

BASES ANATOMO-FISIOLOGICAS DA MOTRICIDADE DE NÍVEL SEGMENTAR

II — ANATOMO-FISIOLOGIA DO ARCO REFLEXO

ABRÃO ANGHINAH *

Observações em animais inferiores, cujos segmentos medulares caudais seccionados e isolados do neuro-eixo conservam alguns movimentos nos membros posteriores, levaram os anátomo-fisiologistas a considerar que uma parte do contrôle motor é feito pela medula espinal.

Segundo Denny Brown⁵, as bases da fisiologia espino-muscular começaram a ser estabelecidas quando Hales (1733) observou a falta de respostas motoras em rãs cuja medula espinal fôra destruída; Whytt, em 1750, introduziu o conceito de ação reflexa e assinalou a ausência de reflexos na fase aguda de secção completa da medula espinal; em 1837, Grainger demonstrou que a substância cinzenta é essencial para a função reflexa; Bell e Magendie, 1811-1822, distinguiram os dois tipos de raízes nervosas (motoras e sensitivas); em 1874 Goltz relatou suas observações em cães espinais crônicos, do que se valeu Sherrington para verificar que as respostas motoras em gatos descebrebrados variavam com a intensidade dos estímulos elétricos: estímulos de pequena intensidade aplicados em uma das patas dos animais determinavam extensão do membro ipsolateral, ao passo que estímulos mais intensos determinavam flexão do membro ipsolateral e extensão do contralateral; estímulos de intensidade média, aplicados em ambas as patas ao mesmo tempo, promoviam resposta semelhante à observada na marcha, isto é, movimentos alternados de flexão e extensão. Em vista disso, a marcha passou a ser explicada pelo princípio de inervação recíproca.

Procurando rever os conhecimentos atuais sôbre os mecanismos que participam na regulação dos movimentos e das posturas, consideraremos alguns dados referentes às estruturas que participam do arco reflexo segmentar e às modalidades dêste último, revendo, depois, as bases da atividade motora segmentar. Participam do arco reflexo o receptor, o neurônio sensitivo, os neurônios internunciais, o neurônio motor e o efetor, que é o músculo. Já nos referimos aos receptores e efetores; consideraremos agora os neurônios sensitivos com suas conexões internunciais e os neurônios motores periféricos.

Trabalho da Clínica Neurológica (Prof. Adherbal Tolosa) da Faculdade de Medicina da Universidade de São Paulo.

* Médico Assistente.

NEURÔNIOS SENSITIVOS

Na raiz posterior os vários tipos de fibras sensitivas que não são anatomicamente separáveis o foram, entretanto, mediante investigações eletrofisiológicas.

O nervo periférico é constituído por fibras sensitivas mielínicas finas e grossas, fibras amielínicas e fibras somáticas motoras.

Investigações mais recentes de Lloyd e Chang¹⁴ e de Lloyd¹³ permitiram classificar as fibras nervosas nos seguintes grupos: Grupo I, fibras mielínicas pelas quais transitam impulsos provindos de músculos e com espessura em torno de 22 μ ; Grupo II, fibras mielínicas que levam influxos provindos da pele e músculos, com cerca de 8 μ de espessura: Grupo III, fibras mielínicas e amielínicas por onde transitam impulsos provindos da pele e músculos, com cerca de 3 μ de espessura; Grupo IV, fibras amielínicas com 0,4 a 1,2 μ de espessura, que levam ao sistema nervoso central os influxos dolorosos. Por outro lado, Hunt⁹ investigou e identificou as origens das fibras aferentes provindas dos músculos gastrocnêmio e solear do gato. Verificou que os aferentes do grupo I do FM (também denominados Ia) provêm das terminações primárias ou anulospirais, e as do Grupo II se originam nas terminações secundárias ou em buquê; as fibras provindas dos OT de Golgi são classificadas no Grupo I e, em virtude de serem menos espessas, foram denominadas Ib.

O corpo celular do primeiro neurônio das vias sensitivas ou aferentes, encontra-se nos gânglios da raiz posterior e nos homólogos dos nervos cranianos; seus prolongamentos centrais penetram na medula espinal pelo sulco lateral posterior.

Segundo Basmajian² o desenvolvimento de técnicas de estimulação elétrica de raízes dorsais aplicadas por Piper no homem, bem como o registro da atividade elétrica obtida nos músculos por Hoffman, deu início a nova era da fisiologia experimental. A eletrofisiologia dos proprioceptores musculares foi estudada por Adrian e Zotterman em músculos da rã e por Matthews, que registrou pela primeira vez os potenciais de descarga dos FM e OT em músculos do gato.

A distinção entre fibras Ia e II só pode ser feita pelas diferentes velocidades de condução do influxo nervoso, pois, ambas possuem período de silêncio semelhante durante a contração muscular e ambas são ativadas pelo estiramento; as terminações em buquê têm limiar de excitabilidade mais elevado. As fibras do Grupo Ib diferem não só pela resposta durante a contração muscular como também por seu elevado limiar de excitabilidade durante o estiramento.

NEURÔNIOS INTERNUNCIAIS

As descrições esquemáticas da estrutura medular encontradas em tratados de neur Anatomia visando a fins didáticos não são mais aceitas por vários anátomo-fisiologistas. Os tratados ensinam que, na medula espinal e em outras porções do sistema nervoso central, os feixes de fibras nervosas se dispõem em seqüência linear (semelhante a tubos) para constituir as "vias" e "tratos"

que, por sua vez, se dispõem em planos abstratos; entretanto, para Szentagothai¹⁹ tais conexões lineares simples praticamente não existem perante a realidade anatômica.

