

FISIOLOGIA HUMANA

UMA ABORDAGEM INTEGRADA

SEGUNDA EDIÇÃO

SILVERTHORN



Manole

Fisiologia Humana

Uma Abordagem Integrada

Segunda Edição

Dee Unglaub Silverthorn, Ph.D.

University of Texas — Austin, EUA

com

William C. Ober, M.D.

Coordenador de Ilustração

Claire W. Garrison, R.N.

Ilustradora

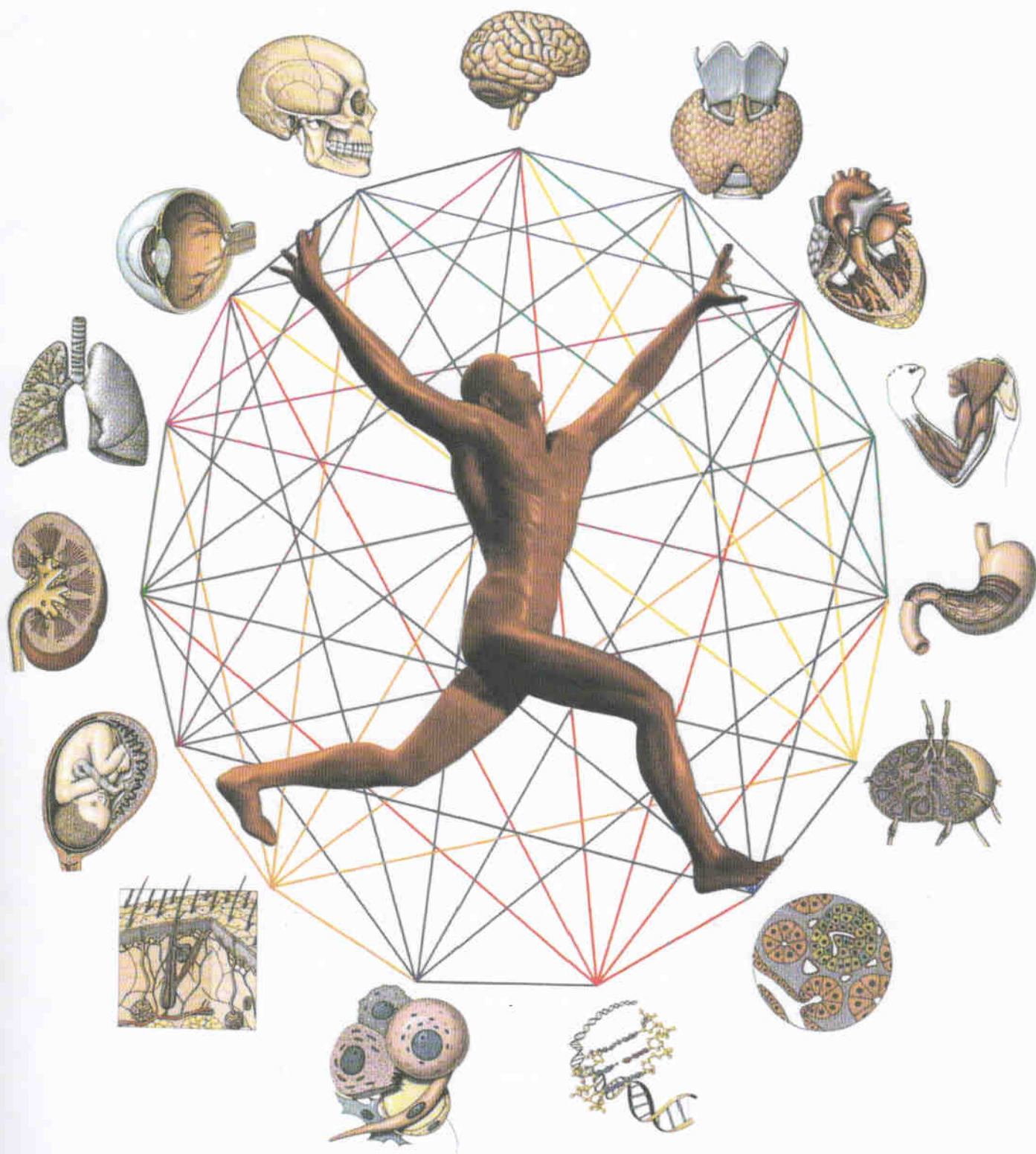
Andrew C. Silverthorn, M.D.

Consultor Clínico

2003



Manole

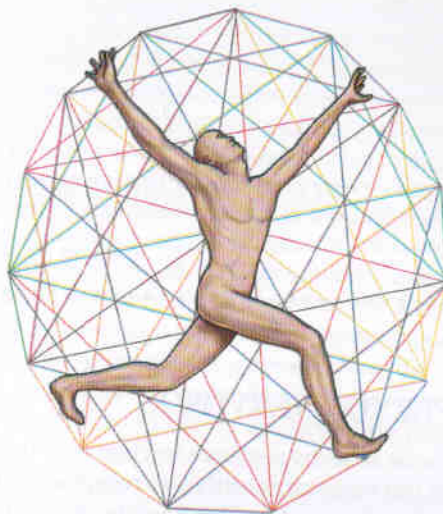


13 Fisiologia Integrada I: Controle do Movimento Corporal

■ "A obtenção de sinais do encéfalo, para controlar de modo direto robôs, tem sido um tema da ficção científica que parece estar destinado a tornar-se um fato."—Dr. Eberhard E. Fetz, *Science News* 156: 142, 28/8/99. ■

CONTEÚDO DO CAPÍTULO

- **Reflexos Nervosos p. 384**
 - As Vias Nervosas Reflexas Podem Ser Classificadas de Diferentes Maneiras p. 384
- **Reflexos Autônomos p. 385**
- **Reflexos dos Músculos Esqueléticos p. 387**
 - Fusos Musculares Respondem à Extensão Muscular p. 387
 - Órgãos Tendinosos de Golgi Protegem o Músculo p. 388
 - Reflexos de Estiramento e Inibição Recíproca Controlam o Movimento ao Redor de uma Articulação p. 390
 - Reflexos de Retirada Afastam os Membros do Estímulo da Dor p. 391
- **Controle Integrado dos Movimentos Corporais p. 393**
 - Os Movimentos Podem Ser Classificados como Reflexos, Voluntários ou Rítmicos p. 394
 - SNC Integra o Movimento p. 396
- **Controle do Movimento em Músculos Viscerais p. 398**



CONHECIMENTOS BÁSICOS

- Vias reflexas (p. 169)
- Sistema nervoso central (p. 215)
- Somação dos potenciais de ação (p. 241)
- Contração isométrica (p. 365)
- Vias sensitivas e receptores (p. 282)
- Potenciais graduados (p. 222)
- Controle tônico (p. 167)
- Tendões (p. 64)

Pense no lançador de beisebol do último capítulo, ao se posicionar na base em que ele está, observando o primeiro rebatedor. Ele recebe informações sensitivas de múltiplas fontes: o som da multidão, a visão do rebatedor e do apanhador, sente a bola na sua mão, o alinhamento do seu corpo. Ele sente tudo isto ao se preparar para o lançamento da bola. Os receptores sensitivos codificam estas informações e as enviam para o sistema nervoso central (SNC), onde as mesmas são integradas.

O lançador atua sobre parte da informação de forma consciente: ele decide que é o momento de lançar uma bola rápida. Porém, ele também processa outras informações de forma subconsciente. Ao pensar em como iniciar seu arremesso, ele balança seu corpo para compensar o movimento iminente de seu braço. A integração da informação sensitiva em uma resposta involuntária é a marca registrada de um *reflexo* [∞ p. 169].

Neste capítulo primeiramente iremos analisar as características dos reflexos nervosos. Então discutiremos como o SNC usa o reflexo para controlar a contração muscular e o movimento do corpo.



PROBLEMA

Tétano

"Ela não está conseguindo falar com a gente. Nós estamos com medo de que ela possa ter tido um derrame." Assim foi como os vizinhos de Cecile Evans, de 77 anos, descreveram-na quando a levaram ao atendimento de emergência. Mas quando foi feita uma avaliação neurológica, esta revelou que ela não possuía dificuldade em abrir a boca e flexionar o seu pescoço, e deste modo a médica do pronto atendimento, Dra. Doris Ling, começou a considerar a possibilidade de outros diagnósticos. Ela observou algumas lesões em fase de cicatrização nos braços e pernas da Sra. Evans e perguntou aos vizinhos se eles sabiam o que tinha causado as mesmas: "Claro que sim. Ela nos contou que há poucos dias o seu cachorro pulou sobre ela e derrubou-a contra a cerca de arame farpado." Neste momento, Dra. Ling percebeu que ela provavelmente estava diante do seu primeiro caso de tétano.

....continua na página 386

REFLEXOS NERVOSOS

Todos os reflexos nervosos iniciam com um estímulo que ativa um receptor sensitivo. O receptor envia a informação sob a forma de potenciais de ação, através dos neurônios sensitivos, para o SNC [∞ p. 215]. O SNC é o centro de integração que avalia toda a informação que chega, e seleciona uma resposta apropriada. Ele então desencadeia potenciais de ação nos neurônios eferentes para desencadear a resposta dos músculos e glândulas, os efetores.

Uma característica-chave de muitas vias reflexas é a **retroalimentação negativa**, um conceito introduzido no Capítulo 6 [∞ p. 173]. Os sinais de retroalimentação negativa dos músculos e articulações do corpo mantêm o

SNC continuamente informado sobre as modificações da posição corporal. Alguns reflexos têm um componente **antecipatório**, que permite ao corpo prever um estímulo e iniciar uma resposta [∞ p. 175]. Proteger o seu corpo antes de uma possível colisão seria um exemplo de resposta antecipada.

As Vias Nervosas Reflexas Podem Ser Classificadas de Diferentes Maneiras

As vias reflexas no sistema nervoso consistem em cadeias ou redes de neurônios que conectam os receptores sensitivos aos músculos ou glândulas. Os reflexos nervosos podem ser classificados de várias formas (Tabela 13-1):

1. *Pela divisão eferente do sistema nervoso que controla a resposta.* Os reflexos envolvendo neurônios motores somáticos e músculos esqueléticos são denominados **reflexos somáticos**. Os reflexos cujas respostas são controladas pelos neurônios autônomos são denominados **reflexos autônomos**, ou **viscerais**.
2. *Pelo local do SNC onde o reflexo é integrado.* Os **reflexos espinais** são integrados na medula espinal. Estes reflexos podem ser modulados por impulsos superiores do encéfalo, mas também podem ocorrer sem tais impulsos. Os reflexos integrados no encéfalo são denominados **reflexos cranianos**.
3. *Pela natureza inata ou aprendida do reflexo.* Muitos reflexos são inatos, isto é, nascemos com eles e eles são geneticamente determinados. Por exemplo, o reflexo patelar, no qual ocorre um leve chute da perna, quando é dada uma batida de leve na patela, é uma resposta inata. Outros reflexos são adquiridos através da experiência. O exemplo dos cachorros de Pavlov que salivavam quando era tocado um sino antes de serem alimentados, é o exemplo clássico de um reflexo aprendido (condicionado).

TABELA 13-1 Classificação dos Reflexos Nervosos

Reflexos nervosos podem ser classificados por:

1. Divisão eferente que controla o efector
 - a. Controle dos músculos esqueléticos por neurônios motores somáticos.
 - b. Controle dos músculos lisos, cardíacos, glândulas e tecido adiposo pelos neurônios autônomos.
2. Região integradora dentro do sistema nervoso central
 - a. Reflexos espinais que não requerem impulso proveniente do encéfalo.
 - b. Reflexos cranianos que são integrados dentro do encéfalo.
3. Tempo em que o reflexo se desenvolve
 - a. Reflexos inatos (desde o nascimento) são geneticamente determinados.
 - b. Reflexos aprendidos (condicionados) são adquiridos através da experiência.
4. O número de neurônios nas vias reflexas
 - a. Reflexos monossinápticos que têm somente dois neurônios: um aferente (sensitivo) e outro eferente (motor). Somente reflexos motores somáticos podem ser monossinápticos.
 - b. Reflexos polissinápticos em que existem um ou mais interneurônios entre os neurônios aferentes e eferentes. Todos os reflexos autônomos são polissinápticos porque eles têm três neurônios: um aferente e dois eferentes.

4. Pelo número de neurônios participantes da via reflexa. A via reflexa mais simples é denominada **reflexo monossináptico**, envolvendo apenas dois neurônios: um neurônio sensitivo aferente e um neurônio motor somático eferente. Estes dois neurônios fazem sinapse dentro da medula espinal, o que permite que um sinal do receptor vá diretamente para o músculo esquelético efetor (Fig. 13-1a ■). O reflexo monossináptico recebe o seu nome devido à sinapse única entre os neurônios. Neste caso, a sinapse na junção neuromuscular é ignorada.

A maioria dos reflexos possui três ou mais neurônios em sua via, denominando-se, assim, **reflexos polissinápticos** (Fig. 13-1b ■). Os reflexos polissinápticos podem ser bastante complexos e frequentemente se ramificam dentro do SNC formando redes com múltiplos interneurônios. A *divergência* das vias permite que um único estímulo possa afetar alvos múltiplos. A *convergência* permite modulações nas vias através da integração de informações provenientes de múltiplas fontes. Lembre-se do Capítulo 8 que a modulação pode tanto ser excitatória quanto inibitória, como ocorre com a inibição pré-sináptica [∞ p. 243].

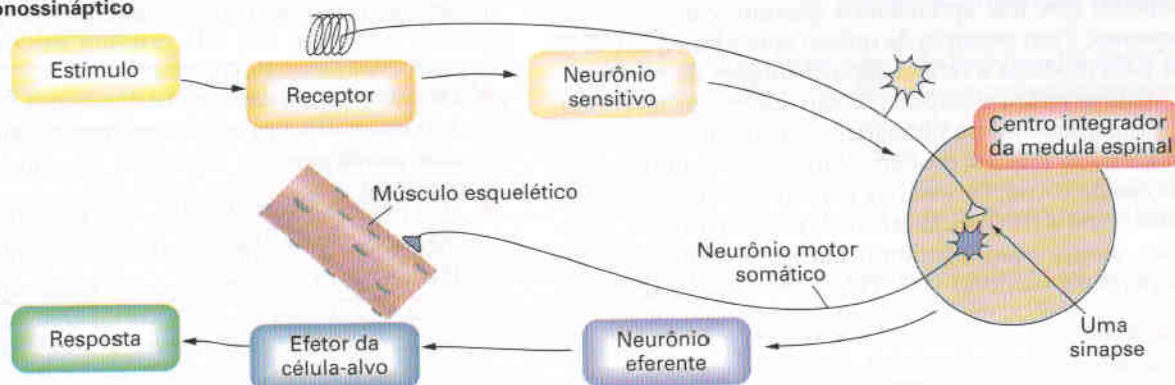


Técnicas de Visualização nos Esportes Acredita-se agora que a facilitação pré-sináptica seja um mecanismo fisiológico que está associado ao sucesso das técnicas de visualização nos esportes. A visualização torna os atletas capazes de maximizar a sua performance pela "psique", que desenha em suas mentes o movimento perfeito para fazerem um gol. Por vias que ainda não foram compreendidas, a imagem visual construída no córtex cerebral é traduzida em sinais que vão para as vias dos músculos. Isto é somente um exemplo das muitas fascinantes conexões entre a parte superior do encéfalo e o corpo.

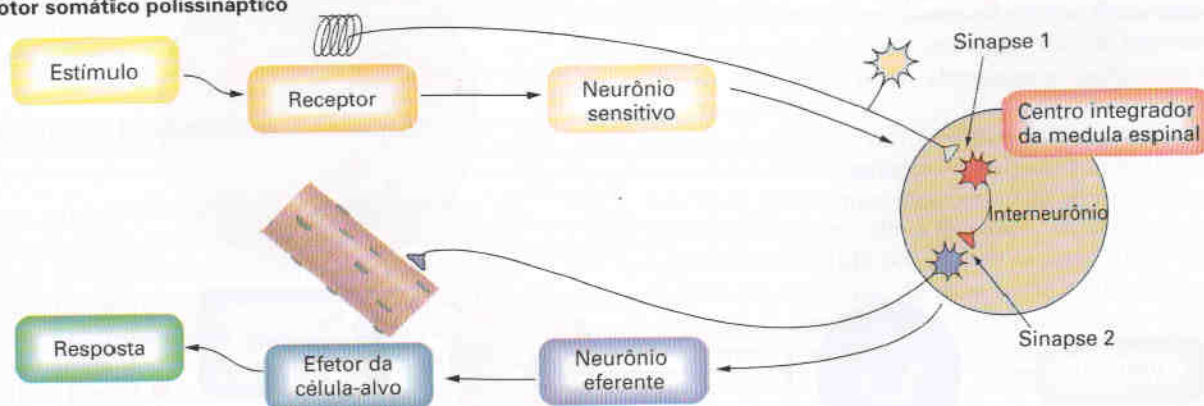
REFLEXOS AUTÔNOMOS

Os reflexos autônomos também são conhecidos como *reflexos viscerais*, porque frequentemente envolvem os órgãos internos do corpo. Alguns reflexos viscerais, como a micção e a defecação, são reflexos espinais que podem acontecer sem informações provenientes do encéfalo. Contudo, os reflexos espinais são geralmente modulados por uma informação inibitória ou excitatória proveniente

(a) Reflexo monossináptico



(b) Reflexo motor somático polissináptico



■ **Figura 13-1 Reflexos motores somáticos monossinápticos e polissinápticos** (a) Um reflexo monossináptico tem uma sinapse única entre os neurônios aferentes e eferentes. A sinapse nos órgãos-alvo não é contada. Todos os reflexos monossinápticos são reflexos somáticos motores. (b) Os reflexos polissinápticos têm duas ou mais sinapses. Nos reflexos motores somáticos, todas as sinapses ocorrem no sistema nervoso central, como ilustrado.



...continuação da página 384.

O tétano é uma doença devastadora causada pela bactéria *Clostridium tetani*. Esta bactéria é comumente encontrada no solo e entra no corpo humano através de cortes ou feridas. Quando a bactéria se reproduz nos tecidos corporais, ela libera uma neurotoxina protéica. Esta toxina, denominada tetanospasmina, é absorvida pelos neurônios motores nas extremidades nervosas periféricas. A tetanospasmina viaja então ao longo dos axônios até encontrar o corpo celular do neurônio motor na medula espinal.

Questão 1: A tetanospasmina é uma proteína. Por qual processo ela é absorvida pelos neurônios? [Dica: ∞ p. 129]. Por qual processo ela viaja através do axônio em direção ao corpo celular do neurônio? [Dica: ∞ p. 218]

do encéfalo, transportada por vias descendentes provenientes dos centros encefálicos superiores.

Por exemplo, a micção pode ser iniciada voluntariamente pelo pensamento consciente, ou pode ser inibida pela emoção ou uma situação de estresse, assim como pode ser também inibida pela presença de outra pessoa no local (uma síndrome conhecida como "bexiga tímida"). Frequentemente, o controle superior do reflexo espinal é uma resposta aprendida. O treinamento do uso do banheiro, que nós aprendemos quando somos crianças pequenas, é um exemplo de reflexo aprendido que o SNC usa para modular o reflexo espinal simples da micção.

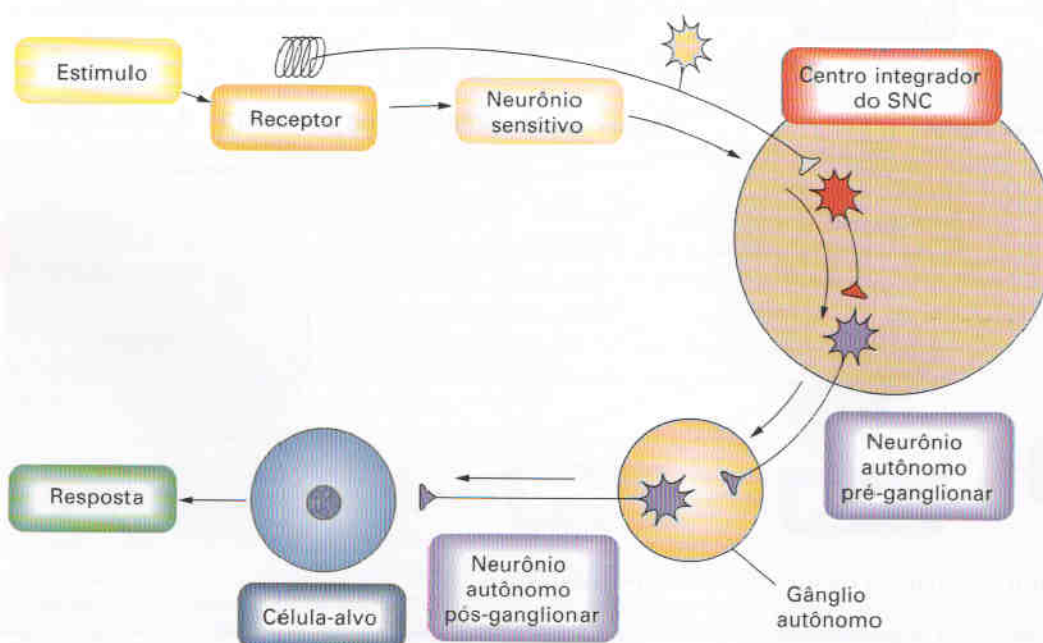
Outros reflexos autônomos são integrados no encéfalo, primariamente no hipotálamo, tálamo e tronco encefálico. Estas regiões contêm centros que coordenam as funções do corpo, necessárias para manter a homeostase, assim como a frequência cardíaca, pressão arterial, respiração, alimentação, equilíbrio hídrico e manutenção da temperatura corporal [∞ Fig. 11-9, p. 334]. O tronco

encefálico também contém centros de integração para reflexos autônomos, como a salvação, o vômito, o espirro, a tosse, a deglutição e o engasgo.

