11 Somatosensorik

Ins Reich der Somatosensorik (Somatosensibilität) gehören jene Sinne, die Information über den eigenen Körper einschließlich der Körperoberfläche und der inneren Organe liefern. Diese Sinne sind zu unterscheiden von den sog. **spezifischen Sinnen**: Sehen, Hören, Riechen, Schmecken und Gleichgewichtssinn.

Man kann die Somatosensorik in drei Bereiche untergliedern:

- (1) Sensorik der Körperoberfläche: Hautsinne, Hautsensibilität (Ekterozeption)
- (2) Sensorik des Bewegungsapparats: Tiefensensibilität (**Propriozeption**) mit Informationen aus Muskeln, Sehnen und Gelenken
- (3) Sensorik der inneren Organe: Viszerozeption oder Enterozeption

Anstelle des Begriffs »Somatosensorik« wird häufig die Bezeichnung »somatoviszerale Sensibilität« verwendet. Damit soll ausgedrückt werden, dass hier die Empfindungen aus dem Körper unter Einschluss der inneren Organe betrachtet werden. Zumeist wird auch der Schmerz zur Somatosensorik gerechnet; schließlich liefern auch Schmerzen Informationen über den Zustand unseres Körpers. Im vorliegenden Kapitel wird das Thema »Schmerz« ausgekoppelt; es wird in einem eigenen Kapitel behandelt (Kap. 16), da der Schmerz als sensorisches Phänomen von besonders herausragender Bedeutung v.a. für den Bereich der Psychologie ist.

11.1 Tastsinn – taktile Sensorik

Mit dem Tastsinn verschaffen wir uns Information über die Beschaffenheit von Objekten, über ihre Gestalt und ihre Oberfläche. Vermittels des Tastsinns können wir bei geschlossenen Augen z.B. eine Kaffeetasse von einem Teeglas unterscheiden. Wir können uns durch aktives Befühlen und Betasten in detaillierter Weise Informationen über Objekte verschaffen, die dem Auge verborgen sind. Dies kann etwa bei totaler Dunkelheit eine Rolle spielen oder bei eingeschränkter Sicht auf ein Objekt.

Man kann die taktilen Empfindungen unterteilen in:

- Kitzel
- Berührung
- Vibration
- Druck
- Spannung

Die Beschaffenheit der Objektoberfläche, die Intensität der Berührung und der zeitliche Verlauf entscheiden, welche Empfindung ausgelöst wird. Diese Empfindungen werden uns über die Haut vermittelt.

Haut. Die Haut des Menschen hat eine Oberfläche von ca. 2 m² und ein Gewicht von ca. 10 kg. Damit ist sie das größte Organ des menschlichen Körpers. Sie stellt ein überaus komplexes System dar und ist – neben ihrer Aufgabe als Sinnesorgan – mit zwei weiteren wichtigen Funktionen ausgestattet:

- (1) Sie dient dem Schutz des Körpers vor schädlichen Umgebungseinflüssen.
- (2) Sie erfüllt Dienste im Zusammenhang mit der Thermoregulation: Um die Temperatur des Körpers zu reduzieren, kann Schweiß produziert werden, der an der Oberfläche durch Verdunstungskälte zur Temperaturerniedrigung führt. Außerdem können sich die Blutgefäße der Haut erweitern; dadurch gelangt mehr Blut in die Nähe der Körperoberfläche, was Wärmeabgabe ermöglicht. Um dagegen die Körpertemperatur zu erhöhen, können sich umgekehrt die Blutgefäße verengen, wodurch Wärmeabgabe verhindert wird.

Hauttypen. Beim Menschen und bei anderen Primaten unterscheidet man zwei Hauttypen: die behaarte und die unbehaarte Haut. Letztere findet sich in dem Bereich der Handflächen, Fingerspitzen, Fußsohlen, Zehen und teilweise im Genitalbereich. Die behaarte Haut bedeckt den Rest des Körpers. Die beiden Typen unterscheiden sich darin, dass die Haarwurzeln nur in behaarter Haut vorkommen und eine sensorische Struktur, das Meissner-Körperchen, nur in der unbehaarten Haut vorkommt.

