

Duška Meh<sup>1</sup>

# Histološka, anatomska in funkcijska organiziranost skorje osrednjega živčevja

*Histology, Anatomy and Functional Organisation of the Central Nervous System Cortex*

---

## IZVLEČEK

**KLJUČNE BESEDE:** možganska skorja – anatomija in histologija – fiziologija

Možganska skorja je sestavljena iz velikega števila različnih živčnih celic in za uspešno delovanje živčevja pomembnih povezav. Aktivnost določajo signali v dovodnih vlaknih, ki vzdražijo živčne celice v možganskih središčih. Od njih do efektivnih organov prenašajo impulze odvodna vlakna. Makro- in mikroskopska urejenost možganov omogoča natančno določeno organiziranost, ki je skupaj z natančnostjo povezav predpogoj za uspešno vodenje vsega, kar človek je. Zelo groba delitev možganov omogoča ločitev na sprejemni zadajšnji del in motorični sprednji. Asociacijske skorje povezujejo različna področja. Morfološko se različni deli možganske skorje razlikujejo po razporeditvi različnih živčnih celic in njihovih povezav, ki nas določajo.

---

## ABSTRACT

**KEY WORDS:** cerebral cortex – anatomy and histology – physiology

The cerebral cortex represents a relatively small part of the central nervous system. It contains a prodigious number of cells that lead our behaviour. In a general way, the central sulcus divides the cerebral cortex into a cerebral receptive portion and an anterior part related to motor function. Association areas interconnect cortical regions. Different cortices differ in arrangement, type and density of cortical cells, thus determining the individual.

---

<sup>1</sup> Znan. sod. dr. Duška Meh, dr. med., Inštitut Republike Slovenije za rehabilitacijo, Linhartova 52, 1000 Ljubljana.

## UVOD

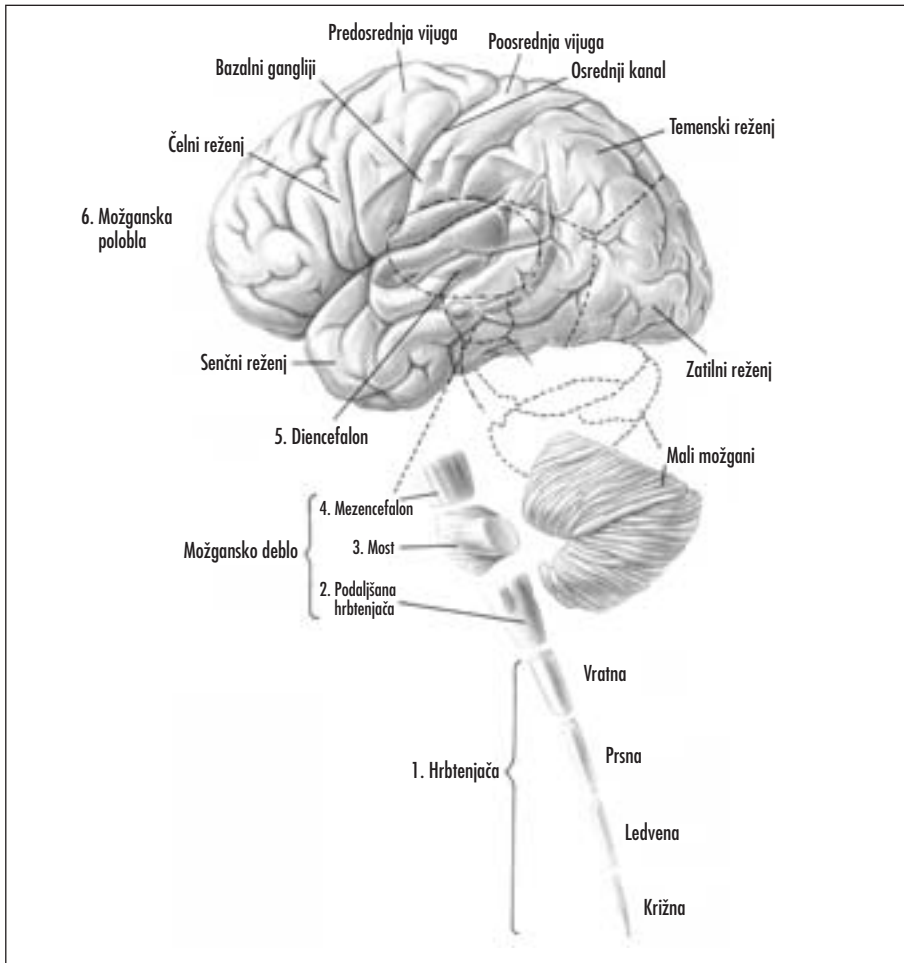
Možganska skorja je približno 2600 cm<sup>2</sup> velik in 3–4 mm debel del osrednjega živčevja. Vsebuje več kot  $28 \times 10^9$  nevronov in približno enako število celic glije. Sinaps, ki povezujejo nevrone v skorji drug z drugim in z nevroni v drugih delih skorje, je reda velikosti  $10^{12}$ . Nevroni in povezave so povezani v specifičen vzorec, ki omogoča in vzdržuje enkratnost in neponovljivost živih bitij.

