

## Mali mozak

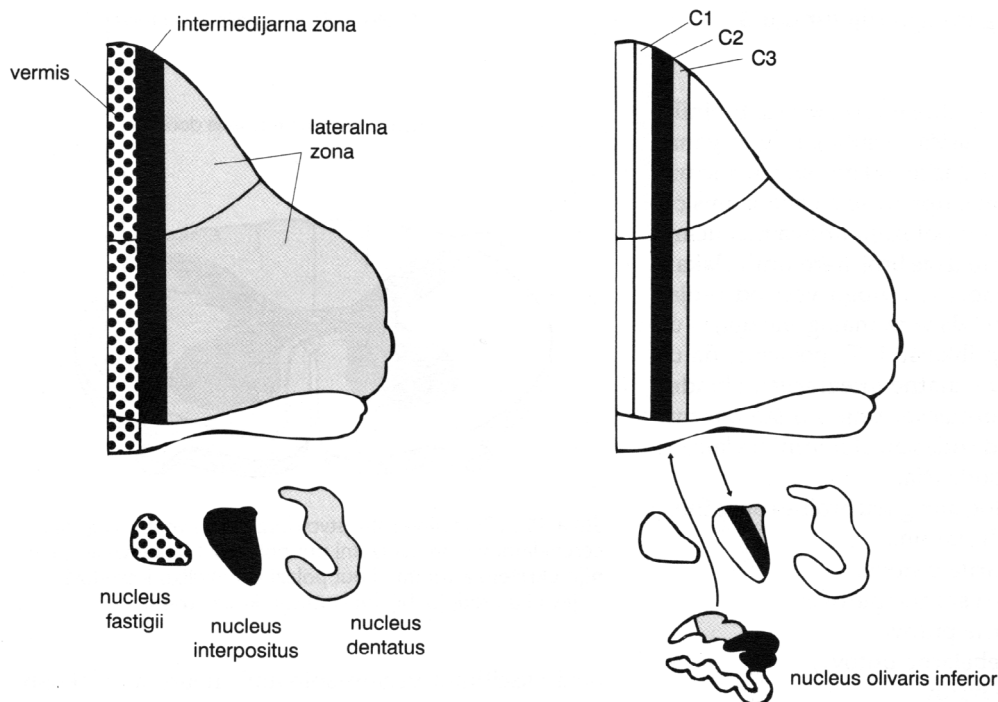
Mali mozak (*cerebellum*) zauzima tek 10% ukupnog volumena mozga, a ipak sadrži više od 50% svih moždanih neurona. Svega 5 vrsta tih neurona raspoređeno je u 3 sloja kore malog mozga, oblikujući vrlo pravilnu mrežu temeljnih strukturno-funkcionalnih modula što se u kori malog mozga ponavljaju nebrojeno mnogo puta. Zbog tako jednostavnog ustroja, građu i funkcije malog mozga prilično dobro poznajemo, a mnogi istraživači ga slikovito nazivaju “neuronskim strojem”.

Mali mozak sudjeluje u koordiniranju mišićne aktivnosti, reguliranju mišićnog tonusa i održavanju ravnoteže, a utječe na sve vrste motoričke aktivnosti. Mali mozak omogućuje izvođenje usklađenih, glatkih i svrhovitih pokreta, a pokrete i stav tijela nadzire neizravno, modulirajući izlazne signale glavnih silaznih motoričkih sustava mozga. Bolesti i ozljede malog mozga poremete koordinaciju pokreta udova i očiju, ravnotežu tijela i smanje mišićni tonus, a najjasnije se očituju kao poremećaji svrhovitih pokreta ruku, poremećaji ravnoteže i stava tijela, te poremećaji hoda. Znaci bolesti malog mozga bitno se razlikuju od znakova ozljeda motoričke moždane kore (gornjeg motoneurona) što smanjuju mišićnu snagu, usporuju pokrete i bolesniku onemogućavaju kontrakcije pojedinačnih mišića.

Vjeruje se da mali mozak djeluje kao “neuronsko računalo” što uspoređuje “nacrt zapovijedenog pokreta” sa stvarnom izvedbom tog pokreta, pa na temelju te usporedbe ispravlja moguće pogreške nastale tijekom samog izvođenja pokreta. To omogućuju tri obilježja ustrojstva malog mozga:

- 1) *Mali mozak prima preslik nacrtu zapovijedenog pokreta iz premotoričkih područja moždane kore (gdje se pokreti programiraju) i motoričke moždane kore (koja taj program kao specifični obrazac neuralnih signala silaznim putevima prenosi na izvršne spinalne motoneurone). Pobočnice tih silaznih putova isti specifični obrazac neuralnih signala, kao svojevrsni unutarnji preslik (engl. corollary discharge ili internal feedback) dostavljaju preko posredničkih struktura (*nuclei pontis*) kori malog mozga. Štoviše, kora malog mozga trajno prima i preslik aktivnosti propriospinalnih neurona i interneurona što lokalno nadziru spinalne motoneurone te integriraju silazne zapovjedne i periferne osjetne informacije (preslik te aktivnosti predstavljaju signali što do kore malog mozga dopijevaju kroz *tractus spinocerebellaris ventralis*).*
- 2) Mali mozak također **trajno prima i informacije o tekućim pokretima**, što ih dostavljaju periferni osjetni receptori aktivirani samim izvođenjem pokreta – tu vrstu povratne informacije nazivamo **vanjski preslik** (engl. refference, external feedback).
- 3) Mali mozak šalje projekcijska vlakna u strukture od kojih polaze silazni motorički putovi.

Dakle, uspoređujući vanjski s unutarnjim preslikom, mali mozak utvrđuje ima li otklona od planirane putanje pokreta (recimo, posezanja ruke za čašom vode). Ako je zabilježen otklon, mali mozak automatski obavlja ispravku, djelujući na strukture od kojih polaze silazni motorički putovi. No, funkcije malog mozga su podložne i iskustvenim



**Slika 35-1.** Lijevo: Kora malog mozga ima tri funkcionalne zone: medijalnu zonu, tj. vermis, intermedijalnu zonu i lateralnu zonu. Eferentne projekcije medijalne zone idu preko *nucleus fastigii*, projekcije intermedijalne zone idu preko *nucleus interpositus*, a lateralne zone idu preko *nucleus dentatus*. Desno: Svaka se zona može podijeliti u manje podzone – ovdje je prikazan primjer intermedijalne zone: u njezina tri dijela (C1, C2 i C3) projiciraju se zasebni dijelovi donje olivarne jezgre, a ta tri dijela također se projiciraju u topografski zasebne dijelove *nucleus interpositus*. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Brodal (1992).

promjenama – mali mozak ima važnu ulogu i u učenju motoričkih umijeća.

### Kora malog mozga sadrži tri zasebna funkcionalna područja

Osim u tri poprečna reznja, mali mozak dijelimo i u tri funkcionalna područja, nazvana prema glavnoj moždanoj strukturi s kojom su povezana ulazno-izlaznim neuronskim vezama: *vestibulocerebellum*, *spinocerebellum* i *cerebrocerebellum*. *Lobus flocculonodularis* prima osjetne informacije ( aferentna vlakna) poglavito iz vestibularnog organa i vestibularnih jezgara, a eferentna vlakna šalje u vestibularne jezgre. Stoga taj dio malog mozga u funkcionalnom pogledu predstavlja *vestibulocerebellum*.

Preostali dio malog mozga (vermis bez nodulusa + hemisfere) obuhvaća spinocerebellum i cerebrocerebellum. Taj dio malog mozga, na temelju ulazno-izlaznih veza, dijelimo u tri uzdužne (rostrokaudalne) funkcionalne zone: **medijalnu** (vermis), **intermedijalnu** (dio hemisfere tik uz vermis) te **lateralnu** (preostali veći dio hemisfere) (sl. 35-1). Vermis i intermedijalna zona oblikuju *spinocerebellum*, a najveći, lateralni dio hemisfere je *cerebrocerebellum*. Svako od tih funkcionalnih područja preko zasebne duboke jezgre malog mozga djeluje na zasebne moždane motoričke strukture i funkcije. Štoviše, ozljede i bolesti tih područja uzrokuju tri zasebna i karakteristična klinička sindroma.

