

GAIN CONTROLS BASED ON LUMINANCE AND CONTRAST  
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

VALERIO MANTE

Dipl. Phys. ETHZ  
born 13 September 1976  
citizen of Lugano, Ticino

accepted on the recommendation of

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

# Zusammenfassung

Die Aktivitaet von Neuronen in den ersten Stadien des visuellen Systems wird von zwei schnellen Verstaerkungsregelungsmechanismen (kurz VR-Mechanismen) kontrolliert: Helligkeit-VR und Kontrast-VR. Diese VR-Mechanismen regulieren sowohl die Verstaerkung wie auch die Integrationszeit der Neuronen aufgrund der im Bild lokal vorhandenen Helligkeit und Kontrast. An Stellen im Bild, wo die Helligkeit oder der Kontrast hoch sind, werden Verstaerkung und Integrationszeit reduziert und somit der beschaenkte Leistungsbereich der Neuronen optimal ausgenutzt.

Bisherige Modelle dieser VR-Mechanismen sind in ihrer Anwendbarkeit beschaenkt. Sie beschreiben zwar die Antwort von Neuronen auf einfache, kuenstliche visuelle Reize, ihre Formulierung laesst sich jedoch nicht auf die viel komplexeren visuellen Reize verallgemeinern, die typischerweise in einer natuerlichen Umgebung vorkommen. Deswegen ist nicht bekannt, wie die Aktivitaet von Neuronen in einer natuerlichen Umgebung von diesen VR-Mechanismen beeinflusst wird.

Unser Ziel war es, ein Modell von VR zu entwickeln, das sich auf bisherige Modelle stuetzt, jedoch die Antwort von Neuronen auf beliebige visuelle Reize vorhersagen kann. Fuer den Entwurf des Modells haben wir uns von physiologischen Erkenntnissen ueber die Auswirkungen von VR auf die Aktivitaet von Neuronen im Corpus Geniculatum Laterale (CGL) des Thalamus leiten lassen. Alle Experimente wurden in anesthesierten, paralysierten Katzen durchgefuehrt.

Zuerst haben wir nachgewiesen, dass die Effekte von Helligkeit und Kontrast unabhaengig voneinander sind. Unabhaengigkeit wurde in der Vergangenheit meistens angenommen, aber nie ueberprueft. Die Unabhaengigkeit der Effekte von Helligkeit-VR und Kontrast-VR ist moeglicherweise eine evolutive Anpassung an die Unabhaengigkeit von Helligkeit und Kontrast in natuerlichen Bildern.

In weiteren Experimenten haben wir untersucht, wie CGL-Neuronen ein lokales Mass von Kontrast berechnen. Wir massen die Verstaerkung und Integrationszeit der Neuronen in den Antworten auf visuelle Reize unterschiedlicher Kontraste und raeumlicher Ausmasse. Wir fanden, dass das Vergroessern eines visuellen Reizes dieselben Effekte hat, wie das Erhoehen seines Kontrasts. Wie erklarten diese Effekte mit einem Modell, in dem nur visuelle Reize, die auf das Rezeptive Feld fallen, zur Kontrast-VR beitragen. Dabei tragen Reize nahe am Zentrum des Rezeptiven Feldes staerker zur Kontrast-VR bei als Reize am Rande des Rezeptiven Feldes.

Wir bauten diese Erkenntnisse in ein einheitliches Modell von VR ein. Der Grundbestandteil des Modells ist das Rezeptive Feld. Das Rezeptive Feld ist ein linearer Filter dessen Konvolution mit dem visuellen Reiz dem Eingang zu den VR-Mechanismen entspricht. Helligkeit- und Kontrast-VR werden im Modell durch zwei serielle Schaltkreise dargestellt, die aus einem Widerstand und einem Kondensator bestehen. Die Leitfaehigkeit der Wiederstaende haengt nur von Helligkeit und Kontrast ab. Helligkeit und Kontrast werden ueber das Ausmass des Rezeptiven Feldes integriert. Im Modell ist die Verstaerkung des ersten Schaltkreises umgekehrt

proportional zur Helligkeit, und die Verstaerkung des zweiten Schaltkreises proportional zur Potenz des Kontrasts.

