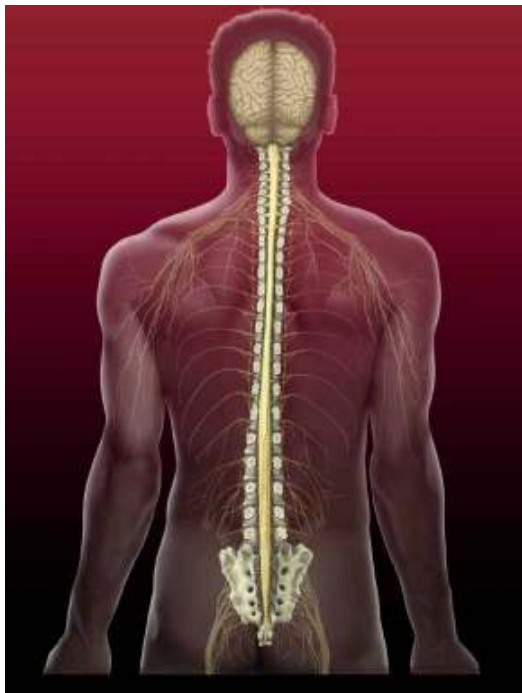




Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Nervesystemet



Nervesystemet omfatter alt nervevæv i organismen og har som hovedfunktion **kommunikation**.

Stimuli i form af tryk eller berøring bliver opfanget af **sensoriske receptorer**. Denne stimuli omdannes til elektrisk aktivitet, der transmitteres i form af nerveimpulser til CNS, hvor de bearbejdes og anvendes i forskellige sammenhænge af andre nerveceller. Derefter sendes impulserne fra CNS til **effektororganerne**: skeletmuskler, glat muskulatur eller kirtler.

Man kan dele nervesystemet i:

- **Centralnervesystem**
- **Perifere nervesystem**

Centralnervesystemet (CNS) består af **hjernen (encephalon)** der ligger i kraniehulen, og den fortsætter nedadtil som **rygmarven (medulla spinalis)**, i hvirvelkanalen. CNS indeholder ca. 100 milliarder neuroner. Mellem nerveceller er der

cellekontakter af type, **synapser**, hvor impulsbølgen overføres fra nervecelle til nervecelle vha. **kemiske neurotransmittere**. Neuronernes cellelegemer ligger samlet i grupper, **nervekerner (nuclei)** og deres udløbere, **nervefibre**, løber ofte samlet fra et sted i CNS til det andet, **ledningsbane eller tractus**.

Det perifere nervesystem (PNS) omfatter alt nervevæv uden for hjerne og rygmarv, som sørger for kommunikation mellem CNS og resten af kroppen. Det består af grupper af nervecellelegemer, **ganglier**, og sammenfletninger af nervefibre, **plexer**, samt bundter af parallel forløbende nervefibre i form af **perifere nerver**. Nerverne afgår parvis fra hjerne og rygmarv til hver side af kroppen.

PNS deles i **det somatiske nervesystem**, som er under kontrol af viljen og styrer kroppens skeletmuskler, og **det autonome nervesystem**, som er uden kontrol og virker på kroppens kirtler, hjertet og den glatte muskulatur i blodkar og indre organer.

Det autonome nervesystem deles videre ind i **det sympatiske nervesystem** og **det parasympatiske nervesystem**. Det sympatiske nervesystem aktiveres ved stress og fysiske krævende situationer og det



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

medfører, at kroppen bedre er i stand til at udføre kraftpræstationer på *kort sigt*. I situationer med angst og raseri ser man øget sympatikus som forhøjet blodtryk, hurtig puls og pupildilatation. En lille muskel, m. tarsalis, i det øvre øjenlåg er også innoveret af sympatikus, der hjælper med at holde øjenlåg åbent. Samtidigt mobiliseres lagret energi af adrenalin fra binyrerne, der har virkninger på hjertet og luftvejene. Tarmkanalens aktivitet nedsættes. Der er øget koncentration af glukose og fedtsyrer i blodet. Sympatiske innervationen af svedkirtler fremkalder svedsekretion og af kar fremkalder vasokonstriktionen.

Parasympatikus kontrollerer først og fremmest funktioner, som er væsentlige for organismens opretholdelse og trivsel på *længere sigt*. Det virker fremmende på fordøjelsesprocesserne, sikrer udskillelse af affaldsprodukter ved tømning af blære og endetarm, beskytter øjet mod stærkt lys, dæmper hjertets aktivitet, reducerer luftvejenes diameter og øger sekretionen i luftvejene.

Den perifere del af sympatiske og parasympatiske systemer har **fællestræk** i opbygningen. I modsætning til de **somatisk-efferente fibre** som går ubrudt til organerne de forsyner, afbrydes de i **autonome ganglier**. Neuroner, der sender axoner til gangliet, kaldes **præganglionære** og ligger i rygmarven og hjernestammen, mens gangliceller og deres axoner kaldes **postganglionære**. De postganglionære fibre danner udbredte nervefletninger, **pleksus**, rundt organerne, de skal virke på.

De to systemer **adskiller** fra hinanden på flere måder. De sympatiske ligger i rygmarvssegmenterne **T1-L2**, mens de parasympatiske ligger i **hjernestammen** og i rygmarvens **sakraldel**. I det sympatiske system er præganglionære relative korte og de postganglionære lange. I det parasympatiske system er de præganglionære axoner meget lange, mens de postganglionære er korte. De sympatiske postganglionære neuroners hovedregel **noradrenalin** som transmitter, mens de postganglionære parasympatiske ofte bruger **acetylkolin**. De præganglionære neuroners i både sympatiske og parasympatiske system bruger acetylkolin.

Det enteriske nervesystem udgøres af talrige motoriske og sensoriske neuroners og interneuroners, som ligger i væggen af tarmkanalen og kontrollerer tarmfunktionen. Det arbejder selvstændigt, men integrerer også information fra centrale kommandoer gennem sympatiske og parasympatiske fibre i tarmen.

Eksitatoriske neuroners, som fremkalder kontraktion af tarmens glatte muskulatur, sender sit axon opover i tarmen (mod mundhulen) og sørger for forsnævring af tarmen med en portion med tarmsindhold. Sådanne neuroners indeholder typisk acetylkolin og substans P. **Inhibitoriske neuroners** sender sit axon nedover mod anus og hæmmer ringmuskulaturen i mere distale dele af tarmen så den slappes forud for tarmsindhold som



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

presses nedad. Sådanne neuroner indeholder sandsynligvis enten ATP, VIP eller NO. Neuroner som virker på epithel og kirtelceller og øger transport af vand og elektrolytter, kan indeholde enten acetylkolin eller VIP.

Nerve, neuron

Et **neuron** har et nervecellelegeme, **soma**, med alle dets udløbere, **dendritter** og **et axon**. Den kan være fra få um til mere end 100 um i diameter. Cellelegemet består af kernen og cytoplasmaet betegnet **perikaryon**. Kernen er oval til rund, lys og er stor i forhold til cellestørrelse. Der ses også en stor nucleolus bag den lyse kerne. Perikariets form er oftest polygonal med udløbere afgående fra hjørnerne, hvor i spinalganglier er det mere rund. Cytoplasmaet indeholder alle cellens sædvanlige organeller. I neuroner, farvet med **toluidinblåt**, ses basofile klumper (skyldes RNA) i perikaryon, **Nissl-substans**. Den forekommer i perikaryon og i dendritterne, men mangler i axon og udspringskonus. Ved elektronmikroskopi ses Nissl-substans at bestå af **ru endoplasmatisk reticulum** og er sæde for proteinsyntese. Der forekommer desuden **frie ribosomer** i cytoplasmaet og i nogle tilfælde også ude i dendritterne. Der forekommer også **glat endoplasmatisk reticulum** i perikaryon, dendritter og axon. Det oplagrer calciumioner. **Golgi-apparat** strækker sig som en ring rundt om kernen i perikaryon. **Mitokondrier** findes både i perikaryon og i alle udløbere. Nervecellen er meget afhængig af aerobic ATP-produktion, hvor glucose er substrat – de kan ikke, som i muskelceller, forbrænde fedt. Man har fundet nogle enkelte **centrosomer**, hvis funktion er uvis, da nerveceller ikke deler sig.

Der forekommer ligeledes spinkle tråde, **neurofibriller**, der forløber i både perikaryon og udløbere. Neurofibriller består af bundter af filamenter af ca. 10 nm diameter, **neurofilamenter** og svarer til intermedier filamenter i andre celletyper. Deres vigtige opgave er at opretholde diameteren på tykke myeliniseret axoner. Der forekommer også aktinfilamenter og mikrotubuli, der er arrangeret i bundter. De bidrager ved at virke afstivende og stabiliserende på cellens facon. Mikrotubulier har også en anden opgave: transport af organeller og partikler i neurocellens axoner. Man skelner mellem 2 transport:

- **Anterograd axonal transport**, f.eks. bringer synaptiske vesikler, proteiner m.m. ud til nerveterminalen.
- **Retrograd axonal transport**, f.eks. feedback, så proteinsyntesen kan modificeres til den ønskede virkning. Retrograd axonal transport sørger også for, at slidte organeller bringes til cellelegemet, hvor de udslettes af lysosomer.

Dendritter er de korte udløbere af neuronet. Nogle nerveceller har mange dendritter, der er med til at forøge neuronets overflade og dermed muligheden for at modtage mange impulser fra andre neuroner. Dendritter er besat med talrige små fremspring, **spinae**, der tjener til synaptisk kontakt med andres neuroners axonterminaler. Bortset fra at forøge den receptive overflade er spinae involveret i **neuronal plasticitet** (læring og hukommelse).



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Der findes kun et **axon** på hvert neuron. Axonet er langt og er specialiseret i hurtig ledning af nerveimpulser over lange afstande. Axonet udspringer fra et lille fremspring på cellelegemet, **udspringkonus** og er karakteriseret ved ikke at indeholde **Nissl-substans**. Nogle axoner har støtteceller, **gliaceller**, der danner en isolerende kappe, **myelinskede**, rundt om axonet. Axoplasmaet indeholder glatte endoplasmatiske reticulum, neurofilamenter og mitochondrier. Nær sit endeområde deler axonet sig i forgreninger, som slutter i form af en opsvulmet knop, **en nerveterminal** eller **bouton**.

Neuroner deles i **projektionsneuroner** og **interneuroner**, efter længden af axonet. Projektionsneuroner har mange dendritter og et meget langt axon, som når til andre områder i CNS via tractus eller forlader CNS som en perifer nervefiber.

Interneuroner har også mange forgrenede dendritter, men et relativt kort axon, som forgrener sig nær cellelegemet. Dens funktion er at formidle signaler mellem mange tætliggende neuroner i en gruppe. De har for det meste en inhibitorisk virkning formidlet af GABA. Interneuronet medfører forsinkelse af impulstrafikken og giver mulighed for større variation i respons som svar på stimuli.

Ved skader i nervesystemet kan impulstrafikken med indskudte interneuroner have betydning for genvinding af funktioner. Hvis den direkte vej mellem neuron 1 og neuron 2 er brudt, kan den indirekte med interneuroner, hvis den er bevaret, tage over en del af opgaverne, som blev varetaget af den direkte vej. Dette er sandsynligvis noget af grundlaget for bedring efter en hjerneblødning.

Et meget stort antal axonterminaler kan danne synaptisk kontakt med dendritterne på en enkelt nervecelle. Fremmede eller hæmmende impulser fra terminalerne fremkalder lokale ændringer i dendritmembranens elektrisk potential, og summationen af alle disse påvirkninger afgør, om der dannes et aktionspotential.

Funktionel modellering:

Synaptisk divergens: signalet spredes fra et neuron til mange flere neuroner.

Synaptisk konvergens: et neuron bliver påvirket synaptisk af mange andre neuroner, f.eks. både af sanseimpulser gennem pseudounipolære ganglieceller og fra neuroner i CNS, hvilket er med til at modulere neuronets aktivitet, dvs. det kan både have en stimulerende eller hæmmende effekt.

Summation: Nogle gange skal der flere synapser der skal til for at der dannes et aktionspotential.

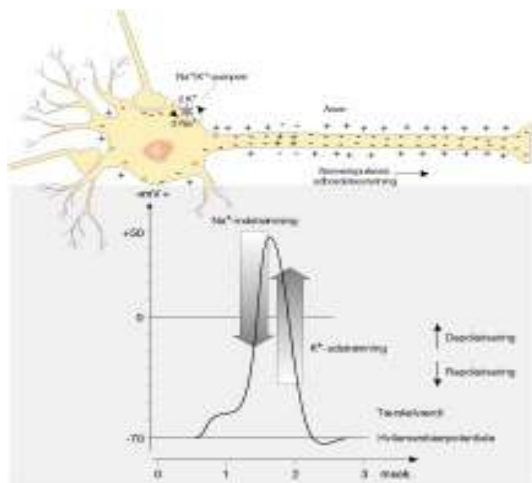
Præsynaptisk modulation: er medieret af axoaxoniske synapser. Det præsynaptiske nerveterminal kan ofte hæmme frisætning af neurotransmitteren fra den postsynaptiske nerveterminal. Det er en måde at kontrollere aktiviteten i kun den nerveterminal på uden at påvirke de andre nerveterminaler til samme axon.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Aktionspotentialer

Neuronets reaktion på stimuli som et aktionspotential foregår efter **alt-eller-intet** princippet. Det første stykke af axon fra cellelegemet til en evt. myelinskede begynder, betegnes **initialsegmentet**. Både perikaryon og dendritterne har en elektrisk exciterbar membran, men udløsningen af aktionspotentialer sker som regel i initialsegmentet, da det har en lavere tærskel for elektrisk excitabilitet.



Ved aktionspotentialer åbnes de spændingsstyrede Na-kanaler i initialsegmentet, hvor disse kanaler findes i høj koncentration. Na strømmer ind pga. både koncentrationsgradient og spændingskraft. Ved depolarisering til + 55 mV stopper

indstrømningen af natrium, hvilket er ligevægtspotential for natrium. Efter ca. 1 ms inaktiveres Na-kanalerne igen. Der sker udstrømning af K-ioner, dvs. repolarisering, hvor membranpotentialer vender tilbage til normalværdien. Det sidste sker dels pga. koncentrations- og spændingsforskelle. De spændingsstyrede K-kanaler åbnes under depolarisering, dog lidt senere i forhold til Na-kanaler og lukker sig flere ms efter Na-kanaler har lukket sig. Hele processen varer ca. 1-2 ms. Tilbagereguleringen af ionerne sker via en aktiv proces imellem hvert aktionspotential, af **Na-K-pumpen**.

Den videre udbredning af **aktionspotentialer i axonet** fremkaldes af, at nogle af de indstrømmende Na-ioner diffunderer distalt ned af axonet lige under axolemma, idet koncentrationen af Na-ioner er mindre der. Det vil sige, at der forløber en strøm af positive ladninger inde i axonet et lille stykke længere udad. Samtidigt foregår der en tilsvarende strøm fra indersiden til ydersiden af axonet fra området længere ude og ind imod depolariseringsområdet, idet Na-ionkoncentrationen her er faldet pga. inddiffusion. Der dannes således en lokal strømkreds, der bevirker, at der et lille stykke ned af axon er blevet mere positivt på indersiden i forhold til ydersiden af axolemma end tidligere og det medfører en ny depolarisering. Denne depolarisering udløser nu åbning af nye spændingsstyrede Na- og K-kanaler og der reinitieres et nyt aktionspotential et stykke længere hen ad axonet. Processen gentager sig og aktionspotentialer udbredes helt ud til nerveterminalerne.

Efter aktionspotentialer opstår der **en refraktær periode**, hvor der ikke er muligt at udløse et aktionspotential. Den kan deles i 2 faser:

- **Den absolut refraktærfase**, uanset hvor meget stimuli, kan der ikke udløses et aktionspotential.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

- **Den relative refraktærfase**, efter nogen tid er det muligt ved en stærkere depolarisering at udløse et aktionspotentiale.

Den kemiske substans, neurotransmitteren, og synapse

Når aktionspotentialet når frem til nerveterminalen, påvirker den ikke direkte den postsynaptiske celle, men frigiver en såkaldt substans, **neurotransmitter**. Den kan **defineres** som en kemisk substans, der ved exocytose frigøres synaptisk fra en nerveterminal, som reaktion på axonets aktionspotential gennem influx af calciumioner i terminalen, og som overfører signalet til en postsynaptisk celle (neuron eller effektororgan), som herved exciteres eller inhiberes, dvs. ændrer membranpotentialet fra hvilepotentialet. Transmittersubstansen diffunderer over den synaptiske spalte til den postsynaptiske celle, hvor den bindes til specifikke receptorer.

For et stof kan betegnes som en neurotransmitter må det:

- Dannes i nervecellen
- Lagres i nerveterminalen
- Findes receptorer for stoffet
- Frisættes ved depolarisering
- Frisætningen er calciumafhængig
- Stoffer der frisættes skal være direkte ansvarlig for de postsynaptiske ændringer
- Der findes mekanismer som inaktiverer transmitteren

En **synapse** er et specialiserede kontaktområde, hvor transmissionen af den elektriske impuls, formidlet af en neurotransmitter, finder sted. Ved elektromikroskopi kan man se en spalte beteges den synaptiske kløft på ca. 30 nm bred mellem præsynaptiske og postsynaptiske celle.

Når aktionspotentialet når ud til nerveterminalen, fremkalder depolariseringen åbningen af spændingsstyrede Ca-kanaler, så calcium strømmer ind. Det får de synaptiske vesiklerne til at smelte sammen med præsynaptiske celledmembranen og frisætte neurotransmitter i den synaptiske kløft. Processen kaldes for **exocytose**. Området hvor vesikler sætter sig fast, er karakteriseret ved, at komponenter af cytoskelettet binder vesiklerne til Ca-kanaler i membranen. Hermed sikres den maksimale koncentration af calcium rundt om vesiklerne, der er klar til tømning. Området kaldes for **den præsynaptisk aktive zone**. Det tager ca. 0,1-0,2 ms fra calciumioner strømmer ind, til exocytosen sker.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

En større reserve af synaptiske vesikler er lokaliseret længere inde i terminalen, hvor vesiklerne er bundet af aktinfilamenter. Denne reserve leverer synaptiske vesikler til den præsynaptiske membran efter exocytosen. En række proteinmolekyler er involverede i den præcise binding af vesiklerne ud for den aktive zone. Man mener, at proteiner, **synapsiner**, sørger for at binde vesiklerne til aktinfilamenter for at samle dem i den rigtige position. Synapsinernes aktivitet er reguleret af **proteinkinaser**. Der indgår mange proteiner til fastgørelse af vesikler til præsynaptisk membran bl.a. **synaptobrevin/VAMP**. Disse reagerer med en del andre proteiner **SNAP-25** som findes opløst i cytoplasmaet.

Tetanustoksin og nogle **botulinumtoksiner** spalter synaptobrevin, andre botulinumtoksiner ødelægger SNAP-25, hvilket hæmmer frisætningen af transmitter og kan medføre muskelspasmer eller lammelser.

Nye tomme vesikler dannes ved **endocytose**. De endocytotiske vesikler er dækket med proteiner på ydersiden bl.a. **klatrin** og **dynamamin**, som bidrager med, at vesiklerne afsnøres fra membranen og de fyldes med neurotransmittere. Hver vesikel indeholder i gennemsnit 1000 transmittermolekyler.

Der er identificeret en lang række neurotransmittere.

- **Acetylcholin:** findes i motoriske neuroner i rygmarven og hjernestammen som innerverer skeletmuskulaturen.
- **GABA:** findes overalt i CNS og virker inhibitorisk.
- **Glutamat:** har en eksitatorisk virkning, som findes i de største sensoriske og motoriske baner i CNS.
- **Glysin:** virker inhibitorisk og findes hovedsagelig i medulla spinalis.
- **Noradrenalin:** virker langsom og findes i cortex cerebri og medulla spinalis.
- **Dopamin:** virker langsom, findes i basalganglierne og cortex cerebri.
- **Serotonin:** virker både inhibitorisk og eksitatorisk og findes i refleksbanerne i hjernestammen.

Der er også identificeret andre signalstoffer, **neuroaktive peptider**, kæder af 5-30 aminosyrer. De bliver syntetiseret som store polypeptider i cellelegemet og spaltes på vej gennem axonet til terminalerne. **Substans P** er et neuropeptid, som findes i spinalgangliaceller og spiller en rolle ved smerteforbidling. Opioid peptider findes i rygmarven og er antagonist til substans P, dvs. de undertrykker følelsen af smerter.

Glutamat

Glutamat findes i høj koncentration i CNS, men med en ujævn fordeling. De fleste sensoriske og motoriske baner benytter glutamat som transmitter. Det samme gælder de talrige forbindelser mellem forskellige dele af



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

hjernebarken, som danner netværk for kognitive funktioner som hukommelse og sprog. Effektive optagelsesmekanismer i astrocytter og et mindre bidrag fra både præ- og postsynaptiske neuronerne sørger for, at koncentrationen holdes meget lav ekstracellulært ca. 1/1000 del af intracellulært, da selv en moderat stigning er giftig for nervecellerne.

Glutamat syntetiseres i nerveterminaler ud fra 2 kilder: **glukose fra kredscyklus** og **glutamin**, der syntetiseres i astrocytter. Glutamin omdannes til glutamat af **enzymet glutaminase** efter optagelse i nerveceller. Glutamat opkoncentreres i synaptiske vesikler og frisættes som andre transmittere ved calciumafhængige exocytose. Frigjort glutamat optages af astrocytter, der omdanner den til glutamin af **enzymet glutamin syntetase**. Fra astrocyt overføres glutamin til nerveterminaler, hvor den omdannes til glutamat i nerveceller. Kredsløbet sikrer hermed genbrug af transmitteren.

Den dominerende virkning af glutamat i CNS er **hurtigt eksitation** ved direkte binding til ionotrope receptorer. Man har identificeret 3 forskellige receptorer: **ionotrope AMPA/kainat-receptorer** (Na og K), **NMDA-receptorer** (Ca) og **metabotrope glutamat receptorer**.

Aspartat

Aspartat findes i høje koncentration i CNS. Undersøgelser tyder på, at aspartat er samlokaliseret med glutamat i vesikler, og frisættes ved exocytose. Aspartat antages for at spille en underordnet rolle i forhold til glutamat, når det gælder eksitatorisk signalformidling i CNS.

GABA

Gamma-amino-butansyre, GABA, er den mest udbredte **inhibitoriske** transmitter og kan påvises næsten overalt i CNS. Den findes mest i interneuronerne (de fleste projektionsneuroner indeholder glutamat). GABA dannes ud fra glutamat katalyseret af **enzymet glutaminsyre-dekarbonylase, GAD**.

GABA virker på **ionotrope GABA_A-receptorer** ved at åbne Cl-kanaler i den postsynaptisk membran, som fører til en kortvarig hurtig hyperpolarisering eller kortslutning af eksitatoriske synaptiske påvirkninger, og **metabotrope GABA_B-receptorer** ved indirekte åbning af K-kanaler eller blokering af Ca-kanaler, som fører til langsom hyperpolarisering. GABA_B-receptorer er lokaliseret både præ- og postsynaptisk. GABA_B-receptorer findes i store dele af CNS, men i mindre antal end GABA_A-receptorer. Flere reflekser bl.a. strækkerefleksen og hosterefleksen er vist at kunne hæmmes ved aktivering af GABA_B-receptoren.

GABA ser ud til at spille en vigtig rolle i CNS udvikling. Den er den første eksitatoriske neurotransmitter i tidlig udvikling af neurale netværk, før glutamat overtager funktion som den eksitatoriske transmitter.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Benzodiazepiner, alkohol og nogen anæstetimidler binder sig til forskellige steder på GABA_A-receptorer og forstærker virkningen af GABA.

Glycin

Glycin har en inhibitorisk virkning, med begrænset udbredelse i CNS end GABA. Glycin findes i interneuronerne, som hæmmer motoriske celler i rygmarven og i enkelte neurongrupper i hjernestammen og lillehjernen. De er knyttet til Cl-kanaler og fremkalder hurtige IPSP. Tetanustoksin hæmmer bl.a. frisætningen af glycin.

Acetylkolin

Acetylkolins virkninger i CNS er særlig knyttet til opmærksomhed, læring og hukommelse. Ved Alzhiemers sygdom som netop er kendetegnet af bl.a. svækket hukommelse, er acetylkolin og acetylkolinreceptorer stærkt reduceret i hjernebarken.

Acetylkolin er et kvarternært amin, som dannes fra kolin og acetyl CoA vha. **enzymet kolinacetyltransferase**. Motoneuroner i rygmarven og hjernestammen som innerverer skeletmuskulatur, er kolinerge. Efter frisætningen nedbrydes acetylkolin af **enzymet acetylkolinesterase** til kolin og acetat. Kolin bliver optaget igen, der er vigtigst for reguleringen af acetylkolinsyntesen.

Acetylkolin virker via 2 hovedgrupper af receptorer: **ionotrope nikotinreceptorer** og **metabotrope muskarinreceptorer**. Nikotinreceptorer formidler hurtige eksitatoriske synapser, mens muskarinreceptorer formidler indirekte, langsomme effekter, som kan være inhibitoriske eller eksitatoriske afhængig af type af muskarinreceptor.

En antagonist for nikotinreceptorer er **kurara**, en pilgift som i uhyre småkoncentrationer lammer ofret. Atropin og skopolamin er antagonist for muskarinreceptorer. Der er identificeret 7 forskellige nikotinreceptorer. Man kan adskille mellem 3 hovedgrupper: **receptorer i muskulatur**, **receptorer i autonome ganglieceller** og **receptorer i CNS**. Nikotinreceptorer findes både præ- og postsynaptisk. Muskarinreceptorer er de dominerende acetylkolinreceptorene i CNS. Der er 5 forskellige som betegnes m1-m5, hvor de m1-m2 er de vigtigste. M1 findes overvejende postsynaptisk hvor m2 findes præsynaptisk. Ved aktiveringen de intracellulære signalveje (m1 via IP3/DAG, m2 via cAMP) formidler de forskellige synaptiske effekter.

Biogene monoaminer

De biogene aminer omfatter **noradrenalin**, **adrenalin**, **dopamin** og **serotonin**. Et fælles træk er, at de bruges af et meget lav antal neuroner med stærkt forgrenede axoner. De virker på **metabotrope receptorer**, dvs. de har



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

overvejende langsomme, modulerende virkninger.

Neuroner for noradrenalin findes i retikulærsubstansen i pons, **locus coeruleus**, og dopamin findes i mesencephalon i en stor cellegruppe, **substantia nigra**, og i en mindre del af nærheden, **ventrale tegmentale area**. I tillæg findes dopaminerge neuroner også i nethinden, lugtelappen og hypothalamus. Serotonin findes i nær midtlinien i retikulærsubstansen i medulla oblongata. Histamin findes i en lille kerne i hypothalamus, **nucleus tuberomamillaris**.

Noradrenalin og dopamin dannes fra **aminosyren tyrosin** og kaldes **katekolaminer**. Tyrosin tages op fra blodbanen ved aktive transportmekanismer. Første trin er omdannelse af tyrosin til **dihydroxyfenylalanin (DOPA)** katalyseret af **tyrosinhydroxylase**. Dette enzym bestemmer hvor meget katekolaminer skal dannes. DOPA omdannes til dopamin i cytoplasmaet af **enzymet DOPA-dekarboxylase**. Ved Parkinsons sygdom er der stærkt reduceret mængde dopamin, hvilket kan øges ved kunstig tilførsel af DOPA. Noradrenalin dannes fra dopamin af **enzymet dopamin-Beta-hydroxylase**. For noradrenalin er der 2 hovedtyper af receptorer, α og β , som ofte har modsatte effekter. Noradrenalin kan videre methyleres til adrenalin (hormon) vha. **phenyletanolamine N-methyl transferase**.

For dopamin er det D1- og D2-receptorer, som har forskellige egenskaber. Fælles for D1-receptorer er at de øger syntesen af cAMP (D_1 og D_5), mens D2-receptorer har modsat virkning (D_2 , D_3 , D_4). Efter genoptagelse af nerveterminalen transporteres de delvis ind i vesiklerne og delvis nedbrudt af monoaminoksidase (MAO).

Dopamin har betydning for koordinering af muskelbevægelser.

Serotonin dannes ud fra **tryptofan**. Reaktionen katalyseres først af **enzymet tryptofanhydroxylase** (dannelse af 5-hydroxytryptofan) og bagefter **en aromatiske aminosyre-dekarboxylase** (dannelse af serotonin). Den findes meget større mængder i forskellige celletyper i kroppen end i hjernen (blodplader, mastceller, kromaffinceller i tarmen og andre). Den kan ikke passere blod-hjerne-barrieren. Serotonin spiller en vigtig rolle i tidlig udvikling af netværk, som behandler emotioner og stress.

Serotonin har 7 grupper af receptorer: **5-HT1 - 5-HT7**. På nær 5-HT3, der er ionotrope, er alle andre metabotrope. De kan fremkalde både eksitoriske og inhibitoriske effekter ved at virke intracellulært.

Serotonin indvirker på opfattelse af smerter. Høje serotoninforekomst giver øget smertefornemmelse. Den har også betydning for søvnen – lav serotonin kan give søvnløshed.

Histamin passerer næsten ikke gennem hjerne-blod-barrieren og syntetiseres i hjernen ud fra **aminosyren**



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

histidin. Der er identificeret 3 forskellige receptorer for histamin i CNS: H_1 - H_3 , der alle virker via G-proteiner. Virkningen på vågenhed og opmærksomhed formidles af H_1 -receptorer, derfor kan antihistaminer have en søvnfremkaldende bivirkning. Den hæmmer mæthedensfølelse i det appetitregulerende center. Derfor ser man ofte overvægt hos personer der er i behandling med antihistaminer.

ATP og Adenosin

Purinerne adenosintrifosfat ATP og adenosin har forskellige effekter på neuroners eksitabilitet både perifert og central. Frisætningen er calciumafhængig. Effekterne formidles af såkaldte **purinoseptorer** som findes både præsynaptisk og postsynaptisk. P_1 -receptorer binder adenosin, mens P_2 -receptorer binder ATP. Efter frisætningen degraderes ATP enzymatisk af **ekto-ATPase**.

ATP er samlokaliseret i enten noradrenalin eller acetylcholin i samme vesikler og frisættes sammen med dem. ATP-receptorerne virker hovedsageligt som ionotrope receptorer med eksitatorisk virkning, men der er også påvist metabotrope receptorer med inhibitoriske virkning.

ATP spiller også en rolle i det indre øre, hvor det sandsynligvis frisættes fra efferente nervefibre sammen med acetylcholin og påvirker sansecellernes følsomhed. Adenosin virker hæmmende på neuroner, som formidler smertesignaler til højere niveauer af CNS.

NO

NO dannes fra aminosyren **arginin** af **NO-syntasen**. Endothelcellerne har receptorer for acetylcholin af muskarin-typen. I dette tilfælde fungerer IP_3 som 2-messenger, der fremkalder frigivelse af calciumioner fra det glatte endoplasmatiske reticulum og efterfølgende binding af calciumionerne til calmodulin. Calcium-calmodulin-komplekset aktiverer herefter NO-syntasen der katalyserer dannelse af NO, som herefter diffunderer over i de glatte muskelceller i karvæggen. Her aktiverer NO **enzymet guanylyl cyklase**, som katalyserer dannelse af **mGMP**, der som 2-messenger i muskelcellen aktiverer PKC. Hermed fremkaldes muskelafslapning og derefter følgende dilatation af blodkarrene.

Selvom NO omtales som en transmitter, opfylder den kun få af kravene til en neurotransmitter. Den lagres ikke i vesikler, den frisættes ikke ved calcium-afhængig eksocytose, og det binder sig ikke til receptorer.

Modellering af synapser

Synapser kan ændre sin effekt ved brug, dvs. de er **plastiske**, har evnen til ændring. Denne ændring kan skyldes:

- Den præsynaptiske aktionspotentialer fører til frisætning af mere eller mindre transmitter end før



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

- Den postsynaptiske celle har ændret sin respons på samme mængde transmitter
- Begge dele sker

Ved medicinsk påvirkning kan synaptiske transmission også ændres:

- At gribe ind præsynaptisk i syntese, lagring, frisætning, nedbrydning eller genoptag af transmitter
- At gribe ind postsynaptisk i receptorenes aktivitet, antal og lokalisation

Man kan faktisk øge nervetransmitterens virkning ved medikamenter, som øger syntesen og frisætning af transmitter. Dette vil medføre en forøget aktivitet i den synaptiske kløft.

Elektrotoniske synapser

Der findes også **elektrotoniske synapser**, der tillader direkte passage af små ioner fra den ene celle til den anden, hvorved elektrisk aktivitet i en celle hurtigt kan udbrede sig til nabocellen og frembringe et excitatorisk postsynaptisk potential i denne. Synapsespalten er på ca. 5 nm. Transmissionen er langt hurtigere end i kemiske synapser, idet den kun forsinkes af hastigheden af den elektrotoniske transmission. Den er også dobbeltrettet, dvs. den tillader transmission i begge retninger. Nexus'erne der forbinder hjertemuskelceller og glatte muskelceller og herved formidler elektrotonisk kobling imellem disse svarer både strukturelt og funktionelt til de elektrotoniske synapser i nervevæv.

Postsynaptiske receptorer

Spændingsstyrede ionkanaler findes over hele neuronets membran inkl. axonet og er essentielle for udbredelsen af aktionspotentialet langs axonet og axonets terminalende. **Transmitterstyrede ionkanaler** er indesluttet i membranen og findes typisk i kun soma eller dendritter (postsynaptisk membran) og ikke i axoner. Funktionen er at overføre en nerveimpuls fra en celle til en anden.

Virningen af neurotransmitter afhænger af egenskaber og placeringen af de receptorer transmitteren aktiverer. Der findes 2 slags receptorer:

Receptorer som er koblet til ionkanaler, kaldes for **ionotrope receptorer**. De består af 5 subunits, som omslutter en central vandfyldt pore eller kanal. De er enten eksitatoriske, hvis de er koblet til Na- eller Ca-kanaler eller de er inhibitoriske, hvis de er koblet til Cl-kanaler. Bindningen af transmitter medfører en konformationsændring. Disse receptorer fremkalder hurtige og kortvarige depolarisering eller hyperpolarisering. De er egnet til at formidle præcise informationer.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

En anden type receptor virker indirekte på ionkanaler via G-proteiner og intercellulære signalveje, kaldet **metabotrope receptorer**. De består af et stort protein, som slynger sig flere gange gennem membranen, med hydrofile dele på ydersiden og indersiden. Disse receptorer fremkalder en svagere og langsommere respons.

Cellen kan sagtens have både ionotrope og metabotrope receptorer, hvor den sidste ikke selv fremkalder aktionspotentialer, men ændrer følsomheden eller effekten af de hurtige. Bindningen af transmittorer til receptorer i den postsynaptiske membran medfører et elektrisk potential over cellemembranen. Effekten kaldes **excitatorisk postsynaptisk potential, EPSP**, hvis membranpotentialer nedsættes (*depolarisering eller øget sandsynlighed for at danne aktionspotentialer*) og **inhibitorisk postsynaptisk potential, IPSP**, hvis membranpotentialer øges (*hyperpolarisering eller øget sandsynlighed for at hæmme aktionspotentialer*).

