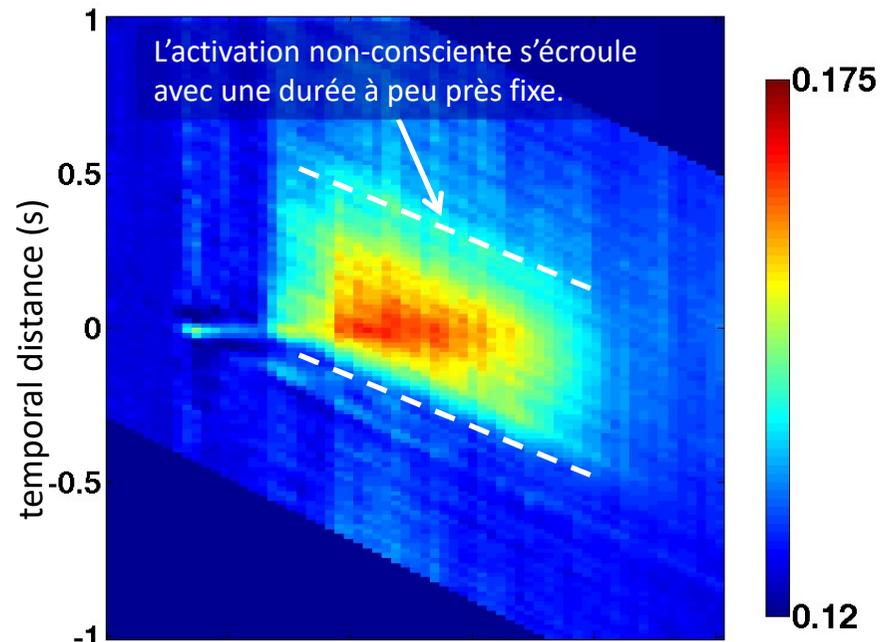
On peut redessiner ces données, mais cette fois en portant, sur l'axe des y, la distance de généralisation dans le temps (en avant ou en arrière).

