

Sustav za pokretanje očiju i usmjeravanje pogleda

Tri para vanjskih očnih mišića pokreću očnu jabučicu oko tri osi rotacije

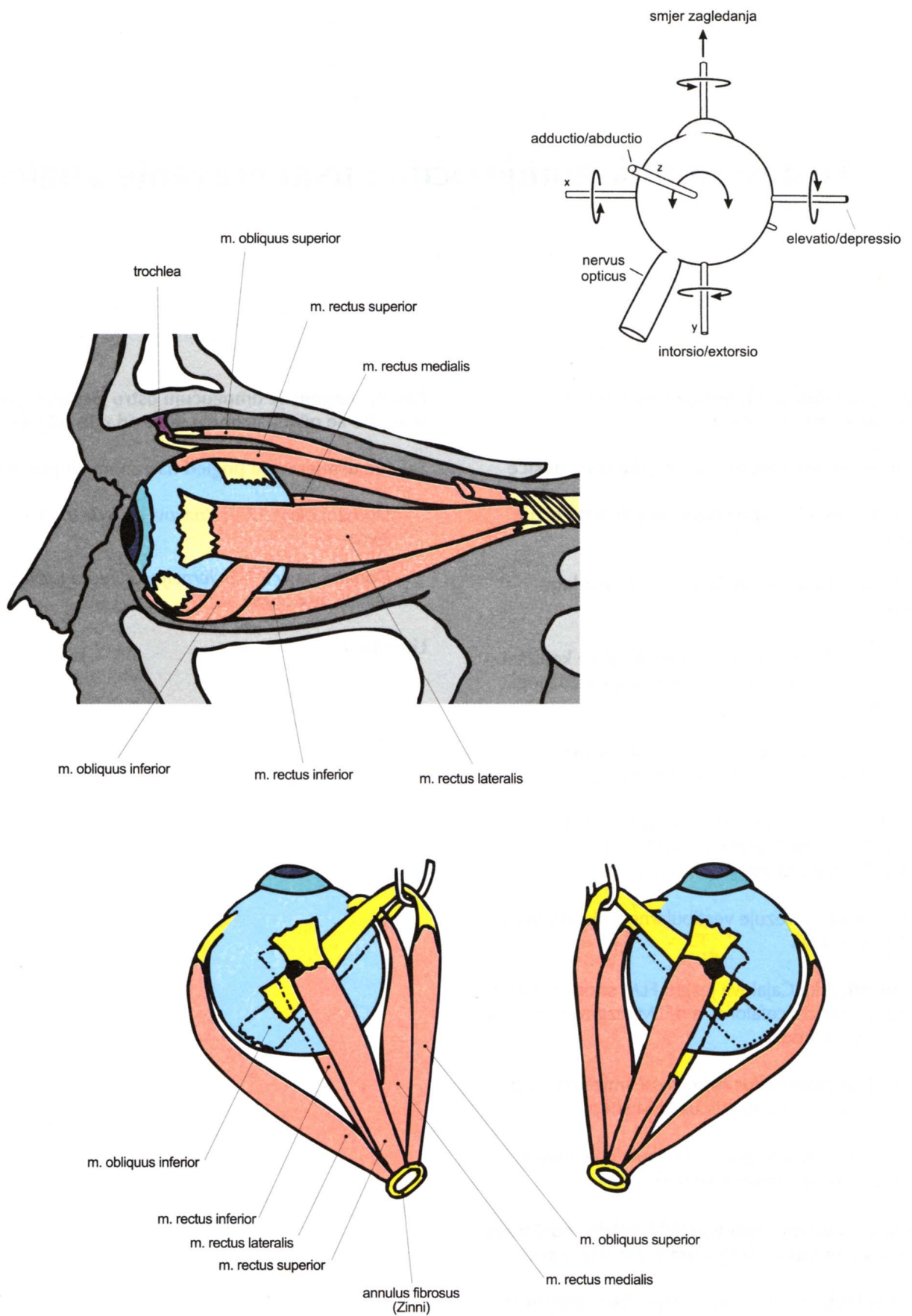
Oko ima ukupno 11 mišića, koje razvrstavamo u glatke i poprečnoprugaste, te unutarnje i vanjske očne mišiće (tablica 37-1). Funkcije tri glatka unutarnja mišića oka (*musculus ciliaris*, *musculus dilatator pupillae*, *musculus constrictor pupillae*) su opisane u ranijem poglavlju. U podizanju gornje vjeđe sudjeluju dva mišića, jedan glatki (*musculus tarsalis superior*) i jedan poprečnoprugasti (*musculus levator palpebrae superioris*). Ta dva mišića imaju različitu inervaciju i različite funkcije. *Musculus levator palpebrae superioris* toničkom kontrakcijom održava gornju vjeđu podignutom, a tijekom voljnog pogleda nagore još je više podigne faznom kontrakcijom. Njega inervira III. moždani živac. Gornji tarzalni mišić toničkom (nevoljnom) kontrakcijom održava visinu vjeđne pukotine (*fissura palpebralis*), tj. razmak između donje i gornje vjeđe. Njega inerviraju simpatički postganglijski aksoni. U uplašene osobe je pojačana aktivnost simpatičkog sustava – zjenica se proširi, a tarzalni mišić još malo podigne gornju vjeđu: zbog toga su u “strahu velike oči”.

Pokreti očne jabučice se odvijaju oko tri osi rotacije što se sijeku u središtu očne jabučice: vodoravne, okomite i uvrtno (torzijske) osi (sl. 37-1). Os Y je ujedno i **crta vida**, tj. **smjer zagledanja**, kad je oko u svom **primarnom položaju** (kad gledamo ravno pred sebe). Očnu jabučicu oko te tri osi pokreću šest vanjskih očnih mišića (sl. 37-1 i tablica 37-1) – četiri ravna (*musculus rectus superior*, *musculus rectus inferior*,

musculus rectus medialis, *musculus rectus lateralis*) i dva kosa (*musculus obliquus superior*, *musculus obliquus inferior*). Pet mišića polazi od vezivnog Zinnijevog prstena (*annulus fibrosus Zinni*) u dnu očne šupljine, dok *musculus obliquus inferior* polazi s prednjeg ruba očne šupljine (sl. 37-1). Hvatišta svih šest mišića su upletena u vezivno tkivo bjeloočnice. Pritom su hvatišta četiri ravna mišića smještena ispred, a hvatišta dva kosa mišića iza ekvatora očne jabučice (sl. 37-1). Lateralni i medijalni ravni mišić združeno sudjeluju u pokretima odmicanja (*abductio*) i primicanja (*adductio*) očne jabučice, dok je djelovanje ostala četiri mišića složenije (tablica 37-2). Ukratko, tri para mišića djeluju komplementarno: jedan par čine medijalni i lateralni ravni mišić (addukcija nasuprot abdukciji), drugi par čine gornji i donji ravni mišić (depresija-ekstorzija nasuprot elevaciji-intorziji), a treći par čine gornji i donji kosi mišić (depresija-intorzija nasuprot elevaciji-ekstorziji). U vodoravnoj ravnini (oko osi Z) odvijaju se pokreti primicanja (*adductio*) i odmicanja (*abductio*) očne jabučice u odnosu na središnju ravninu tijela (ili jednostavno – u odnosu na nos). U okomitoj ravnini (oko osi X) odvijaju se pokreti podizanja (*elevatio* – pogled nagore) i spuštanja (*depressio* – pogled nadolje) očne jabučice. Oko osi Y (smjera zagledanja, tj. crte vida, *linea visus*) odvijaju se pokreti uvrtnja prema unutra (*intorsio* – zakolutati okom prema nosu) i izvrtnja prema van (*extorsio* – zakolutati okom prema sljepoočnici). Većina očnih pokreta su konjugirani (“ujarmljeni”), što znači da se oba oka pokreću zajedno u istom smjeru i točno usklađeno – kao dva zaprežna vola u starinskom drvenom jarmu (lat. *jugum* = jaram, *conjugare* = ujarmiti).

