

FISIOLOGIA DO SISTEMA SOMATOSSENSORIAL

Glauce Crivelaro Nascimento

Considerações Iniciais

Para apresentar a Fisiologia do sistema Sensorial podemos dar enfoque especial em diferentes aspectos: como o estímulo é captado; como ocorre o processamento central da informação; podem-se abordar sistemas sensoriais específicos (sensorial somático ou sentidos especiais). Considerando que a codificação da informação sensorial possui características similares independentemente da modalidade sensorial avaliada, ou seja, o tato, a temperatura, visão, olfato, ou a gustação, iremos apresentar nesta exposição como ocorre a Codificação de um estímulo sensorial.

Introdução

A sensação e a percepção são consideradas os pontos iniciais da pesquisa moderna dos processos mentais. Dentro desta perspectiva, no início do século XIX o filósofo francês Auguste Comté (1798-1857) sugeriu que o estudo dos comportamentos deveria se tornar uma parte das ciências biológicas e que as leis que governariam a mente humana deveriam ser derivadas da observação objetiva. Estava sendo descrito o Positivismo, influenciado pelos britânicos George Berkeley e David Hume, os quais apoiavam a idéia de que todo o conhecimento é obtido através das EXPERIÊNCIAS SENSORIAIS.

Surgiram questões básicas: Como um estímulo sensorial leva a uma experiência subjetiva? Qual a seqüência de eventos fisiológicos? Para atender a estas questões pioneiros da experiência psicológica Ernst Weber (1795-1878), Gustav Fechner (1801-1887), Hermann Helmholtz (1821-1894) e Wilhelm Wundt (1832-1920) propuseram a seguinte teoria: “as sensações diferem com relação ao tipo de estímulo que são capazes de codificar, mas todas as sensações dividem três passos comuns:

1. Um estímulo físico;
2. Uma seqüência de eventos que transformam o estímulo em um impulso nervoso;
3. A resposta a este estímulo como uma percepção, ou seja, uma experiência consciente da sensação.”

Neste sentido, o estudo dos sistemas sensoriais foi dividido em duas vertentes, a *Psicofísica* responsável pela relação entre as características físicas do estímulo e a experiência associada a este. E a *Fisiologia Sensorial* que avalia as conseqüências neurais do estímulo, ou seja, como o estímulo é codificado por receptores sensoriais e processados pelo encéfalo.

Fisiologia dos Sistemas Sensoriais

Todas as vias sensitivas possuem elementos em comum. Elas iniciam com um estímulo interno ou externo, que ativa um receptor sensitivo. O receptor é um transdutor que converte o estímulo em potenciais elétricos graduados. Se os potenciais graduados atingem o limiar, eles passam a formar potenciais de ação que é transportado do receptor pelo prolongamento axônico do receptor, a fibra aferente primária, do neurônio sensitivo primário, até o sistema nervoso central (SNC), onde os sinais são integrados. Alguns estímulos ativam áreas do córtex cerebral e tornam-se conscientes, mas outros acontecem sem a nossa percepção consciente. Como exemplos de estímulos sensoriais conscientes, temos sentidos especiais (visão, gustação, olfação, equilíbrio e a audição) e alguns estímulos somatossensoriais (tato, temperatura, dor, pressão e propriocepção). Por outro lado, alguns estímulos sensoriais são subconscientes, tais como a percepção do grau de extensão e estiramento muscular, a pressão artéria, a osmolaridade dos fluidos corporais, o pH sanguíneo, a temperatura interna, concentração de glicose no sangue.

As diferentes formas de energia (mecânica, luminosa, química) são captadas pelos nossos receptores sensoriais, e transformados em um potencial de ação, um sinal que é transmitido e reconhecido pelo nosso SNC. A capacidade de reconhecermos cada estímulo como único é derivado da ativação de vias sensoriais específicas, ou seja, cada modalidade sensorial trafega por um conjunto de neurônios específicos, uma via codificada. Este princípio ficou conhecido como Princípio da Linha Rotulada e foi descrita por Johannes Muller em 1826.

Para que os estímulos sensoriais tornem-se sensações sensoriais específicas, temos que reconhecer além da natureza do estímulo (*modalidade*), tem que ser codificado a *localização*, a *intensidade* e a *duração* do estímulo.

Receptores Sensoriais

Os receptores no sistema sensitivo variam amplamente em complexidade, abrangendo desde terminações ramificadas de um único neurônio sensitivo, até órgãos sensitivos multicelulares, tais como o olho. Os órgãos dos sentidos nos seres humanos podem ser muito complexos. A cóclea da orelha contém cerca de 16.000 receptores sensoriais e mais de um milhão de partes associadas, e o olho humano possuem cerca de 126 milhões de receptores sensitivos.

