

Diss. ETH No. 16897

# **A model of the local cortical circuit of the frontal eye fields**

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY  
(ETH ZURICH)

for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

presented by  
JAKOB HEINZLE  
Dipl. Phys. ETH (ETH Zürich)  
born July 3, 1976  
citizen of Wädenswil, Switzerland

accepted on the recommendation of  
Prof. Dr. Kevan A.C. Martin, examiner  
Prof. Dr. Klaus Hepp, co-examiner  
Prof. Dr. Pieter R. Roelfsema, co-examiner  
Dr. Shih-Chii Liu, co-examiner

2006

## Short summary

When we look at the front page of a newspaper, we move our eyes according to different strategies. Depending on what information exactly we want to extract from what we see, we either scan the whole page, we fixate on an interesting part or we read some text. Hence, we move our eyes in completely different ways.

How can we control these different eye movements without even noticing it? What kind of neural network reliably and flexibly transforms visual input into a motor signal for eye movement control according to a specific rule?

Experiments have shown that the voluntary control of eye movements is a function of cortex. A brain region that is critically involved in this task are the frontal eye fields (FEF). Neurons in the FEF show activities related to the visual selection of a saccade target (Sato and Schall, 2003; Schall and Hanes, 1993; Thompson et al., 2005a) but also motor activity that is closely related to saccades (Bruce and Goldberg, 1985; Segraves and Park, 1993).

The anatomical substrate, i.e. the hardware of cortical computation, is the local network of neurons and their connections, often called the 'cortical microcircuit'. Interestingly this cortical network seems to be very similar in different cortical regions (Douglas et al., 1989; Douglas and Martin, 2004). Therefore, a similar layered structure that computes the receptive fields in the visual cortex should also be able to compute the sensorimotor transformation in a task like reading.

This thesis presents a neural network model of the local cortical circuit of the FEF that is able to control reading like eye movements and can quickly switch its behavior. **Chapter 1** gives a short introduction into the theme and outlines the background and the questions to be asked by this thesis. In **Chapter 2** the literature on the anatomy and the physiology of the FEF and on some selected aspects of eye movements during reading is reviewed in more detail.

**Chapter 3** introduces the architecture of the FEF model. Two design principles guided the implementation of the circuit model: First, the network is anatomically realistic. The network has a layered structure of populations of neurons whose connections are not drawn randomly but respect the anatomical structure of cortex. The computational properties of the network emerge from the dynamical interaction of the neurons in the network due to their specific synaptic connectivity. Second, the dynamics of the network reproduce the electrophysiological measurements of neurons in monkey FEF and also capture the results of psychophysical experiments in humans and monkeys. The dynamics of single neurons and of synaptic connections are similar to real cortical neurons and synapses.

In **Chapter 4**, the results of the simulations of the network are presented. The network is able to produce different eye movement patterns. In particular, in cooperation with a neural circuit that recognizes words according to their length, the model reproduces reading-like eye movements. The dynamics of the model FEF are similar to those observed in experiments for both global behavior but also single neurons.

The network shows a remarkable stability with respect to changes in its connectivity. **Chap-**

**ter 5** summarizes simulations that looked at changes in the connectivity pattern of the local circuit. The model is robust to changes in the sparseness of connections. Therefore, the layered structure of the network provides the opportunity of making anatomical predictions. The number of connections between different cell classes in different layers can be derived from the model and can be compared to cortical anatomy.

In **Chapter 6** the model is tested for single saccade tasks as are often used in experiments. The activity of single cells in these tasks can be compared to the firing pattern of real neurons. In addition two computational properties of the network are studied in more detail. Visual selection and the ramping of neuronal activity are tested for many parameter settings. Both mechanisms are fundamental for the appropriate working of the network.

In the discussion (**Chapter 7**), the results of the FEF model simulations are compared to experimental results. Some predictions regarding the model makes of serial eye movements are discussed, and some possible experimental paradigms to test these predictions are proposed. Finally, the model is compared to other neural network models of the FEF, and it is discussed with respect to the phenomenological models of eye movements in reading.

# Zusammenfassung

Wenn wir morgens die Frontseite einer Zeitung betrachten, benützen wir verschiedene Strategien, die Augen zu bewegen. Abhängig davon, was uns interessiert, suchen wir nach Titeln oder Bildern, fixieren einen interessanten Bestandteil eines Bildes oder lesen einen Text. Obwohl wir es kaum merken, bewegen wir unsere Augen beim betrachten dieser Zeitung auf unterschiedlichste Arten. Unsere Augen bewegen sich dabei in schnellen Bewegungen, sogenannten Sakkaden, von einem Punkt zum anderen und verweilen dann einige Hundert Millisekunden an diesem Ort.

Wie kontrolliert unser Gehirn diese unterschiedlichen Augenbewegungen? Wie kann das gleiche System, das unsere Augenbewegungen steuert, wenn wir uns in einem Wald umsehen, unsere Augen beim Lesen führen? Welche Art neuronaler Netze kann visuelle Reize zuverlässig und flexibel in ein motorisches Signal für die verschiedenen Augenbewegung umwandeln?

