

CÉLULAS HORIZONTAIS Há outra classe de neurônios na retina, denominada células horizontais. Esses neurônios modulam o fluxo de informação dentro da retina ao conectar as células “verticais” lateralmente. Estas são as chamadas células *horizontais* e *amácrinas*. As primeiras mediam interações entre as células receptoras e as bipolares, enquanto as células amácrinas mediam as interações entre as células bipolares e ganglionares. As células horizontais e amácrinas são essenciais para conquistar a sensibilidade de contraste. Apesar de parecer que há interconexões complexas entre as células receptoras e outros neurônios antes do *output* final da célula ganglionar ser alcançado, os tratos e as funções de classes diferentes de células são simples.

Vamos olhar o trato da célula bipolar. Há dois tipos de tratos que envolvem células bipolares, o “direto” e o “lateral”. No trato direto, um cone, por exemplo, faz uma conexão direta com a célula bipolar, que faz uma conexão direta com a célula ganglionar. No trato lateral, a atividade dos cones é transmitida para as células ganglionares laterais a eles por meio das células horizontais ou amácrinas. A Figura 3.11 mostra essas possibilidades organizacionais (Dowling, 1987).

No trato direto, cones (ou bastonetes) conectam diretamente às células bipolares com as áreas receptoras centradas ou não centradas. O **campo receptor** de uma célula é a área específica da retina na qual a célula é sensível quando aquela parte da retina é iluminada. O campo receptor pode ser excitatório ou inibitório, aumentando ou diminuindo o potencial de membrana da célula. Os campos receptores das células bipolares (e das células ganglionares) são circulares. No centro da retina, os campos receptores são pequenos, enquanto na periferia os campos receptores são grandes. O termo *centrado* significa que a célula tem uma porção central excitatória do campo receptor, com uma área ao redor inibitória. O termo *não centrado* refere-se ao caso oposto com um centro inibitório e ao redor excitatório (Dowling, 1987).

Como as células adotam as características antagonistas circunjacentes? Aparentemente, as células horizontais na área circunjacente ao campo receptor (CR) das células bipolares fazem conexões aos cones no centro da área. Quando a luz brilha na periferia do campo receptor, as células horizontais inibem os cones adjacentes a eles. Cada tipo de célula bipolar faz, então, uma sinapse com o tipo correspondente de célula ganglionar: centrada e não centrada, e faz conexões excitatórias com essa célula ganglionar.

Células centradas oferecem poucos potenciais de ação no escuro e são ativadas quando seus CR são iluminados. Quando a periferia do CR das células centradas é iluminada, ela inibe o efeito da estimulação do centro. As células ganglionares não centradas, da mesma forma,

mostram inibição quando a luz é direcionada ao centro de seu CR e disparam em um ritmo rápido, logo após a luz ter sido desligada. Elas também são ativadas se a luz é direcionada apenas à periferia de seu CR.

Células ganglionares também são influenciadas pela atividade das células amácrinas. Muitas células amácrinas funcionam de modo similar às células horizontais, transmitindo estímulos inibitórios de células bipolares próximas para as células ganglionares, aumentando a sensibilidade de contraste.

Esses dois tipos de tratos (centrados e não centrados) de processamento da informação da retina são dois exemplos de *processamento distribuído em paralelo* de informação similar dentro do sistema nervoso. Falamos de uma *inibição centro/adjacência* similar nos campos receptores dos receptores cutâneos. Qual é o propósito desse tipo de inibição? Ao que parece, é muito importante na detecção de contrastes entre objetos e não na intensidade absoluta de luz produzida ou refletida pelo objeto. Essa inibição permite detectar as bordas dos objetos facilmente. É muito importante na locomoção, quando estamos descendo escadas e precisamos ver o limite dos degraus. Também é muito importante na função de manipulação, para que sejamos capazes de determinar a forma exata de um objeto para preensão.

As células ganglionares enviam seus axônios, por meio do nervo óptico, para três regiões diferentes no cérebro, o núcleo geniculado lateral, o pré-tectal e o colículo superior (Wurtz e Kandel, 2000a). A Figura 3.11 mostra as conexões ao núcleo geniculado lateral do tálamo.

Tratos visuais centrais

NÚCLEO GENICULADO LATERAL Para compreender quais partes da retina e do campo visual estão representadas nessas diferentes áreas do cérebro, vamos discutir primeiramente a configuração dos campos visuais e da hemirretina. A metade esquerda do campo visual projeta a metade nasal (medial — ao lado do nariz) da retina do olho esquerdo e a metade temporal (lateral) da retina do olho direito. O campo visual direito projeta a metade nasal da retina do olho direito e a metade temporal da retina do olho esquerdo (Wurtz e Kandel, 2000a).

Portanto, os nervos ópticos dos olhos esquerdo e direito deixam a retina no disco óptico, na parte posterior. Eles caminham até o quiasma óptico, onde os nervos de cada olho se juntam, e os axônios do lado nasal dos olhos cruzam, enquanto os do lado temporal não cruzam. Nesse ponto, o nervo óptico se torna o trato óptico. Devido a esse rearranjo dos nervos ópticos, o trato óptico esquerdo tem um mapa do campo visual direito. Isso é semelhante ao encontrado no sistema somatossensorial, no qual as informações do lado oposto do corpo são representadas no tálamo e no córtex.

Um dos alvos das células no trato óptico é o núcleo geniculado lateral (NGL) no tálamo. O NGL tem seis camadas de células, que mapeiam o campo visual contralateral. As células ganglionares de diferentes áreas projetam em pontos específicos do NGL, mas assim como nos mapas somatossensoriais do corpo, certas áreas são representadas de forma mais enfática do que outras. A fovea da retina, que utilizamos para visão de alta acuidade, é representada em um grau muito mais alto do que a área periférica. Cada camada do NGL recebe estímulos de um único olho. As duas primeiras camadas (as mais ventrais) são as camadas *magnocelulares* (células grandes), e as camadas 4 a 6 são as camadas *parvocelulares* (células pequenas). As células de projeção de cada camada enviam axônios ao córtex visual (Wurtz e Kandel, 2000a).

Os campos receptores dos neurônios no NGL são muito semelhantes àqueles encontrados nas células ganglionares da retina. Há tratos separados de campo receptores centrados e não centrados. As camadas magnocelulares aparentemente estão envolvidas na análise do movimento da imagem visual (elas têm alta resolução temporal e detectam mudanças rápidas no padrão) e nos detalhes grosseiros de um objeto (elas têm baixa resolução espacial), com quase nenhuma resposta a cores, enquanto as camadas parvocelulares funcionam na visão a cores e em uma análise estrutural mais detalhada (alta resolução espacial e baixa resolução temporal). Portanto, as camadas magnocelulares serão mais importantes na função motora como no controle de equilíbrio, em que o movimento do campo visual fornece informação sobre o balançar do nosso corpo e sobre o alcance dos objetos em movimento. As camadas parvocelulares serão mais importantes nas fases finais do alcance ao objeto, quando treinamos a apreensão com mais precisão.

Surpreendentemente, apenas 10 a 20% dos estímulos vêm da retina, sendo o restante vindo do córtex e da formação reticular do tronco encefálico. Esses são os circuitos de *feedback*, provavelmente modulando o tipo de informação que parte da retina para centros superiores. Isso sugere que um dos aspectos mais importantes do processamento sensorial é a escolha dos estímulos que são mais importantes para um indivíduo se ater em um dado momento, e que cada indivíduo pode ter diferentes percepções de um certo evento de acordo com os estímulos sensoriais que seu sistema permite ir para centros perceptuais superiores (Wurtz e Kandel, 2000a).

COLÍCULO SUPERIOR Os axônios das células ganglionares no trato óptico também terminam no *colículo superior* (além dos estímulos visuais indiretos vindo do córtex visual). O colículo superior está localizado posteriormente ao tálamo, no teto do mesencéfalo, como demonstrado na Figura 3.11. Foi sugerida a hipótese de que o colículo superior mapeia o espaço visual ao nosso redor

não somente em termos visuais, mas também auditivos e somatossensoriais. Esses três mapas sensoriais no colículo superior são diferentes dos vistos no córtex sensorial. Áreas corporais não são mapeadas aqui em relação à densidade de células receptoras, em uma área em particular, mas em relação à retina. Áreas próximas à retina (o nariz) são mais representadas que áreas mais distantes (a mão). Para qualquer parte corporal, os mapas visual, auditivo e somatossensorial são alinhados em diferentes camadas no colículo. Isso significa que quando um amigo lhe cumprimenta, estando em uma bicicleta, os neurônios do colículo superior são ativados, representando uma localização espacial específica dentro do campo visual onde ele se move, e esses mesmos neurônios no colículo superior também serão ativados quando a voz dele estiver na mesma localização espacial (Wurtz e Kandel, 2000a).

Além desses três mapas, localizados nas partes superior e intermediária das sete camadas do colículo, o mapa motor está localizado em camadas mais profundas do colículo. Por meio desses neurônios de *output*, o colículo controla os movimentos sacádicos do olho que levam o movimento do olho a um estímulo específico. O colículo superior envia, então, *outputs* para (a) regiões do tronco encefálico que controlam os movimentos oculares; (b) para o trato tetospinal, que medeia o controle reflexo do pescoço e da cabeça; e (c) para o trato teto-pontino, que projeta-se ao cerebelo para mais processamento do controle olho-cabeça.

REGIÃO PRÉ-TECTAL Células ganglionares também terminam na região pré-tectal, que é anterior ao colículo superior. A região pré-tectal é um importante centro de reflexo visual envolvido nos reflexos pupilares do olho, em que a pupila contrai em resposta à luz direcionada à retina.

Córtex visual primário

Do NGL são projetados axônios para o *córtex visual primário* (também denominado "córtex estriado") para a área 17 de Brodmann, que está no lobo occipital (Fig. 3.11). Os estímulos de ambos os olhos alternam pelo córtex estriado, produzindo as "colunas de dominância ocular". Células de *output* do córtex visual primário (V1) projetam-se, então, para a área 18 de Brodmann (V2), de onde neurônios se projetam para o córtex mediotemporal (MT) (área 19) para o córtex inferotemporal (áreas 20, 21) e para o córtex parietal posterior (área 7). Além disso, os *outputs* vão para o colículo superior e também se projetam de volta ao NGL (controle de *feedback*). O córtex visual primário contém um mapa topográfico da retina. Ainda, existem outras seis representações da retina somente no lobo occipital.

Os campos receptores das células no córtex visual não são mais circulares, e sim lineares: a luz deve estar no formato de uma linha, uma barra ou uma aresta para ex-

citá-los. Essas células são classificadas como *células simples* ou *complexas*. As células simples respondem às barras, com um centro excitatório e circunjacente inibitório, ou vice-versa. Elas também têm um eixo específico de orientação, no qual a barra é o mais eficiente na excitação da célula. Todos os eixos de orientação para todas as partes da retina estão representados no córtex visual. Resultados de experiências realizadas por Hubel e Wiesel (1959, 1962) sugerem que esse campo receptivo, com o formato em barra, seja criado a partir de muitos neurônios geniculados com campos receptores circulares parcialmente sobrepostos em uma linha, convergindo em uma célula cortical simples. Foi sugerido que células complexas têm estímulo convergente de muitas células simples. Portanto, seus campos receptores são maiores que os das células simples e têm um eixo crítico de orientação. Para muitas células complexas, o estímulo mais útil é o movimento por meio do campo.

As mudanças específicas na orientação do eixo por meio das colunas são interligadas com a presença de células que respondem ao estímulo de cor, organizadas em formas cilíndricas, conhecidas como *gotas*.

Em resumo, observamos que o córtex visual é dividido em colunas de orientação, sendo cada coluna constituída por células com mais de um eixo de orientação, as gotas, que são ativadas mais pela cor do que pela orientação, e colunas de dominância ocular que recebem estímulo do olho esquerdo *versus* do direito. Hubel e Wiesel utilizaram o nome *hipercolumna* para descrever essa série de colunas de uma parte da retina, incluindo os estímulos para cor e todos os ângulos de orientação para os dois olhos (Hubel e Wiesel, 1959, 1962).