Tablica 37-1. Jedanaest očnih mišića i njihova inervacija.

Smještaj mišića	Vrsta mišića	Inervacija mišića
3 unutarnja mišića	4 glatka mišića	parasimpatička vlakna III. živca, simpatička vlakna karotidnog spleta
	<i>musculus constrictor pupillae</i>	
	<i>musculus ciliaris</i>	
	<i>musculus dilatator pupillae</i>	
8 vanjskih mišića	<i>musculus tarsalis superior (Mülleri)</i>	
	7 poprečnoprugastih mišića	
	6 pokretača očne jabučice	
	<i>musculus rectus superior</i>	III. (<i>n. oculomotorius</i>)
	<i>musculus rectus inferior</i>	III. (<i>n. oculomotorius</i>)
	<i>musculus rectus medialis</i>	III. (<i>n. oculomotorius</i>)
	<i>musculus obliquus inferior</i>	III. (<i>n. oculomotorius</i>)
	<i>musculus obliquus superior</i>	IV. (<i>n. trochlearis</i>)
<i>musculus rectus lateralis</i>	VI. (<i>n. abducens</i>)	
1 podizač gornje vjeđe		
<i>musculus levator palpebrae superioris</i>	III. (<i>n. oculomotorius</i>)	



Slika 37-1. Tri para vanjskih očnih mišića pokreću očnu jabučicu oko tri osi. Za pojedinosti vidi tekst.

Tablica 37-2. Djelovanje pojedinačnih vanjskih očnih mišića.

Mišić	Primarno djelovanje	Sekundarno djelovanje	Tercijarno djelovanje
<i>musculus rectus medialis</i>	<i>adductio</i>		
<i>musculus rectus lateralis</i>	<i>abductio</i>		
<i>musculus rectus superior</i>	<i>elevatio</i>	<i>adductio</i>	<i>intorsio</i>
<i>musculus rectus inferior</i>	<i>depressio</i>	<i>adductio</i>	<i>extorsio</i>
<i>musculus obliquus superior</i>	<i>depressio</i>	<i>abductio</i>	<i>intorsio</i>
<i>musculus obliquus inferior</i>	<i>elevatio</i>	<i>abductio</i>	<i>extorsio</i>

Tri moždana živca inerviraju vanjske očne mišiće

Šest živaca osjetno i motorički inervira oko. No, vanjske očne mišiće što pokreću očnu jabučicu inerviraju samo tri motorička moždana živca (III., IV. i VI. moždani živac) čije su jezgre smještene u moždanom deblu. *Nervus abducens* (VI) inervira lateralni ravni mišić, a njegova jezgra (*nucleus nervi abducentis*) smještena je u tegmentumu ponsa u dnu četvrte moždane komore (ispod izbočenja što se naziva *colliculus facialis*). *Nervus trochlearis* (IV) inervira gornji kosi mišić, a njegova jezgra (*nucleus nervi trochlearis*) je smještena u tegmentumu mezencefalona na razini donjih kolikula. *Nervus oculomotorius* (III) inervira preostale vanjske očne mišiće, a njegova jezgra (*nucleus nervi oculomotorii*) je zapravo sklop jezgara smješten u tegmentumu mezencefalona na razini gornjih kolikula. Dio tog sklopa je i parasimpatička okulomotorička jezgra (*nucleus oculomotorii accessorius Westphal-Edingeri*).

Nervus oculomotorius ima opća somatska eferentna (OSE) vlakna (za poprečnoprugaste vanjske očne mišiće te *musculus levator palpebrae superioris*) i opća visceralna eferentna (OVE), tj. preganglijska parasimpatička vlakna (iz Westphal-Edingerove jezgre) što završavaju u cilijarnom gangliju, a služe inervaciji dva glatka unutarnja mišića oka – *musculus ciliaris* i *musculus constrictor pupillae*. Iz moždanog debla III. živac izlazi kroz okulomotorički žlijeb (*sulcus oculomotorius*) interpedunkularne udubine (na ventralnoj strani mezencefalona). Na tom mjestu, preganglijska parasimpatička vlakna skupljena su u dorzomedijalnom dijelu živca. Stoga patološko proširenje (*aneurysma*) susjedne stražnje moždane arterije (*arteria cerebri posterior*) potiskuje prvo ta vlakna, a potom i cijeli živac. Prema tome, ako se u bolesnika prvo pojavi proširena zjenica, a potom i kljenut očnih mišića, valja posumnjati i na tu opasnu bolest, što može dovesti do prsnuća arterije i izljeva krvi u mozak (jedinu spas od aneurizme je neurokirurška operacija). *Nervus trochlearis* sadrži opća somatska eferentna (OSE) vlakna za inervaciju gornjeg kosog mišića. Taj živac ima tri jedinstvena anatomska svojstva: a) u potpunosti križa stranu još u području mezencefalona (*decussatio nervorum trochelarium*), b) to je jedini moždani živac što iz moždanog debla izlazi na dorzalnoj strani (ispod donjih kolikula) i potom uz bokove mezencefalona odlazi prema ventralno (u gornju orbitalnu pukotinu), c) to je najtanji od svih 12 moždanih živaca, a i njegovi aksoni imaju najtanje mijelinske ovojnice.

Nervus abducens sadrži opća somatska eferentna (OSE) vlakna za vanjski ravni mišić, iz moždanog debla izlazi u žlijebu između produljene moždine i mosta i prolazi između

unutarnje slušne arterije (*arteria acustica interna*) i prednje donje arterije malog mozga (*arteria cerebelli anterior inferior*). Potom zavije prema rostralno idući duž “trbuha” ponsa, pa ulazi u kavernozi sinus i kroz njegovu šupljinu odlazi do gornje orbitalne pukotine (III., IV. i V. moždani živac prolaze kroz lateralnu stijenku kavernoznog sinusa!).

Pet neuralnih sustava omogućuje pet vrsta očnih pokreta

Da bi se predmet jasno vidio, njegova slika mora pasti na mjesto najoštrijeg vida u mrežnici, a to je *fovea centralis*. I glava i oči i gledani predmeti uglavnom su u pokretu. Stoga sustavi za pokretanje očiju i usmjeravanje pogleda imaju dvije glavne zadaće:

- da sliku željenog predmeta namjestite na foveju centralis i
- da jednom namještenu sliku u tom položaju i održavaju..

Tim zadaćama bavi se pet neuronskih sustava što upravljaju s pet vrsta očnih pokreta (tablica 37-4). Te sustave je pogodno podijeliti u dvije glavne skupine, kako slijedi:

- Pokreti što stabiliziraju oko dok se glava okreće: a) **vestibulo-okularni refleksi** (na temelju osjetnih informacija iz vestibularnog organa, održavaju stabilnu sliku predmeta na foveji tijekom brzih i kratkotrajnih pokreta glave) i b) **optokinetički refleksi** (na temelju vidnih informacija, održavaju stabilnu sliku predmeta na foveji tijekom sporih i dugotrajnijih okreta glave).
- Pokreti što održavaju sliku predmeta na foveji centralis: c) **skokoviti pokreti očiju (sakade** – u jednom skoku usmjere pogled na željeni predmet), d) **glatki pokreti praćenja** (misli se: praćenja pokretnog predmeta pogledom, a da pritom slika predmeta neprekidno ostaje na foveji) te e) pokreti vergencije (**konvergencija i divergencija** – ako se zagledate u vrh vlastitog nosa ili u predmet tik ispred nosa, riječ je o konvergenciji, tj. primicanju i križanju dvije vidne osi, tj. smjerova zagledanja lijevog i desnog oka negdje “ispred oka”; kad se potom zagledate u daljinu, vidne se osi razmiču i opet postaju usporedne – riječ je o divergenciji, a kad bi ona zbog nečega bila pretjerana i dovela do križanja vidnih osi “iza oka”, bila bi riječ o **razrokosti**).