Investigações realizadas por Lorente de Nó¹⁵ na formação reticular do encéfalo de gatos demonstram que as fibras que se articulam com interneurônios ou motoneurônios pertencem a "complexos neuronais", razão pela qual não conduzem influxos isolados. Para Lorente de Nó, as sinapses interneuronais obedecem a duas regras gerais: 1) multiplicidade, na qual cada interneurônio constitui um elo que conecta grupos de neurônios entre si; 2) reciprocidade, na qual cada grupo de interneurônios vinculados a vários outros, articula-se a outros mediante colaterais recorrentes de seus axônios.

Para Szentagothai¹⁹, estas verificações não constituem exclusividade da formação reticular sendo, talvez, melhor compreendidas quando aplicadas à medula espinal. Vejamos pois, como estes princípios funcionam nas conexões entre neurônios que compõem o arco reflexo espinal.

Segundo Brodal³ as observações de Cajal, Rasdolsky e Shimert demonstram que fibras da raiz dorsal vão conectar-se diretamente com células da coluna cinzenta anterior da medula espinal. Investigações recentes de Sprague (cit. por Brodal³) demonstram que as fibras da raiz dorsal não só estabelecem sinapse com células da coluna cinzenta anterior do mesmo segmento (conexões que são principalmente ipsolaterais, e em parte são contralaterais em segmentos sacros inferiores), como também se dirigem para células da coluna cinzenta anterior situadas um ou dois segmentos acima ou abaixo, fatos estes que concordam com as verificações fisiológicas de que os aferentes de um dado músculo podem ativar outros músculos geralmente sinérgicos (ativação heterônima de Eccles, Eccles e Lundberg). Shimert (cit. por Brodal³) mediante secção de raízes cervicais, torácicas e lombossacras do gato, acompanhou o trajeto da degeneração das fibras, tendo constatado a existência de colaterais que se dirigem para as colunas cinzentas anteriores de 4 a 5 segmentos acima e 2 a 3 segmentos abaixo do nível de secção da raiz correspondente. Tais achados não permitiram concluir se tais fibras eram colaterais de fibras ascendentes ou se eram fibras diretas. Como mediante investigações eletrofisiológicas não se capta atividade em fibras dos funículos dorsais após a estimulação dos FM, pode-se admitir que também os colaterais destas fibras não são ativados. Por outro lado, a passagem de tais influxos foi registrada por Laporte e Lundberg (cit. por Brodal³) no trato espinocerebelar dorsal, que se origina nas células da coluna de Clarke; esta observação permite supor que as fibras da raiz dorsal que se dirigem para as células da coluna cinzenta anterior são colaterais de fibras que chegam à coluna de Clarke; faltam, entretanto, dados anatômicos que comprovem esta hipótese.

Do ponto de vista fisiológico, importa saber se os aferentes da raiz posterior que se conectam com as células da coluna cinzenta anterior da medula espinal são diretos ou colaterais de fibras ascendentes que chegam à coluna de Clarke.

A maioria das investigações, por motivos de ordem prática, foi realizada em raízes lombossacras e em músculos dos membros inferiores.

Segundo Oscarson, Eccles e Hubbard (cit. por Brodal³), os influxos oriundos de OT (grupo de fibras aferentes Ib) não ativam monossinápticamente as

células da coluna cinzenta anterior. Contudo, atingem as células da coluna de Clarke (de forma semelhante às que se originam nos FM ou fibras aferentes Ia) e dirigem-se rostralmente pelo trato espinocerebelar ventral.

Para Eccles e Lundberg (cit. por Brodal³) as células das colunas cinzentas anteriores correspondentes aos membros superiores e inferiores são, aparentemente, ativadas monossinápticamente. No entanto, como não existe coluna de Clarke na medula cervical e as fibras das raízes cervicais não descem até atingir as células da coluna situada mais abaixo (segundo constatarem Grant e Rexed), elas não poderiam tomar parte na transmissão de influxos provindos de Ia e Ib dos membros superiores. Segundo Liu (cit. por Brodal³) o homólogo da coluna de Clarke para a medula cervical e torácica alta é o núcleo cuneiforme lateral que recebe as fibras sensitivas primárias e envia os influxos ulteriormente pelas fibras arqueadas superficiais dorsais. O núcleo cuneiforme lateral envia eferentes (fibras arqueadas superficiais dorsais) para as porções anterior e posterior do vermis cerebelar, em particular para as zonas correspondentes aos membros superiores, enquanto que as fibras espinocerebelares dorsais terminam nas zonas correspondentes aos membros inferiores (Brodal e Grant). As fibras da raiz dorsal que se dirigem ao núcleo cuneiforme lateral podem, no nível de penetração, enviar colaterais que se conectam com células da coluna cinzenta anterior ou então conectar-se diretamente com estas células. Faltam dados que permitam comprovar qual das duas hipóteses é a correta.

Eccles e Lundberg (cit. por Brodal³), mediante registro intracelular, observaram as respostas de interneurônios a impulsos aferentes provindos das terminações primárias (grupo Ia) e órgãos tendíneos (grupo Ib), verificando que a maioria destes interneurônios não é específica, isto é, eles são ativados tanto pelos aferentes do fuso (tipo A) como pelos aferentes dos órgãos tendíneos (tipo B); os interneurônios do tipo A são inibidores de motoneurônios.