Essas hipercolumnas são conectadas horizontalmente a outras colunas com as mesmas propriedades de respostas, integrando estímulos visuais com áreas mais amplas do córtex. Dependendo dos estímulos dessas outras áreas, o eixo de orientação da célula pode mudar, mostrando o efeito do contexto no *output* da célula. Portanto, o contexto no qual a característica está contida modula a resposta celular para aquela característica (McGuire et al., 1991).

Córtex visual de ordem superior

Os tratos de processamento visuais centrais também incluem células no córtex visual primário, localizadas no lobo occipital, e células nos córtices visuais de ordem superior, localizadas também no córtex temporal e parietal. Córtices de ordem superior estão envolvidos na integração da informação somatossensorial e visual que fundamentam a orientação espacial como parte essencial de todas as ações. Essa interação entre os estímulos visuais e somatossensorial dentro dos córtices de ordem superior foi discutida na seção somatossensorial deste capítulo.

As células de dentro dos tratos visuais contribuem para a *hierarquia* dentro do sistema visual, com cada nível de hierarquia aumentando a abstração visual (Hubel, 1988). Além disso, Ungerleider e Mishkin (1982) propuseram um modelo de dois sistemas visuais, com *tratos paralelos* por meio dos quais a informação visual é processada. Foi proposto que esses dois tratos podem ser traçados de volta a duas subdivisões principais das células ganglionares da retina: um deles faz sinapse nas camadas magnocelulares (processando movimento, profundidade e detalhes grosseiros — o “aonde”) e o outro nas camadas parvocelulares (processando o detalhe fino, contraste, contornos e cor — o “que”) do NGL (Livingstone e Hubel, 1988; Wurtz e Kandel, 2000b).

Um desses tratos, denominado “corrente dorsal”, termina, finalmente, na região parietal posterior. O segundo trato, a “corrente ventral”, termina no córtex inferotemporal. Os autores observaram que macacos com lesões no córtex inferotemporal tinham grandes deficiências na discriminação e no reconhecimento de padrões visuais, porém eram menos deficientes na resolução de tarefas que envolviam dicas visuais espaciais. O padrão oposto de resultados foi visto em macacos com lesões parietais posteriores (Milner et al., 1977; Ungerleider e Brody, 1977).

Como percebemos o movimento? O trato magnocelular continua para as áreas TI (temporal intermediária), para o TSM (temporal superior medial) e para a área viso-motora do lobo parietal (a corrente dorsal). Na área TM, a atividade nos neurônios está relacionada à velocidade e à direção do movimento dos objetos. Essa informação é então processada na área TSM para a percepção visual, para o seguimento dos movimentos do olho e para guiar os movimentos do corpo no espaço. A área TSM também foi implicada no processamento do movimento global ou do “fluxo óptico”, que tem um papel no controle postural e de equilíbrio, fornecendo informação dos movimentos de um indivíduo por meio do espaço (Duffy e Wurtz, 1997).

Visão objetiva, que depende do trato ventral para o lobo temporal inferior, inclui sub-regiões sensitivas separadas para diferentes características dos objetos. Experiências em neurônios de macacos demonstraram que células na área do córtex visual (V2) analisam contornos dos objetos, em um nível de abstração maior que a V1 na hierarquia visual. As células na V4 respondem à cor e à forma. Uma abstração maior ocorre no córtex temporal inferior, onde as células têm um campo receptor maior que reconhecem a mesma característica em qualquer lugar no campo visual, portanto, nos permitindo reconhecer o mesmo objeto onde ele estiver situado no espaço. Finalmente, algumas células nessa área respondem apenas a estímulos complexos específicos, como as faces ou as mãos (Wurtz e Kandel, 2000b).

Há também evidência clínica interessante para fundamentar a existência desses tratos de processamento em paralelo. Há um déficit perceptual denominado "agnosia de movimento" que ocorre após lesão para as regiões do córtex TSM ou TM e fazem parte da "corrente dorsal". Pacientes apresentam uma perda específica de percepção do movimento sem outros problemas perceptuais. Outros pacientes com lesão em áreas da "corrente ventral" perdem a visão a cores (acromatopsia) e a habilidade de identificar formas (Wurtz e Kandel, 2000b).

Pesquisas de Goodale e Milner (Goodale e Milner, 1992; Goodale et al., 1991) sugerem que pode haver outras funções para as correntes dorsal e ventral. Eles sugerem que a projeção visual para o córtex parietal fornece informações relevantes à ação sobre a estrutura e orientação dos objetos e não somente sobre sua posição. Eles também propõem que as projeções para o lobo temporal ventral podem fornecer a experiência viso-perceptual consciente.

Observações que fundamentam esse modelo envolvem o fato de que a maioria dos neurônios na área de corrente dorsal mostra uma atividade relacionada ao sensorial e ao movimento (Andersen, 1987). Além disso, pacientes com ataxia óptica (devido a lesões às áreas parietais) têm problemas não somente no alcance à direção correta, mas também no posicionamento dos dedos ou no ajuste da orientação de sua mão quando alcançando um objeto. Eles também têm dificuldade em ajustar sua preensão para refletir o tamanho do objeto que estão pegando. Goodale et al. observaram que lesões ao lobo parietal podem comprometer a habilidade dos pacientes em utilizar informação sobre o tamanho, a forma e a orientação de um objeto para controlar a mão e os dedos durante o movimento de preensão, mesmo que essa informação possa ser utilizada para identificar e descrever os objetos.

Também é interessante notar que os dois tratos corticais são diferentes em relação ao seu acesso à conscientização. Um paciente com lesões na "corrente ventral" não tem nenhuma percepção consciente da orientação ou dimensão dos objetos, mas consegue pegá-los com grande habilidade. Portanto, pode ser que a informação do sistema dorsal seja processada sem a percepção consciente do alcance. Como resultado de nossa análise das observações acima, os autores propõem que as projeções da corrente ventral têm um papel importante na identificação perceptual de objetos, enquanto a corrente dorsal media as transformações sensorio-motoras necessárias para as ações orientadas visualmente, direcionada a esses objetos (Goodale e Milner, 1992).

Como absorvemos essa informação processada por esses tratos paralelos e a organizamos no todo perceptual? Esse processo pelo qual o cérebro recombina a informação processada em diferentes regiões é deno-

minado "problema de união". A recombinação dessa informação aparentemente necessita de atenção, que pode ser mediada por estruturas subcorticais como o colículo superior, assim como por áreas corticais, como o córtex parietal posterior e o pré-frontal. Foi sugerida a hipótese de que o SNC organiza a informação relacionada à cor, ao tamanho, à distância e à orientação em um "mapa mestre" da imagem (Treisman, 1999). Nosso sistema de atenção nos permite focar em uma parte pequena do mapa mestre à medida que identificamos objetos ou nos movemos pelo espaço.

Uma hipótese sobre um mecanismo neural, para contribuir com a "união" em uma experiência coesa, é que a informação dos eventos neurais em muitas partes diferentes do córtex (visual, auditivo, cinestésico, memória etc.) é integrada pelo córtex para produzir uma união perceptual por meio da sincronização dos padrões de ativação neural, deixando todas as outras ativações neurais não sincronizadas (Dehaene e Changeux, 2004; Roskies, 1999; Treisman, 1999). Isso cria uma área de trabalho neuronal global.

De acordo com essa hipótese, múltiplos estímulos competem para acessar a rede de atenção e aqueles que "ganham" se tornam o conteúdo da experiência consciente (Baars, 1993; Delacour, 1997). De forma comportamental, o experimentador conhece o conteúdo que "ganhou" pois são pedaços de informações que ele ou ela é capaz de reportar entre muitos pedaços que possam ter sido mostrados para o participante da experiência.

Essa teoria divide o cérebro em dois espaços computacionais diferentes: os processadores de rede e uma área de trabalho neuronal global. De acordo com essa teoria, há muitas redes subcorticais no cérebro, e grande parte do córtex cerebral pode ser considerada redes de processamentos modulares para tipos específicos de informação (p. ex., processadores de movimento ou processadores visuais de formação de palavra). Mas, além dessas redes de processamento, há uma série especial de neurônios do córtex cerebral, os neurônios da área de trabalho global, que têm axônios de longo alcance e que podem enviar e receber informação dos processadores modulares em partes distantes do cérebro. A informação inconsciente dos processadores modulares poderia estar temporariamente disponível (e, portanto, consciente) para a área de trabalho global quando esses processadores começam a disparar em sincronia com os neurônios globais. Isso ocorre quando os sinais dos processos modulares se tornam fortes o suficiente para "chamar a atenção" dos neurônios globais (p. ex., um barulho alto), ou o material que eles estão manipulando combina com os "padrões de interesse" que a área de trabalho acredita ser significativa (o foco é alterado de tal forma que o estímulo sensorial conectado repentinamente se torna relevante ao mecanismo de processa-

mento da área de trabalho global). A qualquer momento haveria uma representação única global dos neurônios da área de trabalho e dos processadores modulares que estão disparando em sincronia e, portanto, parte da percepção consciente, com o resto dos neurônios da área de trabalho (neurônios nos outros módulos de processamento) que estão sendo inibidos (Woollacott, 2005).

Sistema vestibular

O sistema vestibular é sensível a dois tipos de informação: a posição da cabeça no espaço e as mudanças súbitas na direção do movimento da cabeça. Apesar de não termos percepção consciente da sensação vestibular, como em outros sentidos, os estímulos vestibulares são importantes para a coordenação de muitas respostas

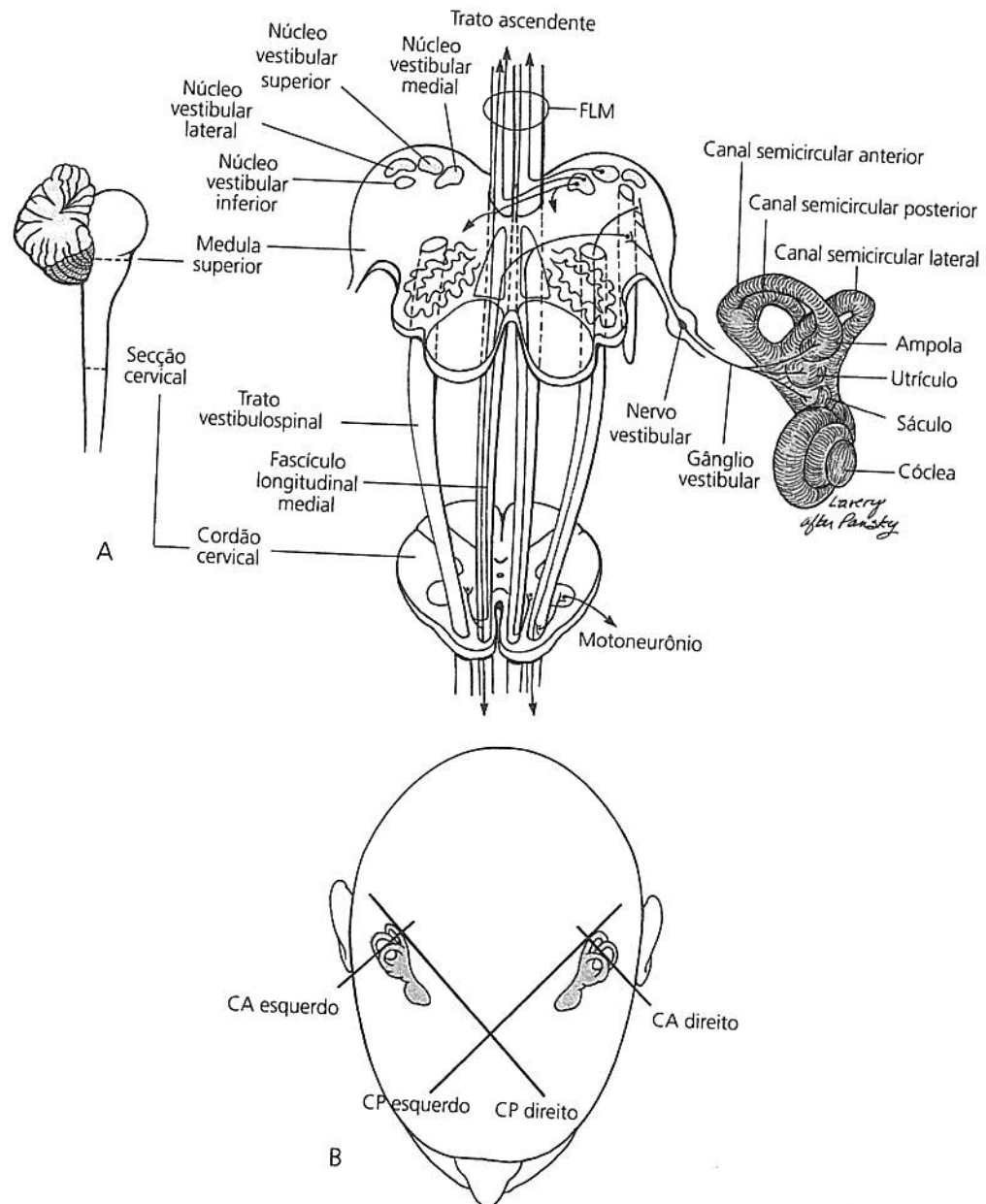


FIGURA 3.12 Sistema vestibular. A. O labirinto membranoso (otólitos e canais semicirculares) e as conexões centrais do sistema vestibular. Estão demonstrados os estímulos ascendentes vestibulares ao complexo oculomotor, importantes para estabilizar o olhar, e o sistema descendente vestibulospinal, importante para a postura e o equilíbrio. B. Os canais semicirculares pareados com o osso temporal do crânio. As linhas demonstram suas orientações. CA = canal anterior; CP = canal posterior.

motoras e esses estímulos ajudam a estabilizar os olhos e a manter a estabilidade postural durante a fase de apoio e a deambulação. As anormalidades dentro do sistema vestibular resultam em sensações como tontura e instabilidade, que atingem nossa percepção, assim como os problemas em focar nossos olhos e manter o equilíbrio.

