

Computational Neuroscience II

Übung 3: Okulare Dominanz

1 Hintergrund

Der Inhalt der Einleitung basiert auf dem Buch „Theoretical Neuroscience - Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems“ von P. Dayan und L. F. Abbot.

In dieser Übung berücksichtigen wir die Eigenschaften von verschiedenen Regeln zur synaptischen Modifizierung, die im Kontext des unüberwachten Lernens eingeführt worden sind. Die neurowissenschaftliche Erforschung des unüberwachten Lernens betrifft die Entwicklung neuronaler Selektivität und die Bildung kortikaler Karten. In vielen Fällen sind neuronale Selektivitäten auf der kortikalen Oberfläche in einem regelmäßigem Muster organisiert, das als kortikale Karte bezeichnet wird. Die Projektionsmuster von neuronalen Verbindungen, die neuronale Selektivitäten und kortikale Karten entstehen lassen, etablieren sich während der kortikalen Entwicklung durch aktivitätsabhängige und aktivitätsunabhängige Prozesse. Die klassische Ansicht ist, dass aktivitätsunabhängige Mechanismen das initiale Axonwachstum kontrollieren, die geeignete Schicht für Axone, um zu innervieren, festlegen, und eine grobe Strukturierung der Projektionsmuster von Axonen etablieren. Andere aktivitätsunabhängige und -abhängige Mechanismen verfeinern diese Strukturierung und unterstützen die Entwicklung und die Bewahrung neuronaler Selektivitäten und kortikaler Karten.

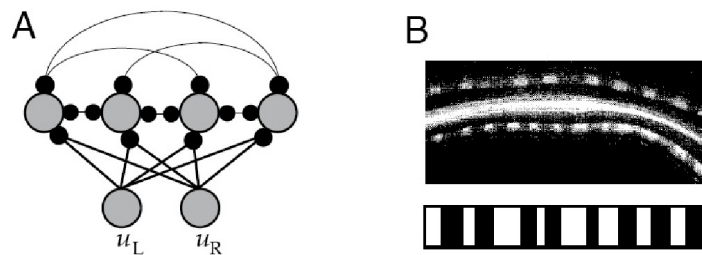


Abbildung 1: Die Entwicklung okularer Dominanz im Hebb'schen Modell. (A) Ein vereinfachtes Modell, bei dem Input von einem retinalen Punkt im rechten und linken Auge in das Array multipler postsynaptischer Neurone gelangt. (B) Okulare Dominanzkarten. Das obere Panel zeigt einen Bereich des visuellen Cortex, der Regionen hervorhebt, die durch das linke oder rechte Auge aktiviert worden sind. Die hellen und dunklen Bereiche entlang der kortikalen Regionen oben und unten zeigen alternierende Innervation vom rechten und linken Auge. Das untere Panel zeigt das Innervationsmuster eines Modells gemäß der Hebb'schen Entwicklung. Weiße und schwarze Regionen zeigen Einheiten, die durch Projektionsmuster von Axone jeweils vom rechten und linken Auge dominiert werden. (Quelle: „Theoretical Neuroscience - Computational and Mathematical Modeling of Neural Systems“, P. Dayan und L. F. Abbot)

Entwicklungsmodelle, die auf aktivitätsabhängiger synaptischer Plastizität basieren, sind wichtig im Hinblick auf das erfolgreiche Vorhersagen der Ergebnisse von Schlüsselexperimenten über die kortikale Entwicklung. In dieser Übung wird ein strukturformendes Entwicklungsmodell zur Beschreibung okularer Dominanz berücksichtigt (Vgl. Abb. 1). Okulare Dominanz bezieht sich auf die Tendenz von Input-Neurone im primären visuellen Kortex eines Erwachsenen und vielen anderen Säugetierarten, ein Auge zu bevorzugen. Insbesondere trifft dies auf Neurone zu, die eine intensive Innervation vom LGN (*nucleus geniculatus lateralis*) erhalten. Neurone, die von einem Auge dominiert werden, besetzen verschiedene Bereiche im Kortex, und alternieren über den Kortex hinweg in relativ regelmäßigen Streifen (Vgl. Abb. 1B). In dieser Übung diskutieren wir, wie diese kortikale Karte unter Berücksichtigung der Hebb'schen Plastizität entsteht.

