

CONDITORES

† PROF. BASÍLIO FREIRE — † PROF. GERALDINO BRITES — † PROF. MAXIMINO CORREIA

# FOLIA ANATOMICA VNIVERSITATIS CONIMBRIGENSIS

MODERADORES

PROF. A. TAVARES DE SOUSA — PROF. HERMÊNIO CARDOSO  
PROF. A. SIMÕES DE CARVALHO

INDEX

ANTÓNIO JOSÉ MADEIRA MONTEIRO DE LACERDA — *Projecções Descendentes do Cerebelo* . . . . . N 1

VOL. XLV



1976

« IMPRENSA DE COIMBRA, L.<sup>DA</sup> »  
M C M L X X V I

Sala B  
Est. Novel  
Tab.

Sala B  
Est. Mérid  
Tab. \_\_\_\_\_

# FOLIA ANATOMICA UNIVERSITATIS CONIMBRIGENSIS

VOL. XLV

N.º 1

## PROJECCÕES DESCENDENTES DO CEREBELO

ESTUDO ANATÓMICO EXPERIMENTAL DAS PROJECCÕES DOS NÚCLEOS  
DO CEREBELO PARA O NÚCLEO RETICULAR DO TECTO PÔNTICO, NÚCLEOS  
PÔNTICOS PROPRIAMENTE DITOS E OLIVA INFERIOR, NO GATO.

POR

ANTÓNIO JOSÉ MADEIRA MONTEIRO DE LACERDA

### INTRODUÇÃO

Os trabalhos dedicados ao estudo do cerebelo do Gato, nomeadamente dos eferentes dos núcleos centrais<sup>25 45 53 99 101 121 205</sup>, referem habitualmente de um modo sumário o contingente de fibras que forma o ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior, sendo raros os que fazem um estudo detalhado da área de distribuição dessas mesmas fibras.

Para Cajal<sup>44</sup> as fibras desse ramo descendente, por ele designado «via olivo-espinhal cruzada», consistiriam em finas colaterais de cerca de um terço das fibras do pedúnculo cerebeloso superior, separando-se destas logo após a decussação na comissura de Wernekinke.

Se a maior parte das fibras terminam no núcleo reticular do tecto pântico de Bechterew (NRT) como referido já em 1904 por



Lewandowski<sup>126</sup> e é habitualmente aceite, a mesma unanimidade não existe quanto à distribuição das fibras em níveis caudais a esse núcleo. Enquanto Carpenter e Nova<sup>45</sup> e Voogd<sup>205</sup> as descrevem, no Gato, na formação reticular ventro-medial do bolbo e negam a sua terminação na oliva inferior e na medula espinhal, outros autores como Carpenter e Stevens<sup>46</sup> no Macaco, encontraram fibras na vizinhança da medula espinhal, afirmando alguns distribuírem-se nela<sup>47 48 146 159</sup>, embora outros<sup>140 176</sup> duvidem da existência de uma via cerebello-espinhal.

Os diferentes núcleos do cerebello participam porém dum modo diverso nesta projecção para o NRT, usualmente designada por cerebello-reticular. Considera-se habitualmente o núcleo interpósito anterior (NIA) e o núcleo lateral (NL) como constituindo a principal fonte de fibras<sup>45 53 101 121 140 159 176 205</sup>, dividindo-se as opiniões sobre a participação do núcleo interpósito posterior (NIP), afirmada por uns<sup>49 205</sup> e negada por outros<sup>5 6 60 62</sup>.

Quanto à distribuição das fibras dentro do NRT, as referências na literatura são escassas. Voogd<sup>205</sup> afirma que as fibras do NIA e do NL terminam na parte ventrolateral, e, mais caudalmente na parte ventral, distribuindo-se as fibras com origem no NIP, na parte medial do núcleo. O contingente quantitativamente mais importante teria origem, segundo Voogd, na parte rostro-ventral do NL, a sua «pars rotunda». Mehler, Vernier e Nauta<sup>140</sup>, no Macaco, descrevem fibras do núcleo dentado a terminar medialmente no NRT, enquanto fibras do núcleo interpósito se distribuíam lateralmente. Destombes<sup>60</sup> refere, no Gato, terminarem as fibras do NL ventral e lateralmente enquanto as do NIA terminariam central e dorsalmente no NRT. Este núcleo recebe ainda fibras do núcleo medial (NM) que após cruzarem a linha média dentro do cerebello se dirigem para o NRT seguindo porém uma via diferente, distinta do ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior, e como tal, formando uma projecção independente<sup>53 197 205 216</sup>, a fastigio-reticular.

Fibras com origem no cerebello, a terminarem nos núcleos pôncticos propriamente ditos (Np) embora referenciadas por Wallenberg<sup>211</sup> já no início do século, só recentemente foram valorizadas<sup>60 205</sup> e estudadas por métodos de impregnação pela prata.

O facto de algumas projecções eferentes dos núcleos do cerebello evidenciarem clara organização tópica, como é o caso das projecções do NIA para o núcleo vermelho<sup>54</sup> e para o tálamo<sup>5 6 178 179</sup> e de ter sido descrita uma organização somatotópica nas projecções do córtex cerebral para os núcleos pânticos propriamente ditos<sup>37-42</sup> e para o NRT<sup>26</sup>, leva a considerar a possibilidade de existir uma organização semelhante nas projecções do cerebello para o NRT e os Np.

A existência de fibras cerebelosas com destino olivar embora já admitida no início do século<sup>173 183</sup>, tem sido negada por grande parte dos autores<sup>45 48 53 99 140 159 208</sup>, não sendo habitualmente aceite<sup>25 121</sup>. Algumas referências há no entanto na literatura advogando a presença de fibras cerebello-olivares como é o caso de Rasmussen<sup>177</sup> no Gato, Carpenter e Stevens<sup>46</sup>, Rand<sup>176</sup> no Macaco, Achenbach e Goodman<sup>1</sup> no Rato. Voogd<sup>205</sup>, utilizando o método de Haggqvist, menciona a presença de algumas fibras no hilo da oliva inferior após lesões nos núcleos do cerebello do Gato embora se pronuncie pela não terminação das mesmas no interior da oliva.

Algumas observações electrofisiológicas levam porém a admitir a possibilidade da existência duma conexão directa cerebello-olivar, como referido por Crill e Kennedy<sup>57</sup>, no Gato.

Como alguns aspectos das projecções para o NRT e os Np não estivessem esclarecidos, havendo por vezes referências contraditórias na literatura, e, admitida a hipótese de existência duma conexão cerebello-olivar no Gato apesar de fortemente contestada pela generalidade dos autores, resolvi fazer um estudo conjunto destas projecções (1).

Assuntos como — a determinação dos locais dos núcleos do cerebello que enviam fibras para o NRT e os Np e o estudo das respectivas áreas de distribuição; a provável organização tópica nas projecções cerebello-reticular e cerebello-pântica; o estudo da discutida conexão cerebello-olivar que é comprovada neste trabalho; o estudo em conjunto das três projecções que apresentam a característica comum

---

(1) No decurso do presente estudo foram publicados alguns trabalhos versando matérias aqui tratadas e que serão referidos nomeadamente no capítulo III.

de os núcleos onde terminam enviarem a totalidade dos seus eferentes para o cerebello; a correlação das projecções para o NRT, Np e oliva inferior com as projecções córtico-nucleares, ponto-cerebelosa e olivo-cerebelosa — mereceram atenção particular no presente trabalho, propondo-me, se não a obter uma resposta, pelo menos a dar um contributo para a sua resolução.

## CAPÍTULO I

### MATERIAL E MÉTODOS

#### Material

No presente trabalho foram utilizados, no estudo de degenerescência anterógrada após lesões no cerebello, 49 gatos adultos com um peso de 2,5 a 3 Kgs. Em 35 deles estabeleci uma lesão nos núcleos centrais do cerebello. Em 4, as lesões não atingiram esses núcleos. Em 6, as lesões não ficaram convenientemente colocadas ou a extensão das mesmas atingiu estruturas que levou a rejeitá-los. Em 4 animais foi feita uma lesão bilateral, podendo considerar-se cada hemi-cerebello como uma experiência distinta. A razão desse procedimento justifica-se, na medida em que através de lesões unilaterais se provou o carácter contralateral das projecções, à excepção dum pequeno contingente que se distribuía no NRT homolateral. Quatro animais morreram, um por acidente anestésico e três no post-operatório. Os animais com as siglas (G) Sz foram utilizados em trabalhos de colaboração já publicados (Brodal *et al*<sup>28 32</sup>).

Um animal normal foi utilizado para a elaboração dum modelo dos núcleos do cerebello. Para o estudo citoarquitectónico das regiões em estudo utilizei 10 gatos adultos normais e 25 outros, com idades compreendidas entre 4 dias e um mês de idade.

#### Anestesia

O anestésico utilizado foi o pentobarbital sódico, numa dose de 30 mgr/Kg peso quando a via de administração utilizada foi a intraperitoneal. Em bastantes casos utilizei ainda uma via diferente, injectando lentamente o produto anestésico endovenosamente por via trans-hepática. Neste último caso, a injeção inicial nunca ultra-

passava os 30 mgrs e o método apresentava a vantagem de ser de fácil execução e de o tempo de indução ser muito curto. Sempre que necessário, uma dose suplementar era dada, nunca ultrapassando porém os 30 mgrs de anestésico de cada vez.

Após cada intervenção administrava 400.000 U.I. de penicilina por via intramuscular.

## Lesões

Dois processos distintos de estabelecimento de lesões foram utilizados neste trabalho: a ablação cirúrgica simples e a cirurgia estereotáxica. O primeiro processo era preferido sempre que desejava lesões relativamente extensas, enquanto o segundo era muito mais útil na obtenção de lesões pequenas e localizadas a um determinado ponto do interior do cerebello.

A remoção cirúrgica de amplas áreas do cerebello foi feita após craniotomia da fossa posterior. Anestesiado o animal e fixada a cabeça no suporte de um estereoencefalótomo, sob condições assépticas, era feito um orifício com 4 milímetros de diâmetro na escama do occipital com o auxílio duma broca eléctrica, após incisão e separação dos planos superficiais. Esse orifício era então ampliado, removendo com pinça-goiva partes da escama do occipital e dispensando particular atenção à hemostase, em virtude das hemorragias frequentes. Obtida uma suficiente via de acesso, procedia em seguida à abertura da dura-máter, utilizando um gancho e uma lanceta especialmente utilizados em cirurgia otológica. Procedia em seguida à remoção de grande parte do hemisfério cerebeloso, por ablação cirúrgica e aspiração, provocando lesões mais ou menos profundas. A extensão da lesão consistia por vezes numa hemicerebelectomia. Cuidado especial merecia a hemostase, servindo-me por vezes de «oxicel» para controlar a hemorragia. No final da intervenção applicava localmente sulfanilamida ou cloranfenicol em pó, antes de suturar os respectivos planos.

Nas lesões, utilizando o método estereotáxico, servi-me dum estereotáxmetro do tipo Horsley-Clarke. Os eléctrodos utilizados tinham diâmetros entre 0,2 mm e 1 mm sendo variável também a dimen-

são da extremidade livre, não isolada do eléctrodo, o que me permitiu estabelecer lesões de diferente tamanho. Uma vez aberto um orifício na escama do occipital com o auxílio duma broca do tipo usado em estomatologia, e, feita uma incisão na dura-máter, o eléctrodo montado no porta-eléctrodos era introduzido segundo um plano parasagital e com uma orientação oblíqua de 40 a 50° com o plano horizontal, a fim de evitar a tenda do cerebello. O eléctrodo avançava assim de cima para baixo e de trás para diante até ao ponto previamente escolhido, cujas coordenadas tinham sido determinadas. A determinação destas últimas foi feita por comparação com o atlas de Berman<sup>20</sup> e de Snider e Niemer<sup>190</sup>, variando as coordenadas entre 7-9 P; 1-6,5 L e — 1 + 1.

As lesões foram umas vezes de natureza electrolítica, utilizando uma corrente eléctrica contínua de 2,5 mA durante 10 a 20 segundos, outras vezes por electrocoagulação com corrente alterna de alta frequência entre 6 e 8 mA de intensidade, durante cerca de 20 segundos.

Uma vez estabelecida a lesão e retirado o eléctrodo, fazia a sutura dos planos superficiais. Com frequência surgia uma hemorragia cortical no local de penetração do eléctrodo (Fig. 1).

### Perfusão

Após um tempo de sobrevivência de 5 a 8 dias, na maioria dos casos de 6 dias, os animais eram sacrificados. Sob anestesia por pentotal, fazia uma perfusão intra-vital com cerca de 2.000 cc. de formol a 10%, antecedida de perfusão de cerca de 300 cc. de soro fisiológico. A perfusão era feita por via intra-cardíaca ou através da aorta abdominal. No primeiro caso, após rebater o plastron esterno-costal e abrir o pericárdio, introduzia no coração uma cânula ao nível do ventrículo esquerdo, abrindo depois a aurícula direita. O líquido de perfusão, entrando sob pressão no ventrículo esquerdo, seguia a árvore circulatória, acabando por sair pela aurícula direita. No segundo caso, após uma laparotomia, isolava a aorta abdominal abaixo da artéria renal, bem como a veia cava inferior. Após administração endovenosa de 1,5 cc. de heparina, laqueava a aorta abdominal e abria-lhe uma botoeira por onde introduzia uma sonda ligada ao

sistema de perfusão, cateterizando numa extensão de vários centímetros, em direcção ao coração (Fig. 2). Seccionada a veia cava inferior, o líquido de perfusão seguia um trajecto contrário ao da corrente sanguínea na aorta e na veia cava inferior, acabando por sair pelo orifício feito nesta última. Os solutos entravam sob pressão, obtida num aparelho que construí especialmente para esse efeito (Fig. 3). Através dele conseguia-se uma fácil regulação da pressão desejada, um pouco superior à pressão arterial do animal e possibilitava a alternância na perfusão de dois ou mais solutos. O tempo de perfusão oscilava entre 30 a 45 minutos. O encéfalo era então cuidadosamente removido, prosseguindo a sua fixação num soluto de formol a 10% durante pelo menos 10 dias, à temperatura ambiente.

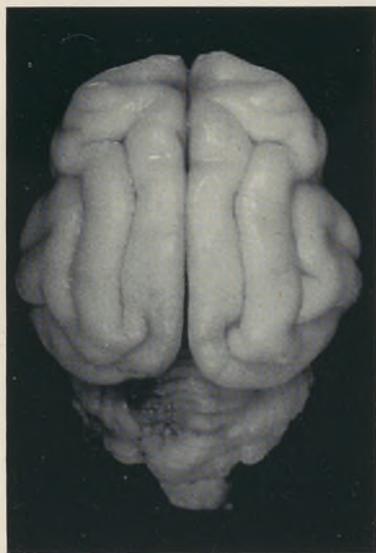
### Técnicas de Coloração

Após a fixação isolava o tronco cerebral mediante uma secção ao nível dos pedúnculos cerebrais. Em seguida separava o cerebelo da protuberância e do bolbo raquidiano. Muitas vezes a separação do tronco cerebral do restante encéfalo era feita com uma guilhotina especialmente construída (Fig. 4), de modo a que a orientação do corte fosse a mesma para todos os casos. Para isso a guilhotina era adaptada a um porta-eléctrodos do estereotaxímetro e o corte era feito com a cabeça do animal fixada no estereoencefalótomo. Conseguia assim um plano de corte uniforme para a protuberância e para o cerebelo, uma vez que amputava também a extremidade rostral do mesmo.

O cerebelo, após inclusão em parafina, era cortado seriadamente a  $20\ \mu\text{m}$  de espessura nos planos transversal, horizontal ou sagital e um de cada dez cortes era montado e corado pela tionina. Os desenhos das lesões eram feitos num aparelho de projecção, sendo cuidadosamente controlados ao microscópio. Algumas células não directamente lesadas mas apresentando sinais de alterações retrógradas, eram representadas por pontos nos desenhos.

A protuberância e o bolbo raquidiano eram cortados seriadamente num micrótomo de congelação a  $15\text{-}20\ \mu\text{m}$  de espessura e um de cada dez cortes era corado por um dos métodos de impregnação pela prata dos axónios degenerados. Utilizei os métodos de Nauta<sup>150</sup>,

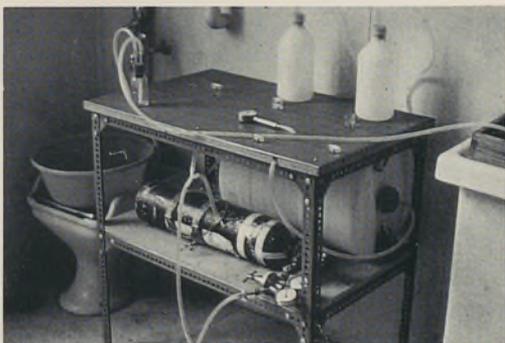
1



2



3



4

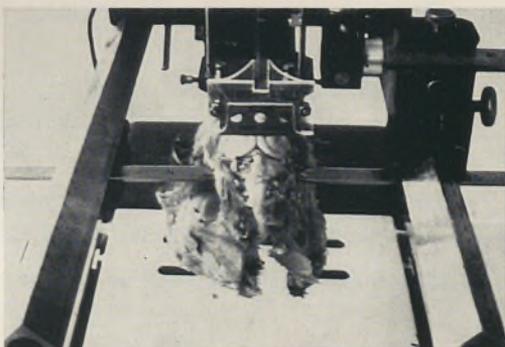


FIG. 1 — Encéfalo de gato adulto. No hemisfério cerebeloso esquerdo vê-se uma área hemorrágica no local de penetração do eléctrodo.

FIG. 2 — Gato em perfusão por via intra-aórtica abdominal.

FIG. 3 — Aparelho de perfusão.

FIG. 4 — Guilhotina adaptada ao estereocéfalo.



Fink-Heimer processo I<sup>78</sup> e de Eager<sup>70</sup> dando preferência contudo aos dois primeiros.

Em numerosos casos, para obter uma melhor delimitação das respectivas massas nucleares, corei pela tionina os cortes imediatamente adjacentes aos que tinham sido corados pelos métodos da prata.

Desenhava em seguida os cortes com o auxílio dum aparelho de projecção, marcando a degenerescência estudada ao microscópio nos respectivos diagramas.

Seguidamente passo a descrever os métodos de impregnação pela prata que utilizei no estudo dos axónios em degenerescência.

#### MÉTODO DE NAUTA

1 — Após uma lavagem breve em água destilada dos cortes conservados em placas de Petri, contendo uma solução aquosa de formol a 2%, mergulham-se num soluto de ácido fosfomolibdico a 0,5% durante 15 a 30 minutos.

2 — Após nova lavagem breve, passam os cortes para um soluto de permanganato de potássio a 0,05% durante um tempo óptimo a determinar e que oscila entre 5 a 15 minutos. Os cortes nesta etapa necessitam de ser continuamente agitados a fim de se obter um tratamento uniforme.

3 — Segue-se uma imediata descoloração numa mistura formada por ácido oxálico a 1% e hidroquinona a 1% em partes iguais, durante pelo menos 2 minutos.

4 — Lavagem em pelo menos três mudas de água destilada, seguida de imersão em Nitrato de Prata a 1,5% durante 15 a 30 minutos.

5 — Nova lavagem em duas mudas de água destilada, manejando a partir daqui individualmente cada corte.

*Nota* — Nesta primeira fase da coloração fazia o tratamento conjunto duma série de cortes, usando peneiras em material acrílico com múltiplos compartimentos, especialmente construídas para o efeito. Tinas no mesmo material foram igualmente construídas, com dimensões adaptadas às referidas peneiras.

6 — Procede-se em seguida à imbebição de cada um dos cortes na solução de Laidlaw, durante 45 a 60 segundos, movendo continuamente o corte no fluido.

*Solução de Laidlaw*

Numa proveta graduada de 250 ml deitam-se:  
 12 grs de Nitrato de Prata  
 em  
 20 ml de água destilada  
 +  
 230 ml de soluto de carbonato de lítio saturado (1.33% a 9° C).

Agita-se vigorosamente, deixando chegar o precipitado até à marca de 70 ml. Decanta-se o líquido sobrenadante. Enche-se até 250 ml com água destilada. Agita-se e deixa-se o precipitado chegar de novo a 70. Decanta-se novamente, repetindo a lavagem 3 vezes. Deixa-se de novo o precipitado ir a 70, decanta-se e acrescenta-se devagar, com agitação constante, hidróxido de amónio, até que a solução fique quase clara (cerca de 9,5 ml). A solução quando completa deverá ter apenas um discreto cheiro amoniacal. Dilui-se com água destilada até ao volume de 120. Filtra-se e guarda-se num frasco de vidro, exposto à luz, durante pelo menos duas semanas antes de usar.

Se se deseja utilizar imediatamente deitam-se duas gotas de formol a 10% em 50 ml do fluido. Agita-se e filtra-se.

7 — Sem lavar, o corte é transferido para um redutor.

Formol a 10% — 13,5 ml

Ácido cítrico a 1% — 13,5 ml

Álcool a 95° — 45 ml

Água destilada — 400 ml

Enquanto no redutor, o corte deve ser agitado lentamente impedindo que contacte com o fundo. Deverá permanecer nele durante pelo menos dois minutos, ao fim dos quais apresentará uma cor castanha. Se esta é muito escura, algumas gotas de hidróxido de amónio

na solução de Laidlaw melhorará a qualidade dos cortes seguintes. Se pelo contrário a tonalidade é muito clara juntam-se algumas gotas de hidróxido de sódio a 2,5% à solução de Laidlaw.

- 8 — Lavagem breve dos cortes.
- 9 — Imersão em tiosulfato de sódio a 1% durante um minuto.
- 10 — Lavagem de novo em 3 mudas de água destilada.
- 11 — Montagem, evitando-se a excessiva dessecação e encolhimento do corte.

#### MÉTODO DE FINK-HEIMER: Processo I

1 — Após uma lavagem breve em água destilada, colocam-se os cortes durante 5 a 15 minutos numa solução de permanganato de potássio a 0,05%.

2 — Após nova lavagem breve, mergulham-se os cortes numa mistura em partes iguais de ácido oxálico a 1% e de hidroquinona a 1% durante um minuto.

3 — Lavar bem e transferir os cortes durante 45 minutos para uma mistura de:

Nitrato de uranilo a 0,5% — 10 ml

Nitrato de prata a 2,5% — 12 ml

Água destilada — 28 ml

4 — Transferir os cortes durante 30 a 40 minutos para uma mistura de:

Nitrato de uranilo a 0,5% — 20 ml

Nitrato de prata a 2,5% — 30 ml

5 — Lavar bem e transferir os cortes durante cerca de dois minutos para uma solução fresca de nitrato de prata amoniacal composta de:

Nitrato de prata a 2,5% — 30 ml

Hidróxido de amónio concentrado — 1 ml

Hidróxido de sódio a 2,5% — 1,8 ml

6 — Transferir os cortes sem lavar, para um soluto redutor de Nauta-Gygax, formado por:

- Água destilada — 910 ml
- Álcool a 95° — 90 ml
- Formol a 10% — 27 ml
- Ácido cítrico a 1% — 27 ml

7 — Lavar e mudar os cortes para tiosulfato de sódio a 0,5% durante um minuto.

8 — Lavar de novo e montar.

#### MÉTODO DE EAGER

Resumidamente, seguem-se as seguintes etapas no tratamento dos cortes:

- 1 — Lavagem em água destilada.
- 2 — Nitrato de uranilo a 2,5% durante 5 minutos.
- 3 — Lavagem em água destilada.
- 4 — Soluto de prata amoniacal (3 a 15 minutos).
  - Nitrato de prata a 1,5% — 40 ml
  - Álcool a 95° — 24 ml
  - Hidróxido de amónio concentrado — 4 ml
  - Hidróxido de sódio a 2,5% — 3,6 ml
- 5 — Redutor (2 a 5 minutos)
  - Água destilada — 810 ml
  - Álcool absoluto — 90 ml
  - Ácido cítrico a 1% — 27 ml
  - Formol a 10% — 27 ml
- 6 — Lavagem em água destilada.
- 7 — Tiosulfato de sódio a 0,5% (2 minutos)
- 8 — Lavagem em água destilada.

Após as reacções pela prata, os cortes são montados e objecto de posterior coloração de contraste pelo violeta de cresilo.

\*

No referente à morfologia dos núcleos do cerebello e das áreas de projecção em estudo, incluo observações que serão objecto de ulterior estudo mais pormenorizado. Julgo, no entanto, ser conveniente referir aqui os métodos seguidos na preparação do material utilizado.

Escolhi a tionina como corante celular, tendo ainda utilizado a coloração mielínica pelo método de Woelke com coloração de contraste pelo violeta de cresilo. Os cortes seriados tinham uma espessura variável entre 10 e 20  $\mu\text{m}$ , e foram feitos nos diferentes planos, transversal, horizontal e sagital. Um de cada dez cortes era montado e corado. Os desenhos eram feitos num aparelho de projecção e os contornos dos respectivos núcleos cuidadosamente corrigidos ao microscópio. Elaboraram-se assim diagramas dos diferentes núcleos nos três planos de simetria apresentados em pormenor mais adiante.

Utilizei ainda material de 2 gatos adultos e de 25 com idades compreendidas entre 4 dias e um mês de idade, impregnado pelo método de Golgi. O método seguido foi o de Golgi rápido, variante de Valverde<sup>202</sup>, com tripla impregnação, tendo cada um dos cortes uma espessura que variou entre 100 e 150  $\mu\text{m}$ .

### Ilustrações e Modelo dos NCC

Diagramas referentes aos núcleos do cerebello do Gato bem como aos núcleos onde terminavam as fibras eferentes daqueles, e objecto deste estudo, foram realizados a partir de desenhos de cortes equidistantes dessas áreas em gatos adultos normais. Utilizei colorações citológicas e de fibras mielínicas, já atrás referidas.

Na fig. 5 encontra-se o diagrama dos núcleos de um hemi-cerebello, cortado no plano horizontal, que serviu à elaboração dum modelo

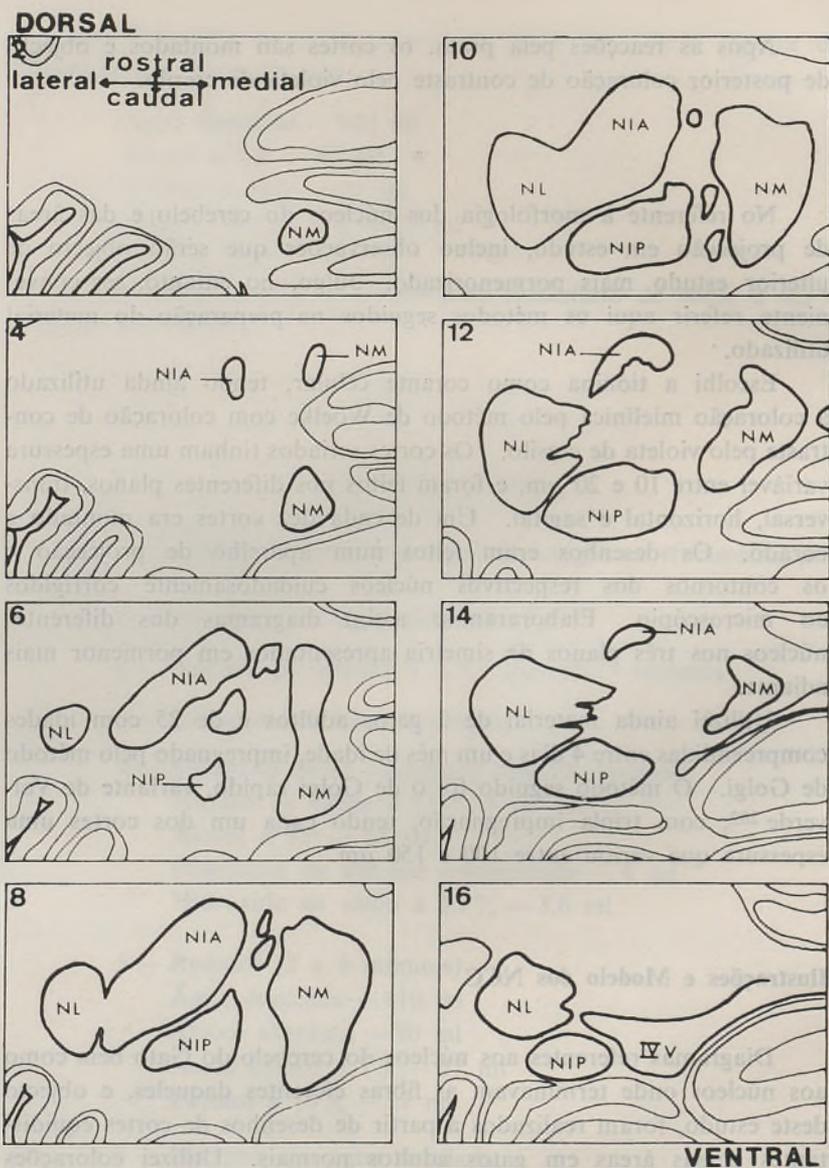


FIG. 5— Diagrama dos núcleos do cerebelo no plano horizontal.

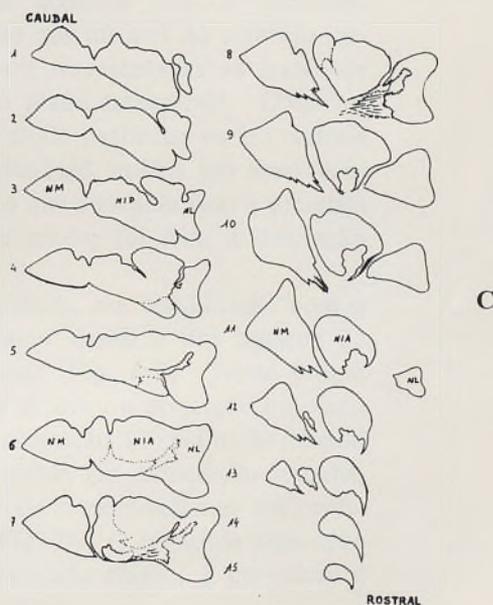
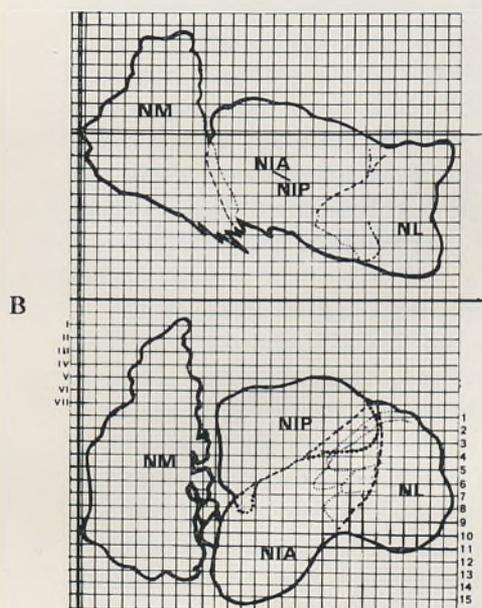


FIG. 6 — Os núcleos centrais do hemisfério cerebeloso esquerdo. *A* — Modelo tridimensional dos núcleos, construído em material acrílico. *B* — Diagrama dos núcleos vistos em projecções ortogonais: em cima no plano transversal, em baixo no plano horizontal. *C* — Diagrama dos núcleos numa série de cortes transversais, correspondentes ao complexo interpósito-lateral.



tridimensional dos núcleos do cerebelo representado na fig. 6-A e ainda na fig. 10. Para esse efeito fiz 2 furos no cerebelo, com o auxílio duma agulha, que serviram de pontos de referência para a sobreposição dos diferentes cortes. Seleccionei uma série de cortes equidistantes. Determinei a espessura que deveriam ter as placas no modelo, representando o espaço entre cada um dos cortes equidistantes seleccionados. Arranjei placas em material acrílico correspondentes a esses mesmos cortes. Transpuz o desenho dos diversos núcleos de um hemi-cerebelo mantendo as posições recíprocas para cada uma das placas que foram cortadas rigorosamente à lima pelos contornos apontados e cuidadosamente coladas umas às outras (1).

Realizei ainda um diagrama dos núcleos do cerebelo cortado no plano transversal (Fig. 7) e formado por 22 níveis correspondentes a cortes equidistantes. Os primeiros 7 níveis, com numeração romana, distinguem-se dos restantes 15 em virtude da presença nestes últimos do núcleo lateral, ao contrário do que acontece com os primeiros. Para uma melhor comparação das lesões nos núcleos do cerebelo utilizei este diagrama standard onde foram representadas as lesões de grande parte dos casos seccionados no plano transversal. Uma vez que a maioria das lesões atingiam dum modo particular os 2/3 rostrais dos níveis representados no diagrama standard, utilizei nas ilustrações apenas a parte correspondente (Fig. 6-C) que coincidia com a presença do complexo interpósito-lateral. Deste modo, foi feita a ilustração em 26 casos.

O diagrama da fig. 7 permitiu-me ainda, em combinação com o modelo construído, efectuar um diagrama standard dos núcleos do cerebelo, vistos em projecções ortogonais (Fig. 6-B). Neste último diagrama ficou representado no desenho superior a projecção no plano transversal, e no desenho inferior, a projecção no plano horizontal dos núcleos do cerebelo. Referi à esquerda em numeração romana, e à direita, em numeração árabe, os níveis correspondentes aos representados no outro esquema standard (Fig. 7). O plano de separação do NIA do NL está representado a tracejado cheio. É curvilíneo e

---

(1) Agradeço ao ajudante de preparador Carlos Duarte Silvério a execução desse trabalho.

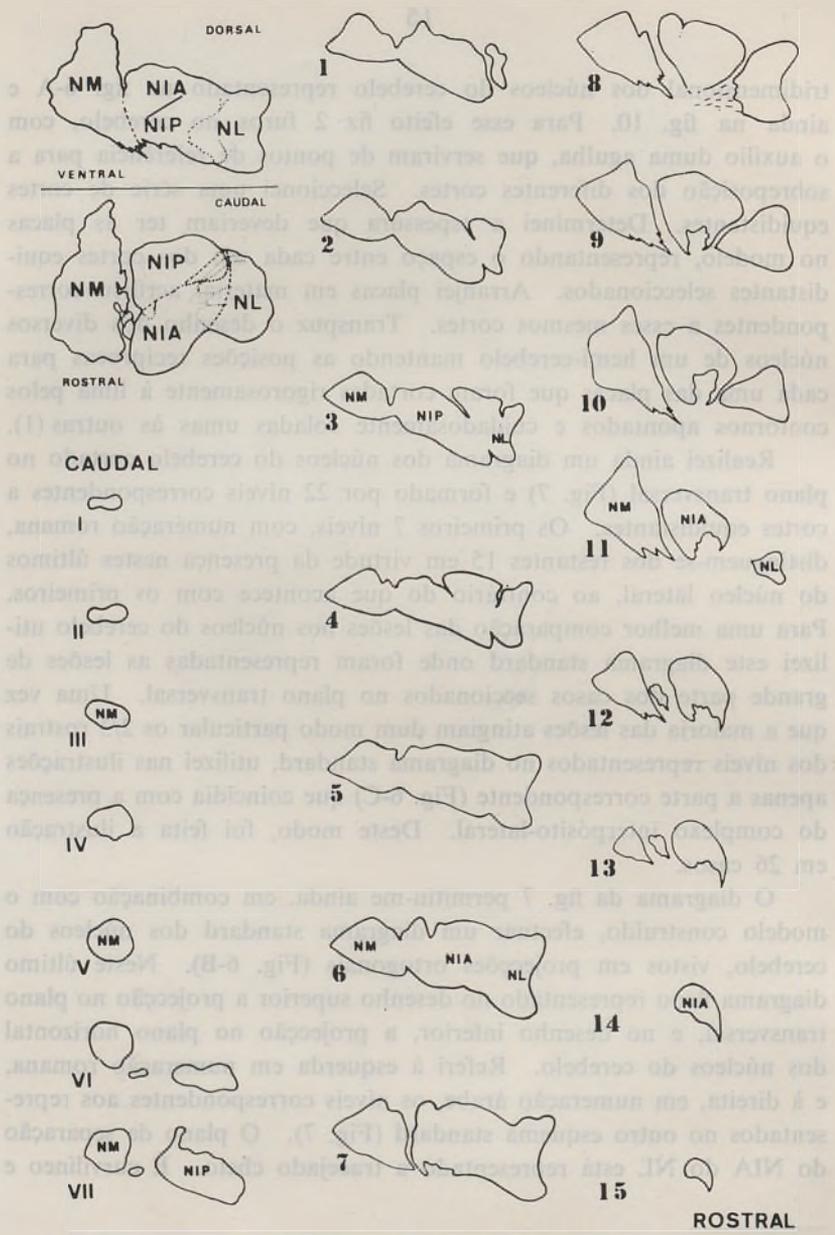


FIG. 7—Diagrama dos núcleos do cerebelo, em cortes transversais. No canto superior esquerdo as projeções dos núcleos no plano transversal (em cima) e no plano horizontal (em baixo). Os cortes com representação do NL estão numerados em árabe ao contrário dos restantes que estão em romano.

obliquamente dirigido de cima para baixo, de fora para dentro, estendendo-se rostrocaudalmente entre a metade dorsal do NL e do NIA.

O diagrama da fig. 6-B, incluído no canto superior esquerdo do esquema standard da fig. 7, serviu para melhor situar e comparar lesões dos núcleos do cerebelo, particularmente as de pequeno tamanho.

Para o estudo do NRT e dos núcleos pônticos propriamente ditos, elaborei igualmente um diagrama feito à base do desenho de 9 cortes equidistantes no plano transversal (Fig. 15).

Em grande parte das experiências, a protuberância foi cortada no plano transversal, tendo utilizado na representação desses casos o mesmo número de níveis para uma possível comparação. Nesse sentido escolhi estruturas que me permitissem, pela sua constância e fácil reconhecimento, limitar com razoável precisão os níveis limites do diagrama. Assim, o nível 17 correspondia à extremidade rostral do NRT que se individualiza com facilidade pela existência de pequenos aglomerados de células, na vizinhança da porção mais medial da fita de Reil mediana. O nível 1 situava-o na porção caudal do referido núcleo quando se verificava o desaparecimento das células do NRT, habitualmente no entrançado de fibras que formam o corpo trapezoidal. Procurando sempre obter uma orientação constante do corte, conforme atrás referi, a correspondência dos diversos níveis nos diferentes casos, embora não absoluta, era no entanto bastante satisfatória.

A fim de obter uma mais perfeita noção da distribuição da degenerescência no NRT elaborei ainda nalgumas experiências, e, quando de cortes feitos no plano transversal (caso GCL 30, fig. 43), um somatório da degenerescência observada em cada corte. Para o efeito sobrepunha os diversos cortes, previamente referenciados para conveniente orientação, e desenhava os contornos dos núcleos, lançando no desenho a correspondente degenerescência. Estes esquemas mostram-se um valioso complemento da usual ilustração da degenerescência em diversos níveis rostro-caudais e dum modo particular quando aquela é escassa.

No estudo da oliva inferior elaborei também um diagrama (Fig. 19) com 12 níveis, representando cortes equidistantes do complexo da oliva inferior e feitos no plano transversal.

De referir que nos desenhos das diferentes experiências ilustrando o NRT, os núcleos pônticos e a oliva inferior, figura a degenerescência observada, correspondendo as linhas onduladas a fibras de passagem, e, os pontos, a degenerescência pré-terminal ou terminal. Foi meu propósito ainda, tornar a densidade do pontuado correspondente à intensidade da degenerescência.

## CAPÍTULO II

### RESULTADOS

#### I — Resenha da Morfologia dos Núcleos Centrais do Cerebelo e das Áreas de Projecção em Estudo

##### A — *Notas sobre a Morfologia dos Núcleos Centrais do Cerebelo*

A morfologia dos núcleos centrais do cerebelo (NCC) tem sido estudada por numerosos autores e dum modo particular a dos núcleos dos mamíferos <sup>43 79 98 100 110 154 155 188 205 218</sup>, que variáveis de espécie para espécie encontram no Homem o estágio maior do seu desenvolvimento <sup>98</sup>. Aí adquire proeminência particular o núcleo lateral, designado por núcleo dentado ou oliva cerebelosa, enquanto o núcleo interpósito nas suas divisões anterior e posterior, encontra representação nos reduzidos núcleos emboliforme e globoso, respectivamente. O núcleo medial, por sua vez, corresponde ao núcleo fastigial ou do tecto.

Classicamente, os núcleos do cerebelo são objecto de duas grandes subdivisões. Uma, proposta por Brunner <sup>43</sup>, no sentido medio-lateral, distingue um núcleo medial (NM), um núcleo interpósito (NI) e um núcleo lateral (NL). A outra, proposta por Weidenreich <sup>218</sup>, no sentido rostro-caudal e posteriormente modificada por Ogawa <sup>154</sup>, distingue 4 núcleos — o núcleo medial e o núcleo interpósito posterior (NIP) formando o grupo postero-medial e o núcleo interpósito anterior (NIA) e o núcleo lateral, constituindo o grupo rostro-lateral.

Modernamente, a subdivisão rostro-caudal de Weidenreich-Ogawa é geralmente aceite <sup>27 28 32 54 55 56 79 204 205</sup> tendo os trabalhos de Korneliussen e Jansen <sup>113</sup> sobre a morfogénese dos núcleos do cerebelo nos Cetáceos, contribuído para o reforço da sua aceitação.

Os critérios que presidem à subdivisão em diversos núcleos, assentam não só na topografia mas igualmente na citomieloarquitectura,

desenvolvimento ontogénico e conexões aferentes e eferentes <sup>79</sup>. Antes de me referir detalhadamente à topografia e citomieloarquitectura, julgo útil algumas considerações referentes ao critério de subdivisão baseado nas conexões aferentes e eferentes dos NCC e no desenvolvimento ontogénico dos referidos núcleos.

O critério baseado nas conexões aferentes e eferentes constitui um dos processos válidos para a subdivisão da massa nuclear do cerebelo, embora encontre grandes dificuldades decorrentes do insuficiente conhecimento que infelizmente ainda existe em tais matérias.

Jansen e Brodal <sup>100</sup> dividiram o cerebelo em três zonas longitudinais, num estudo das projecções córtico-nucleares com o método de Marchi. Descreveram no córtex do cerebelo as zonas medial, intermédia e lateral que projectavam para o núcleo medial e núcleos vestibulares, núcleo interpósito, e, núcleo lateral, respectivamente. Estudos posteriores das projecções córtico-nucleares, com métodos de impregnação pela prata <sup>66 205 215</sup>, confirmaram a ideia duma projecção zonal longitudinal embora dum modo mais complexo que o conceito inicialmente proposto. Assim, Walberg e Jansen <sup>215</sup> adoptam a divisão de Weidenreich-Ogawa, distinguindo no núcleo interpósito duas subdivisões, o núcleo interpósito anterior e o núcleo interpósito posterior, conforme já anteriormente proposto por Flood e Jansen <sup>79</sup>. Voogd <sup>205</sup> baseando-se nos resultados das projecções córtico-nucleares bem como no agrupamento das fibras eferentes no pedúnculo cerebeloso superior, adopta uma subdivisão particular dos núcleos, perfilhando também a divisão de Weidenreich-Ogawa. Para ele, o NIA, juntamente com a parte dorsal do NL, formaria um todo único (Lc-NIA), morfofuncionalmente independente, tornando-se até secundário o limite entre o NIA e o NL. Por sua vez, o NL é dividido em duas porções: uma situada rostroventralmente em relação ao hilo e dorsal ao pedúnculo do flóculo, de forma circular em corte, a sua «pars rotunda» (Lr) e uma outra caudal e dorsal, a «pars convexa» (Lc) que se funde medialmente com o NIA como já foi referido.

Esta subdivisão dos NCC estaria de acordo com uma organização longitudinal multi-zonal do córtex do cerebelo formulada por Voogd <sup>205</sup> e segundo a qual distingue no lobo anterior 4 zonas: a que projecta para o núcleo medial (zona A), para o núcleo vestibular lateral (zona B), para o núcleo interpósito anterior (zona C) e para

a «pars rotunda» do núcleo lateral (zona D). Nos hemisférios, cada lóbulo projectava para o NIP, Lc-NIA e Lr, originando-se as fibras, para cada uma dessas sub-divisões, de três individualizadas zonas de projecção a todo o comprimento das circunvoluções cerebelosas. A zona medial (B') estava associada ao NIP; a zona central (C') com Lc-NIA e a zona lateral (D') com Lr.

No critério de subdivisão dos NCC, segundo o desenvolvimento ontogénico, são de destacar os trabalhos de Korneliussen e Jansen <sup>113</sup> e de Korneliussen <sup>109-112</sup> nos núcleos do cerebelo dos Cetáceos e do Rato, que confirmaram, como atrás foi dito, o conceito da subdivisão rostro-caudal de Weidenreich-Ogawa. A divisão do núcleo interpósito, em duas partes, foi consubstanciada na origem diferente das suas subdivisões (núcleo interpósito anterior e núcleo interpósito posterior), em duas massas celulares independentes <sup>113</sup>. O enorme desenvolvimento do NIP, característico nesses mamíferos, estaria relacionado, segundo os mesmos autores, com o grande tamanho do parafloculo, uma vez que este projecta em grande parte para o NIP <sup>66 100 205 215</sup>. Por outro lado, trabalhos de Korneliussen <sup>109 111 112</sup> sobre a corticogénese, favorecem uma divisão do córtex dum hemisférico em quatro zonas longitudinais principais relacionadas com correspondentes divisões dos núcleos centrais. A zona medial estaria relacionada com o NM; a zona intermédia medial com o NIA; a zona intermédia lateral com o NIP e a zona lateral com o NL.

No presente estudo, considero os núcleos do cerebelo do Gato divididos em 4 partes, distinguindo conforme Flood e Jansen <sup>79</sup>, os núcleos medial, interpósito anterior, interpósito posterior e lateral. Na enumeração de alguns lóbulos do córtex do cerebelo, sigo a descrição de Larsell <sup>120</sup>.

O contorno dos diversos núcleos, feito por feixes de fibras e espaços vazios de células, é nalguns locais nítido, enquanto noutros é já difícil a individualização das diversas divisões. Como o aspecto dos núcleos é diferente, conforme o plano em que são observados, afigura-se de grande vantagem a análise dos mesmos em cortes seriados nos diferentes planos, transversal, horizontal e sagital, associado a uma visão de conjunto obtida através dum modelo, muito útil numa perspetivação tridimensional.

A fig. 8 é um diagrama dos núcleos do cerebelo a partir de cortes equidistantes feitos nos planos transversal, horizontal e sagital, da esquerda para a direita, respectivamente. Se dum modo geral o NM é facilmente individualizável, a delimitação do NIP do NIA e deste do NL oferece já consideráveis dificuldades.

Em séries transversais o NM identifica-se com facilidade, embora haja alguns agregados de células entre ele e o NIA e dum modo mais marcado entre o NM e o NIP. A separação destes últimos núcleos é feita dum modo arbitrário por uma linha que passa pelo ponto mais estreito entre os dois núcleos. Já no que respeita à separação entre o NIP e o NIA e entre este e o NL, as dificuldades são consideráveis.

Quando da utilização de cortes no plano horizontal e sagital, a individualização dos dois núcleos interpósitos é mais fácil, embora permaneça difícil o estabelecer da transição entre o NIA e o NL cujos respectivos limites variam segundo os autores<sup>27 28 32 55 79 205</sup>.

Na Fig. 9 vêem-se microfotografias de cortes dos núcleos do cerebelo do Gato utilizados na elaboração do diagrama da fig. 8 e feitos no plano transversal (a), sagital (b) e horizontal (c). Os dois primeiros corados pela tionina e o outro pela coloração miélnica de Woelcke. Em (d) — ampliação da área limitada em (c) —, nota-se a presença de numerosos feixes de fibras intra-nucleares na metade rostral do NIA.

Para um mais perfeito esclarecimento da morfologia dos NCC, contribuirá igualmente dum modo importante a reconstrução tridimensional dos núcleos, traduzida no modelo, já referido em Material e Métodos.

A Fig. 10 mostra esse modelo dos núcleos de um hemisfério do cerebelo do Gato, numa vista de frente (A) e numa vista oblíqua de cima e de frente (B) que passo a comentar.

Considerado no seu todo, o NM tem uma forma piramidal, de vértice superior e base triangular. O NIA de forma aproximadamente cilíndrica, prolonga-se caudolateralmente pela metade dorsal do NL, apresentando-se a sua face inferior fortemente escavada. O NIP tem a forma dum ovóide com o eixo maior oblíquo de cima para baixo e de dentro para fora. É de tamanho inferior ao do NIA, mas estende-se mais ventralmente do que aquele núcleo. O NL apresenta uma forma cónica, de base inferior, lembrando grosseiramente um «almude». De referir, ainda, a interpenetração dos núcleos interpósitos, bem

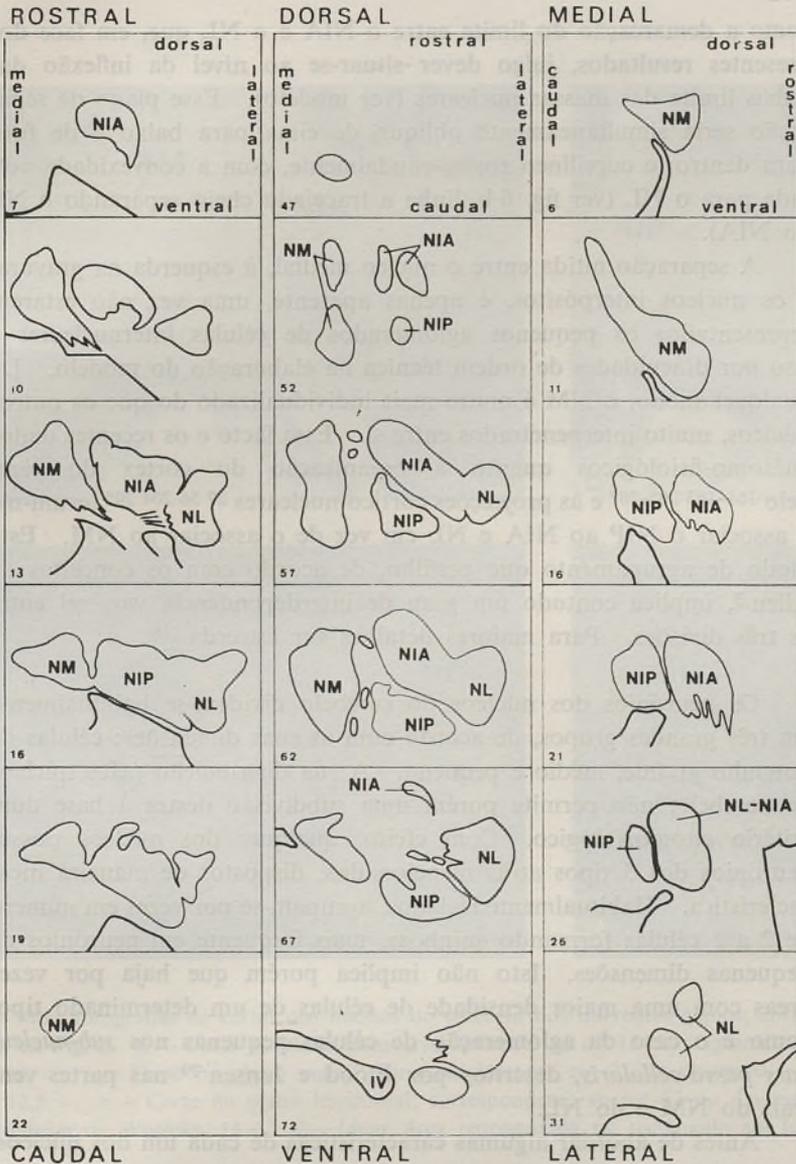


FIG. 8 — Diagrama dos núcleos do cerebelo, nos planos transversal, horizontal e sagital, da esquerda para a direita, respectivamente.

como a demarcação do limite entre o NIA e o NL que, em face dos presentes resultados, julgo dever situar-se ao nível da inflexão das linhas limite das massas nucleares (ver modelo). Esse plano de separação seria simultaneamente oblíquo de cima para baixo e de fora para dentro, e curvilíneo rostro-caudalmente, com a convexidade voltada para o NL (ver fig. 6 b, linha a tracejado cheio separando o NL do NIA).

A separação nítida entre o núcleo medial, à esquerda na gravura, e os núcleos interpósitos, é apenas aparente, uma vez não estarem representados os pequenos aglomerados de células internucleares e isso por dificuldades de ordem técnica na elaboração do modelo. De qualquer modo, o NM é muito mais individualizado do que os outros núcleos, muito interpenetrados entre si. Esse facto e os recentes dados anátomo-fisiológicos quanto à organização do córtex do cerebello <sup>161-163 205-207</sup> e às projecções córtico-nucleares <sup>27 56 204 205</sup> levam-me a associar o NIP ao NIA e NL em vez de o associar ao NM. Este modo de agrupamento que perfilho, de acordo com os conceitos de Allen <sup>3</sup>, implica contudo um grau de interdependência variável entre as três divisões. Para maiores detalhes ver Lacerda <sup>118</sup>.

Os neurónios dos núcleos do cerebello dividem-se habitualmente em três grandes grupos, de acordo com as suas dimensões: células de tamanho grande, médio e pequeno. A sua distribuição pelos núcleos do cerebello, não permite porém uma subdivisão destes à base dum critério citomorfológico. Com efeito, qualquer dos núcleos possui neurónios dos 3 tipos atrás mencionados, dispostos de maneira incaracterística. Habitualmente isolados, agrupam-se por vezes em número de 2 a 5 células formando «ninhos», mais frequente em neurónios de pequenas dimensões. Isto não implica porém que haja por vezes áreas com uma maior densidade de células de um determinado tipo, como é o caso da aglomeração de células pequenas nos *sub-nucleus pars parvo-cellularis*, descritos por Flood e Jansen <sup>79</sup> nas partes ventrais do NM e do NL.

