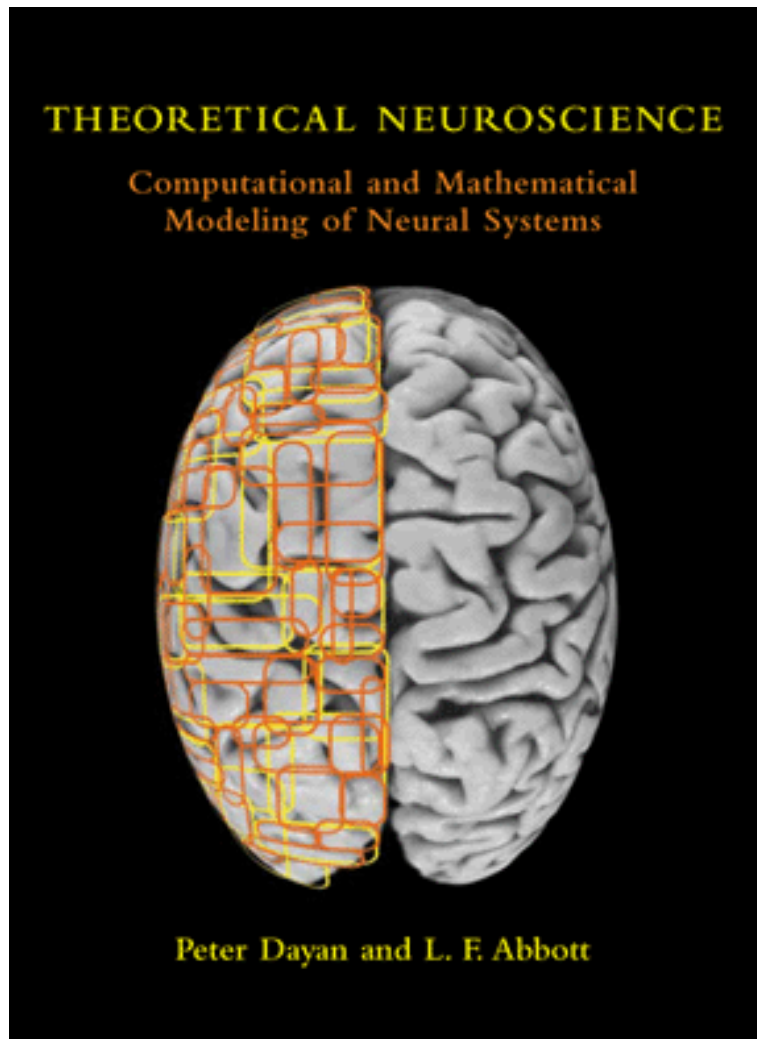


Od neuronu do sieci: modelowanie układu nerwowego

Stochastyczne modele generacji iglic
Kodowanie informacji w układzie nerwowym

dr Daniel Wójcik

http://www.neuroinf.pl/Members/danek/private_folder/theoretical_neuroscience/workshop



Na podstawie
podręcznika

THEORETICAL NEUROSCIENCE

Petera Dayana i
Larry'ego F. Abbotta

Kodowanie w układzie nerwowym

Częstość generacji i statystyka
potencjałów czynnościowych

Funkcja odpowiedzi neuronu

Założmy, że w czasie 0 do T neuron generuje iglice (*spikes*) w czasach $0 \leq t_1 \leq \dots \leq t_n \leq T$. Możemy zakodować tę informację w postaci:

$$\rho(t) = \sum_{i=1}^n \delta(t - t_i) \quad \text{funkcja odpowiedzi neuronu}$$

neural response function

Każdą średnią po czasach iglic możemy zapisać jako całkę z funkcją odpowiedzi neuronu:

$$\sum_{i=1}^n h(t - t_i) = \int_0^T d\tau h(\tau) \rho(t - \tau)$$

Dostajemy to korzystając z definicji funkcji delta

$$\int d\tau \delta(t - \tau) h(\tau) = h(t)$$

Firing rate – częstość generacji iglic

$$r = \frac{n}{T} = \frac{1}{T} \int_0^T d\tau \rho(\tau) \quad \text{spike-count rate – częstość zliczeń}$$

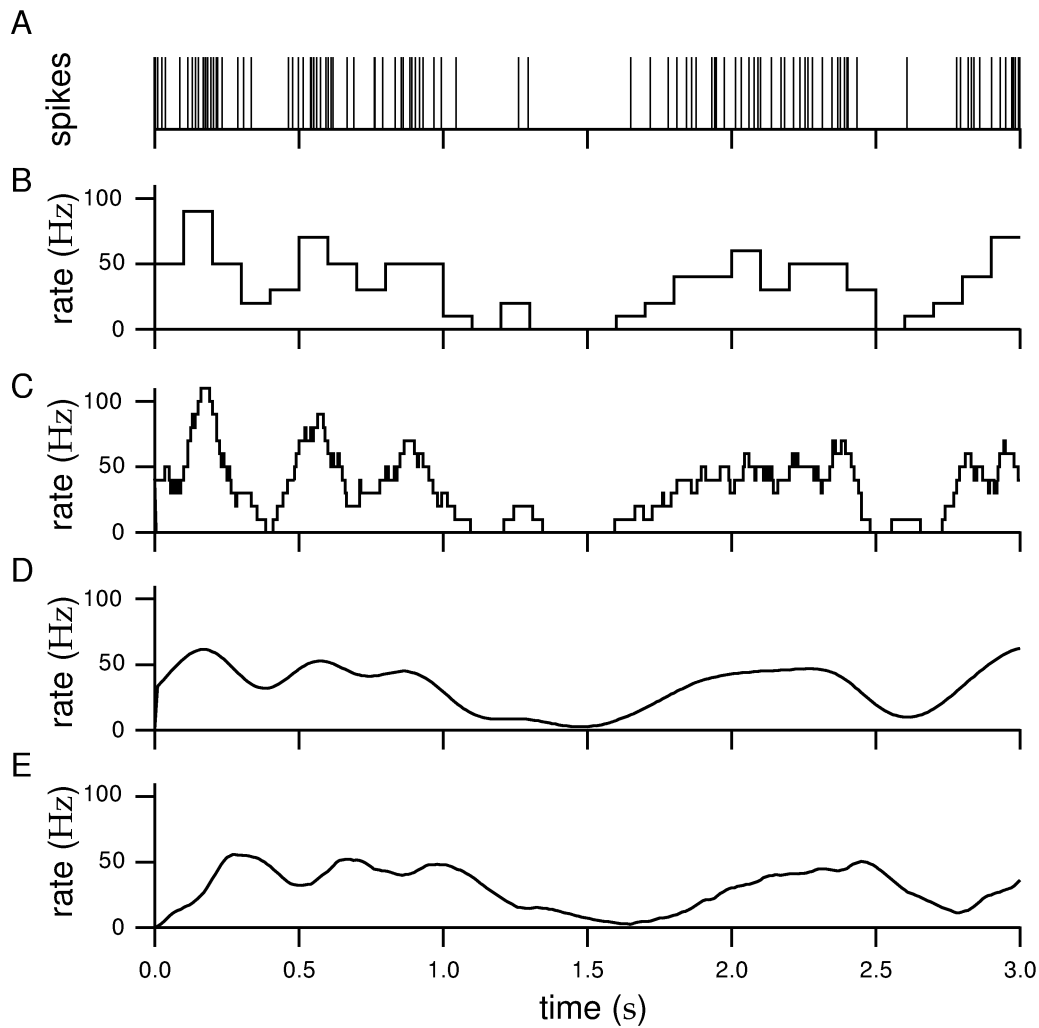
$$r(t) = \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} d\tau \langle \rho(\tau) \rangle \quad r(t) \text{ – time dependent firing rate} \\ \text{- częstość generacji iglic}$$

$$\int d\tau h(\tau) \langle \rho(t-\tau) \rangle = \int d\tau h(\tau) r(t-\tau)$$

pod całką średnią funkcję odpowiedzi neuronu $\langle \rho \rangle(t)$ możemy na ogół zastąpić częstością $r(t)$

$$\langle r \rangle = \frac{\langle n \rangle}{T} = \frac{1}{T} \int_0^T d\tau \langle \rho(\tau) \rangle = \frac{1}{T} \int_0^T dt r(t)$$

average firing rate $\langle r \rangle$ -
średnia częstość generacji iglic



$$\rho(t) = \sum_{i=1}^n \delta(t - t_i)$$

$$r(t) = \frac{1}{\Delta t} \int_t^{t+\Delta t} d\tau \langle \rho(\tau) \rangle$$

$$w(t) = \begin{cases} 1/\Delta t & \text{if } -\Delta t/2 \leq t < \Delta t/2 \\ 0 & \text{otherwise.} \end{cases}$$

$$w(\tau) = \frac{1}{\sqrt{2\pi}\sigma_w} \exp\left(-\frac{\tau^2}{2\sigma_w^2}\right)$$

$$w(\tau) = [\alpha^2 \tau \exp(-\alpha\tau)]_+$$

$$r_{\text{approx}}(t) = \sum_{i=1}^n w(t - t_i)$$

$$r_{\text{approx}}(t) = \int_{-\infty}^{\infty} d\tau w(\tau) \rho(t - \tau)$$

$$|z|_+ = \begin{cases} z & \text{if } z \geq 0 \\ 0 & \text{otherwise} \end{cases}$$

Krzywe strojenia

- Jeżeli średnia częstość generacji iglic $\langle r \rangle$ zależy od jednego parametru bodźca s , to funkcję

$$\langle r \rangle = f(s)$$

nazywamy **krzywą strojenia odpowiedzi neuronu** (*neural response tuning curve*)

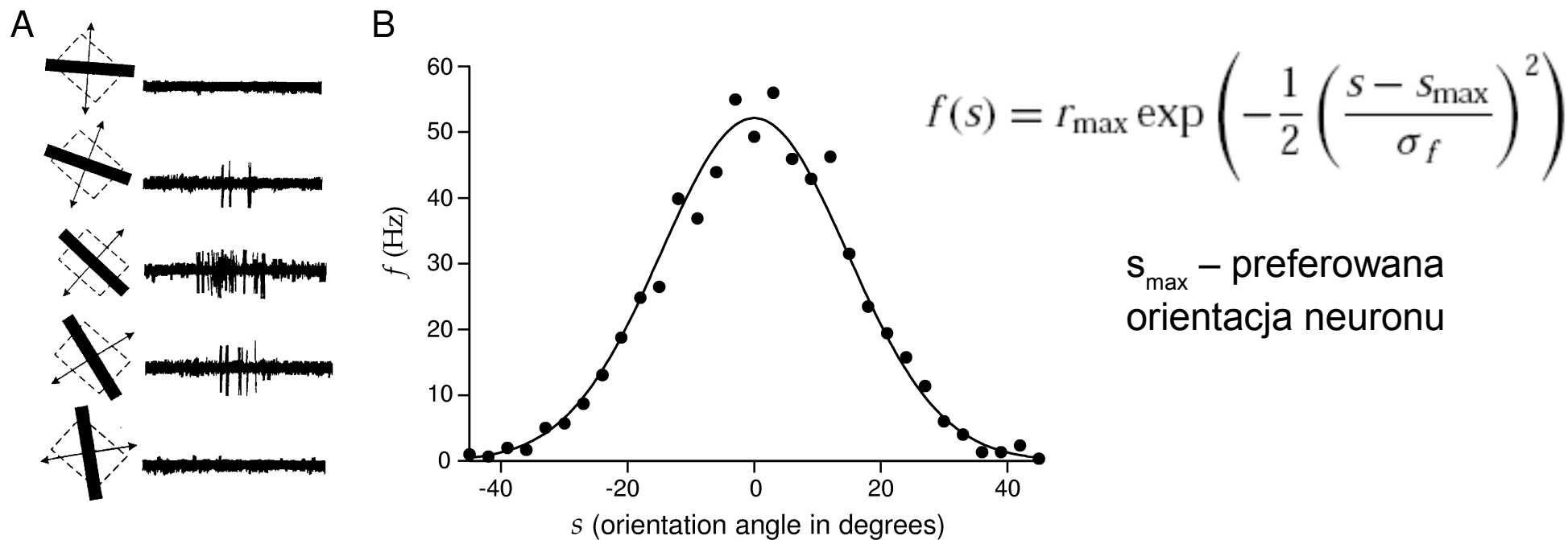
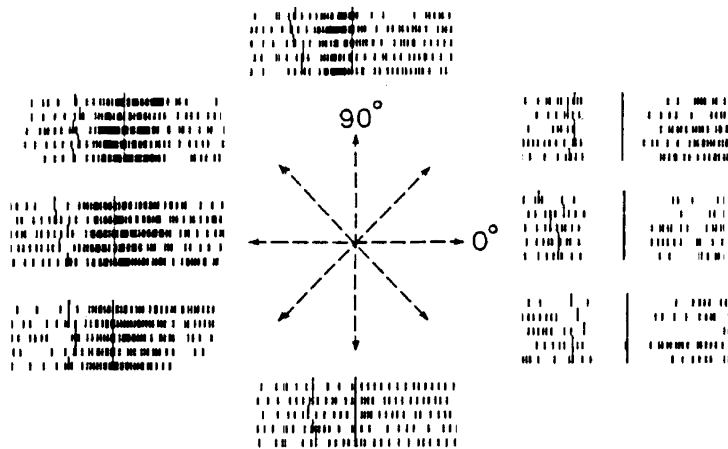


Figure 1.5: A) Recordings from a neuron in the primary visual cortex of a monkey. A bar of light was moved across the receptive field of the cell at different angles. The diagrams to the left of each trace show the receptive field as a dashed square and the light source as a black bar. The bidirectional motion of the light bar is indicated by the arrows. The angle of the bar indicates the orientation of the light bar for the corresponding trace. B) Average firing rate of a cat V1 neuron plotted as a function of the orientation angle of the light bar stimulus. The curve is a fit using the function 1.14 with parameters $r_{\max} = 52.14$ Hz, $s_{\max} = 0^\circ$, and $\sigma_f = 14.73^\circ$. (A from Hubel and Wiesel, 1968; adapted from Wandell, 1995. B data points from Henry et al., 1974.)

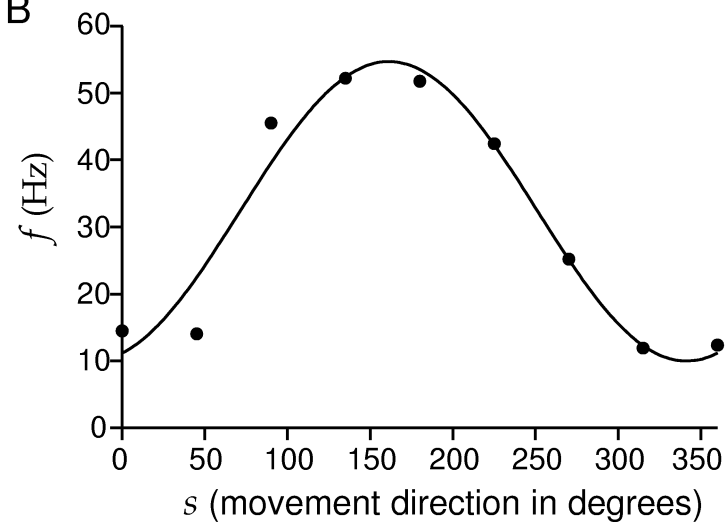
Krzywe strojenia

- Krzywe strojenia można używać do badania selektywności neuronów w układzie wzrokowym i innych układach zmysłowych.
- Można je też używać do badania układów motorycznych. Używamy wtedy parametrów ruchu, a nie bodźca

A



B



$$f(s) = r_0 + (r_{\max} - r_0) \cos(s - s_{\max})$$

Częstość musi być nieujemna, jeżeli więc minimalna częstość $2r_0 - r_{\max} < 0$, to musimy obciąć ujemne wartości powyższej funkcji:

$$f(s) = [r_0 + (r_{\max} - r_0) \cos(s - s_{\max})]_+$$

Figure 1.6: A) Recordings from the primary motor cortex of a monkey performing an arm reaching task. The hand of the monkey started from a central resting location and reaching movements were made in the directions indicated by the arrows. The rasters for each direction show action potentials fired on five trials. B) Average firing rate plotted as a function of the direction in which the monkey moved its arm. The curve is a fit using the function 1.15 with parameters $r_{\max} = 54.69$ Hz, $r_0 = 32.34$ Hz, and $s_{\max} = 161.25^\circ$. (A adapted from Georgopoulos et al., 1982 which is also the source of the data points in B.)

Zmienność częstości zliczeń *spike count variability*

- Częstość zliczeń kolejnych odpowiedzi na ten sam bodziec na ogół zmienia się losowo. Krzywa strojenia tego nie oddaje.
- Średnie odchylenie standardowe $f(s)$ może być niezależne od s , mówimy wtedy o **szumie addytywnym**.
- Jeżeli średnie odchylenie standardowe jest proporcjonalne do $f(s)$ to mówimy o **szumie multiplikatywnym**.

