

Spinalni motorički mehanizmi i refleksi

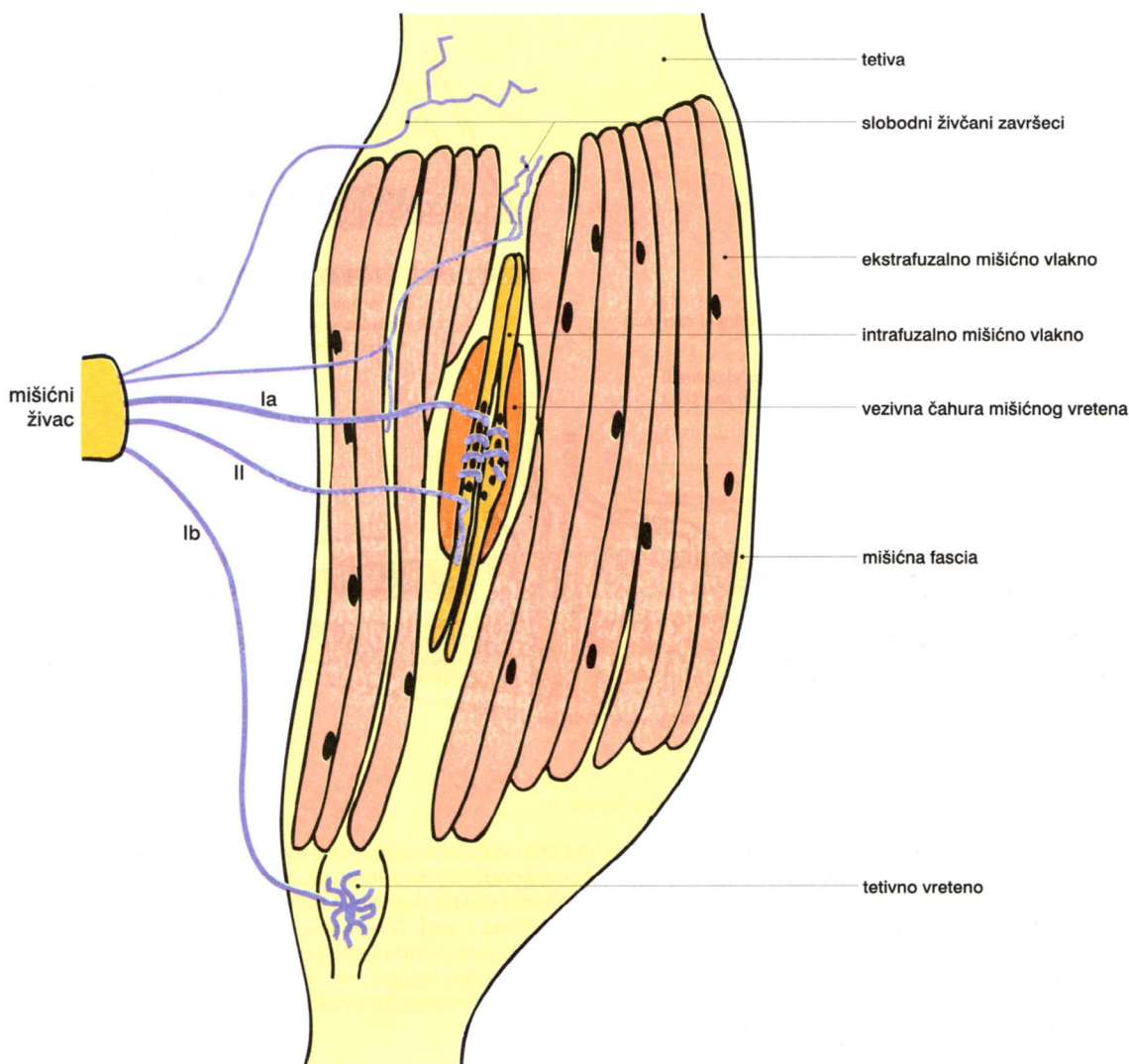
Alfa-motoneuroni su zajednički završni put preko kojeg druga moždana područja nadziru i podešavaju mišićne kontrakcije, tj. pokretanje tijela i dijelova tijela. Tijekom mišićne kontrakcije, tri činitelja određuju stupanj promjene duljine mišića i nastalu silu: početna duljina mišića, brzina promjene duljine mišića i stupanj izvanjskog opterećenja što se odupire pokretu.

To znači da mozak mišiće i pokrete nadzire učinkovito samo ako trajno prima proprioceptijske informacije o duljini mišića i silama što ih ti mišići proizvode. Dvije vrste osjetnih receptora bilježe takve informacije o trenutnom mehaničkom stanju mišića: **mišićna vretena** (smještena u mišićima) signaliziraju promjene duljine, a **tetivna vretena** (smještena u tetivama) signaliziraju promjene stupnja napetosti, tj. snage kontrakcije mišića. Informacije iz tih receptora dopijevaju i do moždane kore, gdje se rabe za svjesni osjet položaja udova i za planiranje pokreta. No, na

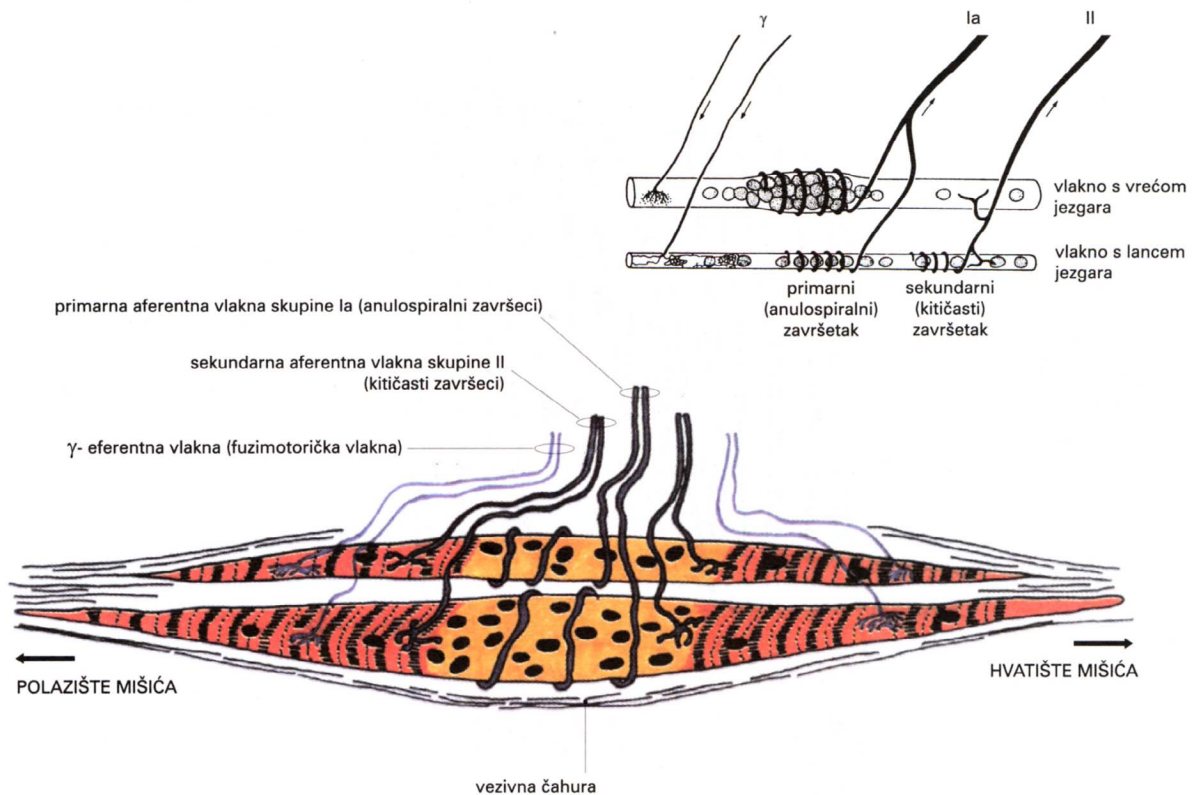
najnižoj hijerarhijskoj razini motoričkih sustava, tzv. segmentnoj razini (razini spinalnog segmenta), informacije što u kralježničnu moždinu dopijevaju preko tri vrste primarnih aferentnih vlakana (Ia, Ib i II) omogućuju najjednostavniji oblik motoričkog ponašanja: spinalne reflekse.

Navedena aferentna vlakna su podjednako brojna kao i aksoni a-motoneurona što uzrokuju kontrakciju odgovarajućih mišića. Štoviše, posebni g-motoneuroni motorički inerviraju i sama mišićna vretena. Stoga je protok informacija vezanih uz nadziranje mišićne kontrakcije zapravo veći od protoka informacija što izravno dovode do same kontrakcije mišića.

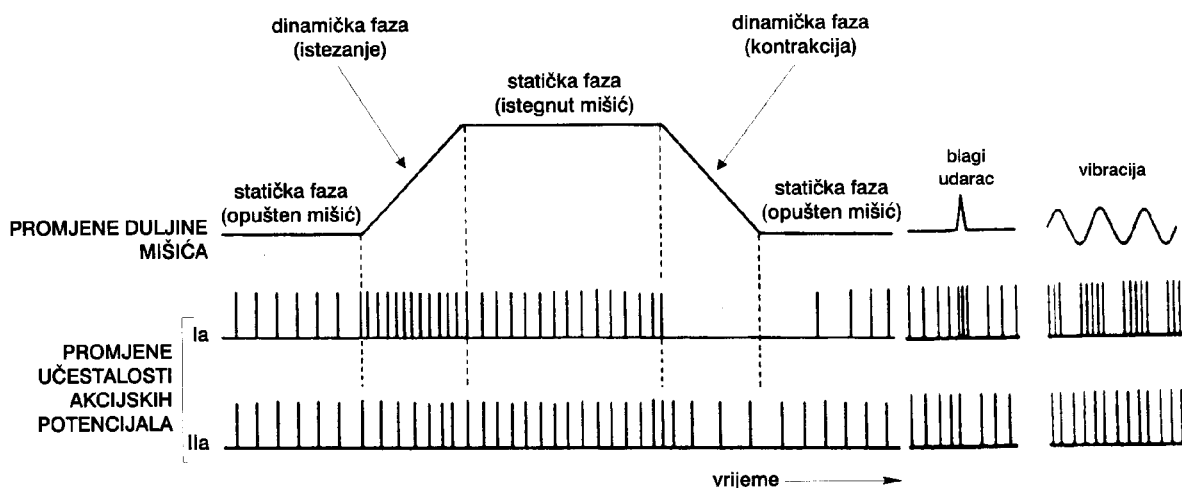
Refleksi su nevoljni, relativno stereotipni i stupnjevani motorički odgovori na specifične osjetne podražaje; amplituda refleksnog odgovora razmjerna je intenzitetu podražaja, a pritom mjesto podraživanja ima ključnu ulogu



Slika 32-1. Osjetna inervacija skeletnog mišića. Uočite da je mišićno vreteno vezivnim tkivom (žuto) povezano s tetivama, pa se isteže svaki put kad se isteže i preostali dio mišića. Osim primarnih (Ia) i sekundarnih (II) aferentnih vlakana mišićnog vretena, te Ib vlakna tetivnih vretena, mišić inerviraju i tanka mijelinizirana vlakna što završavaju kao slobodni živčani završeci. Vlakna unutar mišićnog vretena su intrafuzalna, a sva ostala mišićna vlakna su ektrafuzalna. Nacrtno, uz izmjene, prema Brodal (1992).



