

Priručnik za neuroanatomske vježbe

Dorian Dulčić, ak. god. 2023./2024.

Sadržaj

Poglavlje 1 (vježba VA2).....	3
Slike spomenute u poglavlju 1/VA2	8
Poglavlje 2 (vježba VA7)	14
Slike spomenute u poglavlju 2/VA7	23
Poglavlje 3 (vježba VA8)	43
Slike spomenute u poglavlju 3/VA8	51
Poglavlje 4 (vježba VA9)	72
Slike spomenute u poglavlju 4/VA9	85

Link za citiranu literaturu



Link za izvorne handoute



Predgovor i smjernice za učenje

Temelji neuroznanosti kao pretklinički predmet na medicinskom fakultetu i sama neuroznanost kao znanstvena disciplina prožete su interdisciplinarnim pristupom i integriranjem elemenata raznih bazičnih znanosti u jednu cjelinu koja opisuje ustroj i funkciju živčanog sustava. Opisano svojstvo discipline neuroznanosti zaslužno je za činjenicu da predmet Temelji neuroznanosti u sebi obuhvaća razne aspekte predmeta s kojima smo se kao studenti dosad susreli i s onima koji tek slijede, od anatomije, preko fiziologije, do patologije i patofiziologije poremećaja živčanog sustava. Ta činjenica čini Temelje neuroznanosti jedinstvenim predmetom kroz cijeli period pretklinike, pružajući jedinstveno iskustvo i izazove koje ni jedan drugi predmet ovog akademskog perioda ne replicira, upravo zbog funkcionalne integriranosti raznih medicinskih i znanstvenih disciplina. Sve navedeno daje ovom predmetu mogućnost da pruži prvi stvarni uvid u sklapanje pretkliničkih znanja u jednu funkcionalnu i smislenu kliničku sliku, no put do ostvarivanja toga nerijetko zna biti zbunjujuć i konceptualno izazovan. Sam predmet je koncipiran tako da se službena literatura i kurikulum održavanja seminara, vježbi i predavanja međusobno prate, tako što se prvotno pokriju osnovni neuroanatomski koncepti kroz vježbe u prosekturi, paralelno s osnovnim elektrofiziološkim konceptima u vidu funkcioniranja neurona na staničnoj razini. Ti se koncepti zatim sklapaju u složenu sliku funkcionalne neuronske mreže koja je zaslužna za funkcionalnost središnjeg živčanog sustava. Tek nakon otkrivanja neuroanatomije i usustavljanja uvodnih fizioloških koncepata na staničnoj razini, prelazi se na seminare koji pokrivaju funkcije prijenosa različitih osjetnih modaliteta, motoričkih puteva i integracijskih središta te središta više kognicije i emocija. Službena literatura za ovaj predmet je udžbenik „Temelji neuroznanosti“ izdan 1997. godine, čiji su autori profesor Miloš Judaš i profesor Ivica Kostović, koji su podredili život otkrivanju tajni živčanog sustava i stavljanju HIIM-a i Republike Hrvatske na svjetsku kartu znanosti. „Temelji neuroznanosti“ kao udžbenik jedan je složen, integriran i, za novopečenog studenta druge godine koji nije upoznat s temom određenog poglavlja, zahtjevan za čitanje i realiziranje njegovog punog potencijala. Za ostvarivanje tog potencijala znanja sadržanog u njemu, lakše je prvo se uhodati i stupnjevano doći do sposobnosti lakog baratanja s takvim opsežnim znanstvenim stilom pisanja. Upravo je s tom misli napisan ovaj priručnik, koji služi kao odskočna daska i svojevrsni kostur koji pokriva sve teme relevantne za turnus predmeta Temelja neuroznanosti napisane u jednom lakšem, više laičkom stilu na kojeg nadograđujete podatke iz povezanih izvora za učenje. Orijentir za pisanje ovog priručnika tematske su cjeline koje obrađujete na neuroanatomskim vježbama u prosekturi HIIM-a (za vrijeme pisanja predgovora i priručnika to su vježbe VA2, VA7, VA8 i VA9) i preko struktura opisanih kroz te vježbe pokrivaju se njihove funkcionalne i razvojne podloge koje povezuju sve nabrojano u jednu smislenu cjelinu koja se lakše pamti. Primarni cilj je da ovaj priručnik posluži za spremanje neuroanatomskih vježbi i kratki usmeni ispit koji slijedi nakon svakog termina u prosekturi, no ona važnija uloga sadržana je u tome što omogućava pregledno i smislenu povezivanje opisanih struktura s njihovom funkcionalnošću u djelovanju centralnog živčanog sustava. Prvotno se ovaj priručnik nalazio u formatu svojevrsnih handouta koji su bili objavljeni i uručeni studentima za potrebe demonstracijskih vježbi, i ti isti handouti bili su prožeti referencama na različite relevantne izvore za učenje koji služe kao idući korak potreban za istinsko razumijevanje štiva službene literature. Ti izvori za učenje su

sljedeći: *Bilješke s predavanja, „stara“ skripta i roza skripta. Bilješke s predavanja* zapravo su natuknice iz udžbenika „Temelji neuroznanosti“, koje je student/ica medicine pod pseudonimom Pozitron sad već davne 2007. napisao/la tako što je prateći svako predavanje, vježbu i seminar sastavio/la svaki spomenuti podatak za vrijeme svog turnusa, stvarajući time savršen prijelazni tekst za razumijevanje službene literature. „Stara“ i roza skripta kratke su, pregledne skripte koje su odlični tekstovi za učenje raznih dijelova neuroznanosti, primarno izlistanog ustroja skupina različitih neurotransmiterskih sustava i malog mozga. Postoji i odličan vizualni izvor za učenje u vidu Neurology playliste Ninja Nerda, koja pokriva gotovo sva područja neuroznanosti od važnosti za drugu godinu kurikulumu medicinskog fakulteta. Link za *Bilješke s predavanja* i „staru“ skriptu nalazi se na Google Drive folderu studentske udruge MEFZG-a i sadržan je u naznačenom QR kodu u nastavku, dok se Neurology playlista Ninja Nerd-a nalazi na YouTubeu. Važno je naglasiti da je ovaj priručnik rađen na temelju objedinjenih iskustava i različitih pitanja koja su se našla na nekom obliku ispita, bilo pismenom, usmenom ili praktičnom dijelu u prosekturi. Svaki boldani izraz na koji naiđete s razlogom je tu i s razlogom je stavljen naglasak baš na isti, jer je od ključne važnosti za neki aspekt ispita. Ishodi učenja za pismeni i usmeni dio ispita drugačiji su u odnosu na praktični gdje voditelj vježbe ispituje strukture relevantne na preparatima. Na neuroanatomskim vježbama (praktičnom dijelu) očekuje se detaljno poznavanje anatomije i elementarno poznavanje funkcije, dok se za pismenog i usmenog ispita neki detaljni topografski biljezi ne javljaju, no ovdje je nužno jako kvalitetno poznavati funkciju i razvojnu podlogu struktura obrađenih na vježbama. Strukture od interesa za praktični dio predmeta su u tekstualnim dijelovima poglavlja podcrtane i kod presjeka te anatomskih modela naglašene u opisu priloženih slika.

Ukoliko redovito preskačete predgovore, važno je rekapitulirati sljedeće: nemojte podcijeniti službenu literaturu i upoznajte se adekvatno s temom i smislom teme poglavlja kojeg ćete obrađivati, pročitajte prvo priručnik u cijelosti, shvatite podlogu teme i zatim proučite udžbenik u kombinaciji s „*Bilješkama s predavanja*“, kako biste optimizirali učenje i dugoročno zapamtili relevantne teme ovog predmeta. U priručniku su ciljano iscrpno, ali na razumljiv način, pokriveno teme koje studentima povodom obrade službene literature zadaju poteškoće (mali mozak i funkcionalna anatomija, spinalni šok i manifestacije rigidnosti, opioidni sustav, limbički sustav i središnji limbički kontinuum, ustroj i funkcija primarne i sekundarne vidne kore...) i svi naglašeni pojmovi redovna su pitanja na nekom vidu ispita. Podcrtane su one strukture koje morate znati prepoznati ili imenovati na neuroanatomskim vježbama.

Posebno bih se zahvalio kolegici Luciji Dumančić na iscrpnom lektoriranju, strpljenju s kaotičnim rasporedom pisanja i poticaju te finoj klopi koja mi je dala podlogu da priručnik završim u razumno vrijeme, i kolegi Franu Dumančiću na uvodu u stilsku obradu samostalnog štiva, znanstvenoj recenziji teksta priručnika i inspiraciji za bezuvjetni angažman i dizanje standarda. Također se zahvaljujem dr. sc. Dinku Smiloviću i Emi Bokulić, dr. med. na pruženoj prilici za sudjelovanje u demonstracijskim vježbama, ukazanom strpljenju i odlično odrađenom poslu kad sam i sam bio student druge godine, te cijeloj generaciji demonstratora na predmetu Temelji neuroznanosti u akademskoj godini 2023./2024., koji su mi ovo iskustvo obilježili ugodnom, kolegijalnom i uzbudljivom atmosferom.

Poglavlje 1 (vježba VA2)

Podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore

Embriologija središnjeg živčanog sustava

Cjelokupni razvoj živčanog sustava može se podijeliti na **tri faze: neurulaciju, vezikulaciju i postvezikulacijski razvoj.** Razvoj centralnog živčanog sustava počinje u stadiju troslojnog zametnog štita u 3. tjednu fetalnoga razvoja i to procesom neurulacije.

Neurulacija

Tvorba zvana **notokord** i smještena u drugom, odnosno mezodermalnom sloju stadija troslojnog zametnog štita, lučenjem signalnih molekula **inducira transformaciju sredine ektodermalnog sloja u neuroektoderm** iz kojeg će se razviti cijeli budući CNS. Cijeli CNS povlači ektodermalno podrijetlo, uz **iznimku određene populacije mikroglije** koja u CNS dolazi **urastanjem krvnih žila** (vidi „Bilješke s predavanja“, poglavlje VA1, stranica 49), što nam govori da je **mezodermalnog** podrijetla. Prilikom stvaranja neuroektoderma i neuralne ploče nastane i pruga neuroektoderma te se na njezinim **lateralnim rubovima** počinju stvarati **zadebljanja** koja se nazivaju **neuralni grebeni (neural folds)**. Neuralni grebeni gibaju se jedan prema drugom (odnosno prema medijano) dok se ne spoje, tada zatvaraju neuralnu cijev koja ima otvoren gornji i donji kraj (kraniokaudalno) - **neuroporus anterior et neuroporus posterior**. Ovi neuroporusi zatvaraju se u različito doba, prednji prije u odnosu na stražnji (neuroporus **anterior zatvoren je s 25. danom** fetalnog razvoja, a neuroporus **posterior s 27. danom** fetalnog razvoja). Nezatvaranje neuroporusa dovodi do različitih patologija (nezatvaranje prednjeg - **anencefalija**, nezatvaranje stražnjeg - **spina bifida occulta/cystica**), protumjera za ovo je konzumiranje **folne kiseline (vitamin B9)** prije i tijekom trudnoće. **Zatvaranjem stražnjeg neuroporusa završava stadij neurulacije i nastupa stadij vezikulacije.**

Vezikulacija

U doslovnom prijevodu **formiranje mjehurića** iz novostvorene neuralne cijevi. Prvo nastaju **primarni** mjehurići koji daju osnovu za **sekundarne** mjehuriće iz kojih će se razviti konačni oblici zreloga CNS-a. **Primarni mjehurići su: prosencephalon, mesencephalon i rhombencephalon.** Prosencephalon i rhombencephalon nastavljaju **diferencijaciju u sekundarne** mjehuriće, dok mesencephalon već tu završava morfološku podjelu. Sekundarni mjehurići nastali iz **prosencephalona su telencephalon i diencephalon.** **Telencephalon** ima svoj **parni dio** (vidi slide 7 prezentacije profesorice Bokulić za ovu temu) koji tvori moždane polutke, te jedan dio između tih parnih mjehurića koji se naziva **telencephalon impar**. Iz diencephalona nastaje siva i bijela tvar velikog mozga, odnosno moždanih polutki, **striatum (objedinjujući naziv za ncl. caudatus i putamen), amigdala, klaustrum i mediobazalni telencefalon.** Upravo mediobazalni telencephalon potječe iz telencephalona impara. Za nakupine sive tvari smještene u dubini bijele tvari (odnosno bazalne ganglije: striatum, amigdala, klaustrum) postoji posebna neuroanatomska vježba, dok za više o mediobazalnom telencefalonu vidi Bilješke s predavanja poglavlje P11, stranica 91). Iz **diencephalona** nastaje **međumozak** (diencephalon i u zreлом mozgu ostaje sinonim za međumozak) koji se sastoji od **epithalamusa, thalamusa, hypothalamusa, subthalamusa i metathalamusa.** Kao prethodno rečeno u početku paragrafa, **mesencephalon** ostaje isti i u zreлом mozgu. U njegovoj razini nalaze se **lamina quadrigemina** (gornji i donji kolikuli), **ncl. ruber, substantia nigra, crura cerebri** (o navedenim više u

priladnim cjelinama: za gornje kolikule prouči vidni put, za donje kolikule slušni put, za ncl. ruber rubrospinalni i rubroolivarni put koji su vezani uz silazne puteve moždanog debla i mali mozak, za substantiu nigru vidi bazalne ganglije i izravni/neizravni put). **Sekundarni mjehurići** nastali iz rhombencephalona su **metencephalon i myelencephalon.** Iz metencephalona razvijaju se mali mozak (cerebellum) i pons, dok se iz myelencephalona razvija produljena moždina (medulla oblongata). Valja napomenuti da se u navedenim sekundarnim mjehurićima uz sivu i bijelu tvar oblikuje i **priladni dio sustava komora** koje se nalaze unutar samoga mozga. S obzirom na navedeno istaknuta je **sljedeća podjela:** telencephalon - lateralne moždane komore, diencephalon - III. moždana komora, mesencephalon - aqueductus mesencephali, metencephalon - IV. moždana komora. Nakon vezikulacije slijedi oblikovanje moždane kore putem **diferencijacije slojeva neuralne cijevi** i formiranja **proliferacijskih jedinica** vezanih za **radijalne glijalne stanice** - vidi „staru“ skriptu (130 stranica), poglavlje 3 ili „rozu“ skriptu (istoimeno poglavlje).

Razlika u opisivanju smjera u moždanom deblu i prosencephalonu

Prije bavljenja sa samom neuroanatomijom valjalo bi naglasiti različitosti u opisivanju smjera između struktura prosencephalona i moždanog debla. Najjednostavniji prikaz koncepta je sljedeći: poznavajući kako se imenuju odnosi struktura u anatomskom položaju tijela, vrijedi da **moždano deblo „stoji“ uspravno, dok telencephalon i diencephalon „leže“ na trbuhu** u lubanjskoj šupljini. Što to znači? Zamislite da ste u anatomskom položaju bilo stojeći bilo ležeći na trbuhu: u moždanom deblu koje stoji uspravno **ventralno** je **anteriorno (dorzalno je posteriorno), superiorno je kranijalno/rostralno (inferiorno je kaudalno)**, dok je u cerebrumu (velikom mozgu) koji je u odnosu na moždano deblo i moždinu previjen prema naprijed te „leži na trbuhu“ **ventralno** zapravo **inferiorno (dorzalno je superiorno), a kranijalno/rostralno je zapravo anteriorno (kaudalno je posteriorno).** Zapamtite da anteriorno/posteriorno, superiorno/inferiorno i medijalno/lateralno ne podliježu ovoj transformaciji translacije koja se dogodi prilikom opisivanja različitih organa CNS-a, već se ovo odnosi samo na izraze **ventralno/dorzalno, rostralno (kranijalno)/kaudalno!** Što se tiče presjeka kroz ravnine, prisjetite se da **postoji čeonni (frontalni), poprečni (transverzalni) i sagitalni presjek.**

Podjela mozga na 5 anatomskih režnjeva i 1 funkcionalni režanj te međusobne granice

- 1. Frontalni (čeonni) - sulcus centralis** (od parijetalnog), **fissura lateralis sylvii** (od sljepoočnog).
- 2. Parijetalni (tjemeni) - sulcus centralis** (od frontalnog), **sulcus parietooccipitalis** (od okcipitalnog), **fissura lateralis sylvii** (od sljepoočnog).
- 3. Temporalni (sljepoočni) - fissura lateralis Sylvii** (od parijetalnog i frontalnog).
- 4. Okcipitalni (zatiljni) - sulcus parietooccipitalis** (od parijetalnog), prema temporalnom razgraničenju neoštro definirano.
- 5. Inzula** - invaginacija kore velikog mozga unutar fissurae lateralis Sylvii blizu sjecišta rubova parijetalnog, frontalnog i

temporalnog režnja; inzula je pokrivena površinskom korom prethodno navedenih režnjeva, ti se dijelovi kore nazivaju operculumi i ima ih 3: **operculum frontale, operculum frontoparietale, operculum temporale.**

6. Lobus limbicus – funkcionalni režanj cerebruma koji se sastoji od gyrusa položenih **oko corpora callosa**; tvore ga **area subcallosa, gyrus cinguli, isthmus gyri cinguli, gyrus parahippocampalis** – ključna sastavnica **Papezovog kruga** (vidi handout VA9), služi kao komunikacijski put nižih limbičkih struktura i viših kortikalnih središta.

Za one koji žele znati više

Osjetne informacije (input) stižu u primarna osjetna područja kao najosnovniji podatak koji se kasnije posebnim rutama odašilje u unimodalna asocijacijska područja koja mu daju subjektivnu interpretaciju. Kasnije ta unimodalna asocijacijska područja (najčešće sekundarne osjetne kore) odašilju podatke u polimodalna asocijacijska područja kore koja zatim integriraju različite oblike osjeta u smislenu sliku okoliša. Što uopće znači unimodalno i polimodalno? **Unimodalno** - područje prima osjet **samo jednog tipa, odnosno modaliteta** (vid, sluh, somatosenzorika...), **polimodalno** – područje prima osjet **nekoliko ili više tipova osjeta/modaliteta. Dakle tok podataka je: osjetna informacija > primarno osjetno polje > sekundarno osjetno/unimodalno asocijacijsko polje > polimodalno asocijacijsko polje.** Prethodno navedeno posebno se odnosi na vidni put i integraciju vidnih podražaja u smislenu subjektivnu sliku, za što su nam zaslužni idući putevi: *what?* (prema temporalno) i *where?* (prema parijetalno), koji potječu iz sekundarnog vidnog korteksa (unimodalni asocijacijski vidni) i idu prema svojim integracijskim središtima. Za *where?* put to ciljno integracijsko središte nalazi se u **lobulusu parietalis inferioru (u parijetalnom režnju, BA7), dok what? put terminira prema temporalno u inferotemporalnom korteksu, BA 20 i 21** (primjerice za **identifikaciju lica** ovi podaci iz primarne i zatim sekundarne vidne kore putuju u inferotemporalni korteks gdje se od njih tvori smislen i prepoznatljiv oblik lica). Više o ovome u službenoj literaturi i na pripadnim seminarima, no bitno je odmah shvatiti ovaj **koncept primarnog, unimodalnog i polimodalnog asocijacijskog područja zbog jednostavnosti savladavanja gradiva u budućnosti. Za sve o ovome konceptu na najkoncizniji način, vidi blog profesora Šimića (<http://dementia.hiim.hr/ustroj.htm>).**

Likvorni sustav mozga

Sastoji se od **4 komore i 7 otvora/kanala**: parnih **lateralnih komora, III. i IV. neparne komore** te parnih **foramina interventricularia Monroi** (spona po jedne lateralne s trećom komorom), **aqueductusa mesencephali Sylvii** (spona III. i IV. komore), **aperturae laterales Lusckae s aperturom medianom Magendi** (spona IV. Komore i cerebralnog subarahnoidnog prostora) te suženja 4. komore koje se naziva **obex** (prema canalisu centralisu medullae spinalis). Važno je napomenuti u koje se točno cisterne dreniraju 2 lateralna Luschkina otvora i medijani Magendijev otvor. **Magendijev otvor** otvara se iz 4. komore u **cisternu magnu**, dok se **Luschkini otvori** otvaraju iz 4. komore u pripadnu **cisternu pontis (cisterna cerebellomedullaris lateralis)**, koja se nalazi iznad **cerebellopontinog spojišta.**

Što je uopće likvor (cerebrospinalna tekućina – CSF) i kako nastaje?

Likvor nastaje aktivnim transportom iona krvne plazme koja se našla u koroidnom pleksusu (**plexus choroideus**). Ovaj proces transformira plazmu u likvor po sastavu, i po tome se likvor od plazme razlikuje u sljedećim stavkama: **ima manju količinu određenih tvari** (glukoza, proteini, klor, kalij, fosfati) i **smanjen pH. Osmolalnost plazme i likvora unatoč ovim promjenama ostaje ista!** (Zanimljivost – likvor se zapravo **ne proizvodi u cijelosti iz koroidnog pleksusa**, već samo 70% ukupne količine. Ostalih 30% proizvode **ependimske stanice** koje oblažu unutrašnjost ventrikularnog sustava mozga i to je upravo otkrio **bivši dekan Medicinskog fakulteta u Zagrebu, profesor Klarica!**). Ova precizna regulacija likvora omogućena je **krvno-moždanom barijerom** i njenom izrazitom **nepropusnosti** (javlja se zbog toga što su rubovi endotela moždanih kapilara čvrsto spojeni i one nisu fenestrirane, dok taj isti endotel posjeduje jak metabolički aparat).

Nepropusnost krvno-moždane barijere može biti i prepreka u regulaciji homeostaze

Mozak izlučivanjem određenih hormona ili odašiljanjem salvi impulsa regulira osmolarnost te homeostazu tekućina. On može detektirati određene promjene u izvanstaničnoj tekućini tijela i krvi uz pomoć posebnih područja gdje je moždano tkivo izravno izloženo izvanstaničnoj tekućini bez posredstva krvno-moždane barijere, i uz pomoć tih informacija može pravilno odreagirati! U te zone ubrajaju se **cirkumventrikularni organi** (služe za regulaciju osmolarnosti i krvnog tlaka). Za apsolutno sve o cirkumventrikularnim organima, vidi Bilješke s predavanja, poglavlje P9, stranica 46.

Kako likvor teče kroz navedeni sustav i kako ga uklanjamo?

Likvor izvire iz odabranog koroidnog spleta (plexus choroideus) kojeg je moguće pronaći u bilo kojoj od komora. **Najrazvijeniji je onaj u lateralnim komorama** i od tamo likvor putuje navedenim tokom: **lateralna komora > foramen interventriculare Monroi > III. komora > aqueductus mesencephali Sylvii > IV. komora.** U IV. komori likvor može teći bilo u **subarahnoidalni moždani prostor (apertura mediana Magendi drenira se u cisternu magnu, aperturae laterales Lushkae u cisternae pontis, vidi gore), bilo u canalis spinalis (putem obexa, suženja IV. komore).** Likvor povodom dospijevanja u subarahnoidalni prostor teče oko CNS-a i uklanja se putem **arahnoidalnih resica** koje probijaju duru, a iz njih se drenira u **venske sinuse durae mater.** Ova pojava drenaže u sinus dure te sam smjer toka likvora omogućeni su **gradijentom tlaka** koji je usmjeren **iz kapilara u likvorski prostor** te gradijentom tlaka usmjerenim **iz likvorskog prostora u sinus durae mater.** Pošto su **subarahnoidalni moždani prostor** i subarahnoidalni **moždinski prostor** (medullae spinalis) u međusobnom **kontinuitetu, lumbalnom punkcijom (ispod razine L2/L3 – ispod same kralježnične moždine koja terminira u razini L1)** je moguće uzorkovati likvor koji ujedno okružuje i cerebrum, te provesti različite dijagnostičke testove!

Topografska omeđenja komora ventrikulskog sustava mozga

Za sva potencijalna omeđenja komora koja bi mogla biti od interesa kod spremanja za ispit, vidi Bilješke s predavanja, poglavlje VA4, stranica 61.

Moždane/moždinske ovojnice

Vezivne ovojnice koje oblažu CNS: cerebrum oblažu **pia mater encephali, arachnoidea encephali i dura mater**

encephali, medullu spinalis oblažu iste ovojnice, ali je u pitanju pridjev **spinalis**. Pia mater i arachnoidea zajedno se nazivaju **leptomenix** (slično podrijetlo i građa, međusobno povezane **vezivnim mostićima** zbog kojih se arachnoidea upravo zove **paučinasta ovojnica**). Dura mater naziva se i **pachymenixom**, a njezine su uloge **mehanička zaštita te pregrađivanje odjeljaka kranijске šupljine, kao i dijelova CNS-a**. Dura mater prirasla je uz okolne kosti, ali je na nekim dijelovima **epiduralnim prostorom** odvojena od istih. Važan klinički detalj spomenut već tijekom kolegija anatomije je da **epiduralno i subarahnoidalno krvarenje** nastaju povodom **povrede arterije (arterijska krv)**, dok **subduralno krvarenje** nastaje povodom **povrede venskog sinusa (venska krv)**. Dura mater tvore **2 lista – periostalni i meningealni**. Duž meningealnog lista pojavljuju se **duplikature durae mater** koje sadrže različite strukture. Tih podvostručenja ima **5** i ona su: **moždani srp/falx cerebri** (sadrži **sinus sagittalis superior** i vrši pritisak tijekom gornje hernijacije mozga – prouči online), **srp malog mozga/falx cerebelli**, **tentorium cerebelli** (prekriva **stražnju lubanjsku jamu** i dijeli ju na supratentorijalni i infratentorijalni dio koji sadrži mali mozak), **diaphragma sellae** (prekriva **tursko sedlo** koje sadrži **hipofizu i sinus cavernosus**), **Meckelova/trigeminalna šupljina** (sadrži **ganglion semilunare Gasseri**). Krvnu opskrbu dura mater dobiva iz **a. meningae anterior** (ogranak arteriae ethmoidalis anterior), **a. meningae medialis** (ogranak a. maxillaris) i **a. meningae posterior** (ogranak a. pharyngea ascendens). **Osjetnu opskrbu** dobiva ograncima **trigeminusa, vagusa i cervikalnih živaca**, ovisno o položaju. **Prema kaudalno**, u spinalnom kanalu dura mater spinalis završava kao lumbalna duralna vreća ispunjena likvorom – **cisterna lumbalis (lumbalna punkcija, vidi prethodnu stranicu!)**. U ovom poglavlju fokus je na duri mater i njenim **neuroanatomskim obilježjima**, a za sve o ostalim vezivnim ovojnicama CNS-a, proučite Bilješke s predavanja, poglavlje P9, stranica 37.

Krvožilna opskrba mozga

Arterijska opskrba cerebruma stiže iz **2 različita izvora: aa. vertebrales/a. basilaris i aa. carotis internae**. Arterijska opskrba dijeli se na **sustav za prehranu cerebruma** (potječe od **Willisovog kruga**) i na **sustav za prehranu malog mozga i moždanog debla** (takozvani **vertebralno-bazilarni sustav**).

Što čini Willisov krug, a što vertebralno-bazilarni sustav?

Willisov krug zapravo je arterijski prsten smješten **na bazi mozga**, koji opasa **mamilarna tijela hipotalamusa i infundibulum**. Potječe iz **obje aa. carotis internae, obje aa. cerebri anteriores** (svaka izvire iz ipsilateralne a. carotis interne) i **aa. cerebri posteriores** (obje izlaze iz a. basilaris), i ove arterije spojene su **komunikacijskim arterijama: aa. communicantes posteriores** (parne, svaka spaja a. cerebri posterior s ipsilateralnom a. carotis internom) i **a. communicans anterior** (neparna, spaja kontralateralne aa. cerebrae anteriores); za referencu vidi prezentaciju profesorice Bokulić na današnju temu, slide 28. A. cerebri media nije dio Willisovog kruga! **Vertebralno-bazilarni sustav** prehranjuje cerebellum (mali mozak) i moždano deblo (uz iznimku **crura cerebri** koje prehranjuje **Willisov krug**). Tvore ga **aa. vertebrales** (dospjele uzlazno kroz **foramina transversaria** cervikalnih kralježaka i zatim kroz **foramina magnum** u kranijšku šupljinu) koje na razini **kaudalnog ponsa** idu ususret jedna drugoj,

medijano se spajaju i time tvore **a. basilaris** (klinički važno obilježje bazilarne arterije je pojava **iznenadne tromboze**, odnosno pojave ugruška **na njenom izvoristu**; vodi do masivnog oštećenja mosta i simptoma glavobolje, povraćanja, duboke kome, gubitka tonusa, nereaktivnih zjenica te smrti).

Izdvojene arterije opskrbnih arterijskih sustava mozga

Iz Willisovog kruga **a. cerebri anterior** (parna, izvire iz ipsilateralne **a. carotis interne** i putuje **fissurom longitudinalis cerebri** zavijajući anteromedijalno preko koljena corpusa callosuma; opskrbljuje **medijalni dio frontalnog reznja, odnosno gyrus frontalis superior**, i podležeci **gyrus cinguli** sve do stražnje trećine precuneusa, strukture u stražnjem parijetalnom reznju), **a. cerebri media** (parni terminalni ogranak **a. carotis interne**, putuje **fissurom lateralis Sylvii**; opskrbljuje **lateralne dijelove moždane kore**, sve od gyrus frontalis medius/inferior, gornji i srednji temporalni gyrus, lateralne dijelove gyrus precentralis i postcentralis, lobulus parietalis inferior, gyrus supramarginalis te gyrus angularis), **a. cerebri posterior** (parni terminalni ogranak bazilarne arterije, opskrbljuje **gyrus temporalis inferior, okcipitalni režanj i diencephalon, poglavito thalamus i pulvinar** – infarkt ove arterije vodi do **talamičkog sindroma**; istraži online). Iz vertebralno-bazilarnog sustava značajne su **a. cerebellaris inferior anterior** (izvire iz **a. basilaris**) i **a. cerebellaris inferior posterior** (izvire iz **aa. vertebrales**). Za točnu vizualizaciju opskrbnih područja vidi prezentaciju od profesorice Bokulić na ovu temu, slide 32. Valja spomenuti i **fenomen zadnje livade** koji se odnosi na **hipoksijom najteže pogođena područja u mozgu**, koja se nalaze točno na granicama zona opskrbe iz različitih aa. cerebrae.

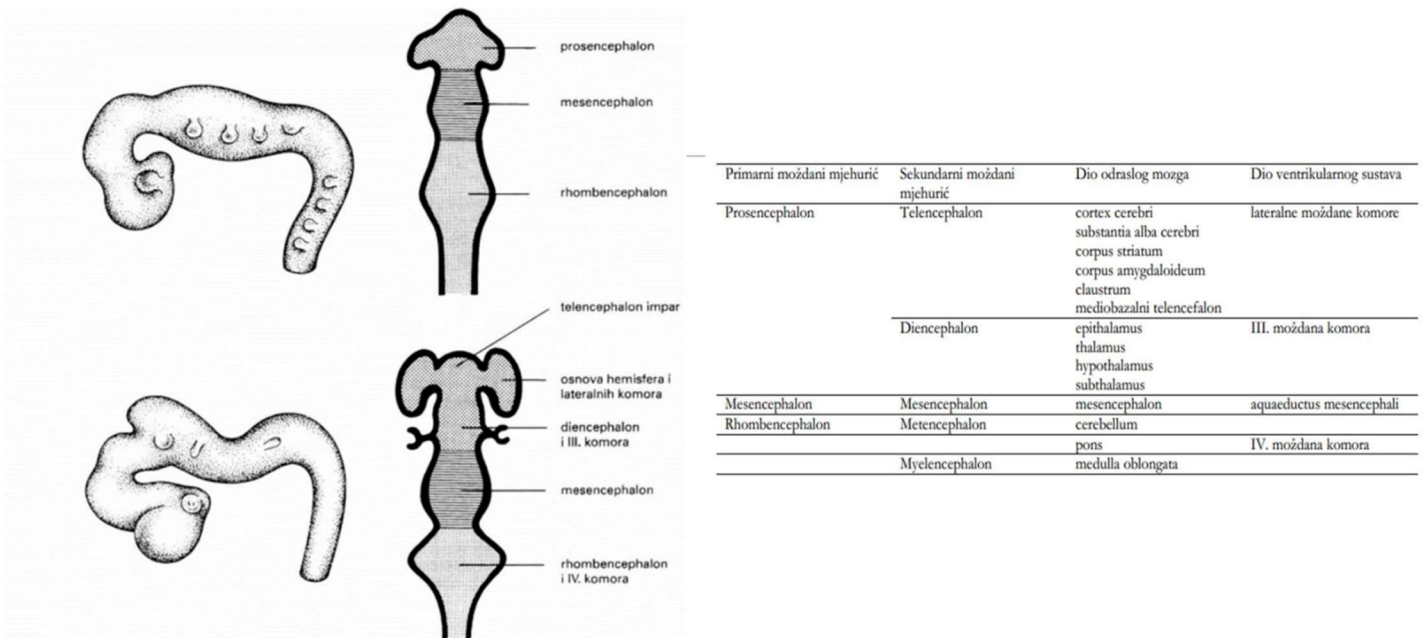
Venska drenaža, sinusi gornje/donje skupine

Venska drenaža odvija se preko **površinskih (vv. cerebri superficiales** koje se slijevaju u **venske sinuse dure mater**) i **dubinskih vena (vv. cerebri profundae** koje se slijevaju u **v. magna cerebri**). Vrlo su varijabilne i **ne posjeduju zaliske**. Venski sinusi dure prostori su smješteni **između duplikature meningealnog lista** dure mater i **obloženi endotelom**, time se ponašajući kao analog prave vene. Venske sinuse dijelimo na **gornju skupinu** (sinus sagittalis superior, sinus sagittalis inferior, sinus rectus, sinus transversus, sinus sigmoideus, sinus occipitalis) i **donju skupinu** (sinus cavernosus, sinus sphenoparietalis, sinus petrosus superior, sinus petrosus inferior i sinus petrooccipitalis). Gornja i donja skupina susreću se u stjечиštu – **confluens sinuum**. Za sve o krvnoj opskrbi, vidi Bilješke s predavanja, poglavlje P9, stranica 39

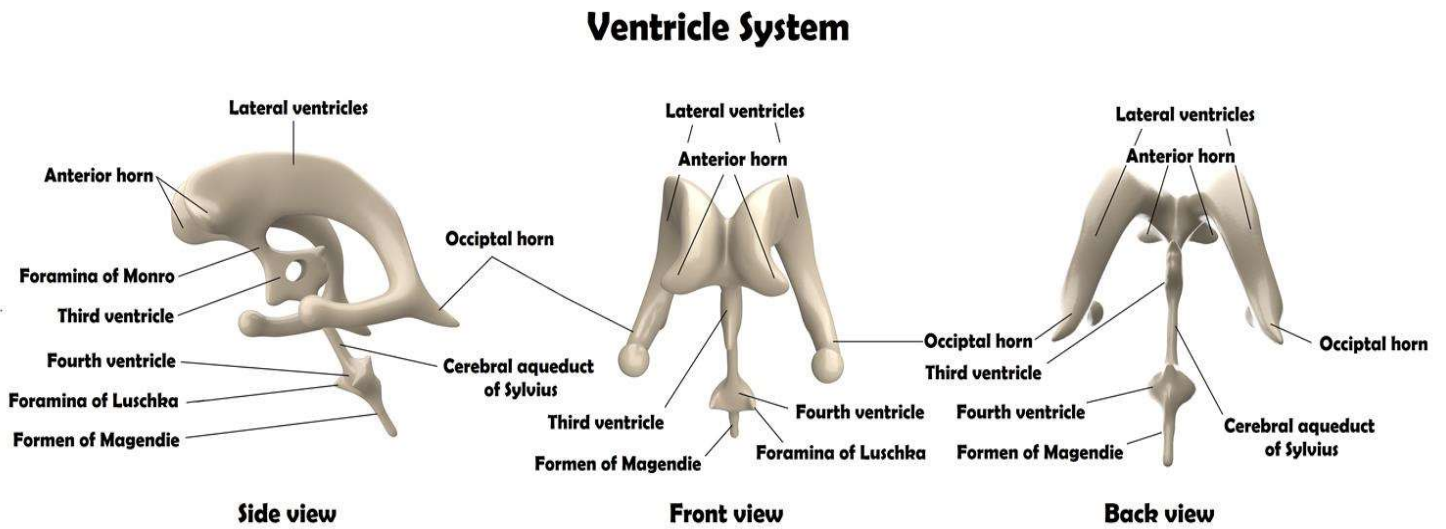
Izvori za slikovni dio poglavlja 1:

izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 7 (naslov „Razvoj centralnog živčanog sustava“, podnaslov „Vezikulacija“); original slike izvučen iz službene literature („Temelji neuroznanosti“, Judaš, Kostović) (slika 1), <https://step1.medbullets.com/neurology/113025/cerebrospinal-fluid-csf> (slika 2), izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 28 (naslov „Krvožilna opskrba mozga“, podnaslov „Što čini Willisov krug, a što vertebralno-bazilarni sustav?“) (slika 3), izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 32 (naslov „Krvožilna opskrba mozga“, podnaslov „Izdvojene žile opskrbnih arterijskih sustava mozga“) (slika 4)

Slike spomenute u poglavlju 1/VA2
(*Podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore*)



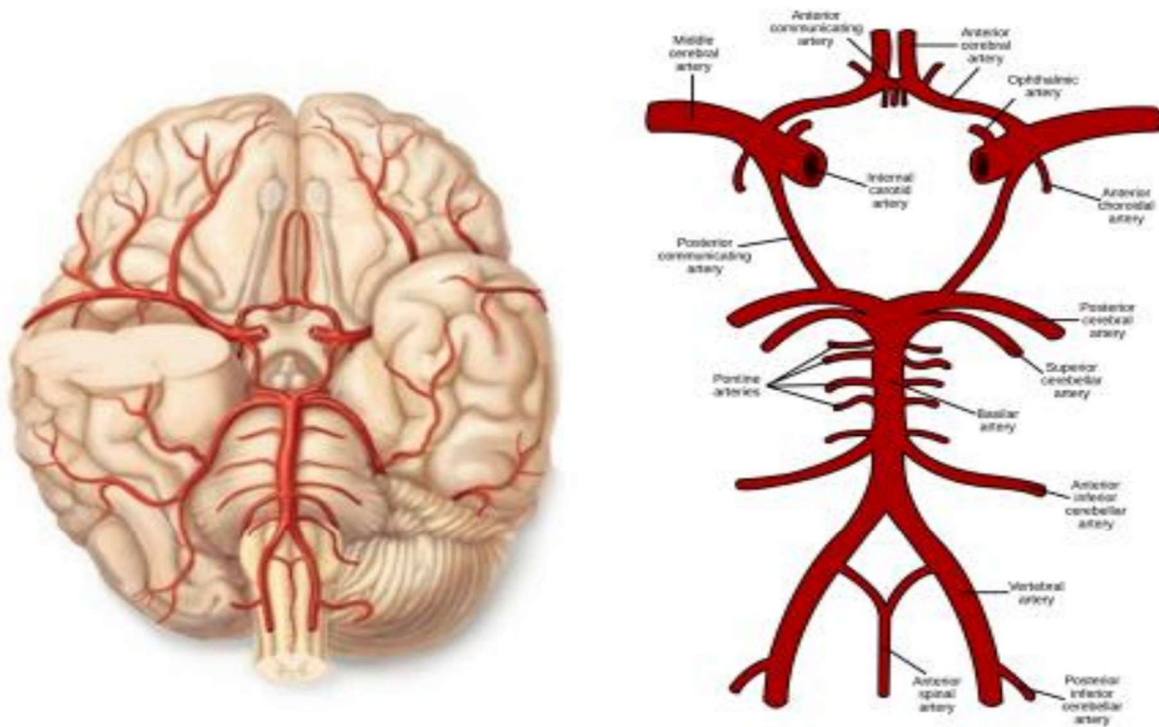
(slika 1) Izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 7 (naslov „Razvoj centralnog živčanog sustava“, podnaslov „Vezikulacija“); original iz „Temelji neuroznanosti“, Judaš, Kostović.



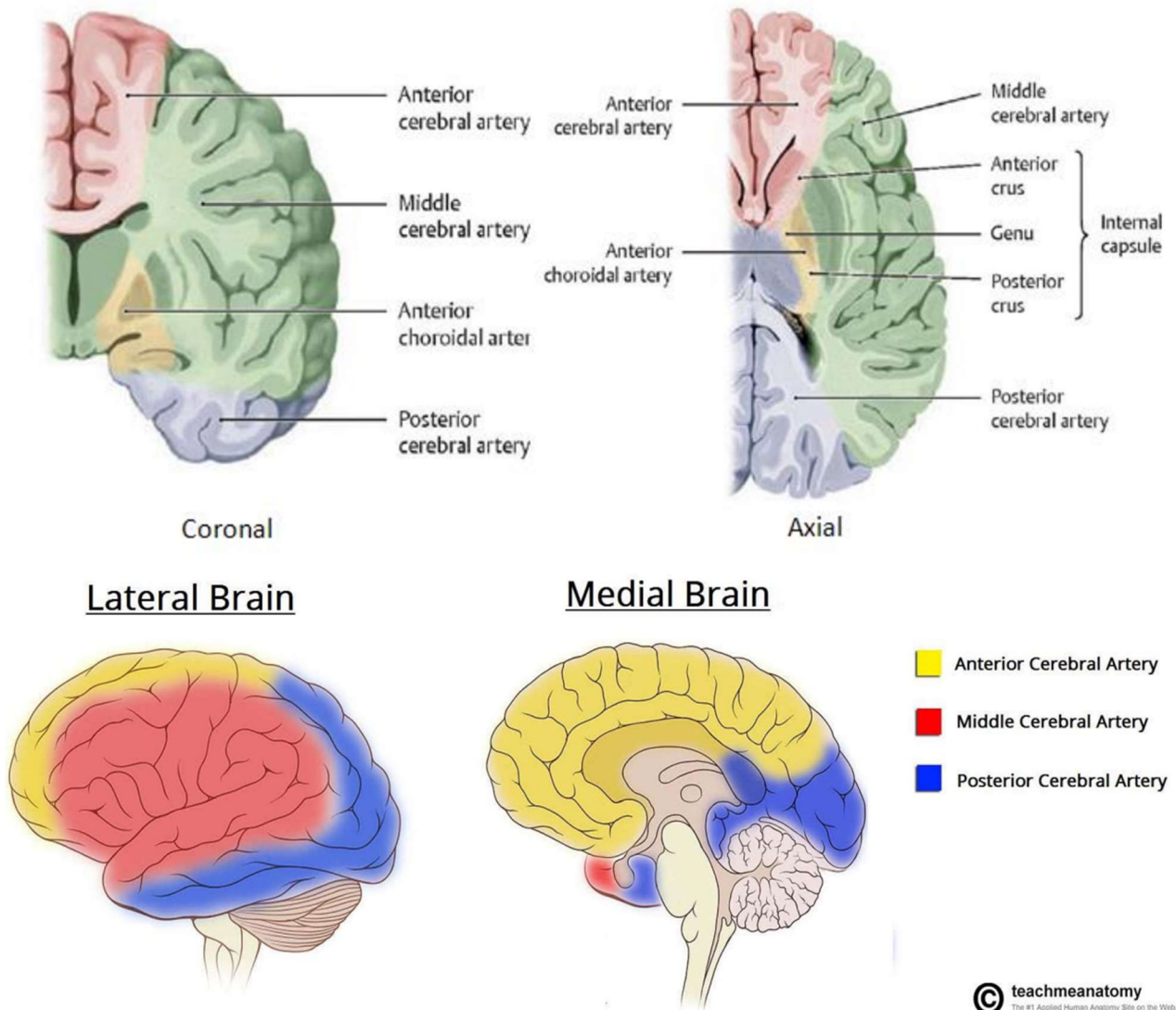
© Lineage

3D BIO MED SPACE

(slika 2) Izvučen prikaz komornog sustava likvora CNS-a, naslov "Likvorni sustav mozga";



(slika 3) Prikazan je dijagram i anatomski smještaj Willisovog kruga i popratnih struktura. Izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 28 (naslov „Krvožilna opskrba mozga“, podnaslov „Što čini Willisov krug, a što vertebralno-bazilarni sustav?“)



(slika 4) Prikazana su opskrba polja različitih cerebralnih krvnih žila u lateralnom pogledu na telencephalon, frontalnom presjeku kroz razinu mamilarnih tijela i horizontalni presjek kroz mozak. Izvadak iz prezentacije za vježbu profesorice Bokulić napravljene u ak. god. 2022./2023., slide 32 (naslov „Krvožilna opskrba mozga“, podnaslov „Izdvojene žile opskrbnih arterijskih sustava mozga“)

Poglavlje 2 (vježba VA7)

Izgled i građa moždanog debla i malog mozga, IV. Komora

Razvojna podloga cerebelluma i moždanog debla

Moždano deblo i cerebellum povlače podrijetlo iz dva različita primarna razvojna mjehurića: **mesencephalona i rhombencephalona**. Iz mesencephalona razvija se istoimena struktura u zreлом moždanom deblu te on **ne podliježe dodatnoj diferencijaciji**, za razliku od druga dva primarna razvojna mjehurića: **prosencephalona i rhombencephalona**. Iz rhombencephalona razvijaju se zatim dva sekundarna razvojna mjehurića: **metencephalon i myelencephalon**. Dijelovi zrelog CNS-a koji nastaju iz metencephalona su **cerebellum i pons**, dok iz myelencephalona nastaje **produljena moždina (medulla oblongata)**. Uz navedeno, valja dodati da se unutar određenih konačnih struktura CNS-a oblikuju **dijelovi likvorskog (ventrikulskog, odnosno komornog) sustava CNS-a**. Tako se **posteriorno od ponsa i anteriorno od cerebelluma** oblikuje **IV. moždana komora**, dok se **unutar mesencephalona** oblikuje **aqueductus mesencephali**. Za ukupan pregled razvoja CNS-a (neurulacija, vezikulacija i odakle učiti postvezikulacijski razvoj), toka likvora i komornog sustava CNS-a vidi poglavlje „*Podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore*“.

Što uopće tvori moždano deblo?

Moždano deblo moguće je podijeliti na nekoliko načina. Prvi način je **razvojni**, odnosno po **poprečno posloženim strukturama** koje tvore moždano deblo. Od **kranijalno (superiorno)** prema **kaudalno (inferiorno)** slijede: **mesencephalon (srednji mozak), pons (most) i produljena moždina (medulla oblongata)**. Važno je podsjetiti na **razliku u nomenklaturi određenih parova naziva usmjerenja** (ventralno/dorzalno i kranijalno (rostralno)/kaudalno) ovisno o tome promatraju li se strukture u telencephalonu/diencephalonu ili moždanom deblu (vidi poglavlje „*Podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore*“, podnaslov „*Razlika u opisivanju smjera u moždanom deblu i prosencephalonu*“). Drugi način podjele je **funkcionalni**, u kojem se moždano deblo opisuje po **uzdužnim, frontalno položenim zonama** koje posjeduju **funkcionalno srodne strukture**. Prema tome, od **anteriorno (ventralno)** prema **posteriorno (dorzalno)** slijede: **basis (baza), tegmentum (pokrov)** i zatim **tectum (krov)**. U narednom tekstu opisano je što tvori svaku od ovih uzdužnih zona u mesencephalonu, ponsu i medulli oblongati.

Basis se u odnosu na druge dvije zone nalazi ventralno te sadrži u kontinuitetu **snopove bijele tvari vezane za silazne motoričke puteve i nuclei pontis seu griseum pontis**. **Nuclei pontis** su **relejne jezgre**, odnosno nakupine sive tvari u prednjem dijelu ponsa, koje posreduju **usmjeravanje kopije naredbe pokreta spinalnim motoneuronima iz ipsilateralne primarne motoričke kore u kontralateralni cerebellum**. Podatak o naredbi pokreta koji je na **nuclei pontis** dospio **tractusom corticopontinusom** zatim putuje projekcijama pontinih jezgri (**tractus pontocerebellaris**) koje prolaze na kontralateralnu stranu kroz **pedunculus cerebellaris medius**. Cijeli put naziva se **tractus corticopontocerebellaris** i ključni je put informacija za dostavljanje **slike pokreta zamišljenog u primarnoj motoričkoj kori** na upotrebu **cerebellumu**, koji tada integracijom **usklađuje zamišljen pokret s onim koji se odvija u stvarnosti**.

Tegmentum se nalazi posteriorno od basisa i anteriorno od tectuma te je specifičan po tome što sadrži **većinu sive tvari moždanog debla** (jezgre retikularne formacije, monoaminske jezgre, jezgre kranijalnih živaca), kao i **uzlazne osjetne puteve** (leminiscus medialis, leminiscus spinalis...). **Tectum** je smješten posteriorno (dorzalno) od tegmentuma i nalazi se isključivo u razini **mesencephalona**. Tectum sadrži **laminu quadrigeminu (tecti) seu bigeminu** koja sadrži **dva para kolikula – gornje** (povezani s **integracijom vida i motorike te refleksnim usmjeravanjem pokreta glave i očiju prema podražaju**) i **donje** (povezani s **primarnim slušnim putem i također refleksnim usmjeravanjem tijela prema slušnom podražaju**). Za više o gornjim kolikulima, vidi „*Bilješke s predavanja*“, poglavlje *P17, stranica 154*; za donje kolikule vidi „*Bilješke s predavanja*“, poglavlje *S2, stranica 130*. Slijedi **neuroanatomija** presjeka kroz različite razine moždanog debla (mesencephalon, pons, medulla oblongata), koja je od posebnog interesa za pripremu **Weigert preparata** za ispitni rok.

Neuroanatomija presjeka mesencephalona

(slika 1, slike VA7) Prvi je korak uvijek **diferenciranje smjera** na preparatu. Studenti kolokvijalno presjek mesencephalona uspoređuju s **obrisom Mickeya Mousea** (okruglo lice s dvjema uškama gdje **uške predstavljaju crura cerebri**). Prema **anteriorno (ventralno)** usmjerena su **crura cerebri (uške obrisa)**, dok se **posteriorno (dorzalno)** nalaze obrisi **gornjih kolikula (colliculi superiores)**. Sada se može pristupiti opisivanju struktura na preparatu i njihovom smještaju s obzirom na uzdužnu podjelu moždanog debla. Poznavajući da je **basis** smješten najviše anteriorno (ventralno), pridružena su mu **crura cerebri** (sadrže **silazne kortikalne puteve iz gyrusa precentralisa**, odnosno primarne motoričke kore). Silazni kortikalni putevi sadržani u crura cerebri su **tractus corticospinalis, tractus corticopontinus i tractus corticobulbaris** (vidi poglavlje „*Morfologija moždanih hemisfera i limbičkog režnja, lateralne komore*“, podnaslov „*Neuroanatomija frontalnog režnja*“). U **tegmentumu mesencephalona** sadržano je najviše struktura na ovoj razini, posebice jezgara specifične funkcije te jezgara kranijalnih živaca (n. oculomotorius et n. trochlearis). Za **n. trochlearis** važno je napomenuti da **svi kranijalni živci osim njega izlaze ventralno**. Redom od **anteriorno prema posteriorno** slijede strukture **tegmentuma mesencephalona: substantia nigra seu nucleus niger** odmah uz **crura cerebri** (između crura cerebri u atlasu Weigert preparata), odmah iza substantiae nigrae anteromedijalno **nucleus ruber** (eferentni silazni putevi su **rubroolivarni i rubrospinalni put**, od kojih **rubrospinalni križa stranu** i to u **ventralnoj tegmentalnoj dekusaciji**) i dorzolateralno **leminiscus medialis**. Posteriorno od nucleusa rubera i medijalno od leminiscusa medialis nalazi se **tractus tegmentalis centralis**, dok se dorzalno u odnosu na tractus tegmentalis centralis nalazi **tektospinalni trakt** (eferentna uloga u **refleksnim pokretima kolikula**, vidi iznad; križa stranu u **dorzalnoj tegmentalnoj dekusaciji**), a medijalno **fasciculus longitudinalis medialis**. U središtu samog preparata nalazi se **aqueductus mesencephali** i oko njega **perakveduktalna griseja (periakveduktalna siva tvar, PAG)**. Tectum mesencephalona dorzalno od PAG-a tvori **laminu**

quadrigemina/bigemina koja sadrži **colliculi superiores et inferiores**. Dorzalno od leminiscusa medialis nalazi se **tractus spinothalamicus**, dok se još dorzalnije nalazi **brachium donjih kolikula**. Od relevantnih struktura povezanih s kranijalnim živcima valja istaknuti **nucleus accessorius n. oculomotorii (Edinger-Westphalova jezgra)**, koja je smještena tik ventralno od PAG-a, dok je ventralno od nje smještena **jezgra okulomotornog živca**. Anterolateralno od PAG-a i dorzalno od Edinger-Westphalove jezgre nalazi se **nucleus mesencephalicus n. trigemini**, jedina osjetna jezgra prvog reda smještena unutar CNS-a. Zadužena je za prijenos **proprioceptivnih** informacija iz područja lica i od posebne je važnosti kod prijenosa proprioceptivnih podataka iz **Sharpeyevih vlakana** zuba prema **ncl. motorius n. trigemini** za izvedbu refleksa massetera. Važno je napomenuti da se ovdje nalaze **dvije principalne dopaminergičke skupine neurona: ventralna tegmentalna area (VTA, A10) te area retrorubralis (A8)** koje daju eferentne aksone za dopaminergičke puteve (**mezolimbčki i mezokortikalni put**, bitni kod **motivacijskih stanja** i u **višoj kogniciji**, vidi ispod). Poremećaj ravnoteže u ovim putevima gdje je istovremeno opažena **smanjena dopaminergička aktivnost** u mezokortikalnom i **povećana** u mezolimbickom putu dovodi do **šizofrenije** – liječi se **bloktorima D2 receptora**, vidi dalje.

(slika 3, slike VA7) Gledajući **Weigert preparat mesencephalona u razini donjih kolikula** važno je naglasiti da se tik ventralno uz PAG nalazi **ncl. n. trochlearis**, a još ventralnije križanje vlakana gornjih pedunkula malog mozga (**decussatio pedunculorum cerebellarium superiorum**). Na ovoj razini također se nalazi **leminiscus lateralis** odmah **lateroventralno uz donje kolikule** (razlog zašto isti ne vidimo u razini gornjih kolikula je zato što on terminira u donjim kolikulima, ima ključnu ulogu u slušnom putu).

Za one koji žele znati više

Slijedi kratko obrazloženje funkcija odabranih navedenih struktura koje može olakšati u snalaženju kroz materiju: **substantia nigra** (sadrži **dopaminske neurone (A9, pars compacta)** s projekcijama u **striatum**, koje su bitne u **funkciji bazalnih ganglija vezanoj za motoriku**, njena degeneracija vodi do **Parkinsonove bolesti**; vidi poglavlje „Topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora“), **nucleus ruber** (bitna izvršna jezgra usko vezana uz **cerebrocerebellum i spinocerebellum**, sudjeluje u tvorbi **rubrospinalnog i rubroolivarnog trakta te dentatorubrotalamičkog putu**, vidi ispod i maloprije spomenuto poglavlje), **tractus tegmentalis centralis** (snop od više puteva, uzlazni aksoni iz **ncl. solitariusa** prema **VPM jezgri talamusa za okus**, silazni **rubroolivarni aksoni**, uzlazni **retikulotalamički aksoni iz medijalne zone retikularne formacije** tegmentuma moždanog debla – vidi ispod), **fasciculus longitudinalis medialis** (snop aksona koji povezuje **vestibularne jezgre, jezgre kranijalnih živaca zadužene za motoriku oka i gornje kolikule**, svrha je **koordinacija pokreta očiju i položaja te stava tijela**, za sve o ovom sustavu vidi „Bilješke s predavanja“, poglavlje P17, stranica 150), **PAG** (razne uloge, glavne su uloga u **endogenoj analeziji opioidnog sustava** gdje ona povodom ulaznog signala iz uzlaznih puteva za bol stimulira **medijanu, odnosno serotoninisku skupinu retikularne**

formacije moždanog debla, te uloga u vokalizaciji straha zbog svojih izravnih veza s **nucleusom ambiguusom**, koji je glavna **motorička jezgra koja odašilje posebne visceroeferentne aksone za mišiće grkljana i ždrijela**), **leminiscus medialis** (uzlazni osjet **finog dodira i proprioceptije iz tijela**), **leminiscus spinalis seu tractus spinothalamicus** (uzlazni osjet **grubog dodira, boli i temperature iz tijela**); za detalje funkcija oba leminiscusa vidi poglavlja 23 i 24 u službenoj literaturi. **Neuronski krug endogene analgezije zajedno s neuronskim sklopom koji opisuje teorija nadziranog ulaza** prikazani su na **dijagramu 18, slike VA7** (navedeni krugovi ključni su kod regulacije **nocicepcije**).

Neuroanatomija presjeka ponsa

Ponovno, prvi korak je **anteroposteriorna orijentacija**. Dvije strukture koje se koriste za određivanje usmjerenja preparata su **kortikospinalni trakt (tractus corticospinalis) zajedno s nuclei pontis te šupljina IV. komore. Tractus corticospinalis i nuclei pontis** označavaju **anteriorni (ventralni) kraj** preparata, dok **šupljina IV. komore** označava **posteriorni (dorzalni) kraj** preparata (prema dorzalnije nalazi se **cerebellum**). Upravo u **basisu ponsa** nalaze se **tractus corticospinalis** (predstavlja **uzdužna silazna motorička vlakna**) i **tractus pontocerebellaris** (predstavlja **poprečna silazna motorička vlakna**, vidi iznad prvo spominjanje **nuclei pontis** za ulogu istih). U tegmentumu ponsa nalaze se **retikularna formacija** (vidi ispod), jezgre **kranijalnih živaca (V, VI, VII, VIII)** i **uzlazni osjetni sustavi** spomenuti u prethodnom odjeljku.

Pons je također prikazan u dvjema razinama na Weigert preparatima: **razini sredine ponsa i razini pontomedullarnog spojišta**. (slike 4 i 5, slike VA7) Promatrajući presjek kroz **sredinu ponsa**, u medijanoj crti od IV. komore prema ventralno naziru se **fasciculus longitudinalis medialis**, još ventralnije **tractus tectospinalis** te naposljetku, odmah dorzalno od pontinih jezgri, **nuclei raphes** (vidi ispod, **serotonergički neuroni**). Posteriorno od pontinih jezgri i lateralnije od raphe jezgri nalazi se **leminiscus medialis**, a najlateralnije u tegmentumu tik uz srednje cerebellarne pedunkule **tractus spinothalamicus**. Dorzalno od medijalnog leminiskusa i lateralno od tektospinalnog trakta nalazi se **tractus tegmentalis centralis**. Dorzalno od spinotalamičkog trakta nalaze se jezgre nervusa trigeminusa: **medijalnije ncl. motorius i lateralnije ncl. principalis seu pontinus n. trigemini**. Dorzalno od navedenih jezgara trigeminusa nalazi se tračak mezencefaličke jezgre trigeminusa, dok se medijalno od nje nalazi **locus coeruleus** (vidi ispod, **noradrenergički neuroni**). **Velum medullare superius** nadsvoduje **IV. komoru**, to je razvučen snop bijele tvari koji teče uzdužno uz ventralnu plohu vermis, **od gornjih cerebellarnih pedunkula prema gore i naprijed**. Na Weigert presjeku sredine ponsa vidi se tračak **uzdužno uz vermis**.

(slika 6, slike VA7) Za presjek kod pontomedullarnog spoja važno je: postojanje **colliculusa facialisa** (izbočenje koje tvori **zavijanje korijena n. facialisa oko jezgre n. abducensa** – ovo je topografski indikator **jezgre abducensa**, ne **facialisa!**), **ncl. n. abducentis et ncl. n. facialis** te naposljetku između medijalnog leminiskusa i ncl. pontis postojanje **corpua trapezoideuma**

(ključna struktura u **slušnom putu** čiji aksoni izviru **iz prednje kohlearne jezgre**, vidi napomenu kod *slike 6, slike VA7*).

Neuroanatomija presjeka produljene moždine

U ovoj razini presjeka **nema toliko jasne podjele na uzdužne zone** kao kod mesencephalona i ponsa. (*slika 7, slike VA7*) Kod anteroposteriorne orijentacije koriste se **piramide produljene moždine** (pyramis medullae oblongatae, sadrži **tractus corticospinalis**, anteriorno) i **dorzalnu površinu** koja čini **prednji zid IV. komore (posteriorno)**. Počevši od medijane crte i dorzalno, sa svake strane medijane crte nazire se **ncl. n. hypoglossi**, a prema anteriorno se redom pojavljuju **fasciculus longitudinalis medialis**, **tractus tectospinalis** i na kraju tik iza piramida **leminiscus medialis**. Lateralno od svakog leminiscusa medialis nalazi se **ncl. olivaris inferior** (ključna u **učenju pokreta**, vidi „*staru skriptu*“, *stranica 90*), čije je topografsko obilježje izbočenje koje se naziva **oliva** (vidi ispod). Zbog pozicije dvaju kontralateralnih leminiscusa medialis između dvaju donjih olivarnih jezgara, u ovoj se razini presjeka (**kaudalna produljena moždina**) koristi i termin **tractus interolivaris**. **Spinotalamički trakt** prolazi dorzolateralno u odnosu na donju olivarnu jezgru, dok se u žlijebu iza oliva nalazi **izlazna točka n. vagusa**. Opisujući **Weigert preparat** presjeka kaudalne produljene moždine nadodaju se iduće strukture: **ncl. gracilis** (dorzolateralno od ncl. n. hypoglossi) i **ncl. cuneatus** (u uzdužnoj ravnini s ncl. n. hypoglossi, smještena lateralnije od ncl. gracilis) koje su ključna **prekapčališta za osjet finog dodira i propriocepcije** (njihovi aksoni tvore **fibrae arcuatae internae** koje zakreću anteromedijalno i onda se uspinju na kontralateralnoj strani kao **leminiscus medialis**, vidi poglavlje 24 u službenoj literaturi), **ncl. olivaris accessorius medialis** (medijalno od jezgre donje olive) te 3 jezgre kranijalnih živaca, poredane od anterolateralno prema dorzomedijalno: **ncl. spinalis n. trigemini** (osjet boli i temperature iz područja lica), **ncl. solitarius** (okusno i salivatorno polje produljene moždine) i **ncl. dorsalis n. vagi** (glavna proksimalna parasimpatička jezgra). Kod **Weigert preparata** presjeka kroz **superiorni dio produljene moždine** (presjek iznad do sad opisivanog presjeka kroz kaudalnu produljenu moždinu), važno je naglasiti postojanje **vestibularnih jezgara dorzalno uz šupljinu IV. komore i fasciculusa longitudinalisa medialis** koji je funkcionalno usko vezan uz vestibularne jezgre. **Medijalna vestibularna jezgra** nalazi se uz medijanu crtu, a **lateralna vestibularna jezgra** smjestila se odmah lateralno od nje, lateralno omeđena **donjim cerebellarnim pedunkulima**. U okviru „*za one koji žele znati više*“ ovog poglavlja naglašena je funkcija **fasciculusa longitudinalisa medialis (FLM snopa)** koji je smješten u medijanoj crti, odmah ispred medijalnog ruba medijalne vestibularne jezgre. FLM snop **terminira u razini vestibularnih jezgara (poveznica s funkcijom)** te se zato **ne vidi na inferiorno smještenom presjeku kaudalne produljene moždine**.

Površinska topografija moždanog debla i fossa rhomboidea

(*slike 8 i 9, slike VA7*) Slijedi kratak pregled važnih topografskih obilježja uočljivih na cjelovitom moždanom deblu. Na **ventralnoj površini** superiorno naziru se **crura cerebri i basis pontis** te inferiorno **piramide i olive** produljene moždine. Za

ventralnu površinu važno je istaknuti **izlazišta kranijalnih živaca: III (fossa interpeduncularis), IV (dolazi naprijed zavijanjem ispod colliculi inferiores), V (izlazi sredinom ponsa), živci pontomedularnog spoja od medijalno prema lateralno (VI iznad spoja piramide i olive, VII iznad olive te VIII iza olive), IX (iza olive, kaudalno od VIII), X (između piramide i olive), XI (radix spinalis iz spinalnih segmenata) i XII (najinferiornije iza olive, ispod IX)**. Pri opisivanju dorzalne površine, opisuju se strukture nepokrivene **cerebellumom**: na produljenoj moždini **tuberculi nuclei cuneati et gracilis** (topografska obilježja prethodno navedenih relejnih jezgara osjeta finog dodira i propriocepcije), na tectumu mesencephalona **lamina quadrigemina/bigemina** (s pripadajućim **gornjim i donjim kolikulima**), 3 para **cerebellarnih pedunkula, izlazište n. trochlearisa** (IV) i ispod cerebelluma **fossa rhomboidea**. Na dnu fossae rhomboideae razlikuju se (od kaudalno prema kranijalno): **trigonum n. vagi, trigonum n. hypoglossi, colliculus facialis** (vidi iznad), oko medijane crte parne **eminentiae mediales** i između njih u medijanoj crti **sulcus medianus**.

