

Opće ustrojstvo motoričkih sustava

Kontrakcije skeletnih poprečnoprugastih mišića omogućuju nam izvođenje različitih vrsta pokreta:

- Održavanje ravnoteže i stava tijela** (stajanje, sjedenje, ležanje).
- Promjene položaja u mjestu, tj. **pokrete dijelova tijela**:
 - pokrete glave i očiju;
 - pokrete trupa (saginjanje, uspravljanje, okretanje);
 - pokrete udova u odnosu na tijelo ili na vlastite osi, npr. primicanje (*adductio*) i odmicanje (*abductio*), ispružanje (*extensio*), pregibanje (*flexio*);
 - okretanje (*rotatio*) te okreti podlaktice u odnosu na nadlakticu (*pronatio* i *supinatio*);
 - pokrete šake i prstiju kao funkcionalne cjeline, npr. hvatanje (*apprehensio*), opipavanje (*palpatio*) i istražujući pokreti (*exploratio*) te pokreti rukovanja (*manipulatio*);
 - pojedinačne (frakcionirane) pokrete prstiju, npr. sviranje, tipkanje, podizanje sitnog predmeta palcem i kažiprstom;
 - pokrete verbalne komunikacije (govor i pjevanje);
 - pokrete neverbalne komunikacije: izrazi emocija na licu (mimika), gestikulacija, zauzimanje karakterističnog stava i držanja tijela;
 - pokrete vezane uz probavu: žvakanje, gutanje, pijenje, sisanje, puhanje, povraćanje;
 - pokrete vezane uz disanje: udisanje, izdisanje, zadržavanje daha, kihanje, kašljanje, štucanje;
- Promjene mjesta u prostoru (**lokomociju**), kao npr. hodanje, trčanje, skakanje, plivanje, puzanje, penjanje.

Uočite da kontrakcije skeletnih mišića vrlo često *ne dovode* do pokreta, tj. do promjene položaja oko jednog ili više

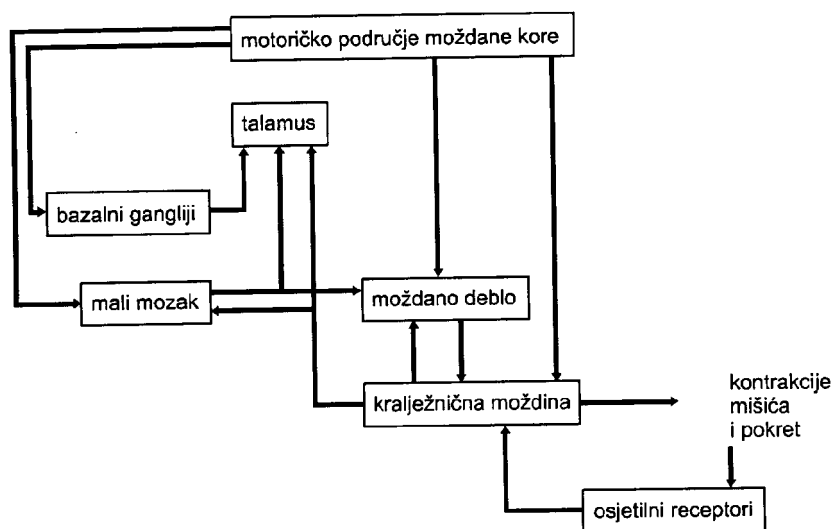
zglobova, nego se upravo rabe da spriječe pokret.

Primjerice, mišići održavaju ravnotežu i stav tijela (recimo, u stavu mirno) suprotstavljajući se djelovanju sile teže. U takvom slučaju kažemo da mišići stabiliziraju zglob (nasuprot djelovanju vanjskih sila) i da imaju **posturalnu funkciju** (funkciju održavanja stava tijela – lat. *postura* = položaj, posebice položaj dijelova u odnosu na cjelinu, pa odatle i stav tijela). Nadalje, kad ispružimo ruku, poremeti se ravnoteža (pomakne se težište tijela), pa se neki drugi mišići moraju kontrahirati da povrate tijelu ravnotežu. Dakle, isti mišić u pravilu u jednoj situaciji djeluje kao pokretač, a u drugoj kao stabilizator zgloba.

Pojava pokreta je posljedica omjera sile proizvedene kontrakcijom mišića i vanjskih sila što djeluju na zglob. Kad je vanjska sila manja od sile mišićne kontrakcije, mišić se skрати i pokret se pojavi (to je **izotonička kontrakcija**). Kad je vanjska sila jednaka sili mišićne kontrakcije, nema pokreta (to je **izometrička kontrakcija**). Kad je vanjska sila veća od sile mišićne kontrakcije, mišić se izdulji, tj. istegne (to se npr. zbiva s bedrenim mišićima dok hodamo niz stube, a ima ključnu ulogu u nekim refleksima).

Nadalje, gore navedeni pokreti se jako razlikuju i po svojoj složenosti i po stupnju voljnog nadzora nad njima. Stoga razlikujemo tri glavne vrste pokreta:

- Voljni pokreti** imaju nekoliko bitnih svojstava. Oni su svrhoviti (cilju usmjereni) i započinju ili spontanom odlukom volje ili kao voljni odgovor na neki specifični vanjski podražaj. Pored toga, ti su pokreti velikim dijelom naučeni i uvježbani (engl. *skilled movements*). No, kad su jako dobro naučeni i uvježbani, zahtijevaju sve manje sudjelovanje svijesti.
- Refleksi** su najjednostavniji oblik motoričkog



Slika 31-1. Motorički sustavi sastoje se od moždanih struktura raspoređenih na tri hijerarhijske razine (kralježnična moždina, moždano deblo i moždana kora) te od dva modulacijska sustava (mali mozak i bazalni gangliji) što nadziru aktivnost supraspinalnih struktura (moždanoj kralježnici i moždane kore). Motorički dio talamusa glavni je posrednik između moždane kore i dva modulacijska sustava. Moždana kora spinalne motoneurone nadzire izravno ili preko posrednika u moždanom deblo, a α -motoneuroni su »zajednički završni put« motoričkih sustava stoga što su jedino oni u izravnoj vezi s mišićima. Nadalje, za normalno odvijanje pokreta potreban je stalan dotok povratnih osjetnih informacija.

ponašanja i najmanje podložni utjecaju volje (no, volja na većinu njih ipak može bitno utjecati!). Ti su pokreti vrlo brzi, prilično stereotipni i obično stupnjevito nadzirani intenzitetom podražaja što ih izaziva.

- 3) **Ritmički motorički obrasci** (npr. hodanje, trčanje, žvakanje) su svojevrsni spoj refleksa i voljnih pokreta. U tipičnom slučaju, voljni su samo započinjanje i prekidanje tih pokreta, dok je slijed njihovog odvijanja relativno stereotipan, pa se ponavljanje pokreta nastavlja gotovo automatski, nalik refleksu.

Nadziranje aktivnosti skeletnih mišića je zadaća brojnih skupina neurona i moždanih putova, povezanih u **motoričke sustave**. Tim skraćenim nazivom zapravo označavamo somatomotoričke sustave. Naime, eferentne simpatičke i parasimpatičke neurone i moždana područja što izravno upravljaju njihovom aktivnošću označavamo kao autonomne motoričke sustave. Ti sustavi nadziru aktivnost glatkih mišića unutarnjih organa i krvnih žila, srčanog mišića i egzokrinih žlijezda. Aktivnost endokrinih žlijezda nadzire neuroendokrini sustav.

Aktivnošću skeletnih mišića izravno upravljaju jedino α -motoneuroni prednjeg roga kralježnične moždine (odnosno motoričkih jezgara moždanih živaca). Stoga je **motorička jedinica** (α -motoneuron + sva mišićna vlakna što ih taj neuron inervira) temeljna strukturno-funkcionalna jedinica motoričkih sustava. Različita moždana područja mišićnu aktivnost mijenjaju tako što mijenjaju aktivnost α -motoneurona. Stoga je Charles Sherrington α -motoneurone slikovito nazvao **zajedničkim završnim putom** motoričkih sustava (engl. final common pathway).