Prve četiri vrste očnih pokreta su **konjugirani pokreti** (pri svim pokretima vidne osi oba oka ostaju usporedne, a oči se pomiču jednako i točno usklađeno u svakom smjeru). Jedino su pokreti vergencije nekonjugirani, jer vidne osi konjugiraju kad se gledani predmet primiče očima, a divergiraju kad se predmet od očiju odmiče – dakle oči se ne pomiču u istom, nego u suprotnim smjerovima.

Tablica 37-3. Sažeti prikaz oftalmoplegija.

Vrsta oftalmoplegije	Sažeti opis
vanjska oftalmoplegija	paraliza jednog ili nekoliko vanjskih očnih mišića
unutarnja oftalmoplegija	paraliza jednog ili nekoliko unutarnjih mišića oka
nuklearna oftalmoplegija	paraliza uzrokovana ozljedom jezgre III., IV. ili VI. moždanog živca
internuklearna oftalmoplegija	paraliza uzrokovana ozljedom FLM snopa u moždanom deblu
supranuklearna oftalmoplegija	paraliza uzrokovana ozljedom polja FEF u čeonom režnju
Parinaudov sindrom	posebna vrsta supranuklearne oftalmoplegije – paraliza konjugiranog pogleda nagore, uzorkovana ozljedom ili kompresivnim procesom (npr. tumor) u području epifize (čest uzrok je tumor hipofize). Pritom strada i riFLM jezgra.

Tablica 37-4. Pet vrsta očnih pokreta i njihove funkcije.

Vrsta očnog pokreta	Funkcija
<i>Pokreti što stabiliziraju oči tijekom pokretanja glave</i> Vestibulo-okularni refleks (VOR)	Na temelju vestibularnih osjetnih informacija održava stabilnu sliku gledanog predmeta na mrežnici tijekom kratkotrajnih ili brzih okreta glave
Optokinetički refleks	Na temelju vidnih osjetnih informacija održava stabilnu sliku gledanog predmeta na mrežnici tijekom dugotrajnijih ili sporih okreta glave
<i>Pokreti što foveju centralis održavaju usmjerenom na gledani predmet</i> Sakade (skokoviti pokreti očiju)	Hitro usmjeravaju pogled na zanimljivi predmet u jednom «skoku».
Glatki pokreti praćenja	Održavaju na foveji stabilnu sliku gledanog pokretnog predmeta, npr. muhe što leti
Pokreti vergencije (konvergencija i divergencija)	Prilagođavaju oko za gledanje bliskih ili udaljenih predmeta (praćeno akomodacijom leće)

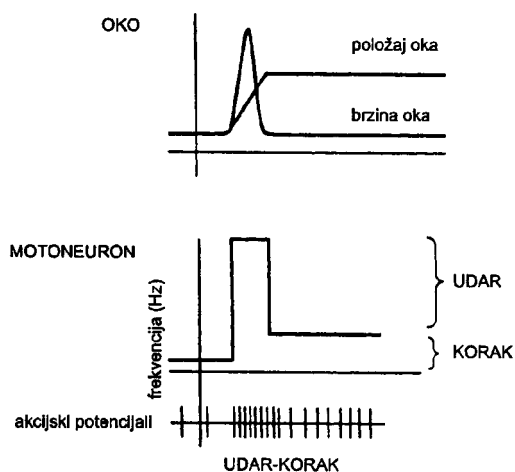
Očnim pokretima upravljaju brojne moždane strukture

Položaj i brzina kretanja očne jabučice su kodirani aktivnošću očnih motoneurona moždanog debla

Učestalost odašiljanja akcijskih potencijala očnih motoneurona (u jezgrama III., IV. i VI. živca) izravno je razmjerna položaju očne jabučice i brzini njenog kretanja. Sakade su iznimno brzi pokreti, pa je glavna aktivnost motoneurona tijekom izvođenja sakade razmjerna brzini kretanja očne jabučice. To se opisuje kao **djelatni udar** (engl. pulse) odnosno naglo povećanje učestalosti akcijskih potencijala očnih motoneurona. Taj djelatni udar služi najbržem mogućem pomicanju oka, kao i nadvladavanju viskoelastične tromosti očne jabučice u očnoj šupljini. No, kad jednom očna jabučica dosegne novi položaj, u njemu je zadržava postojana kontrakcija vanjskih očnih mišića (tijekom te toničke kontrakcije, učestalost akcijskih potencijala očnih motoneurona je znatno manja). Razlika početne i završne učestalosti akcijskih potencijala očnih motoneurona se naziva **djelatni korak** (engl. step). Stoga se kaže da nadzorni signal za motoneurone (za izvođenje sakade) ima **oblik udara-koraka** (engl. pulse-step form). Amplituda sakade je određena visinom koraka, a trajanje sakade je određeno trajanjem udara. Što je veća amplituda udara, to je brža sakada. Što je dulje trajanje udara (dakle, što je dulji početni niz akcijskih potencijala), to sakada dulje traje.

Očni motoneuroni se razlikuju od spinalnih motoneurona po sljedećim bitnim svojstvima:

- 1) Svi očni motoneuroni podjednako sudjeluju u svih pet vrsta očnih pokreta, npr. nema motoneurona specijaliziranih za sakade ili glatke pokrete praćenja.
- 2) Slijed novačenja motoričkih jedinica vanjskih očnih mišića je nepromjenljiv i točno određen, što nije slučaj s ostalim skeletnim mišićima, neovisno o vrsti očnih pokreta. Naime, redoslijed novačenja je funkcija položaja očne jabučice u očnoj šupljini – svaki motoneuron započne odašiljati akcijske potencijale kad se očna jabučica pomakne iz nekog određenog položaja u očnoj šupljini.
- 3) Vanjski očni mišići nikad nisu izloženi nepredvidivim vanjskim opterećenjima (u normalnim uvjetima, postojani su i masa i viskoelastična svojstva očne jabučice). Stoga u tim mišićima nema refleksa istezanja, iako u njima ima mnogo mišićnih vretena!
- 4) Očni motoneuroni nemaju rekurentnih kolaterala (što bi služile rekurentnoj, tj. povratnoj inhibiciji), a gotovo sve motoričke jedinice očnih mišića su FF jedinice (bijeli mišići).



Slika 37-4. Udar-korak (engl. pulse-step) obrazac inervacije tijekom sakade. Učestalost akcijskih potencijala očnih motoneurona (tijekom jedne sakade) uspoređena je s krivuljom položaja i brzine kretanja očne jabučice. Uočite da motoneuroni odašilju mali i nagli niz akcijskih potencijala dok se oko miče (to je udar), a po dovršetku sakade nastave odašiljati akcijske potencijale postojanom i znatno manjom učestalošću (to je korak). Uočite da korak ne označava »nijemost« motoneurona dok oko miruje (zagledano u neki predmet), nego njihovu toničku aktivnost (što oko održava u novom položaju). Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje.

Jezgre VI. živca sadrže motoneurone i premotoričke "internuklearne" neurone

Motorička jezgra VI. moždanog živca se sastoji od oko 60% α -motoneurona što inerviraju lateralni ravni mišić, te oko 40% **internuklearnih interneurona** što imaju važnu ulogu u usklađenom djelovanju lijevog medijalnog i desnog lateralnog ravnog mišića (ili obrnuto). Ulogu tih ekscitacijskih interneurona (čiji aksoni odlaze kroz FLM snop do motoneurona medijalnog ravnog mišića suprotne strane!) najlakše je objasniti na primjeru vodoravnog vestibulo-okularnog refleksa (sl. 37-5).