### Aferentne veze malog mozga dijelimo u 5 glavnih skupina

Mali mozak prima osjetne informacije iz brojnih izvora: kože, zglobova, mišića, vestibularnog organa i oka. Te su osjetne informacije uglavnom vezane uz određene vidove pokreta, npr. to su signali iz mišićnih i zglobnih receptora o položaju udova i tekućim pokretima. U mali mozak ulazi mnogo više aferentnih vlakana nego što iz njega izlazi eferentnih vlakana – u čovjeka je taj omjer otprilike 40:1. Dakle, u malom mozgu dolazi do znatne integracije i obrade primljenih ulaznih informacija, prije no što izlazni signal malog mozga bude odaslan eferentnim vlaknima u druga moždana područja.

Aferentne veze malog mozga su brojne i opsežne, a ima ih 5 glavnih skupina:

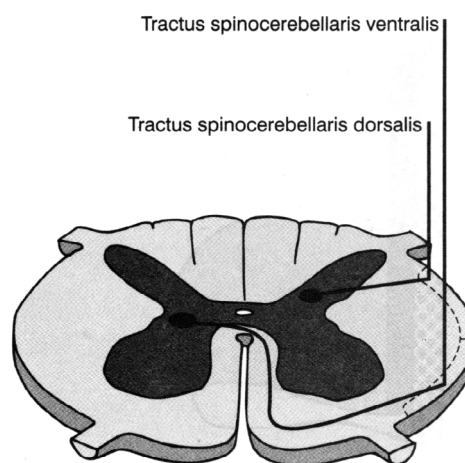
- 1) Vestibulocerebelarni putovi,
- 2) Spinocerebelarni i srodni putovi,
- 3) Retikulocerebelarni putovi,
- 4) Kortikopontocerebelarni putovi,
- 5) Olivocerebelarni putovi.

Jedino su vlakna olivocerebelarnih putova vitičasta, dok su sva ostala aferentna vlakna mahovinasta.

*Vestibulocerebelarna vlakna su primarna (iz vestibularnog organa) ili sekundarna (iz vestibularnih jezgara)*

Vestibulocerebelarna vlakna su ili primarna ili sekundarna, a u oba slučaja su mahovinasta i u mali mozak ulaze kroz donje pedunkule. Primarna vlakna su centralni nastavci bipolarnih stanica vestibularnog ganglija što nakon ulaska u moždano deblo izravno odlaze u istostrani nodulus i susjedni dio uvule malog mozga. Sekundarna vlakna su aksoni neurona vestibularnih jezgara, što se bilateralno projiciraju u *lobulus flocculonodularis* i *vermis*.

Ti putovi malom mozgu donose osjetne informacije o položaju i pokretima glave. S druge strane, eferentna vlakna iz flokulonodularnog reznja završavaju u vestibularnim jezgrama i tako utječu na održavanje ravnoteže i stava tijela te usklađivanje očnih pokreta s pokretima glave.



**Slika 35-2.** Temeljno ustrojstvo dorzalnog i ventralnog spinocerebelarnog puta. Dorzalni put polazi iz Clarkeove jezgre i nije ukrižen, a ventralni put polazi iz nekoliko Rexedovih slojeva i u prednjoj bijeloj komisuri križa stranu.

*Dvije funkcionalne skupine izravnih spinocerebelarnih putova prenose informacije iz osjetnih receptora i iz spinalnih interneurona*

Neki spinocerebelarni putovi izravno prenose informacije iz kralježnične moždine u koru malog mozga. To su **izravni spinocerebelarni putovi**, koje dijelimo u dvije glavne funkcionalne skupine:

- 1) Putove što u koru malog mozga donose informacije iz mišićnih vretena, tetivnih vretena i kožnih mehanoreceptora. Primarna aferentna vlakna monosinaptički ekscitiraju većinu spinalnih neurona od kojih polaze izravni spinocerebelarni putovi. Ti putovi akcijske potencijale vode vrlo brzo i malom mozgu donose vremenski točno odmjerene informacije o pokretima i kožnim podražajima, poglavito podražajima uzrokovanim pokretanjem mišića, tetiva i zglobova ispod tog dijela kože.
- 2) Putove što kori malog mozga donose informacije o razini aktivnosti specifičnih skupina spinalnih interneurona. Ti su interneuroni u pravilu umetnuti u spinalne refleksne lukove, ili djeluju kao posrednici između silaznih motoričkih putova i motoneurona (dakle, oblikuju premotoričke spinalne neuronske mreže). Informacije o aktivnosti tih interneurona vrlo su bitne za normalno djelovanje malog mozga.

Izvorno su opisana dva izravna spinocerebelarna puta (sl. 35-2), jedan dorzalni i ipsilateralni (neukriženi) što prenosi informacije od osjetnih receptora, a drugi ventralni i kontralateralni (ukriženi) što prenosi informacije od spinalnih interneurona. No, kasnije se spoznalo da takvi putovi zapravo odgovarajuće informacije prenose zasebno iz gornjeg i iz donjeg dijela tijela. Stoga danas govorimo o **dva ipsilateralna** (*tractus spinocerebellaris dorsalis*, *tractus cuneocerebellaris*) te **tri kontralateralna** (*tractus spinocerebellaris ventralis*, *tractus spinocerebellaris rostralis* i *tractus cervicalis centralis*) **izravna spinocerebelarna puta**, kako slijedi.

**Tractus spinocerebellaris dorsalis:** taj put oblikuju aksoni neurona smještenih u *nucleus thoracicus Clarke* (u spinalnim segmentima T1-L2), što prenose proprioceptijske i eksterocepcijske informacije iz noge i donjeg dijela trupa, a uzlaze kroz ipsilateralni dorzolateralni funikul kralježnične moždine i u mali mozak ulaze kroz donje pedunkule. Primarna aferentna vlakna (uglavnom iz mišićnih i tetivnih vretena) monosinaptički ekscitiraju neurone Clarkeove jezgre, a ona primarna vlakna što u kralježničnu moždinu ulaze kroz dorzalne korjenove smještene kaudalnije od segmenta L2 prvo uzlaze kroz dorzalne bijele kolumne i potom pristupaju Clarkeovoj jezgri.

**Tractus cuneocerebellaris:** taj put oblikuju aksoni neurona smještenih u *nucleus cuneatus accessorius*, što u mali mozak ulaze kroz ipsilateralni donji pedunkul. Taj put ima istu funkciju kao i dorzalni spinocerebelarni put, ali nosi informacije iz ruku i gornjeg dijela trupa.

