

Dodir, pritisak i kinestezija: sustav dorzalnih kolumni

Mehaničko podraživanje kože uzrokuje različite oblike svjesnog osjeta, a mehanoreceptore razvrstavamo na temelju njihove sposobnosti da signaliziraju brzinu, jačinu i usmjerenost podražaja

Mehaničko podraživanje kože uzrokuje različite oblike svjesnog osjeta od blagog škakljanja do neizdrživo bolnog pritiska. Primjereni podražaj za osjet dodira ili pritiska je *mehanička deformacija kože*, tj. promjena oblika dijela kože ili razlika tlakova u dva susjedna dijela kože. ravnomjerno raspodijeljen tlak ili kontinuirane gradacije tlaka ne uzrokuju deformacije kože, pa stoga nisu primjereni mehanički podražaj. Zamislite da vam je pola prsta uronjeno u posudu s tekućom živom. U dubini tekućine tlak je veći nego na površini. No, i od površine žive u dubinu i od površine žive nagore (kroz okolni zrak) postoji kontinuirani gradijent jednoličnog tlaka. Stoga pritisak osjećamo jedino na granici (diskontinuitetu) zraka i žive. Upravo je taj diskontinuitet primjereni podražaj. Općenito, za organizam su bitni podražaji diskontinuiteti, a ne njihove kontinuirane gradacije.

Koja su obilježja podražaja bitna za percepciju?

Razmotrimo to na jednostavnom primjeru, koji odgovara načinu testiranja kožnog osjeta u psihofizičkom laboratoriju. Tanki metalni štapić, zaobljenog i glatkog vrha (šiljati bi

izazvao bol, a hrapavi bi podražio nekoliko točki kože istodobno!), okomito se utiskuje u kožu određenom brzinom, u novom položaju ostaje neko vrijeme, a potom se istom putanjom vraća u početni položaj. Pod takvim uvjetima, razlikujemo tri skupine parametara za definiranje podražaja:

- 1) **Parametre okomite dimenzije**, tj. one što djeluju u smjeru okomitom na ravninu kože, a to su: a) stupanj udubljenosti kože, tj. *stupanj tlaka* (pritiska) u danom trenutku i b) *usmjerenost* (udubljivanje kože ili vraćanje u početni položaj) i *brzina promjene* tlaka. Tlak je sila po jedinici površine, pa je intenzitet podražaja (tlak kojim stimulator pritišće kožu) složena funkcija sljedećih varijabli: točke podraživanja, stupnja udubljenosti kože, trajanja podražaja, te usmjerenosti i brzine promjene tlaka.
- 2) **Parametre vodoravne dimenzije**, tj. one što djeluju u smjeru usporednom s receptornom površinom kože. To su: a) položaj stimulatora na površini kože, b) veličina i konfiguracija dodirne površine stimulatora (određuje površinu i oblik udubljenog dijela kože), c) obris udubljenog dijela kože (određen zakrivljenošću dodirne površine stimulatora).
- 3) **Vremenske parametre**, koji određuju trajanje i obrazac bilo kojih fluktuacija podražaja.

Tablica 24-1. Vrste i svojstva kožnih i potkožnih mehanoreceptora.

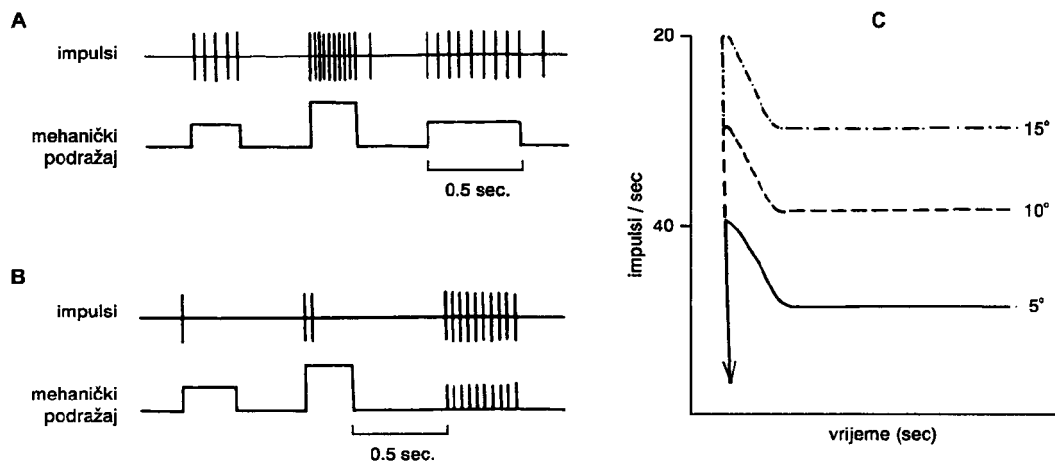
Fiziološka vrsta	Histološka vrsta	Primjereni podražaj	Vrsta kože	Pridruženi osjet
Brzoadaptirajući (RA) kožni receptori				
PC	Pacinijevo tjelešće	100-400 Hz	dlakava i bezdlaka	dodir, vibracija
Brzoadaptirajući (RA) potkožni receptori				
RA	Meissnerovo tjelešće	10-80 Hz	bezdlaka	dodir, podrhtavanje
RA-D	folikularni	povijanje dlake	dlakava	dodir
RA-G	folikularni	povijanje dlake	dlakava	dodir
RA-T	folikularni	povijanje dlake	dlakava	dodir
RA-F	folikularni	povijanje skupa dlaka	dlakava	dodir
Sporoadaptirajući (SA) potkožni receptori				
SA-II		trajni pritisak	dlakava i bezdlaka	pritisak
Sporoadaptirajući (SA) kožni receptori				
SA-I	Merkelova pločica	trajni pritisak	dlakava i bezdlaka	pritisak

Većinu kožnih mehanoreceptora možemo svrstati u jednu od 8 skupina navedenih u tablici 24-1.

Tonički mehanoreceptori reagiraju na trajno udubljivanje kože (u okomitom smjeru) ili pomicanje kože (istezanje u vodoravnom smjeru) ili dlaka (povijanje). Ti su receptori aktivni dokle god je koža (ili dlaka) u novom položaju (udubljena ili istegnuta koža, povijena dlaka). Tonički mehanoreceptori reagiraju i na pomicanje kože i na brzinu tog pomicanja. Pritom bolje reagiraju na pomake od mirujućeg položaja (udubljivanje, istežanje) nego na pomake natrag prema mirujućem položaju. Drugim riječima, tonički mehanoreceptori su osjetljivi na usmjerenost podražaja.

