

FÁBIO CASAGRANDE HIRONO

**RESPOSTA NEUROMUSCULAR A
EXCITAÇÕES MECÂNICAS: um estudo
de caso em gafanhotos**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado
à Escola de Engenharia de São Carlos, da
Universidade de São Paulo

Curso de Engenharia Elétrica com ênfase em
Eletrônica

ORIENTADOR: Prof. Dr. Carlos Dias Maciel

São Carlos

2012

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Tratamento
da Informação do Serviço de Biblioteca – EESC/USP

H668r Hirono, Fábio Casagrande
Resposta neuromuscular à excitações mecânicas : um estudo de caso de gafanhotos / Fábio Casagrande Hirono; orientador Carlos Dias Maciel -- São Carlos, 2012.

Monografia (Graduação em Engenharia Elétrica com ênfase em Eletrônica) -- Escola de Engenharia de São Carlos da Universidade de São Paulo, 2012.

1. Locomoção robótica. 2. Robótica bioinspirada. 3. Gafanhotos. 4. Órgão cordotonal femorotibial. 5. Controle motor. 6. Controle de marcha em insetos. I Título.

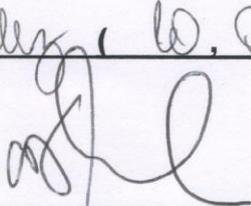
FOLHA DE APROVAÇÃO

Nome: Fábio Casagrande Hirono

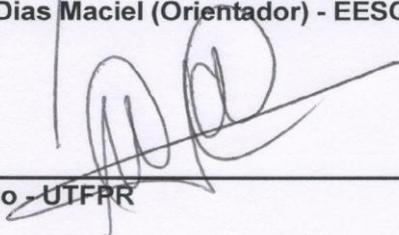
Título: "Resposta Neuromuscular à Excitações Mecânicas: Um Estudo de Caso em Gafanhotos"

Trabalho de Conclusão de Curso defendido e aprovado
em 22/06/2012,

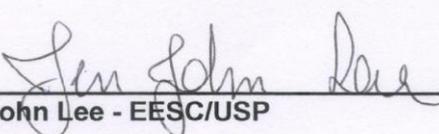
com NOTA dez (10,0), pela comissão julgadora:



Prof. Associado Carlos Dias Maciel (Orientador) - EESC/USP



Prof. M. Sc. Wagner Endo - UTFRR



M. Sc. Jen John Lee - EESC/USP



Prof. Associado Homero Schiabel
Coordenador da CoC-Engenharia Elétrica
EESC/USP

Agradecimentos

Em primeiro lugar, agradeço a minha família pelo suporte dado durante estes anos todos. Se este trabalho foi concluído e entregue, é porque vocês me incentivaram muito além do que eu imaginei ser possível.

Agradeço também aos muitos amigos que fiz nesta Universidade e além pelas horas de companheirismo e boas conversas.

Agradeço ao Dr. Philip Newland, da Universidade de Southampton, pelas várias contribuições para este trabalho. Por fim, agradeço aos professores do Departamento de Engenharia Elétrica e, especialmente, ao Professor Carlos Maciel, pelas inúmeras oportunidades oferecidas.

A todos vocês, muito obrigado!

Sumário

Agradecimentos	vii
Lista de Figuras	xi
Lista de Tabelas	xiii
Resumo	xv
Abstract	xvi
1 Introdução	1
2 Revisão Bibliográfica	3
2.1 O Problema da Locomoção Robótica	3
2.1.1 Locomoção Robótica	3
2.1.2 Robótica Inspirada em Insetos	4
2.2 Entomologia Básica	5
2.2.1 A Neurobiologia da Marcha de Insetos	6
2.2.2 Um Exemplo de Sistema de Controle Distribuído	7
2.2.3 Realimentação Sensorial Durante a Marcha	9
2.3 Resposta Atrasada e Informação Mútua	10
3 Materiais e Métodos	11
3.1 Descrição dos Experimentos	11
3.2 O Fenômeno dos Impulsos Duplos	13
3.2.1 Hipóteses para o Surgimento dos Impulsos Duplos	14
3.3 Processamento em Python	16
4 Resultados e Discussão	19
4.1 Resultados	19
4.2 Discussão	25
4.2.1 Atraso	25
4.2.2 Número Total e Relativo de Impulsos	25
4.2.3 Verificação das Hipóteses	25
4.2.4 Discussão Geral	26
5 Conclusão	29

Referências Bibliográficas

31

Algoritmo

35

Lista de Figuras

2.1	Robô Hexápode com design baseado em insetos	5
2.2	O Gafanhoto do Deserto	5
2.3	Esquema do Corpo de um Inseto	6
2.4	As Patas de um Gafanhoto do Deserto	6
2.5	Esquema de Rede Neural Distribuída para Controle de Locomoção	8
2.6	Localização do FeCO em um Gafanhoto	9
2.7	Gráfico Típico da Informação Mútua em função do Atraso entre Duas Variáveis	10
3.1	Descrição do procedimento experimental	11
3.2	Local de Obtenção dos Sinais do FeCO no Gânglio Metatorácico	12
3.3	Exemplo de Sinais x_1 e y Obtidos	14
3.4	Exemplo de Impulso Duplo	15
4.1	Histogramas das Integrais 1 a 6 de x_1	21
4.2	Histogramas das Integrais 7 a 10 de x_1	22
4.3	Histogramas das Integrais 1 a 6 de x_2	23
4.4	Histograma da Integral 7 x_2	24

Lista de Tabelas

3.1	Gravações Seleccionadas para Análise	13
4.1	Resultados Obtidos	20

Resumo

Os campos da robótica e biologia apresentam diversas correspondências, especialmente no que diz respeito ao estudo de sistemas locomotores. O estudo de insetos é usado como inspiração para engenheiros criarem e aperfeiçoarem o controle de movimentos em robôs a partir do estudo de sistemas neurológicos simples; por outro lado, biólogos podem testar em robôs suas hipóteses de como tais sistemas se comportam em um ambiente real.

O sistema neural de controle de movimentos de membros em gafanhotos inclui sinais sensoriais gerados pelo órgão cordotonal femorotibial (FeCO). Em gravações da resposta deste órgão quando submetido a excitação mecânica, alguns “impulsos duplos” são observados na gravação. Propomos a hipótese destes impulsos duplos serem uma parte da resposta do FeCO a um ou mais parâmetros do sinal de excitação, particularmente à amplitude deste sinal durante uma curta janela de tempo que antecede o aparecimento do primeiro impulso.

Estas gravações foram analisadas em linguagem Python e pequenas diferenças foram verificadas no sinal de excitação para segmentos relacionado aos impulsos simples e aos impulsos duplos. Em particular, observamos que o surgimento de impulsos duplos aparenta estar relacionado com a largura de banda do sinal de excitação. A obtenção e análise de um volume maior de dados é recomendada para a verificação desta hipótese.

Palavras-chave: locomoção robótica, robótica bioinspirada, gafanhotos, órgão cordotonal femorotibial, controle motor, controle de marcha em insetos.

Abstract

The fields of robotics and biology show a number of correspondences, especially with regard to the study of locomotor systems. The study of insects is used by engineers as inspiration to create and improve robot movement control from the study of simple neurological systems; on the other hand, biologists can test on robots their hypotheses of how said systems behave in a real environment.

The neural movement control system in locusts include sensory signals generated by the femoro-tibial chordotonal organ (FeCO). In recordings of the response of this organ to mechanical excitation, some “double spikes” are observed in the recordings. We propose that these double spikes are part of the FeCO response to one or more parameters of the excitation signal, particularly to the signal amplitude during a short time window before the appearance of the first spike.

These recordings were analysed in Python language and small differences were noticed in the excitation signal for segments related to simple spikes and to double spikes. Particularly, the emergence of double spikes appear to be related to the bandwidth of the excitation signal. The obtention and analysis of a larger volume of data is recommended to verify this hypothesis.

Keywords: robotic locomotion, bioinspired robotics, locusts, femoro-tibial chordotonal organ (FeCO), motor control, gait control in insects.

Capítulo 1

Introdução

Para um estudante calouro em Engenharia interessado em robótica, talvez uma das maiores surpresas ao adentrar este campo de estudos seja o enorme contraste entre os robôs descritos na ficção e os robôs presentes na indústria e laboratórios de pesquisa. Apesar de robôs reais serem capazes de executarem tarefas altamente especializadas, como por exemplo as máquinas de solda e pintura utilizadas na indústria automobilística, em sua grande maioria estes são utilizados apenas para tarefas altamente especializadas e em um ambiente cuidadosamente restrito para reduzir complicações [1]. Máquinas completamente autônomas - tais como os robôs R2-D2 e C-3PO vistos nos filmes da série “Guerra nas Estrelas”, capazes de se locomoverem e cumprirem suas funções nas mais diversas condições ambientais - ainda não fazem parte da realidade diária da esmagadora maioria da população mundial.

Pelo simples número de pesquisadores envolvidos e artigos publicados, o desenvolvimento de robôs com maior autonomia de movimentação é uma das áreas mais ativas da robótica moderna. Em particular, a *robótica bioinspirada* tem auxiliado pesquisadores a desenvolver sistemas mais avançados de controle de movimentos de robôs com membros a partir do estudo de seres vivos, obtendo resultados no mínimo interessantes: máquinas como o robô hexápode *RHex* (desenvolvido por Altendorfer *et al* [2]) capturam a atenção até mesmo de leigos pela capacidade de se locomoverem em terrenos diversos com aparente facilidade.

Para alcançar este resultado, Altendorfer *et al* estudaram aspectos da biomecânica e neurologia da barata discoidal (*Blaberus discoidalis*) responsáveis pela geração e controle de movimentos. Em outro artigo, Delcomyn [3] declara que o uso de informações obtidas pelo sistema sensorial é fundamental para refinar o padrão básico de marcha gerado pelo sistema neuromecânico de insetos.

A presente monografia baseia-se no estudo de um órgão sensorial do gafanhoto do deserto (*Schistocerca gregaria*). Estes animais possuem em suas patas traseiras um órgão chamado “órgão cordotonal femurotibial” (ou "FeCO", do inglês *femoro-tibial chordotonal organ*), responsável por monitorar os movimentos da tíbia em relação ao fêmur. Apesar do seu funcionamento não ser totalmente compreendido, várias publicações foram feitas visando melhor compreender o comportamento deste órgão [4–8].

