



TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL

E. VASAR

MOTOORNE SÜSTEEM

E
S
Ü
S
T
E
E
M

TARTU 1982.

Maie E...

TARTU RIIKLIK ÜLIKOOL
Füsioloogia kateeder

E. Vasar

MOTOORNE SÜSTEEM

Õppevahend
arstiteaduskonna üliõpilastele

TARTU 1982

Kinnitatud arstiteaduskonna nõukogus
15. detsembril 1981

Kujundus ja illustratsioonid: E. Vasar

M O T O O R N E S Ü S T E E M

1. Kehahoiu ja motoorse tegevuse neuraalse kontrolli alused

Tänu oma skeletilihastele ja nende tegevuse täpsele reguleerimisele võib inimene avaldada mõju teda ümbritsevale keskkonnale ning aktiivselt liikuda ja liigutusi sooritada. Inimese liigutuste skaala on väga laia ulatusega, alates lihtsamatest käimis- ja jooksuliigutustest ning lõpetades äärmiselt peente ja täpsete liigutustega rääkimisel.

Motoorses tegevuses võib eristada kahte funktsiooni: kehahoiu- ja liikumisfunktsiooni, mis on lahutamatuks üksteisega seotud. Sihipärased liigutused on võimalikud siis, kui keha või vastava kehaosa on teatud kindlas põhiasendis ehk hoiakus. Teiselt poolt on kehahoiu säilitamiseks vajalikud liigutused, mis välistavad kõik võimalikud kõrvalekalded kehahoius. Seejärel liikumine ja liigutused ilma kehahoiuta on niisama võimalikud kui kehahoid ilma liigutusteta.

Keahoiu motoorset funktsiooni, mis tagab kehahoiu ja -asendi ruumis koos raskustungi (gravitatsiooni) ületamisega, nimetatakse tugimotoorikaks.

Tugimotoorika alusel toimub omakorda sihtmotoorika, mis on kindla sihivahetuse suunitluse ja eesmärgiga.

Struktuurid, mis vastutavad tugi- ja sihtmotoorika eest, ehk nn. motoorsed keskused hõivavad kesknärvisüsteemi paljusid tasandeid, alates seljaajust ning lõpetades suuraju koorega. Seejuures on tegemist väga hästi väljendunud keskustevahelise hierarhilise korraldusega, mis on kujunenud arengulooliselt järjest täiustuva motoorse tegevuse kohastumisega vastavalt keskkonna tingimustele ja motoorse tegevuse eesmärkidele.

Joonisel 1 on vasemas veerus esitatud skemaatiline ülevaade

märgatavalt muutuda.

Üldiselt kujutavad motoorsed spinaalrefleksid endast elementaarse kehahoiu- ja liikumisprogrammi varu, mis võivad rakendust leida ka ilma supraspinaalsete keskuste osalemiseta.

1.2. Kõrgem mootorika

Spinaalset mootorikat suunatakse, kontrollitakse ja korrigeeritakse pidevalt supraspinaalsete keskuste poolt, mida käsitletakse kui kõrgemat mootorikat. Kuigi tugimootorika ja selle koordinaatsioon toimub eeskätt ajutüve struktuuride poolt, on sihipäraste liigutuste ja liikumise sooritamiseks siiski vajalikud veelgi kõrgemad keskused. Nagu joonisel 1 esitatud skeemilt nähtub, kujundatakse subkortikaalsetes alades ja assotsiatiivses korteksis tekkinud tegevusajajärgude ja liikumiskava liigutuste (liikumise) programmiks, mille väljatöötamises osalevad ka basaalganglionid ja väikeaju. Viimased avaldavad taalamuse tuumade kaudu mõju motokorteksile, mis koos ajutüve ja seljaajuga teostab antud liikumisprogrammi.

Kaasnevad liigutused, nagu käte vahelduv liikumine käimisel, miimika ja žestid rääkimisel, on paljudel juhtudel süvade ajustruktuuride poolt juhitud motoorsed aktid, millede ajukoore osalemine pole tingimata vajalik. Seetõttu on Parkinsoni sündroomi puhul väga iseloomulik kaasnevate liigutuste häirimine.

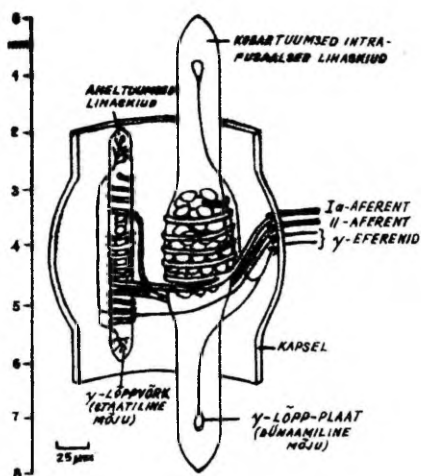
1.3. Sensorika ja mootorika seostumine

Sensorne informatsioon ja motoorne aktsioon on üksteisega väga tihedalt läbi põimunud. Õige ja otstarbeka liigutuse sooritamiseks on mootorikast osavõtvate struktuuride jaoks kesknärvisüsteemis vajalik informatsioon perifeeriast, mis annab täpse ülevaate kehahoiust ja -asendist ning taotletava liigutuse läbiviimisest. Seepärast on kasutusel veel niisugune üldine termin, nagu „sensomootorika“, mis rõhutab reflektorse tegevuse sensoorse (aferentse) ja motoorse (eferentse) lüli ühtsust.

2. Seljaaju motoorsed funktsioonid

Aferentsed impulsid spinaalsel tasandil toimuva mootorika

jaaks tagatakse lihasekäävide ja kõõluseorganite poolt, mis moodustavad aferentse tee alguslüli. Refleksikaare eferent- sel poolel loovad motoneuronid ühise lõppteie kõikidele mo- toorsetele refleksidele.



Joonis 2. Lihasekäävi ehituse skeem.

2.1. Spinaalse sensomotoorika retseptorid

2.1.1. Lihasekäävid

Igas lihases on teatud hulk lihaskiude, mis on peenemad ja lühemad kui tavalised lihaskiud. Need lihaskiud on mõnekaupa grupeeritud ning ümbritsetud sidekoest kapsliga. Seda moodustist nimetatakse tema välise kuju järgi lihasekääviks (joonis 2). Kapslis paiknevaid lihaskiude nimetatakse intrafusaalseteks lihaskiududeks (fusus, lad. = kääv, värten). Lihasid moodustavaid tavalisi lihaskiude nimetatakse ekstrafusaalseteks lihaskiududeks ehk töömuskulatuuriks.

Tuumade paigutuse alusel võib eristada kahte tüüpi intrafusaalseid lihaskiude: aheltuumsed ja kobartuumsed lihaskiud. Esimestes on tuumad paigutatud lihaskiu keskosas korrapärase ahelana (joonis 2). Kobartuumsed lihaskiud ületavad nii lä-

bimõõdult kui ka pikkuselt aheltuumseid, kusjuures tuumad ümbritsevad kobarana nende lihaskiudude keskosa. Lihaskäävil on mõlemas otsas 0,5-1 mm pikune kõõlusetaoline sidekoest köidis, mille abil lihasekäävid kinnituvad ekstrafusaalsete lihaskiudude perimüüsiümile. Seega paigutuvad lihasekäävid paralleelselt ekstrafusaalsete kiududega.

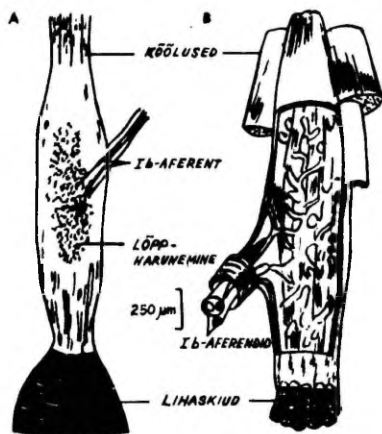
Aferentne innervatsioon. Igasse lihasekäävi siseneb tuumade piirkonna tasemel (joonis 2) koos teiste närvikiudude ja veresoontega üks jäme müeliinkestaga närvikiud (diameeter ca 10-20 μm). Viimane jaotub käävi sees ning jaotumisel tekkinud harud moodustavad annulospiraalse lõpme üksikute intrafusaalsete lihaskiudude keskosa ümber umbes 300 μm ulatuses. Need kiud kuuluvad Ia tüüpi või lihasekäävide primaarsete aferentide hulka. Seetõttu nimetatakse lihasekäävi seda annulospiraalset lõpet ka lihasekäävi primaarseks senssiibelseks lõpmeks. Iga Ia-kiud innerveerib ainult ühte lihasekäävi. Paljud lihasekäävid saavad lisaks veel teise aferentse innervatsiooni kas ühe või mitme aferentse kiu kaudu (II rühm, diameeter ca 4-12 μm). Need kiud lõpevad perifeersemaalt primaarsetest senssiiblitest lõpmetest ja esinevad ainult aheltuumsetel intrafusaalsetel lihaskiududel. Seda retseptorstruktuuri nimetatakse sekundaarseks senssiibelseks lõpmeks. Nendes lõpmetes võib annulospiraalsete osade kõrval sedastada mitmekordselt harunenud sarikõiekujulisi struktuure. Vastupidi Ia rühma kiududele harunevad II rühma kiud (aferendid) sageli kahele või enamale lihasekäävile.

Eferentne innervatsioon. Intrafusaalsed lihaskiud evivad aferentse innervatsiooni kõrval ka motoorse innervatsiooni (joonis 2). Lihasekäävide eferentsed fusimotoorsed närvikiud pärinevad seljaaju motoneuronitelt, mis on märgatavalt väiksemad kui alfa-motoneuronid. Vastavalt sellele on ka nende aksonite diameeter (2-8 μm) väiksem kui ekstrafusaalse lihaskiu motoorsel α -kiul (diameeter 12-21 μm). Need kiud kuuluvad γ -kiudude ja vastavad neuronid γ -motoneuronite hulka. Gamma-kiud harunevad lihases paljudele lihasekäävidele ning seal omakorda paljudele intrafusaalsetele lihaskiududele. Gamma-kiud moodustavad intrafusaalsete lihaskiudude perifeersetes (polaarsetes) osades kahte tüüpi lõpmeid: γ -lõpp-plaa-

did (eeskätt kobartuumsetel lihaskiududel) ja gamma-lõppvõrk (eeskätt aheltuusetel intrafusaalsetel kiududel). Gamma-lõpp-plaadid on oma ehituselt sarnased ekstrafusaalsele lihaskiudude motoorsetele lõpp-plaatidele, gamma-lõppvõrk on seevastu üsna õrn, difuusne võrgutaoline neuraalne struktuur.

2.1.2. Kõõluseorgan (joonis 3)

Kõikide püsisoojaste organismide skeletilihaste kõõlustes (lihasest ülemineku kohal) paiknevad retseptorid, mis koosnevad umbes 10 ekstrafusaalse lihaskiu kõõlusefastsiiikulitest.



Joonis 3. Golgi kõõluseorgani ehitus (A), ühe Ib-kiu lõppharunemine kõõluseorgani sisemuses (B).

Viimast ümbritseb sidekoest kapsel, kuhu siseneb üks kuni kaks jämedat müeliinkestaga närvikiudu (diameeter 10–20 μm). Seda retseptoorset moodustist nimetatakse kõõluseorganiks ehk kõõluseelundiks (autori järgi ka Golgi kõõluseorgan). Kõõluseorganite aferentsed kiud kuuluvad Ib rühma, mis peale kapslisse sisenemist kaotavad müeliinkesta ja jagunevad peenteks harudeks. Viimased harunevad veelkord, ümbritsedes tihedalt kõõlusefastsiiikuleid (joonis 3, B).

2.1.3. Lihasekäävide ja kõõluseorganite jaotuvus

Praktiliselt esinevad lihasekäävid imetajate kõikides võõt-
lihastes (ehk skeletilihastes), välja arvatud mõnede looma-
de, nagu küüliku, kassi ja koera silma välimised lihased. In-
imesel ja paljudel teistel imetajatel on need lihased varus-
tatud rohkearvuliste tüüpiliste lihasekäävidega.

Lihases olevate lihasekäävide arv sõltub nii lihase suuru-
sest kui ka funktsioonist. Inimesel kõigub lihasekäävide arv
40 (käe väikestes lihastes) kuni 500 (m. triceps brachii)
lihasekäävi piires. Lihasekäävide tihedus, s.o. lihasekäävi-
de arv 1 grammi lihaskoe kohta on eriti suur väikestes lihas-
tes, mis sooritavad väga peeni koordineeritud liigutusi, na-
gu silmalihased, käe väikesed lihased (eeskätt sõrmede) jne.
Nii on inimese 0,37 g kaaluvas m. rectus inferior bulbi's
47 lihasekäävi, s.o. ligikaudu 130 lihasekäävi/g; m. obliquus
capitis superior (140 lihasekäävi, kaal 3,3 g) ja m. abduc-
tor pollicis brevis (80 lihasekäävi, kaal 2,7 g) sisaldavad
vastavalt 43 ja 29 lihasekäävi 1 g lihasekoe kohta. Samal
ajal suurtes kerelähedastes lihastes - m. triceps brachii
(500 lihasekäävi, kaal 364 g) ja m. teres major (44 lihase-
käävi, kaal 123 g) - on vastavalt ainult 1,4 ja 0,6 lihase-
käävi 1 g lihasekoe kohta. Enamasti on kõõluseorganid esin-
datud vähem arvukalt kui lihasekäävid. Nii tuleb iga 100 li-
hasekäävi kohta 50- 80 kõõluseorganit.

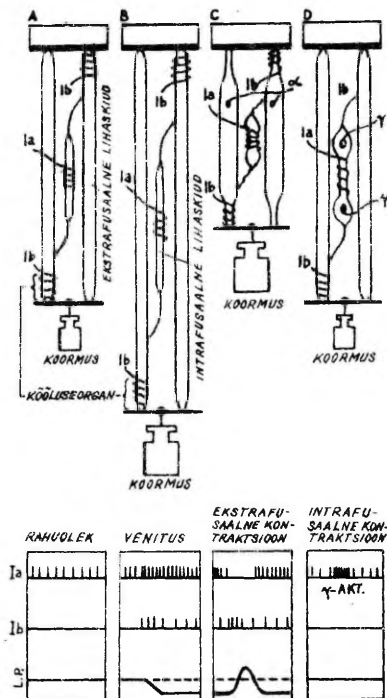
2.2. Lihasekäävide ja kõõluseorganite paigutus ja impulssmuster

Lihasekäävid ja kõõluseorganid on oma adekvaatse ärrituse
alusel venitusretseptorid. Nende paigutus lihases on erinev
(joonis 4): lihasekäävid on paigutatud paralleelselt, kõõ-
luseorganid aga järjestikku ekstrafusaalsete lihaskiududega.
Sellest tuleneb ka nende erinev impulssmuster lihase mitme-
suguste seisundite puhul, mida illustreerib joonis 4.

Kui lihas on oma rahuoleku pikkusele venitatud (joonis 4, A),
tekib impulsatsioon enamikus lihasekäävi primaarsetes sen-
siiblites lõpmetes („innerveeritud“ Ia kiudude poolt), kuna
kõõluseorganid („innerveeritud“ Ib rühma kiudude poolt) on
reeglina „tummad“.

Lihase venituse puhul (joonis 4, B) suureneb impulsside arv (sagedus) ja kiududes ja ka kõõluseorganit innerveerivas Ib kiuis ilmnevad impulsid.

Ekstrafusaalsete lihaskiudude isotooniline kontraktsioon (joonis 4, C) põhjustab lihasekäavis impulsatsiooni kadumise. Kõõluseorganid jäävad aga venitatud olekusse ning kont-

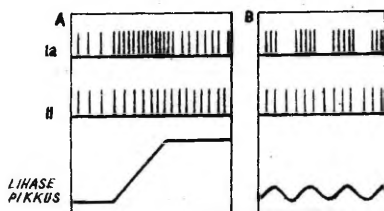


Joonis 4. A - D. Lihasekävide ja kõõluseorganite paigutus ja impulssmuster lihases rahuolekus (A), nende kuju muutused passiivsel venitusel (B), ekstrafusaalsete lihaskiudude isotoonilisel kontraktsioonil (C) ning intrafusaalsete lihaskiudude isoleeritud kontraktsioonil (D, gamma-aktivatsioon). Kombinatsioonid B-st kuni D-ni põhjustavad lihasekävi aferentide eriti tugeva aktivatsiooni. Ia - lihasekävi primaarseid aferentide impulssmuster Ia-kiududes; Ib - kõõluseorgani aferentide impulssmuster Ib-kiududes; L.P. - lihase pikkus.

raktsiooni ajal impulsatsioon sagedeb, kuna kontraktsiooni kiirendus lihase lühenemise ajal kutsub esile kõõluseorganite lühiaegse tugeva venituse.

2.3. Lihasekäävide ja kõõluseorganite dünaamiline ja staatiline tundlikkus

Lihase venitusel sõltub Ia kiudude impulsside sagedus mitte ainult venituse ulatusest, vaid ka venituse toimumise kiirusest (joonis 5). Lihasekäävi primaarsed sensiblilid lõpmed evivad nii dünaamilise kui ka staatilise tundlikkuse. Seega on



Joonis 5. A, B. Lihasekäävi primaarse (Ia) ja sekundaarse (II) aferendi impulssmuster lihase aeglase lineaarse (A) ja sinusoidaalse (B) venituse puhul. Tõus alumisel kõveral tähistab lihase pikkuse suurenemist.

nad proportsionaal-diferentsiaaltajurid ehk lühidalt PD-retseptorid. Ühe nn. „venitussammu“ puhul langeb impulsside sagedus alguses kiiresti, siis aga aeglaselt (kiire ja aeglane adaptatsioon), kuni lõpuks ühe minuti vältel stabiliseerub teatud impulss-sagedusele, mis keskmises venituse piirkonnas on võrdeline (proportsionaalne) venituspikkusega.

Lihasekäävide sekundaarsete sensiblilite lõpmete ja kõõluseorganite dünaamiline tundlikkus on märgatavalt madalam kui lihasekäävi primaarsetel sensiblilitel lõpmetel (joonis 5).

Seega lihasekäävide sekundaarsed sensiblilid lõpmed ja kõõluseorganid on proportsionaaltajurid ehk P-retseptorid.

Eeltoodud tähelepanekutest järeldub, et lihasekäävid mõõda-

vad eeskätt lihase pikkust, kuna kõõluseorganid registreerivad esmajoones lihase pinget. Seega võib arvata, et isomeetrilise kontraktsiooni puhul impulsatsioon kõõluseorganis tugevasti sageneb, kuna lihasekäävis peaks impulsatsioon umbes samaks jääma. Tegelikult lihasekäävis aga impulsatsioon isegi väheneb, kuna vaatamata lihase konstantsele välimisele pikkusele isomeetrilise kontraktsiooni puhul ilmneb siiski kontraktiilsete elementide mõningane lühenemine kõõluste elastuse tõttu, millest tuleterubki impulsatsiooni vähenemine lihasekäävides.

