

A organização funcional da percepção e do movimento

O sistema somatossensorial ilustra o processamento da informação sensorial

A informação somatossensorial do tronco e dos membros é transmitida para a medula espinal

Os neurônios sensoriais primários do tronco e dos membros são agrupados nos gânglios da raiz dorsal

Os axônios centrais dos neurônios ganglionares da raiz dorsal são organizados de maneira a formar um mapa da superfície corporal

Cada submodalidade somática é processada em um subsistema diferente desde a periferia até o encéfalo

O tálamo é uma conexão essencial entre os receptores sensoriais e o córtex cerebral para todas as modalidades, com exceção do olfato

O processamento da informação sensorial culmina no córtex cerebral

O movimento voluntário é mediado por conexões diretas entre o córtex e a medula espinal

Visão geral

O ENCÉFALO HUMANO IDENTIFICA OBJETOS e comanda ações de uma maneira da qual nenhum computador atual sequer chega a se aproximar. Apenas enxergar, ver o mundo à volta e reconhecer uma face ou expressão facial acarretam uma incrível proeza computacional. Por certo, todas as nossas capacidades de percepção – ver, ouvir, tocar, perceber o odor e o paladar – são triunfos da nossa capacidade analítica. De forma semelhante, todas as nossas ações voluntárias são triunfos de engenharia. O encéfalo permite esses feitos computacionais pelo fato de suas unidades de processamento de informação – suas células neurais – estarem interconectadas de uma forma muito precisa.

Neste capítulo, é descrita a organização neuroanatômica da percepção e da ação. O tato é focado porque o sistema somatossensorial é particularmente bem compreendido

e ilustra com clareza a interação dos sistemas sensorial e motor – como a informação da superfície corporal ascende por meio dos núcleos de retransmissão sensoriais do sistema nervoso para o córtex cerebral e é transformada em comandos motores que descem para a medula espinal a fim de produzir movimento.

Hoje tem-se uma compreensão praticamente completa de como a energia física de um estímulo tátil é transduzida por mecanorreceptores na pele em atividade elétrica e, com essa atividade, em diferentes núcleos de retransmissão do sistema nervoso, correlaciona-se com aspectos específicos da experiência do tato. Ademais, pelo fato de as vias de um núcleo de retransmissão a outro estarem bem delineadas, podemos observar como a informação sensorial é codificada em cada um desses núcleos.

Tentar compreender a organização funcional do sistema nervoso pode parecer, em um primeiro momento, apavorante. Entretanto, como se viu no último capítulo, a organização do sistema nervoso pode ser simplificada por três considerações anatômicas. Primeiro, existem relativamente poucos tipos de neurônios. Cada um dos milhares de motoneurônios da medula espinal ou dos milhões de células piramidais do neocórtex possui estrutura e função similares. Segundo, os neurônios no encéfalo e na medula formam agrupamentos funcionais distintos chamados de núcleos, os quais se interconectam para formar sistemas funcionais. Terceiro, regiões específicas do córtex cerebral são especializadas em funções sensoriais, motoras e, como se verá nos Capítulos 17 e 18, associativas.

O sistema somatossensorial ilustra o processamento da informação sensorial

Comportamentos complexos, como usar apenas o tato para diferenciar uma bola de um livro, requerem a ação integrada de vários núcleos em regiões corticais. A informação é processada no sistema nervoso de maneira hierárquica. Assim, a informação sobre um estímulo é retransmitida

por regiões subcorticais e depois corticais e, a cada nível de processamento, torna-se gradativamente mais complexa. Além disso, diferentes tipos de informação, mesmo dentro de uma única modalidade sensorial, são processados por diversas vias anatomicamente separadas no sistema somatossensorial. Um leve toque e uma alfinetada dolorosa na mesma área da pele são mediados por diferentes vias no encéfalo.

A informação somatossensorial do tronco e dos membros é transmitida para a medula espinal

A informação sensorial do tronco e dos membros entra na medula espinal, que apresenta uma região central de substância cinzenta no formato de H, rodeada por substância branca. A substância cinzenta de cada lado da medula é dividida em cornos dorsais (posteriores) e ventrais (anteriores) (Figura 16-1). O corno dorsal contém grupos de neurônios sensoriais (núcleos sensoriais) cujos axônios recebem informações acerca de estímulos sobre a superfície corporal. O corno ventral contém grupos de neurônios motores (núcleos motores) cujos axônios saem da medula espinal e inervam os músculos esqueléticos.

Diferentemente dos núcleos sensoriais, os núcleos motores formam colunas que perpassam longitudinalmente

a medula. Interneurônios de diversos tipos na substância cinzenta agem, inibindo a atividade dos neurônios da medula. Esses interneurônios inibitórios modulam tanto a informação sensorial que ascende em direção ao encéfalo quanto os comandos motores descendentes, do encéfalo para os motoneurônios da medula espinal. Neurônios motores também podem modular a atividade de outros motoneurônios por meio de interneurônios.

A substância branca que cerca a substância cinzenta contém feixes de axônios ascendentes e descendentes divididos em colunas dorsal, lateral e ventral. As colunas dorsais, localizadas entre os dois cornos dorsais da substância cinzenta, contêm apenas axônios ascendentes que carregam informação somatossensorial para o tronco encefálico (Figura 16-1). As colunas laterais incluem tanto axônios ascendentes quanto descendentes, do tronco encefálico e do neocórtex, que inervam interneurônios e motoneurônios espinais. As colunas ventrais também incluem axônios ascendentes e descendentes. Os axônios somatossensoriais descendentes nas colunas laterais e ventrais constituem vias paralelas que transmitem informações sobre sensações dolorosas e térmicas para níveis superiores do sistema nervoso central. Os axônios descendentes controlam os músculos axiais e a postura.

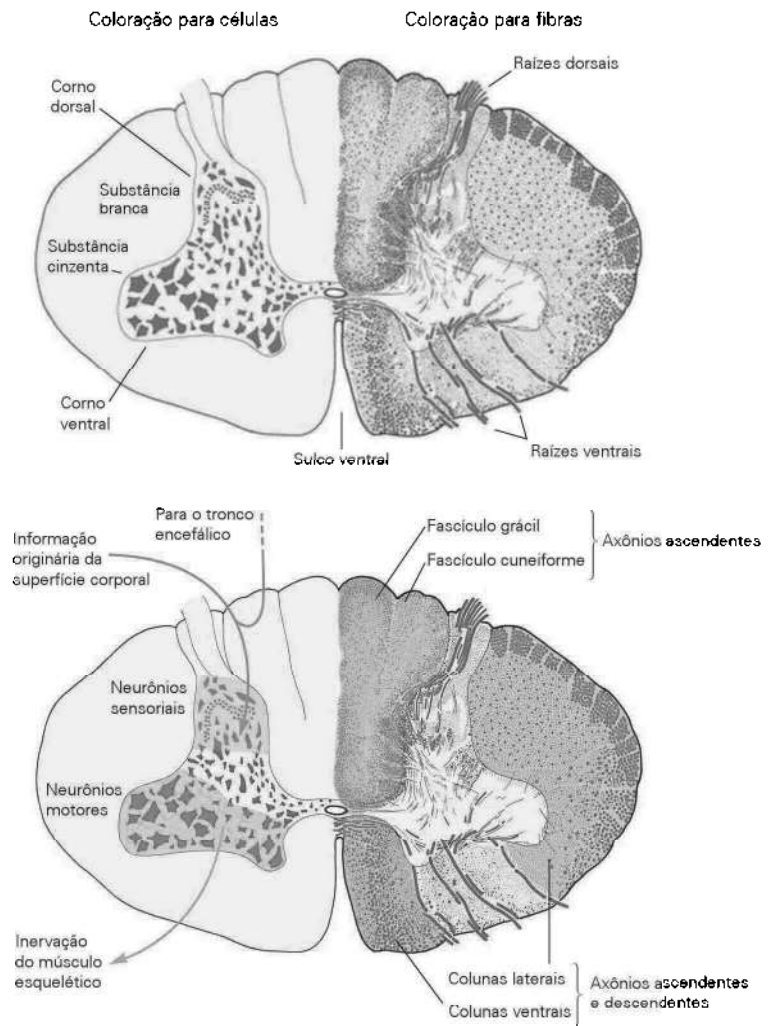


Figura 16-1 Principais características anatômicas da medula espinal. Parte superior: o lado esquerdo mostra uma coloração para células da matéria cinzenta, e o lado direito, uma secção com coloração para fibras. Parte inferior: o corno ventral (verde) contém neurônios motores grandes, enquanto o corno dorsal (cor de laranja) contém neurônios menores. Fibras do fascículo grácil carregam informação somatossensorial dos membros inferiores, e fibras do fascículo cuneiforme, informação somatossensorial da porção superior do corpo. Os feixes de fibras das colunas lateral e ventral incluem as vias ascendentes e descendentes.