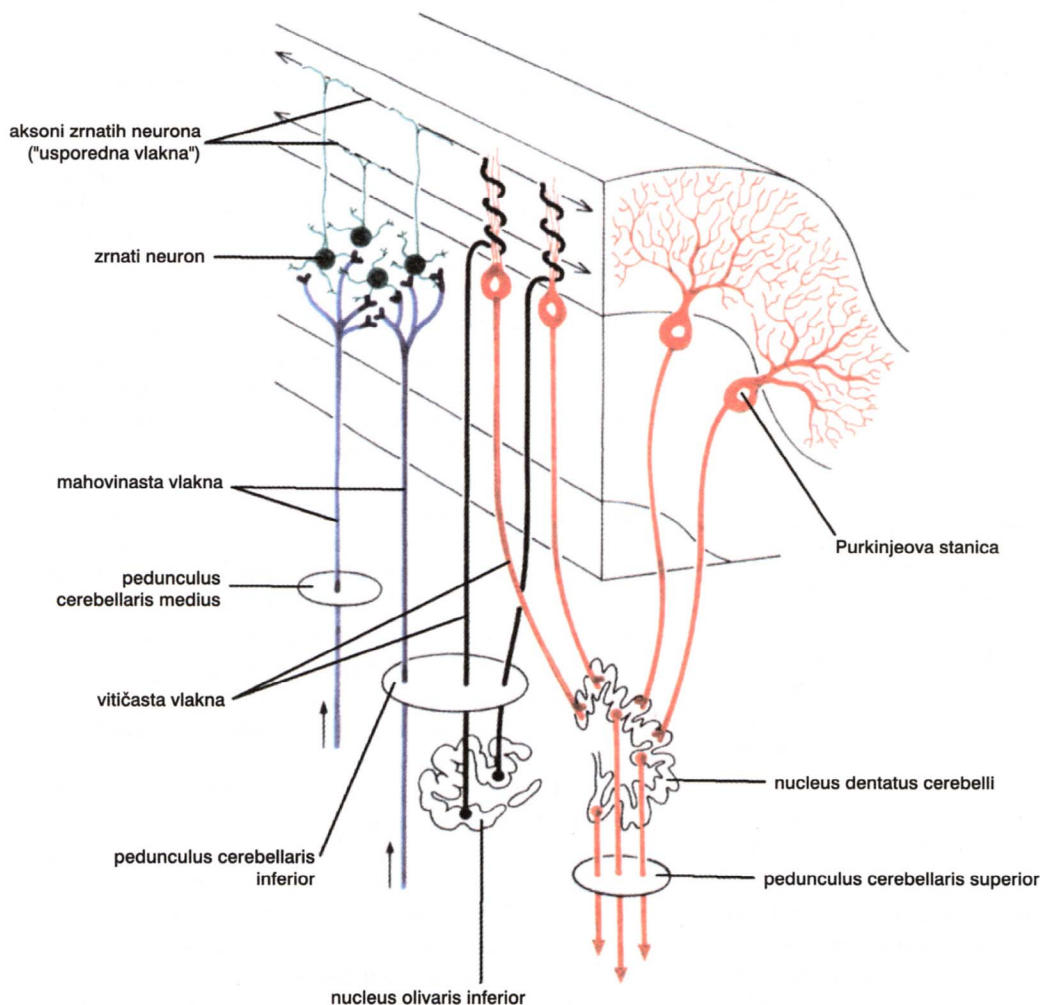
**Tractus spinocerebellaris ventralis:** taj put oblikuju aksoni neurona smještenih u lateralnom dijelu Rexedovog VII. sloja (*zona intermedia*) slabinskih i donjih grudnih spinalnih segmenata. Ti aksoni već na razini odgovarajućih segmenata kroz prednju bijelu komisuru prelaze na suprotnu stranu i uzlaze kroz površni dio kontralateralnog ventrolateralnog funikula te kroz moždano deblo, a u mali mozak ulaze duž gornjih pedunkula. No, kad uđu u mali

mozak, većina tih aksona još jednom križa stranu. taj put prenosi informacije o aktivnosti spinalnih interneurona (najveći broj spinalnih interneurona je smješten upravo u VII. Rexedovom sloju!). Prema novijim neurofiziološkim podacima, čini se da je riječ poglavito o aktivnosti inhibicijskih interneurona.

**Tractus spinocerebellaris rostralis:** taj put oblikuju aksoni neurona smještenih u VII. Rexedovom sloju segmenata vratnog podebljanja kralježnične moždine, a ima istu funkciju i tijek kao ventralni spinocerebelarni put, no prenosi informacije o aktivnosti interneurona rostralnih, a ne kaudalnih spinalnih segmenata.

**Tractus cervicalis centralis:** taj put oblikuju aksoni neurona smještenih u *nucleus cervicalis centralis* (VII. Rexedov sloj gornjih cervikalnih segmenata). Ta jezgra prima osjetne informacije iz vratnih mišića i zglobova, pod snažnim je vestibularnim utjecajem, a osjetne informacije vezane uz pokrete vrata prenosi u prednji dio prednjeg režnja malog mozga.

Ukratko, pet opisanih izravnih spinocerebelarnih putova malom mozgu dostavljaju informacije o aktivnosti i prije i nakon aktivacije alfa-motoneurona, tj. o silaznim motoričkim zapovjedima što prethode pokretu i o stvarnim zbivanjima u pokrenutom dijelu tijela tijekom samog izvođenja pokreta. Svi ti putovi završavaju kao mahovinasta



**Slika 35-3.** Shema ustrojstva kore malog mozga. U 3 sloja smješteno je 5 vrsta neurona (4 vrste interneurona + projekcijske Purkinjeove stanice). Jedini eferentni neuroni su Purkinjeove stanice, a aferentna vlakna su ili vitičasta ili mahovinasta. Usporedna vlakna u prvom sloju zapravo su aksoni ekscitacijskih zrnatih interneurona trećeg sloja. Za pojedinosti vidi tekst.

vlakna u spinocerebelumu i imaju jasno somatotopno ustrojstvo.

Uz njih, postoji i nekoliko uzlaznih putova iz kralježnične moždine, što malom mozgu informacije dostavljaju neizravno (preko posredničkih struktura smještenih u moždanom deblu). To su **neizravni spinocerebelarni putovi**, npr. spinoolivocerebelarni i spinoretikulocerebelarni putovi. No, kako te posredničke strukture primaju aferentna vlakna i iz drugih izvora, uobičajeno ih je opisivati kao zasebne aferentne sustave malog mozga (retikulocerebelarne i olivocerebelarne).

*Većina retikulocerebelarnih aksona polazi iz dvije retikularne jezgre kaudalnog dijela produljene moždine*

Većina retikulocerebelarnih aksona polazi iz dvije retikularne jezgre, smještene u kaudalnom dijelu produljene moždine:

- 1) *Nucleus funiculi lateralis* (= *nucleus reticularis lateralis*), smještena unutar dva snopa (*fasciculus proprius funiculi lateralis* i *tractus rubrospinalis*) od kojih prima aferentne signale;
- 2) *Nucleus funiculi anterioris* (= *nucleus reticularis paramedianus*), također smještena uz dva snopa (FLM snop i *tractus vestibulospinalis lateralis*) od kojih prima aferentne signale.

Ti retikulocerebelarni aksoni donjim pedunkulima pristupaju kao vanjska ventralna lučna vlakna (*fibrae arcuatae externae ventrales*) prolazeći ventralno od rafe jezgara, kroz piramidu i ventralno od nje. Sva retikulocerebelarna vlakna u mali mozak ulaze kroz donje pedunkule i završavaju kao mahovinasta vlakna. Spomenute jezgre primaju aferentne silazne projekcije iz moždane kore (*tractus corticoreticularis*).

*Pontocerebelarna vlakna su aksoni neurona smještenih u nuclei pontis, a oblikuju srednje pedunkule*

Pontocerebelarna vlakna su najveća skupina mahovinastih vlakana, što oblikuju srednje pedunkule malog mozga. To su zapravo aksoni neurona smještenih u pontinim jezgrama (*nuclei pontis*), što primaju opsežne kortikopontine projekcije iz cijele moždane kore (*tractus corticopontinus*). *Tractus corticopontinus* je ipsilateralan, a *fibrae pontocerebellares* sve odlaze u kontralateralnu polovicu malog mozga. Stoga moždana kora jedne strane djeluje na koru malog mozga suprotne strane. Pontocerebelarni aksoni završavaju poglavito u lateralnom dijelu hemisfere malog mozga, pa stoga to područje kore malog mozga i nazivamo *cerebrocerebellum* (= *pontocerebellum*). Kortikopontina vlakna čine glavninu aksona moždanih krakova (*crura cerebri*) – ima ih oko 19 milijuna unutar jednog moždanog kraka, što je mnogo više od svega 1 milijun kortikospinalnih aksona koji također prolaze kroz moždani krak.

Velik dio kortikopontinih vlakana polazi iz polja MI i polja SI. No, znatan broj kortikopontinih vlakana polazi i iz polja SMA, MII, gornjeg tjemennog režnja (polja 5 i 7). Sva su ta polja moždane kore na različite načine aktivna tijekom izvođenja pokreta ili tik prije započinjanja pokreta. Štoviše, dio kortikopontinih vlakana polazi iz asocijacijske vidne moždane kore, a fiziološki pokusi su pokazali da su ta vlakna poglavito vezana uz prijenos informacija o kretanju promatranih predmeta u vidnom polju. Stoga se vjeruje da je taj dio kortikopontocerebelarnog puta važan za izvođenje vidom upravljanih pokreta, npr. kad rukom nastojimo uhvatiti muhu ili ostima nabosti ribu. Vidno projekcijsko

polje kore malog mozga je smješteno u kaudalnom dijelu vermisa, tj. u vermisu stražnjeg režnja malog mozga (režnjići su: *declive*, *folium* i *tuber*).