Fazni mehanoreceptori reagiraju samo na promjenu položaja kože (ili dlake), ali ne i na novonastalo stanje (dok kožu udubljujemo ili istežemo, fazni mehanoreceptori su pojačano aktivni, no kad koža neko vrijeme ostaje postojano udubljena ili istegnuta, ti receptori prestanu reagirati). Nadalje, fazni mehanoreceptori nisu osjetljivi na usmjerenost podražaja i podjednako dobro odgovaraju i na pomake od mirujućeg položaja i na pomake kože (ili dlake) natrag prema mirujućem položaju. Pored toga, fazni receptori mnogo su osjetljiviji na visokofrekventne (vibracijske) podražaje.

Ukratko, mehanoreceptore razvrstavamo na temelju njihove sposobnosti da signaliziraju brzinu, intenzitet i usmjerenost mehaničkog podražaja kože, dlake ili potkožnog tkiva.



Slika 24-1. Brzoadaptirajući (RA) i sporoadaptirajući (SA) kožni mehanoreceptori. **A)** SA-I receptor (Merkelova pločica) kodira informacije o trajanju i intenzitetu podražaja. **B)** Potkožni RA-receptor (Pacinijevo tjelešće) ili kožni RA-receptor folikula dlake kodiraju informacije o točnom mjestu dodira ili o vibraciji. **C)** Zglobni mehanoreceptor, što s mišićnim, tetivnim i kožnim mehanoreceptorima omogućuje kinesteziju. Okomita strelica označuje pokret zgloba za naznačeni kut pod kojim onda ud neko vrijeme ostaje. Uočite da na svaki takav pomak receptor isprva fazno reagira pojačanom aktivnošću, no potom se učestalost odašiljanja akcijskih potencijala smanji na neku postojanu razinu, što je sukladna kutu pomaka u zglobu.

Četiri glavne vrste mehanoreceptora u koži dlanova i prstiju omogućuju osjet dodira, pritiska i vibracije

Kožni mehanoreceptori mogu biti **slobodni živčani završeci** (mehanoreceptivna A δ vlakna) ili **učahureni završeci** (Pacinijeva, Meissnerova, Krauseova i Ruffinijeva tjelešca). Treću skupinu čine receptori što nisu stvarno učahureni, ali su svejedno vezani uz posebne tvorbe. To su **receptori oko folikula dlake** te **Merkelove pločice** (nakupine posebnih epiteloidnih Merkelovih stanica). Mehanoreceptore obično prema njihovom smještaju dijelimo u površinske (**kožne**) te dubinske (**potkožne** – mišićne, tetivne i zglobne). Prema fiziološkim obilježjima dijelimo ih u **brzoadaptirajuće (RA)** i **sporoadaptirajuće (SA)** mehanoreceptore (sl. 24-1). Neki vole SA-receptore nazivati detektorima položaja (engl. position detectors), a RA-receptore detektorima brzine (engl. velocity detectors) i detektorima privremenosti, tj. ubrzanja (engl. transient detectors). Naime, SA-receptori reagiraju samo na pomicanje djelića kože po okomici (udubljivanje kože bez bočnih pomaka, potezanja ili guranja u stranu – stoga detektori položaja), dok RA-receptori reagiraju ili na brzinu pomicanja kože (ali ne i na sam pomak – kad se pomak dovrši, receptor prestaje biti aktivan!) ili pak na ubrzanje pomicanja, tj. na trzaj djelića kože. Zbog jednostavnosti, u daljnjem tekstu govorimo o SA i RA mehanoreceptorima, a za one što imaju prepoznatljivu morfologiju rabimo i njihove poznate histološke nazive (npr. Pacinijeva ili Meissnerova tjelešca). Napokon, dlakava i bezdlaka koža (jagodice prstiju, dlanovi, tabani, usne) nemaju posve jednake mehanoreceptore.

Dlakava koža ima dvije vrste SA-receptora: površinske SA-I (**Merkelove pločice**) i potkožne SA-II (**Ruffinijeva tjelešca**). Merkelove pločice su glavna vrsta površinskih SA-receptora i u bezdlakoj koži. **Pacinijevo tjelešće** je potkožni RA-receptor i bezdlake i dlakave kože. Međutim, površinski RA-receptori dlakave i bezdlake kože se razlikuju. U bezdlakoj koži to su **Meissnerova tjelešca**, a u dlakavoj koži to su **receptori folikula dlake**. Ovisno o vrsti dlake (poglavito u životinja), opisane su i tri vrste tih receptora:

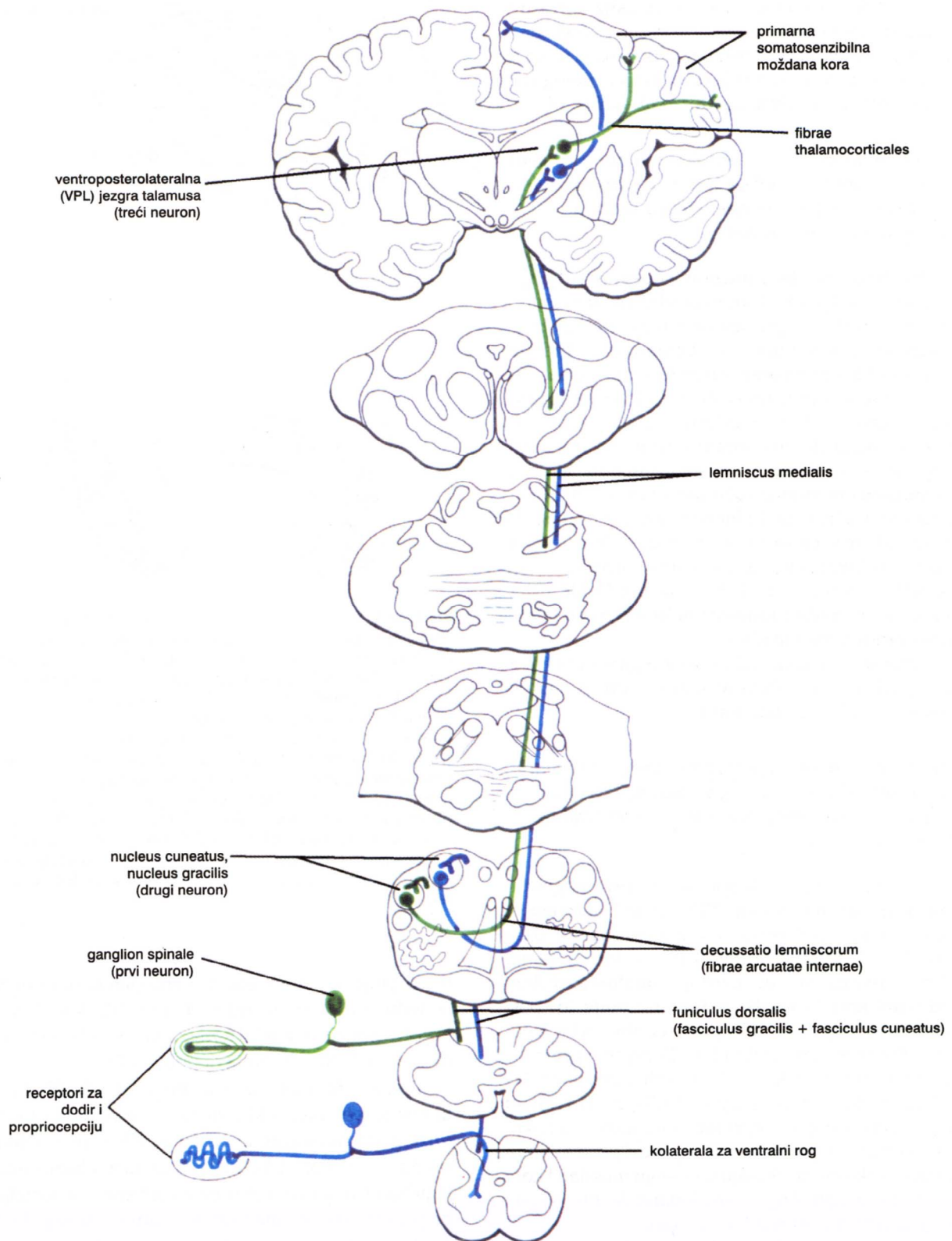
- 1) RA-D receptori folikula dlake (D je od engl. down hairs, tj. kratke, tanašne i polegnete dlake).
- 2) RA-G receptori folikula dlake (G je od engl. guard hairs, tj. srednje duge i debele dlake krzna).
- 3) RA-T receptori folikula dlake (T je od engl. tylotrich hairs, tj. vrlo duge i grube dlake, npr. u brku mačka).

