

Uloga motoričke moždane kore u voljnim pokretima

Za razliku od refleksnih pokreta, voljni pokreti imaju tri važna svojstva:

- 1) Svrhovitost i usmjerenost svjesno odabranom cilju, te velika prilagodljivost – motorički sustavi pod različitim oolnostima prilagodljivo odabiru različite motoričke strategije da ostvare isti cilj (npr. pisanje olovkom po papiru ili kredom po ploči);
- 2) Učenjem i uvježbavanjem se i točnost i učinkovitost voljnih pokreta bitno povećaju (npr. glazbenici, gimnastičari);
- 3) Dok se refleksi javljaju jedino u odgovoru na vanjski podražaj, voljni pokreti se javljaju i spontano, na temelju unutarnjih poriva, htijenja, pamćenja, emocija i mišljenja.

Izvedba svakog voljnog pokreta temelji se na tri složena procesa, a u svaki od tih procesa je uključeno različito područje moždane kore:

- 1) Određivanju cilja i utvrđivanju svrhovitosti i opravdanosti pokreta: odgovoriti na pitanja “što?” i “gdje?” i “vrijedi li to uložnog napora?”. To je zadaća asocijacijskih, limbičkih i paralimbičkih područja moždane kore.
- 2) Planiranje i programiranje pokreta: usporedbom početnog položaja i konačnog cilja, odrediti slijed aktivacije skupina mišića te smjer i putanju pokreta. To je zadaća premotoričkih (motoričkih asocijacijskih) područja moždane kore.
- 3) Izvedba samog pokreta: prijenos silaznih motoričkih zapovijedi iz moždane kore na alfa-motoneurone odgovarajućih mišića (kortikospinalni put). Te zapovijedi pobliže određuju slijed aktivacije mišića, potrebnu snagu kontrakcije i promjene kuta zglobova, tj. opseg i brzinu pokreta. To je zadaća primarne motoričke moždane kore.

U ovom poglavlju razmatramo ulogu premotoričke i motoričke moždane kore u planiranju, programiranju i izvedbi voljnih pokreta. Taj dio moždane kore u ljudi ima posebno važnu ulogu u **frakcioniranim pokretima prstiju i šake** – nakon ozljeda piramidnog puta i ljudi i majmuni trajno izgube sposobnost izvođenja točnih i usklađenih frakcioniranih pokreta (npr. da palcem i kažiprstom pakupe zrno kikirikija iz zdjelice), a pokreti udova izgube normalnu brzinu i spretnost.

Motorička područja moždane kore su smještena u čeonom režnju

Fiziološka polja MI, MII i SMA odgovaraju Brodmannovim poljima 4 i 6

Primarno motoričko polje moždane kore (**polje MI**) fiziolozi definiraju kao dio moždane kore što izravno upravlja aktivnošću alfa-motoneurona, pa time i pokretima. Anatomici to polje definiraju kao dio moždane kore što uspostavlja izravne sinaptičke veze s alfa-motoneuronima i pridruženim interneuronima, posredstvom aksona kortikospinalnog puta (*tractus corticospinalis*). I anatomska i fiziološka istraživanja su pokazala da je polje MI smješteno u precentralnoj vijuzi (*gyrus praecentralis*) čeonog režnja, te da

obuhvaća najveći dio Brodmannovog citoarhitektonskog **polja 4** (sl. 34-1). Međutim, fiziolozi su također jasno pokazali da se tik ispred polja 4 (u području Brodmannovog polja 6) nalazi još nekoliko ne-primarnih motoričkih polja: **polje MII** (= **premotoričko polje**) i **polje SMA** (= dodatno motoričko polje; međunarodno prihvaćena skraćenica je SMA od engl. supplementary motor area). SMA je dio polja 6 koji zauzima medijalnu površinu hemisfere, a MII je dio polja 6 na dorzolateralnoj površini hemisfere. Polja MII i SMA su dijelovi unimodalne asocijacijske motoričke moždane kore – vezana su uz motoričko ponašanje, ali im zadaća nije izravno započinjanje pokreta nego njihovo planiranje i programiranje. Pored toga, u čeonom režnju (u području Brodmannovog polja 8) su smještena i dva polja što **upravljaju voljnim pokretima očiju** (polja FEF i SEF).

Svako motoričko polje definiramo na temelju skupa specifičnih obilježja

Pojedina motorička polja definiramo skupom obilježja: elektrofiziološkom naravljju neurona, citoarhitektonskim izgledom, specifičnim kortikokortikalnim i projekcijskim aferentno-eferentnim neuronskim vezama te specifičnim poremećajima motoričkog ponašanja nakon ozljeda dotičnog polja.

CITOARHITEKTONSKA SVOJSTVA: Od ostalih područja čeonog moždane kore polja 4 (= MI) i 6 (= MII i SMA) se razlikuju po dva temeljna citoarhitektonska obilježja:

- a) Nemaju II. i IV. zrnatog sloja (**agranularnost**) ili su ti slojevi (u prednjem dijelu polja 6) vrlo slabo razvijeni (**disgranularnost**) – preostala, asocijacijska čeonna kora je granularna, jer ima dobro razvijene zrnate slojeve.
- b) Sastoje se pretežno od velikih piramidnih stanica (**magnocelularnost**), a pritom V. sloj polja 4 sadrži divovske **Betzove piramidne neurone** (to je glavna razlika polja 4 i polja 6).

NEUROFIZIOLOŠKA SVOJSTVA: Električno podraživanje polja MI izaziva pokretanje, ili barem kontrakcije mišića, različitih dijelova suprotne strane tijela, ovisno o tome koji smo dio polja MI podražili. Do pojave pokreta može doći i nakon električnog podraživanja polja MII i SMA – no, za to je potreban mnogo snažniji električni podražaj, a izazvani pokreti su znatno složeniji. Tipično su to usklađene kontrakcije mišića oko nekoliko zglobova, a u slučaju polja SMA i na obje strane tijela. Pritom valja istaknuti da sva tri polja imaju **somatotopni ustroj**. Postoje i druge specifične razlike (elektrofiziološka svojstva pojedinačnih neurona), a ozljede različitih motoričkih polja dovode do različitih posljedica (vidi niže).

EFERENTNE VEZE: Eferentni aksoni piramidnih neurona V. sloja polja MI i SMA odlaze izravno u kraljezničnu muždinu (*tractus corticospinalis*), a projekcije iz polja MII na spinalne neurone djeluju neizravno – preko retikularne formacije moždanog debla (*tractus corticoreticulospinalis*). Polje MI eferentne aksone šalje u cijeli nukleus ruber, dok se polje MII projicira samo u njegov parvocelularni dio. Slične razlike su opisane i u slučaju asocijacijsko-komisurnih kortikalnih veza, koje su vrlo brojne i složene.

