Translação e Rotação:
processamento de informação no
sistema visual da mosca

Bruna Dayana Lemos Pinto

Dissertação apresentada ao Instituto
de Física de São Carlos, da
Universidade de São Paulo, para
obtenção do título de Mestre em
Ciências: Física Aplicada.

Orientador: Prof. Dr. Roland Köberle

São Carlos
2005

Pinto, Bruna Dayana Lemos

"Translação e Rotação: processamento de
informação no sistema visual da mosca"

Bruna Dayana Lemos Pinto.- São Carlos, 2005.

Dissertação(Mestrado)- Área de Física Aplicada
do Instituto de Física de São Carlos da
Universidade de São Paulo

2005 - Páginas: 80.

Orientador: Prof. Dr. Roland Köberle

1.Código Neural 2. Rotação e Translação 3.
Sistema Visual da Mosca 4. Interação entre
neurônios I. Título

FOLHA DE APROVAÇÃO

Membros da Comissão Julgadora da Dissertação de Mestrado de Bruna Dayana Lemos Pinto, apresentada ao Instituto de Física de São Carlos, da Universidade de São Paulo, em 22/07/2005.

Comissão Julgadora:

Roland Köberle / IFSC-USP

Antônio Carlos Roque / FFCLRP-USP

Jan Slaets / IFSC-USP

Ao meu Deus pelo infinito amor
e pelo sustento e conforto nos
momentos mais difíceis, e aos
meus pais, Enoque e Magali,
pelo apoio incondicional, amor
e sacrifício.

Agradecimentos

Ao meu Deus pela infinita graça, amor e misericórdia. A Ele que é soberano sobre os céus e a Terra, digno de toda a glória e de todo o louvor, eu agradeço pelo fôlego de vida e pela capacidade que tem me dado. Se eu cheguei até aqui foi por Ele.

À minha amada família, meus pais Enoque Ferreira Pinto e Magali Lemos Pinto, meus irmãos Robson, Enoque Junior e Wallace, às minhas cunhadas Alessandra e Ana Paula, ao meu sobrinho Robson Gabriel e aos meus avós Ducastel, Arlete Maria e Maria Imaculada, todos os tios e primos, pelo amor e apoio incondicional durante estes 23 anos. Eu amo muito todos vocês.

Ao meu orientador, Prof. Roland Köberle, pela excelente orientação, confiança, profissionalismo, dedicação e paciência nesses dois anos de trabalho.

À CAPES e ao CNPq pelo apoio financeiro.

Aos meus eternos professores, Sérgio, Affonso e Manga por terem me incentivado a seguir a carreira acadêmica e por terem me mostrado o verdadeiro significado da palavra professor. Espero ser tão boa quanto vocês um dia!

Aos Profs. Laércio Evandro Ferracioli, Clisthenis Constantidinis e Marcos Tadeu Orlando pelo apoio e incentivo quando eu decidi sair do Espírito Santo e vir para São Carlos.

Ao Prof. Jan Frans Willem Slaets e aos técnicos Lírio Onofre Batista de Almeida e Ivanilda Helena Zucolotto de Stefani, pelo apoio técnico.

À Analista Acadêmica Maria Cristina Vieira Ligo da Silva, à Chefe Administrativa de Serviço Wladerez Aparecida Gounella Caiado e à Assistente Técnica de Direção Elizabeth Cristina Conti pela ajuda indispensável nas tarefas burocráticas.

Aos funcionários da biblioteca do Instituto de Física de São Carlos pelo precioso apoio.

Aos colegas de laboratório, Lírio, Carlos Alessandro, Ednei, Nelson, Ingrid, Maicon e Deusdedit, pelo apoio, amizade, cooperação, e principalmente pelas críticas e sugestões que acrescentaram muito em meu trabalho. Que Deus abençoe a cada um de vocês e que vocês conquistem tudo o que vocês almejam.

Ao Prof. Milton Ferreira de Souza pela amizade, mesmo me conhecendo tão pouco e ao Prof. Tito José

Bonagamba pela atenção com que me recebeu no dia em que cheguei no Instituto para fazer minha inscrição.

Às minhas amigas Seila, Ana Paula, Letícia e Fanny por estarem ao meu lado nos momentos difíceis e nos alegres também. Obrigada por me aturarem e me consolarem nas diversas vezes em que eu chorei por problemas pessoais ou profissionais. Eu amo vocês e desejo todas as bênçãos dos céus sobre a vida de cada uma.

Aos demais colegas e amigos da UFES, especialmente Célio Marques, Paulo Moscon, Breno Rodrigues Segatto, Rodolfo Victor e Moacyr Bezerra por terem me acompanhado durante os 4 anos de graduação, estudando junto comigo, me ajudando, discutindo as matérias e exercícios. Obrigada pois mesmo depois de eu ter vindo para São Carlos vocês não se esqueceram de mim.

Aos novos colegas e amigos do IFSC: Edmir, Daniel(mini), Daniel(gigante) e Guilherme. Vocês são demais! Obrigada por terem tanta paciência e cuidado comigo. Que Deus ilumine a cada um de vocês.

Aos meus irmãos em Cristo da Igreja do Evangelho Pleno de Vila Nova em Vila Velha, ES, e das demais congregações que sempre oraram por mim. Obrigada pelo amor. Dentre estes, devo destacar a irmã Mirian e Maria do Carmo pelo carinho que têm comigo e com meus pais. Que Deus abençoe vocês.

Quero agradecer também ao Raphael Corona de Oliveira que se tornou um grande amigo meu e da minha família e às famílias Raposo e à irmã Sandra (mãe da Danielle e Tatiane) por todo o carinho e orações. Que Deus continue abençoando todos vocês e que vocês sejam prósperos em tudo o que fizerem.

Gostaria de agradecer também ao Pastor Paulo Kim por tanto apoio e carinho e por sempre ter abençoado a mim e à minha família. Que o Senhor Deus multiplique muitas vezes mais em sua família tudo o que o senhor fez por nós. Agradeço também aos demais pastores de todas as congregações e ao diácono Niversir por tanto carinho.

Aos pastores Marcelo e Cristiane e Luiz Henrique e Suely pelo apoio espiritual e à minha líder Cirene e seu marido Gilmarcos pelas orações, apoio espiritual, carinho e por cuidarem tão bem de mim. Também quero agradecer à Maria Lúcia, ao Milton e a todos os irmãos da igreja Batista do Avivamento que me receberam com tanto carinho em tão pouco tempo. Que Deus abençoe a cada um e conceda muito mais do que aquilo que vocês desejam.

E finalmente às mosquinhas que sacrificaram suas vidas em prol da ciência, em particular à mosca "ninja" (como foi apelidada pelo Alessandro e pela Ana) que sobreviveu quase 5 dias e me proporcionou excelentes resultados.

E, demais disto, filho meu, atenta: não há limite para
fazer livros, e o muito estudar é enfado da carne. De
tudo o que se tem ouvido, o fim é: Teme a Deus, e guarda
os seus mandamentos; porque isto é o dever de todo o
homem. (Ec. 12:12-13)

Sumário

Lista de Figuras

Resumo

Abstract

1	Introdução.....	1
1.1	O sistema visual da mosca.....	3
1.1.1	Conexão entre H1, HS e CH.....	8
2	Metodologia.....	14
2.1	Parte experimental.....	14
2.1.1.	Preparação.....	14
2.1.2.	Geração do estímulo.....	15
2.1.3.	Nossos Experimentos.....	17
2.1.4.	Aquisição dos Dados.....	20
2.2	Análise dos dados.....	20
2.2.1.	Teoria da informação.....	20
3	Resultados.....	27
3.1	Isolamento do H1 esquerdo.....	28
3.2	Variação dos estímulos.....	34
3.3	Sinergia.....	46
3.4	Reprodutibilidade.....	50
3.4.1	Isolamento do H1 esquerdo.....	52
3.4.2	Variação dos estímulos.....	55
4	Discussão.....	63
5	Conclusões.....	75
6	Referências	78

Lista de Figuras

Figura 1.1 - Células Tangenciais da Placa Lobular.....	5
Figura 1.2 - Representação esquemática dos neurônios.	7
Figura 1.3 - Diagrama Esquemático dos caminhos.....	9
Figura 2.1 - Fotos da montagem experimental.....	16
Figura 2.2 - Informação mútua em função	19
Figura 2.3 - Esquema comparativo mostrando a	21
Figura 2.4 - Método da extrapolação linear.....	25
Figura 3.1 - Taxa de disparo.....	29
Figura 3.2 - Informação em função da defasagem.....	30
Figura 3.3 - Informação transmitida pela seqüência...	31
Figura 3.4 - Fração da informação transmitida.....	33
Figura 3.5 - Taxa média de disparo.....	37
Figura 3.6 - Taxa média de disparo.....	38
Figura 3.7 - Informação em função da defasagem.....	39
Figura 3.8 - Informação em função da defasagem.....	40
Figura 3.9 - Informação transmitida pela estrutura...	42
Figura 3.10 - Informação transmitida pela estrutura..	43
Figura 3.11 - Fração da informação transmitida.....	45
Figura 3.12 - Fração da sinergia.....	48
Figura 3.13 - Fração da sinergia.....	49
Figura 3.14 - Resposta do neurônio H1.....	51

Figura 3.15 - Eficiência em função da defasagem.....	53
Figura 3.16 - Razão entre a entropia do ruído.....	54
Figura 3.17 - Eficiência em função da defasagem.....	57
Figura 3.18 - Eficiência em função da defasagem.....	58
Figura 3.19 - Razão entre a entropia do ruído.....	59
Figura 3.20 - Razão entre a entropia do ruído.....	60
Figura 4.1 - Taxa média de disparo, informação.....	65
Figura 4.2 - Eficiência, fração da entropia.....	66
Figura 4.3 - Taxa média de disparo, informação.....	67
Figura 4.4 - Eficiência, fração da entropia.....	68
Figura 4.5 - Fração da informação.....	70
Figura 4.6 - Fração da sinergia.....	71
Figura 4.7 - Fração da sinergia.....	73

