



## Doctoral Thesis

### **A combined coding scheme for visual stimuli**

**Author(s):**

Roth, Stephan

**Publication Date:**

2008

**Permanent Link:**

<https://doi.org/10.3929/ethz-a-005824009> →

**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](#).

# A Combined Coding Scheme for Visual Stimuli

---

A dissertation submitted to  
ETH ZURICH

for the degree of  
DOCTOR OF SCIENCES

presented by

**Stephan Roth**

Diploma in Zoology, University of Zurich (UZH)

born May, 8<sup>th</sup>, 1970

citizen of Altishofen (LU), Switzerland

accepted on the recommendation of

Prof. Dr. Rodney J. Douglas, examiner

PD Dr. Daniel C. Kiper, co-examiner

Prof. PD Dr. Thomas Haslwanter, co-examiner

2008

## Abstract (English)

Animals or humans identify and categorize features or objects under large variation and viewing conditions, and excel in localization tasks. Since Hubel & Wiesel the focus of a large body of research studies investigated the underlying neuronal mechanisms. Most of the data emphasizes the rate based coding properties of single neurons. But this view may be largely biased by the available physiological techniques. Even nowadays it's still difficult to record the activity of a larger population of neurons with single cell and sub-millisecond resolution. However with the advances of electrophysiological methods and the support of computational modeling approaches, in the recent years more and more evidence accumulated that the coding of stimuli maybe based on population activities and at least partially on precise spike timings, rather than on averaged activities of single neurons. With the new insight researchers revisited the question how brain anatomy is related to its function, and start to partially move away from the purely feed-forward view, where in the case of visual stimuli, a scene is decomposed into small features which are combined along the visual hierarchy to form a coherent percept of an object in higher visual areas.

Recently Reto Wyss et al. proposed a coding scheme which emphasizes the recurrent inner-areal connectivity found in visual areas of many mammalian species. The modeling study reveals that the long range horizontal projections denote a coding substrate for a temporal population code, which revealed to be robust against stimulus distortions and noise, and which proved to scale to a large number of stimulus classes. The scheme represents a non-hierarchical approach to explain the fast and reliable stimulus classification properties of humans or primates. The model further demonstrates that based on symmetrical connectivity patterns a temporal code is generated which is inherently invariant to stimulus rotations and translations.

The symmetric lateral connections of the model, which produce the desired fast, robust invariant properties, are at the same time its weakness, however. Any distractor stimulus closely positioned to a target object will perturb the produced temporal code and will lead to a performance break-down in classification tasks. In addition the model is not able to produce position information or to code orientation properties of the target stimulus. This brings up the question whether additional fundamental anatomical patterns, found along the visual hierarchy, play a role to solve these problems.

We first address the question whether modulation of dendritic information processing can control the contextual influence of lateral connections, in a way to avoid the code perturbations found in the original TPC model. Using a neurophysiologically constraint model, we show that a temporal population code can be generated which is highly robust to closely positioned distractors, and which includes the potential to code the stimulus position. The model relies on the notion that feed-forward connections with distance related transmission delays can serve as a coding substrate, and that cholinergic

input is able to affect the contextual influence of horizontal connections in the early visual areas. A principle which was recently demonstrated in cat experiments, which revealed that acetylcholine (*ACh*), the neurotransmitter of cholinergic projections originating from the basal forebrain, reduce the efficacy of horizontal connections by virtue of muscarinic receptors, and boost the feed-forward information flow by virtue of nicotinic receptors. We demonstrate that the new coding model not only is robust to distractors but also augments the coding capacities of a purely lateral-information-flow based principle.

In a second part we investigate whether the newly introduced model can solve a widely used psychophysical localization task, i.e. the *Vernier* acuity task. We show that the previously presented coding principles augmented with feature selective properties of cells in the early visual cortex, i.e. populations of neurons which cover the whole orientation space, are capable to solve the *Vernier* task with hyperacuity. Hence, the model is not only capable to generalize over stimulus distortions, as shown by Reto Wyss, but also produces highly specific responses, required to separate *Vernier* stimuli.