Antes de abordar algumas características de cada um dos núcleos, passo a descrever os diferentes tipos de neurónios. Assim, quando objecto de coloração citológica pelo método de Nissl, encontram-se algumas diferenças para além da variação no tamanho.

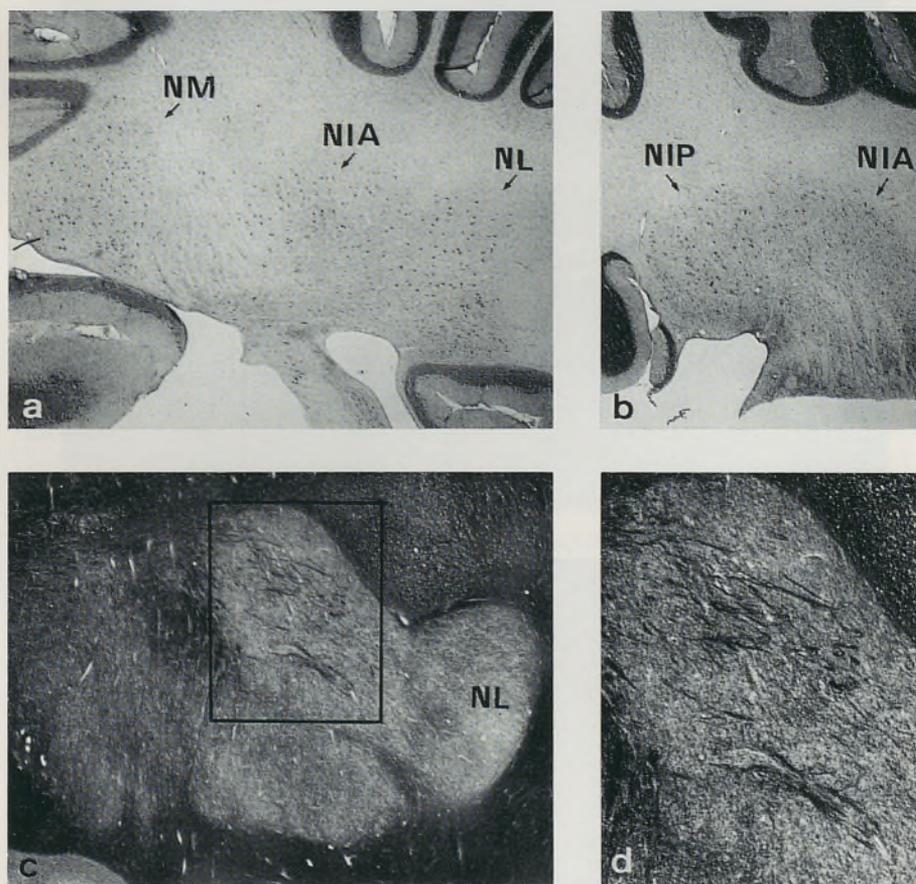


FIG. 9 — Microfotografias de cortes dos núcleos do cerebelo nos diferentes planos, correspondentes ao diagrama da Fig. 8. *a* — Corte no plano transversal referente ao n.º 13 do diagrama. Coloração pela tionina, 14 ×. *b* — Corte no plano sagital, correspondente ao n.º 21 do diagrama. Coloração pela tionina, 12,5 ×. *c* — Corte no plano horizontal, correspondente ao n.º 62 do diagrama. Coloração mielínica de Woelcke, 14 ×. *d* — Idem, área representada no rectângulo em (c), 20 ×.

A



B

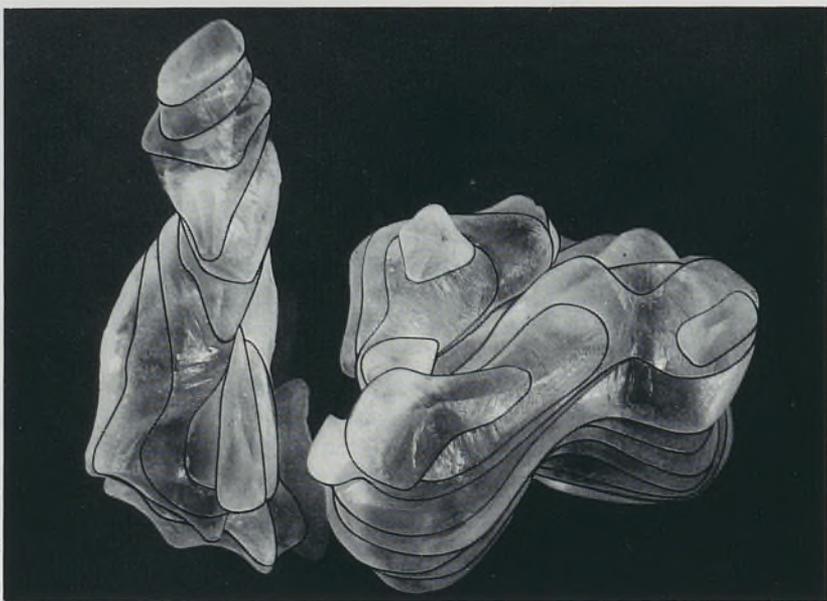


FIG. 10 — Modelo dos núcleos centrais do hemisfério cerebeloso esquerdo. *A* — vista de frente.  
*B* — vista oblíqua de cima e de frente.

As células de tamanho grande, de forma poligonal ou estrelada, com diâmetros ultrapassando por vezes os 45  $\mu\text{m}$ , coram fortemente pela tionina e possuem um núcleo central, bem como abundantes corpos de Nissl.

As células de tamanho médio, menores que as anteriores, têm diâmetros entre 25-45  $\mu\text{m}$ , coram menos intensamente e têm corpos de Nissl mais finos.

As células de tamanho pequeno, de forma alongada e fusiforme, com diâmetro entre 15-25  $\mu\text{m}$ , têm um núcleo de grande diâmetro, em relação ao corpo celular, são muito mais pálidas e os corpos de Nissl estão quase ausentes.

Numerosos exemplos dos diferentes tipos de células encontram-se nas figuras 11 e 12, referentes à tipologia neuronal nos NCC. Resultados concordantes foram obtidos em material Golgi, nos recentes estudos sobre os núcleos do cerebelo, realizados por Matsushita e Iwahori<sup>135-137</sup>. Estes autores descrevem também três diferentes tipos de células nervosas em cada um dos núcleos, acentuando a ausência de especificidade dos diferentes tipos de neurónios, para um determinado núcleo. De referir contudo que Sotelo e Angaut<sup>191</sup>, baseados em dados de microscopia electrónica, só reconhecem dois tipos de células, uma vez as células grandes e as de tamanho médio exibirem as mesmas características citológicas. Assim, entendem dever apenas distinguir-se dois tipos de neurónios: os grandes, com diâmetros de 25-50  $\mu\text{m}$  e os pequenos entre 15-25  $\mu\text{m}$ .

Na figura 11 estão representados diferentes neurónios pertencentes ao núcleo medial. Em (a) podem observar-se neurónios de tamanho pequeno, agrupados ventralmente, na área designada por Flood e Jansen *sub-nucleus medialis pars parvo-cellularis*. A morfologia destes neurónios contrasta nitidamente com os situados fora dessa área, de tamanho maior e pertencentes ao mesmo corte (b). A maioria dos neurónios do NM são células de tamanho médio que se distribuem por todo o núcleo. Neurónios de grandes dimensões observam-se mais na parte rostral e medial do núcleo. Em (c) figuram em grande ampliação dois neurónios fortemente corados, neles se distinguindo um núcleo com nucléolo central e abundantes corpos de Nissl. Em (d) veêm-se neurónios de grandes dimensões que observei na parte dorso-medial do NM. Embora não com muita frequência,

observa-se ainda na parte dorso-caudal um agrupamento peculiar de neurónios geralmente de tamanho pequeno, formando círculos, como se vê em (e).

A análise citológica dos restantes núcleos, mostra as características já referidas. Todos eles possuem os três tipos de neurónios que foram descritos. Na fig. 12 (a) e (b) figuram neurónios do NIA, a maioria dos quais são de tamanho médio, com corpos celulares poligonais e especialmente fusiformes. Na fig. 13 (a) e (b) figuram neurónios do NIP onde há um predomínio de células de grandes dimensões, embora também se encontrem distribuídas pelo núcleo, numerosas células de médias dimensões. As células pequenas ocupam sobretudo os níveis ventrais. Na fig. 14 (a) e (b) figuram neurónios do NL. As células de grandes dimensões predominam mais na parte rostral do núcleo enquanto as de médias dimensões se situam mais na parte caudal. As células pequenas, de forma oval ou fusiforme, agrupam-se na parte ventral, numa área referida por Flood e Jansen como o *sub-nucleus lateralis parvo-cellularis*. De referir ainda, a presença de neurónios de reduzidas dimensões (fig. 14 c) na parte média e ventral do núcleo, estando aparentemente rodeados por numerosos feixes de fibras que se dirigem ao hilo do pedúnculo cerebeloso superior, o que é confirmado em cortes com colorações mielínicas.

O estudo da mieloarquitetura, feito à base de métodos com afinidade para as bainhas mielínicas, tem interesse para o estabelecer dos limites periféricos das massas nucleares, constituindo um complemento valioso dos métodos citológicos de Nissl, habitualmente usados. Infelizmente, é por vezes deficiente no estabelecer dos limites entre algumas divisões, além de a intrincada rede de fibras, observada nas colorações mielínicas (fig. 9, c e d), tornar impossível um estudo sistemático do trajecto das mesmas, apenas permitindo um referenciar de feixes mais importantes.

Um marcado contingente de fibras situa-se na porção rostral, separando o NM do NIA. O limite entre o NIA e o NIP mais fácil de apreciar quando de cortes no plano horizontal, é bastante nítido quando utilizado este tipo de coloração. O estudo combinado de cortes corados pelos métodos de Nissl e de Woelcke revela-se nalgumas ocasiões de grande utilidade, nomeadamente para a distinção entre o NIA e o NL.

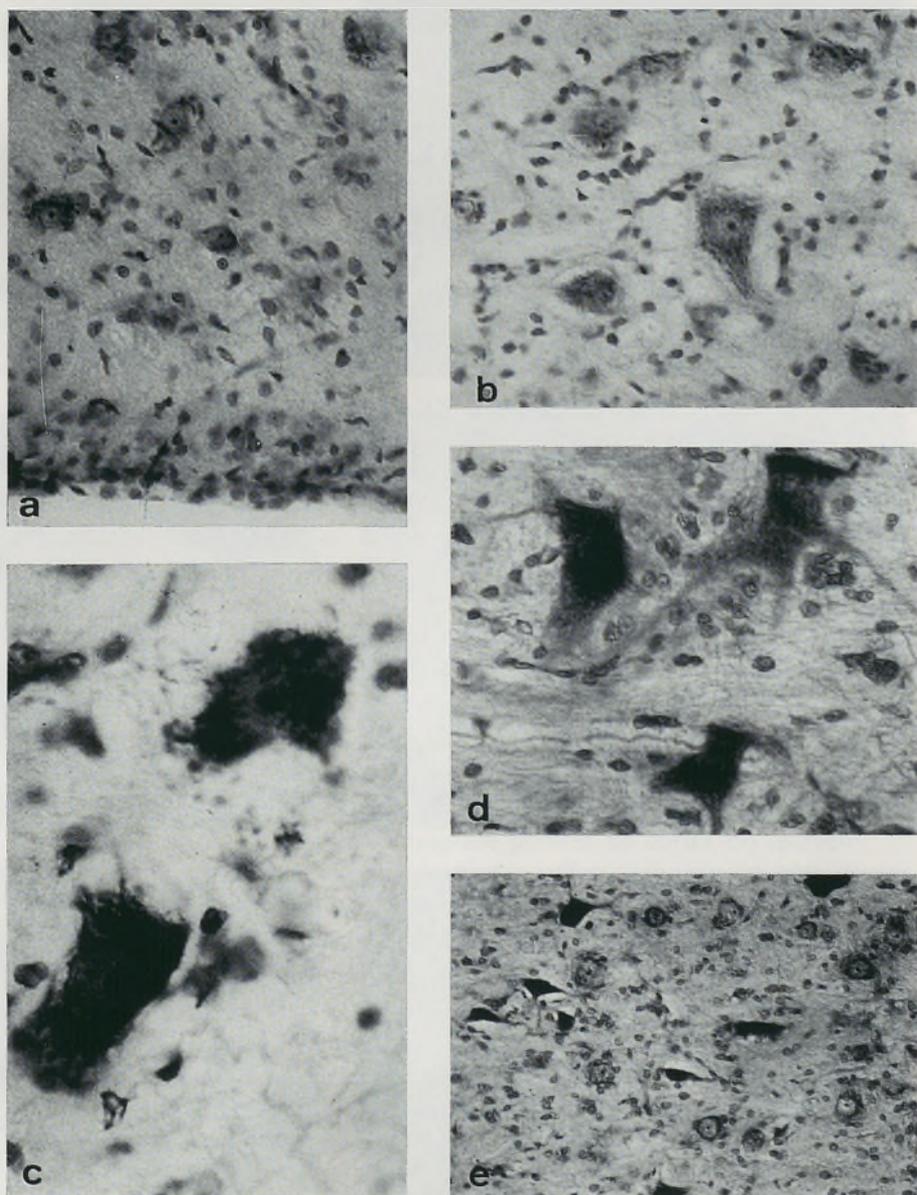
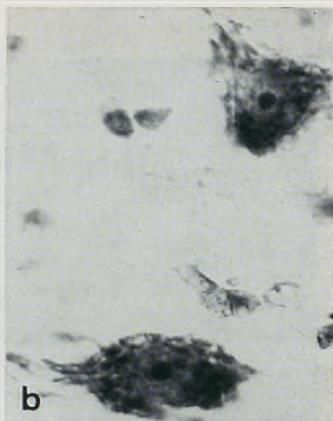
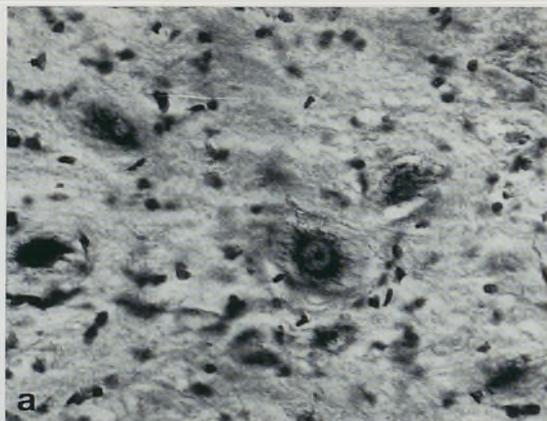
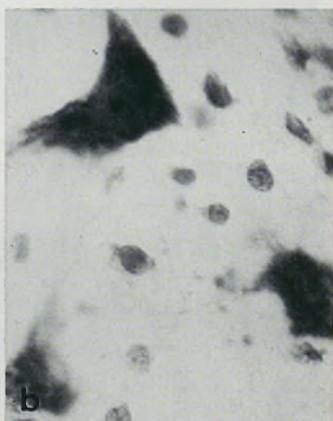
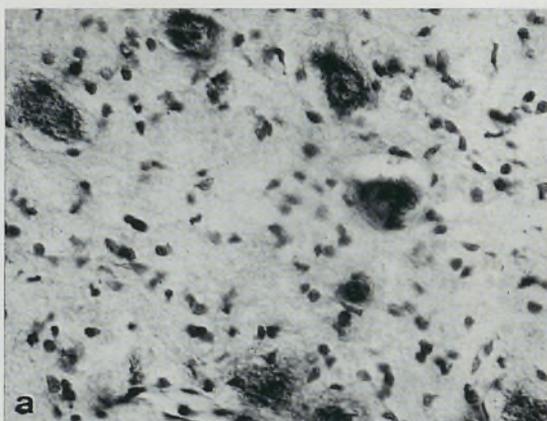


FIG. 11 — Neurónios do NM, corados pela tionina. *a* — células pequenas pertencentes ao «sub-nucleus medialis pars parvocellularis», 300 ×. *b, c* — células de tamanho médio e grande, pertencentes à porção caudal do NM, *b* 300 ×, *c* 750 ×. *d* — células de grande tamanho na parte dorso-medial do NM, 500 ×. *e* — neurónios agrupados, formando círculos, 150 ×.

12



13



14

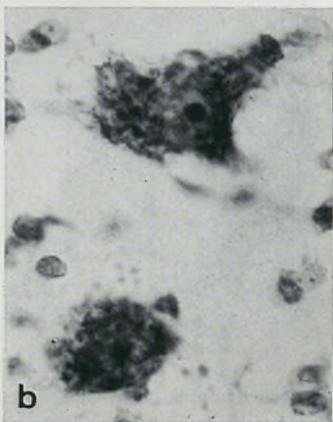
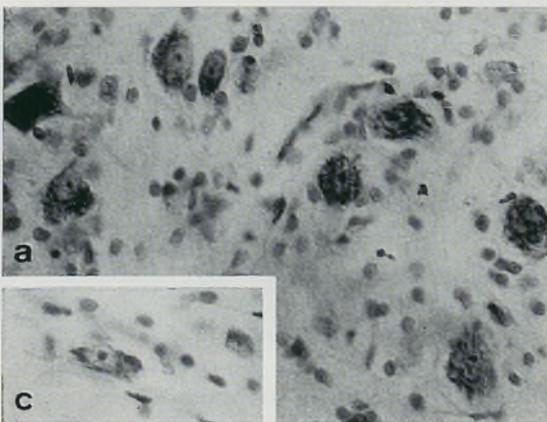


FIG. 12 a 14 — Neurónios do NIA, do NIP e do NL. Coloração pela tionina. 12 — neurónios do NIA a 350  $\times$ , b 750  $\times$ . 13 — neurónios do NIP, a 350  $\times$ , b 750  $\times$ . 14 — neurónios do NL, a, c 350  $\times$ , b 750  $\times$ .

Nas colorações mielínicas observa-se ainda com grande nitidez a origem dos contingentes de fibras ao nível do hilo do pedúnculo cerebeloso superior, bem como feixes de fibras de direcção oblíqua, orientados de diante para trás e de dentro para fora, na metade rostral do NIA.

Sob o ponto de vista ultra-estrutural, trabalhos recentes de Sotelo e Angaut<sup>191</sup> vieram juntar-se às observações feitas por Eager<sup>68</sup>. Segundo aqueles autores, o soma dos grandes neurónios está recoberto em grande extensão por botões terminais, ao contrário dos pequenos neurónios que possuem muito poucas sinapses axo-somáticas. Sinapses axo-axónicas seriam mais raras, excepto as verificadas na emergência ou na porção inicial do axónio. Ainda segundo Angaut e Sotelo<sup>7</sup>, os pequenos neurónios, além de receberem alguns botões terminais, estariam em íntimo contacto com oligodendrócitos satélites, prolongamentos astrocitários e fibras mielinizadas. A estrutura morfo-funcional dos núcleos do cerebelo continua porém com alguns pontos por esclarecer.

Sob o ponto de vista funcional, trabalhos de Ito e colaboradores<sup>94-96</sup> sugeriram que os axónios das células de Purkinge exercem um controle inibitório sobre as células dos núcleos centrais. Do mesmo modo, há igualmente sugestão<sup>107 200</sup> de haver importantes fontes de impulsos excitatórios para os núcleos do cerebelo.

Assumem assim particular importância os sistemas de fibras aferentes dos NCC. O maior contingente provém do córtex do cerebelo através dos axónios das células de Purkinge<sup>27 50 51 56 66 67 85 100 201 204 205 215</sup>, constituindo as projecções córtico-nucleares. Fibras de origem extracerebelosa, às quais se atribui uma provável acção excitatória, estão também referidas na literatura, particularmente da oliva inferior<sup>23 133 207</sup> e ainda da espinhal-medula<sup>71 97 134</sup>, dos núcleos pânticos<sup>200</sup>, do núcleo vermelho<sup>29 55 92</sup>, do núcleo reticular lateral<sup>107</sup> e provavelmente dos núcleos vestibulares<sup>30</sup>. Parte destas fibras consistiriam em colaterais dos diferentes sistemas de fibras aferentes do córtex do cerebelo, conforme afirmado por Szentágothai<sup>194</sup>, utilizando o método de Nauta, e, que foi confirmado nos estudos de Matsushita e Iwahori<sup>137</sup> com o método de Golgi.

B — *Notas sobre a Morfologia do Núcleo Reticular do Tecto Pôntico — NRT*

O núcleo reticular do tecto pôntico de Bechterew, em abreviatura designado por NRT, foi descrito pela primeira vez por Bechterew<sup>16 17</sup>. Também foi designado por núcleo papilionáceo por Meessen e Olszewski<sup>138</sup> e Olszewski e Baxter<sup>158</sup>, em razão da sua forma semelhante a uma borboleta. Berman<sup>20</sup> distingue duas porções: uma divisão central e uma divisão peri-central rodeando rostrolateralmente a anterior. Embora fazendo parte da substância reticular considera-se como núcleo específico atendendo à sua citomorfologia, não deixando porém de possuir uma estrutura reticular e de se lhe atribuírem funções integradoras.

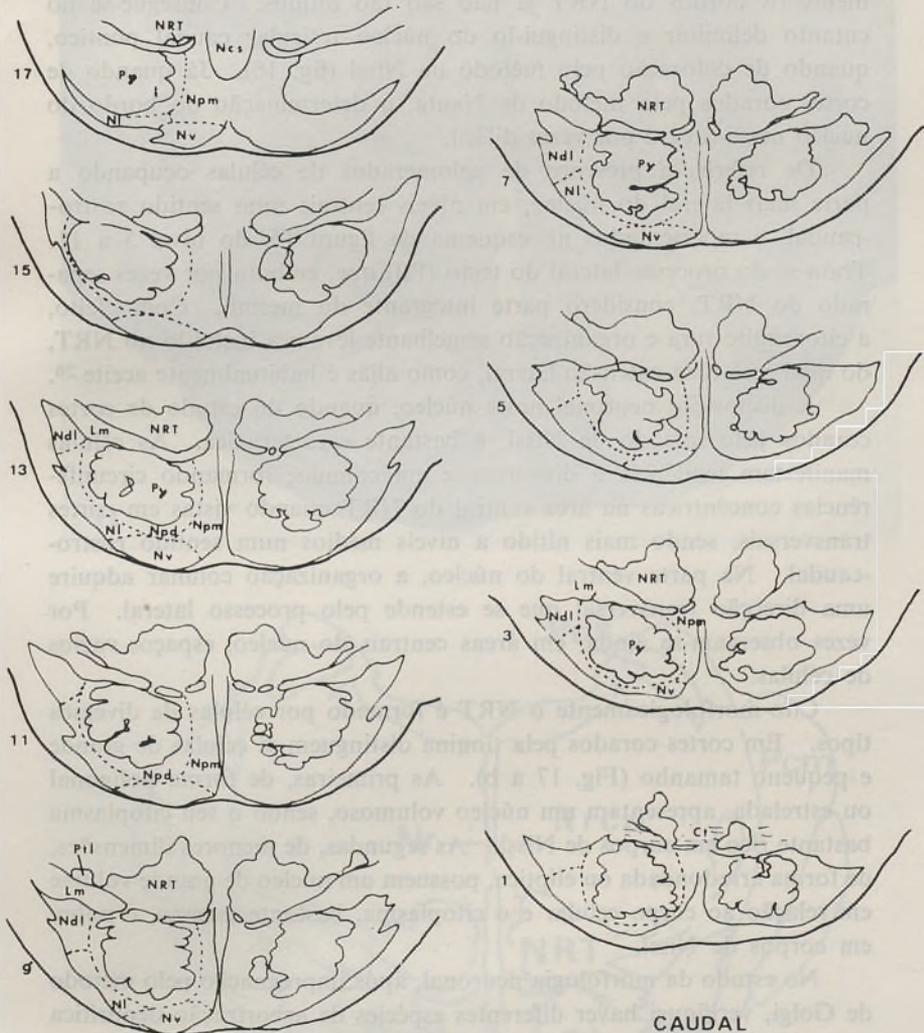
O facto de enviar todos os seus eferentes para o cerebelo confere-lhe um significado particular, constituindo, com o núcleo reticular lateral e o núcleo reticular paramediano, os núcleos reticulares pré-cerebelosos. Importância especial lhe advém igualmente de ser um núcleo intercalar nas vias cerebrocerebelosas que encontram ainda, nos núcleos pônticos e na oliva inferior, outros dois centros de passagem. Por fim, mercê do poderoso contingente de fibras aferentes dos NCC, tem um importante papel no circuito cerebelo-retículo-cerebelo e dum modo geral nos mecanismos cerebelosos.

O núcleo situa-se na protuberância e ocupa uma posição imediatamente dorsal ao lemnisco medial (fita de Reil mediana) bem como aos núcleos pônticos propriamente ditos. Acompanha porém a substância cinzenta pôntica, unicamente nos seus dois terços caudais.

Rostralmente, encontra-se na vizinhança do núcleo central superior, enquanto caudalmente as suas células se perdem no entrançado das fibras do corpo trapezóide. Com bastante frequência, agregados de células unem o NRT aos núcleos pônticos, ocupando espaços deixados vazios pelas fibras do lemnisco medial.

A fig. 15 representa um diagrama do NRT e dos núcleos pônticos, formado por desenhos de cortes equidistantes da protuberância do Gato, corados pela tionina e feitos no plano transversal. Os seus limites são bem definidos ventral e medialmente, embora nalguns locais se confundam com os dos núcleos do rafe. Dorsal e lateral-

ROSTRAL



CAUDAL

FIG. 15 — Diagrama do NRT e dos núcleos pânticos propriamente ditos, em desenhos de cortes equidistantes no plano transversal. As linhas tracejadas estabelecem a subdivisão dos núcleos pânticos segundo Brodal e Jansen (1946). Ver legendas no texto e na lista das abreviaturas.

mente os bordos do NRT já não são tão nítidos. Consegue-se no entanto delimitar e distingui-lo do núcleo reticular caudal pôntico, quando de coloração pelo método de Nissl (fig. 16). Já quando de cortes corados pelo método de Nauta, a determinação do bordo do núcleo nessa área é por vezes difícil.

De referir, a presença de aglomerados de células ocupando a parte mais lateral do núcleo, em níveis centrais num sentido rostro-caudal, e representados no esquema da figura 15, do nível 5 a 11. Trata-se do processo lateral do tecto (Ptl) que, embora por vezes separado do NRT, considero parte integrante do mesmo. Com efeito, a citoarquitettura e organização semelhante levam a inclui-lo no NRT, do qual será uma extensão lateral, como aliás é habitualmente aceite <sup>26</sup>.

A disposição neuronal neste núcleo, quando do estudo de cortes corados pelo método de Nissl, é bastante característica. As células manifestam tendência a disporem-se em colunas, formando circunferências concêntricas na área central do NRT quando vistas em cortes transversais, sendo mais nítido a níveis médios num sentido rostro-caudal. Na parte ventral do núcleo, a organização colunar adquire uma direcção transversal que se estende pelo processo lateral. Por vezes observam-se ainda, em áreas centrais do núcleo, espaços vazios de células.

Cito-morfológicamente o NRT é formado por células de diversos tipos. Em cortes corados pela tionina distinguem-se células de grande e pequeno tamanho (Fig. 17 a b). As primeiras, de forma poligonal ou estrelada, apresentam um núcleo volumoso, sendo o seu citoplasma bastante rico em corpos de Nissl. As segundas, de menores dimensões, de forma arredondada ou elíptica, possuem um núcleo de grande volume em relação ao corpo celular e o citoplasma, bastante escasso, é pobre em corpos de Nissl.

No estudo da morfologia neuronal, após impregnação pelo método de Golgi, verifiquei haver diferentes espécies de arborização dendrítica que representei na fig. 17 c). Uns neurónios, do tipo A, apresentam uma abundante árvore dendrítica de tipo alodendrítico e são considerados como células específicas. Do corpo celular partem numerosas dendrites que ora se bifurcam rapidamente ora permanecem indivisas, diminuindo progressivamente de calibre. Estes neurónios possuem numerosas espinhas dendríticas, incluindo as dendrites proximais e soma

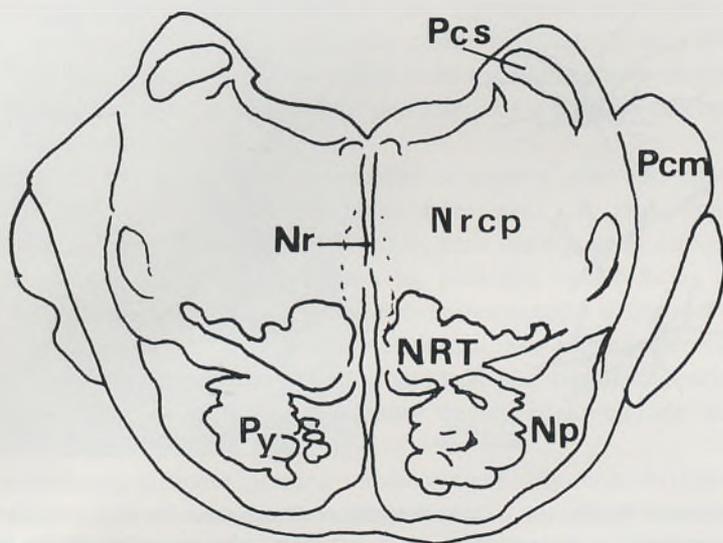
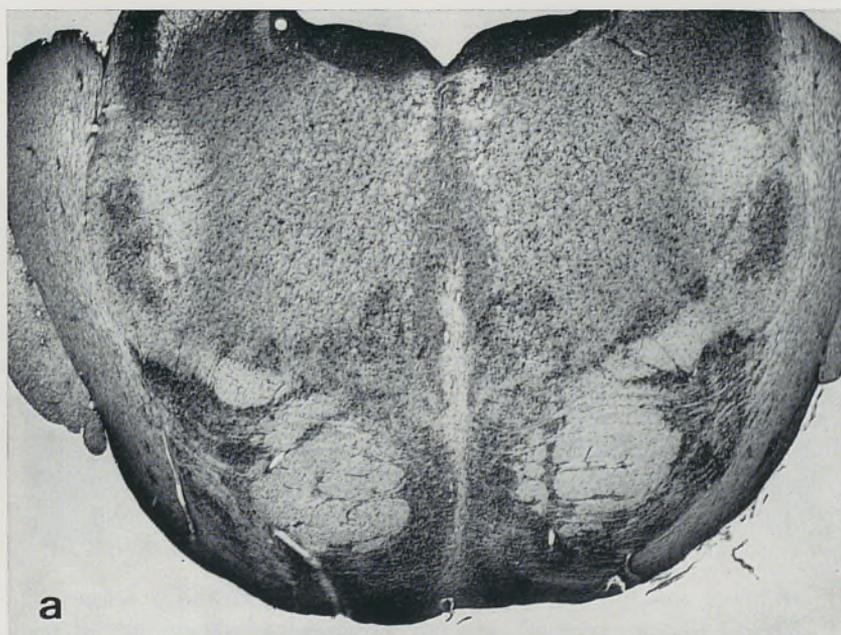


FIG. 16 — Microfotografia dum corte da protuberância, no plano transversal, vendo-se o NRT e os núcleos pônticos propriamente ditos. *a* — Coloração pela tionina, 12  $\times$ . *b* — desenho esquemático do mesmo corte. O lado direito da microfotografia corresponde ao lado esquerdo do esquema. Ver legenda na lista das abreviaturas.

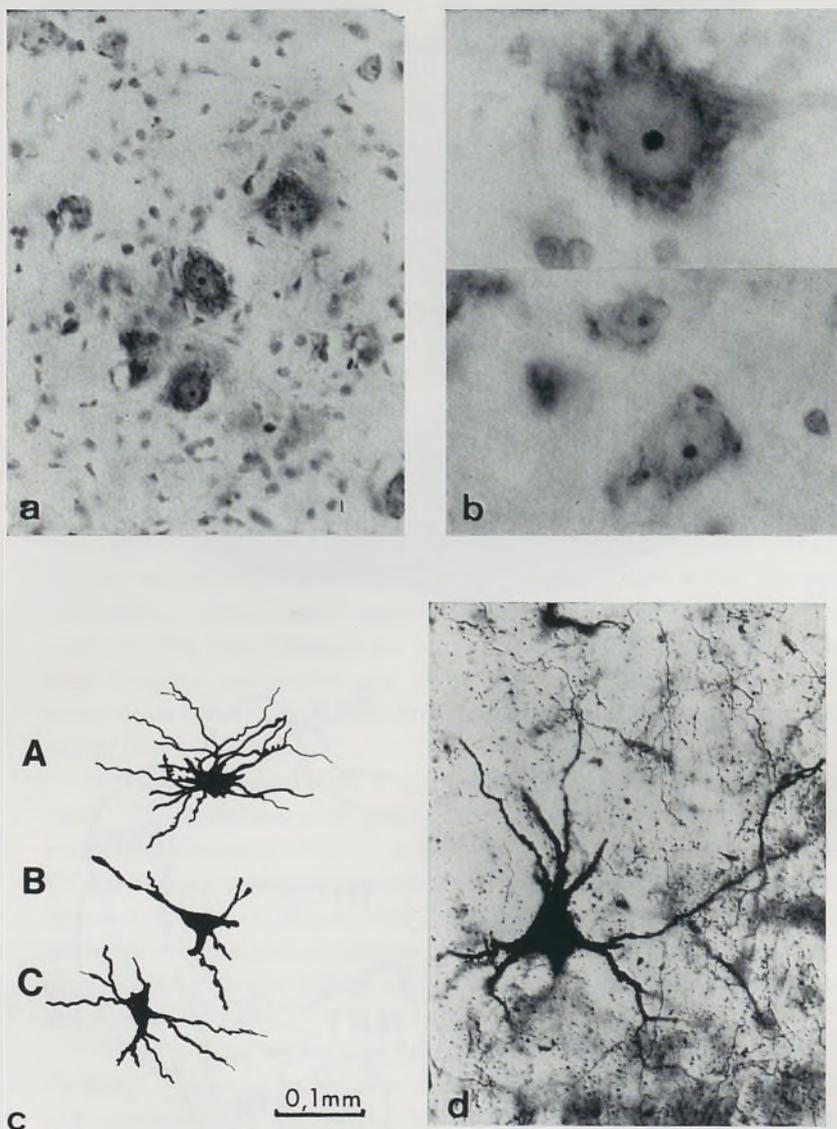


FIG. 17 — Neurónios do NRT. *a.b.* — Microfotografias de neurónios corados pela tionina, a  $300\times$ ,  $b\ 750\times$ . *c* — diferentes tipos de neurónios — A, B e C, observados em cortes corados pelo método de Golgi rápido e desenhados em câmara clara. Desenhos exactos. *d* — microfotografia dum neurónio tipo C, corado pelo método de Golgi rápido,  $250\times$ .

donde parte um fino axónio. Outros neurónios, do tipo B, apresentam dendrites longas e pouco ramificadas, lembrando células do tipo reticular ou isodendrítico. Por fim encontrei ainda neurónios ocupando um lugar de transição entre os dois grupos atrás referidos, e que incluo num tipo C. A fig. 17 d mostra um neurónio do último grupo, corado pelo método de Golgi rápido, de um gatinho com 3 semanas de vida.

De referir ainda que a histogénese do NRT difere da dos núcleos pânticos propriamente ditos. Assim, estes núcleos desenvolvem-se a partir do lábio rômboico enquanto o NRT se desenvolve a partir da placa basal ependimária primitiva<sup>196</sup>.

#### *C — Notas sobre a Morfologia dos Núcleos Pânticos Propriamente Ditos*

Os núcleos pânticos propriamente ditos (Np), situados na parte ventral da protuberância, envolvem as fibras cortico-espinhais e corticopânticas, estando separados da vizinha formação reticular pelo lemnisco medial que os limita dorsalmente. Recebendo, entre outras, uma extensa e organizada projecção do córtex cerebral, os seus eferentes dirigem-se para o cerebelo, constituindo assim um muito importante núcleo intercalar na transmissão dos impulsos do córtex cerebral para o cerebelo.

Na fig. 15 encontram-se representados os núcleos pânticos, vistos em cortes equidistantes feitos no plano transversal. A parte mais rostral dos mesmos núcleos não foi incluída, uma vez não estar directamente relacionada com o presente estudo, pois não recebe fibras de origem cerebelosa. As linhas a tracejado representando o limite das diversas subdivisões bem como a nomenclatura, são segundo Brodal e Jansen<sup>31</sup>. Importa referir que os contornos são puramente arbitrários, não correspondendo a diferenças encontradas segundo um critério citomorfológico.

A substância cinzenta pântica imediatamente adjacente às fibras córtico-espinhais e córtico-pânticas (Py) forma o núcleo peduncular (Npd). Medialmente, entre este núcleo e a linha mediana, situa-se o núcleo paramediano (N pm). Ventralmente, situa-se o núcleo ventral (N v) e imediatamente para fora e para cima, o núcleo lateral (Nl).

Este último núcleo não ocupa porém toda a parte lateral da substância cinzenta pôntica. A parte mais lateral e dorsal forma uma divisão própria, designada por núcleo dorsolateral (N dl).

Os neurónios pônticos, quando corados pelo método de Nissl (fig. 18 a), apresentam uma forma poligonal e ovalar, de dimensões variáveis entre 20 a 30  $\mu\text{m}$ . O seu núcleo é de grandes dimensões, bastante corado (fig. 18 b) e o citoplasma possui abundantes corpos de Nissl (fig. 18 c). A maioria dos autores distingue células de tamanho grande, médio e pequeno. Não há porém uma distribuição específica das mesmas, estando misturadas e dispersas por todos os Np, donde o ser puramente arbitrária a subdivisão em diversos núcleos pônticos<sup>31</sup>. Isso porém não invalida que se encontre um predomínio de determinado tipo de células nalguns locais, como é o caso das células de tamanho grande no núcleo peduncular e dorsolateral; das células de tamanho médio nos núcleos paramediano e lateral; das células de tamanho pequeno no núcleo ventral, conforme referido por Brodal e Jansen<sup>31</sup>.

Corados pelo método de Golgi, os neurónios pônticos (fig. 18 d, e) apresentam uma forma característica. O corpo da célula é de forma piriforme ou poligonal, dele partindo dendrites ramificadas habitualmente distribuídas para um só dos lados da célula, encontrando-se outras vezes neurónios bipolares e até com disposição radiada. O axónio não bifurcado, dirige-se transversalmente para o pedúnculo cerebeloso médio.

#### D — *Notas sobre a Morfologia da Oliva Inferior*

A oliva inferior do Gato tem sido objecto da atenção de numerosos morfologistas que nela distinguem diversas subdivisões, sendo habitual designar, o seu conjunto, por complexo da oliva inferior ou bolbar. Trata-se duma massa nuclear situada dorsolateralmente à pirâmide e que envia todos os seus eferentes para o cerebelo através do pedúnculo cerebeloso inferior. A nomenclatura que utilizo para as suas subdivisões é a de Brodal<sup>23</sup>. No esquema da fig. 19 estão representadas as diversas subdivisões do complexo olivar, numa série de cortes equidistantes feitos no plano transversal, representando a fig. 20 o nível 4 do referido esquema. Nelas se distinguem três formações principais e quatro agregados celulares menores.

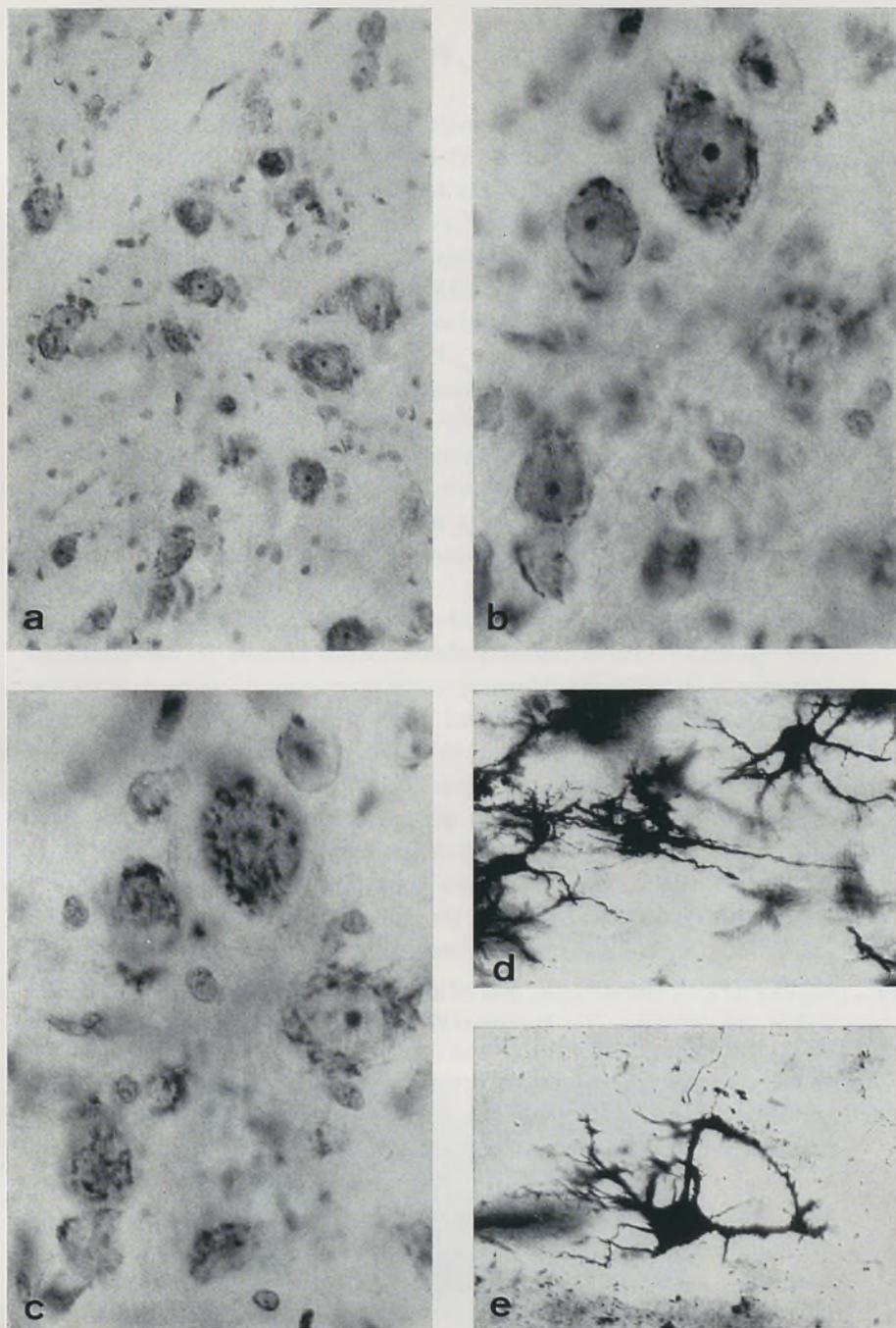


FIG. 18 — Neurónios dos núcleos pânticos. *a* — Diferentes tipos de neurónios. Coloração pela tionina, 300  $\times$ . *b, c* — aspectos do núcleo e do citoplasma de células coradas pela tionina, 750  $\times$ . *d, e* — neurónios corados pelo método de Golgi rápido, 250  $\times$ .

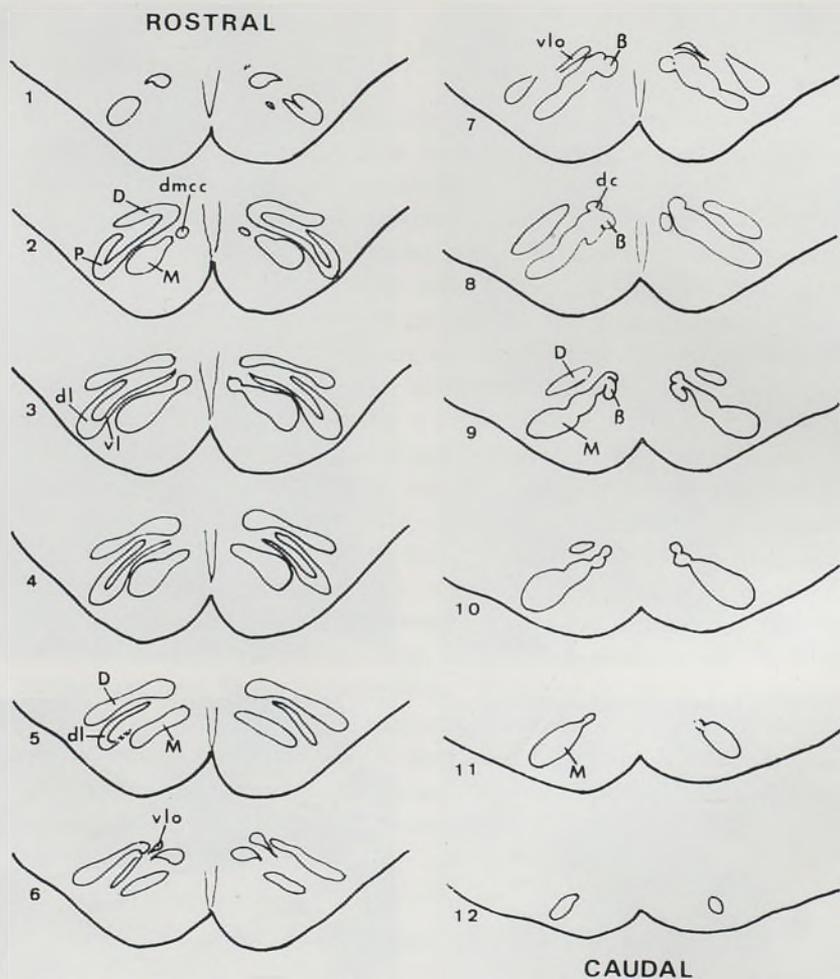


FIG. 19 — Diagrama da oliva inferior, numa série de desenhos de cortes equidistantes no plano transversal. Ver legendas no texto.

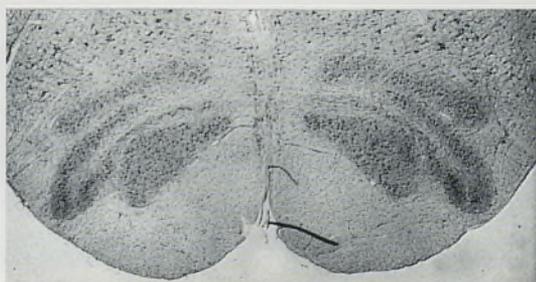


FIG. 20 — Microfotografia dum corte passando pela oliva inferior, correspondente ao nível 4 do diagrama da Fig. 19. Coloração pela tionina, 20 ×.

Entre os primeiros, figuram a oliva principal e as olivas acessórias dorsal e medial. A oliva principal (P) é formada pela lamela dorsal (dl) e a lamela ventral (vl). Fundidas a princípio no polo rostral, afastam-se progressivamente embora permaneçam unidas ventrolateralmente, tendo em cortes transversais a configuração genérica duma ferradura. Enquanto a lamela ventral se une rostralmente à oliva acessória dorsal, a lamela dorsal continua-se caudalmente no prolongamento ventrolateral de Kooy<sup>108</sup>. A oliva acessória dorsal (D) situa-se dorsalmente e une-se dorsomedialmente, na parte rostral, à lamela ventral da oliva principal. A oliva acessória medial (M) é maior do que a dorsal, estando relacionada dorsomedialmente, na parte rostral, com a coluna celular dorsomedial que Brodal considera como um prolongamento dorsal da oliva acessória medial. Caudalmente, o seu bordo dorsomedial continua-se com o capuz dorsal bem como com o núcleo  $\beta$  de Brodal.

Entre os segundos, figura a coluna celular dorso-medial (dmcc) de Mareschal<sup>131</sup> situada dorsomedialmente na porção rostral da oliva acessória medial; o prolongamento ventrolateral (vlo) que continua num sentido caudal, a parte mais caudal da lamela dorsal da oliva principal; o capuz dorsal de Kooy<sup>108</sup> (dc) que mais não é do que um prolongamento caudal do vlo; o núcleo  $\beta$ , agregado celular descrito e individualizado por Brodal<sup>23</sup>, que se une à parte dorsomedial da metade caudal da oliva acessória medial.

Os neurónios da oliva inferior, em cortes corados pelo método de Nissl, apresentam forma poligonal ou piriforme conforme ilustrado na fig. 21 (a) (b), variando as suas dimensões entre 20 a 25  $\mu\text{m}$  de diâmetro para os neurónios maiores e entre 5 a 10  $\mu\text{m}$  para os de menores dimensões. O núcleo, relativamente grande em relação ao corpo celular, tem um nucléolo situado um pouco excêntricamente. No citoplasma, não muito abundante, visualizam-se corpos de Nissl.

É contudo nos estudos utilizando o método de Golgi que a morfologia, delicada e complexa dos neurónios, se evidencia no máximo da sua expressão.

Preciosas descrições são-nos dadas por Cajal<sup>44</sup> que refere uma complexidade crescente da árvore dendrítica, quanto mais o animal em estudo ocupe uma escala superior na classe dos mamíferos. Segundo este autor, a forma das células olivares varia ainda de acordo com

a sua situação. As células que marginam o bordo das lamelas teriam uma forma semilunar ou piriforme, ao contrário das situadas mais no interior das lamelas que seriam estreladas ou poligonais. Além disso, nas primeiras, o corpo celular não emitiria dendrites do lado voltado para fora<sup>44</sup>. Além dos neurónios típicos da oliva inferior, Cajal descreve ainda uma variedade que julga serem células da vizinha substância reticular bolbar, deslocadas e englobadas na oliva. Têm forma alongada, triangular ou fusiforme e localizam-se nos septos que separam as circunvoluções bem como nos bordos periféricos das lamelas olivares, só muito raramente lhes enviando ramificações dendríticas, embora estas possuam por vezes dimensões gigantes<sup>44</sup>. Os trabalhos de Scheibel e Scheibel<sup>185</sup> e os de Scheibel e Scheibel, Walberg e Brodal<sup>186</sup>, constituem porém documentos fundamentais no estudo da tipologia neuronal e do neurópilo na oliva inferior. Nesses trabalhos, três tipos fundamentais de aferentes são descritos: o aferente tufado de Cajal («bushy-afferent»), o aferente de tipo grosso com rosáceas («rosette-bearing heavy afferent») e o aferente com botões, de moderado ou fino calibre («bouton-bearing fiber of moderate or fine caliber»). Scheibel e Scheibel<sup>185</sup> descreveram ainda um quarto tipo semelhante ao último citado, mas com a particularidade de entrar no polo rostral da oliva inferior e ser visível especialmente em cortes sagitais.

Não foram porém encontradas correlações específicas entre os diferentes tipos terminais de aferentes, e, os locais de origem dos mesmos<sup>186</sup>.

No respeitante à configuração das arborizações dendríticas, dois tipos de neurónios foram descritos: um com a árvore dendrítica altamente ramificada formando compactas árvores esféricas, e um outro com dendrites de maior comprimento, mas muito menos ramificadas, formando uma árvore esparsa<sup>185</sup>. Um tipo intermédio foi ainda referido posteriormente<sup>186</sup>.

Na fig. 21 (c) vêem-se duas células da oliva inferior coradas pelo método de Golgi rápido, dum gatinho com 17 dias, situadas na parte rostral da oliva acessória medial. Apresentam uma arborização dendrítica não muito ramificada e dendrites não muito longas, correspondendo assim às células de transição (tipo intermédio) atrás referidas.

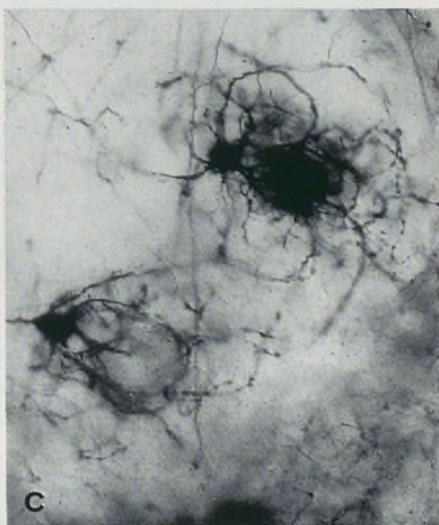
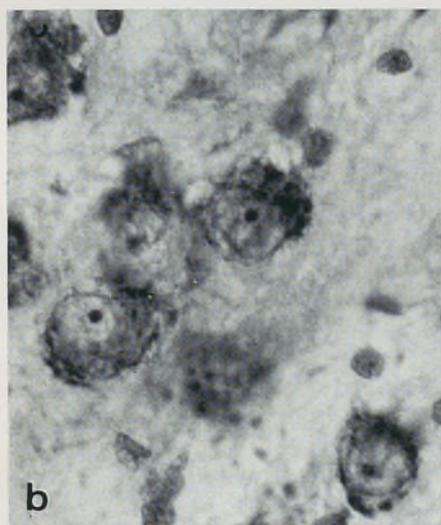
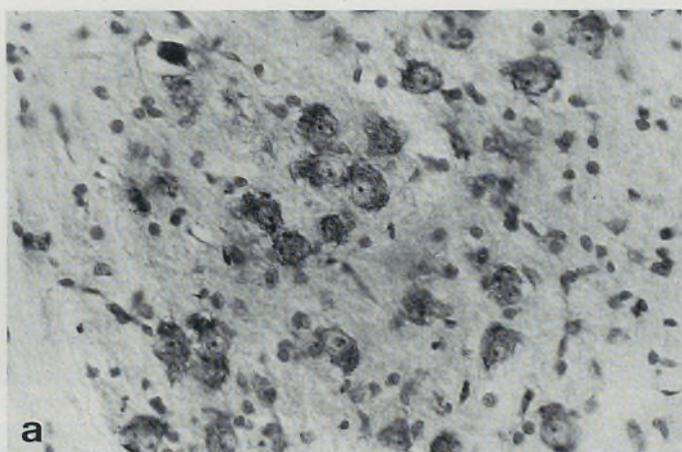


FIG. 21 — Neurónios da oliva inferior. *a* — coloração pela tionina, 300  $\times$ . *b* — idem, 750  $\times$ . *c* — coloração pelo método de Golgi rápido, 300  $\times$ .

