

MOTORIK

Text

Avd. för fysiologi

Göteborgs universitet

MOTORIK för läkarprogrammet

Avd. för fysiologi, Göteborgs universitet. Åke Vallbo, Johan Wessberg, 2000-2013

Version 2016-11-06

1. INTRODUKTION	4
1.1. Översikt över de motoriska systemen	5
2. VIKTIGA BEGREPP OCH PRINCIPER	5
2.1. Motorisk enhet	5
2.2. Motoriska synergier	6
2.3. Multipla motoriska system	6
2.4. Hierarkisk organisation	6
2.5. Reflex	6
2.6. Tonus	6
2.7. Medfödda, inlärd och viljemässiga rörelser	6
3. RYGGMÄRGEN	7
3.1. Neuronala kopplingar	7
3.2. Motorneuronpoolen	7
3.3. Proprioception	8
3.3. Muskelspolen	8
3.3.1. Byggnad, innervation och funktionssätt	8
3.3.2. Sträckreflexen	9
3.3.3. Reciprok innervation	9
3.3.4. Spasticitet och klonus	10
3.3.5. Ascenderande förbindelser från muskelspolen	10
3.4. Golgi senorgan	10
3.5. Flexorreflexen och den korsade extensorreflexen	11
3.6. Hudreflexer	11
3.6.1. Plantarreflexen och Babinskis tecken	11

3.6.2. Övriga hudreflexer	12
3.7. Alternnerande rörelser: gångrörelser	12
4. HJÄRNSTAMMEN	12
4.1. Toniska labyrint- och nackreflexer	13
4.1.1. Release	13
5. DESCENDERANDE MOTORISKA SYSTEM	13
5.1. Indelning av descenderande bansystem	13
5.2. Vestibulo-spinala banor	14
5.3. Tekto-spinala banan	14
5.4. Retikulo-spinala banor	14
5.5. Rubro-spinala banan	14
5.6. Den kortiko-spinala banan	15
5.6.1. Samspel mellan skilda system spelar stor roll för symptombilden vid skador	15
5.7. Motoriska projektioner från cortex cerebri	16
6. ÖVERSIKT ÖVER CEREBRALA MOTORISKA FUNKTIONER	16
6.1. Från vilja till motoriskt program	16
7. DEN MOTORISKA HJÄRNBARKEN	17
7.1. Tre motoriska areor	17
7.2. Primära motoriska arean	17
7.2.1. Den enskilda pyramidcellen verkar på många motoneuron	17
7.2.2. Sensoriskt inflöde till primära motoriska kortex	17
7.3. Supplementära motoriska arean (SMA)	18
7.4. Premotoriska arean (PM)	18
7.5. Posterior parietal-kortex	18
7.6. Readiness potential	18
7.7. Kortexaktivitet under olika typer av motoriska handlingar	19
8. CEREBELLUM	19
8.1. Lillhjärnan ingår tre funktionella system	20
8.2. Lillhjärnans organisation	20

8.3. Interaktion mellan klättertrådar och mosstrådar	21
8.3. Vestibulo-okulära reflexen	22
8.4. Funktionella roller.....	23
8.5. Högre funktioner	23
8.6. Patologi.....	23
9. DE BASALA GANGLIerna	24
9.2. Fysiologi	24
9.3. Substantia nigra och Parkinsons sjukdom	25
9.4. Övrig patologi i de basala ganglierna.....	26
9.5. De basala ganglierna har även icke-motoriska funktioner	26
10. MOTORISKA KONTROLLPRINCIPER.....	27
10.1. Inledning: Motoriskt program, feed-forward och feed-back.....	27
10.2. Kontroll av människans upprätta ställning	27
10.2.1. Antecipatorisk kontroll.....	27
10.2.2. Posturala motoriska svar.....	28
10.3. Att sträcka ut armen mot ett föremål.	29
10.3.1. Lokalisering av objektet	29
10.3.2. Målrörelse mot objektet (<i>reaching</i>).....	29
10.3.3. Proprioceptiv karta och kroppsuppfattning	30
10.3.4. Det kroppsnära rummet.....	30
10.3.5. Spegelneuron	31
10.4. Att gripa ett föremål	31
10.4.1. Motoriskt program för att gripa ett föremål.....	31
10.4.2. Parametertinställning i handgreppet	32
10.4.3. Återkoppling från sinnesorganen i handgreppet	32

1. INTRODUCTION

OBS! I detta textkompendium refererar vi till bilder i bildkompendiet som utdelas separat.

Att kunna röra sig smidigt och effektivt uppfattar vi som både enkelt och självklart. Vi är helt omedvetna om det stora informationsarbete som fordras även för enkla rörelser, t ex att räcka ut handen och lyfta ett glas vatten. Syninformation om var glaset står skall omsättas till ledrörelser som gör att handen når fram till rätt plats i det kroppsnära rummet. Vilka muskler som skall arbeta beror på var glaset står men också på armens utgångsläge. Samverkande och motverkande muskler måste koordineras mycket noggrant för att rörelsen skall bli jämn och smidig. Denna styrning av rörelser bygger på en nära samverkan mellan det centrala nervsystemets motoriska system och sensoriska system som rapporterar var glaset står, var handen befinner sig i varje ögonblick, hur hårt man griper. Ur informationsteknisk synvinkel är hela förloppet enormt komplicerat! Att det verkar enkelt beror på att nervsystemet snabbt och effektivt genomför det mesta av informationsarbetet utan att belasta vårt medvetande.

1.1. Översikt över de motoriska systemen

Människan har en mycket omfattande motorisk repertoar. En del av de rörelser eller motoriska aktiviteter som vi utför i vardagslag kan ordnas från enkla, basala till mer komplicerade och avancerade: t.ex. från reflexer och andning, via förflyttning (lokomotion), balans, viljemässigt gripande och manipulation av föremål, till kommunikation i tal, skrift och musik.

En sådan serie återspeglar både organisation och funktion. Skilda centralnervösa system har ofta huvudansvaret för produktion och kontroll av olika typer av rörelser.

Bilden på sidan 1, vänster, visar en schematisk framställning av det motoriska systemets organisation och viktiga signalvägar mellan motoriska centra. Schematiskt brukar man skilja mellan tre motoriska nivåer: (1) ryggmärgen, (2) hjärnstam, och (3) storhjärnans cortex, cerebellum och de basala ganglierna. Bild **sidan 1, höger**, ger en översiktlig anatomisk orientering.

Den normala motoriken är alltså ett resultat av ett samspel mellan ett flertal olika typer av mekanismer, från enkla reflexer till mycket komplicerade mekanismer. Ofta verkar flera mekanismer samtidigt för att åstadkomma en naturlig rörelse.

Det är viktigt betona att kunskapen om de motoriska systemen inte alls är fullständig. I många avseenden har vi bara kunskapsfragment och saknar sammanhängande teorier. Det är därför svårt att ge en alltigenom klar och lättfattlig bild av systemen.

2. VIKTIGA BEGREPP OCH PRINCIPER

2.1. Motorisk enhet

De tvärstrimmiga musklerna är uppbyggda av muskelfibrer. Varje muskelfiber innerveras av ett motorneuron som ligger i ryggmärgens ventralhorn eller i hjärnstammens kranialnervskärnor. De muskelfibrer som innerveras av ett motoneuron bildar tillsammans med motorneuronet en motorisk enhet (motor unit). Den motoriska enheten är således den minsta del av muskeln som kan aktiveras.

All information från skilda delar av nervsystemet som används för att styra våra rörelser verkar slutligen genom motorneuronen. Den brittiske neurofysiologen Charles Scott Sherrington (1858-1952) myntade begreppet "the final common path" för motoneuronen för att betona deras betydelse. När motorneuron dör t.ex. vid polio eller ALS minskar muskelkraften obönhörligt.

2.2. Motoriska synergier

Styrningen av alla motoriska enheter förenklas av fasta kopplingar mellan nervceller som leder till att ett enstaka neuron i hjärnan samtidigt aktiverar ett flertal motoriska enheter i flera muskler, som tillsammans åstadkommer en meningsfull rörelse. Man säger att musklerna aktiveras i *synergier*. (Denna uppfattning lanserades av den ryske neurofysiologen N. Bernstein, 1896-1966).

Synergibegreppet är intressant både ur ontogenetisk och fylogenetisk synvinkel. Under barnets utveckling kan man tydligt se en förändring av den motoriska repertoaren som först består av ett fåtal synergier som alla är ganska grova. Successivt tillkommer fler och finare synergier. Tänk på barnets utveckling av extremitetsmotoriken från alternerande arm- och benrörelser, senare viljemässig griprörelse i ett grovt grepp och slutligen pincettgreppet med tumme och pekfinger.

Under evolutionen från lägre till högre arter kan man se en liknande förändring. Högre arter kan utföra mer fraktionerade rörelser, dvs. rörelser som omfattar en eller ett fåtal leder. Jämför den motoriska repertoaren hos t. ex. ödla, ekorre och människa.

2.3. Multipla motoriska system: parallell organisation

I hjärnan finns ett flertal motoriska kontroll- och styrsystem, och i många fall är det mer än ett kontrollsystem som verkar på en och samma muskulatur. De motoriska systemen har alltså i denna mening en parallell organisation. De olika kontrollsystemen kan ha olika uppgifter så att de åstadkommer muskelkontraktioner för skilda ändamål. Ett exempel är kontrollen av ögonrörelser där viljemässiga ögonrörelser med sackader styrs av ett system, följerörelser av ett annat.

2.4. Hierarkisk organisation

De delar av centrala nervsystemet som styr och reglerar motoriken har dessutom i viss mån en hierarkisk uppbyggnad. (Detta betonades först av den engelske neurologen John Hughlings Jackson (1835-1911)). Den hierarkiska principen innehåller två centralelement: (1) Högre delar utövar kontroll över lägre delar av nervsystemet. (2) Högre delar ger möjlighet till mer komplex och mer flexibel motorik.

2.5. Reflex

En reflex är ett omedelbart motoriskt svar på retning av sinnesorgan. Vad som utmärker reflexen är att den utlöses regelbundet varje gång sinnesorganen retas tillräckligt kraftigt. Många reflexer bygger på förhållandevis enkla nervkretsar som består av följande delar: sinnesorgan, afferent neuron, reflexcentrum, efferent neuron (alfamotoneuron) samt effektororgan (muskulatur). Ofta talar man om en ”reflexbåge”, vilket sammanfattar förloppet från sinnesorgan, via det centrala nervsystemet, till muskelsvaret. Många reflexmekanismer medverkar i regleringen av viljemässiga och andra mer komplicerade rörelser och ansvarar då ofta för någon speciell aspekt av rörelsekontrollen.

2.6. Tonus

Under viloförhållanden kan det finnas en viss aktivitet i muskulaturen, vilket även kallas för tonus. I kliniska sammanhang användes ofta begreppen hypertonus och hypotonus för att beteckna patologiskt ökad eller minskad muskelaktivitet i vila, men även patologiskt ökad eller minskad bakgrundsaktivitet vid rörelser.

2.7. Medfödda, inlärda och viljemässiga rörelser

Viljemässiga rörelser är ett luddigt begrepp som inte klart kan definieras och avgränsas från andra, även om vi själva uppfattar vissa handlingar som viljemässiga. Rörelser som inte är genetiskt bestämda är

inlärda. Inom denna grupp finns handlingar av olika karaktär som vi uppfattar som mer eller mindre viljemässiga. En grov indelning är handlingar som har *yttre incitament* och handlingar som väsentligen har *inre incitament*. *Yttre incitament* är en händelse i omgivningen som direkt leder till handlingen, t ex man hör att dörren till rummet öppnas, och man vänder då blicken mot dörren, dvs. man reagerar på en yttre händelse. *Inre incitament* är motoriska handlingar som inte direkt förutsätter att man interagerar med omvärlden, t.ex. att själv hålla en rytm, men kan även gälla till rent mentala handlingar, t.ex. när man kommer att tänka på att man måste låsa dörren, varefter man agerar. Det finns hållpunkter för att delvis skilda system i hjärnan hanterar dessa två typer av situationer.

I båda grupperna av handlingar finns både sådana som engagerar medvetandet och sådana som inte gör det. De som engagerar medvetandet upplever vi som mer viljemässiga. Bland de handlingar som engagerar medvetandet kan man skilja mellan handlingar som innebär att man medvetet gör ett val mellan olika handlingsalternativ och andra där det inte finns något sådant val. Handlingar som utförs först sedan vi medvetet gjort ett val mellan flera alternativ uppfattar vi ofta särskilt tydligt som viljemässiga.

3. RYGGMÄRGEN

3.1. Neuronala kopplingar

Kopplingarna mellan nervceller i ryggmärgen avslöjar en del om hur informationsbearbetningen går till. **Bilderna på sidan 2** visar skilda typer av synaptiska kopplingar till motorneuron från sensoriska system och från descenderande banor. En mindre del av inflödet till motorneuronen sker med monosynaptiska kopplingar från afferenter och descenderande fibrer (A). Med en sådan koppling kommer varje förändring av impulsflödet att direkt påverka aktiviteten i motorneuronen och därmed också kontraktionen i musklerna. Den monosynaptiska kopplingen är ovanlig. Den största delen av inflödet till motorneuronen sker istället via närbelägna interneuron som ingår i en disynaptisk (B) eller polysynaptisk (C) kedja.

