

Ustrojstvo sive i bijele tvari međumozga

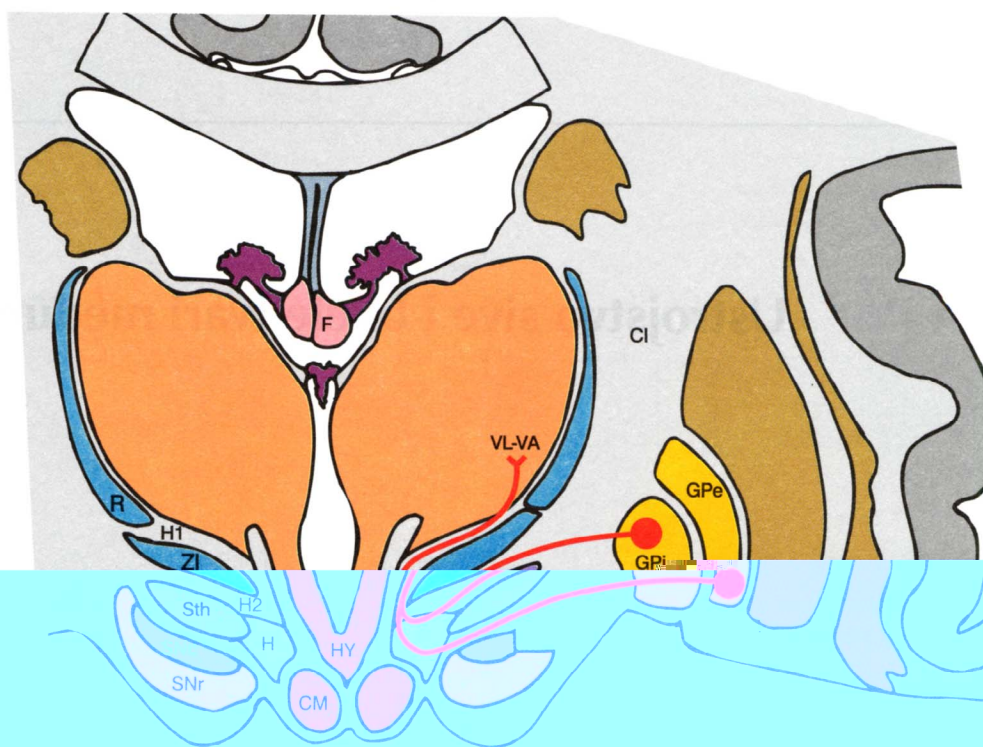
Međumozak (*diencephalon*) spaja telencefalom s moždanim deblom, pa stoga (osim niza vlastitih struktura) sadrži i brojne uzlazne i silazne putove koji dvosmjerno povezuju telencefalom s moždanim deblom, malim mozgom i kralježničnom moždinom. *Hypothalamus* i *epithalamus* opisani su u posebnom poglavlju, a ovdje razmatramo subthalamus i thalamus.

Subthalamus je malo područje složene građe, kroz koje prolaze osjetni, motorički i uzlazni monoaminski putovi

Subthalamus je svojevrsni kranijalni nastavak tegmentuma i retikularne formacije mezencefalona, što se prema naprijed

stapa s lateralnim područjem hipotalamusa i septalno-preoptičkim područjem mediobazalnog telencefalona. Na frontalnom presjeku kroz veliki mozak, načinjenom uz prednji rub mamilarnih tijela (sl. 16-1) vidimo da je dorzalno od subthalamusa thalamus, medijalno je hipotalamus, ventralno su *crura cerebri*, a lateralno subthalamus postupno prelazi u retikularno područje thalamusa i naslanja se na unutarnju čahuru. Kad takav presjek obojimo Weigertovom metodom, jasno se uoče izmjenični slojevi sive i bijele tvari (sl. 16-2). Najgornja je siva tvar thalamusa. Ispod nje je sloj bijele tvari, sastavljen od aksona dva značajna puta:

a) završnog dijela sustava lemniskusa (*lemniscus medialis, spinalis et trigeminalis*), tj. somatosenzibilnih putova koji u tom području ulaze u odgovarajuće jezgre thalamusa



H1 = fasciculus thalamicus	CI = capsula interna
H2 = fasciculus lenticularis	F = fornix
H = area tegmentalis (= campus Foreli)	HY = hypothalamus
ZI = zona incerta	CM = corpus mamillare
R = nucleus reticularis thalami	
VL-VA = nucleus ventrolateralis - ventroanterior	