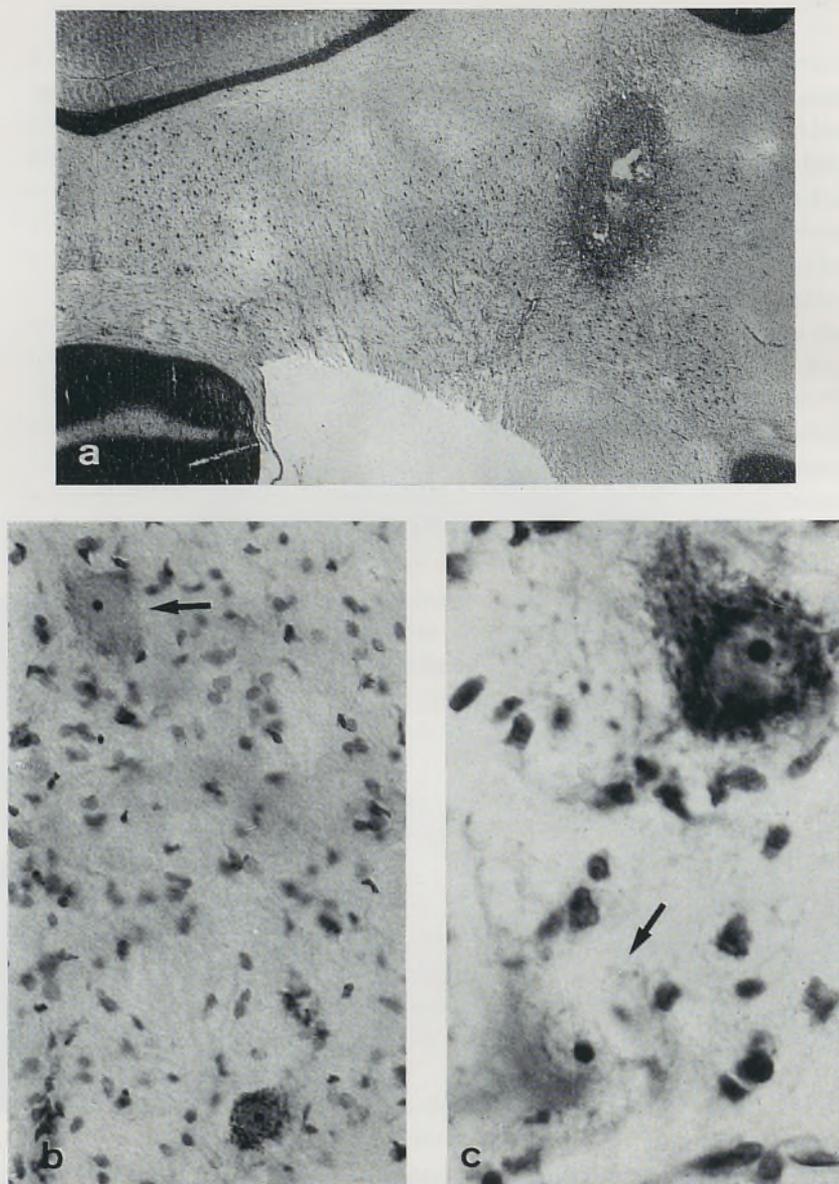


FIG. 22 — Microfotografias mostrando o resultado de uma lesão nos núcleos do cerebelo. Coloração pela tionina. *a* — lesão estereotática no NL-NIA. Corte no plano transversal da experiência 41 (GCL22 - fig. 57), 16  $\times$ . *b*, *c* — neurónios do NL evidenciando sinais de alterações retrógradas e assinalados por setas, *b* 300  $\times$ , *c* 750  $\times$ .

## II — Resultados Experimentais

O critério escolhido na apresentação dos resultados foi o da localização das lesões, agrupando as experiências em várias séries conforme a área lesada dos núcleos centrais do cerebelo. Experiências há no entanto em que a lesão, pelas suas dimensões, envolve vários núcleos sem predomínio aparente de nenhum. Esses casos são agrupados numa série mista.

Antes do relato dos protocolos das experiências, serão feitos alguns comentários quanto ao critério de avaliação da extensão e situação das lesões nos NCC, bem como quanto ao aspecto da degenerescência observada.

### A — *A Avaliação das Lesões nos Núcleos do Cerebelo*

Uma correcta avaliação e descrição das lesões nos núcleos do cerebelo constitui tarefa árdua mas absolutamente necessária para bem interpretar e comparar as diferentes experiências.

Muitos dos resultados díspares e opiniões controversas na literatura, sobre as projecções eferentes dos núcleos do cerebelo, encontram possível justificação nos diferentes critérios seguidos quanto à avaliação da extensão das lesões, e, na delimitação das massas nucleares.

O critério que segui, na determinação da área lesada, foi o de considerar não só os locais de completa destruição dos tecidos como também as regiões circunvizinhas apresentando intensa proliferação glial (fig. 22 a). Atendendo ao facto de terem sido seccionadas fibras eferentes com origem em áreas não directamente lesadas, foi feito um estudo minucioso dos neurónios, procurando células evidenciando sinais de alterações retrógradas. Encontraram-se células afectadas num grau maior ou menor e situadas por vezes a distância considerável do local das lesões. Essas alterações traduziam-se regra geral numa tigrólise difusa, edema e às vezes deslocamento periférico do núcleo (fig. 22 b e c). A hipótese de encarar estas alterações celulares como

reação inespecífica, filiada em perturbações circulatórias locais ou mecanismo edematoso, é contrariada pelo facto de as referidas células não ocuparem, por exemplo, áreas unicamente circundantes da lesão ou não se situarem em locais específicos. Além disso, o contraste existente entre o lado da lesão e o oposto, onde não se observavam células com essas alterações, leva a excluir a hipótese de dissociar esses fenómenos da lesão instituída.

Embora fenómenos de degenerescência retrógrada se verifiquem de modo especial em animais com poucos dias de vida, conforme estudos de vários autores<sup>24 33 80 102</sup>, as observações constatadas revestem particular interesse pois dão preciosas indicações da extensão real duma lesão por vezes aparentemente pequena (ver para maiores detalhes prévia publicação em Brodal *et al.*<sup>28</sup>).

Considereii assim incluídos na área lesada os locais onde foram referenciadas células apresentando sinais de alterações retrógradas, tendo sido essas zonas representadas por pontos nos respectivos diagramas dos núcleos do cerebello.

Um segundo aspecto, causa frequente de dificuldades no comparar de resultados, resulta duma nomenclatura dos NCC nem sempre uniforme. Independente do critério de subdivisão dos NCC e da conseqüente nomenclatura utilizada, considero importante uma boa ilustração e uma localização diagramática da lesão num número razoável de cortes. No presente trabalho e conforme referido quando tratei da morfologia dos núcleos do cerebello, a nomenclatura que sigo é a de Flood e Jansen<sup>79</sup> considerando 4 núcleos, a saber: NM, NIA, NIP e NL.

#### B — *A Degenerescência no Trajecto, na Morfologia e no seu Comportamento Terminal*

O aspecto da degenerescência, conforme observado no presente trabalho, é semelhante ao verificado em outras áreas do sistema nervoso central quando utilizados os mesmos métodos de impregnação pela prata.

Após lesões do complexo interpósito-lateral, fibras em degenerescência situavam-se no pedúnculo cerebeloso superior, cruzavam a linha média seguindo no ramo descendente do referido pedúnculo

(fig. 23) e dirigiam-se para o NRT que atingiam rostrodorsalmente. Terminavam neste núcleo a maioria das fibras, e um contingente pouco numeroso, após atravessar a fita de Reil mediana, distribuía-se nos núcleos pânticos propriamente ditos. Algumas fibras no entanto tinham um curso mais caudal, para além do corpo trapezóide, atingindo a região da oliva bolbar. Em zonas caudais a este nível não encontrei degenerescência mesmo em casos em que esta era muito densa no NRT.

Estes sistemas de fibras distribuem-se contralateralmente nos núcleos pânticos e oliva inferior, e, dum modo predominante no NRT contralateral. Com efeito, observam-se algumas escassas fibras em degenerescência na parte central do NRT homolateral da lesão. Estas fibras, descritas já por Brodal e Szikla<sup>34</sup>, separam-se do pedúnculo cerebeloso superior justamente antes da decussação e seguem a partir daí um trajecto idêntico para o NRT, juntamente com as fibras do lado oposto no ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior.

Um contingente de fibras diferente das atrás descritas e por vezes com grande expressão, referido anteriormente por Voogd<sup>205</sup>, destaca-se da extremidade ventral do pedúnculo cerebeloso superior, logo após a penetração deste no tronco cerebral. Descreve um arco dirigindo-se ventro-medialmente e ocupando uma posição dorsal à fita de Reil mediana (especialmente visível em cortes transversais), contorna o núcleo central superior e vai terminar do lado oposto, no NRT.

As fibras com origem fastigial, e que terminam no NRT contralateral, seguem uma via que não o ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior. Cruzam a linha média ainda no cerebelo (ver para maior detalhe Voogd<sup>205</sup>), e, atravessam na protuberância os feixes de fibras do pedúnculo cerebeloso superior, dirigindo-se para a parte dorsal do NRT onde terminam.

As fibras em processo de degenerescência, quando empregado o método de Nauta, apresentavam-se fragmentadas, de calibre variável, por vezes evidenciando formas irregulares e agrupando-se em feixes com uma orientação definida. Ao nível da sua terminação, o aspecto era o vulgarmente encontrado nos «campos terminais». As fibras fragmentadas sofriam uma dispersão, dirigindo-se em todos os

sentidos, vendo-se numerosas partículas argirófilas globulares difusas entre os axónios fraccionados, de calibre irregular (Fig. 24).

O aspecto da degenerescência variava conforme o método de impregnação pela prata escolhido embora não houvessem diferenças significativas na área de distribuição da degenerescência. Assim, com o método de Fink-Heimer (Fig. 25) havia um predomínio de grãos argirófilos de diminutas dimensões (semelhança a fina poeira) em relação às fibras fragmentadas, ao contrário do verificado no método de Nauta. Este último método obtém uma boa impregnação das fibras, embora perca em pormenor no campo terminal.

Com o método de Eager a degenerescência era bastante nítida (fig. 26) mas os precipitados de prata artefactuais que acompanhavam a degenerescência tornavam a delimitação da área terminal bastante difícil, razão por que dei preferência aos dois primeiros métodos.

O facto de ter encontrado características específicas da degenerescência terminal nos diversos núcleos, objecto do presente estudo, impõe uma análise particular da mesma, em cada um deles.

#### 1) *Aspecto da Degenerescência no NRT*

Uma densa degenerescência ocupa a área central do NRT, após lesões amplas dos NCC nomeadamente do complexo interpósito-lateral (fig. 24, 25 e 26). Distribuída rostro-caudalmente, diminui de intensidade à medida que se afasta da área central do núcleo. Uma

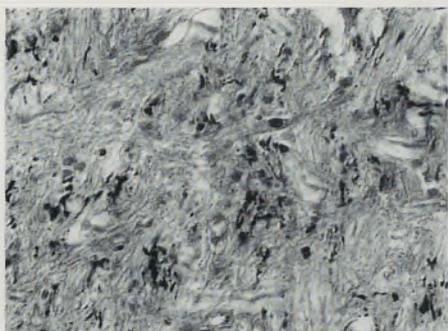
---

FIG. 23 — Fibras em degenerescência no ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior de GCL 4. Coloração pelo método de Nauta, 300 ×.

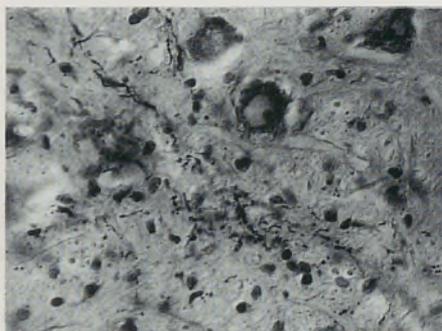
FIG. 24 a 26 — Aspectos das fibras pré-terminais em degenerescência no NRT, quando utilizados vários métodos de impregnação pela prata. 24 — método de Nauta (corte 16 - GCL26, fig. 38). 25 — método de Fink-Heimer I (corte 17 — GCL27, fig. 38). 26 — método de Eager (corte 7 - GCL41, fig. 58). 500 ×.

FIG. 27 — Degenerescência observada no NRT (corte 13 - GCL11, fig. 52), após uma lesão de tamanho pequeno no NL (GCL11, fig. 51). Coloração pelo método de Nauta, 300 ×.

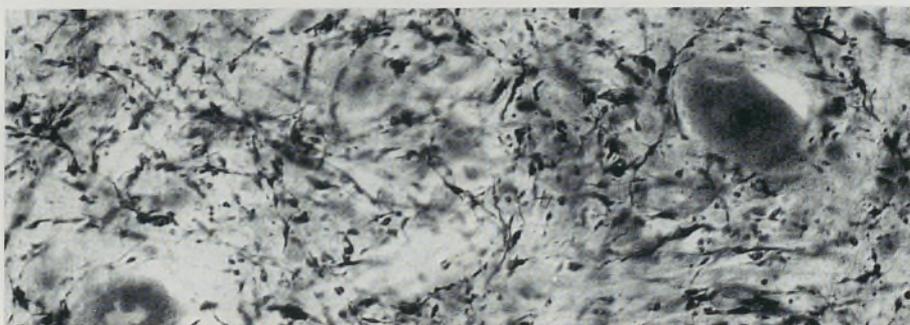
23



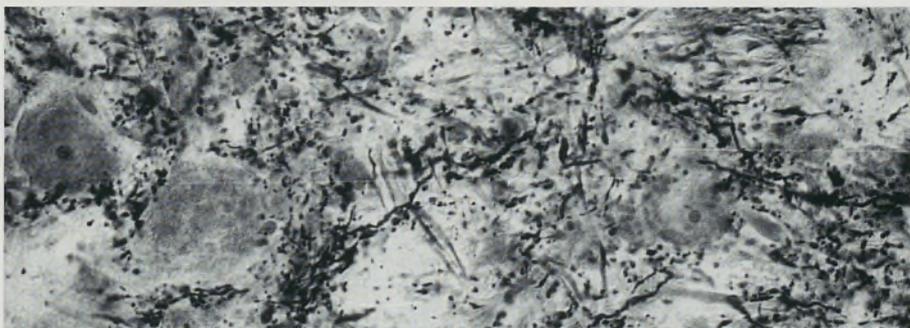
27



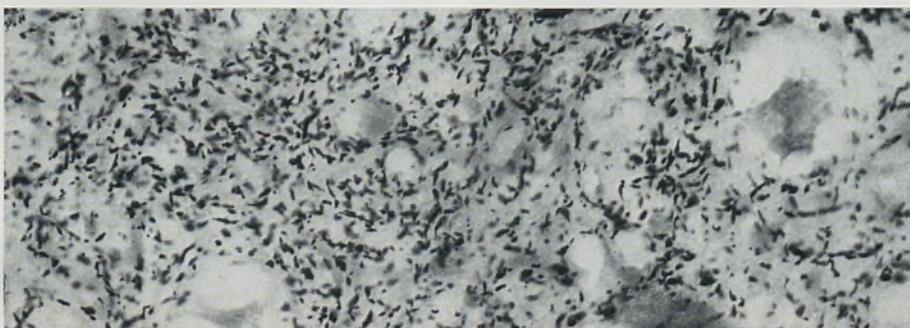
24



25



26



FIGS. — 23 a 27

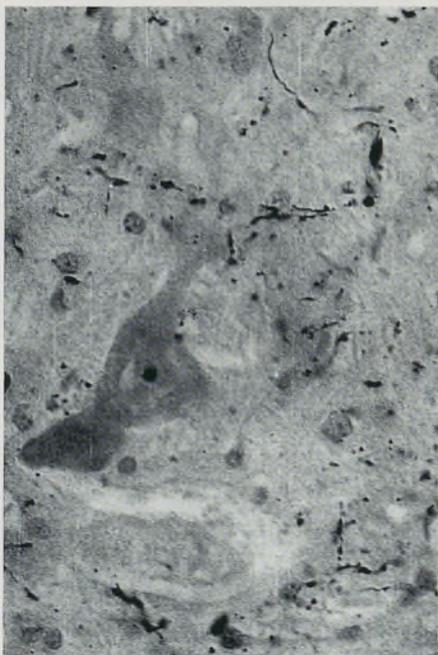
28



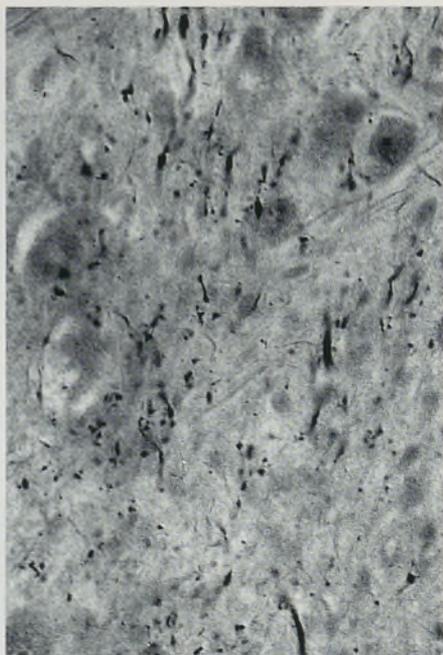
29



30



31



FIGS. — 28 a 31

característica do NRT é o aspecto caprichoso da distribuição da degenerescência, dispondo-se os feixes de fibras degeneradas segundo colunas longitudinais ou descrevendo um trajecto irregular, havendo por vezes no mesmo corte zonas de grande densidade de degenerescência de contornos mais ou menos sinuosos.

Atendendo à possibilidade de zonas de mais densa degenerescência corresponderem a uma organização específica da projecção, dediquei particular atenção a essas áreas, bem como a restritas zonas com pouca degenerescência, quando de lesões pequenas (fig. 27).

A coloração de cortes adjacentes, respectivamente pelo método de Nauta e de Fink-Heimer, não mostraram diferenças na área de distribuição. A maioria das partículas degeneradas encontravam-se no neurópilo, embora algumas delas se situassem na vizinhança do soma e dendrites primárias.

## 2) *Aspecto da Degenerescência nos Np*

Contingentes de fibras em degenerescência, provindo do NRT, atravessam o lemnisco medial e atingem os núcleos pânticos propriamente ditos (fig. 28), para aí ocuparem áreas restritas perfeitamente limitadas. No núcleo peduncular terminam densos feixes de fibras de médio e fino calibre (fig. 29). Nos núcleos dorso-lateral (fig. 30) e paramediano (fig. 31) a densidade das fibras em degenerescência é menor, havendo neste último núcleo um predomínio de fibras de calibre mais fino. Característica geral do aspecto da degenerescência é a localização das pequenas partículas argirófilas, representando fibras

FIG. 28 — Fibras em degenerescência atravessam a Lemnisco medial, dirigindo-se para o núcleo peduncular pântico (corte 20 - GCL25, fig. 38). Método de Nauta, 250 ×.

FIG. 29 — Fibras pré-terminais em degenerescência no núcleo peduncular (corte 3 - GCL41, fig. 58). Método de Fink-Heimer I, 500 ×.

FIG. 30 — Fibras pré-terminais em degenerescência no núcleo dorsolateral (corte 16 - GCL26, fig. 38). Método de Nauta, 500 ×.

FIG. 31 — Fibras pré-terminais em degenerescência no núcleo paramediano (corte 12 - GCL26, fig. 38). Método de Nauta, 500 ×.

pré-terminais ou mesmo possivelmente botões terminais, no neurópilo, sendo extremamente raro a sua localização no soma ou dendrites proximais, ao contrário do verificado no NRT.

### 3) *Aspecto da Degenerescência na Oliva Inferior*

A degenerescência observada na oliva inferior, tanto com o método de Nauta como com o de Fink-Heimer, após lesões amplas dos NCC, era bastante modesta, embora particularmente limitada. Situava-se predominantemente na parte rostral do complexo olivar, nomeadamente na oliva acessória dorsal e distribuía-se de um modo disperso nas outras lamelas olivares.

As fibras em degenerescência mostravam um calibre fino, de fragmentação bastante irregular, e agrupadas em feixes quando situadas no hilo (fig. 32 a) ou à periferia das lamelas (fig. 32 b). No interior da oliva, nomeadamente da oliva acessória dorsal, as fibras bastante fragmentadas, com nodosidades variáveis, distribuíam-se no neurópilo, embora se observassem por vezes partículas argirófilas globulares em aparente contacto com o soma e dendrites proximais dos neurónios olivares (fig. 32 c).

## C — *Protocolo das Experiências*

### 1 — LESÕES DO CEREBELO NÃO AFECTANDO OS NÚCLEOS CENTRAIS

#### *Experiência 1*

(G CL23) — Sobrevivência de 7 dias (fig. 33). Ampla remoção cirúrgica do hemisfério cerebeloso direito mas sem destruição dos núcleos centrais. O pedúnculo cerebeloso superior não apresentava degenerescência. Não encontrei também degenerescência no NRT, nos núcleos pânticos nem na oliva inferior.

#### *Experiência 2*

(G CL21) — Sobrevivência de 5 dias (fig. 33). Lesão estereotáxica no hemisfério cerebeloso esquerdo, igualmente sem atingir os NCC. A parte mais ventral da lesão situava-se dorsolateralmente em relação à parte rostral do NIA. Não encontrei degenerescência nos núcleos em estudo.

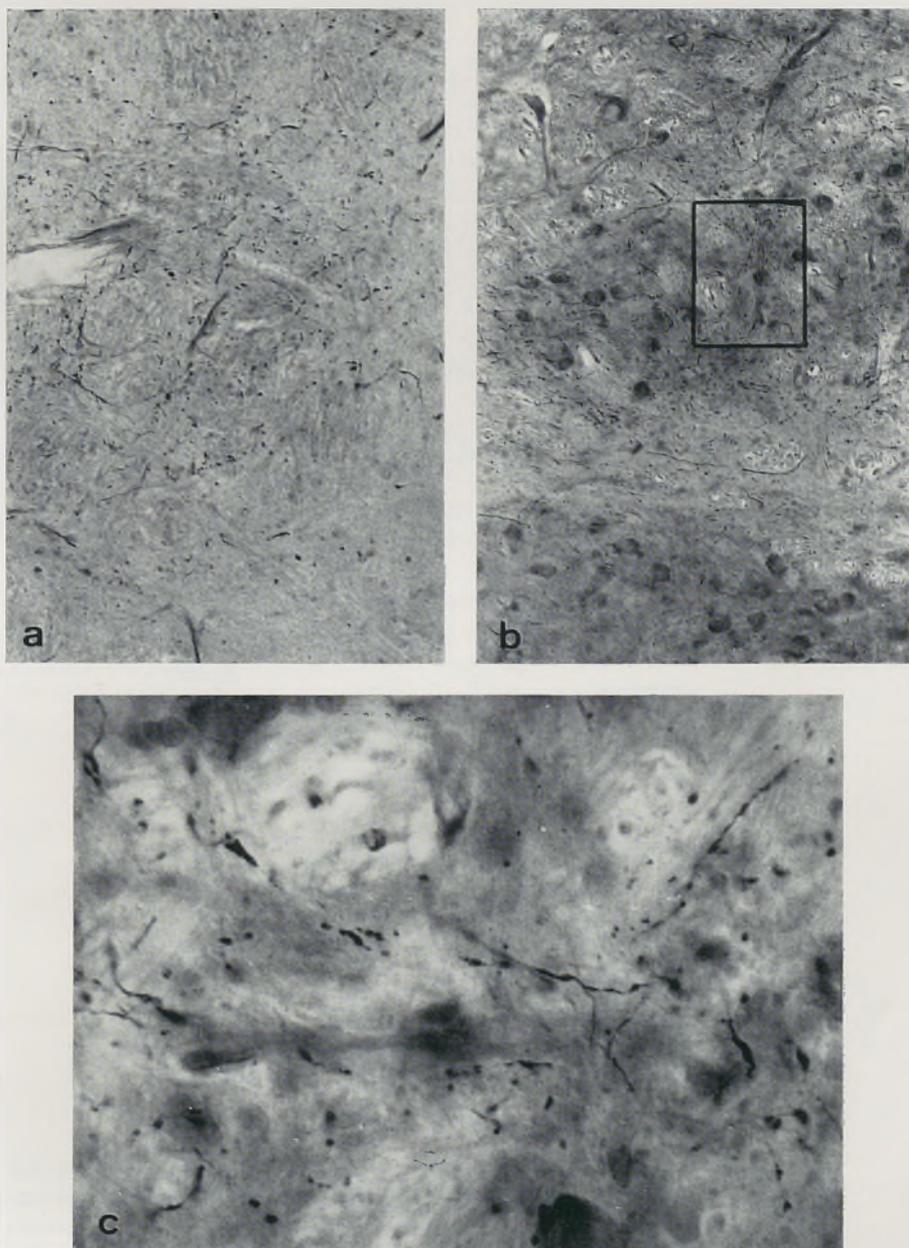


FIG. 32 — Fibras em degenerescência na olivina inferior (corte 43 — GSz18, fig. 34). Método de Nauta. *a* — feixe de fibras entre a olivina acessória dorsal e a lamela ventral da olivina principal, 300  $\times$ . *b* — degenerescência na olivina acessória dorsal, vendo-se feixes de fibras no interior e rodeando a olivina acessória dorsal, ao contrário do verificado na lamela dorsal da olivina principal (em baixo na gravura), 150  $\times$ . O rectângulo indica a área em que foi realizada a microfotografia representada em (*c*). *c* — fibras pré-terminais em degenerescência no interior da olivina acessória dorsal, 750  $\times$ .



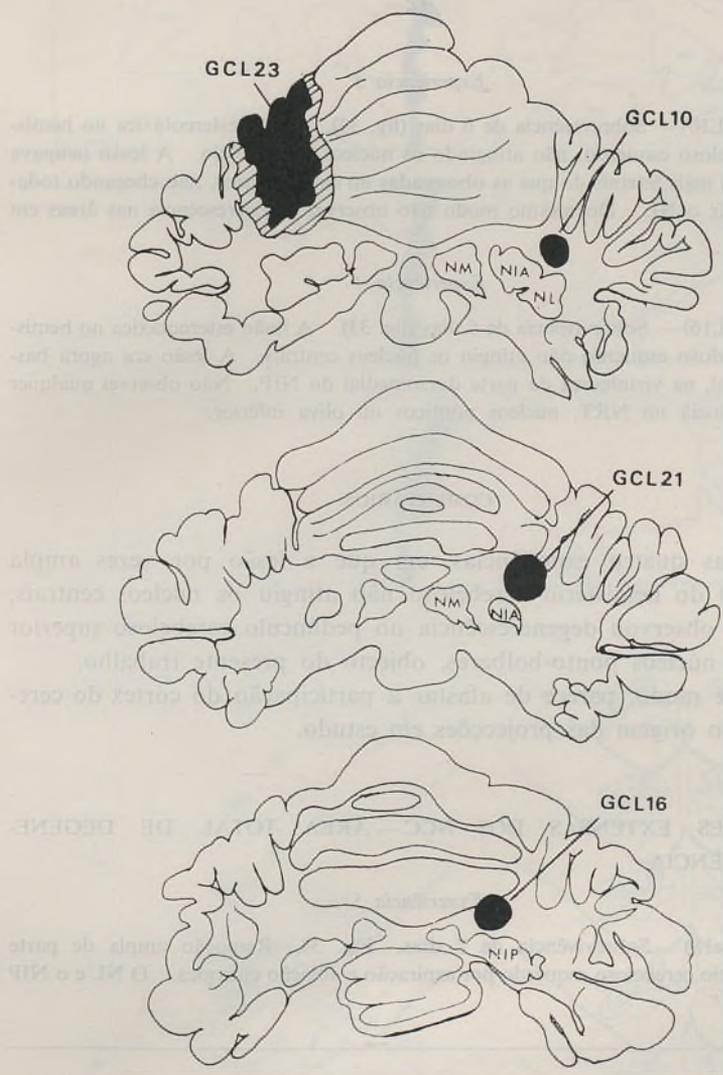


FIG. 33 — Desenhos mostrando a lesão no cerebelo em quatro experiências em que não foram atingidos os núcleos centrais. Os cortes foram realizados no plano transversal e a área lesada ilustrada representa os locais de máxima destruição em cada um dos casos. A lesão em GCL 23 foi feita por remoção cirúrgica, enquanto em GCL 10, GCL 16 e GCL 21 foi obtida por via estereotáxica.

*Experiência 3*

(G CL10) — Sobrevivência de 6 dias (fig. 33). Lesão estereotáxica no hemisfério cerebeloso esquerdo, não atingindo os núcleos do cerebello. A lesão ocupava agora áreas mais laterais do que as observadas no caso anterior, não chegando todavia a atingir o NL. Do mesmo modo não observei degenerescência nas áreas em estudo.

*Experiência 4*

(G CL16) — Sobrevivência de 6 dias (fig. 33). A lesão estereotáxica no hemisfério cerebeloso esquerdo não atingiu os núcleos centrais. A lesão era agora bastante medial, na vizinhança da parte dorsomedial do NIP. Não observei qualquer degenerescência no NRT, núcleos pônticos ou oliva inferior.

## COMENTÁRIOS

Nestas quatro experiências, em que a lesão por vezes ampla (G CL23) do hemisfério cerebeloso não atingiu os núcleos centrais, nunca se observou degenerescência no pedúnculo cerebeloso superior nem nos núcleos ponto-bolbares, objecto do presente trabalho.

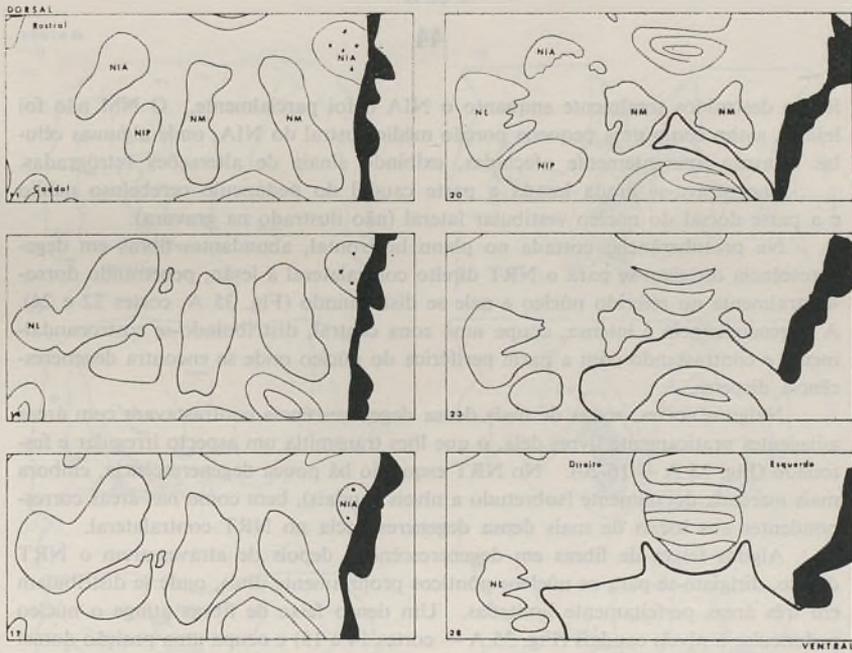
Deste modo, parece de afastar a participação do córtex do cerebello como origem das projecções em estudo.

## 2 — LESÕES EXTENSAS DOS NCC — ÁREA TOTAL DE DEGENERESCÊNCIA

*Experiência 5*

(G Sz18) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 34. Remoção ampla de parte do hemisfério cerebeloso esquerdo por aspiração e ablação cirúrgica. O NL e o NIP

FIG. 34 — Desenhos ilustrando os resultados em GSz 18 com uma lesão extensa dos núcleos interpósitos e lateral. Em cima está representada a lesão numa série de cortes equidistantes do cerebello no plano horizontal. A área em negro representa tecido não removido mas parcialmente destruído e os pontos correspondem aos locais onde haviam células com sinais de alterações retrógradas. Em baixo figura a degenerescência observada na oliva inferior direita numa série de cortes transversais. Ver legenda no texto e na lista de abreviaturas.



ROSTRAL

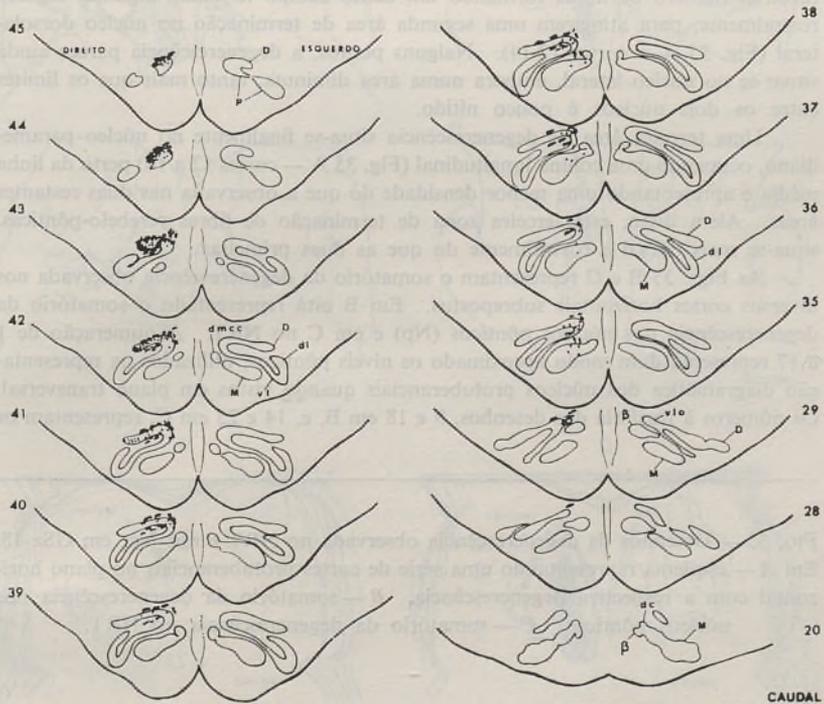


FIG. 34

foram destruídos totalmente enquanto o NIA o foi parcialmente. O NM não foi lesado, assim como uma pequena porção médio-rostral do NIA, onde algumas células estavam aparentemente afectadas, exibindo sinais de alterações retrógradas.

Encontrava-se ainda lesada a parte caudal do pedúnculo cerebeloso médio e a parte dorsal do núcleo vestibular lateral (não ilustrado na gravura).

Na protuberância, cortada no plano horizontal, abundantes fibras em degenerescência dirigiam-se para o NRT direito contralateral à lesão, penetrando dorso-rostralmente no referido núcleo e nele se distribuindo (Fig. 35 A, cortes 22 e 24). A degenerescência é intensa, ocupa uma zona central, distribuindo-se rostrocaudalmente e contrastando com a parte periférica do núcleo onde se encontra degenerescência dispersa.

Nalguns cortes, zonas de mais densa degenerescência contrastavam com áreas adjacentes praticamente livres dela, o que lhes transmitia um aspecto irregular e festonado (Fig. 35 A — 16-20). No NRT esquerdo há pouca degenerescência, embora mais marcada dorsalmente (sobretudo a níveis caudais), bem como nas áreas correspondentes aos locais de mais densa degenerescência no NRT contralateral.

Alguns feixes de fibras em degenerescência, depois de atravessarem o NRT direito, dirigiam-se para os núcleos pânticos propriamente ditos, onde se distribuiam em três áreas perfeitamente limitadas. Um denso feixe de fibras atinge o núcleo peduncular a níveis caudais (Fig. 35 A — cortes 14 e 15) e ocupa uma posição dorsal em relação aos feixes de fibras corticoespinhais. Após terminar neste núcleo um razoável número de fibras formando um denso campo terminal, algumas seguem rostralmente, para atingirem uma segunda área de terminação no núcleo dorsolateral (Fig. 35 A — cortes 12-14). Nalguns pontos, a degenerescência parece ainda situar-se no núcleo lateral, embora numa área diminuta, tanto mais que os limites entre os dois núcleos é pouco nítido.

Uma terceira área de degenerescência situa-se finalmente no núcleo paramediano, ocupando uma coluna longitudinal (Fig. 35 A — cortes 12 a 18) perto da linha média e apresentando uma menor densidade do que a observada nas duas restantes áreas. Além disso, esta terceira zona de terminação de fibras cerebello-pânticas, situa-se mais dorsal e rostralmente do que as duas primeiras.

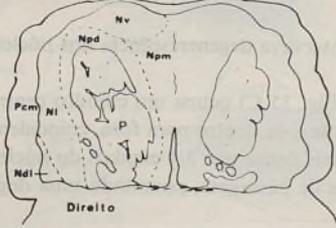
As Figs. 35 B e C representam o somatório da degenerescência observada nos diversos cortes horizontais sobrepostos. Em B está representado o somatório da degenerescência nos núcleos pânticos (Np) e em C no NRT. A numeração de 1 a 17 representa dum modo aproximado os níveis pânticos, utilizados na representação diagramática dos núcleos protuberanciais quando vistos em plano transversal. Os números à periferia dos desenhos, 9 e 18 em B, e, 14 e 23 em C, representam os

---

FIG. 35 — Desenhos da degenerescência observada no NRT e nos Np, em GSz 18. Em A — esquema representando uma série de cortes protuberanciais no plano horizontal com a respectiva degenerescência. B — somatório da degenerescência nos núcleos pânticos. C — somatório da degenerescência no NRT.

VENTRAL

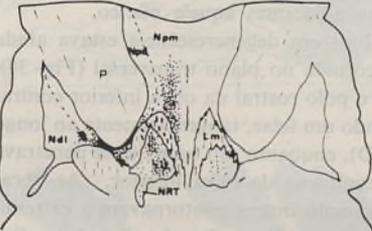
10



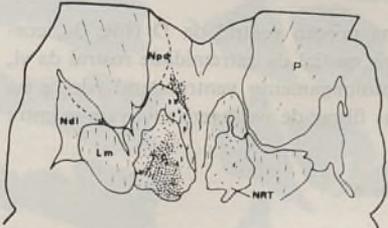
12



14

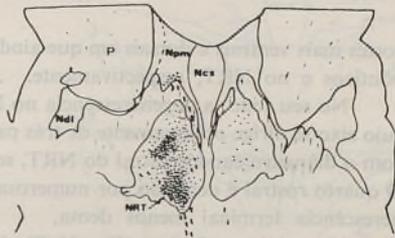


16

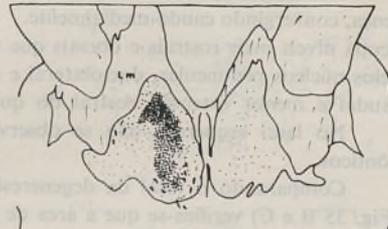


A

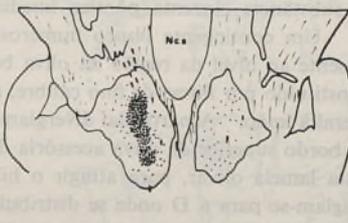
18



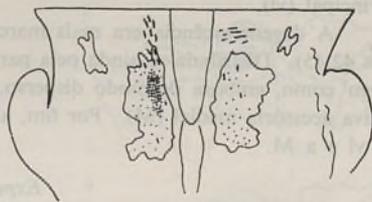
20



22

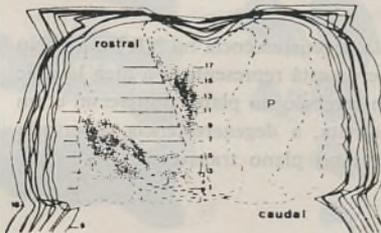


24



DORSAL

B



C

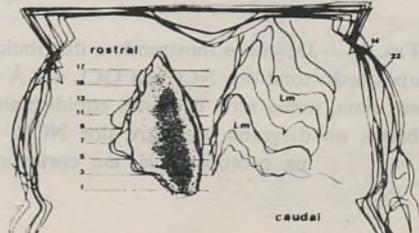


FIG. 35

cortes mais ventrais e dorsais em que ainda se observava degenerescência nos núcleos pânticos e no NRT, respectivamente.

No seu todo, a degenerescência no NRT (Fig. 35 C) ocupa um cilindro central cujo eixo se dirige obliquamente de trás para diante e de dentro para fora, coincidente com o diâmetro caudo-rostral do NRT, sendo mais densa nos 3/4 caudais do núcleo. O quarto rostral é ocupado por numerosas fibras de passagem, possuindo uma degenerescência terminal menos densa.

Nos núcleos pânticos (Fig. 35 B), duas projecções fundamentais estão em presença, convergindo caudo-medialmente. Uma, longitudinal, no núcleo paramediano, ocupa níveis mais rostrais e dorsais que uma outra de direcção oblíqua, distribuída pelos núcleos peduncular, dorsolateral e por vezes lateral, com uma maior extensão caudal e menor extensão rostral do que a primeira.

No lado esquerdo, não se observou qualquer degenerescência nos núcleos pânticos.

Comparando o total da degenerescência nos Np com a observada no NRT (Fig. 35 B e C) verifica-se que a área de degenerescência situada no núcleo paramediano não é mais do que o complemento da observada no NRT, ocupando locais da substância cinzenta pântica imediatamente adjacentes àquele núcleo.

Um contingente pouco numeroso de fibras em degenerescência estava ainda presente ao nível da região da oliva bolbar, cortada no plano transversal (Fig. 34). Constituído por fibras de fino calibre, atingia o polo rostral da oliva inferior contralateral à lesão. A partir daí divergiam, seguindo um feixe, tangencialmente ao longo do bordo superior da oliva acessória dorsal (D), enquanto um outro feixe penetrava nesta lamela olivar, para atingir o hilo do complexo da oliva inferior. As fibras dirigiam-se para a D onde se distribuíam, enquanto outras contornavam a extremidade lateral da D para ocupar a região hilar entre a D e a lamela ventral da oliva principal (vl).

A degenerescência era mais marcada na porção rostral da D (Fig. 34, cortes 42-45). Distribuiu-se ainda pela parte mais medial da extremidade rostral da vl, bem como, embora de modo disperso, no prolongamento ventrolateral (vlo) e na oliva acessória medial (M). Por fim, algumas fibras de passagem situavam-se entre a vl e a M.

#### *Experiência 6*

(GCL 4) — Sobrevivência de oito dias (Fig. 36). Remoção cirúrgica ampla do hemisfério cerebeloso esquerdo, por aspiração e ablação. Os cortes do cerebelo,

---

Fig. 36 — Desenhos mostrando a distribuição da degenerescência no NRT e nos Np após lesão total dos NCC em GCL 4. À esquerda está representada a área lesada: em cima, numa série de cortes equidistantes do cerebelo no plano transversal e em baixo, no diagrama standard dos NCC. À direita, a degenerescência observada na protuberância, em cortes seriados no plano transversal.

GCL4

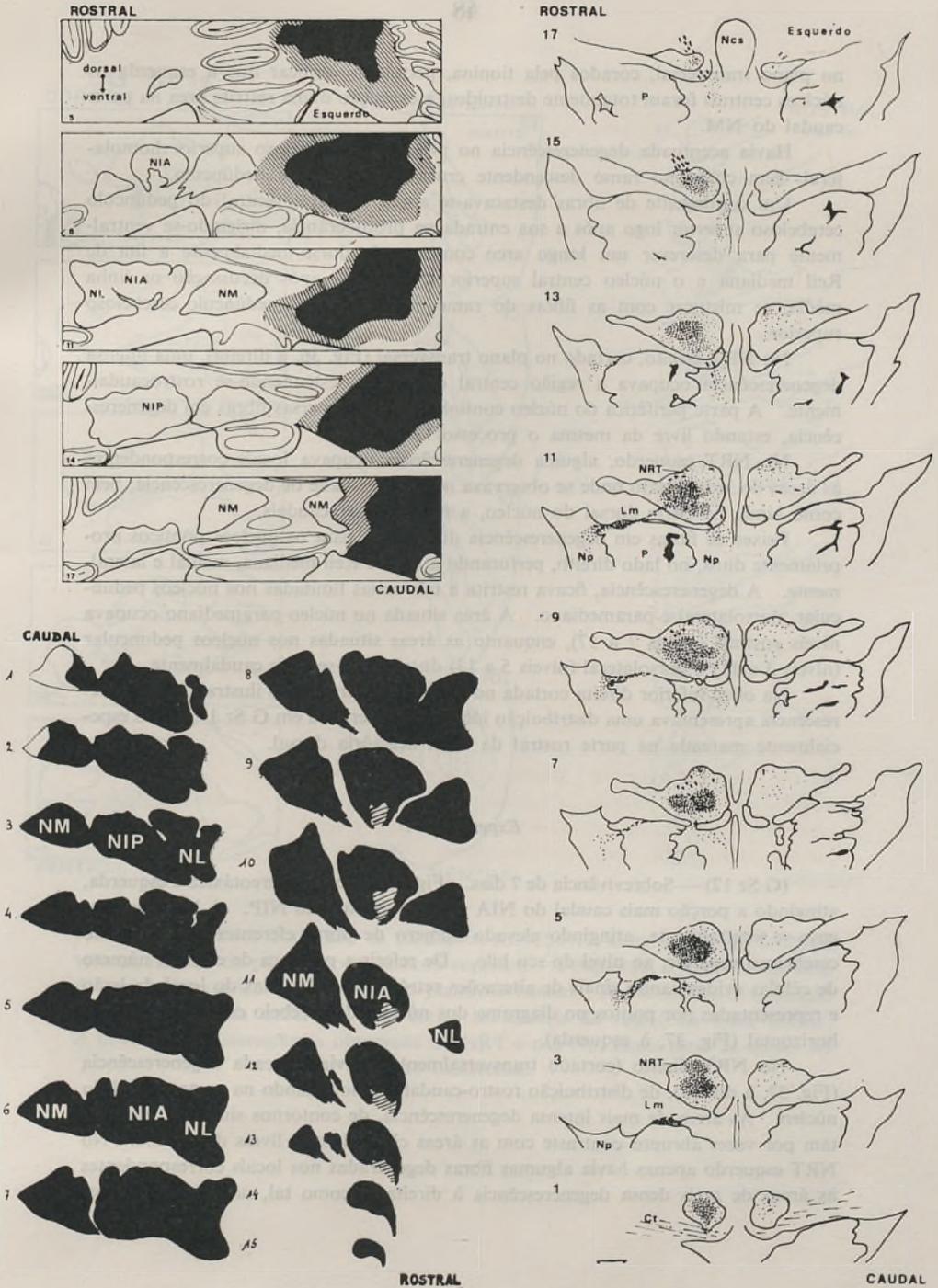


FIG. 36

no plano transversal, corados pela tionina, permitem verificar que à esquerda os núcleos centrais foram totalmente destruídos, à exceção duma restrita área na parte caudal do NM.

Havia acentuada degenerescência no pedúnculo cerebeloso superior homolateral, bem como no ramo descendente cruzado do referido pedúnculo.

Um contingente de fibras destacava-se ainda da parte ventral do pedúnculo cerebeloso superior logo após a sua entrada na protuberância, dirigindo-se ventralmente para descrever um longo arco contornando dorso-medialmente a fita de Reil mediana e o núcleo central superior (Ncs), para após decussação na linha média, se misturar com as fibras do ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior.

No NRT direito, cortado no plano transversal (Fig. 36, à direita), uma intensa degenerescência ocupava a região central do núcleo, estendendo-se rostrocaudalmente. A parte periférica do núcleo continha apenas dispersas fibras em degenerescência, estando livre da mesma o processo lateral.

No NRT esquerdo, alguma degenerescência ocupava locais correspondentes às áreas do lado direito onde se observava maior densidade de degenerescência, bem como ainda na parte dorsal do núcleo, a níveis centro-caudais.

Feixes de fibras em degenerescência dirigiam-se para os núcleos pônticos propriamente ditos, no lado direito, perfurando a fita de Reil mediana, medial e lateralmente. A degenerescência, ficava restrita a três zonas limitadas nos núcleos peduncular, dorsolateral e paramediano. A área situada no núcleo paramediano ocupava níveis rostrais (níveis 7 a 17), enquanto as áreas situadas nos núcleos peduncular (níveis 3 a 11) e dorsolateral (níveis 5 a 13) distribuíam-se mais caudalmente.

Na oliva inferior direita cortada no plano transversal (não ilustrado) a degenerescência apresentava uma distribuição idêntica à observada em G Sz 18, sendo especialmente marcada na parte rostral da oliva acessória dorsal.

#### *Experiência 7*

(G Sz 12) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 37. Lesão estereotáxica à esquerda, atingindo a porção mais caudal do NIA e áreas vizinhas do NIP. A lesão prolongava-se ventralmente, atingindo elevado número de fibras eferentes do pedúnculo cerebeloso superior, ao nível do scu hilo. De referir a presença de elevado número de células evidenciando sinais de alterações retrógradas, afastadas do local da lesão e representadas por pontos no diagrama dos núcleos do cerebelo cortados no plano horizontal (Fig. 37, à esquerda).

No NRT direito (cortado transversalmente), havia marcada degenerescência (Fig. 37, à direita), de distribuição rostro-caudal, predominando na parte central do núcleo. As áreas de mais intensa degenerescência, de contornos sinuosos, apresentavam por vezes abrupto contraste com as áreas circundantes, livres da mesma. No NRT esquerdo apenas havia algumas fibras degeneradas nos locais correspondentes às áreas de mais densa degenerescência à direita e, como tal, não representadas.

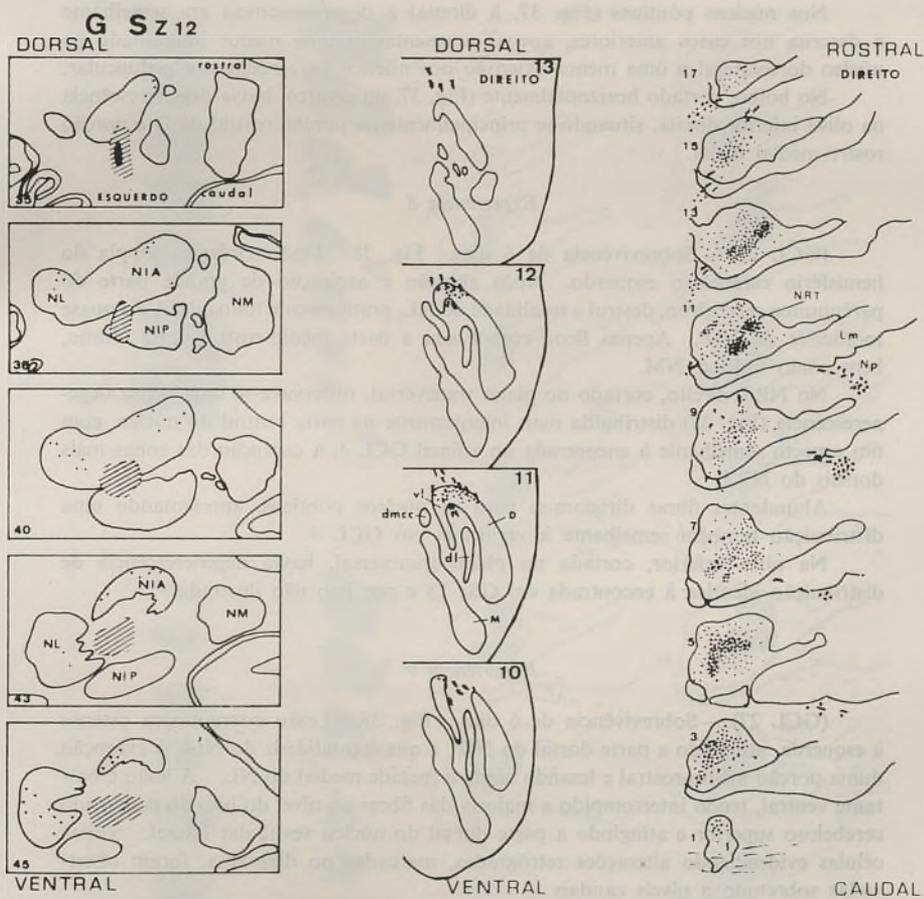


FIG. 37 — Desenhos ilustrando os resultados em GSz 12, com uma lesão bastante ventral, no hilo do pedúnculo cerebeloso superior. À esquerda, a lesão numa série de cortes dos núcleos do cerebelo no plano horizontal. Ao centro, a distribuição da degenerescência observada em cortes horizontais da região da oliva bolbar. À direita, a degenerescência observada no NRT e nos Np, numa série de cortes no plano transversal.

Nos núcleos pânticos (Fig. 37, à direita) a degenerescência era semelhante à descrita nos casos anteriores, apenas apresentando uma menor intensidade no núcleo dorsolateral e uma menor extensão nos núcleos paramediano e peduncular.

No bolbo, cortado horizontalmente (Fig. 37, ao centro), havia degenerescência na oliva inferior direita, situando-se principalmente na porção rostral da D e porção rostro-medial da vl.