Esta monografia foi focada no aparecimento de “impulsos duplos” (ver Seção 3.2) na resposta do FeCO. É proposta a teoria de que estes artefatos são parte integral da resposta deste órgão e estão relacionados ao sinal de excitação aplicado durante os experimentos. Foram comparadas as propriedades do sinal de excitação na presença e na ausência destes impulsos duplos para tentar validar esta teoria.

Esta monografia está estruturada da seguinte forma: no Capítulo 2, foi abordado o assunto de locomoção robótica em linhas gerais, expondo o problema da coordenação entre os movimentos dos membros. Foi exposta a questão da inspiração em sistemas biológicos para melhor compreender o problema da locomoção, e é feita uma breve revisão da biologia e neuroanatomia de insetos usando o gafanhoto do deserto como exemplo. Também expomos o conceito de informação mútua, seus cálculos e o seu uso para calcular o atraso na resposta de um sistema.

O Capítulo 3 descreve os experimentos realizados para obter os dados experimentais e como estes dados foram analisados. O fenômeno dos “impulsos duplos” obtidos durante os experimentos foi exibido, e duas hipóteses foram levantadas para explicar o seu surgimento.

O Capítulo 4 expõe os resultados obtidos na forma de tabela e gráficos, e discute estes resultados com base nas referências bibliográficas e nas hipóteses propostas. É demonstrado que os resultados apontam para uma relação de causalidade entre a largura de banda do sinal de excitação do FeCO e a presença de “impulsos duplos” na resposta deste órgão.

Por fim, o Capítulo 5 encerra esta monografia com algumas conclusões gerais e sugestões para trabalhos futuros.

Capítulo 2

Revisão Bibliográfica

2.1 O Problema da Locomoção Robótica

2.1.1 Locomoção Robótica

A criação de robôs capazes de se locomoverem sobre condições variadas de terrenos é um objeto de grande interesse científico, dado o enorme número de aplicações que tal máquina poderia cumprir: de exploração de ambientes extraterrestres à atividades industriais em condições inóspitas, passando por aplicações militares tais como vigilância e reconhecimento de terreno [1].

Robôs podem se locomover através de diferentes mecanismos, tais como rodas ou membros articulados; contudo, o uso de membros permite ao robô subir degraus, atravessar vãos (desde que menores que o tamanho do seu passo), ou caminhar em terrenos extremamente irregulares - ambientes nos quais o uso de rodas seria inapropriado [9]. Deve-se notar que o uso de membros articulados aumenta a complexidade mecânica do sistema, pois requer pelo menos um motor para cada grau de liberdade de cada membro, e o uso de um grande número de motores torna a coordenação dos movimentos do robô mais complexa.

Para ilustrar este aumento de complexidade, tomemos como exemplo um robô com k membros, cada membro com apenas um grau de liberdade - isto é, o robô pode apenas levantar ou abaixar cada membro. Segundo Bottcher [9], um *evento* é o ato de levantar ou abaixar um ou mais membros ao mesmo tempo, e o número N de eventos possíveis de serem realizados a cada instante é dado por:

$$N = (2k - 1)! \tag{2.1}$$

De acordo com a Equação 2.1, um robô bípede ($k = 2$) terá 6 possíveis eventos; são eles: levantar o membro esquerdo, abaixar o membro esquerdo, levantar o membro direito, abaixar o membro direito, levantar ambos os membros ao mesmo tempo, e abaixar ambos os membros ao mesmo tempo. Porém, um robô de 6 membros terá 39 916 800 possíveis eventos, complicando significativamente o sistema de controle necessário. Este valor ainda não leva em conta um possível aumento no número de graus de liberdade em um membro¹ nem a questão fundamental do equilíbrio [9], condições que elevam ainda mais a complexidade do sistema.

Em concordância com Delcomyn [3], a geração e coordenação de movimentos é definida como o “problema” de locomoção através de membros. Há a necessidade, portanto, de pesquisar e desenvolver sistemas de controle mais avançados para permitir o uso efetivo de membros com maior número de graus de liberdade.

2.1.2 Robótica Inspirada em Insetos

Robôs com membros articulados são frequentemente inspirados em animais, já que estes se locomovem com sucesso em uma enorme variedade de terrenos e condições; esta abordagem é comumente chamada de *robótica bioinspirada*. Uma interessante definição deste termo encontra-se em Beer *et al* [1]:

Vários níveis diferentes de inspiração são possíveis, desde vagas semelhanças até emulação de fato. Consideremos a locomoção de robôs. No extremo mais simples de inspiração biológica, podemos emular apenas a observação trivial de que animais possuem pernas ao invés de rodas, ou a observação de que o uso de seis patas por insetos proporciona um suporte particularmente estável. No outro extremo, podemos literalmente tentar emular, em todos os detalhes, uma espécie particular de inseto.²

Casos de bioinspiração em robótica são abundantes na literatura; podemos mencionar [1–3, 9, 10] como exemplos, entre vários outros. A Figura 2.1 mostra um robô hexápode desenvolvido em 1994 por Beer *et al* [1] e baseado na geometria do bicho-pau, com o corpo suspenso pelos membros para adicionar estabilidade.

O estudo de insetos, em particular, é uma importante subárea da robótica bioinspirada, já que tais animais realizam movimentos complexos a partir de controles neuromusculares relativamente simples [3]. Por exemplo, o estudo de como uma simples barata consegue

¹A título de comparação, Bottcher [9] diz que a maioria dos membros mecânicos em robôs possuem três graus de liberdade cada, tornando ainda maior o número dado pela Equação 2.1.

²Trecho traduzido livremente do original em inglês pelo autor desta monografia.

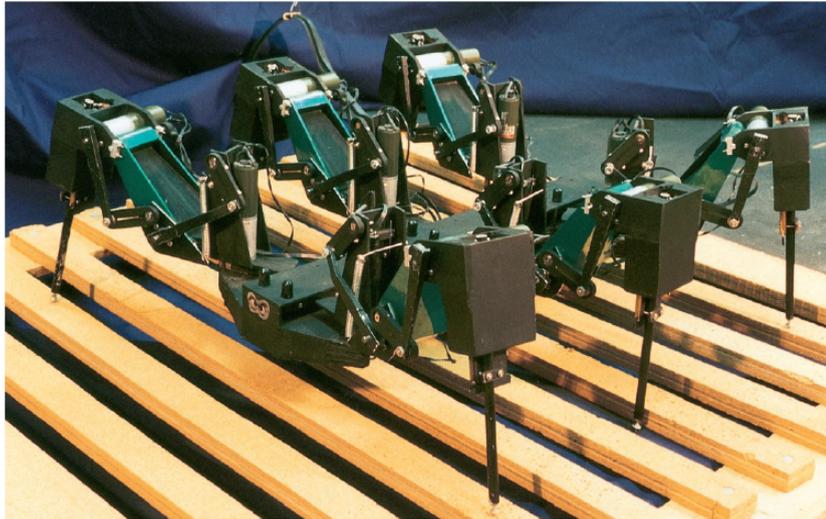


FIGURA 2.1: Robô Hexápode criado por Beer *et al* [1] com design baseado em insetos

controlar suas seis patas em diferentes padrões de marcha para diferentes velocidades pode levar ao desenvolvimento de sistemas de coordenação de marcha mais avançados.

2.2 Entomologia Básica

Foi escolhido o gafanhoto do deserto (*Schistocerca gregaria*), visto na Figura 2.2, como exemplo para estudar a anatomia de um inseto. O corpo de um inseto divide-se em cabeça, tórax e abdome. A cabeça apresenta os olhos, antenas e aparelho bucal; o tórax apresenta as patas e asas; e o abdome não apresenta apêndices. A Figura 2.3 indica as divisões do corpo do inseto.



FIGURA 2.2: O Gafanhoto do Deserto (*Schistocerca gregaria*) [11]

As patas dividem-se fêmur, tíbia e tarso, sendo o tarso o menor dos segmentos nas patas do gafanhoto do deserto - vide Figura 2.4. O inseto apresenta dimorfismo entre as

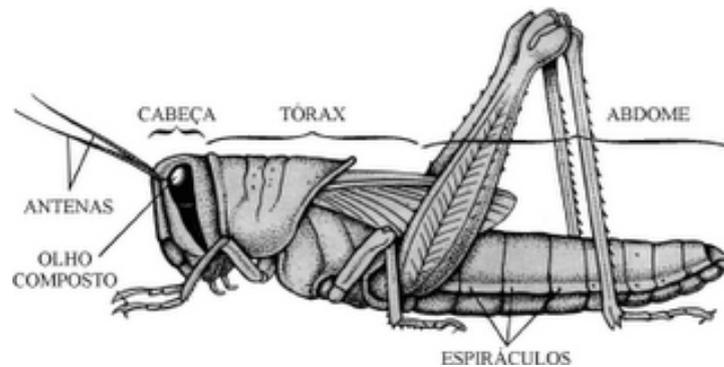


FIGURA 2.3: Esquema do Corpo de um Inseto [12]

patas dianteiras, do meio e traseiras, sendo as traseiras muito maiores que as outras, permitindo ao gafanhoto saltar grandes distâncias.

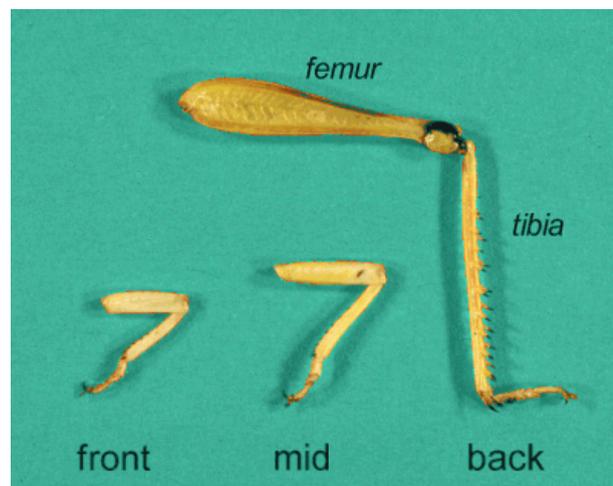


FIGURA 2.4: As Patas de um Gafanhoto do Deserto [13]. Da esquerda para a direita temos as patas dianteira, do meio e traseira.