I kortikopontina i pontocerebelarna vlakna su topografski ustrojena, pa je u ovom sustavu zapravo riječ o skupu usporednih neuronskih krugova što počinju i završavaju u moždanoj kori – slično ustrojstvu neuronskih veza moždane kore i bazalnih ganglija. Naime, za razliku od moždane kore, kora malog mozga nema asocijacijskih niti komisurnih vlakana, pa stoga svaki djelić kore malog mozga koji prima zasebnu aferentnu projekciju (u ovom slučaju kortikopontocerebelarnu) djeluje i kao zasebna funkcionalna jedinica.

*Jedino olivocerebelarna vlakna su vitičasta, a u mali mozak ulaze kroz donje pedunkule*

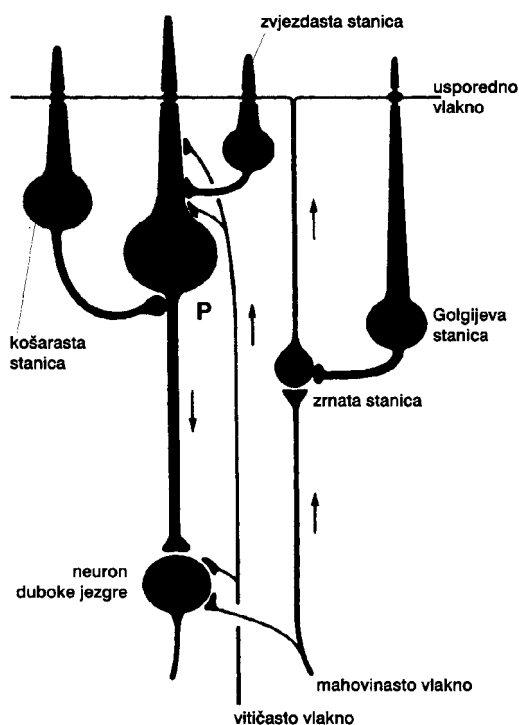
Vitičasta vlakna polaze iz sklopa donje olive, križaju stranu i kroz donje pedunkule ulaze u mali mozak (sl. 35-3). Te projekcije su topografski ustrojene od medijalno prema lateralno, pa se pojedini dijelovi sklopa donje olive projiciraju u definirane uzdužne funkcionalne zone kore malog mozga (sl. 35-1). Dakle, olivocerebelarne projekcije oblikuju uske parasagitalne zone aksonskih završetaka u kori malog mozga. Nadalje, kolaterale tih olivocerebelarnih aksona također završavaju u odgovarajućim dubokim jezgrama malog mozga.

### **Kora malog mozga ima 3 sloja s 5 vrsta neurona**

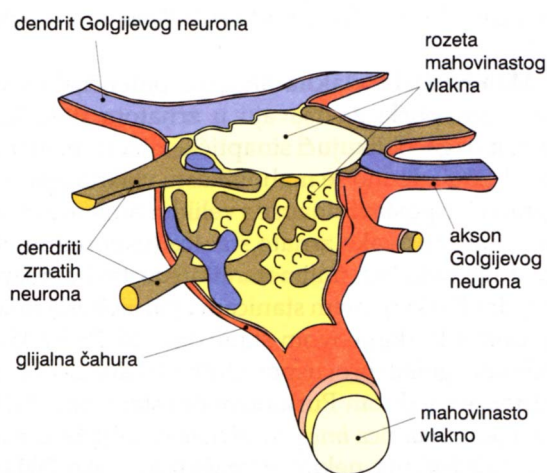
Svi dijelovi kore malog mozga imaju jednaku građu, ali različite funkcije, jer primaju različite ulazne informacije (preko aferentnih vlakana), a djeluju (preko eferentnih vlakana) na različita moždana područja. Dakle, funkcionalna različitost jednako građenih modula kore malog mozga je posljedica razlika u ulazno-izlaznim vezama tih modula. Koru malog mozga izgrađuje 5 vrsta neurona (košaraste, zvjezdaste, zrnate, Golgijeve i Purkinjeove stanice) raspoređenih u 3 sloja (molekularni sloj, sloj tijela Purkinjeovih stanica te zrnati sloj) (sl. 35-3).

*Lamina molecularis* je prvi sloj. U njemu su smješteni dendriti Purkinjeovih i Golgijevih stanica, aksoni zrnatih stanica (**usporedna vlakna**) te dvije vrste inhibicijskih interneurona: **zvjezdaste stanice** (u površinskom dijelu sloja) i **košaraste stanice** (u dubokom dijelu sloja).

**Sloj tijela Purkinjeovih stanica** je drugi sloj. To su zapravo tijela krupnih Purkinjeovih stanica, poredana u jednom nizu. Purkinjeove stanice su jedini projekcijski (eferentni) neuroni kore malog mozga. Njihovi aksoni ulaze u bijelu tvar malog mozga i sinaptički završavaju ili u dubokim jezgrama malog mozga (kortikonuklearna vlakna, *fibrae corticonucleares*) ili u vestibularnim jezgrama moždanog debla (kortikovestibularna vlakna, *fibrae corticovestibulares*). Ti aksoni uspostavljaju inhibicijske sinapse u ciljnim strukturama, a njihov je neurotransmiter GABA. Dendritičko razgranjenje Purkinjeovih stanica smješteno je u molekularnom sloju, vrlo razgranato u ravnini okomitoj na uzdužnu os *folia*, a posve splošteno ako ga gledamo u smjeru poprečnom na *folia* (sl. 35-3). Na dendrite Purkinjeovih stanica djeluju dva moćna sustava ekscitacijskih aksona (vitičasta i usporedna vlakna), dok tijela i početne odsječke aksona Purkinjeovih stanica moćno inhibiraju aksoni košarastih interneurona.



**Slika 35-4.** Dijagram sinaptičkih odnosa u kori malog mozga. P = Purkinjeova stanica. Ekscitacijske sinapse uspostavljaju vitičasta, mahovinasta i usporedna vlakna, dok su sve ostale sinapse inhibicijske. Za potankosti vidi tekst. Prema Brodal (1992), uz manje izmjene.



**Slika 35-5.** Rozete mahovinastih vlakana (*glomeruli cerebellares*) su posebni sinaptički kompleksi u trećem, zrnatom sloju kore malog mozga. Izgrađene su od četiri sinaptička elementa: presinaptičkog lukovičasto proširenog završetka aferentnog mahovinastog vlakna i postsinaptičkih dendrita zrnatih stanica te dendrita i aksona Golgijevih stanica. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz manje izmjene, prema Carpenter i Sutin (1983).

*Lamina granularis* je treći, zrnati sloj kore malog mozga. U njemu su smještena tijela i aksoni inhibicijskih **Golgijevih interneurona** (njihovi dendriti su u molekularnom sloju) te tijela i dendriti ekscitacijskih **zrnatih interneurona** (njihovi aksoni su usporedna vlakna u molekularnom sloju). Tih zrnatih neurona je toliko mnogo (oko  $10^{11}$ ), da ih ima više nego svih neurona u kori velikog mozga. Napokon, u zrnatom sloju završavaju i aferentna **mahovinasta vlakna** oko kojih nastaju posebne sinaptičke tvorbe – rozete

mahovinastih vlakana, tj. *glomeruli cerebellares* (sl. 35-5). Te se tvorbe svjetlosnim mikroskopom vide kao mali “prazni” prostori, nalik bubrežnim glomerulima, pa im odatle i ime. No, elektronski mikroskop jasno pokazuje da su to zapravo **sinaptički kompleksi** sastavljeni od četiri elementa: dendrita zrnatih stanica, aksona i dendrita Golgijevih stanica te lukovičasto proširenog završetka aferentnog mahovinastog vlakna.

Neuronsko ustrojstvo kore malog mozga ima ova bitna obilježja: jedini eferentni neuroni su inhibicijske Purkinjeove stanice; još tri vrste interneurona su inhibicijske (košaraste, zvjezdaste i Golgijeve stanice), a jedna vrsta interneurona je ekscitacijska (zrnate stanice). U kori malog mozga su nazočne samo tri vrste ekscitacijskih aksona: aferentna vitičasta i mahovinasta vlakna te usporedna vlakna, tj. aksoni zrnatih interneurona.

