

15 Riechen, Schmecken und der allgemeine chemische Sinn

Bei der Geruchs- und Geschmackswahrnehmung treten chemische Stoffe in Interaktion mit dem Körper, und zwar an dessen Peripherie. Damit wird über diese beiden Sinnessysteme eine erste Prüfung auf potenziell ungenießbare oder schädliche Substanzen durchgeführt. Dem dritten diesbezüglichen Sinn, dem allgemeinen chemischen Sinn, kommt diese Schutzfunktion in besonders hohem Maße zu. Er wird primär durch Stoffe angesprochen, die in vergleichsweise hohen Konzentrationen vorliegen oder die gewebsschädigend wirken können.

Es ist davon auszugehen, dass aufgrund einer Warnfunktion die Kopplung von Geruchs- und Geschmacksempfindungen zu affektiven Erlebnisqualitäten besonders eng ist. Diese Empfindungen können in sehr unmittelbarer Weise – etwa durch die Auslösung von Ekel – ein Abwehr- oder Rückzugsverhalten induzieren. Relativ spezifische Informationen über den Charakter von Nahrungsmitteln können wir über deren Geschmack gewinnen: Bitterer Geschmack warnt vor potenziell giftigen Stoffen, süß signalisiert kalorienhaltige Nahrung und salzig ist typisch für Nahrungsmittel, die eine Steigerung der Flüssigkeitsaufnahme bewirken.

15.1 Geruch

Viele Tierspezies besitzen einen deutlich leistungsfähigeren **olfaktorischen Sinn** (Geruchssinn) als der Mensch. So können zahlreiche Tiere auf der Basis des Geruchs z.B. feststellen, wo sich andere Tiere aufhalten, ob diese gefährlich sind oder ob es sich um Beutetiere handelt. Hamster erkennen am Geruch, ob ein anderes Tier ein Mitglied der eigenen sozialen Gruppe ist. Bestimmte Instinkthandlungen werden ebenfalls bei sehr vielen Tierarten durch Duftstoffe ausgelöst. Beispiele sind das Paarungs- und das Brutpflegeverhalten. **Verhaltenssteuerung durch Geruch.** Auch wenn der Geruchssinn beim Menschen nicht so hoch entwickelt ist, kann er dennoch verhaltenssteuernd wirken, und zwar meist ohne oder unter nur minimaler Beteiligung kognitiver Prozesse. So wird die Lust auf Essen durch

wohlriechende Speisen gesteigert, die Sympathie oder Antipathie zu einem Gegenüber ist abhängig von Duftsignalen und selbst Kaufentscheidungen können durch Duftstoffe – etwa ob ein Kleidungsstück »neu« riecht – beeinflusst werden. Auch scheinen Menschen ein Unterscheidungsvermögen für die Körpergerüche vertrauter Personen wie z.B. des Ehepartners zu besitzen, was allerdings i.Allg. nicht bewusst wird. Von Neugeborenen ist seit Langem bekannt, dass sie positiv auf den Körpergeruch der Mutter reagieren.

Olfaktorische Reize. Olfaktorische Reize sind in Luft enthaltene Moleküle eines Geruchsstoffs, sog. Geruchsmoleküle. Diese Moleküle müssen naturgemäß flüchtig, d.h. in Gasen löslich sein. Zusätzlich müssen sie im Sekret der Riechschleimhaut in Lösung gehen können. Geruchsmoleküle sind fast immer von niedrigem Molekulargewicht. Allerdings kann aus der Struktur eines Moleküls nicht vorhergesagt werden, ob es sich dabei um einen riechbaren Stoff handelt oder nicht.

Fast alle Gerüche, die wir wahrnehmen und als typisch für eine Substanz identifizieren, sind Mischgerüche. So tragen etwa zum typischen Kaffeegeruch ca. 500 riechbare Stoffe bei. Es gibt offenbar keine den Grundfarben vergleichbaren Basis- oder Elementargerüche, aus denen sich alle anderen Gerüche ableiten ließen.

Leistungen des menschlichen Riechsystems. Der Mensch verfügt hinsichtlich der Analyse von Geruchsstoffen über eine außerordentliche Leistungsfähigkeit. Man vermutet, dass wir potenziell ein Unterscheidungsvermögen für etwa eine Billion Gerüche besitzen. Allerdings bedeutet Unterscheidungsvermögen für zwei Gerüche noch nicht (Wieder-)Erkennen und Benennen. Es wird von Parfümeuren berichtet, die nachgewiesenermaßen über 5.000 Duftstoffe benennen können.

Die zweite, höchst erstaunliche Leistung unseres Riechsystems besteht in seiner enormen Empfindlichkeit. So genügen zwei Millionstel eines Milligramms Vanille in einem Kubikmilliliter Luft, um wahrgenommen zu werden. Man konnte nachweisen, dass die menschlichen Riehzellen im Extremfall bereits auf ein einziges Molekül eines Duftstoffs reagieren. Allerdings

ist nicht anzunehmen, dass diese Wechselwirkung eines einzelnen Duftmoleküls mit einer Sinneszelle schließlich auch als ein Riechereignis wahrnehmbar wird. Durch Training kann sowohl das Unterscheidungsvermögen für Duftreize gesteigert als auch die Wahrnehmungsschwelle gesenkt werden.

Adaptation. Das menschliche Riechsystem zeigt deutliche Adaptation. Wird ein Duftstoff über mehrere Minuten dargeboten, sinkt die subjektiv wahrgenommene Intensität langsam ab und verharrt schließlich bei 25–40% der anfänglich wahrgenommenen Reizstärke. Die Adaptation läuft einerseits auf der Ebene der Sensorzellen ab, hier allerdings nur vergleichsweise wenig ausgeprägt, andererseits geschieht im Bulbus olfactorius eine aktive Signaldämpfung durch Hemmprozesse.

15.1.1 Olfaktorische Sensoren

Olfaktorische Sensoren sind primäre Sinneszellen. Sie sind in hoher Zahl – beim Menschen etwa 30 Millionen – in das **Riechepithel** eingebettet. Diese Riechschleimhaut überzieht mit einer Ausdehnung von etwa 5 cm² den hinteren, oberen Teil der Nasenhöhle (s. Abb. 15.1). Das Sekret des Riechepithels wird von spezialisierten Zellen, den sog. Bowman-Drüsen, gebildet. Beim normalen Atmen wird das Riechepithel vom Atemstrom fast nicht überstrichen, sodass nur wenige Prozent der in der Luft enthaltenen Duftmoleküle wirksam werden können. Erst beim »Schnüffeln« erreicht aufgrund des jetzt nach oben umgelenkten Luftstroms eine hohe Zahl von Duftmolekülen das Riechepithel.