Topografija IV. komore

Slijedi kratki pregled topografije **IV. komore** (*slika 10, slike VA7*). Dno čini **fossa rhomboidea**, dok krov čine dorzalno **cerebellum**, superiorno **velum medullare superius** i inferiorno **velum medullare inferius**. Komunikaciju s **III. komorom** predstavlja **aqueductus mesencephalicus Sylvii**. Komunikacija sa **subarahnoidalnim moždanim prostorom** odvija se kroz dvije vrste otvora: jednu **aperturu medianu Magendi** koja se otvara sa stražnje strane moždanog debla u **cisternu magnu seu cerebromedullaris** (smještena u prostoru koji od gore i straga omeđuje cerebellum te sprijeda produljena moždina) i dvije **aperturae laterales Luschkae** koje se otvaraju s prednje strane **cisterne pontis** (nalaze se sa svake strane lateralno i ispod donjeg brida ponsa). Komunikacija prema **canalisku centralisu spinalisu** prolazi kroz **obex** IV. komore. Za sve o likvornom (ventrikularnom) sustavu mozga vidi poglavlje „*Podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore*“, *podnaslov „Likvorni sustav mozga*“.

Neurotransmitterski sustavi i retikularna formacija

Moždano deblo sadrži **6 funkcionalnih skupina sive tvari**. Prethodno su spomenute **jezgre kranijalnih živaca, posebne osjetne jezgre** (ncl. **gracilis** et **cuneatus**, gornji i donji **kolikuli** te **gornja olivarna** – vezana za **slušni put**) i **posebne motoričke jezgre** (**donja olivarna, nuclei pontis, ncl. ruber, substantia nigra**). Dosad nespomenute jezgre su **jezgre retikularne formacije, posebne neurotransmitterske skupine neurona i „ostale“ jezgre**. O takozvanim „ostalim“ jezgrama moždanog debla neće biti riječi tokom ovog turnusa, dok u nastavku slijedi pregled retikularne formacije i neurotransmitterskih sustava neurona. Ovo poglavlje bavi se **noradrenergičkim, serotonergičkim i dopaminskim sustavom** neurona, dok za **acetilkolinski sustav** i njegovu ulogu vidi „*Bilješke s predavanja*“, poglavlje **P12 (stranica 100), P11 (stranica 91)**, „*staru skriptu*“ (*stranica 36*) te poglavlje 17 službene literature. **Napomena**: za ovu je temu (neurotransmitterske

sustave i retikularnu formaciju) **imperativ** da po spremanju ispita jako dobro usvojite podatke iz službene literature, točnije **poglavlja 11, 17 i 19 u „Temeljima neuroznanosti“**.

Noradrenergički neuroni

Svi su locirani u **lateralnoj (parvocelularnoj) zoni retikularne formacije** (vidi ispod) te su sadržani u **dvjema skupinama**: skupina **lateralnog tegmentuma** (oznake **A1, A2, A5 i A7**, projekcije u **niže dijelove CNS-a** poput medullae spinalis, moždanog debla, hipotalamusa i bazalnog telecephalona) i skupina **locusa coeruleusa** (oznake **A4 i A6**, **glavna noradrenalinaska skupina u CNS-u, jedina koja odašilje projekcije i u više dijelove mozga** kao što su kora cerebruma, talamus i cerebellum, na prezerviranim preparatima se vidi kao **plavi tračak na inferolateralnim rubovima fossae rhomboideae**). Važno je naglasiti da se noradrenergičke i dopaminergičke skupine neurona označavaju **slovom A** i da su **skupine A1-A7 noradrenergičke**, dok su **skupine A8-A17 dopaminergičke**. Silazni putevi oblikuju **tractus ceruleospinalis** koji upravlja **podražljivošću donjih motoneurona**, dok uzlazni putevi putuju kroz **tractus tegmentalis centralis**, točnije **dorzalni kateholaminski snop**, i priključuju se drugim putevima (poput **medial forebrain bundlea odnosno MFB snopa**) koji vode do ciljnih odredišta noradrenergičkih neurona. Njihova uloga prema uzlazno svodi se na **neuromodulaciju** (izražena uloga u „**fight or flight**“ odgovoru).

Serotonergički neuroni

Svi su locirani u **medijanoj (raphe) zoni retikularne formacije** (vidi ispod) i protežu se kroz **cijelo moždano deblo**. Protežu se kroz mesencephalon, pons i medullu oblongatu i njihovi neuroni označavaju se slovom B. Ovisno o relativnoj topografskoj poziciji daju aksone za različita odredišta. Kaudalnije jezgre (**B1 i B2** koje su jezgre **medullae oblongatae** te **B3** koja je **najkranijalnija jezgra ponsa**) odašilju projekcije **niz medullu spinalis**. **Silazne projekcije** putuju **dorzalnim putem** (vlakna za **endogenu analgeziju**, vidi ranije u poglavlju), **intermedijarnim putem** (inhibicijska vlakna za **autonomni živčani sustav**) i **ventralnim putem** (**facilitacija motoneurona**). **Uzlazne projekcije** primarno potječu iz kranijalnih jezgara (**B6+B8, ncl. centralis superior i B5, ncl. raphes magnus**) i njihove projekcije sudjeluju u regulaciji **raspoloženja, spavanja i apetita** (prouči ulogu **serotonina u depresiji** online i vidi *poglavlje „Morfoloģija moždanih hemisfera i limbičkog reŕnja, lateralne komore“, podnaslov „Središnji limbički kontinuum“*).

Dopaminergički neuroni

Svi su locirani **od mesencephalona prema kranijalnije**. Neki neuroni s dopaminom ne sudjeluju u dalekim projekcijama već imaju **lokalnu modulacijsku ulogu** (odnosi se na **A17 u mrežnici, A16 u bulbus olfactoriusu, A15 u preoptičkom području, A13 i A14 u diencefalonu**). (*slika 11, slika VA7*) Ostale projekcije (osobito one locirane u **diencephalonu i mesencephalonu**) sudjeluju u stvaranju **4 velika dopaminergička puta** s odredištima u telencephalonu i diencephalonu: **mezolimbickog puta** (počinje u **A10 odnosno ventralnoj tegmentalnoj arei (VTA)** i sitno u **A8 odnosno ncl.**

retorubralis pa putuje **MFB snopom** primarno do **ncl. accumbens septi**, strukture ključne u oblikovanju **ovisnosti i fizioloških motivacijskih stanja**, prouči online), **mezokortikalnog puta** (isto izvorište kao **mezolimbicki** i tok kroz **MFB snop**, no odredišta su primarno **kognicijska središta** poput **prefrontalnog korteksa** i njegova uloga je u modulaciji **rasuđivanja i facilitaciji donošenja odluka**), **nigrostrijatalnog puta** (izvire iz **A9 skupine** odnosno **SNC (substantia nigra, pars compacta)**) i sudjeluje u **ekstrapiramidalnim putevima bazalnih ganglija, facilitirajući GABA+Tvar P neurone strijatuma** (izravni put) i **inhibirajući GABA+Enkefalin neurone strijatuma** (neizravni put) dok se izvode pokreti **od interesa** – vidi *poglavlje „Topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora“*) i **tuberoinfundibularnog puta** (regulacija **otpuštanja prolaktina iz adenohipofize inhibicijom**; poveznica s konzumiranjem **antipsihotika i antidepressiva** koji kao aktivnu tvar sadrže **blokatore dopaminskih D2 receptora** - oni mogu dovesti do **disinhibicije otpuštanja prolaktina** s obzirom na manjak dopamina koji potiskuje oslobađanje prolaktina, stoga dugoročno konzumiranje navedenih lijekova može dovesti do **iznenadne laktacije**). Poremećena aktivnost mezolimbickog i mezokortikalnog puta odgovorna je za **manifestacije simptoma šizofrenije**, gdje je tipičan nalaz **prekomjerna dopaminergička aktivnost mezolimbickog puta i nedovoljna dopaminergička aktivnost mezokortikalnog puta**. Patofiziološke promjene mezolimbickog dopaminergičkog sustava vode do tipičnih simptoma **deluzija i halucinacija**, dok patofiziološke promjene mezokortikalnog dopaminergičkog sustava vode do **smanjene mogućnosti smislenog rasuđivanja**. Šizofrenija se liječi **blokatorima D2 vrste dopaminskih receptora**.

Napomena: ovo je bio **kratki pregled funkcija odabranih neurotransmiterskih sustava**. Za usustavljivanje prethodnog gradiva, kao i pregled funkcija **acetilkolinskog i histaminskog sustava** te funkcije **retikularne formacije** o kojoj će biti riječi niže u dokumentu, vidi gornju napomenu vezanu za **službenu literaturu** (poglavlja **11, 17, 19**; poglavlje 11 odnosi se na **funkciju neurotransmitera na staničnoj razini**).

Retikularna formacija

(*slika 12, slika VA7*) Tegmentum moždanog debla sadrži **heterogenu skupinu moždane tvari** koja se proteže od produljene moždine do subtalamičkog područja te čija je uloga koordiniranje srodnih funkcija, a naziva se **retikularnom formacijom**. Ta heterogena skupina može se podijeliti na **tri međusobno sagitalno paralelne podskupine** koje se pretežito bave istom funkcijom. Tako od lateralno prema medijano slijede: **parvocelularna zona, magnocelularna zona te medijana zona**. Rostralni nastavak retikularne formacije u subtalamičkom području diencephalona naziva se **zona incerta** i sadrži pretežito **dopaminergičke neurone** (oznaka **A13**).

Parvocelularna (lateralna) zona

Služi kao **posrednik između limbičkog i autonomnog živčanog sustava**, odnosno kao izvršni alat koji posreduje **fiziološke manifestacije** emocionalnih i mentalnih stanja koje oblikuje **limbički sustav**. Jezgre od posebnog interesa su: **ncl. reticularis parvocellularis** (posreduje funkcije gutanja, kašljanja i kihanja),

area reticularis superficialis ventrolateralis seu ARSVL (regulacija srčano-krvožilnog sustava te disanja, izvorište aktivnosti **simpatičkog živčanog sustava**), **parabrahijalno polje** (sadrži **parabrahijalne jezgre** koje tvore **okusno polje mosta** te **pneumotaksijski centar**, **ncl. Kolliker-Fuse**; o pneumotaksijskom centru više na fiziologiji) i **ncl. solitarius** (**okusno polje produljene moždine i salivatorno područje moždanog debila**) zajedno s **ncl. dorsalis n. vagi** (glavna **parasimpatička jezgra moždanog debila**, opskrba parasimpatikusom do druge trećine poprečnog kolona). **ARSVL, ncl. solitarius i ncl. dorsalis n. vagi** nalaze se u produljenoj moždini, dok se ostale navedene strukture nalaze u **ponsu**. **Parvocelularna zona ne proteže se u mesencephalon!**

Magnocelularna (medijalna) zona

Posjeduje izraženu **motoričku ulogu u vidu facilitiranja i inhibiranja spinalnih refleksa**. Ti putevi su **silazni i oblikuju tractus reticulospinalis lateralis et medialis**. Aksoni koji potječu iz magnocelularne zone **ponsa** **facilitiraju pojavu refleksa**, dok aksoni iz **produljene moždine** **inhibiraju** refleksnu aktivnost. Silazni **retikulospinalni** putevi dijele se na **lateralni put** i **medijalni put**. **Medijalni retikulospinalni put** od posebnog je interesa u motorici zbog svoje **facilitacije okidanja alfa motoneurona ekstenzornih mišića**, što kod presjecanja moždanog debila dovodi do **decerebracijske rigidnosti** (tipičan položaj kod **prekidanja moždanog debila** u kojem su i **ruke i noge u hiperekstenziji**) zbog prekidanja silaznih puteva koji izviru iznad razine ozljede, između ostalog i **rubrospinalnog** puta. **Rubrospinalni put** **facilitira fleksore do segmentne razine C8**, što dovodi do **facilitacije fleksije u gornjem ud**. U slučaju prekidanja moždanog debila **iznad razine ncl. rubera**, kombinirana aktivnost rubrospinalnog i medijalnog retikulospinalnog puta dovodi do **dekortikacijske rigidnosti** (tipičan položaj kod **prekidanja moždanog debila u kojem su ruke u hiperfleksiji i noge u hiperekstenziji**). Za više o dekortikacijskoj i decerebracijskoj rigidnosti te njihovoj manifestaciji vidi „*staru skriptu*“, *stranicu 82*, dok je vizualizacija opisanih fenomena pokrivena na *dijagramu 19, slike VA7*.

Medijana (raphe) zona

Medijana zona retikularne formacije sinonimna je funkcijama **serotonergičkih neurona CNS-a**, s obzirom da su svi takvi neuroni locirani upravo u ovoj zoni. Za više o funkcijama vidi iznad u poglavlju, podnaslov „**serotonergički neuroni**“ te prvo spominjanje **endogene analgezije** u *okviru „za one koji žele znati više“*.

Refleksi moždanog debila

Prije nastavka na temu malog mozga, nužno je spomenuti **važnost različitih refleksa moždanog debila u dijagnostici**. Aferentne i eferentne jezgre ovih refleksa smještene su u **razvojno istom dijelu moždanoga debila** te njihov **izostanak** može označavati **povredu u lokaciji zbivanja**. Navedeni su u sljedećem formatu: ime refleksa (aferent, eferent, lokacija zbivanja): **pupilarni** (n. **opticus**, n. **oculomotorius**, **mesencephalon**), **kornealni** (n. **trigeminus**, n. **facialis**, **pons**), **refleks massetera** (n. **trigeminus**, n. **trigeminus**, **pons**) te

refleks gušenja (n. **glossopharyngeus**, IX/X/XI (svi eferenti iz **ncl. ambiguusa**), **produljena moždina**). **Refleks gušenja** ključan je kriterij u **proglašavanju moždane smrti u kliničkom okruženju**.

Mali mozak (cerebellum)

Važno je naglasiti da su **anatomska i funkcionalna podjela maloga mozga različite!** Prethodno samoj obradi teme cerebelluma, potrebno je razumjeti na bazičnoj razini **kako motorički sustavi funkcioniraju**. Glavna funkcionalna podjela motoričkog sustava je na **motoričku koru cerebruma, bazalne ganglije i cerebellum**, a svaki od njih ima jedinstvenu ulogu. Motorička kora cerebruma svojim **primarnim dijelom stvara uputu za naredbu**, njezine **suplementarne motoričke areje** na temelju ulaznih podataka iz cerebelluma **koordiniraju izvedene pokrete, bazalni gangliji** sudjeluju u **facilitaciji** odnosno **inhibiciji poželjnih i nepoželjnih** pokreta (neuromodulacija od strane dopaminskih neurona iz **SNC** omogućava ovu pojavu klasificiranja pokreta bilo kao poželjnih, bilo kao nepoželjnih, vidi *poglavlje „topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora“*), a **cerebellum** prima **veliki obujam podataka povezanih s motorikom** (omjer aferentnih i eferentnih vlakana cerebelluma je **40:1**) i kao odgovor daje učinkovito rješenje za **koordiniranje tekućeg pokreta s obzirom na položaj i stav tijela u prostoru**. Ovdje je fokus stavljen na tumačenje mehanizama kojima cerebellum vrši prethodno navedenu ulogu. Za usustavljen i cjelovit pregled malog mozga, vidi „*staru skriptu*“, stranica 88.

Neuroanatomija cerebelluma

(*slike 13 i 14, slike VA7*) Cerebellum je topografski smješten u **infratentorialnom dijelu stražnje lubanjske jame** (vidi *poglavlje „podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore“*, podnaslov „*Moždane i moždinske ovojnice*“) i ključna je sastavnica **motoričkog sustava**. Čine ga **3 reznja** sastavljena od **jedinstvene troslojne kore**, subkortikalne bijele tvari te **4 parne duboke jezgre, nuclei cerebellares**. Tvori ga **10 reznjica** raspodijeljenih kroz **3 reznja: lobus anterior** (sadrži **od prvog do petog reznjica**), **lobus posterior** (sadrži **od šestog do devetog reznjica**) te **lobus flocculonodularis** (**zaseban reznjić** kojeg tvore **središnji nodulus i 2 lateralno smještene flocculosa**). Prednji od stražnjeg reznja odvaja **fissura prima**, dok stražnji od flokulonodularnog reznja dijeli **fissura posterolateralis**. Embriionalno se **prvo** javlja **fissura posterolateralis**, zatim **fissura prima** te naposljetku **fissura horizontalis** (duboka pukotina poprečno položena po stražnjem reznju). Prilikom opisivanja anatomije cerebelluma važno je naglasiti da se **flokulonodularni reznjanj nalazi prekriven stražnjim reznjem, uvučen ispod i uz moždano deblo**. Slike koje se nalaze u navedenom sadržaju iz „*stare*“ skripte prikazuju „*razvučen*“ mali mozak, gdje se **flokulonodularni reznjanj** nalazi **izvučen od ispod stražnjeg reznja**. Na **mediosagitalnom presjeku** vide se takozvano „**stablo života**“ (**arbor vitae**), podjela prednjeg i stražnjeg reznja **fissurom primom**, kao i jasna prethodno navedena **uvučenost flokulonodularnog reznja**. **Medijano područje cerebelluma** naziva se **vermis**. Inferiorno na

cerebellumu ističu se parne kvрге sa svake strane vermisa, koje sliče na tonzile ždrijela i stoga se nazivaju **tonsillae cerebelli**.

Ekvivalent cerebralnih gyrusa u cerebellumu naziva se **folia cerebelli**. Promatrajući preparat cerebelluma s prednje strane u dubini s izvađenim moždanim deblom, naziru se četiri strukture: tri para **cerebellarnih pedunkula** (gornji, srednji i donji cerebellarni pedunukuli) te prethodno spomenuti **velum medullare superius**. Za prepoznavanje nabrojanih struktura na navedenom preparatu, vidi *sliku 14, slike VA7*.

Histologija i neuronski krug kore cerebelluma

(*slika 15, slike VA7*) Na Nisslovom preparatu vidljivo je da se cortex cerebelluma sastoji od 3 sloja (od površine prema dubini): **stratum moleculare** (sadrži usporedna vlakna zrnatih stanica te dvije vrste interneurona – zvjezdaste i košaraste stanice), **sloj Purkinjeovih stanica** (sadrži Purkinjeove stanice koje su posebni inhibicijski interneuroni čiji aksoni čine glavna projekcijska vlakna kore koja terminiraju u dubokim jezgrama cerebelluma; duboke jezgre cerebelluma izvorišta su aksona koji izlaze iz cerebelluma u ciljne strukture) te **stratum granulare** (sadrži jedine ekscitacijske neurone u kori cerebelluma - zrnate stanice, te vrstu inhibicijskog interneurona - Golgijeve stanice). Od ulaznih vlakana koja terminiraju u nekom od navedenih slojeva, važno je napraviti ključnu distinkciju gdje su sva ulazna vlakna izuzev olivocerebellarnih vlakana mahovinasta. Olivocerebellarna vlakna iznimka su od ovog pravila i to su vitičasta vlakna (uloga u feedback petlji malog mozga). Ulazni podatci mogu putovati bilo vitičastim bilo mahovinastim vlaknima. Vitičasta vlakna bitna za feedback petlju dolaze izravno na Purkinjeovu stanicu, dok sva ostala vlakna odlaze do zrnatih stanica 3. sloja. Od tamo aksoni zrnatih neurona putuju uzlazno u stratum moleculare do dendrita Purkinjeovih stanica. Zvjezdasti interneuroni prvog sloja kore malog mozga nikako se ne smiju zamjeniti sa zvjezdistim interneuronima primarne vidne kore (rijetka iznimka u interneuronskoj populaciji, ekscitacijske prirode i ključni u vidnom putu), kao što se glomerul bubrega također ne bi trebao miješati s glomerulom malog mozga. Glomerul malog mozga obuhvaća strukture oko sinapse mahovinastih i zrnatih stanica: završetke mahovinastih vlakana, dendrite zrnatih stanica i aksona Golgijevih interneurona. Za sve o neuronskom krugu kore cerebelluma, vidi „staru skriptu“, stranicu 90.

Funkcionalna podjela i duboke jezgre cerebelluma

(*slika 16, slike VA7*) Kao što je navedeno na početku dijela posvećenog cerebellumu, **funkcionalna i anatomska podjela međusobno se ne prate!** Funkcionalna podjela napravljena je tako što je glavna masa cerebelluma, odnosno prednji i stražnji režanj, podijeljena na dvije uzdužne zone – spinocerebellum smješten medijalno (sastoji se od paramedijanog tračka odnosno vermisa i lateralno smještene intermedijarne zone) i cerebrocerebellum smješten lateralno sa svake strane (odgovara lateralnoj zoni). Flokulonodularni režanj u potpunosti odgovara trećoj funkcionalnoj cjelini – vestibulocerebellumu. Napomena: gledajući sliku na stranici 89 „stare“ skripte, jasno je da vestibulocerebellum i spinocerebellum dijele područje vermisa, što će se odraziti na njihove projekcije

u duboke jezgre (vidi dalje). Što je zajedničko svojstvo neurona kore cerebelluma svake od ovih skupina? Svi Purkinjeovi neuroni pripadnog područja kore odašilju aksone u duboke jezgre sa specifičnom izvršnom ulogom koja odgovara nomenklaturi i ulozu svakog funkcionalnog odjeljka! Koje su uopće duboke jezgre cerebelluma? Zahvaljujući mnemotehnici od Ninja Nerd-a, lako ih se može zapamtiti na sljedeći način: Don't Eat Greasy Food! (**dentatus, emboliformis, globosus** et **fastigii** poredani od lateralno prema medijalno; važno je napomenuti da se **ncl. emboliformis** et **ncl. globosus** skupno nazivaju **ncl. interpositus**). Uzevši prethodno u obzir, moguće je pridodati određene duboke jezgre cerebelluma funkcionalnim režnjevima malog mozga: u **ncl. dentatus** projicira se lateralna zona odnosno cerebrocerebellum, u **ncl. interpositus (emboliformis + globosus)** projicira se intermedijarna zona (isključivo dio spinocerebelluma), dok se u **ncl. fastigii** projiciraju neuroni vermalne zone te flokulonodularnog režnja, dakle i spinocerebellum i vestibulocerebellum (vidi napomenu iznad u ovom podnaslovu). Kuda idu projekcije dubokih jezgara malog mozga? S obzirom na povezanost s određenim funkcionalnim režnjem, vrijede sljedeće tvrdnje. Lateralna zona (cerebrocerebellum) odašilje impulse preko **ncl. dentatus** kroz dentatorubrotalamički trakt koji prolazi kroz ipsilateralne gornje pedunkule. Navedeni aksoni u mezencefalonu križaju stranu (presjek kroz donje kolikule na Weigert preparatu u razini donjih kolikula, decussatio pedunculorum cerebellarium) i terminiraju bilo u parvocelularnom dijelu **ncl. rubera** (koji daje aksone za rubroolivarni trakt ključan za feedback petlju cerebelluma, isti terminira u ipsilateralnoj donjoj olivarnoj jezgri) bilo u motoričkom dijelu talamusa (VLP jezgra, ostale motoričke jezgre talamusa su VA koja prima nigrotalamičke projekcije te VLa koje prima palidotalamičke projekcije, vidi poglavlje 3). Vlakna VLP jezgre završavaju u primarnom motoričkom korteksu (MI) te suplementarnoj motornoj arei (SMA, vidi prvo spominjanje), vršeći učinak na lateralni kortikospinalni put i kortikopontinocerebellarni put (bitno jer je kortikopontinocerebellarni put zapravo trakt koji prenosi originalni nacrtni naređenog pokreta i ovim djelovanjem cerebrocerebellum ažurira nacrtni pokreta, kako moždanoj kori tako i sebi, omogućavajući sebi korekciju korekcije prvotnog pokreta, odnosno korigiranje pokreta do usklađivanja zamišljenog i izvedenog). Patologija vezana za cerebrocerebellum je neocerebellarni sindrom (tako se zove zato što je cerebrocerebellum filogenetski najmlađi sustav cerebelluma), čiji su simptomi trzavost hitrih i glatkih pokreta te opća ataksija (pojava razlaganja pokreta) i ataksija govora. Intermedijarna zona se preko **ncl. interpositus** projicira u dvije strukture: magnoelularni dio **ncl. rubera** (ishodište rubrospinalnog puta, vidi napomenu za rigidnosti) i prethodno spomenutu VLP jezgru talamusa (sličan učinak kao cerebrocerebellum, specifično na lateralni kortikospinalni put odnosno onaj zadužen za pokrete udova; ventralni kortikospinalni put zadužen je za aksijalne mišiće). Vermalna zona spinocerebelluma projicira se preko **ncl. fastigii** u vestibularne jezgre (učinak sličan vestibulocerebellumu, vidi ispod) i u posebne neurone VLP jezgre talamusa čije projekcije završavaju u somatopskom području za trup, regulirajući aktivnost ventralnog kortikospinalnog puta. Patologija spinocerebelluma je sindrom

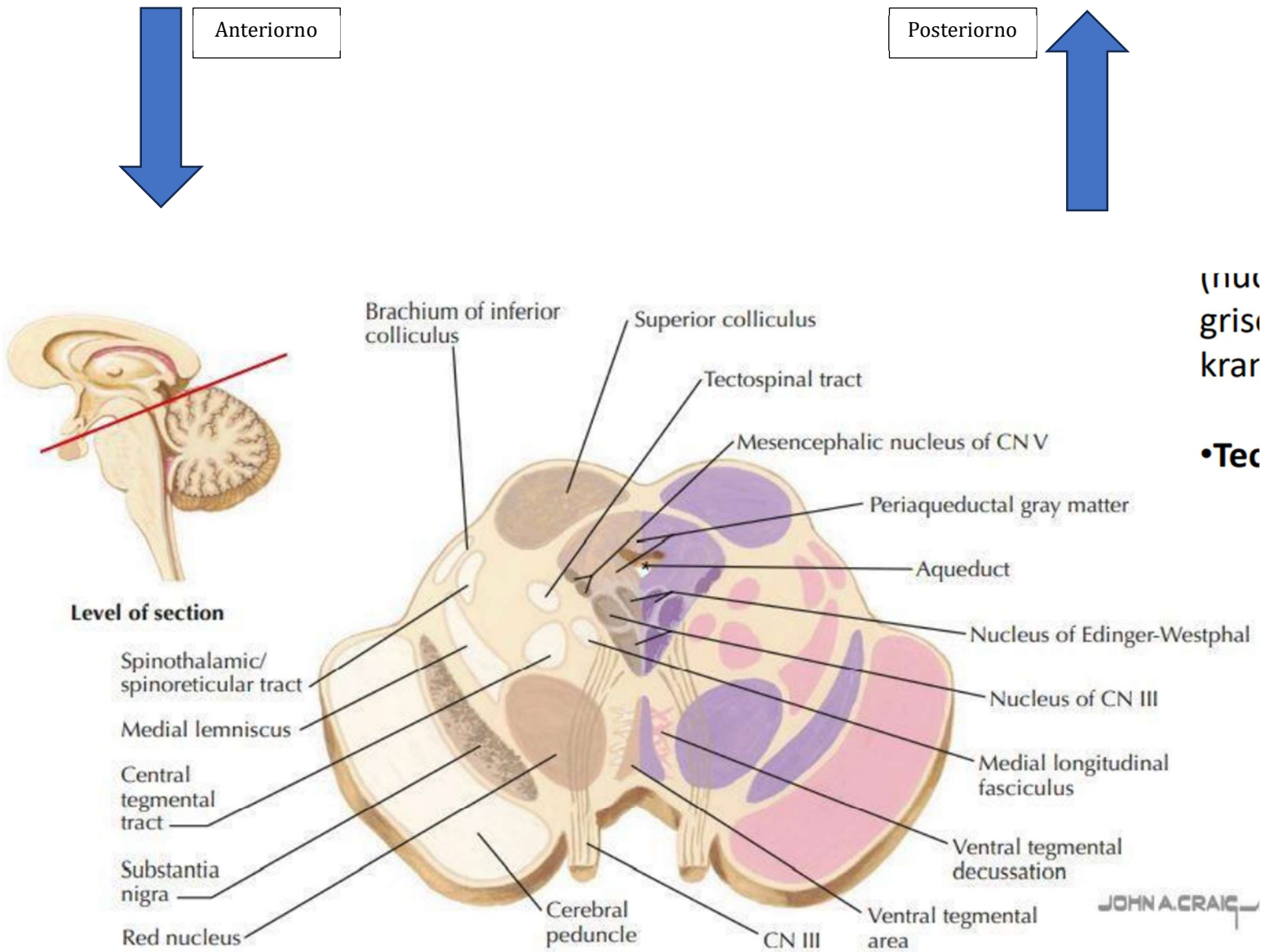
prednjeg režnja gdje se opažaju promjene u mišićnom tonusu i **ataksija hoda** pri **lateralnijoj ozljedi**, dok pod ovim sindromom **ozljeda vermisa** povlači poremećaje **aksijalnih i proksimalnih mišića**. **Vestibulocerebellum** se preko **ncl. fastigii** bilateralno projicira u **vestibularne jezgre i medijalnu retikularnu formaciju** (vidi iznad), no on sadrži i određene **Purkinjeove stanice** koje **bez prekapčanja** na **ncl. fastigii** odašilju aksone do vestibularnih jezgara (iznimka od gore navedenog pravila da se kora projicira u svoja odredišta posredno preko dubokih jezgara). Odredišta vestibulocerebelluma daju silazne puteve: **vestibulospinalni trakt i retikulospinalni trakt** koji nadziru aktivnost **aksijalnih i proksimalnih mišića udova**. Vestibularne jezgre također odašilju aksone kroz **fasciculus longitudinalis medialis** (vidi spominjanje u dijelu „*za one koji žele znati više*“) do okulomotoričkih jezgara, time koordinirajući pokrete očiju i pokrete glave. Patologija ovog puta je **fokulonodularni sindrom** koji se manifestira poremećajem ravnoteže i **nistagmusom**. Aferentna vlakna koja putuju do cerebelluma potječu iz **organa ravnoteže, vidnog sustava, motoričke kore i proprioceptivnih neurona kralježnične moždine/spinalnih ganglija**. Većina aferentnih vlakana prolazi kroz **srednje i donje cerebellarne pedunkule**, uz iznimku **tractusa spinocerebellaris ventralisa** koji u cerebellum ulazi kroz **gornje cerebellarne pedunkule**. **Gornji cerebellarni pedunkuli glavno su izlazište eferentnih vlakana cerebelluma**, stoga se nazivaju i **eferentnim pedunkulima cerebelluma**. Kroz **srednje pedunkule** koji ponsu daju specifičan oblik **prekapčanjem kroz pontine jezgre** ulaze **kortikalne projekcije**.

Kroz **donje pedunkule** ulaze **sva spinocerebellarna vlakna** (osim vlakana tractusa spinocerebellaris ventralisa) koja malom mozgu predočavaju trenutnu **napetost tetiva i mišićnih vretena** i na temelju ovih podataka mali mozak zna s čime tijelo raspolaže za usavršavanje pokreta. Važno je naglasiti da **ipsilateralni cerebellum** upravlja **ipsilateralnom stranom tijela**. No, pri učenju se javlja pojava da **neki spinocerebellarni putevi križaju stranu na segmentalnoj razini kralježnične moždine**, što zna biti zbunjujuće. **Spinocerebellarni putevi koji putuju kontralateralnom stranom kralježnične moždine** (tractus spinocerebellaris ventralis i tractus cervicalis centralis) po ulasku u cerebellum **ponovno križaju stranu u bijeloj tvari cerebelluma** i svakako završavaju **ipsilateralno, održavajući pravilo** da jedna strana cerebelluma obrađuje **proprioceptivne podatke koji odgovaraju istoj strani tijela**. Zbog opširnosti teme preporuka je da iscrpno proučite „*Bilješke s predavanja*“, *poglavlje S6, stranica 174 te „staru skriptu“ (stranica 88)*.

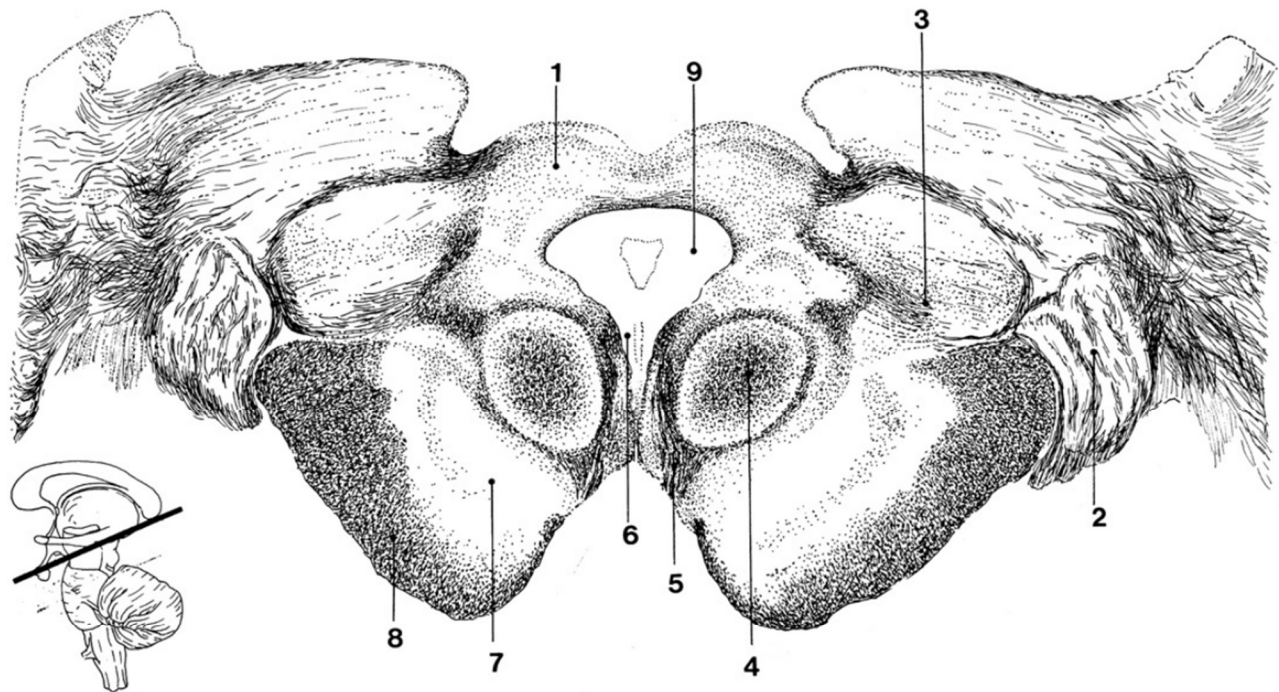
Izvori za slikovni dio poglavlja 2:

Inačica prezentacije za vježbu VA7 iz ak. god. 2022./20223. profesorice Bokulić (slike 1, 4, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 15), H11M webpage (slike 2, 3, 5, 6), https://www.researchgate.net/figure/Main-dopamine-pathways-in-the-brain_fig3_339755837 (slika 11), <https://www.kemunited.com/2013/07/neurology-spotting-labelled-specimen.html> (slika 14), TNZ-skripta.docx; stranica 107 (slika 15), <http://what-when-how.com/neuroscience/the-cerebellum-motor-systems-part-3/> (slika 16), autor (dijagram 17).

Slike spomenute u poglavlju 2/VA7
(*Izgled i građa moždanog debla i malog mozga, IV. Komora*)

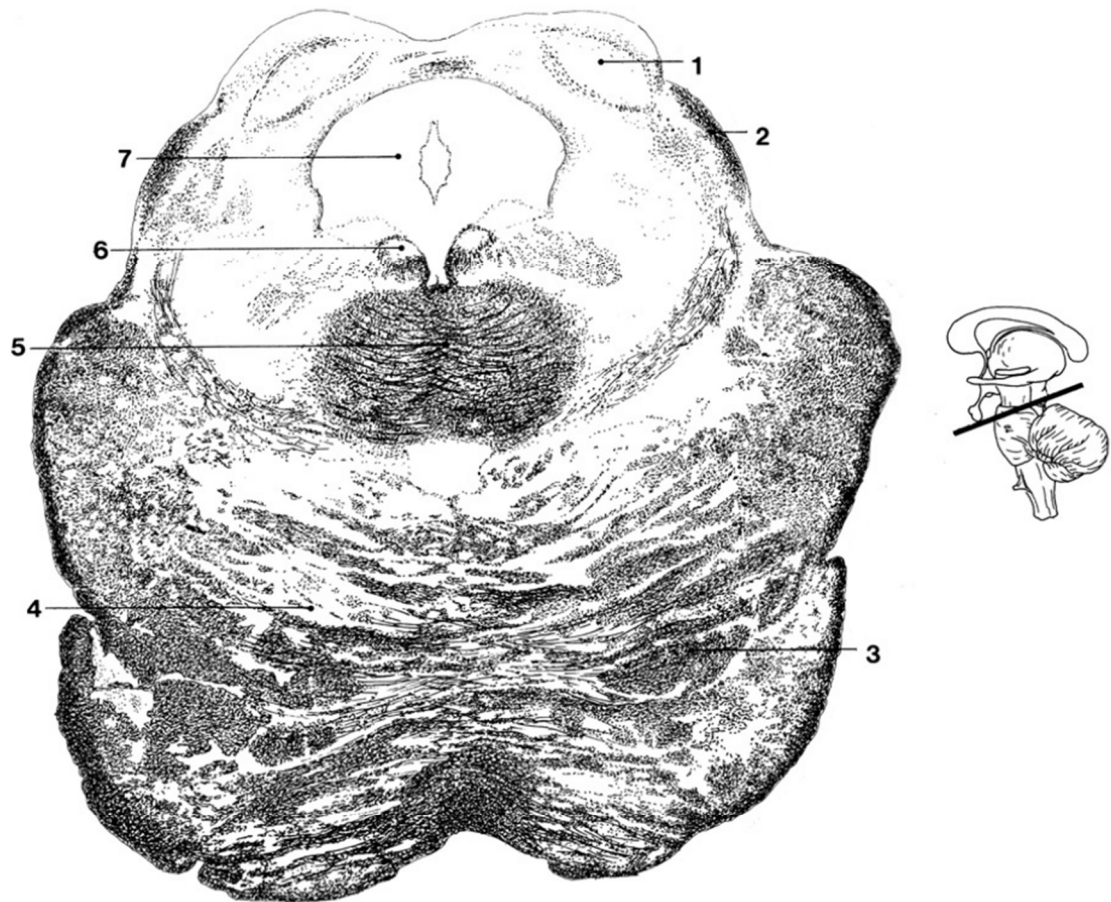


(slika 1) Na ovom preparatu (presjek mesencephalona u razini gornjih kolikula) očituju se crura cerebri (cerebral peduncle na slici) i gornji kolikuli (superior colliculus na slici) koji određuju anteriorno-posteriorno usmjerenje (Mickey Mouse obris, uške odnosno crura cerebri usmjerene su anteriorno). Od sprijeda se u bazu mesencephalona najviše anteriorno nalaze crura cerebri, a odmah dorzalno od njih substantia nigra. Iza substantiae nigrae, u luku od anteromedijalno prema laterodorzalno, nalaze se: ncl. ruber, lemniscus medialis, lemniscus spinalis (tractus spinothalamicus). Dorzalno od ncl. ruber nalaze se tractus tegmentalis centralis, fasciculus longitudinalis medialis te tractus tectospinalis. U središtu ovog presjeka nalazi se aqueductus mesencephali (takozvana Mickeyeva usta) i oko njega sroliki PAG (vrh srca usmjeren anteriorno). Važno je naglasiti razliku između prednje i stražnje dekusacije tegmentuma koje se nalaze u ovoj razini (prednja je križanje rubrospinalnog puta, dok je stražnja križanje tectospinalnog puta).



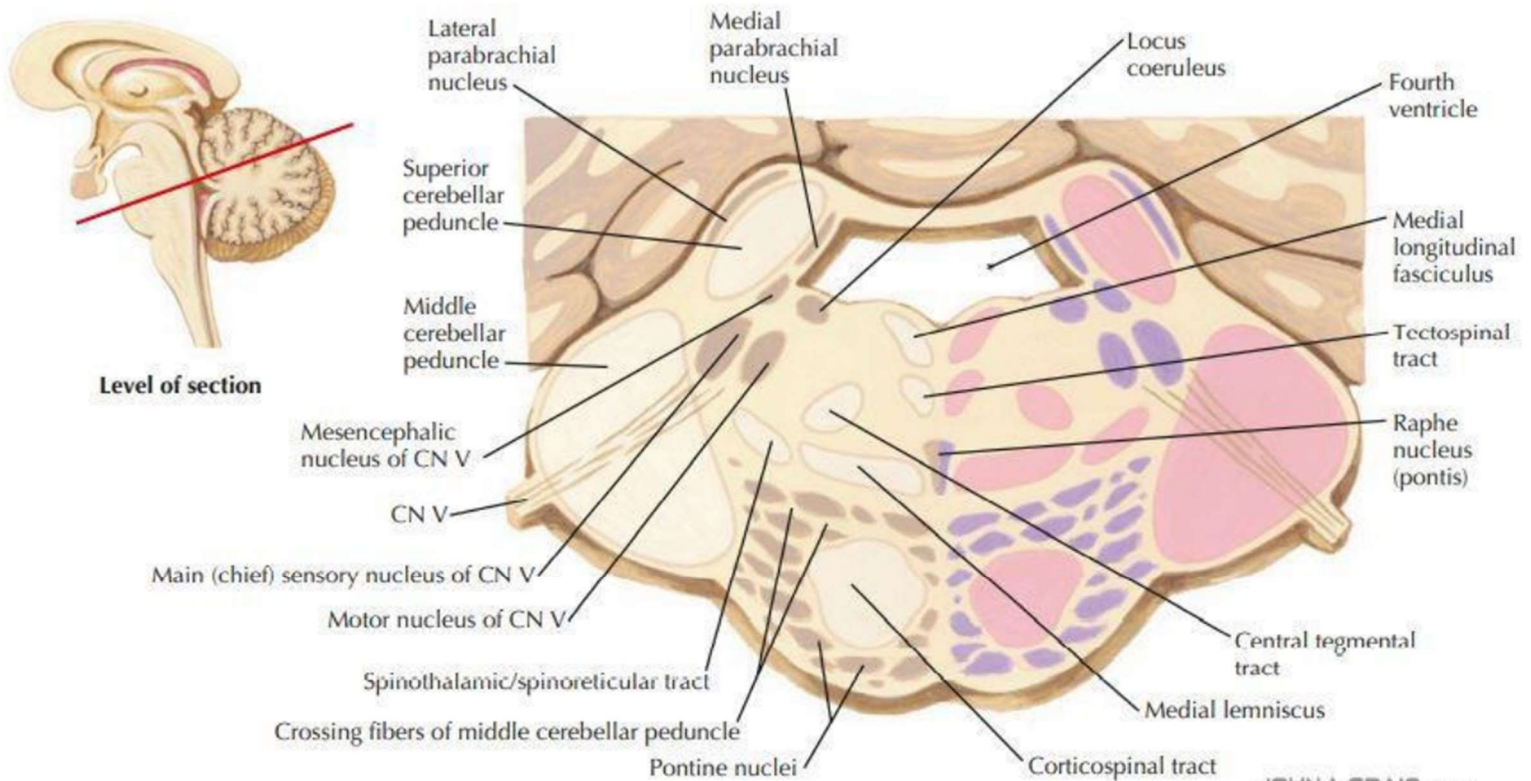
1. COLLICULUS SUPERIOR, 2. CORPUS GENICULATUM LATERALE, 3. CORPUS GENICULATUM MEDIALE, 4. NUCLEUS RUBER, 5. RADIX NERVI OCULOMOTORII, 6. NUCLEUS NERVI OCULOMOTORII, 7. NUCLEUS NIGER, 8. CRUS CEREBRI, 9. SUBSTANTIA GRISEA CENTRALIS (PAG)

(slika 2) Ovo je presjek u identičnoj razini kao na prethodnoj stranici, no u obliku Weigert preparata na kojem se prepoznaju strukture tijekom usmenog ispita (ukupno postoji 13 Weigert preparata koji se mogu pojaviti na usmenom ispitu). Važno je naglasiti da su ishodi učenja i očekivanja profesora nešto drukčiji na neuroanatomskim vježbama i na samom usmenom ispitu. Na vježbi je naglasak na prepoznavanju struktura na preparatima te elementarnom poznavanju funkcije nabrojanih struktura, dok je na usmenom ispitu naglasak na integraciji funkcije s elementarnom anatomijom. Svrha priručnika zapravo je da ono što ste čuli na vježbama točno povežete s relevantnom funkcijom i njenom lokacijom u literaturi koja je citirana unutar samog priručnika. U daljnjem opisu naglašene su točno one strukture koje profesori mogu pitati tijekom vježbe, dok je sve ostalo spomenuto u poglavljima upravo cjelovit prikaz onoga što se traži za ocjenu izvrstan. Za ovaj preparat strukture od interesa na vježbama su: gornji kolikuli, crura cerebri, aproksimacija smještaja jezgara i izlazišta okulomotornog živca, substantia nigra, nucleus ruber, PAG, aproksimacija smještaja mezencefaličke jezgre trigeminusa, aproksimacija smještaja medijalnog leminiskusa.

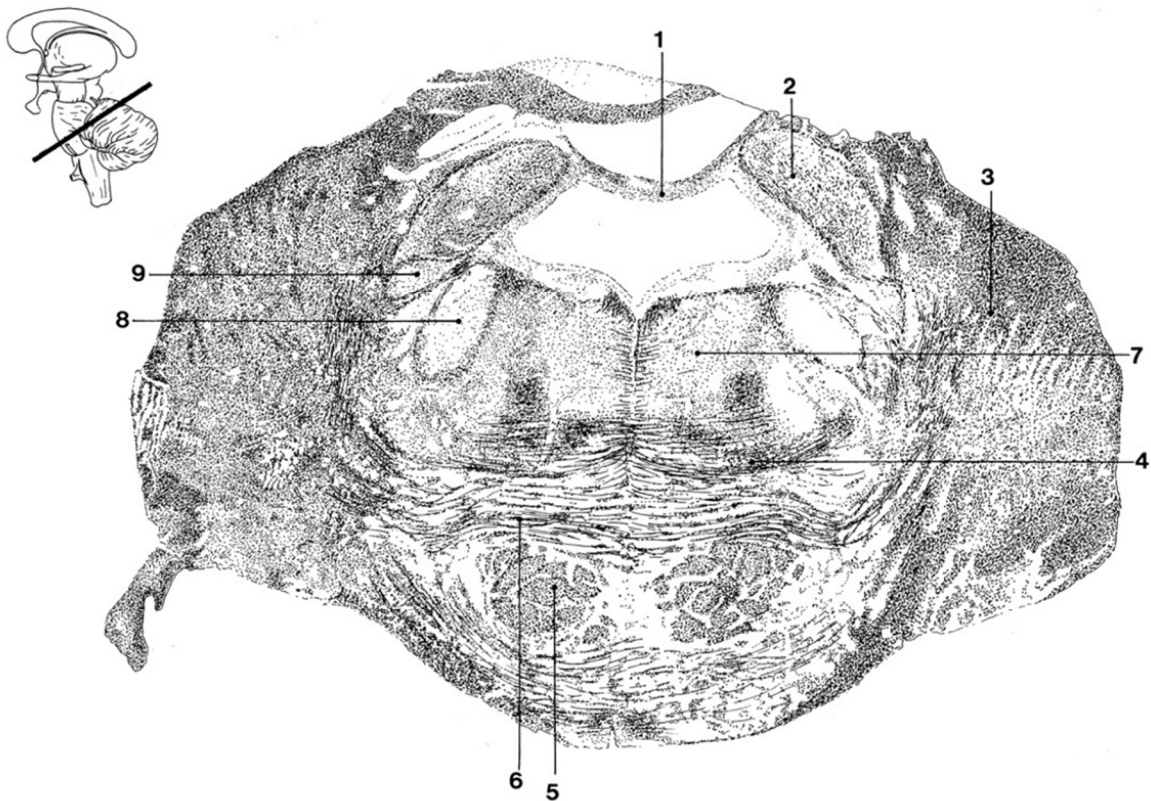


1. COLLICULUS INFERIOR, 2. LEMNISCUS LATERALIS, 3. TRACTUS CORTICOSPINALIS, 4. NUCLEI PONTIS, 5. DECUSSATIO PEDUNCULORUM CEREBELLARIUM SUPERIORUM, 6. NUCLEUS NERVI TROCHLEARIS, 7. SUBSTANTIA GRISEA CENTRALIS (PAG)

(slika 3) Ovaj se presjek također nalazi u mesencephalonu, no nešto niže - u razini donjih kolikula. U kontinuitetu s gornjim presjekom vidljivi su i PAG i aqueductus mesencephali, a strukture koje su ovdje od interesa su donji kolikuli, križanje aksona gornjih pedunkula malog mozga te jezgre trohlearnog živca čiji aksoni izlaze iz stražnje strane moždanog debla za razliku od ostalih kranijalnih živaca. Lemniscus lateralis završava u donjim kolikulima i stoga se ne vidi na presjeku iznad (vidi slušni put).

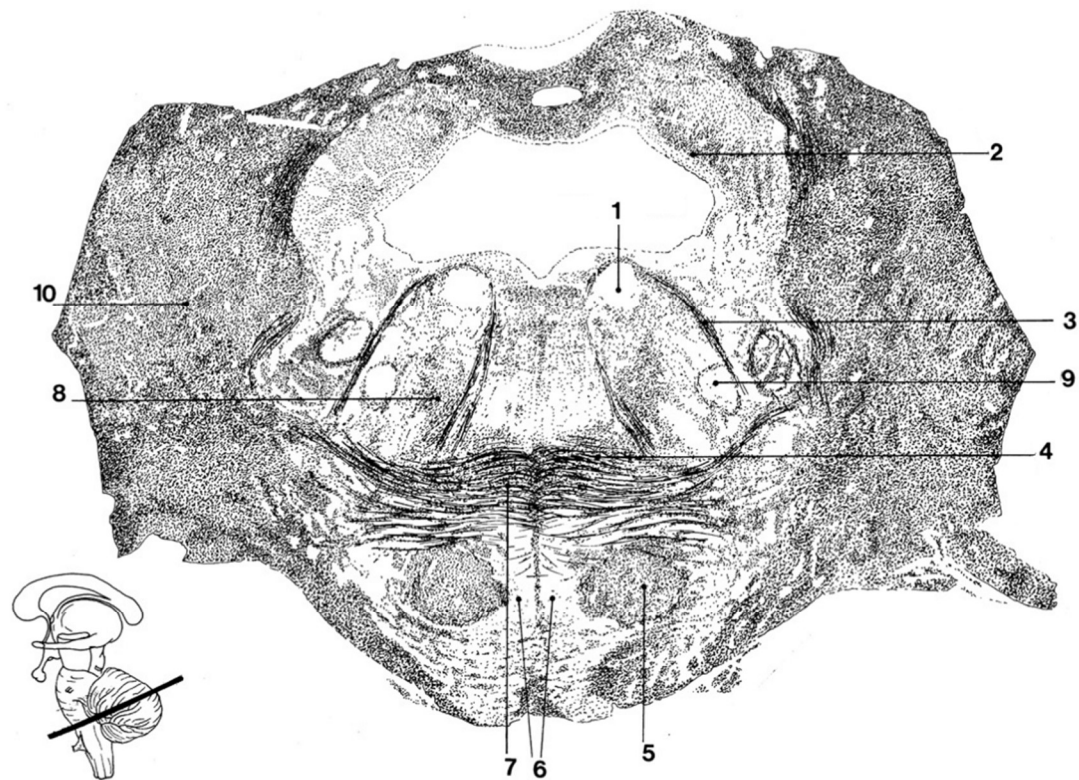


(slika 4) Na slici se nalazi presjek kroz sredinu ponsa. Opisivanje preparata uvijek kreće s anteroposteriornom orijentacijom: srijeda se nalaze nuclei pontis te tractus corticospinalis, dok se straga nalazi prednji zid IV. komore. U središnjoj crti odmah iza pontinih jezgri redom se javljaju medijane raphe jezgre retikularne formacije, tektospinalni trakt i fasciculus longitudinalis medialis. Odmah iza pontinih jezgri, lateralnije od raphe jezgara nalazi se lemniscus medialis, dok se još lateralnije od njega smjestio spinothalamički put. U sredini tegmentuma ponsa nalazi se tractus tegmentalis centralis. U nastavku ističu se dorzolateralno smještenu motoričku jezgru trigeminusa, a lateralnije od nje ncl. principalis seu pontinus n. trigemini. Iza navedenih struktura, medijalnije uz IV. Komoru, smjestio se locus coeruleus. Aproximacije položaja nabrojanih struktura od interesa su na vježbama.



1. VELUM MEDULLARE SUPERIUS, 2. PEDUNCULUS CEREBELLARIS SUPERIOR, 3. PEDUNCULUS CEREBELLARIS MEDIUS, 4. CORPUS TRAPEZOIDEUM, 5. TRACTUS CORTICOSPINALIS, 6. FIBRAE PONTIS PROFUNDAE, 7. FORMATIO RETICULARIS, 8. NUCLEUS MOTORIUS NERVI TRIGEMINI, 9. NUCLEUS PONTINUS NERVI TRIGEMINI

(slika 5) Prikazan je Weigert preparat presjeka sredine ponsa. Strukture koje valja prepoznati na ovoj razini su: velum medullare superius, corpus trapezoideum (ključna struktura slušnog puta nužna za lociranje izvora zvuka), ispred trapezoidnog tijela fibrae pontis profundae (eferentne veze ncll. pontis koje tvore tractus pontocerebellaris, vidi tekstualni dio poglavlja; nema ih u pontomedullarnom spoju i tamo su onda pontine jezgre tik uz corpus trapezoideum, vidi sliku 6) te medijalna i lateralna uzdužna zona retikularne formacije. Strukture, odnosno topografske aproksimacije relevantne za vježbe su: navedene jezgre trigeminusa, tractus corticospinalis s ncll. pontis i fibrae pontis, corpus trapezoideum te aproksimacija smještaja veluma medullare superiusa.

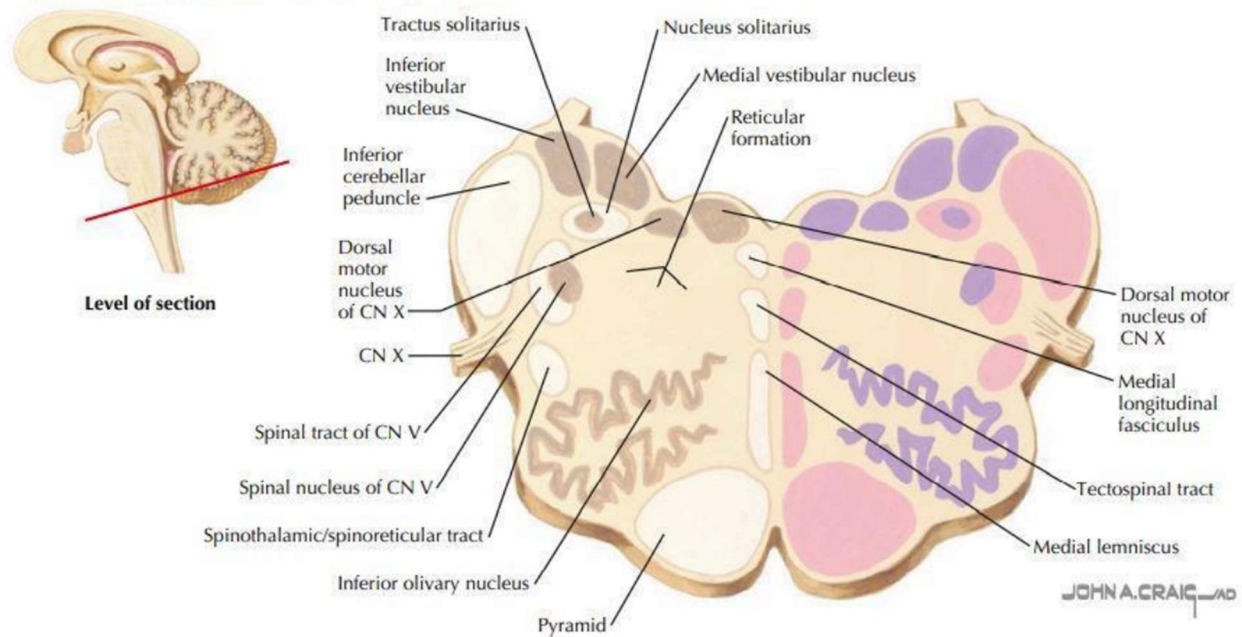


1. NUCLEUS N. ABDUCENTIS, 2. PEDUNCULUS CEREBELLARIS SUPERIOR, 3. FILA RADICULARIA NERVI FACIALIS, 4. LEMNISCUS MEDIALIS, 5. TRACTUS CORTICOSPINALIS, 6. NUCLEI PONTIS, 7. CORPUS TRAPEZOIDEUM, 8. TRACTUS TEGMENTALIS CENTRALIS, 9. NUCLEUS NERVI FACIALIS, 10. PEDUNCULUS CEREBELLARIS MEDIUS

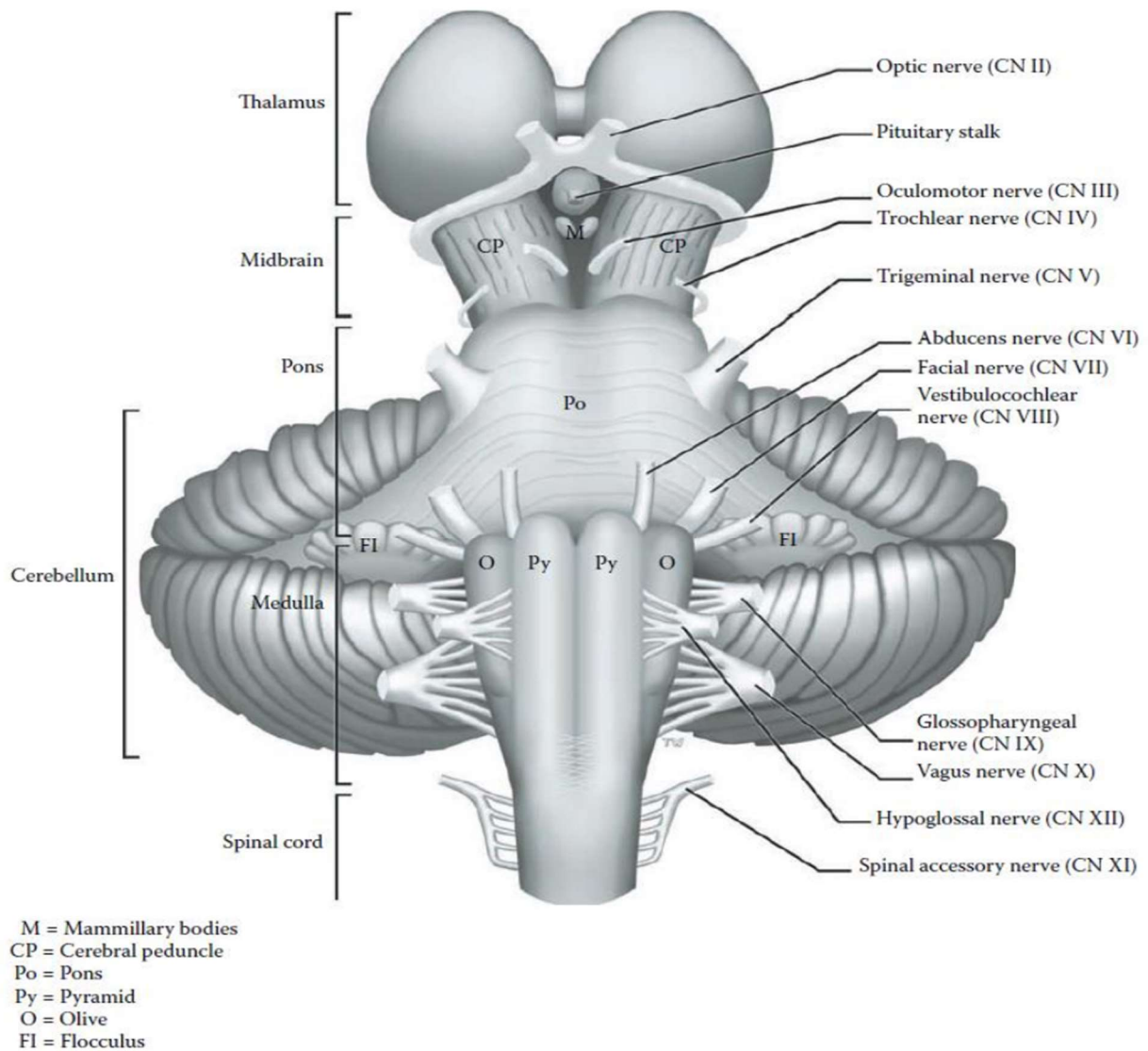
(slika 6) Na Weigert preparatu presjeka ponsa u razini pontomedullarnog spojišta važno je naglasiti dvije stvari: topografske oznake jezgara kranijalnih živaca i relativan smještaj corpora trapezoideuma ovisno o razini presjeka ponsa. Prominentne kranijalne jezgre ovog presjeka su jezgra abducens i jezgra facialis. Jezgra facialis ne vidi se izbočenjem na deblu, dok se jezgra abducens nazire izbočenjem imena colliculus facialis (tvori ga korijen facialis koji zakreće oko jezgre abducens). Napomena! Nadovezujući se na sliku iznad, u odnosu na sredinu ponsa gdje je corpus trapezoideum anteriorno omeđen s fibrae pontis profundae, ovdje je anteriorno omeđen izravno pontinim jezgrama. U obje je razine presjeka s dorzalne strane omeđen lemniscusom medialisom (iako se to ne vidi na gornjem presjeku).



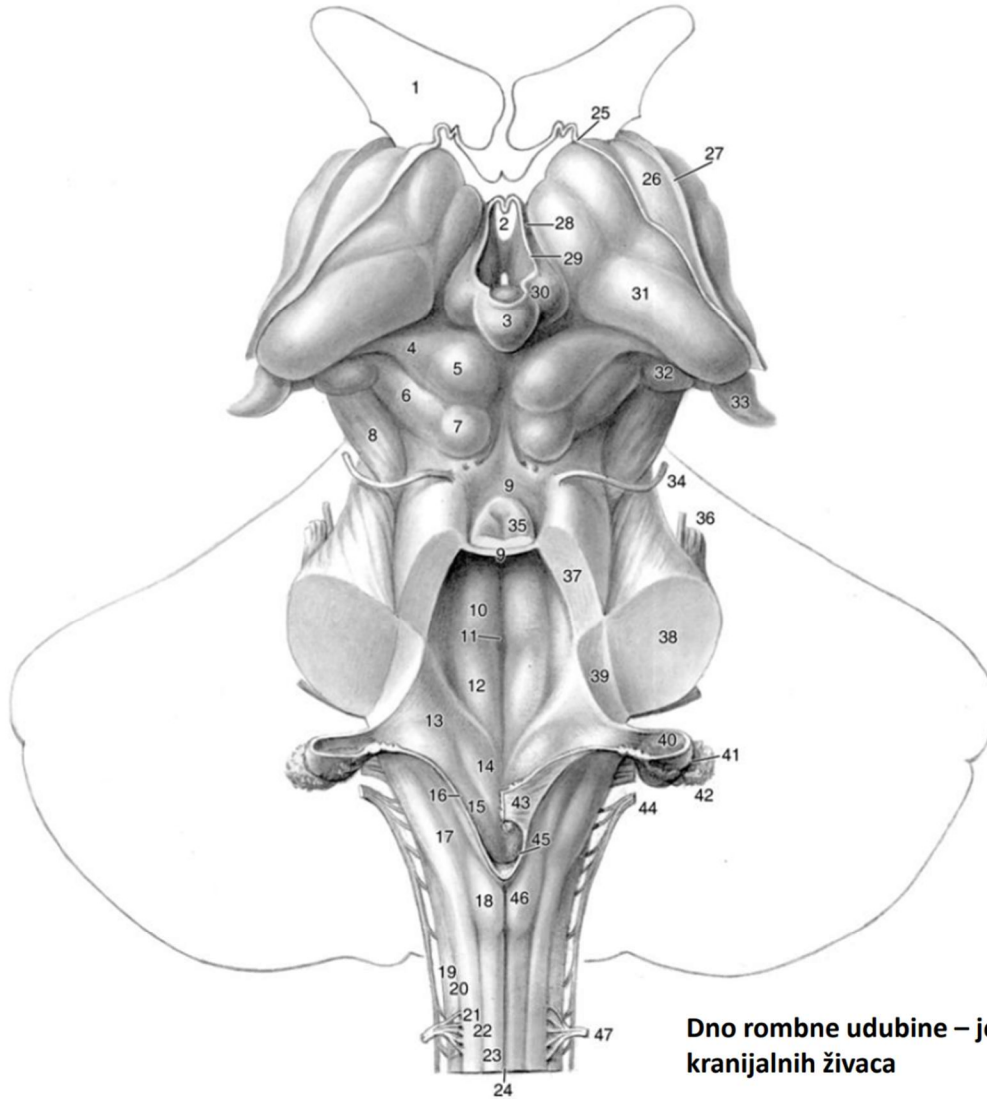
Medulla—Level of the CN X and the Vestibular Nuclei



(slika 7) Prikazan je presjek kroz kaudalnu produljenu moždinu. Anteroposteriornu orijentaciju određuju piramide produljene moždine anteriorno i prednji zid IV. komore/ncl. n. hypoglossi posteriorno. Dorzolateralno od piramida pružaju se donje olivarne jezgre (topografsko izbočenje je oliva). U medijanoj crti posteriorno od piramida redom se pojavljuju: medijalni lemniscus (ovdje se naziva i tractus interolivaris jer je smješten između dviju kontralateralnih olivarnih jezgara), tectospinalni trakt te fasciculus longitudinalis medialis. Dorzolateralno od FLM snopa nalazi se jezgra hypoglossusa, a dorzolateralno od nje je smješten nucleus gracilis. U istoj frontalnoj ravnini s nucleusom gracilisom, ali lateralnije, nalazi se nucleus cuneatus. Od jezgara kranijalnih živaca ovdje se nalazi jezgra hypoglossusa, odmah lateralno do nje ncl. dorsalis n. vagi, a lateralno i prijedna od vagalne jezgre nucleus solitarius. Nucleus spinalis nervi trigemini nalazi se ventrolateralno u odnosu na prethodno navedenu skupinu jezgara. Zaključno, valja zapamtiti redoslijed relevantnih jezgara kranijalnih živaca na Weigert preparatu od ventrolateralno prema dorzomedijalno: spinalna jezgra trigeminusa, solitarius, dorzalna vagalna te hipoglosalna jezgra. Strukture, odnosno topografske aproksimacije relevantne za vježbe su: piramide, oliva, sve navedene jezgre kranijalnih živaca, lemniscus medialis.



