

CAPÍTULO 3

FISIOLOGIA DO CONTROLE MOTOR

Perfil do Capítulo

Introdução e revisão

Teorias de controle motor e fisiologia

Revisão da função cerebral

Medula espinal

Tronco encefálico

Cerebelo

Diencéfalo

Hemisférios cerebrais (córtex cerebral e gânglios da base)

Neurônio – a unidade básica do SNC

Sistemas sensorial/perceptual

Sistema somatossensorial

Receptores periféricos

Fuso muscular

Fibras musculares intrafusais

Neurônios aferentes dos grupos Ia e II

Motoneurônios gama

Alça de reflexo de alongamento

Órgãos tendinosos de Golgi

Receptores articulares

Receptores cutâneos

O papel da somatossensação no nível da medula espinal

Tratos ascendentes

Sistema lemniscal medial da coluna dorsal

Sistema anterolateral

Tálamo

Córtex somatossensorial

Córtex de associação

Sistema visual

Sistema visual periférico

Células fotorreceptoras

Células verticais

Células horizontais

Tratos visuais centrais

Núcleo geniculado lateral

Colículo superior

Região pré-tectal

Córtex visual primário

Córtex visual de ordem superior

Sistema vestibular

Receptores periféricos

Canais semicirculares

Utriculo e sáculo

Conexões centrais

Núcleo vestibular

Sistemas de ação

Córtex motor

Córtex motor primário e trato corticospinal

Áreas suplementar motora e pré-motora

Áreas de associação de nível superior

Áreas de associação de regiões frontais

Cerebelo

Anatomia do cerebelo

Lobo floclonodular

Verme e hemisférios intermediários

Hemisférios laterais

Envolvimento cerebelar nas tarefas não motoras

Gânglios da base

Anatomia dos gânglios da base

O papel dos gânglios da base

Mesencéfalo e tronco encefálico

Resumo

Objetivos de Aprendizagem

Após a leitura deste capítulo, você será capaz de:

1. Discutir as diferenças entre os processamentos paralelo e hierárquico no controle motor e exemplificar cada um deles.
2. Descrever as conexões anatômicas e contribuições funcionais do controle do movimento para cada um dos principais componentes cerebrais (medula espinal, tronco cerebral, cerebelo, gânglios da base e cada área cortical).
3. Descrever as propriedades elétricas do potencial de ação e do potencial de repouso e o processo de transmissão sináptica.
4. Descrever os componentes do sistema somatossensorial, incluindo os receptores sensitivos, os tratos ascendentes e os centros de nível superior que processam informação desse sistema em relação a outros *inputs* sensoriais.
5. Discutir elementos dos tratos dorsal *versus* ventral no sistema visual e explicar o papel de cada sistema no processamento visual.
6. Discutir o papel do córtex motor, dos gânglios da base e do cerebelo durante os movimentos gerados internamente *versus* os desencadeados externamente.

Introdução e revisão

Teorias de controle motor e fisiologia

Como mencionamos no Capítulo 1, as teorias de controle motor não são uma simples reunião de conceitos em relação à natureza e à causa do movimento. Elas devem levar em consideração os achados de pesquisas atuais sobre estrutura e função do sistema nervoso. O movimento surge da interação tanto dos sistemas de percepção como dos de ação, com a cognição afetando ambos os sistemas em diversos níveis diferentes. Entre esses sistemas há muitos níveis diferentes de processamento, que estão ilustrados na Figura 3.1. Por exemplo, a percepção pode ser vista como um progresso em diversos estágios de processamento. Cada estágio reflete estruturas cerebrais específicas que processam informação sensorial em diferentes níveis, dos

estágios iniciais do processamento sensorial para níveis cada vez mais abstratos de interpretação e integração em níveis superiores do cérebro.

Algumas pesquisas em neurociência sugerem que o controle do movimento é conseguido por meio do esforço cooperativo de muitas estruturas cerebrais organizadas hierarquicamente e também em paralelo. Isso significa que um sinal pode ser processado de duas formas: por meio da **hierarquia**, dentro dos níveis ascendentes do sistema nervoso central (SNC), e simultaneamente em muitas estruturas cerebrais diferentes, mostrando o **processamento distribuído em paralelo**. O processamento hierárquico, juntamente do processamento distribuído em paralelo, ocorre nos sistemas de percepção, ação e cognitivo do controle de movimento.

O processamento "hierárquico", neste capítulo, é descrito como um sistema no qual níveis superiores do cérebro estão envolvidos com questões de abstração de

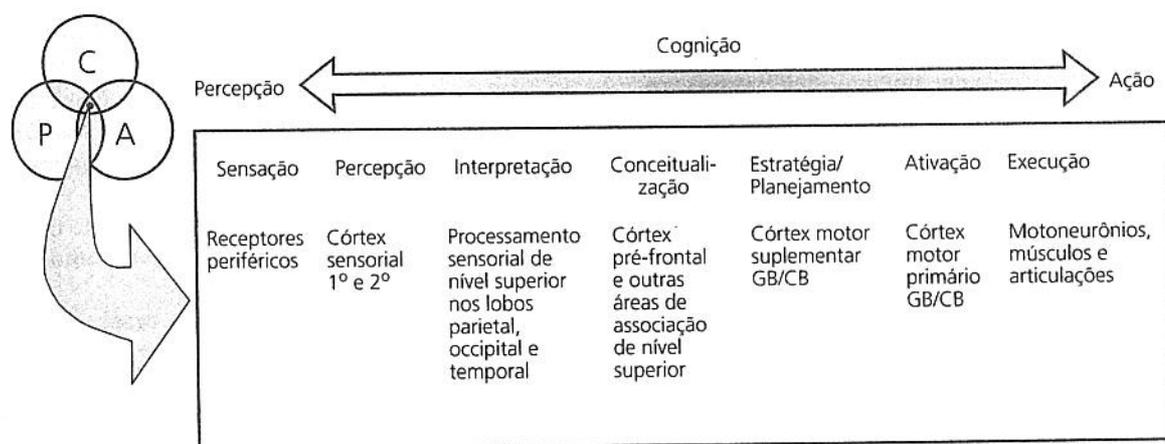


FIGURA 3.1 Modelo de interação entre os processos perceptual, de ação e cognitivo envolvidos no controle motor. GB = gânglios da base; CB = cerebelo.

informação. Por exemplo, dentro do sistema perceptual, o processamento hierárquico significa que centros superiores integram estímulos de muitos sentidos e interpretam a informação sensorial recebida. Pelo lado da ação do controle de movimento, níveis superiores da função cerebral formam planos motores e estratégias para a ação. Portanto, níveis superiores devem selecionar a resposta específica para conseguir realizar uma determinada tarefa. Níveis inferiores de processamento poderiam, então, se encarregar do monitoramento detalhado e da regulação da resposta de execução, tornando-a adequada para o contexto na qual ela ocorreu. Sistemas cognitivos se sobrepõem aos sistemas de percepção e ação e envolvem processamento de alto nível para a percepção e ação. Além disso, muitas estruturas do cérebro (p. ex., a medula espinal, o tronco encefálico, o cerebelo e o córtex de associação) têm componentes tanto de percepção como de ação.

No processamento distribuído em paralelo, o mesmo sinal é processado simultaneamente em muitas estruturas cerebrais diferentes, entretanto, com propósitos diferentes. Por exemplo, o cerebelo e os gânglios da base processam informação motora de nível superior ao mesmo tempo, antes de enviá-la novamente ao córtex motor para a ação.

Este capítulo revê os processos que fundamentam a produção do movimento humano. A primeira seção apresenta uma revisão dos componentes mais importantes do SNC e a estrutura e função de um neurônio, a unidade básica do SNC. As outras seções discutem com mais detalhes a anatomia neural (circuitos básicos) e a fisiologia (função) dos sistemas envolvidos na produção e no controle do movimento. Este capítulo segue a anatomia neural e a fisiologia do controle do movimento da percepção até a cognição e a ação, reconhecendo que frequentemente é difícil distinguir onde um começa e o outro termina.

Revisão da função cerebral

A função cerebral que fundamenta o controle motor está tipicamente dividida em múltiplos níveis de processamento, incluindo a medula espinal, o tronco encefálico (que inclui o bulbo, a ponte e o mesencéfalo), o diencéfalo (tálamo e hipotálamo), o cerebelo e os hemisférios cerebrais, incluindo o córtex cerebral e as três estruturas profundas, os gânglios da base, a amígdala e o hipocampo (Amaral, 2000; Patton et al., 1989).

Medula espinal

No nível mais baixo da hierarquia percepção/ação está a medula espinal. O circuito da medula espinal está envolvido na recepção inicial e no processamento da informação somatossensorial (dos músculos, das articula-

ções e da pele) e o controle da postura e dos movimentos reflexos e voluntários através dos motoneurônios. No nível do processamento da medula espinal é possível observar uma relação relativamente simples entre o estímulo sensorial e a resposta motora. No nível da medula espinal, observa-se a organização dos reflexos, as respostas mais estereotipadas ao estímulo sensorial e os padrões básicos de flexão e extensão dos músculos envolvidos nos movimentos das pernas, como o chute e a locomoção (Amaral, 2000; Kandel, 2000).

Sherrington chamou os motoneurônios da medula espinal de "o trato comum final", uma vez que eles constituem o último nível de processamento antes da ativação muscular. A Figura 3.2A mostra o sistema nervoso segundo a visão de um anatomista, com a medula espinal posicionada caudalmente. A Figura 3.2B mostra um modelo abstrato do sistema nervoso, com a medula espinal posicionada ao final da hierarquia, com seus diversos tratos paralelos. Nessa visão, os receptores sensoriais estão representados pelo quadrado nomeado "input aferente" e enviam informação (representada por setas finas) para a medula espinal (rede segmentar espinal) e partes superiores do cérebro. Após o processamento em muitos níveis, incluindo as redes segmentares espinais, o *output* (representado por setas grossas) modula as atividades dos músculos esqueléticos.

Tronco encefálico

A medula espinal se estende cranialmente para se juntar ao próximo nível de processamento, o tronco encefálico. O tronco encefálico contém núcleos importantes envolvidos no controle postural e na locomoção, incluindo os núcleos vestibulares, o núcleo rubro e os núcleos reticulares. Contém, também, os tratos ascendentes e descendentes que transmitem a informação sensorial e motora para outras partes do SNC. O tronco encefálico recebe estímulos somatossensoriais da pele e dos músculos da cabeça, assim como estímulo sensorial dos sistemas vestibular e visual. Além disso, os núcleos no tronco encefálico controlam o *output* do pescoço, da face e dos olhos e são essenciais para as funções auditiva e gustativa. Na realidade, todos os tratos motores descendentes, com exceção do trato corticoespinal, originam-se no tronco encefálico. Por fim, a formação reticular, que regula nossa prontidão e conscientização, também se encontra no tronco encefálico (Amaral, 2000).