Spike-triggered stimulus

- Krzywe strojenia charakteryzują średnią odpowiedź neuronu na bodziec. Teraz pytamy jaki był średnio bodziec, który wywołał daną odpowiedź.
- Jeżeli wybraną odpowiedzią jest jedna iglica, to otrzymaną wielkość będziemy nazywali **“średnim bodźcem wyzwolonym iglicą”** - *spike-triggered average stimulus*

Bodźce

- Neurony muszą kodować bodźce zmieniające się w ogromnym zakresie dynamicznym. Na przykład fotoreceptory w siatkówce mogą odpowiadać na pojedyncze fotony albo działać w pełnym oświetleniu bombardowane milionami fotonów na sekundę.
- Żeby poradzić sobie z tak dużym zakresem parametrów bodźca neurony na ogół najlepiej odpowiadają na szybkie zmiany własności bodźca a są stosunkowo nieczułe na jego stały poziom.

Prawa Webera i Fechnera

- Weber mierzył jaka musi być różnica Δs między dwoma natężeniami bodźca, żeby można je było rozróżnić z całą pewnością. Odkrył, że jest ona proporcjonalna do natężenia bodźca s .

$$\frac{\Delta s}{s} = \text{const} = \frac{1}{C} ds_{\text{postrzegany}}$$

Prawo Webera

- Fechner zasugerował, że postrzegane różnice ustalają skalę postrzeganych natężeń bodźca.

$$s_{2, \text{postrzegany}} - s_{1, \text{postrzegany}} = \\ = C \int_{s_1}^{s_2} \frac{ds}{s} = C \ln s_2 - C \ln s_1$$

**Prawo
Fechnera**

Własności bodźców

- Układy zmysłowe adaptują się do średniego poziomu bodźca korzystając z wielu różnych mechanizmów fizjologicznych. Będziemy to uwzględniać zakładając, że bodziec oscyluje wokół pewnego średniego poziomu, który często przyjmujemy za 0.

$$\frac{1}{T} \int_0^T dt s(t) = 0$$

- Czasami będziemy przyjmować, że poza czasem obserwacji $[0, T]$ bodziec się powtarza

$$s(T + \tau) = s(\tau)$$

Średnia wyzwolona iglicą

Spike-triggered average

- Żeby policzyć średni bodziec wyzwolony iglicą $C(\tau)$ bierzemy dla każdej iglicy w czasie t_i z każdej odpowiedzi wartość bodźca w czasie wcześniejszym o τ , to jest $s(t_i - \tau)$, a następnie uśredniamy te wartości po wszystkich iglicach i wszystkich bodźcach

$$C(\tau) = \left\langle \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n s(t_i - \tau) \right\rangle \approx \frac{1}{\langle n \rangle} \left\langle \sum_{i=1}^n s(t_i - \tau) \right\rangle$$

Przykład 1

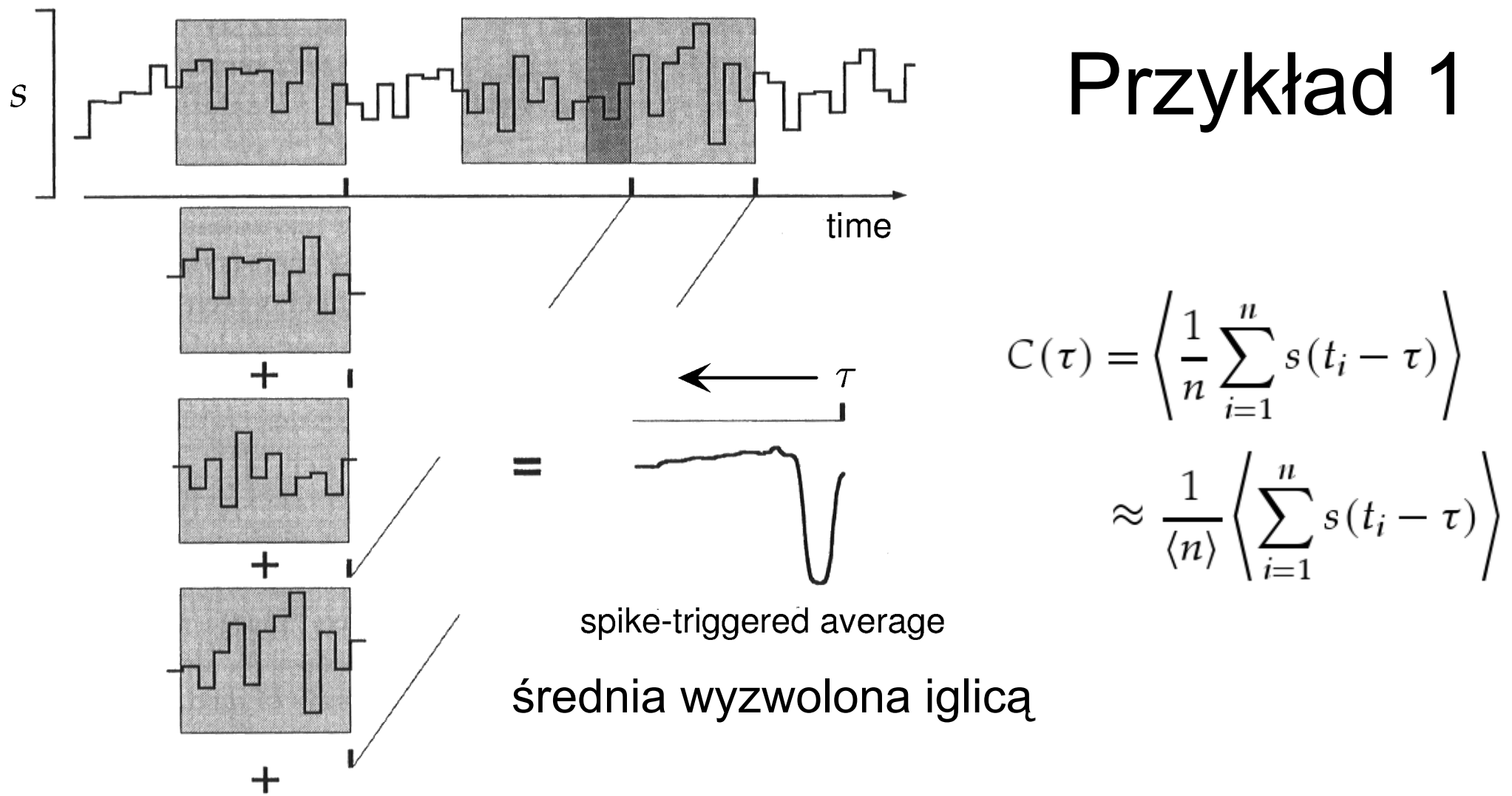
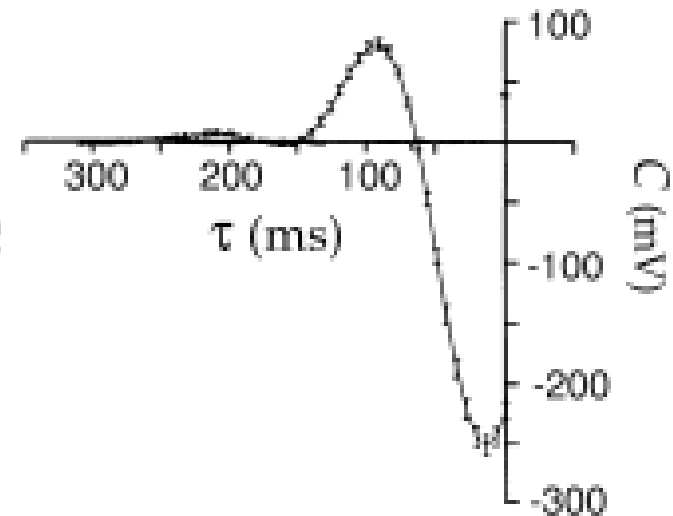


Figure 1.8 Schematic of the procedure for computing the spike-triggered average stimulus. Each gray rectangle contains the stimulus prior to one of the spikes shown along the time axis. These are averaged to produce the waveform shown at the lower right, which is the average stimulus before a spike. The stimulus in this example is a piecewise constant function of time. (Adapted from Rieke et al., 1997.)

Średni bodziec wyzwolony iglicą

- Choć zakres τ w definicji $C(\tau)$ jest formalnie nieskończony, w praktyce na odpowiedź wpływa tylko kilkaset milisekund bodźca przed iglicą (\approx czas korelacji bodźca z odpowiedzią).
- Jeżeli bodziec jest nieskorelowany z sobą w czasie to oczekujemy również $C(\tau)=0$ dla $\tau < 0$.



Średni bodziec wyzwolony iglicą

- Korzystając z równości wprowadzonych na poprzednim wykładzie

$$\sum_{i=1}^n h(t - t_i) = \int_{-\infty}^{\infty} d\tau h(\tau) \rho(t - \tau)$$

oraz

$$\int d\tau h(\tau) \langle \rho(t - \tau) \rangle = \int d\tau h(\tau) r(t - \tau)$$

mamy

$$C(\tau) = \left\langle \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n s(t_i - \tau) \right\rangle \approx \frac{1}{\langle n \rangle} \left\langle \sum_{i=1}^n s(t_i - \tau) \right\rangle$$

$$C(\tau) = \frac{1}{\langle n \rangle} \int_0^T dt \langle \rho(t) \rangle s(t - \tau) = \frac{1}{\langle n \rangle} \int_0^T dt r(t) s(t - \tau)$$

Funkcja Q_{rs} korelacji bodźca z częstością generacji iglic

- Funkcje korelacji mierzą wzajemną średnią zależność wielkości zmieniających się w czasie
- **Funkcja korelacji bodźca z częstością generacji iglic** (*firing rate stimulus correlation function*) [a właściwie funkcja kowariancji]:

$$Q_{rs}(\tau) = \frac{1}{T} \int_0^T dt r(t) s(t + \tau)$$

- Z definicji $C(\tau) = \frac{1}{\langle n \rangle} \int_0^T dt r(t) s(t - \tau)$ mamy ($\langle r \rangle = \langle n \rangle / T$)

$$C(\tau) = \frac{1}{\langle r \rangle} Q_{rs}(-\tau)$$

Funkcja Q_{rs} korelacji bodźca z częstością generacji iglic

- Z definicji $C(\tau) = \frac{1}{\langle n \rangle} \int_0^T dt r(t)s(t - \tau)$ mamy ($\langle r \rangle = \langle n \rangle / T$)

$$C(\tau) = \frac{1}{\langle r \rangle} Q_{rs}(-\tau)$$

- Ze względu na ujemny argument w powyższym równaniu ($-\tau$), średni bodziec wyzwolony iglicą nazywa się również **funkcją korelacji odwrotnej** (*reverse correlation function*)

Średni bodziec wyzwolony iglicą – przykład 2

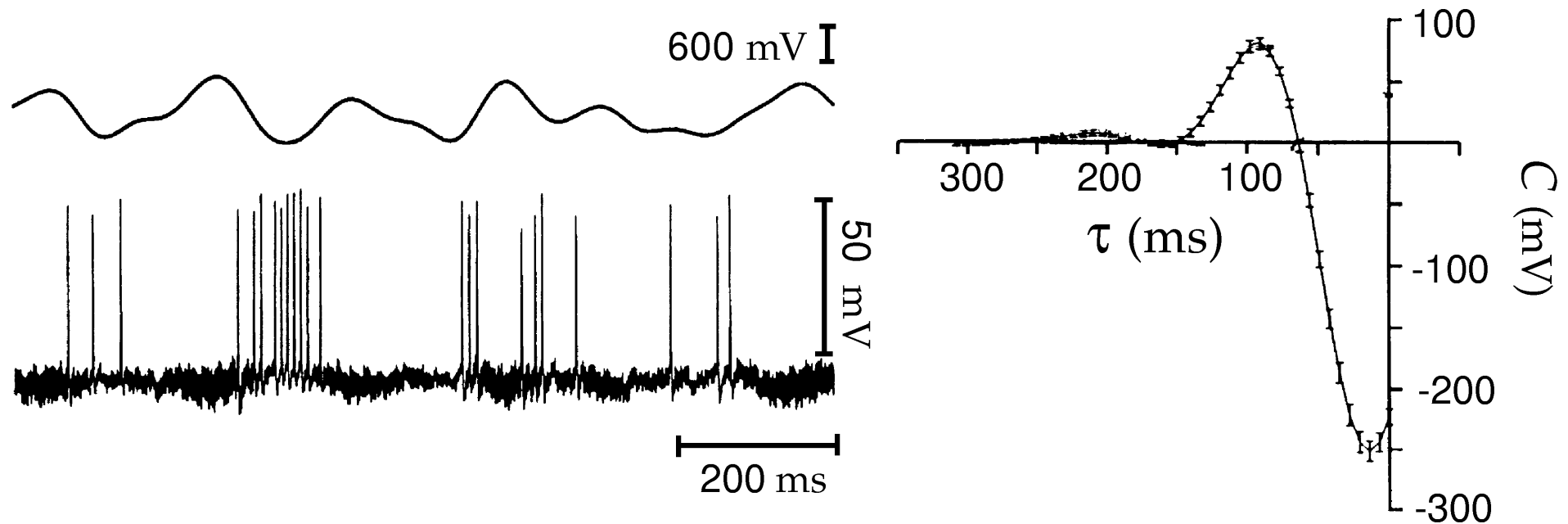
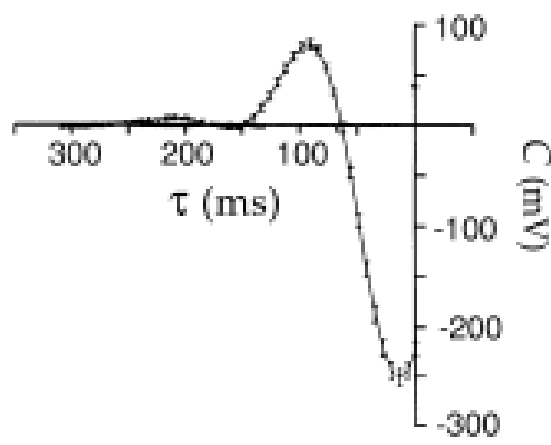


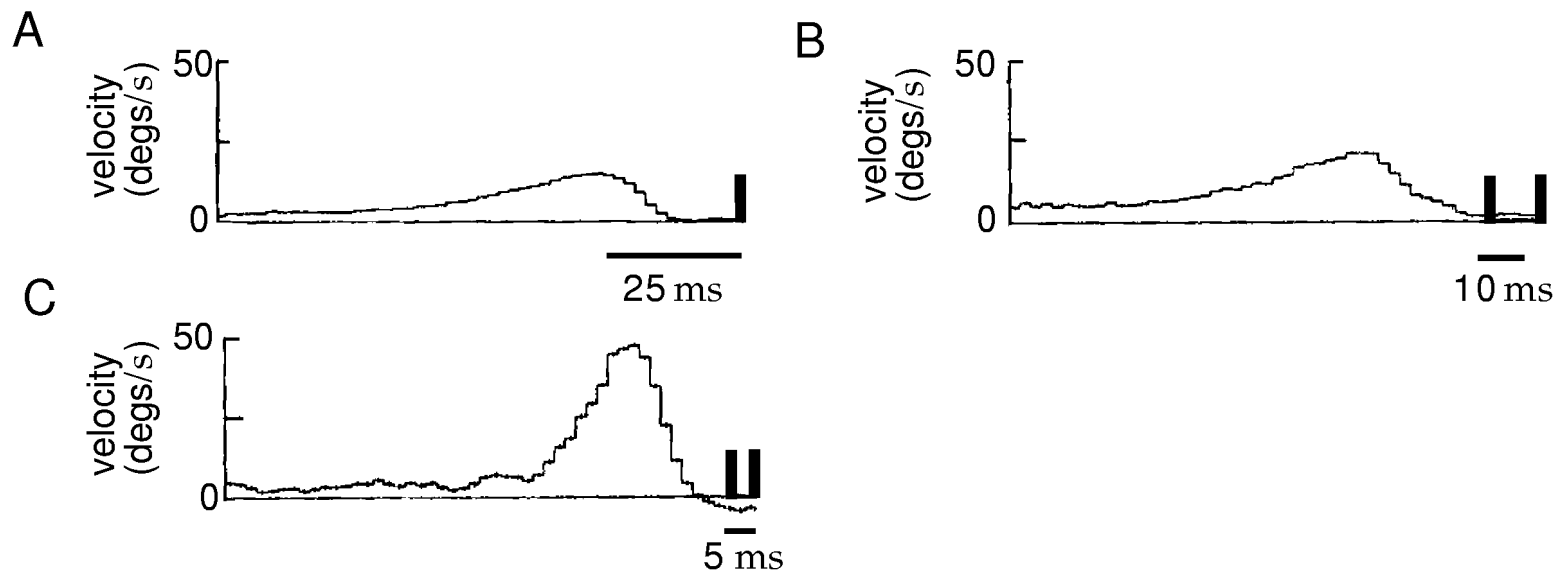
Figure 1.9 The spike-triggered average stimulus for a neuron of the electrosensory lateral-line lobe of the weakly electric fish *Eigenmannia*. The upper left trace is the potential used to generate the electric field to which this neuron is sensitive. The evoked spike train is plotted below the stimulus potential. The plot on the right is the spike-triggered average stimulus. (Adapted from Gabbiani et al., 1996.)