(slika 8) Imperativ ove vježbe je savladati topografske biljege i izbočenja na moždanom deblu, pošto su oni skoro pa jedina opažljiva stvar koju voditelj vježbe može konkretno pitati. Većina struktura na slikama 8 i 9 funkcionalno neće biti od prevelike važnosti. Iznimno će se strukture poput colliculusa facialisa, olive te piramida gotovo sigurno pojaviti u nekom vidu ispita, kao i topografski biljezi kranijalnih živaca. Za sve povezano sa slikom 8 i slikom 9, proučite podnaslov „Površinska topografija moždanog debla i fossa rhomboidea“ poglavlja pridruženog ovim slikama. Slika 8 prikazuje ventralni pogled na moždano deblo, dok slika 9 prikazuje pogled u fossu rhomboideu.



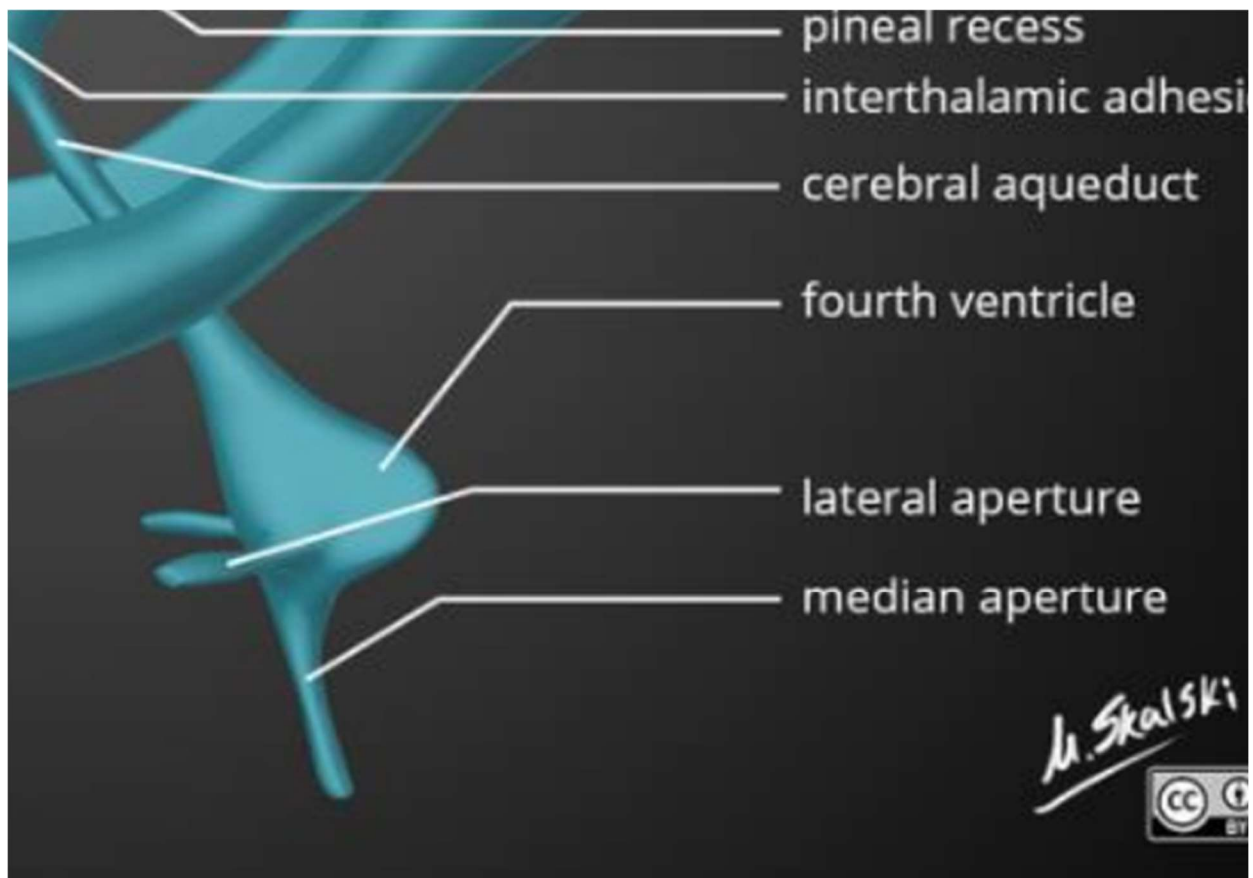
Dno rombne udubine – jezgre kranijalnih živaca

- 10 eminentia medialis
- 11 sulcus medianus
- 12 colliculus facialis
- 14 trigonum n. hypoglossi
- 15 trigonum n. vagi
- 17 tuberculum nuclei cuneati
- 18 tuberculum nuclei gracilis

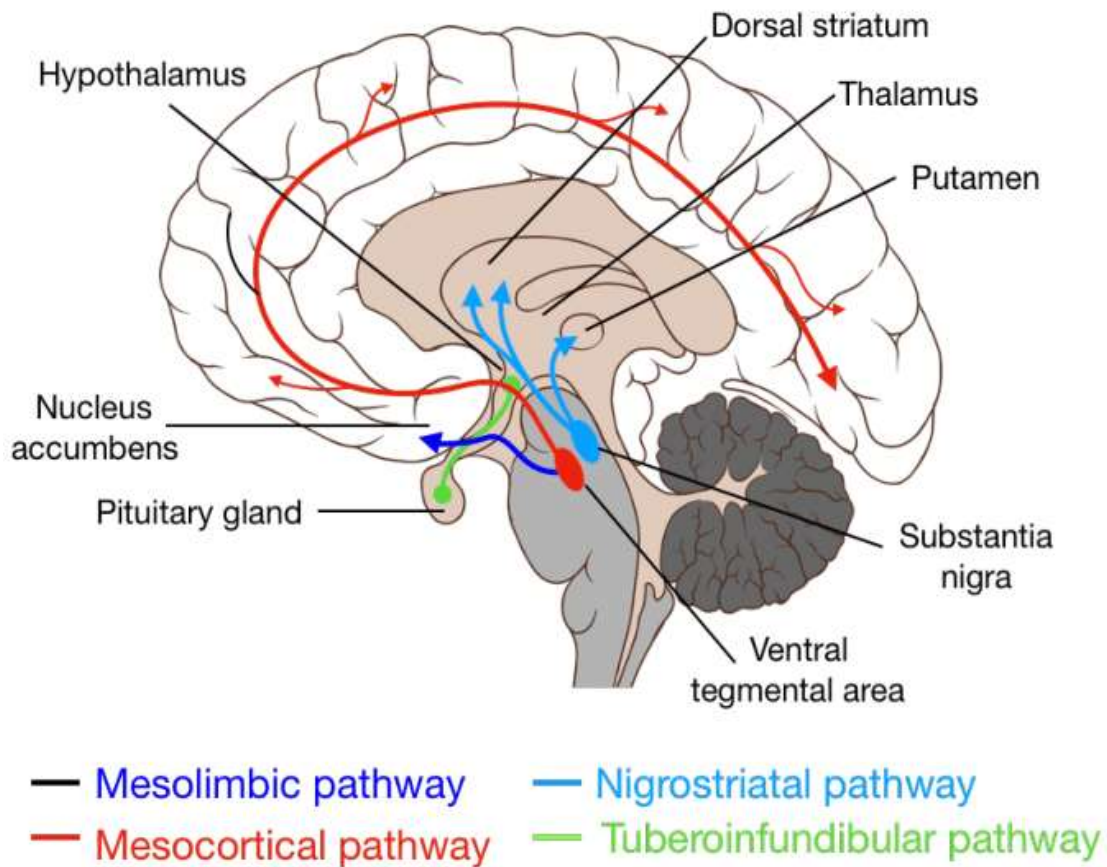
34 – n.trochlearis

37 – 39 pedunculi cerebellares

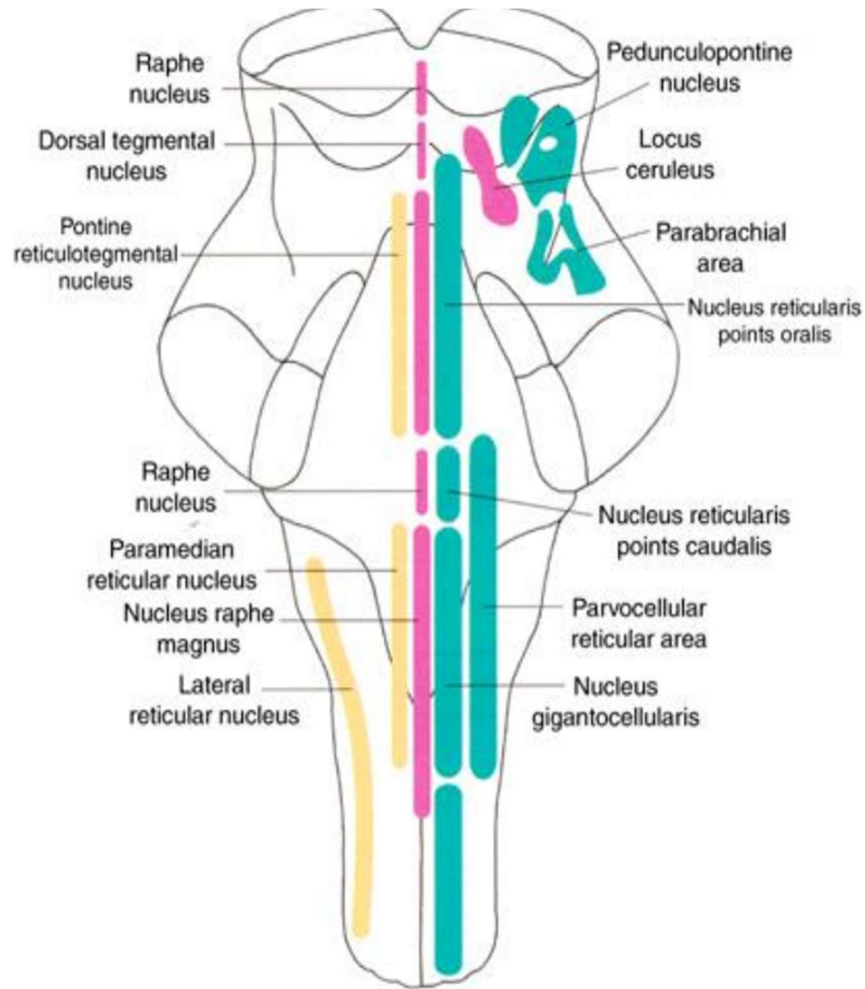
(slika 9)



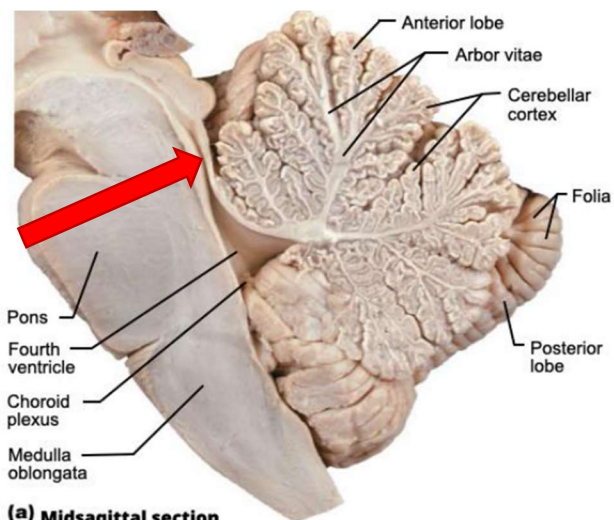
(slika 10) Prikazan je 3D model komornog sustava mozga uvećan na prostor IV. komore. Za topografiju vidi podnaslov „Topografija IV. komore“ u slikama pridruženim poglavlju. Ključno je uočiti topografski odnos između apertura IV. komore i cisterni u koje se otvaraju. Lateralne aperture otvaraju se prema anteriorno u cisternu pontis (ventralno i inferiorno u odnosu na pons), dok se medijana apertura otvara prema dorzalno u cisternu magnu, odnosno cerebromedullaris (dorzalno između cerebelluma i produljene moždine). IV. komora također se preko obexa otvara u canalis centralis spinalis.



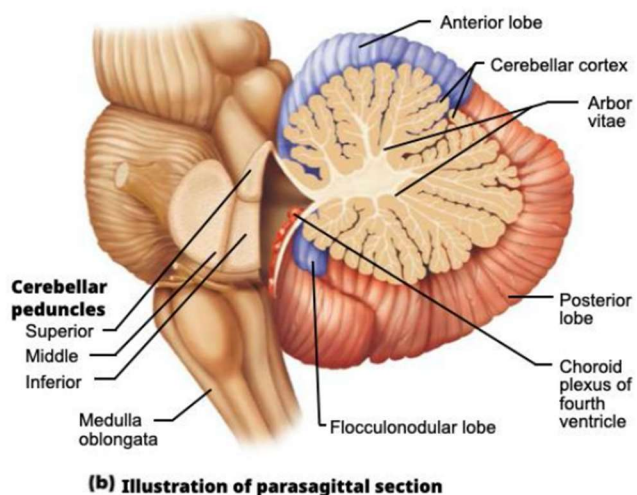
(slika 11) Slika 11 i slika 12 pokrivaju funkcionalnu anatomiju, stoga nisu dio ispitivanog gradiva neuroanatomskih vježbi. Od posebne su kliničke važnosti 4 velika dopaminergička puta CNS-a. U njih se ubrajaju mezolimbički, mezokortikalni, nigrostriatalni te tuberoinfundibularni put. Dopamin kao neurotransmiter ima izraženu neuromodulacijsku ulogu; facilitiranje radnji koje fiziološki doprinose dobrobiti i očuvanju homeostaze organizma. Navedena uloga odnosi se na prva tri navedena puta, od kojih mezolimbički put upravlja motivacijskim emocionalnim stanjima te ima principalnu ulogu u oblikovanju ponašanja ovisnosti, mezokortikalni put omogućava dopaminu modulaciju viših kognitivnih centara što se očituje u donošenju odluka i motiviranju pojedinca prema cilju, a nigrostriatalni put sudjeluje u facilitaciji poželjnih/produktivnih motoričkih obrazaca, odnosno inhibiciji neproduktivnih motoričkih obrazaca (vidi poglavlje „Topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora“). Mezolimbički i mezokortikalni putevi izvire iz mesencephalona, primarno iz VTA (A10 skupina neurona), te su centri patofizioloških promjena kod šizofrenije (vidi poglavlje pridruženo slikama), ovisnosti i depresije (prouči online; posebnu pozornost obrati na zajedničku ulogu uz serotonin). Nigrostriatalni put zahvaćen je kod Parkinsonove bolesti. Posebna uloga dopamina kao inhibicijskog čimbenika otpuštanja nazire se u tuberoinfundibularnom putu, gdje dopamin stvoren u neuronima hipotalamusa portalnim krvotokom regulira otpuštanje prolaktina inhibicijom.



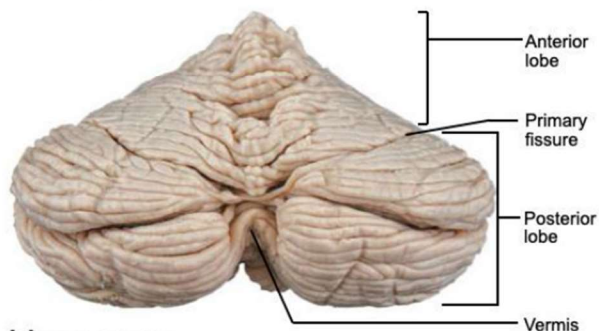
(slika 12) Vidi napomenu na prethodnoj stranici. Retikularna formacija osim uzdužne funkcionalne podjele (na slici plava boja odgovara parvocelularnoj zoni, žuta boja magnocelularnoj zoni te roza boja medijanoj raphe zoni) sadrži i posebna funkcionalna mjesta s jedinstvenim ulogama u regulaciji ciklusa budnosti i spavanja. Od posebne je važnosti ascendentni retikularni aktivacijski sustav (ARAS) smješten u superiornom dijelu retikularne formacije, čija je uloga održavanje budnosti. ARAS se sastoji od neurona retikularne formacije (iz locusa coeruleusa noradrenergički, iz raphe zone serotonergički i iz ncl. pedunculopontinusa kolinergički) te tuberomamilarne jezgre hipotalamusa (sadrži neurone koji luče histamin). ARAS prima aferentne projekcije neurona lateralne zone hipotalamusa, koji luče neuropeptid oreksin. Pretpostavlja se da kad hipotalamus kroz retinohipotalamički put primi informaciju o svjetlu na mrežnici, njegovi oreksinski neuroni luče oreksin na prethodno navedene sastavnice ARAS-a, koje zatim luče neuromodulacijske neurotransmitere. Ti neurotransmiteri povećavaju podražljivost viših dijelova CNS-a. Kod razbuđivanja i desinkronizacije moždane aktivnosti od posebne su važnosti kolinergički neuroni iz pedunculopontine jezgre (skupina Ch5, u ovom procesu još sudjeluju i Ch4 i Ch6 kolinergičke skupine). Inferiorne jezgre retikularne formacije djelovanjem na retikularnu jezgru talamusa omogućavaju pojavu vretena spavanja. Navedeni oreksinski neuroni lateralnog hipotalamusa ključni su u klinici kod patofiziologije najčešćeg oblika narkolepsije (prouči online, katapleksična narkolepsija). Podsjetnik; bitno je dobro proučiti poglavlja 17 i 19 službene literature za potpuno razumijevanje slike 12..



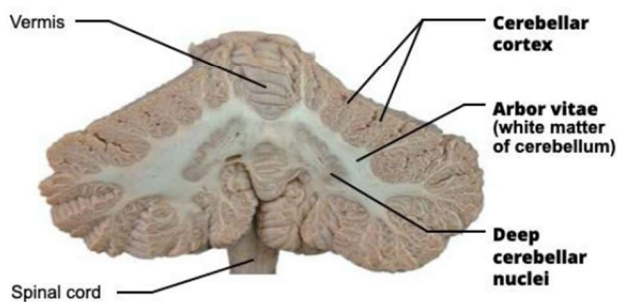
(a) Midsagittal section



(b) Illustration of parasagittal section



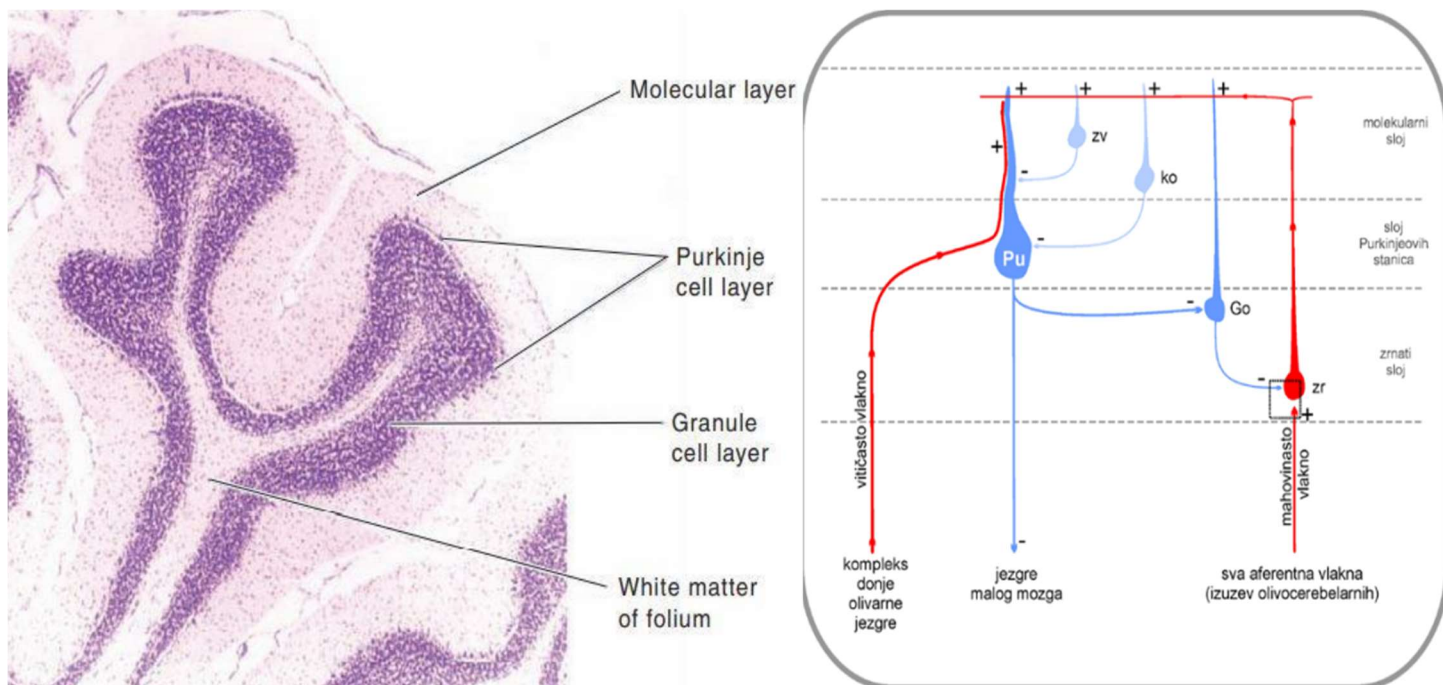
(c) Posterior view



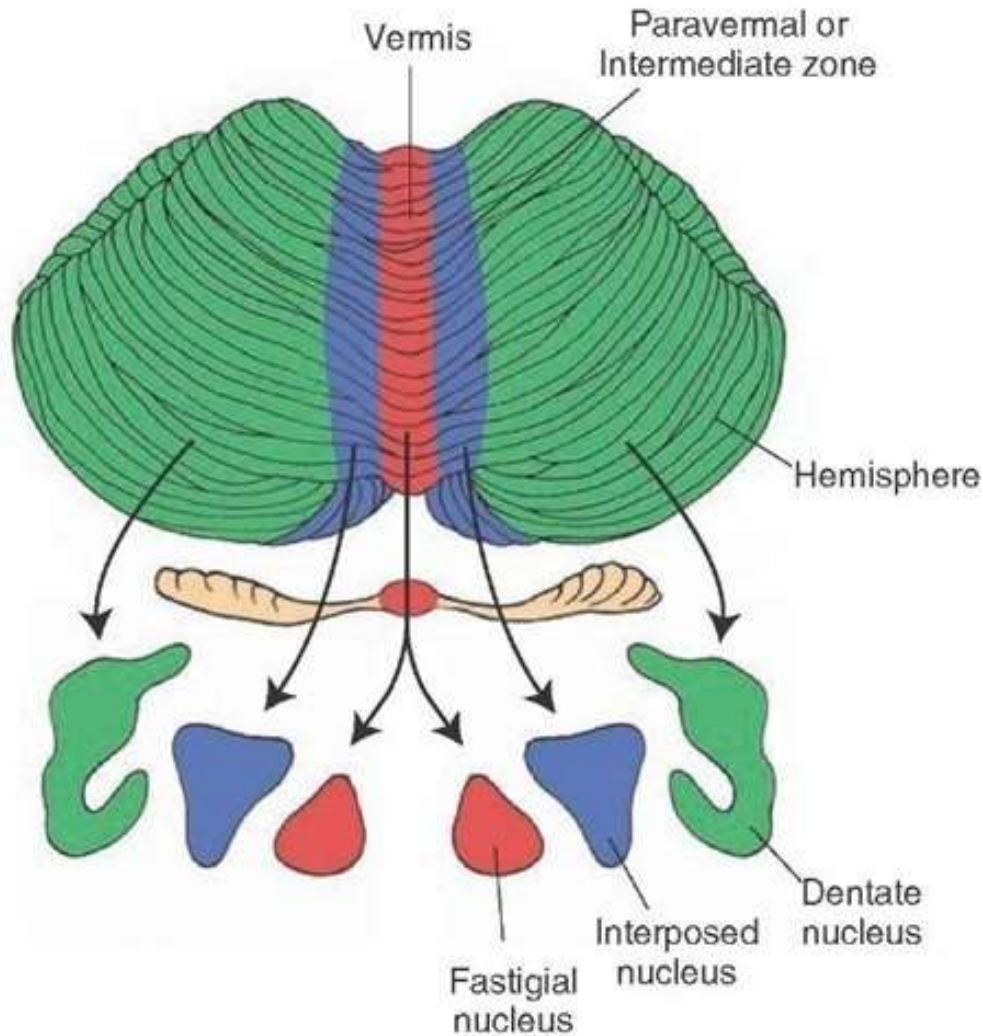
(d) Coronal section, posterior view



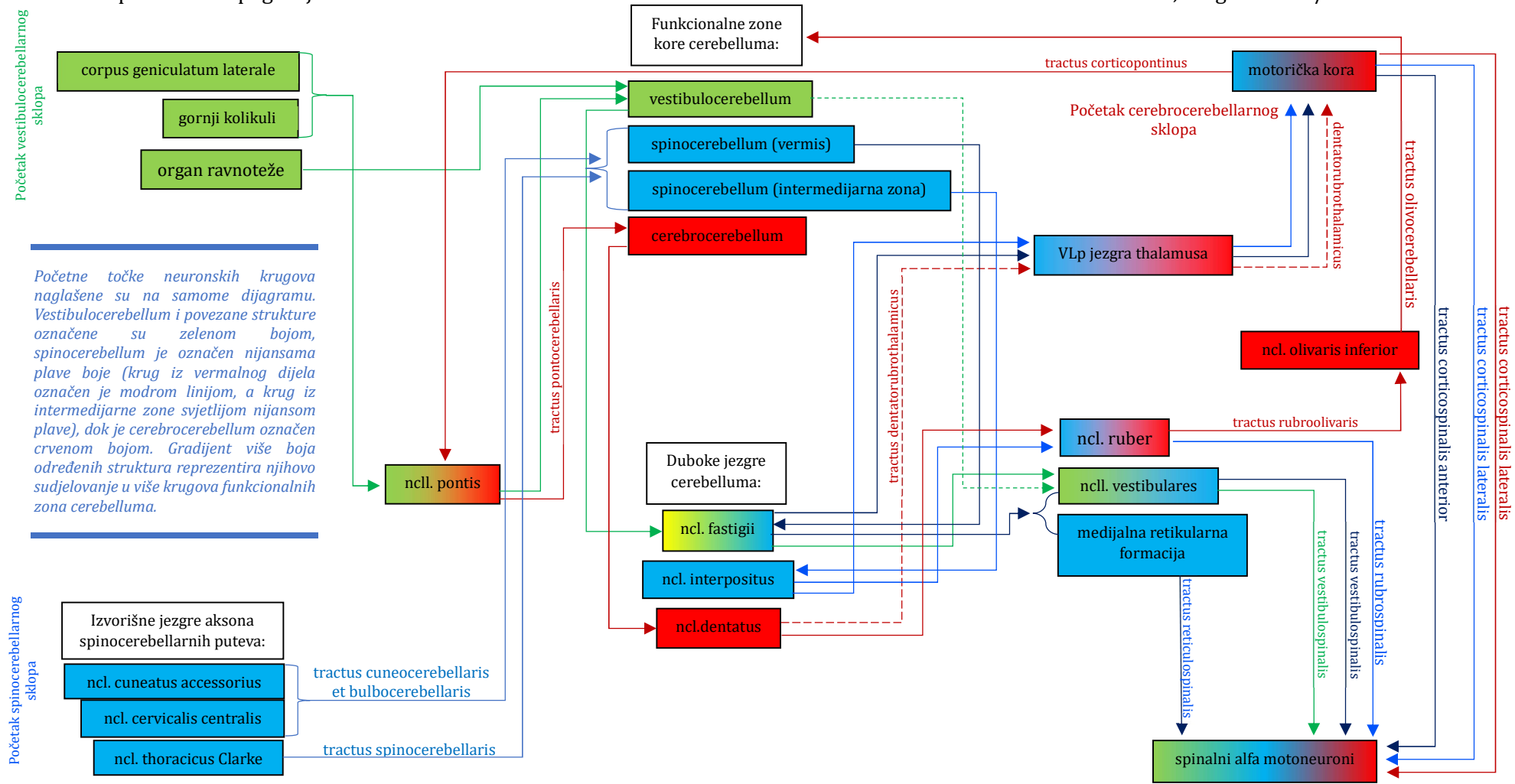
(slike 13 i 14) Pregled anatomije cerebelluma nativno, kroz sagitalni i horizontalni presjek. Za strukture relevantne na neuroanatomskim vježbama vidi poglavlje pridruženo slikama, podnaslov „neuroanatomija cerebelluma“. Za topografski smještaj dubokih jezgara vidi mnemotehniku u istom poglavlju pod podnaslovom „Funkcionalna podjela i duboke jezgre cerebelluma“. Cerebellarne pedunkule na donjem preparatu može se prepoznati pomoću usporedbe s pokazivanjem dignutog palca. Za lijeve pedunkule gleda se desni palac gore, gdje palac predstavlja gornji pedunkul, članci prstiju srednji pedunkul i zapešće donji pedunkul. Velum medullare superius nalazi se između dvaju gornjih pedunkula i proteže prema gore, a na mediosagitalnom presjeku naznačen je crvenom strelicom.



(slika 15) Ova slika odnosi se na funkcionalnu histologiju malog mozga i nije dio ispitivanog gradiva neuroanatomske vježbe. Lijevi dio slike prikazuje ultrastrukturu cerebellarne kore na Nisslovom preparatu, dok desni dio slike prikazuje unutarnje sklopovlje neuronskog kruga kore malog mozga. Cerebellum posjeduje jedinstvenu troslojnu koru koja sadrži 5 jedinstvenih stanica raspoređenih kroz svoje slojeve. Važno je naglasiti da su jedini ekscitacijski neuroni smješteni u cerebellarnoj kori zrnate stanice, dok su sve ostale stanice inhibicijski interneuroni. Još jedna iznimka su Purkinjeove stanice koje, osim što su inhibicijske, imaju projekcijsku prirodu jer njihovi aksoni jedini završavaju na dubokim jezgrama cerebelluma koje su nužne za izvršne uloge malog mozga. Cerebellum je veliko motoričko integracijsko središte s obilnim aferentnim vezama iz mnogih struktura ključnih za praćenje stanja različitih sastavnica tijela koje sudjeluju u pokretu (dobiva nacrt pokreta preko tractusa corticopontocerebellaris, realnu sliku pokreta i aktivnosti mišićnih vretena putem spinocerebellarnih i retikulospinalnih puteva, položaj i stav tijela u prostoru putem vestibulocerebellarnih puteva te aktivno prati vlastite korekcije pokreta putem rubroolivocerebellarnog puta). Važno je naglasiti dvije pojedinosti: sve aferentne veze izuzev kortikopontocerebellarnog puta dolaze iz ipsilateralne strane tijela i stoga ipsilateralan cerebellum koordinira pokrete jedne strane tijela. Kortikopontocerebellarni put koji nosi nacrt pokreta dolazi iz primarne motoričke kore suprotne hemisfere mozga. Za podatke i pojedinosti o uzlaznim spinocerebellarnim putevima, vidi „Bilješke s predavanja“, stranica 174.

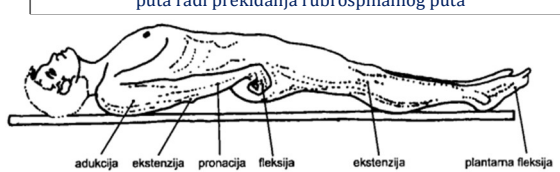
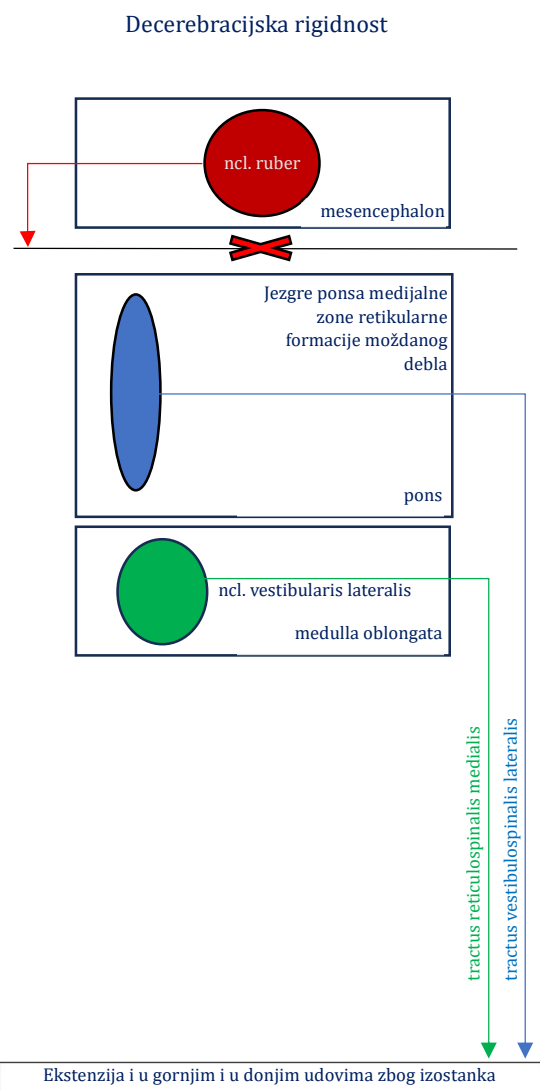
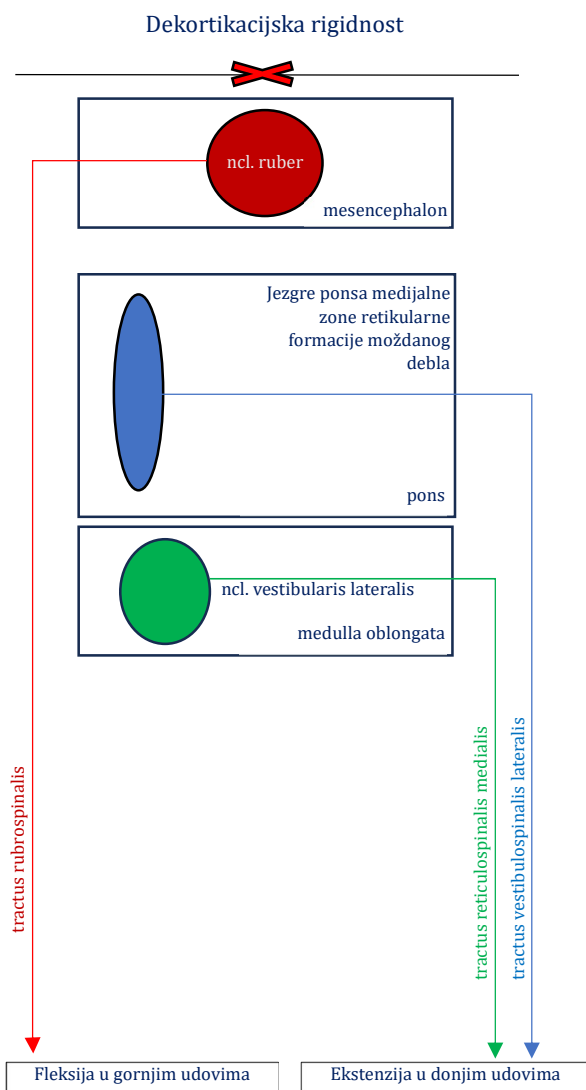


(slika 16) Ova slika se odnosi na funkcionalnu anatomiju malog mozga i nije dio ispitivanog gradiva neuroanatomske vježbe. S obzirom na integracijsku ulogu cerebelluma i podjelu na funkcionalne uzdužne zone opisane u poglavlju 2, slijedi nekoliko važnih funkcionalnih aspekata cerebelluma. Komplementarno djelovanju kortikopontocerebelarnog puta kojim cerebellum dobiva nacrt za pokret naređen na razini primarne motoričke kore, cerebellum također sam sebi putem feedback petlje izdaje korigirani potrebni obrazac aktivnosti mišićnih/tetivnih vretena i proprioreceptora koji mora biti ispunjen da bi se pokret usmjerio prema usavršavanju. Ta feedback petlja utjelovljena je kroz rubroolivocerebelarni put koji polazi iz spinocerebelluma, dolazi u ncl. interpositus, njezini aksoni putuju dalje do magnocelularnog dijela ncl. rubera, aksoni odavdje zatim tvore tractus rubroolivaris do donje olivarne jezgre te naposljetku vitičasta vlakna olivarne jezgre putuju do zrnatog sloja ipsilateralne kore cerebelluma s navedenim uputama koje služe kao preduvjet koji mora biti ispunjen da bi cerebellum priznao taj pokret kao usklađen. Ovaj način usklađivanja naređenog i izvršenog je kontinuiran i osnova je izvršavanja smislenog pokreta. Gore spomenute projekcijske inhibicijske Purkinjeove stanice terminiraju u dubokim jezgrama cerebelluma te za točnu uzdužnu raspodjelu vidi poglavlje pridruženo slikama i preporučene izvore za učenje.



Mnogi od ovih puteva divergiraju u više središta pa se u navođenju koristi kosa crta (/). Pri prvom pojavljivanju kose crte, strukture navedene na jednoj strani kose crte predstavljaju jedan put funkcionalnog sustava u narednim koracima (ako je kod prve kose crte prva struktura lijevo, u svakom sljedećem koraku sljedeća struktura istog puta nalazi se lijevo od iduće kose crte). Vestibulocerebellum: input iz vidnih područja (CGL i colliculi superiores – ncl. pontis – vestibulocerebellum – ncl. fastigii – ncl. vestibulares – tractus vestibulospinalis) i input iz organa ravnoteže (organ ravnoteže – izravno vestibulocerebellum – ncl. fastigii – ncl. vestibulares – tractus vestibulospinalis; može ići i vestibulocerebellum – izravno ncl. vestibulares u ovom toku inputa). Spinocerebellum: input iz neurona sive tvari moždine za napetost mišićnih i tetivnih vretena (izvorišne jezgre spinocerebellarnih puteva – tractus spinocerebellaris – vermis/intermedijarna zona spinocerebelluma; od tu vermalni aksoni – ncl. fastigii – ncl. vestibulares/medijalna retikularna formacija – tractus vestibulospinalis/reticulospinalis, dok intermedijarni aksoni – ncl. interpositus – ncl. ruber (magnocelularni dio)/VLp thalamusa – tractus rubrospinalis/motorička kora). Cerebrocerebellum: input dane naredbe iz motoričke kore (motorička kora – tractus corticopontinus – ncl. pontis – tractus pontocerebellaris – cerebrocerebellum – ncl. dentatus – tractus dentatorubrothalamicus/ncl. ruber (parvocelularni dio) – VLp thalamusa/tractus rubroolivaris – tractus dentatorubrothalamicus/ncl. olivaris inferior – motorička kora/tractus olivocerebellaris).

(dijagram 17) Izvedena shema toka aferentnih ulaza u koru malog mozga, eferentnih projekcija Purkinjeovih stanica kore u određene duboke jezgre te izlaznih odredišta dubokih jezgara u svrhu jasnog preglednog prikaza funkcionalne neuroanatomije ovog delikatnog i sofisticiranog organa.



(dijagram 19) Rigidnosti su pojave specifične za razdoblje oporavka od spinalnog šoka. Spinalni šok javlja se povodom prekidanja silaznih puteva telencefalona, diencefalona i moždanog debla prema kralježničnoj moždini. Kada je komunikacija neprekinuta, velika količina silaznih akcijskih potencijala primarno iz voljnih motoričkih puteva (kortikospinalni traktovi, lateralni i anteriorni) subliminalno depolarizira ostale aksone prisutne u kralježničnoj moždini i olakšava im okidanje. No, kada se ti isti putevi prekinu, ta subliminalna depolarizacija izostane i javlja se apsolutna nemogućnost provođenja ikakvih signala nizvodno, jer su lokalni neuroni „navikli“ na stanje u kojem im je potrebna relativno manja količina prometa iona za odašiljanje akcijskog potencijala. Kada se lokalni neuronski krugovi čiji aksoni nisu prekinuti naviknu na novo stanje relativne hiperpolariziranosti, oni ponovno uspostave normalan obrazac aktivnosti. Fenomeni rigidnosti vezani su za prekidanje moždanog debla u različitim razinama. U njihovoj manifestaciji sudjeluju tri strukture s pripadnim projekcijama: ncl. vestibularis lateralis, jezgre medijalne zone retikularne formacije smještene u ponsu (primarno ncl. reticularis gigantocellularis) i ncl. ruber mezencefalona. Projekcija iz ncl. vestibularis lateralis naziva se tractus vestibulospinalis lateralis, iz ncl. reticularis gigantocellularis naziva se tractus reticulospinalis medialis, a iz ncl. rubera naziva se tractus rubrospinalis. Važno je naglasiti prirodu učinka ovih projekcija na mišiće tijela, kao i razinu u kojoj terminiraju. Lateralni vestibulospinalni trakt i medijalni retikulospinalni trakt djeluju sinergistički i pružaju se kroz sve segmente kralježnične moždine. Njihov učinak je facilitacija ekstenzije kroz sve segmente, takozvana aktivacija antigravitacijskih mišića (ekstenzora). Njihovom djelovanju oprečno je djelovanje rubrospinalnog puta, koji se pruža samo do razine C8 segmenta kralježnične moždine. Učinak rubrospinalnog puta je fleksija i to samo u gornjem udu, zbog ograničenog pružanja samo kroz cervikalne segmente kralježnične moždine. Ncl. ruber nalazi se najkranijalnije u odnosu na ostale navedene jezgre. Ako se moždano deblo prekine iznad mezencefalona, nakon prolaska spinalnog šoka aktivirat će se sva tri puta i to će dovesti do manifestacije dekortikacijske rigidnosti (fleksija gornjih udova i ekstenzija donjih udova, dijagram lijevo). Ako se moždano deblo prekine ispod mezencefalona i iznad ponsa, bit će očuvani lateralni vestibulospinalni i medijalni retikulospinalni put koji sinergistički djeluju ekstenzijom i u gornjim i u donjim udovima, no izostat će djelovanje rubrospinalnog puta (dijagram desno). Takva manifestacija naziva se decerebracijska rigidnost.

Poglavlje 3 (vježba VA8)
Topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora

Što su uopće bazalni gangliji, gdje se nalaze i koja im je razvojna podloga?

Prvo je potrebno naglasiti **grešku u etiologiji** naziva bazalnih ganglija – ganglij je naziv za nakupinu sive tvari koja se nalazi u **perifernom živčanom sustavu (PNS-u)**, dok se bazalni gangliji nalaze u CNS-u. Točan naziv bio bi bazalne **jezgre**, no zbog uvriježenosti ovog naziva u literaturi, u nastavku će se **bazalne jezgre** oslovljavati **bazalnim ganglijima**. **Bazalni gangliji nakupine su sive tvari smještene u dubini bijele tvari** (podsjetnik, pokrov mozga je cortex cerebri odnosno siva tvar ispod koje se nalazi substantia alba cerebri, odnosno bijela tvar). Također, u dubini bijele tvari cerebruma nalaze se lateralne komore mozga, čija omeđenja tvore određeni bazalni gangliji (**primarno se odnosi na caudatus**, vidi ispod). Dijelovi **diencephalona (međumozga, nemoj zamijeniti sa srednjim mozgom odnosno mesencephalomom)** i određeni **komisuralni snopovi bijele tvari** obloženi slojem **ependimalnih stanica** omeđuju **III. komoru** koja je upravo fokus ovog poglavlja (vidi ispod). Bazalni gangliji vuku **podrijetlo iz telencephalona** i jedan su od četiri temeljna dijela istog (uz cortex cerebri, lateralne moždane komore i substantiu albu cerebri; ovdje nije pokrivena podjela na lateralni i mediobazalni telencephalon, za detalje vidi „*Bilješke s predavanja*“, poglavlje P11, stranica 91). Bazalni gangliji nastaju od specifičnih **bazolateralnih zadebljanja šesteroslojne stijenke telencefaličkih sekundarnih razvojnih mjehurića** (ova pojava spada u **postvezikulacijski razvoj koji je** jako dobro pokriven u „*rozof*“ (poglavlje 3, stranica 8) i „*starof*“ skripti (poglavlje L3, stranica 5), a povodom proučavanja teme u skriptama dopuni svoje znanje i iz poglavlja 3 službene literature). Navedena zadebljanja nalaze se u specifičnim slojevima stijenke telencefaličkih mjehurića – **ventrikularna i subventrikularna zona** (izvori svih budućih tijela neurona telencefaličkih derivata, odnosno **bazalnih ganglija te moždane kore**). Prethodna zadebljanja nazivaju se **ganglijski brežuljci**. Svaki ganglijski brežuljak dijeli se na **lateralni i medijalni dio**. Derivati **lateralnog** dijela ganglijskog brežuljka su: **ncl. caudatus, putamen, claustrum, corpus amygdaloideum, globus pallidus pars externum** i **ncl. basalis Meynerti**. **Nucleus basalis Meynerti** ima zajedničko podrijetlo kao i ostali bazalni gangliji telencephalona, no ipak se funkcionalno svrstava pod **mediobazalni telencephalon** (specifičan jer sadrži **acetilkolinsku skupinu Ch4** bitnu u **regulaciji stanja budnosti i spavanja**; vidi „*Bilješke s predavanja*“, poglavlje P12, stranica 100 za navedeno, dok za sve o acetilkolinskim neuronima CNS-a pogledaj napomenu kod *podnaslova „neurotransmiterski sustavi i retikularna formacija“* u prethodnom poglavlju).

Prije daljnje elaboracije, nužno je naglasiti jednu **jako važnu pojedinost**: sve duboke strukture **sive tvari** (okružene **bijelom tvari**) koje su razvojni derivati ganglijskih brežuljaka **po neuroanatomskoj su definiciji** bazalni gangliji, no u raspravi o **funkcionalnoj anatomiji** pod bazalne ganglije svrstavaju se samo one strukture koje su **relevantne kao suplementarni motorički sustav**. Strukture koje su **po neuroanatomskoj definiciji** bazalni gangliji i pritom sudjeluju u nekim drugim sustavima (poput **limbičkog; corpus amygdaloideum**), službena literatura opisuje u pripadnom tematskom poglavlju. Pri obradi topografskog smještaja neuroanatomskih bazalnih ganglija, funkcionalno će se

opisati **samo** navedene **neuroanatomske bazalne ganglije** koji su ujedno **dio sklopa funkcionalnih bazalnih ganglija** ključnog u nadzornom sustavu motorike, kao i **suplementarne strukture** nužne za njegovu funkciju.

Derivati **medijalnog dijela ganglijskog brežuljka** su **ncl. accumbens septi** i **globus pallidus pars internum** (blijeda kugla). **Nucleus accumbens septi** izuzetno je bitan u **motivacijskim stanjima, ovisnostima i depresiji**, topografski je smješten ispod **striatuma** (**striatum** tvore superiorno smješten **nucleus caudatus** i inferolateralno smješten **putamen**; naziv je dobio zbog **strija/prugica bijele tvari** koje se naziru **između caudatusa i putamena**) i nije funkcionalni bazalni ganglij!. **Globus pallidus ima dvojno podrijetlo** iz lateralnog i medijalnog ganglijskog brežuljka, tako da je njegov **unutarnji dio** (pars internum) **smješten dublje**, odnosno **medijalnije** promatrajući lateromedijalno, dok je **vanjski dio** (pars externum) **smješten više prema površini**, odnosno **lateralnije**. **Funkcionalnim bazalnim ganglijima** također se pridodaju **subtalamička jezgra i substantia nigra (pars compacta)**, no važno je naglasiti da ove dvije strukture **neuroanatomski ne spadaju u bazalne ganglije** (nalaze se u **diencephalonu i mesencephalonu te nisu u potpunosti okružene bijelom tvari telencephalona**).

Zaključno, u **neuroanatomske bazalne ganglije** spadaju svi derivati **lateralnog i medijalnog ganglijskog brežuljka**. U **funkcionalne bazalne ganglije** ubrajaju se **striatum (caudatus + putamen) i globus pallidus pars externum et internum** iz skupine **neuroanatomskih bazalnih ganglija**, te **suplementarne skupine neurona diencephalona (nucleus subthalamicus) i mesencephalona (substantia nigra pars compacta, A9 dopaminergička skupina neurona)**.

Topografija neuroanatomskih bazalnih ganglija

U ovom odjeljku opisuju se točan relativan smještaj navedenih neuroanatomskih bazalnih ganglija u odnosu na druge strukture i cijeli cerebrum. Podsjetnik, u neuroanatomske bazalne ganglije spadaju: derivati **lateralnog ganglijskog brežuljka (ncl. caudatus, putamen, claustrum, corpus amygdaloideum, ncl. basalis Meynerti i globus pallidus pars externum)** i derivati **medijalnog ganglijskog brežuljka (ncl. accumbens septi, globus pallidus pars internum)**. Prije prelaska na opisivanje pojedinačnih struktura, definira se topografski raspored struktura od interesa **od lateralne površine prema dubini u razini sredine inzule (slika 1, slike VA8): cortex insulae, capsula extrema, claustrum, capsula externa, putamen, globus pallidus pars externum et pars internum, capsula interna, nucleus caudatus, ventriculus lateralis** (šupljina, dio komornog sustava CNS-a). Izmjenično se javljaju strukture sive i bijele tvari (**bijela tvar** podcrtana je **isprekidanom crtom**, **siva tvar** podcrtana je **punom crtom**). Ovakav pristup omogućava optimalan funkcionalni pregled i lakše topografsko snalaženje.

Za 3D modele struktura koje slijede s označenim topografskim biljezima i lokacijama, te sve obrađene preparate u vidu presjeka i Weigert preparata s ucrtanim strukturama vježbe VA8 od interesa, vidi prilog „*Slike spomenute u poglavlju 3*“.

Smještaj derivata lateralnog ganglijskog brežuljka

(slika 3, slike VA8) **Nucleus caudatus** usko je topografski povezan s tokom lateralne komore komornog sustava mozga. Caudatus tvori lateralni zid lateralne komore kroz njen prednji (frontalni) rog, corpus te temporalni rog. Sastoji se od glave anteriorno koja se nastavlja u trup prema posteriorno i od repa koji se obilkuje kada trup u razini superiornog dijela temporalnog roga krene zavijati prema inferiorno, prateći tok navedenog roga lateralne komore (stjecište trupa, okcipitalnog i temporalnog roga u kojem caudatus zavija prema inferiorno naziva se trigonum ventriculi lateralis seu collaterale). Stoga, može se reći da ncl. caudatus ima oblik sagitalno položenog slova C s otvorom slova usmjerenim prema anteroinferiorno. S obzirom na usku topografsku povezanost s lateralnim komorama i specifičan oblik caudatusa, mogu se zaključiti dvije stvari jasno vidljive na frontalnom presjeku kroz telencephalon i diencephalon (slika 1, slike VA8): caudatus je najmedijalnije smješten neuroanatomski bazalni ganglij (odmah iznad thalamusa te lateroinferiorno od lateralne komore) i ovisno o mjestu presjeka može se na preparatu uočiti na jednom mjestu (ako je presjek napravljen ispred repa caudatusa odnosno temporalnog roga lateralne komore, presječena je samo glava caudatusa ili prednji dio trupa) ili na dva mjesta (ako je presjek načinjen kroz temporalni rog lateralne komore, presječeni su i tijelo i rep caudatusa). Za funkcionalnu ulogu, vidi ispod.

(slika 4, slike VA8) **Putamen** u doslovnom prijevodu s latinskog jezika znači koštica (poput one koju nalazimo u breskvi). Putamen je bazalni ganglij telencefaličkog podrijetla, ovalnog oblika s duljom osi položenom horizontalno. Smješten je u razini baze telencephalona prema lateralno, omeđen je medijalno (od inferiorno prema superiorno) blijedom kuglom (globus pallidus) i capsulom internom (snop bijele tvari koji odvaja putamen od medijalno smještenih struktura sive tvari: caudatusa superiornije te thalamusa inferiornije), dok mu se lateralno nalazi snop bijele tvari nazvan capsula externa. O funkciji i posebnoj nomenklaturi u kombinaciji s drugim bazalnim ganglijima više u nastavku poglavlja.

(slika 5, slike VA8) **Clastrum** u doslovnom prijevodu s latinskog jezika označava zaključano, odnosno odvojeno mjesto (poveznica nomenklature s njegovom opskurnom i nedefiniranom ulogom koja do dan danas nije u potpunosti razjašnjena). U topografskom smislu etiologija claustruma s latinskog može označavati i barijeru (poveznica nomenklature s njegovom topografskom pozicijom, on je u lateromedijalnoj orijentaciji najlateralnije smješten bazalni ganglij i predstavlja svojevrsnu granicu prema dubini bijele tvari diencephalona). S medijalne i lateralne strane omeđen je bijelom tvari, prema medijalno nalazi se capsula externa, a prema lateralno capsula extrema (naziva se extrema jer je upravo ona najlateralnije smješten snop bijele tvari u telencephalonu, odmah prema površini odnosno lateralno od nje nalazi se moždana kora inzularnog režnja).

(slika 6, slike VA8) **Corpus amygdaloideum** ime dugeje bademastom obliku (lat. amygdala -ae - badem). Heterogene je

strukture i sastoji se od približno 13 manjih jezgri okupljenih u 5 funkcionalno srodnih skupina, od kojih su u funkcionalnoj raspravi posebno važne bazolateralna i centralna skupina jezgara (vidi slike 7 i 8, slike VA8). **Amigdala** je smještena u samom prednjem vrhu temporalnog režnja, ispred retrokomisuralnog hipokampusa (vidi poglavlje 4) i temporalnog roga lateralne komore (navedeni rog nalazi se iznad samog retrokomisuralnog hipokampusa koji se naziva i hipokampalna formacija). Prema ventralno (inferiorno) nastavlja se u periamigdaloidno polje moždane kore, koje prekriva topografski značajan krajnji dio gyrusa parahippocampalisa imena uncus hippocampi (u doslovnom prijevodu znači kuka i označava kukasti oblik ove strukture smještene superiorno na prednjem kraju temporalnog režnja; vidljiv je na inferiornoj plohi mozga). Izuzetno je bitna sastavnica limbičkog sustava o kojem se detaljno raspravlja u idućem poglavlju, dok se u sklopu ovog poglavlja razmatraju funkcionalni aspekti njezinih aferentnih i eferentnih veza kod slika 7 i 8 u „Slike spomenute u poglavlju 3“.

(slike 9, 10 i 11, slike VA8) **Nucleus basalis Meynerti** pripada acetilkolinском sustavu CNS-a i ima vitalnu ulogu u posredovanju razbuđivanja i desinkronizacije EEG aktivnosti (vidi ranije u poglavlju i sliki 12, slike VA7 za funkcionalnu ulogu; sadrži Ch4 kolinergičku skupinu neurona). Smještena je unutar bezimene tvari (substantia innominata) koja se ne vidi s površinskog pogleda na mozak već gotovo isključivo u frontalnim presjecima odmah ispod donjeg ruba globusa pallidusa (vidi ispod). **Substantia innominata** dio je mediobazalnog telencephalona i sadržana je kao dubinski smješten posteriorni tračak substantiae perforatae anterior (paleokorteks s brojim rupicama kroz koje prolaze ogranci a. cerebri media koji prehranjuju bazalne ganglije). **Bezimena tvar** sadrži i bijelu i sivu tvar te je važno naglasiti da njenu sivu tvar tvore bazalna Meynertova jezgra i gyrus diagonalis.

Smještaj derivata medijalnog ganglijskog brežuljka

(slike 12, 13 i 14, slike VA8) **Nucleus accumbens septi** nalazi se proksimalno uz sam septum pellucidum (u prijevodu s latinskog doslovno znači jezgra uz septum). Nastavlja se prema inferiorno (ventralno) na prednji kraj corpusa striatuma kojeg tvore međusobno konvergirajuća glava nucleusa caudatusa i prednji pol putamena. Zbog navedenog topografskog smještaja ova se jezgra zajedno s tuberculom olfactoriumom u određenoj literaturi naziva i ventralnim striatumom, dok prethodno spomenuti corpus striatum (skupni naziv za ncl. caudatus i putamen) biva oslovljen kao dorzalni striatum (ova posebna nomenklatura napravljena je po uzoru na analogne strukture u mišjem mozgu, no tokom turnusa u službenoj te citiranoj literaturi isključivo će se koristiti odvojeni izrazi - ncl. accumbens septi te corpus striatum). Jasno se uočava na koronalnom (frontalnom) presjeku inferomedijalno od corpusa striatuma, u razini vrha temporalnog režnja gledajući anteroposteriorno (slika 14, slike VA8). Sastoji se od dvije distinktno zone (okrugle srži u sredini i ljuske koja opasa srž) i svaka od te dvije zone sadrži jedinstvenu vrstu populacije neurona s različitim ulogama. Za turnusa, bitno je zapamtiti ulogu ove jezgre u cijelosti. Ona je glavno odredište mezolimbičkog

dopaminergičkog puta (vidi prethodno poglavlje) koji je ključni put kod usmjeravanja i oblikovanja **ponašanja usmjerenog prema cilju**, odnosno **motivaciji** (podsjetnik, isti put izvire primarno iz **ventralne tegmentalne areje mesencephalona, A10 oznaka**). Često je pogođena patofiziološkim promjenama i ima ključnu ulogu kod **manifestacije ovisnosti** (prouči online, obrati pozornost na međudjelovanje serotonina i dopamina u nastanku) te **manifestacije određenih simptoma depresije** (primarno **anhedonije**, odnosno potpunog izostanka zadovoljstva).

(slika 15, slike VA8) **Globus pallidus** naziva se i **bljedom kuglom** u prijevodu s latinskog, što je jasna poveznica s nešto **bljeđim pigmentom** sive tvari koja ga tvori, u odnosu na sivu tvar odmah lateralno smještenog **putamena**. Razvojno potječe i od **lateralnog** i od **medijalnog** dijela **ganglijskog brežuljka**, što se odražava i na njegovu strukturu u zrelom telencephalonu. Sastoji se od dublje i medijalnije smještenog **unutarnjeg dijela (pars internum)** te bliže površini i lateralnije smještenog **vanjskog dijela (pars externum)** koji su u neposrednom kontaktu. **Lateralno** je neposredno omeđen prethodno spomenutim **putamenom**, dok je medijalno omeđen **capsulom internom** koja ga odvađa od najviše medijalno smještenih struktura sive tvari – **nucleusa caudatusa i thalamusa**. Ima izraženu ulogu u funkcionalnim bazalnim ganglijima, o čemu će biti više riječi kasnije u poglavlju.

Suplementarne strukture funkcionalnih bazalnih ganglija sadržane su u diencephalonu (**ncl. subthalamicus**, vidi ispod) i mesencephalonu (**substantia nigra pars compacta, A9** dopaminergički neuroni). (slika 16, slike VA8)

Topografija III. komore

(slika 17, slike VA8) Od svih dijelova komornog sustava CNS-a, treću komoru omeđuje **najveći broj različitih struktura** u odnosu na ostale komponente. Unutar stijenke treće komore nalazi se većina **cirkumventrikularnih organa CNS-a** ključnih za **održavanje homeostaze tekućina u tijelu** (vidi poglavlje „*podjela i morfologija mozga, moždane ovojnice, krvne žile, komore*“, podnaslov „*Nepropusnost krvno-moždane barijere može biti i prepreka u regulaciji homeostaze!*“; jedini cirkumventrikularni organ koji nije sadržan u stijenci treće komore je **area postrema** smještena u stijenci **obexa četvrte komore**). Treću komoru tvori **6 zidova (prednji, stražnji, 2 lateralna, krov, dno)**. Slijede strukture koje tvore svaki od navedenih zidova, dok se važne specifičnosti za pojedine od njih nalaze u opisu slike 17. **Prednji zid** od inferiorno prema superiorno tvore: **lamina terminalis, commissura anterior i columna fornicis**. **Krov** od anteriorno prema posteriorno tvore: **lamina et tela choroidea ventriculi tertii, fornix i corpus callosum**. **Stražnji zid** od superiorno prema inferiorno tvore: **commissura habenularum, corpus pineale, commissura posterior i apertura aqueducti mesencephali**. **Dno** od posteriorno prema anteriorno tvore: **crura** odnosno **pedunculi cerebri, substantia perforata posterior, corpora mammilaria, pars tuberoinfundibularis hypothalamusa i chiasma opticum**. Naposljetku, **lateralni zid** od superiorno prema inferiorno tvore: **medijalna ploha thalamusa, sulcus hypothalamicus** te **medijalna ploha hypothalamusa**. Zbog velikog broja različitih

struktura koje tvore prednji zid, dno i stražnji zid komore, u ovim stijenjkama komore **naziru se razni zatoni**. Zatoni treće komore poredani od **anteriorno prema posteriorno** su sljedeći: **recessus triangularis** (prednja stijenka), **recessus (supra)opticus** (dno), **recessus infundibuli** (dno), **recessus pinealis** (stražnja stijenka) i **recessus suprapinealis** (stražnja stijenka). S **lateralnim komorama** povezana je preko **foramina interventricularia Monroi**, dok je s **četvrtom komorom** povezana preko **aqueductusa mesencephalicusa**. **Tela choroidea** treće komore koja tvori njen krov zapravo je tanka membrana koju **tvore pia mater i ependimalne stanice**. Razapeta je između **striae medullaris thalami** (vidi ispod, prolazi kroz treću komoru pužeći po mediodrozalnoj plohi thalamusa) i **medijalne plohe thalamusa**.

Neuronski krug funkcionalnih bazalnih ganglija

Za razumijevanje manifestacije djelovanja kruga funkcionalnih bazalnih ganglija, potrebno je prvo razlikovati neurone koji tvore isti krug po vrsti neurotransmitera kojeg luče njihovi aksonski završetci. Za potrebe shvaćanja, razlikujemo **ekscitacijske, inhibicijske te modulacijske neurotransmitere**. Neurotransmiteri u sinaptičkoj pukotini **vezanjem za pripadajuće receptore reguliraju promet iona kroz membranu postsinaptičkog neurona**. Ovisno o vrsti receptora, odnosno kanala na koje određen neurotransmitter djeluje, neto učinak može biti **ulazak pozitivnih iona u postsinaptički neuron** što **potencijal mirovanja istog približava pragu okidanja** akcijskog potencijala (**neuron je više sklon okidanju**, ekscitacijski postsinaptički potencijal – **EPSP**) ili pak **izlazak pozitivnih iona, odnosno ulazak negativnih iona** što **potencijal mirovanja udaljava od praga okidanja** akcijskog potencijala (**neuron je manje sklon okidanju**, inhibicijski postsinaptički potencijal – **IPSP**). Fenomen u kojem je tendencija neurona prema okidanju i daljnjoj propagaciji signala **određena prostornom i vremenskom integracijom svih pristiglih EPSP-ova te IPSP-ova** s njegovog ulaznog dijela (najčešće dendriti), naziva se **sinaptička integracija** (vidi „*Temelji neuroznanosti*“, izdanje od 470 stranica, poglavlje 10, stranica 118). **Modulacijski neurotransmiteri ovisno o prirodi receptora na postsinaptičkom neuronu mogu ili povećati ili sniziti njegovu vjerovatnost okidanja**, što će se pokazati kao jedan od **ključnih uvjeta razlikovanja različitih puteva kruga funkcionalnih bazalnih ganglija** (vidi ispod). Poznavajući navedeno, valja definirati koji su točno po vrsti relevantni neurotransmiteri koji sudjeluju u ovome sklopu. **Ekscitacijski** neurotransmitter sklopa je **glutamat, inhibicijski** neurotransmitter **gama-amino butirična kiselina (GABA)**, a **modulacijski** neurotransmitter **dopamin**. Po definiranju vrsta neurotransmitera, pridružene su im strukture koje sudjeluju u formiranju kruga funkcionalnih bazalnih ganglija: **inhibicijski GABA neuroni** nalaze se u **corpus striatumu (ncl. caudatus i putamen)** i **globusu pallidusu pars externumu et internumu**, **ekscitacijski glutamatni neuroni** nalaze se u **moždanoj kori, motoričkim jezgrama thalamusa i subtalamičkoj jezgri**, dok se **modulacijski dopaminski neuroni** nalaze u **substantii nigri**, odnosno njenom kompaktnom dijelu (**pars compacta**). Sada se može pristupiti definiranju samih eferentnih odnosno aferentnih veza i oblikovanju jedinstvenih puteva unutar kruga funkcionalnih bazalnih ganglija. Razlikujemo

3 puta: **izravni** (u anglosaksonskoj literaturi „GO“ put, neto učinak je **facilitacija pokreta disinhibicijom thalamusa**), **neizravni** (u anglosaksonskoj literaturi „NO-GO“ put) te **nigrostrijatalni** odnosno **dopaminski put** bazalnih ganglija. **Izravni i neizravni putevi** služe kao **izvršni alati nigrostrijatalnom putu** koji djelovanjem na navedene puteve odabire koje pokrete **facilitirati**, a koje **inhibirati**.