Fjernelse af neurotransmittere

En vigtig forudsætning for en normal synaptisk signaloverføring er, at neurotransmitteren bliver fjernet fra synapsespalten efter virkningen. Hermed opretholdes en lav baggrundsaktivering af receptorer og giver mulighed for fornyet aktivering senere. Mekanismen for fjernelse varierer for forskellige transmittorer. I **cholinerge synapser** hvor transmittoreren er acetylcholin, findes enzymet **acetylkolinesterase** lokaliseret imellem receptormolekylerne i den postsynaptiske membran, som spalter acetylcholin til acetat og kolin. Kolin bliver optaget igen i terminalen. I **adrenerge synapser**, hvor transmittoreren er en katekolamin (noradrenalin eller dopamin), nedbrydes enten af MAO/COMT eller genoptages istedet i gliaceller eller neuroner vha. en energikrævende transport. Det gælder ligeledes serotonin, glutamat og GABA.

Støtteceller, gliaceller

Glia omfatter celler, der findes imellem neuronerne i CNS. Antallet af gliaceller i hjernen er højere end neuroner og leder ikke til forskel fra neuroner nerveimpulser. De har flere vigtige opgaver. De er nødvendige for at opretholde homeostase og for reparationsprocesser efter skader. De er også ansvarlige for at isolere axonet, så ledningshastigheden øges. Der skelnes mellem **astrocytter**, **oligodendrocytter** og **mikroglia**.

I tillæg til de 3 hovedtyper findes der andre typer af gliaceller i de enkelte dele af nervesystemet. Overfladen af hjernens hulrum (ventrikelsystemet) er beklædt med **et lag af cylindrisk ependymceller**. I retina findes såkaldte **Mullerske celler**, mens **Bergman-glia** findes i lillehjernen. I hypofysens baglap er **pituicytter** en specialiseret form for glia. **Olfaktoriske skedeceller** er særform af schwannske celler som findes i lugtenerven.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Astrocytter er stjerneformede celler med mange lange cytoplasmatiske udløber. Astrocytternes kerne er lysere end de andre støtteceller og udløberne indeholder intermediær filamenter bestående af **glial fibrillary acidic protein (GFAP)** samt glykogenkorn.

Der findes to hovedtyper: **fibrose astrocytter**, der findes overvejende i hvid substans, har færre, længere og mindre forgrenede udløbere og har langt det størst indhold af gliale filamenter og **protoplasmatiske astrocytter**, der findes i grå substans og har udløbere af høj varierende form.

Astrocytter bidrager med strukturel isolation af neuroner og deres synapser. Begge typer danner kontakter til blodkar, **perivaskulære fodprocesser**, der er forbundet sammen med nexus'er og desmosomer, udgør den såkaldte **membrana limitans** og er med til at adskille neuronerne i CNS fra pia mater og karrene. Den er vigtig for blod-hjerne-barrieren, da her forhindres uønskede stoffer i at passere fra blodet til nervevævet.

De udøver regulerende indflydelse på den neuronale aktivitet ved at fjerne **glutamat**. Glutamat omdannes efter optagelse i astrocytter til glutamin af enzymet glutamin syntetase, derved mister den sin transmitterfunktion. Glutamin kan gå tilbage til ekstracellulærvæsken og genoptages i neuroner for nydannelse af glutamat.

Efter glutamat er aminosyren **taurin**, der findes i højst koncentration i nervevævet og bidrager til vævets osmolaritet. Den har ingen transmitterfunktion, men transport ind og ud af astrocytten kan være en mekanisme for regulering af neurocellernes volumen.

De er med at regulere det ekstracellulære ionmiljø. Når det gælder kontrol af ioner, er koncentration af K-ioner vigtigt. Ved høj aktivitet er der høj koncentration af kalium i ekstracellulærvæsken, som astrocytter kan optage og fordele videre til blod og cerebrospinalvæsken. Den er også med til at kontrollere pH i hjernens ekstracellulærvæske ved at tage op CO₂.

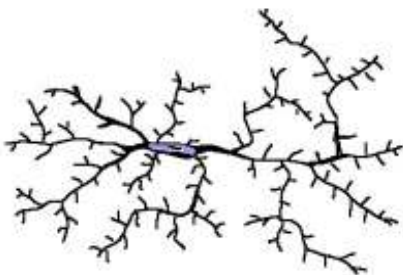
I forbindelse med trauma øges deres funktion, hvor de optager udsivende ioner og transmittersubstanser fra de beskadigede neuroner. Det kan medføre opsvulmning af astrocytter (da de har aquaporiner), og medfører øget volumen af hjernen, **hjerneødem**. De er også med til at danne arvæv under helingen og bliver meget fiberrige.

Oligodendrocytter har færre udløbere. Deres kerne er mørkere og cytoplasmaet indeholder ikke intermediær filamenter og glykogenkorn. Der findes også 2 hovedtyper af dem: **satellitære oligodendrocytter** forekommer i grå substans tæt ved nervecellegemet hvor deres funktion af uafklaret, og **interfascikulære oligodendrocytter** findes overvejende i hvid substans i rækker mellem nervefibre. Oligodendrocytter danner myelin i CNS og de er således homologe med **de schwannske celler** i periferen. Myelinet reducerer strømtabet til væsvæsken under ledning af nerveimpulsen. Dette bidrager til, at ledningshastighed i myeliniseret axoner er meget højere end i den tynde umyeliniserede axoner.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Mikroglia er små støtteceller med en lille mørk kerne og spinkle udløbere med små spinae. De forekommer overalt i CNS og størst i grå substans. De er de eneste af mesodermal oprindelse, mens de andre er af neuroektodermal.



Som de første celler ved beskadigelse af nervevævet kan mikroglia omdannes til **reaktiv mikroglia**, der er aktiv fagocyterende og desuden fungerer som professionelle antigen-præsenterende celler overfor T-lymfecytter ved deres recirkulation mellem neurovæv og blodbanen, og afgiver signalstoffer. Astrocytter og oligodendrocytter reagerer derefter, formentlig induceret af signalstoffer fra mikroglia. Dyreforsøget viser, at monocytter vandrer ind i CNS i fosterlivet. Efter indvandringen gennemgår monocytter forandringer med bl.a.

udvikling af udløbere, så de bliver til mikroglia.

Der kan også komme monocytter fra blodbanen, knoglemarven, forudsat blod-hjerne-barrieren er skadet.

Forskellen mellem oligodendroglia og schwannske celler er at oligodendroglia sender flere udløbere ud til forskellige axoner, og danner myelinskeder til dem, hvorimod en schwannske celle danner myelinskeden til kun et axon (motoriske, sensoriske og præganglionære neuroner). En anden forskel er, at i PNS kan et axon vokse ud igen (regenerere) hvis der findes levedygtige schwannske celler på skadestedet. I CNS sker denne udvækst ikke, da oligodendroglia producerer væskhæmmende stoffer.

Nerveskede, myelinskeden

Kemisk udgøres myelin af ca. 75 % lipid og 25 % protein med kolesterol og glykolipider. Lipidindholdet giver myelin et hvidt udseende i frisk tilstand. Dette er grundlag for forskellen i makroskopisk udseende af hvid og grå substans i CNS. Alle perifere nerver omgives af en skede af **schwannske celler**. For de større perifere axoners vedkommende udvikler de schwannske celler et lag af myelin, **myelinskeden**, og man skelner derfor mellem **myelinerede** og **umyelinerede** nervefibre.

Under deres forløb i perifere nerver, ledsager gliaceller axonerne. **Satillitetceller** er de gliaceller, der omgiver nervecellelegemet. Når gliaceller omskeder axoner, betegnes de **schwannske celler**. Schwannske cellens plasmalemma ligger sig tæt op af mange axoner og danner en omslagsfold, hvor den slår sig fra axons overflade ud til schwannske cellens overflade. Denne dobbeltfold betegnes **mesaxon**. Mesaxon forlænges og



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

der dannes en spiralsnoet plasmalemma omkring axonet, som presses sammen til **lameller**, idet schwannske cytoplasmaet fortrænges fra rummet imellem lamellerne.

Der er ca. 20 nm bred spalte mellem axolemma og myelinskede. Med 1-2 mm mellemrum er der indsnævring af myelinskeden, **Ranviersk indsnøring**, så axolemma ligger frit i en afstand på 1-2 μm . En anden betegnelse er en **Ranviersk knude** eller **nodus**, idet axonet ofte her buler ud, og strækningen imellem 2 indsnøringer betegnes derfor et **internodalsegment** med en længde på ca. 0,5 mm, lidt længere i PNS. I siderne bliver cytoplasmaholdige slynge nedbundet til axonets axolemma med zonulae occludentes.

I disse indsnævring reinitieres aktionspotentialer da her findes de spændingsstyrede Na-kanaler. Dette medfører springvise og hurtigere udbredning af impulsen fra indsnøringen til den næste. Det kaldes **saltatoriske nerveledning** og giver en ledningshastighed op til 120 m/s i de tykkeste myelinerede fibre. Umyeliniserede nervetråde leder impulserne langsommere med en hastighed under 1 m/s.

I CNS dannes myelinskeden af oligodendrocytter. Her forsyner oligodendrocytten mere end et axon med myelinsegmenter. Oligodendrocytten sender spinkle udløbere til hvert af de axoner, hvor den på samme måde som schwannske celle danner en spiralsnoet plasmalemma omkring axon.

Axoner med kun en schwannske skede med cytoplasmaet betegnes **umyelinerede** og perifere umyelinerede nervefibre består som regel af axoner fra små neuroner. En schwannske celle ligger rundt om flere axoner og beskytter sandsynligvis axonerne mod skadelige stoffer i vævsvæsken. Det behøves ikke i CNS, da astroglia og blod-hjerne-barrieren effektivt kontrollerer det interne miljø.

Nerverne ude i periferen er udsat for store mekaniske påvirkninger der hvor de ofte ligger overfladisk og udsættes for stræk ved bevægelser af kroppen, specielt arme og ben. Axoner tåler kun lidt stræk, før deres ledningsevne forstyrres. For at hindre dette indeholder nerverne et fletværk af store mængder af bindevævstråde, **kollagenfibriller**, som er specielt egnet til at tåle strækpåvirkninger. Dette forklarer hvorfor nerverne bliver så meget tykkere idet de træder ud fra skallen eller hvirvelkanalen. Bindevævet i en perifer nerve er ordnet i forskellige lag. Yderst er det et kraftig lag af fast bindevæv som kaldes **epineuriet**. Indenfor ligger axonerne ordnet i faskler, bundter, omgivet af et specielt bindevæv, **perineuriet**. Inde i faskler findes mere sparsomt med bindevæv, **endoneuriet**, som indeholder kapillærer. Perineuriet hindrer dermed mange stoffer i blodbanen i at virke på axonet. Det er en **blod-nerve-barriere**, som den, der findes i hjerne-blod-barrieren.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Embryologi

I 3. uge, omkring 18 dage, begynder man at se de første tegn på **nervesystemet**. Den underliggende notochord inducerer en fortykkelse i kranialdel af ektodermen, **neuralpladen**, hvor ektodermceller vokser og danner et højt enlaget cylindrisk neuralepithel bestående af **neuroepithelceller**. Dannelse af neuralpladen er induceret af signalstoffer udskilt fra mesodermen.



Neuralpladen vokser sig kaudalt og i slutningen af 3. uge sker der indfoldningen af hele plade, hvor den i 4. uge omdannes til et langt lukket rør, **neuralrør**. Den laterale del af neuralpladen danner sin egen cellegruppe som 2 strenge, **neurallisten**, på hver side af neuralrøret.

Spina bifida

Ved mangelfuld lukning af neuralrør kan der opstå spina bifida. Der skelnes mellem 2 typer:

Spina bifida occulta: en defekt i hvirvelbuer der er dækket med hud og ikke involverer nervevæv. Stedet er ofte markeret ved et hårbevokset område på huden.

Spina bifida cystica: her er nervevævet protruderet gennem åbningen og danner en cystelignende udposning og kan medføre neurologiske udfaldssymptomer (*meningomyelocele*).

Fra neuralrøret formes **hjernen** og **rygmarven**, 2 komponenter af CNS. Neurallisten giver ophav til komponenter til PNS, dvs. **nerver**, **ganglier** og **plexer**. Neurallistens celler bliver også til **schwanske celler** og **satellitceller**.

I den 4. uge dannes der kranialt 3 blæreformede udvidelser. Den kranielle blære kaldes for **prosencephalon**, den midterste **mesencephalon** og den kaudale for **rhombencephalon**. Samtidig dannes der to flexurer: **flexura cervicalis** mellem medulla spinalis og rhombencephalon og **flexura cephalica** mellem rhombencephalon og mesencephalon. Der dannes ligeledes en lodret fure, **flexura pontine**, der deler rhombencephalon i to.

Prosencephalon bliver til **diencephalon** og **telencephalon**, der består af 2 laterale udposninger, **hæmisfærer** med **hjernebarken**, **det limbiske system**, **det olfactoriske system** og **basalganglier** (i 5. uge). På undersiden af telencephalon dannes lugtelappen, **bulbus olfactorius**. Fra den kaudale del af prosencephalon, som senere bliver til diencephalon, dannes der **øjelblære**, der udvikles videre til **nethinden** og **nervus opticus**. Diencephalon's sidevægge bliver fortykket og bliver til **thalamus** og gulvpartiet til **hypothalamus** og **neurohypofysen**. Rhombencephalon, der består af metencephalon og myelencephalon, bliver til hhv. **pons** og



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

cerebellum, og medulla oblongata.

Hemisfærernes cavitet danner de **laterale ventrikler**, i diencephalons er der den **3. ventrikel** og rhombencephalons cavitet den **4. ventrikel**. Forbindelsen mellem de laterale og den 3. ventrikel kaldes **foramen interventriculares (Monroi)**, mens forbindelsen mellem den 3. ventrikel og 4. ventrikel kaldes **aqueductus cerebri (Sylvii)**. Blokeringen af ventrikelsystemet f.eks. lukket akvedukten kan medføre hydrocephalus.

Neuralrøret er beklædt med en **basalmembran**, der består af **membrana limitans externa**, der ligger under pia mater, og **membrana limitans interna**, der ligger ind mod hulrummet. Mellem de 2 membrana vokser neuroepithellaget sig videre til **et pseudolagdelt epithel**. Man skelner mellem **en ventrikulærzone**, der vender ind mod hulrummet, hvor neuroepithelceller deler sig mitotisk, **neuroblaster**, som så vandrer over i **en kappezone**, der bliver til den grå substans, og yderst **en marginalzone**, der indeholder axoner fra neuroceller fra kappelaget. Som følge af myelinisering af nervetrådene får det et lys farve og danner rygmarvens **hvide substans**. I rygmarven holder denne lagdeling sig uændret, hvorimod i hjernestammen, hjernen og lillehjernen vandrer cellerne fra kappezonen ind i marginalzonen og begynder at danne hjernebarken over den, **cerebri cortex**. Selve differentieringen af cortex cerebri i laminae afsluttes ikke før ved fødslen.

Neuroepithelceller danner også støtteglia, **astrocytter**, **oligodendrocytter**, og **mikroglia**, der migrerer til kappelaget og marginallaget. De dannes efter produktion af neuroblaster er afsluttet. **Ependymceller** er de sidste celler, der beklæder hulrummene i hjernen. Hulrummene fyldes med **cerebrospinalvæsken**, produceret af **plexus choroideus**.

I 4. uge begynder kappezonen i neuralrøret at danne 2 fortykkelser på hver side, en ventral **basalpladerne**, som indeholder neuroner med motoriske funktioner, og en dorsal **alarpladerne**, der indeholder neuroner med sensoriske funktioner. De er adskilt af **sulcus limitans**. Cerebellum udvikles fra kanterne af alarpladen.

Nervecellernes endelige position bestemmes ved, at cellerne vandrer, **migrerer**, til deres lokalisering og efter migrationen differentierer til de forskellige nerveceller. De er forskellige fra hinanden pga forskellige udvækst af dendritter og axoner. Samtidigt med udvækst af udløbere ændrer cellemembranen sig også, og cellernes evne til signaloverføring begynder at etablere.

Myeliniseringen af axoner begynder i 4. fostermåned og afsluttes ved 2-3 årsalderen. For det enkelte neuron begynder myeliniseringen ved cellelegemet og breder sig distalt. Først myeliniseres de baner, som varetager de



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

mest enkle grundlæggende funktioner f.eks. synkereflexen, tømningrefleksen for blæren og tarmen mm.

I **rygmarven** starter myeliniseringen i cervikalregionen og breder sig kaudalt. De motoriske fibre myeliniseres før de sensoriske. Myeliniseringen af opstigende sensoriske baner begynder i 6. måned, mens nedstigende forbindelser fra hjernestammen (vestibulospinale og retikulospinale baner) følger kort efter. Myeliniseringen af **pyramidebanerne**, som har ansvaret for vores præcise bevægelser, fuldføres ved 2-årsalderen. **Hjernenerverne** myeliniseres ved 6. fostermåned., undtagen nervus opticus, hvilken er centralnervøs bane.

Der dannes langt flere nerveceller i proliferationsfasen end de kommer til at udgøre i det færdige nervesystem. Årsagen er det **programmeret celledød**. Fasen med celledød falder tidsmæssigt sammen med etableringen af synapser mellem neuroner. Størst eliminationen er der, hvor neuroner laver mindst stabile synapser, muligvis pga. begrænsede mængder tropiske væsktfaktorer, udskilt af modtagercellen (konkurrence).

Aldersforandringer

Der sker en vis reduktion i vægten af hjernen og sandsynligvis af antallet af neuroner. Andre forandringer kan der nævnes en øget størrelse af ventriklerne og øget forekomst af degenerative forandringer. Dendrittræer er fundet reduceret i nogle områder af hjernebarken og hænger sammen med reduktion i antallet af synapser. Reduktion i blodgennemstrømning i hele hjernen eller mindre dele er også fundet i flere undersøgelser. Reduceret mængde af neurotransmittere, acetylkolin, dopamin og noradrenalin, er rapporteret. Reduktion af acetylkolin og dopamin er antaget for at bidrage til reduceret opmærksomhed og hukommelse.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Kraniet

Kraniet er den øvre bredeste hjernekasse, som via nakkeknuder på undersiden, **condyli occipitalis**, hviler på den øverste halshvirvel, **atlas**.



8 knogler indgår i den udvoksede hjernekasse, nemlig 4 uparrede: pandebenet, **os frontale**, sibenet, **os ethmoidale**, kilebenet, **os sphenoidale**, og nakkebenet, **os occipitale**, og 2 parrede: issebenene, **os parietale** og tindingebenene, **os temporale**.

Kraniekalottens, **theca cranii**, er bindevævspræformede og dens overflade er præget af suturer. I midtlinien mellem issebenene findes **sutura sagittalis**.

Fortil dannes **sutura coronalis** af issebenene og pandebenet. Mødestedet betegnes **bregma**. Bagtil forløber der skråt **sutura lambdoidea** på hver side mellem issebenene og nakkebenet. Fortil på sidefladen ud for spidsen af den store kilebensvinge, mødes fire knogler i en H-formet sutur, benævnt **pterion**. Kraniebunden, **basis cranii externa et interna**, er bruskepræformede.

Man deler kraniet i 3 afsnit, **fossa cranii anterior**, **media** et **posterior**, der huser hhv. frontallappen, temporallappen af cerebrum, og cerebelli og hjernestammen. Fossae er sepereret fra hinanden af knoglestrukturer og duramembranen.

Selve væggen af hjerne-kassen er opbygget som en flad knogle med 2 blade af **substantia compacta**, **lamina externa** og **lamina interna**, og et mellemliggende lag af **substantia spongiosa**, **diploë**. Diploëet indeholder rød knoglemarv. I theca cranii findes **vv. diploicae**. Knoglemarven løber i **vv. emissariae**, der står i forbindelse med **vv. diploicae**, hvilke igen står i forbindelse med **sinus sagittalis superior**. Disse vener har ikke nogen klapper og derfor er der frie gennemstrømning. Det er meget sårbart for infektioner. Infektionen kan sprede sig fra superficielle vener til venesinusser.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hjernen, *encephalon*



Hjernen, **encephalon**, vejer ca. 1300-1500 g. Den er nærmest ægformet med det bredeste parti bagtil ud for **kraniets tubera parietalis**. Man kan inddele hjernen i 3 hovedafsnit: **storhjernen, lillehjernen og hjernestammen**.

Lillehjernen, **cerebellum**, gennemgås for sig selv.

Storhjernen, *cerebrum*

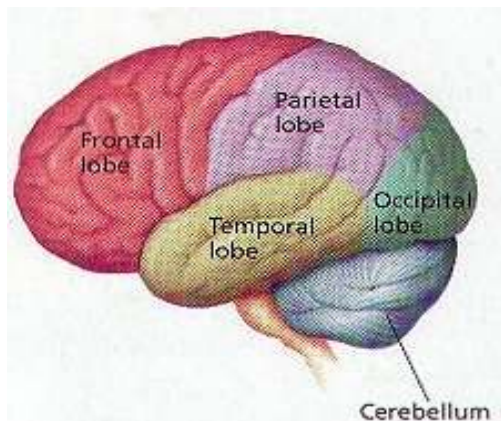
Storhjernen, **cerebrum**, består af 2 symmetriske **hemispheria cerebri**, adskilt af en spalte, **fissura longitudinalis cerebri**, der skyder sig ned mellem dem. Storhjernen hviler i fossa cranii anterior og media, og bagtil på **tentorium cerebelli**, der skyder sig ind i spalten mellem storhjernen og lillehjernen. Overfladen er stærkt foldede og danner bugtede hjernevindinger, **gyri cerebri**, adskilt af snævre furer, **sulci cerebri**. Bortset fra det nævnte fissura longitudinalis cerebri er der en anden større fure, **fissura cerebri lateralis**. Den går skråt op og bagtil. I bunden af spalten findes der **insula**.

Hemisfærerne er tværforbundet gennem hjernebjælken, **corpus callosum**. Den indeholder ca. 200 millioner axoner og forbinder de somatosensoriske regioner på højre og venstre side med hinanden, **kommissuralforbindelser**. Forbindelser på samme side kaldes for **associationsforbindelser**.

Hjernen er beklædt med **hjernebarken, cortex cerebri (grå substans)**, der modtager mange afferente fibre fra lavere del af nervesystemet, f.eks. fra thalamus. Hjernevindingen foran centralfuren, **gyrus precentralis**, svarer til **det motoriske barkområde, M1**, som har betydning for viljestyrede bevægelser. Ødelægges området pga. manglende blodforsyning fra a. cerebri anterior, optræder der lammelser på den modsatte side af kroppen, da mange af pyramidebanens fibre kommer fra det motoriske barkområde, og de krydser i midtlinien på vej til medulla spinalis. Bag centralfuren ligger **gyrus postcentralis**, som indeholder **det somatosensoriske barkområde, S1**. Dette er det vigtigste modtagende område for signaler fra hud, muskler og led. Her er banerne krydset på vej op til barken, så ødelæggelse af det ene side barkområde medfører tab af følelse på den modsatte side af kroppen.



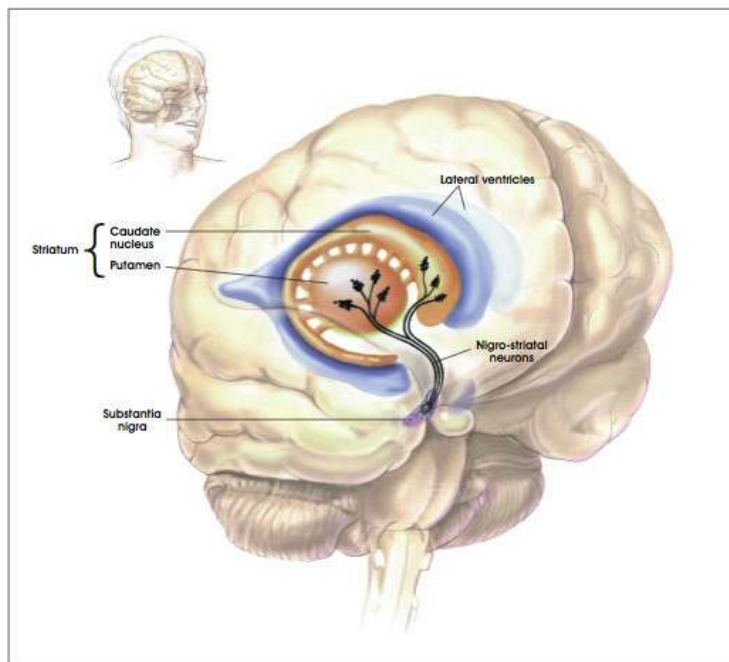
Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med



Hver hemisfære er opdelt i lapper af fissurer: **fissure lateralis**, **sulcus centralis** og **fissure parietooccipitalis**. Det drejer sig om: pandelappen, **lobus frontalis**; isselappen, **lobus parietalis**; nakkelappen, **lobus occipitalis**; og tindingelapper, **lobus temporalis**. Den 5. lap, **insula**, ligger under cortex cerebri og kan ses ved åbning af fissure lateralis.

På undersiden af pandelappen ud for lamina cribrosa ossis ethmoidalis findes der et aflangt legeme af grå substans, **bulbus olfactorius**, som modtager fila radicularia fra næsehulen. De danner synapser med mitralcellerne, som sender axoner bagud i en bane, **tractus olfactorius**. Fibrene bliver modtaget af **lugtebarken**, der findes på medialsiden af hemisfæren fortil i **uncus** i tindingelappen og lidt over på **gyrus parahippocampalis**. Gyrus parahippocampalis har desuden betydning for hukommelse.

Synsbarken, **visuell cortex**, som modtager synsinformationer, ligger i occipitallappen rundt om en dyb fure, **sulcus calcarinus**. Hørselsbarken, **auditiv cortex**, som modtager signaler fra cochlea i det indre øret, ligger i den øvre tindingsvinding, **gyrus temporalis superior**. Den ligger dybt i sulcus lateralis.



Inde i hemisfærerne findes der et stort område med grå substans, **basalganglierne**, med vigtige opgaver, når det gælder motoriske kontrol af bevægelser, dvs. læring af automatiske og rutineprægede bevægelsesmønstre. Dele af basalganglier bidrager desuden også til kontrol af motivation og emotionel betinget adfærd.

Basalganglierne består af **nucleus caudatus**, **putamen** og **globus pallidus**. De modtager fibre fra hjernebarken, som de behandler og sender svarene tilbage til de motoriske netværk i cerebri cortex og præfrontal cortex via thalamus. Basalganglier og capsula interna bliver



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

blodforsynet med **lenticulostricata**, der bliver afgivet fra a. cerebri media. Ved skader af basalganglier optræder der bevægelsesforstyrrelser og ændringer i musklernes hviletonus, men ikke lammelser.

Capsula interna består af efferente axoner fra hjernebarken og adskiller corpus striatum (nucleus caudatus og putamen) i 2 dele: laterale og mediale corpus striatum. Den ligger lateralt for thalamus og nucleus caudatus, og medialt for putamen og globus pallidus. Fortil ligger blandt andet pallidothalamiske fibre og bagtil nedad synstrålingen. Den indeholder store mængder fibre, der ender ned i crus cerebri i mesencephalon og som forbinder storhjernen med hjernestammen og rygmarven. En infarkt i capsula interna kan derfor ødelægge mere end kun pyramidenbanens fibre.

Mellemhjernen, *diencephalon*

Den inderste og dybeste del af cerebrum benævnes mellemhjernen, **diencephalon**. Den er dybt begravet i storhjernen, kun en lille del bagtil og nedadtil er synligt. Den største del af diencephalon udgøres af **thalamus**, som ligger på hver side af den 3. ventrikel og lateralt er afgrænset af capsula interna. Den består af mange kerner og er omkoblingsstation for al information, der går til hjernebarken fra hjernestammen og medulla spinalis.

Makroskopisk kan man identificere 3 store kerner af thalamus: **nucleus anterior**, **medialis** og **lateralis** på hver side med midten et Y-form **lamina medullaris interna**. I og nær lamina medullaris interna findes der mindre skrap afgrænsede ansamlinger af nerveceller, **de intralaminære thalamuskerner**, der har betydning thalamus' indflydelse på vågenhed og bevidsthed, og de spiller muligvis også en vigtig rolle i formidling af smertesignaler til cortex (*tractus spinothalamicus*). De 3 kerner deles i mindre kerner, betegnet **specifikke kerner**, da de er relateret til forskellige baner fra basalganglier og cerebellum, der når til forskellige dele af cortex.

Thalamus har bagest endnu en kerne, **pulvinar**, hvor på undersiden ses yderligere 2 kerner (omkoblingskerner), **corpus geniculatum mediale** for hørselsinformation og **corpus geniculatum laterale** for synsinformation.

Hypothalamus og epithalamus

Hypothalamus er også en del af diencephalon og dens rolle er at samordne autonome, endokrine og somatomotoriske processer. **Epithalamus** den resterende del af diencephalon består af epifysen og habenula.

Hypothalamus er et tyndt kileformet område og ligger i bunden af den 3. ventrikel. Grænsen mellem hypothalamus og thalamus er markeret af en fure, **sulcus hypothalamicus**. Hypothalamus vejer ca. 4-5 gram



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

hos mennesket. Der findes en del kerner indlejret i en diffus masse af neuroner. Grænserne mellem kernerne er ikke så skarpe. Det er almindeligt at skelne mellem en medial del af hypothalamus som indeholder flere forskellige kerner, og en lateral del med en mere diffus struktur og talrige fibre som passerer igennem.

Indenfor den mediale del af hypothalamus skelner man mellem **anteriore**, **tuberale** og **mamillare kernegrupper**. I den anteriore del findes der 2 store kerner, **supraoptisk** og **paraventrikulære kerner**. Den første ligger overfor chiasma opticum, og den anden tæt ind til væggen af 3. ventrikel. De producerer diverse hormoner, der bliver udskilt til blodbanen. I den tuberale del ligger der **nucleus arcuatus** (infundibularis). I den mamillare del finder vi **nucleus posterior** og **nucleus mamillaris**. Der er rigelige med korte associationsfibre i hypothalamus, som muliggør høj grad af samarbejde mellem kernerne.

Hypofysen

Et stykke foran corpora mamillaria er **hypofysen** ophængt ved en stilk, **infundibulum**. Partiet mellem hypofysestilkens og corpora mamillaria kaldes **tuber cinereum** på undersiden af hypothalamus. Hypofysen består af 2 dele: **adenohypofysen** og **neurohypofysen**. To forskellige veje er ansvarlige for påvirkning af hypofysen fra hypothalamus. Baglappen har en direkte bane, **tractus hypothalamohypophysialis**, mens forlappen påvirkes indirekte via en bane, **tractus tuberoinfundibularis** og et **hypofysære portåresystem**, der består af 2 karpillærer efter hinanden. De fleste arterier går ind i hypofysens forlap og fortsætter op i hypofysestilkens. Her danner de sinusoider som samler sig i større vener, **de hypofysære portårene**. Disse går tilbage til forlappen, hvor de danner et nyt sæt af sinusoider om epithelcellerne. Talrige tynde axoner fra hypothalamiske neuroner ender i den øverste del af hypofysestilkens, som kaldes **eminentia mediana**. Axoner ender i kontakt med sinusoider som er fenestrede (her mangler blod-hjerne-barrieren). Derved kommer de neuropeptidmolekyler over i blodbanen.

Hypofysen bliver forsynet med **a. hypophyseal superior** fra a. carotis interna eller a. communicans posterior. Den laver anastomoser med **a. hypophyseal inferior**.

Hjernestammen

Hjernestammen inddeles i den forlængede marv, **medulla oblongata**, hjernebroen, **pons** og midthjernen, **mesencephalon**. Hjernestammen har yderst den hvide substans og inderst den grå substans (ansamlinger af nerveceller) ligger dybere og er opdelt i flere områder af den hvide substans.

Mesencephalon afgrænses ligeledes på ventralsiden fra pons ved en transversel fure, **flexura cephalica**. Der ses 2 tykke hvide strenge, **pedunculi cerebri eller crus cerebri**, hvor der imellem findes en dyb indsænkning,



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

fossa interpeduncularis, hvorfra trædes den 3. hjernenerve, **nervus oculomotorius**, ud. Crus cerebri er en fortsættelse af nedstigende fibre fra capsula interna, som ender i hjernestammen og medulla spinalis.

På bagsiden af mesencephalon ses 4 forhøjninger, 2 på hver side af midtlinien, **corpura quadrigemina**, der består af to øvre, **colliculis superior** og 2 nedre, **colliculis inferior**. Colliculis superior er et reflekscenter for bevægelser af øjnene og hovedet, mens colliculis inferior formidler information om hørelse til højere niveau af CNS. Under colliculis inferior kommer den 4. hjernenerve, **nervus trochlearis**, ud, der innerverer **m. rectus medialis** med motoriske fibre.

Midt foran forhøjningerne er der et lille hulrum, **akvedukten, aqueductus cerebri**, som forbinder den 3. og 4. ventrikel med hinanden. Rundt om hullet er der et område med den grå substans, **periakveduktale grå substans, PAG**, som har betydning for smerteopfattelse og organisering af stressrespons. I midten foran PAG findes **oculomotoriskernen**. Der findes **nucleus ruber** og **substantia nigra** bag ved crus cerebri, der har betydning for hvordan vores bevægelser udføres uden selv at sætte dem i gang, da det styres af hjernebarken og pyramidebanen.

Pons fremtræder som en fortykkelse af hjernestammen. På forsiden af pons træder 3 hjernenerver frem: 6. hjernenerve, **nervus abducens**, 7. hjernenerve, **nervus facialis** og 8. hjernenerve, **nervus vestibulocochlearis**. Den største af nerverne er 5. hjernenerve, **nervus trigeminus**, der afgår lateralt fra pons. Den fører de sensoriske fibre fra ansigtet, mens de motoriske fibre går til tyggemusklene. Neuronerne i pons, **ponskernerne**, sender tydelige tværgående fiberbundter, **tractus pontocerebellum**, til cerebellum, der samler sig i midtste lillehjernestilk og modtager også signaler fra hjernebarken.

Posterior ses der **fossa rhomboidea**, der strækker sig på bagfladen og markerer bunden i 4. ventrikel. Til siderne og opad begrænses området af lillehjernestilkene. Fibrene til n. facialis danner en lille forhøjning nær midtlinien (colliculus facialis), fordi de laver et sving bagover abducenskernen inden de træder ud af hjernestammen **Pons er således passage for nervetråde mellem medulla spinalis, cortex cerebri og cerebellum.**

I centralområdet i pons og mesencephalon findes der et fint netværk af nervetråde, retikulærsubstans, **formatio reticularis**. Cellerne i formatio reticularis kontrollerer bl.a. søvnen, den vågne tilstand og hjernens alarmberedskab. Beskadiges cellerne i formatio reticularis, bliver personen bevidstløs. Ved brug af bedøvelsesmidler, **anæstetika**, er det bl.a. cellerne i formatio reticularis, man påvirker. Den har også betydning for reguleringen af kardiovaskulære og respiratoriske kontrol.

