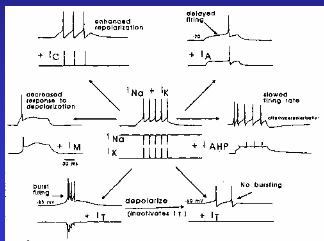
Il codice neurale



•*L'output dei neuroni è determinato da potenziali d'azione*

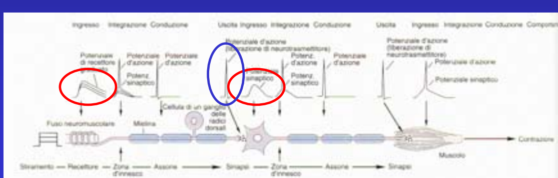
→ codice binario

•*La comunicazione tra neuroni è determinata da potenziali sinaptici:*

→modulazione in ampiezza

→ controllo della dinamica

→ apprendimento e memoria



1° problema:

QUALI SONO I MECCANISMI DI GENERAZION DEL CODICE NEURONALE?

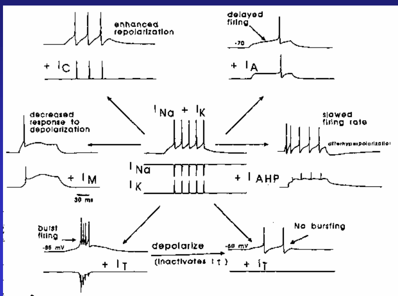
2° problema :

QUAL'E' IL REPERTORIO DEL CODICE NEURONALE?

Dobbiamo capire "l'alfabeto e la grammatica" di chi scrive il codice.

Proprietà di scarica dei neuroni *in vitro*

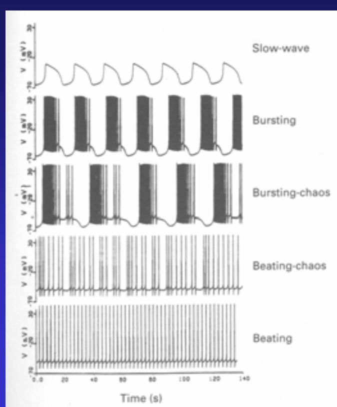
•Specifici canali ionici possono modificare le proprietà di scarica del neurone



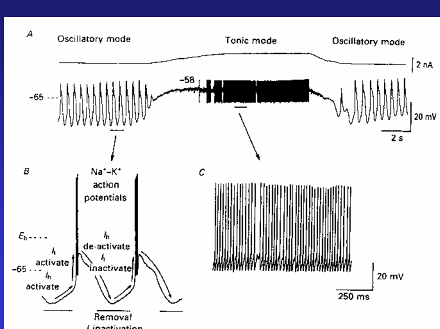
Diversi canali ionici forniscono gli elementi costruttivi di numerose modalità di scarica:

- *Firing ripetitivo*
- *Adattamento*
- *Bursting*
- *Delay*
- *Autoritmicità*

•I treni di spikes contengono struttura, correlazione, e caos



•I neuroni possono avere più stati di attività



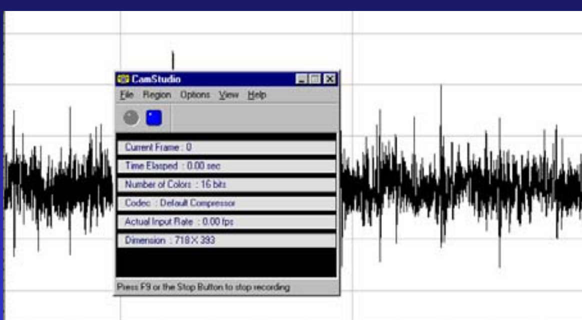
3° problema :

COSA SIGNIFICA IL CODICE NEURONALE?

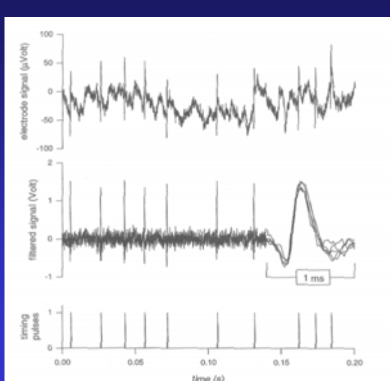
Dobbiamo saperci porre nella posizione di chi scrive (1°, codifica) e di chi legge (2° , decodifica).