Spezifika der olfaktorischen Sinneszellen. Die olfaktorischen Sinneszellen stellen als Nervenzellen insofern eine Besonderheit dar, als sie ständig neu gebildet werden. Sie sind mit einer Lebensdauer von ca. einem Monat relativ kurzlebig. Die nachwachsenden Neuronen ent-

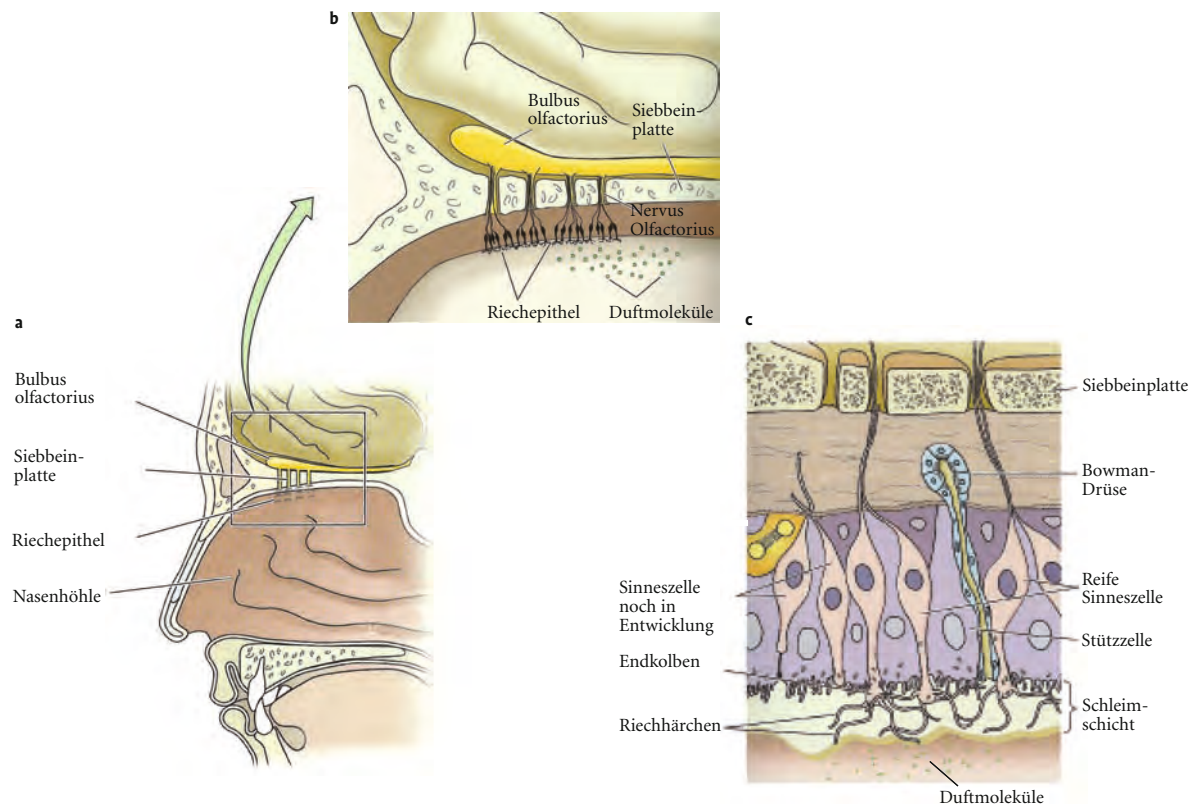


Abbildung 15.1 **a** Längsschnitt durch die menschliche Nase. Man erkennt das Riechepithel und den Bulbus olfactorius. **b** Von hier aus führt der Nervus olfactorius zu den primären olfaktorischen Zentren. **c** Riechepithel. Die bipolaren Riechzellen sind von Stützzellen umgeben. Die Bowman-Drüsen bilden das Sekret, das die Riechschleimhaut bedeckt

stehen durch Teilung aus Stammzellen, die sich in der Riechschleimhaut befinden. Im Zuge ihrer Reifung wachsen die Axone der Sensoren bis zum Bulbus olfactorius (s. Abschn. 15.1.2), um hier Kontakt mit den entsprechenden nachgeschalteten Neuronen aufzunehmen.

Die olfaktorische Sinneszelle ist eine **bipolare Zelle**, d.h., aus ihrem Zellkörper treten ein Axon und ein Dendrit aus. Der Dendrit zieht zur Oberfläche des Epithels, wo er sich knopfförmig zum Endkolben verdickt. Hier entspringen zwischen 5 und 20 **Zilien** (Riechhärchen), die sich mattenförmig verflochten über die Epitheloberfläche erstrecken. Auf der gegenüberliegenden Seite des Zellkörpers verlässt ein dünnes, unmyelinisiertes Axon, eine C-Faser, den Zellkörper. Diese zieht zum Bulbus olfactorius, nachdem es sich mit zahlreichen anderen Axonen zu einem Bündel zusammengeschlossen hat.

Die eigentlichen Rezeptorproteine sitzen auf den Zilien. Bei der Reiztransduktion ist ein G-Protein-vermitteltes System eingeschaltet, das über einen mehrstufigen intrazellulären Prozess zur vermehrten cAMP-Produktion führt, was seinerseits die Öffnung von Kalzium-/Natriumkanälen zur Folge hat. Durch den Einstrom positiver Ionen bzw. den Ausstrom von Chlorionen kommt es zur **Depolarisation der Membran und schließlich zur Fortleitung von Aktionspotenzialen in den Fasern, die zum Bulbus olfactorius laufen.**

15

=> primäre Sinneszelle!

Genetische Codierung der Geruchsrezeptoren. Man konnte beim Menschen eine enorme Zahl von Genen (über 350) identifizieren, die für Geruchsrezeptoren codieren. Die Zahl von 350 Genen für ein einzelnes funktionelles System ist im Übrigen außerordentlich hoch. Bedeutet es doch, dass bei insgesamt ca. 25.000 menschlichen Genen deutlich mehr als 1% des Genmaterials für die Geruchswahrnehmung reserviert sind. Damit wird belegt, dass die Bedeutung des Riechens für den Menschen außerordentlich groß ist oder zumindest in der Vergangenheit einmal war.

15.1.2 Zentrale Riechbahn

Das zentralwärts gelegene Zielgebiet der Riechsinneszellen ist der **Bulbus olfactorius**. Dieser stellt quasi eine Ausstülpung der Hirnrinde dar, da er im Wesentlichen aus oberflächlich gelegener grauer Substanz besteht und in unmittelbarem Kontakt zur zerebralen Hirnrinde im engeren Sinne steht. Ebenso wie der übrige Kortex ist er in parallel verlaufende Schichten gegliedert, die sich histologisch gut unterscheiden lassen. Im Bulbus olfactorius, der links- und rechtsseitig vorliegt, enden die Axone der Riechzellen in sog. **Glomeruli** (s. Abb. 15.2). Die Glomeruli sind komplexe synaptische Netzwerke, in denen die vielfach verzweigten Axonkollateralen der Sinneszellen Kontakte zu den Dendriten der nachgeschalteten sog. Mitralzellen aufnehmen. Im Durchschnitt konvergieren mehr als 1.000 Axone von Riechzellen auf eine Mitralzelle.