2 Der Input des linken und des rechten Auges

Wir ziehen ein stark vereinfachtes Modell zur Entwicklung von Karten mit okularer Dominanz heran, das nur eine Richtung durch den Kortex und einen einzigen Punkt im visuellen Feld berücksichtigt. Dieses Modell verfügt über Input-Aktivitäten zweier afferenter Nervenfasern (Afferenzen) des LGN, u_L und u_R . Die Aktivitäten sind über Gewichtsvektoren \mathbf{w}_R und \mathbf{w}_L mit einer Output-Einheit verbunden.

	$u_R = 1$	$u_R = 0$	
$u_L = 1$	$\gamma/4$	$1/2 - \gamma/4$	$P(u_L = 1) = 1/2$
$u_L = 0$	$1/2 - \gamma/4$	$\gamma/4$	$P(u_L = 0) = 1/2$
	$P(u_R = 1) = 1/2$	$P(u_R = 0) = 1/2$	1

Tabelle 1: Die durch γ parametrisierten Wahrscheinlichkeiten für die Paare (u_L, u_R) .

Zur Vereinfachung nehmen wir an, dass die Aktivitäten der Afferenzen binär sind: Sie nehmen nur die Werte „0“ und „1“ an. Diese beiden Werte treten mit der gleichen Wahrscheinlichkeit auf. Die Erwartungswerte sind

$$\langle u_L \rangle = \langle u_R \rangle = 1/2.$$

Wir bilden statistische Ensembles von Input-Paaren (u_L, u_R) . Für die Realisierung dieser Paare berücksichtigen wir eine Wahrscheinlichkeitstabelle (Tab. 1). Die Tabelle enthält die durch γ parametrisierten Wahrscheinlichkeiten der vier möglichen Aktivitätskombinationen von (u_L, u_R) .

Die Parametrisierung durch γ ist so gewählt, dass die Input-Paare (u_L, u_R) unterschiedlich korrelieren:

- Für ein γ mit $0 \leq \gamma < 1$ besteht eine negative Korrelation zwischen (u_L, u_R) .
- Für ein γ mit $1 < \gamma \leq 2$ besteht eine positive Korrelation zwischen (u_L, u_R) .
- Für $\gamma = 1$ besteht keine Korrelation.

3 Input-Kovarianz (4 Punkte)

(a) Wir wählen die drei Werte $\gamma_1 = 0.5$, $\gamma_2 = 1$, and $\gamma_3 = 1.5$. Berechnen Sie *analytisch* die drei entsprechenden Kovarianzmatrizen

$$\mathbf{C}_{1,2,3} = \begin{pmatrix} c_S & c_D \\ c_D & c_S \end{pmatrix},$$

wobei

$$c_S = \langle u_L u_L \rangle - \langle u_L \rangle^2 = \langle u_R u_R \rangle - \langle u_R \rangle^2$$

$$c_D = \langle u_L u_R \rangle - \langle u_L \rangle \langle u_R \rangle = \langle u_R u_L \rangle - \langle u_R \rangle \langle u_L \rangle.$$

(b) Wir generieren für jeden der drei gewählten Werte von γ ein Ensemble von 1000 Input-Paaren (u_L, u_R) mit der in Part 2 beschriebenen Statistik. Bestimmen Sie *numerisch* anhand des generierten Ensembles die entsprechenden Kovarianzmatrizen. Vergleichen Sie Ihr Ergebnis mit dem zuvor gewonnenen analytischen Resultat.

(c) Verwenden Sie die zur Verfügung gestellte Matlab-Funktion **ShowEigen.m**, um Plots für γ_1 , γ_2 und γ_3 die Eigenvektoren und Eigenwerte der entsprechenden analytischen Kovarianzmatrix zu erstellen. Nennen Sie anhand der erstellten Figur den Eigenvektor, der in den drei Fällen der Korrelation jeweils dominant ist.

4 Ausbildung von Gewichten mit Saturation (8 Punkte)

Nehmen Sie an, dass die beiden Afferenzen u_L und u_R mit den respektiven Gewichten w_L und w_R auf ein Zielneuron in der vierten Schicht des primären visuellen Kortex projizieren, sodass die Aktivität des Zielneurons durch

$$v = \mathbf{w} \cdot \mathbf{u} = w_L u_L + w_R u_R$$

gegeben ist.