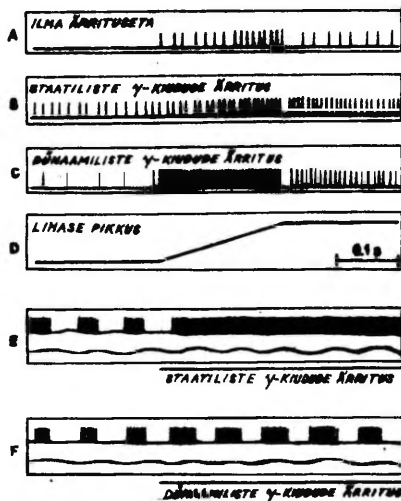
2.4. Fusimotoorsed närvikiud

Peale lihase venituse võib lihasekäävi primaarsetes sensibiiltes lõpmetes erutuse esile kutsuda intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsioon, mis vallandatakse gamma-motoneuronite poolt. Intrafusaalsete lihaskiudude isoleeritud kontraktsioon ei muuda lihase pikkust ega pinget, vaid põhjustab intrafusaalsete lihaskiudude keskmise osa venituse ning koos sellega primaarse sensibiili lõpme erutuse (joonis 4, D), olles analoogiline venituse toimega. Need lihasekäävi aktivatsiooni võimalused võivad mitmeti kombineeruda ja ka summeeruda. Teiselt poolt võib lihasekäävi kui venitusetseptori läve ja tundlikkust muuta (ümber häälestada) intrafusaalsete lihaskiudude eelpingestamisega.

Dünaamilised ja staatilised gamma-kiud. Dünaamilised fusimotoorsed gamma-kiud tõstavad lihasekäävide kiirustundlikkust (joonis 6, C, F). Staatilised fusimotoorsed gamma-kiud vähendavad lihasekäävide kiirustundlikkust ning põhjustavad tugeva kestva impulsatsiooni antud venituse korral (joonis 6, B, E). Dünaamiliste ja staatiliste gamma-kiudude erinev toime on seletatav eeskätt sellega, et dünaamilised gamma-kiud innerveerivad lihasekäävide kobartuumseid lihaskiude ja staatilised gamma-kiud aheltuumseid intrafusaalseid lihaskiude. Lihasekäävi sekundaarsed sensibiilid lõpmed koos II rühma kuuluvate aferentidega (joonis 2) on ka venitusetseptorid, kuid nendel on märgatavalt kõrgem ärrituslävi ja väiksem dünaamiline tundlikkus võrreldes primaarsete sensibiilte lõpmetega, s.o. mida innerveerivad Ia-kiud.

2.5. Lihasekäävide ja kõõluseorganite ülesanded

Ia kiud on erutavas monosünaptilises seostuses homonilise motoneuroniga, mistõttu lihasekäävide aktivatsioon venituse või intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsiooniga põhjustab sama lihase kontraktsiooni. Peale selle evivad Ia kiud püurdavaid sünapse antagonistlike lihaste motoneuronitel.

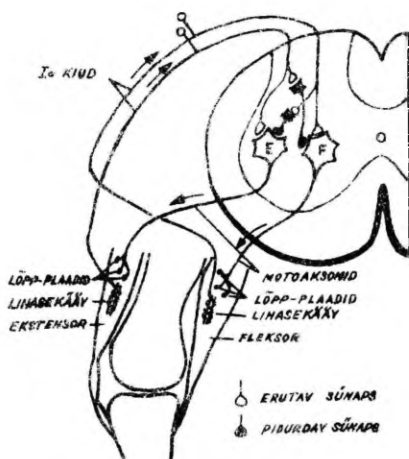


Joonis 6. A-F. Staatiliste (B, E) ja dünaamiliste (C, F) gamma-motoneuronite mõju foon impulsisagedusele ja ühe primaarse kääviaferendi „venitusvastused” lihase aeglasele lineaarsele (A-D) ja sinusoidaalsele (E, F) venitusele. Ärritatud on lihasekäävi innerveerivat üksikut gamma-kiudu. F ja C puhul toimub ärritamine kogu registreerimise ajal; F ja C puhul on ärritamine markeeringuga tähistatud. Staatilised gamma-motoneuronid põhjustavad foonsageduse märgatava tõusu ja dünaamilise tundlikkuse vähenemise (B, E), kuna dünaamilised gamma-motoneuronid muudavad vähe bioelektrilise aktiivsuse foonsagedust ning tõstavad dünaamilist tundlikkust (C, E).

2.5.1. Venitusrefleks lihase pikkuse kontrollijana

Lihase venitusest tingitud lihasekäävide aktivatsioon põhjustab motoneuronite monosünaptilise erutuse vahendusel lihase kontraktsiooni, s.o. lihase venitusele vastutoimiva lühe-

nemise. Lihase pikkuse konstantsuse reflektorne säilitamine on väga tähtis tugimootorikas hoidetoonuse tagamisel. Ni näiteks põhjustab iga kerge, veel nähtamatu ja märkamatu painutus põlveliigeses m. quadriceps femoris'e venituse, mis tugevasti aktiveerib selle lihase käävide primaarseid sensibiile lõpmeid. Tulemuseks on m. quadriceps femoris'e «moto-
neuronite täiendav erutus ja lihasetoonuse kõrgenemine, mis välistab algeva painutuse ning tagab tasakaalu sirutaja- ja painutajalihaste vahel (joonis 7). Vastupidiselt eelnevale



Joonis 7. Venitusrefleksi ja retsiprookse antagonistliku pidurduse refleksikaared. F - põlveliigese fleksormotoneuron, E - põlveliigese ekstensormotoneuron. Erutav sünap on hele ja pidurdav sünap tume.

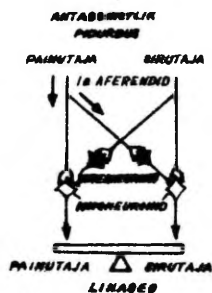
põhjustab lihase tugev kontraktsioon venitusretseptorite (lihasekäävide) aktiivsuse vähenemine. Nende impulsatsioon harveneb ja koos sellega väheneb erutavate impulsside vool motoneuronitesse. Tulemuseks on lihasetoonuse langus. Niisuguse regulatsiooniringi kaudu ongi võimalik hoida lihase pikkust võrdlemisi konstantsena.

Monosünaptiline venitusrefleks kujutab seega endast lihase

pikkuse täiturmehhanismi (nn. servomehhanismi), mis tagasividega lihasekäävidest tagab lihase konstantse pikkuse. Ka lihase koormuse muutused tasandatakse (tasakaalustatakse) automaatselt selle mehhanismi vahendusel. Lihasekäävide küljaladane tundlikkus antakse seejuures ette intrafusaalsete lihaskiudude toonuse muutmisega γ -eferentide poolt. Lihasekäävide dünaamilise mõõtefunktsiooni kõrgenemine tingib omakorda tugevama reaktsiooni lihase pikkuse muutumisel, mis märgatavalt parandab hoidefunktsiooni.

2.5.2. Venitusrefleksid ja retsiprookne antagonistlik pidurdus kui lihase pikkuse kontrollsüsteem

Ia kiud ei moodusta ainult monosünaptilisi erutavaid kontaktseoseid homonüümsete motoneuronitega (venitusreflexi kaar), vaid ka disünaptilisi pidurdavaid ühendusi antagonistlikel motoneuronitel (joonised 7, 8).



Joonis 8. Antagonistlik pidurdus interneuronite vahendusel.

Seda pidurdust nimetatakse retsiprookseks antagonistlikuks pidurduseks (joonis 8), mis toetab homonüümsete ja agonistlike lihaste Ia kiudude aktiivsusega vallandunud kontraktiooni antud liigese antagonistide tegevuse samaaegse pidurdusega. Kuna antagonistlike lihaste Ia kiud evivad ka vastavaid seoseid (joonis 7), siis aktiveeritakse liigese asendi passiivse (s.o. väljastpoolt põhjustatud) muutmisega 4 ref-

leksikaart, mille ülesandeks on liigese muutunud asend taastada, s.o. hoida lihase etteantud pikkust konstantsena. Kui raskustungi tõttu peaks toimuma põlveliigeses painutus (joonis 7), siis sirutajalihas- lihasekäävide venituse erutab (esiteks) tugevasti sirutajalihas- motoneurone ja (teiseks) pidurdab painutajalihas- motoneurone. Samal ajal painutajalihas- venituse vähenemine põhjustab (kolmandaks) nende homonüümse erutuse nõrgenemise ja (neljandaks) redutseerib sirutajalihas- retsiprookset pidurdust painutajalihas- te poolt (taolist pidurduse kõrvaldamist nimetatakse ka disinhibitsiooniks). Seega kasvab nende nelja refleksikaare käik- kulaskmisega sirutajalihas- motoneuronite erutus ning vähe- neb painutajalihas- motoneuronite erutus, mis tagavad liha- se konstantse pikkuse vastava asendi säilitamisel. Nii for- meerubki nendest refleksikaartest lihase pikkuse kontroll- süsteem.

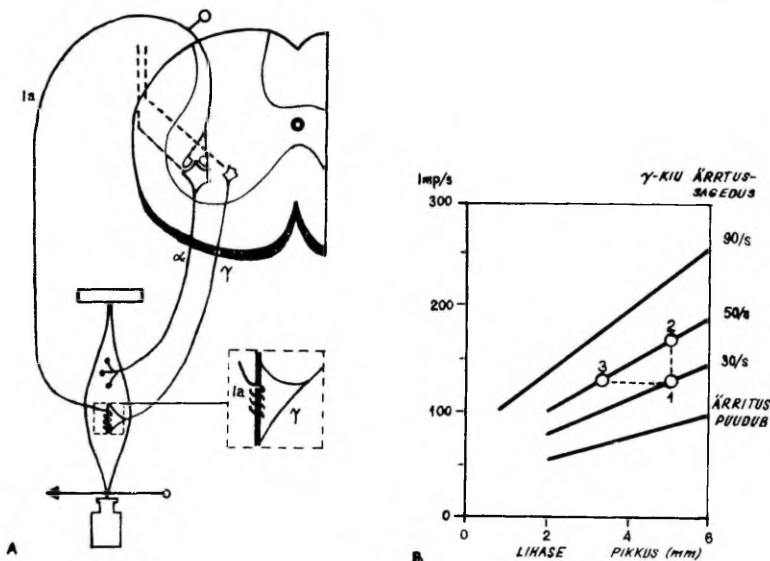
2.5.3. Faasilised ja toonilised venituse-refleksid

Lihase venitamisel teatud pikkuseni, eriti detcerebreeritud loomal, võib täheldada kõrgenenud lihasetoonust, mille puhul faasilise komponendi (täheldatav venituse algul) kõrval ilm- neb ka nn. tooniline komponent. Viimane jääb püsima liha- se vastava venituseastme puhul. Kui faasilise komponendi tekkes on otsustava tähendusega monosünaptiline refleksitee, siis toonilise komponendi lisandumine toimub polüsünaptilisel teel Ia kiudude kaudu. Ka lihasekäävi sekundaarsete sensii- bilitate lõpmete kaudu (üle II rühma aferentide) võivad kujuneda spinaalsed polüsünaptilised refleksiteed, mis omakorda too- nilist komponenti toetavad. Seega esinevad peale monosünap- tiliste ka polüsünaptilised venituse-refleksid.

2.5.4. Gamma-käävilingu ülesanded

Ekstrafusaalsete lihaskiudude kontraktsioon võib vallanduda kahel teel: 1) α -motoneuroni otsesel erutamisel ja 2) γ -mo- toneuroni kaudu. Viimasel juhul aktiveeritakse lihasekäävi intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsiooniga venituse-reflek- si kaart, mis omakorda põhjustab ekstrafusaalsete lihaskiu- dude kontraktsiooni. Taolist lihase kontraktsiooni tekkimise mehhanismi nimetataksegi gamma-käävilinguks (joonis 9, A).

Eriti staatilise γ -fusimotoneuroni aktiivsuse muutus põhjustab lihasekäävi aferendis impulsatsiooni saagemise ning koos sellega lihase pikkuse muutuse (joonis 6, B, E) või isegi vallandab liigutuse. Lihase kontraktsiooni puhul gamma-käävilingu kaudu järgneb intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsioonile ekstrasfusaalsete lihsakiudude kontraktsioon, seni kuni lihasekäävi primaarsetes aferendis on taastunud impulsatsiooni esialgne sagedus. Gamma-kääviling koos sellesse lülitatud venitusrefleksi kaarega moodustab seega järgiva täiturmehanismi, mille puhul lihase pikkus järgib lihasekäävi pikkust.



Joonis 9. A - B. Gamma-käävilingu refleksikaar (A) ja fusimotoorse aktiivsuse mõju lihasekäävi primaarsete aferentide impulsisagedusele (ordinaadil skeemil B). Gamma-käävilingu supraspinaalse aktivatsiooniga kaasneb samaaegselt homonüümse alfa-motoneuroni destsendeeriv aktivatsioon (alfa-gamma-koaktivatsioon, katkendjoonega tähistatud destsendeerivad teed). Lihasekääv skeemil B pärineb kassi m. soleus'est. Joonisel nähtub, et lihase pikkuse varieerub ka rahuolekus. Paremal on antud gamma-fusimotoorse kiu ärritamise sagedus.

Joonisel 9 (B) on graafiliselt kujutatud seos lihase pikkuse (abstziisil) ja lihasekäävi primaarse aferendi impulsside sageduse (ordinaadil) vahel nende juurde kuuluva γ -kiu erineva ärritussageduse puhul (0, 30, 50, 90 Hz).

Kui näiteks punktis 1 muutub gamma-impulsside sagedus 30-lt 50 Hz-le, siis lihasekäävi primaarses aferendis impulsside sagedus punkti 2 alusel suureneb. Aferendi impulsatsioonil esialgne sagedus taastatakse lihase lühenemisga punktis 3. Seega on võimalik gamma-eferentide kaudu lihase pikkust muuta ilma lihasekäävi aferendi impulsatsioonil sagedust varieerimata. Kuna muudetud liigeseasend põhjustab antagonistide venituse, siis peab antagonistlike lihaste intrafusaalsete lihaskiudude pinget pisut langema, et punktis 3 saavutada samasugust ordinaatväärtust nagu punktis 1.

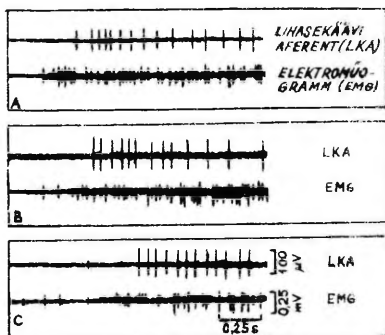
2.5.5 Alfa-gamma-koaktivatsioon liigutuste puhul

Varem arvati, et sihtmotoorsete liigutuste vallandumine toimub eeskätt alfa-motoneuronite direktse erutusega siis, kui on tarvis rõhutada liigutuse kiiruslikku komponenti, kuna aga gamma-käävilingu aktivatsioon leiab aset eriti sujuvate ning peenelt astmestatud (järgustatud) liigutuste puhul. Käesoleval ajal on näidatud, et ekstrapusaalsete lihaskiudude kontraktsiooni korral tavaliselt nende lihasekäävides impulsatsioon saaneb (niisiis ka intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsioon), mis ei lähtu antud liigutusest, vaid järgneb lühikese latentsperioodi möödudes (joonis 10). Nendes tingimustes on tegemist alfa- ja gamma-motoneuronite samaaegse aktivatsiooniga. Lihasekäävi aferentide aktivatsioon viivitub mõnevõrra elektromüograafiliselt registreeritud alfa-aktiivsusega, mis on põhjustatud gamma-kiudude erutuse aeglasemast juhtimisest ja intrafusaalsete lihaskiudude kontraktsioonist. Seda alfa-gamma-koaktivatsiooni nimetatakse ka alfa-gamma-seostuseks. Gamma-innervatsiooni ülesanne seisneb selles, et vältida lihasekäävi lõtvumist ekstrapusaalse kontraktsiooni ajal ning tagada sellega lihase pikkuse pidevat jälgimist lihasekäävite poolt ja venitusereflekside stabiliseerivat mõju kogu liigutuse vältel.

2.5.6. Lihasekäävi sekundaarsed aferendid

Lihasekäävi II rühma kuuluvate aferentide tsentraalne lülitus

erineb oluliselt Ia rühma omadest. Lihasekäävi sekundaarsete aferentide segmentaalsed lülitused sarnanevad nende aferentide lülitusele, mis painutusrefleksi esile kutsuvad. See tähendab seda, et olenemata oma lähtelihasest mõjuvad nad vastava jäseme kõikidele painutajalihasetele aktiveerivalt ja sirutajalihasetele pidurdavalt. See mõju niisiis ei piirdu, nagu see Ia aferentidele iseloomulik on, sama liigese sünergistide ja antagonistidega, vaid on seotud kogu jäseme liigutuste reguleerimisega (juhtimisega).

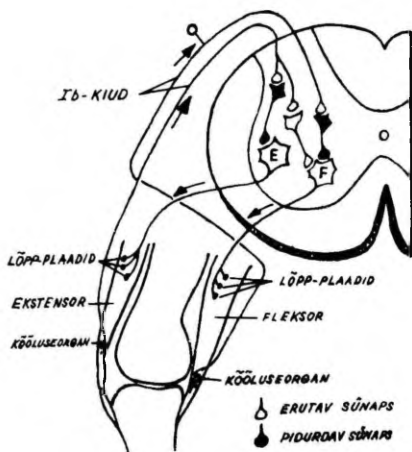


Joonis 10. A-C. Alfa-gamma-koaktivatsioon ühe sõrme liigutuse puhul (inimesel). Ühe sõrme painutusliigutust sooritati 3 korda (A, B, C). Ostsillograafi ülemine kiir registreerib m. flexor digitorum'i ühe lihasekäävi aferendi (LKA) ning alumine kiir sama lihase alfa-motoorset aktiivsust nõelelektroodi abil elektromüogrammina (EMG).

2.5.7. Ib kiudude segmentaalne lülitus

Kõõluseorgani Ib kiudude lülitused on peegelpildsed lihasekäävi Ia kiudude omaga (joonis 11). Kõõluseorganitel on divõi trisünaptilised pidurdavad ühendused homonüümse ja sünergistliku agonisti motoneuronitega (nn. autogeenne pidurdus ehk isepidurdus) ning disünaptilised erutavad kontaktseosed antagonistide motoneuronitega. Peab aga märkima, et antud lülitustüüpi ei esine kõikjal. Nii ei avalda painutajalihasete kõõluseorganite Ib kiud sageli erutavat toimet sirutaja-

lihaste motoneuronitele või siis teevad seda ainult teatud tingimustes, kus arvatavasti olulist osa etendab motoorse tegevuse supraspinaalne kontroll. Peale selle hõlmab autogeenne pidurdus ainult osa Ib aferentide toimest, kuna nad mõjustavad peale sama liigese sünergistide ja antagonistide motoneuronite ka teiste liigestega seotud lihaste motoneuroneid.



Joonis 11. Lihase kõõluseorgani Ib kiu segmentaalne lülituse skeem. Skeem on analoogiline joonisel 7 tooduga. Fleksori Ib kiu erutavad sünapsid siru-tajalihase motoneuronil (E) on ära jäetud, kuna vastavat reflektorset mõju ei esine reeglipäraselt.

2.5.8. Kõõluseorganid kui lihase pinge kontrollsüsteemi tajurid

Kuna kõõluseorganid mõõdavad lihase pinget, siis lihase pinge tõus ekstrapusaalsete lihaskiudude kontraktsiooni tagajärjel põhjustab Ib aferentide aktivatsiooni kaudu homonüümsete motoneuronite pidurduse. Lihase pinge (lihasetoonuse) vähenemine põhjustab disinhubitsiooni (pidurduse kõrvaldamine) ja koos sellega homonüümsete motoneuronite aktivatsiooni. Teiste sõnadega on kõõluseorganitest algatatud refleksikaar nii lülitatud, et ta tagab lihase konstantse pinge. Iga lihas evib

seega kaht tagasiside süsteemi: 1) lihase pikkuse kontrollsüsteem, mille tajuriks on lihasekääv, ja 2) lihase pinget kontrollsüsteem, kus tajuriks kõõluseorganid.

Pikkuse kontrollsüsteemi funktsioon piirdub homonüümsete lihaste ja nende antagonistidega, kuna pinget kontrollsüsteem osaleb kogu jäsme lihasetoonuse regulatsioonis.

