

Regionalno, arealno, laminarno i modularno ustrojstvo moždane kore

Arhitektonika je temeljna metoda istraživanja građe moždane kore

Različitim postupcima histološkog bojanja mogu se odabirno prikazati različiti elementi moždane kore (stanice, mijelinizirana vlakna, neurofibrile, glija, krvne žile, unutarstanični pigmenti itd.). Koju god metodu primijenili, uvijek ćemo uočiti razlike u građi pojedinih područja moždane kore – to nam omogućuje da moždanu koru razdijelimo u topografski definirana područja različite građe. Oznake na temelju kojih se takve podjele provode obično su vidljive već pod povećalom (ili manjim povećanjima svjetlosnog mikroskopa), a poglavito se tiču izgleda cijelog presjeka kroz moždanu koru – posebice slojevitog rasporeda kortikalnih elemenata. Zbog toga i analiziramo debljinu moždane kore, broj i debljinu pojedinačnih slojeva te veličinu, oblik i raspored elemenata koji dotični sloj izgrađuju. Takav postupak nazivamo **arhitektonikom moždane kore**, jer se kao razlikovno mjerilo rabi ukupni, cjeloviti izgled presjeka pojedinog dijela moždane kore. Ovisno o odabranoj metodi histološkog bojanja, govori se o citoarhitektonici, mijeloarhitektonici, fibriloarhitektonici, angioarhitektonici, pigmentoarhitektonici itd. Pritom je **citoarhitektonika** od temeljnog značenja, a **Brodmannova citoarhitektonska mapa** moždane kore (sl. 18-1) je i danas temeljni okvir za neuroanatomska, neurofiziološka i klinička istraživanja.

Ustrojstvo i funkcije moždane kore možemo spoznati tek kad potpuno upoznamo broj i vrste neurona od kojih je izgrađena, neurotransmitere i druga biokemijska svojstva tih neurona, njihova elektrofiziološka svojstva, njihove sinaptičke odnose te njihovu specifičnu ulogu u moždanim funkcijama i ponašanju. Arhitektonika je u takvom istraživanju tek prvi, no početni i nezaobilazni korak.

Citoarhitektonika pokazuje da su kortikalni neuroni raspoređeni u slojeve i stupiće

Na histološkim rezovima obojenim Nisslovom metodom vidimo da su kortikalni neuroni raspoređeni u slojeve (*laminae*) i stupiće (*columnae*) (sl. 18-2). Različiti slojevi imaju različit broj neurona, tj. različitu “gustoću”, a ti se neuroni razlikuju i oblicima i veličinom. Zrnati sloj (*lamina granularis*) sastoji se poglavito od zrnatih stanica, a piramidni sloj (*lamina pyramidalis*) sastoji se poglavito od piramidnih stanica. Sloj sastavljen od stanica različitih oblika je lamina multiformis. Sloj sastavljen od mnogo aksona i dendrita, ali vrlo malo stanica, je molekularni ili zonalni sloj (*lamina molecularis* = *lamina zonalis*) ako je smješten na subprijalnoj površini kore; ako je smješten dublje i razdvaja dva sloja gusto poredanih stanica, to je “rascjepujući” sloj (*lamina dissecans*). Sloj sastavljen poglavito od malih stanica je parvocelularan (*lamina parvocellularis*), a poglavito od velikih stanica je magnocelularan (*lamina magnocellularis*); kad su te velike stanice piramidne, sloj je magnopiramidalan (*lamina magnopyramidalis*).

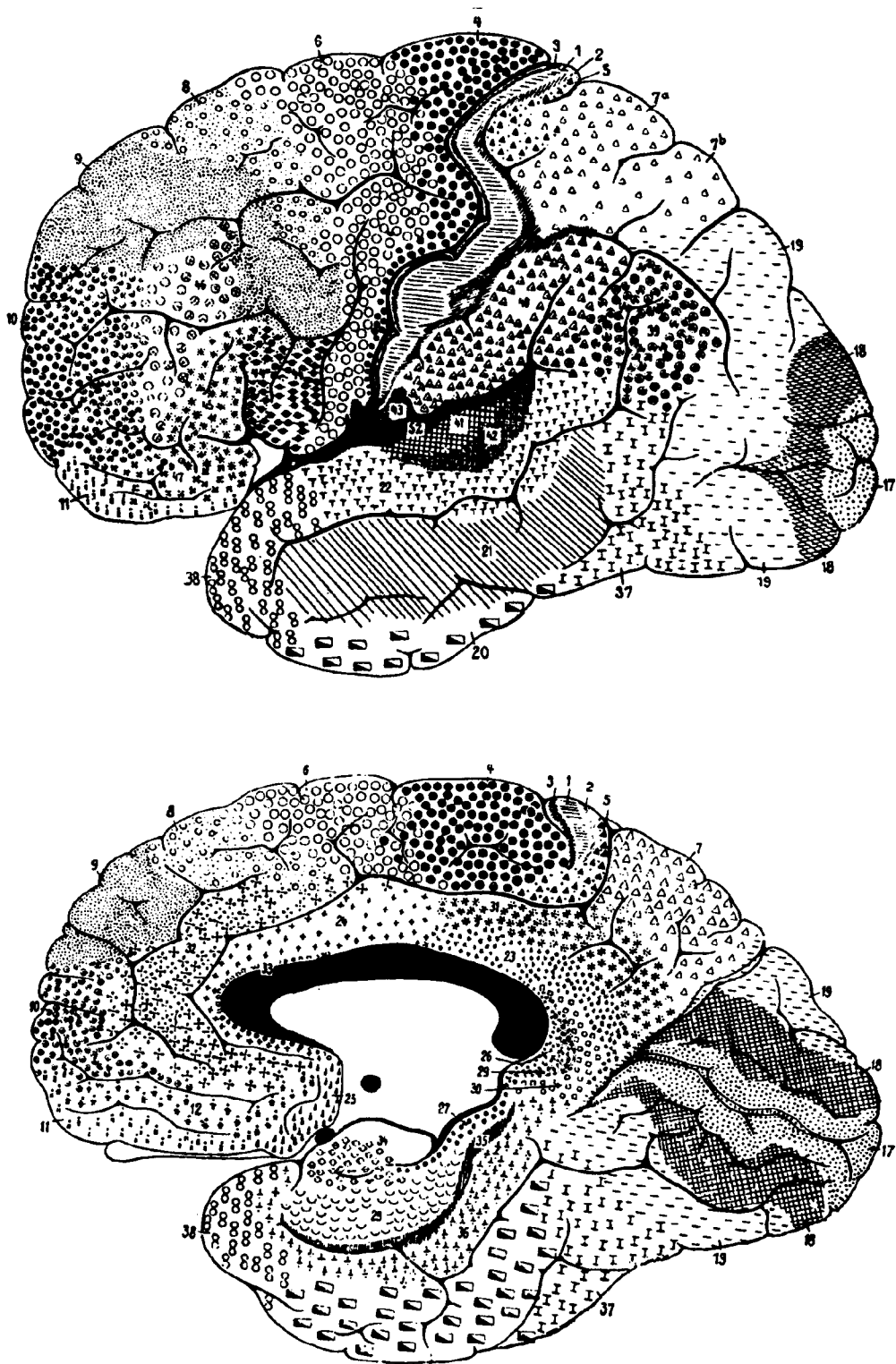
Kortikalni neuroni su također raspoređeni u okomite stupiće (*columnae*), koje danas smatramo temeljnim strukturno-funkcionalnim jedinicama za obradu informacija, tj. **kortikalnim modulima** (poput čipova u računalu). Dakle, kortikalni slojevi poredani su usporedno s pijalnom površinom, a stupići neurona su poredani usporedno i okomito na pijalnu površinu. Stoga govorimo o slojevitoj (**laminarnoj**) i stupićastoj (**kolumnarnoj**) građi moždane kore. Kako je moždana kora nabrana u brojne vijuge, razdvojene žljebovima i pukotinama, u stijenkama žljebova i pukotina stupići zapravo leže vodoravno, a slojevi okomito. Stoga se u neuroanatomiji umjesto izraza “vodoravno” rabi izraz **tangencijalno** (usporedno s pijom, neovisno o stvarnom položaju u prostoru), a umjesto izraza “okomito” rabimo izraz **radijalno** (okomito na pijom, neovisno o stvarnom položaju u prostoru). Dakle, *ustrojstvo moždane kore je slojevito (= laminarno = tangencijalno) i stupićasto (= kolumnarno = radijalno = modularno)*.