#### *Experiência 8*

(GCL 26) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 38. Lesão cirúrgica ampla do hemisfério cerebeloso esquerdo. Após ablação e aspiração de grande parte do parênquima cerebeloso, destruí a totalidade do NL, praticamente todo o NIA e a quase totalidade do NIP. Apenas ficou conservada a parte médio-rostral deste último, bem como todo o NM.

No NRT direito, cortado no plano transversal, observava-se uma densa degenerescência (Fig. 38) distribuída mais intensamente na parte central do núcleo, com um aspecto semelhante à encontrada no animal GCL 4, à exceção das zonas mais dorsais do NRT.

Abundantes fibras dirigiam-se para os núcleos pânticos, apresentando uma distribuição também semelhante à verificada em GCL 4.

Na oliva inferior, cortada no plano transversal, havia degenerescência de distribuição idêntica à encontrada em GSz 18 e por isso não ilustrada.

#### *Experiência 9*

(GCL 27) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 38. Lesão estereotáxica extensa à esquerda, atingindo a parte dorsal do NIP, a quase totalidade do NIA, à exceção duma porção médio-rostral e lesando ainda a metade medial do NL. A lesão é bastante ventral, tendo interrompido a maioria das fibras ao nível do hilo do pedúnculo cerebeloso superior e atingindo a parte dorsal do núcleo vestibular lateral. Várias células evidenciando alterações retrógradas, marcadas no diagrama, foram observadas sobretudo a níveis caudais.

Na NRT direito, cortado no plano transversal, observei intensa degenerescência, muito semelhante à do caso anterior. Igualmente nos núcleos pânticos e oliva inferior, havia degenerescência com distribuição idêntica à observada em GCL 26.

#### COMENTÁRIOS

Na experiência 5, parte da degenerescência observada no NRT esquerdo, especialmente mais marcada na sua parte dorsal, deve-se à interrupção das fibras do NM direito que cruzam a linha média no interior do cerebelo a fim de se dirigirem ao NM contralateral.

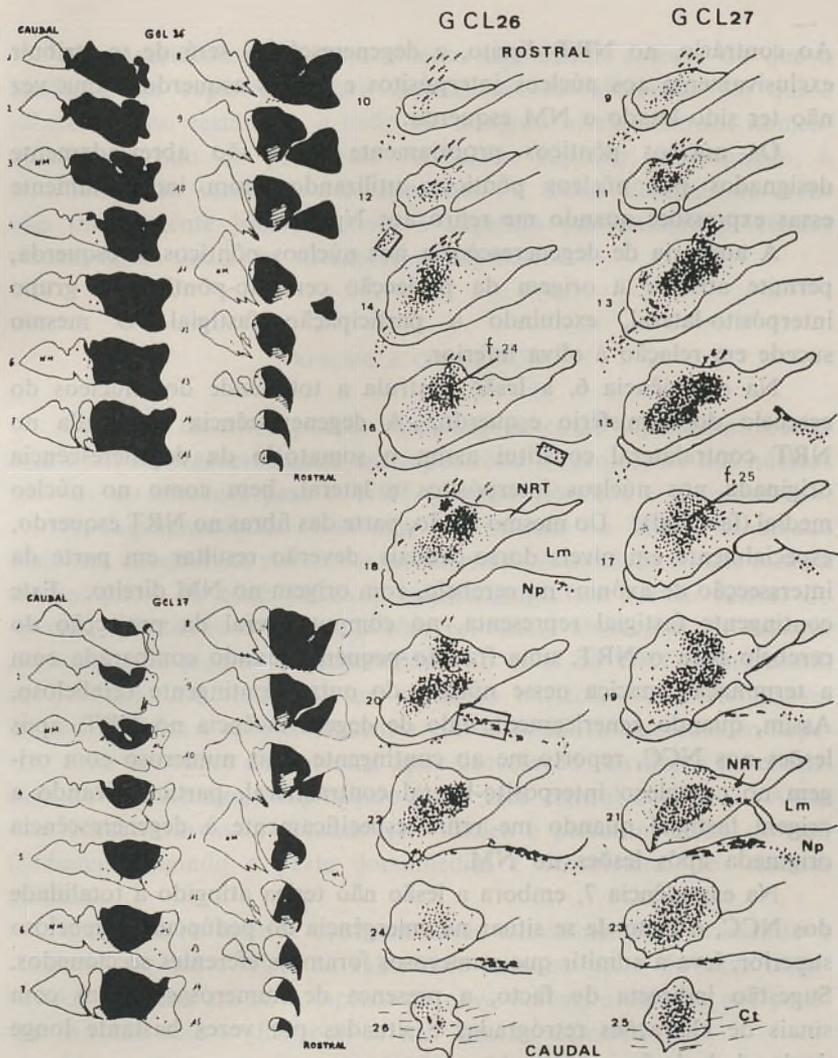


FIG. 38 — Desenho da degenerescência dos casos GCL 26 e GCL 27 com lesões atingindo os núcleos interpósitos e lateral. À esquerda, ilustrações das lesões e à direita, as respectivas degenerescências no NRT e nos Np em cortes transversais. Os rectângulos indicam as áreas em que foram feitas as microfotografias das Figs. 28, 30 e 31. Os locais assinalados por f. 24 e f. 25 correspondem às microfotografias das Figs. 24 e 25.

Ao contrário, no NRT direito, a degenerescência será de se atribuir exclusivamente aos núcleos interpósitos e lateral esquerdos, uma vez não ter sido lesado o NM esquerdo.

Os núcleos pânticos propriamente ditos são abreviadamente designados por núcleos pânticos, utilizando assim indistintamente essas expressões quando me refiro aos Np.

A ausência de degenerescência nos núcleos pânticos, à esquerda, permite atribuir a origem da projecção cerebello-pântica no grupo interpósito-lateral, excluindo a participação fastigial. O mesmo sucede em relação à oliva inferior.

Na experiência 6, a lesão destruiu a totalidade dos núcleos do cerebello do hemisfério esquerdo. A degenerescência observada no NRT contralateral constitui assim o somatório da degenerescência originada nos núcleos interpósitos e lateral, bem como no núcleo medial (fastigial). Do mesmo modo, parte das fibras no NRT esquerdo, especialmente em níveis dorso-caudais, deverão resultar em parte da interssecção de axónios no cerebello, com origem no NM direito. Este contingente fastigial representa, no cômputo geral da projecção do cerebello para o NRT, uma fracção pequena quando comparada com a terminação maciça nesse núcleo, do outro contingente cerebeloso. Assim, quando genericamente falo de degenerescência no NRT, após lesões nos NCC, reporto-me ao contingente mais numeroso com origem no complexo interposito-lateral contralateral, particularizando a origem fastigial quando me refira especificamente à degenerescência originada após lesões no NM.

Na experiência 7, embora a lesão não tenha atingido a totalidade dos NCC, o facto de se situar na emergência do pedúnculo cerebeloso superior, leva a admitir que numerosos foram os eferentes seccionados. Sugestão indirecta do facto, a presença de numerosas células com sinais de alterações retrógradas e situadas por vezes bastante longe do local da lesão.

A experiência 8 é representativa de uma lesão total dos núcleos interpósitos e lateral. O facto de se tratar de uma lesão bastante semelhante à da experiência 5 e de a protuberância ter sido cortada no plano transversal, ao contrário do verificado naquela experiência (plano horizontal), permite a comparação da degenerescência nos dois referidos planos.

Na experiência 9, embora a lesão seja menos extensa do que a verificada na experiência 8, a degenerescência observada foi quase idêntica. Isso resulta de a lesão ter atingido níveis ventrais, nomeadamente o hilo do pedúnculo cerebeloso superior, seccionando, à semelhança do verificado na experiência 7, fibras eferentes de áreas não directamente lesadas, como é sugerido por numerosas células evidenciando sinais de alterações retrógradas.

#### RESUMO E CONCLUSÕES

Os casos descritos podem considerar-se como representativos da área total de degenerescência correspondente às projecções dos núcleos centrais do cerebelo para o NRT, núcleos pônticos e oliva inferior.

A degenerescência observada era intensa no NRT, moderada mas bem circunscrita em três áreas dos núcleos pônticos e mais escassa no complexo da oliva inferior, predominando na porção rostral do mesmo. Tratando-se de projecções cruzadas, observa-se no entanto a presença de alguma degenerescência ao nível do NRT homolateral, ao contrário do verificado nos restantes núcleos. As fibras provenientes do NIA e do NL seguem a via do pedúnculo cerebeloso superior e do seu ramo descendente após decussação das fibras na comisura de Wernekinke, distribuindo-se na área central do NRT. Algumas fibras atravessam contudo este núcleo e perfuram a fita de Reil mediana atingindo a parte dorsomedial e dorsolateral dos núcleos pônticos.

Um número restrito continua ainda caudalmente atravessando o corpo trapezóide e segue na substância reticular perto da faixa longitudinal mediana até ao complexo da oliva bolbar, acabando por penetrar no seu hilo e distribuir-se nas lamelas olivares.

Um pequeno contingente de fibras do NM contralateral atinge também o NRT, onde termina dorsalmente, seguindo porém uma via distinta da do pedúnculo cerebeloso superior.

A degenerescência no NRT mostra uma tendência a ocupar locais preferenciais no núcleo, dentro duma organização geral do mesmo, estudada recentemente quando da análise dos aferentes corticais cerebrais por Brodal A. e Brodal P.<sup>26</sup> O contingente de fibras cerebelo-

-reticulares termina em áreas centrais, decrescendo a densidade de degenerescência nos locais mais periféricos, para ser mesmo ausente no processo lateral (ptl) conforme já referido por Brodal e Szikla<sup>34</sup>.

Nos núcleos pânticos a degenerescência situava-se em três colunas situadas nos núcleos peduncular, paramediano e dorsolateral.

Estes resultados confirmam os anteriormente referidos por Brodal *et al.*<sup>28 32</sup> sobre as mesmas projecções, sendo de referir no entanto alguns pontos que embora não os contradizendo os completam. No NRT, a degenerescência, embora ocupe um cilindro central em toda a extensão rostro-caudal do núcleo, é mais densa nos seus 3/4 caudais. Nos núcleos pânticos, embora fossem confirmadas as três áreas de projecção referidas, a análise do trajecto das fibras e o mapa reconstutivo do total da degenerescência, leva-me a considerar duas projecções fundamentais em presença. Uma para o núcleo paramediano, distribuindo-se por níveis mais rostrais e dorsais, e, uma outra, para os núcleos peduncular e dorsolateral com uma área de distribuição contígua e no seu todo mais caudal que a primeira.

Na oliva inferior a degenerescência observada embora modesta é constante, localizando-se predominantemente no polo rostral da oliva, nomeadamente na D e ainda na porção mais medial da vl. Algumas fibras distribuíam-se ainda pela M e vlo. Apenas se observou degenerescência na oliva contralateral à lesão. Estes resultados confirmam os anteriormente descritos por Lacerda<sup>117</sup>.

### 3 — LESÕES PARCIAIS DOS NCC

#### a) — Lesões do NM

##### *Experiência 10*

(GCL 31) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 39. Lesão estereotáxica do NM esquerdo abrangendo a sua metade dorsal e estendendo-se da extremidade rostral, onde a lesão é mais marcada, até à parte caudal do núcleo, respeitando no entanto o terço caudal do mesmo.

No NRT direito cortado no plano transversal (fig. 40) observa-se escassa degenerescência, dispersa na parte dorsal dos 2/3 caudais do núcleo, à semelhança do que ocorre no NRT esquerdo, embora menos intensamente.

Nos núcleos pânticos e na oliva inferior não encontrei degenerescência.

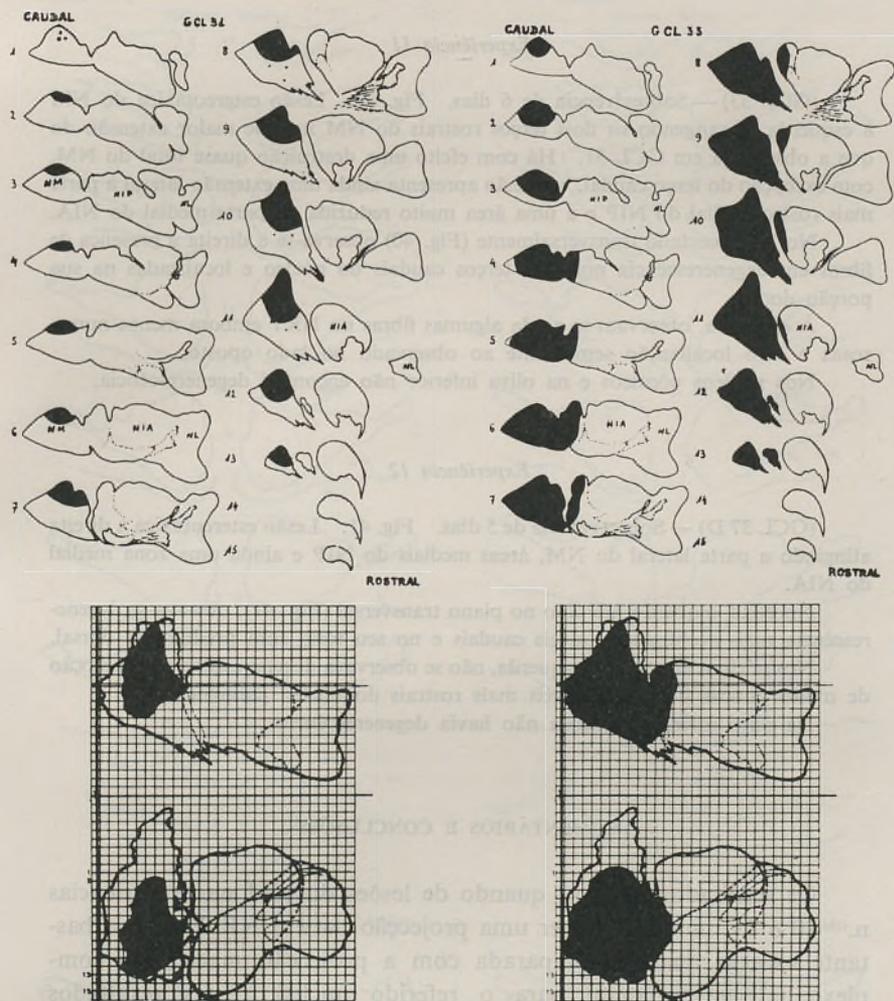


FIG. 39 — Diagramas de lesões no NM, dos casos GCL 31 e GCL 33. Em cima, a representação num diagrama standard dos NCC em cortes transversais. Em baixo, a representação das mesmas lesões feita num diagrama em planos ortogonais.

*Experiência 11*

(GCL 33) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 39. Lesão estereotáxica do NM à esquerda, abrangendo os dois terços rostrais do NM mas de maior extensão do que a observada em GCL 31. Há com efeito uma destruição quase total do NM, com exceção do terço caudal. A lesão apresenta ainda uma extensão lateral à parte mais rostro-medial do NIP e a uma área muito reduzida na parte medial do NIA.

No NRT cortado transversalmente (Fig. 40) observa-se à direita a presença de fibras em degenerescência nos dois terços caudais do núcleo e localizadas na sua porção dorsal.

À esquerda, observam-se ainda algumas fibras no NRT embora menos numerosas e com localização semelhante ao observado no lado oposto.

Nos núcleos pônticos e na oliva inferior não encontrei degenerescência.

*Experiência 12*

(GCL 37 D) — Sobrevivência de 5 dias. Fig. 41. Lesão estereotáxica à direita atingindo a parte lateral do NM, áreas mediais do NIP e ainda uma zona medial do NIA.

No NRT esquerdo, cortado no plano transversal (Fig. 41), observa-se degenerescência mais acentuada a níveis caudais e no seu todo com predomínio dorsal.

Nos núcleos pônticos, à esquerda, não se observava degenerescência, à exceção de muito poucas fibras nos níveis mais rostrais do núcleo paramediano.

Na oliva inferior esquerda não havia degenerescência.

## COMENTÁRIOS E CONCLUSÕES

Os resultados obtidos, quando de lesões do NM nas experiências n.<sup>os</sup> 10 e 11, mostram haver uma projecção para o NRT embora bastante escassa quando comparada com a projecção maciça do complexo interpósito-lateral para o referido núcleo. Estes resultados estão de acordo com os de vários autores<sup>205 216</sup>, nomeadamente o carácter contralateral da projecção, embora as fibras cruzem a linha média no cerebelo e não sigam o pedúnculo cerebeloso superior. A lesão em qualquer dos casos citados origina degenerescência no NRT oposto, e, por seccionar igualmente fibras provenientes do NM contralateral, motiva também degenerescência no NRT homolateral. A distribuição faz-se sobretudo na parte dorsal dos 2/3 caudais do NRT.

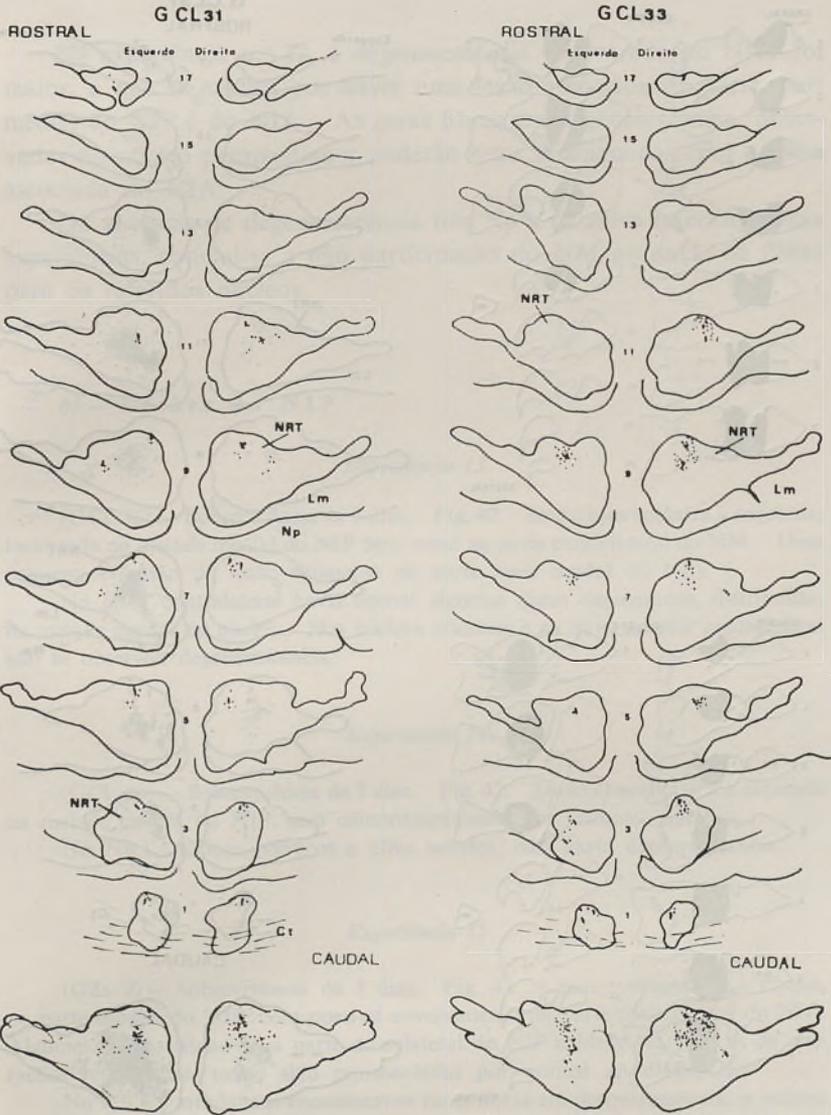


FIG. 40 — Desenho da degenerescência numa série de cortes transversais do NRT, após lesões no NM, correspondente aos casos GCL 31 e GCL 33. Na parte inferior da figura, o somatório da degenerescência observada nos diferentes cortes.

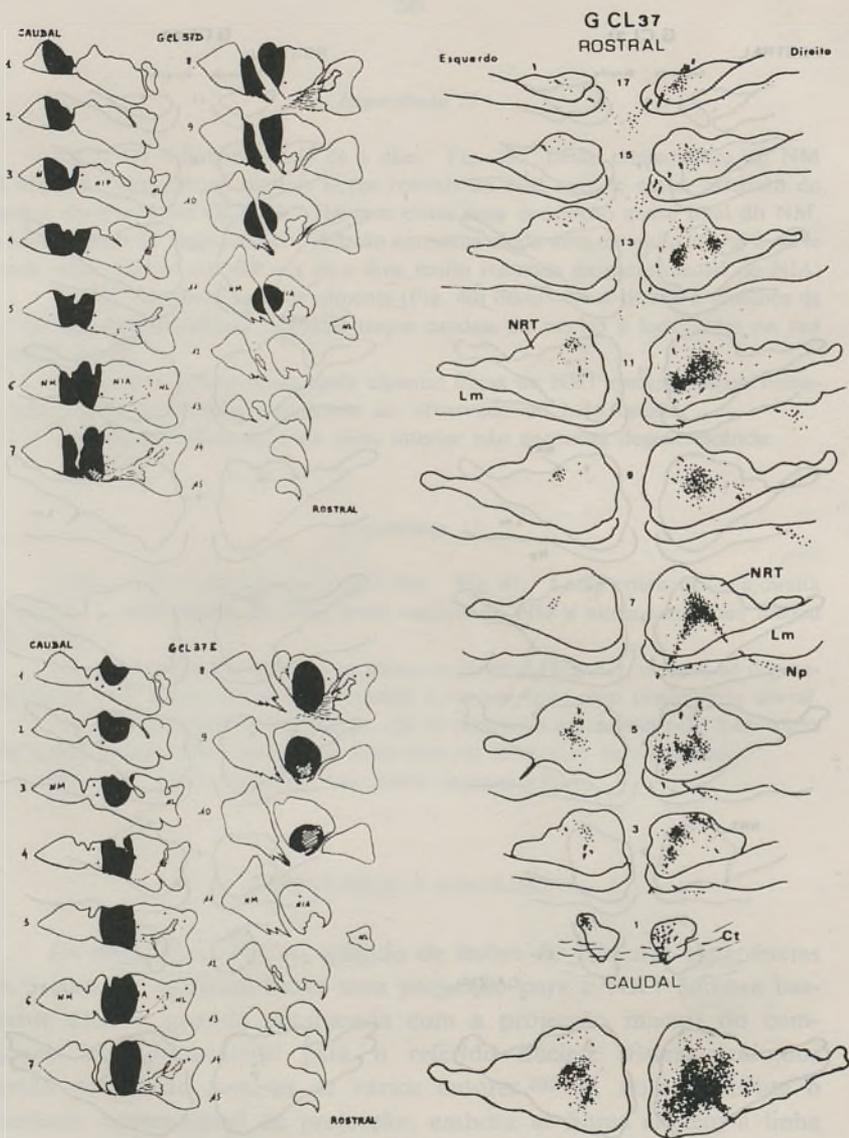


FIG. 41 — Desenho da degenerescência no caso de uma lesão bilateral em GCL 37. À esquerda a representação das lesões e à direita a distribuição da degenerescência em cortes transversais da protuberância, com os respectivos somatórios de degenerescência no NRT.

Na experiência n.º 12, a degenerescência encontrada no NRT foi maior, o que se explica por haver uma lesão associada da parte mais medial do NIP e do NIA. As raras fibras em degenerescência, observadas no núcleo paramediano, poderão estar relacionadas com a lesão associada do NIA.

Da ausência de degenerescência nos Np e na oliva inferior, nestas experiências, conclui-se a não participação do NM no envio de fibras para os referidos núcleos.

#### *b) — Lesões do NIP*

##### *Experiência 13*

(GCL 36) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 42. Lesão estereotáxica à esquerda, localizada na metade medial do NIP bem como na parte caudolateral do NM. Uma pequena extensão da lesão situava-se na parte mais caudal do NIA.

No NRT contralateral havia apenas algumas fibras degeneradas, distribuídas na metade caudal do núcleo. Nos núcleos pânticos e na oliva inferior contralateral não se observou degenerescência.

##### *Experiência 14*

(GCL 40) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 42. Lesão estereotáxica à esquerda na metade caudal do NIP, sem comprometimento dos restantes núcleos.

No NRT, núcleos pânticos e oliva inferior, não havia degenerescência.

##### *Experiência 15*

(GZs 9) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 42. Lesão estereotáxica à direita, na parte medial do NIP, com possível envolvimento da parte mais caudal do NIA. Algumas células situadas na parte dorsolateral do NIP evidenciavam sinais de alterações retrógradas, tendo sido representadas por pontos no diagrama.

No NRT contralateral encontram-se raras fibras em degenerescência, o mesmo sucedendo no núcleo pântico dorsolateral do lado oposto à lesão.

Na oliva inferior esquerda apenas foram observadas muito raras fibras em degenerescência, no hilo do complexo olivar e no prolongamento ventrolateral.

G Sz9

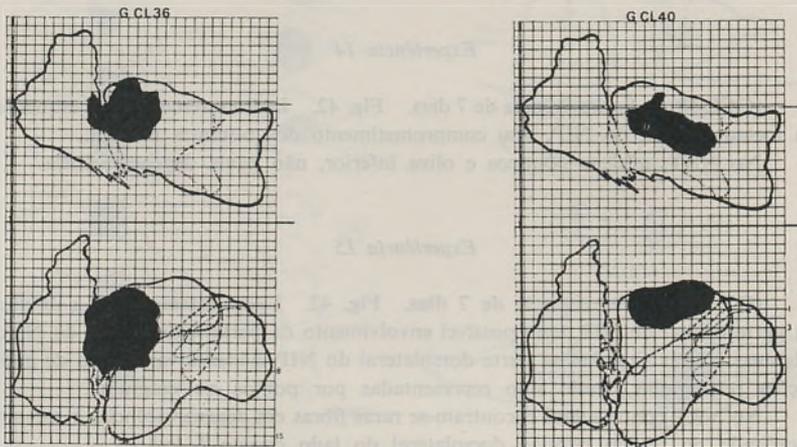
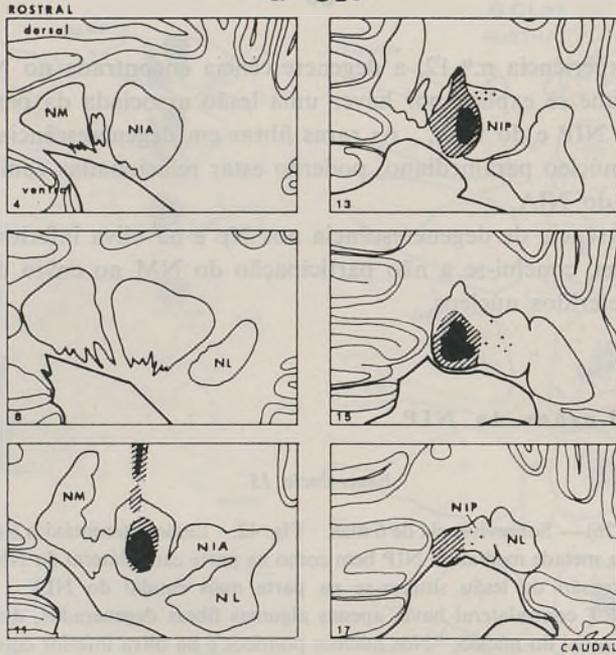


FIG. 42 — Diagramas de três casos com lesões no NIP. Em GSz 9 o cerebelo foi cortado no plano transversal. Em GCL 36 e GCL 40 as lesões estão representadas diagramaticamente em planos ortogonais. Não se observou degenerescência nas áreas em estudo, à exceção de raras fibras em degenerescência, nos casos em que havia uma pequena lesão associada do NIA.

## COMENTÁRIOS E CONCLUSÕES

Os resultados das experiências n.<sup>os</sup> 13 e 14 mostram não haver degenerescência ou então muito pouca do NIP para o NRT. O facto de se ter observado alguma degenerescência na experiência n.<sup>o</sup> 13 poderá justificar-se no prolongamento da lesão à parte mais caudal do NIA. Do mesmo modo, a degenerescência da experiência n.<sup>o</sup> 15 poderá atribuir-se igualmente a lesão associada da parte caudal do NIA. A experiência n.<sup>o</sup> 14 com uma lesão da metade caudal do NIP não originou por sua vez qualquer degenerescência no NRT. O mesmo acontece nos núcleos pânticos e oliva inferior, onde igualmente não se encontrou degenerescência nas experiências 13 e 14, podendo responsabilizar-se como origem das poucas fibras degeneradas observadas na experiência 15, a lesão associada da parte caudal do NIA.

Alguns autores como Voogd<sup>205</sup> descrevem fibras com origem no NIP no ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior, chegando mesmo a observá-las em níveis bastante caudais, no hilo da oliva inferior. Outros, como Angaut<sup>5 6</sup>, negam a participação do NIP nestas projecções. No presente material não há evidência de projecção do NIP, nomeadamente da sua metade caudal, não sendo de excluir no entanto uma modesta participação da porção mais rostral do núcleo.

O problema da delimitação das massas nucleares, especificamente a linha de separação entre o NIA e o NIP, poderá em grande parte justificar a discordância dos resultados referidos pelos vários autores.

*c) — Lesões do NIA**Experiência 16*

(GCL 29) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 43. Lesão estereotáxica ampla à esquerda abrangendo praticamente todo o NIA e prolongando-se um pouco caudalmente na parte dorsal do NIP. O NL não foi lesado, não sendo de excluir pela localização da lesão, que tenha havido secção de algumas das suas fibras eferentes.

No NRT direito, cortado no plano transversal, a degenerescência tinha uma distribuição predominante na parte central do núcleo onde era por vezes muito marcada, sendo dispersa à periferia. O quarto rostral do núcleo tinha muito pouca degenerescência.

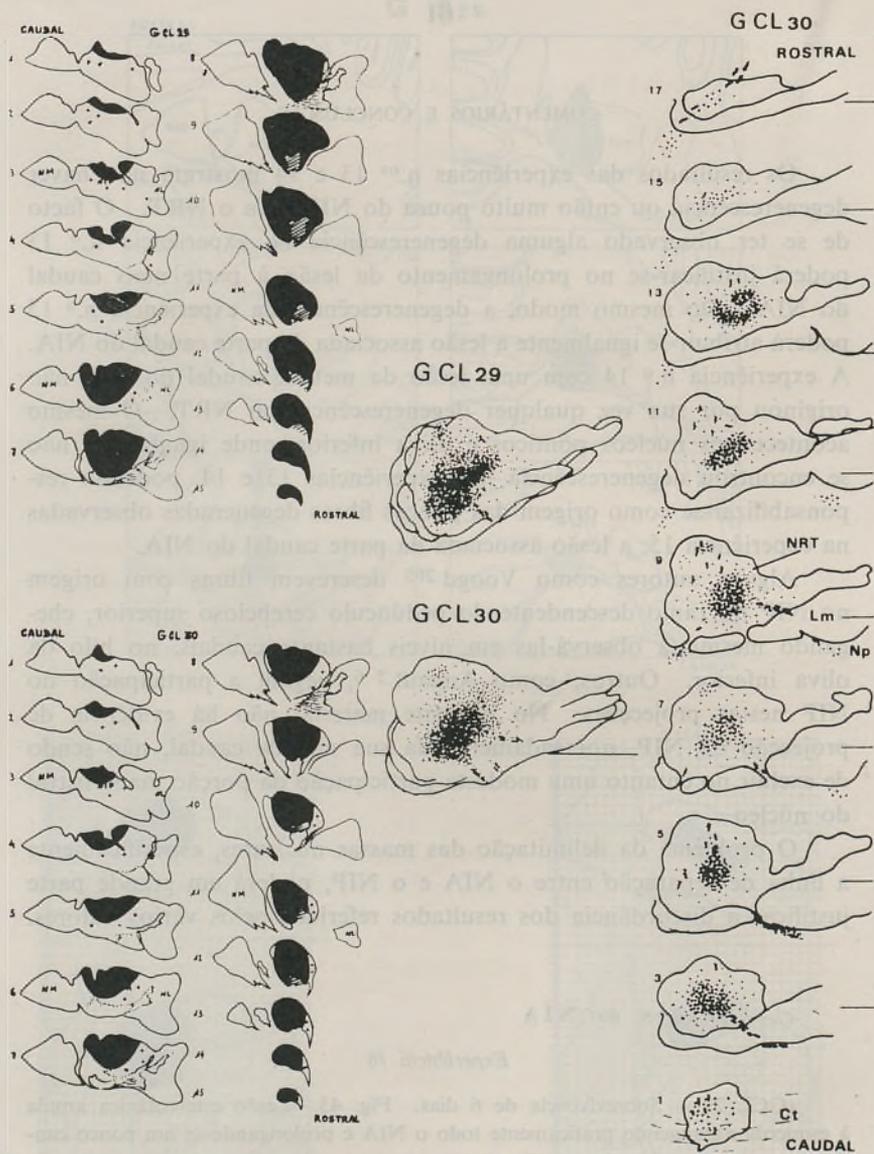


FIG. 43 — Desenho da degenerescência observada no NRT e Np nos casos GCL 29 e GCL 30 com lesões totais do NIA. À esquerda figuram as lesões e à direita a degenerescência de GCL 30 em cortes transversais da protuberância. Ao centro, o somatório da degenerescência no NRT nos dois casos.

Fibras vindas do NRT perfuravam a fita de Reil mediana e dirigiam-se para os núcleos pânticos, distribuindo-se dentro da área terminal da projecção descrita em GCL 4. No núcleo paramediano a degenerescência situava-se do nível 9 a 17; no núcleo dorsolateral entre os níveis 7 e 11 e no núcleo peduncular de 3 a 9.

Na oliva inferior contralateral à lesão, cortada no plano transversal, encontrava-se degenerescência com uma distribuição semelhante à de GSz 13, ilustrada na fig. 44.

Na Fig. 43 apenas illustrei o somatório da degenerescência observada nos diversos cortes a nível do NRT, uma vez que a distribuição era semelhante à observada em GCL 30. A meio da gravura figuram os desenhos representativos do total da degenerescência nos dois casos.

#### *Experiência 17*

(GCL 30) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 43. Lesão estereotáxica ampla à esquerda, de grande parte do NIA. Apenas algumas áreas ventrolaterais do NIA não foram directamente lesadas, embora apresentassem algumas células com sinais de alterações retrógradas. Há ainda um ligeiro envolvimento do NIP numa pequena zona dorsomedial da sua porção mais rostral. O NL não foi atingido, nem sequer detectei presença de qualquer célula evidenciando alterações retrógradas.

No NRT direito, cortado no plano transversal, Fig. 43, a degenerescência distribuía-se na parte central do núcleo, um pouco mais limitada do que no caso anterior.

Nos núcleos pânticos e na oliva inferior contralaterais, encontrei degenerescência semelhante à do caso anterior.

#### *Experiência 18*

(GSz 13) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 44. Lesão estereotáxica à esquerda com destruição de grande parte do NIA, nomeadamente da sua porção rostro-lateral. Algumas fibras do NL foram interrompidas devido à localização também ventral da lesão, como o comprova a presença de algumas células em trigrólise na parte ventral do NL.

No NRT direito (Fig. 44, à direita), cortado no plano horizontal, havia marcada degenerescência distribuída preferencialmente na parte lateral do núcleo, sobretudo em níveis dorsais.

Algumas fibras dirigiam-se para os núcleos pânticos onde se distribuíam dorsocaudalmente no núcleo peduncular e ainda nos núcleos paramediano e dorsolateral.

Na oliva inferior direita, cortada no plano transversal (Fig. 44, ao centro), encontrava-se abundante degenerescência na D, predominando no entanto nos dois terços laterais da parte rostral da referida lâmina olivar. Degenerescência menos marcada estava igualmente presente dentro da área total de projecção descrita em GSz 18 (experiência 5).

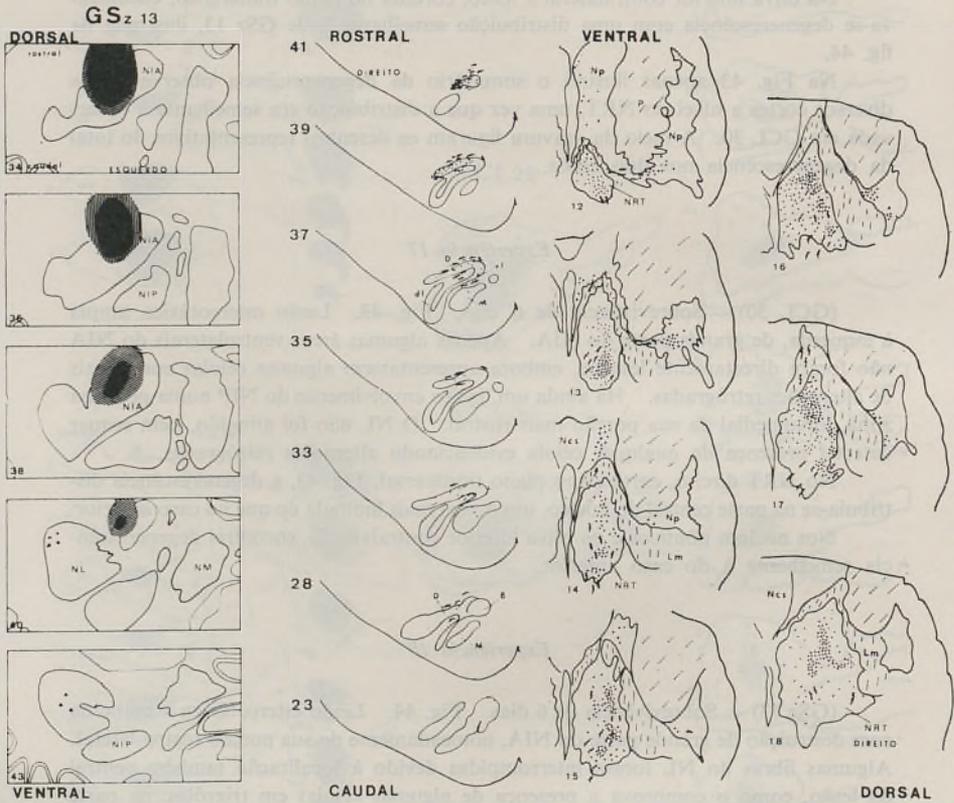


FIG. 44 — Desenho da degenerescência observada no caso GSz 13 após lesão extensa do NIA. Da esquerda para a direita vê-se a lesão no cerebelo (cortado no plano horizontal), a degenerescência na oliva inferior (cortes no plano transversal) e a degenerescência no NRT e nos Np (cortes da protuberância no plano horizontal).

## COMENTÁRIOS

A degenerescência observada nesta série de experiências com lesões praticamente totais do NIA representará a área total de distribuição das fibras, com origem no NIA. Ilustrada a nível da protuberância no plano transversal nas experiências n.<sup>os</sup> 16 e 17, está representada na experiência n.<sup>o</sup> 18 no plano horizontal.

No NRT a degenerescência ocupa uma posição central, sendo de notar a fraca densidade da mesma no quarto rostral daquele núcleo.

Comparando a degenerescência após lesões no NIA, experiências 16 e 17 (GCL 29, GCL 30), com a observada no NRT após lesões dos núcleos interpósitos e lateral, experiências n.<sup>os</sup> 8 e 9 (GCL 26 e GCL 27), ressalta o facto de as fibras com origem no NIA ocuparem áreas limitadas dentro da área total de projecção e com uma localização predominantemente central no núcleo. De destacar a distribuição lateral da degenerescência dentro da área do NRT que recebe a projecção do NIA, quando a lesão abrangia vastas áreas rostrais deste núcleo, como na experiência 18 (GSz 13).

Nos núcleos pônticos, a distribuição da degenerescência faz-se nos três núcleos: paramediano, dorsolateral e peduncular, dentro da área terminal da projecção dos NCC para aqueles núcleos. Analisando a sua distribuição no plano transversal (GCL 29) e no plano horizontal (GSz 13) com a área total de distribuição das fibras cerebello-pônticas, não encontrei diferenças significativas à excepção de um ligeiro predomínio a níveis caudais das fibras com origem no NIA.

Na oliva inferior, a degenerescência, representada no plano transversal em GSz 13 (experiência 5), mostra uma tendência significativa para ocupar a região lateral da D no seu polo rostral.

A fim de estudar áreas restritas dentro do NIA, provoqui lesões de tamanho variável, algumas delas de dimensões reduzidas e que passo a expôr.

*Experiência 19*

(GCL 37 E) — Sobrevivência de 5 dias. Fig. 41. Lesão estereotáxica à esquerda, situada na metade caudo-ventral do NIA e prolongando-se na metade medial do NIP. Algumas fibras do NL foram provavelmente interrompidas.

No NRT direito observava-se forte degenerescência, com uma distribuição na parte centro-medial do núcleo e predominando nos 2/3 caudais.

Nos núcleos pânticos, à direita, a degenerescência distribuía-se dentro da área total de projecção atrás referida. No núcleo paramediano ia do nível 13 a 17, no núcleo peduncular de 3 a 7 e no núcleo dorsolateral de 9 a 11.

Na oliva inferior direita, observava-se degenerescência na porção rostral da D e da vl, e no hilo da oliva inferior nos septos entre as lamelas olivares, dentro da área total de projecção atrás referida.

#### *Experiência 20*

(GCL 28 D)—Sobrevivência de 6 dias. Fig. 45. Lesão estereotáxica à direita atingindo a metade caudal do NIA. A lesão prolonga-se por áreas extensas do NIP, não havendo comprometimento do NL.

No NRT esquerdo (Fig. 45) cortado no plano transversal, havia degenerescência com uma distribuição rostro-caudal e localizada na área central do núcleo. Quando vista no seu conjunto e comparada com a área total de projecção do NIA (GCL 30) verifica-se que a degenerescência se distribui obliquamente de cima para baixo e de fora para dentro, situando-se medialmente a níveis caudais e ocupando áreas dorsolaterais a níveis rostrais do NRT.

Fibras em degenerescência dirigiam-se para os núcleos pânticos terminando em áreas por vezes extensas no sentido rostro-caudal, embora o seu número fosse relativamente pequeno. No núcleo paramediano iam do nível 11 a 17. No núcleo peduncular dos níveis 7 a 9 e apenas raras fibras no núcleo dorsolateral — nível 9.

Na oliva inferior contralateral havia muito pouca degenerescência localizada ao polo rostral, dentro da área total de projecção. Na oliva direita, correspondente à lesão GCL 28 E (ver Fig. 56), em que a lesão se situava mais lateralmente, abrangendo o NIA e o NL (ainda na metade caudal), a degenerescência era muito mais extensa, dentro da área de distribuição anteriormente descrita.

#### *Experiência 21*

(GCL 32)—Sobrevivência de 6 dias. Fig. 45. Lesão estereotáxica atingindo a parte dorsal dos dois terços caudais do NIA esquerdo e uma área dorso-rostral do NIP. O NL não foi lesado.

No NRT direito, cortado no plano transversal, a degenerescência, pouco marcada no terço rostral, distribui-se mais na área central do terço caudal, dum modo idêntico ao observado em GCL 30. A níveis centrais a degenerescência tende a ocupar zonas periféricas em relação à área onde se observa densa degenerescência em GCL 30. Quando visto o somatório da degenerescência, a área total é muito semelhante à verificada em GCL 30, com a diferença de conter um espaço central livre de degenerescência (Fig. 45).

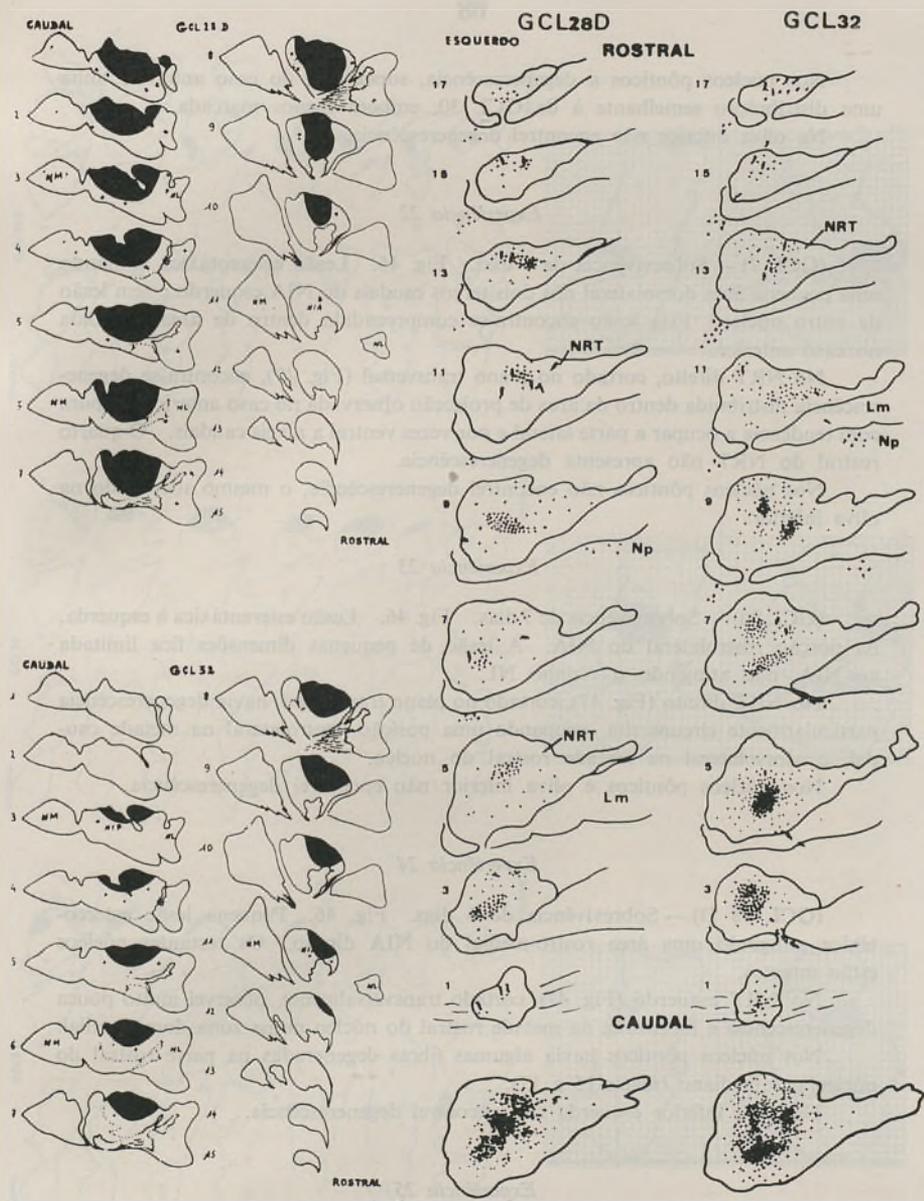


FIG. 45 — Desenho da degenerescência observada no NRT e Np em 2 casos com lesões parciais do NIA. A experiência GCL 28D tem uma lesão na metade caudal e a experiência GCL 32 uma lesão na metade dorsal dos dois terços caudais do NIA. No canto inferior direito da figura, os somatários da degenerescência observada no NRT.

Nos núcleos pânticos a degenerescência, superior à do caso anterior, tinha uma distribuição semelhante à de GCL 30, embora menos marcada.

Na oliva inferior não encontrei degenerescência.

#### *Experiência 22*

(GCL 7) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 46. Lesão estereotóxica atingindo uma pequena área dorsolateral nos dois terços caudais do NIA esquerdo e sem lesão de outro núcleo. Esta lesão encontra-se compreendida dentro da área destruída no caso anterior.

No NRT direito, cortado no plano transversal (Fig. 47), encontra-se degenerescência distribuída dentro da área de projecção observada no caso anterior, embora com tendência a ocupar a parte lateral e por vezes ventral a níveis caudais. O quarto rostral do NRT não apresenta degenerescência.

Nos núcleos pânticos não encontrei degenerescência, o mesmo sucedendo na oliva inferior.

#### *Experiência 23*

(GCL 20) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 46. Lesão estereotóxica à esquerda, na porção rostrolateral do NIA. A lesão de pequenas dimensões fica limitada ao NIA, não atingindo o vizinho NL.

No NRT direito (Fig. 47), cortado no plano transversal, havia degenerescência particularmente circunscrita, ocupando uma posição ventrolateral na metade caudal, e, dorsolateral na metade rostral do núcleo.

Nos núcleos pânticos e oliva inferior não encontrei degenerescência.

#### *Experiência 24*

(GCL 38 D) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 46. Pequena lesão estereotóxica atingindo uma área rostro-medial do NIA direito. Os restantes núcleos estão intactos.

No NRT esquerdo (Fig. 47), cortado transversalmente, observei muito pouca degenerescência e localizada na metade rostral do núcleo numa zona dorso-medial.

Nos núcleos pânticos havia algumas fibras degeneradas na parte rostral do núcleo paramediano (níveis 15 a 17).

Na oliva inferior esquerda não encontrei degenerescência.

#### *Experiência 25*

(GCL 17) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 48. Lesão estereotóxica à esquerda destruindo a metade caudal do NIA e situada bastante lateralmente, atingindo áreas já situadas na área de transição NIA-NL. A lesão é contudo de pequenas dimen-

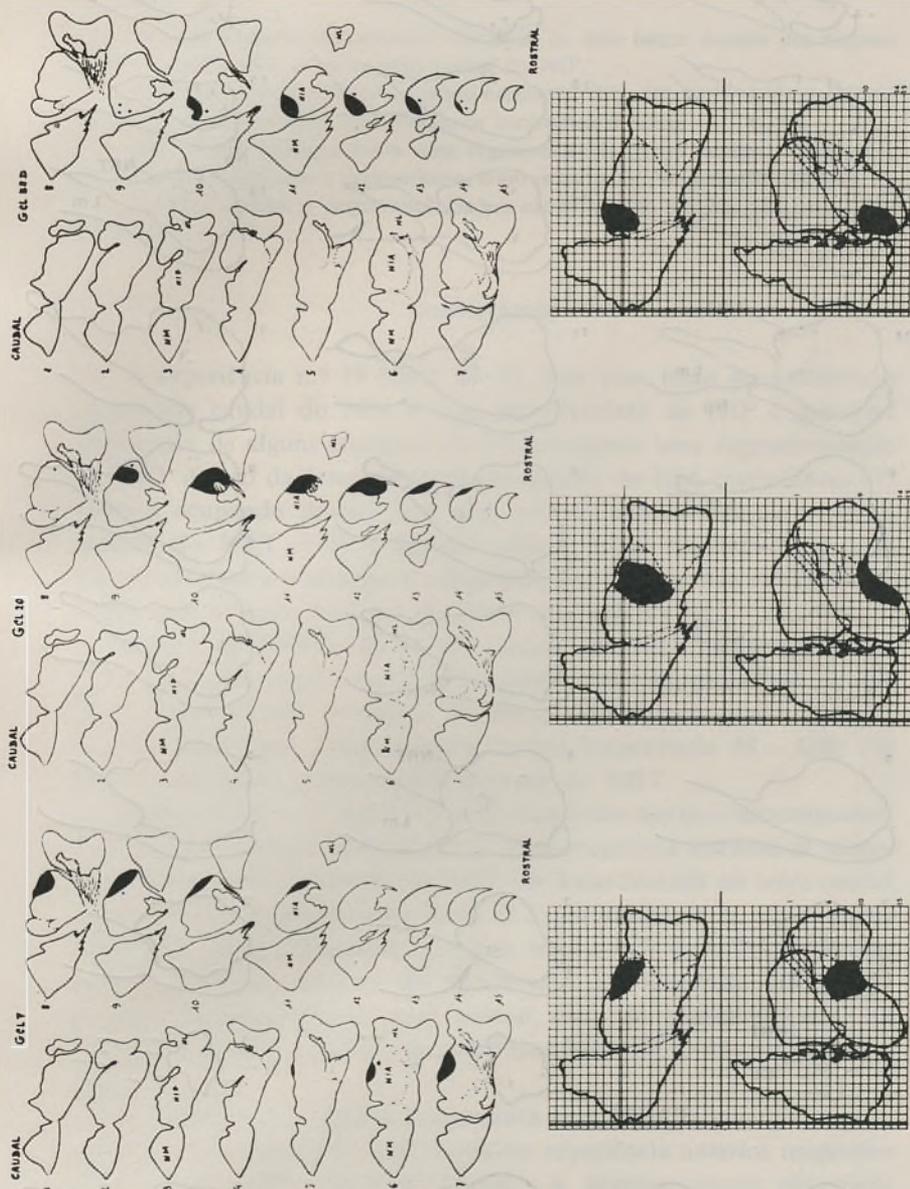


FIG. 46 — Diagramas de três lesões de tamanho pequeno no NIA nos casos GCL 7, GCL 20 e GCL 38 D. Representação idêntica à da Fig. 39.

