

University of Groningen

Real-time performance of a movement-sensitive neuron in the blowfly visual system

de Ruyter van Steveninck, Robert Raimond

IMPORTANT NOTE: You are advised to consult the publisher's version (publisher's PDF) if you wish to cite from it. Please check the document version below.

Document Version

Publisher's PDF, also known as Version of record

Publication date:

1986

[Link to publication in University of Groningen/UMCG research database](#)

Citation for published version (APA):

de Ruyter van Steveninck, R. R. (1986). *Real-time performance of a movement-sensitive neuron in the blowfly visual system*. s.n.

Copyright

Other than for strictly personal use, it is not permitted to download or to forward/distribute the text or part of it without the consent of the author(s) and/or copyright holder(s), unless the work is under an open content license (like Creative Commons).

The publication may also be distributed here under the terms of Article 25fa of the Dutch Copyright Act, indicated by the "Taverne" license. More information can be found on the University of Groningen website: <https://www.rug.nl/library/open-access/self-archiving-pure/taverne-amendment>.

Take-down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

Downloaded from the University of Groningen/UMCG research database (Pure): <http://www.rug.nl/research/portal>. For technical reasons the number of authors shown on this cover page is limited to 10 maximum.

Samenvatting

Het mechanisme van informatieverwerking door het zenuwstelsel is een intrigerend onderwerp van onderzoek. Het in dit proefschrift gepresenteerde werk heeft als thema de verwerking van visuele informatie in het zenuwstelsel van de blauwe vlesvlieg *Calliphora erythrocephala* (M.). Veel van de basisprincipes in de biologie zijn in essentie gelijk voor lagere en hogere soorten (denk bijv. aan de genetica). Dit uitgangspunt ligt ten grondslag aan het onderzoeksprogramma van de Groningse biofysica groep. Het proefdier is enerzijds veel eenvoudiger dan de gewervelde dieren, en leent zich daardoor bij uitstek voor kwantitatief onderzoek. Anderzijds is het hoog genoeg ontwikkeld om er principes van informatieverwerking aan te bestuderen.

In de hier beschreven experimenten werd het elektrische signaal gemeten van een bewegingsgevoelige zenuwcel, het H1 neuron, met behulp van een metalen micro-electrode. Het signaal van dit neuron bestaat uit een opeenvolging in de tijd van korte (ruwweg een tienduizendste seconde) spanningspulsjes, actiepotentialen genaamd, met een hoogte van ongeveer een tiende volt. De activiteit van dergelijke neuronen wordt in het algemeen gekarakteriseerd door het gemiddeld aantal actiepotentialen per seconde. Dit specifieke neuron vormt a.h.w. de uitgang van een complex netwerk van neuronen, verbonden met de zintuigcellen. In dit netwerk worden de lichtindrukken verwerkt. Het H1 neuron is het uitgangsneuron voor beweging met een horizontale component gericht van achter naar voor in het blikveld. Dat wil dus zeggen, dat wanneer er een voorwerp in de visuele omgeving van de vlieg in die richting beweegt, het aantal per seconde gegenereerde actiepotentialen stijgt. Wanneer er beweging in de tegenovergestelde richting plaatsvindt daalt dit aantal. Omgekeerd kan men ook zeggen dat het neuron gevoelig is voor beweging van de vlieg zelf: als deze om zijn verticale as draait beweegt de omgeving ten opzichte van het oog. Zeer waarschijnlijk is een belangrijke functie van dit neuron dan ook het signaleren van dergelijke bewegingen. Dit is van essentieel belang voor het dier om tijdens het vliegen koerscorrecties te kunnen uitvoeren. Overigens bevinden zich in het zenuwstelsel vergelijkbare neuronen, die gevoelig zijn voor beweging in andere richtingen.