*Sva aferentna vlakna kore malog mozga dijelimo u mahovinasta i vitičasta*

Na temelju mikroskopskog izgleda, polazišta i načina završetka u kori malog mozga, aferentna vlakna kore malog mozga dijelimo u dvije skupine: mahovinasta vlakna i vitičasta vlakna. Vitičasta vlakna su jedino aksoni neurona sklopa donje olive (*fibrae olivocerebellares*), a sva ostala aferentna vlakna su mahovinasta (*fibrae spinocerebellares, reticulocerebellares, vestibulocerebellares, pontocerebellares, cuneocerebellares*).

**Mahovinasta vlakna** akcijske potencijale vode brzo, a sinaptički završavaju u zrnatom sloju kore malog mozga, oblikujući sinaptičke rozete, tj. glomerule (sl. 35-5). Jedno mahovinasto vlakno se opsežno razgrana i uspostavi sinapse s velikim brojem zrnatih stanica. Akson svake zrnate stanice (usporedno vlakno, dugo nekoliko milimetara) uspostavlja sinapse s brojnim Purkinjeovim stanicama (ali mali broj sinapsa s jednom Purkinjeovom stanicom – sl. 35-3 i 35-4). Istodobno, golem broj usporednih vlakana uspostavlja sinapse s jednom Purkinjeovom stanicom. Dakle, Purkinjeova stanica integrira aktivnost većeg broja zrnatih stanica (prema nekim proračunima, oko 200.000 zrnatih stanica!). Stoga jedno mahovinasto vlakno utječe na aktivnost niza Purkinjeovih stanica, ali je taj ekscitacijski učinak relativno slab. Brojna mahovinasta vlakna moraju se istodobno aktivirati da bi došlo do dovoljne ekscitacije (posredno, preko usporednih vlakana), tj. do pojave akcijskih potencijala Purkinjeovih stanica. Tipično obilježje mahovinastih vlakana je da akcijske potencijale odašilju velikom učestalošću, pa mogu uzrokovati pojavu akcijskih potencijala Purkinjeove stanice čija je učestalost 50-100 Hz. **Vitičasta vlakna** uzlaze izravno u molekularni sloj i podijele se u nekoliko grana što se poput vitica bršljana opletu oko dendrita Purkinjeovih stanica i tako uspostavljaju velik broj sinapsi. Svaka Purkinjeova stanica prima ogranke samo jednog vitičastog vlakna, tj. samo jednog neurona donjeg olivarnog sklopa. No, svaki olivarni neuron inervira nekoliko Purkinjeovih stanica (Purkinjeovih stanica ima više od olivarnih neurona, pa dolazi do konvergencije). Ta ekscitacijska veza vitičastog vlakna i Purkinjeove stanice je jedna od najmoćnijih u cijelom živčanom sustavu: jedan akcijski potencijal vitičastog vlakna uzrokuje vrlo velike EPSP i u somi i u dendritima Purkinjeove stanice, što dovodi do nastanka velikog akcijskog potencijala iza kojeg slijedi visokofrekventni rafal (engl. burst) manjih akcijskih potencijala. To karakteristično grupiranje akcijskih



potencijala je **složeni šiljak** (engl. complex spike), a povezano je s utjecajem velike količine kalcijevih iona u Purkinjeove stanice. No, spontana učestalost okidanja akcijskih potencijala vitičastih vlakana je vrlo niska – često manje od 1 Hz, a niti pri maksimalnom podraživanju ne prelazi 10 Hz.

S druge strane, mahovinasta vlakna uzrokuju manje EPSP i potrebno je vremensko i prostorno zbrajanje mnogo takvih EPSP da prouzroči jedan akcijski potencijal Purkinjeove stanice, tzv. **jednostavni šiljak** (engl. simple spike).

Aferentni signali što, nakon osjetne stimulacije ili tijekom motoričkih činova, prispjevaju u mali mozak mahovinastim i vitičastim vlaknima su vrlo različito modulirani. I neuroni od kojih polaze mahovinasta vlakna i zrnati neuroni kore malog mozga odašilju impulse spontano i velikom učestalošću, pa tako svake sekunde uzrokuju nasanak 50-100 akcijskih potencijala Purkinjeovih stanica. Osjetni podražaji ili voljni pokreti što djeluju preko mahovinastih vlakana mijenjaju to okidanje Purkinjeovih stanica i nadziru ga od časa do časa. Nasuprot tome, neuroni donje olivarne jezgre (izvor vitičastih vlakana) spontane impulse odašilju malom učestalošću i uzrokuju prosječno svake sekunde tek jedan akcijski potencijal Purkinjeove stanice. Osjetni podražaji ili pokreti izazivaju tek 1-2 složena šiljka.

Ukratko, učestalost akcijskih potencijala mahovinastih vlakana može se mijenjati unutar širokog raspona. Stoga se vjeruje da ta vlakna donose točno stupnjevane informacije o pokretima (koji su mišići uključeni, te kakva je usmjerenost, brzina i snaga pokreta), lokalizaciji i obilježjima kožnih podražaja, pojedinostima što se tiču silaznih zapovjednih signala iz moždane kore, itd. S druge strane, učestalost akcijskih potencijala vitičastih vlakana se mijenja malo i unutar uskog raspona. Ta vlakna djeluju na način “sve ili ništa”. U većini današnjih teorija o funkciji malog mozga, pretpostavlja se da vitičasta vlakna donose malom mozgu obavijesti o pogreškama u izvođenju pokreta (signal pogreške), a tome u prilog govore i nalazi nekih pokusa na majmunima. Dok majmuni uče novi pokret, učestalost okidanja vitičastih vlakana, što prenose informacije iz odgovarajućih dijelova tijela, je povećana. No, kad je pokret dobro uvježban, učestalost okidanja vitičastih vlakana više se ne povećava tijekom izvođenja dotičnog pokreta. To se tumači u smislu da više ne nastaju signali pogreške, odnosno da se novonaučeni pokret sad točno i s lakoćom izvodi. Cerebrocerebellum i ima ključnu ulogu u preciznom nadziranju pokreta što zahtijevaju veliku spretnost, uvježbanost i umijeće, a mali mozak ima važnu ulogu u motoričkom učenju i pamćenju.

Kora malog mozga prima i monoaminske aksoni iz rafe jezgara (serotoninski aksoni) i *locus coeruleus* (noradrenalinški aksoni). Obje skupine aksona također mogu bitno utjecati na opću aktivnost neurona kore malog mozga.

#### *Tri vrste interneurona inhibiraju Purkinjeove stanice*

Tri vrste interneurona moduliraju aktivnost Purkinjeovih stanica: zvjezdaste i košaraste stanice u molekularnom sloju te Golgijeve stanice u zrnatom sloju. Svi ti neuroni su inhibicijski. Zvjezdasti neuroni imaju kratke aksoni što prave inhibicijske sinapse na okolnim dendritima Purkinjeovih stanica, dok su aksoni košarastih stanica dugi i usmjereni okomito na usporedna vlakna, a čuperci njihovih ograna poput košarica obavijaju tijela udaljenih Purkinjeovih stanica. Stoga, kad snop usporednih vlakana

ekscitira niz Purkinjeovih stanica i uz njih smještenih košarastih interneurona, pobuđeni košarasti neuroni inhibiraju Purkinjeove stanice smještene pobočno, izvan snopa ekscitacije. Tako zapravo nastaje ograničeno polje aktivnosti, nalik onom u osjetnih neurona, tj. polje s antagonističkim središtem i okruženjem.

Tijela Golgijevih stanica su u zrnatom, a dendriti u molekularnom sloju, gdje ih također ekscitiraju usporedna vlakna. Aksoni Golgijevih stanica su inhibicijski (GABAergički) i u zrnatom sloju završavaju na dendritima zrnatih stanica unutar sinaptičkih glomerula, gdje potiskuju ekscitacijski učinak mahovinastih aksona na zrnate (ekscitacijske) interneurone. Time Golgijeve stanice zapravo skraćuju trajanje ekscitacije što preko usporednih vlakana pobuđuje Purkinjeove stanice.

