

O CEREBELO E AS AFERÊNCIAS DA PROPIOCEPÇÃO INCONSCIENTE

Eduardo Rafael da Veiga Neto *
Dora de Castro Agulhon Segura**

VEIGA-NETO, E. R.; SEGURA, D. C. A. O cerebelo e as aferências da propriocepção inconsciente. *Arq. Ciênc. Saúde Unipa*, 6(3): 145-149, 2002.

RESUMO: Este trabalho é um artigo de revisão sobre a propriocepção inconsciente que está relacionada a vários centros nervosos, em especial ao cerebelo. O estudo faz-se necessário diante da problemática em que estas informações encontram-se esparsas nos veículos de comunicação. As aferências cerebelares da propriocepção inconsciente trata-se de um fenômeno do Sistema Nervoso Central com a função de regular, sobretudo, a atividade muscular. São recuperados no presente trabalho, dados sobre a origem, a caracterização e o trajeto de aferência dos impulsos proprioceptivos inconscientes em direção ao cerebelo, inclusive a relação destes impulsos com a morfofisiologia cerebelar, possibilitando ao leitor um melhor entendimento sobre o controle do tônus muscular, do equilíbrio, da postura e dos movimentos voluntários e automáticos.

PALAVRAS – CHAVE: aferências cerebelares; cerebelo; propriocepção inconsciente.

THE CEREBELLUM AND THE UNCONSCIOUS PROPRIOCEPTION INPUTS

VEIGA-NETO, E. R.; SEGURA, D. C. A. The cerebellum and the unconscious proprioception inputs. *Arq. Ciênc. Saúde Unipar*, 6(3): 145-149, 2002.

ABSTRACT: This work is a review article about the unconscious proprioception related to several nervous centers, specially to the cerebellum. This study is necessary because this information is scarce in the means of communication. The cerebellar inputs of unconscious proprioception are a phenomenon of the Central Nervous System with the function of regulating, specially, muscle activity. In the current work data about the origin, characterization and the afferent pathway of the unconscious proprioception impulses towards the cerebellum, including the relation of these impulses with the cerebellum morphophysiology, enabling the reader with a better understanding about the control of muscular tonus, balance, posture and automatic and voluntary movements.

KEY-WORDS: cerebellar inputs; cerebellum; unconscious proprioception.

Introdução

A propriocepção inconsciente é o conjunto dos impulsos sensitivos gerados em receptores presentes principalmente no aparelho locomotor, especialmente nos ventres musculares, tendões, cápsulas articulares e ligamentos (ARRUDA e MENESES, 1999; NOBACK *et al*, 1999; MACHADO, 2000). Estes impulsos são, a princípio, utilizados pelo sistema nervoso segmentar, para regular a atividade muscular através do reflexo miotático (ECCLES *et al*, 1954 e 1956; MACHADO, 2000), mas também alcançam o cerebelo, através de fibras musgosas oriundas da medula espinhal e tronco encefálico, sendo então processados, desencadeando finalmente eferências cerebelares para o controle do tônus muscular e da postura (ALBUS, 1971; MACHADO, 2000).

Assim, procuramos neste trabalho objetivamente reorganizar informações com a finalidade de elucidar o trajeto de aferência da propriocepção consciente em relação ao cerebelo, visto que são aspectos muito importantes na manutenção de uma vida normal, desprovida de limitações físicas. Dados estes de extremo mérito, porém, fragmentados em bibliografias dificultando aos leitores a identificação do assunto como um todo.

Desenvolvimento

Origem e características dos impulsos proprioceptivos inconscientes

Os impulsos proprioceptivos inconscientes são gerados principalmente no fuso neuromuscular e órgão neurotendíneo através de receptores encapsulados situados respectivamente no ventre e tendão muscular (ALBUS, 1971; ARRUDA e MENESES, 1999; MACHADO, 2000).

Os impulsos gerados nestes proprioceptores informam ao cerebelo o grau de contração e estiramento muscular, a força da contração, tensão nas cápsulas articulares e ligamentos, bem como a posição e a velocidade dos movimentos das partes do corpo (ARRUDA, 1999).

Além destes proprioceptores encapsulados, existem nos músculos, tendões, ligamentos e cápsulas articulares, terminações nervosas livres e outras encapsuladas, muitas das quais são também consideradas proprioceptores (ALBUS, 1971; ARRUDA e MENESES, 1999).