A visão do anatomista do tronco cerebral (Fig. 3.2A) mostra divisões de caudal para rostral dentro do bulbo, da ponte e do mesencéfalo, enquanto o modelo abstrato (Fig. 3.2B) mostra as conexões dos *inputs* da medula espinal aos centros superiores (o cerebelo e o córtex motor) e seus tratos de volta para a medula espinal.

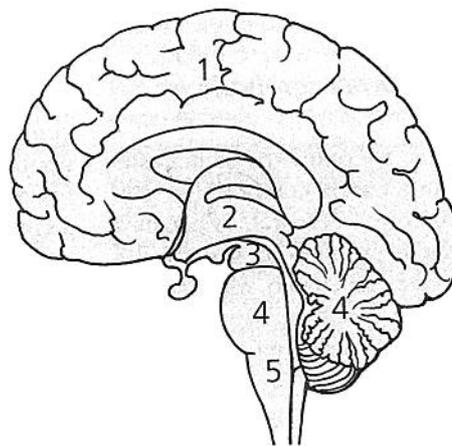
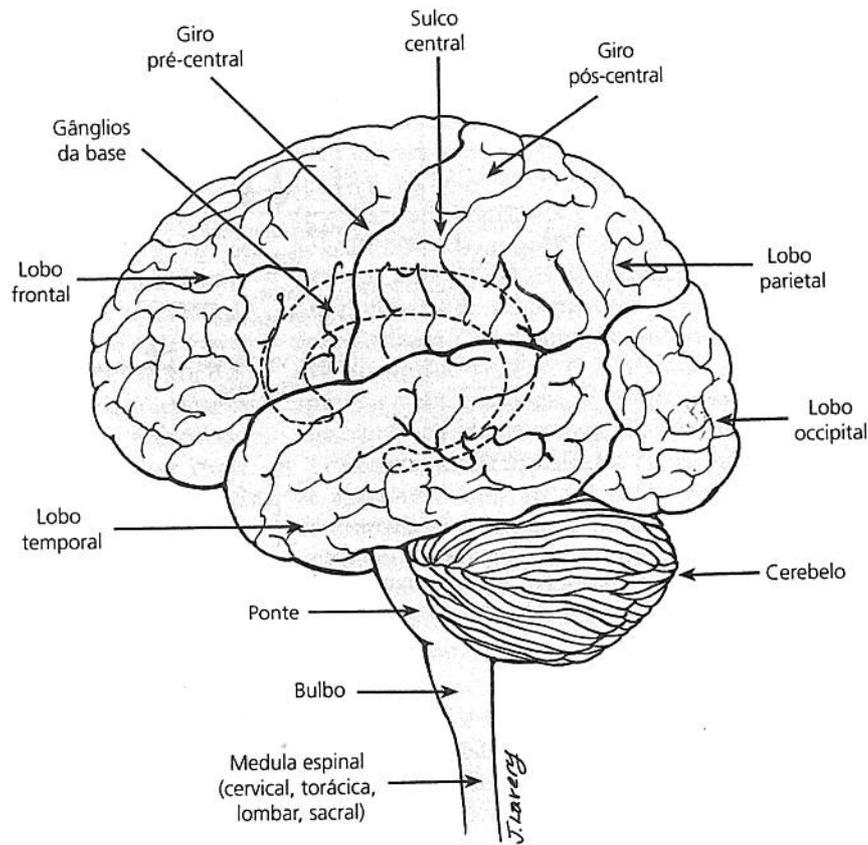
Cerebelo

O cerebelo se situa atrás do tronco encefálico (Fig. 3.2A) e está conectado a este por meio de tratos denominados "pedúnculos". Observando-se a Figura 3.2A, o cerebelo recebe os estímulos da medula espinal (enviando *feedback* sobre os movimentos) e do córtex cerebral (enviando informações sobre o planejamento dos movimentos) e envia *outputs* para o tronco encefálico. O cerebelo tem muitas funções importantes no controle motor, entre elas, ajustar nossas respostas motoras comparando o *output* pretendido

com os sinais sensoriais e, então, atualizar os comandos dos movimentos caso haja desvio da trajetória pretendida. O cerebelo também modula a força e a amplitude dos nossos movimentos e está envolvido no aprendizado motor (da adaptação simples para um aprendizado mais complexo).

Diencefalo

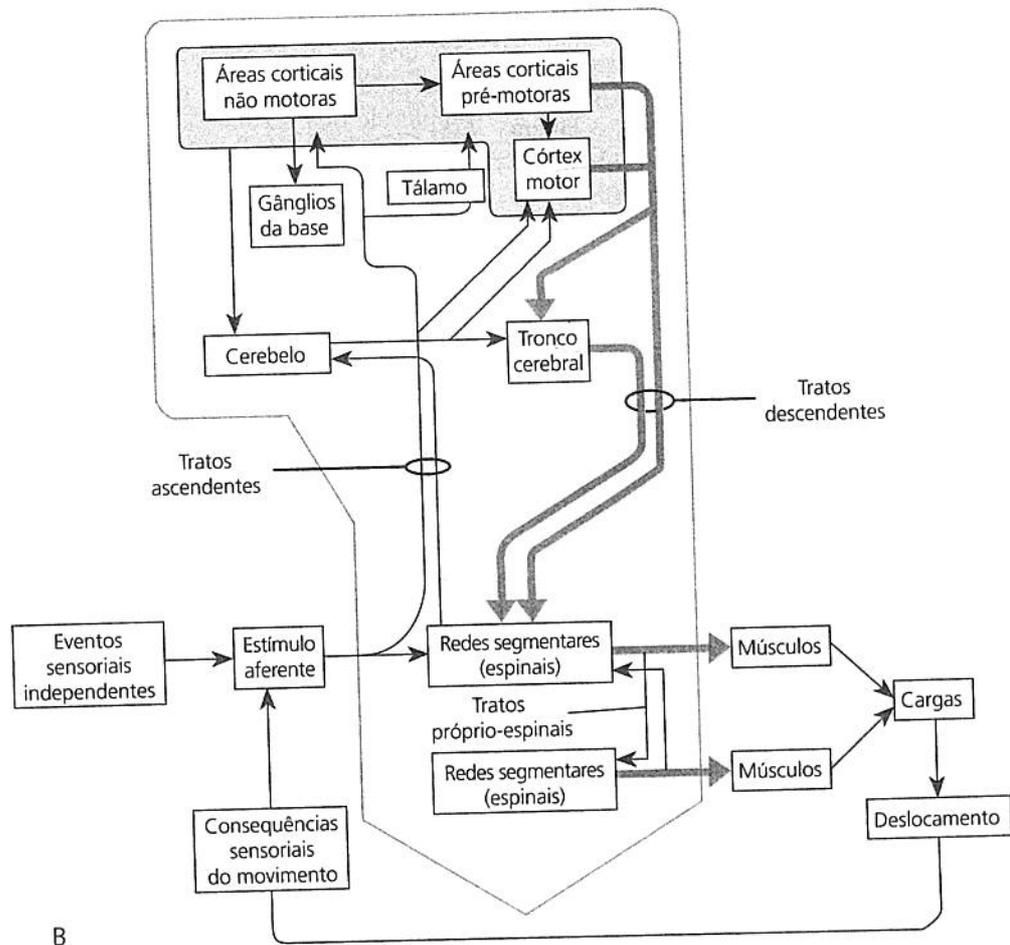
À medida que nos movimentamos na direção rostral do cérebro, encontramos o diencefalo (Fig. 3.2A), que contém o tálamo e o hipotálamo. O tálamo pro-



- Cérebro anterior
- 1. Telencéfalo
- 2. Diencefalo; tálamo; hipotálamo
- Cérebro médio
- 3. Mesencéfalo
- Cérebro posterior
- 4. Metencéfalo; ponte; cerebelo
- 5. Metencéfalo bulbo

FIGURA 3.2 A. O sistema nervoso na visão de um anatomista.

A



B

FIGURA 3.2 (Continuação) B. Um modelo abstrato do sistema nervoso (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd. Ed. New York: Elsevier, 1991:8.)

cessa a maioria das informações vindas para o córtex dos diversos tratos de estímulos paralelos (da medula espinhal, do cerebelo e do tronco encefálico). Esses tratos ficam segregados durante o processamento talâmico e durante o *output* subsequente para as diferentes partes do córtex (Kandel, 2000).

Hemisférios cerebrais (córtex cerebral e gânglios da base)

À medida que subimos, encontramos os hemisférios cerebrais que incluem o córtex cerebral e os gânglios da base. Na base do córtex cerebral, os gânglios da base (Fig. 3.2A) recebem estímulo da maioria das áreas do córtex motor através do tálamo. Algumas das funções dos gânglios da base envolvem aspectos cognitivos de ordem superior do controle motor, como o planejamento de estratégias motoras (Kandel, 1991).

O córtex cerebral (Fig. 3.2A) frequentemente é considerado o nível mais alto da hierarquia do controle

motor. As áreas parietal e pré-motora, juntamente das outras partes do sistema nervoso, estão envolvidas na identificação de alvos no espaço, na escolha de um curso de ação e na programação de movimentos. As áreas pré-motoras enviam *outputs* sobretudo para o córtex motor (Fig 3.2B), que envia seus comandos para o tronco encefálico e para a medula espinhal através do trato corticoespinhal e do sistema corticobulbar.

Devido aos diversos subsistemas envolvidos no controle motor, o sistema nervoso é obviamente organizado tanto de forma hierárquica como em paralelo. Portanto, o nível mais elevado de controle afeta não somente os níveis abaixo, mas também podem agir independentemente nos motoneurônios espinhais. Essa combinação de controle em paralelo e hierárquico permite certa sobreposição das funções, de tal forma que um sistema é capaz de assumir a função de outro quando as condições ambientais ou a tarefa exigem. Isso também permite certa quantidade de recuperação de uma lesão neural pelo uso de tratos alternativos.

Para compreender melhor a função dos diferentes níveis do sistema nervoso, vamos examinar uma ação específica e passar pelos tratos do sistema nervoso que contribuem para o seu planejamento e sua execução. Por exemplo, se você estiver com sede e quiser tomar um pouco de leite em caixa que está na sua frente. Os estímulos sensoriais vêm da periferia para dizer a você o que está acontecendo à sua volta, sua localização no espaço e onde suas articulações estão em relação às outras: eles fornecem um mapa do seu corpo no espaço. Além disso, a informação sensorial dá informação essencial sobre a tarefa que você irá realizar: o tamanho do copo, o tamanho e o peso da caixa de leite. Centros superiores no córtex fazem um plano de ação baseados nessa informação em relação ao objetivo: alcançar a caixa de leite.

Por meio de seu mapa sensorial, você faz um planejamento do movimento (utilizando, possivelmente, os lobos parietais e os córtices suplementar e pré-motor). Para alcançar a caixa de leite à sua frente, esse plano é enviado ao córtex motor, e grupos musculares são especificados. Esse plano também é enviado para o cerebelo e para os gânglios da base, e eles o modificam para refinar o movimento. O cerebelo envia uma atualização do plano de *output* do movimento para o córtex motor e para o tronco encefálico. Tratos descendentes do córtex motor e do tronco encefálico, então, ativam as redes da medula espinal, os motoneurônios espinais ativam os músculos e você alcança o leite. Se a caixa de leite estiver cheia, quando você achou que estava praticamente vazia, tratos reflexos espinais irão compensar pelo peso extra que você não esperava e ativarão mais motoneurônios. Então, as consequências sensoriais do seu alcance serão avaliadas, e o cerebelo irá atualizar o movimento — nesse caso, para acomodar uma caixa de leite mais pesada.

