

O cerebelo e a teoria de controle na coordenação de movimentos

VIEIRA, Marcus Fraga^{1,2} e KOHN, André Fábio¹

¹ Laboratório de Eng. Biomédica, EPUSP, Depto. de Eng. Eletrônica, Cx.P. 61548, CEP-05424-970. São Paulo, SP.

² Faculdade de Educação Física, Universidade Federal de Goiás. Goiânia, GO.

Resumo - O grande esforço no sentido de organizar em uma base teórica sólida o enorme volume de dados a respeito do funcionamento cerebelar, tem levado à elaboração de inúmeros modelos teóricos. Sob o ponto de vista da teoria de controle, o cerebelo tem sido descrito quer como um dispositivo de controle adaptativo quer como um conjunto de geradores de padrões ajustáveis na coordenação de movimentos. Aspectos importantes destas abordagens são discutidos.

Abstract - The great effort to give a solid theoretical basis to the enormous amount of experimental data on the functioning of the cerebellum, has resulted in the development of many theoretical models. From the point of view of control theory, the cerebellum has been described either as an adaptive system or as an adjustable pattern generator for the coordination of movement. Important aspects of these approaches are discussed.

Introdução

A peculiar regularidade estrutural do córtex cerebelar vem estimulando o desenvolvimento de modelos matemáticos que possam explicar o funcionamento do cerebelo. Desta forma, a descrição do mesmo sob o ponto de vista da teoria de controle favorece esta discussão lançando luz sobre alguns aspectos de seu funcionamento, bem como propondo novas interpretações teóricas de dados experimentais.

Controle adaptativo

O papel global do cerebelo pode ser explicado em termos de controle adaptativo¹. Esta adaptação advém de processos de plasticidade nas sinapses entre as fibras paralelas e as células de Purkinje no córtex cerebelar, sob o monitoramento das fibras trepadeiras que codificariam erros no desempenho motor. Um sistema que opera por pré-alimentação (*feedforward*) pode ser convertido em um sistema de controle adaptativo com alguns artifícios neuronais: a inclusão de uma realimentação (*feedback*) conveniente. Os sistemas neuronais parecem preferir operar por pré-alimentação, haja visto que no sistema nervoso nem sempre está presente um laço de realimentação, ou quando está, este somente é funcional dentro de determinados limites operacionais. Entretanto, para que o controle neuronal seja eficaz, algum laço de realimentação adequado deve ser estabelecido a fim de superar os obstáculos funcionais de uma operação por pré-alimentação. Isto é possível valendo-se de um comparador que, através da comparação entre o movimento intencionado e o realizado, detecta erros de controle e de um adaptador que, baseado nos erros de controle, corrige o desempenho de um sistema operando por pré-alimentação¹ (fig. 1). Admite-se que o córtex cerebelar seja a parte funcional do controlador adaptativo equipado com um comparador e um adaptador no sistema de controle motor.

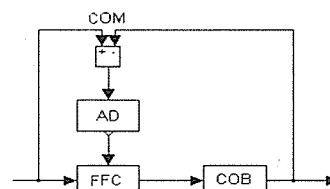


Figura 1 Estabelecendo um laço de realimentação num sistema de controle por pré-alimentação. FFC, controlador por pré-alimentação; COB, objeto sob controle; AD, adaptador; COM, comparador.

Filtro linear adaptativo

Sob o ponto de vista da teoria de filtros adaptativos, supõe-se que a célula de Golgi no córtex cerebelar possa agir como um elemento atrasador de fase: um integrador imperfeito com limiar. Sendo assim, os sinais advindos das células granulares num circuito fibras musgosas-células granulares-célula de Golgi, são equivalentes a sinais de saída de diferentes formas de compensadores de fase em atraso-avanço². O fluxo de sinal em um filtro linear adaptativo ocorre em duas fases (fig. 2). Primeiro, um transdutor age sobre um sinal de entrada $u(t)$ num determinado instante t a fim de produzir um conjunto de sinais linearmente independentes, os sinais $x_1(t)$, $x_2(t)$, ..., $x_M(t)$ no instante t . Estes são reunidos através de um mecanismo de eficácia sináptica ajustável w_j 's e somados a fim de formar um sinal de saída $y(t)$ no instante t . Desta forma, este transdutor corresponde ao sistema Golgi-célula granular, e a unidade de saída e o sinal erro correspondem à célula de Purkinje e aos sinais nas fibras trepadeiras, respectivamente, no córtex cerebelar. O termo adaptativo significa que existe um mecanismo pelo qual w_j pode ser ajustada iterativamente, de forma que a saída do filtro se aproxima de um dado sinal desejado $c(t)$. Na figura 2, o transdutor é o sistema Golgi-célula granular, $u(t)$ corresponde aos sinais carreados pelas fibras musgosas, $x_j(t)$ às fibras paralelas, $y(t)$ à resposta da célula de Purkinje e $y(t)-c(t)$ ao sinal conduzido pela fibra trepadeira².

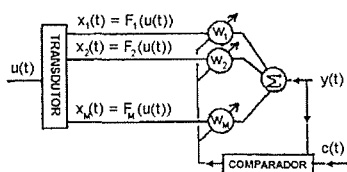


Figura 2 Diagrama de um filtro linear adaptativo.

