

# SISTEMA SENSORIAL SOMESTÉSICO E DA DOR.

## Introdução

A psicologia das sensações táteis, de temperaturas, de pressões, do equilíbrio e da dor, é parte importante da nossa vida sensorial. A pele e os órgãos internos formam o maior tecido sensorial do corpo humano. Este tecido é responsável pela geração de muitas informações sensoriais como a propriocepção (sentir a si mesmo), a cinestesia (o senso de localização no espaço e de deslocamento nele em associação com o sistema vestibular), e a nocicepção (relacionada à sensação de violação do tecido e dor).

## 7.1. Sistema Somestésico

As sentidos somestésicos fornecem informações sobre o que está acontecendo na superfície do nosso corpo e dentro dele. Os sentidos cutâneos (sentidos da pele) incluem várias submodalidades comumente chamadas de tato. A propriocepção e a cinestesia fornecem informações sobre a posição e o movimento do corpo. Descreverei as contribuições dos receptores sensoriais na pele para esses sistemas perceptivos nesta seção. Os sentidos orgânicos surgem de receptores dentro e ao redor dos órgãos internos. Como os sentidos cutâneos são os mais estudados, tanto perceptivamente quanto fisiologicamente, dedicarei a maior parte de minha discussão a eles.

### 7.1.1. Os Estímulos

Os sentidos cutâneos respondem a vários tipos diferentes de estímulos: pressão, vibração, aquecimento, resfriamento e eventos que causam danos aos tecidos (e, portanto, dor). Sentimentos de pressão são causados pela deformação mecânica da pele. A vibração é produzida no laboratório ou na clínica por diapasões ou dispositivos mecânicos, mas ocorre mais comumente quando movemos os dedos sobre uma superfície áspera. Assim, usamos a sensibilidade à vibração para julgar a rugosidade de um objeto. Obviamente, sensações de calor e frescor são produzidas por objetos que aumentam ou diminuem a temperatura da pele do normal. As sensações de dor podem ser causadas por muitos tipos diferentes de estímulos, mas parece que a maioria causa pelo menos algum dano ao tecido.

Uma fonte de cinestesia são os receptores de estiramento encontrados nos músculos esqueléticos que relatam alterações no comprimento muscular no sistema nervoso central. Os receptores nas articulações entre os ossos adjacentes respondem à magnitude e à direção do movimento do membro. No entanto, a fonte mais importante de feedback cinestésico parece vir de receptores que respondem a alterações no alongamento da pele durante movimentos das articulações ou dos próprios músculos, como os da face. Os detectores de comprimento muscular, localizados dentro dos músculos, não dão

origem a sensações conscientes; em vez disso, suas informações são usadas para ajudar a controlar o movimento.

### 7.1.2. Anatomia da pele e seus órgãos receptivos

A pele é um órgão complexo e vital do corpo - que tendemos a tomar como certo. Não podemos sobreviver sem ele; queimaduras extensas na pele são fatais. Nossas células, que devem ser banhadas por um fluido quente, são protegidas do ambiente hostil pelas camadas externas da pele. A pele participa da termorregulação produzindo suor, resfriando o corpo ou restringindo a circulação sanguínea, conservando o calor. Sua aparência varia amplamente em todo o corpo, da membrana mucosa à pele cabeluda, à pele macia e sem pelos das palmas das mãos e das solas dos pés, conhecida como pele glabra. (A palavra deriva do latim glaber, “suave, careca”).

A pele consiste em tecido subcutâneo, derme e epiderme e contém vários receptores espalhados por essas camadas. A pele glabra contém uma mistura densa e complexa de receptores, o que reflete o fato de usarmos as palmas das mãos e as superfícies internas dos dedos para explorar ativamente o ambiente: usamos as mãos e os dedos para segurar e tocar objetos. Por outro lado, o resto do nosso corpo geralmente entra em contato passivo com o ambiente; isto é, outras coisas entram em contato com ele.