Za potrebe nastave, motoričke i osjetne sustave uglavnom tumačimo kao neovisne cjeline. S obzirom na stvarni život to je, naravno, posve pogrešno. Motorički sustavi trajno i tijesno surađuju s osjetnim sustavima, a osjetne informacije imaju ključnu ulogu u svim pokretima – pokret je moguće započeti proizvoljnom odlukom svjesnog bića, no niti takav pokret neće učinkovito polučiti namjerenu svrhu bez trajnog doprinosa osjetnih sustava tijekom njegovog izvođenja. Kožni, zglobni i mišićni osjetni receptori mozgu dojavljaju odvijanje li se pokret sukladno planu (i kako ga “popraviti”), a često sličnu ulogu imaju i vid i sluh. Gotovo je nemoguće žmireći uvesti konac u ušicu igle, a gluhi Beethoven je još mogao uspješno skladati, ali ne i uspješno svirati glasovir.

Isto tako, mnogih osjeta ne bi bilo bez pokreta. Vrela peč nas bolno oprži tek ako je dotaknemo, a čavao ubode tek kad na njega stanemo. Tvrdoću, mekoću, elastičnost, glatkoću, hrapavost potpuno precipiramo tek kad predmete opipamo, a ne samo dotaknemo. Slijepci Brailleovo pismo mogu čitati tek kad prst brzo pomiču preko sitnih kvržica što služe kao slova. Štoviše, bez precizno usklađenih pokreta oba oka nema jasnog i oštrog vida.

Napokon, pokreti (ili izostanak pokreta!) su tek prikladni odgovori na vanjske poticaje (podražaje iz okoline) ili svrhoviti (cilju usmjereni) izvršitelji unutarnjih poticaja (htijenja, nakana i motivacijskih stanja). Stoga je razumljivo da su motorički sustavi opsežno i dvosmjerno povezani s brojnim asocijacijskim područjima moždane kore.

Iz navedenog je jasno da aktivnost α -motoneurona (pa time i mišićnu aktivnost) izravno mogu mijenjati dvije temeljne vrste signala: **osjetni signali** iz perifernih receptora te **zapovjedni signali** silaznih moždanih putova. Taj se

izravni nadzor nad aktivnošću α -motoneurona odvija na tri hijerarhijske razine (sl. 31-1):

- 1) U **kralježničnoj moždini** (segmentalna, spinalna razina);
- 2) U **moždanom deblu** (motoričke strukture i silazni motorički putovi iz moždanog debla);
- 3) U **motoričkim područjima moždane kore** (usporedni silazni motorički putovi za moždano deblo i kralježničnu moždinu).

Dva važna motorička sustava (mali mozak i bazalni gangliji tenelcefalona) ne djeluju izravno na α -motoneuron, nego nadziru (moduliraju) aktivnost supraspinalnih motoričkih struktura, tj. moždanog debla i moždane kore (sl. 31-1). Motorički sustavi se ne bave samo nadziranjem mišićnih kontrakcija i relaksacija, nego obavljaju još tri značajne zadaće:

- 1) Motorički sustavi vremenski točno usklađene zapovijedi dostavljaju ne samo jednom mišiću, nego brojnim skupinama mišića. Čak i jednostavni pokret (npr. podizanje ruke) uključuje brojne zglobove.
- 2) Motorički sustavi moraju neprekidno “razmatrati” raspodjelu tjelesne mase i stav tijela trajno podešavati sukladno potrebama specifičnog pokreta. Ako stojimo, mišići nogu moraju se kontrahirati prije no što počnemo podizati ruku – inače gubimo ravnotežu i padamo.
- 3) Motorički sustavi moraju neprekidno “razmatrati” i stanje samog stroja za pokretanje, tj. mehanički raspored mišića, kostiju i zglobova. Tijekom svakog pokreta, silazne motoričke zapovijedi valja tako prilagoditi da kompenziraju inerciju udova i mehaničkog sklopa pokretanih mišića, kostiju i zglobova.

Te tri zadaće motorički sustavi objedinjuju u cjelovit voljni (ili refleksni) čin oslanjajući se na dva ključna i uzajamno povezana svojstva svog ustrojstva:

- a) Motoričkim sustavima trajno su dostupne osjetne informacije o zbivanjima u okolini, položaju i orijentaciji tijela i udova, te stupnju mišićne kontrakcije. Na temelju tih podataka, motorički sustavi odabiru najpogodnije pokrete, a još ih dotjeruju tijekom samog izvođenja.
- b) Motorički sustavi su ustrojeni kao tri hijerarhijski uređene skupa struktura na koje djeluju dva modulacijska sustava. to omogućuje jasnu podjelu zadaća, pa se npr. moždana kora bavi “strateškim pitanjima” (odabir najpogodnijeg pokreta za namjeravanu svrhu), dok se niže motoričke strukture bave točnom provedbom cijelog pokreta.

Motorička jedinica se sastoji od α -motoneurona i mišićnih vlakana što ih taj motoneuron inervira

Neuroni kralježnične moždine i jezgara moždanih živaca, koji inerviraju skeletne mišiće, su motoneuroni (periferni motoneuroni, donji motoneuroni), a ima ih dvije vrste: α -motoneuroni za inervaciju **ekstrafuzalnih mišićnih vlakana** te γ -motoneuroni za inervaciju **intrafuzalnih mišićnih vlakana** mišićnih vretena. Aksoni motoneurona za mišiće trupa i udova iz kralježnične moždine izlaze kroz ventralne korjenove, a potom kroz ventralne i dorzalne grane spinalnih živaca pristupaju odgovarajućim mišićima. Ventralne grane spinalnih živaca oblikuju spletove (pleksuse), pa motorički aksoni iz jednog spinalnog

segmenta često dospijevaju u nekoliko perifernih živaca. Aksoni motoneurona smještenih u motoričkim jezgrama moždanih živaca izlaze iz moždanog debla kroz odgovarajuće živce i potom inerviraju mišiće jezika, ždrijela, nepca, grkljana, lica, žvačne mišiće i vanjske mišiće oka.

Aksoni α -motoneurona završavaju **neuromišićnom sinapsom** i jedino akcijski potencijali tih aksona mogu izazvati mišićnu kontrakciju. Stoga, ako su ti aksoni prekinuti, mišići postaju paralizirani. Upravo zbog toga je Charles Sherrington α -motoneurone nazvao zajedničkim završnim putom, a Per Brodal ih slikovito uspoređuje s dirkama glasovira na kojem mozak svira mišićnu sonatu. Na svakom α -motoneuronu smješteno je oko 10.000 sinapsi, što ih oblikuju raznoliki ekscitacijski ili inhibicijski aksoni. Stoga su svojstva prostorne i vremenske sumacije vrlo dobro izražena na motoneuronima, a zbroj tih utjecaja određuje kada će i kojom frekvencijom motoneuroni odaslati akcijske potencijale prema mišiću. Varijacije raspona, snage i vrste pokreta određene su frekvencijom okidanja i obrascem novačenja različitih motoričkih jedinica. Stoga je motorička jedinica elementarna funkcionalna jedinica motoričkih sustava.

Motorička jedinica ima četiri funkcionalne komponente: tijelo motoneurona, akson motoneurona u perifernom živcu, neuromišićnu sinapsu i inervirana mišićna vlakna. Broj inerviranih vlakana (u jednoj motoričkoj jedinici) je vrlo raznolik, ovisno o funkciji danog mišića. Motoričke jedinice mišića što sudjeluju u finim pokretima (npr. vanjski mišići oka, unutarnji mišići šake i prstiju) imaju svega 3 do 6 mišićnih vlakana. Nasuprot tome, svaka motorička jedinica u *m. gastrocnemius* ima oko 2.000 mišićnih vlakana.