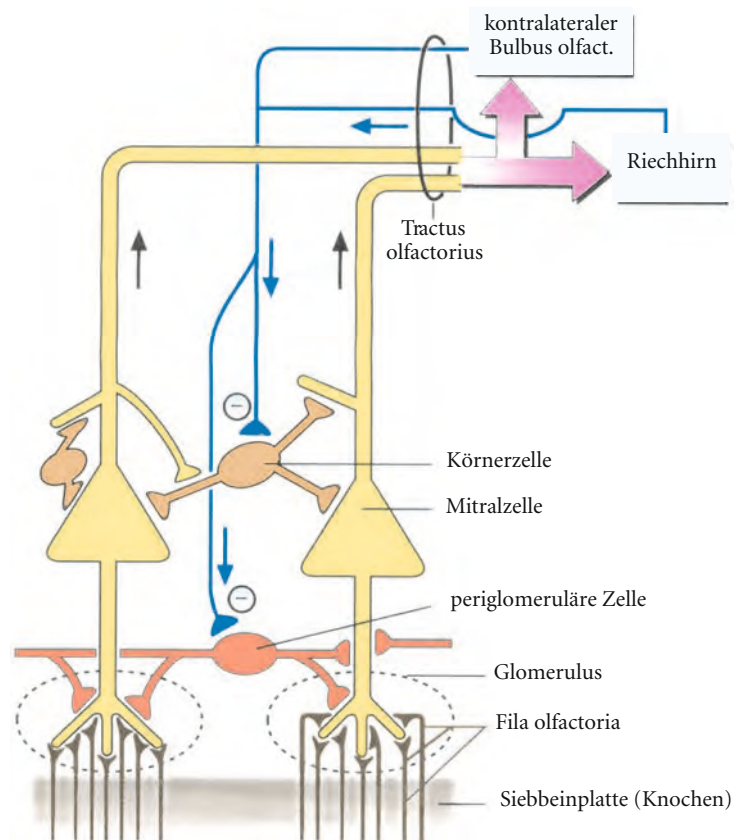


Abbildung 15.2 Neuronale Verschaltungen im Bulbus olfactorius (vereinfacht) und zentrale Weiterleitung der Geruchsinformation. Die Richtung des Informationsflusses ist durch Pfeile gekennzeichnet. Minuszeichen bedeuten »Hemmung«

Duft als ein typisches Aktivierungsmuster bestimmter Glomeruli. Außerdem finden sich im Bulbus olfactorius zahlreiche Interneuronen, sog. **Körnerzellen**. Diese dienen u.a. vermutlich durch laterale Hemmung einer »Duftkontrast«-Verschärfung. Im Gebiet der Glomeruli werden durch sog. periglomeruläre Zellen Querverbindungen zwischen den Dendriten der Mitralzellen geschaffen. Diese haben hemmenden Charakter und führen zu einer Beschränkung des afferenten Zustroms aus den Riechzellen. Jeder Glomerulus scheint das Zielgebiet nur für einen bestimmten Rezeptortyp, d.h. für die Neuronen, zu sein, die genau diesen Rezeptor tragen. Glomeruli sind also duftstoffspezifisch. Die Sinnesindrücke, die durch Mischung von verschiedenen Duftstoffen zustande kommen, entstehen erst durch die Verschaltung der Informationen, die von den Glomeruli kommen und zum Gehirn gelangen. Demnach wird durch den Duft eines Veilchens eine andere Kombination von Glomeruli aktiviert als durch den Duft eines Schweinestalls. Jeder Duft ist gekennzeichnet durch ein ganz typisches Aktivierungsmuster einer Teilmenge der Glomeruli.

Wurde ein Duft in der Vergangenheit erst einmal kennengelernt, so genügt diesem Analysesystem in der Folge meist nur ein Bruchstück des ursprünglichen Aktivationsmusters, damit der Duft erneut identifiziert werden kann. Ähnliches gilt übrigens auch für das visuelle System, wo wir oft auch auf der Basis mangelhafter oder verzerrter Information – etwa bei schlechten Sichtverhältnissen – bekannte Objekte identifizieren können.

Im Glomerulsystem ergibt sich aus der ständigen Neubildung der Riechzellen ein verblüffender Sachverhalt: Die Axone der neuen Zellen müssen beim Ersatz der Vorgängerzelle ihren Weg präzise durch das dichte Geflecht der Glomeruli finden, um genau an der richtigen Mitralzelle anzudocken. Wie dies im Einzelnen vermittelt wird, ist noch weitgehend ungeklärt.

Verlauf der Riechbahn. Die Axone der Neuronen des Bulbus olfactorius ziehen gebündelt als Riechbahn

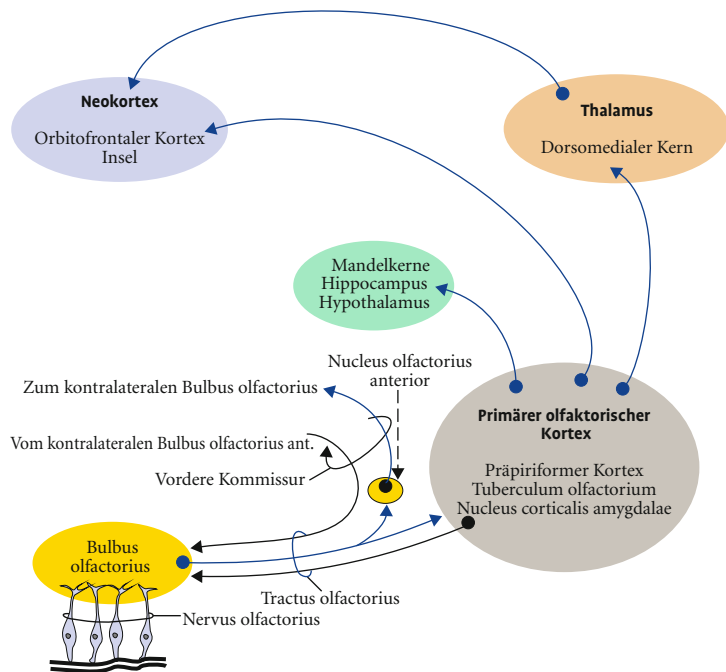


Abbildung 15.3 Zerebrale Weiterverarbeitung der Geruchsinformation

(Tractus olfactorius) zum ipsilateral gelegenen Riechhirn (**Rhinenzephalon**). Vor dem Erreichen des Riechhirns verlassen Kollaterale die Riechbahn, um zum Nucleus olfactorius anterior zu ziehen (s. Abb. 15.3). Dieser besitzt hemmende Ausgänge, die zum gegenüberliegenden Bulbus olfactorius ziehen. Damit findet hier erstmalig eine Verschaltung der Information von beiden Seiten statt.

Bestandteile des Riechhirns. Die wichtigsten Bestandteile des Riechhirns befinden sich im unteren Temporalappen an der am weitesten vorne gelegenen Position. Man zählt folgende Strukturen dazu:

- (1) Tuberculum olfactorium (Riechrinde): Es handelt sich hierbei um einen entwicklungsgeschichtlich alten dreischichtigen Kortexteil. Hier dürfte die detaillierte Geruchsanalyse auf der Basis der Information von beiden Hemisphären stattfinden. Kaudal dazu schließt sich der präpiriforme Kortex an.
- (2) Präpiriformer Kortex: Dies ist die primäre Riechrinde des Neokortex (primärer olfaktorischer Kortex). Bei Tieren, die sich sehr stark mithilfe von Geruchsreizen orientieren, ist dieser Kortexbereich besonders groß, beim Menschen dagegen klein.
- (3) Rindenbereiche der Amygdalae (Mandelkerne).