## SESTAVA MOŽGANSKE SKORJE

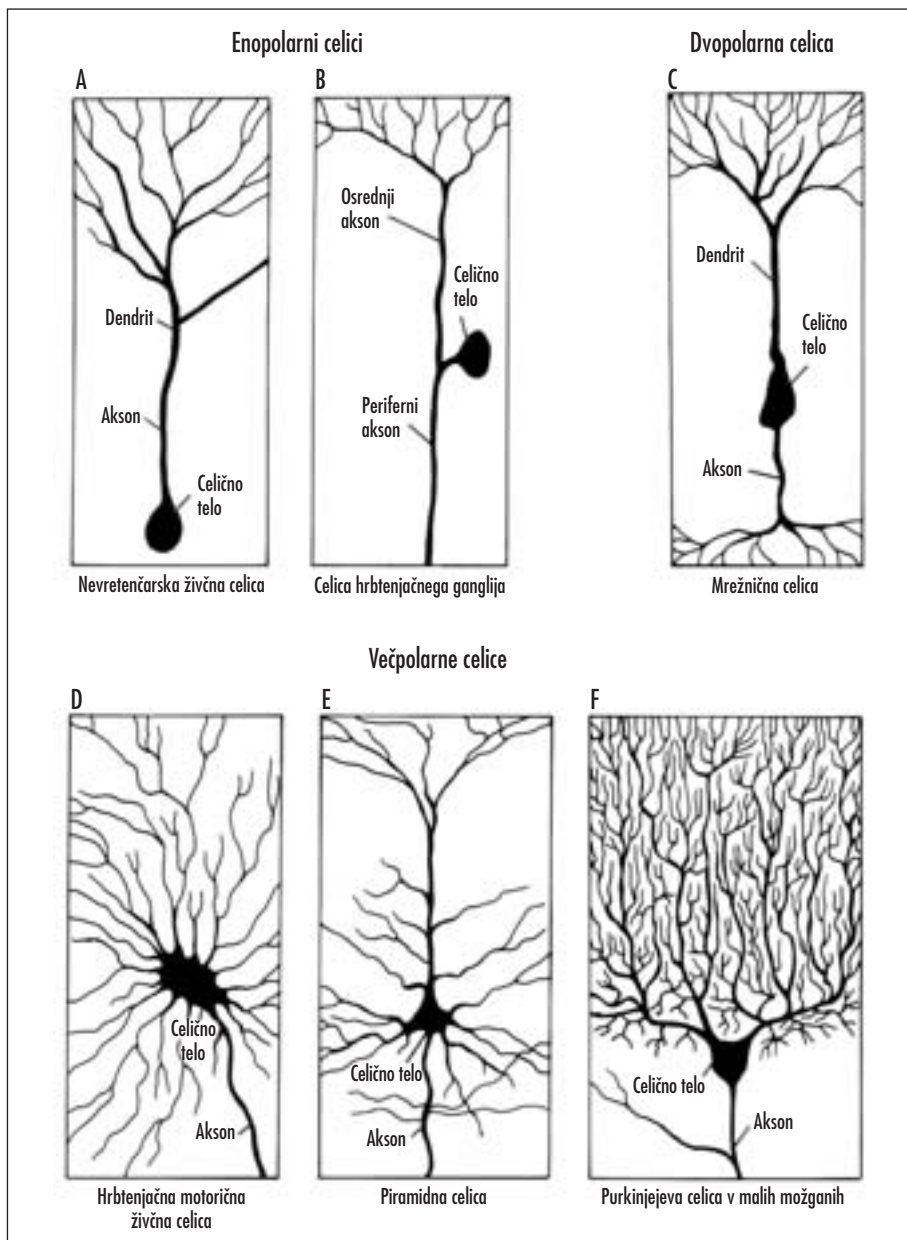
Osrednje živčevje je sestavljeno iz več morfološko in funkcijsko ločenih podenot,

hrbtenjače, podaljšane hrbtenjače, mosta (ponsa) z malimi možgani, mezencefalona, diencefalona (talamusa in hipotalamusa) in možganskih polobel (1–4) (slika 1). Osnovna morfološka enota je pri vseh živčna celica (nevron) s celičnim telesom, aksonom in dendriti, ki tvorijo tudi osnovno funkcijsko enoto, določeno predvsem s povezavami z drugimi živčnimi celicami.

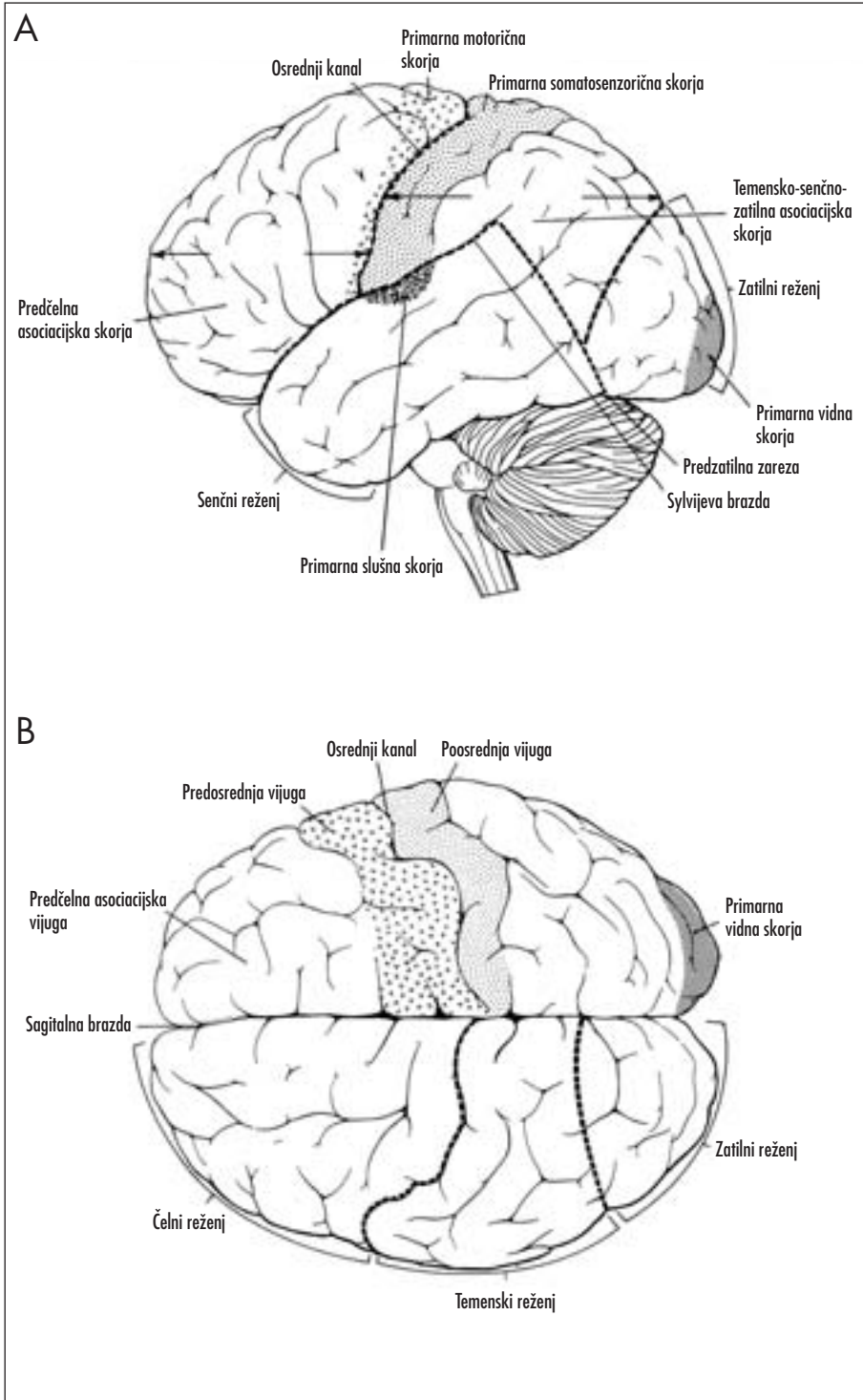
Živčne celice imajo različne osnovne oblike (1) (slika 2), njihova oblika pa je povezana tudi z njihovim delovanjem. Posamezni deli osrednjega živčevja se razlikujejo v razporeditvi celičnih teles, ki sestavljajo sivino, in podaljškov, beline, pomembnejše pa so raz-