Aksijski potencijal aksona ili mišićnog vlakna je kratkotrajan (1-3 msec). Međutim, kontrakcija (ili relaksacija) mišićnog vlakna traju znatno dulje – od 10 do 100 msec. Stoga sljedeći akcijski potencijal može aktivirati mišićno vlakno prije no što se ono posve relaksira. Tad dolazi do zbrajanja sila proizvedenih svakim pojedinačnim trzajem (kontrakcijom), sve dok se ne dosegne strop (plateau), tj. maksimalna kontrakcija ili **tetanus**. Kad je frekvencija podraživanja mala, novi akcijski potencijal aktivira vlakno nakon što je ono prošlo kroz razdoblje maksimalne kontrakcije, pa zapis te kontrakcije ima karakterističan zubičast izgled (sl. 31-2). To je nepotpuni ili **nefuzionirani tetanus** (jer još uvijek zapažamo pojedinačne trzaje). No, kako se povećava učestalost podraživanja, tako se progresivno (do maksimalne vrijednosti) povećava i prosječna sila, a zapis postaje gladak, tj. ravna crta. To je potpuni ili **fuzionirani tetanus**, jer više ne zapažamo pojedinačne trzaje (sl. 31-2). Mišićna vlakna međusobno se razlikuju obzirom na stupanj i vremenski tijek kontrakcije, a

i frekvencije podraživanja potrebne za nastanak fuzioniranog tetanusa.

Na temelju svojstava mišićnih vlakana razlikujemo tri vrste motoričkih jedinica

Neki su skeletni mišići blijedi, tj. bijeli, a drugi su tamno crveni. Svaki organizam ima obje vrste mišića (sl. 31-3). Bijeli mišići kontrahiraju se brže od crvenih, pa ih stoga nazivamo “brzim mišićima”, a onda crvene nazivamo “sporim mišićima”. Te su razlike u brzini kontrakcije uzrokovane različitim kontraktilnim i biokemijskim svojstvima njihovih mišićnih vlakana. Sva mišićna vlakna jedne motoričke jedinice imaju slična fiziološka i uvijek jednaka biokemijska svojstva. Stoga i motoričke jedinice razvrstavamo u tri vrste, na temelju dva mjerila: a) vremena potrebnog da se dosegne maksimalna snaga tijekom kontrakcije i b) brzine zamaranja mišića. Riječ je o sljedeće tri skupine motoričkih jedinica:

- 1) **FF motoričke jedinice** (od engl. fast fatigable = brze i zamorljive): njima su svojstvene brze kontrakcije i relaksacije, ali i brzo zamaranje tijekom ponavljano podraživanja. Te motoričke jedinice stvaraju najveću silu tijekom mišićnog trzaja ili tetaničke kontrakcije. Njihova mišićna vlakna imaju malo mitohondrija i energetski se oslanjaju na anaerobnu glikolizu (stoga sadrže mnogo glikogena i glikolitičkih enzima – npr. fosforilazu). Zbog toga ta vlakna tijekom kontrakcije stvaraju dug kisika što im se isplaćuje tijekom relaksacije. Ta se vlakna brzo kontrahiraju i relaksiraju i stoga što sadrže mnogo miozin ATPaze i fosforilaze.
- 2) **SF motoričke jedinice** (od engl. slow fatigable = spore i zamorljive): njima su svojstvene mnogo sporije kontrakcije, tj. dulji interval od početka do maksimuma kontrakcije, ali i mnogo veća otpornost na zamaranje. No, te motoričke jedinice mogu razviti tek 1-10% sile u usporedbi s onom što je razviju FF jedinice. Ta vlakna jače ovise o oksidativnom metabolizmu, imaju više mitohondrija i mnoštvo oksidativnih enzima (npr. sukcinat dehidrogenazu), sporije troše ATP, pa se stoga i sporije zamaraju. Ta vlakna također sadrže mnogo mioglobina (što na sebe veže kisik i tako ga pohranjuje) – zbog toga su to crvena mišićna vlakna, tj. crveni mišići (a FF jedinice izgrađuju bijele mišiće).
- 3) **FFR motoričke jedinice** (od engl. fast fatigue resistant = brze i na zamor otporne): to je prijelazna vrsta između FF i SF jedinica. Maksimalnu kontrakciju postižu tek malo sporije of FF jedinica, ali su na zamaranje podjednako otporne kao SF jedinice. Ta vlakna imaju mnogo miozin ATPaze i fosforilaze, ali i znatnu količinu mitohondrija i oksidativnih enzima.

Tablica 31-1. Funkcionalna svojstva velikih i malih alfa-motoneurona.

Mali alfa-motoneuroni	Veliki alfa-motoneuroni
male motoričke jedinice	velike motoričke jedinice
spora, crvena vlakna	brza, bijela vlakna
manja tijela, tanji aksoni	krupnija tijela, deblji aksoni
manji akcijski potencijali	veći akcijski potencijali
sporije vođenje akcijskih potencijala	brže vođenje akcijskih potencijala
manja frekvencija akcijskih potencijala	veća frekvencija akcijskih potencijala
ekscitabilniji	manje ekscitabilni
tonički motoneuroni	fazni motoneuroni
bitni za održavanje stava tijela	bitni za brze, snažne pokrete (npr. skakanje)

Tablica 31-2. Usporedba svojstava spinalnih interneurona i alfa-motoneurona.

Interneuroni	Alfa-motoneuroni
male stanice	velike stanice
spontana aktivnost	nema spontane aktivnosti
visokofrekventno i repetitivno okidanje (do 500 Hz)	niskofrekventno okidanje (do 60 Hz) s dugim naknadnim hiperpolarizirajućim potencijalima
izražena konvergencija ulaznih signala	slaba konvergencija ulaznih signala
izražena divergencija sinaptičkih veza	mala divergencija sinaptičkih veza

Te tri vrste motoričkih jedinica jako se razlikuju po sposobnosti stvaranja mišićne sile. FF jedinice stvaraju 100 puta jaču silu nego SF jedinice, zbog dva glavna razloga: a) imaju najveći omjer inervacije, tj. najmanje vlakana po jednom aksonu i b) FF vlakna su najdeblja, a SF vlakna su najtanja.

Pojedinačni mišići sadrže opisane motoričke jedinice u različitim omjerima; štoviše, vlakna jedne motoričke jedinice su raspršena kroz mišić i izmiješana s vlaknima drugih motoričkih jedinica (sl. 31-3). U tipičnom slučaju, SF jedinice su najbrojnije, trebaju najveću metaboličku podršku, a smještene su dublje u mišiću. FF jedinice, što se oslanjaju na glikolizu, često su smještene bliže površini mišića (a tu je slabija prokrvljenost mišića). Nadalje, neki mišići se sastoje uglavnom od SF jedinica (npr. *musculus soleus*), a neki drugi uglavnom od FF jedinica (npr. vanjski očni mišići). Te su razlike dobro usklađene s funkcionalnim zadaćama dotičnih mišića.

Štoviše, svojstva α -motoneurona su usklađena sa svojstvima inerviranih mišićnih vlakana (tablica 31-1). Veliki α -motoneuroni imaju deblje aksone što brže vode akcijske potencijale, mnogo veću maksimalnu frekvenciju odašiljanja akcijskih potencijala, a inerviraju FF mišićna vlakna. Takve motoričke jedinice aktiviraju se tijekom snažnih, brzih i kratkotrajnih pokreta, pa kažemo da su to **fazni α -motoneuroni**. Mali α -motoneuroni imaju tanje aksone što sporije vode akcijske potencijale, nižu maksimalnu frekvenciju odašiljanja akcijskih potencijala, a inerviraju SF vlakna. No, takve motoričke jedinice mogu održavati umjerenu kontrakciju mišića dugo vremena, pa kažemo da su to **tonički α -motoneuroni**.