Der Aufbau der unbehaarten Haut ist schematisch in Abbildung 11.1 wiedergegeben.

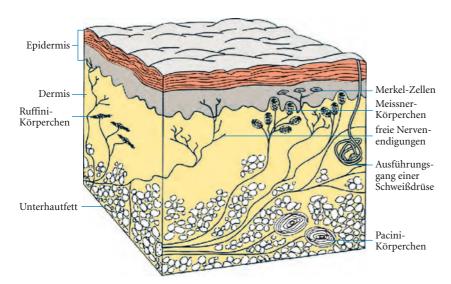


Abbildung 11.1 Querschnitt durch die unbehaarte Haut mit schematisierter Darstellung verschiedener Typen von Sinneszellen

11.1.1 Periphere Prozesse beim Tastsinn

Morphologisch unterscheidbare Sinneszellen der Haut

Zur Aufnahme mechanischer Reize dienen verschiedene, unterschiedlich ausgestaltete Typen von Sinneszellen, die man als **Mechanosensoren** bezeichnet. Es handelt sich dabei um primäre Sinneszellen (s. Abschn. 10.2.1), also Sinneszellen, die selbst zur Erzeugung von Aktionspotenzialen befähigt sind.

Im Folgenden sollen die wichtigsten Mechanosensoren der Haut behandelt werden. Gemeinsam ist diesen **Detektoren**, dass ihre Zellkörper in den rückenmarksnahen Spinalganglien (s. Abschn. 6.3.1) bzw. den sensiblen Hirnnervenkernen liegen.

Freie Nervenendigungen. Nicht nur in der Haut, sondern in fast allen Geweben innerhalb des Körpers finden sich sog. freie Nervenendigungen. Dabei handelt es sich um Verästelungen afferenter Fasern. Diese sind meistens in Schwann-Zellen eingehüllt, und nur die sehr dünnen Endbereiche liegen frei im Gewebe. Sie sind weit gestreut in allen Bereichen der Epidermis und der Dermis anzutreffen (s. Abb. 11.1). Auch Thermo- und Schmerzreize werden von freien Nervenendigungen aufgenommen (s. Abschn. 11.2.1 und 11.3.2). Als Berührungssensoren der behaarten Haut umwickeln freie Nervenendigungen (sog. Haarfollikeldetektoren) den Schaft der Haarwurzeln. Bei einer Bewegung des Haares wird auf die Nervenendigung Zug oder Druck ausgeübt, was dann als Berührungsreiz weitergeleitet wird.

Merkel-Tastzellen. Sowohl in der unbehaarten als auch in der behaarten Haut – hier besonders dicht in der Nähe der Haarwurzeln – finden sich die sog. Merkel-Tastzellen (auch Merkel-Scheiben). Hier hat sich die Nervenendigung zu einem oval geformten, rezeptiven Bereich erweitert. Die Merkel-Tastzellen werden beispielsweise bei Bewegung eines Haares deformiert. Sie weisen eine sehr hohe Empfindlichkeit auf.

Meissner-Tastkörperchen. Diese Detektoren finden sich besonders dicht an den Innenflächen der Hände und der Füße, wobei wiederum im Bereich der Fingerbeeren die

Dichte weiter erhöht ist. Die Meissner-Tastkörperchen (auch: Meissner-Tastscheibchen) sind von ovaler Form. Sie sind aus lamellenartig aufgeschichteten Zellen aufgebaut und sind eingekapselt. Mechanische Verformungen der Hautoberfläche übertragen sich auf das Innere der Tastkörperchen über Faserbündel, die aus Kollagen bestehen.