Brodmann je cijelu moždanu koru podijelio u isocortex i allocortex

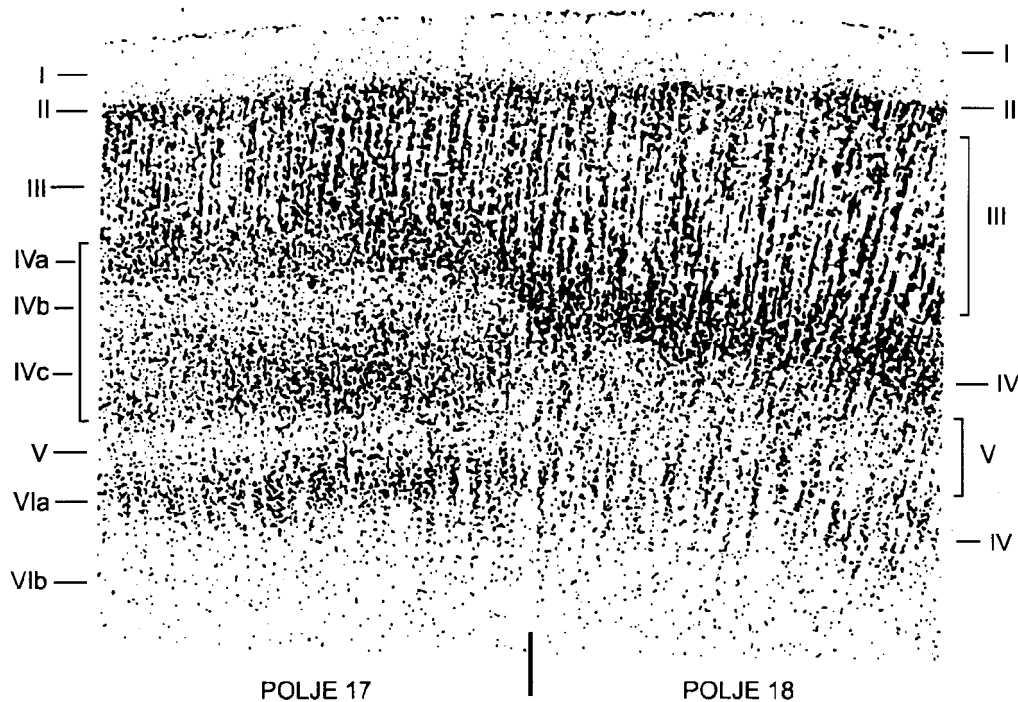
Tijekom fetalnog razvoja, najveći dio moždane kore sisavaca prolazi kroz razvojni stadij u kojem ima 6 temeljnih slojeva (u ljudi je to između 6. i 8. mjeseca trudnoće). Slojevitom građu kore u tom ključnom razvojnom razdoblju Brodmann je opisao kao **temeljni šestoslojni ontogenetski tip moždane kore** (sl. 18-3). Svaki dio odrasle kore koji se razvije od tog temeljnog tipa, razvio se od iste razvojne osnove, pa je to **izogenetski korteks** (*cortex isogeneticus*), tj. *isocortex*. Uobičajen sinonim za izokorteks je *neocortex* (filogenetski nova moždana kora). Manji dio moždane kore nikad ne prođe kroz temeljni šestoslojni ontogenetski stadij, tj. nastaje od drugačije razvojne osnove; stoga je to **alogenetski korteks** (*cortex allogeneticus*), tj. *allocortex*.

Od temeljnog šestoslojnog tipa razvijaju se homotipni i heterotipni izokorteksi

Od temeljnog šestoslojnog tipa mogu se razviti dvije vrste izokorteksa. Kad šest slojeva ostaje i u odraslom mozgu, pa je odrasli korteks i istog porijekla i istog tipa, to je **homotipni izokorteks** (*isocortex homotypicus*). Takav je najveći dio ljudske moždane kore, a posebice kora asocijacijskih područja. Kad se početni šestoslojni tip naknadno (sekundarno) promijeni, u smislu da se broj slojeva ili smanji ili poveća, pa je odrasli korteks istog porijekla ali različitog tipa, to je **heterotipni izokorteks** (*isocortex heterotypicus*).



Slika 18-1. Brodmannova citoarhitektonska mapa kore velikog mozga čovjeka. Pojedina područja i polja upoznavat ćete postupno, kroz sljedeća poglavlja; za pregledni prikaz svih polja i područja vidi Dodatni okvir 18-1.



Slika 18-2. Brodmannov crtež Nissl preparata primarne i sekundarne vidne moždane kore. Primarna vidna kora (lijevo – polje 17) ima IV. sloj podijeljen u tri podsloja (IVa, IVb, IVc), dok sekundarna vidna kora (desno – polje 18) ima nepodijeljen IV. sloj. Mjesto na kojem se IV. sloj polja 18 »rascijepi« u podslojeve polja 17 označuje citoarhitektonsku granicu ta dva polja (to je ujedno najjasniji i najpoznatiji primjer granice dva citoarhitektonska polja moždane kore!). Uočite da su oba polja šestoslojni izokorteks, no polje 18 je homotipni izokorteks, a polje 17 je heterotipni (hipergranularni, koniokortikalni) izokorteks. Prema Brodmann (1909).

Odrasli homotipni izokorteks ima 6 slojeva

Sve tri klasične neurohistološke metode (sl. 18-4) prikazuju isti temeljni plan građe homotipnog izokorteksa: u toj vrsti moždane kore, tijela neurona su raspoređena u 6 slojeva koje brojimo od pjalne površine prema bijeloj tvari:

- I. *Lamina molecularis*
- II. *Lamina granularis externa*
- III. *Lamina pyramidalis externa*
- IV. *Lamina granularis interna*
- V. *Lamina pyramidalis interna*
- VI. *Lamina multiformis*.

Na citoarhitektonskom preparatu, tijela neurona mogu biti **trokutasta** ili **piramidna**, **zrnata** te **vretenasta** (sl. 18-4), a po veličini u rasponu od patuljastih do divovskih. Pritom pojedini slojevi imaju karakterističan izgled i staničnu građu. Od zrnatih stanica su uglavnom izgrađeni II. i IV. sloj, a od piramidnih III. i V. sloj. U I. sloju ima vrlo mnogo dendrita i aksona, a vrlo malo stanica (stoga je to "molekularni" sloj), a VI. sloj sadrži raznolike stanice pa je to multiformni sloj. (Većina stanica VI. sloja su vretenaste, pa mnogi taj sloj opisuju i nazivom *lamina fusiformis*). Svi ti slojevi nemaju samo različitu staničnu građu, nego i različite ulazno-izlazne veze i funkcije.

Odrasli heterotipni izokorteks obuhvaća agranularna i hipergranularna (koniokortikalna) polja

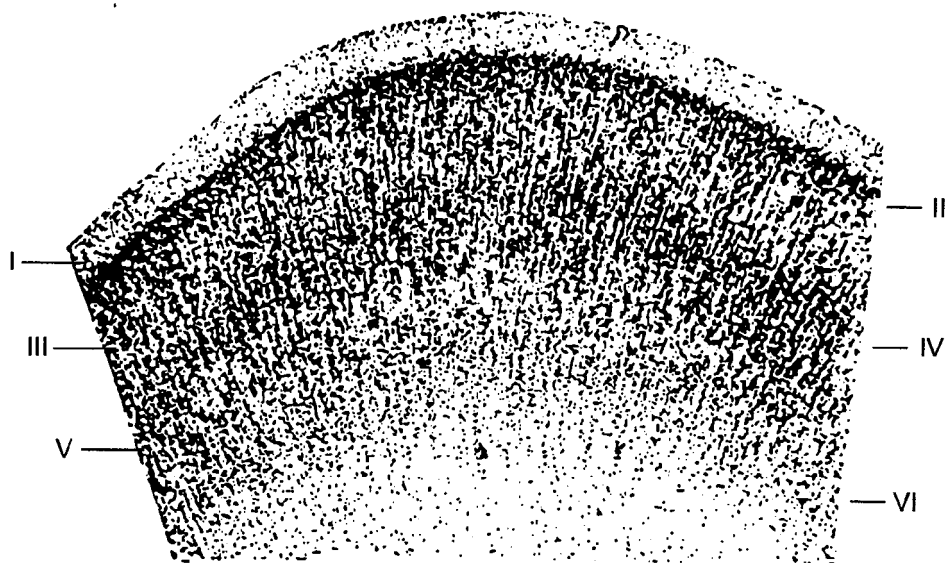
Do naknadnih promjena u heterotipnom izokorteksu uglavnom dolazi u vanjskom i unutarnjem zrnatom sloju. U primarnoj vidnoj moždanoj kori (*area striata*, sl. 18-2), IV. sloj se razdijeli na tri podsloja (IVa, IVb i IVc), pa se broj

