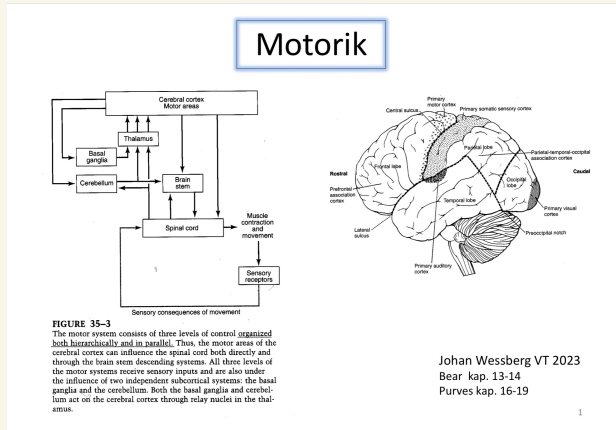


Motorik

Motorik handlar om att samkoordinera CNS motoriska och sensoriska system för att utföra önskade aktioner. Dessa aktioner är ett samspel av flera olika mekanismer, och de är av väldigt varierande komplexitet. Fortfarande väldigt oklart hur allt exakt fungerar.



Här ser man en schematisk framställning av motoriska systemets organisation och viktiga signalvägar mellan motoriska centra.

3 motoriska nivåer:

1. Ryggmärgen
2. Hjärnstammen
3. Storhjärnans kortex, cerebellum och de basala ganglierna

Motorisk enhet

De muskelfibrer som innerveras av ett motorneuron, den minsta muskeldelen som kan aktiveras. All information som används för att styra våra rörelser verkar genom motorneuron "the final common path".

Motoriska synergier

Den process genom vilken flera motoriska enheter aktiveras av enstaka neuron i hjärnan för att på så sätt samverka och åstadkomma en meningsfull rörelse. Dessa synergier ökar med utvecklingen från det att man föds.

Multipla motoriska system: Parallell organisation

Ofta är det mer än ett kontrollsystem som verkar på en och samma muskulatur, parallell organisation. Exempel på detta är systemen för saccader vs följerrörelser i ögat som styr samma muskler men åstadkommer olika rörelser.

Hierarkisk organisation

Det finns även en viss hierarkisk struktur, där (1) högre delar utövar kontroll över lägre delar, och (2) högre delar ger möjlighet till mer komplex och flexibel motorik.

Reflex

Omedelbart svar på retning av sinnesorgan. Bygger ofta på liknande "reflexbågar":

sinnesorgan → Afferent neuron → Reflexcentrum → Efferent neuron (alfamotorneuron) → Effektorgan (muskel).

Tonus

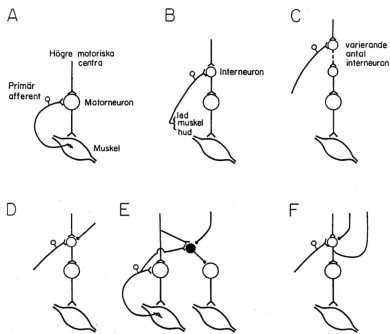
Muskelaktivitet i viloförhållanden. Hyper- eller Hypotonus är patologiska tillstånd där denna aktivitet är för låg/hög i vila, men kan också betyda ökad eller minskad "bakgrundsaktivitet" vid rörelse.

Medfödda, inlärda och viljemässiga rörelser

"Viljemässiga" rörelser är att begrepp som inte klart kan definieras, utan det är oftast de förser som engagerar medvetandet som vi upplever som mer viljemässiga. De rörelser som inte är genetiskt bestämda är inlärda. Dessa kan delas in i 2 kategorier, de som har yttre incitament eller inre. Yttre incitament kan vara att en dörr öppnas och vi kollar åt det hållet, medans inre incitament kan vara att hålla en rytm till en låt, eller tänka på att man ska låsa dörren.

Ryggmärgen

Kopplingar mellan celler i ryggmärgen.
(se textkompendiet)



2

Neuronala kopplingar

Här kan man urskilja flera typer av synaptiska kopplingar mellan sensoriska system och motorneuron.

A) Monosynaptiska kopplingar direkt från afferenter och descenderande fibrer (mindre del av inflödet). Varje förändring av impulsflödet kommer direkt att påverka motorneuronen.

B) Den största delen av inflödet sker dock via interneuron, antingen i en disynaptisk kedja (2 synapser).

C) Eller en polysynaptisk kedja (flera synapser).

Ofta konvergerar flera receptorsystem (muskel, led, hud) och descenderande fibrer på hjärnan i ett och samma interneuron, de konvergerar. Interneuronet integrerar då denna information innan den når motorneuronet.

D) Här ser man hur descenderande system kan ställa in reflexer genom att excitera eller hämma ett interneuron.

E) En viktig funktion hos interneuron som man ser här är att omforma excitation till inhibition.

F) Vissa interneuron har dessutom projektioner till högre centra (ex. Cerebellum eller hjärnstammen) för att informera om dess egna aktivitetsgrad.

Motorneuronpoolen

Alla de motorneuron som tillsammans styr en muskel. När en muskel aktiveras utsätts alla motorneuron för ett depolariseringsstryck men alla depolariseras inte samtidigt som följd av att de har olika egenskaper. De depolariseras i följande ordning (som följd av olika AP-trösklar):

1. Slow twitch
2. Fast twitch fatiguable
3. Fast twitch fatigued resistant

Proprioception

Ett sensoriskt system för information om positioner och rörelser av kroppsdelarna. I detta system ingår 2 typer av sinnesorgan som även är viktiga för reflex-effekter i ryggmärgen: *Golgi senorgan & Muskelspolar*.

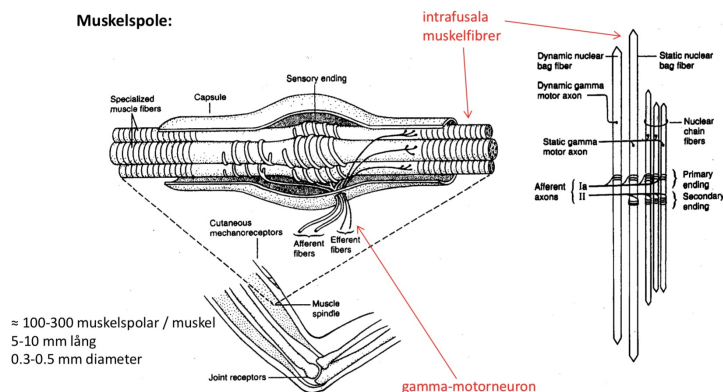
Muskelspolen

Byggnad, innervation och funktionssätt

Proprioception:

- Muskelspolar – signalerar musklers längd och längdförändringar
- Golgis senorgan – signalerar musklers kraftutveckling

Muskelspole:

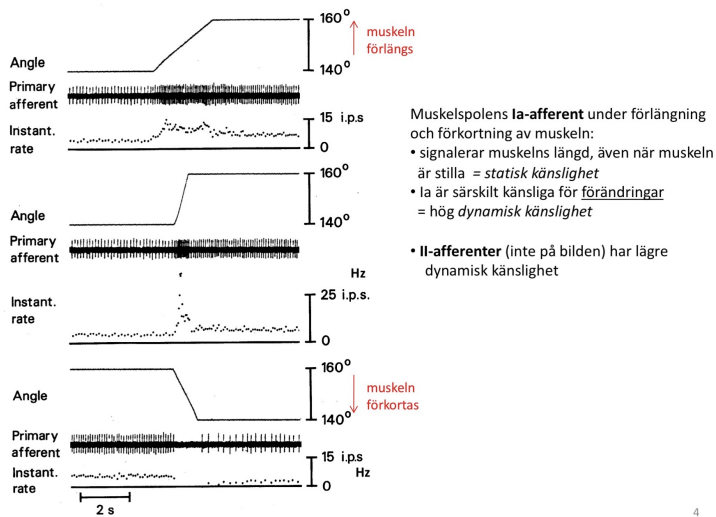


≈ 100-300 muskelspolar / muskel
5-10 mm lång
0.3-0.5 mm diameter

3

Här ses en schematisk uppbyggnad av en muskelspole. Det kan beskrivas som en rikligt innerverad mikromuskel insprängd mellan vanliga muskelfibrer och som består av 6-12 intrafusala muskelfibrer.

Till mitten på muskelspolen där kontraktilelement saknas synapsar afferenta nervterminaler som aktiveras av en förlängning av denna icke-kontraktile region. Denna mekanism skyddas från mekaniska störningar av en vätskefylld kapsel.

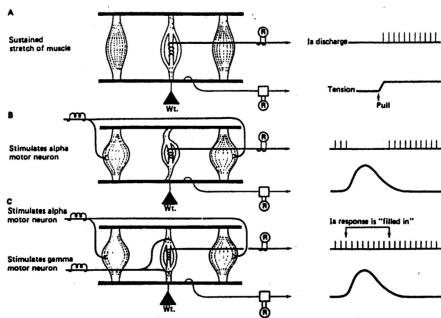


Den afferenta innervationen består av Grupp 1a respektive Grupp 2 afferenter.

Grupp 1a är särskilt känsliga för förändringar av muskellängden (dynamisk känslighet), men kan även signalera för muskels längd när den är stilla (statisk känslighet).