2.2.1 A Neurobiologia da Marcha de Insetos

O sistema nervoso de insetos constitui um complexo arranjo de sensores sensíveis a informações externas e da fisiologia interna do animal, utilizados para gerar alguma forma de mudança de comportamento [14].

Microscopicamente, o sistema nervoso é composto por células chamadas *neurônios*. Os neurônios se comunicam através de reações elétricas e químicas denominadas *sinapses*, e são classificados de acordo com a sua atividade principal: *neurônios sensoriais* são usados para obter informações variadas e transmiti-las através de sinapses a outras partes do sistema nervoso; *neurônios motores* transmitem impulsos nervosos até os músculos do inseto, excitando-os e fazendo o animal se mover; e *interneurônios* fazem a conexão entre

os neurônios sensoriais e motores [15]. Podemos encarar os neurônios sensoriais como as “entradas” do sistema nervoso, enquanto os neurônios motores seriam as “saídas” [15].

Macroscopicamente, o sistema nervoso se divide em: *sistema nervoso central* (SNC), composto pelo cérebro, gânglios e cordão nervoso ventral; *sistema nervoso visceral* (SNV), que inerva os órgãos; e *sistema nervoso periférico* (SNP), que inerva os músculos e os órgãos dos sentidos [16].

É errado, porém, assumir que o SNP é simplesmente um conglomerado de sensores enquanto o SNC efetua toda a “computação” [17]; uma das características fundamentais do controle de locomoção em insetos é justamente a *hierarquização*. Tomemos como exemplo o controle de marcha: ao invés do SNC controlar todos os aspectos da marcha - isto é, controlar cada movimento de cada membro, estes animais possuem controles *distribuídos* através de circuitos neurais para cada pata [1, 10]. Por exemplo, um movimento de extensão aplicado por um experimentador à tíbia da pata traseira de um gafanhoto irá excitar os neurônios sensores (localizados no fêmur); estes estão em contato com os neurônios motores flexores da tíbia (localizados nos gânglios torácicos), gerando um reflexo de resistência ao movimento imposto [18]. Este reflexo é independente da existência de uma conexão entre o gânglio e o cérebro, ocorrendo mesmo quando o gânglio é isolado do cérebro [15].

Apesar disso, informações do cérebro ainda são necessárias para gerar um padrão de marcha, sendo este órgão chamado de “gerador central de padrões” (*central pattern generator*, em inglês) do sistema. Estudos indicam que o cérebro controla o início, término e mudanças de direção da caminhada [3].

2.2.2 Um Exemplo de Sistema de Controle Distribuído

Para exemplificarmos o sistema de controle distribuído de insetos, tomemos a rede neural distribuída descrita por Beer *et al* [1] para controle de caminhada em robôs hexápodes, baseada em estudos da marcha de baratas; o esquema desta rede encontra-se na Figura 2.5. Cada membro é controlado por um circuito local que consiste de um neurônio marcapasso (indicado pela sigla **P** no diagrama), dois neurônios sensores sensíveis à posição angular do membro (siglas **FAS** e **BAS**), e três neurônios motores (siglas **FT**, **FS** e **BS**). Nota-se que os neurônios marcapasso de todos os membros são identicamente excitados por um neurônio de comando (sigla **C**), e que neurônios marcapasso de membros adjacentes estão conectados entre si. Conexões excitatórias - isto é, conexões nas quais um neurônio estimula o outro a gerar algum sinal de saída - estão marcadas por um triângulo branco, enquanto conexões inibitórias - conexões nas quais um neurônio inibe a geração de um sinal de saída pelo outro - estão marcadas por um círculo preto.

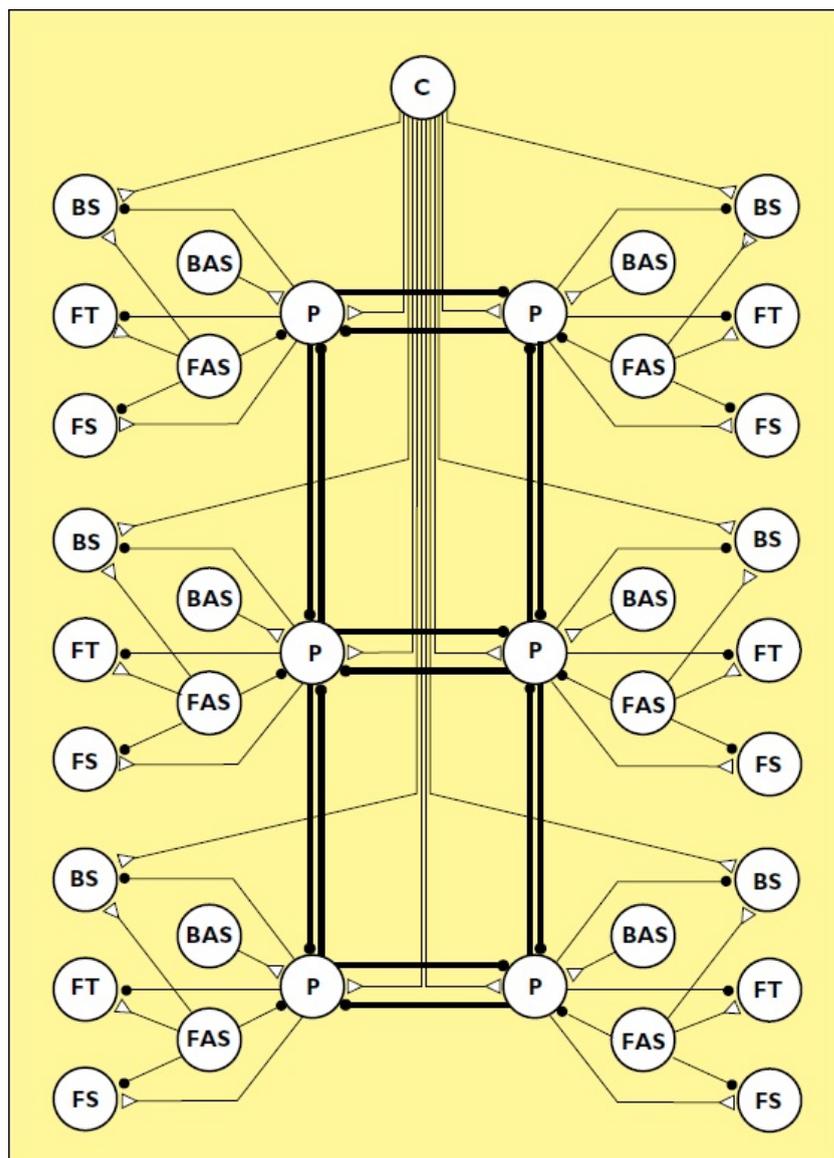


FIGURA 2.5: Esquema de Rede Neural Distribuída para Controle de Locomoção (C: neurônio de comando; P: neurônio marcapasso; conexões excitatórias estão marcadas por um triângulo branco, e conexões inibitórias por um círculo preto) [1]

Ao serem excitados pelo neurônio de comando, os neurônios marcapasso geram um trem de impulsos, cuja densidade de picos por segundo é linearmente dependente do nível de excitação que o neurônio recebe. Ao mesmo tempo, um neurônio marcapasso irá inibir os neurônios marcapasso adjacentes, desencorajando o movimento simultâneo de membros adjacentes e gerando a coordenação necessária para o padrão de marcha do robô. Nota-se que, analogamente ao cérebro de um inseto, o neurônio de comando assume o papel de gerador central de padrões desta rede neural.

Apesar de tais mecanismos já serem suficientes para gerar um padrão básico de marcha, o uso de informações obtidas do sistema sensorial possui um papel crítico em refinar este padrão básico [3].

2.2.3 Realimentação Sensorial Durante a Marcha

As patas dos insetos possuem uma vasta gama de receptores sensoriais, subdivididos em dois tipos³: os *exteroceptores*, que fornecem informações sobre o ambiente no qual o inseto está se movimentando, e se o inseto está encostando em algum objeto; e os *proprioceptores*, que fornecem informações sobre o movimento e posição das juntas e sobre as distensões do exoesqueleto e músculos conforme a pata é movida [15, 19].

Um dos tipos de proprioceptores mais estudados são os *órgãos cordotonais*, que ocorrem em todas as juntas das patas dos insetos e monitoram movimentos das juntas e posição das patas [20]. Tais órgãos também são usados pelos insetos para detetar erros causados pela atração gravitacional e para manter a postura do animal [21].

Em gafanhotos, em particular, o órgão cordotonal femorotibial (FeCO) é um proprioceptor responsável por monitorar os movimentos da tíbia em relação à junta femorotibial. Este órgão consiste de aproximadamente 90 neurônios sensores [7] que codificam informações de posição, velocidade e aceleração da tíbia, ou combinações destes parâmetros [4]. A Figura 2.6 mostra um esquema da localização do FeCO. Este órgão é ligado à tíbia da pata traseira através de um apodeme (não descrito na Figura 2.6) que transmite mecanicamente os movimentos da pata ao FeCO.

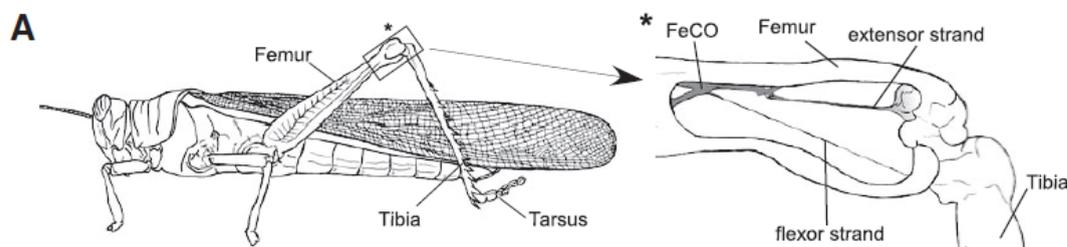


FIGURA 2.6: Localização do FeCO em um Gafanhoto [7]

Apesar de ser objeto de um número relativamente grande de estudos ([4–8], entre vários outros), a caracterização da função de transferência do FeCO enquanto um sistema neural ainda está aquém da desejada. Técnicas de modelagem não-linear tais como a Série de Wiener/Volterra de segunda ordem [22] ou a Análise Não-Linear de Wiener [7], apesar de apresentarem resultados melhores que modelos lineares, ainda apresentam erros médios quadráticos da ordem de 50% ou mais quando comparados a resultados experimentais.