AFERENTNE VEZE: Na aktivnost motoričkih kortikalnih polja bitno utječu aferentne projekcije iz tri druge skupine motoričkih struktura: bazalnih ganglija, malog mozga i supstancije nigre. No, sva tri sustava na motorička polja djeluju isključivo neizravno – preko motoričkog područja talamusa (VA-VL jezgna).

Sva motorička polja eferentne aksone šalju i u niz drugih područja, od kojih ističemo tri sustava aksona:

- 1) *Fibrae corticostriatales*, što poglavito inerviraju putamen (moćna projekcija u bazalne ganglije),
- 2) *Fibrae corticopontinae*, što inerviraju *nuclei pontis* (moćna projekcija za mali mozak),
- 3) *Fibrae corticotectales*, što inerviraju *colliculus superior* (važan sustav veza uključen u kontrolu očnih pokreta i procese usmjerene pozornosti).

Motoričko polje MI također prima projekcije iz primarnog somatosenzibilnog polja 2, a polja MII i SMA primaju projekcije iz asocijacijskih somatosenzibilnih polja 5 i 7. Polja MII i SMA također primaju brojna kortikokortikalna vlakna iz različitih asocijacijskih i paralimbičkih polja moždane kore, a moćne i topografski ustrojene projekcije šalju u polje MI.

Sva motorička polja primaju i ekstratalamička aferentna vlakna: acetilkolininske aksone iz jezgara bazalnog telencefalona (skupine Ch3 i Ch4), noradrenalininske aksone iz *locus coeruleus*, serotonininske aksone iz oralnih rafe-jezgara, te dopaminske aksone iz VTA. Motorička polja primaju najgušću dopaminsku inervaciju u cijelom neokorteksu, a motoričko-somatosenzibilna polja najgušću noradrenalininsku inervaciju.

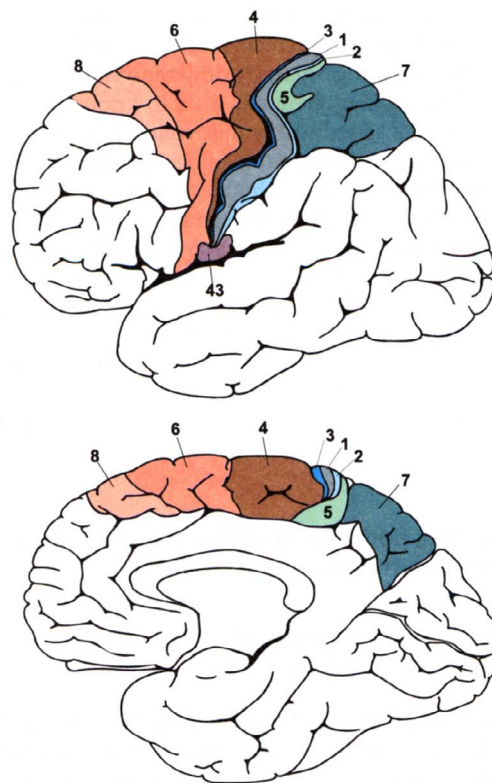
Tractus corticospinalis polazi iz motoričkih i somatosenzibilnih polja moždane kore

Tractus corticospinalis je veliki skup aksona piramidnih neurona V. sloja moždane kore, što kroz bijelu tvar velikog mozga i moždano deblo dopijevaju u kralježničnu moždinu (sl. 34-2). Ti aksoni polaze iz motoričkih (polja 4 i 6) i somatosenzibilnih (polja 3,1,2 te 5 i 7) područja moždane kore, a nakon ulaska u bijelu tvar imaju sljedeću putanju: *capsula interna – crus cerebri – basis pontis – pyramis medullae oblongatae*. Jedna piramida sastoji se od oko 1 milijun aksona. Na toj razini velik broj aksona (oko 80%) križa stranu (*decussatio pyramidum*) i u dorzolateralnom dijelu bijele tvari (*funiculus lateralis*) oblikuje **lateralni kortikospinalni put** (*tractus corticospinalis lateralis*). Preostalih 20% aksona nastavlja put kroz istostranu ventralnu bijelu tvar kralježnične moždine (*funiculus ventralis*) i oblikuje **ventralni kortikospinalni put** (*tractus corticospinalis ventralis*). Svi ti aksoni završavaju u različitim dijelovima sive tvari kralježnične moždine i nemaju jednake funkcije.

Aksoni iz sva tri motorička polja oblikuju kortikomotoneuronsku (CM) komponentu kortikospinalnog puta, tj. voljni motorički put

Aksoni iz polja MI, MII i SMA ulaze u sastav kortikospinalnog puta. Međutim, aksoni iz polja MII većinom završavaju u retikularnoj formaciji moždanog debla, a potom retikulospinalni aksoni odlaze do medijalnih skupina alfa-motoneurona i interneurona u kralježničnoj moždini (*tractus corticoreticulospinalis*). Preostali aksoni iz polja MI i SMA odlaze izravno u kralježničnu moždinu kao lateralni i ventralni kortikospinalni put. Svi ti aksoni inerviraju spinalne neurone na suprotnoj strani. Naime,

lateralni kortikospinalni put križa stranu već na razini piramida, a ventralni kortikospinalni put križa stranu tek u samoj kralježničnoj moždini, na razini odgovarajućeg segmenta. Ti aksoni završavaju i izravno na alfa-motoneuronima i na interneuronima. U majmuna i čovjeka, većina tih sinapsi se uspostavlja tek nakon rođenja.



Slika 34-1. Motorička i somatosenzibilna kortikalna polja odgovaraju Brodmanovim citoarhitektonskim poljima. **Motorička polja:** primarno motoričko polje MI = Brodmanovo polje 4; premotorička polja MII + SMA = Brodmanovo polje 6; frontalno polje za očne pokrete (FEF) = Brodmanovo polje 8. **Somatosenzibilna polja:** primarno somatosenzibilno polje SI = polja 3,1,2; sekundarno somatosenzibilno polje SII = polje 43; unimodalna asocijacijska somatosenzibilna kora gornjeg tjemenog režnja = polja 5 i 7. SMA (od engl. supplementary motor area) je međunarodno prihvaćena skraćenica za »dodatno motoričko polje« – to je onaj dio polja 6 što je smješten samo na medijalnoj plohi hemisfere (polje MII je onaj dio polja 6 što zauzima dorzolateralnu površinu hemisfere).

