

# Somatosensoriska systemet

## "Kroppssinnessystemet"

Exteroception - påverkan på kroppen från den nära omgivningen t.ex. Beröring.

Proprioception ("ledsinne") - ledvinklar samt musklers kontraktionskraft och längd.

Interoception - information från inre organ t.ex. om blodtrycket i systemkretsloppet.

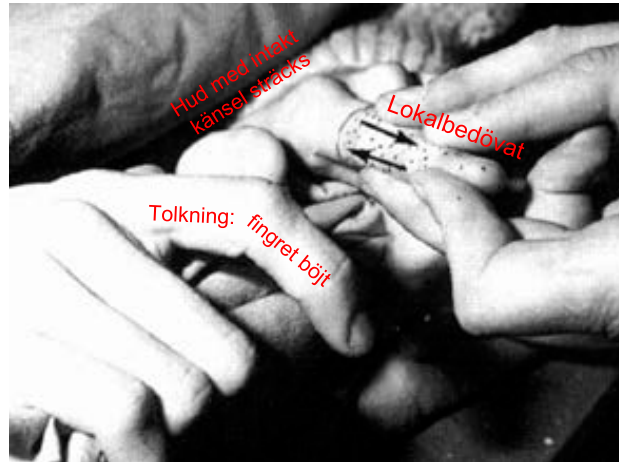
# Betydelse - exempel

## Stereognosi



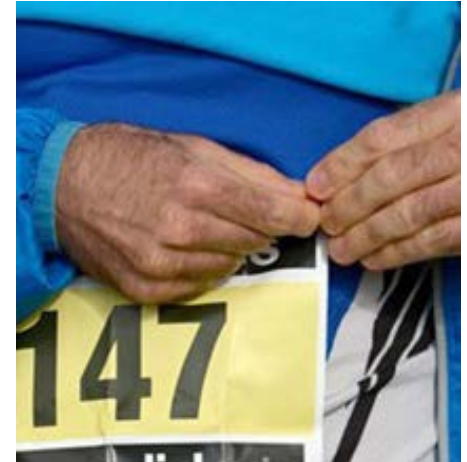
Identifiera föremål med hudkänslan

## Ledvinklar



Huddragningar vid böjning av fingrar

## Motorisk kontroll



## Matintag



Mat finfördelad?  
Sväljbar?

## Balansreglering



Tryckfördelning över  
fotsula

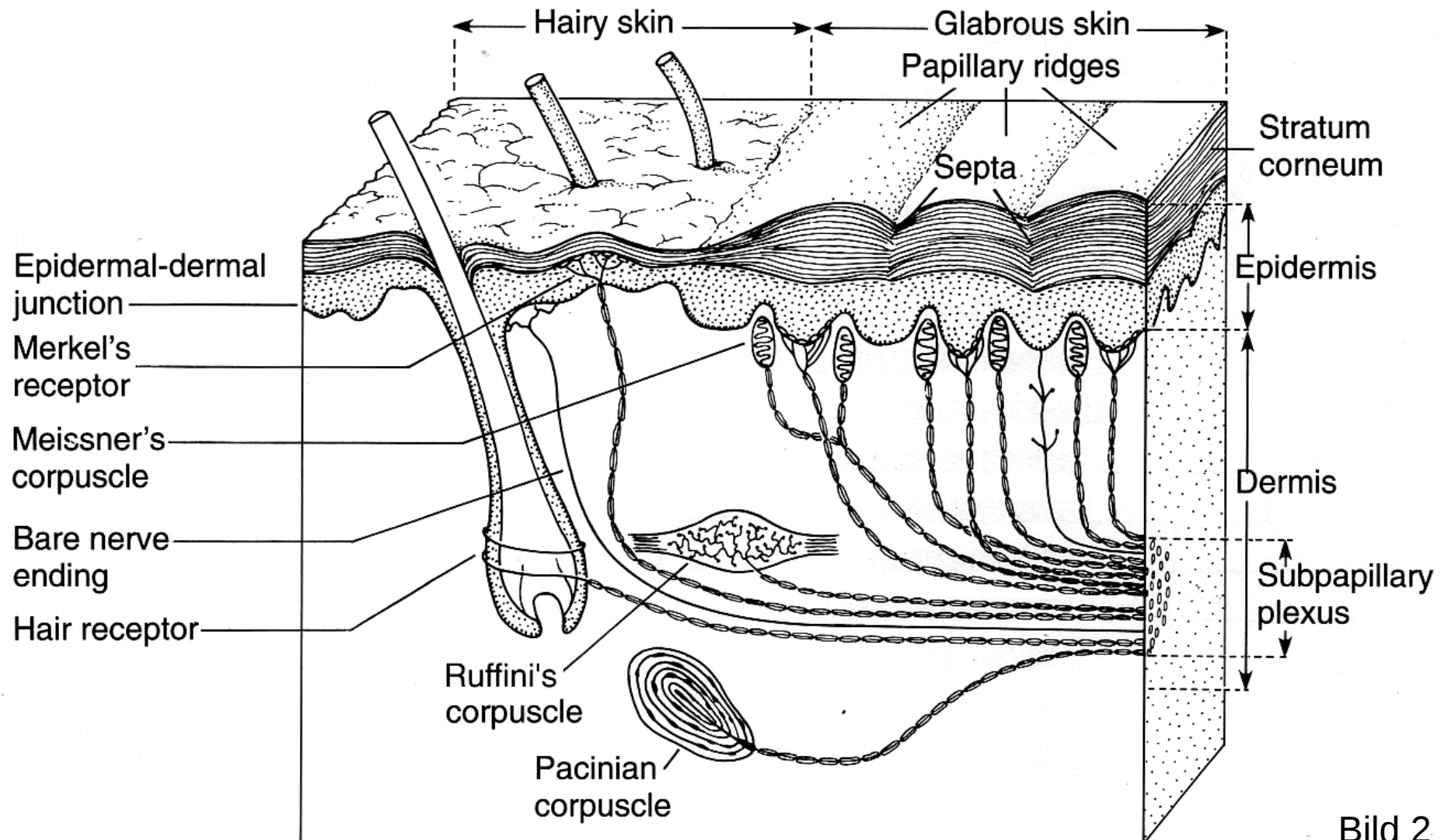


Huddragningar av  
käppens krycka

## Emotioner



# Lågtröskliga mekanoreceptorer i hud (ex. beröring, tryck, hudsträckning)

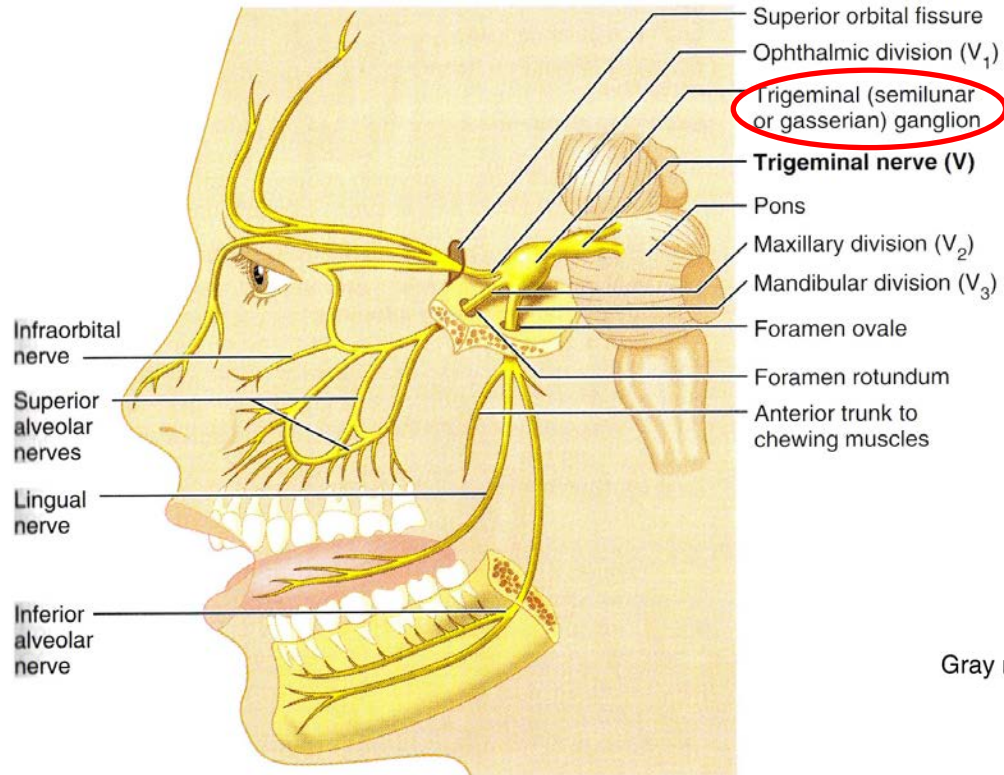


# Axongrupper

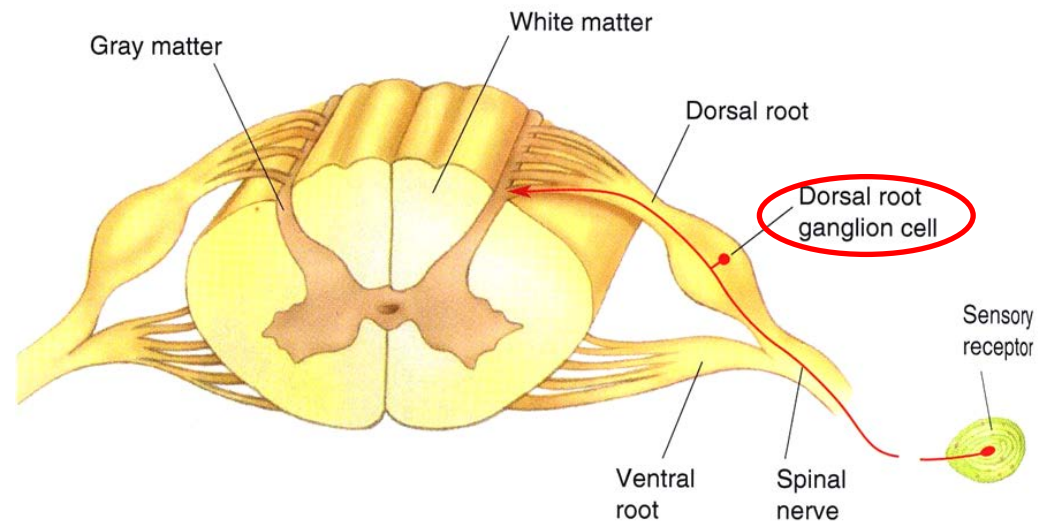
| Axons from skin            | A $\beta$                                                                         | A $\delta$                                                                          | C                                                                                   |
|----------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------|
|                            |  |  |  |
| Diameter ( $\mu\text{m}$ ) | 6–12                                                                              | 1–5                                                                                 | 0.2–1.5                                                                             |
| Speed (m/sec)              | 35–75                                                                             | 5–30                                                                                | 0.5–2                                                                               |
| Skin receptors             | Meissner, Pacini<br>Merkel, Ruffini, Hårfollikel                                  | Fria nervändslut<br>Hårfollikel                                                     | Fria nervändslut                                                                    |

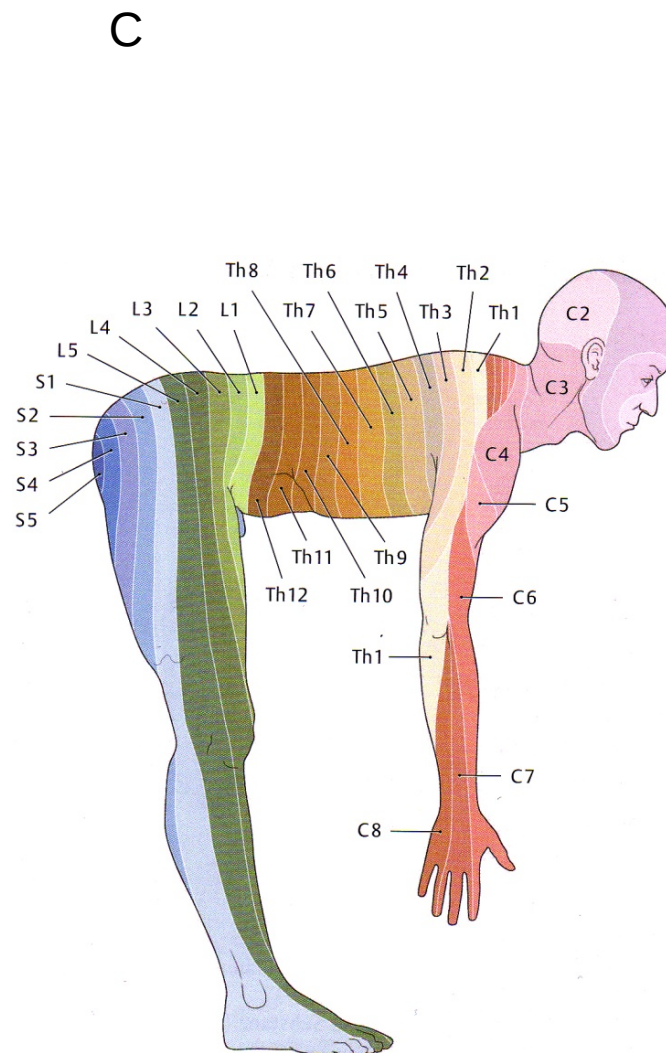
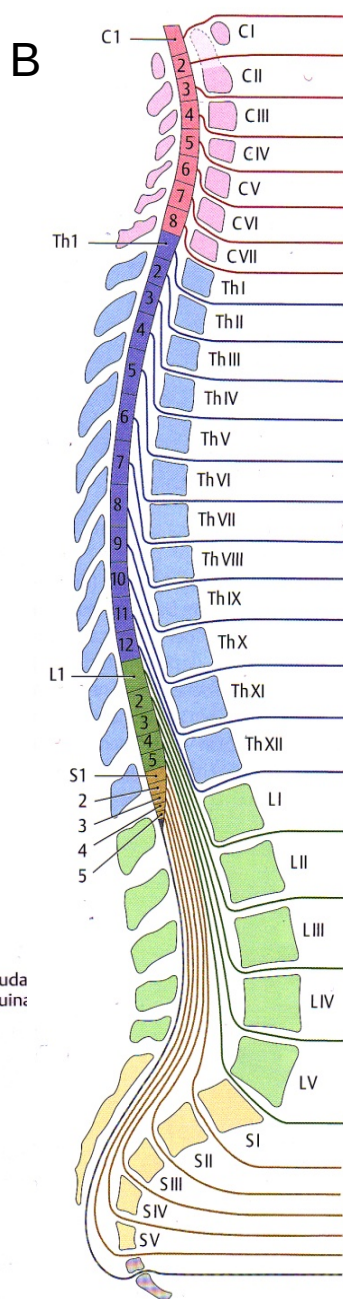
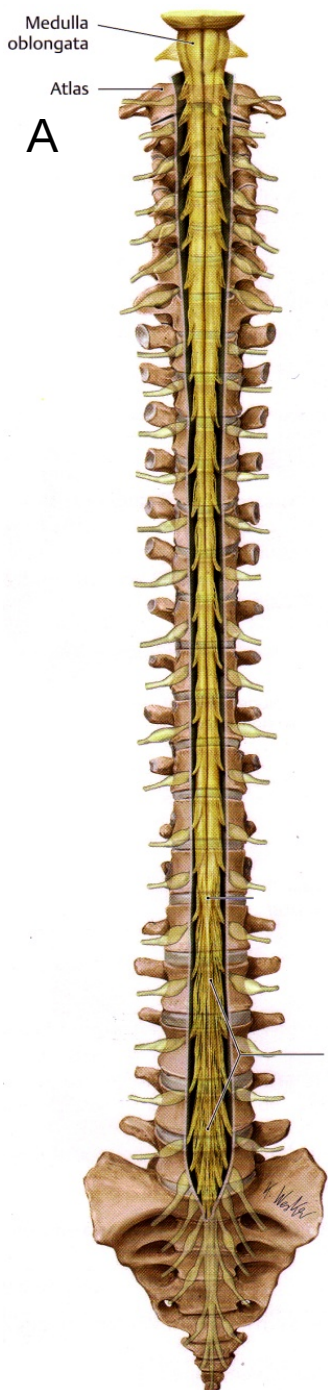
# Var finns hudreceptorernas cellkroppar?

## Ansiktshud

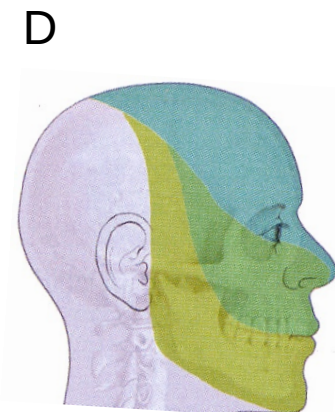


## Övrig kroppshud

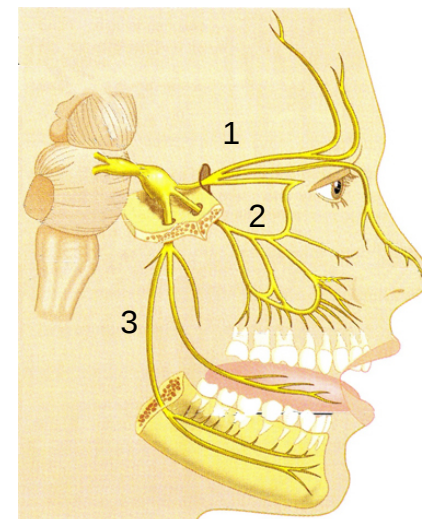




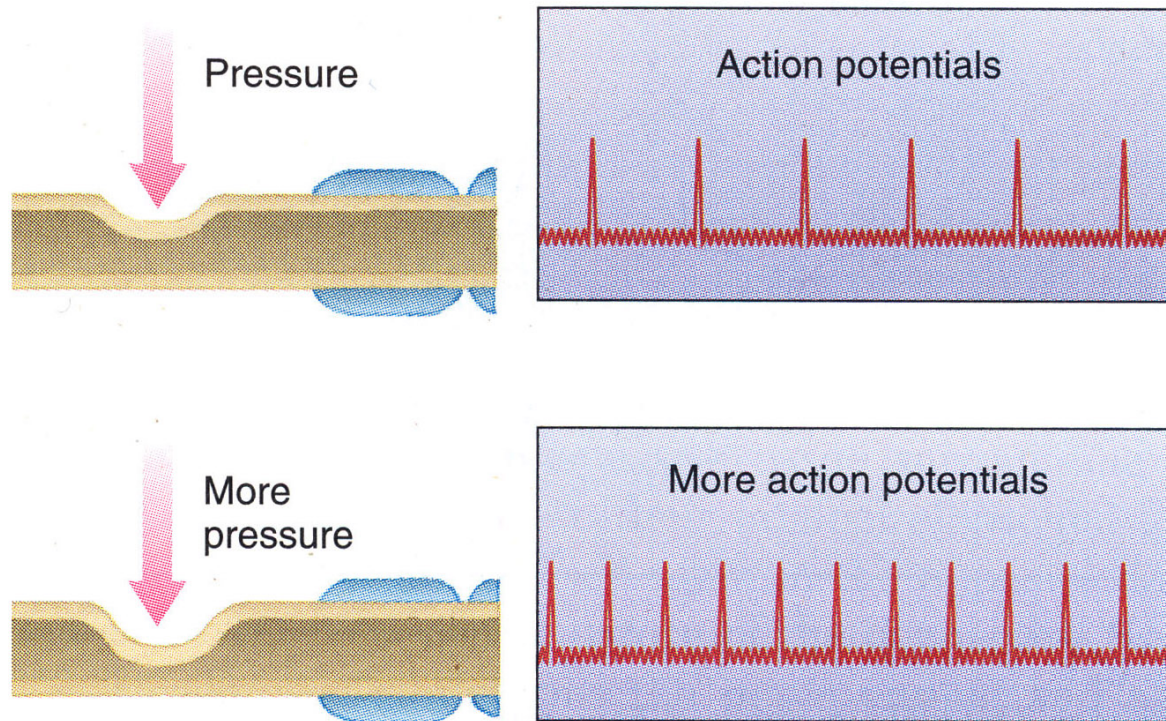
(Dermatom – hudområde som innvereras av en spinalnerv)



