

La retina y el procesamiento visual temprano

Retomando

$$\mathcal{R} = 1 - H(M)/C$$

Redundancia de Shannon

$$\mathcal{R} = \frac{1}{C} \left(C - \sum_{i=1}^l H(i) \right) + \frac{1}{C} \left(\sum_{i=1}^l H(i) - H(M) \right)$$

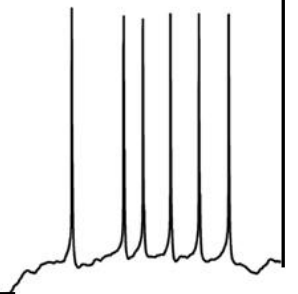
- Redundancia debido al uso desigual del alfabeto. $\sum_{i=1}^l H(i) = l \times \log_2 N = C$

En general, $\sum_{i=1}^l H(i) < C$ y este término contribuye positivamente a la redundancia

- Redundancia debido a las dependencias entre símbolos. $H(M) = \sum_{i=1}^l H(i)$

Típicamente, existen relaciones estadísticas entre los símbolos y este término también contribuye positivamente a la redundancia

$$\sum_{i=1}^l H(i) > H(M)$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal

A Simple Coding Procedure Enhances a Neuron's Information Capacity

Simon Laughlin

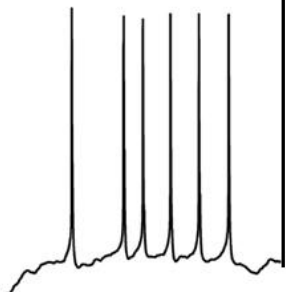
Z. Naturforsch. **36 c**, 910–912 (1981)



- Células LMC (large monopolar cells) en el ojo compuesto de la mosca. Son interneuronas que responden a las señales de **contraste**.
- Como todas las células del sistema visual temprano, estas células se enfrentan a un serio problema: tienen un rango finito de respuestas (rango dinámico); esto es, tienen un número pequeño de niveles de respuesta distinguibles.
- Dado un mapeo estático (función I/O: señales de contraste -> niveles de respuesta), ¿cómo debe ser la ganancia de estas células (cuán sensibles deben ser al contraste) de modo de generar una representación de salida lo más eficiente posible?
- Para lograr una codificación eficiente, debemos seleccionar una ganancia que utilice en forma pareja el alfabeto de salida (niveles de respuesta).

$$\max_{ss} (H(M)) = \max_{\{P(m_i)\}} \left(\sum_{i=1}^l H(i) \right) = l \log_2 N \equiv C$$

$$\{P(m_i) = 1/N, \forall m_i\}$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal

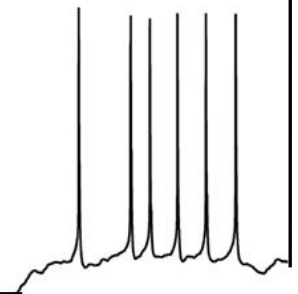
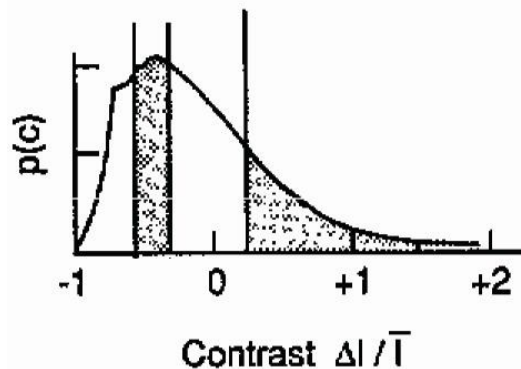
- Denotemos

$c \longrightarrow$ Señal de contraste (entrada)

$o \longrightarrow$ Nivel de respuesta (salida)

$o = g(c) \longrightarrow$ Mapeo

- Regularidades estadísticas en la entrada (contraste) \Rightarrow La única estructura está dada por la distribución de probabilidad
- Laughlin midió muestras de contraste en el ambiente natural de la mosca y obtuvo su distribución de probabilidad.



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal

- Para lograr una codificación óptima, la función g debería elegirse de modo que la distribución de salida, $P(o)$, sea uniforme: $P(o) = \alpha$.
- Matemáticamente, el mapeo no deja de ser un cambio de variables. Las distribuciones de probabilidad transforman manteniendo el área (la probabilidad):

$$P(o) \, do = P(c) \, dc$$

- Pidiendo que $P(o) = \alpha$, e integrando:

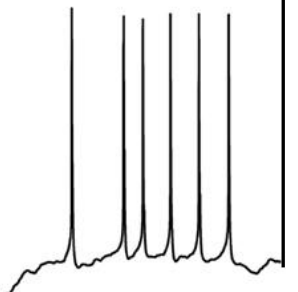
$$o = g(c) = \frac{1}{\alpha} \int_{-1}^c dc' P(c')$$

$$\frac{o}{o_{\max}} = \int_{-1}^c dc' P(c')$$



El mapeo sigue a la
distribución acumulada

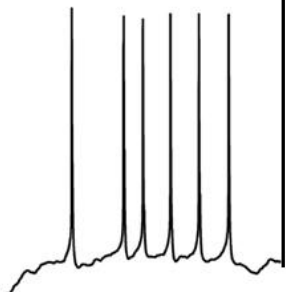
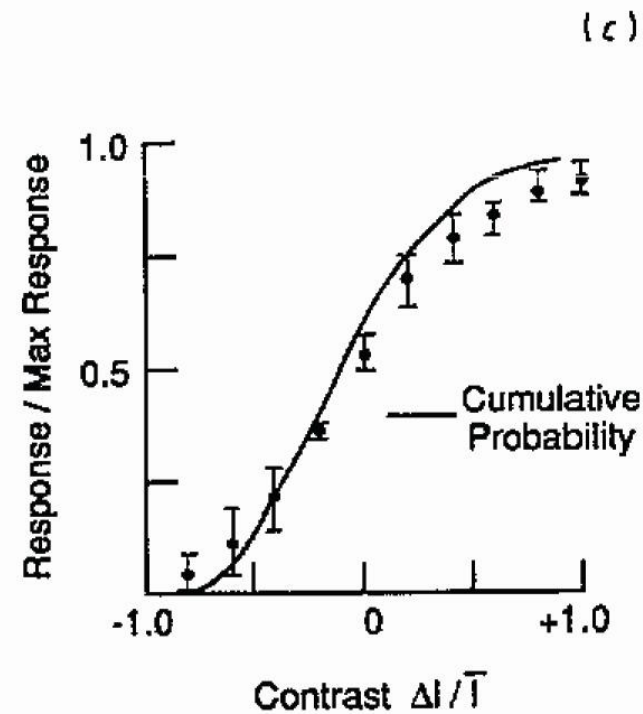
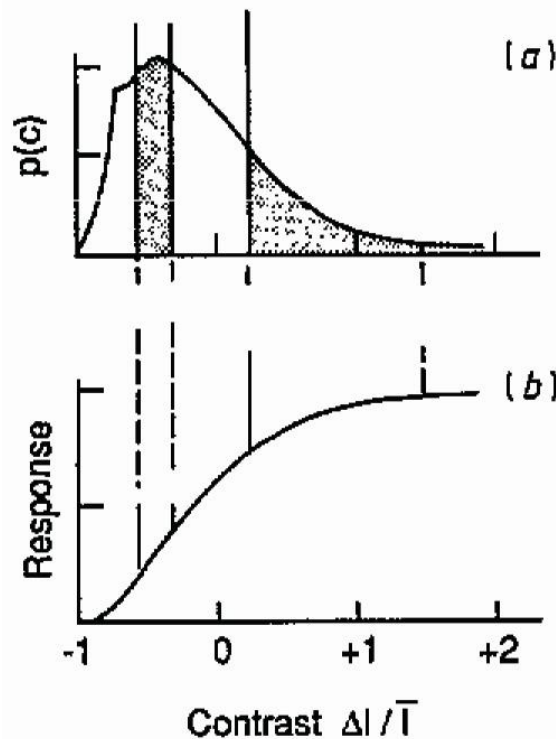
- Por otro lado, la sensibilidad es $do/dc \propto P(c)$, con lo cual la neurona es más sensible alrededor del contraste más probable (moda).



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

- Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal

- Control de ganancia en una capa de n neuronas

Sea un conjunto de n neuronas, cada una de las cuales recibe señales de entrada de un conjunto espacial de n células sensoriales que sensan el contraste:

$\{c_i, i = 1, \dots, n\} \longrightarrow$ Señales de entrada desde células sensoriales (contraste)

$\{o_i, i = 1, \dots, n\} \longrightarrow$ Respuesta de las neuronas

$o_i = g_i(c_1, \dots, c_n) \longrightarrow$ Mapeo

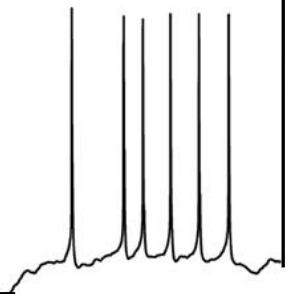
Al igual que antes

$$P(o_1, \dots, o_n) \, do_1 \cdots do_n = P(c_1, \dots, c_n) \, dc_1 \cdots dc_n$$

donde pedimos que

$$P(o_1, \dots, o_n) = \alpha$$

No resulta fácil decir algo con lo que queda.



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Remoción de ineficiencias debidas al uso desigual de los niveles de respuesta neuronal

- Control de ganancia en una capa de n neuronas

Excepto que factoricemos el código previamente!

Esto es, las señales $\{c_i\}$ se convierten en señales $\{\gamma_i\}$ tales que

$$P(\gamma_1, \dots, \gamma_n) = P(\gamma_1) \cdots P(\gamma_n)$$

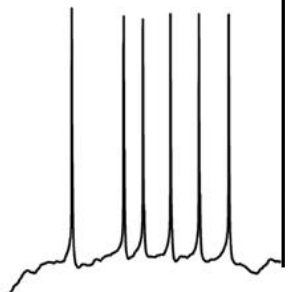
En este caso, la ecuación de la transformación de las distribuciones se resuelve análogamente al caso univariado, para cada una de las variables independientes.

$$\frac{o_i}{o_{\max}} = \int_{-1}^{\gamma_i} d\gamma'_i P(\gamma'_i)$$



Mapeos individuales proporcionales a la distribución acumulada de las variables de-correlacionadas.