I många fall sammanstrålar, konvergerar, många olika receptorsystem (led, muskel, hud) och descenderande fibrer från hjärnan mot ett och samma interneuron. Denna konvergens innebär att information från många olika håll vägs samman (man använder termen *integreras*) innan den når motorneuronet. Den innebär också att descenderande system kan ställa in reflexerna genom att excitera eller hämma ett interneuron (D). I bilden markerar svarta neuron och svarta terminaler inhibition, vita neuron och Y-formade terminaler excitation. En annan viktig funktion hos interneuron är att "omforma" excitation till inhibition (E).

Förutom sin projektion till motorneuronen har vissa typer av interneuron en ascenderande axongren som projicerar till högre centra (t ex cerebellum eller hjärnstammen) och informerar dessa om aktivitetsgraden i interneuronen (F).

3.2. Motorneuronpoolen

De motorneuron som styr en muskel utgör tillsammans muskelns motorneuronpool. När man aktiverar muskeln utsättes hela motorneuronpoolen för ett ökat depolarisationsstryck via exciterande synapser, men de skilda motorneuronen reagerar olika eftersom de har olika egenskaper. Vissa aktiveras, man säger rekryteras, redan vid ett lätt depolarisationsstryck och arbetar vid svaga och långsamma kontraktioner. Dessa tillhör motorenheter av S-typ. Andra rekryteras först vid starkt depolarisationsstryck eller vid mycket snabba kontraktioner. Dessa tillhör motorenheter av FF-typ. Den tredje typen, FR, utgör en mellanform.

När man aktiverar en muskel ökar dock excitabiliteten i de flesta motorneuron, inte bara i de som sänder impulser till muskeln. De motorneuron som inte depolariseras tillräckligt för att nå tröskelnivan ligger så att säga "i beredskap" och kan producera ytterligare muskelfkraft vid minsta ökning av det excitatoriska inflödet, t.ex. via reflexmekanismer.

3.3. Proprioception

Två grupper av sinnesorgan i muskulaturen har särskilt stort intresse för den motoriska kontrollen: *muskelspolar* och *Golgi senorgan*. Båda dessa har viktiga reflex-effekter i ryggmärgen, och avhandlas därför i detta avsnitt.

Dessa typer av receptorer ingår dessutom i det sensoriska system som kallas *proprioception*. Detta är ett sensoriskt system för information om positioner och rörelser av kroppen och kroppsdelarna. Både muskelspolar och Golgi senorgan är därför *proprioceptorer*. Uttrycket kommer från Sherringtons definition som betonar att dessa receptorer i första hand påverkas av, och lämnar information om, konsekvenser av vår egen motoriska aktivitet; *proprius/a/um* är latin för "det egna".

3.3. Muskelspolen

3.3.1. Byggnad, innervation och funktionssätt

Bilderna på sidan 3 visar schematiskt muskelspolens uppbyggnad. Den kan beskrivas som en mycket rikligt innerverad "mikromuskel" som ligger insprängd mellan de vanliga muskelfibrerna. Muskelspolen är en tunn, spolformad struktur som är ca. 5-10 millimeter lång. Antalet liksom tätheten av muskelspolarna varierar mellan olika muskler, ofta 50-300 st. Högst är tätheten i nackens små intervertebralmuskler som kan ha upp till 400 muskelspolar per gram muskelvävnad!

Muskelspolen består av en liten bunt (ca. 6-12 st) tunna, s.k. intrafusala, muskelfibrer. Ett område av de intrafusala muskeltrådarna, ungefär mitt mellan ändarna, saknar kontraktile element, och här fäster de afferenta nervterminalerna. En förlängning av denna sensoriska region ger upphov till nervimpulser i afferenterna. Denna sensoriska region skyddas från mekaniska störningar av en vätskefylld kapsel, vilket gett namnet muskelspole.

Muskelspolens afferenta innervation är av två olika slag:

(1) Grupp Ia-afferent (kallas också primärafferent). Denna afferenten är särskilt känslig för *förändringar* av muskellängden – man säger att afferenten visar hög *dynamisk känslighet*. **Bilderna på sidan 4** visar impulsvaret från en Ia-afferent från en fingermuskel hos människa när man förlänger eller förkortar en muskel. "Instant. rate" (= *instantaneous rate*) visar frekvensen av nervimpulserna i varje ögonblick. Notera att Ia-afferenten fyrar impulser med särskilt hög frekvens när muskeln förlängs med hög hastighet (mittersta bilden).

(2) Grupp II-afferent (något tunnare nervfibrer, kallas även sekundärafferent). Dessa har lägre dynamisk känslighet, men har en hög *statisk känslighet*, dvs. den ändrar tydligt sin fyrning när muskeln blir längre eller kortare. Impulsaktiviteten beskriver därför mer direkt muskelns längd i varje ögonblick jämfört med Ia-afferenten, som har både statisk och dynamisk känslighet.

Muskelspolen har också en efferent innervation från s.k. gamma-motorneuron. Dessa framkallar kontraktion av de muskelspolens intrafusala muskeltrådar, och på så sätt sträcks den sensoriska regionen. **Bilden på sidan 5** visar schematiskt hur en förkortning av muskeln kan kompenseras av ökad gamma-aktivitet. Gamma-aktiviteten (nedersta bilden) ser till att hålla muskelspolen "lagom sträckt" även när den stora muskeln förkortas. I den mittersta bilden förkortas muskeln utan samtidig gamma-aktivitet,

och muskelspolen ”faller ihop” och fungerar inte längre som den skall. Bilderna visar dock ett teoretiskt experiment där man rent experimentellt aktiverar alfa- och gamma-motorneuronen på olika sätt. I verkligheten är situationen lite mer komplicerad.

En sträckning av muskelspolens sensoriska region, och därmed ökning av den afferenta impulsaktiviteten, kan alltså åstadkommas på två sätt: 1) hela muskeln sträcks, eller 2) gamma-motorneuronen aktiveras. Med gamma-systemet kan hjärnan därigenom ställa in muskelspolens känslighet. I normal motorik aktiveras gamma-systemet när muskeln arbetar men är väsentligen inaktivt när muskeln är passiv, dvs. gamma-motorneuronen aktiveras tillsammans med de vanliga alfamotorneuronen. Gamma-aktiviteten ökar alltså normalt när hela muskeln aktiveras med alfa-motorneuronen.

Kontraktionskraften i muskelspolarnas intrafusala muskelfibrer är mycket liten och de kan inte påverka hela muskelns längd eller kraftutveckling.

Till höger på sidan 3 kan man se att muskelspolen i själva verket är ännu lite mer komplicerad: Det finns två sorters gammamotorneuron (*dynamic gamma motor axon*, resp. *static gamma motor axon*) som på olika sätt kan påverka den dynamiska respektive den statiska känsligheten i muskelspolen. Precis hur detta verkligen utnyttjas i den normala motoriken är dock väsentligen okänt. En del läroböcker beskriver en serie experiment, gjorda på katt, där forskarna har försökt uppskatta gamma-aktiviteten under olika typer av rörelser. T.ex. menar man att muskelspolarnas känslighet kan ”skruvas upp” under eller t.o.m. inför en särskilt krävande motorisk uppgift. För katten kan det t.ex. vara när den skall gå på en smal spång, eller när den förbereder sig för ett hopp. Dessa fenomen har dock inte kunnat verifieras i experiment på människa, men det skall sägas att alla experiment som involverar muskelspoler eller gamma-motorneuron är synnerligen krävande, både på djur och människa.

3.3.2. Sträckreflexen

I **bilden på sidan 7** visas hur muskelspolens Ia-afferenter ger en monosynaptisk excitation till den egna muskeln (autogen excitation), vilket utgör grunden för sträckreflexen, också kallad senreflexen. När muskeln utsätts för en snabb passiv sträckning, t.ex. ett lätt slag med en reflexhammare mot senan, aktiveras Ia-afferenterna. Dessa exciterar motorneuron med låg tröskel, vilket leder till en kontraktion av muskeln.

Ia-afferenterna har också en exciterande verkan på samverkande muskler, synergisters, motorneuron (s.k. heterogen excitation). Dessutom finns en inhiberande verkan på motverkande muskler, antagonister, via de s.k. Ia-inhibitoriska interneuronen.

Ia-afferenten och dess monosynaptiska koppling till den egna muskelns motorneuronen är ett exempel på en s.k. *negativ återkopplingskrets* (*negativ feedback*). När muskeln sträcks av en yttre kraft ökar impulsfrekvensen i Ia-afferenten vilken ger en ökad excitation av muskelns motorneuron vilket leder till en ökad kontraktion som i sin tur motverkar sträckningen. Om reflexen är stark så kan den alltså verka för att hålla muskelns längd konstant när den yttre belastningen ändras. Det är dock oklart hur kraftfull denna effekt är under normala förhållanden, och effekten tycks också variera mellan olika muskler.

3.3.3. Reciprok innervation

Ett potentiellt problem vid naturliga rörelser är att de muskler som sträcks skulle kunna aktiveras av sträckreflexen, vilket ju skulle motverka den rörelse man vill göra. Risker för en sådan oönskad sträckreflex minskas bl.a. av de Ia-inhibitoriska interneuron som hämmar antagonistens alfa-motorneuron (se **bild på sid. 7**, men även **bild sid. 2, E**). Dessa interneuron kan aktiveras av descenderande nervfibrer vilket innebär att hjärnan kan styra denna effekt. När man *viljemässigt böjer* armen så motverkas sträckreflex i m. triceps genom att dessa interneuron aktiveras. I **bilden på sid. 7** framgår dock inte att det

på motsvarande sätt finns Ia-inhibitoriska interneuron som inhiberar biceps och som aktiveras av Ia-afferenter från triceps (och från descenderande banor). Dessa kan alltså inhibera sträckreflexen i m. biceps när man *sträcker* armen.

Det finns flera exempel på reflexeffekter som liksom Ia-afferensen har motsatt verkan på agonister och antagonister. Man använder termen *reciprok innervation* för sådana mekanismer. Just i det här fallet rör det sig alltså om en *reciprok inhibition* genom de Ia-inhibitoriska interneuronen mellan agonist-antagonist (i vårt exempel alltså biceps-triceps).

3.3.4. Spasticitet och klonus

Även om sträckreflexens funktion i den normala motoriken inte är helt klarlagd så är sträckreflexen viktig i kliniska sammanhang. I neurologisk diagnostik undersöker man om patienten har lika starka senreflexer på höger och vänster sida. Försvagade reflexer kan tyda på en skada på nerven eller i det ryggmärgssegment där muskelns alfa-motorneuron ligger.

Förstärkta (eller ”stegrade”) reflexer ser man t.ex. vid skador på de descenderande bansystemen i hjärna eller ryggmärg. Uppenbart finns en ständig inhibition av reflexkretsen från högre nivåer, och när förbindelserna uppiifrån blir skadade förstärks reflexen. Patologiskt stegrade sträckreflexer kallas också *spasticitet* eller *spastisk pares*. Den Ia-inhibitoriska mekanismen är inte heller tillräckligt kraftig hos patienter med spastisk pares, och en del av patienternas motoriska svårigheter beror på ofrivilliga sträckreflexer i antagonisterna när de utför viljemässiga rörelser.

Hos patienter med spasticitet kan man också se ett annat tecken som beror på stegrade sträckreflexer: *klonus*. För att undersöka om en patient har fotklonus gör undersökaren med sin hand en snabb dorsalflexion av foten och håller kvar en kraft i samma riktning. Man kommer då att få upprepade sträckreflexer i vadmuskeln, där de stegrade reflexerna böjer ned foten, men nya reflexer utlöses om och om igen när undersökaren håller emot och därigenom böjer upp foten igen efter varje reflex.

3.3.5. Ascenderande förbindelser från muskelspolen

Förutom sina förbindelser till motorneuronen har muskelspolen projektioner via ascenderande banor till thalamus, motoriska hjärnbarken och cerebellum. Motoriska och sensoriska centra i hjärnan får härigenom information om musklernas längd. Eftersom muskler förlängs och förkortas när vi rör oss kan hjärnan tolka denna proprioceptiva information i termer av ledvinklar och positioner av våra kroppsdelar.

Ovanför ryggmärgen används denna information på flera sätt, vilket kommer att diskuteras längre fram i kompendiet. Det finns exempel där proprioceptionen är viktig för

- omedveten kontroll av motoriken,
- vår medvetna uppfattning om rörelseapparatens tillstånd i varje ögonblick,
- för att bygga upp en inre modell eller ”karta” av den egna kroppen (*body image*, se s. 31).

3.4. Golgi senorgan

Bilden på sidan 6 visar hur Golgi senorgan är konstruerat. Det ligger i muskelns proximala eller distala ända, just i övergången mellan muskeltrådarna och muskelns ursprung eller sena. Senorganet innerveras av nervtrådar som kallas Ib-afferenter som är nästan lika grova som Ia-fibrerna. Senorganet är kopplat till cirka 15 st muskelfibrer från cirka 10 st skilda motoriska enheter, och sinnesorganet aktiveras när dessa muskelfibrer kontraheras. Den samlade signalen från alla senorgan i muskeln informerar således centrala

nervsystemet om hur mycket kraft muskeln utvecklar när den kontraherar sig, vilket är ytterligare en typ av proprioceptiv information.

Det går att aktivera Golgi senorgan genom passiv dragning i senan, men man har visat att senorganet är många gånger känsligare för aktiv kraftutveckling i muskelfibrerna än för passiv sträckning.