Primjerice, okret glave ulijevo uzrokuje refleksno okretanje očiju udesno, a to omogućuju pojačani vestibularni signali iz lijevog vodoravnog polukružnog kanalića (i smanjenje učestalosti signala iz desnog vodoravnog kanalića – zbog jednostavnosti, opisujemo samo zbivanja što uključuju signale iz lijevog vestibularnog organa!). Ti signali ekscitiraju i ekscitacijske i inhibicijske interneurone lijeve medijalne i lateralne vestibularne jezgre. Navedeni vestibularni interneuroni imaju najmanje četiri bitne funkcije:

- 1) Aksoni ekscitacijskih neurona lijeve medijalne vestibularne jezgre križaju stranu i izravno ekscitiraju motoneurone desne jezgre abducensa (kontrakcija desnog lateralnog ravnog mišića), a drugi dio tih aksona uzlazi kroz istostrani (lijevi) FLM snop do jezgre III. živca i ekscitira motoneurone lijevog medijalnog ravnog mišića (kontrakcija lijevog medijalnog ravnog mišića).
- 2) Aksoni inhibicijskih neurona lijeve medijalne vestibularne jezgre inhibiraju i motoneurone i internuklearne interneurone lijeve jezgre abducensa (time popusti kontrakcija lijevog lateralnog i desnog medijalnog ravnog mišića). Aksoni internuklearnih interneurona iz, npr. lijeve jezgre abducensa križaju stranu i FLM snopom se uspinju do motoneurona za

desni medijalni ravni mišić i ekscitiraju ih (konjugirani pogled ulijevo se temelji na istodobnoj kontrakciji lijevog lateralnog i desnog medijalnog ravnog mišića!). No, u ovom slučaju (okret glave ulijevo) potrebno je inhibirati upravo aktivnost ta dva mišića – vestibularni neuroni inhibiraju motoneurone lijevog lateralnog ravnog mišića izravno, a motoneurone desnog medijalnog ravnog mišića neizravno, tako što inhibiraju lijeve internuklearne neurone jezgre abducensa.

- 3) Aksoni ekscitacijskih neurona lijeve medijalne vestibularne jezgre križaju stranu i ekscitiraju interneurone u desnoj medijalnoj vestibularnoj jezgri. Ti interneuroni inhibiraju one ekscitacijske neurone desne medijalne vestibularne jezgre što se projiciraju u desnu jezgru abducensa.
- 4) Neuroni lijeve lateralne vestibularne jezgre inhibiraju motoneurone lijevog medijalnog ravnog mišića (u jezgri III. živca!).

Odgovarajuća zbivanja, ali suprotnog predznaka, odvijaju se na desnoj strani (aktivnost desnog vodoravnog polukružnog kanalića je smanjena pri okretu glave ulijevo!). Zbroj sveukupne aktivnosti na lijevoj i desnoj strani dovodi do toga da se oba oka pomiču jednakom brzinom kao i glava, ali u suprotnom smjeru.

Retikularni neuroni PPRF područja mosta ekscitiraju ipsilateralnu, a inhibiraju kontralateralnu jezgru VI. živca

Kako je opisano u ranijem odlomku, zapovjedni signal za nastanak sakada ima oblik udara-koraka. Udar se temelji na nagloj aktivaciji neurona što ih nazivamo **BN stanice** (engl. Burst Neurons). BN stanice što upravljaju vodoravnim sakadama smještene su u **paramedijalnoj pontinoj retikularnoj formaciji** (PPRF), a mogu biti ekscitacijske (EBN stanice) ili inhibicijske (IBN stanice). **EBN stanice** odašilju visokofrekventni niz akcijskih potencijala tik prije početka i tijekom sakada istostranog oka, a EBN stanice uključene u vodoravne sakade smještene su u onom dijelu PPRF što je tik rostralno od jezgre abducensa. Dvije su vrste EBN stanica:

- a) **MLBN stanice** (engl. medium-lead burst neurons), što se aktiviraju desetak milisekundi prije početka sakade,
- b) **LLBN stanice** (engl. long-lead burst neurons) što se aktiviraju još ranije prije početka sakade.

Danas je poznato da MLBN stanice za vodoravne sakade izravno ekscitiraju motoneurone in internuklearne interneurone istostrane jezgre abducensa. LLBN stanice prije toga ekscitiraju MLBN stanice, a njihovom aktivnošću upravljaju viša moždana područja (kortikalno polje FEF i gornji kolikuli).

Inhibicijske **IBN stanice** smještene su u PPRF tik kaudalno od istostrane jezgre abducensa, a njihovi aksoni križaju stranu i inhibiraju motoneurone i interneurone jezgre abducensa na suprotnoj strani.

PPRF sadrži i **toničke (TN) neurone**, što akcijske potencijale odašilju postojanom frekvencijom tijekom fiksacije pogleda, a tijekom sakada se njihova aktivnost pojača (na aktivnosti tih neurona temelji se nova vrijednost "koraka"). Nadalje, **BTN stanice** (engl. burst-tonic neurons) imaju aktivnost nalik okulomotoričkim neuronima (udar-korak aktivnost), a razina njihove toničke aktivnosti vezana je uz položaj očne jabučice – aktivnost im se tijekom istostranih sakada pojačava razmjerno brzini kretanja očne

jabučice, a tijekom sakada na suprotnu stranu aktivnost im se bitno smanji.

Napokon, u jednoj maloj i neserotoninskoj rafe jezgri (*nucleus raphe interpositus* – **RIP jezgra**, nedavno jasno opisana i u ljudskom i u majmunskom mozgu, a smještena u središnjoj crti između lijeve i desne jezgre abducensa) smještene su posebne **OPN stanice** (engl. omnipause neurons), što se projiciraju na BN stanice suprotne strane, a akcijske potencijale odašilju neprekidno – osim tijekom sakada (u bilo kojem smjeru). Oko 16 msec prije početka sakade OPN stanice zanieme, a ponovno se aktiviraju na kraju sakade. Pokusima na majmunima pokazano je da električno podraživanje OPN stanica blokira tekuće sakade, te da se sakada nastavlja čim prestanemo podraživati OPN stanice. RIP jezgra prima izravne projekcije iz čeonog FEF polja i iz gornjeg kolikula, a tonički inhibira kontralateralne EBN stanice ne samo u PPRF, tj. generatoru vodoravnih sakada, nego i EBN stanice riFLM jezgre, tj. generatoru okomitih sakada.

Stoga se može zaključiti da OPN stanice tonički inhibiraju BN stanice, te da prekid (pauza) aktivnosti OPN stanica omogućuje (disinhibicijom) BN stanicama da započnu sakadu. Aktivnost različitih neurona PPRF područja tijekom vodoravnih sakada usporedno je prikazana na sl. 37-6.

FLM snop povezuje vestibularne s okulomotoričkim jezgrama

Fasciculus longitudinalis medialis (FLM) je složen snop uzlaznih i silaznih aksona, smještenih u tegmentumu moždanog debla u blizini središnje crte, a proteže se od

mezodiencefaličke granice do vratnih segmenata kralježnične moždine. FLM snop ima i silazne i uzlazne komponente, kako slijedi.