Grupp 2 har omvänt en hög statisk känslighet, alltså att dess fyrningsfrekvens varierar drastiskt mellan olika muskellängder.

Gammamotorneuronen håller muskelpolen lagom sträckt när muskeln förkortas (fler funktioner = ?)



A Ia afferenternas aktivitet vid konstant muskelsträckning. B Det uppstår en paus i Ia afferentens aktivitet då de extrafusala fibrerna förkortas vid en selektiv stimulering av α -motorneuronen. C När både α - och γ -motorneuronen stimuleras ses ingen väsentlig ändring av Ia afferenternas aktivitet.

Muskelspolar innerveras även av gamma-motorneuron, som ansvarar för att kontrahera muskelspolens intrafusala fibrer på så att den kan hållas lagom spänd även om muskeln den sitter i skulle förkortas.

Hjärnan använder sig av gamma-motorneuron för att reglera muskelspolars känslighet, och dessa motorneuron aktiveras tillsammans med de vanliga alfa-motorneuronen.

På höger i bild 3 kan man se att det finns 2 olika sorter av gamma-motorneuroner: Dynamiska- och statiska gamma-motorneuron, som på än så länge ej klarlagda sätt anses påverka den dynamiska respektive den statiska känsligheten i muskelpolen.

Sträckreflexen

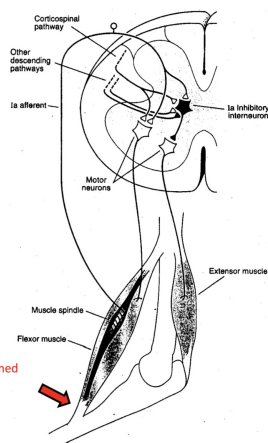
Reflexer

- "ett omedelbart motoriskt svar på retning av ett sinnesorgan"
- stereotyp, utlöses alltid vid tillräcklig retning
- "förprogrammerad"
- det finns många liknande, men inlärda, 'motoriska svar'

Sträckreflexen

- Mono-synaptisk: Ia-afferenterna kopplas till samma muskels alfa-motorneuron,
- normalt sett en relativt svag reflex, hjärnan inhiberar via descenderande bansystem
- förstärkta reflexer = spasticitet
- försvagade reflexer: vanligen en perifer nervskada

Ulösas av ett slag med reflex-hammare mot senan



Muskelspolens Ia afferenter ger en autogen excitation (monosynaptisk excitation till den egna muskeln) vilket utgör grunden för sträckreflexen, en form av negativ återkopplingskrets. När en muskel sträcks av yttre krafter (som ett lätt hammarslag på en sena) så kommer impulsfrekvensen Ia afferenterna öka vilket ger en ökad excitation av motorneuronen → kontraktion av muskeln som motverkar sträckningen.

Ia afferenter har också exciterande verkan på synergisters motorneuron (heterogen excitation) och inhiberande verkan på antagonisters motorneuron via Ia - inhibitoriska interneuron.

Reciprok innervation

För att inte sträckreflexer ska utlösas vid viljemässiga rörelser så inhiberar 1a - inhiberande interneuron från 1a fibrer från agonistens muskelspole antagonistens motorneuron, vilket förhindrar kontraktion och därmed sträckning av agonisten. Även descenderande banor kan aktivera 1a - inhiberande interneuronen, vilket innebär att hjärnan kan styra denna effekt.

Man använder termen reciprok innervation när man talar om reflexeffekter som har motsatt verkan på agonist och antagonist. Det fallet som beskrivs ovan är dock reciprok inhibition.

Spasticitet och klonas

Försvagade sträckreflexer kan bero på skadade nerver eller i det ryggmärgssegment där muskelns alfa-motorneuron finns.

Spasticitet eller spastisk pares är patologiskt stegrade sträckreflexer som kan uppstå vid skador på de descenderande banorna som normalt sätt ständigt inhiberar reflexkretens i fråga från högre nivå. Inte heller den 1a inhiberande mekanismen är tillräckligt kraftig, och en del av patienternas svårigheter uppstår just som följd av sträckreflexer i antagonister vid viljemässigt utförda rörelser.

Klonus är när patienter med spasticitet uppvisar rytmiskt upprepade sträckreflexer vid en plötslig sträckning av en muskel. Uppvisar patienten klonus kan man utesluta skada på nedre motorneuron.

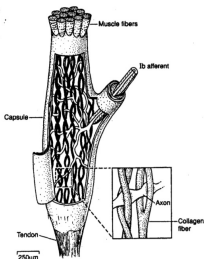
Ascenderande förbindelser från muskelspolen

Muskelspolen har även projektioner via ascenderande banor till thalamus, motoriska hjärnbarken och cerebellum. Motoriska och sensoriska centra i hjärnan får på så sätt information om musklernas längd vilket kan översättas till ledvinklar och positioner av våra kroppsdelar.

Golgi senorgan

Golgi senorgan

- signalerar muskelns kontraktionskraft



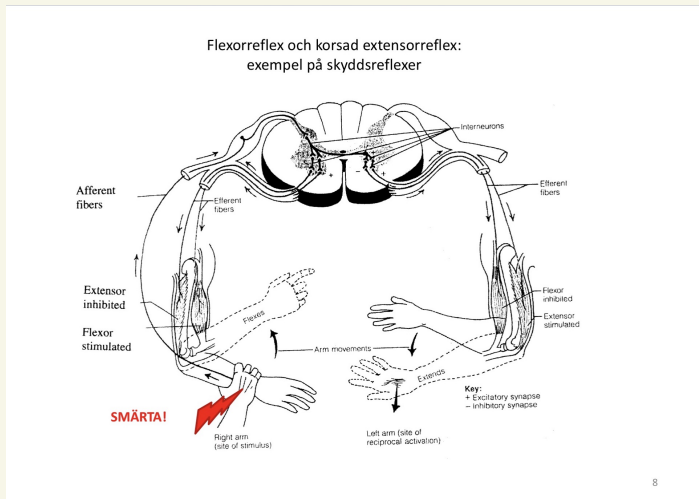
Golgi tendon organs are specialized structures found at the junctions between muscle and tendon. Collagen fibers in the tendon organ attach to the muscle fibers. A single Ib afferent axon enters the capsule and branches into many termino-lated endings that wrap around and between the collagen fibers. When the tendon organ is stretched (usually because of contraction of the muscle), the afferent axon is compressed by the collagen fibers (see insert at lower right) and increases its rate of firing. (Adapted from Schmidt, 1983; inset adapted from Sweet and Schoultz, 1975.)

6

Golgi senorgan informerar CNS om hur mycket kraft en muskel utvecklar när den kontraherar genom att komprimera axon från 1b-fibrer (som den innerveras av) vilket aktiverar mekanoreceptorer, som följd av kontraktionen. Organet är uppbyggt av ett nätverk av kollagena trådar och finns lokaliserat antingen på muskelns ursprung eller sena. När muskeln kontraherar så dras trådarna ihop och 1b-fibrerna som ligger inträngda i nätverket utsätts således för ett mekanisk tryck.

Impulserna från Golgi inhiberar den kontraherande muskeln genom autogen inhibition (inhiberar ofta även synergister), samtidigt som det kan ge en reciprok excitation av antagonisters alfa-motorneuron. Denna reflexeffekt syftar till att hålla kontraktionskraften konstant i muskeln, vilket hjälper till att kontrollera rörelser.

Flexorreflexen och den korsade extensorreflexen



När en smärtsam retning uppkommer, som exempelvis att man trampar på något vasst, så kommer nociceptorer att excitera ett stort antal interneuron inom flera spinala segment som är kopplade via polysynaptiska kedjor till flera motorneuron som innerverar flera muskler. Reflexen leder slutningen till en flexion av hela benet för att dra bort foten från marken (flexorreflexen).

Samtidigt stimulerar nociceptorerna andra benet helt omvänt, alltså en inhibition av flexorerna och en excitation av extensorerna (den korsade extensorreflexen). Den blir meningsfull i det här fallet då den hjälper benet att ta emot den kraft som uppstår i och med att motsatt ben lämnat marken.

Hudreflexer

Plantarreflexen och Babinskis tecken samt övriga hudreflexer

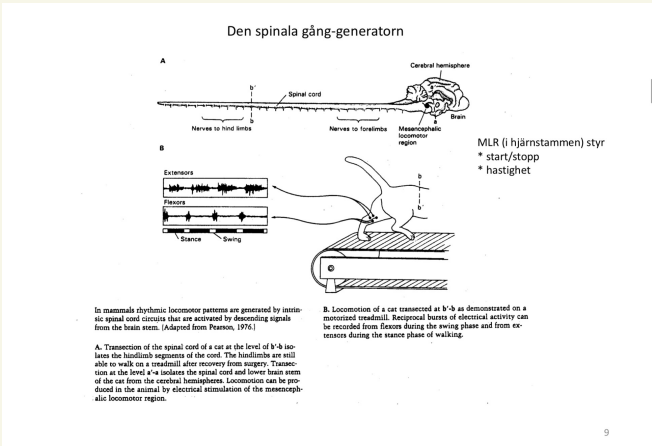
När den laterala sidan av fotsula utsätts för en kraftig stimulering så kommer tårna att göra en plantarflexion, detta då en hudretning reflexmässigt ofta exciterar de motorneuron som framkallar en rörelse mot det hundområde som berörs, en slags gripreflex.