Slika 1. Morfološko in funkcijsko ločene podenote osrednjega živčevja, hrbtenjača, podaljšana hrbtenjača, most z malimi možgani, mezencefalon, diencefalon (talamus in hipotalamusa) in možganski polobli.



Slika 2. Živčne celice so enopolarne (unipolarne), dvopolarne (bipolarne) in večpolarne (multipolarne). Enopolarne živčne celice imajo le en izrastek, ki izhaja iz celičnega telesa. A – enopolarne živčne celice so značilne za nevretenčarje. Različni deli izrastka lahko delujejo kot receptorske (dendriti), drugi pa kot prenašalne strukture (aksoni). B – živčne celice v spinalnih ganglijskih celicah so psevdounipolarne (pseudounipolarne). Embriionalna izrastka sta se med razvojem na kratkem odseku združila, tako da izhaja iz telesa le en izrastek, ki se razveji v oblike črke T – en krak (akson) je osrednji in usmerjen proti hrbtenjači, periferni pa je usmerjen proti koži ali mišicam. Dvopolarne celice imajo dva izrastka: dendrit, ki vodi podatke k celici, in akson, ki vodi podatke od nje. C – mrežnična dvopolarna celica. Večpolarna celica oddaja več dendritov, ki izvirajo v različnih delih celičnega telesa. Pogoste so v osrednjem živčevju sesalcev. D – hrbtenjačne motorične celice oživčujejo mišična vlakna. E – z vrha (apeks) piramidne oblike izhaja apikalni dendrit, drugi pa iz različnih delov celice. F – za malomožgansko Purkinjejevo celico je značilna bogata razvejitev dendritov v eni ravnini.



Slika 3. Funkcijska razdelitev možganske skorje. A – pogled s strani, B – pogled od zgoraj.

like, ki jih določajo povezave posameznih živčnih celic in njihovih sklopov. V hrbtnjači so živčne celice zbrane v sredini, v možganskem deblu in mostu (ponsu) tvorijo skupki živčnih celic jedra v notranjosti struktur, v malih in velikih možganih je večina teles živčnih celic v skorji, v globini pa sestavljajo skupine jeder. Aktivnost živčnih celic v posameznih delih osrednjega živčevja je odvisna od senzoričnega priliva, ki vzdraži vrsto celic v različnih delih in izzove ustrezen odgovor. Ta se oblikuje v vrsti živčnih celic, povezanih v specifično zaporedje (5).

## VELIKI MOŽGANI

Veliki možgani obdelujejo vse podatke, ki se jih zavedamo, oblikujejo naše zavestne odzive, misli, vplivajo na vedenje, čustvovanje in motive. Vse se dogaja v zapletenem zaporedju sklopov živčnih celic v vrsti različnih, a povezanih središč v različnih delih velikih možganov (6).

### Makroskopske značilnosti možganske skorje

Makroskopsko razdelimo skorjo velikih možganov v štiri režnje (lobuse), ki so povezani z različnimi vlogami: čelni (frontalni), temenski (parietalni), senčni (temporalni) in zatilni (okcipitalni). Pomembna dela sta še inzula na medialni strani lateralne brazde (sulkusa) in limbični reženj, ki obsega medialne dele čelnega, temenskega in senčnega režnja. Pomembnejša kot čista morfološka razdelitev je funkcionalna razdelitev skorje velikih možganov (slika 3), ki je pomembna za delovanje možganov (1–4, 7).

Različni deli možganske skorje imajo različne vloge. Nekateri deli so neposredno povezani s sprejemanjem senzoričnih informacij (5), ki prispejo do možganske skorje s posredovanjem talamusa (8). Za sprejem somatosenzoričnih informacij je najpomembnejša primarna senzorična skorja – poosrednja (postcentralna) vijuga temenskega režnja (5, 8). Primarno vidno središče je v zatilnem režnju (9), primarno slušno pa v senčnem.

Primarna senzorična področja obdajajo sekundarna in terciarna, ki so pomembna za celovito obdelavo prispelih podatkov, povezana pa so seveda z motoričnimi deli skorje,

ki organizmu omogočajo, da se na prispele podatke neposredno odzove (5). Neposredno motorično vlogo ima primarna motorična skorja v predosrednji (precentralni) vijugi. Vsebuje živčne celice, ki prenašajo kompleksne ukaze za hotene gibe iz višjih motoričnih središč do motoričnih celic v hrbtnjači (10).

Pomembno povezovalno vlogo ima zadajšnji del temenskega režnja, ki povezuje telesne (somatske) občutke (senzacije) z vidnimi in s slušnimi ter s kasnejšim motoričnim odgovorom.

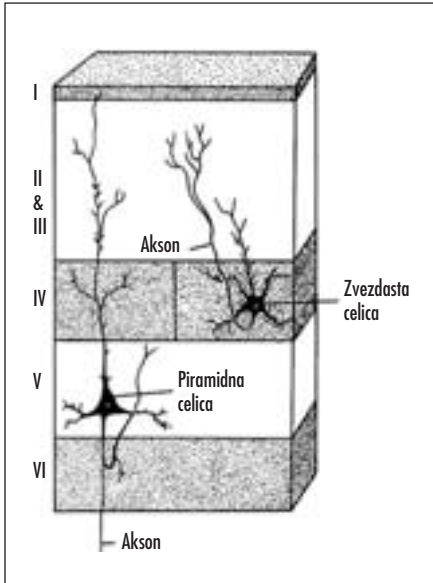
Asociacijska področja, ki povezujejo različne podatke in jih usmerijo v področja, pomembna za izpeljavo ustreznega odziva, so temensko-senčno-zatilna (parieto-temporo-okcipitalna), prefrontalna in limbična asociacijska skorja. Temensko-senčno-zatilna asociacijska skorja povezuje v kompleksno zaznavo somatosenzorične, vidne in slušne dražljaje, prefrontalna je pomembna za načrtovanje hotenega giba, limbična pa za čustva, motivacijo in spomin (1, 3, 11).