Resumo

Os animais utilizam, entre outras coisas, a informação visual que chega na forma de padrões do fluxo óptico para se locomover, desviar de obstáculos, localizar um predador ou uma presa. Esta informação permite ao animal estimar seu próprio movimento e o movimento de outros objetos no campo visual. Nós usamos a mosca como modelo para estudar como um de seus neurônios, o H1 - que é sensível a movimentos horizontais -, codifica e diferencia o movimento da mosca ou seja, como ele diferencia os movimentos de rotação e translação. Assim como a grande parte dos neurônios, o H1 representa a informação por seqüências de pulsos elétricos, ou potenciais de ação. Queremos estudar principalmente a interação deste neurônio com o H1 contralateral e com as células CH e HS. Para isso pintamos o olho direito da mosca e acrescentamos um anteparo entre os monitores para isolarmos o H1 esquerdo e comparamos a resposta obtida desta forma com a obtida quando os dois H1 recebiam o fluxo óptico. Apresentamos imagens em movimento em dois monitores na região mais sensível do campo visual da mosca, sincronizadas de forma a simular movimentos de rotação e translação medindo sempre a resposta do neurônio H1 esquerdo. Acrescentamos também várias defasagens entre os estímulos apresentados e repetimos os experimentos para estímulos com tempos de correlação diferentes. Usando a teoria da informação, calculamos a quantidade de informação transmitida para cada um destes casos e analisamos como cada uma destas situações influencia não só a quantidade de informação transmitida

pelo trem de pulsos mas a própria estrutura deste trem de pulsos. Nossos resultados sugerem que a interação entre os dois H1 diminui a quantidade de informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência dos pulsos e que apesar de a defasagem não alterar a quantidade de informação total do trem de pulsos, ela altera a quantidade de informação transmitida pela estrutura de determinados eventos.

Abstract

Animals use, among others things, the visual information arriving in the form of optic flow patterns to move itself, to deviate from obstacles, to locate a predator or a prey. This information allows the animal to estimate its own movement and the movement of other objects in the visual field. We use the fly as model to study how one of its neurons, the H1 - that is sensitive to horizontal movements -, codifies and differentiates the movement of the fly, i.e., how it distinguishes the movements of rotation and translation. The H1 represents the information as sequences of electric pulses, or action potentials. We want to study the interaction of this neuron with the contralateral H1 and with CH and HS cells. To do that we paint the right eye of the fly and add a screen between the monitors to isolate the left H1 and we compare the response obtained with the response, when both H1 received the optic flow. We show images moving in the most sensitive region of the fly's visual field synchronized so as to simulate rotational and translational movements and measure the left H1 response. We also add delays between the stimuli presented to each eye and repeat the experiments for stimuli with different correlation times. Using information theory, we calculate the amount of information transmitted for each one of these situations and analyze how they influence the amount of information transmitted by the spike train, as well as the structure of this spike train. Our results suggest that the

interaction between both H1 reduces the amount of information transmitted by the time structure of the sequence of spikes and that, although the delay does not modify the amount of total information of the spike train, it modifies the amount of information transmitted by the structure of particular events.

1. Introdução

Quando um animal necessita se locomover, desviar de obstáculos, localizar um predador ou uma presa, ele utiliza - inter alia - a informação visual que chega na forma de padrões do fluxo óptico e que permitem ao animal estimar seu próprio movimento e o movimento de outros objetos no campo visual.

Mas para entender como esta informação visual é processada e transmitida no sistema neural é necessário que se tenha um sistema modelo que possa ser utilizado nas investigações que possua um certo nível de complexidade. Os seres humanos tendem a se interessar pelo cérebro de outros humanos, mas observando o reino animal encontramos exemplos mais simples e mais acessíveis que podem servir para o nosso propósito. Um destes exemplos, que é o objeto de nosso estudo, é a mosca.

A mosca utiliza a informação visual para corrigir seu curso de voo e detectar objetos em movimento. Ela é um sistema muito usado para entender como a informação visual é processada, pois seu sistema nervoso possui um

nível de complexidade bastante elevado, apesar de ser muito mais simples do que o sistema nervoso humano. Além disso, a mosca é bastante robusta, permitindo que sejam realizadas várias horas de experimentos mantendo-se a mesma qualidade das respostas.

Em nosso estudo procuramos investigar alguns aspectos de como a mosca codifica e interpreta seu próprio movimento, ou seja, como ela codifica e interpreta os movimentos de rotação e translação. Além disso procuramos entender melhor como se dá a interação entre alguns neurônios do seu sistema visual. Para isso colocamos a mosca em diversas situações diferentes a fim de analisarmos como sua resposta se modificava para, a partir daí, tirarmos algumas conclusões a respeito da conexão entre os neurônios.

Ainda nesta seção descreveremos de maneira resumida o sistema visual da mosca, dando maior ênfase à região da placa lobular, onde se localiza o neurônio H1, que é o principal objeto de nosso estudo.

Em seguida, na seção 2, descreveremos a preparação da mosca, como foi montado o cenário para a realização do experimento, como os movimentos de rotação e translação foram simulados bem como os demais tipos de experimentos, como foram feitas as aquisições dos dados e como estes

foram analisados, apresentando um resumo da teoria da informação.

Na seção 3 mostraremos os resultados ressaltando os aspectos mais interessantes. Faremos uma breve discussão dos resultados mais relevantes na seção 4 e apresentaremos nossas propostas para próximos estudos e nossas conclusões na seção 5.

1.1 O Sistema Visual da Mosca

O processamento da informação visual começa nos olhos. Nas moscas esta estrutura é formada por dezenas de centenas de unidades chamadas omatídeos (aproximadamente 5000 em cada olho composto). Cada omatídeo possui sua própria lente e oito células fotoreceptoras (R1-R8) sensíveis a comprimentos de onda na região do ultravioleta, azul e verde [Hausen, 1984]. A ótica do olho composto é tal que seis dos fotoreceptores R1-R6 de omatídeos vizinhos têm eixos óticos paralelos. Os sinais destes seis fotoreceptores são combinados no primeiro gânglio ótico, a lâmina. Os dois outros, R7 e R8, não têm conexão ao nível da lâmina mas vão direto para o próximo nível, a medula. Os sinais da lâmina são transmitidos para a medula e em seguida para a lóbula e placa lobular. Todos estes estágios - lâmina, medula, lóbula e placa

lobular - são formados por colunas que refletem a posição relativa dos omatídeos no olho. Portanto, as imagens visuais captadas pelo olho são projetadas retinotopicamente nos estágios seguintes de tal forma que as relações de vizinhança entre pontos da imagem são conservadas dentro do sistema nervoso [Borst e Haag, 2002; Rieke, 1991]. Para mais detalhes sobre estes estágios do sistema visual da mosca, ver [Spavieri Jr., 2004; Kirschfeld, 1979; Strausfeld, 1989 e Laughlin, 1989].

A placa lobular forma a parte posterior do complexo lobular. Ela também é organizada retinotopicamente e em camadas. Em cada hemisfério do sistema visual da mosca há cerca de 60 neurônios grandes (diâmetro superior a 10 μ m) que estão entre os primeiros neurônios visuais da mosca a serem medidos intracelularmente.

Estas células são conhecidas como Células Tangenciais da Placa Lobular (CTPL) e são agrupadas em classes de acordo com a sua anatomia e as características de suas respostas, ou seja, se elas respondem a movimento horizontal ou vertical; se elas respondem usando um aumento gradual do potencial de membrana, potenciais de ação ou uma mistura dos dois modos; se elas enviam seus axônios para o hemisfério contralateral do cérebro ou se

seus axônios terminam no hemisfério ipsilateral e, por último, se suas respostas aumentam com o aumento do padrão visual ou se elas respondem melhor a pequenos padrões em movimento [Borst e Haag, 2002; Farrow et al., 2003; Spavieri Jr., 2004].

Dentre as células que respondem a movimentos horizontais, encontramos as células do sistema

Figura 1.1: Células tangenciais da placa lobular vistas da parte posterior da cabeça da mosca. A camada à direita da placa lobular é a medula. A lâmina e a retina não são mostradas. De cada uma das famílias, apenas um membro é mostrado. As linhas tracejadas indicam a posição ocupada pelos dendritos dos outros membros da família. Adaptado de [Borst e Haag, 1996].

horizontal, as células HS, que são divididas em norte (HSN), que estende seus dendritos na parte dorsal da placa lobular, equatorial (HSE), na parte do meio, e sul (HSS), na parte mais ventral. Há também as células horizontais centrífugas, chamadas de CH, que se dividem em dorsal, a célula dCH, e ventral, a célula vCH. Estes dois tipos de células respondem com aumento gradual do potencial de membrana, sendo que no caso das células HS, este aumento gradual é sobreposto por potenciais de ação de amplitude irregular. Elas são mostradas na figura 1.1.

Dentre os neurônios que respondem a movimentos verticais temos o sistema vertical, as células VS, também mostradas na figura 1.1. Elas orientam seus dendritos ao longo do eixo dorso-ventral da placa lobular e são 11 em cada hemisfério sendo numerados seqüencialmente de acordo com a localização de seus dendritos, desde o mais lateral até o mais proximal. Assim como as células HS, as células VS também apresentam respostas mistas de potenciais de ação e aumento gradual do potencial de membrana sendo que uma delas, a célula V1, produz potenciais de ação regulares e projeta seu axônio no hemisfério contralateral do cérebro.

Outros neurônios que respondem também a movimentos horizontais são as células H1, H2, H3 e H4. Ao contrário

das células HS e CH, todos estes neurônios projetam seus axônios no hemisfério contralateral do cérebro e respondem aos estímulos visuais por meio de pulsos conhecidos como potenciais de ação, modulando apenas a frequência dos mesmos.

Os potenciais de ação transmitem informação através de seus tempos de ocorrência. Apesar de variarem um pouco na duração, amplitude e forma, normalmente eles são tratados como idênticos nos estudos de codificação neural. Se ignorarmos o curto tempo de duração destes pulsos (da ordem de 1ms), uma seqüência de potenciais de ação pode ser caracterizada simplesmente por uma lista de tempos em que eles ocorreram.[Dayan e Abbott, 2001] Esta seqüência é conhecida como trem de pulsos.

A figura 1.2 mostra alguns neurônios da placa lobular.