³É válido mencionar que algumas populações de neurônios apresentam atividades mistas e suas classificações como exteroceptores ou proprioceptores não é totalmente clara [15].

2.3 Resposta Atrasada e Informação Mútua

Dentre os trabalhos citados anteriormente, destaca-se o trabalho de Maciel *et al* [8]: este trabalho aponta para a existência de um atraso Δt_{atraso} entre uma excitação mecânica aplicada ao FeCO e a resposta sináptica deste órgão (ver Capítulo 3), e estima este atraso através do cálculo da *informação mútua*.

Considerando duas variáveis aleatórias discretas $x \in \chi$ e $y \in \Upsilon$, é assumido que $p(x)$ e $q(x)$ sejam duas distribuições da variável x . A *entropia*, dada por $H(X)$, pode ser definida como a medida da incerteza de uma variável aleatória. Esta métrica é dada por [23]:

$$H(X) = \sum_{x \in \chi} p(x) \log_2 p(x). \quad (2.2)$$

A *informação mútua* é uma medida da quantidade de informação que uma variável aleatória X contém sobre uma outra variável aleatória Y ; ou seja, ela é uma medida da redução da incerteza de uma variável aleatória Y devido ao conhecimento da variável aleatória X . Assumindo que a distribuição de probabilidade conjunta de X e Y seja dada por $p(x, y)$ e as distribuições de probabilidade marginais sejam dadas por $p(x)$ e $p(y)$, definimos a informação mútua $I(x, y)$ como a entropia relativa entre a distribuição conjunta e o produto das distribuições de x e y [23]:

$$I(X; Y) = \sum_{x \in \chi} \sum_{y \in \Upsilon} p(x, y) \log_2 \frac{p(x, y)}{p(x)p(y)}. \quad (2.3)$$

Desta forma, podemos calcular vários valores de informação mútua entre duas variáveis para diferentes atrasos entre elas, e assumir que o valor de atraso para o qual a informação mútua é máxima é o valor do atraso “real” entre as duas variáveis. A Figura 2.7 apresenta um gráfico típico da informação mútua (eixo vertical) em função do atraso (eixo horizontal, escala em milissegundos) entre duas variáveis.

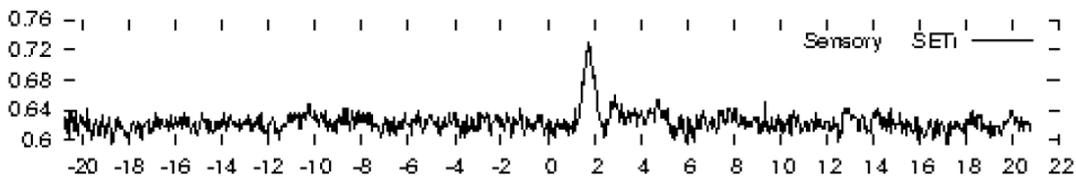


FIGURA 2.7: Gráfico Típico da Informação Mútua (eixo vertical) em função do Atraso (eixo horizontal, escala em milissegundos) entre duas variáveis [8]

Capítulo 3

Materiais e Métodos

3.1 Descrição dos Experimentos

Os dados experimentais aqui analisados foram obtidos a partir de sessões experimentais idênticas a experimentos previamente descritos em outras referências [4–8, 20, 22]; tal procedimento está ilustrado na Figura 3.1 e descrito simplificadaamente nos próximos parágrafos.

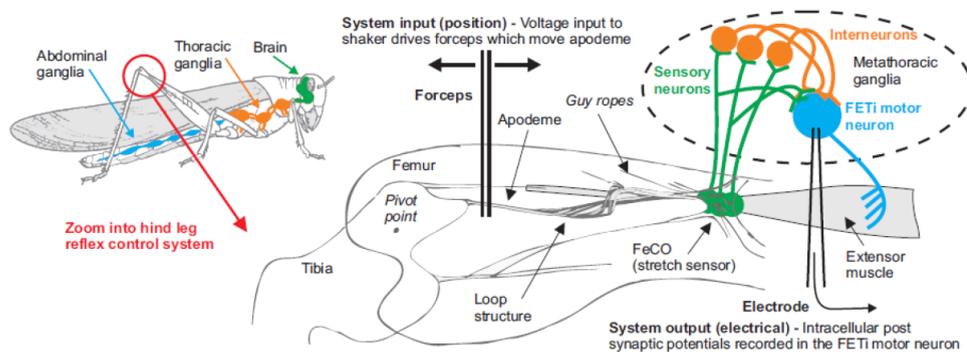


FIGURA 3.1: Descrição do procedimento experimental usado para obter os dados (reproduzido de [22])

Neste procedimento, gafanhotos do deserto adultos machos e fêmeas foram fixados a uma base de argila e tiveram suas patas traseiras fixadas em um ângulo femurotibial de 60° (este ângulo está no meio da faixa linear de movimentos do apodeme do FeCO). Uma pequena janela foi aberta na cutícula do fêmur de forma a expor o apodeme do FeCO, e este foi agarrado pelas pontas de um fórceps e conectado a um excitador mecânico (“vibrador”); desta forma, o apodeme do FeCO era movimentado pelo fórceps de forma proporcional à tensão elétrica aplicada ao vibrador. Uma segunda janela foi aberta no tórax de forma a expor o gânglio metatorácico, e microeletrodos com resistência DC de

50 – 80M Ω foram inseridos nos gânglios no ponto de conexão dos neurônios do FeCO com o gânglio. A Figura 3.2 apresenta um esquema dos grupos de neurônios presentes no gânglio metatorácico; os sinais aqui analisados foram obtidos por eletrodos conectados à região indicada pelo círculo vermelho.

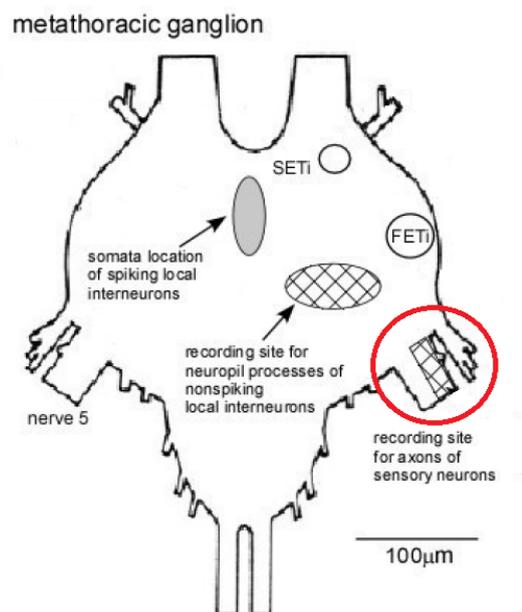


FIGURA 3.2: Local de Obtenção dos Sinais do FeCO no Gânglio Metatorácico (adaptado de [8])

Um gerador de sinais foi usado para gerar ruído branco gaussiano limitado em banda de 0 a 200 Hz. Este sinal foi filtrado usando dois filtros passa-baixas com frequências de corte $f_{c1} = 27Hz$ e $f_{c2} = 58Hz$, gerando os sinais aqui denominados x_1 e x_2 . O vibrador foi então excitado alternadamente com os sinais x , e a resposta do FeCO - aqui denominada sinal y - foi gravada a partir do eletrodo ligado ao gânglio. Várias sessões experimentais foram realizadas, e os resultados eram armazenados e nomeados utilizando o padrão *ID-abb*, sendo a um número indicando a sessão e bb um número indicando a gravação.

Os arquivos obtidos foram então inspecionados visualmente para selecionarmos segmentos apropriados para a nossa análise. Buscamos selecionar segmentos contendo um alto número de impulsos na resposta do FeCO e evitar segmentos contendo erros variados de gravação, tais como variações de baixíssimas frequências (*DC drift*), segmentos com gravações interrompidas e artefatos de alta amplitude (maiores que a amplitude dos impulsos analisados). A lista de arquivos selecionados, a largura de banda do sinal de excitação utilizado e a duração (em segundos) dos segmentos analisados estão na Tabela 3.1. A Figura 3.3 exibe um segmento típico dos sinais x_1 e y obtidos.

TABELA 3.1: Gravações Seleccionadas para Análise

Nome do Arquivo	Largura de Banda (Hz)	Duração do segmento (s)
ID-773	27	48,96
ID-774	27	12,89
ID-778	27	22,36
ID-781	27	54,15
ID-923	27	57,29
ID-924	58	71,82
ID-929	27	36,49
ID-930	58	24,20
ID-932	27	24,08
ID-933	58	16,96
ID-935	58	31,92
ID-937	27	52,50
ID-938	58	18,05
ID-942	27	33,46
ID-943	58	47,37
ID-945	27	37,29
ID-946	58	46,21

Observou-se que a resposta do FeCO a excitação mecânica constitui-se de uma série de impulsos, cuja densidade varia de gravação para gravação e, em alguns casos, ao longo do experimento.

Deve-se ressaltar que o procedimento acima descrito foi executado durante várias sessões, e em alguns casos os equipamentos utilizados foram configurados de maneira diferente. Como resultado, os arquivos pertencentes ao grupo 9 (identificados por ID-9xx) possuem amplitude muito reduzida quando comparados aos arquivos pertencentes ao grupo 7 (identificados por ID-7xx); esta diferença pode ser observada na Seção 4.1. Apesar disto dificultar a comparação de alguns resultados entre arquivos diferentes, a comparação dos resultados obtidos em um mesmo arquivo ou em arquivos de um mesmo grupo não são afetadas.

3.2 O Fenômeno dos Impulsos Duplos

Ao longo do experimento, foi constatado um fenômeno peculiar: apesar da maioria dos impulsos possuírem amplitude aproximadamente constante, alguns impulsos de menor amplitude apareciam esporadicamente, sempre localizados dentro de uma curta janela de tempo após um impulso de amplitude normal; tais fenômenos são visíveis na Figura 3.3.

