

Diss. ETH NR. 21248

Correlated Population Dynamics in the Songbird Auditory Forebrain: Insights into the Origins of Song Selectivity

A dissertation submitted to

ETH Zurich

for the degree of

Doctor of Sciences

presented by

JANIE MICHELLE ONDRACEK

MSc. Neural Systems and Computation, University of Zurich

Born on 12.04.1982

citizen of

Schaffhausen, SH

accepted on the recommendation of

Richard H. R. Hahnloser

Richard Mooney

2013

Abstract

The brain distributes sensory information over large neuronal networks. To understand how neural responses are shaped by these networks, correlated dynamics across neuron pairs have been researched extensively for different animal models and sensory modalities.

In order to examine the effect that neural correlations may have on the processing of complex acoustic stimuli, we recorded from ensembles of neurons in the songbird auditory cortex in response to both natural and synthetic auditory stimuli. We calculated spike count correlations and mean-subtracted, spike train cross-covariances from the spiking responses and examined how correlation dynamics might be related to the emergence of stimulus selectivity in the songbird auditory forebrain.

The songbird is a useful animal model for the study of auditory processing, because the songbirds learning of its own song is tightly linked to the auditory processing and perception of birdsong vocalizations. Young birds raised in acoustic isolation produce abnormal isolate songs [Marler, 1970], and auditory feedback is essential for song learning [Nottebohm, 1970; Konishi, 1985].

We began by examining correlations between single pairs of neurons and small ensembles. We found that nearby neurons recorded on the same electrode rarely shared significant spike count correlations, although a subset of nearby neuron pairs were strongly anti-correlated in response to playbacks of the bird's own song (BOS). In an ensemble of neurons that responded to sound onsets, we observed diverse patterns of spike time correlations, despite the fact that the neurons responded to similar spectro-temporal features of the auditory stimuli.

We then pooled mean correlations over birds to examine whether different correlation dynamics emerge in response to playbacks of distinct classes of auditory stimuli. For a population of 106 auditory forebrain neurons, we examined correlations in response to auditory stimuli including BOS, reversed BOS (REV), conspecific songs (CON), and synthetic white noise (WN stimuli). We then compared these auditory-evoked correlations to spontaneous firing during silence.

We analyzed correlations in spike counts for both large (1500 ms) and small (200 ms) time windows. In both cases, we observed almost no significant correlation effect in the

population responses. While some neurons pairs shared significant trial-to-trial variability in response to certain stimuli, this effect was largely averaged out over the population.

In contrast, when we examined correlations in the timing of spikes in smaller 10 ms windows, we observed that neural spike-time correlations exist spontaneously during silence and are strongly reduced by sensory stimulation. This effect was also true for a smaller population of 62 primary auditory neurons in the primary auditory cortex.

During stimulus-playbacks, spike-time correlation were positive mostly due to shared intrinsic correlations. In response to playbacks of the BOS, spike-time correlations at short time lags were significantly reduced compared to the other stimulus classes, which agrees with sparse coding strategies that shape synaptic networks to reduce neural responses in proportion to the prominence of a stimulus, which in our case is highest for the BOS.

In order to determine whether the correlations dynamics observed in our population of auditory neurons could reflect a general pattern of decorrelation that accompanies stimulus-selective neural responses, we simulated 11 auditory networks of 1000 neurons each using the efficient coding algorithms implemented in Blaettler and Hahnloser [2011]. We found that as network selectivity increased to favor the BOS, correlations in spike timing in response to the BOS stimulus were decorrelated, matching the effect we observed in vivo. Thus, the avian auditory cortex may shape its networks to selectively suppress response redundancy for behaviorally relevant stimuli, including self-generated ones such as the BOS.

Zusammenfassung

Im Gehirn werden sensorische Reize über viele neuronale Netzwerke hinweg verteilt. Eine Großzahl an Studien in diversen Tiermodellen und Sinnesmodalitäten hat die korrelierten Dynamiken von Neuronenpaaren untersucht um zu verstehen, wie neuronale Aktivität von diesen Netzwerken moduliert und geformt wird.

Um zu untersuchen welchen Einfluss neuronale Korrelationen auf die Verarbeitung von komplexen akustischen Reizen haben, haben wir elektrophysiologische Ableitungen im auditorischen Kortex des Singvogels durchgeführt, während zeitgleich natürliche und künstliche Stimuli abgespielt worden sind. Wir haben die Korrelationen der Anzahl der Aktionspotentiale sowie die Kreuzkovarianz (nach Mittelwertsubtraktion) der Aktionspotentiale berechnet um zu untersuchen welchen Einfluss korrelierte Aktivität auf die Entstehung von Stimulus-Selektivität im auditorischen Vorderhirn des Singvogels haben könnte.