Uz to se opisuje još jedna vrsta takvih receptora, RA-F receptori folikula dlake (F je od engl. field receptors, tj. receptori što odgovaraju na pomicanje većeg broja odnosno “polja” dlaka).

Kako i mačke i majmuni imaju krzno, imaju i slične receptore folikula dlake. No, čovjek nema krzno, pa očito nema odgovarajuće fiziološki definirane vrste receptora. U dlakavoj koži ljudi (osobito u kosi, ispod pazuha i oko spolnih organa) prema nekim autorima dlake odgovaraju RA-D i RA-G receptorima. Osim toga, najvažniji dodirni rogan čovjeka je upravo bezdlaka koža dlanova i prstiju (i usnica – no, ta je iz razumljivih razloga slabo istražena). Stoga se u daljnjem tekstu uglavnom bavimo mehanoreceptorima bezdlake kože dlanova i prstiju.

Koža jagodica prstiju je najosjetljivija na mehaničke podražaje, a u njoj su 4 glavne vrste mehanoreceptora (po jedna vrsta RA i SA u koži i po jedna vrsta RA i SA u potkožnom tkivu). *Kožni RA-receptor je Meissnerovo tjelešće* (u ljudi najbrojnije upravo u jagodicama prstiju), *a SA-receptor je Merkelova pločica*. *Potkožni RA-receptor je Pacinijevo tjelešće*, *a SA-receptor je Ruffinijeva tjelešće*. I Meissnerovo tjelešće i Merkelova pločica imaju mala receptivna polja (promjera 2-4 mm), dok potkožni Pacinijevi i Ruffinijevi receptori imaju velika receptivna polja (pa stoga i slabije prostorno razlučivanje dvaju susjednih podražaja). Prag razlikovanja dva dodirna podražaja na vrhu prsta je oko 2 mm, na dlanu oko 10 mm, a na koži nadlaktice oko 40 mm! To je odraz gustoće razmještaja perifernih kožnih mehanoreceptora.

Podraživanje Meissnerovih tjelešca uzrokuje svjesni osjet blagog i dobro ograničenog podrhtavanja kože (“lepršanja kože” – engl. flutter). Najbolji podražaj za Meissnerovo tjelešće je ponavljani mehanički podražaj relativno niskog intenziteta i frekvencije 5-40 Hz. Stoga taj receptor vrlo osjetljivo bilježi kretanje podražaja po koži ili kretanje kože po nekom predmetu. Nasuprot tome, podraživanje



Slika 24-3. Put za svjesni osjet dodira, pritiska, vibracije i kinestezije iz područja trupa i udova. Za pojedinosti vidi tekst.

Pacinijevih tjelešaca uzrokuje svjesni osjet slabo ograničenog (difuznog) titranja, tj. vibracije. Pri “najboljim frekvencijama” od 250-300 Hz, Pacinijevo tjelešce reagira već na pomake kože amplitude manje od 1 um. No, pritom uglavnom samo znamo ima li vibracije ili nema. Različite frekvencije vibracije najbolje razlikujemo pri nižim frekvencijama, a frekvencije veće od 300 Hz više uopće međusobno ne razlikujemo. Naravno, tako je tijekom pokusa u psihofizičkom laboratoriju; u običnom životu, prirodni podražaji gotovo uvijek istodobno aktiviraju različite kombinacije mehanoreceptora.

RA-receptori pružaju nam bitne informacije o vremenskom slijedu mehaničkih podražaja, što je bitno za analizu mehanoreceptivnih informacija tijekom tzv. **aktivnog dodira**, tj. opipavanja ili prelaženja prstom po nekoj površini (da ustanovimo je li hrapava, glatka itd. – primjerice, na taj način slijepci čitaju Brailleovo pismo, pa su im RA-receptori od životnog značenja). Osjetljivost “istražujućeg prsta” što se kreće nekom površinom je golema – vrhom nokta (ili iglom nježno uhvaćenom s dva prsta), čovjek može otkriti na glatkoj površini metala usjek širini svega 1 um! Isto tako, uvježbani čitatelj Brailleovog pisma čita oko 100 riječi (600 slova) u minuti – to je brzina kojom čovjek normalnog vida čita naglas. No, ako tom istom slijepcu ne dopustimo da kažiprstom brzo pomiče lijevo-desno po slovima, nego da ih samo jedno po jedno okomito i lagano pritiskuje, vjerojatno više uopće neće moći pročitati napisano.

S druge strane, kožni SA-I receptori (Merkelove pločice) najbolje kodiraju prostorna obilježja podražaja (stoga ih se ponekad naziva i receptorima za pritisak). Ti receptori reagiraju već na vrlo male pomake kože (da se prijeđe prag podražaja, dovoljan je pomak kože od 5-15 um!).