Os receptores mais simples são os receptores somatossensitivos, que consistem de um único neurônio com extremidades nervosas “livres”. Nos receptores somatossensitivos mais complexos, as extremidades nervosas são encapsuladas por tecido conjuntivo. Os axônios dos receptores somatossensitivos (fibras aferentes primárias) podem ser mielinizados ou desmielinizados.

Os sentidos especiais (audição, visão, equilíbrio, gustação e olfação) têm órgãos sensitivos com células receptoras altamente especializadas. Os receptores para o olfato são neurônios, mas os

outros sentidos utilizam células receptoras não-neurais que fazem sinapse com neurônios sensitivos. Outras partes não-neurais do corpo freqüentemente atuam como acessórios dos receptores sensitivos, tais como o cristalino e a córnea do olho e os pêlos dos braços.

Os receptores sensoriais são as primeiras células em cada via sensorial responsável pela transformação de uma determinada energia, um estímulo, em uma energia elétrica, ou seja, numa alteração graduada do potencial de membrana do receptor. Esta primeira alteração que ocorre no receptor derivada do estímulo é denominada de *Potencial Receptor*. Vários são os mecanismos que promovem alterações elétricas nos receptores: deformação mecânica (*mecanorreceptores*); alteração térmica (*termorreceptores*); estímulos químicos (*quimiorreceptores*); e pelo efeito da radiação eletromagnética, como a luz (*fotorreceptores*).

O *Potencial Receptor* é graduado, e dependente da intensidade e da duração do estímulo. Este processo de converter uma determinada forma de energia em sinal elétrico é denominado de *Transdução do estímulo*. Os receptores são especializados em converter determinadas formas de estímulos, é a especificidade do receptor, para isto utilizam mecanismos únicos. Os mecanorreceptores possuem em sua membrana canais catiônicos sensíveis a deformações mecânicas, e quando isto ocorre há abertura destes canais, permitindo a passagem de íons que promovem a alteração do potencial de membrana. Outro exemplo de geração de potencial receptor pode ser dado pelo mecanismo de despolarização dos quimiorreceptores e fotorreceptores, os quais utilizam um segundo mensageiro para codificação do estímulo. Neste caso, o estímulo químico ou eletromagnético irá ativar um segundo mensageiro intracelular (Ex. uma proteína G), o qual poderá alterar a condutância elétrica da célula. A grande vantagem da utilização de segundos mensageiros na codificação do estímulo é a amplificação do estímulo que ocorre pela participação deste segundo mensageiro. Na olfação, poucas moléculas odoríferas podem ligar-se a sítios receptores acionando a cascata de segundo mensageiros capazes de abrir vários canais iônicos na célula receptora. Quando esta alteração do potencial de membrana atinge o limiar do receptor, ocorre abertura de canais iônicos voltagem-dependente e a formação do Potencial de Ação, o qual será então transmitido pela fibra nervosa aferente primária. A geração de potenciais de ação será proporcional ao potencial receptor, desta maneira quando maior o potencial receptor graduado, maior o número de potenciais de ação gerados, sempre lembrando que os potenciais de ação obedecem a lei do tudo-ou-nada, ou seja, não são graduados como pode ocorrer com o potencial receptor, após iniciados possuem características únicas e invariáveis de despolarização e repolarização de membrana.

A um passo da codificação do estímulo

Todos os estímulos são convertidos em potenciais de ação nos neurônios sensitivos primários. No entanto, somos capazes de distinguir diferentes tipos de estímulos, mecânicos,

sonoros, gustativos. Isto ocorre, pois nosso organismo é capaz de determinar a natureza (ou modalidade) do estímulo, sua localização, sua intensidade e a sua duração.

I. Modalidade Sensitiva: em situações normais, cada receptor somente pode ser ativado por um tipo de energia, ou seja, um estímulo adequado. No entanto, quando um estímulo é relativamente alto, pode ocorrer a ativação inespecífica do receptor. Por exemplo, durante uma luta, um boxeador pode receber um grande impacto no rosto, que o faz “ver estrelas” ou feixes luminosos. Este é o resultado da estimulação inespecífica dos fotorreceptores por um estímulo nocivo, ou seja, não é o estímulo adequado para o fotorreceptor. Este estímulo produz uma imagem visual, pois este receptor está conectado a vias centrais responsáveis pela percepção visual. Podemos ter ainda receptores sensoriais especializados para uma característica específica. Na gustação, por exemplo, temos receptores especializados para o doce, o salgado, o azedo, o amargo. Os objetos podem ser descritos visualmente com relação à sua forma, a sua cor e movimento, enquanto que o tato determina a textura, a temperatura e a rigidez. São as *submodalidades sensoriais*.

