

Reconhecimento de padrões no cerebelo: dinâmica do sistema Golgi-célula granular

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

¹ Laboratório de Engenharia Biomédica, Escola Politécnica da USP, Depto. de Engenharia 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. Neste aspecto, a abordagem mais utilizada é provavelmente a descrição do cerebelo como um dispositivo de reconhecimento de padrões. Para isto enfatiza-se que é fundamental o conhecimento da dinâmica do sistema Golgi-célula granular, que possivelmente também pode exibir propriedades de plasticidade sináptica.

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. In this context, perhaps the most frequent description of the cerebellum is associated with a pattern recognition device. It is emphasized that for this approach it is fundamental to know the dynamics of the Golgi-granule cell system that may also exhibit the property of synaptic plasticity.

Introdução

A hipótese inicial de modificação sináptica no córtex cerebelar ao nível das sinapses entre as fibras paralelas e as células de Purkinje tem encontrado extensa confirmação experimental¹. A modelagem do cerebelo como um dispositivo de reconhecimento de padrões, entretanto, tem levantado a hipótese de modificação sináptica ao nível das células granulares, que pode equipar o sistema com uma dinâmica muito mais rica, apesar dos dados experimentais disponíveis serem ainda modestos. Além disso, as características peculiares ao sistema Golgi-células granulares são de fundamental importância para a capacidade de discriminação do córtex cerebelar bem como para a sua capacidade de resistência ao ruído. Os pontos mais importantes das teorias que sintetizam o funcionamento cerebelar sob o enfoque do reconhecimento de padrões são apresentados a seguir.

Reconhecimento de padrões no cerebelo

Esta abordagem do córtex cerebelar foi extensivamente utilizada pelos primeiros trabalhos teóricos publicados^{2,3}. O esquema proposto é mostrado na figura 1.

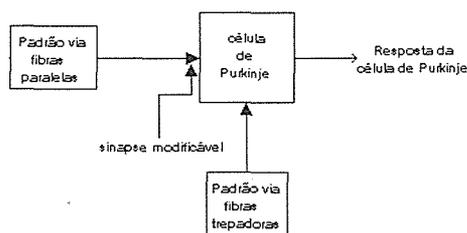


Figura 1 Reconhecimento de padrões no cerebelo.

A célula de Purkinje tem seu comportamento influenciado pela ação dos sinais via fibras trepadeiras, ao mesmo tempo que recebe os sinais via fibras paralelas que determinam o

contexto no qual as fibras trepadeiras dispararam. Se estes sinais não encontram correspondência, as sinapses modificáveis são decrementadas. Desta forma, a célula de Purkinje é forçada a se comportar de determinada maneira dirigida pelo sinal via fibras trepadeiras. Depois que o aprendizado está completo, a célula de Purkinje pode reproduzir um comportamento anterior pela simples apresentação dos sinais via fibras paralelas, mesmo na ausência do sinal nas fibras trepadeiras, porque reconhece este padrão como aquele que ocorreu previamente juntamente ao sinal das fibras trepadeiras.

Dinâmica do sistema Golgi-célula granular

Observamos pelo esquema anterior que os sinais via fibras paralelas, que codificam o contexto no qual o processo de aprendizagem ocorreu, são um ponto chave no processo de reconhecimento de padrões no cerebelo. Sob este ponto de vista, enfatiza-se que seria vantajoso se o sistema Golgi-célula granular, capaz de fornecer este contexto às células de Purkinje, tivesse uma dinâmica rica, o que certamente aumentaria o poder de discriminação do córtex cerebelar.

Alguns trabalhos teóricos têm apresentado importantes contribuições a este respeito. O sistema Golgi-células granulares pode gerar um conjunto de sinais com diferenças de fase⁴ ou com diferentes tempos de elevação dos potenciais pós-sinápticos⁵ (dependendo dos sinais fornecidos pelas fibras musgosas: senoidais contínuos ou discretos, respectivamente), de forma que a célula de Purkinje aprende a reconhecer aquele que minimiza o sinal erro ou sinal mestre carregado pela fibra trepadeira. Grande parte deste comportamento peculiar do sistema Golgi-célula granular é devido ao laço de realimentação célula granular-célula de Golgi-célula granular (fig. 2), necessário para equipar o

sistema com uma dinâmica intrínseca ao invés de um comportamento estático, quer considerando atrasos de propagação nas fibras paralelas⁶ ou não⁷.

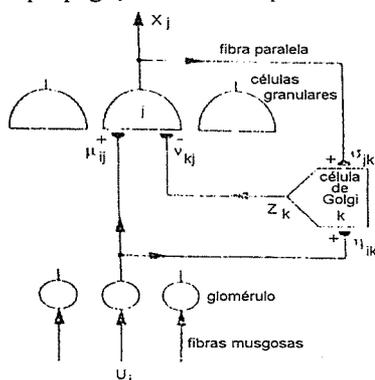


Figura 2 Representação esquemática do sistema Golgi-célula granular no córtex cerebelar. Observe o laço de realimentação célula granular-célula de Golgi-célula granular.