Medulla oblongata går caudalt uden skarp grænse over i rygmarven, **medulla spinalis**. Man sætter grænsen ud for foramen magnum eller ved de øverste rødder af første spinalnerve. Superior sættes grænsen ved **flexura**



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

cervicalis, som skiller medulla oblongata fra pons.

I den nedre del af tværsnit af medulla oblongata har en længdegående fure i midtlinien, som er en fortsættelse af **fissura mediana anterior** i medulla spinalis. Længdefuren stopper brat i overgangen til pons. På begge sider af længdefuren findes der en fremhævelse, **pyramide**, dannes af **pyramidbanen**. Ved overgangen til medulla spinalis ses der **pyramidekrydsningen**.

Lateral for pyramiden ses **oliva**, som dannes af en stor kerne, **oliva inferior**, der har forbindelse med lillehjernen. Mellem pyramiden og oliva træder den 12. hjernenerve, **nervus hypoglossus**, som forsyner tungens muskler med motoriske fibre. Lateralt for oliva ses 9. og 10. hjernenerve, **nervus glossopharyngeus** og **nervus vagus**. De forsyner bl.a. svælget og strubehovedet samt de fleste indvoldsorganer med motoriske og sensoriske fibre. Den 11. hjernenerve, **nervus accessorius**, går op lateralt langs medulla oblongata. Den indeholder motoriske fibre til 2 muskler på halsen, **m. trapezius** og **m. sternocleidomastoideus**.

Dorsalt i den nedre af medulla oblongata ligger bagstrengkernerne, medialt **nucleus gracilis** og lateralt **nucleus cuneatus**, hvorfra afgår afferente fibre i en bue fremad og løber gennem en sensorisk bane, **lemniscus medialis**. Denne bane bringer signaler til somatosensoriske barkområde, SI, via thalamus. Nucleus gracilis modtager signaler fra benene, mens nucleus cuneatus modtager fra overkroppen.

Hypoglossuskernen ligger foran lemniscus medialis og har de motoriske neuroner for **n. hypoglossus**. Herfra afgår de efferente fibre og træder frem mellem oliva inferior og pyramiden. Lateralt for hypoglossuskernen ligger den spinale del af **trigeminuskernen**. I den øvre del af medulla oblongata ser man **ligevægtskernerne**, der ligger dorsalt og lateralt under bunden af 4. ventrikel. De sender efferente fibre gennem **fasciculus longitudinalis medialis** til øjenmuskelkerne, som styrer øjnenes bevægelser og har betydning for balancen.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Rygmarven, medulla spinalis

Medulla spinalis strækker sig fra hjernestammen og ender med en tilspidset ende, **conus medullaris**, i højde med den øvre rand af 2. lumbalvirvel. Som helhed aftager den i tykkelse, men har fortykkelser i 2 steder i rygmarven, **intumescencia cervicalis et lumbalis**, hvorfra afgives nerver til ekstremiteterne. Det svarer til 4. cervical- til 2 torakalsegment, og 1 lumbal- til 2 sakralsegment. Under den øvre rand af 2. lumbalvirvel findes der længdegående bundter af spinalnervetotter. Denne samling kaldes for hestehalen, **cauda equina**. Rygmarven er fæstet til hinderne, dels ved spinalnerverne, dels ved 2 stærke sidebånd, **ligamentum denticulatum**. Rygmarven kan også skyde sig op og ned i durasækken ved bevægelser af rygsøjlen.



Medulla spinalis kan anatomisk inddeles i 31 skiver, **segmenter**. Fra segmenter afgår **spinalnerver**, der forbinder rygmarven med kroppen. En spinalnerve dannes ved smårødder, **fila radicularia**, der forlader overfladen af rygmarven ud for spidsen af hhv. **forhornet** og **baghornet** og smelter sammen til **en ventral rod** og **dorsal rod**, som igen smelter sammen i selve spinalnerven. I alt dannes der langs rygmarven 31 par spinalnerver på hver side. Man inddeler dem i:

- 8 par cervicale
- 12 par thorakale
- 5 par lumbale
- 5 par sakrale
- 1 par coccygeale

I medulla spinalis findes yderst et tykt lag af hvid substans (myeliniserede axoner), der tiltager i mængden fra caudalt til rostralt, og inderst findes der den grå substans, der opdeler den hvide substans i **ventral, lateral** og **dorsal funiculi**. På tværsnit danner den grå substans **en H-formet figur**, hvis ben benævnes et **forhorn** og et **baghorn**. Forhornet afgiver motoriske tråde til spinalnervens forreste rod, baghornet modtager sensitive tråde fra bageste rod. Den dorsale rod har en oval opsvulmning, **spinalganglion**, der indeholder nervecellelegemer. Fra disse sendes en axonudløber ind i rygmarven via den dorsale rod, mens en anden axonudløber løber i den perifere nerve og ender i enten viscere som **en visceral afferent fiber**, eller i hud, slimhinder i ansigtet, led, cochlea, ligevægtsorganet og muskler som **en somatisk afferent fiber**. Disse **afferente fibre** bidrager med information om hvad der sker ude i kroppen. De ender i deres respektive kerner, hvorfra ledes signalerne videre til thalamus og cortex. De sendes også til retikulærsubstansen via interneuorner og videre til somatiske og



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

visceral efferente kerner i hjernestammen og er derfor led i refleksbuer.

De ventrale rødder indeholder de **efferente eller motoriske fibre**, der innerverer skeletmuskulaturen og betegnes **somatiske efferente fibre**, mens celler i rygmarvens sidehorn, **cornu laterale** (denne gruppe nerveceller danner en længdegående søjle i rygmarven, **den intermediolaterale cellesøjle**), ender i glat muskulatur, hjertemusculatur eller kirtler. Disse betegnes **viscerale efferente fibre**. Disse neuroner hører til det autonome nervesystem og kaldes præganglionære, fordi de sender deres axon til et ganglion. Axoner fra neuroner i ganglierne, postganglionære, formidler signaler videre til karrene og indvoldsorganer.

Lumbal og cervikaldelen adskiller sig fra thorakaldelen ved at have bredere forhørn og manglende sidehorn.

Der findes også 3. slags fibre, **interneuroner**, der danner synapser med de andre neuroner i rygmarven - neuroner enten i samme segment eller sender grenene (kollaterale) til andre segmenter end der de selv ligger og danner synapser med andre neuroner, **propriospinale fibre**, og sørger for samarbejde mellem segmenterne.

Den grå substans i medulla spinalis kan inddeles i zoner, **lamina**. Man har identificeret 10 laminae, hvor **lamina 1-6** danner dorsalthornet, mens **lamina 9** udgør søjler med motoriske forhørnsceller. **Lamina 2, substantia gelatinosa**, har betydning for kontrol af signaler fra smertereceptorer, hvor stærk vi oplever smertefulde stimuli. **Lamina 7** udgør overgangszonen mellem dorsalthornet og ventralhornet og indeholder interneuronerne. **Lamina 8** ligger medialt for forhørnet, indeholder mange neuroner, som forbinder de modsatte sider af rygmarven med hinanden (**kommisuralforbindelse**).



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Blod-hjerne-barriere

CNS udøver en effektiv kontrol, når det gælder passage af småmolekylære stoffer. Stoffer der kan forstyrre nervecellernes eksitabilitet, må holdes ude. Flere faktorer udgør tilsammen **blod-hjerne-barriere**:

- Hjernens **kapillærer** er væsentlig tættere end kapillærer andet sted i kroppen pga. okkludenskontakter mellem endothelcellerne. Det forhindrer selv de små molekyler i at komme ind. Undtagen er de små fedtopløselige stoffer, der lettere kan komme ind. **Astrocytter** spiller en stor rolle her. De danner endefødder på endothelcellerne, som er afgørende for at endothelceller udvikler rigelige med okkludenskontakter. Neksusser mellem astrocytter gør at signaler let kan brede sig fra en astrocyt til alle den har kontakt med.
- Der findes små **endocytiske vesikler** i CNS's endothelceller, der transporterer både små og store molekyler gennem karvæggen.
- Endothelceller er udstyret med ATP-afhængige transportører, **P-glykoprotein**, i den lumenale del af membranen. Det kan binde mange forskellige lipofile stoffer, og transporterer dem tilbage til blodbanen, inden de når at virke på nervecellerne. Dette passer med at mange lægemidler forhindres i at komme ind i hjernevævet af P-glykoprotein.
- Vandopløselige stoffer som glukose eller aminosyrer optages ved hjælp af aktiv transport.
- Der foregår en begrænset receptorformidlet transport af makromolekyler f.eks. vækstfaktorer og cytokiner fra blodbanen ind i CNS.

Enkelte steder i hjernen mangler der blod-hjerne-barrieren f.eks. i eminentia mediana og epifysen, så neuropeptider let kan komme over i blodbanen. Når det gælder area postrema, har nervecellerne forbindelser til kerner, som let kan udløse brækningsreflekser som svar på giftstoffer i blodet. Neuroner i det subfornikale organ registrerer bl.a. blodets saltkoncentration. Derfra formidles informationen videre til hypothalamus, som iværksætter tiltag for at opretholde kroppens væskebalance.

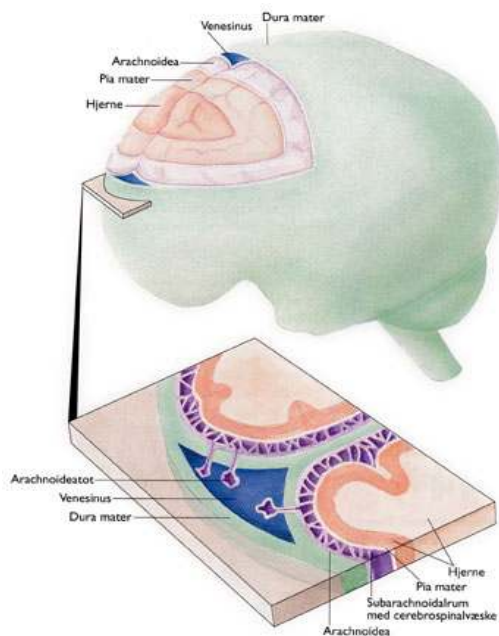


Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hjernehinderne, meninges

Hjernen og rygmarven er omgivet af hjernehinder, **meninges**. Der består af 3 lag: inderst **pia mater**, udenfor denne **arachnoidea** og endelig den tykke og sene **dura mater**. Arachnoidea og pia mater betegnes tilsammen for de bløde hjernehinder. Dura mater betegnes den hårde hjernehinde.

Dura mater omgiver hele hjernen og ved foramen magnum fortsætter den som **dura mater spinalis**. Den består af fibrøst bindevæv og indeholder et stort antal sensoriske nerver og blodkar. Der er 2 lag i dura mater: **det ydre endostalt lag**, der vender mod theca cranii og fungerer som periost, og **det indre meningealt lag**, der beklæder hjernen og fungerer som et beskyttende hylster for hjernen. Imellem lagene af dura mater findes der **venøse sinus**.



Den omslutter hjernen med et højre og venstre blad, som samles i spalten mellem den højre og venstre hemisfære, **falx cerebri**. Fortil er det hæftet til **crista galli** og **crista frontalis**, mens det bagtil når til **protuberantia occipitalis interna** og ind i spalten mellem storhjernen og lillehjernen som **tentorium cerebelli**. Den er hæftet til siderne langs furerne for **sinus transversi**.

I modsætning til dura mater er **dura mater spinalis** adskilt fra hvirvlerne af et epiduralt rum, **spatium epidurale**, som indeholder blodkar, hovedsageligt vener samt en del fedt. Karrene tjener først og fremmest til ernæring af knoglevævet, mens selve dura ikke har noget større behov for blodforsyning. Dura mater spinalis strækker sig længere end rygmarven og indeholder **cauda equina**. Den ender i højde med sacralhvirvel 2 (S2). Dura på basis cranii indeholder nerver fra n. trigeminus og n. vagus og er følsom for smerter. Selve hjernen er ufølsom for smerter.

Arachnoidea består af et tyndt bindevævslag, som på den indre og ydre overflade er beklædt med et enkelt lag af afladede celler. Den er adskilt fra dura ved et snævert rum, **spatium subdurale**, indeholdende lidt væske. Arachnoidea har talrige trabekler ind til pia mater, der giver det spinalvævsagtige udseende. Rummet mellem arachnoidea og pia mater betegnes subarachnoidalrummet, **spatium subarachnoideum**, der indeholder cerebrospinalvæske, **liquor cerebrospinalis**. Subarachnoidearummet danner **cisterner** der hvor den er



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

bredest. Den største af cisternerne, **cisterna magna**, ligger mellem undersiden af cerebellum og bagsiden af medulla oblongata, hvor man ved **suboccipitalpunktur** kan udtage cerebrospinalvæske.

Der løber arterier og vener i subarachnoidalrummet. En bristning vil her hurtigt føre til, at cerebrospinalvæsken bliver blodig over hele hjernen og rygmarven.

Pia mater er et tyndt bindevævslag, der ud mod subarachnoidalrummet er beklædt med et lag af flade celler og er i kontinuitet med det arachnoidale epithel. Den beklæder hjernen og rygmarven som en karførende hinde, der sender duplikaturer ind i alle sulci mellem hjernevindingerne og forsyner de ydre dele f.eks. hjernebarken med blod. De dybere dele af hjernen forsynes af kar som går ind på undersiden af hjernen.

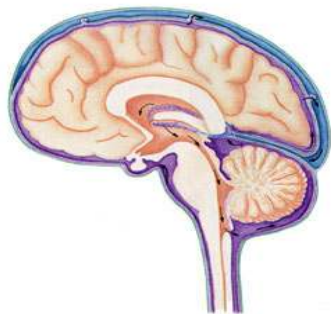


Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Ventrikelsystemet og cerebrospinalvæsken

Ventrikelsystemet består af **4 ventrikler**: 2 lateralventrikler i de cerebrale hemisfærer, en 3. ventrikel i diencephalon og en 4. ventrikel i pons og medulla oblongata. Et **foramen interventriculare (Monroi)** forbinder hver lateralventrikel med den 3. ventrikel. **Aqueductus cerebri** forbinder den 3. ventrikel med den 4. ventrikel. Lateralventriklerne har et central parti i parietallappen med udløbere til de andre lapper: **et frontalthorn, et occipitalhorn og et temporalhorn**. Midterpartiet af ventriklerne ligger over thalamus. Frontalthornet er den største og begrænses medialt af septum pellucidum mens hovedet af nucleus caudatus bøjer sig ind fra lateralsiden.

Fra indersiden af loftet af lateralventriklerne dannes årefletninger, **plexus choroideus**, der producerer **cerebrospinalvæsken**. Plexus choroideus findes i alle ventrikler, især lateralventriklerne. Fletninger dannes ved at pia mater er vokset sig ind fra tynde dele af neuralrøret tidligt i fosterudviklingen. Der dannes totter bestående



af rigelige løst bindevæv og fenestrede kapillærer. Mellem totterne er der **okkludenskontakter**. Overfladen er dækket af kubisk epithel, som hænger sammen med lag af **ependymceller**, der beklæder indersiden af ventriklerne. Overfladen af epithel er beklædt med mikrovilli, der øger deres overflade.

Epithelet i plexus choroideus repræsenterer en barriere for mange stoffer som findes i blodet. Dette kaldes en **blod-cerebrospinalvæske-barriere**. Ependymet er frit permeabelt for vand og stoffer fra nervevævet, derfor kan man gå ud fra, at cerebrospinalvæskens sammensætning svarer til miljøet omkring neuronerne.

Cerebrospinalvæsken dannes ved, at **det hydrostatiske tryk** i kapillærene presser væske med opløste stoffer ud i bindevævet i totterne. Transport af vandet sker ved en aktiv proces, hvor natriumioner pumpes gennem epithalet i bytte med kaliumioner fra cerebrospinalvæske. Pumpningen af natrium skaber en osmotisk gradient, så vandet gennem epithalet diffunderer ud i ventriklerne. Cerebrospinalvæsken indeholder omkring samme koncentration af natrium og kalium som i blodet. Glucosekoncentration er omkring 2/3 af blodet og proteinkoncentration er 0,5 % af plasmaet.

Cerebrospinalvæsken har en beskyttende virkning på hjernen. Et stød mod kraniet afdæmpes på den måde, da hjernen nærmest flyder i den.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

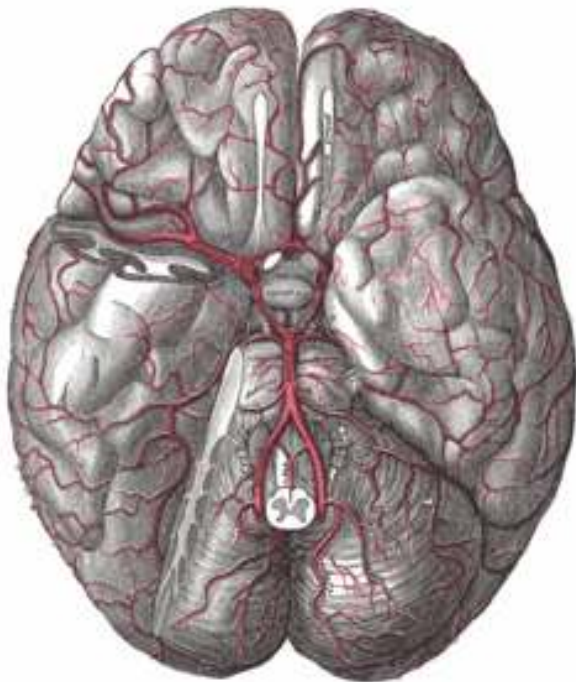
Der dannes omkring en ½ liter cerebrospinalvæske pr. dag, mens det samlede volumen i ventriklerne og subarachnoidalrummet er 130-140 ml. I ventriklerne er der 25 ml og i rygmarven ca. 75 ml. Efter dannelse i sideventriklerne, kommer den over i den 3. ventrikel gennem **foramen interventriculare**. Derfra går strømmen videre gennem den trange **akvadukten** til den 4. ventrikel. Undervejs kommer der bidrag af væske fra plexus choriodeus fra den 3. og 4. ventrikel. Væsken kommer ud i subarachnoidalrummet gennem **foramen Magendie** og **foramen Luschka** i den 4. ventrikel. Størstedel af væsken går herfra over i hjernens **venesinusser**. Dette sker ved små udposninger af arachnoidea ind i venesinusser, **granulationes arachnoideae**, som man mener, kan skyldes det høje hydrostatiske tryk.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hjernens blodforsyning

Hjernen forsyner sig i hvile med ca. 15 % af minutvolumen, selv om det udgør under 2 % af kropsvægten.



Reguleringens mekanisme sørger for, at hjernen får det blod, den trænger til, hvis nødvendig på bekostning af alle andre organer. Der er autoregulering af hjernens cirkulation, dvs. forhold i hjernen er bestemmende for blodgennemstrømning. Ved lavt blodtryk udvides arterierne sådan, at modstanden sænkes og blodstrømmen i hjernen opretholdes. Ved øget blodtryk sker det modsatte. Arterierne forsnævres. Øget kapillærtryk i hjernen vil medføre hjerneødem. Hjernen kan således opretholde en konstant blodstrøm med et systolisk blodtryk mellem 60 og 160 mm Hg. Hvis blodtrykket kommer under 60 mm, vil blodstrømmen aftage så meget, at personen besvimer. Lav koncentration af ilt (hypoxi) og forhøjet kuldioxid (hyperkapni) fremkalder kraftige åreudvidelse og øgning i cerebral blodstrøm.

Aa. carotides internae og **aa. vertebrales** bidrager med blodforsyning til hjernen. Mens a. carotis interna forsyner det meste af storhjernen, er a. vertebralis ansvarlig for blodforsyning af hjernestammen og cerebellum.

A. carotis interna udspringer i trigonum caroticus, hvor den først ligger bag a. carotis externa lateralt for, men passerer hurtigt mediallyt for at ascendere langs svælgets sidevæg i spatium lateropharyngeum. Den ligger på prævertebralmuskulaturen med relation med n. vagus, truncus sympathicus og v. jugularis interna. Den passerer herefter op under n. hypoglossus, venter posterior m. digastrici, adskilt fra a. carotis externa ved m. styloglossus, m. stylopharyngeus, n. glossopharyngeus samt rami. pharyngei n. vagi og træder ind fossa cranii media gennem **canalis caroticus**, der er beliggende i pars petrosa ossis temporalis. Under forløbet afgiver den små grene til mellemøret. Efter at have perforeret dura og arachnoidea forbi processus clinoides anterior bøjer den sig til en slynge, **carotissiphonen** hvorfra der afgives **a. ophthalmica**, som ledsager n. opticus i fælles duraskede ind i orbita gennem canalis optica. Grenen der forsyner nethinden, hedder **a. centralis retinae**. Af andre grene nævnes **a. lacrimalis** til glandula lacrimalis, **aa. ciliares posteriores longae et breves** til bulbus, **a.**



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

supraorbitalis gennem foramen supraorbitalis til pandehulen og **a. ethmoidalis anterior** til den forreste del af næsenhulen. Af endegrenene kan der nævnes **a. cerebri anterior**, der går fremover over nervus opticus og langs medialsiden af hjernen, og **a. cerebri media** er den største af dem og forløber i sulcus lateralis og afgiver talrige grene som forsyner størstedelen af barken på hemisfære, bl.a. størstedelen af det motoriske og sensoriske barkområder. Undtagen er områder, der repræsenterer benene, som forsynes af a. cerebri anterior.

A. vertebralis træder ind i canalis vertebralis ved at perforere membrana atlantooccipitalis posterior, der forbinder arcus posterior atlantis med kraniebunden. Den perforerer dura mater og arachnoidea og løber ind i kraniekaviteten gennem foramen magnum. På halsen afgiver den rami spinales, som træder ind i rygmarven gennem foramina intervertebralia. Den ender til sidst ud for underkanten af pons, hvor den løber sammen med den modsatte a. vertebralis og danner **a. basilaris**. Fra **a. basilaris** afgives forskellige grene, som forsyner cerebellum, medulla oblongata, pons og mesencephalon. De største af dem er til cerebellum: **a. inferior posterior cerebelli** (fra a. vertebralis), **a. inferior anterior cerebelli** og **a. superior cerebelli** (begge fra a. basilaris). En lille gren fra a. basilaris, **a. labyrinthi**, forsyner ligevægtsapparatet i det indre øre. Ved øvre rand af pons deler a. basilaris sig i 2 endegrene, **a. cerebri posteriores**, der bøjer bagover rundt mesencephalon og fortsætter på medialsiden af hemisfærens til occipitallappen (bl.a. synsområdet) og undersiden af temporallappen. På hjernens basis er der en forbindelse mellem a. cerebri posterior og a. cerebri media, **a. communicans posterior**. Der findes tilsvarende forbindelse mellem 2 **a. cerebri anteriores**, **a. communicans anterior**, der ved anastomose med a. communicans posterior danner **circulus arteriosus cerebri (Willisi)**.

Willisi ligger i subarachnoidalrummet. Willisi rummer mange strukturer f.eks. tractus opticus, hypofysen og hypothalamus. Willisi sørger for blodforsyningen hvis der opstår en blokering af en af grenene på en af sider, dog danner Willisi og tilhørende grene ikke helt sufficente anastomoser. En blokering kan derfor medføre en skade i den ramte del af hjernen.

Medulla oblongata kan med hensyn til arterieforsyning og som følge af vaskulært betingede kliniske symptomer, opdeles i en medial og lateral del. Den mediale del kan skyldes okklusion af a. spinalis anterior, som medfører skade på pyramidebanen, lemniscus medialis og n. hypoglossus. Symptomerne vil være ipsilateral paralyse af tungen, kombineret med kontralateral parese af arm og ben.

Den lateral del skyldes okklusion af a. cerebelli posterior inferior (PICA), som forsyner den dorsolaterale del af medulla oblongata. Dette fører til skade af den spinale del af tractus og nucleus trigemunis, tractus spinothalamicus lateralis. Symptomerne vil være tab af smerte- og temperatursans, ipsilateral på ansigtet og kotralateralt på kroppen. Skaden på lateral del er kendt som Wallenbergs syndrom.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Rygmarvens arterier er ordnet sådan at der findes en ventral arterie, **a. spinalis anterior**, og 2 dorsale **a. spinalis posteriores**, alle sammen fra a. vertebralis.

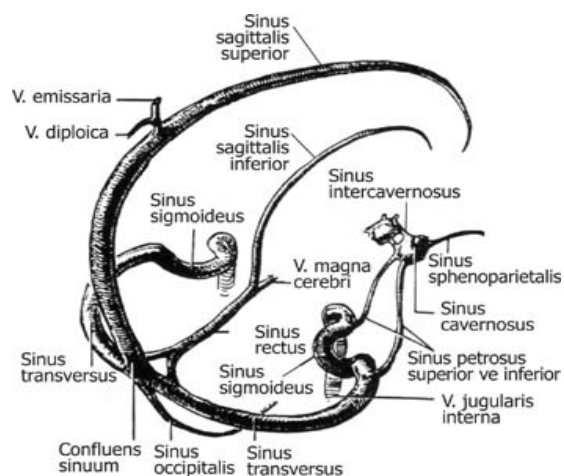
A. meningeae media forsyner dura mater og afgår fra det første stykke af **a. maxillaris** og træder ind i kraniehulen gennem **foramen spinosum**. I fossa cranii media løber den fremad og lateralt med overkanten af arcus zygomaticus deler sig to grene, **r. frontalis** og **r. parietalis**. R. frontalis løber op og frem til pterion og herfra op mod vertex cranii ud for motoriske hjernebark i gyrus precentralis. R. parietalis løber mere bagud. Den forsyner den supratentorielle del af dura og den anastomoserer gennem fissura orbitalis superior med a. lacrimalis. A. meningeae anterior og posterior forsyner hhv. fossa cranii anterior og posterior og er små grene fra hhv. a. ethmoidalis anterior og a. pharyngea ascendens.

På overfladen af rygmarven samles det venøse blod i netværk af vener, hvor der er afløb til store venefletninger på ydersiden af dura, **epidurale plexus**.

I kraniet, meninges og cerebri cortex bliver det venøse blod fra de overfladiske vener dræneret i **sinus sagittalis matris**, som findes mellem duralagene til afløb af veneblodet i **v. jugularis interna**. Kanalerne er endotelbeklædte og uden klapper. Af sinus'erne kan der nævnes den største **sinus sagittalis superior**, der ligger langs falx cerebri begyndende fra crista galli til protuberantia occipitalis interna. Herfra bliver større mængde af blodet tømt i højre **sinus transversus**, der sammen med den modsidig sinus transversus og **sinus rectus** danner **confluens sinuum** foran protuberantia occipitalis interna.

Sinus sagittalis inferior er en lille sinus, som ligger i den nedre frie kant af falx cerebri. Bagest er der hæftet **sinus rectus** i midtlinien af tentorium. Blodet derfra tømmes hyppigst i den venstre sinus transversus. Det meste af blodet fra hjernens dybe vener samler sig i **vena magna cerebri**, der kommer frem på undersiden af corpus callosum og går over i sinus rectus

Sinus transversus løber lateralt i den tilhæftede kant af tentorium cerebelli svarende til overkant af fjeldbenet og bøjer derefter som **sinus sigmoidea** nedad til den bageste del af **foramen jugulare**, hvor den fortsætter i **v. jugularis interna**.



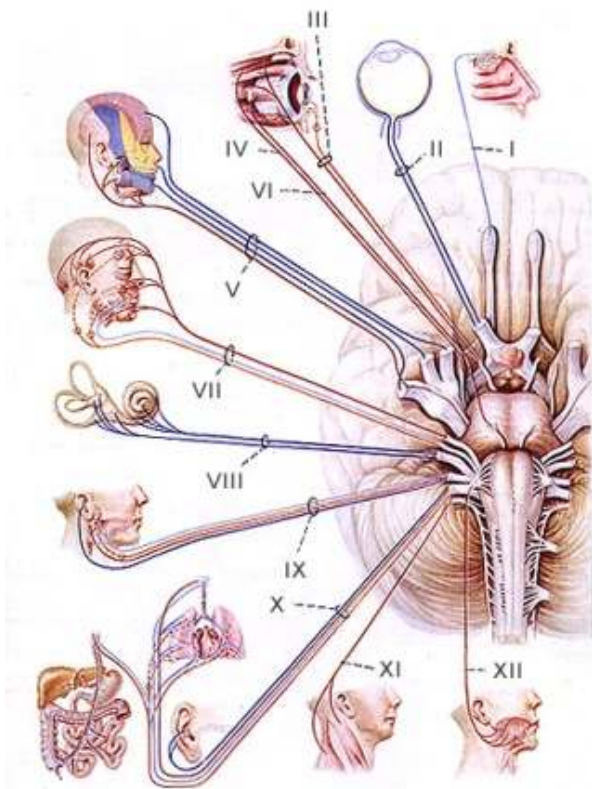


Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

En af sinusser på basis af hjernen, **sinus cavernosus**, ligger ved siden af hypofysen og synsnervekrydsningen. Blodet fra hypofysen tømmer sig i sinus cavernosus og fortsætter bagover i sinus petrosus inferior, der løber til den forreste del af foramen jugulare eller tømmer sig i v. jugularis interna.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med



Hjernenerverne

Ved **hjernenerverne** forstås de nerver, der udspringer fra hjernen. Hjernenerverne forbinder hjernestammen med perifere organer i hovedet. De fleste har ikke en sensorisk rod og en motorisk rod. Nogle af hjernenerverne er ren motoriske, nogle sensoriske og andre blandet. Som spinalnerver indeholder flere af hjernenerverne også autonome nervefibre som forsyner kar, kirtler og viscerale organer.

1. Nervus olfactorius – lugtenerven

Udgøres af de centrale udløbere, **fila olfactoriae**, fra neuroepithelceller i lugteslimhinden i næsehulen. De løber op igennem hullerne i lamina cribrosa til **bulbus olfactorius**. Her danner de synapser med store pyramideformede nerveceller, **mitralceller**, hvis axoner løber videre i **tractus olfactorius** langs undersiden af frontallapperne til cortex på temporallappernes mediale

side, hvor lugtecentret befinder sig. Impulserne betragtes som speciel visceral afferente.

2. Nervus opticus – synsnerven

Udviklingsmæssigt er denne nerve en fremskudt udvækst af diencephalon. Den er opbygget af et stort antal nervetråde, ca. en million, dvs. 30 % af samtlige hjernenervefibre.

Det lys, der rammer øjet, omsættes til nerveimpulser af receptorceller (stavceller og tappeceller), der er placeret i øjets nethinde, **retina**. Disse opfattes ikke som de rigtige nerveceller. De har kontakt til **ganglieceller** via bipolarceller, derfor er de det 1. neuron, også beliggende i retina. De transporterer impulserne videre til **ganglion n. optici**, hvor efter synapse sendes trådene bagest i øjet og der dannes **nervus opticus**, som træder ud af kraniet gennem en åbning, **foramen opticum**, bagest i øjenhulen, **orbita**. Herefter passerer den gennem **canalis opticus**, hvor den mødes med den modsidige nerve i et kryds, **chiasma opticum**, hvor trådene fra den nasale halvdel krydser over på den modsatte side og trådene fra den temporale halvdel fortsætter ukrydset. Trådene fortsætter videre i **tractus opticus** og de fleste af dem ender i **corpus geniculatum laterale** og andre steder, f.eks. **Edingen Westphal**, der er



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

den parasympatiske del af n. oculomotorius, som innerverer m. ciliares og m. sphincte pupillae; den har betydning for lysrefleksen. Andre tråde ender i **nucleus suprachiasmaticus**. Den informerer om lysmængde (men ikke om farver, mønstre, bevægelser osv.). Den kan også godt få afferente fibre fra corpus geniculatum laterale. Den har en betydning for sirkadiane rytmer. Fra corpus geniculatum laterale er der også forbindelse til **colliculus superior**. Det center sørger for koordinationen af øjenmusklerne og halsens muskler.

Efter synapse i corpus geniculatum laterale fortsætter de videre i **radiatio optica** gennem crus posterius capsulae internae bagud i occipitallappen omkring **sulcus calcarinus**, hvor synscenter ligger.

Impulserne betragtes som speciel somatisk afferent. Ved ensidige læsion af nerven medfører det **ipsilateral blindhed**, dvs. på den samme side. Ved skade på chiasma opticum medfører det **bitemporal hemianopsi**, dvs. patienten ikke kan se den temporale halvdel af synsfeltet, da indtrykkene fra nasale halvdele ikke kommer til bevidsthed. Tractus opticus' skade bliver udfaldet anderledes. Hvis skaden sidder på højre side, bortfalder signaler fra højre temporale og venstre nasale retinahalvdel, dvs. at patienten ikke ser noget i venstre halvdel af synsfeltet – venstresidige **homonym hemianopsi** og (totalt) medfører **contralateral, homonym hemianopsi**.

3. Nervus oculomotorius

Denne nerve er øjets vigtigste bevægenerve. Den indeholder somatisk efferente og almen visceral efferente tråde. Trådene kommer fra nucleus oculomotorius og nucleus Edinger-Westphal i mesencephalon. Fra kernerne løber trådene ventral forbi og gennem nucleus ruber til sit afferente udspring ved overkanten af pon medialt for crus cerebri i fossa interpeduncularis.

Efter forløbet i fossa cranie media træder den ind gennem fissura orbitalis superior, hvor den i annulus tendinues deler sig til ramus superior, der innerverer m. rectus superior og m. levator palpebrae, og ramus inferior til m. rectus inferior, medialis og m. obliquus inferior.

Den sender også tråde til ganglion ciliare, hvorfra afgår nn. ciliares breves til øjeæblet og visceral efferente til m. ciliaris og m. sphincter pupillae. De sympatiske tråde afgår fra **ganglion cervikal superius** til øjeæblets kar og m. dilatator pupillae.

Ved skade af nerven drejes øjet nedad og udad fordi m. obliquus superior og m. rectus lateralis virker alene. Der optræder ptose, dvs. øjenlåget hænger ned. I tillæg fører ødelæggelse af de parasympatiske fibre, så pupillen bliver større end den raske pupil. Lysrefleksen er borte samt akkomodation.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Lysrefleksen og akkomodationsparese

I begge reflekser er det n. oculomotorius der er den efferente led. I **lysrefleksen** er den afferente del er fibre fra retina, som via tractus opticus når corpus geniculatum laterale. Fibrene ender i de pretectale kerner på begge sider. Herfra overføres signalerne til begge sider nucleus Edingen-Westphal og via ganglion ciliare når signalerne m. sphincter pupillae. Dette forklarer hvorfor reflexen fremkaldes på begge øjnene, selv om det kun er den ene øje der stimuleres.

Akkomodationsrefleksen er en kortikal refleks. Den afferente del er fibre fra retina. Efferente fibre fra akkomodationscenter i cortex går i mesencephalon til colliculus superior og derfra til retikulærsubstansen. Derfra overføres signalerne til nucleus Edingen-Westphal. Neuroner sender fibre til ganglion ciliare, mens de postganglionære fibre går til m. ciliaris. Akkomodationsrefleksen optræder når vi fikserer blikket tæt på noget, samtidig sker der en pupilforsnævring.