Kui lihase väline koormus muutub, siis on puhtfüüsikaliselt võimatu hoida konstantsena nii lihase pikkust kui ka lihase pinget. Koormuse kasvades (vrd. joonis 4, A, B) lihas kas muutub (venitub) pikemaks või tõstab oma pinget, et hoida oma pikkust konstantsena. Selles olukorras on mõlemad kontrollsüsteemid üksteisega väga tihedalt seotud.

Detserebreeritud loomal, samuti kõrgenenud spastilise lihasetoonusega patsientidel võib täheldada, et lihase kiire passiivne venitamine põhjustab kõigepealt (üle venituse-refleksi kaare) lihase pinget tõusu, kuni väga tugeva venituse puhul lihasetoonus järsku kaob (lihas lõtvub). Seda nähtust nimetatakse „taskunõu fenomeniks“, mis on tingitud Golgi kõõluseorgani pidurdavast toimest homonüümsetele motoneuronitele.

Siit järeldub, et autogeense pidurduse ülesanne on kaitsta lihast tema pinget järsu ja ülemäärase kasvamisest, mis võib põhjustada kas lihase või kõõluse rebestuse. Seega antud kaitse-refleksi käivitajaks on kõõluseorgan.

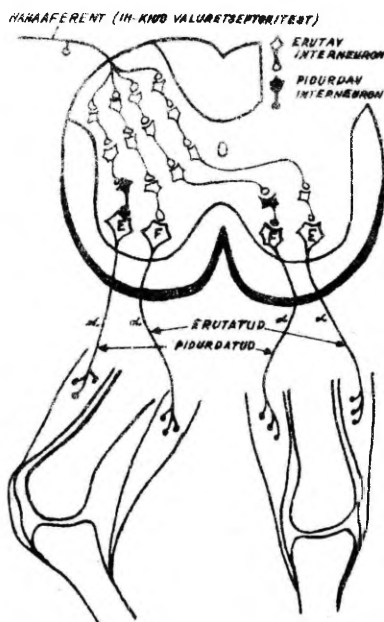
2.6. Polüsünaptilised motoorsed refleksid

Peale lihasekäävide ja kõõluseorganite edastavad informatsiooni spinaalseks refleksitegevuseks ka teised somatosensoorsed retseptorid, nagu naharetseptorid, liigeste retseptorid ja „vabad närvilõpped“ lihastes, mis on ühenduses III ja IV rühma kuuluvate aferentidega. Kõikidele aferentidele on iseloomulik nende polüsünaptiline seostus motoneuronitega (joonis 12). Antud asjaolu tõttu on võimalik motoorse tegevuse reflektorne kohastumine vastavalt tingimustele ja olukordadele.

2.6.1. Painutusrefleks

Kui spinaalloomal põhjustada tagakäpas tugev valuärritus (pigistamine pitsutiga, elektriaärritus jne.), siis täheldatakse ärritatud jäsme eemaldamist painutusega hüppe-, põlve- ja

puusaliigeses. Valuärritus esijäsemes vallandab vastava painutusrefleksi esijäsemes. Neid reflekse vallandavad retseptorid paiknevad nahas. Täolist refleksi nimetatakse võõrrefleksiks, mille ülesandeks on eemaldada jäset valulikest ja kahjustavatest ärritajatest. Need reaktsioonid on tüüpilised kaitserefleksid. Painutusrefleksi puhul võib komplekse teel veenduda, et sirutajalihased on painutuse ajal lõõgastunud. Eeltoodust järeldub, et painutatud jäseme sirutajalihaste motoneuronid on sel ajal pidurduses.



Joonis 12. Jäseme naha notsireseptori (valuretseptori) aferentse kiu intraseg-
mentaalsed lülitused. E - ekstensormo-
toneuron; F - fleksormotoneuron.

Kõige mitmekesisemaid painutusreflekse on võimalik esile kut-
suda praktiliselt kõikide somatosensoorsete närvide elektri-
lise ärritusega, kui ärrituse tugevus seejuures on valitud

nii, et erutuvad ainult III ja IV rühma kuuluvad aferendid. Selle alusel nimetatakse neid painutusrefleksi eferentideks. Kuid eelnimetatud retseptoraferentide hulgas on ka retsi-prookseid lülitusi sama jäsene samal motoneuronil, s.o. erutavaid sünapseid sirutajalihaste motoneuronitel ja pidurdavaid sünapseid painutajalihaste motoneuronitel. Seega need aferendid evivad ühe erutava ja ühe pidurdava refleksitee iga motoneuronite kogumi jaoks. Millist refleksiteed nendest rakendatakse, see sõltub eelkõige kõrgemate keskuste regulatiivsetest mõjustustest ja nähtavasti ka vastava jäsene antud asendist ja liigutuse iseloomust.

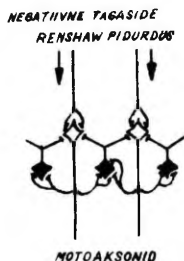
2.6.2. Ristsirutusrefleks

Ees- või tagajäsene reflektorsel painutamiseega kaasneb enamasti kontralateraalsete jäsente sirutajalihaste toonuse tõus, et tasakaalustada antud jäsemele ülekantud lisakoormust. Niisugust kontralateraalset sirutusrefleksi nimetataksegi ristsirutus- ehk -ekstensorrefleksiks, kuna aferentne aktivatsioon on ristunud kontralateraalsetele poolele seljaaju hallaine eesmise komissuuri kaudu, et seal indutseerida sirutusrefleks (joonis 12). Kontralateraalsete sirutajalihaste motoneuronite erutuse ajal on kontralateraalsete painutajalihaste motoneuronid pidurdatud. Nagu nähtub joonisel 12 toodud skeemilt, käivitub niisiis ühe jäsene valuärrituse puhul neli erutavat refleksikaart, s.o. ipsi- ja kontralateraalsete jäsente kõik fleksor- ja ekstensorrefleksid. Kuna painutusrefleksid ja ristsirutusrefleksid seoses kesknärvisüsteemi küpsemisega üha enam allutatakse supraspinaalsele kontrollile ning kaetakse sageli komplekssete refleksmuustrite poolt, siis on võimalik neid reflekse uurida väga noortel koduloomadel (kassipojad, kutsikad) või rinnalapsel.

Erinevalt I ja II rühma aferentidest, millede peamine ülesanne on motoorse tegevuse kontrollimine, on lihaste III ja IV rühma kuuluvate aferentide (moodustavad enam kui poole kõikidest aferentidest) ülesanded mõneti teistsugused. Üks osa nendest on seotud informatsiooni edastamisega lihasevahlust, teine osa on seotud vegetatiivse närvisüsteemiga, kus nad osalevad lihaste verrega läbivoolutuse regulatsioonis.

2.6.3. Rekurrentse ja presünaptilise pidurduse osa spinaalmotoorikas

Rekurrentse ja presünaptilise pidurduse liigid on kesknärvisüsteemis laialt levinud pidurdusmehhanismid. Alfa-motoneuronite aksonite rekurrentsete kollateraaliide kaudu toimuv motoneuroni enese pidurdus (nn. Renshaw' pidurdus, joonis 13) peab takistama motoneuroni ülemäärast aktiivsust. Eriti näib



Joonis 13. Renshaw' tüüpi pidurdus.

Renshaw' pidurdus piiravat hoide funktsioonis osalevate staatiliste motoneuronite impulsside sagedust. Renshaw' rakkude selle motoneuroni impulsatsiooni sagedust limiteeriva funktsiooni nõrgenemine võib olla patoloogiliselt kõrgenenud lihasetoonuse tekkimise põhjuseks.

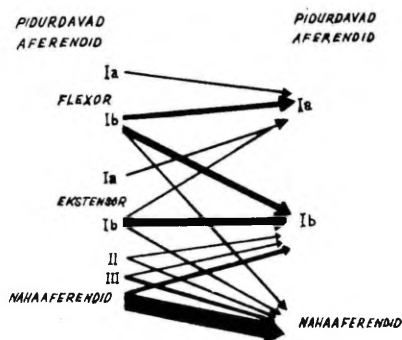
Presünaptilise pidurduse tähendus on motoorika, eriti aga spinaalmotoorika seisukohalt veel vähe selgitatud.

Joonisel 14 on toodud ülevaateskeem presünaptiliste pidurdavate refleksseoste kohta tähtsamate spinaalsete aferentide vahel, mis (nagu Renshaw' pidurduse puhul eferentsel poolel) viitab selle pidurduse negatiivse tagasiside iseloomule. Seejuures on mõned kiudude rühmad (eelkõige Ia) vähe, teised (Ib, nahaferendid) aga eriti toimivad.

2.6.4. Segmentaalsete reflekside vahelised ristseosed

Eespool kirjeldatud mitmesugustest aferentidest tingitud reflekslülitused ei ole üksteisest rangelt lahutatavad. Juba

segmentaalsel tasandil toimub ulatuslik konvergens teise lähtega refleksitee interneuronitele. Retsiprookse antagonistliku pidurduse interneuron (Ia inhibitoorne neuron, joonis 7) pidurdatakse omakorda Renshaw' rakkude (joonis 13) või antagonistide Ia inhibitoorse interneuroni poolt. Peale selle saavad nad polüsünaptilisi erutavaid sünapseid naha ning teistelt ipsi- ja kontralateraalsetelt fleksorreflekside afferentidelt. Seejuures saabub veel mitmesuguseid mõjustusi kõr-



Joonis 14. Primaarsete afferentsete kiudude (perifeersetete) presünaptiline pidurdav mõju seljaaju Ia, Ib ja nahaafereentidele. Noole laius väljendab pidurduse tugevust.

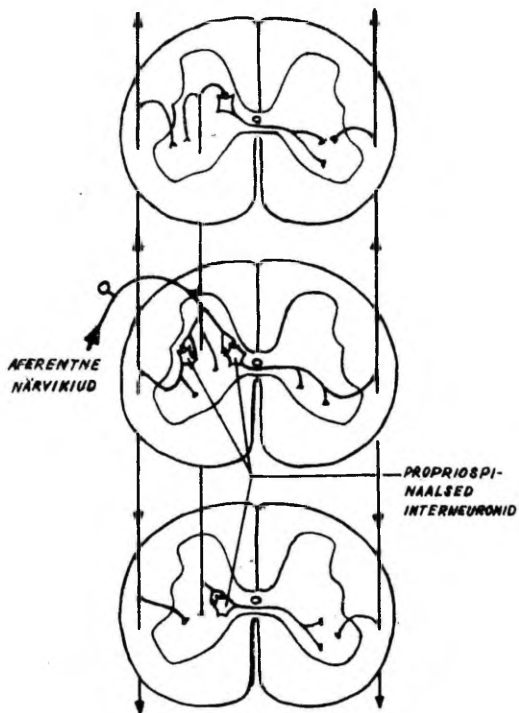
gematest keskustest. Selle konvergensnähtuse funktsionaalset tähendust pole veel täielikult selgitatud. Siiski näib olevat otstarbekohane vajaduse korral vähendada antagonistide pidurdust, näit. agonisti ja antagonistiga samaaegsel kontraktsioonil liigese fikseerimiseks teatud kehahoiu või asendi tagamisel.

2.7. Intersegmentaalsed refleksiseosed

Seljaajus eksisteerivad ülenevad ja alanevad segmentidevahelised refleksiseosed (joonis 15). Intersegmentaalsete refleksikaarte interneuronid paiknevad kui propriospinaalsed

neuronid seljaaju hallaines. Nende aksonid kulgevad seljaaju valgeaines kui propriospinaalsed teed nii üles kui alla, ilma et nad väljuksid seljaajust.

Degeneratsioonikatsetega (täielikult isoleeritud seljaajulõigetega) on näidatud, et enamik spinaalsetest närvirakkudest kuulub propriospinaalsete neuronite hulka.



Joonis 15. Aferentsete närvikiudude inter-segmentaalsed lülitused.

Intersegmentaalsed refleksid on liigutuste koordinatsiooni teenistuses, mis lähtuvad seljaaju mitmesugustelt tasanditelt (eriti ees- ja tagajäsemete lihaste vahelised funktsionaalsed vahekorrad).

Jäsemete vahelised intersegmentaalsed refleksid saavad oma lähteimpulsid lihasekäävide sekundaarsetest sensibiilsetest lõpmetest, naharetseptoritest ning teistest fleksorreflekside aferentidest. Impulsid Ia ja Ib rühma kiududest ei etenda siin tavaliselt mingisugust osa.

Segmentaalsete ja intersegmentaalsete reflekside kõrval on seljaaju vastavalt tegevusajele perifeeriast või kesknärvisüsteemi kõrgematest osadest võimaline sooritama üsna keerukaid koordineeritud motoorseid akte ja neid üksteisega kooskõlastama (näiteks spinaalkonna pühkimisrefleks selja lumbaalpiirkonna ärritamisel happelahuses niisutatud filterpaberi tükikesega). Seda nähtust nimetatakse seljaaju integratiivseks funktsiooniks, mis kõrgematel selgroogsetel, eriti imetajatel allutatakse üha enam kesknärvisüsteemi kõrgemate osade kontrollile ja koordineerimisele.

2.8. Isoleeritud seljaaju talitlus

2.8.1. Spinaalne lokomotsioon

Inimese või looma vaba edasiliikumine koordineeritud jäsemeteliigutustega töötatakse oma põhimustrilt välja juba seljaajutasandil. Nii põhjustab spinaalloomal ühe jäseme valuärritus kõikide jäsemete reflektorsed liigutused, mis kestva valuärrituse puhul muutuvad kõigi kolme mitteärritatud jäseme rütmilisteks koordineeritud sirutus- ja painutusliigutusteks. Kui niisugune loom asetada toetatult konveierilindile, siis viimase käivitamisel võib ta teatud tingimustes sooritada koordineeritud jooksmisliigutusi, mis on sarnased vabalt jooksva looma liigutustega. Neid jooksuliigutusi võib seljaaju ka iseseisvalt alal hoida. Seega need liigutused ei vaja tagasisideinformatsiooni retseptoritest, mis liigutuste tagajärel aktiveeritakse. Nii võib spinaalloomal, kes on veel kuraarega täielikult halvatud, teatud tingimustes registreerida sirutaja- ja painutajalihaste motoneuronites rütmiliselt vahelduvaid impulsse, mis on sarnased vabalt jooksva looma vastava impulsatsiooniga. Kuna nad niiöelda ilma liigutusteta jooksevad, siis nimetatakse seda fiktiivseks ehk näiliseks lokomotsiooniks, mida juhitakse seljaaju hüpoteesiliste lokomotoorsete keskustega. Igal jäsemel näib olevat

üks selline keskus. Nende keskuste tegevuse koordinatsioon toimub propriospinaalse süsteemi ja segmentaalsel tasemel ristuvate teede vahendusel.

Ka inimesel on kindlaks tehtud spinaalsed lokomotoorsed keskused. Selle tõestuseks on vastsündinu naha ärritamisel vallanduv sammumisrefleks. Kesknärvisüsteemi morfoloogilise funktsionaalse küpsemise käigus satuvad need keskused üha enam tugava supraspinaalse kontrolli alla, mistõttu nad inimesel ea kõrgenedes minetavad oma iseseisva aktiivsuse. Sellest võib ka järeldada, miks inimesel pole võimalik saada koordineeritud lokomotsiooni, kui on tegemist seljaaju ühenduse täieliku eraldamisega kõrgematest keskustest (nn. läbilõikehalvatuse puhul traumade korral).

Seega on juba spinaalsel tasandil olemas liigutus(t)e jäljed, mis ei vallandu välisest ärritusest sõltuvalt, vaid on reflektoraalselt reguleeritavad ning kõrgemate keskuste poolt liikumis- (liigutuste) programmi lükitavad. Kõrgemates mootorsetes keskustes on selliseid ärritusest sõltumatuid liigutusprogramme veelgi arvukamalt „maha pandud“. Osaliselt on need kaasasündinud, nagu hingamise liigutuste programm, osaliselt aga õpitavad ja omandatavad individuaalse eluea vältel. Tarvitseb ainult mõelda sportliku tegevuse puhul kujunevatele ja kutsealastele vilumustele, nagu riistvõimlemine, akrobaatika, iluuisutamine või kirjutamine, mis kõik peale pidevat harjutamist (treeningut) muutuvad automaatselt kulgevaks. Niisiis pole tsentraalsed spinaalsed ja supraspinaalsed liigutusprogrammid mitte ainult ärritussõltumatud, vaid nad võivad kulgeda ka ilma igasuguse sensoorse tagasisidestuseta.

2.8.2. Seljaaju ristlääbilõike puhune halvatus

Küsimus, missuguseks reflektoraalseks talitluseks on inimese isoleeritud seljaaju võimeline, on suure praktilise tähendusega, kuna vaatamata kõikidele ettevaatusabinõudele on saagenud õnnetusjuhtumid, eriti aga meie tihedas ja kiires liikluses, kus vigastuse puhul sageli seljaaju nagu „lõigatakse“ läbi, s.o. eraldatakse kõrgematest keskustest. Nende teadmiste alusel on võimalik hakata rehabiliteerima hoolika intensiivraviga juba alates akuutsest staadiumist. Täieliku ristlääbilõike puhuse halvatus (enamasti torakaal-

piirkonnas, $Th_1 - Th_{12}$) korral tekib kohe nende lihaste liigutuste (tahtlike) püsiv halvatus, mida seljaaju innerveerit kaudaalsemalt vigastus- (katkemis-) kohast, samuti puuduvad teadvuslikud aistingud nendest piirkondadest (tunde- e. sensoorne halvatus) ning kõik refleksid (arefleksia).

Motoorsed refleksid taastuvad järgnevate nädalate ja kuude vältel. Taastumise käigus võib eristada 4 staadiumi: 1) täielik arefleksia kestab tavaliselt 4-6 nädalat. 2) Järgnevalt on kõigepealt võimalik sedastada varvaste reflektorseid liigutusi, eriti suurel varbal. 3) Selles staadiumis muutuvad üha märgatavamaks painutusrefleksid alates varvaste liigestest ja hüppeliigesest, hiljem ka põlve- ja puusaliigese piirkonnas. Nende massilistele painutusrefleksidele hakkavad järkjärgult kaasuma ristsirutusrefleksid. Labajalg, eriti jalatald osutub seejuures kõige tundlikumaks refleksogeenseks piirkonnaks, kusjuures mittevalulikumid puuteärritused võivad vallandada ulatuslikke painutusreflekse. 4) Kroonilises staadiumis, s.o. vähemalt poole aasta möödudes vigastusest on üldkaalus painutusrefleksid. Seejärel hakkavad aeg-ajalt ilmema ka elavnenuid sirutusrefleksid, mis võivad üle minna isegi kestvaks ekstensorspasmiks, s.o. sirutajalihaste hüpertoonuseks. See sirutajalihaste spastiline seisund võib nii tugevaks osutada, et on isegi võimalik patsiendi lühiaegne seisimine („spinaalne seisimine“). Sirutusreflekse on hõlpus vallandada painutajalihaste kiire ja järsu venitusega, eriti puusaliigese piirkonnas. Selles staadiumis leiab aset erutuvuse tõus kõigis refleksikaartes.

Kõrvalekalded eelestitatud kliinilisest pildist, eelkõige kõrgenenud sirutusrefleksid ja lihasetoonuse tõus vahetult peale vigastust on enamasti selle tunnus, et seljaaju läbivkahjustus pole täielik, mis on prognostiliselt märksa parem.