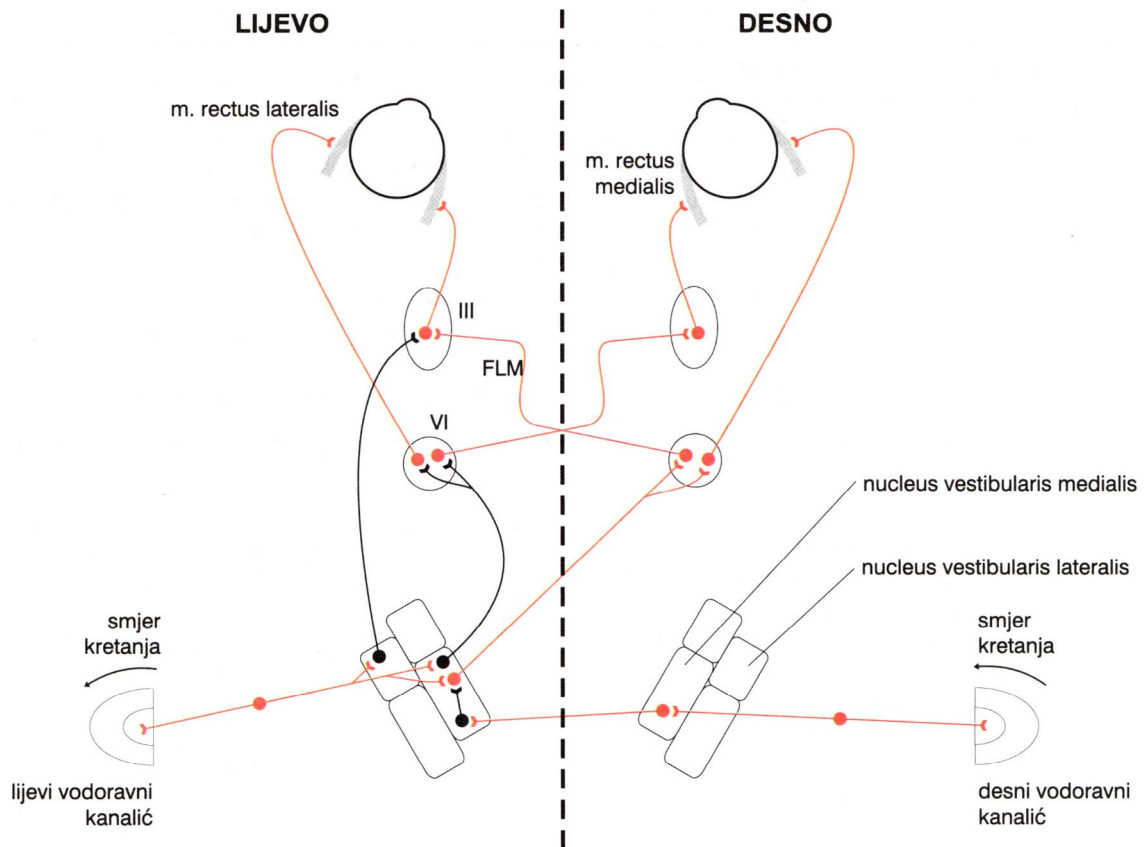
Silazna vestibularna vlakna polaze gotovo isključivo iz medijalne vestibularne jezgre i sinaptički završavaju na interneuronima, a manjim dijelom i izravno na α -motoneuronima, vratnih segmentata kralježnične moždine – taj silazni put inhibira vratne motoneurone.

Druga silazna vlakna FLM snopa polaze iz sljedećih jezgara:

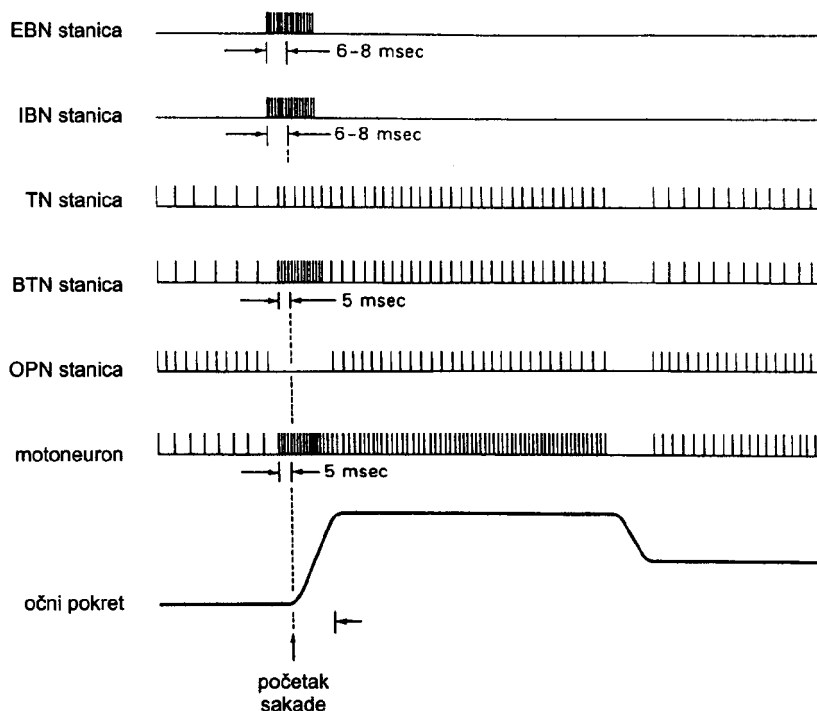
- a) *nucleus interstitialis Cajal* (ti aksoni oblikuju *tractus interstitiospinalis*),
- b) gornjeg kolikula (ti aksoni oblikuju *tractus tectospinalis* i *tractus tectobulbaris* – ponekad se za taj put rabi skupni naziv *fasciculus praedorsalis*),
- c) retikularne formacije mosta (*tractus pontospinalis*) – to je ujedno i najveća skupina silaznih aksona FLM snopa.

Uzlazna vlakna FLM snopa uglavnom su aksoni vestibularnih jezgara, što sinaptički završavaju u okulomotoričkim jezgrama III., IV. i VI. moždanog živca, ali i u intersticijskoj Cajalovoj jezgri. Pritom se aksoni iz gornje vestibularne jezgre projiciraju u istostranu jezgru IV. i III. živca (za gornji kosi i donji ravni mišić). Aksoni iz medijalne vestibularne jezgre se obostrano i asimetrično projiciraju u sljedeće okulomotoričke jezgre:

- a) u obje jezgre VI. živca,
- b) u suprotnu jezgru IV. živca,
- c) na motoneurone jezgre III. živca suprotne strane, za donji kosi mišić,
- d) u istostranu jezgru III. živca na motoneurone medijalnog ravnog mišića.



Slika 37-5. Neuronski krug vodoravnog vestibulo-okularnog refleksa tijekom okreta glave ulijevo (i kompenzacijskog okreta očiju udesno). Za pojedinosti vidi tekst.



Slika 37-6. Usporedni prikaz promjena aktivnosti različitih neurona lijeve paramedijane pontine retikularne formacije (PPRF) tijekom vodoravne sakade ulijevo. Učestalost akcijskih potencijala EBN, IBN, TN, BTN i OPN stanica prikazana je u usporedbi s učestalošću akcijskih potencijala očnih motoneurona i u usporedbi s položajem oka (od početka do kraja sakade). Uočite da se prvo prekine aktivnost OPN stanica (pauza), potom se naglo pojača aktivnost BN i BTN stanica i tek potom se aktiviraju očni α -motoneuroni (u jezgri VI. živca). Tijekom vodoravne sakade udesno, aktivnost svih tih neurona se praktički prekine. Prema Kandel i sur. (1991), uz dopuštenje. Za pojedinosti vidi tekst.

Nadalje, aksoni internuklearnih interneurona jezgre VI. živca križaju stranu i kroz suprotni FLM snop uzlaze do onog dijela jezgre III. živca što inervira medijalni ravni mišić oka – ta projekcija ima ključnu ulogu u konjugiranim vodoravnim pokretima očiju. Dakle, uzlazna komponenta FLM snopa je važna veza između vestibularnih i okulomotoričkih jezgara, ali i između pojedinih okulomotoričkih jezgara.

Ozljede FLM snopa rostralno od jezgre abducensa (uzlazna komponenta) uzrokuju paralizu konjugiranih vodoravnih očnih pokreta, što se naziva prednja internuklearna oftalmoplegija (tablica 37-3), a ima sljedeće simptome:

- pareza ili paraliza adukcije pri pokušaju usmjeravanja pogleda na suprotnu stranu (nakon ozljede desnog FLM snopa, bolesnik može abducirati lijevo oko kad pokuša pogledati ulijevo, ali ne može pritom aducirati desno oko),
- vodoravni nistagmus što je ili izraženiji ili jedino uočljiv u oku što se abducira (lijevog oku iz gornjeg primjera),
- normalni pokreti konvergencije.