- Control de ganancia en una capa de n neuronas. Propuesta general.



La retina y el procesamiento visual temprano

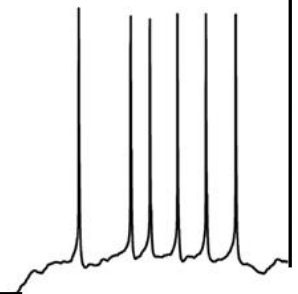
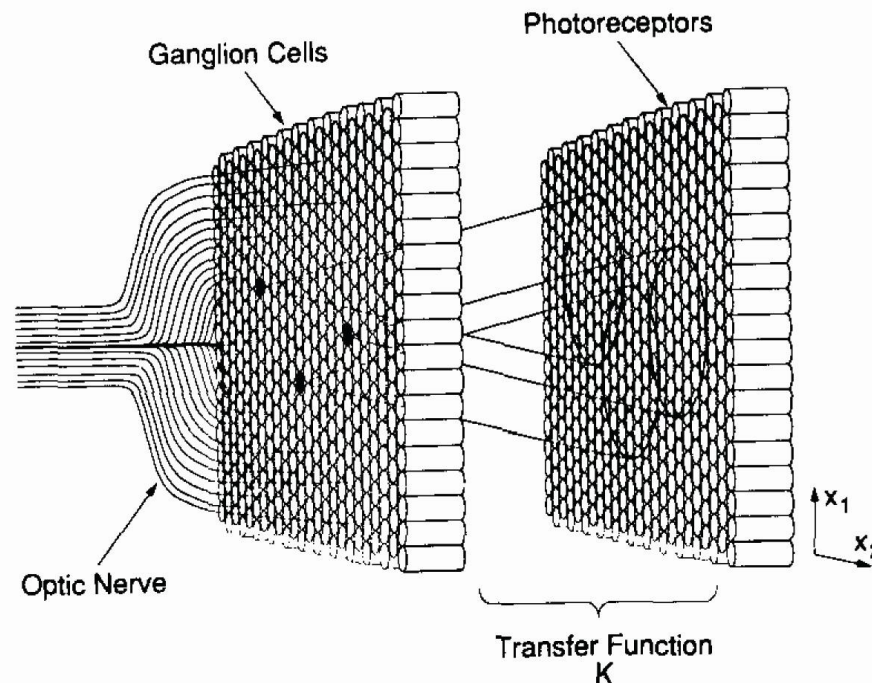
Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

Pensemos en la retina como una caja negra. Tenemos la actividad en los fotorreceptores como una medida directa de la intensidad de luz incidente y la actividad de disparo en las células ganglionares como la representación de salida (código de tasas).

Entre la entrada y la salida tenemos una **función de transferencia**, que especifica cómo la salida (tasa de disparo) se relaciona con la entrada (intensidad de luz).



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

La función de transferencia la podemos medir por medio de registros de neuronas individuales. Se encuentra que, luego de un período de adaptación, la tasa de disparo de salida de una célula ganglionar está dada, con buena aproximación, como un promedio pesado de la actividad en los fotorreceptores, sobre una región continua llamada **campo receptivo**.

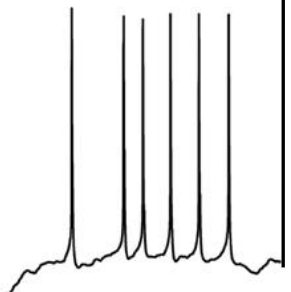
Matemáticamente,

$$O(\mathbf{x}_i, t) = \int d\mathbf{x}' dt' K(\mathbf{x}_i, \mathbf{x}'; t, t') L(\mathbf{x}', t') \equiv K \cdot L$$

donde,

$L(\mathbf{x}', t')$ \longrightarrow Actividad en el fotorreceptor ubicado en \mathbf{x}' , al tiempo t'

$K(\mathbf{x}_i, \mathbf{x}'; t, t')$ \longrightarrow Kernel o función de transferencia



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

Siempre podemos transformar las coordenadas

$$\mathbf{X} \equiv (\mathbf{x}_i - \mathbf{x}')/2 \longrightarrow \text{Posición relativa}$$

$$(\mathbf{x}_i + \mathbf{x}')/2 \longrightarrow \text{Posición promedio}$$

$$K((\mathbf{x}_i - \mathbf{x}')/2, (\mathbf{x}_i + \mathbf{x}')/2; t, t')$$

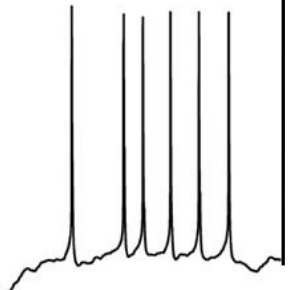
→ Muy poca dependencia de la posición absoluta