Om pyramidbanan dock skulle skadas (hjärnblödning exempelvis) så sker istället en dorsalflexion av stortån och en abduktion av småtårna, i en rörelse som kallas Babinskis tecken (sannolikt en flexorreflex). Kan förekomma hos barn eftersom pyramidbanan inte hunnit ta kontroll över de lägre nivåerna i barnets nervsystem.

Andra reflexer som är kliniskt viktiga:

- Abdominalreflexen - Lätt ripsning mot maghuden → Abdominal kontraktion
- Cremasterreflexen - Lätt beröring den mediala sidan av låret hos en man → Kontraktion av cremaster (pungen dras upp).

Alternerande rörelser: gångrörelser



Det mönster av alternerande muskelaktivitet som karaktäriserar gångrörelser framkallas av neuronkretsar som finns i ryggmärgen. Dessa utgör en så kallad gånggenerator och är ett exempel på en central mönstergenerator, alltså ett system av neuron som kan producera ett rörelsemönster.

Gånggeneratoren aktiveras av mesencephalic locomotor region (MLR) som avger en ihållande (tonisk) impulsfrekvens. Ju högre aktiviteten är ju snabbare rörelser (snabbare gång).

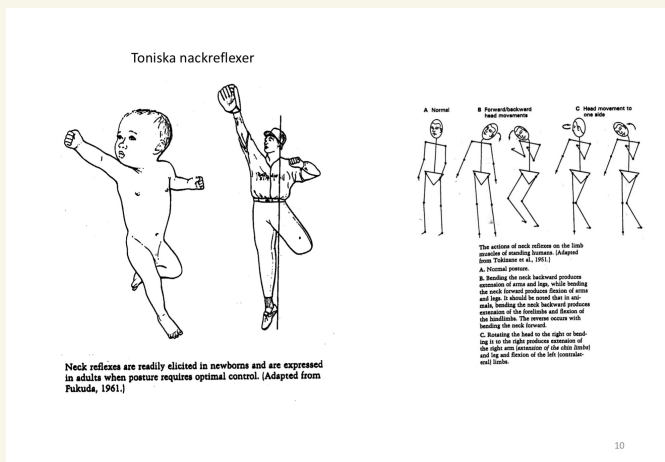
Gånggenerator består av 2 neuronnätverk på varsin sida av ryggmärgen, som i sin tur är uppdelade i 2 halvcentra (ett för flexorer och ett för extensorer) som inhiberar varandra. När nätverken utsätts för tonisk excitation av MLR så aktiveras båda men på grund av reciprok inhibition kan endast en sida aktiveras åt gången. Det halvcentra som momentärt är aktivt inhiberar det andra halvcentrats inter- och motorneuron. Dock blir refraktäriteten gradvis större i det aktiverade halvcentrats inter- och motorneuron vilket minskar deras aktivitet och även den reciproka inhibitionen av det andra halvcentrat, vilket gör att detta tillslut kan aktiveras osv.

Den alternerande aktiviteten förstärks av membranegenskaper som kan regleras av descenderande banor, genom att stimulera Ca²⁺ beroende K⁺ kanaler, vilket reglerar cellens polaritet, och därmed alterneringshastigheten (rörelsehastigheten). Gången utlöses ofta viljemässigt. Den normala gången kräver givetvis fler kontrollfunktioner (balanshållning, anpassning till underlag m.m.). Dessa funktioner kräver medverkan av bl.a motoriska hjärnbarken och cerebellum hos oss människor.

Hjärnstammen

I hjärnstammen finns bl.a system för postural kontroll, alltså att upprätthålla balans och lämplig kroppsställning i bål, extremiteter och nacke med hänsyn till den aktuella verksamheten. Nära relaterat till detta är kontrollen av ögonens läge och rörelser.

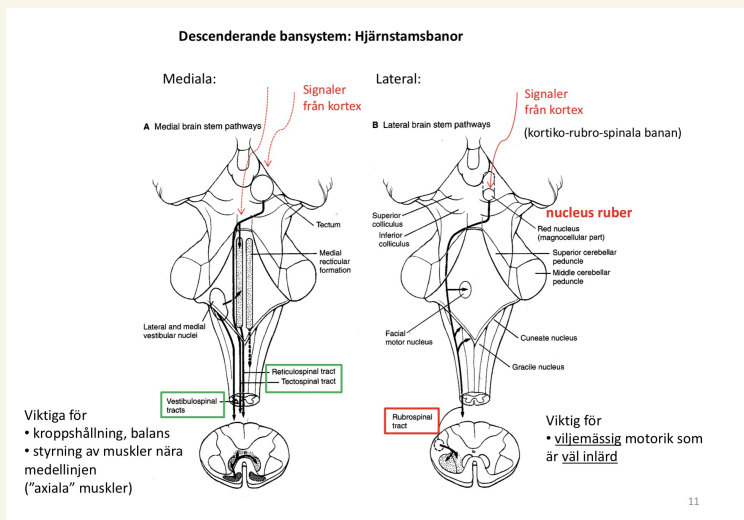
Toniska labyrinthen och tonreflexer



Labyrintreflexer utlöses från vestibularisorganen och toniska nackreflexer utlöses av proprioceptorer i nackmuskulaturen. De verkar framförallt på muskulaturen i extremiteter och nacken samt ögonen (VOR) och dess syften är stabilisera ögon och huvud samt reglera önskvärd inställning av kropp och extremiteter. Dessa reflexmekanismer tar ofta ut varandra, men kan samverka för att underlätta rörelser som kräver optimal kontroll (baseball spelaren).

Release är när den överordnade kontrollen av labyrint och tonusreflexer fallit bort och man utlöser tonusreflexer trots att förhållandet mellan vestibularisreflexen och nackreflexer inte borde resultera i detta.

Descenderande motoriska system



De viktigaste descenderande motoriska systemen delas in i 3 grupper:

- Mediala hjärnstamsbanor — Vestibulospinala, retikulospinala & tectospinala banorna. Till stor del riktade mot axial muskulatur + proximala extremitetsmuskler (skuldra + höft). De står för synergier.
- Lateral hjärnstamsbanor — Rubrospinala banan verkar i högre grad på extremitetsmuskulaturen och medger mer precisa rörelser där.
- Kortikospinala banan eller pyramidbanan medger de mest fraktionerade rörelserna, de finaste synergerna.

Vestibulospinala banor

Aktiveras från vestibulär afferenter, samt cerebellum men saknar direkt inflöde från kortex. Vestibularis organet + vestibulära systemet i hjärnstammen + vestibulospinala neuron utgör tillsammans ett separat sensori-motoriskt centrum som hjälper oss att hålla balansen och upprätthålla den normala kroppsställningen.

Tektospinala banan

Står för orienteringsrörelser av ögon, huvud och kropp i relation till syn-, hörsel- och beröringssinnet. Banan har sitt ursprung i tectum, varav en del heter colliculus sup. Neuronen i banan ligger i riktningsspecifika kolumner, endast vissa neuron aktiveras vid vissa riktningförändringar.

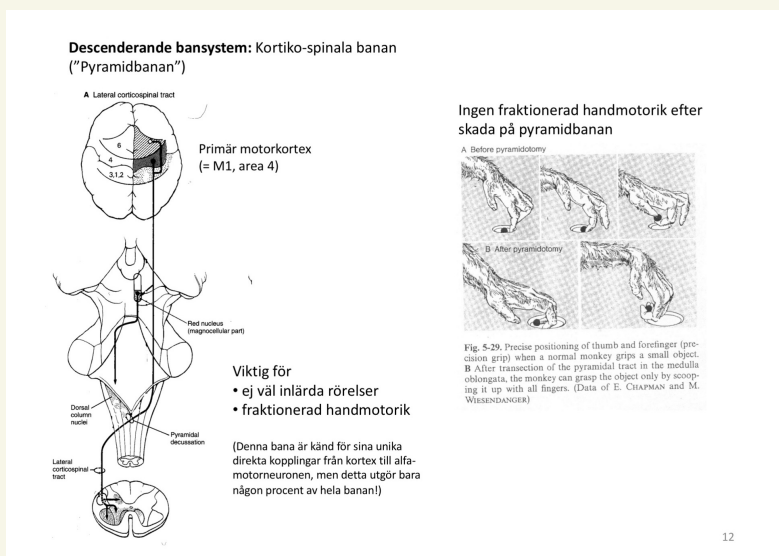
Retikulospinala banor

Flera banor med uppgifter i postural reglering av kroppsställning, reglering av basal tonus i relation till nervsystemets allmänna aktivitetsgrad, visuell orientering av ögon, bål, huvud och arm mot föremål i omgivningen samt lokomotion. Dessa banor utgör grova synergier med tonvikt på axial muskulatur och bakgrundsaktivitet i muskulaturen. Regleras av descenderande banor från cortex (area 4 och 6) samt colliculus sup, utöver samordnad reglering från cerebellum.

Rubrospinala banan

Troligtvis svagt utvecklad hos människor och oklart kartlagd. Troligt att dess funktion ersatts av den retikulospinala banan.

Kortikospinala banan



Har sitt ursprung i cortex och terminerar huvudsakligen i interneuron i ryggmärgen som kan styra motorneuron. Den kan även styra spinala reflexer via interneuron genom reglerad excitabilitet. Unikt för banan är de monosynaptiska projektioner de har till en liten andel motorneuron (förmodligen för individuell rörelse av fingrar).