Neurônio – a unidade básica do SNC

O nível mais baixo da hierarquia é um único neurônio na medula espinal. Como ele funciona? Qual é sua estrutura? Para saber como um neurônio se comunica entre os níveis de hierarquia do sistema nervoso, precisamos rever algumas de suas propriedades simples, incluindo o potencial de repouso, o potencial de ação e a transmissão sináptica.

O neurônio, quando em repouso, sempre tem uma carga ou um potencial elétrico negativo dentro da célula, em relação ao seu exterior. Portanto, quando fisiologistas gravam a partir de um neurônio, intracelularmente, com um eletrodo, eles descobrem que a parte interna da célula tem um potencial de repouso de cerca de -70 mV em relação ao externo (Fig. 3.3). Esse potencial elétrico é causado por uma concentração desigual de íons químicos do lado interno *versus* o lado externo da célula. Portanto, íons K^+ (potássio) são elevados no lado interno e íons Na^+ (sódio), no

lado externo da célula, e a bomba elétrica dentro da membrana celular mantém os íons nas suas concentrações apropriadas. Quando o neurônio está em repouso, canais de K^+ são abertos e mantêm o neurônio com esse potencial negativo (Kandel, 1976; Koester e Siegelbaum, 2000; Patton et al., 1989).

Quando o neurônio é estimulado, são observados saltos dramáticos em voltagem pela membrana celular. Esses são os **potenciais de ação**, impulsos nervosos ou picos. Eles não chegam à voltagem zero, mas até $+30$ mV (como na Fig. 3.3). Isto é, a parte interna do neurônio se torna positiva. Potenciais de ação também duram cerca de 1 msec, e a membrana é rapidamente repolarizada. A altura do potencial de ação é quase sempre a mesma: -70 a $+30$ mV = ± 100 mV.

Como um neurônio comunica essa informação para a próxima célula? Isso é feito por meio do processo de **transmissão sináptica**. Uma fenda de 200 Å de largura separa os neurônios. Cada potencial de ação em um neurônio libera uma pequena quantidade de substância transmissora, que é difundida através dessa fenda e se acopla a receptores da próxima célula, que abre os canais da membrana e a despolariza. Um potencial de ação provoca apenas uma pequena despolarização, denominada **potencial excitatório pós-sináptico** (PEPS). O PEPS normalmente morre após 3 a 4 msec e, como consequência, a próxima célula não é ativada (Patton et al., 1989).

Entretanto, se a primeira célula libera potenciais de ação suficientes, haverá uma série de PEPS, e eles continuarão a acumular a despolarização até atingir a voltagem do limiar para o potencial de ação do próximo neurônio. Isso é denominado **somação**. Há dois tipos de somação, temporal e espacial, e eles estão ilustrados na Figura 3.3, B e C. **Somação temporal** resulta na despolarização devido aos potenciais sinápticos que ocorrem em tempos próximos (Fig. 3.3C). **Somação espacial** produz despolarização devido à ação de células múltiplas que estão fazendo sinapses com os neurônios pós-sinápticos (Fig. 3.3B). Somação espacial é, na realidade, um exemplo de processamento distribuído em paralelo, uma vez que tratos múltiplos estão afetando o mesmo neurônio (Kandel e Siegelbaum, 2000).

A eficácia de certa sinapse muda com a experiência. Por exemplo, se um certo neurônio é ativado em um curto período, poderá haver **facilitação sináptica**, em que se liberam mais transmissores e, portanto, despolariza-se a próxima célula mais facilmente. Por outro lado, uma célula pode demonstrar **desfacilitação** ou **habituação**. Nesse caso, a célula não tem transmissores e, portanto, é menos efetiva na influência da próxima célula. Muitos mecanismos podem causar facilitação ou habituação sináptica em diferentes partes do sistema nervoso. O aumento do uso de um determinado trato pode resultar em facilitação sináptica. Entretanto, em tratos diferentes, o uso aumentado pode resultar em dificulta-

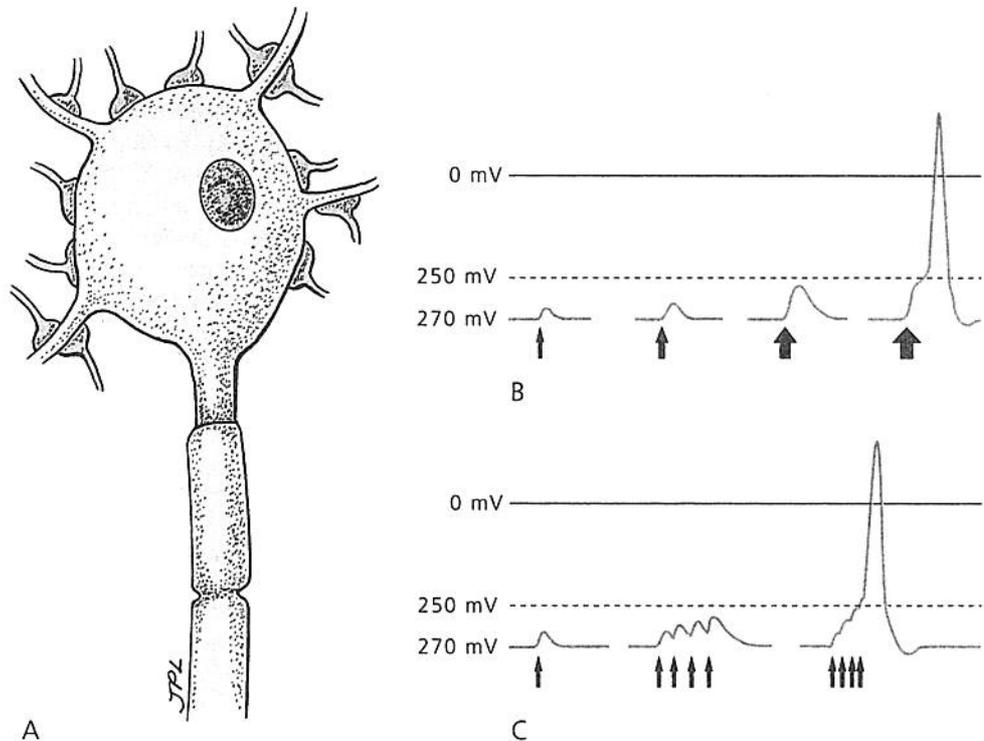


FIGURA 3.3 A. Um neurônio com muitas conexões sinápticas no corpo celular e dendritos. B. Exemplo de somação espacial, em que números cada vez maiores de neurônios pré-sinápticos são ativados de forma simultânea (representados pelas setas progressivamente maiores) até que transmissores suficientes sejam liberados para ativar um potencial de ação na célula pós-sináptica. C. Exemplo de somação temporal, em que um único neurônio pré-sináptico é ativado uma vez, quatro vezes em uma frequência baixa, ou quatro vezes em uma frequência alta (setas indicando o tempo dos potenciais pré-sinápticos). Observe que, com o estímulo de alta frequência, o potencial pós-sináptico não retorna aos níveis de repouso, mas cada estímulo sucessivo é somado até o limiar para ativar o potencial de ação.

ção ou habituação. Variações na codificação entre a química interna do neurônio e o estímulo que ativa o neurônio irão determinar se este irá responder a tais sinais de um modo ou de outro. Para maiores informações, veja o Capítulo 4, que descreve a fisiologia de formas de aprendizado simples e complexas (Kandel, 2000).

Essa revisão dos elementos essenciais do sistema nervoso possibilita uma discussão aprofundada dos processos sensorio/motor que fundamentam o controle motor.

Sistemas sensorial/perceptual

Qual é o papel da sensação na produção e no controle do movimento? No capítulo sobre teorias do controle motor, foram apresentadas visões divergentes sobre a importância do estímulo sensorial no controle motor. Pesquisas atuais em neurociência sugerem que a informação sensorial tem papéis diferentes no controle do movimento.

Informações sensoriais servem como estímulo para o movimento reflexo organizado no nível da medula es-

pinal do sistema nervoso. Além disso, a informação sensorial tem um papel vital na modulação do *output* do movimento resultante da atividade dos geradores de padrão na medula espinal (p. ex., geradores de padrão locomotor). Da mesma forma, no nível da medula espinal, a informação sensorial pode modular movimentos que resultam dos comandos originados nos centros superiores do sistema nervoso. A sensação pode modular todos esses tipos de movimento na razão em que os receptores sensoriais convergem nos motoneurônios, considerados o trato final comum. Mas outro papel da informação sensorial no controle do movimento é cumprido pelos tratos ascendentes que contribuem para o controle do movimento de formas mais complexas.

Sistema somatossensorial

O sistema somatossensorial, do nível mais baixo ao mais alto da hierarquia do SNC, desde a recepção de sinais na periferia até a integração e interpretação desses sinais relacionados a outros sistemas sensoriais no cór-

tex de associação, está descrito nesta seção. Preste muita atenção na forma como o processamento hierárquico e distribuído em paralelo contribui para a análise dos sinais somatossensoriais.