En el dominio temporal pasa lo mismo. Luego de un período de adaptación, el kernel depende de la diferencia de tiempos

$$T = t - t'$$

El kernel pasa a depender de las coordenadas relativas:

$$K(\mathbf{x}_i, \mathbf{x}'; t, t') = K(\mathbf{x}_i - \mathbf{x}'; t - t')$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

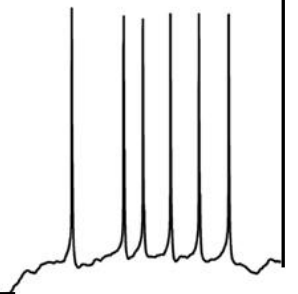
- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

Transformando Fourier - 2 dominios: espacial (2D/1D) + temporal

$$K(\mathbf{f}, w) = \int d\mathbf{X} dT \exp(-i\mathbf{f} \cdot \mathbf{X} - iwT) K(\mathbf{X}, T)$$

Por simetría de rotación

$$K(\mathbf{f}, w) = K(|\mathbf{f}|, w) \rightarrow 1 \text{ escala espacial} + 1 \text{ escala temporal}$$



La retina y el procesamiento visual temprano

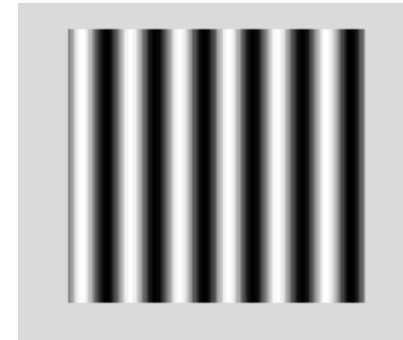
Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

En experimentos, los estímulos de luminosidad suelen ser gratings sinusoidales

$$L = I_0(1 + m \cos(fx) \cos(wt))$$

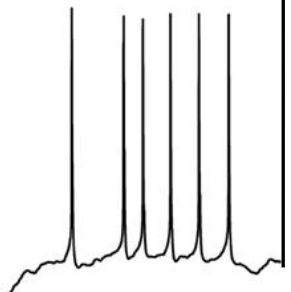


Y lo que se hace es que, para un dado nivel medio de luminosidad, se mide el contraste mínimo que se necesita para obtener un cierto nivel de respuesta (a las frecuencias de estimulación).

Dado que, para un kernel con simetrías de translación, la respuesta está dada por una convolución, la amplitud de la misma (por linealidad, estará oscilando con las mismas frecuencias) es fácil de calcular en Fourier

$$I_0 K_{I_0}(|f|, w) = \frac{r_0}{m_{|f|, w, I_0}}$$

Entonces, existe una familia de filtros retinales, para cada nivel de luminosidad media I_0 .