Kortikomotoneuronski (CM) neuroni se dijele u fazne i toničke

Aksoni što monosinaptički završavaju na alfa-motoneuronima akcijske potencijale vode brzinom od oko 70 m/sec, a motoneurone ekscitiraju s latencijom od oko 0,7 msec. Amplituda izazvanog EPSP strmo raste i potom eksponencijalno opada unutar sljedećih 15 msec (dakle, ima praktički isti oblik i vremenski tijek kao i EPSP monosinaptičkog refleksa istežanja). Sve takve aksone, što monosinaptički ekscitiraju alfa-motoneurone, nazivamo **kortikomotoneuronskom komponentom** kortikospinalnog puta, tj. **CM neuronima**. U ljudi i majmuna, CM neuroni počnu odašiljati nizove akcijskih potencijala 50-100 msec prije početka voljnog pokreta, a postoje dvije fiziološke vrste CM neurona:

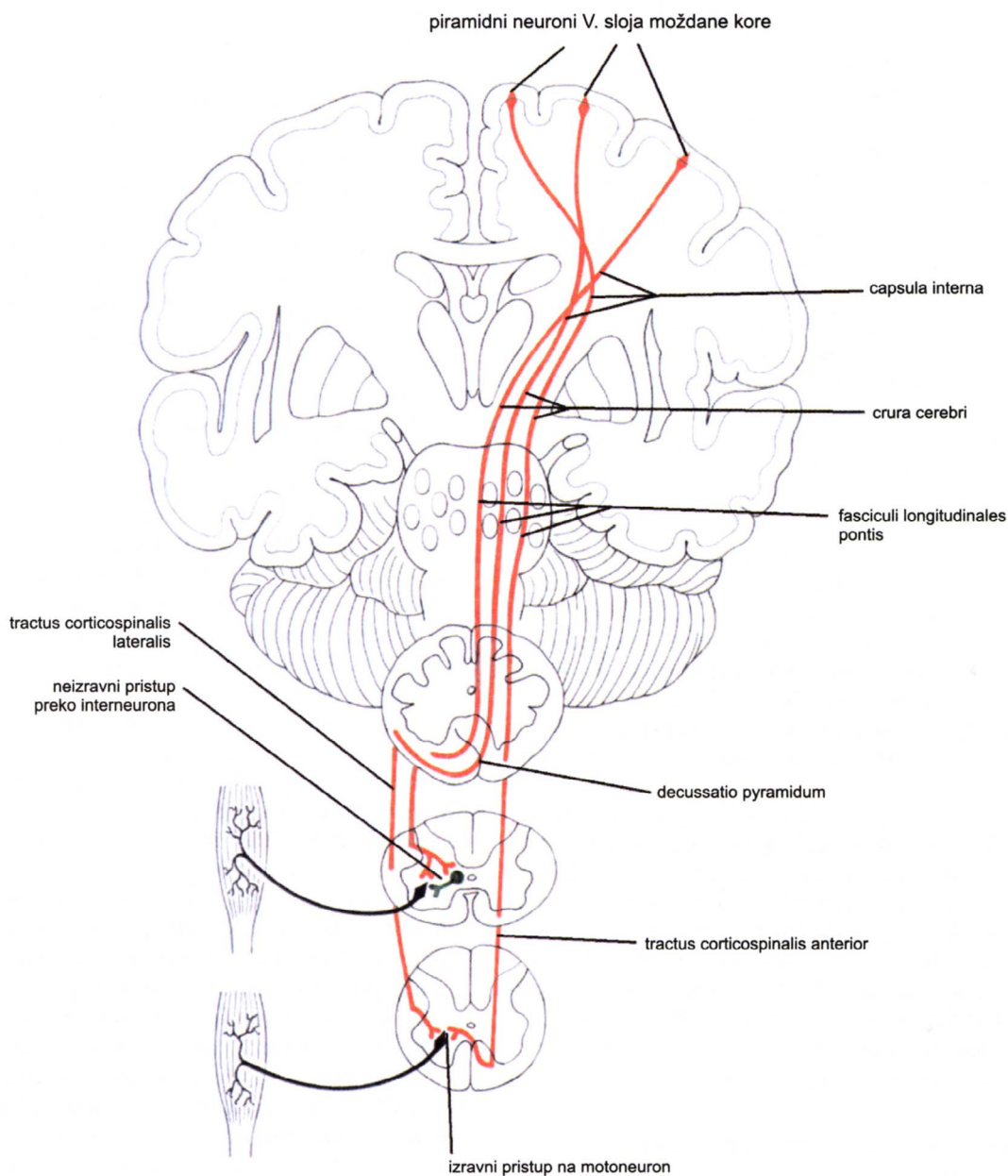
- 1) **Fazni CM neuroni** s latencijom manjom od 1 msec (i brzinom vođenja većom od 45-50 m/sec) i vrlo slabom spontanom aktivnošću. Ti neuroni tijekom

pojedinačnih pokreta odašilju nagle nizove akcijskih potencijala (u prosjeku 20-80 Hz, a ponekad čak i 80-100 Hz uz odgovarajuće pokrete ruke, npr. češanje, rukovanje hranom). Tada je razmak između susljednih akcijskih potencijala svega 1,5 msec (a gotovo uvijek manje od 5 msec), a to je razmak upravo u rasponu što najbolje pogoduje vremenskom zbrljanju EPSP (facilitaciji) postsinaptičke membrane a-motoneurona.

- 2) **Tonički CM neuroni** s duljom latencijom, što su tonički aktivni čak i kad majmun mirno sjedi.

Najveći broj CM neurona je aktivan tijekom svih faza pokreta. No, dok su manji CM neuroni (a to je većina) podjednako aktivni i tijekom običnih i tijekom najsnažnijih i najbržih pokreta (a uz to su vrlo podložni utjecaju osjetnih informacija), najkrupniji CM neuroni (divovske Betzove stanice, kojih u ljudskom polju MI ima svega 35.000) obično

se aktiviraju tek tijekom najsnažnijih i najbržih pokreta (pokreta u kojima su i snaga i brzina mišićne kontrakcije maksimalni) i uz to nisu posebno podložni utjecajima osjetnih informacija. Stoga se vjeruje da su najkrupniji CM neuroni uključeni u sustav otvorene petlje, tj. u balističke pokrete. **Balistički pokreti** (npr. nagli udarci u borilačkim sportovima), po načelu "pogodi ili promaši", su najbrži izvedivi pokreti što se odvijaju toliko brzo da jednostavno nema vremena za njihovo popravljjanje tijekom izvedbe, a na temelju povratnih osjetnih informacija. Ti su pokreti unaprijed proračunati (stoga sustav otvorene petlje – engl. feed-forward loop), pa ili cilj pogode ili ga promaše i pokret moramo ponoviti. S druge strane, manji CM neuroni sudjeluju u mnogo češćim i sporijim pokretima osrednje snage, što se odvijaju dovoljno sporo da bi se uočenu pogrešku u putanji pokreta moglo ispraviti tijekom samog



Slika 34-2. Kortikospinalni putovi su aksoni piramidnih neurona V. sloja moždane kore, što na spinalne motoneurone djeluju izravno i neizravno (preko interneurona). Uočite da i lateralni (*tractus corticospinalis lateralis*) i ventralni »neukriženi« (*tractus corticospinalis ventralis*) kortikospinalni put inerviraju motoneurone suprotne strane. No, pritom ventralni kortikospinalni put križa stranu tek na razini odgovarajućeg spinalnog segmenta. Za pojedinosti vidi tekst.

pokreta, a na temelju povratnih osjetnih informacija. Stoga kažemo da su manji CM neuroni dio sustava zatvorene petlje (engl. feed-back loop).