Szentagothai¹⁸, mediante lesões da zona intermediária da medula espinal, investigou o trajeto das fibras degeneradas mediante impregnação pela prata; constatou que os axônios propriospinais curtos ipsolaterais desta zona podem ser acompanhados caudalmente em 4 ou 5 segmentos e rostralmente por 3 segmentos; na hemimedula contralateral as fibras degeneradas terminam nos 3 segmentos acima da lesão (estas fibras são consideradas como colaterais das fibras espinotalâmicas). Os axônios das células da zona intermédia se conectam com motoneurônios grandes e pequenos das pontas cinzentas anteriores. Estas observações concordam com a descrição esquemática dada pelas investigações fisiológicas. Além disso, existem fibras propriospinais interconectando as colunas cinzentas anteriores de diferentes segmentos, bem como interconexões entre as hemimedulas de um mesmo segmento e das colunas cinzentas posteriores.

O mecanismo da inibição antidrômica (feed-back) foi esclarecido mediante investigações neurofisiológicas de Renshaw¹⁶ (1941 e 1946), Granit⁷ (1955) e Eccles⁶ (1957), consistindo essencialmente no seguinte: os axônios dos motoneurônios alfa dão origem a colaterais recorrentes que estabelecem sinapse com pequenas células especializadas da ponta cinzenta anterior (células de Renshaw); estas têm ação inibidora sobre os motoneurônios dos quais provêm, os colaterais, evitando descargas excessivas de influxos sobre os mesmos. Estudos recentes de Szentagothai¹⁹ permitiram constatar anatômicamente estes fatos.

NEURÔNIOS MOTORES PERIFÉRICOS

Os neurônios motores periféricos (motoneurônios), caracterizam-se pela multiplicidade de incitações que recebem e pela unidade de execução. São o veículo de todos os influxos que deverão alcançar o músculo (via final comum, de Sherrington). Trabalhos de vários autores, entre os quais se destacam os de Leksell¹², Kuffler e col.¹¹, Hunt⁹, Granit⁷ e Eccles⁶, mostraram que são duas as categorias de motoneurônios: alfa e gama. Os motoneurônios alfa têm axônios com 9 a 13 μ de espessura e vão suprir as fibras musculares extrafusais; os motoneurônios gama têm axônios com 3 a 6 μ de espessura, que se dirigem para as fibras musculares intrafusais.

Eccles⁶ distingue os motoneurônios em alfa fáscicos (alfa-1) que inervam fibras musculares pálidas, e motoneurônios alfa tônicos (alfa-2), que suprem as fibras musculares vermelhas. Os motoneurônios gama podem ser considerados, até certo ponto, como via final comum para os fusos musculares.

Os axônios dos motoneurônios das colunas cinzentas anteriores da medula atingem os músculos para os quais se destinam pelos ramos musculares dos nervos periféricos. Na constituição destes, tais axônios representam as fibras somáticas motoras que, após penetrarem no músculo, subdividem-se ao nível dos nódulos de Ranvier. Cada neurônio motor leva influxos a um grupo de fibras musculares, constituindo o conjunto — neurônio periférico e fibras musculares por êle inervadas — uma unidade motora. O número de fibras musculares supridas por um axônio varia nos diferentes músculos. Nos músculos do globo ocular cada axônio supre cerca de 3 a 6 fibras, enquanto que no músculo sartório, cerca de 100 a 150. Cada um de seus ramos termina em uma fibra muscular.

O ponto de união entre o axônio motor e a fibra muscular denomina-se placa mioneural ou neuromuscular. Admitia-se que ao nível da placa neuromuscular o neurilema da fibra nervosa se continuava com o sarcolema da fibra muscular e que a fibra nervosa penetrava no sarcoplasma para constituir uma terminação hipolemálica. Estudos recentes de Conteaux e Carey (cit. por Crosby e col.⁴) vieram modificar êsse conceito, permitindo estabelecer que a fibra nervosa perde sua bainha de mielina ao atingir a fibra muscular. Nesse ponto o endoneuro se continua com o endomísio, de tal forma que a terminação nervosa se situa sob o endomísio e por fora do sarcolema. Nessa região o sarcolema se apresenta modificado, em forma de franja, recebendo a denominação de aparelho neural. Neste encontra-se um espaço (espaço subneural) delimitado pela membrana externa do axoplasma (membrana terminal do axônio) e pela membrana externa do sarcolema (placa terminal). Coers e Wolf (cit. por Crosby e col.⁴) verificaram que o espaço subneural de Conteaux) no homem possui de 10 a 80 μ de espessura, sendo mais espesso (aparelho-subneural de Conteaux) no homem possui de 10 a 80 μ de espessura, sendo mais espesso em fibras vermelhas que em pálidas.

Segundo Woodbury e Ruch²⁰, a espessura do axônio ao nível da placa terminal é em média de 10 μ , ao passo que a espessura da fibra muscular é de 100 μ aproximadamente. Em virtude dessa desproporção na superfície de contato, a onda de despolarização que atinge a porção terminal do axônio não é, por si só, capaz de agir sobre toda a área da fibra muscular; por

isso a transmissão do influxo nervoso ao músculo não decorre apenas da despolarização da membrana, mas também de outros fatores entre os quais sobrepõe a ação da acetilcolina.