slojeva povećava, a u svim slojevima prevladavaju mali neuroni nalik zrcima ljubičaste prašine na niskom povećanju. Stoga je to **hipergranularna** (prekomjerno zrnata) moždana kora, tj. **koniokortex** ("prašinasta" kora). Hipergranularna (koniokortikalna) su **primarna osjetna polja** moždane kore (npr. vidno, slušno, somatosenzibilno). U potkovastom pojasu moždane kore, koji obuhvaća prednji dio inzule (*regio insularis anterior*), precentralnu vijugu (*gyrus praecentralis*) i prednji dio cingularne vijuge (*regio cingularis anterior*), naknadno se izgube II. i IV. sloj. Kako su nestali zrnati slojevi, riječ je o **agranularnoj** moždanoj kori. Glavni primjer agranularne kore je **primarna motorička moždana kora** Brodmannovog polja 4 (*gyrus praecentralis*). Agranularna **inzularna** i **cingularna** polja su dio limbičkog sustava.

Alokorteks se dijeli u dvoslojni paleokorteks, troslojni arhikorteks i obično petoslojni mezokorteks

U podjeli kore na izokorteks i alokorteks, ovaj posljednji je definiran samo kao "sve što nije izokorteks, a jest korteks". Kasnija istraživanja su pokazala da alokorteks obuhvaća tri temeljna tipa moždane kore:

- a) drevnu moždanu koru (*palaeocortex*),
 - b) staru moždanu koru (*archicortex*)
 - c) prijelaznu moždanu koru (*cortex intermedius* = *mesocortex*).
- Pri tom je bitno da paleokorteks i arhikorteks nigdje nisu u izravnom dodiru s izokorteksom, tj. neokorteksom, nego je između njih uvijek umetnuta moždana kora posebne, prijelazne građe – *cortex intermedius*, tj. skraćeno *mesocortex*. I mezokorteks se dijeli u područja koja se izravno naslanjaju na izokorteks (*proisocortex*, tj. proizokortikalni dio



Slika 18-3. Crtež izvornog Brodmannovog preparata (obojenog Nisslovom metodom) »temeljnog šestoslojnog ontogenetskog tipa moždane kore« (područje tjemnog režnja velikog mozga u ljudskog fetusa tijekom 8. mjeseca trudnoće). Uočite tri tamna sloja gusto zbijenih stanica (II, IV, VI) i između njih tri svjetlija sloja (I, III i V). Prema Brodmann (1909).

alokortikalnog mezokorteksa) te na područja koja se izravno naslanjaju na paleokorteks (*peripalaeocortex*) ili na arhikorteks (*periarhikortex*). Ta podjela je važna, jer se pojedine temeljne funkcionalne skupine kortikalnih polja uglavnom preklapaju s arhitektonski definiranim temeljnim tipovima moždane kore.

Neuroni moždane kore su piramidni i nepiramidni

Dvije glavne vrste neokortikalnih neurona su piramidni i nepiramidni

Neokorteks sadrži nekoliko stotina različitih vrsta neurona, no sve ih razvrstavamo u dvije glavne skupine (sl. 18-5 i 18-6):

- piramidni neuroni** su glavni neuroni moždane kore, smješteni poglavito u II., III. i V. sloju. Oni su ekscitacijski (glutamatni), a njihovi aksoni ulaze u bijelu tvar kao projekcijska, asocijacijska i komisurna vlakna.
- nepiramidni neuroni** su **interneuroni**, nazočni u svim slojevima i posebno brojni u IV. sloju. Iako su neki interneuroni ekscitacijski, golemu većinu su inhibicijski i uz neurotransmiter GABA često sintetiziraju i različite neuropeptide. Za razliku od piramidnih neurona, interneuroni imaju kratke aksoni koji se granaju i završavaju lokalno u moždanoj kori.

Nadalje, sve kortikalne neurone dijelimo u one s dendritičkim trnovima (**spinozni neuroni**) i one bez dendritičkih trnova (**aspinozni neuroni**). U pravilu, piramidni neuroni su spinozni, a interneuroni su aspinozni; no, u IV. sloju primarnih osjetnih područja moždane kore postoje i zvjezdasti spinozni interneuroni (engl. spiny stellate cells). Svi spinozni neuroni su ekscitacijski, a svi aspinozni su inhibicijski; samo spinozni neuroni imaju na početnim odsječcima svojih aksona aksoaksonske inhibicijske sinapse (presinaptička inhibicija).

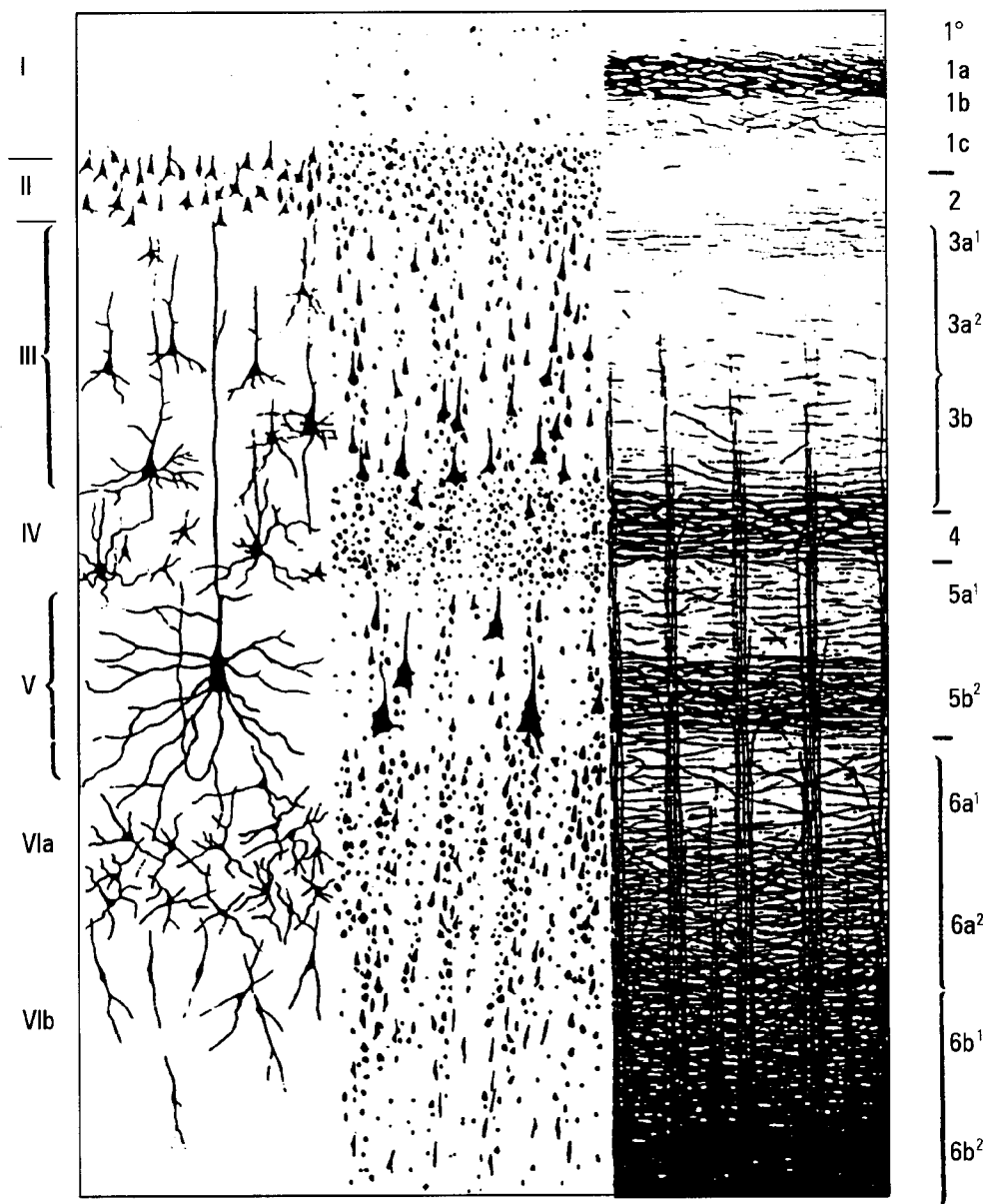
Piramidni neuroni su glavni neuroni moždane kore i mogu biti projekcijski, asocijacijski ili komisurni

