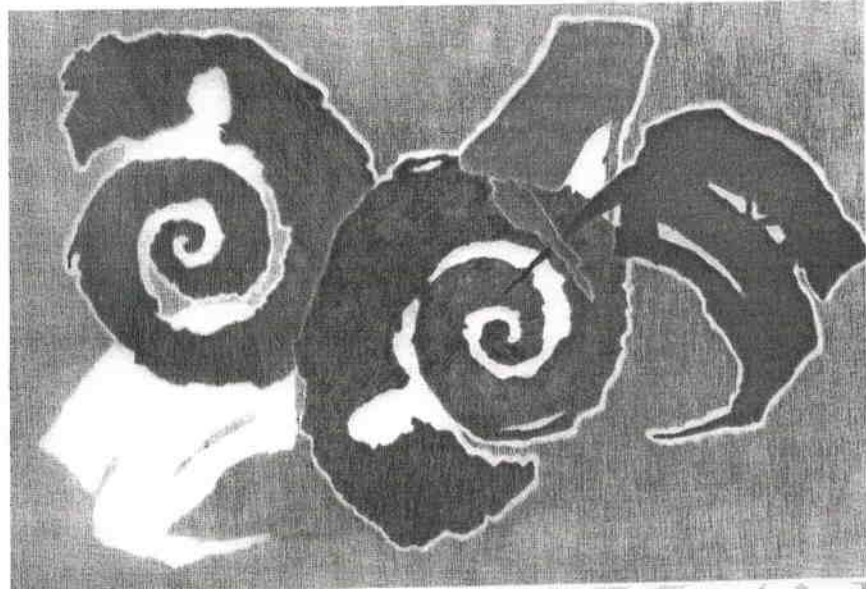


## CAPÍTULO 6

# Os Detectores do Ambiente

Receptores Sensoriais e a  
Transdução: Primeiros  
Estágios para a Percepção



Composição mista, de Anna Leycia (1962), xilogravura

## SABER O PRINCIPAL

### RESUMO

A percepção começa quando uma forma qualquer de energia incide sobre as interfaces entre o corpo e o ambiente, sejam elas externas ou internas. Nessas interfaces se localizam células especiais capazes de traduzir a linguagem do ambiente para a linguagem do sistema nervoso: os receptores sensoriais. São eles que definem o que comumente chamamos de sentidos: visão, audição, sensibilidade corporal, olfação e gustação. Mas nosso cérebro é capaz de sentir muito mais – consciente e inconscientemente – do que esses cinco sentidos clássicos permitem supor. Ele detecta alterações sutis da posição do corpo quando nem nos damos conta disso, mudanças sutis da pressão, composição e temperatura do sangue que jamais chegam à nossa consciência, imperceptíveis movimentos viscerais.

Mesmo se considerarmos os grandes sentidos ou modalidades sensoriais, em cada um deles percebemos diferentes aspectos (submodalidades sensoriais): visão de cores, de movimento; sensibilidade tátil, térmica, dolorosa; audição de diferentes tons, timbres e intensidades dos sons; e assim por diante. No fim das contas, os receptores começam a esboçar as respostas às principais perguntas que os sistemas sensoriais suscitam: o que sentimos? onde está o que sentimos? quanto sentimos? por quanto tempo?

Os receptores são específicos, isto é, especializados na detecção de certas formas de energia: energia mecânica (mecanorreceptores), luminosa (fotorreceptores), térmica (termorreceptores) e química (quimiorreceptores). Isso porque apresentam, em sua membrana plasmática, proteínas capazes de absorver seletivamente uma única forma de energia. Cada tipo, além disso, subdivide-se em subtipos ainda mais específicos: há mecanorreceptores que detectam sons, há os que detectam estímulos sobre a pele, há os que detectam alongamento dos músculos e vários outros. Também há fotorreceptores especializados em detectar radiação próxima do azul, outros mais sensíveis a radiação próxima do verde, e assim por diante.

Todos eles são capazes de produzir potenciais receptores quando estimulados. São alterações lentas da voltagem da membrana, em tudo proporcionais aos parâmetros do estímulo, que podem posteriormente ser transformadas em potenciais de ação, a unidade digital de código do sistema nervoso. A tradução da energia incidente em potenciais receptores é chamada transdução, e a conversão análogo-digital destes para potenciais de ação é denominada codificação. A transdução consiste primeiro na absorção da energia incidente por certas proteínas da membrana plasmática dos receptores, seguida do emprego dessa energia na abertura de canais iônicos, gerando assim o potencial receptor. Este se espalha ao longo da membrana e ativa outros canais iônicos que produzem potenciais de ação, ou então provocam a liberação de neurotransmissores que ativam outras células nervosas da cadeia sensorial.



Se uma rocha se desprende de uma montanha onde não há qualquer animal, ela faz barulho? Uma fruta que ninguém nunca provou tem gosto? A Terra era azul antes que o Homem a visse do espaço? Questões como essas têm sido levantadas há muito tempo pelos filósofos, depois pelos psicólogos, e mais recentemente pelos neurocientistas. Não são questões inteiramente resolvidas, mas admitem algumas considerações que dizem respeito aos sentidos e à percepção.

### O MUNDO REAL É DIFERENTE DO MUNDO PERCEBIDO?

Os neurocientistas têm respostas negativas para essas perguntas. Não há som se não há ninguém que o ouça; não há gosto se ninguém o provar; não há cores sem que alguém as veja. Essas respostas, que de certa forma agridem o senso comum, têm uma explicação. As coisas do mundo existem independentemente umas das outras, é claro, e porque existem possuem atributos físicos e químicos que lhes são próprios. Assim, a rocha que se desprende da montanha emite vibrações que se propagam pelos meios materiais circundantes até se dissiparem a distância. Mas essas vibrações só se transformarão em som se houver nas proximidades algum ser vivo dotado de um sistema nervoso com capacidade de senti-las e percebê-las como tal. Do mesmo modo, sem um sistema sensorial capaz de perceber como paladar algumas das substâncias presentes na fruta, elas só existem como entidades químicas. Finalmente, a Terra não tem cor se as radiações de diferentes comprimentos de onda que ela reflete não puderem ser absorvidas seletivamente pelos neurônios sensoriais especializados da visão humana.

Existem, portanto, dois mundos na natureza: o mundo real e o mundo percebido. Serão iguais, o segundo um reflexo do primeiro? Ou diferentes, um e outro com distintos atributos? Novamente, a resposta que as neurociências trazem a essa questão antiga surpreenderá o senso comum: o mundo percebido é diferente do mundo real.

Duas pessoas não percebem do mesmo modo uma obra musical. Além disso, a mesma pessoa não perceberá igualmente a mesma música se a ouvir em momentos diferentes de sua vida. Há duas razões para isso. Primeiro, as capacidades sensoriais dos neurônios auditivos são ligeiramente diferentes nos diferentes indivíduos, tanto porque o seu genoma é distinto, como porque foram submetidos a diferentes experiências e influências ambientais. Segundo, o mesmo indivíduo atravessa diversos estados fisiológicos e psicológicos ao longo de um dia e ao longo da vida, e esses estados – níveis de consciência, estados emocionais, saúde, do-

ença – são capazes de modificar as informações que os sentidos veiculam, provocando percepções diferentes.

Se o mundo real é diferente do mundo percebido, torna-se muito importante compreender o que os torna diferentes, e como isso ocorre. É o sistema nervoso o “culpado”, em particular as regiões neurais que compõem os sistemas sensoriais. Importa, então, definir preliminarmente esses conceitos. **Sensação** é a capacidade que os animais apresentam de codificar certos aspectos da energia física e química que os circunda, representando-os como impulsos nervosos capazes de ser “compreendidos” pelos neurônios. A sensação permite a existência dos **sentidos**, ou seja, as diferentes modalidades sensoriais que advêm da tradução pelo sistema nervoso das diversas formas de energia existentes no ambiente. A energia luminosa, por exemplo, em certas condições dá origem ao sentido da visão. A energia mecânica vibratória pode originar o sentido da audição, mas pode também se transformar em tato ou mesmo em dor. **Sistemas sensoriais**, então, representam os conjuntos de regiões do sistema nervoso, conectadas entre si, cuja função é possibilitar as sensações. **Percepção** é um tanto diferente. Trata-se da capacidade que alguns animais apresentam – nem todos – de vincular os sentidos a outros aspectos da existência, como o comportamento, no caso dos animais em geral, e o pensamento, no caso dos seres humanos. O sentido da audição nos permite detectar diferentes sons, por exemplo, mas é a percepção auditiva que nos permite identificar, apreciar e lembrar uma música. Igualmente, o sentido da visão nos permite detectar os diversos objetos de uma sala, mas é a percepção visual que nos permite diferenciar um copo de um pente, pegá-los com a mão e saber usá-los adequadamente. Portanto, a percepção apresenta um nível de complexidade mais alto do que a sensação, e por isso mesmo ultrapassa os limites estruturais dos sistemas sensoriais, envolvendo também outras partes do sistema nervoso, de funções não-sensoriais. A percepção atingiu níveis mais altos na espécie humana: homens e mulheres são capazes de planejar e construir novos objetos, alguns deles destinados a ampliar ainda mais a sua capacidade perceptual; indagar-se sobre a origem, o passado e o futuro das coisas que percebem e até mesmo imaginar coisas imperceptíveis, na ausência de qualquer estimulação sensorial correspondente. Os diferentes sistemas sensoriais são tratados nos Capítulos 7 a 10, e a percepção no Capítulo 17. Neste capítulo, verificaremos apenas como tudo isso começa.

### PARA QUE SERVE A INFORMAÇÃO SENSORIAL?

Geralmente acreditamos que toda informação sensorial resulte em percepção, tornando-se consciente.

Mas não é assim. A percepção é apenas uma das seqüências da sensação, e nem sempre está inteiramente disponível à nossa consciência, pois é filtrada pelos mecanismos de atenção, emoção, sono e outros. Por exemplo: neste exato momento em que você lê este capítulo, talvez haja sons no ambiente que não estão sendo percebidos, embora se possa provar que estão ativando os neurônios do ouvido. Talvez também haja outros objetos, ao redor do livro, que você não percebe apesar de estarem formando imagens nas suas retinas, ativando os neurônios aí presentes. Felizmente, a percepção é mais seletiva que os sentidos: o sistema nervoso tem mecanismos para bloquear as informações sensoriais irrelevantes a cada momento da vida do indivíduo, permitindo que ele se concentre em apenas um pequeno número de informações mais importantes. É isso que permite que você aprenda o que está lendo: sua atenção está concentrada no texto, e não na mosca que esvoaça ao redor. Talvez isso lhe pareça pouco importante, mas pode ser questão de vida ou morte: a presa deve concentrar sua atenção no predador, senão... E você, quando dirige, deve concentrar-se no que está à frente do carro e não na paisagem que vê pelos vidros laterais...