II. Localização do estímulo: neste caso, esta característica do estímulo é determinada pelo conjunto de neurônios sensitivos que é ativada pelo estímulo. As regiões sensitivas do encéfalo possuem uma detalhada organização quanto à proveniência do estímulo, e os sinais de receptores sensitivos adjacentes é processado em colunas adjacentes no córtex encefálico. Este arranjo preserva a organização topográfica dos receptores da pele, dos olhos ou de outras regiões nos centros de processamento do encéfalo. Para esta organização, cada receptor sensorial é responsável por captar informações periféricas de uma determinada área, ou seja, possui um *campo receptivo*. Estes campos receptivos podem ter forma irregular e frequentemente se sobrepõem aos campos receptivos de neurônios adjacentes. Se neurônios sensoriais primários convergirem para um mesmo neurônio secundário seus campos receptivos individuais passam a um único campo receptivo maior. A convergência de estímulo permite que estímulos sublimiares múltiplos se somem em neurônios sensoriais secundários gerando potenciais de ação e sendo agora transmitidos ao longo do sistema nervoso central. No entanto, as informações auditivas e olfatórias são exceções à regra com relação à localização do estímulo. Os neurônios da orelha e do nariz são mais sensíveis a diferentes frequências de sons e diferentes odores, mas sua ativação não fornece informação sobre a localização do som ou do odor. Para isto o encéfalo utiliza para codificar a origem do estímulo a velocidade para a ativação do receptor. Por exemplo, um som emitido na frente da pessoa irá chegar às duas orelhas simultaneamente. Porém, quando um som é emitido de um determinado lado irá estimular vários milissegundos antes em receptores auditivos na orelha mais próxima ao estímulo. Esta diferença é utilizada para determinar a localização do som.

A precisa localização do estímulo é ainda obtida por um sistema de modulação específico, é a inibição lateral. Neste mecanismo, deve-se considerar que um mesmo estímulo pode ativar múltiplos neurônios sensoriais primários. Neste processo, o neurônio sensorial primário mais próximo ao estímulo irá desencadear maior número de potenciais de ação, pois recebe maior intensidade de estímulo por estar mais próximo à fonte do mesmo. Ao mesmo tempo, os neurônios sensitivos secundários que recebem maior intensidade de estímulos (representado pela maior liberação de neurotransmissores pelos neurônios sensoriais primários) podem emitir ramificações inibitórias capazes de reduzir a ativação de neurônios laterais ao estímulo, aumentando a especificidade da localização do estímulo.

Em adição, toda via sensorial é organizada topograficamente, um exemplo pode ser dado considerando o sistema sensorial somático. As vias sensoriais ascendentes somáticas ativam sempre neurônios talâmicos e corticais específicos de acordo com a região corporal de origem do estímulo, gerando um mapa cortical somatotópico. Este mapa somatotópico cortical é também denominado de Homúnculo de Penfield, em homenagem ao primeiro pesquisador que descreveu estas características dos neurônios corticais.

III. Intensidade do estímulo: a intensidade de um estímulo não pode ser diretamente calculada a partir de um único potencial de ação do neurônio sensitivo, pois os potenciais de ação seguem a regra do tudo-ou-nada, com amplitude e duração constantes. Desta maneira, a intensidade e a duração do estímulo são determinadas pelo número de receptores ativados e pela frequência de potenciais de ação emitidos. Com relação à ativação de um conjunto de receptores, é possível determinar a intensidade a partir desta informação, pois nem todos os receptores sensoriais possuem o mesmo limiar, e desta maneira, estímulos de baixa intensidade acionam pequeno número de receptores e com o aumento gradual da intensidade do estímulo mais receptores passam a ser acionados. A primeira evidencia da codificação da intensidade do estímulo por meio do aumento da frequência de potenciais de ação foi obtida por Edgar Adrian e Yngve Zotterman que relacionaram o número de potenciais de ação emitidos pelo neurônio sensitivo primário com o aumento gradual da intensidade do estímulo sensorial. Pelos seus estudos sobre as propriedades dos neurônios sensoriais, Edgar Adrian (1889-1977) dividiu o Prêmio Nobel em Fisiologia ou Medicina em 1932 com Charles S. Sherrington.