Figura 1.2: Representação esquemática dos neurônios da placa lobular da mosca *Calliphora*. Adaptado de [Hausen, 1981]

A conexão entre estas células dentro da placa lobular é importante para determinar as propriedades de suas respostas visuais. Elas podem estar ligadas eletricamente ou quimicamente através de sinapses [Farrow et al., 2003].

1.1.1 Conexão entre H1, CH e HS

Dentre os neurônios acima citados, o nosso estudo se baseia no neurônio H1, sensível a movimento horizontal no sentido trás para frente apresentado no olho ipsilateral e na sua interação com as células CH e as células HS, ativadas por movimento no sentido frente para trás também apresentado no olho ipsilateral.

As células CH executam um papel muito importante nesta conexão. Elas possuem sinapses de saída GABAérgicas espalhadas em sua arborização na placa lobular. Esta saída inibitória está envolvida, entre outras coisas, com a diferenciação de movimentos de translação e rotação via conexão com os neurônios H1 e H2 [Haag e Borst, 2001; Farrow et al., 2003]. Estas arborizações dendríticas também agem como uma entrada via um acoplamento elétrico com as arborizações dendríticas sobrepostas dos neurônios do sistema horizontal (células HS), visto que as células CH recebem informações de movimento local exclusivamente via células HS enquanto as células HS recebem estas

informações via elementos detectores de movimento [Haag e Borst, 2002; Farrow et al., 2003]. As respostas destes dois grupos de células ao movimento na direção preferida de ambos são semelhantes.

A rede formada pela conexão entre as células H1 e H2, CH e HS pode ser esquematizada conforme a figura 1.3.

Figura 1.3 - Diagrama esquemático dos caminhos de entrada e saída das células CH e HS. Uma rede de detectores locais de movimento fornece informação de movimento local para HS, H1 e H2. O sentido preferido para a entrada de movimento local das células HS é de frente para trás enquanto o sentido preferido das células H1 e H2 é de trás para a frente. As células CH e HS são conectadas eletricamente via suas arborizações dendríticas. As células CH inibem as células H1 e H2 via sinapses GABAérgicas. Adicionalmente, as células HS e CH recebem entrada excitatória dos neurônios H1 e H2 contralaterais. As linhas contínuas indicam as conexões conhecidas e as linhas tracejadas indicam as conexões hipotéticas. (Adaptado de [Farrow et al., 2003] e [Borst e Haag, 2002])

Pode-se observar pela figura que tanto as células CH quanto as células HS são excitadas pelo H1 e H2 contralaterais. Em contrapartida, elas influenciam os

neurônios contralaterais que possuem seus dendritos na parte ipsilateral. As conexões ipsilaterais são de tal forma que excitam os neurônios contralaterais que possuem a mesma direção preferencial e inibem os que possuem direção preferencial oposta. Isto leva a uma supressão da atividade das células CH e HS contralaterais depois da excitação das células CH e HS do lado ipsilateral do cérebro. Desta forma, o circuito favorece estímulos que levam a uma inibição de um lado e uma excitação do outro lado do cérebro, como ocorre na rotação [Haag e Borst, 2001].

Apesar de dispormos de toda esta informação, não sabemos como as interações entre os dois neurônios H1 afetam a informação transmitida por cada um. Grosso modo, uma interação inibitória funciona como instrumento "zero" na translação.

De fato, quando o fluxo ocorre no sentido frente para trás, indicando uma translação da mosca para a frente, os dois H1 são inibidos simultaneamente pelo sentido do fluxo. Em contrapartida, quando o fluxo ocorre no sentido trás para frente, indicando uma translação da mosca para trás, os dois H1 são estimulados, mas um inibe o outro devido à ação das células CH contralaterais. Portanto, sabemos que na translação a resposta da mosca é

diferente da resposta na rotação, onde o fluxo excita um H1 e inibe o outro.

A finalidade do presente estudo é conseguir mais detalhes sobre o efeito da interação entre os dois H1. Toda informação que cada H1 transmite sobre o estímulo - e portanto o mundo exterior - reside no trem de pulsos emitido pelo neurônio.

O trem de pulsos de um H1 será afetado pelo H1 do outro lado, mas de que maneira? Pode haver simplesmente uma diminuição da taxa de disparo. Ou poderia haver uma interação mais sutil, em que o trem de pulsos é modificado: certos eventos mais informativos poderiam ser realçados ou deprimidos. Tudo isto poderia ainda depender do tipo de estímulo que é apresentado a mosca.

Inspirados nestas questões e com base no esquema de conexões relatado acima, fizemos os seguintes experimentos:

1 - pintamos o olho direito da mosca e acrescentamos um anteparo entre os monitores para isolarmos o H1 esquerdo e compararmos a resposta obtida desta forma com a obtida quando os dois H1 recebiam o fluxo óptico.

2 - simulamos movimentos de rotação e translação apresentando estímulos simultâneos e sincronizados nos dois olhos compostos;

3 - acrescentamos defasagens entre os estímulos de cada olho para verificarmos se haveria mudança na resposta em função da defasagem;

4 - repetimos os experimentos 2 e 3 para estímulos com tempos de correlação diferentes;

A finalidade dos experimentos no item 1 é excluir efeitos espúrios, que possam contaminar os nossos resultados.

Começamos apresentando estímulos diferentes e sem correlação temporal a cada um dos olhos da mosca e medimos a informação que o trem de pulsos transmite neste caso. Acrescentamos então uma defasagem temporal entre os estímulos gerados por cada monitor, o que não deveria fazer nenhuma diferença. Se houvesse, seria uma indicação de erros inerentes aos nossos experimentos.

O que motivou os outros experimentos, é a hipótese que estímulos desincronizados apresentados aos dois olhos devem alterar o trem de pulsos do H1 medido - em nosso caso é o esquerdo -, modificando a informação transmitida. Supomos ainda, que deve haver escalas temporais típicas modulando a eficiência deste processo. Estes tempos podem ser comparados com resultados de medidas fisiológicas das células envolvidas.

Os detalhes destes experimentos serão descritos na

seção 2.1.3.

2. Metodologia

2.1 Parte Experimental

2.1.1 Preparação

Em nosso experimento utilizamos treze moscas de ambos os gêneros da espécie *Crhysomya megacephala* e *Lucilia sericata* sendo nove destas moscas com idade entre 4 e 20 dias, pertencentes à primeira geração de indivíduos gerados a partir de moscas capturadas na natureza e quatro delas com idade desconhecida por fazerem parte do grupo de moscas capturadas.

Inicialmente, a mosca possui suas asas presas com cera e é colocada dentro de um pequeno tubo de plástico. A partir daí prendemos as suas patas e isolamos seu tórax com a cera para impedir que a água com que ela será alimentada atinja o seu corpo. A cabeça da mosca é então imobilizada e a parte posterior direita é aberta. A proteção de quitina é retirada, o tecido gorduroso que cobre a região é afastado e um músculo próximo ao pescoço é cortado para evitar interferências no sinal. Com isso pode-se visualizar as traquéias que cobrem a placa lobular.

Colocamos em seguida a mosca em um suporte que possui uma adaptação para a introdução de um pequeno cano em que colocamos água com açúcar para que a mosca se alimente durante as aquisições. Introduzimos um fio de referência no orifício formado na cabeça da mosca e colocamos o suporte na mesa de aquisições. Com um micromanipulador conectado ao sistema de aquisições, introduzimos o eletrodo na região correspondente à placa lobular da mosca para a aquisição extracelular da resposta do neurônio H1. O eletrodo utilizado é de tungstênio¹, com impedância entre 2 e 5M Ω . Ele é colocado na região de projeção do axônio do H1 esquerdo, no hemisfério contralateral, ou seja, no hemisfério oposto ao que está recebendo estímulo visual.

A identificação do neurônio H1 é feita através de seu modo de resposta, de sua direção preferencial e de sua sensibilidade espacial, que abrange praticamente quase todo o campo visual da mosca.

2.1.2 Geração do estímulo

Para as aquisições, utilizamos dois monitores formando um ângulo de 90° entre si e colocamos a mosca entre os dois de tal forma que a região mais sensível de

1 eletrodo marca FHC, modelo #UEWMHGSEKP1M.

cada olho composto ($\sim 20^\circ$ a partir do centro da cabeça) esteja de frente para a figura que é mostrada e a aproximadamente 9cm de distância da tela de cada monitor. Mostramos então para a mosca duas barras em movimento - uma em cada monitor - e sincronizamos o movimento destas barras de forma a simularmos ora movimentos de rotação, ora movimentos de translação.

Figura 2.1: Foto da montagem experimental utilizando os dois monitores formando um ângulo de 90° entre si, e mostrando a mesma figura na região mais sensível de cada olho da mosca ($\sim 20^\circ$ do centro da cabeça da mosca).

As imagens mostradas são idênticas, têm 207×26 pixels e intensidade média² de $4,0 \text{ cd/m}^2$ e não possuem

² Medida utilizando um luxímetro MLM 1333 da Minipa a 9cm de distância da tela do monitor.

correlação espacial sendo que cada linha da barra possui uma distribuição aleatória de tonalidades de verde.

O movimento das imagens, ou seja, o estímulo é gerado por uma distribuição gaussiana com média no centro da região mais sensível do campo visual da mosca. A variância de nossos estímulos é de 15 pixels e a duração total de cada deles é de 20s, sendo os primeiros 10s mantidos em cada repetição do estímulo e os 10s restantes mudados em cada repetição. Cada um destes estímulos foi repetido 120 vezes para cada experimento.

Para obter maiores detalhes a respeito da geração do estímulo, consultar [Spavieri, 2004].

2.1.3 Nossos experimentos

Como em nosso estudo estamos interessados em aprender mais sobre a interação entre os dois H1 e as células CH e HS, dividimos nossos experimentos em quatro etapas.

Inicialmente fizemos algumas aquisições pintando o olho direito da mosca com guache para "isolarmos" a resposta do H1 esquerdo e colocando um anteparo entre os dois monitores a fim de excluirmos os efeitos causados pela reflexão das telas dos monitores.

Além disso, utilizamos estímulos idênticos em ambos

os monitores e sincronizamos os mesmos a fim de simularmos ora movimentos de rotação, ora de translação.