Proprietà di scarica dei neuroni *in vivo*

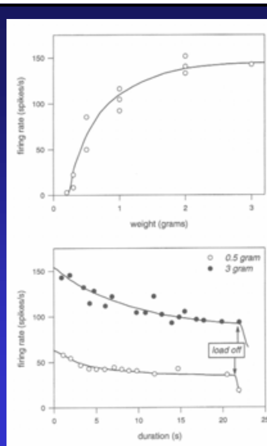
Registrazioni di single-units in vivo



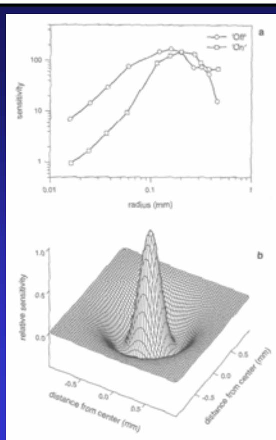
Codificazione tutto-o-nulla mediante i p.d.a. o spikes



Codificazione in frequenza ed adattamento



Feature-selectivity



Mapping

motor

sensory

La scoperta di rate coding, feature selectivity, cortical maps, suggerisce che:

1) I neuroni codificano caratteristiche elementari dello stimolo.
2) I neuroni elaborano lo stimolo anziché riprodurlo fedelmente.
3) Esiste un ordine gerarchico nell'elaborazione dell'informazione.
4) Percezioni complesse sono costruite partendo da caratteristiche elementari
5) Qualità differenti dello stimolo sono convogliate a regioni differenti del sistema nervoso

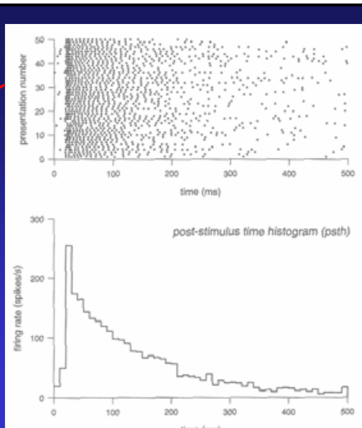
Comprendere il codice neurale significa comprendere le relazioni tra i treni di spikes e gli eventi reali del mondo sensoriale

I 5 cardini della neuroinformatica:

1. *Teorema di Bayes*
2. *Teorema di Shannon*
3. *Gaussian channel e mutual information*
4. *La legge di Hebb*
5. *La teoria delle reti neuronali*

Il codice neuronale ha natura probabilistica

Bisogna quantificare la randomness mediante teorie probablistiche

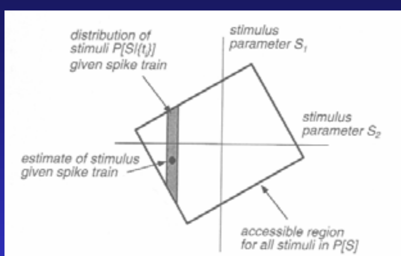


Qual'è lo stimolo dato un particolare spike train?

Legge di Bayes:

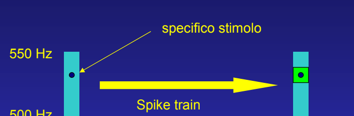
$$P[s(t)|\{t_i\}] = P[\{t_i\}|s(t)] * \frac{P[s(t)]}{P[\{t_i\}]}$$

E' possibile quantificare l'informazione ?



Non tutti gli stimoli sono ugualmente probabili: i segnali nel mondo reale hanno strutture e limitazioni.

L'informazione fornita dagli spikes misura la riduzione dello spazio dello stimolo in scala logaritmica, cosicchè la riduzione di un fattore 2 nello spazio degli stimoli possibili vale un bit di informazione.



Range dello stimolo = 50 Hz

Precisione = 5 Hz

$$\text{Information gain} = \log_2(50/5) \cong 3.3 \text{ bits}$$

Il teorema di Shannon (1948-1949) : informazione = entropia

$$X(t) \xrightarrow[\text{Communication channel}]{} Y(t)$$

P[X] e P[Y] sono le distribuzioni di probabilità dello stimolo X e dello spike train Y

Se la distribuzione è sharp (al limite un valore) il messaggio è sempre lo stesso: dobbiamo quindi QUANTIFICARE LA VARIABILITA'.