Piramidni neuroni čine barem 70% svih kortikalnih neurona, pa su oni glavni neuroni III. i V. sloja u cijelom izokorteksu, a vrlo su brojni u II. sloju (posebice u čeonom režnju) te u VI. sloju. Kako su piramidni neuroni II. sloja vrlo maleni, taj sloj na citoarhitektonskim preparatima zadržava zrnati izgled. Tipični piramidni neuron (sl. 18-7) ima čunjasto tijelo s blijedom jezgrom i crnom točkastom jezgrićom. Od vrha čunja se prema pjalnoj površini uspinje jedan **vršni (apikalni) dendrit**, koji se u I. sloju kistasto razgrana. Od baze čunja odlazi u okolno tkivo nekoliko **bazalnih dendrita**. Svi ti dendriti su pokriveni **dendritičkim trnovima**, na kojima završava 70-96% sinapsi piramidnih neurona; pritom svaki trn ima barem jednu ekscitacijsku (asimetričnu) sinapsu. Apikalni dendriti prolaze kroz nekoliko slojeva na svom putu do I. sloja; stoga različite vrste aferentnih aksona mogu završiti na različitim odsječcima apikalnog dendrita u specifičnom sloju. Štoviše, apikalni dendriti u tom smislu imaju i dodatne specijalizacije: broj spina može biti posebno velik u dijelu apikalnog dendrita koji prolazi kroz određeni sloj, ili se pobočni ogranci od apikalnog dendrita odvajaju samo u specifičnom sloju.

Aksoni piramidnih neurona su dugi i u bijelu tvar ulaze kao **projekcijska, asocijacijska i komisurna vlakna**. Asocijacijska i komisurna vlakna uglavnom su aksoni piramidnih neurona II. i III. sloja, kortikotalamička vlakna su aksoni neurona VI. sloja, a ostala projekcijska vlakna su aksoni piramidnih neurona V. sloja.

Piramidni neuroni su ekscitacijski i njihov neurotransmiter je glutamat

Piramidni neuroni su **ekscitacijski**, njihovi aksoni oblikuju **asimetrične sinapse**, a njihov neurotransmiter je **glutamat** (u nekim piramidnim neuronima ekscitacijski neurotransmiter može biti druga ekscitacijska aminokiselina, aspartat). Aksoni piramidnih neurona daju brojne pobočne



Slika 18-4. Usporedni prikaz građe šest slojeva izokorteksa, prikazanih Golgijevom (lijevo), Nisslovom (sredina) i Weigertovom (desno) metodom. Golgijevom metodom prikazujemo stvarni izgled neurona pojedinih slojeva; na Nisslovoj metodi temelji se citoarhitektonika, a na Weigertovoj metodi mijeloarhitektonika. Kombiniranom primjenom tih metoda doznajemo koliko su neuroni određene vrste brojni u određenom sloju moždane kore, te u kakvom su odnosu prema glavnim snopićima mijeliniziranih aksona. Uočite da se citoarhitektonski slojevi označavaju rimskim, a mijeloarhitektonski arapskim brojevima (no, shema slojevite građe jednaka je u oba pristupa, jer su je u razdoblju od 1901. do 1909. u istom Neurobiološkom institutu u Berlinu razvili *Korbinian Brodmann* i *Oscar Vogt*).

ogranke (kolaterale) još u moždanoj kori (sl. 18-7). Te kolateralne putuju vodoravno kroz određene kortikalne slojeve i na znatne udaljenosti (do nekoliko mm!). Kako su piramidni neuroni ujedno i najbrojniji kortikalni neuroni, te kolaterale su, zajedno sa završecima asocijacijskih i komisurnih vlakana, najveći izvor ekscitacijskih postsinaptičkih potencijala u moždanoj kori. Pritom aksoni piramidnih neurona II. i III. sloja obično daju kolaterale unutar III. i V. sloja i oblikuju značajne vodoravne veze između funkcionalno srodnih radijalnih kolumni (npr. okulo-dominantnih ili orijentacijskih kolumni u primarnoj vidnoj kori). Opsežni sustavi aksonskih kolaterala omogućuju moćne uzajamne ekscitacijske veze različitih

piramidnih neurona unutar istog sloja, odnosno piramidnih neurona dubokih i površnih slojeva.

Nepiramidni neuroni su interneuroni

Nepiramidni neuroni su interneuroni koji (ovisno o kortikalnom polju i području) čine 15-30% svih kortikalnih neurona. Oni imaju kratke aksona što se razgranaju i uspostavljaju sinapse u izravnoj okolini tijela neurona (u istom ili susjednom kortikalnom sloju). Stoga su to neuroni lokalnih neuronskih krugova moždane kore. Gotovo svi interneuroni su **inhibicijski**, ali se vrlo razlikuju po svojem morfološkom fenotipu (sl. 18-6), po funkcijama te po tome



Slika 18-5. Različite vrste piramidnih neurona moždane kore čovjeka. **A.** modificirani piramidno-vretenasti neuron petog sloja inzularne moždane kore; **B.** piramidni neuron s lepezastim bazalnim dendritima iz područja entorinalno-subikularne moždane kore; **C.** modificirani piramidni neuron s »dvokrakim« apikalnim dendritom iz područja subikuluma; **D.** piramidni neuron dubokog sloja entorinalne moždane kore; **E.** divovska Meynertova stanica petog sloja polja 17; **F.** mali piramidni neuron drugog sloja tjemnog izokorteksa; **G.** divovska Betzova stanica petog sloja polja 4. Nacrtno prema Cajal (1911).

koji neuropeptid sintetiziraju uz glavni inhibicijski neurotransmiter (**GABA**).

Neki interneuroni su ekscitacijski

Svega nekoliko vrsta interneurona su ekscitacijski, a vjeruje se da su to zapravo uglavnom **modificirani piramidni neuroni**. To su ekscitacijske spinozne zvjezdane stanice IV. sloja primarnih osjetnih polja moždane kore. Kratki ogranci njihovih aksona uglavnom ekscitiraju druge takve interneurona u IV. sloju, dok dugi uzlazni ili silazni ogranci prave ekscitacijske sinapse uglavnom na dendritičkim spinama piramidnih neurona. Nadalje, na spinama tih zvjezdastih stanica sinaptički završavaju brojni

talamokortikalni aksoni te aksonske kolaterale brojnih piramidnih neurona. Vjeruje se da ti ekscitacijski interneuroni imaju ključnu ulogu u radijalnom (intrakolumnarnom) širenju ekscitacijskih informacija (izazvanih aktivnošću talamokortikalnog sustava i uzlaznih osjetnih putova) kroz moždanu koru. Dakle, talamokortikalni aksoni (kao završni dio osjetnih putova) informacije prenose na ekscitacijske interneurone IV. sloja, a oni potom svojim aksonskim kolateralama ekscitiraju piramidne asocijacijsko-komisurne neurone smještene u istoj radijalnoj kolumni iznad njih (u II. i III. sloju) te piramidne projekcijske neurone ispod njih (u V. i VI. sloju).



Slika 18-6. Različite vrste interneurona u moždanoj kori čovjeka. **A.** divovski interneuron iz moždane kore polja 22 (gornja sljepoočna vijuga); **B i G.** mali interneuroni četvrtog sloja s uzlaznim aksonom; **C.** interneuron s dugim vodoravnim aksonskim kolateralama; **D.** mali interneuron četvrtog sloja sa silaznim aksonom; **E.** vretenasti (bipolarni) interneuron s uzlaznim aksonom; **F.** interneuron s aksonom što se grana jedino u četvrtom kortikalnom sloju; **H.** krupni zvjezdasti neuron četvrtog sloja izokorteksa; **I.** interneuron četvrtog sloja vidne moždane kore, čiji se uzlazni akson grana u trećem i drugom sloju; **J.** mali »double bouquet« interneuron iz trećeg izokortikalnog sloja; **K.** bipolarni »double bouquet« interneuron. Nacrano prema Cajal (1911).