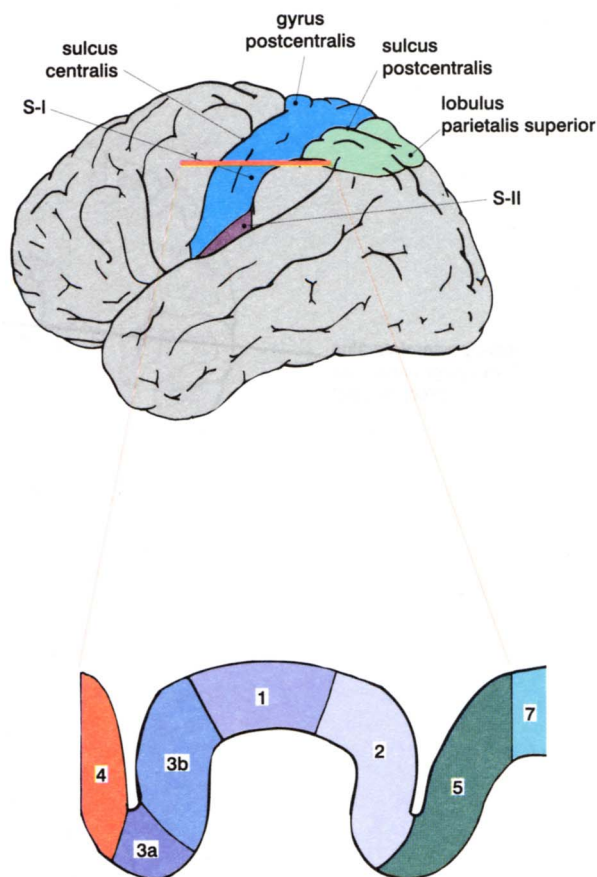
Receptivno polje SA-I receptora je tik iznad Merkelove pločice; pomicanje kože u susjedstvu receptora neće ga podražiti (osim ako se intenzitet podražaja ne poveća toliko da se on proširi i na sam receptor). Isto tako, istezanje kože neće aktivirati SA-I receptor. Na temelju tih nalaza, zaključuje se da ti receptori služe vrlo točnoj statičkoj lokalizaciji podražaja (**pasivni razlikovni dodir** – RA-receptori služe poglavito aktivnom dodiru!). Potkožni SA-II receptori (Ruffinijeva tjelešca) reagiraju i na pomicanje kože iznad njih i na istezanje susjednih dijelova kože. Ti receptori pružaju nam informacije i o položaju i o jačini podražaja.

Statička propriocepcija je osjet položaja udova, a dinamička propriocepcija (= kinestezija) je osjet kretanja udova

Svjesni osjet položaja i kretanja tijela (poglavito ruku i nogu) je **propriocepcija** – za razliku od eksterocepcije (osjeta izazvanih podražajima iz okoline) te interocepcije ili viscerocepcije (osjeta izazvanih podražajima iz utrobnih organa).

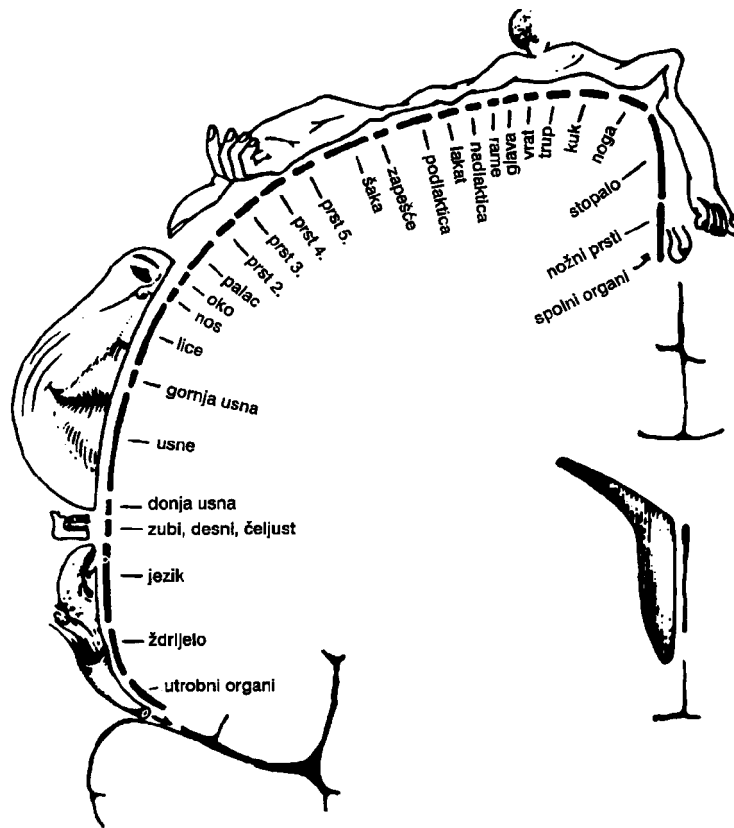
Govorimo o **statičkoj proprioceptiji** (svjesnom osjetu položaja udova) te **dinamičkoj proprioceptiji** ili **kinesteziji** (svjesnom osjetu kretanja udova). Obje vrste osjeta bitne su za održavanje ravnoteže tijela, nadzor nad pokretima udova i procjenu oblika predmeta na temelju opipa i rukovanja. Normalan čovjek i kad žmiri može vrlo točno procijeniti točan položaj svoje nepomične ruke ili noge. Primjerice, kut pod kojim je povijen mirujući koljenski zglob pogađa se uz pogrešku od svega 0,5 stupnjeva! Bez poteškoća u mraku možemo točno dotaknuti bilo koji dio tijela, ili se počesati baš po onom mjestu na leđima na kojem

se pojavio svrbež. Sigurno i slobodno hodamo stubama i bez stalnog motrenja vlastitih stopala. Štoviše, psihofizičkim pokusima je dokazano da osoba povezanih očiju štapić što ga drži između prstiju može na zamolbu istraživača postaviti u vodoravni ili okomiti položaj (u odnosu na smjer djelovanja sile teže) vrlo točno – s pogreškom od svega nekoliko stupnjeva.



Slika 24-4. Somatosenzibilna moždana kora tjemenoj reznji ima tri glavna dijela: primarno somatosenzibilno polje (SI) što zauzima *gyrus postcentralis*, sekundarno somatosenzibilno polje (SII) što zauzima najdonji dio postcentralne vijuge u kutu između centralnog žlijeba i Silvijeve pukotine, te unimodalnu asocijacijsku somatosenzibilnu koru gornjeg tjemenoj reznji (*lobulus parietalis superior*). Polje SI obuhvaća Brodmannova polja 3a, 3b, 1 i 2; dno centralnog žlijeba označava granicu primarnog motoričkog polja 4 i primarnog somatosenzibilnog polja 3a; gornji tjemeni reznjić obuhvaća Brodmannova polja 5 i 7. *Lemniscus medialis* završava u ventroposterolateralnoj (VPL) jezgri talamusa. VPL jezgra aksone šalje poglavito u polja 3a i 3b (i oskudniju projekciju u polja 1 i 2), a polja 3a i 3b potom se obilno projiciraju u polja 1 i 2.