Receptores periféricos

FUSO MUSCULAR A maioria dos fusos musculares são receptores sensoriais encapsulados com o formato de fuso localizados no ventre do músculo, nos músculos

esqueléticos. Consistem de (1) fibras musculares especializadas muito pequenas, denominadas **fibras intrafusais** (**fibras extrafusais** são as fibras musculares comuns); (2) terminações nervosas sensoriais (aférentes dos grupos Ia e II) que se envolvem nas regiões centrais dessas pequenas fibras musculares intrafusais; e (3) terminações dos motoneurônios gama que ativam as regiões contráteis polares das fibras musculares intrafusais. A Figura 3.4 mostra um fuso muscular com suas fibras musculares intrafusais (cadeia nuclear e saco nu-

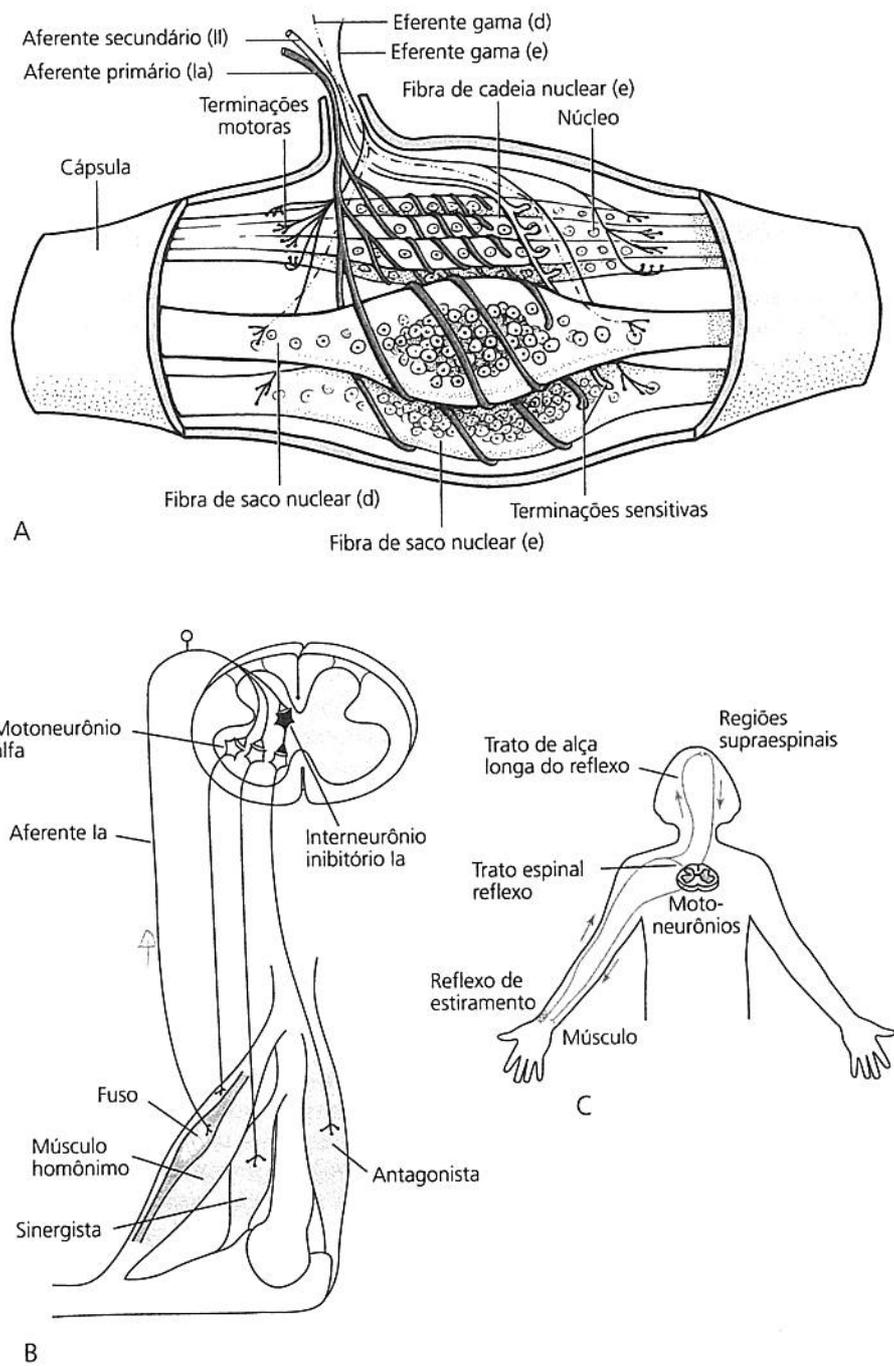


FIGURA 3.4 A anatomia do fuso muscular. A. Desenho do fuso muscular mostrando (1) as fibras de saco nuclear dinâmicas e estáticas, as fibras musculares de cadeia nuclear estática; (2) os grupos Ia e II de neurônios aferentes que se envolvem na região central, percebendo o comprimento muscular e a mudança neste; e (3) o motoneurônio eferente gama que causa a contração da região polar a fim de manter as regiões centrais firmes durante a contração do músculo no qual está o fuso muscular. B. Circuito neural do reflexo monossináptico de estiramento, mostrando o fuso muscular no bíceps, o trato aferente Ia da medula espinal, com as conexões monossinápticas para o motoneurônio alfa do bíceps e de seus sinergistas, e as conexões com o interneurônio inibitório Ia que inibe o motoneurônio do músculo antagonista tríceps. C. A informação do fuso muscular contribui para o trato espinal reflexo e para o trato de alça longa do reflexo. e = estático; d = dinâmico. (Partes B e C reimpressas com permissão de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience, 4th. ed. New York: Elsevier, 2000.)

clear), as terminações nervosas sensoriais (Ia e II) e as terminações dos motoneurônios (gama).

Os fusos musculares detectam o comprimento do músculo e a mudança desse comprimento e, juntamente do reflexo monossináptico, ajudam a regular de forma fina o comprimento muscular durante o movimento. Nos humanos, os músculos com a maior densidade de fusos (fusos por músculo) são os músculos extraoculares, os da mão e os do pescoço. Surpreende que os músculos do pescoço tenham uma alta densidade de fusos? Isso ocorre porque utilizamos esses músculos na coordenação visomanual à medida que alcançamos objetos e nos movemos no ambiente (Gordon e Ghez, 1991).

Os tipos diferentes de fibras musculares e neurônios sensoriais e motoneurônios que inervam o fuso muscular são desenhados para apoiar duas funções do fuso, a sinalização de (1) comprimento estático do músculo como um todo e (2) as mudanças dinâmicas no comprimento muscular. Nos próximos parágrafos, explicaremos como cada parte do fuso fundamenta esse papel.

Fibras musculares intrafusais Existem dois tipos de fibras musculares intrafusais, denominados fibras de “saco nuclear” (dividido em tipo estático e dinâmico) e “cadeia nuclear” (tipo estático). A fibra do saco nuclear tem muitos núcleos esféricos na região central não contrátil (parece um saco elástico de núcleos), que estica rapidamente quando o comprimento aumenta devido à sua elasticidade, enquanto a fibra em cadeia nuclear tem apenas uma fileira de núcleos e, sendo menos elástica, estica lentamente (Fig. 3.4A).

Neurônios aferentes dos grupos Ia e II Essas terminações nervosas aferentes possuem seus corpos celulares na raiz ganglionar dorsal da medula espinal e se envolvem nas fibras musculares intrafusais da seguinte forma: as terminações nervosas da fibra Ia envolvem-se na região equatorial (que é basicamente elástica) tanto das fibras musculares intrafusais em saco e em cadeia e, portanto, respondem rapidamente ao alongamento, sentindo a quantidade de mudança do comprimento muscular. As terminações do grupo II envolvem-se na região ao lado da equatorial, que é menos elástica e, portanto, responde menos ao alongamento. Os aferentes Ia vão às fibras em saco e em cadeia, enquanto os aferentes do grupo II vão sobretudo às fibras em cadeia (Fig. 3.4A). Portanto, os aferentes do grupo Ia são mais sensíveis à mudança ou à dinâmica do comprimento muscular, e os neurônios aferentes do grupo II respondem mais ao estado estável ou estático do comprimento muscular. Os aferentes Ia (mas não os aferentes do grupo II) respondem bem a pequenos estímulos tendíneos, alongamentos sinusoidais e até a vibrações dos tendões musculares, uma vez que esses estímulos causam mudanças rápidas no comprimento muscular (Pearson e Gordon, 2000).

Motoneurônios gama Tanto as fibras musculares em saco quanto as em cadeia são ativadas por axônios dos **motoneurônios gama**. Os corpos celulares dos motoneurônios gama estão dentro do corno ventral da medula espinal, entrelaçados com os **motoneurônios alfa**, inervando as fibras extrafusais (dos músculos esqueléticos comuns). Os axônios do motoneurônio gama terminam na região polar, estriada da fibra muscular em saco e em cadeia, como mostra a Figura 3.4A. Há dois tipos de motoneurônios gama: (a) o gama dinâmico, que ativa somente as fibras musculares em saco, e (b) o gama estático, que inerva as fibras musculares em saco e em cadeia. A ativação dos motoneurônios gama dinâmicos aumenta as respostas dinâmicas dos neurônios aferentes Ia, enquanto a ativação dos motoneurônios gama estáticos aumentam as respostas dos neurônios aferentes do grupo II, sinalizando o comprimento de estado estável dos músculos.

Como é utilizada a informação do fuso muscular durante o controle motor? A informação do fuso muscular é utilizada em muitos níveis da hierarquia do SNC. No nível mais baixo, está envolvida na ativação reflexa dos músculos, entretanto, à medida que a informação ascende na hierarquia do SNC, é utilizada de forma cada vez mais complexa e abstrata. Por exemplo, a informação pode contribuir para nossa percepção em relação ao nosso esforço. Além disso, é levada por diferentes tratos para diferentes partes do cérebro, contribuindo, dessa forma, para a natureza distribuída em paralelo do processamento cerebral.

Alça de reflexo de alongamento Quando um músculo é alongado, ele alonga o fuso muscular, excitando os aferentes Ia. Dois tipos de respostas reflexas podem ser desencadeados por essa excitação do aferente Ia, o **reflexo espinal monossináptico** e a **alça-longa** ou **reflexo transcortical**, como demonstrado na Figura 3.4C. O reflexo de alongamento espinal é ativado por conexões excitatórias monossinápticas dos neurônios aferentes para os **motoneurônios alfa**, que ativam seu músculo e os músculos sinergistas (Fig. 3.4B). Os aferentes Ia também podem excitar os interneurônios inibitórios, que então inibem os motoneurônios alfa dos músculos antagonistas (Fig. 3.4B). Por exemplo, se o músculo gastrocnêmio está sendo alongado, o fuso muscular dos aferentes Ia são excitados; estes por sua vez, excitam o motoneurônio alfa do gastrocnêmio, causando a contração. O aferente Ia também excita o interneurônio inibitório Ia, que inibe os motoneurônios do músculo antagonista, o tibial anterior; assim, se este músculo estiver contraindo, agora ele irá relaxar. Os aferentes do grupo II também excitam seu músculo, mas dissinapticamente (Patton et al., 1989; Pearson e Gordon, 2000). A alça-longa ou reflexo transcortical (ver Fig. 3.4C) é um reflexo mais mutável, e, portanto, é com frequência chamado de “reflexo de alongamento funcional”. O benefício desse reflexo pode ser

facilmente modificado de acordo com as condições ambientais ou o estado preparatório do indivíduo.

Qual o propósito da atividade do motoneurônio gama e quando são ativados esses motoneurônios no fuso muscular? Quando houver uma contração voluntária, haverá coativação dos motoneurônios alfa (ativando o músculo principal, isto é, as fibras musculares extrafusais) e gama (ativando o fuso muscular, isto é, as fibras intrafusais). Sem essa coativação, os neurônios sensoriais do fuso estariam em silêncio durante a contração muscular voluntária. Com ela, além das fibras extrafusais regulares do músculo, as regiões polares das fibras em saco nuclear e em cadeia contraem e, portanto, a região central do fuso muscular (com as terminações aferentes dos grupos Ia e II) não pode afrouxar. Devido a essa coativação, os aferentes dos grupos Ia e II irão perceber e compensar o alongamento inesperado durante a contração.