L'informazione E' contenuta nella variabilità. La misura appropriata dell'informazione disponibile è l'ENTROPIA definita in meccanica statistica e termodinamica.

$$S = \log_2 K$$

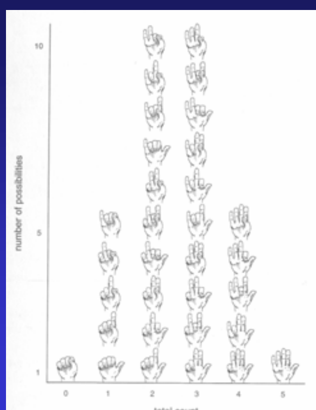
Il codice binario

$$\text{Information} = \log_2 6 \cong 2.6 \text{ bits}$$

Ci sono 6 digits (0 incluso): la sequenza dei digits NON è importante.

Ma se consideriamo la sequenza temporale, allora troviamo 2^5=32 distinti messaggi, equivalenti a 5 bits.

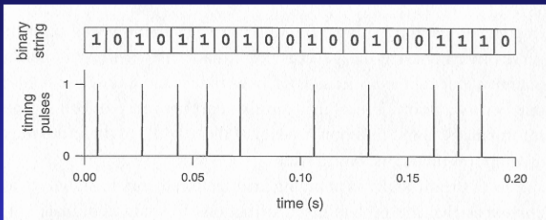
Il "rate coding" contiene meno informazione ma è più robusto (essendo ridondante) del "time coding".



L'entropia è una misura di informazione disponibile

- L'entropia di un insieme di segnali non dipende dalla complessità dei singoli segnali ma dal numero di possibili segnali. Identifica il contenuto informativo di un segnale e non tutta la sua struttura. Ciò semplifica l'individuazione del segnale.
- L'entropia misura l'informazione disponibile osservando un particolare segnale tratto da una distribuzione nota. Il periodo di transizione durante il quale un organismo vivente acquisisce la conoscenza della distribuzione dell'input va considerato indipendentemente.
- L'entropia è cieca nei confronti del significato e della semantica. Il problema riguarda sottocategorie della distribuzione dell'input.
- La teoria di Shannon predice che eventi rari convogliano più informazione di quelli comuni. La rarità è di interesse biologico di per sé!

L’entropia di un treno di impulsi



$$S = \frac{T}{\Delta\tau * \ln 2}\left[(\bar{r} * \Delta\tau)\ln(\bar{r} * \Delta\tau) + (1 - \bar{r} * \Delta\tau)\ln(1 - \bar{r} * \Delta\tau)\right]$$

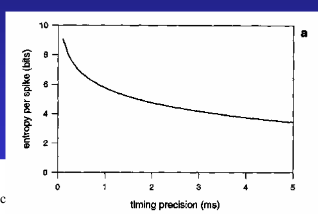
L’entropia di uno spike train è proporzionale alla sua lunghezza (S è una quantità estensiva)

Gli spikes si comportano come le molecole di un gas: aumentando il volume aumenta l’entropia (a densità costante). La densità corrisponde alla frequenza media.

L’ ***entropy rate* S/T** indica la massima velocità alla quale gli spike convogliano informazione su segnali provenienti dall’ambiente. Se la probabilità di osservare uno spike per bin è piccola, allora

$$S/T \approx \bar{r}\log_2\left(\frac{e}{\bar{r}\Delta\tau}\right)$$

L’entropia dello spike può essere >1 bit.



Esempio:

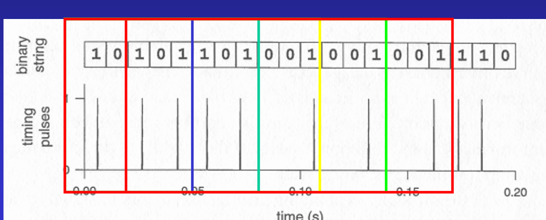
$$\left.\begin{array}{l}\bar{r} = 50Hz \\ \Delta\tau = 1ms\end{array}\right\} \Rightarrow 5.7 \text{ bits/spike o } 288 \text{ bits/sec}$$

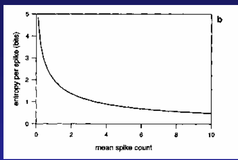
Rate vs. time-coding, o meglio, il numero di spikes in una finestra temporale di interesse

Il calcolo dell’entropia dello spike train fornisce la base per valutare l’efficienza di particolari coding schemes. Per esempio possiamo paragonare:

Entropia dello spike-train: $S/T \approx \bar{r}\log_2\left(\frac{e}{\bar{r}\Delta\tau}\right)$

Entropia dello spike-count: $S_{sc} = -\sum_n p(n)\log_2 p(n)$





$\bar{n}$ = spike - count medio
T = finestra di misura

per avere S = 1 bit/spike, $\bar{n} \le 3.4$
per $\bar{n} = 1$, S = 2 bit/spike
per T $\to 0$, $\bar{n} << 1$

•L'entropia per spike decresce con T, cioè quando il rate-code diventa a bassa risoluzione temporale.