Em seguida acrescentamos uma defasagem, ou seja, um "atraso" entre os estímulos dos dois olhos para observar se o acréscimo desta defasagem acarreta em mudança na quantidade de informação transmitida e na estrutura dos eventos e qual a dependência entre a informação e o valor da defasagem. Acrescentamos então a defasagem no olho direito e depois repetimos o experimento com a defasagem no olho esquerdo. As defasagens são constantes e equivalem a 2, 4, 6, 8, 10ms. Em algumas aquisições acrescentamos ainda defasagens de 16 e 30ms de atraso.

Por fim repetimos os experimentos para estímulos com tempos de correlação diferentes a fim de observar uma possível dependência do comportamento da informação e da estrutura dos pulsos com o tempo de correlação do estímulo. Para nosso experimento geramos estímulos com tempos de correlação iguais a 0, 5, 10 e 15ms, respectivamente.

No caso do estímulo sem correlação, utilizamos dois estímulos completamente diferentes, um em cada monitor, e medimos a informação que o trem de pulsos transmite sobre o estímulo. Em seguida acrescentamos defasagens entre os estímulos. Neste caso, a defasagem não deveria provocar

mudanças na informação e se isso ocorresse seria uma indicação de erros inerentes aos nossos experimentos. Como podemos ver na figura 2.2 não obtivemos mudanças significativas na informação transmitida para este caso e nem para os demais estímulos, conforme será discutido nas seções 3 e 4.

Figura 2.2: Informação mútua em função da defasagem. O gráfico em vermelho mostra a informação para o estímulo sem defasagem.

Conforme dito anteriormente, de acordo com o tipo - rotação ou translação - e o sentido do movimento simulado pelas imagens, tanto o H1 quanto o CH e o HS podem ser excitados ou inibidos. Por isso medimos a resposta do H1 para cada um destes casos e analisamos os dados obtidos utilizando a teoria da informação.

2.1.4 Aquisição dos dados

O sinal do neurônio, da ordem de 100 microVolts, é amplificado³ dez mil vezes, em seguida é filtrado⁴, e depois processado por um discriminador de pulsos, que detecta a ocorrência de pulso quando o sinal ultrapassa um determinado limiar de tensão. Esse limiar é ajustado manualmente, de acordo com a variação da amplitude do sinal do neurônio.[Spavieri, 2004]

O sinal do discriminador é enviado ao microcomputador e o tempo de ocorrência de cada pulso é registrado em um arquivo para análise posterior.

2.2 Análise dos Dados

Para a análise dos dados utilizamos a teoria da informação de Shannon e um pouco de estatística. Os programas para análise dos dados foram feitos utilizando-se o MatLab 6.5, versão estudante.

2.2.1 Teoria da Informação

A teoria da informação surgiu em um trabalho publicado em 1948 por Claude E. Shannon e foi criada para solucionar problemas na transmissão de sinais digitais em

³ pré-amplificador INA111 e amplificador OPA604, da Burr-Brown.

⁴ Bessel de terceira ordem, com frequências de corte em 300 e 7KHz.

sistemas de comunicação [Mackay, 2003; Shannon, 1948]. Esta teoria é muito usada no estudo da codificação de sinais em sistemas neurais [Brenner et al., 2000; Borst e Theunissen, 1997; Steveninck et al., 1997].

Na teoria da informação um sistema de comunicação é composto por uma fonte de informação, um transmissor, um canal, um receptor e um destinatário. A fonte de informação produz uma mensagem ou uma seqüência de mensagens que são comunicadas para o transmissor, que por sua vez transforma a mensagem no sinal apropriado para a transmissão, pelo canal, até o receptor. Este por sua vez é responsável pela ação inversa a do transmissor, que é reconstruir a mensagem a partir do sinal. O destinatário então recebe a mensagem final. Durante a transmissão podem ocorrer distorções ou adições ao sinal que são chamadas de ruído [Shannon, 1948].

Figura 2.3: Esquema comparativo mostrando a relação entre um sistema de comunicação de acordo com a teoria da informação de Shannon e o experimento com a mosca. (Adaptado de [Shannon, 1948]).

Este processo normalmente é estocástico e portanto, a relação entre a mensagem produzida pela fonte e a recebida pelo destinatário é governada por uma distribuição de probabilidade. Em nosso experimento, a velocidade da imagem na tela do monitor é a informação e a seqüência de pulsos produzida pelo neurônio é a informação codificada e transmitida. Como o sistema neural possui um ruído intrínseco, um mesmo estímulo gera diferentes seqüências de pulsos.

Como na teoria da informação o significado da mensagem não tem nenhuma função, calculamos a correlação entre o estímulo apresentado para a mosca e a resposta, ou seja, a informação mútua, sem levar em consideração quais parâmetros do estímulo estão sendo codificados.

Para calcular a informação mútua utilizamos o método descrito em [Steveninck et al., 1997], resumido a seguir.

O sistema de aquisição representa a resposta do neurônio H1 sob a forma de uma seqüência de números que indicam as ocorrências dos pulsos disparados, com resolução de $10\mu\text{s}$. Sendo assim, nós discretizamos o tempo em bins de $\Delta t = 2\text{ms}$ de largura e representamos a ocorrência de um pulso em um bin com um número "1" e a não ocorrência do pulso em um bin com um número "0". Com isso, temos uma seqüência binária.

Em seguida dividimos a seqüência binária em “palavras” de tamanho T bins e calculamos as distribuições de probabilidade de cada uma destas palavras, $P(R)$, e as distribuições das palavras dado o estímulo, $P(R|E)$. A partir destas distribuições calculamos a entropia total, $H(R)$, a entropia do ruído, $H(R|E)$, e a informação mútua, $I(R;E)$, de acordo com a teoria da informação de Shannon.

$$H(R) = -\sum_i P(R_i) \log_2 P(R_i) \quad (1)$$

$$H(R|E) = -\sum_i \sum_j P(R_i, E_j) \log_2 P(R_i|E_j) \quad (2)$$

$$I(R;E) = \sum_i \sum_j P(R_i, E_j) \log_2 \frac{P(R_i, E_j)}{P(R_i)P(E_j)} = H(R) - H(R|E) \quad (3)$$

A entropia total, dada pela equação (1), quantifica a variabilidade do trem de pulsos ao longo do tempo e determina a capacidade do trem de pulsos de transmitir informação. A entropia do ruído, dada pela equação (2), mede a reprodutibilidade da resposta e a informação mútua, dada pela equação (3), é a diferença entre as duas.

A eficiência da codificação do trem de pulsos é a fração da entropia total que é utilizada para fornecer informação [Lewen et al., 2001; Strong et al., 1998]:

$$\xi = \frac{I_T(R, E)}{H(R)} \quad (4)$$

Quanto mais próximo de 1 for o valor da eficiência, menor é a entropia do ruído, o que significa que a maior parte da estrutura do trem de pulsos carrega informação a respeito do estímulo.

A entropia que calculamos depende do tamanho Δt do bin e do tamanho T da palavra. Porém, a entropia real é obtida quando temos $T \rightarrow \infty$ e $\Delta t \rightarrow 0$. Por isso, a maior dificuldade encontrada no cálculo da entropia para valores grandes de T é que se faz necessário possuir um grande número de dados experimentais a fim de que se consiga calcular as distribuições de probabilidade, o que muitas vezes é inacessível em experimentos com neurônios reais.

Em [Strong et al., 1998] encontra-se um método para contornar esta limitação do conjunto de dados que consiste em calcular as entropias para diferentes valores de T e extrapolar os resultados para $T \rightarrow \infty$, como pode ser visto na figura 2.4.

Porém este método não nos permite saber se a informação está sendo transmitida pela taxa de disparo, pela estrutura temporal da sequência de pulsos ou pelos dois modos ao mesmo tempo. Por isso utilizamos também o método descrito em [Brenner et al., 2000] para calcular a quantidade de informação carregada por determinados

Figura 2.4: Método da extrapolação linear para o cálculo da entropia total, entropia do ruído e informação mútua reais descrito em [Strong et al., 1998]. Os asteriscos indicam os valores quando $1/T$ tende a zero.

eventos ou seqüências de pulsos. Calculamos a informação para eventos que começam e terminam com um pulso e não possuem pulsos intermediários, ou seja, seqüências do tipo 11, 101, 1001, 10001, e assim por diante. Além disso calculamos também a informação para eventos iguais a ocorrência de apenas um pulso.

Consideramos uma taxa de disparo do evento $r_e(t)$ como sendo a probabilidade por unidade de tempo de um evento e ocorrer no tempo t , dado o estímulo. Quando o evento é apenas um pulso esta taxa é igual à taxa de disparo. Sendo assim, calculamos a probabilidade de encontrar um evento em um tempo t supondo que antes de

conhecemos o estímulo a probabilidade de encontrar um determinado evento R_e em uma janela de tamanho τ é uniforme e calculando a probabilidade condicional $P(R_e|E)$ através da taxa de disparo do evento $r_e(t)$ dividida pela taxa média r_m e pelo tamanho da janela τ . Com isso obtemos a informação mútua entre o evento e o estímulo:

$$I_e(R_e; E) = \frac{1}{\tau} \int_0^\tau dt \frac{r_e(t)}{r_m} \log_2 \frac{r_e(t)}{r_m} \quad (5)$$

Quando fazemos R_e igual a um pulso a equação 5 fornece a quantidade de informação transmitida pela taxa de disparo, $I_{e=1}$, considerando os pulsos independentes.

A diferença entre a informação total, I_T , e a informação transmitida pela taxa de disparo, $I_{e=1}$, fornece a informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos, I_E .

A informação extra transmitida pelos eventos com dois pulsos é dada pela sinergia, conforme a equação 6.

$$S_f(R_1, R_2) = \frac{I_{e12}(R_1, R_2; E) - I_{e1}(R_1; E) - I_{e2}(R_2; E)}{I_{e12}(R_1, R_2; E)} \quad (6)$$

Quando o valor de S_f é positivo, temos sinergia entre os pulsos e quando é negativo, temos redundância.

3. Resultados

Na seção 3.1 apresentaremos os resultados obtidos nas aquisições em que o olho direito da mosca foi pintado com guache e compararemos com os resultados em que ela enxergava com os dois olhos.

Em seguida, na seção 3.2, apresentaremos os resultados obtidos apenas com as aquisições feitas com os dois olhos da mosca livres sendo que em uma delas havia um anteparo separando os dois conjuntos olho/monitor.