Segundo MACHADO (2000), os receptores do equilíbrio, presentes no neuroepitélio das cristas das ampolas membranosas dos canais semicirculares e nas máculas do

* Professor Adjunto do Departamento de Ciências Morfofisiológicas da Universidade Estadual de Maringá.

** Professora das áreas de Anatomia e Neuroanatomia Humana e Neurologia aplicada à Fisioterapia da Universidade Paranaense- Toledo.
Endereço - Eduardo Rafael da Veiga Neto: Av. Colombo, 5790 – Campus Universitário – Cep 87020-900- Maringá-PR.

utrículo e sáculo, também geram impulsos proprioceptivos inconscientes aferentes ao lóbulo flóculo-nodular do cerebelo. Os quais informam o cerebelo sobre a posição da cabeça no espaço.

Foi também demonstrado que impulsos gerados em exteroceptores presentes em diferentes partes do corpo, se projetam somatotopicamente em áreas específicas do cerebelo, conduzidos pelo tracto espinocerebelar posterior. (MACHADO, 2000).

Vias da propriocepção inconsciente

A propriocepção inconsciente alcança o cerebelo por tractos originados na medula espinhal e no tronco encefálico. Descreveremos aqui apenas a localização dos neurônios com origem na medula espinhal.

Localização do primeiro neurônio da via (neurônio I)

Para os tractos originados na medula espinhal, o primeiro neurônio da via (neurônio I), se encontra no gânglio sensitivo da raiz dorsal dos nervos espinhais. Os prolongamentos periféricos destes neurônios estão conectados a proprioceptores presentes nas articulações e musculatura axial e apendicular, mas também a exteroceptores (ARRUDA e MENESES, 1999; NOBACK *et al*, 1999 e MACHADO, 2000). As fibras proprioceptivas são grossas, mielinizadas, do tipo I ou A (alfa) e penetram na medula espinhal pela divisão medial da raiz posterior dos nervos espinhais (ECCLES *et al*, 1954 e 1956; ARRUDA e MENESES, 1999; NOBACK *et al*, 1999), podendo terminar nas lâminas III, IV, V, VI, VII e IX de Rexed (ARRUDA e MENESES, 1999). Lâminas, nomeadas por Rexed, em homenagem ao renomado pesquisador da neuroanatomia, que estudou exaustivamente a substância cinzenta da medula espinhal em gatos, onde, através de técnicas histológicas, identificou dez tipos diferentes de lâminas, numeradas de I a X no sentido dorsoventral, entre elas, lâminas com funções motoras e sensitivas (CROSSMAN e NEARY, 1997).

Localização do segundo neurônio da via (neurônio II)

O segundo e último neurônio desta via (neurônio II) encontra-se: 1) na lâmina V da coluna posterior da medula espinhal; 2) na lâmina VI da coluna posterior e substância cinzenta intermédia da medula espinhal e 3) no núcleo cuneiforme acessório do bulbo (MACHADO, 2000). Para a localização do neurônio II na medula espinhal foram importantes, entre outras, as pesquisas desenvolvidas por CAJAL (1909), ECCLES *et al*, (1954 e 1956), HUBBARD e OSCARSSON (1962) e REXED (1964).

CAJAL (1909) descreveu e nominou vários núcleos na substância cinzenta da coluna posterior de vertebrados os quais enviam fibras para os funículos lateral e posterior.

ECCLES *et al*, (1954 e 1956) observaram respostas evocadas na região medial da coluna posterior do segmento L7 de gatos quando estimularam as grossas fibras aferentes musculares do grupo I provenientes dos membros posteriores, sugerindo que esta região é um importante centro para reflexos musculares.

HUBBARD e OSCARSSON (1962) através de técnicas fisiológicas em gatos evidenciaram que o tracto espinocerebelar ventral (anterior) se origina das partes laterais da substância cinzenta intermédia e da coluna posterior.

REXED (1964) observou que muito das aferências das lâminas V e VI, presentes na coluna dorsal, eram as grossas fibras da raiz dorsal dos nervos espinhais, que aí terminavam, especialmente na zona medial da lâmina VI, ou que se deslocavam até os núcleos motores do corno anterior (lâminas VIII e IX) pelos ramos colaterais. Afirmou que os núcleos basilares interno e externo descritos por CAJAL (1909) correspondiam respectivamente às zonas medial e lateral da sua lâmina VI e que o núcleo cinzento intermediário correspondia à zona lateral de sua lâmina V. Afirmou também que a área descrita por ECCLES *et al*. (1954 e 1956) correspondia à zona medial da lâmina VI. Concluiu ainda que as áreas apontadas por HUBBARD e OSCARSSON (1962), para a origem das fibras do tracto espinocerebelar ventral (anterior), correspondia à zona lateral das lâminas V, VI e VII.