Średni bodziec wyzwolony iglicą: dodatkowe uwagi

- Ponieważ $C(t)$ jest średnią wartością bodźca w czasie t przed iglicą, zwykle zaznacza się to kierując oś czasu na wykresie w lewo.
- Średnia wyzwolona iglicą zależy od bodźców użytych w doświadczeniu. Na ogół używa się różnych rodzajów szumu dopasowanych do typu komórek. Jest to zwykle **biały szum**, który zawiera wszystkie częstotliwości z jednakowymi wagami. Używa się też **bodźców naturalnych**.

Średni bodziec wyzwolony kilkoma iglicami

- Bodźce możemy wyzwalać nie tylko jedną iglicą ale też bardziej złożonymi ciągami iglic. Daje nam to dodatkowe informacje dotyczące kodowania informacji w tych strukturach.



- Na przykład, na tym rysunku widzimy, że dwie iglice odległe od siebie o 5 ms niosą więcej informacji, niż każda z iglic z osobna.

Średni bodziec wyzwolony kilkoma iglicami

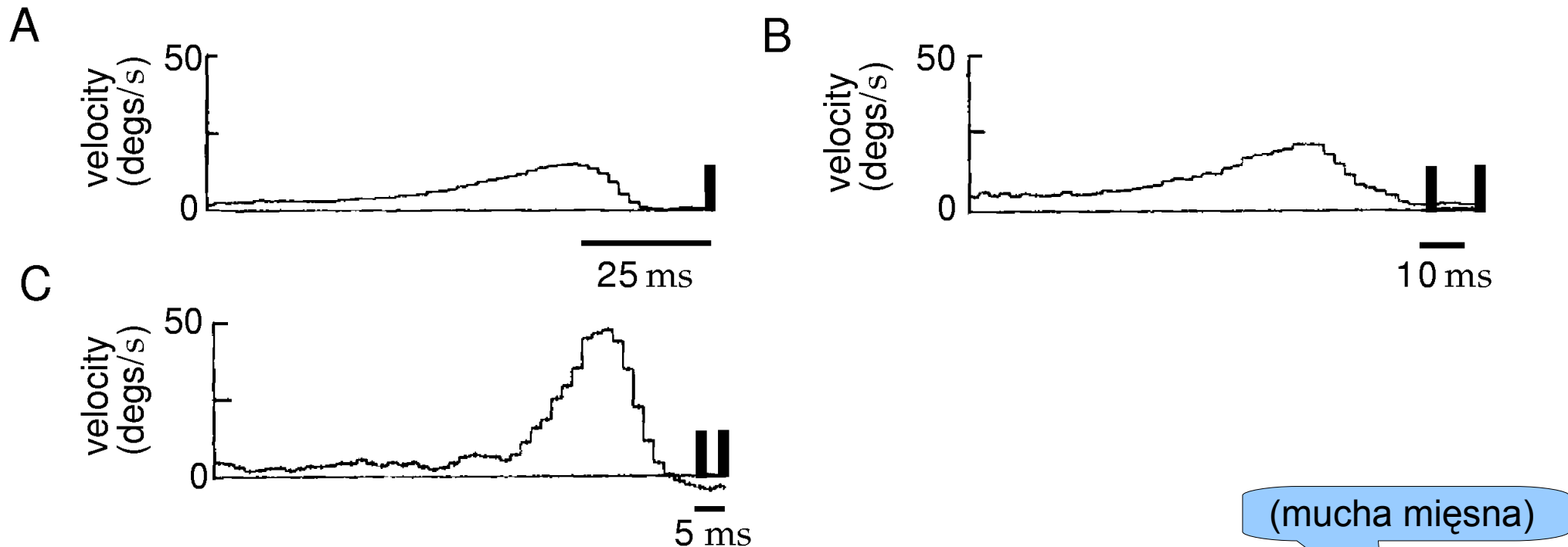


Figure 1.10 Single- and multiple-spike-triggered average stimuli for a blowfly H1 neuron responding to a moving visual image. (A) The average stimulus velocity triggered on a single spike. (B) The average stimulus velocity before two spikes with a separation of 10 ± 1 ms. (C) The average stimulus before two spikes with a separation of 5 ± 1 ms. (Data from de Ruyter van Steveninck and Bialek, 1988; figure adapted from Rieke et al., 1997.)

Bodźce szumowe – biały szum

- Biały szum to sygnał $s(t)$, którego wartości w dwóch różnych czasach są nieskorelowane

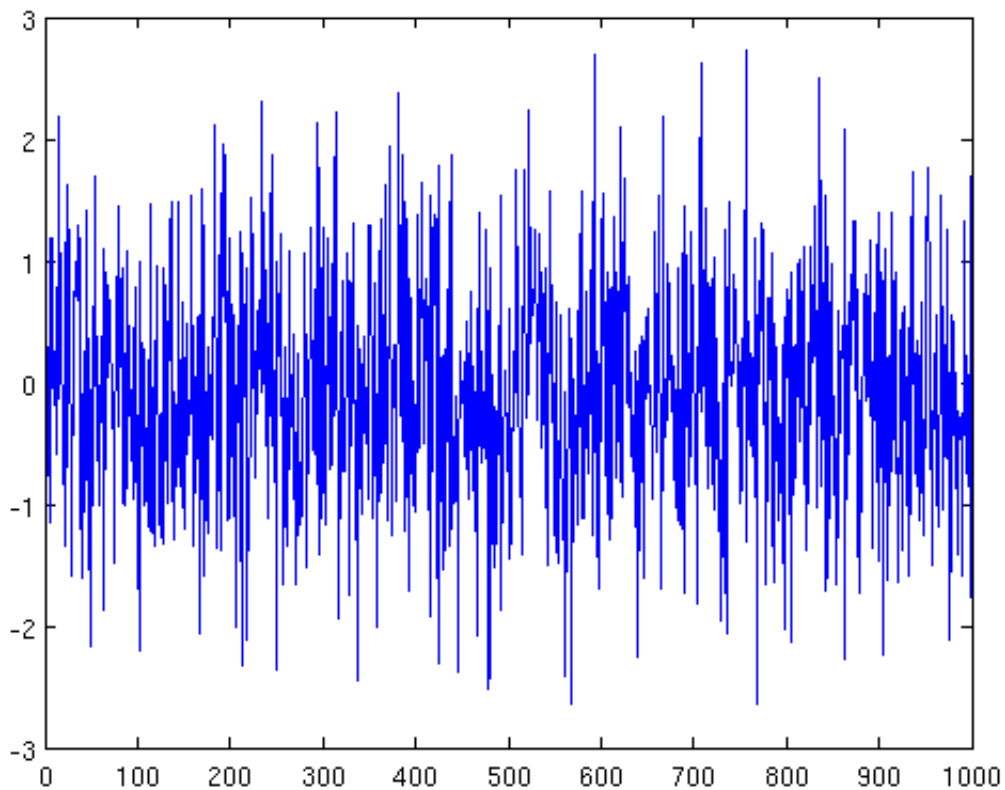
$$\langle s(t')s(t'') \rangle = 0 \quad \text{dla } t' \neq t''$$

- Jeżeli taki sygnał jest stacjonarny to jego funkcja autokorelacji Q_{ss} jest również 0

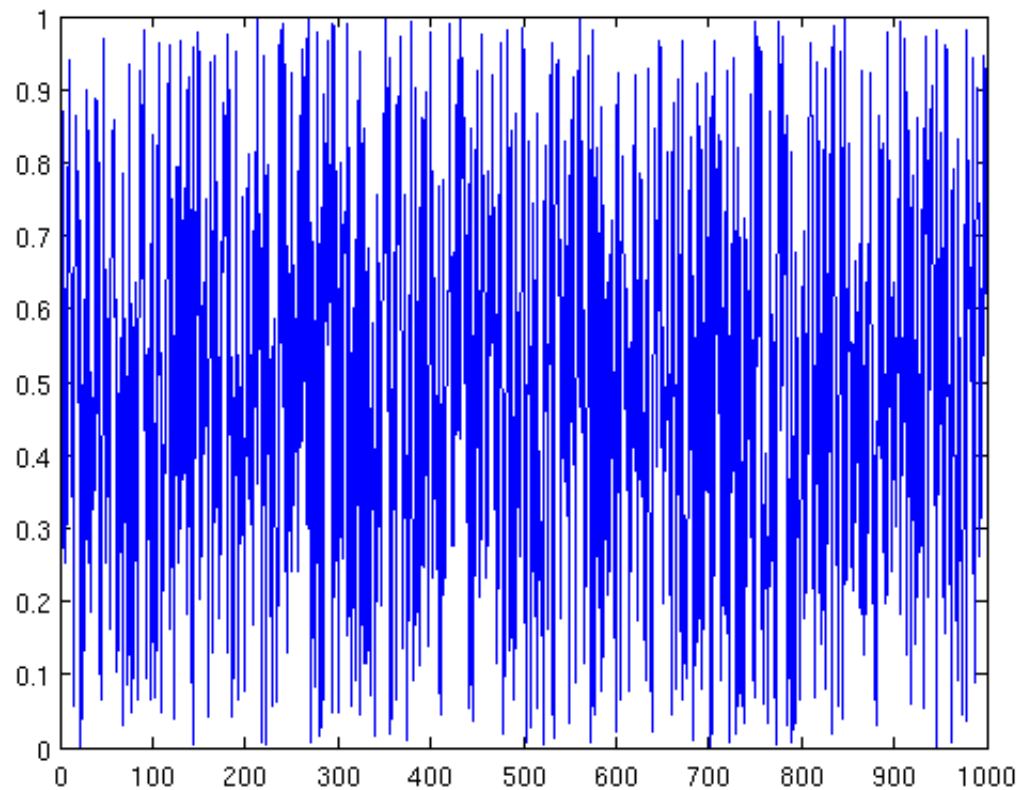
$$Q_{ss}(\tau) = \frac{1}{T} \int_0^T dt s(t)s(t+\tau) = \sigma_s^2 \delta(\tau)$$

- Stała σ_s mierzy wielkość zmienności szumu.

Biały szum: przykłady

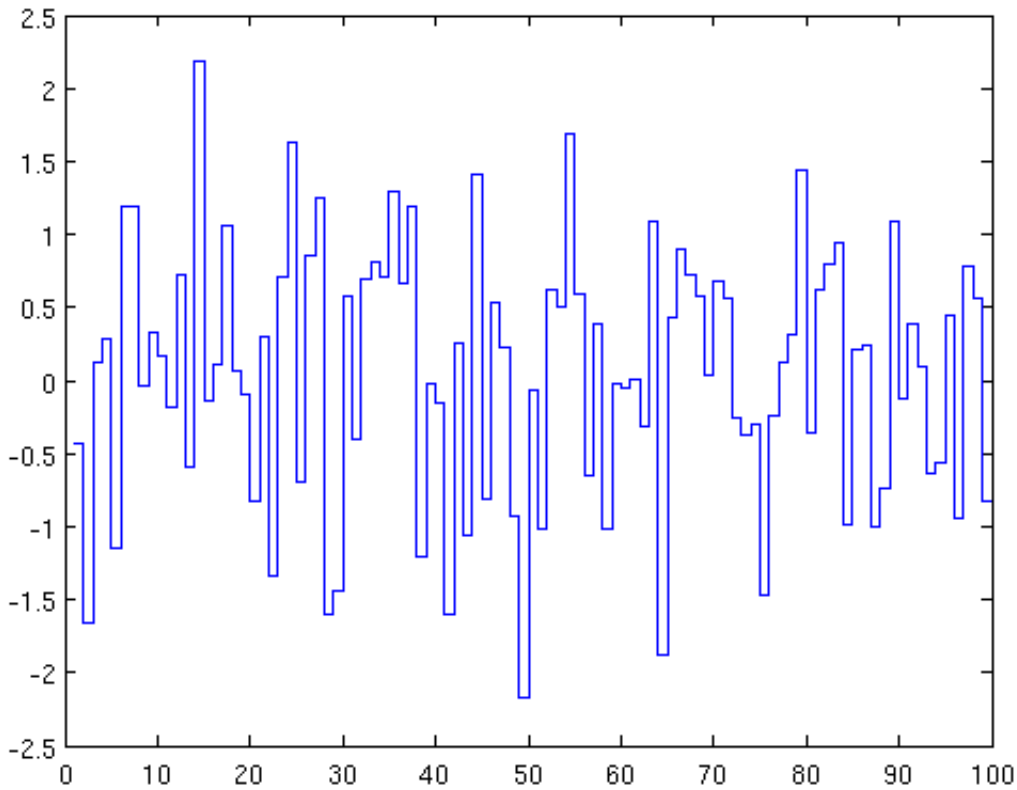


biały szum gaussowski

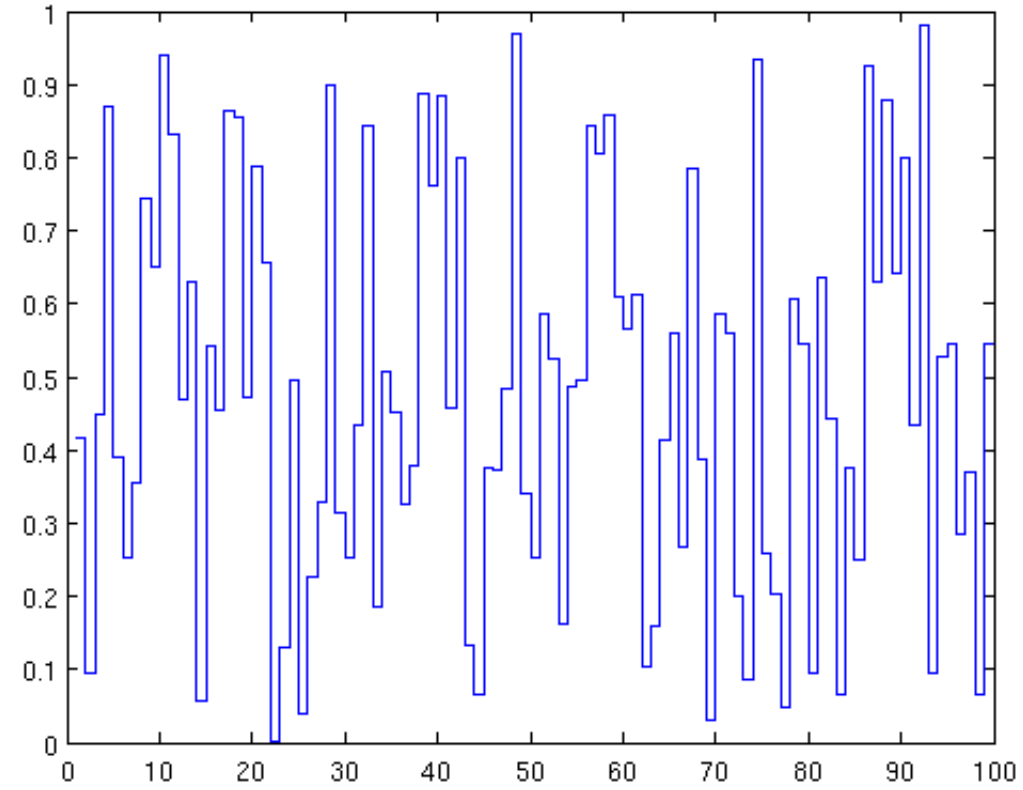


biały szum gdzie $s(t)$ jest losowany z rozkładu równomiernego na $[0, 1]$

Biały szum: przykłady



biały szum gaussowski



biały szum gdzie $s(t)$ jest losowany z rozkładu równomiernego na $[0, 1]$

Widmo mocy sygnału

- Transformata Fouriera $\tilde{s}(\omega_n)$ okresowego sygnału $s(t)$ zdefiniowana jest jako ($\omega_n = 2\pi n/T$)

$$\tilde{s}(\omega_n) := \frac{1}{T} \int_0^T d\tau s(\tau) \exp(i\omega_n \tau)$$

- Widmo mocy sygnału $s(t)$ zdefiniowane jest jako kwadrat modułu $\tilde{s}(\omega)$

$$\tilde{Q}_{ss}(\omega) := |\tilde{s}(\omega)|^2$$

- Widmo mocy sygnału równe jest transformacie Fouriera jego funkcji autokorelacji

$$\tilde{Q}_{ss}(\omega) = \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} d\tau Q_{ss}(\tau) \exp(i\omega \tau)$$