MODALIDADES DE ARCO REFLEXO MOTOR SEGMENTAR

As estruturas que participam destes arcos reflexos já foram descritas. A presença de neurônios intercalares (interneurônios) é eventual e caracteriza os reflexos multissinápticos. Quando apenas o neurônio sensitivo e o motor participam da condução do influxo nervoso, o reflexo é considerado de arco monossináptico. Na prática, estes correspondem aos reflexos de estiramento ou miotáticos fásicos, enquanto os reflexos de arco multissináptico são representados pelos de flexão ou de defesa (nociceptivos).

No mecanismo dos *reflexos de estiramento* atuam, segundo Eccles e col. (cit. por Brodal³), os aferentes de tipo Ia e Ib. Os primeiros provêm dos fusos musculares e articulam-se diretamente com motoneurônios alfa encarregados da inervação do músculo no qual se originaram; estas fibras enviam colaterais ipsolaterais para interneurônios inibidores de músculos antagonistas. As fibras do grupo Ib provêm dos órgãos tendíneos e articulam-se com interneurônios de ação inibidora sobre os motoneurônios encarregados da inervação do músculo no qual elas se originam; colaterais destas fibras dirigem-se a interneurônios que exercem ação facilitadora sobre motoneurônios destinados ao músculo antagonista ipsolateral (fig. 1).

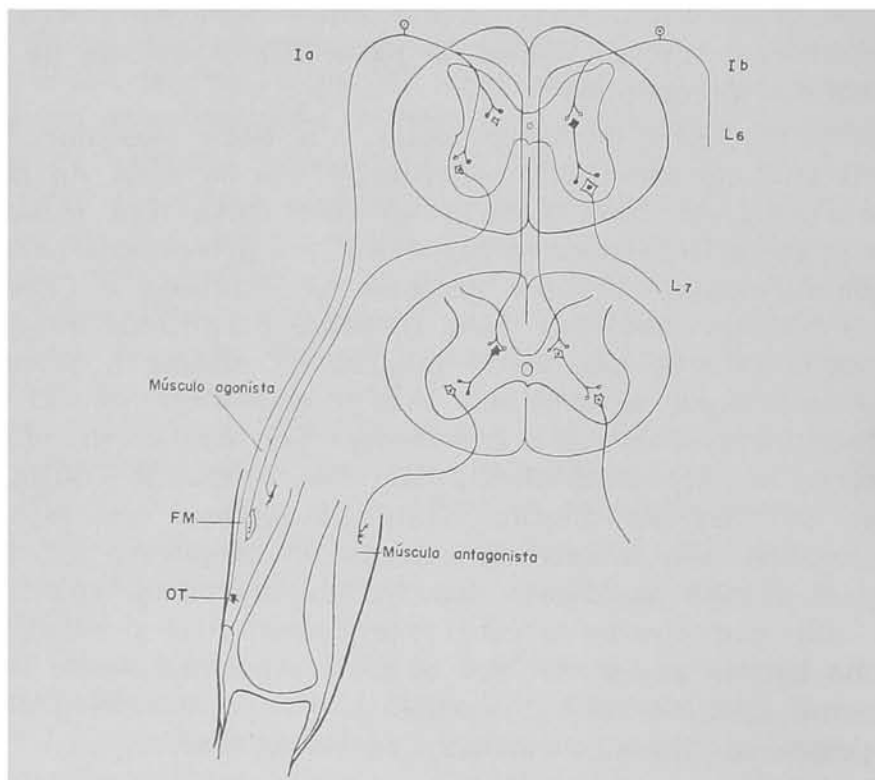


Fig. 1 — Vias aferentes para motoneurônios segundo Eccles e col. (apud A. Brodal³). Na hemimedula esquerda, vias aferentes Ia facilitadoras e inibidoras provindas dos fusos musculares (FM); na hemimedula direita, vias aferentes Ib facilitadoras e inibidoras originárias de órgãos tendíneos (OT).