Različite skupine alfa-motoneurona primaju različit broj presinaptičkih CM aksona

Ako je suditi po amplitudama maksimalnih EPSP (izazvanih jednokratnim električkim podraživanjem polja MI), različite skupine alfa-motoneurona primaju različit broj presinaptičkih CM aksona. Najveće amplitude EPSP su na motoneuronima malih mišića šake i prstiju. Dakle, ti motoneuroni primaju najveći broj izravnih CM aksona, a upravo su mišići prstiju i šake najteže pogođeni ozljedama piramidnog puta i prvi se počnu grčiti tijekom Jacksonovske epilepsije. Presinaptički CM aksoni sinapse uspostavljaju pretežno na distalnom dijelu dendrita alfa-motoneurona (distalnije od sinapsi što ih uspostavljaju primarna aferentna Ia vlakna monosinaptičkog refleksa istezanja). Najveći EPSP izazvani akcijskim potencijalom jednog presinaptičkog CM aksona imaju amplitude od 100-200 μ V. To su relativno slabi EPSP, pa je jasno da do aktivacije jednog postsinaptičkog alfa-motoneurona može dovesti tek prostorno i vremenski zbrajanje EPSP izazvanih gotovo istodobnom aktivnošću većeg broja presinaptičkih CM aksona (što konvergiraju na taj motoneuron).

Motoneuroni što inerviraju pojedini mišić prostiru se u obliku stupića kroz 1 do 3 segmenta kralježnične moždine (a za mnoge duge mišiće ruku ili nogu i kroz 4 ili više segmenata). Pojedinačni CM aksoni imaju brojne ogranke i obično inerviraju motoneurone za nekoliko različitih mišića. No, posebno je značajno da je ta divergencija mnogo slabije izražena kod CM aksona što inerviraju motoneurone distalnih mišića. Svaki CM akson uspostavlja tek malobrojne sinapse s pojedinačnim motoneuronima mišića šake. No, zato dotični motoneuron prima sinapse od velikog broja CM aksona. Za pojavu voljnog pokreta prstiju ili šake, potrebna je konvergencija učinaka velikog broja CM neurona (vremenski i prostorno zbrajanje EPSP u odgovarajućem motoneuronu). Osim izravnog ekscitiranja a-motoneurona, CM aksoni imaju i druge učinke u kralježničnoj moždini:

- moduliraju subkortikalne refleksne krugove,
- koaktiviraju a i g-motoneurone,
- nadziru složene obrasce mišićne aktivacije čije pojedinosti nadziru ili kralježnična moždina ili moždano deblo.

Tractus corticonuclearis je voljni motorički put za mišić lica, jezika, grkljana i ždrijela

Aksoni piramidnih neurona motoričkih polja moždane kore, što nadziru aktivnost motoneurona smještenih u motoričkim jezgrama moždanih živaca (u moždanom deblu) oblikuju zasebni voljni motorički put, *tractus corticonuclearis*. Ti aksoni silaze istom putanjom kao i ostali kortikospinalni aksoni, no na odgovarajućim razinama moždanog debla se od tog glavnog snopa odvoje i inerviraju motoneurone moždanih živaca ili izravno ili preko interneurona retikularne formacije. Izravni, monosinaptički završetak na motoneuronima je karakterističan za čovjeka i čovjekolike majmune, a zapaža se u motoričkim jezgrama trigeminusa (žvačni mišići), facijalisa (mimični mišići) i hipoglosusa (mišići jezika). Iako monosinaptičke projekcije za *nucleus*

ambiguus teško možemo dokazati u ljudskom mozgu, razumno je očekivati da postoje, jer ti motoneuroni inerviraju mišić glasnice, a govor je jedna od najstroženijih i najznačajnijih voljnih motoričkih aktivnosti čovjeka. Istaknimo da nema monosinaptičkih kortikonuklearnih projekcija za motoneurone vanjskih mišića oka (*nucleus n. oculomotorii*, *nucleus n. trochlearis* i *nucleus n. abducentis*). Naime, voljnim pokretima očiju upravlja zasebni složeni sustav neuronskih veza.

Za razliku od kortikospinalnih aksona, kortikonuklearni aksoni završavaju i kontralateralno i ipsilateralno. Izuzetak je donji dio jezgre facijalisa, što inervira mimične mišiće donjeg dijela lica; te su projekcije isključivo kontralateralne (sl. 34-3). S druge strane, *musculus frontalis* i *musculus orbicularis oculi* primaju bilateralnu inervaciju.

Kortikospinalni aksoni što polaze iz somatosenzibilnih polja moždane kore završavaju u dorzalnom rogu i sudjeluju u silaznoj modulaciji prijenosa osjetnih informacija