•Con una risoluione temporale paragonalbile alla frequenza media, l'entropia è > 1 bit/spike

• Per T→0, la distinzione tra rate- e time-coding svanisce.

Mutual information

L'informazione che mediamente l'osservazione di Y fornisce su X è detta MUTUAL INFORMATION di X e Y.

$$I = \int [dY] \int [dX] P[X,Y] \log_2 \left(\frac{P[X,Y]}{P[X]P[Y]} \right)$$

Poiché nel mondo reale X e Y sono correlati, osservando Y otteniamo informazione su X. Quindi l'entropia totale è minore della somma di quella relativa ad X e ad Y separatamente e la *MUTUAL INFORMATION* risulta:

$$I = S[X] + S[Y] - S[X,Y]$$

Nel caso in cui il segnale *y* sia mescolato a rumore η ed entrambi siano distribuiti normalmente, si ottiene che

$$I = \frac{1}{2} \log_2 (1 + SNR)$$

Ne deriva che la mutual information misura la differenza tra l'entropia del segnale e quella del noise

$$I = S(y) - S(\eta)$$

a) Le sequenze di p.d.a. hanno struttura (bursts, adattamento)

b) I tempi di reazione del SNC sono nell'ordine di 10^2 ms, e la frequenza di scarica neuronale è nell'ordine di 10^2 Hz.

c) La precisione delle risposte alla stimolazione sinaptica è inferiore al millisecondo

⇩

Il time-coding può essere particolarmente importante nel SNC

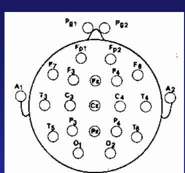
E’ possibile misurare la quantità di informazione trasportata da un treno di spike mettendola in relazione con la sua durata e frequenza media.

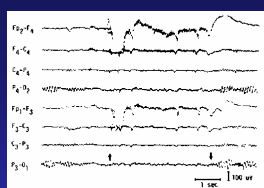
Tuttavia questo ancora non dice:

•come deve essere un codice efficiente

•come si comporta una popolazione di neuroni.

•se ha importanza il timing degli spikes.





L’EEG rivela l’attività bioelettrica sincrona delle strutture corticali

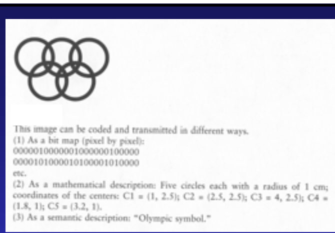
L’attività di regioni specifiche si inserisce su un back-ground oscillatorio sincrono: determinate da cellule autoritmiche, gap-junctions, circuiti riverberanti.

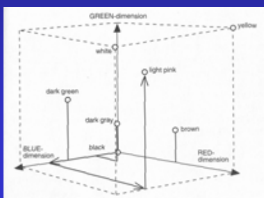
•Partecipano al processo di binding parallelizzando l’attività di vasti campi neuronali

•Consentono un particolare tipo di time-coding (radial-base coding).

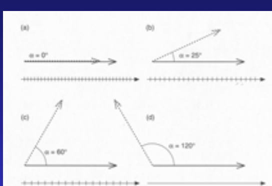
Hanno implicazioni per stato di coscienza, ritmo sonno-veglia, generalizzazione epilessia.

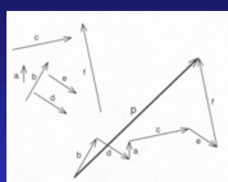
Esempi di
codici efficienti





Vector coding e population vectors



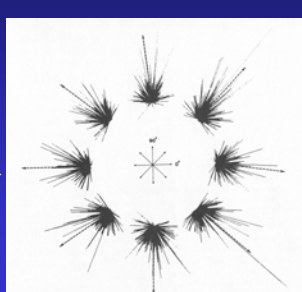


Il vettore rappresenta
intensità e direzione:

$$A = A_{\max} \cos \alpha$$

Composizione di vettori

Vector coding e population coding consentono la
rappresentazione della direzione del movimento



Operazioni di algebra
vettoriale consentono al
cervello di trasformare le
coordinate spaziali
sensoriali e motorie.