Diese drei Strukturen entsenden Fasern zum Thalamus, von wo aus der orbitofrontale Kortex erreicht wird. Allerdings ziehen auch einige Fasern direkt vom primären olfaktorischen Kortex zum orbitofrontalen Kortex. Ebenfalls wird das limbische System (hier weitere Amygdalakerne und der Hippocampus) ebenso wie der Hypothalamus relativ direkt mit Geruchsinformation aus dem Riechhirn versorgt.

Geruchsdiskrimination und psychische Vorgänge. Ist der orbitofrontale Kortex beschädigt, so geht dies meist mit einem Verlust von olfaktorischen Sensationen einher. Hier dürfte also die bewusste Geruchsdiskrimination stattfinden. Die affektiven und vegetativen Begleitprozesse der Geruchswahrnehmung sind wegen der Beteiligung des limbischen Systems (Amygdala) bzw. des Hypothalamus an den olfaktorischen Informationskanälen leicht erklärbar. Auch ist wegen der sehr unmittelbaren Zuflüsse zum limbischen System – es existieren nur zwei Synapsen zwischen Riechepithel und Amygdala – unmittelbar verständlich, dass Gerüche sehr direkt auf das Gedächtnissystem einwirken. Schließlich sind Amygdala und Hippocampus wichtige Schaltstellen für Gedächtnisprozesse. Es hat sicher jeder schon einmal erlebt, dass durch die Wahrnehmung eines bestimmten Geruchs unvermittelt längst »verschüttete« Erinnerungen wieder hervorgerufen wurden.

klassischen Geruchsstoffen verarbeitet werden, andererseits über das sog. akzessorische oder vomeronasale System. Es dürfte eine Region im Bulbus olfactorius geben, die speziell der Verarbeitung von Pheromon-signalen dient. Die Weiterleitung dieser Signale geschieht primär über Fasern, die zur Amygdala ziehen und hier auf Zellen umgeschaltet werden, die zum Hypothalamus projizieren. Allerdings wurde dies bisher zweifelsfrei erst an den Gehirnen von Nagetieren nachgewiesen.

Das vomeronasale Organ (VNO). Das VNO konnte bei vielen Säugetieren, aber auch Reptilien eindeutig als ein zweites »Geruchsorgan« identifiziert werden. Es dürfte speziell, aber nicht ausschließlich für die Aufnahme der Pheromone ausgelegt sein. Es besteht im Wesentlichen aus einer Ansammlung von Epithelzellen, die sich bei Säugetieren i.Allg. in der Nähe der Riechschleimhaut befindet. Einiges spricht dafür, dass das VNO auch bei den meisten erwachsenen Menschen – allerdings vermutlich nur rudimentär – vorhanden ist. Es stellt sich als ein dünner Gang dar (Ductus vomeronasalis), der unter der Schleimhaut der Nasenscheidewand liegt und sich zum unteren Nasengang hin öffnet. Es liegen vereinzelte Studien vor, die über die Identifizierung von Nervenfasern berichten, die aus dem VNO des Menschen zum Gehirn laufen sollen. Die meisten Forscher gehen allerdings davon aus, dass ein menschliches VNO keine Funktion bei der sensorischen Verarbeitung von Duftstoffen bzw. Pheromonen hat.

Für den Humanbereich gilt als gesichert, dass Pheromone i.Allg. keinen Duftcharakter aufweisen, der als solcher bewusst wahrgenommen werden könnte. Ihre Wirkung ist daher nur auf der Basis sekundärer Effekte zu erschließen. Es konnten nur wenige Studien wirklich schlüssige Resultate dafür liefern, dass Pheromone zwischen den Menschen als Informationsträger wirken (s. Kasten).

15.1.3 Pheromone und das vomeronasale Organ

Als **Pheromone** bezeichnet man Duftstoffe, die der »Kommunikation« zwischen Individuen derselben Spezies dienen können. So ist von vielen Säugetieren bekannt, dass durch die Absonderung solcher Duftsignale Reviergrenzen markiert werden oder Paarungsbereitschaft angezeigt wird. Pheromone können vermutlich einerseits über das olfaktorische System ähnlich den

Exkurs

Wirkungen von Pheromonen im Humanbereich

Eine beweiskräftige Studie für die Wirkungen von Pheromonen im Humanbereich wurde von Kathleen Stern und Martha McClintock bereits 1998 publiziert. Hier konnte nachgewiesen werden, dass derartige Stoffe einen Einfluss auf die Zykluslänge der Frau haben können. Es nahmen 29 Frauen an der Studie teil; 9 von diesen dienten als Duftstoffspender, 20 als Empfänger.

Bei den Spenderfrauen wurde sowohl während der Follikelphase als auch der Ovulationsphase des Monatszyklus (s. Abschn. 18.3) über kleine Textilpflaster der Unterarmschweiß gesammelt und in einer neutralen Lösung konserviert. Die Empfängerfrauen erhielten die Substanz später (ohne zu wissen, woher der Stoff stammte und ohne die Wahrnehmung eines

Geruchs) über zwei Monate hinweg täglich oberhalb der Oberlippe appliziert. Hierbei waren die Empfängerinnen in zwei Subgruppen je 10 Personen geteilt: Die einen erhielten die Substanz, die während der Follikelphase gesammelt worden war (Gruppe »F«), die anderen die Substanz, die in der Ovulationsphase gewonnen worden war (Gruppe »O«).

Es zeigte sich folgender Effekt: In Gruppe »F« wurde der Menstruationszyklus beschleunigt, in

Gruppe »O« dagegen verlangsamt. Die Veränderungen in der Zyklusdauer betrugen dabei in beiden Gruppen ca. 1,5 Tage. Dies lag weit über der natürlichen Schwankungsbreite der Zykluslänge bei den untersuchten Frauen. Damit konnte gezeigt werden, dass ein biologisch relativ exakt regulierter Mechanismus wie der Monatszyklus durch die Einwirkung von Riechstoffen, die von anderen Menschen stammen, verschoben werden kann.

Zusammenfassung

Olfaktorische Reize sind in Luft enthaltene Moleküle eines Geruchsstoffs. Fast alle Gerüche liegen gemischt vor, es gibt keine Elementargerüche. Der Mensch besitzt vermutlich ein Unterscheidungsvermögen für bis zu einer Billion verschiedene Geruchsnoten. Das Riechsystem ist außerordentlich empfindlich; i. Allg. genügen wenige Moleküle eines Duftstoffs, um eine Riechsinneszelle zu erregen. Das Riechsystem zeigt ausgeprägte Adaptation.

Olfaktorische Sensoren sind primäre Sinneszellen. Sie sind in das Riechepithel im hinteren, oberen Teil der Nasenhöhle eingebettet. Die olfaktorischen Sinneszellen sind Nervenzellen, die ständig neu gebildet werden. Ihre Axone ziehen zum Bulbus olfactorius. Dessen Axone ziehen als Riechbahn zum Riechhirn. Geruchswahrnehmung führt zu zahlreichen affektiven und vegetativen Begleitprozessen. Außerdem können Gerüche sehr direkt auf das Gedächtnissystem einwirken. Pheromone sind Duftstoffe, die der »Kommunikation« zwischen Individuen derselben Spezies dienen können. Bei vielen Säugetieren, möglicherweise auch bei Menschen, existiert ein zweites »Geruchsorgan«, das vomeronasale Organ (VNO). Dieses dürfte speziell der Aufnahme von Pheromonen dienen.