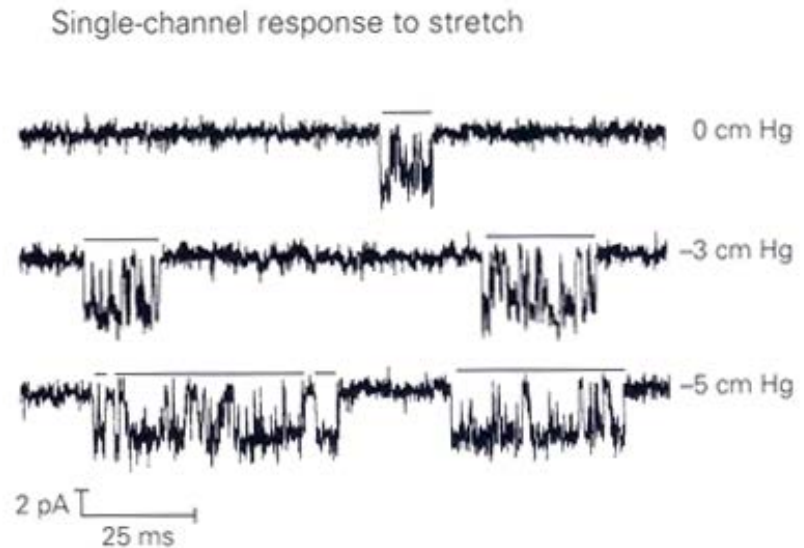
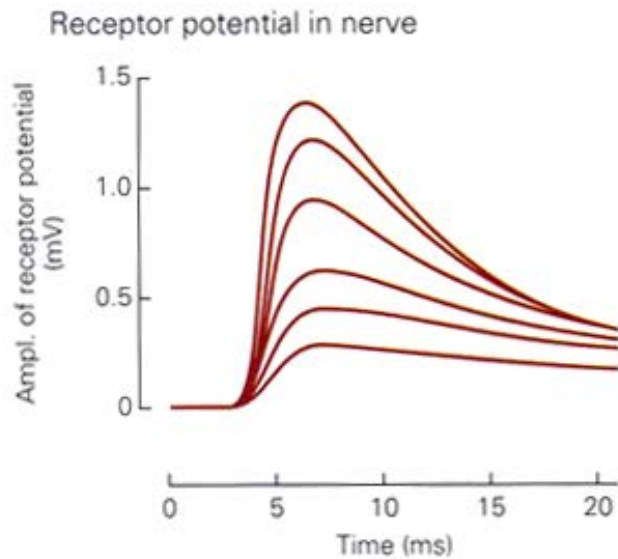
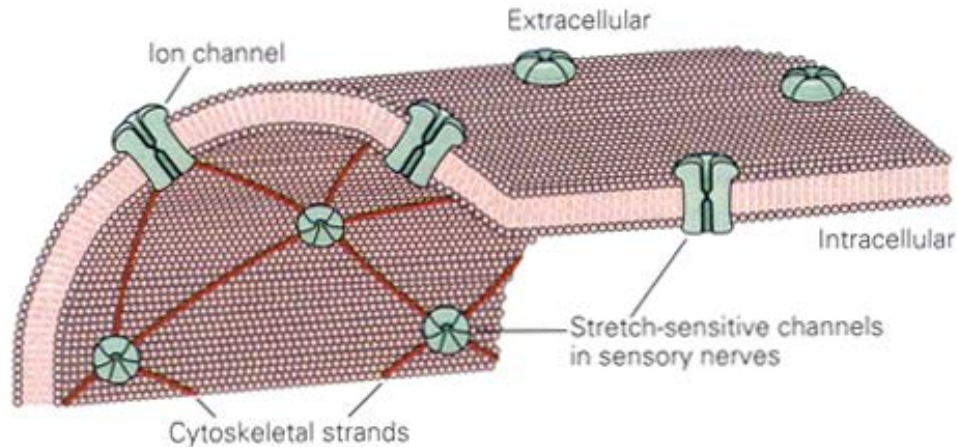
- 1: n. Ophtalmicus
- 2: n. Maxillaris
- 3: n. Mandibularis



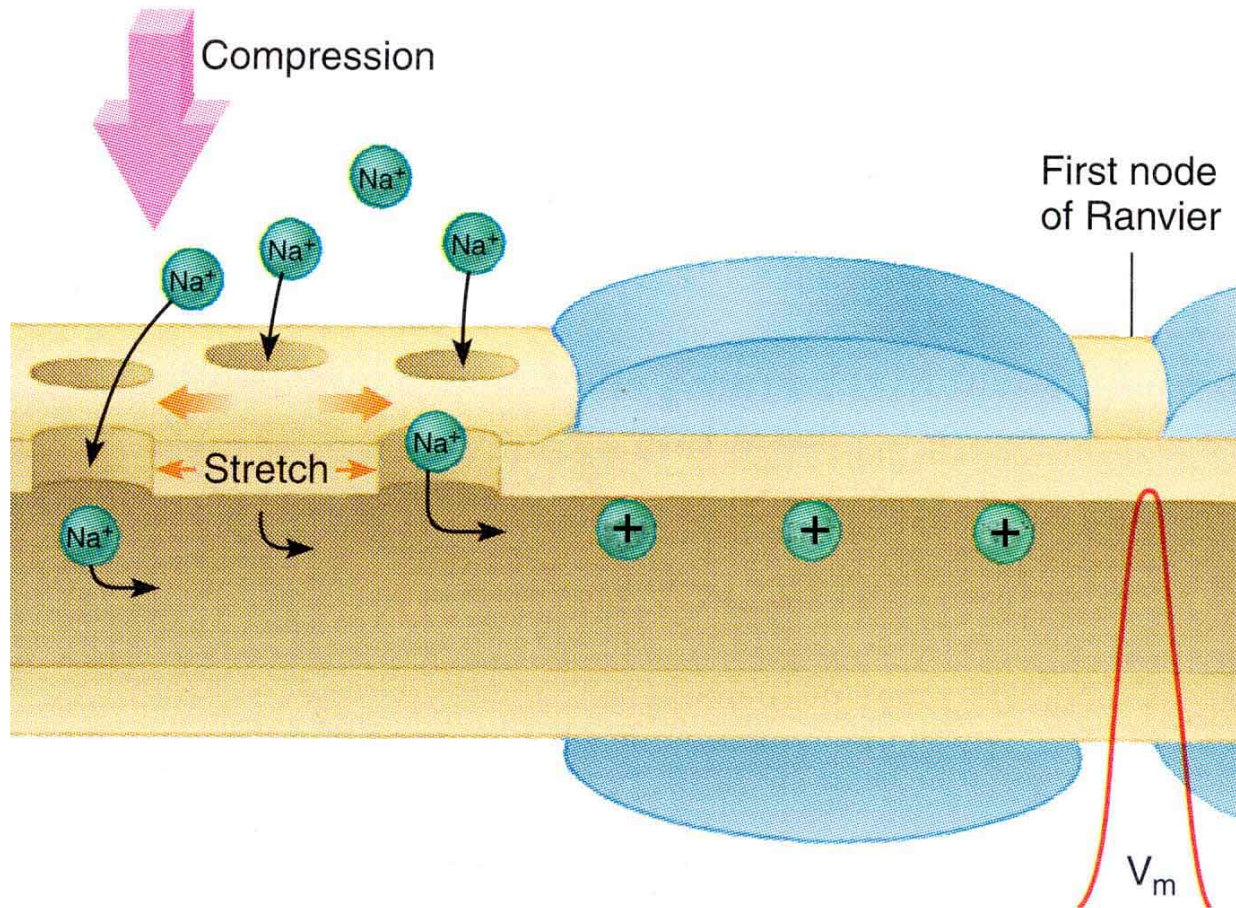
# Hur fungerar en mekanoreceptor principiellt?



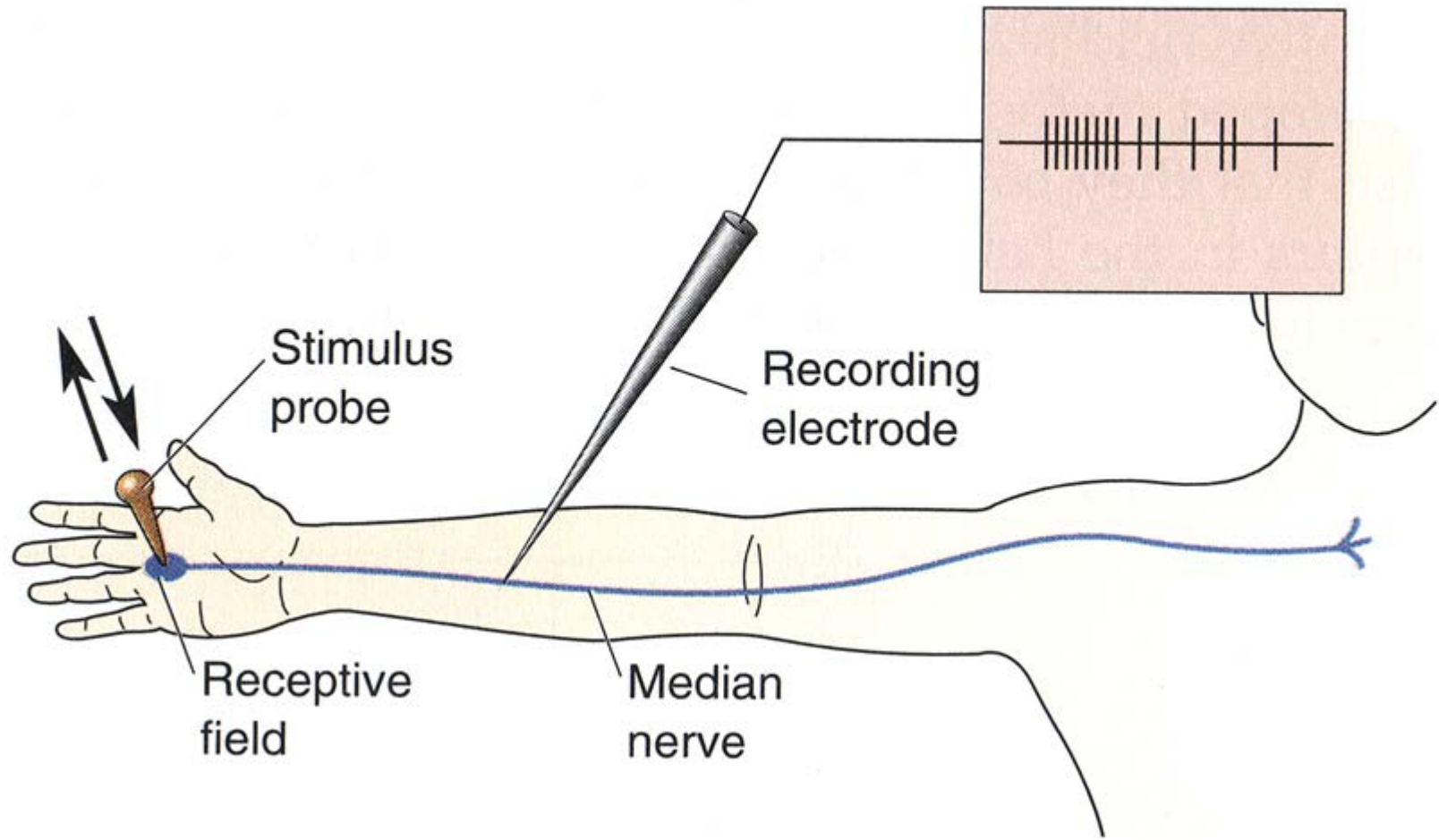
# Sträck-känsliga jonkanaler - receptorpotential



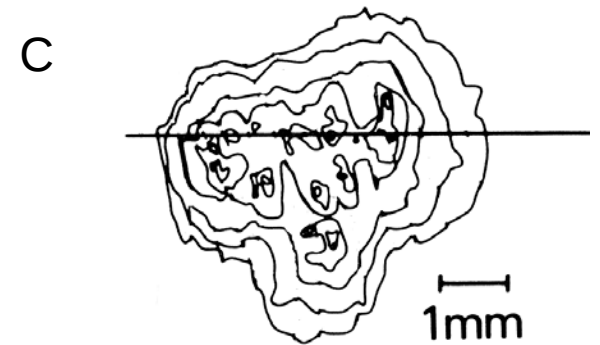
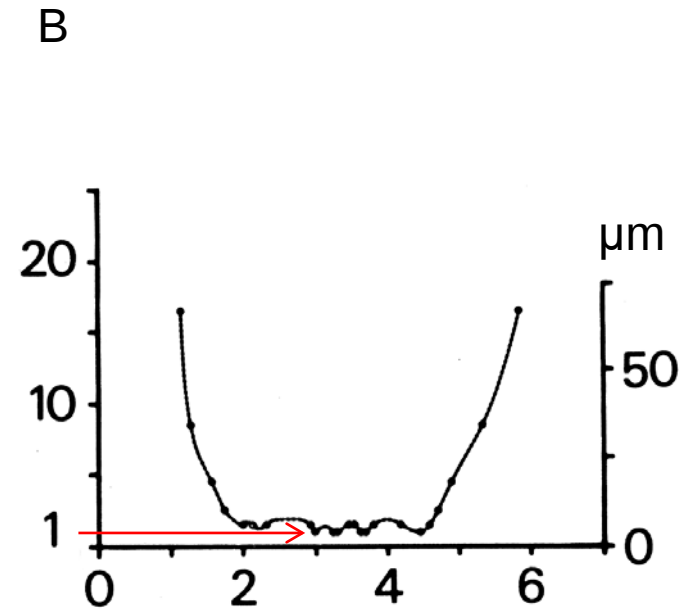
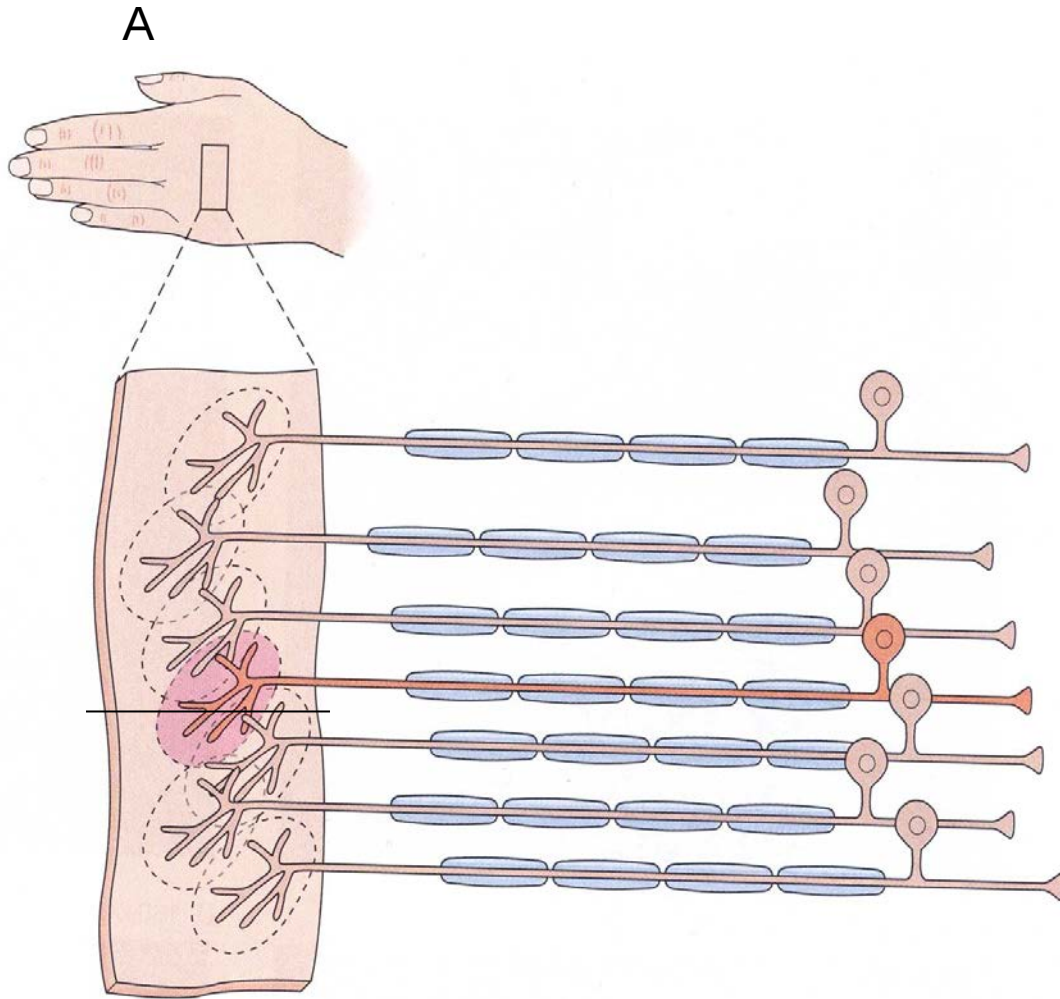
# Aktionspotential vid 1:a Ranvierska noden