Slika 32-2. Mišićno vreteno sastoji se od tankih intrafuzalnih mišićnih vlakana ovijenih vezivnom čahurom i smještenih usporodno s ektrafuzalnim vlaknima. U sredini intrafuzalnih vlakana nema kontraktilnih elemenata, nego su tu nagomilane jezgre. Na mišićnim vretenima završavaju dvije vrste aferentnih vlakana (primarna vlakna skupine Ia s anulospiralnim završecima – engl. anulospiral endings; sekundarna vlakna skupine II s kitičastim završecima – engl. flower-spray endings), te γ -eferentna vlakna (za motoričku inervaciju intrafuzalnih mišićnih vlakana). Umetak u gornjem desnom uglu pokazuje da intrafuzalna vlakna dijelimo u dvije morfološke skupine: vlakna s vrećom jezgara i vlakna s lancem jezgara. No, kako postoje dvije fiziološki različite vrste vlakana s vrećom jezgara, razlikujemo ukupno tri fiziološke skupine intrafuzalnih vlakana. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema DeMyer (1988) i Kandel i sur. (1991).



Slika 32-3. Funkcionalna svojstva mišićnog vretena. Dijagram prikazuje akcijske potencijale snimljene u dorzalnim korjenovima anestezirane mačke, a promjene učestalosti akcijskih potencijala u primarnim (Ia) i sekundarnim (II) vlaknima naznačene su različitim gustoćom okomitih crta s obzirom na statičku fazu podraživanja (nema promjene duljine mišića) i dinamičku fazu podraživanja (istezanje ili kontrakcija mišića). U takvom pokusu, mišićno vreteno nije pod utjecajem γ -eferentnih aksona. I primarna i sekundarna vlakna signaliziraju statičku duljinu mišića (statička osjetljivost), ali jedino primarna (Ia) vlakna signaliziraju promjene duljine (pokrete) i brzinu tih promjena, tj. pokreta (dinamička osjetljivost); naime, primarna (Ia) vlakna povećavaju učestalost odašiljanja akcijskih potencijala tijekom dinamičke faze (istezanja mišića), a nakratko »zanijeme« tijekom kontrakcije mišića. Uočite također da su primarna (Ia) vlakna vrlo osjetljiva na kratkotrajne ili promjenjive podražaje, npr. blage udarce po mišiću ili vibraciju. Prema Brodal (1992), uz manje izmjene i pojednostavljenje.

u odabiru točno određenih mišića što se kontrahiraju tijekom refleksnog odgovora. **Spinalni refleksi** su refleksi što se odvijaju unutar neuronskih krugova kralježnične moždine, a izazvani su podraživanjem receptora u mišićima, zglobovima i koži. Neuronski krugovi tih refleksa su jednostavno ustrojeni, a (posredstvom silaznih motoričkih putova) viša moždana područja ih rabe kao elementarne jedinice za izgradnju složenijih obrazaca motoričkog ponašanja. Stoga je razumijevanje načela ustrojstva spinalnih refleksa ključno za razumijevanje složenih oblika motoričkog ponašanja. Pored toga, provjera spinalnih refleksa je važan dio kliničkog pregleda bolesnika, što omogućuje procjenu stanja i osjetnih i motoričkih sustava, kao i opće razine ekscitabilnosti kralježnične moždine.

Mišićna i tetivna vretena trajno bilježe različita svojstva mehaničkog stanja mišića

Kao i u drugim dubokim tkivima, u mišićima završava nekoliko vrsta primarnih aferentnih vlakana (sl. 32-1). Ta vlakna imaju vrlo specifične i precizne sinaptičke veze u kralježničnoj moždini, pa stoga imaju i specifične funkcionalne uloge u spinalnim refleksima i drugim oblicima motoričkog ponašanja. Zapravo, primarna aferentna vlakna što inerviraju mišićna vretena (Ia i II vlakna) i tetivna vretena (Ib vlakna), klasični su primjeri funkcionalno specijaliziranih osjetnih vlakana (tablica 32-1). Mišićna i tetivna vretena su receptori što trajno bilježe promjene duljine i opterećenja mišića te brzinu mišićne kontrakcije (srodne informacije o položaju i kretanju udova bilježe aferentna vlakna zglobnih čahura i ligamenata te neki kožni mehanoreceptori).

Mišićna vretena bilježe istezanje mišića

Mišićno vreteno (*fusus neuromuscularis*) je posebna vrsta učahurenog osjetnog receptora, smještenog u mišiću i usporedno sa skeletnim mišićnim vlaknima što čine glavnu kontraktilnu masu mišića. Mišićna vretena su tanka (promjera do 1 mm), ali duga (4-10 mm), a izgrađuje ih snopić od 2 do 10 tanašnih i posebno građenih mišićnih vlaknaca, što su ovijena vezivnom čahurom oko koje je širok limfni prostor (sl. 32-2). Nadalje, središnji dio tog snopića je blago proširen, pa receptor nalikuje vretenu (lat. *fusus*). Stoga mišićna vlaknaca smještena unutar vretena nazivamo **intrafuzalnim vlaknima**, a sva preostala, okolna mišićna vlakna nazivamo **ekstrafuzalnim vlaknima** (sl. 32-1).

Intrafuzalna vlakna su znatno manja i tanja od ekstrafuzalnih, pa ne pridonose bitno mišićnoj kontrakciji.

Pored toga, središnji dio intrafuzalnih vlakana nema poprečnih pruga, tj. kontraktilnih miofibrila, nego su tu nagomilane brojne jezgre (u ekstrafuzalnim vlaknima zrelih mišića su jezgre poredane tik ispod sarkoleme cijelom duljinom vlakna). Taj dio vlakna je najosjetljiviji na istezanje. Tri su vrste intrafuzalnih vlakana:

- 1) **Vlakna s lancem jezgara** (jezgre su u središnjem području poredane u jedan niz, a vlakna su tanka i kratka);
- 2) **Dinamička vlakna s vrećom jezgra** (jezgre su nagomilane u središnjem području kao u vreći, a vlakna su deblja i dulja i imaju dinamička fiziološka obilježja);
- 3) **Statička vlakna s vrećom jezgra** (jezgre su također nagomilane u središnjem području kao u vreći, no vlakna imaju statička fiziološka obilježja).

Tipično mišićno vreteno sisavaca sadrži jedno statičko i jedno dinamičko vlakno s vrećom jezgara, te nekoliko (obično 5) vlakana s nizom jezgara. Na intrafuzalnim vlaknima završavaju dvije vrste aferentnih (Ia i II) i dvije vrste g-eferentnih aksona (sl. 32-2).

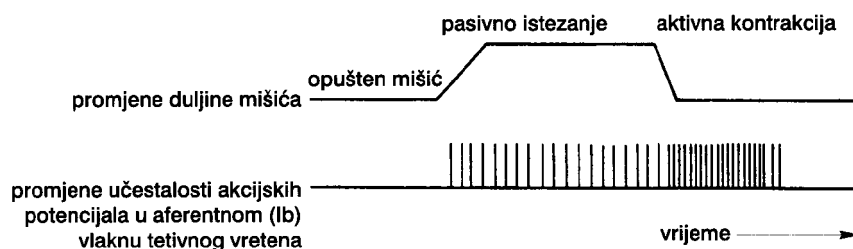
Aferentna vlakna dijelimo u **primarna osjetna vlakna** skupine **Ia** (s anulospiralnim završecima) i **sekundarna osjetna vlakna** skupine **II** (s kitičastim završecima).

Završeci jednog primarnog (Ia) vlakna inerviraju sve tri vrste intrafuzalnih vlakana i spiralno se oviju oko njihovih središnjih područja (ispunjenih jezgrama). S druge strane, nekoliko sekundarnih (II) vlakana inerviraju bočna područja vlakana s nizom jezgara i statička vlakna s vrećom jezgara.

Gama-eferentna vlakna su fuzimotorička vlakna odnosno aksoni γ -motoneurona prednjeg roga kralježnične moždine. Pritom dinamički γ -aksoni inerviraju jedino dinamička vlakna s vrećom jezgara, dok statički γ -aksoni inerviraju različite kombinacije vlakana s nizom i vlakana s vrećom jezgara. Ti fuzimotorički aksoni uspostavljaju neuromišićne sinapse na kontraktilnim krajevima (polarnim područjima) intrafuzalnih vlakana. Skupnim nazivom **fuzimotorički sustav** označavamo γ -eferentne aksone stoga da se naglasi razlika prema **skeletomotoričkom sustavu** što ga čine svi aksoni α -motoneurona što inerviraju ekstrafuzalna mišićna vlakna.

Fuzimotorički γ -aksoni inerviraju polarna, kontraktilna područja intrafuzalnih vlakana i potiču njihove kontrakcije. Time se intrafuzalno vlakno skрати, a njegovo središnje (nekontraktilno) područje s jezgrama se istegne. To potiče učestalije odašiljanje akcijskih potencijala aferentnih (Ia i II) aksona, ali također povećava osjetljivost mišićnog vretena na istezanje mišića.