Informatieverwerking door het visuele systeem

Visuele informatieverwerking begint in het oog, dat opgevat kan worden als een stelsel fotoreceptoren, lichtgevoelige zintuigcellen, die zich volgens een regelmatig rooster verdeeld in de retina bevinden. De functie van deze fotoreceptoren is het bemonsteren van de lichtintensiteiten in de omgeving. In het menselijk oog geschiedt dit doordat de ooglenzen een beeld van de omgeving projecteert op de retina. Een deel van de zo op iedere individuele fotoreceptor afgebeelde lichtenergie wordt ingevangen door specifieke (rhodopsine) moleculen, die daarop een structuurverandering ondergaan. Deze verandering vormt het begin van een gecompliceerd biochemisch proces dat uiteindelijk resulteert in een verandering van de elektrische potentiaal van de fotoreceptor cel. Het totale stelsel van fotoreceptoren bevat dus een afbeelding van de visuele omgeving in de vorm van elektrische potentialen.

Het oog van insecten verschilt in zijn opbouw van dat van de mens. Er is bij insecten niet sprake van één (grote) lens, maar van een verzameling kleine lenzen, die ieder voor zich een klein aantal fotoreceptoren van licht voorzien. Deze groepjes van lenzen met bijbehorende fotoreceptoren zijn regelmatig verdeeld over verschillende blikrichtingen, zodat ook bij insecten sprake is van een afbeelding van de omgeving in een rooster van elektrische potentialen. In dit opzicht is er dan ook geen essentieel verschil tussen beide oogtypen.

De afbeelding in de retina als zodanig heeft geen betekenis, maar moet worden geïnterpreteerd en uiteindelijk moet deze interpretatie resulteren in voor het organisme nuttige beslissingen. Het verwerken van de in de retina aanwezige signalen is de taak van het visuele zenuwstelsel. Doordat in het algemeen de visuele omgeving voortdurend verandert, bijvoorbeeld omdat objecten in de omgeving bewegen, of omdat het oog ten opzichte van de omgeving beweegt, variëren ook de signalen van alle fotoreceptoren. Het proces van interpretatie is dus verre van simpel: het vliegeoog bevat duizenden fotoreceptoren, ieder met een tijdsafhankelijke potentiaal. Een verdere complicatie is dat het signaal van iedere fotoreceptor geen perfecte weergave vormt van de lichtintensiteit, maar ook een willekeurige component bevat, die ruis genoemd wordt. De relatieve hoeveelheid ruis hangt onder meer af van de lichtintensiteit zelf: Hoe minder licht, hoe groter de relatieve bijdrage van de ruis en hoe moeilijker het wordt om goed te zien. In het schemerdonker manifesteert zich deze ruis als de "sneeuw" die men in het beeld ziet.

relatief simpel voorbeeld van visuele informatieverwerking. Het principe berust op het vergelijken van het beeld dat kort geleden in de retina aanwezig was, met het huidige beeld. Is dit laatste verschoven ten opzichte van het eerste, dan kan geconcludeerd worden dat er beweging heeft plaatsgevonden. Dit principe van bewegingsdetectie is voor het eerst in een model beschreven door Reichardt, op grond van experimenten aan de kever *Chlorophanus*. Het in dit model vastgelegde basisprincipe gaat ook goed op voor de vlieg en tevens voor hogere dieren, inclusief de mens.

Het hier gepresenteerde onderzoek

De in dit proefschrift behandelde vraagstellingen zijn:

- Wat is de kwaliteit van het signaal in de fotoreceptoren,
- in hoeverre wordt de nauwkeurigheid van het bewegingssignaal van het H1 neuron beperkt door de signaalkwaliteit van de fotoreceptoren,
- hoe wordt de beweging van een patroon in de omgeving gecodeerd in de opeenvolging van actiepotentialen en hoe nauwkeurig geschiedt dit,
- zijn er mechanismen in het zenuwstelsel aanwezig die ertoe dienen de invloed van ruis zoveel mogelijk beperken?

In hoofdstuk II wordt de eerste vraag behandeld. Hier worden metingen gepresenteerd van de relevante eigenschappen van de fotoreceptor cel. Deze zijn de overdracht van lichtintensiteit naar de potentiaal van de fotoreceptor, en de bijdrage van de ruis tot deze potentiaal. Omdat juist variaties in lichtintensiteit van belang zijn voor bewegingsdetectie wordt de overdracht gemeten voor een groot aantal verschillende snelheden van variatie in de lichtintensiteit.