Slika 16-1. Shema frontalnog presjeka kroz međumozak, načinjenog na razini mamilarnih tijela. Uočite izmjenu sivih i bijelih slojeva u području subthalamusa, te da neke strukture mezencefalona (npr. *substantia nigra*: SNe = *substantia nigra pars compacta*, SNr = *substantia nigra pars reticulata*) prodiru u subthalamus. *Globus pallidus* razvije se od međumozga, ali ga *capsula interna* (CI) kasnije odvoji i potisne u bijelu tvar telencefalona, gdje je smješten uz putamen (GPe = *globus pallidus externus*, GPi = *globus pallidus internus*). August Forel je 1877. prvi sustavno opisao *regio subthalamica* i pritom jasno istaknuo tri polja. Slo ih je smatrao kranijalnim nastavcima tegmentuma moždanog debla, a tri polja se označavaju slovom H (prema njemu: *Haubentfeld* = *area tegmenti*, jer *Haube* = *tegmentum*) i obično opisuju kao **Forelova polja H, H1 i H2**. Pritom, H = *area tegmenti lenticularis* (= *area praerubralis*), H1 = *fasciculus thalamicus*, a H2 = *fasciculus lenticularis*. Uočite da je H siva tvar, dok su H1 i H2 snopovi mijeliniziranih aksona. Naime, palidotalamička projekcija prolazi kroz unutarnju čahuru kao dva zasebna snopića (*fasciculus lenticularis* i *ansa lenticularis*), a ti se snopići u polju H1 ujedinjuju u talamički snopić (*fasciculus thalamicus*) i tako pristupaju motoričkim jezgrama thalamusa. Za pojedinosti vidi tekst i 36. i 37. poglavlje.

(VPL i VMP jezgru).

- b) *fasciculus thalamicus* (Forelovo polje H1), tj. završni dio važnog motoričkog puta koji polazi iz paliduma i kroz subtalamus pristupa u motoričku jezgru talamusa (VLa jezgra).

Ispod tog sloja bijele tvari je opet siva tvar, *zona incerta* (nastavak retikularne formacije moždanog debla), a ispod nje je sloj bijele tvari, *fasciculus lenticularis* (Forelovo polje H2). Taj snop oblikuju aksoni što iz paliduma odlaze u motoričku VLa jezgru talamusa, a prije ulaska u talamus postaju dio talamičkog snopića (*fasciculus thalamicus*). Ispod tog sloja bijele tvari je glavna jezgra subtalamusa, *nucleus subthalamicus* (= *corpus subthalamicum Laysi*), dok je ispod nje velika bijela masa moždanih krakova (*crura cerebri*). Medijalno od subtalamičke jezgre je raštrkana skupina neurona koja oblikuje Forelovo tegmentalno polje H, tj. prerubralno polje (*area tegmenti Foreli* = *area praeubralis*).

Kroz subtalamus prolazi i dio uzlaznih putova iz tegmentuma moždanog debla, koji dalje (kao dio MFB snopa kroz lateralni hipotalamus) odlaze u telencefalon. U subtalamus uranjaju i gornji polovi dvije velike motoričke jezgre mezencefalona: crvene jezgre (*nucleus ruber*) i crne jezgre (*nucleus niger* = *substantia nigra*).

Subtalamus je jedno od topografski najznačajnijih moždanih područja, jer na malom prostoru sadrži sljedeće četiri skupine struktura:

- 1) *zona incerta* je rostralni nastavak retikularne formacije moždanog debla, a sadrži i dopaminske neurone uključene u nadzor nad neuroendokrinim područjima hipotalamusa (*tractus incerto-hypothalamicus*);
- 2) *lemniscus medialis*, *lemniscus spinalis* i *lemniscus trigeminalis* – somatosenzibilni putovi za prijenos osjeta boli, temperature, dodira, pritiska, vibracije i kinestezije, koji kroz subtalamus pristupaju u talamus;
- 3) *Fasciculus thalamicus* (nastao spajanjem *fasciculus lenticularis* i *ansa lenticularis*) – palidotalamička vlakna, koja su zajedno s drugim skupinama aksona (*fibrae pallidosubthalamicae*, *fibrae subthalamopallidales*, *fibrae*