Signali o položaju udova te o brzini i usmjerenju njihovih pokreta polaze od 3 glavne vrste mehanoreceptora: mišićnih vretena, mehanoreceptora smještenih u zglobnim čahurama te kožnih mehanoreceptora. Prema novijim psihofizičkim istraživanjima na bolesnicima s ugrađenim umjetnim zglobovima, zglojni kut poglavito se procjenjuje na temelju informacija o duljini odgovarajućih mišića. Drugim riječima, na temelju informacija što prispjevaju iz mišićnih vretena. Pritom je oštrina proprioceptije normalna ili tek blago smanjena. Uz spomenuto iskustvo s umjetnim zglobovima,



Slika 24-5. Somatotopna reprezentacija kožnog i potkožnog osjeta u primarnoj somatosenzibilnoj moždanoj kori. Uočite da ucrtani čovječuljak (*homunculus*) ima vrlo veliko lice, usta, šaku i prste, te jezik i ždrijelo, dok su mu noge i ruke tanašne, a trup sićušan. Prema Penfield i Rasmussen (1950), uz dopuštenje.

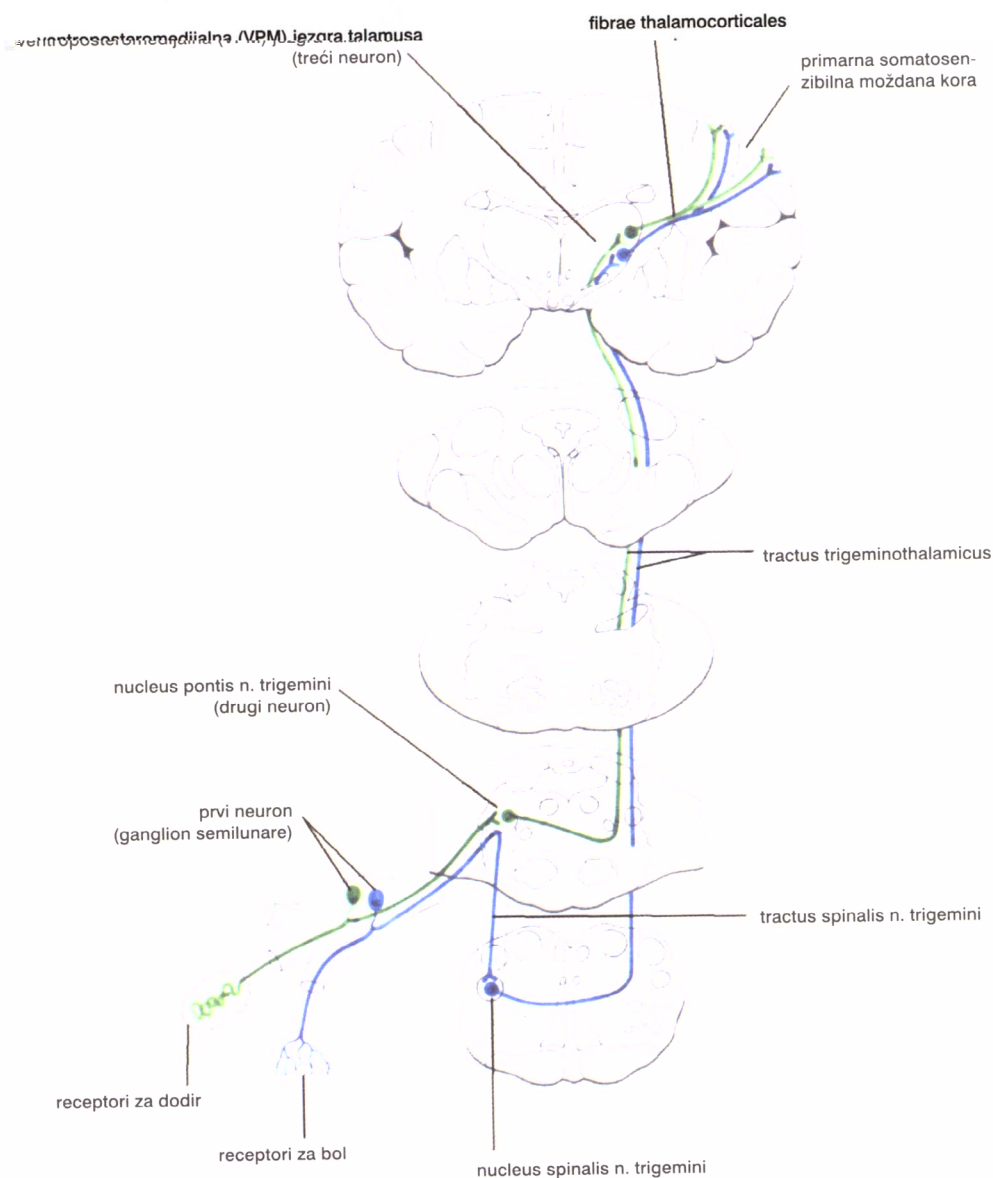
na značajnu ulogu informacija iz mišićnih vretena ukazuju i sljedeće tri skupine nalaza:

- 1) Nakon anestezije zglobova i kože prsta, palca ili cijele šake, ispitanik je i dalje u stanju zamijetiti pasivno povijanje ili ispružanje prsta (oči ispitanika su povezane, a liječnik lagano povija ili ispruža prst ispitanika). Dakle, informacije očigledno prenose mehanoreceptori neanesteziranih mišića podlaktice.
- 2) Kad tijekom imobilizacije zgloba istegnemo tetivu, tj. mišić (što normalno pokreće dotični zglob), bolesnik kaže kako ima osjećaj da mu se zglob pokreće u onom smjeru u kojem bi istegnuti mišić normalno vukao tijekom kontrakcije.
- 3) Kad visokofrekventnim podražajem (oko 100 Hz) primijenjenim kroz kožu izazovemo vibriranje mišića, ispitaniku se čini da mu se zglob pokreće u smjeru koji bi pod normalnim okolnostima doveo do istežanja mišića. To je snažan dokaz da su mišićna vretena odgovorna za iluziju pokreta (naime, elektrofiziološki pokusi pokazuju da su mišićna vretena posebno osjetljiva na takvu vibraciju). Štoviše, vibracijsko podraživanje zgloba (ali ne i mišića) ne dovodi do takve iluzije (to pokazuje da informacije iz zglobnih receptora ne pridonose nastanku iluzije).