Što uopće radi krug funkcionalnih bazalnih ganglija?

U prethodnom poglavlju pri objašnjavanju uloge cerebelluma pokriven je **općeniti ustroj motoričkog sustava** (vidi prvi paragraf ispod naslova „Mali mozak“). Gledajući taj ustroj, važno je naglasiti postojanje **3 funkcionalna sklopa** koji omogućavaju smisleno i glatko izvođenje pokreta: **motoričku moždanu koru, cerebellum i sklop bazalnih ganglija**. **Sklop bazalnih ganglija** ima istaknutu ulogu kod **dvije pojave**: kod **odabira koji pokreti su od interesa** i korisni za zamišljeni pokret naređen od strane motoričke kore, za razliku od onih koji su neproduktivni, te kod **pohrane implicitnog motoričkog pamćenja** (pohranjeno primarno u **caudatusu**; u oblikovanju tog pamćenja sudjeluje i **cerebellum**). U ovom poglavlju, naglasak je na proučavanju prve uloge, odnosno u **facilitaciji i inhibiciji pokreta ovisno o njihovom doprinosu** predviđenom obrascu pokreta. **Područje sklopa funkcionalnih bazalnih ganglija u koje ulaze sva aferentna vlakna** koja nose informacije od izvan tog sklopa upravo je **corpus striatum (ncl. caudatus + putamen)**. **Corpus striatum** prima **dvije vrste aferentnih vlakana** iz više područja relevantnih za prosudbu prirode pokreta: **glutaminergičke projekcije** (iz moždane kore i intralaminarnih jezgara thalamusa) i **dopaminergičke projekcije** (iz kompaktnog dijela substantiae nigrae). Projekcije iz **moždane kore** stižu putem **fibrae corticostriatales**, dok različite **intralaminarne jezgre thalamusa** odašilju projekcije ključne za **facilitaciju/inhibiciju** različitih mišićnih pokreta u različite dijelove corpusa striatuma putem **fibrae thalamostriatales**. **Centromedijana** interfascikularna talamička jezgra sudjeluje u **facilitaciji i inhibiciji** većine pokreta koje možemo izvesti (**osim očnih**) te odašilje projekcije u **putamen**, dok **parafascikularna** interfascikularna talamička jezgra sudjeluje u **facilitaciji i inhibiciji očnih pokreta i nekih spoznajnih funkcija** te odašilje projekcije u **nucleus caudatus**. Valja naglasiti da **centromedijana** jezgra prima projekcije iz **motoričke kore** (koja i sama odašilje projekcije u strijatum), dok **parafascikularna** jezgra prima projekcije iz **frontalnog očnog polja (FEF, broadmannovo polje 8)**, što se izravno može **povezati** s točnom vrstom pokreta u čijoj **facilitaciji/inhibiciji** sudjeluju. **Dopaminergičke** projekcije stižu iz **crne tvari mesencephalona** putem **fibrae nigrostriatales** i upravo te projekcije predstavljaju **glasnika** koji donosi odluku koji je pokret koristan, o čemu će biti više riječi nakon što se definiraju **izravni i neizravni put** bazalnih ganglija. Iz samog **striatuma** kreće **divergencija** izravnog i neizravnog puta. U **izravnom putu, inhibicijske projekcije** iz striatuma završavaju u **pars internumu globusa pallidusa**, a inhibicijske projekcije iz globus pallidus pars internuma završavaju u **VLa jezgri thalamusa**. Iz **VLa jezgre** polaze **ekscitacijske projekcije** nazad u **motoričku koru**. Pretpostavimo da neka glutamatna projekcija u striatum **ekscitira inhibicijske gabanergičke neurone striatuma** koji sudjeluju u

izravnom putu. Slijedit će **inhibiranje inhibicijskih neurona** u globus pallidus pars internumu, što dovodi do **disinhibicije (ekscitacije) VLa jezgre thalamusa**. Ta rezultatna disinhibicija vodi do **ekscitirajuće projekcije** u moždanu koru što dovodi do ciljanog **lakšeg okidanja neurona motoričke kore** koji odašilju motoričku naredbu silazno. Zbog navedenog slijeda događaja, **izravni put sudjeluje u facilitaciji trenutno izvedenog pokreta** što se može povezati s njegovim imenom u anglosaksonskoj literaturi – „GO“ put. U **neizravnom putu, inhibicijske projekcije** iz striatuma završavaju u **pars externumu globus pallidusa**, a inhibicijske projekcije iz globus pallidus pars externuma u **subtalamičkoj jezgri**. Iz **subtalamičke jezgre** polaze **ekscitacijske projekcije** nazad u **pars internum globus pallidusa**. Od tu, neizravni put teče istim strukturama kao i izravni (inhibicijske projekcije do VLa jezgre thalamusa i iz nje ekscitacijske projekcije do moždane kore). Pretpostavimo da neka glutamatna projekcija u striatum **ekscitira inhibicijske gabanergičke neurone striatuma** koji sudjeluju u neizravnom putu. Slijedi **inhibiranje inhibicijskih neurona** globusa pallidusa pars externuma, što dovodi do **disinhibicije (ekscitacije) subtalamičke jezgre**. Tada rezultatna disinhibicija vodi do **ekscitirajuće projekcije nazad u globus pallidus**, no u **pars internum**. Konačan učinak je **pojačana inhibicijska projekcija u VLa jezgru thalamusa**, što ciljano **smanjuje ekscitabilnost motoričke moždane kore** koja je naredila upravo taj pokret o čijoj se **facilitaciji/inhibiciji** odlučuje unutar sklopa bazalnih ganglija. Važno je također naglasiti da je **omjer populacije gabanergičkih neurona striatuma s projekcijama u izravni put i populacije istih s projekcijama u neizravni put 1:1 (polo-pola)**! Postavlja se važno pitanje: **kako bazalni gangliji prepoznaju koji je pokret poželjan, a koji nije?** Tu ulogu upravo preuzima treći put ovog sklopa, odnosno **nigrostrijatalni put**. Nadovezujući se na prethodno spomenuto, kad u sklopu bazalnih ganglija ne postoji intervencija nigrostrijatalnog puta, pošto su **jednako zastupljeni** i inhibicijski neuroni izravnog i inhibicijski neuroni neizravnog puta, **netoučinkan na facilitaciju, odnosno inhibiciju tekućeg pokreta je nepostojan**. **Nigrostrijatalni put** lučenjem dopamina u strijatum svojim projekcijama **regulira ravnotežu između aktivnosti izravnog i neizravnog puta**, time klasificirajući pokret kao **poželjan odnosno nepoželjan**. (slika 18, slike VA8)

Kako je moguće da isti neurotransmiter aktivira jedan, a inhibira drugi put projekcija? Dopamin je glavni izvršni neurotransmiter kod regulacije motivacijskih stanja i usmjeravanja ponašanja prema cilju, stoga ima smisla da isti neurotransmiter sudjeluje i u **usmjeravanju pokreta prema ciljnom zamišljenom obrascu pokreta**. Važno je ponoviti činjenicu da učinak **modulacijskih** neurotransmitera ovisi o **receptoru koji se nalazi na ciljnome neuronu**.

Na gabanergičkim neuronima striatuma čije projekcije odlaze u **izravni put (Gpi, pars internum)** nalaze se **D1 dopaminski receptori**, dok se na gabanergičkim neuronima striatuma s projekcijama u **neizravni put (GPe, pars externum)** nalaze **D2 dopaminski receptori**. **D1 receptori** pri vezanju dopamina **pojačavaju aktivnost izravnog puta** otvarajući kanale za pozitivne ione, čime **približavaju gabanergičke neurone izravnog puta pragu okidanja akcijskog potencijala (skloniji su**

odašiljanju signala nizvodno). D2 receptori rade upravo suprotno i pri vezanju dopamina smanjuju aktivnost neizravnog puta zatvarajući kanale za pozitivne ione gabanergičkih neurona neizravnog puta, čime udaljavaju iste od praga okidanja akcijskog potencijala (manje su sklone odašiljanju signala nizvodno). Laički rečeno, poželjan pokret izaziva nalet dopamina iz crne tvari mesencephalona koja odašilje projekcije do striatuma pojačavajući aktivnost izravnog i stišavajući aktivnost neizravnog puta, gurajući ravnotežu aktivnosti ovih puteva prema facilitaciji pokreta, efektivno time označavajući pokret kao poželjan i potreban. Nepoželjan pokret izaziva suprotan učinak od prethodno navedenog zbog izostanka dopaminergičke stimulacije iz crne tvari mesencephalona (substantiae nigrae, pars compactae – A9).

Patofiziologija odabranih poremećaja bazalnih ganglija

Poznavajući fiziologiju i puteve sklopa bazalnih ganglija lako se poznavanjem zahvaćenih struktura izvodi klinička slika pojedinih poremećaja. Parkinsonova bolest zahvaća substantiu nigru, odnosno dopaminergičke neurone sadržane u njenom kompaktnom dijelu (postmortemno nazire se depigmentacija ove jezgre, odnosno gubitak crne boje) i dovodi do njihovog propadanja. U kasnijim stadijima Parkinsonova bolest dovodi i do opće demencije, no ovdje je fokus na motoričkim simptomima. Zbog propadanja dopaminergičkih neurona, bazalni gangliji više ne mogu birati koje pokrete facilitirati odnosno inhibirati zbog čega im je teško inicirati izvršavanje brzih smislenih pokreta i javljaju se nepoželjni pokreti koji se ne mogu utišati zbog izostanka regulacijskog mehanizma. To dovodi do hipokinetske hipertonijske. Prije opisivanja Huntingtonove bolesti, važno je naglasiti fenotipsku razliku gabanergičkih neurona striatuma s projekcijama u izravni put od onih s projekcijama u neizravni put. Obje vrste neurona luče gama-amino butiričnu kiselinu, no ovisno o tome sudjeluju li u izravnom ili u neizravnom putu, razlikuju se po neuropeptidu kojeg luče u sinaptičku pukotinu uz GABA-u. Tako gabanergički neuroni izravnog puta luče neuropeptid tvar P uz GABA-u (GABA + Tvar P neuroni, vidi spominjanje u poglavlju 2) dok gabanergički neuroni neizravnog puta luče neuropeptid enkefalin uz GABA-u (GABA + ENK neuroni). Huntingtonova bolest nasljeđuje se autosomalno dominantno i zahvaća upravo gabanergičke neurone striatuma, no ne obje fenotipske vrste istovremeno. Prvo su zahvaćeni neuroni s projekcijama indirektnog puta (GABA + ENK neuroni) i kasnije svi neuroni striatuma. Zbog ovakvog obrasca propadanja neurona, svi pokreti bez obzira na njihovu korisnost su propagirani što dovodi do hiperkinetske hipotonije tipične za ovaj poremećaj. Subtalamički infarkt ima veću šansu nastajanja kod dijabetičara, ljudi s hipertenzijom ili pušača te nastaje pri zakazivanju krvne opskrbe kroz ogranke a. cerebri posterior. Ključni simptom kod njegovog nastanka je hemibalizam (nagli pokreti udova kontralateralne strane tijela) jer zakazivanje cijelog indirektnog puta jedne polovice tijela vodi do propagacije masivnih neželjenih pokreta zbog neporemećene aktivnosti izravnog puta. Za detaljne manifestacije simptoma ovih bolesti koje se traže na ispitu, vidi sliku 19, slike VA8.

Diencephalon

Diencephalon označava skup struktura koji dijeli ime s istoimenim sekundarnim razvojnim mjehurićem nastalim iz prosencephalona. Sastoji se od 5 jedinstvenih topografskih i funkcionalnih dijelova: epithalamus, thalamus, subthalamus, hypothalamus i metathalamus.

(slika 20, slike VA8) Epithalamus označava posterosuperiorni dio diencephalona. Nazire se s posteriorne strane baze mozga, tik iznad tektuma mesencephalona i između dvaju masa thalamusa smještenih lateralnije. Strukture epithalamusa koje se jasno naziru u ovom posteriornom pogledu su medijano smještena epifiza i superolateralno smješteni trigonumi habenulae (sadrže habenularne jezgre i commissuru habenularum). Epithalamus sadrži i striu medullaris thalami koja povezuje habenularne i septalne jezgre tokom kroz treću komoru.

(slika 21, slike VA8) Thalamus i metathalamus obrađuju se zajedno jer su funkcionalno srodni te se u današnjoj literaturi strukture metathalamusa svrstavaju pod thalamus. Unutar njih objedinjene su ključne relejne jezgre koje sve pristizuju osjetne podatke preusmjeravaju do točnog ciljnog odredišta u moždanoj kori (vrijedi za sve modalitete osim njuha, on jedini izravno pristizuje u pripadnu koru). Relejne jezgre (zovu se i specifičnim jezgrama jer imaju specifična ciljna mjesta projekcije u moždanoj kori) podijeljene su u nekoliko većih skupina snopovima bijele tvari – lamina medullaris interna et externa. Lamina medullaris interna položena je uzdužno uz tok thalamusa od nazad prema naprijed i na svom prednjem kraju dijeli se na dva snopa, stoga ona zapravo u thalamusu izgleda kao slovo Y u poprečnoj ravnini s račvištem usmjerenim prema naprijed. S medijalne strane slova Y kojeg tvori lamina medullaris interna nalazi se medijalna skupina jezgara thalamusa, između krakova slova Y nalazi se anteriorna skupina jezgara, dok su se lateralno i dorzalno smjestile ostale skupine specifičnih jezgara (ventrolateralna i posteriorna skupina jezgara zajedno s pulvinarom). Lamina medullaris externa naslanja se kao tračak uzdužno i lateralno na masu smještenu lateralno od lamine medullaris internae. Ona odvaja retikularnu jezgru od ostatka talamičke mase. Retikularna jezgra dio je nespecifičnih jezgara (jezgre s difuznim projekcijama koje nisu usko vezane za jedno područje moždane kore) i izuzetno je važna u procesu iniciranja sna, odnosno u stvaranju vretena spavanja (vidi sliku 12, slike VA7), zbog toga što služi kao posrednička jezgra s inhibicijskim projekcijama u sve ostale specifične jezgre thalamusa (retikularna jezgra nema projekcije u moždanu koru). Ostale nespecifične jezgre thalamusa pripadaju skupini intralaminarnih jezgara (ovdje pripada parafascikularna jezgra kod bazalnih ganglija; nalaze se unutar lamina medullares) i skupini medijanih jezgara (ovdje pripada centromedijana jezgra kod bazalnih ganglija). Za sve o funkcionalnim projekcijama thalamusa, vidi opis priložene slike.

Metathalamus označava dvije jezgre smještene ispod stražnjeg kraja thalamusa (**pulvinara**) – **corpus geniculatum mediale et laterale**. Obje jezgre ključne su sastavnice (**relejne jezgre**) osjetnih puteva (**lateralno** tijelo – „light“ odnosno **vidni put** i **medijalno** tijelo – „music“ odnosno **slušni put**).

(slike 22 i 23, slike VA8) **Hypothalamus** je **anteroinferiorni produžetak thalamusa** u kojem je objedinjen velik broj različitih jezgara i snopova bijele tvari. On je **završna točka na koju djeluju sve tvorbe limbičkog sustava** i preko koje iste mogu manifestirati **podsvjesne aspekte osjećaja putem djelovanja autonomnog živčanog sustava** (analogno imenovanju spinalnih alfa motoneurona zajedničkim završnim putem svih silaznih motoričkih projekcija). Ključan je kao **topografski indikator diencephalona** na bazi mozga (podsjetnik – **tri strukture diencephalona vidljive na bazi mozga** dijelovi su hypothalamusa: **corpora mammilaria, infundibulum, chiasma opticum**, redom od posteriorno prema anteriorno). Sudjeluje u **omeđenju treće komore**, tvori dno i lateralne zidove (vidi iznad). Dijeli se na **dva načina**: po **uzdužnim zonama (sagitalne zone)** i **poprečnim zonama** koje nomenklaturom prate dijelove hypothalamusa vidljive na bazi mozga. Za sve o funkcionalnoj anatomiji hipotalamusa, **vidi opis priloženih slika**.

Topografija subtalamičkog područja

(slika 24, slike VA8) Cijelo topografsko područje subthalamusa usko je povezano sa **sklopom funkcionalnih bazalnih ganglija**. Smješteno je **ispod (ventralno)** od glavne mase thalamusa, **medijalno** od **capsulae internae** i **lateralno** od hypothalamusa. **Principalna struktura** ovog područja je prethodno spomenuta **subtalamička jezgra**. Ovdje postoji analogan raspored **izmjenjivanja struktura sive i bijele tvari** kao kod nizanja bazalnih ganglija od lateralne površine prema dubini (vidi *podnaslov „Topografija neuroanatomskih bazalnih ganglija“*). Stoga, redom od **dna talamusa prema dolje (mesencephalonu)**, na frontalnom presjeku javljaju se: **fasciculus thalamicus (Forelovo polje H1)**, **zona incerta**, **fasciculus lenticularis (Forelovo polje H2)**, **subtalamička jezgra (lateralno)/area prerubralis (medijalno, Forelovo polje H)**, **ansa lenticularis, substantia nigra mesencephalona**. Za detalje **vidi opis priložene slike**.

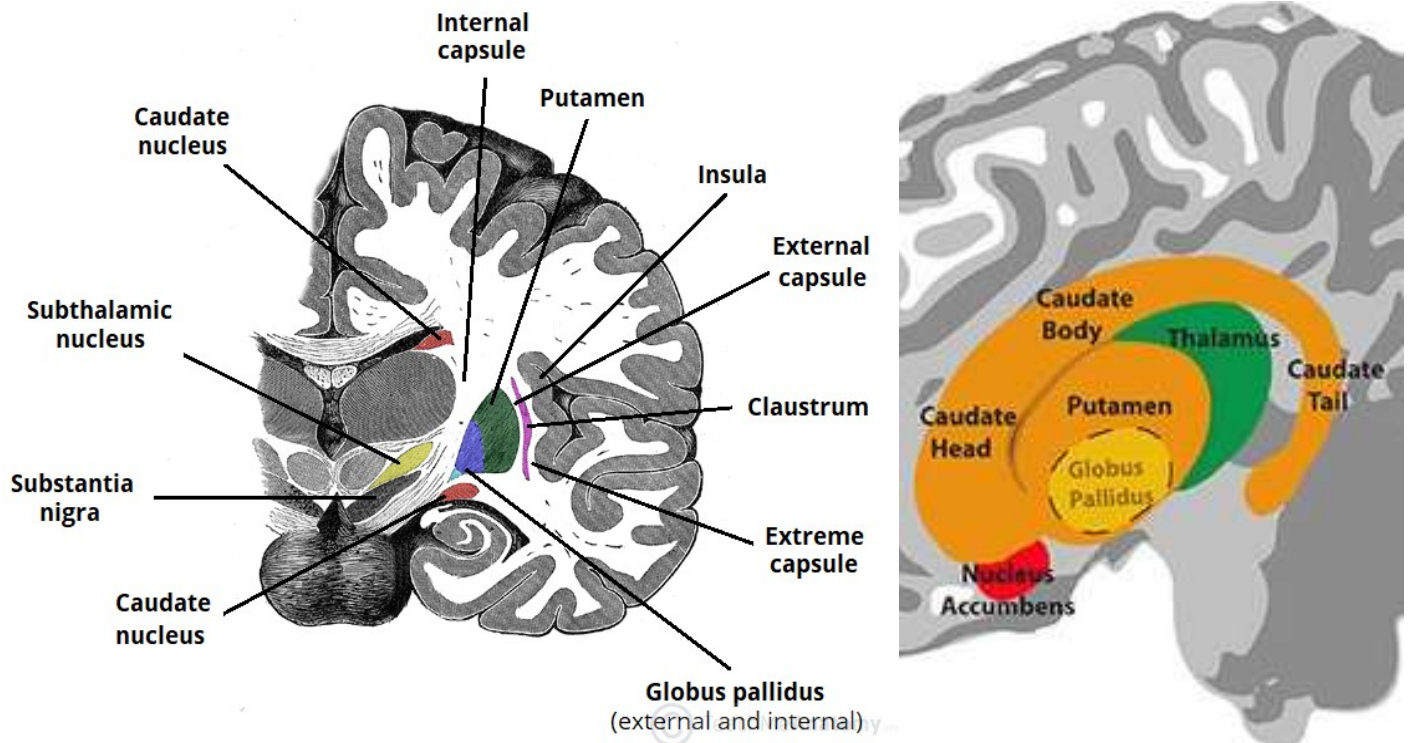
Komisura telencephalona i diencephalona

Važno je nabrojati **bitne komisuralne spojeve** koji povezuju nakupine sive tvari kontralateralnih polutki. **Telencefaličke komisure** su: **corpus callosum** (**neokortikalna komisura**, spaja **šesteroslojne kore**), **commissura fornicis/hippocampi** (**arhikortikalna komisura**, spaja kontralateralne **hipokampalne formacije**), **commissura anterior** (**paleokortikalna komisura**, spaja kontralateralne **njušne kortekse, primarno amigdale**). **Diencefaličke komisure** su **commissura habenularum** (spaja kontralateralne **habenularne jezgre** epithalamusa) i **commissura posterior** (ima ulogu u **zjeničnom refleksu**, križanje kontralateralnih vlakana **Edinger-Westphal jezgre**).

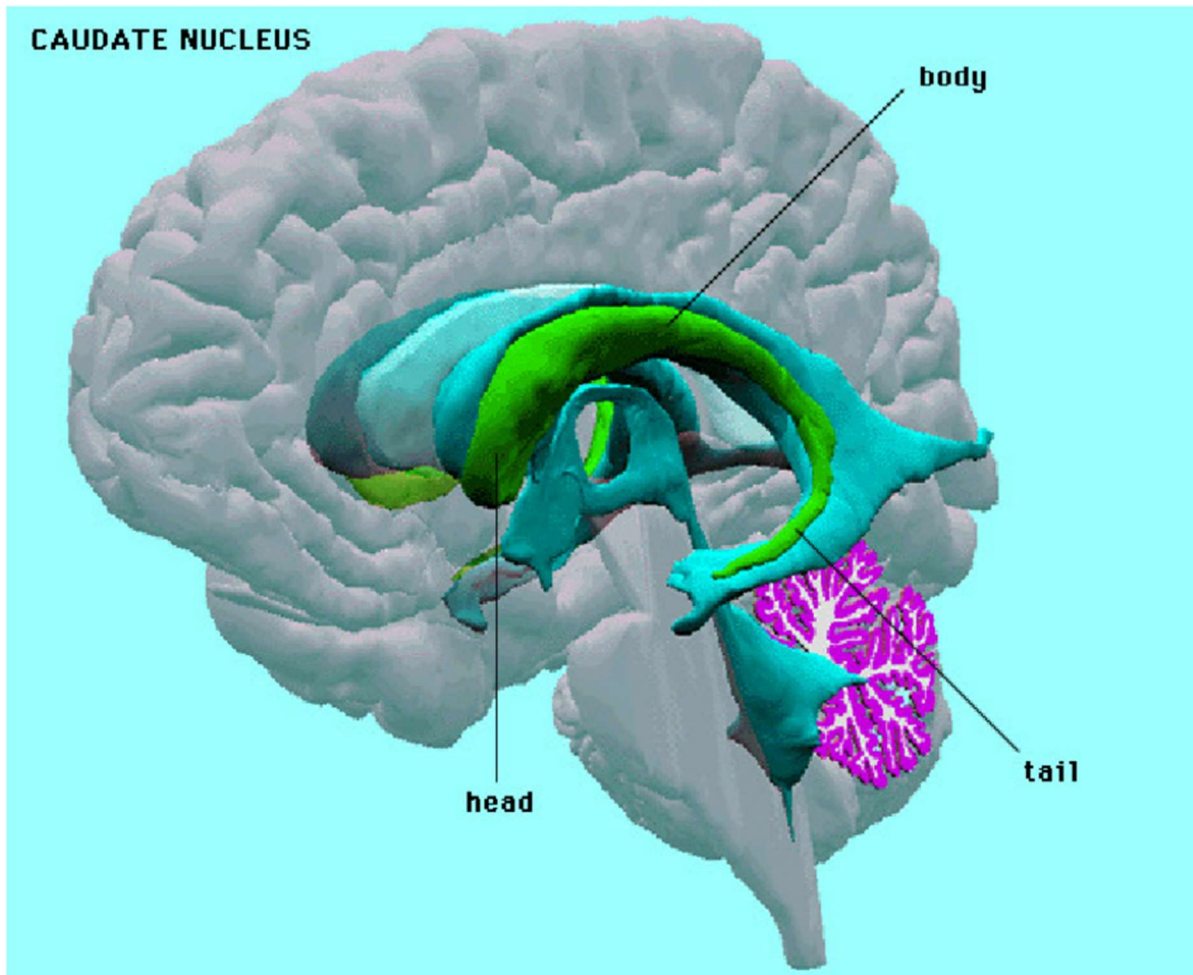
Izvori za slikovni dio poglavlja 3:

https://selfhacked.com/app/uploads/2019/11/Anatomy_of_the_basal_ganglia-480x359.jpg (slika 1), <https://teachmeanatomy.info/wp-content/uploads/Components-of-the-Basal-Ganglia1.png> (slika 2), https://www.researchgate.net/figure/The-Caudate-Nuclei-in-the-Human-Brain_fig1_47501526 (slika 3), <https://www.nature.com/articles/s41598-022-08898-3> (slika 4), <https://www.semanticscholar.org/paper/The-claustrum%3A-three-dimensional-reconstruction%2C-Kapakin/ae9f249ae4e48aa2b777e9e768888dcfd4e3716a> (slika 5), <https://nba.uth.tmc.edu/neuroscience/m/s4/chapter06.html> (slika 6), <https://nba.uth.tmc.edu/neuroscience/m/s4/chapter06.html> (slika 7), „Temelji neuroznanosti“ (Judaš, Kostović); poglavlje 41 (slika 8), <https://brainstuff.org/blog/what-is-the-nucleus-basalis-of-meynert> (slika 9), https://en.wikipedia.org/wiki/Nucleus_basalis (slika 10), <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnagi.2022.851788/full> (slika 11), https://www.researchgate.net/figure/Nucleus-Accumbens-Seed-Bilateral-nucleus-accumbens-seed-used-in-resting-state-functional_fig1_275715182 (slika 12), https://en.wikipedia.org/wiki/Nucleus_accumbens (slika 13), <https://neupsykey.com/cerebral-hemisphere-and-cerebral-cortex/> (slika 14), <https://humananatomyonline.in/2021/01/07/basal-ganglia/> (slika 15), https://www.researchgate.net/figure/A-coronal-section-through-a-cerebral-hemisphere-illustrating-the-basal-ganglia-STR_fig1_7107510 (slika 16), <https://anatomyqa.com/third-ventricle-anatomy/> (slika 17), <https://step1.medbullets.com/neurology/113008/basal-ganglia> (slika 18), <https://sites.uclouvain.be/braininteratlas/en/chapter/epithalamus#slideshow-3> (slika 20), <https://en.wikipedia.org/wiki/Thalamus> (slika 21), „Temelji neuroznanosti“ (Judaš, Kostović); poglavlje 39 (slika 22), <https://clinicalgate.com/the-hypothalamus/> (slika 23), „Temelji neuroznanosti“ (Judaš, Kostović); poglavlje 36 (slika 24), *Netter anatomski atlas*, 6. izdanje (slika 25), *HIIM webpage* (slike 26 i 27)

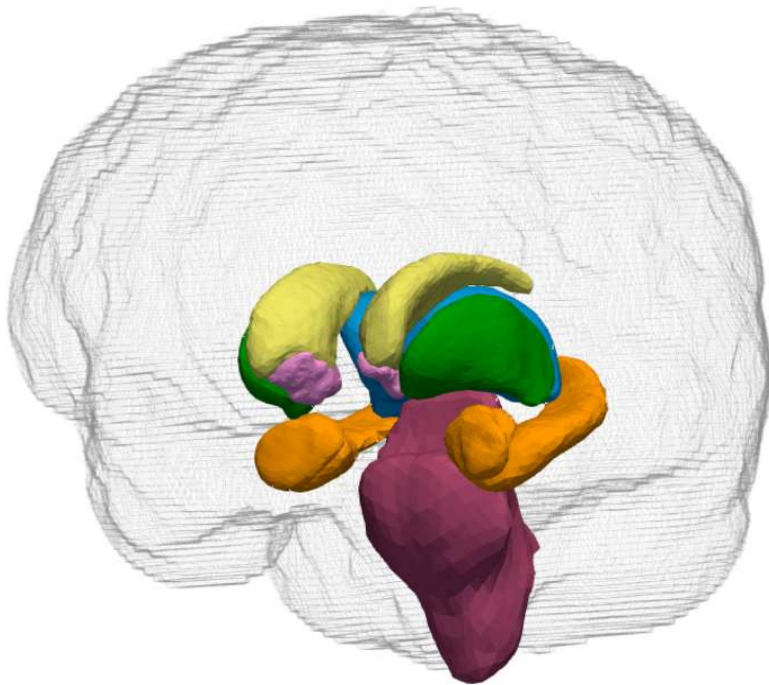
Slike spomenute u poglavlju 3/VA8
(*Topografija i građa bazalnih ganglija i diencephalona, III. komora*)



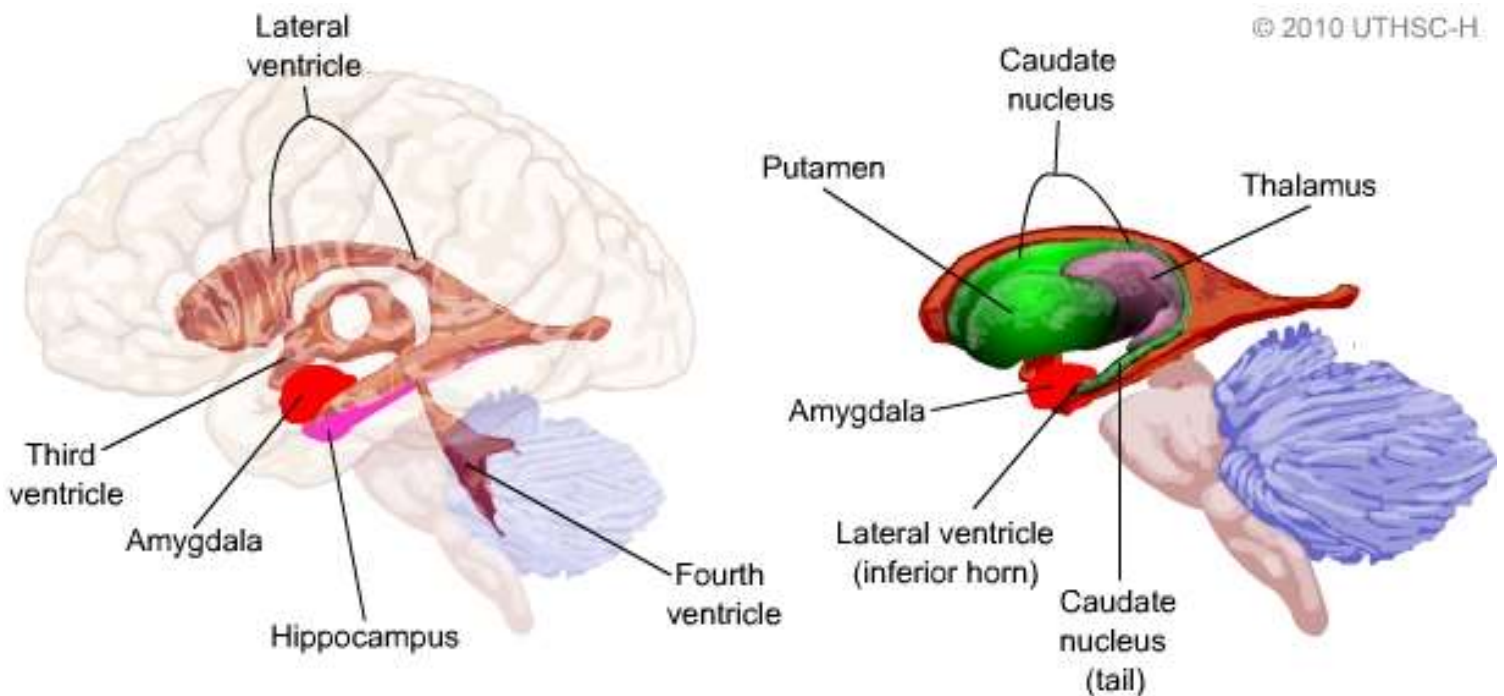
(slika 1 i 2) U snalaženju kroz frontalne presjeke telencephalona i diencephalona ključno je savladati relativan raspored neuroanatomskih bazalnih ganglija i snopova bijele tvari koji ih međusobno odvajaju, pošto se navedeni bazalni gangliji ne protežu cijelom sagitalnom dužinom i ne vide se nužno na svakoj razini frontalnih presjeka. Capsula interna odvaja medijano smještene nakupine sive tvari (masu thalamusa uz treću komoru, caudatus uz lateralni zid lateralnih komora te sivu tvar subtalamičkog područja i mesencephalona od površnije smještenih neuroanatomskih ganglija). Globus pallidus s lateralnog pogleda u potpunosti je prekriven putamenom i između njih se ne nalazi snop bijele tvari. Clastrum je najpovršnije smješten bazalni ganglij s opskurnom funkcijom i jedini je s obje strane omeđen snopovima bijele tvari – capsulom externom medijalno i capsulom extremom lateralno. Lateralnije od capsule extreme nazire se inzularna moždana kora smještena u dubini fissure lateralis Sylvii. Caudatus zakreće iznad i oko putamena prema anteriorno gdje navedena dva bazalna ganglija konvergiraju. Ispod navedene konvergencije nalazi se ventralni striatum, odnosno nucleus accumbens septi, dok se corpus striatum u određenoj literaturi naziva i dorzalnim striatumom. Na lijevoj slici nazire se sulcus terminalis kojeg zatvaraju thalamusa (siva tvar iznad subtalamičke jezgre i lateralno od treće komore) i iznad smješten nucleus caudatus (lateralno od lateralne komore). Sulcus terminalis označava granicu između diencephalona i telencephalona te su u njemu smještene stria terminalis zajedno s venom thalamostriatom.



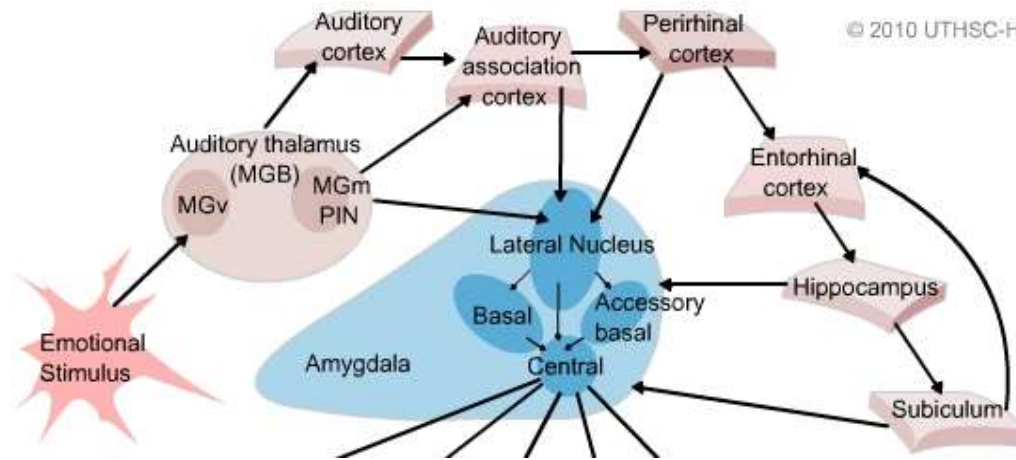
(slika 3) Nucleus caudatus najmedijalnije je smješten bazalni ganglij sa specifičnim oblikom sagitalno smještenog slova C s otvorom slova usmjerenim prema naprijed i dolje (anteroinferiorno). Usko je povezan s tokom lateralne komore ventrikularnog sustava mozga kroz njen frontalni rog (caput nuclei caudati), trup (corpus nuclei caudati) te trigonum i temporalni rog (cauda nuclei caudati). Lako ga je identificirati na frontalnim presjecima kao malu okruglu tvorbu nemijelinizirane sive tvari odmah lateroinferiorno uz šupljinu lateralne komore na koju se lateralno nastavlja capsula interna (snop mijelizirane bijele tvari). S obzirom na specifičan oblik, ovisno o razini frontalnog presjeka caudatus (a i lateralna komora) može se vidjeti bilo samo na jednom mjestu (uz frontalni rog odnosno corpus lateralne komore), bilo na dva mjesta (uz corpus lateralne komore nazire se corpus nuclei caudati, dok se uz temporalni rog lateralne komore nazire cauda nuclei caudati). Izuzetno je važna struktura sklopa funkcionalnih bazalnih ganglija i ima istaknutu ulogu u facilitaciji odnosno inhibiciji pokreta očiju i spoznajnih funkcija te se u njemu pohranjuje implicitno odnosno podsvjesno stečeno motoričko pamćenje.



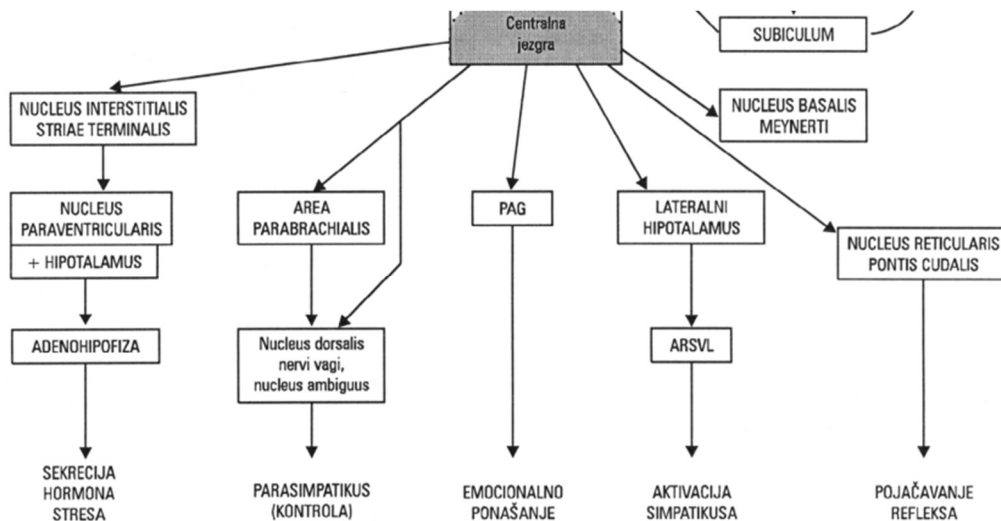
(slike 4 i 5) U obje slike je putamen označen zelenom bojom, dok je druga struktura od interesa claustrum koji se na desnoj slici (slika 5) vidi označen rozom bojom. Putamen čini corpus striatum zajedno s nucleus caudatusom. U određenoj literaturi corpus striatum naziva se dorzalnim striatumom, dok je ventralni striatum zapravo sinonim za nucleus accumbens septi (vidi podnaslov „nucleus accumbens septi“ poglavlja pridruženog slikama). Putamen i nucleus caudatus imaju važnu ulogu u sklopu funkcionalnih bazalnih ganglija, gdje zajedno kao corpus striatum tvore ulazni dio toga sklopa u koji pristižu sve relevantne aferentne informacije iz ostalih moždanih središta (iz moždane kore putem fibrae corticostriatales, thalamusa putem fibrae thalamostriatales te substantie nigre putem nigrostriatalnog puta). Podsjetnik, jezgra thalamusa koja odašilje aksone kroz fibrae thalamostriatales koji terminiraju u putamenu je centromedijana nespecifična jezgra (vidi podnaslov „Što uopće radi krug funkcionalnih bazalnih ganglija?“), dok je nespecifična jezgra thalamusa pridružena caudatusu parafascikularna jezgra. Putamen je glavni dio bazalnih ganglija koji sudjeluje u facilitaciji odnosno inhibiciji većine pokreta koje čovjek može izvesti (izuzev očnih pokreta koje preuzima caudatus, vidi iznad). Glede topografije putamena, važno je naglasiti da je on usko smješten uz globus pallidus s medijalne strane, dok je prema lateralno od claustruma odijeljen capsulom externom (na desnoj slici vidi se prazan prostor između roze strukture odnosno claustruma i zelene strukture odnosno putamena koji je zapravo ispunjen aksonima capsule externe; pogled je usmjeren na lijevu hemisferu od kaudalno prema rostralno, odnosno posteriorno prema anteriorno). Claustrum je funkcionalno opskurno područje s nerazjašnjenom ulogom i funkcijom. Topografski je tanka struktura koja prekriva capsulu externu s lateralne strane, no pri promatranju na donjem prikazu bez bijele tvari claustrum zapravo podsjeća na nadbubrežnu žlijezdu koja prekriva bubreg (u ovom analognom slučaju, bubreg predstavlja putamen). Claustrum je gledajući od medijalno prema lateralno najpovršnije smješten neuroanatomski bazalni ganglij, omeđen s capsulom externom medijalno i capsulom extremom lateralno.



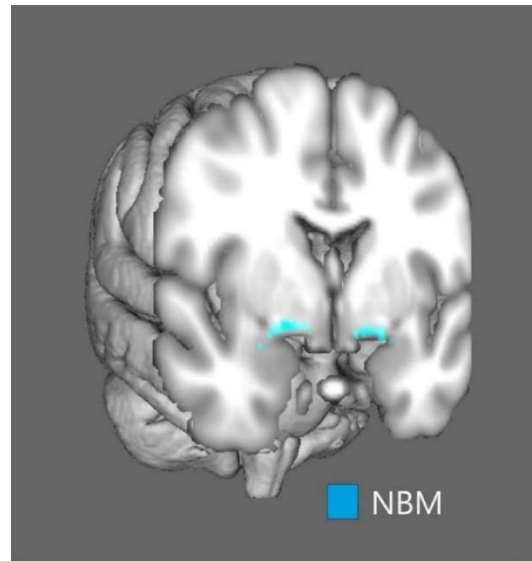
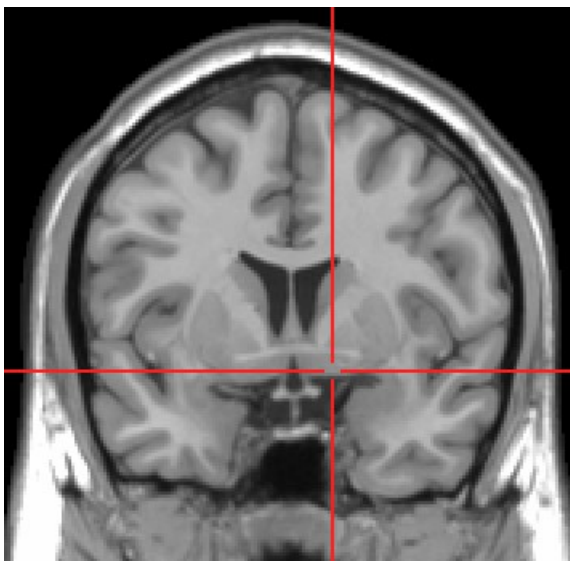
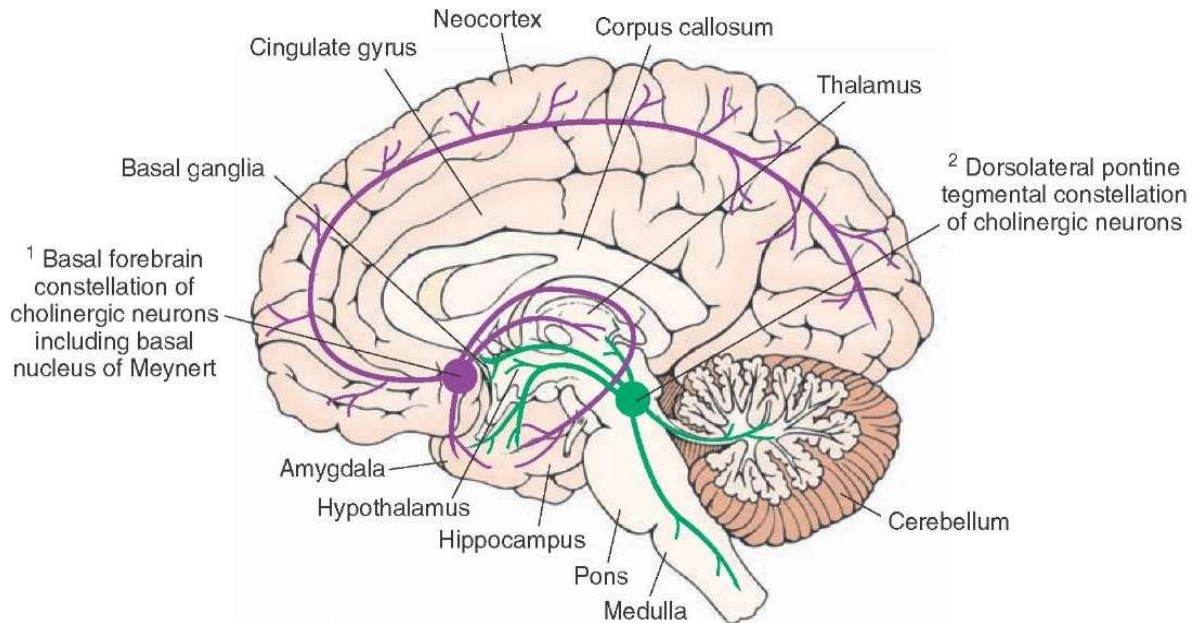
(slika 6) *Corpus amygdaloideum* (skraćeno *amigdala*) jedna je od ključnih struktura i po raznim literaturama principalni neuroanatomski bazalni ganglij. Ne sudjeluje u sklopu funkcionalnih bazalnih ganglija povezanim s motorikom, već je jedan od glavnih aktera limbičkog sustava. Topografski je smještena u samome prednjem vrhu temporalnog režnja, ispred i iznad hipokampalne formacije (u službenoj literaturi koristi se i naziv retrokomisuralni hipokampus) te se prema inferiorno nastavlja u periamigdaloidni korteks koji pokriva uncus hippocampi vidljiv na bazi mozga. Navedeni periamigdaloidni korteks dio je primarnog njušnog korteksa zajedno s ostalim strukturama smještenima na donjoj plohi temporalnog režnja (prednja olfaktorna jezgra, *tuberculum olfactorium*, piriformni korteks te dijelovi entorinalnog korteksa i same amigdale; vidi službenu literaturu poglavlje 30, stranica 312). Amigdala je ključan organ koji posreduje osjećaje tjeskobe i straha, oblikovanje emocionalnih sjećanja te razumijevanje socijalnog konteksta prihvatljivog ponašanja. Iako će o navedenome biti više riječi u sljedećem poglavlju, važno je naglasiti da se većina uloga pojedinih čimbenika limbičkog sustava i kortikalnih područja režnjeva jako kvalitetno uči preko kliničkih slučajeva, gdje se u određenoj zahvaćenosti izoliranih struktura može zaključiti njihova uloga promatrajući koje su fiziološke funkcije CNS-a pri toj ozljedi izostale. Pri učenju funkcije amigdale, poremećaj od interesa je Kluver-Bucyev sindrom. Svi slučajevi preko kojih se podučava funkcionalnost pojedinih područja mozga objedinjeni su na arhiviranom blogu profesora Šimića (<http://dementia.hiim.hr/ustroj.htm>) i topla je preporuka da ovaj aspekt neuroznanosti učite upravo s navedenog linka zbog impliciranih ishoda učenja, konciznosti i objedinjenosti sadržaja.



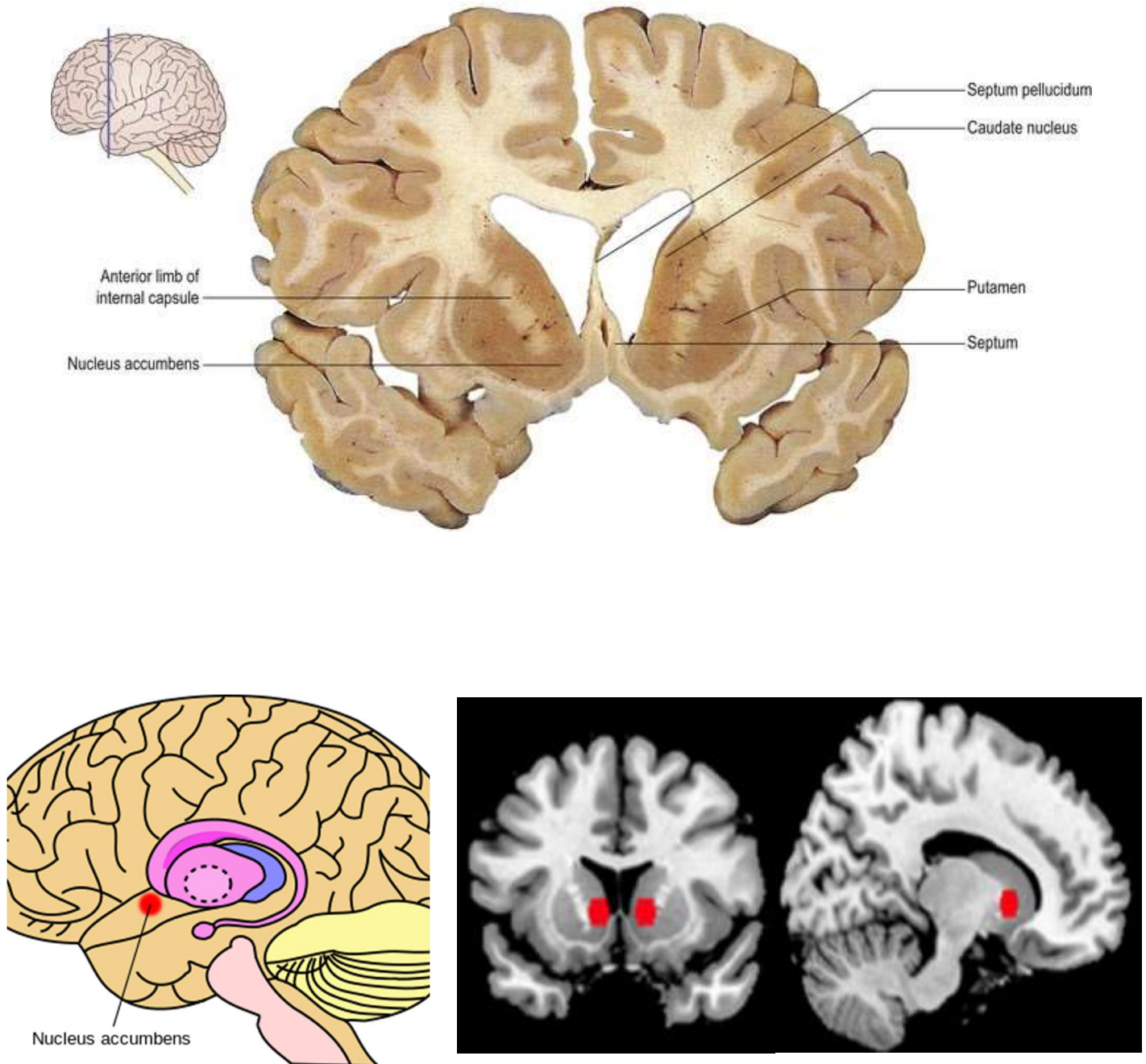
Eferentno središte amigdale je centralna jezgra koja s projekcijama na donjoj slici manifestira svoje učinke na autonomni živčani sustav i endokrini sustav. Hormon stresa manifestira se preko ACTH koji se nadzire portalnim sustavom hipofize. Učinci preko PAG-a, ncl. reticularis pontis caudalis i ARSVL opisani su prethodno u tekstualnom dijelu prethodnoga poglavlja posvećenog vježbi VA7.



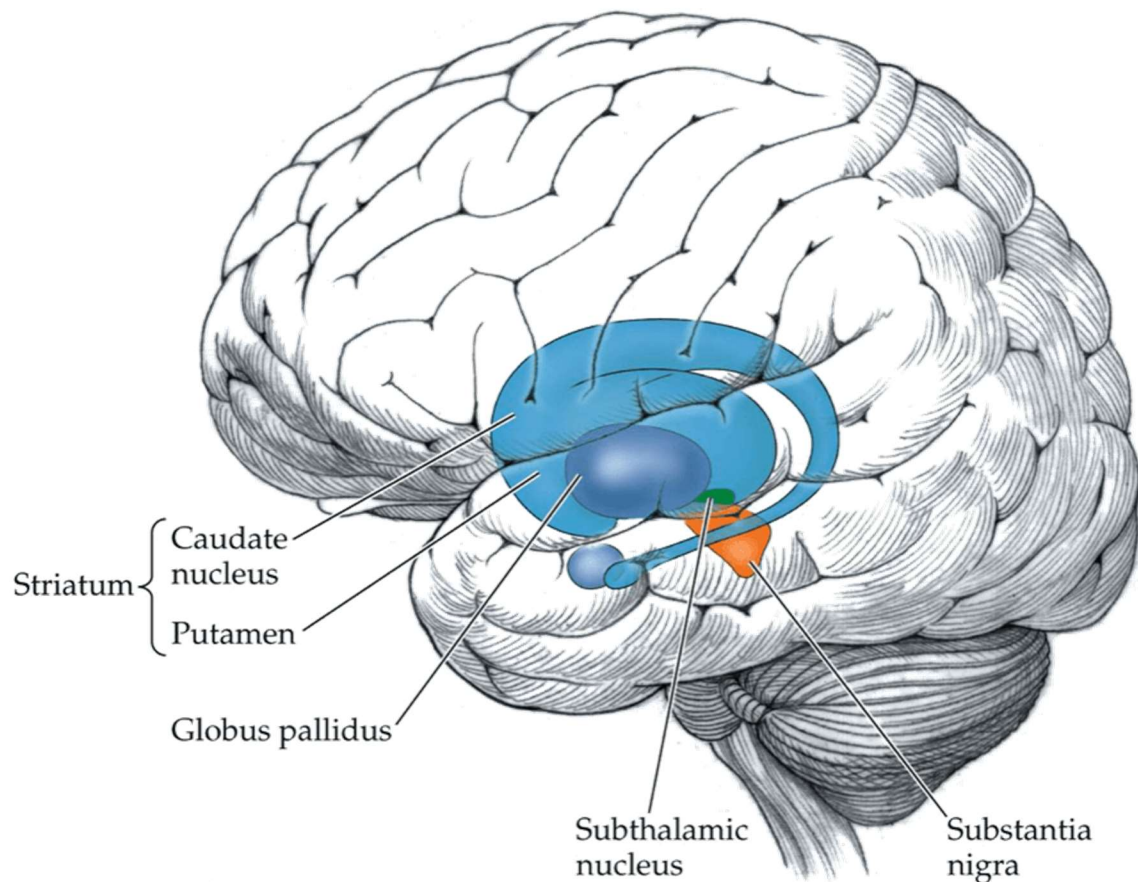
(slike 7 i 8) Poznavajući heterogenu strukturu amigdale i njene funkcionalno srodne skupine jezgara, važno je naglasiti ulogu i poveznice bazolateralne te centralne skupine jezgara. Lateralna jezgra dio je bazolateralne skupine jezgara i ona je svojevrсно ulazno područje amigdale. U lateralnu jezgru stižu projekcije iz svih osjetnih primarnih unimodalnih asocijacijskih područja (na gornjoj slici reprezentativan modalitet je sluh i navedenom području odgovara auditivni asocijacijski korteks), pripadne (meta)talamičke jezgre asocirane sa navedenim modalitetom (reprezentativna jezgra sluha je corpus geniculatum mediale), peririnalnog korteksa (mezokortikalno područje kore usko povezano s percepcijom i pamćenjem predmeta koje je povezano sa svim modalitetima) te principalnih struktura priziva pamćenja (hipokampus te subikulum). Na temelju podataka dobivenih iz relevantnih modaliteta pristiglih u lateralnu jezgru, amigdala uspoređuje dobivene podatke s relevantnim podacima pohranjenima u pamćenju koji indiciraju razinu opasnosti i moguće ishode koje pojava prezentirana kroz odabrane modalitete može imati. Modalitet koji ima jedinstvene projekcije upravo je njih, jer njegov tok podataka nije posredovan talamičkim jezgrama i stoga izostaje aferentna poveznica te prirode. Na temelju obrade pristiglih podataka, amigdala putem dvije važne projekcije manifestira svoje učinke (podsvjesne reakcije, oblikovanje motivacijskih ponašanja): ventralni amigodofugalni put (veze: septalne jezgre, ncl. accumbens septi, hypothalamus) i stria terminalis (nalazi se zajedno s v. thalamostriatom u sulcusu terminalisu kojeg zatvaraju thalamus i caudatus, označava granicu diencephalona i telecephalona, dvosmjerna veza primarno s hypothalamusom).



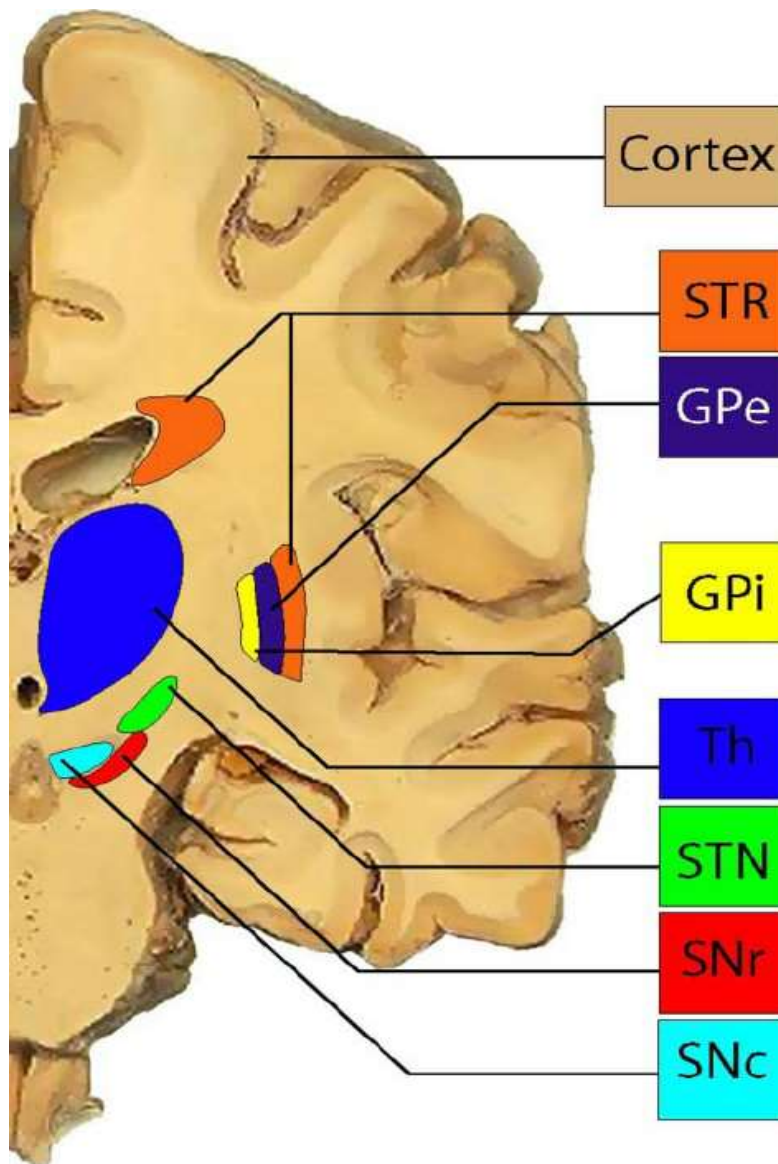
(slike 9, 10 i 11) Prikazan je topografski smještaj bazalne Meynertove jezgre (a time i bezimene tvari) na različitim radiološkim prikazima, kao i njezine ključne projekcije ljubičastom bojom na crtanom dijagramu. Meynertova jezgra sadrži acetilkolinsku skupinu neurona oznake Ch4 i upravo ti neuroni zajedno sa acetilkolinskim skupinama Ch5 (nucleus tegmenti pedunculo pontinus) i Ch6 (nucleus tegmenti dorsolateralis) igraju ključnu ulogu u desinkronizaciji EEG obrazaca aktivnosti moždane kore pri prelasku iz faze sna u fazu budnosti (vidi napomenu za acetilkolinske neurotransmitterske skupine u tekstualnom dijelu prethodnog poglavlja za izvore za pripremu ispita). Projekcija koja je od interesa za prethodno objašnjenu pojavu vidi se kao donja ljubičasta izlazna projekcija od onih usmjerenih prema gore i desno koja putuje u thalamus i hypothalamus. Ostale projekcije analogno kao istaknuta moduliraju aktivnost ostalih skupina sive tvari u koje pristižu (moždana kora, amigdala). Meynertova jezgra uklopljena je u bezimenu tvar mediobazalnog telencephalona (substantiu innominatu) koja je sadržana unutar substantie perforate anterior, točnije njezinom posteriornom dijelu u dubini telecephalona, odnosno dorzalno.



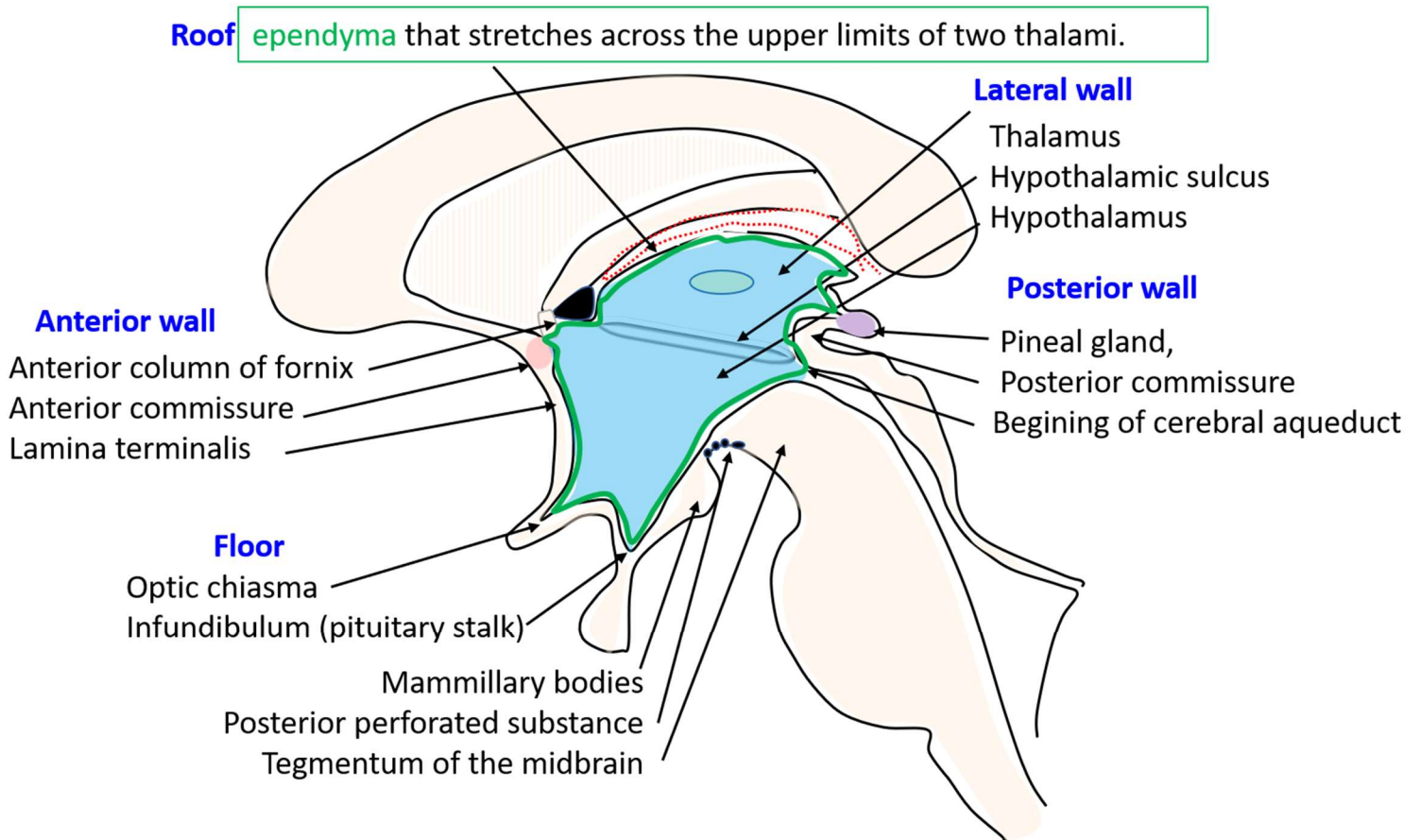
(slike 12, 13 i 14) Prikazani su: dijagram relativnog smještaja nucleus accumbens septi u odnosu na corpus striatum (svrha je naglašavanja njihove sinonimne nomenklature gdje je dorzalni striatum dorzalno smješten corpus striatum, dok je ventralni striatum ventralno smješten nucleus accumbens septi), radiološka aproksimacija smještaja nucleus accumbensa u frontalnom i sagitalnom prikazu te prikaz frontalnog presjeka preparata CNS-a (svrha je naglašavanje razine frontalnog presjeka u kojem se jasno nazire – presjek u razini vrha temporalnog režnja na kojem se u nekim slučajevima može vidjeti i amigdala).



