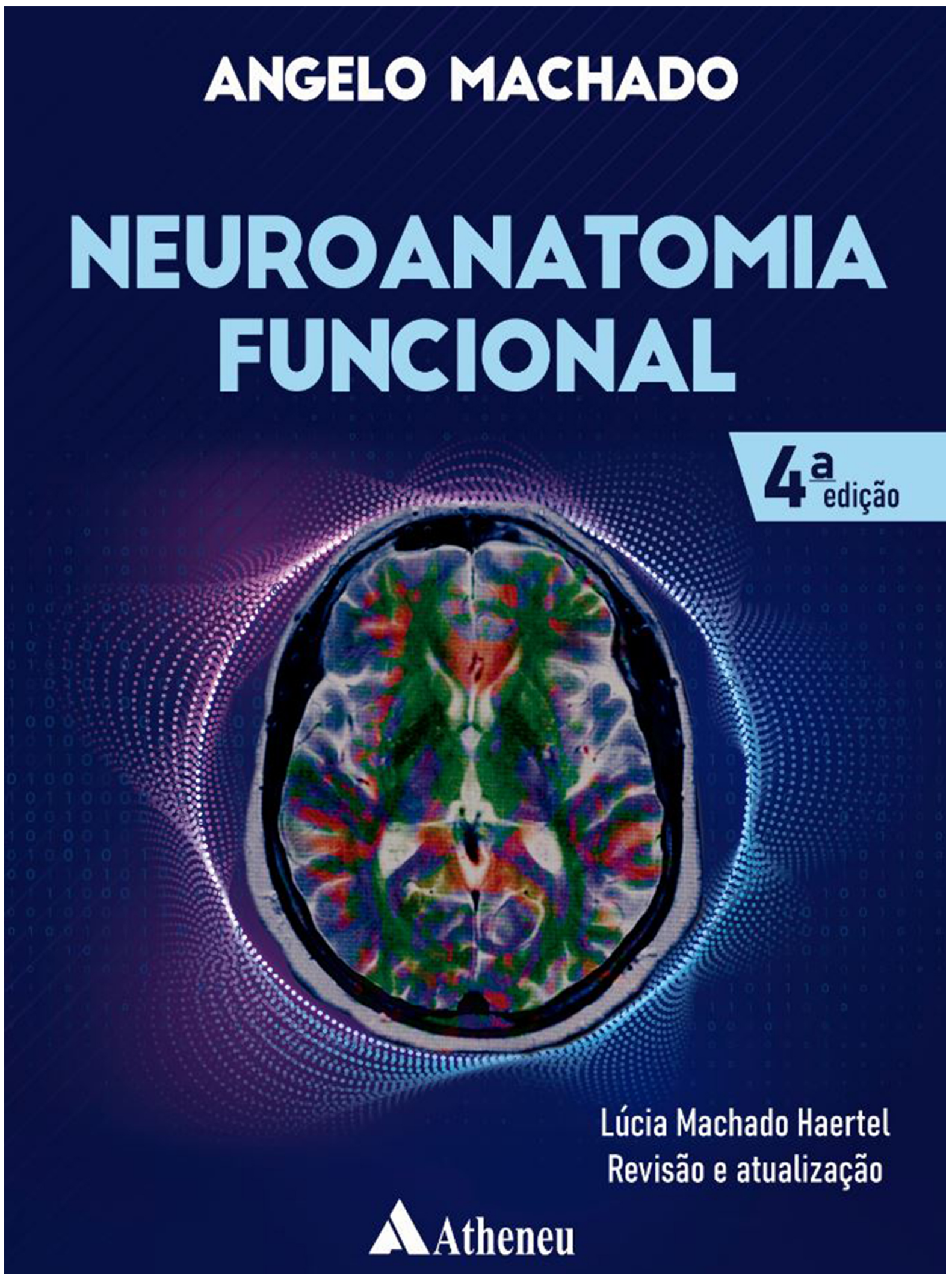
ANGELO MACHADO

NEUROANATOMIA FUNCIONAL

4ª edição



Lúcia Machado Haertel
Revisão e atualização

Atheneu

Neuroanatomia Funcional

4ª edição



SAL

SERVIÇO DE ATENDIMENTO AO LEITOR

Tel.: 08000267753

www.atheneu.com.br

(21) 99165-6798 Facebook.com/editoraatheneu Twitter.com/editoraatheneu Youtube.com/atheneueditora

Neuroanatomia Funcional

4ª edição

ANGELO B. M. MACHADO

Ex-Professor de Neuroanatomia do Departamento de Morfologia do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG).