Primarna senzorična skorja je torej pomembna za sprejem (receptijo) in začetno procesiranje senzoričnih podatkov v skorji (kortikalno), podrobneje pa senzorični doliv obdelajo višja senzorična področja. Ta so povezana z asociacijskimi področji, ki zaradi svojih povezav z višjimi motoričnimi področji omogočajo odziv na dražljaj. Neposreden nadzor živčevja nad motorično aktivnostjo omogoča aktivnost primarne motorične skorje, ki vpliva na motorične celice v sprednjem rogu hrbtnjače (12).

Senzorični, motorični in motivacijski sistem opravljajo specializirane naloge, ki jih omogočajo njihove specifične povezave. V smiselno akcijo povezujejo njihove aktivnosti številne zveze med posameznimi, za različne dejavnosti odgovornimi strukturami. Povezani so periferne in osrednje strukture, nižje in višje ravni osrednjega živčevja, različni deli iste poloble in simetrični deli nasprotnih polobel. Le povezana aktivnost vseh delov, vpletenih v posamezno aktivnost, omogoča smiselno odzivanje na dražljaje.

### Celična anatomija možganske skorje

Možganska skorja je 2–4 mm debela plast celic. Deli skorje, ki jih vidimo makroskopsko



Slika 4. Živčne celice v skorji velikih možganov so piramidne ali zvezdaste. Piramidne celice pošiljajo dendrite v najrazličnejše dele skorje, čeprav so povezane tudi lokalno, tu pa se konča večina zvezdastih celic. Obe vrsti celic najdemo v vseh delih možganske skorje, različno je le njihovo razmerje.

pri zunanjem ogledu možganov in so razdeljeni v prej opisane štiri režnje, pripadajo t. i. neokorteksu, najpoznejše razvitemu delu človeških možganov. Alokorteks, primitivnejši, že zgodaj v razvoju vretenčarjev nastali del skorje, leži globoko v senčnem režnju blizu vohalnega (olfaktornega) področja (2).

Živčne celice možganske skorje (kortikalni nevroni) so različnih oblik, v grobem pa jih razdelimo v dve skupini, med piramidne in zvezdaste celice (slika 4). Razvrščeni so v več plasti, ki so v različnih delih možganske skorje različne.

Vrh piramidnih celic je obrnjen proti pialni površini možganov. Proti njej so usmerjeni 500 mikrometrov ali več dolgi apikalni nevriti, ki izhajajo z njihovega vrha in so skoraj pravokotni na bolj povrhnje plasti. Z baze piramidnih celic izhajajo številni bazalni dendriti, ki se razvejijo v stranskih (lateralnejših) delih iste plasti celic.

Telo zvezdastih celic je manjše in okroglo, dendriti pa izhajajo iz njega v vseh smereh.

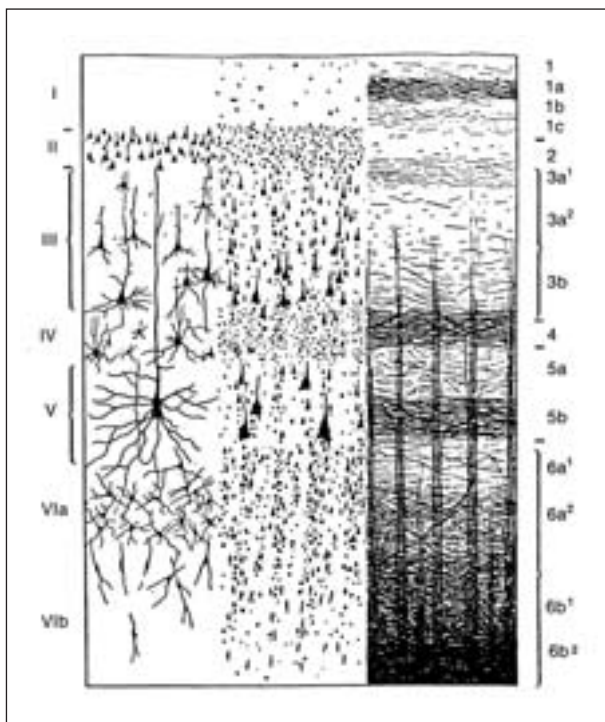
Pomembno se ti vrsti celic razlikujeta v razporeditvi aksonov. Akson piramidnih

celic vstopa v belo substanco in se konča v oddaljenih delih možganske skorje ali drugih delov osednjega živčevja. V bližnjih področjih se končajo le kolaterale dolgih aksonov in pa večina razvejkov zvezdastih celic. Zvezdaste celice so torej verjetno vpletene le v lokalno obdelavo dovodnih (afherentnih) podatkov, so vmesne živčne celice (internevroni), piramidne sodelujejo v teh procesih le s stranskimi razvejkami (kolateralami), njihovi aksoni pa prenašajo podatke med različnimi deli osrednjega živčevja. Številčna razmerja med obema tipoma celic so v različnih plasteh skorje različna, prevlada enih ali drugih pa določa vlogo posamezne plasti. Tiste, ki vsebujejo predvsem zvezdaste celice, so področja, v katerih se končajo talamične in druge dovodne poti, medtem ko so piramidne celice v plasteh, ki so pomembne predvsem za usmerjanje delovanja drugih delov živčevja (1).

Obe vrsti celic se razlikujeta tudi v prenašalcih, ki jih izločajo njuni živčni končiči. Živčni prenašalec v piramidnih celicah je vzbujevalna (ekscitacijska) aminokislina (aspartat ali glutamat), zvezdaste celice pa so različne in vsebujejo različne prenašalce. Zvezdaste celice z vertikalno usmerjenimi aksoni vsebujejo ali vazoaktivni intestinalni polipeptid ali cistokinin, oba sta vzbujevalna. Zvezdaste celice z vodoravno (s horizontalno) usmerjenimi dendriti vsebujejo zaviralni (inhibitorni) živčni prenašalec gama-aminomasleno kislino (GABA) in so verjetno zaviralne vmesne živčne celice (1, 3).

