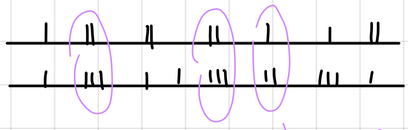
Estadística de trenes de spikes

ESTÍMULO → TREN DE POTENCIALES DE ACCIÓN
onda luz/sonido/presión

Medimos los tiempos para los cuales una neurona emite un spike
↳ no se obtiene un patrón periódico
Es más, al repetir el experimento, los trenes de spikes son diferentes

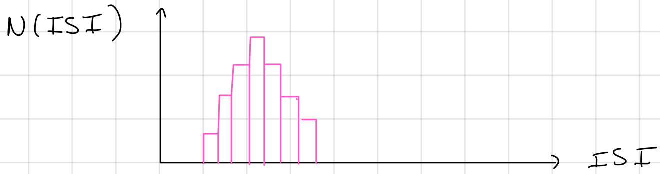


↳ a ciertos tiempo las probabilidades de tener spikes son mayores

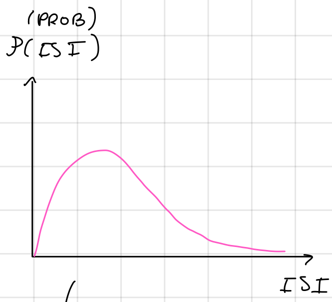
Tenemos que: 1) caracterizar la variabilidad de la respuesta neuronal
2) entender la relación entre el estímulo y la rta.

1) Primero consideremos la variabilidad temporal

Caracterizamos al tren de spikes con ISI interspike interval (tiempo entre spikes)
↓
al hacer un experimento obtenemos una tira de ISIs
↓
Podemos hacer un histograma de ISI



con bines lo suf. pequeños →



↓
podemos calcular $\langle ISI \rangle$ y σ_{ISI} (en unidades de tiempo)

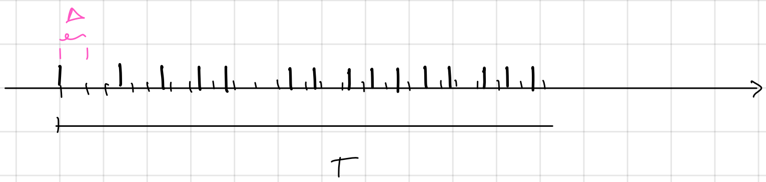
Podemos definir $\underbrace{CV}_{\text{coef. de variabilidad}} = \dfrac{\sigma_{ISI}}{\langle ISI \rangle}$: coeficiente de variabilidad

CV es 0 si se tiene un tren de spikes periódico
(ie σ_{ISI} es cero ⇒ todos los ISI deberían ser iguales)

N: nº de spikes en una repetición $\langle N \rangle$, σ_N^2

definimos $\underbrace{F = \dfrac{\sigma_N^2}{\langle N \rangle}}_{\text{caracteriza su variabilidad}}$: factor de Fano

En principio CV y F son independientes



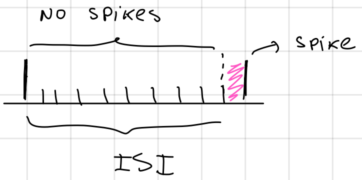
Construimos un tren de spikes, con una prob Δ de tener un spike en cada ventanita de tiempo

En el límite $\Delta \to 0$ tenemos un proceso de Poisson

Calculemos $P(ISI)$

nº que caracteriza el proceso de Poisson → unidades $1/t$

$$P_{SPIKE}(t, t+\Delta t) = f \Delta \quad \Rightarrow \quad P_{NO\text{-}SPIKE}(t, t+\Delta t) = 1 - f\Delta$$

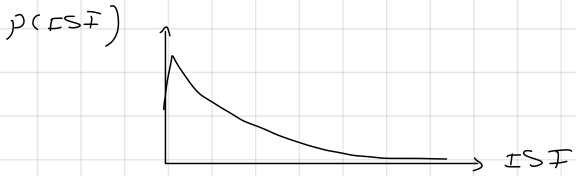


$$P_{NO\text{-}SPIKE} = (1 - f\Delta)^M \qquad M = \frac{ISI}{\Delta} - 1$$

no hay spikes menos en el último intervalo

$$P(ISI)\,\Delta = \underbrace{(1 - f\Delta)^M}_{\text{prob de que no aparezcan spikes antes}} \ \underbrace{f\Delta}_{\text{prob de que aparezca un spike en el último intervalo}}$$

$$\Rightarrow P(ISI)\,\Delta \xrightarrow[\Delta \to 0]{} e^{-f\Delta\left(\frac{ISI}{\Delta} - 1\right)} f = e^{-f\,ISI} f$$



$$\langle ISI \rangle = \int_0^\infty d(ISI)\,(ISI)\,P(ISI)$$

hacer integral

$$= \int_0^\infty d(ISI)\; ISI \; f\, e^{-f IS} = \int_0^\infty \frac{dx}{f}\, x\, e^{-x} = \frac{1}{f} \Rightarrow f \text{ es la tasa media de disparo}$$

$$\langle ISI^2 \rangle = \dots = \int_0^\infty \frac{dx}{f^2}\, x^2 e^{-x} = \frac{2}{f^2}$$

$$\Rightarrow \sigma_{ISI}^2 = \frac{2}{f^2} - \frac{1}{f^2} = \frac{1}{f^2} \Rightarrow \sigma_{ISI} = \frac{1}{f} \Rightarrow CV = 1$$