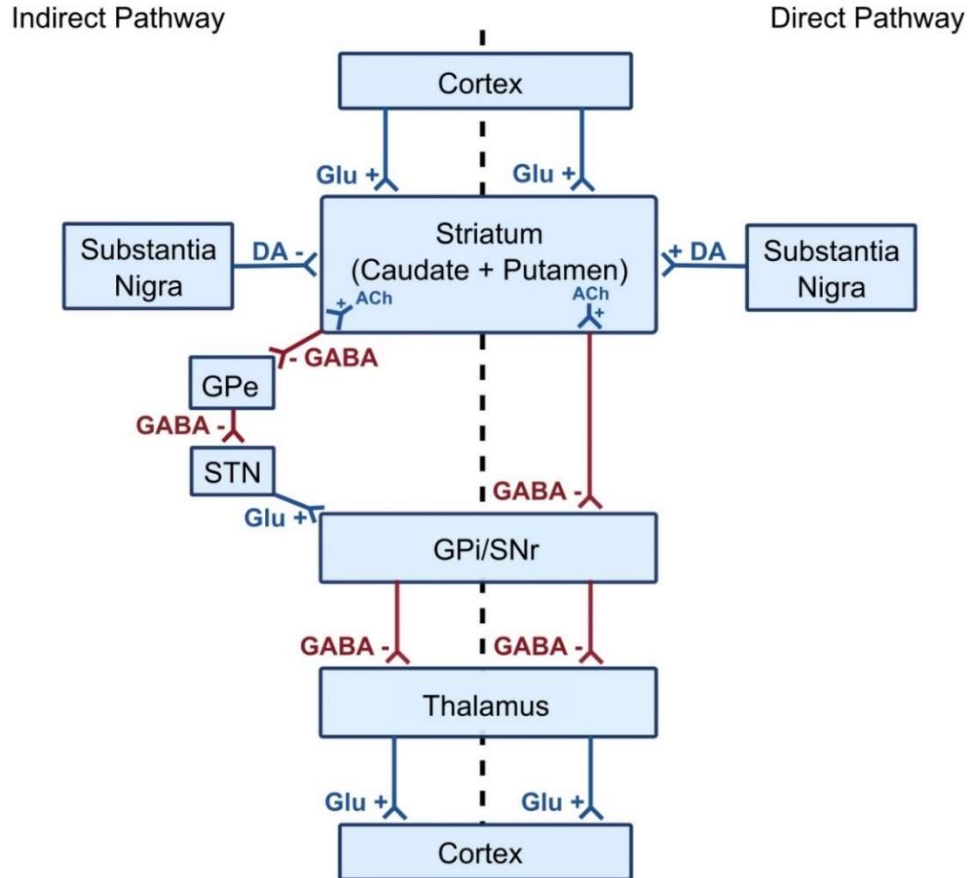
(slika 15) Globus pallidus, odnosno bijela kugla jedinstveni je dvodijelni bazalni ganglij s dvojnim razvojnim podrijetlom – unutarnji dio potječe iz medijalnog ganglijskog brežuljka dok vanjski dio potječe iz lateralnog ganglijskog brežuljka. Lako je zapamtiti iz kojeg dijela potječe točno koji dio bijede kugle pri promatranju frontalnog presjeka. Gledajući lateromedijalno na frontalnom presjeku, unutarnji dio nalazi se medijalnije i potječe iz medijalnog brežuljka dok se vanjski dio nalazi lateralnije i potječe iz lateralnog brežuljka. Topografski je omeđen s capsulom internom medijalno (odvaja ga od thalamusa, caudatusa i sive tvari mesencephalona) i s putamenom lateralno. Gledajući lateralnu plohu mozga kao na priloženoj slici, globus pallidus u potpunosti je prekriven putamenom. Blijeda kugla duguje svoj naziv specifičnom bljedem pigmentu u odnosu na putamen, po čemu ih i međusobno razlikujemo makroskopski u prosekturi. Stoga, kada se pristupa traženju blijede kugle na očuvanom preparatu, potrebno je prvo naći dva snopa bijele tvari koja omeđuju masu sive tvari koja sadrži putamen i blijedu kuglu – capsulu internu i capsulu externu. Po pronalasku navedene mase, blijeda medijalnije smještena masa upravo je globus pallidus, dok je lateralno smještena tamnija struktura putamen. Poseban naziv koji objedinjuje prethodno spomenutu masu putamena i globus pallidusa je nucleus lenticularis. Za sve o funkcionalnoj anatomiji ove strukture, vidi poglavlje pridruženo ovom slikovnom dijelu.



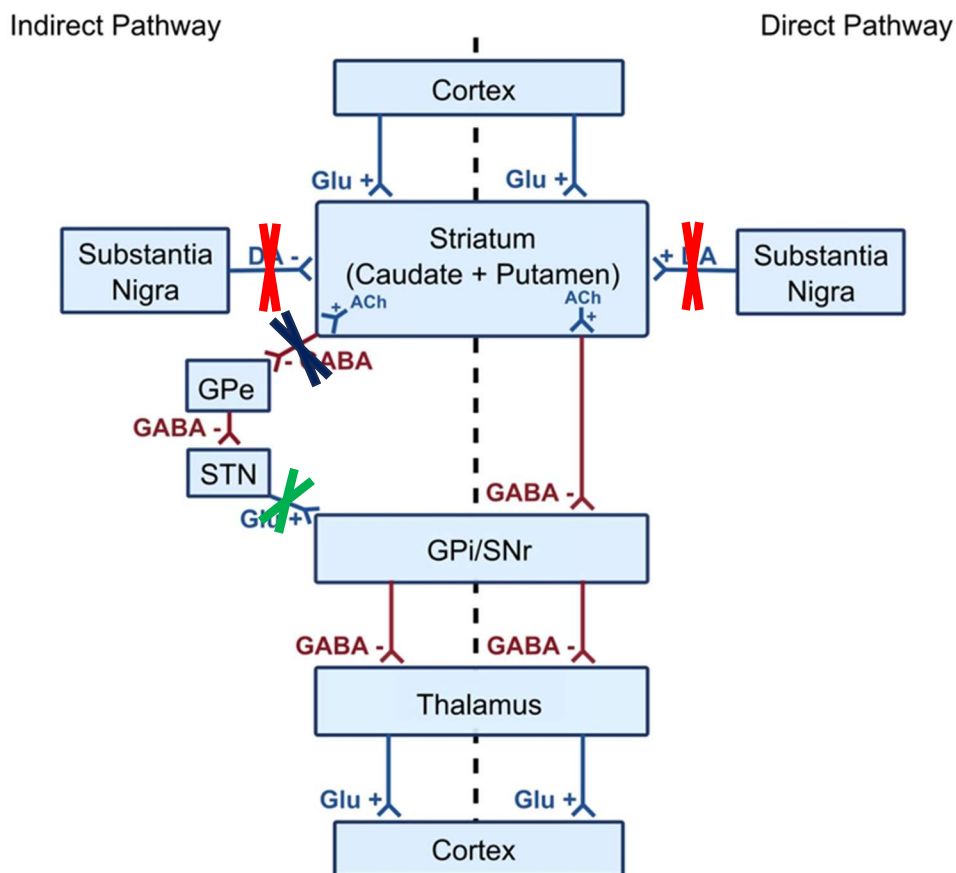
(slika 16) Važno je naglasiti postojanje suplementarnih struktura koje nisu po svojoj definiciji niti neuroanatomski niti funkcionalni bazalni gangliji, no ključne su funkcionalne sastavnice neuronskog kruga funkcionalnih bazalnih ganglija. Te strukture nalaze se u mesencephalonu (SNc - substantia nigra, pars compacta, odnosno njezini dopaminergički neuroni sadržani u skupini A9) i u diencephalonu (STN, subtalamička jezgra). Te strukture od tolike su važnosti kao komplementarni sustavi da obje navedene tvore glavne patofiziološke uzroke čak dvaju od tri odabrana poremećaja opisana u tekstualnom dijelu poglavlja (Parkinsonova bolest kod SNc i subtalamički infarkt kod STN). Na priloženoj slici vide se i corpus striatum (STR, caudatus uz lateralnu komoru i putamen ispod inzularnog korteksa), globus pallidus (GPi - pars internum i GPe - pars externum), thalamus (TH) i substantia nigra, pars reticulata (SNr). SNr sadrži gabanergičke inhibicijske neurone i ima ulogu u obradi podataka iz određenih komponenti sklopa funkcionalnih bazalnih ganglija (ekscitacijski ulazni podatci pristižu iz subtalamičke jezgre, dok inhibicijski ulazni podatci pristižu iz corpus striatum) te na temelju navedene obrade podataka doprinosi regulaciji dopaminskog izlaznog signala prema corpus striatumu koji utječe na ravnotežu između aktivnosti izravnog i neizravnog puta (vidi poglavlje pridruženo ovom slikovnom prilogu, podnaslov „Što uopće radi krug funkcionalnih bazalnih ganglija?“).



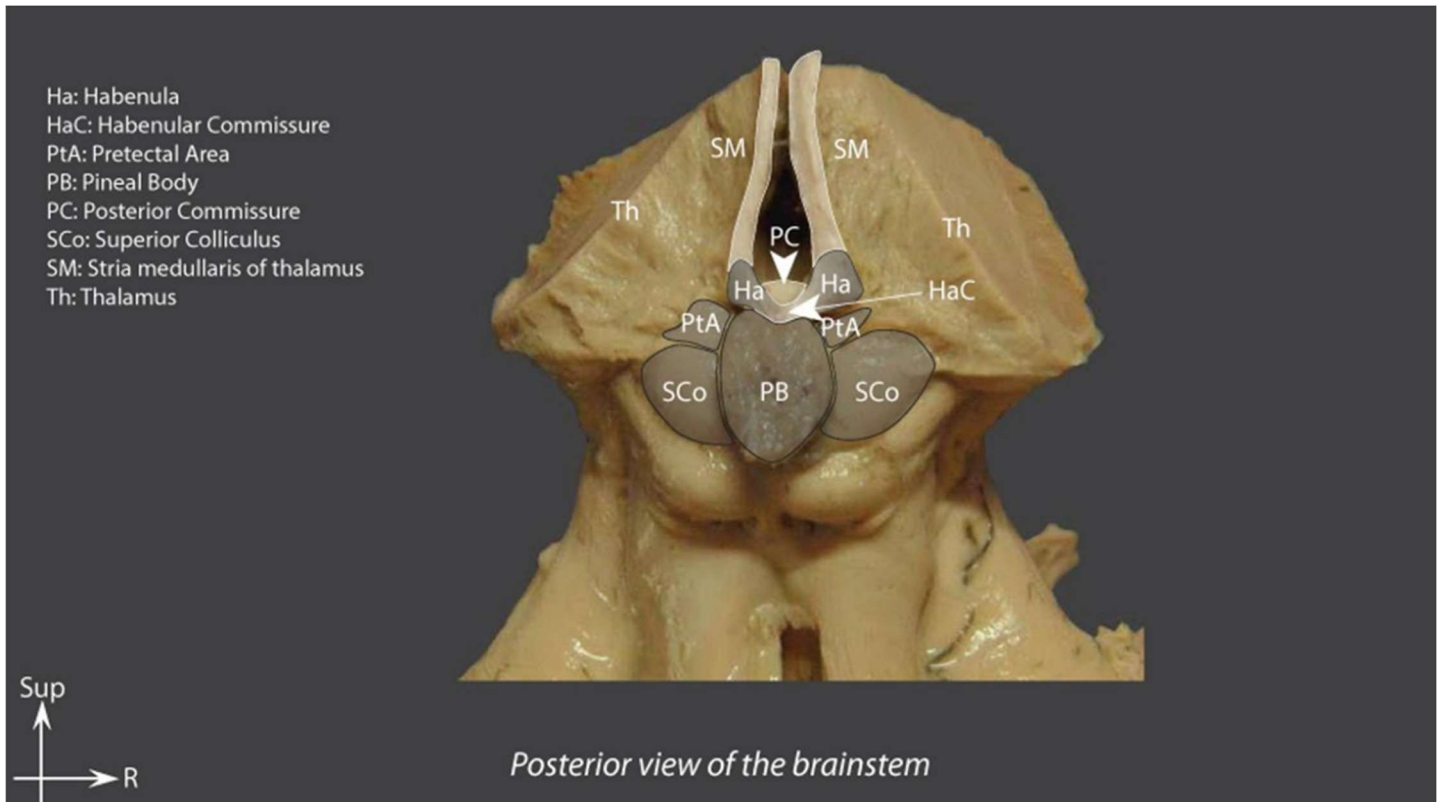
(slika 17) U tekstualnom dijelu poglavlja pridruženog ovom prilogu detaljno je obrađena topografija III. komore. Ovdje je naglasak na elaboraciji značaja odabranih struktura: lamina terminalis (ostatak kranijalnog kraja neuralne cijevi, odnosno neuroporusa anteriora, pri njenom neuspješnom formiranju nastaje anencefalija), columna fornicis et fornix (veza između hipokampusa i ipsilateralnih mamilarnih tijela hipotalamusa, vidi sljedeće poglavlje), corpus pineale (naziva se i epifizom, ključna struktura u manifestaciji cirkadijanog ritma na temelju ulaznih podataka o prisustvu svjetla iz hipotalamusa – podatci o izloženosti svjetlu u hipotalamus stižu iz posebnih fotoreceptora putem fibrae retinothalamicae; epifiza luči hormon melatonin i nagađa se da ima ulogu u odgađanju spolnog sazrijevanja djeteta), pars tuberoinfundibularis hypothalami (dio hipotalamusa na koji se nastavlja hipofiza, u prednjem dijelu sadrži hipofizno-hipotalamični portalni sustav za signalne molekule namijenjene adenohipofizi, dok u stražnjem dijelu sadrži aksone duž kojih se hormoni vazopresin i oksitocin prenose i izravno luče u krv iz aksonskih završetaka u neurohipofizi – o ovome više na fiziologiji!)



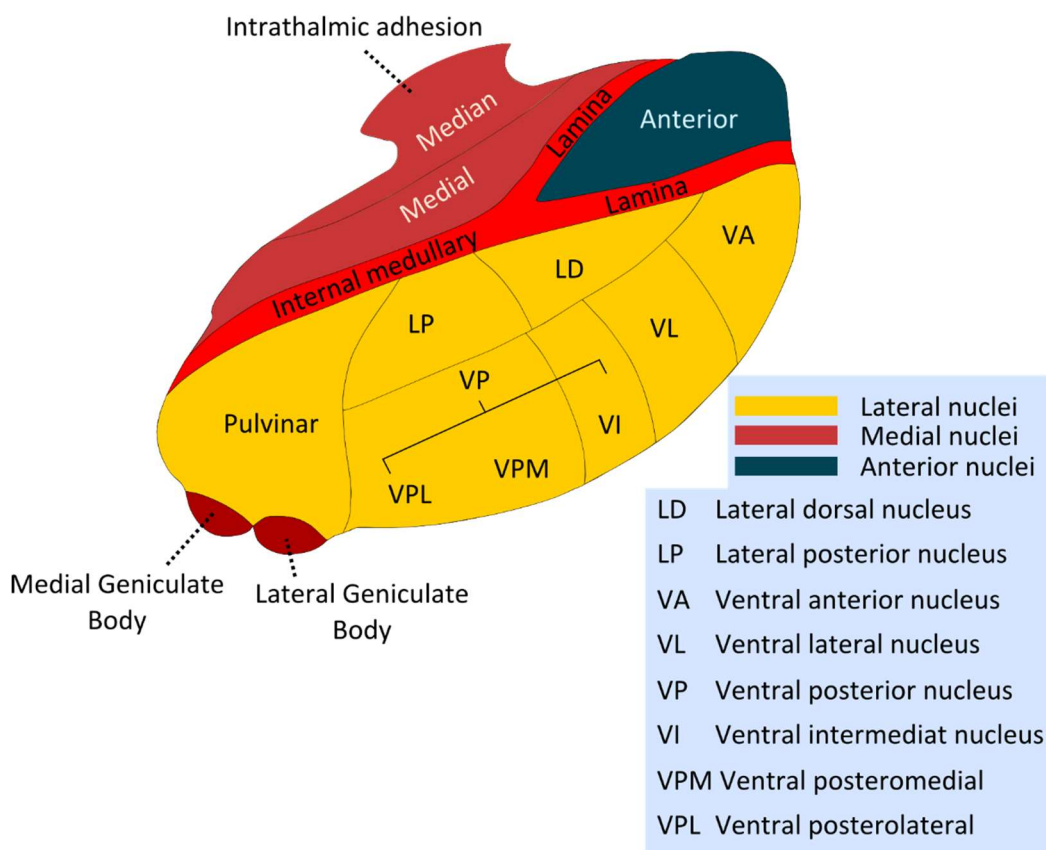
(slika 18) Ovaj dijagram prikazuje integrirano dvije ključne stavke o kojima se govori tijekom tekstualnog dijela pridruženog poglavlja: neurotransmittersku prirodu svih jezgara čije projekcije sudjeluju u neuronskom krugu funkcionalnih bazalnih ganglija te sličnosti odnosno razlike u toku izravnog i neizravnog puta. Važno je istaknuti kako se dodavanjem jedne inhibicijske karike izravni put transformirao u neizravni put u kojem je netoučink ciljna inhibicija motoričkih područja moždane kore. Prije daljnje elaboracije, važno je naglasiti da kada se u seriju ovog neuronskog kruga nadoveže ekscitacijski čimbenik, da se priroda kruga u cijelosti ne mijenja (analogno kada bismo varijablu množili s koeficijentom 1 – rezultat je identičan), no pri vezanju inhibicijskog čimbenika u seriju kruga, netoučink se obrne iz onoga koji je bio prethodni u onaj suprotni (ako je bio inhibicijski, postaje ekscitacijski i obratno; analogno množenju s -1 – rezultat je isti broj sa suprotnim predznakom). Poznavajući ovo pravilo, slijedi primjena navedenog na izvođenje neizravnog puta iz izravnog. Kao što se može zaključiti iz slike i povezanog podnaslova u tekstualnom dijelu poglavlja, sve komponente koje tvore izravni put sadržane su i u neizravnom putu. Neizravni put se od izravnog razlikuje uvođenjem dvije karike u lanac – globus pallidus pars externum (inhibicija, analog -1) i subtalamičke jezgre (ekscitacija, analog 1). Inhibicijske projekcije iz GPi okreću netoučink sklopa do te točke iz inhibicijskog (-1) u strijatumu u ekscitacijski u GPe disinhibicijom (-1 x -1 = 1) te subtalamička jezgra zadržava taj učinak puta zbog svoje ekscitacijske prirode. Tada inhibicijske projekcije iz GPi (-1) ponovno okreću ekscitacijsku prirodu puta nazad u inhibicijsku (1 x -1 = -1) prema thalamusu. Thalamus sadrži ekscitacijske neurone, stoga je netoučink neizravnog puta onda inhibicija.



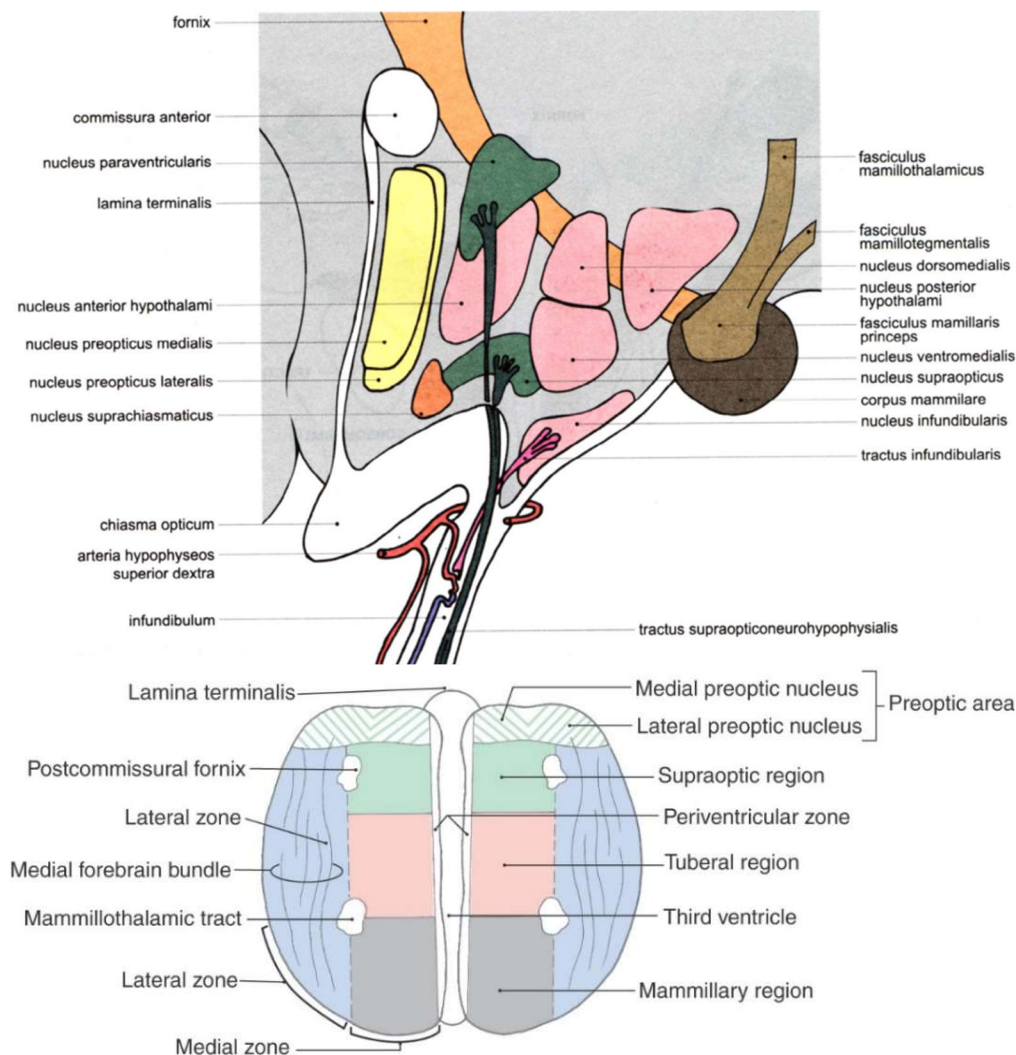
(slika 19) Na slici je isti dijagram kao i na prethodnoj, ali s dodanim oznakama koje ovisno o boji simboliziraju koja komponenta kruga zakaže pri određenom poremećaju. Crvena boja označava Parkinsonovu bolest, plava boja označava rani stadij Huntingtonove bolesti, dok zelena boja označava subtalamički infarkt. Zbog propadanja dopaminergičkih neurona crne tvari mesencephalona u Parkinsonovoj bolesti, javlja se hipertonija mišića jer su svi pokreti jednako facilitirani i inhibirani dok se paralelno javlja hipokinezija zbog nemogućnosti facilitiranja pokreta koji bi inače bili poželjni. Karakteristični simptomi Parkinsonove bolesti pokriveni su mnemotehnikom TRAP (tremor, rigidnost, akinezija, postura odnosno držanje). Kod Huntingtonove bolesti propadaju prvo neuroni striatuma s projekcijama u GPe (GABA+ENK neuronski fenotip neizravnog puta). Stoga nema adekvatne inhibicije nepoželjnih pokreta i to se odražava hiperkinezijom praćenom s hipotonijom. Karakteristični simptomi ovog poremećaja su chorea (nevoljni uvijajući pokreti podlaktice i prstiju) i distonija te se kod većine pacijenata javljaju u srednjoj dobi (kasne tridesete do sredina četrdesetih godina života). Subtalamički infarkt tipičan je po pojavljivanju hemibalizma (nevoljnih naglih pokreta udova kontralateralne strane tijela od ozlijeđene subtalamičke jezgre) koji nastaje zbog nemogućnosti adekvatne inhibicije takvih obrazaca pokreta upravo zbog toga što je STN ključna karika neizravnog („NO GO“) puta. Poremećaji koji nastaju u suplementarnim motoričkim sustavima poput bazalnih ganglija koji nemaju izravne projekcije kroz silazne puteve prema spinalnim alfa motoneuronima objedinjeno se nazivaju ekstrapiramidalnim sindromom (upravo zato što vlakna zahvaćenih struktura ne sudjeluju u piramidama kortikospinalnog puta u medulli oblongati).



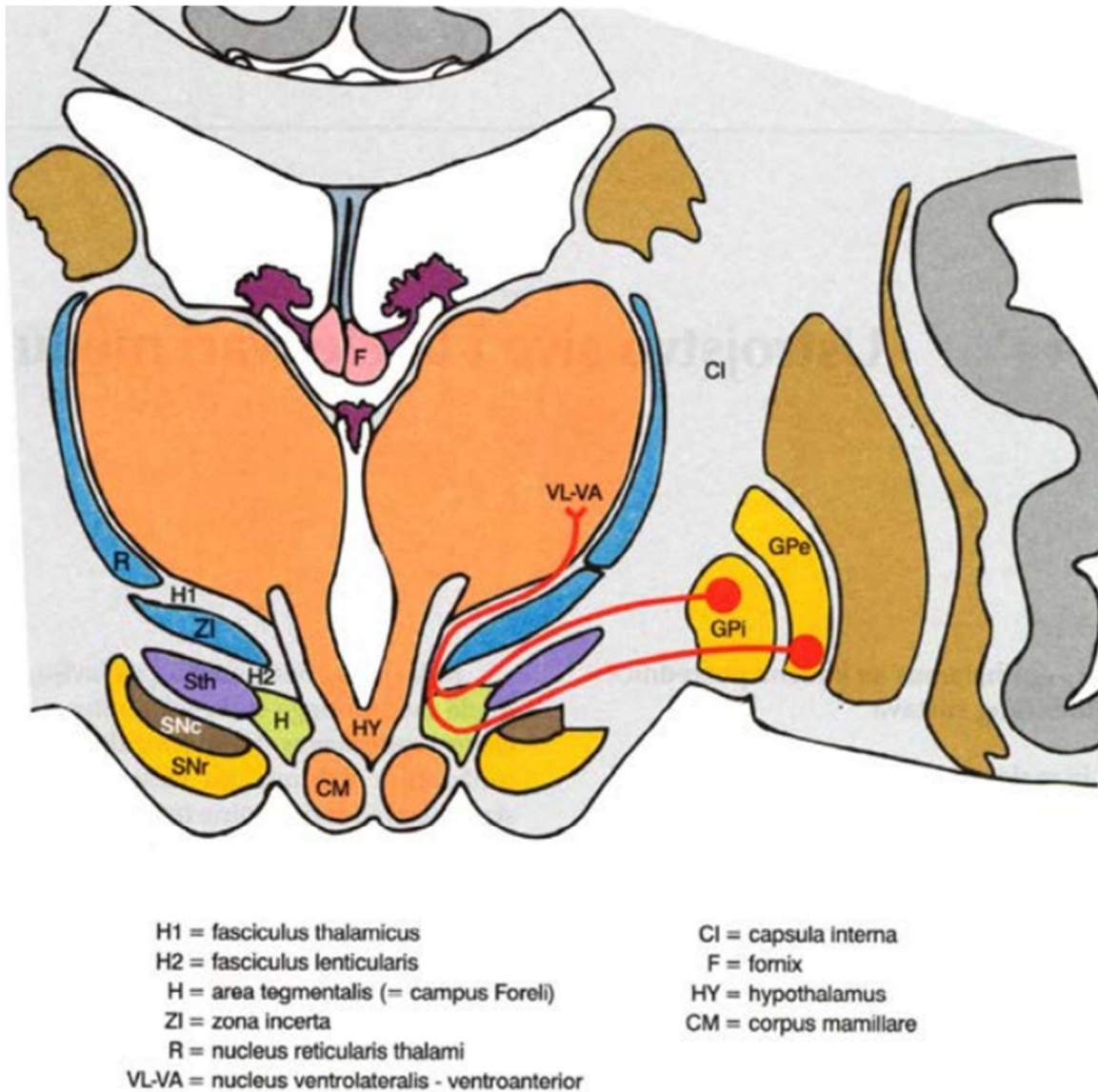
(slika 20) Prikazan je posteriorni pogled na diencephalon koji je u normalnim okolnostima okružen telencephalonom. Navedeni pogled opisan je u tekstualnom dijelu poglavlja. Prominentna struktura je epifiza (pineal body) smještena medijano, a posteriorno uglavljena između gornjih kolikula (SCo). Iznad i lateralno nazire se dio mesencephalona koji se zove pretektalna area (PtA) koja prima retinotektalne projekcije (ključne u pupilarnom refleksu i akomodaciji leće, vidi Bilješke s predavanja, poglavlje S3, stranica 133). Još superiornije od PtA sa svake se strane nalazi habenularni trokut (Ha) koji sadrži habenularne jezgre koje su međusobno povezane habenularnom komisurom (HaC). Odmah ispred HaC nalazi se commissura posterior (PC), jedna od diencefaličkih komisura. Iz habenularnih jezgara prema anteriorno kroz treću komoru prolazi stria medullaris thalami (SM) koja terminira u septalnim jezgrama mediobazalnog telencephalona. Središnja pukotina predstavlja III. komoru, a sa svake strane nalazi se thalamus (Th).



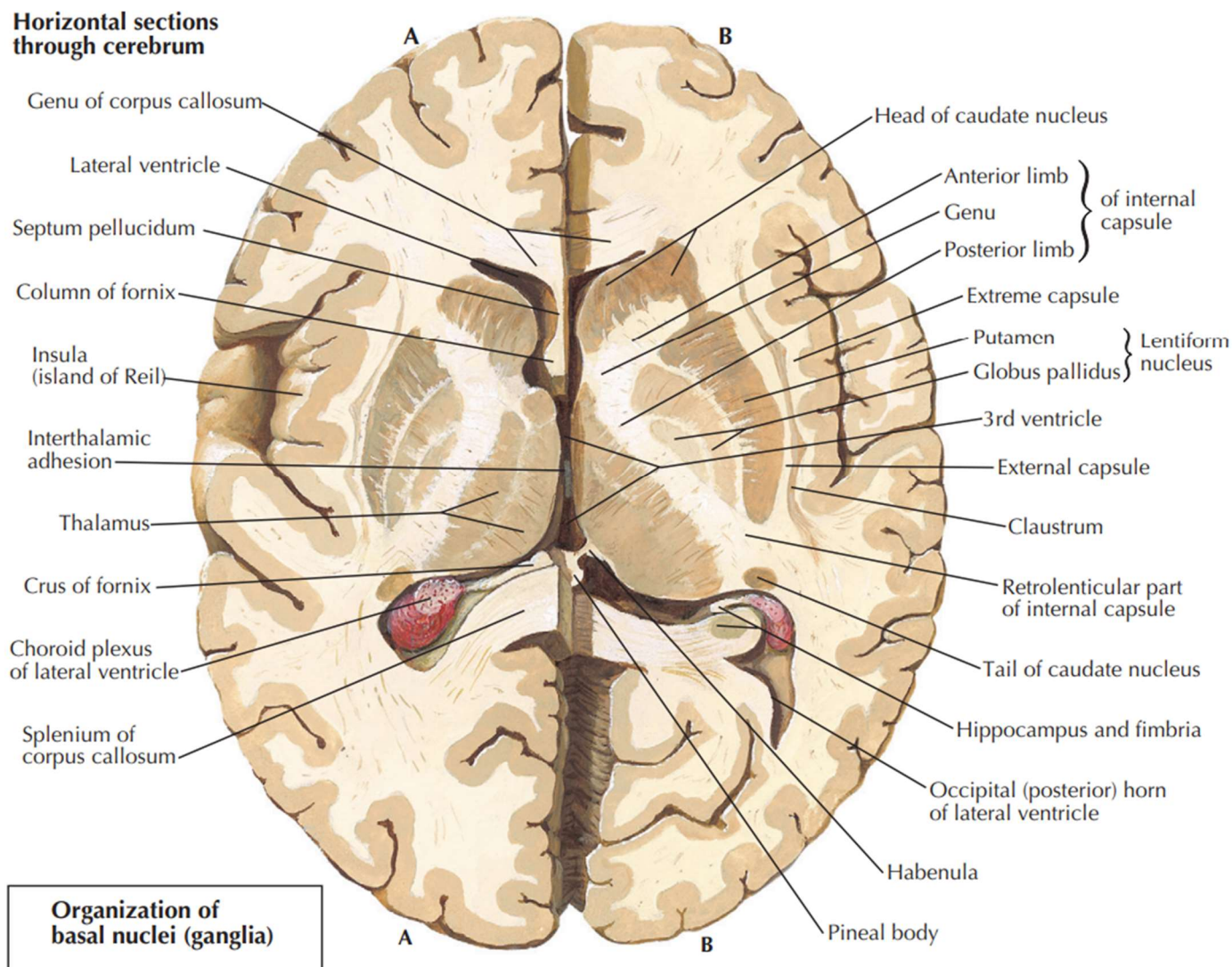
(slika 21) U ovom odlomku naglasak je na eferentnim projekcijama thalamusa po skupinama, za sve o topografiji vidi tekstualni dio poglavlja, podnaslov „Thalamus i metathalamus“. Važno je naglasiti da na ovom dijagramu nije prikazana retikularna jezgra thalamusa i lamina medullaris externa (smještena uz lateralnu plohu strukture, duž VPL, VPM, VI, VL i VA jezgara i s njene lateralne strane smještena je prethodno spomenuta retikularna jezgra). Anteriorna skupina jezgara usko je povezana uz limbički sustav (u njima završava fasciculus mamillothalamicus iz mamilarnih tijela hipotalamusa, koji je ključan u Papezovom krugu – vidi VA9 te mali udio projekcija iz strie medullaris thalami). LD skupina funkcionalno je jako slična anteriornoj skupini jezgara. Medijalna skupina ima svoju principalnu reprezentativnu jezgru – mediodorzalnu (MD). MD jezgra zaobilazi primarna osjetna područja moždane kore (za razliku od ostalih specifičnih jezgri) i usko je povezana s asocijacijskim korteksom frontalnog režnja te limbičkim sustavom. Ima ulogu u brzom verbalnom i emotivnom odgovoru na osjet boli. Ventrolateralna skupina jezgara usko je povezana uz motoriku: VPM je ključno mjesto prekapčanja anterolateralnog puta za bol i temperaturu te dorzalnog puta za fini dodir i propriocepciju iz tijela, čiji aksoni odašilju projekcije u gyrus postcentralis (primarna somatosenzorička kora), VPL je analog VPM-u no za područje lica i u njoj terminira tractus trigeminothalamicus (iz jezgri trigeminusa), VL skupina usko je povezana s koordinacijom pokreta i bazalnim ganglijima (VLa prima palidotalamičke projekcije – krajnji dio sklopa bazalnih ganglija, VLp prima dentatorubrotalamički trakt – put za korekciju pokreta izdanu od strane cerebelluma), VA prima nigrotalamičke projekcije iz SNr, Pulvinar i LP jezgra povezane su primarno s vidom i asocijacijskim poljima temporalnog/parijetalnog/okcipitalnog režnja (oblikovanje slike okoliša) dok su intralaminarne nespecifične jezgre usko vezane uz uzlazni sustav za regulaciju stanja svijesti.



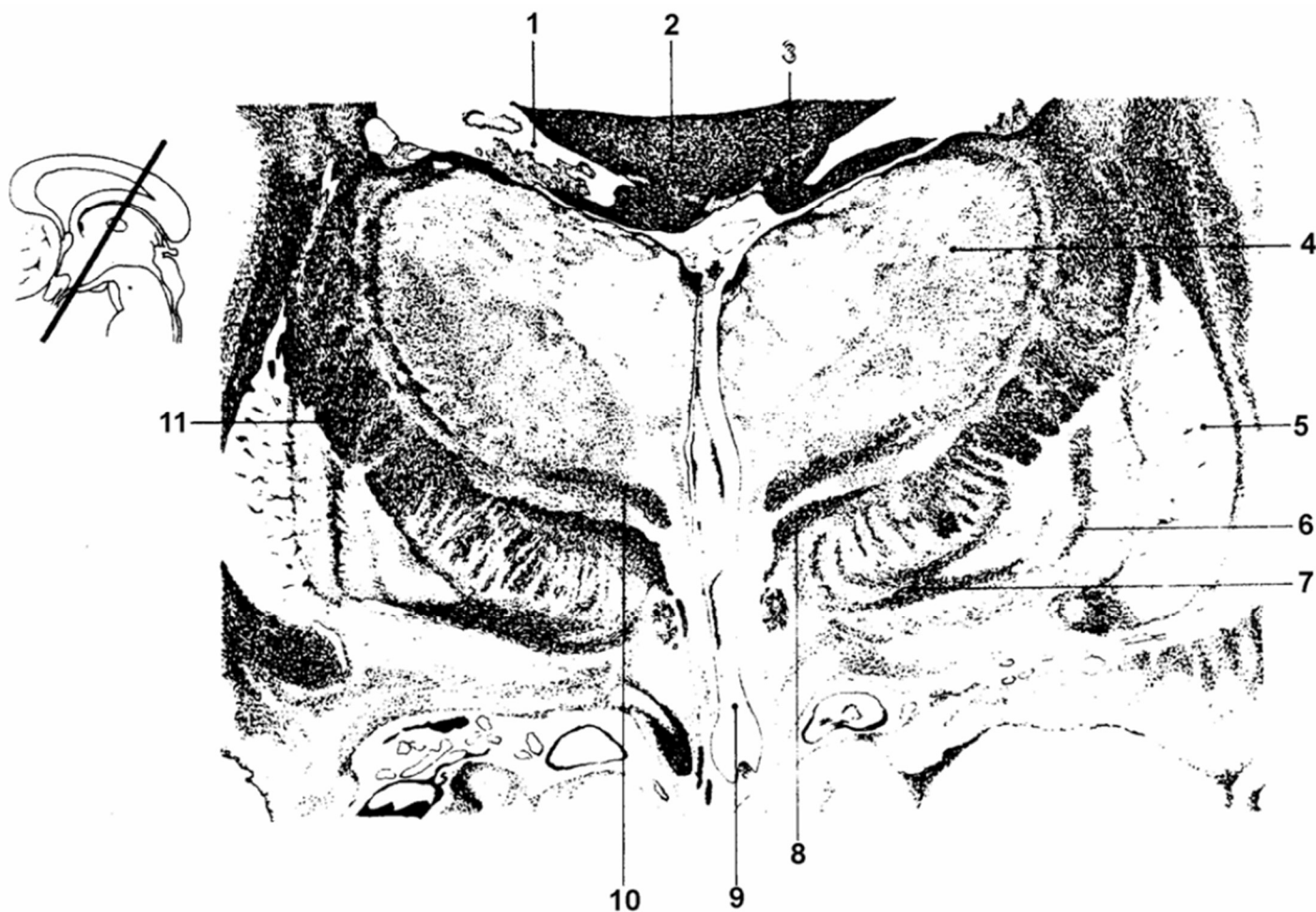
(slike 22 i 23) Hipotalamus se dijeli na dva različita načina: uzdužnim i poprečnim zonama. Poprečne zone imenovane su po strukturi vidljivoj na bazi mozga: prednja zona je supraoptička, srednja zona je tuberoinfundibularna, dok je stražnja zona mamilarna zona. Supraoptička zona sadrži sljedeće jezgre: ncl. preopticus (termoregulacijsko središte), SDN-POA (spolno dimorfna jezgra koja otpušta GnRH prema adenohipofizi, vidi stranicu 407 službene literature), ncl. supraopticus (otpuštanje hormona neurohipofize: primarno ADH, sekundarno oksitocin, više na fiziologiji), ncl. paraventricularis (analogno supraoptičkoj, primarni hormon je oksitocin), ncl. hypothalamicus anterior (suplementarna termoregulacijska struktura), ncl. supraquiasmaticus (središte bioritmova i cirkadijanog ritma, prima projekcije preko retinohipotalamičkog puta i omogućava da svjetlo upravlja cirkadijanim ritmom) i ncl. lateralis (izvor oreksinskih neurona ključnih za držanje budnosti, vidi sliku 12, slike VA7; ujedno je i dio tuberoinfundibularne te mamilarne zone). Tuberoinfundibularna zona sadrži sljedeće jezgre: ncl. ventromedialis (centar za sitost) i ncl. arcuatus (mjesto sinteze faktora otpuštanja hGH-a odnosno GHRH, centar za hranjenje i izvorište dopaminergičkog tuberoinfundibularnog puta – vidi sliku 11, slike VA7). Mamilarna zona sadrži ncl. mamilaris (tvore corpora mamilaria s ključnom ulogom u Papezovom krugu kao izvorište fasciculus mamilothalamicusa) i ncl. tuberomamillaris (ključna u budnosti i pozornosti, učenju i pamćenju te snu). Uzdužne zone hipotalamusa su sljedeće: periventrikularna, medijalna i lateralna. Periventrikularna zona sastoji se od tračka endodimalnih stanica koje se nalaze u III. komori, medijalna zona sadrži većinu neurosekrecijskih skupina neurona navedenih po poprečnim zonama, dok je principalna struktura lateralne zone medial forebrain bundle (MFB snop skraćeno, ključni snop bijele tvari koji povezuje strukture središnjeg limbičkog kontinuuma, vidi sljedeće poglavlje).



(slika 24) Na slici je prikazan dijagram frontalnog presjeka kroz diencephalon i telencephalon u razini mamilarnih tijela hipotalamusa. Naglasak je na topografiji subtalamičkog područja i prirodi slojeva bijele tvari istog područja odnosno njihovih projekcija. Od mase thalamusa (označene narančastom bojom) odmah inferiorno nazire se Forelovo polje H1 ispunjeno s fasciculusom thalamicusom (sadrži vlakna iz anse lenticularis i vlakna iz GPi dospjele putem fasciculus lenticularisa, vidi sljedeće). Ispod H1 polja nalazi se zona incerta (rostralni produžetak retikularne formacije, siva tvar). Ispod zone incerte nalazi se Forelovo polje H2 ispunjeno s fasciculusom lenticularisom (tvore ga konačna izlazna inhibicijska vlakna sklopa funkcionalnih bazalnih ganglija s jezgrama u GPi te se pridružuje prema superiorno fasciculusu thalamicusu na putu do VL-a jezgre thalamusa). Ispod H2 polja nalazi se subtalamička jezgra o kojoj je bilo riječi u tekstualnom dijelu poglavlja. Medijalno od subtalamičke jezgre nalazi se Forelovo polje H koje označava prerubralno polje miješane sive i bijele tvari. Ispod subtalamičke jezgre i Forelovog polja H nalazi se ansa lenticularis koja putuje uzlazno i zajedno s fasciculusom lenticularisom sudjeluje u tvorbi fasciculus thalamicusa. Prema inferiorno nalazi se mesencephalon, specifično u toj ravni frontalnog presjeka substantia nigra pars compacta, a još ispod nje njezin retikularni dio.

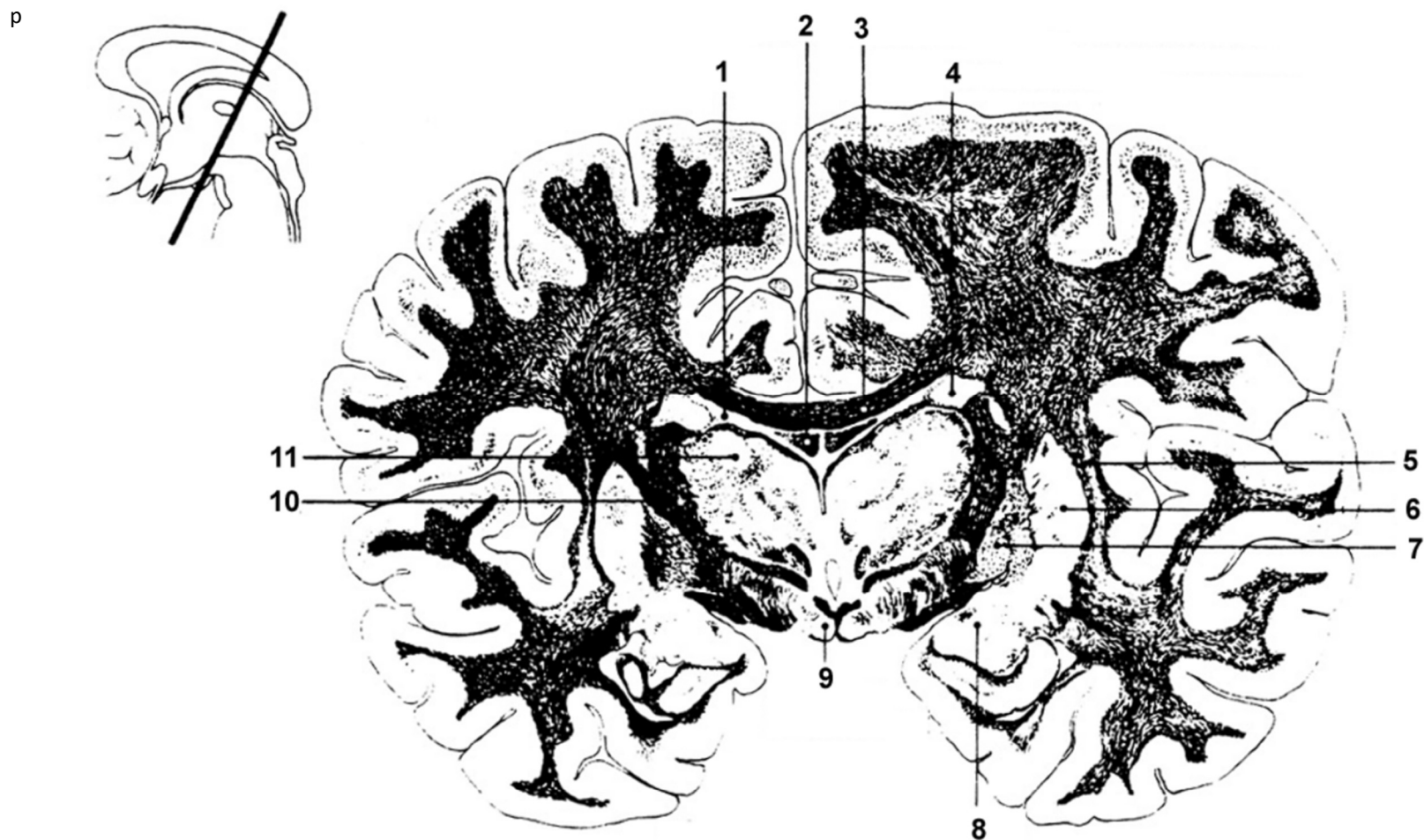


(slika 25) Poprečni presjek kroz telencephalon u kojem se može opaziti i primijeniti navedeno u tekstualnom dijelu poglavlja vezano za relativni smještaj bazalnih ganglija.



1. PLEXUS CHORIOIDEUS VENTRICULI LATERALIS, 2. CORUPS CALLOSUM, 3. FORNIX, 4. THALAMUS, 5. PUTAMEN, 6. GLOBUS PALLIDUS, 7. ANSA LENTICULARIS, 8. FASCICULUS LENTICULARIS, 9. VENTRICULUS TERTIUS, 10. FASCICULUS THALAMICUS, 11. CAPSULA INTERNA

(slika 26) Prvi od dva ispitna Weigert preprata relevantna za teme ovog poglavlja. Naglasak je na topografiji subtalamičkog područja detaljno opisanoj na slici 25.



1. VENTRICULUS LATERALIS, 2. FORNIX, 3. CORPUS CALLOSUM, 4. NUCLEUS CAUDATUS, 5. CLAUSTRUM, 6. PUTAMEN, 7. GLOBUS PALLIDUS, 8. CORPUS AMYGDALOIDEUM, 9. CORPUS MAMILLARE, 10. CAPSULA INTERNA, 11. THALAMUS

(slika 27) Drugi od dva ispitna Weigert preprata relevantna za poglavlje. Naglasak je na topografiji bazalnih ganglija na frontalnom presjeku u razini mamilarnih tijela.

Poglavlje 4 (vježba VA9)

Morfologija moždanih hemisfera i limbičkog režnja, lateralne komore

Pregled površinske topografije telencefaličkih režnjeva

Vježba VA9 u velikoj se mjeri oslanja na **osnove organizacije telencephalona po režnjevima**, koja je prvi put pokrivena u vježbi VA2. Telencephalon se dijeli na **pet anatomskih režnjeva** i **jedan funkcionalni režanj**. Anatomske definirani režnjevi su oni koji su većinom jasno **odijeljeni topografskim znamenitostima** (najčešće **sulcusima**) i u njih ubrajamo: **frontalni (čeonni)**, **parijetalni (tjemeni)**, **okcipitalni (zatiljni)**, **temporalni (sljepoočni)** i **inzularni režanj**. Granicu između frontalnog i parijetalnog režnja predstavlja **sulcus centralis Rolandi** (jasno vidljiv pri pogledu na **dorzalnu** odnosno **superiornu plohu** telencephalona), dok frontalni i temporalni režanj međusobno razdvaja **fissura lateralis Sylvii** (jasno vidljiva na površini **lateralne plohe** telencephalona). Parijetalni režanj odvojen je od posteriorno (kaudalno) smještenog okcipitalnog režnja **fissurom parietooccipitalis** (nije jasno vidljiva na površini telencephalona, tek se nazire pri pogledu na pojedinačnu hemisferu s **medijalne strane**), a od temporalnog režnja na dva različita načina: prema **anteriorno (rostralno)** postoji jasno definirana granica u vidu prethodno spomenute **fissure lateralis Sylvii**, dok prema **posteriorno (kaudalno)** ne postoji jasno definirana granica između parijetalnog i temporalnog režnja. Okcipitalni režanj odvojen je od parijetalnog prethodno spomenutom **fissurom parietooccipitalis**, dok prema temporalnom režnju također **ne postoji jasno razgraničenje**. **Inzularni režanj** zapravo je **invaginacija moždane kore** prema dubini telencephalona smještena u **dnu fissurae lateralis Sylvii**. Zbog svog specifičnog položaja unutar fissurae koja posreduje granicu između tri različita režnja, jasno je da je inzularni korteks **prekriven korteksom tri jedinstvena režnja**. Ti pokrovi skupno se nazivaju **operculum** i postoje ih tri: **operculum temporale**, **operculum parietale** i **operculum frontoparietale**; svaki povlači nomenklaturu iz režnja kojem pripada. **Funkcionalni režanj** kojem se pridodaje posebna pažnja naziva se **lobus limbicus**, odnosno **limbički režanj**. Obuhvaća strukture **frontalnog, parijetalnog i temporalnog režnja** jasno vidljive s medijalnog pogleda na pojedinačnu hemisferu, koje zavijaju u luku od **anteromedijano prema posterolateralno**. Principalna struktura limbičkog režnja je **gyrus cinguli** koji anteromedijano počinje kao **area subcallosa gyri cinguli** i zavija u početku prema **naprijed** i zatim **straga oko corpora callosa** tvoreći sam **gyrus cinguli** u užem smislu. Gyrus cinguli tada putuje iznad **corpora callosa** u **medijanoj crti**, i u trenutku kada je iznad **spleniuma corpora callosa** (odnosno posteriornog kraja corpora callosa) odvaja se od medijane crte i putuje prema **inferiorno (ventralno) i lateralno**. U toj točki nalazi se **suženje gyrusa cinguli (isthmus gyri cinguli)** koje se nastavlja u temporalni režanj kao **gyrus parahippocampalis**. Gyrus parahippocampalis terminira u vrhu temporalnog režnja s prepoznatljivim **uncusom hippocampi** (vidi podnaslov „corpus amygdaloideum“ prethodnog poglavlja za više o ovoj strukturi i njezinom značaju). Dakle, **lobus limbicus** se u svojem toku sastoji od **4 strukture: area subcallosa gyri cinguli, gyrus cinguli, isthmus gyri cinguli** i naposljetku **gyrus parahippocampalis**. U staroj neuroanatomskoj literaturi nazivao se i **gyrus fornicatus** (poveznica s njegovom ulogom tijekom spolnog čina), a on zapravo čini **vanjski prsten limbičkog sustava** i sudjeluje u tvorbi Papezovog kruga, o čemu će biti više riječi dalje u ovom

poglavlju. Povodom iscrpnog definiranja samih anatomskih režnjeva i funkcionalnog režnja telencephalona, tijekom poglavlja i priloženih slika objašnjeno je koje su točno **topografske značajke i funkcionalnosti navedenih, uloge režnjeva i njihovih aferentnih/eferentnih projekcija na razini cijelog CNS-a** te ukoliko režanj posjeduje **određene osjetne/motoričke sustave**, njihov **tok podataka** iz i prema samom kortikalnom području tog režnja, poglavito u opisu **poglavlju priloženih slika**. Ovo poglavlje zapravo služi kao **adekvatan uvod i repertorij** za sve važne kortikalne funkcije koje se obrađuju tokom turnusa iz ovog kolegija.

Tipizacija korteksa s obzirom na broj i vrstu slojeva

Prethodno obradi samih režnjeva, njihovih topografskih značajki i funkcija potrebno je naglasiti **fenotipske razlike** različitih kortikalnih područja koje se očituju u **različitom broju slojeva**. Uobičajen fenotip koji je i filogenetski najnoviji je tip **šesteroslojne kore**, koji je toliko raspostranjen da će se u nastavku navesti područja telencephalona koja ne posjeduju ovu tipičnu šesteroslojnu građu. **Slojevi šesteroslojnog korteksa** od površine prema dubini su: **lamina molecularis (I)**, **lamina granularis externa (II)**, **lamina pyramidalis externa (III)**, **lamina granularis interna (IV)**, **lamina pyramidalis interna (V)** te **lamina multiformis seu fusiformis (VI)**. Neke važne osobitosti navedenih slojeva kroz različita kortikalna polja su sljedeće: **I** sadrži primarno **dendrite i aksone** neurona čija su tijela smještena u nižim slojevima, **granularni slojevi (II i IV)** sadrže fenotip **zrnatih neurona**, dok **piramidalni slojevi (III i V)** sadrže fenotip **piramidalnih neurona**, isključivo u **IV. sloju vidne kore** nalazi se **posebna vrsta interneurona** koji za razliku od svojih inhibicijskih homologa imaju **ekscitacijske projekcije (zrnati neuroni vidne kore, vidi poglavlje 28 službene literature)**, isključivo u **V. sloju primarne motoričke kore** nalaze se divovske **Betzove piramidalne stanice**. Važno je naglasiti da se **lamina multiformis** ponekad naziva i **laminom fusiformis** zbog prevalentnosti **vretenastog fenotipa neurona** u njenom sastavu. Zbog svoje učestalosti i filogenetski nedavnog podrijetla, šesteroslojna kora naziva se ujedno i **isocortexom**, odnosno **neocortexom**. Filogenetski stariji i manje zastupljeni fenotipi korteksa objedinjeni su pod nazivom **alokorteks** i u tu skupinu ubrajaju se: **paleokorteks (dvoslojan)**, **arhikorteks (troslojan)** i **mezokorteks (peteroslojan)**. Dvoslojni paleokorteks filogenetski je **najstariji oblik** moždane kore i nalazi se u **substancii perforati anterior, periamigdaloidnom i prepiriformnom korteksu** (oba kortikalna područja smještena oko amigdale i u njušnom korteksu). Troslojni arhikorteks nastao je nakon paleokorteksa i sadržan je primarno u **retrokomisuralnom hipokampusu** (vidi ispod). Peteroslojni mezokorteks najmlađi je dio alokorteksa i sadržan je primarno u **entorinalnom korteksu** koji je ključna postaja za **posredovanje projekcija iz isocortexa u arhicortex**. Prethodna rečenica naglašava **važno pravilo** kod posredovanja prijenosa informacija između kortikalnih područja s različitim brojem slojeva: **nikada informacije neće teći izravno** iz šesteroslojnog iso/neokorteksa u dvoslojni paleokorteks, odnosno troslojni arhikorteks, već **isključivo posredno preko peteroslojnog mezokorteksa**. **Pojednostavljeno, informacije nikad ne idu rutom iz 2/3 sloja prema 6 slojeva ili iz 6 slojeva prema 2/3 sloja izravno, već iz**

2/3 sloja kroz 5 slojeva do 6 slojeva i obratno. Izravna manifestacija ove pojave nazire se u **Papezovom krugu**, o kojem će biti više riječi kasnije u dokumentu.

Tipizacija korteksa s obzirom na funkciju

Posljednja tema koju je nužno obraditi prethodno obradi funkcionalne anatomije pojedinih režnjeva je **tipizacija kortikalnih polja** s obzirom na njihovu funkcionalnost, o čemu je bilo uvodnog govora u okviru „za one koji žele znati više“ poglavlje VA2. Svako kortikalno područje usko je specijalizirano za određenu vrstu obrade, odašiljanja i primanja informacija. Pet tipova kortikalnih područja su: **primarna osjetna i motorička polja, unimodalna asocijacijska polja, heteromodalna asocijacijska polja, limbička polja i paralimbička polja**. Primarna osjetna kora, unimodalna asocijacijska kora i heteromodalna asocijacijska kora (tim redom) predstavljaju **hijerarhijski slijed tokova informacija** od kojih svaki ima određenu ulogu u propagaciji i obradi signala te stvaranju smislene slike okoliša po uzoru na manufakturnu proizvodnju! Primarna osjetna kora prima **ulazne osjetne podatke, registrira ih i kvantizira te usmjerava iste do pripadne unimodalne asocijacijske kore** (naziva se i **sekundarnim osjetnim korteksom**). Osobitost unimodalne asocijacijske kore krije se u njenom imenu – prima samo **jedan modalitet osjeta** (vid, sluh, dodir...) i priprema kvantizirane podatke iz primarne osjetne kore za **odašiljanje ostalim područjima mozga** koja integriraju podatke iz više različitih unimodalnih osjetnih polja. Ta ostala područja mozga hijerarhijski su **nadređena unimodalnim asocijacijskim korama** i nazivaju se heteromodalna asocijacijska kortikalna područja! Tako **stupnjevitom obradom podataka mozak uspješno upravlja raznim aspektima vlastite slike i slike okoliša**, za primjer vidi okvir „za one koji žele znati više“ poglavlja VA2, „**what?**“ i „**where?**“ **pathway** i terminaciju u **inferotemporalnom kortikalnom području te lobulusu parietalisu inferioru** (na temelju osnovnih ulaznih podataka mozak takvom stupnjevanom obradom može **neovisno obrađivati i upravljati različitim aspektima osjeta**, na primjeru **vida** u poglavlju VA2 ti različiti aspekti su prostorna percepcija i identificiranje obrazaca u vidu ljudskog lica). Preostala dva funkcionalna tipa korteksa su **limbička i paralimbička kortikalna polja**. Limbička polja predstavljaju **unutarnji prsten limbičkog sustava** primarno sastavljen od **arhikortikalnih i paleokortikalnih** struktura, dok **paralimbička polja** predstavljaju većinom **vanjski prsten limbičkog sustava**, primarno sastavljen od **neokortikalnih i mezokortikalnih** polja. O njihovom međudjelovanju i funkciji više u nastavku. Za točno imenovanje kortikalnih polja po njihovoj funkcijskoj tipizaciji, vidi stranicu 46 „stare“ skripte (TNZ-skripta.docx, stranica 130).

Frontalni režanj

Frontalni režanj smješten je najviše **anteriorno (rostralno)** u telencephalonu u odnosu na ostale regije. Ima principalnu ulogu u **donošenju odluka, višoj kogniciji, odgađanju zadovoljstva** kao doprinos dugoročnim ciljevima i istaknutu ulogu u izdavanju primarne motoričke naredbe iz **primarne motoričke kore (gyrus precentralis; oznaka BA4)**, koordinaciji i usavršavanju općih pokreta temeljem djelovanja

sekundarne motoričke kore (MII) i suplementarne motoričke areje (SMA), odnosno usavršavanju i koordinaciji očnih pokreta djelovanjem **frontalnog oćnog polja (frontal eye field, skraćeno FEF; oznaka BA8)**. Frontalni režanj sadrži i **poseban motorički centar** nužan za koordinaciju mišića koji reguliraju **napetost glasnica**. Taj centar naziva se **Brocin centar za govor** (smješten u **parsu triangularisu gyrus frontalis inferiora; oznaka BA44**) i zadužen je za **oblikovanje riječi i složenih fonema** kojima pojedinac može iznijeti oblikovane misli. Kako uopće oblikovane misli spremne za izgovor stižu do Brocinog centra koji ih pretvara u odgovarajuće pozicije glasnica pri izgovoru i gdje se te iste misli pripremaju za isporuku Brocinom centru? Tu nastupaju dvije specijalizirane strukture: **Wernickovo polje parijetalnog režnja** (oznaka BA22) i snop bijele tvari imena **fasciculus arcuatus** koji povezuje Brocino i Wernickovo polje. **Wernickovo polje**, po uzoru na parijetalni režanj u kojem se nalazi, služi za **integraciju pristiglih informacija svih modaliteta s tokom misli**, time pripremajući niz podataka na temelju kojih **Brocino područje može oblikovati riječi naredbama koje izdaje mišićima glasnica**. Komunikaciju između Brocinog i Wernickovog područja posreduje prethodno spomenuti **fasciculus arcuatus**. Pojednostavljeno rečeno, **Wernickovo područje oblikuje misli i one idu fasciculusom arcuatusom prema naprijed do Brocinog područja, koje oblikuje riječi pridružene mislima koje je Wernickovo područje prethodno oblikovalo**. Ova područja od posebne su kliničke važnosti jer pri njihovim povredama dolazi do **ispada funkcije govora** koji se naziva **afazija**. Razni su uzroci afazija i one su fokalna točka ovog predmeta i ispita. Naglasak je stavljen na **Brocinu** (povrijeđena Brocina area), **Wernickovu** (povrijeđena Wernickova area), **konduktivnu** (povrijeđen fasciculus arcuatus), **subkortikalnu** (posljedica infarkta a. cerebri mediae) i **transkortikalnu** (nespecifični ispad više područja vezanih za govor) **afaziju**. Svi navedeni oblici afazija pokriveni su na **arhiviranom blogu profesora Šimića** (<http://dementia.hiim.hr/ustroj.htm>). Poznavanje afazija imperativ je kod spremanja usmenog ispita iz temelja neuroznanosti i nipošto ih se ne smije zanemariti!