Mozak stupnjevito povećava snagu mišićne kontrakcije na dva načina: učestalijom aktivacijom okidanja jedne motoričke jedinice i novačenjem sve većeg broja motoričkih jedinica

Snaga mišićne kontrakcije stupnjevana je u širokom rasponu, od jedva opažljivih kontrakcija do silovitih kontrakcija što ponekad čak otrgnu hvatište mišića s kostiju ili uzrokuju prsnuće (rupturu) mišića (npr. u natjecateljskim sportovima). Mozak može mišićnu kontrakciju stupnjevano pojačavati na dva načina:

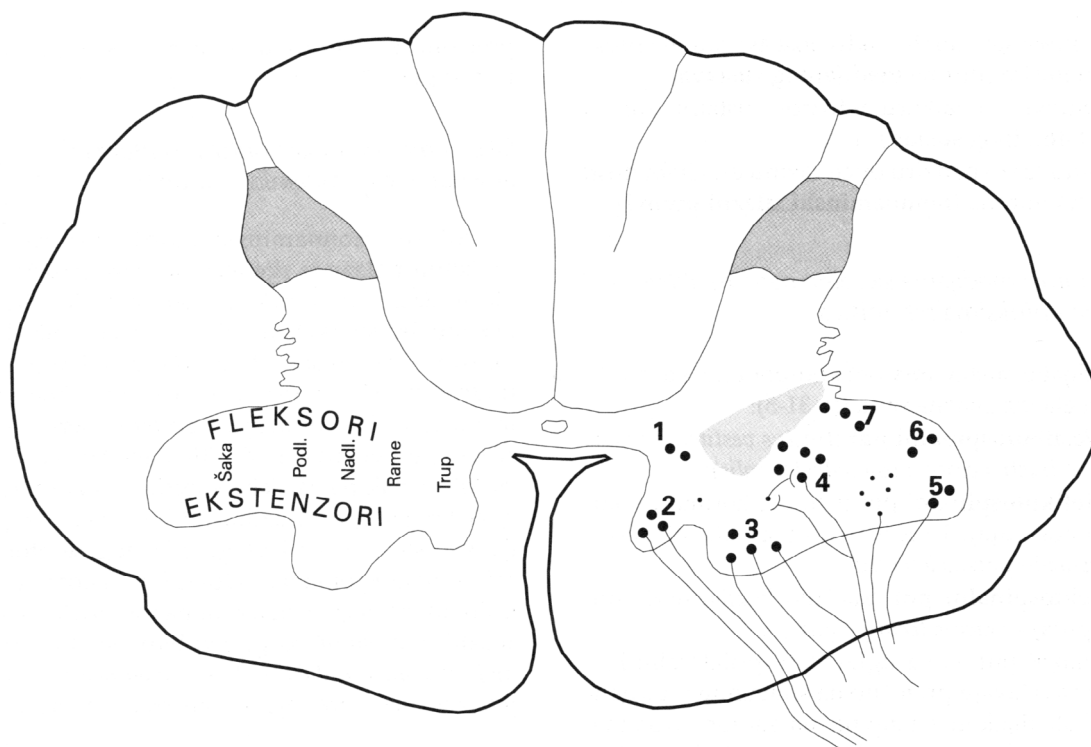
- aktiviranjem sve većeg broja α -motoneurona, tj. motoričkih jedinica; to je **proces novačenja**;
- poticanjem učestalijeg odašiljanja akcijskih potencijala u jednom α -motoneuronu (snažnija ekscitacija mišićnih vlakana što zbrajanjem dovodi do fuzioniranog tetanusa).

Do novačenja motoneurona dolazi točno određenim slijedom, što ovisi o brzini vođenja, tj. o promjeru aksona. Kad silazni putovi aktiviraju neku populaciju motoneurona, prvo se novače mali α -motoneuroni, već pri slabom silaznom signalu, jer imaju najniži prag sinaptičke aktivacije.

Ako silazni signal postaje snažniji, novači se progresivno sve krupnije α -motoneurone. Taj poredak novačenja je nazvan **Hennemanovim načelom veličine**. To se zbiva i tijekom voljnih i tijekom refleksnih pokreta. Slabi podražaji aktiviraju prvo SF jedinice, što stvaraju najmanju mišićnu silu i najotpornije su na zamaranje. Potom se novače FFR jedinice, a posljednje (uz najsnažnije podražaje) se unovače i FF jedinice. Takav stereotipni slijed novačenja motoneurona ima tri značajne posljedice:

- Pravilni poredak novačenja pojednostavljuje mozgu zadaću moduliranja mišićne sile – mozak određuje tek opću razinu sinaptičke ekscitacije motoneurona i ne treba odabirati specifične kombinacije motoričkih jedinica da bi proizveo željenu količinu mišićne sile.
- Pravilni poredak novačenja osigurava povećanje sinaptičke ekscitacije razmjerno pragu potrebne sile pri kojem do novačenja dolazi. Naime, tijekom slijeda pokreta može doći do malih fluktuacija intenziteta silazne sinaptičke ekscitacije, ali će pri svim stupnjevima sile (zbog Hennemanovog načela) točnost pokreta ostati jednakom.
- Najviše se rabe najbrojnije SF jedinice, pa je njima potrebna i najveća metabolička podrška. Na primjer, oko 50% motoričkih jedinica nogu su SF jedinice, aktivne pri stajanju i hodanju, a za tu djelatnost je potrebno tek 20% maksimalne sile što ju mišići mogu razviti. Dakle, iako se gotovo polovica mišićne mase tijela aktivira samo ponekad (pri brzim, snažnim i kratkotrajnim pokretima – skočiti, potrčati), metabolička cijena te zalihosne sposobnosti je relativno niska, jer FF jedinice se poglavito oslanjaju na anaerobni metabolizam.

Osim novačenjem novih motoričkih jedinica, mozak snagu mišićne kontrakcije može podešavati i mijenjanjem frekvencije okidanja akcijskih potencijala motoneurona (to je **načelo moduliranja frekvencije**). Mišićna sila se pri uzastopnom podraživanju povećava stoga što dolazi do zbrajanja pojedinačnih trzaja – razvija se fuzionirani tetanus (sl. 31-2). Ipak, pod normalnim okolnostima, frekvencija okidanja se kreće u dosta uskom rasponu: pri postojanim voljnim kontrakcijama od oko 8 Hz do 25 Hz. Takve frekvencije dovode do nepotpunih (nefuzioniranih) tetaničkih kontrakcija, ali se pokreti ipak izvode glatko stoga što se različite motoričke jedinice aktiviraju u različito vrijeme (pa se njihove međusobne razlike u fazama maksimalne kontrakcije uzajamno “izglade”). Potpuni tetanus nastaje samo nakratko, tijekom rane faze brzih kontrakcija.



Slika 31-4. Motoneuroni prednjeg roga kraljeznične moždine somatotopno su raspoređeni. Krupne točke označavaju α -motoneurone, sitne točke γ -motoneurone, a točkasto polje interneurone (točkasto polje u dorzalnom rogu je *substantia gelatinosa Rolandi*). Skupine α -motoneurona (1 do 7) raspoređene su tako da su motoneuroni za aksijalne mišiće smješteni najmedijalnije (1), a oni za mišiće šake i prstiju najlateralnije (7) - pravilo proksimalno-distalno. Nadalje, motoneuroni fleksora smješteni su dorzalnije od motoneurona ekstenzora (pravilo fleksora i ekstenzora). Nacrtno, uz manje izmjene, prema Carpenter i Sutin (1983).