Revisão e Atualização

LÚCIA MACHADO HAERTEL

Neurologista Infantil pelo Hospital das Clínicas da Faculdade de Medicina da Universidade de São Paulo. Neurofisiologista Clínica pelo Hospital São Lucas da Pontifícia Universidade Católica de Porto Alegre. Ex-Monitora de Neuroanatomia da Universidade Federal de Minas Gerais. Ex-Professora do Curso de Medicina da Faculdade Regional de Blumenau.

Atheneu

Rio de Janeiro • São Paulo

2022

EDITORA ATHENEU

São Paulo — Rua Maria Paula, 123 – 18º andar
Tel.: (11) 2858-8750
E-mail: atheneu@atheneu.com.br

Rio de Janeiro — Rua Bambina, 74
Tel.: (21) 3094-1295
E-mail: atheneu@atheneu.com.br

PRODUÇÃO EDITORIAL: Equipe Atheneu
CAPA: Editora Atheneu
DIAGRAMAÇÃO: Know-How Editorial

CIP-Brasil. Catalogação na Publicação
Sindicato Nacional dos Editores de Livros, RJ

M129n
4. ed.

Machado, Angelo, 1934-2020
Neuroanatomia funcional / Angelo Machado, Lúcia Machado Haertel. - 4. ed. - Rio de Janeiro : Atheneu, 2022.
XXXp. : il. ; 28 cm.

Inclui bibliografia e índice
ISBN 978-65-5586-361-1

1. Neuroanatomia. I. Haertel, Lúcia Machado. II. Título.

21-74723 CDD: 611.8
CDU: 611.8

Meri Gleice Rodrigues de Souza - Bibliotecária - CRB-7/6439

29/11/2021 30/11/2021

MACHADO, A.B.M.; HAERTEL, L.M.
Neuroanatomia Funcional – 4ª Edição

© Direitos reservados à EDITORA ATHENEU – Rio de Janeiro, São Paulo, 2022.

capítulo 1

Alguns Aspectos da Filogênese do Sistema Nervoso

1. Filogênese do sistema nervoso – origem de alguns reflexos

Os seres vivos, mesmo os mais primitivos, devem continuamente se ajustar ao meio ambiente para sobreviver. Para isso, três propriedades do protoplasma são especialmente importantes: *irritabilidade, condutibilidade* e *contratilidade*. A irritabilidade, ou propriedade de ser sensível a um estímulo, permite a uma célula detectar as modificações do meio ambiente. Sabemos que uma célula é sensível a um estímulo quando ela reage a ele, por exemplo, dando origem a um impulso que é conduzido através do protoplasma (condutibilidade), determinando uma resposta em outra parte da célula. Essa resposta pode se manifestar por um encurtamento da célula (contratilidade), visando fugir de um estímulo nocivo. Um organismo unicelular, como a ameba, apresenta todas as propriedades do protoplasma, inclusive as três propriedades já mencionadas. Assim, quando tocamos uma ameba com a agulha de um micromanipulador, vemos que lentamente ela se afasta do ponto onde foi tocada. Ela é sensível e conduz informações sobre o estímulo a outras partes da célula, determinando retração de um lado e emissão de pseudópodes do outro. Tendo todas as propriedades do protoplasma, uma célula como a ameba não se especializou em nenhuma delas e suas reações são muito rudimentares. Em seres um pouco mais complexos como as esponjas (filo *Porifera*), vamos encontrar células em que uma parte do citoplasma se especializou para a contração e outra, situada na superfície, desenvolveu as propriedades da irritabilidade e da condutibilidade (**Figura 1.1**). Essas células musculares primitivas estão presentes no epitélio que reveste os orifícios, os quais permitem a penetração da água no interior das esponjas. Substâncias irritantes colocadas na água são detectadas por essas células, que se contraem, fechando os orifícios.