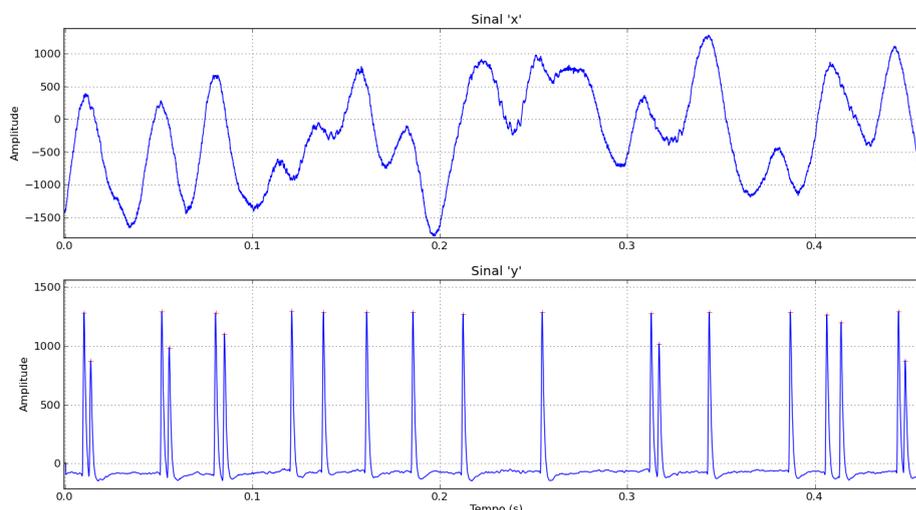


FIGURA 3.3: Exemplo de Sinais x_1 e y Obtidos (eixo vertical em unidades arbitrárias, eixo horizontal em segundos)

Através de experimentação direta, foi obtido um valor ótimo de 6 milissegundos para esta janela. A Figura 3.4 mostra um exemplo típico de tal fenômeno de “impulsos duplos”. A reta vermelha representa o atraso de propagação Δt_{atraso} entre x e y ; portanto, presume-se que o trecho indicado em x seja responsável por gerar os impulsos identificados em y .

A letra I é então designada para denominar genericamente os impulsos localizados nos sinais. Impulsos simples são identificados por I_s . Na ocasião de um “impulso duplo”, denominamos o impulso de amplitude normal como *impulso primário*, identificado por I_1 , e o impulso de menor amplitude ocorrendo até 6 milissegundos após o primário como *impulso secundário*, identificado por I_2 . Chamaremos o instante no qual ocorreu I_s de t_s , o instante no qual ocorreu I_1 de t_1 , e o instante no qual ocorreu I_2 de t_2 .

3.2.1 Hipóteses para o Surgimento dos Impulsos Duplos

Em comunicação pessoal com o Dr. Philip Newland (coautor de várias das referências utilizadas e um dos cientistas responsáveis por executar o experimento acima descrito), este informou que considerava o aparecimento destes impulsos duplos como um fenômeno não-correlacionado com a resposta do FeCO. A hipótese do Dr. Newland é que, ao ser introduzido nos neurônios do FeCO, o eletrodo perfurou o neurônio alvo e atingiu um outro neurônio por baixo deste; o eletrodo então receberia a resposta de dois neurônios quando o desejado era receber apenas de um, e os impulsos secundários seriam originados desta “comunicação cruzada” oriunda do segundo neurônio.

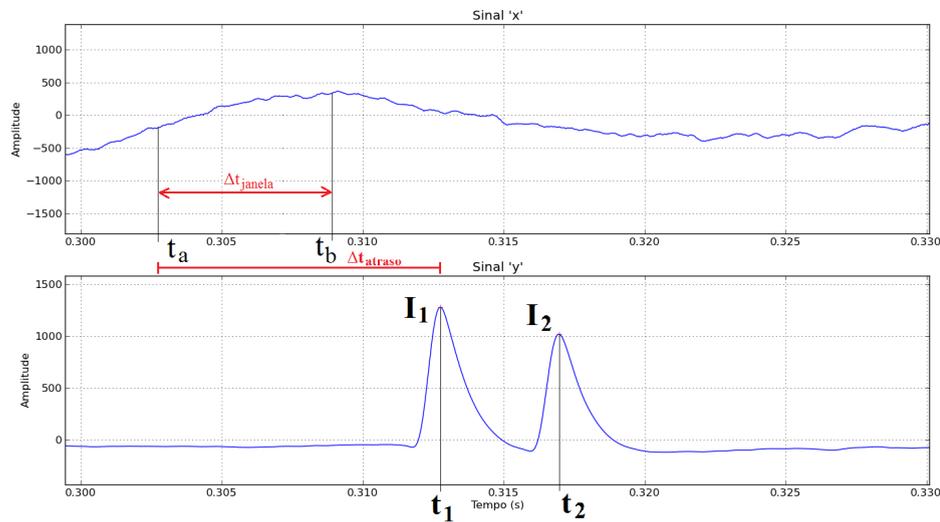


FIGURA 3.4: Exemplo de Impulso Duplo (eixo vertical em unidades arbitrárias, eixo horizontal em segundos; a reta vermelha representa o atraso Δt_{atraso})

Apesar da opinião do Dr. Newland, formulou-se uma hipótese diferente: de que os “impulsos duplos” poderiam ocorrer quando o FeCO fosse estimulado acima de um certo limiar dentro de uma curta janela de tempo. Assumindo que o FeCO responda diretamente à amplitude da excitação mecânica (isto é, o sinal x), supõe-se que a amplitude do sinal excitatório correspondente a um impulso secundário seria maior do que a amplitude do sinal excitatório correspondente ao impulso primário que o antecede - ou seja, o sinal de excitação estaria crescendo durante a ocorrência de um impulso secundário. Levando em conta o atraso Δt_{atraso} existente entre a excitação mecânica x e a resposta y do FeCO, tal hipótese pode ser expressa pela seguinte inequação:

$$x(t_2 - \Delta t_{atraso}) > x(t_1 - \Delta t_{atraso}) \quad (3.1)$$

À Equação 3.1 damos o nome de *Hipótese 1*.

Uma variação desta nova hipótese é a de que o FeCO apresenta uma resposta amortecida a excitação mecânica, respondendo primariamente à velocidade aplicada pelo fórceps - ou seja, à integral do deslocamento do fórceps. Caso esta hipótese esteja correta, imagina-se que a integral do sinal excitatório x calculada em uma janela de tempo após o instante correspondente a um impulso estará relacionada à probabilidade de ocorrência de um impulso secundário. A grosso modo, se a integral da excitação dentro da janela de tempo for maior que um certo limiar α , o FeCO será superexcitado e ocorrerão impulsos duplos; em caso contrário, ocorrerá apenas um impulso simples.

Para um impulso (simples ou duplo) ocorrendo no instante t , levando em conta o atraso Δt_{atraso} existente entre a excitação mecânica x e a resposta y do FeCO e assumindo que a janela de tempo tenha duração Δt_{janela} , tal hipótese pode ser expressa pela inequação

$$\int_{t_a}^{t_b} x(t) dt \begin{cases} > \alpha & \text{se } I(t_a) \text{ for } I_1, \\ < \alpha & \text{se } I(t_a) \text{ for } I_s, \end{cases} \quad (3.2)$$

sendo t_a e t_b (ver Figura 3.4) definidos por

$$\begin{aligned} t_a &= t - \Delta t_{atraso}, \\ t_b &= t_a + \Delta t_{janela}. \end{aligned}$$

À Equação 3.2 damos o nome de *Hipótese 2*, e assumimos $\alpha = 0$ para a verificação.

3.3 Processamento em Python

Para verificar as hipóteses acima descritas, um algoritmo foi desenvolvido em ambiente IPython [24] rodando em um computador com processador Intel Core i5-450M e 4GB de memória RAM com sistema operacional Linux (Ubuntu 11.10). As gravações eram marcadas em uma lista contendo a identificação (ID) da gravação e as amostras inicial e final do segmento a ser analisado. O algoritmo encontra-se descrito em detalhes no Apêndice 6. Os resultados buscados em cada arquivo foram:

- Dentro do conjunto dos impulsos duplos encontrados, calcular a probabilidade de ocorrência da Hipótese 1 (expressa pela Equação 3.1); para isto, divide-se o número de vezes que a hipótese se confirmou pelo número total de impulsos duplos;
- Dentro do conjunto de todos os impulsos encontrados, calcular a probabilidade de ocorrência da Hipótese 2 (expressa pela Equação 3.2); para isto, divide-se o número de vezes que a hipótese se confirmou pelo número total de impulsos simples e duplos;
- Calcular a média $\mu_{simples}$ e o desvio padrão $\sigma_{simples}$ do conjunto dos resultados da integral 3.2, calculada para todos os impulsos simples do arquivo;
- Calcular a média μ_{duplo} e o desvio padrão σ_{duplo} do conjunto de resultados da integral 3.2, calculada para todos os impulsos duplos do arquivo;
- Para cada arquivo, gerar um histograma comparando os resultados da integral 3.2 calculada separadamente para todos os impulsos simples e para todos os impulsos duplos do arquivo.

O algoritmo foi executado seguidas vezes para diferentes gravações; o tempo de execução foi de aproximadamente dez minutos para cada gravação. A parte do algoritmo responsável por um tempo de execução desta ordem é o cálculo do atraso entre os sinais; caso esta parte seja removida e os atrasos sejam informados ao programa, o tempo de execução cai para menos de um minuto para cada gravação.

Capítulo 4

Resultados e Discussão

4.1 Resultados

Os resultados obtidos com o processamento dos arquivos estão descritos na Tabela 4.1. As Figuras 4.1 a 4.2 apresentam os histogramas para cada gravação com x_1 como sinal de excitação, e as Figuras 4.3 a 4.4 apresentam os histogramas para cada gravação com x_2 como sinal de excitação; os histogramas na cor azul representam os resultados dos impulsos simples, enquanto os de cor verde representam os impulsos duplos. Para cada histograma, foram também calculados a média μ e o desvio padrão σ dos valores usados, e distribuições gaussianas de média μ e o desvio padrão σ foram desenhadas nas Figuras usando linhas pontilhadas.