#### **Eferentne projekcije iz tri funkcionalna područja mali mozak napuštaju preko zasebnih dubokih jezgara**

Tri glavna funkcionalna područja kore malog mozga svojim eferentnim projekcijama utječu poglavito na ona moždana područja iz kojih i dobivaju aferentne informacije, a jedina eferentna vlakna kore malog mozga su aksoni Purkinjeovih stanica. Manji dio tih aksona (*fibrae corticovestibulares*) izlazi izravno iz malog mozga i sinaptički završava u vestibularnim jezgrama. No, glavnina aksona Purkinjeovih stanica završava u dubokim jezgrama malog mozga, kao *fibrae corticonucleares*. Štoviše, tri glavna funkcionalna područja kore malog mozga se projiciraju u zasebne duboke jezgre malog mozga. Ukratko, medijalno područje (*vermis*) se projicira u *nucleus fastigii*, intermedijalno područje hemisfere se projicira u *nucleus interpositus* (= *nucleus emboliformis* + *nucleus globosus*), a lateralno područje hemisfere se projicira u *nucleus dentatus* (sl. 35-1). No, i unutar tri glavna funkcionalna područja Purkinjeove stanice su zapravo raspoređene u veći broj **uzdužnih (parasagitalnih) zona**. Te se zone ne razlikuju samo po tome kamo šalju svoje eferentne aksoni, nego i po tome iz kojeg dijela sklopa donje olive primaju aferentna vlakna (sl. 35-1, desno). Te eferentne projekcije imaju visok stupanj konvergencije – Purkinjeovih stanica ima mnogo više nego neurona dubokih jezgara.

Ukratko, glavne eferentne projekcije malog mozga polaze upravo iz dubokih jezgara, a većina tih aksona oblikuje gornje krakove malog mozga (*pedunculi cerebellares superiores*), zbog toga što su lateralni dio hemisfere (*cerebrocerebellum*) i *nucleus dentatus* u čovjeka silno razvijeni, a kroz gornje putove izlaze i eferentne projekcije spinocerebeluma (sl. 35-6). Zbog toga i kažemo pojednostavljeno (jer ima nekoliko iznimki) da su **donji i srednji kraci malog mozga aferentni, dok su gornji kraci eferentni**.

Neuroni dubokih jezgara su spontano aktivni i odašilju akcijske potencijale velikom učestalošću čak i kad se uopće ne krećemo. Sve Purkinjeove stanice su inhibicijske (neurotransmiter je GABA), pa je spontana aktivnost neurona dubokih jezgara zapravo uvjet za uspješno odašiljanje signala iz kore malog mozga. Naime, pojačana aktivnost Purkinjeovih stanica uzrokuje smanjenu aktivnost projekcijskih neurona dubokih jezgara (i obrnuto). Razmotrimo prvo izravne (kortikovestibularne) i neizravne (kortikonuklearne) projekcije vestibulocerebeluma, tj. flokulonodularnog režnja. Neke Purkinjeove stanice flokulonodularnog režnja svoje aksoni šalju izravno u vestibularne jezgre, no većina se projicira u *nucleus fastigii*. Fastigijalna jezgra šalje aksoni i u vestibularne jezgre i u

retikularnu formaciju, pa stoga na spinalne motoneurone može utjecati preko vestibulospinalnih i retikulospinalnih putova, a na očne motoneurone preko FLM snopa. Aksoni neurona smještenih u *nucleus fastigii* oblikuju dva eferentna snopa:

- a) Ukriženi *fasciculus uncinatus*, što križa stranu već u malom mozgu (*commissura cerebellaris*), zavija oko gornjih pedunkula i s lateralne strane ulazi u vestibularne jezgre.
- b) Neukriženi izravni *tractus fastigiobulbaris*, što pristupa vestibularnim jezgrama s dorzalne strane (kroz lateralnu stijenku IV. moždane komore).

Ta dva puta bilateralno povezuju fastigijalnu jezgru s medijalnom i donjom vestibularnom jezgrom te s medijalnom retikularnom formacijom mosta i produljene moždine. Neka vlakna iz fastigijalne jezgre sežu čak do spinalne moždine (fastigiospinalna vlakna).

Eferentni aksoni što polaze iz tri preostale duboke jezgre malog mozga (*nucleus dentatus*, *nucleus emboliformis*, *nucleus globosus*) oblikuju gornje pedunkule. Gornji pedunkuli križaju stranu u kaudalnom dijelu mezencefalona (dio tih vlakana i završi u središnjoj sivoj tvari, dubokim slojevima donjih kolikula i pretektalnom polju) i potom poput plašta oviju *nucleus ruber* (sl. 35-6). U kaudalnom, magnocelularnom dijelu crvene jezgre završavaju aksoni iz *nucleus emboliformis* i *nucleus globosus*, dok aksoni iz *nucleus dentatus* završavaju u većem rostralnom, parvocelularnom dijelu crvene jezgre. No, zapravo samo manji dio tih vlakana završi u crvenoj jezgri, a većina nastavlja put do motoričkih jezgara talamusa, do kojih dopijevaju kroz subthalamus. Stoga taj put nazivamo *tractus dentatorubrothalamicus* ili *tractus cerebellothalamicus*. Zapravo, cerebelotalamički aksoni završavaju u zasebnom dijelu motoričkog talamusa (VLc jezgri), kaudalno od palidotalamičkih aksona. To znači da mali mozak i bazalni gangliji preko zasebnih područja motoričkog talamusa utječu na zasebna područja moždane kore. Signali iz hemisfera malog mozga prenose se poglavito u motorička polja MI i SMA, dok se signali iz bazalnih ganglija prenose poglavito na motoričko polje MII i na asocijacijsku prefrontalnu moždanu koru.

U ovom sustavu putovi dvaput križaju stranu, npr. iz lijevog *nucleus dentatus* putovi preko desnog talamusa odlaze u desnu motoričku moždanu koru, a od nje potom kortikospinalni put križa stranu u *decussatio pyramidum* i tako ponovno dopijevaju na lijevu stranu. Stoga lijeva hemisfera malog mozga djeluje na mišiće lijeve strane tijela, a simptomi i znaci njezinih bolesti i poremećaja zapažaju se na istoj strani na kojoj je i patološki proces.

Kroz gornje pedunkule izlaze eferentne projekcije i spinocerebeluma (preko *nucleus emboliformis et globosus*) i cerebrotalamicuma (preko *nucleus dentatus*), a oba sustava projekcija djeluju i na *nucleus ruber* i na moždanu koru (preko talamusa). Drugim riječima, preko silaznih rubrospinalnih i kortikospinalnih putova, ta dva dijela moalog mozga utječu na aktivnost lateralne skupine silaznih putova, tj. na aktivnost distalnih skupina mišića.

## Funkcionalni sažetak: zasebna područja kore malog mozga imaju zasebne veze s mozgom i kralježničnom moždinom

### *Vestibulocerebellum nadzire ravnotežu i očne pokrete*

*Vestibulocerebellum* odgovara flokulonodularnom režnju. To područje prima aferentna vlakna iz vestibularnih jezgara, a eferentne projekcije šalje izravno natrag u vestibularne jezgre. To je ujedno i filogenetski najstariji dio malog mozga, a u čovjeka sudjeluje u nadziranju očnih pokreta i ravnoteže tijela tijekom stajanja i kretanja.

Glavni aferentni ulaz u vestibulocerebellum dolazi iz dva izvora: polukružnih kanalića (signaliziraju promjene položaja glave) i otolitnih organa (signaliziraju orijentaciju glave u odnosu na silu teže). Ta dva tipa primarnih vestibularnih aferenata su jedini aksoni što u koru malog mozga dolaze izravno od ganglijskih stanica vestibularnog ganglija, bez prekapćanja u vestibularnim jezgrama. Sekundarna aferentna vlakna, što polaze iz vestibularnih jezgara, također završe u vestibulocerebellumu. No, tu prispjevaju i aferentne informacije iz vidnih struktura (CGLd, gornji kolikuli, primarna vidna moždana kora - većina tih veza ide preko *nuclei pontis*). *Vestibulocerebellum* šalje eferentne projekcije natrag u vestibularne jezgre, a preko njih nadzire aksijalne mišiće (vestibulospinalni putovi) i sudjeluje u održavanju ravnoteže. Nadalje, kako FLM snop (*fasciculus longitudinalis medialis*) izravno povezuje vestibularne i okulomotoričke jezgre, *vestibulocerebellum* bitno sudjeluje i u usklađivanju pokreta očiju i glave. Ukratko, *vestibulocerebellum* ima važnu ulogu u vestibulo-okularnim i optokinetičkim refleksima, te u vratnim (cervikalnim) refleksima. Nadalje, *floculus* ima ključnu ulogu u glatkim pokretima praćenja gledanog predmeta pogledom.