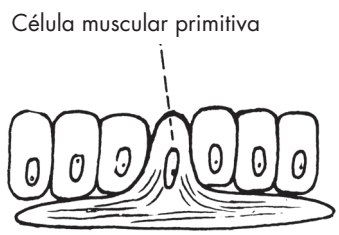


Figura 1.1 Célula muscular primitiva de uma esponja.

Com o surgimento de metazoários, as células musculares passaram a ocupar uma posição mais interna, perdendo o contato direto com o meio externo. Surgiram, então, na superfície, células que se diferenciam para receber os estímulos do meio ambiente, transmitindo-os às células musculares subjacentes. Essas células especializadas em irritabilidade (ou excitabilidade) e condutibilidade foram os primeiros *neurônios,* que provavelmente surgiram nos celenterados. Assim, no tentáculo de uma anêmona do mar (**Figura 1.2**), existem células nervosas unipolares, ou seja, com um só prolongamento denominado *axônio*, que faz contato com células musculares situadas mais internamente. Na extremidade dessas células nervosas localizadas na superfície, desenvolveu-se uma formação especial denominada *receptor*. O receptor transforma vários tipos de estímulos físicos ou químicos em impulsos nervosos, que podem, então, ser transmitidos ao *efetuador,* músculo ou glândula.

No decorrer da evolução, apareceram receptores muito complexos para os estímulos mais variados. Esse tipo de sistema nervoso difuso foi substituído nos platelmintos e anelídeos por um sistema nervoso mais avançado, no qual os elementos nervosos tendem a se agrupar em um *sistema nervoso central* (centralização do sistema nervoso).

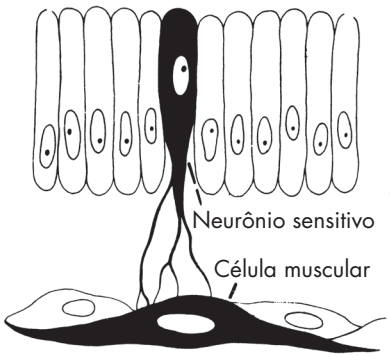


Figura 1.2 Esquema de um dispositivo neuromuscular no tentáculo de um celenterado.

Nos anelídeos, como a minhoca, o sistema nervoso é segmentado, sendo formado por um par de gânglios cerebroides e uma série de gânglios unidos por uma corda ventral, correspondendo aos segmentos do animal. O estudo do arranjo dos neurônios em um desses segmentos mostra dispositivos nervosos bem mais complexos do que os já estudados nos celenterados. No epitélio da superfície do animal, há neurônios que, por meio de seu axônio, estão ligados a outros neurônios, cujos corpos encontram-se em um gânglio do sistema nervoso central. Estes, por sua vez, têm um axônio que faz conexão com os músculos (**Figura 1.3**). Os neurônios situados na superfície são especializados em receber os estímulos e conduzir os impulsos ao sistema nervoso central. Por isso, são denominados *neurônios sensitivos* ou *neurônios aferentes*. Os neurônios situados no gânglio e especializados na condução do impulso do sistema nervoso central até o efetuador, no caso, o músculo, são denominados *neurônios motores* ou *eferentes*.

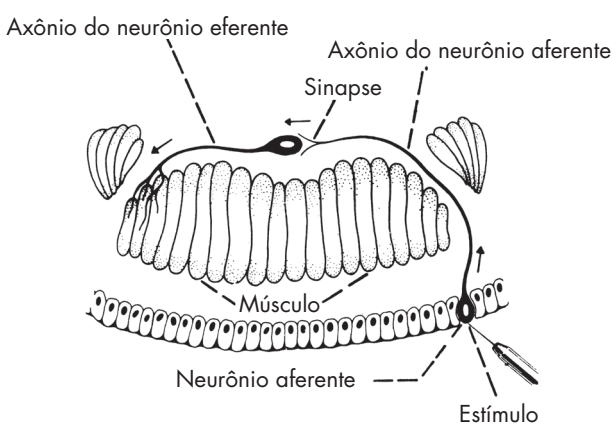


Figura 1.3 Esquema de um arco reflexo simples em um segmento de anelídeo.