No, za potpuni svjesni osjet položaja i kretanja udova potrebne su informacije iz sve tri opisane vrste mehanoreceptora.

Aktivni i pasivni dodir: haptički sustav omogućuje dodirnu stereognoziju, tj. prepoznavanje predmeta opipavanjem

U psihološkim i psihofizičkim istraživanjima, uobičajeno je razlikovati **pasivni dodir** (kad opažatelj nema utjecaja na prijem podražaja – netko vas, dok ne gledate, lagano bocne vrškom olovke) i **aktivni dodir** (kad opažatelj aktivno nadzire prijem podražaja – kad prstima klizimo površinom predmeta ili ih opipavamo). Također je pogodno razlikovati tzv. **taktilnu percepciju** (opažanje dodirivanjem, tj. osjet dodira uzrokovan isključivo podraživanjem kože) i **haptičku percepciju** (opažanje opipavanjem, tj. osjet dodira uzrokovan istodobnim pritjecanjem i kožnih i kinestetskih informacija; grčki hapto = hvatam, opipavam). Haptički sustav je sustav percepcije s pomoću kojeg je organizam doslovno u dodiru s okolinom. Haptička percepcija je normalno rezultat raznolikih interakcija organizma i okoline. Primjerice, kad opipavanjem nastojimo prepoznati predmet, istodobno primamo informacije o njegovom obliku i od kožnih mehanoreceptora i od kinestetskih mehanoreceptora što nam signaliziraju položaj prstiju i oblik što ga je naša šaka poprimila. Informacije što pristizu iz različitih receptora stapaju se u jedinstve svjesni osjetilni opažaj. Haptička percepcija nije posljedica postojanja posebne vrste receptora, nego integracijske aktivnosti moždane kore. Za pojavu haptičke percepcije nije dovoljna pasivna primjena kožnih i kinestetskih podražaja – potreban je aktivni dodir, tj. voljni i svrhoviti “istražujući” pokreti prstiju i šake.



Slika 24-6. Trigeminalotalamički put prenosi osjet dodira i kinestezije iz područja lica. Prvi neuron osjetnog puta je pseudounipolarni neuron polumjesečastog ganglija (*ganglion semilunare*). Tijelo drugog neurona smješteno je u *nucleus pontis n. trigemini* (uočite da je tijelo drugog neurona za prijenos osjeta boli i temperature iz područja lica smješteno u spinalnoj jezgri, *nucleus spinalis n. trigemini* – za pojedinosti vidi 23. poglavlje!). Aksoni drugog neurona oblikuju *tractus trigeminothalamicus*, što završava u ventroposteromedijalnoj (VPM) jezgri talamusa. Odatle talamokortikalni aksoni (*fibrae thalamocorticales*) odlaze u primarnu somatosenzibilnu koru postcentralne vijuge.

Sposobnost opažanja i prepoznavanja oblika dodiranjem je **dodirna stereognozija** (*stereognosia* = prepoznavanje čvrstih tijela). ta je sposobnost u ljudi neobično dobro razvijena. Primjerice, u jednom istraživanju su ispitanici povezanih očiju trebali opipavanjem prepoznati 100 različitih predmeta iz svakodnevnog života. Oko 96% odgovora bilo je točno, a oko 94% točnih odgovora postignuto je unutar prvih 5 sekundi opipavanja predmeta. Poremećaj dodirne stereognozije je **astereognozija**, a uglavnom je posljedica ozljeda tjemene moždane kore.

Tri glavna snopa osjetnog puta za dodir i kinesteziju iz trupa i udova su: fasciculus gracilis, fasciculus cuneatus i lemniscus medialis

Kratke grane centralnih nastavaka primarnih mehanoreceptivskih neurona završavaju u dubokim slojevima dorzalnog roga, intermedijalnoj zoni i ventralnom rogu

Centralni nastavci mehanoreceptivskih neurona iz dubokih tkiva (potkožno tkivo, mišići, tetive, fascije, ligamenti, zglobovi) završavaju u specifičnim Rexedovim slojevima: oni iz Pacinijevih tjelešaca u III-VI. sloju, oni iz mišićnih vretena uglavnom u VI/VII. i IX. sloju, a oni iz tetivnih vretena u V-IX. sloju. Primarna aferentna vlakna što prenose kožni osjet poglavito završavaju u III. sloju, a SA vlakna uz to završavaju i u IV-VI. sloju. Samo jedna kolateralna pojedinačnog Ia vlakna (iz mišićnih vretena) uspostavlja sinapsu na proksimalnom dijelu dendrita α -motoneurona (monosinaptički refleks istežanja). Nadalje, brojna Ia i Ib vlakna monosinaptički završavaju na

neuronima Clarkeove jezgre (*nucleus thoracicus*) od kojih polazi dorzalni spinocerebelarni put. Dosad su istraženi ultrastruktura i način sinaptičkog završetka u dorzalnom rogu za 5 vrsta fiziološki definiranih mehanoreceptivskih centralnih nastavaka: 1) onih iz folikula dlake, 2) onih iz Pacinijevih tjelešaca, 3) RA vlakana iz Krauseovih tjelešaca (u jastučiću mačkine šape), 4) SA-I vlakana iz Merkelovih stanica i 5) SA-II vlakana iz Ruffinijevih tjelešaca. Sva ta vlakna uspostavljaju asimetrične sinapse na dendritima spinalnih neurona i njihov je glavni neurotransmiter glutamat. Na većini tih vlakana aksoaksonske sinapse (presinaptička inhibicija) uspostavljaju aksoni interneurona ili silaznih rafespinalnih i ceruleospinalnih putova. To omogućuje silaznu kontrolu i presinaptičku modulaciju prijenosa mehanoreceptivskih informacija.

Duge uzlazne grane centralnih nastavaka primarnih mehanoreceptivnih neurona uzlaze kroz istostrane dorzalne kolumne kao medijalni fasciculus gracilis i lateralni fasciculus cuneatus

Duge uzlazne grane centralnih nastavaka pseudounipolarnih neurona što prenose osjet finog dodira, pritiska, vibracije i kinestezije oblikuju **dorzalne bijele kolumne** – medijalni *fasciculus gracilis* i lateralni *fasciculus cuneatus*. Ti su aksoni raspoređeni tako da su oni iz slabinsko-križnih korjenova najmedijalnije, oni iz grudnih korjenova do njih, a oni iz vratnih korjenova najlateralnije. Pritom najveći broj aksona zapravo dolazi iz područja vratnog i grudno-slabinskog podebljanja kralježnične moždine (tu su dorzalni korjenovi najdeblji i povezani su s najvećim inervacijskim područjima). U križnim, slabinskim i donjih 6 grudnih odsječaka kralježnične moždine cijele dorzalne kolumne izgrađuje samo *fasciculus gracilis* (prenosi osjet iz nogu i donjeg dijela trupa). Otprilike na razini segmenta T6, lateralno od njega pojavi se i *fasciculus cuneatus*, što je posebno razvijen u vratnim segmentima (prenosi osjet iz ruku i gornjeg dijela trupa) (sl. 24-3).