Svako mišićno vreteno ima tri komponente: intrafuzalna vlakna, aferentne aksone (što bilježe promjene istegnutosti



Slika 32-4. Funkcionalna svojstva tetivnih vretena. Akcijski potencijali snimani su u izdvojenim aferentnim (Ib) vlaknima tetivnog vretena u dorzalnim korjenima anestetizirane mačke (gustoća okomitih crta označava učestalost akcijskih potencijala). Uočite da i pasivno istezanje i aktivna kontrakcija mišića povećavaju učestalost akcijskih potencijala u Ib vlaknu, ali da je aktivna kontrakcija mišića mnogo moćniji podražaj. Pojednostavljeno prema Brodal (1992).

intrafuzalnih vlakana) i eferentne aksone (što reguliraju osjetljivost receptora). Istezanje intrafuzalnih vlakana često opisujemo kao “opterećivanje” mišićnog vretena (što ekscitira aferentne aksone ovijene oko središnjeg područja s jezgama – naime, istežanje tog dijela vlakana je mehanički podražaj za aferentne aksone). Ponovno opuštanje (prestanak istežanja) intrafuzalnih vlakana opisujemo kao “rasterećivanje” mišićnog vretena (što smanjuje učestalost pojavljivanja akcijskih potencijala u aferentnim aksonima). Kontrakcije mišića nisu primjeren podražaj za mišićna vretena stoga što su vretena postavljena usporedno s ektrafuzalnim mišićnim vlaknima, pa se pri kontrakciji mišića vlakna mišićnog vretena ne istežu, nego se skraćuju (time popusti pritisak središnjih područja intrafuzalnih vlakana na osjetne završetke ovijene oko njih) (sl. 32-5). U različitim mišićima, mišićna vretena su i različito brojna i različito raspoređena. Najviše mišićnih vretena imaju oni mišići što sudjeluju u finim, precizno odmjerenim i nadziranim pokretima, npr. mali mišići šake i prstiju (*musculi lumbriales et interossei*) i vanjski očni mišići.

Tetivna vretena bilježe promjene stupnja napetosti (kontrakcije) mišića

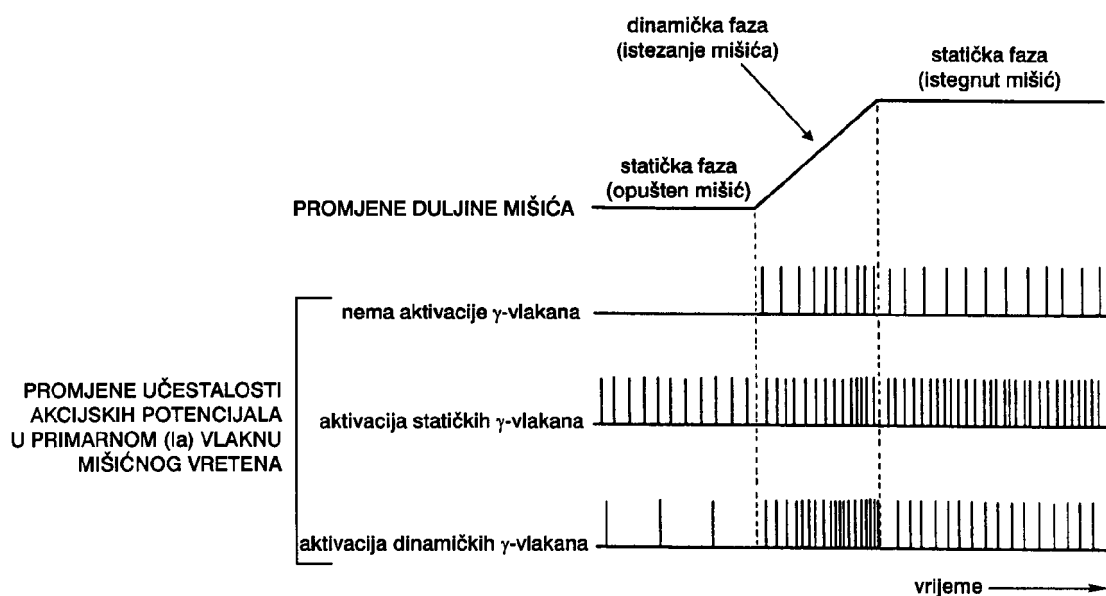
Tetivno vreteno (*fusus neurotendineus*, Golgijev tetivni organ) je građeno slično mišićnom vretenu, ali su unutar vretenaste čahure smještena tetivna, a ne mišićna vlakna. Tetivno vreteno je i tanje (0,1 mm) i kraće (do 1 mm) od mišićnog, a inervira ga samo jedna vrsta primarnih aferentnih aksona (vlakna skupine **Ib**). Ključna funkcionalna razlika proizlazi iz činjenice da su tetivna vretena smještena tamo gdje mišić prelazi u tetivu – spojena su serijski (u niz) s ektrafuzalnim mišićnim vlaknima (a mišićna vretena su smještena usporedno s ektrafuzalnim vlaknima!). Jedno ili nekoliko primarnih aferentnih Ib vlakana ovija se oko intrafuzalnih tetivnih vlakana. Napinjanje (istežanje) tetive pritišće i time ekscitira ta osjetna vlakna, što (preko spinalnih interneurona) dovodi do inhibicije odgovarajućih α -

motoneurona, relaksacije dotičnog mišića i popuštanja napetosti njegove tetive.

Dakle, tetivna vretena su receptori što trajno bilježe promjene mišićne napetosti (i time istegnutosti tetiva), pa svojom inhibicijskom ulogom mišiće i tetive zaštićuju od pretjerano snažnih kontrakcija što bi mogle uzrokovati prsnuće mišića ili otrgnuće tetivnog hvatišta mišića od kostiju. Tetivna vretena su receptori niskog praga, a odgovarajući podražaj za njih je kontrakcija mišića (sl. 32-4). Ti receptori su tako osjetljivi da ih ekscitira već napetost uzrokovana kontrakcijom tek nekoliko (ili i samo jednog!) mišićnih vlakana. Stoga jedno jedino aferentno Ib vlakno pruža malo informacija o ukupnoj sili nastaloj tijekom kontrakcije mišića. Međutim, istodobna aktivacija cijele populacije Ib vlakana iz dotičnog mišića pruža kontinuiran i monoton signal o nastaloj mišićnoj sili. Novaćenje dodatnih motoričkih jedinica aktivira dodatna tetivna vretena, a uz to i povećava učestalost akcijskih potencijala u već aktivnim tetivnim vretenima. S druge strane, pasivno istežanje mišića (bez mišićne kontrakcije) uglavnom nije učinkovit podražaj za tetivna vretena, jer nastaje preslaba sila.

Primarna (Ia) i sekundarna (II) aferentna vlakna mišićnih vretena različito odgovaraju na fazne promjene duljine mišića

Tijekom istežanja (ili prekida istežanja) mišića, promjene duljine mišića odvijaju se u dvije faze. **Dinamička faza** je razdoblje tijekom kojeg se duljina mišića mijenja, a **statička faza** (faza postojanog stanja) je ono razdoblje u kojem se postojano održava novouspostavljena duljina mišića. Tijekom dinamičke faze istežanja mišića, povećava se učestalost akcijskih potencijala i u primarnim i u sekundarnim aferentnim vlaknima. Obrnuto, tijekom dinamičke faze skraćivanja mišića (ili prekida istežanja, tj. tijekom rasterećivanja mišićnih vretena), smanji se učestalost akcijskih potencijala i u primarnim i u sekundarnim vlaknima. Međutim, učestalost akcijskih potencijala u



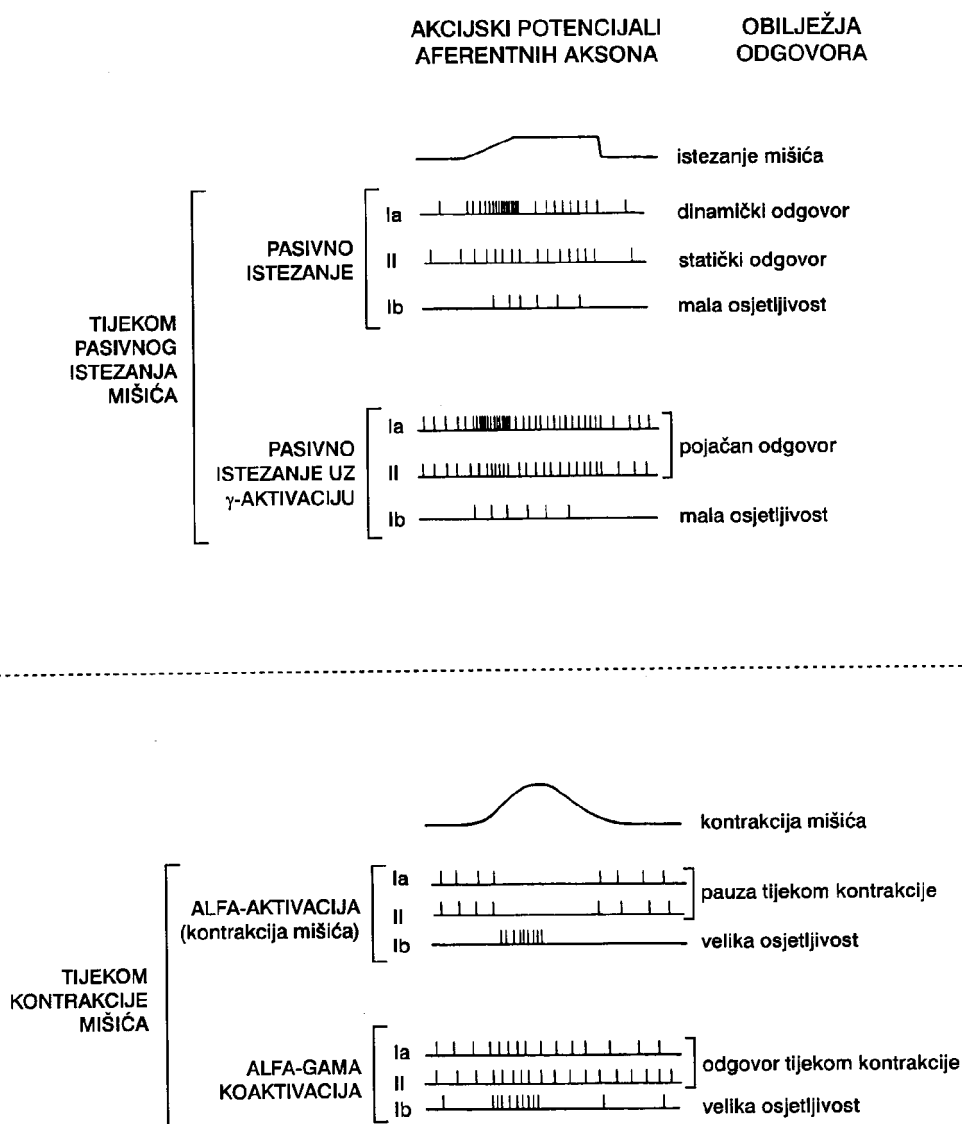
Slika 32-5. Učinci aktivacije γ -eferentnih vlakana na osjetljivost primarnih (Ia) vlakana mišićnog vretena. U pokusima nalik onim opisanim na sl. 32-6 i 32-7, još se električki podražuje izdvojene γ -eferentne aksone u ventralnim korjenovima. Uočite da su Ia vlakna u mirujućem mišiću »nijema« ukoliko nisu aktivna, tj. podražena i γ -vlakna. Podraživanje statičkih γ -vlakana (u istom mišićnom vretenu iz kojeg signale prenose dotična Ia vlakna) uzrokuje okidanje akcijskih potencijala u Ia vlaknu čak i kad se duljina mišića ne mijenja, a istežanje mišića na novu postojanu duljinu povisi frekvenciju okidanja Ia vlakana na novu postojanu razinu. Podraživanje dinamičkih γ -vlakana uzrokuje povećanu frekvenciju okidanja akcijskih potencijala Ia vlakna poglavito tijekom dinamičke faze, tj. istežanja mišića. Prema Brodal (1992), uz manje izmjene.