Como outros sistemas sensoriais, o sistema vestibular pode ser dividido em duas partes, o componente periférico e o central. O componente periférico consiste de receptores sensoriais e o oitavo par craniano, enquanto a parte central consiste nos quatro núcleos vestibulares, assim como nos tratos ascendente e descendente.

Receptores periféricos

Vamos primeiro observar a anatomia do sistema vestibular (Fig. 3.12A). O sistema vestibular é parte do *labirinto membranoso* do ouvido interno (lado direito da figura). A outra parte do labirinto é a cóclea, que está ligada à audição. O labirinto membranoso consiste em uma série contínua de tubos e sacos localizados no osso temporal do crânio. Ele é rodeado por fluido denominado *perilíngua* e preenchido com fluido denominado *endolíngua*. A endolíngua tem uma densidade maior que a água, com características inerciais que são importantes para as funções do sistema vestibular. A porção vestibular do labirinto inclui cinco receptores: três *canais semicirculares*, o *utrículo* e o *sáculo*.

CANAIS SEMICIRCULARES Os canais semicirculares funcionam como acelerômetros angulares. Eles estão dispostos em ângulos retos em ambos os lados da cabeça e são denominados canais anterior, posterior e horizontal (Fig. 3.12). Pelo menos um par é afetado por uma aceleração angular qualquer da cabeça ou do corpo. As terminações sensoriais dos canais semicirculares estão na ponta mais larga de cada canal, que é denominada *âmpola*, próximo à junção com o utrículo. Cada âmpola tem uma *crista ampolar*, que contém as células vestibulares ciliadas. As células ciliadas projetam-se para cima em direção a *cúpula* (em latim, “pequeno copo invertido”), composto de material gelatinoso, e se estendem até o topo da âmpola, prevenindo movimento da endolíngua fora da cúpula. As células ciliadas são os receptores vestibulares e são inervadas por neurônios sensoriais bipolares, que são parte do oitavo par craniano. Seus corpos celulares estão localizados no gânglio vestibular (Baloh, 1984; Goldberg e Hudspeth, 2000).

Como os canais semicirculares sinalizam o movimento da cabeça para o sistema nervoso? Quando a cabeça se movimenta, o fluido nos canais não se move inicialmente, devido às suas características inerciais. Como resultado, a cúpula, juntamente das células ciliadas, se curva na direção oposta do movimento da cabeça. Quando o movimento da cabeça para, a cúpula e as células ciliadas são, então, levadas na direção oposta, isto é, na direção em que a cabeça estava se movendo.

(Quando as células ciliadas se curvam, elas causam a mudança na frequência de disparo do nervo, dependendo de como elas se curvam. Para cada célula ciliada, há um *cinocílio* (o tufo mais alto) e 40 a 70 *esterocílios*, que aumentam em comprimento à medida que se aproximam do cinocílio. Curvar a célula ciliada em direção ao cinocílio causa a despolarização da célula ciliada e um aumento na taxa de disparo das células bipolares do oitavo par craniano, curvar para longe causa hiperpolarização e diminuição da taxa de disparo das células bipolares. No repouso, as células ciliadas disparam em 100 Hz, então, elas têm uma grande margem de frequências para modulação. Portanto, as mudanças na frequência de disparo dos neurônios para cima ou para baixo são possíveis devido a essa descarga tônica de repouso, que ocorre na ausência do movimento da cabeça (Baloh, 1984; Goldberg e Hudspeth, 2000).)

Devido aos canais de cada lado da cabeça estarem, aproximadamente, paralelos um ao outro, eles trabalham em conjunto, de modo recíproco. Os dois canais horizontais trabalham juntos, enquanto cada canal anterior é pareado com o canal posterior do lado oposto da cabeça, como demonstrado na Figura 3.12B. Quando ocorre o movimento da cabeça em um plano específico a um par de canais, um canal será excitado, enquanto seu par oposto será hiperpolarizado.

Portanto, o movimento angular da cabeça, horizontal ou vertical, resulta em aumento ou diminuição da atividade da célula ciliada, que produz uma mudança paralela na frequência da atividade neuronal dos canais pareados. Os receptores no canal semicircular são muito sensíveis: eles respondem a acelerações angulares de 0,1 grau por segundo quadrado, mas não respondem ao movimento estável da cabeça. Durante o movimento prolongado da cabeça, a cúpula retorna à posição de repouso, e a frequência de disparo nos neurônios retorna ao estado estável.

UTRÍCULO E SÁCULO O utrículo e o sáculo fornecem informação sobre a posição corporal referente à força de gravidade e aceleração linear ou movimento da cabeça em uma linha reta. Na parede dessas estruturas há um espessamento cujo epitélio contém células ciliadas. Essa área é denominada de *mácula* (em latim, “mancha”) e é onde as células receptoras estão localizadas. As células ciliadas projetam tufo ou se processam em uma membrana gelatinosa, o *órgão otólito* (em Grego, “lithos”, que significa “pedra”). O órgão otólito tem muitos cristais de carbonato de cálcio denominados *otoconia* ou otólitos (Goldberg e Hudspeth, 2000).

A mácula do utrículo se encontra em um plano horizontal quando a cabeça é mantida horizontalmente (posição normal), de tal forma que o otólito descansa sobre ela. Mas se a cabeça se inclina, ou se movimenta com rapidez, as células ciliadas são curvadas pelo movimento da massa gelatinosa. A mácula do sáculo se encontra

em um plano vertical quando a cabeça está em posição normal, de tal forma que responde seletivamente às forças direcionadas de forma linear. Assim como nos canais semicirculares, as células ciliadas no otólito respondem curvando-se de acordo com a direção.

Conexões centrais

NÚCLEO VESTIBULAR Neurônios, tanto dos otólitos como dos canais semicirculares, passam através do oitavo par craniano e têm seus corpos celulares no gânglio vestibular (gânglio de Scarpa). Os axônios, então, entram no cérebro pela ponte e a maioria vai para a base da medula, onde está localizado o núcleo vestibular, como mostrado na Figura 3.12A, centro. Há quatro núcleos no complexo: o *núcleo vestibular lateral* (de Deiters), o *núcleo vestibular medial*, o *núcleo vestibular superior* e o *núcleo vestibular inferior* ou *descendente*. Uma certa porção dos receptores sensoriais vestibulares vai diretamente ao cerebelo, à formação reticular, ao tálamo e ao córtex cerebral.

O núcleo vestibular lateral recebe estímulo do utrículo, dos canais semicirculares, do cerebelo e da medula espinal. O *output* contribui para os tratos vestibulo-ocular e para o trato vestibulospinal lateral, que ativa os músculos antigravitacionais do pescoço, do tronco e dos membros.

Os estímulos dos núcleos medial e superior são dos canais semicirculares. Os *outputs* do núcleo medial são para o trato vestibulospinal medial (TVEM), com conexões à medula espinal cervical, controlando os músculos do pescoço. O TVEM tem um papel importante na coordenação da interação entre os movimentos da cabeça e do olho. Além disso, os neurônios dos núcleos medial e superior ascendem ao núcleo motor dos músculos dos olhos e auxiliam na estabilização do olhar durante os movimentos da cabeça.

Os estímulos do núcleo vestibular inferior incluem neurônios dos canais semicirculares, do utrículo, do sáculo e do verme cerebelar, enquanto os *outputs* são parte do trato vestibulospinal e do trato vestibuloreticular.

A informação ascendente do sistema vestibular para o complexo oculomotor é responsável pelo reflexo *vestibulo-ocular*, que gira os olhos do lado oposto ao movimento da cabeça permitindo que o olhar permaneça estável na imagem, mesmo quando a cabeça está em movimento.

O nistagmo vestibular é o movimento alternado rápido dos olhos em resposta a uma rotação contínua do corpo. O nistagmo vestibular pode ser notado em um indivíduo rodando a pessoa sentada em um banco para o lado esquerdo: quando a aceleração é iniciada, os olhos vão lentamente para a direita, para mantê-los em um único ponto no espaço. Quando os olhos alcançam o final da órbita, eles se “reiniciam” movendo-se rapidamente para a esquerda; então, movem-se mais uma vez para a direita de forma lenta.

Esse movimento alternado lento dos olhos na direção oposta do movimento da cabeça e o reiniciar rápido dos olhos na direção do movimento da cabeça é denominado “nistagmo”. É uma consequência natural da aceleração da cabeça. Entretanto, quando o nistagmo ocorre sem o movimento da cabeça, geralmente, é uma indicação de disfunção no sistema nervoso periférico ou central.

O nistagmo pós-rotatório é um reverso na direção do nistagmo; ocorre quando uma pessoa que estava girando para de forma abrupta. Ele tem sido usado clinicamente para avaliar a função do sistema vestibular.

O aparelho vestibular tem funções estáticas e dinâmicas. As funções dinâmicas são controladas, sobretudo, pelos canais semicirculares, nos permitindo perceber rotação e aceleração angular e o controle dos olhos por meio dos reflexos vestibulo-oculares. As funções estáticas são controladas pelo utrículo e sáculo, o que permite monitorar a posição absoluta da cabeça no espaço, e são importantes para a postura. (O utrículo e o sáculo também detectam aceleração linear, uma função dinâmica.)

Sistemas de ação

Os sistemas de ação incluem áreas do sistema nervoso, como o córtex motor e os gânglios da base, que realizam o processamento essencial para a coordenação do movimento.

Lembre-se do exemplo apresentado no início deste capítulo. Você tem sede e quer servir leite de caixinha à sua frente em um copo. Vimos como as estruturas sensoriais ajudam a formar um mapa de seu corpo no espaço e a localizar a caixa de leite em relação ao seu braço. Agora, você precisa gerar um movimento que permita pegar a caixa e servir o leite. Você precisa planejar o movimento, especificar músculos específicos (tanto o tempo como a força) e encontrar um jeito para modificar e refinar o movimento. Vamos ver as estruturas que tornam isso possível.