Um tipo interessante de reflexo autônomo é a conversão do estímulo emocional em resposta visceral. O sistema límbico, local dos instintos primitivos, como o sexo, o medo, a fúria, a agressão e a fome, tem sido denominado "cérebro visceral" pelo seu papel nestes reflexos desencadeados pela emoção. Falamos de "sensibilidade intestinal" e "frio no estômago" – todas estas são transformações da emoção em sensação somática e função visceral. Outras emoções ligadas a reflexos autônomos incluem a micção, defecação, enrubescimento, palidez e piloereção, no qual músculos diminutos localizados junto aos folículos pilosos contraem e mantêm o pelo ereto ("Eu estava tão assustado que o meu cabelo ficou em pé!").

Os reflexos autônomos são todos polissinápticos, ocorrendo pelo menos uma sinapse no SNC, entre o neurônio sensitivo e o neurônio autônomo pré-ganglionar, e uma sinapse adicional, encontrada entre os dois neurônios autônomos (Fig. 13-2 ■). Muitos reflexos autônomos são caracterizados pela atividade tônica, uma corrente contínua de potenciais de ação que geram uma resposta contínua no órgão efector. Por exemplo, o controle tônico dos vasos sanguíneos apresentado no Capítulo 6 é um exemplo de reflexo autônomo continuamente ativo [∞ p. 167]. Você irá encontrar muitos reflexos autônomos ao prosseguir o seu estudo dos sistemas corporais.

- ✓ Dê o nome dos passos gerais de uma via reflexa e as estruturas anatômicas do sistema nervoso que correspondem a cada passo.
- ✓ Se o potencial de membrana hiperpolariza, ele torna-se mais positivo ou negativo? Move-se para mais perto ou mais longe do limiar?



■ **Figura 13-2 Reflexos autônomos** Todos os reflexos autônomos são polissinápticos, com no mínimo uma sinapse no SNC e outra no gânglio autônomo.

REFLEXOS DOS MÚSCULOS ESQUELÉTICOS

Embora não estejamos sempre conscientes deles, os reflexos musculares esqueléticos estão envolvidos na maioria das coisas que fazemos. Os receptores que captam mudanças na tensão, extensão e pressão muscular geram informação para o SNC, que pode responder de duas maneiras. Se a contração muscular é a resposta mais apropriada, potenciais de ação passam através dos neurônios motores para as fibras musculares. Se o relaxamento muscular é a resposta apropriada, o SNC *inibe* o neurônio motor responsável pelo controle da contração muscular.

Lembre-se de que os neurônios motores somáticos são sempre excitatórios e sempre causam contração na musculatura esquelética. Para ocorrer o relaxamento, o neurônio motor somático excitatório precisa ser inibido. Assim, o relaxamento requer níveis de controle do SNC, onde as saídas de informação através do neurônio motor somático podem ser alteradas.

Os receptores nos músculos esqueléticos sentem mudanças no comprimento e na tensão muscular e o reflexo muscular é então ativado. Os neurônios sensitivos conduzem a informação destes receptores para o SNC. Uma vez que a entrada da informação foi integrada, a informação de saída é carregada para os músculos esqueléticos por dois tipos diferentes de neurônios motores.

Os **neurônios motores alfa** são neurônios eferentes que inervam as fibras musculares contráteis normais, também conhecidas como **fibras musculares extrafusais**. Os potenciais de ação nas fibras musculares extrafusais causam a contração muscular. Os **neurônios motores gama** são neurônios menores associados às fibras musculares especializadas nos receptores sensoriais.

Os três tipos de receptores sensitivos encontrados no músculo esquelético são o *fuso muscular*, *órgãos tendinosos de Golgi*, e os *mecanorreceptores da cápsula articular* (proprioceptores). Estes receptores enviam informações para o SNC sobre o posicionamento relativo dos ossos ligados por articulações flexíveis. Nas duas próximas seções, examinaremos a função dos fusos musculares e dos órgãos tendinosos, dois receptores interessantes e únicos. Entretanto, nós não iremos discutir os mecanorreceptores da cápsula articular.

Fusos Musculares Respondem à Extensão Muscular

Os **fusos musculares** atuam como receptores de estiramento, enviando informação sobre o comprimento do músculo para o SNC. Estas pequenas e alongadas estruturas estão dispersas e arranjadas paralelamente às fibras contráteis extrafusais do músculo. Cada fuso consiste em uma bainha de tecido conjuntivo que inclui um grupo de **fibras intrafusais** [*intra-*, dentro + *fusus*, fuso]. As fibras intrafusais são fibras musculares modificadas que não possuem miofibrilas na sua porção central (Fig. 13-3b). Os neurônios sensitivos se entrelaçam entre as fibras intrafusais e se projetam para a medula espinal.

Estes neurônios são acionados cada vez que a fibra intrafusil é estirada.

Embora os centros das fibras intrafusais não sejam contráteis, suas extremidades contêm fibras que se contraem quando estimuladas pelos neurônios motores gama. Embora esta contração não afete toda tensão muscular, ela alonga a porção central da fibra intrafusil.

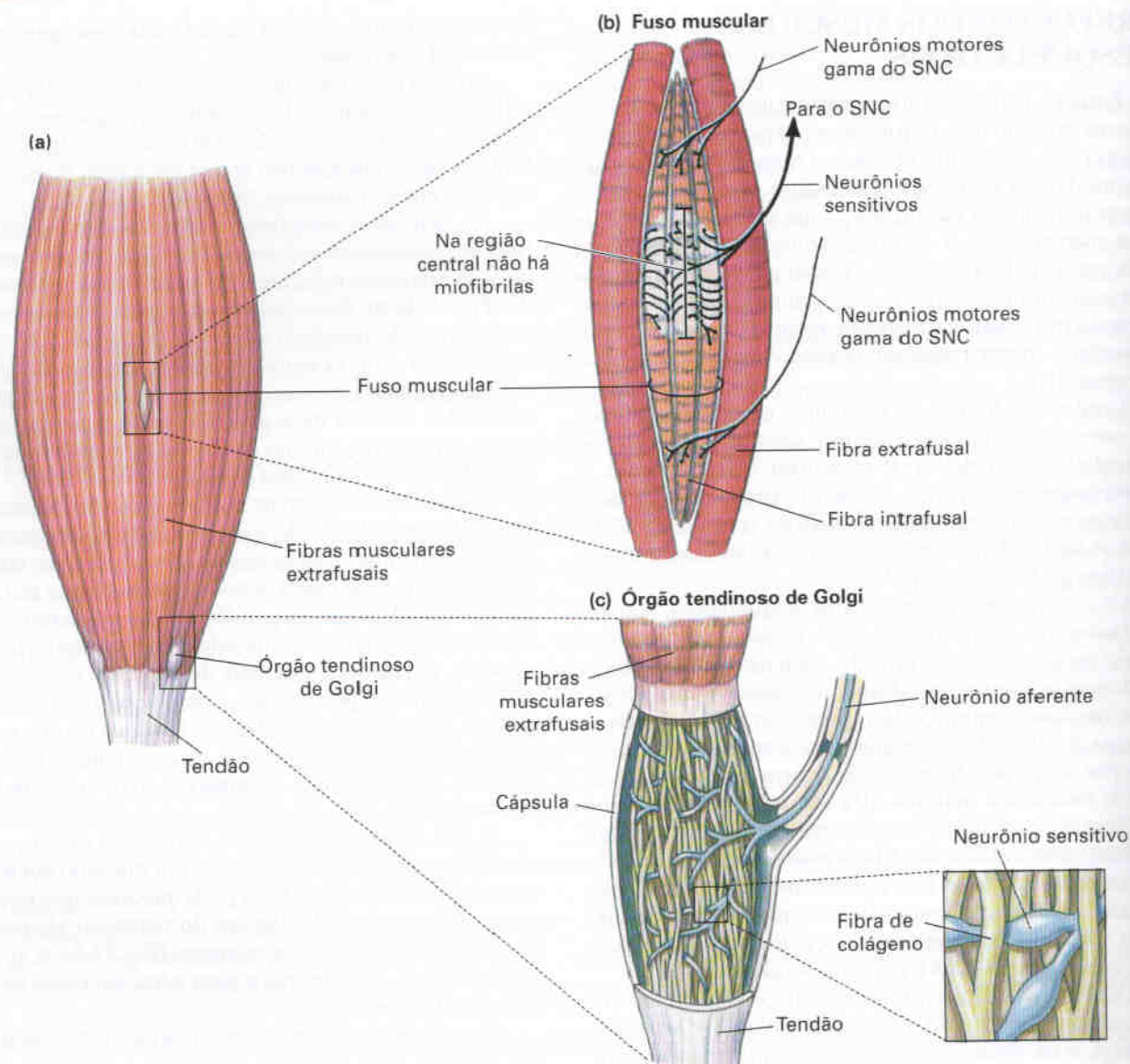
Os neurônios sensitivos que envolvem o centro do fuso são tonicamente ativos, desencadeando os potenciais de ação quando o músculo está com comprimento relaxado (Fig. 13-4a). Estes sinais viajam pela medula espinal, onde o fuso do neurônio aferente faz sinapse com o neurônio motor alfa. O neurônio motor alfa conduz a uma excitação tônica e a uma contração nas fibras extrafusais associadas ao fuso muscular. Em razão desta atividade tônica, o músculo, mesmo em repouso, mantém um certo nível de tensão, conhecido como *tônus muscular*.

Os neurônios sensitivos no fuso muscular alteram sua atividade dependendo do comprimento da fibra intrafusil do fuso. Se o músculo se alonga, as fibras intrafusais também se alongam, e deste modo os neurônios sensitivos são ativados mais rapidamente (Fig. 13-4b). Esta rápida resposta do neurônio faz com que seja iniciada uma contração reflexa do músculo, aliviando a extensão do músculo e prevenindo danos de uma hiperextensão. Como a contração também diminui o estiramento nas fibras do fuso, sua taxa de resposta diminui. Este caminho reflexo, no qual o músculo alongado inicia uma contração, é conhecido como um **reflexo de estiramento**.

O que acontece com a taxa de impulso dos fusos aferentes tonicamente ativos quando um músculo em repouso se contrai e encurta? Você pode prever que ocorrerá uma queda na taxa de disparo do neurônio aferente ou mesmo que esta cessará totalmente (Fig. 13-5a, p. 390). Mas o disparo não diminui e nem pára, em razão da **coativação alfa-gama**.

Quando os neurônios motores alfa das fibras extrafusais são ativados para contração muscular, o neurônio motor gama do fuso é ativado ao mesmo tempo (Fig. 13-5b). O neurônio motor gama inerva as extremidades contráteis das fibras intrafusais, as quais contraem e encurtam. A contração das extremidades das fibras alonga a parte central e mantém a extensão final no nervo sensitivo, neutralizando e liberando a tensão no fuso muscular. Assim, quando as fibras musculares extrafusais são ativadas e encurtam durante a contração, as fibras intrafusais ficam alongadas e continuam a monitorar a tensão muscular.

Um exemplo de como os fusos musculares trabalham durante o reflexo de estiramento é mostrado na Figura 13-6, p. 391. Você pode tentar fazer isto com algum amigo. O indivíduo fica com os olhos fechados, os cotovelos a 90°, e uma mão estendida com a palma para cima. Um pequeno livro ou outro tipo de peso horizontal é colocado sobre a mão. O auxiliar subitamente deixa uma carga mais pesada, por exemplo um outro livro, cair na mão. O peso adicional leva a mão para baixo, estendendo o bíceps e ativando os fusos musculares. A informação sensitiva entra na medula espinal ativando os neurônios motores alfa do bíceps. O bíceps contrai trazendo o braço de volta para sua posição original.



■ **Figura 13-3 Receptores sensíveis musculares** (a) Os receptores de alongamento estão dispostos entre as fibras musculares de contração normal (fibras extrafusais) e são conhecidos como fusos musculares. Os órgãos tendinosos de Golgi são receptores que ligam o músculo ao tendão. A contração das fibras extrafusais é controlada pelos neurônios motores alfa, e a contração dos fusos musculares é controlada pelos neurônios motores gama. Os órgãos tendinosos de Golgi não contraem. (b) Na região central dos fusos musculares não existem miofibrilas e eles não contraem. A terminação dos nervos sensitivos está enrolada na região central e dispara quando a parte central do fuso muscular alonga. As extremidades dos fusos musculares contêm miofibrilas que contraem em resposta ao comando enviado por neurônios motores gama. (c) O órgão tendinoso de Golgi consiste da interação dos neurônios sensitivos entre fibras colágenas. Se as fibras colágenas são alongadas, elas acionam os neurônios sensitivos e disparam os potenciais de ação.

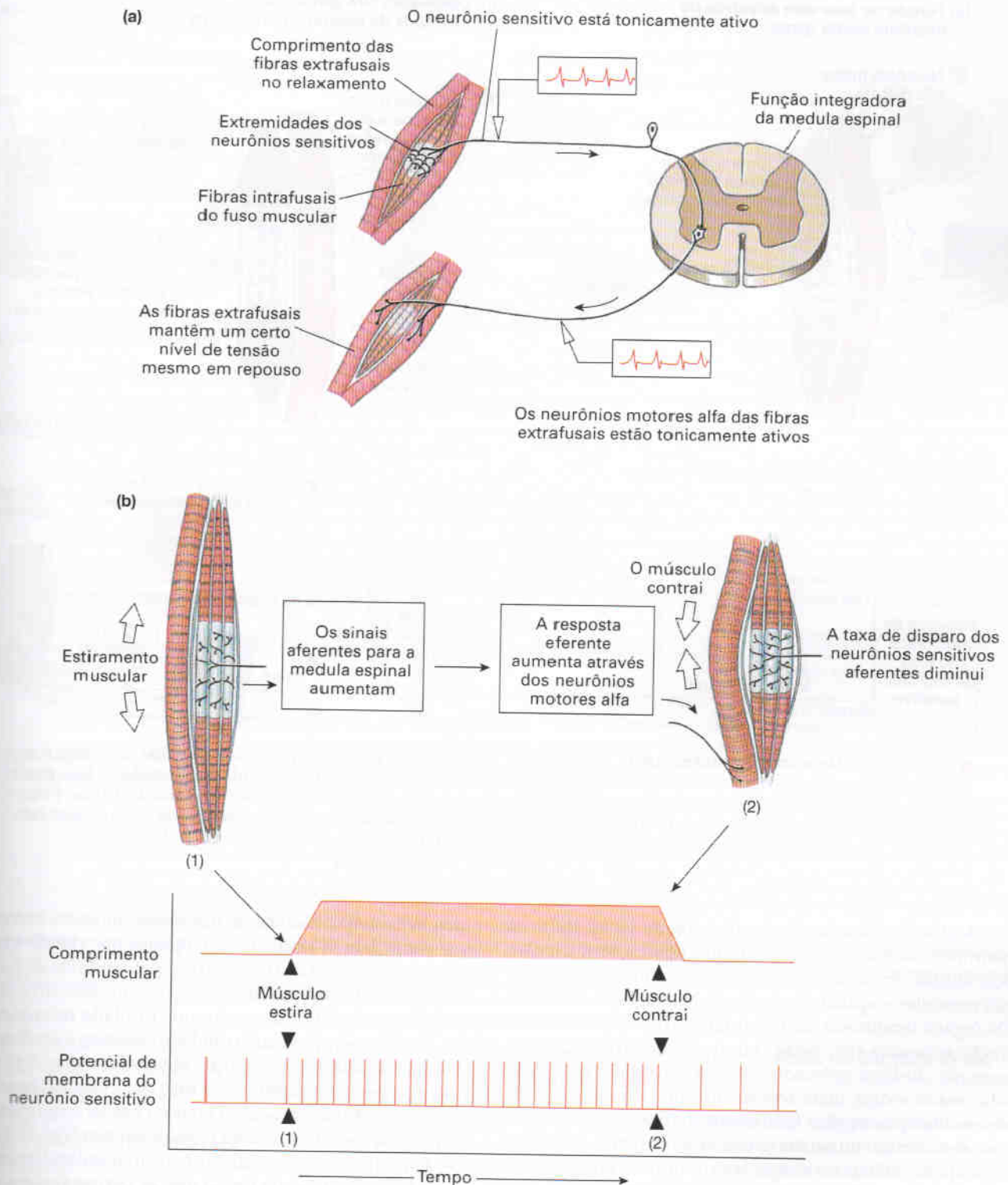
Órgãos Tendinosos de Golgi Protegem o Músculo

Um segundo tipo de receptor para o reflexo extensor é o **órgão tendinoso de Golgi**. Estes receptores são encontrados na junção entre as fibras musculares e os tendões, localizando-se em série com as fibras musculares. Os órgãos tendinosos de Golgi respondem à extensão e contração do músculo causando um relaxamento reflexo. Isto é o oposto dos fusos musculares, os quais causam uma contração reflexa.

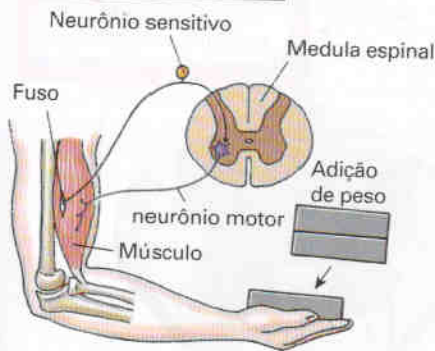
Os órgãos tendinosos de Golgi são compostos por terminações nervosas livres que se enovelam entre as fibras que

existem dentro da cápsula de tecido conjuntivo (Fig. 13-3c). Os órgãos tendinosos de Golgi estão localizados no elemento elástico do músculo, e respondem à extensão e contração muscular. Se o músculo está alongado, as fibras colágenas comprimem-se e estimulam as terminações nervosas dos neurônios aferentes causando uma resposta reflexa.

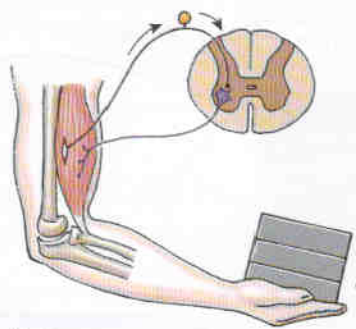
Se o músculo se contrai, os tendões atuam como um componente elástico e são esticados durante a fase isométrica da contração [p. 365]. Novamente, os neurônios sensitivos no órgão tendinoso de Golgi são estimulados e ativados. Embora tanto a extensão como a contração estimulem estes neurônios, eles respondem mais especificamente à contração.



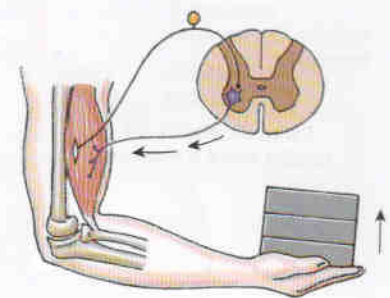
■ **Figura 13-4 Função do fuso muscular** (a) Quando o músculo está em comprimento de repouso, o fuso muscular está ligeiramente estirado e seu neurônio sensitivo associado mostra atividade tônica. Como um resultado do reflexo da atividade tônica, o músculo associado mantém-se em um certo nível de tensão, ou tônus, mesmo quando está em repouso. (b) Se um músculo é estirado, seus fusos musculares também são estirados. Este estiramento aumenta a taxa de disparo dos fusos aferentes, e o músculo se contrai. A contração libera o estiramento do fuso e atua como uma retroalimentação negativa na diminuição do reflexo.

Reflexo do fuso muscular

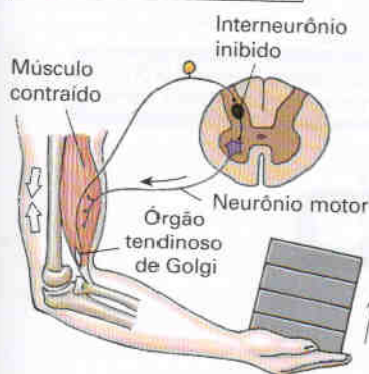
(a) Adição de peso ao músculo



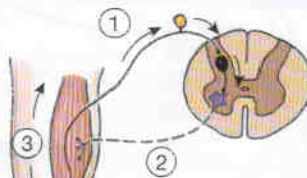
(b) O músculo e o fuso muscular se estiram e o braço desce



(c) O reflexo de contração iniciado pelo fuso muscular restaura a posição do braço

Reflexo tendinoso de Golgi

(d) A contração muscular estira o órgão tendinoso de Golgi



(e) Se um peso excessivo é colocado sobre o músculo, o reflexo tendinoso de Golgi é ativado causando relaxamento, protegendo assim o músculo

- ① Neurônio do órgão tendinoso de Golgi dispara.
- ② Neurônio motor é inibido.
- ③ Músculo relaxa.
- ④ Peso é liberado.