primarnim (Ia) vlaknima je mnogo veća tijekom dinamičke faze istežanja nego tijekom statičke faze postojanog stanja. S druge strane, učestalost akcijskih potencijala sekundarnih (II) vlakana povećava se tek postupno i tijekom dinamičke faze nije mnogo veća nego tijekom statičke faze (sl. 32-3). Primarna (Ia) vlakna vrlo su osjetljiva na brzinu promjene duljine mišića (to njihovo svojstvo nazivamo osjetljivost na brzinu, engl. velocity sensitivity). Što se brže mišić isteže, to se više povećava učestalost akcijskih potencijala primarnog Ia vlakna tijekom dinamičke faze. Istu pojavu zapažamo i tijekom skraćivanja mišića: tijekom naglih kontrakcija mišića, primarna Ia vlakna nakratko zanieme, a potom (po dovršenju kontrakcije) nastave odašiljati akcijske potencijale učestalošću manjom od početne. Zbog takve velike dinamičke osjetljivosti, primarna Ia vlakna odgovaraju nizom akcijskih potencijala na kratkotrajne podražaje, npr. na vibraciju mišića ili na kratki udar prstom po mišiću (sl. 32-3). Za razliku od toga, sekundarna osjetna vlakna slabo

reagiraju na takve fazne podražaje – promjene duljine mišića zbivaju se prebrzo da bi bitno promijenile okidanje tih vlakana tijekom postojanog stanja (sl. 32-3).

Ukratko, primarna Ia vlakna *signaliziraju i promjene duljine mišića i brzinu te promjene*. Stoga od njih mozak dobiva informacije o brzini pokreta te o statičkom položaju zglobova.

Nadalje, Ia vlakna su najosjetljivija na male promjene duljine mišića (manje od 0,1 mm), pa se stoga na početku istežanja frekvencija njihovog okidanja privremeno povećava. Pri velikim promjenama duljine mišića, dinamička osjetljivost Ia vlakana upadljivo se smanji. Pored toga, kad intrafuzalna vlakna poprimu novu duljinu, Ia vlakna iznova podese svoju osjetljivost na vrlo mala istežanja. Stoga su Ia vlakna u stanju zabilježiti male promjene duljine mišića neovisno o duljini mišića u postojanom stanju. To znači da odnos između frekvencije okidanja Ia vlakana i brzine promjene duljine intrafuzalnih vlakana nije linearan i da ovisi o drugim



Slika 32-6. Skupni i usporedni prikaz aktivnosti mišićnih i tetivnih vretena u različitim oblicima mišićne aktivnosti (pasivno istežanje mišića, mišićna kontrakcija, alfa-gama koaktivacija). **Gore:** Samo pasivno istežanje uzrokuje dinamički odgovor Ia vlakana, uglavnom statički odgovor II vlakana, te vrlo slab odgovor tetivnih Ib vlakana. Aktivacija γ -aksona tijekom pasivnog istežanja povećava »pozadinsku« aktivnost obje vrste aferentnih vlakana mišićnih vretena (Ia i II) i pojača njihove odgovore na istežanje, ali slabo djeluje na tetivna Ib vlakna. **Dolje:** Kad aktivacija α -aksona dovede do kontrakcije mišića, mišićna vretena se omlohave (pauza tijekom kontrakcije) a tetivna vretena se aktiviraju. Alfa-gama koaktivacija dovodi do usporedne kontrakcije i ektrafuzalnih i intrafuzalnih vlakana – aktivirana su i dinamička (γ_D) i statička (γ_S) γ -vlakna – pa se mišićno vreteno ne omlohave nego nastavljaju signalizirati promjene duljine mišića. Pojednostavljeno prema Shepherd (1988).

činiteljima (posebice o početnoj duljini i prethodnim zbivanjima u mišićnom vretenu).

Funkcionalne razlike Ia i II vlakana nastaju zbog toga što te dvije vrste osjetnih vlakana inerviraju različita intrafuzalna vlakna. Ia vlakna završavaju na sve tri vrste intrafuzalnih vlakana, pa stoga i obrazac okidanja njihovih akcijskih potencijala uvjetuju kombinirana svojstva sve tri vrste intrafuzalnih vlakana. No, sekundarni završeci inerviraju samo vlakna s lancem jezgara i statička vlakna s vrećom jezgara (pa je stoga obrazac okidanja njihovih akcijskih potencijala uvjetovan svojstvima samo te dvije vrste intrafuzalnih vlakana).

Velika dinamička osjetljivost Ia vlakana stoga je posljedica posebnih mehaničkih svojstava dinamičkih vlakana s vrećom jezgara. Središnje područje tih intrafuzalnih vlakana djeluje poput opruge, a polarni dijelovi iskazuju viskozni otpor istezanju. Drugim riječima, otpor je nizak kad je istezanje sporo, ali postaje sve veći uz sve brže istezanje intrafuzalnih vlakana. Kad se dinamičko vlakno s vrećom jezgara naglo istegne, njegovo središnje područje se također istegne gotovo trenutno, dok se polarna područja polagano istežu, središnje područje se ponovno malo skraćuje. Završeci Ia vlakana su spiralno ovijeni oko središnjeg područja, pa na naglo istezanje odgovore prvo naglim nizom akcijskih potencijala, a potom se frekvencija okidanja smanji tijekom ponovnog skraćivanja središnjeg područja. S druge strane, statička vlakna s vrećom jezgara i vlakna s lancem jezgara imaju podjednaka mehanička svojstva svih svojih dijelova, pa u njima ne dolazi do gore opisanog učinka.

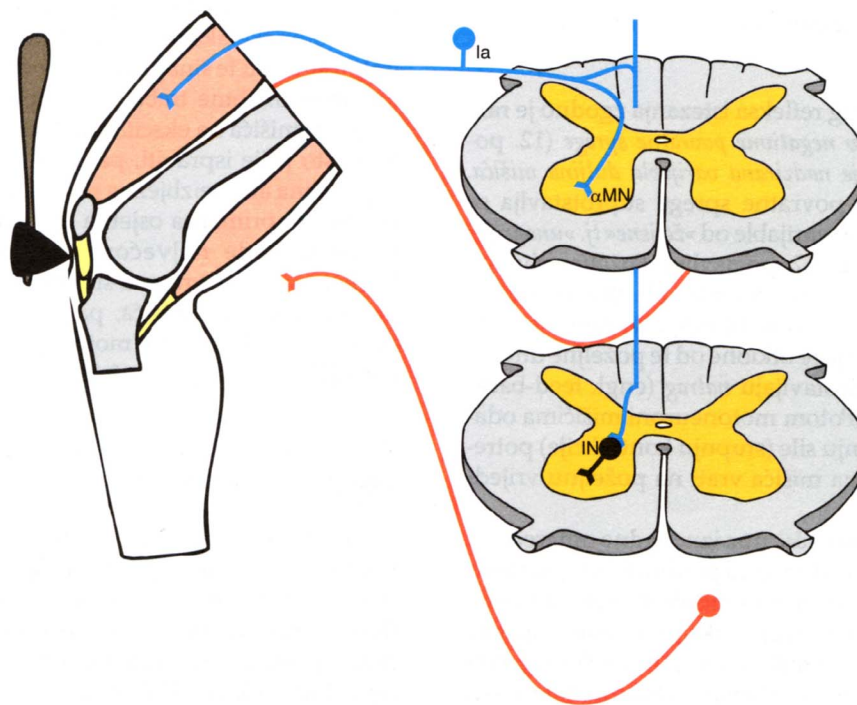
Viša moždana područja preko fuzimotoričkog sustava nadziru osjetljivost mišićnih vretena tijekom mišićne kontrakcije

Dinamički γ -motoneuroni inerviraju jedino dinamička vlakna s vrećom jezgara, a statički γ -motoneuroni inerviraju i vlakna s lancem jezgara i statička vlakna s vrećom jezgara. Djelujući na ta vlakna, statički γ -motoneuroni bitno povećaju osjetljivost primarnih Ia vlakana tijekom statičke faze (a slično djeluju i na sekundarna vlakna), ali slabo djeluju na njihov dinamički odgovor tijekom istezanja. No, tijekom dinamičke faze istezanja, osjetljivost primarnih Ia vlakana bitno povećavaju dinamički γ -motoneuroni.

Kad su aktivirani statički γ -motoneuroni, informacije iz mišićnih vretena su poglavito odraz stvarne duljine mišića. No, kad su aktivirani i dinamički γ -motoneuroni, mišićna vretena mozgu dosavljaju informacije i o malim i brzim promjenama duljine mišića (sl. 32-5).

Aktivacija dinamičkih γ -motoneurona prije istezanja mišića uzrokuje maleno stvarno skraćenje polarnih dijelova intrafuzalnog dinamičkog vlakna s vrećom jezgara. Umjesto da se bitno skrate, polarni krajevi intrafuzalnog vlakna se ukrute i poveća se njihov viskozni otpor istezanju. Posljedica toga je pospješeno istezanje središnjeg područja intrafuzalnog vlakna (a time i povećanje dinamičke osjetljivosti Ia vlakna). S druge strane, vlakna s lancem jezgara i statička vlakna s vrećom jezgara ponašaju se mnogo sličnije ektrafuzalnim vlaknima. Kad su podražena, njihova se kontraktilna polarna područja naglo skraćuju i istežu središnje područje. Stoga aktivacija tih vlakana statičkim γ -eferentima poveća učestalost okidanja i Ia i II vlakana u postojanom stanju, čak i kad nema istezanja mišića (sl. 32-5).