Tracto espinocerebelar posterior (dorsal)

Segundo MACHADO (2000), os axônios dos neurônios presentes na lâmina V alcançam o funículo lateral ipsilateral, inflectem-se cranialmente para constituir o tracto espinocerebelar posterior, que se projeta no córtex do paleocerebelo, através do pedúnculo cerebelar inferior. Este tracto conduz ao cerebelo impulsos proprioceptivos e exteroceptivos. Para MENESES e JURKIEWICZ (1999) este tracto se inicia em nível do núcleo torácico ou dorsal, também conhecido como coluna de Clarke. De acordo com ALBUS (1971), neste tracto as fibras são específicas para condução dos impulsos gerados nos fusos neuromusculares ou nos órgãos neurotendíneos, e têm um restrito campo receptor, geralmente de um músculo sinergista ou de um grupo deles.

Tracto espinocerebelar anterior (ventral)

De acordo com MENESES e JURKIEWICZ (1999) e MACHADO (2000), os axônios dos neurônios presentes na lâmina VI e substância cinzenta intermédia, alcançam o funículo lateral de ambos os lados, inflectem-se cranialmente para constituir o tracto espinocerebelar anterior (ventral), que se projeta no córtex do paleocerebelo, através principalmente do pedúnculo cerebelar superior. Admite-se que as fibras cruzadas na comissura branca da medula espinhal cruzem novamente antes de penetrarem no cerebelo. Este tracto conduz impulsos proprioceptivos e aqueles que informam o cerebelo sobre os eventos relacionados com a atividade elétrica do tracto córtico-espinhal. Segundo ALBUS (1971), as fibras deste tracto são quase que exclusivamente restritas para condução dos impulsos geradores nos órgãos neurotendíneos, sendo, entretanto, mais genéricas que as do tracto espinocerebelar posterior (dorsal), quando se considera o campo receptor muscular. Elas informam o cerebelo sobre os estágios da contração muscular e as interações entre contração e resistência ao movimento e todo o membro.

Tracto cuneocerebelar

Convém salientar que, para os músculos e articulações presentes nos membros superiores e pescoço, o segundo e último neurônio (neurônio II) da propriocepção inconsciente encontra-se no núcleo cuneiforme acessório do bulbo, onde é alcançado pelo ramo ascendente longo do prolongamento central do primeiro neurônio (neurônio I), situado no gânglio sensitivo da raiz dorsal dos nervos espinhais cervicais e primeiro torácico. O axônio do neurônio II constitui, a princípio,

a fibra arqueada externa dorsal, que se inflecte cranialmente para formar o tracto cuneocerebelar e penetra no cerebelo pelo pedúnculo cerebelar inferior (MACHADO, 2000).

Aspectos morfofuncionais e divisões do cerebelo

Os diversos autores de tratados da neuroanatomia humana, tais como CARPENTER (1976), WARWICK e WILLIAMS (1984), MENESES (1999) e MACHADO (2000), descreveram o cerebelo como órgão do sistema nervoso supra-segmentar que se encontra apoiado na fossa cerebelar do osso occipital, conectado ao tronco encefálico pelos pedúnculos cerebelares e separado do lobo occipital dos hemisférios cerebrais pela prega de dura-máter denominada tenda do cerebelo. Sua superfície percorrida por sulcos e fissuras é constituída por uma porção mediana – vérmis – e por duas porções laterais, os hemisférios cerebelares esquerdo e direito. Enquanto os sulcos dividem a superfície do cerebelo em folhas cerebelares, as fissuras, que se estendem do hemisfério até o vérmis, dividem-no em lóbulos. Estes recebem denominações diferentes, se presentes no vérmis ou nos hemisférios cerebelares. Segundo os autores acima, esta divisão puramente anatômica do cerebelo não evidencia uma exata relação entre as diversas partes e as diferentes funções exercidas pelo cerebelo. Para tanto, propuseram divisões do cerebelo com base em sua ontogênese e em sua filogênese. Pelo último critério o cerebelo é dividido em arquicerebelo, paleocerebelo e neocerebelo. O arquicerebelo é constituído pelo lobo flóculo-nodular, tem conexões vestibulares e responde pela manutenção do equilíbrio e da postura. O paleocerebelo é constituído pelos lóbulos do lobo anterior, mais pirâmide e úvula do lobo posterior; está conectado principalmente com a medula espinhal e tem por função a regulação do tônus muscular e da postura. O neocerebelo é constituído pelo restante do lobo posterior, tem amplas conexões com o córtex cerebral e está relacionado com o controle dos movimentos voluntários automáticos, finos e assimétricos.