Conclusioni

- Il codice neuronale si basa su frequency coding, time coding, ed radial-base coding.
- La codificazione dell'informazione coinvolge processi a diversi livelli molecolari, cellulari e di rete.
- Lo studio delle reti neuronali artificiali può aiutare a decifrare il codice neuronale

---

Applichiamo uno stimolo $s(t)$ e misuriamo gli spike trains $\{t_i\}$.
Poichè esistono numerosi spike trains distinti, calcoleremo la probabilità di osservarne uno in particolare.
Questa è la probabilità condizionata $P[\{t_i\}|s(t)]$.
Inoltre consideriamo che lo stimolo è preso da una distribuzione di possibili stimoli.
$P[s(t)]$ è la distribuzione di probabilità da cui è tratta $s(t)$, ed è detta probabilità a priori.
$P[s(t),\{t_i\}]$ è la probabilità congiunta di osservare quello stimolo e quel treno simultaneamente.

Ne risulta che la probabilità congiunta sarà $P[s(t),\{t_i\}] = P[\{t_i\}|s(t)] * P[s(t)]$

Ma noi dobbiamo essere in grado di decidere qual'era lo stimolo dato un particolare spike train.

Ne risulta che la probabilità congiunta sarà $P[s(t),\{t_i\}] = P[s(t)|\{t_i\}] * P[\{t_i\}]$

Uguagliando le due probabilità congiunte si ottiene la Legge di Bayes

$$P[s(t)|\{t_i\}] = P[\{t_i\}|s(t)] * \frac{P[s(t)]}{P[\{t_i\}]}$$

La probabilità do osservare più variabili indipendenti simultaneamente dipende del prodotto delle probabilità individuali :
$P[X_1, X_2 \ldots X_n] = P_1[X_1] * P_2[X_2] * \ldots P_n[X_n]$
Poichè l'entropia obbedisce alla legge di sommazione di variabili indipendenti,
$S\{P[X_1, X_2 \ldots X_n]\} = S\{P_1[X_1]\} + S\{P_2[X_2]\} + \ldots S\{P_n[X_n]\}$
La conversione di un prodotto di distribuzioni in una somma di entropie deve comportarsi come il log della distribuzione

$$S = -k \sum_{i=1}^{K} p_i \log p_i$$

k è la costante di Boltzman. Tuttavia l'informazione è adimensionale. k può essere eliminato scegliendo opportunamente la base del log. Si sceglie la base 2, implicando che il codice neuronale è di tipo binario.
La quantità unitaria di informazione sufficiente per discriminare tra due alternative ugualmente probabili è detta bit

$$S = -\sum_{i=1}^{K} p_i \log_2 p_i \text{ bits}$$

se tutti i K segnali hanno uguale probabilità, $p_i = 1/K$. Riarrangiando si ottiene

$$S = \log_2 K$$

Questo è il numero di digits necessario per scrivere K in formato binario.

Numero binario di $T/\Delta\tau$ digits.

Detta $\bar{r}$ la frequenza media, $p(1) = \bar{r} * \Delta\tau$

Se $\Delta\tau$ è piccolo, $p(1)$ sarà piccolo. In una stringa con $T >> \Delta\tau$,

$$\begin{cases} N_1 = pN \\ N_0 = (1-p)N \end{cases}$$

dato che gli ISI sono random, ol numero di diversi arrangiamenti di N_1 e N_o sarà :

$$\mathrm{N}_{\text{stringhe}} = \frac{N_1!}{N_1!\,N_0!}$$

e l'entropia sarà :

$$S = \log_2\left[\frac{N_1!}{N_1!\,N_0!}\right]$$

elaborando opportunamente si ottiene :

$$S = \frac{T}{\Delta\tau * \ln 2}\left[(\bar{r} * \Delta\tau)\ln(\bar{r} * \Delta\tau) + (1 - \bar{r} * \Delta\tau)\ln(1 - \bar{r} * \Delta\tau)\right]$$

Quindi l'entropia di uno spike train è proporzionale alla sua lunghezza (S è una quantità estensiva)