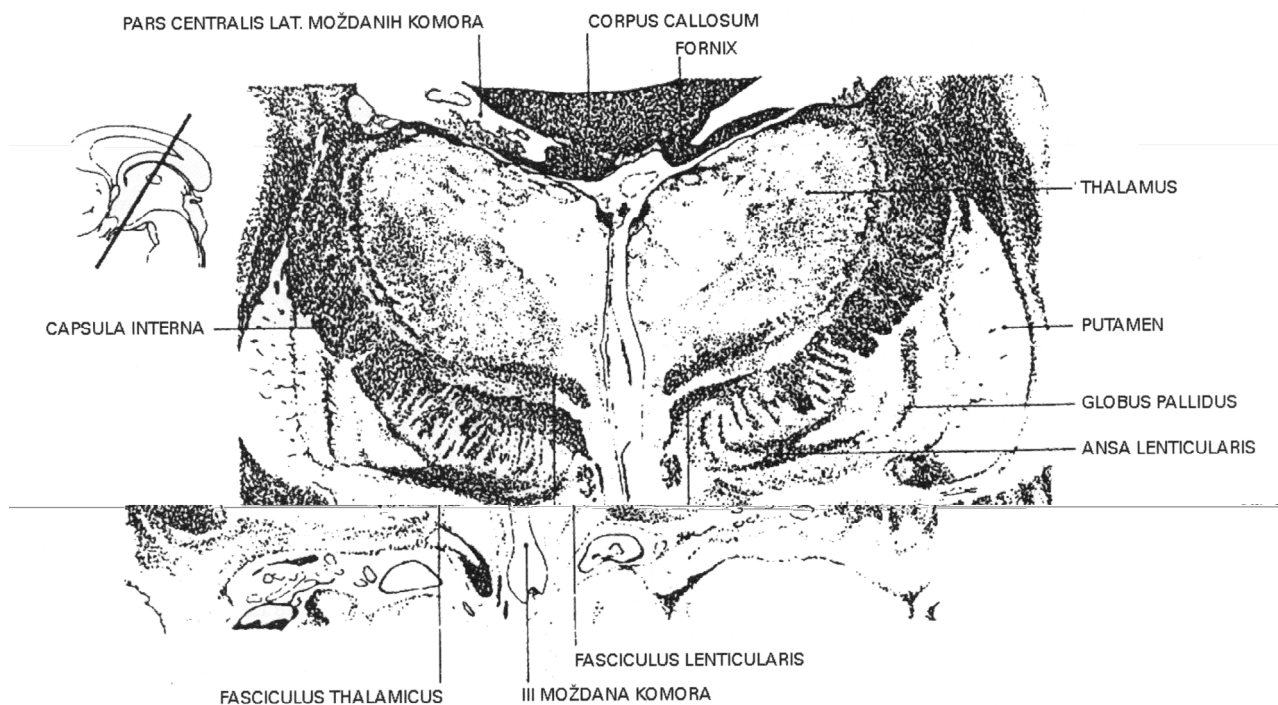
nigrostriatales, *fibrae strionigrales*, *fibrae cerebellothalamicae*) dio velikog motoričkog kruga koji povezuje bazalne ganglije telencefalona i palidum sa subtalamičkom i crnom jezgrom, motoričkim dijelom talamusa te korom velikog mozga.

- 4) uzlazni monoaminski (dopaminski, noradrenalinski, serotoninški) putovi prolaze kroz subtalamus i lateralni hipotalamus, a imaju ključnu ulogu u regulaciji budnosti i spavanja, pozornosti i različitih spoznajnih i emocionalnih funkcija.

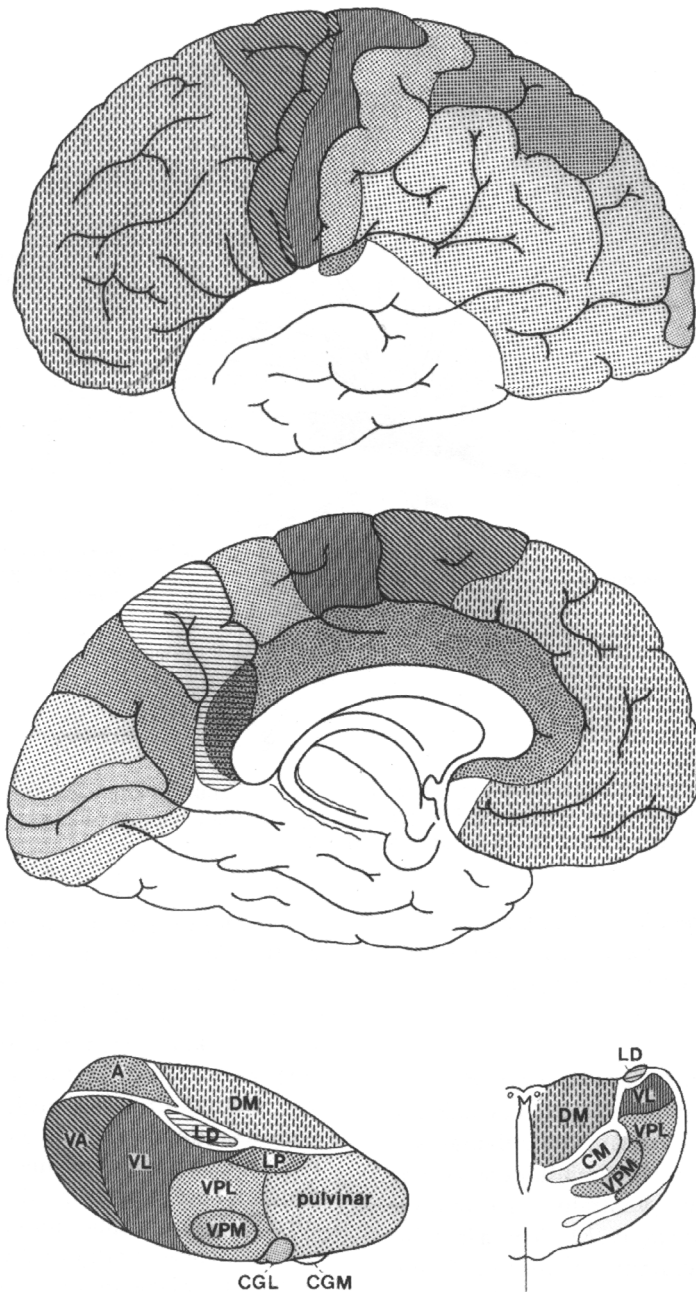
Talamus je razdijeljen na područja i jezgre, a aksoni talamičkih neurona oblikuju moćni talamokortikalni sustav