Tri hijerarhijske razine motoričkih sustava su kraljeznična moždina, moždano deblo i moždana kora

Motoneuroni i interneuroni kraljeznične moždine su somatotopno ustrojeni

Tijela α -motoneurona okupljena su u nekoliko skupina u prednjem rogu, a sve skupine oblikuju Rexedov IX. sloj. No, dendriti motoneurona sežu mnogo dalje, u VII. i VIII. sloj (gdje su smješteni i odgovarajući interneuroni). Zapravo, skupine motoneurona su uzdužno usmjereni stupići što se pružaju kroz nekoliko spinalnih segmenata, a sadrže i α - i γ -motoneurone za inervaciju jednog (ili nekoliko funkcionalno srodnih) mišića. Stoga svaki mišić prima motoričke aksone kroz nekoliko ventralnih korjenova i spinalnih živaca. Zbog istog razloga, presijecanje ili ozljeda samo jednog spinalnog ventralnog korijena ne dovodi do **kljenuti** (*paralysis*) mišića, nego samo do jače ili slabije izražene **mišićne slabosti** (*paresis*).

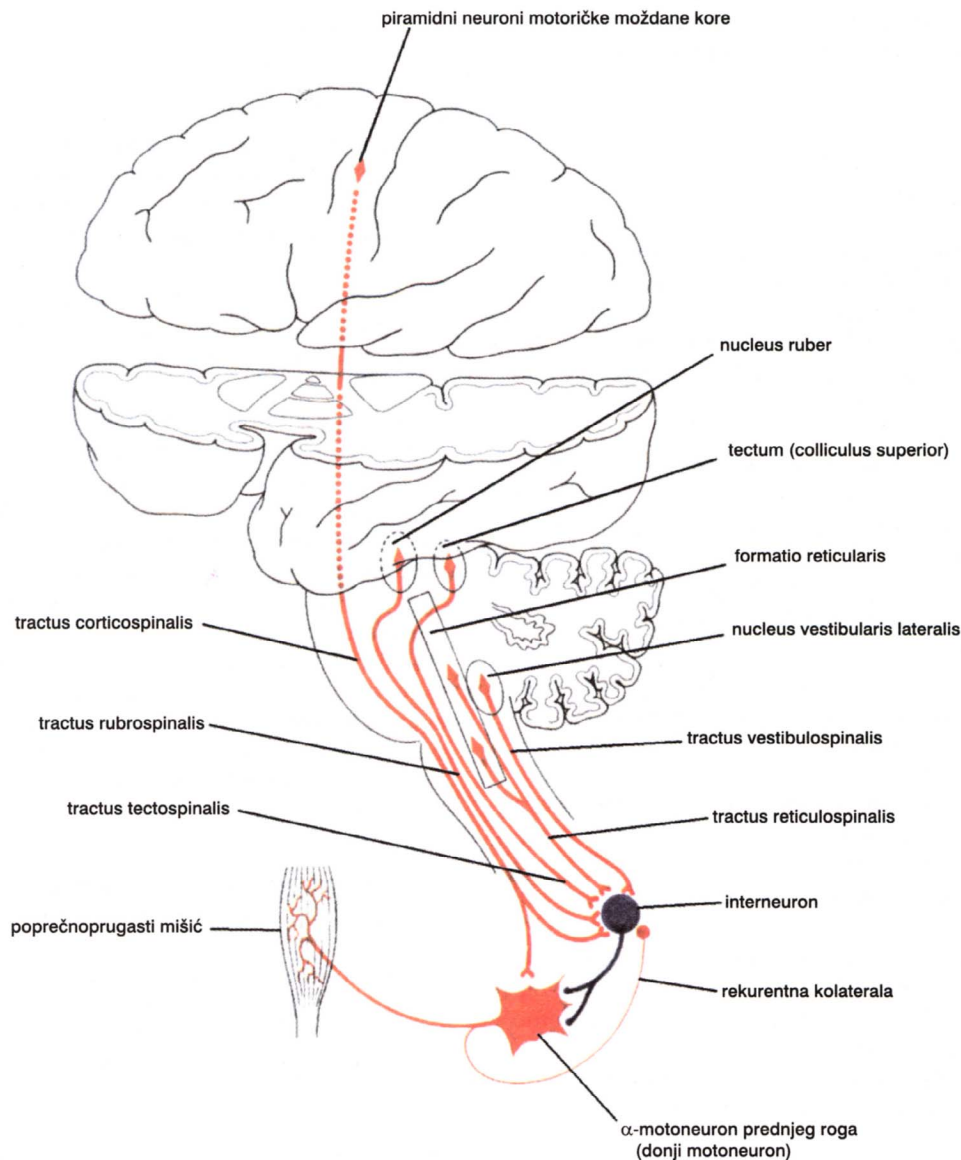
Motoneuroni su u prednjem rogu precizno somatotopno raspoređeni (sl. 31-4). Motoneuroni za inervaciju **aksijalnih mišića** (mišića leđa, vrata, abdomena i zdjelice) su smješteni najmedijalnije, a oni za inervaciju mišića šake i prstiju najlateralnije. Zbog toga je i prednji rog širi u spinalnim segmentima za inervaciju udova (C5-T1 i L1-S2). Štoviše, somatotopno ustrojstvo je izraženo i u ventrodorzalnom smjeru: motoneuroni za inervaciju **proksimalnih mišića udova** (rame, kuk) smješteni su ventralnije od onih što inerviraju distalne mišiće udova. Treći oblik somatotopnog ustrojstva je izražen u rostrokaudalnom smjeru: npr. mišiće ramena poglavito inerviraju gornji dijelovi ručnog spleta

(plexus brachialis – C5-C6), dok unutarnje mišiće šake inerviraju kaudalniji segmenti (C8-T1). Ukratko, dva temeljna svojstva prostornog ustrojstva motoneurona su:

- Pravilo proksimalno-distalno:** medijalne skupine motoneurona inerviraju proksimalne i aksijalne mišiće, a lateralne skupine motoneurona inerviraju distalne mišiće;
- Pravilo fleksora i ekstenzora:** motoneuroni ekstenzora su smješteni ventralnije od motoneurona fleksora.

Takav somatotopni raspored ima i značajnu funkcionalnu posljedicu: proksimalni mišići (a posebice ekstenzorni mišići nogu) poglavito služe održavanju ravnoteže i stava tijela, dok su distalni mišići šake i prstiju uključeni u fine manipulativne pokrete. Takvo somatotopno ustrojstvo je jasno izraženo i u razdiobi struktura što nadziru aktivnost medijalnih i lateralnih skupina motoneurona:

interneuronima prednjeg roga, propriospinalnim neuronima i silaznim motoričkim putovima. Najmedijalnije smješteni interneuroni sinaptički nadziru medijalne motoneurone (za aksijalne mišiće), a njihovi aksoni završavaju i na ipsilateralnim i na kontralateralnim motoneuronima – dakle, ti interneuroni imaju bilateralne projekcije. Lateralnije smješteni interneuroni sinaptički nadziru samo ipsilateralne motoneurone za mišiće ramenog i zdjeliceg obruča. Najlateralnije smješteni interneuroni su povezani samo s ipsilateralnim motoneuronima za distalne mišiće. Aksoni propriospinalnih neurona uzlaze ili silaze kroz nekoliko spinalnih segmenata i sinaptički završavaju i na interneuronima i na motoneuronima. Pritom su aksoni medijalnih propriospinalnih neurona dulji (ponekad sežu kroz cijelu kraljezničnu moždinu), a uzlaze i silaze kroz



Slika 31-5. Kralježnična moždina (motoneuroni i interneuroni), moždano deblo i moždana kora oblikuju tri hijerarhijske razine motoričkih sustava, što izravno nadziru mišićnu aktivnost. Silazni putovi što iz moždanog debla odlaze do spinalnih interneurona raspoređeni su u tri medijalna puta (*tractus vestibulospinalis*, *tractus reticulospinalis* i *tractus tectospinalis*) i jedan lateralni put (*tractus rubrospinalis*). Moždana kora motoneurone nadzire izravno (*tractus corticospinalis*) ili neizravno, djelujući na jezgre u moždanom deblu.

medijalnu i ventralnu kolumnu motoneurona. Lateralnije smješteni propriospinalni neuroni povezuju manji broj segmenata i te su veze topografski preciznije ustrojene. Takav način inervacije omogućuje usklađene kontrakcije aksijalnih mišića tijekom održavanja ravnoteže i stava tijela; te mišiće inerviraju brojni segmenti povezani dugim medijalnim propriospinalnim i bilateralnim interneuronskim sustavom. S druge strane, manje opsežni propriospinalni i isključivo ipsilateralni interneuronski sustavi nadziru aktivnost motoneurona distalnih mišića, što se često pokreću neovisno jedni od drugih (frakcionirani pokreti).