En selektiv skada kan innebära lätt försämrad förmåga att kontrollera fingerrörelser, samt att det ger en lätt spasticitet, vilket tyder att det reglerar tonisk inhibition av sträckreflexerna i ryggmärgen.

Banan har även okorsade fibrer som innerverar interneuron som framförallt styr den axiala muskulaturen, förmodligen för att ge postural reglering i samband med viljemässiga rörelser.

Den reglerar även sensoriska funktioner genom att ex. Utöva presynaptisk inhibition på afferenta terminaler i ryggmärgen. Dessa sensoriskt reglerande fibrers neuron ligger i postcentrala cortex.

Samspel mellan skadade system spelar stor roll för symptombilden vid skador

En skada på en av banorna kan utspela sig annorlunda om den skett selektivt eller ihop med en annan bana. Ett exempel är om både den Kortikospinala banan och den Rubrospinala banan skadas allvarligt, där totalt bortfall av arm- samt fingerrörelser uppstår. Efteråt sker dock en viss återhämtning tack vare att retikulospinala celler till viss del kan ta över funktionen. Om små fragment av de skadade banorna ändå finns kvar efter skada går denna återhämtning mycket bättre eftersom de agerar som "lärare" för de retikulospinala cellerna.

Motoriska projektioner från cortex cerebri

Endast ca 5% av neuronerna i cortex som projicerar mot subkortikala strukturer når ändå ner till ryggmärgen som Kortikospinala fibrer. Resten av projektionerna terminerar i basala ganglier, thalamus, cerebellum eller hjärnstammen. En funktion är att kontrollera rörelser indirekt via retikulo-, Rubro-, och tektospinala system (förklarar varför en skada i capsula interna där de nedåtgående fibrerna från cortex rör sig kan leda till förlamningar på den kontralaterala sidan medan en selektiv skada på Kortikospinala banan endast ger små defekter i handmotorik).

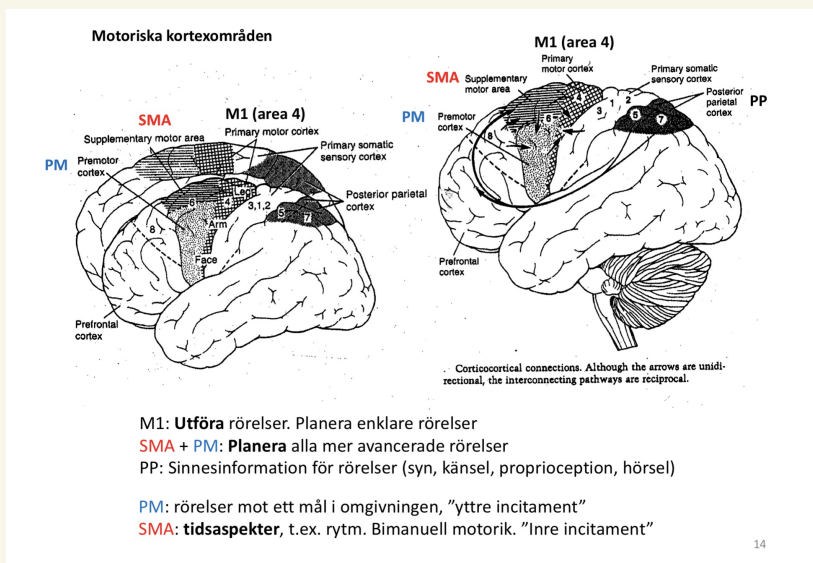
Översikt över cerebrala motoriska funktioner

Innan man utför en enkel viljemässig handling händer följande i hjärnan:

1. Yttre eller inre incitament uppstår.
2. En motorisk strategi utformas av associationskortex tillsammans med basala ganglier och motoriska delar av thalamus.
3. En motorisk signal sänds till hjärnstammen och ryggmärgen via descenderande bansystem, detta ombesörjs av motoriska kortexområden i samarbete med cerebellum och motoriska delar av thalamus.
4. Ett slutgiltigt mönster av nervimpulser utformas av hjärnstammen och ryggmärgen, som skickas till motorneuronen.

Detta är en förenklad fördelning.

Den motoriska hjärnbarken



Bilden visar de viktigaste motoriska areorna i storhjärnans bark.

1. Primära motorkortex (Gyrus precentralis, BA 4, M1)
2. Supplementära motoriska arean (mediala BA 6)
3. Premotoriska arean (PM/PMC, laterala delen av BA 6)

Riktigt med förbindelser dessa emellan, dock har SMA och PM överordnad funktion över primära motorkortex.

Viktiga inflöden till dessa områden från:

- Andra kortexareor (Parietalkortex BA 5 & 7 + Prefrontalkortex BA 9)
- Subkortikala strukturer (Basala ganglier och cerebellum via thalamus.
- Perifera sinnesorgan.

Utöver dessa finns 2 speciella kortexareor för ögonrörelser FEF (frontal eye field, ligger nära PM) och SEF (supplementary eye field, framför SMAI).

Primära motoriska hjärnbarken

Längst ner i hierarkin över motoriska kortexareor och endast aktiverad under viljemässiga muskelkontraktioner. Kan ses som en verkställare under starkt inflytande från de andra motoriska areorna.

Pyramidceller i M1 påverkar många motorneuron i antingen en och samma muskler eller i flera muskler samtidigt (bildar rörelsemönster, movement units, genom synerger). Kan även ha inhibitoriska effekter till antagonistiska muskler.

Sensoriskt inflöde till M1 inkommer från muskelspolar och hudafferenter. Dessa kan ge upphov till transkortikala sträckreflexer, en långsam version av monosynaptiska spinala sträckreflexer. Beröring av handen på huden ger en excitation av de kortexneuron som bidrar till att röra handen eller fingrarna mot retningen, troligtvis medverkar dessa kopplingar i gripfunktionen. Ingen visuell afferens.

Supplementära motoriska arean (SMA)

Flera funktioner:

- Selektion och utförande av rörelser med inre incitament
- Planering av mer komplexa handlingar
- Sammanlänkning av motoriska delmoment till längre sekvenser
- Bimanuell koordination

Många rörelser kräver samordning av flera muskler, viktig roll för SMA

Premotoriska arean (PM)

Viktig för initiering av rörelser som är beroende av sensorisk information om omvärlden, framförallt visuell eller somatosensorisk. Innehåller neuron som kan aktiveras både av sensorisk och motorisk retning.

Posterior parietalkortex

Också viktigt för motorik mot objekt i det kroppsnära rummet, har en grov karta över omgivningen och ger uppfattning om kroppsdelar i relation till omvärlden. Efter skada uppstår defekter i att utföra visuellt styrda armrörelser mot föremål i det kontralaterala synfältet.

Beredskapspotential

Beredskapspotential är det första neurofysiologiska tecknet på hjärnaktivitet i samband med viljemässig handling och den visar att det finns ett omfattande förberedelsearbete innan det motoriska kommandot utformas. Uppträder huvudsakligen i SMA, PM samt parietalkortex.

Neuronen i M1 aktiveras först ca 50 ms innan rörelsen, och denna potential kallas för motorpotential.

Den högra bilden visar aktivitet i den motoriska hjärnbarken i olika situationer.

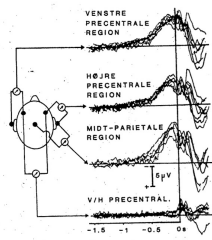
A) Vid en enkel fingerrörelse upp och ner, ökade aktiviteten kraftigt endast i M1 vad gäller den motoriska hjärnbarken, men även Gyrus postcentralis aktiverades (fingersensorisk återfinns här).

B) Vid ett mer komplicerat rörelsemönster så aktiverades SMA samtidigt som M1 förblev aktivt. Ingen aktivitet i PM då detta inte aktiveras av yttre incitament.

C) Här ombads personen endast tänka på föregående rörelsemönster → Aktivitet i SMA men ej i M1, vilket styrker idén om att SMA planerar och M1 verkställer.

Ytterligare stöd för detta har fått när patienters SMA stimuleras elektriskt och de då känner en lust att röra på sig.

Registrering av EEG vid en viljemässig rörelse (electroencefalografi, elektrisk aktivitet)



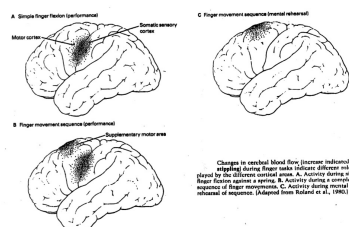
EEG-signalen från (och andra elekt) startar en en viljemässig rörelse. EMG-aktiviteten i Finger-Extensoren startar vid tiden 0.