Na seção 3.3 mostraremos os resultados para a sinergia e na seção 3.4 mostraremos a reprodutibilidade da resposta no caso em que o olho direito da mosca foi pintado e no caso em que os dois olhos estavam recebendo fluxo óptico.

Com exceção dos resultados da seção 3.1 e das curvas em preto nas demais seções, que correspondem a moscas diferentes na rotação e na translação, os demais resultados seguem um padrão: para cada olho em que a defasagem é acrescentada, temos as mesmas moscas tanto na rotação quanto na translação, representadas com a mesma cor em ambos os gráficos.

3.1. Isolamento do H1 esquerdo

Vamos observar os resultados obtidos quando um dos olhos da mosca foi pintado com guache e quando um anteparo foi colocado entre os monitores, comparando com a resposta obtida com os dois olhos livres.

Para esta análise fizemos aquisições com três moscas acrescentando a defasagem no olho direito e aumentando a defasagem para 16ms e 30ms: na translação fizemos aquisições com os dois olhos livres e sem o anteparo entre os monitores e depois pintamos o olho direito e repetimos algumas aquisições; na rotação fizemos aquisições com os dois olhos livres e depois repetimos algumas aquisições colocando o anteparo entre os dois monitores e ainda fizemos outras aquisições com um anteparo entre os monitores e repetimos algumas com o olho direito da mosca pintado, mantendo-se o anteparo entre os monitores. Os resultados podem ser vistos nos gráficos 3.1 a 3.3.

Na figura 3.1 temos os gráficos da taxa média de disparo. Quando acrescentamos o anteparo (gráfico C), a taxa média de disparo diminui em média 5% e quando pintamos o olho direito ela aumenta em média 30% na rotação (gráfico A) e 20% na translação (gráfico B).

A informação mútua, conforme é mostrado na figura

Figura 3.1: Taxa média de disparo em função da defasagem. Os gráficos A e C correspondem a rotação e o gráfico B corresponde a translação. Nas legendas, "2 olhos" indica a resposta para os dois olhos recebendo fluxo óptico com a presença do anteparo entre os monitores em A e sem o anteparo em B e "1 olho" indica a resposta quando o olho direito está pintado em ambos os gráficos. Em C, o olho direito da mosca não foi pintado. O estímulo utilizado nos três casos possui tempo de correlação de 10ms.

Figura 3.2: Informação em função da defasagem. Os gráficos A e C correspondem a rotação e o gráfico B corresponde a translação. Nas legendas, "2 olhos" indica a resposta para os dois olhos recebendo fluxo óptico com a presença do anteparo entre os monitores em A e sem o anteparo em B e "1 olho" indica a resposta quando o olho direito está pintado em ambos os gráficos. Em C, o olho direito da mosca não foi pintado. O estímulo utilizado nos três casos possui tempo de correlação de 10ms.

Figura 3.3: Informação transmitida pela seqüência de pulsos em função da defasagem. Os gráficos A e C correspondem a rotação e o gráfico B corresponde a translação. Nas legendas, "2 olhos" indica a resposta para os dois olhos recebendo fluxo óptico com a presença do anteparo entre os monitores em A e sem o anteparo em B e "1 olho" indica a resposta quando o olho direito está pintado em ambos os gráficos. Em C, o olho direito da mosca não foi pintado. O estímulo utilizado nos três casos possui tempo de correlação de 10ms.

3.2, aumenta em média 20% com a presença do anteparo (gráfico C) e diminui em média 30% na rotação (gráfico A) e 15% na translação (gráfico B) quando o olho direito da mosca é pintado.

A informação transmitida pela estrutura dos pulsos é mostrada na figura 3.3. Quando colocamos o anteparo (gráfico C) percebemos que a informação aumenta em média 30% porém este valor está dentro do intervalo de incerteza. Quando pintamos o olho direito ela, em média, permanece constante na rotação (gráfico A) e aumenta cerca de 30% na translação (gráfico B) mas estes resultados também estão dentro dos respectivos intervalos de incerteza.

Com isto, vemos que a interação entre os dois H1 tanto na rotação quanto na translação diminui a taxa de disparo, aumenta a informação transmitida por pulso e, em média, não aumenta de maneira significativa a informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos. Além disso, apenas a taxa de disparo apresenta uma variação de 10 a 15% com o acréscimo das defasagens. Os demais resultados não apresentam mudanças significativas em função da defasagem.

Podemos verificar também que o acréscimo do anteparo entre os monitores diminui a taxa de disparo mas aumenta

Figura 3.4: Fração da informação transmitida pela seqüência de pulsos em função da defasagem. O gráfico A corresponde a rotação com a presença de anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico B corresponde a translação sem anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico C corresponde a rotação sem anteparo entre os monitores em azul e com anteparo em vermelho.

a informação transmitida por pulso e a informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos.

Para observarmos como a fração entre a informação transmitida pela estrutura da seqüência dos pulsos e a informação mútua - ou seja, a porcentagem de informação que é transmitida pela estrutura temporal da seqüência dos pulsos -, varia em função da defasagem em cada um destes casos devemos analisar a figura 3.4.

Podemos verificar que quando colocamos o anteparo entre os monitores mas mantemos os dois olhos da mosca livres (figura 3.4 C) não há alteração nesta fração da informação. Porém, quando pintamos o olho direito a fração aumenta em média 15% na rotação e 30% na translação.

3.2 Variação dos estímulos

Apresentaremos agora os resultados obtidos para os experimentos feitos com os dois olhos da mosca recebendo estímulo. As defasagens foram acrescentadas ora no olho direito da mosca, ora no olho esquerdo. Repetimos os experimentos para estímulos com tempos de correlação diferentes.

É importante ressaltar que no caso do estímulo sem

correlação fizemos os experimentos acrescentando as defasagens apenas no olho direito da mosca. Além disso, repetimos estes resultados nos gráficos da rotação e da translação visto que os estímulos apresentados em cada um dos monitores eram completamente diferentes, o que impossibilitava a caracterização do tipo de movimento simulado nos monitores.

Para o estímulo com tempo de correlação igual a 10ms representado em azul apresentamos uma média das respostas de várias moscas. Para o estímulo com tempo de correlação igual a 10ms representado em preto e para os demais estímulos os resultados são de apenas uma mosca em cada olho em que a defasagem é acrescentada. Porém, na curva em preto temos o resultado de uma mosca na rotação e outra na translação. Nos demais estímulos podemos comparar os resultados de um tipo de movimento com o outro por se tratar da mesma mosca nos dois casos.

Ainda no estímulo com 10ms de correlação representado em preto, no movimento de rotação havia um anteparo entre os monitores mas no de translação não. Estes resultados foram colocados juntos com os demais para verificarmos se a dependência com a defasagem seria alterada de alguma forma para defasagens superiores a 10ms.

Pode-se observar que a taxa de disparo, conforme mostram as figuras 3.5 e 3.6, aumenta em média com o aumento da defasagem quando esta é acrescentada em ambos os olhos da mosca. Além disso pode-se observar que a taxa de disparo para cada estímulo é maior na rotação do que na translação, o que é justificado pela conexão entre os dois H1 e as células CH e HS e os sentidos preferenciais de cada célula.

A informação mútua permanece constante em função da defasagem. Este comportamento pode ser verificado nos gráficos 3.7 e 3.8 que mostram a informação transmitida por cada pulso em função da defasagem.

Apesar de os gráficos para o estímulo com tempo de correlação igual a 5ms - no caso da rotação com acréscimo de defasagem no olho direito - e para o estímulo com 15ms de correlação - no caso da translação com acréscimo de defasagem no olho esquerdo - apresentarem uma variação significativa a partir dos 4ms de defasagem, os demais gráficos apresentam-se constantes, levando-se em consideração o erro determinado pelas barras de incerteza e pela própria variação do resultado para o estímulo sem correlação. Conforme dito anteriormente, os estímulos sem correlação são diferentes um do outro e as alterações em função da defasagem determinam a margem de erro de nossos

Figura 3.5: Taxa média de disparo em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a taxa de disparo para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

Figura 3.6: Taxa média de disparo em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho esquerdo da mosca. O gráfico A mostra a taxa de disparo para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva mostra uma média da resposta de duas moscas na rotação e três moscas na translação.

Figura 3.7: Informação em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a informação para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

Figura 3.8: Informação em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho esquerdo da mosca. O gráfico A mostra a informação para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva mostra uma média da resposta de duas moscas na rotação e três moscas na translação.

experimentos.

Nos demais resultados também consideramos a margem de erro determinada pelas barras de incerteza juntamente com a incerteza dos resultados para os estímulos sem correlação.

Porém, um comportamento bastante evidente é o aumento significativo da informação quando comparamos o movimento de rotação com o movimento de translação para cada um dos estímulos. Este aumento só não é significativo para o estímulo com 5ms de correlação, já que para este estímulo a informação diminui da rotação para a translação quando a defasagem é acrescentada no olho direito e aumenta cerca de 20% quando é acrescentada no olho esquerdo, que é um aumento menor do que o dos demais estímulos. No caso das curvas em preto a informação é maior quando há um anteparo entre os monitores.

Outro aspecto importante de observar é que na rotação a informação é menor para os estímulos com maior tempo de correlação e na translação ela é maior para os estímulos com maior tempo de correlação, independente do olho em que a defasagem é acrescentada.

A informação transmitida pela estrutura da seqüência de pulsos pode ser vista nas figuras 3.9 e 3.10.

Figura 3.9: Informação transmitida pela estrutura da seqüência de pulsos em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a informação para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

Figura 3.10: Informação transmitida pela estrutura da sequência de pulsos em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho esquerdo da mosca. O gráfico A mostra a informação para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva mostra uma média da resposta de duas moscas na rotação e três moscas na translação.

Assim como a informação mútua, a informação transmitida pela estrutura não sofre mudanças com o aumento da defasagem. Além disso, em média, ela também é maior na translação do que na rotação, com exceção das curvas para o estímulo com tempo de correlação igual a 5ms, que permanece aproximadamente igual nos dois tipos de movimento, e das curvas em preto, que indicam respostas para moscas diferentes com um anteparo entre os monitores na rotação e sem anteparo na translação.