15.2 Geschmack – das gustatorische System

Auch bei der Geschmackswahrnehmung sind chemische Substanzen, die in Wechselwirkung mit speziellen Sensorzellen treten, die Auslöser für eine Empfin-

dung. Allerdings ist der Geschmackssinn im Gegensatz zum Geruchssinn eher ein Nahsinn, da hier die Substanz, die den Geschmacksstoff absondert, in direktem Kontakt mit dem entsprechenden Sinnesorgan – Zunge und Gaumen – treten muss, damit die Geschmacksmoleküle in Lösung gehen können. Beim Geruchssinn dagegen können die flüchtigen Duftstoffe auch auf größere Entfernung von der Reizquelle aufgenommen werden. Die natürliche Aufgabe des Schmeckens ist die Prüfung der zum Verzehr vorgesehenen Nahrung. Ebenso wie beim Riechsinn können durch Geschmacksreize sowohl vegetative als auch affektive Reaktionen ausgelöst werden.

Der Geschmackssinn wird meist gemeinsam mit drei weiteren Informationskanälen aktiviert:

- (1) dem Geruchssinn,
- (2) somatosensorischer Information aus dem Mundbereich sowie
- (3) Temperaturinformation, ebenfalls aus dem Bereich der Mundhöhle.

15.2.1 Grundqualitäten des Geschmacks

Das **gustatorische System** ist, anders als das Riechsystem, auf die Unterscheidung von wenigen Grundqualitäten des Geschmacks ausgelegt. Diese sind die vier »klassischen« Geschmacksqualitäten süß, sauer, salzig und bitter, zu denen noch »umami« (s. Kasten) und »fettig« kommt. Letzteres wird erst seit Kurzem als sechste Geschmacksqualität angesehen. Aus diesen »reinen« Grundqualitäten setzen sich unsere vielfältigen Geschmacksempfindungen zusammen. Der Hauptteil dessen, was wir beim Schmecken erleben, wird uns allerdings über den Geruchssinn vermittelt. Dies erfahren wir, wenn die Aufnahme von Riechstoffen blockiert ist, etwa beim Schnupfen.

Exkurs**Umami und Fett als Geschmacksqualitäten**

Umami (abgeleitet aus dem japanischen »umai« für »wohlschmeckend«) ist eine Geschmacksqualität, die verschieden ist von den Grundqualitäten bitter, salzig, süß und sauer. Sie kann als solche von den Angehörigen einiger Völker, etwa Japanern, auch als eigene Qualität geschmeckt und differenziert werden. Es wird beschrieben als der »herzhafte Geschmack eiweißreicher Nahrung wie Fleisch, Fisch oder altem Käse«. Es wurde demzufolge auch als der Geschmack von Aminosäuren bezeichnet. Die hauptsächlichsten Geschmacksstoffe für Umami sind Glutamat (L-Glutamat) bzw. Natriumglutamat. Diese Substanzen kommen in vielen Speisen wie Tomaten, Fisch, Parmesankäse und Sojasoße vor. Natriumglutamat wird als Geschmacksverstärker in der asiatischen Küche in beträchtlichen Mengen verwendet.

Das Rezeptorprotein für Umami konnte isoliert werden. Dies war das erste Mal, dass ein Rezeptormolekül identifiziert und im Detail beschrieben wurde, das eindeutig einer der fünf Grundqualitäten des Geschmacks zugeordnet werden kann. Es ist dem Glutamatrezeptor in seinem Aufbau nah verwandt. Darüber hinaus konnte auch gezeigt werden, dass es im orbitofrontalen Kortex Neuronen gibt, die spezifisch auf die Reizung von Umami-Geschmackszellen reagieren.

Seit dem Jahr 2005 wird diskutiert, ob der Geschmack von Fett eine eigenständige sechste Geschmacksqualität ausmacht. In Versuchen an Ratten und Mäusen konnte man das Schmecken von Fetten mit einem Glycoprotein in den Geschmacksknospen der Zunge in Verbindung bringen. Dieses Molekül (CD36) besteht aus einem Eiweiß mit angekoppeltem Zucker. Es steuert sowohl die Vorliebe für Fett als auch die Produktion von fettspezifischen Verdauungssäften, sogar wenn das Fett den Magen nie erreicht. Eine neuere Untersuchung am Menschen hat ergeben, dass man offenbar auch Fett als eigenen Geschmack wahrnehmen kann. Probanden waren in der Lage, aus ansonsten geschmacklosen Lösungen verschiedene Fettsäuren herauszuschmecken. Es zeigte sich auch ein negativer Zusammenhang zwischen Körpergewicht und der Fähigkeit, Fett zu schmecken. Demzufolge essen Menschen, deren Geschmacksinn für Fett ausgeprägt ist, weniger Fett als diejenigen, deren Geschmackssinn für Fett weniger ausgeprägt ist.

Auch der allgemeine chemische Sinn (s. Abschn. 15.3) trägt zur Geschmacksempfindung bei: Wird eine Speise als »scharf« wahrgenommen, so werden i. Allg. freie Nervenendigungen, also die Sensoren des allgemeinen chemischen Sinns (mit-)erregt.

Löslichkeit im Speichel als Voraussetzung. Alle Geschmacksstoffe – es sind einige Tausend – müssen wasserlöslich sein, sonst sind sie nicht schmeckbar (z. B. Glas, Keramik, Kunststoffe). Jedoch sind nicht alle wasserlöslichen Stoffe auch Geschmacksträger, z. B. ist Sauerstoff geschmacklos. Aus der Struktur der Moleküle kann nur in Ausnahmefällen auf die durch sie ausgelöste Geschmacksqualität zurückgeschlossen werden.

Um die Auflösung eines Stoffs zu gewährleisten, muss genügend Speichel vorhanden sein. Ist die Speichelsekretion defizitär, so kann sich auch das Geschmacksaroma nur ungenügend entwickeln. Außerdem ist bei mangelhafter Speichelproduktion die Umspülung der Geschmacksknospen (s. Abschn. 15.2.2) mit der wässrigen Lösung der Geschmacksstoffe nicht gegeben und deren Abtransport ist gleichfalls verzögert. Bei bestimmten Erkrankungen ist die Speichelsekretion behindert, was dann häufig Appetitlosigkeit zur Folge hat.

Psychophysik des Geschmacks

Einflüsse auf die Geschmacksintensität. Die Intensität eines Geschmacks wird beeinflusst durch

- (1) die Konzentration des Geschmacksstoffs,
- (2) seine Temperatur und
- (3) die Einwirkdauer.

Im Temperaturbereich zwischen 30 und 35 °C entwickeln die meisten Geschmacksstoffe ihre stärkste Intensität. Auch die Größe der Oberfläche, die mit dem Geschmacksstoff in Berührung kommt, wirkt sich auf die Intensität aus.

Bedingungen der Geschmacksqualität. Die Qualität des Geschmacks hängt bei vielen Stoffen nicht nur von der chemischen Struktur des Geschmacksstoffs ab, sondern auch von der Konzentration des Stoffs. So zeigt sich etwa für Natriumchlorid und Kaliumchlorid bei einer sehr niedrigen Konzentration ein leicht süßlicher Geschmack, bei etwas höheren Konzentrationen ein deutlich süßer Geschmack und erst bei weiterer Konzentrationssteigerung tritt der typische salzige Geschmack zutage. In sehr hohen Konzentrationen schmecken alle Geschmacksstoffe, außer den süßen, unangenehm.