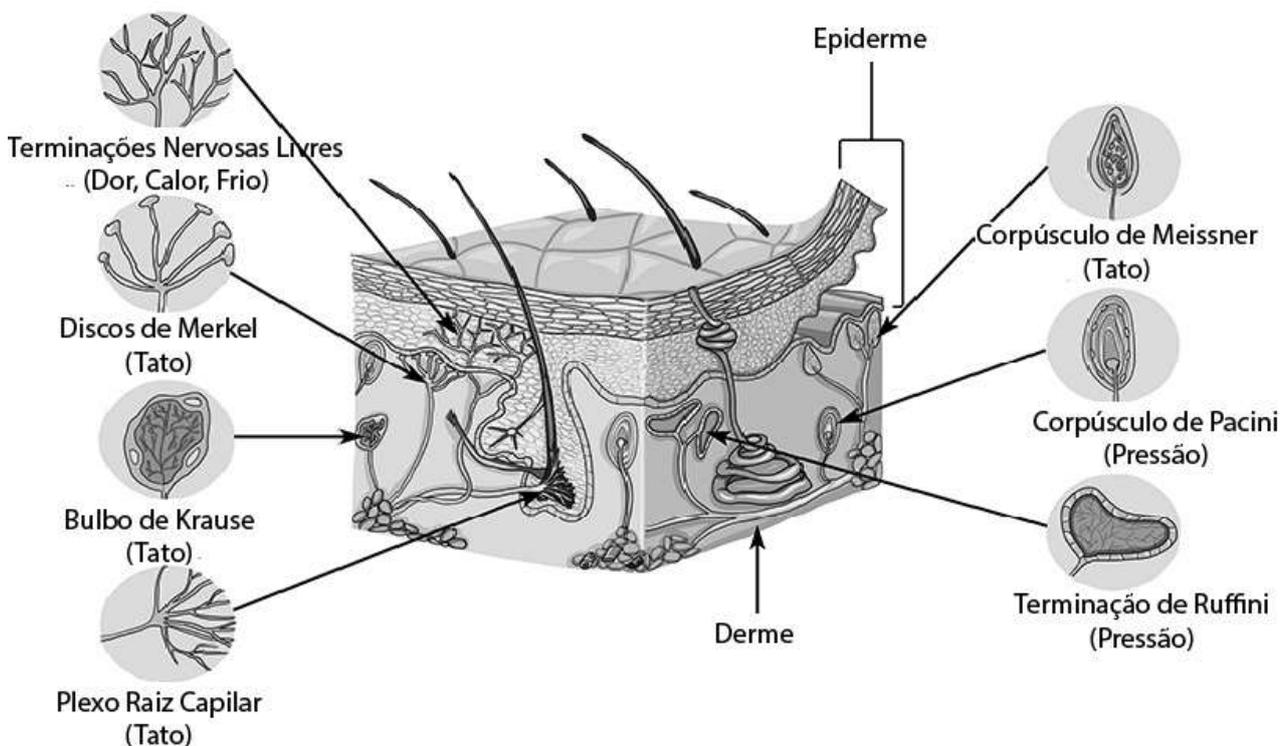


Figura 7.1. A pele é dividida anatomicamente em duas camadas a epiderme – camada mais externa e a derme – camada mais interna. Distribuída na derme estão os receptores cutâneos e suas respectivas localizações estão representadas nesta imagem. Somente as terminações nervosas livres alcançam o limite entre a derme e a epiderme.

A Figura 7.1 mostra a aparência de terminações nervosas livres e os quatro tipos de receptores encapsulados (discos de Merkel, corpúsculos de Ruffini, corpúsculos de Meissner e corpúsculos pacinianos). As localizações e funções desses receptores estão listadas na Tabela 7.1.

Tabela 7.1. Categoria dos Receptores Cutâneos

Velocidade de Adaptação	Tamanho e Natureza do Campo Receptivo	Tipo de Receptor	Localização do Receptor	Função do Receptor
Adaptação Lenta	Pequeno de Borda Definida	Disco de Merkel	Pele glabar e com pelos	Resposta Constante; Detecção de forma e rugosidade pequenas
Adaptação Lenta	Grande de Borda Difusa	Corpúsculo de Ruffini	Pele glabar e com pelos	Resposta Constante; Detecção de força estática contra a pele, estiramento e propriocepção
Adaptação Rápida	Pequeno de Borda Definida	Corpúsculo de Meissner	Pele glabar	Resposta On e OFF; Detecção de contornos de formas pequenas como Braille
Adaptação Lenta	Grande de Borda Difusa	Corpúsculo de Pacini	Pele glabar e com pelos	Resposta On e OFF; Detecção de vibração e de final de objetos alongados nas mãos
		Terminação do Foliculo Piloso	Base do Foliculo Piloso	Detecção de movimento nos pelos
		Terminação Nervosa Livre	Pele glabar e com pelos	Detecção de estímulo térmico, estímulo doloroso, cócegas
		Terminação Nervosa Livre	Pele com pelos	Detecção de prazer ao toque por toque sutil ou objetos leves

## 7.2. Sensações Cutâneas: Toque

A sensibilidade à pressão e vibração é causada pelo movimento da pele, que move os dendritos dos mecanorreceptores. A maioria dos pesquisadores acredita que as terminações nervosas encapsuladas servem apenas para modificar o estímulo físico transduzido pelos dendritos que residem dentro deles. Mas qual é o mecanismo de transdução? Como o movimento dos dendritos dos mecanorreceptores produz alterações nos potenciais de membrana? Parece que o movimento faz com que os canais de íons se abram e o fluxo de íons para dentro ou para fora do dendrito causa uma mudança no potencial da membrana.

A maioria das informações sobre a sensação tátil é localizada com precisão - ou seja, podemos perceber a localização em nossa pele em que estamos sendo tocados. No entanto, um estudo de Olausson et al. (2002) descobriram uma nova categoria de sensação tátil que é transmitida por

axônios não mielinizados de pequeno diâmetro. Os pesquisadores concluíram que, além de transmitir informações sobre estímulos nocivos e térmicos, os axônios não mielinizados de pequeno diâmetro constituem um "sistema de toque límbico que pode estar subjacente às respostas emocionais, hormonais e afilivas ao contato carinhoso e pele a pele entre indivíduos" (Olausson et al. ., 2002, p. 900) E, como vimos, o paciente GL não podia mais perceber cócegas. Sensações de cócegas, que antes se acreditava serem transmitidas por esses pequenos axônios, são aparentemente transmitidas pelos grandes axônios mielinizados que foram destruídos no paciente G. L.

Olausson e seus colegas (Löken et al., 2009) observam que as terminações sensoriais que detectam afagos agradáveis são encontradas apenas na pele cabeluda, e que o afago da pele glabra não fornece essas sensações. No entanto, consigo pensar em estímulos táteis agradáveis que podem ser experimentados através da pele glabra das palmas das mãos e dos dedos - por exemplo, aqueles fornecidos por acariciar um animal quente e peludo ou tocar um bebê ou um amante. Quando nossa pele peluda entra em contato com a pele de outra pessoa, é mais provável que essa pessoa esteja nos tocando. Por outro lado, quando nossa pele glabra entra em contato com a pele de outra pessoa, é mais provável que a toquemos. Assim, podemos esperar que os receptores na pele peluda proporcionem sensações agradáveis quando alguém nos acaricia, mas esperamos que os receptores na pele glabra proporcionem sensações agradáveis quando acariciamos outra pessoa.