En cada instante de tiempo la prob de tener un spike es ind del instante anterior ⇒ se dice que un proceso de Poisson es "el más aleatorio" y cumple que $C_V = 1$

$M = \frac{T}{\Delta}$: nº de cajitas

Queremos ver la probabilidad de tener N spikes en la repetición

↓ distribución binomial!

$$P(N) = \underbrace{(\rho\Delta)^{N}}_{\text{prob de tener spikes en N intervalos}} \underbrace{(1-\rho\Delta)^{M-N}}_{\text{no tener spikes en M-N}} \frac{M!}{N!\,(M-N)!}$$

Si M es grande ($\Delta \to 0$)

$$M!/(M-N)! = \underbrace{M(M-1)\ldots(M-N+1)}_{N \text{ elementos cercanos a } M} \sim M^N \quad , \quad M-N \sim M = T/\Delta$$

$$\Rightarrow P(N) \sim \frac{(\rho\cancel{\Delta})^N (1-\rho\Delta)^{T/\Delta}}{N!} \left(\frac{T}{\cancel{\Delta}}\right)^N$$

$$= \frac{(\rho T)^N (1-\rho\Delta)^{T/\Delta}}{N!} = (\rho T)^N \frac{e^{-\rho T}}{N!}$$

$$\langle N \rangle = \sum_{N=0}^{\infty} N\,P(N)$$

$$= \sum_{N=1}^{\infty} (\rho T)^N \frac{e^{-\rho T}}{(N-1)!} = \sum_{N'=0}^{\infty} \frac{(\rho T)^{N'+1}}{N'!} e^{-\rho T} = \rho T \underbrace{\sum_{N=0}^{\infty} \frac{(\rho T)^{N'}}{N'!} e^{-\rho T}}_{=1 \text{ por normalización}}$$

$= \rho T$ tasa de disparo por tiempo!

$$\langle N^2 \rangle = \sum_{N=0}^{\infty} N^2 P(N)$$

$$= \sum_{N=1}^{\infty} N \frac{(\rho T)^N}{(N-1)!} e^{-\rho T}$$

$$= \sum_{N'=0}^{\infty} (N'+1) \frac{(\rho T)^{N'+1}}{N'!} e^{-\rho T} = \overbrace{\sum_{N'=0}^{\infty} \frac{N' (\rho T)^{N'}}{N'!} e^{-\rho T}}^{\rho T} (\rho T)$$

$$+ \underbrace{\sum_{N=0}^{\infty} \frac{(\rho T)^{N'}}{N'!} e^{-\rho T}}_{1} (\rho T)$$

$$= (\rho T)^2 + \rho T$$

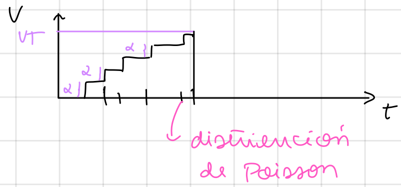
$$\Rightarrow \sigma_N^2 = (\rho T)^2 + \rho T - (\rho T)^2 = \rho T$$

Se tiene que en un proceso real, la probabilidad de tener un spike NO es independiente del instante de tiempo anterior. Luego de tener un spike, se tiene un periodo refractorio donde la prob de emitir otro spike disminuye drásticamente

$\Rightarrow$ Hay que hacer una corrección en los procesos de Poisson

Pensemos a la neurona como algo que recibe un estímulo. Cuando esto ocurre una variable interna V sube $\Rightarrow$ cuando llega a un valor umbral baja abruptamente su valor

Hipótesis: los estímulos son generados por una distribución de Poisson



α: alto del escalón

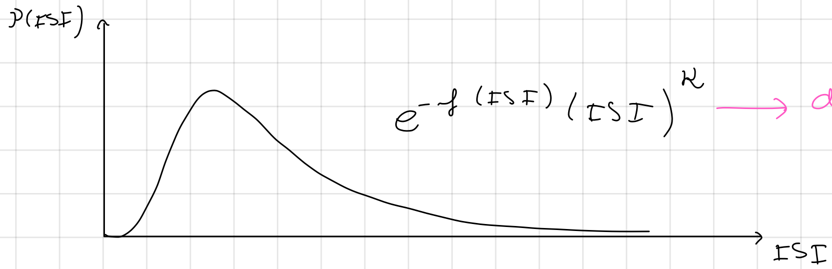
Queremos hallar $P(ISI)$

$$\underbrace{N_{STIM}}_{\text{cantidad de saltos hasta llegar al umbral}} = \text{int}\left(\frac{VT}{\alpha}\right) + 1$$