### Neokorteks

V neokorteksu razpoznamo večinoma šest plasti, ki jih štejemo od pialne površine navzdol (1) (slika 5). Najbolj povrhnja plast I (molekularna plast, *lamina molecularis*) vsebuje le malo teles živčnih celic. Sestavljajo jo večinoma glialne celice in aksonski razvejkji, vzporedni s površino. Povezani so z apikalnimi dendriti celic v globljih plasteh in verjetno povezujejo lokalna področja možganske skorje. Plast II (zunanja zrnasta plast, *lamina granularis externa*) vsebuje veliko predvsem majhnih piramidnih celic, v plasti III (zunanja piramidna plast, *lamina pyramidalis externa*) pa so te nekoliko večje. Aksoni celic obeh plasti so usmerjeni v druga področja



Slika 5. Plasti celic (levo barvanje po Golgiju, v sredini barvanje po Nisslu) in vlaken (desno). Povzeto po Brodmannu (13).

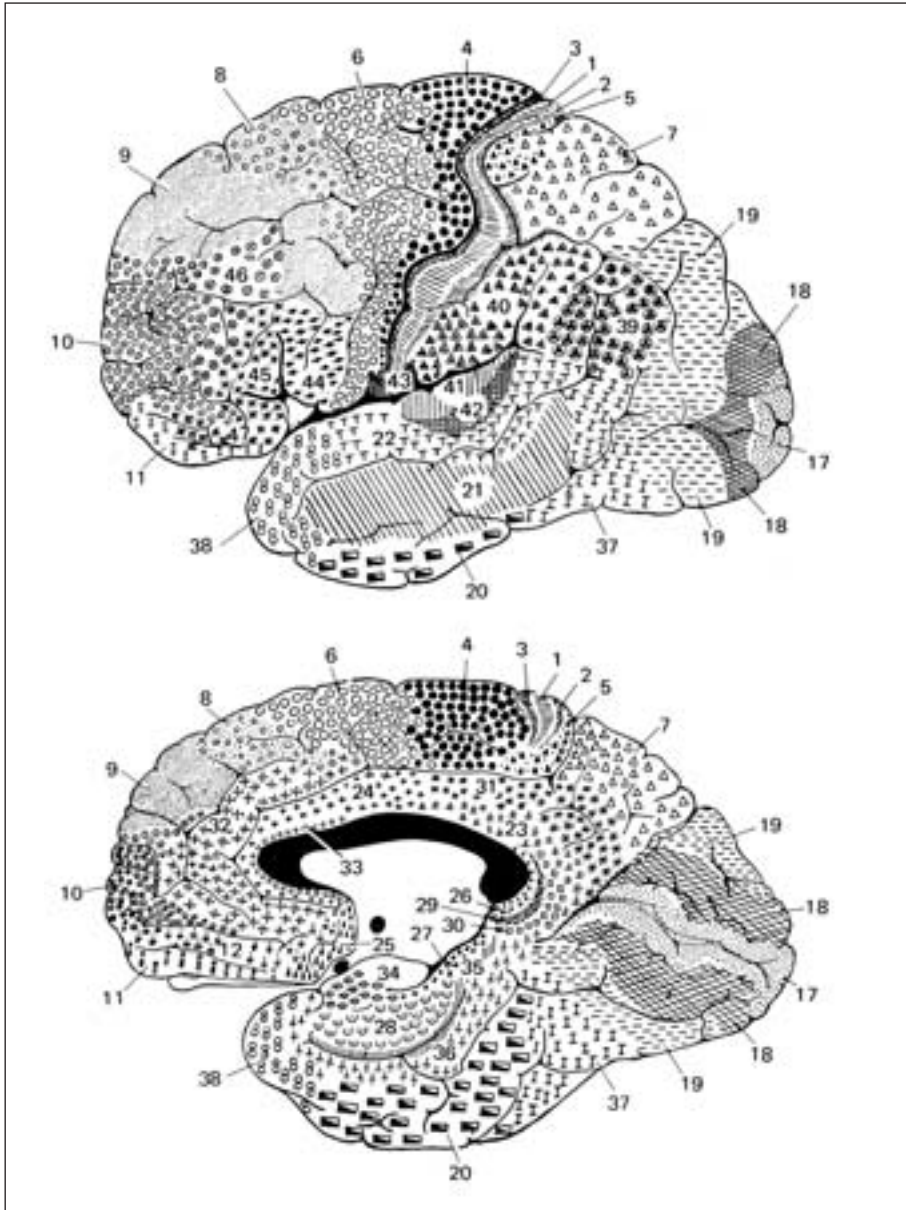
skorje v isti ali nasprotni polobli. V plasti IV (notranja zrnasta plast, *lamina granularis interna*) najdemo skoraj izključno le zvezdaste celice in je področje, v katero vstopajo dovodna vlakna iz talamusa (npr. vidna proga). Plast V (notranja piramidna plast, *lamina pyramidalis interna*) je s svojimi velikimi piramidnimi celicami glavno odvodno (eferentno) področje, aksoni njenih celic so kot dolge descendentne proge usmerjeni proti korpusu striatumu, možganskemu deblu in hrbtenjači. V plasti VI (multiformna plast, *lamina multiformis*) so nevroni, ki projicirajo aksone nazaj v talamus. Šele pod temi plastmi je bela snov, v kateri so aksoni, ki potekajo v skorjo ali iz nje.

Vsak predel skorje ima značilno zgradbo, ki je odvisna od razsežnosti posamezne plasti. Zgradbo posameznih delov možganske skorje v grobem opisujeta dve pravili, ki veljata za senzorične in motorične predele. V pretežno senzoričnih skorjah je obsežna predvsem plast IV, saj dobivajo ta področja številna vlakna iz talamusa (8), za obdelavo vseh prispelih podatkov pa je potrebno veliko število zvezdastih celic. V nekaterih

predelih skorje je ta plast tako debela, da jo zaradi različne vloge posameznih delov razdelimo celo še v več podplasti (npr. vidna skorja) (9). V motoričnih področjih, iz katerih izvirajo dolge descendentne poti (10), je debelejša plast V z velikimi piramidnimi celicami. Zgradba asociacijskih področij je nekje med opisanimi skrajnostima.