Além disso, simulações em computador^{5,7,9} têm mostrado que a modificação sináptica ao nível das células granulares é capaz de equipar o sistema com um dinâmica muito mais rica, aumentando o poder de discriminação do córtex cerebelar, ao mesmo tempo que torna o sistema muito mais robusto a ruídos contínuos ou a inversões de sinais nas fibras musgosas^{6,7}. No aspecto que se refere à estabilidade do sistema e à sua resistência ao ruído, uma possível modificação sináptica ao nível da célula de Golgi também foi levantada⁷.

Outros trabalhos teóricos também incorporaram a possibilidade de modificação sináptica ao nível das células granulares^{2,8}. As fibras musgosas, as células granulares e as células de Golgi formam complexas estruturas sinápticas na camada granular do córtex cerebelar, que são a base para interações locais entre influências excitatórias e inibitórias e, desta forma, de alterações nas eficácias sinápticas entre as fibras musgosas e as células granulares pela ação de fibras musgosas adjacentes⁸.

Discussão

Os modelos matemáticos não resolveram completamente a questão de como e onde a aprendizagem cerebelar ocorre. Embora muitas questões relativas ao funcionamento cerebelar ainda não puderam ser incluídas nas modelagens, estas levam a várias predições que podem ser testadas experimentalmente. Estes modelos, entretanto, introduziram os conceitos de plasticidade heterosináptica para a aprendizagem motora e têm contribuído em outras áreas do conhecimento, como a robótica.

Observamos que os modelos matemáticos ora discutidos propõem importantes hipóteses no que se refere à dinâmica do sistema Golgi-célula granular e sua implicação no funcionamento do córtex cerebelar como um todo. Além disso, modelagens da célula granular¹⁰ têm mostrado que estas pequeninas células exibem propriedades tão complexas quanto a célula de Purkinje,

a despeito da escassez de dados experimentais nos quais são baseadas estas simulações.

Neste contexto, enfatizamos a necessidade de maior atenção por parte da pesquisa experimental à camada granular do córtex cerebelar. Dados mais precisos poderão confirmar a complexidade das propriedades de membrana da célula granular e, possivelmente, da célula de Golgi, além de permitir a formulação de outras hipóteses e de modelos matemáticos mais realísticos. É necessário levantar novos dados que possam comprovar as hipóteses propostas pelos modelos matemáticos, quer permitir a proposição de novas hipóteses mais elaboradas e coerentes com o funcionamento do sistema Golgi-célula granular e do córtex cerebelar como um todo.

Com os conceitos levantados pelos modelos matemáticos, neurofisiologistas possuem agora muitas hipóteses a partir das quais podem, posteriormente, explorar a anatomia e a fisiologia responsável pela aprendizagem cerebelar. Novas interpretações da organização dos sistemas de controle cerebelares possivelmente fornecerão indicações para a direção da pesquisa experimental e teórica futura.

Referências

- 1 LINDEN, D.J.; CONNOR, J.A. Long-term synaptic depression. *Annual Review of Neuroscience*, v.18, p.319-57, 1995.
- 2 MARR, D. A theory of cerebellar cortex. *Journal of Physiology*, London, v.202, p.437-70, 1969.
- 3 ALBUS, J.S. A theory of cerebellar function. *Mathematical Bioscience*, v.10, p.25-61, 1971.
- 4 FUJITA, M. Adaptive filter model of the cerebellum. *Biological Cybernetics*, v.45, p.195-206, 1982.
- 5 BULLOCK, D.; FIALA, J.C.; GROSSBERG, S. A neural model of timed response learning in the cerebellum. *Neural Networks*, v.7, n.6, p.1101-14, 1994.
- 6 CHAPEAU-BLONDEAU, F.; CHAUVET, G.A. A neural network model of the cerebellar cortex performing dynamic associations. *Biological Cybernetics*, v.65, p.267-79, 1991.
- 7 BUONOMANO, D.V.; MAUK, M.D. Neural network model of the cerebellum: temporal discrimination and the timing of motor responses. *Neural Computation*, v.6, p.38-55, 1994.
- 8 BAEV, K.V.; SHIMANSKY, I.P. Principles of organization of neural systems controlling automatic movements in animals. *Progress in Neurobiology*, v.39, p.45-112, 1992.
- 9 CHAUVET, G.A. An associative motor learning by the cerebellar cortex: from Purkinje unit to network variational learning rules. *Mathematical Bioscience*, v.126, p.41-79, 1995.
- 10 GABBIANI, F.; MIDTGAARD, J.N.S. Synaptic integration in a model of the cerebellar granule cell. *Journal of Neurophysiology*, v.72, n.2, p.999-1009, 1994.