2.8.3. Spinaalne šokk

Taaspöörduvat motoorset ja vegetatiivset arefleksiat pärast seljaaju läbivkahjustust nimetatakse spinaalseks šokiks. Loomeksperimendis on võimalik spinaalset šokki esile kutsuda seljaaju lokaalse jahutamise või lokaalanesteesiaga. Peale esimest katkestamist ning reflekside taastumist ei põhjusta seljaaju järgmine läbilõige või katkestamine allpool esimest

läbilõiget uuesti spinaalse šoki tekkimist. Belttoodust järeldub, et spinaalse šoki tekkes on määrava tähtsusega seljaaju seose katkemine kesknärvisüsteemi kõrgemate osadega. Spinaalšoki tekke põhjuste ja mehhanismide, samuti reflekside taastamise kohta on teadmised siiski üsna vähesed. Peab aga rõhutama, et spinaalse šoki sügavus ja kestus on seda ulatuslikum, mida kõrgem on organismi arengutase üldise evolutsiooni redelil. Nii kestab spinaalne šokk konnal ainult mõned minutid, kassil tunde, madalamatel ahvidel päevi-nädalaid, inimesel ja inimahvidel aga mitmeid kuid.

Arvatakse, et alanevate juhteteede katkemise tõttu jäävad ära kõik arvukad erutavad mõjustused seljaaju alfa- ja gamma-motoneuronitele ning teistele ülejäänud spinaalsetele neuronitele, mistõttu pidurdavad spinaalsed interneuronid vabanevad ise pidurdusest. Tulemuseks on reflektorse tegevuse lakamine sügava pidurduse tõttu, mida taastamise käigus püütakse läbi murda.

3. Ajutüve motoorsed funktsioonid

Normaalse kehaasendi ja tasakaalu säilitamine Maa gravitatsiooniväljas toimub tavaliselt reflektorselt ilma teadvussfääri osavõtuta. See tugimootorika on eelkõige ajutüve funktsioon (vrd. joonis 1), kusjuures selleks vajalik informatsioon pärineb eeskätt tasakaaluelundi ja kaelapiirkonna prioritseptoritest.

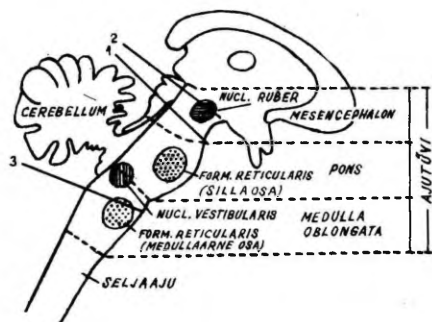
Ekspérimentaalselt uuritakse ajutüve funktsioone nii, et tema ühendused kõrgemate mootorsete keskustega lülitatakse välja, vajaduse korral katkestatakse seos ka väikeajuga.

Sihipäraselt piiritletud väljalülituskatsete, ärrituskatsete ja elektrofüsioloogilise mikroelektroodmetoodika abil on osutunud võimalikuks selgitada ja lokaliseerida täpsemalt ajutüve motoorseid keskusi.

3.1. Ajutüve mootorsete keskuste funktsionaalne anatoomia

Ajutüve all mõistetakse füsioloogias piklikaju (medulla oblongata) koos ajusilla (pons) ja keskajuga (mesencephalon, joonis 16). Kaudaalselt läheb seljaaju vahetult üle seljaajuks (medulla spinalis) ning rostraalselt vaheajuks (dien-

cephalon). Ajutüve arvukatest struktuuridest leiavad alljärgnevalt käsitlemist ainult need, mis on tähtsad motoorika seisukohalt.

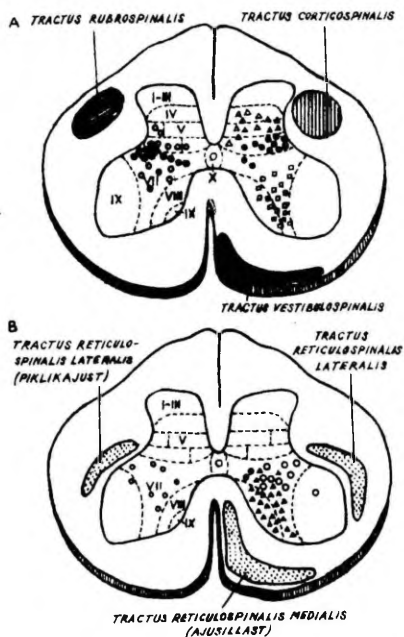


Joonis 16. Skemaatiline ülevaade ajutüve motoorsetest keskustest piklikajus, pons'is ja keskajus. Skeemil tähistatud läbilõiked annavad detserebreeritud ehk piklikajulooma (1), keskajulooma (2) või kõrgelt spinaliseeritud looma (3).

Ajutüve motoorsed keskused. Defineerides ajutüve motoorsete keskustena neid struktuure, millede eferentsed teed mõjustavad otseselt seljaaju ja kraniaalnärvide motoneuroneid ning on omakorda mõjustatavad kõrgemate keskuste poolt, võib eristada kolme niisugust ajutüve motoorset keskust (joonis 16):
 1) nucleus ruber ehk punatuum; 2) nucleus vestibularis, eriti nucleus vestibularis lateralis ehk Deitersi tuum ning 3) formatio reticularis'e teatud piirkonnad.

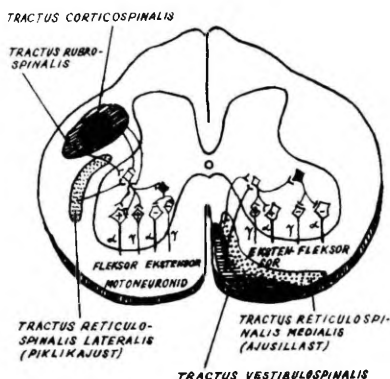
Punatuum (nucleus ruber) paikneb keskajus neliküngastiku tasemel (joonis 16). Tema tähtsaim motoorne projektsioon on tractus rubrospinalis. See alanev eferentne juhtetee ristub vahetult pärast punatuumadest väljumist ning kulgeb seljaajus ventraalsemalt ja veidi lateraalsemalt tractus cortico-spinalis lateralis'est. Tractus rubrospinalis'e kiud lõpevad seljaaju hallaines dorsaalsemalt motoneuronite kogumikest (heledad ringid joonisel 17, A), mis paiknevad V kuni VII tasemel. Tractus rubrospinalis toimib tema isoleeritud elektri-

lise ärrituse korral erutavalt eeskätt painutajalihaste alfa- ja gamma-motoneuronitele interneuronite vahendusel (joonis 18). Ekstensorlihaste motoneuronid aga pidurdatakse tractus rubrospinalis'e kaudu saabuvate impulsside poolt pidurdava interneuroni kaudu. Samasugust mõju avaldab ka tractus corticospinalis lateralis.



Joonis 17. A-B. Tähtsamate destsendeerivate mootorsete teede paigutus seljaajus ja andmed nende lõpp-piirkondade kohta seljaajus. Seljaaju hallaine tuumapiirkondade liigendus on antud rooma numbritega (Rexedi järgi). Skeemil A on paremal pool toodud tractus rubrospinalis'e paigutus ja selle lõpmete piirkonnad (heledad ringid), paremal pool on esitatud tractus vestibulospinalis'e paigutus ja selle lõpmete piirkonnad hallaines (heledad ruudud) ning tractus corticospinalis'e asukoht. Korteksi M I-piirkonnast pärinevate kortikospinaalsete kiudude lõpmete ala (mustad ringid) paikneb märgatavalt eespool (ventraalsemalt) S I-alalt pärinevate kiudude lõpmete piirkonnast (heledad kolmnurgad). Skeemil B on toodud tractus reticulospinalis lateralis'e ja medialis'e paigutus seljaajus ja nende lõpmete piirkonnad vastavalt piklikaju osa kiududele (heledad ringid) ja silla osast pärinevatele kiududele (mustad ringid).

Nucleus vestibularis lateralis'est ehk Deitersi tuumast saab alguse ristumatult kulgev alanev tractus vestibulospinalis, mis projitseerub seljaajus ventromediaalselt ning suundub sealt edasi seljaaju eessarve mediaalsesse ossa (heledad ruudud joonisel 17, A) ja lõpeb väljaspool motoneuronite tuumi vastavatel interneuronitel. Tractus vestibulospinalis toimib erutavalt alfa- ja gamma-motoneuronitele (sirutajalihas- te) ning pidurdab painutajalihas- te vastavaid motoneuroneid. Osalt võib erutav toime olla ka monosünaptiline, s.o. otsene seos motoneuroniga ilma interneuroni vahenduseta.



Joonis 18. Skemaatiline ülevaade seljaaju motoorsete teede põhitoometest fleksor- ja ekstensormotoneuronite- le. Dorsaalselt ja lateraalselt paiknevad teed (na- gu tractus corticospinalis, tractus rubrospinalis ja tractus reticulospinalis lateralis) toimivad erutavalt alfa- ja gamma-fleksormotoneuronitele ning pidurdavalt ekstensormotoneuronitele. Mediaalselt ja ventraalselt paigutatud teed (tractus vestibulospinalis ja tractus reticulospinalis medialis) avaldavad eelmistele vastu- pidist toimet.

Ajutüve formatio reticularis'es on võimalik silla ja piklik- aju piirkonnas piiritleda kummaski eraldi ala (joonis 16), millest saavad alguse kaks eferentset alanevat juhteteed. Ristumatu tractus reticulospinalis medialis lähtub silla piir- konnas paiknevast formatio reticularis'e tuumast, kuna nii ristunult kui ka ristumata kulgeva tractus reticulospinalis

lateralis'e kiud pärinevad formatio reticularis'e kiud pärinevad formatio reticularis'e piklikaju piirkonnas asuvast tuumast. Mõlemad teed lõpevad seljaaju hallaines väljaspool motoorseid tuumi (joonis 17, B), kusjuures nn. sillakiudude lõpp-piirkonnad on sarnased vestibulaarkulglale ning medullaarsete (piklikajust lähtuvate) kiudude lõpp-piirkonnad tractus rubrospinalis'ele ja tractus corticospinalis'ele. See vastavus kehtib ka funktsiooni kohta: medullaarsed kiud erutavad alfa- ja gamma-fleksormotoneuroneid ja pidurdavad alfa- ja gamma-ekstensormotoneuroneid, kuna sillakiud avaldavad otse vastupidist mõju (analoogiline mõju tractus vestibulospinalis'ega), mis nähtub ka jooniselt 18.

Supraspinaalsed destsendeerivad teed jaotuvad kahte rühma oma vastupidise toime tõttu fleksor- ja ekstensormotoneuroneitele. Nagu joonis 18 näitab, asuvad sama rühma teed seljaaju üksteise lähedal (või üksteisega koos), s.o. need teed, mis mõjuvad erutavalt fleksoritele (painutajalihastele), paiknevad dorsolateraalsemalt nendest, mis toimivad erutavalt ekstensorite (sirutajalihaste) motoneuroneitele. Mõlemasse rühma kuuluvad kiud toimivad eri interneuronite süsteemi kaudu, mis nähtub nende kiudude erinevatest lõpp-piirkondadest ja ka teistest tähelepanekutest. Antud destsendeerivate teede füsioloogiline uurimine rõhutab nende tugimotoorset funktsiooni ja osa jooksuliigutuste formeerimisel.

3.2. Detserebreeritud looma mootorika

Detserebreerimisrigiidsus. Kui katseloomal (näiteks kassil) teha ajutüve läbilõike tentorium cerebelli tasemel (1. lõige joonisel 16), siis lülitatakse välja rostraalselt paiknevad nucleus ruber ja teised motoorsed tuumad. Läbilõike tagajärjel areneb kiiresti toonuse tugev kõrgenemine kõikides sirutajalihastes. Loomal on kõik neli jäset maksimaalses sirutus seisundis, pea suunatud tugevasti kuklasse ja saba püsti. Taolist seisundit nimetatakse detserebreerimise rigiidsuseks ehk kangestuseks. Kui detserebreeritud loom asetada püstiasendisse, s.o. ta jäsemed veidi laiali suunata, siis võib ta toe abil isegi seista, sest niivõrd kõrge on sirutajalihaste toonus, mis välistab painutuse jäsemete liigestes. See looma ebatavaline ülesirutatud kehahoid kujutab endast nagu tava-

lise seisamise karikatuuri.

Detsebreerimisrigiidsuse olulisemaks põhjuseks on nucleus ruber'i ja kõrgemate mootorsete keskuste nucleus vestibularis lateralis't pidurdava toime väljalangemine, mis pidurdusest vabanemise tõttu põhjustabki sirutajalihastes ülemääraselt tugeva toonuse (vrd. joonis 18). Kui teha löige kaudaalsemalt vestibulaartuumast (löige 3 joonisel 16), siis detsebreerimisrigiidsus kaob. Ka nende tuumade koagulatsioonil (mõlemal pool) lakkab detsebreerimisrigiidsus.

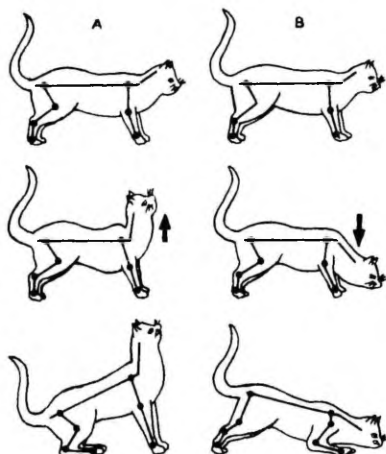
Gamma- ja alfa-rigiidsus. ülalkirjeldatud detsebreerimisrigiidsust võib kõrvaldada ka seljaaju tagumiste juurte läbilõikamisega. See kinnitab, et detsebreerimisrigiidsus on ülal hoitav lihasekävi gammalingu kaudu, seepärast räägitakse ka nn. gamma-rigiidsusest.

Isheemilise detsebratsiooni puhul (aa. carotis com. ja a. basilaris'e sulgemisel või ka sulgumisel), kui on välja lülitatud ka väikeaju ja ajusild, areneb niisugune detsebreerimisrigiidsus, mis ka pärast seljaaju tagajuurte läbilõikamist (s.o. gammalingu katkestamist) püsima jääb. Selle alfa-rigiidsuse puhul on ülekaalus otsene erutav mõju alfa-ekstensormotoneuronitele. Väikeaju avaldab pidurdavat mõju vestibulaartuumadele. Seepärast väikeaju eemaldamine süvendab detsebreerimisrigiidsust, kuna väikeaju ärritamine aga vähendab seda või isegi kõrvaldab.

3.3. Hoiakurefleksid

Skeletilihaste toonuse jaotamist võib detsebreeritud loomal jälgida nn. passiivsete liigutuste sooritamisel. Kuna pea asend võib muutuda nii ruumis kui ka ülejäänud keha suhtes, siis informatsioon näiteks jäsemete lihaste toonuse muutmiseks või ümberkorraldamiseks võib pärineda kas tasakaaluelundist (otoliitaparaadist) või kaelalihaste (-liigete, -kõõluste) proprioretseptoritest. Seepärast on lihaste toonuse muutuste jälgimiseks vaja välja lülitada vastavad infoallikad. Kui eemaldatakse või lülitatakse välja mõlemad labürindid, siis puudub informatsioon pea asendist ruumis. Seetõttu antakse informatsioon pea asendi muutusest keha suhtes edasi kaela retseptorite vahendusel. Viimased, informeerides ajutüve mootorseid keskusi, võimaldavad neil reguleerida skeletilihaste

te toonust, mis peab tagama normaalse kehahoiaku. Neid reflekse nimetatakse toonilisteks kaela hoiakurefleksideks. Tasakaaluelundist lähtuvaid lihasetoonuse jaotamist põhjustavaid reflekse nimetatakse toonilisteks labürindi hoiakurefleksideks. Neid reflekse nimetatakse veel hoiaku- või seisurefleksideks, kuna nendega tagatakse vabalt seisva looma kehahoiak.



Joonis 19. A-B. Hoiakureflekside vallandumine detserebreeritud loomal (kassil), kellel on eemaldatud tasakaaluelund (labürint). Pea passiivne painutus kuklasse (noole suunas skeemil A) põhjustab esijäsemete ekstensortoonuse tõusu ja tagajäsemete selle languse. Pea passiivne painutus alla (noole suunas skeemil B) annab vastupidised efektid.

Tooniliste kaelareflekside näiteid. Kui seisuasendis oleval detserebreeritud loomal, kellel on eemaldatud labürindid, painutada pea kuklasse (nool joonisel 19, A), siis esijäsemete sirutajalihaste toonus kõrgeneb, kuna tagajäsemete sirutajalihaste toonus märgatavalt langeb. Pea painutamisel ette-alla (nool joonisel 19, B) toimuvad vastupidised muutused jäsemete lihaste toonuse ümberjaotamises: esijäsemete sirutajalihaste toonus väheneb, tagajäsemete sirutajalihaste toonuse aga tõuseb. Kui pea kallutada küljele (paremale või va-

sakule), siis keha tasakaal häirib. Seda võib kompenseerida jäsemete lihaste toonuse ümberjaotamisega. Pea kallutamisel paremale läheb ka raskuskese paremale, mida on võimalik kompenseerida mõlema parempoolse jäseme sirutajalihaste toonuse tõusuga. Kõigil kolmel juhul säilitatakse korrigeeritud kehahoiakut seni, kuni pea asend jääb muutumatuks.

Toonilised labürindirefleksid. Nende jälgimiseks on tarvis kaela tooniliste reflekside tekke võimalus välja lülitada. Selleks fikseeritakse pea nii, et ta ei saa muuta oma asendit kere suhtes. Intaktsete labürintide puhul esinevad märgatavad sirutajalihaste toonuse muutused pea asendi muutumisel (koos kerega) ruumis. Kõigi nelja jäseme sirutajalihased reageerivad siin ühtemoodi, näiteks pea painutamisel kuklasse kõigi jäsemete sirutajalihaste toonus kõrgeneb (jäsemed sirutuvad), pea rinnale painutamisel kõigi jäsemete sirutajalihaste toonus langeb (jäsemed painutuvad).

Kompensatoorsed silmaseaded. Hoiakureflekside üheks erivormiks on kompensatoorsed silmaseaded. Silmamunade need liigutused on selleks, et pea liigutuste puhul nägemisväli ei muutuks ning võrkkestal olev pilt „seisaks“. Inimesel ja frontaalasendis silmadega loomadel toimub see optilise informatsiooni mõjul nägemisväljadest, mis nasaalpiirkondades osaliselt kattuvad. Loomadel, kellel on kül- (lateraal-) paigutusega silmad, kusjuures silmade nägemisväljad üksteisega peaaegu ei kattu, toimub silmalihaste toonuse jaotus koostöös labürindi ja kaela tooniliste refleksidega. Kui näiteks küülik pöörab oma pead nii, et parem „näopool“ liigub allapoole, siis parem silm pöörab üles- ja vasak (üleval pool olev) silm allapoole. Niisuguse silmade üksteisele vastupööramisega (rullimisega) võib teatud määral tagada seda, et silmad ei järgi peasendit, vaid püüavad end hoida võimalikult horisontaalasendis.

3.4. Keskaajulooma motoorika

Keskaju funktsioonid. Kui jätta piklikaju ja ajusild ühendusse keskajuga (lõige 2 joonisel 16, keskajuloom), siis organismi motoorsed võimekused paranevad ja avarduvad tunduvalt. Keskaajulooma eristavad piklikajuloomast kaks silmator-kavat tunnust: 1) keskajuloomal puudub detserebreerimisri-

giidsus; 2) keskajuloom on võimeline püstuma. Kuna mõlemal juhul aferentse informatsiooni saabumine ajutüve toimub ühesuguste kanalite kaudu, siis motoorse tegevuse paranemine ja täiustumine keskajuloomal võrreldes bulbaar- (piklikaju-) loomaga on tingitud keskaju mootorsetest keskustest. Lihaste toonuse ühtlasel jaotamisel on otsustav tähtsus nucleus ruber'il, mis kõrvaldab sirutajalihaste ülemäärase toonuse, viies selle tasakaalu painutajalihaste toonusega (vrd. joo- nis 18). Seega esineb keskajuloomal lihaste plastiline toonus.