# Mikroneurografi – "tjuvlyssna" från axon i perifera nerver

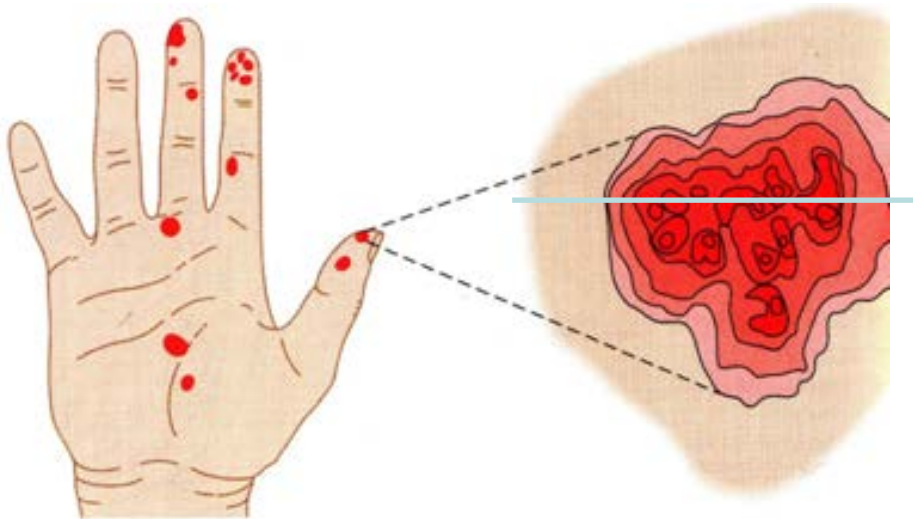


# Receptivt fält

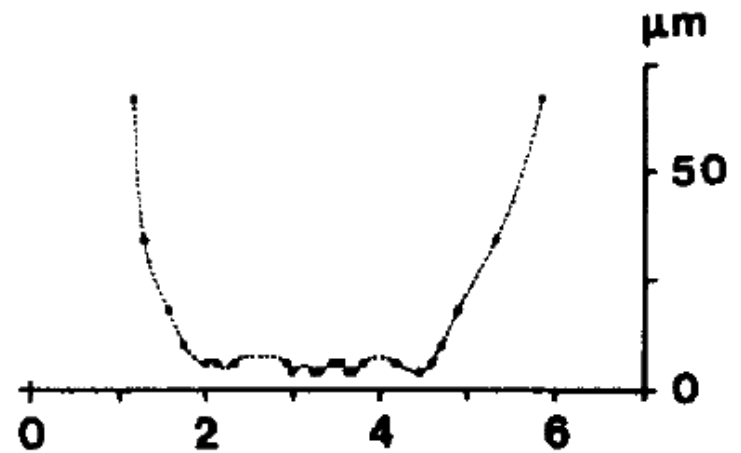


# Receptiva fältets storlek

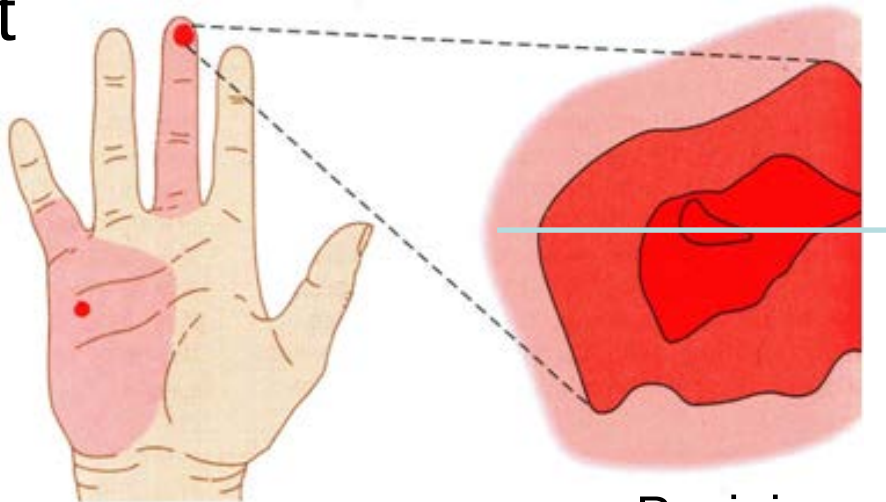
Litet



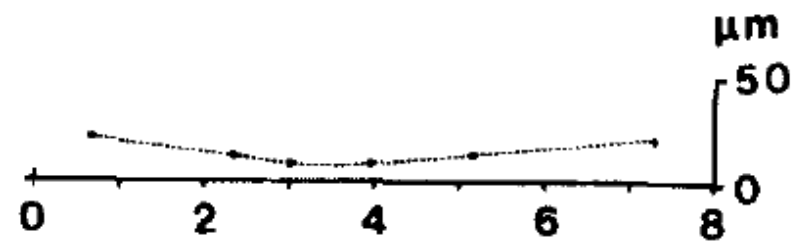
Meissner



Stort

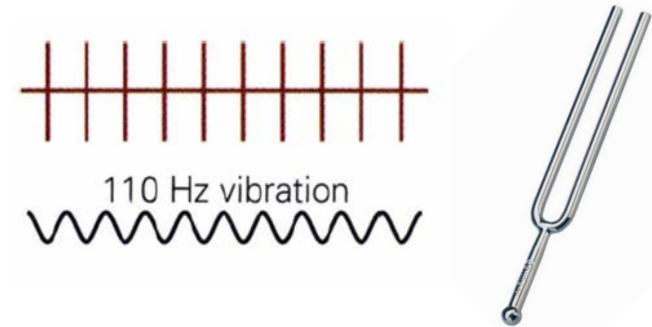


Pacini

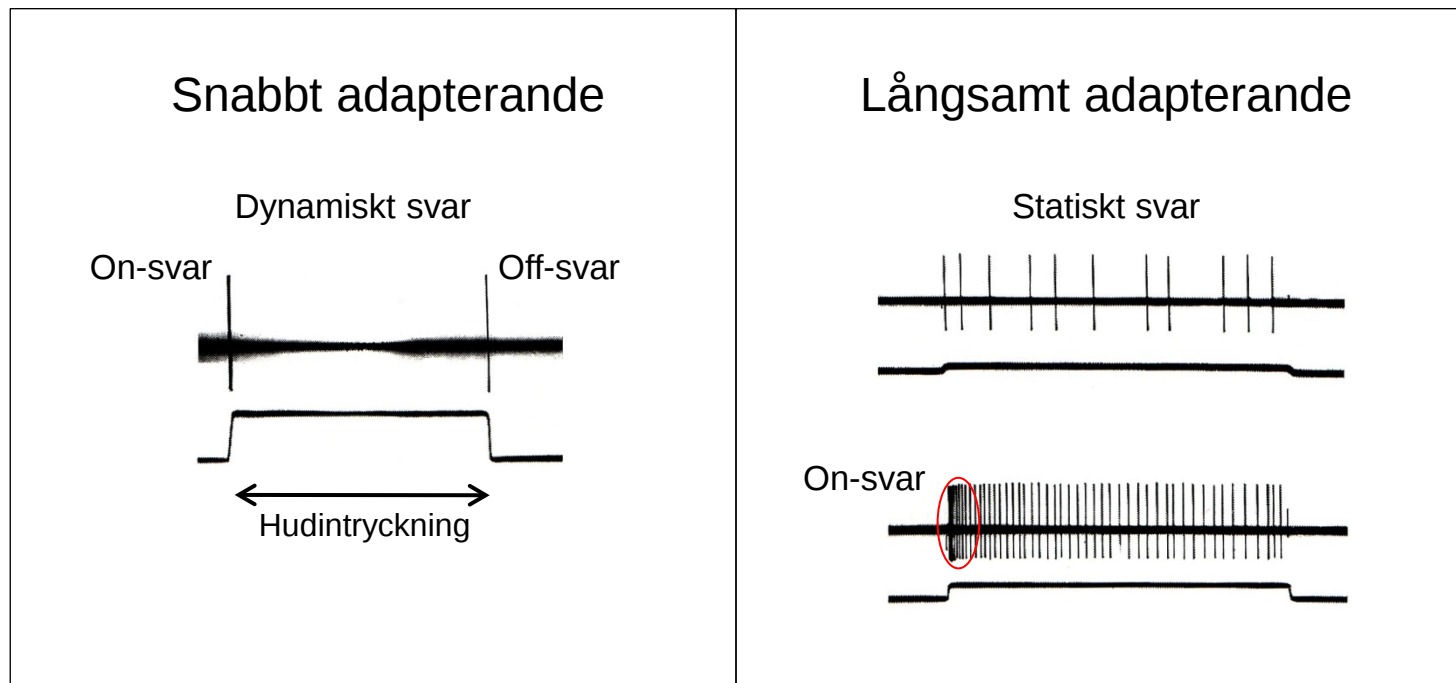


# Adekvat stimulus & adaptation

Vissa receptorer  
specialiserade på att känna  
av när beröring **förändras**  
--> Adekvat stimulus = vibration



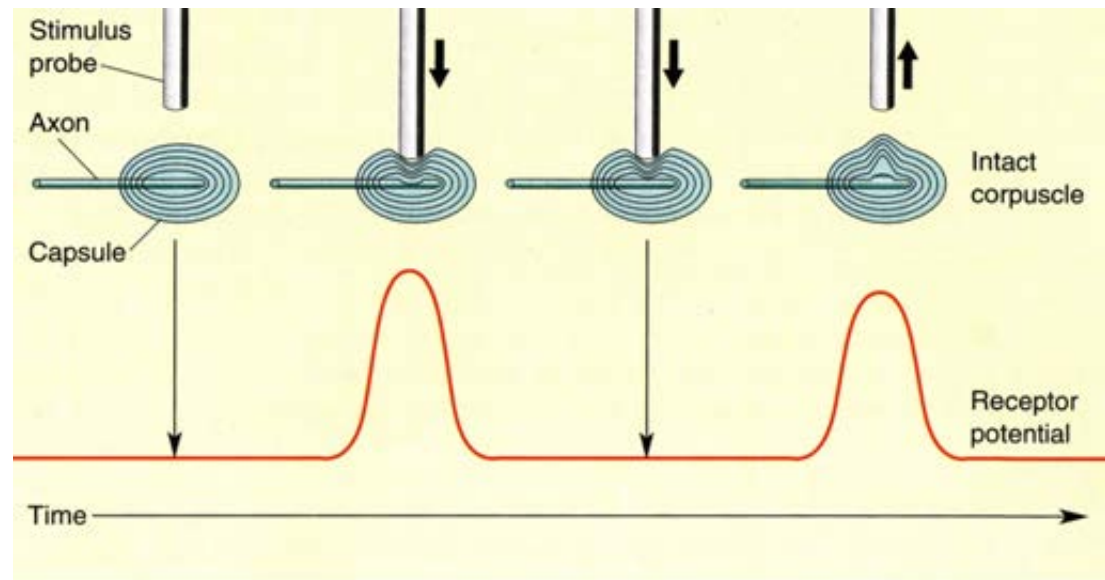
Bakgrund = olika adaptationsegenskaper



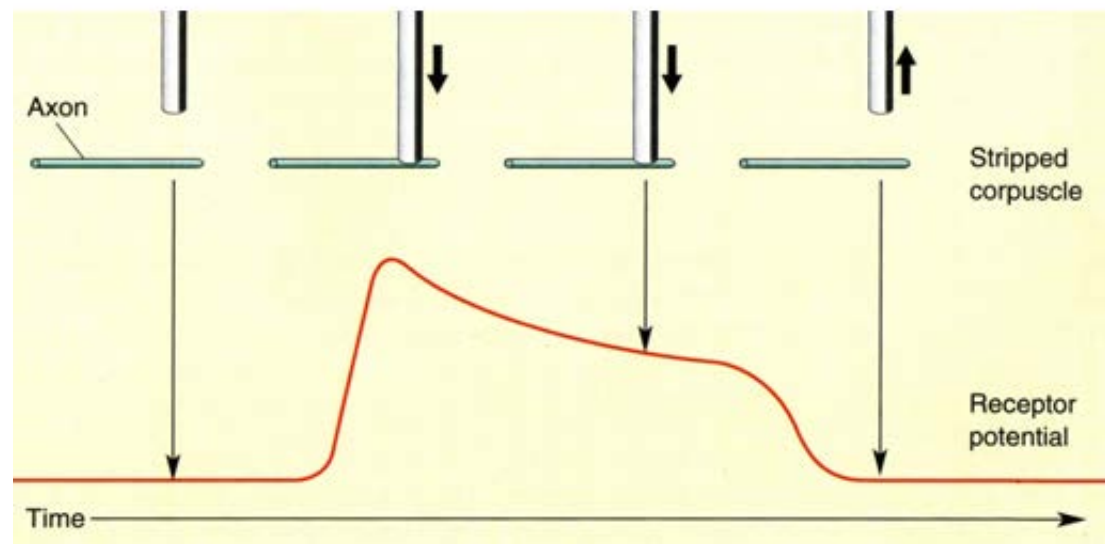
# En mekanism för adaptation

## Pacinikropp

Kapsel  
intakt

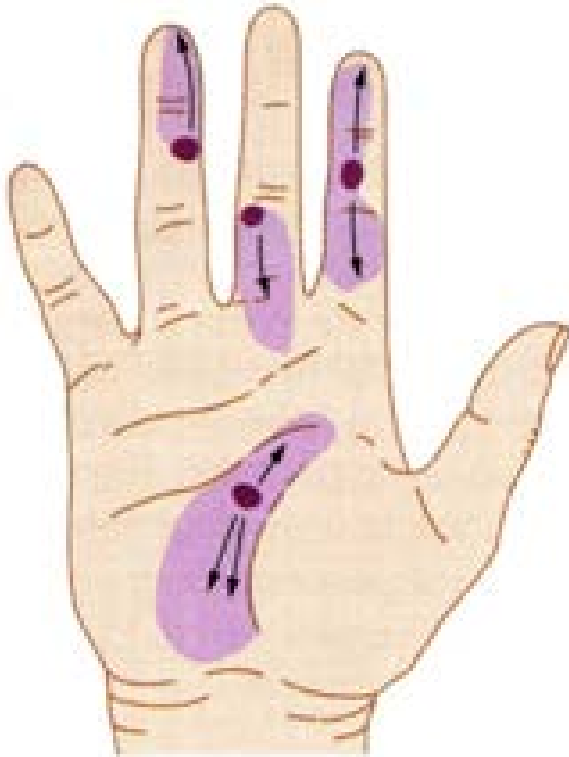


Kapsel  
bortdissekerad



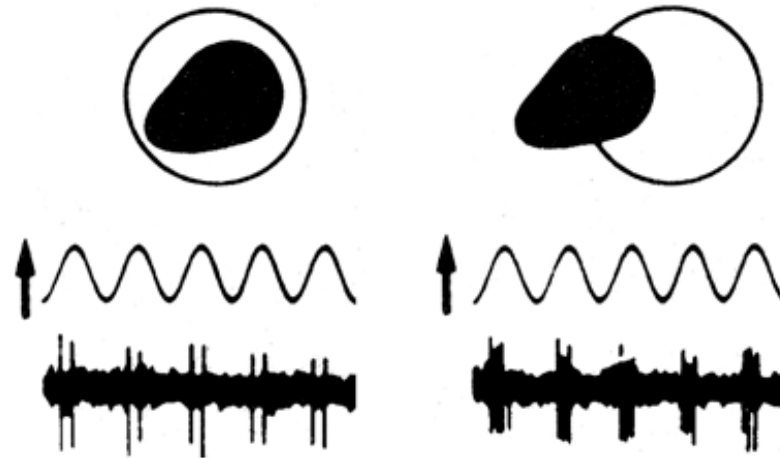
# Andra egenskaper

## Hudsträckning



Ruffini

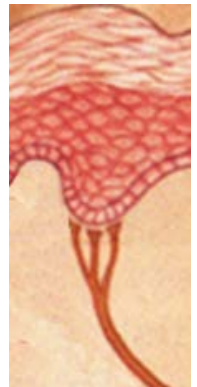
## "Kantkänslighet"



■ Receptivt fält

□ Stimulus (stav)

Merkel



# Hårlös hud - Handflata

## Adaptation

Receptivt fält

Litet

Snabb

Långsam

Kantkänslighet

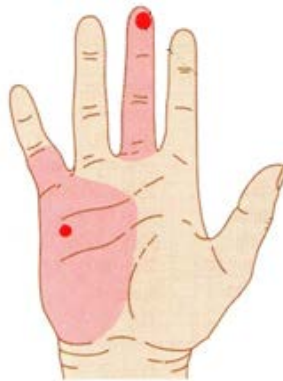


Meissner

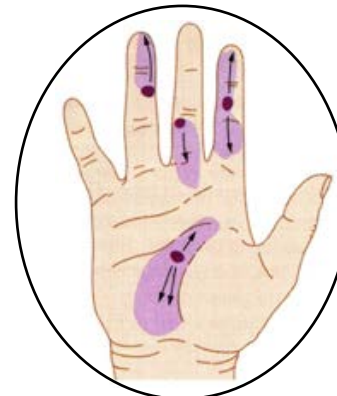


Merkel

Stort



Pacini

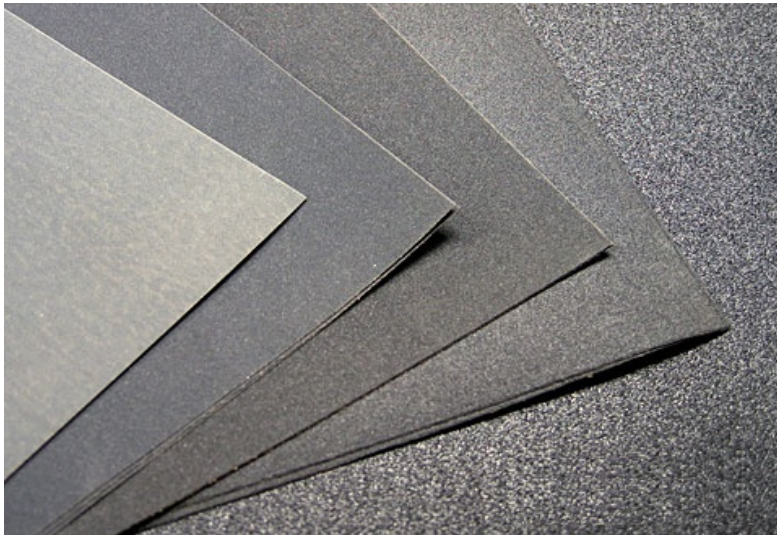
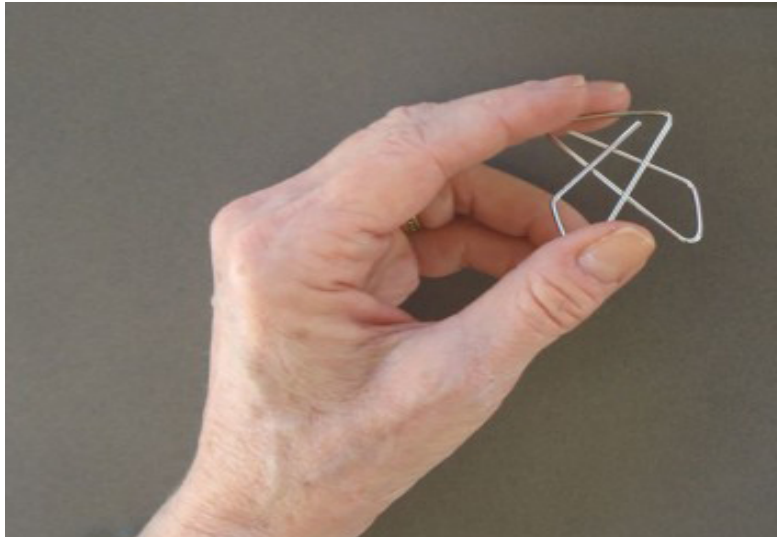


Ruffini

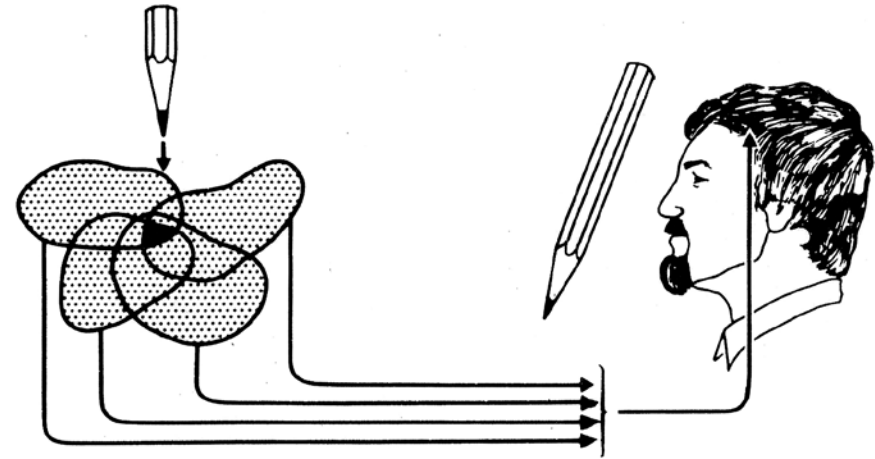
Hudsträckning

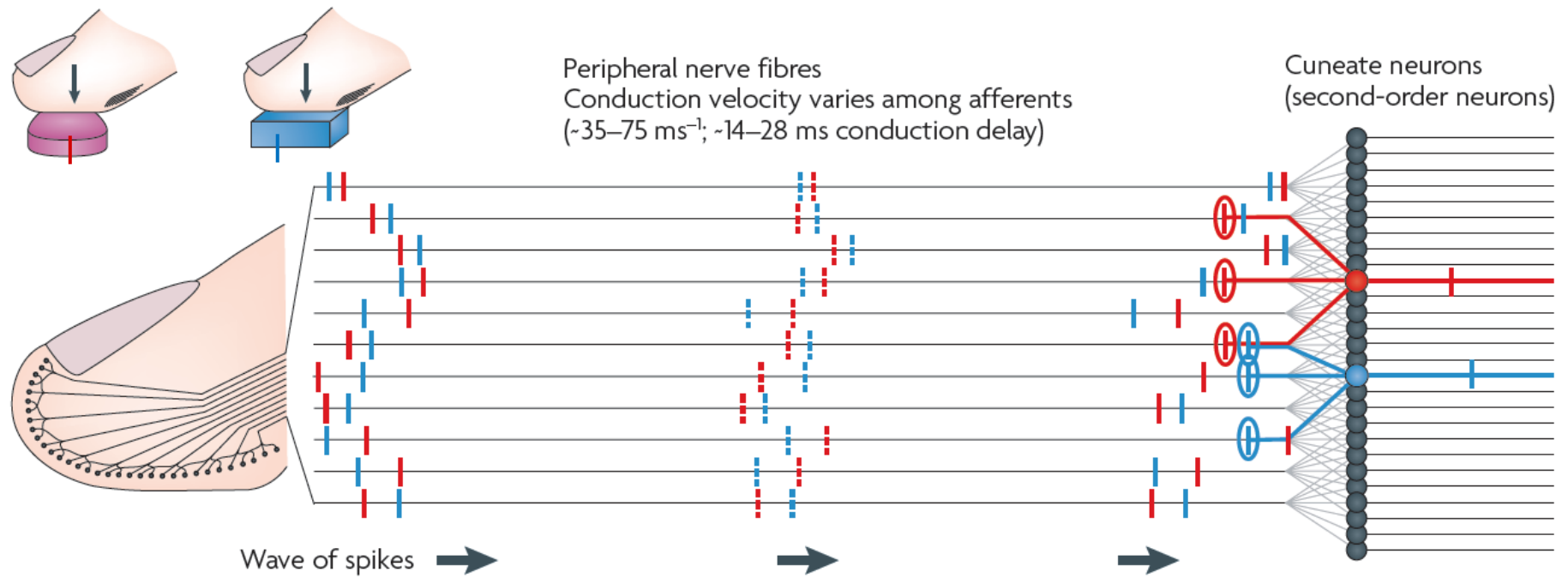
# Vad tolkar CNS?