ÓRGÃOS TENDINOSOS DE GOLGI Os órgãos tendinosos de Golgi (OTG) têm o formato de fuso (1 mm de comprimento por 0,1 mm de diâmetro) e estão localizados na junção músculo-tendínea (Fig. 3.5A). Eles se conectam entre 15 e 20 fibras musculares. A informação aferente dos OTG é levada para o sistema nervoso através das fibras aferentes Ib. Diferentemente dos fusos musculares, eles não têm conexões eferentes e, portanto, não estão sujeitos à modulação do SNC.

É dessa forma que os OTG funcionam. São sensíveis às mudanças de tensão, que resultam do alongamento ou da contração muscular, e respondem a forças tão baixas quanto 2 a 25 g. O reflexo de OTG é um reflexo dissináptico inibitório, inibindo seu próprio músculo e excitando o antagonista (Fig 3.5B).

Pesquisadores acreditavam que o OTG ficava ativo somente conforme respondia a grandes quantidades de tensão, então foi formulada a hipótese de que o papel do OTG era proteger o músculo de lesões. Pesquisas atuais mostraram que esses receptores monitoram constantemente a tensão muscular e são muito sensíveis a pequenas mudanças de tensão causadas pela contração muscular. Uma nova função hipotética do OTG é modular o *output* muscular em resposta à fadiga. Portanto, quando a tensão muscular reduz devido à fadiga, o *output* do OTG diminui, diminuindo o efeito inibitório sobre o próprio músculo (Patton et al., 1989; Pearson e Gordon, 2000).

Também foi demonstrado que o OTG dos músculos extensores da perna estão ativos durante a fase de apoio da locomoção e agem para excitar os músculos extensores e inibir os músculos flexores até que o OTG não tenha mais carga (Pearson et al., 1992). Isto é exatamente o oposto do que seria esperado do reflexo quando ativado no animal em um estado passivo. Portanto, o reflexo aparentemente tem diferentes propriedades em diferentes condições de uma tarefa.

RECEPTORES ARTICULARES Como funcionam os receptores articulares e quais são suas funções? Há diferentes tipos de receptores dentro da articulação em si, incluindo as terminações do tipo de Ruffini ou *spray*, terminações de Pacini, receptores ligamentares e terminações nervosas livres. Eles estão localizados em diferentes partes da cápsula articular. Morfologicamente, têm as mesmas características de muitos outros receptores encontrados no sistema nervoso. Por exemplo, os receptores ligamentares são quase idênticos aos OTG, enquanto as terminações de Pacini são idênticas aos corpúsculos de Pacini na pele.

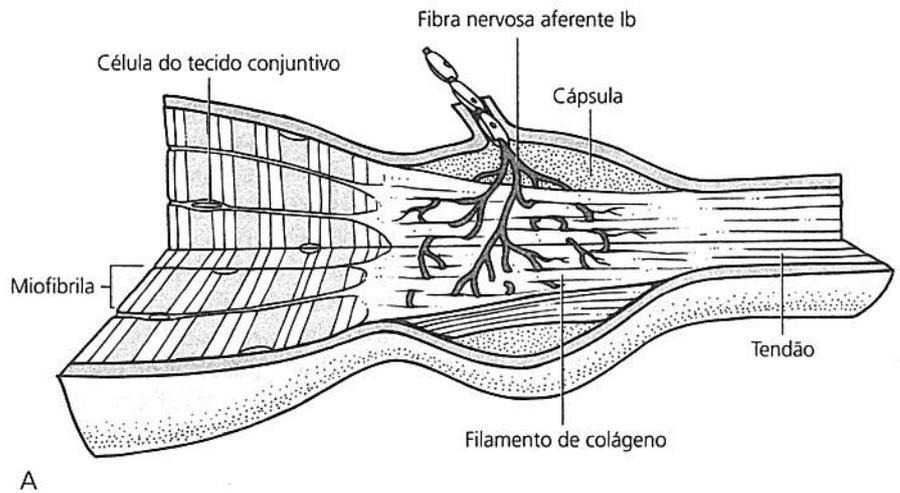
Há diversos aspectos intrigantes da função da articulação. A informação do receptor articular é usada em diversos níveis de hierarquia de processamento sensorial. Alguns pesquisadores descobriram que os receptores articulares aparentemente são sensíveis apenas a ângulos articulares extremos (Burgess e Clark, 1969). Devido a isso, os receptores articulares podem fornecer um sinal de perigo sobre um movimento articular extremo.

Outros pesquisadores reportaram que muitos receptores articulares individuais respondem a amplitudes de movimento limitadas. Esse fenômeno tem sido denominado "fracionamento de amplitude", com múltiplos receptores sendo ativados nas amplitudes que se sobrepõem. Informação aferente de receptores articulares ascende ao córtex cerebral e contribui para nossa percepção da nossa posição no espaço. O SNC determina a posição articular por meio do monitoramento dos receptores que estão ativos simultaneamente, permitindo a determinação da posição exata da articulação.

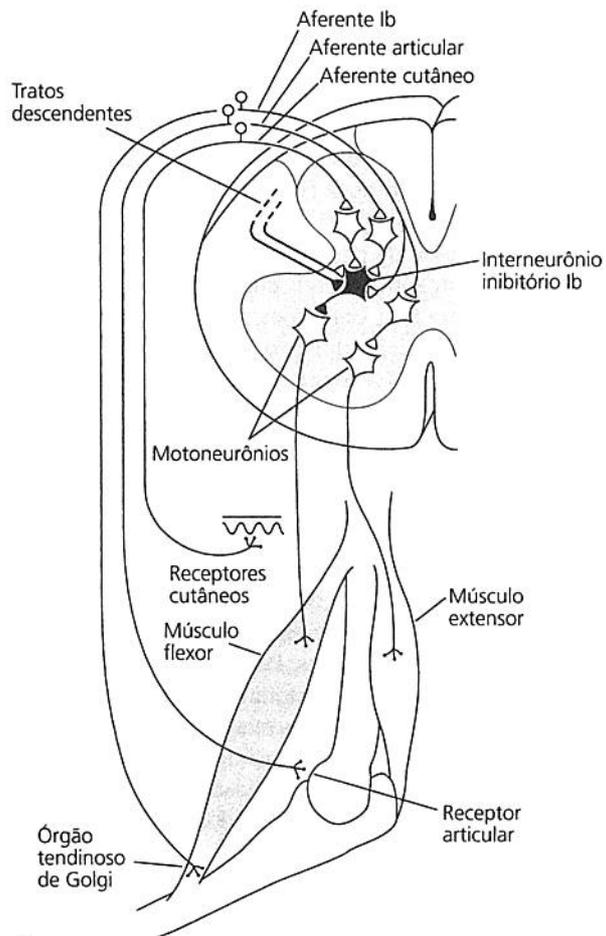
RECEPTORES CUTÂNEOS Há também diversos tipos de receptores cutâneos: (a) mecanorreceptores, incluindo os corpúsculos de Pacini, os discos de Merkel, os corpúsculos de Meissner, as terminações de Ruffini e as terminações lanceoladas em volta dos folículos dos pelos, detectando estímulo mecânico; (b) termorreceptores, detectam mudanças na temperatura; e (c) nociceptores, detectam danos possíveis à pele. A quantidade de receptores em áreas sensíveis da pele, como as pontas dos dedos, é muito grande, cerca de 2.500 por centímetro quadrado (Gardner et al., 2000).

Informações desse sistema cutâneo também são utilizadas no processamento hierárquico de diversas formas. Nos níveis mais inferiores de hierarquia do SNC, as informações cutâneas dão origem aos movimentos reflexos. A informação do sistema cutâneo também ascende e fornece informação sobre a posição corporal essencial para sua orientação dentro do ambiente.

O sistema nervoso usa a informação cutânea para as respostas reflexas de diversas formas, dependendo da extensão e do tipo de *input* cutâneo. Um estímulo difuso e leve na sola do pé tende a produzir uma ex-



A



B

FIGURA 3.5 A. Órgão tendinoso de Golgi (OTG) e sua inervação aferente Ib. Está localizado na junção músculo-tendínea e conectado a 15 ou 20 fibras musculares. B. Circuito neural do trato do reflexo do OTG, demonstrado no bíceps. A informação das sinapses do aferente Ib do OTG para os interneurônios inibitórios Ib, que inibem os motoneurônios do músculo agonista e excitam dissinapticamente os motoneurônios no músculo antagonista tríceps. (Parte B reimpressa com permissão de Kandel E, Schwartz JH, Jessel TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd. ed. New York: Elsevier, 1991.)

tensão do membro, como, por exemplo, quando você encosta na eminência hipotenar da pata de um gato; sutilmente, ela irá estender. Isso é chamado de “reação de *placing*” e é encontrado também em crianças. Por outro lado, um estímulo forte e focal tende a produzir a retirada, ou flexão, mesmo quando aplicado direta-

te na mesma área do pé. Isso é denominado “reflexo de retirada” e é usado para nos proteger de lesões. O padrão típico de resposta no reflexo cutâneo é a flexão ipsilateral e a extensão contralateral, que permitem suportar o peso no membro oposto (mediado pelos aferentes dos grupos III e IV).

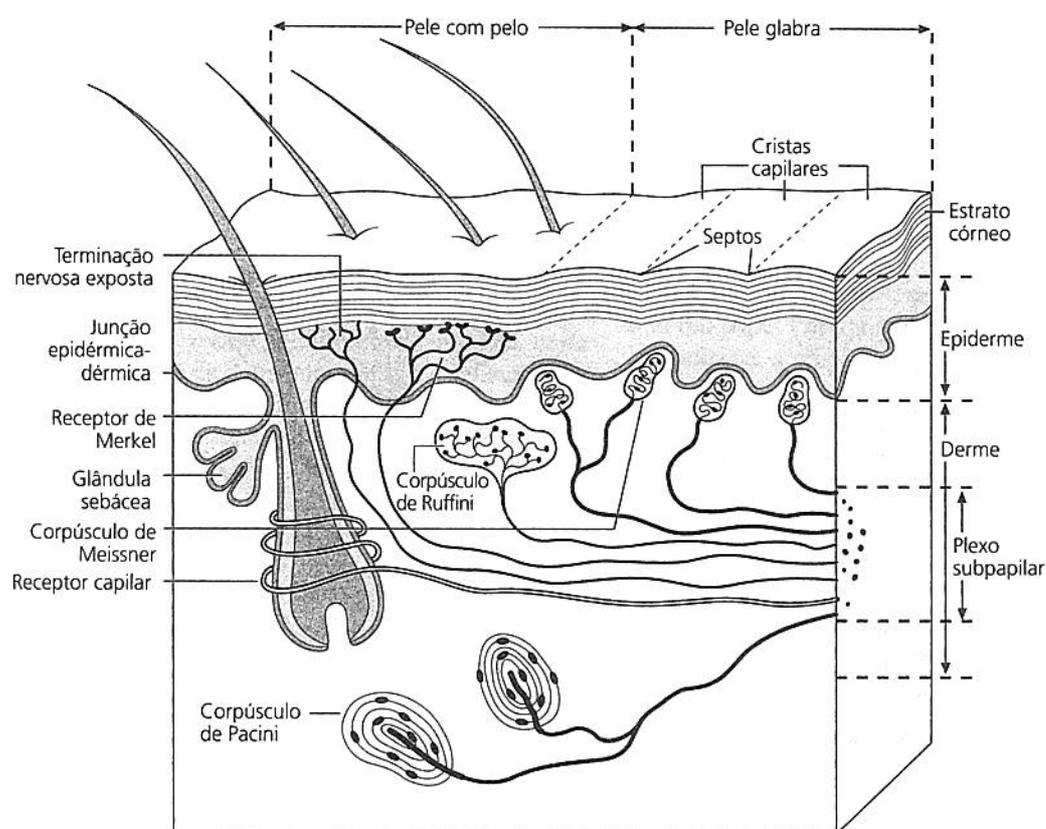


FIGURA 3.6 Localização dos receptores cutâneos na pele. (Reimpresso com a permissão de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991.)