Dvije sagitalne ploče bijele tvari dijele talamus u četiri temeljna područja

Temeljnu podjelu talamusa na četiri područja sive tvari omogućuju dvije sagitalne ploče bijele tvari: *lamina medullaris interna* i *lamina medullaris externa*. *Lamina medullaris interna* se u svom rostralnom dijelu rascijepi na dva kraka i poprimi izgled slova Y, pa glavnu masu talamusa podijeli u tri velika područja (sl. 16-3): prednje, lateralno i medijalno. Ta su područja sastavljena od niza jezgara. Četvrto, retikularno područje, zapravo je zasebna jezgra (*nucleus reticularis thalami*) koja se lateralnom površinom prislanja uz unutarnju čahuru, a *lamina medullaris externa* je s medijalne strane odvaja od glavne mase talamusa. Stoga kroz retikularnu jezgru prolaze gotovo svi talamokortikalni aksoni (*fibrae thalamocorticales*, raspoređene u manje snopiće, *fasciculi thalamocorticales*), kao i kortikotalamički aksoni (*fibrae corticothalamicae*, također raspoređene u manje snopiće, *fasciculi corticothalamici*). Cijela ta masa aksona čini znatan dio unutarnje čahure i oblikuje talamokortikalni sustav koji se zrakasto širi prema moždanoj kori (*radiatio thalami*) i čini dio zrakaste krune (*corona radiata*) bijele tvari moždanih polutki (sl. 16-4).



Slika 16-2. Preparat načinjen na razini poput one na sl. 16-1, ali obojen Weigertovom metodom.



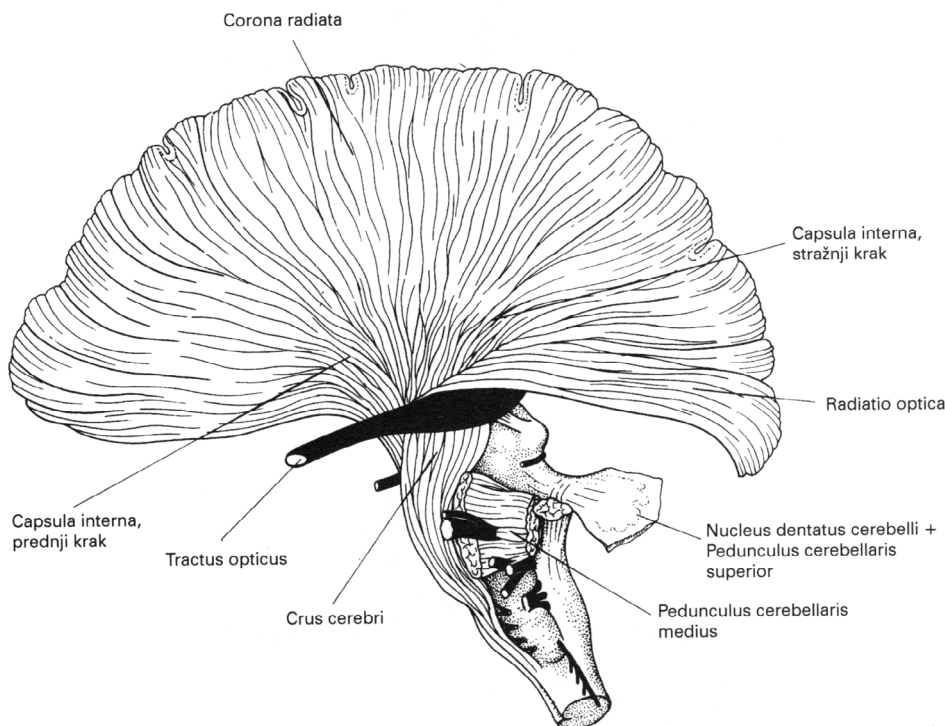
Slika 16-3. Shema glavnih područja i jezgara talamusa i njihovih projekcijskih područja u moždanoj kori. Za pojedinosti vidi tekst. A = prednja skupina jezgara; DM (= MD) = dorzomedijalna, tj. mediodorzalna jezgra (glavna jezgra medijalne skupine); LD = laterodorzalna jezgra; VA i VL = motoričke jezgre talamusa; VPL i VPM = somatosenzibilne jezgre talamusa; CGL i CGM = lateralno i medijalno koljenasto tijelo, tj. vidna i slušna jezgra talamusa; LP i pulvinar = stražnja skupina jezgara; CM = centromedijana jezgra, tj. najveća jezgra intralaminarne skupine jezgara.