Uma divisão longitudinal do cerebelo, em zonas mediana, intermédia e lateral, tem sido utilizada por BRODAL (1967), DELANDSHEER (1980), ITO (1982 e 1990), WARMICK e WILLIAMS (1984), LEINER *et al.* (1986), THOMPSON (1987), NOBACK *et al.* (1999) e MACHADO (2000), para melhor relacionar a anatomia com a fisiologia cerebelar. Desta maneira o vérmis e o paravérmis estão primariamente envolvidos com a regulação de reflexos (ITO, 1982; THOMPSON, 1987), enquanto os hemisférios controlam os movimentos voluntários, os quais exigiram aquisição de habilidades pela prática. Já, a porção mais lateral dos hemisférios cerebelares, em humanos e primatas, desenvolveu-se conectada às áreas do córtex cerebral de associação, devendo, portanto, estar mais relacionada ao controle mental do que ao controle motor (LEINER *et al.*, 1986).

De acordo com ANASOME, *et al.* (1998), as funções de equilíbrio e postura são controladas principalmente pelo arquicerebelo e pelo vérmis, estes permitem uma contração muscular axial e apendicular proximal, tanto estática quanto dinâmica. A colaboração do cerebelo nestas funções, de equilíbrio e postura, é possível devido à comunicação que os tractos vestibulo-espinhal e retículo-espinhal fazem com os motoneurônios (MORI, 1989).

O fenômeno da decerebelização é caracterizado por uma perda de uma série de funções, como por exemplo, a dificuldade

na manutenção do equilíbrio, da postura e do tônus (OKA, IWAKIRI e MORI, 1993).

CAIRASCO (1989) afirmou que o cerebelo e os núcleos da base são controladores da qualidade dos movimentos em execução. O cerebelo exerce esta função ajustando as ações do córtex motor cerebral e das áreas motoras subcorticais por comparações dos sinais descendentes, responsáveis pela resposta motora esperada, e os sinais sensoriais, resultantes das seqüências dos atos motores.

DELANDSHEER (1980) e ITO (1990) consideraram que o cerebelo é anatômica e fisiologicamente constituído por microcomplexos córticonucleares. Segundo ITO (1990), cada uma destas partes atua como um controlador adaptável, em um sistema de controle tipo feedforward, graças à plasticidade sináptica inibitória das células Purkinje, que são reguladas pelos comandos dos sinais corretivos das fibras trepadeiras. Estas unidades morfofuncionais do cerebelo, constituídas por uma micro zona cortical associada a pequeno grupo de células dos núcleos cerebelares ou vestibulares, participariam de arcos reflexos, do sistema de comando do controle motor voluntário e, provavelmente, até mesmo de sistemas corticais que realizam certas atividades mentais, permitindo a eles capacidade de adaptação – aprendizagem.

BURT (1995) corrobora que o cerebelo ajuda a manter a posição e o equilíbrio do corpo no espaço, além de ser responsável pelo aprendizado de tarefas motoras.

Tarefas estas, conforme descritas no estudo de IWAKIRI *et al.* (1995), perdem suas normalidades em casos de decerebelização. Em um estudo realizado em gatos, após a lesão cerebelar, é caracterizada uma grave incoordenação motora (ataxia), hipotonia e também perda do equilíbrio.

A perfeita execução automática dos movimentos realizados pelo ser humano requer um prévio período de treinamento, quando então, estes movimentos são executados repetidas vezes, sob intensas atividades mentais consciente (VEIGA NETO e BÚFALO, 2000).