A medula espinal é dividida em quatro regiões principais: cervical, torácica, lombar e sacral (Figura 16-2). Essas regiões estão relacionadas aos somitos embriológicos de onde são originados os músculos, ossos e outros componentes do corpo (ver Capítulos 52 e 53). Axônios que se projetam da medula espinal para estruturas corporais de um mesmo nível segmentar se encontram no forame intervertebral com axônios que entram na medula para formar os nervos espinais. Os nervos espinais da região cervical relacionam-se com a percepção sensorial e função motora da parte de trás da cabeça, do pescoço e dos braços. Os nervos torácicos inervam a porção superior do tronco, enquanto os nervos espinais lombares e sacrais inervam a porção inferior do tronco, costas e pernas.

Cada uma das quatro regiões da medula espinal contém vários segmentos. Há 8 segmentos cervicais, 12 torácicos, 5 lombares e 5 sacrais. Embora o tecido da medula espinal madura não pareça segmentado, os segmentos das quatro regiões espinais são definidos pelo número e localização das raízes dorsais e ventrais que entram e saem da medula. A medula espinal varia em forma e tamanho ao longo de seu eixo rostrocaudal por duas características organizacionais.

Primeiro, relativamente poucos axônios sensoriais entram na medula pela porção sacral. Em níveis mais altos (lombar, torácico e cervical), o número de axônios sensoriais que entram na medula aumenta progressivamente. Por sua vez, a maior parte dos axônios descendentes originados no encéfalo termina no nível cervical, com quantidades progressivamente menores de vias seguindo em direção aos níveis mais baixos da medula. Assim, o número de fibras na substância branca é maior nos níveis cervicais (onde está a maior parte das fibras ascendentes e descendentes) e menor nos níveis sacrais. Como resultado, a região sacral da medula possui bem menos substância branca do que cinzenta, enquanto a região cervical tem mais substância branca do que cinzenta (Figura 16-2).

A segunda característica organizacional é a variação do tamanho dos cornos ventral e dorsal. O corno ventral é maior nos níveis em que os nervos motores que inervam os braços e as pernas saem da medula. O número de neurônios motores ventrais dedicados a uma região corporal é aproximadamente paralelo à destreza de movimentos dessa região. Assim, mais neurônios motores são necessários para inervar o maior número de músculos e regular a maior complexidade de movimentos dos membros em comparação aos do tronco. De maneira semelhante, o corno dorsal é maior onde entram os neurônios sensoriais dos membros na medula. Os membros possuem maior densidade de receptores sensoriais que medeiam a discriminação tátil mais fina e, por isso, enviam mais fibras para a medula. Essas regiões espinais são conhecidas como alargamentos lombossacrais e cervicais.

Os neurônios sensoriais primários do tronco e dos membros são agrupados nos gânglios da raiz dorsal

Os neurônios sensoriais que transmitem informações da pele, músculos e articulações dos membros e do tronco para a medula espinal estão agrupados nos gânglios da raiz dorsal, dentro da coluna vertebral, imediatamente

adjacente à medula espinal (Figura 16-3). Esses neurônios têm o formato pseudounipolar. Possuem um axônio bifurcado com prolongamentos central e periférico. O ramo periférico termina na pele, nos músculos e em outros tecidos como terminações nervosas livres ou em associação com receptores especializados.

O processo central entra na medula. Ao entrar, o axônio forma ramificações que ou terminam na substância cinzenta da medula, ou ascendem para núcleos localizados próximos à junção da medula com o bulbo (Figura 16-3). Essas ramificações locais e ascendentes fornecem duas vias funcionais para a informação somatossensorial entrar na medula a partir das células ganglionares da raiz dorsal. As ramificações locais podem ativar circuitos reflexos locais, enquanto os ramos ascendentes carregam informação ao encéfalo, onde essa informação tornar-se-á a matéria bruta para a percepção de tato, posição ou dor.

Os axônios centrais dos neurônios ganglionares da raiz dorsal são organizados de maneira a formar um mapa da superfície corporal

Os axônios centrais das células ganglionares da raiz dorsal formam um mapa neural da superfície corporal quando terminam na medula espinal. Essa distribuição somatotópica ordenada de aferências de diferentes porções da superfície corporal se mantém por toda a via ascendente somatossensorial.

Axônios que entram na medula pela região sacral ascendem pela coluna dorsal próxima à linha média, ao passo que aqueles que entram em níveis sucessivamente mais altos ascendem em posições cada vez mais laterais dentro das colunas dorsais. Dessa forma, na coluna cervical, onde os axônios de todas as porções do corpo já entraram, as fibras sensoriais originadas na porção mais inferior do corpo estão localizadas medialmente na coluna dorsal, enquanto as fibras originadas no tronco, braço e ombro e, por fim, pescoço ocupam áreas progressivamente mais laterais. No nível cervical da medula, os axônios que formam as colunas dorsais são divididos em dois feixes: o fascículo grácil, situado medialmente, e o fascículo cuneiforme, situado mais lateralmente (Figura 16-4).

Cada submodalidade somática é processada em um subsistema diferente desde a periferia até o encéfalo

As submodalidades da sensação somática – tato, dor e sentido de posição – são processadas no encéfalo por meio de diferentes vias que terminam em diferentes regiões encefálicas. A fim de ilustrar a especificidade dessas vias paralelas, acompanharemos a via de informação para a submodalidade do tato.

As fibras aferentes primárias que carregam a informação sobre tato entram na coluna dorsal ipsilateral e, sem cruzar para a coluna contralateral, ascendem para o bulbo. Fibras originadas na porção inferior do corpo transitam pelo fascículo grácil e terminam no núcleo grácil, enquanto as fibras da parte superior do corpo seguem pelo fascículo cuneiforme e terminam no núcleo cuneiforme. Neurônios nos núcleos grácil e cuneiforme dão origem a axônios que cruzam para o outro lado do encéfalo e ascendem para o tálamo por um longo feixe de fibras chamado lemnisco medial (Figura 16-4).