Widmo mocy białego szumu

- Ponieważ funkcja autokorelacji białego szumu jest funkcją delta

$$Q_{ss}(\tau) = \frac{1}{T} \int_0^T dt s(t) s(t+\tau) = \sigma_s^2 \delta(\tau)$$

zatem jego widmo mocy jest stałe

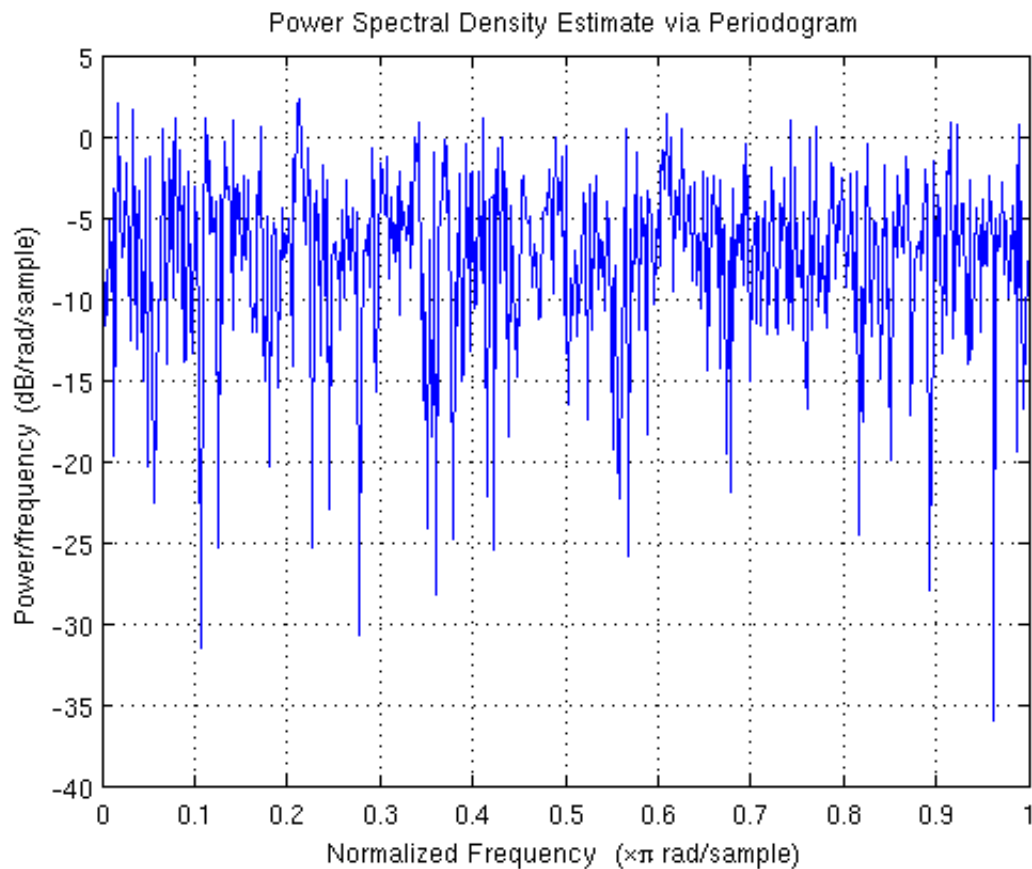
$$\tilde{Q}_{ss}(\omega) = \frac{1}{T} \int_{-T/2}^{T/2} d\tau Q_{ss}(\tau) \exp(i\omega\tau)$$

$$= \frac{\sigma_s^2}{T} \int_{-T/2}^{T/2} d\tau \delta(\tau) \exp(i\omega\tau)$$

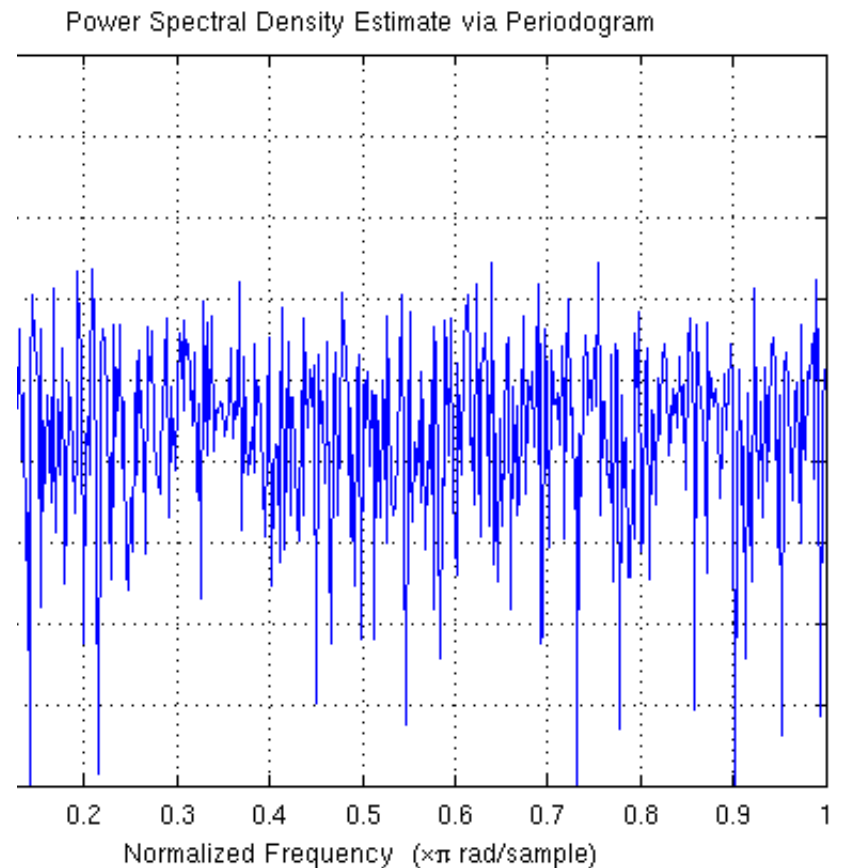
$$= \sigma_s^2 / T$$

- W praktyce nie da się wygenerować szumu białego we wszystkich częstotliwościach. Zwykle powyżej pewnej częstotliwości widmo mocy gaśnie do 0

Widmo mocy białego szumu: przykłady

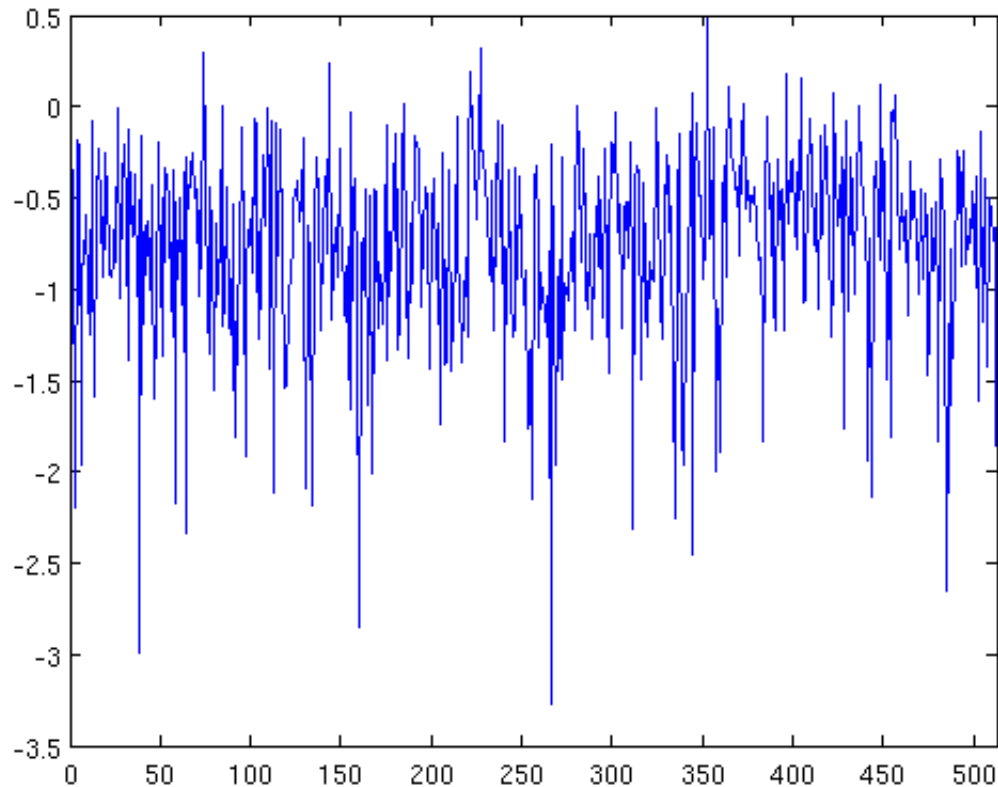


widmo mocy białego
szumu gaussowskiego

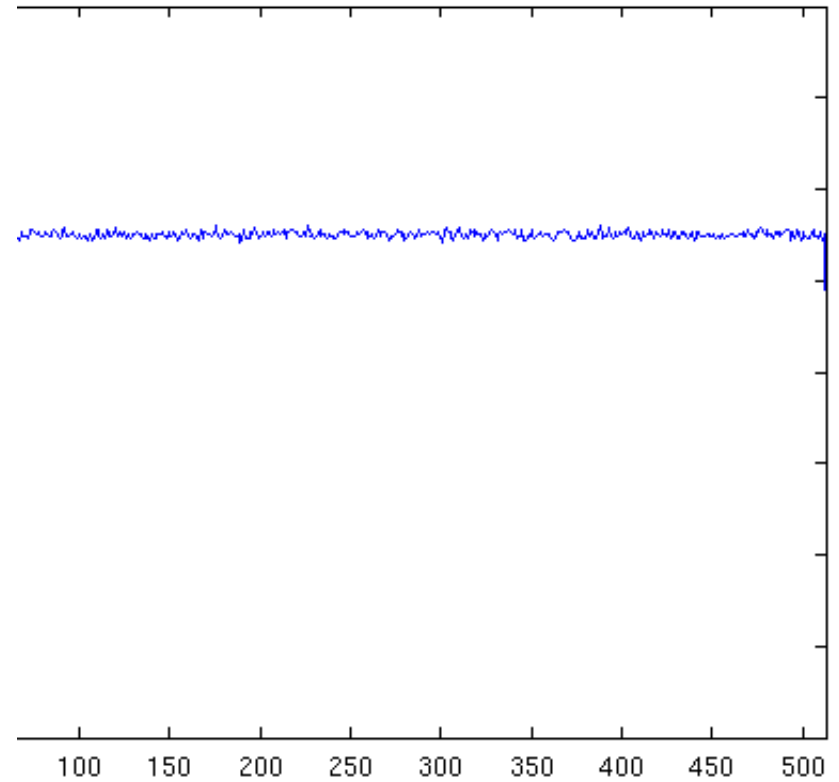


widmo mocy białego szumu gdzie
 $s(t)$ jest losowany z rozkładu
równomiernego na $[0, 1]$

Widmo mocy białego szumu: przykłady



widmo mocy białego
szumu gaussowskiego



widmo mocy białego szumu
gaussowskiego – średnia po 1000
realizacjach

Przybliżanie białego szumu

- Żeby wygenerować przybliżenie białego szumu dla każdego czasu $t = m \Delta t$ losujemy kolejne wartości $s(t)$ z dowolnego rozkładu o średniej 0 i wariancji $\sigma_s^2 / \Delta T$
- Tak otrzymany sygnał spełnia warunek

$$\frac{1}{M} \sum_{m=1}^M s_m s_{m+p} = \begin{cases} \sigma_s^2 / \Delta T & \text{jeżeli } p=0 \\ 0 & \text{jeżeli } p \neq 0 \end{cases}$$

- Rozkład wartości sygnału $P(s)$ może być binarny ($\{0, 1\}$), gaussowski, stały na przedziale, skończony, itd.
- Jeżeli rozkład $P(s)$ jest gaussowski, szum nazywamy **białym szumem gaussowskim**

Procesy punktowe – język opisu ciągów potencjałów czynnościowych

- Pełen opis odpowiedzi komórki na bodziec wymagałby podania prawdopodobieństwa wystąpienia dowolnej kombinacji iglic:

$P_T[n]$ – prawd. wystąpienia n iglic w czasie T

$$1 = P_T[0] + P_T[1] + \dots + P_T[n] + \dots$$

$$\sum_{n=0}^{\infty} P_T[n] = 1$$

Tu trochę rachunków...

- z moich notatek...

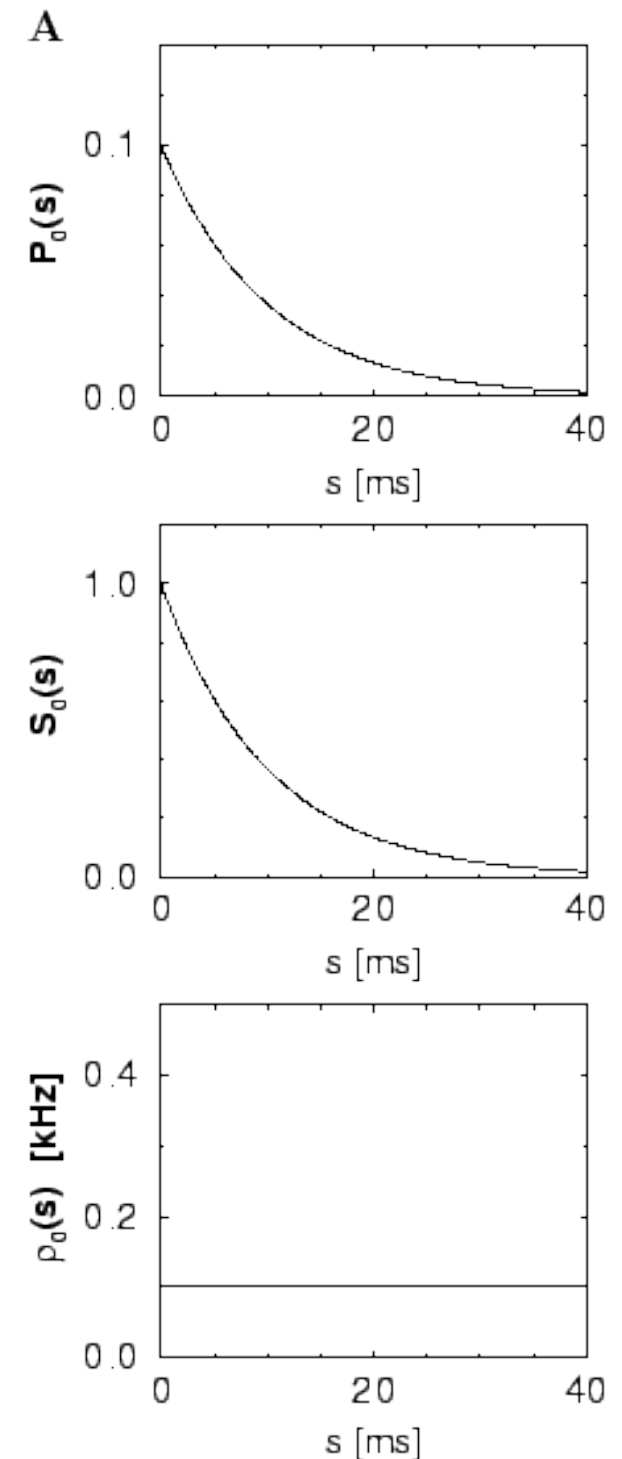
Przykład 5.3.A

W jednorodnym procesie Poissona o natężeniu ν funkcja przetrwania wynosi

$$S_0(s) = e^{-\nu s}$$

Rozkład przedziałów między iglicami jest wykładniczy

$$P_0(s) = \nu e^{-\nu s}$$



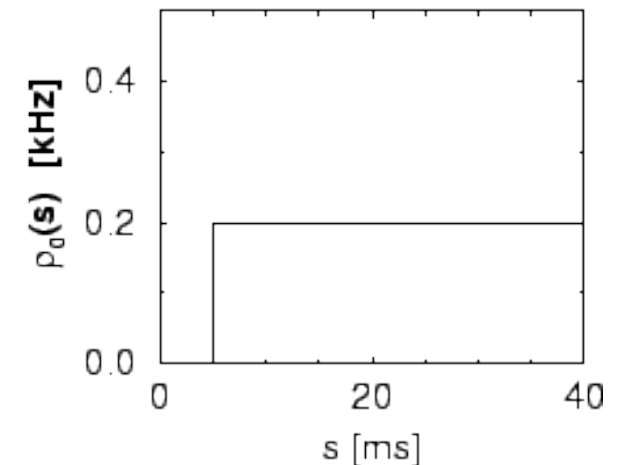
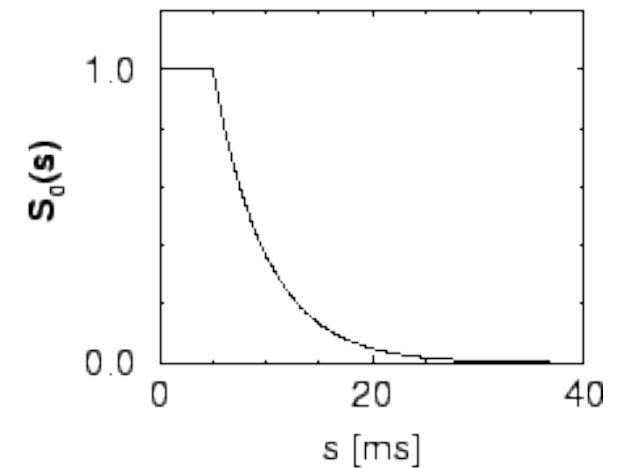
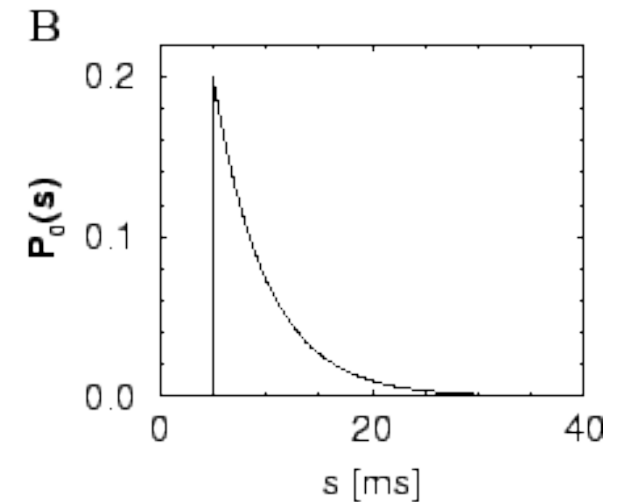
Przykład 5.3.B