Impulserna från Golgi senorgan är verkar bl.a. inhiberande på alfa-motorneuronen till den egna muskeln via ett interneuron (s.k. autogen inhibition). Golgi senorgan har ofta samma verkan på synergister, och dessutom ger de en reciprok excitation av den antagonistiska muskelns motorneuron, via ett excitatoriskt interneuron. Denna inhibition av den egna muskelns alfa-motoneuron är ett annat exempel på negativ feed-back. I princip tenderar reflexeffekten att hålla kontraktionskraften konstant i de extrafusala muskelfibremå. När kraftutvecklingen i muskeln ökar så ökar även inhibitionen till motorneuronen, vilket motverkar ökningen av kraften. Under normala förhållanden är dock denna reflexeffekt troligen inte tillräckligt stark för att fungera på det sättet.

3.5. Flexorreflexen och den korsade extensorreflexen

Bilden på sid. 8 visar kopplingarna för två spinala reflexer som ofta uppträder samtidigt och utlösas av samma retning. De framkallas mest tydligt av en smärtsam retning, t.ex. om man går barfota och trampar på ett vasst föremål, eller om man bränner sig på handen. Detta framkallar impulser i smärtreceptorer som exciterar ett stort antal interneuron inom flera spinala segment. Dessa är kopplade i kedjor av flera interneuron till motorneuron som innerverar många muskler. Kopplingarna är sådana att benets eller armens flexorer exciteras medan extensorerna inhiberas. Reflexen leder till en flexion av hela benet eller armen, en *flexorreflex*. På så sätt dras foten eller handen bort från den retning som tenderar att skada vävnaderna.

Smärtimpulserna påverkar också motoneuron på den motsatta sidan. De synaptiska kopplingarna är där omvända, dvs. en inhibition av flexorerna och en excitation av extensorerna, vilket visas i den högra halvan av bilden. Detta leder till en ökning av extensorkraften i armen eller benet. Denna reflex kallas *den korsade extensorreflexen*. I benet är den meningsfull på så sätt att den hjälper till att ta upp kroppstyngden med det ben som har foten kvar i marken (och på samma sätt är den meningsfull i de främre extremiteterna hos ett fyrfotadjur).

3.6. Hudreflexer

3.6.1. Plantarreflexen och Babinskis tecken

Aktivering av hudreceptorer ger upphov till flera reflexer som används i klinisk diagnostik. En kraftig stimulering av fotsulans lateralsida leder till en plantarflexion av tårna, speciellt stortån. Reflexcentrum för denna reflex ligger sannolikt i segment S1 i ryggmärgen. Denna *plantarreflex* kan ses som ett uttryck för principen att en hudretning reflexmässigt ofta exciterar de motorneuron som framkallar en rörelse mot det hudområde som berörs (en slags gripreflex).

Reflexsvaret ändras när pyramidbanan är skadad, t ex efter hjärnblödning i capsula interna. Hudretningen ger då istället en dorsalflexion av tårna, särskilt stortån, samtidigt som småtårna abduceras i en solfjäderformad rörelse, s.k. *Babinskis tecken*. Detta är sannolikt en spinal flexorreflex. (Muskeln extensor hallucis longus böjer stortån uppåt och är funktionellt en flexor trots sitt anatomiska namn.) Babinskis tecken förekommer normalt hos det nyfödda barnet. Det beror troligen på att pyramidbanan inte hunnit ta kontroll över de lägre nivåerna i barnets nervsystem.

3.6.2. Övriga hudreflexer

Andra kliniskt viktiga hudreflexer är abdominalreflexerna och cremasterreflexen. Lätt rispning mot huden på magen ger kontraktion av den underliggande muskulaturen. Lätt beröring av den mediala sidan av låret hos mannen leder till kontraktion av m. cremaster, som drar upp pungen.

3.7. Alternierande rörelser: gångrörelser

Bilden på sid. 9 visar en typ av mer komplicerad motorik som genereras i ryggmärgen: gångrörelser. Det mönster av alternerande muskelaktivitet som är karakteristiskt för gångrörelser och som ses i B kan detta framkallas även om alla förbindelser från hjärnan till ryggmärgen skurits av. Detta betyder att de neuronkretsar som framkallar gångmönstret finns i ryggmärgen. Denna *gånggenerator* är ett exempel på en *central mönstergenerator*, dvs. en grupp av neuron i centrala nervsystemet som kan producera ett rörelsemönster. I fallet gånggeneratorm är det en rytmisk aktivitet, med exakt koordination mellan höger och vänster sidas extremiteter, som genereras.

Normalt startas gånggeneratorm och hålls igång med en ihållande (=tonisk) aktivitet från en område i mesencephalon i hjärnstammen: mesencephalic locomotor region, MLR. Även frekvensen i gångrörelserna, dvs. hur snabbt man går, regleras härifrån. Ju högre aktivitet från detta centrum desto snabbare rörelser.

Gånggeneratorm består av två nätverk av nervceller, ett på varje sida ryggmärgen. Varje nätverk består i sin tur av två s.k. halvcentra, ett för extensorer och ett för flexorer. Dessa två halvcentra inhiberar varandra. När nätverket utsätts för tonisk excitation från MLR så aktiveras båda halvcentra, men på grund av reciprok inhibition mellan de båda så kan inte flexor- och extensormotorneuronen aktiveras samtidigt. Om extensorhalvcentrum i ett visst skede har överhanden ger detta halvcentrum en reciprok inhibition till flexorhalvcentrets interneuron och motorneuron. Gradvis blir dock refraktäriteten större i extensorhalvcentrets interneuron och motorneuron (t.ex. tilltagande efterhyperpolarisation) vilket minskar deras aktivitet men detta minskar också den reciproka inhibitionen av flexorhalvcentret. Det leder till slut till att flexorhalvcentras aktiveras, vilket reciprokt hämmar extensorhalvcentret, osv.

Den alternerande aktiviteten mellan extensorer och flexorer är således väsentligen ett resultat av de neuronala kopplingarna. Men dessutom har neuronerna speciella membranegenskaper som understödjer den alternerande aktiviteten, vilket också utnyttjas för frekvensregleringen. Descenderande system som frisätter serotonin kan påverka calcium-beroende kaliumkanaler och därmed ändra rytmen och på så sätt öka eller minska hastigheten i gången eller springandet.

Normalt utlöses gången ofta viljemässigt. Signaler från storhjärnan aktiverar MLR som i sin tur startar och håller igång de rytmgenererande kretsarna i ryggmärgen.

Den normala gången och annan lokomotion kräver givetvis ytterligare kontrollfunktioner. Det fordras mekanismer för balanshållning, anpassning till underlaget samt förändringar av riktning och hastighet. Hos människan, som går på två ben, kräver dess funktioner medverkan av bl.a. motoriska hjärnbarken och lillhjärnan.

4. HJÄRNSTAMMEN

I hjärnstammen finns bl.a. system för s.k. postural kontroll. Detta innebär att upprätthålla balans och lämplig kroppsställning i bål, extremiteter och nacke med hänsyn till den aktuella verksamheten. Kraven på detta kontrollsystem varierar kraftigt beroende på vad man gör, om man t.ex. sitter, står, springer eller hugger ved, och denna kontroll är särskilt krävande hos tvåbenta djur. Nära relaterad till den posturala

funktionen är kontrollen av ögonens läge och rörelser. Den normala balanskontrollen diskuteras längre fram i texten (s. 24-25 i bildkompendiet).

4.1. Toniska labyrinth- och nackreflexer

Labyrintreflexer utlöses av signaler från vestibularisorganen och toniska nackreflexer utlöses från proprioceptorer i nacken. Reflexerna framträder ofta tydligt hos små barn, med deras verkan kan anas även hos friska vuxna personer (**sidan 10**). Reflexernas basala verkan är till stor del att stabilisera huvud och ögon i förhållande till gravitationen och bidra till önskvärd inställning av kropp och extremiteter. De verkar framför allt på muskulaturen i extremiteter och nacken, samt ögonen (den vestibulo-okulära reflexen).

Nackreflexernas effekt på extremiteterna hos människa illustreras i **bilden till höger på sidan 10**. En bakåtböjning av huvudet tenderar att ge en extension och en framåtböjning tenderar att ge en flexion i alla extremiteter. Sidoböjning eller sidovridning tenderar att ge en extension av den sidas extremiteter som huvudet är vänt mot och en flexion på den motsatta sidan. Dessa reflexmekanismer medverkar i den normala motoriken bl.a. genom att underlätta rörelser som ofta kombineras, t.ex. vridning av huvudet åt höger och utsträckning av höger arm, som baseball-spelaren på bilden.

4.1.1. Release

Hos friska vuxna kan man inte enkelt framkalla ofrivilliga reflexrörelser i armar eller ben som i bilderna genom att vrida eller böja nacken. Däremot framträder nackreflexerna vid vissa neurologiska tillstånd när den överordnade kontrollen av de motoriska systemen i hjärnstammen fallit bort. Man kan då notera reflexerna som en tonusförändring i extremiteterna. Om man t.ex. böjer patientens huvudet framåt kan man märka en ökad flexortonus och en minskad extensortonus i armarna.

En sådan patologisk manifestation av en reflexmekanism som normalt inte kan påvisas kallas *release* eller frisättning. Den beror på att en överordnad kontroll fallit bort även om andra mekanismer också kan inverka.

5. DESCENDERANDE MOTORISKA SYSTEM

5.1. Indelning av descenderande bansystem

De viktigaste descenderande motoriska systemen brukar indelas i tre grupper, efter den holländska forskaren Kuypers. Både deras ursprung i hjärnan och deras målområden i ryggmärgen återspeglar deras funktion.

1. **Mediala hjärnstamsbanor** (bl.a. vestibulo-, retikulo-, tektospinala) är till stor del riktade mot den axiala muskulaturen och den proximala extremitetsmuskulaturen i skuldra och höft. De står för grövre synergier och är fylogenetiskt gamla. **Bilden till vänster på sidan 11** visar schematiskt dessa banors ursprung i strukturer i hjärnstammen, och deras förlopp i ventrala delen av ryggmärgen.

2. **Lateral hjärnstamsbanor** (rubro-spinala, och hos människa sannolikt en del av den retikulo-spinala) verkar i högre grad än de mediala banorna på extremitetsmuskulaturen och medger finare rörelser av extremiteterna. Ursprung och förlopp av den rubro-spinala banan illustreras schematiskt i **bilden till höger på sidan 11**.

3. **Kortikospinala banan** kallas även *pyramidbanan*. Denna medger de mest fraktionerade rörelserna, de finaste synergier. Anotomin illustreras i **bilden på sidan 12**.

Förutom dessa banor finnes ett antal monoaminerga system från bl a raphekärnorna (serotonin) och från locus ceruleus (noradrenalin). Deras funktion är sannolikt att mer generellt reglera excitabiliteten i ryggmärgskretsar snarare än att styra vissa former av motorik.

Den följande framställningen berör de tre grupper som presenterats ovan, men det måste betonas att man vet långt ifrån allt om de enskilda systemens roll i den totala kontrollen av motoriken.

5.2. Vestibulo-spinala banor

De vestibulo-spinala neuronerna aktiveras från vestibulära afferenter i båggångarna, sacculus och utriculus. Dessutom finns en stark kontroll från lillhjärnan. Till skillnad från de rubro-, retikulo- och tektospinala banorna saknas ett direkt inflöde från kortext till de vestibulospinala neuronerna.

Innerörats vestibulära delar, vestibulära systemen i hjärnstammen samt de vestibulospinala banorna utgör tillsammans ett "separat" sensori-motoriskt system för att hålla balansen och upprätthålla den normala kroppsställningen. Systemet framkallar mer eller mindre kontinuerligt justeringar av den posturala muskulaturen som kompenserar för alla tendenser till störningar av balansen.

5.3. Tekto-spinala banan

Axonerna i denna bana tar sitt ursprung från en struktur som heter tectum, varav en del heter colliculus superior. Colliculus superior och den tektospinala banan står för orienteringsrörelser av ögon, huvud och kropp mot företeelser som uppfattas genom syn-, hörsel- och beröringssinnet. Neuronerna i den tektospinala banan är riktningsspecifika och ligger ordnade i riktningsspecifika kolumner, dvs. alla celler i en viss del tycks styra ögonen och huvudet i en viss riktning.

5.4. Retikulo-spinala banor

Dessa system ger relativt grova synergier med tonvikt på axial muskulatur och bakgrundsaktivitet i muskulaturen. Det finns flera banor inom denna grupp med viktiga uppgifter i postural reglering av kroppsställningen, reglering av basal tonus i relation till nervsystemets allmänna aktivitetsgrad, visuell orientering av ögon, huvud, bål och arm mot föremål i omgivningen och lokomotion. Descenderande kontroll av de retikulospinala banorna utövas både från motorkortex (area 4 och 6) och superior colliculus. Dessutom finns samordnande reglering från lillhjärnan.

Hos människa finns det retikulospinala banor för styrning av mer fraktionerad extremitetsmotorik. Sannolikt har dessa övertagit en del av det rubrospinala systemets roll (se nedan).

5.5. Rubro-spinala banan

De rubrospinala och en del av de retikulospinala neuronerna styrs kraftfullt från den motoriska hjärnbarken (area 4). Experimentellt har man visat att det inte uppträder några motoriska defekter i rörelsekontrollen om den rubrospinala banan blir helt avskuren. Om däremot både den rubrospinala och den kortikospinala banan blir avskuren försämras motoriken mycket kraftigt. Handen användes då mest som en kratta eller en primitiv gripklo som bara kan öppnas och stängas (en grov synergi).