Silazni motorički putovi iz moždanog debla moduliraju aktivnost interneurona i motoneurona kralježnične moždine

Silazni putovi za spinalne motoneurone i interneurone polaze iz brojnih struktura moždanog debla (sl. 31-5), a dijelimo ih u tri skupine:

- Putove što nadziru aktivnost aksijalnih i proksimalnih mišića (putovi **medijalnog sustava**);
- Putove što nadziru aktivnost distalnih mišića (putovi **lateralnog sustava**) i
- Putove što nadziru opću razinu ekscitabilnosti spinalnih neurona (**monoaminski silazni putovi**).

Silazni putovi medijalne skupine nadziru aktivnost aksijalnih i proksimalnih mišića

Medijalni sustav ima pet komponenti, koje su dijelovi tri glavna silazna puta (sl. 31-5):

- Vestibulospinalni put** (*tractus vestibulospinalis medialis* + *tractus vestibulospinalis lateralis*);
- Retikulospinalni put** (kao dio kortiko-retikulospinalnog puta), tj. *tractus reticulospinalis medialis* + *tractus reticulospinalis lateralis*;
- Tektospinalni put** (kao dio kortiko-tektospinalnog puta) – *tractus tectospinalis*.

Ti silazni putovi su uglavnom ipsilateralni i sinaptički završavaju pretežno na spinalnim interneuronima, ali dijelom i izravno na motoneuronima. Vestibulospinalni putovi polaze iz vestibularnih jezgara i sudjeluju u refleksnom održavanju ravnoteže i stava tijela.

Retikulospinalni putovi polaze iz nekoliko područja retikularne formacije produljene moždine i mosta, a bitni su za održavanje stava tijela. Ti putovi mogu spinalne neurone i ekscitirati i inhibirati, a dio su kortikoretikulospinalnog sustava preko kojeg motorička područja moždane kore mogu inhibirati spinalne reflekse. Tektospinalni putovi polaze iz dubokih slojeva gornjih kolikula i križaju stranu, a sudjeluju u usklađivanju pokreta glave s pokretima očiju i dio su kortikotektospinalnog sustava.

Ukratko, medijalni sustav silaznih motoričkih putova je filogenetski najstariji dio motoričkih sustava, uključen u održavanje ravnoteže i stava tijela (što se temelji na aktivnosti aksijalnih i proksimalnih mišića). Na podlozi djelovanja tog sustava, motorička područja moždane kore ustrojavaju složenije i diferenciranije pokrete.

Silazni putovi lateralne skupine nadziru aktivnost distalnih mišića

Glavni put lateralne skupine je *tractus rubrospinalis*, što polazi iz magnocelularnog dijela nukleus rubera, a do spinalnih neurona dopijeva silazeći kroz dorzalni dio lateralnog funikula (u tijesnoj vezi s lateralnim kortikospinalnim putom). Taj put završava u lateralnom dijelu intermedijalne zone (VII. Rexedov sloj) i u području dorzolateralnih skupina motoneurona. Dakle, inervira motoneurone distalnih mišića šake i prstiju. Lateralni sustav silaznih motoričkih putova sudjeluje u finim pokretima šake i prstiju. No, taj je sustav u čovjekolikih majmuna i čovjeka slabo razvijen, jer te funkcije uglavnom preuzima kortikospinalni sustav, tj. svjesni voljni motorički put.

Silazni monoaminski putovi moduliraju ekscitabilnost spinalnih neurona

Silazni monoaminski putovi za kralježničnu moždinu polaze iz sljedećih jezgara moždanog debla: *nucleus locus coerulei* (noradrenalinški put – **ceruleospinalni sustav**), *nuclei raphe* (serotoninški put – **rafespinalni sustav**). Ti aksoni završavaju u svim područjima sive tvari kralježnične moždine, pa stoga imaju raznolike funkcije. Zapravo, ti putovi imaju opći facilitacijski ili inhibicijski učinak na različite specifične neuronske krugove kralježnične moždine. Primjerice, serotoninški rafespinalni put je uključen u modulaciju prijenosa nocicepcijskih informacija. Ti putovi također mijenjaju razinu ekscitabilnosti motoneurona i pridruženih interneurona u prednjem rogu kralježnične moždine.

Moždana kora na spinalne neurone djeluje i izravno i posredno, preko struktura moždanog debla

Motorička moždana kora šalje izravne projekcije na α -motoneurone, ali na njih djeluje i neizravno, nadzirući aktivnost motoričkih struktura moždanog debla od kojih polaze silazni motorički putovi za kralježničnu moždinu (sl. 31-5). *Tractus corticospinalis* je izravna projekcija moždane kore na spinalne α -motoneurone (to je tzv. piramidni put, svjesni voljni motorički put). *Tractus corticobulbaris* (= *tractus corticonuclearis*) je odgovarajuća izravna projekcija moždane

kore na α -motoneurone smještene u motoričkim jezgrama moždanih živaca u moždanom deblu. Primjeri neizravnih putova za nadzor spinalnih neurona su: *tractus corticoreticulospinalis* (iz moždane kore u retikularnu formaciju moždanog debla, a potom silazna retikulospinalna projekcija) ili *tractus corticorubrospinalis* (iz moždane kore na *nucleus ruber*, a potom silazni rubrospinalni put za motoneurone).

Mali mozak i bazalni gangliji su dva motorička susava što moduliraju aktivnost moždanog debla i moždane kore

Dosad smo opisivali motoričke strukture što su međusobno hijerarhijski ustrojene na tri razine (moždana kora, moždano deblo, kralježnična moždina) i aktivnost α -motoneurona nadziru izravno ili neizravno (preko spinalnih interneurona). No, još dva značajna moždana područja imaju ključnu ulogu u motoričkom ponašanju – mali mozak i bazalni gangliji telencefalona. Bitno obilježje ta dva sustava je da nemaju izravnog utjecaja na α -motoneurone, nego moduliraju aktivnost hijerarhijskog sustava motoričkih struktura moždane kore i moždanog debla.

Mali mozak, zahvaljujući svojim neuronskim vezama, uspoređuje motoričke zapovijedi (što polaze iz moždane kore, a do malog mozga dolaze preko posrednika u moždanom deblu) sa stvarnim stanjem tijekom izvođenja samog pokreta (što mu spinocerebelarnim putovima dojavljaju osjetni receptori) i na temelju te usporebe dojavljuje mozgu kako da motoričke zapovijedi promijeni da bi pokret bio što točniji i učinkovitiji. Sve se to zgodi prije i tijekom samog pokreta.