In the third part of the thesis we focus on the properties of the new model with respect to learning of new stimuli. The results represent the first steps towards a categorization and identification network, which comprises the capability to exploit not only the rate but also the temporal aspects of stimulus dependent codes produced by the network presented in the first and second part of the thesis. We demonstrate that the modulatory stimulation, i.e. cholinergic input, can control the learning properties of *NMDA*-synapses, since the signal decides whether the synapse performs in *LTP* or *LTD* mode. Hence the cholinergic signal hypothetically could constitute a supervisor learning signal which shapes the responses of visual areas by virtue of their plastic properties. We show that a simple implementation of this principle is able to separate bar stimuli with small separation angles again, and is able to solve the *Vernier* task with hyperacuity.

Taken together our results indicate that the fundamental connectivity patterns found in the mammalian visual cortex, i.e. extensive horizontal inner-areal connections, fast feed-forward inter areal projections and modulatory cholinergic input from the basal forebrain, form a flexible combined coding machinery, which allows dynamic control over the coding principles. Invariant code properties are best generated and explored by virtue of neuronal activities produced by symmetric horizontal connectivity patterns, and readout by very fast feed-forward connections. The coding of position or orientation properties and information about stimulus features in cluttered scenes is augmented by the coding capabilities of feed-forward projections and the attentional-like modulatory influence of cholinergic input. Hypothetically, both coding principles can co-exist, whereas the cholinergic input in principle has the capacity to define the mixture during the information processing by modulating its effects on the muscarinic and nicotinic receptors.

In an additional part of the thesis we present a framework to facilitate analysis of neuronal anatomical data. As we state in the thesis, the quality of computational models of neuronal networks is strongly dependent on how precise these designs reflect the biological properties of the circuitry. Many models can lead to the same outcome, i.e. reproduce some features of biological networks, however only the biophysically restricted ones will have a good predictive power. For cortical models it is essential to reflect the principal connectivity patterns of the target area. This requires precise quantitative data of neuronal anatomy. With *NeuroLucida*<sup>TM</sup> a 3D-neuron-reconstruction software package is available which supports the anatomist in gathering information about the spatial structure of axons and dendrites. The process is very time-consuming and requires a lot of experience. In addition the reconstruction data is saved in a proprietary format, which makes it hard to export it to data processing tools like *Matlab* to obtain quantitative results.

With the framework presented in this thesis, with the name *Nereda*, we introduce an open source solution that provides flexible access to the collected data for quantitative analyze. Existing algorithms as well as new approaches can easily be implemented in the solution. Additionally it supports scientists in the reconstruction process by providing validation tools to detect implausible structures. The framework architecture guarantees future expandability and robustness with a strong emphasize on code reusability and collaboration. Beside of the data analysis part *Nereda* provides visualization capabilities to present reconstructed neurons in various use cases, i.e. schematic ad-hoc representations as well as high quality 3D-rendered presentations based on *STL* data format. In this thesis mainly the framework architecture is illustrated. Based on actual data descriptive examples are provided, which show the functioning and properties of the software. A collection of code examples shows how to use and extend the framework along the provided guidelines.

Altogether *Nereda* facilitates reconstruction data analysis and provides an open platform for future requirements. This in turn allows building of improved cortical network models with plausible biological constraints with presumably good predictive power.