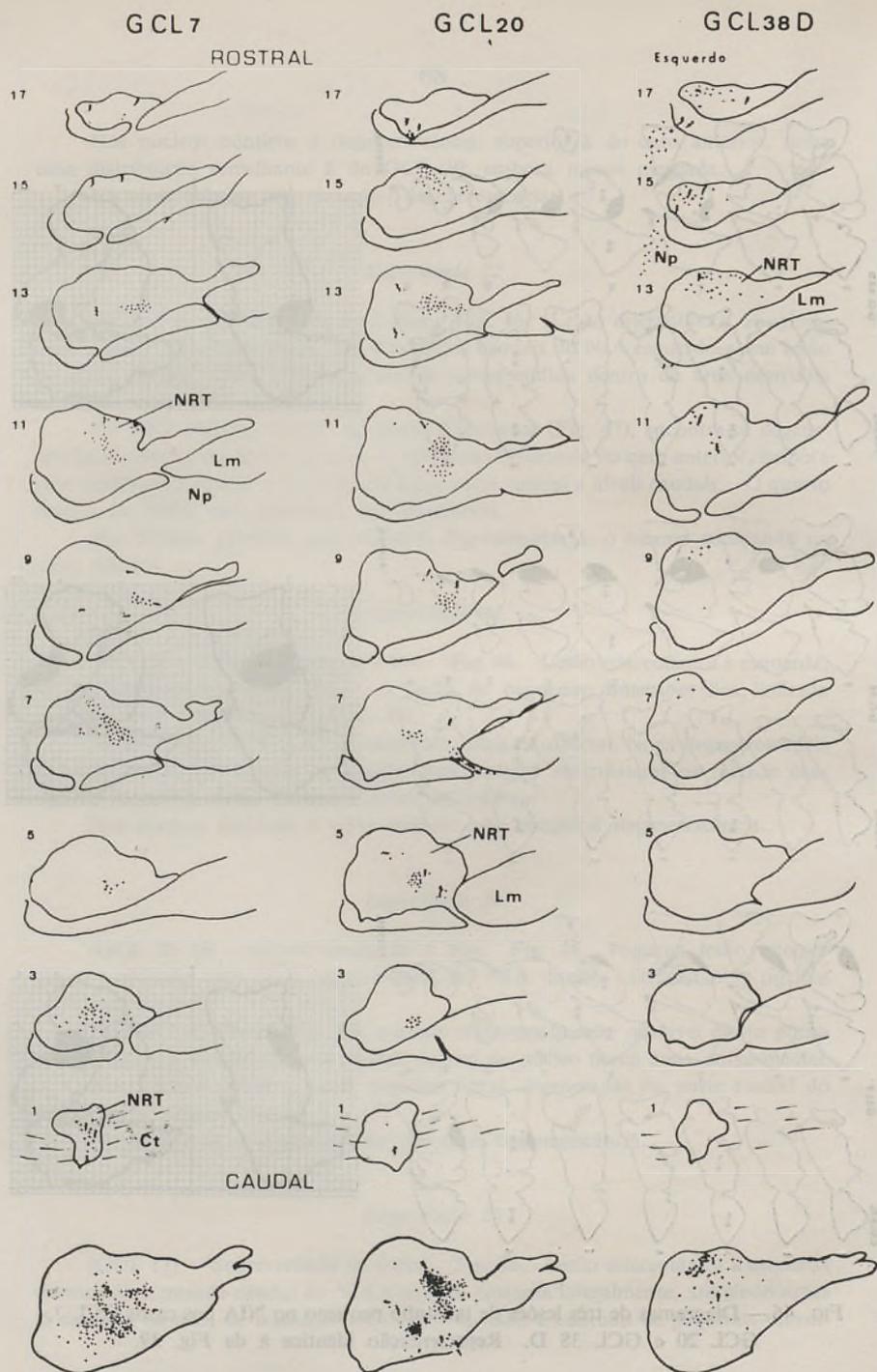


FIG. 47 — Desenho da degenerescência observada em cortes transversais da protuberância, dos casos GCL 7, GCL 20 e GCL 38 D com lesões parciais do NIA. Em baixo, na figura, os respectivos somatórios da degenerescência do NRT.

sões (cerebelo cortado sagitalmente) atingindo os dois terços dorsais dos núcleos e uma pequena área na parte mais rostral do NIP.

No NRT direito, cortado no plano horizontal (Fig. 48), havia degenerescência de moderada intensidade, distribuindo-se centromedialmente.

Nos núcleos pânticos havia uma degenerescência muito modesta, distribuída pelos núcleos peduncular e paramediano, contrastando com o verificado em GSz 13.

Na oliva inferior a degenerescência era extremamente escassa, não tendo sido ilustrada.

#### COMENTÁRIOS

A experiência n.º 19 (GCL 37 E), com uma lesão predominando na metade caudal do NIA e com envolvimento do NIP e provável intersecção de alguns eferentes do NL, apresenta uma degenerescência no NRT dentro da área que recebe projecção do NIA (experiência 17) embora ocupando dentro dela uma posição centromedial. A níveis caudais do NRT (3-5) a degenerescência ocupa contudo áreas não correspondentes ao máximo de degenerescência observada em GCL 30, o que leva a supôr tratar-se de fibras oriundas do NL.

Lesões igualmente na metade caudal do NIA (experiências 20 e 25) originam degenerescência localizada centromedialmente dentro da área que recebe projecção do NIA, sobretudo a níveis caudais. Ao contrário, uma lesão da parte rostral (experiência 18 — GSz 13) projecta na parte lateral (níveis dorsais) do NRT.

Na experiência 21 (GCL 32) com uma lesão nos dois terços caudais do NIA mas situada dorsalmente, a degenerescência distribui-se sobretudo nos dois terços caudais do NRT, em áreas centrais no terço caudal (níveis 1 a 5) e deixando áreas livres de degenerescência na parte central dos níveis 7 a 11 (diagrama no plano transversal) onde ocupa regiões periféricas dentro da área de distribuição das fibras do NIA. Daí resulta a presença duma zona central, livre de degenerescência, na reconstrução do somatório da degenerescência (Fig. 45, em baixo, à direita).

A experiência 22 (GCL 7) apresenta uma lesão de menores dimensões e contida dentro da área lesada na experiência anterior (experiência 21), na sua porção mais lateral. A degenerescência observada ocupa por sua vez uma posição lateral e às vezes ventral a níveis caudais do NRT, dentro da área que recebe fibras de GCL 32 (experiência 21).

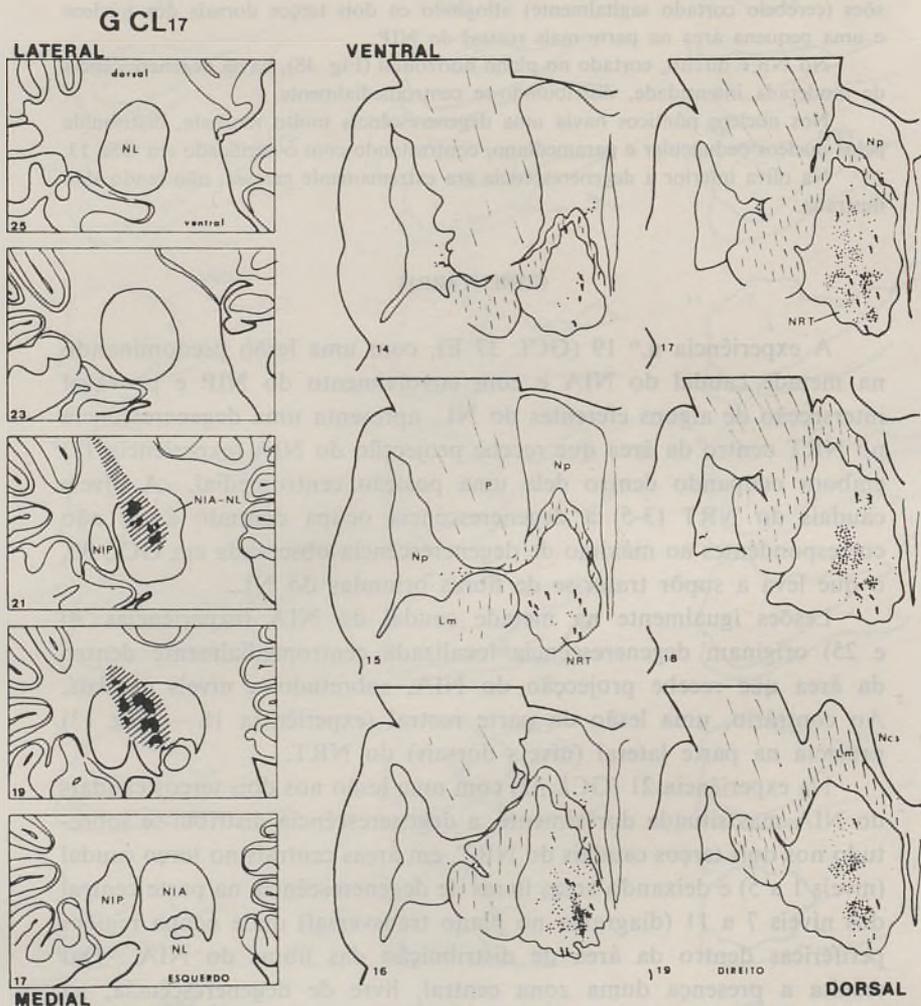


FIG. 48 — Desenho da degenerescência do caso GCL 17 com uma lesão caudolateral no NIA. À esquerda, a ilustração da lesão (cortes dos NCC no plano sagital) e à direita a degenerescência observada em cortes horizontais da protuberância.

Por fim, duas lesões situadas na parte rostral do NIA (experiências 23 e 24) apresentam degenerescência em locais completamente diferentes. Quando de lesão rostrolateral no NIA (experiência 23 — GCL 20) a degenerescência situava-se ventrolateralmente a níveis caudais, e dorsolateralmente a níveis centro-rostrais do NRT. Quando de lesão rostromedial no NIA (experiência 24 — GCL 38 D) a degenerescência, muito reduzida, ocupava áreas dorsomediais e só nos níveis rostrais do NRT.

Uma análise dos resultados nos núcleos pônticos propriamente ditos evidencia uma degenerescência bastante modesta quando de lesões na metade caudal do NIA (GCL 28 D e GCL 17). Quando de pequenas lesões na parte rostral (GCL 20 e GCL 38 D) não encontrei degenerescência significativa a não ser nos níveis rostrais do núcleo paramediano em GCL 38 D com uma lesão rostro-medial. Ao contrário, em GSz 13, com uma extensa lesão na parte rostral do NIA, marcada degenerescência estava presente em todos os núcleos pônticos.

Os casos GCL 7 e GCL 32 com lesões situadas nos dois terços caudais do NIA podem ajudar de algum modo num melhor esclarecimento. No primeiro caso com uma lesão muito pequena não observei degenerescência. No caso GCL 32 a degenerescência nos núcleos pônticos era mais extensa que em GCL 28 D. Parece assim que a degenerescência aumenta quando de lesões ultrapassando a metade caudal do NIA.

Quanto à oliva inferior apenas foi possível observar degenerescência em GCL 28 D e GCL 17, dentro da área terminal de projecção dos NCC. Excluindo os casos de lesões com menor extensão, julgo que as lesões caudais do NIA de dimensões médias e apresentando pouca degenerescência sugerem que áreas provavelmente mais responsáveis se situem mais lateral e ventralmente na parte caudal do NIA e do NL, conforme indica o caso GCL 28 E, com destruição de locais não atingidos em GCL 28 D e GCL 32.

#### RESUMO E CONCLUSÕES

A degenerescência presente no NRT contralateral, após destruição do NIA, é bastante intensa e situa-se centralmente dentro da área terminal da projecção dos NCC. De salientar, a muito fraca densi-

dade de degenerescência no quarto rostral do NRT. No seu todo, a área de projecção do NIA no NRT, quando comparada com a do complexo interpósito-lateral, parece situar-se dentro das áreas que recebem fibras do NL. Este projectaria no NRT mais perifericamente a níveis caudais, havendo sobreposição de projecções a níveis centrais, embora a do NL ultrapasse os limites da do NIA, prolongando-se dorsolateral e ventromedialmente. Lesões electivas no NL vieram comprovar esta suposição.

Confirmando os resultados de Brodal *et al.*<sup>32</sup> todos os locais do NIA enviam fibras para o NRT, projectando as áreas caudais centro-medialmente e as áreas rostrolaterais lateralmente, dentro da área terminal da projecção do NIA no NRT. Uma lesão localizada na parte dorsocaudal do núcleo originou uma área terminal de degenerescência com a particularidade de ter zonas livres da mesma na parte central dos níveis médios do NRT, num sentido rostro-caudal. Este facto, bem como a diferente situação no NRT das áreas com degenerescência terminal quando de lesões de pequeno tamanho em locais também diferentes do NIA, levam a pensar numa aperfeiçoada organização tópica da projecção do NIA para o NRT, adiante discutida.

Nos núcleos pânticos, a degenerescência distribuía-se pelos núcleos paramediano, dorsolateral e peduncular, dentro da área terminal da projecção dos NCC, embora se notasse um maior predomínio de degenerescência a níveis caudais dos núcleos pânticos. Quanto à origem da projecção do NIA para os núcleos pânticos, parece que a porção caudal projecta modestamente e muito menos do que as áreas centro-rostrais, conforme afirmado por Brodal *et al.*<sup>28</sup>.

Na oliva inferior, quando de lesões totais do NIA, a degenerescência tinha uma disposição preferencial nos dois terços laterais da parte rostral da D. No resto da sua distribuição não se observavam outras diferenças, coincidindo com a área terminal de projecção dos NCC. Quanto à origem da projecção cerebello-olivar, encontrei densa degenerescência quando de uma ampla lesão abrangendo grande parte do núcleo, nomeadamente a sua parte rostral e com extensão ventral (GSz 13). Em outros dois casos, com lesões caudais sem atingirem contudo as áreas mais laterais e ventrais do NIA, havia pouca degenerescência, ao contrário do verificado numa lesão situada também caudalmente mas mais lateral no NIA e atingindo igualmente o NL

(GCL 28 E). Penso assim que a haver uma área específica do NIA mais responsável pela projecção para a oliva inferior, ela se poderá situar em zonas laterais da parte caudal.

#### d) — Lesões do NL

##### *Experiência 26*

(GSz 7) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 49. Lesão cirúrgica ampla por remoção de grande parte do hemisfério cerebeloso esquerdo. O NL foi destruído totalmente à excepção da parte mais ventral na parte caudal. Há ainda um prolongamento da lesão ao NIP esquerdo.

No NRT direito, cortado no plano transversal (Fig. 49 à direita), observa-se uma degenerescência intensa situada na parte central do núcleo e com uma distribuição rostro-caudal. De salientar o aspecto irregular e sinuoso da área de degenerescência quando vista em cortes transversais, bem como a sua extensão que é superior à verificada quando de lesões no NIA (GCL 29). No NRT esquerdo, não ilustrado, havia algumas fibras degeneradas em locais correspondentes às áreas de mais densa degenerescência no lado oposto.

Nos núcleos pânticos, à direita, havia degenerescência dentro da área que recebe projecção dos NCC observada em GCL 24 e GCL 26. No núcleo paramediano a degenerescência distribuía-se do nível 9 a 17, no núcleo dorsolateral entre os níveis 7 e 13 e no núcleo peduncular entre os níveis 3 e 9.

Na oliva inferior contralateral à lesão, cortada no plano transversal (Fig. 49), observava-se degenerescência com uma distribuição mais intensa na parte rostro-medial da D, não a tendo encontrado porém na parte lateral da referida lâmina olivar. Havia ainda degenerescência dispersa na parte rostromedial da vl, na M e no vlo. Algumas fibras de passagem estavam presentes entre a D e a vl, bem como entre a vl e a M.

##### *Experiência 27*

(GSz 20) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 49. Lesão estereotóxica bilateral. À direita a lesão abrange a extremidade rostral e uma parte rostro-ventral do NL. À esquerda, os dois terços rostrais do NL foram parcialmente destruídos, situando-se a lesão mais medialmente do que a anterior e atingindo a parte latero-ventral do NIA. De notar à esquerda a presença de células evidenciando alterações retrógradas na parte lateral do NL, na vizinhança das áreas destruídas.

No NRT direito há densa degenerescência, ao contrário do verificado no lado oposto. É fortemente marcada nos dois terços caudais (Fig. 50) ao contrário do que sucede no terço rostral onde a densidade de degenerescência é menor. As áreas de maior densidade ocupam, no terço médio do NRT, num sentido rostro-caudal, uma posição lateral dentro da área que recebe fibras dos NCC.

No NRT esquerdo (não ilustrado) havia algumas fibras degeneradas nos dois terços caudais do núcleo, em locais correspondentes aos de mais densa degenerescência no lado oposto.

Nos núcleos pânticos à direita (Fig. 50), a degenerescência observada distribuía-se pelo núcleo paramediano (do nível 9 a 17) e núcleo dorsolateral (do nível 7 a 9), estando praticamente ausente no núcleo peduncular.

Na oliva inferior, cortada no plano transversal, havia escassa degenerescência à direita (Fig. 49) predominando na área de junção da D com a vl. À esquerda, não havia degenerescência.

#### Experiência 28

(GSz 10) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 50. Lesão estereotóxica destruindo parte do NL esquerdo e localizada centro-rostralmente.

A metade caudal não está lesada, assim como o polo rostral e a parte ventromedial do NL.

No NRT direito havia degenerescência de média intensidade, mais acentuada nos dois terços caudais, dentro da área de degenerescência observada em GSz 7, ocupando uma posição centrolateral.

Nos núcleos pânticos à direita, havia muito pouca degenerescência. Apenas no nível 9 no núcleo dorsolateral e no nível 11 no núcleo paramediano, se observavam algumas fibras degeneradas. Na oliva inferior não encontrei degenerescência.

#### COMENTÁRIOS

A lesão, na experiência GSz 7, atinge a quase totalidade do NL com muito pouco comprometimento do NIP pelo que se considera a degenerescência observada como correspondente à área total da projecção do NL. Distribui-se rostrocaudalmente no NRT contralateral predominando nas regiões centrais, embora ocupe áreas mais ventromediais e dorsolaterais do que se observava após lesão total do NIA.

---

FIG. 49 — Ilustração dos resultados quando de lesões no NL, nos casos GSz 20 e GSz 7. O primeiro apresenta uma lesão bilateral e o segundo uma lesão total do núcleo. Cerebelo cortado no plano transversal. A degenerescência a nível da protuberância de GSz 20 E está representada na Fig. 50. Os desenhos da degenerescência referem-se a cortes transversais, tanto para o NRT e Np como para a oliva inferior.

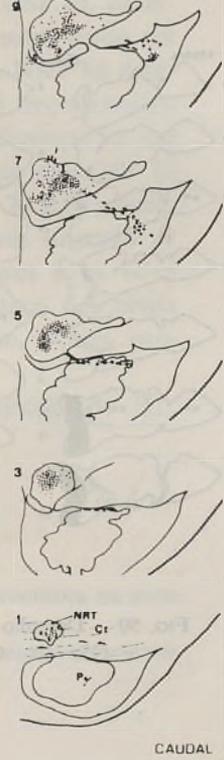
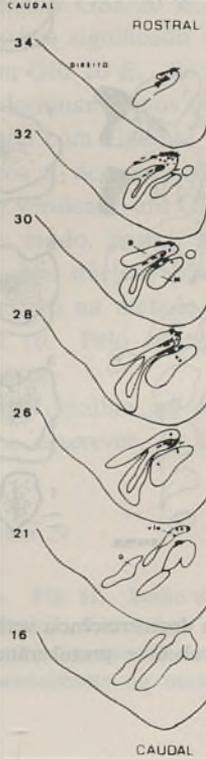
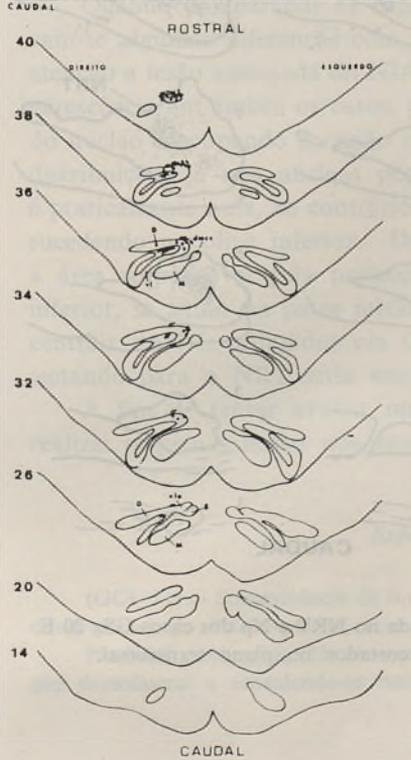
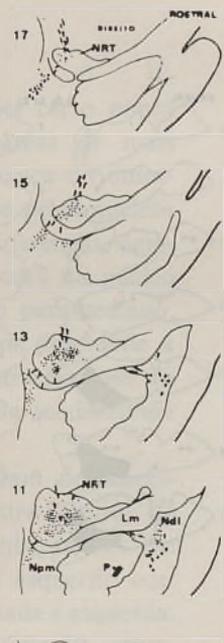
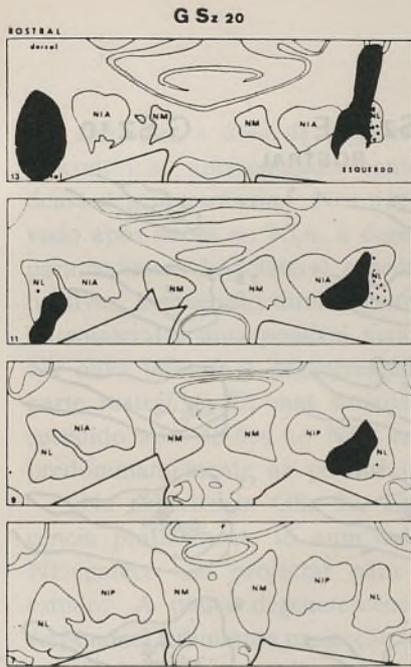


FIG. 49

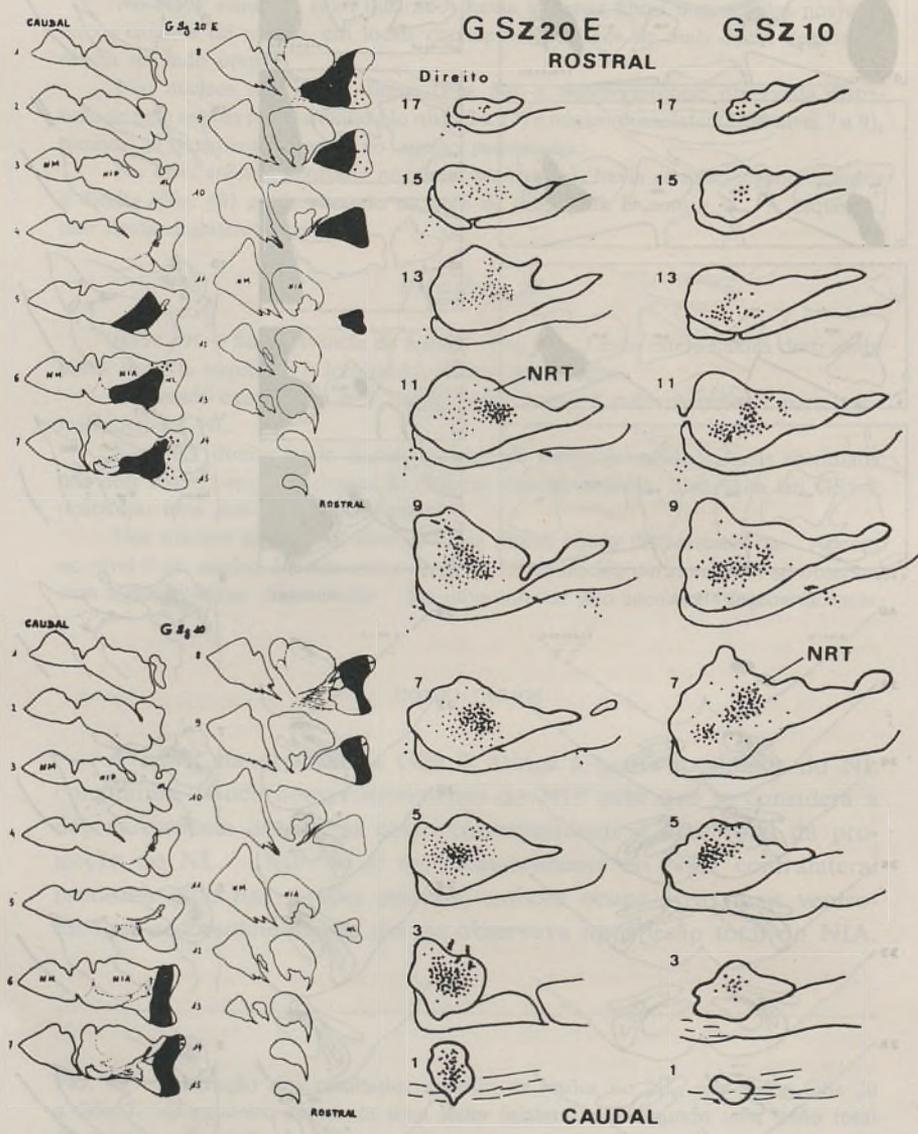


FIG. 50 — Desenho da degenerescência verificada no NRT e Np dos casos GSz 20 E e GSz 10. Cerebelo e protuberância cortados no plano transversal.

No conjunto, a área de degenerescência é extensa e até certo ponto descontínua, apresentando contornos irregulares as áreas de mais densa degenerescência. Nos núcleos pânticos, à semelhança do observado após lesões no NIA, a degenerescência distribuía-se pelos núcleos paramediano, dorsolateral e peduncular. Não havia diferenças significativas, à excepção duma ligeira rostralidade da projecção no núcleo dorsolateral e uma possível maior densidade no núcleo paramediano. Na oliva inferior a degenerescência ocupava com maior densidade a parte rostral da D, mas situada na parte medial, contrariamente ao sucedido após lesões no NIA em que a degenerescência se distribuía predominantemente na parte lateral da D.

Na experiência GSz 20, lesões bilaterais provocaram degenerescência praticamente só num lado. Assim, a parte rostro ventral do NL parece não projectar para os núcleos bolboprotuberanciais em estudo. A pouca degenerescência observada no NRT esquerdo corresponderá à diminuta projecção homolateral da lesão situada à esquerda.

Quando comparadas as experiências GSz 20 E e GSz 10, observam-se algumas diferenças com possível significado mesmo tendo em atenção a lesão associada do NIA em GSz 20 E. Se no NRT há degenerescência em ambos os casos, predominando nos dois terços caudais do núcleo e ocupando a região central com algumas diferenças na sua distribuição, já nos núcleos pânticos a degenerescência em GSz 10 é praticamente nula, ao contrário do verificado em GSz 20 E, o mesmo sucedendo na oliva inferior. Deste modo, parece haver sugestão de a área responsável pela projecção, nos núcleos pânticos e na oliva inferior, se situar na parte medial e não na metade lateral dos níveis centrais do NL, atingidos em GSz 10. Pelo contrário, a área projectando para o NRT seria mais vasta.

A fim de tentar avaliar maiores detalhes na projecção do NL, realizei pequenas lesões que passo a descrever.

#### *Experiência 29*

(GCL 11) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 51. Lesão estereotáxica na parte dorso-caudal do NL esquerdo, com reduzidas dimensões.

No NRT direito (Fig. 52) observei pouca degenerescência ocupando uma posição dorsolateral e estendendo-se rostrocaudalmente no núcleo.

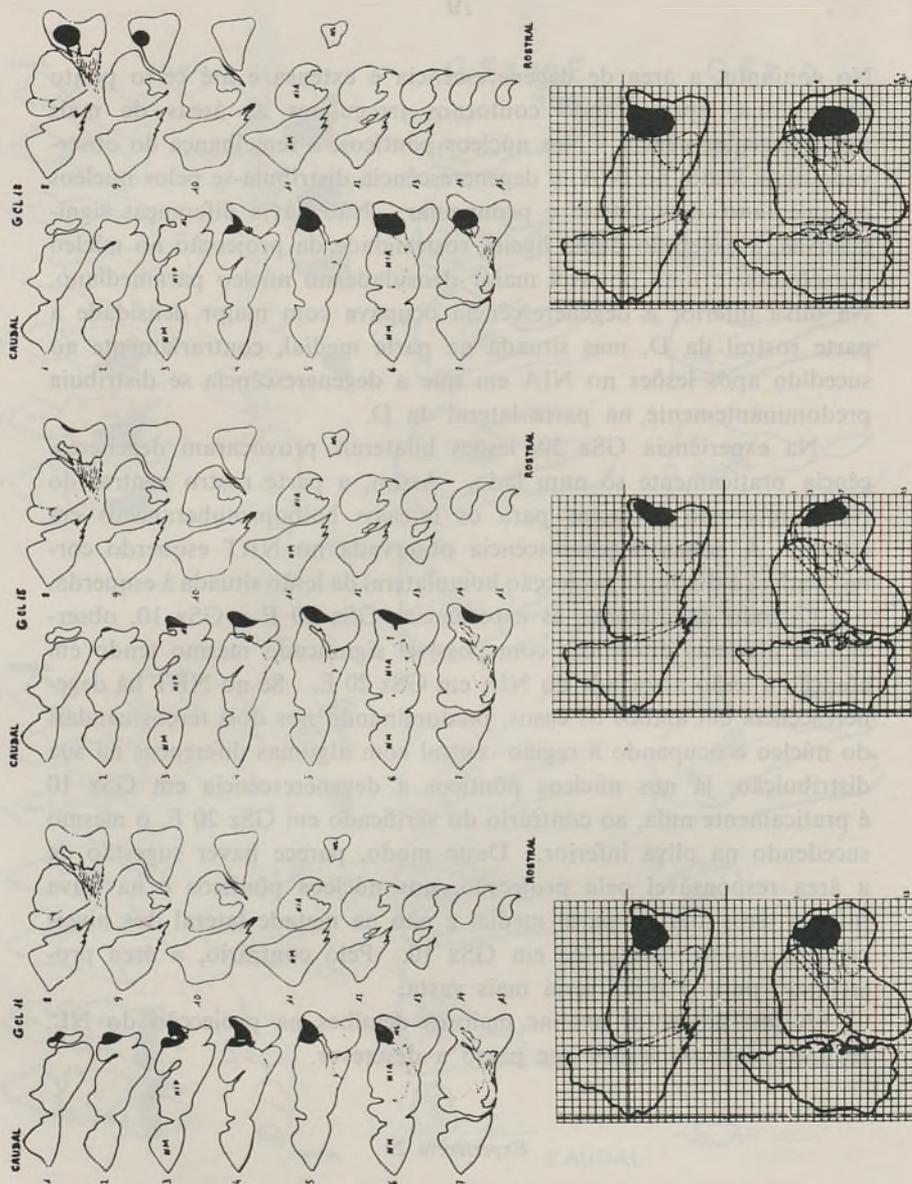


FIG. 51 — Diagramas de três lesões de tamanho pequeno no NL nos casos GCL 11, GCL 15 e GCL 18. Representação idêntica à da Fig. 39.

Nos núcleos pânticos apenas havia algumas fibras em degenerescência a níveis 5 e 7 do núcleo peduncular.

Na oliva inferior não encontrei degenerescência.

#### *Experiência 30*

(GCL 15) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 51. Lesão estereotáxica na parte latero-caudal do NL esquerdo. A lesão é periférica e de muito reduzidas dimensões, prolongando-se mais rostral e menos caudalmente do que a anterior.

No NRT direito (Fig. 52) havia muito pouca degenerescência e situava-se na metade caudal do núcleo, ocupando a parte central do mesmo. A níveis caudais do NRT a degenerescência estende-se mais medialmente do que no caso anterior. Vista no seu conjunto (Fig. 52) a degenerescência na sua parte mais central está contida dentro da área do caso anterior (GCL 11).

Não observei degenerescência nem nos núcleos pânticos nem na oliva inferior.

#### *Experiência 31*

(GCL 18) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 51. Lesão estereotáxica destruindo a parte centro-dorsal do NL esquerdo. A lesão, um pouco mais rostral do que a da experiência anterior, situa-se mais medialmente no NL, estando a parte caudal contida na área da lesão de GCL 11.

No NRT direito (Fig. 52) há pouca degenerescência, distribuída pelos dois terços caudais do núcleo e em parte coincidente com a observada em GCL 11.

Nos núcleos pânticos não observei degenerescência, o mesmo sucedendo na oliva inferior.

#### *Experiência 32*

(GSz 15) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 53. Lesão estereotáxica envolvendo a parte mais caudal do NL esquerdo, sobretudo a níveis ventrais. Com início caudolateral na união do terço dorsal com os 2/3 ventrais do NL, a lesão estende-se ventralmente, de localização sempre caudal e envolvendo ainda a parte mais ventrolateral do NIP.

No NRT direito (Fig. 53) havia degenerescência, que embora modesta, tinha uma localização precisa. Situava-se quase toda medialmente, dentro da área de projecção de GSz 7. De salientar, a muito fraca densidade da degenerescência nos níveis caudais do NRT.

Nos núcleos pânticos havia degenerescência no núcleo paramediano ocupando uma coluna longitudinal que se estendia do nível 11 a 17, bem como ainda no núcleo peduncular e dorsolateral, dos níveis 9 a 11.

Na oliva inferior, cortada no plano transversal, observavam-se raras fibras em degenerescência na extremidade rostral do complexo olivar, não ilustradas.

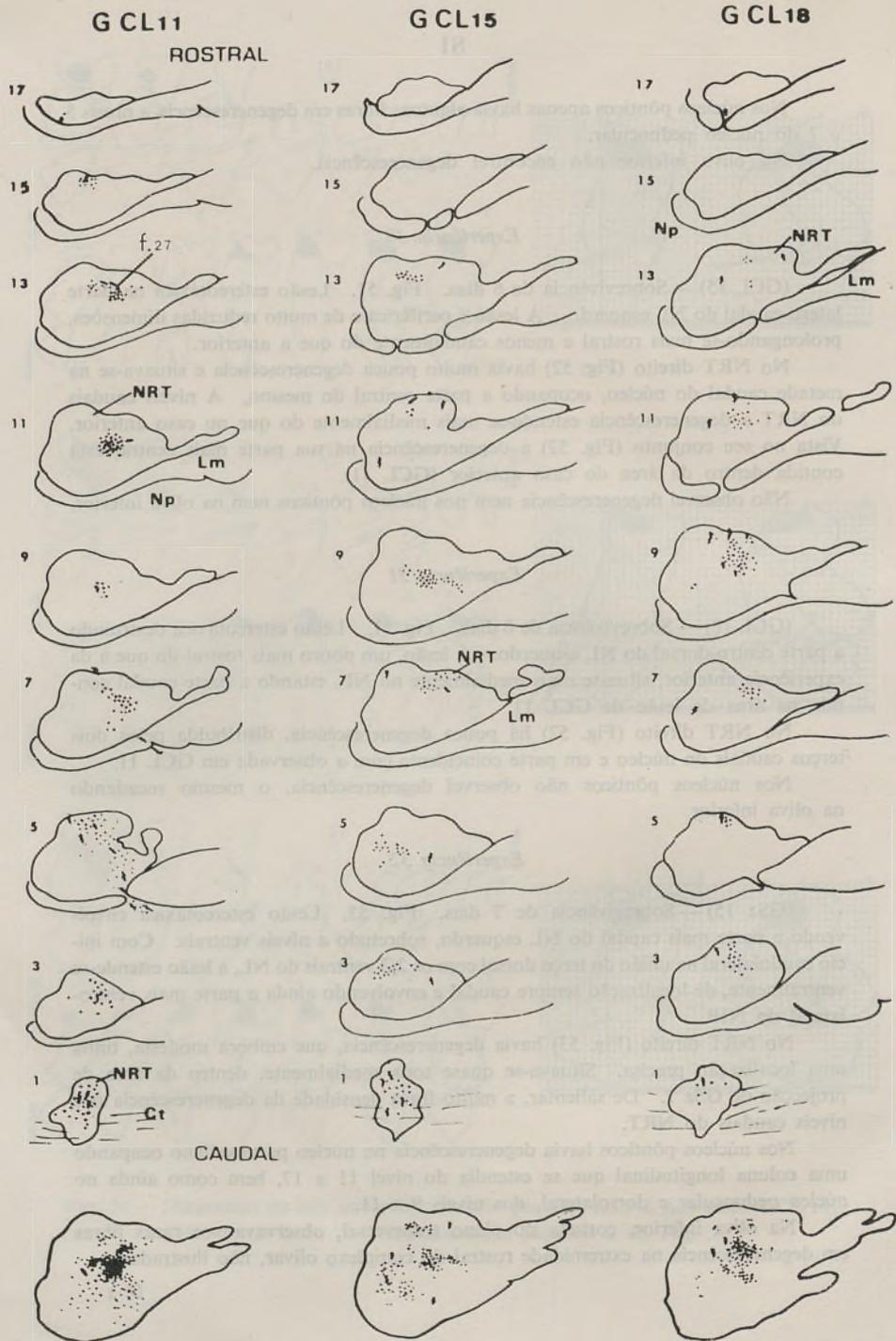


FIG. 52

## COMENTÁRIOS

Uma primeira análise das experiências n.ºs 29, 30 e 31 (GCL 11, GCL 15 e GCL 18) apresentando lesões diferentes, embora em parte sobreponíveis na metade dorsal do NL, evidencia degenerescência no NRT com uma distribuição específica. Analisando em pormenor, verifica-se que uma lesão dorsocaudal (GCL 11) origina degenerescência na parte centro-lateral do NRT, enquanto uma lesão mais lateral no NL (GCL 15) projecta mais medialmente a níveis caudais do NRT. O caso GCL 18, com uma lesão que se prolonga mais rostral e menos caudalmente que GCL 11, mostra uma distribuição da degenerescência um pouco mais dorsal que a antecedente, evidenciando uma posição dorsolateral no seu conjunto, nos 2/3 caudais do NRT.

A experiência n.º 32 (GSz 15), com uma pequena lesão caudo-ventral, mostra uma distribuição da degenerescência na parte medial dos 2/3 rostrais do NRT.

Nos núcleos pônticos não se observou degenerescência nos casos GCL 15 e GCL 18 e apenas havia algumas fibras em degenerescência no núcleo peduncular em GCL 11. Pelo contrário, no caso GSz 15, com uma lesão caudo-ventral, encontrou-se degenerescência que ocupava os níveis 11 a 17 no núcleo paramediano, havendo uma outra coluna embora mais pequena no núcleo dorsolateral — níveis 9 e 11.

Na oliva inferior não havia degenerescência em nenhum dos casos, com a excepção de algumas raras fibras em GSz 15.

## RESUMO E CONCLUSÕES

A degenerescência no NRT, após lesão no NL contralateral é fortemente marcada, predominando na parte central do núcleo, dentro

---

FIG. 52 — Desenho da degenerescência observada em cortes transversais da protuberância dos casos GCL 11, GCL 15 e GCL 18, com lesões parciais do NL. Em baixo, na figura, os respectivos somatórios da degenerescência no NRT. O ângulo representado no corte 13 de GCL 11 corresponde ao local onde foi feita a micro-fotografia da figura 27.

N 1

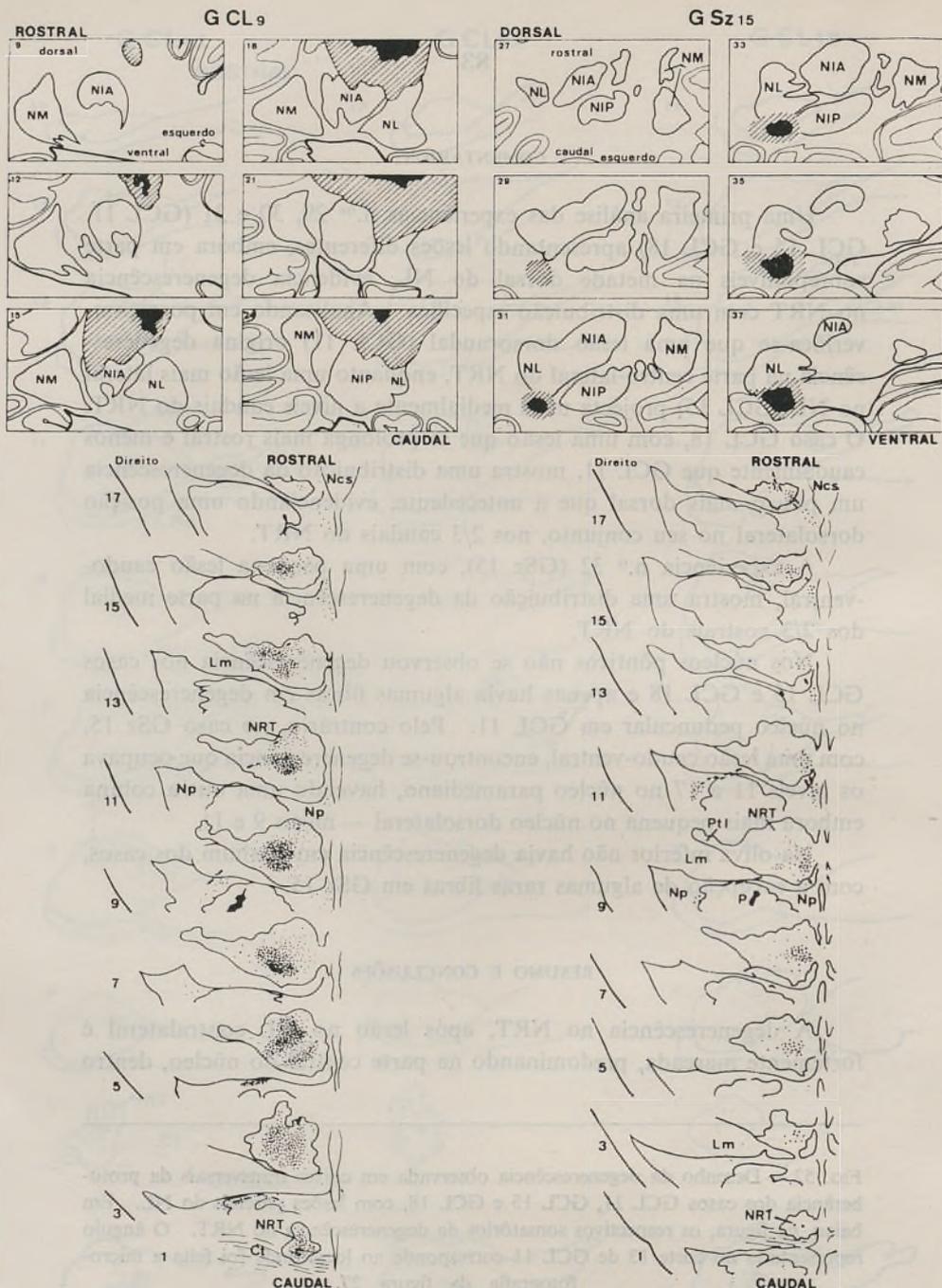


FIG. 53 — Desenho da degenerescência observada nos casos GCL 9 e GSz 15. O primeiro apresenta uma lesão mista de NIA-NIP-NL, tendo o cerebelo sido cortado no plano transversal. O segundo, com uma lesão caudal do NL, é ilustrado no plano horizontal. Em baixo, na figura, a degenerescência no NRT e Np, em cortes transversais da protuberância.

da área que recebe projecção dos núcleos centrais do cerebelo, embora tendendo a ocupar áreas mais vastas e com um aspecto de descontinuidade, ao contrário do observado quando de lesões amplas no NIA.

Nem todo o NL parece porém projectar para o NRT. Com efeito, conforme já referido em Brodal *et al.*<sup>32</sup>, uma área ventral de limite dorsal não bem definido, e, porções bastante rostrais do núcleo, não participariam na projecção para o NRT, nem para os núcleos pônticos e oliva inferior. A origem da projecção para estes dois últimos núcleos parece também não coincidir com a do NRT, sendo mais restrita embora situada dentro dela. Com efeito, as áreas na parte mais lateral do NL parecem projectar pouco para os núcleos pônticos e oliva inferior embora o façam para o NRT.

À semelhança do que se passa com o NIA, parece haver áreas do NL que projectam para locais específicos do NRT. De facto, após pequenas lesões, encontrei degenerescência a ocupar áreas diferentes no núcleo reticular. Uma clara organização tópica mostra-se no entanto de difícil esquematização e será objecto de discussão ulterior. De um modo geral e como acontece para o NIA e já anteriormente afirmado<sup>32</sup>, após lesões na metade rostral do NL, a degenerescência distribui-se em zonas laterais dentro da área do NRT que recebe fibras do NL, sobretudo nos dois terços caudais do núcleo. Lesões na metade caudal tendem a projectar medialmente no NRT, especialmente quando lesada a parte ventral do NL.

Nos núcleos pônticos, quando de lesão extensa do NL, a degenerescência distribui-se contralateralmente dentro da área que recebe projecção dos NCC, sem particularidades significativas, à excepção duma rostralidade da projecção no núcleo dorsolateral e sugestão de as fibras ocuparem áreas bastante laterais neste núcleo. Além da ausência da projecção para os núcleos pônticos ou pelo menos de projecção muito escassa quando de lesões laterais no NL e de lesões numa área rostroventral do núcleo, há ainda a considerar a relativamente densa projecção da parte caudo-ventral do NL para o núcleo paramediano. Níveis mais rostrais projectariam principalmente para o núcleo dorsolateral e peduncular.

Na oliva inferior contralateral, a degenerescência, após lesões no NL, é menor do que após lesões no NIA, parecendo haver uma distribuição preferencial no terço medial da parte rostral da oliva

acessória dorsal, ao contrário do verificado quando de lesões no NIA. Quanto à origem da projecção, há sugestão de haver uma área mais responsável situada medialmente no núcleo, próximo da área de transição com o NIA a níveis centrais ou de aí convergirem fibras provenientes das diferentes partes do núcleo. De facto, atendendo a que se trata duma projecção aparentemente modesta, lesões pequenas seriam insuficientes para a visualizar, sucedendo isso apenas com lesões totais ou quando localizadas na parte centro-medial, ponto de convergência das fibras eferentes do NL.

e) — **Lesões Mistas**

*Experiência 33*

(GCL 9) — Sobrevivência de 7 dias. Fig. 53. Lesão cirúrgica no hemisfério cerebeloso esquerdo, com remoção parcial da parte dorsal do NIA e do NL. A lesão situa-se caudalmente no complexo interpósito-lateral, não tendo sido lesada a metade rostral do NIA e o terço rostral do NL. A lesão prolonga-se ainda à parte mais rostrolateral do NIP.

No NRT direito (Fig. 53) há degenerescência intensa em toda a extensão rostro-caudal do núcleo, com tendência a ocupar as partes laterais da área de projecção dos NCC no NRT, e sendo menos marcada no terço rostral do núcleo.

Nos núcleos pânticos observei degenerescência de fraca densidade, distribuindo-se no entanto por áreas extensas dos núcleos pânticos, dentro da área que recebe projecção dos NCC.

No núcleo paramediano viam-se fibras do nível 9 a 17. No núcleo peduncular de 3 a 7 e no núcleo dorsolateral de 7 a 11.

Na oliva inferior apenas pude visualizar muito poucas fibras na parte rostral do hilo (não ilustradas).

*Experiência 34*

(GCL 2) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 54. Lesão cirúrgica do hemisfério cerebeloso esquerdo, destruindo totalmente o NL, a metade caudal do NIA e parte do NIP.

No NRT contralateral, cortado no plano transversal (Fig. 54, à direita e em cima), intensa degenerescência ocupa rostro-caudalmente o núcleo, distribuindo-se pelas regiões centrais dentro da área de projecção encontrada em GCL 4, à excepção da parte lateral do nível 11.

Nos núcleos pânticos, à direita, observava-se degenerescência distribuída pelos núcleos paramediano, dorsolateral e peduncular, dentro da área de projecção atrás descrita e de modo semelhante ao verificado em GCL 4.

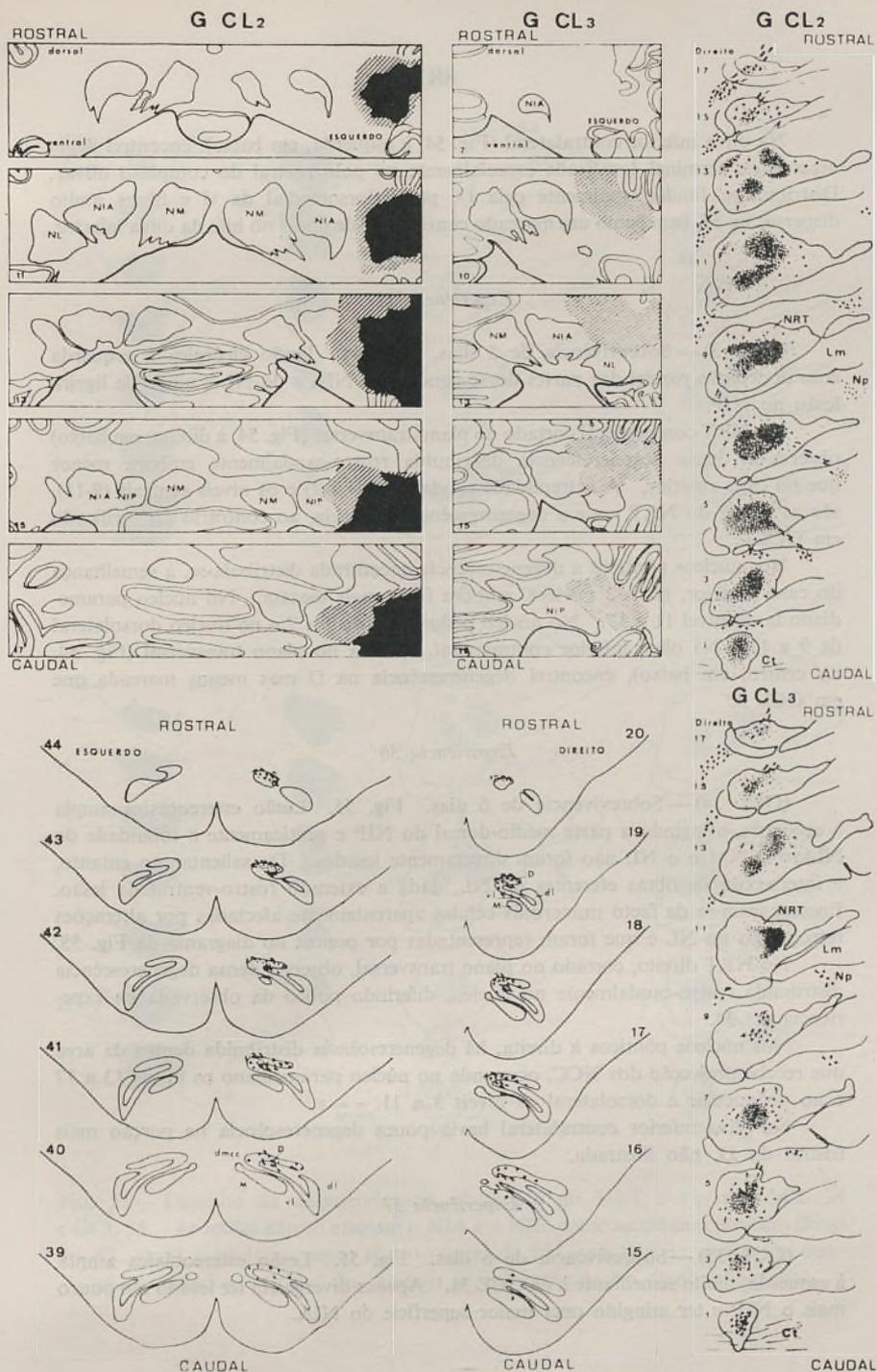


FIG. 54 — Ilustração dos resultados obtidos nos casos GCL 2 e GCL 3. Cortes do cerebelo no plano transversal. O NRT e os Np bem como a oliva inferior estão igualmente representados numa série de cortes no plano transversal.

Na oliva inferior contralateral (Fig. 54, à esquerda, em baixo), encontrei degenerescência terminal localizada especialmente no polo rostral do complexo olivar. Distribuíam-se fundamentalmente pela D, parte dorsomedial da vl e fibras muito dispersas na M, bem como um marcado contingente de fibras no hilo da oliva inferior.

#### *Experiência 35*

(GCL 3) — Sobrevivência de 5 dias. Fig. 54. Lesão cirúrgica à esquerda com destruição parcial das partes dorso-caudais do NIA e do NL e ainda de ligeira lesão no NIP.

No NRT contralateral cortado no plano transversal (Fig. 54, à direita, em baixo) observa-se densa degenerescência distribuída rostro-caudalmente embora menor que no caso anterior. A extremidade caudal (níveis 1-3) e os níveis centrais (9-11), são as partes do NRT onde a degenerescência escasseia, ao contrário do verificado em GCL 2.

Nos núcleos pânticos a degenerescência encontrada distribuía-se, à semelhança do caso anterior, pelos 3 núcleos, embora fosse mais escassa. No núcleo paramediano ia do nível 11 a 17. No núcleo peduncular de 3 a 7 e no núcleo dorsolateral de 9 a 11. Na oliva inferior contralateral, cortada no plano transversal (Fig. 54, ao centro, em baixo), encontrei degenerescência na D mas menos marcada que em GCL 2.

#### *Experiência 36*

(GCL 34) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 55. Lesão estereotáxica ampla à esquerda, atingindo a parte médio-dorsal do NIP e praticamente a totalidade do NIA. O NM e o NL não foram directamente lesados. De salientar no entanto, a intersecção de fibras eferentes do NL, dada a extensão rostro-ventral da lesão. Encontraram-se de facto numerosas células aparentemente afectadas por alterações retrógradas no NL e que foram representadas por pontos no diagrama da Fig. 55.

No NRT direito, cortado no plano transversal, observei densa degenerescência distribuída rostro-caudalmente no núcleo, diferindo pouco da observada na experiência n.º 34.

Nos núcleos pânticos à direita, há degenerescência distribuída dentro da área que recebe projecção dos NCC, ocupando no núcleo paramediano os níveis 13 a 17 e no peduncular e dorsolateral os níveis 3 a 11.

Na oliva inferior contralateral havia pouca degenerescência na porção mais rostral da D, não ilustrada.

#### *Experiência 37*

(GCL 35) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 55. Lesão estereotáxica ampla à esquerda, muito semelhante à de GCL 34. Apenas diverge em ter lesado um pouco mais o NIP e ter atingido uma maior superfície do NIA.