Un modèle plausible de la dynamique des essais conscients et non-conscients

Seen correct



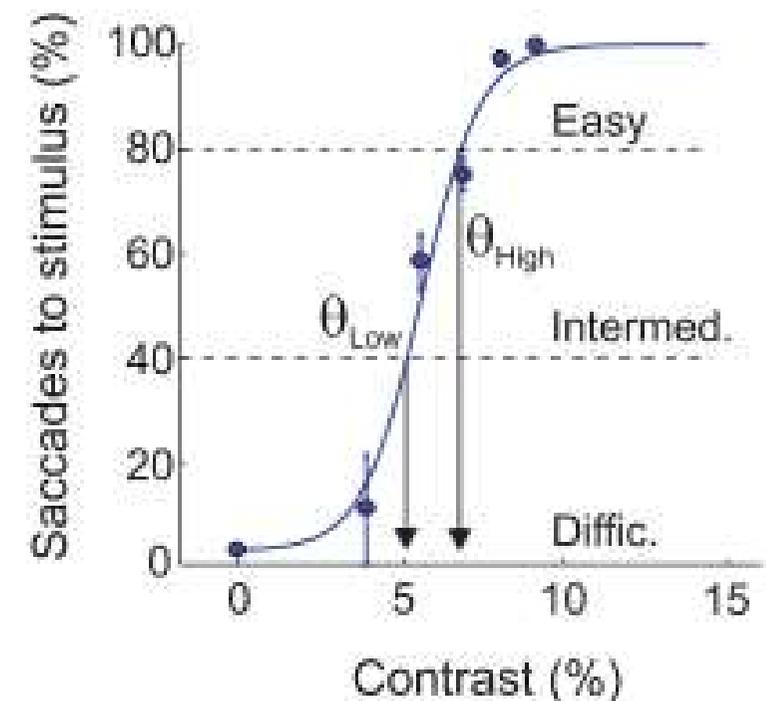
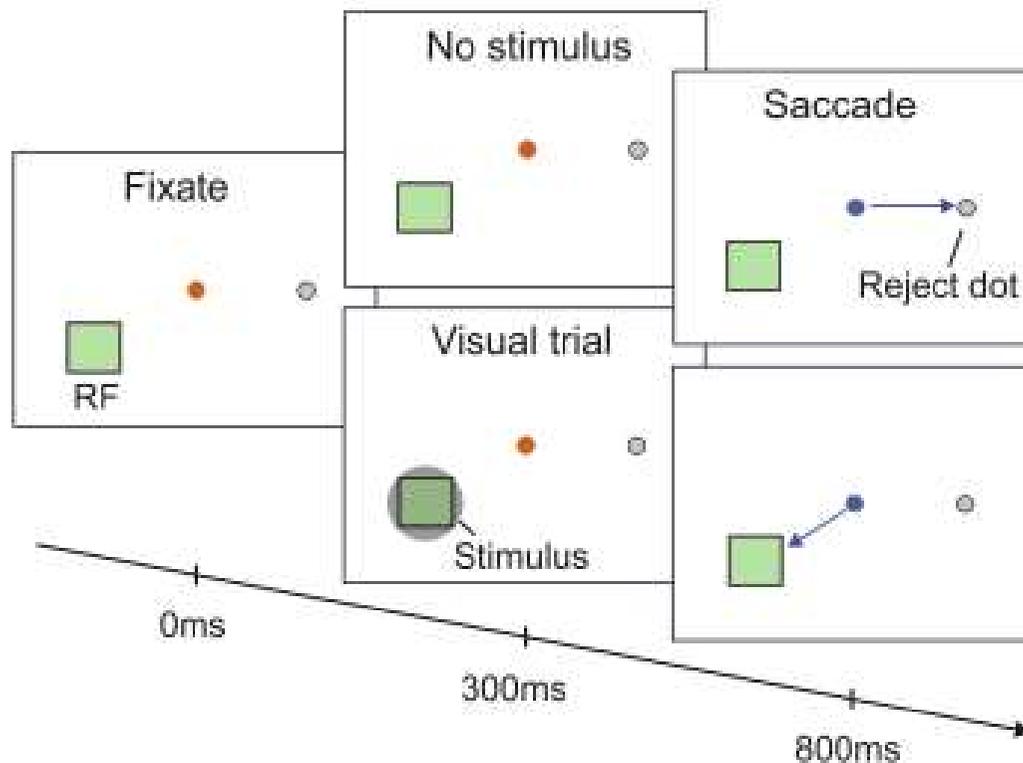
Unseen correct

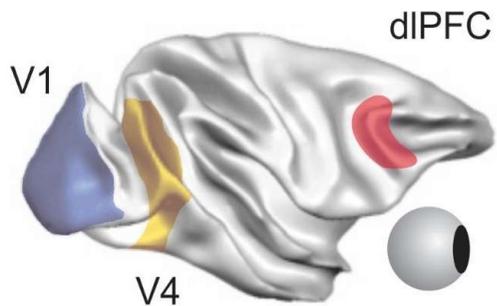


Mécanismes de la perception et du rapport subjectif chez le singe macaque

Van Vugt, Dagnino, Vartak, Safaai, Panzeri, Dehaene & Roelfsema, *Science* 2018

- On flashe un stimulus avec un contraste variable (difficile à voir, intermédiaire, ou facile à voir)
- On enregistre l'activité multi-unitaire dans V1, V4, et le cortex préfrontal
- Le singe rapporte sa perception *subjective* en faisant une saccade oculaire vers le stimulus (pour dire « vu ») ou vers un point par défaut (pour dire « pas vu »).
- Comme chez l'homme, le comportement se caractérise par une fonction de seuil.