3.4.1. Püstumis- ehk seaderefleksid

Veel tähtsam kui detsebreerimisrigiidsuse puudumine on keskajuloomal esinev omadus või võime taastada normaalne keha- hoiak, s.o. loomade püstumine ebanormaalsest asendist. Keskajuloomadel toimub reflektorne püstumine suure kindlusega. Neid reflekse, mis taastavad normaalse kehaasendi ja -hoiaku, nimetatakse püstumisrefleksideks (vaata alljärgnevat tabelit).

Kehahoiaku ja -asendi reflektsid

Staatilised reflektsid		Statokineetilised reflektsid
Hoiaku- e. poosireflektsid	Püstumis- ehk seadereflektsid	
Toonilised kaela-reflektsid	Labürindi püstumis- e. seaderefleks	Pea nüstagn
Toonilised labürin- direflektsid	Kaela püstumis- e. seaderefleks	Silmade nüstagn Liftirefleks
Kompensatoorsed silmaseaded		Hüppevalmidus- ja maandumis- refleks

Püstumisrefleksidele on iseloomulik, et nad kulgevad teatud kindla järjestusega (ahelrefleks). Kõigepealt viiakse labürin- dist saabunud informatsiooni alusel normaalsesse asendisse pea. Neid reflekse nimetatakse ka labürindi seade- ehk püs- tumisrefleksideks. Pea viimine lamades õigesse asendisse põh- justab pea asetuse muutumise kere suhtes, millest informee- ritakse kaelalihaste proprioretseptorite kaudu. Selle tule-

museks on kere viimine normaalsesse asendisse (algul eeskere ja siis tagakere). Analoogiliselt labürindi seaderefleksidele käsitletakse neid kui kaela seade- (püstumis-) reflekse. Hoiaku- ja püstumis- (seade-) reflekside funktsionaalne tähtsus seisneb selles, et nad tagavad automaatselt normaalse kehaasendi ja tasakaalu. Peale labürindi ja kaela püstumisreflekside on veel teisi püstumis- (seade-) reflekse. Nii võivad pea- ja kehaasendi korrektsiooni põhjustada refleksid, mis vallanduvad kehapinnal paiknevatest rõhuretseptoritest. Arvesse võivad tulla veel optilised püstumisrefleksid, mis keskajuloomal küll puuduvad, kuid avalduvad intaktse kesknärvisüsteemi puhul. Hoiaku- ja püstumisrefleksid tagavad seega põhiasendi sissevõtmise ja kindla kehahoiaku säilitamise. Tähtis on ka see asjaolu, et nendes reaktsioonides kuulub juhtiv osa peale, kus paiknevad tähtsad meeleelundid, nagu silmad, kõrvad, haisteelund jne. Seega on isegi võimalik sisse võtta sobiv kehaasend juba distantsärrituse tagajärjel, mis sageli on kaitseülesandega.

Ülalkirjeldatud reflekse võetakse sageli kokku staatiliste refleksidena, kuna nad tagavad normaalse kehahoiaku ja tasakaalu rahuliku lamamise, seismise ja istumise puhul ning pole seotud liikumisega. Nende reflekside kõrval võib keskajuloomal täheldada veel reflekse, mis liikumise (liigutuste) poolt vallandatakse ja ise liigutusi kujutavad. Seepärast nimetatakse neid statokineetilisteks refleksideks.

3.4.2. Statokineetilised refleksid

Paljud nendest refleksidest vallanduvad labürindi retseptoritest. Tuntuimad on pea ja silmade pööramise reaktsioonid ehk nüstagmid. Kui loom näiteks asub pöörleval alusel, mis liigub (pöörleb) päripäeva, siis pea pöörduv pöörlemisliikumisele vastassuunas. Need reaktsioonid on kompensatoorsed, s.o. silmad ja pea liiguvad nii, et silmade vaateväli liikumise ajal võimaluse piires säiliks. Seejuures on võimalik sedastada pea ja silmade kahesuunalisi eri kiirusega liigutusi. Silmade ja pea aeglane liikumine toimub pöörlemisliikumisele vastassuunas, kuna kiired nõksuvad liigutused on liikumisega samasuunalised. Niisugust liigutuste kompleksi nimetataksegi nüstagmiks. Pöörlemisliikumise lakkamisel on nüstagmi kompo-

nendid vastupidise suunaga. Teised tähtsamad statokineetilised refleksid tagavad korrektse kehaasendi ja tasakaalu hüpemisel ja jooksmisel. Nende hulka kuuluvad liftirefleks (kõr-
genenud sirutajalihaste toonus lineaarsel kiirendusel alla ja kõr-
genenud painutajalihaste toonus lineaarsel kiirendusel üles) ja maandumisrefleks, mis tagab alati looma korrektse kehaasendi vabal langemisel ja maandumisel (vabal langemisel on jäsemed sirutatud, kontakt aluspinnaga võetakse algul vastu sirutatud jäsemetega, mis seejärel lähevad kohe üle painutatud olekusse, amortiseerides seega võimaliku vastulöögi aluselt).

3.4.3. Ajutüve funktsioon tugimootorikas

Kokkuvõttes võib märkida, et keskajuloom erineb üsna vähe in-
taktsest loomast nii kehahoiaku, kehaseade kui ka jooksureak-
tsioonide poolest. Detserebreeritud ja keskajuloomadel teos-
tatud eksperimentidest järeldub, et ajutüve motoorsed kesku-
sed koordineerivad kehahoiaku- ja püstumisreflekse ning seos-
tavad kogu keha muskulatuuri ühtseks talitluseks.

3.4.4. Ajutüve funktsioon sihtmootorikas

Senini kirjeldatud ajutüve funktsioonid tugimootorikas moo-
dustavad ainult ühe osa kogu organismi motoorsest tegevusest
koos sihtmootorikaga. Ajutüve keskused saavad mõjustusi suur-
aju koore motoorsest ja premotoorsest alast ning on omakorda
seotud vastavate ühenduste kaudu väikeaju ja suuraju koo-
rega (joonised 22 - 24). Nende vastastikuste seoste kaudu toi-
mubki tugi- ja sihtmootorika koordinatsioon ühtseks tervik-
likuks motoorseks tegevuseks.

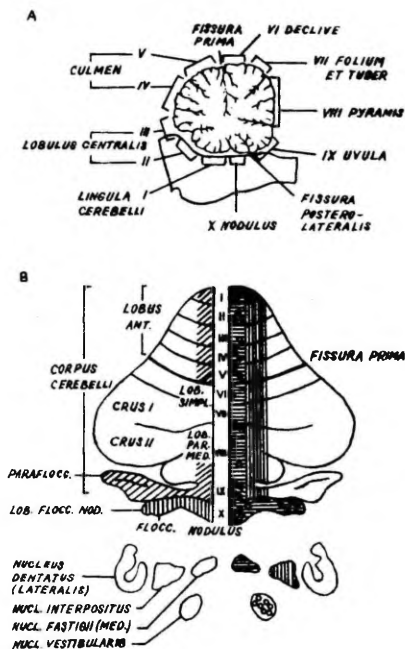
4. Väikeaju osa motoorses tegevuses

Väikeaju etendab võrdlemisi tähtsat osa kehahoiaku ja liiku-
mise neuraalses kontrollis. Väikeaju arenemine on toimunud
paralleelselt suuraju koore arenguga. Sellega on seletatav
ka asjaolu, et väikeaju kahjustuse korral tekkinud ärajääma-
nähte kompenseeritakse eriti suuraju koore talitlusega.

4.1. Väikeaju funktsionaalne anatoomia

Joonisel 20 on esitatud ülevaateskeem väikeaju ehitusest ja

struktuuridest ning nende vahakordadest. Sagitaallõige (A) iseloomustab väikeaju tähtsamaid sagarikke (lobulus'i) ja nende tähistusi. Klassikaliste nimetuste kõrval kasutatakse ka nende tähistamist rooma numbritega Larselli järgi. Lõike B vasakul poolel on toodud arenguloolised seosed.



Joonis 20. A - B. Ülevaate skeem väikeaju funktsionaalsest anatomiast. A - sagitaallõige (ahvi väikeajust) koos sagarike (lobulus'te) numeratsiooniga Larselli järgi. Skeemil B on vasakul toodud väikeaju jaotus fülogeneetilisest aspektist archicerebellum'iks (lobulus flocculonodularis, püstviirutus), palaeocerebellum'iks (kaldviirutus) ja neocerebellum'iks (viirutamata ala). Skeemil B paremal on antud väikeaju jaotus pikitsoonidena, kus väikeaju koore piirkondadest antakse impulsid edasi väikeaju tuumadesse. Korrespondeerivad väikeaju koore alad ja tuumad on markeeritud üheselt (ühtemoodi: vermis - röntviirutus koos ringidega, pars intermedia (püstviirutus) ja hemisfäärid (viirutamata). Nucleus vestibularis lateralis (Deiters) saab otseselt impulsse vermis'est (tähistus ringidega).

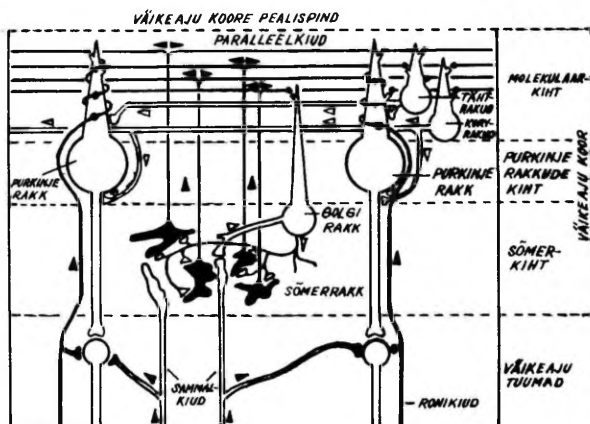
Kõrgematel organismidel domineerib neocerebellum (hemisfäärid, vermis kaudaalsemalt fissura prima'st) palaeocerebellum'i (lobus anterior'i vermis, pyramis, uvula, paraflocculus) ja väikese archicerebellum'i üle. See arengulooline jaotus vastab aferentse informatsiooni saabumisele kesknärvisüsteemi teistest osadest, mistõttu archicerebellum'i nimetatakse vestibulocerebellum'iks, palaeocerebellum'i spinocerebellum'iks ja neocerebellum'i pontocerebellum'iks.

Funktsionaalselt on veelgi tähtsam senise struktuurse jaotuse kõrval väikeaju liigendamine kolmeks pikitsooniks (joonisel 20, B vasakul pool), mis vastab väikeaju koore projektioonidele väikeaju tuumadesse. Väikeaju koore vermaalne osa projitseerub nucleus fastigi'sse (sünonüüm n. medialis), eelmisest lateraalsemal paiknev osa - pars intermedia projitseerub nucleus interpositus'esse (inimesel koosneb see omakorda nucleus globosus'est ja nucleus emboliformis'est). Hemisfäärid projitseeruvad nucleus dentatus'esse (sünonüüm nucleus lateralis), mis on primaatidel suure ulatusega hemisfääride tõttu ka kõige suurem väikeaju tuum.

Väikeaju koore pindala on suhteliselt üsna ulatuslik, olles ca 2000 cm². Vaatamata suurele pinnale on väikeaju koor ehitatud võrdlemisi ühetüübiliselt (joonis 21). Temas võib alates välispinnast eristada kolme kihti: molekulaarkiht, Purkinje rakkude kiht ja sõmerkiht.

Väikeaju koores on 6 tüüpi neuroneid, millede jätked paiknevad väikeaju erinevates kihtides (joonis 21). Väikesed sõmerakud (1), millede arv inimesel kõigub 10¹⁰ - 10¹¹, projitseerivad oma aksonid molekulaarkihti. Viimases jaotuvad aksonid T-taoliselt ja kulgevad kui paralleelkiud 1-2 mm ulatuses igas suunas paralleelselt väikeaju koore pinnaga. Seejuures läbivad nad teiste neuronite dendriitide põimikud ja moodustavad neil sünapseid. Sõmerkihis paiknevad ka suuremad Golgi rakud (2), millede dendriidid asuvad molekulaarkihis ning aksonid kulgevad sõmerrakkude juurde. Molekulaar- ja sõmerkihi vahel paiknevad Purkinje rakud (3), inimesel 15 miljonit, on suured neuronid, millede tihe dendriitide „puu“ asub molekulaarkihis. Purkinje rakkude aksonid suunduvad enamasti väikeaju tuumadesse, väike osa lõpeb aga piklikaju vestibulaartuumades, olles väikeaju koore ainukesteks väljunditeks.

Ülejäänud kolm rakutüüpi - korvrakud (4), tähtrakud (5) ning Lugaro (6) rakud - paiknevad molekulaarkihis. Kuna Lugaro rakude aksonite kulg on veel lõplikult selgitamata, siis joonisel 21 esitatud skeemil nad puuduvad. Korvrakkude aksonid suunduvad Purkinje rakkude soma'le ja tähtrakkude aksonid Purkinje rakkude dendriitidele. Väikeaju koorde siseneb kahte liikki närvikiude (aksoneid), milledest ühed on ronikiud ja teised sammalkiud (joonis 21). Ronikiud läbivad sõmerkihi ja lõ-



Joonis 21. Väikeaju koore peamised neuraalsed ühendused. Pidurdavad sünapsid on heledad ning erutavad sünapsid tumedad.

pevad molekulaarkihis Purkinje rakkude dendriitidel, kus nad hargnevad ja „ronivad" luuderohutaoliselt (siit ka nimetus ronikiud). Iga Purkinje raku juurde saabub ainult 1 ronikiud. Ronikiudude neuronid paiknevad eranditult alumises oliivis. Kõik ülejäänud, tunduvamalt arvukamad tserebellaarsed afferendid lõpevad kui sammalkiud (inimesel ca 50 miljonit) sõmerkihi sõmerakkudel, kusjuures iga sammalkiud enne seda jaguneb arvukateks kollateraalseks. Sellise divergentsi tõttu kontakteerub iga sammalkiud väikeaju koore arvukate rakkudega. Kuna väikeaju koore iga rakk kontakteerub arvukate paralleel-

kiududega, siis võib mitusada sammalkiudu sõmerrakkude vahendusel konvergeeruda väikeaju koore iga rakuga.

Ülevaate väikeaju neuronitevahelistest lülitustest annab joonis 21, kus heledate nooltega on tähistatud pidurdavad ning tumedatega erutavad sünapseid.

Ronikiud moodustavad arvukaid erutavaid sünapseid Purkinje rakkude dendriitidel, mistõttu ronikiu üksik impulss võib vallandada Purkinje rakus impulsside seeria.

Sammalkiud erutavad sõmerrakke ja need omakorda paralleelkiudude kaudu kõiki teisi neuraalseid elemente. Nende mõjud on siiski pidurdavad, kuna Golgi rakud pidurdavad sõmerrakke (nn. tagasipidurdus) ning täht- ja korvrakud toimivad pidurdavalt Purkinje rakkudele (otsepidurdus), kusjuures Purkinje rakkude impulsid (indutseeritud sammal- ja ronikiududega) põhjustavad väikeaju tuumade neuronite pidurduse. Kõik väikeaju koore neuronid kuni sõmerrakkudeni toimivad pidurdavalt. Üheski teises kesknärvisüsteemi osas pole pidurdus nii ülekaalukalt esindatud kui väikeajus.

Purkinje rakkudel esineb puhkeoleku laeng, mis avaldab tooniolist pidurdust väikeaju tuumadele (joonis 21). Seega Purkinje rakkude täiendav aktivatsioon roni- ja sammalkiudude kaudu süvendab veelgi pidurdust. Teiselt poolt, Purkinje rakkude pidurdus (otseselt täht- ja korvrakkude vahendusel, kaudselt Golgi rakkudega, joonis 21) põhjustab väikeaju tuumade pidurdusest vabastamise (disinhibitsiooni). Kuna kõik väikeajju saabuvad erutavad impulsid põhjustavad kõige enam kahe sünapsi pidurduse, siis on iga impulsi mõju 100 ms pärast kustumunud ja tabandunud koht on taas valmis järgnevate impulsside töötluseks. Arvatakse, et see automaatne kustutamine on eelkõige tähtis väikeaju kaastöös kiirete liigutuste sooritamisel, reguleerimisel ja koordineerimisel.

4.2. Väikeaju aferentsed ja eferentsed seosed

Väikeaju sisendeid (aferente) võib jaotada 3 rühma: 1) impulsid (info) n. vestibularis'est ja tasakaalutuumadest; 2) somatosensoorsed impulsid, eelkõige seljaajust ja 3) destendeeruvad impulsid, eelkõige suuraju koorest. Vestibulaarsed impulsid saabuvad peamiselt nodulus'se ja floculus'se, s.o. archi- e. vestibulocerebellum'isse (joon. 20, B).

Somatosensoorsed impulsid seljaajust ei saabu mitte ainuüksi juba ammutuntud tractus spinocerebellaris ventralis'e (Gowers) ja dorsalis'e (Flechsig), vaid veel vähemalt 10 tee kaudu. Pooled nendest koos kahe eelnimetatuga lõpevad kui sammalkiud, teised on spinoolivaarsed teed, mis pärast ümberlülitust oliivis kulgevad väikeajju kui ronikiud.

Aferentsed teed, olles teatud astmes somatotoopiliselt liigendatud, lõpevad eeskätt palaeo- ja spinocerebellum'is (joonis 20, B). Samasse projitseeruvad ka somatosensoorsed aferendid pea piirkonnast, samuti visuaalsed ja akustilised impulsid. Kogu suuraaju koor saadab impulsse väikeajju, mida juhtivad destsendeerivad teed lülitatakse ümber sillatuumades ning kulgevad neo- ehk pontocerebellum'isse. Suuraaju koore motoorsest alast lähtuvad impulsid kulgevad eeskätt väikeaju pars intermedia'sse, suuraaju koore ülejäänud piirkondadest aga hemisfääridesse.

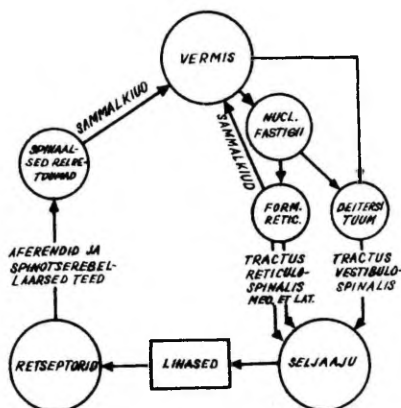
Nagu eespool märgitud, on väikeaju funktsionaalselt jaotatud 3 pikitsooniks, mis projitseeruvad vastavatesse väikeaju tuumadesse. Nendest tuumadest edastatakse impulsid ajutüve mitmesugustesse struktuuridesse ja suuraaju koorde, mida käsitletakse funktsionaalselt koos (joonised 22-24).

Vestibulo- (archi-) cerebellum'i koore eferentsed seosed projitseeruvad osalt otseselt (mööduades väikeaju tuumadest) vestibulaartuumadesse, osalt kõikidesse väikeaju tuumadesse. See on vestibulaarsüsteemi osavõtt kindlustatud väikeaju kõikides operatsioonides.

Mitmekordsete tagasisideringide kaudu saab väikeaju informatsiooni nendest ajustruktuuridest, millesse ta ise toimib. See tagasiside võib olla vahetu, näiteks formatio reticularis'e kaudu (joonis 22), või mõningate vahelülide kaudu, nagu rubroolivotserebellaarsed teed (joonised 23 ja 24). See tagasisidevus võib toimuda ka väga keerukate ümberlülituste vahendusel kesknärvisüsteemi mitmesugustel tasanditel: üle ajutüve tuumade, perifeerse motoorse süsteemi ja spinaalsete releetuumade (joonised 22 ja 23) või üle taalamuse, motokorteksi ning ajusilla releetuumade (joonis 23). Niisugune püsiv ja pidev tagasiinformatsioon võimaldab väikeajul suhteliselt kiiresti korrigeerida võimalikke kõrvalekaldeid liigutustes.