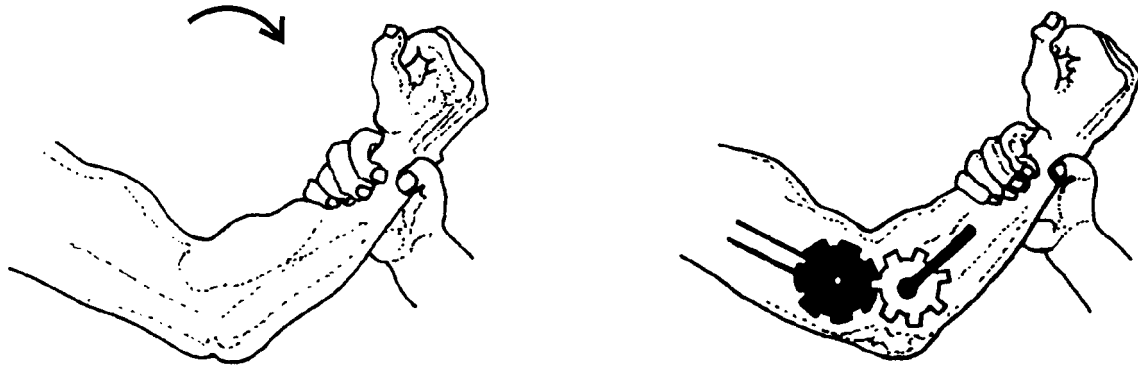
Bazalni gangliji obilno su povezani s moždanom korom i motoričkim dijelom talamusa, ali i s nekim drugim motoričkim strukturama (npr. *subthalamus*, *nucleus niger*), a svojom aktivnošću poglavito moduliraju djelovanje premotoričkih područja moždane kore, tj. onih kortikalnih područja u kojima se pokreti programiraju. Bolesti bazalnih ganglija (npr. Parkinsonova i Huntingtonova bolest) dovode do pojave abnormalnih nevoljnih pokreta te do poremećaja stava tijela.

Bolesti i ozljede pojedinih dijelova motoričkih sustava imaju prepoznatljive simptome i znakove

Četiri velike skupine bolesti selektivno pogađaju četiri dijela motoričke jedinice

Većina bolesti motoričke jedinice dovodi do mišićne slabosti i atrofije skeletnih mišića. Specifična obilježja tih bolesti ovise o tome koja je funkcionalna komponenta motoričke jedinice primarno pogođena. Kako je rečeno, motorička jedinica ima četiri funkcionalne komponente, pa na nju djeluju i četiri velike skupine bolesti:

- 1) **Neuropatije** su bolesti u kojima dolazi do znatnih promjena tijela neurona ili aksona u perifernim živcima, ali ne i mišićnim vlaknima; dijelimo ih u dvije skupine:
 - a) **bolesti α -motoneurona** što pogađaju tijelo motoneurona (npr. dječja paraliza, amiotrofna lateralna skleroza – ALS) i b) **periferne neuropatije** što pogađaju akson motoneurona u perifernom živcu (npr. u šećernoj bolesti, kroničnom alkoholizmu, nedostatku vitamina B12, tj. beri-beri bolesti, itd.).



Slika 31-6. Lijevo: provjera mišićnog tonusa pasivnim istezanjem mišića. Ako je otpor mišića takvom istezanju pretjeran, govorimo o spastičnosti (do koje dolazi zbog refleksne kontrakcije istegnutih mišića) – to je pojava tipična za bolesnika s ozljedom kortikospinalnog puta. Desno: »Pojava zupčanika« (engl. cogwheel phenomenon) tipična je za rigidnost u Parkinsonovoj bolesti. Ako se ne osjete jasno izmjenični jači i slabiji otpor istezanju, pojavu često opisujemo kao »povijanje olovne cijevi«. Za pojedinosti vidi tekst.

- 2) **Miopatije** su nasljedne (npr. Duchenneova distrofija) ili stečene (npr. dermatomiozitis) bolesti mišićnih vlakana, tj. mišića.
- 3) **Bolesti neuromišićne sinapse** (myasthenia gravis). Ta podjela jasno ukazuje na dva važna obilježja neuroloških bolesti. Prvo, bolest može biti **funkcionalno selektivna**: neke bolesti pogađaju samo osjetne, a neke samo motoričke sustave. Drugo, bolest može biti **regionalno selektivna** i djelovati samo na jedan dio neurona, npr. na akson a ne na tijelo.

Bolesti donjeg i gornjeg motoneurona su slikoviti nazivi za poremećaje funkcija spinalnih motoneurona i neurona kortikospinalnog puta

Za kliničke i dijagnostičke svrhe, pogodno je govoriti o donjim i gornjim motoneuronima. **Donji motoneuroni** su α -motoneuroni što izravno inerviraju skeletni mišić. **Gornji motoneuroni** su neuroni smješteni u višim područjima mozga, npr. u motoričkoj moždanoj kori, a izravno nadziru aktivnost α -motoneurona. Točnije bi bilo umjesto gornji motoneuron kazati premotorički neuron. No, pod gornjim motoneuronom zapravo uglavnom mislimo na neurone moždane kore čiji aksoni oblikuju kortikospinalni put. Bolesti i ozljede gornjeg i donjeg motoneurona uzrokuju specifične ali i različite poremećaje, pa je to razlikovanje u klinici vrlo korisno. Naime, bolesti donjeg motoneurona dovode do mišićne atrofije, pojave fascikulacija i fibrilacija, smanjenja mišićnog tonusa i gubitka tetivnih refleksa. Bolesti gornjeg motoneurona i njegovog aksona dovode do spastičnosti, pojačanih tetivnih refleksa i pojave abnormalnih refleksa ekstenzora (znak Babinskog). **Fascikulacije** su vidljivi potkožni trzaji mišića, uzrokovani nevoljnom, ali istodobnom kontrakcijom svih mišićnih vlakana što ih inervira jedan motoneuron – dakle, uzrokovani aktivacijom jedne motoričke jedinice. Fascikulacije su znak spore i progresivne bolesti samog motoneurona i rijetko se opažaju u perifernim neuropatijama. **Fibrilacije** su posljedica spontane aktivnosti jednog mišićnog vlakna i mogu se prepoznati samo na elektromiografskom zapisu. Slabi, atrofični i trzavi mišići, tj. fascikulacije, znak su bolesti donjeg motoneurona, a pojačani tetivni refleksi znak su bolesti gornjeg motoneurona. Kad se ti znakovi javljaju skupa u jednom udu, gotovo je sigurno da je riječ o

amiotrofnoj lateralnoj sklerozi (kronična, progresivna degenerativna bolest što pogađa tijela i gornjeg i donjeg motoneurona). Kad je jedini znak bolesti mišićna slabost, uglavnom je nemoguće razlikovati neuropatije od miopatija samo na temelju kliničkih zapažanja. Tad liječnik poseže za dodatnim, laboratorijskim pretragama: mjerenjem aktivnosti nekih serumskih enzima (npr. kreatin kinaze, laktat dehidrogenaze), elektromiografijom (EMG), mjerenjem brzine vođenja akcijskih potencijala u živcu, biopsijom mišića.

Tri glavna poremećaja mišićnog tonusa su spastičnost, rigidnost i mlohavost

Mišićni tonus je sila kojom se mišić odupire istezanju, odnosno blaga napetost opuštenog mišića (stoga bi točniji naziv bio tonus mirujućeg mišića). U patološkim stanjima, tonus može biti pojačan ili oslabljen. Mišićni tonus obično utvrdimo opipavanjem mišića (blagim stiskanjem trbuha mišića pod prstima osjetimo njegovu konzistenciju i čvrstoću, nepodatljivost, jedrinu) ili istezanjem (ispitujemo koliki otpor mišić pruža pasivnom istezanju). Opipavanjem i istezanjem ne provjeravamo ista svojstva mišića. Primjerice, nakon moždanog infarkta (lezija gornjeg motoneurona) opipavanje nam ukazuje da je mišićni tonus smanjen (konzistencija mišića je smanjena, tj. mišić je omekšan), ali takav mišić ipak pruža pojačan otpor pasivnom istezanju. Pri kliničkoj prosudbi mišićnog tonusa, što je bitno za dijagnozu bolesti motoričkog sustava, često se javi nejasnoće stoga što različiti ljudi različito tumače pojmove poput: čvrstoća, napetost, elastičnost, krutost, jedrina. Stoga je korisno kratko razmotriti činitelje što pridonose nastanku mišićnog tonusa. Svatko se opipavanjem vlastitih mišića može lako uvjeriti da je kontrakcija (napinjanje, tj. aktivno skraćivanje mišića) činitelj što izrazito mijenja mišićni tonus. Svrha kontrakcije je, naravno, da poveća napetost (*tensio*) mišića. No, u normalnim uvjetima, mali doprinos napetosti mišića daju i pasivna viskoelastična svojstva mišićnih stanica i vezivnog tkiva mišića i tetiva. Upravo elastičnim svojstvima objašnjavamo sljedeću pojavu: kad opušteni (relaksirani) mišić pasivno istežemo, pa pritom mišić istegnemo više od neke kritične duljine, odjednom napetost mišića počne naglo rasti, mišić postaje tvrdi na opip i sve se više odupire istezanju u smjeru ekstremnog položaja zgloba (stoga se takvi krajnji položaji zgloba tijekom kliničkog

ispitivanja mišićnog tonusa i izbjegavaju). Nadalje, postoji i neuralna komponenta mišićnog tonusa – refleks istežanja, koji se također suprotstavlja istežanju mišića, pa time pospješuje opružna svojstva mišića.