Estudos de pessoas que fazem uso especialmente preciso da ponta dos dedos mostram mudanças nas regiões do córtex somatossensorial que recebem informações dessa parte do corpo. Por exemplo, os violinistas devem fazer movimentos muito precisos dos quatro dedos da mão esquerda, usados para tocar notas pressionando as cordas contra o braço. O feedback tátil e proprioceptivo é muito importante para mover e posicionar com precisão esses dedos, para que sejam produzidos sons da afinação adequada. Por outro lado, a colocação do polegar, que desliza ao longo da parte inferior do pescoço do violino, é menos crítica. Em um estudo com violinistas, Elbert et al. (1995) descobriram que as partes do córtex somatossensorial direito que recebem informações dos quatro dedos da mão esquerda estavam aumentadas em relação às partes correspondentes do córtex somatossensorial esquerdo. A quantidade de córtex somatossensorial que recebe informações do polegar não foi aumentada.

### 7.3. Temperatura

Existem duas categorias de receptores térmicos: aqueles que respondem ao calor e aqueles que respondem ao frio. Sensores de frio na pele estão localizados logo abaixo da epiderme, e sensores de calor estão localizados mais profundamente na pele. As informações dos sensores de frio são transmitidas ao SNC por fibras A $\delta$  mielinizadas finamente, e as informações dos sensores de calor são transmitidas pelas fibras C não mielinizadas. Podemos detectar estímulos térmicos em uma ampla faixa de temperaturas, de menos de 8 ° C (frio nocivo) a mais de 52 ° C (calor nocivo). Os investigadores há muito acreditam que nenhum receptor isolado pode detectar uma faixa tão grande de temperaturas, e pesquisas recentes indicam que essa crença estava correta. Atualmente, conhecemos seis termorreceptores de mamíferos - todos membros da família TRP (Bandell, Macpherson e Patapoutian, 2007; Romanovsky, 2007). (Figura 7.2 e a Tabela 7.2.)

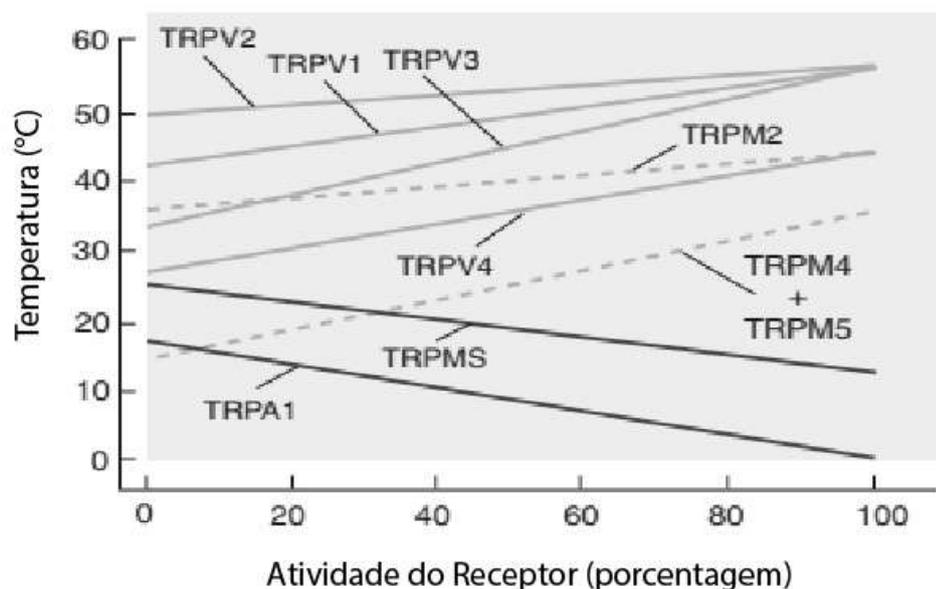


Figura 7.2. A pele é dividida anatomicamente em duas camadas a epiderme – camada mais externa e a derme – camada mais interna. Distribuída na derme estão os receptores cutâneos e suas respectivas localizações estão representadas nesta imagem. Somente as terminações nervosas livres alcançam o limite entre a derme e a epiderme.

Tabela 7.2. Categoria de Receptores Térmicos de Mamíferos

Nome do Receptor	Tipo de Receptor	Função do Receptor
TRPV2	Calor Doloroso	Acima de 52°C
TRPV1, capsaicina	Calor	Acima de 43°C
TRPV3	Aquecimento	Acima de 31°C
TRPV4	Aquecimento	Acima de 25°C
TRPM5, mentol	Aquecimento	Acima de 18°C
TRPA1, mentol	Esfriamento	Abaixo de 18°C
TRPMS, mentol	Esfriamento	Abaixo de 25°C
TRPM8, mentol	Esfriamento	Abaixo de 28°C

Alguns dos receptores térmicos respondem a determinados produtos químicos, bem como a mudanças de temperatura. Por exemplo, o M no TRPM8 significa mentol, um composto encontrado

nas folhas de muitos membros da família da hortelã. Como você sem dúvida sabe, a hortelã tem um gosto fresco na boca e o mentol é adicionado a alguns cigarros para fazer com que a fumaça pareça mais fria (e talvez para tentar iludir os fumantes a pensar que a fumaça é menos forte e prejudicial aos pulmões). O mentol proporciona uma sensação de resfriamento porque se liga e estimula o receptor TRPM8 e produz atividade neural que o cérebro interpreta como frescor. Como veremos na próxima subseção, os produtos químicos também podem produzir a sensação de calor.