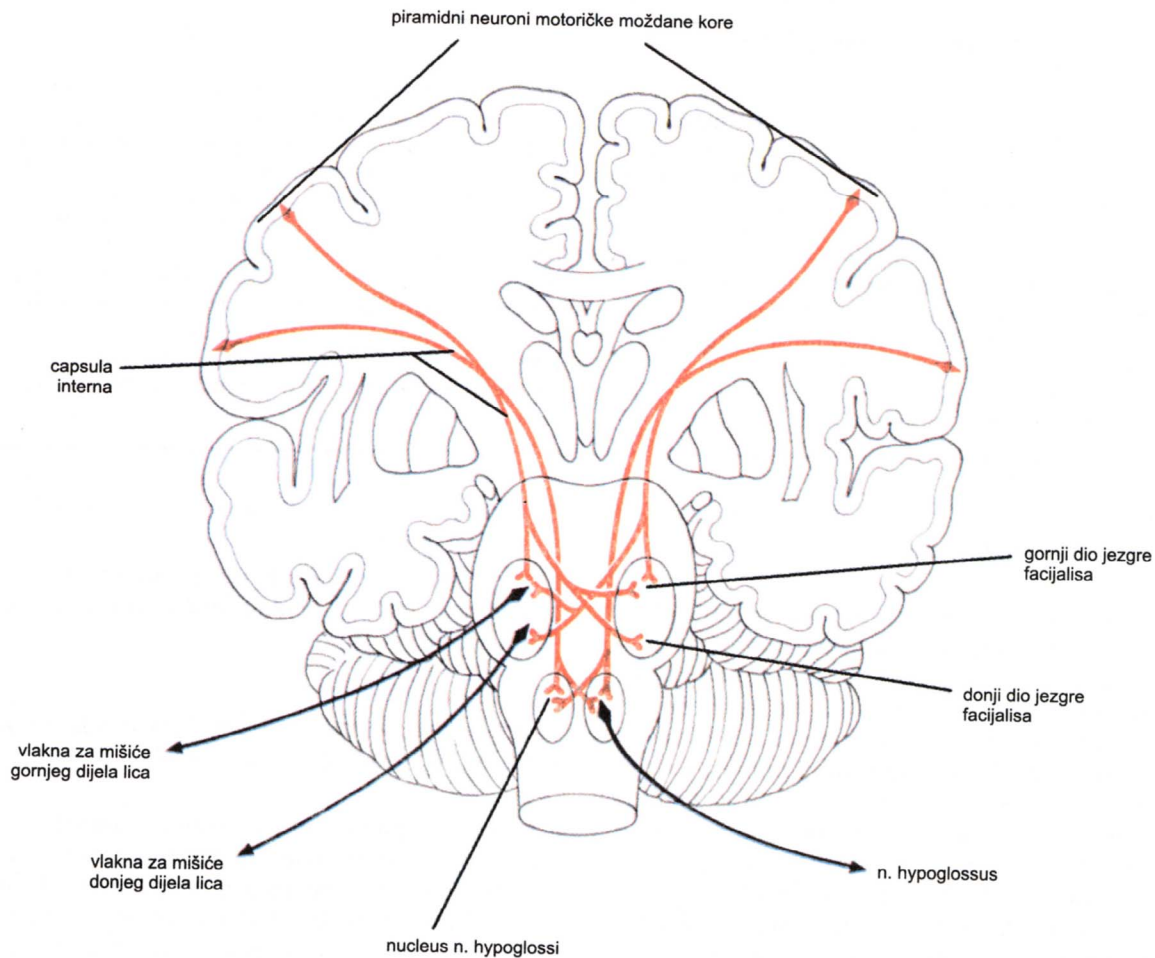
Dio kortikospinalnih aksona polazi iz somatosenzibilnih kortikalnih polja tjemnog reznja: polja SI (Brodmannova polja 3, 1 i 2), polja SII (Brodmannovo polje 43) i gornjeg tjemnog reznjica (polja 5 i 7). Aksoni što polaze iz polja SI sinaptički završavaju poglavito u dorzalnom rogu kralježnične moždine (Rexedovi slojevi I-VI). Pritom projekcije iz polja 3b (što prima osjetne informacije od kožnih mehanoreceptora) završavaju u Rexedovim slojevima III i IV (u kojima sinaptički završavaju upravo primarna aferentna vlakna kožnih mehanoreceptora). Aksoni iz polja 3a (što prima osjetne informacije o kinesteziji) završavaju u dubljim slojevima dorzalnog roga, a tu upravo završavaju i primarna proprioceptijska vlakna. Ti silazni putovi uglavnom inhibiraju osjetne neurone dorzalnog roga (što ih odgovarajuća primarna vlakna ekscitiraju), pa se vjeruje da služe silaznom nadzoru prijenosa mehanoreceptivnih informacija prema moždanoj kori. Naime, u nekim situacijama, npr. tijekom određenih pokreta, funkcionalno je povoljno potisnuti prijenos određenih osjetnih informacija.

Kortikospinalni aksoni na alfa-motoneurone djeluju i izravno i neizravno (preko interneurona)

Kortikospinalni neuroni prave moćne i izravne ekscitacijske sinapse s alfa-motoneuronima. No, kortikospinalni aksoni također ekscitiraju gama-motoneurone preko polisinaptičkih putova. Ta koaktivacija alfa- i gama-motoneurona omogućuje mišićnim vretenima da prate promjene duljine mišića i tijekom kontrakcije.

Osim izravnih veza, kortikospinalni neuroni utječu na motoneurone i neizravno, a dosad su u majmuna opisana dva takva puta: a) neizravni put za motoneurone mišića ruke ide preko propriospinalnih neurona u gornjim cervikalnim segmentima spinalne moždine što se projiciraju na motoneurone smještene 1-2 segmenta kaudalnije i b) indirektni put preko Ia inhibicijskog interneurona što posreduje disinaptičku kortikospinalnu inhibiciju motoneurona.

Kortikospinalni put se projicira na motoneurone što nadziru i proksimalne i distalne mišiće. No, najvažnija je uloga kortikospinalnog puta u izravnoj kontroli distalnih mišića prstiju i šake. Tako razaranje primarnog motoričkog korteksa ne samo da dokine sve učinke na distalne mišiće,



Slika 34-3. *Tractus corticonuclearis* je voljni motorički put za mišiće lica, jezika, grkljana i ždrijela. Ova slika prikazuje da su te projekcije uglavnom bilateralne – no, uočite važnu iznimku: donji dio facijalne jezgre (što inervira mišiće donjeg dijela lica) prima isključivo kontralateralne projekcije.

što bi normalno uslijedili nakon stimulacije MI, nego dokine i sve distalne učinke stimulacije MII i SMA. To znači da i SMA i MII djeluju na distalne mišiće poglavito preko svojih projekcija u MI. Inače, izravna projekcija na motoneurone distalnih mišića je specifičnost majmuna i posebice čovjeka, a omogućuje voljnu kontrolu izdvojenih pokreta prstiju i šake, tzv. frakcioniranih pokreta, ključnih za niz tipično ljudskih djelatnosti (sviranje, tipkanje, uporaba raznih alata itd.).

Motorička područja moždane kore također neizravno djeluju na spinalne motoneurone preko usporednih projekcija na neurone moždanog debla (npr. kortikoretikulospinalni, kortikorubrospinalni put). Te raznolike polisinaptičke veze omogućuju motoričkim područjima moždane kore da nadziru složene obrasce mišićne aktivacije čije detalje organiziraju bilo spinalna moždina bilo moždano deblo.

Jedan kortikospinalni neuron nadzire aktivnost male skupine mišića, a funkcionalno srodni kortikospinalni neuroni su raspoređeni u motoričke kolumne

Jesu li u polju MI somatotopno predstavljeni pojedinačni mišići, ili pak polje MI sadrži neku topografsku mapu različitih vrsta pokreta vezanih uz pojedine dijelove tijela? Što je posljedica električnog podraživanja malog djelića polja MI – izdvojena kontrakcija pojedinačnih mišića, ili pak

specifične vrste pokreta što mogu obuhvaćati nekoliko mišića?