Talamokortikalni sustav sastoji se od 4 velika snopa mijeliniziranih aksona (*pedunculi thalami*)

Radiatio thalami se sastoji od četiri velika snopa mijeliniziranih aksona (*pedunculi thalami*):

- 1) *Pedunculus thalami anterior* se odvaja od prednjeg kraka unutarnje čahure i povezuje talamus s prednjim i orbitalnim dijelom čeonice moždane kore te s moždanom korom prednjeg dijela cingularne vijuge.
- 2) *Pedunculus thalami superior* (= *pedunculus centroparietalis*) se odvaja od stražnjeg kraka unutarnje čahure i povezuje talamus s moždanom korom precentralne i postcentralne vijuge te susjednih područja čeonice i tjemene moždane kore.

- 3) *Pedunculus thalami posterior* se odvaja od stražnjeg kraka unutarnje čahure i povezuje talamus s moždanom korom zatiljnog režnja i stražnjeg dijela temeljnog režnja.
- 4) *Pedunculus thalami inferior* je smješten uz ventromedijalnu plohu talamusa, medijalno od stražnjeg kraka unutarnje čahure, a povezuje talamus s orbitofrontalnom i inzularnom moždanom korom, moždanom korom sljepoočnog režnja uključujući i primarnu slušnu moždanu koru (kao *radiatio acustica*), s primarnom vidnom moždanom korom (kao *radiatio optica*), moždanom korom retrosplenijalnog područja (*regio retrosplenialis*) te mediobazalnim telencefalonom i



Slika 16-4. Unutarnja čahura (*capsula interna*) se prema gore lepezasto širi u zrakastu krunu (*corona radiata*), a prema dolje se ljevčasto suzuje u moždane krake (*crura cerebri*). Velik dio lepezastog područja unutarnje čahure i zrakaste krune čine aksoni talamokortikalnog sustava (*radiatio thalamica*). Za pojedinosti vidi tekst.

amigdalama (tim putem prolaze i aksoni ventralnog amigdalofugalnog puta).

Na presjecima kroz talamus vide se još tri snopa mijeliniziranih aksona: a) *stria medullaris thalami*, b) *fasciculus mamillothalamicus* (= Vicq d'Azyrov snop) i c) *tractus habenuointerpeduncularis* (= *fasciculus retroflexus Meynerti*).

Četiri područja sive tvari talamusa zapravo sadrže 7 skupina jezgara

Retikularno područje sive tvari je zasebna jezgra, *nucleus reticularis thalami*. Prednje područje sadrži prednje jezgre (*nuclei anteriores thalami*), medijalno medijalne jezgre (*nuclei mediales thalami*), a lateralno ventrolateralne jezgre (*nuclei ventrolaterales*). Manja skupina jezgara talamusa smještena je unutar same unutarnje ploče bijele tvari (*nuclei intralaminars*). Skupinu manjih jezgara smještenih uz samo III. moždanu komoru ("u središnjoj crti") obično se opisuje kao "jezgre središnje crte" (*nuclei mediani*, engl. *midline nuclei*). Tako smo dobili 6 skupina jezgara (sl. 16-3):

- 1) *Nuclei anteriores*,
- 2) *Nuclei mediales*,
- 3) *Nuclei ventrolaterales*,
- 4) *Nuclei intralaminars*,
- 5) *Nucleus reticularis thalami*,
- 6) *Nuclei mediani*.