Mas a informação sensorial tem outras “utilidades”, além da percepção: (1) permite o controle da motricidade; (2) participa da regulação das funções orgânicas; e (3) contribui para a manutenção da vigília. No primeiro caso, para que os nossos movimentos sejam corretos, isto é, atinjam os objetivos a que se propõem, é preciso que o sistema nervoso perscrute o ambiente para planejar corretamente os movimentos, e depois monitore como eles estão sendo executados.

Essa tarefa é realizada pelos sistemas sensoriais. Um exemplo: suponhamos que durante a leitura você precise virar a página do livro. Você primeiro visualiza a exata posição do livro sobre a mesa, para que o seu sistema motor<sup>G</sup> possa planejar e depois executar os movimentos adequados do braço, da mão e dos dedos. Durante a própria execução dos movimentos, o sistema motor recebe informações sensoriais vindas dos músculos, das articulações e da superfície cutânea do membro, que lhe permite checar se a tarefa (virar a página) está sendo cumprida corretamente, corrigindo os erros de trajeto e execução que porventura estejam sendo cometidos. Nesse processo, não é necessário que as informações sensoriais se tornem conscientes, isto é, sejam percebidas, porque são inúteis para a compreensão do que está sendo lido. A segunda “utilidade” da informação sensorial é a regulação das funções das vísceras, dos órgãos em geral e dos vasos sanguíneos, o que é feito automaticamente sem atingir a consciência. Exemplo: quando faz calor suamos sem perceber, o que se dá pela ativação neural das células secretoras das glândulas sudoríparas e pela dilatação dos vasos sanguíneos que as irrigam, obtida também através de comandos neurais. Mas quem informa os neurônios que comandam as glândulas e os vasos sanguíneos que a temperatura subiu? Novamente, essa função é realizada pelos sistemas sensoriais, neste caso aqueles que monitoram as variações da temperatura da pele e do sangue. Finalmente, a informação sensorial que constantemente bombardeia o sistema nervoso contribui para que este se mantenha desperto, sem que nos demos conta disso. O sono vem mais facilmente quando estamos em ambiente silencioso e escuro, ou seja, em condições de mínima estimulação sensorial.

## OS ATRIBUTOS DOS SENTIDOS

### O QUE SENTIMOS: MODALIDADES E SUBMODALIDADES SENSORIAIS

O que sentimos? Quais as qualidades da experiência sensorial? “Sentimos” luz, ou seja, vemos. “Sentimos” sons, ou seja, ouvimos. Sentimos um toque nas costas, ou uma fonte de calor. Sentimos dor. Sentimos um gosto na boca, ou um cheiro no ar. Os sentidos correspondem à tradução para a linguagem neural das diversas formas de energia contidas no ambiente, o que torna possível classificá-los de acordo com essas formas de energia. Assim, em termos técnicos, os sentidos são chamados **modalidades sensoriais**, aceitando-se geralmente a existência de cinco: visão, audição, somestesia (que o senso comum chama im-

propriamente de *tato*), gustação ou paladar e olfação ou olfato. Essa classificação diz respeito apenas às modalidades que se transformam em percepção, excluindo aquelas que geralmente não atingem a consciência, servindo apenas ao controle motor e das funções orgânicas. Para cada uma dessas modalidades sensoriais, a forma de energia é única e característica, com exceção da somestesia. Assim, a visão é propiciada pela luz, que é definida como energia eletromagnética situada em uma faixa restrita de comprimentos de onda<sup>G</sup> chamada espectro visível<sup>G</sup>. O espectro visível não

<sup>G</sup> Termo constante do glossário ao final do capítulo.

é o mesmo para cada espécie. Certos pássaros e insetos, por exemplo, como os beija-flores e as abelhas, percebem radiação ultravioleta, invisível para nós (Quadro 6.1). A audição é ativada pelo som, que é uma forma vibratória de energia mecânica que se propaga pelo ambiente que cerca os animais. A faixa de frequências<sup>G</sup> perceptíveis pelo sentido da audição é também limitada, e por analogia com o sistema visual é chamada espectro audível<sup>G</sup>. Semelhante à visão, o espectro audível não é o mesmo em todas as espécies. Os cães e os morcegos, por exemplo, percebem ultrasons, inaudíveis para o ouvido humano. A olfação e a gustação são sentidos químicos, isto é, ambas são ativadas por substâncias químicas presentes no meio. A diferença é que as substâncias químicas que podemos cheirar são voláteis, e portanto se difundem pelo ar, enquanto as que impressionam nosso paladar são veiculadas em meio líquido ou sólido. A somestesia é a única das modalidades sensoriais ativada por diferentes formas de energia: mecânica, térmica e química. O termo somestesia equivale a sensibilidade corporal (do grego *soma*, corpo + *aesthesia*, sensibilidade), e inclui toda sensação proveniente da estimulação da superfície e do interior do corpo.

Quando consideramos as modalidades sensoriais, estamos nos referindo à nossa capacidade de perceber luzes, sons, estímulos sobre nosso corpo, cheiros e gostos. Entretanto, isso é pouco para dar conta de todos os atributos dos sentidos. É necessário então introduzir o conceito de **submodalidades sensoriais**, definidas como os aspectos qualitativos particulares de cada modalidade. Em visão, são submodalidades a visão de cores, a percepção de formas, a percepção de movimentos e outros atributos. São submodalidades da audição o reconhecimento de tons<sup>G</sup> e de timbres, a localização espacial dos sons. As submodalidades somestésicas são o tato, a sensibilidade térmica, a dor, a propriocepção<sup>G</sup> e outras. Na gustação, aceitamos como submodalidades básicas a sensibilidade a quatro sabores: doce, amargo, salgado e azedo. A olfação é diferente: são tantos os cheiros que podemos perceber (milhares!), que não é possível definir submodalidades básicas como nos outros sentidos.

## ONDE, QUANTO E POR QUANTO TEMPO SENTIMOS

A experiência sensorial, além de permitir identificar o tipo (modalidade) de estímulo que incide sobre nosso corpo, permite também, dentro de certos limites, saber de onde ele se origina, medir a quantidade de energia que ele encerra e por quanto tempo se mantém.

O primeiro desses atributos dos sentidos é a **localização espacial**, através da qual podemos identificar a precisa posição de um objeto em meio a uma cena complexa, perceber a origem de uma sirene de ambulância que se aproxima no trânsito, detectar em que parte de nosso corpo sentimos um ponto doloroso, e assim por diante. É claro que a capacidade de localização espacial é mais apurada em algumas modalidades do que em outras, e em algumas submodalidades do que em outras. A visão humana, por exemplo, é mais precisa para localizar estímulos do que a audição. Os estímulos táteis podem ser mais precisamente localizados na superfície corporal do que os estímulos dolorosos profundos (em geral, não sabemos determinar o ponto exato de uma dor abdominal...).

O segundo atributo é a **determinação da intensidade** de um estímulo, através da qual somos capazes de diferenciar lâmpadas com brilhos diferentes, distinguir o volume de um som, dizer se um cheiro é forte ou fraco, e assim por diante. Os sistemas sensoriais são capazes de realizar uma avaliação bastante precisa da quantidade de energia contida em um determinado estímulo.

Finalmente, o último desses atributos dos sentidos é a **determinação da duração** de um estímulo, por meio da qual podemos precisar o momento em que uma luz é ligada, durante quanto tempo permanece acesa e quando é desligada. Também somos capazes de perceber com precisão o início de um som, sua duração e o momento em que desaparece. É assim também para as demais modalidades, com maior ou menor exatidão.



NEUROCIÊNCIA EM MOVIMENTO

# Quadro 6.1 Os Animais que Vêem Ultravioleta

Dora Fix Ventura\*

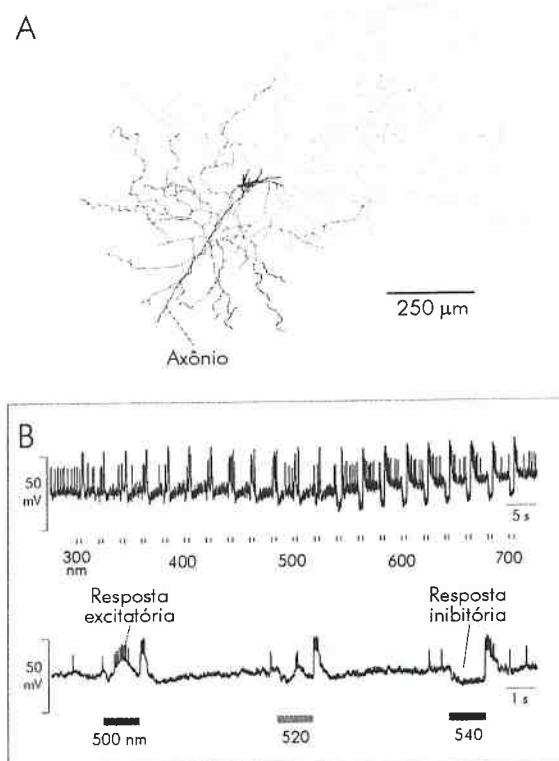
N

o início do século XX o pesquisador alemão Karl von Frisch descobriu que as abelhas distinguem cores, menos o vermelho, e além disso vêem ultravioleta, invisível para nós. Mais tarde, na década de 60, foi possível descobrir que as abelhas e outros invertebrados são tricromatas, ou seja, têm três tipos de células retinianas fotorreceptoras que respondem preferencialmente para o ultravioleta, o azul e o verde.

Comparando a atividade elétrica intracelular de fotorreceptores de abelhas que vivem em descampados com outras que vivem em florestas fechadas, meu colega John de Souza e eu, juntamente com Randolph Menzel, da Universidade Livre de Berlim, descobrimos diferenças entre os picos de sensibilidade espectral dos fotorreceptores. As abelhas que vivem em descampados têm picos em comprimentos de onda mais curtos do que as que vivem em florestas. A visão de cor dos dois grupos é, portanto, diferente e parece ter relação com o ambiente em que vivem.

Até recentemente acreditava-se que vertebrados e invertebrados diferiam na capacidade de ver cores, porque os primeiros não enxergavam o ultravioleta, enquanto os últimos não viam o vermelho. Para surpresa geral, descobriu-se nos anos 70 que o pombo consegue ver ultravioleta.

