

Sentidos Especiais

Paladar, olfato, audição, sistema vestibular e visão: transdução sensorial e vias centrais

Material de apoio para estudantes de medicina · Baseado no resumo da Profa. Roberta Paresque — UFES, Campus São Mateus

Paladar (sabor)

Até recentemente, apenas quatro sabores eram reconhecidos: doce, salgado, azedo e amargo. Pesquisas na virada do século 20 levaram ao reconhecimento do quinto sabor, **umami**, em meados da década de 1980. Umami é uma palavra japonesa que significa "sabor delicioso" e geralmente é traduzida como algo salgado. Pesquisas muito recentes sugeriram que também pode haver um sexto gosto, por gorduras ou lipídios.

O paladar é o sentido especial associado à língua. A superfície da língua, junto com o resto da cavidade oral, é revestida por um epitélio escamoso estratificado. Saliências elevadas chamadas **papilas** contêm as estruturas para a transdução gustativa. Existem quatro tipos de papilas, com base em sua aparência: circunvaladas, foliadas, filiformes e fungiformes. Dentro da estrutura das papilas estão as **papilas gustativas**, que contêm células receptoras especializadas para a transdução de estímulos gustativos. Essas células são sensíveis aos produtos químicos contidos nos alimentos ingeridos e liberam neurotransmissores com base na quantidade do produto químico presente, os quais podem ativar neurônios sensoriais nos nervos facial, glossofaríngeo e vago.

Mecanismos de transdução por sabor

Sabor	Mecanismo de transdução	Observações
Salgado	Percepção de íons de sódio (Na^+) na saliva, que entram na célula e despolarizam a membrana	Cristais de sal se dissociam em Na^+ e Cl^- na saliva
Azedo	Percepção da concentração de íons H^+ , que despolarizam a célula gustativa	Quanto maior a concentração de H^+ (menor o pH), mais forte o potencial gerado; ex.: suco de laranja (pH $\approx$ 3)
Doce	Ligação de glicose (ou outros açúcares/ adoçantes) a receptor acoplado à proteína G	Afinidades diferentes explicam por que alguns adoçantes parecem mais doces que a glicose
Amargo	Ligação de diversas moléculas (ex.: alcaloides) a receptores acoplados à proteína G, podendo despolarizar ou hiperpolarizar	Relacionado à estimulação do reflexo de vômito, como proteção contra venenos
Umami	Ativação de receptor acoplado à proteína G pelo aminoácido L-glutamato	Frequentemente percebido em alimentos ricos em proteína (carnes)

NOTA

Os sabores salgado e azedo são desencadeados diretamente pelos cátions Na^+ e H^+ . Os demais sabores (doce, amargo e umami) dependem da ligação de moléculas alimentares a receptores acoplados à proteína G.

Os neurônios sensoriais ativados pelas células gustativas fazem parte dos nervos cranianos facial e glossofaríngeo, além de um componente do nervo vago dedicado ao reflexo de vômito. O nervo facial conecta-se às papilas gustativas do terço anterior da língua; o glossofaríngeo, aos dois terços posteriores; e o vago, à extremidade posterior da língua, próxima à faringe — região mais sensível a estímulos nocivos, como o amargor.

Processamento central do gosto

A via sensorial para a gustação viaja pelos nervos cranianos facial, glossofaríngeo e vago, que fazem sinapse com neurônios do núcleo solitário no tronco encefálico. Os axônios do núcleo solitário se projetam para o núcleo ventral posterior do tálamo, e, finalmente, para o córtex gustativo do córtex cerebral, onde o paladar é processado e percebido conscientemente.

Olfato (cheiro)

Assim como o paladar, o olfato responde a estímulos químicos. Os neurônios receptores olfatórios estão localizados no **epitélio olfatório**, uma pequena região da cavidade nasal superior, e são neurônios sensoriais bipolares. Cada neurônio tem dendritos que se estendem até o muco que reveste a cavidade. Conforme as moléculas transportadas pelo ar são inaladas, elas se dissolvem no muco e se ligam a proteínas que as transportam até os dendritos olfatórios. O complexo odorante-proteína liga-se a uma proteína receptora acoplada à proteína G, produzindo um potencial de membrana graduado nos neurônios olfatórios.