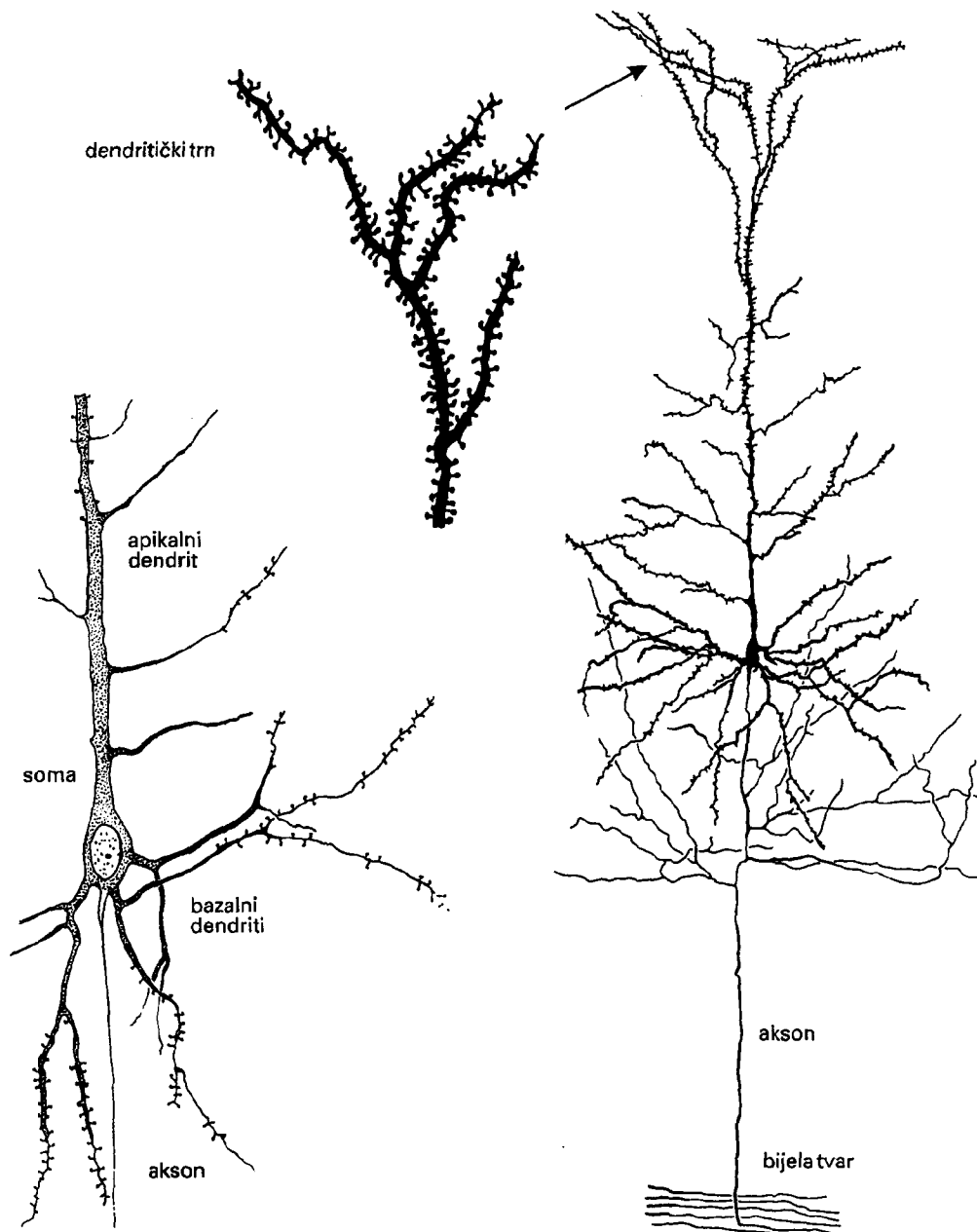
Većina interneurona su inhibicijski, njihov glavni neurotransmiter je GABA, a sintetiziraju i različite neuropeptide

Svi ostali interneuroni imaju vrlo raznolike morfološke fenotipove, ali i sljedeća zajednička obilježja:

- 1) nisu piramidni,
- 2) nemaju dendritičke trnove,
- 3) njihovi aksoni se granaju isključivo lokalno i prave simetrične sinapse,
- 4) njihov glavni neurotransmiter je GABA,
- 5) aksosomatske sinapse na njihovim somama mogu biti i asimetrične i simetrične (naime, na svim spinoznim neuronima su takve sinapse isključivo simetrične i inhibicijske).

Oko 25% tih interneurona uz GABA još sintetizira i neki neuropeptid: tvar P, kolekistokinin (CCK), neuropeptid Y (NPY), vazoaktivni intestinalni polipeptid (VIP), somatostatin (SRIF), činitelj otpuštanja kortikotropina (CRF). Stoga na temelju nazočnog neuropeptida nepiramidne inhibicijske interneurone razvrstavamo u zasebne skupine. Slično tome ih možemo razvrstati i na temelju nazočnosti tri važna proteina koji služe kao unutarstanični puferi za slobodne citosolne ione kalcija – parvalbumina (PV), kalbindina (CB) i kalretinina (CR).

Aferentni sustavi vlakana moždane kore su ili ekscitacijski ili modulacijski, a dijelimo ih u tri velike skupine



Slika 18-7. Temeljni dijelovi tipičnog piramidnog neurona (lijevo) moždane kore čovjeka su: soma ispunjena svijetlom mješurastom jezgrom u kojoj je jezgrića tamna točka, vršni (apikalni dendrit) prekriven dendritičkim trnovima, što se razgrana u završni čuperak smješten u molekularnom sloju (sredina i desno gore), bazalni dendriti što se lepezasto šire od some (desno), te dugi akson što još u području moždane kore daje nekoliko kolaterala (desno), a potom ulazi u sastav bijele tvari moždane polutke (desno dolje). Nacrtao, uz manje izmjene, prema Cajal (1911).

Svaki dio moždane kore prima brojna aferentna vlakna iz različitih izvora, a ta vlakna dijelimo u tri velike skupine (sl. 18-9):

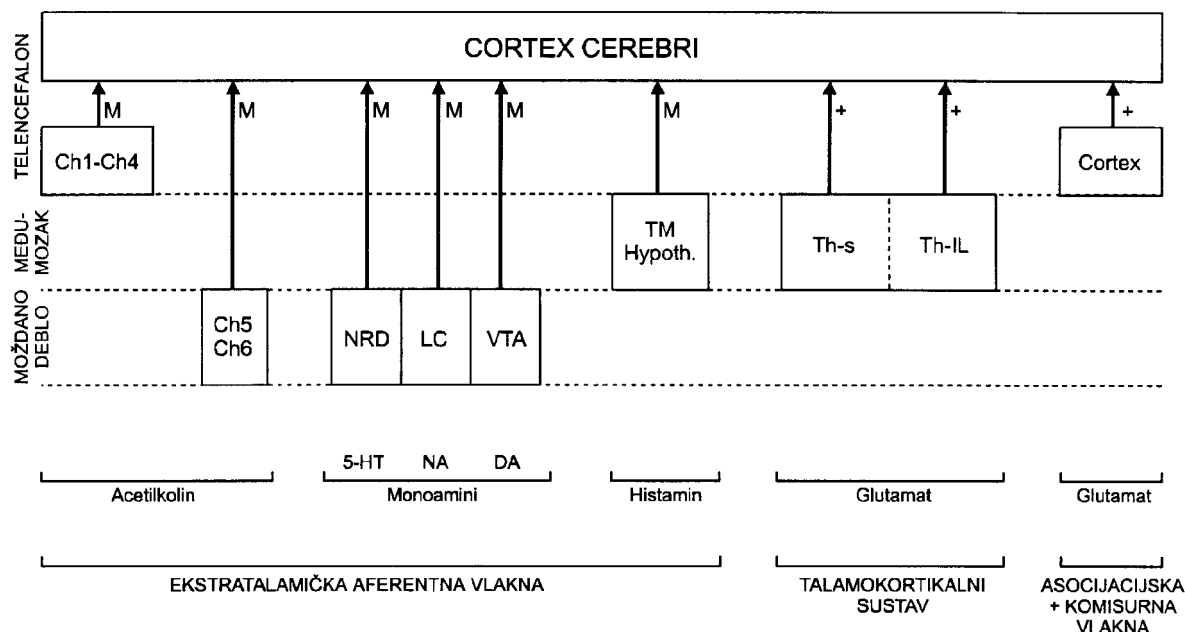
1. **Kortiko-kortikalna aferentna vlakna:** to su asocijacijski i komisurni aksoni piramidnih neurona smještenih u drugim područjima moždane kore;
2. Aferentna vlakna **talamokortikalnog sustava:** to su aksoni neurona specifičnih, nespecifičnih i asocijacijskih jezgara talamusa;
3. **Ekstratalamička aferentna vlakna:** to su aksoni acetilkolinških neurona mediobazalnog telencefalona i moždanog debla, histaminskih neurona hipotalamusa te

noradrenalinskih, dopaminskih i serotoninskih neurona moždanog debla.

