

DISS ETH NO. 16230

# CONTRAST GAIN CONTROL, NOISE AND SPIKE THRESHOLD IN THE EARLY VISUAL SYSTEM

A dissertation submitted to the  
SWISS FEDERAL INSTITUTE OF TECHNOLOGY ZURICH

for the degree of  
Doctor of Natural Sciences

presented by

VINCENT BONIN

M.Sc., Technische Universität Hamburg-Harburg  
born 6 October 1973  
citizen of Canada

accepted on the recommendation of

Prof. Rodney Douglas, examiner  
Prof. Kevan Martin, co-examiner  
Dr. Daniel Kiper, co-examiner  
Dr. Matteo Carandini, advisor

2005

## Summary

The patterns of light falling onto our retinas vary from one instant to another. The magnitude of these variations surpasses the dynamic range of the neurons by several orders of magnitude. This is a fundamental problem, which the visual system resolves by rapidly adapting its responses to the prevailing image statistics. One such adaptation mechanism is contrast gain control, which adjusts responses to the local root-mean-square contrast of the stimulus, the local standard deviation of intensities relative to the mean. In this thesis we study the function and properties of this gain control at two consecutive stages of the visual system: the lateral geniculate nucleus (LGN) and the primary visual cortex (V1). Our approach is to record responses from LGN and V1 of anesthetized cats to a same stimulus set, and to design tractable computational models of the responses.

In Chapter 2 we devise an intuitive model of the effects of contrast gain control on LGN responses. The model consists of a suppressive field whose output divides the output of the classical center-surround receptive field. The suppressive field filters the retinal image and computes the standard deviation of the filters outputs (root-mean-square contrast). We test the model on responses to moving gratings of different contrasts, sizes and spatial configurations. The model accurately predicts the responses. It predicts (1) the saturation of responses with increasing contrast, (2) the selectivity of responses for stimulus size and (3) and the masking of the response to a given stimulus by superposition of a second.

In Chapter 3 we characterize the properties of gain control in LGN and discuss the possible sources of the underlying signals. We measure the spatial extent and visual preferences of the suppressive field. The suppressive field is no larger than the receptive field surround. It is not selective for stimulus orientation, and it responds to a wide range of frequencies, including very low spatial frequencies and high temporal frequencies. These properties suggest that the suppressive signals originate in retina or within LGN, but not in feedback from cortex.

In Chapter 4 we use white noise stimuli to study the statistical computation of gain control. We test whether the suppressive field estimates the true standard deviation of light intensities, or whether it also responds to higher-order luminance statistics such as

skewness and kurtosis. Neural gain is strongly affected by the standard deviation but is mostly invariant to skewness and kurtosis. These results validate the suppressive field model for a broad range of luminance statistics.

In Chapter 5 we devise a probabilistic model of the responses of LGN and V1 neurons. Two difficulties arise when comparing LGN and V1 responses. First, V1 neurons exhibit higher spike thresholds than LGN neurons, which might bias our assessment of gain control. Second, V1 responses exhibit more trial-to-trial variability than LGN responses, which can significantly alter the contrast response curves. We resolve these problems by adding a noise source and a rectification stage to the suppressive field model. We then test the model on responses to moving gratings of different contrasts and sizes. In both LGN and V1, the model accurately predicts the average responses and also describes the trial-to-trial variability of responses. The model provides a robust framework to compare responses across brain areas.

In Chapter 6 we compare the effects of gain control on the responses of LGN and V1 neurons. V1 responses saturate more with increasing contrast than LGN responses. They also exhibit distinct patterns of selectivity for stimulus size. We use the probabilistic model to investigate the factors underlying these differences. We consider the contributions of contrast gain control, trial-to-trial variability and spike threshold. We find the differences between LGN and V1 neurons to be explained by differences in gain control and spike threshold. The potential contribution of variability is much smaller. We also find that LGN and V1 neurons exhibit similar degree of size tuning when factoring out the effects of noise and of spike threshold. These results suggest that the LGN input likely contributes substantially to the effects of gain control that are observed in V1.

# Zusammenfassung

Die Lichtmuster, die auf unsere Netzhäute (Retinae) fallen, ändern sich von einem Augenblick zum nächsten. Die Schwankung der Lichtintensitäten überschreitet den dynamischen Bereich der Neuronen um ein Vielfaches. Dies stellt ein grundlegendes Problem dar, welches das visuelle System durch schnelle Anpassung seiner neuronalen Antworten an die gegebene Bildstatistik löst. Ein solcher Anpassungsmechanismus ist die Kontrast-Verstärkungsregelung (contrast gain control), welche die Antworten an den lokalen Effektivkontrast (root-mean-square contrast) eines Stimulus anpasst.