Sensibilität für verschiedene Geschmacksrichtungen. Die Schwellen für die verschiedenen klassischen Grundqualitäten des Geschmacks sind sehr unterschiedlich. Für

bitter schmeckende Stoffe sind wir am sensibelsten, für salzige und süße am unsensibelsten. Die hohe Sensibilität für bitter schmeckende Stoffe hat ihre Berechtigung: Ist ein Stoff sehr bitter, so führt dies zu einer deutlichen Aversion, bei Kindern zu einer Verweigerung der Nahrungsaufnahme. Viele tödliche Pflanzengifte, von denen die meisten zur Gruppe der **Alkaloide** gehören, schmecken bitter. Beispiele für bitter schmeckende Stoffe sind Chinin, Koffein, Nikotin und Strychnin.

Adaptation. Bei anhaltender Einwirkung von Geschmacksstoffen tritt, ähnlich wie beim Geruch, Adaptation auf. Das Adaptationsverhalten ist für die verschiedenen Geschmacksstoffe unterschiedlich: An süß und bitter kann eine vollständige Adaptation stattfinden, an salzig und sauer dagegen nicht. Auch die Erholungszeiten, die verstreichen müssen, damit ein Stoff, an den vollständig adaptiert wurde, wieder geschmeckt wird, sind unterschiedlich. Sie können bei einigen bitter schmeckenden Substanzen mehrere Stunden betragen.

Findet eine längere Reizung mit einem bestimmten Geschmacksstoff statt, führt dies zu **Geschmacksnachbildern**. So erhält plötzlich auch Wasser einen Geschmack, wenn man es nach anhaltender Reizung der Geschmackssensoren mit einem Geschmacksstoff aufnimmt. Auch der Geschmack von anderen Stoffen ändert sich in dieser Situation. Stoffe, die derselben Geschmacksrichtung angehören wie der zuerst gegebene Stoff, werden jetzt als schwächer schmeckend empfunden.

Zusammenfassung

Die Geschmacksqualitäten sind süß, sauer, salzig, bitter, umami und mit hoher Wahrscheinlichkeit auch fettig. Aus diesen »reinen« Grundqualitäten setzen sich unsere Geschmacksempfindungen zusammen. Die Intensität eines Geschmacks wird durch die Konzentration des Geschmacksstoffs, durch seine Temperatur und die Einwirkdauer beeinflusst. Die Qualität hängt sowohl von der chemischen Struktur des Geschmacksmoleküls ab als auch von der Konzentration des Stoffs.

Die Schwellen für die verschiedenen klassischen Grundqualitäten des Geschmacks sind sehr unterschiedlich. Für bitter schmeckende Stoffe sind wir am sensibelsten. Bei anhaltender Exposition mit Geschmacksstoffen tritt Adaptation auf. Findet eine längere Reizung mit einem bestimmten Geschmacksstoff statt, kann dies zu Geschmacksnachbildern führen.

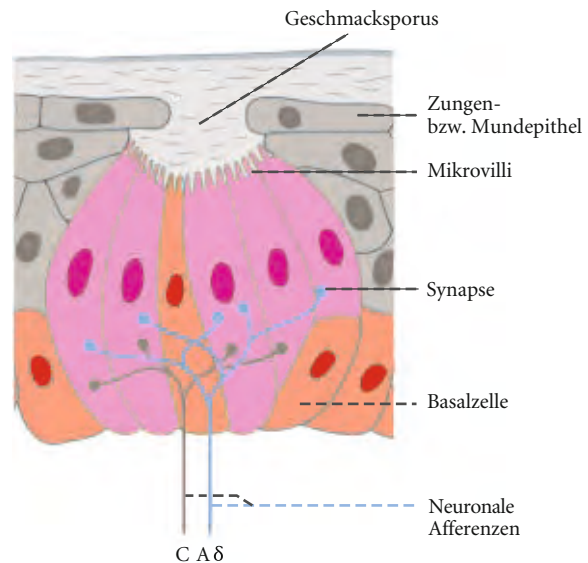


Abbildung 15.4 Geschmacksknospen mit Sensoren. Gustatorische Sinneszellen sind sekundäre Sinneszellen. Sie sind zu Geschmacksknospen zusammengeschlossen und nehmen synaptische Kontakte zu C- und Aδ-Fasern auf

15.2.2 Geschmackssensoren

Die gustatorischen Sensoren sind nicht regellos in der Mundhöhle verteilt, sondern sie schließen sich zu sog. **Geschmacksknospen** zusammen (s. Abb. 15.4). Die Geschmacksknospen wiederum sind zumeist eingebettet in die **Geschmackspapillen**. Dabei handelt es sich um kleine Erhebungen v.a. des Zungenrückens, die der Oberflächenvergrößerung der Schleimhaut dienen.

Eigenschaften der Geschmacksknospen. Die Geschmacksknospen haben einen Durchmesser von etwa 0,03 mm und eine Länge von ca. 0,07 mm. Der erwachsene Mensch besitzt 3.000 bis 8.000 davon. Bei Kindern sind es mehr (ca. 10.000). Mit zunehmendem Alter nimmt die Zahl der Geschmacksknospen kontinuierlich ab. Bei Hochbetagten liegt ihre Zahl nur noch bei ca. 2.000. Damit lässt sich erklären, dass mit zunehmendem Alter häufig über einen Rückgang der Geschmacksempfindung geklagt wird, der oft Appetitlosigkeit zur Folge hat.

Die weitaus größte Zahl an Geschmacksknospen (ca. zwei Drittel) findet sich auf der Zunge, und zwar überwiegend an den Zungenrändern in einem ca. 1,5 cm breiten Streifen (s. Abb. 15.5). Weitere größere Ansammlungen von Geschmacksknospen sind im weichen Gaumen und im Eingang zur Speiseröhre lokalisiert. Man war früher der Ansicht, die Geschmackszellen für

die vier klassischen Geschmacksqualitäten lägen sauber voneinander getrennt auf eng umgrenzten Zungenarealen. Dies ist nicht der Fall. In allen geschmackssensitiven Bereichen der Zunge finden sich alle Typen von gustatorischen Sinneszellen, allerdings in unterschiedlicher Dichte.

Aufbau der Geschmacksknospen. Die Geschmacksknospen unterliegen einem ständigen Prozess der Erneuerung, vergleichbar der Neubildung der Riechsinneszellen. Aus der umgebenden Schicht von Basalzellen ziehen durch Mitose entstandene junge Sinneszellen in die Geschmacksknospe, ersetzen dort abgestorbene Sinneszellen und sterben selbst nach ca. 10 Tagen ab. An der Oberseite der Geschmacksknospe findet sich eine Öffnung (Porus), in die der Speichel eintreten kann, um die Mikrovilli der Sinneszellen zu erreichen. In den Geschmacksknospen sind im Durchschnitt etwa 50 Sinneszellen anzutreffen. Diese sind sekundäre Sinneszellen.