Outro comportamento interessante de ser observado nestas figuras é que a informação não sofre mudanças significativas com o aumento do tempo de correlação, já que as diferenças de valores estão dentro da margem de erro. A única exceção para este comportamento é para o movimento de translação quando a defasagem é acrescentada no olho esquerdo (Figura 3.10 B) em que a diferença entre o estímulo com 15ms de correlação e os demais estímulos não está dentro do intervalo de incerteza.

A fração da informação transmitida pela estrutura temporal dos pulsos está mostrada na figura 3.11 para o caso em que a defasagem foi acrescentada no olho direito da mosca.

Podemos verificar, inicialmente, que a fração da informação transmitida pela estrutura é menor na

Figura 3.11: Fração da informação transmitida pela estrutura da sequência de pulsos em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a informação para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

translação do que na rotação.

Além disso, a variação desta fração em função do tempo de correlação dos estímulos também está dentro do intervalo de incerteza dos valores, da mesma forma que ocorre com os gráficos somente da informação da estrutura temporal da seqüência dos pulsos (figuras 3.9 e 3.10). Este comportamento é observado tanto na rotação quanto na translação, indicando que a porcentagem de informação que é transmitida pela estrutura dos pulsos é cerca de 40% tanto na rotação quanto na translação.

Outro comportamento interessante e que pode ser observado também na figura 3.4, gráfico C, é que a curva em preto não apresenta mudança significativa mesmo quando o anteparo é colocado entre os dois monitores, como é o caso da rotação.

3.3. Sinergia

Nas seções anteriores observamos o comportamento da informação transmitida pela estrutura temporal dos pulsos em função da defasagem, do tipo do movimento e quando o olho direito é pintado.

Porém, com estes resultados não é possível analisar o comportamento das estruturas nas seqüências de pulsos, como, por exemplo, se existem estruturas mais

informativas e quais são elas. Por isso usamos a equação 6 para calcularmos a quantidade de informação extra transmitida por eventos compostos de dois pulsos com um intervalo t entre eles, com t variando de 0 a 40ms.

Um comportamento típico da fração da sinergia que foi verificado nos resultados e é mostrado na figura 3.13A é que a sinergia dos eventos aumenta com o aumento da defasagem até chegar a 8 ou 10ms de defasagem e depois apresenta uma queda em 16ms e 30ms. Mesmo quando os eventos iniciais ou seja, os que possuem menor intervalo entre os pulsos, não se apresentam na mesma ordem de crescimento da defasagem, depois que ultrapassam o valor mínimo da sinergia e começam a tender para o valor final voltam a se reorganizar de acordo com o aumento do valor da defasagem.

Além disso, o mínimo da sinergia ocorre sempre entre 6 e 10ms de intervalo entre os pulsos.

Quando a fração da sinergia é positiva, isso indica que a estrutura temporal dos pulsos carrega mais informação do que os pulsos separadamente. Se a fração da sinergia é igual a zero, indica que os pulsos carregam informação de forma independente e se ela é negativa indica que a informação carregada pela estrutura do evento é redundante, já que isso indica que os pulsos

Figura 3.12: Fração da sinergia para eventos compostos por dois pulsos em função do intervalo entre eles. O gráfico A mostra alguns eventos redundantes e o tempo de correlação do estímulo é 10ms. O gráfico B é para o estímulo com 15ms de correlação. Em ambos os gráficos o asterisco representa a rotação e o círculo representa a translação. Pode-se observar que a sinergia de cada evento tende a aumentar com o aumento da defasagem.

Figura 3.13: Fração da sinergia para eventos compostos por dois pulsos em função do intervalo entre eles. O gráfico A mostra a fração da sinergia para a translação com as defasagens de 16ms e 30ms e o gráfico B mostra a sinergia quando o olho direito da mosca é pintado. Pode-se observar que a fração da sinergia de cada evento tende a aumentar até 10ms de defasagem e depois volta a diminuir em 16 e 30ms.

sozinhos carregam mais informação do que a estrutura.

Dentre todas as nossas aquisições apenas uma apresentou eventos com sinergia negativa e também eventos com sinergia muito próxima de zero. Estes eventos ocorreram para o caso da translação sem defasagem com intervalo entre os pulsos igual a 6 e 8ms e para a defasagem igual a 2ms com intervalo entre os pulsos também igual a 6 e 8ms (figura 3.12A).

Outra característica importante a ser observada na sinergia é que quando comparamos a sinergia da rotação com a translação vemos que a fração da sinergia para a rotação é sempre maior, em todas as defasagens, que a fração da sinergia para a translação. Além disso, na figura 3.13 podemos ver que quando pintamos o olho direito da mosca (gráfico B), o valor da sinergia dos eventos é maior do que quando há interação entre os dois H1 (gráfico A). Isso indica que a interação entre estes neurônios deprime a quantidade de informação extra transmitida pela estrutura temporal dos eventos.

3.4. Reprodutibilidade

Nesta seção mostraremos a reprodutibilidade da resposta da mosca, que junto com a fração da informação transmitida pela estrutura temporal da sequência dos

pulsos nos dá uma idéia acerca da precisão dos disparos. Queremos observar se existe um comportamento sistemático das grandezas que representam a reprodutibilidade em função da defasagem, do tipo de movimento e do tipo de estímulo apresentado para a mosca.

Uma das formas de se observar a reprodutibilidade da resposta é observando o gráfico de ocorrência dos pulsos para cada repetição do estímulo. Como em nosso estudo mostramos a imagem apenas na região mais sensível do olho da mosca, não há diferença significativa entre os gráficos, como se pode observar na figura 3.14, que

Figura 3.14: Resposta do neurônio H1 em função da defasagem entre os estímulos. Neste caso o tempo de correlação do estímulo é de 10ms e a defasagem foi acrescentada no olho direito da mosca. O estímulo foi repetido 120 vezes em cada experimento.

mostra tais gráficos para cada uma das defasagens acrescentadas no estímulo para uma das moscas utilizadas.

A diferença mais marcante entre estes gráficos está na quantidade de disparos. Nota-se que à medida que a defasagem aumenta, o número de disparos parece aumentar, o que comprova os resultados mostrados nas figuras 3.1, 3.5 e 3.6, nos quais observamos que a taxa de disparo em média aumenta com o aumento da defasagem.

Outras grandezas que nos informam acerca da reprodutibilidade da resposta são a eficiência (ξ) e a razão entre a entropia do ruído e a entropia total (H_R/H_T). Esta última nos informa a porcentagem de ruído da resposta e é o complemento da eficiência, ou seja: $\xi = 1 - (H_R/H_T)$. Vamos observar como estas grandezas se comportam quando o H1 esquerdo é isolado e quando apresentamos diversos estímulos diferentes.

3.4.1. Isolamento do H1 esquerdo

Calculamos a eficiência e a razão entre a entropia do ruído e a entropia total a fim de observarmos a existência ou não de algum comportamento sistemático nestas grandezas.

Para a eficiência, podemos ver na figura 3.15 que

Figura 3.15: Eficiência em função da defasagem. O gráfico A corresponde a rotação com a presença de anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico B corresponde a translação sem anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico C corresponde a rotação sem anteparo entre os monitores em azul e com anteparo em vermelho.

Figura 3.16: Razão entre a entropia do ruído e a entropia total em função da defasagem. O gráfico A corresponde a rotação com a presença de anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico B corresponde a translação sem anteparo entre os monitores em azul e com o olho direito pintado em vermelho. O gráfico C corresponde a rotação sem anteparo entre os monitores em azul e com anteparo em vermelho.

quando colocamos o anteparo entre os monitores a eficiência aumenta cerca de 30% em relação ao caso em que a aquisição é feita sem o anteparo para a mesma mosca. Além disso, quando pintamos o olho direito da mosca a eficiência diminui em média 30% na rotação e 10% na translação, comparado com as aquisições feitas para as mesmas moscas com os dois olhos livres.

Na figura 3.16 temos os resultados para a razão entre a entropia do ruído e a entropia total em função da defasagem. Podemos verificar que quando comparamos os resultados de uma mesma mosca com o anteparo entre os monitores e sem o anteparo a razão diminui em média 5% quando é colocado o anteparo. Quando pintamos o olho direito a razão aumenta em média 10% na rotação e 5% na translação, comparado com os resultados das mesmas moscas quando nenhum dos olhos está pintado.

Com isso podemos verificar que a interação entre os dois H1 aumenta a eficiência da resposta, diminuindo o ruído.

3.4.2 Variação dos estímulos

Quando observamos a eficiência em função da defasagem, observamos que esta mantém-se constante à medida que a defasagem aumenta, respeitando-se o

intervalo de incerteza, exceto para o estímulo com tempo de correlação igual a 5ms na rotação com defasagem no olho direito e 15ms de correlação com defasagem no olho esquerdo, como pode ser visto nas figuras 3.17 e 3.18. Porém podemos observar que, para a mesma mosca, quando comparamos o movimento de rotação com o de translação a eficiência aumenta na translação para os estímulos com tempos de correlação iguais a 10ms em azul e 15ms. A diferença de comportamento na curva em preto (figura 3.17) é devida ao fato de que são moscas diferentes e na rotação a aquisição foi feita com um anteparo entre os monitores mas na translação isso não foi feito. Como vimos na subseção anterior, o fato de o anteparo impedir a reflexão da imagem de um monitor no outro aumenta a eficiência (figura 3.15 C).

Para o estímulo com tempo de correlação igual a 5ms a eficiência em função da defasagem não apresenta uma mudança significativa, considerando-se o erro, já que sua variação de um movimento para outro é pequena em comparação com a variação dos demais estímulos. Para o estímulo sem correlação repetimos o mesmo resultado nos dois gráficos em que a defasagem é acrescentada no olho direito, conforme explicado anteriormente.

Observando os gráficos da razão entre a entropia do

Figura 3.17: Eficiência em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a eficiência para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

Figura 3.18: Eficiência em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho esquerdo da mosca. O gráfico A mostra a eficiência para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva mostra uma média da resposta de duas moscas na rotação e três moscas na translação.