## Abstract (Deutsch)

Sensorische Wahrnehmung und die Verarbeitung dieser Informationen sind essentielle Grundlagen für die bemerkenswerte Fähigkeit der Säugetiere komplexe visuelle Aufgaben mit hoher Präzision zu lösen. Tiere und Menschen identifizieren und klassifizieren Objekte auch unter stark variierenden Sehbedingungen, und bestechen durch ihre herausragenden Leistungen in Lokalisierungsexperimenten, mit Wahrnehmungsschwellen unterhalb der fovealen Rezeptordistanz. Seit der Beschreibung der Antwortcharakteristiken von Neuronen der frühen visuellen Gehirnareale durch Hubel & Wiesel, befasste sich eine grosse Zahl von Studien mit der Informationsverarbeitung entlang der kortikalen Sehbahn. Die meisten Berichte heben die Wichtigkeit der frequenzbasierten Kodierung auf der Ebene von individuellen Zellen hervor. Diese Interpretation der Daten dürfte allerdings durch die damals und heute verfügbaren physiologischen Methoden beeinflusst sein. Erst seit relativ kurzer Zeit, ist es möglich, wenn auch immer noch mit grossen methodischen Schwierigkeiten behaftet, die Aktivität von grösseren Hirnzellpopulationen mit genügend hoher räumlicher und temporaler Auflösung, sprich bis auf die Ebene von individuellen Neuronen und mit Submillisekunden-Auflösung, zu messen. Erwähnenswert sind hier vor allem die Fortschritte in den elektrophysiologischen Recording-Techniken und die neu entwickelten Imaging-Verfahren. Sie erlauben immer genauere Einblicke in das in-vivo Verhalten von grösseren Zellverbänden während der Präsentation von externen Stimuli, und bilden damit die Basis für neue Modelle der Informationsverarbeitung in biologischen Netzwerken. In neuerer Zeit erhärteten sich die Hinweise, dass Stimulusinformation nicht ausschliesslich in der gemittelten Aktivität von individuellen Neuronen kodiert ist (frequenzbasiert), sondern dass sie teilweise auf der Ebene grösserer Zellpopulationen und durch präzises Spike-timing repräsentiert ist. Diese Sicht wird auch von computerbasierten neuronalen Netzwerkmodellen unterstützt. Die neuen Einblicke führten zu einer Reinterpretation der Funktion der anatomischen Strukturen in den untersuchten Arealen. Während der traditionelle Ansatz die Wichtigkeit des feed-forward Informationflusses hervorhebt, gehen neuere Theorien dazu über, den reziproken Verknüpfungsmustern innerhalb der Areale, und den feed-back Projektionen von höheren zu niedrigeren Gehirnarealen grössere Bedeutung beizumessen.

Kürzlich haben Reto Wyss et al. ein Modell vorgeschlagen, welches eben diese Kodierungseigenschaften von reziprok verknüpften Zellpopulationen zeigt. Das computerbasierte Modell zeigt, dass die weitreichenden ekzitatorischen lateralen Verknüpfungen, wie sie unter anderem in visuellen Hirnarealen gefunden werden, ein Kodierungssubstrat für einen temporalen Populationscode darstellen. Der Code erwies sich als schnell und robust und skalierte bis zu mehreren hundert Stimulusklassen. Das Kodierungsprinzip repräsentiert einen nicht-hierarchischen Ansatz, die schnellen und zuverlässigen Stimulus-Klassifizierungseigenschaften von Menschen und Primaten zu erklären.

Die symmetrischen weitreichenden Verknüpfungen, welche den temporalen Code erzeugen, sind jedoch gleichzeitig auch die Schwäche des Modells. Ein Distraktor der nahe bei dem zu klassifizierenden Stimulus (Target) präsentiert wird, produziert substantielle Störungen im produzierten Code und damit zu schwerwiegenden Leistungseinbußen in Klassifizierungsexperimenten. Zudem ist das Modell aufgrund seines nicht topologischen Prinzips nicht fähig die Stimulusposition oder -orientierung zu kodieren. Das führt zur Frage, ob die zusätzlichen, fundamentalen anatomischen Strukturen, wie beispielsweise schnelle feed-forward Verknüpfungen oder Feedback-Informationsströme, die entlang der Sehbahn gefunden werden, eine wichtige Rolle bei der Lösung der angesprochenen Probleme spielen.