Information från axoner från olika typer av mekanoreceptorer



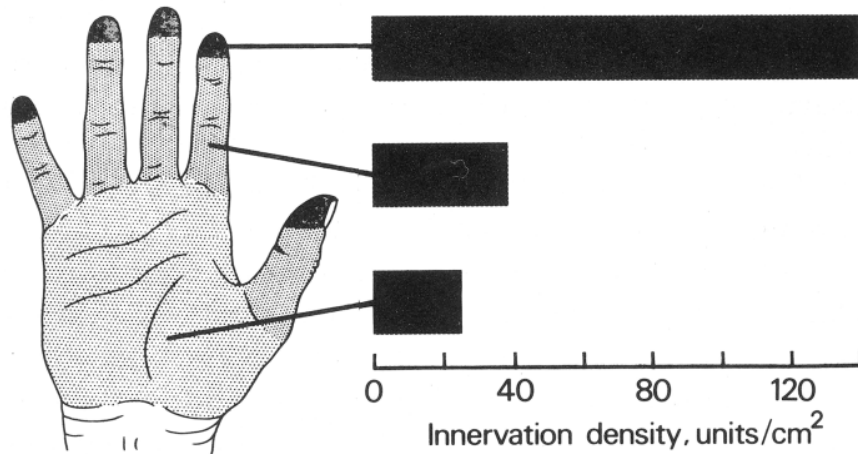
Information från axoner med olika receptiva fält



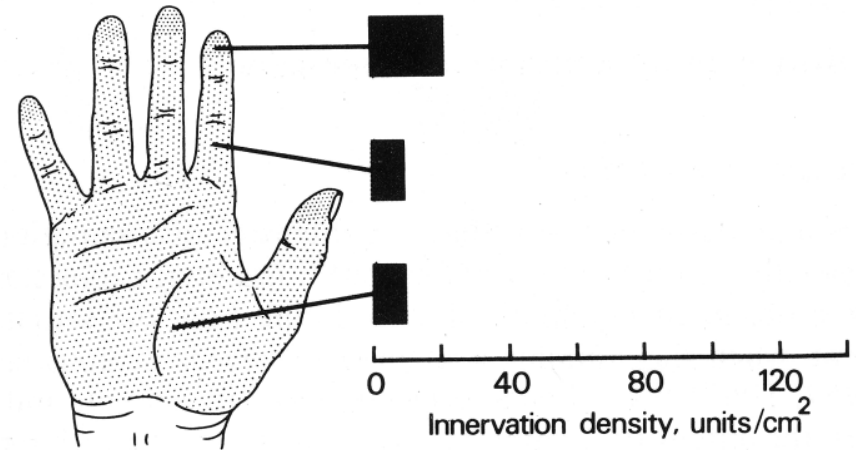


## Hårlös hud - handens palmarsida

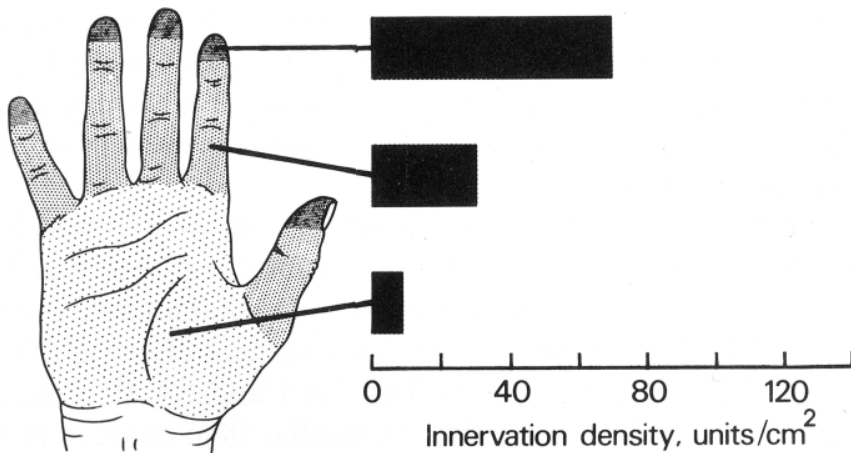
## Meissner



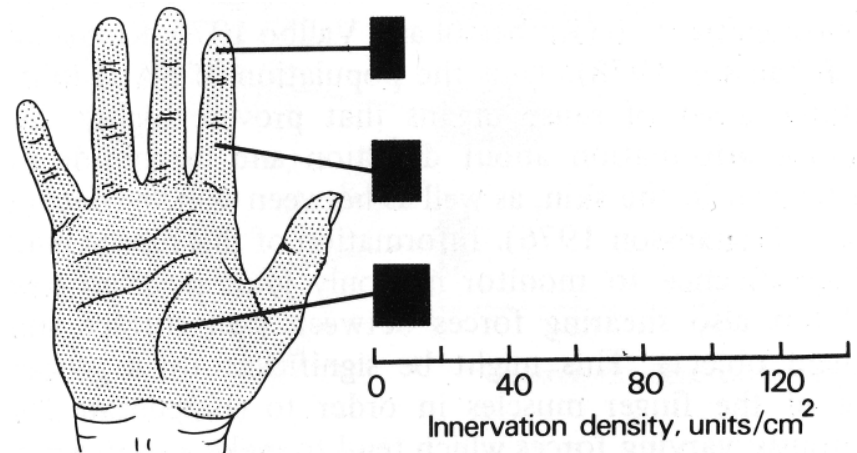
## Pacini



## Merkel



## Ruffini

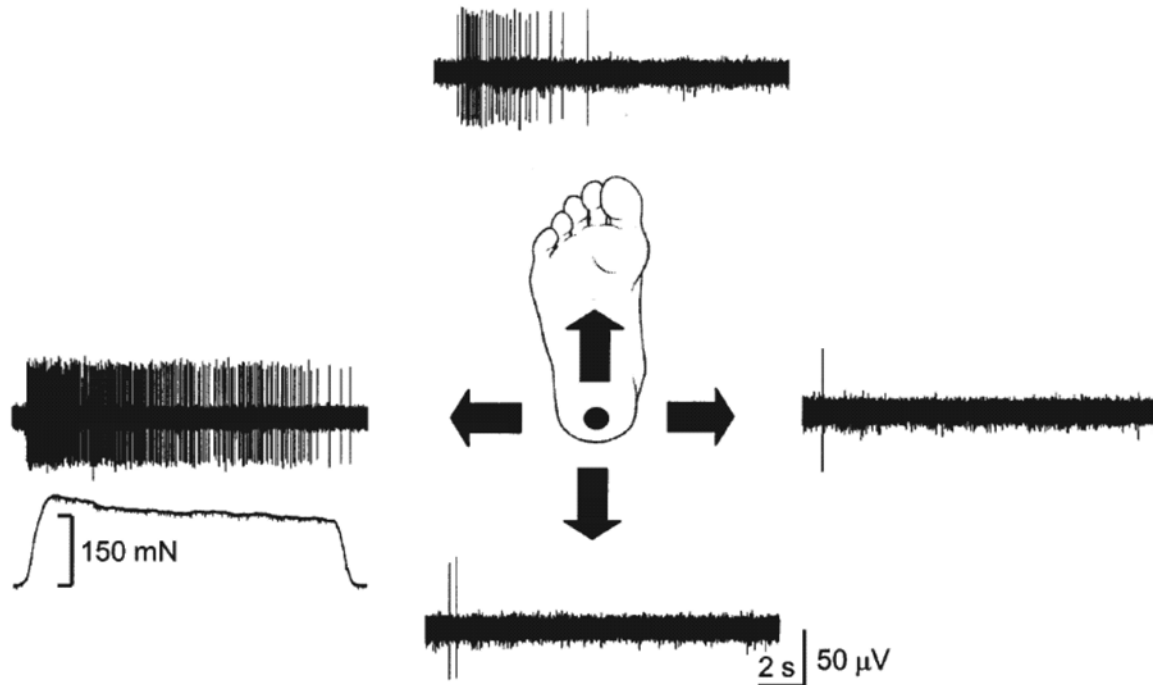


# Hårlös hud - Fotsula

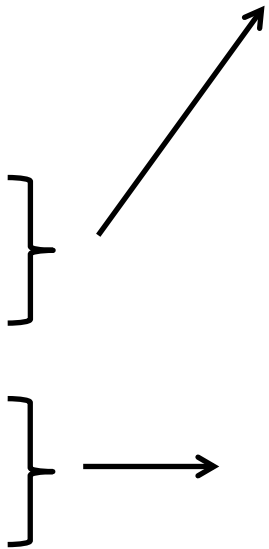
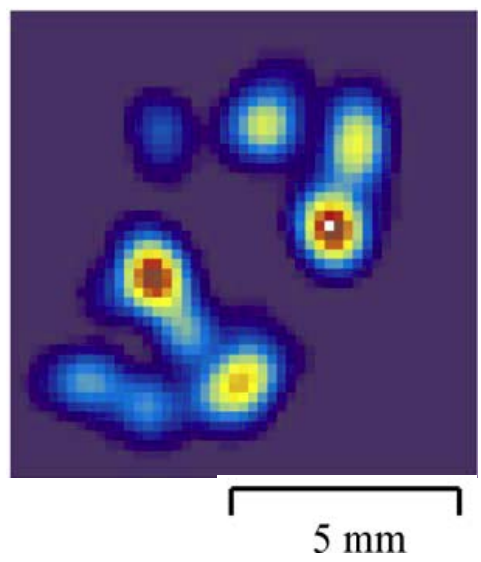
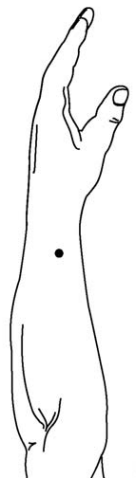
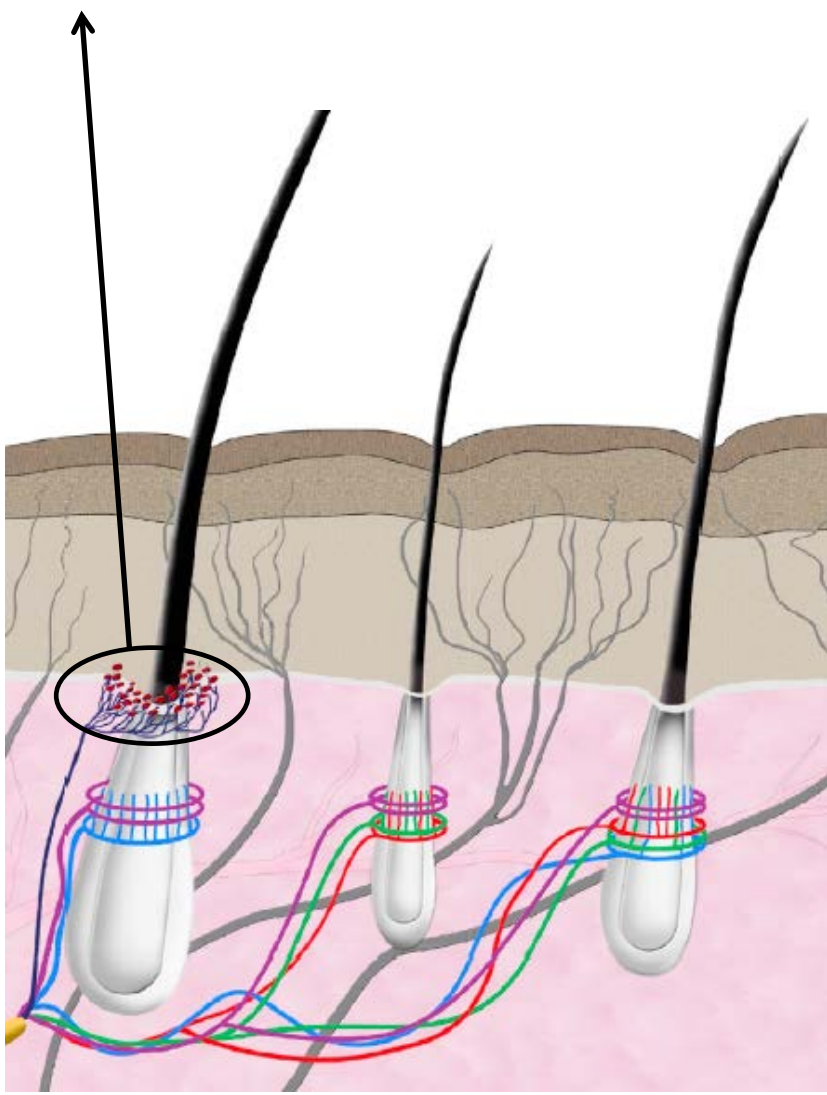
Fördelning över  
hudyta



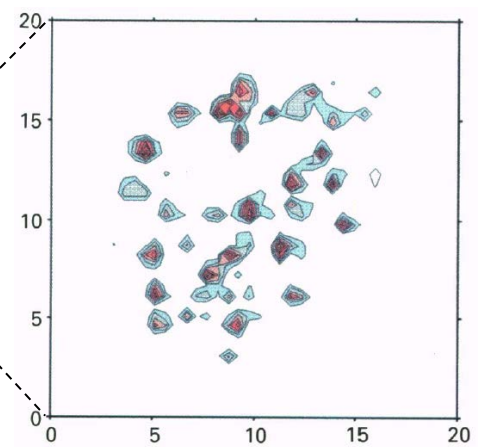
Axon från sträckkänslig receptor



Merkel      Ruffini, Pacini

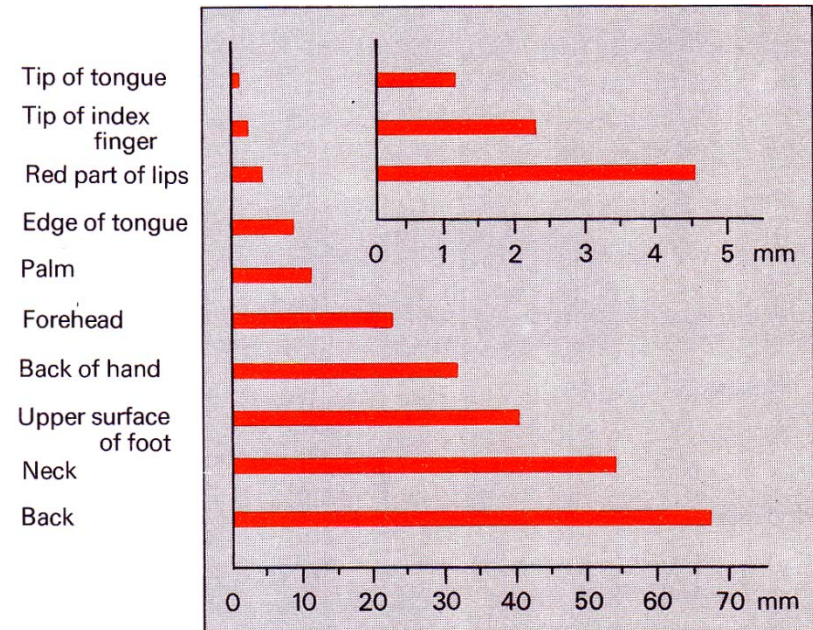
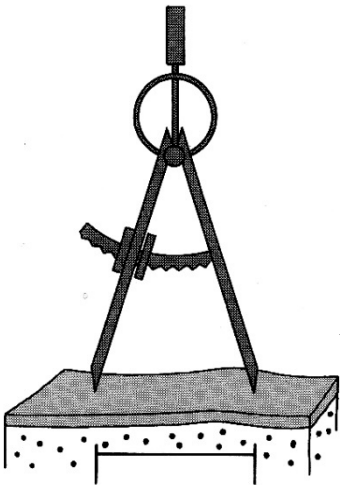


Hårfollikelafferent



# Test av "beröringssinne"

- "Sensibilitet grovt testad"
- Lokognosi
- Sträckkänslighet
- Tvåpunktsdiskrimination



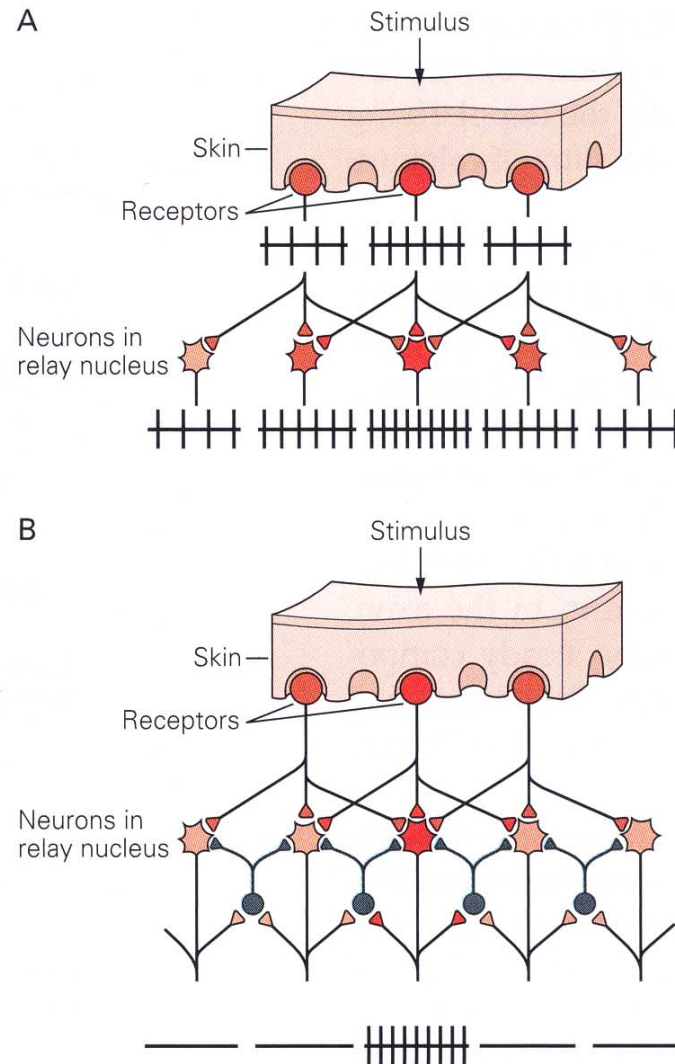
# Lateralinhibition i CNS

The functional and anatomical organization of sensory processing networks is hierarchical. Stimulation of a population of receptors initiates signals that are transmitted through a series of relay nuclei to higher centers in the brain (only one relay is shown). At each processing stage the signals are integrated into more complex sensory information.

**A.** In the somatosensory system excitatory synaptic connections from each receptor in the skin are widely distributed to a large group of postsynaptic neurons at each relay nucleus. Each relay neuron receives sensory input from a large group of receptors and therefore has a bigger receptive field than any of the input neurons. Receptors closest to the stimulus respond more vigorously than distant receptors.

**B.** The addition of inhibitory interneurons (**gray**) narrows the discharge zone.

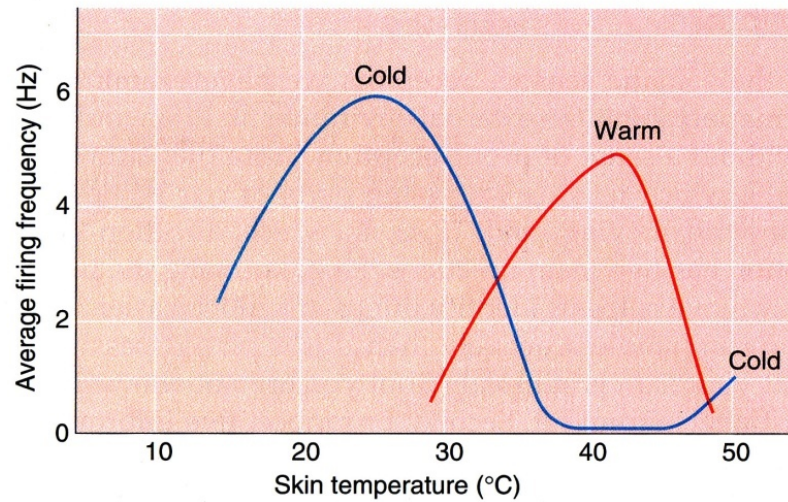
On either side of the excitatory region the discharge rate is driven below the resting level by feedback inhibition.