Den rubrospinala banans roll hos människa är mer oklar än hos andra arter och det finns hållpunkter för att den är svagt utvecklad hos oss. Det är troligt att dess funktion istället är ersatt av en retikulospinal bana.

5.6. Den kortiko-spinala banan

Den kortiko-spinala banan (pyramidbanan) har sitt ursprung i storhjärnans kortex och terminerar huvudsakligen på interneuron i ryggmärgen som i sin tur kan styra motorneuron. Dessutom kan systemet via interneuronen ställa in excitabiliteten i spinala reflexer. Unikt för den kortiko-spinala banan är att det finns en liten direkt (monosynaptisk) projektion till motorneuronen som man gissat kan ha särskild betydelse för vår förmåga att göra oberoende rörelser av enskilda fingrar. Sådana direkta kopplingar finns dock bara i högst någon procent av den kortiko-spinala banans alla nervfibrer.

En selektiv skada av pyramidbanan förekommer nästan aldrig på människa och är därför inte kliniskt särskilt intressant. I experiment på apa har man visat att en skada på hela den kortiko-spinala banan ger en bestående lätt försämring förmågan att kontrollera fingrarnas rörelser. Apan får svårt att göra tumpekfingergrepp (**bild till höger på sidan 12**) och den använder istället hela handen som en enhet. Dessutom ger en ren pyramidbaneskada en lätt spasticitet vilket tyder på att den är inblandad i den toniska inhibitionen av sträckreflexerna i ryggmärgen.

Den kortiko-spinala banan har även okorsade fibrer som innerverar interneuron som framför allt styr den axiala muskulaturen. Denna förbindelse har sannolikt bl a funktionen att ge postural reglering i samband med viljemässiga rörelser.

Pyramidbanan reglerar även sensoriska funktioner, bl.a. kan den utöva presynaptisk inhibition på afferenta terminaler i ryggmärgen och i baksträngskärnorna och därmed reglera aktiviteten i ascenderande neuron. De neuron med nedåtgående fibrer som har dessa sensoriska funktioner ligger väsentligen i "sensoriska" regioner i postcentrala kortex (Brodmans areor 3, 1, 2) och inte i motoriska kortexområden. En hypotes är att dessa förbindelser har uppgiften att selektera och sila fram den afferenta information som i skilda situationer är mest intressant för den aktuella uppgiften.

5.6.1. Samspel mellan skilda system spelar stor roll för symptom bilden vid skador.

Vid skador i centrala nervsystemet bestäms symptom bilden inte bara av det funktionella bortfall som skadan direkt framkallar. Flera komplicerade processer påverkar slutresultatet, vilket illustreras av experimentella lesionsförsök. Om både den kortikospinala och den rubrospinala banan skadas allvarligt leder detta först till ett totalt bortfall av både arm- och fingerrörelser. Så småningom sker en viss återhämtning genom att retikulospinala celler övertar funktionen. Denna återhämtning blir dock mycket bättre om det finns kvar små rester av den kortiko- eller rubrospinala banan. Detta tycks bero på att dessa rester har förmåga att "lära upp" det retikulospinala systemet. Mekanismen för detta okänt, men det visar på komplexiteten i de mekanismer som ger återhämtning efter skador i det centrala nervsystemet.

Uppenbarligen samarbetar den kortiko-spinala banan intimt med den rubro-spinala banan (hos människa alltså troligen en del av det retikulo-spinala systemet). En utslagning av den ena ger bara obetydliga defekter medan utslagning av båda kan ge mycket svåra motoriska stömingar. En hypotes är att de har olika roller i motorisk inläring: När en rörelse håller på att läras in ges kommandot huvudsakligen via den kortikospinala banan. När rörelsen väl är inlärd ges ett mer schematiskt kommando från motorkortex till rubrospinala banan som ombesörjer styningen och därmed avlastar den kortikospinala banan.

Ett annat exempel på samverkan mellan flera descenderande bansystem och kretsar i ryggmärgen har påvisats av Lundberg, Alstermark och Pettersson i Göteborg. Det motoriska kommandot för en armrörelse hos katt skickas till ett separat system av s.k. *propriospinala interneuron* i ryggmärgens cervikalsegment, alltså flera segment ovanför armens motorneuron. Dessa neuron förmedlar kommandot till motorneuronen och bidrar till att utforma rörelsen (**se bilder på sidan 30**). Flera descenderande system konvergerar mot dessa interneuron: kortiko-spinala, rubro-spinala, retikulo-spinala och tecto-spinala.

Den sistnämnda banan kan ge snabba ändringar av rörelsen om föremålet, t.ex. en insekt som flyger flyttar på sig sedan rörelsen påbörjats. Detta illustreras i figuren till höger i bilden på sidan 30: Katten är tränad att röra tassens mot ett mål när en lampa tänds (övre figuren till höger). Om ljuset istället flyttas från vänster till höger under det att den snabba rörelsen utförs så kan katten fortfarande nå rätt mål med hjälp av en mycket snabb korrektion av rörelsen som förmedlas av de propriospinala neuronerna.

5.7. Motoriska projektioner från cortex cerebri

Neuron i storhjärnans cortex påverkar alltså många motoriska (och även sensoriska) subkortikala system. Endast en liten del, ca. 5%, av alla neuron som projicerar till subkortikala strukturer når ända ned till ryggmärgen som kortikospinala fibrer. En del av återstoden reglerar ansiktets och käkens motorik via kranialnervskärnor i hjärnstammen, och dessa har i princip samma funktion som de kortikospinala.

Resten av projektionerna från cortex terminerar i basala ganglier, thalamus, cerebellum eller i hjärnstammen. En funktion är att kontrollera rörelser indirekt via retikulo-, rubro- och tektospinala bansystem. Detta förklarar varför en skada i de nedåtgående fibrerna från hjärnans kortex (capsula interna) vid blödning eller stroke ofta leder till mycket allvarliga förlamningar på den kontralaterala sidan medan en renodlad skada på den kortikospinala banan endast ger små defekter i handmotoriken.

6. ÖVERSIKT ÖVER CEREBRALA MOTORISKA FUNKTIONER

6.1. Från vilja till motoriskt program

Innan man utför en enkel viljemässig handling, t.ex. att räkna ut handen och ta ett glas vatten, händer bl.a. följande i hjärnan:

1. Det uppstår ett incitament, en önskan, en lust att handla. Incitamentet kan vara en yttre händelse eller en inre mental händelse. Det inre incitamentet kommer sannolikt från områden i hjärnan som är väsentliga för att formulera behov och fatta beslut, t.ex. limbiska eller frontala associations-kortex (vilka behandlas vid kursavsnittet "Högre funktioner").
2. Man planerar hur målet skall nås, dvs vilken handling som skall utföras. Associationskortex i frontal- och parietalkortex tillsammans med de basala ganglierna och motoriska delar av thalamus är viktiga för att utarbeta handlingsplanen i stort, dvs. för vad som kallas *den motoriska strategin*.
3. Som tredje steg utformar hjärnan ett motoriskt kommando, dvs. en ordersignal, som sänds till hjärnstammen och ryggmärgen i descenderande bansystem. Schematiskt kan man säga att detta är den motoriska taktiken. Detta ombesörjs av motoriska kortexområden i samarbete med cerebellum och motoriska delar av thalamus.
4. Hjärnstammen och ryggmärgen utformar sedan det slutliga mönstret av nervimpulser i motoneuronen till musklerna. Schematiskt burkar man säga att dessa delar av systemet står för det motoriska utförandet.

Det måste betonas att detta synsätt, dvs. indelningen i strategi, taktik och utförande är en grov förenkling, så t.ex. är det klart att många strukturer utanför hjärnstam och ryggmärg medverkar i själva utförandet, bl.a. delar av cerebellum (spinocerebellum, se nedan).

7. DEN MOTORISKA HJÄRNBARKEN

7.1. Tre motoriska areor

Bilderna på sidan 14 visar de viktigaste motoriska areorna i storhjärnans kortex:

- (1) *primära motorkortex* (gyrus precentralis, area 4, kallas ibland bara motorkortex eller M1),
- (2) den *supplementära motoriska arean* (förkortas SMA, mediala delen av Brodmans area 6; omfattar även en stor kortexyta som vetter mot fissura interhemispherica i medellinjen),
- (3) den *premotoriska arean* (PM eller PMC, premotor cortex, den laterala delen av area 6).

Det finns rikliga förbindelser mellan de tre motoriska areorna men en väsentlig relation är att SMA och PM har en överordnad och kontrollerande funktion över primära motorkortex.

Viktiga inflöden till de motoriska areorna kommer från:

- (1) andra kortexareor, särskilt:
 - a) parietala kortex, särskilt Brodmans area 5 och 7
 - b) prefrontala kortex, särskilt Brodman area 9
- (2) subkortikala strukturer: basala ganglierna och cerebellum via thalamus (se nedan)
- (3) perifera sinnesorgan.

Förutom dessa tre motoriska områden finns speciella kortexareor för ögonrörelser: *frontal eye field* som ligger nära PM, och *supplementary eye field* (SEF), en liten area framför SMA.

7.2. Primära motoriska arean

Primära motoriska kortex är alltid aktiv under viljemässiga muskelkontraktioner och den är aldrig aktiv utan muskelkontraktioner. Genom att den är så nära kopplad till aktivitet i musklerna så kan man säga att den ligger längst ned i den motoriska hierarkin av kortexareorna. Den är huvudsakligen en verkställare som står under starkt inflytande från de andra motoriska areorna.

7.2.1. Den enskilda pyramidcellen verkar på många motoneuron

En enskild pyramidcell i motorcortex påverkar många motoneuron inom en och samma muskel. Dessutom verkar den ofta på motoneuron till flera olika muskler. De motoriska enheter som exciteras av en och samma pyramidcell i kortex bildar tillsammans ett rörelsemönster, t ex öppning av handen inför gripandet om ett föremål. Man har använt termen "movement unit" för den effekt som en enskild kortikal cell kan åstadkomma. Denna organisation är uttryck för principen att de motoriska systemen arbetar med motoriska synergier som tidigare behandlats. Många pyramidceller har inte bara excitatoriska effekter utan även inhibitoriska effekter till antagonistiska muskler.

7.2.2. Sensoriskt inflöde till primära motoriska kortex

Neuronen i motoriska kortex påverkas kraftigt från muskelspoler och hudafferenter. Signaler från muskelspolarna kan ge en reflexaktivering av den muskel där muskelspolarna är belägna, en s.k.

transkortikal sträckreflex. Denna reflex är fördröjd jämfört med den snabba, monosynaptiska spinala sträckreflexen och kallas därför även ”long latency stretch reflex”.

Även sinnesorgan för beröring av huden har tydliga effekter på neuron i primära motoriska kortex. Effekterna från handens hud bildar ett funktionellt mönster på så sätt att en lokaliserad beröring ger en excitation av de kortexneuron som bidrar till att röra handen eller fingrarna mot retningen. Man räknar med att dessa kopplingar från hudreceptorema i handen medverkar i kontrollen av gripfunktionen. I motsats till afferens från hud och muskler har man inte funnit någon visuell afferens direkt till primära motoriska kortex.

7.3. Supplementära motoriska arean (SMA)

SMA har flera funktioner och det är svårt att se en enskild princip som förenar dessa:

- 1) selektion och utförande av rörelser med inre incitament,
- 2) planering av mer komplexa handlingar,
- 3) sammanlänkning av motoriska delmoment till längre sekvenser,
- 4) bimanuell koordination.

Det är lätt att inse att många alldagliga rörelser kräver medverkan av många muskler och att deras aktivitet måste koordineras noggrant för att de skall verka med rätt kraft vid rätt tid. Att planera och organisera sådan samordning är en viktig roll för SMA.

7.4. Premotoriska arean (PM)

PM (eller ibland PMC, pre-motor cortex) är viktig för initiering och styrning av rörelser som är beroende av sensorisk information om omvärlden, framför allt visuell eller somatosensorisk, t.ex. armrörelser mot objekt i det kroppsnära rummet. Enskilda neuron i den premotoriska arean ”bevakar” olika delar av det kroppsnära rummet. T.ex. finns det exempel på neuron som kan aktiveras både av en sensorisk retning från en punkt i det kroppsnära rummet och en armrörelse mot denna punkt.

7.5. Posterior parietal-kortex

Ytterligare en kortexarea som har stor betydelse för motorik mot objekt i det kroppsnära rummet är bakre delarna av hjässloben, parietal-kortex. Detta sammanhänger med dess roll att upprätthålla en aktuell ”karta” över omgivningen och sannolikt även av kroppens olika delar i relation till omvärlden. Efter skada på bakre delarna av parietalkortex uppstår bl.a. defekter i förmågan att utföra visuellt styrda armrörelser mot föremål i det kontralaterala synfältet. Parietal-kortex samarbetar intimt med premotoriska kortex i styrningen av motorik mot omgivningen.

7.6. Readiness potential

Bilden till vänster på sidan 15 visar det första neurofysiologiska tecknet på hjärnaktivitet som kan registreras i samband med en viljemässig handling. Den kallas *beredskapspotential* (*readiness potential*) och kan avledas på människa med EEG-teknik med elektroder på huvudet (EEG = elektroencephalografi).