O axônio de um neurônio olfatório se estende da superfície basal do epitélio, através de um forame na placa cribiforme do osso etmoide, até o cérebro. O grupo de axônios chamado **trato olfatório** conecta-se ao bulbo olfatório, na superfície ventral do lobo frontal. A partir daí, os axônios se dividem para diferentes regiões:

- Córtex olfatório primário, nas áreas inferior e medial do lobo temporal.
- Estruturas do sistema límbico e hipotálamo, onde os cheiros são associados à memória de longo prazo e às respostas emocionais.

CURIOSIDADE

O olfato é a única modalidade sensorial que não faz sinapse no tálamo antes de se conectar ao córtex cerebral. Essa conexão íntima com o sistema límbico é uma das razões pelas quais o cheiro pode ser um potente gatilho de memórias e emoções.

O epitélio nasal, incluindo as células olfativas, pode ser prejudicado por produtos químicos tóxicos transportados pelo ar. Por isso, os neurônios olfatórios são regularmente substituídos, e os axônios dos novos neurônios devem encontrar suas conexões apropriadas no bulbo olfatório, crescendo ao longo dos axônios já posicionados no nervo craniano.

Audição

A audição é a transdução de ondas sonoras em sinal neural, possibilitada pelas estruturas do ouvido.

Ouvido externo e médio

A orelha (pavilhão auditivo) direciona as ondas sonoras, por meio de suas curvas em forma de C, em direção ao canal auditivo, que entra no crânio pelo meato acústico externo do osso temporal. No final do canal está a **membrana timpânica** (tímpano), que vibra ao ser atingida pelas ondas sonoras. A orelha, o canal auditivo e a membrana timpânica compõem o **ouvido externo**.

O **ouvido médio** é um espaço contendo três pequenos ossos, os **ossículos**: martelo, bigorna e estribo. O martelo está preso à membrana timpânica e se articula com a bigorna, que por sua vez se articula com o estribo. O estribo conecta-se ao ouvido interno, onde as ondas sonoras são transduzidas em sinal neural. O ouvido médio é conectado à faringe pela **tuba auditiva**, que ajuda a equilibrar a pressão do ar através da membrana timpânica; o tubo normalmente está fechado, abrindo-se quando os músculos da faringe se contraem durante a deglutição ou o bocejo.

Ouvido interno — cóclea

O ouvido interno é descrito como um labirinto ósseo, composto por canais embutidos no osso temporal, com duas regiões distintas: a **cóclea** (audição) e o **vestíbulo** (equilíbrio). Os sinais neurais dessas regiões viajam juntos ao tronco cerebral pelo **nervo vestibulococlear**.

A cóclea está presa ao estribo pela janela oval, no início de um tubo cheio de líquido chamado **escala vestibular**, que viaja acima do ducto coclear (cavidade central da cóclea) e se curva em sua ponta superior, retornando à base como a **escala do tímpano**, que termina na janela redonda. Conforme as vibrações dos ossículos passam pela janela oval, o fluido dessas escalas se move em ondas cuja frequência corresponde à das ondas sonoras.

Em corte transversal, a escala vestibular e a escala do tímpano correm ao longo de ambos os lados do ducto coclear, que contém vários **órgãos de Corti**, responsáveis por transformar o movimento ondulatório em sinais neurais. Esses órgãos ficam sobre a **membrana basilar** e contêm **células ciliadas**, nomeadas por seus estereocílios. Os estereocílios se estendem até a membrana tectorial sobreposta; quando as ondas de pressão movem a membrana basilar, a membrana tectorial desliza sobre os estereocílios, dobrando-os e produzindo os sinais que codificam o som.

NOTA

A cóclea codifica estímulos entre 20 e 20.000 Hz — a faixa de som audível ao ouvido humano. Frequências baixas (~20 Hz) são detectadas no ápice da cóclea; frequências altas (~20 KHz), na base, perto das janelas oval e redonda.

Processamento central da audição

A via sensorial para a audição segue pelo nervo vestibulococlear até os núcleos cocleares da medula superior, onde a entrada de ambos os ouvidos é combinada para extrair informações de localização. A **localização do som** é calculada pelo cérebro por meio da diferença de tempo interaural e da diferença de intensidade interaural entre os dois ouvidos.

O processamento continua no **colículo inferior** (mesencéfalo), cujos axônios se projetam para o tálamo (núcleo geniculado medial, que leva ao córtex auditivo no lobo temporal) e para o **colículo superior**, que integra informações visuais, somatossensoriais e auditivas para iniciar a rotação da cabeça e do pescoço em direção ao estímulo sonoro.