Aqui relembramos que, devido a diferenças no procedimento experimental, os arquivos identificados por ID-9xx possuem amplitude muito menor que os identificados por ID-7xx; isto não afeta as comparações dos resultados obtidos de um mesmo arquivo ou de arquivos de um mesmo grupo. De qualquer forma, os resultados considerados mais relevantes (probabilidade de ocorrência da Hipótese 1, probabilidade de ocorrência da Hipótese 2, média e desvio padrão dos resultados das integrais para impulsos simples e duplos) são valores normalizados e não são afetados por tal variação.

TABELA 4.1: Resultados Obtidos

Arquivo	Atraso (s)	Duração (s)	Impulsos Simples	Impulsos Duplos	Razão duplos simples	Razão impulsos segundo	Prob. Hip. 1	Prob. Hip. 2	$\mu_{simples}$	μ_{duplos}	$\sigma_{simples}$	σ_{duplos}
$f_c = 27$ Hz												
ID-773	0,014	48,96	1385	13	0,0094	28,55	0,7692	0,6923	0,9189	1,5847	1,7643	1,8765
ID-774	0,0199	12,89	450	119	0,2644	44,14	0,5126	0,5378	-0,8174	-0,0548	1,5990	1,5771
ID-778	0,0198	22,36	467	13	0,0278	21,46	0,6154	0,7692	-0,3923	0,8880	1,6518	1,6610
ID-781	0,0116	54,15	1011	148	0,1464	21,40	0,9392	0,9189	1,9897	2,1738	1,6107	1,6644
ID-923	0,0191	57,29	1048	279	0,2662	23,16	0,6452	0,7276	-2,1022e-5	4,9889e-5	11,3372e-5	10,3300e-5
ID-929	0,0205	36,50	1472	378	0,2568	50,69	0,4206	0,5053	-5,2410e-5	-0,2715e-5	10,6250e-5	9,6706e-5
ID-932	0,0207	24,08	1055	234	0,2218	53,54	0,5513	0,6111	-4,9777e-5	2,0387e-5	11,8859e-5	9,5449e-5
ID-937	0,0295	52,50	679	169	0,2489	16,15	0,6154	0,7101	-2,9197e-5	4,7569e-5	10,9869e-5	10,3318e-5
ID-942	0,0210	33,46	1628	27	0,0166	49,46	0,2963	0,3333	-2,5881e-5	-5,9083e-5	13,0955e-5	9,4619e-5
ID-945	0,0259	37,29	1141	272	0,2384	37,89	0,9375	0,9485	9,2847e-5	15,1913e-5	10,4513e-5	9,8132e-5
$f_c = 58$ Hz												
ID-924	0,0183	71,82	2847	78	0,0274	40,73	0,3718	0,3590	1,0312e-5	-6,0949e-5	18,6798e-5	18,3885e-5
ID-930	0,0205	24,20	1355	28	0,0207	57,15	0,5000	0,5714	1,9429e-5	2,1707e-5	18,4395e-5	17,9374e-5
ID-933	0,0206	16,96	967	22	0,0228	58,32	0,4545	0,3636	1,0941e-5	-0,7516e-5	18,7350e-5	15,0872e-5
ID-935	0,0218	31,92	1499	4	0,0027	47,09	0,0000	0,0000	1,2289e-5	-14,8947e-5	18,2237e-5	45,6908e-5
ID-938	0,0193	18,04	1097	114	0,1039	67,11	0,5000	0,4298	1,3551e-5	-2,8958e-5	19,3587e-5	18,9531e-5
ID-943	0,0217	47,37	2726	11	0,0040	57,78	0,5454	0,7273	0,8073e-5	8,9106e-5	19,1521e-5	19,5424e-5
ID-946	0,0239	46,21	1966	169	0,0859	46,20	0,4201	0,4320	-2,0846e-5	-2,5598e-5	19,2860e-5	19,3763e-5

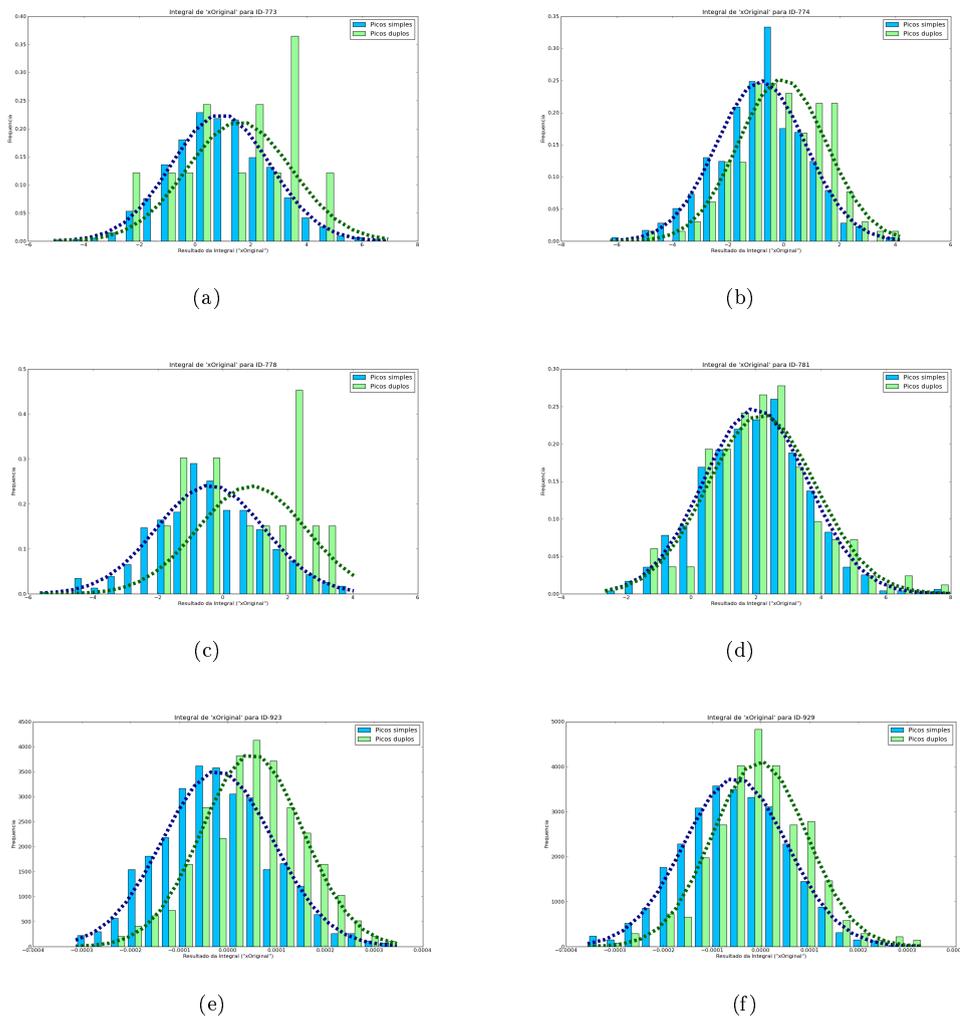


FIGURA 4.1: Histogramas das Integrais 1 a 6 dos sinais x_1 de excitação - (a) corresponde ao arquivo ID-773, (b) corresponde ao arquivo ID-774, (c) corresponde ao arquivo ID-778, (d) corresponde ao arquivo ID-781, (e) corresponde ao arquivo ID-923 e (f) corresponde ao arquivo ID-929. Resultados relativos aos impulsos simples estão em azul, resultados relativos aos impulsos duplos em verde, e as linhas pontilhadas representam curvas gaussianas com os mesmos valores de μ e σ dos resultados experimentais.

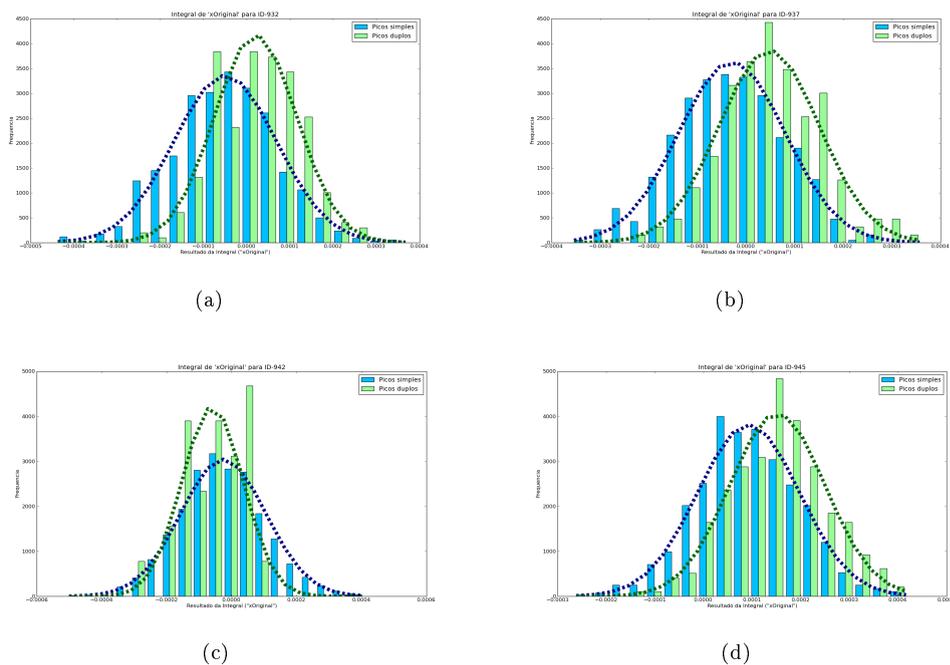


FIGURA 4.2: Histogramas das Integrais 7 a 10 dos sinais x_1 de excitação - (a) corresponde ao arquivo ID-932, (b) corresponde ao arquivo ID-937, (c) corresponde ao arquivo ID-942, e (d) correspondente ao arquivo ID-945. Resultados relativos aos impulsos simples estão em azul, resultados relativos aos impulsos duplos em verde, e as linhas pontilhadas representam curvas gaussianas com os mesmos valores de μ e σ dos resultados experimentais.

