



Doctoral Thesis

Optimization and learning - from microscopic cell properties to natural videos

Author(s):

Körding, Konrad

Publication Date:

2001

Permanent Link:

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-004258357> →

Rights / License:

[In Copyright - Non-Commercial Use Permitted](#) →

This page was generated automatically upon download from the [ETH Zurich Research Collection](#). For more information please consult the [Terms of use](#).

Dissertation ETH number: 14391

Optimization and Learning – from microscopic cell properties to natural videos

A dissertation submitted to the
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH

for the degree of

Doctor of Natural Sciences

presented by

Konrad Paul Körding

Dipl. Phys. ETH

born on the 6. of August 1973 in Darmstadt

citizen of Germany,

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Rodney Douglas, examiner

Dr. Peter König, co-examiner

Prof. Dr. Klaus Hepp, co-examiner

2001

Abstract

It would be a tremendous help in the study of any sensory system if we at least had an approximate understanding of what its task is. This problem was phrased by Horace Barlow in his seminal 1961 paper the following way:

“For the bird’s wing we can say that it accelerates downwards the air flowing past it and so derives an upward force which supports the weight of the bird; what would be a similar summary of the most important operation performed at a sensory relay?”

Evidently we are still far from finally answering this question. Horace Barlow had already proposed a number of tasks of sensory neurons:

(1) Neurons should avoid redundantly representing stimuli because then it is possible to transmit the same information with fewer neurons, fewer spikes and thus using less metabolic energy.

(2) Neuronal properties should be regulated to match the requirements of other parts of the nervous system.

(3) The neurons should transmit information that carries a particular key significance to the animal, the transmitted information should be relevant to the animals behavior.

Having such concepts about what the system should be doing, directly leads to the question of how the nerve cells can collectively be efficient at the proposed tasks, given the biophysical constraints we are aware of. What computational primitives could be used by the nervous system to perform well in these tasks? The first four chapters of my thesis deal with these problems. In chapter five we subject some algorithms to real world data while chapter six discusses future directions.

In the first chapter we give a general introduction to neural computation. The chapter introduces relevant biological measurements and discusses the properties of neural computation. Starting from these observations the theoretical concepts of sub-symbolic processing and learning are introduced.

In the second chapter we analyze how neurons could avoid high redundancy while representing stimuli with high fidelity. Excitatory neurons are coupled via delayed inhibitory connections leading to synchronous oscillations. The stronger the input a neuron receives the earlier it fires with respect to the collective oscillation. Shunting inhibition prevents the action potentials of the cells firing late from propagating into the dendrites and from initiating learning. This mechanism thus allows implementing a winner take all circuit where cells compete for learning but faithfully, that is with many spikes and many participating neurons, represent stimuli.

In chapter 3 we analyze how neurons could integrate information from lower and higher areas of the cortical hierarchy to optimally function for the rest of the nervous system. In the previous study inputs from inhibitory and excitatory neurons had distinct influences on neuronal integration and learning. Following these lines

further we analyze a more complicated model system where calcium spikes are generated in the apical dendrite of layer five pyramidal cells. Many connections from higher cortical areas terminate in the layers where the apical dendrites are located. The apical dendrites are thus a candidate site for the integration of information from lower areas, called bottom-up, and information from higher areas, called top-down. We show that such a system can, using apriori information, improve signals, suppressing static noise on its inputs. It is furthermore possible to demonstrate collective network effects like attention.

It would seem important for the system to especially represent stimuli that are particularly relevant. In chapter four we analyze learning in the cells that feature calcium spikes. Most computational neural network studies describe each neuron by two variables. The first variable, typically called activity, is used for the core signal processing whereas the other is used for learning only. Mapping these variables onto apical and basal dendrite, similar algorithms can be implemented in networks of simulated cells. Such cells can approximate supervised learning, for example the “backpropagation of error” algorithm, a commonly used supervised learning algorithm. They can also implement unsupervised mechanisms allowing the learning of invariant processing.