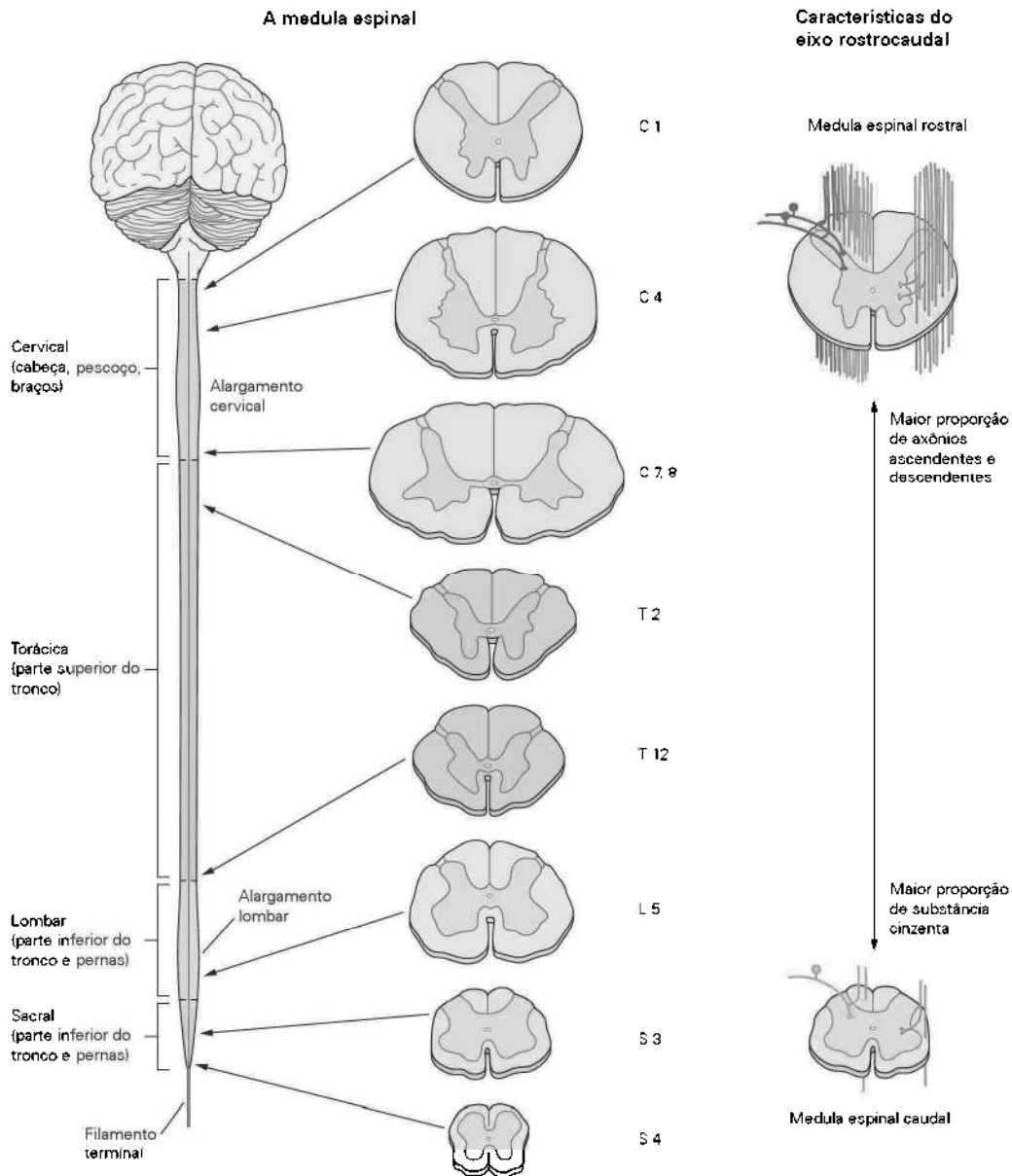


Figura 16-2 A aparência interna e externa da medula espinal varia em seus diferentes níveis. A proporção da substância cinzenta (a área em forma de H no interior da medula espinal) em relação à substância branca é maior nos níveis sacrais do que nos cervicais. Nos níveis sacrais, poucas fibras sensoriais aferentes

agregaram-se à medula, enquanto a maior parte das fibras motoras já terminou em níveis mais altos da medula. O alargamento de seção transversal nos níveis lombar e cervical compreende regiões onde o grande número de fibras que inerva os membros entra ou sai da medula espinal.

Como nas colunas dorsais da medula espinal, as fibras do lemnisco medial estão arranjadas somatotopicamente. Em razão de as fibras sensoriais atravessarem a linha média para o outro lado do encéfalo, o lado direito do encéfalo recebe a informação sensorial do lado esquerdo do corpo e vice-versa. As fibras do lemnisco medial terminam em uma subdivisão específica do tálamo, chamada de núcleo ventral posterior (Figura 16-4). Ali, as fibras mantêm sua organização somatotópica, de forma que aquelas que carregam informação da parte inferior do corpo terminam lateralmente e as que carregam informação da porção superior do corpo e da face terminam medialmente.

O tálamo é uma conexão essencial entre os receptores sensoriais e o córtex cerebral para todas as modalidades, com exceção do olfato

O tálamo é uma estrutura em forma de ovo que constitui a porção dorsal do diencéfalo. Retransmite as informações sensoriais para as áreas sensoriais primárias do córtex cerebral, mas é mais do que um simples ponto de retransmissão. Atua como um "controlador" para as informações que vão em direção ao córtex cerebral, impedindo ou aumentando a passagem de informações específicas, conforme o estado comportamental do animal.

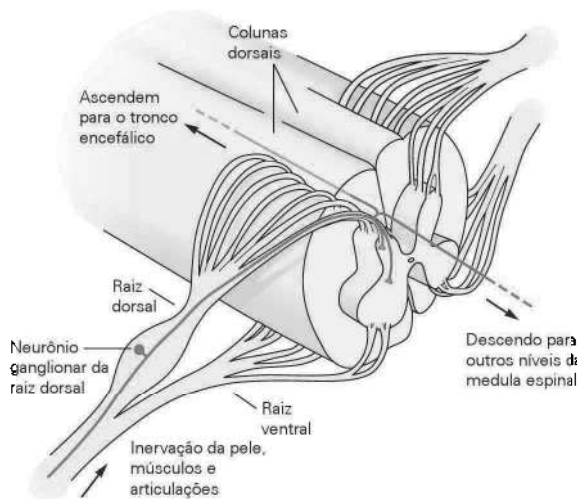


Figura 16-3 Gânglios da raiz dorsal e raízes nervosas espinhais. Os corpos celulares dos neurônios que trazem a informação sensorial da pele, dos músculos e das articulações se encontram nos gânglios da raiz dorsal – agrupamento de células adjacente à medula espinhal. Os axônios desses neurônios são bifurcados em prolongamentos periférico e central. O prolongamento central entra pela porção dorsal da medula espinhal.

O tálamo é um bom exemplo de uma região encefálica composta de vários núcleos bem delimitados. São 50 núcleos talâmicos já identificados. Alguns núcleos recebem informação específica de uma modalidade sensorial e projetam-se para uma área específica do neocórtex. Células no núcleo ventral posterolateral (onde termina o lemnisco medial) processam informação somatossensorial, e seus axônios projetam-se para o córtex somatossensorial primário (Figura 16-4). Outras porções do tálamo participam das funções motoras, transmitindo informação do cerebelo e dos núcleos da base para as regiões motoras do lobo frontal.

Axônios das células do tálamo que se projetam para o neocórtex passam pela cápsula interna, um grande feixe de fibras que carrega a maior parte dos axônios que trafegam dos e para os hemisférios cerebrais. Através de suas conexões com o lobo frontal, o tálamo também tem um papel em funções cognitivas, como a memória. Alguns núcleos que podem ter um papel na atenção projetam-se de forma difusa para várias, porém distintas, áreas do córtex. O núcleo reticular, que forma a camada externa do tálamo, não se conecta ao córtex de forma alguma. Seus neurônios, em grande parte inibitórios, recebem conexões de outras fibras à medida que elas saem do tálamo em direção ao neocórtex, que, por sua vez projetam-se a outros núcleos talâmicos.