# Temperaturreceptorer

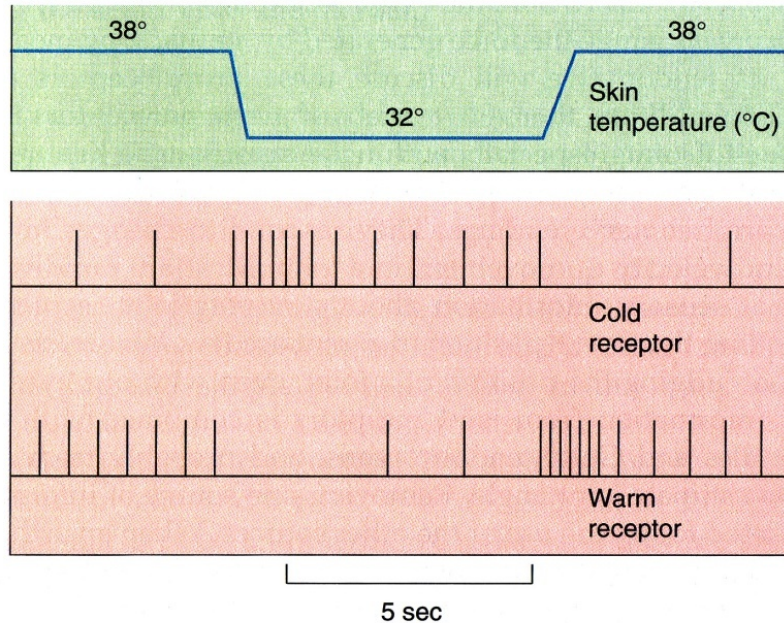
A

Statiskt svar vid olika temperaturer



B

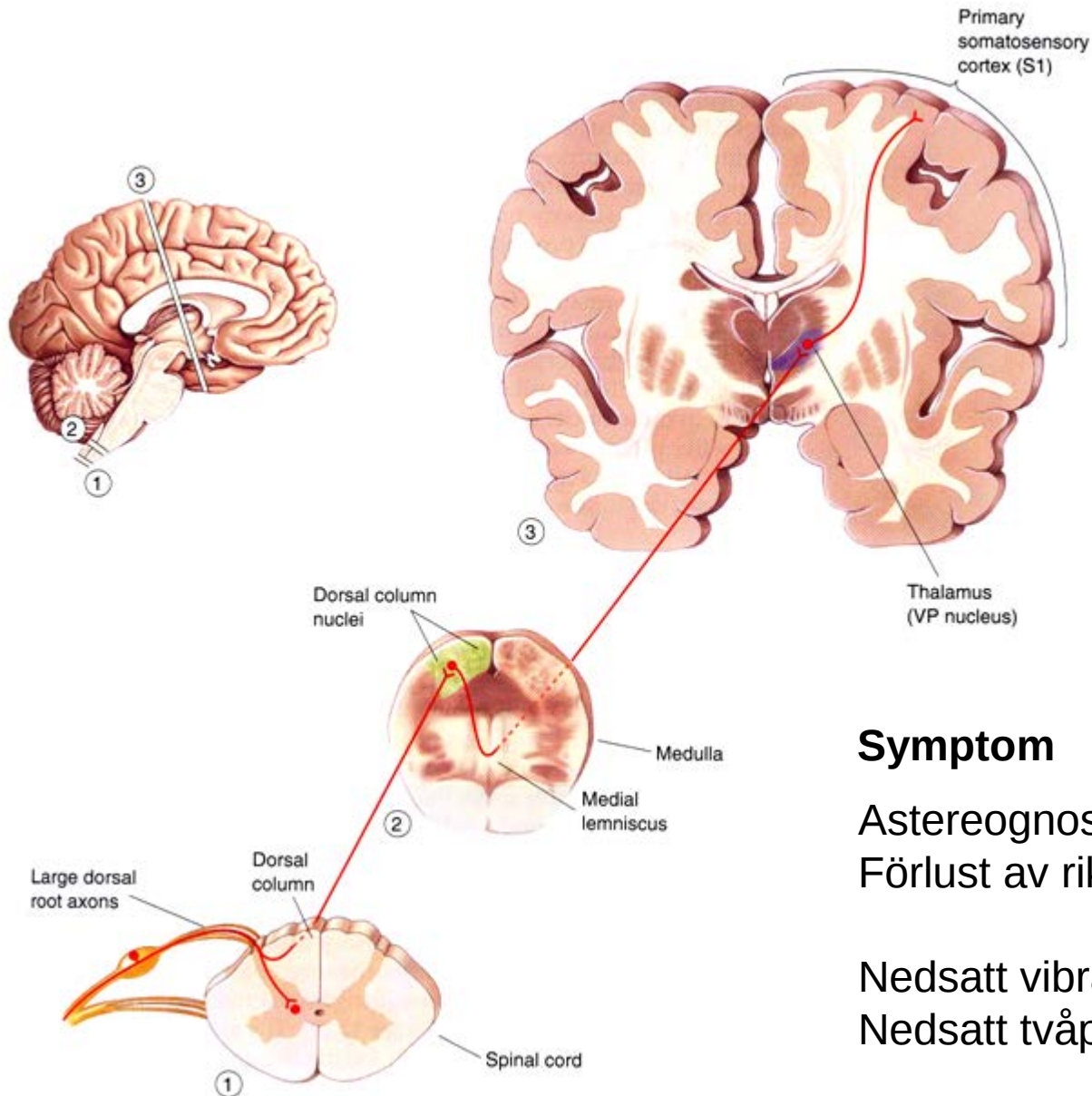
Dynamiskt svar vid temperaturändring



Fria nervänslut

Temperaturkänsliga jonkanaler

# Baksträngsbanan



## Symptom

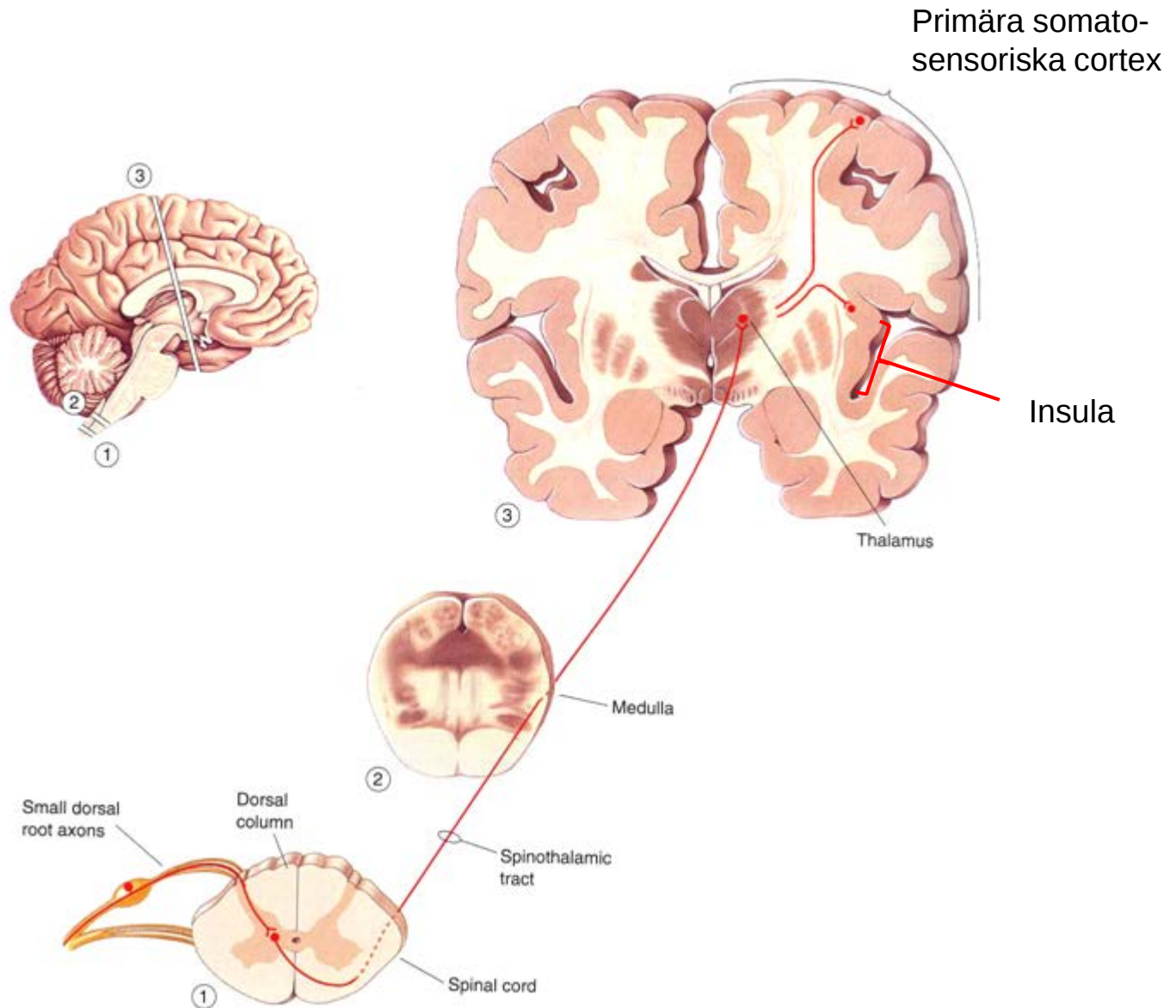
Astereognosi

Förlust av riktningskänsl

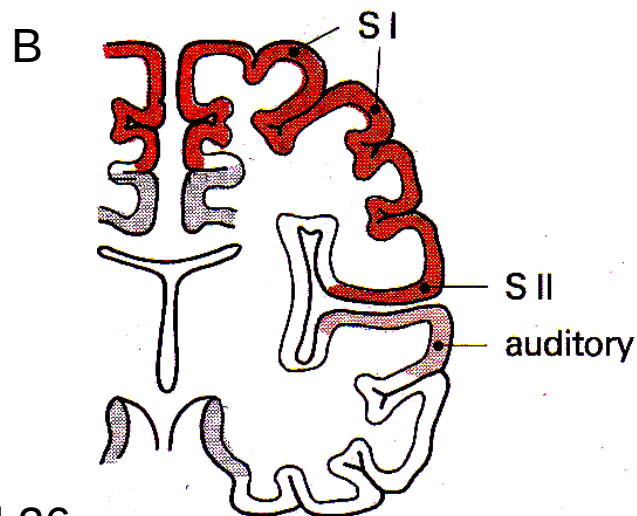
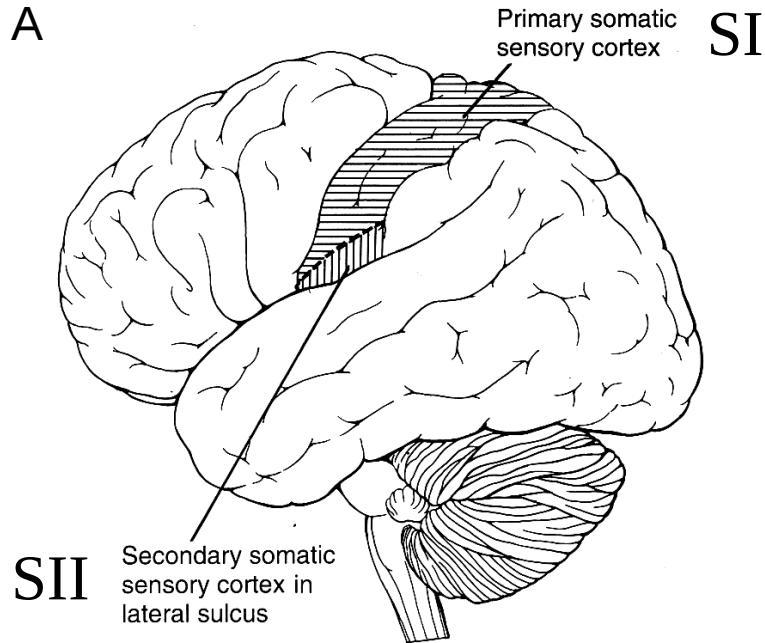
Nedsatt vibrationskänsl

Nedsatt tvåpunktsdiskrimination

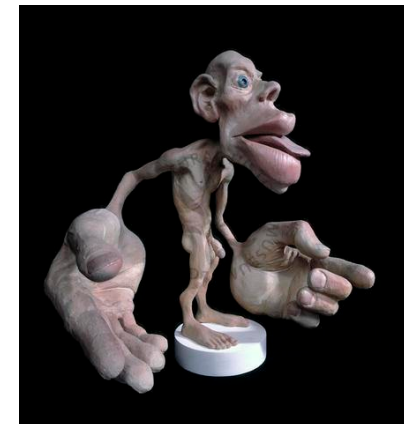
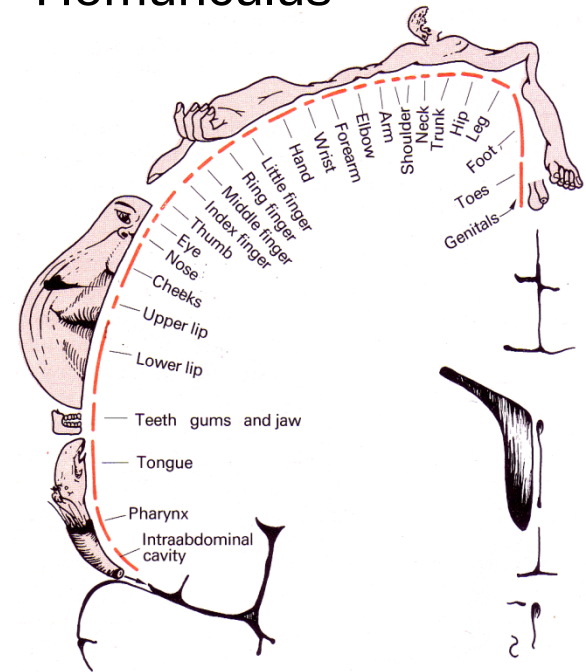
# Spinothalama banan



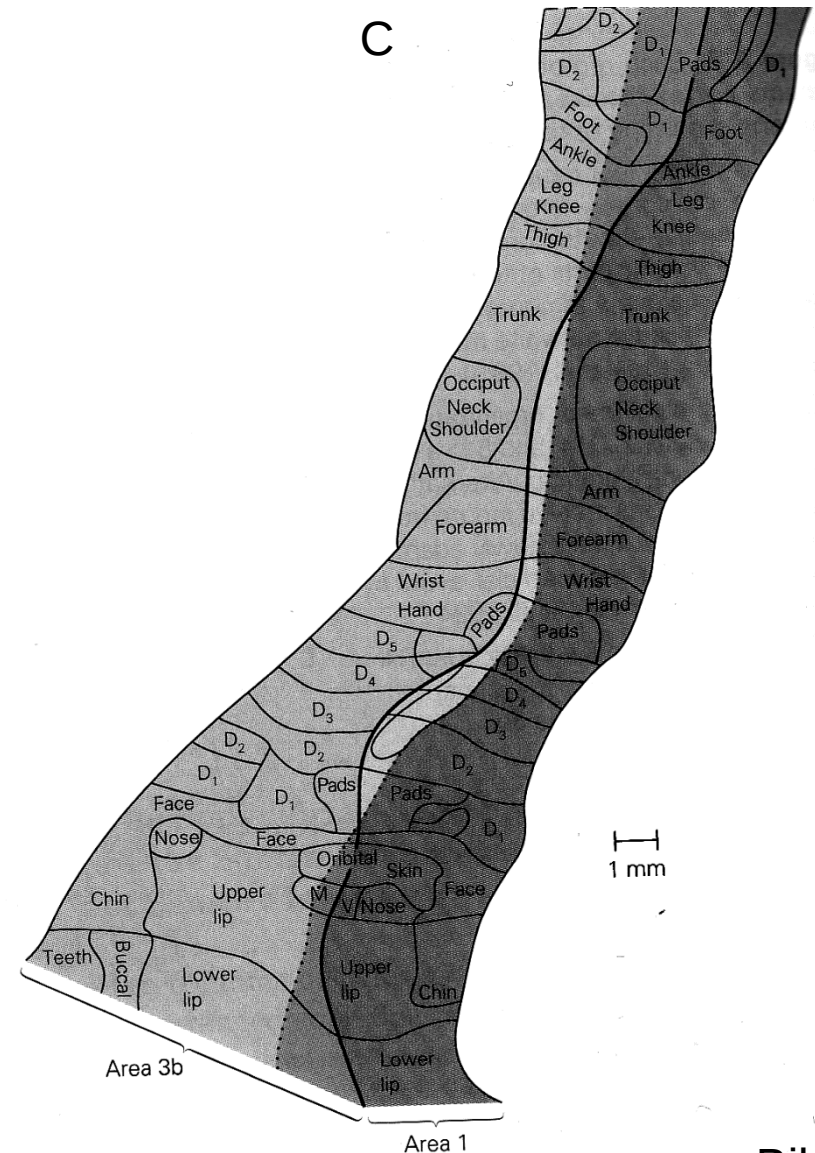
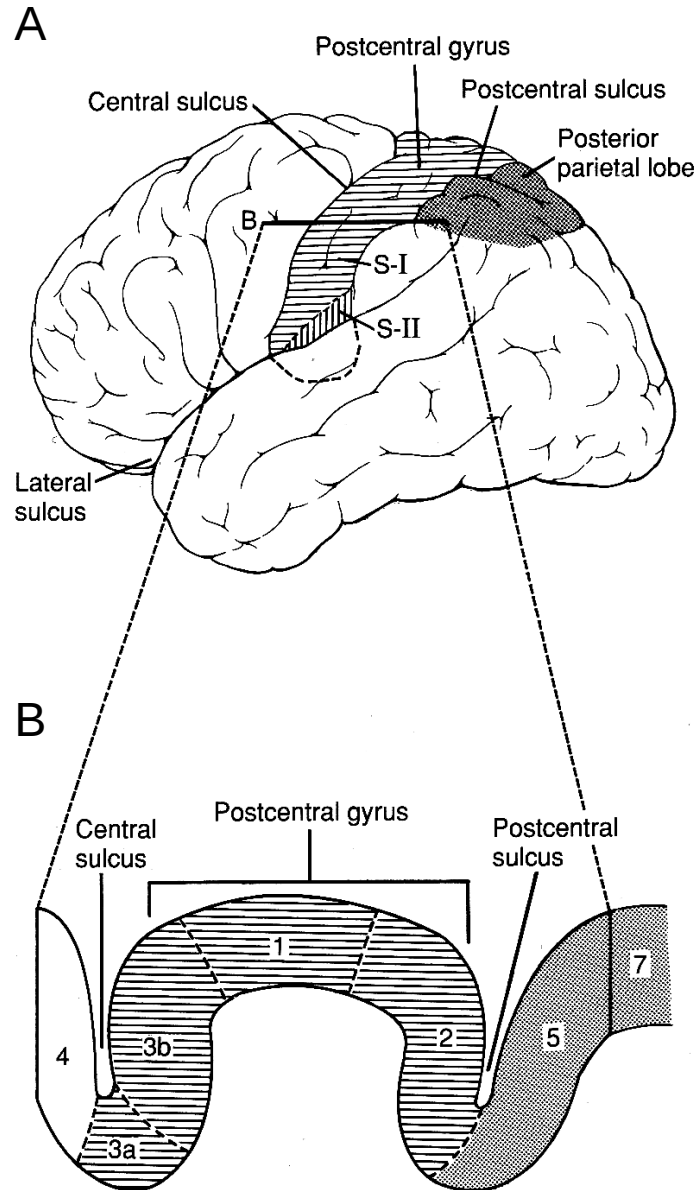
# Primära somatosensoriska cortex (SI) – BA 1,2,3



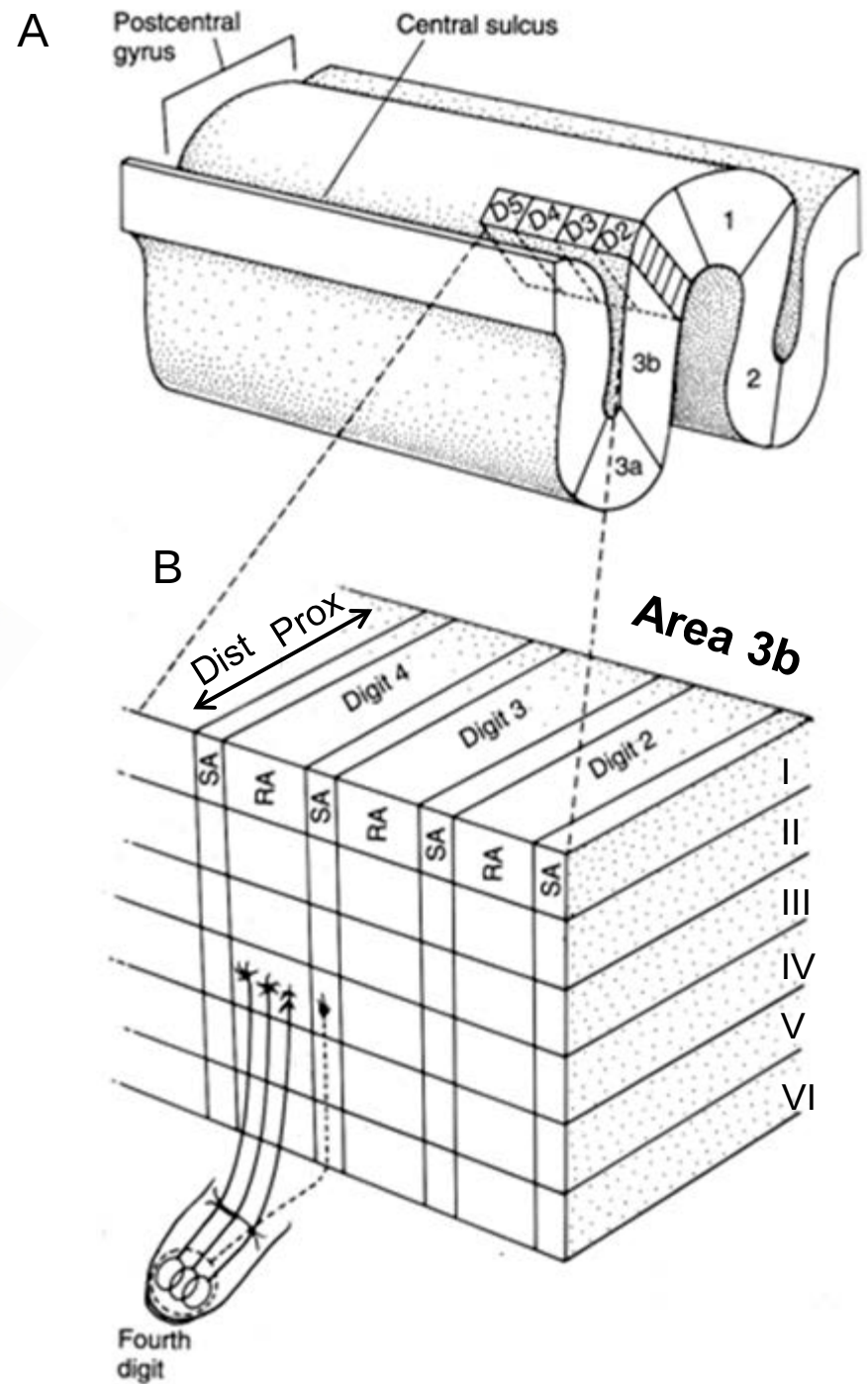
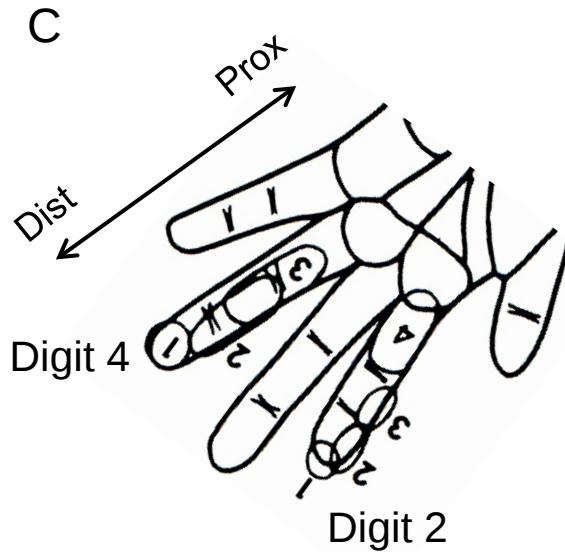
## C Somatotop organisation Homunculus