Córtex motor

Córtex motor primário e trato corticospinal

O córtex motor está situado no lobo frontal e consiste em diversas áreas diferentes de processamento, incluindo o córtex motor primário (MI) e quatro áreas pré-motoras corticais, incluindo a área motora suplementar (ocasionalmente chamada de MIII), a área cingulada motora (localizada no giro cingulado, inferior à ASM), as duas áreas pré-motoras laterais e o córtex pré-motor ventral e dorsal, mostrados na Figura 3.13A. Essas áreas in-

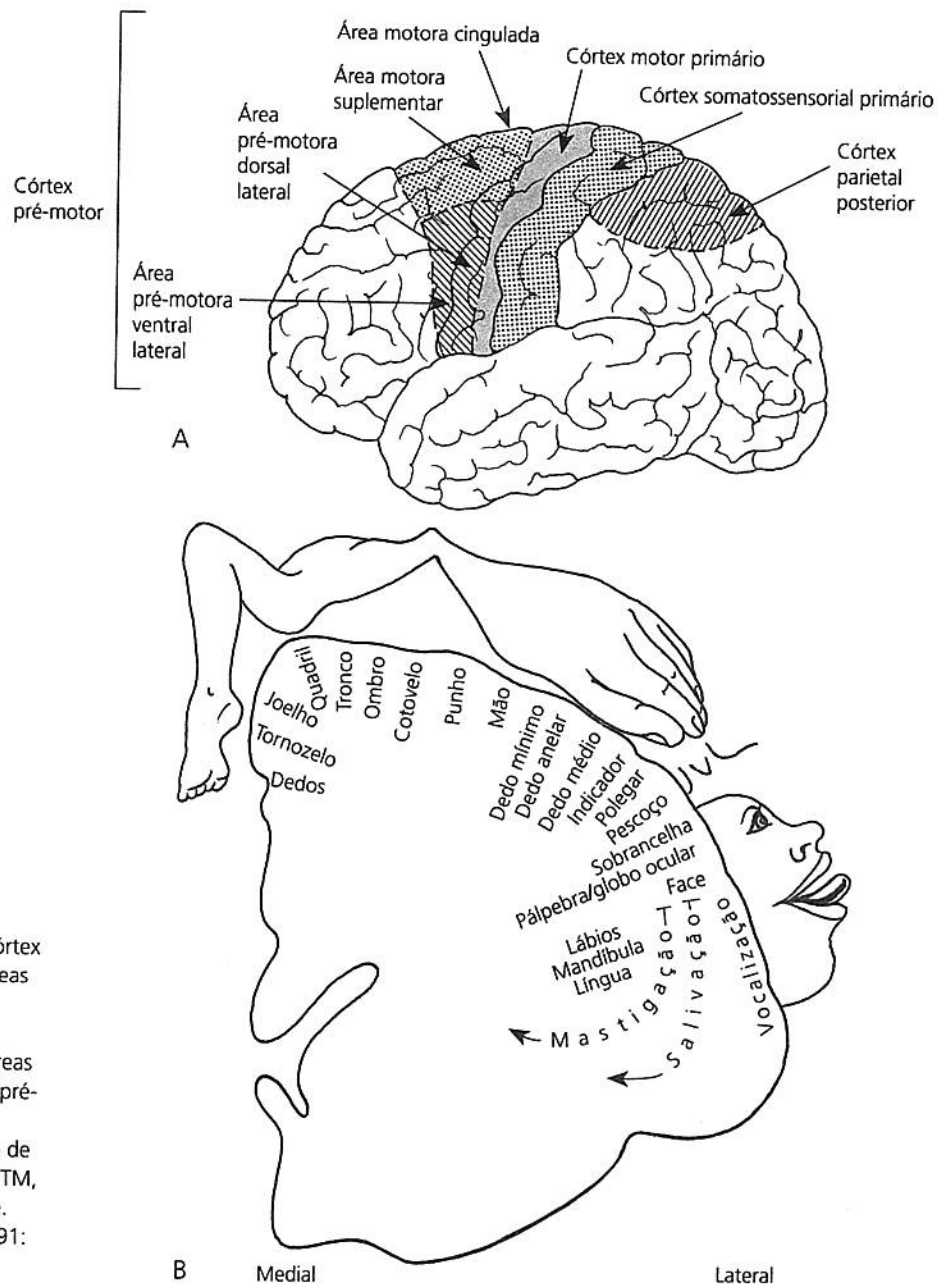


FIGURA 3.13 Córtex motor. A. Vista lateral do cérebro mostrando a localização do córtex motor primário e as quatro áreas pré-motoras, incluindo a área motora suplementar, a área motora cingulada e as duas áreas pré-motoras laterais, o córtex pré-motor dorsal e ventral. B. Homúnculo motor. (Adaptado de Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991: 610, 613.)

teragem com as áreas de processamento sensorial no lobo parietal e também com as áreas dos gânglios basais e cerebelar, a fim de identificar para onde queremos nos mover, para planejar o movimento e, por fim, executar nossas ações (Krakauer e Ghez, 2000).

Todas as três áreas têm seus próprios mapas somatotópicos do corpo, então, se cada região diferente é estimulada, músculos e partes corporais diferentes vão se movimentar. O córtex motor primário (área 4 de Brodmann) contém um mapa muito complexo do corpo. Experiências iniciais sugerem uma correspondência de 1:1 entre as células estimuladas no córtex motor primário e a ativação de motoneurônios gama individuais na me-

dula espinal; entretanto, mais recentemente, foi demonstrado que os mesmos músculos podem ser ativados de diversas partes no córtex, sugerindo que neurônios de diversas áreas do córtex motor se projetam para o mesmo músculo. Além disso, foi descoberto que a maioria dos estímulos do córtex motor primário ativa muitos músculos. Entretanto, estímulos tendem a ativar movimentos simples de articulações simples. Por outro lado, a estimulação de neurônios nas áreas pré-motoras tipicamente ativa diversos músculos em diversas articulações, levando a movimentos mais coordenados. O mapa motor, ou homúnculo motor (mostrado na Fig. 3.13B), é semelhante ao mapa sensorial no modo como

distorce as representações do corpo. Em ambos os casos, as áreas que requerem mais controle detalhado (boca, garganta e mão), que permitem movimentos graduados mais refinados, estão fortemente representadas (Penfield e Rassmussen, 1950).

Estímulos das áreas motoras vêm dos gânglios basais, do cerebelo e das áreas sensoriais, incluindo a periferia (pelo tálamo), a SI e as áreas sensoriais de associação no lobo parietal. Os neurônios da MI recebem estímulos sensoriais de seus próprios músculos e também da pele sobre esses músculos. Foi sugerido que esse trato transcortical pode ser utilizado em paralelo com o trato espinal reflexo para dar força de *output* adicional nos músculos quando uma carga inesperada ocorre durante o movimento. Também foi sugerido que esse trato é um proprioceptivo importante, funcionando no controle postural.

Os *outputs* do córtex motor primário contribuem para o *trato corticospinal* (também denominado *trato piramidal*) e, frequentemente, fazem conexões monossinápticas excitatórias aos motoneurônios alfa e fazem conexões polissinápticas aos motoneurônios gama, que controlam o comprimento do fuso muscular. Além das conexões monossinápticas, os neurônios corticospinais fazem muitas conexões polissinápticas por meio de interneurônios da medula espinal.

O trato corticospinal, como mostra a Figura 3.14, inclui os neurônios do córtex motor primário (cerca de 50%) e as áreas pré-motoras, incluindo o córtex suplementar motor, os córtices pré-motores dorsal e ventral e, até mesmo, o córtex somatossensorial. As fibras descendem ipsilateralmente do córtex através da cápsula interna, do mesencéfalo e da medula. Na medula, as fibras se concentram para formar as "pirâmides" e, próximo à junção do bulbo com a medula espinal, a maioria (90%) cruza para formar o trato corticospinal lateral. Os 10% restantes não cruzam para formar o trato corticospinal anterior. A maioria dos neurônios corticospinais anteriores cruza logo antes de terminar no corno ventral da medula espinal. A maioria dos axônios entra pelo corno ventral e termina nas áreas intermediária e ventral nos interneurônios e motoneurônios.

Qual é a função específica do córtex motor primário e do trato corticospinal no controle do movimento? Evarts (1968) gravou a atividade dos neurônios corticospinais nos macacos enquanto realizavam movimentos de flexão e extensão do punho. Ele descobriu que a taxa de disparo dos códigos dos neurônios corticospinais pode ser: (a) a força utilizada para mover um membro; e (b) em alguns casos, a taxa de sua mudança. Portanto, tanto a força absoluta como a velocidade do movimento são controladas pelo córtex motor primário.

Agora, pense em um movimento típico que realizamos — alcançar a caixinha de leite, por exemplo. Como o córtex motor codifica a execução de um mo-

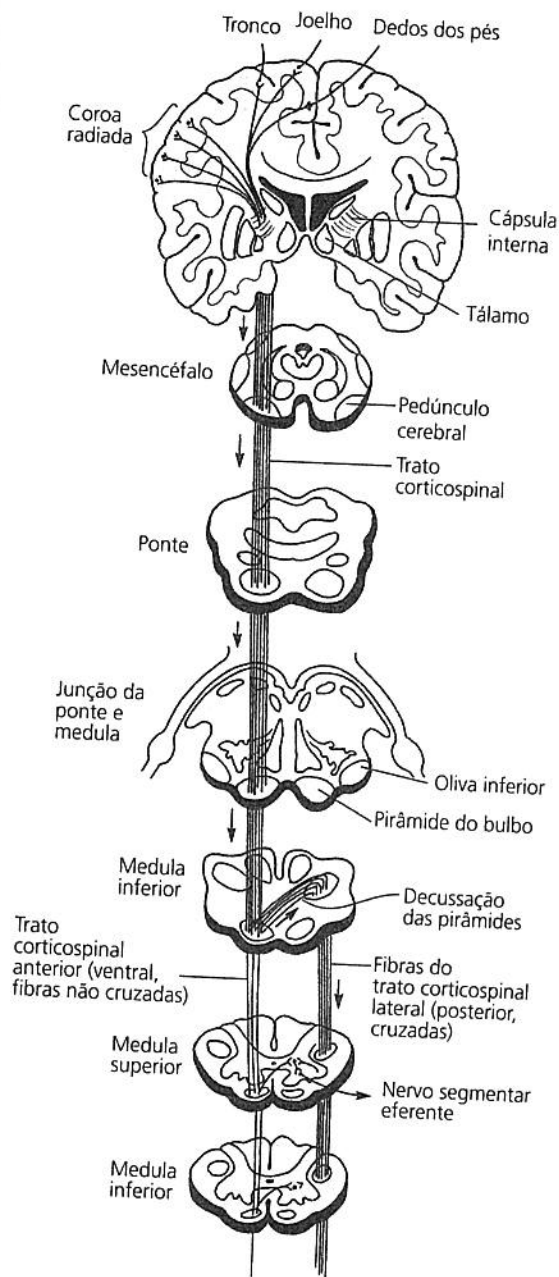


FIGURA 3.14 Trato piramidal (corticospinal).

vimento complexo? Pesquisadores realizaram experiências nas quais um macaco realizava movimentos com o braço para diferentes alvos a partir de um ponto central inicial (Georgopoulos et al., 1982). Eles descobriram que havia direções específicas de movimento no qual cada neurônio era ativado de forma máxima e ainda respondia por uma ampla direção de movimento. Para explicar como os movimentos podiam ser finalmente controlados quando os neurônios se sintonizavam de modo tão amplo, esses pesquisadores sugeriram que as ações são controladas por uma população de neurônios. A atividade de cada neurônio pode ser

representada como um vetor, cujo comprimento representa o grau de atividade em qualquer direção. A soma dos vetores de todos os neurônios poderia, então, prever a direção e a amplitude do movimento.

Se esse é o caso, significa que quando realizamos um movimento, por exemplo, com nossa mão, os mesmos neurônios são ativados no córtex motor primário? Não. Foi demonstrado que neurônios específicos no córtex, ativados quando nós pegamos um objeto, podem permanecer totalmente silenciosos quando realizamos um movimento semelhante, como um gesto de fúria. Esse é um ponto muito importante para compreender, pois implica que há muitos tratos motores paralelos para desenvolver uma sequência de ação, assim como há tratos paralelos para o processamento sensorial. Portanto, o simples fato de treinar um paciente em uma situação não nos permite assumir automaticamente que o treinamento será transferido para todas as outras atividades que requerem os mesmos grupos musculares (Krakauer e Ghez, 2000).

Áreas suplementar motora e pré-motora

Quais são as funções da área suplementar motora, da área cingulada e das áreas pré-motoras ventral e dorsal (PM)? Cada uma dessas áreas envia projeções para o córtex motor primário e, também, para a medula espinal. Curioso notar que, há conexões monossinápticas diretas dos neurônios pré-motores para o núcleo motor dos músculos da mão e proximais do membro, sugerindo que esses neurônios podem controlar movimentos separadamente do córtex primário. Além disso, essas áreas recebem estímulos muito distintos do tálamo e de outras áreas corticais. Isso sugere que elas têm funções muito diferentes.

