

O CEREBELO E A APRENDIZAGEM MOTORA

Eduardo Rafael da Veiga Neto*
Aldecir Carlos Búfalo**

VEIGA NETO, E. R.; BÚFALO, A. C. O cerebelo e a aprendizagem motora. *Arq. Ciênc. Saúde Unipar*, 4(1): jan./abr., 33-37, 2000.

RESUMO: O circuito cerebelar básico, os aspectos anatomofisiológicos e estruturais e as divisões do cerebelo são descritos. A aprendizagem motora é caracterizada e seus possíveis mecanismos de controle são mencionados. **PALAVRAS-CHAVE:** Aprendizagem motora; cerebelo; fibra trepadeira.

THE CEREBELLUM AND THE MOTOR-LEARNING

VEIGA NETO, E. R.; BÚFALO, A. C. The cerebellum and the motor-learning. *Arq. Ciênc. Saúde Unipar*, 4(1): jan./abr., 33-37, 2000.

ABSTRACT: The basic cerebellar circuitry and the anatomophysiological and structural aspects, as well as the cerebellar divisions, are described. Motor learning is characterized and its possible mechanisms of control are mentioned

KEY WORDS: Cerebellum; climbing fiber; motor-learning.

Introdução

A perfeita execução automática dos movimentos complexos, realizados por um ser humano, requer um prévio período de treinamento, quando então estes movimentos são executados repetidas vezes, sob intensa atividade mental consciente. Admite-se que o cerebelo participa desse processo, através das fibras olivo cerebelares, conforme evidenciado por ITO (1970), GILBERT & THACH (1977), AMAT (1983), ITO (1984), DONEGAN *et al.* (1985), GELLMAN *et al.* (1985), ITO (1985), MATSUKAWA & UDO (1985), FOY & THOMPSON (1986), LEINER *et al.* (1986), STONE & LISBERGER (1986), KAWATO *et al.* (1987), THOMPSON (1987), WANG *et al.* (1987), ARMSTRONG *et al.* (1988), MACHADO (1993), MICHELS FILHO & De PAOLA (1999) e NOBACK *et al.* (1999). Depois de aprendido, estes movimentos são executados quase que automaticamente, exigindo muito menos esforço mental consciente (ITO, 1990).

O cerebelo mantém conexões aferentes e eferentes com outras partes do sistema nervoso central, estabelecendo com elas importantes circuitos de controle, dos quais o mais notável é aquele cujos impulsos partem do córtex motor cerebral, das áreas

4 e 6 e a elas retornam, passando sucessivamente pelos núcleos pontinos, córtex cerebelar, núcleo denteado, núcleo rubro e núcleo ventral lateral do tálamo (BROBECK, 1976; ARRUDA, 1999).

Lesões do cerebelo, ou de suas vias aferentes e eferentes, implicam no surgimento de distúrbios motores como ataxias agudas (TORRES *et al.*, 1989), incoordenação motora (ITO, 1990), dismetria e disdiadococinesia (TEIVE *et al.*, 1991). Isto sugere que o cerebelo é normalmente o responsável pelo controle da perfeita execução dos movimentos e também está, de algum modo, envolvido com o processo de aprendizagem motora (ITO, 1990).

Desenvolvimento

Morfofisiologia e Divisões do Cerebelo

Os diversos autores de tratados de neuroanatomia humana, tais como CARPENTER (1976), BRODAL (1984), WARWICK & WILLIAMS (1984), MACHADO (1993), BURT (1995), CROSSMAN & NEARY (1997), MENESES (1999) e NOBACK *et al.*, (1999), descreveram o cerebelo como órgão do sistema nervoso supra-segmentar que encontra-se apoiado na fossa cerebelar do osso occipital, conectado ao tronco

*Professor Adjunto do Departamento de Ciências Morfofisiológicas da Universidade Estadual de Maringá.

** Aluno do Curso de Especialização "Morfofisiologia Aplicada à Educação Corporal e à Reabilitação" do Departamento de Ciências Morfofisiológicas da Universidade Estadual de Maringá.