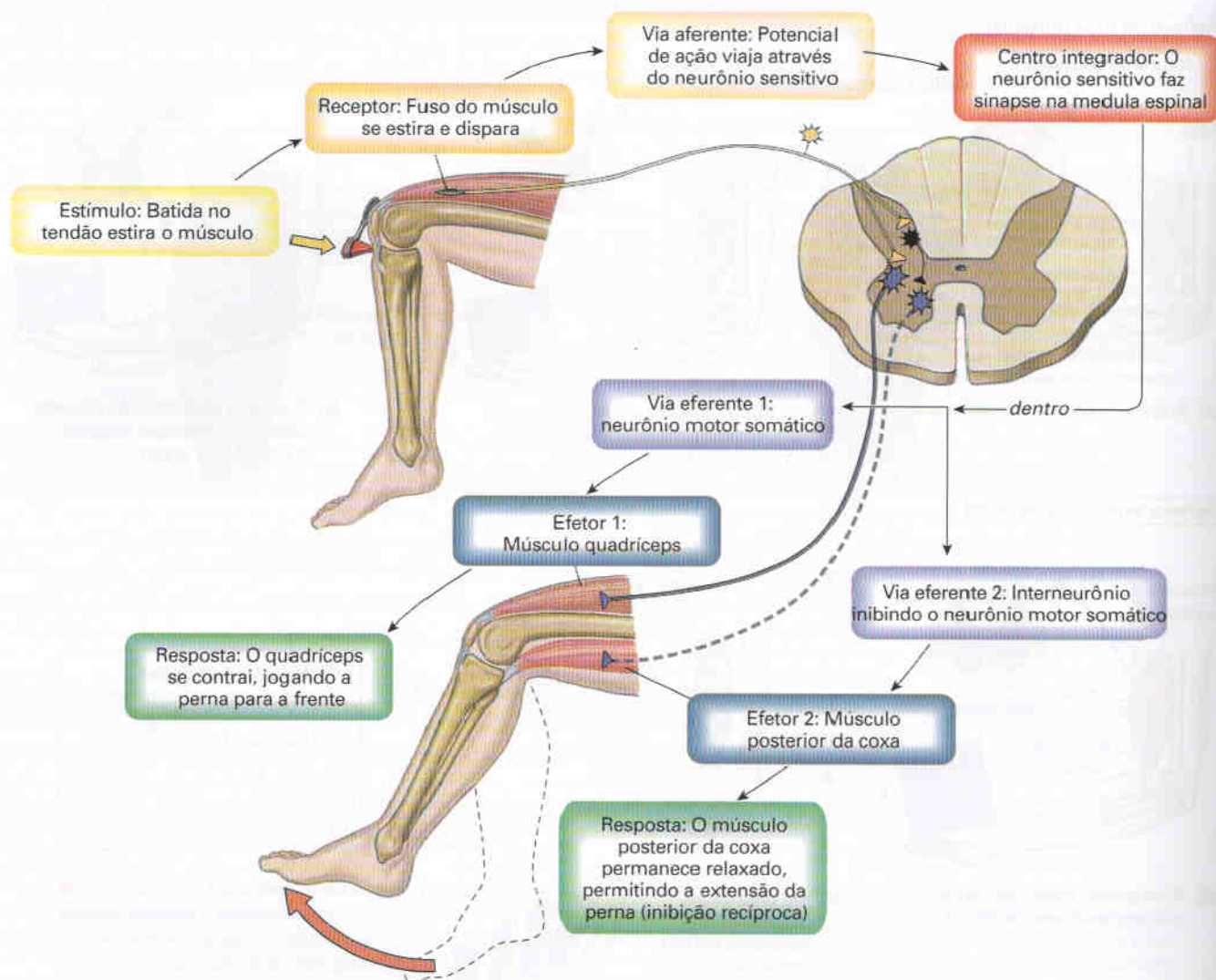
■ **Figura 13-6 Reflexos musculares** (a-c) Reflexo do fuso muscular: a adição de um peso faz com que o músculo e o fuso muscular se estirem, criando um reflexo de contração. (d,e) O reflexo do órgão tendinoso de Golgi protege o músculo de carregar peso excessivo. Se a contração muscular iniciada pelo reflexo espinal se aproxima da tensão máxima, o órgão tendinoso de Golgi dispara, causando um relaxamento muscular que derruba o peso.

as fibras musculares do quadríceps se contraíam e as pernas que estão pendidas balancem para a frente.

Somando-se à contração muscular que estende a perna, também deve ocorrer o relaxamento dos músculos flexores antagonistas (**inibição recíproca**). Na perna, isto exige o relaxamento dos músculos posteriores da coxa. Um único estímulo, de golpe ou pancada no tendão, realiza ambos, a contração do quadríceps e a inibição dos músculos posteriores da coxa. Os neurônios sensitivos se ramificam entrando na medula espinal. Uma sinapse colateral ativa o neurônio motor que inerva o quadríceps, enquanto uma outra sinapse colateral ativa o interneurônio inibitório. Este interneurônio inibe o neurônio motor que controla o músculo posterior da coxa, impedindo assim o impulso de um potencial de ação (reflexo polissináptico). O resultado é o relaxamento dos músculos posteriores da coxa permitindo a contração do quadríceps, que é uma reação oposta.

Reflexos de Retirada Afastam os Membros do Estímulo da Dor

Os **reflexos de retirada** são vias polissinápticas que levam os membros a se afastarem de um estímulo doloroso, como por exemplo, uma picada de agulha ou o calor de um aquecedor. Estes reflexos são parecidos com o reflexo de inibição recíproca anteriormente descrito, contando com vias diferentes na medula espinal. A fibra aferente do nociceptor (receptor da dor) ativa muitos interneurônios excitatórios (Fig. 13-8 ■). Alguns destes interneurônios excitam os neurônios motores alfa e causam contração em todos os músculos flexores do membro afetado. Os outros interneurônios, simultaneamente, ativam os interneurônios inibitórios que causam o relaxamento dos grupos musculares antagonistas. Com a inibição recíproca o membro é flexionado e retira-se frente ao estímulo doloroso.



■ **Figura 13-7 O reflexo patelar do joelho** O reflexo patelar do joelho é um reflexo espinal monossináptico em que uma batida no tendão patelar causa a contração do músculo quadríceps (via 1). Uma parte integral da resposta é a inibição através de um reflexo polissináptico dos músculos posteriores da coxa (via 2).

Este tipo de reflexo demora mais para acontecer do que o reflexo extensor, como por exemplo o reflexo patelar, sendo uma indicação de que é um reflexo polissináptico.

Os reflexos de retirada, particularmente nas pernas, usualmente são acompanhados por **reflexos extensores cruzados**, um reflexo postural que mantém o equilíbrio quando o pé é retirado do chão. Neste reflexo, também mostrado na Figura 13-8 ■, a retirada rápida do pé direito de um estímulo doloroso (um prego) é combinada com a extensão da perna esquerda para que o indivíduo possa suportar a mudança súbita no peso. Os músculos extensores contraem-se para suportar a perna esquerda e relaxam na retirada da perna direita, enquanto ocorre o contrário nos músculos flexores.

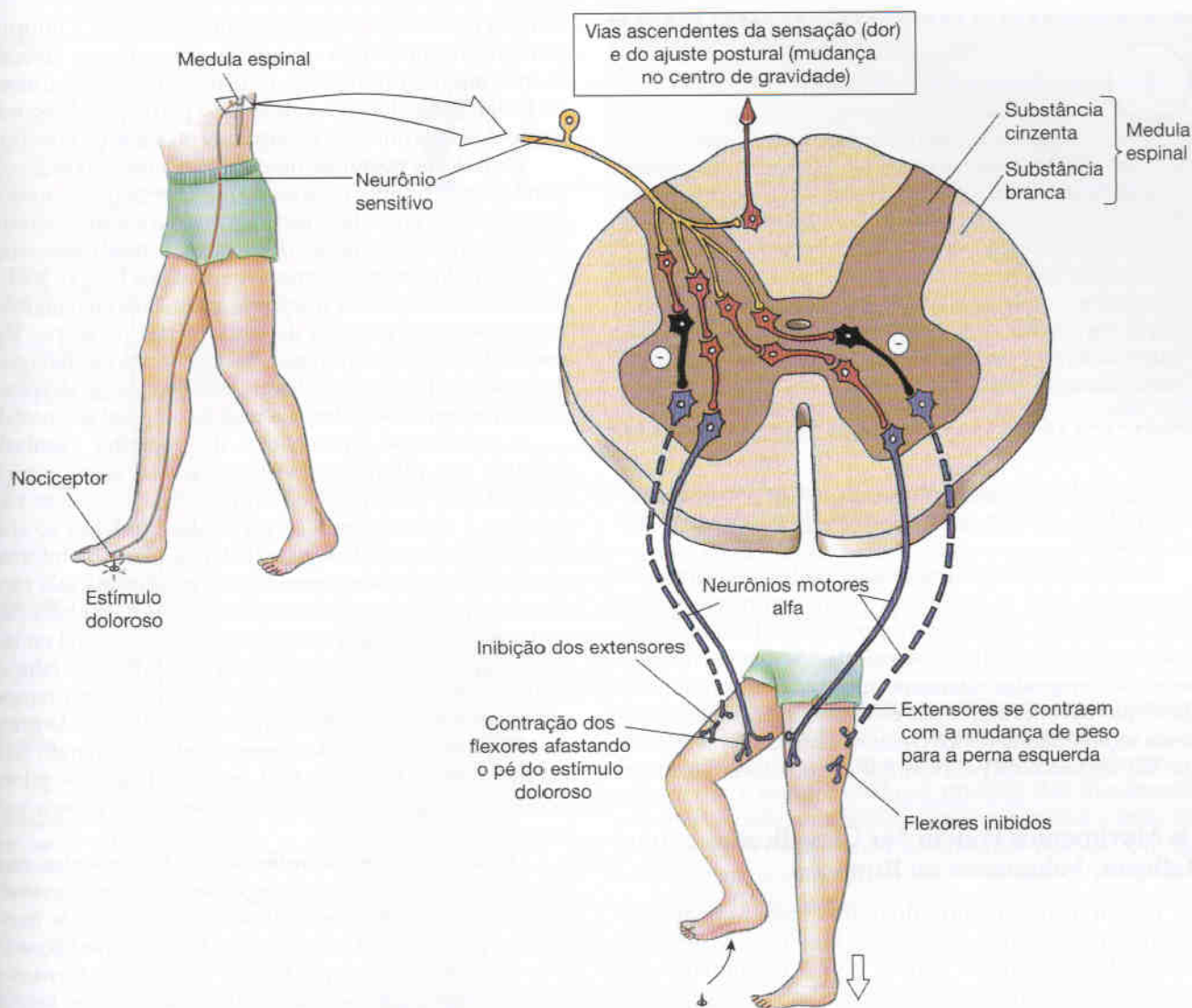
Observe na figura como um neurônio sensitivo faz sinapse com múltiplos interneurônios. A divergência do sinal sensitivo permite a um estímulo único controlar dois grupos de músculos antagonistas e também enviar informação sensitiva para o encéfalo. Este tipo de reflexo complexo e com múltiplas interações neuronais é mais típico

de nossos reflexos do que o reflexo monossináptico simples de extensão do joelho.

As vias mais complicadas dos reflexos espinais são controladas por redes de neurônios no SNC, denominadas **geradores centrais de padrões**. Uma vez ativado, o gerador padrão central cria movimentos espontâneos repetitivos sem necessitar de mais informações sensitivas. Nos seres humanos os movimentos rítmicos controlados pelos geradores centrais incluem a locomoção e o ritmo inconsciente da respiração.

✓ Quando você pega um objeto pesado, o que faz com que o seu músculo bíceps permaneça ativo: o neurônio motor alfa, o neurônio motor gama, os fusos musculares dos neurônios aferentes ou os neurônios aferentes do órgão tendinoso de Golgi?

✓ Como você distingue um reflexo de estiramento de um reflexo extensor?



■ **Figura 13-8 Reflexo de flexão e reflexo extensor cruzado** A coordenação dos reflexos com os ajustes posturais é essencial para manter o equilíbrio. Quando o seu pé direito sofre um estímulo doloroso, um reflexo polissináptico é desencadeado fazendo com que os músculos flexores do lado direito se contraíam. Uma inibição recíproca leva os músculos extensores a relaxarem. O reflexo extensor cruzado é ativado pela mesma via sensitiva, fazendo com que o pé esquerdo suporte a adição repentina de peso.



Reflexos e Tônus Muscular Os médicos usam os reflexos para investigar a condição do sistema nervoso e dos músculos. Em um reflexo normal, deve existir condução normal de todas as vias neuronais, transmissão sináptica normal na junção neuromuscular, e contração muscular normal. Um reflexo que está ausente, anormalmente lento, ou mais rápido do que o normal (hiperativo) sugere a presença de uma doença. Curiosamente, nem todos os reflexos anormais refletem distúrbios neuromusculares. Por exemplo, o relaxamento lento de um reflexo de flexão do tornozelo sugere hipotireoidismo. Além dos reflexos, os médicos também testam o tônus muscular. Mesmo quando relaxados e em repouso, os músculos possuem certa resistência ao estiramento que permite uma ação contínua (tônica) dos neurônios motores alfa. Se o tônus muscular está ausente ou se o músculo resiste quando está sendo passivamente examinado (aumento do tônus), existe provavelmente um problema com as vias de controle da contração muscular.

Na próxima seção deste capítulo veremos como o SNC controla os movimentos que variam desde reflexos involuntários até movimentos voluntários complexos como dançar, jogar bola ou tocar um instrumento musical.

CONTROLE INTEGRADO DOS MOVIMENTOS CORPORAIS

A maioria das pessoas nunca pensou em como o nosso corpo traduz o pensamento em ação. Até mesmo um simples movimento requer um ritmo próprio para que os grupos musculares sinergistas e antagonistas se contraíam numa sequência apropriada. Além disso, o corpo pode continuamente ajustar a posição para compensar as diferenças entre o movimento pretendido e o movimento real. Por exemplo, o lançador de beisebol tira o pé da base ao lançar uma bola rasteira, mas ao fazer isso ele dá um passo em falso e escorrega na grama molhada. Seu encéfalo compensa rapidamente a mudan-



...continuação da página 386

Uma vez na medula espinal, a tetanospasmina é liberada a partir do neurônio motor. Ela então bloqueia seletivamente os neurotransmissores liberados nas sinapses inibitórias. Os pacientes com tétano sofrem espasmos musculares que começam na mandíbula e podem, eventualmente, afetar o corpo inteiro. Quando as extremidades tornam-se envolvidas, os braços e as pernas passam a apresentar dor e espasmos rígidos.

Questão 2: Usando a via reflexa esquematizada nas Figuras 13-7 e 13-8, explique por que a inibição dos interneurônios inibitórios poderia resultar em espasmos musculares incontroláveis.

ça inesperada na posição através de um movimento muscular reflexo, e assim, ele permanece de pé para interceptar a bola.

Os músculos esqueléticos não podem se comunicar diretamente entre si, portanto eles enviam mensagens ao SNC, permitindo assim que o centro integrador tome o controle do movimento direto. A maioria dos movimentos corporais são respostas altamente integradas e coordenadas que requerem informações de múltiplas regiões encefálicas. Nesta seção examinaremos os centros integradores do SNC que são responsáveis pelo controle do movimento corporal.

Os Movimentos Podem Ser Classificados como Reflexos, Voluntários ou Rítmicos

De um modo simplificado os movimentos podem ser classificados em três categorias: movimentos reflexos, voluntários e rítmicos (Tabela 13-2). Os **movimentos reflexos** são os menos complexos e são primariamente integrados na medula espinal. Contudo, como outros reflexos espinais, os movimentos reflexos podem ser modulados pela informação dos centros encefálicos supe-

riores (Figura 13-9). Acrescentando-se a isso, a informação sensitiva que inicia os movimentos reflexos, tal como as informações dos fusos musculares e órgãos tendinosos de Golgi, pode chegar ao encéfalo e participar da coordenação dos movimentos voluntários ou reflexos posturais.

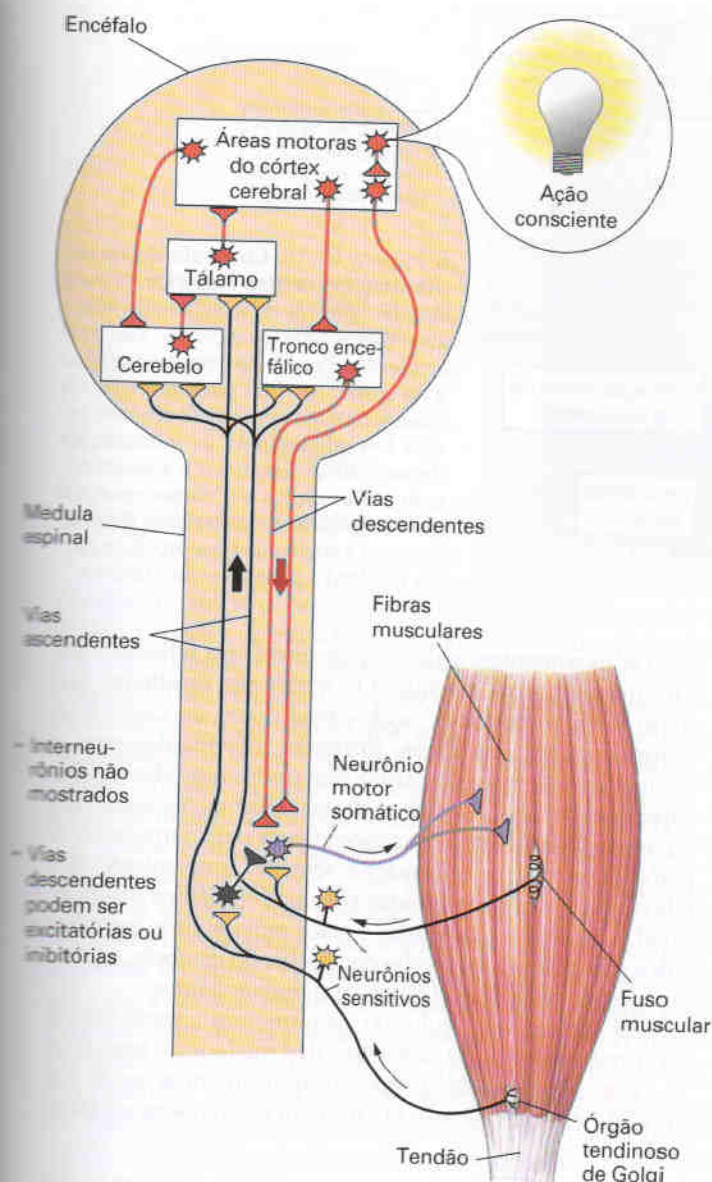
Os **reflexos posturais**, que mantêm a nossa posição corporal quando ficamos parados ou nos movemos, são integrados no tronco encefálico. Eles requerem contínuas informações sensitivas provenientes dos centros vestibulares e visuais e também dos próprios grupos musculares [p. 306]. O músculo, o tendão e os receptores articulares enviam informações sobre as posições de várias partes do corpo. Você pode saber se o seu braço está flexionado até mesmo quando os seus olhos estão fechados, isto porque os receptores enviam informações sobre sua posição corporal ao encéfalo.

A informação proveniente do aparelho vestibular auditivo e a informação visual mantêm nossa posição espacial. Por exemplo, nós utilizamos o horizonte para fornecer a nossa orientação espacial em relação ao solo. Na ausência de acuidade visual, dependemos da informação tátil. Uma pessoa tentando mover-se numa sala escura, instintivamente toca uma parede ou uma mobília para tentar se orientar. Na ausência da acuidade visual ou tátil nossa capacidade de orientação pode falhar. A falta da acuidade é o que torna impossível os vôos em tempos nublados sem a ajuda de instrumentos. O efeito da gravidade no sistema vestibular é menos intenso, quando comparado com a acuidade tátil ou visual que os pilotos podem perceber por si mesmos voando de cabeça para baixo em relação ao solo.