Cada uma dessas áreas pré-motoras controla aspectos diferentes do planejamento e do aprendizado motor. Os movimentos iniciados internamente são controlados, sobretudo, pela área motora suplementar (AMS). Na realidade, o potencial EEG – eletroencefalograma – preparatório negativo ou de Bereitschafts, gravado quando os indivíduos estão se preparando para realizar movimentos, ao que parece, estão associados com a atividade na área motora suplementar. Essa área também contribui para a ativação dos programas motores envolvidos na sequência aprendida. O aprendizado das sequências por si só também envolve a área suplementar motora. A área pré-suplementar motora é a extensão dorsal da área motora suplementar. Entretanto, quando as sequências se tornam excessivamente aprendidas com treinamento extensivo, o controle da sequência de movimento pode ser transferido para o córtex motor primário (Krakauer e Ghez, 2000).

Movimentos que são ativados por estímulos externos (p. ex., uma dica visual: mudança do semáforo do vermelho para o verde) são controlados em especial

pela área pré-motora lateral (córtex pré-motor dorsal e ventral). Essa área controla como tais estímulos são utilizados para direcionar a ação, especificamente associando um certo evento sensorial como o movimento a ser realizado. Isso é definido como aprendizado associativo (ver Caps. 2 e 4 para maiores detalhes). Macacos que têm lesões nessa área são incapazes de aprender novas tarefas que envolvam associação de um estímulo específico com um movimento que devem realizar, apesar de poderem executar movimentos sem problemas.

Pesquisas realizadas por Mushiake et al. (1991) fundamentam a hipótese de que as áreas pré-motora e suplementar diferem em sua atividade dependendo de como o movimento é iniciado e guiado. Eles descobriram que os neurônios pré-motores eram mais ativos quando uma tarefa sequencial era guiada visualmente, enquanto os neurônios da área suplementar motora eram mais ativos quando a sequência era lembrada e autodeterminada.

Pesquisadores anteriores propuseram uma hipótese sobre a especialização funcional da AMS e PM baseadas em origens filogenéticas diferentes, sendo a AMS especializada em controlar *output* motor com referência interna e a área PM especializada pelo controle das ações motoras com referência externa (Roland et al., 1980; Passingham, 1985). Estudos também indicam que lesões pré-motoras causam comprometimento na retirada de movimentos de acordo com as dicas visuais, enquanto lesões da AMS interrompem a retirada de movimentos autoiniciados (Passingham, 1985; Passingham et al., 1989).

A área suplementar motora recebe estímulos do putame do complexo dos gânglios basais, enquanto a área pré-motora recebe estímulos do cerebelo. No mal de Parkinson, há uma depleção massiva de dopamina no putame, e pacientes com mal de Parkinson têm dificuldade com movimentos autoiniciados, como o deambular. Portanto, o mal de Parkinson pode causar estímulo comprometido ao córtex suplementar, que resulta em bradicinesia ou lentidão na iniciação do movimento (Marsden, 1989).

Trabalhos feitos por Roland et al. (Roland et al., 1980; Lang et al., 1990) examinaram o papel do córtex suplementar em humanos e começaram a esclarecer suas funções. Roland et al. (1980) solicitaram a indivíduos que realizassem tarefas variando de movimentos muito simples a complexos e, enquanto estavam realizando os movimentos, avaliaram a quantidade de fluxo sanguíneo cerebral em diferentes áreas do cérebro. (A fim de medir o fluxo sanguíneo, foi injetado um marcador radioativo de vida curta no sangue, que mede a radioatividade em diferentes áreas cerebrais com detectores no crânio.)

Como demonstrado na Figura 3.15, quando indivíduos eram solicitados a realizar uma tarefa simples (movimentos repetitivos simples do dedo indicador ou pressionar uma mola entre o polegar e o dedo indica-

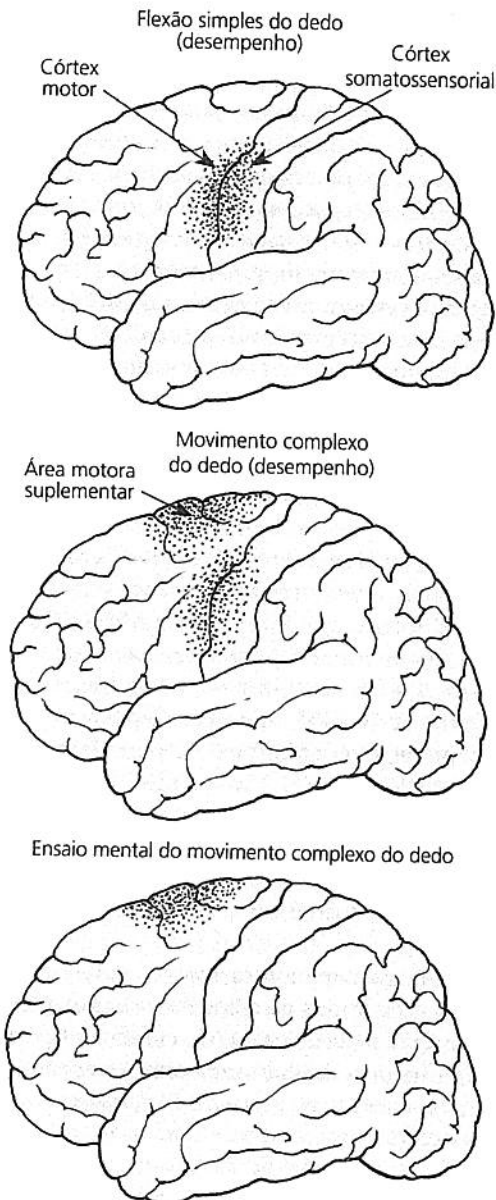


FIGURA 3.15 Mudanças no fluxo sanguíneo durante diferentes comportamentos motores, indicando as áreas do córtex motor envolvidas. (Adaptado de Roland PE, Larsen B, Lassen NA, Skinhof E. Supplementary motor area and other cortical areas in organization of voluntary movements in man. *J. Neurophysiol* 1980; 43: 118-136.)

dor), o aumento do fluxo sanguíneo era somente no córtex motor primário ou sensorial. Por outro lado, quando eram solicitados a realizar uma tarefa complexa (a sequência de movimentos envolvendo todos os quatro dedos, tocando o polegar em ordens diferentes), eles demonstraram um aumento do fluxo sanguíneo na área suplementar motora, bilateralmente, e nas áreas motora primária e sensorial. Por fim, quando eram solicitados a ensaiar a tarefa, mas não realizá-la, o aumento do fluxo sanguíneo ocorria somente na área

suplementar motora, e não no córtex motor ou sensorial primário. Roland concluiu que a área suplementar é ativada quando uma sequência de movimentos simples balísticos é planejada. Portanto, ele propôs que ela participa na montagem do programa motor central ou forma uma subrotina motora.

Pesquisas sugerem que dois tratos distintos do córtex parietal para as áreas pré-motoras controlam o alcance e a preensão. O trato do alcance origina-se na área parieto-occipital (PO) e termina na área pré-motora dorsal (PMd), com alguns neurônios fazendo sinapses em outras áreas no caminho. Esse trato utiliza informação visual sobre a localização do objeto em um espaço tridimensional para controlar a direção dos movimentos de alcance. O trato de preensão origina-se na área extraestriada dorsal do córtex occipital e termina na área pré-motora ventral (PMv), com repasse para outras áreas. Ele utiliza informação visual sobre as características do objeto (formato, tamanho etc.) para controlar a "moldura" da mão para a preensão (Krakauer e Ghez, 2000).

Trabalhos por Rizzolatti et al. (1988) sugerem uma função interessante para a área pré-motora ventral (F5) no alcance. Eles gravaram neurônios únicos em F5 em macacos durante o alcance e descobriram que uma propriedade importante da maioria desses neurônios (85%) era sua seletividade para diferentes tipos de pegar da mão: pegar preciso (a mais comum), preensão dos dedos e preensão com a mão toda. Interessante notar que, neurônios do pegar preciso eram ativados apenas por objetos visuais pequenos (Jeannerod et al., 1995; Taira et al., 1990).

Áreas de associação de nível superior

Áreas de associação de regiões frontais

As áreas de associação das regiões frontais (áreas rostrais à área 6 de Brodmann) são importantes para o planejamento motor e outros comportamentos cognitivos. Por exemplo, foram formuladas hipóteses de que essas áreas integram informação sensorial e depois selecionam a resposta motora apropriada de muitas respostas possíveis (Fuster, 1989).

O córtex pré-frontal pode ser dividido em sulco principal e convexidades pré-frontais (ver Fig. 3.8). Experiências indicaram que os neurônios do sulco principal estão envolvidos no planejamento estratégico de funções motoras superiores. Por exemplo, macacos com lesões nessa área têm dificuldade em realizar tarefas espaciais, nas quais a informação devia ser armazenada na memória funcional a fim de orientar ações posteriores. Essa área é interconectada intensamente com áreas parietais posteriores. Foram formuladas hipóteses nas quais essas áreas atuam conjuntamente com tarefas espaciais que necessitam de atenção.

Lesões na convexidade pré-frontal, por outro lado, causam problemas na execução de qualquer tipo de tarefa com resposta tardia. Animais com tais lesões têm

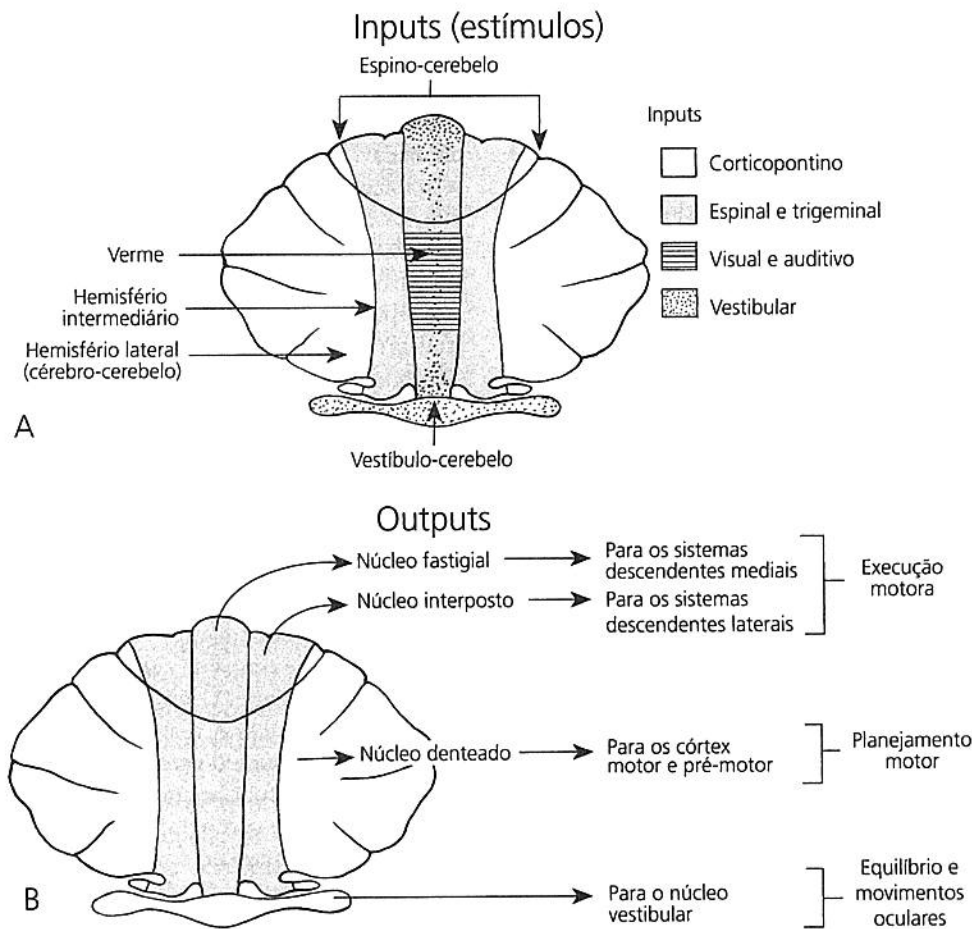


FIGURA 3.16 Anatomia básica do cerebelo, incluindo: A. seus estímulos; B. seus outputs. A área branca representa o cerebelo lateral com os estímulos dos sistemas corticopontinos. A área sombreada representa o espino-cerebelo com os estímulos dos sistemas somatossensoriais espinal e trigeminal. As áreas pontilhadas (visual e auditiva) e tracejadas (vestibular) recebem estímulos de outros sistemas sensoriais. (Adaptado de Ghez C. The cerebellum. Em: Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991: 633.)

problemas com tarefas nas quais eles precisam inibir certas respostas motoras em momentos específicos. Lesões nas áreas adjacentes causam problemas na habilidade do macaco em selecionar uma dentre uma variedade de respostas motoras quando são oferecidas dicas sensoriais diferentes (Kupfermann, 1991).