Beredskapspotentialen kan börja så långt som 0,5 - 1 sekund före rörelsen och den stiger långsamt för att nå ett maximum cirka 50 ms innan man ser den första aktiviteten i muskeln. Potentialen uppträder huvudsakligen i de motoriska areorna (SMA, premotorkortex) samt parietalkortex. Potentialen syns kontralateralt mot rörelsen, men till viss del också på samma sida, dvs. ipsilateralt. Den representerar

aktivitet i ett stort antal neuron inom dessa områden och den visar att det pågår ett omfattande förberedelsearbete innan det motoriska kommandot utformas.

Neuronen i primära motorcortex aktiveras först c:a 50 ms före rörelsen. Detta återspeglas i den aktivitet som syns längst ned i bilden till vänster på sidan 15. Denna potential registrerad med EEG-teknik kallas *motorpotentialen* och man anser att den representerar en viktig del av det motoriska kommando som skickas till motoriska centra i hjärnstammen och till ryggmärgen.

(Observera att man måste upprepa en rörelse flera gånger och göra en medelvärdesanalys av EEG-signalen för att beredskapspotentialer eller motorpotentialer skall bli synliga. Det går alltså inte att "se" dessa EEG-vågor så tydligt som på bilden vid en enstaka rörelse. Tekniken med medelvärdesanalys av EEG illustreras under EEG-laborationen i kursavsnittet "Högre funktioner".)

7.7. Kortexaktivitet under olika typer av motoriska handlingar

Bilden till höger på sidan 15 visar en studie av kortikal aktivitet under olika typer av motoriska handlingar gjord med s.k. PET-teknik (= positronemissionstomografi ☺!). Med denna teknik går det att detektera vilka delar av hjärnan som är aktiva när en vaken försöksperson eller patient utför olika handlingar.

Primära motoriska kortex tycks kunna klara vissa enkla former av motorik. I bild A, "*Simple finger flexion*", rör försökspersonen ett finger upp och ned. PET-analysen visar att primära motoriska kortex aktiveras kraftigt men det sker ingen påvisbar ökning av aktiviteten i de andra motoriska areorna. Man kan också se att det sensoriska fingerområdet i gyrus postcentralis aktiveras vilket beror på att det tar emot signaler från proprioceptorer och hudreceptorer i fingret.

I bild B, "*Finger movement sequence, performance*", så bad försökspersonen att genomföra en mer komplicerad handlingskedja, t.ex. sätta tummen mot pekfingret två gånger, mot långfingret en gång, mot ringfingret tre gånger, osv., upprepat flera gånger. Bilden visar hur aktiviteten ökade i SMA när försökspersonen gör denna sekvens av fingerrörelser. Dessutom syns fortfarande aktivitet i primära motorkortex. PM är däremot inte aktiv vid denna typ av rörelse eftersom det främst är fråga om ett inre incitament.

Därefter fick försökspersonen instruktionen att bara *föreställa* sig hur han utförde dessa fingerrörelser men inte göra dem, vilket visas i bild C, "*Finger movement sequence (mental rehearsal)*". Det visade sig då att samma aktivitet uppträdde i SMA, men däremot sågs ingen aktivitet i primära motorkortex. Dessa fynd visar att SMA är en planerare, vilken kan vara aktiv även när vi föreställer oss rörelser, medan primära motoriska kortex är en verkställare, som inte är aktiv när vi inte rör våra muskler.

Ytterligare stöd för denna roll har man fått vid elektrisk stimulering av SMA på patienter under operationer. Patienterna rapporterar att de känner en lust att röra sig eller känner att de kommer att röra sig. Liknande aktivering av primära motorkortex ger muskelkontraktioner.

8. CEREBELLUM

Bilderna på sidan 16 visar den principiella relationen mellan hjärnans kortex, de basala ganglierna, cerebellum och thalamus. Från kortex utgår två stora slingor, den ena genom basala ganglierna och den andra genom cerebellum. Båda dessa strukturer projicerar till motoriska thalamus som i sin tur påverkar aktiviteten i de motoriska kortexareorna vid utformningen av det motoriska kommandot.

8.1 Lillhjärnan ingår tre funktionella system

Bilderna på sidan 17 visar schematiskt cerebellums olika anatomiska delar och förbindelser.

Det finns tre funktionella delar av cerebellum:

1. *Vestibulocerebellum* har inflöde från vestibularis men även från ryggmärg, syn och hörsel. Dess roll är framför allt att kontrollera balans, kroppshållning och ögonrörelser via de mediala descenderande bansystemen. Anatomiskt består vestibulocerebellum framför allt av en särskild del som kallas flocculus (längst ned i figurerna).

2. *Spino-cerebellum* ingår i ett system som har nära anknytning till ryggmärgen och de proprioceptiva sensoriska systemen. Denna del är belägen medialt i cerebellum. Den är viktig för utförande och kontroll av pågående motorik ("*motor execution*"). Spino-cerebellum utöver dessa kontrollfunktioner på grundval olika slags information om rörelsen: dels en kopia av det utgående kommandot för rörelsen, dels information om funktionstillstanden i ryggmärgens interneuron, dels proprioceptiva signaler från muskler. Spino-cerebellum får även information från hörselsystemet och det visuella systemet, delvis via storhjärnans cortex.

Information från ryggmärgen når spino-cerebellum genom särskilda *spino-cerebellära banor*. Information från interneuron i ryggmärgen går genom tractus spino-cerebellaris anterior (VSCT på engelska). Proprioceptiv information går genom tractus spino-cerebellaris posterior för benet (DSCT) och tractus cuneo-cerebellaris för armen (CCT). Dessutom får lillhjärnan en "kopia" av den utåtgående ordersignalen från cortex. En sådan kopia kallas i engelsk litteratur "*effeference copy*" eller "*corollary discharge*".

Utfloppet från spinocerebellum går via de s.k. *lillhjärnekärnorna* framför allt till de motoriska systemen i hjärnstammen. På så sätt utövar den en kontroll på det descenderande kommandot i de mediala och laterala hjärnstamsbanorna, och till mindre del via cortex på den kortikospinala banan. I bilden indikeras hur de mediala hjärnstamsbanorna påverkas via lillhjärnekärnan nucleus fastigius, och de laterala via nucleus interpositus.

3. *Cerebrocerebellum* är den del som samarbetar med cortex cerebri. Den ingår i den krets som tar sitt ursprung i stora delar av cerebrala cortex och som projicerar via hjärnstammen till de laterala delarna av cerebellum. Utgångsskänkeln går via lillhjärnekärnan nucleus dentatus till thalamus och vidare till primära motorkortex (jfr. även översiktsschemat på sidan 1 och sidan 13).

Detta system anses deltaga i utformningen av det motoriska programmet och kanske framför allt anpassningen av programmet till aktuella situationer ("*motor planning*" i bilden). En viktig aspekt av detta kan vara tidsaspekter i kontrollen av muskelaktiviteten. De olika musklerna som deltar i en handling måste aktiveras i rätt tidsföljd i förhållande till varandra och i rätt omfattning.

8.2 Lillhjärnans organisation

En övergripande syn på lillhjärnan är att den består av ett mycket stort antal "slyngor" som alla har samma konstruktion. Varje sådan slynga är en "sidogata" som ligger parallellt med ett annat motoriskt system, och lillhjärnans roll tycks vara att kunna modifiera aktiviteten i varje slynga för att åstadkomma motorisk adaptation eller motorisk inläring. Eftersom lillhjärnan enligt denna uppfattning är inkopplad parallellt med ett annat system kallas detta "*side path theory*".

Den grundläggande kretsen i lillhjärnan består av några få celler, men kretsen upprepas i ett synnerligen stort antal i cerebellums cortex. Denna krets visas förenklad i **bilden på sidan 18**.

Det finns två system av inåtgående signaler till hjärnan, s.k. *mosstrådar* och *klättrådar*. Mosstrådarna står för det huvudsakliga inflödet till lillhjärnan (markerat med "IN"). Ursprunget för dessa trådar finns i flera strukturer i hjärnstammen (nucl. pontis, nucl. reticularis lateralis och vestibulariskärnorna) och i ryggmärgen (de spino-cerebellära banorna). I bilden visas hur mosstrådarna exciterar *kornceller* (*granule cells*) som i sin tur exciterar *Purkinjeceller* genom sina *parallelltrådar*. Dessutom exciterar mosstrådarna inhibitoriska stjärnceller och korgceller som lägger en inhibitorisk effekt på Purkinjecellerna, vilket inte visas i bilden.

Det är en stor divergens och konvergens i detta system, och det finns 100.000 eller ännu fler parallelltrådar som har synapser på varje Purkinjecell. Det krävs impulser i många parallelltrådar för att aktivera Purkinjecellen, men denna svarar då med en sedvanlig aktionspotential som här även kallas för en "*simple spike*".

Det kan nämnas kort att Purkinjecellema är inhibitoriska (GABA) och utövar en inhiberande verkan på cerebellum-kärnorna (och på nucleus vestibularis lateralis), som skickar ut de slutgiltiga signalerna från cerebellum. Cerebellum-kärnorna aktiveras dock av samma IN-signal från mosstrådarna som når korncellerna, och den slutgiltiga signalen UT från lillhjärnan är alltså en sammanvägning av aktiviteten i de ingående mosstrådarna och Purkinjecellernas inhibition. (Detta är inte illustrerat i bilden på sidan 18.)

8.3. Interaktion mellan klättrådar och mosstrådar

Det andra afferenta systemet till cerebellum är *klättrådarna*, som har en annan funktion. Klättrådarna kommer alla från en kärna i hjärnstammen, *oliva inferior* eller "nedre oliven" ('inferior olive' eller IO på engelska). Till skillnad från mosstråds-parallelltrådssystemet så finns det på varje Purkinjecell synapser från endast en enda klättråd och varje klättråd tar kontakt med endast 2-3 Purkinjeceller. Synapser från klättrådarna ger mycket stark excitation vilket leder till en skur av aktionspotentialer, vilket kallas för "*complex spike*" (se bilden på sidan 18).

Relationen mellan klätter- och mosstrådssystemet är som mellan lärare och elev. Klättråden är läraren som klargör att något är fel och en ändring måste till. Klättrådarna åstadkommer då en långvarig förändring i funktionen i synapser mellan parallelltråd och Purkinjecell. Förändringen leder till en bestående minskning av den synaptiska effekten från mosstrådarna (via parallelltrådarna) till Purkinjecellen, s.k. long term depression, LTD. Man har i experiment kunnat visa att LTD kan bestå i flera dagar och sannolikt kan den vara ännu långvarigare under normala förhållanden.

LTD utlöses av den kraftiga och långvariga depolarisation som en impuls i klättråden ger i Purkinjecellen. Under depolarisationen får man inte bara complex spikes utan det öppnas också spänningsskänliga kalcium-kanaler, och det kalcium som strömmar in utgör second messenger i ett intracellulärt system, vilket leder till en långvarig minskning av den synaptiska effektiviteten mellan parallelltråd och Purkinjecell. Viktigt är att dessa förändringar inträder enbart i de synapser från mosstrådssystemet som samtidigt är aktiva. Principerna liknar alltså förhållandena för att utlösa LTP i NMDA-synapser i t.ex. hippocampus.

(Detta är samma princip för en s.k. Hebbsk synaps som beskrivs för inlärningsmekanismer med LTP i hippocampus, där det avgörande är en samtidig pre- och post-synaptisk aktivitet. Inlärningsmekanismen i lillhjärnan går alltså via en försvagad synaps, LTD, istället för via förstärkning, LTP, men funktionen är densamma med synaptisk plasticitet under lång tid.)

Så länge LTD kvarstår kommer ett mosstrådsinflöde som verkar via de modifierade synapserna att ge mindre excitation av Purkinjecellen och därför också en mindre inhibition av de neuron i cerebellumkärnorna som Purkinjecellen påverkar. Man räknar med att detta ger den förändring av

motoriken som är önskvärd och LTD är således det cellulära underlaget för cerebellums roll att justera motoriska system och reflexbågar.

Överst i **bilden på sidan 18** visas ett exempel på motorisk adaptation till ändrad belastning för en rörelse. Man registrerade aktionspotentialerna från en Purkinjecell på en apa som utförde viljemässiga handledsrörelser. När den inlärda rörelsen utfördes utan störning (A) uppvisade Purkinjecellen bara ett par complex spikes, dvs. låg frekvens av impulser från klättertrådar, men en ganska hög frekvens av simple spike, dvs. impulser via mosstråds-parallelltråds-systemet. När man sedan införde en oväntad belastning (B), kan man se att rörelsen stördes. Störningen i rörelsen signaleras via klättertrådssystemet med upprepade complex spikes. Detta utlöser LTD i ett stort antal parallelltråds-synapser, och motoriken anpassas efter den nya situationen. När apans motorik slutligen har anpassats så att rörelsen återigen är snabb och jämt som tidigare (C) så fyrar klättertråden återigen endast enstaka impulser.

Dessa och andra fynd har tolkats så att klättertrådarna aktiveras särskilt starkt när de motoriska ordersignalerna inte leder till det förväntade resultatet. Klättertråden anger alltså att det föreligger ett fel och samtidigt utgör impulserna i klättertråden en instruktion till förändring. Hur sådana felsignaler genereras generellt vet man inte, men ett exempel beskrivs i nästa avsnitt.

8.3. Vestibulo-okulära reflexen

Bilden på sidan 19 visar ett motoriskt system med en "side path" genom cerebellum: den vestibulo-okulära reflexen, VOR. Denna reflex åstadkommer kompensatoriska ögonrörelser när man rör på huvudet så att blickriktningen bibehålls. Reflexen kan man studera på sig själv om man ställer sig framför en spegel och tittar på ögonen medan man vrider på huvudet eller böjer huvudet åt sidan. Man kan då se att ögonen står stilla trots huvudrörelserna.