O sistema vestibular (equilíbrio)

Junto com a audição, o ouvido interno codifica informações sobre o equilíbrio. Células ciliadas com estereocílios, localizadas no **vestíbulo** do ouvido interno, detectam a posição da cabeça (pelo utrículo e sáculo) e o movimento da cabeça (pelos canais semicirculares). Os sinais neurais gerados no gânglio vestibular são transmitidos pelo nervo vestibulococlear ao tronco encefálico e ao cerebelo.

Estrutura	O que detecta	Como funciona
Utrículo e sáculo (mácula)	Posição da cabeça	Membrana otolítica pesada (cristais de carbonato de cálcio) desliza sobre a mácula ao inclinar a cabeça, dobrando os estereocílios
Canais semicirculares (ampola)	Movimento rotacional da cabeça	Fluido interno se retarda em relação ao movimento, desviando a cúpula na direção oposta ao movimento

Os canais semicirculares são três extensões em forma de anel: um orientado no plano horizontal e dois no plano vertical (anterior e posterior, a aproximadamente 45° do plano sagital). Ao comparar os movimentos relativos das ampolas horizontais e verticais, o sistema vestibular detecta a direção da maioria dos movimentos da cabeça no espaço tridimensional.

Processamento central do equilíbrio

Os axônios do gânglio vestibular terminam principalmente nos núcleos vestibulares da medula oblonga, embora alguns se projetem diretamente para o cerebelo (principal responsável por iniciar movimentos com base nas informações de equilíbrio). Os núcleos vestibulares projetam-se para:

- A **formação reticular**, influenciando as funções respiratórias e cardiovasculares relacionadas ao movimento.
- A **medula espinhal**, iniciando reflexos espinhais envolvidos com postura e equilíbrio.
- Os núcleos oculomotor, troclear e abducente, formando a via do **reflexo vestibulo-ocular (RVO)**, que compensa o movimento da cabeça e do corpo para estabilizar imagens na retina.
- O **tálamo**, unindo-se à via proprioceptiva da coluna dorsal e permitindo a percepção consciente do equilíbrio.

Visão

A visão é o sentido especial baseado na transdução de estímulos luminosos recebidos pelos olhos, localizados nas órbitas do crânio, que os protegem e ancoram os tecidos moles. As pálpebras, com cílios nas bordas, protegem o olho de abrasões. A conjuntiva palpebral reveste a superfície interna da

pálpebra e se estende sobre a esclera, conectando-a ao globo ocular. As lágrimas, produzidas pela glândula lacrimal, fluem pelo ducto lacrimal até o canto medial do olho, lavando partículas estranhas.

Músculos extraoculares

O movimento do olho é realizado pela contração de sete músculos que se originam nos ossos da órbita.

Músculo	Ação	Nervo craniano
Reto superior	Move o olho para cima	Oculomotor
Reto inferior	Move o olho para baixo (compensado pelo oblíquo inferior)	Oculomotor
Reto medial	Move o olho medialmente	Oculomotor
Reto lateral	Abdução do olho	Abducente
Oblíquo superior	Gira o olho medialmente (tendão passa pela tróclea)	Troclear
Oblíquo inferior	Gira o olho lateralmente	Oculomotor
Levantador da pálpebra superior	Eleva e retrai a pálpebra superior	Oculomotor

A rotação do olho pelos músculos oblíquos é necessária porque o olho não está perfeitamente alinhado no plano sagital: ao olhar para cima ou para baixo, o olho também deve girar levemente para compensar o ângulo de tração dos músculos retos superior e inferior (aproximadamente 20 graus).

Camadas do globo ocular

O olho é uma esfera oca composta por três camadas de tecido:

Camada	Componentes	Função
Túnica fibrosa (externa)	Esclera (branca) e córnea (transparente)	A esclera corresponde a cinco sextos da superfície do olho; a córnea cobre a ponta anterior e permite a entrada de luz
Túnica vascular (média)	Coroide, corpo ciliar e íris	A coroide fornece suprimento sanguíneo; o corpo ciliar e as fibras zonulares movem o cristalino; a íris (músculo liso) controla o diâmetro da pupila
Túnica neural (interna)	Retina	Contém o tecido nervoso responsável pela fotorrecepção

O olho também é dividido em duas cavidades: a **cavidade anterior** (entre a córnea e o cristalino, incluindo a íris e o corpo ciliar), preenchida com **humor aquoso**; e a **cavidade posterior** (atrás da lente até a retina), preenchida com o mais viscoso **humor vítreo**.