• Medelvärde av ca 100 rörelser

• beredskapspotential från SMA/PM ("Bereitschaftspotential") upp till 1 sekund före rörelsen

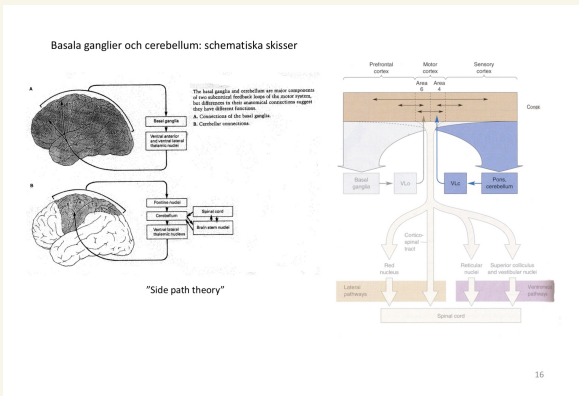
• "Motor potential" (ffa) från M1 strax före rörelsen (~50 ms)

Registrering av PET vid en viljemässig rörelse (mäter lokalt blodflöde i hjärnan, isotopteknik)



Changes in cerebral blood flow (increased) indicated by shaded (red) areas. (From Posner and Raichle, 1997, p. 107. Reprinted with permission of the American Psychological Association, Copyright 1997, American Psychological Association, 0893-3200/97/\$12.00 DOI: 10.1037/0893-3200.17.1.107)

Cerebellum



Här ser man den principiella relationen mellan hjärnans kortex, de basala ganglierna, cerebellum och thalamus. 2 stora slingor utgår från cerebrala kortex och projicerar till sist till motoriska thalamus, en via de basala ganglierna och en via cerebellum. Motoriska thalamus i sin tur påverkar aktiviteten av de motoriska kortexareorna.

Lillhjärnan ingår i tre funktionella system

Cerebellum – schematisk anatomi

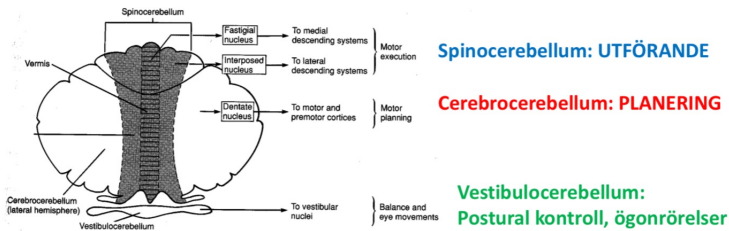
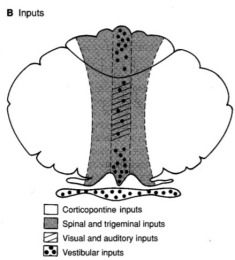


FIGURE 41-7 The cerebellum has three functional components with different outputs (A) and inputs (B).



Det finns 3 funktionella delar av cerebellum:

- Vestibulocerebellum som har inflöde från vestibularis men även ryggmärg, syn och hörsel. Kontrollerar balans, kroppshållning och ögonrörelse via de mediala descenderande banorna, består av en särskild del som kallas flocculus.
- Spinocerebellum är viktig för utförande och utövar denna funktion baserat på olika slags information om rörelsen: en kopia av den utgående rörelsen (efference copy), information om funktionstillståndet i ryggmärgens interneuron, proprioceptiva signaler från muskler. Får även info från hörsel- samt synsystemet via storhjärnans kortex. Lokaliserad medialt i cerebellum.

Information från ryggmärgen till cerebellum transporteras genom spinocerebellära banor:

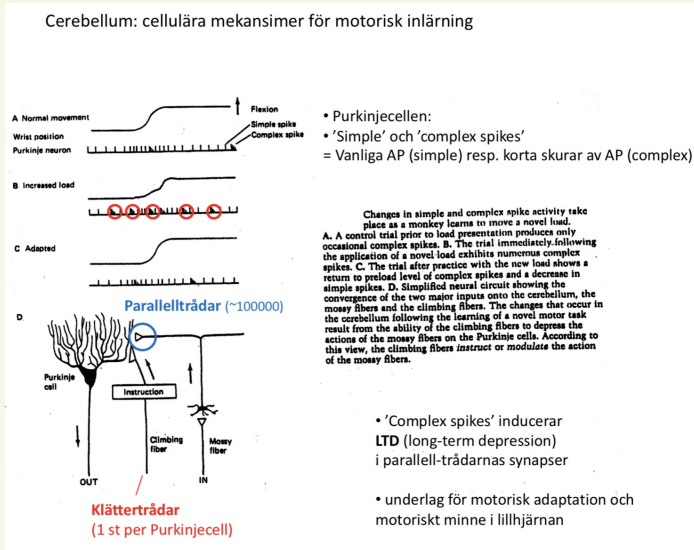
Från interneuron: Ventral Spino-Cerebellar Tract (VSCT)
 Proprioception (ben): Dorsal Spino-Cerebella Tract (DSCT)
 Proprioception (arm): Tractus Cueno-Cerebellaris (TCC).

Utfliödet går från lillhjärnskärnorna framförallt till det motoriska systemen i hjärnstammen och kontrollerar descenderande kommandon i de mediala (Nucleus fastigius) och laterala (Nucleus interpositus) hjärnstamsbanorna (även kontroll över den kortikospinala banan via kortex).

- Cerebrocerebellum samarbetar med cortex cerebri. Ingår i den krets som projicerar från cerebrala kortex via hjärnstammen till laterala delarna av cerebellum. Utgångskänkeln går via Nucleus dentatus till thalamus och vidare till motoriska kortex i storhjärnan. Detta systemet deltar i utformningen av motor planning exempelvis när olika muskler i en rörelse måste aktiveras i rätt tidsföljd och rätt omfattning.

Lillhjärnans organisation

En teori är att lillhjärnan består av flera slingor som löper parallellt med ett annat motoriskt system som den antas kunna reglera för att kunna åstadkomma motoriks adaptation eller inläring (side path theory).



Cerebellum har 2 system av ingående signaler, mosstrådar och klättertrådar. Mosstrådar står för det huvudsakliga inflödet och har sitt ursprung i flera strukturer i hjärnstammen (Nucl. Pontis, nucl. Reticularis lat, vestibulariskärnorna) och i ryggmärgen (spion-cerebellära banorna).

Mosstrådar stimulerar kornceller i substantia Alba i cerebellum som i sin tur exciterar purkinjeceller genom sina paralleltrådar. Dessutom exciterar de stjärnceller som i sin tur inhiberar purkinjeceller.

Över 100 000 paralleltrådar som synapsar på varje purkinjecell och det krävs impulser från flera av dessa för att sätta igång en AP (single spike) i purkinjecellen.

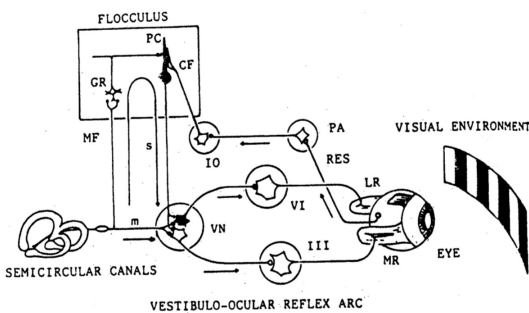
Purkinjecellen har en inhiberande effekt (GABA) på cerebellum-kärnorna som skickar ut den slutgiltiga signalen. Men eftersom mosstrådar stimulerar dem så sker en sammanvägning av aktiviteterna.

Det andra systemet är klättertrådar som sagt, och dessa utgår alla från oliva inferior. Varje klättertråd synapsar endast till 2-3 purkinjeceller och varje purkinjecell synapsar endast med en klättertråd. Dessa trådar har dock en väldigt stark excitatorisk förmåga som leder till en skur av AP (complex spike). Det som sker här är då att när en klättertråd så kraftigt depolariserar en purkinjecell så öppnas spänningkänsliga Ca²⁺ kanaler som agerar second messenger i en intracellulär kaskadväg som resulterar i en långvarig minskning av den synaptiska aktiviteten mellan paralleltrådar och purkinjeceller (LTD). Detta sker dock bara i de synapser från mosstrådar som är aktiva vid depolariseringen av purkinjecellen. Detta är ett sätt att minska mosstrådarnas inverkan på purkinjeceller och därmed minska inhibitionen av neuronerna i lillhjärnskärnorna som de påverkar. Alltså är LTD det cellulära underlaget för att cerebellums roll att justera motoriska system och reflexbågar. LTD kan bestå i flera dagar och sannolikt ännu längre än så.

Ett exempel på detta framgår i bilden ovan där en apa utför en viljemässig handrörelse (A) utan störning vilket inte påvisade någon betydande aktivitet från klättertrådar, men däremot en ganska hög frekvens av mosstrådar. När rörelsen stördes (B) började klättertrådarna att generera complex spikes vilket utlöste LTD i ett stort antal mosstrådar, och motoriken anpassas sedan till den nya rörelsen så att den är snabb och jämn som tidigare, och då avfyrrar klättertråden återigen få impulser.

Vestibulo-okulära reflexen (VOR)

Motorisk adaptation i cerebellum: Vestibulo-okulära reflexen (VOR)



III and VI, oculomotor and abducens cranial nerve nuclei; VN, vestibular nuclei; LR, lateral rectus muscle; MR, medial rectus muscle; MF, mossy fiber; CF, climbing fiber; PC, Purkinje cell; GR, granule cell; IO, inferior olive; PA, pretectal area; RES, retinal error signal; m, major pathway of the VOR arc; s, floccular pathway to the VOR arc. Inhibitory neurons and synapses are in black, and excitatory ones are left unfilled.

VOR är en reflex som utlöses för att kunna bibehålla en fixationspunkt i synfältet trots huvudrörelser. Denna framkallas av sensoriska signaler från vestibularis som via vestibulariskärnorna och oculomotorius kärnorna verkar på ögonmusklerna.