Bolesti i ozljede flokulonodularnog režnja stoga dovode do **poremećaja ravnoteže** (ataksični hod, kompenzatorno stajanje široko razmaknutih nogu) i pojave **nistagmusa**. Takvi bolesnici nisu u stanju vestibularne informacije iskoristiti za koordiniranje pokreta bilo tijela bilo očiju. No, kad se bolesnik pokreće dok leži, ne zamjećujemo poremećaje pokreta.

### *Spinocerebellum nadzire i podešava tekuće pokrete*

*Spinocerebellum* obuhvaća dvije sagitalne (rostrokaudalne) zone: vermis i (lijevi i desni) intermedijalni dio hemisfere. U te dvije zone spinocerebelarnim putovima prispjevaju osjetne informacije iz periferije, ali i informacije o aktivnosti samih spinalnih neurona. Purkinjeove stanice vermisa projiciraju se u *nuclei fastigii*, a Purkinjeove stanice intermedijalne zone projiciraju se u *nucleus interpositus*, tj. u čovjeka *nucleus emboliformis + nucleus globosus*. Preko tih dubokih jezgara i njihovih projekcija, spinocerebellum nadzire medijalni i lateralni sustav silaznih motoričkih putova, pa time ima glavnu ulogu u nadziranju pokreta udova tijekom samog odvijanja pokreta.

Neki spinocerebelarni putovi donose somatosenzibilne informacije, no spinocerebellum prima i slušne, vidne i vestibularne informacije. Sve su te projekcije somatotopno ustrojene i *spinocerebellum* sadrži potpunu somatotopnu mapu tijela. Nadalje, *spinocerebellum* također prima somatotopne projekcije iz primarne motoričke i somatosenzibilne moždane kore (preko *nuclei pontis*), a te su projekcije u registru s onima iz periferije.

Dorzalni i ventralni spinocerebelarni put donose vrlo različite informacije. Signali dorzalnog spinocerebelarnog puta vjerno odražavaju osjetne događaje na periferiji i pružaju malom mozgu podatke o odvijanju pokreta. Signali ventralnog spinocerebelarnog puta odražavaju aktivnost segmentnih spinalnih interneurona, što integriraju i periferne osjetne i središnje silazne zapovjedne signale. Središnje naredbe što reguliraju ciklus lokomocije su glavni upravljači ventralnih spinocerebelarnih neurona. Tako nastaje unutarnji preslik što malom mozgu omogućuje praćenje djelovanja spinalnih neuronskih krugova. *Nuclei fastigii* šalju bilateralne projekcije u retikularnu formaciju moždanog debla i u lateralnu vestibularnu jezgru. Od tih područja polaze silazni motorički putovi za kralježničnu moždinu. Nadalje, *nuclei fastigii* imaju i ukrižene uzlazne projekcije za VL jezgru talamusa (a odatle projekcijska vlakna idu u primarnu motoričku moždanu kuru). Preko tih silaznih i uzlaznih projekcija, medijalni dio spinocerebeluma nadzire druge strukture medijalnog sustava silaznih motoričkih putova, smještene u moždanom deblu i u moždanoj kori. Preko tog sustava, nadzire se aktivnost aksijalnih i proksimalnih mišića.

Intermedijalna zona se projicira u *nucleus emboliformis* i *nucleus globosus*, a te dvije jezgre preko svojih projekcija nadziru strukture lateralnog sustava silaznih motoričkih putova u moždanom deblu i moždanoj kori: *tractus corticospinalis lateralis* i *tractus rubrospinalis*. Drugim riječima, aksoni emboliformne i globozne jezgre kroz gornje pedunkule odlaze za magnocelularni dio nukleus rubera. Velik dio tih vlakana također odlazi rostralnije za VL jezgru talamusa, a odatle nova projekcija odlazi u motoričku moždanu kuru što nadzire pokrete udova. Djelujući preko rubrospinalnog i lateralnog kortikospinalnog puta, intermedijalna zona malog mozga sudjeluje u nadziranju distalnih mišića udova. Cerebelarne projekcije za kontralateralni rubrospinalni i kortikospinalni sustav križaju stranu u dekusaciji gornjih pedunkula, a rubrospinalni put ponovno križa stranu u ventralnoj tegmentalnoj dekusaciji, dok lateralni kortikospinalni put križa stranu u *decussatio pyramidum*. Stoga bolesti i ozljede intermedijalne zone malog mozga poremetu pokrete udova na istoj strani tijela.

Spinocerebelum nadzire izvođenje pokreta i mišićni tonus, tako što regulira periferni mišićni aparat u smislu kompenziranja malih varijacija opterećenja, do kojih dolazi tijekom pokreta, kao i u smislu izgladivanja malih oscilacija pokreta, tj. fiziološkog tremora. Vjeruje se da taj nadzor ovisi i o informacijama što ih spinocerebelum prima iz motoričke moždane kore (o planiranom, tj. namjeravanom pokretu) i o povratnim informacijama s periferije i iz kralježnične moždine (o tekućim pokretima). Na temelju ta dva skupa informacija, spinocerebelum može ispraviti otklone stvarnih (tekućih) putanja pokreta u odnosu na planiranu putanju pokrenutih udova i tijela. Na važnost spinocerebeluma u održavanju mišićnog tonusa ukazuje pojava hipotonije nakon ozljeda malog mozga.

*Cerebrocerebellum* usklađuje planiranje pokreta udova

*Cerebrocerebellum* (= *pontocerebellum*) oblikuju veliki lateralni dijelovi polutki malog mozga, u kojima završavaju isključivo aferentni aksoni iz *nuclei pontis*. Ta velika masa aksona oblikuje srednje krakove malog mozga. Purkinjeove stanice cerebrocerebeluma projiciraju se u *nucleus dentatus*, što potom preko dentatorubrotalamičkog puta odašilje povratnu

informaciju u motoričku moždanu kuru suprotne strane. Cijeli neuronski krug *cortex-cerebellum-cortex* zatvara *tractus corticopontinus* što završava na *nuclei pontis*. *Cerebrocerebellum* ima važnu ulogu u planiranju i započinjanju pokreta. Glavninu aferentnih informacija cerebrocerebelum (preko *nuclei pontis*) prima iz kontralateralne motoričke, premotoričke, somatosenzibilne i stražnje tjemene moždane kore. Lateralni dio kore malog mozga se projicira u *nucleus dentatus*, a potom dentatorubrotalamički put kroz gornje pedunkule odlazi u kontralateralnu VL jezgru talamusa i preko nje utječe na motoričku i premotoričku moždanu kuru. Dio te projekcije završi i u parvocelularnom dijelu crvene jezgre (NRpc). NRpc nije polazište rubrospinalnog puta, nego je dio složenog kruga povratne sprege: rubroolivarni put silazi u istostranu donju olivarnu jezgru, a od nje u mali mozak odlazi ukriženi olivocerebelarni put. *Cerebrocerebellum* poglavito sudjeluje u preciznom nadziranju hitrih pokreta udova, te pokretima što zahtijevaju, tj. podrazumijevaju veliku spretnost i umijeće (sviranje glasovira, uvođenje konca u ušicu igle). Stoga ozljede lateralnog dijela polutki malog mozga uzrokuju četiri vrste poremećaja motorike:

- 1) Pojavu **odgode (kašnjenja) u započinjanju i dovršavanju pokreta**. Zakašnjelo usporavanje pokreta pred ciljem dovodi do pojave **dismetrije**, tj. prebačaja (hipermetrija) ili podbačaja (hipometrija) cilja (cilj je npr. predmet što smo ga htjeli uhvatiti prstima ili šakom).
- 2) Pojavu podrhtavanja na kraju pokreta, tj. **terminalni tremor**. Naime, navedeno kašnjenje dovršavanja pokreta uzrokuje nevoljni pokret u suprotnom smjeru i time izazove novu pogrešku. Ispravljanje te pogreške dovodi do daljnjih malih pogrešaka, pa se pri završetku pokreta pojavi razdoblje nestabilnosti i podrhtavanja, tj. završni (terminalni) tremor.
- 3) **Poremećaje vremenskog usklađivanja pokreta** u koje je uključeno nekoliko zglobova,
- 4) **Poremećaje prostornog usklađivanja** aktivnosti mišića šake i prstiju.