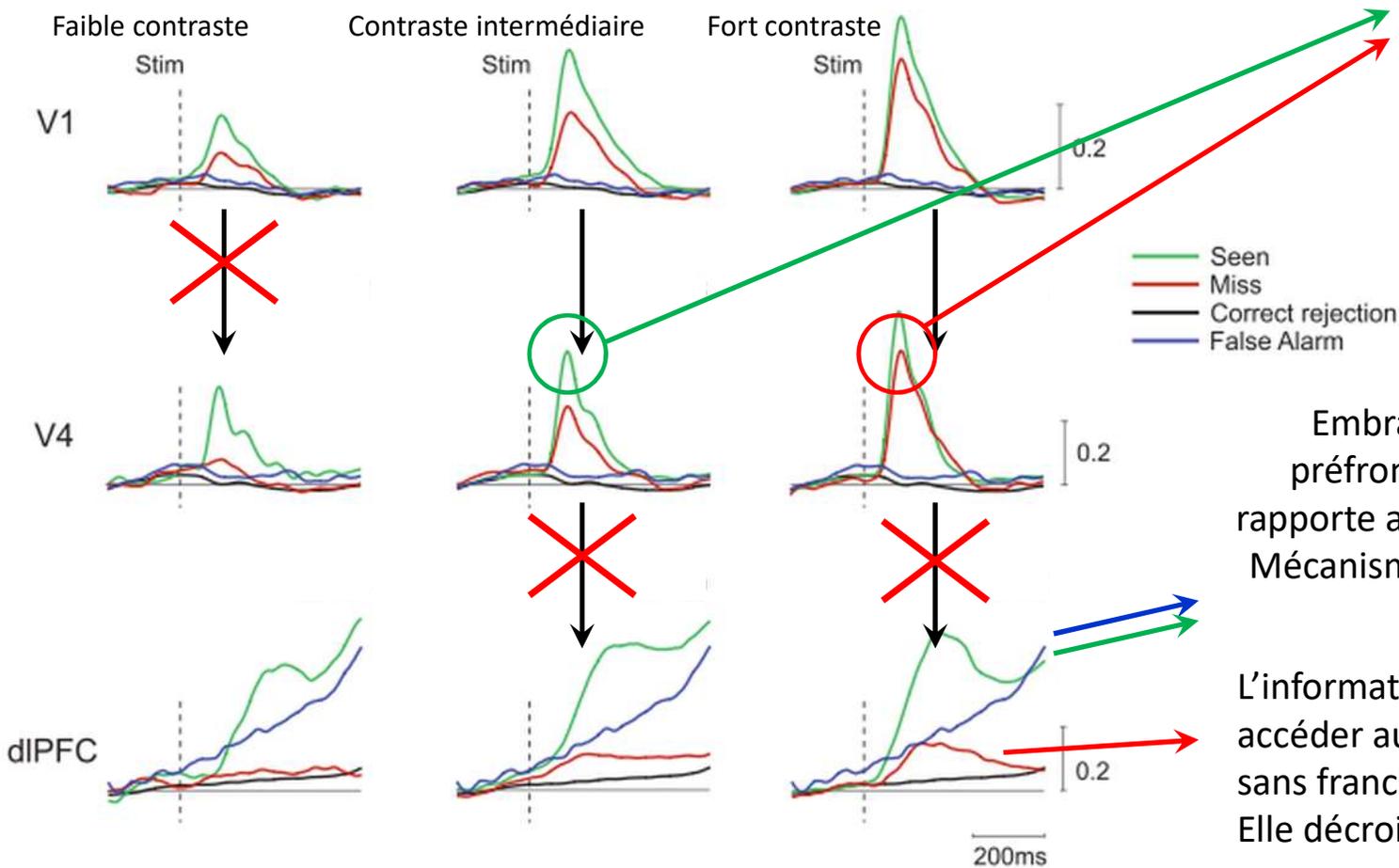
Embrassement conscient dans le cortex préfrontal

Van Vugt, Dagnino, Vartak, Safaai, Panzeri, Dehaene & Roelfsema, *Science* 2018

Faible contraste: absence de transmission de V1 à V4

Contraste plus élevé: Absence de transmission de V4 au PFC

Activité multi-unitaire dans l'aire...



Même niveau d'activité dans les essais vus et manqués: ni V1 ni V4 ne peuvent être le substrat de l'accès à la conscience.

Embrassement du cortex préfrontal dès que le singe rapporte avoir perçu un stimulus: Mécanisme du seuil d'accès à la conscience

L'information non-consciente peut accéder au cortex préfrontal, mais sans franchir le seuil. Elle décroît ensuite lentement.