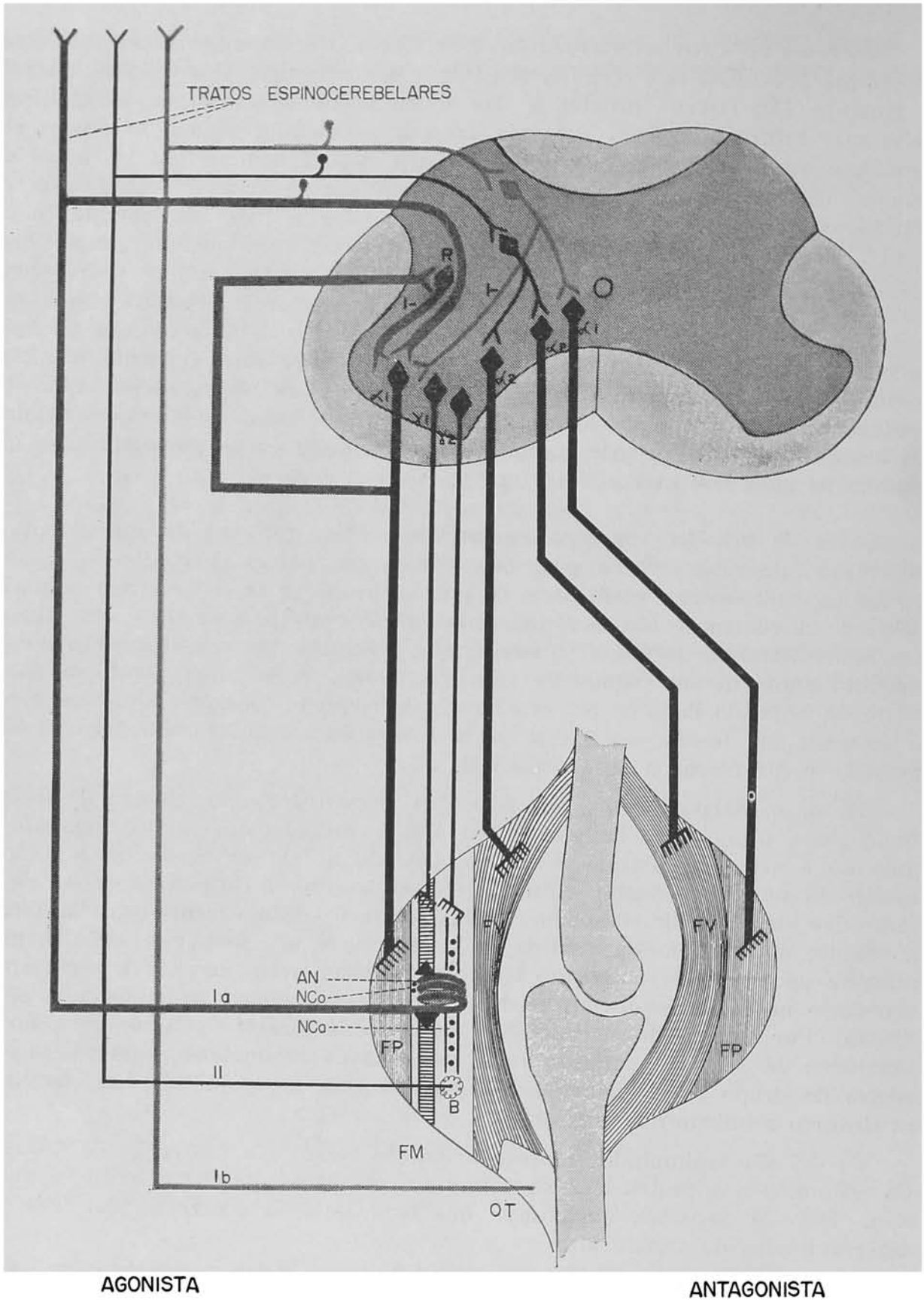
Nos *arcos reflexos multissinápticos* as fibras aferentes pertencem aos tipos II (fibras providas das terminações livres dos músculos, dos tendões, da pele e ossos) e III (fibras providas das terminações cutâneas da sensibilidade dolorosa); bifurcam-se logo após penetrarem na medula espinal e seus ramos ascendem ou descem 3 a 5 segmentos para depois terminarem no ápice da coluna cinzenta posterior ao nível da substância gelatinosa (constituída de células estreladas); originam algumas fibras para o trato espinotalâmico lateral⁴. Mediante interneurônios da zona intermédia da medula, estas fibras estabelecem conexões ipsolaterais facilitadoras para motoneurônios de músculos flexores e inibidores para os músculos extensores. A interposição de vários neurônios aumenta o número de impulsos que atingem os motoneurônios, sendo êstes estimulados repetidas vêzes, mesmo quando seja único o estímulo inicial. Além disso, as descargas multissinápticas atingem eferentes de vários segmentos medulares, distribuindo de forma difusa o estímulo para os músculos flexores do membro estimulado. Ao mesmo tempo são inibidos os motoneurônios que suprem os músculos extensores (fig. 2).

Bases da atividade motora segmentar — Nos reflexos de estiramento a contração muscular reflexa pode ser clônica ou tônica. A contração clônica, ou fásica, tem caráter cinético, é de curta duração e possui elevado potencial elétrico. A contração tônica é menos intensa e mais prolongada e tem caráter predominantemente estático. Sherrington¹⁷ admitia que o estiramento de um músculo aumenta seu estado de tensão (tono) por mecanismo reflexo decorrente do estímulo de seus receptores. O estiramento muscular estimula o FM e aumenta sua tensão, enquanto que a contração muscular interrompe a estimulação e faz cessar a tensão do FM.

Granit e Matthews (cit. por Brodal³) constataram que, dentro de limites fisiológicos, o aumento da tensão do FM é proporcional ao estiramento do músculo e atua em sentido contrário, visando a manter constante o comprimento do músculo. Assim, durante o estiramento, o influxo nervoso resultante das variações de comprimento das formações anulospirais dos FM atinge a medula espinal. Desta partem novos influxos que, mediante axônios alfa, atingem as fibras do músculo. Em consequência, estas tendem a contrair-se, opondo-se ao estiramento em medida que é proporcional à intensidade dêste último. Por outro lado, a contração muscular interrompe e anula os influxos provindos da formação anulospiral. Os influxos conduzidos pelas fibras aferentes do grupo II, relacionadas às terminações em buquê do FM, facilitam os flexores e inibem os extensores.

Os OT são estimulados tanto pela tração como pela contração do músculo. Os estímulos resultantes tendem a inibir a contração quando a tensão é excessiva. Deve-se destacar, entretanto, que esta inibição ocorre só em músculos antigravitários de limiar alto.