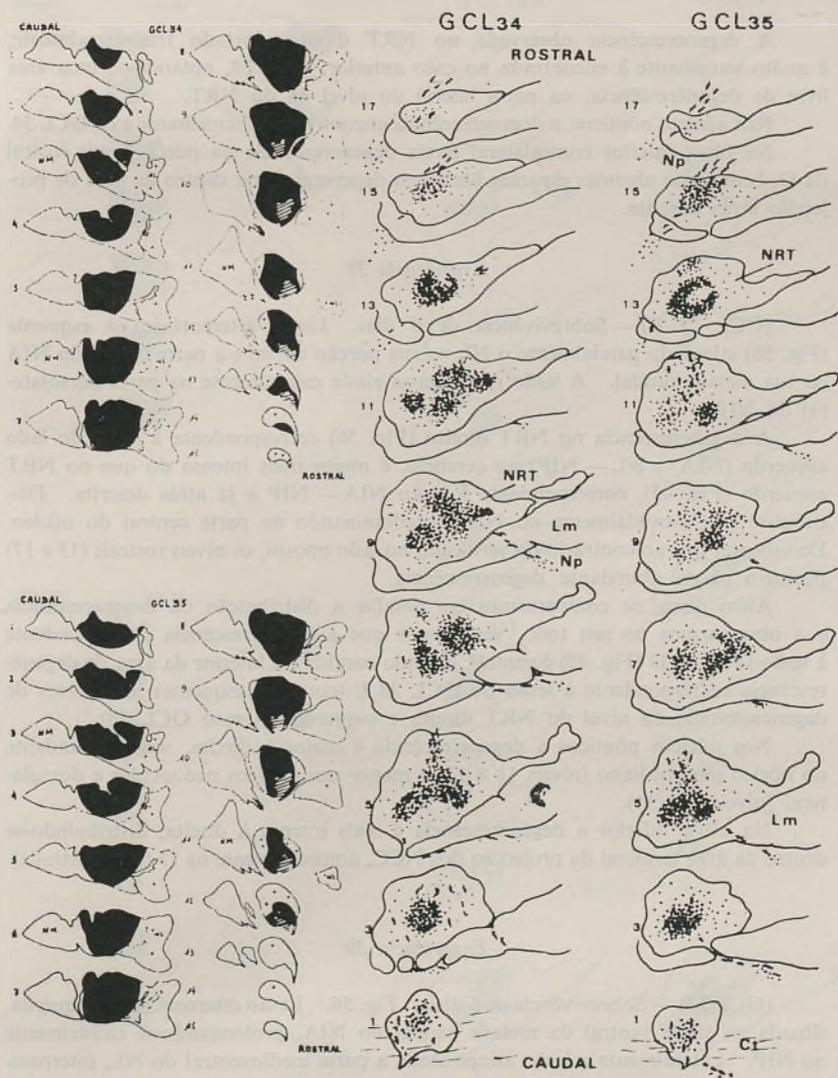


FIG. 55 — Desenho da degenerescência observada no NRT e Np em GCL 34 e GCL 35. As lesões não só afectam o NIA e o NIP, como seccionam também fibras do NL, dado o prolongamento rostro-ventral da lesão ao hilo do pedúnculo cerebeloso superior. Cortes do cerebelo e protuberância no plano transversal.

A degenerescência observada no NRT direito, cortado transversalmente, é muito semelhante à encontrada no caso anterior, GCL 34, notando-se uma área livre de degenerescência, na parte lateral do nível 11 do NRT.

Nos núcleos pânticos, a degenerescência encontrada foi semelhante à de GCL 34.

Na oliva inferior contralateral havia degenerescência na porção mais rostral da D, bem como algumas esparsas fibras em degenerescência dentro da área de projecção atrás descrita.

#### *Experiência 38*

(GCL 28 E) — Sobrevivência de 6 dias. Lesão estereotáxica à esquerda (Fig. 56) atingindo parcialmente o NL na sua porção dorsal e a parte lateral do NIA na sua metade caudal. A lesão prolonga-se ainda caudalmente na parte dorsolateral do NIP.

A degenerescência no NRT direito (Fig. 56) correspondente à lesão do lado esquerdo (NIA — NL — NIP) no cerebelo, é muito mais intensa do que no NRT esquerdo (Fig. 45), correspondente à lesão NIA — NIP e já atrás descrita. Distribui-se rostro-caudalmente no NRT, predominando na parte central do núcleo. De salientar que ao contrário do verificado no lado oposto, os níveis rostrais (15 e 17) possuem agora abundante degenerescência.

Além disso, se compararmos em detalhe a distribuição da degenerescência e a observarmos no seu todo, verificamos que a degenerescência correspondente à lesão GCL 28 D (Fig. 45) é central, estando contida no interior da área de degenerescência correspondente à lesão do GCL 28 E (compare esquemas somatórios de degenerescência ao nível do NRT direito e esquerdo do caso GCL 28).

Nos núcleos pânticos a degenerescência é maior à direita, sendo abundante no núcleo paramediano (níveis 11 a 17) e menor nos núcleos peduncular e dorsolateral (níveis 7 a 11).

Na oliva inferior a degenerescência é mais intensa à direita, distribuindo-se dentro da área terminal da projecção dos NCC, nomeadamente na D (não ilustrada).

#### *Experiência 39*

(GCL 24) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 56. Lesão estereotáxica à esquerda, situada na parte ventral da metade caudal do NIA, prolongando-se caudalmente no NIP. Lateralmente a lesão atinge ainda a parte medioventral do NL, interrompendo desse modo a maioria do contingente de fibras eferentes desse núcleo, tendo observado grande número de células evidenciando sinais de alterações retrógradas.

No NRT direito observa-se um complexo aspecto de distribuição da degenerescência, predominando nos 2/3 caudais do núcleo.

A degenerescência apresentava maior densidade num ponto central do núcleo, correspondente ao nível 9. Nos níveis centrais (7 a 11) observavam-se ainda áreas de degenerescência alternando com zonas livres da mesma. Quando analisada no

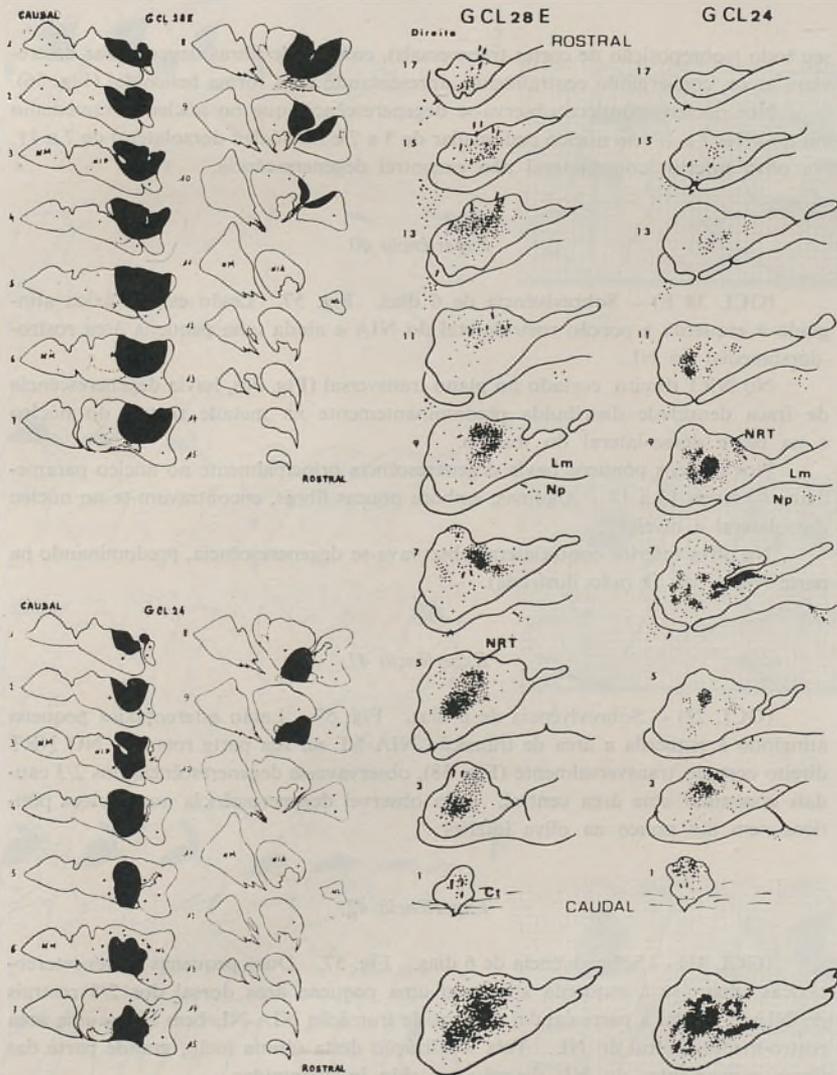


FIG. 56 — Desenho da degenerescência observada no NRT e Np em GCL 28 E e GCL 24, com uma lesão dorsal e uma lesão ventral, respectivamente, no complexo interpósito-lateral. Notar a diferente distribuição da degenerescência no NRT, representado em cortes transversais, com os respectivos somatórios na parte inferior da figura.

seu todo (sobreposição de cortes transversais), colunas de fibras degeneradas descreviam arcos, convergindo centralmente, apresentando uma forma helicoidal (Fig. 56).

Nos núcleos pânticos observa-se degenerescência que no núcleo paramediano vai do nível 7 a 17, no núcleo peduncular de 3 a 7 e no núcleo dorsolateral de 7 a 11. Na oliva inferior contralateral não encontrei degenerescência.

#### *Experiência 40*

(GCL 38 E) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 57. Lesão estereotóxica atingindo à esquerda a porção rostralateral do NIA e ainda uma pequena área rostro-dorsomedial do NL.

No NRT direito, cortado no plano transversal (Fig. 58), havia degenerescência de fraca densidade distribuída predominantemente na metade rostral do núcleo e na parte dorso-lateral do mesmo.

Nos núcleos pânticos havia degenerescência principalmente no núcleo paramediano — níveis 13 a 17. Algumas, embora poucas fibras, encontravam-se no núcleo dorsolateral a nível 11.

Na oliva inferior contralateral observava-se degenerescência, predominando na parte rostral da D (não ilustrada).

#### *Experiência 41*

(GCL 22) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 57. Lesão estereotóxica pequena atingindo à esquerda a área de transição NIA-NL na sua parte rostral. NO NRT direito cortado transversalmente (Fig. 58), observava-se degenerescência nos 2/3 caudais ocupando uma área central. Não observei degenerescência nos núcleos pânticos nem tão pouco na oliva inferior.

#### *Experiência 42*

(GCL 41) — Sobrevivência de 6 dias. Fig. 57. Duas pequenas lesões estereotóxicas situam-se à esquerda atingindo uma pequena área dorsal dos 2/3 rostrais do NIA e, ainda, a parte caudal da área de transição NIA-NL bem como uma área rostro-médio-ventral do NL. Pela localização desta última lesão, grande parte das fibras provenientes do NL deverão ter sido interrompidas.

No NRT direito, cortado no plano transversal (Fig. 58), a degenerescência era intensa, distribuída rostro-caudalmente, particularmente marcada nas áreas centrais do núcleo e com uma tendência a ocupar áreas dorso-laterais a níveis centro-rostrais. Nos núcleos pânticos a degenerescência era particularmente intensa no núcleo peduncular (níveis 3 a 7), menos intensa no núcleo dorsolateral (níveis 7 a 9) e no núcleo paramediano (níveis 13 a 17).

Na oliva inferior não encontrei degenerescência.

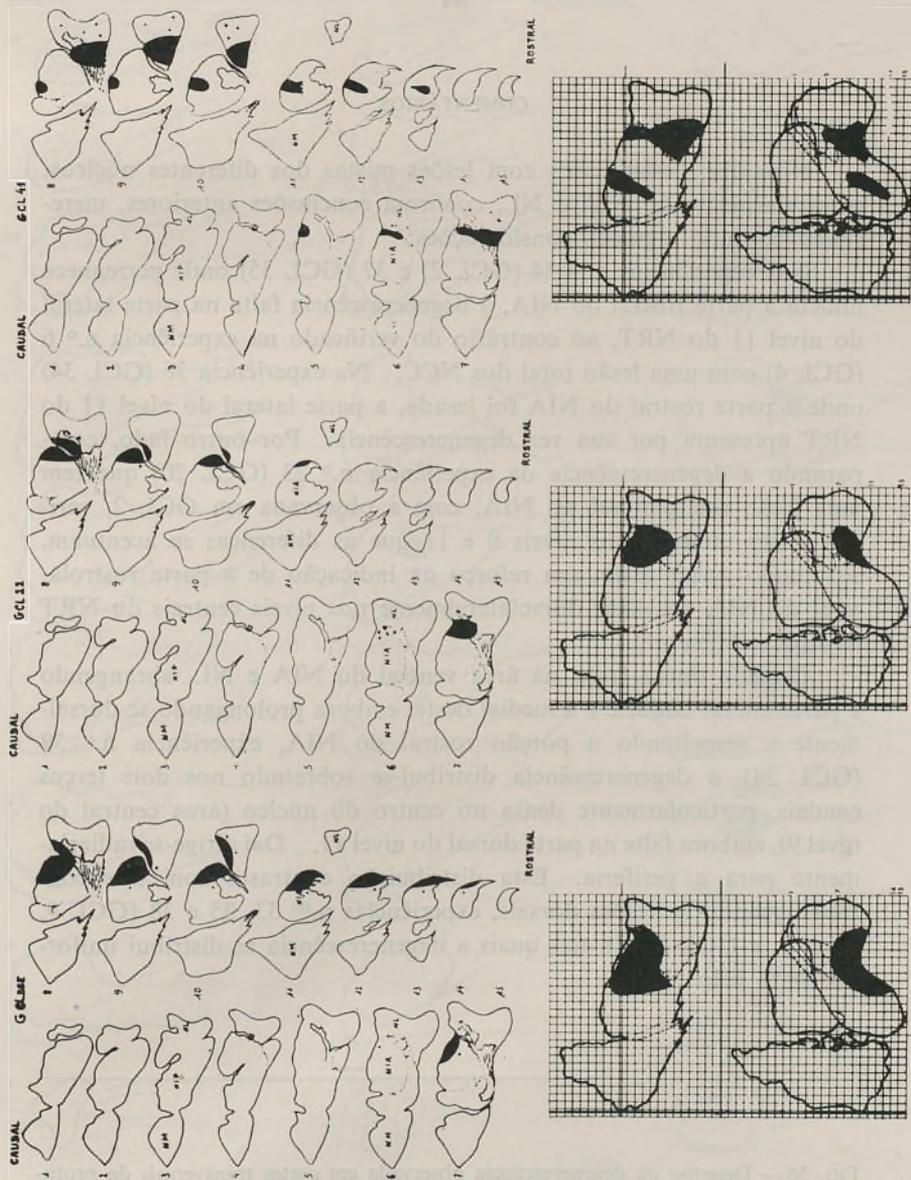


FIG. 57 — Diagramas de três lesões no NIA-NL nos casos GCL 38 E, GCL 22 e GCL 41. Representação idêntica à da fig. 39.

## COMENTÁRIOS

A análise destes casos com lesões mistas dos diferentes núcleos, particularmente do NIA e NL, confirma conclusões anteriores, merecendo contudo algumas considerações.

Nas experiências n.<sup>os</sup> 34 (GCL 2) e 37 (GCL 35) onde permanece intacta a parte rostral do NIA, a degenerescência falta na parte lateral do nível 11 do NRT, ao contrário do verificado na experiência n.<sup>o</sup> 6 (GCL 4) com uma lesão total dos NCC. Na experiência 36 (GCL 34) onde a parte rostral do NIA foi lesada, a parte lateral do nível 11 do NRT apresenta por sua vez degenerescência. Por outro lado, comparando a degenerescência da experiência n.<sup>o</sup> 23 (GCL 20) que tem uma lesão rostrolateral no NIA, com a observada em GCL 2, verifica-se ser também nos níveis 9 e 11 que as diferenças se acentuam, parecendo surgir assim um reforço na indicação de a parte rostrolateral do NIA projectar dorsolateralmente nos níveis centrais do NRT (rostrocaudalmente).

Quando duma lesão na área ventral do NIA e NL, abrangendo a parte lateral daquele e a medial deste, embora prolongando-se dorsalmente e respeitando a porção rostral do NIA, experiência n.<sup>o</sup> 39 (GCL 24), a degenerescência distribui-se sobretudo nos dois terços caudais, particularmente densa no centro do núcleo (área central do nível 9), embora falte na parte dorsal do nível 11. Daí dirige-se radiariamente para a periferia. Esta distribuição contrasta com a encontrada quando de lesões dorsais, experiências n.<sup>os</sup> 33, 35 e 38 (GCL 9, GCL 3, e GCL 28 E), nas quais a degenerescência se distribui uniformemente pelo NRT.

---

FIG. 58 — Desenho da degenerescência observada em cortes transversais da protuberância dos casos GCL 38E, GCL 22 e GCL 41, com lesões mistas NIA-NL. Em baixo, na figura, os respectivos somatários da degenerescência no NRT. O pequeno rectângulo no corte 3 e f. 26 no corte 7 de GCL 41, correspondem às áreas das microfotografias das Figs. 29 e 26, respectivamente.

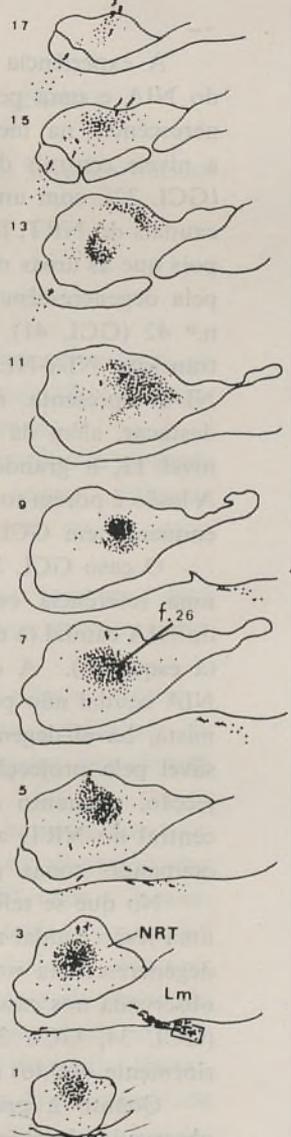
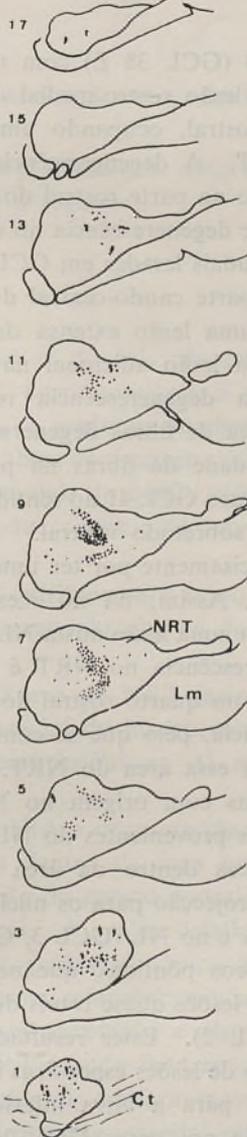
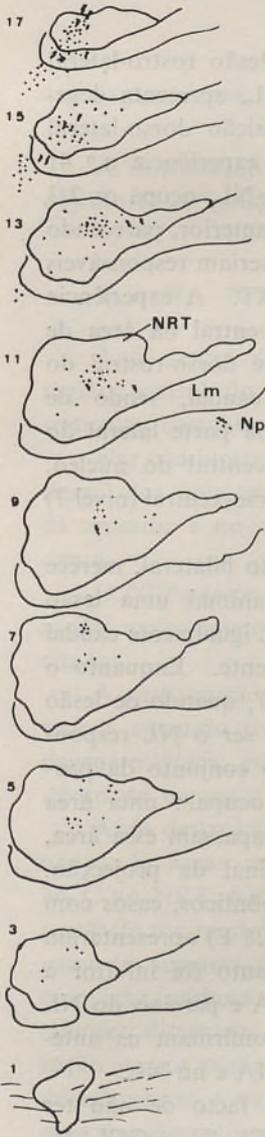
G CL38E

G CL22

G CL41

Direito

ROSTRAL



CAUDAL

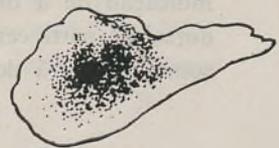


FIG. 58

A experiência n.º 40 (GCL 38 E) com uma lesão rostro-lateral do NIA e uma pequena lesão rostro-medial do NL, apresenta degenerescência na metade rostral, ocupando uma posição dorso-lateral a níveis centrais do NRT. A degenerescência na experiência n.º 41 (GCL 22), com uma lesão na parte rostral do NIA-NL, ocupa os 2/3 caudais do NRT, livres de degenerescência no caso anterior, parecendo pois que as áreas mais caudais lesadas em GCL 22 seriam responsáveis pela degenerescência na parte caudo-central do NRT. A experiência n.º 42 (GCL 41), com uma lesão extensa dorso-ventral na área de transição NIA-NL e uma lesão adicional na parte dorso-rostral do NIA, apresenta marcada degenerescência rostro-caudal, sendo de destacar, além da presença de fibras degeneradas na parte lateral do nível 11, a grande densidade de fibras na parte central do núcleo. A lesão é porém total no caso GCL 41 no sentido dorso-ventral (nível 7) enquanto em GCL 24 é sobretudo ventral.

O caso GCL 28, precisamente por ter uma lesão bilateral, merece uma referência especial. Assim, há no mesmo animal uma lesão do NIA caudal (à direita) e uma lesão mista NIA-NL igualmente caudal (à esquerda). A degenerescência no NRT é diferente. Enquanto o NIA caudal não projecta no quarto rostral do NRT, quando de lesão mista, há aí degenerescência, pelo que se confirma ser o NL responsável pela projecção para essa área do NRT. No conjunto da projecção, enquanto as fibras com origem no NIA ocupam uma área central no NRT, as fibras provenientes do NL ultrapassam essa área, ocupando zonas periféricas dentro da área terminal da projecção.

No que se refere à projecção para os núcleos pônticos, casos com uma lesão caudal no NIA e no NL (GCL 3, GCL 28 E) apresentaram degenerescência nos núcleos pônticos, que no entanto foi inferior à observada nos casos com lesões quase totais do NIA e parciais do NL (GCL 34, GCL 35, GCL 2). Estes resultados confirmam os anteriormente obtidos quando de lesões específicas no NIA e no NL.

Quanto à projecção para a oliva inferior, o facto de não ter observado degenerescência nos casos GCL 24, GCL 22 e GCL 41, ao contrário do verificado nos restantes casos, parece constituir uma indicação de a origem da projecção se situar sobretudo na metade dorsal da parte centro-medial do NL e regiões vizinhas do NIA, assim como não será de excluir a parte rostro-lateral do NIA.

## 4 — RESUMO DA DISTRIBUIÇÃO DA DEGENERESCÊNCIA

A distribuição da degenerescência observada nos diversos núcleos objecto deste estudo foi a seguinte:

## a) — No NRT

Após lesões do NIA e do NL observou-se degenerescência na região central do NRT correspondente a uma projecção cerebello-reticular bastante densa e predominantemente cruzada.

Um contingente de fibras com origem no NM distribui-se na parte dorsal dos dois terços caudais do NRT, utilizando uma via diferente da anterior e no seu todo constituindo uma projecção muito pouco densa.

O NIP parece não contribuir para a projecção ou se o faz é dum modo muito menos relevante do que os dois núcleos primeiramente citados.

A distribuição das fibras no NRT faz-se num cilindro central a toda a extensão rostro-caudal do núcleo, diminuindo a densidade da degenerescência em áreas periféricas. O seu processo lateral está isento da mesma.

Após destruição do NIA a degenerescência era bastante marcada, ocupando áreas centrais dentro da área terminal da projecção dos NCC no NRT, à excepção do quarto rostral do NRT onde a degenerescência era muito escassa. A análise detalhada de lesões de tamanho pequeno sugerem uma organização tópica da projecção de natureza complexa, embora a mesma seja obscurecida nos casos de lesões de maiores dimensões. A interpretação e sistematização desta organização parece porém difícil quando feita em termos de medial-lateral, dorsal-ventral e caudal-rostral, embora reconheça a sua necessidade para fins descritivos. O presente material sugere que a porção caudal do NIA projecta para áreas centro-mediais especialmente a níveis caudais do NRT e a porção rostral projecta dum modo geral para áreas mais laterais. Com efeito, fibras da porção rostrolateral do NIA terminariam ventrolateralmente a níveis caudais e dorsolateralmente

a níveis centro-rostrais do NRT. Fibras da parte mais rostral do NIA terminariam dorsolateralmente a níveis centrais (9 e 11) do NRT. A porção rostro-medial do NIA teria uma projecção pequena para a parte dorsal dos níveis rostrais do NRT. Por fim, fibras da parte dorsolateral do NIA terminariam lateralmente e em áreas ventrais da parte caudal do NRT, havendo ainda a sugestão de fibras de partes mediais do NIA se distribuírem dorsalmente (Fig. 59).

Após destruição do NL a degenerescência é fortemente marcada nas áreas centrais do NRT, sobrepondo-se parcialmente à área de distribuição das fibras com origem no NIA, embora apresente uma maior extensão. Com efeito, a área terminal da projecção do NL prolonga-se mais ventromedialmente do que a do NIA, e por vezes até, ocupa também algumas áreas dorsolaterais, envolvendo assim à periferia a área terminal da projecção daquele outro núcleo. À semelhança do verificado com o NIA, também no NL parece haver áreas específicas a projectarem para locais particulares do NRT (Fig. 60). Assim, fibras da parte caudo-ventral do NL terminariam medialmente nos dois terços rostrais do NRT, enquanto fibras da parte caudo-dorsal terminariam centro-lateralmente. A parte rostral do NL enviaria fibras para a parte dorso-lateral dos dois terços caudais do NRT. Uma lesão situada lateralmente no NL originava degenerescência mais intensa numa área centromedial, mais evidente a níveis caudais do NRT. Por outro lado, as áreas mais ventrais e também a extremidade rostral do NL parecem não participar na projecção para o NRT.

A distribuição da degenerescência no NRT variava ainda quando de lesões atingindo áreas predominantemente dorsais ou ventrais no complexo interpósito-lateral. Assim, após destruição de algumas zonas ventrais no NIA e NL, respeitando a parte rostral do NIA (GCL 24), a degenerescência distribuía-se pelos dois terços caudais do NRT, sendo particularmente densa na parte central do núcleo donde irradiava irregularmente para a periferia. Quando de lesões mais dorsais (GCL 28 E) havia uma distribuição mais uniforme da degenerescência em toda a extensão rostro-caudal do NRT. A área de máxima densidade de degenerescência observada no centro do NRT, é particularmente nítida entre os níveis 9 e 11. As Figs. 59 e 60 resumem os resultados obtidos quando de lesões no NIA e no NL.

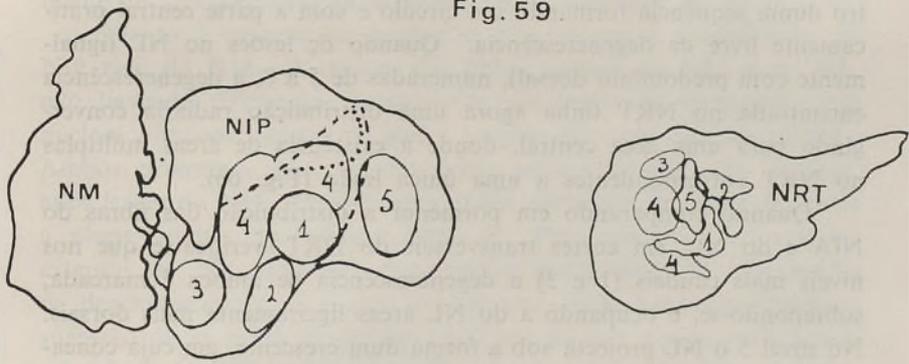


Fig. 59

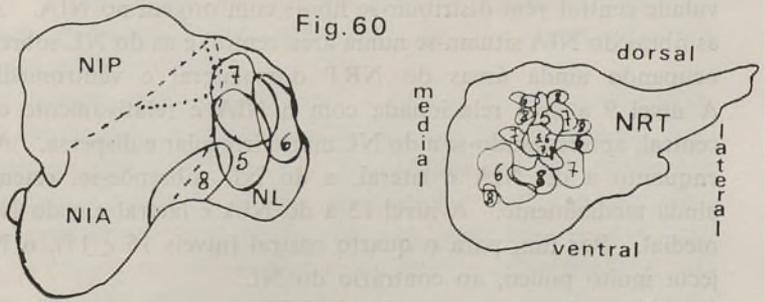


Fig. 60

FIG. 59 — Diagrama sinóptico de uma série de lesões na metade dorsal do NIA (numeradas de 1 a 4) e no NL (número 5) com as correspondentes áreas terminais de degenerescência no NRT. Os núcleos do cerebelo estão representados à esquerda numa projecção no plano horizontal e o NRT figura à direita numa projecção no plano transversal.

FIG. 60 — Diagrama sinóptico de uma série de lesões na parte dorsal do NL (numeradas de 5 a 8) com as correspondentes áreas terminais de degenerescência no NRT.

Após lesões no NIA (sem lesar a parte mais ventral), numeradas de 1 a 4 (Fig. 59), a degenerescência encontrada no NRT, visto em projecção no plano transversal, ocupava áreas que se agrupavam dentro duma sequência formando um círculo e com a parte central praticamente livre de degenerescência. Quando de lesões no NL (igualmente com predomínio dorsal), numeradas de 5 a 8, a degenerescência encontrada no NRT tinha agora uma distribuição radiária convergindo para uma área central, donde a existência de áreas múltiplas no NRT correspondentes a uma única lesão (Fig. 60).

Quando comparando em pormenor a distribuição das fibras do NIA e do NL, em cortes transversais do NRT, verifica-se que nos níveis mais caudais (1 e 3) a degenerescência de ambos é marcada, sobrepondo-se, e ocupando a do NL áreas ligeiramente mais dorsais. No nível 5 o NL projecta sob a forma dum crescente, em cuja concavidade central vêm distribuir-se fibras com origem no NIA. A nível 7 as fibras do NIA situam-se numa área central e as do NL sobrepõem-se, ocupando ainda áreas do NRT dorsolateral e ventromedialmente. A nível 9 a área relacionada com o NIA é relativamente circular e central, apresentando-se a do NL muito irregular e dispersa. A nível 11 enquanto a do NIA é lateral, a do NL sobrepõe-se, estendendo-se ainda medialmente. A nível 13 a do NIA é lateral e a do NL dorso-medial. Por fim, para o quarto rostral (níveis 15 e 17), o NIA projecta muito pouco, ao contrário do NL.

No conjunto, a projecção do NIA terminaria numa zona central do NRT, sobrepondo-se parcialmente a ela a área terminal da projecção do NL que teria no entanto uma extensão maior, situando-se mais medialmente a níveis ventrais.

#### *b) — Nos Np*

A projecção cerebelo-pôntica é muito mais modesta do que a do cerebelo para o NRT, estritamente cruzada, e terminando em três pequenas e bem definidas áreas dos núcleos pônticos.

Após um curso variável no NRT, feixes de fibras perfuram a fita de Reil mediana para se dirigirem à parte dorsocaudal do núcleo peduncular onde algumas terminam, e outras continuam lateralmente até ao

núcleo dorsolateral. Uma terceira área de terminação situa-se medialmente no núcleo paramediano, ocupando no seu todo uma posição mais rostral do que as anteriormente citadas e constituindo aparentemente um complemento da degenerescência observada no NRT.

Quanto à origem da projecção não encontrei participação do NIP nem do NM. A origem das fibras situa-se no NIA e no NL, não havendo diferenças significativas nos locais de terminação nos núcleos pônticos quando de lesões amplas em cada um dos núcleos. Ambos projectam para as três áreas atrás referidas. No entanto, após lesões do NIA, observei uma maior densidade de degenerescência a níveis caudais dos núcleos pônticos. Pelo contrário, após lesões extensas do NL, notava-se uma ligeira rostralidade da distribuição de degenerescência no núcleo dorsolateral, onde havia igualmente a sugestão de as fibras ocuparem uma posição um pouco mais lateral em relação às com origem no NIA. A nível do núcleo paramediano, a densidade de degenerescência após lesão do NL, parece ser maior do que após lesão do NIA.

Considerando agora isoladamente o NIA e o NL, a degenerescência era muito mais modesta quando de lesões no NIA caudal, contrariamente ao verificado na parte centro-rostral. O NL parece não contribuir para a projecção na sua parte mais rostral e ventral, bem como provavelmente o fará pouco nas suas áreas mais laterais. Ao contrário, a porção centro-caudal do NL seria mais responsável pela projecção. A parte caudo-ventral do NL enviaria numerosas fibras para os núcleos pônticos, de modo particular para o núcleo paramediano, enquanto a porção caudo-dorsal projectaria mais para o núcleo peduncular.

A Fig. 61 representa um quadro sinóptico da degenerescência observada nos núcleos pônticos, quando de diversos casos com lesões nos núcleos do cerebelo e cortados no plano transversal. À esquerda, figura a extensão da degenerescência num sentido caudo-rostral, níveis 1 a 17, situada nos núcleos peduncular e dorsolateral (coluna tracejada) e no núcleo paramediano (coluna cheia). Os dois primeiros núcleos estão representados na mesma coluna, uma vez haver continuidade na área de distribuição da degenerescência nos referidos núcleos. À direita no diagrama e de cima para baixo, figuram as lesões no NIA, no NL, e ainda lesões mistas NIA-NL com compromisso maior ou

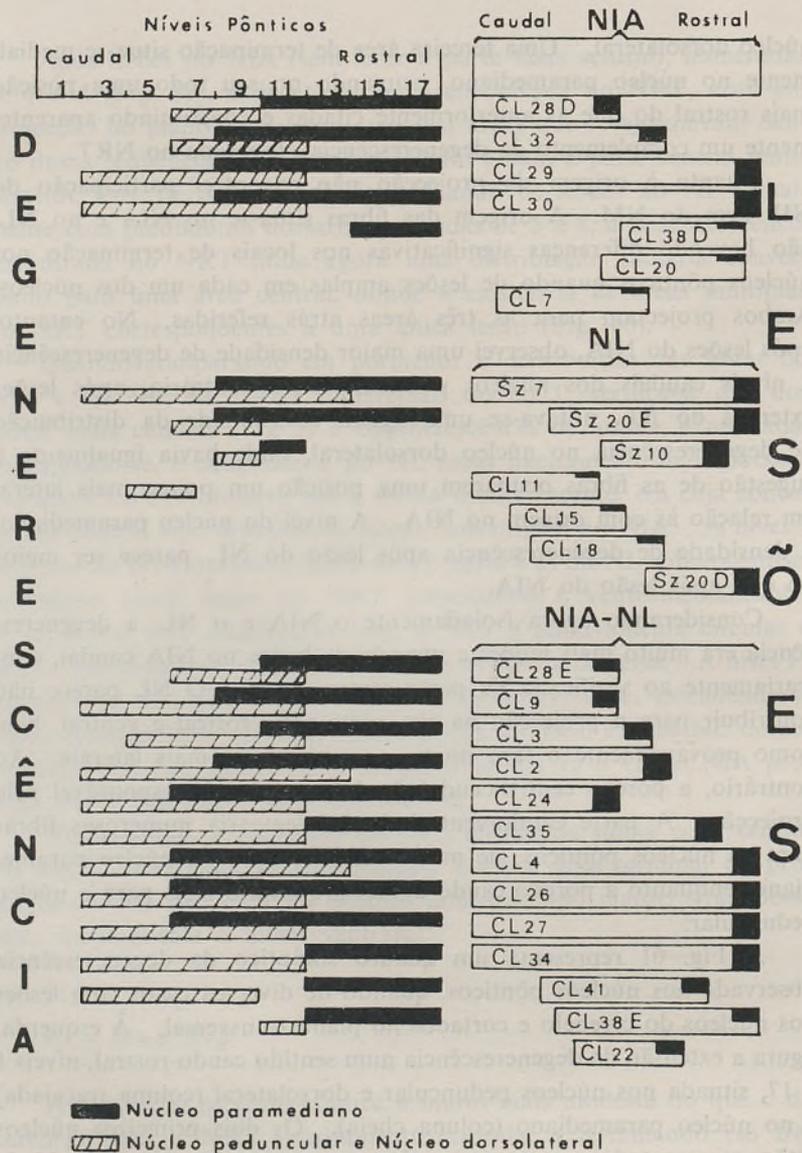


FIG. 61 — Quadro sinóptico da distribuição da degenerescência nos Np, quando de diferentes lesões nos núcleos do cerebelo. Ver explicação no texto.

menor do NIP. As lesões estudadas em cortes do cerebelo no plano transversal estão representadas por rectângulos, correspondendo o comprimento destes à extensão rostro-caudal daquelas, e figurando na extremidade de cada um uma marca a negro, de tamanho variável, em correspondência com a extensão da lesão nos dois outros planos (dorsal-ventral e medial-lateral).

Uma análise detalhada do quadro mostra não haver praticamente diferenças quanto à distribuição rostro-caudal da degenerescência nos núcleos pônticos, após lesões no NIA e no NL.

No seu todo a distribuição da degenerescência no núcleo paramediano vai do nível 7 a 17 enquanto nos núcleos peduncular e dorso-lateral de 3 a 13.

### *c) — Na Oliva Inferior*

Nos casos em que houve comprometimento extenso dos núcleos do cerebelo, nomeadamente do NIA e do NL, a presença de degenerescência na oliva inferior era constante, havendo apenas variação na intensidade e na localização dentro duma mesma área terminal. Trata-se dum contingente de fibras que segue no ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior e atinge a oliva inferior contralateral. Estas fibras constituem o componente caudal do referido ramo descendente, situando-se a nível bolbar na substância reticular perto da faixa longitudinal mediana.

Mais intensa no polo rostral do complexo olivar, nomeadamente na oliva acessória dorsal, a degenerescência distribuía-se também na porção rostro-medial da lamela ventral da oliva principal, no prolongamento ventrolateral e na oliva acessória medial. Marcados feixes de fibras em degenerescência localizavam-se ainda nos espaços entre as lamelas.

A origem da projecção parece situar-se no NIA e no NL, não tendo encontrado evidência no presente material de participação do NIP nem do NM.

Quando de lesões fraccionadas no NIA e no NL, a degenerescência na oliva inferior só era evidente quando de muito amplas lesões. No entanto parece haver um local preferencial de terminação das fibras,

projectando o NIA mais lateralmente que o NL na porção rostral da oliva acessória dorsal. Alguns casos sugerem ainda que a área mais directamente comprometida na projecção seria a parte caudolateral do NIA e em grau menor a parte centro-medial do NL. Independente da possível existência de áreas do NIA e NL mais directamente comprometidas na projecção, poderá haver um comprometimento geral dos referidos núcleos.

### CAPÍTULO III

## DISCUSSÃO

As projecções eferentes dos NCC, a subdivisão do córtex do cerebelo e as correspondentes projecções córtico-nucleares, estão intimamente associadas.

A uma subdivisão rostrocaudal do córtex do cerebelo em 10 lóbulos, descrita por Larsell, baseada no desenvolvimento embriológico do córtex e na constante presença de fissuras em grande número de espécies, associou-se uma divisão médio-lateral em três zonas longitudinais formulada por Jansen e Brodal<sup>100</sup>, na base das conexões córtico-nucleares. Voogd<sup>205</sup> propôs uma nova fórmula de organização longitudinal do córtex do cerebelo, agora multi-zonal e segundo a qual as células, dentro de cada lóbulo, projectando para uma determinada região nuclear, estariam agrupadas em faixas longitudinais. Para a formulação deste conceito de organização contribuíram não só o estudo das projecções córtico-nucleares e a disposição dos diferentes feixes eferentes dos NCC no pedúnculo cerebeloso superior, mas igualmente dados mieloarquitectónicos relacionados com o trajecto dos sistemas aferentes do cerebelo, nomeadamente a projecção olivocerebelosa. Trabalhos sobre corticogénese do cerebelo<sup>109 111 112</sup> reforçaram esse conceito de organização longitudinal multi-zonal que encontrou confirmação em trabalhos electrofisiológicos<sup>12 172</sup> e dum modo particular nos estudos de Oscarsson e colaboradores<sup>122 123 161-165</sup> para o vérmis e parte intermédia do lobo anterior do cerebelo. Também Van Rossum<sup>204</sup> o confirmou em parte no Coelho, estudando as projecções do lobo anterior, lóbulo simples e vérmis posterior para os NCC, e, estudos de Scott<sup>187</sup> admitem essa subdivisão numa base de diferenciação histoquímica.

Se uma organização longitudinal multizonal parece solidamente fundamentada para o lobo anterior do cerebelo, já o mesmo parece não se verificar no referente aos hemisférios.

Trabalhos recentes de Brodal e Courville<sup>27</sup> e de Courville, Diakiw e Brodal<sup>56</sup>, sobre as projecções córtico-nucleares da parte caudal do lóbulo ansiforme (Crus II) e do lóbulo paramediano, não confirmam inteiramente a proposição de Voogd. Com efeito, cada uma das faixas longitudinais dentro do mesmo lóbulo projectaria, não para um único núcleo mas simultâneamente para três deles (NIP, NIA e NL), embora com uma intensidade variável. Ainda segundo os mesmos autores, «o córtex nos hemisférios do lobo posterior parece estar organizado num mosaico de regiões, enviando as suas projecções para um número de territórios nucleares específicos». Haveria assim no lobo anterior uma população a que chamo «homogénea» onde em cada faixa longitudinal, segundo Voogd, estaria representada projectivamente uma só divisão nuclear. Nos hemisférios, segundo os recentes trabalhos de Brodal e colaboradores<sup>27 56</sup>, predominaria uma população que apelido de «heterogénea», pois segundo esses autores as células de Purkinge, projectando para diferentes formações nucleares, estavam provavelmente misturadas em cada uma das faixas longitudinais conforme a concepção de Voogd.

É assim neste contexto, independentemente das características próprias de cada uma das três projecções objecto deste estudo e adiante tratadas em separado, que uma análise conjunta das mesmas mostra características particulares, não só quanto ao local de origem como também na sua distribuição.

Da análise do material utilizado, surgiu indicação de a área responsável pela projecção para o NRT ser mais ampla do que as áreas projectando para os núcleos pânticos e oliva inferior, estando qualquer delas situada no complexo interpósito-lateral, particularmente no NIA e no NL, onde tinham uma disposição particular. Situava-se a área aparentemente mais comprometida na projecção para a oliva inferior em locais centrais do complexo, na vizinhança da área de transição do NIA e do NL, nomeadamente na parte caudo-lateral do NIA e provavelmente na parte centromedial do NL; a área que projecta para os núcleos pânticos na metade rostral do NIA e na metade medial do NL, especialmente nos dois terços caudais; e a área relacionada com o NRT, abrangendo a quase totalidade do complexo. As áreas do córtex do cerebelo, aparentemente mais relacionadas com estas áreas de projecção dos NCC, conforme adiante discutido, pare-

cem ser a parte intermédia do lobo anterior, o lóbulo anso-paramediano e, num grau menor, o flóculo. Estas áreas, recebendo aferentes do NRT e admitindo que a projecção córtico-nuclear é organizada topicamente dum modo muito preciso<sup>56 205</sup>, adquirem tanto maior importância quanto os presentes resultados sugerem uma aperfeiçoada embora complexa organização tópica, na projecção cerebelo-reticular.

Nas projecções para os núcleos pônticos e oliva inferior não foi possível encontrar uma organização tópica, embora seja de realçar o facto de as áreas terminais de degenerescência ficarem sempre confinadas a locais restritos e bem individualizados. Esta distribuição constante da degenerescência, em áreas específicas, afasta a hipótese de se poder interpretá-la como resultado de isquémia local ou de fenómenos de natureza edematosa. Por outro lado, a grande extensão das lesões contrastando com as limitadas áreas onde se encontrou degenerescência, os feixes de fibras em degenerescência dirigindo-se para os núcleos considerados e o tempo relativamente curto de sobrevivência, leva a rejeitar a possibilidade de se tratar de fenómenos de degenerescência retrógrada.

Seguidamente é analisada em particular cada uma das projecções, procurando a sua relação com outros contingentes tanto aferentes como eferentes dos núcleos em estudo, e sua inserção nos mecanismos cerebelosos.

### **1 — Projecção para o NRT**

Os presentes resultados confirmam haver uma densa projecção do cerebelo para o NRT, nomeadamente do NIA e do NL, através do ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior<sup>32 34 45 53 126 205</sup>. O estudo em detalhe da projecção cerebelo-reticular, adiante discutida, deu indicação de ser topicamente organizada, embora o seu completo esclarecimento necessite de conhecimentos mais precisos das projecções do córtex do cerebelo para os NCC (projecções córtico-nucleares), da organização morfofuncional dos NCC e da organização em pormenor do NRT.

### 1.1 — *Origem das fibras e distribuição da degenerescência*

A participação dos diferentes núcleos do cerebelo no envio de fibras para o NRT é diferente, e, se não há divergências em se considerar o NIA e o NL como a principal fonte, o mesmo já não sucede com o NIP. Admitida esta origem por alguns<sup>45 205</sup> e negada por outros<sup>5 6 32</sup>, os presentes resultados não mostraram evidência do facto.

O NM enviando fibras para a parte dorsal dos dois terços caudais do NRT contralateral, através duma via diferente da do ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior, participa numa projecção distinta, a fastigio-reticular. Estudada entre outros por Walberg, Pompeiano, Westrum e Hauglie-Hansen<sup>216</sup> e Voogd<sup>205</sup>, foi confirmada no presente trabalho, sendo diferente o local de distribuição das fibras e apresentando uma menor densidade quando comparada com a projecção cerebelo-reticular (origem no NIA e no NL).

Conforme referido em prévia publicação<sup>32</sup>, as áreas mais ventrais do NL parecem não participar na projecção, havendo ainda um maior compromisso da parte centro-caudal. O facto de Voogd<sup>205</sup> ter encontrado uma intensa projecção da «pars rotunda», leva a pensar que essa área ultrapassa a área rostro-ventral, aparentemente menos comprometida segundo os presentes resultados, ou que a lesão mais representativa de Voogd (caso D 13 da Fig. 20, Voogd<sup>205</sup>) tenha interrompido fibras provenientes de níveis mais dorsais do NL, conforme referido em Brodal *et al.*<sup>32</sup>.

No referente à distribuição de degenerescência no NRT, os presentes resultados divergem dos de Voogd<sup>205</sup> que descreve a terminação das fibras do NL e do NIA na parte ventrolateral e mais caudalmente na parte ventral do NRT, e confirmam os de Brodal e Szikla<sup>34</sup> que a situam na área central do núcleo.

Quando de lesões amplas verifiquei uma larga sobreposição das áreas terminais das projecções do NIA e do NL nas regiões centrais do NRT conforme descrito por Brodal *et al.*<sup>32</sup>. Estes autores, mencionam que a projecção do NIA termina um pouco mais medialmente no NRT do que a projecção do NL, ao contrário do descrito nos primatas por Mehler, Vernier e Nauta<sup>140</sup> que mencionam terminarem medialmente no NRT as fibras provenientes do NL, enquanto as originárias do núcleo interpósito terminariam lateralmente. O presente

material mostrou que a degenerescência após destruição do NL é muito marcada nas áreas centrais do NRT, com sobreposição parcial na área de projecção do NIA, mas com uma maior extensão à periferia. Com efeito, a área terminal da projecção do NL prolonga-se mais ventromedialmente e mais dorsolateralmente do que a do NIA. Além disso, verifiquei haver uma projecção principalmente para os 3/4 caudais do NRT, encontrando-se o 1/4 rostral praticamente livre de fibras pré-terminais em degenerescência, após lesões totais do NIA, ao contrário do verificado quando de lesões no NL.

A análise de experiências com lesões de tamanho pequeno evidencia uma projecção fortemente organizada embora de interpretação difícil. De facto após pequenas lesões no NL (GCL 15) e no NIA (GCL 20) e ainda dentro dum mesmo núcleo (GCL 15, GCL 18 no NL e GCL 20, GCL 38 D no NIA) a degenerescência ocupava áreas distintas do NRT.

Parecem existir assim correlações tópicas na projecção. Embora necessitando de ulterior confirmação, os presentes resultados fornecem algumas úteis indicações. Pude constatar a sugestão de a parte caudal do NIA projectar para áreas centromediais do NRT (sobretudo a níveis caudais) enquanto a porção rostrolateral projectaria para áreas mais laterais. A parte rostromedial do mesmo núcleo teria uma projecção para a parte dorsal do NRT, e a parte lateral do NIA projectava para locais mais ventrolaterais, a níveis caudais. No referente ao NL e considerando as áreas de máxima intensidade de degenerescência, a parte rostral projectaria para áreas dorsolaterais nos 2/3 caudais do NRT; a parte caudal, na sua metade dorsal, projectaria para áreas centrolaterais e na metade ventral, para áreas mediais (2/3 rostrais do NRT); a parte lateral projectaria para zonas centromediais a níveis caudais do NRT. Estes resultados confirmam em parte as conclusões de Brodal *et al.*<sup>32</sup> referentes às projecções das partes caudais do NIA e NL cujas fibras terminariam no NRT mais medialmente do que as provenientes de regiões rostrais, especialmente notório a níveis caudais do NRT. Paralelamente observa-se no NRT uma alternância das áreas de projecção do NIA e do NL, segundo uma direcção médio-lateral. Assim, na porção medial do NRT, projectaria a parte caudoventral do NL; na porção centromedial, o NIA caudal e a parte lateral do NL; na porção centrolateral, o NL caudo-

dorsal; na porção lateral, o NIA rostralateral e o NL centro-rostral. Deste modo não será de surpreender o aspecto irregular e por vezes caprichoso do curso e terminação das fibras em degenerescência no NRT, deixando por vezes espaços livres de degenerescência entre áreas fortemente densas. Tudo dependerá do local e extensão da lesão.

Além disso, a parte rostromedial do NIA tem uma projecção, embora pequena, para os níveis rostrais da parte dorsal do NRT, constituindo assim um complemento da projecção do NM que se faz igualmente para a parte dorsal, mas dos 2/3 caudais do NRT. Opostamente, para uma área lateroventral do NRT (níveis caudais) projectaria a parte lateral do NIA. Parece surgir assim uma indicação de a um arranjo médio-lateral no NIA, corresponder um dorso-ventral no NRT; a um arranjo dorso-ventral no NL caudal, corresponderia um arranjo latero-medial no NRT.

Comparando agora a degenerescência observada quando de lesões nas partes dorsais do NIA e do NL, verifica-se uma diferente organização de distribuição. Assim, as fibras com origem no NIA evidenciavam uma distribuição tópica em colunas longitudinais no NRT (Fig. 59). Áreas dispostas em círculo no NIA, no plano horizontal, correspondiam a cilindros de degenerescência dispostos longitudinalmente no NRT, formando também no seu conjunto um círculo, quando vistos, agora, em cortes transversais. Dum modo diverso, lesões no NL (Fig. 60) traduziam-se em degenerescência no NRT formando colunas sinuosas, aparentemente com trajecto helicoidal, sobrepondo-se parcialmente a áreas recebendo fibras do NIA e convergindo para uma área central no núcleo, situada no interior das colunas longitudinais do NIA, atrás referidas. *Esta organização da projecção proveniente do NIA e do NL, reunirá condições morfológicas favoráveis para uma única área do NL entrar possivelmente em contacto, veiculando informação, com múltiplas zonas projectivas do NIA, a nível do NRT.*

A parte dorsal do NL teria pois uma organização específica, distinta da verificada no NIA, pelo que julgo dever considerar-se, face a estes dados, o NIA e a parte dorsal do NL como duas entidades distintas, contrariamente ao conceito de Voogd<sup>205</sup> de uma única zona Lc-NIA.

Por outro lado quando de lesões dorsais do NL e de lesões em áreas ventrais do complexo interpósito-lateral, era notório uma área restrita de máxima intensidade de degenerescência no centro do NRT,

especialmente na vizinhança dos níveis 9 e 11 (esquema standard do NRT). Ao contrário, quando de lesões na parte dorsal do NIA, observava-se nesse local uma área central, vazia de degenerescência. Há assim sugestão de haver no NRT uma área de reduzidas dimensões, ocupando a parte central do núcleo, ponto de convergência de colunas sinuosas de fibras, aparentemente radiárias em cortes transversais, especialmente evidente em GCL 24. A área dos NCC que projecta para essa zona do NRT parece situar-se na parte dorsal do NL, não sendo também de excluir a parte ventral e a porção rostral do NIA bem como áreas medioventrais do NL e partes adjacentes do NIA, destruídas quando de lesões ventrais. De especial interesse seria o estudo electrofisiológico e ultra-estrutural dessa pequena área do NRT para onde parecem convergir fibras de áreas bastante afastadas dos NCC.

A disposição neuronal no NRT, bem como a distribuição dos seus aferentes cerebelosos, permite formular a hipótese de uma organização peculiar nas áreas centrais do NRT. Seria a de um cilindro com colunas de células formando círculos quando vistos em cortes no plano transversal e atravessado por feixes de fibras, umas com trajecto longitudinal e outras de curso helicoidal.

### 1.2 — *A projecção cerebello-reticular e os sistemas aferentes para o NRT*

A projecção do NIA e do NL para o NRT, segue a regra geral que preside aos diversos sistemas de fibras aferentes para o NRT. Com efeito, a uma sobreposição parcial de projecções, coexistem locais distintos de máxima intensidade de degenerescência, conforme afirmado por Brodal A. e Brodal P.<sup>26</sup>

Ocupando uma ampla área cilíndrica de extensão rostro-caudal, a projecção cerebello-reticular possui uma sobreposição parcial com as projecções circundantes, mantendo porém uma individualidade marcada e constituindo uma densa projecção na porção central do NRT.