Na década de 80, mais uma surpresa: descobriu-se que outros vertebrados também têm essa capacidade. Peixes, anfíbios,



► **Figura.** A morfologia das células ganglionares da retina da tartaruga tigre d'água (*Trachemys scripta elegans*) pode ser reconstruída integralmente ao microscópio (A), mostrando dendritos em duas regiões: subcamada "on" (em traço forte), sensível ao UV e ao azul, e subcamada "off" (em traço leve), sensível ao verde e ao vermelho. B mostra as respostas desse tipo de célula a flashes de luz de diferentes comprimentos de onda, do ultravioleta ao vermelho. As respostas a estímulos ultravioletas e azuis são despolarizantes (excitatórias) enquanto as respostas ao verde, amarelo e vermelho são hiperpolarizantes (inibitórias). O traçado inferior reproduz em escala temporal expandida as respostas da região de transição de excitação para inibição. C mostra Dora F. Ventura entre alunos e colaboradores. A e B modificados de D.F. Ventura e colaboradores (1999) *Visual Neuroscience* 16, 191-204.

répteis, muitos outros pássaros e até mesmo um roedor são sensíveis à luz ultravioleta. Talvez apenas os primatas sejam exceção.

A descoberta de que muitos vertebrados conseguem ver o ultravioleta suscitou diversas perguntas: como essa capacidade é utilizada no comportamento do animal? Por que surgiu na evolução? Serão tetra ou pentacromáticos os peixes, répteis e aves antes tidos como tricromáticos? Como a rede neural de processamento cromático é organizada na retina?

Em nosso laboratório demonstramos que o beija-flor não só é sensível ao ultravioleta, mas efetivamente consegue discriminar cores nessa região. Queríamos chegar aos mecanismos neurais existentes na retina responsáveis por essa capacidade.

Mas as dificuldades para investigar as pequenas células da retina do beija-flor nos levaram a usar a retina da tartaruga, um animal cujos circuitos neurais para a codificação de cores já haviam sido estudados antes de se saber que vertebrados poderiam ter visão do ultravioleta.

Como seria quase impossível registrar os poucos (<6%) fotorreceptores para ultravioleta, com Robert DeVoe e alunos resolvemos medir as respostas dos demais neurônios da retina. Para nossa surpresa, todos eles – células horizontais, bipolares, amácrinas e ganglionares – eram sensíveis ao ultravioleta (Figura).

Paralelamente, estamos realizando o mesmo tipo de pesquisa na retina de peixes. Vamos também utilizar o conhecimento que temos da fisiologia dessas retinas (peixes e tartarugas) para procurar a explicação para as deficiências na visão cromática humana devidas à contaminação ambiental por mercúrio na região amazônica, descobertas recentemente por Luiz Carlos Silveira, da UFPA.

\* Professora titular do Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo.  
Correio eletrônico: dventura@usp.br.

## PLANO GERAL DOS SISTEMAS SENSORIAIS

Os sentidos representam a tradução das formas de energia incidentes sobre o organismo para a linguagem do sistema nervoso, permitindo uma percepção do mundo. Os sistemas sensoriais representam os conjuntos de estruturas neurais encarregadas desse processo de tradução. As questões que se colocam, então, são: como se organizam os sistemas sensoriais? Como funcionam?

### COMPONENTES ESTRUTURAIS: CÉLULAS E CONEXÕES

Todo sistema sensorial, como qualquer parte do sistema nervoso, é composto de neurônios interligados formando circuitos neurais que processam a informação que chega do ambiente. O ambiente – externo ou interno em relação ao organismo – é, portanto, a origem dos estímulos sensoriais. Estes geralmente incidem sobre uma superfície onde se localizam células especialmente adaptadas para captar a energia incidente. São essas células os primeiros elementos dos sistemas sensoriais, os chamados **receptores sensoriais**<sup>1</sup>. Os receptores são também chamados de células primárias (ou de primeira ordem) dos sistemas sensoriais (Figura 6.1). Nem sempre são neurônios: os receptores visuais, por exemplo, bem como os auditivos, os gustativos e os receptores vestibulares (encarregados de avaliar a posição da cabeça) são células epiteliais modificadas. Neurônios ou não, todos se conectam através de sinapses com neurônios secundários ou de segunda ordem, estes com neurônios terciários ou de terceira ordem, e assim por diante. Esses circuitos em cadeia levam a informação traduzida do ambiente pelos receptores a níveis progressivamente mais complexos do sistema nervoso.

Por dever de ofício, os receptores estão sempre situados em posições estratégicas no organismo, favoráveis à captação privilegiada dos estímulos para os quais são especializados. Por exemplo, há receptores que informam o sistema nervoso sobre os níveis de pressão sanguínea: é claro que o melhor lugar para eles é a parede dos vasos. Nessa posição estratégica, tor-

<sup>1</sup> Você não deve confundir *receptor sensorial*, de que tratamos neste capítulo, com *receptor molecular*, que abordamos no Capítulo 4. Embora se trate de conceitos muito diferentes, ambos são geralmente mencionados apenas pelo termo *receptor*.

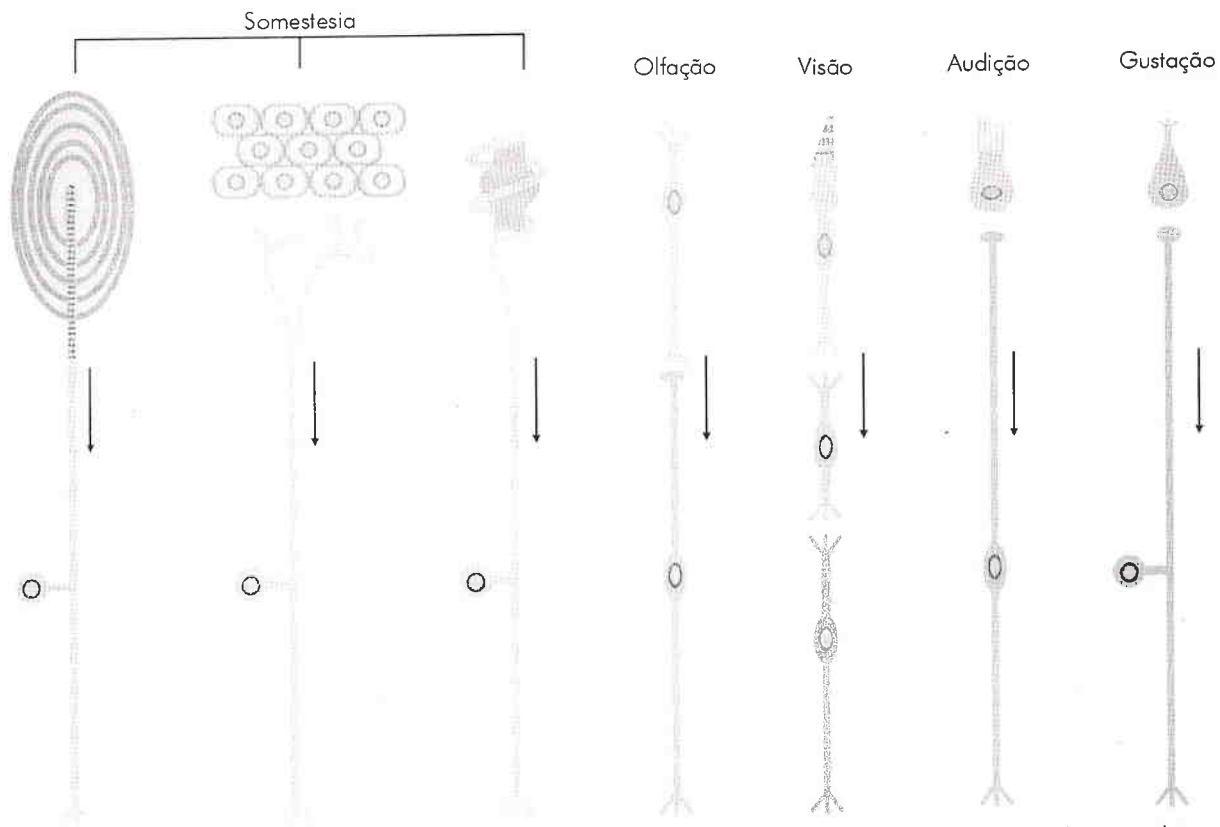
nam-se altamente sensíveis a qualquer mínimo estiramento da parede vascular, que geralmente ocorre em função das variações de pressão arterial. Em outros casos, tornou-se mais eficiente, ao longo da evolução, aglomerar as células receptoras em **órgãos receptores** e associá-las a outras células que facilitem a sua função. Um exemplo típico é o dos receptores visuais, situados todos na superfície interna do olho. Este é o órgão receptor da visão, e possui tecidos transparentes que funcionam como verdadeiras lentes promovendo a formação de uma imagem focalizada sobre os receptores; músculos externos que os direcionam aos objetos luminosos de interesse; músculos internos que possibilitam o ajuste do foco e vários outros tecidos coadjuvantes da função dos receptores.

Enquanto os receptores estão posicionados em diferentes tecidos e órgãos, nervosos ou não, mas sempre os mais favoráveis à captação da energia que os vai estimular, os neurônios subsequentes estão sempre localizados dentro do sistema nervoso, seja o SNP, seja o SNC. As fibras desses neurônios muitas vezes estão compactadas em nervos ou feixes que compõem as **vias aferentes** dos sistemas sensoriais. As vias aferentes representam as cadeias de neurônios que levam as informações sensoriais até o córtex cerebral, onde serão

realizadas as operações que resultarão na percepção, ou aquelas necessárias às funções de controle motor ou controle orgânico.

## OPERAÇÃO DOS SISTEMAS SENSORIAIS

A função primordial dos sistemas sensoriais é realizar a tradução da informação contida nos estímulos ambientais para a linguagem do sistema nervoso, e possibilitar ao indivíduo utilizar essa informação codificada nas operações perceptuais ou de controle funcional necessárias em cada momento. A primeira etapa dessa função é realizada pelos receptores, e se chama **transdução**. Consiste na transformação da energia do estímulo ambiental – seja luz, calor, energia mecânica ou outra – em potenciais bioelétricos gerados pelas membranas dos receptores. Geralmente, o primeiro potencial que resulta da transdução é chamado **potencial receptor** ou **potencial gerador**. A seguir, o potencial receptor pode provocar a gênese de potenciais de ação na mesma célula, ou de outros potenciais no neurônio de segunda ordem mediante transmissão sináptica. Daí em diante, os potenciais são conduzidos aos terminais sinápticos subsequentes e ocorre uma nova transmissão sináptica da informação aos neurônios de ordem superior. Ao longo



► **Figura 6.1.** Os receptores sensoriais (em verde) são células especializadas em captar a energia que provém do ambiente (externo ou interno ao organismo). São também as células primárias dos sistemas sensoriais.



dessa cadeia de transmissão, entram em ação diferentes mecanismos de integração sináptica que possibilitam a análise dos diversos atributos dos estímulos, e depois a sua utilização em outros processos fisiológicos ou na reconstrução mental dos objetos, característica da percepção.