Figura 3.19: Razão entre a entropia do ruído e a entropia total em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho direito da mosca. O gráfico A mostra a razão para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva azul mostra uma média da resposta de três moscas e a preta mostra moscas diferentes em cada gráfico, sendo que na rotação havia um anteparo entre os monitores.

Figura 3.20: Razão entre a entropia do ruído e a entropia total em função da defasagem para defasagem acrescentada no olho esquerdo da mosca. O gráfico A mostra a razão para a rotação e o B para a translação. As cores dos gráficos indicam os diferentes tempos de correlação dos estímulos. No caso do estímulo com 10ms de correlação, a curva mostra uma média da resposta de duas moscas na rotação e três moscas na translação.

ruído e a entropia total em função da defasagem para as mesmas moscas verificamos que assim como a eficiência é maior na translação do que na rotação o ruído é menor na translação, como era de se esperar, já que $\xi = 1 - (H_R/H_T)$. Portanto, como podemos ver na figura 3.19, quando comparamos o movimento de rotação com o de translação a fração de ruído diminui na translação para os estímulos com tempo de correlação iguais a 10ms em azul e 15ms.

Para o estímulo com tempo de correlação igual a 5ms a fração de ruído apresenta uma variação menor que a dos demais e para o estímulo sem correlação novamente repetimos o mesmo resultado nos dois gráficos. Nestes dois gráficos a defasagem também foi acrescentada no olho direito da mosca. Nas curvas em preto a diferença é explicada pelo mesmo motivo dos gráficos anteriores, observando que a presença do anteparo entre os monitores diminui a fração da entropia do ruído, como foi verificado na figura 3.16 C.

Quando a defasagem é acrescentada no olho esquerdo o comportamento da fração da entropia do ruído é semelhante ao comportamento do caso em que a defasagem é acrescentada no olho direito.

Um aspecto importante a ser observado é que nos gráficos da eficiência em função da defasagem, quando o

movimento é de rotação a eficiência é maior para os estímulos com menor tempo de correlação e quando o movimento é de translação ela é menor para os estímulos com menor tempo de correlação. O contrário ocorre para os gráficos da razão entre a entropia do ruído e a entropia total.

4. Discussão

A conexão entre os neurônios H1 e as células CH e HS na placa lobular da mosca permite que esta seja capaz de diferenciar os movimentos de rotação e translação através do fluxo do campo visual [Farrow et al., 2003; Borst e Haag, 2002]

Quando as células HS e CH de um dos olhos são estimuladas as células CH inibem a célula H1 ipsilateral. Por sua vez, quando um dos neurônios H1 é estimulado ele estimula as células CH e HS contralaterais. Além disso, enquanto o H1 é estimulado com movimento no sentido trás para frente as células CH e HS são estimuladas no sentido frente para trás.

Por isso na rotação, ao mesmo tempo em que um dos H1 está sendo estimulado no sentido trás para frente e por sua vez estimulando as células HS e CH contralaterais, o próprio fluxo do campo visual estimula também estas células contralaterais. Isso intensifica a inibição do H1 ipsilateral e aumenta a resposta do H1 que está sendo medido.

Na translação ocorre o contrário. Quando a mosca translada para a frente o fluxo fica no sentido frente

para trás nos dois olhos, inibindo os dois H1 ao mesmo tempo e inibindo também a resposta da mosca. Quando o fluxo está de trás para a frente nos dois olhos isso indica que a mosca estaria transladando para trás. Apesar de a mosca não voar para trás, este fluxo pode ocorrer dependendo da direção em que a cabeça da mosca esteja apontando enquanto ela voa para os lados. Neste caso, como os dois H1 estão sendo estimulados ao mesmo tempo e um H1 inibe a resposta do H1 contralateral através da estimulação das células CH e HS contralaterais, a resposta do H1 medido é menor do que na rotação.

Nossa principal motivação era verificar se e como a interação entre os neurônios H1 afeta a resposta do H1 medido. Nas aquisições em que comparamos os resultados da resposta do H1 quando a mosca enxergava com os dois olhos com os resultados em que ela estava com o olho direito pintado obtivemos resultados que nos ajudam a entender como o H1 direito influencia na resposta do H1 esquerdo, que é o que nós medimos diretamente.

Nestes resultados vimos que quando pintamos o olho direito da mosca a taxa de disparo aumentou, a informação mútua diminuiu e a informação transmitida pela estrutura temporal da sequência de pulsos manteve-se aproximadamente constante (figura 4.1). Porém nenhum

destes resultados apresentou mudança significativa com o aumento da defasagem.

Alguns gráficos que exemplificam os comportamentos citados estão sendo repetidos para facilitar a leitura.

Figura 4.1: Taxa média de disparo, informação mútua e informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos em função da defasagem. Os gráficos superiores mostram a rotação e os inferiores a translação. As curvas em vermelho são para o olho direito pintado e as em azul para os dois olhos recebendo fluxo ótico, conforme seção 3.

Além disso, vimos que a eficiência aumentou e a fração da entropia do ruído diminuiu. Por sua vez, a fração da informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência dos pulsos aumentou (figura 4.2).

Um aspecto importante a ser observado é que a interação com o olho direito faz com que a fração da informação transmitida pela estrutura da seqüência dos pulsos no H1 esquerdo diminua. Para entendermos melhor como um H1 influencia o outro, estamos preparando um experimento que nos permite medir a resposta dos dois neurônios simultaneamente e compararmos com a resposta de

cada um deles isoladamente.

Figura 4.2: Eficiência, fração da entropia do ruído e fração da informação transmitida pela estrutura temporal da sequência dos pulsos em função da defasagem. Os gráficos superiores mostram a rotação e os inferiores a translação. As curvas em vermelho são para o olho direito pintado e as em azul para os dois olhos recebendo fluxo óptico, conforme seção 3.

Comparando os resultados obtidos com vários estímulos diferentes observamos também que a taxa de disparo é maior na rotação do que na translação (figura 4.3).

A informação mútua transmitida é menor na rotação do que na translação e apresenta o mesmo comportamento em função do tempo de correlação dos estímulos que a eficiência, ou seja, diminui com o aumento do tempo de correlação na rotação e aumenta com o aumento do tempo de correlação na translação (figuras 4.3 e 4.4).

A informação transmitida pela estrutura temporal dos pulsos é maior na translação do que na rotação para cada

um dos estímulos. Além disso, quando comparamos os estímulos entre si, vemos que quando a defasagem é acrescentada no olho direito a informação transmitida pela estrutura não varia com a variação do tempo de correlação do estímulo, nem na rotação nem na translação, pois estão todos dentro dos intervalos de erro. Mas quando a defasagem é acrescentada no olho esquerdo esta informação varia com o tempo de correlação no movimento de translação.

Figura 4.3: Taxa média de disparo, informação mútua e informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos em função da defasagem. Os gráficos superiores mostram a rotação e os inferiores a translação. As cores das curvas indicam o tempo de correlação dos estímulos, conforme seção 3.

Portanto, o neurônio H1 transmite mais informação durante a translação e a estrutura temporal da seqüência de pulsos também transmite maior informação na translação.

Também não há uma mudança significativa de nenhum

destes resultados em função da defasagem.

A eficiência é menor na rotação, o que indica uma menor reprodutibilidade ou seja, uma maior razão entre a entropia do ruído e a entropia total.

Além disso, quando observamos a eficiência e a fração do ruído em função do tempo de correlação do estímulo notamos um comportamento interessante: o valor da eficiência aumenta com a diminuição do tempo de correlação do estímulo na rotação e diminui com a diminuição do tempo de correlação na translação.

Figura 4.4: Eficiência, fração da entropia do ruído e fração da informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência dos pulsos em função da defasagem. Os gráficos superiores mostram a rotação e os inferiores a translação. As cores das curvas indicam o tempo de correlação dos estímulos, conforme seção 3.

A fração da entropia do ruído se comporta da maneira inversa à da eficiência: aumenta com o aumento do tempo de correlação na rotação e diminui com o aumento do tempo de correlação na translação.

Apenas no movimento de rotação em que a defasagem é acrescentada no olho direito que ocorre uma inversão entre os estímulos com 10ms e 15ms de correlação.

A fração da informação transmitida pela estrutura temporal dos pulsos é maior na rotação do que na translação para cada um dos estímulos. Além disso, quando comparamos os estímulos entre si, vemos que quando a defasagem é acrescentada no olho direito a informação transmitida pela estrutura não varia com a variação do tempo de correlação do estímulo, nem na rotação nem na translação, pois estão todos dentro dos intervalos de erro.

Mas quando a defasagem é acrescentada no olho esquerdo esta fração de informação apresenta um erro de extrapolação devido à quantidade insuficiente de dados, como pode ser visto na figura 4.5, que apresenta os resultados para a rotação.

Este erro na extrapolação fez com que a razão entre a informação transmitida pela estrutura temporal da sequência de pulsos e a informação mútua ficasse maior que 1 para o estímulo com 15ms de correlação, o que é incoerente, já que $I_E = I_T - I_{\text{taxa}}$, onde I_T é a informação mútua e I_{taxa} é a quantidade de informação transmitida pela taxa de disparo. Por isso, nos próximos passos de

nossa pesquisa aumentaremos também a quantidade de dados a fim de eliminarmos tais erros.

Figura 4.5: Fração da informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência dos pulsos em função da defasagem para a defasagem acrescentada no olho esquerdo. O gráfico mostra o resultado para a rotação.

Portanto, apesar de o neurônio H1 transmitir mais informação durante a translação, a porcentagem desta informação que é transmitida pela estrutura temporal da seqüência de pulsos é maior na rotação.

Estes resultados confirmam a idéia de que com a diminuição da reprodutibilidade a partir do aumento da entropia do ruído há uma diminuição da informação transmitida pela estrutura temporal dos pulsos já que isso implica em uma menor precisão do disparo do neurônio. Mas apesar disso, a porcentagem de informação transmitida pela estrutura temporal da seqüência não obedece a esta regra, já que ela diminui à medida que a

fração do ruído também diminui, ou seja, que a reprodutibilidade aumenta.

Com relação à sinergia vimos também alguns resultados interessantes. Em primeiro lugar, notamos que assim como em [Spavieri, 2004] a sinergia apresenta um mínimo, em todas as aquisições, para os eventos com intervalos entre 6 e 10ms entre os pulsos.