Endereço: Eduardo Rafael da Veiga Av. Colombo, 5790 - Campus Universitário - CEP 87020-900 - Maringá - Paraná

encefálico pelos pedúnculos cerebelares e separado do lobo occipital dos hemisférios cerebrais pela prega de dura-máter denominada de tenda do cerebelo. Sua superfície, percorrida por sulcos e fissuras, é constituída por uma porção mediana – vermes – e por duas porções laterais, os hemisférios cerebelares direito e esquerdo. Enquanto os sulcos dividem a superfície do cerebelo em folhas cerebelares, as fissuras, que se estendem dos hemisférios até o verme, dividem-no em lóbulos. Estes recebem denominações diferentes, se presentes no verme ou nos hemisférios cerebelares. Segundo os referidos autores, esta divisão puramente anatômica do cerebelo, não evidencia uma exata relação entre suas diversas partes e as diferentes funções exercidas pelo cerebelo. Para tanto, propuseram divisões do cerebelo com base em sua ontogênese e em sua filogênese. Pelo último critério o cerebelo é dividido em arquicerebelo, paleocerebelo e neocerebelo. O arquicerebelo é constituído pelo lobo flóculonodular, tem conexões vestibulares e responde pela manutenção do equilíbrio e da postura. O paleocerebelo é constituído pelos lóbulos do lobo anterior, mais pirâmide e úvula do lóbulo posterior; está conectado principalmente com a medula espinhal e tem por função a regulação do tônus muscular e da postura. O neocerebelo é constituído pelo restante do lobo posterior, tem amplas conexões com o córtex cerebral e está relacionado com o controle dos movimentos voluntários automáticos, finos e assimétricos.

Uma divisão longitudinal do cerebelo, em zonas mediana, intermédia e lateral, tem sido utilizada por ITO (1982), WARWICK & WILLIAMS (1984), LEINER *et al* (1986), THOMPSON (1987), ITO (1990), MACHADO (1993), ARRUDA (1999) e NOBACK *et al.* (1999), para melhor relacionar a anatomia com a fisiologia cerebelar. Desta maneira o verme e o paraverme estão primariamente envolvidos com a regulação de reflexos (ITO, 1982; THOMPSON, 1987), enquanto os hemisférios controlam os movimentos voluntários, os quais exigiram aquisição de habilidades pela prática (ITO, 1990). Já, a porção mais lateral dos hemisférios cerebelares, em humanos e primatas, desenvolveu-se conectada às áreas do córtex cerebral de associação, devendo portanto estar mais relacionada ao controle mental do que ao controle motor (LEINER *et al.*, 1986).

CAIRASCO (1989) afirmou que o cerebelo e os núcleos da base são controladores da qualidade dos movimentos em execução. O cerebelo exerce esta função ajustando as ações do córtex motor

cerebral e das áreas motoras subcorticais por comparações dos sinais descendentes, responsáveis pela resposta motora esperada, e os sinais sensoriais, resultantes das seqüências dos atos motores.

ITO (1990) considerou que o cerebelo é anatômica e fisiologicamente constituído por microcomplexos córticonucleares, que atuam como um controlador adaptável, em um sistema de controle do tipo *feedforward*, graças à plasticidade sináptica inibitória das células de Purkinje, que são reguladas pelos comandos dos sinais corretivos das fibras trepadeiras. Estas unidades morfofuncionais do cerebelo, constituídas por uma microzona cortical associada a pequeno grupo de células dos núcleos cerebelares ou vestibulares, participariam de arcos reflexos, do sistema de comando do controle motor voluntário e, provavelmente, até mesmo de sistemas corticais que realizam certas atividades mentais, permitindo a eles capacidades de adaptação – aprendizagem.

BURT (1995) afirmou que o cerebelo ajuda manter a posição e o equilíbrio do corpo no espaço, além de ser o responsável pelo aprendizado de tarefas motoras.