Neurofiziolog Hiroshi Asanuma je razvio metodu intrakortikalne mikrostimulacije, tj. blagog električnog podraživanja vrlo male skupine CM neurona u polju MI budnog majmuna. Primjerice, jedan mali električni udar snage 10 μ A, što traje svega 0,2 msec, aktivira oko 28 neurona u kugli polumjera 90 μ m (središte kugle je vrh metalne mikroelektrode). Kako u takvoj kugli ima i interneurona, metodom mikrostimulacije moguće je aktivirati svega desetak CM neurona. takvim vrlo blagim električnim podražajima Asanuma je u budnog majmuna često uspio izazvati izdvojene pokrete pojedinih mišića. Štoviše, Asanuma je otkrio da su neuroni što pokreću jedan mišić raspoređeni u okomiti stupić (nalik stupićima opisanim u vidnoj i somatosenzibilnoj kori), pa je takav stupić nazvan **motorička kolumna** (= **mikrozona**). Na temelju tih pokusa je Asanuma zaključio da je u polju MI svaki mišić predstavljen malim skupom CM neurona što oblikuju motoričku kolumnu te da “motorička kora razmišlja u okvirima mišića, a ne vrsta pokreta”. Nasuprot tome, neurofiziolog Phillips je 1981. utvrdio da tzv. **CM kolonija** (= skup svih CM neurona što monosinaptički utječu na jedan alfa-motoneuron) zauzima područje polja MI veće nego što su Asanumine mikrozone, te da se područja dvaju različitih CM kolonija vrlo često preklapaju. Nadalje, Phillips je otkrio da dvije susjedne

mikrozona često sadrže Betzove stanice što se projiciraju ne samo u različite motoričke jedinice kralježnične moždine, nego često inerviraju i različite mišiće. S druge strane, nekoliko međusobno udaljenih mikrozona često sadrže Betzove stanice što konvergentno inerviraju isti a-motoneuron. Drugim riječima, neki mišići (a posebice distalni mišići šake i prstiju) su predstavljeni na nekoliko različitih mjesta u polju MI. I obrnuto, podraživanje jedne mikrozone često aktivira nekoliko različitih mišića. To je stoga što aksoni svakog CM neurona imaju brojne kolaterale i monosinaptički inerviraju alfa-motoneurone nekoliko različitih mišića.

Dakle, ni danas nemamo jasne odgovore na gore postavljena pitanja. No, većina fiziologa ipak vjeruje da su u polju MI predstavljeni pokreti, a ne pojedinačni mišići, te da specifični dijelovi polja MI nadziru pokrete specifičnih skupina mišića na suprotnoj strani tijela.

Kortikospinalni neuroni polja MI kodiraju snagu mišićne kontrakcije

Neurofiziolog Edvard Evarts je majmune uvježbao da fleksijom ili ekstenzijom ručnog zgloba zakreću ručku pokusnog uređaja u različitim smjerovima i nasuprot različitim opterećenjima, a potom je mikroelektrodama pratio kako se mijenja aktivnost pojedinačnih CM neurona tijekom samog izvođenja uvježbanog pokreta. Tako je otkriveno da su različite skupine CM neurona aktivne tijekom fleksije ili ekstenzije ručnog zgloba, te da se njihova aktivnost promijeni tik prije kontrakcije odgovarajućih mišića. Drugim riječima, polje MI doista sudjeluje u započinjanju pokreta. No, što je točna uloga CM neurona u pokretu? Upravlja li oni snagom mišićne kontrakcije, amplitudom pokreta ili usmjerenošću pokreta? Rezultati pokusa su jasno pokazali da CM neuroni kodiraju stupanj mišićne kontrakcije potreban da se šaka pokrene nasuprot opterećenju, ali da ne upravljaju samom promjenom položaja šake, tj. amplitudom pokreta. Primjerice, učestalost okidanja akcijskih potencijala CM neurona uključenog u fleksiju ručnog zgloba povećava se sukladno rastućem opterećenju fleksornih mišića. No, kad utege (povezane s ručkom koju majmun zakreće) razmjestimo tako da fleksiju olakšaju (da potežu ručku u smjeru pokreta, a ne da ručku potežu u suprotnom smjeru kao u prethodnom pokusu), fleksija se odvija pasivno – opuštanjem antagonističkih ekstenzornih mišića – a CM neuron što je tijekom aktivne fleksije pojačao svoju aktivnost sad prestane odašiljati akcijske potencijale. Ti pokusi opet govore u prilog shvaćanju da polje MI sadrži mapu pojedinačnih mišića, a ne pojedinačnih pokreta. Međutim, anatomskim i fiziološkim metodama je jasno dokazano da jedan CM neuron često inervira nekoliko mišića. Stoga je pitanje: Kako jedan CM neuron može upravljati usmjerenošću tipičnog pokreta ruke, u koji je uključeno nekoliko zglobova i skupina mišića?

Veće skupine kortikospinalnih neurona kodiraju usmjerenje pokreta

Pojedini CM neuron aktivnost mijenja ovisno o usmjerenosti pokreta. Tijekom pokreta u određenom smjeru, CM neuron je najaktivniji, tijekom pokreta u drugim smjerovima se njegova aktivnost bitno smanji, a tijekom pokreta u suprotnom smjeru dotično CM neuron često zanimaj. Štoviše, vrlo često svi neuroni unutar jedne motoričke kolumne jednako reaguju na usmjerenost

pokreta. Stoga je očito da jedan CM neuron ne može točno upravljati pokretom cijele ruke u jednom smjeru, zbog dva razloga:

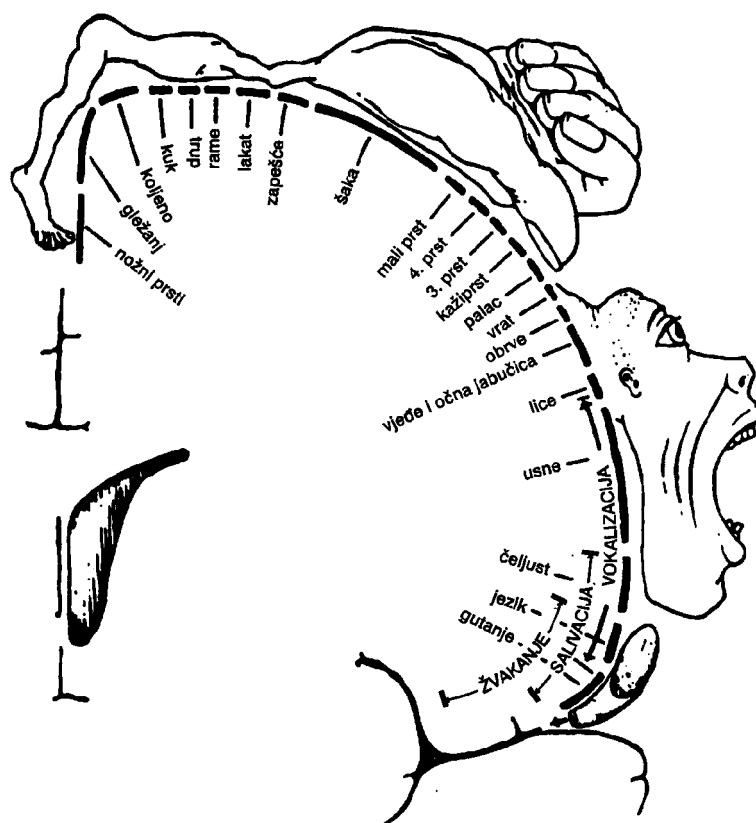
- Jedan CM ne inervira sve potrebne mišiće od ramenog pojasa do prstiju, iako ima brojne kolaterale, a svi ti mišići usklađeno omogućuju npr. ispružanje ruke i uzimanje čaše sa stola.
- Za razliku od neurona vidnih orijentacijskih kolumni (što reaguju samo na podražaj točno određenog usmjerenja), neuroni motoričke kolumne na pokret određenog usmjerenja reaguju najbolje, ali se isto tako (slabije) aktiviraju i pri pokretima drugih usmjerenja.