Figura 4.6: Fração da sinergia para eventos compostos por dois pulsos em função do intervalo entre eles. A parte superior do gráfico representa a rotação e a inferior a translação.

Comparando-se também a sinergia de cada evento na rotação e na translação, vimos que na translação a sinergia é sempre menor do que na rotação. Este resultado confirma o resultado discutido anteriormente para a informação média transmitida pela estrutura de que na translação a estrutura temporal da seqüência de pulsos transmite menos informação do que na rotação.

Além disso, a informação transmitida pela estrutura

também aumenta com o aumento da defasagem entre os estímulos. Este comportamento ocorre tanto na rotação quanto na translação. Mesmo quando a sinergia dos eventos iniciais não aparece nesta ordem, este comportamento surge para eventos com intervalos entre os pulsos maiores que os intervalos em que a sinergia é mínima.

Para entender o porquê deste comportamento devemos considerar inicialmente que à medida que acrescentamos defasagens entre os estímulos, o movimento simulado deixa de ser uma rotação ou translação rígida e passa a ser uma combinação dos dois movimentos. Isso faz com que o movimento se aproxime do tipo de movimento que a mosca realizaria em condições naturais. Como a mosca responde com maior precisão a estímulos deste tipo [van Hateren, 2005; Steveninck et al., 1997], quanto mais naturalístico for o estímulo, maior a informação transmitida pela estrutura temporal dos eventos. Com estímulos que possuem velocidade constante a defasagem não acarretaria em nenhuma diferença na resposta.

Essa maior precisão nos disparos implica em uma maior reprodutibilidade, apesar de nos gráficos anteriores a reprodutibilidade não ter apresentado uma mudança significativa com o aumento da defasagem bem como a própria fração da informação transmitida pela estrutura

temporal da sequência dos pulsos. Porém este comportamento não apareceu nestes gráficos por se tratar de valores totais e não de valores específicos para cada evento, como ocorre na sinergia.

Figura 4.7: Fração da sinergia para eventos compostos por dois pulsos em função do intervalo entre eles. O gráfico A mostra a sinergia para os dois olhos recebendo fluxo ótico e o B mostra a sinergia quando o olho direito é pintado.

Outro resultado importante que envolve a sinergia e diz respeito à interação entre os dois H1 é que quando isolamos o H1 esquerdo pintando o olho direito da mosca verificamos que a informação extra transmitida pela estrutura temporal dos eventos aumenta em relação à informação transmitida quando temos os dois olhos recebendo o fluxo ótico (figura 4.7). Este comportamento ocorre para a maioria dos eventos, principalmente para aqueles com intervalos entre os pulsos superiores a 8ms pois em alguns casos, principalmente quando não há defasagem entre os estímulos, a informação para os eventos com intervalos entre os pulsos inferiores a 8ms é

maior quando temos os dois olhos livres.

Este resultado indica que em média a interação entre os dois neurônios H1 deprime a informação extra transmitida pela estrutura dos eventos.

5. Conclusões

Entender como os neurônios interagem entre si e como esta interação influencia a informação transmitida por um deles é uma questão importante quando queremos entender o funcionamento do cérebro. Em nosso estudo podemos tirar importantes conclusões a respeito da interação entre os neurônios H1, CH e HS.

A primeira conclusão é que a taxa de disparo, a informação mútua e a informação transmitida pela estrutura da seqüência de pulsos não apresentam mudanças significativas com o aumento da defasagem. Porém as duas informações são maiores na translação do que na rotação. Já a taxa de disparo é maior na rotação do que na translação.

A segunda conclusão é que a informação mútua apresenta um comportamento sistemático em relação ao aumento do tempo de correlação do estímulo mas a informação da estrutura não sofre mudanças significativas com o aumento do tempo de correlação, exceto no caso da translação em que a defasagem é acrescentada no olho esquerdo.

Além disso esta informação da estrutura temporal

aumenta quando pintamos o olho direito da mosca, obtendo-se a resposta do H1 esquerdo sem a influência do direito.

A terceira conclusão é que a fração de informação extra transmitida pela estrutura dos eventos aumenta com o aumento da defasagem.

Esses resultados indicam que a inibição causada por um H1 no outro deprime a informação transmitida pelos eventos. Além disso, apesar de na rotação a informação ser maior que na translação, quando o movimento simulado é composto por uma mistura dos dois movimentos, a mosca codifica com maior precisão, como ocorre quando a defasagem é acrescentada.

Os próximos passos de nossa pesquisa incluem a aquisição simultânea da resposta dos dois H1 e a comparação dos dados obtidos para cada um deles isoladamente com os dados obtidos para os dois juntos. Faremos também aquisições que nos permitam obter uma maior quantidade de dados a fim de eliminarmos possíveis erros de extrapolação.

Com isso tentaremos construir um modelo que permita reconstruir a resposta obtida pelos dois H1 em conjunto utilizando as respostas de cada um em separado a fim de aprender mais a respeito da interação destes dois neurônios, inferir informações sobre a estrutura

dendrítica aferente a eles e comparar com informações já existentes mas que nem sempre se referem a neurônios do sistema horizontal.

Concluimos portanto que nossos resultados fornecem importantes indícios sobre a interação entre os dois H1 e sobre como a informação transmitida por um deles é modificada por esta interação. Estes indícios serão úteis na construção de modelos e na orientação de novos experimentos.

6. Referências

- [Bartosch, 2001] L. Bartosch. Generation of colored noise. *I. J. of Modern Physics C*, 12(6), 851-855, 2001.
- [Borst, 2003] A. Borst. Noise, not stimulus entropy, determines neural information rate. *Journal of Computational Neuroscience*, 14, 23-31, 2003.
- [Borst e Haag, 1996] A. Borst, J. Haag. The intrinsic electrophysiological characteristics of fly lobula plate tangential cells. I. Passive membrane properties. *J. Computat. Neurosci.*, 3, 313-336, 1996.
- [Borst e Haag, 2002] A. Borst, J. Haag. Neural networks in the cockpit of the fly. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(6), 419-437, 2002.
- [Borst e Theunissen, 1999] A. Borst, F.E. Theunissen. Information theory and neural coding. *Nature Neuroscience*, 2(11), 947-957, 1999.
- [Brenner et al., 2000] N. Brenner, S. P. Strong, R. Köberle, W. Bialek. Synergy in a neural code. *Neural Computation*, 12, 1531-1552, 2000.
- [Dayan e Abbott, 2001] Peter Dayan, L. F. Abbott. *Theoretical Neuroscience*. MIT Press, Cambridge. 2001.
- [de Ruyter van Steveninck et al., 1997] R. R. de Ruyter van Steveninck, G. D. Lewen, S. P. Strong, R. Köberle, W. Bialek. Reproducibility and variability in neural spike trains. *Science*, 275, 1805-1808, 1997.
- [Douglass e Strausfeld, 2003] J. K. Douglass, N.J. Strausfeld. Retinotopic pathways providing motion-selective information to the lobula from peripheral elementary motion-detecting circuits. *The Journal of Comparative Neurology*, 457, 326-344, 2003.
- [Farrow et al., 2003] K. Farrow, J. Haag, A. Borst.

Input organization of Multifunctional motion-sensitive neurons in the blowfly. *The journal of neuroscience*, 23(30),9805-9811,2003.

[Haag e Borst, 2001] Haag J., Borst A. Recurrent network interactions underlying flow-field selectivity of visual interneurons. *J. Neurosci* 21:5686-5692, 2001.

[Haag e Borst, 2002] Haag J., Borst A. Neural Networks in the cockpit of the fly. *J. Comp. Physiol. A* 188:419-437, 2002.

[Hausen, 1981] K. Hausen. Monokulare und Binokulare Bewegungsauswertung in der Lobula Plate der Fliege. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 49-70, 1981.

[Hausen, 1984] K. Hausen. The lobula-complex of the fly: structure, function and significance in visual behaviour. In M.A. All. *Photoreception and vision in invertebrates*, 1984.

[Kandel et al., 2000] E.R. Kandel, J.H. Schwartz, T.M. Jessel. *Principles of neural science*. McGraw-Hill, 2000.

[Kirschfeld, 1979] K.Kirschfeld. The visual system of the fly: physiological optics and functional anatomy as related to behaviour. In: F.O.Schmitt, F.G.Worden. *The Neurosciences 4th Study Program*, MIT Press, Cambridge, 1979.

[Laughlin, 1989] S. B. Laughlin. Coding Efficiency and Design in Visual Processing. In: D.G. Stavenga, R.C. Hardie. *Facets of Vision*, 1989.

[Lewen et al., 2001] G.D.Lewen, W. Bialek, R.R. de Ruyter van Steveninck. Neural coding of naturalistic motion stimuli. *Network computation in neural systems*, 12, 317-329, 2001.

[MacKay, 2003] D.J.C. MacKay. *Information theory, inference and learning algorithms*. Cambridge University Press, Cambridge, 2003.

[Rieke, 1991] F. Rieke. Physical principles underlying sensory processing and computation. 1991. 229p. Tese (Doutorado) - NEC Research Institute.

[Rieke et al., 1997] F. Rieke, D. Warland, R.R. de Ruyter van Steveninck, W. Bialek. *Spikes-Exploring the neural code*. MIT Press, Cambridge, 1996.

[Shannon, 1948] C. E. Shannon. A mathematical theory of communication. *The Bell system technical journal*, 27, 379-423, 1948.

[Spavieri, 2004] D. L. Spavieri Jr. Codificação neural e integração dendrítica no sistema visual da mosca. São Carlos, 2004. 53p. Dissertação (Mestrado) - Instituto de Física de São Carlos, Universidade de São Paulo.

[Steveninck et al., 1997] Reproducibility and Variability in Neural Spike Trains. *Science*, 275(3): 1805-1808, 1997.

[Strausfeld, 1989] N.J. Strausfeld. Beneath the compound eye: neuroanatomical analysis and physiological correlates in the study of insect vision. In D.G. Stavenga, R.C. Hardie, *Facets of Vision*, 1989.

[Strong et al., 1998] S. P. Strong, R. Köberle, R.R. de Ruyter van Steveninck, W. Bialek. Entropy and information in neural spike trains. *Physical Review Letters*, 80(1), 197-200, 1998.