(slika 1, slike VA9) Slijedi opis struktura i odabranih Broadmannovih area frontalnoga režnja od njegove posteriorne granice (**sulcus centralis Rolandi**). Odmah **anteriorno** od centralnog sulkusa nalazi se **primarna motorička moždana kora** sadržana u **gyrusu precentralisu** (oznaka BA4). Korteks precentralnog gyrusa je **heterotipni isokorteks**. Isokorteks može biti **homotipian** ukoliko razvojnom diferencijacijom njegovi slojevi ne dožive nekakvu značajnu morfološku transformaciju, no ukoliko doživi **transformaciju nekih od slojeva** razvojem, tada se on naziva heterotipnim isokorteksom. Općenito vrijedi da su **granularni slojevi isokorteksa** (primarno **unutarnji, četvrti sloj**) usko vezani s **primanjem osjetnih podataka**, dok su **piramidalni slojevi isokorteksa** (primarno **unutarnji, peti sloj**) usko vezani s **odašiljanjem eferentnih podataka**, pa tako i **motoričkih naredbi**. Uzevši sve navedeno u obzir, može se reći da korteksi vezani uz **motoriku** razvojno postanu **hipogranulirani heterotipni isokorteksi**, dok korteksi vezani uz **osjet** razvojno postanu **hipergranulirani heterotipni isokorteksi**. Isto vrijedi i za primarnu motoričku koru koja je fenotipski hipogranulirani heterotipni isokorteks s **posebnom populacijom piramidalnih stanica** smještenih u petom, odnosno unutarnjem piramidalnom

sloju. Ti posebni piramidalni neuroni **najmasivniji su neuroni** u cijelom CNS-u i nazivaju se **divovske Betzove stanice** (one su upravo **gornji motoneuron** svih silaznih motoričkih puteva). Aksoni Betzovih stanica tvore **velike silazne puteve** koji terminiraju na **pontinim jezgrama i populacijama donjih motoneurona**. Ti silazni putevi su **tractus corticospinalis** (prema spinalnim alfa motoneuronima), **tractus corticobulbaris** (prema motoneuronima smještenima u jezgrama kranijalnih živaca koji posjeduju opća somatoferentna vlakna) i **tractus corticopontinus** (prema pontinim jezgrama koje posreduju put prema cerebellumu, vidi poglavlje VA7). Za shemu i opis navedenih puteva, vidi *slike 2, 3 i 4, slike VA9*. Ispred gyrus precentralisa nalaze se **pomoćni motorni centri** smješteni duž **Broadmannove areje 6: premotorički centar** odnosno **sekundarna motorička kora (MII)** inferolateralno i **suplementarna motorička area (SMA)** superomedijalno. Ispred Broadmannove areje 6 nalazi se **frontalno očno polje (FEF; oznaka BA8)** ključno za upravljanje i koordiniranje pokreta očiju. **Broadmannove areje 4, 6 i 8** čine dio moždane kore zadužen za **motoriku**. Ispred motoričkog kortikalnog dijela nalazi se **izvršni dio** moždane kore smješten u **prefrontalnom korteksu**. Prefrontalni korteks je **filogenetski najmlađi dio mozga** i smatra se da nas upravo on čini ljudima. Upravo relativno **najizraženiji rast prefrontalnog korteksa** u odnosu na niže vrste doprinosi činjenici da ljudi imaju **najveći stupanj encefalizacije** među primatima (encefalizacija se odnosi na **omjer veličine neokorteksa** u odnosu na veličinu nižih odnosno starijih moždanih struktura i ostatak tjelesne mase). Prefrontalni korteks ima istaknutu ulogu kod **razumijevanja naučenog, donošenja odluka i rasuđivanja, kontrole nagona i odgode zadovoljstva te upornosti prema cilju**. Prema anteriorno (rostralno) i od prednjeg kraja frontalnog režnja prema inferiorno (ventralno) nalaze se Broadmannove areje s ulogom u **regulaciji emocionalnih stanja međuljudskih odnosa i socijalnog okruženja**, što se može povezati s blisko smještenom **amigdalom** (vidi ispod i prethodno poglavlje). Glede topografskih biljega frontalnog režnja, važno je istaknuti granicu s parijetalnim režnjem (**sulcus centralis Rolandi**) i ispred nje smješten **gyrus precentralis**. Zatim, od gyrusa precentralisa prema anteriorno nalaze se **tri sagitalno položena i međusobno paralelna gyrusa frontalisa: gyrus frontalis superior** medijalno, **gyrus frontalis medius** lateralnije i **gyrus frontalis inferior** najlateralnije odmah uz **fissuru lateralis Sylvij** (granica s temporalnim režnjem). Od posebnog interesa je gyrus frontalis inferior koji se sastoji od **tri jedinstvena dijela: pars orbitalis** anteriorno, **pars triangularis** u sredini i **pars opercularis** posteriorno. Prethodno spomenuto područje za oblikovanje riječi, odnosno **Brocina area** nalazi se većinom u **pars triangularisu** i dijelom u **pars opercularisu** donjeg frontalnog gyrusa. (*slika 5, slike VA9*) Gledajući donju plohu inače naslonjenu na orbitu, naziru se sljedeće strukture: u medijanoj crti **gyrus rectus** i odmah lateralno do njega **sulcus rectus seu olfactorius**. Lateralno od sulcusa rectusa naziru se **gyrus orbitalis anterior et inferior** i između njih **sulcus orbitalis**, dok se lateralnije od ovog niza struktura nalazi **gyrus orbitalis lateralis**. Vrlo često nije moguće na preparatima identificirati pojedinačne orbitalne gyruse, stoga ih se skupno naziva **gyri orbitales**. Moždana kora ove orbitalne plohe naziva se **orbitofrontalni korteks** i od posebne važnosti je

njen **medijalni tračak** sadržan u Broadmannovoj arei 11. **Broadmannova area 11** usko je povezana s **limbičkim sustavom**, točnije **amigdalom** i omogućava **modulaciju straha rasuđivanjem** (najbolji primjer navedene funkcije je fenomen kod osobe koja se inače boji zmija – kad osoba vidi zmiju u zoološkom vrtu strah izostane jer prefrontalni režanj osvijesti amigdali da je zmija odijeljena i ne predstavlja prijatnu, za razliku od slučaja kada bi ista osoba zmiju vidjela u neposrednoj blizini). Unutar sulcusa rectusa smješteni su **bulbus olfactorius** anteriorno i **tractus olfactorius** duž samog sulcusa rectusa. **Tractus olfactorius** posteriorno se podijeli na **striu olfactoriu lateralis i medialis** između kojih se nalazi **trigonum olfactorium**. Za više o njušnom i okusnom sustavu vidi poglavlje 30 službene literature.

Parijetalni režanj

Parijetalni režanj nalazi se na samom **tjemenu mozga** i ograničen je **sulcusom centralisom Rolandi** sprijeda prema frontalnom režnju, s **lateralnih strana fissurom lateralis Sylvij** prema temporalnom režnju i **straga fissurom parietooccipitalis** prema okcipitalnom režnju. Valja naglasiti da u posteriornom dijelu lateralnog razgraničenja, iza lateralne fissure, **ne postoji jasna granica** prema temporalnome režnju. Počevši od sulcusa centralisa Rolandi, odmah posteriorno nalazi se **gyrus postcentralis** (oznaka BA 3, 1 i 2). Unutar gyrusa postcentralisa smještena je **primarna somatosenzorička kora s fenotipom hipergranuliranog heterotipnog isokorteksa** (vidi iznad). U **granularnim slojevima** terminiraju **projekcije iz VPL i VPM** jezgre thalamusa koje posreduju **uzlazne somatosenzoričke puteve** iz cijelog tijela. **VPL** jezgra posreduje prijenos podataka **iz tijela** o proprioceptiji i finom dodiru iz medijalnog leminiskusa i prijenos podataka o grubom dodiru, boli i temperaturi iz **anterolateralnog uzlaznog trakta**, dok **VPM** jezgra posreduje prijenos svih navedenih podataka **iz područja lica i glave** pristiglih putem **trigeminotalamičkog trakta**. Za detaljnu shemu navedenih uzlaznih puteva, vidi *slike 6, 7 i 8, slike VA9*. Iza gyrusa postcentralisa nazire se **sulcus postcentralis**, dok se iza sulcusa postcentralisa nazire **Broadmannova area 5** koja predstavlja sekundarnu asocijacijsku somatosenzoričku koru, odgovornu za integraciju podataka pristiglih iz primarne somatosenzoričke kore u **smislenu sliku vlastitog tijela** pojedinca. Lateralno od BA5 naziru se **Broadmannova area 40, 39 i posteriorni dio areje 22**. U ovim arejama sadržano je **Wernickovo područje** prethodno spomenuto u podnaslovu „frontalni režanj“ i ono je zaduženo za **oblikovanje misli koje se trebaju vokalizirati kroz djelovanje Brocine areje** frontalnog režnja. Wernickovo područje većinom je **sadržano u areji 22** i stoga je glavna oznaka pridodana ovom kortikalnom centru. Odmah uz **fissuru parietooccipitalis** naziru se Broadmannova area 7 i prethodno spomenuta **Broadmannova area 39**. **Broadmannova area 7** od osobite je važnosti kod dvije kortikalne funkcije: **glavno je završno središte „what?“ puta** sekundarne vidne kore, asociiranog s obradom i percepcijom pokreta (vidi „za one koji žele znati više“ poglavlja VA2), i ima ključnu ulogu kao jedna od četiri komponente **neuralne mreže sustava pozornosti** (vidi *slike 9.1 i 9.2, slike VA9*). Uzevši u obzir funkciju parijetalnog režnja, a poglavito Broadmannove areje 7a, važno je naglasiti odabrane **stereotipične poremećaje** nastale povredom

kortikalnih polja parijetalnog režnja: **Balintov sindrom**, **Gerstmannov sindrom**, **Amorphosynthesis** i **Asomatognosia**. Gledajući dodatni okvir 42-1 poglavlja 42 službene literature (stranica 410), određeni simptomi navedenih poremećaja mogu se povezati s fiziološkom ulogom prethodno opisanih kortikalnih polja, odnosno s **izostankom njihove funkcije povodom povrede**. Tako se kod **Balintovog sindroma optička ataksija** (poremećeno vidno vođenje pokreta) može povezati s izostankom funkcije percepcije pokreta Broadmannove areje 7, dok se **psihička paraliza pokreta** (nesposobnost usmjeravanja pozornosti na više od jednog predmeta) može povezati s izostankom funkcije navedene areje u neuralnoj mreži sustava pozornosti. Simptomi **Gerstmannovog sindroma** usko su vezani s izostankom funkcije primarne i asocijacijske somatosenzoričke kore. Tipični simptomi su **agnozija prstiju** (neprepoznavanje koji smo točno prst pacijentu dodirnuli – taknemo palac, osoba prepozna kontakt na kažiprstu) i **nerazlikovanje lijeve od desne strane tijela**, što je usko povezano s funkcijom parijetalnog režnja u oblikovanju smislene slike vlastitog tijela na temelju somatosenzoričkih ulaznih podataka. Navedena smisljena slika vlastitog tijela naziva se i **kinestetska mapa položaja vlastitih udova i tijela**. U sklopu Gerstmannovog sindroma javljaju se zajedno **disleksija**, **disgrafija** i **discalculia** (poremećaj matematičkih računanja) **pri selektivnoj ozljedi gyrus angularisa** (vidi ispod) smještenog na lateralnom bridu parijetalnog režnja, što upućuje na istaknutu ulogu kod takozvanih spoznajnih uloga parijetalnog režnja (čitanje, pisanje, računanje). **Amorphosynthesis** se najčešće manifestira **dodirnom agnozijom** (nemogućnost stvaranja mentalne slike predmeta isključivo opipavanjem, bez sudjelovanja vida), za koju je ključno usklađivanje podataka iz kinestetske slike tijela s informacijama iz kožnih mehanoreceptora kako bi se uspješno mapirala relativna udaljenost točaka na predmetu, kao i tekstura opipavanih točaka. Navedeni fenomen **haptičkog stvaranja slike** (stvaranja slike aktivnim opipavanjem) naziva se **morfosinteza** i upravo je ta funkcija ona koja izostane pri amorphosynthesisu. **Amorphosynthesis** javlja se kod selektivnog izostanka funkcije **lobulusa parietalis superiora** (vidi ispod), odnosno **Broadmannovih areja 5 i 7**, stoga se može zaključiti da lobulus parietalis superior sudjeluje u **usklađivanju kinestetske slike tijela** (stvara se u BA7) i pristiglih **informacija iz kožnih mehanoreceptora** (u sekundarnoj asocijacijskoj somatosenzoričkoj kori, odnosno BA5). **Asomatognosia** je obilježena potpunim **zanemarivanjem postojanja kontralateralne polovice tijela**, gdje pacijenti istu uopće ne doživljaju kao dio vlastitog tijela. (*slika 10, slike VA9*) Glede važnih topografskih biljega parijetalnog režnja, od interesa su sljedeće strukture gledajući od **sulcusa centralisa**: odmah posteriorno **gyrus postcentralis** i iza gyrusa postcentralisa **sulcus postcentralis**. Iza sulcusa postcentralisa naziru se **parijetalni režnjići: lobulus parietalis superior medijalnije i lobulus parietalis inferior lateralnije**. Režnjići međusobno odjeljuje **sulcus intraparietalis**. Važno je naglasiti da se lobulusi sami po sebi na preparatima neće moći jasno razlučiti u većini slučajeva, no potrebno je znati njihov **aproksimalni smještaj** (posteriorno u parijetalnom režnju, odmah uz fissuru parietooccipitalis; medijalnije je superior, lateralnije je inferior). Zadnje dvije strukture od interesa na parijetalnom režnju smještene su na

lateralnom bridu parijetalnog režnja. To su prednje smješten **gyrus supramarginalis** koji zavija oko posteriornog kraja **fissurae lateralis Sylvii**, i stražnje smješten **gyrus angularis** koji zavija oko stražnjeg kraja **gyrusa temporalisa superiora** (vidi ispod). **Gyrus supramarginalis**, kao što se dalo naslutiti u raspravi o Gerstmannovom sindromu, ima važnu ulogu u **oblikovanju kinestetske slike vlastitog položaja tijela i udova**, dok **gyrus angularis** posreduje **spoznajne funkcije parijetalnog režnja** (čitanje, pisanje, računanje). Važno je naglasiti da su spoznajne funkcije parijetalnog režnja fokusirane u samo **jednoj hemisferi** (najčešće **lijevoj**), što se naziva **laterizacijom funkcija moždane kore**.

Temporalni režanj

Temporalni režanj smješten je **najviše lateralno** u odnosu na sve ostale režnjeve mozga. **Fissura lateralis Sylvii** odvaja temporalni od frontalnog režnja svojim **prednjim dijelom** i djelomično odvaja temporalni od parijetalnog režnja svojim **stražnjim dijelom**. Stražnji dio granice prema parijetalnom režnju, kao i cijela granica prema okcipitalnom režnju, **nisu jasno definirane**. Funkcije temporalnog režnja su **posredovanje i obrada slušnih podataka, oblikovanje i održavanje sjećanja te posredovanje učenja i pamćenja**. Uz navedeno, u temporalnom režnju završava „what?“ **put obrade vidnih informacija** zadužen za **vizualno identificiranje uzoraka, predmeta i lica** (centar za razlikovanje lica nalazi se u **inferotemporalnom** korteksu), vidi okvir „za one koji žele znati više“ poglavlja VA2. Gledajući uz fissuru lateralis Sylvii, u stražnjem i gornjem dijelu temporalnog režnja nalazi se **primarna slušna kora** sadržana u **Broadmannovim arejama 41 i 42**. Primarna slušna kora je fenotipski **hipergranulirani heterotipni isokorteks**. Za pregled cijelog slušnog puta, vidi *slike 11.1 i 11.2, slike VA9*, a za proces pretvaranja zvuka u neuralni signal i funkciju Cortijevog organa, vidi *slike 11.3, 11.4 i 11.5, slike VA9*. Važno je naglasiti pojavu **tonotopskog ustroja**, gdje određeni neuroni primarne slušne kore odgovaraju određenoj frekvenciji zvuka koju registrira **Cortijev slušni organ**. Ovo je važan princip u kojem točno određeni neuroni imaju **jasno definiranu jednoznačnu ulogu** zbog jednostavnosti ustroja cijelog kortikalnog sustava. Analozi tonotopskog ustroja u primarnoj slušnoj kori su **somatotopni ustroj** primarne somatosenzoričke kore i **retinotopni ustroj** primarne vidne kore. Važno je naglasiti da su određena osjetna polja svakog od modaliteta **prioritizirana** u odnosu na ostale, na način da je **veći broj neurona alociran manjem osjetnom polju** kako bi se **povećala rezolucija** i mogućnost razlikovanja sitnih detalja u odabranim područjima. Izravan učinak toga je **veći dio kore posvećen obradi određenih osjetnih polja u odnosu na ostale**. Prvi primjer navedenog je **žuta pjega mrežnice oka** koja je okarakterizirana izuzetno **gustim rasporedom fotoreceptora** i s njima povezanim ganglijskim stanicama koje omogućavaju **prijenos stanja osvijetljenosti žute pjege u izuzetno visokoj rezoluciji**. Taj veliki broj projekcija iz ganglijskih stanica mrežnice povlači jednako velik broj neurona u primarnoj vidnoj kori u kojem se svaki pojedinačni akson mora **prekopčati na točno određen odgovarajući neuron primarne vidne kore**. Stoga je **žuta pjega odgovorna za oštar vid u visokoj razlučivosti**, upravo zato što se mali dio vidnog polja alocirao znatnom broju fotoreceptora (a time i ganglijskih stanica) i svaki od njih upravlja

manjim osjetnim, odnosno receptivnim poljem. Neto učinak toga je **moćnost razlikovanja sitnijeg intervala razlike na slici**, što je zapravo drugi način za izraziti **povećanje u rezoluciji/razlučivosti**. Drugi primjer opisane pojave je **velik dio primarne somatosenzoričke kore alociran velikom broju kožnih mehanoreceptora u području prstiju i šake**. Vrijedi isti princip kao kod žute pjegice i stoga se **najveći dio somatosenzoričke kore upravo bavi obradom mehanoreceptorskih podataka iz područja prstiju i šake** (podsjetnik na **izgled somatotopnog homonculus**). Visoka razlučivost područja šake lako se vidi pri **usporedbi s razlučivosti dodira ostalih područja** – ukoliko vas netko dodirne **po leđima**, teško ćete razlikovati je li vas netko dodirnuo s jednim ili dva prsta, no ukoliko vas netko dodirne **po šaci**, točno znate s koliko ste prstiju dodirnuti i koja je relativna pozicija dodirnih mjesta. Podatci iz **kožnih mehanoreceptora** tijela stižu u **gyrus postcentralis** sustavom **dorzalnih kolumni i medijalnog leminiskusa**. Navedena pojava izuzetno je bitna **slabovidnim osobama kod čitanja Brailleovog pisma**, stoga od **ozljede dorzalnih kolumni kralježnične moždine** najveće posljedice osjete upravo ove osobe.

Glede temporalnog režnja, ostala funkcionalno važna kortikalna područja povezana su s **limbičkim sustavom te procesima učenja i pamćenja**. Od posebne je važnosti već poznat **gyrus parahippocampalis**, koji je ujedno dio prethodno opisanog limbičkog režnja i ima važnu ulogu u **Papezovom krugu te trisinaptičkom putu** (vidi ispod). Na **prednjem kraju parahippocampalnog gyrusa** nalazi se **ulazno područje trisinaptičkog puta, entorinalni korteks**. Entorinalni korteks po fenotipu je **peteroslojni mesokorteks**, a o njegovoj funkcionalnoj ulozi više u nastavku. **Gyrus parahippocampalis** nazire se pri pogledu na bazu mozga kao **najmedijalniji dio temporalnog režnja** u ovoj perspektivi. Prema **medijalno i anteriorno gyrus parahippocampalis** završava kao **uncus hippocampi**. Istaknuta je i **hipokampalna formacija**, odnosno **retrokomisuralni hipokampus** smješten **lateralno i ispred gyrusa parahippocampalis** u **dubini bijele tvari**, po kojemu je navedeni gyrus i dobio ime (gyrus uz hipokampus u doslovnom prijevodu). U **prethodnom poglavlju** pokrivena je **neuroanatomija principalnog limbičkog bazalnog ganglija**, odnosno **amigdale** koja je smještena u samom **vrhu temporalnog režnja** gdje ju prekriva **periamigdaloidni arhikorteks**. Slijede vidljive topografske znamenitosti temporalnog režnja **od lateralne fissure prema inferiorno**. Gledajući lateralnu plohu temporalnog režnja, uz lateralnu fissuru nalazi se **gyrus temporalis superior** i ispod njega **sulcus temporalis superior**. Ispod sulcusa temporalisa superiora nalazi se **gyrus temporalis medius** i odmah ispod njega **sulcus temporalis inferior**. Ispod sulcusa temporalisa inferiora nalazi se **gyrus temporalis inferior** kao **najinferiornija struktura vidljiva s lateralnog pogleda** na temporalni režanj. Na stražnjem kraju gyrusa temporalisa superiora nalazi se **primarna slušna kora** koja se topografski nazire u obliku **Heschlovih vijuga**. Gledajući temporalni režanj s **baze mozga**, vidi se **lateralni brid telencephalona** kojeg oblikuje prethodno navedeni **gyrus temporalis inferior** i **medijalnije** od njega **gyrus occipitotemporalis seu fusiformis**. Gyrus occipitotemporalis seu fusiformis proteže se **kroz temporalni i okcipitalni režanj** te je **terminalno određište** prethodno

spomenutog „what?“ **puta obrade vidnih podataka**. U gyrusu occipitotemporalisu nalazi se **inferotemporalni korteks nužan za prepoznavanje lica**. **Najmedijalnije** na temporalnom režnju u **pogledu s baze mozga** nalazi se prethodno obrađeni **gyrus parahippocampalis**.

Okcipitalni režanj

Okcipitalni režanj najviše je posteriorno smješten režanj, proteže se od **fissure parietooccipitalis** **sprijeda prema stražnjem polu telencephalona**. Isključivo je vezan za **primanje, obradu i subjektivnu percepciju različitih aspekata vidnog modaliteta osjeta**. Principalna struktura ovog režnja je **sulcus calcarinus**, koji se proteže gotovo okomito od fissure parietooccipitalis prema stražnjem polu telencephalona. Oko sulcusa calcarinusa i s gornje i s donje strane pruža se **primarna vidna kora** sadržana u **Broadmannovoj areji 17**. Fenotip primarne vidne kore je **hipergranulirani heterotipni isokorteks**. Uzduž kalkarinog sulkusa pruža se tanki tračak bijele tvari imena **stria Gennaria** koju tvore male mijelinizirane strijice položene okomito na tok samog sulcusa calcarinusa. Stria Gennaria primarnoj vidnoj kori daje **isprugani izgled** i stoga se sinonimno naziva **areom striatom**. Važno je naglasiti da se prethodno navedene topografske znamenitosti okcipitalnog režnja **ne vide s vanjske površine telencephalona**. Navedene strukture naziru se tek pri pogledu na **medijalnu površinu pojedinačne hemisfere**, dok se na vanjskoj površini nalaze razni relativno **nepravilno organizirani gyri occipitales**. Postoje i dvije kortikalne topografske regije koje se imenuju s obzirom na njihov **smještaj relativno na fissuru parietooccipitalis** u pogledu na **medijalnu plohu hemisfere telencephalona**. **Cuneus** označava **cijeli okcipitalni režanj** i nalazi se **iza fissure parietooccipitalis**, dok **precuneus** označava **stražnji dio parijetalnog režnja** (lobulus parietalis superior et inferior) koji se smjestio **ispred fissure parietooccipitalis**.

Oblikovanje slike vida - od fotoreceptora do V2 korteksa

Obrada modaliteta vida izuzetno je složen proces gdje mnoge **kortikalne i subkortikalne regije** međusobno komuniciraju kako bi se svi aspekti percepcije vida mogli održavati **kontinuirano i neovisno jedan o drugom**. Za pregled vidnog puta, vidi **sliku 12, slike VA9**. Slijedi pregled **toka podataka iz primarne vidne kore prema drugim kortikalnim područjima, koji tvori složeni vid**. Prvo je potrebno razlikovati **dvije vrste vidnih ulaznih podataka** koje pristižu iz **dvaju jedinstvenih vrsta fotoreceptora (čunjića i štapića)**, kako bi se jasno identificirao njihov doprinos u stvaranju smislene slike. **Štapići** su odgovorni za **skotopni vid (pogled u noći)** koji je **niske razlučivosti i jako učinkovit kod detekcije pokreta**, dok su **čunjići** odgovorni za **fotopni vid (pogled tijekom dana)** koji je po **prirodi znatno veće razlučivosti i manje osjetljivosti na detekciju pokreta u odnosu na skotopni vid**. Odlična analogija za dinamiku skotopnog i fotopnog vida je kod gledanja online videozapisa. Naime, ako je internet nedostupan (ako **fali svjetla**), sadržaj gledate na 144p rezoluciji (aktivira se **skotopni vid**) **niske razlučivosti s očuvanim prikazom pokreta** neoštirih sjena, dok ukoliko postoji dovoljna pokrivenost internetom (postoji **dovoljno svjetla**), sadržaj gledate na HD rezoluciji (aktivira se

fotopni vid) s visokom razlučivosti i s jasnim obrascima pokreta. Štapići sadrže **više fotopigmenta** i rasprostranjeni su **duž cijele mrežnice**, dok su čunjići smješteni gotovo isključivo u **području mrežnice s najvećom oštrinom i rezolucijom vida (žutoj pjegi)**. Fotopigment štapića naziva se **rodopsin** i sastoji se od proteina **skotopsina** (u nekoj literaturi **samo opsin**) i **aldehidnog oblika retinola (vitamina A)** koji se naziva **11-cis-retinal**.

Kaskada fototransdukcije

(slike 13.1 i 13.2, slike VA9) Kada na mrežnicu padne snop fotona svjetla, **11-cis-retinal** rodopsina postaje **11-trans-retinal** što dovodi do promjene rodopsina u nestabilni **metarodopsin I** koji brzo prelazi u oblik **metarodopsina II**. **Metarodopsin II** je **aktivni oblik** koji posreduje stvaranje **obavijesti narednim neuronima** vidnog puta da je točno taj fotoreceptor promjenio stanje **iz neosvijetljenog u osvijetljeni**. Potrebno je naglasiti da su **fotoreceptori** u stanju **neosvijetljenosti trajno depolarizirani (odašilju** ekscitacijski signal nizvodno), dok su u stanju **osvijetljenosti trajno hiperpolarizirani (ne odašilju** ekscitacijski signal nizvodno). U primjeru koji se opisuje, neuron **prelazi iz stanja depolariziranosti (mrak) u stanje hiperpolariziranosti (svjetlo)** te ovu promjenu posreduje prethodno navedeni aktivni oblik rodopsina - metarodopsin II. Metarodopsin II aktivira **kompleks proteina transducina i GDP-a** tako što posreduje vezanje GTP-a na mjesto GDP-a, dajući kompleks **transducin-GTP**. Kompleks transducin-GTP je nestabilan i brzo **disocira na GTP i slobodni transducin**. Slobodni transducin inhibicijski djeluje **na cGMP fosfodiesterazu** koja posreduje **pretvorbu GMP-a u cGMP (netoučinak** djelovanja transducina je smanjena količina cGMP-a u stanici). **cGMP** se unutar fotoreceptora veže na svoje posebno vezno mjesto na **natrijsko-kalcijskim kanalima** te regulira **polariziranost samih fotoreceptora**. Ako je **cGMP vezan** za navedeni receptor, dotični **kanali se zatvaraju i nema ulaska pozitivnih iona** u stanicu, što dovodi do **hiperpolariziranosti fotoreceptora** (upravo zbog ove pojave je izostanak ekscitacije zbog hiperpolarizacije fotoreceptora **znak osvijetljenosti** sljedećim neuronima u vidnom putu). **Metarodopsin II** se zatim razloži na **skotopsin i sve-trans-retinal** te u tom obliku ostane sve do **prestanka osvijetljivanja fotoreceptora**. Kada svjetlo prestane padati na fotoreceptor, **sve-trans-retinal** pretvara se u izvorni oblik retinala prisutan u mraku (**11-cis-retinal**) i ponovno se spaja sa **skotopsinom** tvoreći **rodopsin**. Tada je fotoreceptor **spreman na ponovno primanje svjetla** i zbog postojanja vremenskog okvira oporavka vidnog pigmenta štapića javlja se fenomen **„privikavanja na mrak“**. Promatrajući čunjiće, biokemijski proces jednak je kao i kod štapića, uz **dvije iznimke**: sadrže **manje fotopigmenta**, što za posljedicu ima **veću količinu potrebnog svjetla** da se prenese **jednaka jačina signala** u usporedbi sa štapićem (zato i posreduju vid tijekom dana kada svjetla ima u suvišku) te njihov fotopigment odgovara svjetlu **točno određene valne duljine** (stoga postoje **tri posebne vrste čunjića**, jedan koji posreduje detekciju **crvene boje**, jedan koji posreduje detekciju **plave boje** i jedan koji posreduje detekciju **zelene boje**). Pri dnevnom svjetlu, svi štapići **potroše pigment** i više **ne odgovaraju adekvatno na svjetlosni podražaj** te tad **preuzimaju čunjići**, koji zbog manje količine pigmenta **bolje**

razlikuju fine promjene pri jakom svjetlu. Važno je naglasiti da **prilagodba iz svjetla u mrak traje znatno dulje nego prilagodba iz mraka u svjetlo**, zato što je regeneracija vidnog pigmenta štapića znatno **dugotrajniji proces** od same aktivacije pigmenta čunjića.

Po obradi, može se zaključiti da su ulazni podatci iz čunjića i štapića **dvije jedinstvene vrste ulaznih podataka** koje koordiniraju **različite aspekte vida**: čunjići upravljaju **oštrim vidom i bojom**, dok štapići upravljaju **percepcijom pokreta**. Ova odvojenost ulaznih podataka **održava se na svakoj razini vidnog puta**, od mrežnice do sekundarne vidne kore (V2). U sekundarnoj vidnoj kori podatci **štapića (M-sustava, vidi dalje)** dešifriraju se u **podatke o kretanju**, a podatci **čunjića (P-sustava, vidi dalje)** u **podatke o percepciji boje i podatke o percepciji oblika**. Nakon razlaganja pristiglih ulaznih podataka, u V2 slijedi **integracija** navedenih **osnovnih triju aspekata vida** (pokret, boja, oblik) i njihovo pakiranje prema **„what?“ i „where?“ odredištima** puteva složenog vidnog procesuiranja, gdje izvršni centri samostalno stvaraju neki aspekt vida i doprinose vizualnoj percepciji okoliša. Ističe se **međusobna neovisnost ovih procesa**, jer primjerice pri **akinetopsiji** kod **izostanka funkcije V5** kortikalnog područja izostaje samo percepcija predmeta koji su u pokretu, dok se stacionarni objekti mogu neometano gledati i proučavati. Mrežnica se histološki sastoji od **deset slojeva**, no u sklopu neuroznanosti od interesa je ukupno samo **pet slojeva**. **Tri od pet** neuroznanstveno relevantnih slojeva mrežnice sadrže **sivu tvar**, dok **dva sloja** sadrže **bijelu tvar** i predstavljaju **komunikaciju** između prethodno navedenih slojeva sive tvari. **Nomenklatura** slojeva potječe iz njihovog smještaja u **odnosu na lumen mrežnice**, gdje je sloj bliži bjeloočnici usmjeren prema van, dok je onaj sloj bliže središtu oka usmjeren prema unutra. U sloju najudaljenijem od lumena oka nalaze se **fotoreceptori** (štapići i čunjići, siva tvar) i on se naziva **fotoreceptorni sloj**. Ispod njega nalazi se sloj bijele tvari koji se naziva **stratum plexiforme externum** i on predstavlja **vezu** između površinski smještenog **fotoreceptornog sloja** i ispod njega smještenog **stratuma nucleare externuma**. Dakle, stratum plexiforme externum sadrži **veze između fotoreceptora i stanica vanjskog nuklearnog sloja (bipolarnih stanica)**. Iznad stratuma nucleare externuma nalazi se **stratum plexiforme internum**, koji sadrži **veze između bipolarnih stanica vanjskog nuklearnog sloja i ganglijskih stanica stratuma nucleare internuma**. Sloj sive tvari smješten uz lumen oka je **stratum nucleare internum**, koji sadrži **ganglijske stanice mrežnice** iz kojih se protežu **aksoni vidnog živca**. Podatke iz fotoreceptora nakon usmjeravanja kroz **bipolarne stanice mrežnice** (po službenoj literaturi **drugi neuron vidnog puta**) preuzimaju **ganglijske stanice mrežnice** (po službenoj literaturi **treći neuron vidnog puta**) **čiji aksoni tvore vidni živac**. Važno je pritom naglasiti da fotoreceptori i bipolarne stanice mrežnice **ne posjeduju brze natrijske kanale** zaslužne za stvaranje akcijskog potencijala, stoga ove dvije vrste stanica mogu **stvarati samo receptorski generatorski potencijal** koji usmjeravaju prema ganglijskim stanicama. Kada ganglijske stanice na temelju ulaznih podataka iz bipolarnih stanica dosegnu prag podražaja, odašilju akcijski potencijal niz vidni živac. S obzirom na to prima li određena ganglijska stanica podatke iz **štapića ili čunjića**, vrijedi sljedeća nomenklatura: ganglijska stanica koja prenosi podatke iz **štapića** je **M-ganglijska stanica (M-sustav**

podataka, **percepcija pokreta i akromatskog vida**; naziva se i sustavom širokog spektra), dok je ganglijska stanica koja prenosi podatke iz **čunjića P-ganglijska stanica (P-sustav podataka, vid u boji i visokoj rezoluciji**; naziva se i kolor-oponentnim sustavom). Segregacija sustava vidljiva je u svakom dijelu vidnog puta, pa tako i u **relejnoj jezgri (meta)thalamusa (corpus geniculatum laterale, skraćeno CGL)** zaduženoj za **usmjeravanje vidnog modaliteta u pripadnu koru**. Corpus geniculatum laterale sastoji se od **6 slojeva**, od kojih su **prvi i drugi** (najdublji) pridruženi **M sustavu**, dok su **ostali** pridruženi **P sustavu**. Važno je naglasiti da vidna kora jedne hemisfere mozga percipira **kontralateralno vidno polje, ne podatke iz kontralateralnog oka!** Jedno vidno polje oblikuju slike iz **temporalne polovice ipsilateralne mrežnice i nazalne polovice kontralateralne mrežnice**. Zato postoji **chiasma opticum**, koja omogućava **aksonima nazalnih polovica mrežnica** da prijeđu na suprotnu stranu gdje kontralateralnoj kori omogućavaju potpunu percepciju vidnog polja koje promatraju. Također je važno da se **zadrži odvojenost M i P sustava** i u ovom prelasku na kontralateralnu stranu, što se odražava na projekcijama u corpus geniculatum laterale. Na temelju navedenog, **prvi, četvrti i šesti sloj** primaju projekcije iz **ipsilateralne mrežnice**, odnosno njezinog **temporalnog dijela**, dok **drugi, treći i peti sloj** primaju projekcije iz **nazalnog dijela kontralateralne mrežnice**. Pojava u kojoj jedno lateralno koljenasto tijelo prima projekcije iz oba oka tumači se upravo maloprije spomenutim fenomenom, gdje **vidna kora jedne hemisfere prima sliku kontralateralnog vidnog polja** (kontralateralno vidno polje percipiraju **temporalni dio ipsilateralne mrežnice i nazalni dio kontralateralne mrežnice**. Za svako od **dva područja mrežnice koja uočavaju jedno vidno polje** alociran je **jedan M sloj CGL-a** (prvi sloj CGL za ipsilateralnu temporalnu mrežnicu i drugi sloj CGL za kontralateralnu nazalnu mrežnicu) i po **dva P sloja CGL-a** (četvrti i šesti sloj CGL za ipsilateralnu temporalnu mrežnicu te treći i peti sloj CGL za kontralateralnu nazalnu mrežnicu). Od ove točke iz CGL-a izvire **optička radijacija** koja prenosi cijelu **sliku kontralateralnog vidnog polja prema ipsilateralnoj primarnoj vidnoj kori**. Pojam **optičkog trakta** veže se uz tok aksona od optičke hijazme do CGL-a metathalamusa.

(*slike 14.1 i 14.2, slike VA9*) **Primarna vidna kora je hipergranulirani heterotipni isokorteks**, i navedena hipergranulacija ističe se u **unutarnjem zrnatom sloju (IV)**. Upravo u unutarnjem zrnatom sloju primarne vidne kore **završavaju aksoni optičkog trakta**. Ovdje, kao i u CGL-u, M i P sustavi **međusobno su odvojeni**. Četvrti sloj ove kore ima **četiri podsloja: 4A, 4B i 4C-alfa te 4C-beta**. Aksoni M sustava završavaju na **4C-alfa sloju**, dok aksoni P sustava završavaju na **4C-beta sloju**. Unutar 4C-alfa i 4C-beta slojeva nalazi se **poseban fenotip interneurona** koji se ističe svojom **ekscitacijskom glutaminičkom prirodom** (interneuroni većinom luče inhibicijske neurotransmitere, poput gama-amino butirične kiseline). Ti posebni interneuroni vidne kore nazivaju se **ekscitacijski zvjezdasti neuroni** i njihovim aksonima ulazni podatci putuju kroz slojeve primarne vidne kore prema sekundarnoj vidnoj kori. **Primarna vidna kora (oznaka V1)** i dalje zadržava odvojenost M i P sustava svojim kolumnarnim ustrojem. **Kolumnarni ustroj** odnosi se na pojam gdje gledajući

kroz **stupić kortikalne tvari**, svih 6 slojeva isokorteksa posreduje **istu funkciju** međusobnom komunikacijom i zajedničkom obradom iste vrste podataka. Navedeni kolumnarni ustroj **oblikuje module** primarne moždane kore koji su pridruženi bilo M sustavu podataka bilo P sustavu podataka. Modul pridružen **P sustavu** kolokvijalno se naziva **„blob“ cilindričnog oblika** koji je zajedno s ostalim „blobsima“ pravilno raspoređen po primarnoj vidnoj kori. „Blobsi“ su zaduženi za **percepciju boje i oblika**. Modul pridružen **M sustavu** raspoređen je **oko** kortikalnog modula P sustava i kolokvijalno se naziva **„interblob“**. **„Interblob“** je zadužen za **brzu i učinkovitu percepciju pokreta** i to postiže tako što je **svaka određena kolumna „interbloba“** zadužena za **percepciju pokreta po jednoj specifičnoj osi**. **Osi pokreta** koje kolumnne „interbloba“ percipiraju poredane su kao **promjeri kružnice** sa središtem u **centru dijela vidnog polja kojeg određeni dio mrežnice percipira**, te svaki stupanj iste kružnice predstavlja **jednu dužinu po kojoj se percipira kretanje objekta na slici**. Za iscrpno proučavanje modularnog ustroja primarne vidne kore i konstrukcije vida, vidi poglavlja 28 i 29 službene literature. Iz navedenih modula polaze aksoni prema **sekundarnoj vidnoj kori (V2)**. Sekundarna vidna kora (V2) dodatno sortira podatke M i P sustava na **elementarne informacije nužne za oblikovanje funkcionalne slike**. Važno je naglasiti da **„blobsi“ V1 kore** šalju projekcije prema **uskim prugama (thin stripes)** i **međuprugama (pale stripes)** sekundarne vidne kore, dok **„interblobsi“ V1 kore** šalju projekcije prema **širokim prugama (thick stripes)** sekundarne vidne kore. Navedene pruge naziru se pri bojanju sekundarne vidne kore (V2) na enzim **citokrom oksidazu** zbog **različite zastupljenosti** tog enzima u različitim područjima. **Uske pruge** primaju projekcije **P sustava** zadužene za **percepciju boje, međupruge** primaju projekcije **primarno P sustava** zadužene za **percepciju orijentacije i oblika**, dok **široke pruge** primaju podatke **M sustava** zadužene za **percepciju pokreta i promjena na slici**. U prijenosu podataka M sustava do široke pruge sudjeluje **4B podsloj** unutarnjeg zrnatom sloja primarne vidne kore. Kada su se dešifriranjem pristiglih podataka M i P sustava dobila tri elementarna aspekta vida (**boja, oblik i pokret**), tad **asocijacijski korteksi temporalnog i parijetalnog režnja** mogu na temelju tih dešifriranih podataka oblikovati **smislenu subjektivnu sliku mrežnice**. Prethodno spomenuti **„what?“ i „where?“ putevi** zapravo se zovu **temporalni i parijetalni put** prema njihovim odredištima, odnosno asocijacijskim centrima istoimenih režnjeva. Prethodno odašiljanju kroz navedene puteve, dešifrirane informacije prvo se grupiraju u **tercijarnoj vidnoj kori okcipitalnog režnja (V3)** kako bi **tačno određen** asocijacijski kortikalni centar dobio **tačno one podatke** potrebne za oblikovanje određenog složenog aspekta vida (poput funkcije praćenja predmeta u pokretu, spoznaje uzoraka/lica i sličnog). Prema **inferotemporalnom korteksu**, odnosno **odredištu temporalnog „what?“ puta** vidne obrade, nalazi se **V4 područje** moždanog korteksa pri čijoj se povredi može manifestirati **nemogućnost prepoznavanja lica**. Prema **donjem parijetalnom režnjiću**, odnosno **odredištu parijetalnog „where?“ puta** vidne obrade, nalazi se **V5 područje** moždanog korteksa pri čijoj se povredi može manifestirati **akinetopsia (nemogućnost percipiranja objekata koji su u pokretu)**.

Inzularni režanj

Inzularni korteks smješten je u dnu **fissure lateralis Sylvii**, pokriven korteksima reznjeva smještenih uz samu lateralnu pukotinu telencephalona. Pokrovi inzule u doslovnom prijevodu nazivaju se **operculum** i ima ih tri: **operculum frontoparietale**, **operculum parietale** i **operculum temporale**. Inzularni korteks odvojen je od ostalih reznjeva koji tvore operculume **Reilovim sulcusom** (**sulcus circularis insulae Reil**). Inzula ima razne funkcije, poput uloge u **održavanju svijesti, upravljanju osjećajima i regulaciji homeostaze**. Za vašeg turnusa od važnosti je smještenost **primarne gustatorne kore** u **prednjem dijelu inzule** (**Broadmannova area 43**) i uloga u **okusnom putu**. Za dijagram okusnog puta, vidi *sliku 15, slike VA9*.

Lateralne komore

(*slike 16.1 i 16.2, slike VA9*) **Lateralna komora** dio je komornog sustava CNS-a razvojno povezan s **telencefaličkim sekundarnim mjehurićem**. Pruža se kroz **frontalni, parijetalni, okcipitalni i temporalni režanj** te predstavlja ishodište toka likvora kroz ventrikulski sustav CNS-a. Sastoji se od **tri roga** (**frontalni, temporalni i okcipitalni**), **tijela i trigonuma collateralea**. Anteriorno se smjestio **frontalni rog**, a iza njega kroz **parijetalni režanj** smjestio se **corpus/srednji dio** koji se zatim **prema posteriorno** nastavlja u **stjecište rogova** lateralne komore pod nazivom **trigonum ventriculi lateralis seu collaterale**. Iz trigonuma **prema posteriorno** kroz okcipitalni režanj pruža se **okcipitalni rog** lateralne komore, dok se **prema inferolateralno** pruža **temporalni rog** lateralne komore. Glede topografskih omeđenja, važno je istaknuti da njenu **lateralnu stijenk**u kroz frontalni rog, središnji dio odnosno corpus i dio temporalnog roga tvori **nucleus caudatus** (vidi **prethodno poglavlje VA8** i napomenu kod podnaslova „nucleus caudatus“). **Frontalni** (odnosno prednji) **rog lateralno** omeđuje **glava caudatusa, medijalno septum pellucidum** (razapet između **corpura callosuma** i **fornixa**), **sprijeda i od gore** bijela tvar **radijacija corpura callosuma**, dok **dno** tvori **tela choroidea** zajedno s **fornixom**. **Corpus** (odnosno središnji dio) **lateralno** omeđuju **tijelo i rep caudatusa, medijalno kut kojeg zatvaraju fornix i corpus callosum**, krov tvori **radijacija corpura callosuma**, a **dno** tvore **sulcus terminalis i fornix** (zajedno s **v. thalamostriatom** i **striom terminalis**, vidi *sliku 1, slike VA8*) s pridruženim strukturama vezanima uz koroidni pleksus (**lamina affixa, tela** i sam **plexus choroideus**). **Temporalni** (odnosno donji) **rog medijalno** omeđuje **limbički režanj** (**isthmus gyri cinguli** dorzalnije i **gyrus parahippocampalis** ventralnije). **Okcipitalni** (odnosno stražnji) **rog s prednje strane** omeđuje **trigonum collaterale**. Lateralne komore svake hemisfere komuniciraju s **trećom komorom** putem pripadnog **foramena interventriculare Monroi**. **Koroidni pleksus** lateralne komore proteže se inferomedijalnim zidom frontalnog roga i corpura, prednjim zidom trigonuma i superomedijalnim zidom temporalnog roga lateralne komore. Koroidni pleksusi lateralnih komora doprinose **60-65% ukupnog volumena likvora** prisutnog u komornom sustavu CNS-a u bilo kojem trenutku.

Limbički sustav

Limbički sustav označava **mrežu kortikalnih i subkortikalnih struktura** koje međusobnom komunikacijom i zajedničkom obradom podataka posređuju **integraciju viših kognitivnih funkcija** (rasuđivanje, donošenje odluka, učenje i pamćenje) s **nižim kognitivnim funkcijama**. Mreža predstavlja **dvosmjernu komunikaciju** u kojem fiziološka stanja, nagoni i subjektivni osjećaji mogu modulirati više kognitivne funkcije i obratno, gdje donesena odluka modulira izraz određenih emocionalnih i fizioloških stanja prema vanjskome svijetu. Paralelno uz tu dvosmjernu komunikaciju odvija se i **odabirna facilitacija (ili inhibicija)** jačine određenih stvorenih sinaptičkih veza kojom se oblikuju i održavaju **upamćeni podatci**. Kostur limbičkog sustava tvore **dva prstena** (**vanjski i unutarnji**), zajedno s određenim pridruženim telencefaličkim (**mediobazalni telencefalom i amigdala**), diencefaličkim (**hipotalamus**), mezencefaličkim (**VTA, PAG, mezencefalički dio raphe zone retikularne formacije i nucleus interpeduncularis**) i razvojno rombencefaličkim strukturama (**jezgre retikularne formacije moždanog debela**). Principalna neuronska mreža limbičkog sustava je **Papezov krug** unutar kojeg je sadržan manji sklop nužan za **pohranjivanje podataka iz kratkoročnog u dugoročno pamćenje – trisinaptički put**.

Neuroanatomija limbičkog sustava

(*slike 17.1 i 17.2, slike VA9*) **Vanjski prsten limbičkog sustava** tvori funkcionalno definiran limbički režanj o kojem je već bilo riječi. Redom ga tvore **area subcallosa gyri cinguli, gyrus cinguli, isthmus gyri cinguli i gyrus parahippocampalis**. **Area subcallosa gyri cinguli** i anteriorni dio gyrusa cinguli nalaze se u **frontalnom reznju**, posteriorni dio gyrusa cinguli i isthmus gyri cinguli nalaze se u **parijetalnom reznju**, dok se gyrus parahippocampalis nalazi u **temporalnome reznju**. **Unutarnji prsten limbičkog sustava** tvori **hipokampus u užem smislu (retrokomisuralni hipokampus)** zajedno s ostalim razvojno povezanim strukturama (**hipocampus praecommissuralis et supracommissuralis**). Tijekom razvoja, cijeli **tračak iz kojeg će se razviti** buduće tri komponente unutarnjeg prstena (hipocampus praecommissuralis, supracommissuralis, retrocommissuralis) **teče ispred, iznad i iza corpura callosuma**, po čemu su navedene komponente unutarnjeg prstena i dobile ime. Po završetku razvoja, prekomisuralni i suprakomisuralni hipokampus **obliteriraju** u značajnoj mjeri, ostavljajući samo **tanke strukture sive tvari** iza sebe, dok retrokomisuralni hipokampus **ne doživi ovu promjenu** i naziva se **hipokampusom u užem smislu (hipokampalnom formacijom)**. Od prekomisuralnog dijela hipokampusa koji se nalazi **ispred corpura callosuma** u odraslom mozgu ostaje **gyrus paraterminalis seu subcallosus**, dok od suprakomisuralnog dijela hipokampusa koji se nalazi naslonjen na **dorzalnu plohu corpura callosuma** ostaje **indusium griseum seu gyrus supracallosus. Gyru paraterminalis seu subcallosus** nalazi se ispred **lamine terminalis** (rudiment neuroporusa anteriora neuralne cijevi koji sudjeluje u omeđenju treće komore, vidi *sliku 17, slike VA8*) i nastavlja se **prema posteriorno** preko corpura callosuma u **induseum griseum seu gyrus**

supracallosus. Na **ventralnoj površini** induseuma griseuma iznad corpora callosa sagitalno se pružaju **striae longitudinales Lancizii** (medijalna i lateralna po hemisferi). Induseum griseum zajedno s Lancizijevim strijama predstavlja **poveznicu** između **retrokomisuralnog hipokampusa** i **septalnih jezgara**. Na posteriornom kraju corpus callosa induseum griseum prelazi u **gyrus Andreas Retzii** i **fasciolu cinereu** koje daljnjim tokom postanu **retrokomisuralni hipokampus**, odnosno **hipokampalna formacija**. Sva tri odsjeka hipokampusa razvojno pripadaju **troslojnom arhikorteksu**, a od posebnog je interesa ultrastruktura retrokomisuralnog hipokampusa. Hipokampalna formacija jedinstveno je **zavijena**, poput repa morskog konjica. Nastavlja se na korteks **gyrusa parahippocampalis** sa **subiculumom**, koji zatim prelazi u **cornu amonis (hippocampus proper** po anglosaksonskoj literaturi). **Cornu amonis** dio je hipokampalne formacije koji se spiralno uvija i koji joj daje karakterističan oblik. U srži zavijenog cornu amonisa nalazi se **gyrus dentatus seu fascia dentata**. Dio parahippocampalnog gyrusa smješten odmah uz subikulum retrokomisuralnog hipokampusa je **peteroslojni mesokorteks imena entorinalni korteks**. Ovdje se vidi važno **pravilo u komunikaciji** između alokorteksa i neokorteksa, gdje podaci **ne idu izravno** iz šesteroslojne u dvoslojnu ili troslojnu koru, već posredno preko peteroslojne kore (vidi ispod). Prije opisivanja sklopovlja hipokampalne formacije, odnosno trisinaptičkog puta, važno je naglasiti **podjelu cornu amonisa na nekoliko centara** od kojih svaki prima i odašilje jedinstvene projekcije: **CA1, CA2, CA3 i CA4**. **CA1 i CA3** sudjeluju u **trisinaptičkom putu**, **CA4** se nalazi na prijelazu cornu amonisa u gyrus dentatus i njegova osobitost je populacija neurona koji **luče peptid somatostatin**. **CA1 područje** hipokampusa osobito je osjetljivo pri **hipoksiji mozga** i prvo počne propadati. Naziva se još i **Sommerovim sektorom** u poveznici s osjetljivošću kod hipoksije. Retrokomisuralni hipokampus ključni je centar CNS-a koji upravlja **prebacivanjem većine podataka iz kratkoročnog u dugoročno pamćenje**, kao i **prizivom istih podataka** koji nisu potpuno pohranjeni iz dugoročnog u kratkoročno pamćenje. **Kratkoročno pamćenje** ekvivalent je **radnoj memoriji** računala, dok je **dugoročno pamćenje** ekvivalent **hard diska** računala, no važno je naglasiti da je pohrana podataka iz radne memorije u hard disk kod računala trenutna pojava, dok je u ljudi to **proces koji traje sedam do devet tjedana**. Razlog tome je što je taj vremenski okvir potreban da se izrazi **sinaptička plastičnost** u vidu **sinteze novih bjelančevina** koje samostalno mogu držati određenu razinu aktivnosti sinapse. Dok se te bjelančevine ne izraze, priziv podataka koji su prvi put otkriveni i svjesno učeni unutar tog raspona od sedam do devet tjedana ovisi o **hipokampusu** i stoga u manifestacijama **hipokampektomije** pacijenti se vrlo lako mogu prisjetiti podataka koje su upamtili do **devet tjedana od uklanjanja hipokampusa**, dok su svi nedavniji podatci trajno izgubljeni i ne mogu se uvrstiti u dugoročno pamćenje. Sklop koji posreduje ovo preusmjeravanje i pohranjivanje podataka iz kratkoročnog u dugoročno pamćenje je **trisinaptički put**. Važno je naglasiti **razliku kod morfologije kore gyrusa dentatusa i cornu amonisa**. Obje kore pripadaju **troslojnom arhikorteksu** i ključna je razlika između njih sadržana u **drugom sloju**: drugi sloj gyrusa dentatusa sadrži

zrnate neurone, dok drugi sloj cornu amonisa sadrži **piramidalne neurone**.

Trisinaptički put

(slika 18, slike VA9) **Trisinaptički put** započinje na **neuronima entorinalnog peteroslojnog mesokorteksa**, nakon što su podatci ciljno odabrani za proces pohrane došli **projekcijama šesteroslojnog isokorteksa** u sam entorinalni korteks. Iz entorinalnog korteksa započinje trisinaptički put (**prvi neuron** trisinaptičkog puta nalazi se u **drugom i trećem sloju** entorinalnog korteksa). Aksoni drugog i trećeg sloja entorinalnog korteksa oblikuju **fasciculus perforans**. Fasciculus perforans zatim **probija gyrus dentatus** terminirajući u **drugom sloju** istog. **Tijelo drugog neurona** trisinaptičkog puta nalazi se u **drugom** od tri sloja gyrusa dentatusa – **zrnatom sloju**. Iz njega izvire aksoni koji tvore **mahovinasta vlakna** koja putuju kroz **hilus fasciae dentatae (CA4 zona)** prema polju CA3. U **drugom sloju polja CA3** nalazi se **treći neuron** trisinaptičkog puta. Aksoni CA3 neurona oblikuju **Schafferove kolaterale** koje putuju prema **CA1 polju cornu amonisa**. Iz CA1 polja aksoni putuju ili u **subiculum hipokampalne formacije** ili izravno u **alveus, u sklop Papezovog kruga**. Subiculum dijelom šalje projekcije kroz **fornix prema Papezovom krugu**, dok drugi dio projekcija putuje **nazad u entorinalni korteks, zatvarajući trisinaptički krug**. Dakle, trisinaptički put redom tvore (tijelo neurona označeno je **punom podcrtanom linijom**, a povezujući snop aksona označen je **isprekidanim linijom**): **2./3. sloj entorinalnog korteksa – fasciculus perforans – 2. (zrnati) sloj gyrusa dentatusa – mahovinasta vlakna – polje CA3 – Schafferove kolaterale – polje CA1 – vlakna prema subiculumu ili alveusu fornixa – subiculum – vlakna nazad prema entorinalnom korteksu**. Proces **dugoročne potencijacije** (long term potentiation) i **dugoročne inhibicije** (long term inhibition) ključni za **pohranu i brisanje** određenih podataka iz dugoročnog pamćenja odvijaju se izraženo na karici **Schafferovih kolaterala trisinaptičkog kruga (poveznica CA1 i CA3 područja cornu amonisa)**, o kojima će biti više riječi po prolasku limbičkog sustava.

Papezov krug

(slika 19, slike VA9) **Papezov krug** principalna je mreža cijelog limbičkog sustava i predstavlja **okosnicu funkcije limbičkog sustava u cjelini**. Predstavlja **komunikaciju** između limbičkog režnja i unutarnjeg prstena limbičkog sustava u kojem se **utjelovljuje modulacija viših kognitivnih funkcija s nižima i obratno**. Početna točka bit će prednji kraj limbičkoga režnja, odnosno **area subcallosa gyri cinguli**. Iz nje podatci teku kroz **bijelu tvar gyrusa cinguli (cingulum)**, nastavljaju kroz **isthmus gyri cinguli** i dolaze do **vrha gyrusa parahippocampalis**. U vrhu gyrusa parahippocampalis nalazi se **entorinalni korteks** s kojim započinje **trisinaptički put**. U tom trenutku informacije teku kroz **hipokampus** i dođu bilo do **CA1 polja cornu amonisa**, bilo do **subiculuma**. Sljedeća struktura je **fornix** kojeg zajedno tvore **vlakna iz subiculuma i CA1 polja**. Fornix je **poveznica** između **hipokampalne formacije i mamilarnih jezgara hipotalamusa** koja se sastoji od nekoliko komponenti. Fornix, kao i unutarnji prsten limbičkog sustava, nomenklaturu svojih dijelova postavlja **relativno na tok corpora callosa**. Važna je **razlika**

činjenica da je ovdje dio fornixa ispred corpora callosa zapravo **posteriorni dio**, a postkomisuralni fornix zapravo **anteriorni dio** toka fornixa (kod nomenklature hipokampalnih razvojnih tračaka vrijedilo je **obratno** – prekomisuralni hipokampus nalazio se sprijeda, a retrokomisuralni hipokampus straga). Pošto **dvije različite vrste vlakana** tvore fornix (vlakna iz **CA1 cornu amonisa** i vlakna iz **subiculuma**), ona tvore **dva različita dijela** prekomisuralnog fornixa: fornix praecommissuralis A i fornix praecommissuralis B. **Fornix praecommissuralis A** tvore vlakna iz **CA1 polja cornu amonisa** i on je prvi **makroskopski vidljiv dio** fornixa koji potječe iz hipokampusa. Taj prvi vidljivi dio fornixa je **alveus** koji svojim tokom postane **fimbria hippocampi**, a ona se zatim nastavlja u **fornix u užem smislu**. **Fornix praecommissuralis B** tvore vlakna iz **subiculuma** i on čini **većinu mase vlakana fornixa u užem smislu**. Vlakna fornixa praecommissuralisa A imaju jednu ciljanu projekciju prema **lateralnoj septalnoj jezgri**. Iz lateralne septalne jezgre potječu **povratne projekcije prema retrokomisuralnom hipokampusu**, koje prvo odlaze u **medijalnu septalnu jezgru** te zatim **ventralnim amigdofugalnim putem** prema svome cilju. Njihova važnost leži u **recirkulaciji podataka** koji su od prioriteta za dugotrajnu pohranu. Činjenica da fornix praecommissuralis B tvori većinu fornixa u užem smislu očituje se u tome da su **većina vlakana postkomisuralnog fornixa** zapravo vlakna **prekomisuralnog fornixa B**. Fornix praecommissuralis B, a time i **fornix postcommissuralis**, završava primarno u **mamilarnim tijelima hipotalamusa**. Ostala odredišta postkomisuralnog fornixa su **mediodorzalna (MD) jezgra thalamusa**, **intersticijska jezgra strije terminalis (NIST)** i **ventromedijani dio hypothalamusa** koji nije pridružen mamilarnim jezgrama. Za turnusa temelja neuroznanosti od značaja je isključivo projekcija fornixa prema **mamilarnim tijelima hypothalamusa**. Iz mamilarnih jezgara hypothalamusa protežu se aksoni koji odlaze prema **anteriornim jezgrama thalamusa**. Snop u kojem se nalaze navedeni aksoni naziva se **fasciculus mamillothalamicus**. Iz anteriornih jezgara thalamusa kroz **pedunculus anterior capsulae internaе** putuju projekcije prema **arei subcallosi gyrusa cinguli**, time **zatvarajući Papezov krug** i uspostavljajući **sponu između nižih i viših moždanih struktura**. Na temelju relativne blizine, svaki od dijelova limbičkog reznja može komunicirati s pripadnim kortikalnim središtem, time posredujući **komunikaciju između viših kortikalnih središta i samog Papezovog kruga**. Ovaj fenomen posebno je važan kod **prednjeg kraja gyrusa cinguli** koji komunicira s **prefrontalnim korteksom**, čime omogućava interakciju i međusobno moduliranje rasuđivanja i nagona/osjećaja. Dakle, Papezov krug pregledno je sljedećeg toka: **area subcallosa gyri cinguli – gyrus cinguli – isthmus gyri cinguli – gyrus parahippocampalis – entorinalni korteks – gyrus dentatus** (zrnati neuroni, 2. sloj) – **CA3 zona** (piramidalni neuroni, 2. sloj) – **subiculum – fornix – corpora mammilaria** (hypothalamus) – **fasciculus mamillothalamicus – limbičke jezgre thalamusa** (anteriorna skupina i MD jezgra) – **area subcallosa gyri cinguli**. Važno je naglasiti da **fornix zadržava** od hipokampusa prema corpora mammilaria i pri kraju toka oblikuje **stupiće fornixa – columnae fornixis** (vidljive na Weigert preparatu poprečnog presjeka kroz telencephalon i diencephalon).

Središnji limbički kontinuum

(slika 20, slike VA9) Principalna struktura koja posreduje **fiziološke aspekte svih emocionalnih i motivacijskih stanja** i koja je uspoređena s terminom **zajedničkog završnog puta** kojim se analogno nazivaju **spinalni alfa motoneuroni** (vidi podnaslov „hypothalamus“, *prethodno poglavlje*) upravo je **hypothalamus**. On ima ulogu **završne karike** u lancu Papezovog kruga i **koordinatorskog tijela** koji upravlja **homeostazom tijela**. Zanimljivost je da svaki dio Papezovog kruga primljeni signal interpretira na vlastiti način i tu **vlastitu interpretaciju šalje niz lanac**, poput igre gluhog telefona. Stoga svaka komponenta Papezovog kruga ima i **vlastite izravne projekcije prema hypothalamusu**, koji može **usporediti konačni podatak** pristigao putem **Papezovog kruga s pojedinačnom interpretacijom svake od komponenti**. **Hypothalamus** u središtu **upravlja** drugim strukturama koje predstavljaju alat za upravljanje fiziološkim manifestacijama emocionalnih stanja. Objedinjujući naziv za **sustav koji upravlja fiziološkim manifestacijama kognitivnih stanja obrađenih kroz limbički sustav** je **središnji limbički kontinuum**. Središnji limbički kontinuum sadrži **limbičko polje mezencefalona** inferoposteriorno, **hypothalamus** u sredini i **septalno-preoptičko područje** superoanteriorno. Poveznicu između središnjeg limbičkog kontinuum i Papezovog kruga predstavljaju **corpora mammilaria**. Važno je naglasiti da u obradi **socijalno prihvatljivih ponašanja** i društvenog konteksta, kao i **osjećaja straha i tjeskobe** čija je posredna uloga **samoprezervacija**, važnu ulogu ima **amigdala**. Amigdalne veze su pomno prikazane u **slikovnom dijelu poglavlja VA8** (slike 7 i 8, slike VA8). Amigdala posredno preko **strukture limbičkog polja mezencefalona (PAG)**, **strukture retikularne formacije** (area parabrachialis, ARSVL, ncl. reticularis pontis caudalis), **hypothalamus** i **septalno-preoptičkog područja** (**nucleus basalis Meynerti**, netoučink je pojačana budnost) manifestira učinke **vlastite kognitivne obrade**. Tako se strukture Papezovog kruga, asocirana područja te amigdala smatraju **procesorom limbičkog sustava**, dok **izvršne alate** limbičkog sustava **predstavlja središnji limbički kontinuum**. U limbičko polje mezencefalona ubrajaju se **periakveduktalna siva tvar (PAG)**, **ventralna tegmentalna area (VTA)**, dopaminergička skupina neurona oznake A10), superiorno smještene **serotonergičke jezgre retikularne formacije** i **ncl. interpeduncularis**. PAG sudjeluje u dvije funkcije: **afektivnoj obrambenoj reakciji/vokalizaciji straha** i **endogenoj analgeziji**. Endogena analgezija vezana je uz **serotonergičke neurone retikularne formacije**, ne uz limbički sustav, i pomno je pokrivena na **dijagramu 17, slike VA7**, zajedno s teorijom nadziranog ulaza u regulaciji nocicepcije. Afektivna obrambena reakcija i vokalizacija straha usko su povezane s limbičkim sustavom i njegovim funkcijama. Vokalizacija straha potaknuta je **ulaznim podatcima iz amigdale** prema **PAG-u**, koje ona manifestira preko **vlakana nucleusa ambiguusa** s kojim je usko povezana. Nucleus ambiguus regulira sva posebna visceroeferentna vlakna zadužena za upravljanje **mišićima ždrijela i glasnica**. Afektivna obrambena reakcija opisana je na stranici 379 službene literature. **VTA** odašilje projekcije **mezolimbičkim i mezokortikalnim putevima** prema višim kortikalnim strukturama i posreduje regulaciju **motoričkih, motivacijskih i afektivnih procesa te spoznajnih funkcija**.