Os núcleos do tálamo costumam ser classificados em 4 grupos – anterior, medial, ventrolateral e posterior – em relação à lâmina medular interna, um feixe de fibras em forma de lâmina, posicionado ao longo do comprimento rostrocaudal do tálamo (Figura 16-5). Dessa forma, o grupo medial de núcleos está situado medialmente à lâmina medular interna, enquanto os grupos ventral e posterior estão localizados lateralmente a ela. No polo ventral do tálamo, a lâmina medular interna se divide e contorna o grupo anterior. O polo caudal do tálamo está ocupado pelo grupo

posterior, composto principalmente pelo núcleo pulvinar. Também existem grupos de neurônios localizados entre as fibras da lâmina medular interna, coletivamente chamados de núcleos intralaminares.

O grupo anterior recebe sua principal aferência dos núcleos mamilares do hipotálamo e do pré-subículo da formação hipocampal. O papel do grupo anterior é incerto, mas acredita-se que esteja relacionado com memória e emoção. O grupo anterior também está interconectado com regiões dos córtices cingulado e frontal.

O grupo medial consiste basicamente no núcleo mediodorsal. Esse grande núcleo talâmico possui três subdivisões, cada qual conectada a uma porção específica do córtex frontal. O núcleo recebe aferências de regiões dos núcleos da base, amígdala e mesencéfalo e tem sido implicado na memória.

Os núcleos do grupo ventral levam o nome de acordo com sua posição no tálamo. Os núcleos ventroanteriores e ventrolaterais são importantes para o controle motor e carregam informação dos núcleos da base e do cerebelo para o córtex motor. O núcleo ventral posterolateral envia informação somatossensorial para o neocórtex.

O grupo posterior inclui os núcleos geniculados medial e lateral, o núcleo posterolateral e o pulvinar. Os núcleos geniculados mediais e laterais estão situados próximos à parte posterior do tálamo. Os núcleos geniculados medial e lateral estão situados próximos à porção posterior do tálamo. O núcleo geniculado medial é um componente do sistema auditivo. É organizado tonotopicamente e transmite informação auditiva para o giro temporal superior do lobo temporal. O núcleo geniculado lateral recebe informação da retina e a retransmite para o córtex visual primário no lobo occipital. O pulvinar é maior no cérebro dos primatas, especialmente no humano, e seu desenvolvimento parece ocorrer de maneira paralela ao aumento das regiões associativas do córtex parietotemporooccipital (ver Capítulo 18). É composto por pelo menos três subdivisões e bastante interconectado com regiões distribuídas nos lobos parietal, temporal e occipital, assim como com o colículo superior e outros núcleos do tronco encefálico relacionados à visão.

O tálamo não apenas se projeta para áreas visuais do neocórtex, mas também recebe de volta aferências deste. De fato, no núcleo geniculado lateral, o número de sinapses formadas por axônios originados no córtex occipital é maior do que o de sinapses que o núcleo geniculado lateral recebe da retina. A maioria dos núcleos talâmicos recebe uma proporção similarmente proeminente de projeções originadas no córtex cerebral, embora seu significado funcional não esteja claro.

Os núcleos descritos até agora são chamados de núcleos de retransmissão (ou específicos) porque têm uma relação específica e seletiva com alguma região em particular do neocórtex. Outros núcleos talâmicos, chamados de núcleos inespecíficos, projetam-se para diversas regiões corticais e subcorticais. Esses núcleos estão localizados ou na linha média do tálamo (os núcleos da linha média) ou no interior da lâmina medular interna (os núcleos intralaminares). Os maiores núcleos da linha média são o paraventricular, o paratenial e o reuniens. O maior núcleo do grupo celular intralaminar é o centromediano. Os núcleos intralaminares projetam-se para estruturas do lobo temporal medial, como

Via ascendente coluna dorsal – lemnisco medial para o córtex sensorial primário

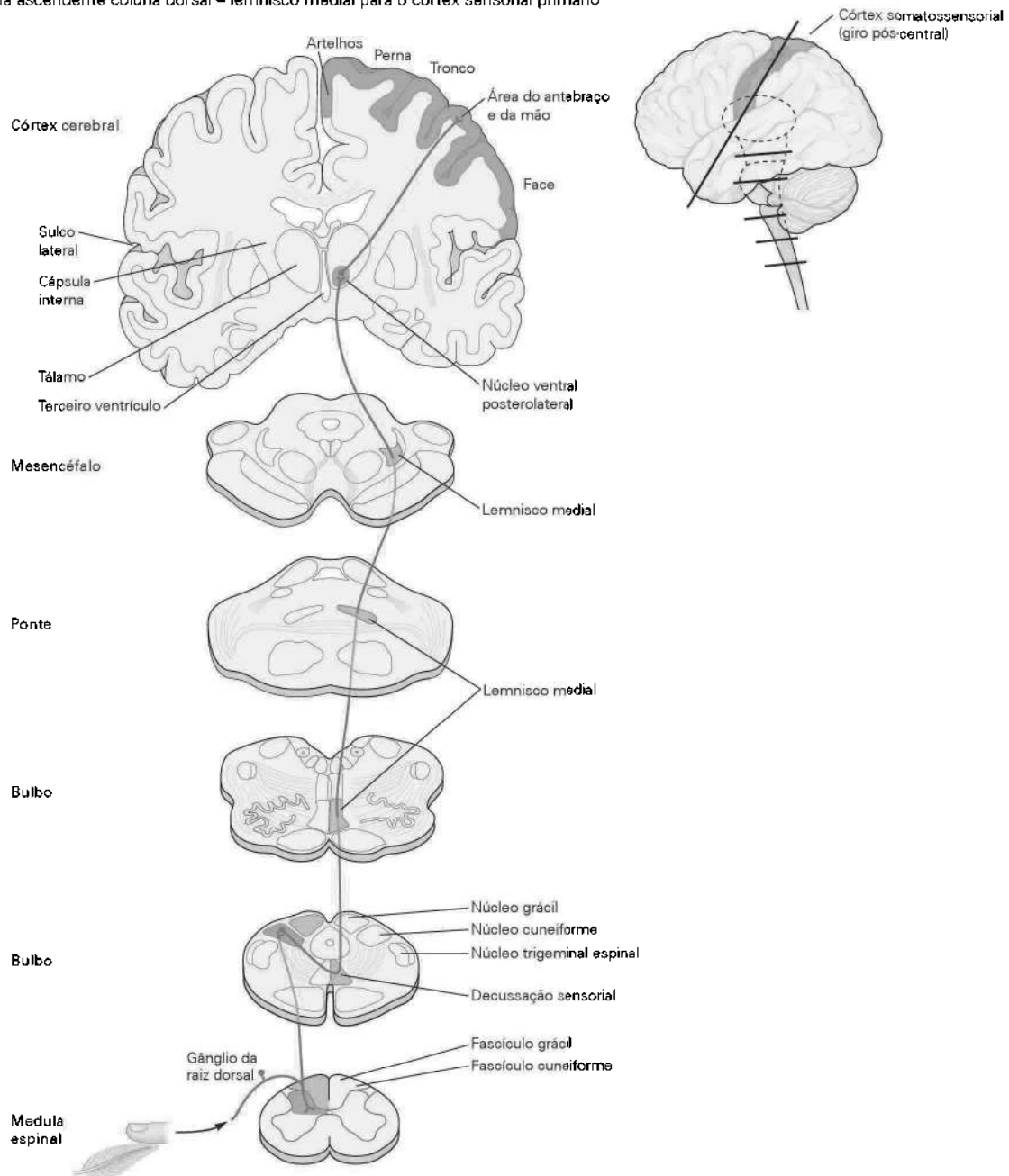


Figura 16-4 O lemnisco medial é uma importante via aférente para a informação somatossensorial. A informação somatossensorial entra no sistema nervoso central por meio das células ganglionares da raiz dorsal. O fluxo de informação leva, em última análise, à excitação do córtex somatossensorial. Fibras

que transmitem informação de diferentes partes do corpo mantêm uma relação ordenada entre si e formam um mapa neural da superfície corporal em seu padrão de inervação para cada ponto de retransmissão sináptica.

a amígdala e o hipocampo, mas também enviam projeções para componentes dos núcleos da base. Esses núcleos recebem aferências de uma variedade de áreas de origem na medula, no tronco encefálico e no cerebelo, e postula-se que estejam envolvidos na ativação cortical e talvez participem da integração de submodalidades sensoriais, sobre as quais aprenderá nos Capítulos 21 e 22.