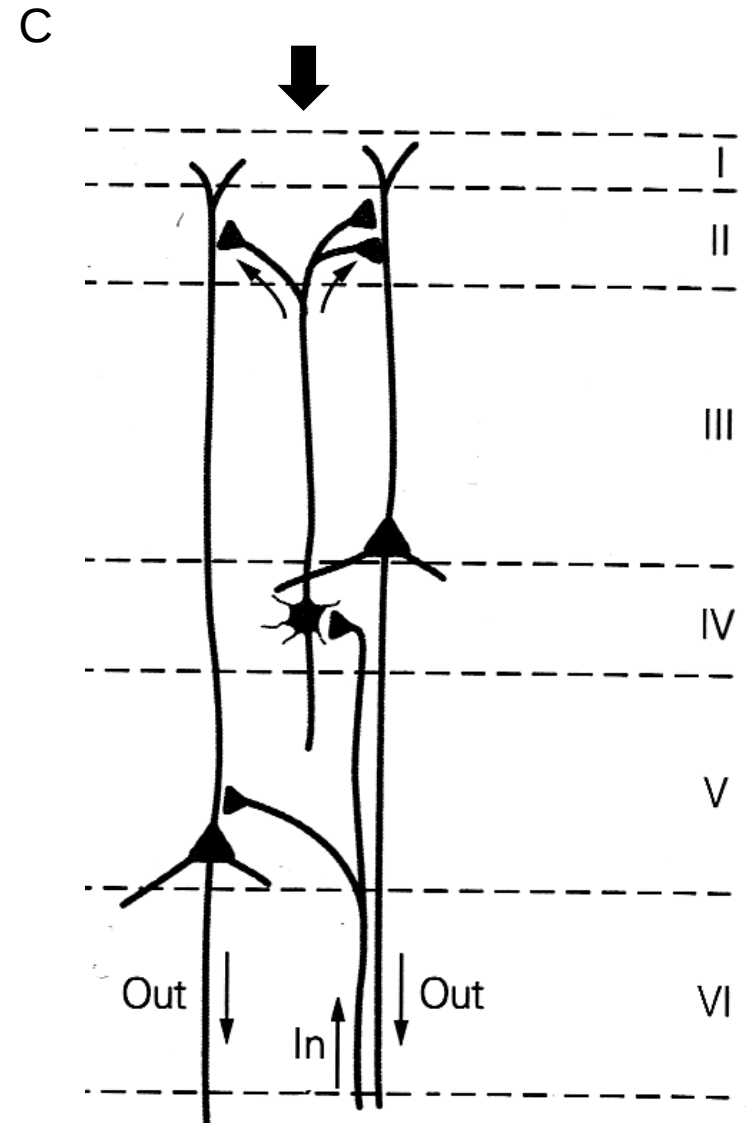
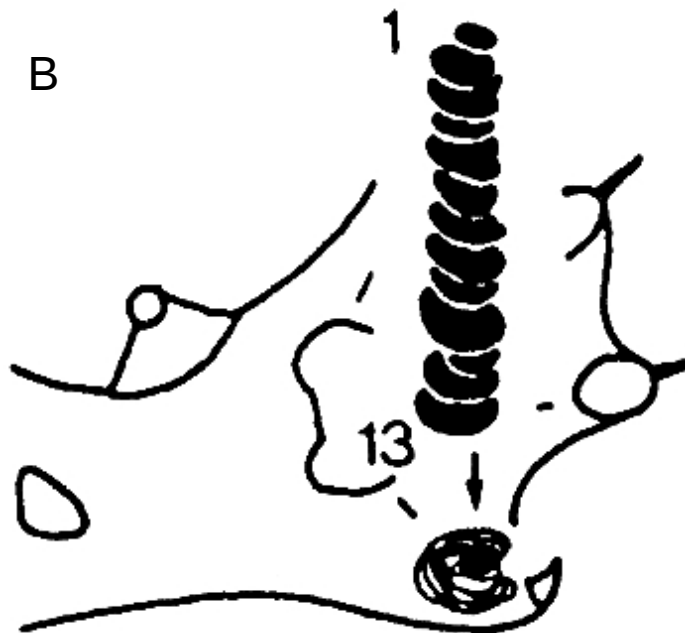
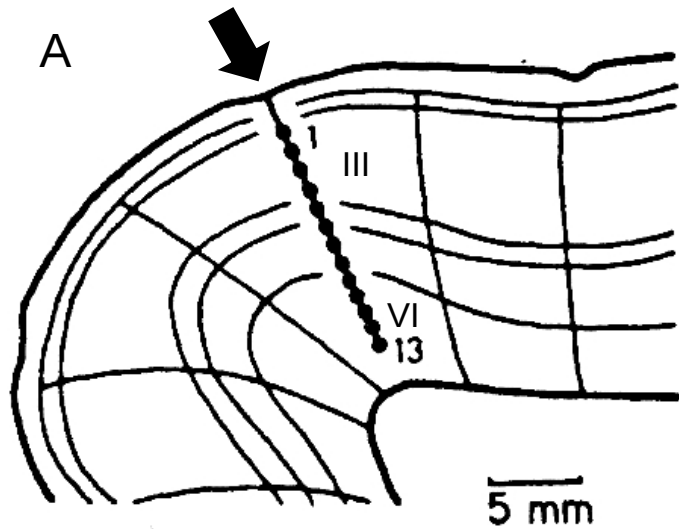
# Primära somatosensoriska cortex (SI) – flera kartor



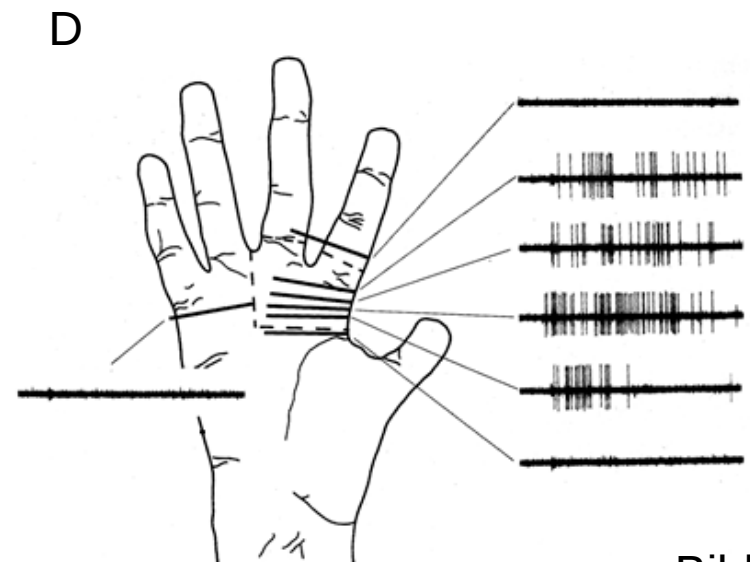
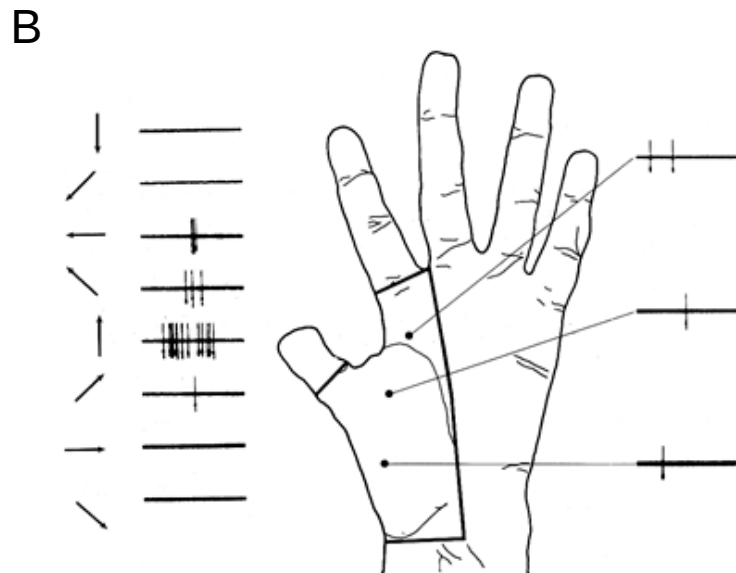
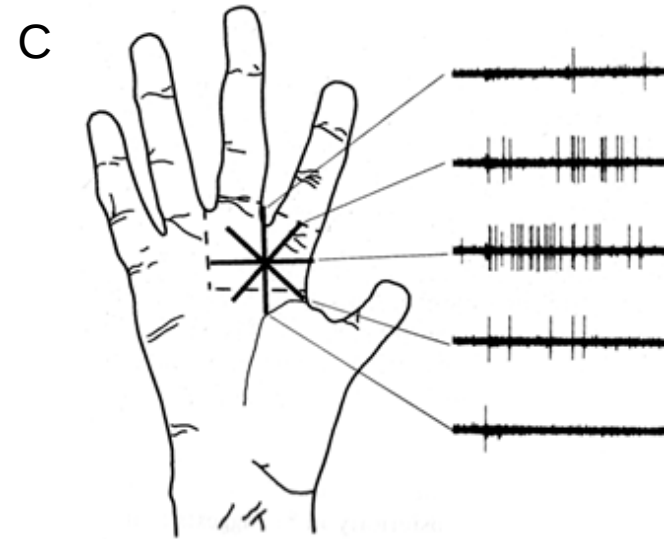
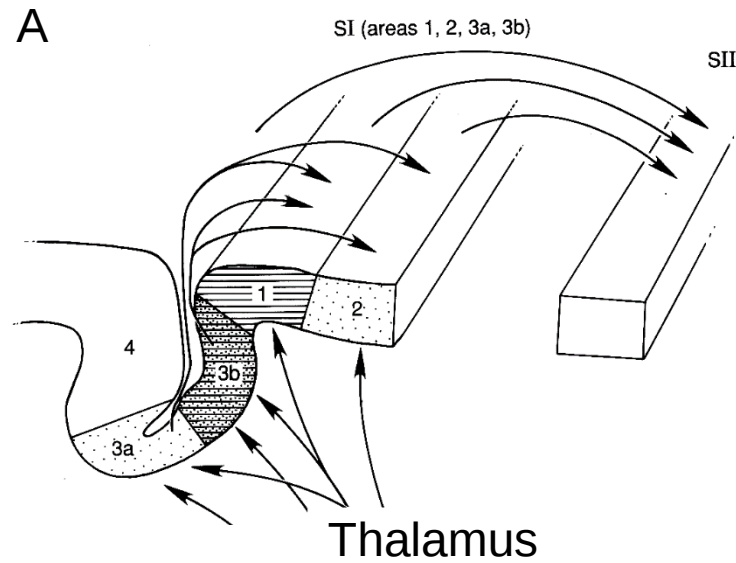
Cortex är indelat  
i kolumner -  
exempel Area 3b



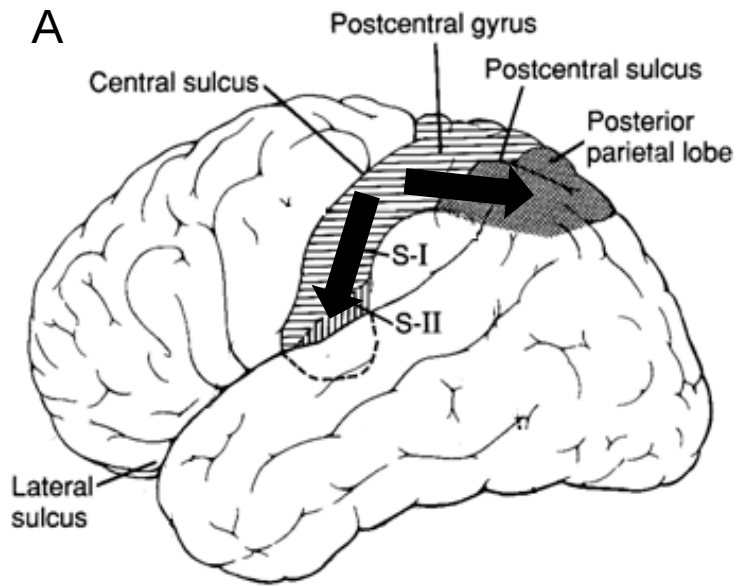
# Cortex är indelat i kolumner



# Exempel på högre bearbetning – area 1 & 2



# Högre bearbetning - integration mellan ...



C ... flera sensoriska system



B

... flera fingrar



## Ur Oliver Sacks – The man who fell out of his bed

When I was a medical student many years ago, one of the nurses called me in considerable perplexity, and gave me this singular story on the phone: that they had a new patient - a young man - just admitted that morning. He had seemed very nice, very normal, all day - indeed, until a few minutes before, when he awoke from a snooze. He then seemed excited and strange - not himself in the least. He had somehow contrived to fall out of bed, and was now sitting on the floor, carrying on and vociferating, and refusing to go back to bed. ....

When I arrived I found the patient lying on the floor by his bed and staring at one leg. His expression contained anger, alarm, bewilderment and amusement - bewilderment most of all, with a hint of consternation. He had come in, that morning, for some tests, he said. He had no complaints, but the neurologists, feeling that he had a 'lazy' left leg - that was the very word they had used - thought he should come in. He had felt fine all day, and fallen asleep towards evening. When he woke up he felt fine too, until he moved in the bed. Then he found, as he put it, 'someone's leg' in the bed - *a severed human leg*, a horrible thing! He was stunned, at first, with amazement and disgust - he had never experienced, never imagined, such an incredible thing. He felt the leg gingerly. It seemed perfectly formed, but 'peculiar' and cold. At this point he had a brainwave. He now realised what had happened: *it was all a joke!* A rather monstrous and improper, but a very original, joke! It was New Year's Eve, and everyone was celebrating. Half the staff were drunk; quips and crackers were flying; a carnival scene. Obviously one of the nurses with a macabre sense of humour had stolen into the Dissecting Room and nabbed a leg, and then slipped it under his bedclothes as a joke while he was still fast asleep.

He was much relieved at the explanation; but feeling that a joke was a joke, and that this one was a bit much, he threw the damn thing out of the bed. But - and at this point his conversational manner deserted him, and he suddenly trembled and became ashen-pale - *when he threw it out of bed, he somehow came after it - and now it was attached to him.*

'Look at it!' he cried, with revulsion on his face. 'Have you ever seen such a creepy, horrible thing? I thought a cadaver was just dead. But this is uncanny! And somehow - it's ghastly - it seems stuck to me!' He seized it with both hands, with extraordinary violence, and tried to tear it off his body, and, failing, punched it in an access of rage.

'Easy!' I said. 'Be calm! Take it easy! I wouldn't punch that leg like that.'

'And why not?' he asked, irritably, belligerently.

'Because it's *your* leg,' I answered. 'Don't you know your own leg?' ....

He saw from my face that I was perfectly serious - and a look of utter terror came over him. 'You say it's my leg, Doc? Wouldn't you say that a man should know his own leg?' A man *should* know his own body, what's his and what's not - but this leg, this *thing*' - another shudder of distaste - 'doesn't feel right, doesn't feel real - and it doesn't *look* part of me.'

'Listen,' I said. 'I don't think you're well. Please allow us to return you to bed. But I want to ask you one final question. If this - this leg - is *not* your left leg ... 'then where *is* your own left leg?'

Once more he became pale - so pale that I thought he was going to faint. 'I don't know, he said. 'I have no idea. It's disappeared. It's gone. It's nowhere to be found...'

Det somatosensoriska systemet kan indelas i tre olika funktioner: 1) Exteroception, som innebär att registrera påverkan på kroppen från den nära omgivningen t.ex. beröring av huden. 2) Proprioception eller "ledsinne" dvs att registrera ledvinklar och musklers kontraktionskraft och längd. 3) Interoception som avser information från inre organ t.ex. om blodtrycket i systemkretsloppet. För dessa ändamål finns ett flertal sensoriska receptorsystem i kroppens vävnader och organsystem såsom i hud, slemhinnor, muskler, bindväv, blodkärl etc. I detta kompendium behandlas hudens sensorik, närmare bestämt de sensoriska system som registrerar lätt mekanisk stimulering av huden (såsom tryck och beröring) respektive hudtemperatur. Proprioception behandlas i kursavsnittet om motorisk kontroll och interoception diskuteras i kommande kursavsnitt t.ex. cirkulationens fysiologi.

**Bild 1** Dessa inledande bilder visar några funktioner som bygger på information från hudreceptorer till CNS.

- Det kanske mest uppenbara är att ge förmåga till att identifiera föremål som man manipulerar med handen/fingrarna. Detta benämns stereognosi.
- En kanske mindre uppenbar funktion är att bidra till förmågan att uppfatta ledvinklar vilket är kopplat till att böjning av en led ger upphov till dragningar i den omgivande huden, som CNS sedan tolkar i termer av flexion/extension i leden. Man har visat detta genom att lokalbedöva nervgrenarna till huden över pekfingeret distalt om den proximala falangen och sedan manuellt dra/förskjuta huden i det lokalbedövade området. Dragningarna leder till att huden förskjuts också inom icke bedövade områden mer proximalt, men till följd av lokalbedövningen kan försökspersonen inte uppfatta att dessa förskjutningar uppkommer till följd av en manuell påverkan på huden. Om man i sådana försök förskjuter huden på ett sätt som simulerar de huddragningar som normalt uppkommer vid palmarflexion i den proximala interfalangealleden (indikerat med pilar i figuren, dvs en huddragning distalt på dorsalsidans hud och proximalt på ventralsidan) så uppfattar försökspersonen det som att fingrarna palmarlekteras! I figuren använder försökspersonen den motsatta (högra) handen för att visa upplevelsen och gör en palmarflexion med det motsvarande fingeret.
- Motorik. Information från hudreceptorer används i styrningen av viljemässiga rörelser. Exempelvis försämras fingrarnas finmotorik markant om huden över fingrarna lokalbedövas.
- Matens position i munhålan liksom om en tugga har tillräckligt finfördelad konsistens för att sväljas ned är funktioner som baseras på information från mekanoreceptorer i munslemhinna (tungans ovansida samt gomtak). Om man med lokalbedövningsspray reducerar informationen från dessa slemhinneytor, sväljer man matbitar innan det är färdigtuggade.
- Tryckfördelningen över fotsulorna i stående respektive huddragningar som uppkommer t.ex. vid sned belastning av fotsulan är viktiga för postural kontroll (balansreglering; se vidare bild 18). Det har också visats att man får ett minskat kroppssvaj när någon del av huden (utöver fotsulan) har kontakt med en fast punkt och så gäller också när kontaktpunkten är för liten eller inte stabil nog för att kunna ge ett rent mekaniskt stöd. Bakgrunden är att kroppsrörelser ger dragningar i huden vid kontaktpunkten och signaler från hudreceptorer om sådana huddragningar är till hjälp för balansregleringen i CNS. Detta är förmodligen en av fördelarna med använda en käpp. Vid en oförväntad kroppsrörelse ger käppens krycka en dragning av handflatans hud vilket signalerar en ökad risk för balansförlust och behov av tonusjusteringar i posturala muskler.
- Emotionella funktioner. De sista fotografierna illustrerar den emotionella betydelsen av hudberöring i olika skeden av livet.

**Bild 2** Denna översiktsbild (baserad på ljusmikroskopi) visar att hudreceptorer kan utgöras av fria nervändslut ("bare nerve ending"), nervändslut omgivna av en kapsel (Meissner, Pacini Ruffini), Merkelreceptorer, samt hårfollikelreceptorer. Elektronmikroskopi har visat att Merkels receptor är en cell i huden som innerveras av det afferenta axonet. Notera att receptorerna är belägna på olika djup. De fria nervändsluten finns i eller precis

under epidermis. Merkels-, samt Meissners receptorer ligger ytligt i dermis precis under epidemislagret. Meissnerkroppen ligger i dermisapillerna och Merkels receptorer ligger ansamlade mellan papillerna. Pacinis- och Ruffinis receptorer ligger djupare i dermislagret men också i den subkutana fettvävnaden (Pacini). En Pacinikropp är i storleksordning ett par mm stor (1-4 x 2 mm) och en Meissnerkropp ett femtiotal  $\mu\text{m}$  (40-100 x 30-60  $\mu\text{m}$ ). I bilden ser man också några skillnader mellan hårlös och behårad hud (mer om detta i bild 17-19). Notera hårfollikelreceptorerna som utgörs av ett axon runt en hårfollikel och att den behårade huden saknar Meissnerkroppar.