#### 7.4. Nociocepção (Dor)

A recepção da dor, como a termorecepção, é realizada pelas redes de terminações nervosas livres na pele. Parece haver pelo menos três tipos de receptores de dor (geralmente referidos como nociceptores ou "detectores de estímulos nocivos"). Mecanorreceptores de alto limiar são terminações nervosas livres que respondem à pressão intensa, que pode ser causada por algo que atinge, estica ou belisca a pele. Um segundo tipo de terminação de nervo livre parece responder a extremos de calor, ácidos e presença de capsaicina, o ingrediente ativo do pimentão. (Observe que dizemos que o pimentão aquece o sabor dos alimentos") Esse tipo de fibra contém receptores TRPV1 (Kress e Zeilhofer, 1999). OV significa vanilóide - um grupo de produtos químicos dos quais a capsaicina é membro. Caterina et al. (2000) descobriram que camundongos com um nocaute no gene para o receptor TRPV1 mostravam menos sensibilidade a estímulos dolorosos de alta temperatura e bebiam água à qual a capsaicina foi adicionada. Os ratos responderam normalmente a estímulos mecânicos nocivos. Presumivelmente, o receptor TRPV1 é responsável pela dor produzida pela queima da pele e pelas alterações no equilíbrio ácido / base dentro da pele. Esses receptores são responsáveis pelo efeito irritante de produtos químicos como amônia na membrana mucosa do nariz (Dhaka et al., 2009). O TRPV1 também parece desempenhar um papel na regulação da temperatura corporal. Além disso, Ghilardi et al. (2005) descobriram que um medicamento que bloqueia os receptores TRPV1 reduz a dor em pacientes com câncer ósseo, o que aparentemente é causado pela produção de ácido pelos tumores.

Outro tipo de fibra nociceptiva contém receptores TRPA1, que são sensíveis a substâncias irritantes pungentes encontradas no óleo de mostarda, óleo verde de inverno, rábano e alho e a uma variedade de substâncias irritantes ambientais, incluindo aquelas encontradas nos gases de escape e nos gases lacrimogêneos (Bautista et al. , 2006; Nilius et al., 2007). A função principal desse receptor parece fornecer informações sobre a presença de produtos químicos que produzem inflamação.

##### 7.4.1. Sensação Dolorosa

A dor é um fenômeno curioso. É mais do que uma mera sensação; só pode ser definido por algum tipo de reação de abstinência ou, em humanos, por relato verbal. A dor pode ser modificada pelos opiáceos, pela hipnose, pela administração de pílulas de açúcar farmacologicamente inertes, pelas emoções e até por outras formas de estimulação, como a acupuntura. Recentes esforços de pesquisa fizeram um progresso notável na descoberta das bases fisiológicas desses fenômenos.

A dor parece ter três efeitos perceptivos e comportamentais diferentes (Price, 2000). Primeiro, o componente sensorial - a pura percepção da intensidade de um estímulo doloroso. O segundo componente são as conseqüências emocionais imediatas da dor - o desagrado ou o grau em que o indivíduo é incomodado pelo estímulo doloroso. O terceiro componente são as implicações emocionais de longo prazo da dor crônica - a ameaça que essa dor representa para o futuro conforto e bem-estar.

Esses três componentes da dor parecem envolver diferentes mecanismos cerebrais. O componente puramente sensorial da dor é mediado por uma via da medula espinhal ao tálamo póstero-lateral ventral até o córtex somatossensorial primário e secundário. O componente emocional imediato da dor parece ser mediado por vias que atingem o córtex cingulado anterior (ACC) e o córtex insular. O componente emocional de longo prazo parece ser mediado por caminhos que atingem o córtex pré-frontal.

Rainville et al. (1997) produziram sensações de dor em seres humanos ao colocá-los em água gelada. Sob uma condição, os pesquisadores usaram a hipnose para diminuir o desconforto da dor. A hipnose funcionou; os sujeitos disseram que a dor era menos desagradável, embora ainda fosse intensa. Enquanto isso, os investigadores usaram um scanner PET para medir a ativação regional do cérebro. Eles descobriram que o estímulo doloroso aumentou a atividade do córtex somatossensorial primário e do ACC. Quando os sujeitos foram hipnotizados e acharam a dor menos desagradável, a atividade do ACC diminuiu - mas a atividade do córtex somatossensorial primário permaneceu alta. Presumivelmente, o córtex somatossensorial primário está envolvido na percepção da dor e o ACC está envolvido em seus efeitos emocionais imediatos - seu desagradável.