In dieser Doktorarbeit befassen wir uns zuerst mit der Frage, ob die Modulation von dendritischer Informationsprozessierung die Beeinträchtigung der Klassifizierungsleistung durch nah platzierte Distraktoren verhindern kann. In der Tat zeigen wir, dass mit einem neurophysiologisch plausiblen Modell ein Code erzeugt wird, der robust gegenüber kontextuellen Einflüssen von nah platzierten Distraktoren ist, welcher auch das Potential für die Kodierung von Stimulusposition und -orientierung hat. Das Modell nutzt die Vorstellung, dass auch feed-forward Verknüpfungen mit distanzabhängigen Signaltransduktionsverzögerungen als Kodierungssubstrat dienen können, und dass zusätzlich vorhandener modulatorischer Input in der Lage ist den kontextuellen Einfluss von Distraktoren einzuschränken. Die Betonung von feed-forward Informationen gegenüber lateral verteilten Signalen, wurde kürzlich auch in physiologischen Experimenten in Katzen nachgewiesen. Acetylcholin (*ACh*), der Neurotransmitter cholinergischer Projektionen mit Ursprung im basalen Vorhirn, reduziert die Wirksamkeit von horizontalen Verknüpfungen durch Aktivierung von muskarinen Rezeptoren, und erhöht gleichzeitig die Effizienz von feed-forward Projektionen durch nikotiner Rezeptoren. Wir zeigen in diesem ersten Teil der Arbeit, dass das neue Kodierungsmodell nicht nur robust gegenüber Distraktoren ist, sondern auch die Präzision der rein lateral basierten Kodierung erweitert.

Im zweiten Teil untersuchen wir, ob das vorgeschlagene Modell den *Vernier Acuity Task*, einen psychophysikalisch sehr gut untersuchten Lokalisierungstest lösen kann. Wir zeigen, dass unser Modell, erweitert durch orientierungsselektive neuronale Einheiten, wie sie ähnlich auch im primären visuellen Kortex vorhanden sind, in der Lage ist den *Vernier Task* mit *hyperacuity* zu lösen. Der Begriff *hyperacuity* bezeichnet dabei die Tatsache, dass die gemessene Wahrnehmungsschwelle unterhalb der minimalen Rezeptordistanz liegt – welche beim Menschen in der Fovea ca. 30 sec arc entspricht. Das Modell ist also nicht nur in der Lage über Stimulusverzerrungen zu generalisieren und robust gegenüber kontextuellen Störungen, sondern liefert auch hochspezifische Antworten wie sie zur Separierung von *Vernier* Stimuli benötigt werden.

Im dritten Teil der Doktorarbeit fokussieren wir auf die Eigenschaften des Modells in Bezug auf das Erlernen und Wiedererkennen von Stimuli. Die Resultate

repräsentieren die ersten Schritte hin zu einem Kategorisierungs- und Identifizierungsnetzwerk, welches die Fähigkeit hat, nicht nur gemittelte Aktivitäten sondern auch temporale Aspekte von Codes, wie sie von unserem Modell erzeugt werden, auszunutzen. Wir demonstrieren, dass der zuvor verwendete modulatorische cholinerge Input in Lernexperimenten in der Lage ist, die Eigenschaften von Modell-Synapsen, welche die Merkmale von biologischen *NMDA*-Rezeptoren widerspiegeln, in sinnvoller Weise zu kontrollieren. Die Modulation bestimmt dabei, ob die Synapse im *LTD*-mode (long term depression) oder im *LTP*-mode (long term potentiation) arbeitet, sprich ob die Effizienz der Synapse steigt oder sinkt. Das cholinerge Signal stellt hypothetisch ein Supervisor-Lernsignal dar, welches im Laufe der Lernphase die Antworten von visuellen Arealen durch die plastischen Eigenschaften ihrer Synapsen beeinflusst. Wir zeigen, dass eine einfache Implementation dieses Prinzips in der Lage ist linienbasierte Stimuli zu klassifizieren und dass das Modell wiederum mit *hyperacuity* im *Vernier* Task arbeitet.