4. Nervus trochlearis

Denne nerve har sin kerne, nucleus nervi trochlearis, i bunden af aqueductus mesencephali. Den har sit apperent udspring som den eneste nerve på bagsiden af hjernestammen. Den løber frem i subarachnoidalrummet og perforerer dura i tentorium cerebelli, løber lateral for sinus cavernoses og træder ind i orbita gennem fissura orbitalis superior og innerverer m. obliquus superior. Nerven er motorisk = somatisk efferent.

5. Nervus trigeminus

Den indeholder somatisk efferent tråde til tyggemusklerne og somatisk afferent fibre fra hud og slimhinder og tænder. Den er ansigtets vigtigste sensitive nerve og hører med til det somatosensoriske system og leder signaler fra lavtærskelmekanoreceptorer, termoreceptorer og nociceptorer i ansigtet og ansigtets slimhinder. Disse receptorer fordeler sig i de 3 afdelinger af den lange trigeminuskerne: proprioceptive signaler ender i den øverste, mesencephale trigeminuskerne, signaler fra lavtærskelmekanoreceptorer i huden ender i den mellemliggende principale trigeminuskerne, mens signaler fra nociceptorer og termoreceptorer ender i den nederste spinale trigeminuskerne.

Kernen modtager fibre fra begge hemisfærer gennem kortikobulbulære banen. Desuden har den rigelige forbindelser med retikulæresubstansen, hvilket delvis er led i refleksbuer (cornearefleksen).

De sekundære sensoriske fibre fra neuroner i den spinale kerne slutter sig til tractus spinothalamicus og ender i forskellige dele af thalamus, VPM. Fibre fra den principale kerne slutter sig til lemniscus medialis. Fra thalamus går signalerne videre til ansigtsområdet i somatosensoriske cortex, SI.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Den har sit apperent udspring på den laterale del af pons. Den afgiver 3 store grene fra ganglion trigeminale på impressio trigeminale på forfladen af pars petrosa ossis temporalis:

- En sensitiv gren, **n. opthalmicus**, deler sig før fissura orbitalis superior til *n. lacrimalis* der innerverer glandula lacrimalis, sammen med parasympatiske sekretoriske fibre fra *n. zygomaticus* fra *n. maxillaris* via ganglion pterygopalatinum.
N. frontalis der deler sig i *n. supraorbitalis* til pandehuden op til vertex og *n. supratrochlearis* til huden over glabella.
N. nasociliaris, der afgiver *nn. ciliaris longi*, som fører sensoriske tråde til øjeæble, inkl. cornea, og *n. ethmoidalis anterior* og *a. ethmoidalis posterior*, der innerverer hhv. de forreste og bageste sibensceller i fossa cranie anterior. Den ender som *n. infratrochlearis* til huden på det nedre øjenlåg og ved næseroden.
- En sensitiv gren, **n. maxillaris**, forlader kraniet gennem foramen rotundum og fortsætter ind i fossa pterygopalatina, hvor den afgiver *n. zygomaticus* og den passerer videre ind i orbita gennem fissura orbitalis inferior og fortsætter som *n. infraorbitalis* gennem canalis infraorbitalis og træder ud gennem foramen infraorbitale på ansigtet.
N. zygomaticus løber også i fissure orbitalis inferior, hvor den langs lateralvæggen deler sig til 2 mindre grene: *ramus zygomaticofacialis* og *ramus zygomaticotemporalis*. En særlig betydning får *n. zygomaticus* ved at medbringe parasympatiske, sekretoriske fibre via ganglion pterygopalatinum til glandula lacrimalis.
Nn. alveolares superiores danner *plexus dentalis superioris*, hvor rødderne descenderer og innerverer tænderne og tandkødet i overmundens.
- **N. mandibularis** forlader kraniet gennem foramen ovale og deler sig i 2 stammer, den bageste sensitive og den forreste motoriske stamme. De motoriske tråde går til tyggemuskler (m. temporalis, m. masseter, mm. pterygoidei samt m. tensor tympani, m. tensor veli palatina, m. mylohyoideus og venter anterior m. digastrici). De få sensitive tråde fra den forreste stamme samler sig i en enkelt nerve, *n. buccalis*, der innerverer slimhinden i m. buccinator (m. buccinator innerveres af *n. facialis*).



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Fra den bageste stamme afgår der *n. auriculotemporalis*, der innerverer den midtste del af tindingeregionen og indeholder parasympatiske sekretoriske fibre fra glossopharyngeus (*n. petrosus minor*) via ganglion oticum til glandula parotidea.

N. alveolaris inferior ligger først sammen med *n. lingualis* medially for *m. pterygoideus lateralis* og passerer gennem pterygoideinterstitet ud i regio infratemporalis og løber gennem foramen mandibulare ind i canalis mandibulae. Inden foramen mandibulare afgiver den motoriske grene til mylohyoideus. Den forsyner undermundstænder og tandkød gennem *plexus dentalis inferior* og ender som *n. mentalis* i huden over hagen og underlæber.

N. lingualis innerverer den forreste del af tungen og mundhulens små spytkirtler. Den modtager *chorda tympani* fra *n. facialis* hvorfra parasympatiske sekretoriske fibre overføres via ganglion submandibulare til glandula submandibularis og glandula sublingualis.

Denne nerve indeholder ikke parasympatiske tråde ved udspring. Første og anden trigeminusgren er således hver forsynet med et parasympatisk ganglion hhv. ganglion ciliare og ganglion pterygopalatinum, mens den tredje trigeminusgren har 2 ganglier, ganglion oticum og ganglion submandibulare knyttet til sig.

Nerver oculomotorius, facialis og glossopharyngeus afbrydes i disse ganglier. De præganglionære tråde i *n. oculomotorius* afbrydes i ganglion ciliare og innerverer *m. sphincter pupillae* og *m. ciliare*. I *n. facialis* afbrydes i ganglion submandibulare hvorfra glandula submandibularis og glandula sublingualis innerveres, mens trådene i *n. glossopharyngeus* innerverer glandula parotidea via ganglion oticum.

6. Nervus abducens

Nucleus nervi abducentis ligger midtlinien i pons i gulvet af 4 ventrikel. Fra kernen løber trådene ventralt træder frem ved underkanten af pons. Den træder ind i orbita gennem fissura orbitalis superior indenfor annulus tendineus communis og løber lateralt frem til musklen. Den er en motorisk nerve, som innerverer ***m. rectus lateralis***. Abducenslammelse bevirker, at øjet ikke kan drejes helt lateralt.

7. Nervus facialis – ansigtsnerven

Nerven er den 2. branchiebus nerve. Den kommer af 3 kerner, nucleus *n. facialis*, nucleus salvatorius superior og nucleus solitarius (modtager sensoriske impulser fra indvoldsorganerne).

Fila radicularis *n. facialis* løber først rostalt bagved abducenskernen hvorefter den danner et skrap knæk, **genu *n. facialis*** og løber lateralt abducenskernen til dens apparente udspring i furen under pons.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

N. facialis udspringer ved overkanten af medulla oblongata mellem n. abducens medialt og n. vestibulocochlearis lateralt og løber i canalis facialis, efter den har passeret meatus acusticus internus fra den cerebellopontine vinkel. Ved processus cochleariformis findes nerven fortykket pga. **ganglion geniculi**. Den afgiver **n. petrosa major** (til tåresekretion), **n. stapedius** (til stapediusrefleks) og **chorda tympani** (smagssans) og løber videre bagved cavitas tympanica til foramen stylomastoideum.

N. petrosa major kommer ud i fossa cranii media på forfladen af fjeldbenet hvor den fortsætter til foramen lacerum, hvor den smelter sammen med n. petrosa profundus fra plexus caroticus internus og danner n. canalis pterygoidei. Den fortsætter til ganglion pterygopalatinum med præganglionære fibre, hvor postganglionære tråde fortsætter til gl. lacrimalis, næsens og ganens kirtler.

Chorda tympani kommer ind i trommehulen, og ligger sig i slimhindefold mellem manubrium mallei og crus longum incudis. Den forlader trommehulen gennem en sprække, **fissura petrotympanica**, og løber fremad i spatium lateropharyngeum til n. lingualis. Igennem nerven overføres parasympatiske tråde til **ganglion submandibulare**, hvorfra postganglionære tråde via **n. lingualis** fortsætter til glandula submandibularis og sublingualis, samt til de små spytkirtler i kinder, læber, mundbund og tunge. Chorda tympani indeholder også smagstråde fra pupilla fungiformes på de forreste 2/3 af tungen.

N. stapedius er den sidste gren, der inneverer m. stapedius.

Stapiusrefleks

Reflekssvaret er kontraktion af den lille m. stapedius i mellemøret. Stimulus er stærk lyd som ledes centralt i nervus cochlearis til cochleariskernerne. Her er mellemlid i reticulærsubstansen som sørger for kobling til facialiskernen, som innerverer m. stapedius. M. stapedius trækker stignbøjlen lidt ud af det ovale vindue og dæmper derved overføringen af lydsvingninger til det indre øre. Facialisskade kan give overfølsomhed for lyd, **hyperacusis**.

Efter foramen stylomastoideum kommer den ud i regio retromandibularis og ud for bagkanten af ramus mandibulae deler den sig i en øvre temperofacial og en nedre cervicofacial stamme, der sender endegrene til ansigtets mimiske muskulatur. Den øvre stamme innerverer pandens muskulatur, m. buccinator, m. orbicularis oculi, næsens muskler og overlæbens levatorer. Den nedre stamme afgiver marginalis mandibulae til muskulatur under underlæben og platysma, og ramus colli også til platysma. Signaler til bevægelser af ansigtets muskler kommer gennem kortikobulbære fibre, som kommer ind via pyramidebanen i pons. Fibrene stammer fra M1. Den del af facialiskerne som innerverer muskler i panden og rundt øjnene, modtager både krydsede og ikke-krydsede pyramidebanefibre, mens den del som forsyner muskler i nedre del af ansigtet, kun modtager krydsede fibre. En central skade af



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

pyramidebane f.eks. i capsula interna giver derfor tydelige lammelser i den nedre del af ansigtet på den modsatte side. Patienten vil fortsat rynke panden og lukke øjnene. Ved en perifer skade af nerven vil derimod alle muskler blive lammet på den samme side. Øjet kan ikke lukkes på den syge side.

Perifere lammelser af n. facialis kan forårsages af svulster, blødninger eller infarkter i pons, eller infektioner i mellemøret.

8. Nervus vestibulo-cochlearis – høre/balancenerven

Denne nerve er sensitiv og består egentlig af 2 nerver:

- **Nervus vestibularis**, som fører sensitive baner fra ligevægtsorganet i det indre øre.
- **Nervus cochlearis**, som fører sensitive baner fra sneglen – cochlea – i det indre øre til hørecentre i temporallapperne.

Kernerne er beliggende i den dorsale del af pons og medulla oblongata. Apparent udspring er ved underkanten af pons lige lateralt for n. facialis. Herfra løber den sammen med n. facialis gennem cisterna cerebellopontine i fossa crani posterior ind i meatus acusticus internus, hvor n. cochlearis innoverer sansecellerne i det indre øre. Impulserne løber derfra i **hørebanerne** lateralt og ender i nuclei cochlearis ventralis et posterior. Banen undergår krydsning for at fortsætte i lemniscus lateralis. Lemniscus lateralis løber op til colliculus inferior med de fleste fibre, mens de resterende ender i geniculatum mediale og videre til høre cortex cerebri (der er ingen direkte bane til cortex). **Ligevægtsbanerne** ender i nuclei vestibulares, der ligger i forsiden af bunden af 4. ventriklen og forbindelser til medulla spinalis, øjnene via fasciculus longitudinalis medialis og cerebellum. Der er 2 baner til medulla spinalis:

- **Tractus vestibulospinalis lateralis**, fra lateral kerne til medulla spinalis i alle niveauer. Den ender medialt for forhornet. Dens funktion er kontraktion af ekstensorer, som modvirker tyngdekraften.
- Tractus vestibulospinalis medialis**, fra medial kerne til cervikale og øvre thorakale segmenter. Den løber i forstrengen. Dens funktion er at lave refleksbevægelser af hovedet som svar på vestibulære stimuli.

9. Nervus glossopharyngeus

Er 3. branchiebus nerve. Den har sin oprindelse i nucleus ambiguus, der ligger i medulla oblongata bag ved oliva inferior; nucleus salvatorius inferior, der ligger i retikulærsubstansen og nucleus solitarius.

Fibre træder ud fra medulla oblongata, hvor den med 5-6 fila radicularia udspringer bag ved oliva lige over og i serie med rodtrådene til n. vagus. Den træder gennem foramen jugulare sammen med n.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

vagus og n. accessorius, men i sin egen duraskede. Den er forsynet med 2 små ganglier, **ganglion superius**, der ligger i foramen jugulare og **ganglion petrosus** lige under foramen jugulare. Den ligger først i spatium lateropharyngeum, hvorefter løber den nedad, først foran n. vagus og bagved a. carotis interna, bagefter lateralt for arterien. Den følger lig. stylohyodeum, m. styloglossus, m. stylopharyngeus ind mellem de to carotider. Den følger m. stylopharyngeus (her afgiver den en motorisk gren til m. stylopharyngeus) ind til svælgvæggen mellem øverste og midterste svælgkonstriktor. Der afgives en sensitive gren til tonsilla palatina og fauces. Den fortsætter medialt for hyoglossus, hvor den splitter op i sensitive tråde til den postsulcale del af tungeryggen og smagstråde til papillae vallatae et foliatae.

Helt oppe efter foramen jugulare afgiver ganglion petrosus n. tympanicus, der løber til trommehulen gennem canaliculus tympanicus, hvor den på promotoriet sammen med sympatiske tråde fra plexus caroticus danner plexus tympanicus. Den forlader atter plexus gennem et fint hul på pars petrosus som n. petrosus minor. Den løber gennem fissa sphenopetrosa og ender i det parasympatiske ganglion oticum, hvor der føres præganglionære parasympatiske tråde og postganglionære sekretoriske tråde løber til gl. parotidea gennem n. auriculotemporalis fra trigeminusgrenet.

Der afgives også en anden gren lige efter n. tympanicus, der fører visceral-afferente fibre fra væggen af sinus caroticus af a. carotis interna. Dette er mekanoreceptorer som reagerer på stræk af årevæggen. De kaldes for **baroreceptorer**. Signalerne ledes til nucleus solitarius, og derfra kobles de over til den motoriske vaguskerne. Det forløber sådan i detaljer:

Øget blodtryk → Aktivitet i baroreceptorer → impulser til nucleus solitarius → impulser til motoriske vaguskerne → parasympatisk signal fra vagus til hjertet → hjertefrekvens sænkes → blodtryk sænkes.

10. Nervus vagus

Denne nerve indeholder motoriske, sensitive og parasympatiske tråde. Den har relation til forskellige kerner i medulla oblongata: nucleus ambiguus, nucleus dorsalis n. vagi, nucleus solitarius samt en somatisk afferent fiber der ender i trigeminus kerne. Embryologisk hører den til 4, 5 og 6 branchiebuenerve.

Dens apparente uspring ligger bag ved oliva lige under n. glossopharyngeus. Den forlader kraniet gennem foramen jugulare mellem n. glossopharyngeus og v. jugulare interna. Den ligger i en fælles duraskede med n. accessorius. Den har forskellige forløb pga. asymmetrien af de store kar: på højre side løber nerven ind mellem v. og a. subclavia dexter medialt for n. phrenicus dexter, og på venstre side løber den mellem a. carotis communis og a. subclavia sinister og krydser forfladen af arcus aortae.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Nerven er i sit forløb forsynet med 2 ganglier med pseudounipolære nerveceller, hvoraf **ganglion jugulare (superius)** er lille og modtager de somatisk afferente fibre, ramus auricularis, og **ganglion nodosum (inferius)** er tenformet og indeholder viscerale afferente fibre fra indvoldsorganer og danner tractus solitarius til nucleus solitarius. Der har forbindelse til retikulærsubstansen og hypothalamus.

Efter foramen jugulare afgiver den **n. laryngeus recurrens**, der også løber forskellige på de to sider: den afgår i højde med aortabuen på venstre side og a. subclavia på højre. Den bøjer sig herefter bag disse kar og løber op mellem spiserøret og luftrøret for at gå ind i strubehovedet. Den innerverer alle larynx tværstribede muskulatur. Ved læsion medfører det hæshed. N. laryngeus recurrens har sine somatisk efferente fibre fra nucleus ambiguus.

Ramus auricularis kommer fra den ydre øregang og trommehinden og ender i trigeminuskernen (kan fremkalde hoste eller brækning ved otoskopi).

Den afgiver **n. laryngeus superior** (overvejende sensorisk) fra ganglion inferius, som innerverer de struktur omkring pharynx (innerverer m. cricothyroideus). Ramus pharyngei afgår også fra ganglion inferius og løber ned til svælgvæggen medialt for carotiderne og ender i plexus pharyngeus.

Som fingerregel hæmmer nervus vagus alle innerverede organer over mellemgulvet, mens den stimulerer alle under mellemgulvet.

Brækningsrefleksen

Reflekscenter ligger i medulla oblongata, nucleus solitarius. Her modtages de visceral-afferente vagusfibre fra mavesækken som udgør det afferente led i refleksbuen når brækningen udløses fra mavesækken. Signalerne fra nucleus solitarius kobles enten direkte til den motoriske vaguskernen eller indirekte via retikulærsubstansen bl.a. ved retikulospinale baner. De viscerale efferente fibre innerverer mellemgulvet og muskler i kropsvæggen.

11. Nervus accessorius

Denne hjælpenerve er rent motorisk og innerverer muskler på hals og ryg. Den er somatisk efferent. Den udspringer fra samme sted som n. vagus og derfor også kaldes vagus hjælpenerve. Den udspringer med en kranial rod og en spinal rod. Den spinale rod udspringer fra sidestrengen af de 5-6 øverste cervicale rygmarssegmenter langs en vertikal linie midt imellem ventrale og dorsale rødder. Den kraniale rod afgår fra medulla oblongata med 3-6 fila radicularia i serie med rodtrådene til n. vagus. Rødderne samler sig og forener med den ascenderende spinalrod, der løber op gennem foramen magnum. Efter passagen gennem foramen jugulare i fælles duraskede med n. vagus og n.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

glossopharyngeus, skiller trådene i den kranielle rod sig igen og slår sig som ramus internus over på n. vagus ud for ganglion inferius.

Den fortsætter som ramus externus nedad og bagud, hvilende på processus transversus atlantis, dækket af processus styloideus, stylomusklerne og den bageste digastricusbug for at nå medialfladen af m. sternocleidomastoideus. Den går på indersiden af m. sternocleidomastoideus og videre overfladisk gennem regio colli lateralis før den munder ind i m. trapezius. Ved skaden på den laterale halstrekant, kan m. trapezius blive lammet. Patienten vil have det svært ved at tage armen over skulderen.

12. Nervus hypoglossus

Denne nerve er rent motorisk, som forsyner den tværstribede muskulatur i tungen. Fibrene stammer fra motoneuroner i hypoglossuskernen som ligger medialt i medulla oblongata. Fibrene passerer mellem oliva inferior og pyramidebanen og træder ud som 10-15 fila radicularia mellem pyramiden og oliva.

De forskellige bundter samler sig til en nerve, og træder ud af skallen gennem canalis hypoglossi i baghovedet. Den ligger efter canalis hypoglossi superficielt for aa. carotis externa et interna. Herefter i spatium lateropharyngeum ligger den medialt for v. jugularis interna, a. carotis interna og n. vagus. Bagefter snor den sig rundt om n.vagus og kommer til at ligge lateralt for begge carotider, dækket af m. stylohyoideus og den bageste digastricusbug. Den løber ind i sprække mellem mylohyoideus og hyoglossus og splitter sig op i grene og innerverer m. genioglossus, m. hyoglossus og m. styloglossus.

Under forløbet modtager den også fibre fra C1 og C2, som igen fraspaltes for at indgå i ansa cervicalis til innervation af hyoidmuskulaturen.

Cellerne i hypoglossuskernen bliver også påvirket af pyramidebanen pga. kortikobulbære fibre fra den modsatte side af gyrus præcentralis. Det vil sige at fibrene krydser midtlinien lige før kernen. Ved central skade vil man derfor se parese af tungen på den modsatte side, ofte sammen med hemiplegi. Hvis der er samtidigt atrofi af muskulaturen og tungedeviation mod den syge side, er man sikker på at skaden ligger perifert. Atrofi af muskulaturen vil gøre overfladen rynket. Paseren sidder på den samme side

Beliggenhed af hjernenervekerner

Som et hovedprincip gælder det, at de efferente motoriske kerner ligger medialt og de afferente, sensoriske kerner lateralt i hjernestammen. Af de **somatisk-efferente** omfatter: accessoriskerne, hypoglossuskernen, abducenskerne, trochleariskerne og oculomotoriskerne. Alle de somatiske efferente kerne der har flyttet sig fra den mediale søjle, innerverer visceralmuskler. Disse kaldes **specielt somatisk-efferente** og omfatter: nucleus ambiguus, facialiskerne og den motoriske trigeminuskerne.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Den **visceral-efferente parasympatiske** ligger lateralt for den somatiske efferente. De omfatter: den dorsale motoriske vaguskerne, nucleus salivatorius inferior og superior, Edinger-Westphal. Lateralt for ligger nucleus solitarius, der er **visceral-afferente fibre**. Længst lateralt ligger de **somatisk-afferente**, der udgør: den sensoriske trigeminuskerne, vestibulariskerne og cochleariskerner. Vi laver en oversigt over hjernenerverne:

- **De rene motoriske nerver**, der innerverer tværstribede muskulatur:
 - N. accessorius
 - N. hypoglossus
 - N. abducens
 - N. trochlearis
 - N. oculomotorius

- **De sensoriske nerver:**
 - N. olfactorius
 - N. opticus
 - N. vestibulocochlearis

- **De branchiebuenerver**, de indeholder dels motoriske fibre og dels sensoriske:
 - N. trigeminus
 - N. facialis
 - N. glossopharyngeus
 - N. vagus

- **De parasympatiske** findes i følgende hjernenerver:
 - N. oculomotorius
 - N. facialis
 - N. glossopharyngeus
 - N. vagus

Hjernestammereflekser

Cornearefleksen



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Berøringen af cornea giver reflekssmæssig blinkning, hvor de afferente fibre i n. trigeminus løber ned og danner synapse i den spinale trigeminuskerne i medulla oblongata. Derfra kobles signalerne via interneuroner i retikulærsubstansen over på facialiskernen på begge sider og der udløses en kontraktion af muskler rundt om øjet. En skade hvor som helst i refleksbuen kan give derfor svækket eller ophævet cornearefleks.

Masseterrefleksen

Er en monosynaptisk strækkerefleks, som kan udløses i tyggemusklerne.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

De somatosensoriske organer

Sensoriske signaler kommer til CNS fra alle dele af kroppen og fortæller om forholdene i kroppen og i vores omgivelser. Strukturer, der fanger signaler til CNS, kaldes **sanseorganer** eller **receptorer**. Receptorer udgøres enten af endeforgreninger af et axon (i hud, led, muskler, indvolde) eller de dannes af specielle receptorceller (nethinden, det indre øre). Signaler bliver oversat til elektriske impulser i form af aktionspotentialer og fremkalder **receptorpotential**, dvs. der sker en gradvis ændring af membranpotentialet i receptoren. Her sker der også en indstrømning af Na-ioner med følgende depolarisering.

Den type stimulus, som receptoren reagerer lettest på, kaldes **receptorens adekvate stimulus**. Receptoren er specifik mht. til hvad den informerer om. Den kan dog godt blive stimuleret af andre slags stimuli, men tærsklen er her generelt højere, dvs. tærsklen for inadekvate stimuli er højere end for adekvate.

Forskellige former for receptorer

Mekanoreceptor: receptorer der reagerer på ændringer i vævet og mekaniske stimuli. F.eks. bevægelse i et led, om berøring af huden og om lyd. De kan skelnes mellem **lavtærskelmekanoreceptorer** eller **højtærskelmekanoreceptor** hhv. lav og høj stimulering. F.eks. nociceptorer i huden er højtærskelmekanoreceptorer.

Lavtærskelmekanoreceptorer er mange af, fra frie nervefibre til fibre omgivet af en kraftig bindevævskapsel. Der er 4 typer af lavtærskelmekanoreceptorer i huden som formidler de forskellige varianter af berøring og tryksans. De er specielt udviklet i hårløs hud. 2 af receptorerne, **merkelskiverne** (findes særligt i de distale delene af ekstremiteterne, læberne og de ydre genitalier) og **ruffinilegernerne** (består af kollagenfibre med et axon, som forgrener sig mellem dem), er langsomt adapterende og antages for at informere om hhv. en indpresning og stræk. De 2 andre, **meissnerlegemer** (specielle indkapslede) og **pacinilegemer** (findes i krøsene, i karrene, omkring led og muskler og hinder, i huden findes de i overgang mellem læderhud og underhud), er hurtige adapterende og informerer om når en stimulus begynder og slutter, dvs. forandringer. Disse receptorer er nødvendige for at kunne bedømme bevægelser af objekter mod huden og friktion mellem ting og huden.

Kemoreceptor: receptorer, der reagerer på bestemte kemiske stoffer i væsken. F.eks. smags- og lugtoreceptorer er kemoreceptorer. De reagerer også på stoffer, der dannes ved celledøds og betændelse. Nociceptorer, der formidler smerter, er også kemoreceptorer.

Nociceptor: giver oplevelse af smerter. Nociceptorer er frie nerveender. Der er 2 typer: den ene type, der reagerer på stærkt stimuli, f.eks. ved stræk, skæring mm. (højtærskelmekanoreceptorer), og den anden type er



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

den tavse, hvor der er en vedvarende intens mekanisk stimulering, f.eks. ved varme eller udskillelse af kemiske stoffer (sygdom), der over tid fører til celleødelæggelse.

Mange stoffer kan aktivere nocireceptorer f.eks. ATP der kan aktivere nocireceptorer ved binding til purinoceptorer. ATP findes normalt ikke ekstracellulært og derfor er det et sikkert tegn på celledød. En række andre betændelsesformidlere som prostaglandiner, histamin, serotonin, substans P og adenosin kan bidrage til at aktivere nociceptorer. H-ioner ($\text{pH} < 6$) er også en effektiv stimulus.

En karakteristisk egenskab ved nocireceptorer er, at deres følsomhed øges ved vedvarende stimulering, og er det modsatte af adaptation. Dette fænomen kaldes **sensibilisering** og skyldes bla. opreguleringen af spændingsstyrede Na-kanaler, som udtrykkes i sensoriske neuroner. Vævet er ekstra følsomt for smerter ved let berøring kaldes **allodyni**. En unormal stærk smerteoplevelse i forhold til en svag styrke kaldes **hyperalgesi**.

Fotoreceptor: receptorer, der reagerer på lyset (elektromagnetiske bølger)

Termoreceptor: receptorer, der reagerer på opvarmning eller afkøling af vævet, de ligger i. De har frie endeforgreninger. Der er af 2 typer: **kuldereceptorer**, der reagerer på temperatur under 32 grader, og **varmereceptorer**, der reagerer på temperatur op til 45 grader. Højere temperatur opfattes som smertefuld fordi nocireceptorerne aktiveres ved at åbne Ca-kanal. En forandring i hudtemperaturen på 0,2 grader er nok til at fremkalde en tydelig forandring i impulsfrekvensen fra termoreceptorerne. Termoreceptorernes information gør det muligt at tilpasse sig omgivelserne for at holde kropstemperaturen konstant.

Signalerne fra kuldereceptorer ledes til CNS gennem tynde myeliniserede axoner (**A δ -fibre**) mens umyeliniseret (**C-fibre**) ledes fra varmereceptorerne.

Eksteroceptor: impulser der kommer udefra, fra miljøet. Receptorerne sidder i huden og opfanger stimulien om de forskellige tilstande udefra (temperatur, berøring m.m..)

Proprioceptor: stimulier, der kommer inde fra kroppen, f.eks. i muskler, sener, led og bindevæv, dvs. bevægeapparatet. Det findes rigelige med frie nerveforgreninger fra tynde myeliniseret og umyeliniseret og tykke myeliniseret axoner både i musklerne og i bindevæv i tilslutning til muskler og led. I huden er der mange af disse som nociceptorer. Funktionelt er de lavtærskelmekanoreceptorer. Deres stimulus er stræk i vævet, de ligger i.

Enteroceptor: stimulier, der kommer fra indvoldene, f.eks. lunger, tarme, blæren m.m..



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Diskriminerende følesans og lateral inhibition

To-punkt diskriminerende følesans handler om 2 sensoriske enheder med receptoriske felter på forskellige steder i kroppen. Når vi kan føle at vi bliver berørt samtidigt af 2 spidse genstande og ikke kun en, skyldes det at de 2 områder har hver sin nerveforsyning. Det viser sig, at den mindste afstand mellem 2 punkt-stimuli som kan adskilles findes på fingerspidserne, hvor de respektive felter er mindst.

Inhibitoriske neuroner i rygmærven og i de højere niveauer sørger for at indsnævre signaltrafikken fra et stimuleret område sådan at diskrimineringssevnen bliver bedre. Sensoriske neuroner i CNS sender kolateraler, som aktiverer inhibitoriske interneuroner i nærheden. Disse hæmmer de andre sensoriske neuroner som leder fra receptoriske felt i periferen af det stimuleret område. De sensoriske enheder som har sit receptoriske felt centralt i det stimuleret hudområde, bliver stærkere stimuleret og derved hæmmer også de omliggende sensoriske enheder. De sensoriske enheder med receptoriske felt i udkanten af det stimuleret område bliver svagere stimuleret og de modtager stærk hæmning.

De sensoriske baner

De afferente impulser kan inddeles i somatiske og viscerale impulser. De somatiske fører impulser fra huden og fra bevægeapparatet, mens de viscerale fører impulser fra indvoldsorganerne. De fleste af de somatiske impulser krydser midtlinien og ender i storhjernen på den modsatte side. De somatiske afferente baner inddeles i 2 baner: en der fører smerte og temperaturimpulser, og en der fører tryk- og berøringsimpulser.

Der er 2 hovedveje for ledning af den somatosensoriske information, som gennemgås hver for sig. Impulser for tryk og berøringen ledes via de tykkeste fibre, A α og β , der ligger medialt i medulla spinalis, mens de tyndeste ligger mere lateralt, A δ og C, og leder smerte og temperaturimpulser.

Bagstrengs-lemniscus-medialsystemet

A α og β (lavtærskelmekanoreceptorer) har sin første neuron liggende i ganglion spinale i den dorsale rod i spinalnerven. De løber ind i medulla spinalis gennem sulcus lateralis dorsalis. Herfra lægger de sig i funiculus dorsalis som cranielt bliver så bred, at den deles i 2 afsnit: funiculus gracilis og funiculus cuneatus. Her ligger cellelegemerne for 2. neuron. Her sker en synaptisk omkobling med de sekundære sensoriske neuroner. Axonerne følger herfra en sensorisk bane, **lemniscus medialis**. De krydser side ved medulla oblongata og ender i en underafdeling af den laterale thalamuskerne, **nucleus ventralis posterolateralis, VPL**. Herfra går axonerne fra 3. neuron gennem **crus cerebri** i mesencephalon og **capsula interna** i storhjernen til cerebri cortex, **det primære somatosensorisk cortex SI**, i gyrus postcentralis. Få fibre går til det øvre væg af sulcus cerebri lateralis ved insula, der kaldes **det sekundære somatosensoriske område, SII**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Neuronerne i bagstrengskernerne som danner lemniscus medialis bruger **glutamat** som transmitter. Denne bane har en betydning for tryk, berøring, vibration og ledesans. Den er specielt egnet til at formidle hurtige og præcis information fra huden og bevægeapparatet, også med hensyn til rumlige og tidsmæssige stimuli samt diskriminerende sensibilitet.

De områder i cerebri cortex der modtager signaler fra fødder, hænder og ansigtet, er meget større end de områder som modtager signaler fra resten af kroppen. Det hænger sammen med den tætte innervation af huden (sensoriske enheder per cm²). De efferente fibre fra SI går videre f.eks. area 5 i parietal cortex, som er et associationsområde hvor somatosensorisk information bliver viderebehandlet og koblet til ønskede bevægelser.

Symptomerne ved skader kan der nævnes **Rombergstegn** (faldtendens med lukkede øjne pga. manglende proprioceptive impulser), nedsat stillingssans, nedsat vibrationssans og paræstesier. De motoriske problemer er ofte mere fremtrædende end de rent sensoriske. Der er nedsat 2-punkt diskriminerende sensibilitet (ikke nødvendigvis). Præcise bevægelser f.eks. skrivning og knapning foregår med vanskeligheder. Der er tydelig svækkelse af funktioner som kræver præcis rumlige og tidsmæssige sanseinformation.

Tractus spinothalamicus og tractus spinoreticularis (anterolaterale system)

1. neuron af de tyndeste fibre A δ og C danner synapser i rygmarvens dorsalthorn på samme side, hvor de sekundære neuronernes cellelegemer ligger. Axoner krydser herfra midtlinien gennem den grå substans i medulla spinalis og kommer over i den hvide substans i sideforstrengen på den modsatte side og danner tractus spinothalamicus, der går op til thalamus, **VPL**. Aktiveringen af neuroner i VPL fra nociceptorer kræver mere summation end aktiveringen fra lavtærkselmekanoreceptorer. Andre spinothalamiske fibre ender i de mediale del af thalamus, **de intralaminære thalamuskernerne**, i **nucleus centralis lateralis, CL**, og enkelte andre kerner. På vej op til thalamus afgiver mange spinothalamiske fibre kollaterale til kerner i hjernestammen som deltager i den autonome kontrol (cirkulation, respiration) som svar på smertestimuli.

Omkring 1/2-delen af alle spinothalamiske celler ligger i lamina I (ender i VM, thalamus). Dog ligger de forskellige spinothalamiske fibre også spredt i andre laminae. Der findes interneuroner i lamina II, **substantia gelatinosa**, der har afgørende indflydelse på hvad der slippes videre fra nociceptorerne til højere niveauer af CNS. Der foregår konvergens af perifere forgreninger og indvoldsorganer på det samme spinothalamiske neuron. Dette forklarer hvorfor smerter ved sygelige tilstande i indvoldsorganer ofte opleves som om de kommer fra somatiske strukturer, **referred pain**.

Symptomer ved skade ses ved ændret følsomhed overfor grovere tryk og berøring, nedsat smertesans, nedsat temperatursans. **Kordotomi** er et indgreb, der går ud på overskæringen af spinothalamicus i sideforstrengen i



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

rygmarven til at lindre smerter. Denne bane er ellers en vigtig del af forsvaret. Smerten udløser en stress respons med autonome, endokrine og somatiske komponenter, som sikrer sig homøostase.