Vários estudos funcionais de imagem mostraram que, sob certas condições, estímulos associados à dor podem ativar o ACC mesmo quando nenhum estímulo doloroso real é aplicado. Em um teste de casais romanticamente envolvidos, Singer et al. (2004) descobriram que, quando as mulheres recebiam um choque elétrico doloroso nas costas da mão, o ACC, o córtex insular anterior, o tálamo e o córtex somatossensorial se tornavam ativos. Quando viram seus parceiros receberem um choque doloroso, mas não receberam um, as mesmas regiões (exceto o córtex somatossensorial) se tornaram ativas. Assim, o componente emocional da dor - neste caso, uma experiência indireta da dor, provocada pela empatia pelos sentimentos de alguém que uma pessoa amava - causou respostas no cérebro semelhantes às causadas pela dor real. Assim como vimos no estudo de Rainville et al. (1997), o córtex somatossensorial é ativado apenas por um estímulo nocivo real. O terceiro componente da dor - as conseqüências emocionais da dor crônica - parece envolver o córtex pré-frontal. O dano ao córtex pré-frontal prejudica a capacidade das pessoas de fazer planos para o futuro e reconhecer o significado pessoal das situações em que estão envolvidas. Juntamente com a falta geral de percepção, as pessoas com danos pré-frontais tendem a não se preocupar com as implicações das condições crônicas - incluindo dor crônica - para o seu futuro.

Uma forma particularmente interessante de sensação de dor ocorre após a amputação de um membro. Depois que o membro se foi, até 70% dos amputados relatam que sentem que o membro desaparecido ainda existia e que muitas vezes dói. Esse fenômeno é chamado de membro fantasma (Melzak, 1992). Pessoas com sentimentos de membros fantasmas relatam que o membro parece muito real e costumam dizer que, se tentarem alcançá-lo, parece que ele estava respondendo. Às

vezes, eles percebem que está saindo, e podem se sentir compelidos a evitar bater no lado de um batente da porta ou dormir em uma posição que o faça ficar entre eles e o colchão. As pessoas relataram todo tipo de sensações nos membros fantasmas, incluindo dor, pressão, calor, frio, umidade, coceira, suor e espinhos.

#### 7.4.2. Via Somatosensorial

Os axônios somatossensitivos da pele, músculos ou órgãos internos entram no sistema nervoso central através dos nervos espinais. Os localizados na face e na cabeça entram principalmente pelo nervo trigêmeo (quinto nervo craniano). Os corpos celulares dos neurônios unipolares estão localizados nos gânglios da raiz dorsal e nos gânglios do nervo craniano. Os axônios que transmitem informações localizadas com precisão, como o toque fino, ascendem pelas colunas dorsais na substância branca da medula espinhal até os núcleos na medula inferior. A partir daí, os axônios cruzam o cérebro e ascendem através do lemnisco medial até os núcleos posteriores ventrais do tálamo, os núcleos retransmissores para a somatossensibilidade. Os axônios do tálamo se projetam para o córtex somatossensorial primário, que por sua vez envia axônios para o córtex somatossensorial secundário. Por outro lado, axônios que transmitem informações mal localizadas, como dor ou temperatura, formam sinapses com outros neurônios assim que entram na medula espinhal. Os axônios desses neurônios cruzam para o outro lado da medula espinhal e ascendem através do trato espinotalâmico até os núcleos ventrais posteriores do tálamo.

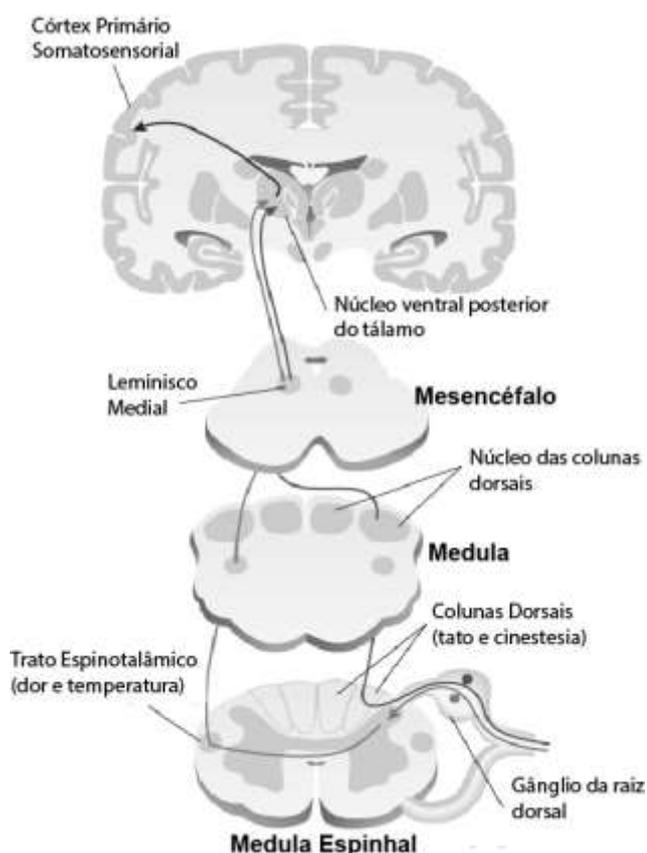


Figura 7.3. A figura mostra as vias somatossensoriais da medula espinhal ao córtex somatossensorial. Observe que informações localizadas com precisão (como toque fino) e informações localizadas imprecisa (como dor e temperatura) são transmitidas por diferentes caminhos.

Danos ao córtex de associação visual podem causar agnosia visual e, como vimos anteriormente neste capítulo, danos ao córtex de associação auditiva podem causar agnosia auditiva. Muito provavelmente você não ficará surpreso ao saber que os danos no córtex da associação somatossensorial podem causar agnosia tátil.

O reconhecimento de objetos pelo toque requer cooperação entre os sistemas somatossensorial e motor. Quando tentamos identificar objetos apenas pelo toque, os exploramos com dedos em movimento.