Talamokortikalni i kortikokortikalni aksoni su *ekscitacijski*, a acetilkolinški, histaminski i monoaminski aksoni su *modulacijski* (sl. 18-9).

Svaki sloj moždane kore ima specifične ulazne (aferentne) i izlazne (eferentne) neuronske veze

Ovisno o polju i području moždane kore, kortikokortikalna asocijacijska i komisurna vlakna mogu završiti u gotovo svim slojevima moždane kore. No, glavno područje njihovog završetka su slojevi iz kojih i polaze – **II. i III.**



Slika 18-9. Tri velika sustava aferentnih vlakana inerviraju moždanu koru: 1) **ekstratalamička aferentna vlakna** su acetilkolin-ska iz mediobazalnog telencefalona (Ch1-Ch4) i moždanog debla (Ch5 i Ch6), monoaminska (NRD = *nucleus raphes dorsalis* – serotonin; LC = *locus coeruleus* – noradrenalin; VTA = ventralna tegmentalna areja – dopamin;) iz moždanog debla i histaminska iz tuberomamilarnog područja hipotalamusa (TM Hypoth.). 2) **talamokortikalni sustav** obuhvaća projekcije specifičnih (Th-S) i nespecifičnih, tj. intralaminarnih (Th-IL) jezgara talamusa; 3) **kortikokortikalni sustav** čine asocijacijska i komisurna vlakna moždane kore. Glutamatni talamokortikalni i kortikokortikalni aksoni su ekscitacijski (+), dok su acetilkolinški, monoaminski i histaminski aksoni modulacijski (M). Za pojedinosti, vidi 17. i posebice 19. poglavlje.

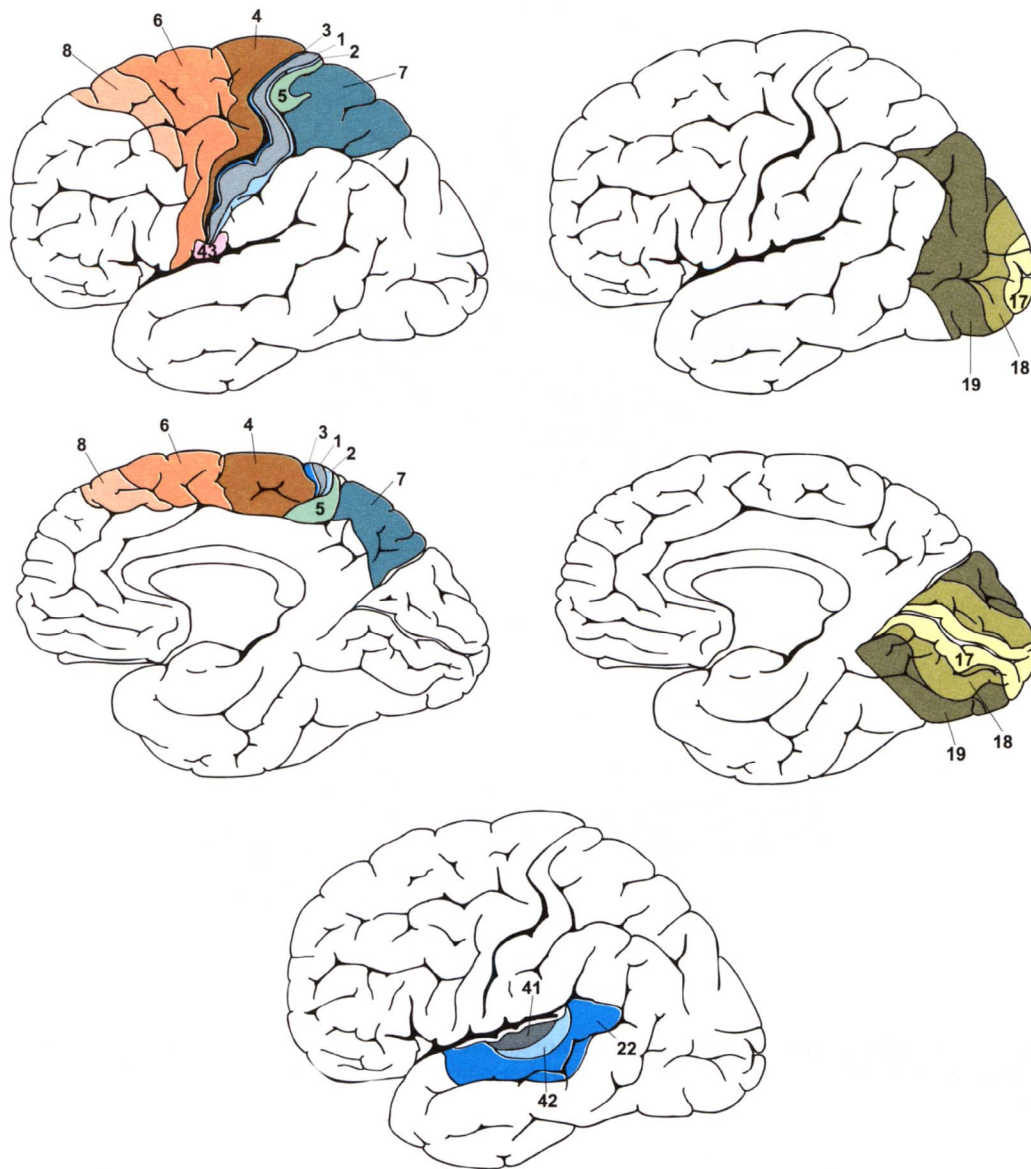
sloj. Stoga su to **asocijacijsko-komisurni slojevi** moždane kore. Ekscitacijska kortikokortikalna vlakna završavaju kao asimetrične (i pretežito aksospinozne) sinapse na apikalnim i bazalnim dendritima drugih piramidnih neurona. U ciljnom sloju ta vlakna završavaju kao okomiti stupići aksona, široki 300-700 μm . Pritom asocijacijska i komisurna vlakna završavaju u izmjeničnim (interdigitirajućim) stupićima podjednake širine. I piramidni neuroni od kojih ti aksoni polaze raspoređeni su u slične stupiće unutar II. i III. sloja. To pokazuje da su radijalni kolumnarni moduli nazočni i u primarnim i u asocijacijskim kortikalnim poljima, tj. da je riječ o općem obilježju ustrojstva moždane kore. U majmuna i čovjeka kortikokortikalne veze predstavljaju najopsežniji i najmoćniji sustav aksona u mozgu. Te složene veze oblikuju golem sustav usporedno raspodijeljenih neuronskih mreža kroz cijelu moždanu koru i smatramo ih ključnim za odvijanje najviših psihičkih funkcija kao što su mišljenje, pamćenje, učenje i govor.

Talamokortikalni aksoni u primarnim osjetnim poljima moždane kore završavaju uglavnom u **IV. sloju** te u najdubljem dijelu III. sloja. U drugim područjima moždane kore ti aksoni (posebice kad polaze iz nespecifičnih intralaminarnih jezgara talamusa) završavaju obilno i u I. sloju ili u VI. sloju i dubokom dijelu V. sloja. Talamokortikalni aksoni su ekscitacijski (glutamatni), pa također oblikuju asimetrične sinapse na spinama i deblima apikalnih i bazalnih dendrita piramidnih neurona. Naime, bazalni dendriti piramidnih neurona III. sloja se obilno granaju u IV. sloju, a kroz taj sloj prolaze i apikalni dendriti piramidnih neurona V. sloja. Naravno, talamokortikalni aksoni prave sinapse i na interneuronima IV. sloja.