Os termos *aferente* e *eferente*, que aparecem pela primeira vez, serão muito utilizados e devem, pois, ser conceituados. São aferentes os neurônios, fibras ou feixes de fibras que trazem impulsos a uma determinada área do sistema nervoso, e eferentes, os que levam impulsos dessa área. Portanto, aferente se refere ao que entra, e eferente, ao que sai de uma determinada área do sistema nervoso.

A conexão do neurônio sensitivo com o neurônio motor, no exemplo citado, se faz por meio de uma *sinapse* localizada no gânglio. Temos, assim, em um segmento de minhoca, os elementos básicos de um *arco reflexo simples,* ou seja, um neurônio aferente com o seu receptor, um centro, no caso o gânglio, onde ocorre a sinapse, e um neurônio eferente que se liga ao efetuador, no caso os músculos. Esse dispositivo permite à minhoca contrair a musculatura do segmento por estímulo no próprio segmento, o que pode ser útil para evitar determinados estímulos nocivos. Esse *arco reflexo* é *intrassegmentar,* visto que a conexão entre o neurônio aferente e o eferente envolve apenas um segmento. Devemos considerar, entretanto, que a minhoca é um animal segmentado e que, às vezes, para que ela possa evitar um estímulo nocivo aplicado em um segmento, pode ser necessário que a resposta ocorra em outros segmentos. Existe, pois, no sistema nervoso desse animal, um terceiro tipo de neurônio, denominado neurônio *de associação* (ou *internuncial*), que faz a associação de um segmento com outro, conforme indicado na **Figura 1.4**. Assim, o estímulo aplicado em um segmento dá origem a um impulso, que é conduzido pelo neurônio sensitivo ao centro (gânglio). O axônio desse neurônio faz sinapse com o neurônio de associação, também localizado no gânglio, cujo axônio, passando pela corda ventral do animal, estabelece sinapse com o neurônio motor do segmento vizinho. Desse modo, o estímulo se inicia em um segmento e a resposta se faz em outro. Temos um *arco reflexo intersegmentar*, pois envolve mais de um segmento e é um pouco mais complexo que o anterior, uma vez que envolve duas sinapses e três neurônios, sensitivo, motor e de associação. A corda ventral de um anelídeo é percorrida por grande número de axônios de neurônios de associação que ligam segmentos do animal, por vezes distantes.

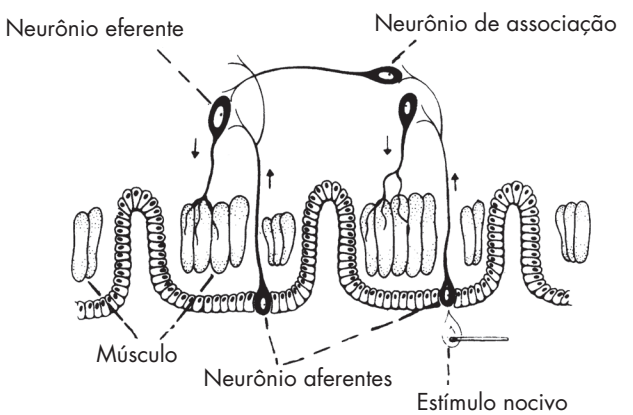


Figura 1.4 Esquema de parte de um animal segmentado, mostrando um arco reflexo intersegmentar.