Os **movimentos voluntários** são movimentos mais complexos, que requerem integração no córtex cerebral e podem ser iniciados sem estímulos externos. Os movimentos voluntários aprendidos podem ser aperfeiçoados com a prática, sendo que alguns até mesmo tornam-se involuntários, como os reflexos. Pense sobre como foi difícil aprender a andar de bicicleta, contudo uma vez aprendido a pedalar e a manter o equilíbrio, os movimentos tornam-se automáticos. "Memória muscular" é o nome

TABELA 13-2 Tipos de Movimento

	Reflexo	Voluntário	Rítmico
Estímulo que inicia o movimento	Via primariamente externa de receptores sensitivos; minimamente voluntário	Estímulos externos ou voluntários	Início e finalização voluntária
Exemplo	Reflexo patelar do joelho, tosse e reflexos posturais	Tocar piano	Caminhar, correr
Complexidade	Menos complexo; integrado no nível da medula espinal com modulação dos centros superiores	Mais complexo; integrado no córtex cerebral	Complexidade intermediária; integrado na medula espinal, requer estímulo inicial do centro superior
Observações	Inerente, rápido	Movimentos aprendidos que melhoram com a prática; uma vez aprendidos, podem tornar-se subscientes ("memória muscular")	Circuitos espinais atuam como geradores de padrão; ativação destas vias exige estímulo inicial do tronco encefálico



■ **Figura 13-9 Integração dos reflexos musculares** Ainda que muitos reflexos musculares sejam simples reflexos espinais, informações sensitivas sobre os mesmos são transmitidas para o encéfalo através de vias ascendentes. Além disso, o encéfalo de modo consciente ou inconsciente manda mensagens modulatórias para os centros de integração espinais através de vias descendentes.

dado a dançarinos e atletas por capacidade cerebral inconsciente para reproduzir voluntariamente as posições e movimentos aprendidos.

Os **movimentos rítmicos**, tais como caminhada e corrida, são uma combinação de movimentos reflexos e voluntários. Os movimentos rítmicos precisam ser iniciados e terminados com informações do córtex cerebral, mas uma vez iniciados eles podem ser mantidos sem necessitar de mais informações cerebrais. A atividade rítmica do músculo esquelético é mantida por grupos de interneurônios espinais, que atuam como um gerador padrão central que contrai e relaxa os músculos de modo alternado e repetitivo. A forma rítmica é interrompida por sinais provenientes do encéfalo. Como uma analogia, pense em um coelho movido a bateria. Quando é ligado

...continuação da página 394



A Dra. Ling colocou a Senhora Evans na unidade de tratamento intensivo, e foi dada a ela antitoxina contra o tétano para desativar qualquer toxina que ainda não tivesse penetrado nos neurônios motores. Ela também recebeu penicilina, um antibiótico que mata bactérias, e drogas que auxiliam no relaxamento dos músculos. Apesar destes tratamentos, no terceiro dia a Sra. Evans ainda tinha dificuldade de respirar devido aos espasmos musculares. A Dra. Ling chamou o chefe da anestesia para administrar metocurina, uma droga que é similar ao curare. O curare e a metocurina induzem uma paralisia temporária dos músculos pela ligação com receptores da ACh na placa motora terminal. Pacientes devem ser colocados no respirador artificial para respirar enquanto recebem tal droga. Para pessoas com tétano, entretanto, a metocurina pode temporariamente diminuir as contrações musculares e permitir a recuperação corporal.

Questão 3: Por que a metocurina ligada aos receptores da ACh na placa motora terminal induz a paralisia muscular? (Dica: Qual a função da ACh na transmissão sináptica?) A metocurina é um agonista ou um antagonista da ACh?

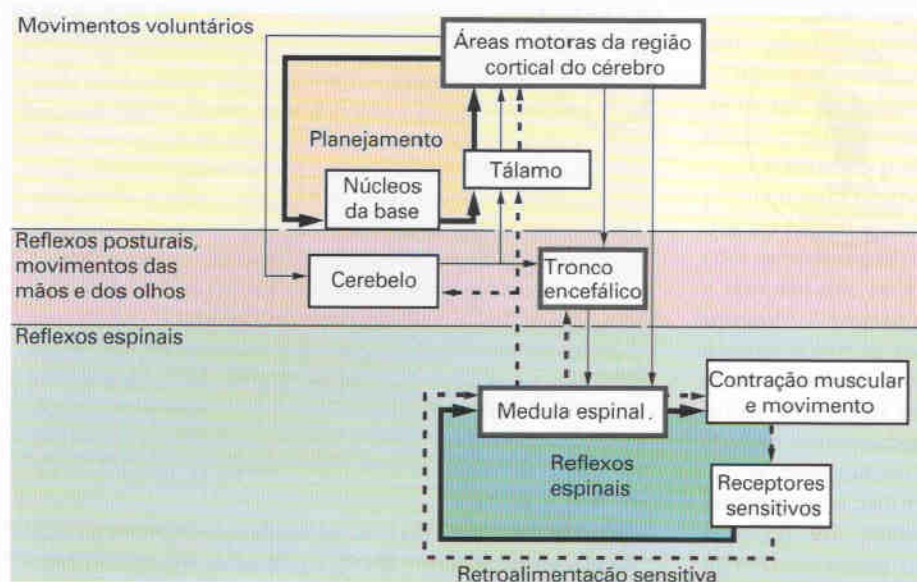
ele começa a saltitar e continua saltitando repetitivamente até que seja desligado (ou a bateria termine).

A distinção entre movimento rítmico, voluntário e reflexo não é sempre nítida. A precisão dos movimentos voluntários pode ser aperfeiçoada com a prática, e então faz com que estes passem a ser movimentos reflexos. Ou seja, os movimentos voluntários, uma vez aprendidos, podem tornar-se reflexos. Somando-se a isso, a maioria dos movimentos voluntários necessitam de informações contínuas dos reflexos posturais. Os reflexos antecipatórios permitem ao corpo preparar-se para o movimento voluntário e meca-



Geradores Centrais de Padrão e Lesões na Medula Espinal

A capacidade dos geradores de padrão do SNC, ou geradores centrais de padrão, para sustentar movimentos rítmicos sem um estímulo continuado a partir do sistema nervoso central tem provado ser importante na pesquisa sobre lesão na medula espinhal. Cientistas têm estimulado artificialmente movimentos rítmicos em modelos experimentais animais quando a medula espinhal entre o encéfalo e os neurônios motores é danificada. Por exemplo, um animal paralisado por uma lesão na medula espinhal bloqueia o sinal para o "início da caminhada" que é proveniente do encéfalo, e o animal só irá andar caso seja apoiado e estimulado por um estímulo elétrico que ativa o gerador de padrão espinhal. Com o movimento de marcha das pernas do animal, o padrão da medula espinhal, reforçado por sinais sensitivos originados no fuso muscular, direciona a contração dos músculos das pernas. Pesquisadores têm tentado tirar vantagem destes reflexos rítmicos em pessoas com lesão medular. Algumas das novas técnicas terapêuticas envolvem estimulação artificial de parte da medula espinhal que pode restaurar movimentos em membros previamente paralisados.



■ **Figura 13-10 Controle do movimento pelo centro superior** O mais simples controle do movimento ocorre através dos reflexos espinais. Vias descendentes a partir do tronco encefálico e do córtex cerebral podem iniciar ou modificar o movimento. O cerebelo recebe retroalimentação de informações de receptores sensíveis e a combina com informações do córtex cerebral para modificar os comandos descendentes. O núcleo da base auxilia o córtex cerebral a planejar o movimento.

nismos de retroalimentação são usados para gerar movimentos contínuos e suaves. A coordenação do movimento exige, assim, a integração de muitas partes do encéfalo.

O SNC Integra o Movimento

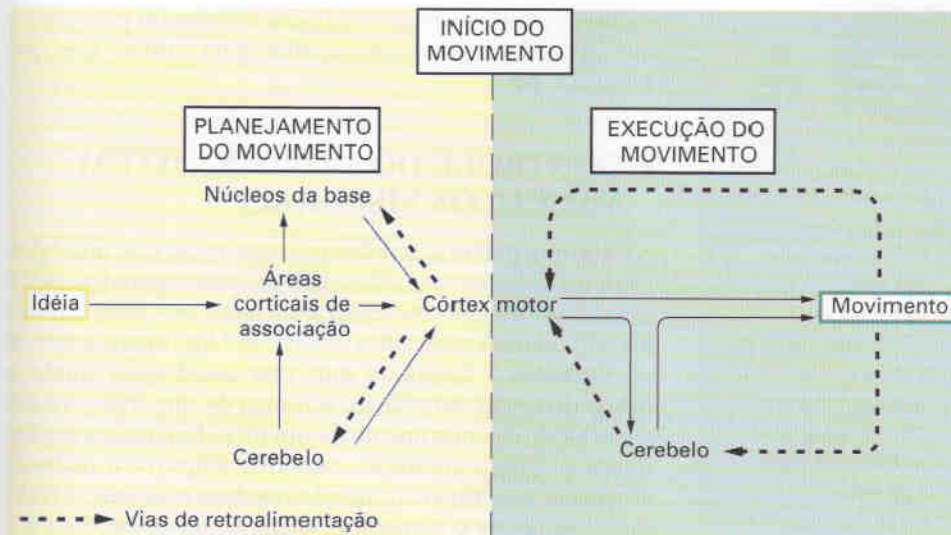
Existem três níveis de controle do movimento no sistema nervoso: medula espinal, tronco encefálico e áreas motoras do córtex cerebral (Fig. 13-10 ■). O tronco encefálico é influenciado tanto pela informação cerebelar quanto pela dos núcleos da base, um aglomerado de neurônios que circunda o tálamo. Junto com o cerebelo os núcleos da base ajudam as áreas motoras corticais a planejar o movimento. O tálamo atua como uma estação de retransmissão dos sinais a serem enviados para o córtex cerebral a partir da medula espinal, dos núcleos da base e do cerebelo (Tabela 13-3).

Os movimentos mais simples envolvem reflexos espinais integrados na medula. Os receptores sensíveis, tais como fusos musculares, órgãos tendinosos de Golgi e os proprioceptores articulares, fornecem informações para a medula espinal que pode atuar sem informação das regiões superiores do SNC. Algumas destas informações sensíveis são enviadas através de vias ascendentes para o tronco encefálico junto com a informação sensível proveniente dos olhos e do aparelho vestibular. O tronco encefálico é responsável pelos reflexos posturais e pelos movimentos das mãos e dos olhos. Também recebe comandos do cerebelo, a parte do encéfalo responsável pelos "movimentos finos".

Os movimentos voluntários requerem a participação do córtex cerebral, do cerebelo e dos núcleos da base (Fig. 13-11 ■). O controle destes comportamentos pode ser dividido em três passos: (1) tomada de decisões e plane-

TABELA 13-3 Controle Neural do Movimento

Localização	Função	Recebe Estímulo de:	Envia Estímulos Integrados para:
Medula espinal	Reflexos espinais	Receptores sensíveis	Tronco encefálico, cerebelo, tálamo, córtex cerebral
Tronco encefálico	Postura, movimentos de mãos e olhos	Cerebelo, receptores sensíveis visuais e vestibulares	Medula espinal
Áreas motoras do córtex cerebral	Planejamento e coordenação de movimentos complexos	Tálamo	Tronco encefálico, medula espinal, cerebelo, núcleos da base
Cerebelo	Monitora os sinais oriundos das áreas motoras e ajusta os movimentos	Medula espinal (sensitivo), córtex cerebral (comando)	Tronco encefálico, córtex cerebral (Nota: Todos os estímulos enviados são inibitórios)
Tálamo	Contém o núcleo de transmissão (relé) que passa mensagem para o córtex cerebral	Núcleos da base, cerebelo e medula espinal	Córtex cerebral
Núcleos da base	Planejamento motor	Córtex cerebral	Córtex cerebral



■ **Figura 13-11** Controle do SNC do movimento voluntário

Movimentos voluntários podem ser divididos em três fases: planejamento, iniciação e execução. O planejamento envolve a mudança e a coordenação da informação entre as áreas corticais de associação, os núcleos da base e o cerebelo. A iniciação é responsabilidade do córtex motor. A execução dos movimentos voluntários é feita através das vias descendentes dos neurônios somáticos motores. A informação sensitiva a partir de articulações e músculos provém retroalimentação para o encéfalo que permite que ele corrija qualquer desvio entre o movimento planejado e o movimento real.

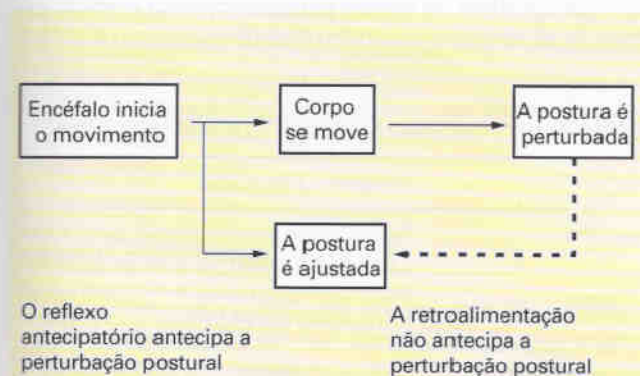
jamento, (2) início do movimento, e (3) execução do movimento. O córtex cerebral tem um papel-chave nos primeiros dois passos. Comportamentos como o movimento exigem o conhecimento da posição do corpo no espaço (onde estou?), a decisão de qual movimento será executado (o que vou fazer?), um plano para executar o movimento (como vou fazer?) e a capacidade de manter o plano na memória por tempo suficiente para realizá-lo.

Vamos retornar ao jogador de beisebol e observar o processo de como ele decide se vai lançar uma bola rápida ou uma bola lenta em curva. Ficando fora da base, o lançador tem a consciência apurada do ambiente ao seu redor: outros jogadores no campo, o rebatedor, a terra embaixo de seus pés. Com a ajuda da informação somatossensitiva e visual ele está consciente de sua posição corporal e do equilíbrio para o lançamento. Decidir qual o tipo de arremesso e antecipar as consequências ocupa muitas vias em suas áreas de associação cortical. Uma vez que ele decide arremessar uma bola rápida, esta informação é enviada para o córtex motor, a região primária do sistema nervoso responsável por planejar e organizar os movimentos complexos.

Agora é o momento para iniciar o movimento. As informações são enviadas das áreas de associação para o cerebelo, o qual faz ajustamentos posturais para combinar mecanis-

mos de retroalimentação provenientes dos receptores sensitivos periféricos com as informações do córtex cerebral. Esta informação também é levada aos núcleos da base, os quais auxiliam as áreas motoras corticais no planejamento do lançamento. Uma vez que esta rede completa um plano de ação, o córtex motor inicia a execução do movimento.

A decisão do lançador em arremessar uma bola rápida é traduzida em potenciais de ação que viajam através da rede corticoespinal, um grupo de interneurônios que conecta o córtex à medula espinal. Ao mesmo tempo, os *reflexos posturais antecipatórios* ajustam a posição do corpo transferindo o peso ligeiramente em antecipação às mudanças que estão para ocorrer (Fig. 13-12 ■). Através de vias divergentes os potenciais de ação correm para baixo através dos interneurônios que chegam aos neurônios motores somáticos que controlam os músculos utilizados para o lançamento: alguns músculos são então excitados e outros inibidos. A inibição recíproca permite o controle mais preciso dos gru-



■ **Figura 13-12** Reflexos antecipatórios e retroalimentação da informação durante o movimento



...continuação da página 395

Quatro semanas depois, a Sra. Evans já estava pronta para voltar para casa, completamente curada de sua infecção, não apresentando sinais de padecimento. Então, ela pôde contar a sua história. A Sra. Evans nasceu em uma fazenda, onde ainda vive e nunca tomou vacina antitetânica ou para qualquer outra doença. "Bem, você provavelmente é a única pessoa dos Estados Unidos da América que teve tétano este ano", disse a Dra. Ling a ela. "Você é um dos dois casos com tétano que este hospital já atendeu. Volte daqui a seis meses para que possamos nos certificar de que não irá acontecer outra infecção tetânica novamente." Devido a programas nacionais de vacinação iniciados em 1950, o tétano é agora uma doença rara nos Estados Unidos. Entretanto, em países em desenvolvimento sem programas de imunização, o tétano ainda é uma doença comum e que provoca risco de morte.

Questão 4: Com base no que você aprendeu sobre quem recebe vacinas nos Estados Unidos, prediga a idade e o perfil da pessoa que tem mais probabilidade de desenvolver tétano no mesmo ano em que a Sra. Evans apresentou a doença.



A Doença de Parkinson e os Núcleos da Base Nosso entendimento sobre o papel dos núcleos da base no controle do movimento tem se desenvolvido lentamente, porque, por muitos anos, experimentos em animais forneceram pouca informação a respeito. Porções destruídas ao acaso dos núcleos da base não afetaram os animais. Entretanto, pesquisas sobre a doença de Parkinson nos seres humanos têm fornecido mais informações a respeito. O parkinsonismo é uma doença caracterizada por movimentos anormais e dificuldades na fala. Estes sintomas estão associados com a perda da substância neurotransmissora dopamina nos neurônios dos núcleos da base. A causa da doença de Parkinson ainda é desconhecida. Entretanto, há poucos anos, alguns jovens viciados em drogas foram diagnosticados com doença de Parkinson. A doença destes viciados foi investigada e associada ao uso da heroína produzida em casa, que possui uma substância tóxica que destrói os neurônios dopaminérgicos (secretores de dopamina). Esta substância contaminante foi isolada e agora os pesquisadores conseguem induzir a doença de Parkinson em animais e então testar novos tratamentos para a doença nesses animais.

pos musculares antagonistas, à medida que o lançador flexiona ou retrai seu braço direito. Seu peso é transferido para seu pé direito e seu braço move-se para trás.

Cada um destes movimentos ativa os receptores sensitivos que levam informações de volta ao tronco encefálico, assim ativando os reflexos posturais. Estes reflexos ajustam a posição do seu corpo de modo que o lançador não perca seu equilíbrio, evitando que ele caia para trás. Finalmente ele lança a bola, atingindo seu equilíbrio como consequência. Este é outro exemplo de reflexo postural mediado através do mecanismo de retroalimentação sensitiva. Sua cabeça permanece ereta, seus olhos acompanham a bola e como ela chega no rebatedor e... *home run*. Enquanto os olhos do lançador acompanham a bola e ele avalia o resultado do lançamento, seu encéfalo está prepa-

rando-se para o próximo rebatedor, esperando para usar o que aprendeu nestes lançamentos para aplicar nos que estão por vir.

■ CONTROLE DO MOVIMENTO EM MÚSCULOS VISCERAIS

Os movimentos gerados pela contração dos músculos lisos e cardíacos são diferentes daqueles gerados pelos músculos esqueléticos, em grande parte por estes músculos não estarem associados aos ossos. Nos órgãos internos ou viscerais, a contração muscular usualmente muda a forma do órgão, estreitando o lúmen de um órgão oco ou encurtando o comprimento de um tubo. Em muitos órgãos internos ocos, a contração muscular empurra o material através de seu lúmen: o coração bombeia o sangue, o trato digestório move o alimento, o útero expulsa o bebê.

A contração do músculo visceral é geralmente reflexa, controlada pelo sistema nervoso autônomo, ainda que nem sempre. Alguns tipos de musculatura lisa e a musculatura cardíaca são capazes de gerar potenciais de ação próprios, independentes de um estímulo externo. Tanto o trato digestório quanto o coração possuem despolarização espontânea das fibras musculares (frequentemente denominadas *marcapasso*) que originam contrações rítmicas e regulares.

O controle do músculo liso visceral difere dos músculos esqueléticos. Os músculos esqueléticos são controlados somente pelo sistema nervoso, mas em muitos tipos de músculos viscerais os hormônios são importantes para a contração muscular. Somando-se a isso, algumas células da musculatura visceral conectam-se a outras através das junções comunicantes que permitem a passagem direta dos sinais elétricos de uma célula a outra.

Como os músculos lisos e cardíacos têm uma variedade de mecanismos de controle, discutiremos seu controle de forma mais abrangente em cada órgão ou sistema apropriado para cada tipo de músculo. No próximo capítulo examinaremos o músculo cardíaco e sua função no coração.



CONCLUSÃO DO PROBLEMA

No problema dado você aprendeu que a toxina do tétano é transportada de feridas periféricas para a medula espinhal, onde bloqueia a liberação de neurotransmissores inibitórios. Você também aprendeu que drogas como o curare podem causar paralisia dos músculos esqueléticos.

Agora verifique o seu entendimento do problema dado, comparando suas respostas com as sintetizadas na tabela.

Questão	Fatos	Análise e Integração
1a. Por qual processo a tetanospasmina é absorvida pelos neurônios?	Tetanospasmina é uma proteína.	Proteínas são grandes demais para cruzar a membrana celular por transporte mediado. Portanto, a tetanospasmina deve entrar no neurônio por endocitose [∞ p. 129].
1b. Por qual processo a tetanospasmina viaja através do axônio em direção ao corpo celular do neurônio?	O movimento de substâncias a partir do terminal axônico para o corpo celular é denominado transporte retrógrado axonal [∞ p. 218].	A tetanospasmina entra por endocitose, e irá ficar dentro de vesículas endocitóticas. Estas vesículas são "transportadas" ao longo do axônio através dos microtúbulos que fazem o transporte retrógrado.