Stoga je usmjerenost pokreta posljedica usklađene aktivnosti cijele populacije CM neurona. Doprinos svakog pojedinog CM neurona pokretu određenog usmjerenja može se predstaviti kao vektor čija duljina ovisi o stupnju aktivnosti tijekom pokreta u danom smjeru. Doprinosi pojedinačnih neurona se zbrajaju i nastaje **populacijski vektor** – usmjerenost populacijskog vektora određuje smjer pokreta. Doista, kad se tijekom pokusa snima aktivnost CM neurona u majmuna koji rukom poseže u različitim smjerovima, vidi se da se usmjerenost izračunatih populacijskih vektora vrlo dobro poklapa s usmjerenošću pokreta. Voljni pokreti su posljedica aktivnosti većih populacija neurona i ne mogu se predvidjeti na temelju obrasca aktivnosti jednog CM neurona. To je upravo obrnuto od zbivanja u vidnoj percepciji, gdje je dokazano da su u detekciju smjera kretanja uključene vrlo male skupine neurona!

Napokon, doprinos CM neurona kodiranju usmjerenosti i snage pokreta je promjenljiv i ovisi o naravi pokreta. Kad majmun palcem i kažiprstom pritišće mali pretvarač električnih signala, tako se stupanj mišićne kontrakcije prevodi u električni zapis na osciloskopu, intrakortikalnim mikroelektrodama se može zabilježiti da su neki CM neuroni prilično aktivni. No, isti ti neuroni ostaju nijemi kad majmun jednakom snagom obuhvati štap svim prstima istodobno! Nadalje, CM neuroni, što se moćno aktiviraju tijekom posezanja ruke za određenim predmetom, mogu isto tako ostati posve nijemi tijekom jednakog takvog spontanog pokreta ruke u bijesu ili uzbuđenju.

Motorička polja primaju povratne obavijesti o posljedicama izvedenih pokreta i tijekom izvođenja tekućih pokreta

Motorička polja trajno primaju osjetne informacije o trenutnom položaju udova i tijela te brzini i snazi izvođenja pokreta. To omogućuju tijesne veze motoričke kore sa susjednom somatosenzibilnom korom tjemnog režnja. Pritom neuroni motoričke moždane kore iskazuju i određen stupanj selektivnosti – neki najbolje odgovaraju na dodirne podražaje, drugi na proprioceptijske informacije iz inerviranih skupina mišića, npr. samo iz šake, ili iz odgovarajućih zglobova, npr. samo lakatnog zgloba. Neki neuroni moždane kore majmuna primaju proprioceptijske informacije iz mišića na koje djeluju, dok drugi primaju osjetne informacije iz onih područja kože što prekrivaju odgovarajuće skupine mišića. Dio tih osjetnih informacija ne dolazi samo preko somatosenzibilne moždane kore, nego i izravno iz talamusa. Vjeruje se da ta projekcije služe kao dodatni transkortikalni put za refleksno usklađivanje zapovjednih signala što polaze iz motoričke moždane kore i signala neuronskog kruga refleksa istezanja. To bi, primjerice, bilo bitno tijekom malih odstupanja planiranih



Slika 34-4. Homunculus primarnog motoričkog polja MI u ljudskom mozgu (*gyrus praecentralis*). Uočite da je najveći dio polja MI vezan uz inervaciju područja lica i usta, prstiju i šake, te jezika i ždrijela. Prema Penfield i Rasmussen (1950), uz dopuštenje. (vidi i Dodatni okvir 34-1).

pokreta, npr. kad se pokrenuta ruka neočekivano susretne s nekom preprekom tijekom posezanja za nekim predmetom.

Ozljede polja MI uzrokuju mišićnu slabost ili kljenut, a ozljede polja MII i SMA uzrokuju poremećaje izvođenja svrhovitih pokreta

Ozljede primarne motorike kore ili kortikospinalnog puta (MI) uzrokuju slabost (*paresis*) ili kljenut (*paralysis*) mišića. Naime, kortikospinalni neuroni V. sloja primarne motoričke kore (gornji motoneuroni) izravno inerviraju alfa-motoneurone kralježnične moždine. Međutim, ozljede premotoričkog (MII) i dodatnog motoričkog polja (SMA) uzrokuju drugačije vrste poremećaja motorike. Naime, ta polja na motoneurone mišića djeluju poglavito neizravno, preko polja MI ili preko svojih projekcija za retikularnu formaciju i spinalne interneurone. Nadalje, te su projekcije uglavnom bilateralne, pa obostrane ozljede polja MII i SMA uzrokuju mnogo teže poremećaje pokreta nego jednostrane ozljede tih polja. Ozljede polja MII i SMA najteže poremete izvođenje složenih i usklađenih voljnih pokreta ruku (pokreta cijelih ruku u slučaju ozljeda MII, a pokreta šaka i prstiju u slučaju ozljeda SMA; obostrane ozljede MII uz to poremete i hodanje i stav tijela).

Takve poremećaje u bolesnika s ozljedama moždane kore (i/ili bijele tvari telencefalona) nazivamo **apraksija**. Bolesnici s apraksijom ne pate od mišićne slabosti ili kljenuti, a također mogu točno izvesti jednostavne pokrete, npr. ispružanje prsta. No, teško im je točno izvesti složenije pokrete, posebice kad ih treba ponavljati ili izvoditi prema točno određenom slijedu, ili pak kad dvije ruke istodobno

rade različite pokrete, npr. češljanje, pranje zubiju, sviranje, zakopčavanje kaputa i košulje.