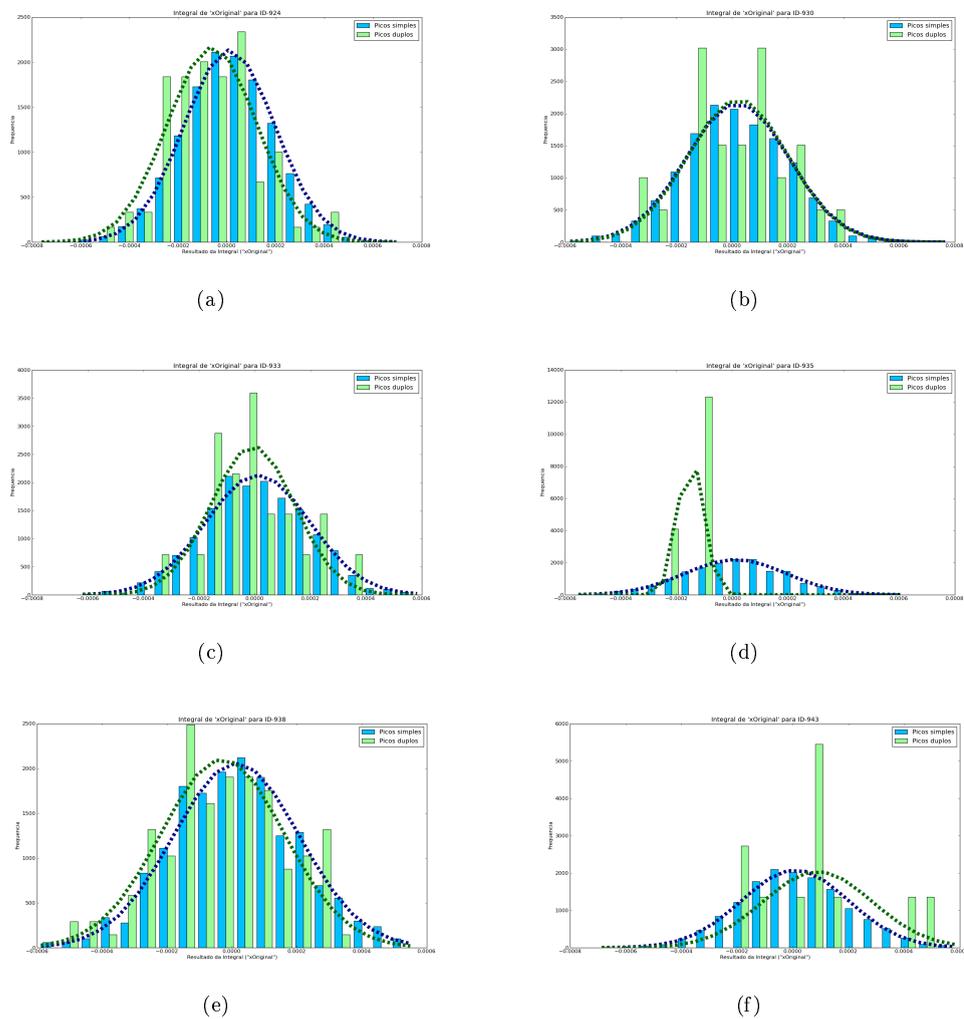


FIGURA 4.3: Histogramas das Integrais 1 a 6 dos sinais x_2 de excitação - (a) corresponde ao arquivo ID-924, (b) corresponde ao arquivo ID-930, (c) corresponde ao arquivo ID-933, (d) corresponde ao arquivo ID-935, (e) corresponde ao arquivo ID-938 e (f) corresponde ao arquivo ID-943. Resultados relativos aos impulsos simples estão em azul, resultados relativos aos impulsos duplos em verde, e as linhas pontilhadas representam curvas gaussianas com os mesmos valores de μ e σ dos resultados experimentais.

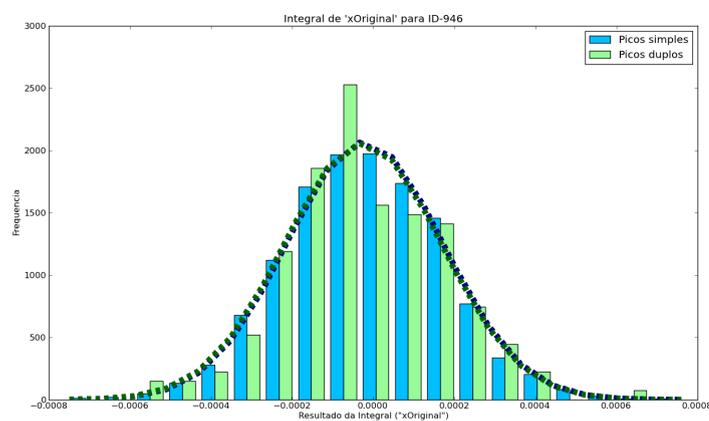


FIGURA 4.4: Histograma da Integral 7 do sinal x_2 de excitação, correspondente ao arquivo ID-946. Resultados relativos aos impulsos simples estão em azul, resultados relativos aos impulsos duplos em verde, e as linhas pontilhadas representam curvas gaussianas com os mesmos valores de μ e σ dos resultados experimentais.

4.2 Discussão

Observando os resultados mostrados na Seção 4.1 e, em particular, na Tabela 4.1, podemos fazer algumas observações.

4.2.1 Atraso

O atraso de propagação entre a excitação mecânica e a resposta do FeCO para os arquivos com excitação dada por x_1 varia entre 11,6 e 25,9 milissegundos, com um valor médio de 19,2 ms e um desvio padrão de 0,37 ms. Já para os arquivos com excitação dada por x_2 , o atraso varia entre 18,3 e 23,9 ms, com um valor médio de 20,9 ms e um desvio padrão de 1,70 ms; notamos que os valores médios são bem próximos.

Estes valores estão em acordo com os resultados de Kondoh *et al* [4], Newland e Kondoh [5, 6], Vidal-Gadea *et al* [7] e Jing *et al* [25]; todos estes trabalhos apontam para um atraso entre a excitação mecânica e a resposta dos interneurônios entre o FeCO e os neurônios motores (ou seja, as respostas foram medidas em um ponto após a resposta do FeCO) entre 20 a 35 ms. Por tratar-se de uma via neural mais longa que a via aqui analisada e pelos atrasos por eles obtidos serem maiores que o nosso, concluímos que os valores de atraso aqui obtidos estão em concordância com as fontes citadas acima.

4.2.2 Número Total e Relativo de Impulsos

Ao analisar a proporção entre o número total de impulsos em um sinal e a sua duração em segundos, verificamos que para os sinais que usaram x_1 como excitação, esta razão varia entre 16,15 e 53,54 impulsos por segundo, com média 34,64 impulsos por segundo; para os sinais que usaram x_2 como excitação, esta razão varia entre 40,73 e 67,11, com média de 53,48 impulsos por segundo.

Observa-se também que, para os casos que usaram x_1 como excitação, a proporção de impulsos duplos para impulsos simples varia entre 0,009 e 0,104 com uma média de 0,167; para os casos que usaram x_2 como excitação, a proporção de impulsos duplos para impulsos simples varia entre 0,026 e 0,2395 com uma média de 0,038.

4.2.3 Verificação das Hipóteses

Ao localizarmos todos os impulsos duplos em um arquivo, podemos então analisar a excitação mecânica (x) nos instantes relacionados aos impulsos no sinal do FeCO (y), conforme indicado na Figura 3.4, e verificar as Hipóteses 1 e 2 descritas na Seção 3.2.1.

A Hipótese 1 propõe que a amplitude do sinal x relativa ao impulso secundário será maior que a amplitude relativa ao impulso primário; para os casos em que a excitação escolhida foi x_1 , a probabilidade de ocorrência desta hipótese variou entre 0,2963 e 0,9392, com um valor médio de 0,6303. Para os casos com x_2 como excitação, a probabilidade de ocorrência desta hipótese variou entre 0 e 0,5454, com um valor médio de 0,3988.

Já a Hipótese 2 propõe que a integral do sinal x entre os instantes t_a e t_b (ver Figura 3.4) será maior para os casos em que ocorrerem picos duplos; para os casos cuja excitação foi x_1 , a probabilidade de ocorrência desta hipótese variou entre 0,3333 e 0,9485, com um valor médio de 0,6754. Para os casos cuja excitação foi x_2 , a probabilidade de ocorrência desta hipótese variou entre 0 e 0,7272, com um valor médio de 0,4119.

Os resultados para x_1 parecem apontar para a validação das hipóteses propostas: a média da probabilidade de ocorrência das hipóteses resultou sempre em um valor maior que 0,5, o que aparenta indicar uma correlação entre a amplitude e a integral do sinal de excitação e a resposta do FeCO. Já os resultados para x_2 resultaram em médias um pouco mais baixas; apesar destes resultados enfraquecerem as nossas hipóteses, a diferença dos resultados entre os grupos aponta mais uma vez para uma relação entre o surgimento de impulsos duplos e a largura de banda do sinal de excitação.

Outros dados interessantes surgem do estudo da média e desvio padrão dos resultados das integrais para picos duplos e simples. Primeiramente, notamos que a média dos resultados relativos aos picos duplos (μ_{duplo}) é maior que a média relativa aos picos simples ($\mu_{simples}$) em 90% dos arquivos cuja excitação é dada por x_1 , mas apenas 28% nos arquivos com x_2 como excitação. Esta observação é visível nos histogramas das Figuras de 4.1 a 4.4, ao compararmos as posições do ponto médio das curvas gaussianas. Também notamos que os desvios padrão σ de todos os casos (impulsos simples e duplos, sinal de excitação x_1 ou x_2) são bem próximos, caracterizando que todas as situações possuem uma dispersão similar de valores. Mais uma vez, os resultados para x_1 parecem confirmar as hipóteses propostas, enquanto os resultados para x_2 são menos conclusivos.

4.2.4 Discussão Geral

Os resultados acima descritos indicam que o modelo adotado para a formulação das hipóteses está, no mínimo, incompleto. Observamos uma correspondência entre a largura de banda do sinal de excitação e a “densidade” de impulsos na resposta do FeCO - isto é, um aumento na largura de banda do sinal leva ao surgimento de mais impulsos na resposta do FeCO - porém a proporção entre impulsos duplos e simples aparenta ser afetada de maneira contrária - isto é, há uma diminuição na proporção entre impulsos duplos e simples ao aumentar a largura de banda do sinal.