Radijalni stupići (kolumne) su temeljne strukturno-funkcionalne jedinice (moduli) moždane kore

U somatosenzibilnoj i vidnoj moždanoj kori, svi neuroni smješteni unutar stupića sive tvari što se proteže od pije do bijele tvari imaju srodna funkcionalna svojstva (reagiraju na istu vrstu osjetnog podražaja), a neuroni susjednog takvog stupića imaju drugačija svojstva (reagiraju na drugu vrstu osjetnog podražaja). Takva **kolumnarna organizacija** prvo je opisana fiziološkim i anatomskim metodama u primarnim osjetnim kortikalnim poljima mačke i majmuna, a najslavniji i najbolje proučen primjer takve modularne organizacije moždane kore su **okulo-dominantne i orijentacijske kolumne** primarne vidne moždane kore majmuna. Danas znamo da takvi strukturno-funkcionalni moduli postoje u svim dijelovima moždane kore te da često nije riječ o jednostavnim stupićima aksona ili neurona, nego o složenijim prugama (a ponekad i otočićima) neurona ili aksona.

Svako kortikalno polje ima specifičnu arhitektonsku građu i specifičnu funkciju, a isto tako ima i jedinstven skup ulazno-izlaznih neuronskih veza: prima projekcije iz točno određenih područja talamusa i drugih kortikalnih polja, a eferentna vlakna šalje u točno određene ciljne strukture. Čini se da su arhitektonske i funkcionalne razlike kortikalnih polja odraz odabirnog grupiranja određenih temeljnih jedinica kortikalnog ustrojstva (temeljnih neuralnih modula) u pojedinačnim poljima, te da *moduli imaju specifično definirane ulazne i izlazne neuronske veze*. Time glavni problem u spoznavanju funkcije moždane kore postaje otkrivanje unutarne strukturne i funkcionalne organizacije neokortikalnog modula i njegovih ulazno-izlaznih veza. Kortikalna polja su izgrađena od niza **ponavljanih neuronskih krugova (modula)** koji se u različitim poljima



Slika 18-11. Primarna osjetno-motorička i unimodalna asocijacijska polja moždane kore. Polje 4 je primarno motoričko polje, a polja 6 i 8 su unimodalna asocijacijska motorička polja. Polja 3,1,2 oblikuju primarno somatosenzibilno polje, a polja 5 i 7 unimodalno asocijacijsko somatosenzibilno područje. Polje 17 je primarno vidno polje, a polja 18 i 19 su unimodalna asocijacijska vidna polja. Polja 41 i 42 oblikuju primarno slušno područje, a polje 22 je unimodalno asocijacijsko slušno polje (»Wernickeovo polje = slušni govorni centar«).

razlikuju po broju stanica, vrsti unutarnjih veza i načinu "obrade informacija", ali su unutar jednog polja (ili skupa srodnih polja) svi ti moduli načelno slični. Takva temeljna modularna jedinica moždane kore se naziva minikolumnom. **Minikolumna** je radijalno usmjeren skup stanica koje su obilno povezane duž radijalne osi stupića/modula, ali su slabije povezane u tangencijalnom smjeru (sa susjednim takvim stupićima/modulima). Duge tangencijalne intrakortikalne veze (kolaterale aksona piramidnih neurona) povezuju susjedne minikolumnne u veće jedinice za obradu informacija - **makrokolumnne**. Najpoznatiji primjer takve makrokolumnne je **hiperkolumna** u primarnoj vidnoj moždanoj kori. Drugi uobičajen naziv za najmanju skupinu neurona (modul) što je u stanju izvesti temeljni zadatak u obradi informacija u određenom kortikalnom polju je "viša integracijska jedinica". Naravno, načelo modularnog ustrojstva nije samo obilježje moždane kore, nego je to

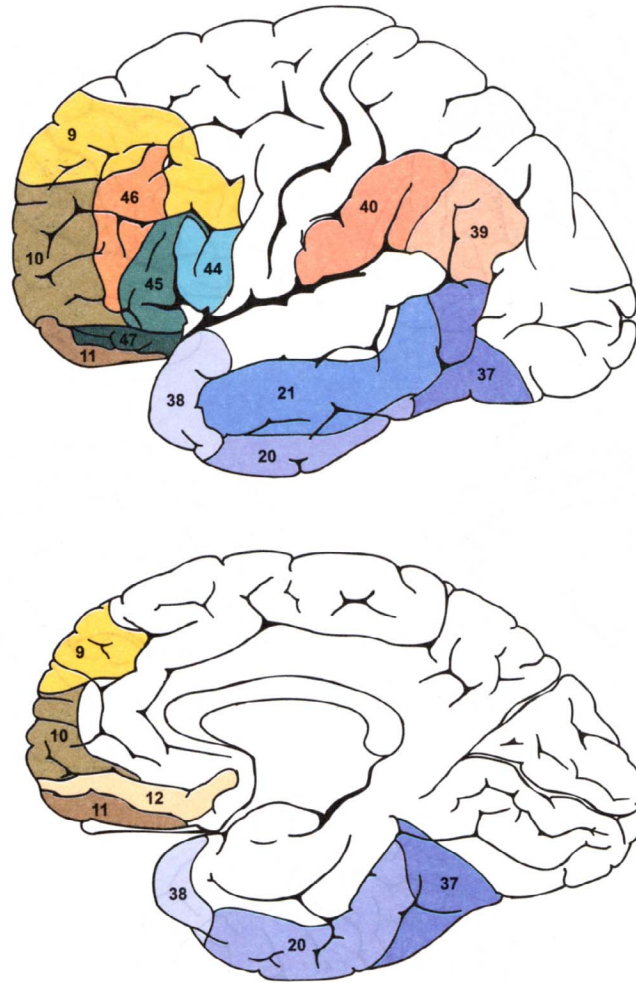
temeljno obilježje ustrojstva svih područja sive tvari središnjeg živčanog sustava.

Četiri temeljna citoarhitektonska tipa moždane kore mogu se povezati s pet funkcionalnih skupina kortikalnih polja

Četiri temeljna citoarhitektonska tipa moždane kore su palaeocortex, archicortex, mesocortex i isocortex

Paleokorteks ima svega 2 sloja, a glavni primjeri tog tipa moždane kore su: *substantia perforata anterior*, *cortex periamygdaloidens* i *cortex praepyriiformis*.

Arhikorteks ima 3 sloja, a glavni primjer tog tipa moždane kore je retrokomisurni hipokampus (*cornu Ammonis + fascia dentata*).



Slika 18-12. Heteromodalna asocijacijska polja moždane kore smještena su u prefrontalnom korteksu (polja 9, 10, 11, 44, 45, 47, 46), donjem tjemenom režnjiću (39, 40), tjemeno-sljepoočno-zatiljnom spoju (37) i donjoj površini (21, 20) i polu (38) sljepoočnog režnja.

Mezokorteks obično ima 5 slojeva, a glavni primjeri tog tipa moždane kore su polje 28 (*area entorhinalis*) i dijelovi cingularne vijuge.

Sve tipove alokorteksa (paleo-, arhi- i mezokorteks) uglavnom ubrajamo u strukture limbičkog sustava, a u funkcionalnom pogledu odgovaraju limbičkim i paralimbičkim poljima moždane kore. Izokorteks (= neokorteks) ima 6 slojeva, a u ljudskom mozgu predstavlja gotovo 90% ukupne moždane kore.

Pet funkcionalnih skupina kortikalnih polja su: primarna osjetno-motorička, unimodalna i heteromodalna asocijacijska, te limbička i paralimbička polja

Golemu složenost kortikokortikalnih veza pogodno je analizirati kao skup “okomitih” i “vodoravnih” veza između funkcionalnih skupina kortikalnih polja. Vodoravne veze povezuju kortikalna polja iste funkcionalne skupine, a okomite veze povezuju kortikalna polja različitih funkcionalnih skupina. Ključno je zapažanje da se pojedine funkcionalne skupine kortikalnih polja uglavnom poklapaju s temeljnim citoarhitektonskim tipovima moždane kore. Pet temeljnih funkcionalnih skupina kortikalnih polja su:

- 1) primarna osjetna i motorička polja (sl. 18-11),
- 2) unimodalna asocijacijska polja (sl. 18-11),
- 3) heteromodalna asocijacijska polja (sl. 18-12),

- 4) limbička polja (sl. 18-13) i
- 5) paralimbička polja (sl. 18-13).