**Bild 3** Axoner i perifera nerver kan klassificeras i fyra huvudgrupper ( $A\alpha$ ,  $A\beta$ ,  $A\delta$ , C) med hänsyn till diameter och ledningshastighet. A omfattar myeliniserade- och C omyeliniserade axon.  $A\alpha$ -axon utgår inte från huden utan från receptorer i tvärstrimmiga muskler (muskelspolar, Golgi senorgan). Figuren visar hudreceptorernas axongrupper dvs  $A\beta$ -,  $A\delta$ -, samt C. Längst ned anges vilka receptortyper som återfinns inom respektive axongrupp. Skillnaderna i ledningshastighet ger betydande skillnader i ledningstid för de olika axongrupperna. För en aktionspotential i ett meterlångt C-axon från stortån blir ledningstiden mer än 1 sekund till inträdet i ryggmärgen.

**Bild 4** Med undantag för ansiktets hud är cellkropparna för de afferenta hudaxonen belägna i dorsalrotsganglierna utanför ryggmärgen och passerar in i ryggmärgen via spinalnervernas dorsaleröter. Ansiktshuden innerveras av trigeminusnerven (n.V) och cellkropparna är belägna i trigeminusnervens ganglion strax utanför hjärnstammen.

**Bild 5** Spinalnerverna till olika nivåer av ryggmärgen (figur A och B) härrör från specifika hudområden. Figur C visar vilka områden av huden som motsvarar olika ryggmärgsnivåer. Varje spinalnerv innerverar ett bandformat område av huden, kallat dermatom, och som löper närmast vertikalt om man står upp framåtböjd. Denna systematik är värdefull vid neurologisk undersökning t.ex. kan nivån på en ryggmärgs-skada bestämmas utifrån att skadan ger nedsatt känsel i alla dermatom nedanför skadenivån. Figur D visar att ansiktet innerveras av tre olika grenar av trigeminusnerven (n. ophtalmicus, n. maxillaris, n. mandibularis) och som ansvarar för var sin del av ansiktshuden.

### Lågtröskliga mekanoreceptorer

**Bild 6** En mekanoreceptor har jonkanaler som öppnas vid sträckning av membranet. Med lågtröskliga mekanoreceptorer menar man receptorer där en liten, icke smärtsam (!), mekanisk påverkan på huden är tillräcklig för att öppna de sträckkänsliga kanalerna. Kanalerna kan vara direkt förbundna med bindvävstrådar i omgivande bindväv vilket sannolikt ökar deras känslighet för mekanisk påverkan på huden. I detta sammanhang betyder alltså "tröskel" den minsta mekaniska påverkan på huden som behövs för att aktivera receptorn. Den nedre figuren visar att ett större mekaniskt tryck ger en större sträckning av membranet och att detta leder till en ökad frekvens av aktionspotentialer i axonet, vilket alltså är det sätt på vilket ett enskilt axon signalerar retningens styrka till CNS. Ett annat sätt att signalera en kraftigare mekanisk påverkan på huden, och som inte visas i figuren, är att fler axon aktiveras.

**Bild 7** Man kan studera sträckkänsliga jonkanaler med patch-clamp teknik. Figuren nederst till höger visar registrering från en jonkanal som svarar på sträckning av cellmembranet vilket man gör experimentellt genom att skapa ett undertryck i pipetten. Man ser i figuren att ett kraftigare undertryck ökar öppnings-sannolikheten för kanalen. Strömmarna genom kanalerna summeras och man får en förändring av membranpotentialen, som visas i den nedra västra figuren och som kallas receptorpotential. Receptor-potential är alltså den förändring av membranpotentialen som uppkommer i en receptor när denna stimuleras. Som visas i figuren, ger en kraftigare stimulering en större amplitud på receptorpotentialen.

**Bild 8** Den distala omyeliniserade delen av axonet innehåller inte några spänningskänsliga Na-kanaler. Receptorpotentialen sprids alltså elektrotont ("passivt") till den första Ranvierska noden och först här upprättas aktionspotentialer som fortleds vidare till CNS. En större receptorpotential leder till en högre

frekvens av aktionspotentialer i axonet (bild 6) eftersom membranpotentialen snabbare kan nå tröskeln för en ny aktionspotential (AP) under den relativa refraktärperioden efter den närmast föregående AP:n.

**Bild 9** Man kan undersöka mer exakt vad olika axon från hudreceptorer registrerar genom en teknik som kallas mikroneurografi och som innebär att man sticker in en mycket tunn volframelektrod i en perifer nerv. Elektrodens spets är så liten (några mikrometer) att man kan positionera den så att man registrerar de extracellulära strömmarna under aktionspotentialer från ett enda axon. Genom att på detta sätt "tjuvlyssna" på impulstrafiken i olika axon var för sig, kan man undersöka vilken typ av information om hudpåverkan som enskilda axon i en perifer nerv signalerar till CNS. Vi kommer att ta upp tre olika aspekter på denna information: "receptivt fält", "adaptation" och "adekvat stimulus".

### Receptivt fält

**Bild 10** Genom att varje axon förgrenar sig inom ett begränsat område av huden kommer ett axon att "övervaka" en viss del av hudytan. Det har ett s.k. "receptivt fält" dvs det område av huden inom vilket hudstimulering aktiverar axonet. Figur A visar de receptiva fälten för sju olika axon och man ser att deras respektive fält överlappar varandra. Figur B visar hur man kan kartlägga ett receptivt fält i detalj. Med en tunn styv tråd trycker man med olika kraft mot huden och registrerar den mekaniska "tröskeln" dvs den minsta hudintryckning som behövs för att aktivera axonet. Tråden flyttas systematiskt över hudområdet. Figur B visar trösklarna (högra Y-axeln visar hudintryckningen i  $\mu\text{m}$ , X-axeln är en millimeterskala) på olika punkter längs en rät linje genom det receptiva fältet. Linjen är inritad i fig. C samt (schematiskt) i fig. A. Man ser att det receptiva fältet för just detta axon är skarpt avgränsat. De lägsta trösklarna (några  $\mu\text{m}$ ) finns längs ett par millimeter av linjen och redan någon millimeter utanför ökar trösklarna till över  $50\mu\text{m}$ . Om man sammanställer hela hudområdet, genom att förbinda punkter med samma tröskel, så får man i delfigur C en topografisk "karta" över det receptiva fältet. Man ser 10-15 platser där känsligheten är extra hög och som med all sannolikhet är receptorernas lägen under hudytan.

**Bild 11** Axonerna från lågtröskliga mekanoreceptorer kan delas in i två grupper – axon med litet respektive med stort receptivt fält. Överst till vänster ser man de receptiva fälten för 15 olika axon med små receptiva fält på handens/fingrarnas palmarsida. De är vardera några mm storlek. Ett av fälten visas i större förstoring och är detsamma som beskrevs i föregående bild. Nederst två axon med stora receptiva fält. Sådana fält kan täcka t.ex. halva handflatan eller ett helt fingers palmaryta. En topografisk karta över ett fält påvisar bara ett enda område med lägst tröskel vilket innebär att endast en (!) receptor svarar för detektionen av mekaniska stimuli inom fältet. En sådan receptor i fingertoppen kan alltså aktiveras av en hudintryckning över fingerbasen! I diagrammet nederst till höger syns att området med lägst tröskel inte är lika distinkt avgränsat som för axon med små receptiva fält (jämför med diagrammet överst till höger).

### Adekvat stimulus & adaptation

**Bild 12** En annan egenskap som skiljer olika axoner åt är hur länge impulssvaret pågår under en hudstimulering, det man kallar "adaptation". Man skiljer på långsamt respektive snabbt adapterande receptorer där långsamt adapterande receptorer ger aktionspotentialer under hela tiden som hudretningen pågår, vilket kallas för ett "statiskt svar" (se nedre högra figuren). För snabbt adapterande receptorer är impulsfrekvensen högre när hudstimuleringen precis påbörjats och sjunker därefter. I vissa fall (nedre vänstra figuren) ger receptorn upphov till bara en enda aktionspotential när hudintryckningen börjar ("on-svar") och ytterligare en när intryckningen upphör ("off-svar"). Sådana impulssvar signalerar alltså att den mekaniska påverkan på huden förändras och kallas "dynamiska svar". En del långsamt adapterande receptorer har också ett dynamiskt "on-svar" i tillägg till det statiska svaret (se den undre registreringen i den nedre högra bilden). De är alltså känsliga såväl för förändrad som för konstant mekanisk påverkan på huden. Avsaknaden av ett "statiskt svar" hos receptorn i den nedre vänstra figuren gör att detta axon enbart kommer att signalera förändringar till CNS.

Adaptation har betydelse för ett axons "adekvata stimulus" vilket är den typ av stimuli som axonet (dvs receptorn) svarar bäst på i form hög impulsfrekvens och låg mekanisk tröskel för aktivering. Figuren överst visar att ett axon från en snabbt adapterande receptor kommer att ha vibration (t.ex. en stämgaflöj mot huden) som adekvat stimulus. Under en vibration varierar ju ständigt trycket på huden och detta gör att receptorn aktiveras under hela tiden som vibrationsstimuleringen pågår.

**Bild 13** De receptorer som uppvisar snabb adaptation är Meissner- och Pacinikroppar. En mekanism för adaptationen är kopplad till den kapsel som omger receptordelen av axonet. Den övre figuren visar att när man applicerar ett tryck (med en stav) på kapseln, så sträcks membranet i den distala delen av axonet och en receptorpotential uppstår. Sedan omfördelas emellertid trycket successivt i kapselstrukturen, så att kapseln absorberar den mekaniska belastningen som då inte längre påverkar axonet, dvs receptorpotentialen upphör. När trycket tas bort sker en ny sträckning av axonet när kapseln återgår till sin ursprungliga struktur och följaktligen en ny receptorpotential. Den undre bilden visar att om man dissekerar bort kapseln och trycker direkt på receptordelens cellmembran så får man istället en receptorpotential som vara under hela hudstimuleringen. Med andra ord, kapseln är central för receptorns adaptationsegenskaper. Lägg dock märke till att receptorpotentialens amplitud sjunker något under den tid som trycket pågår, trots avsaknad av kapsel, vilket tyder på att också egenskaper hos cellmembranet kan ge en viss grad av adaptation.

**Bild 14** Vissa hudaxoner har ytterligare fysiologiska egenskaper som kännetecknen. De flesta hudaxoner reagerar på dragning av huden men axoner från Ruffini-receptorer är speciellt känsliga för sådana hudsträckningar. De aktiveras när huden dras utåt från receptorns plats och för flertalet måste dragningen ske i en viss riktning. I en del fall syns aktivitet i axonet spontant dvs även utan hudstimulering och i dessa axon kan även aktiviteten minska när huden dras vissa riktningar. Axoner från Meissner och Merkelreceptorer har en påtaglig känslighet för kanter som korsar det receptiva fältet. Denna "kanteffekt" är mest uttalad för Merkelreceptorer. I den högra figuren visas schematiskt konturen av ett receptivt fält (cirkel) och en stav (svart fält) som trycks mot fältet repetitivt. För varje hudintryckning uppkommer fler och tätare aktionspotentialer i axonet om staven appliceras över kanten av det receptiva fältet jämfört med om staven ligger inom (och täcker större delen av) det receptiva fältet.

## Sammanfattning

**Bild 15** Denna bild sammanfattar den kartläggning av hudaxoners egenskaper som beskrivits i figur 10-14. Det mest undersökta hudområdet hos människa är handens palmarsida. Genom att indela axonerna efter adaptation och storlek på receptivt fält får man, som framgår av figuren, fyra grupper av axon. I djurförsök har man tidigare kunnat bestämma vilka receptorer som de olika axonerna härrör från och dessa anges i figuren. I djurförsök kan man nämligen, utöver att registrera under hudstimulering (från cellkroppar i dorsalrotsganglier), också undersöka huden i de receptiva fälten histologiskt.

**Bild 16** Olika mekanoreceptorer registrerar alltså olika kvaliteter/egenskaper hos en mekanisk påverkan, ofta benämnt "feature extraction". En hudretning (av t.ex. ett föremål) ger därmed upphov till ett mönster av aktivitet i axonerna från de olika hudreceptorer som påverkas. Detta mönster, dvs vilka axon som aktiveras (som i sin tur beror på receptortyp och platsen för det receptiva fältet) samt hur aktionspotentialerna i dem fördelas över tiden, är unikt för varje hudretning som man kan identifiera. Eller, med andra ord, det är genom att "avläsa" hela detta aktivitetsmönster som CNS specifikt identifierar en hudretning. I ett sådant sammanhang kan information från axon med små receptiva fält och långsam adaptation (Merkel) t.ex. bidra med att hela tiden förmedla en bild av t.ex. ett föremåls kontur-linjer och ytstruktur under manipulation vid stereognosi, såsom i bilden överst till vänster (att identifiera ett gem). Situationen i den nedre vänstra bilden ger istället ett exempel på betydelsen av information från snabbt adapterande receptorer. Med allt finare ytstruktur, som vid jämförelse mellan fina sandpapper, blir sannolikt skillnaderna i impulsmönstret från Merkelreceptorerna allt mindre. Sandpapper med olika kornighet respektive släta ytor kan dock särskiljas bättre av receptorer med snabb adaptation genom skillnaderna i de "vibrationer" som uppstår i huden när

fingrarna sveper över ytan. Exemplet till höger skall till sist illustrera att även ett jämförelsevis litet hudstimulus, såsom en fin pennspets aktiverar flera axoner med delvis överlappande receptiva fält. Också i ett sådant fall består alltså informationen till CNS av ett specifikt mönster av aktionspotentialer i flera axoner.

Man kan sammanfattningvis säga att axonerna från hudens lågtröskliga mekanoreceptorer tillsammans ger följande informationer till CNS om en hudretning:

- När (börjar hudretningen)? - tidpunkten för tidigaste aktionspotential i de axoner som aktiveras först
- Hur länge (pågår retningen)? – durationen av statiska svar eller intervallet mellan on- och off-svar
- Var (på hudytan finns retningen)? – lokalisationen av de aktiverade axonernas receptiva fält
- Vad (är det för typ av hudretning)? – vilka axoner som aktiveras och deras exakta aktivitetsmönster
- Hur stark (är retningen)? – fyrningsfrekvensen i axonerna respektive antalet aktiverade axon

**Bild 17** Hur skulle CNS kunna skilja mellan olika mönster av aktionspotentialaktivitet, därtill i flera olika axon, under t.ex. stereognosi? Denna figur skall visa en modell för hur nervceller i CNS (i en baksträngskärna, cuneatuskärnan; se bild 24) skulle tänkas kunna skilja mellan olika aktivitetsmönster i en grupp hudafferenter. Modellen utgår från två scenarier (överst till vänster i bilden): beröring av en kulformad yta respektive beröring av en plan yta. Bilden visar schematiskt aktionspotentialer i elva olika axon från receptorer i fingertoppens hud. De aktionspotentialer som skulle uppkomma vid beröring av den kulformade ytan, är schematiskt markerade med blå linjer. De röda linjerna visar schematiskt de aktionspotentialer som skulle uppkomma vid beröring av den plana ytan. Dessa två situationer förekommer förstås inte samtidigt men i bilden har man superponerat mönstren av aktionspotentialer i de två situationerna i en och samma figur för att man lätt skall kunna jämföra dem. Man ser till vänster (ovanför texten "Wave of spikes") att det mönster av aktionspotentialer som uppkommer, är helt olika i de två situationerna (jämför mönstret av "röda" och "blå" aktionspotentialerna med varandra). Aktionspotentialerna fortleds (symboliserat av pilarna nederst i figuren) sedan till CNS och detta adderar en liten tidsfördröjning som varierar mellan olika axon eftersom det finns små skillnader i ledningshastigheter mellan dem. Impulsmönstren när aktionspotentialerna nått fram till CNS ser man ovanför pilen längst till höger. Vad händer då i CNS? Vad figuren skall visa är att när den kulformade ytan berörs, så ankommer aktionspotentialerna i tre olika axon exakt samtidigt till CNS. Dessa "röda aktionspotentialer" har ringats in i figuren. De tre axonerna konvergerar på en nervcell i CNS och som aktiveras när de tre aktionspotentialerna inkommer samtidigt. När den plana ytan berörs så ankommer istället aktionspotentialer i tre andra axon samtidigt till CNS. Dessa "blå aktionspotentialer" är inringade. De tre axonerna konvergerar på en annan cell i CNS och det blir nu istället denna cell som aktiveras. Impulsmönstren från de två olika ytorna kommer således att aktivera olika nervceller i CNS, som på detta sätt kan skilja mellan de två ytorna. Modellen i bilden bygger på att CNS kan detektera samtidighet ("coincidence detection") mellan aktionspotentialer i olika axoner. Om så förekommer vet man inte idag men modellen gör det möjligt att förstå att CNS principiellt skulle kunna skilja mellan olika impulsmönster i en population av flera axoner.

### **Skillnader mellan olika områden av huden**

**Bild 18** Innervationen av huden skiljer sig åt mellan olika delar av kroppen och detta avspeglar med säkerhet att olika hudområden har olika funktioner. Denna figur visar innervationstätheten (axon/cm<sup>2</sup>) i olika delar av handens palmarsida (hårlös hud). Notera det stora antalet axoner med små receptiva fält (från Meissner- respektive Merkelreceptorer) från fingertopparna, särskilt pekfingeret. För axoner från Meissnerkroppar är tätheten mer än fyra gånger högre än i den proximala falangen. För axoner från Pacinikroppar är skillnaden mindre tydlig och för Ruffini minskar tätheten mer distalt. Specialiseringen av fingertopparnas hud är säkert kopplad till deras roll för findiskrimination t.ex. vid stereognosi.

**Bild 19** När man registrerar från nervtrådar till fostulan finner man ett annat mönster än för handen. Det finns samma typer av axoner (receptorer) som i handen med de är annorlunda fördelade över fotsulan. Den vänstra figuren visar centrum av de receptiva fälten för en population av undersökta axoner. Man ser att axonerna fördelar sig relativt jämnt över hudytan men med något lägre täthet under fotvalvet, som ju inte har kontakt med underlaget vid stående. Axontätheten i tårna är inte så mycket högre än i andra hudområden. Man har vidare visat att de receptiva fälten för enskilda axoner är ca 3 gånger större än i handen. Sammantaget avspeglar detta en annan funktion av huden, att registrera tryckfördelningen över fotsulan för balanskontroll. Till höger visas registrering från ett axon som signalerar sträckning av hudytan (receptivt fält på hälen). Just detta axon aktiveras av hudsträckning i lateral riktning. Andra axon täcker in andra dragriktningar respektive andra områden av huden. Man kan tänka sig att sådana dragningar uppstår när foten förskjuts mot underlaget – en säkert betydelsefull information för balansreglering.

**Bild 20** Behårad hud är neurofysiologiskt mindre undersökt än hårlös hud. Man vet hittills att receptor-uppsättningen är annorlunda i behårad hud. Merkel-, Ruffini samt Pacinireceptorer finns men inga Meissnerkroppar. Istället finns två andra receptortyper som inte finns i hårlös hud.

- Hårfollikelreceptorer: Figuren till vänster visar hårfollikelreceptorer dvs axoner som löper runt hårfollikeln (ibland med grenar uppåt längs den) och som aktiveras vid rörelser av hårstrået. Sannolikt skiljer sig receptorer kring olika typer av hårstrån (vellushår, terminalhår) åt funktionellt men detta är inte kartlagt hos människa. Den nedre högra bilden visar det receptiva fältet för ett axon från hårfolliklar, kartlagt med mikroneurografi, och man ser i den topografiska kartan att axonet förgrenas till ett trettiotal folliklar. I den vänstra figuren ser man också att det runt toppen av vissa hårfolliklar kan finnas en uppsättning av Merkelreceptorer och som kanske också påverkas vid böjning av hårstrået. Dessa något annorlunda förhållanden, jämfört med fotsulan eller fingertopparna, speglar sannolikt den behårade hudens skyddsfunktion dvs att snabbt detektera kontakt med något i omgivningen.
- C-fiberafferenter för beröring: Med mikroneurografi har man funnit C-fiberaxon som är känsliga för lätt beröring. Exempel på ett receptivt fält visas i den övre högra figuren (storleken varierar mycket mellan olika axon). Den låga ledningshastigheten i C-fibrer gör att de knappast kan ha betydelse för diskriminativa funktioner. Man har istället kopplat dessa afferenter till emotionella aspekter av beröring. Man har exempelvis visat att de projicerar till insula-området av cortex (se bild 25) som är av betydelse för emotionella funktioner. Vidare bedömer personer som (genetiskt) saknar C-fibrer de emotionella kvaliteterna av en beröring av behårad hud annorlunda. Försöks-personer med intakt C-fiberfunktion uppfattar t.ex. att "smekningar" med en borste mot armen är mer behagliga om de görs med en speciell hastighet. Personer utan fungerande C-fibrer upplever inte att just sådana "smekningar" skulle vara mer behagliga än "borstning" med annan hastighet.

**Bild 21** I kliniken används flera tester av somatosensorisk funktion. I journalanteckningar finner man ibland uttrycket "sensibilitet grovt testad" vilket innebär att undersökaren systematiskt berört olika hudområden symmetriskt bilateralt och efterfrågat om patienten upplever någon sidoskillnad. Detta är test för att snabbt bilda sig en uppfattning om känselnedsättning t.ex. vid stroke. En annan metod är "lokognosi" som innebär att undersökaren pekar på en punkt när patienten blundar och som patienten sedan själv skall peka ut. Avståndet mellan undersökarens och patientens punkt är ett mått på lokaliseringsförmågan i det undersökta hudområdet. Bland de känsligaste testen är förmågan att notera små sträckningar av huden, där en normal person kan bedöma riktningen på hudsträckningar som bara är några tiondels millimeter. Kan mätas med apparatur som flyttar en tunn stav fastlimmad på huden.