2. Alguns reflexos da medula espinal dos vertebrados

O conhecimento das conexões dos neurônios no sistema nervoso da minhoca nos permite entender algumas das conexões da medula espinal dos vertebrados, inclusive do homem. Temos um exemplo no reflexo patelar (**Figura 9.3**), testado com frequência pelos neurologistas. Quando o neurologista bate com o seu martelo no joelho de um paciente, a perna se projeta para frente. O martelo produz estiramento do tendão, que acaba por estimular receptores no músculo quadríceps, dando origem a impulsos nervosos que seguem pelo neurônio sensitivo. O prolongamento central desses neurônios penetra na medula e termina fazendo sinapse com neurônios motores aí situados. O impulso sai pelo axônio do neurônio motor e volta ao membro inferior, onde estimula as fibras do músculo quadríceps, fazendo com que a perna se projete para frente. Na medula espinal dos vertebrados, há uma segmentação, evidenciada pela conexão dos vários pares de nervos espinais. Existem reflexos na medula dos vertebrados, nos quais a parte aferente do arco reflexo se liga à parte eferente no mesmo segmento ou em segmentos adjacentes.[1] Esses reflexos são considerados intrassegmentares, sendo um exemplo o reflexo patelar. Entretanto, um grande número de reflexos medulares é intersegmentar, ou seja, o impulso aferente chega à medula em um segmento e a resposta eferente se origina em segmentos às vezes muito distantes, localizados acima ou abaixo. Na composição desses arcos reflexos há neurônios de associação que, na minhoca, associam níveis diferentes no interior do sistema nervoso. Um exemplo clássico de reflexo intersegmentar é o chamado "reflexo de coçar" do cão. Em um cão previamente submetido a uma secção da medula cervical para se eliminar a interferência do encéfalo, estimula-se a pele da parte dorsal do tórax. Observa-se que a pata posterior do mesmo lado inicia uma série de movimentos rítmicos semelhantes aos que o animal executa quando coça. Sabe-se que esse arco reflexo envolve os seguintes elementos: a) neurônios sensitivos ligando a pele ao segmento correspondente da parte torácica da medula espinal; b) neurônios de associação com um longo axônio descendente ligando essa parte da medula espinal aos segmentos que dão origem aos nervos para a pata posterior; c) neurônios motores para os músculos da pata posterior.

3. Evolução dos três neurônios fundamentais do sistema nervoso

Vimos como apareceram durante a filogênese os três neurônios fundamentais já presentes nos anelídeos, ou seja, o neurônio aferente (ou sensitivo), o neurônio eferente (ou motor) e o neurônio de associação. Todos os neurônios existentes no sistema nervoso do homem, embora recebendo nomes diferentes e variados em diferentes setores do sistema nervoso central, podem, em última análise, ser classificados em um desses três tipos fundamentais. Vejamos algumas modificações sofridas por esses três neurônios durante a evolução.

3.1 Neurônio aferente (ou sensitivo)

Surgiu na filogênese com a função de levar ao sistema nervoso central informações sobre as modificações ocorridas no meio externo, estando inicialmente em relação com a superfície do animal. O aparecimento de metazoários mais complexos, com várias camadas celulares, trouxe como consequência a formação de um *meio interno*. Em virtude disso, alguns neurônios aferentes passaram a levar ao sistema nervoso informações sobre as modificações desse meio interno.

Muito interessantes foram as mudanças na posição do corpo do neurônio sensitivo ocorridas durante a evolução (**Figura 1.5**). Em alguns anelídeos, esse corpo está localizado no epitélio de revestimento, portanto, em contato com o meio externo, e o neurônio sensitivo é unipolar. Nos moluscos, existem neurônios sensitivos cujos corpos estão situados no interior do animal, mantendo um prolongamento na superfície. O neurônio sensitivo é bipolar. Já nos vertebrados, a quase totalidade dos neurônios aferentes tem seus corpos em gânglios sensitivos situados junto ao sistema nervoso central, sem, entretanto, penetrar nele. Tivemos, assim, durante a filogênese, uma tendência de centralização do corpo do neurônio sensitivo vantajosa sob o aspecto evolutivo para proteger o corpo do neurônio que, ao contrário do axônio, não se regenera. Com relação à extremidade periférica dos neurônios sensitivos, surgiram estruturas mais elaboradas, os receptores, capazes de transformar os vários tipos de estímulos físicos ou químicos em impulsos nervosos, os quais são conduzidos ao sistema nervoso central pelo neurônio sensitivo.