Natančnejše preučevanje plasti v posameznih področjih možganske skorje je pokazalo še številne razlike med posameznimi deli, povezanimi z različnimi vlogami posameznih skorij. Na prelomu stoletja je Brodmann na osnovi barvanja celic z Nisslovim barvilom človeško možgansko skorjo razdelil v 52 citoarhitektonsko različnih področij (slika 6) (11). Oštevilčenje področij je sicer nesistematično, a pravilno funkcionalno opredeljeno. Napovedal je celo funkcionalno ločena področja znotraj posameznih asociacijskih področij, ki so jih poznejši raziskovalci tudi dokazali (3, 7).

Vlogo posameznih področij skorje pa bolj kot celična zgradba opredeljujejo njihove povezave. Morfologija različnih delov skorje je res različna, notranja organizacija skorje pa



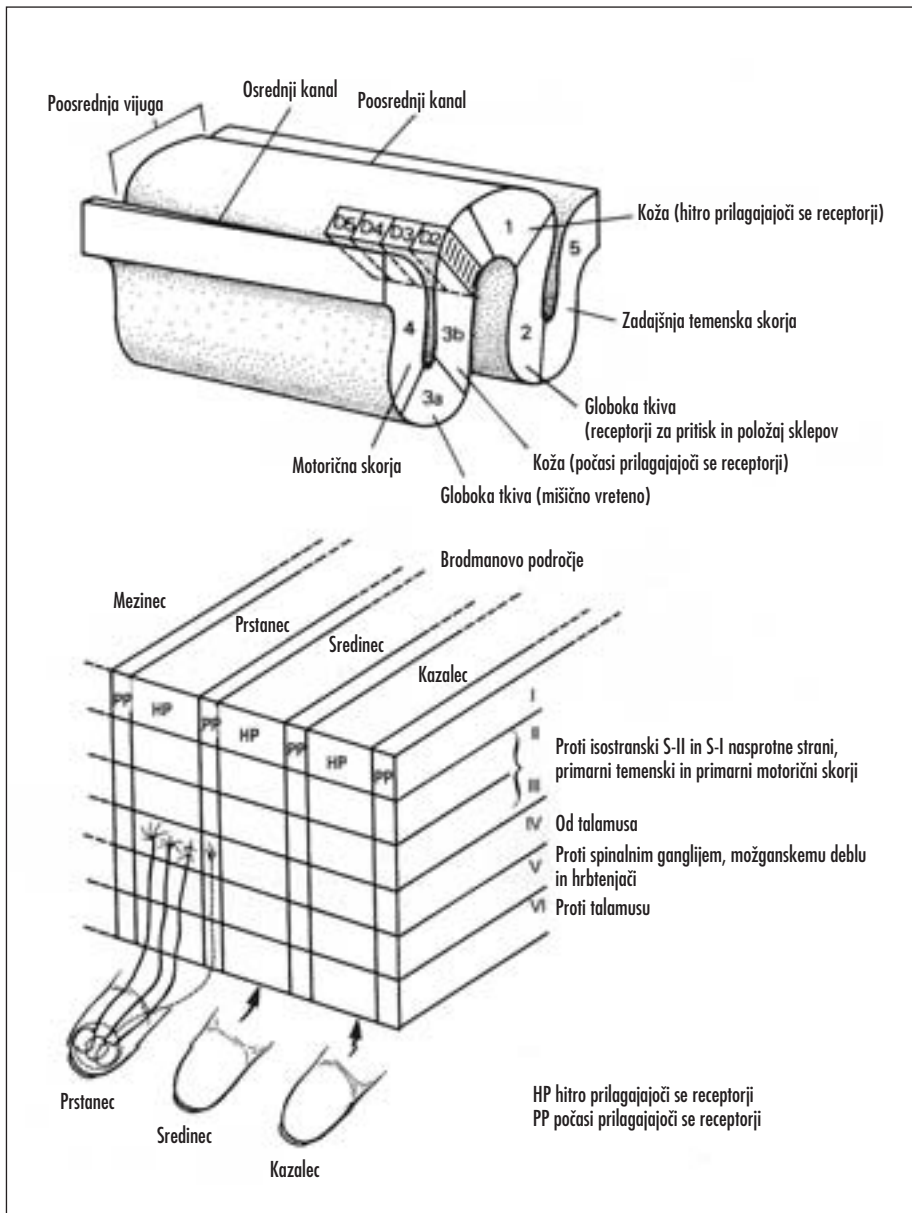
Slika 6. Citoarhitektonska razdelitev možganov po Brodmannu. Pogled s strani in iz sredine.

temelji na podobnih načelih. Tudi vzorci povezav, čeprav različni, v osnovi sledijo temeljnemu načelom. V plasti IV različnih primarnih senzoričnih skorij dovajajo podatke predvsem vlakna iz specifičnih jeder stranskega (lateralnega) jedra talamusa. Živčne celice v plasti IV razpošljejo podatke v živčne celice

bolj povrhnjih in v globljih delih. Podatki iz drugih delov področij skorje vstopajo v plasti II in III, nevroni v teh plasteh in plasteh V in VI pa imajo tudi odvodno vlogo (slika 7).

Z elektrofiziološkimi raziskavami so odkrili še eno pomembno značilnost zgradbe možganske skorje. Razvrščena je namreč





Slika 7. Možganska skorja ima stolpično zgradbo.

v vertikalne stolpiče, ki segajo skozi vseh šest plasti skorje. Vsi nevroni (1, 3, 14) v določenem stolpiču so občutljivi na enak, natančno določen dražljaj, nekatere vzdraži npr. dotik, druge toplota, tretji so občutljivi na kakšno drugo submodalnost. Lokacija receptivnih polj nevronov v določenem stebriču je poleg

tega podobna ali enaka, tako da nevroni posameznih stebričkov tvorijo topografsko in modalno specifično funkcijsko enoto. Posamična submodalnost vzdraži nevrone v več stebričkih, do katerih pridejo podatki iz istih receptorjev po več vzporednih specifičnih živčnih poteh. Te so po eni strani »varnostni

dejavnik», ki zagotavlja ohranjeno delovanje določene strukture tudi po delni okvari, omogoča pa tudi nekoliko različne obdelave istih podatkov. Možganski stolpčki so pravzaprav računalniški moduli, ki razporedijo podatke, prispele iz receptivnih struktur, v različne dele možganov.