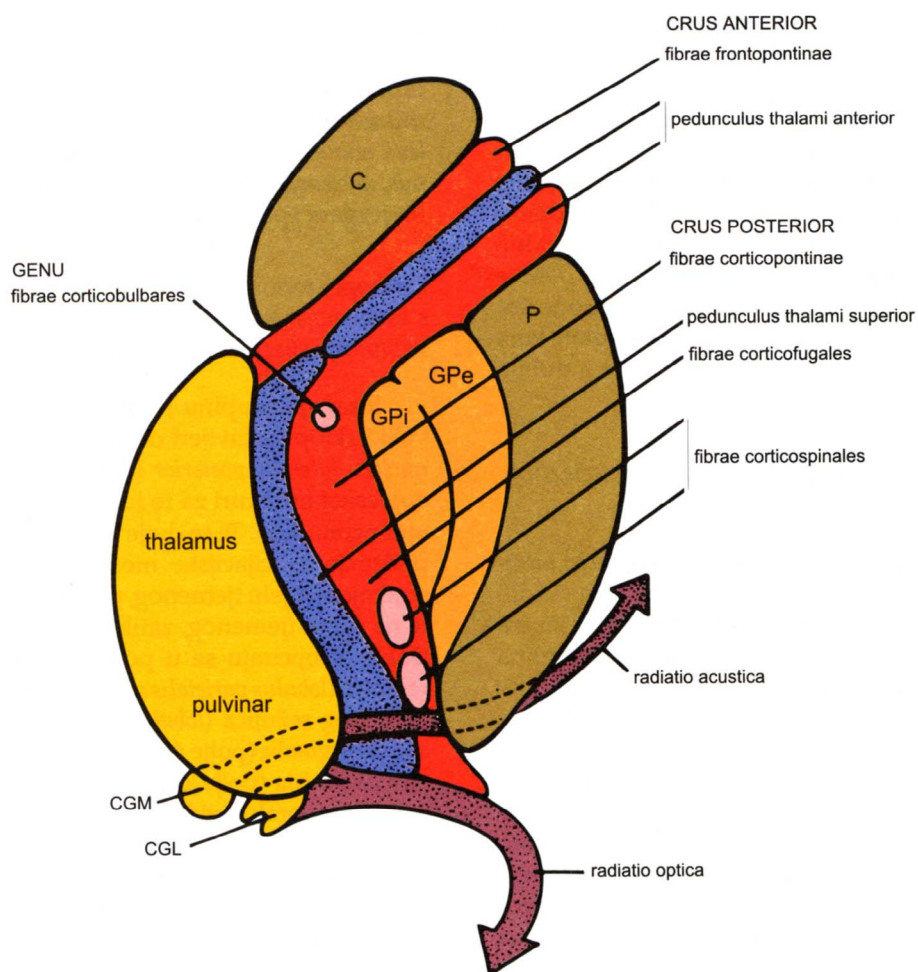
Metathalamus (*corpus geniculatum mediale* + *corpus geniculatum laterale*) je stražnji nastavak ventrolateralne skupine jezgara, a veliko stražnje područje talamusa (*pulvinar*) također se obično opisuje kao zasebna (sedma) skupina jezgara: *nuclei posteriores et pulvinars*.

Tri prednje jezgre talamusa i laterodorzalna (LD) jezgra su dio limbičkog sustava

Prednje jezgre (*nuclei anteriores thalami*) smještene su u području prednje kvržice (*tuberculum anterius thalami*), a ima ih tri: *nucleus anteromedialis* (AM), *nucleus anterodorsalis* (AD) i *nucleus anteroventralis* (AV). U istom području je smještena i lateralna dorzalna jezgra (*nucleus lateralis dorsalis*, LD). U prednjim jezgrama završava *tractus mamillothalamicus*. Aksoni neurona smještenih u lateralnoj mamilarnoj jezgri (*nucleus mamillaris lateralis*) projiciraju se bilateralno u AD jezgru, a aksoni neurona smještenih u medijalnoj mamilarnoj jezgri (*nucleus mamillaris medialis*) projiciraju se u AM i AD jezgru talamusa. Nadalje, *nucleus habenulae* također šalje eferentna vlakna za prednje jezgre talamusa (taj snop je *stria medullaris thalami*). LD jezgra prima aferentna vlakna iz pretektalnog polja (*area praetectalis*) mezencefalona. No, i prednje jezgre i LD jezgra dvosmjerno su povezane s limbičkim područjima moždane kore: Brodmannovim poljima 23 i 24 (*gyrus cinguli*), poljima 26, 29 i 30 (*regio retrosplenialis*), te područjem presubikuluma i parasubikuluma. Prednje jezgre talamusa su veza između hipotalamusa i moždane kore retrosplenijalnog područja, pa njihove ozljede uzrokuju poremećaje autonomnih živčanih funkcija, npr. oscilacije krvnog tlaka i promjene frekvencije disanja. Ozljede prednjih jezgara uzrokuju i Korsakovljev sindrom, a to je jedan oblik poremećaja pamćenja.