Intersticijska Cajalova jezgra FLM snopa smještena je u mezencefalonu, a riFLM jezgra je smještena u subtalampusu

Područje što leži tik rostralno od prednjeg ruba gornjih kolikula, na razini stražnje komisure (*commissura posterior*), naziva se **pretektalno polje** (*area praetectalis*). Površnji i dorzolateralni dio tog polja spaja gornje kolikule s kaudoventralnim dijelom talamusa (uglavnom područje CGL i pulvinara), dok se u središnjem i dubljem dijelu tegmentum mezencefalona izravno nastavlja u hipotalampus u subtalampus. Stoga cijelo to područje označavamo i kao

mezodiencefalički prijelaz ili mezodiencefaličko granično područje. To područje najlakše prepoznamo (na dorzalnoj strani moždanog debla) po stražnjoj komisuri, što je poprečno postavljena tik ispred gornjih kolikula, na mjestu na kojem *aqueductus mesencephali* prelazi u III. moždanu komoru. Raštrkane skupine neurona, što stražnju komisuru okružuju s prednje, ventralne i lateralne strane, nazivamo *nucleus commissurae posterioris*. Ta jezgra, te još dvije (*nucleus interstitialis Cajal* i *nucleus Darkschewitsch*) čine **sklop pridodanih (akcesornih) okulomotoričkih jezgara**, jer su pridodane uz glavnu jezgru III. moždanog živca.

Nucleus interstitialis Cajal je mala nakupina neurona smještena lateralno od rostralnog dijela FLM snopa u tegmentumu mezencefalona. Aksoni iz te jezgre dijelom kroz ventralni dio stražnje komisure prelaze na suprotnu stranu i potom ulaze u FLM snop, a dijelom izravno ulaze u FLM snop iste strane. Svi ti aksoni kroz FLM snop silaze kao *tractus interstitiospinalis*, što putem inervira većinu motoneurona suprotne jezgre III. živca, obje jezgre IV. živca i istostranu medijalnu vestibularnu jezgru, a završava u gornjem dijelu kralježnične moždine. Ta jezgra također prima aferentna vlakna iz pretektalnog polja, gornjeg kolikula, vestibularnih jezgara i kortikalnog FEF polja. Stoga ju ubrajamo u preokulomotorička središta sustava za pokrete očiju.

Darkševičeva jezgra (*nucleus Darkschewitsch*) je skupina neurona smještenih uz ventrolateralni rub središnje sive tvari srednjeg mozga (PAG), a dorzolateralno od jezgre III. živca. Funkcija te jezgre nije poznata. Međutim, jedna značajna jezgra smještena je u najkaudalnijem dijelu subtalampusu, između vlakana rostralnog kraja FLM snopa. To je **rostralna intersticijska jezgra FLM snopa (riFLM)**, što je generator okomitih sakada. Ta jezgra je

povezana s istostranom jezgrom III. živca (inervira motoneurone mišića što očnu jabučicu podižu ili spuštaju), s PPRF područjem oko jezgre abducensa, te s vestibularnim jezgrama. Ozljeđe područja riFLM jezgre uzrokuju **Parinaudov sindrom** (paraliza pogleda nagore – tablica 37-3).

Nucleus praepositus hypoglossi smještena je u produljenoj moždini tik uz FLM snop

Nucleus praepositus hypoglossi (NPH) je smještena tik rostralno od jezgre XII. moždanog živca (kao njezin rostralni produljak). Nadalje, ta je jezgra smještena uz dno IV. komore, odmah uz FLM snop. Aksoni neurona te jezgre sinaptički završavaju u svim okulomotoričkim jezgrama (na obje strane moždanog debla). Stoga se vjeruje da je ta jezgra važno integracijsko preokulomotoričko središte. Fiziološkim pokusima na mački i majmunu dokazano je da je aktivnost svih neurona NPH tijesno vezana uz položaj i pokrete očne jabučice.

Posebno gusta projekcija odlazi u suprotnu jezgru abducensa i istostranu jezgru III. živca (za motoneurone medijalnog ravnog mišića). Pored toga, eferentni aksoni NPH završavaju i na suprotnoj strani u gornjem kolikulu, pretektalnom polju i donjoj olivarnoj jezgri, te u intralaminarnim i ventrolateralnim jezgrama talamusa (u te se jezgre talamusa projiciraju i vestibularne jezgre). Aferentna vlakna za NPH dolaze iz polja FEF obje moždane polutke, intersticijske Cajalove jezgre, te riFLM jezgre. Pored toga, NPH je dvosmjerno povezana s vestibularnim jezgrama, PPRF područjem i malim mozgom.

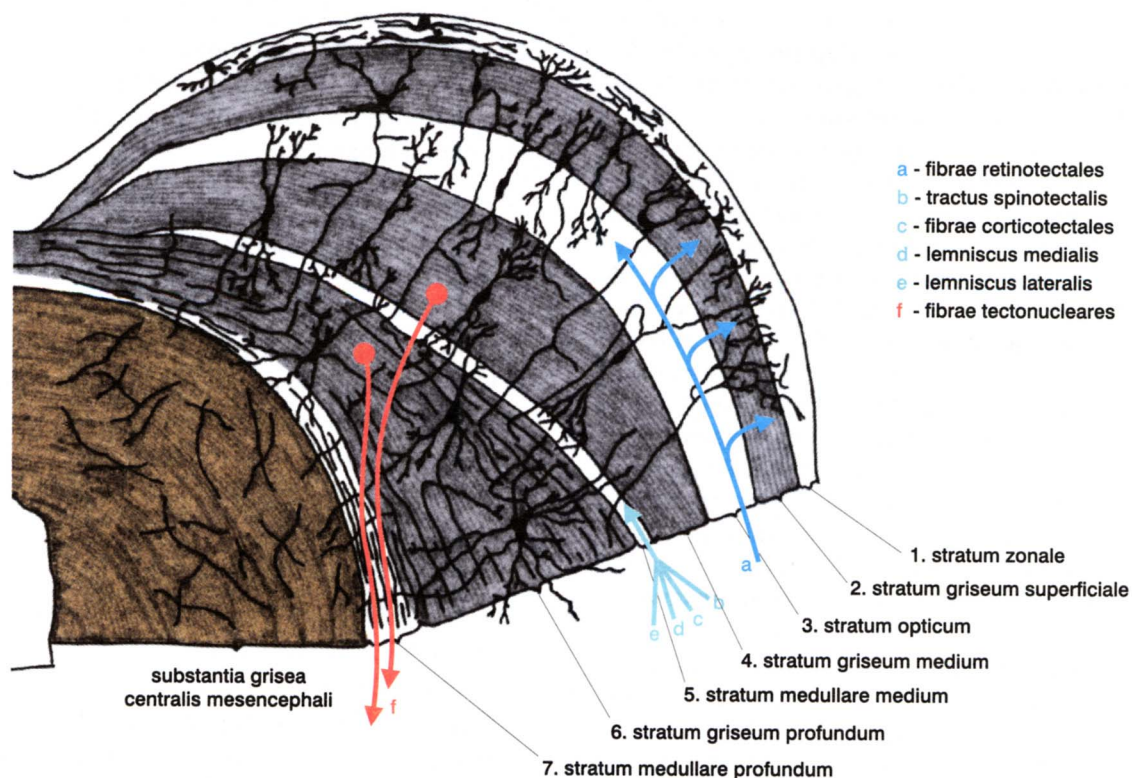
Površinski slojevi gornjih kolikula imaju vidne, a duboki slojevi motoričke funkcije

Gornji kolikul (*colliculus superior*) je složena jezgra krovne ploče srednjeg mozga (*tectum mesencephali*), sastavljena od sljedećih 7 slojeva (sl. 37-7):

1. *Stratum zonale*,
2. *Stratum griseum superficiale*,
3. *Stratum opticum*,
4. *Stratum griseum medium*,
5. *Stratum medullare medium* (= *stratum lemnisci*).
6. *Stratum griseum profundum*,
7. *Stratum medullare profundum*.