Este capítulo está dedicado aos primeiros estágios das operações sensoriais, tal como ocorrem nos receptores. Os estágios subsequentes são estudados em capítulos posteriores (7 a 10), para cada um dos sentidos.

### PRINCÍPIOS GERAIS DE FUNCIONAMENTO DOS RECEPTORES

#### DIVERSIDADE DE TIPOS

Dada a extrema diversidade das formas de estimulação do organismo, é grande também a diversidade de tipos morfológicos e funcionais de receptores (Tabelas 6.1 e 6.2). As formas de energia determinam uma classificação funcional dos receptores<sup>2</sup>, divididos em cinco tipos funcionais, cada um deles subdivididos em diferentes tipos morfológicos: (1) mecanorreceptores (ou, abreviadamente, mecanoceptores); (2) quimiorreceptores (ou quimioceptores); (3) fotorreceptores (ou fotoreceptores); (4) termorreceptores (ou termoceptores) e (5) nociceptores. Certos peixes possuem eletorreceptores, sensíveis a variações de campo elétrico no ambiente circunjacente, e outros possuem magnetorreceptores, sensíveis à orientação do campo magnético da Terra.

Os **mecanorreceptores** são sensíveis a estímulos mecânicos contínuos ou vibratórios. Entre estes estão os receptores que veiculam a modalidade somestésica da percepção com suas diferentes submodalidades, assim como os receptores auditivos, sensíveis a certas vibrações do ar que nos envolve e os receptores do equilíbrio, sensíveis às variações de posição da cabeça. Entre os mecanorreceptores estão também os que veiculam informações sensoriais utilizadas para o controle motor e das funções orgânicas, como certos neurônios ganglionares da raiz dorsal cujas fibras são sensíveis às variações de ângulo das articulações, e neurônios sensoriais situados no tronco encefálico, cujas fibras inervam as paredes das vísceras digestivas, sendo sensíveis à distensão delas, que ocorre regularmente

após as refeições. De acordo com a sua função, os mecanorreceptores podem ser muito simples ou apresentar especializações que facilitam seu desempenho funcional. Alguns neurônios receptores somestésicos – como os nociceptores – emitem fibras que se ramificam na derme como terminações livres, sendo especialmente sensíveis a estímulos lesivos (Figura 6.2A). Outros se enrodilham nos folículos pilosos da superfície cutânea, tornando-se capazes de detectar as menores variações de posição dos pêlos quando estes são estimulados por objetos, pelas mãos ou mesmo pelo vento (Figura 6.2B). Outros mecanorreceptores associam-se a células não neurais, constituindo miniórgãos especializados, como os chamados corpúsculos de Pacini, formados por terminações nervosas envolvidas por camadas de tecido conjuntivo (Figura 6.2C) que absorvem parte da estimulação mecânica, tornando-os incapazes de detectar estímulos prolongados, mas altamente diferenciados para assinalar a presença de estímulos vibratórios. Finalmente, outros mecanorreceptores se apresentam agrupados em grande número e associados a outras células e tecidos, formando órgãos receptores macroscópicos (Figura 6.3). É o caso do ouvido, um órgão receptor capaz de canalizar as ondas sonoras, amplificá-las e separá-las de acordo com a sua frequência, facilitando o trabalho dos mecanorreceptores situados no seu interior.

Os **quimiorreceptores** são sensíveis a estímulos químicos, ou seja, à ação específica de certas substâncias com as quais entram em contato direto. Essas substâncias podem ser veiculadas por fontes distantes através do ar, por fontes próximas através dos alimentos, ou mesmo através do sangue e outros fluidos corporais. No entanto, para serem detectadas devem estar sempre dissolvidas no líquido que banha as células receptoras. Uma grande família desses receptores é a dos receptores olfatórios, que são muito diversificados, capazes de identificar milhares de espécies químicas diferentes (milhares de cheiros!) quanto ao tipo, mas sem grande precisão quantitativa: no máximo, permitem a percepção de cheiros “fortes” ou “fracos”. Outros, ao contrário, são especializados na detecção

<sup>2</sup> O fisiologista inglês Charles Sherrington propôs uma classificação alternativa dos receptores, pouco utilizada mas de um certo interesse funcional: *interoceptores* seriam os receptores do interior do corpo, nas vísceras, ossos e vasos sanguíneos; *proprioceptores* seriam aqueles localizados nos músculos e articulações; *exteroceptores* seriam os receptores localizados na superfície corporal; e *teleceptores* seriam aqueles envolvidos com a localização de estímulos a distância, como os do olho e do ouvido. As modalidades sensoriais, de acordo com Sherrington, seriam também classificadas desse modo.

**Tabela 6.1.**  
Quatro tipos de receptores sensoriais e suas modalidades

<i>Modalidade</i>	<i>Submodalidade</i>	<i>Estímulo Específico</i>	<i>Órgão Receptor</i>	<i>Tipo Funcional</i>	<i>Tipo Morfológico</i>
Visão	Todas	Luz	Olho	Fotorreceptores	Cones e bastonetes
Audição	Todas	Vibrações mecânicas do ar	Ouvido	Mecanoreceptores auditivos	Células ciliadas da cóclea
Somestesia	Tato	Estímulos mecânicos	—	Mecanoreceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
	Sensibilidade térmica	Calor e frio	—	Termoreceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
	Dor	Estímulos mecânicos, térmicos e químicos intensos	—	Nociceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
	Propriocepção	Movimentos e posição estática do corpo	Fuso muscular, órgão tendinoso	Mecanoreceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
Olfato	Todas	Substâncias químicas	Nariz	Quimiorreceptores	Neurônios da mucosa olfatória
Paladar	Todas	Substâncias químicas	Boca	Quimiorreceptores	Células das papilas gustativas

de um ou poucos tipos moleculares, mas com considerável precisão quantitativa. É o caso de certos neurônios posicionados próximo a capilares sanguíneos do hipotálamo, capazes de medir as menores variações da concentração sanguínea de  $\text{Na}^+$ , ativando circuitos que provocam a sensação de sede e causando comportamentos de ingestão de líquidos (Tabela 6.2). Do mesmo modo que os mecanorreceptores, os quimiorreceptores também podem se encontrar agrupados formando estruturas histológicas diminutas, ou então associados a outros tecidos formando verdadeiros órgãos sensoriais (Figura 6.3), como é o caso do nariz.

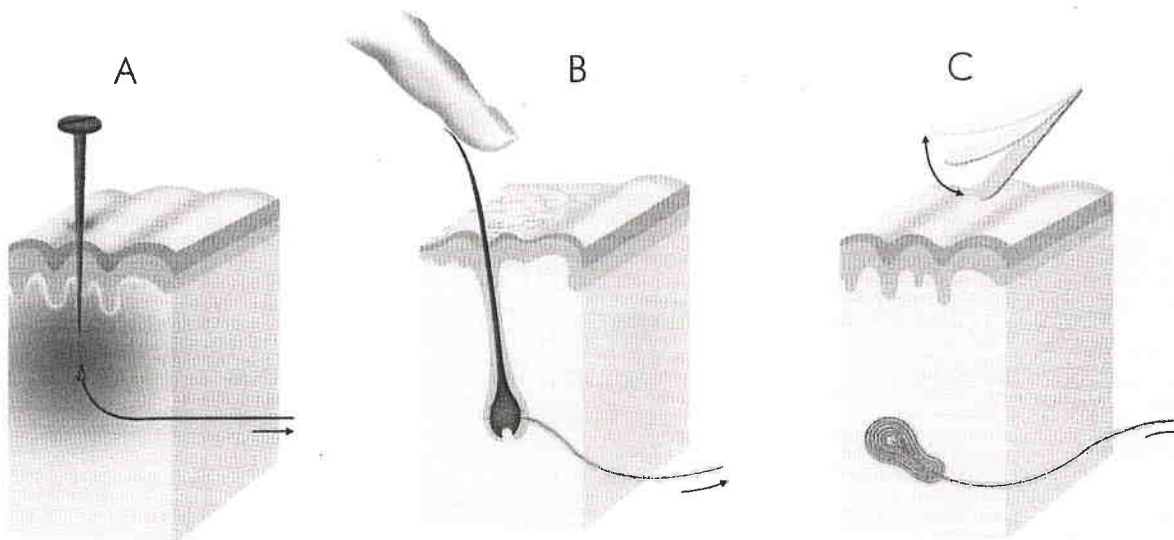
Os **fotorreceptores** são sensíveis a estímulos luminosos, e geralmente estão ligados à modalidade visual, embora participem também da regulação dos níveis hormonais que oscilam sincronizados com o ciclo noite-dia. Nos animais vertebrados associam-se a tecidos de origem não neural, formando o complexo órgão receptor da visão, o olho. A morfologia desses receptores, bem como a do olho, é especializada na captação de radiação eletromagnética nas melhores

condições possíveis de transparência e mínima distorção na formação de imagens.

**Termorreceptores** são aqueles sensíveis a variações térmicas em torno da temperatura corporal (na maioria dos mamíferos,  $37^\circ\text{C}$ ). Muitos estão situados na superfície corporal (Figura 6.2), mas alguns localizam-se dentro do cérebro, precisamente no hipotálamo. No primeiro caso, são capazes de acusar as variações da temperatura do ambiente. No segundo caso, detectam as mínimas variações da temperatura do sangue. A informação que veiculam é utilizada pelo SNC para organizar reações orgânicas e comportamentais destinadas a conservar ou dissipar calor, segundo as necessidades do organismo.

Os **nociceptores** são sensíveis a estímulos de diferentes formas de energia, mas que têm em comum sua extrema intensidade, que põe em risco a integridade do organismo causando lesões nos tecidos e nas células. Representam a submodalidade somestésica da dor. Geralmente são terminações livres de fibras de neurônios ganglionares espinhais,

## OS DETECTORES DO AMBIENTE



► **Figura 6.2.** Há muitos tipos de mecanorreceptores. Alguns (A) são nociceptores, terminações livres da pele sensíveis a fortes estímulos mecânicos capazes de provocar lesão dos tecidos. Outros (B) são terminais de fibras mielínicas que se enrolam em torno de um pêlo, detectando os menores movimentos dele. Outros ainda (C) são corpúsculos formados por camadas de tecido conjuntivo em torno da extremidade de fibras sensitivas, capazes de detectar estímulos vibratórios (corpúsculos de Pacini).