Jeżeli dołożymy czas refrakcji do procesu Poissona

$$\rho_0(s) = \begin{cases} 0 & \text{for } s < \Delta^{\text{abs}} \\ \tau & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$

to rozkład przedziałów między iglicami będzie miał postać

$$P_0(s) = \begin{cases} 0 & \text{for } s < \Delta^{\text{abs}} \\ \tau \exp[-\tau(s - \Delta^{\text{abs}})] & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$



Przykład 5.2.B

W pewnych eksperymentach stwierdzono, że funkcja ryzyka po absolutnym czasie refrakcji nasycą się

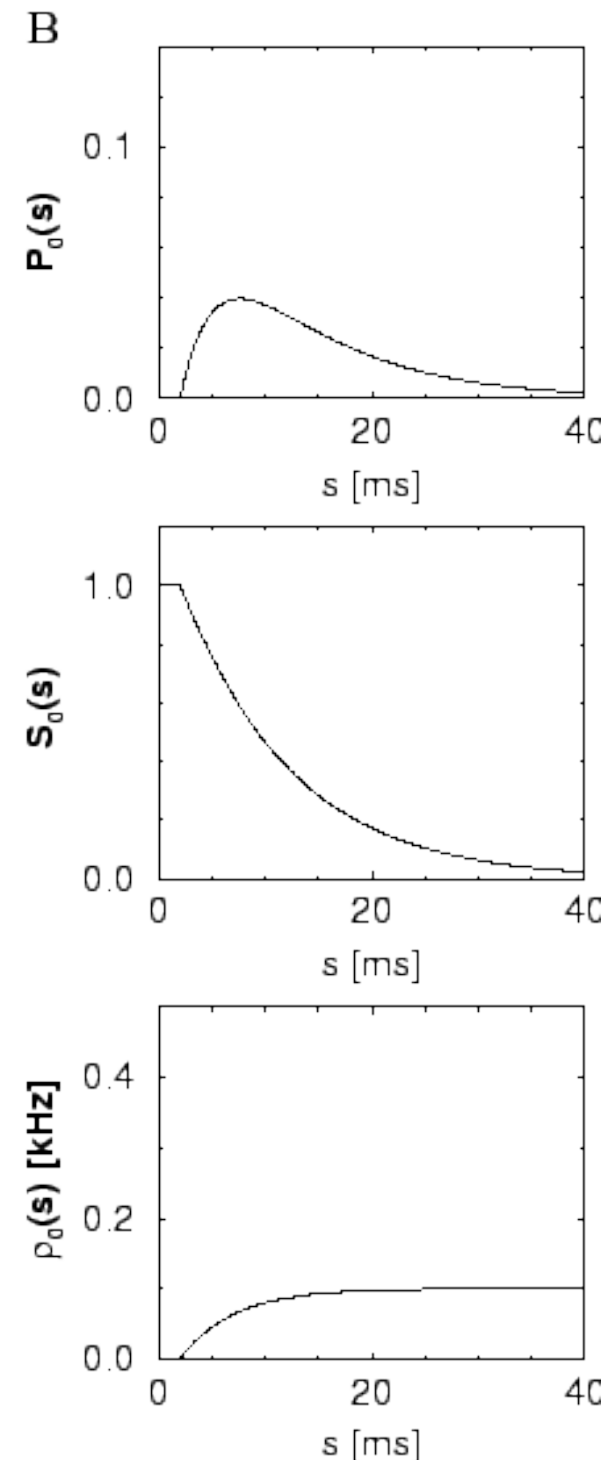
$$\rho_0(s) = \begin{cases} 0 & \text{for } s \leq \Delta^{\text{abs}} \\ \nu [1 - e^{-\lambda(s-\Delta^{\text{abs}})}] & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$

Taką funkcję ryzyka można wyprowadzić dla pewnych prostych modeli neuronu. Funkcja przetrwania dla tego modelu wynosi

$$S_0(s) = \begin{cases} 1 & \text{for } s < \Delta^{\text{abs}} \\ e^{-\nu(s-\Delta^{\text{abs}})} e^{\nu \rho_0(s)/\lambda} & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$

Rozkład przedziałów między iglicami wynosi

$$P_0(s) = \rho_0(s) S_0(s)$$



Przykład 5.2.A

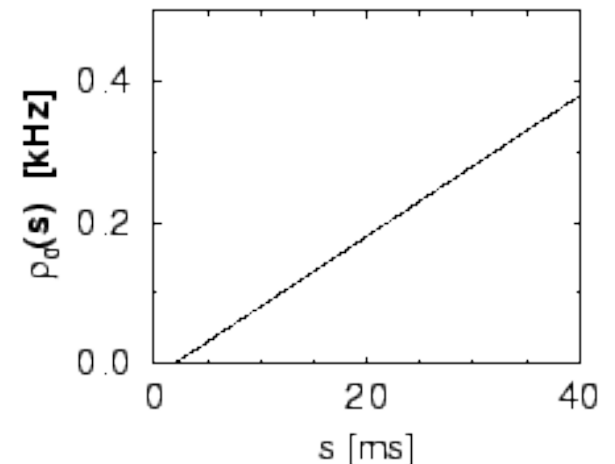
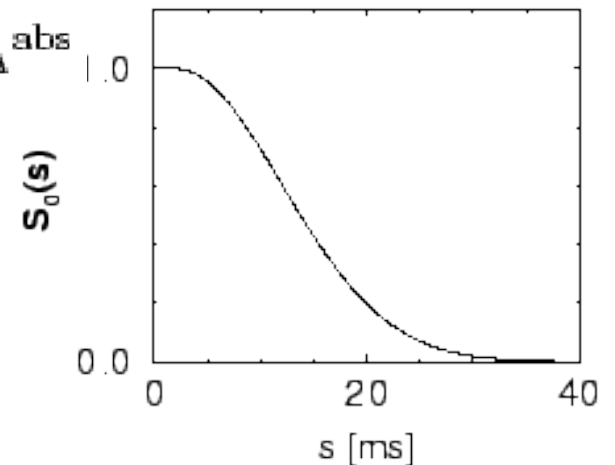
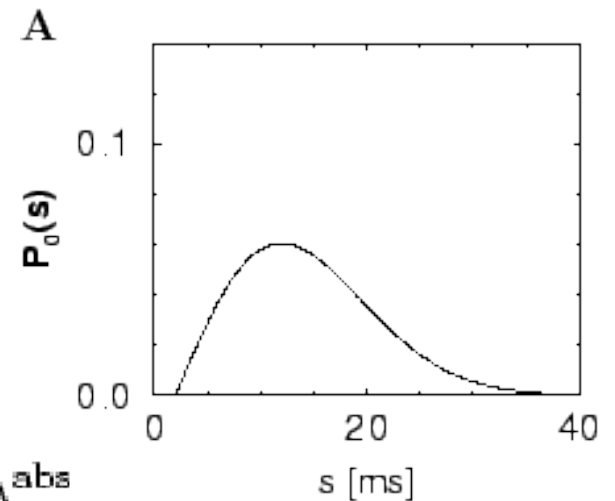
Jeżeli w doświadczeniu znaleźliśmy taki rozkład interwałów między iglicowymi

$$P_0(s) = \begin{cases} 0 & \text{for } s \leq \Delta^{\text{abs}} \\ a_0 (s - \Delta^{\text{abs}}) e^{-\frac{a_0}{2}(s - \Delta^{\text{abs}})^2} & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$

ze stałą $a_0 > 0$, to natężenie procesu (funkcja ryzyka – *hazard function*) wynosi

$$\rho_0(s) = \begin{cases} 0 & \text{for } s \leq \Delta^{\text{abs}} \\ a_0 (s - \Delta^{\text{abs}}) & \text{for } s > \Delta^{\text{abs}} \end{cases}$$

Czyli w przedziale Δ^{abs} po każdej iglicy natężenie (ryzyko) znika. Możemy interpretować Δ^{abs} jako absolutny czas refrakcji neuronu. Dla $s > \Delta^{\text{abs}}$ ryzyko rośnie liniowo, tj. im dłużej neuron czeka tym większe jest prawdopodobieństwo wyładowania



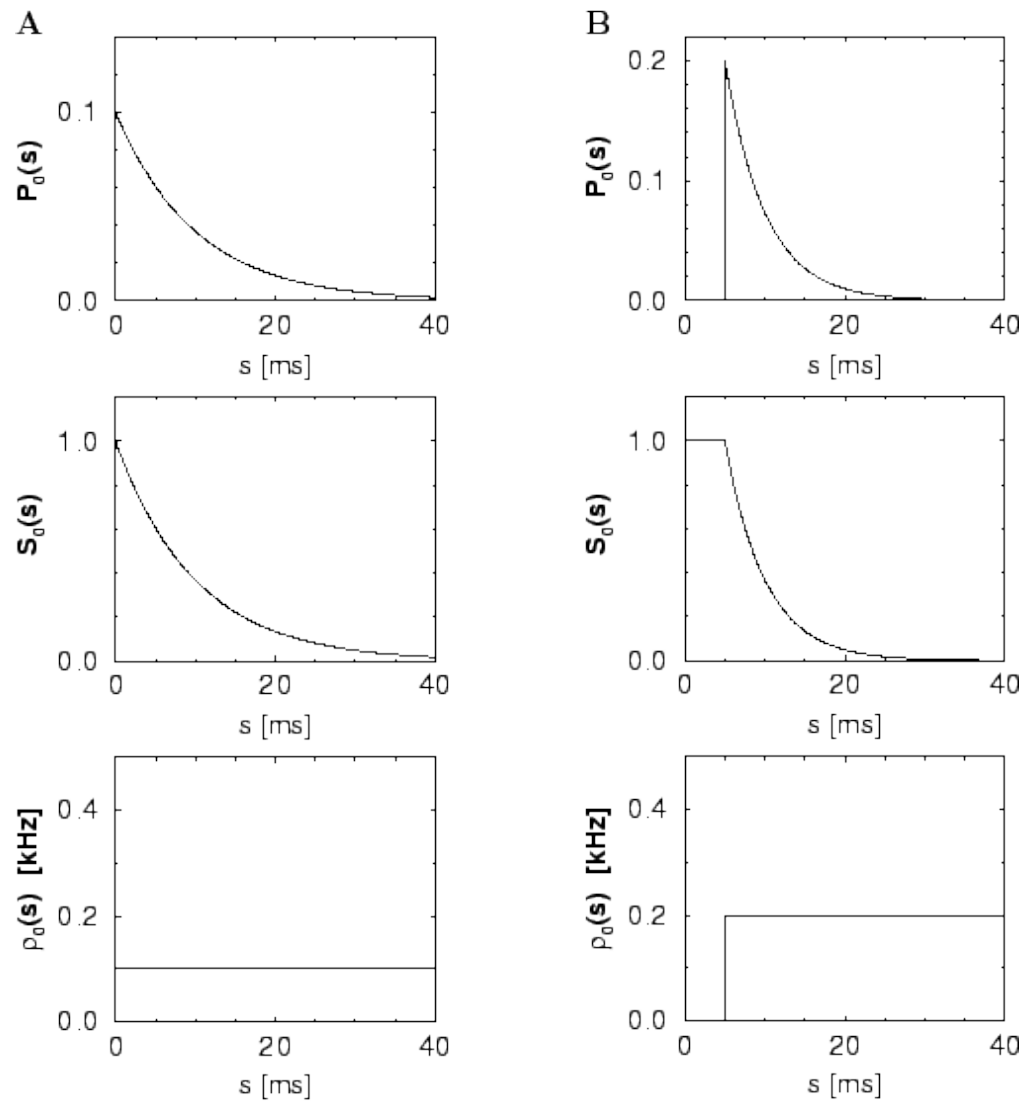


Figure 5.3: Interval distribution $P_0(s)$ (top), survivor function $S_0(s)$ (middle), and hazard function (bottom) for a Poisson neuron (A) and a Poisson neuron with absolute refractoriness ($\Delta^{\text{abs}} = 5\text{ms}$) (B).

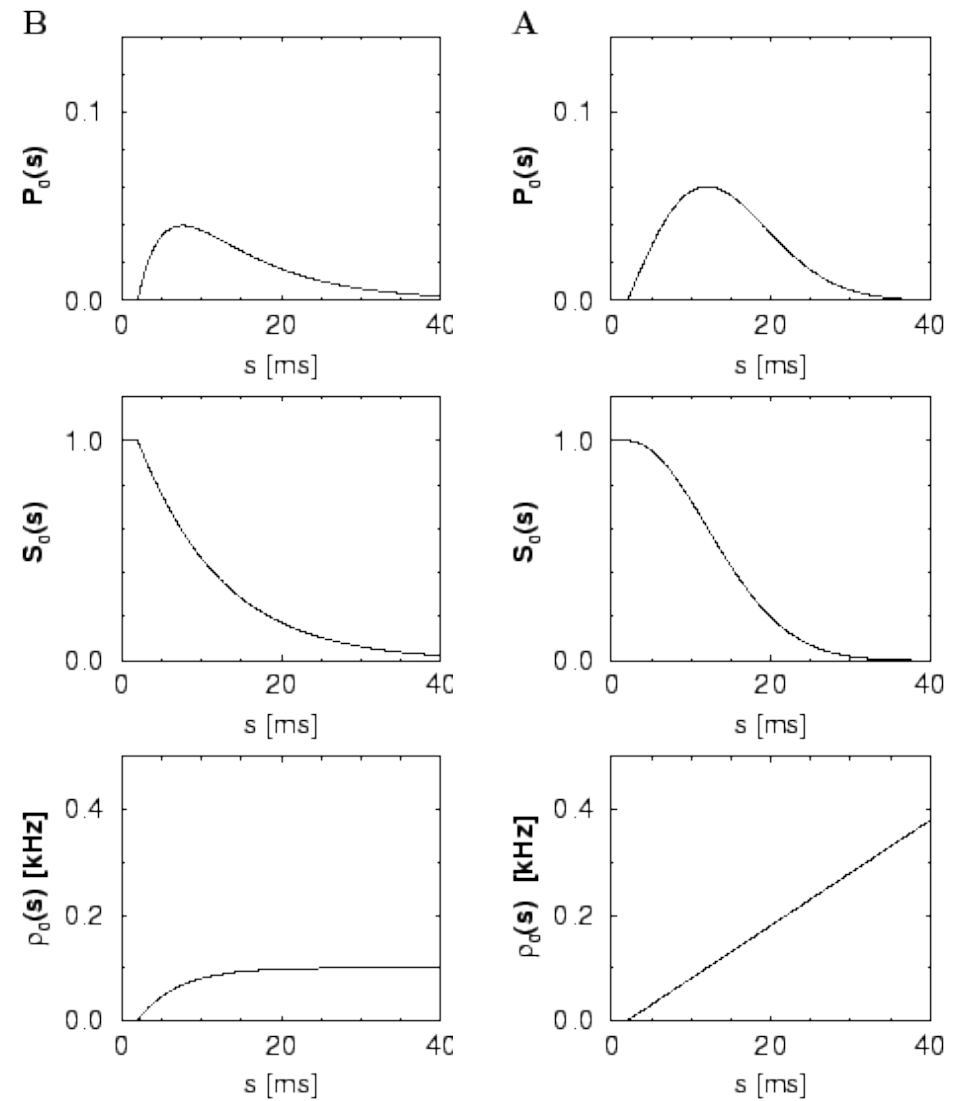


Figure 5.2: A. Interval distribution $P_0(s)$ (top), survivor function $S_0(s)$ (middle) for a neuron with a hazard function (bottom) defined by $\rho_0(s) = a_0 (s - \Delta^{\text{abs}}) \Theta(s - \Delta^{\text{abs}})$ with $a_0 = 0.01 \text{ms}^{-2}$ and $\Delta^{\text{abs}} = 2\text{ms}$. B. Similar plots as in A but for a hazard function defined by $\rho_0(s) = \nu \{1 - \exp[-\lambda (s - \Delta^{\text{abs}})]\} \Theta(s - \Delta^{\text{abs}})$ with $\nu = 0.1\text{kHz}$, $\lambda = 0.2\text{kHz}$, and $\Delta^{\text{abs}} = 2\text{ms}$.