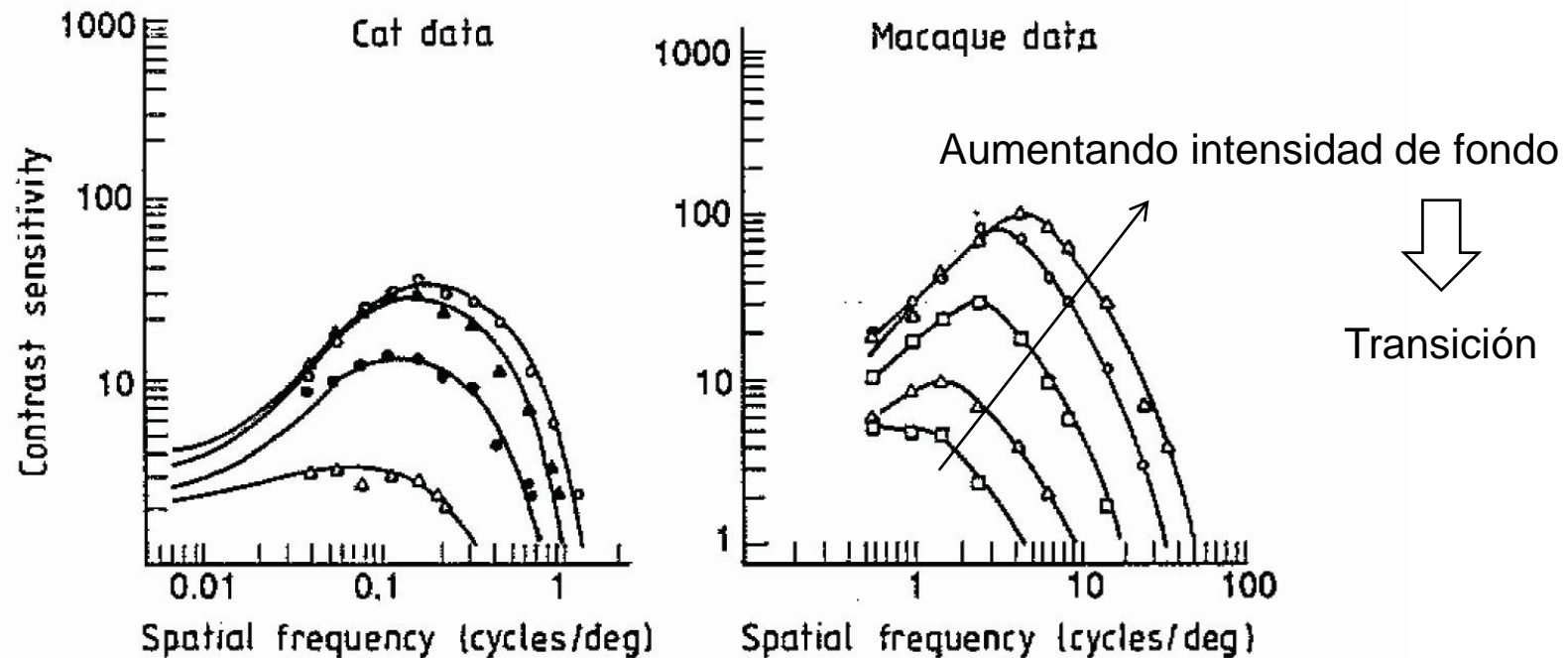


La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

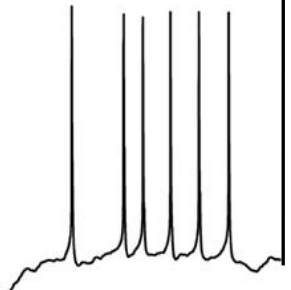
➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan



Midiendo a bajas frecuencias temporales (o, inclusive, gratings estáticos)

Una transición similar se observa en el dominio temporal, para una frecuencia espacial fija.



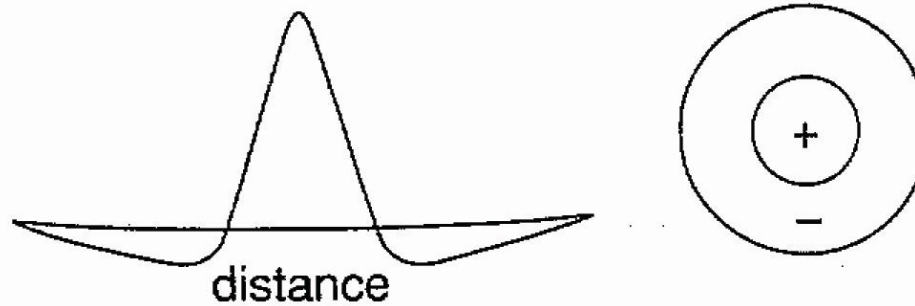
La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- La retina: Algunos hechos experimentales que nos interesan

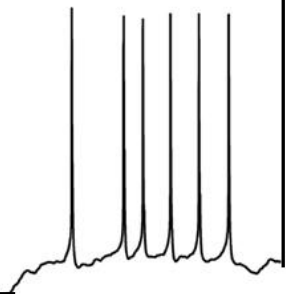
Transformando de vuelta al dominio espacial, el filtro de alta luminancia (pasa-banda) sería algo del estilo



Center-surround organization

Conexiones excitatorias/inhedoratorias de los fotorreceptores ubicados en +/-

Una organización parecida (respuesta mono/bi-polar) sucede en el dominio temporal.



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Hipótesis: El principal objetivo de la retina es construir una **representación de mínima entropía**; esto es, una representación en donde los símbolos son estadísticamente independientes o, dicho de otro modo, están decorrelacionados.

⇒ Decorrelación en ausencia de ruido

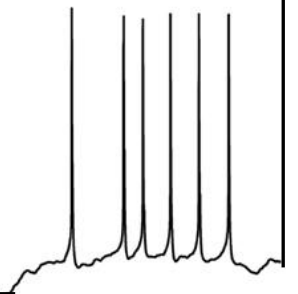
Hemos visto que encontrar códigos de mínima entropía se reduce a encontrar el mapeo

$$O_i = K_i(L_1, \dots, L_n) \quad \forall i$$

que minimice una función costo que pese linealmente la suma de la entropía de cada uno de los símbolos, sujeta a una condición de entropía total (multivariada) dada.

$$E\{K_i\} = \sum_{i=1}^l H(O_i) - 2\rho[H(O_1, \dots, O_l) - H(L_1, \dots, L_n)]$$

$$\frac{\delta E\{K_i\}}{\delta K_i} = 0 \quad \Rightarrow \quad \text{Extremadamente difícil de resolver!}$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Nos concentramos en una familia de mapeos (plausibles biológicamente): **transformaciones lineales**. Por simplicidad, nos restringimos a mapeos uno-a-uno (se conserva en número de símbolos), aunque no hace falta para obtener resultados análogos.