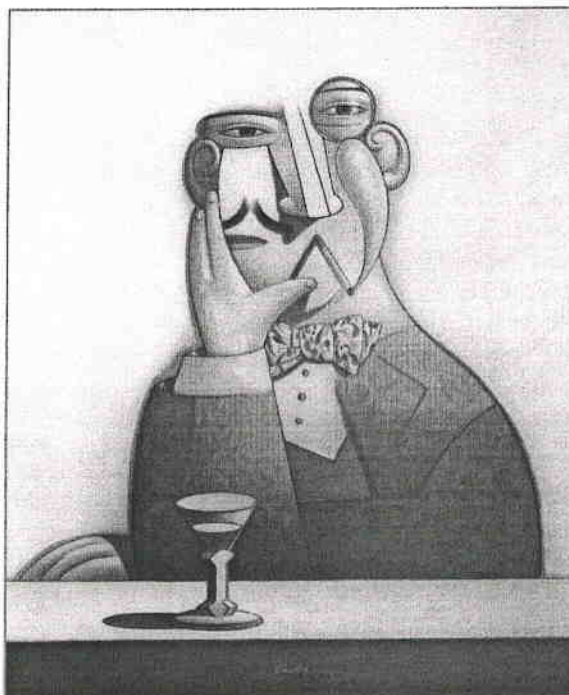
capazes de responder a estímulos mecânicos fortes, estímulos térmicos extremos e a substâncias químicas irritantes ou lesivas.

### ESPECIFICIDADE DOS RECEPTORES: A LEI DAS ENERGIAS ESPECÍFICAS

Como acabamos de constatar, é grande a diversidade morfológica e funcional dos receptores. Cada tipo é especializado em captar uma determinada forma de estímulo. Diz-se, assim, que os receptores são específicos para uma determinada forma de energia, e que sua sensibilidade está sintonizada para uma faixa restrita de estimulação e de resposta. Essa característica foi percebida ainda no século XIX por um cientista alemão, Johannes Müller (1801-1858), que atribuiu aos sentidos a chamada lei das energias específicas, pela qual se considera que cada sentido está relacionado a uma e apenas uma forma de energia. Na verdade não são os sentidos que são específicos, mas os receptores, ainda desconhecidos na época de Müller.

Dizer que um receptor é específico para uma determinada forma de energia significa dizer que a sua sensibilidade é máxima para essa forma de energia, ou, então, de modo inverso, que o seu limiar de sensibilidade é mínimo para essa forma de energia. Assim, os fotorreceptores têm sensibilidade máxima para a energia eletromagnética, embora possam também ser ativados – com mais dificuldade – por outras formas de energia. Por exemplo: qualquer mínima quantidade

de energia luminosa é capaz de ativar um fotorreceptor de mamífero. Acredita-se mesmo que o limiar de sensibilidade deles chegue a 1 fóton. No entanto, pode-se ativar o mesmo fotorreceptor utilizando estímulos elétricos e estímulos mecânicos de intensidade relati-



► **Figura 6.3.** O artista enfatiza os órgãos receptores. *Commedia dell'Arte N. 2.*, óleo sobre tela de Caulos (1998) Pinturas, L&PM Editores, Brasil.



Tabela 6.2

<i>Função</i>	<i>Estímulo Específico</i>	<i>Órgão Receptor</i>	<i>Tipo Funcional</i>	<i>Tipo Morfológico</i>
Equilíbrio	Posição e movimentos da cabeça	Labirinto	Mecanoceptores	Células ciliadas do labirinto
Controle motor	Estiramento muscular	Fuso muscular	Mecanoceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
Controle motor	Tensão muscular	Órgão tendinoso	Mecanoceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
Controle motor	Ângulo articular	—	Mecanoceptores	Neurônios ganglionares da raiz dorsal
Controle cardiovascular	Pressão sanguínea	Seio carotídeo	Mecanoceptores (Baroceptores)	Neurônios do tronco encefálico
Controle cardiorrespiratório	pH, pCO <sub>2</sub> , pO <sub>2</sub>	—	Quimioceptores	Neurônios do hipotálamo
Controle da hidratação (sede)	Concentração sanguínea de Na <sup>+</sup> (osmolaridade)	Órgãos circunventriculares	Quimioceptores (Natrioceptores)	Neurônios do hipotálamo e tronco encefálico
Controle da alimentação (fome)	Concentração sanguínea de nutrientes	Órgãos circunventriculares	Quimioceptores	Neurônios do hipotálamo e tronco encefálico
Controle da temperatura corporal	Temperatura do sangue	Órgãos circunventriculares	Termoceptores	Neurônios do hipotálamo e tronco encefálico
Controle da digestão	Distensão visceral	—	Mecanoceptores	Neurônios do tronco encefálico

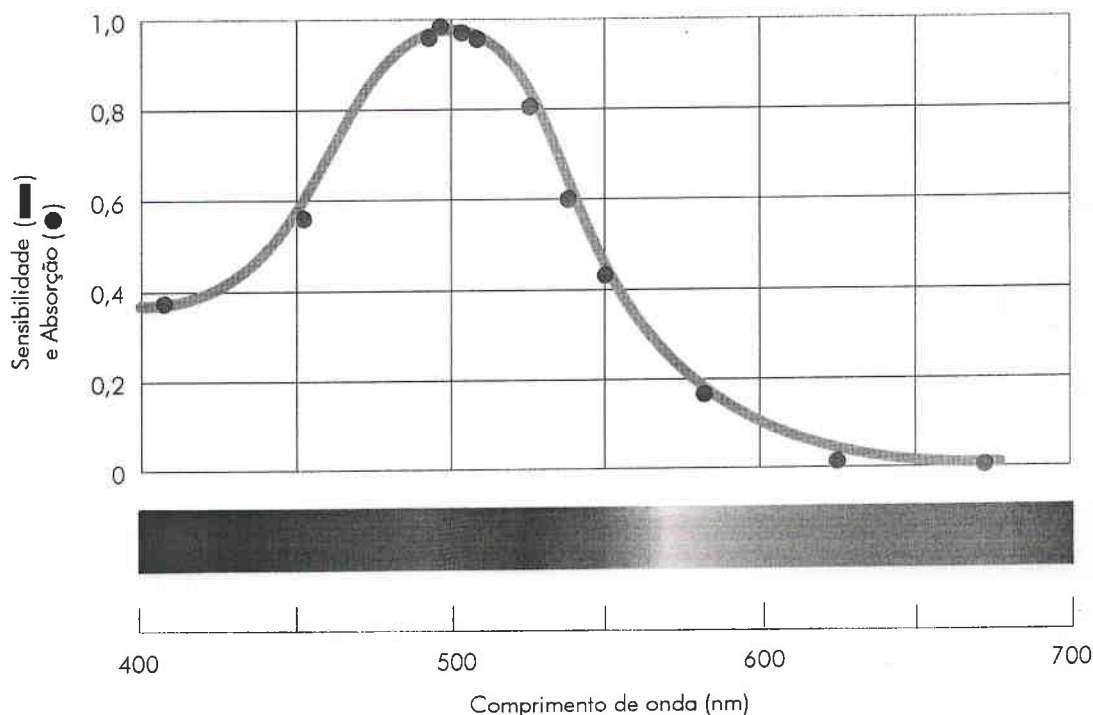
vamente alta. A expressão “ver estrelas” indica a ativação mecânica (traumática) do olho, que provoca a visualização de escotomas cintilantes<sup>G</sup>. A razão para essa grande especificidade dos receptores está em parte na sua morfologia e na estrutura dos órgãos receptores, e em parte em características moleculares da membrana plasmática e outras organelas subcelulares. Essas características serão consideradas adiante com mais detalhes, para cada um dos principais tipos de receptor.

Os biofísicos podem determinar o limiar de sensibilidade de um determinado receptor, registrando sua atividade bioelétrica isolada em resposta a estímulos físicos controlados. Foi desse modo que se estabeleceu o limiar de 1 fóton para os bastonetes, realizando experimentos de registro eletrofisiológico em retinas de animais mantidas artificialmente fora do organismo. A cada estimulação o pesquisador registra a resposta elétrica da célula, e vai diminuindo a quantidade de energia do estímulo. Haverá um momento em que o receptor não mais será ativado, abai-

xo de um certo valor. Diz-se, então, que esse valor da intensidade do estímulo é o limiar de sensibilidade do receptor.

Mas o mesmo conceito de limiar de sensibilidade pode ser estendido a um indivíduo inteiro em experimentos psicofísicos realizados por psicólogos (Figura 6.4). Neste caso, o sujeito do experimento é colocado em frente a uma tela em ambiente escuro ou na penumbra, e solicitado a avisar, verbalmente ou apertando um botão, cada vez que for capaz de ver um ponto luminoso na tela. O pesquisador vai, gradativamente, diminuindo a intensidade do estímulo até o ponto em que o sujeito não mais possa detectá-lo. Diz-se, então, que esse valor é o limiar de sensibilidade visual do indivíduo. O mesmo pode ser feito para as demais modalidades e submodalidades sensoriais. É claro que o limiar do indivíduo é diferente (geralmente mais alto) que o do receptor isolado, uma vez que o experimento psicofísico depende de condições fisiológicas, psicológicas e ambientais que estão ausentes no experimento biofísico.

## OS DETECTORES DO AMBIENTE



► **Figura 6.4.** A sensibilidade de um indivíduo a luzes de diferentes cores é comparável à dos fotorreceptores. A curva contínua apresenta o limiar de sensibilidade de um indivíduo adaptado ao escuro, ou seja, a mínima intensidade luminosa que ele é capaz de detectar (na ordenada) para cada cor (na abscissa). Os pontos vermelhos mostram a energia luminosa absorvida pelas moléculas fotossensíveis dos receptores da retina para as mesmas cores. A ordenada representa unidades relativas à maior sensibilidade (100%), geralmente em torno da cor verde. Modificado de R.L. Gregory (1997) *Eye and Brain*. Princeton University Press, EUA.