Det finns dock en "side-path" för denna reflex via flocculus i vestibulocerebellum, som utgår från vestibularis afferenten och återkommer vid vestibulariskärnorna. När allt fungerar som det ska så ger den integrerade signalen från purkinjecellerna och vestibularisorganen en perfekt avvägd reflex.

Om synfältet däremot rör sig vid huvudrörelse (retinal slip) så har reflexen fel storlek och måste justeras. Signaler från retina bearbetas i hjärnstammen (pretectal area) och skickas ut som felsignal till Oliva inf. som via klättertrådar åstadkommer en LTD vilket ändrar signalflödet i mosstrådsslingan till vestibulariskärnan på ett sätt att felet korrigeras.

Detta är ett exempel på feed-forward styrning med adaptiv kontroll.

Funktionella roller

Cerebellums roller i planering och utförande av rörelser

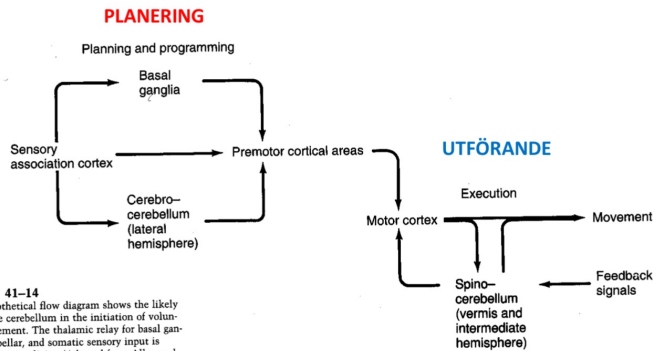


FIGURE 41-14
This hypothetical flow diagram shows the likely role of the cerebellum in the initiation of voluntary movement. The thalamic relay for basal ganglia, cerebellar, and somatic sensory input is omitted for simplicity. (Adapted from Allen and Tsukahara, 1974.)

Lillhjärnan har en roll i motorisk planering genom att motta information från stora delar av kortex till cerebro-cerebellum och projicera tillbaka dessa till motoriska kortikala områden via thalamus.

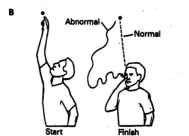
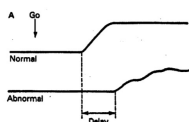
Den har även en roll i att utföra rörelser genom att ta emot information från proprioceptorer, ryggmärg och hjärnstam via spino-cerebellum, och projicera främst på de descenderande hjärnstamssystemen.

Högre funktioner

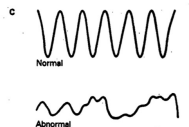
Det finns nu idéer om att cerebellum även kan ha en roll i icke-motoriska processer, vilket man antar utifrån att man sett aktivitet i cerebro-cerebellum vid tankeverksamhet.

Patologi

Symtom på lillhjärneskada: Samlingsbegrepp ATAXI



- dysmetri = fel storlek på rörelser
- intentionstremor = skakningar under rörelser



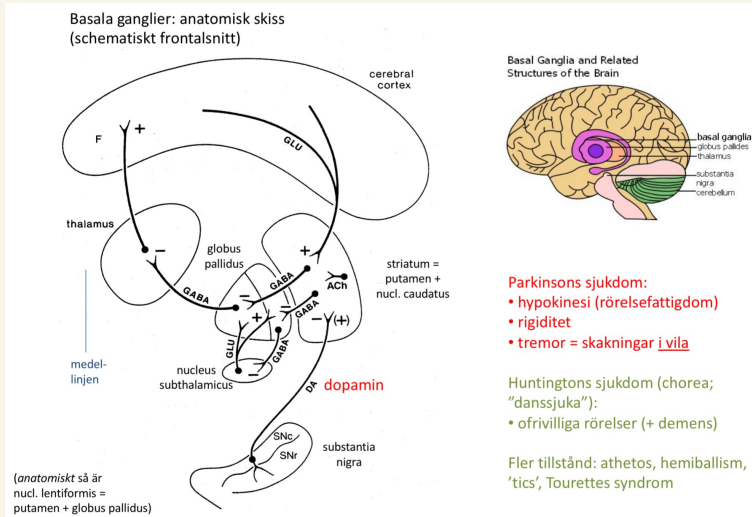
- svårt att ändra rörelseriktning ((adiadochokinesi))

Vid cerebellära skador ser man ataxi, balanstörningar och hypotoni. På bilden kan man se ataxi vilket kan beskrivas som fel i rörelsers hastighet, omgång och kraft. När rörelserna har fel storlek kallas det för dysmetri, och det beror till stor del på bristande koordination mellan flera muskelgrupper (dyssynergi). Om talet påverkas och blir "hackigt" kallas det för ataktisk dysartri. Utöver det har patienterna oftast tremor under rörelser.

Oförmåga att ändra rörelseriktning snabbt kallas för adiadochokinesi.

Patienter uppvisa också ofta hypertoni, alltså en längre tonus än normalt både vid vila och i samband med rörelser.

De basala ganglierna



Den dominerande synen på basala ganglierna är att de är beslutsfattande i vilka rörelser som ska utföras. Detta genom att de är en del av en "slynga" från kortex via thalamus tillbaka till flera kortikala områden. De är särskilt viktiga för rörelser som initieras av inre incitament.

Slyngan utgår från M1, PM, SMA, primära somatosensoriska arean samt övre delen av parietalloben. Sedan går den in i striatum (putamen + nucl. caudatus) och tar därefter en indirekt väg (via globus pallidus externus och Nucleus subthalamicus) samt en direkt väg till globus pallidus internus, utgångsdelen.

Från utgångsdelen tar den sig sedan till SMA via motoriska thalamus. Olika delar av slyngan hanterar motorik i olika delar av kroppen.

De får ingen direkt sensorisk information bara bearbetad (från kortex).

Finns även ett flöde från locus ceruleus och raphe-kärnor i hjärnstammen som antas ha en modulerande funktion av aktivitetsgraden i systemet.

Det finns en dubbelt inhibitorisk huvudlänk (2 GABA neuron) på vägen från striatum till thalamus i den direkta vägen. Signalflödet genom denna väg moduleras från 4 håll:

- Cholinerga neuron i striatum
- Dopaminerga neuron från substantia nigra som verkar på neuron i striatum.
- Nucleus subthalamicus.
- Intralaminära kärnor i thalamus.

Fysiologi

De basala gangliernas signalflöde utgår från globus pallidus externus samt pars reticulata av substantia nigra. Under vila avfyra dessa en tonisk inhiberande signal till hypothalamus som har exciterande synapser på cortex. Om man vill röra sig så minskar denna toniska hämningen.

Cholinerga och dopaminerga system påverkar striatum på motsatta sätt. Dominans av cholinerga system ger mindre och färre rörelser (hypokinesi) medan det omvända förhållandet ger ett motsatt resultat (hyperkinesi).

Substantia nigra och Parkinsons sjukdom

Parkinsons sjukdom beror till stor del på degeneration av de dopaminerga cellerna i pars compacta av substantia nigra. Detta leder till en kolinergisk dominans i de basala ganglierna vilket leder till hypokinesi, alltså en rörelsefattigdom som bl.a innebär svårigheter att starta rörelser. Denna hypokinesi kan motverkas av visuella stimuli, vilket antyder att yttre incitament kan initiera rörelser på andra vägar än genom de basala ganglierna.

Vidare uppvisar patienten en rigiditet som följd av en förhöjd tonus i muskulaturen (segheten man upplever när man undersöker en sådan patients rörelse kallas för kuggfjulsfenomenet).

Till sist så uppvisar patienten även vilotremor, som vid allvarliga fall också kan visa sig vid rörelser,

Dopaminerga celler finns även i Ventral Tegmental Area (VTA) och Nucleus retrorubralis, och dessa system har projektioner till stora delar av hjärnbarken, bland annat prefrontalkortex. Alltså leder degeneration av de dopaminerga cellerna till intellektuella och emotionella symptom.

Tidigare behandlades Parkinson med anticholinerga medel för att reducera dominansen i striatum, men nu används L-dopa som är en prekursor av dopamin som ligger efter det defekta enzymsystemet tyrosinhydroxylas.

Övrig patologi i de basala ganglierna

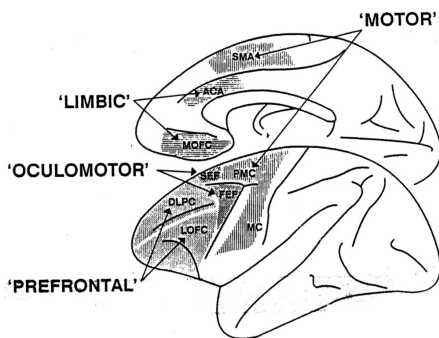
Huntingtons chorea (danssjuka) är en ärftlig sjukdom med defekt på kromosom nr. 4 vilket leder till bortfall av GABA-erga och cholinerga interneuron i striatum bortfaller vilket leder till en hyperkinesi. Det leder till ofrivilliga ryckiga rörelser i extremiteter och ansikte. Patienten drabbas även av en tillagande demens genom liknande degenerativa mekanismer i storhjärnan.