Wir prueften dieses Modell auf den Antworten von CGL-Neuronen zu natuerlichen visuellen Reizen. Um die Wirkung von VR-Mechanismen abzuschuetzen, verglichen wir die Voraussagen des Modells mit oder ohne VR. Obwohl das Modell ohne VR korrekt voraussagt wann ein Neuron antwortet, ueber- oder unterschuetzt es die Amplitude der Antwort wenn die Helligkeit oder der Kontrast von ihrem Mittelwert abweichen. Da die VR die Verstaerkung der vorhandenen Helligkeit und Kontrast anpasst, sind die Voraussagen des Modells mit VR deutlich besser als ohne.

Dieses Modell beschreibt viele nichtlineare Eigenschaften von CGL-Neuronen, die separat den Effekten von VR-Mechanismen zugewiesen wurden. Es bietet eine kompakte Beschreibung sowohl der komplexen Vorgaenge in der Netzhaut, wie auch des Eingangs zum visuellen Kortex.

# Summary

The responses of neurons in the early visual system are shaped by two powerful, fast gain control mechanisms, luminance gain control and contrast gain control. These mechanisms rapidly regulate the gain and integration time of neurons depending on the locally prevalent luminance and contrast. For large luminance or contrast, gain and integration time are reduced, thus optimizing the use of the limited dynamic range of the responses.

Current models of gain control are tailored to predict responses to simple, laboratory stimuli and do not generalize to arbitrary, complex stimuli such as those occurring in natural vision. An important limitation of current models is that they lack a definition of luminance and contrast that applies to arbitrary stimuli. Moreover, luminance and contrast gain control have typically been studied separately, using stimuli of fixed contrast or luminance. Thus, little is known about how gain control affects responses during natural vision, where both luminance and contrast vary.

Our goal was to develop a model of luminance and contrast gain control that provides a unified description of the large body of results obtained with simple stimuli and at the same time can make predictions of responses to natural stimuli. To constrain the design of such a model, we characterized gain control in the responses of the lateral geniculate nucleus (LGN) of anesthetized and paralyzed cats.

In a first set of experiments, we asked whether the effects of luminance gain control and contrast gain control are independent of each other. Independence has been assumed most studies of gain control, although it was never directly tested. We characterized the effects of gain control on both gain and integration time by estimating the impulse response of LGN neurons for many combinations of luminance and contrast. We found that over ranges similar to those encountered during natural vision, luminance and contrast have independent effects on the impulse response. This independence is likely to have evolved as an adaptation to the properties of natural images, in which luminance and contrast are statistically independent.

In a second set of experiments, we focused on formulating a general definition of contrast. We estimated the impulse response of LGN neurons from the responses to stimuli of various contrast and spatial extent and found that increasing the extent of a stimulus, similarly to increasing its contrast, reduces gain and integration time. The effects of spatial extent on the impulse response were consistent with a model in which contrast is integrated over a region of visual space roughly coextensive with the receptive field, with locations close to the center being weighted more than far locations.

We incorporated these experimental findings into a model of luminance and contrast gain control. In the first stage of the model the stimulus is convolved with a spatio-temporal receptive field (RF), which has center-surround organization in space and biphasic impulse response in time. The output of the convolution is shaped by luminance and contrast gain control. The gain control mechanisms are modeled with two series of resistor-capacitor circuits, whose conductances depend on luminance and contrast. Luminance is a filtered version of the light

falling on the RF-surround while contrast is the integrated output of a pool of subunits covering the RF. The subunits do not undergo contrast gain control, but are in all other respects identical to the model neuron. The model provides good fits of the responses to simple stimuli, with luminance gain inversely proportional to luminance and contrast gain decreasing as a power of contrast.

We used this model of gain control to predict the responses to natural movies and compared its predictions to those of the receptive field alone. Because we constrained model parameters from responses to simple stimuli we were able to compare the two models on an equal footing, despite their different complexity. Even though the receptive field correctly predicts the timing of the response elicited by natural movies, it over- or underestimates response amplitude when luminance or contrast differ from their average values. Because gain is adjusted dynamically in the full model, it provides better predictions of the responses.

In conclusion, we formulated a model of LGN responses that captures a large number of nonlinear phenomena that have been separately ascribed to gain control. The model effectively summarizes the complex computations performed in the retina, and describes the input to the visual cortex.