Estrutura e circuitos cerebelares

O cerebelo apresenta um córtex de substância cinzenta e um centro de substância branca - o corpo medular do cerebelo, onde são observados os quatro pares de núcleos centrais do cerebelo. Estes são denominados de fastigial, globoso, emboliforme e denteado, de medial para lateral. Devido à grande semelhança funcional e estrutural, os núcleos globoso e emboliforme são agrupados sob o nome de núcleo interpósito. O corpo medular do cerebelo contém, além das células da glia, fibras aferentes ao córtex cerebelar, oriundas principalmente da medula espinhal, tronco encefálico e córtex cerebral, e fibras eferentes do córtex cerebelar representadas apenas pelos axônios das células de Purkinje, que se projetam nos núcleos centrais do cerebelo. O córtex cerebelar apresenta as camadas granular, de células de Purkinje e molecular, citadas ordenadamente de profunda para superficial (CARPENTER, 1976; BRODAL, 1984; WARMICK e WILLIAMS, 1984; BURT, 1995; CROSSMAN e NEARY, 1997; ARRUDA, 1999; NOBACK *et al.*, 1999 e MACHADO, 2000).

Segundo MARR (1969), DELANDSHEER (1980), WARMICK e WILLIAMS (1984), ARRUDA (1999), NOBACK *et al.* (1999) e MACHADO (2000), o circuito básico do cerebelo se inicia pela ativação dos neurônios granulares, presentes na camada granular do córtex cerebelar, pelas fibras musgosas

oriundas, principalmente, da medula espinhal, do tronco encefálico ou do córtex cerebral. Estas fibras também ativam os neurônios dos núcleos centrais do cerebelo por seus ramos colaterais. Os neurônios granulares, através de suas fibras paralelas presentes na camada molecular do córtex cerebelar, ativam as células de Purkinje. Estas, por sua vez, através de seus axônios, inibem os neurônios dos núcleos centrais do cerebelo, que são os principais responsáveis pela efetiva resposta cerebelar aos impulsos aferentes. Neste circuito participam ainda: a) as fibras trepadeiras – olivo-cerebelares – oriundas do complexo olivar inferior, que exerce uma potente ação excitadora sobre as células de Purkinje e também ativam os neurônios dos núcleos centrais, através de ramos colaterais e b) as células estreladas, as células em cesto e as células de Golgi, interneurônios presentes no córtex cerebelar, que modulam, através da inibição, a ação dos neurônios granulares sobre as células de Purkinje.

De acordo com MARR (1969), DELANDSHEER (1980), ARRUDA (1999) e MACHADO (2000) as aferências cerebelares, através das fibras musgosas e trepadeiras, excitam todos os neurônios corticais e nucleares do cerebelo, inclusive os interneurônios inibitórios, que também são excitados pelas fibras paralelas das células granulares. Assim, de acordo com BRAITENBERG (1967), VOORHOEVE (1967), MARR (1969), ECCLES (1973), DELANDSHEER (1980), ARRUDA (1999) e MACHADO (2000), enquanto as células estreladas e em cesto, que são excitadas por fibras trepadeiras e paralelas, inibem a célula de Purkinje, a célula de Golgi inibe a célula granular, de forma imediata quando ativada diretamente por colaterais de fibras musgosas, e tardiamente quando ativada retroativamente pelas fibras paralelas.

DELANDSHEER (1980) afirmou também que cada fibra musgosa ativa cerca de 800 células granulares; cada fibra paralela ativa cerca de 240.000 células de Purkinje; cada célula de Purkinje ativa cerca de 100 neurônios granulares e é ativada por uma única fibra trepadeira e por cerca de 100.000 células granulares. ARRUDA (1999) relatou que no córtex cerebelar existem cerca de 30 milhões de células de Purkinje e, diferentemente de DELANDSHEER (1980), descreveu que cada fibra trepadeira está conectada a 10 células de Purkinje. Informou também que os dendritos das células de Golgi se projetam para a camada molecular; os dendritos da célula de Purkinje dispõem-se apenas no plano transversal em relação ao eixo da folha cerebelar; as fibras paralelas dispõem-se paralelamente ao eixo maior da folha; as células em cesto, cujos dendritos têm disposição igual aos da célula de Purkinje, apresentam axônios dispostos em ângulo reto com relação às fibras paralelas, o que lhes valeu a denominação de fibras tangenciais; as células de Purkinje, de Golgi e estreladas de uma mesma folha cerebelar estão conectadas por fibras paralelas constituindo as conexões intrafoliais; as células em cesto conectam células de Purkinje dispostas no plano ântero-posterior em conexões intra e interfoliais.

CARPENTER (1976) afirmou que não existe nenhum tracto de origem cerebelar que se projeta diretamente aos segmentos da medula espinhal, sendo portanto seus impulsos eferentes mediados em núcleos reles intermediários.