### 7.5. Sistema Vestibular

O sistema vestibular é composto por duas estruturas anatômicas: sacos e e os canais semicirculares. Os sacos vestibulares são um conjunto de dois órgãos localizados na orelha interna e que detectam mudanças na posição da cabeça e deslocamento do corpo respondendo à gravidade e informando ao cérebro estas informações. Os canais semicirculares é composto por 3 estruturas em forma de anel que detectam mudanças na direção do movimento da cabeça, respondendo à aceleração do movimento angular. Eles também respondem para mudanças na posição e movimentação linear do organismo (Figura 7.4).

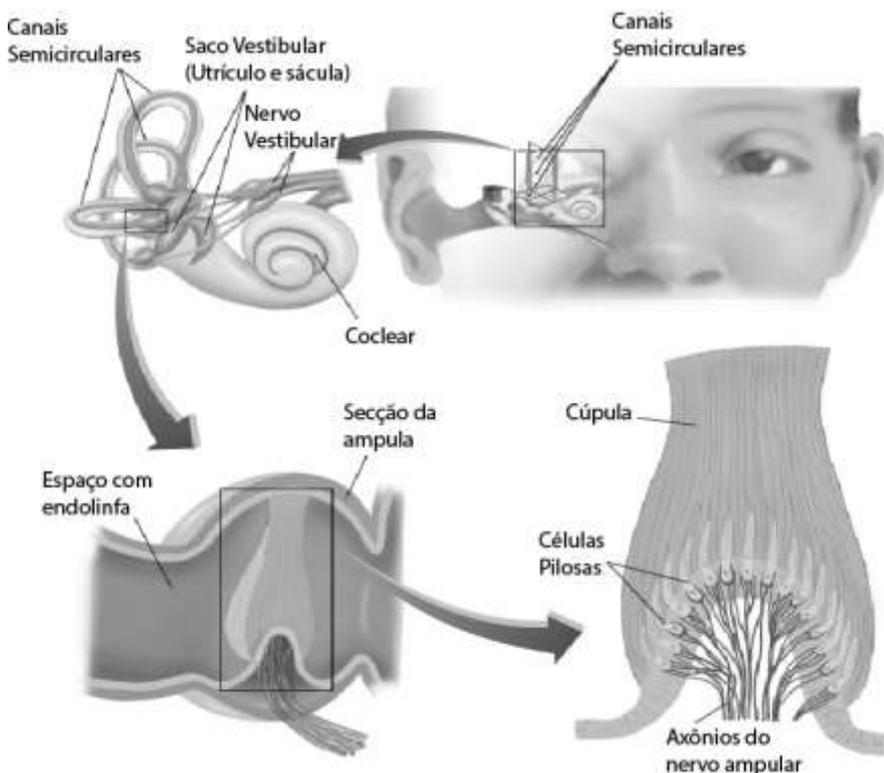


Figura 7.4. A pele é dividida anatomicamente em duas camadas a epiderme – camada mais externa e a derme – camada mais interna. Distribuída na derme estão os receptores cutâneos e suas respectivas localizações estão representadas nesta imagem. Somente as terminações nervosas livres alcançam o limite entre a derme e a epiderme.

As funções do sistema vestibular incluem equilíbrio, manutenção da cabeça na posição vertical e ajuste do movimento dos olhos para compensar os movimentos da cabeça. A estimulação vestibular não produz nenhuma sensação prontamente definível; certa estimulação de baixa frequência dos sacos vestibulares pode produzir náusea, e a estimulação dos canais semicirculares pode produzir tonturas e movimentos rítmicos dos olhos (nistagmo). No entanto, não temos conhecimento direto das informações recebidas desses órgãos. Esta seção descreve o sistema vestibular: o aparelho vestibular, as células receptoras e a via vestibular no cérebro.

### 7.5.1. Anatomia do Sistema Vestibular

A Figura 7.4 mostra os labirintos do ouvido interno, que incluem a cóclea, os canais semicirculares e os dois sacos vestibulares: o utrículo (“pequena bolsa”) e o sáculo (“pequeno saco”). Os canais semicirculares se aproximam dos três principais planos da cabeça: sagital, transversal e horizontal. Os receptores em cada canal respondem ao máximo aos movimentos repentinos de rotação da cabeça em um plano específico. O canal semicircular consiste em um canal membranoso fluando dentro de um canal ósseo; o canal membranoso contém um líquido chamado endolinfa. Um aumento chamado ampola (aumento de canal semicircular; contém a cúpula e a crista.) contém o órgão no qual os receptores sensoriais residem. Os receptores sensoriais são células ciliadas semelhantes às encontradas na cóclea. Seus cílios estão embutidos em uma massa gelatinosa chamada cúpula (Massa gelatinosa encontrada na ampola dos canais semicirculares; move-se em resposta ao fluxo do fluido nos canais.), que bloqueia parte da ampola. A rotação da cabeça faz com que o líquido nos canais semicirculares gire na direção oposta que empurra a cúpula, desencadeando potenciais receptores nas células ciliadas localizadas.