Experimentelle Ergebnisse zeigen, dass die willentliche Steuerung von Augenbewegungen eine Aufgabe der Hirnrinde, des Kortex, ist. Die frontalen Augenfelder, eine Hirnregion im frontalen Lappen, spielen dabei eine zentrale Rolle. Nervenzellen in dieser Region wählen das nächste Ziel für eine Sakkade aus (Sato and Schall, 2003; Schall and Hanes, 1993; Thompson et al., 2005a), und ihre Aktivität ist mit dem motorischen Signal für Augenbewegungen verknüpft (Bruce and Goldberg, 1985; Segraves and Park, 1993).

Die anatomische Grundlage, sozusagen die Hardware aller kortikalen Funktionen, ist das lokale Netzwerk von Nervenzellen und deren Verbindungen. Dieses wird auch als 'cortical microcircuit' bezeichnet. Das lokale Netzwerk ist nach einem allgemeinen Muster aufgebaut (Douglas et al., 1989; Douglas and Martin, 2004). Es ist in allen Hirnregionen ähnlich und scheint unabhängig von der genauen Funktion einer Region zu sein. Folglich sollte die gleiche neuronale Struktur, welche zum Beispiel rezeptive Felder im visuellen Kortex berechnet, auch in der Lage sein, die Transformation vom visuellen Reiz zu den Augenbewegungen zu berechnen.

Diese Dissertation behandelt ein Modell des lokalen, kortikalen Netzwerks von Nervenzellen innerhalb der frontalen Augenfelder, welches die Augenbewegungen für das Lesen steuern kann. **Kapitel 1** führt in das Thema ein und erläutert die Fragestellung. Ein Überblick der Literatur über die Anatomie und Physiologie der frontalen Augenfelder und über ausgesuchte Aspekte der Augenbewegungen beim Lesen findet sich in **Kapitel 2**.

In **Kapitel 3** wird das Modell der frontalen Augenfelder erklärt. Sein Aufbau folgt zwei grundlegenden Prinzipien: Erstens basiert das Netzwerk auf einer anatomisch realistischen, in Schichten aufgebauten Struktur. Die synaptischen Verbindungen zwischen diesen Schichten richten sich nach der Anatomie der Hirnrinde. Die Dynamik einzelner Nervenzellen und Synapsen ist ähnlich zu derjenigen natürlicher Zellen und Synapsen. Die Berechnungen innerhalb dieses Netzwerks sind eine Folge der synaptischen Verknüpfungen im Modell und nicht das Ergebnis der Eigenschaft einzelner Zellen.

Zweitens soll die Aktivität des Modells die Ergebnisse elektrischer Ableitungen von Zellen

im Gehirn des Affen reproduzieren. Zusätzlich soll das Muster der Augenbewegungen mit den Resultaten psychophysischer Experimente beim Menschen und beim Affen vergleichbar sein.

Die Simulationen des Netzwerk sind in **Kapitel 4** beschrieben. Dort wird gezeigt, dass das Modell verschiedene Typen von Augenbewegungen lenken und auch schnell zwischen diesen hin und her wechseln kann. Insbesondere reproduziert das Netzwerk der frontalen Augenfelder das Muster von Sakkaden für eine vereinfachte Art des Lesens. Dazu wird das Modell mit einem zweiten einfachen neuronalen Netz gekoppelt, das Worte auf Grund ihrer Länge erkennt.

In den folgenden Kapiteln wird das Netzwerk auf seine Stabilität getestet und mit experimentellen Resultaten verglichen. In **Kapitel 5** wird gezeigt, dass das Modell kaum beeinflusst wird, wenn sich die Anzahl der Synapsen zwischen verschiedenen Populationen von Nervenzellen ändert. Dies erlaubt es, das Netzwerk Modell mit anatomischen Messungen zu vergleichen, wobei die Anzahl der Verbindungen zwischen verschiedenen Schichten der Hirnrinde betrachtet wird und nicht die Stärke der einzelnen Synapsen.

Die meisten elektrophysiologischen Resultate beruhen auf Versuchen mit einfachen Anordnungen, wo meist eine einzige Sakkade genügt. Das Modell der frontalen Augenfelder wird in **Kapitel 6** für einige solche Einzelsakkadenexperimente getestet. Die Aktivität einzelner Zellen kann nun direkt mit der beobachteten verglichen werden. Im selben Kapitel werden zwei wichtige Eigenschaften des Netzwerks im Detail untersucht: die Selektion des nächsten Zieles für eine Augenbewegung und auch der kontinuierliche, langsame Anstieg der neuronalen Aktivität in Teilen des Netzwerks. Beide sind essentiell für das korrekte Funktionieren des Modells und werden für verschiedenste Annahmen von Parametern getestet.

Die Diskussion der Resultate erfolgt in **Kapitel 7**. Dort werden auch einige Vorhersagen des Netzwerk diskutiert und mögliche experimentelle Tests derselben vorgeschlagen. Schließlich wird das Netzwerk mit einigen früheren Modellen der frontalen Augenfelder und den phänomenologischen Modellen der Augenbewegungen beim Lesen verglichen.