2. Usando a via reflexa esquematizada nas Figuras 13-7 e 13-8, explique por que a inibição dos interneurônios inibitórios poderia resultar em espasmos musculares incontroláveis.	Os músculos frequentemente ocorrem em pares antagonistas. Quando um músculo está se contraindo, o seu antagonista está sendo inibido.	Se os interneurônios inibitórios não estão funcionando, ambos os conjuntos de músculos antagonistas podem se contrair ao mesmo tempo. Isto leva a contrações musculares e rigidez causada nos ossos ligados aos músculos que ficam impedidos de mover-se para qualquer direção.
3a. Por que a metocurina ligada aos receptores da ACh na placa motora terminal induz a paralisia muscular?	A acetilcolina (ACh) é o neurotransmissor do neurônio motor somático que inicia a contração esquelética.	Se a metocurina se liga aos receptores de ACh, ela impede que a ACh se ligue. Sem a ligação da ACh, a fibra muscular não pode despolarizar e não pode contrair, resultando em uma paralisia.
3b. A metocurina é um agonista ou um antagonista da ACh?	Agonistas mimetizam os efeitos de uma substância. Antagonistas bloqueiam os efeitos de uma substância.	A metocurina bloqueia a ação da ACh; portanto, ela é uma substância antagonista.
4. Com base no que você aprendeu sobre quem recebe vacinas nos Estados Unidos, prediga a idade e o perfil da pessoa que tem mais probabilidade de desenvolver tétano no mesmo ano em que a Sra. Evans apresentou a doença.	A imunização é necessária para todas as crianças em idade escolar. Esta prática tem sido feita desde 1950. Além disso, a maioria das pessoas que sofrem ferimentos devem tomar reforço da vacina antitetânica quando recebem tratamento.	A maioria dos casos de tétano nos Estados Unidos irá ocorrer em pessoas com idade superior a 60 anos que nunca foram vacinadas, imigrantes (particularmente imigrantes trabalhadores), e em recém-nascidos. Outra origem da doença é a contaminação por heroína; a injeção da droga na pele pode causar tétano.

REVISÃO DO CAPÍTULO

RESUMO

Reflexos Nervosos

1. Um reflexo nervoso é formado pelos seguintes elementos: estímulo → receptor → neurônios sensitivos → SNC → neurônios eferentes → efetores (músculos e glândulas) → resposta. (p. 384)
2. O reflexo nervoso pode ser classificado em diferentes categorias. **Reflexos somáticos** envolvem os neurônios motores somáticos e os músculos esqueléticos. **Reflexos autônomos** ou **viscerais** são controlados pelos neurônios autônomos. (p. 384)
3. Os **reflexos espinais** são integrados na medula espinal. Os **reflexos cranianos** são integrados no encéfalo. (p. 384)
4. Muitos reflexos nascem com a pessoa. Outros são adquiridos através da experiência. (p. 384)
5. O reflexo mais simples é o **reflexo monossináptico** com somente dois neurônios. **Reflexos polissinápticos** têm três ou mais neurônios na sua via. (p. 385)

Reflexos Autônomos

6. Alguns reflexos viscerais são reflexos espinais modulados por estímulos provenientes do encéfalo. Outros reflexos autônomos são integrados no encéfalo, principalmente no hipotálamo, tálamo e tronco encefálico. O controle encefálico dos reflexos é necessário para manter a homeostase. (p. 385)
7. Os reflexos autônomos são todos polissinápticos, e muitos são caracterizados por apresentar atividade tônica. (p. 386)

Reflexos dos Músculos Esqueléticos

8. O relaxamento do músculo esquelético deve ser controlado pelo SNC porque a ativação do neurônio motor somático sempre causa contração da musculatura esquelética. (p. 387)
9. As fibras contráteis normais do músculo são conhecidas como **fibras musculares extrafusais**. Sua contração é controlada pelos **neurônios motores alfa**. (p. 387)
10. O **fuso muscular** envia informação sobre o tamanho do músculo para o SNC. Estes receptores consistem de **fibras intrafusais**, que são fibras modificadas onde faltam as miofibrilas na sua porção central. Neurônios sensitivos posicionam-se ao redor deste centro não contrátil, e os **neurônios motores gama** inervam as extremidades contráteis das fibras intrafusais. (p. 387)
11. Os fusos musculares são receptores de flexibilidade tonicamente ativos. Sua resposta é traduzida em excitação tônica das fibras musculares extrafusais pelos neurônios motores alfa. Por causa da atividade tônica, um músculo em repouso permanece com um certo nível de tensão conhecido como **tônus muscular**. (p. 387)
12. Em um músculo intacto em termos de estiramento, as fibras intrafusais do fuso estiram e iniciam um reflexo de contração do músculo. Esta contração impede danos causados pelo superestiramento. Esta via reflexa é conhecida como **reflexo de estiramento**. (p. 387)
13. Quando um músculo se contrai, a **coativação alfa-gama** assegura que o fuso muscular permaneça ativo. A ativação dos neurônios motores gama causa a contração das extremidades das fibras intrafusais. Esta contração alonga a seção da fibra intrafusil e mantém o estiramento das terminações nervosas sensitivas. (p. 387)
14. Os **órgãos tendinosos de Golgi** são encontrados na junção entre tendão e fibras musculares. Eles consistem de terminações nervosas livres enlaçadas entre fibras de colágeno. Os órgãos tendinosos de Golgi respondem tanto ao estiramento quanto à contração do músculo, causando um relaxamento reflexivo. (p. 387)
15. Os músculos sinergistas e antagonistas que controlam uma junção única são denominados **unidades miotáticas**. Quando uma das unidades miotáticas de um conjunto de músculos se contrai, o músculo antagonista deve relaxar através de um reflexo conhecido como **inibição recíproca**. (p. 390)
16. Os **reflexos de retirada** são reflexos polissinápticos que causam a retirada dos braços ou pernas quando eles sofrem um estímulo doloroso. Os reflexos de retirada são usualmente acompanhados por um **reflexo extensor cruzado**, um reflexo postural que ajuda a manter o equilíbrio quando um pé é afastado do chão. (p. 391)
17. Os **geradores centrais de padrão** são redes de neurônios no SNC que funcionam de modo espontâneo para controlar certos movimentos musculares rítmicos. (p. 392)

Controle Integrado dos Movimentos Corporais

18. O movimento pode ser classificado em três categorias: movimento reflexo, movimento voluntário e movimento rítmico. Os **movimentos reflexos** são os menos complexos e são integrados primariamente na medula espinal. Os **reflexos posturais** auxiliam a manutenção da posição do corpo quando estamos de pé ou nos movendo e são integrados no tronco encefálico. (p. 394)
19. Os **movimentos voluntários** requerem integração no nível do córtex cerebral e podem ser iniciados sem nenhum estímulo externo. Movimentos voluntários aprendidos são aprimorados com a prática e alguns podem tornar-se involuntários, semelhante aos reflexos. (p. 394)
20. Os **movimentos rítmicos** tais como caminhar são uma combinação de reflexos e movimentos voluntários. Movimentos rítmicos devem ser iniciados e finalizados pelo estímulo proveniente do córtex cerebral, mas uma vez iniciados eles podem ser mantidos por um gerador central de padrão. (p. 394)
21. Reflexos antecipatórios permitem que o corpo se prepare para executar um movimento voluntário; mecanismos de retroalimentação são utilizados para criar um movimento mais leve e contínuo. (p. 395)
22. Três níveis do sistema nervoso controlam o movimento: a medula espinal, o tronco encefálico e as áreas motoras do córtex cerebral. Os núcleos da base e o cerebelo auxiliam as áreas motoras do córtex a planejar o movimento. O tálamo atua como uma estação de transmissão para os sinais que estão sendo enviados para o córtex cerebral. (p. 396)
23. Movimentos voluntários exigem o córtex cerebral, o cerebelo e os núcleos da base. O controle do comportamento voluntário pode ser dividido em tomar a decisão, planejar, iniciar o movimento e executar o movimento. (p. 397)

Controle do Movimento em Músculos Viscerais

24. A contração dos músculos liso e cardíaco pode ocorrer espontaneamente ou pode ser controlada por hormônios ou pela divisão autônoma do sistema nervoso. (p. 398)

QUESTÕES

NÍVEL 1 Revisando Fatos e Termos

1. Todos os reflexos nervosos começam com _____ que ativa um receptor.
2. Reflexos somáticos envolvem músculos _____ ou visceral, que são reflexos controlados pelos neurônios autônomos.

3. A via padrão que leva informação a partir de muitos neurônios para um pequeno número de neurônios é conhecida como _____.
4. Quando um terminal axônico de um neurônio modulatório (célula M) termina próximo do terminal axônico de uma célula pré-sináptica (célula P) e diminui a quantidade de neurotransmissor liberada pela célula P, o tipo resultante de modulação é denominado _____. (Dica: ver p. 243)
5. Reflexos autônomos são também denominados reflexos _____. Por quê?
6. Alguns reflexos autônomos são reflexos espinais, outros são integrados no encéfalo. Liste exemplos de cada um destes.
7. Qual a parte do encéfalo que transforma emoções em sensações somáticas e função visceral? Liste três reflexos autônomos ligados às emoções.
8. Quantas sinapses ocorrem no reflexo autônomo mais simples? Onde ocorrem estas sinapses?
9. Liste três tipos de receptores sensitivos que enviam a informação para os reflexos musculares.
10. Por causa da atividade tônica nos neurônios, os músculos relaxados permanecem com um baixo nível de tensão conhecido como _____.
11. O estiramento de um músculo intacto causa nos neurônios sensitivos (aumento/diminuição) de sua taxa de disparo, causando a contração do músculo, que alivia o estiramento. Quando geralmente ocorre este reflexo?
12. Associe o órgão com as afirmações corretas a respeito do mesmo:

<ol style="list-style-type: none"> (a) Fuso muscular (b) Órgão tendinoso de Golgi (c) Mecanorreceptor da cápsula articular 	<ol style="list-style-type: none"> 1. É estritamente um receptor sensitivo 2. Possui neurônios aferentes que levam informação ao SNC 3. Associado com dois tipos de neurônios eferentes 4. Contém informação sobre a posição relativa dos ossos 5. Inervado por neurônios motores gama 6. Eventualmente faz sinapses com neurônios motores alfa que inervam as fibras musculares extrafusais.
---	---
13. O órgão tendinoso de Golgi responde tanto a _____ quanto a _____, embora _____ provoque uma resposta forte. A ativação (aumenta/diminui) a contração muscular via neurônio _____.
14. O reflexo mais simples exige um mínimo de quantos neurônios? Quantas sinapses ele faz? Dê um exemplo.
15. Liste e diferencie as três categorias do movimento. Dê um exemplo de cada.

NÍVEL 2 Revisando Conceitos

16. Qual o propósito da coativação alfa-gama? Explique como isto ocorre.
17. As sinapses no neurônio modulatório M sobre o terminal axônico do neurônio P ocorrem antes da sinapse com o órgão efector. Se o M é um neurônio inibitório, o que acontece com os neurotransmissores liberados pelo P? Qual o efeito que os neurotransmissores de M têm no potencial pós-sináptico da membrana de P?

NÍVEL 3 Solucionando Problemas

18. Existem várias teorias sobre como a inibição pré-sináptica ocorre em nível celular. Use o que você aprendeu sobre potencial de membrana e transmissão sináptica para explicar como cada um dos seguintes mecanismos poderia resultar em inibição pré-sináptica:
 - (a) Canais de Ca^{2+} voltagem-dependentes sofrem inibição do terminal axônico
 - (b) Canais de Cl^- abertos do terminal axônico
 - (c) Canais de K^+ abertos do terminal axônico
19. Andy está treinando a tacada do golfe. Ele deve observar a bola, movimentar o taco de volta, então girar os seus ombros, estender o braço esquerdo, e então completar o lançamento, quando o giro do seu quadril terminar. Quais as partes específicas do encéfalo que estão envolvidas com o ajuste de como ele lança a bola, ajusta corretamente o movimento do seu corpo, observa a bola e repete estas ações, uma vez que ele tenha verificado que a sua tacada foi bem sucedida?
20. Você está tocando uma clarineta, lendo a partitura, e apertando as notas apropriadas. Você acompanha o ritmo da música com os dedos. Esquematize cinco diferentes vias neurais envolvidas na realização das suas ações, a partir de receptores dos músculos, e para os efetores do encéfalo.
21. Imagine cenas envolvendo ações conhecidas como dirigir um carro e estacioná-lo apropriadamente, fazer crochê de acordo com um determinado padrão impresso, jogar tênis ou digitar um texto a partir de uma página de revista. Identifique os tipos de movimentos envolvidos (reflexos, voluntários, rítmicos, ou a combinação destes tipos), e esquematize as vias nervosas envolvidas em cada tarefa.

Título do original: *Human Physiology: an integrated approach - Second Edition*

Copyright © Prentice Hall, Inc, uma divisão da Pearson Education Company.

Design da capa: Joseph Sengotta

Imagem da capa: Dra. Jane Lubischer

Ilustrações: William C. Ober, M.D. e Claire W. Garrison, R.N.

Projeto gráfico: Joanne Del Ben

Tradução: Ivana Beatrice Mânica da Cruz

Bióloga, Mestre e Doutora em Genética e Biologia Molecular,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Professora Adjunta da Faculdade de Biociências, Instituto de Geriatria e Gerontologia
e dos Programas de Pós-Graduação de Gerontologia
Biomédica e de Clínica Médica - Ciências da Saúde, Pontifícia
Universidade Católica do Rio Grande do Sul

Revisão científica: Francisco Navarro

Graduado em Educação Física - USP
Mestre e Doutorando em Biologia Celular e Tecidual - ICB - USP
Professor da Graduação e Pós-graduação - UniFMU - Labfex
Coordenador da Pós-graduação *Lato Sensu* em Fisiologia do Exercício da UGF e do UniFMU

Reury Frank Pereira Bacurau
Graduado em Educação Física - USP
Mestre e Doutor em Fisiologia Humana - ICB - USP
Professor da Graduação e Pós-graduação - UniFMU - Labfex
Coordenador da Pós-Graduação *Lato Sensu* em Fisiologia do Exercício da UGF e do UniFMU

Francisco Luciano Pontes Junior
Graduado em Educação Física - UPE
Mestre em Educação Física pela Escola de Educação Física da USP
Doutorando em Ciências Endocrinológicas - UNIFESP
Professor da UMEP e do UniFMU
Coordenador da Pós-Graduação *Lato Sensu* da UGF

Diagramação: Avit's Estúdio Gráfico Ltda.

CIP-BRASIL. CATALOGAÇÃO-NA-FONTE
SINDICATO NACIONAL DOS EDITORES DE LIVROS, RJ

S592f

Silverthorn, Dee Unglaub, 1948-

Fisiologia humana : uma abordagem integrada
/ Dee Unglaub Silverthorn; com William C. Ober, coordenador de
ilustração, Claire W. Garrison, ilustradora; Andrew C.
Silverthorn, consultor clínico; [tradução da 2.ed. original de
Ivana Beatrice Mânica da Cruz] . - Barueri, SP : Manole, 2003
il.

Tradução de: *Human physiology*
ISBN 85-204-1241-6

1. Fisiologia humana.
I. Título.

02-1992

CDD 612
CDU 612

Nenhuma parte deste livro poderá ser reproduzida,
por qualquer processo, sem a permissão expressa dos editores.
É proibida a reprodução por xerox.