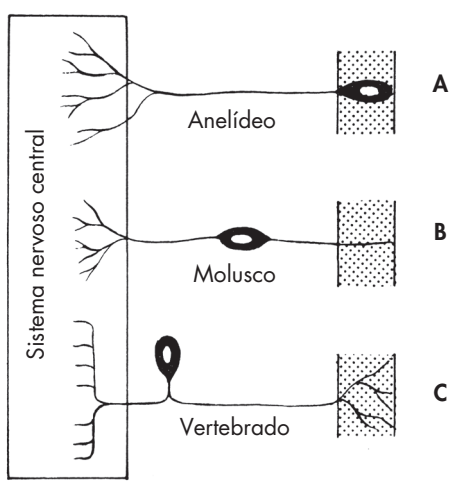


Figura 1.5 Esquema mostrando as modificações na posição do corpo do neurônio sensitivo durante a evolução: **(A)** corpo na superfície; **(B)** corpo entre a superfície e o sistema nervoso central; **(C)** corpo próximo ao sistema nervoso central.

1 Na realidade, é possível que arcos reflexos rigorosamente intrassegmentares não existam nos mamíferos. Assim, verificou-se no gato que a menor porção de medula espinal que se pode isolar, mantendo-se sua atividade reflexa, contém dois ou três segmentos.

3.2 Neurônio eferente (ou motor)

A função do neurônio eferente ou motor é conduzir o impulso nervoso ao órgão efetuador que, nos mamíferos, é um músculo ou uma glândula. O impulso eferente determina, assim, uma contração ou uma secreção. O corpo do neurônio eferente surgiu no interior do sistema nervoso central e a maioria deles permaneceu nessa posição durante toda a evolução. Contudo, os neurônios eferentes que inervam os músculos lisos, músculos cardíacos ou glândulas têm os seus corpos fora do sistema nervoso central, em estruturas que são os gânglios viscerais. Esses neurônios pertencem ao sistema nervoso autônomo e serão estudados com o nome de neurônios pós-ganglionares. Já os neurônios eferentes, que inervam os músculos estriados esqueléticos, têm o seu corpo sempre no interior do sistema nervoso central e são, por exemplo, os neurônios motores situados na parte anterior da medula espinal.

3.3 Neurônio de associação

O aparecimento dos neurônios de associação trouxe considerável elevação do número de sinapses, aumentando a complexidade do sistema nervoso, o que permitiu a realização de padrões de comportamento cada vez mais elaborados. O corpo do neurônio de associação permaneceu sempre no interior do sistema nervoso central e o seu número aumentou muito durante a evolução. Esse aumento foi maior na extremidade anterior dos animais. A extremidade anterior de uma minhoca, ou mesmo de animais mais evoluídos, é aquela que primeiro entra em contato com as mudanças do ambiente, quando o animal se desloca.[2] Essa extremidade se especializou para exploração do ambiente e alimentação, desenvolvendo um aparelho bucal e órgãos de sentido mais complexos, como olhos, ouvidos, antenas etc. Paralelamente, houve, nessa extremidade, uma concentração de neurônios de associação, dando origem aos inúmeros tipos de gânglios cerebroides dos invertebrados ou ao encéfalo dos vertebrados. O encéfalo aumentou de modo considerável durante a filogênese dos vertebrados (*encefalização*), alcançando o máximo de desenvolvimento no encéfalo humano. Os neurônios de associação constituem a grande maioria dos neurônios existentes no sistema nervoso central dos vertebrados, e recebem vários nomes. Alguns têm axônios longos e fazem conexões com neurônios situados em áreas distantes. Outros possuem axônios curtos e ligam-se apenas com neurônios vizinhos. Estes são chamados neurônios *internunciais* ou *interneurônios*. Com relação aos neurônios de associação localizados no encéfalo, surgiram as funções psíquicas superiores. Chegamos, assim, ao ápice da evolução do sistema nervoso, que é o cérebro do homem, com cerca de 86 bilhões de neurônios,[3] e a estrutura mais complexa do universo biológico conhecido. Entre o sistema nervoso da esponja e o do homem decorreram 600 milhões de anos.

2 A única exceção é o homem, que é rigorosamente bípede e tem o corpo em posição vertical.

3 Baseado em Herculano-Houzel S. The human brain in numbers: a linearly scaled-up primate brain. Human Neuroscience 2009;3(31):1-11.