U regulaciji pokreta, cerebrocerebelum djeluje združeno s premotoričkom moždanom korom. Ukratko, cerebrocerebelum sudjeluje u pripremi pokreta, posebice onih što obuhvaćaju više zglobova, te u frakcioniranim (izdvojenim, zasebnim) pokretima prstiju. Nasuprot tome, spinocerebelum djeluje u samom izvođenju pokreta i njihovom podešavanju tijekom akcije, a na temelju povratnih osjetnih informacija.

### **Bolesti i ozljede malog mozga uzrokuju jasno prepoznatljive simptome i znakove**

Tri funkcionalna područja kore malog mozga imaju specifične ulazno-izlazne neuronske veze i da stoga djeluju na zasebne skupove drugih moždanih motoričkih struktura, tj. na zasebne motoričke funkcije. Stoga je razumljivo da bolesti i ozljede malog mozga mogu uzrokovati tri različite vrste poremećaja, tj. tri različita cerebelarna sindroma (sindrom je skup nekoliko simptoma što se javljaju zajedno): flokulonodularni sindrom (nakon bolesti i ozljeda vestibulocerebeluma), sindrom prednjeg režnja (znak bolesti i ozljeda spinocerebeluma) i neocerebelarni sindrom (nakon bolesti i ozljeda cerebrocerebeluma).

**Flokulonodularni sindrom:** izdvojene ozljede flokulonodularnog režnja u pokusnih životinja prouzroče



poremećaje ravnoteže (nesigurno stajanje i nesiguran hod). No, kad je tijelo poduprto, mogući su normalni pokreti udova. Slične simptome ponekad imaju ljudi koji boluju od posebne vrste tumora stražnje lubanjske jame, *medulloblastoma* (često se počne razvijati u nodulusu vermisa). Nadalje, ozljede vestibulocerebeluma mogu poremetiti pokrete očiju, što se uočava kao spontani nistagmus.

**Sindrom prednjeg reznja:** U pokusnih životinja, ozljede prednjeg reznja malog mozga poglavito dovode do promjena mišićnog tonusa. No, stimulacija prednjeg reznja smanjuje decerebracijsku rigidnost, a lezija prednjeg reznja je pogorša (to je stoga što Purkinjeove stanice prednjeg reznja inhibiraju silazne ekscitacijske retikulospinalne i vestibulospinalne putove, što imaju ključnu ulogu u nastanku decerebracijske rigidnosti). Međutim, prilično je dvojbeno da ozljede prednjeg reznja do istih posljedica dovode i u ljudi. Kod ljudi je nakon takvih ozljeda mnogo izraženija nesigurnost hoda, tzv. **ataksija hoda**. Takve se promjene primjerice vide kod kroničnih alkoholičara, kod kojih dolazi do ograničene degeneracije vermisa i intermedijalne zone prednjeg reznja. Kako je u tom području kore malog mozga somatotopna mapa nogu, u njih je tipično poremećen hod, dok su pokreti ruku uglavnom normalni. Hod im je raskrečen i nesiguran (ataksičan), a tu poremećenu kontrolu (**asinerģiju**) nožnih pokreta jednostavno provjeravamo: bolesniku kažemo da stopalom jedne noge polagano, počevši od koljena, klizi niz potkoljenu druge noge – zdravom je čovjeku to posve lako, no takav bolesnik to jednostavno ne može točno izvesti.

Zbog somatotopne organizacije spinocerebeluma, ozljede vermisa i *nuclei fastigii* poglavito uzrokuju poremećaje aksijalnih i proksimalnih mišića trupa. To se može očitovati kao *titubatio* (podrhtavanje, tj. ljuljanje trupa tijekom stajanja ili sjedenja) ili kao “hod pijanog mornara” tj. ataksija hoda – bolesnik hoda nesigurno i široko razmaknutih nogu, poput pijanice. Takvim je bolesnicima često teško čak i sjediti uspravno bez dodatne potpore. Zbog svega navedenog, čini se da prednji reznjan poglavito sudjeluje u usklađivanju poluautomatskih pokreta hodanja (djelujući preko retikulospinalnog i možda rubrospinalnog sustava).

**Neocerebelarni sindrom:** Glavna je zadaća cerebrotocerebeluma usklađivanje voljnih pokreta, a u čovjeka su upravo silno razvijeni i lateralni dio polutke malog mozga i *nucleus dentatus* i kortikospinalni sustav. Kad npr. majmunu odstranimo jednu hemisferu malog mozga, voljni pokreti na istoj strani tijela postaju nesigurni, tj. neusklađeni (nekoordinirani, ataksični). Dotada hitri i glatki pokreti postaju nesigurni i trzavi. Majmun uzastopno promašuje pokušavajući rukom dohvatiti neki predmet; ponekad je hvatni pokret predug (prebačaj), a ponekad prekratak (podbačaj). Kažemo da je došlo do **razlaganja (dekompozicije) pokreta**, tj. do **ataksije**.

U neurologiji, različiti vidovi ataksije imaju različite nazive: **dysmetria** (pokret se ne zaustavlja na vrijeme, pa dolazi do prebačaja ili podbačaja), **asynergia** (razlaganje složenih pokreta), **dysdiachokinesia** (smanjena sposobnost izvođenja naglih, pravilnih i izmjeničnih pokreta), **intencijski tremor** (podrhtavanje što se pojačava kad bolesnik nastoji izvesti neki pokret – npr. rukom dohvatiti čašu vode). Svi su ti elementi ataksije vjerojatno različiti izrazi istog temeljnog poremećaja – poremećaja nadzora snage i točne vremenske usklađenosti započinjanja i prekidanja pokreta. Takva neusklađenost mišićnih

kontrakcija može pogoditi i dišne mišiće i mišiće grkljana, jezika i usta – tad nastaje **ataksija govora** (riječi su razlomljene u odvojene slogove što ih pacijent izgovara isprekidanim, staccato ritmom).

Razmotrimo još jednom tri glavna obilježja ozljeda i bolesti malog mozga, neovisno o sindromima u kojima se pojavljuju:

- 1) **Hypotonia** – smanjenje mišićnog tonusa, što se očituje kao smanjeni otpor pasivnom povijanju ili ispružanju bolesnikovih udova.
- 2) **Ataxia** – to je skup poremećaja u izvođenju voljnih pokreta, a tri glavna znaka ataksije su: a) *dysmetria* – poremećaji metrike pokreta, tj. pogreške raspona i snage pokreta (podbačaji i prebačaji, npr. svojim kažiprstom dotaknuti prst ispitivača ili svoj nos), b) *dysdiadochokinesia* – poremećaj postojanosti i pravilnosti brzih izmjeničnih pokreta, npr. brzog pljeskanja bedra dlanom pa nadlanicom naizmjenice i pravilnim ritmom, c) razlaganje (dekompozicija) pokreta – pogreške vremenskog odmjerenja i usklađivanja komponenti složenih pokreta što uključuju nekoliko zglobova, npr. gubitak stabilnosti proksimalnog zgloba nakon što kontrakcija mišića oko distalnog zgloba stvori novu silu.
- 3) **Cerebelarni, akcijski ili intencijski tremor** – to je podrhtavanje (tremor) uzrokovano bolešću ili ozljedom malog mozga (stoga cerebelarni tremor), a pojavljuje se tijekom izvođenja pokreta (stoga akcijski tremor, tremor djelovanja) i to najizraženije pri kraju pokreta (stoga terminalni tremor) koji je bio započet s određenim ciljem ili namjerom (stoga intencijski tremor; *intentio* = nakana, namjera), npr. da dohvatimo čašu vode.

*Ozljede malog mozga poremećuju pokrete udova na istoj strani tijela na kojoj je i ozljeda.* Zbog toga što dentatorubrolamički put iz ozlijeđene polovice malog mozga prelazi na suprotnu stranu, a rubrospinalni i kortikospinalni putovi su također ukriženi i ponovo dospijevaju na stranu ozljede. Najteži su poremećaji nakon ozljeda gornjih krakova i dubokih jezgara malog mozga. Ukratko, dok ozljede drugih motoričkih struktura dovode do paralize ili pojave nevoljnih pokreta, ozljede malog mozga dovode do pogrešaka u planiranju i izvođenju pokreta.