Mozgu je posebno bitno primati informacije o promjenama



Slika 32-7. Monosinaptički refleks istezanja i recipročna inervacija. Klasični primjer monosinaptičkog refleksa istezanja je patelarni refleks: blagim udarcem neurološkog čekića po ligamentu ivera istegnemo *m. quadriceps* i time aktiviramo mišićno vreteno; Ia vlakno (plavo – aferentni krak refleksnog luka) izravno (monosinaptički) ekscitira α -motoneuron (crveno, α -MN – eferentni krak refleksnog luka) i time uzrokuje kratkotrajnu kontrakciju mišića (trzaj potkoljenice koja dotad opušteno visi). No, Ia vlakno također ekscitira i inhibicijske interneurone (crno, IN) susjednih spinalnih segmenata i preko njih inhibira aktivnost antagonističkih mišića. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

duljine mišića baš tijekom mišićne kontrakcije. No, mišićna vretena su usporedna s ekstrafuzalnim vlaknima i tijekom kontrakcije mišića omlohove, pa bi baš u kritičnom trenutku mogla i posve zanimati. Viša moždana područja tu neželjenu pojavu priječe tako što tijekom kontrakcije aktiviraju i γ -motoneurone (uz α -motoneurone) i tako održavaju napetost intrafuzalnih vlakana. Ovu tipičnu istodobnu aktivaciju fuzimotoričkih i skeletomotoričkih vlakana (pod utjecajem silaznih motoričkih putova) nazivamo **alfa-gama koaktivacijom** (sl. 32-5 i 32-6). Ukratko, Ia vlakna trajno odašilju impulse iz postojano istegnutog mišića, a kad je mišićna kontrakcija uzrokovana jedino aktivacijom α -motoneurona, Ia vlakna tijekom kontrakcije prestanu odašiljati impulse, tzv. "pauza aferentnog okidanja", jer tijekom kontrakcije dolazi do rasterećenja mišićnih vretena. No, tijekom alfa-gama koaktivacije, Ia vlakno neprekidno odašilje impulse, tj. nema pauze aferentnog okidanja.

Ia vlakna su vrlo osjetljiva na promjene brzine istežanja mišića, a posebno su osjetljiva na vrlo male promjene duljine mišića. Mozak te informacije rabi za popravljivanje malih nepravilnosti u putanji izvođenog pokreta. Naime, mišićna kontrakcija nije posve ravnomjerna proces (mišić se kontrahira čas jače i brže, čas slabije i sporije, iako stalno u istom smjeru), a osjetljivost Ia vlakana na male promjene brzine kontrakcije izravno ovisi o alfa-gama koaktivaciji.

Kad γ -motoneuroni ne bi bili aktivirani, tijekom kontrakcije bi Ia vlakna odašiljala sve manje impulsa i napokon bi zanimala.

Nadalje, valja naglasiti da je fuzimotorički γ -sustav neovisan sustav, čije djelovanje nije nužno združeno s aktivacijom skeletomotoričkog alfa-sustava. To omogućuje finiju i prilagodljiviju kontrolu aktivnosti mišićnih vretena u različitim vrstama pokreta. Količina i vrsta γ -aktivacije (statička ili dinamička) su "unaprijed podešene" na prilično postojanu vrijednost (engl. naziv za tu pojavu je fusimotor set), ovisnu o specifičnoj motoričkoj zadaći ili kontekstu.

Općenito, i statički i dinamički γ -motoneuroni su podešeni na višu razinu aktivacije u pokretima što su brži i složeniji (npr. hodanje po žici ili sviranje glasovira brzim tempom). Na kraju, na sl. 32-6 usporedno su prikazane aktivnosti mišićnih i tetivnih vretena tijekom različitih faza mišićne aktivnosti (pasivno istežanje mišića, kontrakcija mišića, alfa-gama koaktivacija).

Usklađeno djelovanje mišićnih i tetivnih vretena mozgu omogućuje neprekidnu i točnu procjenu mehaničkog stanja mišića

Mišićna vretena bilježe promjene duljine mišića i brzinu tih promjena. Tetivna vretena bilježe stupanj mišićne napetosti, tj. kontrakcije. Tako mozak trajno dobiva točne informacije o mehaničkom stanju mišića. Štoviše, fuzimotorički sustav mozgu omogućuje fino podešavanje osjetljivosti mišićnih vretena. Slikovito govoreći, mišićno vreteno u motoričkom sustavu djeluje slično zjenici oka u vidnom sustavu. No, to ima i svoju cijenu: stupanj aktivacije mišićnih vretena ovisi i o duljini mišića i o stupnju aktivnosti fuzimotoričkog sustava. Stoga mozak, da bi si protumačio signale iz mišićnih vretena, mora trajno motriti i fuzimotoričku aktivnost. To nam jasno ukazuje na tijesnu vezu obrade osjetnih i motoričkih informacija u središnjem živčanom sustavu. Gotovo u svakom procesu percepcije, mozak točnu

sliku vanjskih zbivanja dobiva tek usporedbom osjetnih informacija i motoričkih zapovijedi.

Tri bitna svojstva omogućuju tetivnim vretenima da signaliziraju mišićnu silu, a mišićnim vretenima da signaliziraju mišićnu duljinu:

- 1) Vrlo dosljedan odgovor na promjene mehaničkog stanja mišića od časa do časa;
- 2) Nizak prag podražaja (istežanje mišića za svega nekoliko um je dovoljan podražaj za mišićna vretena, a opterećenje tijekom kontrakcije od svega nekoliko mg je dovoljan podražaj za tetivna vretena);
- 3) Progresivno povećanje učestalosti odašiljanja akcijskih potencijala (dok se intenzitet podražaja povećava i približava fiziološkoj granici).

Mišićna vretena imaju i tri dodatna svojstva:

- a) Osjetljivost i na male promjene, što su relativno neovisne o duljini mišića;
- b) Dvojnu inervaciju, pri čemu primarna Ia osjetna vlakna bilježe male nepravilnosti pokreta, a sekundarna II vlakna bilježe apsolutne promjene duljine mišića;
- c) Eferentnu (fuzimotoričku) γ -inervaciju.

Refleks istežanja se temelji na osjetnim informacijama iz mišićnih vretena, a pridonosi regulaciji mišićnog tonusa

Refleks istežanja je mišićna kontrakcija uzrokovana prethodnim istežanjem mišića, posredovana monosinaptičkom ekscitacijom motoneurona agonista i sinergista, a praćena polisinaptičkom inhibicijom motoneurona antagonista

Refleks istežanja (= miotatski refleks) je možda najvažniji, a svakako je najbolje proučeni spinalni refleks. To je ujedno i jedini poznati primjer monosinaptičkog refleksa u SZS-u sisavaca. Refleksi istežanja su kontrakcije mišića uzrokovane prethodnim istežanjem mišića. Mišićno vreteno bilježi to istežanje, a primarna osjetna Ia vlakna (= aferentni krak refleksnog luka) izravno (monosinaptički) ekscitiraju odgovarajući motoneuron (= eferentni krak refleksnog luka) i time uzrokuju kontrakciju što mišiću vraća početnu duljinu. Štoviše, primarna Ia vlakna istodobno ekscitiraju i motoneurone sinergističkih mišića, tj. mišića što na sličan način djeluju na isti zglob.

Istodobno, istežanje mišića dovodi i do refleksne relaksacije njegovih antagonista. To dvojno djelovanje mišićnih vretena na motoneurone agonista i antagonista nazivamo **recipročnom inervacijom** (sl. 32-7).

Naime, Ia vlakna također ekscitiraju inhibicijski interneuron što potom inhibira α -motoneuron antagonističkog mišića. Primjerice, u nadlaktici je *musculus biceps brachii* agonist, *musculus brachioradialis* je njegov sinergist, a *musculus triceps brachii* je njihov antagonist. Dakle, primarno Ia vlakno iz istegnutog bicepsa monosinaptički aktivira α -motoneurone bicepsa i brahioradijalnog mišića, a istodobno preko inhibicijskog interneurona inhibira α -motoneurone tricepsa. U tom slučaju, refleks uključuje dvije ili više centralnih sinapsi, pa kažemo da je **polisinaptički**.

Latencija refleksa istežanja je manja od 1 msec (0,5 d 0,9 msec), što jasno ukazuje da je refleks **monosinaptički**.

Prema tome, u cijelom refleksnom krugu sudjeluju tek dva neurona (primarni osjetni neuron, tj. Ia vlakno i α -motoneuron) spojena jednom ekscitacijskom sinapsom. Tome, naravno, valja pridodati neuromišićnu sinapsu i sama ekstrafuzalna mišićna vlakna (na eferentnoj strani refleksa),

te mišićno vreteno kao osjetni organ u kojem cijeli proces i započinje.

Oslabljeni ili pojačani refleksi istezanja upućuju na postojanje bolesti i ozljeda motoričke jedinice ili viših moždanih područja