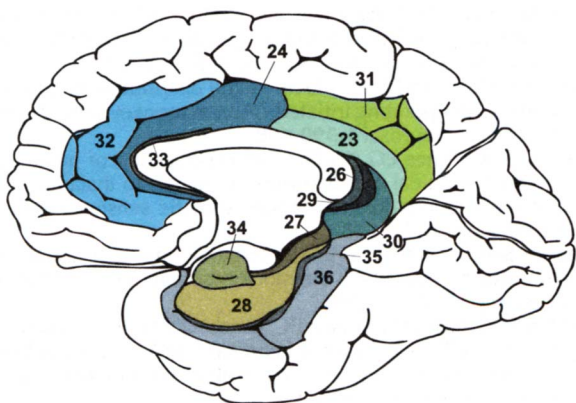
Primarna osjetna i motorička polja su dijelovi heterotipnog izokorteksa. To su **agranularno motoričko polje 4** te **hipergranularna (koniokortikalna) primarna polja vidnog (polje 17)**, slušnog (**polja 41 i 42**) i somatosenzibilnog sustava (**polja 3, 1 i 2**). Njušna i okusna kortikalna polja nisu u toj skupini, jer su ona dio limbičkih i paralimbičkih područja. **Premotoričko polje 6** također obično ubrajamo u ovu skupinu (jer je i to heterotipni izokorteks), iako je to zapravo unimodalno asocijacijsko motoričko polje.

Izokortikalna asocijacijska područja moždane kore su dio homotipnog izokorteksa, a dijelimo ih u dvije skupine:

- a) **Unimodalna asocijacijska polja.** To su vidna, slušna i somatosenzibilna asocijacijska polja, čiji neuroni odgovaraju samo na osjetne podražaje odgovarajućeg modaliteta (stoga naziv “unimodalna”), a glavne aferentne kortikokortikalne veze ta polja dobivaju ili iz odgovarajućih primarnih osjetnih polja (okomite veze) ili iz drugih unimodalnih polja za istu vrstu osjeta (vodoravne veze). Unimodalno slušno polje 22 je u području gornjeg sljepoočnog žlijeba. Unimodalna somatosenzibilna polja 5 i 7 zauzimaju gornji tjemeni režnjić. Unimodalna vidna polja su dio zatiljnog režnja (polja 18 i 19), sljepoočnog režnja (inferotemporalna

polja 20 i 21) te spojnog područja zatiljnog, tjemenog i sljepoočnog režnja (polje 37).

- b) **Heteromodalna asocijacijska polja.** Ta polja primaju aferentne veze iz nekoliko različitih unimodalnih asocijacijskih polja, a njihovi neuroni reagiraju na različite osjetilne podražaje. Stoga su za njih česti i ovi nazivi: polimodalna, supramodalna ili multimodalna polja; polisenzorička polja; “zone prepoivanja/preklapanja” (misli se: preklapanja različitih osjetnih modaliteta). Heteromodalna asocijacijska polja su polja 9-12 i 46 u prefrontalnom asocijacijskom korteksu (posebice dorzolateralni prefrontalni i prednji orbitofrontalni korteks) te polja 39 i 40 u donjem tjemenom režnjiću (= *gyrus supramarginalis* + *gyrus angularis*).



Slika 18-13. Limbička i paraličbička polja moždane kore smještene su u području cingularne i parahipokampalne vijuge, retrosplenijalnog područja i hipokampalne formacije. Za pojedinosti (uz Brodmannovu mapu) vidi tekst i Dodatni okvir 18-1.

Napokon, kortikalna polja limbičkog sustava dijelimo u limbička i paraličbička polja. Limbička polja obuhvaćaju **dvoslojni paleokorteks** (*cortex praepyriiformis* + *cortex periamygdaloidens*) i **troslojni arhikorteks** (*hippocampus retrocommisuralis*), a njima (zbog tijesne funkcionalne povezanosti) uobičajeno pridružujemo i supkortikalne strukture **mediobazalnog telencefalona** i **amigdala**. Limbička polja su zapravo dijelovi unutarnjeg prstena limbičkog režnja kojem su pridruženi mediobazalni telencefalon, rhinencefalon i amigdala. Paraličbička polja obuhvaćaju mesocortex (*peripalaeocortex* + *periarchicortex* + *proisocortex*) te neka izokortikalna asocijacijska područja: kaudalni orbitofrontalni korteks, inzula i temporalni pol. S funkcionalnog gledišta, paraličbička polja je pogodno podijeliti u 5 skupina:

- kaudalni orbitofrontalni korteks,
- inzula (s primarnim okusnim i viscerosenzibilnim kortikalnim poljem),
- temporalni pol (polje 38),
- gyrus parahippocampalis*: *cortex entorhinalis* (polje 28) + *cortex perirhinalis* (polja 35 i 36) + *praesubiculum* i *parasubiculum* (polje 27) (sl. 18-13),
- gyrus cinguli* (i susjedni izokorteks): *area subcallosa* + polja 23, 24, 31 i 32 + *cortex retrosplenialis* (polja 26, 29 i 30) (sl. 18-13).

Paraličbička polja zapravo su vanjski prsten limbičkog režnja, kojem su pridodani neki dijelovi izokorteksa. Orbitofrontalna kora, inzula i temporalni pol okružuju

paleokortikalna limbička polja (*cortex praepyriiformis* i *substantia perforata anterior*), dok su paraličbička polja cingularne i parahipokampalne vijuge smještene uz arhikortikalni hipokampus.

Primarna osjetno-motorička i unimodalna asocijacijska polja izravno upravljaju djelovanjem organizma u okolnom svijetu

Primarna osjetna i motorička polja su vezana uz djelovanje osjetilnih organa i receptora te skeletnih mišića. Stoga ta polja omogućuju svjesno opažanje (percepciju), voljne pokrete i nadziranje refleksnih i automatskih vidova motorike. Unimodalna asocijacijska osjetna polja uključena su u složenu analizu odgovarajućih osjetnih informacija i tijesno su povezana s primarnim osjetnim poljima. Unimodalna asocijacijska motorička polja (premotorička polja MII i SMA, frontalno polje za očne pokrete FEF) uključena su u programiranje voljnih pokreta tijela, udova i očiju i također tijesno povezana s primarnim motoričkim poljem 4.

Limbička polja i hipotalamus izravno upravljaju održavanjem homeostaze

Limbička polja su dio moždane kore najtijesnije povezan s hipotalamusom. Hipotalamus nadzire autonomni živčani sustav i (preko hipofize) endokrini sustav, a ima ključnu ulogu u održavanju homeostaze, cirkadijanih bioritмова i upravljanju instinktivnim i nagonim oblicima ponašanja što su usmjereni na razmnožavanje i preživljavanje jedinke i vrste. Stoga limbička polja moždane kore imaju važnu ulogu u četiri velike skupine fizioloških funkcija i oblika ponašanja:

- višem nadzoru nad endokrinim i autonomnim sustavom (upravljanje hormonskom ravnotežom i tonusom simpatičkog i parasimpatičkog sustava),
- modulaciji nagona i motivacijskih stanja,
- doživljavanju i izražavanju emocija (“afektivno bojanje osobnog iskustva”),
- učenju i pamćenju.

Heteromodalna asocijacijska i paraličbička polja usklađuju unutarnja stanja organizma s realnostima vanjskog svijeta

Paraličbička i heteromodalna asocijacijska polja moždane kore svojevrsni su most što povezuje limbička polja s jedne strane s primarnim osjetno-motoričkim i unimodalnim asocijacijskim poljima s druge strane. Drugim riječima, paraličbička i heteromodalna polja povezuju i usklađuju unutarnja stanja i potrebe organizma s njegovim djelovanjem u okolnom svijetu. Ta polja su sjedište dvije vrste moždanih funkcija:

- najsloženijih vidova asocijacijske obrade osjetnih informacija,
- integracije osjetnih informacija s nagonima, emocijama, motivacijskim stanjima i drugim mentalnim sadržajima svijesti.