A projecção fastigio-reticular<sup>205 216</sup> situada dorsalmente, o contingente de fibras do córtex cerebral<sup>26</sup> terminando na parte ventral do NRT a níveis médios e prolongando-se lateralmente abrangendo o processo lateral (ptl), as fibras dos núcleos vestibulares<sup>119</sup> terminando caudoventralmente as provenientes do núcleo vestibular late-

ral e um pouco mais rostralmente as do núcleo vestibular superior, todas estas projecções, apesar duma sobreposição parcial, apresentam locais preferenciais de terminação, com zonas de máxima intensidade de degenerescência. O princípio porém de sobreposição parcial, característico dos diferentes grupos aferentes do NRT, manifesta-se igualmente válido dentro de cada uma das projecções aferentes. É particularmente evidente na projecção do córtex cerebral para o NRT<sup>26</sup> nomeadamente das áreas de projecção do córtex sensoriomotor primário, Sm 1 e Ms 1 de Woolsey<sup>220</sup>, falando mesmo Brodal A. e Brodal P.<sup>26</sup> num arranjo tópico na terminação das fibras das áreas do córtex sensoriomotor primário relacionadas com o «membro superior» e o «membro inferior». O mesmo princípio de sobreposição parcial aplica-se ainda como atrás já vimos aos contingentes de fibras com origem no NIA e no NL.

Além disso parece haver uma correlação entre a organização das duas projecções. Fibras das áreas «membro superior» do córtex cerebral terminam no seu todo mais medialmente no NRT do que as fibras da área do «membro inferior»<sup>26</sup>. Na projecção do NIA para o NRT, as fibras da parte caudal do NIA terminam mais medialmente no NRT do que as fibras com origem na parte rostral. Comparando com a projecção córtico-nuclear, as partes mais caudais do NIA são influenciadas pelas áreas «membro superior» da parte intermédia do lobo anterior, enquanto as mais rostrais recebem fibras de áreas «membro inferior». Parece haver assim uma correspondência na influência das áreas relacionadas com o «membro superior» e o «membro inferior» dentro das projecções do córtex cerebral sensoriomotor, e ainda do NIA para o NRT, como foi já referido em Brodal *et al.*<sup>32</sup>. Igualmente a parte dorsocaudal do NL, que recebe fibras de «Crus II» de áreas relacionadas com o «Membro Inferior», projectaria centrolateralmente no NRT.

Outros contingentes de fibras aferentes estão descritos para o NRT. Assim, aferentes espinhais foram descritos por Walberg e Brodal<sup>214</sup> e Mehler *et al.*<sup>139</sup>. Fibras com origem no núcleo dorsal do tecto foram descritas por Morest<sup>147</sup>; Altman e Carpenter<sup>4</sup> descreveram fibras com origem no tubérculo quadrigêmeo inferior a terminarem na parte dorsomedial do NRT, tendo em estudo recente Kawamura, Brodal e Hoddevik<sup>105</sup> encontrado degenerescência numa

pequena área dorsomedial do NRT, após lesões no tubérculo quadrigémeo superior. De todas estas projecções, a cerebello-reticular constitui porém o contingente aferente mais volumoso do NRT.

### 1.3 — *O NRT e os mecanismos cerebelosos*

Atendendo ao facto dos eferentes do NRT se dirigirem todos para o cerebello, não só para o vérmis como também para os hemisférios<sup>31 35</sup>, e de ser precisamente do cerebello (NIA e NL especialmente) que o NRT recebe o mais volumoso contingente de fibras, poderá ocupar este núcleo lugar importante nos mecanismos «feed-back» do cerebello. Em virtude da sua organização com uma sobreposição parcial de projecções, embora com áreas de máxima intensidade de degenerescência, este núcleo reúne também condições que permitem a realização de fenómenos de integração de informações. Penso assim que se grande número de impulsos provenientes das diversas fontes atrás referidas, possam ser integrados no NRT antes de actuarem no cerebello, a grande importância funcional deste núcleo estaria na integração crescente da informação fornecida pelo cerebello, uma vez constituir a projecção cerebello-reticular o contingente aferente dominante neste núcleo.

A própria citomorfologia do NRT confere-lhe características próprias que o individualizam como um núcleo específico, na base da configuração dendrítica dos seus neurónios. Com efeito, Leontovich e Zhukova<sup>124</sup>, embora encontrassem células do tipo reticular ou isodendrítico no núcleo, a presença acentuada de células de tipo alodendrítico levou-os a englobar o NRT num «sistema específico». Opinião idêntica é compartilhada por Mannen<sup>130</sup>, Ramón Moliner e Nauta<sup>175</sup>, tendo eu podido confirmar o facto em material Golgi, utilizando o Gatinho como animal de experiência, embora distinga um terceiro tipo neuronal de características intermédias, conforme atrás referido.

É pois num núcleo reticular onde coexistem células de tipo isodendrítico e alodendrítico que vão terminar diversos sistemas de aferentes, alguns deles dotados de organização tópica, como é o caso do contingente cerebro-reticular<sup>26</sup> e do, agora em estudo, cerebello-reticular. Dentro deste último parece porém haver um comportamento distinto no contingente de fibras provenientes do NIA e do NL. Enquanto no NIA a projecção de diferentes áreas se

faz dum modo organizado para colunas longitudinais do NRT, a projecção do NL é mais complexa. Zonas distintas do NL projectam cada uma para múltiplas e individualizadas áreas do NRT, sobrepondo-se parcialmente a zonas que recebem aferentes do NIA.

Este facto leva-me a pôr a hipótese de que parte dos fenómenos de integração da informação, que chega ao cerebelo, sejam feitos através dos NCC-NRT, tanto mais projectar o NRT na sua totalidade para o cerebelo. O NIA e dum modo mais elaborado o NL desempenhariam papel preponderante nesses mesmos fenómenos.

Questão que igualmente importa esclarecer, é a da possível inter-relação entre a projecção cerebelo-reticular e a cerebelo-pôntica. O carácter semelhante de participação em possíveis circuitos «feed-back», a proximidade anatómica dos núcleos onde terminam as referidas projecções, especialmente o núcleo paramediano e o NRT, bem como a área de origem da projecção cerebelo-pôntica contida dentro da área que projecta para o NRT, conferem a estas duas projecções um carácter de provável afinidade funcional.

Estudos aturados com técnicas electrofisiológicas impõem-se nestes núcleos, podendo talvez assim vir a obter-se muitas das respostas que os métodos anatómicos são incapazes de dar e avançar-se na compreensão do complexo mecanismo da integração, bem como dos circuitos cerebelosos.

## 2 — Projecção para os Núcleos Pônticos

Os resultados obtidos confirmam a existência duma projecção para os núcleos pônticos propriamente ditos com origem nos núcleos do cerebelo e seguindo o ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior, conforme referido por vários autores<sup>28 60 62 205 217</sup>. Um completo aproveitamento dos dados recolhidos está no entanto dependente dum melhor esclarecimento da estrutura dos núcleos pônticos e das suas conexões aferentes e eferentes.

### 2.1 — *Origem das fibras e distribuição da degenerescência*

As fibras cerebelo-pônticas têm origem no complexo interpósito-lateral, embora haja zonas específicas dentro deste, mais compro-

metidas na projecção. Conforme referido em Brodal *et al.*<sup>28</sup>, a parte caudal do NL e a metade rostral do NIA parecem ser mais responsáveis pela projecção, enquanto a parte mais ventral do NL não participaria na mesma. O estudo dos casos com lesões de tamanho pequeno, sugere, embora não conclusivamente, que a contribuição da parte mais lateral do NL na projecção é modesta, havendo ainda a sugestão da parte caudo-ventral do NL estar mais relacionada com a projecção para o núcleo paramediano. A contribuição do NIP que para Voogd<sup>205</sup> seria importante, é, face aos presentes resultados, nula ou de muito pouca relevância.

A terminação das fibras cerebello-pônticas, como demonstrado em Brodal *et al.*<sup>28</sup>, faz-se em três áreas restritas dos núcleos pônticos: paramediano, dorsolateral e parte dorsal do núcleo peduncular. A área do núcleo paramediano ocupa níveis mais rostrais dos núcleos pônticos comparado com as situadas nos núcleos peduncular e dorsolateral, que, mercê da sua continuidade, podem ser consideradas como formando uma mesma área de terminação.

Quando comparados e separadamente analisados os contingentes provenientes do NIA e do NL, verifica-se que qualquer dos núcleos projecta simultaneamente para as três áreas atrás referidas e aparentemente sem diferenças significativas, o que confirma resultados anteriores<sup>28</sup>.

## 2.2 — A projecção cerebello-pôntica e outros aferentes dos núcleos pônticos (Np)

Dos vários sistemas de aferentes pônticos, a projecção córtico-pôntica constitui o contingente dominante, quando comparado com os mais reduzidos sistemas aferentes oriundos da região espinhal<sup>106 214</sup>, dos núcleos da região tectal<sup>4 104 166 199</sup> e dos núcleos centrais do cerebello<sup>28 60 205 217</sup>.

A projecção córtico-pôntica tem sido estudada dum modo particular no Macaco, por Mettler<sup>141-144</sup>, Niby e Jansen<sup>152</sup> e Kuypers<sup>115 116</sup>; no Homem, especialmente quando de casos de leucotomia pré-frontal, por Beck<sup>18</sup> e Martinez<sup>132</sup>; e ainda no Gato, por Kuypers<sup>114</sup>, Niimi *et al.*<sup>153</sup>, Poljak<sup>171</sup>, tendo P. Brodal<sup>37 38</sup> demonstrado ulteriormente a organização somatotópica da projecção.

Quando comparada a projecção cerebello-pôntica com a córtico-pôntica, é evidente não só a diferença na extensão das respectivas

áreas terminais, como a similitude da sua organização, feita em várias colunas longitudinais. Enquanto a projecção cerebelo-pôntica termina em três colunas restritas nos núcleos pônticos, a córtico-pôntica atinge vastas áreas dos referidos núcleos. Por outro lado, ambas as projecções terminam em duas ou mais colunas longitudinais<sup>37-42</sup>.

Semelhança existe ainda no facto de áreas do córtex cerebral terem entre si uma ou duas colunas das suas projecções em comum, o mesmo sucedendo com o NIA e o NL que projectam para uma mesma área nos núcleos pônticos.

Um problema a analisar será também o de saber se os contingentes do córtex cerebral e os dos núcleos do cerebelo têm áreas de distribuição, nos núcleos pônticos, comuns entre si. Embora a comparação dos presentes resultados da distribuição dos aferentes cerebelosos nos núcleos pônticos, com os resultados de P. Brodal referentes à projecção cortico-pôntica, se deva fazer com as necessárias reservas, fruto até de variações individuais, parece haver apenas uma restrita área comum nas projecções.

Essa área bastante reduzida e localizada provavelmente no núcleo paramediano e no núcleo dorsolateral, corresponde às projecções de Sm I e Sm II<sup>37 38</sup>. Haveria apenas uma pequena área de sobreposição na parte caudal do núcleo paramediano, correspondendo a áreas que recebem fibras tanto de Sm I como de Sm II, com a sugestão das primeiras estarem relacionadas com áreas correspondentes ao «membro superior». Também no núcleo dorsolateral, a níveis caudais, parece surgir uma indicação de haver uma zona comum à projecção cerebelo-pôntica e à coluna longitudinal que recebe fibras de Sm I, nomeadamente da área «membro inferior».

Na parte restante da área terminal da projecção dos núcleos do cerebelo não há sobreposição com as áreas correspondentes à projecção córtico-pôntica, embora em muitos locais se observe uma justaposição dos respectivos campos terminais. A projecção cerebelo-pôntica está assim associada a influências corticais de Sm I e numa menor extensão de Sm II.

Do mesmo modo afigura-se de interesse uma comparação das áreas pônticas recebendo aferentes cerebelosos com as áreas terminais da projecção tecto-pôntica. Segundo os últimos trabalhos realizados no Gato por Kawamura e Brodal<sup>104</sup> a projecção tecto-pôntica termina

no núcleo dorsolateral, ocupando a quase totalidade do referido núcleo (excepto a parte mais ventro-caudal), coincidindo em razoável extensão com a área de projecção pôntica do córtex auditivo e até mesmo com Sm II. A comparação com os presentes resultados mostra existir uma sobreposição parcial, relativamente pequena, das áreas de terminação das fibras de origem tectal e cerebelosa nos Np. A sobreposição verifica-se na parte mais rostral da área terminal da projecção cerebelo-pôntica e na vizinhança do limite entre os núcleos dorso-lateral e peduncular. A parte correspondente na projecção tecto-pôntica situa-se nos níveis centrais, num sentido rostro-caudal, da área terminal da projecção nos Np, na sua parte mais ventro-medial (níveis 12 a 16 do esquema D, Fig. 2, Kawamura e Brodal<sup>104</sup>). Esta área parece corresponder sobretudo ao contingente de fibras originadas no tubérculo quadrigémeo superior. De facto, segundo aqueles autores, a projecção do tubérculo quadrigémeo inferior (KA 12 R da Fig. 9 de Kawamura e Brodal<sup>104</sup>) termina em níveis imediatamente rostrais aos da área terminal da projecção cerebelo-pôntica, no núcleo dorsolateral.

A projecção cerebelo-pôntica está deste modo também associada aos mecanismos de transmissão dos impulsos visuais e até auditivos, admitindo-se que a interacção das respostas acústicas e ópticas se possam dar fora do córtex cerebeloso e mesmo em estruturas extra-cerebelosas<sup>125</sup>. Um outro local extra-cerebeloso, implicado na provável integração de impulsos acústicos e ópticos seria o tubérculo quadrigémeo superior, uma vez haver aí convergência de fibras do córtex visual e auditivo<sup>82 169 203</sup>.

O aspecto da degenerescência terminal das fibras cerebelo-pônticas, conforme observado nas preparações pelos métodos de Nauta e de Fink-Heimer, sugere uma localização dos terminais no neurópilo. Também aqui, há uma semelhança grande com as outras projecções citadas. De facto, quer na projecção tecto-pôntica como na córtico-pôntica, há um predomínio acentuado de localização da degenerescência terminal no neurópilo. Isto estaria de acordo com o encontrado por Holländer, Brodal P. e Walberg<sup>93</sup> num estudo de microscopia electrónica referente às fibras córtico-pônticas. Esses autores praticamente não observaram botões terminais no soma das células pônticas recoberto em grande extensão por prolongamentos e bainhas astrocitárias. Embora com a limitação decorrente das áreas em estudo,

que foram só as áreas de terminação das fibras córtico-pônticas originárias no córtex sensorio-motor primário, parece que a grande maioria dos contactos sinápticos nos núcleos pônticos é feito com as dendrites, apesar de só 16% da superfície dendrítica estar em contacto com botões terminais<sup>93</sup>.

### 2.3 — *A projecção cerebello-pôntica e a ponto-cerebelosa*

Admitida a possibilidade de existência de mecanismos «feed-back» cerebello-pônticos, a correlação das duas projecções cerebello-pôntica e ponto-cerebelosa, afigura-se importante.

Brodal e Jansen<sup>31</sup> utilizando o método de Gudden modificado<sup>24</sup>, estudaram esta última projecção no Coelho e no Gato. Segundo estes autores, o vérmis recebia fibras principalmente dos núcleos pônticos dorsolateral e paramediano, bem como algumas fibras do núcleo ventral e da parte ventral do NRT. O lóbulo ansoparamediano recebia fibras do núcleo peduncular e lateral e da parte lateral do núcleo paramediano e do NRT. O paraflóculo recebia projecções do núcleo lateral e da parte rostrolateral do núcleo paramediano. O lóbulo flóculo-nodular não receberia fibras de origem pôntica, o mesmo acontecendo com a língula.

Voogd<sup>207</sup> fazendo o estudo da projecção, utilizando o método de Häggqvist, distingue fundamentalmente nas conexões ponto-cerebelosas dois sistemas, à semelhança do referido já por Bechterew: o sistema «cerebral» e o sistema «espinhal».

O primeiro, situado rostralmente, mieliniza mais tarde do que o segundo que se localiza por sua vez caudalmente nos núcleos pônticos. O sistema «cerebral» seria formado por fibras de calibre fino, cruzadas, com origem em células de tamanho pequeno e que são muito abundantes na parte rostral dos núcleos pônticos. Essas fibras provenientes de áreas médio-rostrais e também ventrais dos núcleos pônticos, dirigem-se caudalmente, cruzando por cima das fibras do sistema «espinhal» no pedúnculo cerebeloso médio, onde ocupam uma posição superficial. Distribuem-se por fim no paraflóculo e lóbulo IX do vérmis e ainda no lóbulo ansoparamediano e no lóbulo VII do vérmis<sup>206</sup>. O sistema «espinhal» formado por fibras de calibre médio, com origem em células de médio e grande tamanho, cruzadas e não

cruzadas, originam-se no NRT e nas partes caudais dos núcleos paramediano e peduncular, bem como nos núcleos lateral e dorsolateral da substância pôntica. Ocupam a porção mais profunda do pedúnculo cerebeloso médio e distribuem-se no flóculo, parte lateral do lobo anterior (lóbulo II a V), em toda a extensão do lóbulo VI, na parte interna do lóbulo ansoparamediano e no lóbulo VIII <sup>206</sup>.

Comparando os resultados obtidos na projecção cerebelo-pôntica com os fornecidos pelos trabalhos sobre a projecção ponto-cerebelosa e atrás relatados, observamos o seguinte: segundo Brodal e Jansen as áreas no núcleo pôntico paramediano que recebem fibras cerebelosas, situar-se-iam dentro duma zona projectando para o vérmis e parte intermédia do lobo anterior do cerebelo, enquanto as áreas do núcleo peduncular e dorsolateral enviariam, por sua vez e principalmente, fibras para os hemisférios. Se se atender ao facto de as projecções córtico-nucleares dessas áreas projectarem, nomeadamente para o NIA e o NL, haveria condições para o funcionamento dum possível circuito cerebelo-pôntico-cerebelo, eventualmente influenciado por impulsos com origem noutras estruturas. Esta hipótese, embora provável, necessita contudo de confirmação.

Por outro lado e comparando com os resultados de Voogd, há a sugestão de que a área descrita no núcleo pôntico paramediano recebendo fibras do cerebelo, esteja contida dentro da zona de origem do «sistema cerebral» de fibras, enquanto a área situada no núcleo dorsolateral e peduncular se encontre dentro da zona de origem do «sistema espinhal». Ainda e seguindo os resultados do mesmo autor, a área do núcleo paramediano projectaria na parte lateral do lóbulo ansoparamediano e paraflóculo, bem como no vérmis posterior (lóbulo VII e IX). A área do núcleo dorsolateral e peduncular projectariam principalmente para a parte lateral do lobo anterior, flóculo e parte interna do lóbulo ansoparamediano. Seria especialmente destas últimas áreas, segundo os resultados das projecções córtico-nucleares, referidos por Voogd <sup>205</sup>, que haveria projecção para a parte caudodorsal do NL e para o NIA. Assim, e dum modo muito esquemático, as áreas dos núcleos peduncular e dorsolateral estariam mais comprometidas no circuito cerebelo-pôntico-cerebelo do que as áreas do núcleo paramediano.

Será útil ainda analisar as áreas, dentro do NIA e do NL, mais comprometidas na projecção e respectivas correlações.

A escassa projecção da parte caudal do NIA para os núcleos pônticos, contrasta com a parte rostral do núcleo que está em relação por sua vez com a parte rostral do lobo anterior do cerebelo, bem como ainda com o lóbulo paramediano. Atendendo ao arranjo somatotópico no lobo anterior e nas projecções córtico-nucleares de «Crus II» e do lóbulo paramediano recentemente estudadas<sup>27 56</sup>, a área «membro inferior» situada na porção rostral do NIA, exerceria acção influente nos núcleos pônticos, ao contrário do que se passaria com a área «membro superior» situada caudalmente naquele núcleo. A nível do NL, a área mais comprometida seria a centro-caudo-medial que receberia fibras sobretudo da área «membro superior» de «Crus II»<sup>27</sup>. Uma organização tópica na projecção cerebelo-pôntica não foi todavia encontrada.

#### 2.4 — *A projecção cerebelo-pôntica e os mecanismos cerebelosos*

O significado funcional da projecção cerebelo-pôntica só poderá ser devidamente avaliado após detalhados estudos de ordem neurofisiológica e um mais perfeito conhecimento de projecções com ela relacionadas, nomeadamente a ponto-cerebelosa e as córtico-nucleares.

Embora não esteja descrita uma organização somatotópica na projecção ponto-cerebelosa, não é de excluir que esta permita uma transmissão localizada de impulsos do córtex cerebral para o cerebelo.

Estudos electrofisiológicos directamente relacionados, admitem que parte das fibras trepadoras do córtex do cerebelo tenham origem nos núcleos pônticos<sup>11 61 181 182</sup>. Batini e Pumain, após lesões crónicas da via olivo-cerebelosa, postulam que mais de metade das fibras projectando no vérmis posterior têm uma origem extra-olivar<sup>13</sup> e que pelo menos 25% têm origem nos núcleos pônticos<sup>14</sup>. A perseveração de respostas de longa latência no córtex do cerebelo, após secção do pedúnculo cerebeloso inferior e o seu desaparecimento quando feita a secção do pedúnculo cerebeloso médio<sup>63 103</sup>, reforçam a ideia de existência dum contingente de fibras trepadoras com origem pôntica.

Resta saber no entanto, qual a natureza das fibras ponto-cerebelosas com origem nas áreas que recebem aferentes do cerebelo e indagar se a projecção cerebelo-pôntica se aproxima mais da bem organizada projecção córtico-pôntica, ou se terá maior afinidade com a projecção do cerebelo para o NRT.

Alguns resultados aparentemente sem explicação, ou pelo menos controversos, poderão estar relacionados com a existência da projecção cerebelo-pôntica. É o caso das alterações celulares, típicas de degenerescência transneuronal, encontradas nos núcleos pônticos por Trumpy<sup>198</sup> após lesões extensas do cerebelo no Gatinho, que poderão resultar possivelmente de lesões no NIA e no NL. São os resultados de Tsukahara, Korn e Stone<sup>200</sup> que observaram activação ortodrómica de curta latência em neurónios pônticos e as observações de Sasaki et al.<sup>182</sup> que recolheram respostas transinápticas em neurónios pônticos contralaterais, após estimulação cerebelosa, que poderão justificar-se na transmissão de impulsos do córtex do cerebelo via NIA ou NL para os núcleos pônticos. Ver discussão pormenorizada do mesmo assunto em Brodal et al.<sup>28</sup>.

### 3 — Projecção para a Oliva Inferior

A tão controversa projecção cerebelo-olivar encontra confirmação nos presentes resultados e embora algumas questões permaneçam sem resposta, novas perspectivas se abrem no conhecimento dos mecanismos cerebelosos.

#### 3.1 — *Origem das fibras e distribuição da degenerescência*

A origem da projecção parece situar-se predominantemente no complexo interpósito-lateral como descrito no Gato, simultaneamente por Lacerda<sup>117</sup> com métodos de impregnação pela prata e ainda por Graybiel, Nauta, Lasek e Nauta<sup>88 89</sup> usando também a autorradiografia. Com efeito, após lesões mais ou menos amplas do núcleo medial, não me foi possível encontrar degenerescência na oliva inferior, contrariamente ao referido por Achenback e Goodman<sup>1</sup> no Rato e por Dom, King e Martin<sup>64</sup> na Sarigueia (Opossum). Também no referente ao NIP, no presente material não encontrei evidência de projecção. De referir só ter encontrado degenerescência na oliva inferior quando de lesões muito amplas do NIA e do NL. Não excluindo a hipótese de haver zonas restritas dentro dos NCC, únicas responsáveis pela projecção, parece-me de admitir um compromisso global dos mesmos.

Há no entanto sugestão de a parte caudolateral do NIA e provavelmente a parte centro-medial do NL participarem mais na projecção.

A distribuição do contingente de fibras proveniente da região dorsomedial da vizinha formação reticular, era feita sobretudo no polo rostral da oliva inferior contralateral, especialmente na oliva acessória dorsal. Encontrava-se ainda degenerescência na lamela ventral da oliva principal (porção rostromedial) e bastante dispersa no prolongamento ventrolateral e na oliva acessória medial.

Parece existir ainda uma distribuição preferencial da degenerescência na oliva inferior, de acordo com o local respectivamente lesado no NIA ou no NL. O NIA projectaria lateralmente na oliva acessória dorsal, e o NL enviaria as suas fibras para a parte medial da referida lâmina olivar e parte rostromedial da vl.

Os campos terminais de degenerescência eram bastante reduzidos, contrastando com os feixes de fibras em degenerescência situados nos septos entre as lamelas olivares ou à sua periferia. Por outro lado, todas ou pelo menos grande parte das fibras terminavam aparentemente no complexo da oliva inferior, dado que não foi encontrada degenerescência a níveis caudais daquele núcleo.

Em virtude de em trabalho recente, Walberg<sup>212</sup>, num estudo comparativo de microscopia electrónica na oliva inferior, analisando os métodos de Glees, Nauta-Laidlaw e Fink-Heimer, ter chegado à conclusão de que só o método de Fink-Heimer mostra botões degenerados, fiz um estudo comparado dos resultados obtidos com os métodos de Nauta e de Fink-Heimer I. Embora o problema de saber se o método de Nauta-Laidlaw apenas visualiza degenerescência pré-terminal, como o afirma Nauta<sup>150</sup>, ou se visualiza botões terminais, como defendido por Bowsher, Brodal e Walberg<sup>22</sup> e confirmado por trabalhos de microscopia electrónica de Guillery e Ralston<sup>90</sup>, e de Lund e Westrum<sup>129</sup>, seja de interesse, o objectivo principal foi o de avaliar a exacta área de distribuição das fibras cerebello-olivares. Com o método de Fink-Heimer I, o aspecto da degenerescência que encontrei era o de um predomínio de grãos argirófilos, sob a forma de pequenas partículas, no conjunto lembrando uma fina poeira, entre algumas fibras bastante fragmentadas. Comparando contudo a área terminal de degenerescência com a observada quando utilizado o método de Nauta, não encontrei diferenças significativas. O mesmo já não sucede

porém com os resultados obtidos por Graybiel, Nauta, Låsek e Nauta<sup>88 89</sup> utilizando meios autorradiográficos. A origem da projecção cerebelo-olivar, segundo aqueles autores, faz-se em toda a extensão do NIA e do NL, sendo a área de distribuição na oliva inferior muito mais extensa do que a encontrada neste estudo, estando mesmo referido tratar-se duma projecção maciça. Além disso, a projecção seria particularmente organizada, uma vez encontrarem um carácter preferencial de distribuição nas lamelas olivares quando da injeção do produto marcado em áreas específicas dos núcleos cerebelosos. Infelizmente porém, não são descritos os locais de injeção nos núcleos do cerebelo (trata-se duma comunicação preliminar) sendo vagamente citado o complexo interpósito-lateral. Também as áreas da oliva inferior onde se depositam grãos de prata com mais intensidade, não é referido em pormenor.

A área restrita da distribuição da degenerescência ora encontrada, a uma zona limitada do complexo olivar, e, a extensa distribuição visualizada pela autorradiografia, poderá sugerir que este sistema de fibras cerebelo-olivares tenha um comportamento especial face aos métodos de impregnação pela prata que só parcialmente o evidenciaria. Isso decorreria em virtude de os segmentos distais dos axónios possuírem um calibre muito fino, após as bifurcações sucessivas que vão sofrendo<sup>89</sup> e o método de Nauta não visualizar os axónios muito finos, segundo alguns autores<sup>151</sup>. A razão do facto permanece no entanto por esclarecer. Além disso, Globus, Lux e Schubert<sup>84</sup> demonstraram, após injeção de aminoácidos tritiados, que o material radioactivo é transferido, não só entre células gliais e nervosas mas também entre neurónios com sinapses electrotónicas. Uma vez demonstrada a presença de «gap junctions», substracto morfológico de sinapses electrotónicas<sup>19 168 170 180</sup>, entre os neurónios da oliva inferior, por Llinás, Baker e Sotelo<sup>127</sup> em 1974, parece que pelo menos alguma parte do material radioactivo presente nas lamelas olivares se possa atribuir à difusão do mesmo entre os neurónios, sem necessidade de haver uma conexão aferente directa para todos eles.

O carácter contralateral da projecção, a não participação na mesma do NM e o trajecto via ramo descendente do pedúnculo cerebeloso superior, descritos aqui com os métodos de Nauta e Fink-Heimer I, são definitivamente comprovados por autorradiografia.

### 3.2 — *A projecção cerebello-oliviar e outros aferentes da oliva inferior*

Recebendo a oliva inferior aferentes de numerosos centros e projectando somatotopicamente para o cerebello, a projecção cerebello-oliviar poderá desempenhar um papel preponderante nos diversos circuitos cerebelosos.

Os outros sistemas aferentes da oliva têm origem principalmente na espinhal-medula, córtex cerebral, núcleo vermelho, substância cinzenta peri-aquedutal, núcleo caudado e pálido.

As *fibras espinho-olivares* estudadas por Brodal, Walberg e Blackstad<sup>36</sup> terminam ventrolateralmente nas partes caudais das olivas acessórias medial e dorsal e ainda algumas fibras no capuz dorsal e núcleo  $\beta$ , sem haver uma distinta distribuição tópica.

*Fibras corticais* com destino oliviar, já admitidas por Bechterew<sup>16</sup> em 1885, foram descritas por Mettler<sup>142</sup> com o método de Marchi e por Walberg<sup>208</sup> que, pelo método de Glees<sup>83</sup>, verificou a sua origem predominante no córtex sensoriomotor embora não tenha encontrado uma organização somatotópica. Sousa-Pinto e Brodal<sup>193</sup> com o método de Nauta-Laidlaw descrevem porém uma organização tópica na distribuição das fibras provenientes da região «motora» cortical em áreas restritas da oliva principal (parte rostral da lamela ventral) e das olivas acessórias dorsal e medial. Segundo os mesmos autores, a via córtico-olivo-cerebelosa termina somatotopicamente na parte intermédia do lobo anterior, no vérmis posterior e em Crus<sub>1</sub>. Sousa-Pinto<sup>192</sup> descreveu ainda uma projecção proveniente da área 6 do córtex cerebral, provável área motora suplementar, para a oliva inferior.

*Fibras com origem no núcleo vermelho*<sup>167 174</sup> distribuem-se segundo Walberg<sup>208</sup> na lamela dorsal da oliva principal homolateral, facto confirmado por Edwards<sup>76</sup> autorradiograficamente.

*Fibras com origem na substância cinzenta peri-aquedutal*<sup>2 145</sup> terminam, segundo trabalho recente de Walberg<sup>213</sup>, na metade rostral da oliva principal e na metade rostral da oliva acessória medial. Segundo o mesmo autor, a formação reticular vizinha do núcleo vermelho envia fibras para a metade caudal da oliva acessória medial e núcleo  $\beta$ .

*Fibras do núcleo caudado* terminam, segundo Walberg<sup>208</sup>, na lamela dorsal da oliva principal e na metade rostral da oliva acessória

medial, tendo Snider e Barnard<sup>189</sup> confirmado electrofisiologicamente a via caudato-olivar.

*Fibras do pálido*<sup>208 219</sup> terminam na lamela dorsal da oliva principal.

Comparando as áreas de distribuição terminal das fibras cerebelo-olivares, conforme determinado no presente trabalho, com as restantes áreas recebendo outros sistemas de aferentes, verifica-se uma sobreposição parcial sobretudo nos locais que recebem fibras do córtex cerebral e num grau menor da substância cinzenta peri-aquedutal.

Dentro da área de distribuição das fibras córtico-olivares<sup>193</sup> terminam fibras cerebelo-olivares, na porção rostro-medial da oliva acessória dorsal e numa restrita área da lamela ventral da oliva principal correspondente à área de projecção do membro inferior. A primeira daquelas áreas projecta na parte intermédia do lobo anterior do cerebello, enquanto a segunda projecta em Crus II, de acordo com os resultados de Brodal<sup>23</sup> na projecção olivo-cerebelosa.

Igualmente se verifica uma sobreposição parcial das projecções, com origem no cerebello e na substância cinzenta peri-aquedutal, na parte rostral da lamela ventral da oliva principal.

Fibras cerebelo-olivares com uma distribuição dispersa na oliva acessória medial e no prolongamento ventrolateral, levam a admitir que não só aqueles mas outros contingentes de fibras aferentes tenham uma área de distribuição comum com as provenientes do cerebello.

Estes factos sugerem assim que o cerebello possa, através da conexão cerebello-olivar, influenciar e regular a transmissão das informações que a oliva inferior lhe fornece, após recolha de impulsos dum número diverso de centros, com destaque especial para o córtex cerebral.

### 3.3 — *As projecções cerebello-olivar e olivo-cerebelosa*

A oliva inferior tem atraído as atenções de numerosos investigadores, especialmente após Brodal<sup>23</sup> ter descrito uma maciça e bem organizada projecção da oliva para o córtex do cerebello, com terminação de algumas fibras nos NCC. Esta projecção adquiriu renovado interesse, por a oliva inferior constituir a principal fonte das fibras trepadoras do cerebello<sup>72 195</sup>.

As fibras olivo-cerebelosas, de pequeno calibre, situam-se no pedúnculo cerebeloso inferior e atingem o cerebello, colocando-se entre

os NCC e os diferentes sistemas de fibras aferentes do córtex do cerebelo. Talvez por isso, Carrea, Reissig e Mettler<sup>49</sup> considerassem as fibras trepadoras como tendo origem nos NCC.

Szentágothai e Rajkovitz<sup>195</sup> foram os primeiros a identificar as fibras olivo-cerebelosas como terminando em fibras trepadoras, utilizando o método de Nauta. A visualização dessas fibras era no entanto incompleta, só sendo reconhecidas no seu trajecto não ramificado através da camada granulosa, tal como as suas colaterais só o eram ao atravessarem a camada das células de Purkinge e por vezes ao nível das dendrites primárias dessas células<sup>195</sup>. As ramificações terminais da fibra trepadora na camada molecular não são com efeito visualizadas com os métodos correntes de impregnação pela prata, como o afirmam vários autores que utilizaram quer o método de Nauta<sup>184</sup> quer o de Fink-Heimer<sup>65 69 156 157</sup>. Grant<sup>86</sup>, no entanto, afirma ter visualizado, com o método de Fink-Heimer, fibras trepadoras na camada molecular, após lesões na oliva inferior. Mais recentemente, Desclin<sup>59</sup>, após destruição bilateral da oliva inferior, no Rato, por intoxicação com 3-acetilpiridina e utilizando um método de prata supressivo modificado (combinação do método de Fink-Heimer com o de De Olmos e Ingram<sup>58</sup>), demonstrou a presença de fibras trepadoras na camada molecular, embora afirme não as ter visualizado quando utilizados os métodos de Nauta e de Fink-Heimer.

Trabalhos electrofisiológicos<sup>72-75 162-163</sup> confirmaram que as fibras olivo-cerebelosas terminavam no cerebelo por fibras trepadoras, o que foi também demonstrado por microscopia electrónica<sup>91</sup>. No entanto, é admitida uma origem extra-olivar para um número variável de fibras trepadoras<sup>15 128 149 157</sup>, com especial incidência para os núcleos pânticos propriamente ditos. Essa não exclusividade da origem olivar das fibras trepadoras foi também provada por meios autorradiográficos<sup>149</sup> após injeção de leucina tritiada na oliva inferior, nos núcleos pânticos e na substância reticular.

O conceito clássico de Cajal<sup>44</sup> de fibras trepadoras não ramificadas, foi substituído recentemente pelo da ramificação axonal no interior do cerebelo, comprovado anatómica<sup>52 81 184</sup> e electrofisiologicamente<sup>8-10 77</sup>.

A projecção olivo-cerebelosa descrita por Brodal<sup>23</sup> com o método de Gudden modificado<sup>24</sup>, é cruzada e somatotopicamente organizada. De acordo com os seus resultados, as áreas da oliva inferior onde encon-

trei degenerescência após lesões nos NCC, projectariam: a oliva acessória dorsal para a parte rostral do vérmis e zona intermédia do lobo anterior do cerebelo; a parte rostral da lamela ventral da oliva principal, para Crus II e o lóbulo paramediano; o prolongamento ventrolateral para o NIA e o NL; a oliva acessória medial para o flóculo.

Voogd<sup>207</sup>, utilizando o método de Nauta, descreve porém uma distribuição das fibras olivocerebelosas, divergindo nalguns aspectos de Brodal. Dum modo particular no lobo anterior do cerebelo, Voogd encontrou uma organização em estreitas zonas longitudinais que trabalhos de ordem electrofisiológica confirmaram<sup>160 163 165</sup>. Assim, fibras olivocerebelosas com origem numa área restrita da oliva inferior, terminariam a todo o comprimento numa ou em várias zonas longitudinais. A parte caudal da oliva acessória dorsal projectaria para a zona B do lobo anterior e a parte caudal da oliva acessória medial, para a zona A. Uma lesão rostral, envolvendo as olivas acessórias e a oliva principal, provocaria uma degenerescência em três faixas longitudinais, situadas lateralmente no lobo anterior do cerebelo<sup>207</sup>.

De acordo com os resultados de Brodal, a área rostral da oliva, nomeadamente da oliva acessória dorsal, projectaria para o vérmis e parte intermédia do lobo anterior do cerebelo, enquanto segundo Voogd, a projecção seria unicamente para a parte intermédia do lobo anterior. Esta área projecta por sua vez para os NCC, nomeadamente para o NIA, que através da conexão cerebelo-olivar e das fibras olivocerebelosas poderá exercer influência sobre ela.

O mesmo sucede com Crus II e o lóbulo paramediano que recebendo fibras da parte rostral da lamela ventral da oliva principal, projectam para o NIA e o NL.

Estariam deste modo reunidas condições anatómicas para a possível existência de mecanismos «feed-back» entre certas regiões do cerebelo e da oliva inferior.

#### 3.4 — *A projecção cerebelo-olivar e os mecanismos cerebelosos*

A importância funcional desta projecção e sua inserção nos mecanismos cerebelosos está longe de ser estabelecida, havendo necessidade de mais estudos electrofisiológicos e de microscopia electrónica para o seu completo esclarecimento.

A existência duma conexão cerebello-olivar é admitida por Crill e Kennedy<sup>57</sup> que afirmam ter encontrado uma resposta transináptica em células da oliva inferior, após estimulação no cerebello, não conforme com a explicação de excitação antidrómica do seu próprio axónio. Segundo esses autores, a excitação transináptica dos neurónios olivares, após estimulação do cerebello, poderia ocorrer através duma via distinta cerebello-olivar ortodrómica.

O presente material não nos permite retirar conclusões quanto aos possíveis contactos sinápticos das fibras cerebello-olivares ou suas colaterais com os neurónios olivares. Há porém sugestão de a degenerescência se distribuir mais no neurópilo, mas resposta a este problema só pode ser dada por estudos de microscopia electrónica da oliva inferior, após lesões nos núcleos do cerebello. Estudos na ultra-estrutura da oliva inferior<sup>209 210</sup> revelaram ser mais frequente o tipo de sinapses axodendríticas embora fossem também encontradas sinapses axo-somáticas do tipo 2 de Gray<sup>87</sup>. Parece haver no entanto mais sinapses axo-somáticas do que nos núcleos pôncticos, mas menos do que nos núcleos vestibulares<sup>148 211</sup>. De referir terem sido descritas muito recentemente<sup>127</sup> uniões de tipo electrotónico («gap junctions») entre os neurónios olivares, o que permitiria reunir condições para um determinado estímulo atingir neurónios olivares, mesmo na falta de conexões directas para alguns deles<sup>21</sup>.

O facto de a totalidade dos eferentes da oliva inferior se dirigirem para o cerebello e aí se distribuírem de uma maneira somatotópica, e, a existência de diversos centros que enviam projecções para a oliva inferior, considerada como núcleo intercalar no veicular da informação para o cerebello, conferem à projecção cerebello-olivar um lugar particular, na medida em que o cerebello possa através dela, interferir na transmissão dessa mesma informação.

Por outro lado é de admitir, embora sujeito a confirmação, a existência de mecanismos «feed-back» entre certas áreas do cerebello e da oliva inferior. Esses mecanismos poderão ainda ser influenciados por impulsos que chegam à oliva de outros centros, nomeadamente do córtex cerebral, em virtude da sobreposição parcial das áreas de distribuição das fibras córtico e cerebello-olivares.

#### CAPÍTULO IV

### RESUMO E CONCLUSÕES

No presente trabalho foi feito um estudo detalhado das projecções dos núcleos centrais do cerebelo (NCC) do Gato, para o núcleo reticular do tecto pântico (NRT), os núcleos pânticos (Np) e a oliva inferior, após uma análise morfológica das áreas referidas.

No estudo de degenerescência anterógrada foram utilizados métodos de impregnação pela prata, nomeadamente o de Nauta, o de Fink-Heimer processo I e o de Eager, tendo as lesões dos NCC sido obtidas por simples remoção cirúrgica ou com o auxílio de eléctrodos orientados estereotaxicamente. No estudo morfológico dos NCC, do NRT, dos Np e da oliva inferior, foram utilizados fundamentalmente o método de Nissl e o de Golgi rápido, tendo sido ainda elaborado um modelo dos NCC em material acrílico.

Os resultados experimentais obtidos confirmam por vezes resultados anteriores e noutros casos constituem elementos novos, contribuindo para um melhor esclarecimento das projecções em estudo.

1 — Confirmando resultados anteriores de Brodal e Szikla<sup>34</sup>, Brodal et al.<sup>28 32</sup>, e Lacerda<sup>117</sup>, o NIA e o NL constituem a principal origem das fibras que, seguindo no ramo descendente cruzado do pedúnculo cerebeloso superior, vão terminar contralateralmente em áreas do NRT, dos Np e da oliva inferior. A participação do NIP não foi conclusivamente demonstrada. Um pequeno contingente de fibras distribuía-se no NRT do mesmo lado da lesão, conforme descrito por Brodal e Szikla<sup>34</sup>.

2 — O NM envia fibras para o NRT contralateral, seguindo porém uma via diferente da anterior, constituindo uma projecção distinta, a fastigio-reticular, que termina na parte dorsal dos dois

terços caudais daquele núcleo, de acordo com o referido por outros autores<sup>205 216</sup>.

3 — Lesões totais do NIA e do NL originaram no NRT áreas de degenerescência com sobreposição parcial, embora coexistissem zonas de máxima intensidade de degenerescência em relação com cada um dos núcleos. A este princípio geral de distribuição de degenerescência característico do NRT, referido já por Brodal e Brodal<sup>26</sup> e Brodal et al.<sup>32</sup>, associa-se, na projecção cerebello-reticular, uma disposição muito organizada dos vários sistemas de fibras. Ocupando a degenerescência uma área central do NRT em toda a extensão rostro-caudal, o NIA projecta porém muito pouco para o quarto rostral do NRT, ao contrário do NL.

4 — Lesões de pequeno tamanho permitiram verificar uma projecção tópica do NIA para colunas longitudinais no NRT, e uma projecção com organização mais complexa, do NL para colunas sinuosas de provável trajecto helicoidal, ambas dentro duma área terminal na parte central do NRT. Enquanto porém, uma área do NIA projectaria para uma zona limitada do NRT, uma área do NL projectaria para diferentes zonas daquele com sobreposição parcial a zonas que recebem fibras de múltiplas áreas do NIA.

5 — De um modo geral, as partes caudais de ambos os núcleos (NIA e NL) parecem projectar mais para regiões mediais do NRT enquanto as partes rostrais o fariam para regiões mais laterais, como referido em Brodal et al.<sup>32</sup>.

Surgiu também indicação de a um arranjo médio-lateral do NIA corresponder um dorso-ventral no NRT, e, a um arranjo dorso-ventral no NL caudal corresponder um latero-medial no NRT. Os presentes resultados sugerem ainda, embora sujeito a ulterior confirmação, haver uma pequena área na parte central do NRT para a qual parecem convergir fibras com origem na parte rostral do NIA e na parte dorso-caudal do NL.

6 — Na projecção cerebello-pôntica, além do maior compromisso da metade rostral do NIA e da parte centro-caudal do NL, referido em Brodal et al.<sup>28</sup>, há indicação de a origem das fibras se situar mais na metade medial do NL e na metade lateral do NIA.

7 — A área de distribuição das fibras cerebello-pônticas faz-se para três colunas longitudinais nos núcleos peduncular, dorsolateral e paramediano, sem diferenças significativas nos contingentes com origem no NIA e no NL, não tendo encontrado uma organização tópica, de acordo com o afirmado em Brodal et al.<sup>28</sup>.

A área de terminação das fibras no núcleo paramediano, considerada no seu todo, era sempre mais rostral do que as áreas terminais nos núcleos peduncular e dorsolateral, que, dada a sua continuidade, formavam como que uma única área terminal.

8 — A participação do NM e do NIP na conexão cerebello-olivaria não foi demonstrada. Não excluindo um comprometimento global do NIA e do NL na mesma, parece haver um comprometimento maior da parte caudo-lateral do NIA e da parte centromedial do NL.

9 — A terminação das fibras cerebello-olivares fazia-se predominantemente na parte rostral da oliva acessória dorsal e na parte medial da lamela ventral da oliva principal. Fibras dispersas distribuía-se ainda no prolongamento ventrolateral e na oliva acessória medial. Parece ainda, conforme já anteriormente referido<sup>117</sup>, o NIA projectar mais lateralmente do que o NL, na porção rostral da oliva acessória dorsal.

10 — Em níveis caudais à oliva inferior não se visualizou degenerescência, mesmo em casos de muito amplas lesões dos NCC.

11 — A correlação dos resultados obtidos com os das projecções córtico-nucleares<sup>27 56 66 204 205 215</sup>, ponto-cerebelosa<sup>31 205 206</sup> e olivo-cerebelosa<sup>23 207</sup>, sugere que a parte intermédia do lobo anterior, o lóbulo ansoparamediano e num grau menor o flóculo, deverão estar mais relacionados com as projecções objecto deste estudo.

12 — Os presentes resultados favorecem a ideia de estas projecções fazerem parte de possíveis circuitos «feed-back» do cerebello, devendo como tal ser valorizadas, impondo-se a necessidade de mais detalhados estudos electrofisiológicos nessas áreas.

## SUMMARY

The aim of the present study was to elucidate in greater detail the projections of the intracerebellar nuclei onto the nucleus reticularis tegmenti pontis (NRT), the pontine nuclei proper and the inferior olive, in the cat.

The morphology of the cerebellar nuclei as well as of the projection areas were studied with thionine stain and the Golgi rapid method. A three-dimensional reconstruction of the cerebellar nuclei was made in plastic. Following surgical and stereotaxic lesions of the intracerebellar nuclei, the degeneration was mapped in sections impregnated according to the Nauta, Fink-Heimer and Eager methods.

The experimental findings were studied and compared with a survey of the normal anatomy of the cerebellar nuclei and of the NRT, pontine nuclei and inferior olive.

Confirming previous results (Brodal and Szikla<sup>34</sup>, Brodal et al.<sup>28 32</sup> and Lacerda<sup>117</sup>), the nucleus interpositus anterior (NIA) and the lateral nucleus (NL) are the main sources of fibres reaching the contralateral nuclei, namely the NRT by way of the crossed descending limb of the brachium conjunctivum. They supply a cylindrical central area of the NRT from rostral to caudal levels. It appears that the nucleus interpositus posterior (NIP) does not contribute to this projection with significant number of fibres. A fastigial projection onto the contralateral NRT, taking another route and supplying the dorsal part of the caudal two thirds of the nucleus, was confirmed. A moderate number of fibres supply the ipsilateral NRT, as reported by Brodal and Szikla<sup>34</sup>. Some fibres proceed beyond the NRT and end in three circumscribed columns of the pontine nuclei proper, namely in the paramedian, dorsal peduncular and dorsolateral nuclei. Small fibre bundles extend caudally to end in the inferior olive, especially at the rostral tip of the inferior olivary complex, as has been recently described<sup>117</sup>. Most of the degenerated fibres end in the dorsal accessory olive and in the medial part of the ventral lamella of the principal olive. Scattered fibres terminate over the ventrolateral outgrowth and medial

accessory olive. Degenerated fibres were not found caudally beyond the inferior olivary complex.

The experiments with separate total lesions of the NIA and the NL demonstrated in the NRT an extensive overlap of the terminal areas, although each contingent had a different main area of termination. The NIA appears to give off very few fibres to the rostral fourth of the NRT. In the pontine nuclei, fibres from the NIA and from the NL appear to end in the same three areas of termination. In the rostral part of the dorsal accessory olive the observations suggest that the NIA projects somewhat more laterally than the NL.

The experiments with small lesions restricted to parts of the NIA and parts of the NL have shown in the NRT a complex and specific distribution of the two projections. The NIA projects topically to longitudinal columns in the NRT, and the NL projects in a more elaborate fashion to sinuous bands, with a fan-like shape, partially overlapping on terminal areas of the NIA contingent. In general, caudal parts of both nuclei appear to project somewhat more medially in the NRT than rostral parts, as reported by Brodal et al.<sup>32</sup> A medio-lateral arrangement in the NIA, corresponding to a dorso-ventral sequence in the NRT, and a dorso-ventral arrangement in the caudal NL, corresponding to a latero-medial sequence in the NRT, were suggested. Although not quite conclusively, a small central area seems to be in the NRT which receives fibres from the rostral tip of the NIA and from the caudo-dorsal part of the NL. On the basis of the present observations it appears that one area of the NL projects in divergence to several areas of the NRT, partially overlapping with the NIA projection areas in the NRT.

The rostral part of the NIA as well as the caudo-central parts of the NL have more abundant projections to the pontine nuclei than the other parts of those nuclei, as previously referred<sup>28</sup>. Nevertheless, it appears the lateral part of the NL and the medial part of the NIA give off only a few fibres to the pontine nuclei. On the whole, the projection areas in the paramedian nucleus was more rostral than the projection areas in the peduncular and in the dorsolateral nuclei.

A general involvement of the NIA and of the NL in the cerebello-olivary pathway is possible although following very small lesions degenerating fibres were not found. There is a suggestion that the

caudolateral part of the NIA and probably the centromedial part of the NL are the areas of these nuclei more related with that pathway. The NM and the NIP do not project to the inferior olive.

The findings are discussed in relation to other anatomical and physiological data.

Correlation of the present results with the corticonuclear projections<sup>27 56 66 204 205 215</sup> the pontocerebellar projections<sup>31 205 206</sup> and the olivo-cerebellar projection<sup>23 207</sup> suggests that the intermediate part of the anterior lobe, the ansoparamedian lobule and to a minor extent the flocculus, must be especially related with the projections which have been studied here.

The present results suggest that the cerebellar projections onto the NRT, pontine nuclei and inferior olive would be important in the feed-back cerebellar mechanisms and so they must be emphasized.

## LISTA DE ABREVIATURAS

|        |  |
|--------|--|
| Ct     | — Corpo trapezóide                           |
| D      | — Oliva acessória dorsal                     |
| dc     | — Capuz dorsal                               |
| dl     | — Lamela dorsal da oliva principal           |
| dmcc   | — Coluna celular dorsomedial                 |
| G      | — Gato                                       |
| Lc     | — «Pars convexa» do núcleo lateral (Voogd)   |
| Lm     | — Lemnisco medial — Fita de Reil mediana     |
| Lr     | — «Pars rotunda» do núcleo lateral (Voogd)   |
| M      | — Oliva acessória medial                     |
| Msl    | — Córtex somatomotor principal (Woolsey)     |
| NCC    | — Núcleos centrais do cerebelo               |
| Ncs    | — Núcleo central superior                    |
| Ndl    | — Núcleo dorsolateral (pôntico)              |
| NIA    | — Núcleo interpósito anterior                |
| NIA-NL | — Área de transição entre o NIA e o NL       |
| NIP    | — Núcleo interpósito posterior               |
| NL     | — Núcleo lateral (cerebelo) — núcleo dentado |
| Nl     | — Núcleo lateral (pôntico)                   |
| NM     | — Núcleo medial — núcleo fastigial           |
| Np     | — Núcleos pônticos propriamente ditos        |
| Npd    | — Núcleo peduncular (pôntico)                |
| Npm    | — Núcleo paramediano (pôntico)               |
| Nr     | — Núcleos do rafe                            |
| Nrcp   | — Núcleo reticular caudal pôntico            |
| NRT    | — Núcleo reticular do tecto pôntico          |

|         |   |
|---------|---|
| Nv      | — Núcleo ventral (pôntico)                                      |
| P       | — Oliva principal   |
| Py      | — Fibras cortico-espinhais e cortico-pônticas — feixe piramidal |
| Pcm     | — Pedúnculo cerebeloso médio                                    |
| Pcs     | — Pedúnculo cerebeloso superior                                 |
| Ptl     | — Processo lateral do tecto pôntico (NRT)                       |
| SmI     | — Córtex somatosensorial principal (Woolsey)                    |
| SmII    | — Córtex somatosensorial secundário (Woolsey)                   |
| vl      | — Lamela ventral da oliva principal                             |
| vlo     | — Prolongamento ventrolateral                                   |
| IV(v)   | — Quarto ventrículo   |
| $\beta$ | — Núcleo $\beta$ (Brodal)                                       |

## BIBLIOGRAFIA

- 1 — ACHENBACH, K.E. and GOODMAN, D.C. — Cerebellar Projections to Pons, Medulla and Spinal Cord in the Albino Rat. *Brain Behav. Evol.*, 1, 43-57, 1968.
- 2 — ALEXANDER, A. — Untersuchungen über die zentrale Haubenbahn. *Arch. Neurol. Inst. Univ. Wien*, 33, 261-288, 1931.
- 3 — ALLEN, F. W. — Distribution of the fibers originating from the different basal cerebellar nuclei. *J. comp. Neurol.*, 36, 399-439, 1924.
- 4 — ALTMAN, J. and CARPENTER, M.B. — Fiber projections of the superior colliculus in the cat. *J. comp. Neurol.*, 116, 157-178, 1961.
- 5 — ANGAUT, P. — Étude anatomique expérimentale des efférences cérébelleuses ascendantes. Analyse électro-anatomique des projections cérébelleuses sur le noyau ventral latéral du thalamus. Paris: Thèse, Faculté des Sciences 186 pp., 1969.
- 6 — ANGAUT, P. — The ascending projections of the nucleus interpositus posterior of the cat cerebellum: An experimental anatomical study using silver impregnation methods. *Brain Res.* 24, 377-394, 1970.
- 7 — ANGAUT, P. and SOTELO, C. — The fine structure of the cerebellar central nuclei in the cat. II. Synaptic organization. *Exp. Brain Res.* 16, 431-454, 1973.
- 8 — ARMSTRONG, D.M., HARVEY, R.J. and SCHILD, R.F. — Branching of individual olivocerebellar axons to terminate in more than one subdivision of the feline cerebellar cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 202, 106-108, 1969.
- 9 — ARMSTRONG, D.M., HARVEY, R.J. and SCHILD, R.F. — Branching of inferior olivary axons to terminate in different folia, lobules or lobes of the cerebellum. *Brain Research*, 54, 365-371, 1973.
- 10 — ARMSTRONG, D.M., HARVEY, R.J. and SCHILD, R.F. — The spatial organisation of climbing fibre branching in the cat cerebellum. *Exp. Brain Res.* 18, 40-58, 1973.
- 11 — BATINI, C., CORVISIER, J. et GIOVANNI, H. — Nouvelles données sur l'origine pontique de certaines fibres grimpantes du cortex cérébelleux chez le chat. II. Données physiologiques. *J. Physiol. (Paris)*, 67, 298 (abstract), 1973.