Sve su to još uvijek neukriženi (istostrani) aksoni prvog neurona osjetnog puta za dodir i kinesteziju, a ti aksoni u somatotopnom rasporedu sinaptički završavaju u dvije jezgre na dorzalnoj strani kaudalnog dijela produljene moždine: *nucleus gracilis* i *nucleus cuneatus*. U tim je jezgrama smješteno tijelo drugog neurona tog osjetnog puta (sl. 24-3). Kroz dorzalne kolumne dio puta (nekoliko segmenata) uzlaze i primarna aferentna vlakna skupina Ia i Ib (mišićna i tetivna vretena), što onda ulaze u sivu tvar i sinaptički završavaju u *nucleus thoracicus Clarke* (ili u ventralnom rogu). No, dio tih aksona uzlazi sve do produljene moždine i sinaptički završi u *nucleus cuneatus accessorius* (ta se jezgra projicira u mali mozak).

Silazne grane centralnih nastavaka primarnih mehanoreceptivnih neurona mogu se protezati kroz nekoliko (najviše 10) segmenata. U vratnom i najvećem dijelu grudnog dijela dorzalnih kolumni, ta silazna vlakna oblikuju tanki *fasciculus interfascicularis Schultze*, u slabinskom području oblikuju *fasciculus septomarginalis* (Flechsigovo ovalno polje), a u križnim segmentima oblikuju Phillipe-Gombaultov trokut. Istim putovima silaze i propriospinalna vlakna iz dorzalnog roga kralježnične moždine.

Ozljede dorzalnih kolumni uzrokuju gubitak (ili bitno slabljenje) osjeta dodira i kinestezije na istoj strani tijela, a ispod razine ozljede. Točnije, sam osjet običnog, "grubog" dodira i pritiska ostaje uglavnom normalan (taj osjet prenosi

i anterolateralni sustav), no fini diskriminacijski dodir i osjet vibracije su vrlo poremećeni. Gubi se sposobnost procjene težine različitih predmeta odvagivanjem u ruci, kao i sposobnost prepoznavanja predmeta na temelju dodira (aktivni dodir – npr. slijepci s odgovarajućim ozljedama dorzalnih kolumni više ne bi mogli čitati Brailleovo pismo). Simptomi su najizraženiji u koži prstiju i dlanova. Također je teško poremećen osjet položaja i kretanja (kinestezija), posebice u distalnim dijelovima udova – mali pasivni pokreti ne prepoznaju se kao pokreti, nego jedino kao dodir ili pritisak, a čak i opsežniji pasivni pokreti udova mogu ostati nezamijećeni (ako su bolesniku povezane oči). Zbog svega toga, bitno su poremećeni i voljni pokreti, što postaju nespretni i slabo usklađeni (**ataksija dorzalnih kolumni**). Osim ozljeda, ranije je posebno čest uzrok takvih poremećaja bio *tabes dorsalis* (tercijarni stadij sifilisa) – zapravo, istraživanja te bolesti su i omogućila prve spoznaje o funkcijama dorzalnih kolumni.

Aksoni sekundarnih neurona (u nucleus gracilis et cuneatus) odlaze u luku ventromedijalno kao fibrae arcuatae internae, križaju stranu i oblikuju lemniscus medialis

Nucleus gracilis i *nucleus cuneatus* su jezgre smještene na dorzalnoj strani produljene moždine, a u njima su tijela drugog neurona ovog osjetnog puta. Aksoni tih neurona ulaze u tegmentum i u širokom luku, kao *fibrae arcuatae internae*, teku prema ventralno i medijalno (prema donjoj olivarnoj jezgri i piramidama), križaju središnju crtu i na suprotnoj strani oblikuju dorzoventralno usmjeren trokutasti snop, što se jasno uočava uz središnju crtu. Taj snop je *lemniscus medialis*. Kako lijevi i desni snop zauzimaju područje između lijevog i desnog donjeg olivarnog sklopa, često ih se označava kao *stratum interolivare lemnisci* (na Weigert preparatima). Dakle, osjetni put za fini dodir i kinesteziju križa stranu tek na razini produljene moždine. *Lemniscus medialis* uzlazi kroz tegmentum moždanog debla i sinaptički završava u ventroposterolateralnoj (VPL) jezgri talamusa.

Treći neuron smješten je u ventroposterolateralnoj (VPL) jezgri talamusa, a njegovi aksoni završavaju u primarnoj somatosenzibilnoj kori postcentralne vijuge (polja 3, 1 i 2)

Lemniscus medialis sinaptički završava poglavito u **ventroposterolateralnoj (VPL) jezgri talamusa**, u kojoj je smješteno tijelo trećeg neurona osjetnog puta. Odatle talamokortikalni aksoni kroz kapsulu internu pristupaju **primarnoj somatosenzibilnoj moždanoj kori** (fiziološki definirano **polje SI**) postcentralne vijuge. Ta kora zapravo obuhvaća tri usporedna Brodmannova polja (3, 1 i 2), pri čemu se polje 3 na temelju fizioloških razlika dijeli u podpolja 3a i 3b (sl. 24-4). Sva četiri dijela polja SI (**3a, 3b, 2 i 1**) imaju zasebnu somatotopnu reprezentaciju kože i dubokih tkiva suprotne strane tijela, a u sva četiri polja talamokortikalni aksoni završavaju u IV. sloju moždane kore (unutarnji zrnati sloj) – no, kolaterale tih aksona mogu sinaptički završiti u VI. sloju.

Većina talamokortikalnih aksona završi u poljima 3a i 3b, a potom se neuroni tih polja projiciraju u susjedna polja 1 i 2. Osim toga, sva četiri polja se projiciraju u sekundarno somatosenzibilno polje (SII – Brodmannovo polje 43) smješteno u ventrolateralnom uglu između Silvijeve i Rolandove brazde (sl. 24-4). Asocijacijski somatosenzibilni

korteks zauzima i gornji tjemeni režnjic (Brodmannova polja 5 i 7). Razaranje sva 4 primarna polja (SI, tj. 3a, 3b, 1 i 2) uzrokuje poremećaj kinestezije i nesposobnost dodirnog prepoznavanja veličine, teksture i oblika predmeta; no, osjet boli i temperature obično nisu izgubljeni nego su samo promijenjeni. Na temelju brojnih pokusa na majmunima, čini se da je polje 1 poglavito uključeno u prepoznavanje teksture predmeta (npr. hrapavost, glatkost), dok je polje 2 poglavito uključeno u prepoznavanje oblika i veličine predmeta.