Estrutura e Circuitos Cerebelares

O cerebelo apresenta um córtex de substância cinzenta e um centro de substância branca – o corpo medular do cerebelo – onde são observados os quatro pares de núcleos centrais do cerebelo. Estes são denominados de fastigial, globoso, emboliforme e denteado, do sentido medial para lateral. Devido à grande semelhança funcional e estrutural, os núcleos globoso e emboliforme são agrupados sob o nome de núcleo interpósito. O corpo medular do cerebelo contém, além das células da glia, fibras aferentes ao córtex cerebelar, oriundas principalmente da medula espinhal, tronco encefálico e córtex cerebral, e fibras eferentes do córtex cerebelar representadas apenas pelos axônios das células de Purkinje, que se projetam nos núcleos centrais do cerebelo. O córtex cerebelar apresenta os estratos granular, de células de Purkinje e molecular, citadas ordenadamente de profunda para superficial (CARPENTER, 1976; BRODAL, 1984; WARWICK & WILLIAMS, 1984; MACHADO, 1993; BURT, 1995; CROSSMAN & NEARY, 1997; ARRUDA, 1999 e NOBACK *et al.* 1999).

Segundo WARWICK & WILLIAMS (1984), MACHADO (1993), ARRUDA (1999) e NOBACK *et al.* (1999), o circuito básico do cerebelo se inicia pela ativação dos neurônios granulares presentes no

extrato granular do córtex cerebelar e pelas fibras musgosas oriundas, principalmente, da medula espinhal, do tronco encefálico ou do córtex cerebral. Estas fibras também ativam os neurônios dos núcleos centrais do cerebelo por seus ramos colaterais. Os neurônios granulares, através de suas fibras paralelas presentes no extrato molecular do córtex cerebelar, ativam as células de Purkinje. Estas por sua vez, através de seus axônios, inibem os neurônios dos núcleos centrais do cerebelo, que são os principais responsáveis pela efetiva resposta cerebelar aos impulsos aferentes. Neste circuito participam ainda: a) as fibras trepadeiras – olivo cerebelares – oriundas do complexo olivar inferior, que exercem uma potente ação excitadora sob as células de Purkinje e também ativam os neurônios dos núcleos centrais, por meio de ramos colaterais; e b) as células estreladas, as células “em cesto” e as células de Golgi, todas presentes no córtex cerebelar, que modulam, através da inibição, a ação dos neurônios granulares sobre as células de Purkinje.

CARPENTER (1976) afirmou que não existe nenhum tracto de origem cerebelar que se projeta diretamente aos segmentos da medula espinhal, sendo portanto seus impulsos eferentes mediados em núcleos relés intermediários.

A aprendizagem motora

Quando se lesa uma determinada área do córtex cerebelar, observa-se, principalmente em crianças, que as áreas não lesadas assumem, pouco a pouco, as funções da área lesada (MACHADO, 1993). Segundo ITO (1990) esta notável plasticidade do córtex cerebelar é um indicativo de que o mesmo está relacionado com algum tipo de aprendizagem.

Estudiosos de redes e circuitos neuronais, tais como MARR (1969) e ALBUS (1971), apontaram que os circuitos neuronais do cerebelo podem executar tarefas à maneira de um computador. Segundo WARWICK & WILLIAMS (1984), analistas de circuitos elétricos afirmaram que o cerebelo dispõe de acurado dispositivo regulador ou “relógio biológico”, que incorpora “vias de espera” críticas, que podem ser importantes em controlar a correta seqüência temporal de um evento motor. Com relação a isso, ITO (1985 e 1990) afirmou que as novas descobertas acerca da estrutura e dos circuitos cerebelares sugerem que os mecanismos de suas ações podem ser comparados à de um computador. Logo, a dismetria e a incoordenação motora podem resultar de danos nos circuitos cerebelares responsáveis, respectivamente, pelos controles da predição e da multivariabilidade, que também existem em um computador (ITO, 1990).

Além desses controles mencionados, ITO (1990), fazendo analogia entre cerebelo e computador, apontou para a existência do controle adaptativo-aprendizagem, que modifica o comportamento de acordo com os resultados das experiências. Enquanto o controle adaptativo refere-se a experiências dentro dos limites de uma tentativa apenas, o controle da aprendizagem refere-se a experiências decorrentes de várias tentativas precedidas. Afirmou que a alta capacidade de recuperação funcional verificada em cerebelos parcialmente lesados, conforme descrito por Dow *apud* ITO (1990), sugere a existência do controle adaptativo-aprendizagem. Concluiu, portanto, que todos os aspectos funcionais do cerebelo poderiam ser explicados pela existência deste controle adaptativo-aprendizagem. Considerou como exemplos do controle adaptativo as adaptações ocorridas no reflexo vestibulo-ocular, descrito por ITO (1982), e no clássico reflexo condicionado do piscar, descrito por THOMPSON (1987).