Dakle, riječ je o 4 sloja bijele tvari (slojevi 1,3,5,7) i 3 sloja sive tvari (slojevi 2,4,6) što su izmjenično poredani. Na temelju ulazno-izlaznih veza i funkcije, gornji kolikul dijelimo u **površinski dio** (slojevi 1-3) i **duboki dio** (slojevi 4-7). U površinskom dijelu završavaju retinotektalna vlakna, a odatle polaze uglavnom uzlazne projekcije gornjeg osjetnih putova: kolaterale somatosenzibilnih putova (*lemniscus medialis* i *tractus spinotectalis*) i kolaterale slušnog puta (*lemniscus lateralis*) – stoga je drugi naziv za 5. sloj *stratum lemnisci*. No, tu završavaju i kortikotektalna vlakna (*fibrae corticotectales*) što dolaze iz moždane kore (npr. polja FEF, parijetalnog polja 7). Nadalje, iz dubokog dijela polaze aksoni što oblikuju silazni tektospinalni put.

Površinski slojevi sadrže retinotopnu mapu suprotne homonimne polovice vidnog polja, a uzlazne projekcije šalju u pulvinar (*fibrae tectothalamicae* – to je dio **ekstragenikulatnog vidnog sustava**, usporednog s retinogenikulokalkarinim putem; no, dok primarni vidni put, tj. projekcija iz CGLd završi u polju 17, projekcija iz pulvinara završava u poljima 18 i 19). Napokon, površinski dio gornjeg kolikula prima moćnu projekciju iz vidnih polja



Slika 37-7. Stanična i slojevita građa gornjeg kolikula i njegove ulazno-izlazne veze. Za pojedinosti vidi tekst.

moždane kore. Stoga je očigledno da površinski dio gornjih kolikula ima vidne funkcije. Silazna tektofugalna vlakna, što polaze iz dubokog dijela gornjeg kolikula, oblikuju dva snopa aksona:

- a) veći kontralateralni *tractus tectobulbospinalis medialis* (= *fasciculus praedorsalis*),
- b) manji istostrani *tractus tectobulbaris lateralis*.

Oba snopa često se jednostavno nazivaju *tractus tectospinalis*.

Vestibulo-okularni i optokinetički refleksi održavaju oštru sliku na mrežnici tijekom okretanja glave

Vestibulo-okularni i optokinetički refleksi su i evolucijski najstariji i najjednostavniji oblik očnih pokreta, pa ćemo ih prve i razmotriti. Tijekom pokreta glave, u bilo kojem smjeru, polukružni kanalići vestibularnog organa mozgu odašilju signal o brzini rotacije glave. Na taj signal okulomotorički sustav odgovara pomicanjem očiju istom brzinom i za isti iznos, ali u suprotnom smjeru. Dakle, **vestibulo-okularni refleksi** održava oštru sliku predmeta na foveji tijekom različitih rotacija glave. Refleks djeluje gotovo neprekidno i omogućuje nam jasno viđenje okoline tijekom hodanja i čitanja novina dok se autobus ljulja i poskakuje. Antibiotik streptomycin ponekad može otrovati i uništiti vestibularne osjetne stanice s dlačicama. Jednom se liječniku to i dogodilo, pa je prije spavanja knjigu mogao čitati jedino posve nepomične (nekako imobilizirane) glave. Pa i kasnije, kad se dobrim dijelom oporavio, hodajući ulicom prijatelja bi prepoznao tek nakon što bi zastao i posve umirio glavu. Ako, dok u nešto gledate, glavu trajno okrećete u jednom smjeru, npr. vrteći se polagano u okretnoj stolici, oči će vam ubrzo doći do ruba orbite, ali se tamo neće zaglaviti. Naime, oči se polako kreću prema rubu orbite, a potom naglo poskoče natrag na početni položaj (dakle, gledat ćete nešto novo). To je nalik kretanju glave pospanog stražara: glava prvo polagano tone prema naprijed, dok brada gotovo ne dotakne prsa, a potom stražar naglo trgne glavu nazad i uspravi je. Stari Grci tu su pojavu nazivali *nystagmós*, pa je stoga i Edmond Landolt 1890. godine takve pokrete očiju nazvao *nystagmus*. **Nistagmus**, očigledno, ima **sporu fazu** (oči polagano putuju u jednom smjeru) i **brzu fazu** (oči naglo poskoče natrag u početni položaj). Taj nistagmus, izazvan okretanjem, nazivamo **rotacijski nistagmus**. Ako se na stolici vrtite u potpunom mraku, nistagmus neće trajati dugo. Naime, polukružni kanalići se adaptiraju na konstantnu rotaciju i dolazi do **navikavanja (habituacije) refleksa**, odnosno njegovog postupnog gašenja. Vremenska konstanta tog navikavanja polukružnih kanalića na ponavljano jednolično okretanje u istom smjeru iznosi 5 sekundi; štoviše, vrlo spori pokreti su ionako slab podražaj za polukružne kanaliće. Neuronski krugovi moždanog debla razdoblje navikavanja nešto produlje (vremenska konstanta od oko 25 sekundi) – no, naposljetku se refleksi ugasi, a oči se počnu pokretati, tražeći predmet zagledanja u okolini. Razmotrimo sada kako **optokinetički refleksi**, rabeći vidne informacije, nadopunjuje djelovanje vestibulo-okularnog refleksa. Rotacijski nistagmus ubrzo prestaje jedino u mraku, dok se u osvjetljenoj prostoriji nastavlja toliko dugo koliko traje okretanje. To je stoga što optokinetički sustav nadomjesti slabost navikavanja vestibularnog sustava, oslanjajući se na vidne informacije o kretanju glave. Kad se vozimo u vlaku i gledamo kroz prozor, slike nepomičnih predmeta, npr. telegrafskih stupova, putuju našom mrežnicom u smjeru suprotnom od smjera putovanja glave.

Optokinetički refleksi pomiče nam oči u smjeru suprotnom od smjera kretanja glave, pa bar neko vrijeme možemo motriti telegrafski stup (dok vlak ne odmakne predaleko). Optokinetički refleksi ima vrlo dugu latenciju (sporo se gasi), a i vrlo sporo okretanje glave je dovoljno dobar podražaj za taj refleksi. Zapravo, optokinetički sustav vidno kretanje tumači kao kretanje glave.

Oba opisana refleksa su podložna voljnom nadzoru – mogu odlučiti da piljim “u prazno” ravno pred sebe i ne obazirem se na okolne podražaje.

Glatki pokreti praćenja održavaju sliku pokretnog predmeta na mjestu najoštrijeg vida, a njima združeno upravljaju moždana kora, mali mozak i moždano deblo

Kako smo ranije opisali, optokinetički sustav stabilizira oči dok se pokreće glava. Sustav za glatke pokrete praćenja ima upravo obrnutu funkciju – taj sustav pokreće oči tako da pogledom trajno pratimo pokretni predmet opažanja. Taj sustav na neki način proračuna brzinu kretanja pokretnog predmeta opažanja i na temelju toga odgovarajuće upravlja pokretima očiju. Riječ je isključivo o voljnim pokretima, pa je za njihovu pojavu potrebna prethodna nazočnost pokretnog predmeta opažanja. Ne možete na nečiju zapovijed izvesti glatke pokrete praćenja, a da pritom nikakav stvarni predmet ne gledate – takvih pokreta nema bez svjesnog obraćanja pozornosti na nešto. Najveća brzina koju glatki pokreti praćenja mogu dosegnuti iznosi otprilike 100°/sec.