Lesões em outras regiões pré-frontais causam dificuldade com a mudança de estratégias quando isso é solicitado aos pacientes. Mesmo quando são apontados os erros, eles falham ao corrigi-los.

Cerebelo

O cerebelo é considerado uma das três áreas importantes do cérebro que contribui para a coordenação do movimento, além do córtex motor e dos gânglios da base. Apesar de seu papel importante na coordenação dos movimentos, o cerebelo não tem um

papel principal na função sensorial ou motora. Se ele for destruído, não perdemos a sensação nem nos tornamos paralisados. Entretanto, lesões do cerebelo produzem mudanças devastadoras na habilidade de executar movimentos, desde os mais simples até os mais complexos. Ele recebe informações aferentes de quase todo o sistema sensorial, o que é condizente com seu papel de regulador do *output* motor (Ghez e Thatch, 2000; Ito, 1984).

Como o cerebelo ajusta o *output* dos sistemas motores? Sua função está relacionada ao circuito neuronal. Por meio desse circuito e suas conexões de estímulos e *outputs*, ele atua aparentemente como um comparador, um sistema que compensa pelos erros comparando a intenção com o desempenho.

As conexões de estímulo e respostas cerebelares são vitais para seu papel como detector de erros, e eles estão resumidos na Figura 3.16. Ele recebe informação

de outros módulos do cérebro relacionados à programação e execução de movimentos (áreas corticopontinas). Essa informação é frequentemente referida como “resposta eferente” ou “conjunto de descarga” quando vem do córtex motor primário, uma vez que foi formulada a hipótese de ser uma cópia direta do *output* do córtex motor para a medula espinal. O cerebelo também recebe informação de *feedback* sensorial (*reaferência*) dos receptores sobre os movimentos enquanto eles são realizados (estímulo somatossensorial espinal/trigeminal, estímulos visual, auditivo e vestibular). Após processar toda essa informação, os *outputs* (Fig. 3.16B) do cerebelo vão até o córtex motor e outros sistemas dentro do tronco encefálico para modular seu *output* motor. Além desse papel nos processos de controle motor, pesquisas também sugeriram que o cerebelo pode ter funções não-motoras importantes incluindo cognição, que será discutida a seguir (Fiez et al., 1992).

Anatomia do cerebelo

Uma compreensão da anatomia do cerebelo é útil para explicar suas funções. O cerebelo consiste em uma camada externa de camada cinzenta (o córtex), substância interna branca (fibras de *input* e *output*) e três pares de núcleos profundos: o núcleo fastigial, o núcleo interposto e o núcleo dentado. Todos os estímulos do cerebelo vão primeiramente para um desses três núcleos cerebelares profundos e depois para o córtex. Todos os *outputs* do cerebelo retornam aos núcleos profundos antes de seguirem para o córtex cerebral ou para o tronco encefálico (Ghez e Thatch, 2000; Ito, 1984).

O cerebelo pode ser dividido em três zonas filogenéticas (ver Fig. 3.16). A zona mais antiga corresponde ao lobo floculonodular, cuja funcionalidade está relacionada ao sistema vestibular. Áreas filogeneticamente mais recentes a se desenvolver são: (1) o verme e a parte intermediária dos hemisférios e (2) os hemisférios laterais, respectivamente. Essas três partes do cerebelo têm funções e conexões *input-output* distintas, como você pode ver na Figura 3.16.

LOBO FLOCULONODULAR O lobo floculonodular frequentemente é referido como o “vestíbulo-cerebelo”, ele recebe estímulos tanto do sistema visual como do vestibular, e seus *outputs* retornam ao núcleo vestibular. Atua no controle dos músculos axiais, que são utilizados no controle do equilíbrio. Se o paciente apresenta disfunções nesse sistema, poderá ser observada marcha atáxica, fase de apoio com base ampliada e nistagmo.

VERME E HEMISFÉRIOS INTERMEDIÁRIOS O verme e os hemisférios intermediários são frequentemente referidos como espino-cerebelo, recebendo estímulos proprioceptivos e cutâneos da medula espinal (através dos tratos espino-cerebelares), além de informação visual, vestibular e auditiva. Pesquisadores pensavam que

havia dois mapas do corpo inteiro no cerebelo, mas, atualmente, foi demonstrado que os mapas são muito mais complexos e podem ser divididos em vários mapas menores. Isso tem sido denominado “somatotopia fragmentada”. Esses mapas menores aparentemente estão relacionados às atividades funcionais; portanto, em um rato, os campos receptivos da boca e da pata estão posicionados próximos, possivelmente para contribuir com o controle do comportamento de limpeza. Estímulos nessa parte do cerebelo vão através do núcleo fastigial (verme) e do núcleo interposto (lobos intermediários) (Shambes e Welker, 1978).

Há quatro tratos espino-cerebelares que repassam informação da medula espinal para o cerebelo. Dois tratos repassam informação dos braços e do pescoço e dois repassam informações do tronco e das pernas. Estímulos também vêm do trato espino-olivo-cerebelar, através do núcleo olivar inferior (fibras ascendentes). Esses estímulos são importantes no aprendizado e serão discutidos mais adiante.

Quais são os tratos de *output* do espino-cerebelo? Os *outputs* vão para (1) formação reticular do tronco encefálico, (2) núcleos vestibulares, (3) tálamo e córtex motor, e (4) núcleo vermelho no mesencéfalo.

Quais são as funções do verme e dos lobos intermediários (espino-cerebelo)? Em primeiro lugar, eles aparentemente atuam no controle da real execução do movimento: corrigem desvios de um movimento pretendido por meio da comparação de *feedback* da medula espinal com o comando motor pretendido. Eles também modulam o tônus muscular. Isso ocorre por meio do *output* contínuo da atividade excitatória do núcleo fastigial e interposto, que modulam a atividade dos motoneurônios gama dos fusos musculares. Quando há lesões nesses núcleos, há uma diminuição significativa do tônus muscular (hipotonia) (Ghez e Thatch, 2000).

Finalmente, o espino-cerebelo está envolvido nos mecanismos de antecipação para regular movimentos. Isso foi descoberto em experiências com macacos, nos quais os núcleos dentado e interposto dessa parte do cerebelo foram resfriados temporariamente enquanto eles realizavam movimentos precisos de flexão do cotovelo (pela ativação do músculo bicipital) de volta a um alvo após o movimento do braço. Quando os núcleos cerebelares foram resfriados, o músculo tricipital, utilizado para evitar que o braço ultrapassasse o alvo, não estava ativado de modo antecipatório, mas somente em *feedback*, após ter sido alongado quando o bíceps movimentou o cotovelo longe demais (Ghez e Thatch, 2000; Vilis e Hore, 1980).

HEMISFÉRIOS LATERAIS A última parte do cerebelo, a mais nova filogeneticamente, é a zona lateral dos hemisférios cerebelares, com frequência denominados “cérebro-cerebelo” (ver Fig. 3.16). Ela passou por uma expansão acentuada ao longo da evolução humana, acu-

mulando muitas funções não motoras. Recebe estímulos do núcleo pontino no tronco encefálico, que repassa informações de amplas áreas do córtex cerebral (sensorial, motor, pré-motor e parietal posterior). Seus *outputs* são para o tálamo e depois para o córtex motor, pré-motor e pré-frontal (Middleton e Strick, 1994).

Qual é a função desses hemisférios laterais? Essa parte do cerebelo, ao que parece, tem diversas funções superiores envolvendo habilidades motoras e não motoras. Primeiramente, pesquisadores sugerem que ela está envolvida no planejamento e na preparação do movimento e na avaliação da informação sensorial para a ação como parte do processo de aprendizado motor. Por outro lado, os lobos intermediários atuam na execução e na sintonia do movimento que está ocorrendo por meio da informação de *feedback*. Aparentemente, os hemisférios laterais do cerebelo participam na programação do córtex motor para a execução do movimento. Por exemplo, lesões do cerebelo lateral interrompem a cronometragem do movimento, de tal forma que as articulações são movidas de modo sequencial em vez de simultâneo. Esse déficit é denominado "decomposição do movimento". Durante o movimento de alcance e preensão, esta ocorre durante a fase de transporte. Entretanto, lesões do cérebro-cerebelo interrompem essa coordenação de tal forma que o alcance e a preensão ocorrem sequencialmente em vez de simultaneamente. Os tratos cerebelares são parte dos muitos tratos paralelos que afetam o córtex motor.

Envolvimento cerebelar nas tarefas não motoras

Além de seu papel nos processos de controle motor, pesquisas sugeriram que o cerebelo lateral pode ter funções não motoras importantes, incluindo a cognição (Fiez et al., 1992). É interessante notar que experiências neuroanatômicas demonstraram projeções do núcleo denteado lateral do cerebelo para áreas de associação frontal, conhecidas por estarem envolvidas no processamento cognitivo superior (Middleton e Strick, 1994). Essas conexões sugerem que indivíduos não precisam realizar um movimento para ativar o cerebelo; pesquisas que medem o fluxo sanguíneo cerebral demonstraram que há um aumento na atividade cerebelar quando se solicita a indivíduos apenas imaginarem a realização do movimento (Decety et al., 1990).

Ivry e Keele (1989) demonstraram que o cerebelo tem funções de cronometragem importante com pacientes que apresentam lesões cerebelares, mostrando problemas tanto na produção como na percepção da cronometragem. Pacientes com lesões do hemisfério lateral apresentam erros na cronometragem relacionada às habilidades perceptuais, sendo que os pesquisadores acreditam que isso pode estar relacionado a um mecanismo central tipo relógio. Por outro lado, pacientes com lesões no lobo intermediário cometem erros relacionados à execução do movimento.

Muitas partes do cerebelo, incluindo o cerebelo lateral, parecem ser importantes no aprendizado motor e não motor. O circuito celular único do cerebelo parece ser perfeito na modificação a longo prazo de respostas motoras, incluindo tipos simples de aprendizado, como a adaptação. Experiências demonstraram que à medida que animais aprendem uma tarefa nova, a fibra ascendente (que detecta erros no movimento) modifica a efetividade da sinapse entre a fibra de célula-granular paralela e as células de Purkinje (de *output* principal do cerebelo) (Gilbert e Thatch, 1977).

Esse tipo de aprendizado cerebelar aparentemente também ocorre no circuito do reflexo vestibulo-ocular (RVO), que inclui os tratos cerebelares. O RVO mantém os olhos fixos em um objeto enquanto a cabeça vira. Em experiências nas quais humanos usavam lentes em prismas que revertiam a imagem no olho, a adaptação do ganho do reflexo vestibulo-ocular ocorreu ao longo do tempo, com o tamanho do reflexo progressivamente diminuindo e revertendo na direção. Essa modificação do reflexo não ocorreu em pacientes com lesões cerebelares (Gonshor e Melville-Jones, 1976). O cerebelo pode contribuir também para o aprendizado associativo e, especificamente, condicionamento clássico, as lesões ao cerebelo restringem a habilidade dos animais em adquirir e reter o reflexo do piscar (Ghez e Thatch, 2000).

Estudos demonstraram que o cerebelo lateral direito se torna ativo quando indivíduos leem verbos em voz alta, mas não quando leem substantivos, implicando que algo sobre o processamento cognitivo da geração de verbos requer o cerebelo, enquanto o mesmo processamento de outras palavras não requer. Correlacionado a isso, certos pacientes com déficits cerebelares demonstraram, também, dificuldade nessas tarefas de geração de verbos e no aprendizado e na execução de diversas tarefas que envolvem o processamento cortical (cognitivo) não motor complexo. Esse é o caso, apesar do índice de inteligência e linguagem, das "funções frontais" e memória serem normais. Por exemplo, pacientes apresentaram problemas na detecção de erros que cometeram em tarefas não motoras e motoras. Isso implica que eles tiveram problemas nos processos de percepção e produção em análises superiores, incluindo aqueles que envolvem a linguagem (Fiez et al., 1992).