Jansen e Matthews¹⁰ estudaram o reflexo miotático mediante a aplicação de estímulos às terminações sensitivas dos FM e o registro, por meio de microelectródios, da atividade das fibras eferentes fusimotoras. Os estímulos aplicados eram de intensidade variável, capazes de reproduzir a contração dinâmica (cinética) e estática (tônica). Os resultados obtidos permitiram concluir pela independência do controle sensitivo relacionado à contração dinâmica e à contração estática. Tal independência implica também na indepen-



AGONISTA

ANTAGONISTA

Fig. 2 — Organização dos arcos reflexos segmentares gama-1- (fásico) e gama-2 (tônico) segundo as concepções de Granit⁷ e Eccles⁸. Legenda: FP, músculo pálido; FV, músculo vermelho; NG, núcleo conglomerado; NC, núcleo em cadeia; E, formação anulospiral; B, formação em buquê; Ia, aferente sensitivo-primário do FM; II, aferente sensitivo-secundário do FM; Ib, aferente sensitivo do OT; R, célula de Renshaw; α_1 e α_2 motoneurônios para fibras extrafusais; γ_1 e γ_2 , motoneurônios gama para fibras musculares intrafusais.

dência do tipo de ação dos dois tipos de FMI. As FMI longas de núcleo conglomerado, seriam responsáveis pelo desencadeamento do mecanismo sensitivo dinâmico, e as FMI curtas, de núcleo em cadeia, pelo do estático. Essa hipótese é corroborada pelo fato de ser diferente o tipo de fibras encarregadas da inervação das FMI: fibras gama-1, para as FMI longas e fibras gama-2 para as FMI curtas. Por outro lado, o reflexo de estiramento se altera em lesões que acometem os neurônios gama-1 e gama-2. Este fato demonstra que a atividade do arco do reflexo de estiramento depende da atividade motora dos dois tipos de fibras musculares do interior do fuso.

Diante de tais fatos, deduz-se que a atividade isolada de cada sistema gama deveria condicionar o aparecimento de um único tipo de contração muscular: o circuito gama-1 seria ativado na contração fásica, e o gama-2 na contração tônica. No entanto não existem limites rígidos entre os dois tipos de contração muscular no que tange à funcionalidade e cada um só pode ocorrer de modo perfeito na presença do outro. Assim, sobre a contração tônica, fundamental e mutável, é modulada a contração fásica.

Os reflexos de estiramento são inibidos por descargas oriundas de aferentes do grupo I provenientes de músculos antagonistas. Assim, o reflexo do quadríceps pode ser inibido pelo estiramento ou pela compressão do seu antagonista.

Estímulos provocados mediante estiramentos rápidos, comparáveis aos das percussões, foram utilizados por Lloyd¹³ para registrar a velocidade de condução de fibras da raiz dorsal. Verificou que ela gira em torno de 116 m/s, indicando que o estiramento promove a estimulação de receptores que envia estímulos a fibras de condução rápida (tipo I). Verificou ainda que as descargas registradas na raiz ventral possuem o mesmo período de latência que o observado no reflexo H (reflexo de Hoffman que consiste no registro eletromiográfico da contração do quadríceps após estimulação elétrica da raiz dorsal).

Normalmente, entretanto, os estiramentos impostos aos músculos são de natureza diversa. Os músculos estão constantemente sujeitos a estiramentos naturais, geralmente devidos à ação da gravidade. Na posição ereta o músculo quadríceps está sujeito a estiramentos porque o joelho tende a fletir pela ação da gravidade. A descarga aferente resultante é assíncrona porque esse estiramento estimula inúmeros receptores de forma contínua e repetida, em frequências que variam segundo o tipo de receptor e segundo a intensidade do estiramento. Em consequência, os motoneurônios recebem um bombardeio de estímulos assíncronos e prolongados e descarregam com assincronia também. Disto resulta uma contração mantida do músculo estirado, que vai manter a posição ereta automaticamente, apesar da ação da gravidade. Por esse exemplo compreende-se a importância do reflexo de estiramento na manutenção da atitude ereta.

A participação do reflexo de estiramento na manutenção da postura foi observada por Sherrington¹⁷ mediante transecção do tronco do encéfalo do gato em nível intercolicular. Verificou ele que, além da perda dos movimentos voluntários, havia extensão das 4 patas do animal (rigidez descerebrada). Atribuiu tal tipo de rigidez à hiperatividade do mecanismo reflexo espinal, desde que havia suprimido as influências inibidoras suprasegmentares. Para comprovar sua hipótese, seccionou as raízes dorsais que supriam uma das patas

e constatou que ela ficava hipotônica. Tais fatos permitiram comprovar que o tono do músculo esquelético e a manutenção da postura são regulados por mecanismo reflexo.

Reação de alongamento — Quando passivamente se tenta fletir ou estender um músculo hipertônico observa-se inicialmente uma resistência ao movimento passivo. Essa resistência aumenta até certo ponto, para desaparecer repentinamente, permitindo que o movimento se complete de modo fácil (sinal do canivete). A resistência ao movimento passivo nada mais é que a contração reflexa hiperativa do músculo em resposta ao estiramento.

Esse tipo de reação é peculiar ao músculo espástico. Tudo indica que o estiramento excessivo do músculo põe em jôgo um mecanismo que anula o reflexo de estiramento, permitindo que o músculo seja alongado com pouca ou nenhuma resistência.