### Alokorteks

Alokorteks je filogenetsko starejši in pogosto ni razdeljen v plasti ali pa vsebuje le plasti I, V in VI. Predvsem pri človeku, pa tudi pri višjih primatih, so njegovi posamezni deli močno razviti, predvsem hipokampus, parahipokampalna in dentatna vijuga, sestavine limbične skorje. Vpleten je predvsem v čustvovanje, motivacijo in spomin, delovanja živčevja, katerih fiziologija je v precejšnji meri še vedno nejasna. Povezan je predvsem z jedri talamusa in hipotalamusa (3).

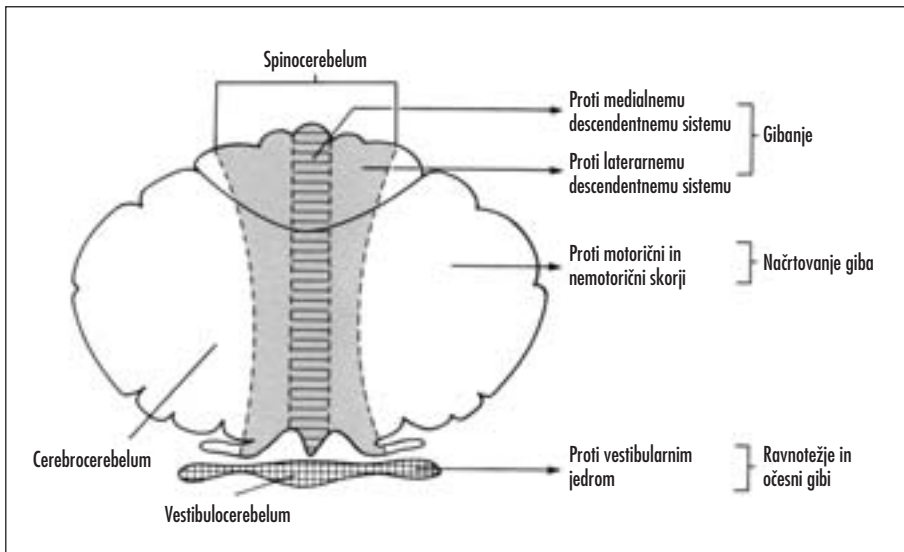
## MALI MOŽGANI

Mali možgani so eden najzanimivejših delov osrednjega živčevja. Ob dejstvu, da predstavljajo le 10% teže možganov, vsebujejo več kot polovico vseh živčnih celic. Njihova zgradba je tudi izredno pravilna, kar je posledica ponavljanja enakih krožnih modulov. Vsa področja malih možganov so namreč poveza-

na s podobno dejavnostjo, vendar vsako kot posledica nekoliko drugačnega dotoka dražljajev in na nekoliko drugačen način. Pomembni so predvsem zaradi vpliva na descendentne možganske sisteme (1, 3).

### Makroskopske značilnosti malomožganske skorje

Skorjo malih možganov delita dve globoki prečni brazdi v tri režnje (lobuse), sprednjega, zadnjega in flokulonodularnega, številne plitvejšje pa v režnje (lobuluse) in lističe (folia) (15, 16). Dve vzdolžni brazdi ločita črva (vermis) od malomožganskih polobel na vsaki strani, ti pa sta razdeljeni še v intermediarno in stransko (lateralno) področje. Glede na zveze teh področij z drugimi deli osrednjega živčevja in glede na njihovo vlogo delimo male možgane še na arhi- ali vestibulocerebelum, povezan z vestibularnimi jedri in s tem z nadzorom ravnotežja in gibov oči, paleo- ali spinocerebelum, povezan s hrbtenjačo in tako predvsem z nadzorom drže, ter neo- ali cerebrocerebelum, povezan z velikimi možgani in predvsem z nadzorovanjem gibanja in mišičnega napona (tonusa) (slika 8). Zgradba skorje se med posameznimi deli bistveno ne razlikuje, pomembne so predvsem različne povezave posameznih področij.



Slika 8. Funkcionalna razdelitev malomožganske skorje.

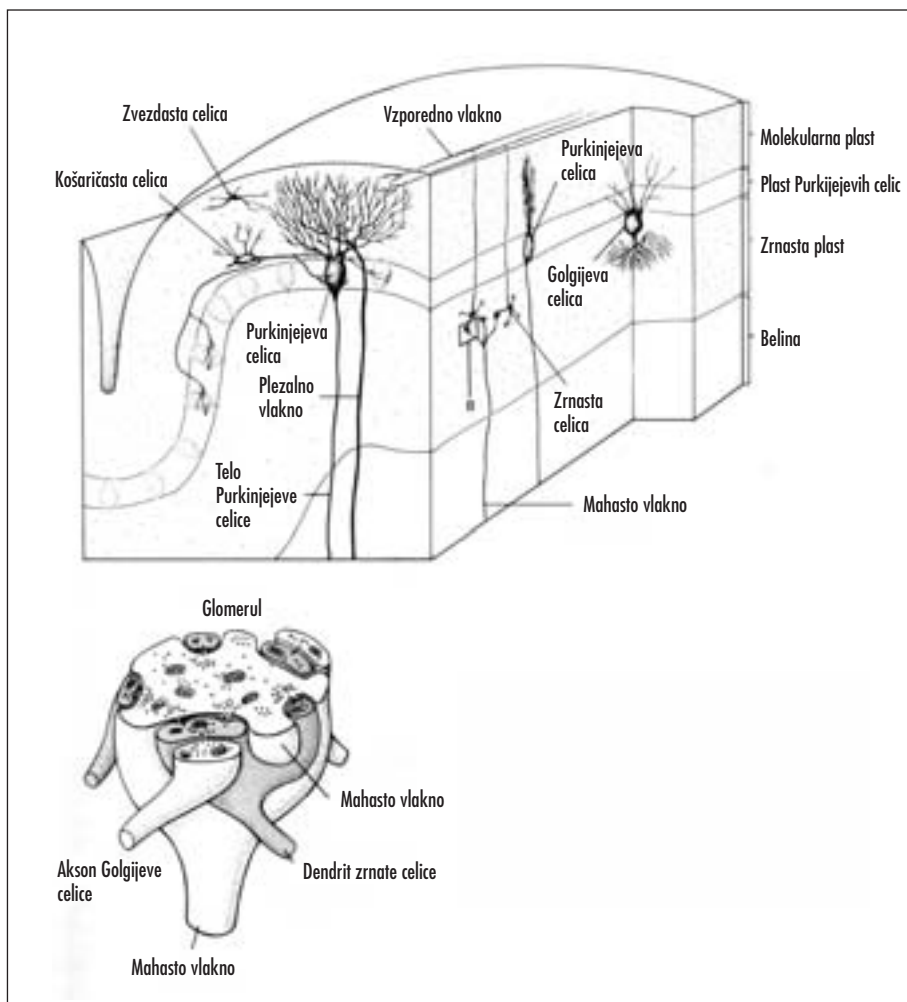
## Celična anatomija malomožganske skorje