Pesquisas nos problemas de aprendizagem em pacientes com lesões cerebelares demonstraram que enquanto eles tinham pontuações normais na Escala de Memória de Wechsler, tinham problemas em alguns tipos de respostas aprendidas. Em particular, foram encontrados problemas no resgate de hábitos, definidos como respostas automáticas aprendidas por meio da repetição. Isso é o oposto aos problemas de aprendizado observados em pacientes com amnésia grave (resultante de lesão ao hipocampo ou diencéfalo médio), que não

aprendem tarefas que dependem do resgate consciente de experiências prévias, mas demonstram melhora normal na variedade de tarefas autoaprendidas que envolvem repetição (Squire, 1986; Fiez et al., 1992).

É interessante observar que certos neurônios no núcleo dentado do cerebelo estão preferencialmente envolvidos na geração e/ou orientação de movimentos baseados em dicas visuais. Como já mencionado, esses

neurônios projetam-se para áreas pré-motoras do córtex cerebral (Mushiake e Strick, 1993). Experiências mostraram que pacientes com déficits cerebelares apresentam melhora do desempenho motor quando seus olhos estão fechados ou quando o *feedback* visual é reduzido. Na realidade, Sanes et al. (1988) observaram que o tremor cerebelar era maior quando os pacientes utilizavam dicas visuais para guiar seus movimentos.

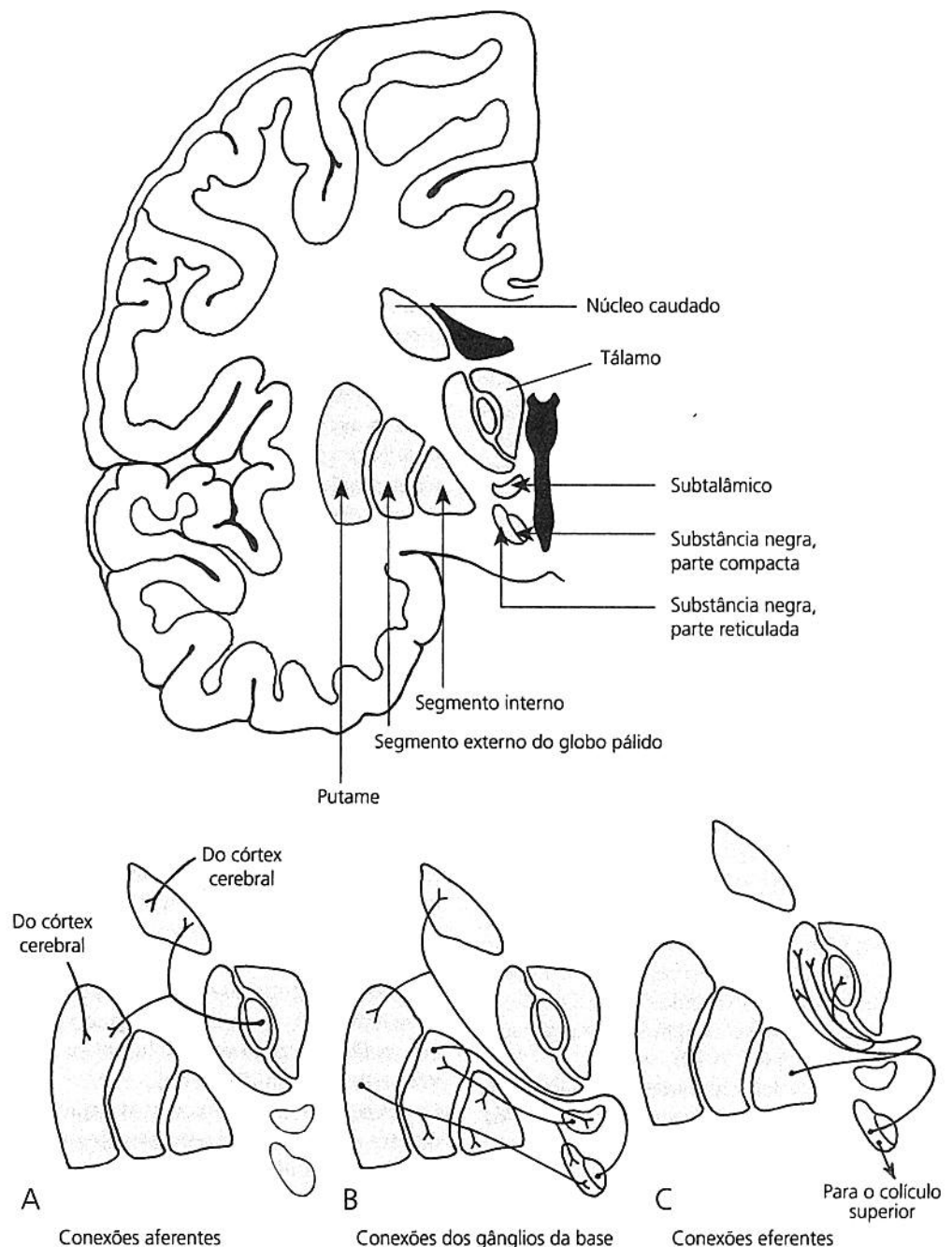


FIGURA 3.17 Em cima, localizações dos núcleos do complexo dos gânglios da base. Embaixo, A. Aferente principal; B. Interna; e C. Conexões eferentes dos gânglios da base. (Adaptado de Cote L, Crutcher MD. The basal ganglia. Em Kandel E, Schwartz JH, Jessell TM, eds. Principles of neuroscience. 3rd ed. New York: Elsevier, 1991: 649.)

Gânglios da base

O complexo de gânglios da base consiste em uma série de núcleos na base do córtex cerebral, incluindo o putame, o *núcleo caudado*, o *globo pálido*, o *núcleo subtalâmico* e a *substância negra*. *Da Base* significa “na base”, em outras palavras, “logo abaixo do córtex”. Assim como nos pacientes com lesões cerebelares, pacientes com lesões nos gânglios da base não são paralisados, mas apresentam problemas com a coordenação dos movimentos. Avanços em nossa compreensão da função dos gânglios da base inicialmente vieram dos clínicos, em especial James Parkinson, que primeiro descreveu o mal de Parkinson, em 1817, como a “paralisia que treme” (Cote e Crutcher, 1991).

Acreditava-se que os gânglios da base eram parte do sistema motor extrapiramidal, e que este atuava em paralelo com o sistema piramidal (o trato corticospinal) no controle do movimento. Portanto, os clínicos definiam os problemas piramidais, relacionados com espasticidade e paralisia, e os problemas extrapiramidais como movimentos involuntários e rigidez. Como já vimos neste capítulo, essa distinção não é mais válida, uma vez que muitos outros sistemas cerebrais também controlam o movimento. Além disso, os sistemas piramidal e extrapiramidal não são independentes, mas atuam juntos no controle dos movimentos.]

Anatomia dos gânglios da base

As conexões mais importantes dos gânglios de base estão resumidas na Figura 3.17, incluindo a aferente principal (Fig. 3.17A), a interna (Fig. 3.17B) e a eferente (Fig. 3.17C). Os núcleos de estímulos principais do complexo dos gânglios da base são o *caudado* e o *putame*. Eles se desenvolvem a partir da mesma estrutura e, com frequência, são discutidos como uma unidade, o *estriado*. Seus estímulos primários vêm de áreas espalhadas do neocórtex, incluindo as áreas sensorial, motora e associativa (Alexander e Crutcher, 1990).

O *globo pálido* tem dois segmentos, o interno e o externo, e está situado ao lado do *putame*, enquanto a *substância negra* está situada um pouco mais caudalmente, no mesencéfalo, como pode ser observado na parte superior da Figura 3.17. O segmento interno do *globo pálido* e a *substância negra* são as áreas principais de *output* dos gânglios da base. Seus *outputs* terminam nas áreas pré-frontal, suplementar e córtex pré-motor, por meio do tálamo. O núcleo final, o *núcleo subtalâmico*, está situado logo abaixo do tálamo.

As conexões dentro do complexo dos gânglios da base correspondem às células no *caudado* e ao *putame* que terminam no *globo pálido* e na *substância negra*, de modo somatotópico, como foi visto para outros tratos no cérebro. Células do segmento externo do *globo pálido* terminam no *núcleo subtalâmico*, enquanto o *subtalâmico*, por sua vez, projeta-se ao *globo pálido* e à *substância*

negra. Outros estímulos do *núcleo subtalâmico* incluem estímulos diretos dos córtices motor e pré-motor.

Os gânglios da base consistem, na realidade, em quatro circuitos funcionais diferentes que também incluem o tálamo e o córtex. Incluem o circuito esquelético-motor (incluindo o córtex pré-motor, o córtex suplementar motor e o córtex motor primário), o circuito oculomotor (incluindo os campos visuais frontais e suplementares do córtex), os circuitos pré-frontais e o circuito límbico. A existência desses circuitos funcionais diferentes explica a variedade de diferentes comprometimentos do movimento envolvendo a disfunção dos gânglios da base (DeLong, 2000).

O papel dos gânglios da base

O circuito esquelético-motor contribui para a preparação e execução do movimento. Por exemplo, foi demonstrado que muitos neurônios nas áreas pré-motoras e no circuito esquelético-motor nos gânglios da base mostraram mudanças na atividade após a apresentação de uma dica que oferece informação em um movimento a ser realizado posteriormente. A atividade continua até o movimento ser realizado. Isso é referido como “cenário motor”. Outros subcenários de neurônios no circuito esquelético-motor mostram apenas respostas relacionadas ao movimento, indicando que há populações distintas de neurônios para essas duas funções (DeLong, 2000).

Também foi formulada a hipótese de que o circuito dos gânglios da base pode ter um papel em ativar seletivamente alguns movimentos à medida que suprime outros. Isso pode ser considerado outro tipo de cenário central, isto é, para uma série de ações em vez de uma série alternativa (Alexander e Crutcher, 1990).

O circuito oculomotor está envolvido no controle dos movimentos sacádicos do olho. O circuito pré-frontal e os circuitos límbicos estão envolvidos nas funções não motoras. O circuito pré-frontal contribui para as funções executivas, incluindo a organização de comportamentos utilizando habilidades verbais na resolução de problemas e em mediar respostas socialmente apropriadas. Lesões nessa área contribuem para o transtorno obsessivo-compulsivo. O circuito límbico está envolvido no controle do comportamento motivado (envolvendo circuitos para reforçar estímulos para os comportamentos) e o aprendizado processual.

A maioria das desordens dos gânglios basais envolve problemas com ação em vez de percepção. Podem envolver hiperatividade/impulsividade (isto é, doença de Huntington ou transtorno obsessivo-compulsivo) ou atividade reduzida e efeito tardio (isto é, mal de Parkinson, depressão) (DeLong, 2000).

Por exemplo, certas doenças dos gânglios da base podem produzir escassez ou lentidão dos movimentos e desordens do tônus muscular e reflexos posturais. Os sintomas do mal de Parkinson incluem tremor de re-

pouso, aumento do tônus muscular ou rigidez e lentidão para iniciar o movimento (acinesia), assim como na execução do movimento (bradicinesia). O local da lesão para o mal de Parkinson está no trato dopaminérgico da substância negra ou estriada. O tremor e a rigidez podem ser devido à perda das influências inibitórias dentro dos gânglios da base. Por outro lado, outras doenças dos gânglios da base produzem movimentos involuntários (discinesia). Por exemplo, as características da doença de Huntington incluem coreia e demência. Os sintomas aparentemente são causados pela perda dos neurônios colinérgicos e dos neurônios gama do ácido aminobutírico (GABA) no estriado (Alexander e Crutcher, 1990; Cote e Crutcher, 1991).

Quais são as diferenças funcionais entre os gânglios da base e o cerebello? Pesquisas sugerem que os gânglios da base podem estar particularmente envolvidos

com os movimentos gerados na parte interna, enquanto o cerebello está envolvido nos movimentos desencadeados e orientados visualmente. Por exemplo, experiências mostraram que no globo pálido interno, as células projetadas para a área suplementar motora são ativadas durante os movimentos gerados internamente (Mushiake e Strick, 1995). Isso é coerente com a informação clínica que demonstra que pacientes com mal de Parkinson têm grande dificuldade nos movimentos gerados internamente (Georgiou et al., 1993; Morris et al., 1996). É interessante observar que pacientes com mal de Parkinson que apresentam a síndrome da marcha congelada (dificuldade em iniciar e manter o padrão de marcha) são capazes de utilizar pistas visuais para melhorar sua habilidade de marcha. A pesquisa acima sugere que isso pode ser devido ao uso de tratos alternativos do cerebello para desencadear e orientar movimentos.