Segundo LEINER *et al.* (1986), a porção mais lateral do cerebelo de primatas, inclusive do homem, desenvolveu-se em conexão com o córtex cerebral de associação e, provavelmente, estaria mais empenhada no controle mental do que no controle motor.

Segundo ITO (1990), as partes filogeneticamente mais antigas do cerebelo, o verme e o paraverme, estariam primariamente envolvidos na regulação de reflexos, enquanto que os hemisférios cerebelares, filogeneticamente mais recentes, estariam primariamente envolvidos no controle motor voluntário, em que a aquisição de habilidades motoras, pela prática, seria um aspecto importante a considerar. Aventou que os hemisférios cerebelares poderiam estar envolvidos com a aquisição de habilidades mentais.

BURT (1995), afirmou que o cerebelo decide como vamos executar uma dada ação (planejamento), por meio do sistema cerebrocerebelar. Ele organiza o evento motor propriamente dito, por meio tanto do sistema cerebrocerebelar como do espinoocerebelar (coordenação e execução).

Considerações Finais

Os mecanismos através dos quais o cerebelo exerce suas diversas funções são ainda pouco compreendidos. Entretanto, admite-se que para a execução de suas tarefas, inclusive a aprendizagem motora, o cerebelo se utilize de três sistemas de

controle que atuam concomitantemente: *feedback*, *feedforward* ou *feedback* anterógrado e cópia motora (ITO, 1990; ARRUDA, 1999).

Na aprendizagem motora, pelo sistema *feedback*, de acordo com ITO (1990), os sinais de erros transmitidos pelos colaterais das fibras trepadeiras acionariam diretamente os núcleos centrais do cerebelo que, então, enviariam impulsos, via tálamo, ao córtex motor cerebral que, por sua vez, acionaria novamente os neurônios motores primários através do tracto córticoespinal ou piramidal.

Contudo, segundo ITO (1990), o controle das atividades neurais, entre elas a aprendizagem motora, é exercido, preferentemente, por um sistema *feedforward*, o qual inevitavelmente é suscetível às perturbações externas e às mudanças de parâmetros internos, e que portanto, a exemplo de um computador, necessita de agentes “comparador” e “adaptador” (Figura 1). No caso do cerebelo estes agentes estão presentes no microcomplexo corticonuclear. O pesquisador acrescenta ainda que, durante a aprendizagem de um evento motor, o controle é efetuado por um sistema *feedback* e, após a aprendizagem, o evento é controlado por um sistema *feedforward*, sugerindo que durante a aprendizagem o sistema *feedback* é gradualmente convertido em um *feedforward*.

Vale ressaltar que, por ocasião da execução de um evento motor voluntário previamente planejado pela interação dos córtices cerebral e cerebelar, além dos

sinais de erros transmitidos pela fibras trepadeiras, chegam também ao córtex cerebelar, por meio das fibras musgosas, sinais proprioceptivos da musculatura envolvida, pelos tractos espinocerebelares posterior e anterior, sendo que o último também informa ao cerebelo as características dos impulsos que estão sendo conduzidos pelo tracto córticoespinal ou piramidal (WARWICK & WILLIAMS, 1984; MACHADO, 1993; ARRUDA, 1999; NOBACK *et al.*, 1999). Além disso, o complexo olivar inferior, antes de enviar seus sinais de erros para o cerebelo, integra impulsos recebidos: a) da medula espinal pelo tracto espinoolivar que transmite informações proprioceptivas da musculatura envolvida com o movimento (WARWICK & WILLIAMS, 1984); b) do córtex cerebral; c) do núcleo rubro; d) da formação reticular; e) do cerebelo (WARWICK & WILLIAMS, 1984; MACHADO, 1993; ARRUDA, 1999; NOBACK *et al.*, 1999). Para a completa elucidação da ação cerebelar no controle dos movimentos voluntários devemos ainda considerar os impulsos trazidos pelas fibras monoaminérgicas, oriundas do *locus ceruleus* e dos núcleos da rafe (WARWICK & WILLIAMS, 1984; ITO, 1990; MACHADO, 1993; ARRUDA, 1999; NOBACK *et al.*, 1999).