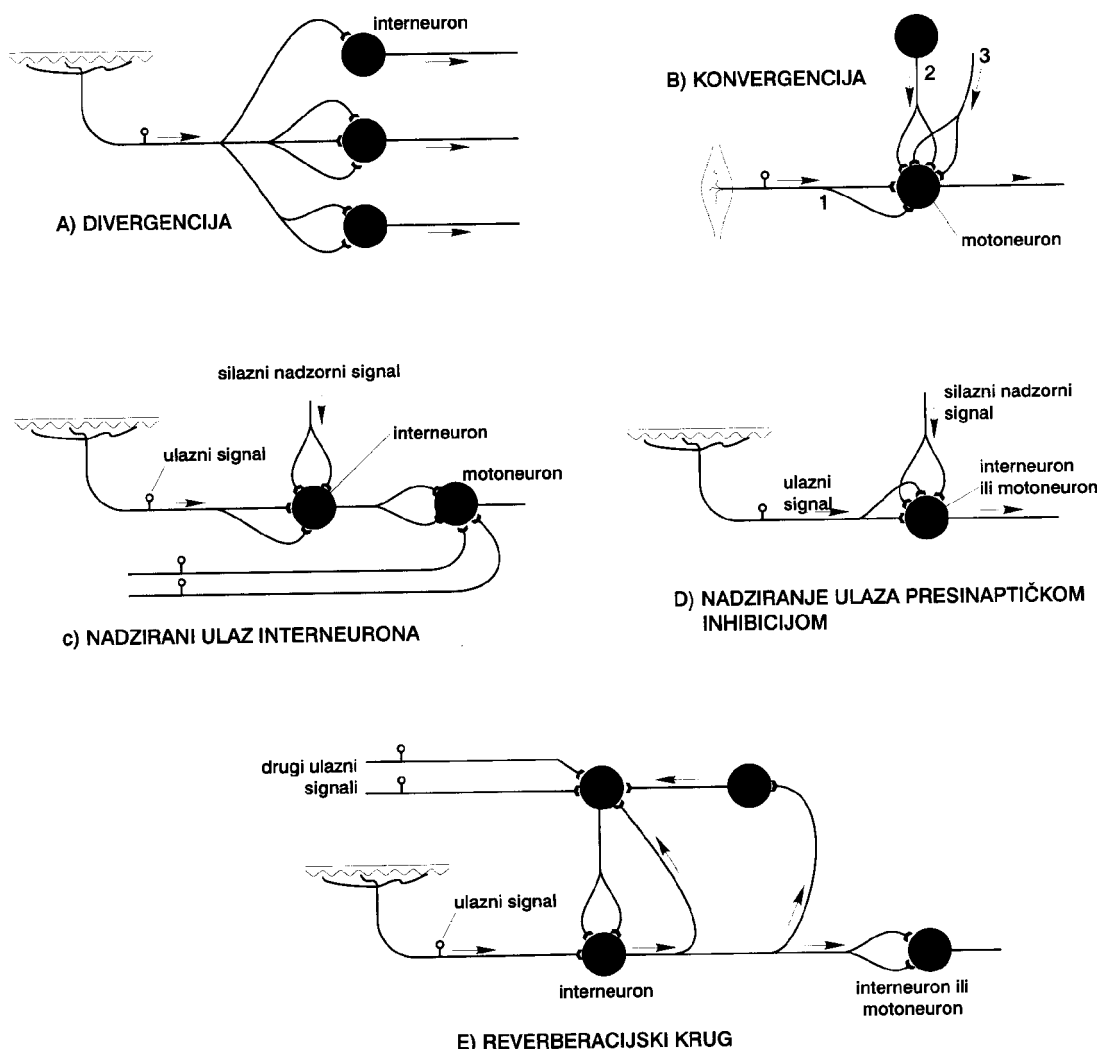
Tipičan i klinički značajan primjer refleksa istezanja je **patelarni refleks** – na klinici običavaju kazati **đuboki tetivni refleks** ili **refleks kvadricepsa** (sl. 32-7). Oslabljen (hipoaktivan) patelarni refleks je znak bolesti ili ozljede neke komponente refleksnog kruga (osjetnog ili motoričkog aksona, npr. periferne neuropatije; tijela motoneurona, npr. dječja paraliza; samih mišićnih vlakana, npr. miopatije i mišićne distrofije). No, refleks može oslabiti i nakon moždane ozljede, jer ekscitabilnost motoneurona ovisi i o ekscitacijskim i o inhibicijskim silaznim putovima. S druge strane, pojačani (hiperaktivni) refleks istezanja je znak moždane ozljede što nalikuje decerebraciji – naime, bitno je pojačan ekscitacijski učinak silaznih motoričkih putova moždanog debla, jer su tada i strukture moždanog debla i sami motoneuroni oslobođeni kortikalnog nadzora. Pojačani

refleksi istezanja su često združeni s poremećajima mišićnog tonusa, npr. spastičnošću i rigidnošću.

Refleksi istezanja nadziru mišićni tonus kroz sustav povratne sprege

Neuronski krug refleksa istezanja zgodno je razmatrati kao sustav negativne povratne sprege, u kojem je nadzirana varijabla duljina mišića. Sustav negativne povratne sprege suprotstavlja se otklonima nadzirane varijable od “željene, unaprijed određene” vrijednosti. Poželjna duljina mišića određena je zbrojem silaznih ekscitacijskih i inhibicijskih signala što se slijevaju na a-motoneuron. Mišićna vretena bilježe otklone od te poželjne duljine i tu informaciju dostavljaju natrag (engl. feed-back) motoneuronima. Potom motoneuroni mišićima odašilju signal o stupnju sile (stupnju kontrakcije) potrebnom da se duljina mišića vrati na poželjnu vrijednost.

Kad vanjski poremećaj (npr. iznenadno opterećenje ruke kad uhvatimo dobačeni predmet) istegne mišić, aktiviraju se osjetna vlakna mišićnih vretena i potaknu motoneurone da svojim akcijskim potencijalima pojačaju kontrakciju mišića.



Slika 32-8. Primjeri spinalnih interneuronskih krugova što nadziru aktivnost motoneurona. **A) Divergencija:** jedan neuron uspostavlja sinapse s nekoliko postsinaptičkih interneurona. **B) Konvergencija:** aktivnost motoneurona posljedica je zbrajanja ulaznih signala iz aferentnih vlakana (1), interneurona (2) i silaznih motoričkih putova (3). **C) Nadzirani ulaz interneurona:** silazni inhibicijski zapovjedni signal priječi aktivaciju motoneurona periferim ekscitacijskim signalom. **D) Nadziranje ulaza presinaptičkom inhibicijom:** silazni zapovjedni signal priječi aktivaciju motoneurona (ili interneurona) izravnom akso-aksonskom inhibicijom primarnih aferentnih vlakana. **E) Reverberacijski krug:** aksonske kolaterale preko ekscitacijskih interneurona ponovno ekscitiraju početni interneuron i time produljuju početni refleksni odgovor. Nacrtao, uz izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

Drugim riječima, refleks istežanja djeluje trajno, a svrha mu je održati duljinu mišića što bliže poželjnoj vrijednosti. Dvije ključne odrednice djelovanja sustava povratne sprege su: prinos ili dobit (engl. gain) i odgoda kroz petlju (engl. loop delay).

Prinos ili dobit je mjera učinkovitosti sustava. Veći prinos uzrokuje snažniju kontrakciju mišića (dakle, refleksni krug djeluje snažnije, odnosno učinkovitije). Mozak može podešavati prinos refleksa istežanja na tri načina:

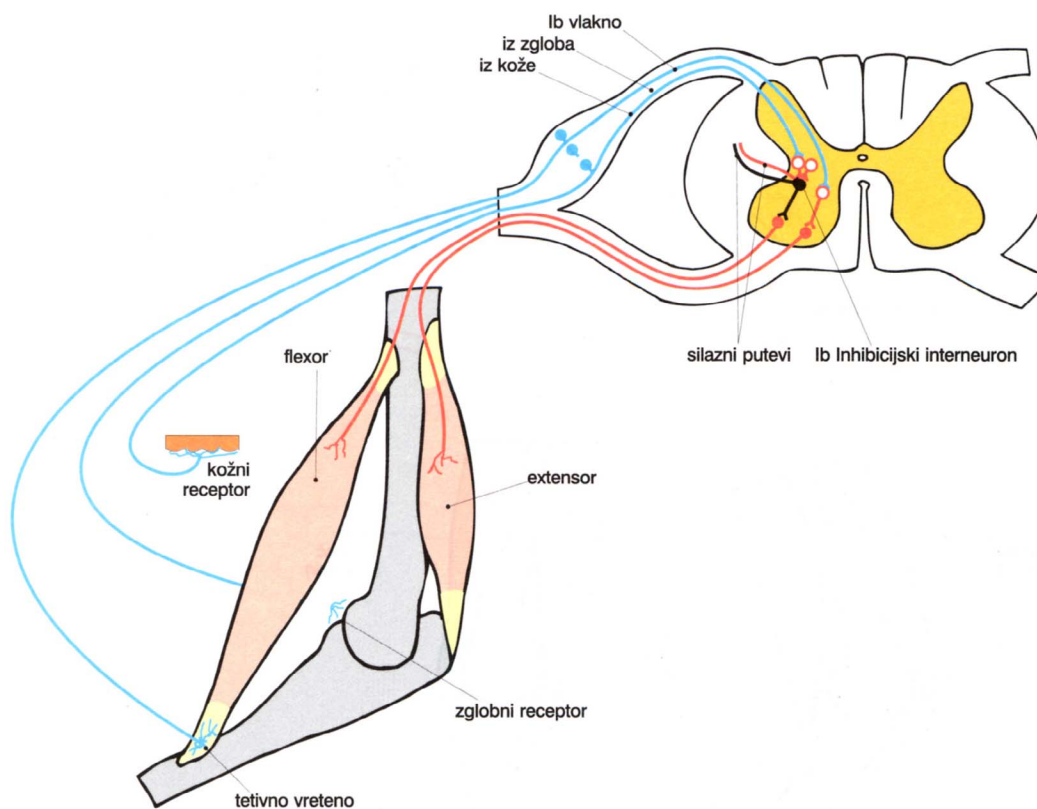
- 1) Podešavanjem razine aktivnosti fuzimotoričkog sustava,
- 2) Presinaptičkom inhibicijom ili facilitacijom i
- 3) Izravnim sinaptičkim djelovanjem na a-motoneurone.

Tako mozak može, djelujući na spinalni refleksni krug, podešavati tonus mišića sukladno potrebama pojedinih motoričkih radnji. Primjerice, prinos refleksa istežanja mišića nogu može se pojačati da nam olakša stajanje u ljuljajućem tramvaju. No, osim u slučaju kratkotrajnih iskušenja (poremećaja), prinos refleksa istežanja se normalno održava na niskoj razini. Kad je prinos refleksa povećan, a u sustavu postoji i odgoda, poremećaj može uzrokovati oscilacije vrijednosti nadzirane varijable. Do tih oscilacija dolazi zbog toga što velik prinos dovodi do velikih korekcija, a te (zbog odgode) ne završavaju dovoljno rano i dolazi do prebačaja (pretjerano snažne kontrakcije). Kako su i sljedeće korekcije i odgođene i pretjerane, dolazi do oscilacija oko željene vrijednosti. Neke moždane ozljede, što prekinu silazne putove, dovode do abnormalno povećanog prinosa refleksa istežanja i time uzrokuju *hypertonus*, npr. spastičnost.

Odgoda kroz petlju je vrijeme što protekne od pojave poremećaja do kompenzacijskog odgovora sustava. U slučaju refleksa istežanja, ukupno odgoda je jednaka zbroju razdoblja u kojima se odvijaju sljedeći procesi: vođenje akcijskih potencijala kroz osjetne i motoričke aksone, sinaptički prijenos kroz centralnu sinapsu te sinaptički prijenos kroz neuromišićnu sinapsu. Tome treba pribrojiti i spori mehanički odgovor mišića na ekscitaciju. Očigledno, poremećaj treba što prije ispraviti, pa je odgoda u tom smislu nepoželjna ali i neizbježna pojava. Odgoda se skraćuje time što primarna osjetna Ia vlakna akcijske potencijale vode najvećom brzinom (120 m/sec). Nadalje, mišićna vretena su vrlo osjetljiva na brzinu promjene duljine mišića, pa je povratni (feedback) signal što ga dostavljaju motoneuronima i veći i učinkovitiji kad se duljina mišića naglo mijenja.