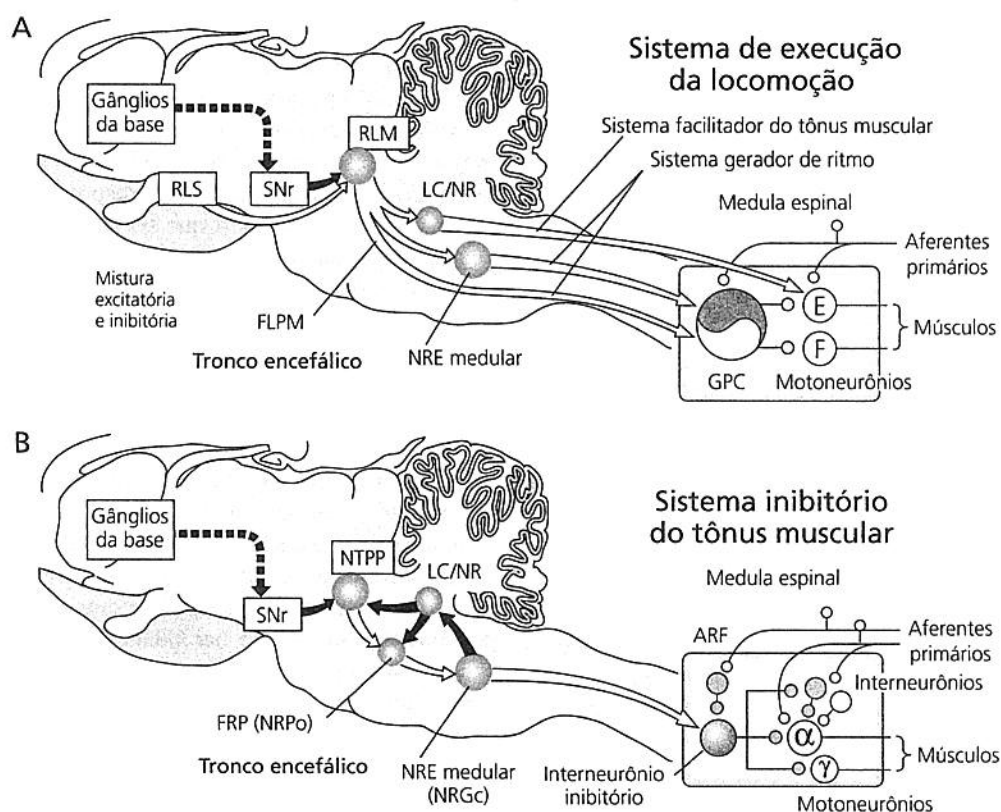


FIGURA 3.18 Conexões importantes entre os gânglios da base, o tronco encefálico e a medula espinal para a regulação da locomoção e do tônus muscular. A. Circuito envolvido nos sistemas de execução locomotora, incluindo o sistema facilitador do tônus muscular, com suas conexões aos geradores de padrão central (GPC) para a locomoção na medula espinal. B. Circuito para o sistema inibitório do tônus muscular. E = motoneurônios extensores; F = motoneurônios flexores; ARF = aferentes do reflexo de flexão; CL = loco cerúleo; RLM = região locomotora mesencefálica; NRGc = núcleo reticular gigantocelular; FLPM = faixa locomotora pontino-medular; NTPP = núcleo tegumentar pedúnculo-pontino; FRP (NRPo) = formação reticular pontino; NR = núcleo da rafe; NRE = neurônio reticulospinal; RLS = região locomotora subtalâmica; SNr = substância negra. (Redesenhada, com permissão, de Takakusaki et al. Role of the basal ganglia – brainstem pathways in the control of motor behaviors. *Neurosci Res* 2004; 50:141, Fig. 3.)

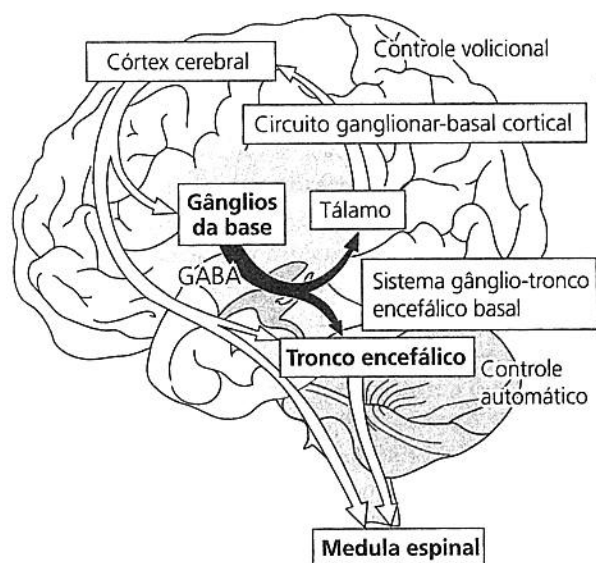


FIGURA 3.19 Modelo hipotético do controle de movimentos pelos gânglios da base, mostrando os tratos córtico-gânglios da base-espinal importantes para o controle volicional e os tratos gânglios da base-tronco encefálico-espinal importantes para o controle automático do tônus muscular e da locomoção. (Redesenhado, com permissão, de Takakusaki et al. Role of the basal ganglia – brainstem pathways in the control of motor behaviors. *Neurosci Res* 2004; 50: 139, Fig. 1.)

Mesencéfalo e tronco encefálico

Os núcleos e tratos do mesencéfalo e o tronco encefálico para a medula espinal medeiam muitos aspectos do controle motor como parte dos tratos descendentes do córtex cerebral, do cerebelo e dos gânglios da base. Isso inclui a geração do ritmo locomotor, a regulação do tônus postural, a integração da informação sensorial para a postura e o equilíbrio, e contribuições para o controle postural antecipatório que acompanha os movimentos voluntários.

A estimulação da região locomotora mesencefálica (RLM) e também a região locomotora subtalâmica (RLS) inicia a locomoção e ajusta os movimentos dos passos. Os sinais desse sistema são repassados para os geradores de padrão central (GPC) da medula espinal para a locomoção por meio da formação reticular medial e dos tratos reticulospinais (incluindo a porção ponto-medular locomotora). Esses tratos e centros do

tronco encefálico estão na Figura 3.18A. O tronco encefálico tem centros importantes para controlar a facilitação e inibição do tônus muscular que é importante para o controle da postura. Esses sistemas facilitatórios e inibitórios de tônus muscular dentro do tronco encefálico estão demonstrados nas Figuras 3.18A e B. É interessante observar que quando a formação reticular do tronco encefálico está inativo por meios farmacológicos, os ajustes posturais antecipatórios que normalmente seriam ativados para estabilizar o movimento voluntário iniciado pela ativação do córtex motor não são mais ativados. Isso indica a importância dos núcleos do tronco encefálico no controle postural antecipatório.

Portanto, como está demonstrado na Figura 3.19, os tratos córtico-gânglios da base-espinal são importantes para o controle dos movimentos voluntários, enquanto os tratos gânglio da base-tronco encefálico-espinal contribuem para o controle automático dos movimentos, como a locomoção e o tônus postural, principalmente pelos tratos originários na substância negra.

A Figura 3.18 mostra o sistema de execução locomotor e os tratos do sistema facilitatório e inibitório do tônus muscular dos gânglios da base por meio de motoneurônios espinais (Takakusaki et al., 2004).

Os tratos para o controle motor que se originam no tronco encefálico consistem nos tratos mediais (que controlam a postura e o equilíbrio), incluindo o trato vestibulospinal (discutido na seção vestibular deste capítulo), o trato reticulospinal (discutido acima), o trato tetospinal (que media os movimentos da cabeça e do olho) e os tratos laterais (que controlam os movimentos direcionados pelo objetivo), incluindo o trato rubrospinal do núcleo vermelho.

Isso conclui nossa revisão da base fisiológica do controle motor. Neste capítulo, tentamos mostrar os substratos neurais do movimento. Isso envolveu uma revisão dos sistemas da percepção e da ação, e de processos cognitivos superiores que têm um papel em sua elaboração. Tentamos mostrar a importância da natureza hierárquica e distribuída desses sistemas. A apresentação separada dos sistemas de percepção e de ação é um tanto errônea. Na vida real, à medida que os movimentos são gerados para cumprir as tarefas em ambientes variados, as fronteiras entre a percepção, a ação e a cognição se tornam indefinidas.

Resumo

1. O controle do movimento é alcançado por meio do esforço cooperativo entre as estruturas cerebrais, que são organizadas hierarquicamente e em paralelo.
2. Os estímulos sensoriais executam muitas funções no controle do movimento. Eles: (a) servem como

estímulo para o movimento reflexivo organizado na medula espinal; (b) modulam o *output* do movimento que resulta da atividade dos geradores de padrão na medula espinal; (c) modula os comandos que se originam em centros superiores do sistema nervoso; e (d) contribuem para a percepção

- e controle do movimento por meio de tratos ascendentes de modo muito mais complexo.
3. No sistema somatossensorial, os fusos musculares, os órgãos tendinosos de Golgi, os receptores articulares e os receptores cutâneos contribuem para o controle do reflexo espinal, modulam o *output* do gerador de padrão espinal, modulam os comandos descendentes e contribuem para a percepção e controle do movimento por meio de tratos ascendentes.
 4. A visão (a) permite a identificação de objetos no espaço e a determinação de seus movimentos (sensação exteroceptiva); e (b) oferece informação sobre onde nosso corpo está no espaço, sobre a relação de uma parte corporal a outra e sobre o movimento de nosso corpo (propriocepção visual).
 5. O sistema vestibular é sensível a dois tipos de informações: a posição da cabeça no espaço e as mudanças súbitas na direção do movimento da cabeça.
 6. À medida que a informação sensorial ascende para níveis superiores de processamento, cada nível de hierarquia tem a habilidade de modular a informação vinda de baixo, permitindo aos centros superiores a sintonia seletiva (para cima ou para baixo) da informação vinda dos centros inferiores.
 7. A informação dos receptores sensoriais é processada de forma crescente à medida que ascende a hierarquia neural, permitindo interpretação significativa da informação. Isso é feito seletivamente aumentando o campo receptivo de cada neurônio superior de modo sucessivo.
 8. Os sistemas somatossensorial e visual processam informação vinda para aumentar a sensibilidade de contraste de tal forma que possamos identificar e discriminar mais facilmente entre diferentes objetos. Isso é feito por meio da inibição lateral, na qual a célula excitada inibe a célula ao lado, aumentando o contraste entre as regiões excitadas e não excitadas do corpo ou do campo visual.
 9. Também há células especiais dentro dos sistemas somatossensorial e visual que respondem melhor ao estímulo móvel e são sensíveis à direção.
 10. Nos córtices de associação, começamos a ver a transição entre a percepção e a ação. O lobo parietal participa nos processos que envolvem a atenção à posição e à manipulação dos objetos no espaço.
 11. O sistema de ação inclui áreas do sistema nervoso como o córtex motor, o cerebelo, os gânglios da base e o tronco encefálico.
 12. O córtex motor interage com as áreas de processamento sensorial no lobo parietal e também com as áreas dos gânglios da base e cerebelar para identificar o local no qual queremos nos mover, planejar o movimento e, por fim, executar nossas ações.
 13. O cerebelo aparentemente atua como um comparador, um sistema que compensa os erros por meio da comparação da intenção com o desempenho. Além disso, modula o tônus muscular, participa na programação do córtex motor para a execução do movimento e contribui para a cronometragem do movimento e para o aprendizado motor e não motor. Está envolvido no controle de movimentos desencadeados visualmente e orientados.
 14. A função dos gânglios da base está relacionada ao planejamento e controle de comportamentos motores complexos, incluindo a modulação do cenário central para o movimento, e o controle dos movimentos autoiniciados por meio de *outputs* das áreas pré-motora e suplementar motora. Além disso, têm um papel importante na ativação seletiva de alguns movimentos e na supressão de outros.