We proceed to constrain our algorithms by real world data in chapter five. We constructed a system where a cat explores the forest carrying a video camera. Analyzing the acquired data we describe its statistical properties. We subsequently apply the two site learning algorithm to the learning of complex cell receptive fields from these data. Neurons in our network learn only if they are driven strongly for an extended period of time. The mathematical abstraction of the learning rule searches for non-linear receptive fields that lead to slowly varying neuronal activities and is effective in learning “complex cell” type representations, which are similar to those found in physiological experiments.

In the final chapter 6 we discuss how the research presented here might develop in the near future, what experiments should be performed and what further insights might be gained.

This thesis, in summary, is about an approach to linking the results from different disciplines of neuroscience into a more coherent picture of cortical computation that is assumed to be directed at solving general tasks. A number of problems that seem difficult to reconcile within the assumed biological constraints, appear natural once more interesting neuronal properties, like spike timing and dendritic processing are considered.

Kurzfassung

Es wäre eine grosse Hilfe für das Verständnis sensorischer Systeme, wenn man über eine zumindest annähernde Definition ihrer Aufgabe verfügte. Dieses Problem wurde 1961 von Horace Barlow in einem schon heute klassischen Artikel auf folgende Weise formuliert:

„Für den Vogelflügel können wir festhalten, dass er die Luft, die an ihm vorbeigeleitet, abwärts beschleunigt und auf diese Weise eine aufwärtsgerichtete Kraft erzeugt, die das Gewicht des Vogels hält. Was wäre eine ähnliche Zusammenfassung der wichtigsten Funktion eines sensorischen Übermittlers?“

Offensichtlich sind wir heute noch weit davon entfernt, diese Frage beantworten zu können. Horace Barlow schlug schon 1961 eine Zahl verschiedener Aufgaben sensorischer Neurone vor:

(1) Nervenzellen sollen vermeiden, Stimuli redundant zu repräsentieren, weil dann dieselbe Information mit weniger Nervenzellen, weniger Aktionspotentialen und daher mit weniger Energieverbrauch übertragen werden könnte. (2) Die Eigenschaften von Nervenzellen sollen stets so reguliert werden, dass sie für das Gesamtsystem optimal sind. (3) Die Nervenzellen sollen Information übertragen, die wesentlich für das Verhalten des Tieres ist.

Die Definition derartiger Aufgaben wirft die Frage auf, wie Nervenzellen mit den uns bekannten biophysikalischen Eigenschaften, diesen Bedingungen gleichzeitig effizient genügen können.

In den ersten vier Kapiteln dieser Doktorarbeit befassen wir uns mit diesen Fragen. Kapitel 5 testet einige der entwickelten Algorithmen mit Daten der realen Welt, während Kapitel 6 mögliche zukünftige Entwicklungen diskutiert.

Das erste Kapitel gibt eine allgemeine Einführung in die Informationsverarbeitung im Gehirn. Es führt relevante biologische Messungen ein und diskutiert die Eigenschaften des neuronalen Rechnens. Aufbauend auf diesen Beobachtungen werden die Konzepte des subsymbolischen Verarbeitens und des Lernens eingeführt.

Im zweiten Kapitel analysieren wir, wie Nervenzellen Redundanz vermeiden können, und dennoch Stimuli genau darstellen können. Erregende Nervenzellen in unserem Modell sind über hemmende Nervenzellen verzögert verbunden. Dies führt zu synchronen Oszillationen. Je stärker eine Nervenzelle erregt wird, desto früher feuert sie relativ zu der gemeinsamen Oszillation. Abschwächende Inhibition sorgt dafür, dass die Aktionspotentiale der spät feuernden Zellen nicht in den jeweiligen Dendritenbaum eindringen und dass die entsprechenden Zellen daher nicht lernen. So können Nervenzellen einen „Winner Take All“ Schaltkreis implementieren und gleichzeitig genau, das heisst mit vielen Nervenzellen und Aktionspotentialen, den Stimulus repräsentieren.