Ett välkänt test, som illustreras i figuren, är tvåpunktsdiskrimination. Undersökaren sätter ned en trubbig passare mot huden upprepade gånger och varierar mellan att låta en eller två passarspetsar ta kontakt med huden. Den undersökte skall varje gång avgöra om huden berörs på en två punkter. Genom att minska avståndet mellan passarspetsarna kan man få ett mått på upplösningsförmågan i hudområdet dvs det minsta

avstånd som behövs för att särskilja två beröringspunkter. För att testet skall fungera krävs att de två spetsarna sätts ned exakt samtidigt, så att det inte uppkommer någon tidsskillnad som kan ge en extra ledtråd. Vidare bör den undersökta kroppsdelen vara stabilt fixerad mot ett underlag och försökspersonens hand stadig. Av fotografiet framgår att man lättast uppnår sådana förhållanden vid undersökning av fingertopparna och tvåpunktsdiskrimination används också framför allt inom handkirurgi. Diagrammet visar att upplösningsskärskännet varierar markant mellan olika hudområden. Från 1-2 mm på tungspetsen och pekfingertoppen till hela 7 cm (!) på ryggen.

**Bild 22** En hög upplösningsskärskännet är förenat med ett större antal axon från hudområdet (t.ex. för fingertopparna i bild 17). Det finns emellertid också mekanismer i CNS som bidrar till diskriminationsförmågan. Denna figur visar s.k. lateralinhibition – en process som börjar i redan i omkopplingskärnorna (relä-kärnor; se bild 24-25) i ascenderande banor. Figur A visar ett kopplingsschema utan lateralinhibition där i figuren 3 receptorer schematiskt kopplas till neuron i en relä-kärna. Förbindelserna från varje receptor divergerar till flera neuron. En hudstimulering vid pilen antas ha störst mekanisk effekt på den mellersta receptorn men viss effekt också på de två omgivande receptorerna. I relä-kärnan får man därmed högst aktionspotentialfrekvens i det "relä-neuron" som mottar axoner från alla tre receptorerna (det mellersta neuronet), men också viss aktivitet i omgivande "relä-neuron" som mottar information från en eller två av receptorerna. I figur B har man lagt till lateralinhibition, som innebär hämmande kopplingar (via interneuron) mellan "relä-neuronen". Samma hudstimulering som i figur A, ger då ett annat aktivitetsmönster när det mellersta, mest aktiva, "relä-neuronet" också ger störst inhibition av omgivande "relä-neuron". I figuren släcks aktiviteten helt ut i de omgivande neuronerna. Nettoeffekten blir en mycket högre kontrast mellan olika "relä-neuroners" aktivitet. Man kan tänka sig att arrangemanget förbättrar upplösningen genom att höja kontrasten mellan svagare och starkare stimulerade hudområden.

### Temperaturreceptorer

**Bild 23** Temperaturreceptorer utgörs av fria nervändslut och brukar indelas i köld- och värmereceptorer. De har dels ett statiskt svar, dvs en kontinuerlig ström av aktionspotentialer när hudtemperaturen befinner sig inom känslighetsområdet, och med en frekvens som varierar med temperaturen. Det övre diagrammet illustrerar det statiska svaret (aktionspotentialfrekvens som funktion av temperatur) och visar att temperaturområdet för köldreceptorer är ca 15-30°C och för värmereceptorer ca 30-43°C. Som en subjektiv referens kan man tillägga att en statisk hudtemperatur på ca 33°C normalt uppfattas som neutral (dvs som varken varm eller kall). Temperaturer under +15°C respektive över +45°C signaleras av nociceptorer och illustreras inte i bilden. Temperaturreceptorer uppvisar dessutom dynamiska svar när temperaturen förändras. Den undre figuren visar schematiskt fyrningen i ett axon från köld- respektive i ett axon från värmereceptorer, när temperaturen sänks från 38° till 32° och sedan åter höjs till 38°. Köldreceptorn uppvisar ett dynamiskt svar i anslutning till att temperaturen sjunker och värmereceptorn ett dynamiskt svar under den tid temperaturen ökar. Omvänt, så upphör fyrningen från värmereceptorn när temperaturen sjunker och från köldreceptorn när temperaturen ökar. I figuren ser man också att det statiska svaret hos köldreceptorn (som förväntat) har högre frekvens när temperaturen uppnått 32° jämfört med svaret vid utgångsläget 38°. För värmereceptorn minskar istället det statiska svaret. Bakgrunden till temperaturkänsligheten är att nervändslutets membran innehåller termiskt känsliga jonkanaler vars öppningssannolikhet varierar med temperaturen. Man har inte hittat någon enskild jonkanal vars temperaturkänslighet täcker in hela temperaturområdet för en köld- respektive en värmereceptor. Sannolikt innehåller ett enskilt nervändslut flera olika typer av temperaturkänsliga kanaler med var för sig olika känslighetsområden och som tillsammans skapar hela temperaturområdet för en värme- respektive för en köldreceptor. Det skall tilläggas att temperaturkänslighet i sig inte är begränsat till enbart temperaturreceptorer utan också finns i C-fiberafferenter för (behaglig) beröring (bild 19) som aktiveras bäst (högst aktionspotentialfrekvens) om beröringen har neutral temperatur (33°C). Mekanoreceptorer med myeliniserade afferenter (bild 15) har inget sådant temperaturberoende.

## Ascenderande (uppåttstigande) somatosensoriska bansystem

**Bild 24 Baksträngsbanan** Afferenter från perifera nerver går in i ryggmärgens dorsalhörn och fortsätter direkt i dorsalkolumnen (baksträngen) upp till hjärnstammen. Första omkopplingen sker i dorsalkolumn-kärnorna (nucleus gracilis respektive nucleus cuneatus). Axonerna från cellerna i dessa "reläknärnor" korsar sedan över till den motsatta sidan och går vidare i mediala lemniscen (lemniscus medialis) till thalamus och därifrån till den somatosensoriska hjärnbarken. Defekterna efter en akut komplett skada av baksträngsbanan, pga knivstick, berör primärt funktioner som kräver mer komplex bearbetning av information från hudens lågtröskliga mekanoreceptorer. Förmågan att identifiera föremål mot huden slås ut (astereognosi) liksom förmågan att ange riktningen på stimuli som rör sig över huden. Patienten kan således inte identifiera en bokstav/siffra som skrivs på huden. Nedsättning av vibrationssinne och av tvåpunktsdiskrimination i distala hudområden (hand) har också beskrivits. Däremot kan patienterna ha god förmåga att lokalisera platsen för ett hudstimulus samt att avgöra om stimuli rör sig över huden eller är stationära och även ha normal förmåga till tvåpunktsdiskrimination i proximala områden av huden (arm). Dessa funktioner kan alltså utföras med information förmedlad via andra banor såsom den spinothalama banan.

**Bild 25 Spinothalama banan** Redan på inträdesnivån i ryggmärgen kopplar afferenterna om och korsar över till den motsatta sidan. Banan löper sedan i lateralfunikelns ventrala del och förenar sig i hjärnstammen med den mediala lemniscen till thalamus. Den går sedan vidare till den primära somatosensoriska hjärnbarken. Det är också känt att förbindelser med ursprung från de C-fiberafferenter i behårad hud, som är känsliga för lätt beröring (bild 19), går till insulaområdet i cortex. En ensidig skada av den spinothalama banan i ryggmärgen ger förlust av smärta samt oförmåga att ange om ett föremål på huden känns kallt eller varmt. En ovanlig men förekommande behandling av svåra smärttillstånd är faktiskt att skära av den spinothalama banan neurokirurgiskt. Dessa symptom gäller för alla dermatom nedanför skadenivån och enbart på den motsatta sidan av kroppen (banans överkorsning ligger ju redan på ryggmärgsnivå). Det finns inga beskrivna defekter i funktioner som baseras på information från lågtröskliga mekanoreceptorer, såsom stereognosi. För dessa uppgifter tycks alltså baksträngsbanan vara tillräcklig. Vad gäller C-beröringsafferenter kan tilläggas att det inte är undersökt om emotionella aspekter av beröring är påverkade efter skador på den spinothalama banan.

## Den primära somatosensoriska hjärnbarken (S1)

**Bild 26** A visar två kortikala fält involverade i bearbetning av somatosensorisk information, primära- och sekundära somatosensoriska cortex, vilka benämns S1 respektive SII (romerska siffror). S1 ligger i gyrus postcentralis. B visar att SII börjar på lateralsidan precis under S1 och fortsätter sedan i ner i sulcus lateralis dvs i operculum parietale. S1 mottar direkta förbindelser från thalamus medan SII mottar förbindelser från S1 (se vidare bild 30 och 31). Man har undersökt hur somatosensorisk information från huden representeras i S1 genom att stimulera hjärnbarken på vakna patienter under neurokirurgiska ingrepp. Patienten rapporterar då parestesier i ett hudområde vars lokalisering beror på var i S1 som stimuleringen görs. Upplevelsen förläggs (projiceras) alltså till en plats på huden. Genom att systematiskt variera stimuleringspunkten kan man kartlägga hur hela kroppen representeras i S1. Man kan då påvisa att S1 har en s.k. somatotop organisation dvs en "kroppskarta" med närliggande kroppsområden bredvid varandra. Denna karta visas i C och den börjar på medialsidan med fötter och genitalorgan för att sedan fortsätta över lateralsidan med bål, övre extremitet, ansikte och med tunga och pharynx mest lateralt. Kroppskartan i S1 har beskrivits som en liten människa, "homunculus". Notera att i denna somatotopa organisation upptar olika områden av kroppen olika stor yta. Läppar respektive pekfinger har större områden än armen. Representationen avspeglar alltså tätheten av axoner från de olika områdena. Den avbildade modellen underst i figur C och där kroppsdelarnas storlek har bestämts utifrån den yta de upptar i S1, är ett sätt att illustrera dessa skillnader i representation.

**Bild 27** Man kan på försöksdjur registrera extracellulärt från nervceller i de delar av centrala nervsystemet som bearbetar somatosensorisk information. En cell i CNS har, liksom ett axon i en perifer nerv, ett receptivt fält respektive ett adekvat stimulus. Om man systematiskt kartlägger enskilda nervceller i olika områden av S1, kan

man visa att SI faktiskt innehåller tre olika "kroppskartor". De finns i olika Broddmann-areor av gyrus postcentralis. Hela hjärnbarken kan histologiskt indelas i ett femtiotal s.k. Broddmann-areor baserat på skillnader (ljusmikroskopiskt) i bl.a. nervcellernas form och placering. Figur B är ett snitt av hjärnbarken längs linjen B inritad i figur A och visar att gyrus postcentralis består av 4 olika Broddmann-areor. Tre av dem (area 1, area 2, samt area 3b) mottar information från hudreceptorer och dessa areor har var sin kroppskarta. Som vi skall återkomma till (bild 28-30), registrerar cellerna i de tre kartorna delvis olika information. I figuren syns också area 3a (djupt i sulcus centralis) som mottar information från muskelreceptorer, samt area 5 och 7 i parietalcortex (kaudalt om gyrus postcentralis). Figur C visar area 3b och 1 och skall illustrera att de olika kartorna ligger bredvid varandra och att kroppsområdena löper parallellt. Området för underläppen i area 3b ligger alltså parallellt precis bredvid området för underläppen i area 1 osv. Att de tre olika kartorna löper parallellt är säkert en bidragande orsak till att de, när man kartlade SI med elektrisk stimulering av hjärnbarken (bild 26), framstod som en karta.

**Bild 28 Area 3b** innehåller en mycket detaljerad kroppskarta. A visar en bit av SI med områdena för de tre mellersta fingrarna (D2, D3, D4; D=digit) i area 3b markerade och dessa områden illustreras vidare i förstoringen i bild B. A och B är alltså en tredimensionell bild av de områden som i föregående bild (C i bild 27) också markerats D2, D3 och D4 men då på en tvådimensionell karta av hjärnbarksytan. I A och B ser man nu tredimensionellt att varje finger upptar en kolumn ("skiva") av area 3b. I varje kolumn har alla celler sitt receptiva fält på olika områden av hudytan inom ett och samma finger så att hela fingret täcks in. De receptiva fälten för olika celler kan överlappa varandra. B visar att varje kolumn i sin tur kan indelas i två "underkolumner". I den ena (märkt RA) får cellerna inflöde från snabbt adapterande receptorer och i den andra (märkt SA) från långsamt adapterade receptorer. Information från olika typer av receptorer är alltså separerad i area 3b. B visar exempel på små receptiva fält på fingrarna för totalt sju olika celler inom finger 2 och finger 4. I de delar av area 3b som motsvarar andra kroppsområden, såsom arm och ben, är de receptiva fälten väsentligt större. När man registrerar från celler på olika platser inom en kolumn i cortex så finner man att cellernas receptiva fält förskjuts systematiskt. Exempelvis för en kortikal kolumn som täcker in ett finger, så är de receptiva fälten lokaliserade alltmer distalt när man går från ena till andra ändan av kolumnen (illustrerat i delfigurerna B och C med pilen "Dist  $\leftrightarrow$  Prox").

Den detaljerade kartan i area 3b är rimligtvis en grundförutsättning för att analysera ett föremåls storlek, form (konturer) och ytstruktur. På försöksdjur (apa) ger skador i area 3b nedsatt förmåga att utföra testuppgifter som kräver sådana analyser.

**Bild 29** Indelningen i kolumner finns också på än mer detaljerad nivå. I figuren har man registrerat (i ett försök på katt) från 13 celler på olika djup i cortex med en elektrod som satts in vinkelrätt mot cortexytan. Cellernas lägen är markerade med fylla cirklar märkta 1-13 längs elektrodspåret i figur A. Pilen visar insertionspunkten på cortexytan. Figur B visar att alla 13 cellerna längs detta elektrodspår har sina respektive receptiva fält inom samma område av huden (ett litet område på undersidan av en tass strax proximalt om klon). För att illustrera hur väl de receptiva fälten överlappar så har man dels superponerat alla cellernas receptiva fält på hudytan, dels visat de 13 olika fälten som svarta cirklar ovanpå varandra. Siffrorna 1-13 i B visar alltså de receptiva fälten för cellerna 1-13 i A. Att celler som ligger under varandra i en sådan "minikolumn" av cortex har liknande receptiva fält, kan till stor del förklaras av att de har gemensamma kopplingar. Figur C visar kopplingsschemat i ett litet område av hjärnbarken. Om man för ned en registreringselektrod vid pilen allt djupare ned i cortex, så kommer man att successivt registrera från var och en av cellerna i figuren. I djupled kan hjärnbarken histologiskt indelas i sex olika lager (I-VI), s.k. lamina, markerade till höger. I lamina IV dominerar sfäriska s.k. stjärnceller och i lamina III respektive V dominerar s.k. "pyramidceller" (cellkropp med pyramidform). I lager VI finns axoner, såväl inkommande (t.ex. från thalamus) som utgående (t.ex. till annat cortexområde). Om man i C följer det inkommande axonet (pilen "In") inser man att det är kopplat till samtliga celler i figuren, monosynaptiskt eller disynaptiskt (via stjärncellen i lager IV). Det är därmed rimligt att alla dessa celler kommer

att ha sina receptiva fält inom samma hudområde, och som bestäms av det receptiva fältet för den cell i thalamus som det inkommande axonet kommer ifrån.

Att, som illustrerats i bild 28-29, sensorisk information funktionellt organiseras i vertikala kolumner gäller inte bara i för det somatosensoriska systemet. Det är en mer generell princip i hjärnbarken och som också finns i den primära hörsel- respektive synbarken (se dessa kompendier).

**Bild 30 Area 1 och 2** Figur A, som illustrerar förbindelser inom SI, visar att inflödet till area 1 och 2 kommer från area 3b. De får också ett mindre direktinflöde från thalamus. I area 1 och 2 finns, liksom i area 3b, celler som registrerar enkla stimuli (tryck/beröring) i sitt receptiva fält men här finns också neuron som signalerar mer komplex information. Ett exempel är celler som registrerar rörelser över hudytan vilket visas i B. Cellen har ett stort receptivt fält motsvarande laterala delen av handflatan. De tre olika registreringarna till höger i B visar att enbart tryck på olika punkter inom fältet inte räcker för att aktivera den. Däremot aktiveras cellen vid rörelse av ett föremål inom fältet, främst i distal riktning (registreringarna till vänster, pil riktad uppåt = distalt). Andra celler täcker in andra rörelseriktningar och andra hudområden. Ett annat exempel är celler som aktiveras om man trycker kanter mot huden och som illustreras i figur C och D. C visar att cellen aktiveras om en kant placeras inom det receptiva fältet (det streckade område av huden proximalt om pek- och långfingret) men främst om kanten är orienterad mediolateralt (mellersta registreringen). Andra orienteringar ger mindre effekt och en proximodistal kant har ingen effekt alls (nedersta registreringen). Figur D visar, för samma cell, att det inte spelar någon roll var inom det receptiva fältet som kanten är placerad. Den mediolateralt orienterade kanten aktiverar cellen oavsett var inom det receptiva fältet man placerad den, men den har ingen effekt utanför. Andra orienteringar respektive hudområden täcks in av andra celler. På försöksdjur ger skador i area 2 svårigheter att utföra testuppgifter som kräver analys av ett föremåls form som ju bygger hur dess kanter är orienterade. Vidare finns i area 2 celler som förutom beröring/tryck också aktiveras vid rörelser i leder dvs känner av kroppsdelars orientering relativt varandra. I kopplingsschemat i A ser man att area 1 och 2 också mottar information från 3a, dvs från muskelspolar, och detta bidrar säkert till dessa egenskaper. Sammantaget sker alltså en hierarkisk bearbetning inom den primära somatosensoriska hjärnbarken. Högre upp i hierarkin (dvs i area 1 och 2 jämfört med area 3b) registrerar cellerna mer komplex information.

### Högre bearbetning efter den primära somatosensoriska hjärnbarken

**Bild 31** SI projicerar till sekundära somatosensoriska cortex (SII, denna projektion visades också bild 30A) respektive till parietalcortex. I dessa områden har cellerna än mer komplexa egenskaper. Deras receptiva fält ofta täcker ofta större delar av huden och cellerna får inflöde också från andra sensoriska system. I SII finns exempelvis celler med receptiva fält över distala delarna av flera fingrar och som också mottar information från muskelspolar i muskler som styr hand och fingrar. Skador i SII ger defekter i stereognosi och just denna kombination av information är säkert betydelsefull för stereognosi när, som visas i B, flera fingertoppar är i kontakt med ett föremål som manipuleras med fingrarna böjda. Den högre bilden i B skall illustrera att informationen från olika fingertoppar ("local shape and texture") tillsammans med fingrarnas ledvinklar (anger fingertopparnas positioner) kan ge information om föremålets tredimensionella struktur. SII får inflöde också från övriga delar av kroppen och flertalet celler har receptiva fält bilateralt på kroppsytan. För celler i parietalcortex kan de receptiva fälten täcka t.ex. större delen av en arm och cellerna får dessutom inflöde från syn- och muskelreceptorer. Det har föreslagits att en sådan konvergens ger en uppfattning om var olika kroppsdelar befinner sig. Uppgifter om extremiteternas lägen och ledvinklar behövs för styrning av motoriken (såsom för planering av räckrörelser med armen). Att celler i parietalcortex kombinerar information från hudreceptorer med information från synsystemet anses vara ett tidigt steg i att bestämma att en kroppsdel är en del av den egna kroppen. Man kan illustrera betydelsen för kroppsuppfattningen, av att kombinera information från hudreceptorer med synsystemet men den s.k. "rubber hand illusion", som illustreras i bild C. Vid denna illusion uppkommer upplevelsen av att en konstgjord gummihand är en del av ens egen kropp. Illusionen skapas genom att man bakom en skärm placerar den egna handen utom synhåll men strax bredvid en gummihand. Försökspersonen får sedan titta på gummihandsen samtidigt som man berör såväl

gummianden som den (bakom skärmen placerade) kroppsega anden identiskt och parallellt (simultant, på samma plats och på samma sätt). I en sådan situation "felkombineras" informationen från hudreceptorerna med synintrycket av beröringen av gummianden, som då börjar upplevas som en del av försökspersonens egen kropp. fMRI-undersökningar under illusionen har visat att ett av de hjärnområden som är involverade, ligger i parietalkortex. Ett annat område är beläget i premotorkortex, till vilket parietalkortex har förbindelser.

**Bild 32** Att vara medveten om sin egen kropp och sina kroppsdelar benämns somatognosi. Denna förmåga kan störas vid neurologiska sjukdomstillstånd. Texten är en fallbeskrivning från en novell av Oliver Sacks (1933-2015, amerikansk neurolog) och som illustrerar asomatognosi (oförmåga att identifiera en kroppsdel som sin egen) för ett ben.