Para el proceso de Poisson teníamos: $P(N) = \frac{(fT)^N}{N!} e^{-fT}$

$$P(ISI)\,\Delta = \overbrace{\frac{(f\cdot(ISI))^{N_{STIM}-1}}{(N_{STIM}-1)!}\, e^{-f(ISI)}}^{\text{PROB} \to N_{STIM}-1 \text{ potenciales}} \underbrace{(f\Delta)}_{\text{prob spike}}$$

$$P(ISI) = \underbrace{\frac{f^{N_{STIM}}}{(N_{STIM}-1)!}}_{\text{no depende de ISI}} (ISI)^{N_{STIM}-1}\, e^{-f(ISI)}$$



$e^{-f(ISI)}(ISI)^K \longrightarrow$ distribución gamma $K = N_{STIM} - 1$

Si $N_{STIM} = 1 \to K = 0 \to$ tenemos una dist. de Poisson

$$\langle ISI \rangle = \int_0^\infty d(ISI)\; P(ISI)$$

$$= \int_0^\infty d(ISI)\; \frac{e^{-f\,ISI}\,(ISI)^K f^K}{\Gamma(K)}$$

$$\underset{\substack{\text{llamo}\\ x = f\,ISI}}{=} \int \frac{dx}{f}\, \frac{e^{-x}\, x^K}{\Gamma(K)} = \frac{1}{f}\,\frac{\Gamma(K+1)}{\Gamma(K)} = \frac{K}{f} \Rightarrow$$

se necesitan $K\left(\frac{1}{f}\right) \to$ intervalo de tiempo para llegar a VT

$$\langle ISI^2 \rangle = \int_0^\infty d(ISI)\,(ISI)^2\, P(ISI)$$

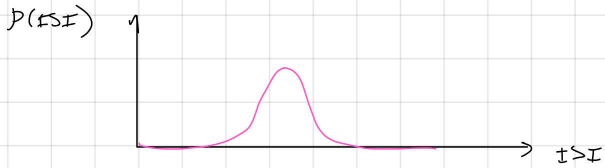
$$= \int_0^\infty d(ISI)\, e^{-f\, ISI}\, \frac{(ISI)^{K+1} f^K}{\Gamma(K)} = \int_0^\infty \frac{dx}{f^2}\, \frac{e^{-x} x^{K+1}}{\Gamma(K)} = \frac{1}{f^2} \frac{\Gamma(K+2)}{\Gamma(K)}$$

$$\Rightarrow \quad \langle ISI \rangle = K/f$$

$$\langle ISI^2 \rangle = 1/f^2\, (K+1)\, K = K^2/f^2 + K/f^2$$

$$\Rightarrow \quad \sigma^2_{ISI} = K/f^2 \qquad \Rightarrow \quad CV = \frac{\sigma_{ISI}}{\langle ISI \rangle} = \frac{K^{1/2}/f}{K/f} = \frac{1}{K^{1/2}}$$

con $K = VT/\alpha$



Lo que ocurre después de spike es ind

↓ los ISI son variables ind

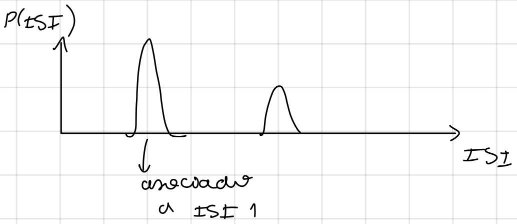
↓ proceso de renewal (renovación) → verifica que

$F = (CV)^2$

(poisson y gamma lo verifican)

ejemplo:

después de un ISI grande hay dos pequeños

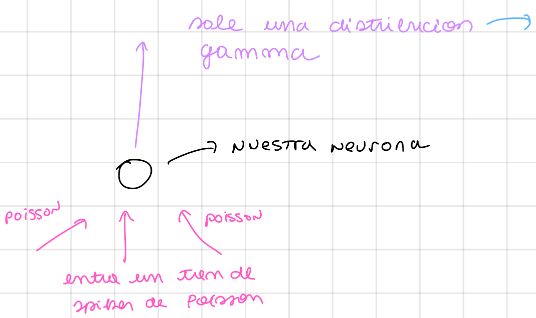


→ si fuera renewal la distribución de picos, no sería periódica como es anterior, asociado a este P(ISI)

sino aleatoria

no tenemos un modelo consistente, en la cual la dist de entrada sea la de salida

nuestro modelo



entra a otra neurona y no es Poisson!

por ello no es consistente