Para explicar a reação de alongamento é necessário admitir que durante o estiramento, além do arco reflexo clássico, entra em jôgo arco proprioceptor de limiar mais elevado, que inibe os motoneurônios homônimos. Essa inibição é mediada por fibras aferentes do músculo estirado e atua sobre os motoneurônios do próprio músculo, sendo por isso conhecida por "inibição autógena". Assim, os motoneurônios que vão suprir um dado músculo sofrem o bombardeio de influxos facilitadores e inibidores. A reação dos motoneurônios vai depender do equilíbrio entre êsses dois tipos de influxos antagônicos. A via inibidora possui limiar mais elevado e no estiramento excessivo domina o circuito. Do ponto de vista funcional, sua ação inibidora protege o músculo contra os estiramentos excessivos. Os OT são os receptores para êste tipo de estímulo, que vai transitar por fibras de tipo Ib e atuar de forma inibidora sobre motoneurônios relacionados ao músculo no qual se origina o estímulo.

REFLEXOS TÔNICOS SEGMENTARES

Os reflexos tônicos segmentares, embora existam normalmente, assegurando as atividades motoras estáticas, só se destacam em condições patológicas, como por exemplo nas síndromes parkinsonianas. Nestas eventualidades observa-se o aparecimento da *reação paradoxal* (Westphal) ou *reflexo segmentar de postura* (Foix e Thevenard): ao se fazer, por exemplo, a dorsiflexão brusca do pé, obtém-se a contração tônica do músculo tibial anterior, cujo tendão ressalta, mantendo-se a posição por longo tempo.

Êste reflexo reconhece mecanismo de produção diverso do dos reflexos de tração comuns. Na realidade, o estímulo eficiente não é originado pelo encurtamento, por exemplo, do tibial anterior, e sim pela distensão brusca do gastrocnêmio, seu antagonista. Os receptores ativados são os buquês e não os anulospirais; o influxo segue, realmente, por vias de condução mais lenta, sendo a resposta obtida 60 a 70 msec após o reflexo fásico (aquiliano).

Recordemos que os receptores secundários dos músculos extensores inibem os motoneurônios α_1 para o agonista e facilitam os neurônios α_2 para os antagonistas (flexores). Desencadeia-se assim, uma reação de encurtamento. É por essas razões que os reflexos de postura são pesquisados somente em músculos flexores.

Entretanto, o estiramento *lento* do músculo determina, pelo contrário, uma série de reflexos de tração originados nos receptores primários dos fusos musculares, alternados com breves reações de alongamento oriundas do estímulo dos órgãos neurotendíneos, e modulados pela produção de reações de encurtamento nos antagonistas. Esta é a base fisiopatológica da hipertonia plástica (rigidez e particularmente do sinal de roda denteada, que se observa em geral ao distender mais rapidamente o músculo.

Reflexo flexor (nociceptivo ou de defesa) — O reflexo flexor é obtido mediante estímulos nociceptivos da pele, embora seja também eficiente a estimulação de estruturas profundas. A resposta consiste numa contração dos músculos flexores ipsolaterais do pé, perna e coxa.

Mediante a palpação dos músculos durante a resposta reflexa, Sherrington¹⁷ verificou que, enquanto os flexores se contraem, os extensores relaxam. Este fato indica uma provável inibição dos motoneurônios para os extensores e é explicável pelo princípio da inervação recíproca. Assim, a ativação de um músculo se acompanha de inibição de seu antagonista. As fibras aferentes facilitadoras do reflexo flexor se conectam reciprocamente com motoneurônios inibidores ipsolaterais do músculo antagonista, de forma tal que a retirada do membro não é impedida pelos músculos extensores.

No gato, à flexão do membro estimulado se associa a extensão do membro contralateral, respostas conhecida como reflexo extensor cruzado. Essa resposta constitui uma parte do reflexo flexor e se deve ao fato de as fibras aferentes enviarem colaterais para a hemimedula oposta. Esses ramos colaterais se conectam, através de interneurônios, aos motoneurônios de modo recíproco e inverso. Essa distribuição corresponde ao que se denomina “dupla inervação recíproca”, graças à qual, durante a marcha, o membro que está em extensão consegue sustentar o peso corporal enquanto o membro contralateral é fletido. Se o estímulo não fôr prolongado, o reflexo extensor cruzado se modifica e promove o aparecimento de movimentos alternados e rítmicos.

Barraquer Bordas¹ refere que, mediante registro electromiográfico em membros inferiores de pessoas normais, Kugelberg, Ekland e Grimby verificaram como se comportam os reflexos nociceptivos. Resultam desse tipo de reflexo movimentos coordenados que podem atingir todo o membro ipsolateral, parte inferior do tronco e zona proximal do membro inferior contralateral. O tipo de resposta corresponde ao movimento adequado para fugir do estímulo, particularmente se o indivíduo estiver em pé. O movimento global de retirada consiste numa integração harmônica de reflexos de flexão e extensão, exceto quando se estimula a polpa dos artelhos, caso em que se produz flexão generalizada, inclusive a flexão dorsal do grande artelho. As respostas extensoras podem ser obtidas mediante a estimulação da porção proximal do segmento; estímulos na região inguinal determinam uma resposta extensora generalizada e flexora localizada. É possível provocar um reflexo extensor cruzado e há considerável superposição entre as zonas receptoras para reflexos flexores e extensores. Em vista disso, a resposta resultante do estímulo de uma dada área é geralmente o resultado da interligação de duas reações opostas, uma das quais predomina sobre a outra.