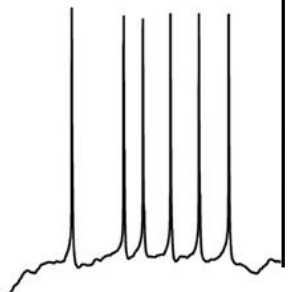
En este caso,

$$\begin{aligned} E\{\mathbf{K}\} &= \sum_{i=1}^I H(O_i) - 2\rho [H(\mathbf{O}) - H(\mathbf{L})] \\ &= \sum_{i=1}^I H(O_i) - \rho \log \det \mathbf{K}^T \cdot \mathbf{K} \end{aligned} \quad \text{Pizarrón}$$

Evaluando la entropía sobre los símbolos de salida, $H(O_i)$

$$H(O_i) \equiv - \sum_{O_i} P(O_i) \log P(O_i) \rightarrow - \int dO_i P(O_i) \log P(O_i)$$

donde tratamos los niveles discretos de respuesta como una variable continua



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

$$H(O_i) \equiv - \sum_{O_i} P(O_i) \log P(O_i) \rightarrow - \int dO_i P(O_i) \log P(O_i)$$

El i -ésimo símbolo de salida (dado que mantuvimos la cantidad de neuronas, podemos llamarlo pixel también) está dado por

$$O_i = \sum_{j=1}^l K_{ij} L_j$$

donde \mathbf{L} está dada por una distribución de probabilidad Gaussiana con matriz de covarianza \mathbf{R}

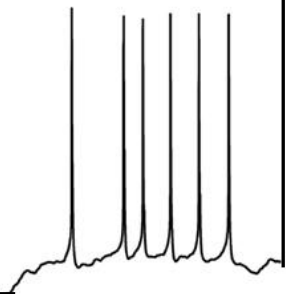
$$P(\mathbf{L}) = [(2\pi)^n \det(\mathbf{R})]^{-1/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \mathbf{L} \cdot \mathbf{R}^{-1} \cdot \mathbf{L} \right]$$

Estadística de las imágenes naturales

Luego \mathbf{O} es Gaussiana (multivariada), con matriz de covarianza transformada según el cambio de base

$$\tilde{\mathbf{R}} \equiv \mathbf{K} \cdot \mathbf{R} \cdot \mathbf{K}^T$$

$$P(\mathbf{O}) = [(2\pi)^n \det(\tilde{\mathbf{R}})]^{-1/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \mathbf{O} \cdot \tilde{\mathbf{R}}^{-1} \cdot \mathbf{O} \right]$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

$$\rightarrow H(O_i) \equiv - \sum_{O_i} P(O_i) \log P(O_i) \rightarrow - \int dO_i P(O_i) \log P(O_i)$$

Luego, la probabilidad del i-ésimo símbolo de salida, $P(O_i)$, se obtiene marginando

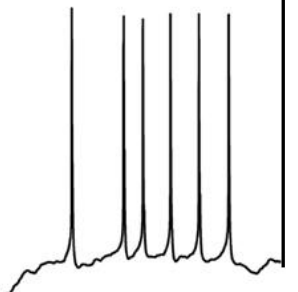
$$P(O_i) = \int \prod_{j \neq i} dO_j P(\mathbf{O})$$

Haciendo las integrales se obtiene

$$P(O_i) = \frac{1}{2\pi \tilde{R}_{ii}} \exp \left(-\frac{1}{2\tilde{R}_{ii}} O_i^2 \right) \quad \text{donde } \tilde{R}_{ii} = \langle O_i^2 \rangle \text{ es el elemento diagonal de}$$
$$\tilde{R}_{ij} = \langle O_i O_j \rangle$$

Sustituyendo esta Gaussiana en $H(O_i)$, obtenemos

$$H(O_i) = \log \tilde{R}_{ii} + \text{constantes}$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Sumando las entropías de todos los píxeles de salida

$$\sum_{i=1}^l H(O_i) = \log \prod_{i=1}^l \tilde{R}_{ii}$$

Por invariancia de translación, los píxeles de salida tienen igual varianza

$$\tilde{R}_{ii} = \langle O_0^2 \rangle \quad \text{para alguna ubicación arbitraria } 0$$

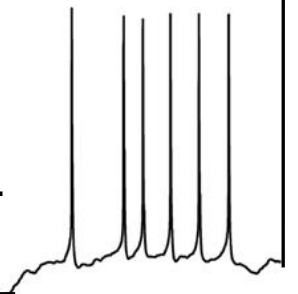
Luego,

$$\sum_{i=1}^l H(O_i) = l \log(\langle O_0^2 \rangle) \quad \leftarrow$$

Ahora bien, recordemos que esta suma de entropías las usaba en un funcional a minimizar:

$$E\{K_i\} = \sum_{i=1}^l H(O_i) - 2\rho[H(O_1, \dots, O_l) - H(L_1, \dots, L_n)]$$

Dado que el logaritmo es una función monótona y el argumento una cantidad definida positiva, podemos minimizar la función minimizando el argumento y listo. Por lo tanto, vamos a minimizar sobre $\langle O_0^2 \rangle$.