Nehmen Sie des Weiteren an, dass sich die synaptischen Gewichte w_L und w_R entsprechend der Kovarianzregel innerhalb des Intervalls $0 \leq w_{L,R} \leq 1$ ausbilden:

$$\tau_w \frac{d\mathbf{w}}{dt} = \mathbf{C} \mathbf{w} \quad \text{mit} \quad 0 \leq w_{L,R} \leq 1$$

$$\mathbf{C} = \begin{pmatrix} c_S & c_D \\ c_D & c_S \end{pmatrix}$$

(a) Schreiben Sie die im Folgenden gegebenen Bewegungsgleichungen der Input-Gewichte explizit auf und zeigen Sie dadurch, dass

$$\tau_w \frac{dw_L}{dt} = c_S w_L + c_D w_R$$

$$\tau_w \frac{dw_R}{dt} = c_D w_L + c_S w_R.$$

(b) Berechnen Sie iterativ unter Verwendung der analytisch berechneten Kovarianzmatrix für $\gamma_1 = 0.5$ die Trajektorien der beiden Gewichte unter Verwendung von 100 unterschiedlichen Anfangswerten beider Variablen im Intervall $[0; 0.5]$. Verwenden Sie als Zeiteinheit den Wert $\tau_w = 1$. Denken Sie daran, eine Entwicklung der Gewichte außerhalb der Grenzen 0 oder 1 zu verhindern. Lassen Sie Ihre Simulation für mindestens 1500 Zeiteinheiten laufen, und verwenden Sie einen Zeitschritt, der nicht größer als 0.1 ist. Visualisieren Sie die zeitliche Entwicklung in dem 2D-Raum der Verbindungszustände (w_L, w_R) mit $w_L, w_R \in [0, 1]$. Dazu können Sie die Matlab-Funktion **scatter** verwenden.

(c) Beschreiben Sie die verschiedenen Arten von zeitlicher Entwicklung, die Sie für die drei Kovarianzmatrizen $\mathbf{C}_{1,2,3}$ beobachten. Die drei Fälle entsprechen den drei gewählten verschiedenen Werten von γ (siehe Aufgabe 3 „Input-Kovarianz“). Hängt die Entwicklung von den Anfangsbedingungen ab?

(d) Vergleichen Sie die zeitliche Entwicklung mit den Eigenvektoren und Eigenwerten der entsprechenden Kovarianzmatrix $\mathbf{C}_{1,2,3}$. Entlang welches Eigenvektors wachsen die Input-Gewichte? Wachsen die Input-Gewichte immer entlang des Haupteigenvektors? Begründen Sie Ihre Antwort.

In welchem Fall bilden sich *monokulare* Neurone aus?

5 Ausbildung von Gewichten mit dynamischer Normierung (8 Punkte)

(a) Modifizieren Sie die Bewegungsgleichungen der Gewichte, sodass sie eine dynamische Normierung (**Oja-Regel**) beinhalten:

$$\tau_w \frac{d\mathbf{w}}{dt} = \mathbf{C} \mathbf{w} - \frac{1}{2} (\mathbf{w}^T \mathbf{C} \mathbf{w}) \mathbf{w} \quad 0 \leq w_{L,R}$$

Schreiben Sie wieder die Bewegungsgleichungen explizit auf und zeigen Sie dadurch, dass

$$\tau_w \frac{dw_R}{dt} = (c_S w_R + c_D w_L) - \frac{1}{2} (c_S w_R^2 + 2c_D w_L w_R + c_s w_L^2) w_R$$

$$\tau_w \frac{dw_L}{dt} = (c_D w_R + c_S w_L) - \frac{1}{2} (c_S w_R^2 + 2c_D w_L w_R + c_s w_L^2) w_L.$$

(b) Berechnen Sie unter Verwendung der analytisch berechneten Kovarianzmatrix für $\gamma_1 = 0.5$ die Trajektorien der beiden Gewichte unter Verwendung von 100 unterschiedlichen Anfangszuständen im Intervall $[0; 0.5]$. Verwenden Sie als Zeiteinheit die Zeitkonstante $\tau_W = 1$. Denken Sie daran, zu verhindern, dass die Gewichte negativ werden. Simulieren Sie mindestens 1500 Zeiteinheiten lang und verwenden Sie einen Zeitschritt, der nicht größer als 0.1 ist. Visualisieren Sie die zeitliche Entwicklung im Raum der Verbindungszustände.

(c) Beschreiben Sie die verschiedenen Arten von zeitlicher Entwicklung, die Sie für die drei verschiedenen Kovarianzmatrizen beobachten. Die drei Fälle entsprechen den drei gewählten verschiedenen Werten von γ (siehe Aufgabe 3 „Input-Kovarianz“). Hängt die Entwicklung von den Anfangsbedingungen ab?

In welchem Fall bilden sich *monokulare* Neurone aus?