Considerações finais

Os impulsos da propriocepção inconsciente são utilizados pelo sistema nervoso central para regular a atividade

muscular, seja através do reflexo miotático ou pela ação dos vários centros envolvidos na regulação da atividade motora, em especial, o cerebelo (MACHADO, 2000). O conjunto desses impulsos, gerados em receptores encapsulados e livres presentes no aparelho locomotor e na superfície do corpo, é conduzido pelos tractos espinocerebelar posterior (dorsal), espinocerebelar anterior (ventral) e cuneocerebelar; alcançam o paleocerebelo através de fibras musgosas, sendo então processados nos circuitos cerebelares, permitindo a este órgão do sistema nervoso supra-segmentar, os controles do tônus muscular, do equilíbrio, da postura e dos movimentos voluntários e automáticos (MARR, 1969; ALBUS, 1971; DELANDSHEER, 1980; ARRUDA, 1999; NOBACK *et al*, 1999; MACHADO, 2000).

De acordo com MACHADO (2000), considera-se também aferência cerebelar proprioceptiva os impulsos provenientes do labirinto, que alcançam o arquicerebelo e o vérmis cerebelar através de fibras musgosas que transmitam pelo pedúnculo cerebelar inferior.

Segundo MARR (1969) e ARRUDA (1999), são também considerados aferências cerebelares proprioceptivas, os impulsos provenientes do complexo olivar inferior, que se projetam em todo o córtex cerebelar através de fibras trepadeiras que transitam pelo pedúnculo cerebelar inferior, e aqueles provenientes da formação reticular. Estes centros são ativados, respectivamente, pelos tractos espino-olivar e espinoreticular.

MARR (1969) em sua teoria sobre o córtex cerebelar, postula que para a aprendizagem reflexa da postura e do equilíbrio, mantidos graças ao tônus da musculatura postural, o impulso proprioceptivo e a aferência cerebelar percorreriam o seguinte arco reflexo: receptor > fibra espino-olivar > fibra trepadeira > célula de Purkinje > núcleo fastigial > fibras vestibulo-espinhal e/ou retículo-espinhal > neurônio motor inferior > efetador (músculo postural). Segundo a mesma teoria, a célula de Purkinje também, é informada, através de fibras musgosas dos tractos espinocerebelares, sobre o contexto em que a fibra trepadeira disparou seus impulsos. As eferências geradas na célula de Purkinje tende a reduzir a atividade do receptor. Neste reflexo condicionado aprendido, a célula de Purkinje será capaz então de gerar eferências para o controle do tônus, toda vez que receber informações, através dos tractos espinocerebelares acerca apenas daquele contexto.

Finalizando, constata-se ainda que a localização do núcleo dorsal ou torácico (coluna de Clarke) não é unânime entre os diversos autores. MACHADO (2000) admitiu que os neurônios presentes na lamina V constituem o núcleo dorsal ou torácico, evidente, segundo ele, apenas entre os segmentos T1 e L2 da medula espinhal. Para MENESES e JURKIEWICZ (1999) esta coluna corresponde a lamina VII de Rexed, evidente apenas entre os segmentos medulares C8 e L3, e representa a primeira conexão da via proprioceptiva inconsciente do tracto espinocerebelar posterior. Contem também os motoneurônios gama, para o tônus muscular, e neurônios para reflexos proprioceptivos. Entretanto, segundo REXED (1964), a maioria dos pesquisadores identificam este núcleo na lâmina VI, porém no gato ele se situa na lâmina VII.

Referências

ALBUS, J. S. A theory of cerebellar function. *Mathem. Biosc.*, 10: 25-61, 1971.