IV. Duração do estímulo: similarmente à intensidade, a duração do estímulo é dada pela duração dos potenciais de ação no neurônio sensitivo. Em geral, quanto maior a duração do estímulo, mais séries de potenciais de ação serão geradas nos neurônios sensitivos. Para contribuir com a determinação da duração dos estímulos, os receptores sensoriais são divididos em duas classes de

receptores: receptores tônicos e fásicos. Os receptores tônicos adaptam-se lentamente e continuam a transmitir informações ao sistema nervoso central durante todo o tempo que o estímulo persistir. Um exemplo de receptores de adaptação lenta (receptores tônicos) são os barorreceptores (receptores de pressão), os nociceptores e alguns receptores táteis e proprioceptivos. Em geral, os receptores tônicos são importantes na monitorização de parâmetros homeostáticos corporais. Por outro lado, os receptores fásicos se adaptam rapidamente, disparam potenciais de ação no início do estímulo, mas logo esta atividade cessa. A adaptação dos receptores fásicos permite filtrar ou ignorar informações sensitivas externas e nos concentrar em informações novas ou essenciais. A existência de dois tipos de receptores sensoriais, fásicos e tônicos é de essencial importância para a codificação do estímulo. Isto porque, enquanto os receptores fásicos são capazes de informar a duração do estímulo, os receptores tônicos são responsáveis por avaliar as características de velocidade e aceleração do estímulo, sendo ativados principalmente no início e no final da estimulação sensorial.

Como ocorre a adaptação?

A respeito da adaptação algumas considerações podem ser realizadas. Enquanto, alguns mecanorreceptores adaptam-se muito rapidamente, (receptores dos pêlos adaptam-se em cerca de 1 ou 2 segundos) quimiorreceptores e os receptores para dor parecem adaptar-se muito lentamente, ou até mesmo não se adaptam por completo. Este processo de adaptação do receptor sensorial ainda merece ser mais investigado, no entanto, grandes avanços foram realizados tendo como fonte de estudo um grande mecanorreceptor, o corpúsculo de Pacini. Estes receptores possuem uma cápsula composta de 20 a 70 camadas concêntricas de tecido conectivo dispostos como as camadas de uma cebola, tendo como centro um terminal nervoso. Quando a cápsula é comprimida ocorre compressão do terminal nervoso, deformação da membrana e abertura dos canais iônicos gerando um potencial receptor e, por conseguinte um potencial de ação. No entanto, com a continuidade do estímulo há acomodação destas camadas de tecido conectivo, e este não mais comprime o terminal nervoso. Na década de 1960, Werner Loewenstein e seus colaboradores da Universidade de Columbia, removeram a cápsula do corpúsculo de Pacini e observaram que o terminal nervoso tornava-se muito mais sensível, adaptando-se mais lentamente. Desta maneira, pode-se sugerir que a capacidade de adaptação dos receptores depende das características anatômicas dos receptores e não de características especiais das fibras nervosas que carregam esta informação. Um segundo mecanismo de adaptação escrito para os corpúsculos de Pacini está relacionado com a inativação dos canais sódio mecanossensíveis os quais foram abertos pela deformação mecânica, ou seja, pelo estímulo inicial. Isto pode ser comprovado pelo fato que mesmo após a remoção da cápsula de tecido conectivo ainda há adaptação, mais lentamente, mas ainda ocorre.

Condução do estímulo sensorial: as fibras aferentes primárias

As fibras aferentes primárias, ou seja, os prolongamentos axônicos dos receptores sensoriais, podem ter diferentes calibres, e este diâmetro, está relacionado com a velocidade de condução da fibra, seguindo o princípio de que quanto maior o calibre da fibra maior é a velocidade de condução do potencial de ação. A velocidade de condução das fibras aferentes primárias possui grande variabilidade registrada entre 0,5m/s a 120m/s.

Podemos descrever dois principais grupos de fibras aferentes primárias: mielinizadas e amielinizadas e são denominadas de fibras A e C, respectivamente. As fibras do tipo A são ainda subdivididas em α , β , γ e δ . Estas fibras podem ser associadas a distintos tipos de receptores sensoriais.