Dessa ögonrörelser framkallas av sensoriska signaler från vestibularis-organen som verkar på ögonmusklerna via vestibulariskärnor och ögonmuskelkärnor. Dessutom finns alltså en "side path" genom flocculus i vestibulo-cerebellum. Denna utgår från vestibularisafferenter och når tillbaka till de vestibulära kärnorna. När allt fungerar som det skall ger de två signalerna från vestibularisorganen och Purkinjecellerna tillsammans en perfekt styrning av ögonmuskelkärnorna så att blickriktningen bibehålls vid huvudrörelser.

Det är uppenbart att reflexen måste vara helt exakt avpassad för att man verkligen skall behålla blickriktningen på precis samma punkt. Hur garanteras denna precision? Man har gjort experiment där man låtit en försöksperson bära prismor framför ögonen så att bilden på retina förskjuts på ett felaktigt sätt vid huvudrörelser, antingen mer eller mindre än normalt. Till en början upplever försökspersonen att synfältet rör sig varje gång hon eller han rör på huvudet, men efter en tid sker en anpassning. Ögonrörelsernas amplitud förändras så att rörelserna kommer att stämma med den "nya" synfältsförflyttningen, och försökspersonen upplever så småningom att synfältet åter står stilla vid huvudrörelser. Detta beror på att aktiviteten i "side path" genom cerebellum har ändrats.

Adaptationen sker på grundval av visuell information som via klättertrådar rapporterar att synfältet rör sig vid huvudrörelser (s.k. *retinal slip*). Om synfältet rör sig så har reflexen fel storlek! Signaler från retina bearbetas i hjärnstammen (i en struktur som heter pretectal area) och sänds vidare som en felsignal till nedre oliven som via klättertrådar åstadkommer en LTD. Detta ändrar signalflödet i mosstrådsslyngan till vestibulariskärnan på ett sådant sätt att felet korrigeras.

Detta system är ett exempel på s.k. *feed-forward styrning med adaptiv kontroll*. Med feed-forward menas att ögonens rörelser styrs från vestibularis, och det finns ingen signal som kopplas tillbaka till vestibularis (vilket skulle varit fallet i en s.k. feedback-krets). Systemet fungerar ändå genom att styrningen kan

finjusteras genom lillhjärnans ”side path”-mekanism, som adapteras efter omständigheterna så att styrningen alltid är exakt.

8.4. Funktionella roller

I **bilden på sidan 20** visas principiellt hur lillhjärnan är inkopplad på flera nivåer i det motoriska systemet. Cerebro-cerebellum mottar som tidigare nämnts information från stora delar av kortext och projicerar via thalamus tillbaka till motoriska kortikala områden. Denna del av lillhjärnan är alltså främst inblandad i motorisk PLANERING.

Spino-cerebellum är istället nära knuten till själva UTFÖRANDE av en rörelse. Den tar emot information från proprioceptorer, ryggmärg och hjärnstam, och projicerar främst på de descenderande hjärnstamssystemen. Bilden är synnerligen starkt förenklad och bara vill betona hur lillhjärnan således tycks påverka motoriken ”på två sätt”. Vestibulo-cerebellums roll framgår inte av bilden på sidan 20.

8.5. Högre funktioner

Traditionellt har man sett cerebellum som enbart ett motoriskt organ, men det finns nu hållpunkter för att cerebellum är aktiv även i icke-motoriska processer. I PET-studier har man funnit att delar av cerebro-cerebellum är aktiv vid tankeverksamhet. Denna typ av fynd har tolkats som stöd för en djupgripande hypotes, nämligen att intellektuell aktivitet till väsentlig del utgöres av inre handlingar som hjärnan genomför i sin modellvärld, dvs. handlingar utan muskelrörelser. Denna hypotes har betonats bl.a. av den schweiziske utvecklingspsykologen Piaget på grundval av omfattande experimentella studier av barnets utveckling under de första levnadsåren – ”barnet måste gripa för att begripa”.

8.6. Patologi

Vid cerebellära skador ser man *ataxi*, *balansstörningar* och *hypotoni*.

Bilderna på sidan 21 visar exempel på *ataxi*, som kan beskrivas som fel i rörelsernas hastighet, omfång och kraft. När patienten ska gripa ett föremål i omgivningen blir handens rörelser ryckiga och missar ofta målet. Rörelserna har ”fel storlek” vilket kallas för *dysmetri*. Detta beror till stor del på bristande koordination mellan de många olika muskelgrupperna (dyssynergi). Rörelsen delas upp i korta bitar och enskilda komponenter som ”hackas fram” en efter en utan den normala samordningen. Även talet påverkas och blir hackigt, s.k. skanderande tal eller ataktisk dysartri. Dessutom har patienterna ofta skakningar, dvs. tremor, under rörelser. Denna kan vara speciellt framträdande när handen närmar sig slutmålet, men i mer uttalade fall förekommer tremor under större delen av rörelsen. Denna rörelsetremor kallas *intentionstremor*.

Figuren längst ned på sidan 21 visar även hur patienterna kan ha svårt att snabbt växla rörelseriktning (vilket kallas adiadochokinesi), och bilden längst upp visar en fördröjning i igångsättandet av rörelser, vilket ses ibland, men som är ett symptom som inte är unikt för ataxi på samma sätt som dysmetri eller intentionstremor.

Patienterna uppvisar dessutom ofta en lägre tonus (hypotoni) än normalt både under vila och i samband med rörelser. Rörelserna verkar därför slängiga och extremiteterna sladdriga. Bristande förmåga till motorisk inlärning och adaptation kan påvisas men detta används sällan i kliniska tester.

9. DE BASALA GANGLIERNA

De basala ganglierna är en serie strukturer belägna inuti storhjärnan, nära dess bas. De är svåra att åskådliggöra anatomiskt, och deras komplicerade, tredimensionella anatomi ligger utanför detta kursavsnitt. Istället fokuserar vi här på deras inbördes förbindelser och funktioner.

De schematiska bilderna på sidan 1 och 16 visar hur de basala ganglierna på liknande sätt som lillhjärnan är inkopplad i en "slynga" från cortex och via thalamus tillbaka till flera kortikala områden. Den dominerande synen på de basala gangliernas funktion är att de har en roll som beslutsfattare om vilka rörelser som skall utföras. De är särskilt viktiga för den typ av rörelser som initieras av inre incitament. Neurologen Parkinson myntade tesen att basala gangliernas roll är "att omsätta vilja till rörelser".

Bilden till vänster på sidan 22 illustrerar schematiskt de basala gangliernas anatomiska förbindelser. Slyngan utgår från relativt stora områden i cortex: primära motor cortex (M1), PM, SMA, primära somatosensoriska arean samt från övre delen av parietalloben. Informationsflödet går sedan från ingångsdelen striatum (som består av putamen och nucleus caudatus) och tar därefter två vägar: Den ena är den *indirekta vägen* som går via globus pallidus externus och nucleus subthalamicus till utgångsdelen som utgörs av globus pallidus internus. Den andra vägen är den *direkta vägen* från striatum till globus pallidus internus.

Utgångsdelen paverkar i sin tur motoriska thalamus, som projicerar till målareorna i cortex, som för viljemässig motorik huvudsakligen är SMA. Olika anatomiska delar av denna slynga genom de basala ganglierna hanterar motorisk verksamhet i skilda kroppsdelar.

De basala ganglierna får inte någon direkt information från sensoriska system utan enbart indirekt via cortex, vilket innebär att de bara får bearbetade sensoriska signaler.

Förutom inflödet från cortex får de basala ganglierna ett kraftigt inflöde från monoaminerga system i hjärnstammen (locus ceruleus och raphe-kärnor). Vilken roll dessa system spelar är ännu inte klarlagt men man anar att de har en modulerande roll för att allmänt höja eller minska aktivitetsgraden i systemet.

Den direkta vägen genom de basala ganglierna innehåller alltså en dubbelt inhibitorisk huvudlänk (notera att det finns två GABA-neuron på vägen från striatum till thalamus). Signalfödet genom denna väg moduleras från åtminstone fyra håll. (1) Cholinerga neuron i striatum. (2) Dopaminerga neuron från substantia nigra (pars compacta) som verkar på neuron i striatum. (3) Nucleus subthalamicus. (4) Intralaminära kärnor i thalamus.

9.2. Fysiologi

Utfödet av signaler från de basala ganglierna kommer alltså från globus pallidus och pars reticulata av substantia nigra. Under vila fyrar neuronerna i dessa stationer med hög frekvens och utövar en ständig, tonisk, inhibition på thalamus som i sin tur har excitatoriska synapser i cortex. När man vill röra sig så minskar den toniska hämningen på thalamus. De basala ganglierna deltar därmed i besluten om vilka delar av motoriska cortex som skall "tillåtas" vara aktiva och sätta ingång rörelser.

Som ovan nämnts moduleras alltså aktiviteten i de utgående inhibitoriska neuronerna av flera system som ingriper på skilda punkter. Cholinerga och dopaminerga system verkar i motsatt riktning i striatum. I beteendet framträder effekterna på så sätt att en dominans av dopaminerga system ger mer och större rörelser, hyperkinesi, medan en dominans av cholinerga system ger den motsatta effekten, hypokinesi. Nucleus subthalamicus ökar aktiviteten i utgångsdelen och befrämjar därför hypokinesi.

De basala ganglierna tycks vara engagerade i de proprioceptiva signalernas roll för styrningen av motoriken, men mindre i t.ex. den visuella kontrollen av motoriken. T.ex. har Parkinsonpatienter en starkt förstärkt 'long latency stretch reflex' (som går via primära motorcortex, se ovan) vilket pekar på en rubbning av proprioceptiva mekanismer i hjärnan.

9.3. Substantia nigra och Parkinsons sjukdom

Parkinsons sjukdom är en av de stora neurologiska sjukdomarna. En avgörande förändring är en degeneration av de dopaminerga cellerna i pars compacta av substantia nigra. Detta system förlorar därigenom sin förmåga att kontrollera neuronerna i striatum, och följden blir att patienten får en ökad aktivitet från de basala ganglierna mot thalamus.

Parkinsons sjukdom karakteriseras av tre kardinalsymptom: *tremor*, *akinesi* (eller *hypokinesi*) och *rigiditet*. *Akinesi* eller *hypokinesi* innebär att patienten har en rörelsefattigdom, t.ex. svårt att komma igång, begränsade medrörelser (rör sig "stelt") och en obetydlig mimik. Det är intressant att hypokinesin många gånger kan motverkas påtagligt av visuella stimuli. T.ex. kan en patient som får en uppmaning att gå över golvet ha mycket svårt att komma igång, men om man ritar tvärstreck eller lägger ut rutor på golvet är det mycket lättare för patienten att starta och gå över golvet. Att denna typ av visuella stimuli har en så stark verkan på Parkinsonpatientens förmåga att röra sig har man tolkat att yttre incitament till en del kan initiera rörelser på andra vägar än genom de basala ganglierna.

Rigiditeten känns för undersökaren som ett segt motstånd mot passiva rörelse inom hela ledomfånget. Ofta är motståndet mot undersökarens rörelse hackigt, vilket kallas för "kugghjulsfenomen". Rigiditeten innebär en förhöjd tonus i muskulaturen. Till skillnad från spasticitet är tonushöjningen inte hastighetsberoende utan den är lika stark vare sig undersökaren använder en snabb eller långsam rörelse för att testa motståndet.

Den karakteristiska *tremorn* vid Parkinsons sjukdom är en vilotremor – till skillnad från intentionstremor vid cerebellumskador – men i mer uttalade fall har patienterna också tremor vid rörelser. Mekanismen för tremorn är inte direkt beroende av aktivitet i muskelspolarna, vilket man tidigare antog, men proprioception har ändå en indirekt roll eftersom tremorn många gånger kan botas med en liten lesion i det område i thalamus som är mottagarstation för proprioceptiva impulser (nucleus ventralis intermedius, VIM). Det har föreslagits att tremor vid Parkinsons sjukdom är en svängning i en intern återkopplingskrets som hanterar signaler från muskelspolarna.

I motsats till tremorn försvinner rigiditeten om signaler från perifera afferenter blockeras (=deafferentering) vilket talar för att reflexmekanismer spelar en avgörande roll för rigiditeten.

Dopaminerga celler finns inte bara i substantia nigra utan även i närliggande Ventral Tegmental Area (VTA) och nucleus retrorubralis. Dessa system har projektioner till stora delar av hjärnbarken, bl.a. prefrontala cortex. Det är sannolikt att även dessa system drabbas av en minskad kapacitet att bilda dopamin vid Parkinsons sjukdom och att detta kan orsaka en del av patienternas intellektuella och emotionella symptom. VTA är en del av hjärnans s.k. belöningssystem och kommer att diskuteras under blocket Högre funktioner.

Tidigare behandlade man Parkinsons sjukdom med anticholinerga medel för att förskjuta balansen mellan dopaminerga och cholinerga mekanismer i striatum. Nu användes istället L-dopa som ingår i synteskedjan för dopamin, men som ligger efter flaskhalsen i det patologiskt försvagade enzysystemet (tyrosinhydroxylas). L-dopa har framför allt god verkan mot hypokinesi. Det finns andra behandlingsalternativ (se separat föreläsning under neurofarmakologi).