Por último, a cobertura externa do tálamo é formada por uma estrutura em forma de capa, o *núcleo reticular*. A

maior parte de seus neurônios utiliza o neurotransmissor inibitório, o ácido γ -aminobutírico (GABA), enquanto a maioria dos neurônios dos outros núcleos talâmicos usa o neurotransmissor excitatório glutamato. Além disso, os neurônios do núcleo reticular não são interconectados com o neocórtex. Ao contrário, seus neurônios terminam em outros núcleos talâmicos. Esses outros núcleos também fornecem aferências ao núcleo reticular por meio de colaterais de seus axônios que deixam o tálamo através do núcleo

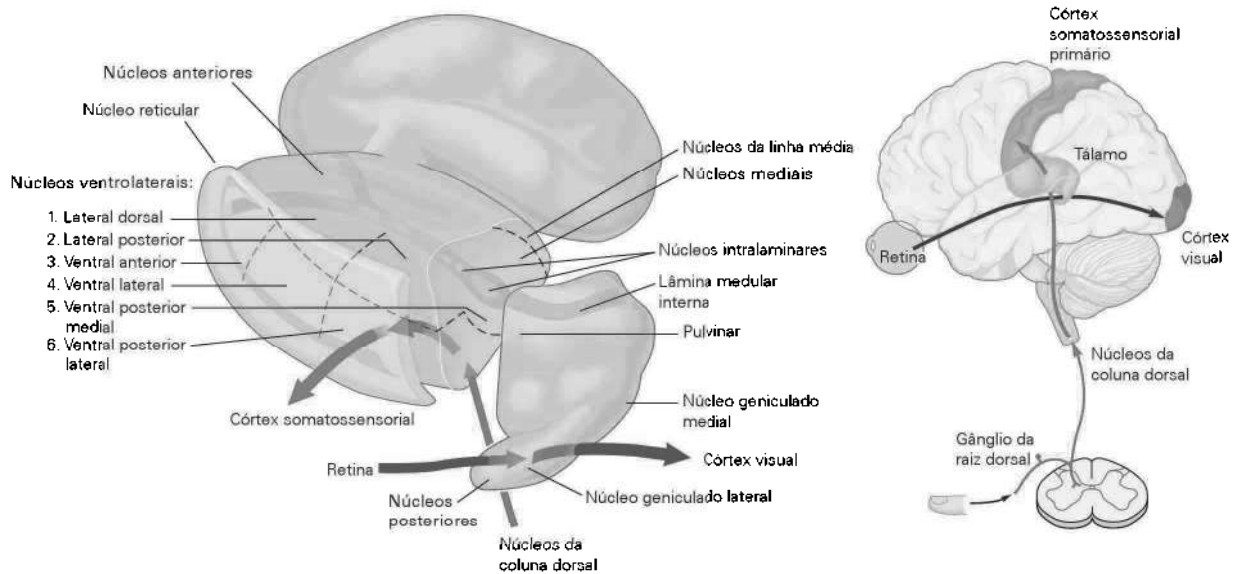


Figura 16-5 Principais subdivisões do tálamo. O tálamo é uma importante estação de retransmissão para o fluxo de informação sensorial, dos receptores periféricos ao neocórtex. A informação somatossensorial é transmitida dos gânglios da raiz dorsal para o núcleo ventral posterolateral e daí para o córtex so-

matossensorial primário. De forma similar, a informação visual da retina alcança o núcleo geniculado lateral que a transmite para o córtex visual primário no lobo occipital. Cada um dos sistemas sensoriais, com exceção do olfato, tem etapas similares de processamento em uma região distinta do tálamo.

reticular. Assim, o núcleo reticular modula a atividade em outros núcleos talâmicos com base em seu monitoramento da totalidade do fluxo de informação talamocortical. Dessa forma, essa porção do tálamo age como um filtro que regula o fluxo de informação para o neocórtex.

Vemos que o tálamo não consiste apenas em uma estação de retransmissão passiva na qual a informação é simplesmente passada para o neocórtex. É, na verdade, uma região cerebral complexa, onde há uma substancial possibilidade de processamento. Para dar apenas um exemplo, a saída de informação somatossensorial do núcleo ventral posterolateral está sujeita a quatro tipos de processamento: (1) processamento local no próprio núcleo; (2) modulação por aferências do tronco encefálico, de sistemas como o noradrenérgico e serotonérgico; (3) retroalimentação inibitória do núcleo reticular; (4) retroalimentação excitatória do neocórtex.

O processamento da informação sensorial culmina no córtex cerebral

A informação somatossensorial do núcleo ventral posterolateral é transmitida principalmente ao córtex somatossensorial primário (área 3b de Brodmann). Aqui os neurônios são finamente sensíveis à estimulação tátil da superfície da pele. Como ocorre nos centros sinápticos subcorticais do sistema somatossensorial, os neurônios em diversas regiões do córtex são organizados somatotopicamente.

Quando estimulava a superfície do córtex somatossensorial em pacientes submetidos a cirurgia cerebral, o neurocirurgião Wilder Penfield descobriu que a sensação originada nos membros inferiores é mediada por neurônios próximos à linha média do cérebro, enquanto sensações da

parte superior do corpo, mãos e dedos, face, lábios e língua são mediadas por neurônios localizados lateralmente. Como se aprenderá com mais detalhes no Capítulo 17, Penfield descobriu que, embora todas as partes do corpo sejam representadas somatotopicamente no córtex, a área cortical dedicada a cada região corporal não é proporcional à sua massa. Em vez disso, é proporcional à densidade de inervação, o que traduz o refinamento da discriminação de cada parte do corpo. Assim, a área do córtex dedicada aos dedos é maior do que aquela dedicada aos braços. Da mesma forma, a representação dos lábios e da língua ocupa uma maior superfície cortical do que a do restante da face (Figura 16-6).

O córtex cerebral é organizado funcionalmente em colunas de células que se estendem a partir da substância branca até a superfície do córtex. As células de cada coluna perfazem um módulo computacional com função altamente especializada. Quanto maior a área cortical dedicada a uma função, maior é o número de colunas computacionais envolvidas (ver Capítulo 19). O sentido altamente discriminativo do tato nos dedos é o resultado de uma extensa área cortical dedicada ao processamento da informação somatossensorial das mãos.