Central kontrol af smerter og ledning fra nociceptorer

Moduleringen af signaltrafik fra nociceptorer på spinalt niveau kan teoretisk foregå ved påvirkning af neuronale elementer i dorsalthornet. Effekten ved stimulering af PAG kan forklares ved at PAG aktiverer nedstigende baner til rygmarvens dorsalthorn. Disse baner går ikke direkte fra PAG til rygmarven, men er omkoblet i retikulærsubstansen i medulla oblongata, rostroventromediale medulla og dorsolaterale pons. Derfra går næste led til rygmarvens dorsalthorn. De fleste fibre ender i substantia gelatinosa (lamina II).

Aktiviteten i PAG påvirkes af opstigende signaler fra nociceptorer, men vigtigst er nedstigende forbindelser fra amygdala, hypothalamus og hjernebarken. Amygdala er vigtige for at kunne tolke betydningen af en stimulus og sender forbindelser til PAG og kan derved sætte i gang hensigtsmæssige responser.

Perifer modulering af smerteimpulser

Smerteimpulser kan modificeres vha. interneuroner, der findes i substantia gelatinosa. De har afgørende indflydelse på hvad der slippes videre i tracus spinothalamicus kontralateral til højere niveau af CNS. De har mulighed for både at øge og hæmme impulstrafikken og dermed påvirke smerteoplevelsen.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Det motoriske system

Muskelspolernes opbygning

Muskelspoler ligger i bindevævet i musklen og består af nogle få specielle muskelfibre omgivet af bindevævs-kapsel. Muskelfibrene inde i spolen kaldes intrafusale og er meget tynde og kortere end de ekstrafusale muskelfibrene uden for spolen. De intrafusale muskelfibre har kun evne til at kontrahere sig ved enderne og findes i 2 typer:

- **Nuclear bagfiber**, her ligger cellekernerne samlet i fiberens midtparti
- **Nuclear chainfiber**, her ligger cellekernerne fordelt i hele fiberens længde

Tætheden af muskelspolerne er størst i de muskler, der udfører fine og præcise bevægelser f.eks. i de ydre øjenmuskler, i de små håndmuskler og i de små nakkemuskler.

I de centrale partier i både bag- og chainfibre er der en tyk sensorisk nervefiber, **gruppe Ia**, som udgør de **primære sensoriske endeforgreninger**. Muskelspolerne af type chainfibre er forsynet med en tyndere sensorisk nervefiber, **gruppe II**, som udgør de **sekundære sensoriske endeforgreninger**. Den adækvate stimulus for både primære og sekundære sensoriske forgreninger er **stræk** af de intrafusale muskelfibrene.

De primære og sekundære endeforgreninger har forskellige egenskaber. Bag og chain fibre reagerer forskellige på stræk, hvilket har at gøre med forskelle i deres viskoelastiske egenskaber. Der er gode holdepunkter for at bag fibre er ansvarlige for den dynamiske følsomhed med de primære endeforgreningerne, mens chain fibre er ansvarlig for de statiske egenskaber med både de primære og de sekundære fibre.

Muskelspolerne bliver også forsynet med **γ -axoner**, der kommer fra **γ -motoneuroner**. De har deres cellelegemer i rygmarvens forhorn. De ender i de distale del af de intrafusale muskelfibre, og signalet fører til kontraktion af enderne, der fører til stræk af midterpartiet af de intrafusale muskelfibre. γ -motoneuroner gør det muligt for nervesystemet at regulere muskelspolernes følsomhed for registrering af musklens længde og ændring af længden.

De perifere motoriske baner

De **nedre motoneuroner** er der af 2 typer som nævnt tidligere:

- **α -motoneuroner**, som innerverer de ekstrafusale muskelfibre.
- **γ -motoneuroner**, som innerverer de intrafusale muskelfibre i muskelspolen.

Man kalder dem også **perifere motoneuroner**. De er ordnede i søjler i de motoriske forhornsceller i rygmarvens længderetning, der tilsammen danner **Rexeds lamina IX**. Hver søjle indeholder α - og γ -motoneuroner, der



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

forsyner en eller nogle få muskler med samme virkning. Hver søjle strækker sig gennem 2 eller flere rygmarvssegmenter sådan at en muskel får nerveforsyningen fra mere end et rygmarvssegment.

Afbrydes en nerveforsyning, vil det ikke give **paralyse** (fuldstændig lammelse, dvs. alle tilhørende motoneuroner fra hver segmenter bliver ramt), men mere eller mindre udtalt **parese** (ufuldstændig lammelse, kun nogle motoneuroner fra enkelte segmenter bliver ramt). En sådan muskel vil atrofiere. Det typiske ved perifere lammelser er at musklerne er slappe med nedsatte eller ophævede reflekser.

Motoneuronernes axoner går gennem de ventrale rødder og videre i spinalnervernes ventrale og dorsale grene og innoverer tværstribede muskulatur. Motoneurongrupper som innoverer aksiale muskler (ryg, hals, bug- og bækkenmuskler) ligger helt medialt i forhornet, mens de som innoverer muskler i ekstremiteterne ligger længere lateralt. Dette forklarer at forhornet er bredere i de segmenter af rygmarven som innoverer ekstremiteterne, dvs. C5-T1 og L1-S2. Vi ser også at de grupper der innoverer de proximale ekstremitetsmuskler (skulder, hofter) ligger længere ventralt i forhornet end dem, som går til de distale muskler (hånd, fod).

Den motoriske endeplade

En motoneuron og alle de muskelfibre, den innoverer, kaldes for **en motorisk enhed**, den mindste funktionel enhed i det motoriske system. Her sker der signaloverføring fra nerve til muskel, **neuromuskulær transmission**. Her findes en tynd spalte mellem præsynaptisk og postsynaptisk membran. I nerveterminalen findes vesikler der indeholder acetylkolin. I muskelcellens membran findes acetylkolinreceptorer af nikotintypen. Et aktionspotentiale som ledes fra motoneuronet ud i axonet, breder sig ud i alle forgreningerne og fører til frisætning af acetylkolin. Acetylkolin binder sig til receptorerne i den postsynaptiske membran og fører til depolarisering. Den breder sig over i hele muskelcellen og fører til en kortvarig kontraktion af cellen. I den postsynaptiske membran findes der acetylkolinesterase, der spaltes acetylkolin, og stopper virkningen af den kort tid efter frisætningen. Denne kontraktion varer ca. 1/10 sekund. Hvis der kommer et tog af nervesignaler med den højeste frekvens, betegnes **tetanus**. Et enkelt nervesignal udløser kun en **twitch** i cellen.

Reflekser

En refleks er en reaktion på en stimulus, som er formidlet af nervesystemet og optræder uafhængigt af viljen. Reflekser med reflekscentrum i rygmarven kaldes **spinale reflekser**. **Hjernestammereflekser** har reflekscentrum i medulla oblongata, pons eller mesencephalon, mens **kortikale reflekser** har en refleksbue som går via hjernebarken. Nogen reflekser er enkle, mens andre samarbejder mellem flere muskelgrupper og kan være langt mere kompliceret. I de fleste reflekser er der flere synapser indskudt mellem det afferente og det



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

efferente leddet. Sådanne reflekser kaldes derfor **polysynaptiske reflekser**. Reflekser med kun en enkel synapse indskudt i refleksbuen kaldes for **monosynaptisk reflekser**.

En **refleksbue** består altid af følgende dele:

- En receptor registrerer en stimulus og oversætter den til et aktionspotentialt.
- Et afferent led leder signaler ind til CNS.
- Et reflekscenter, hvor stimulus evt. kobles med de andre stimuli og sendes videre til det efferente led, enten hæmning eller forstærkning.
- Et efferent led leder signaler til det organ, som giver respons.
- Et effektor kan være skeletmuskulatur, hjertemuskulatur, glatte muskulatur eller kirtelceller.

Fleksionsrefleksen, tilbagetrækningsrefleksen

Den har flere synapser indskudt mellem det afferente og det efferente led. Ved fleksionsrefleksen aktiveres **nocireceptorerne** (receptorerne) i fodsålen (ved at træde på en skrap genstand), og signalerne ledes ind gennem det afferente led, som er en sensorisk nervefiber. Denne grener sig i rygmarven, og via interneuroner og propriospinale fibre aktiverer den α -motoneuroner i flere segmenter. Det fører til samordnet kontraktion af muskler i flere led (høftbøjer, dorsalfleksorer i ankelledet og plantarflexorer for tæer), noget som er nødvendigt for tilbagetrækningen af foden. Samtidigt aktiveres også ekstensormuskler i det modsatte ben pga. en krydset ekstentionsrefleks. På den måde holder vi balancen.

Strækkerefleksen

Der findes 2 typer af strækkereflekser. Forskellen ligger i latenstid (tiden der går fra stimulien til respons). Ved at måle tiden kan man afgøre om refleksbuen er **monosynaptisk** og **polysynaptisk**. Hver ekstra synapse forlænger latenstiden med nogle få millisekunder. **Latenstiden** udgøres af tid, det tager for signalerne at lede fra musklen ind til rygmarven, overføre signaler ved synapser i reflekscentret til motoneuroner og videre ud gennem motoneuronernes axoner til musklen og udløse aktionspotentialer i muskelcellerne.

Receptorer for strækkereflekser er muskelspoler i musklen som strækkes. Det efferente led udgøres af motoneuroner som innerverer musklen, og effektorer er de ekstrafusale muskelfibre.

Patellarrefleksen bruges her som eksempel på en refleksbue med kun en synapse mellem det afferente og det efferente led. Stimulus er et lidt kortvarigt stræk af musklen som fremkaldes ved at slå på senen (ligamentum patellar) neden for knæskellet. Ia-fiberen fra muskelspolen kontakter α -motoneuroner direkte. Receptorer er muskelspolerne i quadriceps, det afferente led udgøres af Ia-fiber som ender i rygmarvens grå substans med



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

forgreninger helt fortil direkte på α -motoneuronerne som repræsenterer reflekscenter i dette tilfælde. Axoner fra motoneuronerne danner det efferente led, som ved endepladen aktiverer de ekstrafusale muskelfibre i m. quadriceps. Stræk af musklen stimulerer ikke kun en, men mange muskelspoler og tilsvarende mange motoriske enheder, der bliver aktiveret. Reflekscentret ligger i alle de segmenter, der indeholder motoneuroner, der går til m. quadriceps. Vi siger derfor at refleksen er monosynaptisk da refleksbuen kun består af 2 neuroner med en synapse imellem. Man betegner også refleksen for **fasisk**, da både stimulus og respons er kortvarige. I tillæg kan der være flere neuroner indskudt mellem de sensoriske fibre fra muskelspolen og motoneuronet, betegnet **polysynaptisk refleks**.

Muskeltonus

Med **muskeltonus** menes spændingen i muskulatur. Kontraktion af musklen kan øge musklens spænding eller tonus. Viskoelastiske egenskaber kan være med til at bidrage til muskeltonus. De kan skyldes mængde af bindevævet, type, mængde af titiner og mængde af tværbro i hvile.

Resiprok inhibition

Ved stræk af musklen foregår der også en hæmning af antagonisternes motoneuroner. Hæmningen af antagonist sker indirekte ved at Ia-fibre fra muskelspolen sender kollateraler til andre segmenter, som virker eksitatorisk på Ia-inhibitoriske interneuroner, som hæmmer antagonistens motoneuroner. Resiprok inhibition er hensigtsmæssig, da der ellers vil udløse en ny strækkerefleks i antagonisten selv osv., der til sidst medfører **clonus**.

De centrale motoriske baner

Kontrol af motoneuronernes aktivitet udøves af neurongrupper i hjernebarken og hjernestammen, som har det til fælles at deres aktivitet ender i synaptisk kontakt med motoneuroner. Følgende baner er med til at føre signaler fra de højere niveauer til rygmarven og deltager i de bevægelser vi foretager os.

Pyramidebanen, tractus corticospinalis

Pyramidebanen er nødvendig for at kunne udføre **præcise** og **viljestyrede bevægelser**. Undersøgelserne viser, at der er ca. 1 million fibre i pyramidebanen. $\frac{1}{2}$ -delen af fibre er fra områder foran centralfuren, dvs. **MI**, **premotoriske område**, **PMA**, og **supplementære motoriske area**, **SMA**, mens resten kommer fra områder bag centralfuren, dvs. **SI**, **SII** og dele af **bagre parietalcortex**. Alle pyramidebanens cellelegemer ligger i lamina 5 af hjernebarken og er såkaldte **pyramideceller**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Fibrene går ned fra cortex cerebri gennem den bageste del af **capsula interna**. De passerer ned i mesencephalon hvor de løber gennem **crus cerebri**, dernæst gennem **pons**, hvor de ligger meget spredt mellem nuclei pontis og de mange ledningsbaner fra cortex cerebri til cerebellum. Nederst i **medulla oblongata** på ventral side undergår de fleste fibre krydsning ved **decussatio pyramidum**, hvor de ca 75 % af trådene krydser over det modsatte side for at fortsætte i **funiculus lateralis** som **tractus corticospinalis lateralis** (til ekstremitetsmuskler - distale muskler), mens de ukrydsede løber videre i **tractus corticospinalis ventralis** i **funiculus ventralis** i samme side (til de proximale muskler – ryg og bugmuskler).

Axonerne når ned til medulla spinalis og har udbredte forgreninger i flere segmenter, hvor de fleste ender i **laminae VII, VIII og IX** og virker på α -motoneuroner i forhornet eller indirekte via interneuroner enten med eksitatorisk eller inhibitorisk virkning (fibre fra MI ender monosynaptisk på motoneuroner). Hver pyramidebaneneuron kan derfor påvirke motoneuroner til mange muskler, men virkninger er som regel koncentreret om muskler med synergistisk virkning (bøjemuskler). I tillæg kan pyramidebaneneuroner også hæmme motoneuroner. Dette sker ved aktiviering af inhibitoriske interneuroner og fremkalder resiprok inhibition ved mange voluntære bevægelser. Fibrene i pyramiden har forskellige tykkelser, fra de tyndeste umyeliniserede til de tykkeste myeliniserede f.eks. fra MI. De tyndeste er der flest af med en ledningshastighed på ca. 5-30 m/s. Neurotransmitter for kortikospinale fibre er **glutamat** med eksitatoriske virkning.

Indirekte kortikospinale baner

Den ovenstående beskrivelse handler mest om de mindst automatiske bevægelser. Jo mere automatisk, desto mere er programmer for bevægelser overladt til neurongrupper i hjernestammen og rygmarven. De indirekte baner virker på bevægelser af proximale dele af ekstremiteterne og kroppen. F.eks. præcise fingerbevægelser kræver at hånden er ført til det rigtige sted og at armen holdes i en bestemt stilling. Samtidig justeres muskeltonus i kroppen når tyngdekraften flytter sig ved armens bevægelse.

Kortiko-retikolospinale baner

Retikolospinale fibre stammer fra retikulæresubstansen i pons og medulla oblongata, der sender fibre til motoneuroner i medulla spinalis. Det område får selv fibre fra motorisk barkområder. Der går 2 baner fra hhv. pons og medulla oblongata. Banen fra retikulæresubstansen i pons fibre løber i forstrengen medialt, mens banen fra medulla oblongata løber i forstrengen mere lateralt. Fleste forbindelser går til nakkemuslerne.

Disse baner er særligt vigtigt for at holde sig oprejst, orientering af kroppen og grovere bevægelser af ekstremiteterne. Neuronerne i retikulæresubstansen påvirkes også fra mange andre kerner som ligevægtskerner, colliculus superior og cerebellum. Bevægelsen er således baseret på mange typer information.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Tektospinale baner

Banen udgøres af colliculus superior og kaldes **tractus tectospinalis**. Banen løber medialt i forstrengen og ender i ventralhornet i cervikalsegmentet, og har derfor betydning for bevægelsen af hovedet og øjnene rettet mod noget (opmærksomhed). Colliculus superior modtager rigeligt med fibre fra synsbarken og den sender også fibre til via præmotoriske netværk i retikulærsubstansen til motoneuronerne, som styrer øjnenes bevægelser.

Vestibulospinale baner

Fibre fra ligevægtsapparat ender i vestibulariskernerne i pons og medulla oblongata. Den laterale og mediale bane er med til at bidrage med hhv. muskelaktivitet for at holde hovedet oprejst eller sikre balancen, og formidle refleksbevægelserne af hovedet som svar på vestibulære signaler. De laterale fibre, **laterale vestibulospinale bane**, forløber i forstrengen af alle niveauer af rygmærven og ender på forhornet, delvis monosynaptisk på α - og γ -motoneuroner. Det er især ekstensorer muskler der bliver innerveret. **Den mediale vestibulospinale bane** når til cervikalsegmenterne og de øverste thorakalsegmenter og har betydning for at formidle refleksbevægelser af hovedet som svar på vestibulære signaler. Mange neuroner er her inhibitoriske og bruger **glysin** som neurotransmitter. De modtager kun få fibre fra cortex og er derfor for det meste uafhængige af cortex..

Rubrospinale baner

Den røde kerne i mesencephalon består af en øvre og stor **parvocellulære del** og en nedre og lille **magnocellulære del**. Den parvocellulære del modtager de fleste af sine afferente fibre fra nucleus dentatus i cerebellum, som selv påvirkes af cerebellarhemisfærene. Mange af de fibre fra den parvocellulære del går til oliva inferior, som sender sine efferente fibre til den modsatte del af cerebellum. Efferente fibre fra cerebellum virker videre på motorisk cortex via thalamus. Det er derfor sandsynligt at nucleus ruber påvirker først og fremmest motorik gennem sit samspil med cerebellum og motorisk cortex.

Den magnocellulære del sender sine axoner i rygmærvens sidestreg blandet med pyramidebanens fibre. Hos dyre har banen betydning for viljestyrede bevægelser i distale dele. Hos mennesker kender man ikke betydning af den da den magnocellulære del udgør en meget lille del.

Skader af centrale neuroner

Ødelæggelse af motorisk cortex eller pyramidebanen på lavere niveau ses symptomer som forstyrrelser af finmotoriske bevægelser som skrivning, knytning, knapning osv på den modsatte side. Grovere bevægelser er meget bedre bevaret. Der opstår også karakteristiske ændringer af muskeltonus og strækkereflekser.

MI er den eneste kortikale område som giver tydelige lammelser hvis det bliver skadet.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Skader i de øvre motoneuroner	Skader i de nedre motoneuroner
<ul style="list-style-type: none">- fortsat noget funktion- ingen atrofi af muskulaturen- hypereksitabile- hyperrefleksi- spasmer- øget hviletonus- positiv babinski tegn	<ul style="list-style-type: none">- tab af funktion- nedsat muskelkraft og hviletonus- bortfald af reflekskontraktioner- atrofi af muskulaturen

Babinski tegn

Den såkaldte plantarfleksion fremkaldes ved at stryge en skrap genstand på lateralside af fodsålen opover. Stortåen vil her gå op i stedet for ned og tærerne vil sprede sig. Det er et følsomt symptom på skade af centrale motoriske baner.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Basalganglier

Basalganglier deltager også i det motoriske system. Men i modsætning til de motoriske baner medfører basalganglierne ikke lammelser, men medfører bevægelsesforstyrrelser og ændringer i hviletonus.

Basalganglierne er indskudt i en forbindelsesløje fra hjernebarken og tilbage til hjernebarken via thalamus. Informationen fra barken først behandles i basalganglierne (og cerebellum), før svarene sendes tilbage til hjernebarken. Basalganglierne er vigtige for etablering af bevægelsesvaner, dvs. læring af automatiske og rutineprægede bevægelsesmønstre. De er således vigtige i planlægning af bevægelser. Basalganglier medvirker også til kognitive funktioner, hvor dele af dem bidrager til kontrol af motivation og emotionel betinget adfærd. Som for bevægelser er basalganglier også vigtige når vi skal fra en mental aktivitet til en anden.

Basalganglierne ligger dyb i telencephalon og har nær relation til capsula interna og thalamus. Basalganglierne består af **nucleus caudatus**, **putamen** og **globus pallidus**. På et funktionelt niveau inkluderes også **substantia nigra** og **nucleus subthalamicus** pga deres vigtige forbindelser.

Lateralt for **capsula interna** ligger **nucleus lentiformis**, der består af putamen (lateralt) og globus pallidus (beliggende mellem putamen og capsula interna). Medialt for capsula interna og foran thalamus ligger nucleus caudatus med sit hoved, **caput**, og strækker sig langs i væggen af sideventriklerne med sin hale, **cauda**. Putamen og nucleus caudatus tilsammen kaldes **striatum**; består af små neuroner. Globus pallidus består af store motoriske neuroner og kan deles i et ydre og et indre segment.

Substantia nigra er beliggende i den rostale del af mesencephalon bagved crus cerebri. Nucleus subthalamicus ligger i den caudale diencephalon lateralt for capsula interna.

Man skiller mellem **dorsale striatum** og **dorsale pallidum** og **ventrale striatum** og **ventrale pallidum**. Man bruger samlet betegnelsen **ventrale striatopallidum**, som er særligt knyttet til adfærd der er styret af emotioner. Der er desuden **en dopaminerge bane** fra substantia nigra til striatum, som udøver en vigtig modulerende effekt på basalgangliers samlede funktion.

Basalganglier og capsula interna bliver blodforsynet med **lenticulostriata**, der bliver afgivet fra **a. cerebri media**.

Det meste af information, som behandles i basalganglierne, når først til striatum. Striatums afferente forbindelser, dvs. den informationen der kommer ind, kommer hovedsagelig fra 3 kilder: **cerebri cortex**, **thalamus** og **dopaminholdige cellegrupper** i mesencephalon. Den får også fibre fra rafe kernerne. Putamen



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

får mest signaler fra **somatosensoriske receptor** via **SI** og **SMA** og **motoriske celler** i **MI** og virker tilbage på SMA og delvis MI. Nucleus caudatus får derimod fibre fra associationsområder, dvs. **præfrontal cortex** (frontal-, parietal- og temporallappen), der er knyttet til højere mentale funktioner, og derfra til substantia nigra, videre til thalamus, VA og VD, tilbage til dorsolaterale dele af præfrontal cortex.

Når det gælder transmitterforhold, så bruger de kortikostriatale neuroner **glutamat** som den eksitatoriske transmitter.

Over 90 % af neuronerne i striatum er **projektionsneuroner** og sender sine axoner ud af striatum til globus pallidus og substantia nigra. De er inhibitoriske og bruger **GABA** som neurotransmitter. Der findes 2 slags **GABAerge neuroner**. Den ene type indeholder **peptid substans P** i tillæg til GABA og sender axoner til det indre segment af globus pallidus, den anden type indeholder GABA og **peptid enkefalin** og sender axoner til det ydre segment af globus pallidus. De to GABAerge neuroner udtrykker også 2 slags receptorer til dopamin med modsat virkning, derfor påvirkes de forskelligt.

Globus pallidus består af 2 segmenter, en indre og en ydre. De begge modtager afferente fibre fra striatum. Det indre segment modtager også fibre fra nucleus subthalamicus. Fra globus pallidus til nucleus subthalamicus bruges **GABA** som transmitter. Mens påvirkningen fra striatum er inhibitoriske, er påvirkning fra subthalamicus eksitatorisk, som til sidst moduleres signalet og sendes til thalamus og hjernebarken.

De vigtigste efferente forbindelser går fra globus pallidus der modtager afferente fibre fra striatum. Det er sådan at det indre segment sender fibre til thalamus (via capsula interna) og substantia nigra, mens det ydre segment sender til nucleus subthalamicus. De sender information videre til thalamus, nucleus ventralis anterior (VA), nucleus ventralis lateralis (VL) og i centrum medianum fra de intralaminære thalamuskerner, hvorfra sendes fibre videre til SMA og i mindre grad MI i gyrus præcentralis.

Thalamus formidler ikke kun information til cortex, men også bringer også signaler til basalganglierne, især fra **centrum medianum** fra de intralaminære thalamuskerner, og på den måde påvirker basalgangliernes informationsbehandling. Neuroner fra centrum medianum formidler information med særlig krav på opmærksomhed.

Fibre fra substantia nigra, pars reticulata, ender også i VA og MD, adskilt fra fibre fra globus pallidus og sendes videre til supplementærmotorisk cortex, præmotoriske area og præfrontal cortex (= fibre fra nucleus caudatus). Præfrontal cortex er vigtigt for hukommelse, planlægning og selektion af adfærd. Nucleus subthalamicus sender også fibre til colliculus superior, der bidrager til kontrol af hoved- og øjenbevægelser.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Forbindelser til hjernestammen

Der går også forbindelser fra basalganglier til hjernestammen, f.eks. til reticulære substansen, der muliggør påvirkning af bevægelser og muskeltonus via retikulospinale baner. Særligt går forbindelsen til nucleus pedunculo-pontinus (PPN) fra globus pallidus, der har betydning for øgning i muskelspænding og gangforstyrrelse ved Parkinsons sygdom. Fra substantia nigra går forbindelsen til colliculus superior der bidrager til kontrol af hoved- og øjenbevægelser.

Transmittere og synaptiske virkninger

Af neurotransmittere bruger de kortikostriatale neuroner glutamat som eksitatorisk transmitter. Når det gælder de efferente forbindelser fra striatum til globus pallidus og substantia nigra, **striatopallidale** og **striaonigrale** forbindelser, indeholder neuronerne GABA, som virker inhibitorisk. Neuronerne i globus pallidus er også GABAerge, dvs. **de pallidothalamiske forbindelser** fra det indre af globus pallidus til thalamus og det ydre segment af globus pallidus til nucleus subthalamicus er inhibitoriske. Det samme gælder **de nigrothalamiske forbindelser**, som kommer fra GABAerge neuroner i pars reticularis i substantia nigra. **De thalamokortikale forbindelser** er derimod eksitatoriske.

Øget kortikal påvirkning giver øget eksitation af de inhibitoriske projektnsneuroner i striatum, som i sin tur reducerer aktiviteten i globus pallidus. Dette fører til øget aktivitet i de thalamokortikale neuroner, fordi de modtager mindre inhibition fra globus pallidus.

Nucleus subthalamicus modtager afferente fibre fra det ydre segment af globus pallidus. Den får også afferente fibre med eksitatoriske virkning fra motorisk cortex. De fleste efferente fibre fra nucleus subthalamicus er eksitatoriske og virker tilbage på det ydre og det indre segment af globus pallidus og pars reticulata af substantia nigra. Det betyder, at fibre fra striatum (inhibitorisk virkning) og fibre fra nucleus subthalamicus (eksitatorisk virkning) har en modulerende virkning på de GABAerge neuroner i globus pallidus. Øget aktivitet i nucleus subthalamicus fører til reduceret eksitation af motoriske barkområder, dvs. hæmning af bevægelser (afslutning af bevægelser).

Signalvejen der går gennem nucleus subthalamicus, kaldes ofte for **den indirekte signalvej**, hvor den uden kaldes for **den direkte signalvej**.

Ved tab af nucleus subthalamicus fører det til disinhibition af thalamokortikale neuroner. Der opstår voldsomme ufrivillige store bevægelser på modsatte side af kroppen, betegnet **hemiballisme**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

De mest udtalte symptomer ved skader i basalganglier er motoriske. Karakteristisk ved skader en blanding af symptomer som skyldes enten **tab af aktivitet** eller **abnormt øget aktivitet**. Bevægelser er vanskelige at starte, **akinesi** (Parkinsons sygdom), og når de først starter, foregår de langsommere end normalt, **bradykinesi**. Det er også **hypokinesi**, dvs. påfaldende få spontane bevægelser. Der kan også være mere eller mindre udtalte ufrivillige bevægelser, **dyskinesi** f.eks. **hemiballisme**.

Man kan grov inddele sygdommene i 2 grupper: de der er karakteriseret ved akinesi og rigiditet f.eks. **Parkinsons sygdom**, og dem der er karakteriseret af dyskinesi f.eks. **Huntingtons chorea**. Den første gruppe har sammenhæng med manglende dopamin i basalganglierne, mens den sidste er mere præget af dopaminerge overaktivitet.

Parkinsons sygdom

Opstår hos mange ældre uden kendt årsag. Skyldes en degeneration af de dopaminerge celler i substantia nigra. Sygdommen begynder med hviletremor i hænder og fødder, senere opstår rigiditet som er en sej vedvarende modstand mod passive bevægelser, gangen bliver slæbende og motorikken nedsættes. Ved indgift af DOPA kan symptomerne reduceres for en tid.

Huntingtons chorea

Opstår ved læsioner i striatum, medfører også ufrivillig motorisk samt demens.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Lillehjernen, cerebellum

Lillehjernen, **cerebellum**, bidrager også som basalganglier til kontrol af motorik og er indkoblet i sidesløjfe for de centrale motoriske baner. Den har først og fremmest at gøre med koordineringen af viljestyrede bevægelser.

Afferente fibre fra forskellige steder ender forskellige dele af cerebellum, hvorfra sendes efferente fibre til forskellige neurongrupper. Til forskel fra hjernebarken har cerebellum ingen associationsforbindelser, dvs. de forskellige dele af cerebellum "taler" ikke sammen.

Den ligger i fossa cranii posterior. Den er afladet med den største diameter på tværs. Den består af 2 symmetriske **hemisphaeria cerebelli**. På overfladen findes der fine parallelle furer, **fissurae cerebelli**, der går på tværs og afgrænser smalle, bladformede vindinger, **foliae cerebelli**.

Den består af 3 forskellige funktionelle dele. En lille del af cerebellum er **lobus flocculonodularis**, der består af **nodulus** i midtlinjen og **flocculus** på hver side. Den del modtager særligt fibre fra ligevægtsapparat og ligevægtskerner. Resten af cerebellum der ligger foran lobus flocculonodularis, kaldes **corpus cerebelli**. Den omfatter **vermis**, som ligger som en smal midter del, og de store laterale dele som kaldes **cerebellarhemisfærerne**. Lige lateralt for vermis findes der **intermediærzonen**, der ikke kan skelnes makroskopisk, men kan afgrænses pga. sine afferente fibre. Vermis og intermediærzonen modtager fibre fra medulla spinalis. På forsiden kan man ikke skelne mellem vermis og hemisfærerne. Corpus cerebelli deles på tværs i 2 dele af en dyb tværgående fure, **fissura prima**. Den del der ligger foran fissura prima, kaldes **lobus anterior**, mens den del der ligger bag, kaldes **lobus posterior**. Hemisfærerne får information fra cortex cerebri via pons.

På midtliniesnit ser man tydelige de dybe furer. I midten danner den hvide substans en 3-formet figur, som man kalder **arbor vitae** (= livets træ).

Afferente forbindelser

Afferente forbindelser fra ligevægtskernerne og apparat går gennem det nedre lillehjernestilk og ender i lobus flocculonodularis og tilgrænsede del af vermis. Cerebellum får på den måde information om hovedets stilling og bevægelser og ved hjælp af efferente fibre påvirker motoneuroner som kontrollerer kroppens balance øjenbevægelser.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Afferente fibre fra medulla spinalis kan deles i 2 baner: Direkte spinocerebellare bane, **tractus spinocerebellaris dorsalis** til cerebellum; Indirekte spinocerebellare bane, **tractus spinocerebellaris ventralis**, der bliver afbrudt i oliva inferior i medulla oblongata, som så sender fibre videre til den modsatte side af cerebellum. Fra den direkte bane sendes fibre fra nociceptorer til lavtærskelmekanoreceptorer, muskelspoler, senespoler. En gruppe af de direkte fibre bringer information om spinale interneuronernes aktivitetsniveau. Axonerne ligger i sidestrengen. De ender i vermis og tilgrænsede dele af intermediærzonen.

Størst antal afferente fibre kommer fra cerebri cortex, **MI** og **SI** via ponskerne, **kortikopontine bane**, og ender i hemisfæerne. Der er også væsentlige bidrag fra **supplementærmotorisk** og **præmotorisk cortex** og fra **bagre parietal cortex**. De kortikopontine fibre forløber i capsula interna og indtager en stor del af crus cerebri. Fibre fra pons er krydset, dvs. fibre ender i den modsatte side af hemisfæerne.

Cerebellum får derfor mange informationer om f.eks. bevægelser som planlægges og om hvilke kommandoer som sendes ud fra cortex, og kan som svar på dette påvirke aktiviteten i motorisk cortex.

Corex cerebelli

Information fra afferente fibre bliver behandlet i cortex cerebellaris, før det sendes ud til neurongrupper i hjernen og hjernestammen. Som storhjernen består cerebellums ydre lag af grå substans, **cortex cerebellaris** med underliggende hvid substans. Cortex cerebellaris består af 3 lag. Yderst ligger **molekylærlaget**. Det indeholder mest dendritter og axoner fra celler i de dybere lag og har få neuroner. Det midtste lag indeholder store **purkinjeceller** og kaldes derfor **purkinjecellelag**. Inderst ligger **korncellelaget**, som består af tætliggende små neuroner som kaldes **kornceller**. Axonerne fra korncellerne går ud i molekylærlaget, hvor de deler sig i grene, som forløber i folienes længderetning. De danner synapser med dendritter fra purkinjelaget, som ligger i molekylærlaget. Der er ca. 15-30 millioner purkinjeceller men omkring 100 milliarder kornceller. Hver purkinjecelle modtager signaler fra ca. 3000 kornceller. Det er altså en enorm konvergens fra korncellerne til purkinjeceller.

Purkinjeceller er de eneste neuroner der sender sit axon ud af cerebellarcortex – de repræsenterer altså det efferente element i cerebellarcortex. Purkinjeceller indeholder GABA, og virker inhibitorisk på neuroner i cerebellarkernerne og i vestibulokernerne. Korncellerne har eksitatorisk virkning på purkinjecellerne og benytter glutamat som transmitter.

De talrige afferente fibre der kommer til cortex, er af 2 typer: **klatrefibre**, der kommer fra oliva inferior, **mosfibre**,



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

der kommer fra fibre fra spinocerebellare, vestibulocerebellare og pontocerebellare.

Mosfibre ender i kornlaget, hvor de danner synapser med korncellernes dendritter. Da kornceller danner synapser med pukinjeceller, står mosfibre indirekte kontakt med pukinjeceller via kornceller. Når der er tilstrækkelige af mosfibre, medfører det dannelse af aktionspotentialer i pukinjeceller (50-100/sek). Mosfibre virkning er eksitatorisk og formidles af glutamat.

Klatrefibre ender helt ind til molekulærlaget og danner synapser med pukinjecellernes dendritter (10:1). De virker også eksitatorisk på pukinjecellerne. Her er en enkel klatrefiber rigeligt til at fremkalde aktionspotentialer, men frekvensen er lav. Antallet af klatrefibre øges ved en fejl i udførelsen af bevægelsen og ved læring af nye bevægelser.

Hvis oliva inferior bliver ødelagt, kan det føre til disinhibition af purkinjeceller, som igen øger disinhibition af neuroner i cerebellarkerner, at cerebellums påvirkning af andre dele ophøres.

Der findes interneuroner med inhibitorisk virkning i cerebellaris cortex, som bliver eksitatorisk påvirker af mos- og klatrefibre. De på den måde sørger for at begrænse pukinjecellernes aktivitet og øger præcision i signaltrafikken.