Vid skada på Nucleus subthalamicus får patienten hemiballism, vilket innebär att patienten gör omotiverat våldsamma rörelser av ena kroppshalvans extremiteter, speciellt i höft- och skulderled. Ett annat vanligt symptom vid skador på de basala ganglierna är athetos vilket innebär ofrivilligt, relativt långsamma vridande rörelser.

Många av symptomen är underskott eller överskott av rörelse, vilket stämmer med uppfattningen om de basala gangliernas roll som beslutsfattare i rörelsesignalering.

De basala ganglierna har även icke-motoriska funktioner

Målområden i kortex för signaler från de basala ganglierna



Frontal lobe targets of basal ganglia output. Schematic illustration of the cortical areas that receive the output of the separate basal ganglia-thalamocortical circuits. Abbreviations: ACA, anterior cingulate area; DLPC, dorsolateral prefrontal cortex; FEF, frontal eye field; LOFC, lateral orbitofrontal cortex; MC, primary motor cortex; MOFC, medial orbitofrontal cortex; PMc, premotor cortex; SEF, supplementary eye field; SMA, supplementary motor area.

En anatomisk studie visar att det finns 5 kortiko-kortikala slingor genom de basal ganglierna:

- en allmänt motorisk som togs upp tidigare
- En okulomotorisk
- Två prefrontala
- En limbisk

De två första projicerar främst till laterala thalamus medan de andra slingorna som utgår från associationskortex projicerar till mediala thalamuskärnor.

De basala gangliernas funktion är alltså vara att utöva en kontrollstation som modulerar aktiviteten i hela frontalloberna i relation till planering och utförande av ögon- och kroppsrörelser (slynga 1 och 2) samt kontroll av mer komplicerande aspekter av beteende (slingorna 3-5).

Motoriska kontrollprinciper

Motoriskt program, feed-forward och feed-back

Ett motoriskt program är en sekvens av nervimpulser som finns lagrade i ett motoriskt minne eller som kan produceras av t.ex. en mönstergenerator. Det finns många typer av motoriska program lagrade i CNS, men de är inte kodade "exakt" utan innehåller bara rörelsens grundstruktur, vilket gör den anpassningsbar till storlek, hastighet osv. (parameterinställning). Denna inställning kan ske antingen baserat på somatosensorisk och visuell information eller på lagrad information från tidigare erfarenheter.

Snabba rörelser är exempel på feed-forward eller open loop control eftersom rörelsen kan genomföras utan sensorisk information, utan bygger snarare på en rörelseförutsägelse (antecipatorisk kontroll) eller tidigare erfarenheter.

Negativ feed-back däremot innebär att det sensoriska systemet direkt påverkar de neuronala styrsystemet. Muskelaktiviteten justeras kontinuerligt av sinnesorgan för att minimera avvikelser mellan önskvärd rörelse och verklig rörelse.

Feed-back kan vara negativt också eftersom den kan leda till instabilitet eller svängningar som i vissa former av tremor.

En och samma handling kan innehålla båda dessa programmerande komponenter, t.ex när man sträcker ut armen för att lyfta en kaffekopp.

Kontroll av människans uppräta ställning

Motoriska kontrollstrategier: Balansen

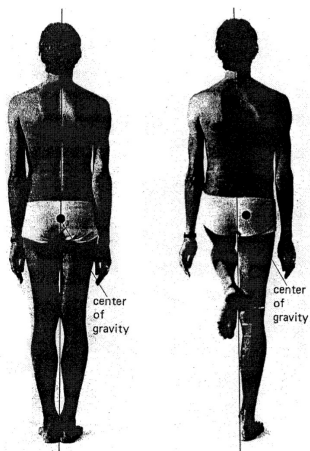
1. Planering

- "ett steg före"
- komplicerat, kräver många av CNS motoriska kretsar för inlärning
- fördelar: snabbare, ökad stabilitet
- "måste bli rätt"
- t.ex. en spårvagn som startar

2. Återkoppling från sinnesorganen

- alltid "ett steg efter"
- risk för instabilitet, begränsad hastighet
- behövs om något (trots allt) går snett
- även dessa funktioner är ofta avancerade, anpassningsbara, förvärvade
- t.ex. att snubbla; en oväntad inbromsning

Planering av balansen: Antecipatorisk kontroll

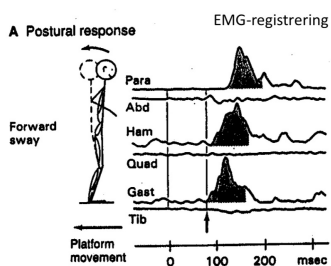


24

Genom anticipatorisk kontroll så försöker kroppen förtutse snarare än att reagera på yttre event. Ett exempel är hur man står i en spårvagn som är på väg att starta.

Det går snabbare och är mer effektivt än att invänta störningar för att sedan korrigera dessa, men "planeringen" måste hela tiden bli perfekt.

Posturalt motoriskt svar ("Posturala reflexer")



A movable platform is used to perturb stance in various ways. (Adapted from Horak and Nashner, 1986.)

Backward movement of the platform makes the subject sway forward (A). This elicits a compensatory response organized in the distal to proximal sequence (first the gastrocnemius, then the hamstrings and lumbar paraspinal muscles).

25

Alla balansstörningar kan dock inte förutses av balansen så vi använder oss av framförallt 3 sensoriska system:

- Vestibulära systemet
- Visuella systemet
- Propioceptiva systemet

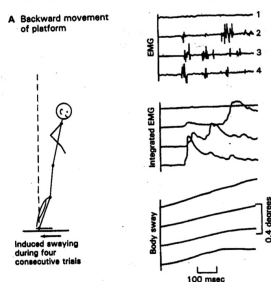
När det sker en oväntad balansrubbing så kan sensoriska signaler från dessa system framkalla kompensatorisk muskelaktivitet väldigt snabbt, tiondels sekunder, som undviker att vi ramlar.

Detta är ingen reflex vi är födda med, utan en del av det motoriska program som vi använder för att kunna stå på två ben.

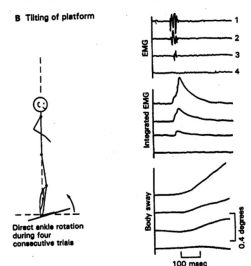
De 3 systemen utlöser samma typer av motoriska svar men med olika fördröjningar, där reflexer utlösta från vestibularis är betydligt långsammare.

Det posturala motoriska svaret kan anpassas efter omständigheterna

Svajar genom att underlaget rör sig bakåt



Svajar genom att underlaget roterar



The muscles that contract during body sway are adapted to counteract the disturbance. (Adapted from Nashner, 1976.)
 A. Sway induced by unexpected backward movement of the platform triggers a rapid postural response in the gastrocnemius muscle that occurs progressively earlier with repeated trials. (Numbers opposite EMG traces refer to consecutive trials.)
 B. When the ankle is unexpectedly tilted in the toes up direction, the large contraction of gastrocnemius on the first trial initially destabilizes posture and induces large body sway. However, this response is attenuated after a few trials and sway is reduced.

26

Den vänstra bilden visar hur motoriska svar kan anpassas så att svaren successivt ökar för att anpassa sig till "svajet".

Den högra bilden visar det motsatta, när ett motoriskt svar (i det här fallet dorsalflexion av foten i samband med en bakåtroterande platta) ger en ökad svajning, vilket resulterar i att det motoriska svaret reduceras tills det att det anpassats till att lösa balansrubbingen. Sannolikt är att vestibularis känner av svajet bakåt och medverkar till ett undertryck i svaret.

Dessa 2 är exempel på motorisk adaptation, där vestibulo-cerebellum sannolikt spelar en stor roll.

Alla 3 sensoriska system samverkar för att hålla jämvikt.

Att sträcka ut handen mot ett föremål

I styrning och kontroll av armar och händer framträder flera viktiga principer för motorisk kontroll. En av dessa är betydelsen av visuella signaler, som av occipitalloben projiceras vidare till områden i temporalloben som har en igenkännings-förmåga, och till bakre parietalkortex där viktiga associeringsförmågor finns som är viktiga för att kunna starta en rörelse.

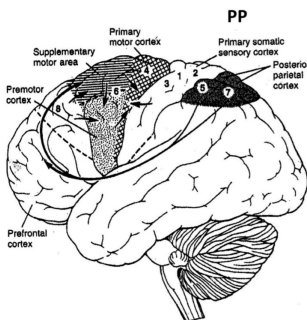
Om man tänker sig scenariot där man ska sträcka ut armen och ta upp ett föremål krävs flera steg:

- Lokalisera objektet. Kroppen använder sig av sensorisk information från retina och proprioceptorer i de yttre ögonmusklerna samt nackmuskulaturen. Det finns neuron i bakre parietal- och premotoriska cortex som kodar lokalisering av föremål i relation till kroppen tack vare konvergens från dessa 3 system, skapar en visuell karta över omgivningen.
- Rörelsen planeras av SMA och genomförs, är beroende av att informationen från steg 1 är korrekt.
- Utforma greppet (återkommer)
- Gripa och lyfta (återkommer)

För att kunna planera dessa rörelser behöver hjärnan utöver en visuell karta även en proprioceptiv karta, alltså en karta som förmedlar vinklar i lederna, muskellängder, aktivation i musklerna m.m. Denna information kommer från golgi organet, muskelspolarna och även huden, och bidrar till att förstå kroppens positionering i relation till det kroppsnära rummet.