Uma segunda grande descoberta a partir dos primeiros estudos eletrofisiológicos foi que o córtex somatossensorial contém não apenas um, mas uma variedade de aferências da pele e conseqüentemente uma variedade de mapas neurais da superfície corporal. O córtex somatossensorial primário (córtex parietal anterior) possui quatro mapas completos da pele, um em cada uma das áreas 3a, 3b, 1 e 2. O processamento básico da informação tátil ocorre na área 3, enquanto o processamento mais complexo de ordem superior ocorre na área 1. Na área 2, a informação tátil é combinada com informação concernente à posição

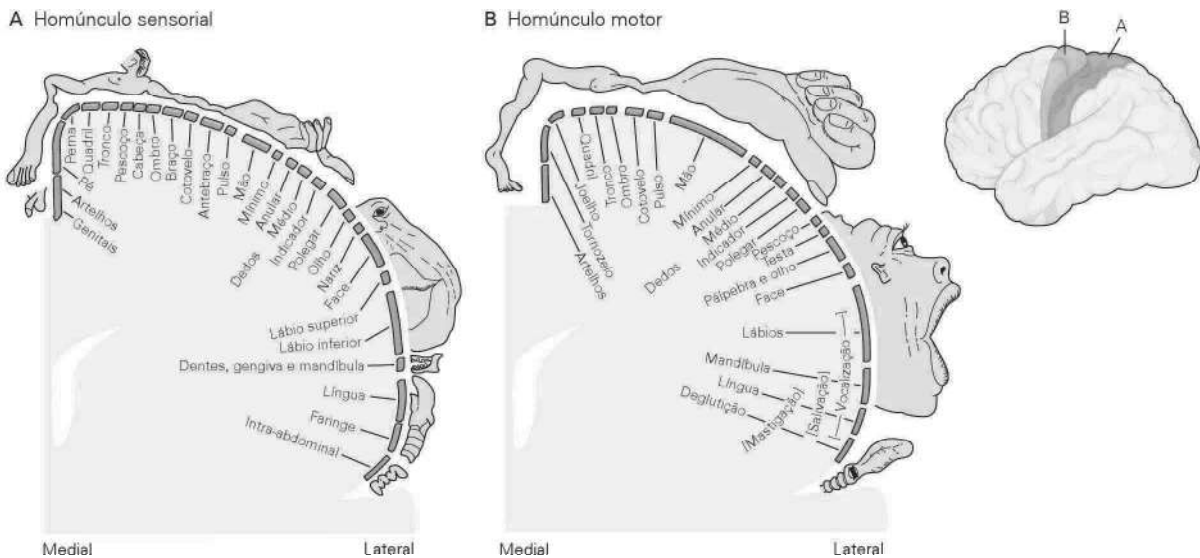


Figura 16-6 Um homúnculo ilustra a quantidade relativa de área cortical dedicada a porções específicas do corpo. (Adaptada, com permissão, de Penfield e Rasmussen, 1950.)

A. Toda a superfície corporal é representada no córtex por um conjunto ordenado de aferências somatossensoriais. A área do córtex dedicada ao processamento da informação de uma região particular do corpo não é proporcional à massa dessa região, mas, em vez disso, reflete a densidade dos receptores senso-

riais naquela região. Assim, as aferências sensoriais de lábios e mãos ocupam mais áreas do córtex do que, por exemplo, as do cotovelo.

B. As aferências do córtex motor são organizadas de maneira similar. A quantidade de superfície cortical dedicada a uma parte do corpo está relacionada ao grau de controle motor daquela parte. Assim, nos humanos, grande parte do córtex motor dedica-se à movimentação dos músculos dos dedos e daqueles relacionados à fala.

dos membros para mediar o reconhecimento tátil dos objetos. Neurônios do córtex somatossensorial primário projetam-se para neurônios de áreas adjacentes, que, por sua vez, projetam-se para outras áreas corticais adjacentes (Figura 16-7). Em níveis mais altos da hierarquia das conexões corticais, a informação somatossensorial é usada para o controle motor, coordenação olho-mão e memória relacionada ao tato.

As áreas corticais envolvidas nos primeiros estágios do processamento sensorial são relativas apenas (ou principalmente) a uma única modalidade. Tais regiões são chamadas de áreas de associação unimodal. A informação de áreas de associação unimodal converge para áreas de associação multimodal do córtex concernentes à combinação de modalidades sensoriais. Como se verá nos próximos dois capítulos, e novamente no Capítulo 62, essas áreas de associação multimodais, fortemente interconectadas ao hipocampo, parecem ser de particular relevância para duas tarefas: (1) a formação de uma percepção unificada, e (2) a representação dessa percepção na memória.

Assim, da pressão mecânica em um receptor na pele à percepção de que um dedo foi tocado por um amigo em um aperto de mãos, a informação é processada por meio de vias seriais e paralelas dos gânglios da raiz dorsal para o córtex somatossensorial, para áreas de associação unimodais e, finalmente, para áreas de associação multimodais. Um dos principais propósitos da informação somatossensorial é guiar o movimento direcionado. Como se imagina, existe uma íntima conexão entre as funções somatossensoriais e as motoras no córtex.

O movimento voluntário é mediado por conexões diretas entre o córtex e a medula espinal

Como será visto no Capítulo 18, uma importante função dos sistemas perceptivos é fornecer a informação sensorial necessária para as ações mediadas pelos sistemas motores. O córtex motor primário é organizado somatotopicamente como o córtex somatossensorial (Figura 16-6B). Regiões específicas do córtex motor influenciam a atividade de grupos musculares específicos.

Os axônios de neurônios da camada V do córtex motor primário projetam-se para o corno ventral da medula, por meio do trato corticospinal. O trato corticospinal humano consiste em aproximadamente um milhão de axônios, dos quais em torno de 40% originam-se do córtex motor. Esses axônios descem pela substância branca subcortical, a cápsula interna, e o pedúnculo cerebral no mesencéfalo (Figura 16-8). No bulbo, as fibras formam protuberâncias proeminentes na superfície ventral, chamadas de pirâmides bulbares; por isso, toda essa projeção é algumas vezes chamada de trato piramidal.

De forma semelhante ao sistema somatossensorial ascendente, o trato corticospinal descendente cruza para o lado oposto da medula espinal. A maior parte das fibras corticospinais cruzam a linha média no bulbo, em um local chamado decussação das pirâmides. Entretanto, aproximadamente 10% das fibras não fazem o cruzamento até que atinjam o nível da medula onde terminam. As fibras corticospinais fazem conexões monossinápticas com motoneurônios, conexões particularmente importantes para os movimentos individualizados dos dedos. Também formam

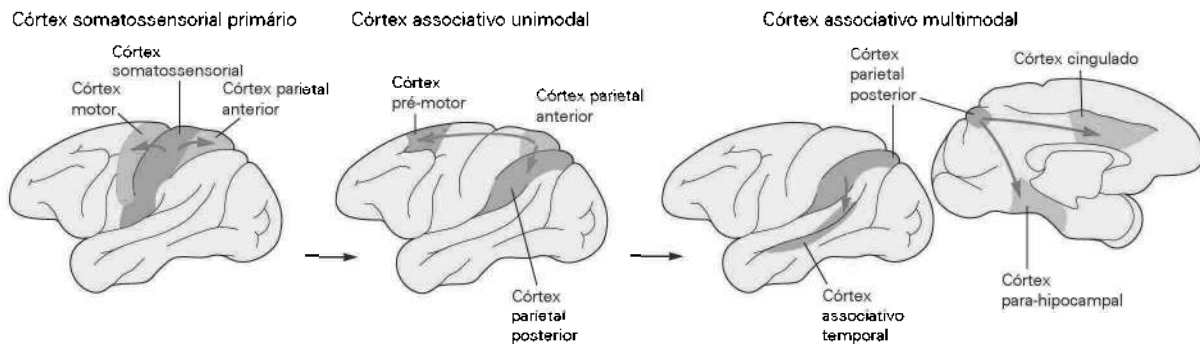


Figura 16-7 O processamento da informação sensorial no córtex cerebral tem início nas áreas sensoriais primárias, continua nas áreas de associação unimodal e completa-se nas áreas de associação multimodal. Os sistemas sensoriais também se comunicam com porções do córtex motor. Por exemplo, o córtex somatossensorial primário projeta-se para a área motora no lobo frontal e para a área de associação somatossen-

sorial no córtex parietal. A área de associação somatossensorial, por sua vez, projeta-se para áreas de associação somatossensorial de ordem superior e para o córtex pré-motor. A informação de diferentes sistemas sensoriais converge para áreas de associação multimodais, as quais incluem os córtices para-hipocampal, temporal de associação e cingulado.

sinapses com interneurônios na medula. Essas conexões indiretas são importantes para coordenar grandes grupos musculares em ações como alcançar e caminhar.