Efferente forbindelser og cerebellarkernerne

Når det gælder efferente fibre forbindelser, gælder det som hovedregel, at de virker tilbage på neurongrupper, som de modtager fibre fra. Som nævnt tidligere pukinjecellerne sender deres axoner til cerebellarkernerne, der formidler beskeden videre til kerner i thalamus og hjernestammen.

Af cerebellarkernerne er der **nucleus dentatus**. **Nucleus emboliformis** ligger medialt for nucleus dentatus, og **nucleus globosus**, som igen ligger medialt for nucleus emboliformis. **Nucleus fastigii** ligger rostralt for nucleus globosus tæt ved midtlinjen. Neuroner i kernerne er spontantaktive, dvs. de har en pacemaker egenskab (uden nogen form for synaptisk påvirkning).

Der er topografisk ordning af forbindelser fra cerebellar cortex til kernerne. Pukinjecellerne i hemisfærene sender sine axoner til nucleus dentatus. Pukinjeceller i vermis og intermediærzonen projicerer til hhv. nucleus fastigii og nucleus globosus og emboliformis.

Fibre fra nucleus dentatus løber op gennem den øvre lillehjernestilk, **brachium conjunctivum**, og krydser mesencephalon og nogle i nucleus ruber. De fleste fibre fortsætter opad i thalamus, VL, og ender i MI, SMA og PMA (ikke de samme dele som basalganglierne).

De efferente fibre fra intermediærzonen går til nucleus globosus og emboliformis, der sender axoner videre til



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

thalamus på den modsatte side og til nucleus ruber. Derfra kan kernerne både påvirke motoneuroner via tractus rubrospinalis og via virkning på motorisk cortex (pyramiden). De virker ipsilateral, da tractus rubrospinalis er krydset.

Nucleus fastigii sender fibre til vestibulariskernerne og retikulærsubstansen og påvirker motoneuroner via vestibulo- og retikulospinale baner.

Fordi både de opstigende fibre fra cerebellum til cortex og de nedstigende fra cortex til medulla spinalis er krydset, udøver cerebellarhemisfærene sin virkning på samme side.

Skader i cerebellum

Som vi ved, så cerebellum bidrager til bevægelseskontrol ved at virke på centrale motoriske neuroner, som gennem pyramidebanen og vestibulo- og retikulospinale baner påvirker rygmarvens og hjernestammens motoneuroner.

Da man skelner mellem 3 forskellige dele af cerebellum, er det kun naturligt at der findes 3 forskellige syndromer.

Det flokkulonodulære syndrom

Her optræder ligevægtsforstyrrelser ved stående stilling og ved gang. Der kan desuden opstå nystagmus.

Lobus anterior syndrom

Her optræder en ændring i muskeltonus og forstærkning af de posturale reflekser. Der ses bl.a. usikker gang ved skader på vermis og intermediærzonen i lobus anterior.

Neocerebellare syndrom

Her går det ud over de viljestyrede bevægelser, hvilket er forstående da hemisfærene sender det meste af sine efferente signaler til MI via nucleus dentatus og thalamus. Bevægelser er ukoordinerede eller ataktiske.

Samlet oversigt

Lobus flocculonodularis modtager særligt fibre fra ligevægtsapparat og ligevægtskernerne og kaldes derfor **vestibulocerebellum**. **Tractus vestibulocerebellaris** som ligger i pedunculus cerebellaris inferior, indeholder tråde fra n. vestibularis og fra vestibulariskernerne. På den måde får cerebellum information om hovedets stilling og bevægelser. Foran og bagsiden af vermis og den tilgrænsede intermediærzonen modtager særligt fibre fra medulla spinalis og kaldes **spinocerebellum**. **Tractus spinocerebellaris ventralis et dorsalis** fører



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

proprioceptive impulser fra hele kroppen til cerebellum via hhv. pedunculus cerebellaris superior og inferior. Hemisfærer får information fra cortex cerebri via pons, kaldes derfor **pontocerebellum** og løber igennem pedunculus cerebellaris medius til lobus posterior.

Af andre forbindelser er der **tractus olivocerebellaris**, der indeholder fibre fra den modsidige **nucleus olivarius inferior** og løber ud til alle dele af cerebellum. **Tractus cerebellorubralis** er en vigtig bane for de nerveimpulser, der regulerer tonus i den tværstribede muskulatur. Til sidst nævnes **tractus cerebellothalamicus**, fra nuclei cerebelli til thalamus via pedunculus cerebellaris superior, hvor nogle af impulserne fortsætter op til motorisk cortex.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Det autonome nervesystem

Det autonome nervesystem deles videre ind i **det sympatiske nervesystem** og **det parasympatiske nervesystem**. Det sympatiske nervesystem aktiveres ved stress og fysisk krævende situationer og det medfører, at kroppen bedre er i stand til at udføre kraftpræstationer på *kort sigt*. I situationer med angst og raseri ser man øget sympatikus som forhøjet blodtryk, hurtig puls og pupildilatation. En lille muskel, m. tarsalis, i det øvre øjenlåg, som er også innerveret af sympatikus, der hjælper med at holde øjenlåget åbent. Samtidigt mobiliseres lagret energi af adrenalin fra binyrerne, der har virkninger på hjertet og luftvejene. Tarmkanalens aktivitet nedsættes. Der er øget koncentration af glukose og fedtsyrer i blodet efter adrenalins stimulation. Innervationen af huden tjener til temperaturreguleringen gennem kontrol af svedkirtler (fremkalder svedsekretion) og kar (fremkalder vasokonstriktionen). Ved behov for varmetab ses der øget aktivitet i fibre til svedkirtler og reduceret aktivitet i fibre til karrene.

Parasympatikus kontrollerer først og fremmest funktioner, som er væsentlige for organismens opretholdelse og trivsel på *længere sigt*. Det virker fremmende på fordøjelsesprocesserne, sikrer udskillelse af affaldsprodukter ved tømning af blære og endetarm, beskytter øjet mod stærkt lys, dæmper hjertets aktivitet, reducerer luftvejenes diameter og øger sekretionen i luftvejene.

Den perifere del af sympatiske og parasympatiske systemer har fællestræk i opbygningen. I modsætning til de **somatisk-efferente fibre** som går ubrudt til organerne de forsyner, afbrydes de **visceral-efferente fibre** i autonome ganglier. Neuroner, der sender axoner til gangliet, kaldes **præganglionære** og ligger i rygmarven og hjernestammen, mens ganglicellerne og deres axoner kaldes **postganglionære**.

Både de sympatiske og parasympatiske postganglionære fibre kan innervere samme organ, hvor de enten udenfor væggen eller i væggen danner udbredte nervefletninger eller **pleksus**, rundt organet. Fletningerne indeholder autonome ganglier. Organer med både symaptisk og parasympatisk innervation kan derfor have modsatte virkninger på organets virksomhed

De autonome ganglier er bygget af multipolære nerveceller af forskellige størrelser med lange og forgrenede dendritter. Axonerne er umyeliniserede. Der findes også **interneuroner** i ganglierne. Det fortæller at ganglierne også kan fungere som reflekscentre for enkle viscerale reflekser.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

De to systemer adskiller fra hinanden på flere måder. De præganglionære neuroner ligger forskellige. De sympatiske ligger i rygmarssegmenterne **T1-L2**, mens de parasympatiske ligger i **hjernestammen** og i rygmars **sakraldel**. I det sympatiske system er præganglionære relative korte og de postganglionære lange. I det parasympatiske system ligger ganglierne derimod tæt ved organet sådan, at de præganglionære axoner er meget lange, mens de postganglionære er korte. De sympatiske postganglionære neuroner bruger som hovedregel **noradrenalin** som transmitter, mens de postganglionære parasympatiske ofte bruger **acetylkolin**. De præganglionære neuroner i både sympatiske og parasympatiske system bruger acetylkolin.

Postganglionære fibre danner ikke synapser på det glatte muskulatur og kirtler. De forgrener sig i stedet for op i grene, der har små opsvulmninger med indhold af transmittere i vesikler. De diffunderer over til effektorceller, hvor virkningen kan være langsom og diffust, ofte pga. lange afstande.

Så godt som alle dele af kroppen modtager sympatisk innervation, mens de parasympatiske fibre stort set er begrænset til de egentlige indvoldsorganer. Huden og bevægeapparatet modtager ikke parasympatiske fibre.

De muskler der har et stort antal nervefibre, kaldes **multienhedsordning (Multi unit)**, mens muskler med få nervefibre kaldes **enkeltenhedsordning (single unit)**

Den sympatiske grænsestreng

De præganglionære sympatiske fibre kommer fra neuroner i **den intermediolaterale cellesøjle** i rygmars. Den findes i segmenterne fra T1 til L2 og kommer ud gennem den ventrale rod. De følger først de somatiske fibre i spinalnerven, hvorefter forlader de spinalnerven og går til et sympatisk ganglion. Rækken af sådanne ganglier, **paraventrebrale ganglier**, strækker sig helt fra basis af kraniet og ned til halebenet. Hver ganglion er forbundet med hinanden oppefra og nedefter med et bundt af nervefibre og danner på den måde en langstående streng på hver side af hvirvelsøjlen, **den sympatiske grænsestreng**. Den har som regel et ganglion for hvert segment i torakal- og lumbal- og sakraldel, men kun 3 i cervikaldelen, øvre, midtste og nedre halsganglion, **ganglion cervical superior, medium et inferius**.

De præganglionære sympatiske fibre bøjer sig fra spinalnerven, **ramus communicans albus**. Pga. sin udstrækning af den intermediolaterale cellesøjlen har kun torakalnerverne og de 2 øverste lumbalnerverne **ramus communicans albus**. I gangliet danner nogle af de præganglionære fibre synapser med postganglionære fibre, mens andre går ubrudt igennem eller går opad og ned; den måde kommer de på flere niveauer til de andre grænsestrengsganglier og danner synapser med dem, hvor der postganglionære fibre fortsætter videre ud og



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

evt. i spinalnerver. Det er fordelingen af præganglionære fibre via grænsestrengen til alle ganglier – og derved til alle spinalnerverne – som gør at hele kroppen bliver forsynet med sympatiske fibre.

Fra gangliet går en del af de postganglionære fibre tilbage til spinalnerven og danner et fiberbundet, **ramus communicans griseus**. Det er umyeliniseret og følger spinalnerven ud i alle dens forgreninger. Alle grene af spinalnerve indeholder derfor sympatiske fibre. Andre postganglionære fibre forlader grænsestrengen og går over i større arterier i nærheden og følger dem. Undervejs innoverer de den glatte muskulaturen i arterievæggen. Disse innoverer mindre kar, svedkirtler og glattemuskler omkring hårsækkene.

Når det gælder innervation af hovedet eller ekstremiteterne, er det ordnet på samme måde med fibre som delvis følger spinalnerverne og delvis de store arterier.

Horners syndrom

Hvis halsgrænsestrengen på den ene side bliver afbrudt, bliver huden varmere og rødere i samme ansigtshalvdel (vasodilatation). Det er samtidigt tør pga. ophævet svedsekretion. Pupillen er mindre (miose) på den syge side pga. lammelse af m. dilatator pupillae, mens øjenlåget hænger lidt ned (ptose) pga. lammelse af m. tarsalis. Denne kombination af symptomer kaldes Horners syndrom.

Spinalnerver sender ikke grene til indvoldsorganer i brystet og bughulen. Her går de sympatiske fibre ud af spinalnerven og danner egne små nervegrene. Til hjertet dannes **nervus cardiacus cervicalis superior, medius og inferior**. De kommer fra hvert af de 3 halsganglier.

Til bughulen går fibrene i **nervus splanchnicus major & minor**. De stammer fra T6-T11 segmenterne og går ubrudt gennem grænsestrengsganglierne. De danner synapserne med postganglionære neuroner i ganglier på forsiden af aorta øverst i bughulen. Den øverste af dem er **ganglion coeliacum** og de andre **ganglion mesentericum superior & inferius**. De forsyner mavesækken, pancreas, galdeblæren, tyndtarm og tyktarm.

Det parasympatiske system

Det perifert forløb af de præganglionære og postganglionære er som regel kompliceret, fordi de hopper fra en hjernenerve til den anden på vej til målet. Deres neuroner er som tidligere nævnt ligger i hjernestammen og i sakraldelen i medulla oblongata.

Fra hjernestammen går parasympatiske præganglionære fibre (viscerale efferente) i **nervus oculomotorius, facialis (intermedius), glossopharyngeus** og **vagus**. Disse fibre ender i ganglier, **ganglion ciliare,**



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

pterygopalatinum, oticum og **submandibulare**. Derfra går de postganglionære fibre til de forskellige organer: **m. sphincter pupillae, m. ciliaris** i øjet, **tårekirtel** og **spytktirlerne**. Fibre fra n. vagus ender ikke i ganglier som disse, men ender i postganglionære neuroner enten udenfor eller ind i væggen på organerne. N. vagus indgår i dannelse af plexus cardiacus sammen med postganglionære sympatiske fibre.

I sakraldel ligger de i S2-S4 med en placering på overgang mellem den ventrale og dorsale rod. De forlader også den ventrale rod i spinalnerven og kort efter forlader de spinalnerven igen og går som selvstændige nervegrene, **nervi pelvici splanchnici**. De indgår i fletninger sammen med de postganglionære parasympatiske fibre, **plexus pelvicus** og innerverer alle de organer der ligger i det lille bækken.

Sensorisk innervation

De afferente fibre fra indvoldorganerne er først og fremmest et afferente led af viscerale reflekser som brækning, hoste, svælgning, hjerte- og lungereflekser og tømningreflekser for blæren og endetarmen.

De afferente fibre ender primært i lamina I og V (ikke i II). nogle krydser det modsatte side. De løber igennem tractus spinothalamicus og i mindre grad også bagstrengs- lemniscus medialis. De ender i nucleus solitarius.

Det enteriske nervesystem

Det enteriske nervesystem udgøres af talrige neuroner, som ligger i væg af tarmkanalen fordelt i 2 nervefletninger og kontrollerer tarmfunktionen. Det arbejder selvstændigt, men integrerer også lokal information fra tarmen selv med centrale kommandoer gennem postganglionære sympatiske og parasympatiske fibre. Den største af fletning er **plexus myentericus**, der ligger mellem de 2 ydre lag af glat muskulatur, mens den mindre, **plexus submucosus**, ligger under slimhinden.

I tarmvæggens fletninger udover motoriske neuroner er der interneuroner og sensoriske neuroner. Forskellige neurontyper indeholder forskellige kombinationer af peptider og klassiske transmittorer (**acetylcolin, GABA, serotonin, neuropeptider**).

Eksitatoriske neuroner, som fremkalder kontraktion af tarmens glatte muskulatur, sender sit axon opover i tarmen (mod mundhulen) og sørger for forsnævring af tarmen med en portion med tarmsindhold. Sådanne neuroner indeholder typisk **acetylcolin** og **substans P**. **Inhibitoriske neuroner** sender sit axon ned mod anus og hæmmer ringmuskulaturen, så den afslappes forud for tarmindhold som presses nedad. Sådanne neuroner indeholder sandsynligvis enten **ATP, VIP eller NO**. Neuroner som virker på epithel og kirtelceller og øger transport af vand og elektrolytter, kan indeholde enten **acetylcolin** eller **VIP**.

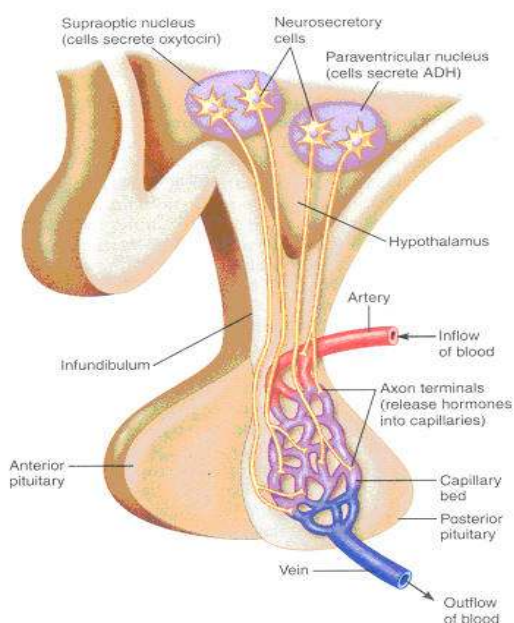


Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hypothalamus

Hypothalamus' funktion er at samordne autonome, endokrine og somatisk motoriske reaktioner til målrettet adfærd. Målet er at opretholde kroppens homøostase.

Den er en del af diencephalon, som vejer ca. 4-5 g. Den består af mindre kerner, som kan adskilles på grundlag af deres cytoarkitektur, forbindelser og fysiologiske egenskaber.



Hypothalamus kan inddeles i en medial og en lateral del. I den mediale del findes der 3 kernegrupper, **anterior**, **media** og **posterior**. I den anterior del findes **nucleus supraopticus** og **paraventricularis** (og **nucleus suprachiasmaticus**). De ligger tæt opad hhv. chiasma opticum og den 3 ventrikel.

I den midtste gruppe af den mediale del af hypothalamus findes der **nucleus ventromedialis**, **nucleus dorsomedialis** og **nucleus arcuatus**. De frigiver frisætningshormoner fra forlappen.

I den bageste gruppe findes **nucleus posterior** og **nucleus mamillaris**.

Corpus mamillaris er den synlige del af nucleus mamillaris. De vigtigste forbindelser kommer fra hippocampusformation via fornix, samt fibre fra septumkernerne. De vigtigste efferente forbindelser er tractus mamillothalamicus, som ender i nucleus anterior i thalamus. Der går også fibre til retikulærsubstansen i mesencephalon og pons.

I den laterale del findes der mere et diffust område med talrige fibre som passerer igennem.

Der er mange associationsfibre, der muliggør et samarbejde mellem kernerne. Vi skal også huske den regel: de anterior del af hypothalamus har at gøre med overvejende parasymatiske effekter, de posterior del med reaktioner, hvor sympatikus spiller størst rolle.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hypothalamus' afferente forbindelser

Hypothalamus er specielt med til at regulere homøostase i kroppen, fordi den modtager information på mange måder bl.a. ved hormoner, der binder sig til receptorer eller neuroner, hvilke fungerer som sanseorganer (termoreceptorer, osmoreceptorer) ved ændringer i temperaturen og koncentration af diverse ioner. Den får afferente fibre fra **de højere dele af CNS, medulla spinalis** (via kerner i retikulærsubstansen) og **de limbiske strukturer** (følelsesmæssig tilstand). Dette betyder at hypothalamus får information om lugt, smag, tilstand i mavetarmkanalen (fra nucleus solitarius via retikulærsubstansen), om BT, smerter, temperatur og om lysmængden (retinohypothalamisk bane).

Hypothalamus' efferente forbindelser

Hypothalamus integrerer al information fra de forskellige steder, før den sender kommandoer til **hypofysen** om udskillelsen af vigtige hormoner, til **de limbiske strukturer, retikulærsubstansen, PAG**, nogle dele af **cortex cerebri, medulla spinalis**, til **autonome præganglionære fibre** (autonome processer som BT-regulering, hjerterytme, temperaturregulering og fordøjelse), **de sympatiske neuroner** (intermediolaterale celledøje) og til **somatisk-efferente neuroner**.

Reticulærsubstansen har centre som styrer dele af det autonome nervesystem: åndedræt, blodtryk, svedsekretion osv. Disse centre kan dog ikke alene fuldt ud kontrollere, men er under indflydelse fra højere centre (hypotalamus og amygdala)

Hypothalamus og det endokrine system

Hypothalamus påvirker det endokrine system gennem hypofysen. Der er 2 forskellige organiserede veje fra hypothalamus til hypofysen:

- **tractus hypothalamohypophysialis**, en direkte bane til baglappen
- **tractus tuberoinfundibularis og et portåresystem**, en indirekte bane til forlappen

Kernerne til fibre i tractus hypothalamohypophysialis stammer fra nucleus supraopticus og nucleus paraventricularis. Denne bane transporterer 2 peptidhormoner **vasopressin** og **oxytocin** fra hypothalamus. Begge hormoner produceres i disse kerner. Ved aktionspotentialer frisættes neuropeptiderne over i blodbanen.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Reduceret blodvolumen fører til øget koncentration af angiotensin II i blodet, og dette påvirker nucleus supraopticus og paraventricularis via det sybforinkale organ til dannelse af vasopressin.

Hypothalamus' funktioner

Hypothalamus er specielt vigtig for kontrol af kroppens indre miljø. Vi finder neurongrupper som indvirker på funktioner som BT, kropstemperatur, vandbalance, stofskifte, søvn, tarmkanalens virksamhed, seksuefunktion og forsvarsadfærd.

Hypothalamus får information om **temperaturen** i omgivelserne fra termoreceptorer i huden og kan sætte tiltag i gang for at øge kroppens varmeproduktion eller varmetab. Forskellige fund tyder på, at anterior del af hypothalamus er nødvendig for koordinering af processer som øger varmetabet (parasymatiske effekter), mens neurogrupper i posterior del er nødvendige for at reducere varmetabet og øge kroppens temperatur (sympatiske effekter). Tilsammen virker hypothalamus som *en termostat* som prøver at holde kropstemperaturen på ca. 37 grader. Ved sygdomme som rammer hypothalamus, kan hypothalamus ikke reducere med varmetabet og øger kroppens temperatur eller vasokonstriktion/svælvning for at øge varmeproduktion, når man fryser.

Hypothalamus spiller også en rolle ved **søvnregulering**. Der findes en søvncenter i den anterior del af hypothalamus, og en vågcenter i den posterior del, **nucleus tuberomamillaris** og indeholder histaminerger neuroner (virker på H1-H3). Den spiller også en rolle ved læring og hukommelse. Der er også fundet en anden gruppe, der frisætter **hypokretiner**, som også øger vågenhed, særligt ved virkning på nucleus tuberomamillaris. Den øget histaminfrisætningen og vågenhed. De frisættes også i locus coeruleus og i rafekernerne og har forbindelse med dopaminerger neuroner, hvilke også er med til at øge påvirkning af vågenhed/opmærksomhed og påvirkning af motivation.

Over for chiasma opticum ligger der en **nucleus suprachiasmaticus** i hypothalamus, der spiller en rolle i døgnvariationer, dvs. en 24-timers cyklus. Dette kaldes **sirkadiane rytmer**. Axoner fra retinale ganglieceller ender i nucleus suprachiasmaticus via **retinohypothalamiske bane**. De informerer om lysmængden. Kernen får også afferente fibre fra corpus geniculatum laterale og fra rafekernerne.

Efferente forbindelser går til de andre dele af hypothalamus og virker på de forskellige funktioner. Den har også forbindelse til locus coeruleus og er væsentlig for hypothalamus' indvirkning på kontrol af søvn-vågenhedscyklus. En efferent går til epifysen, der kontrollerer udskillelsen af **melatonin**, der binder sig til receptorer i nucleus suprachiasmaticus og modulerer den sirkadiane rytme. Melatonin påvirkes af lysmængde dvs. ved lange dage med lys hæmmer udskillelsen af melatonin.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Hvis man ikke udsættes for ydre signaler om døgnvariationer, udvikler man en rytme med svingninger længere end 25 timer.

Hypothalamus spiller også en stor rolle i **indtagelse af føde** og **kontrollere appetit**. Tidligere undersøgelser har vist, at den laterale del af hypothalamus kan fremkalde øget madindtag, mens de mediale dele kan reducere madindtag. **Nucleus arcuatus** er central i netværk, som kontrollerer madindtag. 2 neurongrupper i kernen har modsatte virkninger: **neuropeptid Y (NPY)** øger madindtag, mens **POMC-neuroner** reducerer madindtag. Nucleus solitarius modtager signaler fra n. vagus om mavesækkens fyldningsgrad og glukose og lipidniveau i blodet og formidler signaler videre til hypothalamus, herunder til nucleus arcuatus. **Leptin** produceres i fedtceller, og **insulin** produceres af β -celler i pancreas. Begge hormoner slippes igennem blod-hjerne-barrieren og receptorer for begge findes med størst tæthed i nucleus arcuatus, hvor de hæmmer injektion af NPY og stimulerer POMC-neuroner. Et andet hormon **ghrelin** som produceres i mavesækken ved sult, som også virker på nucleus arcuatus, hvor der findes receptorer, og kan aktivere NPY-neuroner.

Hypothalamus virker også ind på **seksuelfunktion** via hypofysen og dens udskillelse af gonadotrope hormoner, der stimulerer ovarier og testikler.

Nogle undersøgelser viser at hypothalamus påvirker aktiviteten af celler i **immunforsvaret**. Det tyder på at hypothalamus deltager i kroppens forsvar mod infektioner, da den jo er med i overvågning af kroppens homøostase. Nervesystemet kan indvirke på immunforsvaret på 2 måder:

- **Det endokrine system**
- **Det autonome system**

Det endokrine system formidler sin påvirkning gennem ACTH og udskillelse af glukokortikoider fra binyrebarken. Den har en dæmpende virkning på betændelsestilstande. Ved langvarig stress kan en øget udskillelse af ACTH medføre, der kan forklare den øget infektionsrisiko.

Der er en tæt innervation i T-celleområder i knoglemarv, thymus, milt, lymfeknuder og tarmassocierede lymfatiske organer. Ved kemisk denervering af lymfatiske organer er der set reduceret T-celle aktivitet i milt og lymfeknuder.

N. vagus med sine parasympatiske efferente fibre er med til at modulere immunresponsen. Cytokiner spiller en



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

afgørende rolle for fremkaldelse af feber, men andre symptomer i akutfasereaktionen. Det er symptomer som øget søvnbehov, manglende lyst til maden, social isolering, apatisk m.m.. Afferente fibre fra n. vagus ender i nucleus solitarius med glutamat som transmitter. Nucleus solitarius sender fibre til bl.a. nucleus paraventricularis. Der sker en frisætning af CRH, så udskillelse af ACTH fra hypofysens forlap øges. Hermed sker der en hæmning af immuncellernes frisætning af cytokiner.

Hypothalamus modtager som nævnt tidligere afferente fibre fra cerebri cortex og de limbiske strukturer, er blandt de dele af hjernen, som er engageret i emotionelle reaktioner. Da hypothalamus sender efferente fibre til organer bl.a. endokrine organer, kan psykiske tilstand indirekte via hypothalamus påvirke funktioner af de organer. Hypothalamus er først og fremmest ansvarlig for koordineringen af de emotionelle reaktioner

Sygelige forandringer og skader af hypothalamus

Sygelige forandringer i hypothalamus kan give forandringer i hormonproduktion i de ovennævnte organer.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Et limbiske system

Strukturer i det limbiske system er i høj grad knyttet til emotioner, læring og hukommelse. Disse er fundet i en ring, der omgiver diencephalon. 2 af de store strukturer fra temporallappen er **hippocampal med dets fornix** og **amygdale med dets stria terminalis**. Andre strukturer er **gyrus cinguli**, **septumkernerne**, **neurongrupper i basale dele af hemisfærene**.

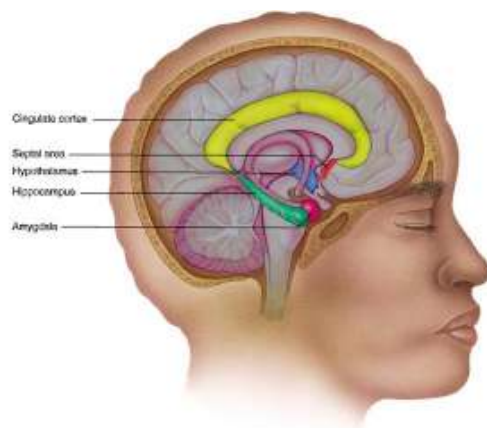
Gyrus cinguli, **insula** og **orbitafrontal cortex** er også engageret i bearbejdning af emotioner og kognitiv kontrol. Cerebri cortex virker på kerner i hjernestammen via det limbiske system. Gyrus cinguli er især vigtig for organisering af og igangsætning af forskellige typer af målrettet adfærd.

Ventrale striatum med **nucleus accumbens** er relateret til emotioner, men deltager også i andre funktioner.

Amygdala

Amygdala ligger i temporallappen medialt for uncus. Den skelnes mellem den **kortikomedial** gruppe og **basolateral** gruppe. Den kortikomediale gruppe er knyttet til hypothalamus, lugtelappen, uspecifikke kerner i thalamus og septumkerner, som den modtager **afferente fibre** fra. Den modtager også fibre fra det parabrakiale området dorsolateralt i pons (smags- og smerteimpulser). Denne bane er med til at farve vores smerteoplevelse. Den basolaterale gruppe modtager fibre fra områder i præfrontal cortex, temporallappen, gyrus cinguli og intralaminære thalamuskerner.

De efferente fibre fra amygdala er for en stor del resiproke til de afferente. Disse forbindelser bidrager til øget opmærksomhed om stimuli med emotionel farvning, dvs. sørger for at vi bruger vore begrænsede opmærksomhedsressourcer på det der er vigtigt, og emotioner integreres i beslutninger og handlinger. Der går også fibre til PAG, retikulæsubstansen og parasympatiske hjernekerneenerver. Disse fibre formidler de autonome og somatiske motoriske komponenter ved forskellige emotioner f.eks. frygt. Forbindelser til PAG fremkalder frygtbetinget forsvarsadfærd og den er også med til at undertrykke signaltrafik fra nociceptorerne ved denne reaktion. Der går også fibre til ventral striatum og nucleus basalis, der bidrager til emotionel påvirkning af bevægelser.





Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Manglende adfærdsreaktioner på frygt kan forklares ved bortfald af amygdalas påvirkning af hypothalamus og af autonome og somatisk motorisk centre i hjernestammen (PAG). Man har vanskeligt ved at opfatte om et ansigt udtrykker frygt samt vanskeligt ved tolke andres følelsesmæssige tilstand, hvilket giver problemer med social tilpasning. Undersøgelser med aber hvor man har fjernet amygdala har det medført en øget tamhed hos dem. Hvis man til gengæld stimulerer amygdala medfører det ofte angst.

Gyrus cinguli

Gyrus cinguli regnes også for en del af det limbiske system og fremkalder forskellige kombinerede autonome og somatiske effekter. Den modtager fibre fra associationscortex i temporal, frontal og parietalcortex. Efferente fibre går til hippocampus, amygdala, septumkerner, der alle sender fibre videre til hypothalamus. Effekter er langsommere respiration, puls, blodtryksfald, sekretion fra fordøjelseskanal, og pupiludvidelse.

Lignende effekter kan også fremkaldes af uncus, præfrontal cortex og temporallappen, da de sender deres efferente fibre til amygdala, som så sender den videre til hypothalamus.

Hippocampusformation

Hippocampusformation er vigtig for læring og hukommelse. Den består af hippocampus, gyrus dentatus, subiculum og area entorhinalis, som ligger **gyrus parahippocampalis**.

Den modtager afferente fibre fra thalamus, hypothalamus, septum kerner og amygdala og via area entorhinalis fibre fra ekstrastrialt, auditiv fibre, gyrus cinguli, gyrus dentatus, præfrontal og somatosensorisk cortex. Hovedparten af efferente fibre går til cortex i temporal og frontal. Der går også fibre til corpus mamillare gennem fornix som påvirker gyrus cinguli via thalamus. Desuden til hypothalamus og amygdala.

Dens funktion er at føre information fra korttidshukommelse over til langshukommelse. Den er især knyttet til korttidshukommelse og indlæring. Hvis man fjerner begge hippocampi, giver det problemer med indlæring.

En anden opgave som i alle tilfælde er central åde hos dyr og mennesker, er rumlig orientering.

Hukommelse og indlæring

Der er holdepunkter for at spinae på dendritter både kan ændres i antal og i form i forbindelse med læring.

Langtidspotensering, LTP, beskriver en postsynaptisk celle til at danne en vedvarende og stærkere EPSP grundet tetanisk stimulering. Denne respons kan vare i flere timer. Det medfører synaptisk ændring og øgning i antal af spinae i de neuroner, som bliver stimuleret. Denne mekanisme i hippocampus har betydning for at lære nye information og huske begivenheder.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Man skelner mellem langtidshukommelse og korttidshukommelse. Langtidshukommelse varer i dage, måneder eller år, mens korttidshukommelse varer kun i sekunder eller minutter og så glemt igen.

Man skelner mellem 2 former for hukommelse:

- Deklarativ, eksplicit: at huske begivenheder eller fakta/oplysninger
- Non-deklarativ, implicit: færdigheder, vaner.

Deklarativ er relateret til temporallappen, især hippocampus, mens non-deklarativ er relateret til cerebellum, basalganglier og præmotorisk cortex.

Amnesi kan skyldes skader i thalamus, corpus mamillare og forbindelse fra corpus mamillare til thalamus. Desuden er hukommelsessvigt relateret til skader i cellegrupper i basale dele af hemifæren og af orbitofrontalcortex. Deklarativ hukommelse benytter sig flere neurongrupper der indbyrdes forbundet i et hukommelsesnetværk. Når en del af netværket er skadet, optræder der også funktionsændringer i de andre dele. Derfor kan skade i et af områderne være nok til at give en vis hukommelsessvigt, men ikke fuld amnesi.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Cortex cerebri og mentale funktioner

Cortex cerebri indeholder ca. 20 milliarder nerveceller og udgør over halvdelen substans i CNS. Cellerne er ordnet i søjler i lodret på overfladen samt i 6 lag i cortex cerebri, som man kalder **laminae**:

Lamina 1, lamina zonalis, svært cellefattige, indeholder apikaldendritter fra pyramideceller i dybere lag.

Lamina 2, lamina granularis externa, består af ydre kornlag med små neuroner.

Lamina 3, lamina pyramidalis externa, indeholder relativt mange mellemstore pyramideceller.

Lamina 4, lamina granularis interna, svarende til lamina 2.

Lamina 5, lamina pyramidalis interna, samme som lamina 3, men indeholder store pyramideceller.

Lamina 6, lamina multiformis, indeholder mange neuroner, der er lange.

Lamina 2 og 4 er overvejende sensoriske dvs. afferente. Fibre, som bringer sanseinformation, ender særligt i lamina 4, og derfor er dette lag specielt udviklet i det sensoriske barkområde. Lamina 3 og 5 er overvejende motoriske, dvs. efferente. Især lamina 5 sender sine axoner til hjernestammen og rygmarven. Det er særligt udviklet i gyrus precentralis, mens lamina 3 sender axoner til association- og kommissuralforbindelser. Lamina 6 sender efferente axoner til thalamus som **kortikotalamiske fibre**.