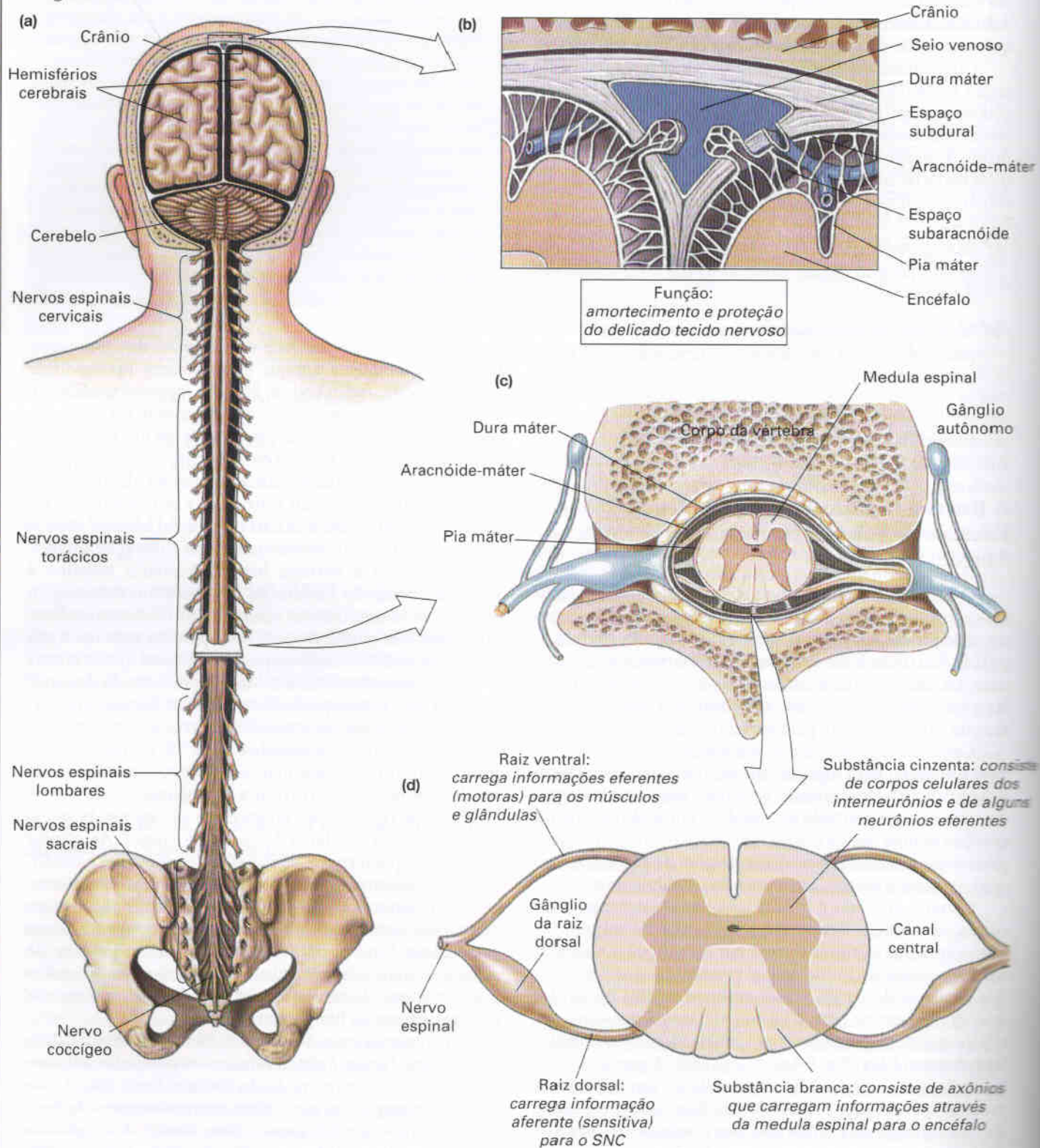
1ª edição brasileira - 2003

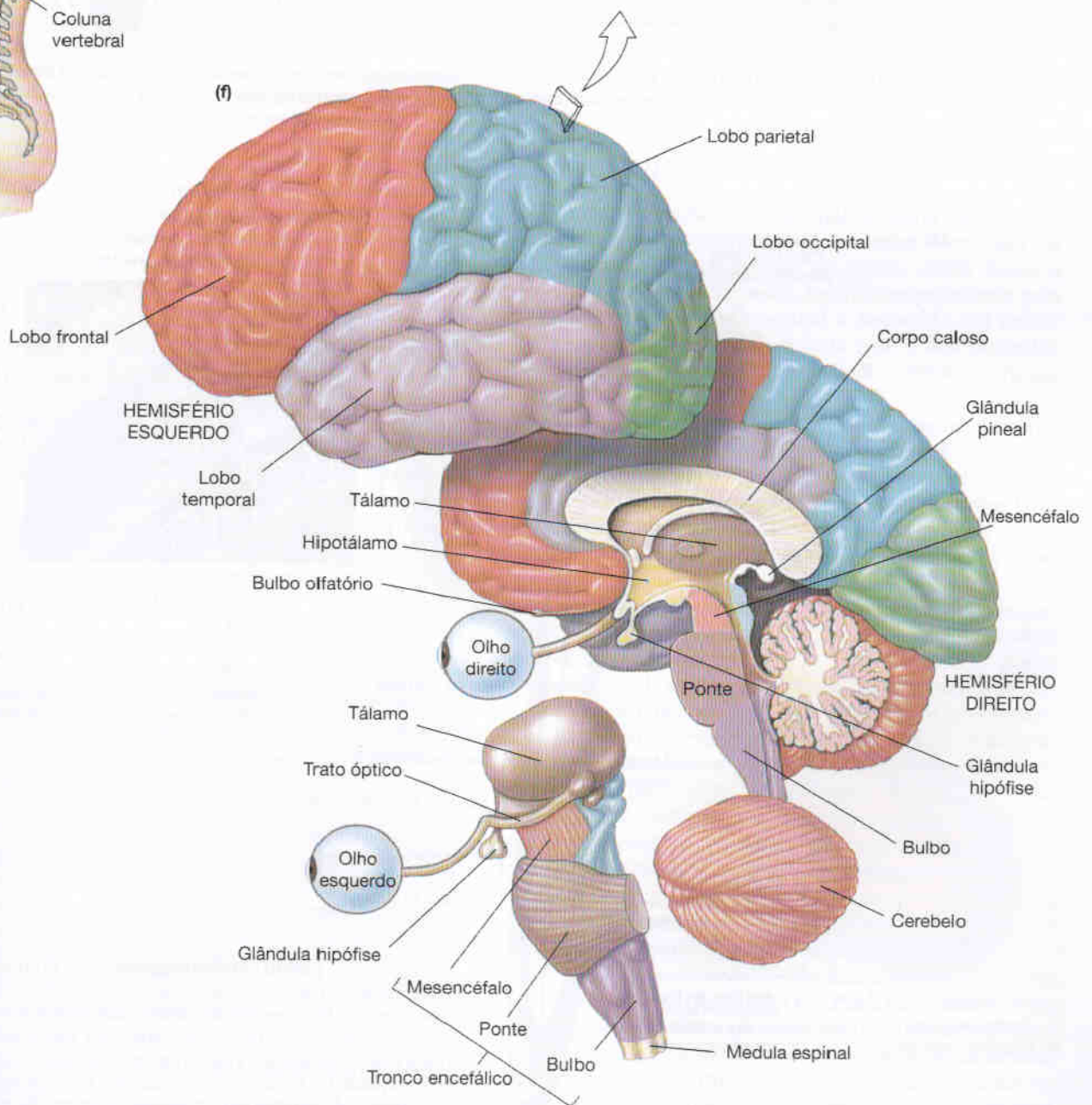
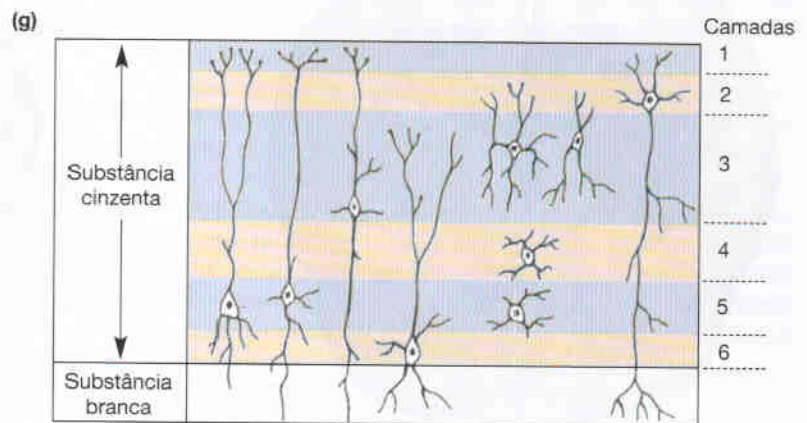
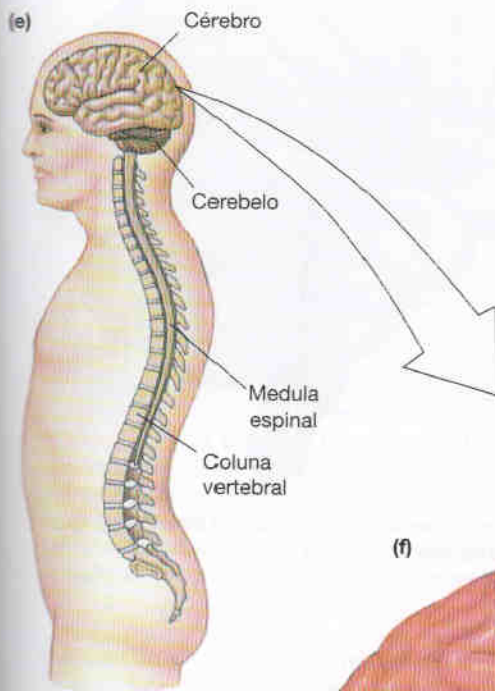
Direitos adquiridos para a língua portuguesa pela:
Editora Manole Ltda.
Avenida Ceci, 672 - Tamboré
06460-120 - Barueri - SP - Brasil
Fone: (0__11) 4196-6000 - Fax: (0__11) 4196-6021
www.manole.com.br
info@manole.com.br

Impresso no Brasil
Printed in Brazil

RESUMO DE ANATOMIA O Sistema Nervoso Central

Figura 9-1





rentes ondas de energias como cores diferentes. Similarmente, o encéfalo traduz a pressão das ondas feitas na orelha em sons ou interpreta sinais químicos ligados a quimiorreceptores como gosto ou odor.

Um aspecto interessante da percepção é a maneira pela qual nosso encéfalo preenche uma informação perdida para criar um quadro completo ou traduzir um processo bidimensional em uma forma tridimensional (Fig. 9-11 ■). Nossa tradução das percepções dos estímulos sensitivos permite que a informação atue e possa ser utilizada pelo controle voluntário motor ou por funções cognitivas como a linguagem.

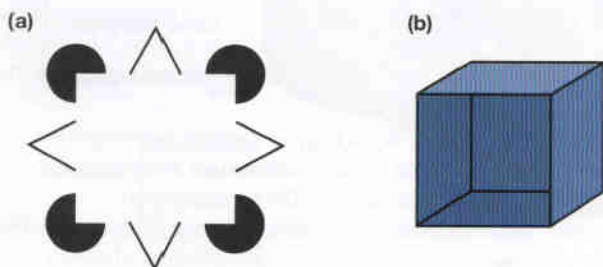
A distribuição das diferentes áreas de especialização funcional através do córtex cerebral não é simétrica: cada lobo tem funções especiais desenvolvidas que não são compartilhadas por outro lobo. Esta **lateralização cerebral** da função às vezes é referida como dominância cerebral, mais popularmente conhecida como dominância do encéfalo esquerdo-encéfalo direito. A linguagem e a capacidade verbal estão concentradas no lado esquerdo do encéfalo, o hemisfério dominante para indivíduos destros. A capacidade de percepção espacial está concentrada no lado direito (Fig. 9-12 ■).

As conexões neurais do cérebro, semelhantes àquelas em outras partes do sistema nervoso, exibem um certo grau de plasticidade, uma capacidade de mudar conexões neuronais com base na experiência. Por exemplo, se uma pessoa perde um dedo, a região do córtex sensitivo e motor previamente dedicada a controlar o dedo não fica dormente. Na realidade, as regiões adjacentes do córtex estendem os seus campos funcionais para as partes do córtex que não são utilizadas mais pelo dedo ausente. Similarmente, a habilidade normalmente associada com um dos lados do córtex cerebral pode desenvolver-se no outro hemisfério; como uma pessoa destra que quebra a mão direita e aprende a escrever com a mão esquerda.

- ✓ Nomeie a localização anatômica do encéfalo onde os neurônios de um lado do corpo cruzam para o lado oposto.
- ✓ Nomeie as divisões do encéfalo em ordem anatômica, iniciando pela medula espinal.

■ A FUNÇÃO DO ENCÉFALO

O encéfalo é um processador de informações, muito parecido com um computador. Ele recebe estímulo de



■ **Figura 9-11 Percepção** O encéfalo tem a capacidade de interpretar informações sensitivas para criar a percepção das formas (a) ou um objeto tridimensional (b).

informações do meio interno e externo, integra e processa a informação, e, se apropriado, cria uma resposta. O incrível é que o encéfalo é capaz de gerar informações e sinais de estímulo na ausência de um estímulo externo. Outro aspecto interessante da função encefálica superior é a sua capacidade de internamente gerar informações que possuem um efeito significativo em funções tangíveis como estímulo motor e função imunológica. Por exemplo, você pode estar familiarizado com técnicas de visualização que são muitas vezes utilizadas junto a tratamentos quimioterápicos tradicionais para o câncer. O paciente é instruído a imaginar as células do seu sistema imunológico atacando e destruindo as células malignas. De acordo com alguns estudos, a eficiência das células imunológicas é melhorada pela visualização. Este campo está atualmente recebendo muita atenção pelos cientistas que buscam ligações físicas entre o encéfalo e o corpo que permitem derivar imagens mentais internas para aumentar a efetividade do sistema imunológico.

Por muitos anos, os estudos da função encefálica estiveram restritos a descrições anatômicas. Conforme desenvolvemos técnicas de monitorização da atividade elétrica dos neurônios, a pesquisa voltou-se para a função fisiológica. Estudos sobre aprendizagem e memória usando uma variedade de modelos animais, que variam do molusco *Aplysia* a roedores e primatas, estão sendo feitos. As funções encefálicas associadas à percepção são as mais difíceis de estudar porque exigem comunicação entre o sujeito e o investigador.

Muito do que nós sabemos hoje em dia sobre a percepção humana veio de estudos com pacientes que herdaram defeitos neurológicos, ferimentos por acidentes ou de guerra, ou lesões cirúrgicas que tinham que receber algum tipo de tratamento médico, como é o caso da epilepsia. Estes estudos aumentaram pelo fato de agora podermos ver o encéfalo humano trabalhar utilizando técnicas não invasivas tais como a tomografia de emissão positiva (TEP) e imagem por ressonância magnética (IRM) (Fig. 9-13 ■).

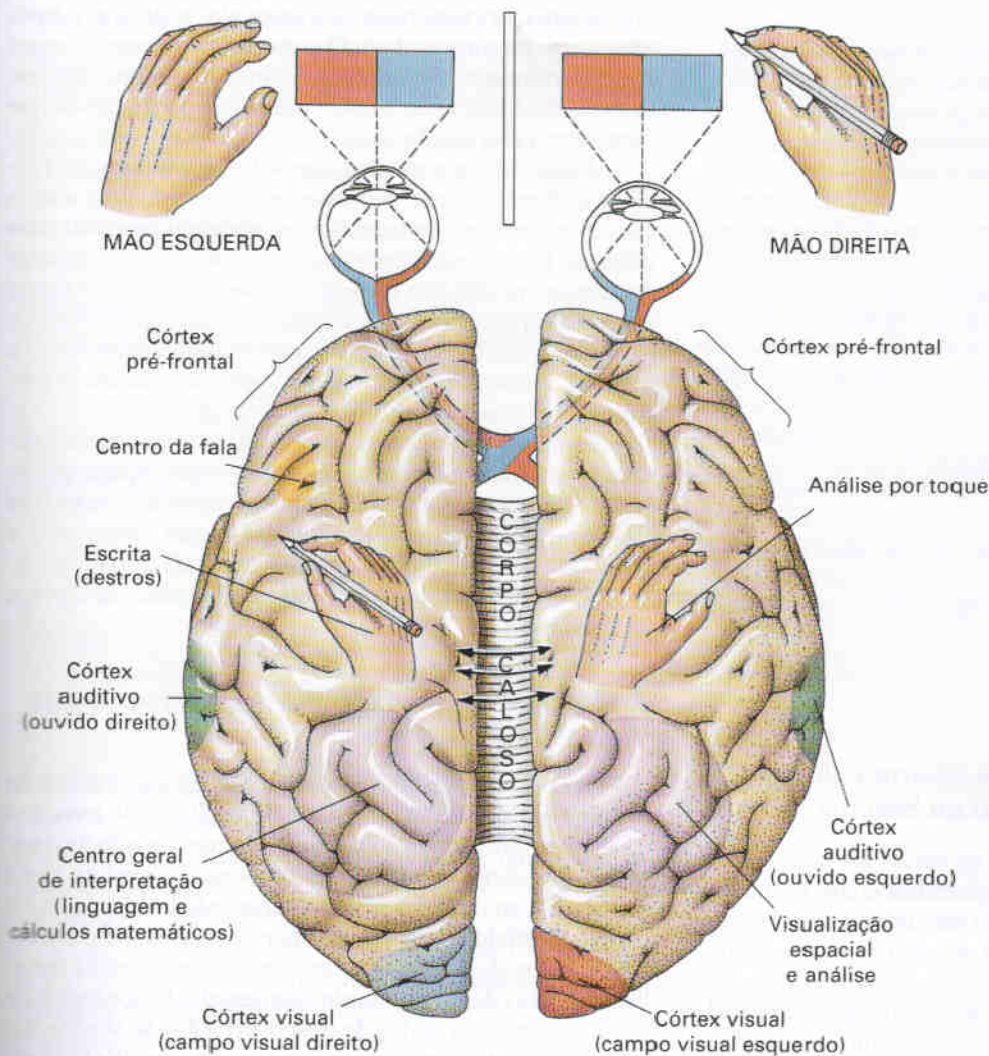
Como resultado dos métodos modernos em neurobiologia, nós temos descoberto que algumas doenças mentais com conceito de não serem tratáveis têm origem fisiológica. Em muitas instâncias, elas parecem resultar de anormalidades de liberação ou recepção de neurotransmissores, em diferentes partes do encéfalo. Por exemplo, a

...continuação da página 261



Dorothy tomou aspirina por três meses. Depois, um certo dia, ela teve um colapso em sua casa, e o lado esquerdo do seu corpo ficou paralisado. No hospital, os testes mostraram que ela tinha um coágulo que causou um acidente vascular cerebral. Foram feitos testes posteriores para ver a extensão do dano causado pela isquemia. Em um deles, o médico desenhou uma árvore e pediu a Dorothy que a copiasse. Ela fez um agrupamento de linhas que não se pareciam com uma árvore.

Questão 3: Baseado nos sintomas que ela apresenta, onde você imagina que o acidente vascular cerebral de Dorothy ocorreu, no hemisfério direito ou esquerdo?



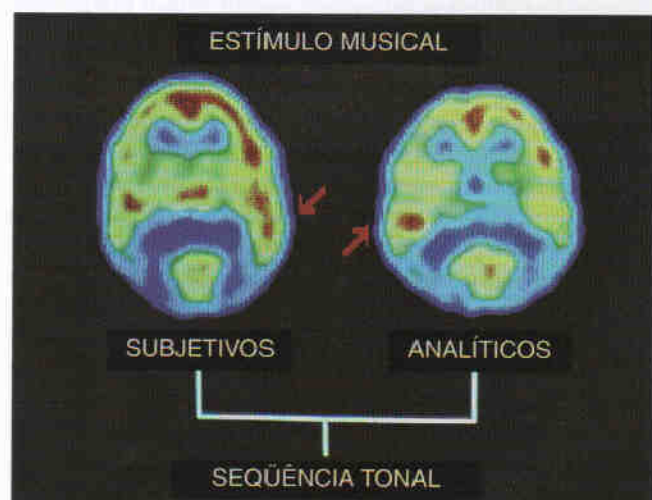
■ **Figura 9-12 Lateralização cerebral** As áreas funcionais nos dois hemisférios não são simétricas. As habilidades verbais e de linguagem estão concentradas no lado esquerdo do encéfalo, e as capacidades espaciais estão concentradas no lado direito. Existe troca de informações entre os dois hemisférios por meio das fibras do corpo caloso.

depressão, a desordem bipolar (doença maniaco-depressiva) e a esquizofrenia são agora tratadas como desequilíbrios químicos do encéfalo. A busca das bases biológicas destes distúrbios da função encefálica tem levado a um conjunto de novas drogas que trabalham com variados graus de efetividade.

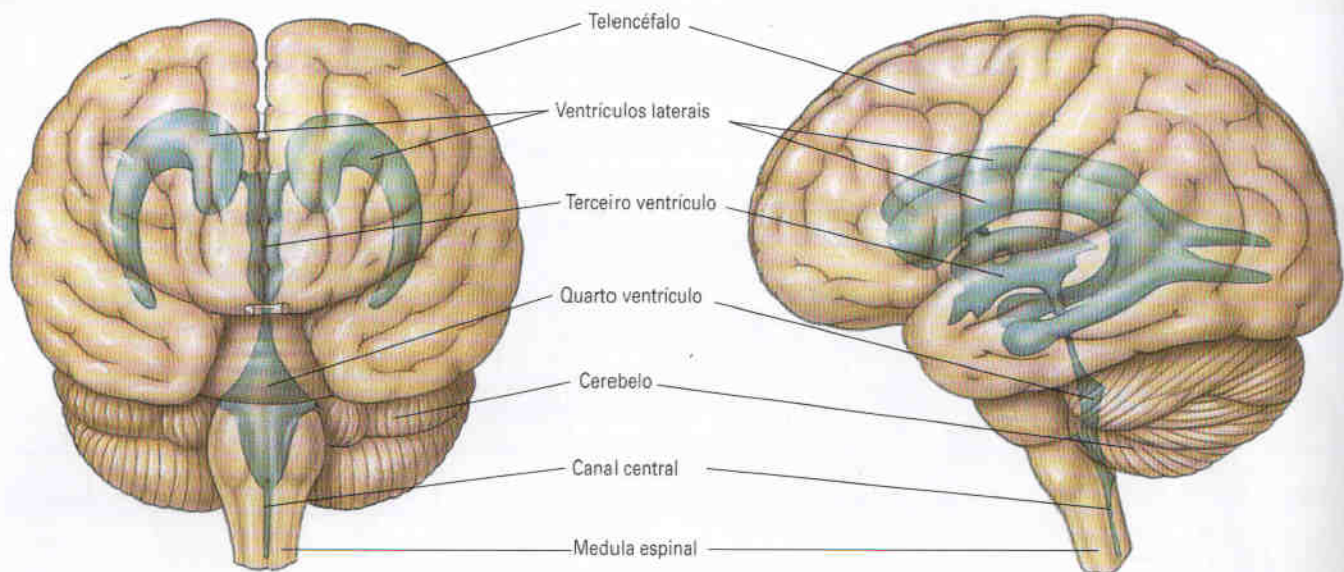
Entretanto, o uso destas drogas tem levantado questões éticas e morais, porque elas podem alterar a personalidade durante o processo de tratamento da doença. Um exemplo é a droga antidepressiva Prozac®, uma droga que impede a recaptação normal do neurotransmissor serotonina por neurônios pré-sinápticos. Como resultado da inibição da captação, ocorre um retardo da serotonina na fenda sináptica maior do que o usual, então a atividade dependente da serotonina dentro do sistema nervoso central aumenta. Ainda que o Prozac possa efetivamente aliviar a depressão, alguns pacientes deixam de usá-lo porque sentem alteração da personalidade.

Outra pesquisa sobre a função do encéfalo tem sido controversa, particularmente aquele procedimento sobre a sexualidade e o grau pelo qual este comportamento em geral é geneticamente determinado nos seres humanos. Não iremos nos aprofundar sobre qualquer um destes temas porque são complexos e exigem explicações mais

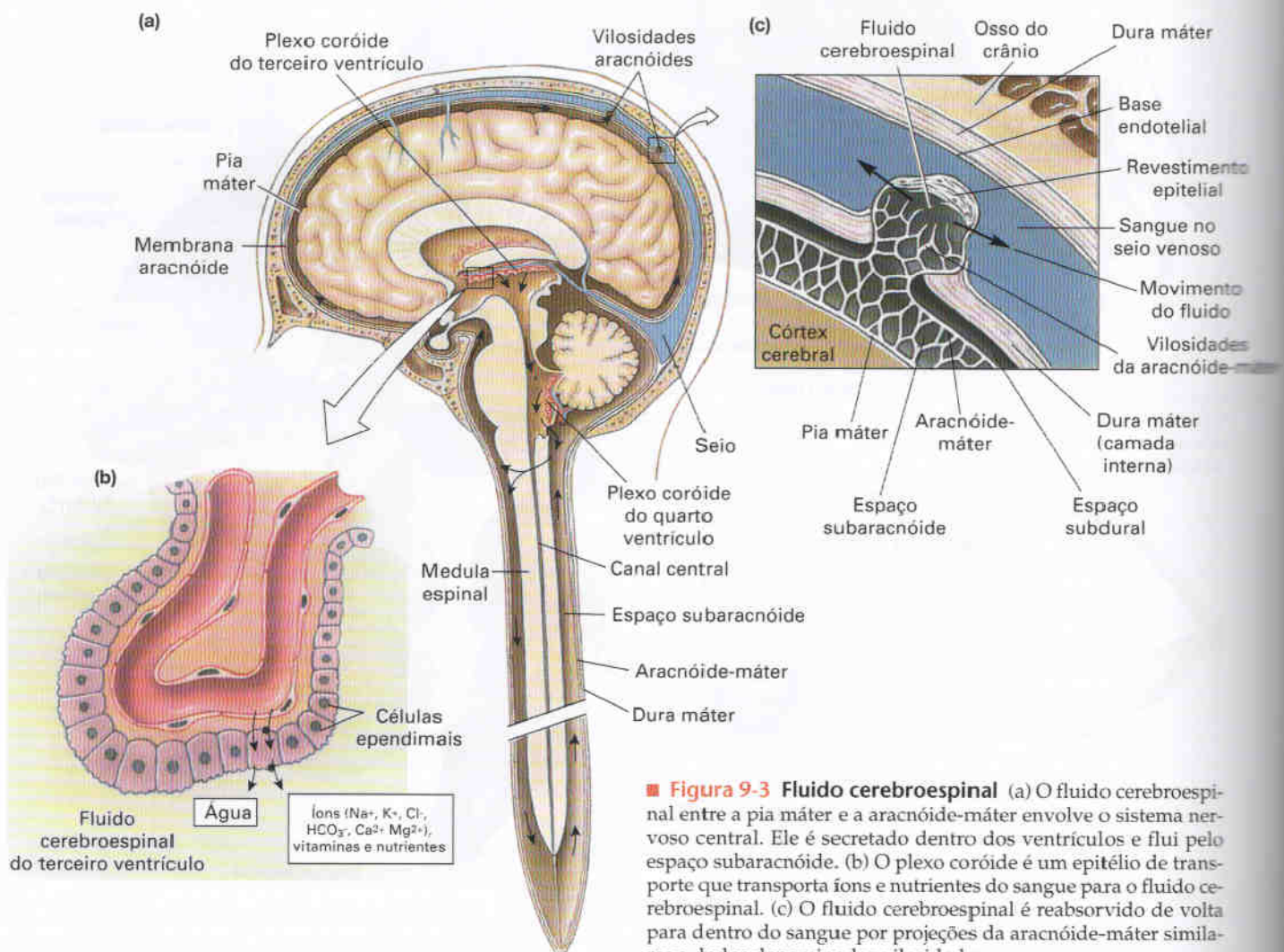
longas, entretanto, iremos observar brevemente alguns modelos recentes propostos para explicar os mecanismos que são a base das funções superiores do encéfalo.