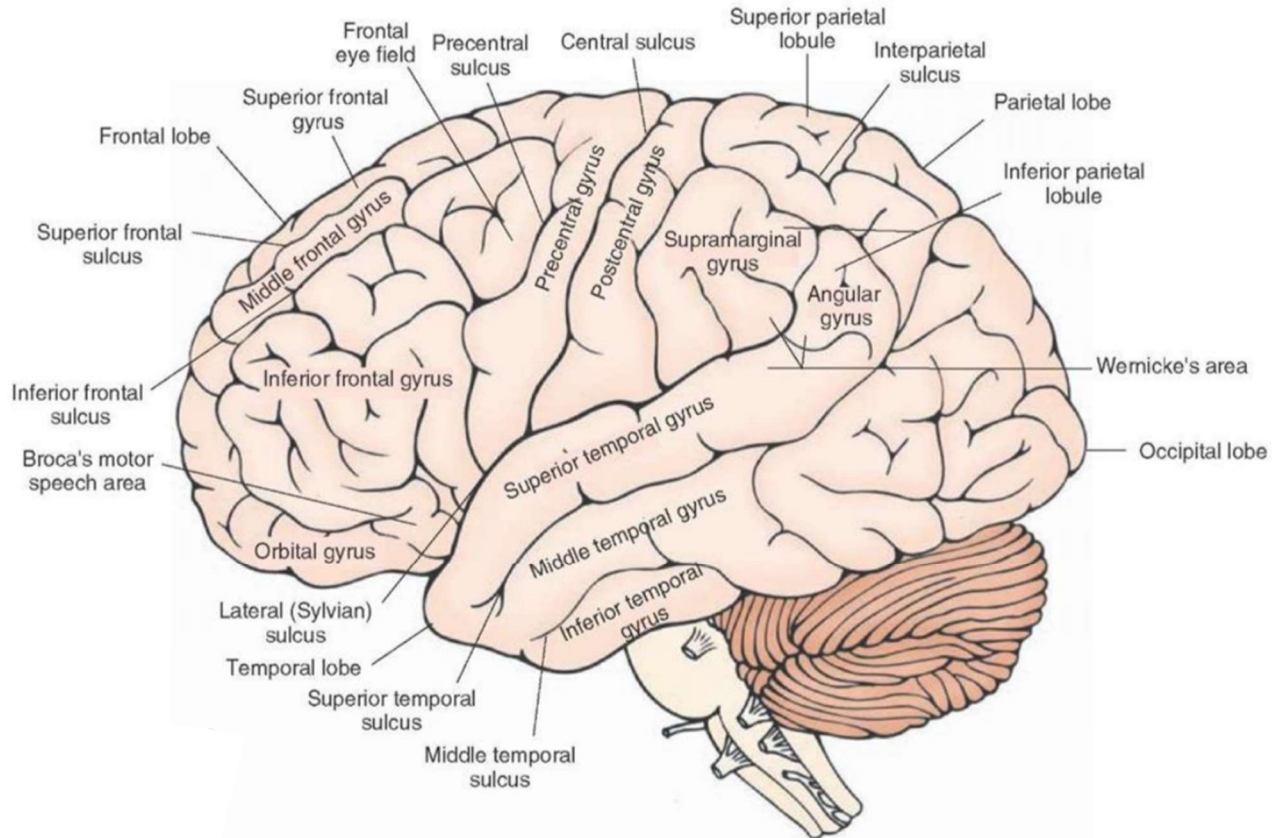
Ključni je čimbenik u **patofiziologiji shizofrenije i ovisnosti**, o čemu je bilo riječi u prethodnim poglavljima. **Nucleus raphes dorsalis** (oznaka B7) i **nucleus centralis superior** (oznaka B6+B8) superiorno su smještene serotonergičke jezgre uključene u **limbičko polje mezencefalona** s izraženom **modulacijskom ulogom** prema neuronima **telencephalona i diencephalona**. Njihovim lučenjem upravlja finalna komponenta limbičkog polja mezencefalona, **nucleus interpeduncularis**. **Retrokomisuralni hipokampus** upravlja lučenjem upravo navedenih serotonergičkih neurona posredno preko nucleusa interpeduncularisa i to na sljedeći način: **hipokampalna formacija** preko **fornixa praecommissuralisa A** šalje projekcije do **septalnih jezgara**. Septalne jezgre zatim odašilju projekcije **striom medullaris thalami** do **habenularnih jezgara epithalamusa**. Aksoni habenularnih jezgara oblikuju **tractus habenulointerpeduncularis** koji terminira u **nucleusu interpeduncularisu**. Projekcije nucleusa interpeduncularisa završavaju na **B7 i B8 serotonergičkoj skupini neurona** i time je završen ovaj sklop koji hipokampalnoj formaciji omogućava **regulaciju serotonina** u telencephalonu i diencephalonu. Spomenuvši striu medullaris thalami, važno je naglasiti da je ona jedna od tri snopa koji međusobno povezuju strukture središnjeg limbičkog kontinuuma. Ti su snopovi redom: **fasciculus telencephalicus medialis (medial forebrain bundle, MFB snop)**, **fasciculus longitudinalis dorsalis Schutze (FLD snop)** i prethodno spomenuta **stria medullaris thalami**. **MFB snop** dijelom svojeg toka sadržan je u **lateralnoj zoni hypothalamusa** i predstavlja glavnu strukturu ove zone. Važno je napomenuti da **medijalnu od lateralne zone hypothalamusa** odjeljuje upravo **tok postkomisuralnog fornixa** koji seže u dubinu hypothalamusa prema mamilarnim jezgrama. **MFB snop** proteže se od **lateralnih dijelova ponsa i produljene moždine** do **septalnih jezgara mediobazalnog telencefalona** te su u njemu sadržane projekcije od posebne važnosti: **uzlazne noradrenergičke, dopaminergičke i serotonergičke projekcije**. Dopaminergičke projekcije oblikuju **mezolimbički i mezokortikalni dopaminergički put**, dok prethodno spomenute uzlazne projekcije skupina neurona B7 i B8 također aksone odašilju kroz **MFB snop**. **Noradrenergički uzlazni aksoni** MFB snopa potječu iz **locusa coeruleus (A4+A6 oznaka)**. **FLD snop** pruža se od **stražnjeg dijela hipotalamusa** do **kralježnične moždine** i u njemu je sadržan **ventralni kateholaminski put** (dorzalni kateholaminski put nalazi se uklopljen u tractus tegmentalis centralis, vidi poglavlje za vježbu VA7). **Stria medullaris thalami** opisana je prethodno, ona povezuje **septalno-preoptičko područje** mediobazalnog telencefalona sa **habenularnim jezgrama** koje vode silazne projekcije **tractusom habenulointerpeduncularisom** prema **serotonergičkim jezgrama limbičkog polja mezencefalona**. Po prolasku limbičkog sustava, poželjno je da ponovno proučite neurotransmitterske sustave, a posebno **retikularnu formaciju i odabrane jezgre**, pošto su to iste ključne izvršne jezgre preko kojih limbički sustav uspješno manifestira svoje fiziološke učinke. Za kraj, rečenica koja izvršno sumira funkciju limbičkog sustava povučen iz službene literature: **„Limbička i paralimbička kortikalna polja upravljaju održavanjem homeostaze i usklađuju unutarnja stanja organizma s realnostima vanjskog svijeta.“**

Pojava **dugoročne potencijacije (LTP)** i **dugoročne depresije (LTD)** kod **sinaptičke plastičnosti** je općenita pojava kod neurona koja se izuzetno dobro može proučavati u **specifičnoj karici trisinaptičkog puta hipokampalne formacije: Schafferove kolaterale iz CA3 polja prema CA1 polju cornu amonisa**. Principalnu ulogu u propagaciji signala kroz akson imaju **glutamatni NMDA receptori**, specifični po tome da sadrže **ion magnezija** koji **blokira promet** kroz kanal bez obzira na vezanost glutamata, sve dok neuron ne dosegne **određenu depolariziranost**. Tada se magnezijev ion uklanja iz kanala i to omogućava **neometan unos natrijevih i kalcijevih kationa** iz izvanstanične tekućine u neuron. Funkcionalnost ovog mehanizma je ta da neuron na temelju raznih pristiglih signala iz brojnih dendrita dobije **primjerenu sliku aktivnosti neurona** iz kojih prima aferentne aksone i da na temelju toga **pri blagoj depolarizaciji** (koja nastaje kada je suma svih aktivnosti na dendritima pretežito **ekscitacijska**) **ukloni magnezijeve ione** iz svojih **NMDA kanala**, time dajući **zeleno svjetlo za nizvodnu propagaciju signala**. Ovaj sustav djeluje kao svojevrsna **dvofaktorna verifikacija**, ključna za pojam **sinaptičke integracije** (vidi prethodno poglavlje). Promjene u **sinaptičkoj plastičnosti** izražene su preko **učinkovitosti sinapse**, koja se može **povećati (pojava LTP-a)** ili **smanjiti (pojava LTD-a)**. Za sve o ovoj ključnoj temi, pomno prouči kvalitetno napisano poglavlje 44 službene literature.

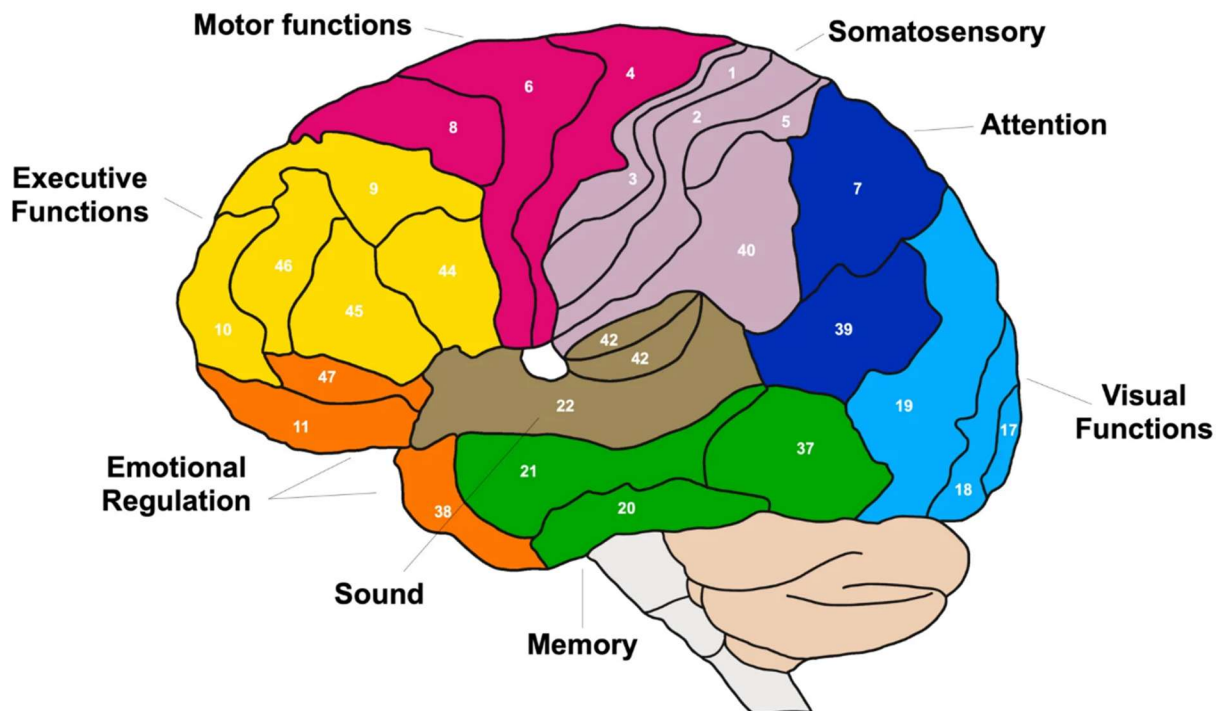
Izvori za slikovni dio poglavlja 4:

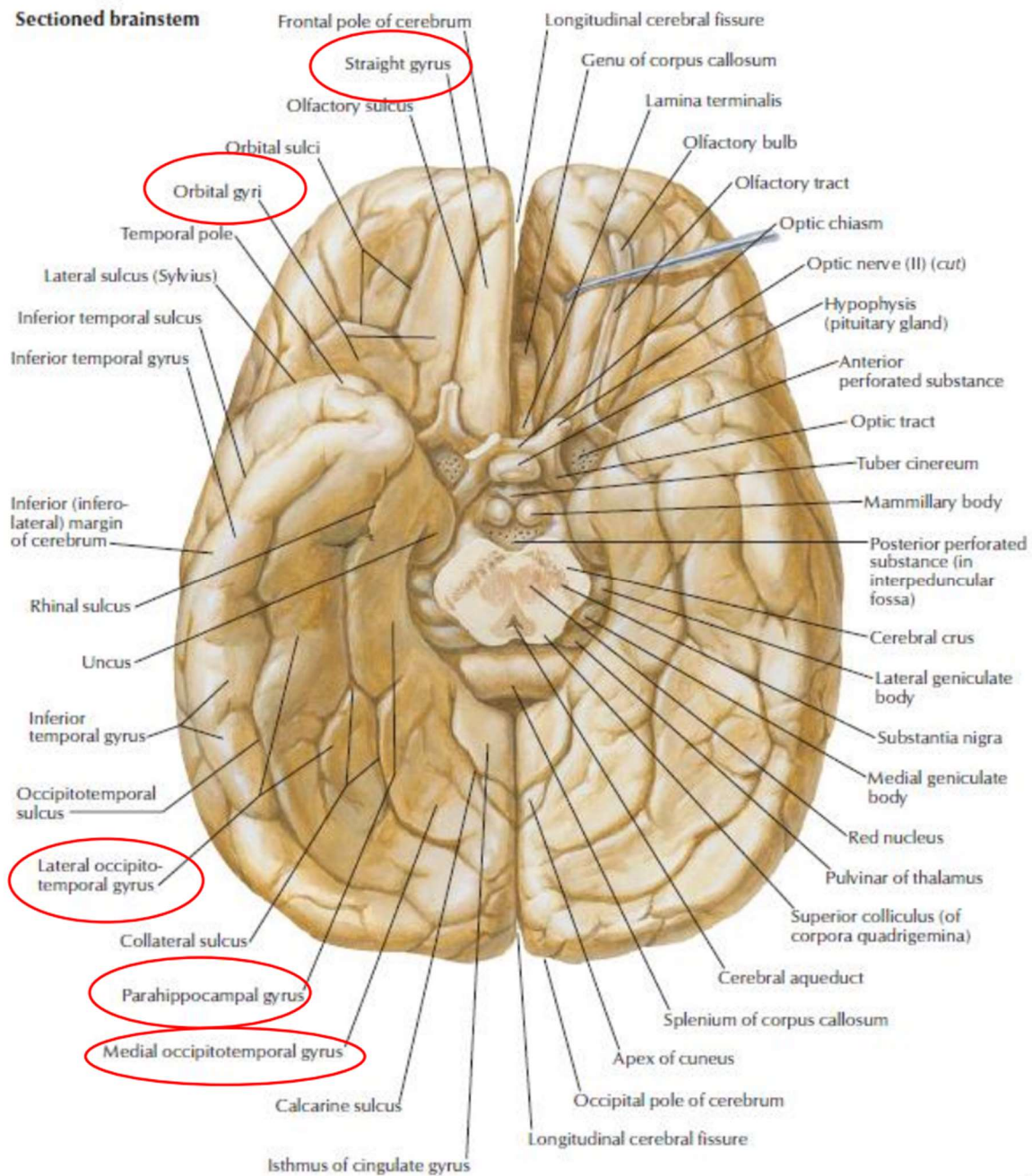
Prezentacija za vježbu VA9 prof. Bokulić, ak. god. 2022./2023. (referentne slike 1.1, 1.3 i 1.4), <https://www.simplypsychology.org/brodman-areas.html> (referentna slika 1.2), <https://www.epilepsydiagnosis.org/seizure/frontal-lobe-overview.html> (slika 1), <https://myneurosurg.com/cranial-anatomy/descending-tracts-and-weakness/> (slika 2), <https://humanphysiology.academy/Neurosciences%202015/Chapter%205/A.5p%20Cerebellar%20Pathways.html> (slika 3), https://www.neuroanatomy.ca/syllabi/Brainstem_2023.pdf (slika 4), https://en.wikipedia.org/wiki/Orbitofrontal_cortex (slika 5), <https://lifelonglearningwith.wordpress.com/2016/03/14/sensory-integration-theory/> (slika 6), <https://lifelonglearningwith.wordpress.com/2016/03/14/sensory-integration-theory/> (slika 7), <https://www.sciencedirect.com/topics/neuroscience/trigeminal-lemniscus> (slika 8), „Temelji neuroznanosti“ (Judaš, Kostović) (slike 9.1, 9.2, 11.2), https://bs.wikipedia.org/wiki/Tjemeni_mo%C5%BEdani_re%C5%BEanj (slika 10), https://www.researchgate.net/figure/The-ascending-mammalian-auditory-pathway-from-cochlea-to-cortex_fig3_259268612 (slika 11.1), <https://www.britannica.com/science/ear/The-physiology-of-hearing> (slika 11.3), <https://courses.lumenlearning.com/suny-ap1/chapter/audition-and-somatosensation/> (slika 11.4), <https://www.istockphoto.com/vector/anatomy-of-inner-ear-cross-section-of-one-spiral-of-cochlea-structure-of-the-organ-gm1358585735-432162975> (slika 11.5), <https://www.lecturio.com/concepts/the-visual-pathway-and-related-disorders/> (slika 12), **TNZ-skripta.docx** (slika 13.1), <https://neuroscientificallychallenged.com/posts/2-minute-neuroscience-phototransduction> (slika 13.2), <https://quizlet.com/781461943/chp-10-the-central-visual-system-flash-cards/> (slika 14.1), <https://www.jneurosci.org/content/29/49/15455> (slika 14.2), autor (slika 15), Prezentacija za vježbu VA9 prof. Smilović, ak. god. 2022./2023. (slike 16.1 i 16.2), <https://biologydictionary.net/limbic-system/> (slika 17.1), https://neuron.mefst.hr/docs/katedre/neuroznanost/katedra_neuroznanost/medicina/nastavni_materijali_maja/S17%20Ustrojstvo%20i%20funkcije%20limbi%C4%8Dkog%20sustava.pdf (slika 17.2), <https://www.youtube.com/watch?v=AEchxzygweOg> (slika 18), <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fnana.2019.00014/full> (slika 19), <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780444635211000340> (slika 20)

Slike spomenute u poglavlju 4/VA9
(*Morfologija moždanih hemisfera i limbičkog režnja, lateralne komore*)



(referentne slike 1.1 i 1.2) – pri opisivanju pojedinačnog anatomski definiranog režnja po topografskim znamenitostima prati sliku iznad, dok pri opisivanju smještaja Broadmannovih kortikalnih područja po režnjevima prati sliku ispod.





(referentna slika 1.3) – pogled na bazu mozga, inferiorne plohe frontalnog i temporalnog režnja, mediobazalni telencefalon i diencefalon. Pri opisivanju inferiornih ploha navedenih režnjeva i struktura, prati ovu sliku. Važno je istaknuti posebnu nomenklaturu dijelova gyrusa occipitotemporalisa. Gyrus occipitotemporalis sastoji se od medijalnog i lateralnog dijela. Medijalni dio počinje od medijane crte i okcipitalnog režnja, te se kontinuitetu pruža u gyrus parahippocampalis. Gyrus parahippocampalis sprijeda i medijalni dio gyrusa occipitotemporalisa čine najmedijalnije strukture temporalnog režnja. Lateralni dio gyrusa parahippocampalis jasno se prepoznaje na inferiornom pogledu na temporalni režanj i naslanja se na medijalno smješteni gyrus parahippocampalis i medijalni dio gyrusa occipitotemporalisa. Lateralni dio gyrusa occipitotemporalisa naziva se gyrus fusiformis, dok se medijalni dio gyrusa occipitotemporalisa naziva gyrus lingualis.

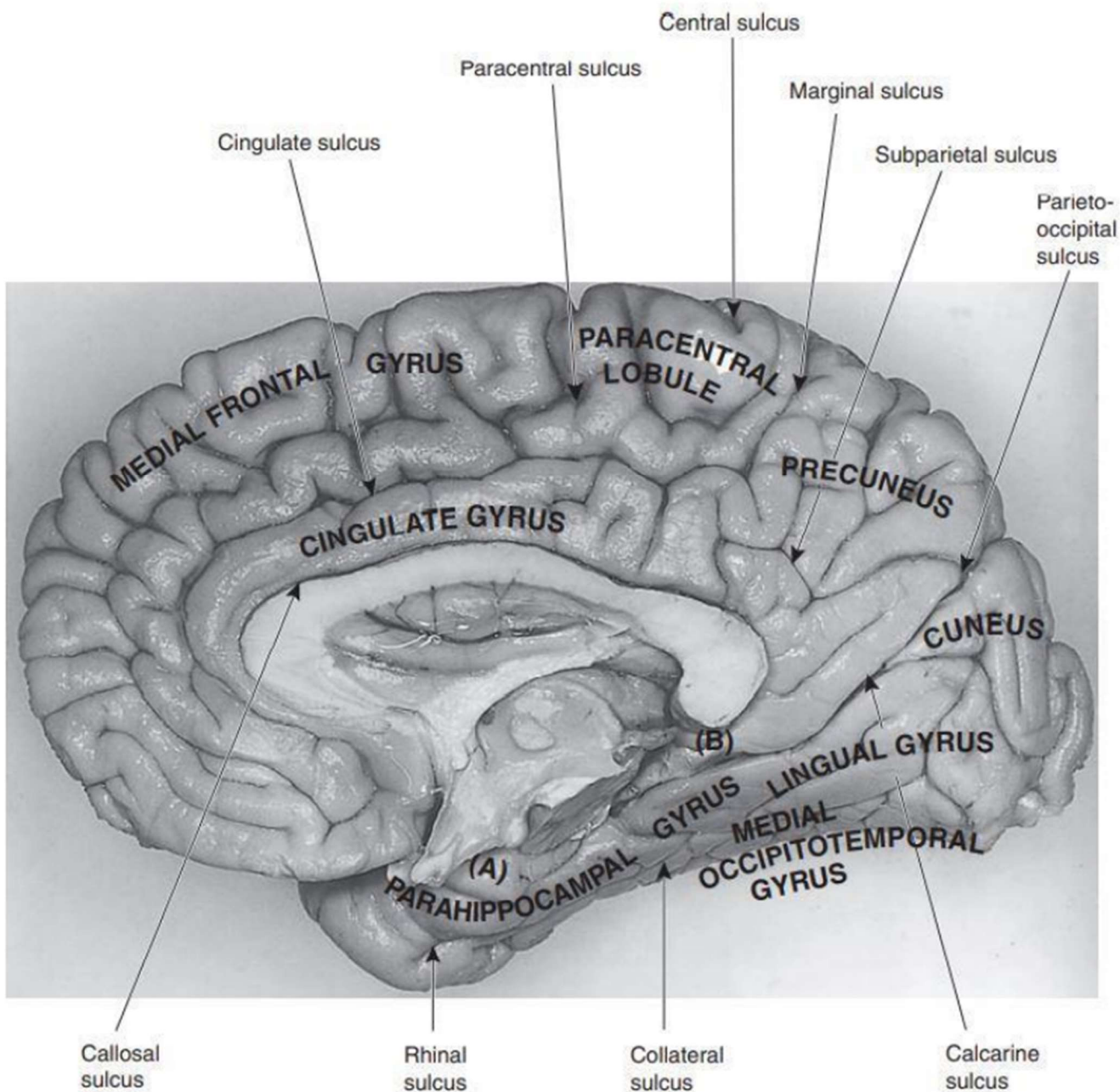
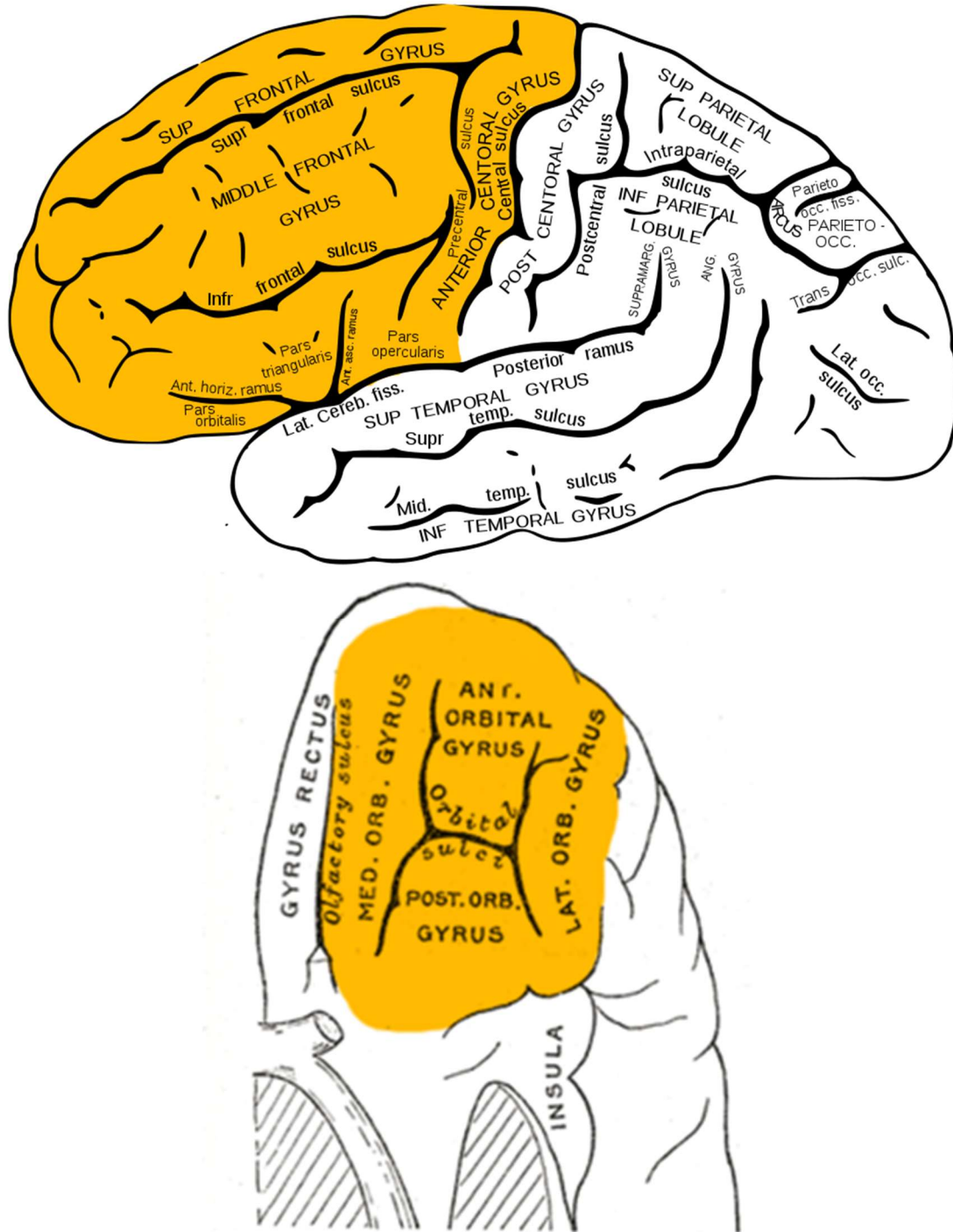
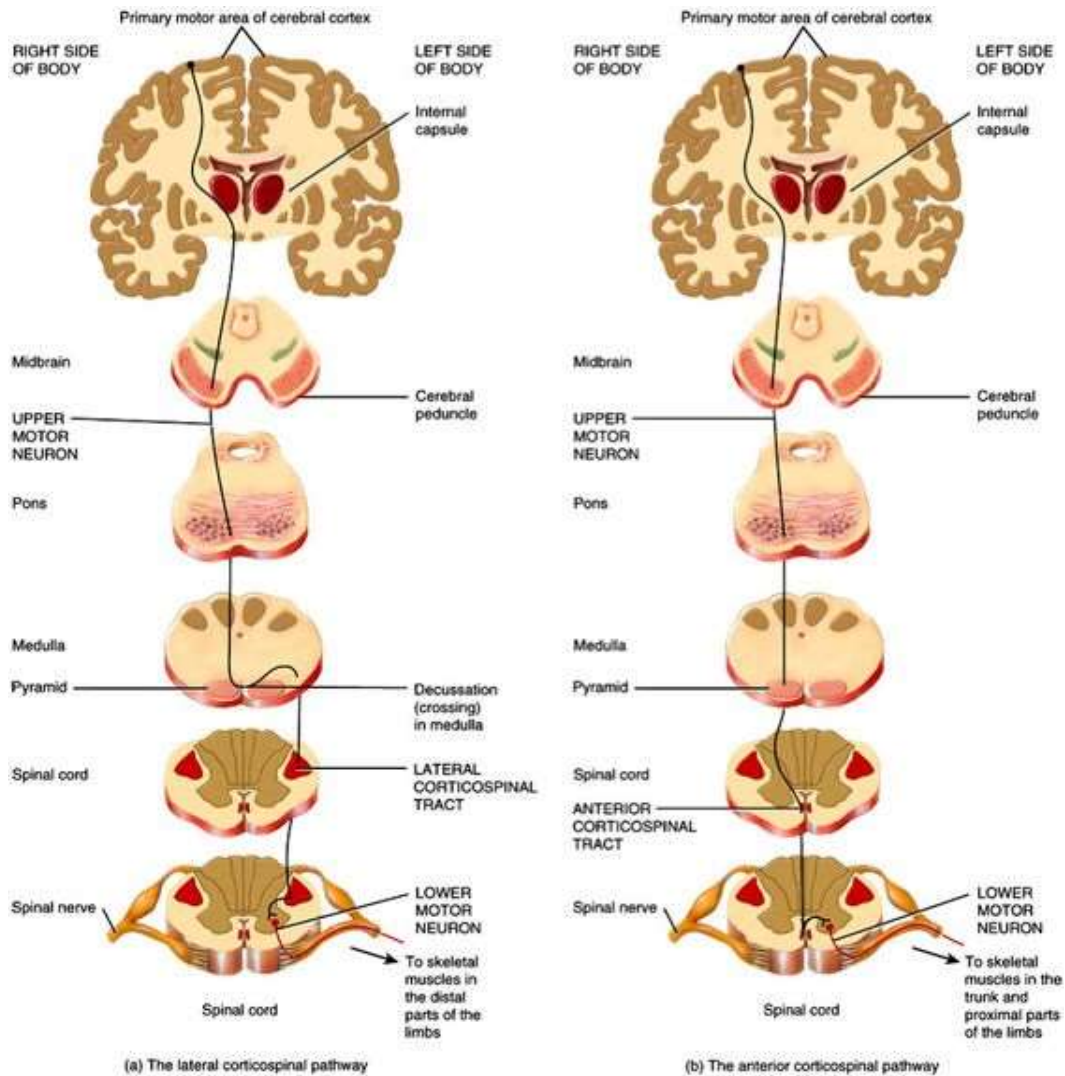


FIGURE 13-5 Gyri and sulci on the medial and inferior surfaces of the right cerebral hemisphere. **(A)** Uncus. **(B)** Isthmus (retrosplenial cortex) connecting the cingulate and parahippocampal gyri.

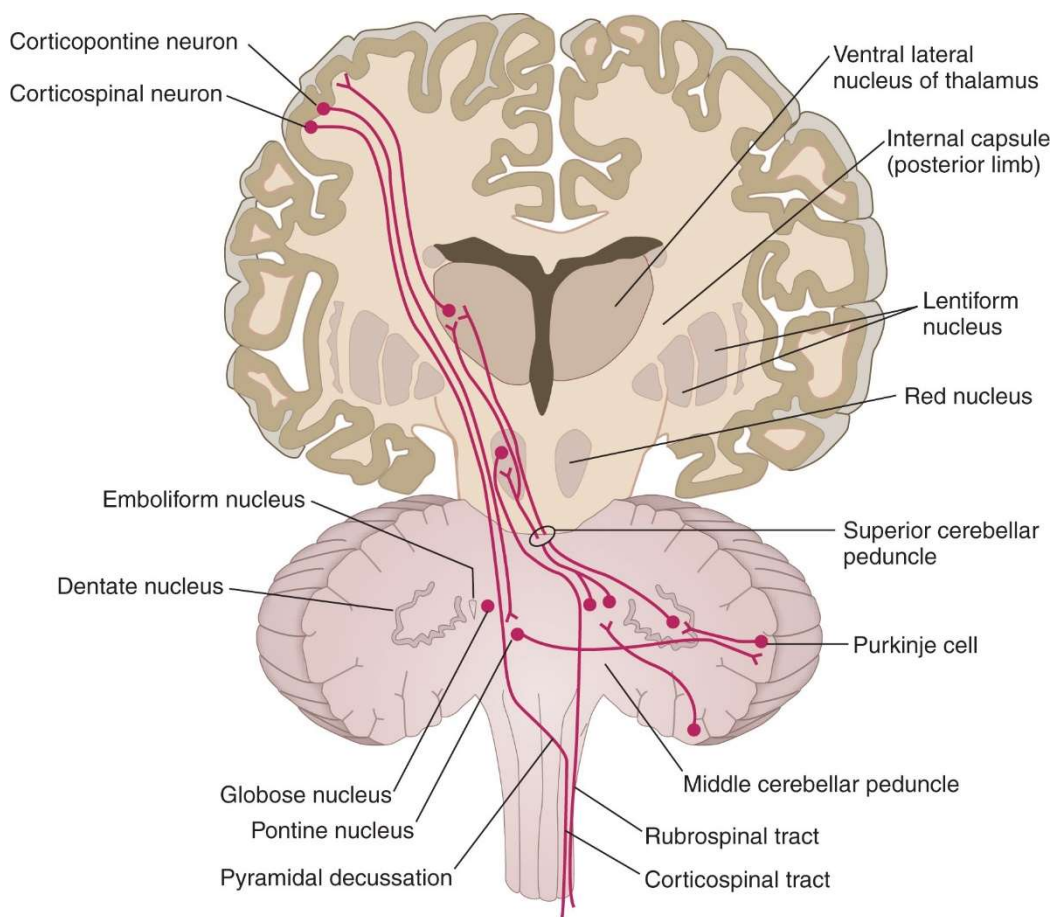
(referentna slika 1.4) – pogled na medijalnu plohu jedne hemisfere mozga, prikazane su telencefaličke strukture i diencefaličke strukture, zajedno s pripadajućim komornim prostorima (lateralna komora iza septuma pelluciduma, foramen interventriculare Monroi ispod fornixa i pogled u šupljinu III. komore prema lateralnom zidu – thalamus i hypothalamus). Ovaj pogled je imperativ kod proučavanja struktura okcipitalnog režnja i limbičkog režnja (vanjski prsten limbičkog sustava), jer se iste tek naziru u dubini samog pripadnog režnja. Također, u ovom pogledu se jako kvalitetno mogu uočiti strukture koje oblikuju treću komoru i dijelovi diencephalona vidljivi s baze mozga (chiasma opticum, aproksimacija infundubuluma i corpora mammilaria).



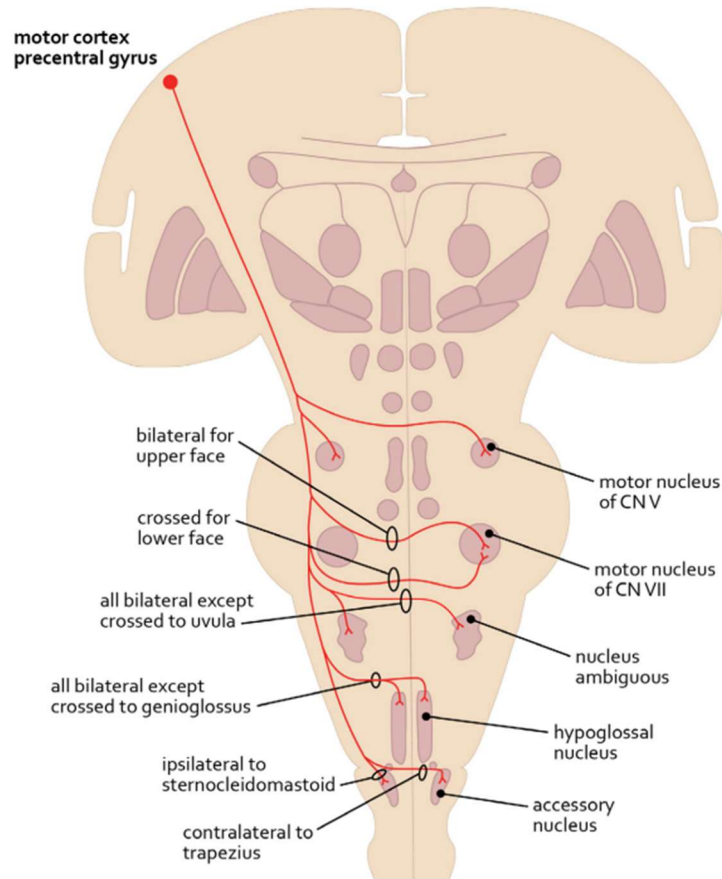
(slike 1 i 5) Slike prikazuju dva različita pogleda na frontalni reznaj (gornja slika je lateralni pogled, donja slika je pogled na orbitalnu plohu frontalnog režnja). U lateralnom pogledu strukture su vjerodostojno predočene i lako se razlikuju na preparatima u prosekturi, dok se u orbitalnom pogledu jasno uočavaju jedino gyrus rectus i sulcus rectus seu olfactorius. Ostali orbitalni gyrusi skupno se nazivaju gyri orbitales na neuroanatomskim vježbama. Broadmannova area 11, ključno kortikalno polje za modulaciju funkcije amigdale (vidi slikama pridruženo poglavlje), nalazi se u gyrusu rectusu orbitofrontalnog korteksa. Kortikalni motorički silazni putevi (tractus corticospinalis, corticobulbaris i corticopontinus) polaze iz gyrusa precentralisa.



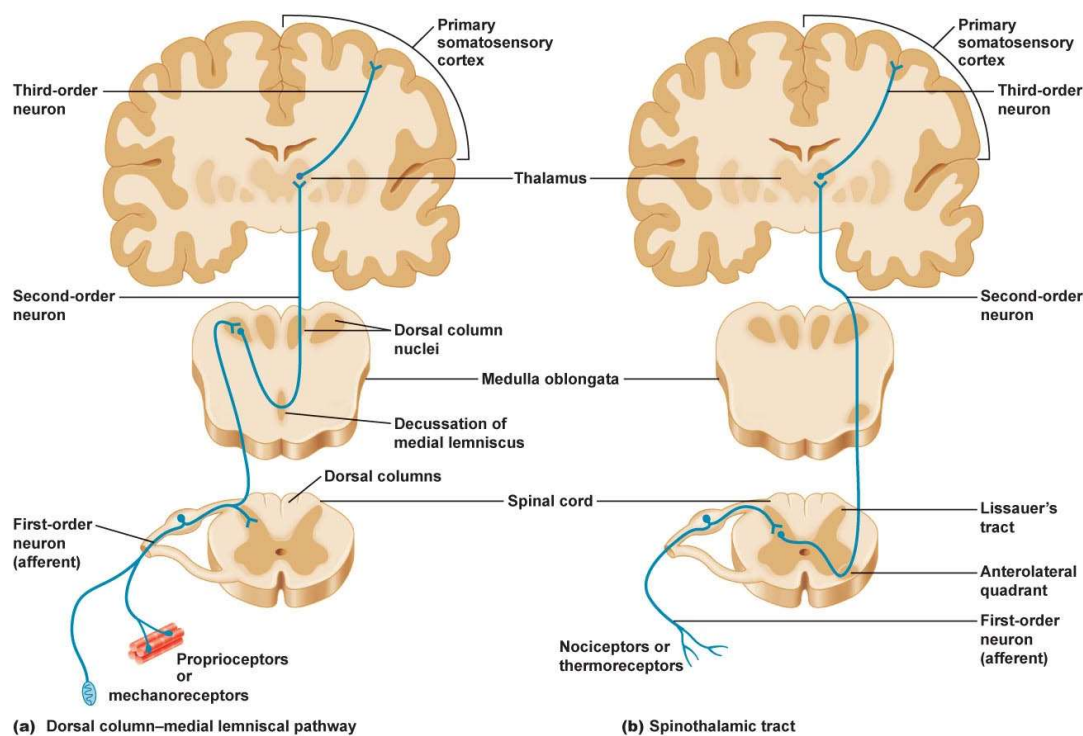
(slika 2) Prikazana su dva puta s jedinstvenim ulogama koji tvore sustav kortikospinalnoga trakta. Kortikospinalni trakt tvore vlakna *tractus corticospinalis anterior* i *tractus corticospinalis lateralis*. Sva vlakna koja počnu iz primarne motoričke kore jedne hemisfere završe na kontralateralnoj strani tijela, no ovisno o tome jesu li u anteriornom ili u lateralnom traktu prijeđu na kontralateralnu stranu u različitoj točki. *Tractus corticospinalis lateralis* posreduje prijenos silaznih podataka za pokret udova, dok *tractus corticospinalis anterior* posreduje prijenos silaznih podataka za pokret aksijalnih mišića (mišići trupa, održavaju stav i ravnotežu). Navedena funkcionalna podjela manifestira se tako što aksoni koji tvore prednji kortikospinalni trakt polaze iz neurona somatotopnog područja primarne motoričke kore koje je zaduženo za aksijalne mišiće (medijalni dio primarne motoričke kore), dok aksoni koji tvore lateralni kortikospinalni trakt polaze iz neurona somatotopnog područja primarne motoričke kore koje je zaduženo za mišiće udova (medijalni dio primarne motoričke kore za stopalo/noge i lateralni dio primarne motoričke kore za ruke/šake). I lateralni i anteriorni kortikospinalni trakt putuju istim putem do *decussatio pyramidum medullae oblongatae*, gdje privremeno divergiraju. Put kortikospinalnih traktova do dekusacije piramida teče od primarne motoričke kore preko *corone radiatae* (zrakaste krune) *capsule interne* kroz stražnji krak do *crura cerebri mesencephalona*. Kortikospinalni traktovi smješteni su najmedijalnije u *crura cerebri* i prolaskom kroz njih dolaze do *basisa moždanog debla*, kroz koji putuju zajednički do piramida produljene moždine. U piramidama se javlja križanje vlakana lateralnog trakta, što se makroskopski vidi kao piramidalna dekusacija. Lateralni trakt okupira 80% svog volumena kortikospinalnog sustava i stoga 80% vlakana sustava križa stranu već u piramidalnoj dekusaciji, dok 20% vlakna koja predstavljaju anteriorni trakt putuju ipsilateralno do spinalnog segmenta u kojem se nalaze njihovi pripadni spinalni alfa-motoneuroni. Lateralni trakt putuje u lateralnom funikulu bijele tvari kralježnične moždine i terminira na donjem motoneuronu u 8./9. Rexedovom sloju sive tvari, dok anteriorni trakt putuje paramedijano u anteriornom funikulu bijele tvari i po dolasku u pripadni spinalni segment križa stranu u *commissuri albi medullae spinalis* te završava u 8./9. Rexedovom sloju sive tvari u kojem se nalaze odgovarajući donji motoneuroni.



(slika 3) Prikazan je funkcionalni značaj kortikopontinog puta u oblikovanju povratne petlje kojom cerebellum optimizira pokret usklađivanjem pokreta zamišljenog u primarnoj motoričkoj kori s pokretom koji se izvodi u stvarnosti. Na gornjem lijevom dijelu slike naziru se izvorišta lateralnog kortikospinalnog trakta i kortikopontinog trakta u primarnoj motoričkoj kori. Oni zajedno putuju niz telencefalon kroz stražnji krak unutarnje kapsule do ponsa, u kojem kortikopontini trakt terminira na pontinim jezgrama, a lateralni kortikospinalni trakt silazi do piramida produljene moždine, u kojima križa stranu i putuje niz bijelu tvar kralježnične moždine. Ista naredba za pokret putuje kroz oba trakta, no naredba koja putuje kroz lateralni kortikospinalni trakt ima izvršnu ulogu i zadužena je za samo izvođenje pokreta, dok naredba koja putuje kortikopontinim traktom obznanjuje malom mozgu prirodu pokreta naređenog kroz kortikospinalni trakt. Iz pontinim jezgara kreću aksoni koji križaju stranu i tvore tractus pontocerebellaris koji prolazi kroz srednje cerebellarne pedunkule i terminira na zrnatim neuronima lateralne i intermedijarne zone kore malog mozga. Nakon obrade podataka i usklađivanja dobivene slike pokreta s ulaznim podacima spinocerebellarnih puteva, iz lateralne i intermedijarne zone kore malog mozga kreću projekcije Purkinjeovih stanica u nucleus dentatus i nucleus interpositus. Iz navedenih dubokih jezgara cerebelluma kreću povratne projekcije koje služe primarnoj motoričkoj kori kao uputa za prilagodbu pokreta kako bi se uskladilo zamišljeno s izvedenim. Iz cerebrocerebelluma (lateralne zone) i spinocerebelluma (intermedijarne zone) projekcije dubokih jezgara tvore dentatorubrotalamički put, koji je kao eferentna veza prema kori zadužen za povratnu informaciju o kvaliteti izvođenja pokreta. Iz lateralne zone projekcije izravno iz ncl. dentatusa prolaze kroz ncl. ruber bez prekapčanja do VLP jezgre talamusa u kojoj terminiraju. Iz intermedijarne zone projekcije iz ncl. interpositusa putuju do ncl. rubera u kojem terminiraju. Ncl. ruber ima magnocelularni i parvocelularni dio i oba dijela primaju projekcije iz ncl. interpositusa. Parvocelularni dio šalje projekcije prema dentatorubrotalamičkom putu, dok magnocelularni dio oblikuje rubrospinalni trakt. Rubrospinalni trakt ključna je struktura u manifestaciji dekortikacijske rigidnosti (vidi dijagram 19, slike VA7) i križa stranu u mezencefalonu u ventralnoj tegmentalnoj dekusaciji. Projekcije iz VLP jezgre putuju prema suplementarnoj motoričkoj arei i premotoričkom području u kojem slijedi integracija korekcije prvog izvedenog pokreta s novoizdanim naredbom pokreta. Ova petlja će se odvijati sve dok dobiveni ulazni podaci spinocerebellarnih puteva nisu savršeno usklađeni s ulaznim podacima kortikopontocerebellarnog puta. U crura cerebri kortikopontini trakt nalazi se lateralnije od kortikospinalnog trakta.

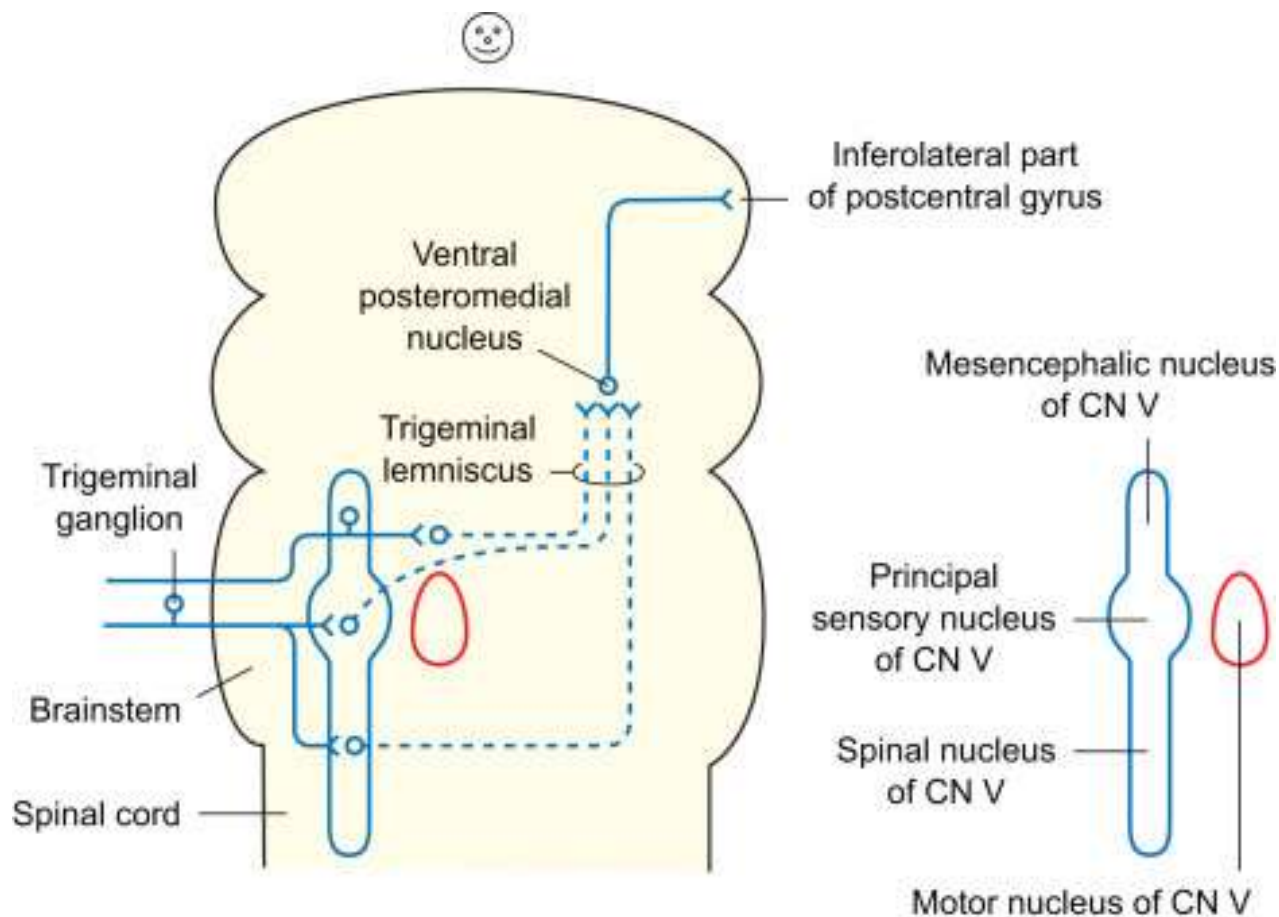


(slika 4) Prikazan je tok kortikobulbarnog trakta. Kortikobulbarni trakt analog je kortikospinalnom traktu za motoričke jezgre kranijalnih živaca. Izvire iz najlateralnijeg dijela primarne motoričke kore i putuje stražnjim krakom unutarnje kapsule prema moždanom deblu, odnosno prema motoričkim jezgrama kranijalnih živaca smještenih u ponsu (ncl. motorius n. trigemini, ncl. n. facialis) i produljenoj moždini (ncl. ambiguus, ncl. n. hypoglossi i ncl. n. accessorii). Kortikobulbarni trakt jedne strane odašilje bilateralne projekcije u sve jezgre osim tri: ncl. n. facialis, ncl. n. hypoglossi i ncl. ambiguus. Posebnost u projekcijama u ove jezgre je što kortikobulbarna vlakna za motoriku određenih mišića prolaze samo kontralateralno, ipsilateralna projekcija izostane. Ncl. n. facialis ima gornji i donji pol. Gornji pol prima bilateralne projekcije oba kortikobulbarna puta, dok donji pol prima projekcije samo kontralateralnog kortikobulbarnog puta. Kod ncl. n. hypoglossi, neuroni koji odašilju vlakna za sve mišiće dna usne šupljine i jezika dobivaju projekcije od oba kortikobulbarna puta, osim vlakana za m. genioglossus koji dobiva samo kontralateralne kortikobulbarne projekcije. Važnost ovih dvaju jedinstvenih projekcija je u kliničkoj dijagnozi poremećaja funkcije navedenih jezgara (jezgra facialis i jezgra hypoglossusa). Ovisno o tome je li zahvaćen motoneuron motoričkog kortikalnog područja (naziva se gornjim motoneuronom) ili motoneuron smješten u moždanom deblu (naziva se donjim motoneuronom), ispadi funkcije bit će različiti. Kod ispada funkcije facialis, gledajući jednu polovicu lica, može se dogoditi ispad funkcije mišića donjeg kvadranta lica (uzrokovan moždanim udarom) ili ispad funkcije mišića cijele polovice lica (naziva se Bellovim znakom). Zakazivanje funkcije mišića donjeg kvadranta lica pri moždanom udaru znak je zakazivanja isključivo jednog kortikobulbarnog trakta. Razlog tome je taj što ipsilateralni kortikobulbarni trakt odašilje projekcije u gornji pol motoričke jezgre facialis, time pokrivajući izostalu funkciju kontralateralnog kortikobulbarnog trakta. U ovom slučaju gdje je ispad samo u donjoj polovici lica, izostanak funkcije uzrokovan je moždanim udarom u kontralateralnoj primarnoj motoričkoj kori. Funkcija gornje polovice lica kompenzirana je bilateralnom projekcijom ipsilateralnog kortikobulbarnog trakta u gornji pol jezgre facialis, dok se isto ne može odviti u donjem polu jezgre facialis upravo zato što ona prima isključivo kontralateralne kortikobulbarne projekcije koje su upravo zbog moždanog udara i zakazale. Ako izostane funkcija cijele polovice lica, to se naziva Bellovim znakom i uzrok je najčešće blokada n. facialis u njegovom toku kroz canalis facialis temporalne kosti. Nekad uzrok Bellovog znaka može biti i kompletan izostanak funkcije motoričke jezgre facialis. Kod izostanka funkcije n. hypoglossusa javlja se analogan fenomen i dijagnosticira se promatranjem funkcije m. genioglossusa. Genioglossus je parni mišić koji u normalnim uvjetima uzrokuje gibanje jezika prema naprijed. Ako jedan genioglossus zakaže, opazljiv učinak je otklon jezika prema strani zahvaćene hypoglossalne jezgre, zato što nezahvaćeni genioglossus gura jezik prema naprijed i kontralateralno zbog izostanka odupiranja od strane zahvaćenog genioglossalnog mišića. Ovim znakom dijagnosticira se poremećaj u kontralateralnom kortikobulbarnom traktu, odnosno kortikalnom izostanku funkcije.

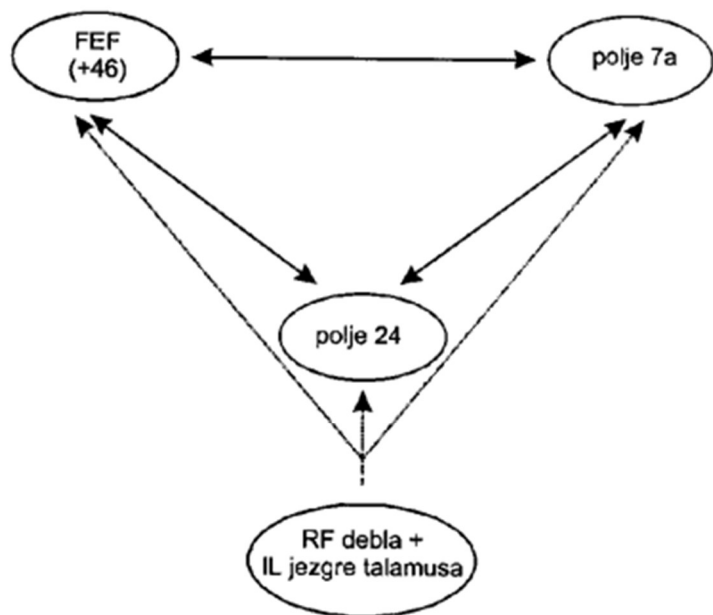


© 2011 Pearson Education, Inc.

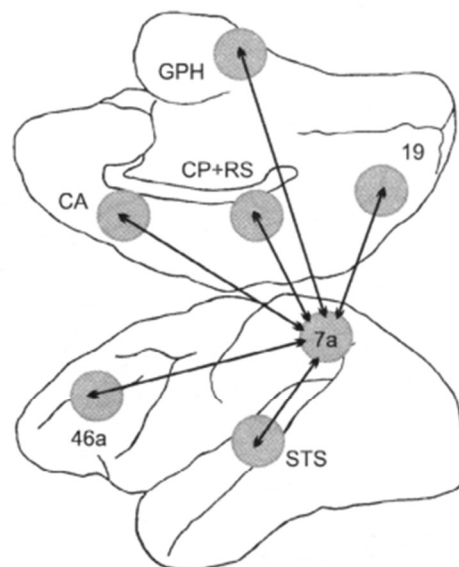
(slike 6 i 7) Prikazani su uzlazni sustavi za somatosenzoriku iz područja tijela. Na lijevoj slici prikazan je uzlazni sustav dorzalnih kolumni i medijalnog leminiskusa zadužen za prijenos podataka iz mehanoreceptora (fina diskriminativni dodir) i proprioreceptora (podatci iz tetivnih i mišićnih vretena koji predočavaju trenutnu napetost tetiva/mišića te mišićnu aktivnost), dok je na desnoj slici prikazan anterolateralni uzlazni sustav zadužen za prijenos podataka iz nociceptora (kodirani ulazni podatci reprezentativni za bol) i termoreceptora. Dakle, dorzalne kolumne i medijalni leminiskusi prenose informacije o finom dodiru i proprioreceptivnoj/kinesteziji iz područja tijela, dok anterolateralni uzlazni sustav prenosi informacije o boli, temperaturi i takozvanom grubom dodiru iz područja tijela. Za prirodu receptora od interesa koji doprinose odašiljanjem ulaznih podataka kroz navedene puteve, vidi poglavlja 23 i 24 službene literature. Ovdje će se samo opisati razlike u tokovima ovih puteva i klinički značaj istih koji su od interesa na nekom od oblika ispita. Važno je naglasiti da se prvi i treći neuron oba puta nalaze u istim mjestima: prvi neuron je pseudounipolarni neuron smješten u spinalnom gangliju, dok je treći neuron smješten unutar VPL jezgre thalamusa. Ključna razlika između ovih puteva, a time i klinički značaj ispada njihovih funkcija kod hemisekcije kralježnične moždine, je u smještaju njihovog drugog neurona i mjestu prelaska vlakana na kontralateralnu stranu. Put dorzalnih kolumni kreće iz mehanoreceptora/proprioreceptora i putuje kroz periferni krak pseudounipolarnog neurona spinalnog ganglija. Prolazi kroz tijelo pseudounipolarnog neurona (prvi neuron) i zatim centralni krak putuje stražnjim korijenom spinalnog živca do ipsilateralnog dorzalnog funikula bijele tvari kralježnične moždine. Centralni krak prije ulaska u dorzalni funikul odašilje kolaterale za posebne opioidne interneurone smještene u 2. Rexedovom sloju sive tvari kralježnične moždine, time vršeći ključnu ulogu kod teorije nadziranog ulaza opioidnog sustava (vidi dijagram 18, slike VA7). Centralni krakovi putuju ipsilateralnom dorzalnom kolumnom dorzalnog funikula bijele tvari kralježnične moždine tvoreći dva jedinstvena snopa – fasciculus gracilis smješten medijalnije i zadužen za prijenos proprioreceptivnih/mehanoreceptivnih podataka iz područja donje polovice tijela te fasciculus cuneatus koji istovrsne podatke prenosi iz područja gornje polovice tijela. Važno je napomenuti da ovaj put ne križaju stranu i putuje istom polovicom kralježnične moždine koja se nalazi na strani tijela iz koje se prikupljaju podatci ovog modaliteta. Fasciculus gracilis i cuneatus dolaze do kaudalne produljene moždine u kojoj terminiraju u pripadnim jezgrama koje sadrže drugi neuron ovog puta – nucleusu gracilis i nucleusu cuneatusu. Iz tih jezgara izlaze aksoni koji oblikuju fibrae arcuatae internae koje putuju anteromedijano i križaju stranu. Fibrae arcuatae internae na suprotnoj strani kreću uzlazno kao medijalni leminiskus i putuju do VPL jezgre thalamusa u kojem se nalazi treći neuron puta medijalnog leminiskusa. Aksoni iz VPL jezgre putuju prema primarnoj somatosenzoričkoj kori. Anterolateralni put također ide svojim pseudounipolarnim neuronom (prvi neuron) do 3. Rexed sloja sive tvari kralježnične moždine u kojem se nalazi drugi neuron ovog puta. Njegovi aksoni križaju stranu u razini ulaznog segmenta kralježnične moždine i putuju u anterolateralnom funikulu do VPL jezgre thalamusa (trećeg neurona puta). Gledajući kralježničnu moždinu, za isto područje tijela put dorzalnih kolumni putuje ipsilateralno u moždini, dok anterolateralni put putuje kontralateralno u moždini. Ova pojava dovodi do različitih manifestacija simptoma kod hemisekcije kralježnične moždine, opisanih pod pojmom Brown-Sequardovog sindroma. Za sve o navedenim manifestacijama ispada osjeta kod hemisekcije kralježnične moždine, vidi tablicu 14-1 na stranici 29 „stare skripte“.



(slika 8) Nastavljajući se na somatosenzoričke ulazne podatke iz tijela, valja naglasiti da anterolateralni put i put dorzalnih kolumni i medijalnog leminiskusa posreduju prijenos somatosenzoričkih podataka iz područja povezanih s opskrbom posredovanom spinalnim živcima, odnosno područja tijela ispod razine vrata. Somatosenzorički podatci također se moraju prenijeti iz područja lica, glave i vrata, no njihov prijenos posreduje treći put za somatosenzoriku. Važno je naglasiti da se kroz ovaj treći put prenose svi oblici somatosenzoričkih ulaznih podataka i da ne postoji podjela na put za temperaturu/bol i put za fini dodir/propriocepciju. Svi opisani ulazni podatci dolaze u moždano deblo putem raznih kranijalnih živaca, čiji opći somatoferentni aksoni iz trigeminalnog ganglija terminiraju većinom u nucleusu spinalisu trigeminalnog živca. Uz ovu jezgru, opći somatoferentni podatci primarno iz trigeminusa pristižu u pontinu, odnosno principalnu jezgru trigeminusa. Podatci u pontinoj i spinalnoj jezgri trigeminusa oni su koji odgovaraju anterolateralnom putu, dok podatci o finom dodiru i propriocepciji pristižu u mezencefaličku jezgru trigeminalnog živca. Važno je naglasiti da je trigeminalna jezgra u mezencefalonu jedina pseudounipolarna jezgra prvog reda (prvi neuron) smještena unutar CNS-a, i ona je ključni posrednik refleksa massetera (vidi tekstualni dio poglavlja). Centralni krak neurona mezencefaličke jezgre (vlakna prvog neurona) zajedno s vlaknima pontine i spinalne jezgre (vlakna drugih neurona) ujediniju se u uniformni put nazvan tractus trigeminothalamicus seu lemniscus trigeminalis koji putuje prema thalamusu. Tractus trigeminothalamicus terminira u VPM jezgri thalamusa u kojoj se nalazi drugi, odnosno treći neuron trigeminotalamičkog puta, ovisno o tome promatraju li se projekcije mezencefaličke jezgre ili pontine/spinalne trigeminalne jezgre. Vlakna iz VPM jezgre thalamusa zatim putuju u primarnu somatosenzoričku koru, u somatotopni dio zadužen za percepciju podataka iz glave, vrata i lica (inferolateralni dio postcentralnog gyrusa). Važno je naglasiti da trigeminotalamički trakt oblikuju i projekcije drugih osjetnih jezgara kranijalnih živaca koje nisu opće somatoferentne prirode. Ova napomena primarno se odnosi na okusni put, gdje vlakna iz gustatornog pola solitarne jezgre također putuju trigeminotalamičkim traktom do svojih ciljnih odredišta (vidi dalje u slikovnom dijelu poglavlja).

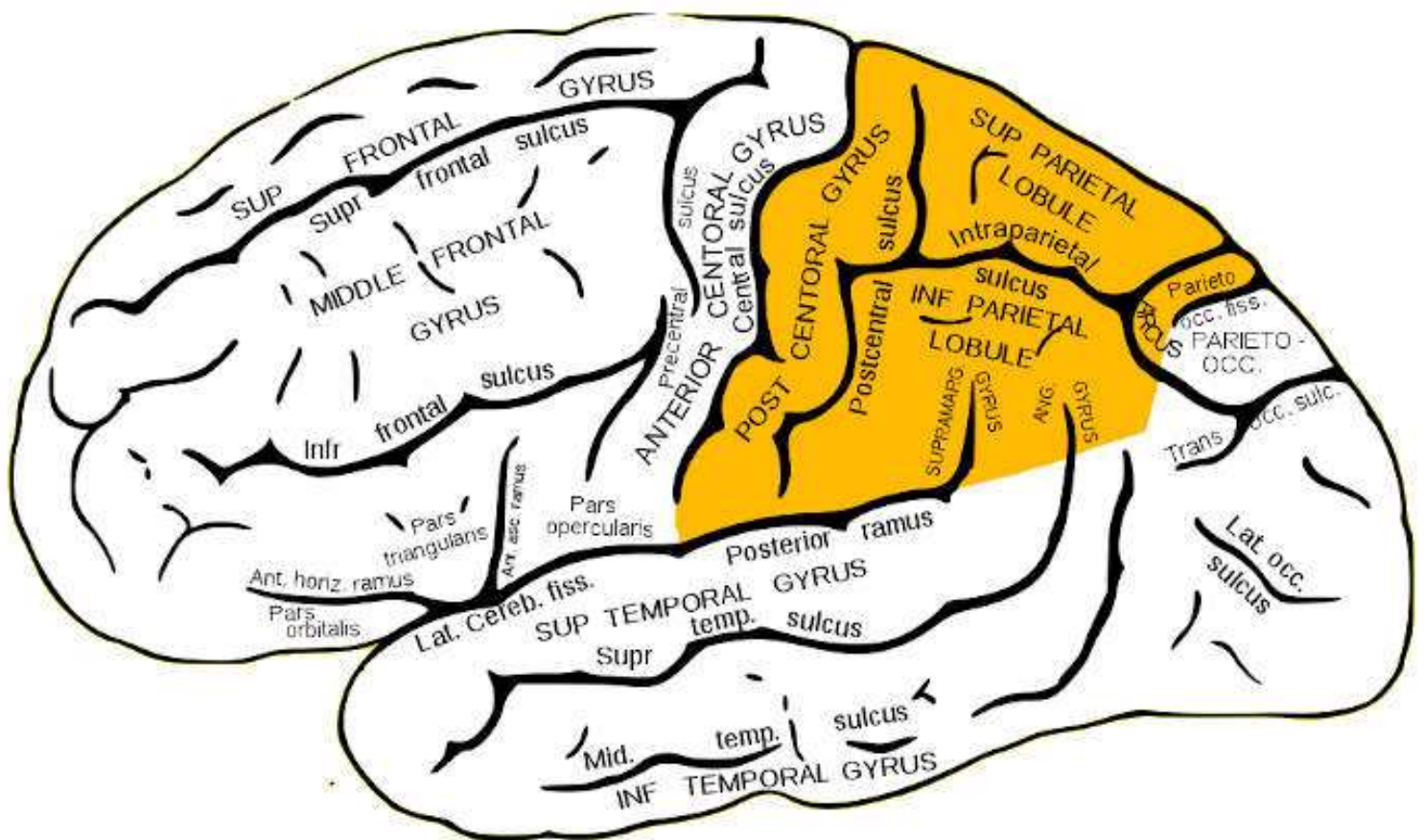


Slika 42-1. Neuralna mreža što čini sustav pozornosti ima četiri ključne komponente: 1) retikularno-aktivacijsku (što omogućuje dovoljan stupanj povišene budnosti), 2) osjetno-spoznajnu (polje 7 s mapom ekstrapersonalnog prostora), 3) limbičko-motivacijsku (polje 24) te 4) izvršno-motoričku (polje FEF i okolina). Za pojedinosti vidi tekst.