9.4. Övrig patologi i de basala ganglierna

Huntingtons chorea eller *danssjuka* är en ärftlig sjukdom som är mer sällsynt än Parkinsons sjukdom. Den primära defekten ligger i kromosom nr. 4. Patienten får bortfall av GABA-erga och kolinerga interneuron i striatum vilket sannolikt leder till minskad aktivitet från globus pallidus, och därmed hög aktivitet i thalamus och motoriska kortext. De mest framträdande symptomen är ofrivilliga, ryckiga rörelser i extremiteter och i ansikte. Patienterna drabbas även av tilltagande demens genom liknande degenerativa mekanismer i storkjärnan.

Vid skada på nucleus subthalamicus får patienten s.k. hemiballism. Patienten gör helt omotiverat våldsamma okontrollerade rörelser av ena kroppshalvans extremiteter, speciellt i höft- och skulderled. Ett annat vanligt symptom vid skador i basala ganglierna är athetos, vilket innebär ofrivilliga, relativt långsamma, vridande rörelser.

Många av de symptom som ses vid skador på de basala ganglierna är alltså ”underskott” eller ”överskott” av rörelser. Detta stämmer med uppfattningen att de basala ganglierna är starkt involverade i benägenheten att producera rörelser.

9.5. De basala ganglierna har även icke-motoriska funktioner

Man ansåg tidigare att de basala ganglierna endast hade motoriska funktioner. Under senare år har det blivit mer sannolikt att de också har en roll i kontrollen av beteende i vidare bemärkelse samt i kognitiva funktioner. Denna uppfattning grundar sig dels på anatomiska studier, dels på avbildning av hjärnans blodflöde och aktivitet hos försökspersoner eller patienter med hjälp av funktionell magnetkamerateknik (fMRI) eller med PET.

De anatomiska studierna visar att det finns fem olika kortiko-kortikala slingor genom de basala ganglierna som alla har en liknande uppbyggnad. De fem slingorna är:

- 1) en allmänt motorisk, som behandlats ovan,
- 2) en okulomotorisk,
- 3 och 4) två stycken prefrontala,
- 5) en limbisk.

Den motoriska och okulomotoriska slingorna (1 och 2) projicerar framför allt till laterala thalamus, medan de övriga slingorna som utgår från associations-kortex projicerar till mediala thalamuskärnor. De skilda slingornas kortikala målområden illustreras i **bilden på sidan 23**. (Bilden visar cortex hos apa, namn osv. på alla de olika små kortexområdena är inte väsentliga.)

De basala gangliernas grundläggande funktion tycks alltså vara att utöva en kontroll inte bara av motoriska kortext utan även av andra delar av frontala kortext. Deras roll är att modulera aktiviteten i hela frontalloberna i relation till planering och utförande av ögon- och kroppsrörelser (slinga 1 och 2) samt kontroll av mer komplicerade aspekter av beteendet, t.ex. flexibilitet och konsekvenser av handlande (de limbiska och prefrontala slingorna).

PET-studier har visat att nucleus caudatus, putamen och pallidus och ventrala thalamus är aktiva vid mental verksamhet, ”tänkande”, utan någon som helst motorisk aktivitet. Dessa fynd har tolkats som stöd för den hypotes som tidigare berörts att många former av kognitiv verksamhet kan liknas vid ett slags ”motoriska” handlingar som simuleras i hjärnans modellvärld.

10. MOTORISKA KONTROLLPRINCIPER

10.1. Inledning: Motoriskt program, feed-forward och feed-back

Nervsystemet kan använda skilda metoder för att producera och kontrollera en rörelse. En metod är styrningen av rörelsen med ett *motoriskt program*. Det är en sekvens av nervimpulser som finns lagrade i ett motoriskt minne eller som kan produceras av t.ex. en mönstergenerator.

Det mest typiska exemplet på programmerade rörelser är mycket snabba s.k. ballistiska rörelser, t.ex. en snabb kaströrelse. Denna rörelse styrs på så sätt att hjärnan förutsäger hela rörelsens förlopp och styr sedan muskulaturen genom hela den snabba rörelsen.

Det finns många typer av motoriska program lagrade i centrala nervsystemet. De kan vara genetiskt lagrade, t.ex. program för gångrörelser som levereras av en mönstergenerator, eller det kan vara program som individen tidigare utvecklat när hon eller han har lärt sig något nytt, t.ex. att cykla. Det finns dock inte plats för hur många program som helst, och hjärnan skulle inte kunna klara av att lagra program för varje tänkbar rörelse. Varje program är istället schematiskt och innehåller bara rörelsens grundstruktur, men användbarheten ökar genom att de kan anpassas till aktuella krav avseende storlek, hastighet osv. Denna anpassning brukar betecknas *parameterinställning*. Programmet tilldelas en parameter som bestämmer t.ex. storlek eller hastighet. Inställningen kan ske antingen på grundval av sensorisk information om yttervärlden som hämtas när programmet skall utföras eller på grundval av lagrad information, t.ex. erfarenheten av hur tungt ett föremål är som man skall lyfta.

Snabba rörelser är exempel på *feed-forward* eller *open loop control*. Ett annat exempel är VOR. Denna kontroll kallas så eftersom rörelsen kan genomföras utan att den påverkas av sensorisk information när den väl startat. Eftersom open-loop styrning inte sällan innebär en förutsägelse användes även termen *anticipatorisk kontroll*.

En annan kontrollprincip är *negativ feed-back*. Vid sådan kontroll påverkas det neuronala styrsystemet av sensorisk information som t.ex. beskriver avvikelser mellan den önskvärda positionen och den aktuella positionen. Muskelaktiviteten justeras kontinuerligt av signaler från sinnesorgan för att minimera denna avvikelse. Feed-back kontroll kallas också *closed loop control*. Ett exempel på feed-back kontroll som tidigare behandlats är sträckreflexer från muskelspolarna (även om den praktiska betydelsen av just detta är oklar).

Feed-back kontroll har dock vissa principiella olägenheter. För det första kan rörelsen inte bli så snabb som vid feed-forward kontroll. Om återkopplingen är kraftig kan feed-back också leda till instabilitet eller svängningar. Vissa former av tremor kan vara uttryck för sådana svängningar i feed-back-system.

Det är viktigt att inse att en och samma handling ofta innehåller både programmerade komponenter och feed-back-kontrollerade komponenter, och dessa kan förekomma antingen efter varandra i en sekvens, eller samtidigt. Exempel på sekventiell kombination är att sträcka ut handen och sedan lyfta en kaffekopp: Utsträckningen är ofta programmerad medan finjusteringen av fingrarnas läge och greppet är i större utsträckning feed-back-kontrollerade från syn- och känsel.

10.2. Kontroll av människans upprätta ställning

10.2.1. Anticipatorisk kontroll

Som visas i **bilden på sidan 24** så sker kontrollen av den upprätta ställningen väsentligen genom *anticipatorisk kontroll*. Detta betyder att nervsystemet försöker att förutsäga störningar som kan rubba balansen, och korrigera för störningen redan innan den äger rum. På så sätt minimeras hela tiden

störningar i balansen, vilket ger en ökad grad av kontroll över motoriken jämfört med om man hela tiden skulle förlita sig på feed-back från sinnesorganen (se ovan).

Bilden visar hur tyngdpunkten förskjuts i sidled när man lyfter den ena foten. Liknande justeringar av balanspunkten sker ständigt, t.ex. när man räcker ut handen för att ta upp ett föremål, och en liknande kontroll sker även i sittande ställning. Man kan även visa hur vi tar hänsyn till omgivningen i denna anticipatoriska kontroll så att våra motoriska kretsar hela tiden försöker förutsäga hur underlaget skall bete sig, t.ex. när man står i en spårvagn som är på väg att starta.

Antecipatorisk kontroll är alltså på många sätt idealiskt, mer stabilt, snabbare och exaktare än att invänta små störningar i balansen och förlita sig på återkoppling från sinnesorganen. Problemet är att anticipatorisk kontroll förutsätter en planering som hela tiden måste bli exakt rätt.

10.2.2. Posturala motoriska svar

Eftersom det inte går att förutse alla störningar av balansen i alla lägen så finns det även hela tiden en viktig återkoppling från framför allt tre sensoriska system:

- 1) det vestibulära systemet, som registrerar orienteringen av huvudet i relation till gravitationen,
- 2) det visuella systemet,
- 3) det proprioceptiva systemet, som informerar det centrala nervsystemet om kroppsdelarnas inbördes positioner.

Proprioception från nackens muskelspolar är av särskilt stor betydelse eftersom de registrerar huvudets ställning i förhållande till kroppen, och information från ögonmusklerna och från nacken fordras för att hjärnan skall kunna avgöra blickens riktning i förhållande till kroppen.

Samspelet mellan de vestibulära, visuella och proprioceptiva sinnessystemen har studerats genom att man experimentellt skickar in olika typer av störsignaler som rubbar balansen. Man analyserar sedan hur försökspersonens motoriska system hanterar störningen. En metod är att ställa försökspersonen på en platta som snabbt kan förskjutas eller vridas. Om plattan snabbt flyttas bakåt (**se bilden på sidan 25**) ger detta ett svaj framåt. Denna störning aktiverar alla tre sinnessystem: vestibularis och synen reagerar för huvudets rörelser och proprioceptorerna i muskler kring fotleden reagerar för rotationen i leden.

Dessa sensoriska signaler framkallar kompensatoriska muskelkontraktioner som börjar efter ca. 100 ms i vadmuskulaturen ("gast" i bilden, = m. Gastrocnemius; kurvan visar muskelaktivitet mätt med EMG). Något senare och successivt kommer kontraktioner i låret ("ham" i bilden, "hamstrings"-muskler på lårets baksida) och i ryggmuskulaturen ("para" i bilden, paravertebralmuskler). Detta leder till att kroppen återförs till ursprungsställningen och balansen bibehålls. Aktivering av musklerna i denna tidsordning innebär att den muskel som ger den största effekten, vid fotleden, sätter in först.

Svarsmönstret i benens och ryggens muskler kallas för ett s.k. *posturalt motoriskt svar*. Detta rör sig inte om en genetiskt förprogrammerad reflex, utan är inlärt som en del i det motoriska program som vi använder för att kunna stå på två ben. Ibland används ändå begreppet "postural reflex" aningen slarvigt.

De tre sensoriska systemen utlöser ofta samma typer av motoriska svar men med olika fördröjning. Tiden för reflexer utlösta från vestibularis är t.ex. betydligt längre (180 ms) än reflexer från fotens proprioceptorer.

Bilderna på vänstra halvan på sidan 26 visar att dessa motoriska svar kan anpassas så att svaren successivt ökar i storlek när samma störning upprepas. Detta leder till en successivt bättre kompensation för svajet.

Bilderna på högra halvan på sidan 26 visar en annan form av anpassning. Här roteras istället fotplattan snabbt så att foten dorsalflekteras. Om man tittar noga på bilden så kan man se att detta leder till samma dorsalflektion av foten som när plattan rörde bakåt (bilden till vänster). En rotation uppåt aktiverar alltså proprioceptorer i vadmusklerna på samma sätt som när plattan rörde bakåt. Dorsalflektionen utlöser därför på samma sätt initialt samma motoriska svar som tidigare i vadmuskler, lår och rygg. Effekten av detta blir dock istället att försökspersonen tenderar att falla bakåt! Det motoriska svaret är alltså nu istället oönskat eftersom den rubbar balansen. Bilden visar att om detta test upprepas flera gånger så minskar det motoriska svaret för varje gång och vid det fjärde försöket är den helt borta. Mekanismen bakom denna anpassning är sannolikt att vestibularis-systemet noterar svajet bakåt som det motoriska svaret ger upphov till, och detta medverkar till att undertrycka svaret.

Anpassningen av det posturala motoriska svaret, antingen en ökning när svaret är ändamålsenligt (till vänster på sidan 26) eller en minskningen när det inte är det (till höger) är ett exempel på motorisk adaptation, där sannolikt vestibulo-cerebellum spelar en central roll.

Alla de tre sensoriska systemen samverkar alltså för att hålla jämvikten. Om ett av dem slås ut kan en patient ofta klara sig bra i många vardagliga situationer, men under mer krävande omständigheter uppstår problem. Patienter med nedsatt vestibulär funktion får t.ex. problem i mörker när ögonen inte kan hjälpa till.

10.3. Att sträcka ut armen mot ett föremål.

I styrningen och kontrollen av arm- och handmotoriken framträder flera viktiga principer för motorisk kontroll. En del av dessa har berörts i tidigare avsnitt, andra behandlas här.

En stor del av arm- och handmotoriken är beroende av syninformation. Syninformation från occipitalloben går dels mot temporalloben, där det finns system som har betydelse för att känna igen objekt, och dels mot parietalloben där syninformationen har stor betydelse för initiering och styrning av arm- och handmotorik. Som tidigare nämnts är de bakre delarna av parietalkortex, area 5 och 7, och premotoriska cortex särskilt viktiga för denna typ av rörelser (jfr. bilderna på sidan 14).

Det följande avsnittet behandlar framför allt rörelsen att sträcka ut armen mot ett föremål, gripa det och lyfta det. En sådan alldaglig handling innehåller ett antal delmoment: (1) lokalisering av föremålet i förhållande till kroppen, (2) rörelsen då handen sträcks ut mot föremålet, (3) utformning av greppet, (4) gripande och lyftande. Olika mekanismer reglerar de skilda momenten.