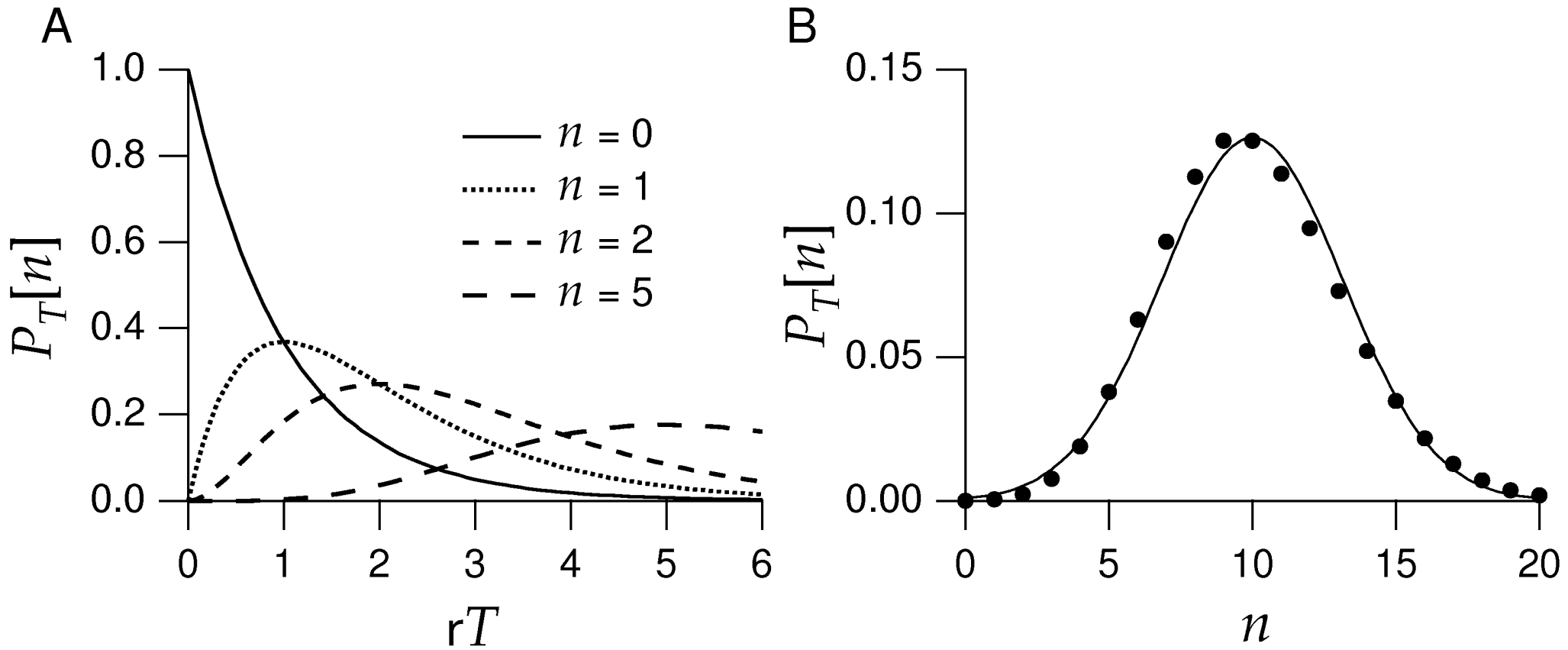


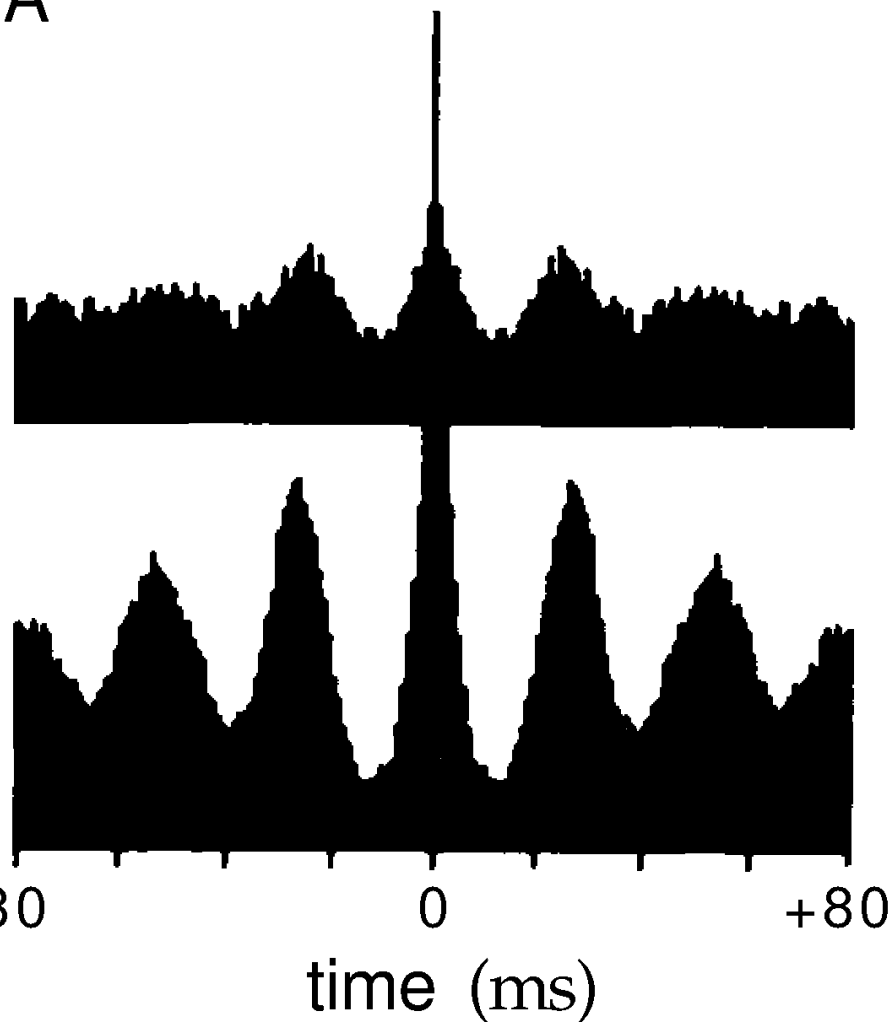
Figure 1.11 (A) The probability that a homogeneous Poisson process generates n spikes in a time period of duration T plotted for $n = 0, 1, 2,$ and 5 . The probability is plotted as function of the rate times the duration of the interval, rT , to make the plot applicable for any rate. (B) The probability of finding n spikes during a time period for which $rT = 10$ (dots) compared with a Gaussian distribution with mean and variance equal to 10 (line).

Funkcja autokorelacji

Funkcja autokorelacji

The spike-train autocorrelation function is constructed from data in the form of a histogram by dividing time into bins. The value of the histogram for a bin labeled with a positive or negative integer m is computed by determining the number of the times that any two spikes in the train are separated by a time interval lying between $(m - 1/2)\Delta t$ and $(m + 1/2)\Delta t$ with Δt the bin size. This includes all pairings, even between a spike and itself. We call this number N_m . If the intervals between the n^2 spike pairs in the train were uniformly distributed over the range from 0 to T , there would be $n^2\Delta t/T$ intervals in each bin. This uniform term is removed from the autocorrelation histogram by subtracting $n^2\Delta t/T$ from N_m for all m . The spike-train autocorrelation histogram is then defined by dividing the resulting numbers by T , so the value of the histogram in bin m is $H_m = N_m/T - n^2\Delta t/T^2$. For small bin sizes, the $m = 0$ term in the histogram counts the average number of spikes, that is $N_m = \langle n \rangle$ and in the limit $\Delta t \rightarrow 0$, $H_0 = \langle n \rangle/T$ is the average firing rate $\langle r \rangle$. Because other bins have H_m of order Δt , the large $m = 0$ term is often removed from histogram plots. The spike-train autocorrelation function is defined as $H_m/\Delta t$ in the limit $\Delta t \rightarrow 0$, and it has the units of a firing rate squared. In this limit, the $m = 0$ bin becomes a δ function, $H_0/\Delta t \rightarrow \langle r \rangle\delta(\tau)$.

A



B

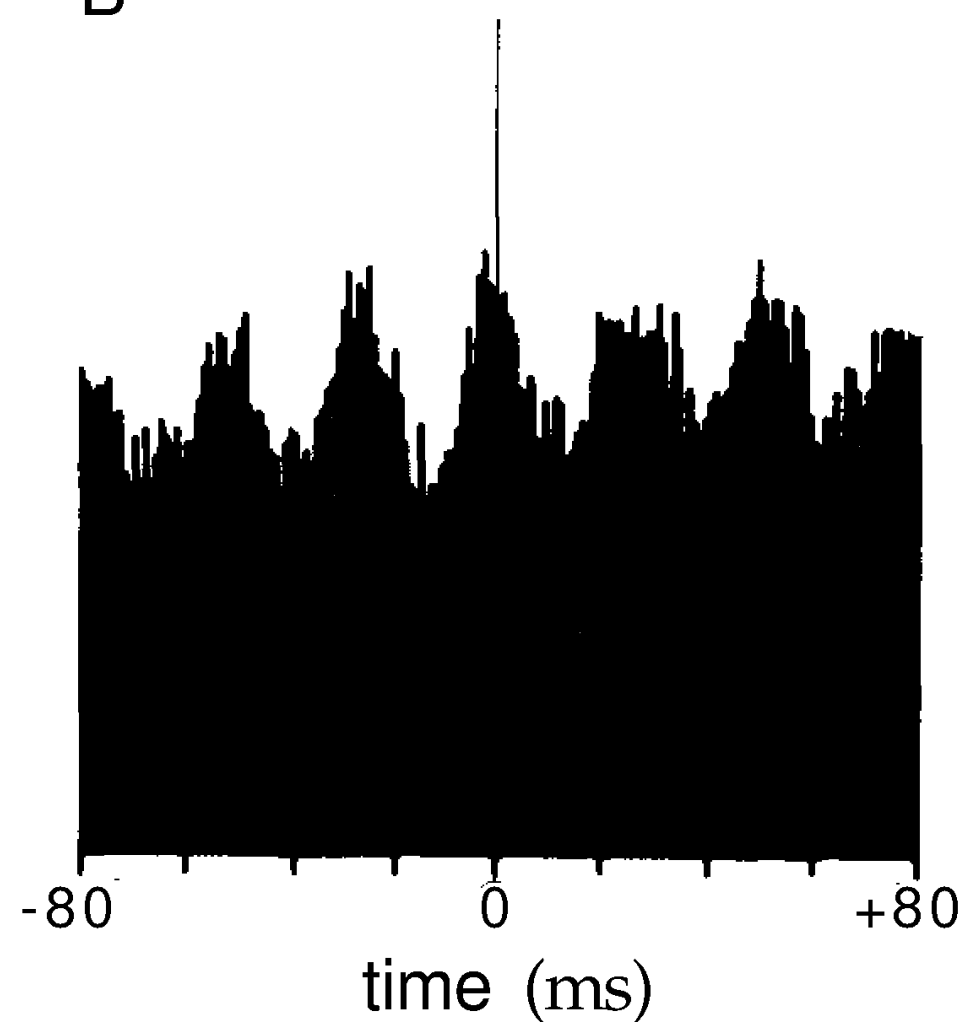


Figure 1.12 Autocorrelation and cross-correlation histograms for neurons in the primary visual cortex of a cat. (A) Autocorrelation histograms for neurons recorded in the right (upper) and left (lower) hemispheres show a periodic pattern indicating oscillations at about 40 Hz. The lower diagram indicates stronger oscillations in the left hemisphere. (B) The cross-correlation histogram for these two neurons shows that their oscillations are synchronized with little time delay. (Adapted from Engel et al., 1991.)

Modelowanie procesów punktowych

7.1. *Thinning algorithm 1.* Given a regular point process $N(t)$ on $(0, T]$ with a bounded intensity function $\lambda(t)$. That is, for all $t \in (0, T]$ there exists λ such that $\lambda(t) \leq \lambda$. To simulate a random sample from $N(t)$ use the following two stage algorithm:

A. Draw a Poisson Sample

1. Draw u_i from $u(0,1)$
2. Compute $w_i = -\frac{\log(1-u_i)}{\lambda}$
3. Compute $t_i = t_{i-1} + w_i$
4. If $t_i \geq T$ stop else $i = i+1$ go to 1 (7.1)
5. $N(T) = i$

B. Thinning Algorithm

0. Set $i=1$ and $j=1$
1. Draw v_i from $U(0,1)$
2. Compute $\lambda(t_i)/\lambda$
3. If $\lambda(t_i)/\lambda \leq v_i$ accept $t_j = t_i$; $j = j+1$
4. If $i = N(T)$ stop else $i = i+1$; go to 1.

The t_j 's are a random sample from $N(T)$.

7.3. *Simulating a univariate point process by time-rescaling.* As a second application of the time-rescaling theorem we describe how the theorem may be used to simulate a general point process.[18] The time-rescaling theorem provides a standard approach for simulating an inhomogeneous Poisson process from a simple Poisson process. The general form of the time-rescaling theorem suggests that any point process may be simulated from a Poisson process with unit rate by rescaling time with respect to the conditional intensity (rate) function of the process. Given an interval $(0, T]$ the simulation algorithm proceeds as follows:

1. Set $u_0 = 0$; Set $k = 1$.
2. Draw τ_k an exponential random variable with mean 1.
3. Find u_k as the solution to $\tau_k = \int_{u_{k-1}}^{u_k} \lambda(u | u_0, u_1, \dots, u_{k-1}) du$. (7.6)
4. If $u_k > T$ then stop.
5. $k = k + 1$
6. Go to 2.

By using Eq. 7.6 a discrete version of the time-rescaling algorithm can be constructed as follows. Choose J large, and divide the interval $(0, T]$ into J bins each of width $\Delta = T / J$. For $k = 1, \dots, J$ draw a Bernoulli random variable u_k^* with probability $\lambda(k\Delta | u_1^*, \dots, u_{k-1}^*)\Delta$ and assign a spike to bin k if $u_k^* = 1$, and no spike if $u_k^* = 0$.

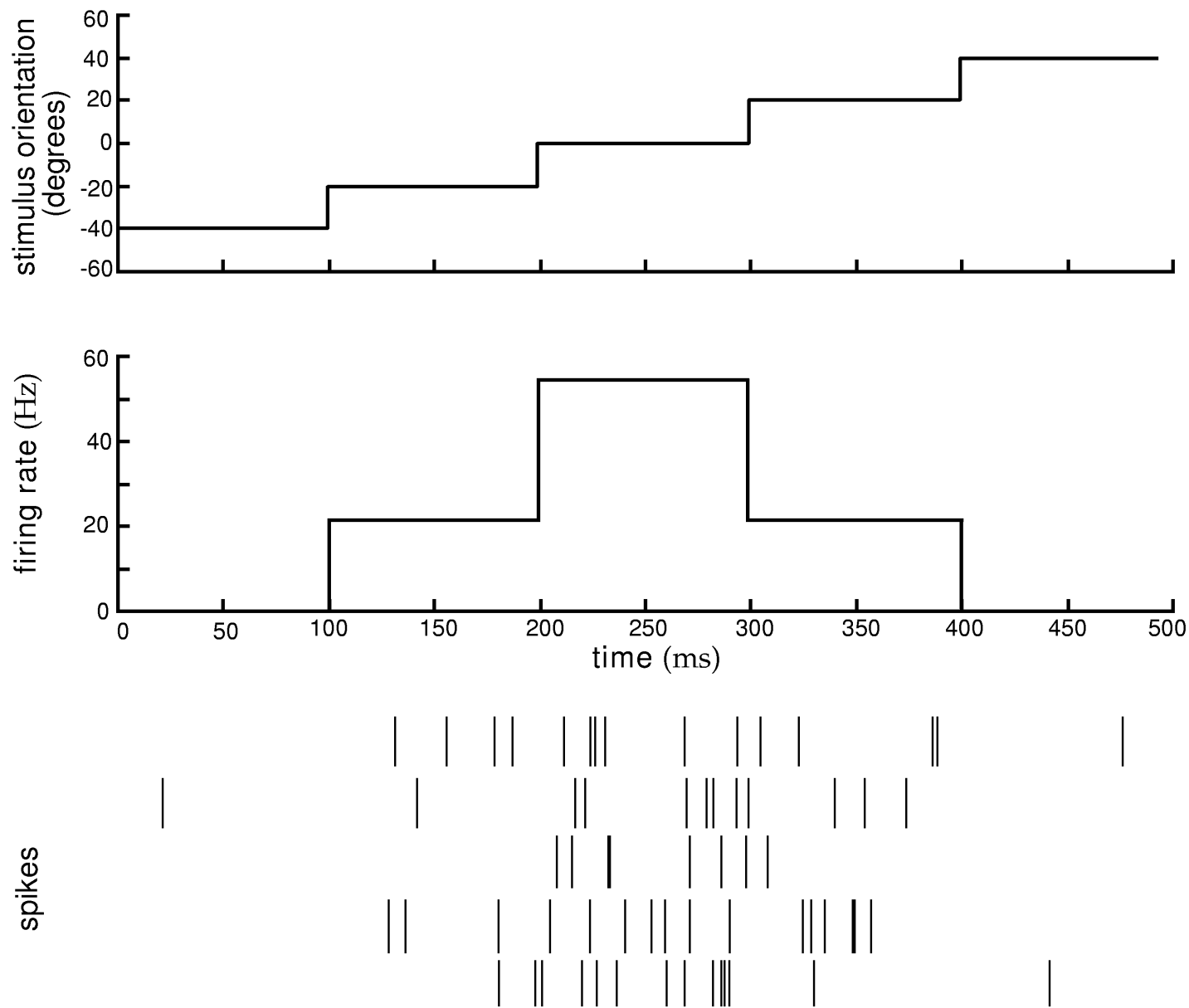


Figure 1.13 Model of an orientation-selective neuron. The orientation angle (top panel) was increased from an initial value of -40° by 20° every 100 ms. The firing rate (middle panel) was used to generate spikes (bottom panel) using a Poisson spike generator. The bottom panel shows spike sequences generated on five different trials.