Afferente fibre fra forskellige steder ender i forskellige laminae. Forbindelserne kan deles op i 4 grupper:

1. Præcis ordnede fibre fra thalamus (lamina 4)
2. Mindre præcis ordnede forbindelser fra de intralaminære thalamuskerner og subkortikale cellegrupper (rafekerner, locus coeruleus, nucleus basalis og dopaminerge cellegrupper i mesencephalon) (lamina 1)
3. Associationsforbindelser (lamina 2)
4. Kommissuralforbindelser (corpus callosum)

Efferente fibre er der af 2 hovedgrupper:

1. Subkortikale (thalamus, de forskellige kernegrupper i mesencephalon), forbindelser videre til cerebellum og medulla oblongata
2. Kortikokortikale forbindelser (associations- og kommissuralforbindelser = ordnet reciproke)

Parietallappen - associationsområdet

Den posteriore del af parietallappen, der ligger lige bag det primære somatosensoriske område, har en række integrative funktioner og kaldes **associationsområdet**. Man kan dele den i superior og inferior del. Den inferior del indeholder en del af sprogcenter, **Wernicke center**, der spiller en rolle i forståelsen af sprog. I den superior



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

del af parietallappen (area 5 og 7) modtages der somatosensoriske og visuelle signaler som integreres og samordnes, og sendes videre til motoriske cortex og præmotoriske cortex, der virker ind på bevægelserne. Hvis der opstår læsion i den højre side af parietallappen, medfører det **neglekt**, dvs manglende opmærksomhed på stimuli på den modsatte side af kroppen og synsfelt. Man kan også have **apraksi**, dvs. man kan ikke længere bruge de velkendte genstande. Man har også svært ved at styre bevægelserne vha. synet. Samme symptomer kan også skyldes skader foran M1 i frontallappen.

Læsion i den inferior del af parietallappen vil medføre store læseproblemer og skriveproblemer. Man kalder også **sensorisk (impressiv) afasi**. Spontan tale fejler ikke noget, men lydene sammensættes ofte til uforstående ord. Man kan heller ikke gentage ordene, som man hører.

Præfrontallappen

Præfrontallappen ligger foran PMA og SMA, og modtager mange forbindelser fra mange områder i occipitallappen, parietallappen og temporallappen samt fra thalamus (MD). Præfrontallappen virker tilbage på områder, den modtager forbindelser fra bl.a. på præmotorisk cortex. Den er central for planlægning og igangsætning af målrettede adfærd. På venstre side findes der et sprogcenter lige foran ansigtsområdet i motorisk cortex, **Broca sprogsområde**, der har betydning for det motorisk sprog (ekspressiv). Skader i præfrontallappen kan give symptomer som emotionelle forandringer og personlighedsændringen. Det er almindeligt med apati, ligegyldighed og at være ukritiske. Ved Broca's område kan det give problemer ved at udtrykke sig, selvom forståelsen er der 100 %.

Temporallappen

Temporallappen er vigtige, fordi her findes auditive center samt der er forbindelser til det limbiske system. Ved dobbeltsidige ødelæggelse af temporallappen medfører det **amnesi**. Det tilskrives også fordi hippocampusformation og nærliggende områder i gyrus hippocampi er ødelagt. Emotionelle forstyrrelser optræder også fordi amygdala bliver ramt.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Retikulærsubstansen

Retikulærsubstansen, **formatio reticularis**, strækker sig fra medulla oblongata til mesencephalon. Den findes som diffuse ansamlinger af nerveceller mellem hjernenervekerner og andre velafgrænsede neurongrupper og udfylder "hullerne". Retikulærsubstansen har centre som styrer dele af det autonome nervesystem: åndedræt, blodtryk, svedsekretion osv. En måde som retikulærsubstansen arbejder på at den danner præmotoriske netværk og organiserer målrettede, sammensatte bevægelsesmønstre og andre typer af adfærd. Det gælder f.eks. kontrol af stilling og orientering af hovedet og kroppen i forhold til stimuli, mere specifik kontrol af øjenbevægelser og samordningen af motorik i indvoldsorganer.

Der er 2 neurongrupper der har nær relation til retikulærsubstansen, **rafekernerne** og **locus coeruleus**. Rafekernerne består overvejende af serotonerge neuroner, mens neuroner i locus coeruleus er noradrenerge. Et andet træk ved dem er at de sender fibre direkte til hjernebarken uden synaptiske afbrydelser i thalamus. Begge transmittere har virkninger på plastisitet og læring. De virker også ind på kardiovaskulær kontrol og andre funktioner kontrolleret af det autonome nervesystem. Til sidst men ikke mindst har de betydning for opmærksomhed og søvn. Begge kerner har det til fælles at de er aktive ved vågenhed og helt stille ved søvn. For rafekernerne er et pågældende træk nemlig at de er kemosensitive og måler CO₂-niveauet i blodet. De bidrager med respirationskontrol og normaliserer CO₂-niveauet. Opfatning af smerter er også en led i en homøostatisk respons. De bidrager til øget vågenhed. For locus coeruleus er det overordnet opgave at øge bevidsthedsniveauet og opmærksomhed ved modtagelse af vigtige sensoriske information.

Den laterale del af retikulærsubstansen er modtagende, mens den mediale del af efferent og formidler virkningen på højere niveau som thalamus og cortex og lavere som medulla spinalis med retikulospinale fibre. **Disse descenderende fibre** løber ned i sideforstrengen (fra medulla oblongata) og forstrengen (fra pons) og ender særligt på interneuroner, som virker på motoneuroner. Ventrale retikulospinale baner er af særlig betydning for at opretholde oprejst stilling, for orientering af kroppen og hovedet mod noget i omgivelserne og for grovere voluntære bevægelser af ekstremiteterne. Dorsale retikulospinale baner har hovedvirkning på sensorisk signaltrafik fra PAG, colliculus superior, hørelsesbarken, cerebellum og ligevægtskerner. Banerne er både krydset og ukrydset. De afgiver mange kollateraler undervejs, så muskler i forskellige dele af kroppen kan påvirkes samtidigt.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

De ascenderende fibre ender i de intralaminære thalamuskernerne og ikke som lemniscus medialis og tractus spinothalamicus i den laterale kerne. De ascenderende forbindelser har en væsentlig betydning for funktion af cerebri cortex. Man kalder retikulærsubstansen for **aktiveringssystemet**, når det gælder aktivitet i cortex. Dens påvirkning af hjernebarken er nødvendig for den bevidste opfatning og de adekvæte reaktioner på sanseindtryk. Elektroencephalografi kan vise forandringer i hjernebarkens aktivitet, når man stimulerer retikulærsubstansen. Den viser, ved stimulation af retikulærsubstansen forandres EEG med de langsomme bølger til de mere hurtige uregelmæssige bølger med lavere amplitude. Det sker ved overgang fra afslappet tilstand til opmærksomhed. EEG aktiveres.

Retikulærsubstansen er nødvendigt for opretholdelse af normal vågen tilstand. Ved markant nedsættelse af retikulærsubstansen eller hvis der sker en afbrydelse til cortex, vil det medføre det bevidstløshed, fordi der ikke vil ske en aktivering af cortex. Der vil stadig komme sensoriske information til cortex, men det vil ikke fremkalde opmærksomhedsreaktion.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Øret

Øret er i stand til at registrere periodiske trykændringer, der opstår som følge af hurtige svingninger i genstande eller som tale fra personer. Adekvat stimulus er lydbølger fra 20 Hz til 20 kHz. Tryksvingninger omsættes i det indre øre til nerveimpulser, som ledes ind til hørecentre i storhjernen, hvorved den subjektive fornemmelse af lyd opstår.

Øret er lokaliseret til tindingebenet, **os temporale**. Man skelner mellem **pars squamosa**, **pars tympanica** og **pars petrosa**. Pars squamosa er den skalformede del, der ligger over øregangen og indgår i hjernebassens sidevæg. Pars tympanica er det lille krumme knogleblad, som danner gulv i den ydre øregang. Pars petrosa er fjeldbenet, der ligger medialt for øregangen og rummer høre- og ligevægtorganet. **Øret, auris**, kan inddeles i det ydre øre, mellemøret og det indre øre.

Det ydre øre, **auris externa**, dannes af øremuslingen og den ydre øregang, som strækker sig ind til trommehinden. Øremuslingen, **auricula**, udgøres af hud, som er foldet omkring en plade af elastisk brusk med form som en muslingeskal med flere fremspring og fordybninger. Ørebrusken mangler nedadtil, hvor der er øreflippen, **lobulus auricularis**, der består af fedtvæv dækket af hud. Der er stive terminalhår, **tragi**, der især hos mænd dækker indgangen til den ydre øregang.

Det ydre øregang, **meatus acusticus externus**, har en længde på ca. 3,5 cm fra den frie rand af tragus. De yderste 2/3 udgøres af elastisk brusk og de inderste 1/3 af knogle. Huden i den ossøse del er tynd og stramt bundet. I den bruske del er den noget tykkere og indeholder fine hår og fedtkirtler samt apokrine svedkirtler, **glandula ceruminosae**, som producerer et svedlignende sekret. Sekretet sammen med sekret fra fedtkirtler danner ørevoks, **cerumen**, som yder fugtighed og selvrensning til øregangen.

Trommehinden, **membrana tympanica**, er en cirkulær hinde med epithel på begge sider, som adskiller mellemøret fra det ydre øregang. Gennem dens svingninger overføres lydbølger fra den ydre øregang til mellemøret og videreføres til det indre øre. Trommehinde er tragtformet. Dens mediale flade er sammenvokset med hammerskaftet, **manubrium mallei** og dens centrale parti, **umbo**, er trukket ind mod trommehulen. Randpartiet er fæstnet i en fure på tindingebenets **pars tympanica**. Den øverste del hvor der mangler furen, er stedet tyndt og benævnes **pars flaccida**, og resten af delen, der er tykkere, kaldes **pars tensa**.

Blodforsyningen foregår ved små arterier fra **a. auricularis posterior** og **a. temporalis superficialis** fra **a. carotis externa**. Selve øregangen forsynes med **a. auricularis profunda** fra **a. maxillaris**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

N. auricularis magnus, **n. occipitalis minor** fra **plexus cervicalis** og **n. facialis** innerverer huden med sensoriske fibre på den mediale del og bageste af laterale del af øremuslingen. **N. auriculotemporalis** fra **n. mandibularis** innerverer forvæggen og loftet i den ydre øregang samt den tilstødende del af trommehinden. Den resterende del af øregang og den udvendig flade af trommehinde forsynes af **ramus auricularis n. vagi**, hvor man kan ved otoskopi udløse vagusrefleks i form af hoste. Trommehinden på indvendige side innerveres sensitiv af **n. tympanicus** fra **n. glossopharyngeus**.

I trommehulen findes mellemøret, **auris media**, som omfatter trommehinden med 3 øreknogler, der overfører trommehindens svingninger ind til det indre øre. Trommehulen kan inddeles i **mesotympanon**, den egentlige trommehule; **hypotympanon**, som ligger under trommehindens niveau og **epitympanon**, som ligger over trommehindens niveau og her findes hovedparten af øreknoglerne. Selve slimhinden er beklædt med enlaget pladeepithel.



Loftet, **paries tegmentalis**, udgøres af en tynd knogleplade, **tegmen tympani**, der adskiller trommehulen fra fossa cranii media.

Gulvet, **paries jugularis**, dannes af en tynd knogleplade, som vender ned mod fossa jugularis med bulbus superior v. jugularis interna og en åbning til **n. tympanicus** fra **n. glossopharyngeus**, som fører præganglionære parasympatiske tråde til ganglion oticum, hvorfra postganglionære tråde løber til glandula parotidea.

Medialvæggen, **paries labyrinthicus**, vender mod det indre øre, og man ser her promontorium fremkaldt af sneglevinding. Bagved og over promintoret ses en oval åbning, det ovale vindue, der giver adgang til vestibulum og scala vestibuli. Nedadtil findes en anden åbning, det runde vindue, der giver adgang til scala tympani. Den er lukket af en bindevævsmembran. Man ser også processus cochleariformis som er den bageste del af septum canalis musculotubarii. Den danner en trisse til senen af **m. tensor tympani** ved den forreste del af det ovale vindue. Man ser også prominentiae canalis facialis og canalis semicircularis lateralis.

Lateralvæggen, **paries membranaceus**, dannes af trommehinden.

Forvæggen, **paries caroticus**, dannes nedadtil af en tynd knogleplade, der danner bagvæggen i **canalis caroticus**. Over canalis caroticus fører en bred åbning ind til **canalis musculotubarius**, som deles i en øvre mindre semicanalis til **m. tensor tympani**, og en nedre større semicanalis til **tubae auditivae**.

Bagvæggen, **paries mastoideus**, ligger foran cellulae mastoideae i antrum mastoideum og canalis facialis.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Øregangen og mellemøret bliver forsynet af **a. auricularis profunda** fra a. maxillaris. Venerne tømmer sig i **plexus pterygoideus** og i **sinus petrosus**. Slimhinden forsynes med sensitive tråde fra **plexus tympanicus**, der ligger på promontoriet i medialvæggen.

Øreknoglerne, **ossicula auditus**, består af hammeren, ambolten og stigbøjlen.

Hammeren, **malleus**, har et hoved, **caput**, et skaft, **manubrium** og **processus lateralis** og **anterior**. Caput er forbundet til incus via en ledfacet. **Malleus** er sammenvokset til trommehinden med sit **manubrium**.

Ambolten, **incus**, har 3 dele: **corpus**, **crus longum** og **crus brevis**. Crus longum forløber parallelt med manubrium mallei i cavitas tympanica og danner forbindelse til stapes.

Stigbøjlen, **stapes**, har en **caput** og en **basis** forbundet sammen af **crus anterior** og **crus posterior**. Basis har forbindelse til det ovale vindue. Forholdet mellem trommehinden og stapes areal er 14:1.

Leddene mellem øreknoglerne er **synoviale**. Men alligevel er bevægelsesomfanget begrænset og alle 3 øreknogler bevæges nærmest som en helhed. De knogler danner en kæde gennem det ydre øre og det indre øre, og forbinder således trommehinden med det ovale vindue i cochlea.



Der findes 2 muskler, **m. tensor tympani** og **m. stapedius**, der er med til at regulere hørelse. **M. tensor tympani** ligger i **semicanalis m. tensoris tympani** og ender som en sene på **processus cochleariformis**. Musklen innerveres af en gren fra n. mandibularis. Den kontraherer sig reflektorisk ved en høj lyd og trækker manubrium mallei ind mod cavitas tympanica. Dette medfører, at trommehinden spændes pga. sammenvoksningen med manubrium mallei, og dens svingninger dæmpes. **M. stapedis** udspringer fra eminentia pyramidalis og løber fremad og fæstner sig på caput stapedis. Musklen innerveres af n. facialis via n. stapedius. Den kontraherer sig reflektorisk ved en høj lyd og trækker stapesfodpladen ud fra det ovale vindue og hæmmer lydoverføringen ind til det indre øre.

Det indre øre, **auris interna**, findes i pars petrosa (fjeldsbenet) og indeholder cochlea og ligevægtsorganet med de 3 buegange, ligevægtshøreorganet, **organum vestibulocochleare**.

Vestibulum er en oval kapsel, hvor bagtil overgår i **buegange** og fortil i **sneglen**. Inde i den benede snegl forløber den hindede snegl, **ductus cochlearis**, som er et trekantet tyndvægget rør, der indeholder **endolymfe**. Ductus cochlearis er fastgjort til en knogleliste på den centrale knoglepille og til ydervæggen af den benede kanal. Væggen mod den benede del dannes af specielle epithelceller, **stria vascularis**, der er ansvarlige for dannelse af endolymfen. Ductus cochlearis opdeler hulrummet i den benede snegl i en øvre **scala vestibuli**, der



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

begynder ved det ovale vindue, og en nedre **scala tympanica**, der ender blindt ved det runde vindue. De to scalaer er indbyrdes forbundne ved toppen af sneglen. De begge er fyldt med **perilymfe**.

Gulvet i den hindede snegl dannes foruden af den ovennævnte knogleliste af en epitelbeklædt bindevævshinde, som benævnes **membrana basilaris**. På oversiden af denne er epitelet fortykket og danner **det Cortiske organ** der er høreorganet. Det består af receptorceller, som kaldes **hårcellerne** og af **støtteceller**. Hårcellerne er dækket af en membran, **membrana tectoria**, som hvælver sig over det Cortiske organ. Lydbølger fremkalder bevægelser af stighbøjens fodplade i det ovale vindue, og udløser vibrationer i perilymfen i scala vestibuli, som forplanter sig gennem scala tympani til det runde vindue, der er i stand til at optage øget tryk fra perilymfen. Under lydbølgernes passage bliver membrana basilaris med det Cortiske organ bragt i svingninger. Herved opstår kontakt mellem hårcellerne og membrana tectoria. Ved kontakten opstår generatorpotentialer i hårcellerne, og disse aktiverer de afferente nerver.

Den fysiske struktur af basalmembranen bevirker, at svingninger med forskellig frekvens aktiverer hårceller med forskellig beliggenhed i det Cortiske organ. Membrana basilaris bliver bredere og bredere fra det ovale vindue op mod sneglens top. Samtidig aftager udspændingsgraden af membranen, således at dens stivhed ved sneglens top er mindre end ved det ovale vindue. De dybeste toner giver størst udslag, hvor membranen er bred og mindst udspændt, altså ved membranens top, mens de højeste toner påvirker membranen kraftigst ved basis. Sansehårene på sansecellerne vil deformeres, idet de er indlejret i den ubevægelige membrana tectoria. Herved aktiveres forskellige nervetråde, og man "hører" lyd af forskellig tonehøjde. De afferente nervetråde samles i **ganglion spirale** i sneglen og går som n. cochlearis til forskellige dele af CNS.

Det indre øre bliver forsynet af **a. labyrinthi**, der afgår fra **a. basilaris** eller **a. cerebelli inferior anterior**. De semicirculære kanaler har deres egen forsyning fra **a. stylomastoidea** fra a. carotis externa.

Venerne ender først og fremmest i **vv. labyrinthi**, der tømmer sig i **sinus sigmoideus** og **vv. vestibulares** fra vestibularapparat tømmer sig i **sinus transversus**. Der findes ikke lymfekar i det indre øre.

Den centrale del af sneglen er benet og forsynet med små åbninger, der tjener som passage for nervegrene af **n. cochlearis** og **n. vestibularis**, der kommer frem under pons, løber gennem cisterna cerebellopontine i fossa cranii posterior, hvorefter den træder ind i meatus acusticus internus og fortsætter ind til det indre øre.

Det cortiske organ

Langs membrana basilaris er der 2 rækker af sanseceller med stereocilier omgivet af støtteceller, **pilarceller**, **de indre hårceller** og **de ydre hårceller**. Membrana basilaris overfører vibration til cortis organet, hvor de indre hårceller opfanger lyden (modtager afferente fibre), mens de ydre hårceller modtager efferente nervefibre og



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

regulerer organets følsomhed og forstærkning ved at kontrahere og bevæge membrana basilaris. På de ydre hårceller er der en membran, **membrana tectoria**, der er indirekte fæsnet til den benede væggen. Sanseceller og støtteceller tilsammen udgør **det cortis organ**.

De indre hårcellers stereocilier er ikke i kontakt med membrana tectoria. De har forskellige længder, hvor den lave er fæsnet til den høje via **en topplenka**. Når der sker en bøjning i retning af de længste stereocilier, depolariseres hårcellen og der dannes et receptorpotential, mens bøjning den anden vej hyperpolariserer hårcellen. Ved depolariseringen åbnes ionkanaler, hvor der sker en indstrømning af kalium og der frisættes neurotransmitter, **glutamat**. Glutamat overfører signalet til de sensoriske nervefibre, så de danner aktionspotentialer som ledes til hjernestammen. Når stereocilier bevæger sig frem og tilbage, følger receptorpotentialen **en sinuskurve**.

De efferente fibre, som de ydre hårceller modtager, kommer fra **oliva superior**. Der frisættes acetylcolin og sandsynligvis ATP, som virker hyperpolariserende på cellerne og dermed reduceres impulsfrekvensen i de sensoriske fibre i de indre hårceller. Oliva superior er derfor med til at regulere informationsstrømmen fra høreorganet, **det olivacochleære bundt**. Den har også betydning for hvor i rummet lyden kommer fra. Den modtager information fra nucleus cochlearis ventralis om forskelle i lydintensitet, ankomsttid og vinkel på lyden i de to hørenerver. På den måde er den i stand til at lokalisere lydkilden.

Impulser fra cochlearis til hørebarken

Nervus cochlearis er en del af 8. hjernenerve, som leder impulser fra cochlea. De afferente fibre har sine cellelegemer i **ganglion spirale**, som ligger i lamina spiralis ossea. Fibrene går gennem den indre øregang, **meatus acusticus internus**, til den cerebellopontine vinkel. Der træder nerven ind i cochleariskernerne. Cochleariskernerne består af en dorsal og ventral kerne, der ligger på siden af medulla oblongata udenfor den nedre lillehjernestilk. Afferente fibre fra n. cochlearis deler sig når de kommer ind og ender i de 2 kerner. Fra cochleariskernerne ledes signalet videre i **stria acusticae** dorsalt for den nedre lillehjernestilk, krydser gennem retikulærsubstansen til den modsatte side og lægger sig i en bane, **lemniscus laterale** til **colliculus inferior**. Denne bane er vigtig for at rette opmærksomheden mod en lyd. Forbindelser fra den ventrale kerne tager en omvej i **corpus trapezoideum** i den nederste del af pons og gennem **oliva superior** (kan på begge sider) til colliculus inferior på den modsatte side. Denne bane er vigtig for at lokalisere en lydkilde. Fra colliculus inferior sendes fibre videre til **corpus geniculatum mediale** i thalamus. Den sidste led går til **den auditiva cortex** i **gyrus temporalis superior**. Fibrene løber i den bagre del af capsula interna. Hørebarken er i stand til både registre dybe og høje toner. Rostralt for A1 i cortex registrerer de dybe toner, mens caudalt for A1 informerer om høje toner.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Der findes også en 3. bane, beskrevet i andre fagbøger, intermedius, der afgår fra den dorsale rod af den ventrale cochlearis kerne. Den ascenderer ipsilateralt i lemniscus lateralis fra oliva superior til colliculus inferior, hvor den danner synapse med neuroner i corpus geniculatum mediale, og videre til auditiva cortex i temporallappen.

Hørebanerne er dobbeltsidige, så signalerne fra det ene øre kommer til begge hemisfærer. Ensidig ødelæggelse af banerne giver derfor ikke tydelig hørselsnedsættelse. Derimod kan evnen til at bestemme hvor en lyd kommer fra, reduceres.

Der findes rigelige med inhibitoriske interneuroner med transmittere **GABA** og **glysin**. Sådanne "undertrykkelse" er vigtige, da vi kan udvælge de lyde der er vigtige for os f.eks. i et rum fuldt med mennesker.

Auditive reflekser

Høreindtrykket spiller også en rolle for udløsning af forskellige reflekser. Fra de opstigende hørebanerne går der fibre til retikulærsubstansen, og disse formidler den pludselige muskelaktivitet ved en uventet kraftig lyd. Fra retikulærsubstansen formidles signalerne videre til motoneuronerne i rygmarven og hjernenerverne. Der er også overføringen af lydimpulser til facialiskerne og trigeminuskerne, som innerverer m. stapedius og m. tensor tympani. Disse tjener til at beskytte reflektorisk mod stærk lyd. Ved lammelse af nervus facialis bliver man overfølsom for lyd, **hyperacusis**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Ligevægtsorganet

Ligevægtsorganet er *den vestibulære del* af **labyrinten** i det indre øre. Signaler fra ligevægtsapparatet bidrager til vores bevidste opfattelse af kroppens stilling og bevægelser i rummet. Den dominerende opgave er automatisk, refleksmæssig kontrol over kropsbalance og øjenbevægelser. Det er også afhængigt af signaler fra sanseorganer, som registrerer hovedets stilling og bevægelser.

Ligevægtsapparatet ligger i pars petrosa og udgør den anden del af labyrinten og består af 2 små blærer, **sacculus** og **utrículus**, og 3 ½-cirkelformede rør, buegangene, **ductus semicirculares**. De 3 buegangene står lodret på hinanden i 3 plan. Hver af disse har en udvidelse i den ene ende, **ampullen**. I hver ampulla er der en liste, **crista ampullaris**, hvor der findes hårceller med sansehår af lignende type som i cochlea. Der findes også sansepithel i sacculus og utrículus hhv. **macula sacculi** og **macula utriculi**. Sansehårene er dækket af geleagtige masse, **cupula**. Der ligger også krystaller af calciumsalte, **otolitter**.

Hele vestibulum indeholder endolympfen. Strømningen af endolympfen bevæger sig modsat af hovedet og stimulerer (bøjer) hermed sansecellerne. Dette aktiverer eller hæmmer sansecellen, afhængig af hvilken vej bøjningen foregår. I buegangene er den adekvate stimuli **rotationsbevægelser af hovedet**. Men det er ikke tale om hvilken som helst rotationsbevægelse, men en ændring af bevægelse. Disse receptorer har **en dynamisk følsomhed**. Buegangenes orientering sørger for, at rotation af hovedet i hvilken som helst retning fører til en aktivitet af receptorerne i en af buegangene.

Sacculus og utrículus reagerer på **lineær acceleration** og **hovedets stilling**. Utrículus registrerer stillinger om en sagittal akse, dvs. mere eller mindre sidebøjning af hovedet, og sacculus registrerer sandsynligvis stillinger om en tilnærmet frontal-tranversal-akse dvs. fleksion og ekstention i nakkeledene. Otolitterne virker pga. deres vægt via tyngdekraften. Når hovedet hældes, trækker otolitterne i sansehårene og medfører stimulation. Enhver tænkelig stilling vil give hovedet forskellige stimulering af sansecellerne i utrículus og sacculus og give CNS information. Denne egenskab er afhængig af at der findes receptorer i sacculus og utrículus som er **langsomt eller ikke-adapterende**. Dette er en forudsætning for **en statisk følsomhed**.

Ligevægtskernerne og banerne

De **primære afferente fibre** fra ligevægtsapparatet løber i **n. vestibularis** til forskellige dele af vestibulariskernerne. Kernerne strækker sig over et stort område i bunden af 4. ventrikel og består af 4 store kerner, **nucleus vestibularis superior, lateralis, medialis** og **descendens**.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

De fleste fibre fra buegangene ender i øvre del af den mediale kerne og i nucleus superior, mens den laterale kerne modtager fibre fra utriculus. Cellerne i nucleus superior reagerer først og fremmest på rotationsbevægelse af hovedet, mens celler i nucleus lateralis særlig er følsomme for hovedets stilling.

Vestibulariskernerne modtager, udover fibre fra buegangene og utriculus/sacculus, afferente fibre fra medulla spinalis, reticulærsubstansen, enkelte kerner i mesencephalon (*colliculus superior*) og fra cerebellum (*lobus floccolonodularis* og *fra lobus anterior*). Fibre fra cerebellum bidrager med, at styrken på de vestibulære reflekser kan justeres ved ændrede krav, som læring af nye bevægelser, under væksten når hovedet størrelse ændrer sig, og når man begynder med briller. De modtager ikke nogen direkte påvirkning fra cortex, men kan alligevel påvirkes fra cortex via retikulærsubstansen f.eks. fibre fra bagre parietalcortex, hvor mange neuroners aktivitet er relateret til kropsbilledet og orientering af rummet.

Vestibulariskernernes **efferente fibre** virker først og fremmest på 3 områder: *motoneuroner for medulla spinalis*, *motoneuroner for hjernenervekerne for ydre øjemuskler* og *cerebellum*.

Fibre til øjenbevægelser kommer fra nucleus superior og medialis, som selv modtager fibre via n. vestibularis fra buegangene. Axonerne fra kerner samler sig i **fasciculus longitudinalis medialis** og løber opad og ender i abducens, thochlearis og oculomotoriske kernerne og sørger for, at billedet holdes rolig på retina når hovedet bevæger sig, **vestibulo-okulær reflexen**.

Fibre til medulla spinalis kommer fra den laterale vestibulariskernen og danner **tractus vestibulospinalis** i forstrengen. Fibrene ender på alle niveauer af medulla spinalis i forhornet, delvis monosynaptisk på alfa- og gamma-motoneuroner. Banen har en vigtig indflydelse på muskler (ekstensorer), som bidrager til ligevægt og holdning. Fra nucleus medialis danner fibrene **en vestibulospinal bane** i forstrengen ned til de cervikale og øverste thorakalsegmenter og har betydning for de refleksbevægelser af hovedet som svar på vestibulære stimuli, **vestibulocervikal reflexen**.

Fibre til cerebellum ender først og fremmest i lobus floccolonodularis og som virker tilbage på vestibulokernerne og retikulærsubstansen og kan regulere styrke på vestibulo-okulære reflekser. Fibre fra cerebellum er også med til at finkoordinere muskulatur og bevægelse.

Vestibulære reflekser

Labyrintreflekser

Der findes **toniske** og **fasiske labyrintreflekser**. Toniske labyrintreflekser er signaler fra utriculus og sacculus hvor stimulus er lineær acceleration. Fasiske labyrintreflekser er signaler fra buegangene, hvor stimulus er rotation af hovedet. Labyrintreflekserne udløses af stimulering af labyrinten i det indre øre f.eks vestibulo-



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

okulære og vestibulocervikale reflekser. De formidles via de vestibulospinale baner og udløser muskelkontraktioner i kroppen og ekstremiteterne som bidrager til at holde hovedets stilling i rummet konstant.

Posturale reflekser

Posturale reflekser bruges om automatiske responser udløst fra ligevægtsapparatet (labyrinthreflekser) og fra proprioceptorer (nakkereflekser) og kontraktioner som svar på stræk af muskler (strækkemuskler). De har det til fælles at de tjener til at opretholde og genvinde vores oprejste stilling, hvis balancen forstyrres, og de sikrer de bedste udgangsstillinger for specielle bevægelser.

Vestibulo-okulære reflekser

Disse reflekser er med til at justere øjnenes stilling og bevægelser i forhold til hovedet, således at billedet holdes rolig på retina selvom hovedet bevæges. Disse reflekser består af 3 neuroner:

- Primærafferente fibre fra buegangene løber i n. vestibularis (n. vestibulocochlearia)
- Neuroner i vestibulariskernerne som sender axoner i fasciculus longitudinalis medialis til flere øjenmuskelkerner.
- Motoneuronerne i disse kerner som sender axoner til øjenmuskler

En rotation af hovedet i en hvilken som helst retning følges af en kompenserende modsatrettet bevægelse af øjnene, så billedet holdes stille på retina. Receptorceller i vestibulo-okulære reflekser er hårceller i buegangene. Rotation af hovedet sætter endolymfen i buegangene i bevægelse. Hvis bevægelsen bliver for stor til at billedet kan holdes stille, opstår der **sakkadebevægelse** i samme retning hvor hovedet bevæger sig. Billedet fæses på ny, og en ny langsom bevægelse kommer i gang. En veksling mellem langsomme følgebevægelser og sakkader kaldes **nystagmus**. Nysstagnus udløst af ligevægtsapparat kaldes for **vestibulære nystagmus**. Nystagmus udløst af bevægelser i omgivelserne kaldes for **optokinetisk nystagmus**.

Optokinetiske refleks

Denne refleks er følgebevægelser eller sakkader og virker ved at stabilisere billedet på retina når hele synsfeltet bevæger sig i forhold til til hovedet. Receptorceller i refleksen er fotoreceptorer i retina.

Vestibulocochlea refleks:

F.eks. man drejer hovedet til højre, mens man kigger på det samme på den venstre side.

Kortikal behandling af vestibulære signaler



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Et hovedområde for vestibulære signaler ligger i insulaområdet på overgang mellem parietal- og temporallapper. Ved skader i dette område optræder der balanceproblemer hos patienter med slagtilfælde. Andre områder hvor vestibulære proprioceptorer og somatosensoriske signaler kommer ind, ligger i parietallappen, i præmotorisk cortex og gyrus cinguli. De forskellige vestibulære områder i cortex er indbyrdes forbundet og sender nedstigende fibre til vestibulariskernerne.

For at holde balancen skal der være:

1. Vestibulære apparat
2. Proprioceptiv apparat
3. Synsapparat.

Der skal fungere mindst 2 af de 3 apparat for at holde balancen.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Øjet, ophthalmos



Man siger, at øjnene er vejen ind til sjælen. Et øje består af det ydre øje, tåreapparat, øjenhulen med øjeæble, dets ydre muskler og bindevævsapparat, kar, nerver samt synsbanen.

Det ydre øje

Det ydre øje udgøres af **øjnebryn, supercilium**, som forløber parallelt med margo supraorbitalis. Øjenlåg, **palpebra superior** og **palpebra inferior**, beskytter øjnene og holder hornhinden fugtig og ren ved deres konstante blinken, og samtidigt regulerer de den lysmængde, der når retina. Det øvre øjenlåg er afgrænset ved supercilium og er udstyret med en muskel **m. levator palpebrae superioris** og det nedre låg

er uskrapet afgrænset ved **sulcus infrapalpebralis**. Forbindelsen mellem det øvre og nedre øjenlåg kaldes **commissura palpebrarum medialis** og **lateralis**. Selve øjenkrogene kaldes den runde **angulus (canthus) bgoculi medialis**, der er lidt lavere end den skrape **angulus (canthus) oculi lateralis**.

På den forreste kant er der fæstnet øjenvipperne, **cilia**, der giver en vis beskyttelse mod fremmedlegemer og er sansehår. Knyttet til cilierne ses mindre talgkirtler, **glandulae ciliares**. I den bageste kant i øjenlåget ses der store fedtkirtler, **glandulae tarsales**. Den enkelte kirtel udgøres af en lang, vertikalt orienteret kirtelgang besat med alveolære endestykker. Deres fedtede vandskyende sekret bevirker, at øjenlågene slutter lufttæt op mod hinanden ved lukket øjenspalte.

I hvert øjenlåg findes der et fibrøst skelet dannet af **tarsus** og **septum orbitale**. Begge øjenlåg indeholder glat muskulatur, **mm. tarsales**. **M. tarsalis superior** er forbundet med **m. levator palpebrae superioris** og **m. tarsalis inferior** forbinder **m. obliquus inferior** med **tarsus inferior**. De er sympatiske innerverede fra ganglion cervicale superius. **M. levator palpebrae superioris** udspringer bagtil i orbita over **anulus tendineus communis** og ender som sene, hvorefter den udbreder sig vifteformet og spalter i et profundt, der hæfter sig på den øvre rand af **tarsus** og et superficielt blad, der hæfter sig på huden med strøg gennem **pars palpebralis m. orbicularis oculi**. Den innerveres af **n. oculomotorius**. Til siderne smelter tarsi sammen under dannelse af **ligamentum palpebrale mediale** som hæfter på **crista lacrimalis anterior** foran **fossa sacci lacrimalis**, og **ligamentum palpebrale laterale** som hæfter på kindbenet lige bag ved orbitalranden.

Septum orbitale er et tyndt, stærkt fibrøst blad, som fra **aditus orbitae** strækker sig op og hæfter sig til tarsi.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Øjets bindehinde er en tynd slimhinde, der kan inddeles i 3 dele:

- *Tunica conjunctiva palpebralis*, der beklæder bagsiden af øjenlågene.
- *Tunica conjunctiva bulbaris*, som beklæder bulbus fra sulcus sclerae til de øjenmuskulernes insertion.
- *Fornix conjunctivae superior og inferior*, der er omslagsfolderne.

De tilsammen danner **saccus conjunctivalis**, som er et lukket spaltrum ved lukkede øjne.