Retina e fototransdução

A retina é composta por várias camadas com células especializadas no processamento inicial dos estímulos visuais. Os **fotorreceptores** (bastonetes e cones) mudam seu potencial de membrana quando estimulados pela luz, alterando a quantidade de neurotransmissor liberado nas células bipolares. A célula bipolar conecta o fotorreceptor a uma **célula ganglionar retinal (RGC)**, com contribuição adicional das células amácrinas antes que um potencial de ação seja produzido pela RGC. Os axônios das RGCs se agrupam no disco óptico e deixam o olho como o **nervo óptico**.

APLICAÇÃO CLÍNICA

Como não há fotorreceptores na região onde os axônios das RGCs deixam a retina (disco óptico), forma-se um "ponto cego" na retina e no campo visual correspondente.

Os fotorreceptores estão localizados atrás dos axônios, RGCs, células bipolares e vasos sanguíneos da retina, de modo que parte significativa da luz é absorvida antes de alcançá-los. Exceção é a **fóvea**, no centro exato da retina, que carece de células de suporte e vasos sanguíneos, contendo apenas fotorreceptores — por isso, a acuidade visual é máxima na fóvea. Além disso, cada fotorreceptor foveal conecta-se a uma única RGC (sem integração de múltiplas entradas), o que aumenta a precisão da transdução; nas bordas da retina, vários fotorreceptores convergem para uma mesma RGC, em proporção de até 50 para 1, reduzindo a nitidez na visão periférica.

Caminho da informação visual

Dentro de cada olho, os axônios que se projetam do lado medial da retina cruzam (decussam) no **quiasma óptico** para o lado oposto do cérebro; os axônios do lado lateral da retina não cruzam. Como resultado, o campo de visão esquerdo de cada olho é processado no lado direito do cérebro, e vice-versa.

APLICAÇÃO CLÍNICA

Um crescimento da glândula hipófise pode pressionar o quiasma óptico e interferir na transmissão do sinal apenas dos axônios que ali cruzam, causando perda da visão periférica lateral (**hemianopia bilateral**), diferente da "visão em túnel", pois os campos periféricos superior e inferior permanecem preservados.

A partir do quiasma óptico, os axônios passam a se chamar **trato óptico**. A maioria de suas conexões é com o tálamo (núcleo geniculado lateral), cujos axônios se projetam para o córtex visual do lobo occipital; outro alvo é o colículo superior. Um número muito pequeno de axônios das RGCs (fotossensíveis, mas incapazes de formar imagens) se projeta para o núcleo supraquiasmático do hipotálamo, contribuindo para o estabelecimento do ritmo circadiano.

Processamento cortical da informação visual

A relação topográfica entre a retina e o córtex visual é mantida ao longo de toda a via visual, ainda que a informação seja invertida (para cima é para baixo, para a esquerda é direita) — o córtex processa essa informação de forma que a percepção consciente final esteja correta. A área de processamento foveal do córtex visual é desproporcionalmente maior do que as áreas correspondentes à visão periférica, de forma semelhante aos exageros do homúnculo sensorial do córtex somatossensorial.

No córtex visual primário, localizado no lobo occipital, os estímulos visuais começam a ser reconhecidos como formas básicas; as bordas dos objetos são construídas em formas mais complexas, e as entradas de ambos os olhos são comparadas para extrair informações de profundidade (pistas de profundidade binocular), a partir do campo de visão sobreposto entre os dois olhos.

CURIOSIDADE

Em experimentos com óculos de prisma que invertiam o campo visual, os sujeitos inicialmente se comportavam como se o mundo estivesse invertido, mas, após alguns dias de aclimação, passaram a se comportar corretamente — evidenciando que o córtex visual é capaz de se adaptar às informações recebidas dos olhos.

Embora o córtex tenha regiões específicas para o processamento de cada modalidade sensorial (visual, somatossensorial, gustativa etc.), a experiência não é dividida: no córtex cerebral, o processamento sensorial começa no córtex sensorial primário, prossegue para uma área de associação e, finalmente, para uma área de integração multimodal, de modo que percebemos o mundo como um todo contínuo.