Polje SMA je bitno za određivanje slijeda složenih pokreta i usklađivanje istodobnih pokreta obje šake i prstiju

Ozljede polja SMA i njegove okoline u ljudi dovode do gotovo potpunog nestanka spontanosti i voljnih pokreta (**akinezija**) i govora (**mutizam**), poremećaja usklađenog djelovanja obje šake i prstiju, te poremećaja motoričkog oponašanja. Te su promjene izraženije na suprotnoj strani tijela, no nakon jednostranih ozljeda obično se nakon nekog vremena bitno ublaže ili posve nestanu. Kako i dalje opažamo neke automatske pokrete i reflekse, očigledno je da akinezija i mutizam nisu posljedice mišićne slabosti ili kljenuti.

Nadalje, tijekom snimanja EEG valova, u području SMA se može zapaziti rani negativni potencijal, što se javlja prije početka pokreta (prethodi im 1 sekundu ili i više). Stoga je ta EEG promjena nazvana **potencijal pripravnosti** (njem. Bereitschaftspotential, engl. readiness potential), jer se vjeruje da je znak pojačane aktivacije polja SMA tijekom planiranja i iščekivanja početka pokreta. Naime, potencijal pripravnosti se najbolje uočava kad ispitanik pozornost isčekuje znak za započinjanje pokreta.

Isto tako, snimanjem promjena lokalnog protoka krvi kroz moždanu koru u ispitanika koji su redom obavljali motoričke zadatke sve veće složenosti je pokazalo da SMA ima bitnu ulogu u programiranju slijeda složenih pokreta. Tijekom izvođenja jednostavnih pokreta, npr. ispružanja kažiprsta na zamolbu istraživača, protok krvi naglo bi se povećao u kontralateralnim područjima polja MI (i

somatosenzibilne kore) što inerviraju mišiće šake. No, nije zapažen bitan porast protoka krvi u polju MII. Međutim, kad se od ispitanika zahtijevalo da izvedu složeniji slijed pokreta svim prstima (nalik sviranju glasovira), protok krvi bi se bitno povećao i u području polja SMA. Štoviše, kad se od ispitanika zahtijevalo da samo u mislima ponavljaju taj isti složeniji slijed pokreta prstiju, protok krvi se povećao jedino u polju SMA (naravno, sad govorimo samo o motoričkim poljima moždane kore).

Napokon, pokusi na majmunima (jednostrane ili obostrane ozljede moždane kore ograničene na polje SMA) su pokazali da obostrane ozljede SMA bitno poremete usklađene pokrete šake i prstiju. takvi majmuni ne mogu pravilno usmjeriti šaku i prste dok posežu za kikirikijem u posudici, a također vrlo teško uspijevaju s obje ruke izvuci zalogaj hrane uguran u rupicu na prozirnoj plastičnoj ploči (normalni majmun vrlo lako jednom rukom posegne iza ploče i prstom hranu izbacuje iz rupe, dok drugom rukom s prednje strane istodobno pridržava ili poteže hranu). Na temelju iznesenih podataka, možemo zaključiti da polje SMA ima posebno važnu ulogu u programiranju, a vjerojatno i izvođenju, složenih slijedova pokreta – posebice usklađenih pokreta šaka i prstiju. Stoga je zanimljivo, ali još uvijek neriješeno pitanje, ima li (i ako ima, kakvu) polje SMA neku značajniju ulogu i u pokretima ljudskih ustiju i jezika tijekom govorenja, ili je to isključivo funkcija Brodmannovih polja 44 i 45 (Brokino motoričko područje za govor)? Naime, prema nekim kliničkim nalazima, afazije (poremećaji govora nakon ozljede moždane kore) se mogu javiti i nakon lezija ograničenih na područje polja SMA.

Polje MII nadzire proksimalne i aksijalne mišiće, a sudjeluje u održavanju stava tijela tijekom posezanja ruke prema opaženom predmetu

Jednostrane ozljede MII u ljudi uzrokuju stereotipni motorički poremećaj s ovim glavnim obilježjima: slabost mišića ramena i kuka suprotne strane te poremećena koordinacija pokreta udova. U ramenom pojasu, poglavito su pogođeni mišići što odmiču i podižu ruku (poremećeni su svi pokreti što uključuju podizanje ruke), a ta slabost proksimalnih mišića ruku je trajna. No, funkcionalna sposobnost distalnih mišića šake i prstiju je očuvana, a također su normalni i usklađeni pokreti obje šake, te pokreti mišića vrata, lica i trupa. Nadalje, jednostrane ozljede MII dovode i do **kinetičke apraksije** što poglavito pogađa udove na suprotnoj strani tijela. Ali, zbog toga su poremećeni usklađeni pokreti obje ruke ili obje noge. Primjerice, ako od bolesnika zatražimo da oponaša vožnju bicikla ili da rukama vrti poput vjetrenjače, njegovi su pokreti vrlo nezgrapni i iskrivljeni. I tu je riječ o poremećajima djelovanja proksimalnih mišića. Naime, usklađeni pokreti lijeve i desne šake, npr. uvođenje konca u ušicu igle, su normalni.

Obostrane ozljede MII uzrokuju poremećaje stava tijela i hodanja. Jedino obostrane ozljede MII mogu poremetiti hod i stav tijela, dok jednostrane ozljede MII pogađaju samo proksimalne mišiće udova na suprotnoj strani tijela. Napokon, električno podraživanje polja MII tijekom neurokirurških zahvata dovodi do okretanja očiju, glave i trupa na suprotnu stranu, uz odmicanje i podizanje suprotne ruke. To se zapaža i kod bolesnika s razorenim primarnim motoričkim poljem MI – stoga je očigledno da te pokrete omogućuju silazne projekcije iz polja MII. U majmuna je i

dokazana kortikoretikulospinalna projekcija iz polja MII za medijalne skupine a-motoneurona što inerviraju proksimalne i aksijalne mišiće. Naime, ti su motoneuroni pod snažnim nadzorom medijalnih retikulospinalnih putova, a retikularna formacija prima moćne projekcije iz polja MII. Ozljede tih putova u majmuna također uzrokuju poremećaje funkcije proksimalnih i aksijalnih mišića. Dakle, polje MII na motoneurone proksimalnih mišića udova suprotne strane djeluje na dva načina: a) posredstvom kortikoretikulospinalnih putova i b) posredstvom moćnih projekcija iz polja MII u odgovarajuća polja MI. Na temelju svih tih nalaza, možemo zaključiti da su *glavne funkcije polja MII ove: pripremanje pokreta, posturalna stabilizacija trupa i udova prije početka samog pokreta uda, npr. posezanja rukom, te sudjelovanje u vidno vođenom posezanju ruke za nekim predmetom.* Naime, vidno vođenje šake i prstiju prema ciljnom predmetu bitno ovisi o točnom nadzoru proksimalnih “podupirućih” mišića ramenog pojasa i nadlaktice, te usklađenom djelovanju različitih skupina mišića s obje strane tijela što omogućuju održavanje ravnoteže i odgovarajućeg stava tijela.