- 12 — BATINI, C. and POMPEIANO, O. — Effects of rostro-medial and rostro-lateral fastigial lesions on decerebrate rigidity. *Arch. Ital. Biol.*, 96, 315-329, 1958.
- 13 — BATINI, C. and PUMAIN, R. — Activation of Purkinje neurons through climbing fibres after chronic lesions of the olivo-cerebellar pathway. *Experientia* (Basel), 24, 914-916, 1968.
- 14 — BATINI, C. et PUMAIN, R. — Décharges des cellules de Purkinje après lésions chroniques de la voie pontocérébelleuse. *C.R. Acad. Sc.*, 269, 1105-1106, 1969.
- 15 — BATINI, C. et PUMAIN, R. — Données électrophysiologiques sur l'origine des fibres grimpantes. *Arch. Ital. Biol.*, 109, 189-209, 1971.
- 16 — BECHTEREW, W. — Zur Anatomie der Schenkel des Kleinhirns insbesondere der Brückenarme. *Neurol. Zbl.* 4, 121-125, 1885.
- 17 — BECHTEREW, W. — Die Leitungsbahnen in Gehirn und Rückenmark. Leipzig. A. Georgi, 1899.
- 18 — BECK, E. — The origin, course and termination of the prefronto-pontine tract in the human brain. *Brain*, 73, 368-391, 1950.
- 19 — BENNETT, M.U.L. — Physiology of electrotonic junctions. *Amn. N. Y. Acad. Sci.*, 137, 509-539, 1966.
- 20 — BERMAN, A.L. — The Brain Stem of the Cat. A Cytoarchitectonic Atlas with Stereotaxic Coordinates. Madison, Univ. Wisconsin Press, 1968.
- 21 — BERTHOZ, A. and LLINÁS, R. — Afferent Neck Projection to the Cat Cerebellar Cortex. *Exp. Brain Res.*, 20, 385-401, 1974.
- 22 — BOWSHER, D., BRODAL, A. and WALBERG, F. — The relative values of the Marchi method and some silver impregnation techniques. A critical survey. *Brain*, 83, 150-159, 1960.
- 23 — BRODAL, A. — Experimentelle Untersuchungen über die olivo-cerebellare Lokalisation. *Z. ges. Neurol. Psychiat.*, 169, 1-53, 1940.
- 24 — BRODAL, A. — Modification of Gudden method for study of cerebral localization. *Arch. Neur. and Psychiat.*, 43, 46-58, 1940.
- 25 — BRODAL, A. — Neurological Anatomy in Relation to Clinical Medicine. 2nd. ed. Oxford Univ. Press, London, New York, 1969.
- 26 — BRODAL, A. and BRODAL, P. — The organization of the nucleus reticularis tegmenti pontis in the cat in the light of experimental anatomical studies of its cerebral cortical afferents. *Exp. Brain Res.*, 13, 90-110, 1971.
- 27 — BRODAL, A. and COURVILLE, J. — Cerebellar corticonuclear projection in the cat. Crus II. An experimental study with silver methods. *Brain Research*, 50, 1-23, 1973.

- 28 — BRODAL, A., DESTOMBES, J., LACERDA, A.M. and ANGAUT, P. — A cerebellar projection onto the pontine nuclei. An experimental anatomical study in the cat. *Exp. Brain Res.*, 16, 115-139, 1972.
- 29 — BRODAL, A. and GOGSTAD, A. — Rubro-cerebellar connections. An experimental study in the cat. *Anat. Rec.*, 118, 455-486, 1954.
- 30 — BRODAL, A. and HØIVIK, B. — Site and mode of termination of primary vestibulocerebellar fibres in the cat. An experimental study with silver impregnation methods. *Arch. Ital. Biol.*, 102, 1-21, 1964.
- 31 — BRODAL, A. and JANSEN, J. — The ponto-cerebellar projection in the rabbit and cat. Experimental investigations. *J. comp. Neurol.*, 84, 31-118, 1946.
- 32 — BRODAL, A., LACERDA, A.M. DESTOMBES, J. and ANGAUT, P. — The pattern in the projection of the intracerebellar nuclei onto the nucleus reticularis tegmenti pontis in the cat. An experimental anatomical study. *Exp. Brain Res.*, 16, 140-160, 1972.
- 33 — BRODAL, A. and ROSSI, G.F. — Ascending fibers in brain stem reticular formation of cat. *Arch. Neurol. Psychiat. (Chic.)*, 74, 68-87, 1955.
- 34 — BRODAL, A. and SZIKLA, G. — The termination of the brachium conjunctivum descendens in the nucleus reticularis tegmenti pontis. An experimental anatomical study in the cat. *Brain Research*, 39, 337-351, 1972.
- 35 — BRODAL, A., TABER, E. and WALBERG, F. — The raphe nuclei of the brain stem in the cat. II. Efferent connections. *J. comp. Neurol.*, 114, 239-259, 1960.
- 36 — BRODAL, A., WALBERG, F. and BLACKSTADT, Th. — Terminations of spinal afferents to inferior olive in cat. *J. Neurophysiol.*, 13, 431-454, 1950.
- 37 — BRODAL, P. — The corticopontine projection in the cat. I. Demonstration of a somatotopically organized projection from the primary sensorimotor cortex. *Exp. Brain Res.* 5, 210-234, 1968.
- 38 — BRODAL, P. — The corticopontine projection in the cat. Demonstration of a somatotopically organized projection from the second somatosensory cortex. *Arch. Ital. Biol.*, 106, 310-332, 1968.
- 39 — BRODAL, P. — The corticopontine projection in the cat. I. The projection from the proreatae gyrus. *J. comp. Neurol.*, 142, 127-140, 1971.
- 40 — BRODAL, P. — The corticopontine projection in the cat. II. The projection from the orbital gyrus. *J. comp. Neurol.*, 142, 141-152, 1971.
- 41 — BRODAL, P. — The corticopontine projection from the visual cortex in the cat. I. The total projection and the projection from area 17. *Brain Res.*, 39, 297-317, 1972.
- 42 — BRODAL, P. — The corticopontine projection from the visual cortex in the cat. II. The projection from areas 18 and 19. *Brain Res.*, 39, 319-335, 1972.

- 43 — BRUNNER, H. — Die zentralen Kleinhirnerne bei den Säugetieren. Arb. neurol. Inst. Univ. Wien, 22, 200-277, 1919.
- 44 — CAJAL, S. RAMÓN — Histologie du Système Nerveux de l'Homme et des Vertébrés. Maloine, Paris, 1909-1911.
- 45 — CARPENTER, M.B. and NOVA, H.R. — Descending division of the brachium conjunctivum in the cat: A cerebello-reticular system. *J. comp. Neurol.*, 114, 295-305, 1960.
- 46 — CARPENTER, M.B. and STEVENS, G.H. — Structural and functional relationships between the deep cerebellar nuclei and the brachium conjunctivum in the rhesus monkey. *J. comp. Neurol.*, 107, 109-164, 1957.
- 47 — CARPENTER, M.B. and TABER, C.E. — Anatomical relationships between the deep cerebellar nuclei and the brachium conjunctivum in the rhesus monkey. *Anat. Record*, 124, 269, 1956.
- 48 — CARREA, R.M.E. and METTLER, F.A. — The anatomy of the primate brachium conjunctivum and associated structures. *J. comp. Neurol.*, 101, 565-689, 1954.
- 49 — CARREA, R.M.E., REISSIG, M. and METTLER, F.A. — The climbing fibers of the simian and feline cerebellum. Experimental inquiry into their origin by lesions of the inferior olives and deep cerebellar nuclei. *J. comp. Neurol.*, 87, 321-365, 1947.
- 50 — CHAMBERS, W.W. and SPRAGUE, J.M. — Functional localization in the cerebellum. I. Organization in longitudinal cortico-nuclear zones and their contribution to the control of posture, both extrapyramidal and pyramidal. *J. comp. Neurol.*, 103, 105-129, 1955.
- 51 — CHAMBERS, W.W. and SPRAGUE, J.M. — Functional localization in the cerebellum. II. Somatotopic organization in cortex and nuclei. *Arch. Neurol. Psychiat. (Chic.)* 74, 653-680, 1955.
- 52 — CHAN-PALAY, V. and PALAY, S.L. — Tendril and glomerular collaterals of climbing fibers in the granular layer of the rat's cerebellar cortex. *Z. Anat. Entwickl. Gesch.*, 133, 247-273, 1971.
- 53 — COHEN, D., CHAMBERS, W.W. and SPRAGUE, J.M. — Experimental study of the efferent projections from the cerebellar nuclei to the brain stem of the cat. *J. comp. Neurol.*, 109, 233-259, 1958.
- 54 — COURVILLE, J. — Somatotopical organization of the projection from the nucleus interpositus anterior of the cerebellum to the red nucleus. An experimental study in the cat with silver impregnation methods. *Exp. Brain Res.*, 2, 191-215, 1966.
- 55 — COURVILLE, J. and BRODAL, A. — Rubro-cerebellar connections in the cat; An experimental study with silver impregnation methods. *J. comp. Neurol.*, 126, 471-485, 1966.

- 56 — COURVILLE, J., DIAKIW, N. and BRODAL, A. — Cerebellar corticonuclear projection in the cat. The paramedian lobule. An experimental study with silver methods. *Brain Research*, 50, 25-45, 1973.
- 57 — CRILL, W.E. and KENNEDY, T.T. — Inferior olive of the cat: Intracellular recording. *Science*, 157, 716-718, 1967.
- 58 — DE OLMOS, J.S. and INGRAM, W.R. — An improved cupric-silver method for impregnation of axonal and terminal degeneration. *Brain Research*, 33, 523-529, 1971.
- 59 — DESCLIN, J.C. — Histological evidence supporting the inferior olive as the major source of cerebellar climbing fibers in the rat. *Brain Research*, 77, 365-384, 1974.
- 60 — DESTOMBES, J. — Étude anatomique expérimentale des projections cérébello-pontiques. Paris: Thèse, Faculté des Sciences, 34 pp., 1971.
- 61 — DESTOMBES, J. — Nouvelles données sur l'origine pontique de certaines fibres grimpantes. *J. Physiol. (Paris)*, 67, 18-19, 1973.
- 62 — DESTOMBES, J. and ANGAUT, P. — Les projections cérébello-pontiques: étude anatomique expérimentale chez le chat. *J. Physiol. (Paris)*, 63, 200 A, 1971.
- 63 — DEURA, S. — Long latency cerebellar responses in cerebellar pedunculi and cortex. *Neurology* 11, 940-949, 1961.
- 64 — DOM, R., KING, J.S. and MARTIN, G.F. — Evidence for two direct cerebello-olivary connections. *Brain Research*, 57, 498-501, 1973.
- 65 — DUNSKER, S.B., O'LEARY, J.L., INUKAI, J., SMITH, J.M. and O'LEARY, M.B. — Investigations concerning the mode of termination of the olivo-cerebellar system. *Int. J. Neurol.*, 7, 244-251, 1970.
- 66 — EAGER, R.P. — Efferent cortico-nuclear pathways in the cerebellum of the cat. *J. comp. Neurol.*, 120, 81-104, 1963.
- 67 — EAGER, R.P. — Patterns and mode of termination of cerebellar cortico-nuclear pathways in the monkey (*Macaca mulatta*). *J. comp. Neurol.*, 126, 551-565, 1966.
- 68 — EAGER, R.P. — Some fine structural features of the neural elements composing the cerebellar nuclei in the cat. *J. comp. Neurol.*, 132, 235-262, 1968.
- 69 — EAGER, R.P. — The stainability of mossy and climbing fiber degeneration in the cerebellum of the cat. An evaluation of current silver degeneration methods. *Anat. Rec.*, 166, 405, (abstract), 1970.
- 70 — EAGER, R.P. — Selective staining of degenerating axons in the central nervous system by a simplified silver method: spinal cord projections to external cuneate and inferior olivary nucleus in the cat. *Brain Res.*, 22, 137-141, 1970.

- 71 — EBBESSON, S.O.E. — Ascending axon degeneration following hemisection of the spinal cord in the tegu lizard (*Tupinambis nigropunctatus*). *Brain Research*, 5, 178-206, 1967.
- 72 — ECCLES, J.C., ITO, M. and SZENTÁGOTHAJ, J. — The Cerebellum as a Neuronal Machine. Springer, Berlin, 335 pp., 1967.
- 73 — ECCLES, J.C., LLINÁS, R. and SASAKI, K. — Excitation of cerebellar Purkinje cells by the climbing fibers. *Nature (Lond.)*, 203, 245-246, 1964.
- 74 — ECCLES, J.C., LLINÁS, R. and SASAKI, K. — The excitatory synaptic action of climbing fibers on the Purkinje cells of the cerebellum. *J. Physiol. (Lond.)*, 182, 268-296, 1966.
- 75 — ECCLES, J.C., LLINÁS, A. and SASAKI, K. — Intracellularly recorded responses of the cerebellar Purkinje cells. *Exp. Brain Res.*, 1, 161-183, 1966.
- 76 — EDWARDS, S.B. — The ascending and descending projection of the red nucleus in the cat: an experimental study using an autoradiographic tracing method. *Brain Res.*, 48, 45-63, 1972.
- 77 — FABER, D.S. and MURPHY, J.T. — Axonal branching in the climbing fiber pathway to the cerebellum. *Brain Res.*, 15, 262-267, 1969.
- 78 — FINK, R.P. and HEIMER, L. — Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic endings in the central nervous system. *Brain Res.*, 4, 369-374, 1967.
- 79 — FLOOD, S. and JANSEN, J. — On the cerebellar in the cat. *Acta Anat.*, 46, 52-72, 1961.
- 80 — FLOOD, S. and JANSEN, J. — The efferent fibers of the cerebellar nuclei and their distribution on the cerebellar peduncles in the cat. *Acta Anat.*, 63, 137-166, 1966.
- 81 — FOX, C.A., ANDRADE, A. and SCHWYN, R.C. — Climbing fiber branching in the granular layer. In R. LLINÁS (Ed.). *Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development*, Amer. Med. Assn., Chicago, III, pp. 603-611, 1969.
- 82 — GAREY, L.J., JONES, E.G. and POWELL, T.P.S. — Interrelationships of striate and extrastriate cortex with the primary relay sites of the visual pathway. *J. Neurol. Neurosurg. Psychiat.*, 31, 135-157, 1968.
- 83 — GLEES, P. — Terminal degeneration within the central nervous system as studied by a new silver method. *J. Neuropath. Exp. Neur.*, 5, 54-59, 1946.
- 84 — GLOBUS, A., LUX, H.D. and SCHUBERT, P. — Transfer of amino acids between neuroglial cells and neurons in the leech ganglion. *Exp. Neurol.*, 40, 104-113, 1973.

- 85 — GOODMAN, D.C., HALLETT, R.E. and WELCH, R.B. — Patterns of localization in the cerebellar corticonuclear projections of the albino rat. *J. comp. Neurol.*, 121, 51-67, 1963.
- 86 — GRANT, G. — Demonstration of degenerating climbing fibres in the molecular layer of the cerebellum. *Brain Res.*, 22, 236-242, 1970.
- 87 — GRAY, E.G. — Axo-somatic and axo-dendritic synapses of the cerebral cortex: An electron microscope study. *J. Anat. (Lond.)* 93, 420-433, 1959.
- 88 — GRAYBIEL, A.M., NAUTA, H.J.W., LASEK, R.J. and NAUTA, W.J.H. — Experimental anatomical evidence for a cerebello-olivary pathway in the cat. *Anat. Rec.*, 175, 332, 1973.
- 89 — GRAYBIEL, A.M., NAUTA, H.J.W., LASEK, R.J. and NAUTA, W.J.H. — A cerebello-olivary pathway in the cat: an experimental study using autoradiographic tracing techniques. *Brain Research*, 58, 205-211, 1973.
- 90 — GUILLERY, R.W. and RALSTON, H.J. — Nerve fibers and terminals: electron microscopy after Nauta staining. *Science*, 143, 1331-1332, 1964.
- 91 — HÁMORI, J. and SZENTÁGOTHAI, J. — Identification under an electron microscope of climbing fibers and their synaptic contacts. *Exp. Brain Res.*, 2, 65-81, 1966.
- 92 — HINMAN, A. and CARPENTER, M.B. — Efferent fiber projections of the red nucleus in the cat. *J. comp. Neurol.*, 113, 61-82, 1959.
- 93 — HOLLÄNDER, H., BRODAL, P. and WALBERG, F. — Electronmicroscopic observations on the structure of the pontine nuclei and the mode of termination of the corticopontine fibres. An experimental study in the cat. *Exp. Brain Res.*, 7, 95-110, 1969.
- 94 — ITO, M. — The postsynaptic inhibition of cerebellar subcortical nuclei. In J.C. ECCLES, M. ITO and J. SZENTÁGOTHAI (Eds.). *The Cerebellum as a Neuronal Machine*. Springer, Berlin, pp. 235-245, 1967.
- 95 — ITO, M., YOSHIDA, M. and OBATA, K. — Monosynaptic inhibition of the intracerebellar nuclei induced from the cerebellar cortex. *Experientia (Basel)*, 20, 575-576, 1964.
- 96 — ITO, M., YOSHIDA, M., OBATA, K., KAWAI, N. and UDO, M. — Inhibitory control of intracerebellar nuclei by the Purkinje cell axons. *Exp. Brain Res.*, 10, 64-80, 1970.
- 97 — JACOB, V.L. — An experimental study of the course and termination of the spino-cerebellar systems in a lizard (*Lacerta viridis*). *Brain Research*, 11, 154-176, 1968.
- 98 — JANSEN, J. — On the morphogenesis and morphology of the mammalian cerebellum. Efferent cerebellar connections. In *Aspects of Cerebellar Anatomy* (J. Jansen and A. Brodal). Johan Grundt Tanum, Oslo, 1954.

- 99 — JANSEN, J. — On the efferent connections of the cerebellum. In *Progr. Neurobiol.* (Proc. first int. Meet. Neurobiol.) Elsevier, Amsterdam, pp. 232-239, 1956.
- 100 — JANSEN, J. and BRODAL, A. — Experimental studies on the intrinsic fibers of the cerebellum. II. The cortico-nuclear projection. *J. comp. Neurol.*, 73, 267-321, 1940.
- 101 — JANSEN, J. and BRODAL, A. — Aspects of Cerebellar Anatomy. Johan Grundt Tanum, Oslo, 1954.
- 102 — JANSEN, J. and JANSEN, J., Jr. — On the efferent fibres of the cerebellar nuclei in the cat. *J. comp. Neurol.*, 102, 607-632, 1955.
- 103 — JANSEN, J., Jr. — Afferent impulses to the cerebellar hemispheres from the cerebral cortex and certain subcortical nuclei. *Acta physiol. scand.*, 41, Suppl., 143, 1-99, 1957.
- 104 — KAWAMURA, K. and BRODAL, A. — The tectopontine projection in the cat. An experimental anatomical study with comments on pathways for teleceptive impulses to the cerebellum. *J. comp. Neurol.*, 149, 371-390, 1973.
- 105 — KAWAMURA, K., BRODAL, A. and HODDEVIK, G. — The projection of the superior colliculus onto the reticular formation of the brain stem. An experimental anatomical study in the cat. *Exp. Brain Res.*, 19, 1-19, 1974.
- 106 — KERR, F.W.L. — On the question of ascending fibers in the pyramidal tract, with observations on spinotrigeminal and spinopontine fibers. *Exptl. Neurol.*, 14, 77-85, 1966.
- 107 — KITAI, S.T., KENNEDY, D.T., DEFRANCE, J.F. and HATADA, K. — Electrophysiological Properties of Lateral Reticular Nucleus Cells: I. Andidromic Activation. *Exp. Brain Res.*, 21, 403-418, 1974.
- 108 — KOOY, F.H. — The inferior olive in vertebrates. *Folia Neurobiol.*, 10, 205-369, 1917.
- 109 — KORNELIUSSEN, H.K. — Cerebellar corticogenesis in Cetacea, with special reference to regional variations. *J. Hirnforsch.*, 9, 151-185, 1967.
- 110 — KORNELIUSSEN, H.K. — On the morphology and subdivision of the cerebellar nuclei of the rat. *J. Hirnforsch.*, 10, 109-122, 1968.
- 111 — KORNELIUSSEN, H.K. — On the ontogenetic development of the cerebellum (nuclei, fissures and cortex) of the rat with special reference to regional variations in corticogenesis. *J. Hirnforsch.*, 10, 379-412, 1968.
- 112 — KORNELIUSSEN, H.K. — Cerebellar organization in the light of cerebellar nuclear morphology and cerebellar corticogenesis. In R. Llinás, *Neurobiology of cerebellar evolution and development.* Am. Med. Assoc., Chicago, 1969.

- 113 — KORNELIUSSEN, H.K. and JANSEN, J. — On the early development and homology of the central cerebellar nuclei in Cetacea. *J. Hirnforsch.*, 8, 47-56, 1965.
- 114 — KUYPERS, H.G.J.M. — An anatomical analysis of cortico-bulbar connexions to the pons and lower brain stem in the cat. *J. Anat. (Lond.)* 92, 198-218, 1958.
- 115 — KUYPERS, H.G.J.M. — Some projections from the peri-central cortex to the pons and lower brain stem in monkey and chimpanzee. *J. comp. Neurol.*, 110, 221-255, 1958.
- 116 — KUYPERS, H.G.J.M. — Central cortical projections to motor and somato-sensory cell groups. An experimental study in the rhesus monkey. *Brain*, 83, 161-184, 1960.
- 117 — LACERDA, A.M. — Alguns aspectos da projecção dos núcleos centrais do cerebello para a região da oliva bulbar. Um estudo experimental no gato. *Folia Anat. Univ. Conimbr.*, 42, 9, 1-19, 1973.
- 118 — LACERDA, A.M. — Sobre a morfologia dos núcleos do cerebello no gato. *Folia Anat. Univ. Conimbr.*, 43, 10, 1-22, 1974.
- 119 — LADPLI, R. and BRODAL, A. — Experimental studies of commissural and reticular formation projections from the vestibular nuclei in the cat. *Brain Res.*, 8, 65-96, 1968.
- 120 — LARSELL, O. — The cerebellum of the cat and the monkey. *J. comp. Neurol.*, 99, 135-199, 1953.
- 121 — LARSELL, O. and JANSEN, J. — Efferent connections of the cerebellum. In the *Comparative Anatomy and Histology of the Cerebellum. The Human Cerebellum, Cerebellar Connections and Cerebellar Cortex*. Univ. of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 134-163, 1972.
- 122 — LARSON, B., MILLER, S. and OSCARSSON, O. — Termination and functional organization of the dorsolateral spino-olivocerebellar path. *J. Physiol.*, 203, 611-640, 1969.
- 123 — LARSON, B., MILLER, S. and OSCARSSON, O. — A spinocerebellar climbing fibre path activated by the flexor reflex afferents from all four limbs. *J. Physiol.*, 203, 641-649, 1969.
- 124 — LEONTOVICH, T.A. and ZHUKOVA, G.P. — The specificity of the neuronal structure and topography of the reticular formation in the brain and spinal cord of carnivora. *J. comp. Neurol.*, 121, 347-379, 1963.
- 125 — LEVY, C.K., LOESER, J.D. and KOELLA, W.P. — The cerebellar acoustic response and its interaction with optic responses. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 13, 235-242, 1961.

- 126 — LEWANDOWSKY, M. — Untersuchungen über die Leitungsbahnen des Truncus cerebri und ihren Zusammenhang mit denen der Medulla spinalis und des Cortex cerebri. *Neurobiol. Arb.* II, Ser. 1, 63-147, 1904.
- 127 — LLINÁS, R., BAKER, R. and SOTELO, C. — Electronic coupling between neurons in the cat inferior olive. *J. Neurophysiol.*, 37, 560-571, 1974.
- 128 — LLINÁS, R., PRECHT W. and KITAI, S.T. — Climbing fiber activation of Purkinje cells following primary vestibular afferent stimulation in the frog. *Brain Research*, 6, 371-375, 1967.
- 129 — LUND, R.D. and WESTRUM, L.E. — Neurofibrils and the Nauta method. *Science* 151, 1397-1399, 1966.
- 130 — MANNEN, H. — «Noyau fermé» et «Noyau ouvert». Contribution à l'étude cytoarchitectonique du tronc cérébral envisagé du point de vue du mode d'arborescence dendritique. *Arch. ital. Biol.*, 98, 333-350, 1960.
- 131 — MARESCAL, P. — L'olive bulbaire. Anatomie, ontogénèse, phylogénèse, physiologie et physio-pathologie. Doin, Paris, 1934.
- 132 — MARTINEZ, A. — Some efferent connexions of the human frontal lobe. *J. Neurosurg.*, 12, 18-25, 1955.
- 133 — MATSUSHITA, M. and IKEDA, M. — Olivary projections to the cerebellar nuclei in the cat. *Exp. Brain Res.*, 10, 488-500, 1970.
- 134 — MATSUSHITA, M. and IKEDA, M. — Spinal projections to the cerebellar nuclei in the cat. *Exp. Brain Res.*, 10, 501-511, 1970.
- 135 — MATSUSHITA, M. and IWAHORI, N. — Structural organization of the fastigial nucleus. I. Dendrites and axonal pathways. *Brain Research*, 25, 597-610, 1971.
- 136 — MATSUSHITA, M. and IWAHORI, N. — Structural organization of the fastigial nucleus. II. Afferent fiber systems. *Brain Research*, 25, 611-624, 1971.
- 137 — MATSUSHITA, M. and IWAHORI, N. — Structural organization of the interpositus and the dentate nuclei. *Brain Research*, 35, 17-36, 1971.
- 138 — MEESSEN, H. and OLSZEWSKI, J. — A Cytoarchitectonic Atlas of the Rhombencephalon of the Rabbit. Basel, New York, S. Karger, 52 pp., 1949.
- 139 — MEHLER, W.R., FEFERMAN, M.E. and NAUTA, W.J.H. — Ascending axon degeneration following anterolateral cordotomy. An experimental study in the monkey. *Brain* 83, 718-750, 1960.
- 140 — MEHLER, W.R., VERNIER, V.G. and NAUTA, W.J.H. — Efferent projections from dentate and interpositus nuclei in primates. *Anat. Record*, 130, 430-431, 1958.
- 141 — METTLER, F.A. — Corticofugal fiber connections of the cortex of *Macaca mulatta*. The occipital region. *J. comp. Neurol.*, 61, 221-256, 1935.

- 142 — METTLER, F.A. — Corticofugal fiber connections of the cortex of *Macaca mulatta*. The frontal region. *J. comp. Neurol.*, 61, 509-542, 1935.
- 143 — METTLER, F.A. — Corticofugal fiber connections of the cortex of *Macaca mulatta*. The parietal region. *J. comp. Neurol.*, 62, 263-292, 1935.
- 144 — METTLER, F.A. — Corticofugal fiber connections of the cortex of *Macaca mulatta*. The temporal region. *J. comp. Neurol.*, 63, 24-48, 1935.
- 145 — METTLER, F.A. — The tegmento-olivary and central tegmental fasciculi. *J. comp. Neurol.*, 80, 149-175, 1944.
- 146 — METTLER, F.A., ORIOLI, F.L. and GRUNDFEST, H. — The descending limb of the brachium conjunctivum. *Anat. Record*, 124, 335, 1956.
- 147 — MOREST, D.K. — Connexions of the dorsal tegmental nucleus in rat and rabbit. *J. Anat. (Lond.)*, 95, 229-246, 1961.
- 148 — MUGNAINI, E., WALBERG, F. and HAUGLIE-HANSEN, E. — Observations on the fine structure of the lateral vestibular nucleus (Deiters nucleus) in the cat. *Exp. Brain Res.*, 4, 146-186, 1967.
- 149 — MURPHY, M.G., O'LEARY, J.L. and CORNBATH, D. — Axoplasmic flow in cerebellar mossy and climbing fibers. *Arch. Neurol. (Chic.)*, 28, 118-123, 1973.
- 150 — NAUTA, W.J.H. — Silver impregnation of degenerating axons. In: *New Research Techniques of Neuroanatomy* (William F. Windle, ed.) pp. 17-26. Springfield, Ill., Charles C. Thomas 1957.
- 151 — NAUTA, W.J.H. and GYGAX, P.A. — Silver impregnation of degenerating axons in the central nervous system. A modified technic. *Stain Technol.*, 29, 91-93, 1954.
- 152 — NIBY, O. and JANSEN, J. — An experimental investigation of the cortico-pontine projection in *Macaca Mulatta*. Monograph, Oslo, 1951.
- 153 — NIIMI, K., KISHI, S., MIKI, M. and FUJITA, S. — An experimental study of the course and termination of the projecting fibers from cortical areas 4 and 6 in the cat. *Folia Psychiat. Neurol. Japon.*, 17, 167-205, 1963.
- 154 — OGAWA, T. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Wassersäugetiere. Über die Kleinhirnerne der Pinnipeden und Cetaceen. *Arb. anat. Inst. Sendai*, 17, 63-136, 1935.
- 155 — OHKAWA, K. — Comparative anatomical studies of cerebellar nuclei of mammals. *Arch. histol. jap.*, 13, 21-58, 1957.
- 156 — O'LEARY, J.L., DUNSKER, S.B., SMITH, J.M., INUKAI, J. and O'LEARY, M. — Termination of the olivo-cerebellar system in the cat. *Arch. Neurol. (Chic)*, 22, 193-206, 1970.

- 157 — O'LEARY, J.L. and RATCHESON, R. — Histological evidence from cerebellar pedunculotomy supporting the exogenous origin of climbing fibers in cat and raccoon. *Brain Research*, 40, 504-506, 1972.
- 158 — OLSZEWSKI, J. and BAXTER, D. — *Cytoarchitecture of the Human Brain Stem*. New-York — Basel, 199 pp., S. Karger, 1954.
- 159 — ORIOLI, F.L. and METTLER, F.A. — Descending limb of the brachium conjunctivum in macaca mulatta. *J. comp. Neurol.*, 106, 339-362, 1956.
- 160 — OSCARSSON, O. — Termination and functional organization of a dorsal spino-olivocerebellar path. *Brain Research*, 5, 531-534, 1967.
- 161 — OSCARSSON, O. — Termination and functional organization of the ventral spino-olivocerebellar path. *J. Physiol. (Lond.)*, 196, 453-478, 1968.
- 162 — OSCARSSON, O. — Terminal and functional organization of the dorsal spino-olivocerebellar path. *J. Physiol. (Lond.)*, 200, 129-149, 1969.
- 163 — OSCARSSON, O. — The sagittal organization of the cerebellar anterior lobe as revealed by the projection patterns of the climbing fiber system. In R. Llinás (Ed.), *Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development*. Amer. Med. Ass., Chicago, pp. 525-537, 1969.
- 164 — OSCARSSON, O. and SJOLUND, B. — Identification of 5 spino-olivocerebellar paths ascending through the ventral funiculus of the cord. *Brain Res.*, 69, 331-335, 1974.
- 165 — OSCARSSON, O. and UDDENBERG, N. — Somatotopic termination of spino-olivocerebellar path. *Brain Res.*, 3, 204-207, 1966.
- 166 — PAPEZ, J.W. and FREEMAN, G. — Superior colliculi and their fiber connections in the rat. *J. comp. Neurol.*, 51, 409-439, 1930.
- 167 — PAPEZ, J.W. and STOTLER, W.A. — Connections of the red nucleus. *A.M.A. Arch. Neurol. Psychiat.*, 44, 776-791, 1940.
- 168 — PAPPAS, G.D., ASADA, Y. and BENNETT, M.V.L. — Morphological correlate of increased coupling resistance at an electrotonic synapse. *J. Cell. Biol.*, 49, 173-188, 1971.
- 169 — PAULA-BARBOSA, M.M. and SOUSA-PINTO, A. — Auditory cortical projections to the superior colliculus in the cat. *Brain Research*, 50, 47-61, 1973.
- 170 — PAYTON, B.W., BENNETT, M.V.L. and PAPPAS, G.D. — Permeability and structure of junctional membranes at an electrotonic synapse. *Science*, 166, 1641-1643, 1969.
- 171 — POLJAK, S. — An experimental study of the association callosal and projection fibers of the cerebral cortex of the cat. *J. comp. Neurol.*, 44, 197-258, 1927.
- 172 — POMPEIANO, O. — Risposte posturali alla stimolazione elettrica della parte intermedia des Lobus Anterior del cervelletto nel gatto decerebrato. *Arch. Sci. biol.* 41, 513-540, 1957.

- 173 — PROBST, M. — Zur Anatomie und Physiologie des Kleinhirns. Arch. Psychiat. Nervenkr., 35, 692-779, 1902.
- 174 — PROBST, M. — Zur Kenntnis der Hirnlues und über die Zwischenhirn-Olivarenbahn (sowie Bemerkungen über den frontalen Anteil des Brückengraus, über das Monakowsche Bündel und die Pyramidenbahn). Jahrb. Psychiat. 23, 350-381, 1903.
- 175 — RAMÓN-MOLINER, E. and NAUTA, W.J.H. — The isodendritic core of the brain stem. J. comp. Neurol., 126, 311-335, 1966.
- 176 — RAND, R.W. — An anatomical and experimental study of the cerebellar nuclei and their efferent pathways in the monkey. J. comp. Neurol., 101, 167-224, 1954.
- 177 — RASMUSSEN, A.T. — Origin and course of the fasciculus uncinatus (Russel) in the cat, with observations on other fiber tracts arising from the cerebellar nuclei. J. comp. Neurol., 57, 165-197, 1933.
- 178 — RENAUD, L.P. and COURVILLE, J. — Projections of nuclei interpositus anterior and lateralis to the red nucleus and the thalamus in the cat. Anat. Rec. 163, 249 (abstract), 1969.
- 179 — RENAUD, L.P. and COURVILLE, J. — Projections of the nuclei lateralis and interpositus anterior to the red nucleus and thalamus in the cat. Proc. Canad. Fed. Biol. Soc., 12, 24, 1969.
- 180 — REVEL, J.P. and KARNOWSKY, M.J. — Hexagonal array of subunits in intercellular junctions of the mouse heart and liver. J. Cell Biol., 33, C7-C12, 1967.
- 181 — SASAKI, K. — Mossy fiber and climbing fiber responses evoked in the cerebellar cortex by pontine stimulation. In R. Llinás (Ed.). Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development, Amer. Med. Assn., Chicago, Ill., p. 629-638, 1969.
- 182 — SASAKI, K., KAWAGUCHI, S., SHIMONO, T. and PRELEVIC, S. — Electrophysiological studies of the pontine nuclei. Brain Research, 20, 425-438, 1970.
- 183 — SCHAFFER, K. — Gibt es eine cerebello-olivare Bahn? Z. Ges. Neurol. Psychiat., 30, 70-83, 1915.
- 184 — SCHEIBEL, M.E. and SCHEIBEL, A.B. — Observations on the intracortical relations of the climbing fibers of the cerebellum. A Golgi study. J. comp. Neurol., 101, 733-763, 1954.
- 185 — SCHEIBEL, M.E. and SCHEIBEL, A.B. — The inferior olive. A Golgi study. J. comp. Neurol., 102, 77-131, 1955.
- 186 — SCHEIBEL, M., SCHEIBEL, A., WALBERG, F. and BRODAL, A. — Areal distribution of axonal and dendritic patterns in inferior olive. J. comp. Neurol., 106, 21-49, 1956.

- 187 — SCOTT, Th. G. — A unique pattern of localization within the cerebellum of the mouse. *J. comp. Neurol.*, 122, 1-8, 1964.
- 188 — SNIDER, R.S. — Morphology of the cerebellar nuclei in the rabbit and cat. *J. comp. Neurol.*, 72, 399-415, 1940.
- 189 — SNIDER, R.S. and BARNARD, J.W. — Electroanatomical studies on the afferent projection to the inferior olive. *J. comp. Neurol.*, 91, 243-257, 1949.
- 190 — SNIDER, R.S. and NIEMER, W.T. — A Stereotaxic Atlas of the Cat Brain. Chicago: Univ. Chicago Press, 1961.
- 191 — SOTELO, C. and ANGAUT, P. — The fine structure of the cerebellar central nuclei in the cat. I. Neurons and neuroglial cells. *Exp. Brain Res.*, 16, 410-430, 1973.
- 192 — SOUSA-PINTO, A. — Experimental anatomical demonstration of a cortico-olivary projection from area 6 (supplementary motor area?) in the cat. *Brain Res.*, 16, 73-83, 1969.
- 193 — SOUSA-PINTO, A. and BRODAL, A. — Demonstration of a somatotopical pattern in the cortico-olivary projection in the cat. An experimental-anatomical study. *Exp. Brain Res.*, 8, 364-386, 1969.
- 194 — SZENTÁGOTHAÏ, J. — The corticofugal projection in the cerebellum. In J.C. ECCLES, M. ITO and J. SZENTÁGOTHAÏ (Eds.) *The Cerebellum as a Neuronal Machine*. Springer, Berlin, pp. 227-234, 1967.
- 195 — SZENTÁGOTHAÏ, J. und RAJKOVITS, K. — Über den Ursprung der Kletterfasern des Kleinhirns. *Z. Anat. Entwickl.-Gesch.*, 121, 130-141, 1959.
- 196 — TABER PIERCE, E. — Histogenesis of the nuclei griseum pontis, corporis pontobulbaris and reticularis tegmenti pontis (Bechterew) in the mouse. An autoradiographic study. *J. comp. Neurol.*, 126, 219-240, 1966.
- 197 — THOMAS, D.M., KAUFMAN, R.P., SPRAGUE, J.M. and CHAMBERS, W.W. — Experimental studies of the vermal cerebellar projections in the brain stem of the cat (fastigiobulbar tract). *J. Anat. (Lond.)*, 90, 371-385, 1956.
- 198 — TRUMPY, J.H. — Transneuronal degeneration in the pontine nuclei of the cat. Part I. Neuronal changes in animals of varying ages. Part II. The glial proliferation. *Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch.*, 44/1, 1-72, 1971.
- 199 — TSAI, C. — The optic tracts and centres of the opossum, *Didelphis virginiana*. *J. comp. Neurol.*, 39, 173-216, 1925.
- 200 — TSUKAHARA, N., KORN, H. and STONE, J. — Pontine relay from cerebral cortex to cerebellar cortex and nucleus interpositus. *Brain Research*, 10, 448-453, 1968.
- 201 — VACHANANDA, B. — The major spinal afferent systems to the cerebellum and the cerebellar cortico-nuclear connections in *Macaca mulatta*. *J. comp. Neurol.*, 112, 303-351, 1959.

- 202 — VALVERDE, F. — The Golgi method. A tool for comparative structural analyses. In *Contemporary Research Methods in Neuroanatomy*. Nauta and Ebesson Eds., pp. 12-31, Springer-Verlag, 1970.
- 203 — VAN NOORT, T. — The Structure and Connections of the Inferior Colliculus. An investigation of the lower auditory system. Thesis. Van Gorcum, Amsterdam, 1969.
- 204 — VAN ROSSUM, J. — Corticonuclear and Corticovestibular Projections of the Cerebellum. An Experimental Investigation of the Anterior Lobe, the Simple Lobule and the Caudal Vermis in the Rabbit. (Thesis). Van Gorcum, Assen, 1969.
- 205 — VOOGD, J. — The Cerebellum of the Cat. Structure and Fibre Connexions. (Thesis). Van Gorcum, Assen, 1964.
- 206 — VOOGD, J. — Comparative aspects of the structure and fibre connexions of the mammalian cerebellum. In C.A. FOX and R.S. SNIDER (Eds.), *The Cerebellum, Progress in Brain Research*, Vol. 25. Elsevier, Amsterdam, pp. 94-134, 1967.
- 207 — VOOGD, J. — The importance of fiber connections in the comparative anatomy of the mammalian cerebellum. In R. Llinás (Ed.). *Neurobiology of Cerebellar Evolution and Development*. Amer. Med. Ass., Chicago, pp. 493-514, 1969.
- 208 — WALBERG, F. — Descending connections to the inferior olive. An experimental study in the cat. *J. comp. Neurol.*, 104, 77-173, 1956.
- 209 — WALBERG, F. — Further electron microscopical investigations of the inferior olive of the cat. *Progr. Brain Res.*, 6, 59-75, 1964.
- 210 — WALBERG, F. — An electron microscopic study of terminal degeneration in the inferior olive of the cat. *J. comp. Neurol.*, 125, 205-222, 1965.
- 211 — WALBERG, F. — Light and electron microscopic studies of two cerebellar relay nuclei. In «*The Cerebellum in Health and Disease*». Chap. II, Ed. by William S. Fields and W. Willis Warren H. Green. Inc. Publish., 1970.
- 212 — WALBERG, F. — Does silver impregnate normal and degenerating boutons? A study based on light and electron microscopical observations of the inferior olive. *Brain Research* 31, 47-65, 1971.
- 213 — WALBERG, F. — Descending Connections from the Mesencephalon to the Inferior Olive: An Experimental Study in the Cat. *Exp. Brain Res.*, 20, 145-156, 1974.
- 214 — WALBERG, F. and BRODAL, A. — Spino-pontine fibers in the cat: An experimental study. *J. comp. Neurol.*, 99, 251-288, 1953.
- 215 — WALBERG, F. and JANSEN, J. — Cerebellar corticonuclear projection studied experimentally with silver impregnation methods. *J. Hirnforsch.* 6, 338-354, 1964.

- 216 — WALBERG, F., POMPEIANO, O., WESTRUM, L.E. and HAUGLIE-HANSEN, E. — Fastigioreticular fibers in cat. An experimental study with silver methods. *J. comp. Neurol.*, 119, 187-199, 1962.
- 217 — WALLENBERG, A. — Sekundäre Bahnen aus dem frontalen sensiblen Trigemuskern des Kaninchens. *Anat. Anz.* 26, 145-155, 1905.
- 218 — WEIDENREICH, F. — Zur Anatomie der Zentralen Kleinhirnerne der Säuger. *Z. Morph. Anthr.* 1, 259-312, 1899.
- 219 — WOODBURNE, R.T., CROSBY, E.C. and McCOTTER, R.E. — The mammalian midbrain and isthmus regions. Part II. The fiber connections A-Relations of the tegmentum of the midbrain with the basal ganglia in *Macaca mulatta*. *J. comp. Neurol.*, 85, 67-92, 1946.
- 220 — WOOLSEY, C.N. — Cortical Localization as Defined by Evoked Potential and Electrical Stimulation Studies: In: *Cerebral Localization and Organization*. Ed. by G. Schaltenbrand and C.N. Woolsey. Madison: The University of Wisconsin Press 1964.

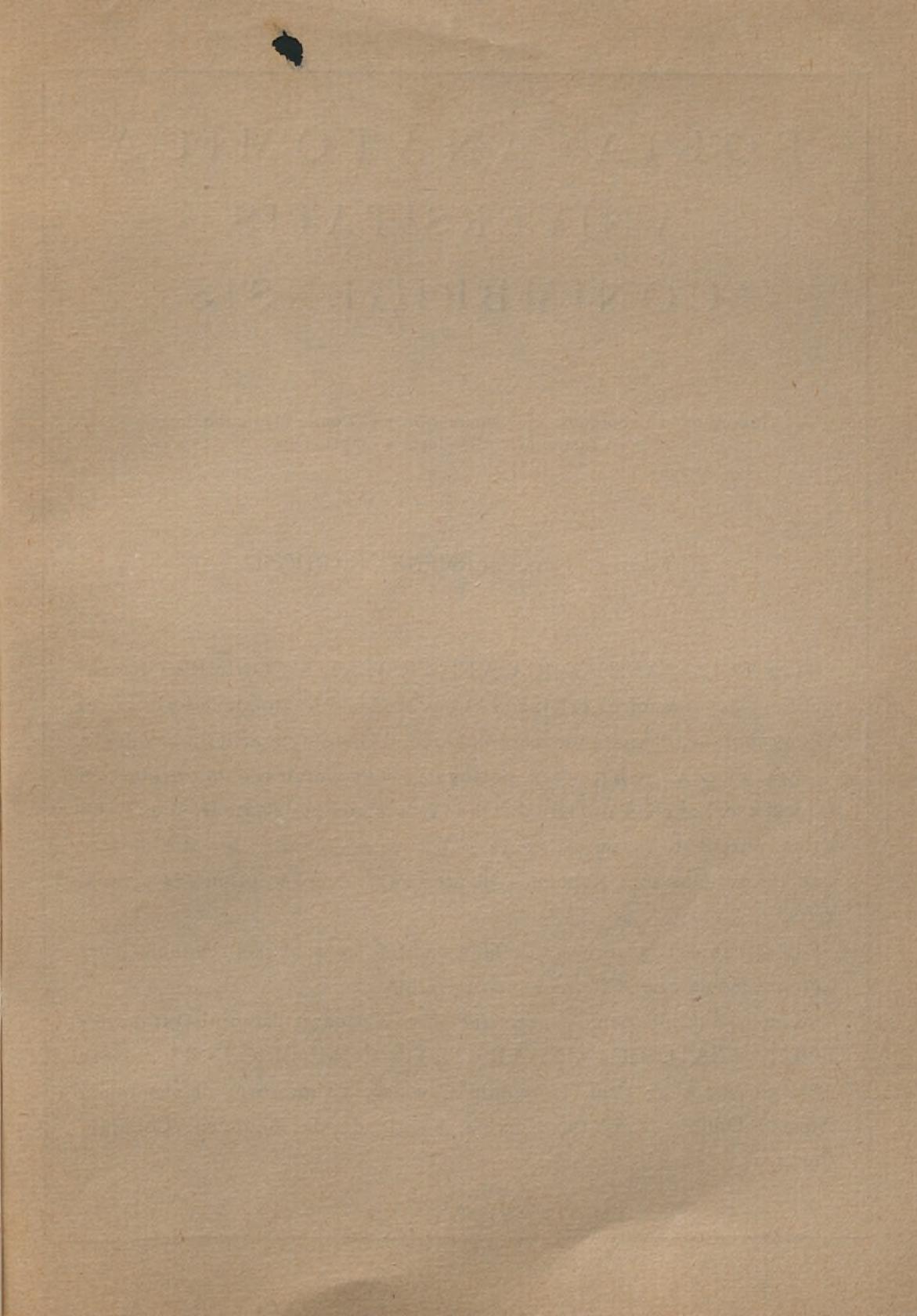
## ÍNDICE GERAL

|  |    |
|--|----|
| INTRODUÇÃO . . . . .   | 1  |
| CAPÍTULO I — <b>Material e métodos</b> . . . . .   | 5  |
| CAPÍTULO II — <b>Resultados</b> . . . . .  | 19 |
| I — Resenha da Morfologia dos Núcleos do Cerebelo e das Áreas de Projecção em Estudo . . . . . | 19 |
| A — Notas sobre a Morfologia dos Núcleos Centrais do Cerebelo . . . . .                        | 19 |
| B — Notas sobre a Morfologia do Núcleo Reticular do Tecto Pôntico — NRT . . . . .              | 28 |
| C — Notas sobre a Morfologia dos Núcleos Pônticos Propriamente Ditos — Np . . . . .            | 31 |
| D — Notas sobre a Morfologia da Oliva Inferior . . . . .                                       | 32 |
| II — Resultados Experimentais . . . . .  | 35 |
| A — A Avaliação das Lesões nos Núcleos do Cerebelo . . . . .                                   | 35 |
| B — A Degenerescência no Trajecto, na Morfologia e no Comportamento Terminal . . . . .         | 36 |
| C — Protocolo das Experiências . . . . .   | 40 |
| 1. Lesões do Cerebelo não afectando os Núcleos Centrais . . . . .                              | 40 |
| 2. Lesões extensas dos NCC — Área total de degenerescência . . . . .                           | 42 |
| 3. Lesões parciais dos NCC . . . . .   | 54 |
| a — Lesões do NM . . . . .   | 54 |
| b — Lesões do NIP . . . . .  | 59 |
| c — Lesões do NIA . . . . .  | 61 |
| d — Lesões do NL . . . . .   | 75 |
| e — Lesões Mistas . . . . .  | 86 |

|  |            |
|--|------------|
| 4. Resumo da Distribuição da Degenerescência . . . . .                                 | 97         |
| <i>a</i> — No NRT . . . . .  | 97         |
| <i>b</i> — Nos Np . . . . .  | 100        |
| <i>c</i> — Na Oliva Inferior . . . . .   | 103        |
| <b>CAPÍTULO III — Discussão . . . . .</b>  | <b>105</b> |
| 1 — Projecção para o NRT . . . . .   | 107        |
| 1.1. — Origem das fibras e distribuição da degenerescência . . . . .                   | 108        |
| 1.2. — A projecção cerebello-reticular e os sistemas aferentes para o NRT . . . . .    | 111        |
| 1.3. — O NRT e os mecanismos cerebelosos . . . . .                                     | 113        |
| 2 — Projecção para os Núcleos Pônticos . . . . .                                       | 114        |
| 2.1. — Origem das fibras e distribuição da degenerescência . . . . .                   | 114        |
| 2.2. — A projecção cerebello-pôntica e outros aferentes dos núcleos pônticos . . . . . | 115        |
| 2.3. — A projecção cerebello-pôntica e a ponto-cerebelosa . . . . .                    | 118        |
| 2.4. — A projecção cerebello-pôntica e os mecanismos cerebelosos . . . . .             | 120        |
| 3 — Projecção para a Oliva Inferior . . . . .  | 121        |
| 3.1. — Origem das fibras e distribuição da degenerescência . . . . .                   | 121        |
| 3.2. — A projecção cerebello-olivar e outros aferentes da Oliva Inferior . . . . .     | 124        |
| 3.3. — As projecções cerebello-olivar e olivo-cerebelosa . . . . .                     | 125        |
| 3.4. — A projecção cerebello-olivar e os mecanismos cerebelosos . . . . .              | 127        |
| <b>CAPÍTULO IV — Resumo e Conclusões . . . . .</b>                                     | <b>129</b> |
| <b>SUMMARY . . . . .</b>   | <b>132</b> |
| <b>LISTA DE ABREVIATURAS . . . . .</b>   | <b>135</b> |
| <b>BIBLIOGRAFIA . . . . .</b>  | <b>137</b> |

COMPOSTO E IMPRESSO NAS OFICINAS  
DA «IMPRESA DE COIMBRA, LIMITADA»  
LARGO DE S. SALVADOR, 1-5 — COIMBRA





# FOLIA ANATOMICA VNIVERSITATIS CONIMBRIGENSIS

(Propriété du Laboratório de Anatomia Normal Doutor Maximino Correia  
e do Instituto de Histologia e Embriologia

EDITEUR: PROF. HERMÊNIO CARDOSO

Les FOLIA ANATOMICA VNIVERSITATIS CONIMBRIGENSIS publient des mémoires originaux et des études d'Anatomie descriptive et topographique, d'Anatomie pathologique, d'Histologie et d'Embryologie.

Les FOLIA, rédigées en portugais, sont suivies d'un résumé en français, en anglais ou en allemand, au choix de l'auteur. Les fascicules contenant une ou plusieurs FOLIA, paraissent au fur et à mesure que les articles sont imprimés, d'après l'ordre de réception des manuscrits.

Les manuscrits adressés à la rédaction ne sont pas rendus à leurs auteurs même quand ils ne sont pas publiés.

Les communications concernant la rédaction et l'administration des FOLIA ANATOMICA VNIVERSITATIS CONIMBRIGENSIS doivent être adressées à: Prof. Herménio Cardoso, Laboratório de Anatomia Normal Doutor Maximino Correia, Faculdade de Medicina, Coimbra, Portugal.