4.3. Väikeaju ülesanded

Kliiniliste tähelepanekute ja eksperimentaalsete andmete alusel (väljalülitamised, ärrituskatsed jne.) on väikeaju ülesandeks esmajoones teiste motoorsete keskuste tegevuse toetamine ja koordineerimine, mis väljendub: 1) kehahoiaku ja liikumise (liigutuste) tugimootorse osa reguleerimises, 2) aeglaste sihtmootorsete liigutuste suunakorrektuuris ja nende koordinatsioonis tugimootorikaga ning 3) suuraju koore poolt algatatud kiire sihtmootorika sujuvuse tagamises. Iga ülesande täitmiseks on olemas väikeaju vastav kompetentne funktsionaalne pikitsoon.

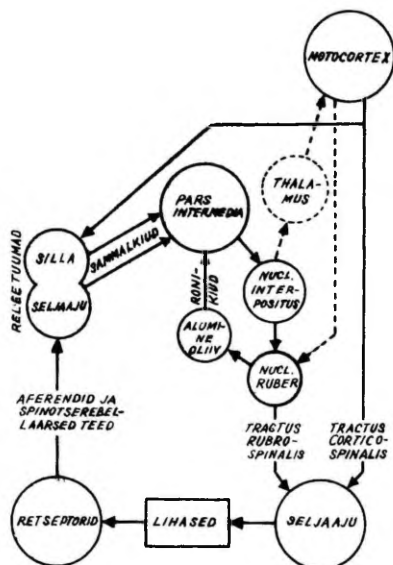


Joonis 22. Vermis'e osavõtt nucleus fastigii ja nucleus vestibularis lateralis'e vahendusel tugimootorika juhtimisest ja regulatsioonist. Spinaalsete sammalkiududega paralleelselt kulgevad ronikiud on lihtsustamise mõttes ära jäetud.

4.3.1. Vermis (uss) ja tugimootorika

Nagu jooniselt 22 nähtub, saab vermis oma aferentsed impulsid eelkõige somatosensorikast. Vermis omakorda mõjustab mootorikat (seljaaju tasemel) otseselt nucleus vestibularis lateralis'e (Deiters) kaudu ning nucleus fastigii vahendusel nii üle eelpool nimetatud vestibulaartuuma kui ka formatio reticularis'e piklikaju ja ajusilla osade kaudu.

Järelikult on vermis'el vahetu seos ajutüves paiknevate tugimootorsete keskuste ja nende destsendeerivate juhteteedega (vrd. joonised 16-18). Selle toime lihtsaima näitena võib märkida seda, et väikeaju vermis'e eemaldamine põhjustab vestibulaartuumaa vabanemise pidurdusest, mistõttu detsebreeritud loomal sirutajalihaste rigiidsus veelgi süveneb, kuna vermis'e elektriline ärritus põhjustab ekstensorite toonuse languse. Vermis tagab seega kestva tagasisidestusega kas kehaasendi (-hoiaku) taastamise või muutmise vastavalt vajadusele. Seega väikeaju vermis kontrollib kehahoiakut, lihaste toonust, tugimootorseid liigutusi ja keha tasakaalu.



Joonis 23. Pars intermedia ja nucleus interpositus'e seondumine motoorsesse süsteemi. Perifeerne aferentatsioon on analoogiline joonisel 22 olevaga. Lisaks saab pars intermedia aferente tractus corticospinalis'e kollateraalist. Niisugune aferentatsioon võimaldab pars intermedia'l osaleda sihtmootorsete liigutuste suunakorrektooris ning siht- ja tugimootorika koordinatsioonis. Spinaalsete ja silla sammalkiududele paralleelsed ronikiud on skeemilt ära jäetud.

4.3.2. Pars intermedia osa liigutuste suuna- korrektuuris ja koordinatsioonis

Pars intermedia saab aferentatsiooni somatosensorikast ja motokorteksist tractus corticospinalis'e kollateraaside kaudu. Eferentselt on pars intermedia ühendatud nucleus interpositus'e (inimesel nucleus globosus'e et emboliformis'e) kaudu ajutüve motoorsete keskustega, eriti nucleus ruber'ega. Üks tagasihoidlik eferentne seos on pars intermedia'l veel taalamuse vahendusel motokorteksiga (joonis 23).

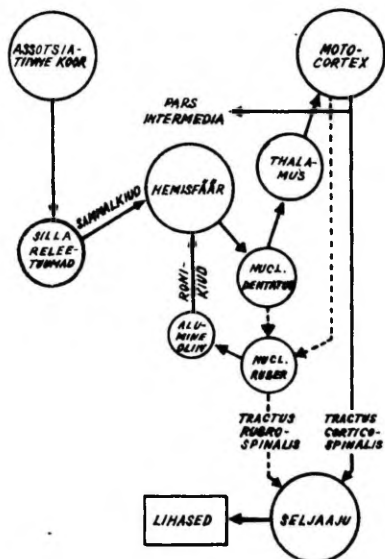
Sihtmotoorse tegevuse eelsignalsatsioon tractus corticospinalis'e kollateraaside kaudu ja tagasisidestus sensomotoorikast võimaldavad pars intermedia'l 1) koordineerida tugimotoorikat sihtmotoorikaga (õigeaegne tasakaalu tagamine) ja 2) teha liigutuste suuna korrektuuri, mis toimub nucleus ruber'i kaudu ja ka otsese tagasisidega motokorteksisse. Taolised korrektuurid on vajalikud niisuguste liigutuste sooritamiseks, mis pole üldse või on vähe õpitud (harjutatud).

4.3.3. Hemisfäärid ja kiire sihtmotoorika (joonis 24)

Väikeaju hemisfääride aferentatsioon pärineb kogu suuraju koorest (lobus frontalis, parietalis, temporalis, occipitalis). Need üle sillatuumade kulgevad tserebrotserebellaarsed teed sisaldavad ca 20 miljonit kiudu, s.o. 20 korda rohkem kui tractus corticospinalis. Nende kaudu motoorsele süsteemile üleantud liikumis- (liigutuste) plaan muudetakse väikeaju hemisfääride ja nucleus dentatus'e vahendusel liikumis- (liigutuste) programmiks ning edastatakse taalamuse nucleus ventralis lateralis'e kaudu liikumise (liigutuse) sooritamiseks. Seejuures on nucleus dentatus ühenduses nucleus ruber'i kaudu ajutüve motoorsete keskustega.

Joonisel 24 toodud teed kasutatakse peamiselt kiirete sihtmotoorsete liigutuste vallandamiseks ja teostamiseks, kuna nad toimuvad nii kiiresti, et nende juhtimine ja reguleerimine somatosensoorse tagasisidega pole ajaliselt võimalik. Ka pole siin tagasiside järele olulist vajadust, kuna need liigutused on filigraanselt omandatud, nagu kiired liigutused saavutusspordis, mängimine muusikainstrumentidel, rääkimine, laulmine, sakaadsed silmaliigutused jne.

Siiski on joonisel 24 kujutatud blokskeem tractus cortico-spinalis'e kollateraalseid kaudu tihedalt seotud joonisel 23 esitatud blokskeemiga, mis peab tagama liigutuste suur korrektoori ning tugimootorika koordinatsiooni sihtmootorikaga. Joonisel 24 toodud skeemi võib täiendada veel sellega, et assotsiatiivsest korteksist lähtuvad paralleelselt väikeajju



Joonis 24. Väikeajju hemisfääride ja nucleus dentatus'e seondumine motoorsesse süsteemi. Aferendid pärinevad suuraju assotsiatiivsest korteksist, mitte aga otseselt perifeeriast (vrd. joonis 22 ja 23). Suuraju koorest lähtuvad liigutuskavad (plaanid) muudetakse hemisfääride ja nucleus dentatus'e poolt liigutuste programmiks. Suuraju koorest lähtub paralleelselt veel teine tee üle basaalganglionide (vrd. joonis 1 ja 30).

suunduvate teedega veel teed üle basaalganglionide ja taalamuse tagasi suuraju motokorteksisse (joonis 1, 32, 33). Lõpuks olgu märgitud, et mõlemad väikeajju pooled mõjuvad esijoonel samale (ipsilateraalsele) kehapoollele.

4.4. Patofüsioloogilisi aspekte

Juba väikeaju eelkirjeldatud funktsioonidest võib järeldada, väikeaju talitluse häired kujutavad endast eelkõige liigutuste koordinatsiooni ja lihasetoonuse häireid. Väikeaju talitluse väljalangemisel on esiplaanil järgmised sümptomid.

1. **Asünergiam**, mis väljendub võimetusel täpselt doseerida lihaste kontraktsiooni astet liigutuste puhul. Liigutusprogrammi üksikud lülid ei toimu samaaegselt, vaid teostuvad üksteise järel (liigutuse dekompositsioon), liigutused võivad olla ülekompeenseeritud (düsmetria), inimene käib harkisjalu, ebakindlalt ja vaaruvalt (tserebellaarne ataksia), ning kiiresti üksteisele järgnevad liigutused pole enam võimalikud (adiadohhokinees).

2. **Treemor**, mis ei avaldu rahuolekus, vaid ilmub liigutuste puhul (intentsiooni- ehk tegevustreemor). Sihtmotoorsete liigutuste puhul sihi või eesmärgi saavutamise eel esineb tugev vaarumine (astasia), mis ei võimalda sihti hõlpsasti saavutada (liigutuste suuna korrektuur on väikeaju kahjustuste puhul eriti häiritud).

3. Lihaste hüpotoonus on madala lihasetoonuse väljendus, mis sageli on seotud lihaste nõrkuse ja kiire väsimisega. See on eelkõige väikeaju hemisfääride funktsiooni väljalangemise sümptom, kuna vermis'e (lobus anterior'i) isoleeritud kahjustus põhjustab hüpertoonusu.

4. **Nüstagma** ja 5. **kõnehäired** on samuti sageli täheldatavad tüüpilised sümptomid väikeaju kahjustuste puhul.

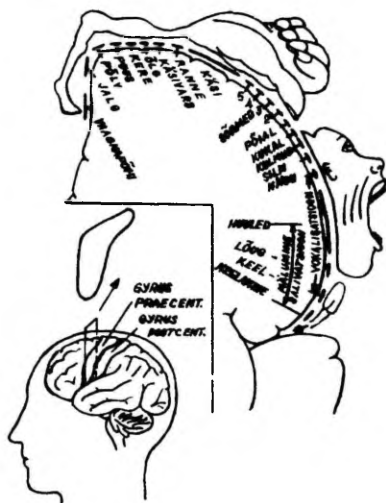
Üldiselt on tuntud Charcot' poolt esitatud tserebellaarsete sümptomite triaad: nüstagma, intentsioonitreemor ja skandeeritud kõne. Sümptomaatika väljendus ja ulatus sõltuvad väga suurel määral sellest, missugune väikeaju osa on kahjustatud ning kui sügav see kahjustus on.

5. Suuraju motoorne korteks (motokorteks)

Sihtmotoorika jaoks osutuvad tähtsamateks keskusteks suuraju koore motoorne ala ehk motokorteks ja basaalganglionid, mistõttu on otstarbekas nende ülesandeid vaadata koos. Kuna mõlemad on üksteisega seotud taalamuse vahendusel (joonis 1), siis on vaja käsitleda ka taalamuse osa motoorses tegevuses ehk mootorikas.

5.1. Suuraju koore motoorsed alad

Juba enam kui 100 aastat tagasi (Fritsch ja Hitzig, 1870; Ferrier, 1873) näidati, et mitmetel imetajatel on võimalik teatud suuraju koore piirkonna ärritamisel elektriliselt vallandada kontralateraalse jäseme liigutusi. Neid alasid hakati nimetama motoorseks korteksiks ehk motokorteksiks. Ka inimesel on motokorteks hästi täheldatav (Penfield jt.). Mo-

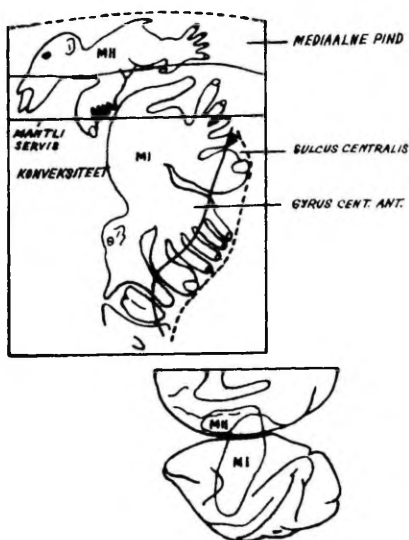


Joonis 25. Inimese keha piirkondade motoorsed esindused gyrus praecentralises.

tokorteksi suhtes on tunnustamist leidnud järgmised asjaolud: 1) selle somatotoopiline organisatsioon (joonis 25), s.o. kindel ruumiline vahekorraldus keha perifeeria ja motokorteksi teatud piirkondadega, ning 2) keha perifeeria hulgi- (multi-) esindus paljudes motoorsetes alades (joonis 26).

Somatotoopia. Inimese suuraju koore tähtsaim motoorne ala on gyrus praecentralis (väli 4 ja 6 Brodmanni järgi), mille somatotoopiline organisatsioon on toodud joonisel 25. Seejuures torkab silma, et nende kehaosade jaoks, mis teevad väga

peeni ja täpseid liigutusi (nagu sõrmed, huuled, keel jne.), on ulatuslik esindus motokorteksis. Samal ajal on kere ja jäsemete proksimaalsete osade esindusalad väga piiratud (vrd. joonis 26). Motokorteks ei hõlma mitte ainult gyrus praecentralis'e nähtavat ala, vaid ulatub sügavale sulcus centralis'esse ja mediaalsele hemisfääri pinnale rostraalsemale gyrus praecentralis'est (joonis 25 ja 26).



Joonis 26. Ahvi suuraju koore primaarse (M I) ja sekundaarse (suplementaarse, M II) motoorse välja projektsioonid. Alumine skeem kujutab nende väljade paigutust suuraju poolkeradel. Ülemisel skeemil on antud somatotoopiline liigendus, mis enam-vähem sarnaneb inimese omaga.

Kehaperifeeria hulgiesindus. Juba mainitud primaarse motokorteksi (tähistatakse kui M I) kõrval leidub fissura interhemisphaerica sügavuses veel somatotoopiliselt liigendatud sekundaarne motokorteks (M II), mis on ühenduses primaarse motokorteksiga ja asub mõnevõrra rostraalsemalt sellest (joonis 26). Mõlemad alad saavad sensibiili projektsiooni ke-

haperifeeriast, mistõttu võib rääkida ka primaarsest ja sekundaarsest motosensoorsest korteksist (vastavalt Ms I ning Ms II). Sama analoogia alusel võib primaarset ja sekundaarset somatosensoorset välja S I ja S II nende mootorsete projektsioonide tõttu nimetada ka sensomotoorseks korteksiks (Sm I ja Sm II). Seega võib kokku võttes rääkida neljast mootorsest väljast (millede tähistused on M I, M II, S I ning S II) ning vastavalt neljast sensoorsest väljast (järjestuses S I, S II, M I ja M II) selle alusel, missugune aspekt on esiplaanil. Järgnevas käsitluses mõtleme motokorteksi all siiski ainult M I (välja M II nimetatakse sageli ka suplementaarseks motoorseks väljaks).

5.2. Motokorteksi funktsionaalne organisatsioon

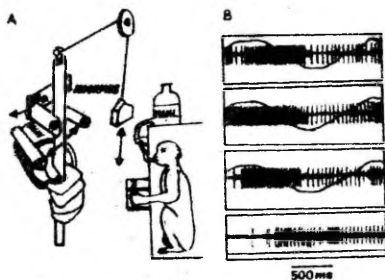
Gyrus praecentralis ja selle juurde vahetult kuuluv ventraalne piirkond kuulub oma tsütoarhitektoonika tüübilt heterotüüpse granulaarse korteksi hulka. Inimese gyrus praecentralis'e koore paksus on 3,5–4,5 mm, mille V kihis paiknevad hiidpüramiid- ehk Betzi rakud (diameeter 50–100 μm). Betzi rakkude ja III kihi väiksemate püramiidrakkude aksonid on motokorteksi väljunditeks capsula interna suunas, kuna nende dendriidid ulatuvad suuremalt jaolt koore pealmistesse kihtidesse.

Püramiidrakkude paigutus ristisuunas korteksi pealispinnaga vastab motokorteksi paljude interneuronite paigutusele, mis histoloogiliselt meenutab sambataolist ehitust. Ka motokorteksi pealispinna elekterärritusel võib veenduda, et ühesuguse funktsiooniga püramiidrakud paiknevad üksteise läheduses, teisiti polegi võimalik seletada keha perifeeria täpset kortikaalset esindust. Mikroelektroodide abil tehtud intrakortikaalsete ärrituskatsetega on leitud nn. funktsionaalsed kortikaalsed sambad, millede diameeter ulatub 1 mm-ni ja mis koosnevad mitmesajast püramiidrakust. Naabruses olevad motoorsed sambad sageli kattuvad üksteisega, ka niisugustega, millede erutus vastupidise liigutuse põhjustavad.

Kortikaalsed neuronid ja motoorsed liigutused. Senini olivähe teada kortikaalse motoorse samba funktsionaalsest talitlusest. Täpseid andmeid võib saada püramiidrakkude bioelektrilise aktiivsuse uurimisel ärkvel oleval katseloomal mikro-

elektroodtehnikaga abil (joonis 27). Suured püramiidrakud (mil-
 lede aksonid on kiire erutusjuhtivusega) aktiveeruvad eeskätt
 ainult liigutuse ajal, väikesed püramiidrakud (aeglase eru-
 tusjuhtivusega) on kestvalt aktiivsed ning nende impulsside
 sagedus võib muutuda liigutuse sooritamise ajal.

Ühe motoorse samba naaberpüramiidrakud võivad aktiveeruda sõl-
 tuvalt liigutusest kas ühesuunaliselt, vastupidiselt või täi-
 esti korreleerimatult. Ühiseks nimetajaks niisuguse reagee-
 rimise puhul on vastav liiges, mis vastavalt vajadusele eel-



Joonis 27. A - B. Ahvi (*Macaca mulatta*) pretsent-
 raalse motoorse korteksi püramiidrakkude bioelekt-
 riline aktiivsus randmeliigese painutamisel (skeemil B fleksioon ülespoole) ja sirutamisel. Ahvil
 kujundati II tüüpi tingitud refleks („tasustamine“
 puuviljamahlagas, ka nn. instrumentaalne refleks),
 kus valgussignaali tuleb sooritada teatud kindla
 järjestusega liigutused. Ahvi koljule on fikseeri-
 tud mikroelektroodide hoidja krooniliste vaatluste
 läbiviimiseks. (B) Püramiidrakkude bioelektriline
 aktiivsus korreleerub (3 ülemist bioelektrogrammi)
 randme sirutusega. Alumisel bioelektrogrammil on
 registreeritud püramiidrakkude spontaanaktiivsus
 rahuolekus.

dab liigutust ühes või teises suunas või jääb isegi liikuma-
 tuks. Need tähelepanekud näitavad, et kortikaalsed neuronid,
 mis üht teatud lihast aktsiooni lülitavad, ei esine ainult
 ühesainsas motoorses sambas. Üks motoorne samm on seega pi-
 gem neuronite populatsioon, mis mõjustab teatud liigese juur-
 de kuuluvaid paljusid lihaseid, s.o. formeerib vastavaid lii-

gutusi. Siit tulenevalt on kujunenud aramus, et motokorteksis on esindatud liigtused, mitte niivõrd üksikud lihased. Õe aga ei tähenda siiski seda, et lihased nagu pole üldse esindatud, vaid et nad on motokorteksis esindatud paljukordselt, mis võimaldab neid väga kiiresti lülitada mitmesugustesse liigtusmustritesse. Nii on eksperimentaalselt näidatud, et ühe lihase motoneuroneid on võimalik aktiveerida motokorteksi laialdastelt aladelt.