É importante lembrar que, mesmo considerando que os reflexos são estereotipados, eles são modulados em centros superiores, dependendo da tarefa e do contexto. Lembre-se do nosso exemplo do reflexo flexor, que tipicamente causa retirada do membro do estímulo nocivo. Entretanto, se o risco é maior, como salvar a vida de seu filho, o SNC inibe a ativação desse movimento reflexo para favorecer ações mais apropriadas para essa situação.

O papel da somatossensação no nível da medula espinal

Informações dos receptores cutâneos, musculares e articulares modificam o *output* de circuitos no nível da medula espinal que controlam atividades básicas como a locomoção. No final de 1960, Grillner e Wallen (1985) realizaram experiências nas quais seccionaram as raízes dorsais da medula espinal do gato para eliminar o *feedback* sensorial da periferia. Eles estimularam a medula espinal e foram capazes de ativar o gerador de padrão neural para os padrões locomotores. Descobriram que pequenas quantidades de estimulação repetitiva levaram à marcha, a trotes mais rápidos e depois a galopes. Isso

sugeriu que movimentos complexos, como a locomoção, podem ser gerados no nível da medula espinal sem influências supraespinais ou estímulos periféricos.

Se não precisamos da informação sensorial para gerar movimentos complexos, significa que não existe papel para a informação sensorial na execução? Não. Hans Forssberg et al. (1977) demonstraram que a informação sensorial modula o *output* locomotor de um modo muito resistente. Quando um pedaço de madeira foi encostado na pata de um gato (com a medula espinal seccionada no nível torácico 12) durante a fase de balanço da marcha, houve uma flexão mais acentuada da pata e o afastar do pedaço de madeira. Durante a fase de apoio, a mesma estimulação causou uma extensão mais forte, a fim de empurrar mais rapidamente e evitar o pedaço de madeira que está no caminho. Portanto, descobriu-se que o mesmo estímulo cutâneo pode modular o ciclo do passo de diferentes modos, dependendo do contexto no qual ele é utilizado. Achaos similares relacionados à modulação do ciclo do passo locomotor em resposta à fase de estímulo somatossensorial específico foram igualmente demonstrados nos humanos (Stein, 1991).

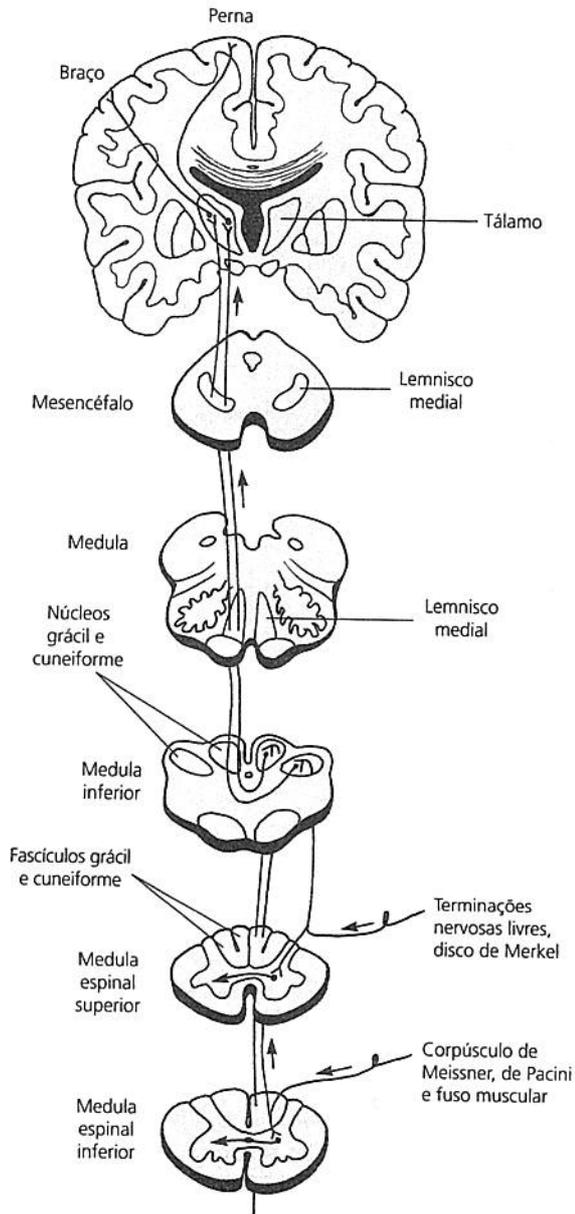


FIGURA 3.7 Sistemas sensoriais ascendentes: trato do sistema lemniscal medial da coluna, que contém informação dos receptores de tato e pressão.

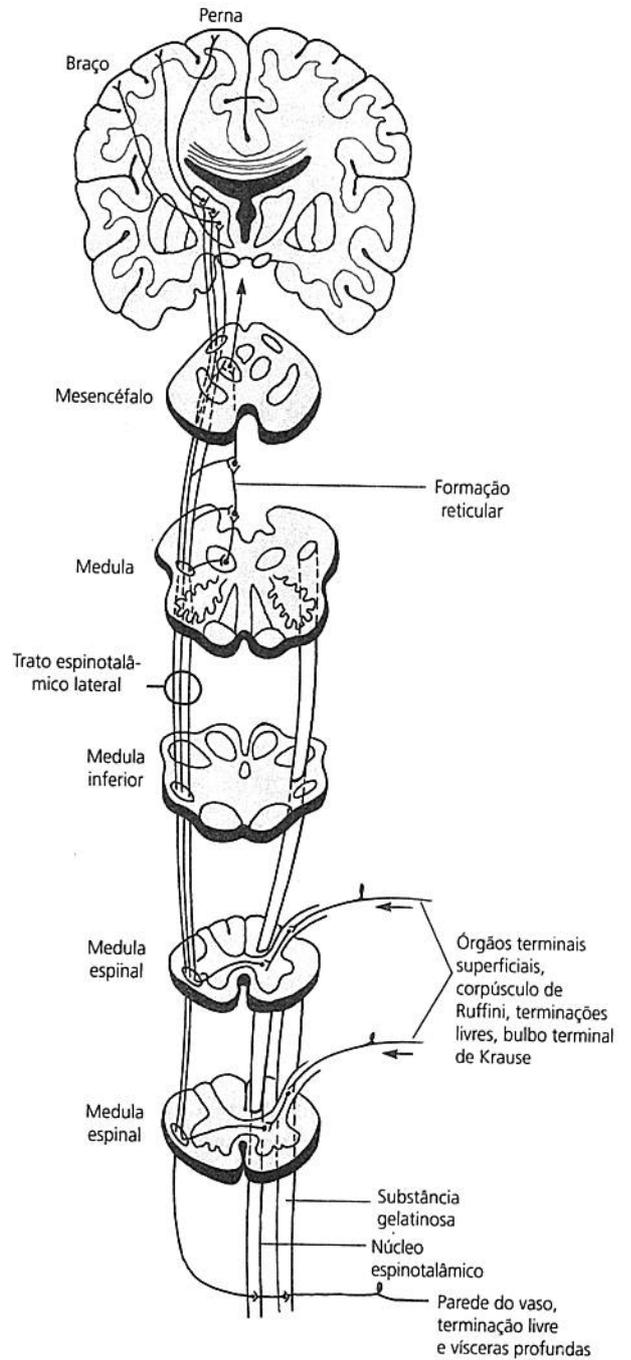


FIGURA 3.8 Sistemas sensoriais ascendentes: o sistema anterolateral, que contém informação de dor, temperatura, tato grosseiro e pressão.

Tratos ascendentes

A informação do tronco e dos membros também é levada para o córtex sensorial e para o cerebelo. Dois sistemas ascendem ao córtex cerebral: o sistema *lemniscal medial da coluna dorsal* (LM-CD) e o *anterolateral* (os sistemas que ascendem ao cerebelo serão discutidos mais adiante neste capítulo), os quais estão demonstrados nas Figuras 3.7 e 3.8. São exemplos de sistemas ascendentes em paralelo. Cada um repassa informação sobre funções relativamente diferentes, mas há certa redundância entre os dois tratos. Qual é a vantagem do sistema em paralelo? [Eles ofereceram maior sutileza e riqueza à percepção, utilizando diversos meios para processar informação. Também oferecem uma medida de segurança, de função continuada no caso de lesão] (Gardner et al., 2000; Patton et al., 1989).

SISTEMA LEMNISCAL MEDIAL DA COLUNA DORSAL

As colunas dorsais (Fig. 3.7) são formadas basicamente por neurônios das raízes dorsais e, portanto, são neurônios de primeira ordem. A maioria das fibras se ramifica na entrada da medula espinal, fazendo sinapses nos interneurônios e motoneurônios para modular a atividade espinal, e envia ramificações para ascender no trato da coluna dorsal para o cérebro. Quais são as funções dos neurônios da coluna dorsal (C-D)? Eles mandam informação do músculo, do tendão e da sensibilidade articular para o corte somatossensorial e para os outros centros superiores cerebrais. Entretanto, há uma exceção interessante. Os proprioceptores da perna têm seu próprio trato para o tronco encefálico, a coluna lateral. Eles se juntam no trato da coluna dorsal no tronco encefálico. O trato C-D também contém informação dos receptores de tato e pressão e códigos especialmente para o tato discriminativo fino (Gardner et al., 2000).

Aonde vai essa informação e como ela é processada? O trato faz sinapses em diversos níveis no sistema nervoso, incluindo a medula, onde os neurônios de segunda ordem se tornam o trato *lemniscal medial* e cruzam para o tálamo, fazendo sinapses com os neurônios de terceira ordem, que continuam para o córtex somatossensorial. Cada nível de hierarquia tem a habilidade de modular a informação vinda de níveis mais baixos. Por meio da excitação e inibição sináptica, os centros superiores têm a habilidade de desligar ou enfatizar a informação ascendente. Isso permite que centros superiores sintonizem seletivamente (para cima ou para baixo) a informação vinda de centros inferiores.

À medida que os neurônios ascendem por meio de cada nível para o cérebro, a informação dos receptores é processada de forma aumentativa para permitir a interpretação de informação. Isso é feito aumentando de modo seletivo a área receptiva de cada neurônio sucessivamente.