Sad je pitanje: što više pridonosi tonusu mirujućeg mišića – aktivna kontrakcija ili viskoelastična svojstva mišićnog tkiva? Novije elektromiografske (EMG) studije na ljudima su jasno pokazale da u zdravom opuštenom mišiću nema električne aktivnosti, pa stoga niti aktivne kontrakcije. U opuštenim mišićima ne postoji refleksni tonus, tj. tonički refleks istežanja o kojem su pisali stariji autori; napetost mirujućeg mišića je posljedica viskoelastičnih svojstava mišićnog tkiva. No, druga je stvar da većina normalnih ljudi tijekom pregleda zapravo nije posve opuštena, pa EMG vrlo često pokazuje blagu električnu aktivnost ispitivanih mišića.

Ukratko, mišićni tonus je svojstvo mišića što se temelji na dvije komponente: viskoelastičnim svojstvima samog mišićnog tkiva i neuralnoj komponenti što određuje stupanj kontrakcije mišića u danom času. Opipavanjem mišića subjektivno spoznajemo njegovu konzistenciju (čvrstoću, elastičnost – viskoelastična svojstva), dok pasivnim istežanjem utvrđujemo istegljivost mišića, odnosno stupanj napetosti (tenzije, kontrakcije) kojom se mišić istežanju odupire. Normalni mišićni tonus ima nekoliko važnih funkcija:

- 1) Tonus mišića pripomaže održavanju stava tijela.
- 2) Mišić, kao i opruga, pohranjuje dio energije koju kasnije može osloboditi – to je posebno važno za hodaње i trčanje: kad noga prihvati težinu tijela, mišići se istegnu i pohrane mehaničku energiju, a kad se pri novom koraku noga ponovno otišne od tla dio te energije se oslobodi i pripomaže djelatnoj kontrakciji mišića. Za iskorak prema naprijed potrebna je manje snažna kontrakcija mišića.
- 3) Opružno-elastična svojstva mišića pripomažu izgladivanju pokreta: mišići nisu obični motori što trzavo pokreću ud (kao u robota), nego njihova elastičnost zagladi takve sitne trzaje (poput opruge, mišić ravnotežnu duljinu ne poprima odjednom, nego postupno).

Mišićni tonus može biti patološki promijenjen na dva načina – ili je smanjen (to je *hypotonia*, tj. *hypotonus*) ili je povećan (to je *hypertonia*, tj. *hypertonus*). Te dvije abnormalnosti klinički opisujemo s tri pojma (jedan za smanjeni, a dva za povećani tonus):

- 1) **Hypotonia** – mišić je slab, mekan i mlitav; stoga često rabimo izraz *flacciditas*, tj. **mlohavost** mišića.
- 2) **Hypertonia**, koja poprima dva oblika: **spastičnost** (zgrčenost) i **rigidnost** (ukočenost).

Spastičnost je izraz što ga rabimo za opis pretjeranog otpora mišića pasivnom istežanju, a uzrokovana je ozljedama i bolestima kortikospinalnog sustava (gornjeg motoneurona) – spastičnost je povećani otpor pasivnom istežanju mišića, nakon kojeg uslijedi naglo (ili postupno) slabljenje tog otpora. Stoga kliničari često govore o **fenomenu džepnog nožića** – naime, subjektivni dojam liječnika koji nastoji pasivno ispružiti povijenu ruku pacijenta (pasivno istegnuti biceps) nalik je onom kad otvaramo džepni nožić: prvo to ide teško (velik je otpor), no kad prijedemo “prag potezanja”, otpor se naglo smanji i nožić se otvori. Takvi poremećaji tonusa (ovisno o uzroku) uzrokuju karakteristične stavove tijela (stav dekortikacije i stav decerebracije). Spastičnost je često združena s pojavom koju

nazivamo *clonus*, a to su brze oscilacije kontrakcija i relaksacija u odgovoru na istežanje mišića.

Rigidnost je izraz što ga rabimo za opis pojačanog tonusa mišića u bolestima bazalnih ganglija (poglavito Parkinsonovoj bolesti). Kad mišić pasivno istežemo, osjetimo niz malih i pravilnih trzaja, tj. izmjeničnih jačanja i slabljenja otpora. Stoga kliničari često govore o **fenomenu zupčanika** (sl. 31-6) ili pak o **rigidnosti olovne cijevi**. Naime, ponekad opisane male trzaje ne osjetimo, nego imamo dojam kao da polagano, uz napor i postojano, povijamo olovnu cijev. Kad takve bolesti dulje traju, pa rigidnost postane postojano svojstvo mišića, rabimo izraz **dystonia**.

I **mlohavost** (*flacciditas*) i **spastičnost** su obilježja mišićne kljenuti (*paralysis*) ili mišićne slabosti (*paresis*). Naime, mlohavost je znak bolesti donjeg motoneurona (npr. presječenog živca), pa govorimo o **mlohavoj kljenuti** (*paralysis flaccida*) ili **mišićnoj slabosti s mlohavošću mišića** (*paresis flaccida*). S druge strane, spastičnost je znak bolesti kortikospinalnog puta (gornjeg motoneurona), pa govorimo o **zgrčenoj kljenuti** (*paralysis spastica*) ili **mišićnoj slabosti sa zgrčenošću mišića** (*paresis spastica*).

Bolesti malog mozga i bazalnih ganglija dovode do pojave nevoljnih i abnormalnih pokreta

Ozljede mozga uzrokuju dvije vrste poremećaja motoričkih funkcija: negativne i pozitivne. **Negativni znakovi** su izraz gubitka neke funkcije što ju je normalno obavljao razoreni dio mozga. Npr., mišićna slabost ili kljenut nakon bolesti ili uništenja a-motoneurona. Ono što je postojalo u normalnom stanju, sada je nestalo. S druge strane, **pozitivni znakovi** su stereotipni abnormalni pokreti što se javе nakon moždane ozljede ili bolesti. Ono što je u normalno stanju bilo “prikriveno i pod nadzorom”, sada se javi u punom sjaju i ravna se prema vlastitim pravilima. Te **pojave oslobađanja** (engl. release phenomena) objašnjavamo disinhibicijom (nestankom inhibicije) inače normalnih mreža interneurona što su posredovale dotadašnju normalnu motoričku funkciju – bolest viših moždanih struktura smanji ili posve prekine njihovo nadziranje nižih struktura, pa se te “oslobode kočničara” i odjednom se vidi što je zapravo glavna, spontana zadaća tih neuronskih krugova (što ih više moždane strukture inače neprekidno “rabe za svoje svrhe”).

Tipičan primjer takvih pozitivnih znakova su **patološki refleksi** što se pojave nakon ozljeda i bolesti silaznih motoričkih putova, ili pak **nevoljni automatski pokreti** što se pojave nakon bolesti i poremećaja bazalnih ganglija ili malog mozga. Bolesti i ozljede različitih motoričkih struktura također dovode i do specifičnih **poremećaja hoda i stava tijela**.