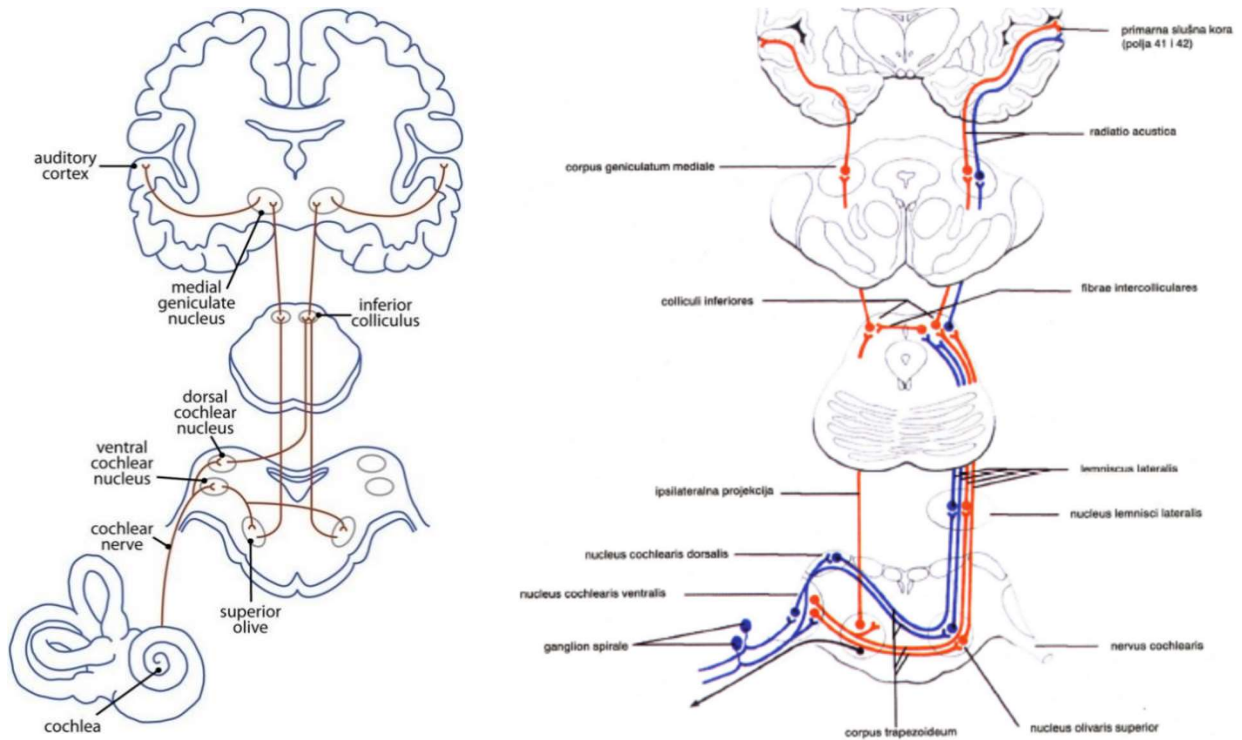


Slika 42-3. Pojednostavljeni dijagram osjetnih (vidnih – polje 19, te slušnih – sulcus temporalis superior, STS), paralimbičkih (cingulum anterior, CA, tj. polje 24; cingulum posterior, CP + cortex retrosplenialis, CR i gyrus parahippocampalis, GPh) i prefrontalnih (polje 46) projekcija u polje 7a (zbog jednostavnosti su izostavljena brojna kortikalna polja – npr. orbitalna, dorzomedijalna, premotorička). Pojednostavljeno prema Goldman-Rakic 1988.

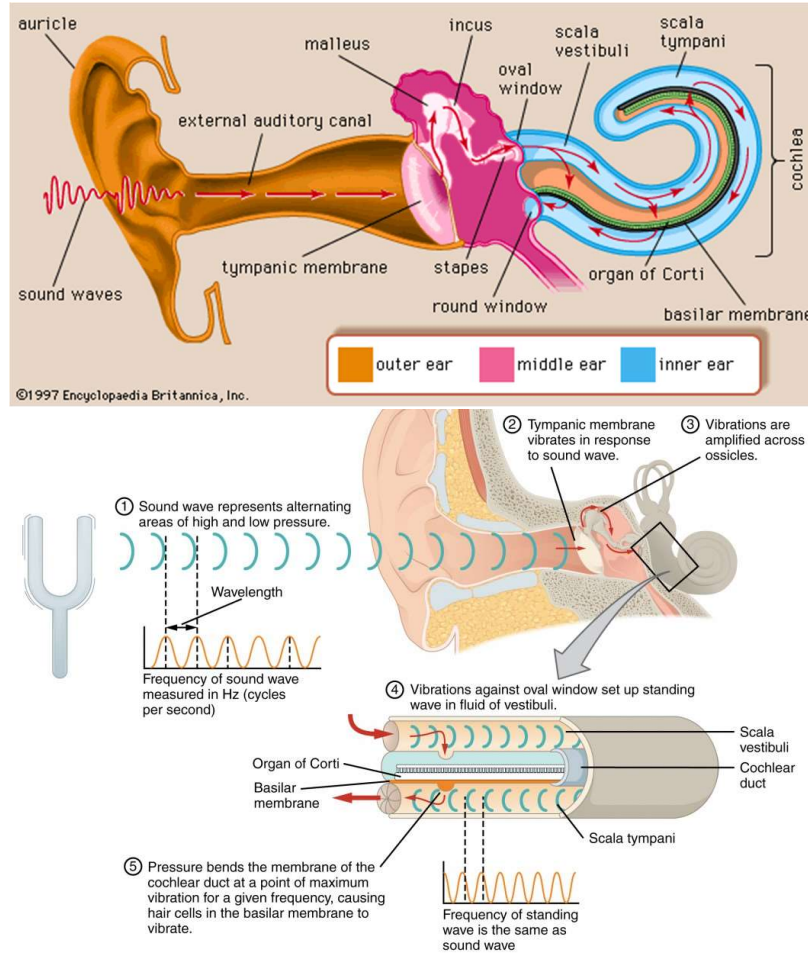
(slike 9.1 i 9.2) Slike preuzete iz službene literature služe kao reprezentacija važnosti Broadmannovog područja 7a, odnosno lobulus parietalis inferiora, u različitim kortikalnim funkcionalnim sustavima. Na lijevoj slici prikazana je shema ustroja neuralne mreže sustava pozornosti. Sustav pozornosti sastoji se od četiri funkcionalno jedinstvena dijela: retikularno-aktivacijskog, osjetno-spoznajnog, limbičko-motivacijskog i izvršno-motoričkog. Pozornost je fenomen koji se odnosi na mogućnost fokusiranja pažnje na odabrane pojave u okolišu pojedinca. Za uspješno usmjeravanje i održavanje pažnje na odabranoj pojavi, potreban je dovoljan stupanj budnosti i povoljno stanje ekscitabilnosti kortikalnih komponenti nužnih za tok podataka između funkcionalnih komponenti neuralne mreže. Tu aktivacijsku ulogu preuzimaju monoaminski neurotransmiteri retikularne formacije moždanog debla i intralaminarne nespecifične jezgre talamusa koje također imaju izraženu ulogu u regulaciji ciklusa budnosti i sna. Nabrojane strukture čine retikularno-aktivacijski dio neuralne mreže pozornosti. Osjetno-spoznajno područje neuralne mreže pozornosti predstavlja upravo Broadmannovo polje 7a koje posreduje integraciju ulaznih podataka raznih modaliteta u smislenu sliku okoliša. Polje 7a ažurira sliku okoliša na temelju kontinuiranog dotoka ulaznih podataka i ostalim kortikalnim područjima neuralne mreže pozornosti obznanjuje na koje sastavnice prisutne u okolišu pojedinac treba usmjeriti pažnju. Na temelju naredbe iz osjetno-spoznajnog područja, izvršno-motoričko područje sadržano u Broadmannovim područjima 8 (frontalno očno polje) i 46 (područje prefrontalnog korteksa koje predstavlja sponu sustava pozornosti sa sustavom rasuđivanja) usmjerava pogled i rasuđivanje prema praćenju odabranog objekta. Paralelno sa sinergističkim djelovanjem osjetno-spoznajnog i izvršno-motoričkog sustava, limbičko-motivacijski dio neuralne mreže sadržan u Broadmannovom polju 24 (prednji dio gyrusa cinguli) koordinira fiziološki izražaj i motivacijsko usmjeravanje praćenja odabranog predmeta s obzirom na njegov prioritet za pojedinca. Desna slika prikazuje kortiko-kortikalne veze područja 7a s raznim kortikalnim područjima zaduženima za asocijacijsku obradu različitih modaliteta, u kojem se jasno mogu uočiti dva fenomena. Prvi se odnosi na to da je polje 7a široko dvosmjerno povezano s mnogim kortikalnim središtima raznih funkcija kako bi se praćena slika okoliša mogla aktivno ažurirati i kako bi se ista mogla koristiti u donošenju odluka relevantnih za dobrobit pojedinca. Drugi uočljiv fenomen je pojava laterizacije kortikalne funkcije. Laterizacija je pojam koji označava dominantnost istog kortikalnog područja u određenoj funkciji u jednoj hemisferi. Laterizacija se najjasnije opaža kod Brocino (Broadmannovo polje 44), Wernickovog (Broadmannovo polje 22) i 7a kortikalnog Broadmannovog polja.



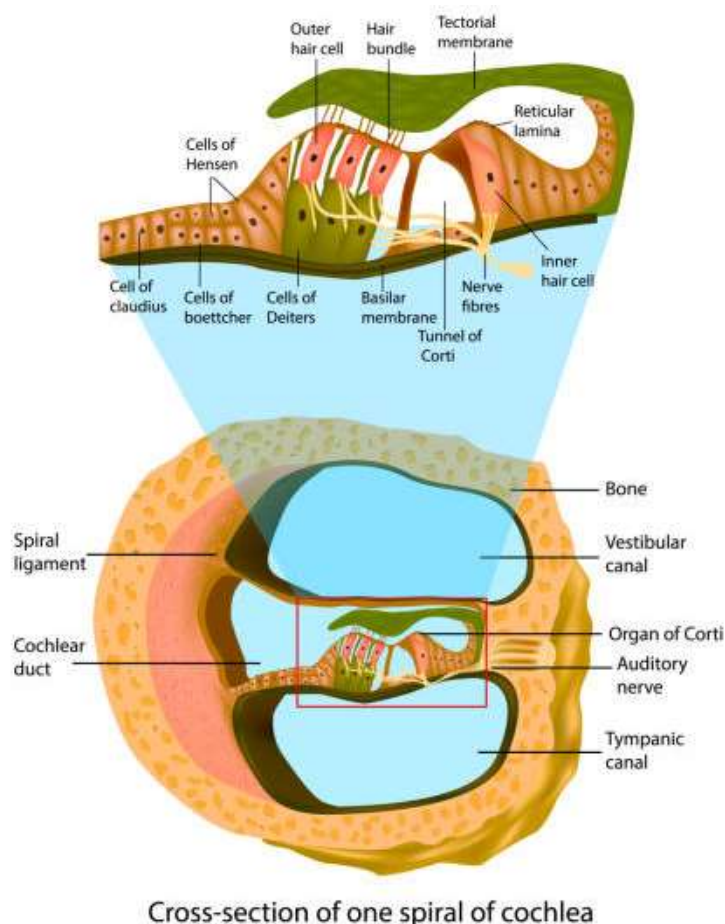
(slika 10) Prikazana je shema lateralnog pogleda na telencefalon s naglaskom na topografske znamenitosti parijetalnog režnja s ucrtanim strukturama od interesa na neuroanatomskim vježbama. Prikazane strukture unutar žutog polja koje predstavlja parijetalni režanj vjerodostojno se vide i na preparatima u prosekturi.



(slike 11.1 i 11.2) Prikazana je shema sustava za prijenos slušnih informacija od organa za sluh (Cortijev organ) do primarne slušne kore. Primarna slušna kora sadržana je u Broadmannovom polju 41/42 koje se smjestilo na stražnjem kraju gyrusa temporalisa superiora. Primarna slušna kora vidi se kao jedinstveni topografski reljef u navedenom gyrusu, koji se naziva Heschlovim vijugama i nalazi s lateralne strane Sylvijeve fissure. Cortijev organ nalazi se u pužnici uha i njegova fiziološka funkcija te kodiranje opaženih valnih frekvencija zvuka u električne impulse pokriveni su u slikama koje slijede. Prvi neuron slušnog puta je bipolarna stanica spiralnog ganglija čiji centralni aksoni završavaju u kohlearnim jezgrama u pontomedullarnom spojištu. Postoje dvije kohlearne jezgre s jedinstvenim funkcijama u slušnome putu: dorzalna kohlearna jezgra i ventralna kohlearna jezgra. Ventralna kohlearna jezgra posreduje precizno lociranje izvora zvuka, dok dorzalna kohlearna jezgra posreduje refleksni brzi odgovor na slušni podražaj. Na temelju toga, u anglosaksonskoj literaturi projekcije dorzalne jezgre nazivaju se i ne-lemniskalnim putem (non-lemniscal pathway) zbog toga što iste projekcije ne tvore izravno lateralni leminiskus, već mu se samo pridružuju u dijelu toka i posreduju refleksni odgovor na slušni podražaj. Projekcije ventralne kohlearne jezgre putuju bilateralno prema obje gornje olivarne jezgre. Aksoni koji izlaze iz gornjih olivarnih jezgara oblikuju lateralni leminiskus koji putuje uzlazno do donjih kolikula. Zbog činjenice da aksoni gornje olivarne jezgre izravno tvore lateralni leminiskus, u anglosaksonskoj se literaturi projekcije ventralne kohlearne jezgre nazivaju i primarnim (lemniskalnim) putem sluha. Dorzalna kohlearna jezgra odašilje samo kontralateralne projekcije izravno prema donjim kolikulima, bez posrednog prekapčanja preko gornje olivarne jezgre. Iz donjih kolikula putuju aksoni kroz brachium donjih kolikula prema relejnoj jezgri (meta)thalamusa zaduženoj za sluh – medijalnom koljenastom tijelu (corpus geniculatum mediale). Iz medijalnog koljenastog tijela projekcije putuju kroz radiatio acoustica prema Heschlovim vijugama, odnosno primarnoj slušnoj kori. Na temelju opisanog može se zaključiti da slušni put preko dorzalne kohlearne jezgre ima jedan neuron manje. Smještaj neurona slušnog puta dorzalne kohlearne jezgre redom je sljedeći: bipolarni neuron kohlearnog živca u ggl. spirale (prvi neuron) – dorzalna kohlearna jezgra (drugi neuron) – donji kolikuli (treći neuron) – CGM (četvrti neuron). Smještaj neurona slušnog puta ventralne kohlearne jezgre redom je sljedeći: bipolarni neuron kohlearnog živca u ggl. spirale (prvi neuron) – ventralna kohlearna jezgra (drugi neuron) – gornja olivarna jezgra (treći neuron) – donji kolikuli (četvrti neuron) – CGM (peti neuron). Aksoni ventralne kohlearne jezgre pri kontralateralnom prolasku kroz ventralni tegmentum ponsa tvore corpus trapezoideum vidljiv na Weigert preparatu razine presjeka pontomedullarnog spoja. Aksoni dorzalne kohlearne jezgre pri kontralateralnom prolasku oblikuju striae acusticae dorsales koje se pridružuju leminiscusu lateralisu. Važno je naglasiti postojanje raspršenih nakupina sive tvari u leminiscusu lateralisu koje se nazivaju ncll. leminisci lateralis. Kontralateralne ncll. leminisci lateralis povezuje Probstova komisura. Neka vlakna slušnog puta mogu se prethodno prekapčanju u donjim kolikulima prekopčati na jezgrama lateralnog leminiskusa. Stoga se treći neuron slušnog puta može nalaziti bilo u donjim kolikulima (vlakna iz dorzalne kohlearne jezgre), sklopu jezgre gornje olive (vlakna ventralne kohlearne jezgre) ili u ncll. leminisci lateralis. Sklop gornje olive ima važnu eferentnu ulogu sadržanu u eferentnom olivokohlearnom putu. Eferentni olivokohlearni put putuje prema Cortijevom organu i omogućava izoliranje specifičnog zvuka u galami kodiranjem osjetljivosti za slijed tonova.

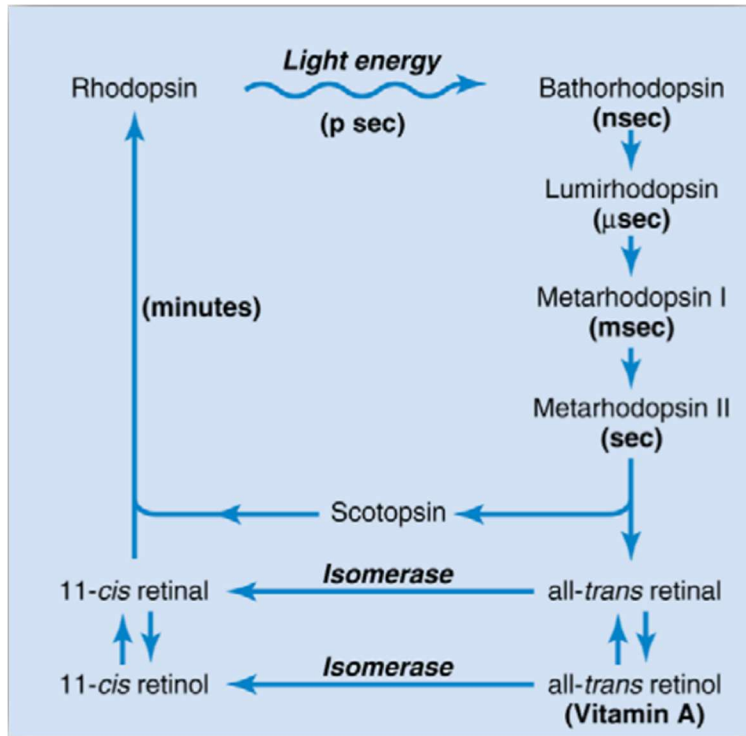


(slike 11.3 i 11.4) Priložene slike opisuju proces kodiranja zvučnih valova u ulazne podatke slušnog modaliteta koje primarna slušna kora može interpretirati. Zvučni valovi su mehanički valovi, odnosno šire se jedino kroz nekakav medij izmjeničnim zgušnjavanjem i razrjeđivanjem čestica tog medija. Zvučni valovi tako putuju zrakom dok ne dođu do bubnjića uha. Bubnjić uha po dolasku zvučnog vala na vlastitu membranu počne titrati. Za bubnjić prikvačena je slušna kost malleus koja prenosi obrazac titranja preko unčusa i stapesa na ovalni prozor srednjega uha. Titranje opne ovalnog prozora uzrokuje valne oscilacije tekućine kroz cochleu, odnosno njezine odjeljke. Cochlea se sastoji od tri međusobno odvojena tekućinom ispunjena odjeljka smještena u spiralno zavijenoj koštanoj šupljini koja se naziva modiolus. Funkcionalno se cochleu promatra kao cijev s tri odjeljka koja je odmotana iz konformacije modiolusa. Prostori ispunjeni tekućinom koji se nalaze u cochlei su scala vestibuli, scala tympani i scala media seu ductus cochlearis. Bitno je naglasiti da su scala vestibuli i scala tympani u međusobnom kontinuitetu i sadrže perilimfu koja svojim sastavom odgovara normalnoj fiziološkoj izvanstaničnoj tekućini (bogata natrijevim kationima, siromašna kalijevim kationima). U scali medii nalazi se endolimfa koja je karakteristično bogata kalijevim kationima, što je ključna funkcionalna karika za kodiranje zvuka u neuralni ulazni podatak (vidi sljedeću sliku). Ovalni prostor nastavlja se na scalu vestibuli i njegovo titranje uzrokuje oscilaciju endolimfe u scali vestibuli. Pošto su scala vestibuli i scala tympani u kontinuitetu, titranje endolimfe scale vestibuli prenosi se na endolimfu scale tympani zbog fizikalnog svojstva nestlačivosti tekućina. Scala tympani se svojim krajem naslanja na okrugli prozor (fenestru rotundu) koji titra u skladu s ovalnim prozorom (fenestrom ovale) – kako se ovalni prozor udubi, tako se okrugli prozor ispupči. Opisani prijenos titranja kroz endolimfne prostore (scalu vestibuli i scalu tympani) uzrokuje titranje opne koja razdvaja scalu tympani i scalu mediu – bazilarne membrane. Bazilarna membrana ovisno o frekvenciji opaženog zvučnog vala rezonantno vibrira na različitim točkama. Duž bazilarne membrane raspoređene su osjetne stanice Cortijevog organa koje odgovaraju točno alociranom dijelu bazilarne membrane koji jako titra pri određenoj frekvenciji. Na temelju povezanosti rezonantne frekvencije pri kojoj određen dio bazilarne membrane titra najvećom amplitudom, primarna slušna kora primanjem ulaznih podataka koji točno dio membrane titra zna koja se frekvencija čuje u okolišu. Svaki receptor Cortijevog organa odašilje projekcije u točno određen neuron i ova pojava odgovorna je za tonotopski ustroj primarne slušne kore. Bazilarna membrana u bazi cochlee rezonantno vibrira pri visokim frekvencijama, dok distalniji dijelovi vibriraju pri nižim. Nju tvore kolagenska vlakna koja čiji se integritet razlaže s dobi i to je glavni uzrok slabije percepcije visokih frekvencija zvuka sa starenjem. Kod upale srednjeg uha, važno je naglasiti da su češće kod djece nego kod odraslih zbog kraće eustahijeve cijevi, omogućavajući patogenima ždrijela kraći put.



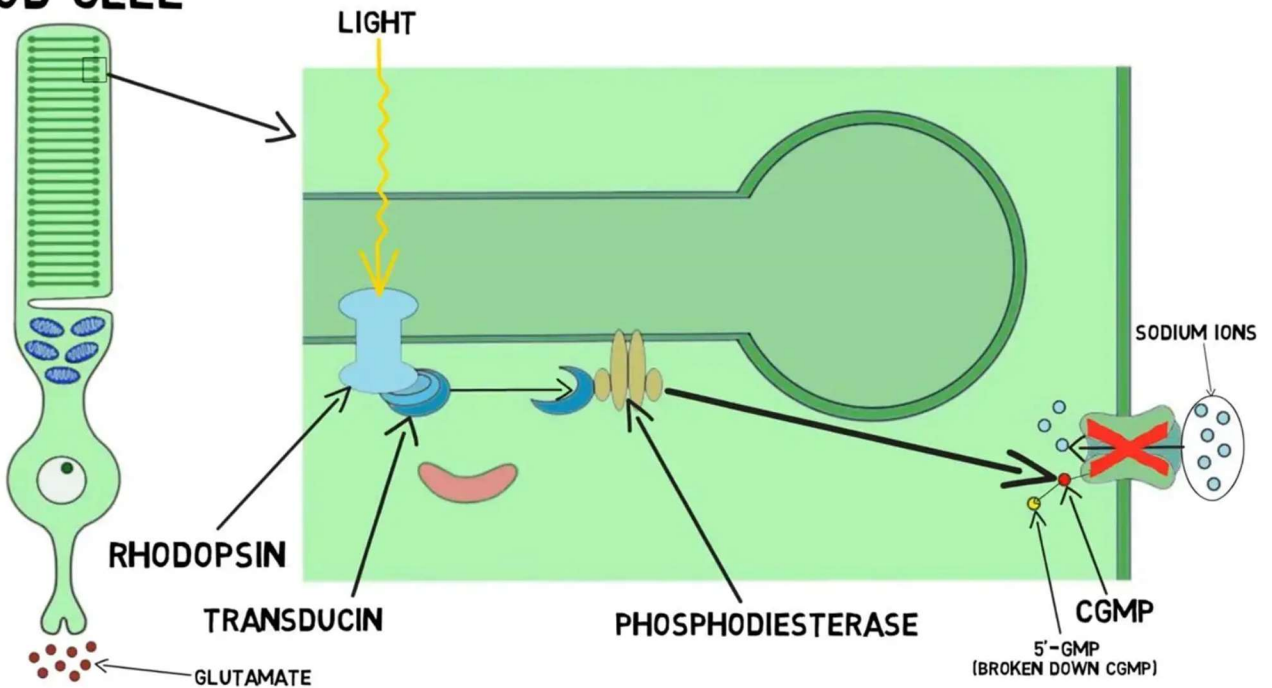
Cross-section of one spiral of cochlea

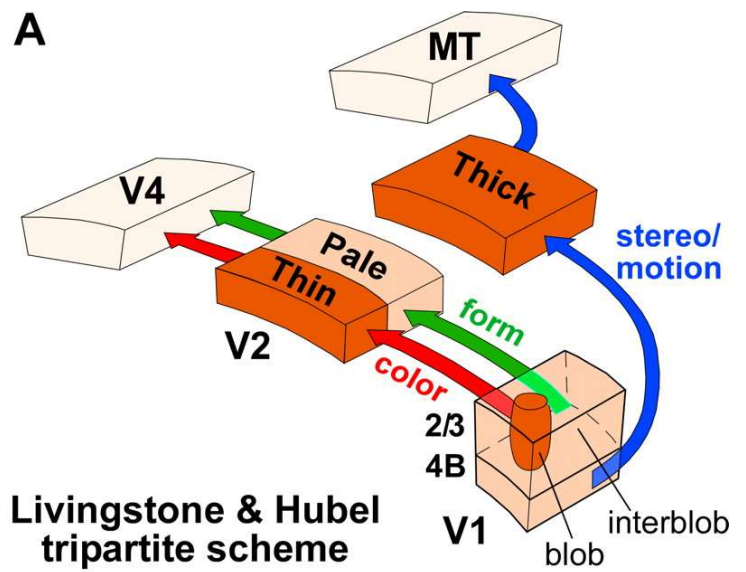
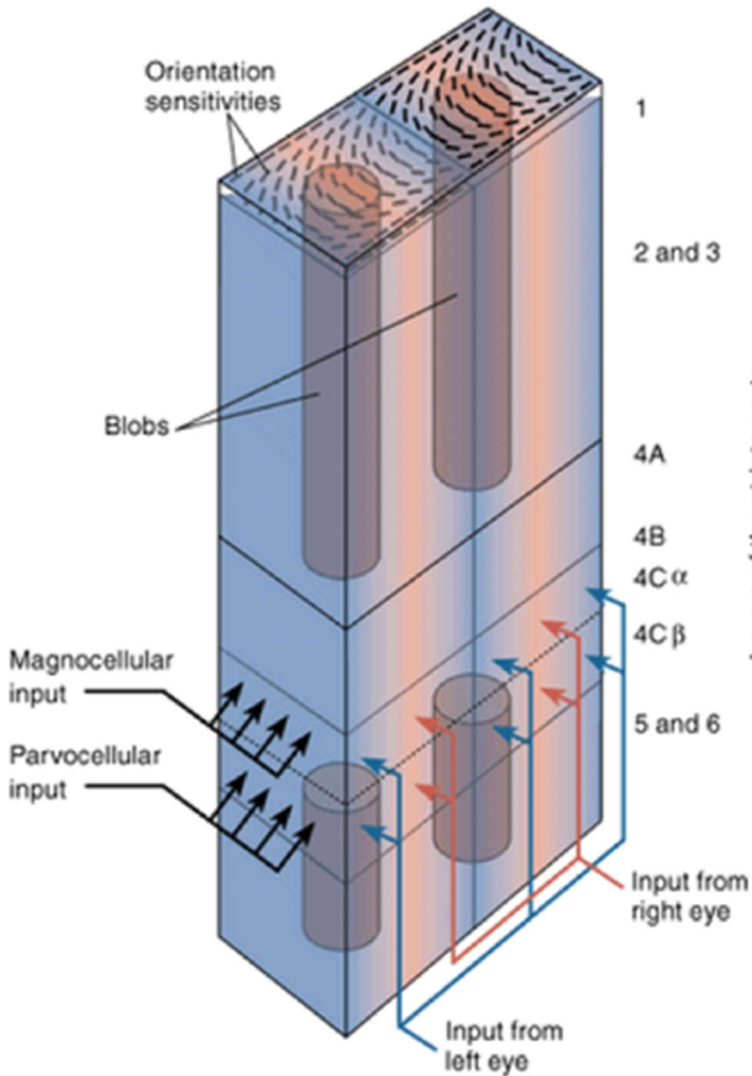
(slika 11.5) Prikazan je presjek kroz jedan dio spirale cochleae s uvećanim prikazom Cortijevog organa kojim se zvučni valovi kodiraju u ulazne podatke modaliteta sluha koje primarna slušna kora može interpretirati. Podsjetnik, scala tympani i scala vestibuli (vestibular i tympanic canal na donjem dijelu slike) ispunjene su perilimfom koja je bogata natrijevim kationima i siromašna kalijevim kationima. Perilimfa vlastitim titranjem potaknutim od strane titranja bubnjića posreduju titranje bazilarne membrane i tekućine u scali medii, odnosno ductusu cochlearisu. Tekućina u scali medii naziva se endolimfa i bogata je kalijevim ionima, što je izuzetno bitno kod funkcije kodiranja zvučnog vala u neuralnu aktivnost. Na bazilarnoj membrani nalaze se sve stanice uključene u prijevod zvučnog vala u neuralni signal, a stanice koje su u prvom redu zaslužne za taj proces su unutarnje dlakave stanice (na gornjem dijelu slike ispod oznake hair bundle). Način na koji one posreduju prijevod titranja u neuralni signal usko je povezan s titranjem bazilarne membrane, s kalijevim i kalcijevim kationima u endolimfi scale medie i s posebnim receptorima-kanalima (mehanoreceptorski kanali) na unutarnjim dlakavim stanicama, koji reguliraju promet iona ovisno o mehaničkom podražaju (u ovom slučaju, titranju cijelog sustava). Zbog obilja pozitivnog naboja (primarno kalijevih kationa) u endolimfi, njezin relativni naboj u odnosu na perilimfu i unutrašnjost dlakavih stanica iznosi oko +100 mV. Ovaj elektrokemijski gradijent odgovoran je za pojavu utoka kalija u unutarnju dlakavu stanicu pri otvaranju permeabilnih kanala. Permeabilni kanali u ovom slučaju upravo su prethodno spomenuti posebni receptor-kanali koji se otvaraju pri titranju. Ti kanali vezani su dlačicama sa stereocilijama za membranu tectoriu iznad, i kako titra bazilarna membrana na kojoj leže dlakave stanice s mehanoreceptorskim kanalima, relativna pozicija svih struktura na bazilarnoj membrani mijenja se u odnosu na tektorijalnu membranu, rezultirajući otvaranjem mehanoreceptorskih kanala koji primarno puštaju kalij i kalcij. Kako jedan dio bazilarne membrane koji titra maksimalnom amplitudom zbog pojave rezonancije maksimalno pomiče bazilarnu membranu, tu se mehanoreceptorski kanali otvaraju u najvećoj mjeri zajedno s maksimiziranim utokom pozitivnih iona, time označavajući da se čuje točno frekvencija za čiju je percepciju taj dio cochleae zadužen. Unutarnje dlakave stanice ne posjeduju brze natrijske kanale regulirane naponom, stoga imaju isključivo mogućnost stvaranja receptorskog generatorskog potencijala koji djeluje na depolarizaciju kraka bipolarnog neurona iz spiralnog ganglija cochleae. Svojevrсна repolarizacija endolimfe odvija se upravo zbog međusobne razlike u pozitivnom naboju između perilimfe i endolimfe, odnosno zbog obilja kalijevih kationa u endolimfi. Unutarnje dlakave stanice imaju stalnu slabu struju kalcija prema kraku bipolarnog neurona spiralnog ganglija cochleae koja je odgovorna za izuzetno brz prijenos informacija prema višim strukturama. Za sve o staničnoj fiziologiji slušnog organa i organa ravnoteže, pomno prouči poglavlje 25 službene literature.



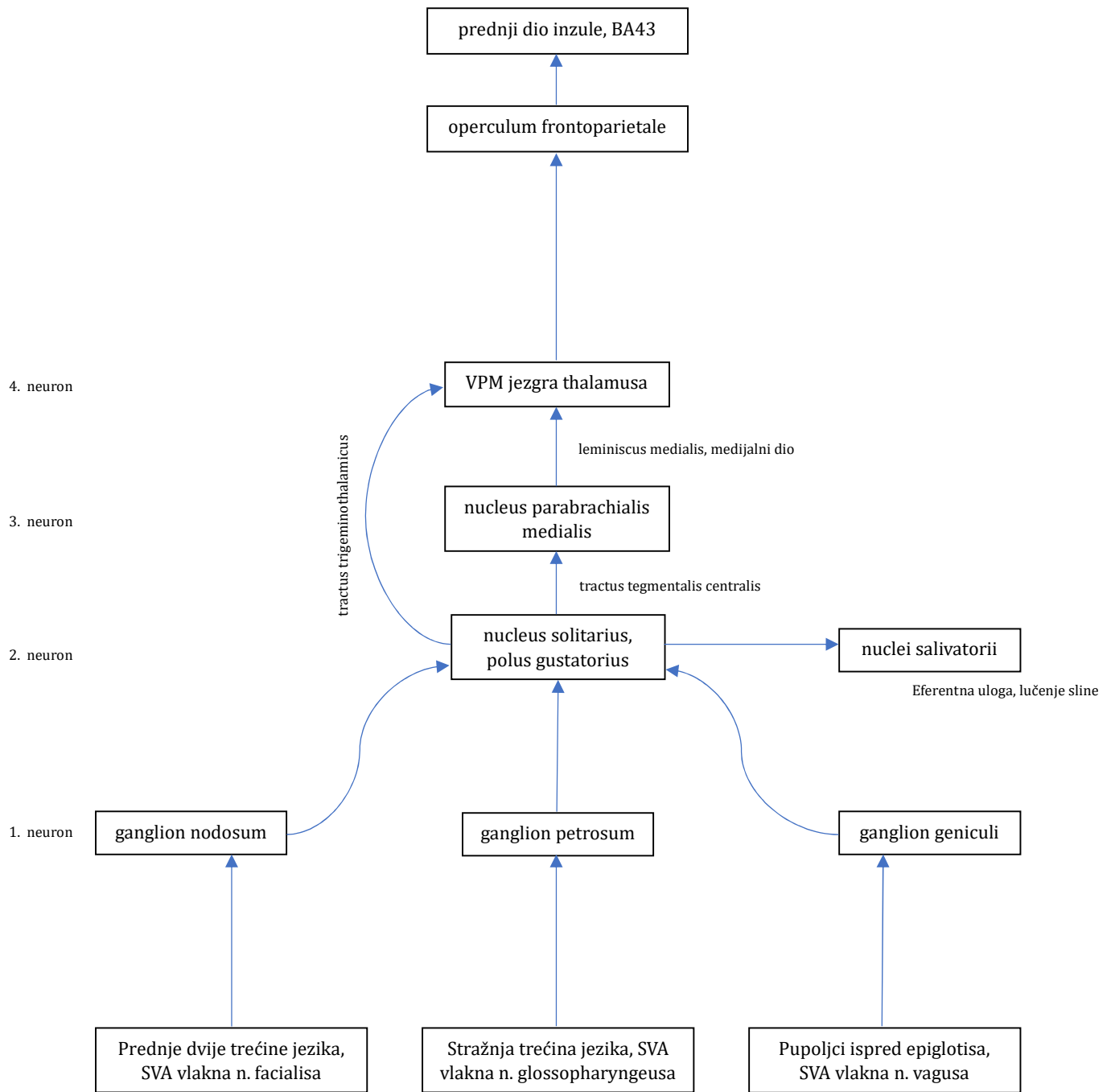
(slike 13.1 i 13.2) Na gornjoj slici prikazan je biokemijski slijed kaskade fototransdukcije opisan u tekstualnom dijelu poglavlja, dok je na donjoj slici prikazan dijagram manifestacije elektrofiziološkog učinka fototransdukcijske kaskade na promet iona u fotoreceptorima. Pregledni vizualni izvor za učenje ove teme nalazi se na sljedećem linku: <https://www.youtube.com/watch?v=dhd2fja0LZ4>

ROD CELL

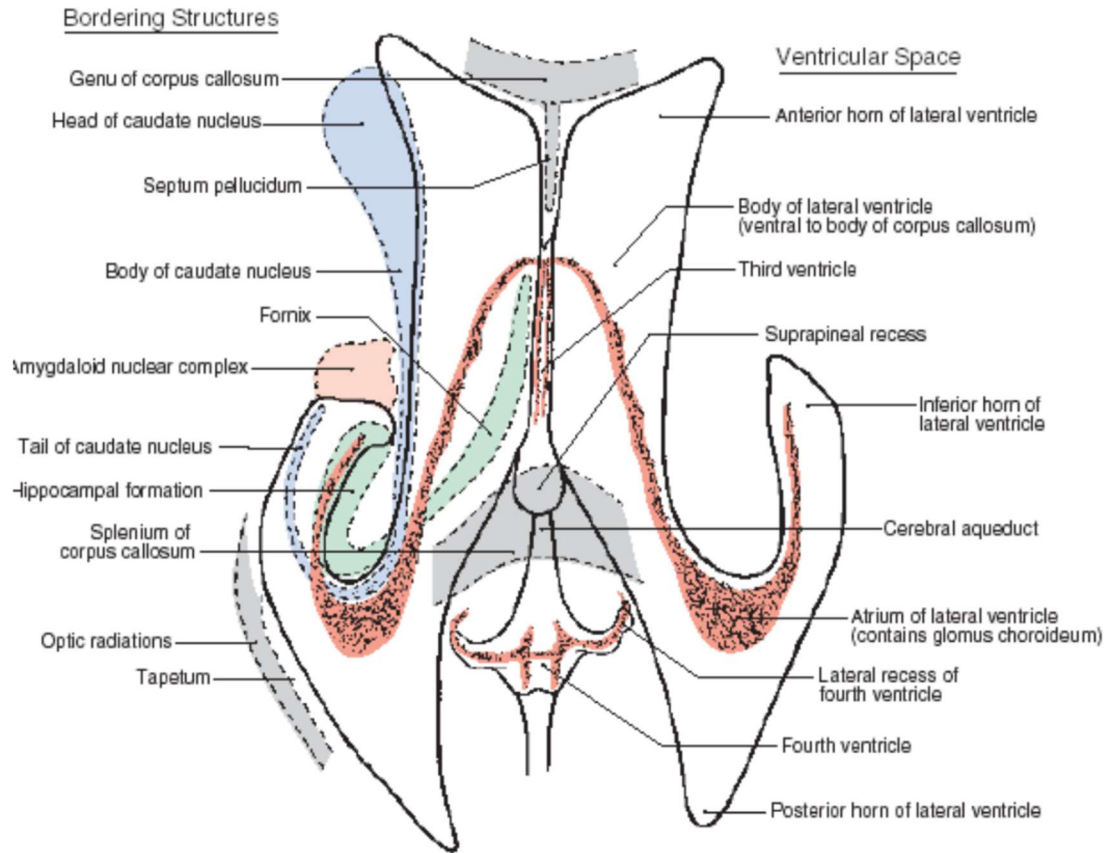




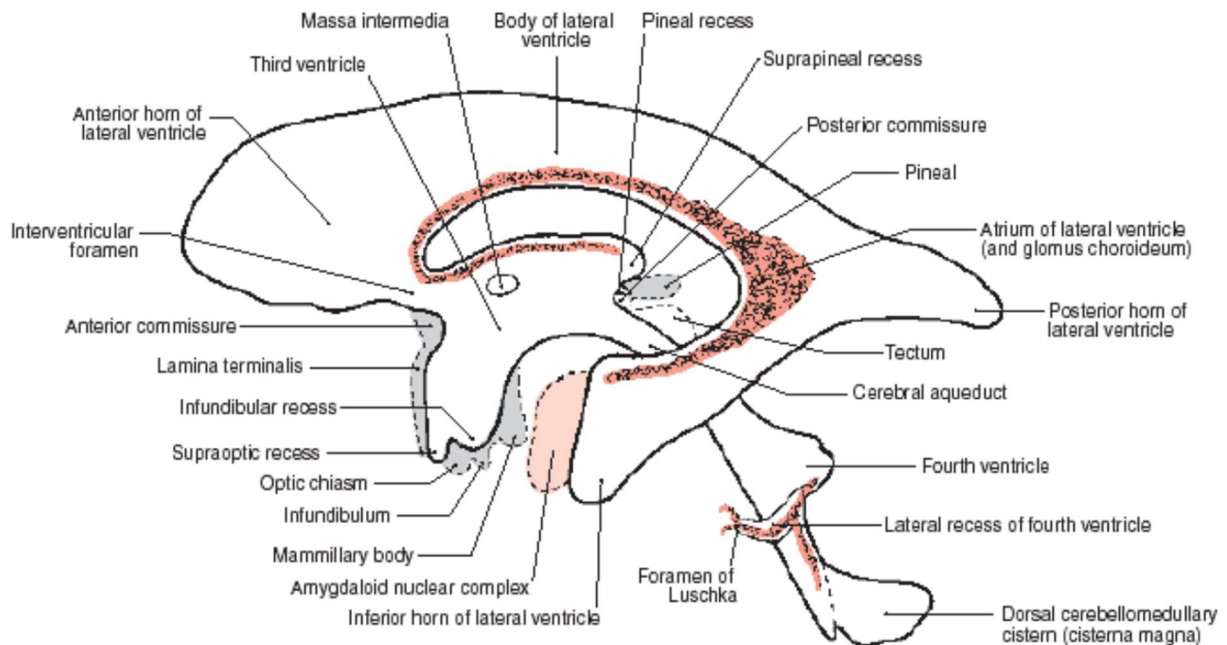
(slike 14.1 i 14.2) Na lijevoj slici prikazana je kortikalna organizacija primarne vidne kore (V1, Brodmannovo područje 17 koje se naziva i areom striatum), a na desnoj slici projekcije modula V1 kore u V2 koru s posljedičnim otpakiravanjem podataka P sustava u podatke o percipiranoj boji, otpakiravanjem podataka M sustava u podatke o prostornoj percepciji i percepciji pokreta te integracijom podataka M sustava i P sustava u podatke o percipiranom pokretu. Navedeni fenomeni iscrpno su opisani u tekstualnom dijelu poglavlja i imperativ su za adekvatno razumijevanje modaliteta vida i međusobno neovisnog oblikovanja njegovih različitih aspekata u različitim kortikalnim područjima. Aspekti vida pokriveni u tekstualnom dijelu poglavlja su percepcija pokreta čija se obrada odvija u V5 kortikalnom području i percepcija uzorka lica čija se obrada odvija u V4 području.

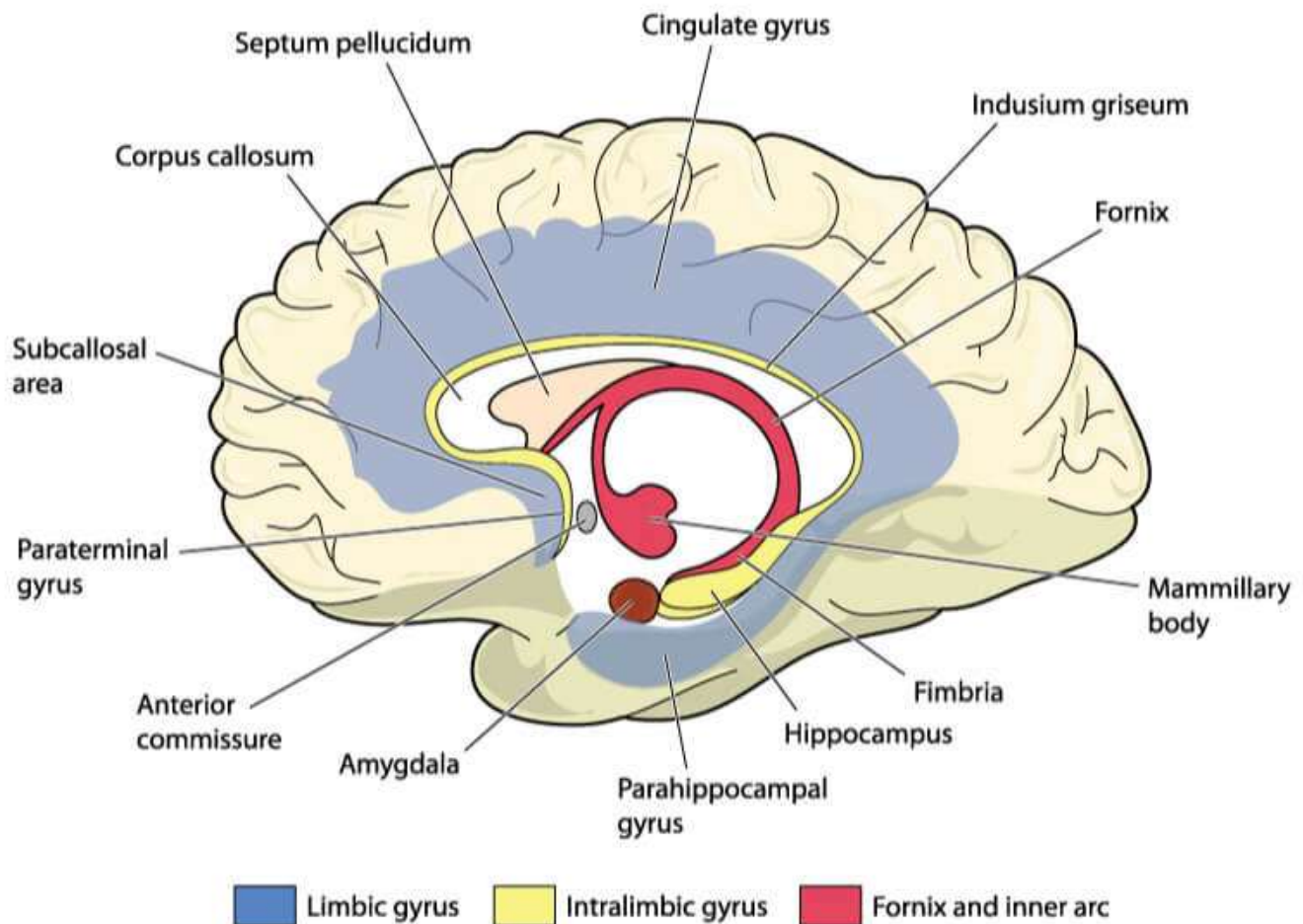


(slika 15) Nacrtna je shema okusnog puta prema skici Juraja Juga, uz male izmjene. Važno je naglasiti da podatci okusnog modaliteta imaju alocirana tzv. okusna polja u produženoj moždini (ncl. solitarius) i ponsu (parabrahijalne jezgre, medijalna).

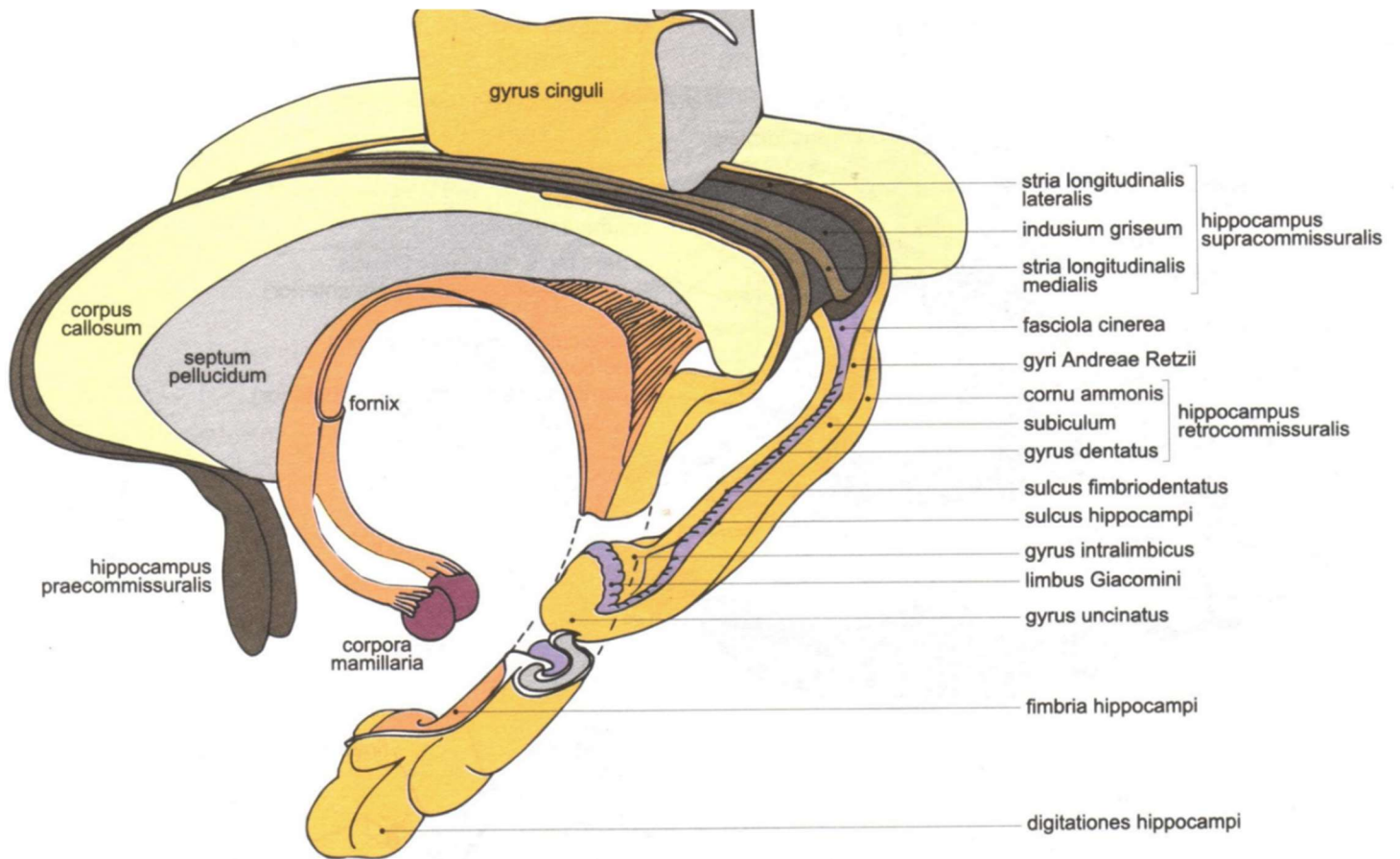


(slike 16.1 i 16.2) Prikazana je lateralna moždana komora s naglaskom na strukturama koje sudjeluju u njenom omeđenju. Omeđenja pojedinačnih dijelova komore naznačena su u tekstualnom dijelu poglavlja koje prati priložene slike.



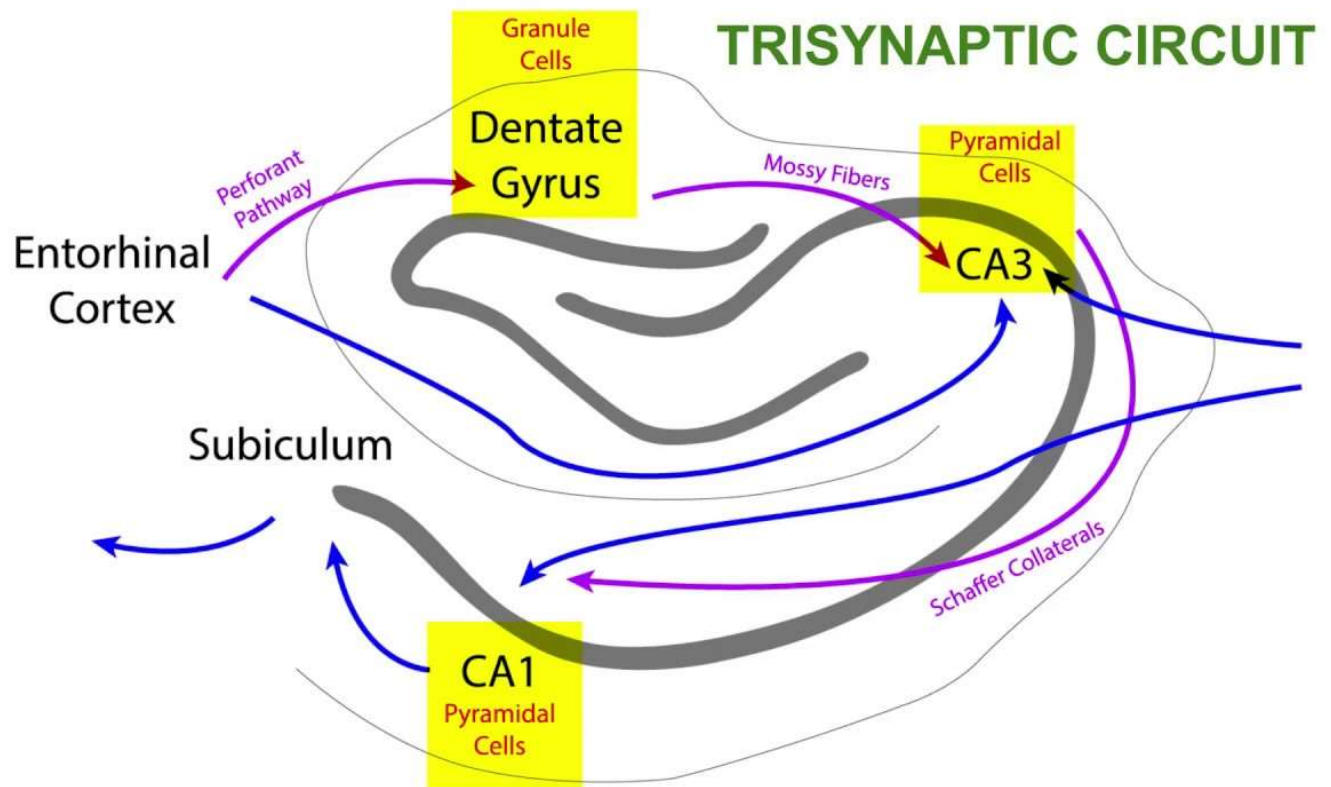


(slika 17.1) Prikazan je anatomski ustroj limbičkog sustava s vanjskim prstenom (lobus limbicus) označenim plavom bojom, unutarnjim prstenom (hippocampus praecommisuralis, supracommisuralis i retrocommisuralis) označenim žutom bojom i fornixom koji predstavlja poveznicu između vanjskog i unutarnjeg prstena zajedno s mamilarnim tijelima hypothalamusa crvenom bojom (ostatak poveznice u vidu fasciculusa mamilothalamicusa, anteriornih limbičkih jezgara thalamusa i aksona prema prednjem dijelu gyrusa cinguli nije prikazan). Naglasak je na poveznici anatomske i funkcionalne strukture limbičkog sustava, gdje vanjski i unutarnji prsten međusobnom komunikacijom preko fornixa, mamilarnih tijela hypothalamusa i prednjih jezgara thalamusa posreduju funkciju međusobne modulacije viših kognitivnih funkcija s nižim kognitivnim funkcijama.

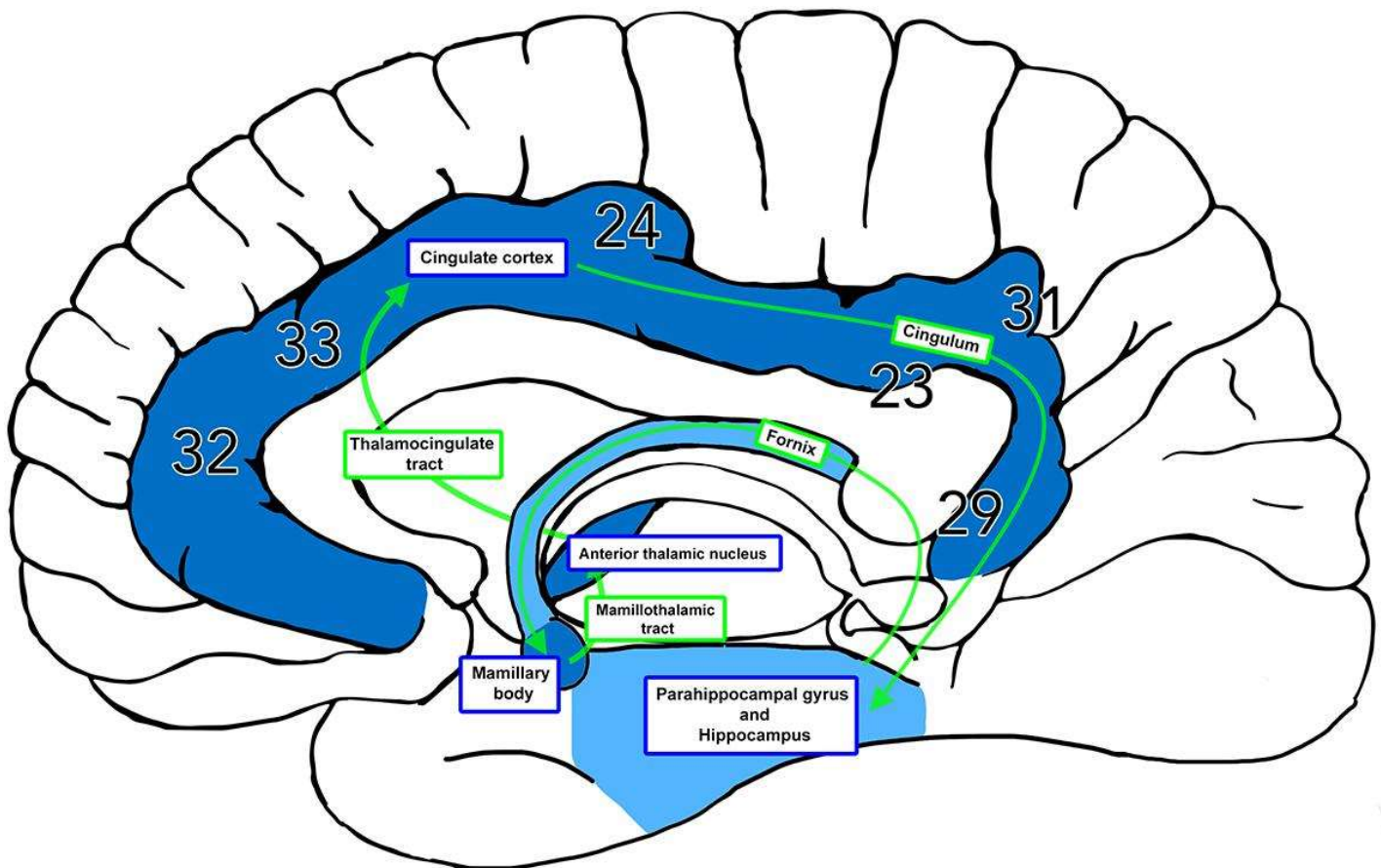


Slika 5-21. Glavne strukture vanjskog i unutarnjeg prstena limbičkog režnja. Za pojedinosti vidi tekst. Nacrtno, uz izmjene, prema Nieuwenhuys i sur. (1988).

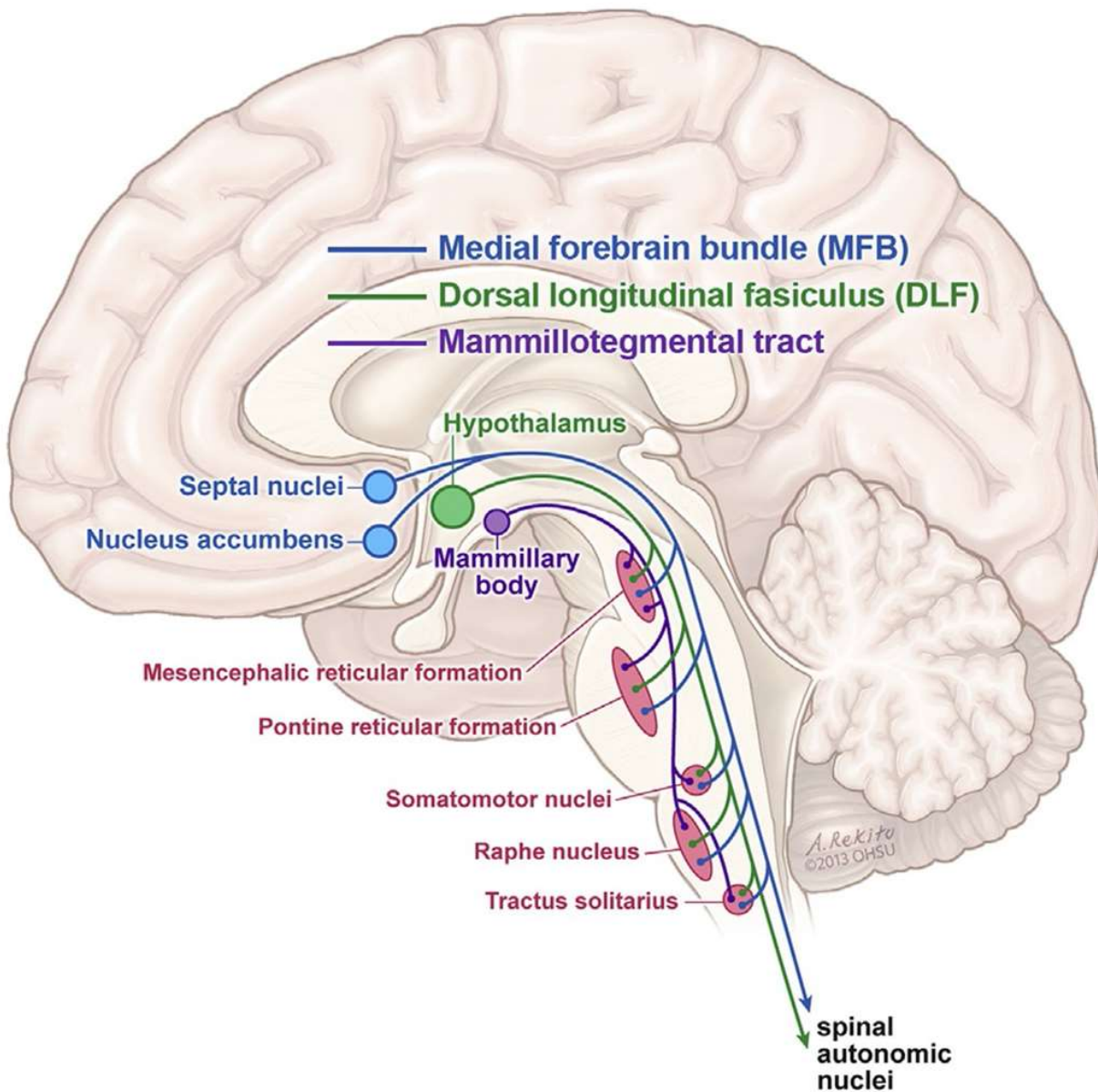
(slika 17.2) Izdvojen je prikaz unutarnjeg prstena limbičkog sustava sadržanog u tri razvojna dijela hipokampusa (prekomisuralni, suprakomisuralni i retrokomisuralni dio) zajedno sa sponom koja ga povezuje s vanjskim prstenom limbičkog sustava (limbičkim režnjem). Hippocampus praecommissuralis razvojno postaje gyrus paraterminalis smješten tik anteriorno uz lamina terminalis, hippocampus supracommissuralis razvojno postaje induseum griseum s uklopljenim Lancizijevim strijama, dok hippocampus retrocommissuralis postaje hipokampalna formacija, odnosno hipokampus u užem smislu zajedno sa subiculumom, cornu amonison i gyrusom dentatusom. Prijelazne strukture koje označavaju prijelaz iz suprakomisuralnog u retrokomisuralni hipokampus su fasciola cinerea i gyri Andreae Retzii. Lateralno od hipokampusa smješten je terminalni dio vanjskog prstena limbičkog režnja, gyrus parahippocampalis temporalnog režnja. Uncus gyrusa parahippocampalis oblikuje naznačeni gyrus uncinatus.. Iz hipokampalne formacije izvire fimbria hippocampi koja svojim tokom prelazi u fornix.



(slika 18) Prikazana je shema trisinaptičkog puta koja vjerodostojno prikazuje tok informacija kroz komponente hipokampalne formacije (subiculum, cornu amonis, gyrus dentatus). Trisinaptički put tvore tri sinapse: sinapsa između entorinalnog korteksa i gyrusa dentatusa, između gyrusa dentatusa i polja CA3 te između polja CA3 i polja CA1. Sinapsa između subikuluma i polja CA1 zatvara ovaj krug i može odašiljati podatke kroz fornix prema mamilarnim tijelima hypothalamusa ili nazad u entorinalni korteks, ponovno kroz trisinaptički put. Projekcije koje putuju iz drugog i trećeg sloja entorinalnog korteksa oblikuju perforantni put (naziva se tako jer doslovno probija gyrus dentatus), projekcije iz gyrusa dentatusa zbog specifičnog oblika aksona nazivaju se mahovinastim vlaknima, dok se projekcije CA3 polja nazivaju Schafferovim kolateralama. Projekcije prema fornixu mogu ići izravno iz CA1 i one oblikuju fornix praecommissuralis A, dok projekcije subikuluma tvore fornix praecommissuralis B.



(slika 19) Prikazana je shema Papezovog kruga. Papezov krug predstavlja funkcionalni kostur limbičkog sustava usko povezan s anatomskim ustrojem istog. Ovakva poveznica vanjskog prstena koji predstavlja komunikaciju sa strukturama viših kognitivnih funkcija, i unutarnjeg prstena zajedno s hipotalamusom koji predstavljaju niže kognitivne funkcije zajedno s uključenom karikom nužnom za akviziciju, retenciju i priziv pamćenja, zaslužna je za funkcionalnost limbičkog sustava. Važno je istaknuti da se vlakna koja povezuju prednje talamičke jezgre s bijelom tvari gyrusa cinguli (bijela tvar ispod sive tvari tog gyrusa naziva se cingulum), koja putuju prednjim pedunkulom unutarne kapsule, nazivaju tractusom thalamocingulatom.



(slika 20) Prikazana su dva velika snopa koji povezuju strukture središnjeg limbičkog kontinuuma (medial forebrain bundle, MFB, odnosno fasciculus telencephalicus medialis i fasciculus longitudinalis dorsalis, FLD) s ključnim eferentnim snopom aksona mamilarnih tijela hypothalamusa preko kojih limbički sustav manifestira svoje fiziološke učinke (tractus mammillotegmentalis). Treći snop koji djeluje kao spona sastavnica središnjeg limbičkog kontinuuma nije prikazan, to je kontinuitet stria medullaris thalami - tractus habenulointerpeduncularis koji spaja septalne jezgre i serotonergičke neurone.