A especificidade dos receptores é ainda maior que a preferência por uma determinada forma de energia. Os diferentes tipos de receptores são *sintonizados* para certas faixas restritas de estimulação, de modo ainda mais específico. Por exemplo: há fotorreceptores que são mais sensíveis à cor azul, ou seja, aos comprimentos de onda da luz entre 420 e 450nm, outros que são mais sensíveis à cor verde (entre 480 e 500nm) e outros ainda que são mais sensíveis às tonalidades próximas do vermelho (em torno de 600nm). Da mesma forma, os mecanorreceptores auditivos são também sintonizados (isto é, têm menor limiar de sensibilidade) a sons em faixas restritas de frequência (Figura 8.14A).

O conceito de especificidade dos receptores, portanto, depende da sua sensibilidade a um tipo específico de energia, e também da sua sintonia a uma faixa restrita de apresentação dessa forma de energia. Além disso, o conceito se estende a cada um dos sistemas sensoriais, genericamente, porque cada tipo de receptor dá origem a vias específicas até o córtex cerebral, as chamadas **linhas sensoriais exclusivas**, encarrega-

das de processar exclusivamente a informação selecionada do ambiente pela especificidade dos receptores.

### TRANSDUÇÃO: ENTRE A LINGUAGEM DO MUNDO E A LINGUAGEM DO CÉREBRO

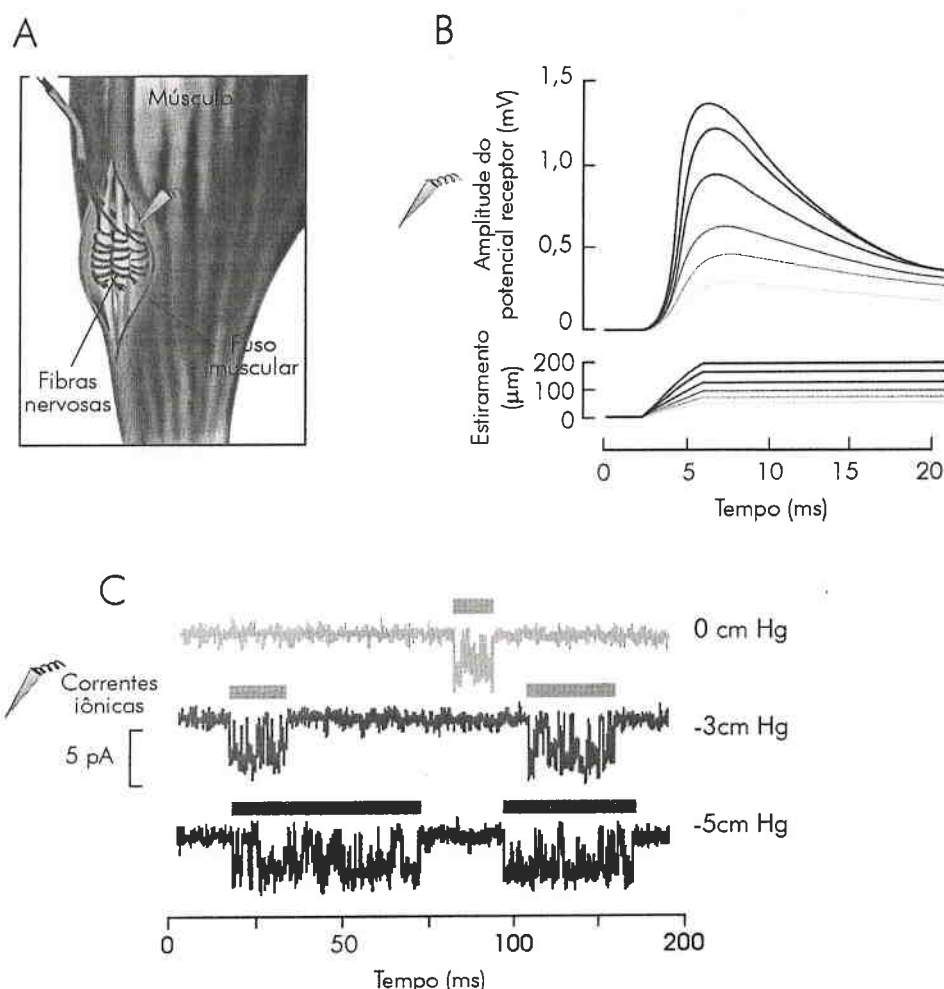
O mecanismo de tradução da “linguagem do mundo” (as formas de energia contidas no ambiente) para a “linguagem do cérebro” (os potenciais bioelétricos produzidos pelos neurônios) é semelhante em seus princípios básicos para todos os receptores, e consiste em duas etapas fundamentais: **transdução e codificação**. A transdução consiste na absorção da energia do estímulo seguida da gênese de um potencial bioelétrico lento (o potencial receptor ou potencial gerador). A codificação consiste na transformação do potencial receptor em potenciais de ação.

Os tipos de transdução acompanham os tipos de receptores. Assim, os mecanorreceptores realizam uma transdução mecanoneural ou mecanoelétrica (audio-neural ou audioelétrica, no caso particular dos receptores auditivos), os fotorreceptores realizam uma transdução fotoneural ou fotoelétrica, e assim por diante: transdução termoneural ou termoeelétrica e transdução quimioneural ou quimioelétrica.

\* Nanômetro, equivalente a  $10^{-9}$  m.

Como ocorre a transdução? Vamos utilizar como exemplo um experimento realizado com um órgão mecanorreceptor do sistema somestésico, de grande importância para o controle da motricidade: o fuso muscular (Figura 6.5A). O neurocientista pode isolar o músculo de um animal, mantendo-o vivo e em condições saudáveis durante várias horas. Um fuso muscular pode então ser identificado e isolado, e a atividade elétrica dos seus terminais nervosos captada por um microeletrodo inserido através da membrana e ligado a um sistema eletrônico de amplificação e registro gráfico. Ao mesmo tempo, com um dispositivo eletromecânico de dimensões muito pequenas, podem-se provocar pequenos estiramentos da membrana do receptor, de intensidades e durações defi-

nidas previamente, simulando o que ocorreria se o músculo todo fosse estirado. O experimento consiste então em relacionar os parâmetros do estímulo com a resposta bioelétrica do receptor (Figura 6.5B). Verifica-se, logo que um estímulo é aplicado ao receptor, que aparece um potencial lento na membrana, proporcional à intensidade do estímulo, e que dura tanto quanto durar o estímulo (embora a figura não mostre isso claramente). Essa resposta é o potencial receptor. O mecanismo de bioeletrogênese dos potenciais receptores é função da abertura de canais iônicos de diversos tipos, em resposta à estimulação e ao conseqüente fluxo iônico que se estabelece entre os dois lados da membrana (Figura 6.5C). Os detalhes desse processo serão vistos adiante.



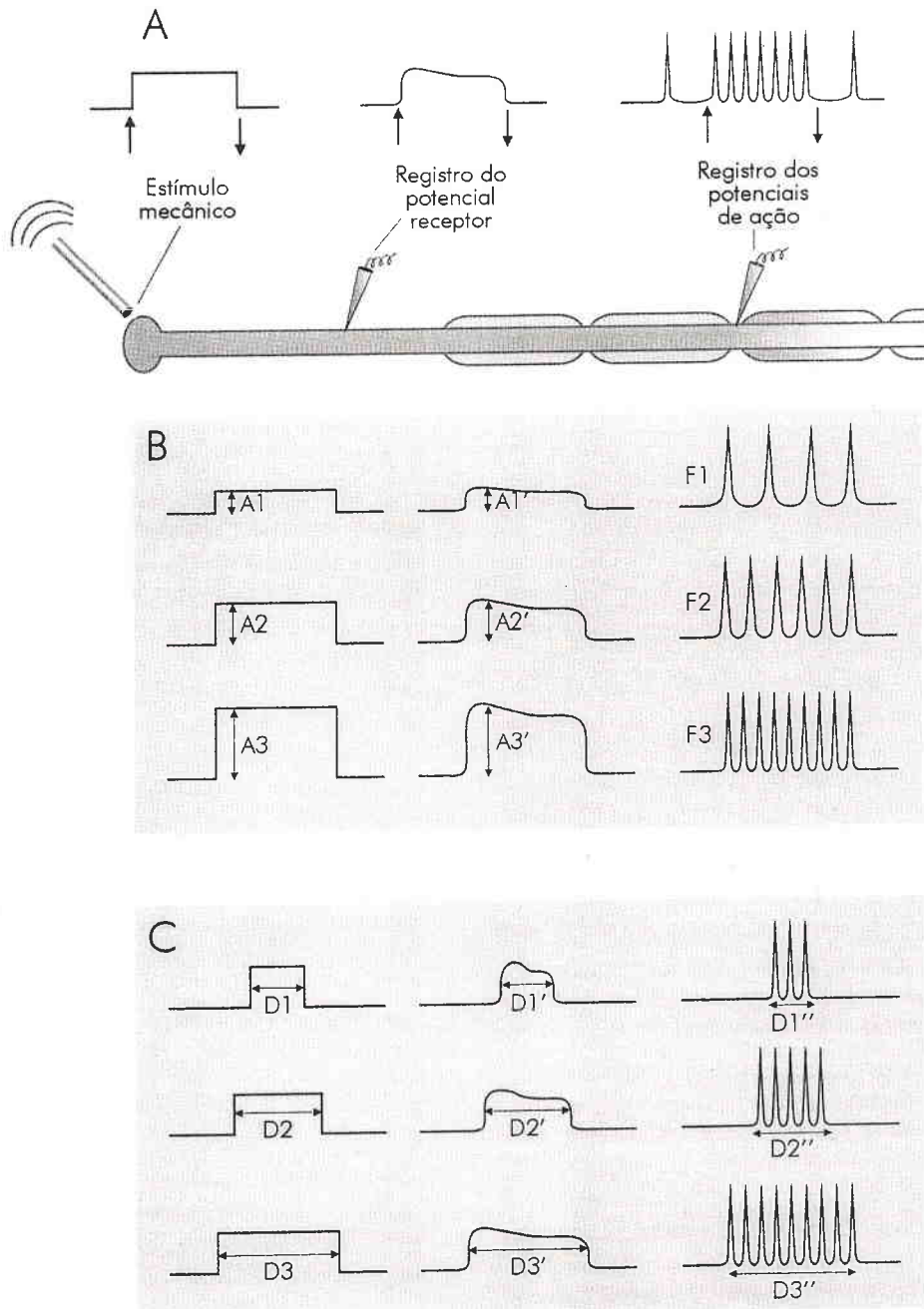
► **Figura 6.5.** O fuso muscular (A) é um miniórgão receptor sensível a estiramentos do músculo no qual está inserido. Neste experimento (B), um microeletrodo é posicionado em uma fibra nervosa do fuso (ela é que é o receptor sensorial propriamente dito), para registrar os potenciais receptores produzidos a cada estiramento artificialmente provocado. Os estiramentos estão representados pelas curvas de baixo e os potenciais receptores pelas de cima. Observa-se que a amplitude do potencial é proporcional à magnitude do estiramento correspondente. C mostra a passagem de corrente iônica através de canais isolados na membrana do receptor, quando este é submetido a estímulos mecânicos (barras cinzas) de magnitudes indicadas à direita de cada traçado. B modificado de D. Ottoson e G.M. Shepherd (1971) em *Handbook of Sensory Physiology*, vol. 1. Springer-Verlag, Alemanha. C modificado de F. Sachs (1990) *Seminars in Neuroscience* 2: 49-57.