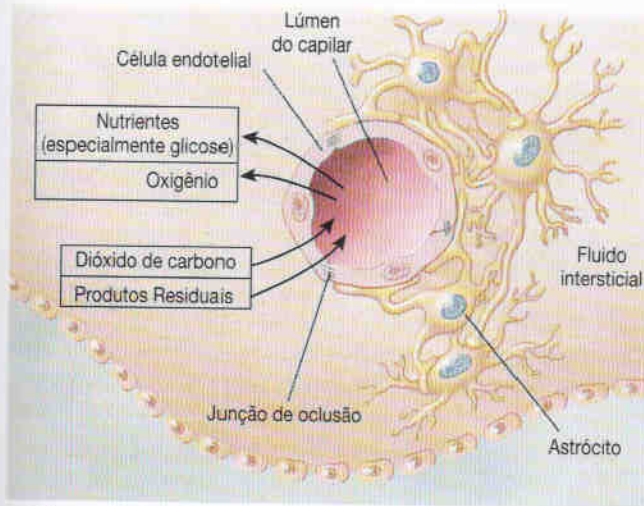
■ **Figura 9-13 Tomografia computadorizada de um encéfalo em atividade**



■ **Figura 9-2 Ventrículos do encéfalo** O primeiro e o segundo ventrículos formam os ventrículos laterais. O terceiro e o quarto ventrículos se estendem através do tronco encefálico e se conectam ao canal central da medula espinhal.



■ **Figura 9-3 Fluido cerebroespinal** (a) O fluido cerebroespinal entre a pia-máter e a aracnóide-máter envolve o sistema nervoso central. Ele é secretado dentro dos ventrículos e flui pelo espaço subaracnóide. (b) O plexo coróide é um epitélio de transporte que transporta íons e nutrientes do sangue para o fluido cerebroespinal. (c) O fluido cerebroespinal é reabsorvido de volta para dentro do sangue por projeções da aracnóide-máter similares a dedos denominadas vilosidades.



■ **Figura 9-4 A barreira hematoencefálica** As substâncias parácrinas secretadas pelos astrócitos estimulam o desenvolvimento de junções de oclusão nos capilares cerebrais e criam a barreira hematoencefálica. O movimento de material através da barreira hematoencefálica é regulado para proteger os neurônios de substâncias potencialmente perigosas no sangue.

indução do vômito, que irá remover o conteúdo do sistema digestório, caso a substância tenha sido ingerida.

Agora que vimos como o sistema nervoso central é protegido, vamos olhar brevemente as características anatómicas do encéfalo e da medula espinal.

Os Neurônios do Sistema Nervoso Central São Agrupados em Núcleos e Tratos

O sistema nervoso central, como o sistema nervoso periférico, é composto por neurônios e por células de suporte, células da glia. Os interneurônios não estendem-se para fora do sistema nervoso central. Os neurônios sensitivos e eferentes ligam os interneurônios do sistema nervoso central aos receptores periféricos e aos efetores.

Quando vistos em nível macroscópico, os tecidos do sistema nervoso central são descritos por sua cor. A parte

não mielinizada é a **substância cinzenta** que consiste de corpos dos neurônios, dendritos e terminais axônicos (ver Fig. 9-1d, g ■). Os corpos celulares estão associados de um modo organizado dentro do encéfalo e da medula espinal. Eles formam camadas em algumas partes do encéfalo ou agrupamentos de neurônios que possuem função similar. Estes agrupamentos de corpos celulares no encéfalo e na medula espinal são conhecidos como **núcleos**, e são usualmente identificados por nomes específicos.

A **substância branca** é feita principalmente por axônios com muito poucos corpos celulares. A sua cor pálida vem da camada de mielina que rodeia os axônios. Feixes de axônios que conectam diferentes regiões do sistema nervoso central são conhecidos como **tratos**. Os **tratos ascendentes** carregam principalmente informação sensitiva da medula espinal para o encéfalo. Os **tratos descendentes** carregam principalmente sinais eferentes (motores) do encéfalo para medula espinal. Os **tratos propriospinais** permanecem dentro da medula [*proprius*, dele mesmo]. Os **tratos** no sistema nervoso central são equivalentes aos **nervos** no sistema nervoso periférico.

■ A MEDULA ESPINAL

A medula espinal é o principal caminho da informação que flui para a frente e para trás entre o encéfalo e a pele, articulações e músculos do corpo. Além disso, a medula espinal contém redes neurais responsáveis pela locomoção. Se a medula espinal é lesionada, irá existir perda de sensação proveniente da pele e dos músculos como também perda da capacidade de controlar voluntariamente a musculatura (paralisia).

Os interneurônios da medula espinal levam informação sensitiva a partir de receptores periféricos para o encéfalo e comandos do encéfalo para os músculos e glândulas do corpo. Em muitos casos, os interneurônios também modificam a informação que passa através deles. Interneurônios medulares têm um papel crítico na coordenação do movimento (ver o Capítulo 13).

A medula espinal está dividida em quatro regiões (*cervical, torácica, lombar e sacral*), segundo as vértebras adjacentes correspondentes (Fig. 9-1a ■). Cada região é posteriormente dividida em segmentos, e cada segmento dá origem a pares bilaterais de **nervos espinais** ou medulares. Logo antes dos nervos medulares juntarem-se à medula espinal, eles dividem-se em duas ramificações denominadas **raízes** (Fig. 9-1d ■). A **raiz dorsal** de cada nervo da medula é especializada em carregar informações sensitivas. Os **gânglios da raiz dorsal**, intumescidos, são encontrados nas raízes dorsais antes que eles entrem na medula espinal, e contêm corpos celulares de neurônios sensitivos. A **raiz ventral** carrega informação do sistema nervoso central para os músculos e as glândulas.

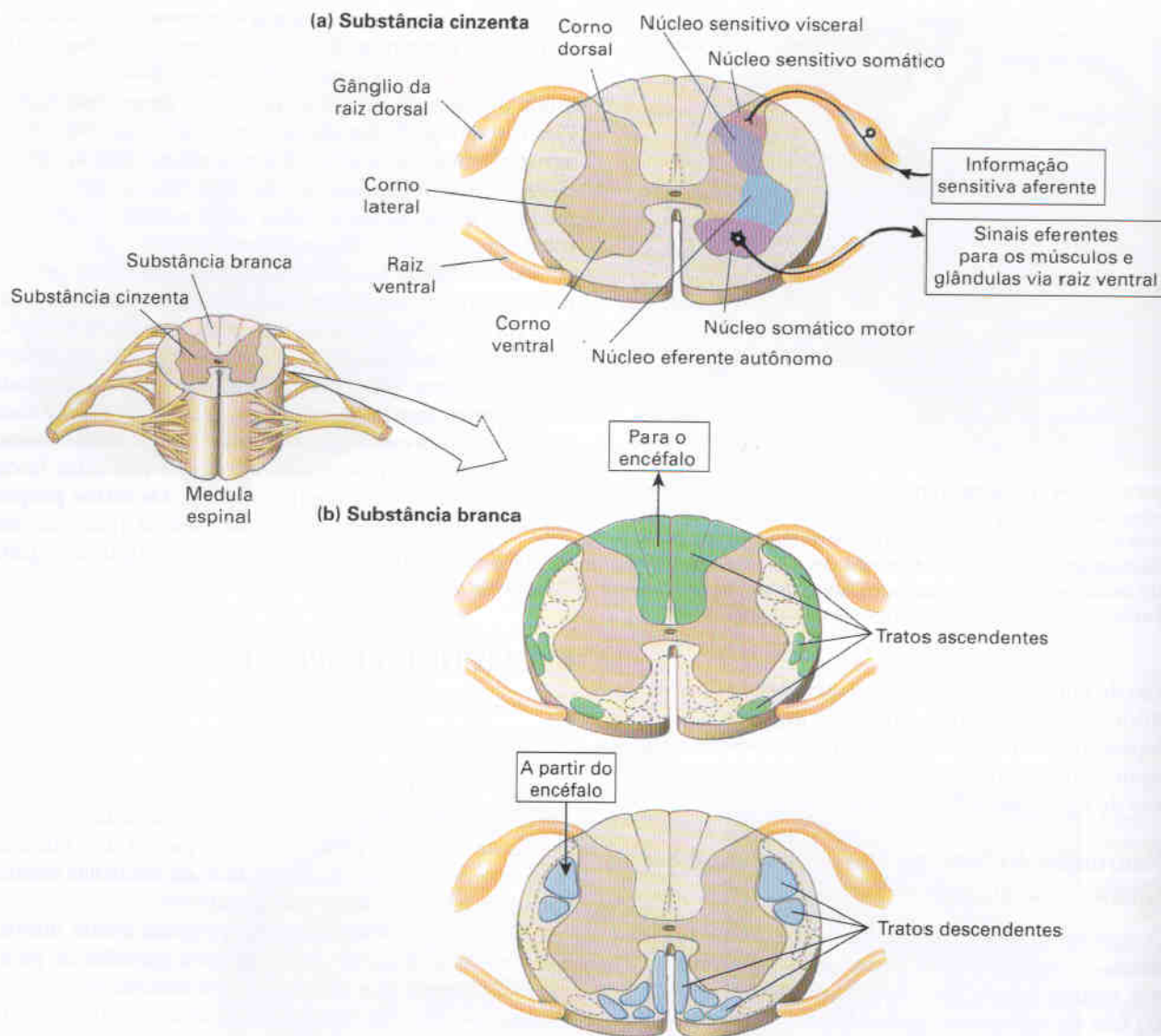
A secção transversal da medula espinal tem uma forma de borboleta ou da letra H, com a parte central feita de substância cinzenta e a parte circundante de substância branca (Fig. 9-5a ■). A cor da substância cinzenta vem dos corpos celulares dos neurônios. Os interneurônios no **corno dorsal** da substância cinzenta fazem sinapse com fibras sensitivas provenientes das raízes dorsais. Os cor-



...continuação da página 253

Um **acidente vascular cerebral (AVC)** é uma forma de doença cerebrovascular na qual vasos sanguíneos para o cérebro rompem-se (AVC hemorrágico) ou tornam-se bloqueados por coágulos de sangue e substâncias gordurosas denominadas placas (AVC isquêmico) [*ischēin*, suprimir + *-emia*, sangue]. A perda do fluxo sanguíneo para uma área do tecido cerebral priva as células de oxigênio, e elas perdem a sua função ou morrem. Frequentemente, ocorrem AVCs sem aviso prévio. Algumas vezes, entretanto, um ataque isquêmico transitório (AIT) ou uma série deles - leva a um princípio de AVC. De fato, estudos recentes observaram que AITs ocorrem em 30% das pessoas que tiveram posteriormente AVCs completos.

Questão 1: Você acha que as células do encéfalo de Dorothy morreram como resultado do ataque isquêmico transitório (AIT)? Explique.



■ **Figura 9-5 Especialização da medula espinal** As duas figuras representam regiões diferentes da medula espinal. (a) Corpos celulares (núcleos) no corno dorsal recebem informações sensitivas somáticas e viscerais. Neurônios eferentes que levam sinais para os músculos e glândulas são organizados dentro de núcleos somáticos motores e autônomos. Estas áreas são mostradas aqui somente em um lado, mas existem em ambos os lados. (b) A substância branca consiste de tratos ascendentes que levam informações sensitivas para o encéfalo e tratos descendentes que levam comandos para os órgãos efetores.

pos celulares destes interneurônios são organizados em dois núcleos distintos, um para a informação somática e o outro para a informação visceral. Similarmente, os corpos celulares dos neurônios levando sinais eferentes para os músculos e glândulas são organizados em núcleos somáticos motores e núcleos autônomos. As fibras eferentes saem da substância cinzenta pelo **corno ventral**.

A substância branca da medula espinal é o equivalente biológico de cabos de fibra ótica que as companhias telefônicas utilizam nos sistemas de comunicação. A substância branca pode ser dividida em um número de **colunas** compostas por tratos de axônios que transferem a informação que sobe e desce pela medula. Tratos ascendentes que trazem informação sensitiva para o encéfalo ocupam as porções dorsal e laterais externas da medula espinal (Fig. 9-5b ■). Os tratos descendentes que carregam informações para os órgãos efetores ocupam a posição ventral e porções laterais interiores da substância branca.

Nem toda a informação dos receptores periféricos deve ir para o encéfalo. A medula espinal tem função própria e ela mesma é um centro de integração de reflexos simples.

- ✓ Quais são as diferenças entre os cornos, raízes, colunas e tratos da medula espinal?
- ✓ Se uma raiz dorsal da medula espinal for cortada, qual função será interrompida?

■ O ENCÉFALO

Milhares de anos atrás, Aristóteles declarou que o coração era o local da alma. Entretanto, a maioria das pessoas concorda que o encéfalo é o órgão que dá à espécie humana os seus atributos únicos. O encéfalo humano adulto pesa cerca de 1400 g e contém um número estima-



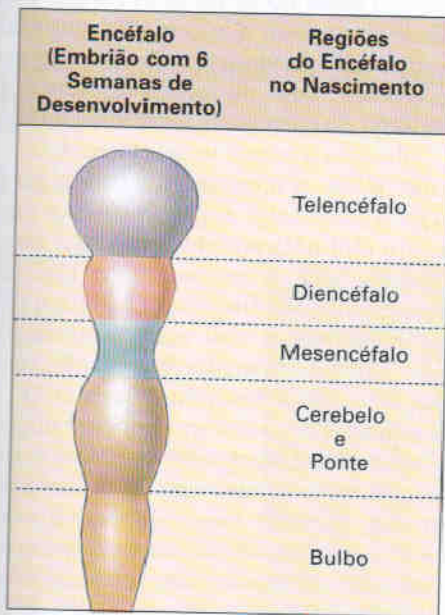
...continuação da página 259

Dorothy foi surpreendida quando o seu médico prescreveu uma dose diária de meia aspirina. O ácido acetilsalicílico, que é o ingrediente ativo da aspirina, é um agente anticoagulante. "Em outras palavras", disse ele, "a aspirina ajuda as células do sangue a afinarem evitando a coagulação". Ele também perguntou a Dorothy sobre os fatores de risco controláveis para o derrame: a pressão arterial alta, as concentrações altas de colesterol, o alto consumo de álcool e o tabagismo. Dorothy disse que não fumava ou bebia, mas que ela tinha pressão alta e concentrações altas de colesterol. Ela iniciou tratamento para baixar a pressão arterial e recebeu instruções sobre a dieta para baixar as concentrações de colesterol.

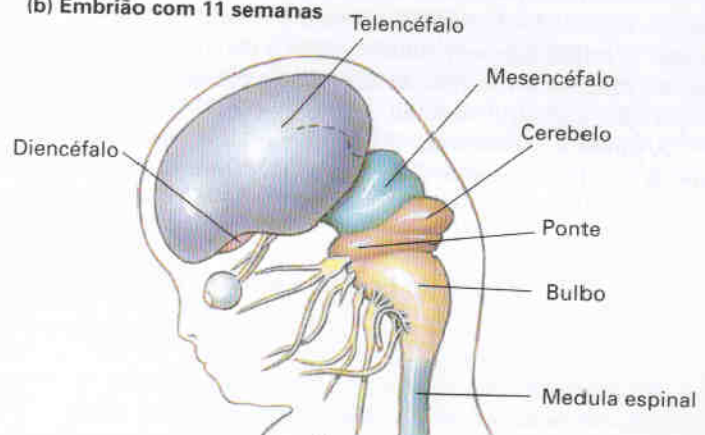
Questão 2: Explique como a aspirina previne o acidente vascular cerebral.

do de 10^{12} neurônios. Se for considerado que cada um destes milhões de neurônios pode receber mais de 200.000 sinapses, o número de possíveis conexões neuronais é inimaginável. Apesar deste tremendo potencial para a variabilidade, o sistema nervoso central é notavelmente organizado.

(a)



(b) Embrião com 11 semanas



(c) Encéfalo completamente desenvolvido

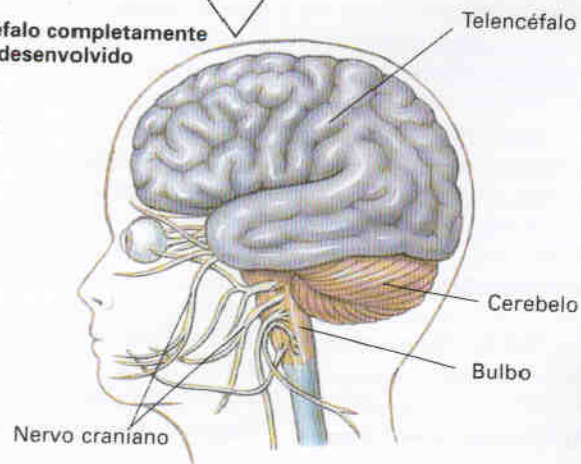


Figura 9-6 Desenvolvimento do encéfalo (a) No embrião de 6 semanas, as diferentes regiões do encéfalo possuem tamanho igual. (b) Por volta da 11ª semana do desenvolvimento embrionário, o crescimento do telencéfalo é notavelmente mais rápido do que o de outras partes do encéfalo. (c) No encéfalo do adulto, o telencéfalo recobre a maioria das outras regiões do encéfalo. Seu rápido crescimento e confinamento dentro da estrutura rígida do crânio força o desenvolvimento das convoluções, que formam sulcos na sua superfície.

O encéfalo humano é compartimentalizado em diferentes regiões com diferentes funções. Ele também tem mecanismos de salvaguarda em caso de falha. Uma única função pode ser feita por mais de uma região (uma característica conhecida como *processamento paralelo*), e existe um certo grau de plasticidade nas redes, de modo que a função de uma região lesada pode ser muitas vezes realizada por outras seções do encéfalo.

Microscopicamente, o encéfalo contém dois elementos neurais: (1) corpos celulares dos neurônios, alguns dos quais são especializados em secreção de neuro-hormônios, e (2) **fibras nervosas** (axônios) organizadas em feixes.

Quando visto intacto, de perfil, o encéfalo humano pode ser grosseiramente dividido em tronco encefálico, cerebelo e cérebro (Fig. 9-1f ■). O **cérebro** [*cerebrum*] é a estrutura maior e mais evidente que vemos quando observamos o encéfalo humano. No embrião inicial, a área que irá tornar-se o cérebro não é muito maior que as outras regiões encefálicas (Fig. 9-6a ■). Mas, ao longo do desenvolvimento, o crescimento do cérebro é muito maior que o de outras regiões (Fig. 9-6b ■). Quando visto em secção sagital, o cérebro adulto está rodeando pela cavidade dos ventrículos e muitas das estruturas do tronco encefálico e do diencefalo (Fig. 9-1f ■). A Tabela 9-1 resume as áreas do encéfalo e suas principais funções.

O Tronco Encefálico Contém Centros para Muitas Funções Involuntárias

O tronco encefálico é uma extensão da medula espinal e está dividido em três partes principais: o bulbo, a ponte e o mesencéfalo (Fig. 9-6b ■). O tronco encefálico também contém o terceiro e o quarto ventrículos. A maioria dos nervos cranianos emerge do tronco encefálico (Tabela 9-2).

Os nervos cranianos carregam informação sensitiva e motora da cabeça e pescoço. Adicionalmente, o nervo craniano X, o **nervo vago** [*vagus*, vaguear], carrega tanto fibras sensitivas quanto motoras para muitos órgãos internos. Os nervos cranianos estão descritos de acordo com as fibras sensitivas, fibras eferentes, ou ambas (nervos mistos) que contêm.