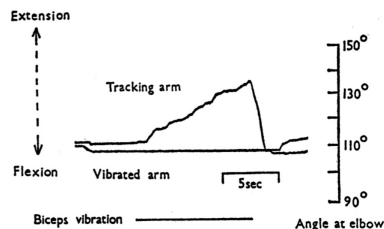
För att normal armmotorik i det här fallet ska fungera krävs det att den visuella och den proprioceptiva kartan stämmer överens, alltså att hjärnan måste veta vilka ledvinklar och muskellängder som leder till att handen når fram till en viss punkt i rummet.

Högre motoriska funktioner: Ytterligare funktioner i PP och SMA/PM



Corticocortical connections. Although the arrows are unidirectional, the interconnecting pathways are reciprocal.

Proprioceptiv "karta" (eller "modell") över kroppen: Vibration på en sena aktiverar muskelspoler, ger en illusion av rörelse

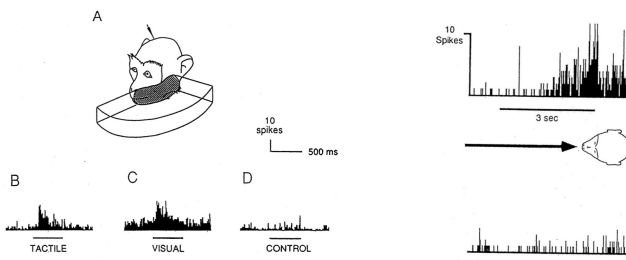


Muskelspoler bidrar dock inte bara till den omedvetna proprioceptiva kartan utan även till medveten upplevelse av ledernas läge och rörelse.

Detta kan ses i bilden till höger som illustrerar hur en försöksperson vars muskelspoler i en armen stimulerats genom vibration, upplevde att dess armbågsvinkel ständigt ändrades, vilket den inte gjorde naturligtvis.

PP:

- Karta / modell över det kroppsnära rummet
- Sammanställning av information från flera sinnessystem ('multisensory integration')
- Underlag för kroppsuppfattning



- celler som reagerar på både visuella och taktila (även auditiva) stimuli inom ett visst område i det kroppsnära rummet (Graziani)

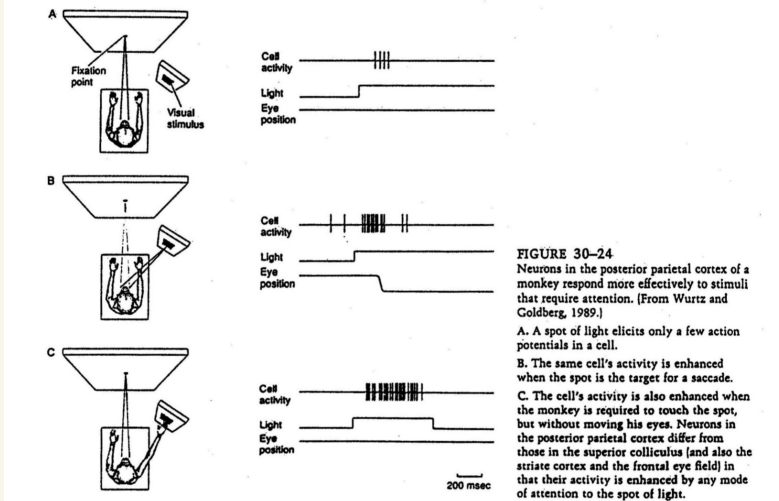
Många neuron i BA 5 och 7 reagerar för händelser i det kroppsnära rummet. Vissa av dessa neuron har ett visst visuellt receptivt fält i det kroppsnära rummet, inom vilket de även reagerar på beröring av det hundområde som ligger mot denna sektor.

Sedan finns de celler som dessutom är beroende av proprioceptiv information från armen, vilket gör att de endast reagerar på visuella och taktila retningar om armen hålls i ett sådant läge att de kan agera mot föremål i det receptiva fältet.

Till höger på bilden visar neuron som reagerar starkare när föremål rör sig mot ansiktet än ifrån det, och de skapar yttre incitament till handling, ex fluga som flyger mot ansiktet som man slår bort.

Vissa neurons aktivitet kan moduleras, genom att öka uppmärksamheten och benägenheten att agera mot ett objekt så ökar neuronets aktivitet, trots att den visuella signalen är densamma.

PP: Celler som avspeglar riktad uppmärksamhet (attention)



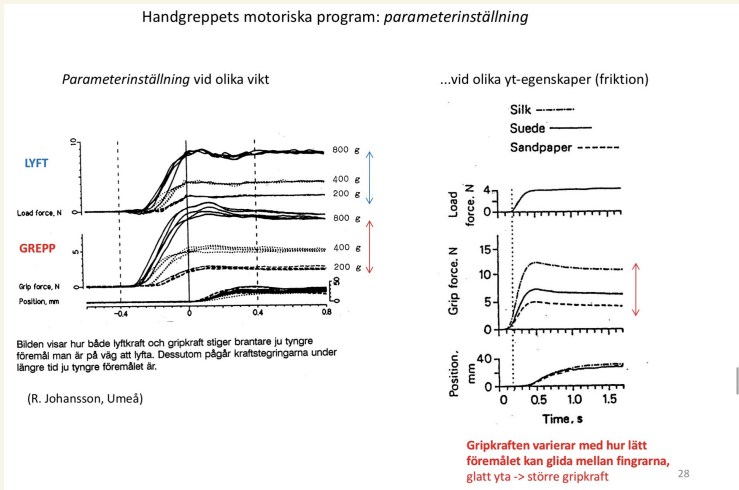
Spegelneuron är neuron i bakre parietal- och motoriska kortex som skapar yttre incitament som baseras på att se en annan person utföra en viss handling.

Alla dessa exempel belyser hur taktill, proprioceptiv, visuell och uppmärksamhetsinformation konvergerar i ett system med uppgift att förbereda, initiera och utföra vissa former av arm- handmotorik.

Att gripa ett föremål

Neuron i bakre parietal- och premotoriskakortex har som uppgift att utforma grepp genom att aktivera lämpliga grupper av Kortikospinala neuron.

I det ögonblick man berör ett föremål man ska greppa/lyfta sker en successiv ökning av kontraktionen i de muskler som genomför dessa rörelser. Man har även visat att gripkraften justeras så att vi inte trycker onödigt hårt och förlorar energi, utan endast så hårt som behövs.



Det motoriska programmet anpassas beroende på vilken av föremålet som ska lyftas, där strukturen är oförändrat men det har skett en parameterinställning som gör att både grip- och lyftkraft ökar mer (fortfarande parallellt).

En annan parameterinställning är att reglera gripkraften beroende på friktionen hos föremålet, där lägre friktion kommer leda till strakare gripkraft, medans lyftkraften inte påverkas av denna parameter. De båda krafter stiger dock fortfarande parallellt.

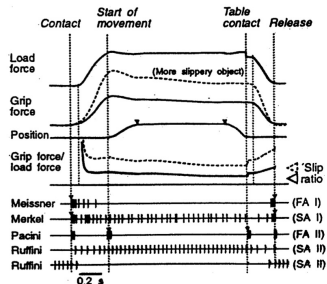
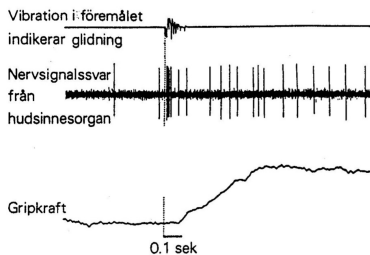
Sådana parameterinställningar sker på grundval av minnesinformation om föremålets egenskaper, samt taktill information från hudens sinnesorgan. Minnesinformationen används alltså för anticipatorisk inställning av grip/lyft-parametrar.

Återkoppling från sinnesorganen i handgreppet

Handgreppet: återkoppling från handens sinnesorgan

"Microslip":

En liten glidning av föremålet ger en snabb ökning av kraften
Ser ut som en reflex (70 ms), men signalerna går via cortex i hjärnan



29

Denna bild visar hur sensorisk information från händernas hud snabbt kan reglera gripstyrkan om det känns att det man håller i glider ur handen (microslips). Detta sker via en skur av nervimpulser från nervceller i fingertopparna exempelvis. Detta framkallar en reflex som justerar upp gripstyrkan, och denna reflex kan återupprepas vid behov.

Detta motoriska svar är inlärt, och det sker förmodligen transkortikalt via kopplingar mellan primär somatosensorisk cortex (BA 1 och 3) samt M1 (BA 4).

Till höger i bild ser man svar från olika mekanoreceptorer i huden i samband med en grip- och lyftförelse.

Signaler från Merkels/Meissners vid beröring av föremålet ger information om friktionen, vilket kan justera den anticipatoriska inställningen om denna var felaktig.

Vidare förmedlar paccinikroppar tack vare sin vibrationskänslighet om föremålet lämnat underlaget. Alltså kommer stegringen i lyft och gripkraft att avta när paccinikroppar sänder ut sin impulsskur. Om dessa skurar däremot inte kommer som förväntat innebär detta att den anticipatoriska inställningen inte stämde vad gäller vikten på föremålet och då regleras detta genom att utöva en större kraft.

Dessa mekaniskaer visar hur man kan använda olika typer av information för att länka samman successiva komponenter.