## OS DETECTORES DO AMBIENTE

Característica importante da transdução é a proporcionalidade entre o estímulo e a resposta, o que significa que o potencial receptor realmente traduz as características principais do estímulo: sua intensidade

e sua duração. Estímulos mais fortes (mais intensos) provocam potenciais receptores maiores, e estímulos mais duradouros igualmente provocam potenciais mais duradouros. O potencial receptor é um potencial len-



► **Figura 6.6.** A. A transdução e a codificação podem ser estudadas em um receptor variando os parâmetros de um estímulo no receptor, e ao mesmo tempo registrando a certa distância o potencial receptor e os potenciais de ação produzidos pela fibra. O início e o final do estímulo são assinalados pelas setas para cima e para baixo, respectivamente. **B.** Quando a amplitude do estímulo aumenta ( $A1 < A2 < A3$ ), a amplitude do potencial receptor aumenta proporcionalmente ( $A1'$  proporcional a  $A1$ ;  $A2'$  proporcional a  $A2$ ; etc), e assim também acontece com a frequência da salva de potenciais de ação que a fibra produz ( $A1$  e  $A1'$  proporcionais a  $F1$ ;  $A2$  e  $A2'$  proporcionais a  $F2$ ; etc). **C.** Quando é a duração do estímulo que aumenta, a duração do potencial receptor acompanha proporcionalmente ( $D1'$  proporcional a  $D1$ ;  $D2'$  proporcional a  $D2$ ; etc), e o mesmo ocorre com a duração da salva de potenciais de ação ( $D1$  e  $D1'$  proporcionais a  $D1''$ ;  $D2$  e  $D2'$  proporcionais a  $D2''$ ; etc).

to, de tipo *analógico*, semelhante aos potenciais sinápticos: seus parâmetros de amplitude e duração variam proporcionalmente aos parâmetros equivalentes do estímulo. A transdução é uma conversão análogo-analógica, ou seja, envolve dois códigos analógicos. Haverá a seguir uma conversão análogo-digital, em que os parâmetros do estímulo passarão a ser representados por um código digital com base em impulsos nervosos (Figura 6.6).

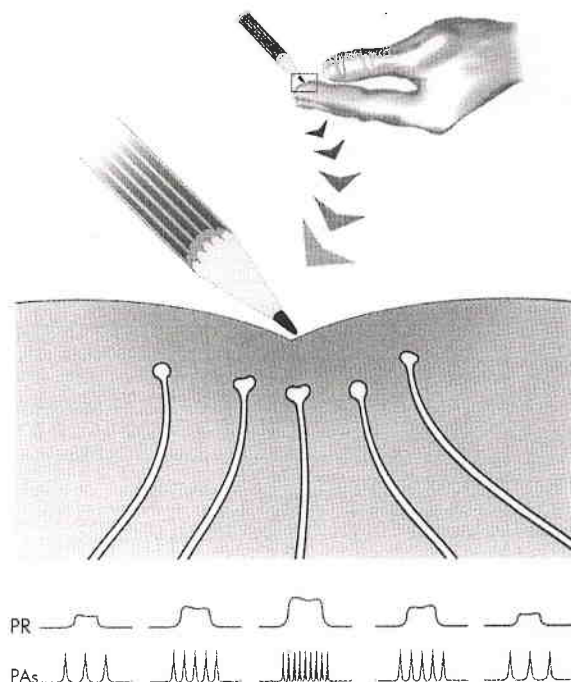
## CODIFICAÇÃO NEURAL: A LINGUAGEM DO CÉREBRO

A codificação neural consiste na representação dos parâmetros do estímulo sensorial incidente por parâmetros de um código digital, como nos computadores. A codificação pode ocorrer na mesma célula receptora, em uma segunda célula conectada com o receptor através de uma sinapse química, ou mesmo em um terceiro ou quarto neurônio na cadeia sensorial. Na Figura 6.6A está representado um exemplo do primeiro caso. O neurocientista desloca o microeletrodó de registro para uma posição um pouco mais distante ao longo da fibra nervosa, e constata que ao estimular mecanicamente a ponta do receptor, além do potencial receptor aparece uma salva de potenciais de ação na fibra, cuja frequência de disparo é proporcional à amplitude do potencial receptor (Figura 6.6B), e cuja duração acompanha a duração deste (Figura 6.6C). Como os parâmetros do estímulo passam a ser representados pelos parâmetros do potencial receptor que resulta da transdução, após a codificação passam a sê-lo também pelo **código de frequências** e pela duração da salva de potenciais de ação da fibra. Os sistemas sensoriais contam, assim, com um mecanismo de representação bastante fiel das características dos estímulos ambientais. Confira no Quadro 6.2 como foi decifrado o código binário dos receptores sensoriais.

Geralmente os sistemas sensoriais são constituídos por conjuntos organizados de receptores, às vezes formando órgãos receptores, como o olho e o ouvido, outras vezes distribuídos por uma vasta superfície de captação dos estímulos, como a pele. Sendo assim, em condições naturais raramente um estímulo atinge um único receptor, mas vários de uma só vez. Quando pressionamos com um lápis a superfície da pele de um dedo da mão, por exemplo, os receptores situados bem sob a ponta do lápis são estimulados com maior intensidade, e esta vai diminuindo gradualmente para longe da ponta (Figura 6.7). Obviamente, os potenciais receptores gerados exatamente sob a ponta do lápis têm maior amplitude que os mais afastados, e correspondentemente a frequência de potenciais de ação produzidos nas fibras que se originam sob a ponta do lápis é

maior que nas regiões periféricas. O sistema nervoso central, então, recebe na verdade um “mapa” codificado em potenciais de ação, que representa a topografia do estímulo. Isso se deve parcialmente à **organização topográfica** que é característica de muitos sistemas sensoriais, e que envolve o agrupamento de fibras nervosas e corpos neuronais lado a lado, de acordo com a posição espacial dos receptores. Na modalidade somestésica, essa organização se chama somatotopia. Na modalidade visual, chama-se visuotopia se considerarmos o campo visual, ou retinotopia se considerarmos a retina. É lógico concluir que a organização topográfica é mais precisa nos sentidos em que a localização espacial é uma propriedade relevante, como a visão e a somestesia. Nos sentidos em que ela não desempenha valor muito importante para a vida do animal, a organização topográfica é mais grosseira: é o que acontece no olfato e no paladar. A audição apresenta uma organização topográfica particular, desvinculada do atributo de localização espacial.

Pode acontecer também que, em uma mesma região da superfície receptora, estejam misturados receptores com sensibilidades diferentes. Por exemplo: na retina estão misturados os fotorreceptores sensíveis ao azul com aqueles sensíveis ao verde e ao vermelho. Consequentemente, um mesmo estímulo luminoso



► **Figura 6.7.** Quando um estímulo atinge a pele, provoca maior potencial receptor (PR) e maior frequência de potenciais de ação (PAs) nas fibras que estão exatamente abaixo. As regiões vizinhas recebem menor energia de estimulação, e as fibras aí situadas respondem de modo proporcional.

colorido projetado sobre uma parte da retina ativarão ao mesmo tempo esses tipos funcionais diferentes, e eles realizarão a transdução independentemente. Do mesmo modo, passarão a informação traduzida às células de ordem superior do sistema visual, e estas realizarão a codificação neural também de modo independente. Isso é verdade não só para as cores, mas também para outros parâmetros dos estímulos visuais, e é verdade também para as demais modalidades sensoriais. Estabelecem-se assim **vias paralelas**, que realizam independentemente o processamento de diferentes aspectos dos estímulos sensoriais. Se você pensar que na natureza os estímulos não vêm separados, mas sim misturados e em grande número, torna-se lógico admitir que o sistema nervoso tenha desenvolvido a faculdade de separá-los para melhor analisá-los.

Tomada isoladamente, toda célula sensorial, e não só os receptores, é ativada por uma porção restrita do ambiente, o **campo receptor**. Assim, cada um dos receptores ativados pela ponta do lápis, como mencionado, possui um campo receptor característico situado em um determinado ponto de um dos dedos da mão, e que foi estimulado completa ou parcialmente pelo lápis (Figura 6.7). O receptor ao lado apresenta um campo receptor ligeiramente diferente, e assim sucessivamente. O mesmo se pode dizer de cada uma das fibras nervosas que veiculam o código de frequência de potenciais de ação que representa o estímulo. É assim também para cada um dos neurônios de segunda ordem e para aqueles de ordem superior no sistema. Desse modo, todos os neurônios de uma via sensorial apresentam campos receptores, alguns menores, outros maiores, alguns de organização simples, outros mais complexos. Para a modalidade somestésica, os campos receptores se localizam na pele ou nos órgãos do interior do organismo. Na modalidade visual os campos receptores podem ser considerados em relação ao campo visual global, e nesse caso têm que ser representados em um plano imaginário, como uma tela de cinema. Alternativamente, podem ser considerados diretamente em relação à retina. Nas modalidades químicas, como o olfato e o paladar, assim como na audição, não há propriamente campos receptores, no sentido topográfico espacial, mas às vezes a expressão é utilizada com outro sentido, como se verá adiante.

## ADAPTAÇÃO

Nem todos os receptores são capazes de sustentar um potencial receptor durante períodos prolongados, embora os estímulos sensoriais muitas vezes sejam duradouros. Na verdade, quando o estímulo se inicia o

potencial receptor atinge uma certa amplitude e logo decresce a um valor menor que depois se torna estável. Esse fenômeno se chama adaptação e constitui uma propriedade importante dos receptores, que muda bastante sua capacidade de representação do estímulo.

São receptores de adaptação lenta (ou tônicos) aqueles cujo potencial receptor decresce pouco depois de atingir a amplitude proporcional ao estímulo, lentamente, até atingir um nível estável e cessar de todo no momento em que o estímulo é interrompido (Figura 6.8A). Esses receptores são ótimos para representar estímulos duradouros: é o caso de certos mecanorreceptores da pele, participantes da submodalidade tato, capazes de acusar a pressão da ponta de um lápis mesmo que ela persista durante muitos minutos.