Svaki dio kože somatotopski je predstavljen u primarnoj somatosenzibilnoj kori sukladno broju receptora u njemu

Put za prijenos mehanorepcijskih informacija, opisan u prethodnim odlomcima, na svim je svojim postajama ustrojen topografski, tj. **somatotopno**. To znači da je svaki djelić kože povezan s točno određenim skupinama neurona u produljenoj moždini, talamusu i moždanoj kori – prijenos osjetnih informacija iz kože u moždanu koru je “od točke u točku”.

Neka područja kože (npr. jagodice prstiju, usne) su mnogo gušće inervirana od, primjerice, kože trbuha ili leđa. Ta područja su ne samo osjetljivija na podražaje, nego su i predstavljena u nerazmjerno velikim dijelovima primarne somatosenzibilne kore. Stoga je osjetni *homunculus* (sl. 24-5) nalik maloj nakazi golemih šaka, lica i ustiju, a sličnog trupa, tanašnih ruku i kratkih, zdepastih nogu (isto vrijedi i za motoričku reprezentaciju).

Posljedica takvog somatotopnog ustrojstva je da svaki neuron primarne somatosenzibilne kore ima odgovarajuće **receptivno polje** na tjelesnoj površini, te da je većina tih neurona povezana s točno određenom vrstom mehanoreceptora.

Kortikalni somatosenzibilni neuroni imaju vrlo malu spontanu aktivnost (ili su posve “nijemi”), a aktiviraju se tek nakon podraživanja specifičnog područja kože – dakle, imaju receptivna polja. Receptivna polja su najmanja (i njihov je broj po jedinici površine kože najveći) u područjima kože što su najgušće inervirana i stoga najosjetljivija na dodirne podražaje (jagodice prstiju, usne). Primjerice, 1 cm² kože jagodice ljudskog prsta sadrži oko 2500 mehanoreceptora; od toga su 1500 Meissnerova tjelešca, 750 su Merkelove stanice, a oko 75 su Pacinijeva i Ruffinijeva tjelešca. Sve te receptore inervira oko 300 mijeliniziranih primarnih aferentnih vlakana. Svako aferentno vlakno sinaptički je povezano s 20 Meissnerovih tjelešaca, a svako tjelešce je povezano s 2 do 5 aferentnih vlakana (dakle, riječ je o opsežnoj konvergenciji i divergenciji signala već na razini perifernih receptora). No, u koži podlaktice i nadlaktice sve je manje receptora, receptivna polja su sve veća, a sposobnost razlikovnog dodira sve slabija – receptivna polja kože trupa su oko 100 puta veća od onih u jagodicama prstiju! S druge strane, oko 100 puta više moždane kore povezano je s jedinicom površine kože jagodice prsta nego s jedinicom površine kože leđa. Dakle, najveći dio somatosenzibilne kore povezan je s najgušće inerviranim i stoga funkcionalno najvažnijim dijelovima kože.

Neuroni primarne somatosenzibilne kore raspoređeni su u okomite stupiće što analiziraju specifičnu vrstu mehaničkog podražaja

Većina somatosenzibilnih neurona reagira samo na jednu vrstu podražaja (dodir, pritisak, temperaturu, bol). Neuroni što reagiraju na površinski, kožni dodir, ne reagiraju na duboki potkožni pritisak. Štoviše, neki od tih neurona reagiraju samo na pomicanje dlake, dok drugi odgovaraju samo na postojano utiskivanje dijela kože (pritisak). Neuroni što analiziraju istu vrstu podražaja u somatosenzibilnoj kori raspoređeni su u okomite stupiće koji se protežu kroz svih šest slojeva moždane kore (slično kao orijentacijske kolumne u vidnoj moždanoj kori). Neke od tih stupića aktiviraju podražaji iz Meissnerovih RA-receptora, druge kolumne aktiviraju podražaji iz Merkelovih SA-receptora, treće aktiviraju podražaji iz folikula dlake, a neki stupići reagiraju samo na podražaje što dolaze iz Pacinijevih tjelešaca. Svi neuroni jednog stupića primaju podražaje samo iz malog područja kože (istog receptivnog polja). Stoga takvi stupići predstavljaju elementarne funkcionalne jedinice za obradu informacija u moždanoj kori.

Nervus trigeminus prenosi osjet dodira i kinestezije iz područja lica

Prvi neuron osjetnog puta za dodir i kinesteziju iz područja lica smješten je u polumjesečastom gangliju

Prvi neuron osjetnog puta za dodir i kinesteziju iz područja lica su pseudounipolarne stanice polumjesečastog ganglija (*ganglion semilunare* – sl. 24-6). Periferni nastavci tih stanica su u dodiru s mehanoreceptorima u koži i potkožnom tkivu lica, a centralni nastavci ulaze u pons i sinaptički završavaju u glavnoj osjetnoj jezgri trigeminusa (*nucleus pontinus n. trigemini*). Pritom valja ukazati na jednu značajnu iznimku: za razliku od svih ostalih osjetnih sustava, proprioceptijski neuroni čiji periferni nastavci do mehanoreceptora u području lica dopijevaju kroz ogranke trigeminusa, jedini su primarni osjetni neuroni smješteni unutar središnjeg živčanog sustava. Tijela tih neurona oblikuju posebnu jezgru trigeminusa – *nucleus mesencephalicus n. trigemini*.

Drugi neuron smješten je u glavnoj (pontinoj) jezgri trigeminusa, a treći neuron u VPM jezgri talamusa

Tijelo drugog neurona smješteno je u glavnoj jezgri trigeminusa, a aksoni tih neurona križaju stranu i zajedno s aksonima neurona spinalne jezgre trigeminusa (*nucleus spinalis n. trigemini*) oblikuju trigeminotalamički put (*tractus trigeminotalamicus*). Taj put prati *lemniscus medialis*, ali završava u ventroposteromedijalnoj (VPM) jezgri talamusa, gdje je tijelo trećeg (talamokortikalnog) neurona. Talamokortikalni aksoni trećeg neurona osjetnog puta za dodir i kinesteziju iz područja lica iz VPM jezgre odlaze u primarno somatosenzibilno polje moždane kore (*gyrus postcentralis*, polja 3a, 3b, 1 i 2).