Skorjo vseh delov malih možganov delimo v tri plasti: molekularno, Purkinjejevo in zrnasto (slika 9A). Živčne celice imajo le nekaj značilnih oblik, so zvezdaste, košaričaste, Purkinjejeve, Golgijeve in zrnaste (1, 3).

Molekularna plast je najbolj povrhnja, sestavljajo jo v glavnem aksoni zrnastih celic, ki potekajo vzporedno s površino. Vsebuje tudi precej vmesnih živčnih celic, tj. zvezdastih in košaričastih celic, ter dendrite živčnih celic v globljih plasteh.

Plast Purkinjejevih celic, zaviralnih živčnih celic, vsebuje velika, 50–80 mikrometrov velika jedra Purkinjejevih celic, ki pošiljajo dendrite, usmerjene pravokotno na površino možganov, v molekularno plast. Aksoni Purkinjejevih celic potekajo skozi zrnasto plast v belino in so edine izhodne celice malih možganov.

Zrnasta plast je najbolj notranja in vsebuje večino gosto razporejenih malih živčnih celic (približno  $10^{11}$ , kar je več, kot je živčnih celic v vsej skorji velikih možganov – senzorični sistemi). Večina je malih zrnastih živčnih celic, nekaj tudi večjih Golgijevih celic. V tej



Slika 9. Zgradba malomožganske skorje. A – živčne celice v malomožganski skorji so razporejene v treh plasteh. B – zgradba malomožganskega glomerula.

plasti najdemo glomerule, posebne strukture, ki jih tvorijo dovodna mahasta vlakna, povezana z dendriti zrnastih in aksoni Golgijevih živčnih celic (slika 9 B).

Dovodne impulze vodijo v male možgane mahasta in plezalna vlakna, ki so zbujevalna (ekscitatorna) in določajo aktivnost zaviralnih (inhibitornih) Purkinjejevih celic. Večina dovodnih (afherentnih) podatkov prispe po mahastih vlaknih in to iz številnih jeder v možganskem deblu. Na Purkinjejeve celice delujejo posredno, preko sinaps z zbujevalnimi (ekscitatornimi) zrnastimi celicami v glomerulih. Te v molekularni plasti tvorijo sinapse z dendriti več Purkinjejevih celic (kot vzporedna vlakna v molekularni plasti vplivajo na več tisoč Purkinjejevih celic, posamezna Purkinjejeva celica pa dobi podatke iz približno 200.000 vzporednih vlaken). Plezalna vlakna izvirajo iz spodnjega olivarnega jedra, v skorji pa se ovijajo okrog telesa in dendritov Purkinjejevih živčnih celic. Zbujevalne

sinapse tvorijo z od enim do desetih Purkinjejevih nevronov, vsaka Purkinjejeva živčna celica pa je povezana le z enim plezalnim vlaknom.

## SKLEP

Zgradba možganske skorje je pestra, sestavlja jo veliko število različno oblikovanih živčnih celic, bolj kot njihova oblika pa so za uspešno delovanje živčevja pomembne povezave. Na aktivnost vplivajo dovodna vlakna, ki vzdražijo natančno določene živčne celice v natančno določenih delih možganov, ti so spet povezani z natančno določenimi višjimi središči in vplivajo na natančno določena odvodna vlakna in efektorne organe. V navidezno neurejeni mikroskopski zgradbi možganov obstoja torej natančno določena organiziranost, natančnost povezav pa je tisto, kar opazujemo in občudujemo kot komaj predstavlljivo uspešno delovanje našega živčevja.

## LITERATURA

1. Kandel ER, Schwartz JH. *Principles of neural science*. New York: Elsevier; 1985. pp. 331-43.
2. Carpenter MB. *Core text of neuroanatomy*. Baltimore: Williams & Wilkins; 1991.
3. Brodal A. *Neurological anatomy*. New York: Oxford U Pr; 1981.
4. Duus P. *Neurologisch-topische Diagnostik*. Stuttgart: Thieme; 1987.
5. Meh D. Senzorični sistemi. *Med Razgl* 1996; 35: 491-500.
6. Fuster JM. Network memory. *Trend Neurosc* 1997; 20: 451-9.
7. Adams RD, Victor M. *Principles of neurology. Companion handbook*. New York: McGraw-Hill; 1991. pp. 36.
8. Meh D. Ascendentne živčne proge. *Med Razgl* 1996; 35: 195-210.
9. Breclj J, Meh D. Zgradba in delovanje vidne poti pri človeku. *Med Razgl* 1999; 38: 445-69.
10. Meh D. Descendentne živčne proge. *Med Razgl* 1996; 35: 337-54.
11. Štrucl M. *Fiziologija živčevja*. Ljubljana: Medicinski razgledi; 1989.
12. Willis WD Jr, Coggeshall RE. *Sensory mechanisms of the spinal cord*. New York: Plenum Pr; 1991.
13. Brodmann K. *Vergleichende Lokalisation lehre der Grosshirnrinde in ihren Prinzipien dargestellt auf Grund des Zellbaues*. Leipzig: J. A. Barth; 1909.
14. Mountcastle VB. The columnar organization of the neocortex. *Brain* 1997; 120: 701-22.
15. Firbas W, Gruber H, Mayr R. *Neuroanatomie*. Wien: Wilhelm Maudrich; 1988.
16. Frick H, Leonhardt H, Starck D. *Human anatomy 2*. Stuttgart: Thieme; 1991.

Prispelo 12. 3. 2001