Im dritten Kapitel analysieren wir, wie Nervenzellen Information von tieferen und höheren Arealen der Kortikalen Hierarchie kombinieren können. Exzitatorische

und inhibitorische Zellen hatten in der vorhergehenden Studie wesentlich unterschiedlichen Einfluss auf Lernen und Signalverarbeitung. Um uns etwas komplexere Systeme anzuschauen, analysieren wir dann ein interessantes Modellsystem, Layer 5 Pyramidalzellen. Die apikalen Dendriten dieser Nervenzellen zeigen Kalziumpotentiale. Viele Verbindungen von höheren Gehirnteilen terminieren im Bereich dieser Dendriten. Es könnte daher sein, dass dies eine wichtige Stelle ist, an welcher Information von höheren Arealen, genannt top-down, und von tieferen Arealen, genannt bottom-up, zusammengeführt wird. Wir zeigen, dass ein derartiges System Signale verbessern kann, indem es, mittels in den Verbindungsstärken gespeicherten Vorwissens, statisches Rauschen unterdrückt.

Es erscheint erstrebenswert für neuronale Systeme, speziell jene Stimuli zu repräsentieren, die für das Verhalten wichtig sind. In Kapitel vier analysieren wir daher das Lernen in den Nervenzellen mit den Kalziumpotentialen. Die Mehrzahl der Studien über Neuronale Netzwerke beschreibt jede Nervenzelle durch zwei Variablen. Die erste Variable, die im allgemeinen Aktivität genannt wird, wird für die eigentliche Signalverarbeitung benutzt. Eine zweite Variable wird nur zum Lernen verwendet. Wenn wir diese beiden Variablen auf apikalen und basalen Dendriten abbilden können wir ähnliche Algorithmen auch mit unseren simulierten Zellen implementieren. Wir zeigen, dass solche Zellen in der Lage sind, überwachtes Lernen, zum Beispiel den „Error Backpropagation“-Algorithmus zu implementieren. Man kann ausserdem starke Mechanismen des Selbstüberwachten Lernens implementieren, wodurch das Lernen von invarianten Darstellungen ermöglicht.

Im folgenden Kapitel 5 testen wir die entwickelten Algorithmen mit Daten, die aus der realen Welt gewonnen werden. In von uns konstruierten System, trägt eine den Wald explorierende Katze eine Videokamera auf ihrem Kopf. Wir analysieren zunächst die Statistik dieser Daten. Eine Vereinfachung des Algorithmus mit zwei Integrationsstellen lernt die Eigenschaften rezeptiver Felder von „Komplexen Zellen“ von diesen natürlichen Videos. Nervenzellen lernen nur, wenn sie für eine längere Zeit stark getrieben werden. Komplexe Zellen bleiben typischerweise über einen ausgedehnten Zeitraum aktiv. Die mathematische Abstraktion dieser Lernregel sucht nach nichtlinearen Rezeptiven Feldern, die zu Aktivitäten führen, welche sich nur langsam ändern. Die so entstehenden simulierten Zellen sind der Repräsentation von Komplexen Zellen wie sie in physiologischen Experimenten gefunden werden sehr ähnlich.

Im abschliessenden Kapitel sechs diskutieren wir, wie die hier entwickelte Forschung sich in der näheren Zukunft entwickeln könnte. Wir diskutieren, welche Experimente gemacht werden sollten und welche weiteren Einsichten man daraus gewinnen könnte.

Zusammengefasst geht diese Arbeit darum, wie, mit Blick auf allgemeine Aufgaben des Systemes, Resultate von unterschiedlichen Subdisziplinen der Neurowissenschaften zu einem kohärenten Bild zusammengebracht werden können. Eine Zahl von Problemen, die den angenommenen biologischen Gegebenheiten zu widersprechen scheinen, erscheinen natürlich, sobald interessantere Eigenschaften von Nervenzellen – wie der zeitliche Ablauf der Aktionspotentiale oder dendritische Eigenschaften – berücksichtigt werden.