SISTEMA ANTEROLATERAL O segundo sistema ascendente, mostrado na Figura 3.8, é o sistema *anterolateral* (AL). Ele consiste nos tratos espinotalâmico, espinoreticular e espinocéfálico. Essas fibras cruzam na entrada da medula espinal e ascendem para os centros do tronco encefálico. O sistema anterolateral tem função dupla. Primeiro, transmite informações sobre o tato grosseiro e a pressão e, portanto, contribui minimamente para o tato e a propriocepção do membro. Também tem um papel importante em encaminhar informações relacionadas a temperatura e nocicepção para os centros superiores. Todos os níveis da hierarquia do processamento sensorial agem no sistema de AL da mesma forma que o sistema CD-LM (Gardner et al., 2000).

Há uma redundância de informações em ambos os tratos. Uma lesão em um dos tratos não causa perda completa da discriminação em nenhum desses sentidos. Entretanto, uma lesão de ambos os tratos causa perda severa. [A hemisseção da medula espinal (p. ex., causada por um acidente grave) causaria a perda da sensação tátil e proprioceptiva nos braços no lado ipsilateral (as fibras que ainda não cruzaram), enquanto haveria perda da sensação de dor e temperatura do lado contralateral (fibras que já cruzaram ao entrar na medula espinal)] (Gardner et al., 2000).

Tálamo

A informação dos dois tratos somatossensoriais ascendentes, como a informação que vem de praticamente todos os sistemas sensoriais, passa pelo tálamo. Além disso, o *tálamo* recebe informação de diversas outras áreas do cérebro, incluindo os gânglios da base e o cerebelo. Portanto, é um centro de processamento importante do cérebro. Geralmente, uma lesão nessa área irá causar graves problemas sensoriais (e motores). O tálamo se tornou um alvo para os tratamentos que visam diminuir o tremor em pacientes com mal de Parkinson.

Córtex somatossensorial

O córtex somatossensorial é uma área importante de processamento para todas as modalidades somatossensoriais e marca o início da percepção consciente da somatossensação. Está dividido em duas grandes áreas: *córtex somatossensorial primário* (SI) (também denominado áreas de Brodmann 1, 2, 3a e 3b); e *córtex somatossensorial secundário* (SII) (Fig. 3.9A). No SI, a informação cinestésica e de tato do lado contralateral do corpo está organizada de modo somatotópico e expande em quatro áreas citoarquitectônicas, as áreas de Brodmann 1, 2, 3a e 3b.

É nessa área que começaremos a observar o processo da modalidade de cruzamento. Isso significa que a informação dos receptores articulares, fusos muscu-

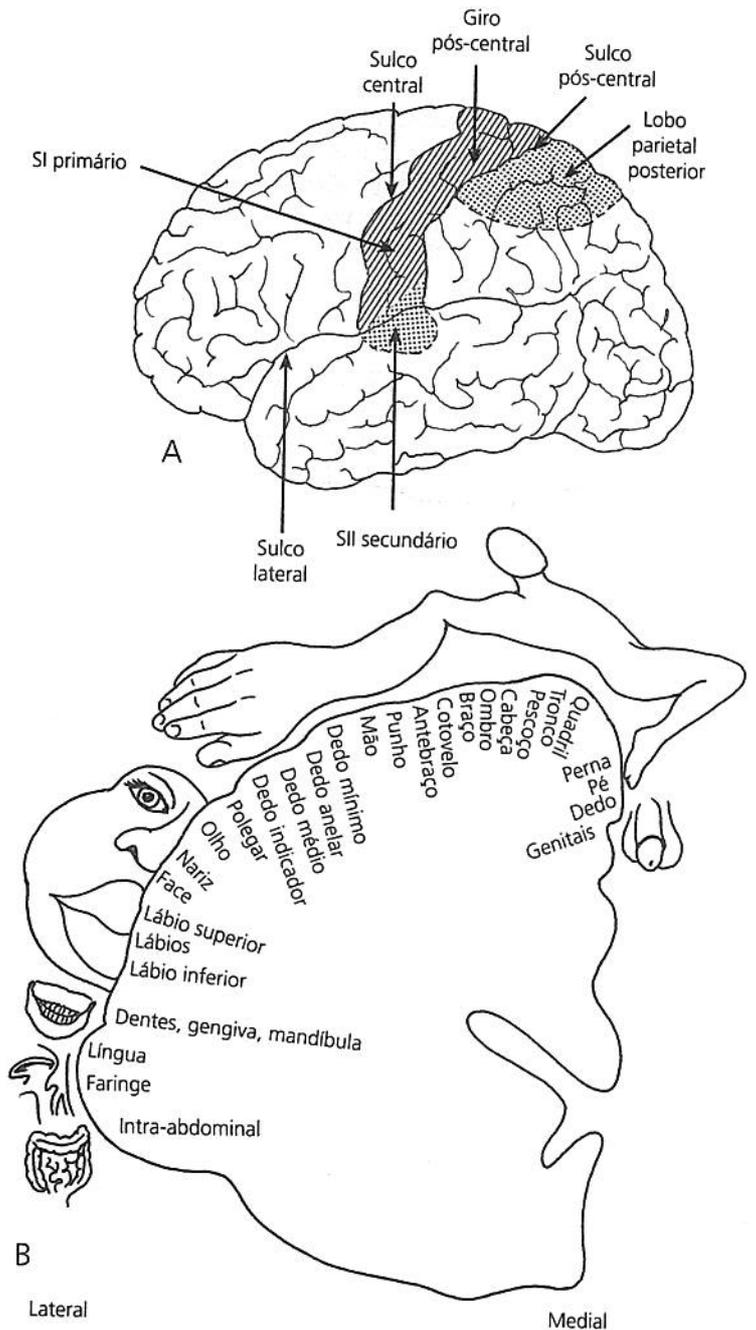


FIGURA 3.9 Córtex somatossensorial e áreas de associação. A. Localizado no lobo parietal, o córtex somatossensorial contém três divisões principais: o córtex somatossensorial primário (SI), o secundário (SII) e o parietal posterior. B. Homúnculo sensorial mostrando as projeções somáticas sensoriais da superfície corporal. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience 3ª. ed. New York: Elsevier, 1991: 368,372.)

lares e receptores cutâneos está agora integrada para nos dar informação sobre o movimento naquela área específica. Essa informação é posta sobre um mapa do corpo inteiro, que é distorcido para refletir o peso relativo dado pela informação sensorial vinda de determinadas áreas, como mostra a Figura 3.9B. Por exemplo, a garganta, a boca e as mãos são bem representadas porque precisamos de informações mais detalhadas para apoiar os movimentos executados por essas estruturas. Esse é o início do processamento espacial, fundamental para a coordenação dos movimen-

tos no espaço. O movimento coordenado exige informação sobre a posição do corpo em relação ao ambiente e a posição de um segmento em relação a outro (Gardner e Kandel, 2000).

A *sensibilidade de contraste* é muito importante para o controle motor, uma vez que permite a detecção de formas e superfícies dos objetos. O córtex somatossensorial processa a informação que entra para aumentar a sensibilidade de contraste a fim de podermos identificar e discriminar mais facilmente os diferentes objetos que tocamos. Como ele faz isso? Foi demonstra-

do que as áreas de receptividade dos neurônios somatossensoriais têm um centro excitatório rodeado pelo inibitório. Esse envoltório inibitório auxilia na discriminação de dois pontos por meio da inibição lateral.

Como funciona a inibição lateral? A célula que é excitada inibe a célula ao lado, portanto, aumenta o contraste entre as regiões excitadas e não excitadas do corpo. Os receptores não têm inibição lateral. Mas entram pelas colunas dorsais e em cada passo seguinte na transmissão de informação. Na realidade, os seres humanos têm um sistema somatossensorial suficientemente sensível para perceber a ativação de um único receptor tátil na mão (Gardner e Kandel, 2000).

Características diferentes de um objeto são processadas em paralelo em diferentes partes do córtex somatossensorial. Por exemplo, neurônios na área 1 sentem o tamanho do objeto, pois têm áreas receptivas maiores cobrindo os dedos. Outras células na área 2 respondem melhor a estímulos em movimento ou são sensíveis à direção. Essa característica não é encontrada nas colunas dorsais ou no tálamo. As células de processamento de nível superior também têm áreas receptivas maiores que outras células típicas do córtex somatossensorial, com frequência englobando vários dedos. Essas células, ao que parece, respondem preferencialmente quando os dedos vizinhos são estimulados. Isso pode indicar a participação deles em funções como apreensão de objetos.

Foi descoberto que as áreas receptivas de neurônios no córtex somatossensorial não têm tamanho fixo. A dimensão destas pode ser modificada por meio da lesão ou da experiência. As implicações desses estudos são levadas em consideração nas seções de aprendizado motor deste livro.

O córtex somatossensorial também tem conexões descendentes para o tálamo, os núcleos da coluna dorsal e a medula espinal e, portanto, tem a habilidade de modular informação ascendente vinda dessas estruturas.

Córtex de associação

É nos diversos córtices de associação que começamos a ver a transição da percepção para a ação. Também vemos a interligação entre processamento cognitivo e perceptual. Os córtices de associação encontrados nos lobos parietal, temporal e occipital incluem centros para processamento sensorial superior e níveis mais altos do processamento cognitivo abstrato. As localizações dessas áreas estão demonstradas na Figura 3.10.

Dentre os córtices parietal, temporal e occipital estão as áreas de associação que, aparentemente, conectam informação de diversos sentidos. A área 5 do córtex parietal é uma faixa fina posterior ao giro pós-central. Após ter ocorrido o processamento intermodal dentro da área SI, os *outputs* são enviados à área 5, que integra informação entre as partes corporais. A área 5 se conecta à área 7 do lobo parietal. A área 7 também recebe informação processada visualmente. Portanto, a área 7 combina processamento olho-membro em atividades desencadeadas visualmente ou orientadas.