Diferentemente, os receptores de adaptação rápida (ou fásicos) são aqueles cujo potencial receptor decresce muito e rapidamente, depois de atingir a amplitude proporcional ao estímulo, podendo chegar a zero. Quando o estímulo é aplicado o potencial de repouso atinge um certo nível, mas depois volta a zero durante a persistência do estímulo. Quando este é interrompido, no entanto, há um segundo pico do potencial de repouso, às vezes de polaridade inversa, que finalmente cessa de todo (Figura 6.8B). Assim, os receptores fásicos acusam o início e o final de um estímulo, o ligar e o desligar. Não são bons indicadores para estímulos persistentes, mas são ótimos para estímulos pulsáteis ou vibratórios, ou ainda para estímulos em movimento. Quando a ponta de um lápis risca uma região do braço, ao mesmo tempo em que se move faz vibrar as regiões estimuladas e assim ativa os mecanorreceptores fásicos aí situados. É o caso dos corpúsculos de Pacini e das fibras receptoras dos folículos pilosos.

Você poderá perceber o funcionamento dos receptores fásicos realizando um experimento simples em si mesmo. Basta selecionar um pêlo do braço, deslocá-lo com um pequeno bastão, sustentá-lo na nova posição firmemente durante um certo tempo, e depois soltá-lo. Verá que pode sentir apenas o início do deslocamento e o final do estímulo, mas não a posição estável do pêlo – ainda que esta seja diferente da anterior.

Os mecanismos da adaptação envolvem a inativação de canais de  $\text{Na}^+$  e de  $\text{Ca}^{++}$  abertos pelo estímulo sensorial, ou a ativação de canais de  $\text{K}^+$ , cujo fluxo iônico tem sentido oposto ao dos primeiros. Além disso, certos receptores (como o corpúsculo de Pacini) estão associados a células conjuntivas que formam um colchão em seu redor, capaz de absorver parte da energia mecânica aplicada. Assim, o colchão conjuntivo se deforma quando surge o estímulo, depois cede e se



## HISTÓRIA E OUTRAS HISTÓRIAS

## Quadro 6.2

### O Código Binário dos Sentidos

*Suzana Herculano-Houzel\**

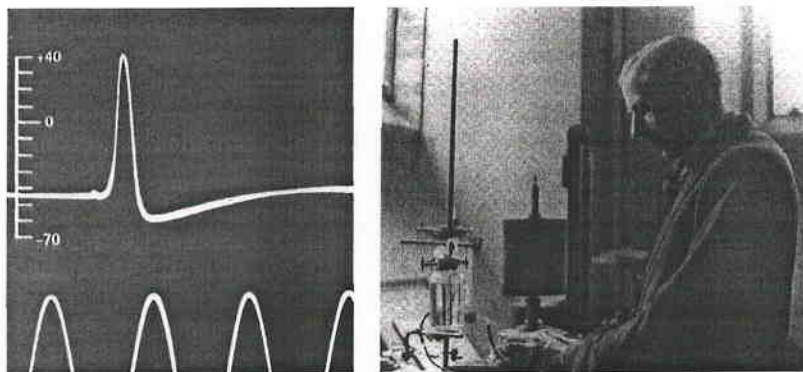


Apesar de ser o cérebro que nos permite ter sensações, ele mesmo não é sensível: uma luz, toque ou som diretamente sobre o cérebro exposto não provoca sensação alguma. Se o cérebro “vê” um filme ou “ouve” uma canção, é porque algum outro órgão, este sim sensível, lhe passa a mensagem.

Grandes descobertas nem sempre são proposítas, e não foi pensando no cérebro ou nos sentidos que o fisiologista inglês Edgar Adrian (1889-1977) fez os primeiros experimentos que o levaram a descobrir o código sensorial nas primeiras décadas do século XX. A questão na verdade começou com a contração muscular. Antes de receber Adrian em seu laboratório em Cambridge, na Inglaterra, o fisiologista inglês Keith Lucas (1879-1916) tinha uma pergunta que não lhe saía da cabeça: como é possível um músculo se contrair apenas parcialmente? Por que a contração não é sempre total? Lucas via duas possibilidades: ou todas as fibras do músculo se contraem parcialmente, ou apenas algumas se contraem, mas inteiramente. Sem muita tecnologia ao seu dispor, ele fez um experimento simples e criativo: mediu o encurtamento de um minúsculo pedaço, com poucas fibras, de um músculo intercostal da rã em resposta a uma pequena corrente elétrica progressivamente mais forte. O resultado foi uma “escadinha”, e não uma contração gradual, indicando que cada fibra ou encurta totalmente, ou não encurta nada. Em suas próprias palavras, a contração das fibras musculares é “tudo ou nada”.

Em 1911, quando Adrian entrou para o laboratório de Lucas, a questão havia se transferido para o nervo: Lucas acreditava que o que provoca a contração total de apenas algumas fibras é um sinal nervoso também total sobre essas poucas fibras, e não um sinal progressivo para o músculo todo. Resolver a questão coube a Adrian. A idéia era simples: usar vapor de álcool para enfraquecer a transmissão do impulso em um ponto do nervo, mas sem bloqueá-la, e medir quanto álcool era necessário em um segundo ponto mais abaixo para, agora sim, bloquear o impulso. Se o impulso diminuísse após o primeiro ponto, seria necessário menos álcool no segundo ponto para bloqueá-lo. Se fosse do tipo “tudo ou nada”, o impulso deveria atravessar intacto o primeiro ponto, e mais álcool seria necessário para bloqueá-lo no segundo ponto. Foi exatamente isto que Adrian observou.

Mas logo veio a Primeira Guerra Mundial, perturbando os planos para os experimentos seguintes. Adrian e Lucas deixaram o laboratório para ajudar o país. Adrian foi para Londres, formou-se em



► **Figura.** Edgar Adrian (foto à direita) estabeleceu as características “tudo-ou-nada” do potencial de ação, abrindo caminho para a elucidação dos seus mecanismos iônicos. O primeiro registro intracelular do potencial de ação (à esquerda) foi conseguido em 1939 por Andrew Hodgkin e Alan Huxley, utilizando o amplificador aperfeiçoado por Adrian. A escala na ordenada representa milivolts. Registro à esquerda modificado de A.L. Hodgkin e A.F. Huxley (1939) *Nature* 144: 710-711.

Medicina e deu assistência às vítimas da guerra. Lucas, infelizmente, morreu em um desastre aéreo. Adrian voltou a Cambridge em 1919 e, ao perguntar onde deveria trabalhar agora que Lucas não estava mais lá, recebeu as chaves do laboratório do seu mestre (Figura).

A guerra tinha produzido avanços tecnológicos importantes como a válvula eletrônica a vácuo, que permitia a amplificação de sinais com um mínimo de distorção. Com essa válvula, o americano e também fisiologista Alexander Forbes construiu um amplificador que aumentava o sinal elétrico do potencial de ação de um inusitado fator de 50 vezes. Adrian o convidou para uma colaboração, e em 1921 Forbes chegava a Cambridge trazendo peças para montar um amplificador no laboratório.

Adrian quis testar o amplificador da maneira mais simples e barata que conhecia: usando um nervo da coxa da rã. O objetivo agora era conseguir registrar impulsos não só no nervo como um todo, mas em um único neurônio. Tentou registrar nervos com poucas fibras, mas ainda era como registrar um cabo telegráfico passando várias mensagens ao mesmo tempo. Até que um dia, antes de encerrar o expediente, seu colaborador Yngve Zotterman decidiu usar uma técnica *à la* Lucas: ir cortando o músculo até restar somente um feixe de fibras com um só fuso ainda ligado ao nervo, mandando sinais por um só axônio.

Zotterman e Adrian comprovaram naquele mesmo experimento a natureza “tudo ou nada” do sinal nervoso: os potenciais de ação de um axônio tinham todos o mesmo tamanho, e trafegavam à mesma velocidade. E, estirando o músculo um pouco mais ou um pouco menos, revelou-se o código dos sentidos: mais potenciais do mesmo tamanho para estímulos mais fortes, menos potenciais para estímulos mais fracos. Era o código binário em sua versão neuronal: ou tem um potencial de ação, ou não tem nada.

\* Correio eletrônico: suzanahh@ism.com.br.

acomoda um pouco, e, finalmente, volta à forma anterior quando o estímulo é interrompido. A estimulação do receptor no interior do colchão passará então por um “filtro” mecânico, e o potencial receptor produzido refletirá esse fenômeno.

## OS SENTIDOS E SEUS RECEPTORES

Embora os princípios de funcionamento e organização dos receptores sejam comuns a todos eles, a natureza proporcionou especializações bastante elaboradas que possibilitaram otimizar a captação da informação específica de cada tipo de energia. A seguir, abordaremos cada uma delas.

### OS RECEPTORES DA SENSIBILIDADE CORPORAL

A sensibilidade corporal é possivelmente a modalidade sensorial mais antiga entre os animais. Originou-se da sensibilidade da própria célula, como nos protozoários, capazes de modificar o trajeto de seu movimento quando são atingidos por estímulos físicos ou químicos provenientes do meio. Os organismos multicelulares desenvolveram um sistema nervoso, e já os primeiros neurônios tiveram uma natureza sensorial, permitindo que os animais percebessem os estímulos externos que tocavam o seu corpo, assim como os estímulos internos resultantes da movimentação e do funcionamento dos órgãos.

A grande característica dos receptores da sensibilidade corporal é a sua variedade e a sua distribuição dispersa no organismo (Tabela 6.3). Alguns deles são simples terminações livres de fibras nervosas ramificadas. Outros, por sua vez, são mais complexos, associados a células não neurais e compondo pequenos órgãos receptores. Entretanto, não há nessa modalidade sensorial especializações tão complexas como os órgãos receptores da visão e da audição.

Como se pode verificar na Tabela 6.3, a maioria dos receptores da sensibilidade corporal é formada por mecanorreceptores. Alguns, entretanto, são termorreceptores, e outros quimiorreceptores. Na maioria dos casos, o neurônio primário tem o seu corpo celular situado nos gânglios espinhais (gânglios da raiz dorsal) ou em gânglios homólogos situados na cabeça. Trata-se de neurônios do tipo pseudounipolar (Figura 6.9): do soma emerge um único prolongamento, que logo (ainda dentro do gânglio) se bifurca, gerando um ramo