Refleksi istežanja mišiću omogućuju glatke odgovore na istežanje i opuštanje

U refleksu istežanja, stupanj kontrakcije mišića je razmjernan stupnju prethodnog istežanja dotičnog mišića (dakle: intenzitetu podražaja što izaziva refleks!). Štoviše, kad istežanje prekinemo, napetost mišića se postupno vraća na mirujuću vrijednost. Do toga dolazi i kad mišić istežemo sporo i kad ga istegnemo naglo. Tijekom sporog istežanja, prevladava učinak opružno-elastičnih svojstava samog mišića. No, tijekom brzog istežanja, prvo se nakratko poveća napetost, a potom se mišić opet omlohavi, iako se nastavlja istežati. Takve neravnomjernosti istežanja (ili



Slika 32-9. Inhibičijski Ib interneuroni primaju konvergentne signale iz tetivnih vretena (Ib vlakna), zglobnih receptora i kožnih receptora, kao i facilitacijske ili inhibičijske signale silaznih motoričkih putova. Ib vlakna iz tetivnih vretena preko ekscitacijskih interneurona potiču kontrakcije antagonista, a preko inhibičijskih Ib interneurona inhibiraju motoneurone agonista i sinergista (sinergisti nisu nacrtani). Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

kontrakcije) izgladuje trajno djelovanje refleksa istežanja. Velika osjetljivost mišićnih vretena na male promjene duljine mišića omogućuje refleksne odgovore što se hitro suprotstavljaju popuštanju mišića nedugo nakon početka istežanja.

Neuronski krugovi i interneuroni kralježnične moždine imaju ključnu ulogu u procesima motoričke koordinacije

Spinalni refleksi su temeljne, elementarne funkcionalne jedinice motoričkog ponašanja i motoričke koordinacije, tj. procesa što kontrakcije mnogih neovisnih mišića tako združuje i usklade da oni djeluju zajedno i mozak ih nadzire kao jedinstvenu cjelinu. Djelatnost tih funkcionalnih jedinica mogu pokrenuti ili promijeniti dvije vrste živčanih signala:

- a) Signali primarnih aferentnih vlakana potaknuti osjetnim podražajima (npr. refleks istežanja) i
- b) Silazni zapovjedni signali što nastaju u motoričkim strukturama moždanog debla i moždane kore.

Neki spinalni refleksi djeluju lokalno, na pojedinačne mišiće. No, većina spinalnih refleksa su složeni, polisinaptički i usklađuju djelatnost skupina mišića. Poticajne osjetne informacije za te refleksne pristizu iz širokih perifernih područja (ponekad i iz nekoliko različitih zglobova), a ključnu ulogu u neuronskim krugovima tih refleksa imaju spinalni interneuroni.

Interneuroni omogućuju odabirno i vremenski usklađeno djelovanje osjetnih i silaznih motoričkih signala na spinalne refleksne krugove

Interneuroni su prilagodljivi posrednici, umetnuti između aferentnog i eferentnog kraka refleksnog luka, pa stoga omogućuju raznoliko, odabirno i vremenski usklađeno djelovanje različitih osjetnih signala s periferije i zapovjednih silaznih signala iz motoričkih moždanih područja na jedan refleksni neuronski krug pod različitim okolnostima, odnosno usklađivanje (koordinaciju) aktivnosti različitih refleksnih neuronskih krugova u danom trenutku.

Interneuroni umetnuti u spinalne refleksne krugove imaju raznolike funkcije, koje upoznajemo razmatrajući:

- a) dvije vrste spinalnih refleksa izazvanih perifernim osjetnim signalima iz mišića i kože,
- b) tri hijerarhijske razine nadzora refleksnih krugova (1. nadzor nad pojedinačnim mišićem, 2. koordinaciju djelovanja mišića oko jednog zgloba i 3. koordinaciju djelovanja mišića oko nekoliko zglobova).

Prvo, bitnu ulogu u aktivnosti refleksnih putova i krugova imaju konvergentne i divergentne sinaptičke veze (sl. 32-8A,B). Primjerice, Ia vlakno iz mišićnog vretena obilno se razgrana u kralježničnoj moždini i uspostavi sinapse s većinom homonimnih motoneurona (što inerviraju mišić iz kojeg Ia vlakno polazi), mnogim motoneuronima sinergista te interneuronima što inhibiraju motoneurone antagonista. Takve divergentne veze imaju ključnu ulogu u refleksima što dovode do usklađenih kontrakcija mnogih mišića. S druge strane, svi motoneuroni i interneuroni također primaju konvergentne sinaptičke veze što polaze iz različitih izvora, npr. na jednom α -motoneuronu izravno sinaptički završavaju i Ia vlakna iz mišićnih vretena i kortikospinalni aksoni svjesnog voljnog motoričkog puta i aksoni brojnih okolnih interneurona. Ta konvergencija omogućuje mozgu da svrhovito nadzire izražajnost refleksnog ponašanja, odnosno da neke refleksne (sukladno trenutnim potrebama

organizma) pospješuje, a neke druge priguši ili čak spriječi. Štoviše, slično mehanizmu nadziranog ulaza za prijenos osjeta boli, interneuroni spinalnih refleksa također često djeluju kao nadzirana vrata što perifernim osjetnim informacijama olakšavaju ili otežavaju pristup na motoneurone. Nadzirući ta vrata (interneurone), mozak može unaprijed odrediti da će se na određeni osjetni podražaj odgovoriti baš jednim od nekoliko mogućih refleksnih odgovora. Stoga organizam na neke (obično vitalno važne) podražaje može hitrije odgovoriti, jer je odluka o vrsti odgovora već donesena (naime, za donošenje te odluke nije potrebna prethodna obrada svjesnih osjetnih informacija).

Interneuroni su glavna vrata preko kojih mozak nadzire opisani protok informacija (sl. 32-8C). No, mozak rabi i druga takva vrata – silazni moždani putovi mogu uspostaviti izravne akso-aksonske sinapse na presinaptičkim završecima aksona što pristupaju motoneuronima, pa tako pristup signala na motoneuron nadzire posredstvom procesa presinaptičke inhibicije (sl. 32-8D).

Divergentne i konvergentne sinaptičke veze bitne su za prostorno ustrojavanje refleksnog ponašanja, tj. za rješavanje ovog pitanja: koje osjetne signale treba pospješiti, a koje prigušiti i (sukladno tome) koji se mišići trebaju kontrahirati, a koji relaksirati?

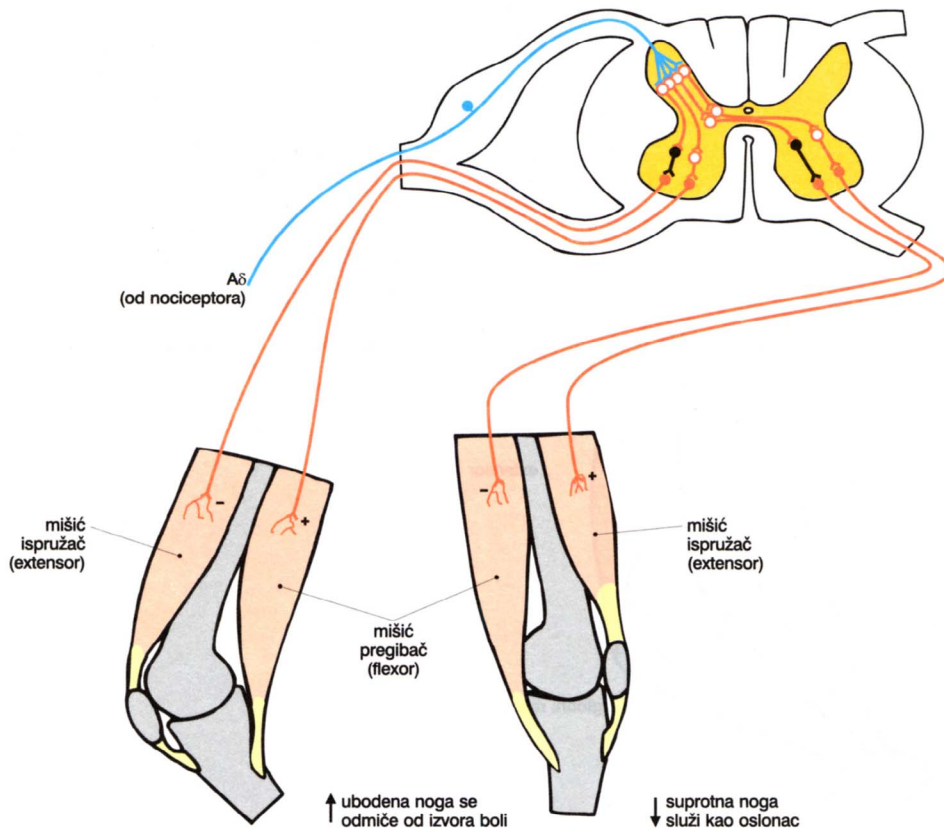
No, za vremensko ustrojavanje refleksnog ponašanja, tj. određivanje slijeda aktivacije refleksnih krugova, bitne su druge vrste sinaptičkih veza, npr. reverberacijski krugovi, tj. zatvoreni krugovi interneurona što sami sebe iznova ekscitiraju (sl. 32-8E). To omogućuje da neki refleksi traju i nakon što prestane osjetno podraživanje.

Inhibicijski interneuroni omogućuju usklađeno djelovanje mišića oko jednog zgloba

Na primjeru refleksa istežanja već smo upoznali najnižu hijerarhijsku razinu nadzora nad refleksnim krugovima – nadzor nad jednim mišićem. No, Ia vlakna imaju divergentne sinaptičke veze, jer ekscitiraju i motoneurone sinergista, a preko inhibicijskih interneurona inhibiraju motoneurone antagonista. Stoga je jasno da takva snažna sinaptička povezanost neurona što nadziru djelovanje nekoliko mišića u području jednog zgloba zapravo omogućuje da ti mišići djeluju združeno, kao funkcionalna cjelina. Ta cjelina je miotatska jedinica (eng. myotatic unit). Posredstvom interneurona, djelovanju te jedinice pridonose i Ib vlakna iz tetivnih vretena, kao i sekundarna II vlakna iz mišićnih vretena. Pritom različiti interneuroni imaju različite uloge u koordiniranju refleksnih učinaka oko jednog zgloba.