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Explícitamente,

$$\sum_i \langle O^2(\mathbf{x}_i) \rangle = \sum_i (\mathbf{K} \cdot \mathbf{R} \cdot \mathbf{K}^T)_{ii} = \text{Tr}(\mathbf{K} \cdot \mathbf{R} \cdot \mathbf{K}^T)$$

Por lo tanto, el funcional a minimizar queda

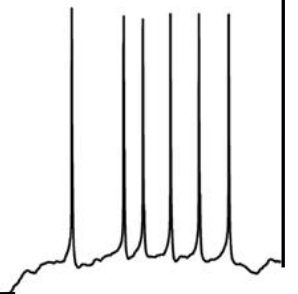
$$E\{\mathbf{K}\} = \text{Tr}(\mathbf{K} \cdot \mathbf{R} \cdot \mathbf{K}^T) - \rho \log \det(\mathbf{K}^T \cdot \mathbf{K})$$

Transformando en Fourier

$$E\{K\} = \int d\mathbf{f} |K(\mathbf{f})|^2 R(\mathbf{f}) - \rho \int d\mathbf{f} \log |K(\mathbf{f})|^2 \quad \longrightarrow \text{Pizarrón}$$

Las ecuaciones variacionales en frecuencia que resultan de minimizar este funcional son fáciles de resolver

$$\delta E\{K\} / \delta K(\mathbf{f}) = 0 \quad \Rightarrow \quad |K(\mathbf{f})|^2 = \frac{\rho}{R(\mathbf{f})}$$



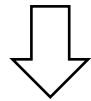
La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

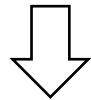
- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

$$|K(f)|^2 = \frac{\rho}{R(f)}$$

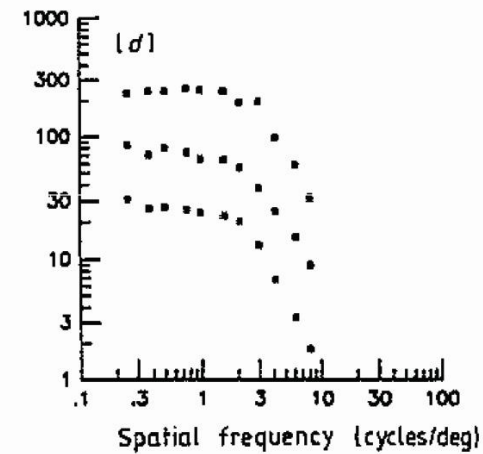
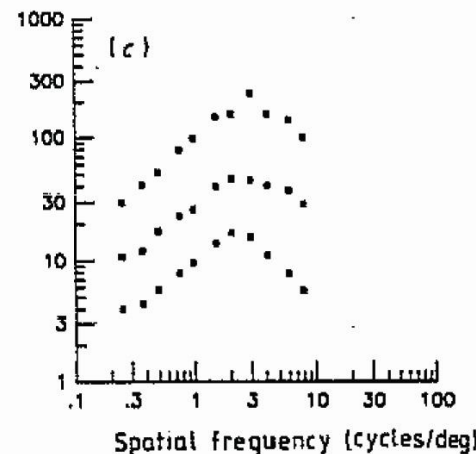
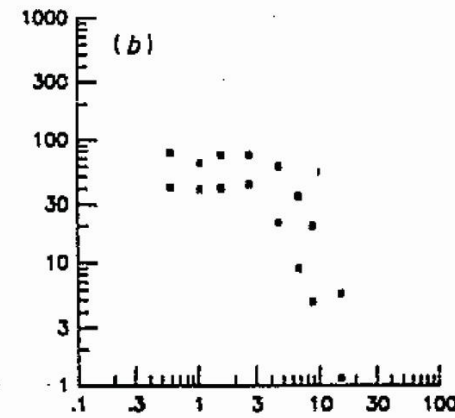
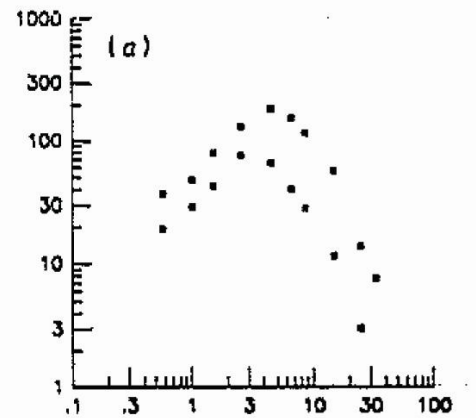


Dado que

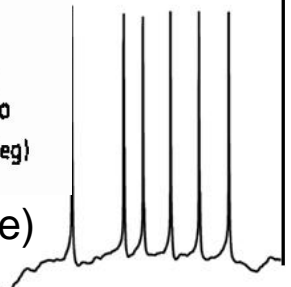
$$R(f) \sim 1/|f|^2$$



$$K(f) = \rho|f|$$



Filtros a altas luminosidades (ruido insignificante)



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Otra forma más intuitiva de llegar al resultado

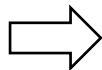
$$R(f) \sim 1/|f|^2$$



$$\langle O(f)O^*(f) \rangle = \langle (K(f)L(f))(K(f)L(f))^* \rangle = |K(f)|^2 R(f)$$



Espectro de potencia a la salida. Whitening: $\langle O(f)O^*(f) \rangle = \text{constant}$

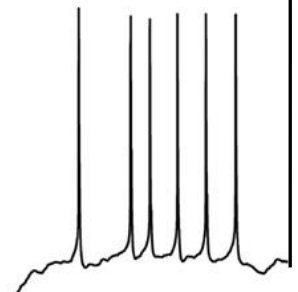


$$K(f) \sim |f|$$

La retina se comporta de esta manera, hasta que el ruido empieza a ser significativo (altas frecuencias).