Mediodorzalna (MD) jezgra je glavna jezgra medijalne skupine, a povezana je s asocijacijskom moždanom korom čeonog režnja i strukturama limbičkog sustava

Glavna jezgra medijalne skupine je *nucleus mediodorsalis* (MD), koja se pruža od *adhaesio interthalamica* do habenularne komisure, a straga se naslanja na pulvinar. Medijalno i ventromedijalno od nje smještene su jezgre središnje crte, a lateralno, ventralno i rostralno ju omeđuje *lamina medullaris interna*. MD jezgra ima medijalni magnocelularni dio (MDmc



Slika 16-5. Capsula interna lepezasto se proširi u zraku krunu (*corona radiata*) dorzalno, a ljevokasto suzi u moždane krake (*crura cerebri*) ventralno. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Carpenter i Sutlin (1983).

= *pars fibrosa*, jer ima mnogo mijeliniziranih vlakana) te mnogo manji lateralni i parvocelularni dio (MDpc = *pars fasciculosa*, jer ima manje mijeliniziranih vlakana raspoređenih u snopiće).

MDmc je dvosmjerno povezan s limbičkom moždanom korom medijalnog prefrontalnog i orbitofrontalnog područja (Brodmanova polja 10, 11 i 12), a prima aferentna vlakna iz amigdala, entorinalne (polje 28) i peririnalne (polje 35) moždane kore te kore vrha sljepoočnog režnja (polje 38). MDmc prima i aferentna vlakna iz limbičkog dijela strijatuma (*nucleus accumbens septi*) i mediobazalnog telencefalona (*nucleus basalis Meynerti*). MDpc prima aferentna vlakna iz gornjih kolikula, supstancije nigre, vestibularnih jezgara i tegmentuma mezencefalona, a šalje vlakna u dorzolateralnu prefrontalnu koru (polja 9 i 46) i čeonu polje za pokrete očiju (FEF = polje 8). Zapravo, talamokortikalna projekcija MD jezgre služi nam kao glavno mjerilo za definiranje prefrontalnog asocijacijskog područja moždane kore (kao područja u koje se projicira MD jezgra). MD jezgra šalje eferentne projekcije i u preoptičko područje, mediobazalni telencefaloni i amigdala.

Jezgre ventrolateralne skupine su osjetne i motoričke jezgre talamusa

Neke jezgre ventrolateralne skupine su posljednje postaje dugih uzlaznih osjetnih putova prije njihova završetka u

odgovarajućim područjima moždane kore. Druge jezgre ove skupine su postaje preko kojih dva ključna regulacijska motorička sustava (mali mozak i bazalni gangliji telencefalona) šalju povratne informacije u odgovarajuća područja moždane kore. Nadalje, stražnji nastavak tog niza jezgara su lateralno i medijalno koljenasto tijelo – posljednje postaje vidnog i slušnog puta prije njihovog završetka u primarnoj vidnoj i slušnoj moždanoj kori. Sve te jezgre su **specifične** (imaju jasno određene osjetne i motoričke veze i funkcije), tj. “**relejne**” (prenose specifične osjetne i motoričke informacije u odgovarajuća područja moždane kore). Primarna osjetna i motorička područja moždane kore i definiramo kao područja što primaju izravne projekcije iz tih jezgara.

U prednjem dijelu ventrolateralnog niza jezgara smještene su četiri jezgre koje čine motorički dio talamusa: *nucleus ventralis anterior* (VA), *nucleus ventralis medialis* (VM), *nucleus ventralis lateralis anterior* (VLa) i *nucleus ventralis lateralis posterior* (VLp). VA i VM jezgre primaju projekciju iz supstancije nigre, a svoje talamokortikalne aksone projiciraju u premotoričku koru (polje 6) i kaudalni dio prefrontalne kore. VLa jezgra prima projekciju iz paliduma, a svoje aksone šalje u premotoričku koru (polje 6). VLp jezgra prima projekciju iz malog mozga, a svoje aksone šalje u primarnu motoričku koru (polje 4).

U stražnjem dijelu ventrolateralnog niza jezgara smještene su jezgre koje čine somatosenzibilni dio talamusa: *nucleus*

ventroposterolateralis (VPL) s prednjim (VPLa) i stražnjim (VPLp) dijelom, te *nucleus ventroposteromedialis* (VPM). U VPL jezgri završavaju *lemniscus medialis* i *lemniscus spinalis* (koji donose osjetilne informacije iz područja trupa i udova), a u VPM jezgri završava *lemniscus trigeminalis* (koji donosi istu vrstu informacija iz područja lica). VPLa jezgra prima proprioceptijske informacije iz mišića i zglobova, a svoje aksone šalje u primarna somatosenzibilna kortikalna polja 3a i 2; VPLp jezgra prima informacije iz kožnih receptora, a svoje aksone šalje u primarna somatosenzibilna kortikalna polja 3b i 1. Sva četiri primarna somatosenzibilna kortikalna polja (3a, 3b, 1 i 2) smještena su u području postcentralne vijuge (*gyrus postcentralis*). U istim kortikalnim poljima završavaju i talamokortikalni aksoni iz VPM jezgre. Stražnji nastavak ventrolateralnog niza jezgara je *metathalamus*, u kojem su *corpus geniculatum laterale* (CGL) i *corpus geniculatum mediale* (CGM). CGL je dio vidnog puta i šalje talamokortikalne aksone (*radiatio optica = tractus geniculocalcarinus*) u primarno vidno polje moždane kore (polje 17 = *area striata*). CGM je dio slušnog puta i šalje talamokortikalne aksone (*radiatio acustica*) u primarno slušno polje moždane kore (polja 41 i 42 = Heschlove vijuge, skrivene u dubini Silvijeve pukotine).