Zusammenfassend zeigen unsere Resultate, dass die grundlegenden Verknüpfungsmuster, die im Säugetiercortex gefunden werden, sprich die zahlreich vorkommenden, reziproken, lateralen Verknüpfungen innerhalb von Gehirnarealen, sowie die schnellen feed-forward Verknüpfungen zwischen den Arealen, und die modulatorischen, cholinergen Projektionen vom basalen Vorhirn, eine flexible Kodierungsmechanik bilden, welche eine dynamische Kontrolle über die Antworteigenschaften von Zellpopulationen erlaubt. Rotations- oder Translationsinvariante Codes werden am besten durch das lateral basierte Kodierungsframework erzeugt, dann durch sehr schnelle feed-forward Verbindungen ausgelesen und an nachfolgende Porzessierungsstationen verteilt. Robustheit gegenüber Distraktoren und Informationen über Stimulusorientierung und -position wird aber am besten mittels mittelschneller feed-forward Projektionen und unter Zuhilfenahme von modulatorischen Mechanismen erreicht. Diese Mechanismen ähneln Aufmerksamkeitsmodellen, wie sie mehrfach in Säugetieren gemessen und postuliert wurden. Hypothetisch können beide Kodierungsprinzipien koexistieren, wobei das cholinerge Signal das Potential hat, über die Aktivierung der muskarinen und nikotinen Rezeptoren, die aktuelle Mischung zu bestimmen.

In einem zusätzlichen Kapitel präsentieren wir ein Software-Framework, um die Analyse von anatomischen, neuronalen Rekonstruktionsdaten zu erleichtern. Wie in dieser Doktorarbeit dargelegt, ist die Qualität eines computerbasierten neuronalen Netzwerkmodells essentiell davon abhängig wie genau die relevanten Aspekte des biologischen Vorbilds wiedergegeben werden. Viele Modelle können gleiche, oder ähnlichen Resultate liefern, aber nur die biophysikalisch Korrekten werden eine grosse Aussagekraft aufweisen. Für kortikale Modelle ist es entscheidend, die grundlegenden Verknüpfungsmuster des Zielareals wiederzuspiegeln. Das allerdings braucht präzise, quantitative Daten über die neuronale Anatomie. Mit *NeuroLucida*<sup>TM</sup> steht eine 3D-Rekonstruktionssoftware für Neuronen zur Verfügung, welche den Forscher beim Sammeln von Axon- und Dendritenstrukturdaten unterstützt. Der Prozess ist langwierig



und benötigt viel Erfahrung. In Bezug auf die quantitative Analyse kommt erschwerend hinzu, dass die Daten in einem proprietären Format abgelegt werden, was die Verwendung in flexiblen Datenanalyse-Werkzeugen wie *Matlab*<sup>TM</sup> erschwert.

Mit dem in dieser Arbeit präsentierten Software Framework, mit Namen *Nereda*, soll dieser Umstand verbessert werden. Das Framework erlaubt flexiblen Zugriff auf die gesammelten Strukturdaten, um sie quantitativ zu analysieren. Bestehende Algorithmen und neue Ansätze können gleichermassen leicht in das Framework implementiert werden. Integrierte Validationswerkzeuge unterstützen den Wissenschaftler im Aufspüren von unplausiblen Strukturen. Die Framework-Architektur garantiert zudem auch zukünftig Erweiterbarkeit und Robustheit. Neben dem quantitativen Analyseteil bietet *Nereda* auch Visualisierungsmodule, um rekonstruierte Neuronen in verschiedenen Anwendungsszenarien darzustellen. Die Möglichkeiten reichen von ad-hoc Darstellungen die als Diskussionsgrundlage dienen können, bis hin zu qualitativ hochwertig gerenderten 3D-Ansichten, basierend auf dem *STL*-Format (Surface Triangulation Language). In dieser Doktorarbeit wird vor allem auf die Software-Architektur eingegangen. Anhand von anschaulichen Beispielen basierend auf aktuellen Daten, wird dem Leser ein Einblick in die Möglichkeiten und die Arbeitsweise der Software gegeben. Eine Serie von Programmbeispielen erläutert wie das Framework gebraucht und gemäss den definierten Richtlinien erweitert werden kann.

Zusammengefasst soll *Nereda* die Analyse von Rekonstruktionsdaten erleichtern und eine offene und robuste Plattform für zukünftige Anforderungen bieten. Die gewonnenen Daten können wiederum in verbesserte neuronale Modelle einfließen, um ihre biologische Aussagekraft zu vergrössern.