✓ Usando a informação da Tabela 9-2, descreva as atividades que você pediria que um paciente realizasse para testar as funções do nervo craniano.

O **bulbo** é a transição da medula espinal para o encéfalo. Anatomicamente, ele contém *tratos de fibras corticoespinais* que convergem informações entre o córtex encefálico e a medula espinal. Muitos dos tratos corticoespinais cruzam para o lado oposto do corpo na região do bulbo conhecida como **pirâmide**. Como resultado deste cruzamento, cada lado do encéfalo controla o lado oposto do corpo. O bulbo também contém centros de controle para muitas funções involuntárias tais como a pressão arterial, respiração, engolir e vomitar.

A **ponte** é a protrusão do bulbo no lado ventral do tronco encefálico, abaixo do mesencéfalo. Como a função

primária é a de atuar como relé de informações entre o encéfalo e o cerebelo, a ponte frequentemente é agrupada junto ao cerebelo. A ponte também coordena o controle da respiração ao longo dos centros no bulbo.

O **mesencéfalo** [*mesos*, meio], é uma área relativamente pequena entre o tronco encefálico inferior e o diencéfalo. Sua função primária é o controle do movimento dos olhos, mas ele também libera sinais para reflexos auditivos e visuais.

Correndo através do tronco encefálico está a **formação reticular** (também conhecida como *sistema de ativação reticular*), grupos difusos de neurônios que provavelmente constituem a parte filogeneticamente mais velha do encéfalo. O nome *reticular* vem literalmente de “rede” e deve-se ao entrecruzamento de axônios que se ramificam profusamente dentro das seções superiores do encéfalo e dentro da medula espinal. A formação reticular é melhor conhecida pelo seu papel no despertar e no sono, mas em anos recentes também tem sido demonstrado que esta região está envolvida no controle do tônus muscular, nos reflexos de estiramento, respiração, na regulação da pressão arterial e na modulação da dor.

O Cerebelo Coordena o Movimento

O nome **cerebelo** [adjetivo, *cerebelar*] quer dizer “pequeno encéfalo”, e, realmente, a maioria dos neurônios do encéfalo estão no cerebelo. A função especializada do cerebelo é processar a informação sensorial e coordenar a execução do movimento. O estímulo sensitivo dentro do cerebelo vem de receptores somáticos localizados na periferia do corpo e de receptores de equi-

TABELA 9-1 Partes do Encéfalo e suas Principais Funções

Cérebro

■ Córtex cerebral	
Campos sensitivos	Percepção
Áreas motoras	Movimento muscular esquelético
Áreas de associação	Integração da informação e direção do movimento voluntário
■ Gânglio basal	Movimento
■ Sistema límbico	
Amígdala	Emoção e memória
Hipocampo	Aprendizagem e memória

Diencéfalo

■ Tálamo	Centro de integração e relé
■ Hipotálamo	Homeostase e comportamentos direcionados (ver Tabela 9-3)
■ Glândula pineal	Secreção da melatonina

Cerebelo

Coordenação do movimento

Tronco encefálico

■ Mesencéfalo	Movimento dos olhos
■ Ponte	Relé; coordenação da respiração
■ Bulbo	Controle de funções involuntárias
■ Formação reticular	Vigília, sono, tônus muscular e modulação da dor

TABELA 9-2 Os Nervos Cranianos

Número	Nome	Tipo	Função
I	Olfatório	Sensitivo	Informação olfatória (cheiro) a partir do nariz
II	Óptico	Sensitivo	Informação visual a partir dos olhos
III	Oculomotor	Motor	Movimento dos olhos
IV	Troclear	Motor	Movimento dos olhos
V	Trigeminal	Misto	Informação sensitiva a partir da face; sinais motores para a mastigação
VI	Abducente	Motor	Movimento dos olhos
VII	Facial	Misto	Informação sensitiva para o gosto; sinais eferentes para o choro e glândulas salivares, expressão facial
VIII	Vestibulococlear	Sensitivo	Audição e equilíbrio
IX	Glossofaríngeo	Misto	Informações sensitivas da cavidade oral, baro e quimiorreceptores nos vasos sanguíneos; sinais eferentes para a deglutição e para as glândulas salivares parótidas
X	Vago	Misto	Informações sensitivas e eferentes para muitos órgãos internos, músculos e glândulas
XI	Acessório	Motor	Músculos da cavidade oral, alguns músculos do pescoço e dos ombros
XII	Hipoglosso	Motor	Músculos da língua

librio e balanço localizados na orelha interna. O cerebelo também recebe estímulo motor de neurônios localizados no córtex encefálico. A função do cerebelo é descrita em maior detalhe no Capítulo 13.

O Diencefalo Contém os Centros da Homeostase

O **diencefalo**, ou “entre o encéfalo”, fica entre o tronco encefálico e o cérebro (Fig. 9-7 ■). Ele é composto por duas seções principais, o **tálamo** e o **hipotálamo**. O diencefalo também contém a **glândula pineal**, uma pequena glândula endócrina que secreta o hormônio **melatonina** [p. 208]. A maior parte do diencefalo está ocupada por pequenos núcleos que compõem o **tálamo** [*thalamus*, quarto de dormir; adjetivo, *talâmico*].

O **tálamo** é frequentemente descrito como um relé porque a maioria de todas as informações sensitivas das partes inferiores do sistema nervoso central é transmitida por meio do tálamo para o córtex encefálico. Mas, semelhante à medula espinal, o tálamo pode mudar a informação que passa através dele, sendo um centro de integração como também uma estação de retransmissão. O tálamo recebe fibras sensitivas do trato óptico, das orelhas, da medula espinal e projeta fibras para o cérebro.

O **hipotálamo** encontra-se debaixo do tálamo. O ramo da hipófise e o tecido neuroendócrino da neurohipófise estão interligados a esta região do diencefalo [p. 198]. O hipotálamo contém vários centros que direcionam o comportamento, tais como o comportamento de fome e saciedade, e também toma parte na homeostase corporal. Seus nervos controlam muitas funções do sistema autônomo e uma variedade de funções endócrinas (Tabela 9-3). Por exemplo, as células neuroendócrinas do hipotálamo secretam neuro-hormônios que controlam a liberação dos hormônios da adenohipófise.

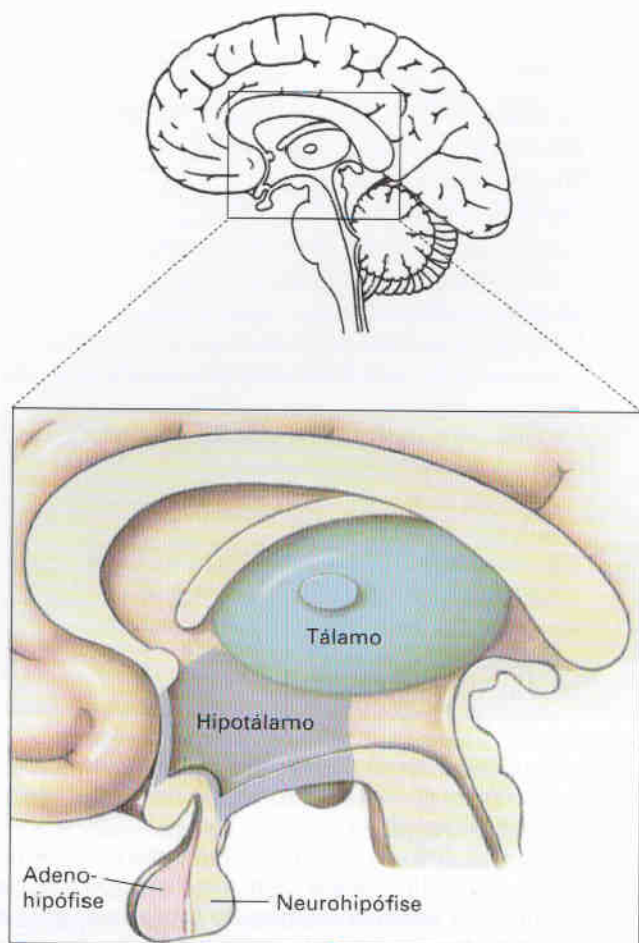
O hipotálamo recebe estímulo de múltiplas origens incluindo o córtex encefálico, a formação reticular e vários receptores sensitivos. Suas respostas vão ao tálamo e finalmente para vias efetoras múltiplas. A maioria das vias do hipotálamo são bidirecionais, com duas exceções. A via descendente leva neuro-hormônios do hipotálamo para a neurohipófise. A via ascendente traz informações da retina para o **núcleo supraquiasmático**. Esta região do hipotálamo parece ser o centro do relógio biológico que cria os ritmos circadianos do corpo [p. 175].

O Cérebro É o Local das Funções Encefálicas Superiores

O **cérebro** (telencefalo) (Fig. 9-8 ■) preenche a maior parte da cavidade craniana. Ele é composto por dois hemisférios conectados através do **corpo caloso** (ver Fig. 9-12 ■). Esta conexão assegura que os dois hemisférios se comuniquem e cooperem um com o outro. Cada hemisfério encefálico está dividido em quatro lobos, denominados pelos ossos do crânio sob os quais eles estão localizados: **frontal**, **parietal**, **temporal** e **occipital**.

A superfície do encéfalo dos seres humanos e de outros primatas tem sulcos com a aparência de uma noz. Durante o desenvolvimento, o encéfalo cresce mais rapidamente do que o crânio que o rodeia, fazendo com que o tecido fique enrolado nele mesmo para se adaptar ao pequeno volume. O grau de enrolamento do encéfalo está diretamente relacionado com o nível de processamento do qual o encéfalo é capaz; mamíferos menos avançados, tais como os roedores, têm encéfalo com superfície relativamente lisa. O encéfalo humano é tão convoluto que se ele fosse esticado em uma superfície lisa, seria três vezes maior e precisaria de uma cabeça do tamanho de uma bola de futebol.

O interior do cérebro contém três grupos de núcleos (corpos celulares): o gânglio basal, a amígdala e o hipo-



■ **Figura 9-7 O diencefalo** O diencefalo está entre o tronco encefálico e o cérebro. Ele é composto pelo tálamo, que é um relé para a informação que vai para e sai do cérebro, e pelo hipotálamo, um centro para muitos reflexos homeostáticos. A hipófise parece ser uma extensão do hipotálamo, mas a adenohipófise é na verdade uma glândula endócrina que se desenvolveu do mesmo epitélio que o do céu da boca.

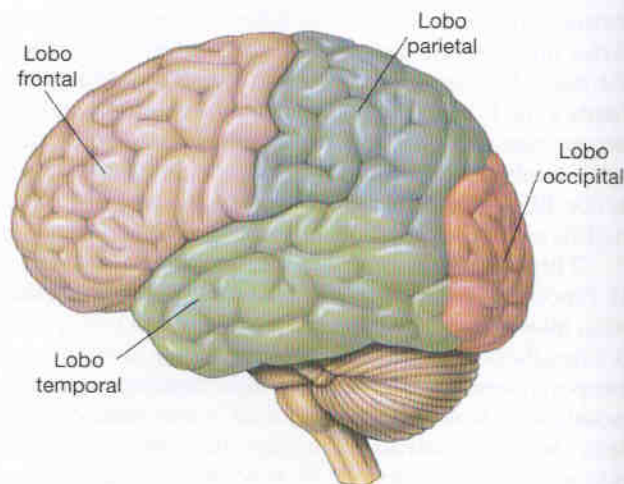
campo. O **gânglio basal** (também conhecido como *corpus striatum*) está envolvido no controle do movimento. A amígdala e o hipocampo são parte do **sistema límbico**, uma região do encéfalo que é rodeada pelo tronco encefálico (Fig. 9-9 ■). O sistema límbico provavelmente representa a região mais primitiva do cérebro. Ele atua ligando as funções cognitivas superiores como a razão, e respostas emocionais primitivas, como o medo. A **amígdala** está relacionada com a emoção e a memória; o **hipocampo**, com a aprendizagem e a memória.

Organização do Córtex Cerebral A camada mais externa dos neurônios do encéfalo, com somente uns poucos milímetros de espessura, é denominada **córtex cerebral** [*cortex*, *cortiça*, *casca de árvore*, adjetivo: *cortical*]. Dentro desta camada estão as funções superiores do nosso encéfalo, tais como o raciocínio. Os neurônios do córtex estão arranjados em camadas horizontais anatomicamente distintas e colunas verticais funcionalmente distintas. Se

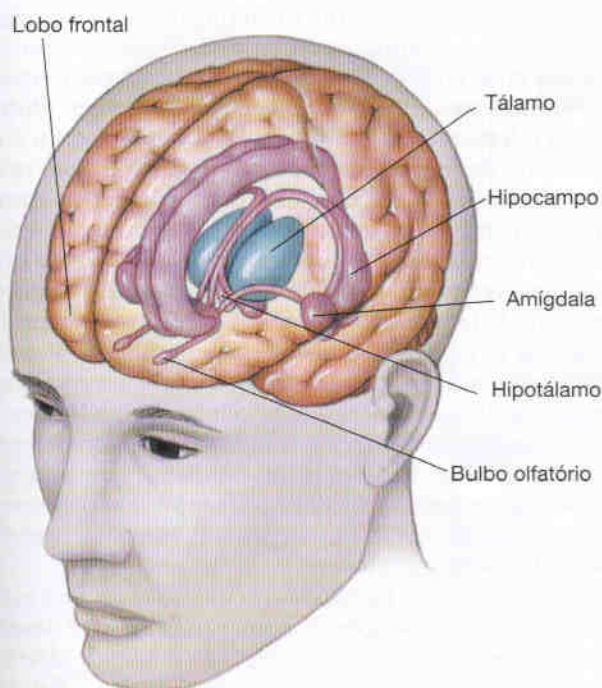
TABELA 9-3 Funções do Hipotálamo

1. Ativação do sistema nervoso simpático
 - Controle da liberação de catecolaminas da medula da adrenal (reação de luta-ou-fuga)
 - Ajuda a manter as concentrações de glicose no sangue por meio de efeitos sobre o pâncreas endócrino
2. Manutenção da temperatura corporal
 - Tremor e transpiração
3. Controle da osmolaridade corporal
 - Comportamento de sede e de ingestão de líquidos
 - Secreção de vasopressina
4. Controle das funções reprodutivas
 - Secreção da oxitocina (contrações uterinas e liberação do leite)
 - Controle de hormônios tróficos da adenohipófise, o FSH e o LH
5. Controle da ingestão alimentar
 - Centro da saciedade
 - Centro da fome
6. Interage com o sistema límbico para influenciar comportamentos e emoções
7. Influencia o centro de controle cardiovascular no bulbo
8. Secreta hormônios tróficos que controlam a liberação de hormônios da adenohipófise

você olhar a seção microscópica do córtex, irá ver que os neurônios estão arranjados em seis camadas paralelas à superfície (Fig. 9-1g ■). As colunas funcionais do encéfalo não são tão morfológicamente óbvias, mas têm sido identificadas a partir de registradores eletrofisiológicos. A informação que chega a uma única fibra é transmitida verticalmente enquanto cada neurônio faz sinapse com a próxima camada. A informação se espalha de modo lateral e está limitada a poucos milímetros, criando colunas verticais de transferência de informação. Algumas das melhores descrições da função da coluna cortical vieram do estudo do sistema visual.



■ **Figura 9-8 O cérebro** O cérebro possui quatro lobos em cada metade, ou hemisfério. Os lobos são nomeados segundo os ossos do crânio sob os quais se localizam.



■ **Figura 9-9 O sistema límbico** O sistema límbico é uma seção do interior do cérebro que rodeia o tronco cerebral. Estruturas do sistema límbico têm sido associadas com a aprendizagem, a memória e a emoção.

O córtex cerebral contém três especializações funcionais: áreas (*campos*) sensitivas que comandam a percepção, áreas motoras que comandam o movimento, e regiões conhecidas como *áreas de associação* (córtices de associação) que integram a informação e comandam os comportamentos voluntários (Fig. 9-10 ■). Essas áreas funcionais não correspondem necessariamente aos lobos anatômicos, mas

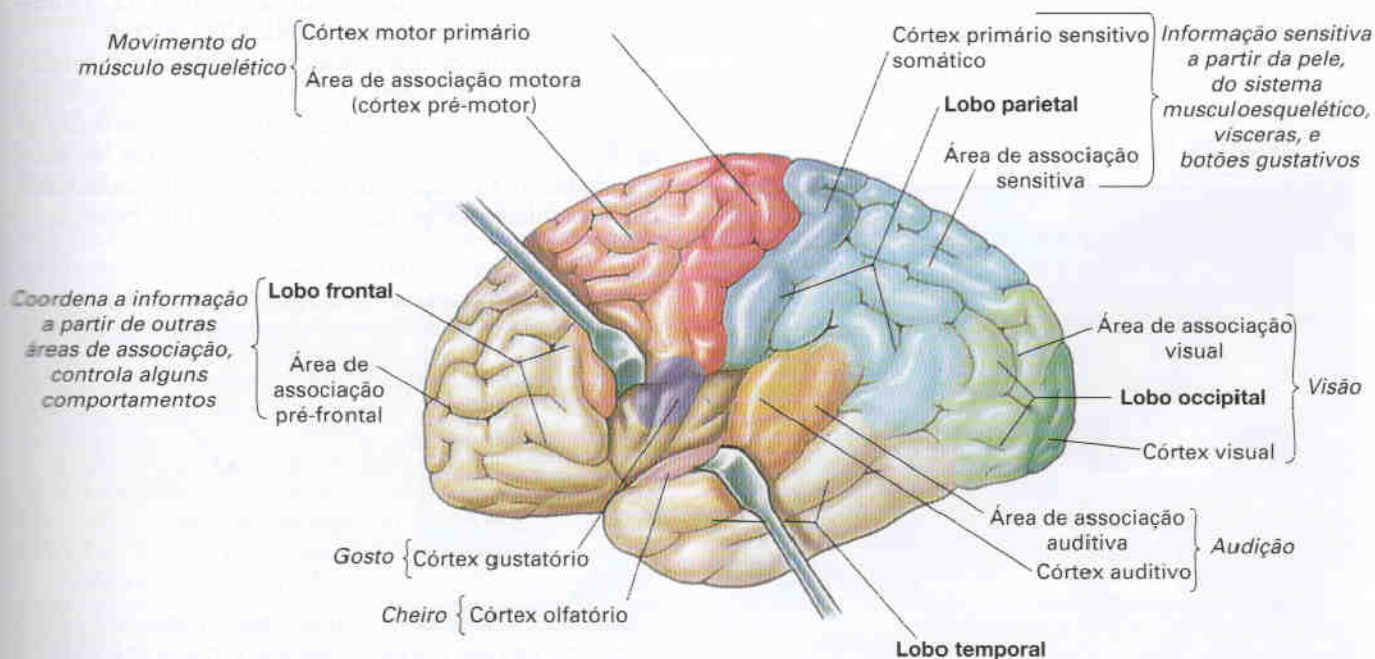
têm sido identificadas por estudos experimentais e observações de pacientes com várias lesões cerebrais.

Áreas sensitivas incluem regiões de percepção das sensações a partir de receptores periféricos bem como de regiões devotadas à visão, audição e olfato. O **córtex primário sensitivo somático** no lobo parietal recebe informação sensitiva da pele, do sistema musculoesquelético, das vísceras e dos botões gustativos. Dano nesta parte do encéfalo leva à redução na sensibilidade da pele do lado oposto do corpo, já que as fibras sensitivas cruzam para o lado oposto da linha média quando sobem através do bulbo.

O **córtex visual**, localizado no lobo occipital, recebe informações a partir dos olhos, e o **córtex auditivo**, localizado no lobo temporal, recebe informações a partir das orelhas. O **córtex olfatório**, uma pequena região no lobo temporal, recebe estímulo a partir de quimiorreceptores presentes no nariz. O **córtex gustatório** no lobo parietal recebe informação sensitiva dos botões gustativos.

As **áreas motoras**, ou **córtices motores primários**, presentes no lobo frontal, processam a informação do movimento do músculo esquelético e têm um papel fundamental nos movimentos voluntários. Se uma parte da área motora for danificada por um acidente vascular cerebral, o resultado será uma paralisia no lado oposto do corpo. O lado esquerdo do encéfalo controla os movimentos do lado direito do corpo e vice-versa. As vias descendentes do córtex motor cruzam para o lado oposto do corpo quando elas passam pelo bulbo.

As áreas de associação integram a informação sensitiva tais como as informações somáticas, visuais e o estímulo auditivo em percepção. A **percepção** é a interpretação do encéfalo das informações sensitivas, e o estímulo percebido pode ser muito diferente do estímulo real. Por exemplo, os fotorreceptores dos olhos recebem ondas de luz em diferentes frequências, mas eles percebem as dife-



■ **Figura 9-10 Áreas funcionais do córtex cerebral** O córtex cerebral é especializado em áreas sensitivas para a percepção, áreas motoras que direcionam o movimento e áreas de associação que integram a informação.