10.3.1. Lokalisering av objektet

För att lokalisera ett föremål *i förhållande till kroppen* med hjälp av synen krävs sensorisk information från tre källor: från retina, från proprioceptorer i de yttre ögonmusklerna, och från nackens proprioceptorer. Man har identifierat neuron i bakre parietal- och premotoriska cortex som kodar lokaliseringen av visuella retningar i förhållande till kroppen tack vare konvergens från dessa tre sensoriska system. Dessa neuron är sannolikt en del av ett system som skapar och upprätthåller en "visuell karta" över omgivningen som är nödvändig för styrning av armens rörelser.

10.3.2. Målrörelse mot objektet (*reaching*)

När hjärnan väl har lokaliserat ett föremål och beslutat att räcka ut handen för att gripa det, utformar den ett motorisk kommando som styr rörelsen. Släcker man ljuset just när rörelsen börjat så når handen ändå fram till objektet, och man kan dra slutsatsen att rörelsen är programmerad. Programmering av rörelsen är dock helt beroende av korrekt information från de tre sensoriska källorna som bidrar till den visuella

kartan. Man har visat att t.ex. en förvrängning av signalen från proprioceptorerna i ena ögats muskler leder till en felaktig programmering.

10.3.3. Proprioceptiv karta och kroppsuppfattning

För att programmera armrörelsen måste hjärnan inte bara ha tillgång till en visuell karta utan den måste också veta de aktuella vinklarna i axelled, armbåge och handled så att handen kan nå föremålet. Dessutom måste den veta vilka muskellängder som dessa vinklar motsvarar och slutligen hur mycket de olika musklerna måste aktiveras för att nå dessa muskellängder. Denna information finns i ett motoriskt minne som bl.a. bygger på afferens från sinnesorgan i armen, muskelspolar, Golgi senorgan, men också receptorer i huden som reagerar på sträckning. På grundval av denna afferens skapar och upprätthåller hjärnan en "*proprioceptiv karta*" över den egna kroppen i relation till det kroppsnära rummet.

För normal armmotorik måste givetvis den visuella och den proprioceptiva kartan stämma överens, dvs. hjärnan måste veta vilka ledvinklar och muskellängder som leder till att handen når fram till en viss punkt i rummet. Om man experimentellt förvränger den visuella informationen, t.ex. låter försökspersonen se sin hand via en spegel, har hon till att börja med stora problem att styra rörelserna eftersom de två kartorna inte stämmer.

Muskelspolarna bidrar inte bara till den omedvetna proprioceptiva kartan utan också till den medvetna upplevelsen av ledernas läge och rörelser. Ett experiment som visar detta är att aktivera muskelspolarnas Ia-afferenter genom att vibrera muskelsen. Eftersom dessa afferenter har hög känslighet för små förändringar (hög dynamisk känslighet) så svarar de starkt på denna retning även om muskelns längd inte ändras i stort.

Om man vibrerar bicepssenan i den ena armen och ger försökspersonen instruktionen att blunda och visa med den andra armen hur hon uppfattar ledläget, så kommer hon långsamt att sträcka ut armen mer och mer, detta illustreras i **bilden till höger på sidan 31**. Försökspersonen tycker alltså att det känns som att ledvinkeln i armbågen förändras trots att armen står helt stilla ("vibrated arm" i bilden), och försökspersonen visar hur det känns genom att röra den andra armen ("tracking arm").

Det finns ett mycket litet fåtal patienter som permanent förlorat sin proprioceptiva och taktila afferens efter en akut infektion. De saknar därför den proprioceptiva kartan och har mycket svåra motoriska problem. Med intensiv träning kan de så småningom lära sig att göra rörelser, men de måste ständigt ha skärpt uppmärksamheten på sina rörelser. Till exempel måste de koncentrera sig för att inte ramla av stolen när de rör armarna när de sitter. Deras motorik är helt beroende av visuell information, och de klarar ingen motorik i mörker. Man har kunnat visa att en sådan patient t.ex. inte alls har samma problem att styra handen med synen via en spegelbild eftersom det inte kan finnas någon konflikt mellan visuell och proprioceptiv information.

10.3.4. Det kroppsnära rummet

Många neuron i area 5 och 7 i bakre parietalkortex samt neuron i premotoriska cortex reagerar för händelser i det *kroppsnära rummet*. Ett par exempel belyser hur visuell och proprioceptiv information konvergerar mot enskilda neuron för att bereda marken för armrörelser.

På apa har man funnit att enskilda neuron i dessa kortexområden reagerar för händelser inom en bestämd del av det kroppsnära rummet. Deras visuella receptiva fält består ofta av en begränsad sektor, vilket visas i **bilden till vänster på sidan 32**. Förutom att de reagerar för visuella stimuli inom denna sektor av det kroppsnära rummet, reagerar de också för beröring av det hudområde som ligger mot denna sektor.

Dessutom finns det neuron med receptiva fält som i bilden på sidan 32 men som dessutom är beroende av proprioceptiv information från armen. De reagerar på visuella och taktila retningar enbart om apan håller

armen i sådant läge att den omedelbart kan agera mot ett föremål i det receptiva fältet. Om apan istället håller armen bakom ryggen så förblir neuronerna inaktiva.

Andra neuron reagerar betydligt starkare när ett föremål rör sig mot än när det rör sig från ansiktet (**bilden till höger på sidan 32**). Dessa neuron bidrar till att representera yttre incitament till handling, t.ex. skydda sig mot eller fånga ett föremål som rör sig, kanske en frukt på en trädgren eller en insekt som flyger mot ansiktet.

Man har också visat att uppmärksamheten och benägenheten att agera mot ett objekt spelar roll för hur vissa neuron inom dessa områden svarar på visuella stimuli. **Detta illustreras i bilderna på sidan 33**. Om apan är tränad till att rikta blicken eller röra armen mot ett ljuspunkt så reagerar neuronet starkare än om apan är tränad att inte bry sig om ljuspunkten. Cellernas aktivitet moduleras alltså av uppmärksamhetsgraden trots att det visuella stimulus är detsamma.

10.3.5. Spegelneuron

Att se en annan person utföra en handling kan vara ett incitament att göra detsamma. Denna tendens att härmas kan bli mycket uttalad vid vissa patologiska tillstånd, t.ex. frontallobsskador (echopraxi). Beteendet hos dessa patienter tenderar att alltmer styras av yttre incitament och mer primitiva impulser istället för inre incitament som är relaterade till mer långsiktig planering.

Det finns neuron i bakre parietal- och premotoriska kortex som är kandidater för att skapa sådana incitament, s.k. spegelneuron eller 'mirror neurons', vilkas visas i **bilderna på sidan 34**. Cellerna fyrar när apan utför en viss handmotorik, t.ex. griper en fruktbit. De är också aktiva när apan enbart ser försöksledaren utföra samma sak ("experimenter grasps (hand)" i bilden). Neuronen reagerar däremot inte när försöksledaren istället använder en pincett ("experimenter grasps (tool)"). Detta uppfattas uppenbarligen som en annorlunda motorisk situation av detta system i hjärnan.

Dessa exempel visar hur visuell, taktil, proprioceptiv och uppmärksamhets-information konvergerar i ett system med uppgift att förbereda, initiera och utforma vissa former av arm- och handmotorik.

10.4. Att gripa ett föremål

Samtidigt som man rör armen mot det föremål man vill gripa väljer man vilken typ av grepp man ska använda, t.ex. pincettgrepp med tumme och pekfinger, eller ett kraftgrepp med hela handen. Man justerar samtidigt handens orientering till föremålet, och man öppnar greppet till rätt storlek. Det finns neuron i bakre parietal- och premotorisk kortex som har uppgifter i denna utformning av greppet genom att aktivera lämpliga grupper av corticospinala neuron.

När man håller ett föremål mellan tumme och pekfinger justeras gripkraften mycket noggrant och helt automatiskt. Flera kontrollmekanismer samverkar för att reglera grip- och lyftkraft.

10.4.1. Motoriskt program för att gripa ett föremål

I det ögonblick då man berör föremålet med fingrarna startar ett motoriskt program som successivt ökar kontraktionen både i de muskler som griper om föremålet och de muskler som lyfter föremålet. **Bilderna på sidorna 27-29** visar forskning av Roland Johansson med medarbetare i Umeå som studerat hur människans handgrepp utformas i olika situationer. I diagrammen återspeglar kurvorna som är märkta "Load force" aktiviteten i de lyftande musklerna och "Grip force" aktiviteten i de gripande musklerna. Först när lyftkraften överstiger föremålets tyngd börjar själva lyftörelsen. Ökningen av gripkraft och lyftkraft sker parallellt och är mycket strikt samordnad hos alla vuxna, friska personer (**bilder på sidan 27**).

En annan aspekt är att gripkraften alltid anpassas så att den endast med en liten säkerhetsmarginal garanterar att man inte tappar föremålet, s.k. grip force/load force ratio, vilket markeras längst ned i figuren på sidan 27. Vi griper alltså så hårt som behövs men inte mer. På så sätt tröttar vi inte i onödan ut händernas muskler och vi riskerar inte heller att skada ett bräckligt föremål.

10.4.2. Parametertinställning i handgreppet

Bilden till vänster på sidan 28 visar hur det motoriska programmet anpassas när man lyfter föremål av olika tyngd. Både gripkraft och lyftkraft stiger brantare när man lyfter ett tyngre föremål. Programmets grundstruktur är oförändrat, lyft- och gripkraft stiger fortfarande helt parallellt, men det har skett en *parameterinställning* som avgör hur snabbt de ökar.

Bilden till höger på sidan 28 visar en annan parameterinställning. När man lyfter föremål måste man gripa hårdare i ett föremål som har en mycket glatt yta och därmed liten friktion mot huden, t.ex. siden. Omvänt behöver man inte gripa lika hårt när föremålets ytor har stor friktion, t.ex. sandpapper. Det visar sig att gripkraften alltid stiger brantare i förhållande till lyftkraften ju glattare föremålet är. Grip- och lyftkraft är dock fortfarande helt samordnade och stiger parallellt.

Sådana parameterinställningar av grip-lyft-programmet sker på grundval av två typer av information: dels minnesinformation om föremålets egenskaper, vilket lagrats i ett sensori-motoriskt minne på omedveten nivå, och dels taktil information från hudens sinnesorgan. Minnesinformationen om t.ex. tyngd och friktion används alltså för antecipatorisk inställning av programmets grip/lyft-parametrar.

10.4.3. Återkoppling från sinnesorganen i handgreppet

Kontrollen av det motoriska grip/lyft-programmet med hjälp av antecipatoriska mekanismer kräver alltså minne och erfarenheter av bl.a. föremålets tyngd och ytegenskaper, varefter parametrarna ställs in på lämpligt sätt. För att grip- och lyft rörelsen skall bli rätt måste detta förstås anpassas exakt, i annat fall riskerar man att tappa föremålet. Om parameterinställningen blir fel och föremålet börjar glida mellan fingrarna så måste alltså gripkraften anpassas, och **bilden till vänster på sidan 29** illustrerar denna kontroll.

Hudens känsliga sinnesorgan kan påverka grip/lyft-parametern med mycket kort fördröjning, ca. 70 ms. Sinnesorgan i greppytorna signalerar minsta tendens till glidning långt innan vi medvetet uppfattar detta, s.k. ”microslips”. Den vibration som registreras med ett mätinstrument i den översta kurvan visar en sådan glidning, och den ger upphov till en skur av nervimpulser från, i det här fallet, en Merkel-enhet i fingertoppen hos en försöksperson. Registreringen från hudafferenten är gjord med s.k. mikroneurografi samtidigt som försökspersonen plockar upp ett litet föremål med fingrarna.

Aktiviteten i huden sinnesorgan framkallar en reflex som ger en uppjustering av gripkraften till en något högre nivå, som sedan bibehålls. Detta kan upprepas flera gånger till dess man nått en gripkraft som ligger lagom mycket över den nödvändiga. Detta motoriska svar är inlärt och man har visat att det troligen sker transcortikalt via kopplingar mellan primär somatosensorisk kortex (area 3 och 1) och primär motorisk kortex (area 4).

Bilden till höger på sidan 29 illustrerar svar från olika typer av mekanoreceptorer i huden i samband med en grip- och lyft rörelse. Så snart fingrarna får kontakt med föremålet blir det en kraftig retning av sinnesorganen i kontaktytan, särskilt Meissner och Merkel. Denna information kan användas för att avgöra friktionen vilket i sin tur kan ge en justering av parametrarna om den antecipatoriska inställningen varit felaktig.

Handens Pacinikroppar har tack vare sin enormt höga känslighet för vibrationer och stora receptiva fält förmåga att signalera övergången till själva lyft rörelsen. De signalerar alltså när föremålet lämnar

underlaget. På samma sätt signalerar de när man sätter ned ett föremål ("table contact" till höger i bilden). Man har visat att denna typ av information används för att *länka samman successiva komponenter* i det motoriska programmet som styr handlingskedjan. T.ex. avbryts stegringen av både lyft- och gripkraft av impulsskuren från Pacinikropparna som indikerar att föremålet lyft från underlaget. Omvänt, om impulserna från Pacinikropparna inte kommer som förväntat så innebär detta att föremålet uppenbarligen var tyngre än man trodde. Lyft- och gripkrafterna fortsätter då att öka successivt tills dess att föremålet lämnar underlaget. Denna kontroll av de olika komponenterna i en lyftförelse sker normalt utanför vårt medvetande och illustrerar en ytterligare roll som sinnesorganen spelar för styrning av motoriken.