Der Singvogel ist ein nützliches Tiermodell für die Untersuchung der auditorische Verarbeitung im Gehirn, da das Lernen des eigenen Gesangs eng verknüpft ist mit der auditorischen Verarbeitung und Wahrnehmung der vom Vogel produzierten Vokalisierung. Junge Vögel welche in akustischer Isolation aufwachsen, produzieren abnormalen "isolierten" Gesang [Marler, 1970]; auditorisches Feedback ist eine notwendige Voraussetzung für das Erlernen des Gesangs [Nottebohm, 1970; Konishi, 1985].

Zunächst haben wir die Korrelationen zwischen einzelnen Neuronenpaaren und kleinen Neuronenpopulationen untersucht. Dabei haben wir herausgefunden, dass benachbarte Neuronen welche auf der gleichen Elektrode aufgenommen worden sind, nur sehr vereinzelt signifikante Korrelationen in der Anzahl der Aktionspotentiale aufweisen. Eine Teilmenge dieser Neuronen zeigt jedoch eine starke Antikorrelation der Aktivität sobald der eigene Gesang des Vogels abgespielt wird (bird's own song - BOS). In einer anderen Subpopulation welche fast ausschliesslich nur zu Beginn des auditorischen Reizes feuert, haben wir sehr unterschiedliche Korrelationsmuster in der Anzahl der Aktionspotentiale vorgefunden und das obwohl alle Neuronen auf ähnliche zeit-frequenz Charakteristiken der auditorischen Reize reagiert haben.

Anschliessend haben wir die gemittelten Korrelationen (gemittelt über mehrere Tiere) betrachtet, um zu untersuchen, ob unterschiedliche Korrelationsdynamiken aufgrund

der unterschiedlichen Reizkategorien entstehen. In einer Population von 106 auditorischen Neuronen des Vorderhirns, haben wir die Korrelationen der Aktivitäten als Antwort auf die unterschiedlichen Reize BOS, umgehrter eigener Gesang (reverse BOS; REV), konspezifischer Gesang (CON) und künstliches Weisses Rauschen (WN) untersucht. Anschliessend haben wir die Korrelationen welche durch auditorische Reize hervorgerufen werden, mit denen in Phasen von spontaner Aktivitäten (kein Abspielen von Reizen, völlige Stille) verglichen.

Wir haben die Korrelationen in der Anzahl der Aktionspotentiale sowohl für grosse Zeitfenster (1500 ms) als auch für kleine Zeitfenster (200 ms) berechnet. In beiden Fällen haben wir fast ausschliesslich nicht signifikante Korrelationen auf Populationsebene vorgefunden. Während die Antworten einiger Neuronenpaare auf bestimmte Reize zu signifikanten Korrelationen geführt haben, war dieser Effekt nicht auf Populationsebene ersichtlich, da sich Korrelationen im Mittel aufgehoben haben.

Im Gegensatz dazu haben wir positive Korrelationen zwischen den Zeitpunkten der Aktionspotentiale (in Zeitfenstern von 10 ms) während Phasen von spontaner Aktivität (kein Abspielen von Reizen, völlige Stille) gefunden, welche jedoch stark vermindert werden sobald auditorische Reize abgespielt werden. Den selben Effekt haben wir auch in einer kleineren Subpopulation von 62 auditorischen Neuronen im primären auditorischen Kortex vorgefunden.

Als Antwort auf das Abspielen des eigenen Gesanges (BOS) haben die oben erwähnt Korrelationen sogar mehr abgenommen. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit sogenannten "sparse coding" Theorien welche davon ausgehen, dass synaptische Netzwerke moduliert werden um neuronale Antworten proportional zu der Signifikanz des jeweiligen Stimulus zu reduzieren. Diese ist in unserem Fall für BOS am höchsten.

Wir haben 11 auditorische Netzwerke (bestehend aus 1000 Neuronen) mit einem "efficient coding" Algorithmus trainiert (Blaettler und Hahnloser [2011]) um zu untersuchen ob sich unsere Korrelationsergebnisse auch in simulierten neuronalen Netzen ergeben. Diese Simulationen haben gezeigt, dass neuronale Aktivitäten als Antwort auf BOS dekorreliert werden, sobald sich die Selektivität des Netzwerks in Richtung BOS bewegt. Dieses Ergebnis steht im Einklang mit unseren experimentellen Beobachtungen. Daher ist es vorstellbar, dass der auditorische Kortex des Singvogels seine neuronalen Netze gezielt anpasst um selektiv auf verhaltensrelevant Stimuli zu antworten (einschliesslich BOS).