As fibras do tipo A são grandes fibras mielinizadas típicas dos nervos espinhais, possuem velocidade de condução entre 5 até 120 m/s. Os subtipos de fibras do tipo A possuem diferentes diâmetros de acordo com a espessura da bainha de mielina. As fibras do tipo $A\alpha$, possuem grande diâmetro (13 a 20 μ m) com velocidade de condução entre 80-120 m/s, e são características de proprioceptores da musculatura esquelética. As fibras $A\beta$ têm diâmetro entre 6 e 12 μ m com velocidade de condução de 5 a 30 m/s, sendo associadas a mecanorreceptores da pele. As fibras do tipo $A\gamma$ e as fibras $A\delta$ possuem diâmetro entre 10-1 μ m e 5-1 μ m, respectivamente, sendo as primeiras associadas aos receptores do fuso muscular, e as $A\delta$ associadas a mecanorreceptores profundos, nociceptores, e a temperatura. Por fim, as fibras do tipo C são amielínicas, com diâmetro entre 2 e 0,5 μ m e conduzem impulsos com baixa velocidade. As fibras C constituem mais da metade das fibras sensoriais, na maioria dos nervos periféricos e possuem a velocidade de condução entre 0,5 a 2 m/s.

Processamento central da informação sensorial

Após o estímulo ter sido transduzido pelo receptor sensorial específico, este estímulo deve ser transmitido para o sistema nervoso para que seja percebido, ou seja, para que esta estimulação torne-se consciente. O potencial de ação gerado pelo estímulo inicial irá trafegar pela fibra aferente primária, sendo transmitido até que se realize a primeira sinapse, ativando neurônios sensitivos secundários. Grande parte da informação sensorial realiza a primeira sinapse na medula espinhal ou no tronco encefálico (sentidos especiais), estes neurônios secundários projetam os seus axônios para outras regiões da medula espinhal ou então para outras regiões encefálicas realizando sinapses com neurônios terciários.

Esta codificação do estímulo sensorial e sua transmissão para outras áreas do sistema nervoso central é realizada de maneira organizada e específica. Ou seja, temos vias sensoriais, não apenas receptores, mas áreas encefálicas específicas para cada modalidade sensorial. Como descrito

anteriormente, em 1826, o fisiologista Johannes Müller propôs a “*lei das energias sensoriais específicas*”. Neste princípio, cada fibra nervosa é ativada primariamente por um determinado tipo de estímulo o qual é transmitido a uma região encefálica específica (*Princípio da Linha Rotulada*).

Em linhas gerais, a informação sensorial que é transmitida para a medula espinhal projeta-se para o tronco encefálico em direção as áreas sensitivas do cérebro. Cada estrutura encefálica é responsável pelo processamento de um tipo de informação sensorial. Desta maneira, o mesencéfalo e o tálamo recebem informação visual, o bulbo recebe informações sonoras e de paladar. Estas vias permitem que as informações somatossensitivas sejam carregadas e então projetadas para o tálamo, que atua como uma estação de processamento fino da informação sensorial, e posteriormente, as envia para áreas corticais. Somente a informação do olfato não inclui sinapses talâmicas. Sendo a informação olfativa processada diretamente por áreas corticais.

As vias do processo do córtex cerebral que recebem conscientemente a informação sensitiva ainda não são completamente entendidas. Um aspecto interessante do processamento pelo sistema nervoso central é o limiar de percepção, ou seja, o nível de intensidade de estímulo necessário para que nós tenhamos consciência de uma sensação em particular. O estímulo bombardeia nossos receptores sensitivos constantemente, mas nosso encéfalo pode desligar alguns estímulos para evitar uma sobrecarga de informação. Isto é possível por meio do processo da inibição modulatória. Esta inibição modulatória geralmente ocorre em neurônios secundários e terciários das vias sensitivas. Um exemplo desta modulação é a nossa capacidade de filtrarmos diferentes barulhos quando estamos absorvidos intensamente em uma leitura.

Referências Bibliográficas

- Bear, M.F.; Connors, B.W.; Paradiso, M.A. *O sistema sensorial somático*. In: **Neurociências: desvendando o sistema nervoso**. Artmed Editora, 2ª-edição, 2002, pp.396-435.
- Gardner, E.P.; Martin, J.H. *Coding of sensory information*. In: **Principles of Neural Science**. Kandel, E.R.; Schwartz, J.H.; Jessell, T.M. (eds.). McGraw-Hill Companies New York, 4th edition, 2000, pp. 411-429.
- Penfield, W.; Rasmussen, T. *The cerebral cortex of man*. New York: Macmillan, 1952.
- Silverthorn, D. *Fisiologia Sensorial*. In: **Fisiologia Humana: uma abordagem integrada**. Ed. Manole. 2ª-edição, 2003, pp. 281-325.