Lesões na área 5 ou 7, tanto em humanos como em outros animais, causam problemas no aprendizado de habilidades que utilizam informações em relação à posição espacial. Além disso, certas células dessas áreas são ativadas durante movimentos guiados visualmente, e a atividade se torna mais intensa quando o animal responde ao movimento. Esses achados apoiam a hipótese de que o

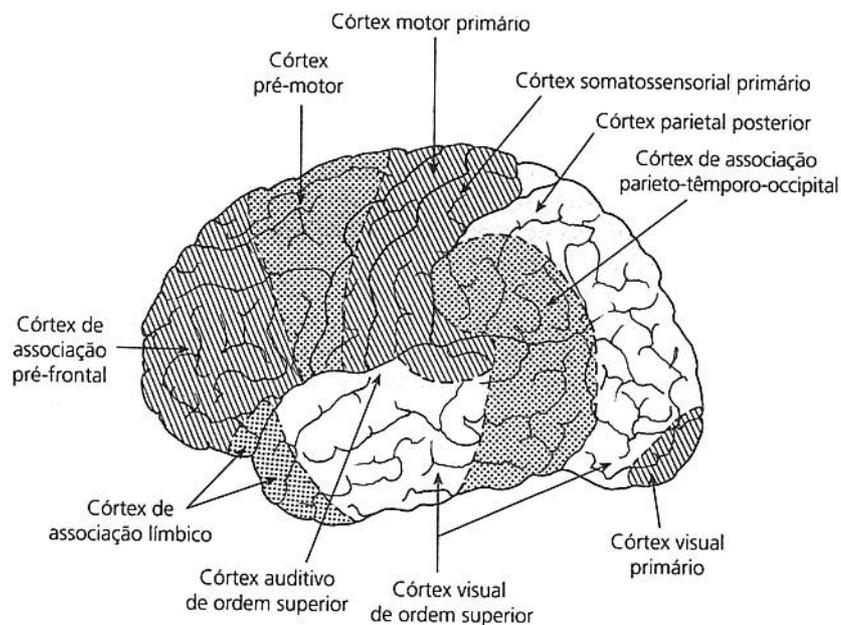


FIGURA 3.10 Localizações das áreas sensoriais primárias, das áreas de associação de nível superior e dos córtices de associação cognitivos (abstrato) de nível superior. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience 3rd ed. New York: Elsevier, 1991: 825.)

lobo parietal participa dos processos que envolvem atenção à posição e à manipulação dos objetos no espaço.

Esses resultados experimentais recebem apoio de observações de pacientes com danos aos lobos parietais. Déficits nesses pacientes incluem problemas com a imagem corporal e a percepção de relações espaciais, que podem ser muito importantes no controle postural e nos movimentos voluntários. Obviamente, as lesões nessa área não reduzem apenas a habilidade de perceber informação vinda de uma parte do corpo; elas podem afetar a habilidade de interpretar essa informação.

Por exemplo, pessoas com lesões no giro angular direito (o hemisfério não dominante), logo atrás da área 7, mostram negligência total do lado contralateral do corpo, dos objetos e dos desenhos. Isso é denominado agnosia ou incapacidade de reconhecer. Quando as próprias pernas ou os braços são movidos passivamente para dentro de seu campo visual, eles podem dizer que não são deles. Em alguns casos os pacientes podem estar totalmente inconscientes da hemiplegia que acompanha a lesão e podem desejar, portanto, deixar o hospital de modo precoce, uma vez que não percebem nenhum problema (Kupfermann, 1991). Muitos desses mesmos pacientes demonstram problemas quando solicitados a desenhar figuras. Eles desenham apenas metade dos objetos. Isso é denominado "apraxia construtiva". Lesões maiores podem causar a incapacidade de operar e se orientar no espaço ou a incapacidade de realizar tarefas sequenciadas complexas.

Quando pacientes destros têm lesões no giro angular esquerdo (hemisfério dominante), eles apresentam sintomas como confusão entre direito e esquerdo, dificuldade em nomear os dedos, apesar de poderem senti-los, e dificuldade de escrever, apesar de suas funções motoras e sensoriais estarem normais para as mãos. Por outro lado, quando os pacientes têm lesões em ambas essas áreas, eles frequentemente têm problemas em relação ao estímulo visual, ao utilizar a visão para pegar um objeto, e nos movimentos oculares voluntários para um determinado ponto no espaço (Kupfermann, 1991).

Abordamos apenas um sistema sensorial, o sistema somatossensorial, do nível mais baixo ou mais alto na hierarquia do SNC, da recepção de sinais da periferia à integração e interpretação desses sinais relativos aos outros sistemas sensoriais. Também observamos como os processos hierárquico e distribuído em paralelo contribuíram para a análise desses sinais. Agora, observaremos um segundo sistema sensorial, o sistema visual, da mesma forma.

* Sistema visual

A visão serve ao controle motor de diversas formas. Ela permite a identificação de objetos no espaço e a determinação de seus movimentos. Quando a visão tem esse papel, é considerada um sentido exteroceptivo.

Mas a visão também nos dá informações sobre a localização do nosso corpo no espaço, sobre a relação de uma parte corporal com outra e sobre os movimentos de nossos corpos. Quando ela tem esse papel, é denominada propriocepção visual, pois nos oferece informação não somente sobre o meio ambiente, mas também sobre nossos corpos. Capítulos adiante vão demonstrar como a visão tem um papel essencial no controle da postura, da locomoção e da função manipulatória. Nas seções seguintes, vamos considerar a anatomia e a fisiologia do sistema visual para demonstrar como ele fundamenta esses papéis no controle motor.

Sistema visual periférico

CÉLULAS FOTORRECEPTORAS Faremos uma revisão do olho. O olho é um instrumento maravilhoso, desenhado para focalizar a imagem do mundo na retina com alta precisão. Como ilustrado na Figura 3.11, a luz entra no olho através da córnea e das lentes na retina na parte posterior do olho. Uma característica interessante da retina é que a luz precisa caminhar através de camadas antes de atingir os fotorreceptores, que estão na parte posterior da retina, longe da fonte de luz. Por sorte, essas camadas são praticamente transparentes.

Há dois tipos de células fotorreceptoras: os bastonetes e os cones. Os cones são funcionais para a visão na luz do dia normal e são responsáveis pela visão colorida. Os bastonetes são responsáveis pela visão noturna, quando a quantidade de luz é muito baixa e fraca para ativar os cones. Na fóvea, o restante das camadas é empurrado para que os cones possam receber a luz de forma mais clara. O ponto cego (no qual o nervo óptico sai da retina) não possui fotorreceptores e, portanto, nós somos cegos nessa parte da retina. Com exceção da fóvea, o número de bastonetes é 20 vezes maior que os cones na retina. Entretanto, os cones são mais importantes que os bastonetes para a visão normal, pois a perda destes causa cegueira legal, enquanto a perda total de bastonetes causa somente a cegueira noturna (Tessier-Lavigne, 2000).

A diferenciação sensorial é o aspecto principal para o processamento sensorial que fundamenta o controle motor. Para conseguir isso, o sistema visual tem que identificar objetos e determinar se eles estão se movendo. Como são alcançadas a identificação do objeto e a percepção do movimento no sistema visual? Há dois tratos distintos para processá-los. Seguiremos esses tratos da retina até o córtex visual. Veremos que a *sensibilidade de contraste* é utilizada em ambos os tratos para alcançar os objetivos de identificação do objeto e da percepção do movimento. A sensibilidade de contraste enfatiza as bordas dos objetos, nos oferecendo maior precisão na percepção. Como no sistema somatossensorial, todos os três processos são utilizados extensivamente no sistema visual. Esse processamento é iniciado na retina. Vamos, primeiro, verificar

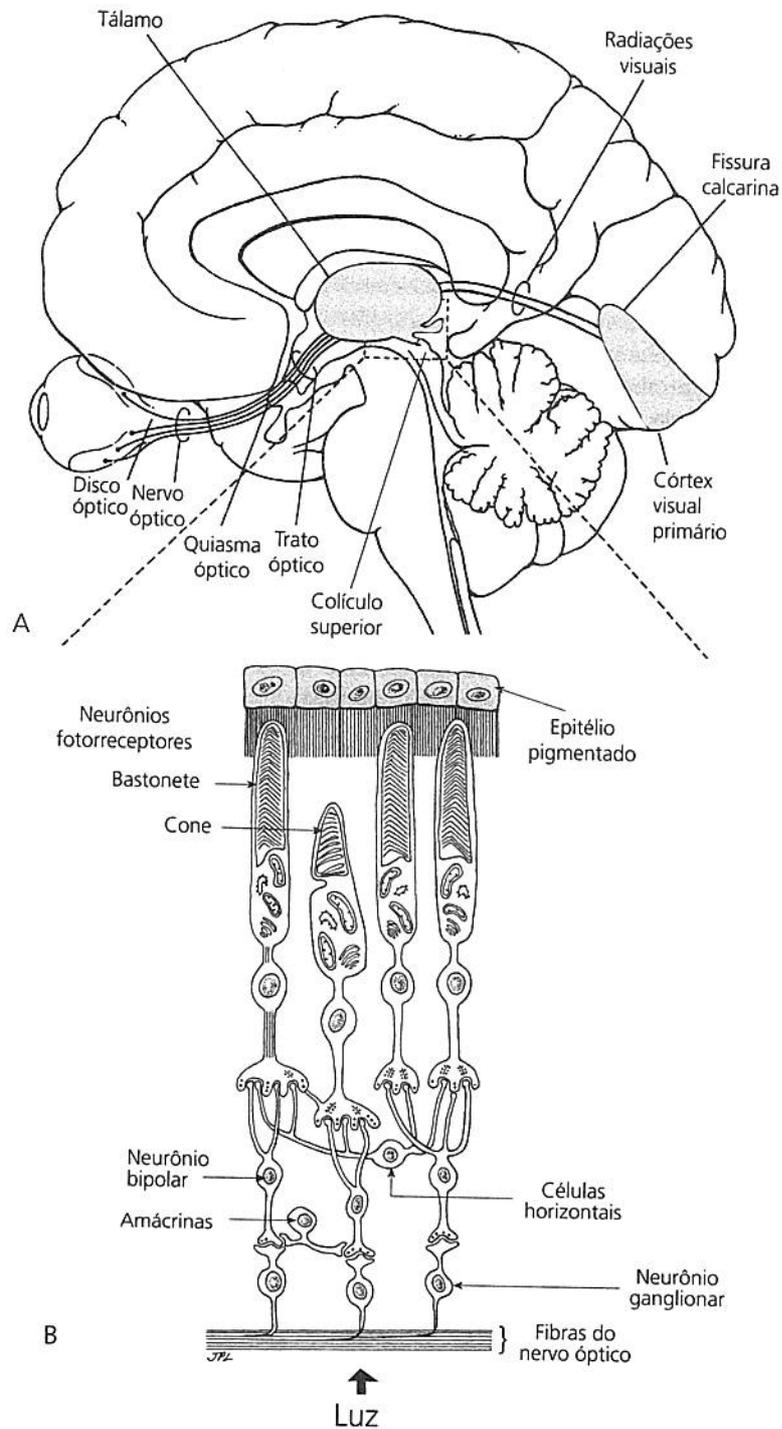


FIGURA 3.11 O olho, em relação às células horizontal e vertical, e os tratos visuais da retina para (A) colículo superior e (B) tálamo e córtex visual primário (área 17). (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. *Principles of neuroscience*. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991: 401, 415, 423.)

as células da retina, para que possamos compreender como elas funcionam em conjunto para processar a informação (Tessier-Lavigne, 2000).

CÉLULAS VERTICAIS Além dos bastonetes e cones, a retina contém células bipolares e células ganglionares, que poderão ser consideradas células “verticais”, uma vez que se conectam em série, mas não têm co-

nexões laterais (Fig. 3.11). Por exemplo, os bastonetes e os cones fazem contato sináptico direto com as células bipolares. Estas, por sua vez, se conectam às células ganglionares, as quais, então, repassam a informação visual enviando axônios para o núcleo geniculado lateral e para o colículo superior, assim como para o núcleo do tronco encefálico (Dowling, 1987; Tessier-Lavigne, 2000).