Kodowanie w układzie nerwowym

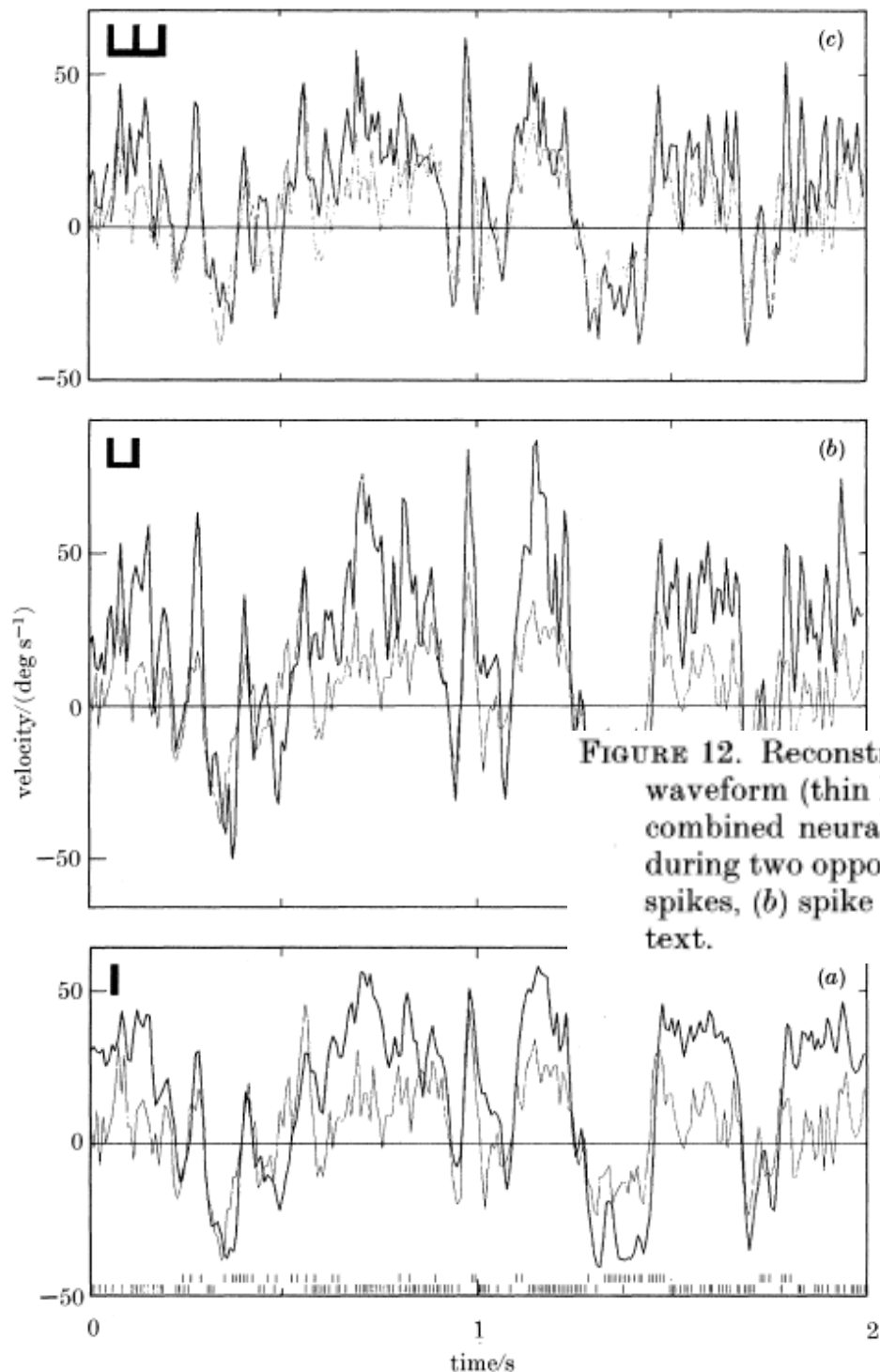


FIGURE 12. Reconstructions of the stimulus waveform (heavy lines) together with the actual waveform (thin lines) for a 2 s time window. The reconstructions are made on the basis of combined neural responses, symbolized by the small vertical bars at the bottom of (a), during two opposite phases of the stimulus. In the reconstruction we assume that (a) single spikes, (b) spike pairs or (c) spike triplets are generated independently, as described in the text.

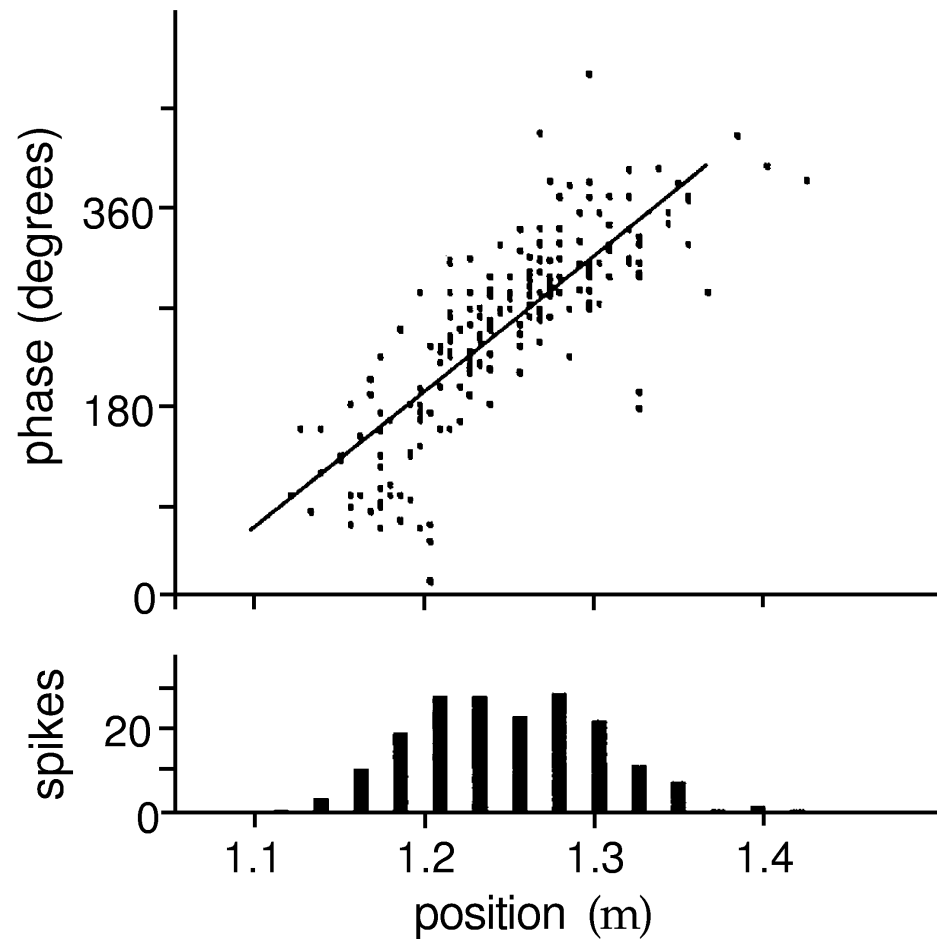


Figure 1.18 Position versus phase for a hippocampal place cell. Each dot in the upper figure shows the phase of the theta rhythm plotted against the position of the animal at the time when a spike was fired. The linear relation shows that information about position is contained in the relative phase of firing. The lower plot is a conventional place field tuning curve of spike count versus position. (Adapted from O'Keefe and Recce, 1993.)

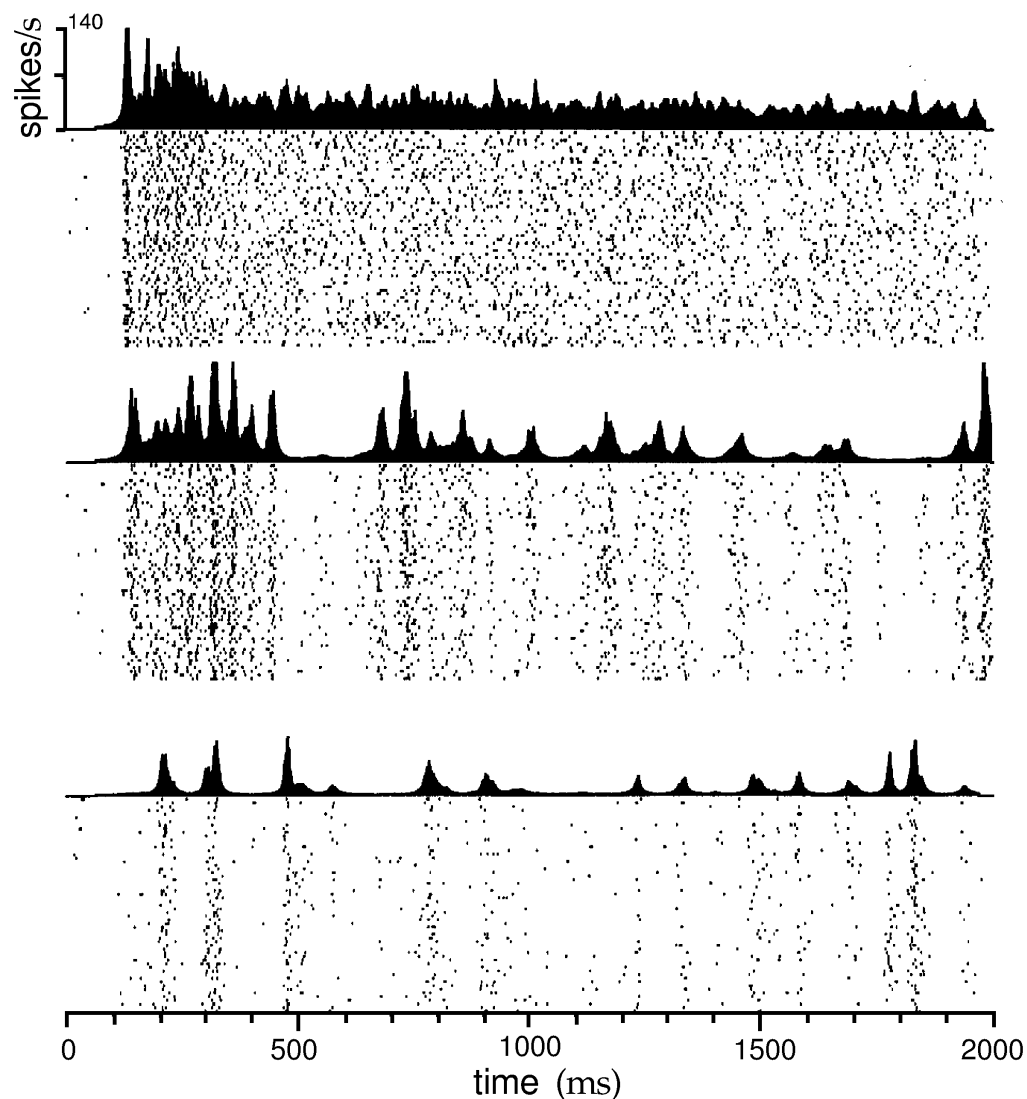


Figure 1.19 Time-dependent firing rates for different stimulus parameters. The rasters show multiple trials during which an MT neuron responded to the same moving, random-dot stimulus. Firing rates, shown above the raster plots, were constructed from the multiple trials by counting spikes within discrete time bins and averaging over trials. The three different results are from the same neuron but using different stimuli. The stimuli were always patterns of moving random dots, but the coherence of the motion was varied (see chapter 3 for more information about this stimulus). (Adapted from Bair and Koch, 1996.)

Analiza ciągów iglic

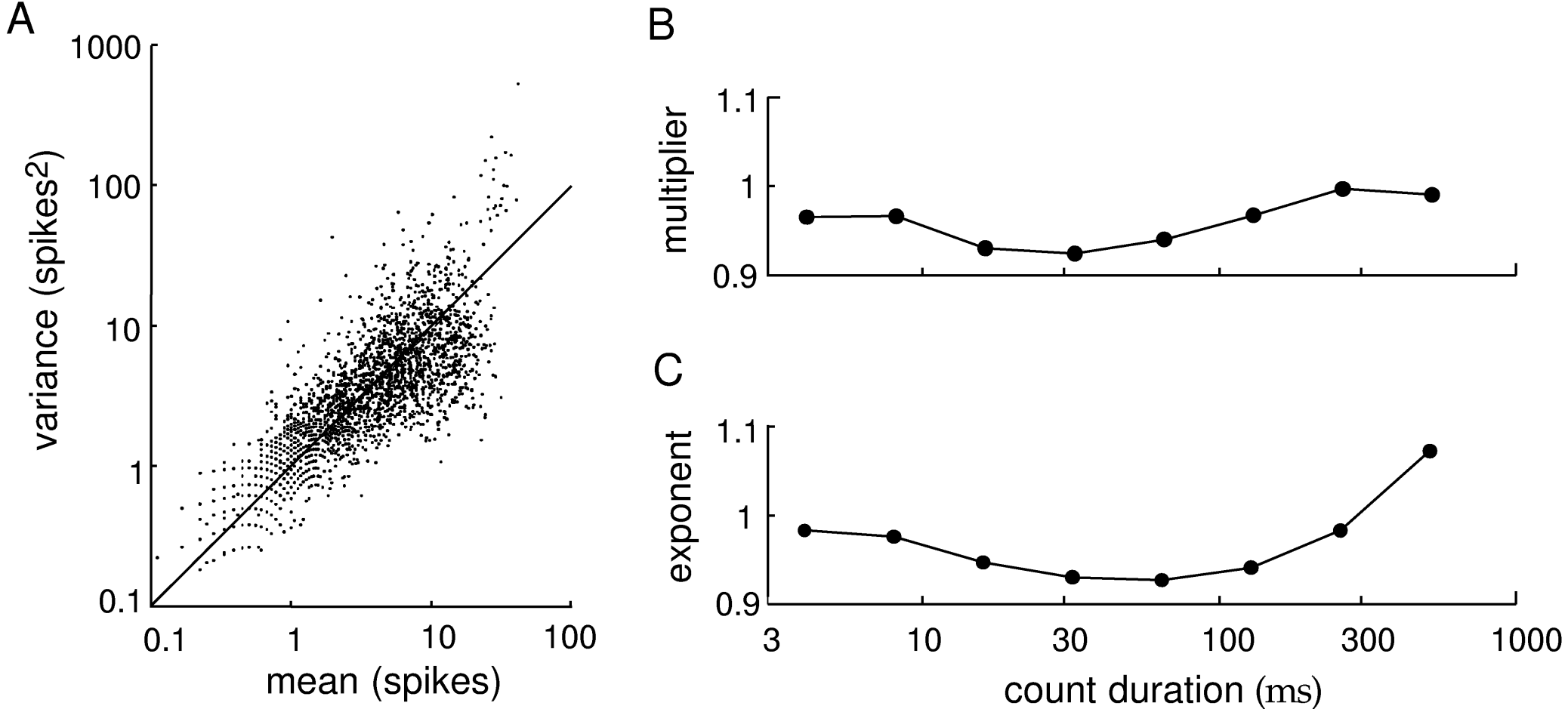


Figure 1.14 Variability of MT neurons in alert macaque monkeys responding to moving visual images. (A) Variance of the spike counts for a 256 ms counting period plotted against the mean spike count. The straight line is the prediction of the Poisson model. Data are from 94 cells recorded under a variety of stimulus conditions. (B) The multiplier A in the relationship between spike-count variance and mean as a function of the duration of the counting interval. (C) The exponent B in this relation as a function of the duration of the counting interval. (Adapted from O'Keefe et al., 1997.)