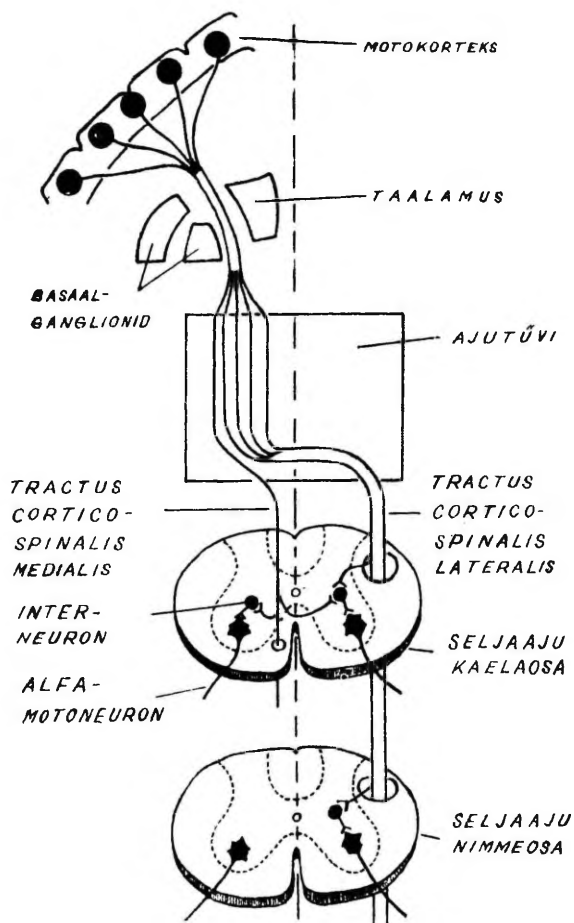
Suurte ja väikeste püramiidrakkude erineva aktivatsioonimustri põhjus ja tähendus pole veel täielikult selgitatud. Võibolla need erinevat tüüpi rakud vastavad seljaaju suurtele (faasilistele) ja väikestele (toonilistele) motoneuronitele. Võimalik, et nad kontrollivad eraldi ka seljaaju alfa- ja gamma-motoneuroneid.

Motokorteksi eferentsed ühendused. Viimastel aastakümnetel on võimaldunud motokorteksi eferentseid seoseid selgitada arvukad histoloogilised uurimised (näiteks orto- ja retrograadne degeneratsioon), elektrofüsioloogiliste uurimismeetodite laialdane kasutamine (reaktiivpotentsiaalide uurimine orto- ja antidroomsete ärrituste puhul) ning rohked kliinilis-patoloogilised tähelepanekud. Nende uuringute alusel on näidatud, et suuraaju koore motoorsed alad, eeskätt M I ja S I avaldavad mootorikale mõju kolmel viisil: 1) otseselt motoneuronitele kas monosünaptiliselt või väheste interneuronite vahendusel; 2) kaudselt üle teiste mootorsete keskuste (nagu väikeaju pars intermedia kaudu, joonis 23); 3) veelgi kaudsema mõjustusega informatsiooni ülekandele ja töötlusele sensibiilites projektsioonituumades, nagu nucleus cuneatus või taalamus.

5.3. Tractus corticospinalis (joonis 28)

Mõlema ajupoole motokorteksisist lähtub ca 1 miljon närvikiudu tractus corticospinalis'ena, mis kulgeb capsula interna, ajusäärte, ajusilla püramiidi ja selle ristmiku kaudu seljaajaju. Ajusilla piirkonnas läheb 75-90 % kiududest vastaspoole ja kulgeb siis kui tractus corticospinalis lateralis seljaaju dorsolateraalses neljandikus (joonised 17, 18). Seega väike osa kortikospinaalsest kulglast suundub silla

piirkonnast edasi, ristumata seljaaju anteromediaalses osas, kui tractus corticospinalis medialis, mis saabub ainult seljaaju kaela- ja rinnasegmentidesse. Selle tee üks osa kiude ristub segmentaalsel tasemel, mistõttu ristunud aksonite hulk veelgi kasvab.



Joonis 28. Püramiidtee skeem.

Tractus corticospinalis't nimetatakse ajutüve püramiidi läbimise tõttu ka püramiidteeks. Püramiidtee hulka arvatakse veel need kiud, mis püramiidist või veel enne sinna jõudmist lahkuvad kui tractus corticobulbaris, mis suundub peanärvide juurde. Arengulooliselt on püramiidtee noorim kõikidest destsendeerivatest ehk alanevatest juhteteedest. Inimesel ja primaatidel on ta märksa tugevamini välja kujunenud kui teistel kõrgematel imetajatel.

Tractus corticospinalis'e ja corticobulbaris'e lähtealadeks on motosensoorse korteksi kõik väljad. Ca 30 % kiududest pärineb Brodmanni väljast 4 (gyrus praecentralis), 30 % eelmisest eespool paiknevast väljast 6 (nn. premotoorne ala) ning 40 % lobus parietalis'est (S I, S II, väljad 3, 1, 2; vt. Füsioloogia õppetabelid I. Retseptatsioon, 1980, joonised 7 ja 11). Peale korteksist väljumist annavad tractus corticobulbaris ja corticospinalis arvukalt kollateraale teistele mootorika jaoks tähtsatele tuumadele ja struktuuridele, nagu nucleus ruber, sillatuumad (sealt sammalkiud väikeajju, vrd. joonis 23), alumine oliiv (sealt ronikiud väikeajju), tagumise väädi tuumad ja nähtavasti ka formatio reticularis.

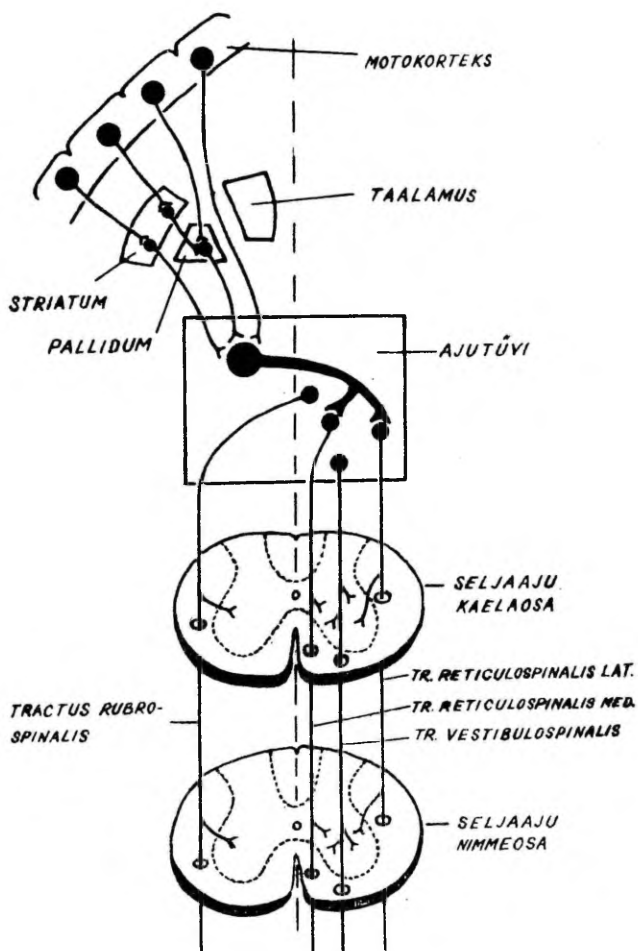
Seljaajus lõpevad tractus corticospinalis'e kiud enamasti interneuronitel; primaatidel ja inimesel osalt ka monosünaptiliselt alfa-motoneuronitel. Suuraju koore M I alalt pärinevad aksonid lõpevad seljaaju hallaines märgatavamalt ventraalsemal kui S I piirkonnast pärinevad (joonis 17).

Nagu juba varem märgitud, toimib tractus corticospinalis koos tractus rubrospinalis'e ja reticulospinalis lateralis'ega erutavalt painutajalihaste alfa-motoneuronitele ja pidurdavalt sirutajalihaste alfa-motoneuronitele (joonis 18).

Erutuse juhtimise kiirus on tractus corticospinalis'e enamikus kiududes väike. Ainult 30000 kiudu ühest miljonist mõlemal pool on jämedad (15–22 μm) ja kaetud müeliinkestaga, mistõttu nende erutuse juhtimise kiirus on üsna suur (60 – 120 m/s). Need jämedad kiud kujutavad endast gyrus praecentralis'e V kihis paiknevate Betzi hiidpüramiidrakkude aksooneid. Kõik ülejäänud kiud on peenikesed, müeliinkestaga või ilma, erutuse juhtimise kiirusega 1–25 m/s.

5.4. Kortikaalsed eferendid ajutüvele

Samadest motosensoorsetest aladest, kust pärineb püramiidtee, väljuvad eferendid ajutüve motoorsetele keskustele. Nii moodustuvad kortikoruubraarsed teed, mis pärast ümberlülitust nucleus ruber'is jätkuvad seljaajus kui tractus rubrospinalis



Joonis 29. Ekstrapüramiidteede skeem.

lis. Kortikoretikulaarsed teed lülitatakse ümber formatio reticularis's silla ja piklikaju struktuurides, milledest omakorda lähtuvad vastavalt tractus reticulospinalis medialis et lateralis (joonis 17, 18).

Need teed on anatoomiliselt vastandatud püramiidteele kui ekstrapüramiidteed (joonis 29). Funktsionaalselt on aga need mõlemad süsteemid niiõrd üksteisega seotud, et nende lahutamisel ja vastandamisel pole mõtet.

Ajutüve mootorsetes tuumades ümberlülitatud kortikaalsete eferentide peamine ülesanne seisneb eeskätt selles, et nad juhatavad sisse või säilitavad kere ja jäsemete tugimootorseid reaktsioone, mille baasil teatud sihtmootorne tegevus osutub alles võimalikuks. Seega seostavad nad siht- ja tugimootorseid funktsioone. Nii on eksperimentaalselt näidatud, et ahvil pärast kortikospinaalse tee isoleeritud läbilõikamist puuduvad sõrmede peenelt diferentseeritud liigutused, kuid võrdlemisi hästi on säilinud käsivarre suunatud liigutused koos jämeda haaramisliigutusega. Viimase sooritamine osutub siis võimatuks, kui katkestatakse täiendavalt ka tractus rubrospinalis.

6. Basaalganglionid

Basaalganglionid moodustavad tähtsa subkortikaalse ühenduslüli suuraju assotsiatiivse ja motokorteksi vahel (joonised 1, 33). Basaalganglionide tähtsus motoorses tegevuses ilmneb eriti nende haigestumiste puhul, näit. Parkinsoni tõbi, mida iseloomustavad lihastoonuse, kehahoiaku, liikumise ja liigutuste sooritamise rasked häired.

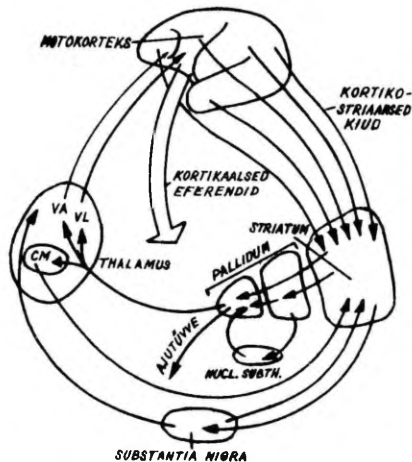
Basaalganglionide alla kuuluvad striatum (koosneb nucleus caudatus'est ja putamen'ist), pallidum (nimetatakse ka globus pallidus'eks) välimise ja sisemise osaga, substantia nigra ja nucleus subthalamicus (joonis 30). Sageli arvatakse siia juurde ka claustrum, harvem corpus amygdaloideum.

6.1. Basaalganglionide aferentsed ja eferentsed ühendused

Joonisel 30 toodud skeem annab ülevaate basaalganglionide aferentsetest ja eferentsetest seostest. Striatum'i suundub enamik kõigist basaalganglionidesse adresseeritud aferenti-

dest, mis pärinevad peamiselt kolmest allikast: 1) kogusuur-
aju koorest, 2) taalamuse intralaminaarsetest tuumadest ja
centrum medianum'ist ning 3) substantia nigra'st (dopamiin-
ergilised teed).

Striatum'i eferendid kulgevad pallidum'i ja substantia nigra'sse. Viimane saadab dopamiinergilise tee kõrval teise tee taalamusse.



Joonis 30. Ülevaade basaalganglionide tähtsamatest aferentsetest, eferentsetest ja omavahelistest seostest. CM - centrum medianum thalami; VA - nucleus ventralis anterior thalami; VL - nucleus ventralis lateralis thalami; Nucl. subth. - nucleus subthalamicus.

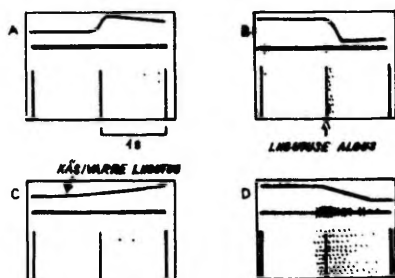
Pallidum'i sisemisest osast lähtuvad eferendid peamiselt taalamusse, väike osa ka keskaju tegmentum'i.

Kuna basaalganglionid moodustavad peamiselt assotsiatiivse ja motokorteksi vahelise ühenduslüli, siis on nad mõningal määral võrreldavad väikeaju hemisfääridega (vt. joonised 1 ja 24). Seega väikeaju hemisfäärid koos nucleus dentatus'ega ja basaalganglionid moodustavad pretsentraalse motokorteksi

aferentse süsteemi (üle taalamuse, joonis 32 ja 33)

6.2. Basaalganglionide neuronite osa liigutustel

Kliinilised ja eksperimentaalsed andmed näitavad, et basaalganglionidel on eriline tähendus korrapärase, aeglase, sujuvate kaasnevate liigutuste sooritamisel. Putamen'i neuronite osa ahvi käsivarre liigutuse puhul demonstreerib joonis 31, kus on registreeritud putamen'i ühe neuroni aktiivsus, s. o. bioelektriline aktiivsus. See neuron on kestvalt aktiiv-



Joonis 31. A - D. Putamen'i ühe neuroni impulssaktiivsus (punktid all A - D), mis osaleb eeskätt aeglase liigutuse vallandamisest ühes kindlas suunas (D). Aeglasel liigutusel vastassuunas, samuti kiirel liigutusel (A, B) jääb neuron „tummaks“ (A, C), või ilmnevad harvad impulsid (B). Iga liigutuse puhul teostati 12 testi, mis on üksteise all toodud, kusjuures iga impulss on tähistatud punktiga. Lisaks on esitatud üks originaalköver. Skeemilt D on näha, et impulssaktiivsus esineb juba enne liigutuse algust, mida tähistab keskmine vertikaaljoon. Katsekorraldus on vastav joonisel 27 esitatuga.

ses seisundis ainult aeglase liigutuse puhul ühes teatud suunas (joonis 31, D). Aeglase liigutuse korral vastassuunas (C) või kiire liigutuse puhul (A, B) jääb neuron tummaks (A, C) või avalduvad ainult üksikud impulsid (B). Impulsatsioon D puhul (punktidena) algab märgatavalt varem kui liigutus ise (keskmine vertikaalsirge diagrammil D). Eeltoodu kinnitab seisukohta, et putamen'i antud tüüpi neuronid osalevad aeglase, sujuvate liigutuste sissejuhatamisel ja säilitamisel.

6.3. Motokorteks, taalamus, basaalganglionid ja liigutused

Inimesel ja loomal võib küll gyrus praecentralis'e elektrilisel ärritamisel vallandada üksikute lihaste kontraktsioone ja ka lihtsaid liigutusi liigestes, kuid mitte kunagi kindla suunitlusega kompleksseid liigutusakte. Samuti on näidatud, et niisugused ärrituskatsed väikelapsel, täiskasvanul, pianistil ja vilunud käsitöölisel on andnud täiesti identseid resultate. See ja teised tähelepanekud viitavad sellele, et motokorteks pole vastutav kaasasündinud ja omandatud sihtmotoorsete liigutuste plaani (kava) koostamisel.

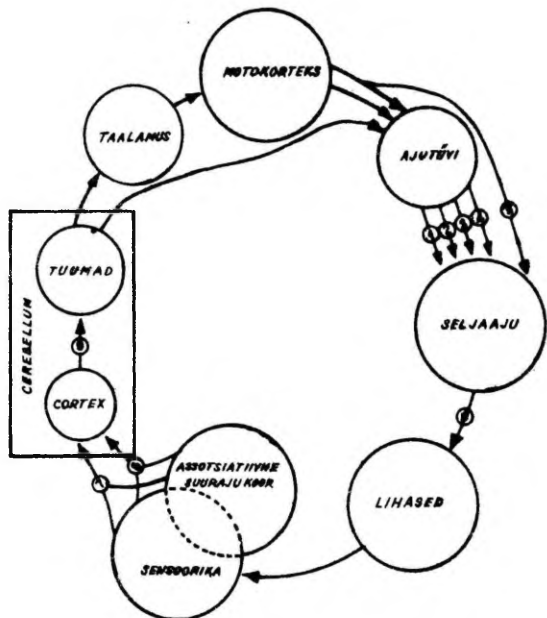
Motokorteksit võib pidada üheks viimaseks supraspinaalseks instantsiks kortikaalselt indutseeritud liigutusplaanide muutmisel liigutusprogrammiks. Nagu jooniselt 1 nähtub, algab motokorteksiga nende neuraalsete struktuuride ahel, mis tagavad vastava liigutuse teostuse. Kuid samas olgu ka märgitud, et paljud kompleksed liigutused (väga hästi omandatud) võivad kulgeda juhituina täielikult subkortikaalsel tasandil. Motokorteksi osast liigutuste teostamisel teatakse siiski suhteliselt vähe.

Ka joonisel 27 toodud seda liiki eksperimendid pole senini andnud üheseid järeldusi ega selgitatud, millised lihase tegevuse arvukad aspektid, nagu liigutuse jõud, kiirus, kestus ja suund, on kortikaalsete neuronite erilise juhtimise ning kontrolli all. Kindel on aga see, et on olemas arvukalt kortikaalseid neuroneid, millede impulsatsioon teatud liigutustega korreleerub (joonis 27).

Liigutuse programmi kujundamisel on motokorteksile ette lülitatud taalamus ja basaalganglionid (joonis 30). Kuna viimased (nagu eespool märgitud) saavad oma aferendid eelkõige kogu suurajukoorest ja on vastutavad aeglaste liigutuste kulgemise eest, ei anna nad täiendavaid andmeid siin osalevate taalamuse tuumade (nucleus ventralis anterior ja nucleus ventralis lateralis) ülesannete kohta. Võib siiski arvata, et kuna taalamuse käsutuses on kogu somatosensoorne informatsioon, siis on seda võimalik kasutada planeeritud motoorse programmi korrigeerimisel. Peale selle saabub nendes tuumadesse ka väikeajust pärinev informatsioon nucleus dentatus'e vahendusel (joonis 24).