Analisando a integral do sinal de excitação dentro de uma curta janela de tempo, é visível uma correlação entre estes valores e a aparição de impulsos duplos para os casos em que o FeCO foi excitado com o sinal x_1 - isto é, com menos componentes de alta frequência; os casos com x_2 já aparentam indicar a conclusão oposta.

Uma possível explicação para estes resultados é que as hipóteses propostas sejam válidas, mas que efeitos secundários sensíveis a altas frequências estejam afetando o aparecimento dos impulsos duplos; tal situação explicaria como os resultados obtidos com x_1 tendem a validar as hipóteses sugeridas, mas os casos com x_2 não. Acreditamos, portanto, que o modelo proposto de surgimento de impulsos duplos está incompleto e necessita de mais estudos. Devemos ressaltar, porém, que a análise feita nesta monografia restringiu-se a um número muito pequeno de casos analisados, e que mesmo obtendo resultados positivos em todos os casos, não poderíamos validar completamente as hipóteses.

Capítulo 5

Conclusão

Este trabalho propôs o estudo de uma pequena parte do sistema locomotor de gafanhotos; sabe-se que o entendimento de como estes animais caminham pode ajudar no desenvolvimento de sistemas de controle mais avançados para robôs com membros articulados. Este estudo foi focado no comportamento de um proprioceptor localizado na pata do gafanhoto e a sua resposta a excitações mecânicas; em particular, duas hipóteses foram consideradas para explicar o surgimento dos eventos denominados “impulsos duplos”. Apesar de ser tópico de um grande número de pesquisas, nenhum material analisando estes impulsos duplos foi encontrado durante a pesquisa bibliográfica desenvolvida por este autor.

Um banco de dados coletado experimentalmente foi processado usando um programa desenvolvido em linguagem Python. Este programa visava principalmente identificar impulsos duplos ocorrendo nos sinais e extrair parâmetros do sinal de excitação correspondentes a cada impulso. A simples observação dos resultados já demonstra algumas disparidades entre os impulsos simples e duplos; notamos particularmente que a integral do sinal de excitação dentro de uma pequena janela de tempo tende a dar resultados maiores para os impulsos duplos do que para os simples nos casos em que a excitação não continha componentes de alta frequência (entre 27 e 58 Hz).

Os resultados obtidos para sinais de excitação com maior largura de banda não reforçaram a validade das hipóteses propostas, e as correlações observadas são relativamente fracas. Ainda assim, por analisar um número de “amostras” (gravações) muito reduzido, dificilmente poderíamos obter resultados conclusivos deste trabalho.

Acredita-se que este trabalho indique uma relação entre a largura de banda do sinal de excitação e o aparecimento de impulsos duplos na resposta neural do FeCO, e que o modelo aqui proposto necessite de complementação. A análise de um número maior de

gravações permanece como sugestão para trabalhos futuros. Sugerimos também o uso de sinais de rampa no sinal de excitação mecânica x ; acreditamos que sinais contendo rampas de diferentes amplitudes mínimas e máximas e diferentes “taxas de subida” (*slew rate*) poderiam fornecer mais informações a respeito do surgimento de impulsos duplos na resposta do FeCO.

Referências Bibliográficas

- [1] Beer, R. *et al.* “Biologically Inspired Approaches to Robotics: What can we learn from insects?”. *Communications of the Association for Computing Machinery*, Vol. 40, No. 3:30–38, Março 1997.
- [2] Altendorfer, R. *et al.* “RHex: A Biologically Inspired Hexapod Runner”. *Autonomous Robots*, Vol. 11, No. 3:207–213, Novembro 2001.
- [3] Delcomyn, F. “Insect Walking and Robotics”. *Annual Review of Entomology*, Vol. 49:51–70, Janeiro 2004.
- [4] Kondoh, Y. *et al.* “Dynamics of Neurons Controlling Movements of a Locust Hind Leg: Wiener Kernel Analysis of the Responses of Proprioceptive Afferents”. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 73, No. 5:1829–1842, Maio 1995.
- [5] Newland, P. e Kondoh, Y. “Dynamics of Neurons Controlling Movements of a Locust Hind Leg II. Flexor Tibiae Motor Neurons”. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 77: 1731–1746, Abril 1997.
- [6] Newland, P. e Kondoh, Y. “Dynamics of Neurons Controlling Movements of a Locust Hind Leg III. Extensor Tibiae Motor Neurons”. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 77:3297–3310, Dezembro 1997.
- [7] Vidal-Gadea, A. G. *et al.* “Coding Characteristics of Spiking Local Interneurons During Imposed Limb Movements in the Locust”. *Journal of Neurophysiology*, Vol. 103:603–614, Fevereiro 2010.
- [8] Maciel, C. *et al.* “Inference About Multiple Pathways in Motor Control Limb in Locust”. In *Proc. International Conference of Bio-Inspired Systems and Signal Processing*, pages 69–75, 2012.
- [9] Bottcher, S. “Principles of Robot Locomotion”. Seminário “Human-Robot Interaction”, Universidade Técnica de Dortmund, Alemanha, Junho 2006. URL <http://www2.cs.siu.edu/~hexmoor/classes/CS404-S09/RobotLocomotion.pdf>. Acessado no dia 28 de Maio de 2012.

- [10] Pfeiffer, F. *et al.* “Six-legged technical walking considering biological principles”. *Robots and Autonomous Systems*, Vol. 14, No. 2-3:223–232, Maio 1995.
- [11] DOE Joint Genome Institute. Why sequence desert locusts (*Schistocerca Gregaria*)? URL <http://www.jgi.doe.gov/sequencing/why/desert-locust.html>. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [12] Trocas Gasosas nos Animais. URL <http://10-1-modulosrecorrente.blogspot.com.br/2008/05/trocas-gasosas-nos-animais.html>. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [13] Heitler, W. J.
- [14] da Silva, N. “Sistema Nervoso dos Insetos”. Notas de aula da disciplina “Entomologia Agrícola”, do Laboratório de Entomologia e Acarologia Agrícola da Universidade Federal do Amazonas, Agosto 2011. URL <http://www.entomologia.ufam.edu.br/Aulas/SistemaNervoso.ppt>. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [15] Burrows, M. *The Neurobiology of an Insect Brain*. Oxford University Press, EUA, 1996.
- [16] Leite, G. “Entomologia Básica”. Apostila do Instituto de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais, 2011. URL http://www.ica.ufmg.br/insetario/images/apostilas/ap_ent_basica.pdf. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [17] Matheson, T. “Invertebrate Nervous Systems”. Publicação online em *Encyclopedia of Life Sciences* (eLS), Outubro 2002. URL <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1038/npng.els.0003637/pdf>. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [18] Burrows, M. “Parallel processing of proprioceptive signals by spiking local interneurons and motor neurons in the locust”. *Journal of Neuroscience*, Vol. 7:1064–1080, Abril 1987.
- [19] Wildman, M. “Connections Between Thoraco-coxal Proprioceptive Afferents and Motor Neurons In The Locust”. *Journal of Experimental Biology*, Vol. 203:435–445, Fevereiro 2000.
- [20] Meruelo, A. “Can artificial neural networks model neuronal responses?”. Tese de Mestrado apresentada ao “Institute of Sound and Vibration Research” da Universidade de Southampton, Inglaterra.
- [21] Field, L. e Matheson, T. “Chordotonal Organs of Insects”. *Advances in Insect Physiology*, Vol. 27:1–228, 1998.

-
- [22] Dewhirst, O. *et al.* “Neuromuscular Reflex Control of Limb Movement - Validating Models of the Locust Hind Leg Control System using Physiological Input Signals”. In *Proc. 4th International IEEE EMBS Conference on Neural Engineering*, pages 689–692, 2009.
- [23] Cover, T. e Thomas, J. *Elements of Information Theory*. John Wiley & Sons, EUA, 2006.
- [24] IPython Interactive Computing. URL <http://ipython.org/>. Acessado no dia 29 de Maio de 2012.
- [25] Jing, X. *et al.* “Understanding neuronal systems in movement control using Wiener/-Volterra kernels: A dominant feature analysis”. *Journal of Neuroscience Methods*, Vol. 203:220–232, Janeiro 2012.

Algoritmo

Este Apêndice contém o algoritmo descrito na Seção 3.3 para testar as hipóteses descritas na Seção 3.2.1. O sinal de excitação mecânico é dado por x , e o sinal de resposta do FeCO é dado por y .

- Localizar todos os impulsos no sinal y e armazenar o instante $t_{impulso}$ de cada impulso;
- Obter o atraso Δt_{atraso} entre o sinal de excitação e a resposta do FeCO através da informação mútua;
- Marcar como impulsos duplos os impulsos cujo intervalo de tempo seja menor que 6 milissegundos e maior que 1,5 milissegundos¹, e cuja amplitude seja maior que $max(y)/4$;
- Para cada impulso duplo, obter os instantes de ocorrência $t_{impulso1}$ e $t_{impulso2}$ dos impulsos primário e secundário;
- Para cada impulso duplo localizado, comparar e armazenar os valores do sinal $x(t_{impulso1} - \Delta t)$ e $x(t_{impulso2} - \Delta t)$;
- Calcular a porcentagem de casos em que $x(t_{impulso1} - \Delta t) < x(t_{impulso2} - \Delta t)$;
- Para cada impulso (simples e duplos), calcular e armazenar a integral de x dentro do intervalo $[t_{impulso1} - \Delta t_{atraso}, t_{impulso1} - \Delta t_{atraso} + 0.006]$ (em segundos);
- Calcular a porcentagem dos casos em que a integral seja positiva;
- Calcular separadamente os histogramas do conjunto de resultados das integrais para impulsos simples e para impulsos duplos;
- Calcular a média e o desvio padrão do conjunto de resultados das integrais.

¹A exigência de um intervalo entre impulsos maior que 1,5 milissegundos deve-se à capacidade do algoritmo de localização de impulsos de localizar um mesmo impulso duas vezes caso este intervalo mínimo não seja definido. Este valor foi definido experimentalmente