Geradores de padrões ajustáveis

A hipótese de que o cerebelo funciona como um conjunto de geradores de padrões ajustáveis, considera com grande relevância a concepção modular da arquitetura cerebelar, mas não somente isto, visto que um gerador de padrões ajustáveis é definido como um módulo que inclui laços de realimentação entre o cerebelo e outras regiões encefálicas além do circuito especificamente cerebelar, uma vez que cada região do cerebelo conecta-se a diferentes regiões do tronco encefálico ou do cérebro³. A figura 3 mostra as principais conexões da via cerebelo-rubro-espinhal, servindo como um diagrama de um módulo cerebelar, ou seja, um gerador de padrão ajustável individual cuja saída é uma fibra rubro-espinhal que leva um comando motor do núcleo rubro à medula espinhal.

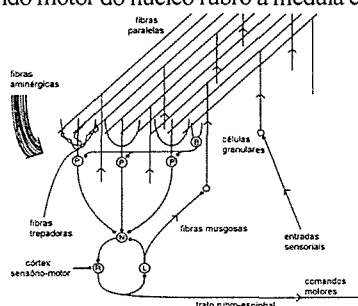


Figura 3 Diagrama de um gerador de padrão ajustável cerebelo-rubro-espinhal. N, núcleo cerebelar profundo; R, núcleo rubro; L, núcleo reticular lateral; P, célula de Purkinje; B, célula em cesto. Círculos cheios, sinapses inibitórias; círculos vazios, sinapses excitatórias.

Observe a existência de um laço de realimentação positiva dos núcleos cerebelares ao núcleo rubro e deste, de volta aos núcleos cerebelares através do núcleo reticular lateral. A inibição dos núcleos cerebelares advinda das células de Purkinje no córtex cerebelar coíbe esta realimentação positiva; entretanto quando esta inibição é bloqueada, uma descarga sustentada de alta frequência é observada. O modelo de geradores de padrões ajustáveis considera esta tendência a uma atividade sustentada em malha fechada como o impulso fundamental para a execução de um programa motor.

Conclusão e Observações

É importante destacar determinados pontos nos modelos apresentados que mostram as sutilezas em interpretar características peculiares do cerebelo, desde sua arquitetura, propriedades sinápticas e de membrana, até o fluxo de sinais pelas vias cerebelares.

Como quer o modelo de controle adaptativo, um sistema instável, cujos pólos localizam-se no semi-plano

direito, pode ser estabilizado pela utilização de uma realimentação adequada que desloca os pólos deste sistema para o semi-plano esquerdo. O cerebelo, com suas vias em paralelo com os demais sub-sistemas motores, desempenharia o papel desta peculiar realimentação de forma adaptativa trazendo estabilidade ao sistema. Através da detecção de erros e da adaptação (plasticidade sináptica), o cerebelo pode corrigir o desempenho de sub-sistemas motores devido à aprendizagem de movimentos, ao ajuste a novas situações ou mesmo à perda de neurônios com o avançar da idade.

No modelo de filtro linear adaptativo as células de Purkinje receberiam um conjunto de sinais com diferenças de fase via fibras musgosas e células granulares e responderiam seletivamente a um componente específico através de um processo de aprendizagem. Entretanto, este modelo possui várias limitações: a suposição de que os sub-sistemas Golgi-célula granular funcionam como compartimentos estanques de entrada ao sistema pode não ser muito realística, visto que as arborizações dendríticas das células de Golgi se sobrepõem profusamente; a linearidade do sistema é garantida apenas em uma estreita faixa, baseada em dados do sistema flocular. Estender esta linearidade a todo o córtex cerebelar, tendo em vista apenas sua uniformidade histológica, pode não ser razoável.

No modelo de gerador de padrão ajustável, cada módulo individual aprende a combinar informações relativas à trajetória desejada com sinais relativos à posição dos membros, produzindo comandos de velocidade. Muitas das características de cada módulo são devidas à sua capacidade de passar por transições persistentes em seu estado interno, como consequência da via recorrente entre o núcleo rubro e as células nucleares no cerebelo e de propriedades intrínsecas à célula de Purkinje (a bi-estabilidade). Estes módulos são capazes de armazenar, recuperar e executar programas motores simples, componentes daqueles mais complexos necessários para controle dos membros.

Contudo, enfatizamos a necessidade de mais dados experimentais relativos à dinâmica do córtex cerebelar e às propriedades de suas células. A bi-estabilidade³ da célula de Purkinje, por exemplo, não pode ser aceita simplesmente pelo fato dos dados disponíveis até o momento levarem a esta conclusão. O relativo isolamento elétrico dos ramos dendríticos da mesma, nos permite, pelo menos, levantar a hipótese de uma possível multi-estabilidade.

Referências

- 1 ITO, M. Synaptic plasticity in the cerebellar cortex and its role in motor learning. *Canadian Journal of Neurological Science*, v.20, s.3, p.70-4, 1993.
- 2 FUJITA, M. Adaptive filter model of the cerebellum. *Biological Cybernetics*, v.45, p.195-206, 1982.
- 3 HOUK et al. An adaptive sensorimotor network inspired by the anatomy and physiology of the cerebellum. In: MILLER et al., ed. *Neural networks for control*. Cambridge, MIT Press, 1990.