6.4. Cerebellum'i ja basaalganglionide võrdlus motoorses tegevuses

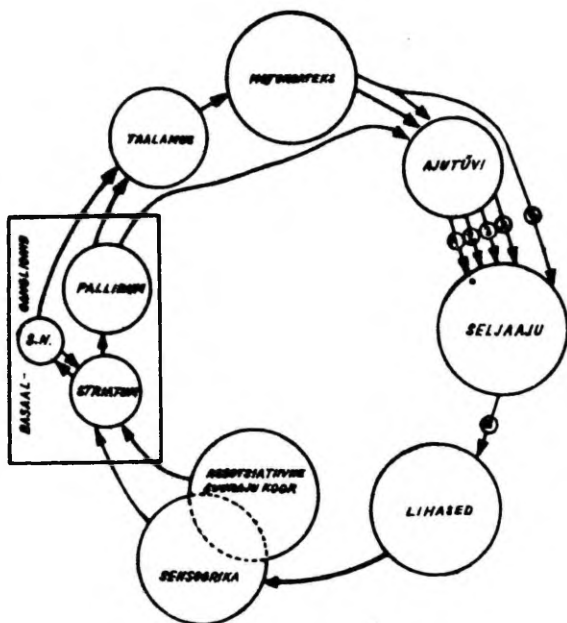
Cerebellum ja basaalganglionid on taalamuse kaudu seostatatud motokorteksiga (joonised 1, 24, 30, 32, 33). hierarhiliselt vaadeldakse neid kui võrdväärseid keskusi, mis osalevad kor-



Joonis 32. Väikeaju aferentsed, eferentsed ja omavahelised seosed ning väikeaju lülitumine motoorsesse süsteemi. 1 - tractus rubrospinalis, 2 - tractus reticulospinalis lateralis, 3 - tractus reticulospinalis medialis, 4 - tractus vestibulospinalis, 5 - tractus corticospinalis, 6 - seljaaju alfa- ja gamma-motoneuronid, 7 - sammakiud, 8 - ronikiud, 9 - Purkinje rakkude aksonid.

tikaalselt indutseeritud liigutuste programmeerimisest Peab aga märkima, et nende struktuuride haigestumised ja väljatangemised põhjustavad tunduvalt erinevaid motoorika häireid.

Kui väikeaju kahjustuse puhul on esiplaanil lihaste hüpotoonus, asünergism ja intentsiooni- (tegevus-) treemor, siis basaalganglionide talitluse häirumisel on iseloomulikud lihaste rigiidsus, akineesia ja rahuolekutreemor ning teatud tingimustes ka kontrollimatud, mittetahtlikud liigutused.

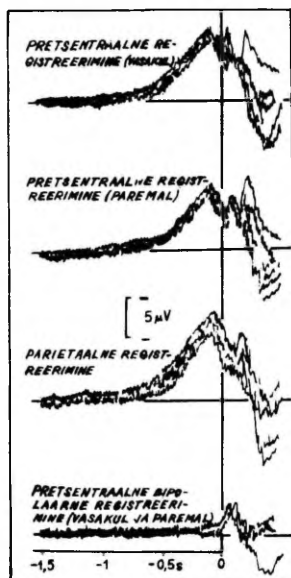


Joonis 33. Basaalganglionide tähtsamad aferentsed, eferentsed ja omaühendused ning basaalganglionide lülitumine motoorsesse süsteemi. S.N. - substantia nigra, 1 - tractus rubrospinalis, 2 - tractus reticulospinalis lateralis, 3 - tractus reticulospinalis medialis, 4 - tractus vestibulospinalis, 5 - tractus corticospinalis, 6 - seljaaju alfa- ja gamma-motoaksonid.

7. Tegevusaje ja liigutuste kava

Kuidas tekib impulssmuster, mis tegevusaje liigutuste kavaks (plaaniks) formeerib, pole siiani rahuldavat seletust leidnud. Kuna mõtted siiski talitluseni viivad, siis arvatakse,

et mõtlemine, kavatsus mingiks tegevuseks võib muuta aju neuraalset aktiivsust nii, et lõpuks lähtuvad motokorteksist eferentsed impulsid soovitud liigutuse vallandamiseks. Motoorse tegevuse puhul tuleb kindlasti arvestada ka aju mälu funktsiooniga liigutuste reprodutseerimisel.



Joonis 34. Inimesel registreeritud ajupotentsiaalid parema nimetissõrme kiirel tahtelisel painutamisel (registreerimise elektroodid fikseeritud peanahale - elektroentsefalograafia). Andmed 8 eksperimendist erinevatel päevadel ühel ja samal vaatlusalusel, ca 1000 liigutust igas katses. Kolmel ülemisel kõveral on ajukoore bioelektriline aktiivsus registreeritud unipolaarselt (indiferentne elektrood kõrval). Alumine kõver on registreeritud bipolaarselt vasaku ja parema motokorteksi pretsentraalsest käele vastavast projektsioonipiirkonnast. Valmisoleku potentsiaal ilmub 0,8 s enne liigutuse algust. Ta on bilateraalne, laialdase ulatusega pretsentraalses ja parietaalses piirkonnas. Premotoorne positiivistumine on samuti bilateraalne, laialdase levikuga, ilmub umbes 90 ms enne liigutuse algust. Nn. mootorpotentsiaal ilmneb bipolaarsel registreerimisel, on unilateraalne vasakul pretsentraalses käe piirkonnas ning vallandub 50 ms enne liigutuse algust müogrammis. Potentsiaalid paremal nulljoonest (s.o. pärast liigutuse algust) on suuremalt jaolt reaferentsed, sensoorselt esile kutsutud potentsiaalid.

On tehtud esimesi samme ka liigutustest lähtuvate neurofüsioloogiliste protsesside uurimises. Kui vaatlusalusel paluda vastata liigutusega viimasele kahest üksteisele järgnevast ärritusest, siis võib veel enne liigutust sedastada aeglase negatiivse laine levimist üle suuraju koore. Seda bioelektrilist avaldusnähtu nimetatakse ootepotentsiaaliks, kuna ta on seotud esimese ärrituse poolt vallandatud teise ärrituse ootamisega. Kui aga vaatlusalusel lasta sooritada üks tahtlik liigutus, näiteks ühe sõrme korduv painutus ebakorrapärase intervallidega, siis tekib umbes 800 ms enne liigutuse vallandumist aeglaselt tõusev nn. pindnegatiivne potentsiaal, mida nimetatakse valmisoleku- (valmidus-) potentsiaaliks ja mis on registreeritav kogu koljukumeruse ulatuses (joonis 34). Valmisolekupotentsiaal on seotud nende protsessidega, mis eelnevad liigutusprogrammi väljastamisele motokorteksist. Ta vallandatakse kiirete enampiiritletud potentsiaalide poolt, mis on eriti väljendunud kontralateralses motoorses areaalis, kajastades selle areaali aktiivsust enne ja pärast liigutuse algust.

Valmisolekupotentsiaali võib seega käsitleda kui liigutuse programmi neuraalset korrelaati. Omapärane on aga valmisolekupotentsiaali ulatuslik levimine ning aeglane väljakujunemine. Ilmselt osalevad tahte formeerumise selles staadiumis ajukoore ulatuslikud piirkonnad (nn. assotsiatiivsed piirkonnad), millele osavõtu tagamine motoorse programmi ettevalmistamisest nõuab tunduvalt rohkem aega.

8. Motoorika patofüsioloogilisi aspekte

8.1. Perifeerne halvatus

Motoaksonite katkemine (õnnetusjuhtudel) või motoneuronite kahjustus ja väljalangemine (näiteks lastehalvatustõve e. poliomyelitis'e puhul) põhjustab lõdva halvatus, mida iseloomustab langenud lihasetoonus (hüpotoonus), atroofia (degeneratsioon), jõu vähenemine (parees) või puudumine (paralüüs) ning peenmotoorika kahjustumine. Monosünaptilised venitusrefleksid on kas nõrgenenud või täiesti kadunud (kustunud).

8.2. Basaalganglionide kahjustusest tingitud motoorikahäired

Basaalganglionide kahjustus võib põhjustada mitmekesiseid liigutuste ja liikumise häireid, milledest tuntuim on Parkinsoni sündroom. Selle sündroomi all kannatavatel patsientidel on miimika tardunud (teatraalne ehk masknägu), kõhkleval aeglane tippiv kõnnak (nn. kukesammudega) ja käte värisemine rahuolekus (rahuoleku treemor). Uurimused on näidanud, et sellised sümptomid, nagu akineesia, rigiidsus ja rahuoleku treemor, võivad esineda väga varieeruvalt.

Akineesia tähendab motoorset seotust ehk aheldatust, kus haigel esinevad sageli rasked ja isegi ületamatud takistused nii liigutuste alustamisel kui ka nende lõpetamisel.

Rigiidsust iseloomustab kõrgenenud lihasetoonus, mis avaldub sõltumata liigese asendist ja liigutustest ning mida nimetatakse plastiliseks ehk vahajaks vastupanuks (ehk paindumuseks). Passiivsed liigutused pole sujuvad, esineb nn. hammasratta fenomen.

Rahuoleku treemor (4-7 Hz, eelkõige jäsemete distaalsetes osades) lakkab sihtmotoorse tegevuse puhul, kuid ilmub taas pärast liigutuse või motoorse akti sooritamist.

Akineesiat tuleb käsitada kui aeglase liigutuste häirumist või ärajäämist (joonis 32), mida nimetatakse ka miinus-sümptomiks. Rigiidsust ja treemorit võib vaadelda kui basaalganglionide motoorsete funktsioonide pidurdusest vabastamist, s.o. kui pluss-sümptomit. Viimane kehtib ka basaalganglionide teiste haigestumiste kohta, mille puhul pluss-sümptomid võivad esiplaanil olla nii ühes kui teises vormis (nagu atetoos, chorea, hemiballism).

Parkinsoni sündroomi arvatavaks põhjuseks on substantia nigra'st striatum'i kulgevate pidurdavate teede katkemine või hävimine, mille transmitteriks striatum'is on dopamiin. See pärast on Parkinsoni sündroomi, eriti aga akineesiat võimalik kompanseerida L-dopaga (dopamiini eelaste; dopamiin ise on toimetu, kuna ta ei läbi hematoentsefaalset barjääri).

Pluss-sümptomeid on mõningal määral võimalik kupeerida stereotaksiliste väljalülitamistega pallidum'is ja taalamuse nucleus ventralis'es, millega katkestatakse projektsioonid

basaalganglionidest motokorteksisse (joonis 30). Akineesiat pole selle meetodiga võimalik kõrvaldada.

8.3. Motokorteksi ja selle eferentide kahjustusnähud

Kapsulaarne hemipleegia. Kahjustused motokorteksi piirkonnas, mis põhjustavad ärritusnähte (näiteks epileptilised hood) või ärajääma sümptomeid, samuti kortikaalsete eferentide katkemine esinevad võrdlemisi harva. Sagedamini võib ette tulla osaline või täielik kortikaalsete eferentide katkemine capsula interna piirkonnas verevalumi või tromboosi tõttu (ajurabandus, apopleksia). Algne lõtv halvatus läheb üle spastiliseks halvatuseks, mille puhul lihastes esineb hüpertoonus ning nad avaldavad tugevat vastupanu passiivsetele liigutustele (spastiline hemipleegia). Eriti spastilised on need lihased, mis töötavad gravitatsioonitungi vastu, s.o. inimesel jalgade ekstensorid ja käte fleksorid (neljajalgsetel kõikide jäsemete ekstensorid). Mõne aja pärast võib sihtmotoorika teataval määral taastuda, kuid enamasti piirdub see siiski fleksorite ja ekstensorite „jämedate“ massliigutustega (kõik oleneb sellest, kui suure ulatusega on olnud verevalumid või tromboosid).

Patofüsioloogiliselt on spastiline hemipleegia kortikaalsete motoeferentide katkemise tulemus nii tractus corticospinalis'es kui ka ajutüve kulgevates teedes.

Lihaste spastilisus (spastitsiteet) sarnaneb oma olemuselt loomeksperimentis saadud detserebreerimisrigiidsusega, kuna seda võib kõrvaldada seljaaju tagajuurte läbilõikamisega, mis viitab gammalingu osalemisele selle seisundi väljakujunemises. Nähtavasti põhjustab kortikaalsete eferentide väljalangemine nucleus vestibularis lateralis'e (Deitersi) ülekaalu (mida korteks otseselt ei mõjusta). Tulemuseks on antigravitatsioonilihaste motoneuronite pidurdusest vabastamine ja nende erutuvuse kõrgenemine (vrd. joonis 18), mis väljendub eriti venitusreflekside faasilise komponendi osas. Rigidiidsuse (rigor'i) puhul on ülekaalus venitusreflexi tooniline komponent. Võimalik, et esimesel juhul ilmneb eelkõige dünaamiliste fusimotoorsete kiudude aktiivsuse tõus, teisel juhul esineb aga staatiliste fusimotoorsete kiudude tugev ek-

tivatsioon.

Kapsulaarne halvatus on tingitud tractus corticospinalis'e väljalangemisest. Selle tee isoleeritud katkemine (püramiidis või ajusäärtes) primaatidel ja vastavad kliinilised tähelepanekud inimesel on näidanud, et peale taastumisperioodi jääb käteosavus piiratuks, kusjuures ei esine lihasetoonuse tõusu ega venitusreflekside elavnemist.

Kapsulaarne hemipleegia on taandatav motokorteksi mitmesuguste destsendeerivate teede samaaegsele väljalangemisele.

Peente deferentseeritud liigutuste väljalangemine on tingitud eelkõige tractus corticospinalis'e ja nucleus ruber'isse kulgevate projetsiooniteede katkemisest (vrd. joonised 23 ja 24).

K I R J A N D U S

- Einführung in die Physiologie des Menschen. Hrsg.: R.F.Schmidt und G.Thews. 19. Auflage. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 1977.
- Ganog, W.F. Lehrbuch der medizinischen Physiologie. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 1974.
- Grundriß der Neurophysiologie. Hrsg.: R.F.Schmidt. 4. Auflage. Berlin-Heidelberg-New York: Springer-Verlag, 1977.
- Magnus, R. Körperstellung. Berlin: Springer, 1924.
- Matthews, P.B.C. Mammalian Muscle Receptors and their Central Actions. London, 1972.
- Penfield, W., T.Rasmussen. The cerebral cortex of man. New York: Macmillan, 1950.
- Rüdiger, W. (Hrsg.) Lehrbuch der Physiologie. 3., überarbeit. Aufl. Teil II. Berlin: VEB Verlag Volk und Gesundheit, 1978.
- Trincker, D. Taschenbuch der Physiologie. Band III₁. Animalische Physiologie II. Zentralnervensystem I. Sensorik. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag, 1974.
- Гранит Р.: Основы регуляции движений. М.: Медицина, 1973.
- Нормальная физиология. Под ред. А.В.Коробкова. М.: Высшая школа, 1980.
- Физиология движений. В серии «Руководство по физиологии». Л.: Наука, 1976
- Физиология мышечной деятельности, труда и спорта. В серии «Руководство по физиологии». Л.: Наука, 1969.
- Физиология человека. Под общ. ред. Е.Б.Бабского. М.: Медицина, 1972.

SISUKORD

MOTOORNE SÜSTEEM

1. Kehahoiu ja motoorse tegevuse neuraalse kontrolli alused	3
1.1. Spinaalmotoorika	4
1.2. Kõrgem mootorika	5
1.3. Sensoorika ja mootorika seostumine	5
2. Seljaaju motoorsed funktsioonid	5
2.1. Spinaalse sensomotoorika retseptorid	6
2.1.1. Lihasekäävid	6
2.1.2. Kõõluseorgan	8
2.1.3. Lihasekäävide ja kõõluseorganite jaotuvus	9
2.2. Lihasekäävide ja kõõlusorganite paigutus ja impulssmuster	9
2.3. Lihasekäävide ja kõõluseorganite dünaamiline ja staatiline tundlikkus	11
2.4. Fusimotoorsed närvikiud	12
2.5. Lihasekäävide ja kõõluseorganite ülesanded	13
2.5.1. Venitusrefleks lihase pikkuse kontrollijana	13
2.5.2. Venitusrefleksid ja retsiprookne antagonistlik pidurdus kui lihase pikkuse kontrollisüsteem	15
2.5.3. Faasilised ja toonilised venitusrefleksid	16
2.5.4. Gamma-käävilingu ülesanded	16
2.5.5. Alfa-gamma-koaktivatsioon liigutuste puhul	18
2.5.6. Lihasekäävi sekundaarsed aferendid	18
2.5.7. Ib kiudude segmentaalne lülitus	19
2.5.8. Kõõluseorganid kui lihase pinge kontrollisüsteemi tajurid	20
2.6. Polüsünaptilised motoorsed refleksid	21
2.6.1. Painutusrefleks	21
2.6.2. Ristsirutusrefleks	23

2.6.3.	Rekurrentse ja presünaptilise pi- durduse osa spinaalmotoorikas	24
2.6.4.	Segmentaalsete reflekside vaheli- sed ristseosed	24
2.7.	Intersegmentaalsed refleksiseosed	25
2.8.	Isoleeritud seljaaju talitlus	27
2.8.1.	Spinaalne lokomotsioon	27
2.8.2.	Seljaaju ristlâbilõike puhune halvatus	28
2.8.3.	Spinaalne šokk	29
3.	Ajutüve motoorsed funktsioonid	30
3.1.	Ajutüve motoorsete keskuste funktsio- naalne anatoomia	30
3.2.	Detserebreeritud looma mootorika	34
3.3.	Hoiakurefleksid	35
3.4.	Keskajulooma mootorika	37
3.4.1.	Püstumis- ehk seaderefleksid	38
3.4.2.	Statokineetilised refleksid	39
3.4.3.	Ajutüve funktsioon tugimotoo- rikas	40
3.4.4.	Ajutüve funktsioon sihtmotoo- rikas	40
4.	Väikeaju osa motoorses tegevuses	40
4.1.	Väikeaju funktsionaalne anatoomia	40
4.2.	Väikeaju aferentsed ja eferentsed seosed	44
4.3.	Väikeaju ülesanded	46
4.3.1.	Vermis (uss) ja tugimootorika	46
4.3.2.	Pars intermedia osa liigutuste suunakorrektuuris ja koordi- natsioonis	48
4.3.3.	Hemisfäärid ja kiire sihtmoo- toorika	48
4.4.	Patofüsioloogilisi aspekte	50
5.	Suuraju motoorne korteks (motokorteks)	50
5.1.	Suuraju koore motoorsed alad	51
5.2.	Motokorteksi funktsionaalne organisatsioon	53
5.3.	Tractus corticospinalis	55
5.4.	Kortikaalsed eferendid ajutüvele	58
6.	Basaalganglionid	59

6.1. Basaalganglionide aferentsed ja eferentsed ühendused	59
6.2. Basaalganglionide neuronite osa liigutustel	61
6.3. Motokorteks, taalamus, basaalganglionid ja liigutused	62
6.4. Cerebellum'i ja basaalganglionide võrdlus motoorses tegevuses	63
7. Tegevusaje ja liigutuste kava	64
8. Motoorika patofüsioloogilisi aspekte	66
8.1. Perifeerne halvatus	66
8.2. Basaalganglionide kahjustusest tingitud motoorikahäired	67
8.3. Motokorteksi ja selle eferentide kahjustusnähud	68
K I R J A N D U S	70

Эльмар В а с а р.
МОТОРНАЯ СИСТЕМА.
Учебное пособие для студентов
медицинского факультета.
На эстонском языке.
Тартуский государственный университет.
ЭССР, 202400, г.Тарту, ул.Вликооли, 18.
Vestutav toimetaja E. Hansson.
Korrektor L. Jago.
Paljundamisele antud 15.01.1982.
Formaat 60x84/16.
Kirjutuspaber.
Masinakiri. Rotaprint.
Tingtrükipoognaid 4,42.
Arvestuspoognaid 4,11. Trükipoognaid 4,75.
Trükiarv 1500.
Tell. nr. 50.
Hind 15 kop.
TRÜ trükikoda. ENSV, 202400 Tartu, Pälsoni t. 14.

15 kop.