A execução repetitiva de um mesmo evento motor deve proporcionar, após análise das características dos respectivos impulsos, modificações mais ou menos estáveis nos circuitos nervosos (MACHADO, 1993).

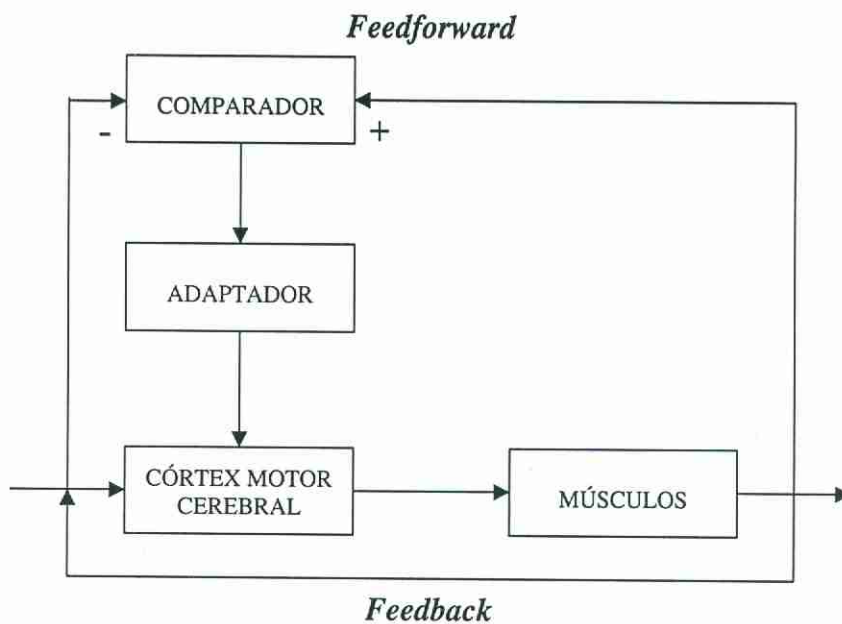


FIGURA 1 - Diagrama que ilustra hipoteticamente os circuitos e o trajeto dos impulso nervosos envolvidos no controle da aprendizagem motora pelos sistemas *feedback* e *feedforward*. O “comparador” e o “adaptador” estão presentes no microcomplexo córticonuclear cerebelar (modificado de ITO, 1990).

Concluimos, portanto, que mesmo a despeito do aumento considerável de conhecimentos acerca da ação cerebelar nestes últimos anos, está longe ainda de sabermos o exato mecanismo, através do qual o cerebelo exerce seu controle na aprendizagem motora.