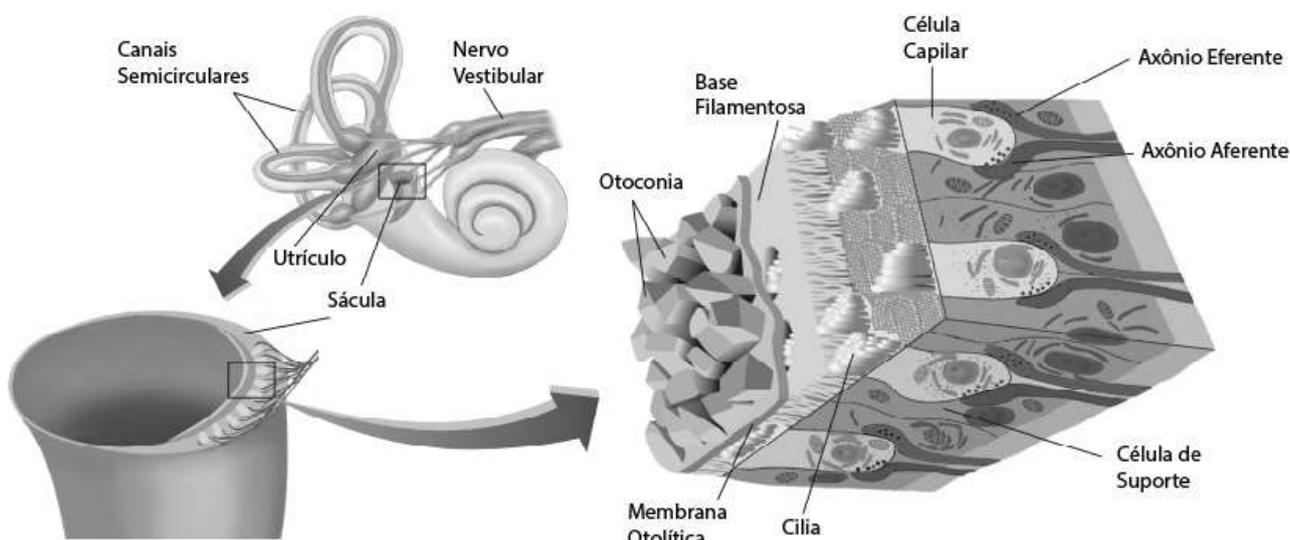
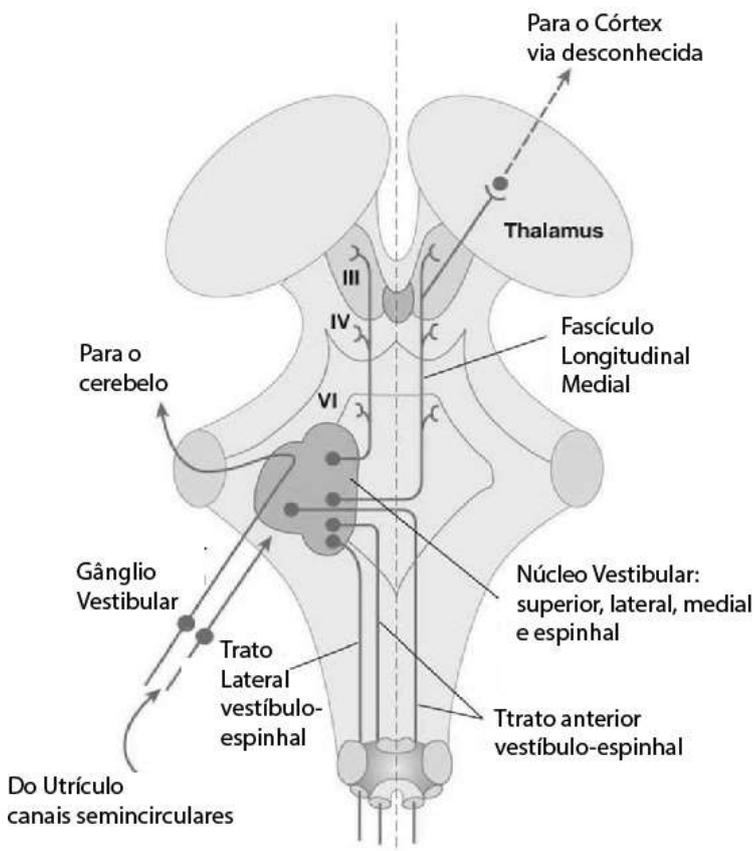


Figura 7.5. O tecido receptivo dos sacos vestibulares: o utrículo e o sáculo.

Os sacos vestibulares (utrículo e sáculo) funcionam de maneira muito diferente. Esses órgãos são aproximadamente circulares e cada um contém um pedaço de tecido receptivo. O tecido receptivo está localizado no "assoalho" do utrículo e na "parede" do sáculo quando a cabeça está na posição vertical. O tecido receptivo, como o dos canais semicirculares e da cóclea, contém células ciliadas. Os cílios desses receptores estão embutidos em uma massa gelatinosa sobrejacente, que contém algo bastante incomum: otoconia, que são pequenos cristais de carbonato de cálcio (Figura 7.5). O peso dos cristais faz com que a massa gelatinosa mude de posição à medida que a orientação da cabeça muda. Assim, o movimento produz uma força de cisalhamento nos cílios das células ciliadas receptoras.

### 7.6.2. Via Neural Vestibular

Os nervos vestibulares e cocleares constituem os dois ramos do oitavo nervo craniano (nervo auditivo). Os corpos celulares bipolares que dão origem aos axônios aferentes do nervo vestibular (um ramo do oitavo nervo craniano) estão localizados no gânglio vestibular, que aparece como um nódulo no nervo vestibular. O gânglio vestibular é um nódulo no nervo vestibular que contém os corpos celulares dos neurônios bipolares que transmitem informações vestibulares ao cérebro.