Sensorischer Primärprozess. Die Reiztransduktion beginnt an den zum Porus gerichteten Membranbezirken der Sinneszellen. Die Rezeptoren besitzen Bindungsstellen, die primär sensitiv für die dreidimensionale Struktur des Moleküls sind, wobei die chemische Zusammensetzung zweitrangig ist. So schmeckt eine Reihe von D-Aminosäuren süß, ihre L-Stereoisomeren – aus denselben Bestandteilen aufgebaute Moleküle anderer Form – schmecken bitter oder sind geschmacksarm.

Bei einer Reizung der Sinneszelle mit einem Geschmacksstoff kommt es zu einer Depolarisation mit nachfolgender Transmitterfreisetzung. Diese führt an der Membran des afferenten Axons zu Aktionspotenzialen.

Man geht heute davon aus, dass jede Geschmackszelle auf jede der vier klassischen Geschmacksqualitäten ansprechen kann. Die entsprechende Membranausstattung mit den diesbezüglichen Rezeptorproteinen ist offenbar stets vorhanden. Allerdings sind die relativen Anteile dieser Rezeptoren bei den verschiedenen Sinneszellen unterschiedlich. Daher sprechen sie auch mit unterschiedlicher Intensität auf den jeweils vorliegenden Geschmacksstoff an.

Unterschiedliche Erregungsmuster. Die Axone der nachgeschalteten Geschmacksneuronen versorgen meist mehrere Geschmacksknospen. In jedem Fall innervieren sie stets mehrere Sinneszellen. Jedes Geschmacksneuron weist bevorzugte Muster von abgestuften Erregungszuständen »seiner« Sinneszellen und damit »seiner« Geschmacksstoffe auf. Läuft ein solches Muster ein, reagiert es mit erhöhter Aktivität. Maximale Reak-

tionen lassen sich durch die Grundqualitäten des Geschmacks auslösen. So existieren beispielsweise Neuronen, die am intensivsten auf süße Reize antworten und mit einer schwächeren Reaktion auf saure und bittere.

Auf der Ebene des ersten Neurons der Geschmacksbahn findet also bereits eine Kategorisierung der Geschmacksreize statt. Allerdings bleibt die Feinanalyse gustatorischer Reize zentralen Analysatoren vorbehalten.

Vertiefung

Transduktionsmechanismen

Für die vier klassischen Geschmacksqualitäten konnte man jeweils typische Transduktionsmechanismen identifizieren. Relativ direkt wirken saure und salzige Geschmacksstoffe.

- (1) Bei sauren Stoffen blockieren die Wasserstoffionen einen Kaliumkanal, was den Kaliumionenausstrom behindert und damit zu einer Positivierung des Zellinneren führt (= Depolarisation).
- (2) Salzige Stoffe in Lösung geben Natriumionen ab. Die jetzt erhöhte Natriumionenkonzentration im Zelläußeren führt zu einem verstärkten Einstrom von Natrium in das Zellinnere (= Depolarisation).
- (3) Bei bitteren Geschmacksstoffen wird durch die Bindung an ein Rezeptorprotein ein Second-Messenger-Prozess in Gang gesetzt, der schließlich, vermittelt über ein G-Protein, zu vermehrter Freisetzung von Kalzium aus Speichern innerhalb der Zelle führt. Auch dies zieht eine Positivierung des Zellinneren und damit eine Depolarisation nach sich.
- (4) Die Wirkung von süßen Stoffen kann auf zwei Arten geschehen: In jedem Fall binden sie an ein Rezeptorprotein an der Membranoberfläche. Dies kann entweder ein Kanalprotein sein, das einen Natriumkanal öffnet, oder ein Rezeptor, der einen G-Protein-vermittelten Prozess anstößt, welcher zur Blockade von Kaliumkanälen führt und dadurch diese Ionen am Austritt aus der Zelle hindert, was einer Depolarisation gleichkommt.

Der molekulare Prozess der Umami- und Fettwirkung ist ebenfalls mehrstufig, im Detail aber noch nicht aufgeklärt.

Zusammenfassung

Die Geschmackssensoren sind in Geschmacksknospen zusammengefasst. Diese sind zumeist eingebettet in die Geschmackspapillen. Die größte Zahl an Geschmacksknospen findet sich auf der Zunge, überwiegend an den Zungenrändern. In allen geschmackssensitiven Bereichen der Zunge finden sich auch alle Typen von gustatorischen Sinneszellen, allerdings in unterschiedlicher Dichte. Die Geschmacksknospen unterliegen einem ständigen Erneuerungsprozess mit einer Zyklusdauer von ca. 10 Tagen. In den Geschmacksknospen sind im Durchschnitt etwa 50 Sinneszellen lokalisiert. Diese sind sekundäre Sinneszellen.

15.2.3 Geschmacksbahn

Wie schon erwähnt, sind die Geschmackssinneszellen sekundäre Sinneszellen. Sie verfügen demnach nicht über ein eigenes Axon, in dem Aktionspotenziale fortgeleitet werden können. Das Generatorpotenzial der Sinneszelle führt über Transmitterausschüttung an der Synapse zwischen Sinneszelle und Geschmack neuron zu einer Aktionspotenzialsalve im Fortsatz dieses ersten Neurons der Geschmacksbahn. Die Geschmacksinformation erreicht das Gehirn über drei getrennte Nerven (s. Abb. 15.5):

- ▶ Längs des Nervus glossopharyngeus (IX. Hirnnerv) verlaufen die Fasern von den Geschmacksknospen aus dem Bereich des Zungengrunds.
- ▶ Die Zungenspitze wird vom Nervus facialis (VII. Hirnnerv) versorgt.
- ▶ Der Schlundbereich wird vom Nervus vagus (X. Hirnnerv) innerviert.

Die Zellkörper des ersten afferenten Neurons befinden sich in den sensorischen Ganglien dieser **Hirnnerven**. Von hier aus werden Fasern in den gustatorischen Teil (Nucleus gustatorius) des **Nucleus tractus solitarius** entsandt. Letzterer ist ein langgestrecktes Kerngebiet in der Medulla oblongata. Neben den gustatorischen Fasern projizieren hierhin v.a. Fasern aus dem Bereich der inneren Organe.

Auf der Ebene des Hirnstamms findet eine synaptische Weitergabe der gustatorischen Information an die viszeromotorischen und sekretorischen Kerne statt. Dadurch kommt es aufgrund von Geschmacksreizen zu Reflexen, die mit dem Verdauungsvorgang gekoppelt sind, wie Speichelfluss, Magensaftsekretion, Speiseröh-

renperistaltik etc. Im Nucleus tractus solitarius findet die Umschaltung auf das zweite Neuron der Geschmacksbahn statt. Dessen aufsteigende Fasern kreuzen auf die Gegenseite. Ein Teil der Fasern zieht zum Hypothalamus sowie zum limbischen System, wo die Zielgebiete größtenteils identisch mit denjenigen der Geruchsfasern sind. Von hier aus werden die vegetativen und v.a. affektiven Begleitprozesse der gustatorischen Reizung ausgelöst. Ein anderer Teil der Fasern hat als Zielgebiet den **Thalamus** und hier speziell den Nucleus ventralis posteromedialis, eine kleine Substruktur, die im unteren Teil des Thalamus zu finden ist.