Inhibicijski Ia interneuroni usklađuju djelovanje suprotstavljenih mišića

Inhibicijski interneuroni skupine Ia su oni što ih tijekom refleksa istežanja ekscitiraju Ia vlakna, a potom ti interneuroni inhibiraju motoneurone antagonističkog mišića. Dakle, riječ je o recipročnoj inhibiciji. Ti neuroni usklađuju djelovanje funkcionalno suprotstavljenih mišića: kad se biceps kontrahira, triceps se relaksira (i obrnuto). To se zbiva i tijekom refleksa i tijekom voljnih pokreta, a pospješuje i brzinu i učinkovitost pokreta. Naime, tada mišić što djeluje kao prvi pokretač djeluje samo nasuprot vanjskoj sili i ne mora dodatno nadvladavati i silu suprotstavljenog mišića antagonista.



Slika 32-10. Tijekom polisinaptičkog refleksa uklanjanja usklađeno djeluju veće skupine mišića. Nakon bolnog podražaja, noga se odmiče od izvora bolnog podražaja (refleks fleksije), dok se suprotna noga snažnije opruži (ukršeni refleks ekstenzora) da bi služila kao oslonac ostatku tijela. U refleks su uključeni brojni ekscitacijski i inhibicijski neuroni u nekoliko segmenata kralježnične moždine, a projekcije su i ipsilateralne i bilateralne. Ukratko, u podraženoj nozi dolazi do refleksne kontrakcije fleksora i relaksacije ekstenzora, a u drugoj nozi zbiva se upravo suprotno. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtano, uz izmjene, prema Kandel i sur. (1991).

Štoviše, aksoni silaznih motoričkih putova, što sinaptički ekscitiraju motoneurone, također daju ogranke i za inhibicijske Ia interneurone. Stoga mozak ne mora slati zasebne zapovijedi za mišiće suprotstavljenog djelovanja. Nadalje, inhibicijski Ia interneuroni primaju i inhibicijske i ekscitacijske signale od svih glavnih silaznih motoričkih putova, a promjenom ravnoteže tih signala mozak može mijenjati stupanj ukočenosti pojedinog zgloba, sukladno potrebama specifičnih pokreta. Primjerice, pri uvođenju konca u ušicu igle je potrebna i točnost pokreta i svojevrсна ukočenost (stabilizacija) zglobova prstiju i šake. U takvim procesima često je najbolji način koordinacije upravo istodobna kontrakcija i agonista i antagonista, što odgovarajući zglob ukoči u točno određenom položaju.

Renshaw stanice su dio puta povratne inhibicije motoneurona

Renshaw stanice su posebna vrsta inhibicijskih interneurona, koje sinaptički ekscitiraju povratne kolaterale aksona α -motoneurona, a oni potom inhibiraju nekoliko skupina motoneurona (uključujući i onog od kojeg su primili povratnu kolateralu). Tu je zapravo riječ o **povratnoj (rekurentnoj) inhibiciji** – slikovito kazano, α -motoneuron tim putem kao da sam sebi (ali i susjednim motoneuronima!) dojavljuje: “Radi, ali ne previše, nego baš onoliko koliko je potrebno”. Drugim riječima, radi se o sustavu negativne povratne sprege, što nadzire učestalost odašiljanja akcijskih potencijala α -motoneurona. Štoviše, Renshaw stanice također inhibiraju inhibicijske Ia interneurone što djeluju na motoneurone antagonista. Stoga, kad su Renshaw stanice aktivne, one inhibiraju

motoneurone agonista i sinergista, a istodobno disinhibiraju motoneurone antagonista. Dakle, Renshaw stanice djeluju na cijelu miotatsku jedinicu, pa stoga i silazni motorički putovi podešavanjem aktivnosti Renshaw stanica mogu mijenjati razinu ekscitabilnosti cijele miotatske jedinice.

Inhibicijski Ib interneuroni primaju konvergentne signale od nekoliko vrsta receptora

Inhibicijski Ib interneuroni primaju signale od Ib aferentnih vlakana što polaze iz tetivnih vretena, a potom inhibiraju α -motoneurone što su uzrokovali kontrakciju onog mišića u kojem je aktivirano dotično tetivno vreteno. No, učinak inhibicijskog Ib interneurona na ekscitabilnost motoneurona ovisi o zbroju signala primljenih iz različitih centralnih i perifernih izvora. Naime, ti interneuroni primaju sinaptičke signale ne samo od Ib vlakana (iz tetivnih vretena), nego i od Ia vlakana (iz mišićnih vretena), od A β vlakana (kožni i zglobni mehanoreceptori) te od ekscitacijskih i inhibicijskih silaznih motoričkih putova (sl. 32-9). Važnost te skupine interneurona najbolje uočavamo na primjeru opipavanja predmeta. Kad prsti i šaka prvi put dotaknu predmet što ga opipavamo, zbrojeni signali iz tetivnih organa i kožnih receptora moćno će (preko Ib interneurona) inhibirati motoneurone i tako smanjiti mišićnu silu, tj. snagu stiska, odnosno “mekšati” hvatanje predmeta. Silazni motorički putovi (za Ib interneuron) tu inhibiciju mogu dodatno pojačati, npr. kad je u pitanju krhka i skupocjena kineska vazica što bi se presnažnim stiskom mogla lako smrviti, ili tu inhibiciju mogu smanjiti i time osnažiti stisak, npr. kad nam

pri podizanju sa stola naizgled lagani olovni kipić počne kliziti iz ruke, pa ga hitro i refleksno jače stisnemo.

Tijekom refleksa uklanjanja usklađeno djeluju veće skupine mišića

Treću hijerarhijsku razinu nadzora spinalnih refleksnih mehanizama predstavljaju **refleksi uklanjanja** (refleksi fleksora), tijekom kojih se cijela noga ili ruka fleksijom odmiče od izvora bolnog podražaja. To su složeni polisinaptički refleksi, a njihovo bitno svojstvo je recipročna inervacija (slična onoj u refleksu istezanja, ali složenija). Primjerice, kad nagazimo na trn, ubodena noga odmah uklanja stopalo s tla, povijajući se u kuku i koljenu. No, istodobno se suprotna noga još jače ispruži i predstavlja oslonac za održavanje ravnoteže tijela tijekom podizanja ubodene noge. Drugim riječima, u ozlijeđenoj nozi dolazi do refleksne ekscitacije fleksora i inhibicije ekstenzora, dok se upravo suprotno zbiva u drugoj nozi – dolazi do refleksne ekscitacije ekstenzora (**ukriženi refleksi ekstenzora**) i inhibicije fleksora (sl. 32-10).

Refleks uklanjanja je prilično stereotipan odgovor na raznolike bolne podražaje. No i snaga i opseg izazvanih mišićnih kontrakcija razmjerni su intenzitetu bolnog podražaja. Štoviše, izazvane kontrakcije uvijek traju i nakon prestanka bolnog podražaja (i pritom to dulje, što je bolniji bio podražaj). Ukratko, refleks uklanjanja nije tek jednostavni stereotipni pokret, nego se može podešavati na različite načine, ovisno o naravi podražaja. Uostalom, to je obilježje i većine drugih refleksa.

Iz toga slijedi važna pouka za one koji vjeruju da su životinje tek puki biološki refleksni strojevi i da jedino ljudi imaju duh i dušu: refleksi nisu kruti i nepromjenljivi “strojno-robotni” ostaci u nama, nalik slijepim programima djelovanja što se uvijek i na isti način aktiviraju kad se “pritisne točno određeni gumb”. Refleksi su vjerne sluge što

smo ih stekli naslijeđem i rođenjem. Te nam sluge pomažu da učinkovitije djelujemo i uspješnije preživljavamo, a dušu i um svojih gospodara oslobađaju brojnih svakodnevnih zadaća. Mozak reflekse trajno nadzire i (radi svrhovitosti ponašanja) u znatnoj mjeri prema potrebi i mijenja, a ponekad i posve prekida njihovo djelovanje.

Spinalni mehanizmi refleksa uklanjanja i ukriženog refleksa ekstenzije imaju korisnu ulogu tijekom voljnih pokreta udova. Naime, interneuroni tih refleksnih neuronskih krugova ne primaju samo sinaptičke signale od nocicepcijskih vlakana, nego i od drugih perifernih receptora te niza silaznih putova. Tijekom vrlo djelatnih pokreta, uz mišićne receptore su pobuđeni i kožni i zglobovi receptori (samim pokretom, a ne nekim posebnim izvanjskim podražajem!). Tako izazvani proprioceptijski i kožni osjetni signali facilitiraju spinalne neuronske krugove što započinju pokrete, a time pojačaju njihovo djelovanje. Tako već lokalni spinalni mehanizam sudjeluje u regulaciji pokreta – snaga i trajanje pokreta dijelom ovisi i o izravnim signalima iz somatskih receptora.

Spinalni refleksi su zapravo ulomci složenijih obrazaca motoričkog ponašanja. Refleksni neuronski krugovi za viša moždana središta predstavljaju tek skup elementarnih sklopova za koordinaciju pokreta. Neki od tih sklopova su jednostavni (npr. recipročna inervacija mišića što djeluju na isti zglob), a neki su mnogo složeniji (npr. refleksi uklanjanja). Ti su refleksni mehanizmi urođeni i njihovo je djelovanje relativno stereotipno. Ipak, ti se mehanizmi mogu prilagoditi tekućim potrebama i okolnostima, a viša moždana područja mogu ih aktivirati tijekom voljnih pokreta, pa onda moždana kora odredi tek putanju i svrhu pokreta, a spinalni (i drugi) refleksni mehanizmi osiguraju glatko izvođenje pokreta i sve potrebne korekcije tijekom samog izvođenja pokreta, a sukladno kortikalnom planu i programu.

Tablica 32-1. Funkcionalna svojstva primarnih aferentnih aksona mišićnih i tetivnih vretena. Vlakna skupine Ia su primarni (anulospiralni) završeci mišićnih vretena, vlakna skupine II su sekundarni (kitičasti) završeci mišićnih vretena, a vlakna skupine Ib su osjetni završeci u tetivnim vretenima.

Vlakna	Primjereni podražaj	Brzina vođenja (m/sec)	Receptivno polje	Brzina adaptacije
Ia	istezanje mišića	70 – 120	dio mišića	vrlo spora
Ib	kontrakcija mišića	70 – 120	dio hvatišta mišića (na prijelazu mišića u tetivu)	spora, bez prolaznog odgovora
II	istezanje mišića	30 - 70	dio mišića	spora, bez prolaznog odgovora