*Figura 7.6. A informação vestibular é recebida pelos núcleos vestibulares na medula, que a transmitem ao cerebelo, medula espinhal, medula, ponte e ponte córtex temporal. Essas vias são responsáveis pelo controle da postura, movimentos da cabeça e dos olhos e pelo enigmático fenômeno da doença de movimento.*

A maioria dos axônios do nervo vestibular sinapse dentro dos núcleos vestibulares na medula, mas alguns axônios viajam diretamente para o cerebelo. Os neurônios do núcleo vestibular enviam seus axônios para o cerebelo, medula espinhal, medula e ponte. Também parece haver projeções vestibulares no córtex temporal, mas os caminhos precisos não foram determinados. A maioria dos pesquisadores acredita que as projeções corticais são responsáveis por sentimentos de tontura; a atividade de projeções no tronco cerebral inferior pode produzir náuseas e vômitos que acompanham a doença de movimento. As projeções para os núcleos do tronco cerebral que controlam os músculos do pescoço estão claramente envolvidas na manutenção da posição vertical da cabeça e na produção de movimentos oculares para compensar movimentos bruscos da cabeça. Sem esse mecanismo compensatório, nossa visão do mundo se tornaria borrada sempre que andávamos ou corríamos.

#### Questões de Estudo

1. Quando um copo começa a escorregar da mão, produz vibrações rápidas, que são sentidas através da mão. Qual receptor, que é importante na percepção da vibração, está sendo acionado?

A) O receptor Merkel, um mecanorreceptor superficial de adaptação lenta que dispara para pressão contínua.

B) O cilindro Ruffini, um mecanorreceptor profundo de adaptação lenta que dispara para pressão contínua.

C) O corpúsculo de Meissner, um mecanorreceptor superficial de adaptação rápida que dispara para o estímulo "ligado" e "desligado".

D) O corpúsculo de Pacinian, um mecanorreceptor profundo de adaptação rápida que dispara para o estímulo "ligado" e "desligado".

2. Qual desses fatores NÃO afeta a percepção da dor?

A) A intensidade da dor esperada.

B) A atenção dada à dor.

C) A intensidade real do estímulo doloroso.

D) A existência dos neurônios que produzem o estímulo da dor.

3. Que sentido se relaciona com a percepção do movimento e usa neurônios nos músculos, articulações e tendões?

A) Propriocepção

B) Cinestesia

C) Nocicepção

D) Sentido vestibular

4. Hudson estava preparando o café da manhã quando se esqueceu de desligar o fogão. Enquanto limpava, ele colocou a mão na superfície de cerâmica e o calor intenso o fez retrair a mão. Apesar de uma pequena queimadura, qual dos seguintes é o tipo de dor que ele sofreu?

A) Proprioceptivo

B) Termoceptivo

C) Nociceptivo

D) Neuroceptivo

5. Os receptores dos canais utricular, sacular e semicircular, mostrados aqui, são exemplos de?

A) Mecanorreceptores

B) Quimiorreceptores

C) Nociceptores

D) Proprioceptores

## Referências

Bandell, M., Macpherson, L. J., and Patapoutian, A. From chills to chilis: Mechanisms for thermosensation and chemesthesis via thermoTRPs. *Current Opinion in Neurobiology*, 2007, 17, 490–497.

Bautista, D. M., Jordt, S.-E., Nikai, T., Tsuruda, P. R., et al. TRPA1 mediates the inflammatory actions of environmental irritants and proalgesic agents. *Cell*, 2006, 124, 1269–1282.

Caterina, M. J., Leffler, A., Malmberg, A. B., Martin, W. J., et al. Impaired nociception and pain sensation in mice lacking the capsaicin receptor. *Science*, 2000, 288, 306–313.

Dhaka, A., Uzzell, V., Dubin, A. E., et al. TRPV1 is activated by both acidic and basic pH. *Journal of Neuroscience*, 2009, 29, 153–158.

Elbert, T., Pantev, C., Wienbruch, C., Rockstroh, B., and Taub, E. Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players. *Science*, 1995, 270, 305–307.

Ghilardi, J. R., Röhrich, H., Lindsay, T. H., Sevcik, M. A., et al. Selective blockade of the capsaicin receptor TRPV1 attenuates bone cancer pain. *Journal of Neuroscience*, 2005, 25, 3126–3131.

- Löken, L. S., Wessberg, J., Morrison, I., McGlone, F., et al. Coding of pleasant touch by unmyelinated afferents in humans. *Nature Neuroscience*, 2009, 12, 547–548.
- Melzack, R. Phantom limbs. *Scientific American*, 1992, 266, 120–126.
- Nilius, B., Owsianik, G., Voets, T., and Peters, J. A. Transient receptor potential cation channels in disease. *Physiological Review*, 2007, 87, 165–217.
- Olausson, H., Lamarque, Y., Backlund, H., Morin, C., Wallin, B. G., Starck, G., Ekholm, S., Strigo, I., Worsley, K., Vallbo, Å. B., and Bushnell, M. C. Unmyelinated tactile afferents signal touch and project to insular cortex. *Nature Neuroscience*, 2002, 5, 900–904.
- Price, D. B. Psychological and neural mechanisms of the affective dimension of pain. *Science*, 2000, 288, 1769–1772.
- Rainville, P., Duncan, G. H., Price, D. D., et al. Pain affect encoded in human anterior cingulate but not somatosensory cortex. *Science*, 1997, 277, 968–971.
- Romanovsky, A. A. Thermoregulation: Some concepts have changed. Functional architecture of the thermoregulatory system. *American Journal of Physiology*, 2007, 292, R37–R46.
- Singer, T., Seymour, B., O’Doherty, J., Kaube, H., et al. Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain. *Science*, 2004, 303, 1157–1162.