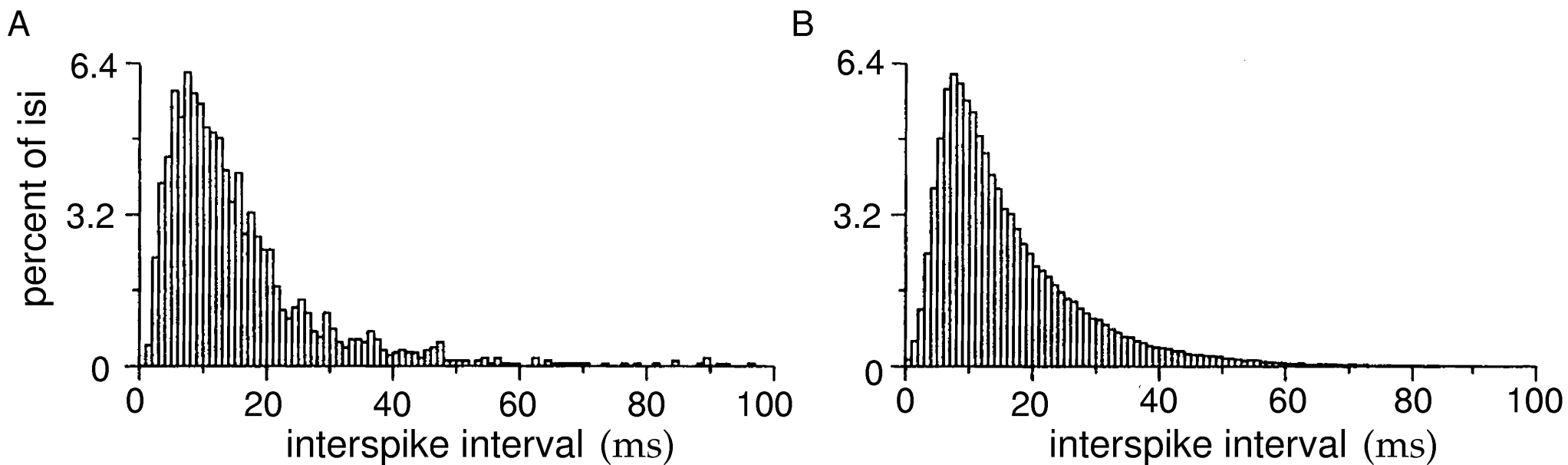


Figure 1.15 (A) Interspike interval distribution from an MT neuron responding to a moving, random-dot image. The probability of interspike intervals falling into the different bins, expressed as a percentage, is plotted against interspike interval. (B) Interspike interval histogram generated from a Poisson model with a stochastic refractory period. (Adapted from Bair et al., 1994.)

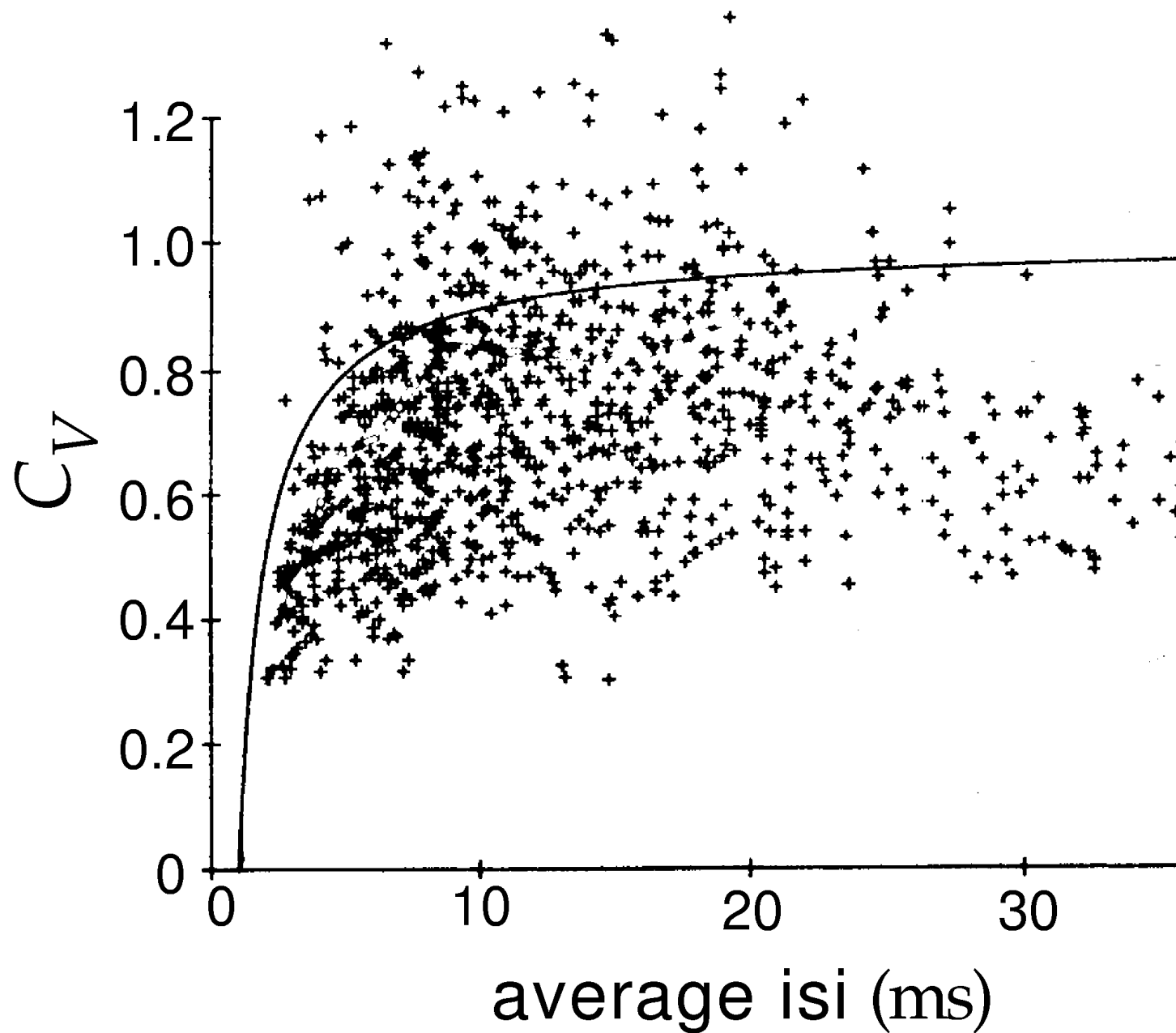


Figure 1.16 Coefficients of variation for a large number of V1 and MT neurons plotted as a function of mean interspike interval. The solid curve is the result of a Poisson model with a refractory period. (Adapted from Softky and Koch, 1992.)

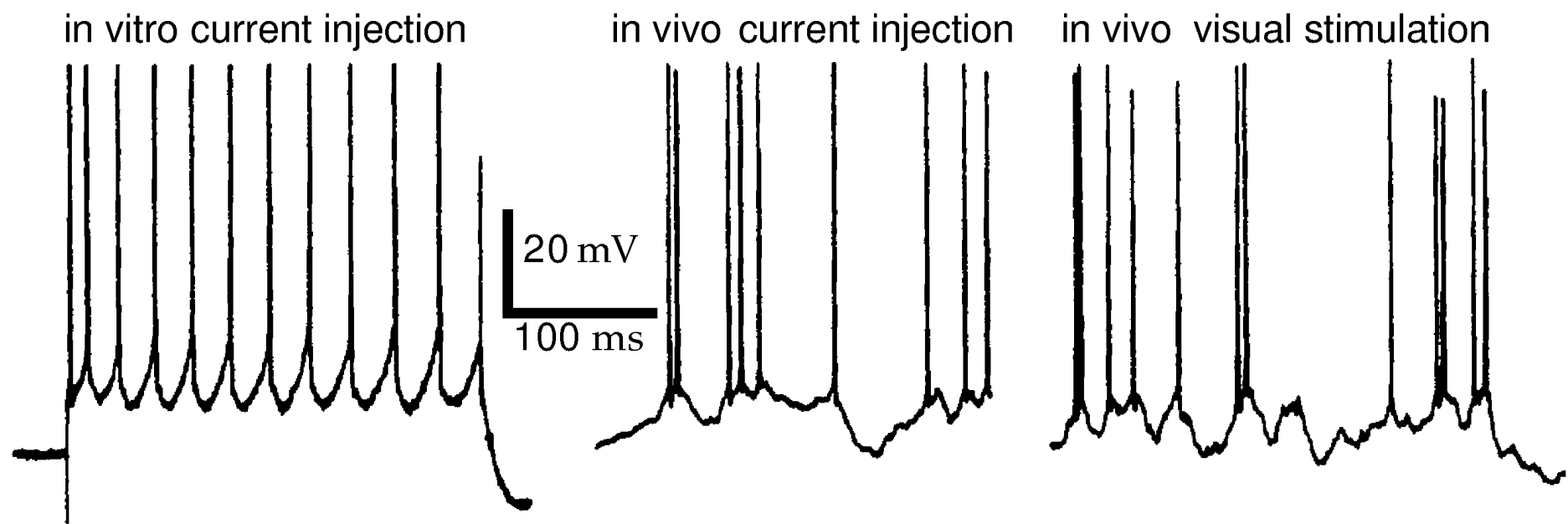


Figure 1.17 Intracellular recordings from cat V1 neurons. The left panel is the response of a neuron in an in vitro slice preparation to constant current injection. The center and right panels show recordings from neurons in vivo responding to either injected current (center) or a moving visual image (right). (Adapted from Holt et al., 1996.)

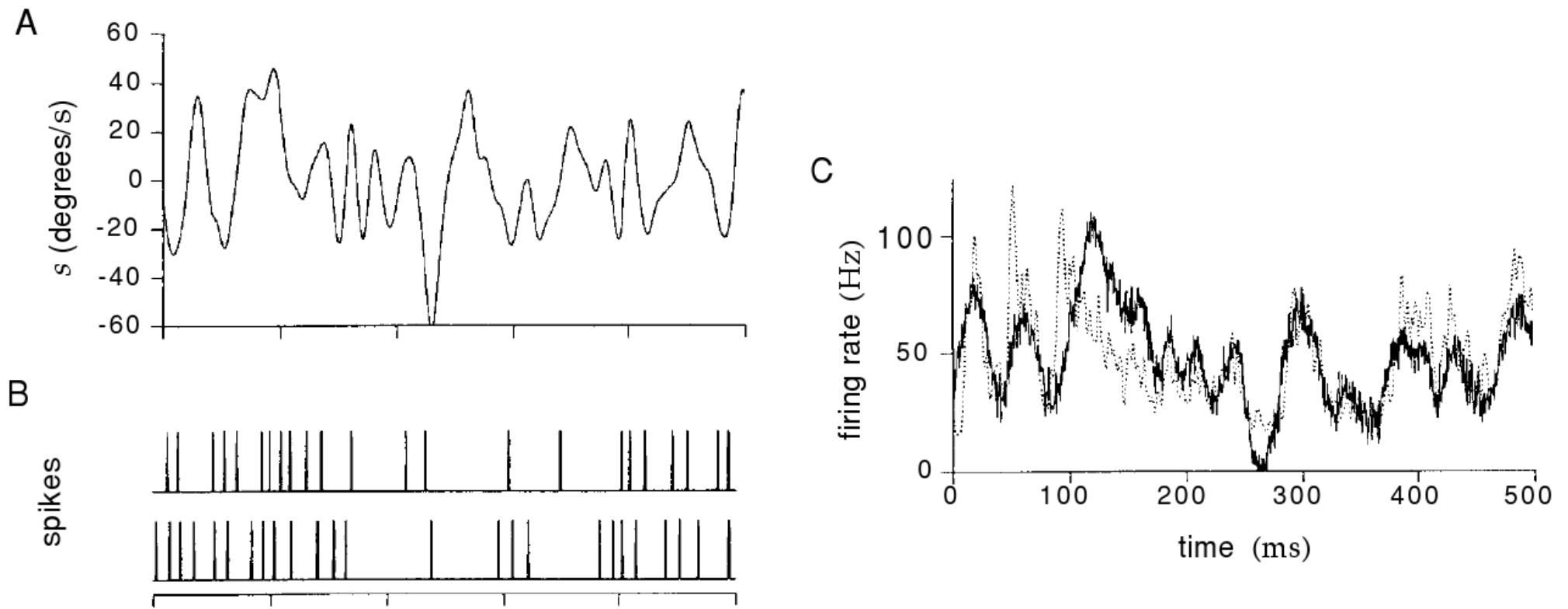
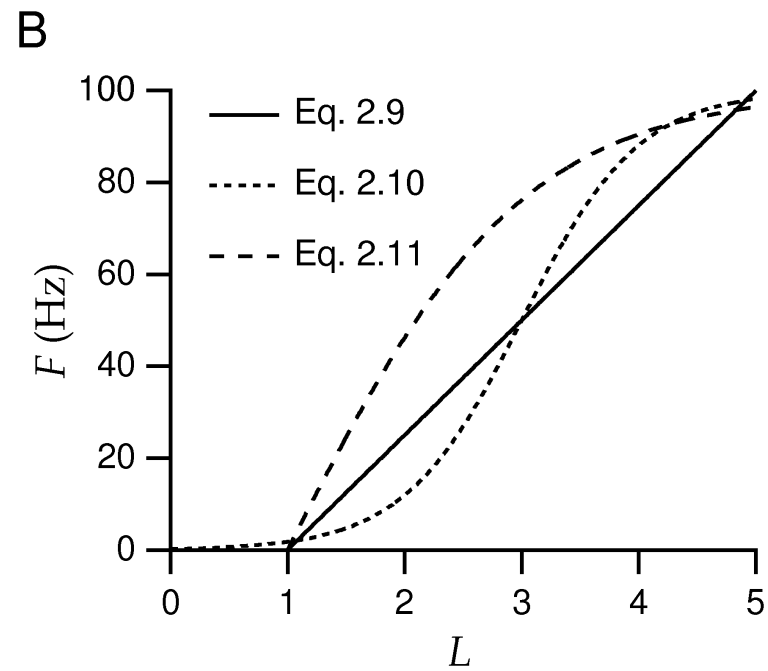
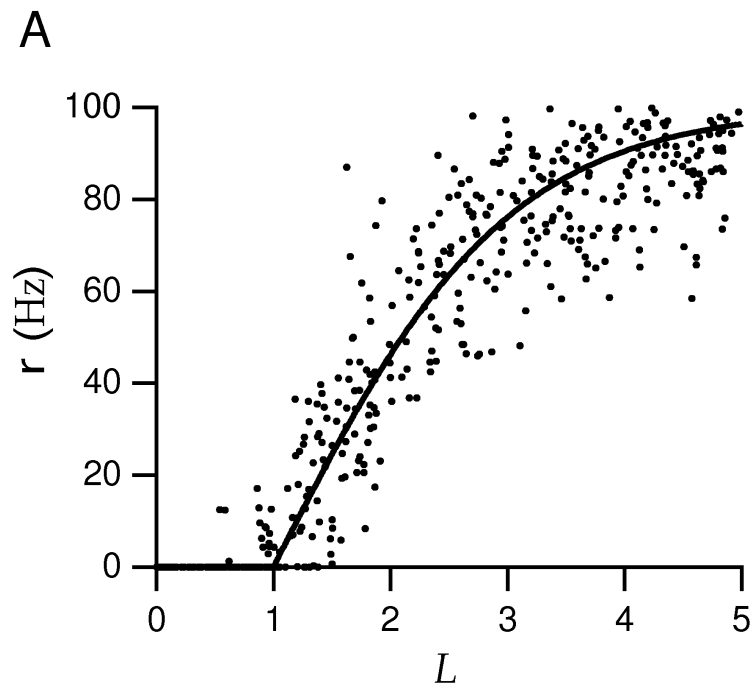


Figure 2.1 Prediction of the firing rate for an H1 neuron responding to a moving visual image. (A) The velocity of the image used to stimulate the neuron. (B) Two of the 100 spike sequences used in this experiment. (C) Comparison of the measured and computed firing rates. The dashed line is the firing rate extracted directly from the spike trains. The solid line is an estimate of the firing rate constructed by linearly filtering the stimulus with an optimal kernel. (Adapted from Rieke et al., 1997.)



$$F(L) = G[L - L_0]_+, \quad (2.9)$$

$$F(L) = \frac{r_{\max}}{1 + \exp(g_1(L_{1/2} - L))}. \quad (2.10)$$

$$F(L) = r_{\max}[\tanh(g_2(L - L_0))]_+, \quad (2.11)$$

Figure 2.2 (A) A graphical procedure for determining static nonlinearities. Linear estimates L and actual firing rates r are plotted (solid points) and fitted by the function $F(L)$ (solid line). (B) Different static nonlinearities used in estimating neural responses. L is dimensionless, and equations 2.9, 2.10, and 2.11 have been used with $G = 25$ Hz, $L_0 = 1$, $L_{1/2} = 3$, $r_{\max} = 100$ Hz, $g_1 = 2$, and $g_2 = 1/2$.