Hagbarth⁸ demonstrou que a resposta nociceptiva espinal nos membros inferiores do indivíduo normal varia de acordo com a zona em que o estímulo

é aplicado. Essa zona compreende todo o membro, com exceção do tegumento que recobre o músculo extensor. Quando o estímulo nociceptivo recai sobre a área cutânea que recobre estes últimos, há inibição do antagonista flexor.

Marcha — Embora a função das fibras aferentes do grupo II ainda não tenha sido inteiramente esclarecida, alguns fatos sugerem que sejam as principais responsáveis pela condução dos impulsos relacionados com o mecanismo motor da marcha. Assim, os movimentos alternados e rítmicos da marcha podem ser produzidos no cão espinal mediante estímulos tácteis na pata ou mediante a suspensão do animal pelas patas anteriores, de tal forma que a ação da gravidade sobre as patas posteriores desencadeia o estiramento dos músculos extensores. Além disso, durante a marcha os receptores do tacto, os pressoreceptores e os receptores do estiramento dos músculos extensores necessitam estar em posição adequada para serem estimulados alternadamente. Se lembrarmos que as fibras do grupo II suprem esses receptores e medeiam sua atividade reflexa, pode-se supor que elas sejam as principais responsáveis pela condução dos estímulos relacionados com a marcha.

As experiências de Sherrington¹⁷ no gato, baseadas na secção de nervos cutâneos dos membros e na desaferentização completa, contrariam essa hipótese porque era possível ainda induzir experimentalmente a marcha. Elas não excluem, entretanto, a possibilidade de que essas vias modulem e regulem o complexo mecanismo da marcha.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. BARRAQUER-BORDAS, L. — Neurologia Fundamental. Toray, Barcelona, 1963.
2. BASMAJIAN, M. V. — Muscles alive: their functions revealed by electromyography. Williams e Wilkins, Baltimore, 1962.
3. BRODAL, A. — Spasticity: anatomical aspects. Acta Neur. Scand. vol. 38, supp. 3, cap. J, pág. 3, 1962.
4. CROSBY, E. C.; HUMPHREY, T.; LAUER, E. W. — Correlative Anatomy of the Nervous System. Mac Millan Co., New York 1962.
5. DENNY-BROWN, D. — Motor mechanisms. In J. Field e H. W. Magoun: Handbook of Physiology, sect. I — Neurophysiology. Williams e Wilkins Co., Baltimore, 1960, pág. 781-796.
6. ECCLES, J. C. — Tonic and phasic motoneurons and the gamma-loop. I^{er} Congrès International des Sciences Neurologiques, Bruxelles, 1957. Acta Medica Belgica 1:81-87, 1957.
7. GRANIT, R. — Control de la motilidad, hipertonia y espasticidad. Acta Neur. Latinoamericana, 4:333-341, 1958.
8. HAGBARTH, K. E. — Excitatory and inhibitory skin areas for flexor and extensor motoneurons. Acta physiol. Scand. 26: 1, supp. 94, 1952.
9. HUNT, C. C. — The role of muscle spindle in spinal reflexes. In J. D. French e R. W. Porter: Basic Research in Paraplegia, Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 1962, pág. 83-91.
10. JANSEN, J. K. S.; MATTHEWS, P. B. C. — The central control of the dynamic response of muscle spindle receptors. J. Physiol. 161:357-378, 1962.
11. KUFFLER, S. W.; HUNT, C. C.; WILLIAM, S. P. — Function of medullated small nerve fibers in mammalian ventral roots: efferent muscle spindle innervation. J. Neurophysiol. 14:29-54, 1951.
12. LEKSELL, L. — The action potential and excitatory effects of the small ventral root fibers to skeletal muscle. Acta phys. Scand. 10 (supp. 3), 1-9, 1945.
13. LLOYD, D. P. C. — Spinal mechanisms involved in somatic activities. In J. Field e H. W. Magoun: Handbook of Physiology, sect. I: Neurophysiology, Williams e Wilkins Co., Baltimore, 1960, pág. 929-950.
14. LLOYD, D. P. C.; CHANG, H. T. — Afferent fibers in muscle nerves. J. Neurophysiol. 11:199-208, 1948.
15. LORENTE DE NÓ, R. — Transmission of impulses through cranial motor nuclei. J. Neurophys. 2:402-464, 1939.
16. RENSHAW, B. — Activity in the simplest spinal reflex pathways. J. Neurophys. 3:373-387, 1940.
17. SHERRINGTON, Ck. S. — The integrative action of the nervous system. (7.^a edição). Ed. University Press, London, 1947.
18. SZENTAGOTHAI, J. — Anatomical considerations of monosynaptic reflex arcs. J. Neurophys. 11:445-454, 1948.
19. SZENTAGOTHAI, J. — Present and future implications of basic science contributions to clinical paraplegia. In J. D. French e R. W. Porter: Basic Research in Paraplegia, Charles C. Thomas, Springfield, Illinois, 1960, pág. 228-232.
20. WOODBURY, S. W.; RUCH, J. C. — Muscle. In Ruch, Patton, Woodbury e Towe. Neurophysiology, Saunders, Philadelphia, 1961, pág. 96-127.