Tåreapparatet

Tåreapparatet består af tårekirtlen og af tårevejene. Mellem tårekirtlen og tårevejene passerer væsken i conjunctivalsækken, som fugter cornea og conjunctiva.

Ved angulus oculi medialis ses et lille trekantet felt, hvori man ser **caruncula lacrimalis**. Lateralt for denne findes **plica semilunaris conjunctivae**. Lateralt for det findes der i det øvre og nedre øjelåg en lille åbning, **punctum lacrimale**, der fører ind i tårekanalen.

Tårekirtlen, **glandula lacrimalis**, ligger i den øvre laterale del af orbita i **fossa glandulae lacrimalis**. Den bliver spaltet ufuldstændigt af m. levator palpebrae superioris. Den har formen som en stor mandel. Farven er grårød og konsistensen blød. Kirtlen er opbygget af serøst kirtelvæv. Den har ingen kapsel og er fæstnet til periorbita med svage bindevævsstrøg. Den har ca. 10-20 udførselsgange i den laterale del af fornix conjunctivae superior.

Tårekanalerne, canaliculi lacrimales, begynder i hvert øjenlåg med punctum lacrimale, hvor tårevæsken opsuges ved kapillærvirkning. De begge er løst bundet til deres omgivelser og ender i tåresækken.

Tåresækken, saccus lacrimalis, er den øvre blinde ende af tåregangen og ligger i **fossa sacci lacrimalis** mellem **crista lacrimalis anterior** og **posterior** af **os lacrimale** bagved lig. palpebrale mediale. Tåregangen, **ductus nasolacrimalis**, er rettet nedad i den **ossøse canalis nasolacrimalis** med udmundingen i den forreste del af **meatus nasi inferior** ca. 3 cm bag ved nares.

Øjenhulen og øjeæblet

Øjenhulen, **orbita**, er det store tragtformede hulrum og beskrives som en 4-sidet pyramide med basis forrest. Længdeakserne for de 2 øjenhuler er rettet skråt bagud og medialt.

Øjeæblet, **bulbus oculi**, er kugleformet med en diameter på ca. 24 mm hos den voksne. Det vejer ca. 7-8 g. Det har et indre tryk på 15-20 mm Hg, som bidrager til den faste konsistens.





Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Væggen i bulbus oculi består af 3 lag. Yderst finder vi senehinden, **sclerea**, som fortil går over i den glasklare hornhinde, **cornea**. Grænsen mellem de 2 segmenter markeres af en svag cirkulær fure, **sulcus sclerae**.

Under sclerea ligger der årehinden, **choroidea**, der er rigt med blodkar og forsyner de ydre dele af nethinden samt indeholder rigeligt med pigment, der sikrer, at lyset bare slipper ind gennem pupillen uden refleksion af lyset. **Corpus ciliare** er fortsættelse af choroidea, der indeholder rigelige med glatte muskelceller, **m. ciliaris**, og danner fortil en ring. Det sørger for reguleringen af linsens krumning. F.eks. ved stærk krumning kan vi se skrappt på noget indenfor ca. 6 meter. Det er fjernpunktet. Hvis vi ser på noget der er længere væk, vil linsen fortsat have samme krumning. Kommer vi i nært hold, kontraherer m. ciliaris kraftigere. Her kaldes det **akkommodation**. Det er nærpunktet.

Omkring overgang mellem sclera og cornea fortsætter choroidea som **iris**. Denne er en cirkelrund skive med et hul i midten, **pupillen**. Den indeholder også glatte muskelceller og pigmentceller, der bestemmer øjets farve. Nogle muskelfibre er ordnet cirkulært rundt om pupillen, **m. sphincter pupillae**, der forsnævrer pupillen ved at trække sig sammen, mens andre er ordnet radiært, **m. dilatator pupillae**, som dilaterer pupillen. På den måde reguleres den lysmængde, som kommer ind i øjet. Det styres automatisk af en refleks.

Helt inderst er øjeæblet beklædt med nethinden, **retina**. Den består ud mod choroidea af et enlaget kubisk epitel med store mængder pigmentkorn i cellerne, **pigmentepithelet**. Derefter kommer **fotoreceptorerne** for synssansen. Udløber fra fotoreceptorer har kontakt til **bipolarceller**, som overfører signalet til **gangliceller**. Axonerne fra ganglicellerne forlader øjet i **nervus opticus**. Der findes også interneuroner i forløbet, **horisontalceller**, der formidler lateral inhibition og **amakrinceller**, der formidler kontakten mellem bipolarcellerne og gangliceller, der er knyttet til stave.

Selve fotoreceptorerne består af **stave-** og **tappeceller**. Stavene er ansvarlige for synet ved svagt lys. Stavene indeholder rhodopsin, der består af en proteindel, **opsin** og **retinal**, som er et aldehyd af vitamin A. Retinal er lysabsorberende. Synet formidlet af stavene kaldes **skotopisk syn**. Vitamin A er nødvendigt for syntesen af rhodopsin, da ved mangel går det ud over synet ved dårligt lys (natteblindhed).

Tappenes synspigment skiller sig fra stavenes ved små forskelle i proteinstrukturen af opsinmolekylene. Der er 3 typer med hver deres variant af pigment (blå, grøn og røde ved hhv. 440, 540 og 560 nm) og kan informere om farver og form og findes i fovea centralis af **macula lutea**. Synet formidlet af tappene kaldes **fotopisk syn**.

Stavene har en lysfølsomhed som er ca. 1000 gange større end tappenes og deres sensitivitet kan ved adaptation (nattesyn) yderligere forøges. Stavene findes i langt større antal (ca. 120 millioner) end tappene (ca. 4 millioner), men giver ingen farveopfattelse, kun gråsyn. En anden forskel er at der er en stor grad af konvergens i stave, i gennemsnit er der mere end 100 fotoreceptorer koblet til en ganglicelle. I den perifere del



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

af synsfeltet er endnu større grad af konvergens (lavere synsskræthed) da stavene er flest der, mens i den central del meget mindre. I macula området hvor er der flest tappe, findes der næsten en til en forbindelse. Dette er med til at øge synsskræthed i centralområdet end i periferområdet og formidler samtidigt farver. Generelt siger man at tætheden af fotoreceptorerne aftager, jo mere perifere man kommer.

Deres adekvate stimulus er elektromagnetiske bølger med bølglængde fra 400 til 700 nm. Lyset med kortere bølglængder, **ultraviolette stråler**, eller længere bølglængder, **infrarøde**, reagerer øjet ikke på.

Fotoreceptorerne er normalt depolariseret med membranpotentialen -30 mV. Dette skyldes at Na-kanaler står åbne. Fotoreceptorerne og de bipolare celler danner ikke aktionspotentialer, kun spændingsforskelle. Da afstanden er så lille mellem dem, at selv om små ændringer er nok til at udløse aktionspotentialer, der fører til frisætning af transmitteren. Der er ikke nogen bestemt tærskel, der skal overskrides. Lyset fører til at Na-kanaler lukker sig og åbner Ca-kanaler. Der sker en aktivering af G-proteiner og nedbrydning af cGMP. Derved hyperpolariserer cellen og reducerer transmitterfrisætningen. Nedbrydningen af cGMP medfører lukningen af Na-kanaler. Det betyder, at fotoreceptorerne frisætter transmittorer ved depolariseringen i mørket, dvs. uden lyspåvirkning.

Hver fotoreceptor har kontakt til 2 slags **bipolareceller**: en hvor den fører til depolarisering og anden hvor den fører til hyperpolarisering.

Bipolareceller virker videre på ganglieceller ved eksitation. Der er også 2 slags ganglieceller: **M-celler** og **P-celler**, der ender i forskellige dele af corpus geniculatum laterale. **M står for magnocellulære**; disse celler er store og findes i de 2 mest ventrale lag af 6 lag af corpus geniculatum laterale og de informerer om bevægelser og kontraster og ændring i lysintensitet, vigtigst for skotopisk syn. **P står for parvocellulære**; her er der små celler i de 4 dorsale lag og informerer om farvesyn og synet ved behov for stor synsskræthed..

Synsskræthed er størst i den bage del af øjet, der kaldes **macula lutea**. Centrum af macula er fordybet og kaldes **fovea centralis**. Fordybningen skyldes at bipolarceller og ganglieceller er trådt til side, så fotoreceptorerne ligger nær lyset. Tætheden af fotoreceptorer er meget højt her. En anden strukturel forskel af ganglieceller er, at de er meget mindre, både deres cellelegemer og dendrittræ, i det centrale område, hvor i det perifere område er de store. Det passer meget godt, at de har så mindre receptoriske felter i det centrale område.

Cornea består af et specielt bindevæv, hvor kollagenfibrillerne ligger regelmæssig ordnet, der gør den gennemsigtig. Cornea mangler åre, og ernæres derfor af tårevæsken og **kammervæsken**, som dannes af **corpus ciliare** og kar i iris. Cornea på forsiden er beklædt af et flerlaget pladeepithel med nogle få cellelag.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

En speciel type glia, **Muller-celler**, strækker sig gennem hele retina fra pigmentcellelaget til indersiden mod glaslegemet. De præsenterer sandsynligvis en form for astrocytter.

Efter cornea følger forreste øjenkammer, fyldt med kammervæske, og så pupillen med regnbuehinden, **iris** og linsen, **lens**, et gennemsigtigt legeme indesluttet i en elastisk kapsel. Linsen holdes via fine zonulatråde fæstet til **corpus ciliare** i en udspændt tilstand. Ved krumning af linsen sker der kontraktion af m. ciliaris, der gør at billedet er skrapet i fokus.

Øjet er bagtil fyldt med geleagtigt glaslegemet, **corpus vitreum**.

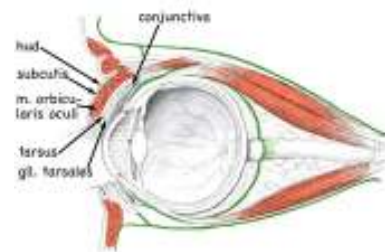
Tenon's kapsel er en tynd fibrøs hinde, som beklæder den bageste del af øjeæblet fra sulcus sclerea til indtrædelsesstedet af n. opticus. Ved bevægelser af øjeæblet bevæger bulbus og kapsel sig som en enhed i det omliggende orbitale fedtvæv. Senerne fra mm. recti og mm. obliqui perforerer Tenon's kapsel, inden de hæfter sig på sclera.

Corpus adiposum orbitae er den bageste del af orbita og danner en dyb skål med fedtvæv, hvori øjeæblet er lejret og pakker alle orbitas strukturer.

De ydre tværstribede muskler fæstner sig fast i øjeæblet og sørger for at blikket rettes mod det vi ønsker at se på, og at billedet falder på korresponderende punkter i de 2 nethinder. Dette er nødvendigt for at vi skal opfatte billedet som et og ikke se dobbelt. Øjeæblet kan roteres frit i alle retninger og man tager udgangspunkt i 3 akser: **frontalplanet, sagittalplanet og horisontalplanet**.

Øjeæblets muskulatur omfatter 7 muskler; **m. levator palpebrae superioris**, de 4 **mm. recti** og de 2 **mm. obliqui**.

M. rectus superior, inferior, medialis og lateralis er små slanke muskler, som har en fælles udspring fra **anulus tendineus communis**, der omgiver **canalis opticus**. Musklerne bliver bredere og fladere på vej mod insertionen og danner tilsammen en muskelkegle, der omgiver den bageste del af bulbus. De hæfter sig ca. 5-8 mm bag sulcus sclerea med m. rectus medialis nærmest cornea. M. rectus medialis og lateralis sørger for horisontale øjenbevægelser og m. rectus superior og inferior fremkalder vertikale øjenbevægelser.





Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

M. obliquus superior er en lang slank muskel, som udspringer medialt for anulus tendineus communis. Herfra løber den frem på overgangen mellem orbitas loft og medialvæg til tæt ved **aditus orbita**, hvor den som sene løber igennem en lille fibrøs slynge, **trochlea**. Senen bøjer herefter lateralt og bagud i en vinkel og løber under m. rectus superior og insererer på den bageste laterale øvre kvadrant. Virkningen af musklen er sammensat: den drejer øjet lateralt og nedover samt sørger for rotationsbevægelser. **M. obliquus inferior** er den korteste muskel. Den udspringer fra orbitas gulv lateralt for fossa sacci lacrimalis. Den løber lateralt og bagud under m. rectus inferior og hæfter sig på den bageste laterale nedre kvadrant. Den drejer øjet også lateralt, men til forskel fra m. obliquus superior, drejer den øjet opover samt rotation om en sagittal akse.

Øjenhulens nerver og kar

N. opticus, synsnerven, er en fremskudt udvækst fra diencephalon. Den udspringer ved chiasma opticum, hvorefter den løber i subarachnoidalrummet, gennem canalis opticus og fortsætter i orbita til bulbus oculi.

N. ophthalmicus afgår som den 1. trigeminusgren og deler i 3 grene før indgangen til fissura orbitalis superior:

N. lacrimalis går til den laterale øjenkrog og innoverer gl. lacrimalis.

N. frontalis deler sig i **n. supratrochlearis** og **n. supraorbitalis**. *N. supratrochlearis* krydser over trochlea og forsyner huden på det øvre øjenlåg samt huden over glabella og conjunctiva. *N. supraorbitalis* forlader orbita gennem foramen supraorbitalis, og løber op på panden og innoverer pandehuden op til vertex cranii.

N. nasociliaris kommer ind i orbita gennem anulus tendineus communis. Den forlader orbita ud for den mediale øjenkrog under trochlea som **n. infratrochlearis**, hvor den ender i huden over næseroden og tilstødende dele af palpebrae. Nerven afgiver **n. ethmoidalis posterior**, der gennem foramen ethmoidale posterior forsyner slimhinden i sinus sphenoidalis og de bageste sibensceller. **N. ethmoidalis anterior** forsyner de forreste sibensceller. Den er også øjeæblets sensoriske nerve, idet nerven bagtil har forbindelse med ganglion ciliare, hvorigennem de parasympatiske og sensitive tråde passerer via n. ciliaris brevis. Postganglionære sympatiske tråde passerer også igennem ganglion ciliare og fortsætter i nn. ciliares breves, andre i nn. ciliares longi og går til kar og m. dilatator pupillae.

Det nedre øjenlåg innoveres fra **n. infraorbitalis** fra **n. maxillaris**, den 2 trigeminusgren.

N. oculomotorius er den største af øjenmuskelnerven. Den innoverer orbitas muskler undtagen m. rectus lateralis og m. obliquus superior og indeholder parasympatiske tråde til innervation af m. sphincter pupillae og m. ciliaris via ganglion ciliare. Den stammer fra en kerne, **nucleus oculomotorius**, der er beliggende foran akvedukten i mesencephalon. Den træder ud på forsiden af mesencephalon ved midtlinien. Den træder ind i orbita gennem fissura orbitalis superior og deler sig i 2 grene. **Ramus superior** fortsætter opad og innoverer m. rectus superior og m. levator palpebrae superioris. **Ramus inferior** innoverer de resterende muskler.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Klinik

Ved skade af nervus oculomotorius drejes øjet lateralt og nedad. Desuden opstår der dobbeltsyn og ptose, dvs. øjenlåget hænger ned. Ødelæggelse af de parasympatiske fibre fører til dilatation af pupillen på den syge side end den raske pga. lammelse af m. sphincter pupillae, og lysrefleksen er borte. Evnen af akkomodation er også borte pga. lammelse af m. ciliare. Ved en delvis skade af nerven kan pupillen bare være lidt større og ved reaktionen på lys være langsommere end den friske side. Fordi nerven oculomotorius er udsat ved temporallapherniering ved øget intrakranielt tryk, er undersøgelsen af lysrefleksen, om pupillene er lige store, vigtig hos bevidstløse patienter efter hovedskade.

Ensidig beskadigelse af den ventrale del af mesencephalon på niveau med det afferente udspring af nerven kaldes **Webers syndrom** og kan give symptomer svarende til skade på n. oculomotorius og corticospinale og corticobulbære fibre som descenderer i crus cerebri.

N. trochlearis er den mindste af hjernenerverne og forsyner m. obliquus superior der fører øjet lateralt og nedad. Den stammer fra trochleariskernen, som også ligger foran akvedukten i den nedre del af mesencephalon. Den er den eneste nerve, der træder ud på bagsiden af hjernestammen.

N. abducens innerverer m. rectus lateralis og abducerer øjet. Den stammer fra abducenskernen, som ligger i den nedre del af pons. Den træder ud på midtlinien på den nedre del af pons.

Tårekirtlen modtager sine sekretoriske tråde fra **n. facialis** gennem **n. petrosa major**. Trådene afbrydes i **ganglion pterygopalatinum** hvor de parasympatiske tråde går til kirtlen gennem n. zygomaticus fra maxillaris.

A. ophthalmica er et gren fra a. carotis interna. Den kommer ind i orbita gennem canalis opticus i fælles duraskede med n. opticus. Efter at have passeret trochlea m. obliqui superioris deler den sig i sine 2 grene, **a. supratrochlearis** og **a. dorsalis nasi** til panden og næseryggen. Den afgiver mange grene, f.eks. **a. centralis retinae** der forsyner retina. Hvis den tilstoppes, degenererer retina hurtigt med blindhed. **A. lacrimalis** løber langs orbitas laterale væg og forsyner glandula lacrimalis og sender grene til angulus oculi lateralis og palpebrae. **Aa. palpebrales mediales** fra a. ophthalmica forsyner øjenlågene mediallyt og anastomoserer med **aa. palpebrales laterales** fra a. lacrimalis i **arcus palpebrales**. **A. supraorbitalis** er en stor gren, og passerer gennem foramen supraorbitalis og forsyner pandehulen. **Aa. ethmoidales posterior** og **anterior** løber mellem m. obliquus superior og m. rectus medialis og løber ind i hhv. foramen etmoidale posterius og anterius til forsyning af etmoidalceller.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Venerne er ordnet i 2 sæt: *Subkutane*, som ender i **v. angularis** og **vv. temporales superficiales**; *Subconjunctivale*, som tømmer sig i grenene til **vv. ophthalmicae**.

Øjeæblet mangler lymfekar.

Typer af øjenbevægelser og reflekser

Der findes 2 typer af øjenbevægelser: de reflektoriske og de voluntære. Voluntære bevægelser styres af forskellige dele af cortex, mens de reflektoriske styres af områder omkring colliculus superior og cerebellum.

- Hurtige konjugerede øjenbevægelser fra et fikseringspunkt til et andet, kaldes **sakkadebevægelser**. De er reflektoriske men kan også være viljestyrede.
- Blikket holdes fikseret ved jævne og rolige **følgebevægelser** når hovedet eller objektet vi ser på, bevæger sig. Billedet holdes hele tiden central i retina.
- **Konvergens** er når øjnens visuelle akser forandres når fikseringspunktet kommer nærmere. Det ledsages ofte af akkomodationen og pupilforsnævringen.
- Reflektoriske hovedbevægelser i forhold til omgivelser for at holde billedet central på retina kaldes **vestibulo-okulær refleks**. Refleksbuen består af 3 neuroner fra buegangene til de ydre øjenmusklerne.
- **Optokinetisk refleks** er når omgivelser bevæger sig i forhold til hovedet, og man prøver at holde billedet central på retina ved at lave følgebevægelser og sakkadebevægelser. Vekslen mellem de 2 bevægelser kaldes **nystagmus**.

Centre i hjernestammen for øjenbevægelser

Man har fundet et center for horisontale øjenbevægelser, lokaliseret i mediale dele af retikulærsubstansen i pons, **paramedian pontine reticular formation (PPRF)**. Den modtager forbindelser fra motoriske cortex, colliculus superior, nucleus vestibularis og cerebellum og virker som en præmotorisk station ved igangsætning af konjugerte horisontale sakkadebevægelser. Den ligger tættest ved abducenskernen og sender fibre til denne. Den sender også fibre til oculomotoriskkernen. Abducenskernen sender også axoner fra interneuroner til oculomotoriskkernen, der bla. styrer m. rectus medialis. Dette netværk sørger for aktivering af rectus lateralis på den ene side og rectus medialis på modsat side og hæmning af antagonister. Ved skader i PPRF-områder er det mest fremtrædende symptom ophævelse af horisontale bevægelser på den syge side. Det gælder især sakkadebevægelser. Ved ensidig afbrydelse af **fasciculus longitudinalis medialis** mellem abducens og oculomotoriskkernen optræder internukleær oftalmoplagi med ophævelse af adduktionsbevægelse af øget på samme side (m. rectus medialis).



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Center for vertikale og rotatoriske øjenbevægelser findes i retikulærsubstansen tæt ved oculomotoriskkernen. Området kaldes for **rostral interstitial nucleus of the medial longitudinal fasciculus (riMLF)**. Dette område modtager forbindelser fra vestibulariskernerne, fra colliculus superior, fra cortex og fra det frontale øjefelt.

Skader i cerebellum kan føre til forstyrrelser af både sakkader og følgebevægelser. Særlig mindre del af vermis er relateret til sakkader, mens flocculus og tilgrænsende dele af lobus posterior er vigtige for følgebevægelser.

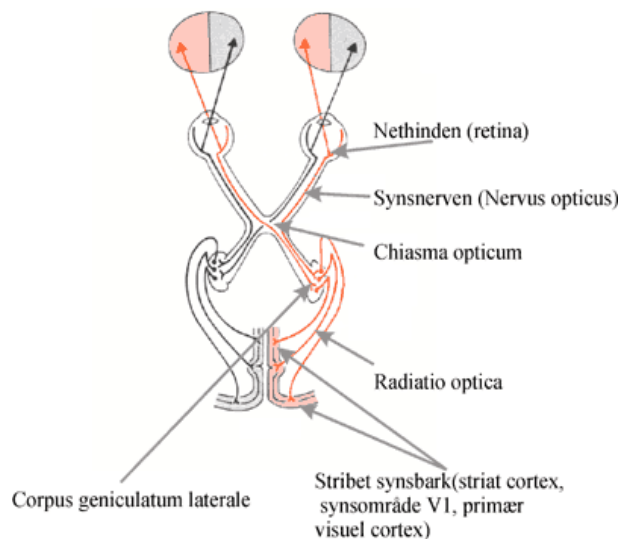
I hjernebarken er der to hovedområder af betydning for øjenbevægelser: det frontale øjefelt og flere mindre områder i parietal-temporalområdet. De fleste kortikale områder, **SMA, dorsallaterale dele af præfrontalcortex og dele af parietalcortex** aktiveres ved voluntære sakkader. De sender nedstigende forbindelser direkte og indirekte til colliculus superior og cerebellum. Disse er begge nødvendige for at sakkader udføres rigtig, men skader i dem medfører ikke fuldstændig ophævelsen af sakkader.

Følgebevægelser har særlig mindre områder i parietallappen og på overgang mellem temporallappen og occipitallappen. Area MT og MST er vigtige da de reagerer specielt på objekter som bevæger sig i synsfeltet og retningspecifikke. Et vigtigt signal går til ponskernerne og videre derfra til cerebellum. Fra cerebellum går besked til ligevægtskernerne og retikulærsubstansen og så derfra til øjenmuskelkernerne.

Forløbet fra retina til barken

Hyperpolariseringen er udgangspunkt for dannelsen af den fotosensitive impuls, der via de ganglieceller i retina føres ind til hjernens synscentre.

Axoner fra ganglieceller går mod bagsiden gennem **papilla nervi optici**. De danner **nervus opticus**, der går gennem øjenhullet og ud i kraniet. Her forener de sig i synsnervekrydsningen, **chiasma opticum**, hvor de nasale retina halvdelen krydser, mens de temporale dele går ukrydset. De fortsætter i **tractus opticus**, som slynger sig i **crus cereberi** og ender i **corpus geniculatum laterale** i thalamus. Det vil sige, at f.eks. venstre corpus geniculatum laterale modtager fibre fra venstre øjets temporale retina





Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

og højre øjets nasale retina. Fibre fra venstre øjes nasale retina går til højre del af area striata, samt at fibre fra nedre del af synsfeltet går til øvre del af sulcus calcarinus.

Under sit forløb mod corpus geniculatum laterale afgives fibre fra tractus opticus til visuelle reflekscentre i tectum, som via forbindelser til Edinger-Westphal kernen og fasciculus longitudinalis medialis er involveret i en række visuelle reflekser såsom lysrefleksen. I geniculatum laterale danner axoner synapser med et nyt sæt neuroner, der sender axoner bagtil. Disse fibre danner synsstrålingen, **radiatio optica**. Denne går et stykke ned i temporallappen og ender videre i omkring **sulcus calcarinus** i det primære visuelle barkområde, **area striata**, i occipitallappen. Her foregår analyse af synsinformation. Egenskaber i area striata muliggør grundlæggende analyse af form, dybde, bevægelse og farve. Cellerne i area striata har ikke de klassiske runde receptoriske felter. Den adekvat stimulus er aflange lysfelter eller kontraster mellem lys og skygge med en bestemt orientering. Man skelner mellem **simple, komplekse og hyperkomplekse celler**. Simple celler reagerer på lysstriber med rigtig orientering på et bestemt sted i synsfeltet. Komplekse celler reagerer på lysstriben med rigtig orientering på en større del af synsfeltet. De kan kende en vis kontur. Hyperkomplekse celler reagerer bedst i en endnu større del af synsfeltet. Celler med ens egenskaber ligger sammen f.eks. retnings-specifikke, bølglængdespecifikke og øjedominans.

Viderebehandlingen af objektidentifikation, og rumlige forhold og bevægelser foregår i **ekstrastriale synsområder** hhv. den ventrale del af temporallappen og den posterior del af parietallappen. Fibre fra de parvocellulære lagene af corpus geniculatum laterale projicerer til den ventrale del af temporallappen, mens fibre fra den magnocellulære delen af corpus geniculatum laterale projicerer til den posterior del af parietallappen.

Informationen integreres og modificeres på, og når til sidst frontallappen, hvor synsinformation bruges til kontrol af adfærd. Area striata kommunikerer med disse cortex områder via kortikokortikale associationsfibre.

En del af fibrene i radiatio optica ligger i bageste del af capsula interna og kan ødelægges ved infarkt sammen med pyramidebanefibre. Dobbeltsidige skader i ekstrastriale visuelle områder i temporallappen giver problemer med at identificere formen af genstanden. Man kan f.eks. ikke skelne mellem en trekant og en firekant klods. Skader i dele af bagre parietalcortex giver derimod problemer med at lokalisere objekter i forhold til hinanden og i rummet. Dette giver udslag i manglende evne til at udføre målrettede bevægelser.

Ikke alle fibre i nervus opticus ender i corpus geniculatum laterale. Nogen ender i kerner i mesencephalon, specielt colliculus superior og prætektale kerner. På den måde kan synsinformation formidles via flere led til cortex, selvom synsstrålingen eller area striata skulle være ødelagt. Disse baner formidler først og fremmest grove indtryk af bevægelser i synsfeltet. Forbindelser til colliculus superior er funktionelt vigtige for refleksbevægelser af øjnene og hovedet. De prætektale kerner indgår blandt andet i refleksbuen for lysrefleksen.



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

Lugtesansen og smagssansen

Det olfactoriske system

Øverst i slimhinden i næsehulen og i den øvre del af næseskillevæggen på hver side er der et område på ca. 1 cm², som indeholder specielle **sansceller** for lugt. Antallet af sansceller hos mennesket er anslået til at være over 10 millioner. Disse sansceller er neuroner til forskel fra sansehår i det indre øre. De indgår i pseudolagdelt epithel med **støtteceller** og **basalceller**. Støttecellerne tjener til at isolere sanscellerne elektrisk fra hinanden. Basalcellerne deler sig mitotisk og udvikler sig til **receptorceller**. Der findes ca. 350 forskellige receptorproteiner. Dette giver en utrolig specificitet på receptorniveau og tilsvarende store informationsmængde, som kan sendes videre til analyse på det højere niveau. Receptorceller er bipolære og sender en dendritlignende udløber mod overfladen af lugteepithelet og et axon gennem kraniets basis til bulbus olfactorius. Dendritter ender i en opsvulmning, som er tæt besat med cilier, som stikker ud i slimhinden på lugteepithelet og dækker slimhinden. Stoffer der skal virke på sanscellerne, må derfor opløses i slimlaget. Selve slimlaget er produceret af egne kirtler og består af flere lag.

Et stofs lugt bestemmes hovedsageligt af form af molekylet. Bindingen af lugtmolekyle, **odoranten**, til receptoren til sanscellernes cilier fører til et receptorpotential. Det sker ved aktivering af **G-proteiner** og dannelse af **cAMP**. Øgning af cAMP fører til åbning af Na-kanaler og dermed depolarisering. Der udløses et aktionspotentiale i det initiale segment af axonet, og ledes videre til **bulbus olfactorius**.

Axonerne samles til mange små bundter (pakket af schwannske celler). Bundterne går opad gennem lamina cribrosa ossis ethmoidale der til sidst samler sig i **nervus olfactorius**. Axonerne i nerven går ind i bulbus olfactorius i såkaldt **glomeruli**. Axoner med samme specificitet konvergerer på en eller få glomeruli. Der danner axonerne synapser med neuroner, **mitralceller**. I bulbus olfactorius findes der også interneuroner, **kornceller**, der formidler *lateral inhibition*. Når en mitralcelle modtager eksitation fra sansceller, hæmmes naboerne via kornceller. Fra mitralceller sendes axoner videre gennem **tractus olfactorius**.

Axonerne i tractus olfactorius kan vælge flere veje og ender i forskellige dele af hjernen, men de fleste ender i medialflade af temporallappen. Til forskel fra andre typer af sensoriske impulser, som omkøbes i thalamus til de dybere lag (lamina 4 og 5), går lugtefibrene fra bulbus olfactorius direkte til cerebri cortex i de ydre lag. I temporallappen ender fibrene forskelligt, i **nucleus olfactorius**, **nucleus accumbens**, **amygdala**, **det piriforme cortex** i **uncus** og tilgrænsede del af **area entorhinalis**. Området i temporallappen, som modtager fibrene

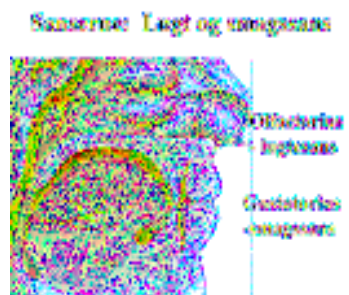


Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

direkte fra bulbus olfactorius, kaldes for **den primære lugtebark**. Fra den primære lugtebark og amygdale formidles information om lugt videre til andre dele af hjernen. En vigtig vej går fra amygdala til **hypothalamus**, som er med at regulere appetit, madindtag og fordøjelse. Desuden går de efferente fibre direkte til nærliggende områder på undersiden af frontallappen, **orbitofrontal cortex**. Her modtages også fibre fra de andre dele af hjernebarken, f.eks. fibre fra visuelle og somatosensoriske associationsområder, fra områder i insula, som behandler smag og barkområder med relation til motivation, emotioner og hukommelse.

En del fibre krydser over til de modsatte side gennem **commissura anterior** og forbinder lugtebarken. For lugtesansen er det derfor en høj grad af dobbeltsidige repræsentation.

En række forskellige neurotransmittere findes i bulbus olfactorius. Mitralceller benytter **glutamat**, mens **korncellerne** (dendrodendritiske synapser, da de mangler axoner, de er kobles elektrisk til hinanden), frisætter **GABA**. En gruppe interneuroner bruger også **dopamin**. Af andre transmittorer findes der **glysin** og **noradrenalin**.



Smagssansen

Smagsimpulser kommer fra kemoreceptorerne i **smagsløg**, som findes i epithelet på tungen. Smagsløgene sidder i små forhøjninger af slimhinden, såkaldte **papiller**. **Papiller vallata** sidder i en tværgående række bagest i tungen, mens mindre papiller, **papilla foliata**, sidder på bagsiden bagtil, og **papilla fungiformis**, fortil på tungen.

Smagsløgene er opbygget af 100 langstrakte støtteceller og sanseceller med sansehår. Sansehårene fra alle sanseceller i et løg samles mod en lille åbning i epithelet, **smagsporen**. Her kommer sansecellernes membran i kontakt med stoffer opløst i væske. Rundt om sansecellerne er der endeforgreningerne af de sensoriske neuroner. Smagsstoffer fører til depolarisering af sansecellen. Der frigøres **ATP**, som udløser aktionspotentialer i den afferente nervefiber. ATP virker på **ionotrope purinerge receptorer** i membran.

Der er 4 forskellige smag: **surt**, **salt**, **sødt** og **bitter**. Forskellige kombinationer kan sandsynligvis forklare de talrige forskellige smag vi kender. Den femte smag er **umami**, der på japansk betyder *velsmagende*. Saltede og sure stoffer depolariserer smagsceller ved direkte virkningen på H- og Na-ionkanaler, mens søde og bitre stoffer og glutamat virker indirekte via G-proteinkoblede receptorer i sansecellernes apikalmembran. For sure stoffer er koncentration af H er afgørende. De lukker K-kanaler i den apikale membran og derved depolariserer



Hjerne og Sanser af Asma Bashir, stud med

sansecellen. Saltsmag opstår ved virkningen på Na-kanaler i den apikale membran. Når koncentrationen af natrium stiger omkring apikalmembranen, går den ind i kanalen, så cellen depolariseres.

Sød smag og umami er formlidlet af samme receptorer (T1R), som hører til samme gruppe af G-proteinkoblede receptorer, som metabotrope glutamat- og GABA-receptorer. Bitter smag er koblet til receptorfamilie (T2R).

Smagssansens nerveforbindelser fra perifere til cortex cerebri

Fra sansecellerne i smagsløgene på tungen fører **chorda tympani** fra **n. facialis** de afferente smagsfibre fra de forreste 2/3 af tungen, mens **n. glossopharyngeus** indeholder smagsfibre fra de bageste 1/3 del af tungen. Alle fibre ender i den øverste del af **nucleus solitarius** på den samme side, som de kommer ind (den nederste del af nucleus solitarius modtager afferente fibre fra nervus vagus)

Neuroner i nucleus solitarius sender axoner til flere mål. De går til **kernerne for spytkirtlerne** og **den motoriske vaguskerne**, som styrer mavesækkens sekretion. En del neuroner sender axoner til **hypothalamus**, hvorfra påvirkes overordnede centre for autonome funktioner af smagsimpulser. Direkte fibre fra nucleus solitarius ender i **thalamus (VPM)** (her modtages også somatosensoriske signaler fra ansigtet via nervus trigeminus) og derfra kan smagssignaler nå hjernebarken. Fibrene når også til **det parabrachiale område** i pons, derfra til thalamus (VPM) og **amygdala**. Smagsimpulser ender i insula i nær eller i samme område som modtager lugteinformationen. Smagsimpulser ender også i ansigtsområdet (området for tungen) i **SI**. Tilsammen udgør disse områder **den primære smagsbark**. Den vigtigste informationsvej går videre til **orbitofrontal cortex**, hvor der sker en yderligere integration og behandling af smag, lugt og andre sansemodaliteter. Her kan neuroner i orbitofrontal cortex blive påvirket af signaler fra præfrontal cortex og amygdala, så smagsinformationen kan sættes ind i en rette sammenhæng i forhold til hukommelse og sindstilstand.