Consideraremos esto incorporando una etapa de **supresión del ruido**, antes de proceder con el blanqueamiento o decorrelación.



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

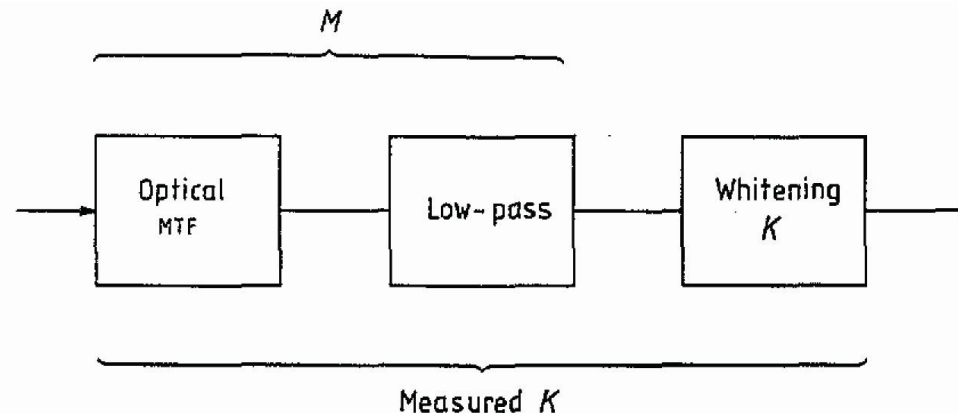
➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

➡ Decorrelación en presencia de ruido

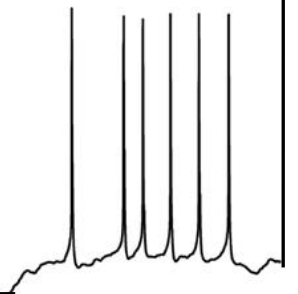
Si el kernel $K(f)$ fuese lineal más allá del límite donde el ruido empieza a ser comparable con la señal, se amplificaría el ruido y, en última instancia, sería lo que dominaría la salida (este ruido tiene un espectro plano, su potencia no decae como $1/f^2$).

Entonces, antes de proceder con la decorrelación, debemos garantizar que el ruido de alta frecuencia no pase a la siguiente etapa.



En este esquema,

$$O = K \cdot (M \cdot (L + n) + n_0)$$



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Ahora el funcional pasa a ser

$$E\{K\} = \int d\mathbf{f} |K(\mathbf{f})|^2 [M^2(\mathbf{f})(R(\mathbf{f}) + N^2) + N_0^2] - \rho \int d\mathbf{f} \log |K(\mathbf{f})|^2$$

$$\begin{aligned} N^2(\mathbf{f}) &\equiv \langle |n(\mathbf{f})|^2 \rangle \\ N_0^2(\mathbf{f}) &\equiv \langle |n_0(\mathbf{f})|^2 \rangle \end{aligned} \rightarrow \begin{array}{l} \text{Potencias espectrales} \\ \text{de los ruidos} \end{array}$$

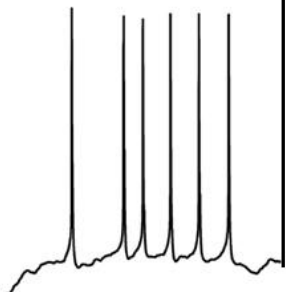
Resolviendo las ecuaciones variacionales

$$|K_{\text{expt}}(\mathbf{f})| = |K(\mathbf{f})| M(\mathbf{f}) = \frac{\sqrt{\rho} M(\mathbf{f})}{[M^2(\mathbf{f})(R(\mathbf{f}) + N^2) + N_0^2]^{1/2}}$$

↓
Solución de la ecuación variacional

→ Filtro al que uno tiene acceso experimentalmente

↗ Filtro pasa-bajos a la entrada



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

➤ Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal

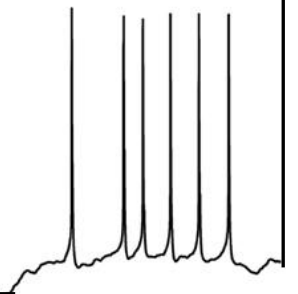
- Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

Donde el filtro pasa-bajos debe ser

$$M(\mathbf{f}) = \frac{1}{N} \left(\frac{1}{I_0} \frac{R(\mathbf{f})}{R(\mathbf{f}) + N^2} \right)^{1/2} \exp \left[- \left(\frac{|\mathbf{f}|}{f_c} \right)^\alpha \right]$$



Función de transferencia por el camino óptico



La retina y el procesamiento visual temprano

Códigos eficientes: Estrategias neuronales

- Estrategias de codificación en la retina para el procesamiento espacio-temporal
 - Un enfoque teórico sobre el procesamiento espacial en la retina