Von den Zellkörpern der hier angesiedelten Geschmacksnuronen laufen Fasern zur **primären Geschmacksrinde**. Deren Felder liegen im Gyrus postcentralis

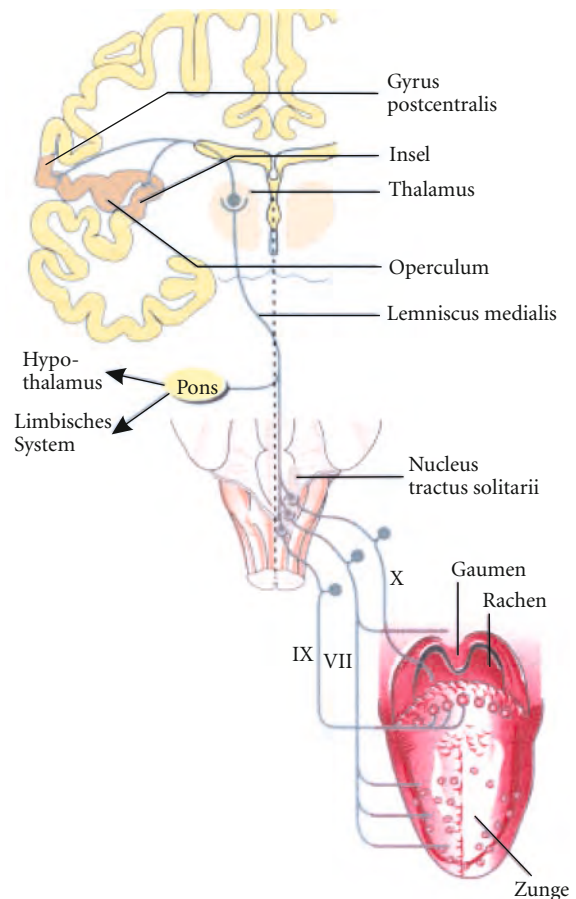


Abbildung 15.5 Geschmacksbahn von den Sinneszellen der Zunge bis zur Hirnrinde. Die römischen Ziffern kennzeichnen Hirnnerven

tralis in unmittelbarer Nachbarschaft der sensorischen Projektionsgebiete für die Mundhöhle. Außerdem finden sich Projektionen in dem Übergangsbereich zwischen Operculum und insulärem Kortex. Auch im orbitofrontalen Kortex von Primaten konnten Neuronen nachgewiesen werden, die sehr spezifisch auf bestimmte Geschmacksqualitäten reagieren. Manche von ihnen zeigen interessanterweise nur dann eine Reaktion, wenn das Individuum hungrig ist. In den genannten kortikalen Projektionsgebieten findet die ausdifferenzierte Empfindung der verschiedenen Geschmacksnuancen statt. Es scheint hier eine räumliche Trennung für die verschiedenen Geschmacksqualitäten vorzuliegen.

15.2.4 Störungen des Geschmackssinns

Liegt ein völliger Ausfall von Geschmackssensationen vor, so bezeichnet man dies als **Ageusie**. Herrscht nur eine Minderempfindlichkeit, spricht man von **Hypoageusie**; hier müssen die Geschmacksstoffe höher konzentriert sein, um in normaler Intensität wahrgenommen zu werden. Bei einer Überempfindlichkeit gegen Geschmacksstoffe liegt eine **Hyperageusie** vor. Man kennt auch die partielle Ageusie. Hier bezieht sich der Ausfall nur auf einzelne Geschmacksqualitäten.

Ursachen. Störungen in der Geschmackswahrnehmung können durch bestimmte Medikamente, z. B. ACE-Hemmer (Bluthochdrucktherapeutika) und Antibiotika, ausgelöst werden. Meist liegt die Ursache für Geschmacksstörungen jedoch in einer Beeinträchtigung der Nerven der Geschmacksbahn. Diese kann auf Entzündungen, Verletzungen, Tumoren oder auch Strahlenschäden zurückgehen. Sind die gustatorischen Hirnrindenfelder betroffen, so können z. B. auch Geschmackssensationen ohne diesbezüglichen Reiz auftreten, oder es kommt zu Verwechslungen zwischen Geschmacksqualitäten.

Zusammenfassung

Die Axone des ersten Neurons der Geschmacksbahn (Geschmacksneuron) erreicht über den VII., IX. und X. Hirnnerv das Gehirn. Eine wichtige Umschaltstelle ist der Nucleus tractus solitarii. Von hier aus werden Reflexe, die mit dem Verdauungsvorgang gekoppelt sind, ausgelöst. Aufsteigende Fasern erreichen den Thalamus, den Hypothalamus sowie das limbische System. Vom Thalamus projizieren Fasern in die primäre Geschmacksrinde (im Gyrus postcentralis).

15.3 Allgemeiner chemischer Sinn

Geruch und Geschmack gehören zu den sog. chemischen Sinnen. In der Physiologie zählt man hierzu ein drittes sensorisches System, den sog. »allgemeinen chemischen Sinn«.

Funktionsweise. Der allgemeine chemische Sinn wird erregt durch spezielle Reizstoffe wie bestimmte Gase (CO_2 , NH_4), Inhaltsstoffe von Gewürzen sowie zahlreiche Geschmacks- und Geruchsstoffe, wenn diese in sehr hoher Konzentration vorliegen. Die Rezeptoren für diese Substanzen sind freie Nervenendigungen, die sich in den Schleimhäuten von Augen, Mund, Nase und anderen Körperöffnungen befinden. Die ausgelösten Empfindungen sind v. a. Brennen und Stechen. Die Funktion dieses Sinnessystems ist der unmittelbare Schutz vor Schadstoffen, die entweder in der Luft oder in wässriger Lösung vorliegen können. Die unwillkürlich auftretenden Reaktionen auf die Einwirkung dieser Stoffe erfüllen demgemäß auch schützende Funktionen, z. B. Lidschluss, Sekretion von Speichel, Tränen oder Schleim. Es können – v. a. bei gasförmigen Reizen – extreme Reaktionen wie Hustenanfälle und Atemstillstand auftreten.

Die diesbezüglichen Neuronen im Kopfbereich gehören zum Nervus trigeminus, diejenigen aus dem Bereich der Körperperipherie sind den somatosensorischen Neuronen benachbart. Da der allgemeine chemische Sinn von der Empfindungsqualität her eher schmerzhaftige Sensationen auslöst, wird er in der Wahrnehmungspsychologie bzw. Sinnesphysiologie oft gemeinsam mit dem nozizeptiven System (s. Kap. 16) behandelt.

Weiterführende Literatur

- Hatt, H. (2006). Geruch. In R. F. Schmidt & H. G. Schaible (Hrsg.), *Neuro- und Sinnesphysiologie* (5. Aufl.; S. 340–352). Heidelberg: Springer.
- Hatt, H. (2006). Geschmack. In R. F. Schmidt & H. G. Schaible (Hrsg.), *Neuro- und Sinnesphysiologie* (5. Aufl.; S. 328–339). Heidelberg: Springer.
- Pape, H.-C., Kurtz, A. & Silbernagl, S. (2014). *Physiologie* (7. Aufl.). Stuttgart: Thieme.
- Scott, K. (2012). Chemical Senses: Taste and Olfaction. In L. R. Squire, D. Berg, F. E. Bloom, S. DuLac, A. Ghosh & N. Spitzer (Eds.), *Fundamental neuroscience* (pp. 513–530). Amsterdam: Elsevier.