Intralaminarne (IL) jezgre su dio uzlaznog sustava za regulaciju stanja svijesti

Intralaminarne (IL) jezgre talamusa (*nuclei intralaminares*) tradicionalno se razmatra kao talamički dio retikularne formacije, odnosno kao “nespecifične” jezgre koje šalju difuzne talamokortikalne projekcije u brojna područja moždane kore. To je gledište uglavnom zastarjelo, no IL jezgre nedvojbeno su uključene u moduliranje aktivnosti moždane kore tijekom spavanja, budnosti, usmjerene pozornosti, učenja, percepcije boli i općenito podešavanja razine aktivnosti moždane kore. Te su jezgre također moćno dvosmjerno povezane s bazalnim ganglijima: *nucleus centralis medialis* (CM) se projicira u putamen, *nucleus parafascicularis* (Pf) se projicira u kaudatus, a obje jezgre primaju moćnu projekciju iz medijalnog odsječka paliduma (GPI). Inače, IL jezgre dijelimo u prednju i stražnju skupinu, a glavne i najveće jezgre (stražnje skupine) su CM i Pf jezgra.

Retikularna jezgra (NR) je jedina jezgra talamusa što aksone ne šalje u moždanu koru, nego moćno inhibira većinu drugih jezgara talamusa

Nucleus reticularis thalami uopće ne šalje talamokortikalna vlakna u moždanu koru, nego je moćno dvosmjerno povezana s gotovo svim drugim jezgrama talamusa. Aksoni te jezgre su inhibicijski (GABA) i predstavljaju moćni inhibicijski sustav negativne povratne sprege, koji nadzire aktivnost talamokortikalnih ekscitacijskih glutamatnih neurona ostalih jezgara talamusa. Retikularna jezgra ima bitnu ulogu u procesima spavanja i budnosti.

Veze i funkcije jezgara središnje crte slabo poznajemo

Jezgre središnje crte (*nuclei mediani*) su skupina malih jezgara smještenih tik ispod ependima III. moždane komore. Njihove veze i funkcije vrlo slabo poznajemo, a neki ih povezuju sa sustavom IL jezgara. Smještene su u blizini *adhaesio interthalamica* i oko hipotalamičkog žlijeba (*sulcus hypothalamicus*) te medularne strije talamusa. U tu skupinu

ubrajamo *nucleus reuniens*, *nucleus parataenialis*, *nucleus paramedianus*, *nucleus commissuralis*.

Lateroposteriorna (LP) jezgra i pulvinar su povezani s asocijacijskim kortikalnim poljima tjemenog, zatiljnog i sljepoočnog režnja

Stražnju skupinu jezgara zapravo čini veliki sklop sastavljen od dvije povezane jezgre: *nucleus lateralis posterior* (LP) i pulvinara (Pulv); u anglo-saksonskoj literaturi za to je uobičajen naziv “LP-pulvinar complex”. Te dvije jezgre se projiciraju u veliko područje asocijacijske moždane kore smješteno u stražnjem dijelu tjemenog, prednjem dijelu zatiljnog te na spoju tjemenog, zatiljnog i sljepoočnog režnja. Dakle, projiciraju se u područje gornjeg tjemenog režnja (*lobulus parietalis superior*, polja 5 i 7) i donjeg tjemenog režnja (*lobulus parietalis inferior = gyrus supramarginalis*/polje 40 + *gyrus angularis*/polje 39), te u polje 18 (*area peristriata*), polje 19 (*area parastriata*) i polje 37 (inferotemporalna vidna asocijacijska kora). No, neki dijelovi pulvinara šalju talamokortikalne aksone i u gornju sljepoočnu vijugu (polje 22), vrh sljepoočnog režnja (polje 38), čeno polje za pokrete očiju (polje 8, FEF) i neke dijelove limbike moždane kore. Pulvinar prima vlakna iz moždane kore, površinskih i dubokih slojeva gornjih kolikula, pretektalnog polja, a izravno i iz mrežnice oka.