Vidne informacije o kretanju sustavu za glatke pokrete praćenja prispijevaju istim onim putem (M-putem) kojim te informacije dospijevaju u asocijacijska vidna područja moždane kore za svjesnu analizu. Riječ je o vidnim kortikalnim poljima MT i MST, što potom zapovjedne signale odašilju u dorzolateralni tegmentum mosta. Odatle neuralni signali odlaze u *flocculus* malog mozga, koji potom zapovjedi za glatke pokrete praćenja preko retikularne formacije moždanog debla prenosi na očne motoneurone. Prema tome, glatkim pokretima praćenja združeno upravljaju moždana kora, mali mozak i odgovarajuća područja moždanog debla.

Pokreti vergencije omogućuju oštro gledanje predmeta što se očima primiču ili se od njih odmiču

Kad se gledani predmet primiče očima ili se od njih odmiče, pokreti što omogućuju da taj predmet stalno jasno vidimo, nisu konjugirani pokreti nego **pokreti vergencije**. Tu se dva oka pomiču u nasuprotnim smjerovima. Pokreti vergencije su konvergencija i divergencija. Ako se zagledate u vrh vlastitog nosa ili u predmet tik ispred nosa, riječ je o **konvergenciji**, tj. primicanju i križanju dvije vidne osi (smjerova zagledanja lijevog i desnog oka) negdje “ispred oka”. Kad se potom zagledate u daljinu, vidne se osi razmiču i opet postaju usporedne – riječ je o **divergenciji**, a kad bi ona zbog nečega bila pretjerana i dovela do križanja vidnih osi “iza oka”, bila bi riječ o **razrokosti**. Razliku položaja slike gledanog predmeta u dvije mrežnice nazivamo **retinalni disparitet** (mrežnični nesklad). Dok retinalni dispariteti od svega nekoliko desetinki lučnih sekundi već mogu biti dovoljan podražaj za stereoskopski vid (percepciju dubine i perspektive), tek retinalni dispariteti od nekoliko lučnih minuta mogu izazvati pokrete vergencije. Nadalje, pokreti vergencije javljaju se neovisno od

nazočnosti stereoskopskog vida. Pokreti vergencije tijesno su povezani s procesom akomodacije leće – oni mogu potaknuti akomodaciju čak i kad je slika predmeta na mrežnici već oštra.

Pri zagledanju predmeta što su nam pred nosom, potrebna je istodobna addukcija oba oka (tonus medijalnih ravnih mišića mora se pojačati, a tonus lateralnih ravnih mišića mora se smanjiti). Obrnuto, pri zagledanju u daljinu potrebna je istodobna abdukcija oba oka (tonus lateralnih ravnih mišića se povećava, a tonus medijalnih ravnih mišića se smanjuje). Pokrete vergencije, kao i akomodaciju leće, nadziru neuroni smješteni u tegmentumu mezencefalona u blizini jezgre III. moždanog živca.

Sakade usmjeravaju pogled na zanimljivi predmet

Ako nešto pažljivo motrimo, npr. skakavca ili žabu, a to se odjednom pomakne na neko novo mjesto, oči nam ostaju u prethodnom položaju još oko 200 msec, a potom hitro skoče na pomaknuti objekt motrenja i tako njegovu sliku vrate na foveju centralis. Taj vrlo brzi i skokoviti pokret očiju nazivamo **sakada** (= skokoviti pokret očiju). Sakade su vrlo stereotipne, a nalikuju brzom fazi vestibularnog nistagmusa. Dok glatkih pokreta praćenja nema bez stvarnog vidnog podražaja, sakade možemo vrlo točno usmjeriti (i voljno i refleksno) prema izvoru iznenadnog zvuka ili dodira, prema upamćenom mjestu na kojem je donedavno bila čokolada, ili u bilo kojem smjeru ako nam tako zapovijedi netko koga je dobro poslušati (“gledaj me u oči dok razgovaramo”).

Nadalje, tijekom glatkih pokreta praćenja brzina kretanja očne jabučice određena je brzinom kretanja gledanog predmeta. No, brzina sakada određena je udaljenošću predmeta od foveje – voljom možemo promijeniti i smjer i amplitudu sakada, ali ne i njezinu brzinu (brzinu sakada mogu usporiti jedino zamor, lijekovi ili neke bolesti). Sakade su toliko hitri pokreti da se dovrše u djeliću sekunde (brzina im može dosegnuti i 900°/sec!). Štoviše, to su u biti **balistički pokreti** (povratne informacije u mozak pristižu presporo da bi se rabile za ispravljanje sakade tijekom samog izvođenja) – sakada se u mozgu programira unaprijed, a ako nije bila posve točna, ispravni smjer pogleda dosegne se s još nekoliko naknadnih, malih sakada. *M. rectus medialis* i *m. rectus lateralis* djeluju kao antagonistički par za pokretanje očnih jabučica u vodoravnoj ravnini. Pritom medijalni ravni mišić primiče oko (*adductio* – pogled prema nosu), a lateralni ravni mišić odmiče oko (*abductio* – pogled prema sljepoočnici, tj. pogled u stranu). No, ostala četiri mišića (zbog smještaja svojih hvatišta) osim primarnog imaju i sekundarna i tercijarna djelovanja (što ovisi o trenutnom položaju očne jabučice).

1) Djelovanje gornjeg i donjeg ravnog mišića:

- primarno djelovanje ta dva mišića je podizanje (*elevatio*) ili spužtanje (*depressio*) očne jabučice, tj. pogleda;
- kad je oko abducirano, gornji ravni mišić djeluje jedino kao podizač, a donji ravni mišić djeluje jedino kao spuštač očne jabučice;
- kad je oko aducirano (primaknuto nosu), glavni učinci gornjeg ravnog mišića postaju adukcija i intorzija, a glavni učinci donjeg ravnog mišića postaju adukcija i ekstorzija.

2) Djelovanje gornjeg i donjeg kosog mišića:

- primarno djelovanje gornjeg i donjeg kosog mišića je spužtanje ili podizanje oka kad je oko aducirano (primaknuto nosu);
- kad lateralni ravni mišić abducira oko (prema sljepoočnici), glavni učinci donjeg kosog mišića postaju abdukcija i ekstorzija;
- kad je oko abducirano, glavni učinci gornjeg kosog mišića postaju abdukcija i intorzija.

N.B.: Kad je oko aducirano (primaknuto nosu), smanji se sposobnost gornjeg i donjeg ravnog mišića da očnu jabučicu podižu ili spuštaju – no, u tom položaju se nadoknadno povećava sposobnost gornjeg i donjeg kosog mišića da podižu ili spuštaju očnu jabučicu.

Dodatni okvir 37-1: Znakovi ozljeda III., IV. i VI. živca.

Znakovi ozljede III. moždanog živca:

- Oko je okrenuto prema lateralno i nadolje, jer se ništa ne suprotstavlja toničkom djelovanju lateralnog ravnog i gornjeg kosog mišića. Bolesnik ima dvoslike (*diplopia*), a kad pogled pokuša usmjeriti medijalno (*adductio*) i nadolje (*depressio*), oko se uvrne prema unutra (*intorsio*), jer se ništa ne suprotstavlja djelovanju gornjeg kosog mišića – oko ne dospjeje u položaj adukcije.
- Zjenica je proširena i ne suzi se nakon osvijetljavanja niti tijekom akomodacije.
- Gornja vjeđa je spužtena (*ptosis*).
- Nema akomodacije leže (paraliza zrakastog mišića).

Znakovi ozljede IV. moždanog živca:

Oko je podignuto (*elevatio*) i uvrnuto prema van (*extorsio*), jer se ništa ne suprotstavlja toničkom djelovanju donjeg kosog mišića. Bolesnik ima dvoslike (*diplopia*) što se pogoršavaju kad pokuša pogledati nadolje dok mu je oko u položaju adukcije.

Znakovi ozljede VI. moždanog živca:

Oko ostaje u položaju adukcije, jer se ništa ne suprotstavlja toničkom djelovanju medijalnog ravnog mišića. Bolesnik ima dvoslike, što su najizraženije kad pokuša pogledati u stranu (abdukcija).