A informação motora conduzida pelo trato corticospinal é modulada de forma significativa tanto por informação sensorial como por outras regiões motoras. Um fluxo contínuo de informação tátil, visual e proprioceptiva é necessário para realizar movimento voluntário em uma sequência acurada e apropriada. Além disso, as eferências do córtex motor estão sob importante influência de outras regiões motoras do encéfalo, incluindo o cerebelo e os núcleos da base, estruturas essenciais para a execução de movimentos suaves. Esses dois centros subcorticais fornecem retroalimentação essencial para a execução suave de movimentos complexos e, por isso, também são importantes para o aprendizado motor – o aperfeiçoamento de habilidades motoras por meio da prática (Figura 16-9; ver também o Capítulo 65).

O cerebelo recebe informação somatossensorial diretamente pelas aferências primárias originadas na medula, assim como de axônios corticospinais descendentes do neocórtex. O cerebelo parece ser parte de um mecanismo de correção de erros para movimentos pela sua capacidade de comparar comandos motores do córtex com informação somatossensorial do que realmente está acontecendo. Assim, o cerebelo parece importante no “controle preditivo” dos movimentos, em que os comandos para os movimentos são ajustados com base na informação sobre a efetividade do movimento prévio. Somando-se a isso, à medida que os músculos ficam mais fortes com o exercício físico e à medida que o corpo cresce, os sinais neurais para um movimento em particular devem se modificar, assim como ocorre no caso de uma lesão muscular. O cerebelo permite que os sistemas de controle motor adaptem seus comandos à condição alterada da musculatura, de maneira que, por exemplo, um braço enfraquecido não subdimensiona seu objetivo e um braço mais forte não exceda o alvo.

O cerebelo pode influenciar a postura e os movimentos por meio de suas conexões com os núcleos motores do tronco encefálico, os quais podem diretamente modular os

circuitos motores espinais. Entretanto, a principal influência do cerebelo no movimento ocorrer por conexões com os núcleos ventrolaterais do tálamo, que se conectam diretamente com os córtices motor e pré-motor.

Os núcleos da base são uma coleção de núcleos subcorticais (ver Figura 16-9) que recebe projeções diretas de grande parte do neocórtex, inclusive de áreas sensoriais, motoras e pré-motoras, e das áreas associativas, importantes para motivação, cognição e emoção. Os núcleos de saída dos núcleos da base enviam sinais a regiões do tálamo que se projetam para o córtex cerebral. Apesar de as funções dos núcleos da base ainda permanecerem indefinidas, sua disfunção resulta em doenças do movimento particularmente impressionantes, típicas das doenças de Parkinson (tremores no repouso, rigidez, indisposição para o movimento) e de Huntington (movimentos coreiformes).

Assim, uma consequência importante de uma disfunção dos núcleos da base é a geração de sinais anormais para áreas corticais motoras, acarretando um enorme impacto negativo no desempenho motor. Realmente, lesões corticais que limitam o movimento voluntário também abolem os movimentos involuntários associados a distúrbios dos núcleos da base. Essa capacidade dos núcleos da base de causarem anormalidades marcantes do movimento quando sua função está alterada deve, de alguma maneira, refletir uma influência similar importante sobre a função motora normal.

Visão geral

A informação sensorial e motora é processada no cérebro por uma variedade de vias separadas, ativadas simultaneamente. Uma via funcional é formada por conexões seriadas de grupos identificáveis de neurônios, e cada grupo processa informações mais complexas ou específicas que o grupo precedente. Assim, diferentes vias ao longo da medula espinal e do tronco encefálico, em direção ao córtex, medeiam as sensações de tato e dor. Todos os sistemas sensoriais e motores seguem um padrão de processamento hierárquico e paralelo.

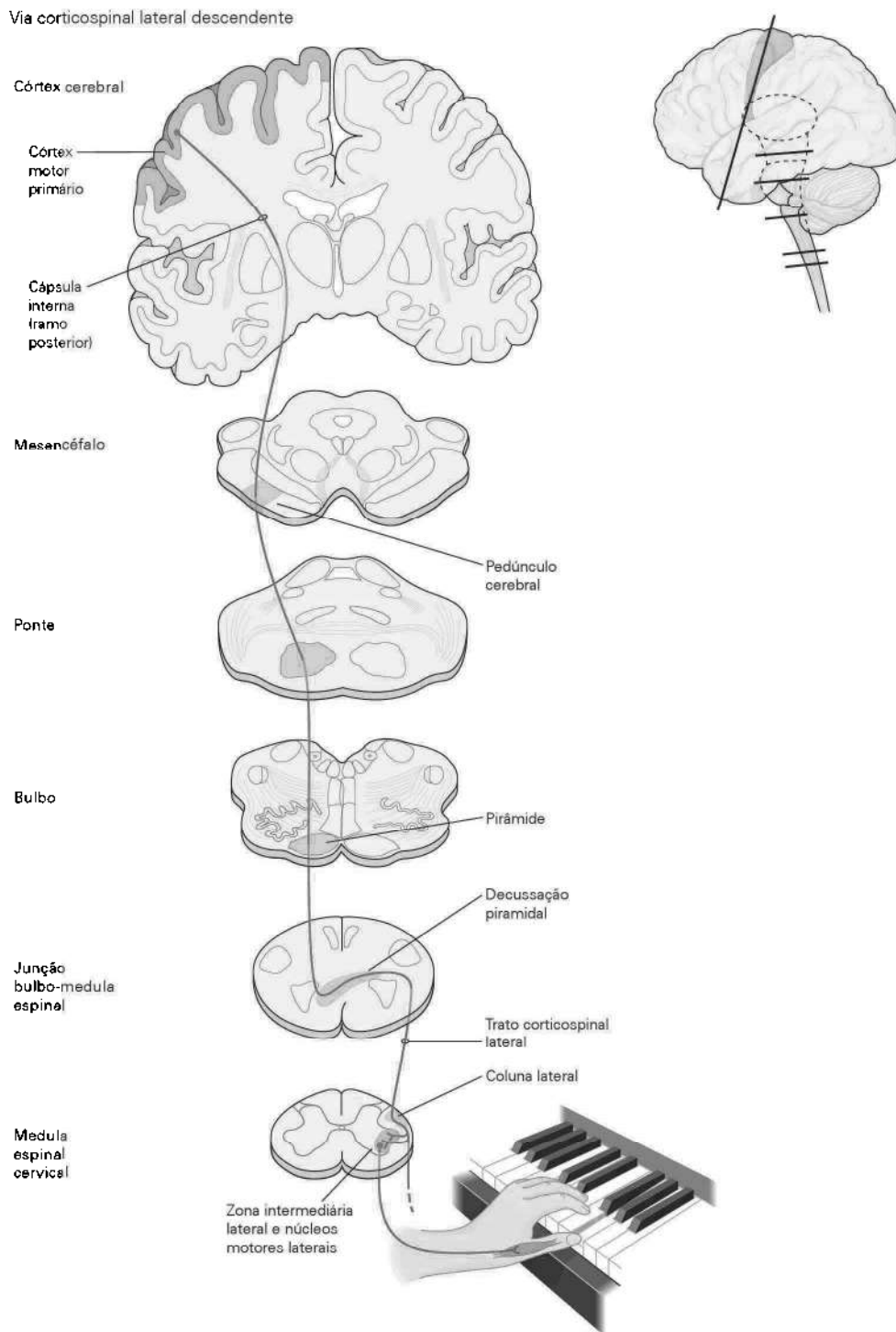


Figura 16-8 Fibras que se originam no córtex motor primário e terminam no corno anterior da medula espinal constituem uma parte significativa do trato corticospinal. Os

mesmos axônios constituem, em vários pontos de sua projeção, parte da cápsula interna, do pedúnculo cerebral, da pirâmide bulbar e do trato corticospinal lateral.