In hoofdstuk III worden metingen beschreven van de nauwkeurigheid waarmee het H1 neuron stapvormige bewegingen van elkaar kan onderscheiden. In het experiment krijgt de vlieg een patroon te zien dat met regelmatige tussenpozen in kleine stappen beweegt. De grootte van deze stappen varieert in een vaste volgorde. Tegelijkertijd wordt het signaal van het neuron opgenomen. Door lang genoeg te meten wordt een goede statistische beschrijving gevonden van de

manier waarop het neuron op de verschillende stappen reageert. Voor betrekkelijk kleine stappen is de reactie relatief gering, voor grotere stappen wordt deze feller. Nadat deze beschrijving is gevonden kunnen we de zaak omkeren en de vraag stellen: Als het neuron een bepaalde reactie vertoont, met welke mate van zekerheid kan dan vastgesteld worden hoe groot de bewegingsstap was? Het blijkt dat onder de meest gunstige condities de tussentijd tussen twee spikes voldoende is om een verschil in stapgrootte van 0.13° te onderscheiden. Dit ligt in de buurt van wat theoretisch berekend wordt op grond van de signaalkwaliteit in de retina.

De voorgaande vraagstelling wordt in hoofdstuk IV in een meer algemeen kader geplaatst. In het daar beschreven experiment krijgt de vlieg aan patroon te zien dat op onvoorspelbare manier heen en weer beweegt. Dit bewegingssignaal wordt door een computer gegenereerd. Het resultaat van het experiment is een trein van actiepotentialen, samen met het bewegingssignaal, en het doel van de verdere analyse is een beschrijving te geven van de koppeling tussen beide signalen. Daartoe wordt gekeken naar de tijdsintervallen tussen opvolgende actiepotentialen, terwijl bij elk optredend tijdsinterval het 100 ms daaraan voorafgaande bewegingssignaal wordt gemiddeld. Dit wordt gedaan voor intervallen van verschillende lengte. Deze analyse resulteert in een beschrijving van de gemiddelde vorm van de beweging die aan een tijdsinterval van een bepaalde lengte voorafging, m.a.w. we hebben een beschrijving van datgene waar een dergelijk interval voor codeert. Door niet alleen deze gemiddelde bewegingsvorm, maar ook de afwijkingen daarvan te beschouwen verkrijgen we een maat voor de nauwkeurigheid van de codering. Een interessante interpretatie van deze analyse is dat in zekere zin de codering aan de vlieg zelf bekend verondersteld mag worden, en dat we dus gedeeltelijk een beschrijving geven van het probleem waarvoor de vlieg zich gesteld ziet, namelijk snel (in "real time") beslissingen nemen op grond van de signalen die door zijn zenuwen worden doorgegeven.

Ook hier blijkt dat de bereikte nauwkeurigheid in de buurt ligt van wat theoretisch mogelijk is, gegeven de eigenschappen van de fotoreceptoren.

Hoofdstuk V tenslotte, beschrijft een experiment dat demonstreert dat bepaalde eigenschappen van het zenuwstelsel veranderen onder invloed van de omgeving. Het is bekend dat bijvoorbeeld fotoreceptoren dit doen onder invloed van de

lichtintensiteit in de omgeving: wordt het donkerder, dan worden de fotoreceptoren gevoeliger, en omgekeerd. Het effect dat aan het H1 neuron wordt gemeten is vergelijkbaar: als de vlieg een bewegend patroon ziet, dan past de respons van het neuron zich aan aan de bewegingssnelheid: de respons wordt sneller, naarmate het patroon sneller beweegt. Een mogelijke interpretatie is dat het zenuwstelsel zich aanpast om de detectie van beweging, maar wellicht ook meer ingewikkelde taken, te optimaliseren. Een aanwijzing in deze richting is dat de invloed van fotoreceptor ruis zoveel mogelijk wordt geminimaliseerd als de gevonden effecten worden ingepast in het bovengenoemde model voor bewegingsdetectie.

Met dank aan ieder die heeft bijgedragen aan de totstandkoming van dit proefschrift.