In dieser Arbeit untersuchen wir Funktion und Eigenschaften dieses Mechanismus in zwei aufeinanderfolgenden Arealen des visuellen Systems von Katzen: dem Corpus Geniculatum Laterale (CGL) und dem primären visuellen Kortex (V1). In unserem experimentellen Ansatz leiten wir die Reizantworten im CGL und V1 anästhesierter Katzen ab, um darauf basierend einfache Modelle zu entwickeln.

In Kapitel 2 stellen wir ein einfaches Modell vor, das die Wirkung des Kontrast-Verstärkungsregelungsmechanismus auf die Antworten im CGL beschreibt. Das Modell besteht aus einem *suppressiven Feld*, dessen Ausgabe die Ausgabe des klassischen *center-surround* rezeptiven Feldes teilt. Das suppressive Feld entspricht der Standardabweichung von Filtern, die auf das Netzhautbild wirken. Wir testen das Modell an Antworten auf eine Reihe von sich bewegenden Gittermustern („moving gratings“) verschiedener Kontraste und Dimensionen. Das Modell sagt die Antworten genau voraus. Es erklärt (1) die Sättigung von Antworten bei Zunahme des Kontrastes, (2) die Selektivität der Antworten bezüglich der Größe des Stimulus und (3) die Maskierung von Antworten auf einen Stimulus bei Überlagerung eines zweiten.

In Kapitel 3 charakterisieren wir die Eigenschaften der Kontrast-Verstärkungsregelung im CGL. Wir messen die räumliche Ausdehnung und die visuellen Präferenzen des suppressiven Feldes. Das suppressive Feld ist nicht größer als das rezeptive Feld. Es ist nicht selektiv bezüglich der Ausrichtung des Stimulus und es reagiert auf eine große Bandbreite von Frequenzen, einschließlich sehr niedriger räumlicher Frequenzen und hoher zeitlicher Frequenzen. Diese Eigenschaften suggerieren, dass die suppressiven Signale in der Retina oder im CGL entstehen, nicht aber durch Rückkopplung vom Kortex.

In Kapitel 4 benutzen wir stochastische Stimuli, um die Sensitivität des Verstärkungsregelungsmechanismus bezüglich der Statistik der Lichtintensitäten zu untersuchen. Wir testen, ob das suppressive Feld ausschliesslich die Standardabweichung der Lichtintensitäten misst oder zusätzlich auf Statistiken höherer Ordnung, wie Schiefe (skewness) und Wölbung (kurtosis), reagiert. Die neurale Verstärkung wird durch die Standardabweichung stark beeinflusst, nicht aber durch Schiefe und Wölbung. Diese Resultate bestätigen das Modell für eine Vielzahl von Lichtintensitätsstatistiken.

In Kapitel 5 weiten wir unsere Untersuchung des Kontrast-Verstärkungsregelungsmechanismus auf die Antworten im primären visuellen Kortex aus. Dabei bewältigen wir zwei Schwierigkeiten. Erstens haben V1-Neuronen hohe Schwellenwerte, was dem Effekt der Verstärkungsregelung entgegenwirken kann. Zweitens weisen V1-Antworten eine erhebliche Variabilität auf. Wir lösen diese Probleme, indem wir eine Gleichrichtungsstufe und eine Rauschquelle in das Modell einbauen. Wir testen das Modell anhand seiner Antworten auf bewegliche Gittermustern verschiedener Kontraste und Größen. Sowohl für CGL als auch für V1 sagt das Modell akkurat die durchschnittlichen neuronalen Antworten und deren Variabilität bei wiederholten Messungen voraus. Das Modell eignet sich somit dafür die Antworten in verschiedenen Gehirnbereichen zu vergleichen.

In Kapitel 6 vergleichen wir die Effekte der Verstärkungsregelung auf Antworten von CGL- und V1-Neuronen. V1-Antworten sättigen bei Erhöhung des Kontrasts stärker als CGL-Antworten. Beide weisen außerdem unterschiedliche Selektivitätsmuster bezüglich der Stimulusgröße auf. Anhand des stochastischen Modells untersuchen wir die Faktoren, die diesen Unterschieden zu Grunde liegen. Dabei ziehen wir die Beiträge des Verstärkungsregelungsmechanismus, der Streuung und des Schwellenwertes in Betracht. Wir zeigen, dass sich die Unterschiede zwischen CGL- und V1-Neuronen durch die Unterschiede in der Verstärkungsregelung und dem Schwellenwert erklären lassen. Der Effekt der Streuung ist wesentlich geringer. Wir finden außerdem, dass CGL- und V1-Neuronen eine ähnliche Selektivität bezüglich der Stimulusgröße aufweisen, wenn man die Effekte des Schwellenwertes berücksichtigt. Diese Resultate legen nahe, dass die Effekte der Verstärkungsregelung, die im CGL beobachtet wurden, wichtige Implikationen für die Antworten der V1-Neuronen haben.