Referências Bibliográficas

- ALBUS, J. S. A Theory of cerebellar function. *Math. Biosci.*, 10: 25-61, 1971.
- AMAT, J. Interaction between signals from vestibular and forelimb receptors in Purkinje cells of the frog vestibulo-cerebellum. *Brain Res.*, 278: 287 – 290, 1983.
- ARMSTRONG, D. M.; EDGLEY, S. A.; LIDIERTH, M. Complex spikes in Purkinje cells of the paravermal part of the anterior lobe of the cat cerebellum during locomotion. *J. Physiol.*, 400: 405-414, 1988.
- ARRUDA, W. O. Cerebelo. In: MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. p.172-194
- BROBECK, J. R. Sistemas neurais de controle. In: BROBECK, J. R. *As Bases Fisiológicas da Prática Médica*. 9.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1976. p.979-1007.
- BRODAL, A. *Anatomia neurológica com correlações clínicas*. 3.ed. São Paulo: Roca, 1984. p.301-305.
- BURT, A. M. *Neuroanatomia*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1995. 283p.
- CAIRASCO, N. G. Considerações sobre as relações neurais e etológicas na avaliação das alterações do controle motor. *Arq. Neuro-Psiquiat.* 47(2): 165-171, 1989.
- CARPENTER, M. B. *Neuroanatomia Humana*. 7.ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1976.
- CROSSMAN, A. R.; NEARY, D. *Neuroanatomia*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1997.
- DONEGAN, N. H.; FOY, N. R.; THOMPSON, R. F. Neuronal responses of the rabbit cerebellar cortex during performance of the classically conditioned eyelid response. *Neurosci., abst. II*: 835, 1985.
- FOY, M. R.; THOMPSON, R. F. Single unit analysis of Purkinje cell discharge in classically conditioned and untrained rabbits. *Neurosci. abst.* 12: 518, 1986.
- GELLMAN, R. S. ; GIBSON, A. R. ; HOUK. J. C. Inferior olive neurons in the awake cat : detection of contact and passive body movement. *J. Neurophysiol.*, 54: 40-60, 1985.
- GILBERT, P. F. C.; THACH, W. T. Purkinje cell activity during motor learning. *Brain Res.*, 128: 309-328, 1977.
- ITO, M. Neurophysiological aspects of the cerebellar motor control system. *Intern. J. Neurol.*, 7: 162-176, 1970.
- ITO, M. Cerebellar control of the vestibulo-ocular reflex around the flocculus hypothesis. *Ann. Rev. Neurosci.*, 4: 275-296, 1982.
- ITO, M. *The cerebellum and Neural Control*. New York: Raven Press, 1984.
- ITO, M. Is the cerebellum really a computer? *Trends Neurosci.*, 9: 515-518, 1985.
- ITO, M. A new physiological concept on cerebellum. *Rev. Neurol.*, 146(10): 564-569, 1990.
- KAWATO, M.; FURUKAWA, K.; SUZUKI, R. A hierarchical neural network model for control and learning of voluntary movement. *Biol. Cybern.*, 57: 169-185, 1987.
- LEINER, H. C.; LEINER, A. L.; DOW, R. S. Does the cerebellum contribute to mental skills? *Behav. Neurosci.*, 100: 443-453, 1986.
- MACHADO, A. B. M. *Neuroanatomia Funcional*. 2.ed. São Paulo: Atheneu, 1993.
- MARR, D. A theory of cerebellar cortex. *J. Physiol.*, 202: 437-470, 1969.
- MATSUKAWA, K.; UDO, M. Responses of cerebellar Purkinje cells to mechanical perturbations during locomotion of decerebrate cats. *Neurosci. Res.*, 2: 393-398, 1985.
- MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. 358p.
- MICHELS FILHO, H.; De PAOLA, L. E. F. Tronco do encéfalo. In: MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. p.107-130.
- NOBACK, C. R.; STROMINGER, N. L.; DEMAREST, R. J. *Neuroanatomia*. 5.ed. São Paulo: Premier, 1999.
- STONE, L. S.; LISBERGER, S. G. Detection of tracking errors by visual climbing fiber inputs to monkey cerebellar flocculus during pursuit eye movements. *Neurosci. Lett.*, 72: 163-168, 1986.
- TEIVE, H. A. G. *et al.* Paracoccidioidomycosis granuloma simulating posterior fossa tumour. *J. Royal Soc. Med.*, 84: 562-563, 1991.
- THOMPSON, R. F. The neurobiology of learning and memory. *Science*, 233: 941-947, 1987.
- TORRES, R. B.; HERNANDEZ, N. S.; GONZALEZ, B. A. G. Diagnostico de las ataxias en la infancia. *Rev. Hosp. Psiquiat. Habana*, 293-300, 1989.
- WANG, J. J.; KIM, J. H.; EBNER, J. T. Climbing fiber afferent modulation during a visually guided, multi-joint arm movement in the monkey. *Brain Res.*, 410: 323 – 329, 1987.
- WARWICK, R.; WILLIAMS, P. L. *Neurologia: O cerebelo*. In: GRAY ANATOMIA. 35.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1984. p.810-830.

Recebido em: 20/01/00

Aceito em: 14/03/00