Como será visto nos próximos capítulos, ao contrário de uma análise intuitiva a partir de nossas experiências pessoais, as percepções não são cópias precisas do mundo à nossa volta. A sensação é uma abstração, e não uma réplica da realidade. O encéfalo constrói uma representação interna dos eventos físicos externos após

analisar várias características desses eventos. Quando seguramos um objeto na mão, o formato, o movimento e a textura do objeto são analisados simultaneamente, mas em separado, de acordo com as regras próprias do encéfalo, e os resultados, integrados em uma experiência consciente.

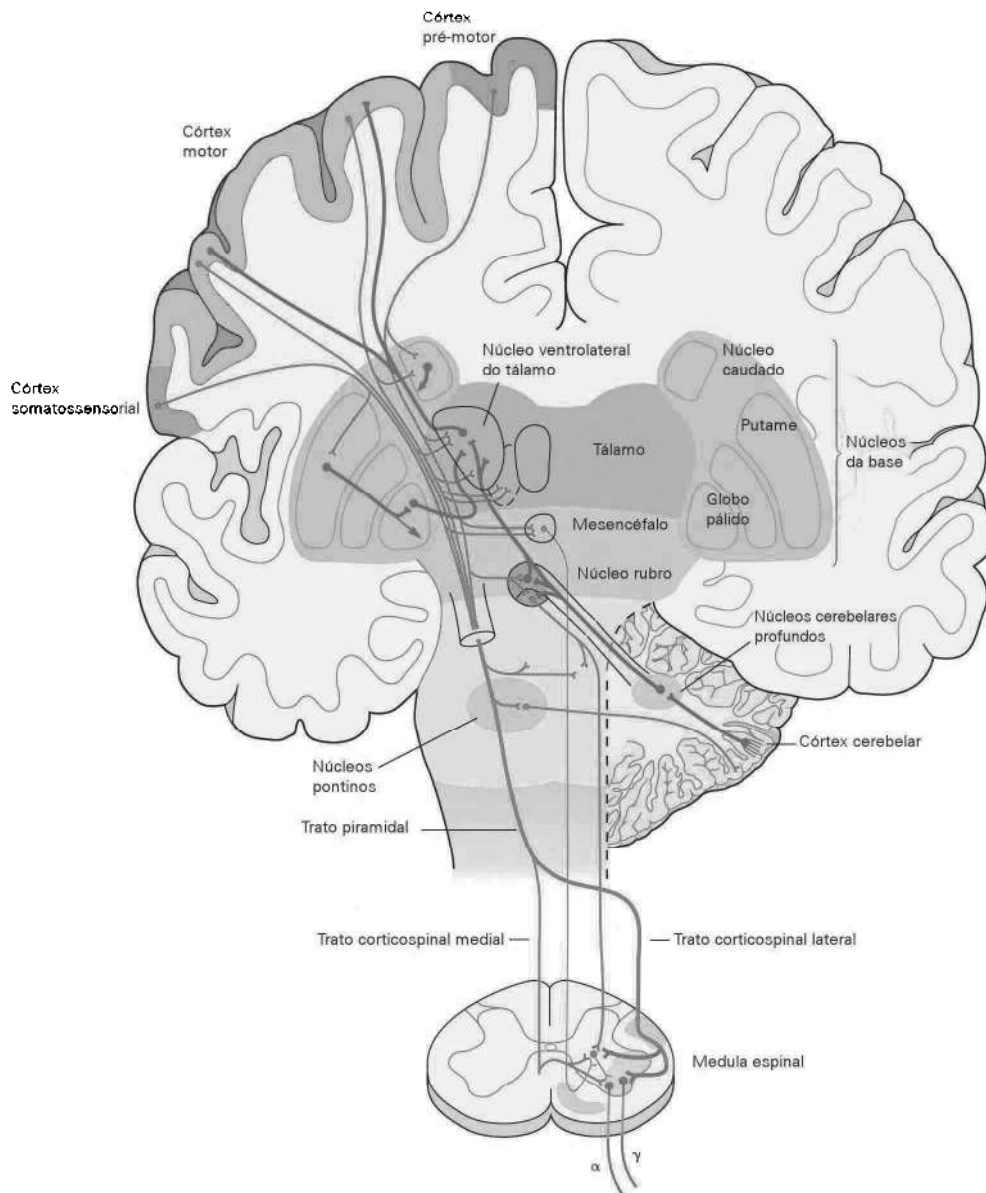


Figura 16-9 O movimento voluntário requer a coordenação de todos os componentes do sistema motor. Os principais componentes são o córtex motor, os núcleos da base, o tálamo, o mesencéfalo, o cerebelo e a medula espinhal. As principais projeções descendentes são mostradas em verde; projeções de retroalimentação e conexões locais, em lilás. Todo esse pro-

cessamento é incorporado aos sinais de entrada dos neurônios motores no corno ventral da medula, a assim chamada "via final comum", que inerva os músculos e desencadeia os movimentos. (Esta é uma figura composta a partir de seções do encéfalo tomadas a partir de diferentes ângulos.)

Como essa integração ocorre – a questão da conexão – e como a experiência consciente emerge da atenção seletiva do encéfalo à chegada de informações sensoriais são duas das questões mais urgentes nas neurociências cognitivas.

David G. Amaral

Leituras selecionadas

Brodal A. 1981. *Neurological Anatomy in Relation to Clinical Medicine*, 3rd ed. New York: Oxford Univ. Press.

Carpenter MB. 1991. *Core Text of Neuroanatomy*, 4th ed. Baltimore: Williams and Wilkins.

England MA, Wakely J. 1991. *Color Atlas of the Brain and Spinal Cord: An Introduction to Normal Neuroanatomy*. St. Louis: Mosby Year Book.

Martin JH. 2003. *Neuroanatomy: Text and Atlas*, 3rd ed. Stamford, CT: Appleton & Lange.

Nieuwenhuys R, Voogd J, van Huijzen Chr. 1988. *The Human Central Nervous System: A Synopsis and Atlas*, 3rd rev. ed. Berlin: Springer-Verlag.

Peters A, Jones EG (eds). 1984. *Cerebral Cortex*. Vol. 1, *Cellular Components of the Cerebral Cortex*. New York: Plenum.

Peters A, Palay S, Webster H de F. 1991. *The Fine Structure of the Nervous System*, 3rd ed. New York: Oxford Univ. Press.

Referências

- Brodmann K. 1909. *Vergleichende Lokalisationslehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellenbaues*. Leipzig: Barth.
- Felleman DJ, Van Essen DC. 1991. Distributed hierarchical processing in the primate cerebral cortex. *Cereb Cortex* 1:1–47.
- Kaas JH. 2006. Evolution of the neocortex. *Curr Biol* 16:R910–914.
- Kaas JH, Qi HX, Burish MJ, Gharbawie OA, Onifer SM, Massey JM. 2008. Cortical and subcortical plasticity in the brains of humans, primates, and rats after damage to sensory afferents in the dorsal columns of the spinal cord. *Exp Neurol* 209:407–16.
- McKenzie AL, Nagarajan SS, Roberts TP, Merzenich MM, Byl NN. 2003. Somatosensory representation of the digits and clinical performance in patients with focal hand dystonia. *Am J Phys Med Rehabil* 82:737–749.
- Penfield W, Boldrey E. 1937. Somatic motor and sensory representation in the cerebral cortex of man as studied by electrical stimulation. *Brain* 60:389–443.
- Penfield W, Rasmussen T. 1950. *The Cerebral Cortex of Man: A Clinical Study of Localization of Function*. New York: Macmillan.
- Ramón y Cajal S. 1995. *Histology of the Nervous System of Man and Vertebrates*. 2 vols. N Swanson, LW Swanson (transl). New York: Oxford Univ. Press.
- Rockland KS, Ichinohe N. 2004. Some thoughts on cortical minicolumns. *Exp Brain Res* 158:265–277.