- ARRUDA, W. O. Cerebelo. In: MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. p.172-194.
- ARRUDA, W. O.; MENESES, M. S. Nervos periféricos. In: MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999, p. 50-70.
- ASANOME, M.; MATSUYAMA, K.; MORI, S. Augmentation of postural muscle tone induced by the stimulation of the descending fibers in the midline area of the cerebellar white matter in the acute decerebrate cat. *Neurosci. Res.*, 30: 257-269, 1998.
- BRAITENBERG, V. Is the cerebellar cortex a biological clock in the millisecond range. In: *The cerebellum – Progress in brain research*: Fox & Snider, 1967, vol.25. p.334-346.
- BRODAL, A. Anatomical studies of cerebellar fibre connections with special reference to problems of functional localization. In: *The cerebellum – Progress in brain research*: Fox & Snider, 1967, vol. 25. p.135-173.
- BRODAL, A. *Anatomia neurológica com correlações clínicas*. 3. ed. São Paulo: Roca, 1984. 301p.
- BURT, A. M. *Neuroanatomia*. 3. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1995. 283p.
- CAIRASCO, N. G. Considerações sobre as relações neurais e etológicas na avaliação das alterações do controle motor. *Arq. Neuro-Psiquiat.*, 47(2): 165-171, 1989.
- CAJAL, S. R. Y. *Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés*. Paris: Maloine, 1909, vol. I. 986p.
- CARPENTER, M. B. *Neuroanatomia Humana*. 7. ed. Rio de Janeiro: Interamericana, 1976. 376p.
- CROSSMAN A. R.; NEARY, D. *Neuroanatomia*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1997. 169p.
- DELANDSHEER, E. Rôle du cervelet dans le contrôle de la motricité. *Lille Médical*, 25(6): 296-303, 1980.
- ECCLES, J. C. *et al.* Cholinergic and inhibitory synapses in a pathway from motor-axon collaterals to motoneurons. *J. Physiol.*, 126: 524-562, 1954.
- ECCLES, J. C. *et al.* Central pathway for direct inhibitory action of impulses in largest afferent nerve fibres to muscle. *J. Neurophysiol.*, 19: 75-98, 1956.
- ECCLES, J. The cerebellum as a computer: patterns in space and time. *J Physiol.*, 229: 1-32, 1973.
- HUBBARD, J. I.; OSCARSSON, O. Localization of the cell bodies of the ventral spino-cerebellar tract in lumbar segments of the cat. *J. Comp. Neurol.*, 118: 199-204, 1962.
- ITO, M. Cerebellar control of the vestibulo-ocular reflex around the flocculus hypothesis. *Rev. Neurosci.*, 4: 275-296, 1982.
- ITO, M. A new physiological concept on cerebellum. *Rev. Neurol.*, 146 (10): 564-569, 1990.
- IWAKIRI, H. *et al.* Stimulus effects of the medial pontine reticular formation and the mesencephalic locomotor region upon medullary reticulospinal neurons in acute decerebrate cats. *Neurosci. Res.*, 23: 47-53, 1995.
- LEINER, H. C. *et al.* Does the cerebellum contribute to mental skills? *Behav. Neurosci.*, 100: 443-453, 1986.
- MACHADO, A. B. M. *Neuroanatomia Funcional*. 2. ed. São Paulo: Ateneu, 2000. 363p.
- MARR, D. A theory of cerebellar cortex. *J. Physiol.*, 202: 437-470, 1969.
- MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. 358p.
- MENESES, M. S.; JURKIEWICZ, A. L. Medula espinhal. In: MENESES, M. S. *Neuroanatomia aplicada*. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1999. p.88-106.
- MORI, S. Contribution of postural muscle tone to full expression of posture and locomotor movements: multi-faceted analyses of its setting brainstem-spinal cord mechanisms in the cat. *J. Physiol.*, 39: 759-809, 1989.
- NOBACK, C. R. *et al.* *Neuroanatomia*. 5. ed. São Paulo: Premier, 1999. 389p.
- OKA, T.; IWAKIRI, H.; MORI, S. Pontine-induced generalized suppression of postural muscle tone in a reflexively standing acute decerebrate cat. *Neurosci. Res.*, 17: 127-140, 1993.
- REXED, B. Some aspects of the cytoarchitectonics and synaptology of the spinal cord. *Brain Res.*, 11: 58-92, 1964.
- THOMPSON, R. F. The neurobiology of learning and memory. *Science*, 233: 941-947, 1987.
- VEIGA NETO, E. R.; BÚFALO, A. C. O cerebelo e a aprendizagem motora. *Arq. Ciênc. Saúde Unipar*, 4(1): 33-37, 2000.
- VOORHOEVE, P.E. Intracerebellar inhibitory systems. In: *The cerebellum – Progress in brain research*: Fox & Snider, 1967, vol. 25. p. 251-267.
- WARWICK, R.; WILLIAMS, P. L. Neurologia – O Cerebelo. In: GRAY, *Anatomia*. 35. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1984. p.810-830.

Recebido em: 03/09/02

Aceito em: 17/04/03