Vater-Pacini-Lamellenkörperchen (Pacini-Körperchen). Diese Mechanosensoren sind vergleichsweise große, bis zu 4mm lange Gebilde, die in der Tiefe der Haut (ins Unterhautfett) eingebettet sind. Die Pacini-Körperchen sind aus einer Vielzahl konzentrisch angeordneter Lamellen aufgebaut. Sie werden durch Deformierung sowie darauf folgende Entlastung erregt, wobei sie jedoch keine anhaltenden Drucksignale weiterleiten, sondern nur deren Änderungen.

Übergangsformen. Zwischen freien Nervenendigungen und den eingekapselten Detektoren gibt es zahlreiche Übergangsformen. Dazu gehören etwa auch die Ruffini-Körperchen in den mittleren Hautschichten.

Intensitätsdetektion

Diejenigen Sensoren der Haut, deren Aufgabe es ist, die Intensität eines Druckreizes zu codieren, antworten auf einen gleichbleibenden mechanischen Reiz mit einer anhaltenden Impulsfolge. Intensitätsdetektoren adaptieren demnach nur extrem langsam. Man kann zwei Typen unterscheiden:

- (1) Die Intensitätssensoren vom Typ I sind ohne Reiz inaktiv. Kommt es zu einer Reizung, reagieren sie mit einer anfänglich erhöhten Entladungsfrequenz, die sich dann auf stabilem Niveau einpendelt. Ein solches dynamisches Verhalten zeigen die Merkel-Zellen (s. Abb. 11.2). Diese werden etwa in Gruppen von 30 bis 50 Zellen von den Kollateralen eines schnell leitenden myelinisierten Axons versorgt (Typ Aβ-Faser).
- (2) Intensitätssensoren vom Typ II sind dagegen spontan aktiv. Ansonsten ist ihr Verhalten ähnlich. Typische Vertreter von Typ-II-Sensoren sind die Ruffini-Endigungen.

Die Intensitätssensoren vom Typ I bzw. Typ II werden auch SA-I- und SA-II-Sensoren genannt, wobei »SA« für »slow adapting« steht.

Der Druck auf die Hautoberfläche, der notwendig ist, um eine Berührungsempfindung auszulösen, ist extrem niedrig. Es genügen Bruchteile von Millimetern einer Hautverformung, um eine Sensation auszulösen. Der Physiologe Eugene Galanter (1962) schreibt: »Schon das Auftreffen eines Objekts, das so leicht ist wie der Flügel einer Biene, der aus einem Zentimeter Höhe auf die Wange fällt, kann eine Berührungsempfindung auslösen.«

Geschwindigkeitsdetektion

Bei den Geschwindigkeitssensoren werden Aktionspotenziale nur dann erzeugt, wenn sich die mechanische

Hauteinwirkung ändert. Verharrt die Reizintensität auf konstantem Niveau, geht die Reizantwort auf Null zurück. Diese Sensoren sind demnach schnell adaptierende Mechanosensoren. Man nennt sie FA-Sensoren (von »fast adapting«), gelegentlich auch RA-Sensoren (von »rapidly adapting«). Diese Sinneszellen sind etwa für diejenigen Empfindungen zuständig, die beim Bestreichen der Haut entstehen bzw. bei der Bewegung der Haut über einen Gegenstand. Auch niedrigfrequente Vibrationen im Bereich von 1 bis 200 Hz können über diese Sinneszellen detektiert werden.

In der behaarten Haut wird die Geschwindigkeitsinformation über die Haarfollikelsensoren vermittelt,

die eine Bewegung der Haare registrieren. In der unbehaarten Haut nehmen die Meissner-Körperchen diese Funktion wahr (s. Abb. 11.2). Neben den Berührungsund Vibrationsempfindungen vermitteln die Geschwindigkeitsdetektoren auch Kitzelempfindungen.

Vibrationsdetektion

Bei der Vibrationswahrnehmung sind vor allem die Beschleunigungsdetektoren der Haut beteiligt. Dies gilt insbesondere, wenn sich die Frequenzen im Bereich zwischen 60 und 600 Hz bewegen. Die Pacini-Körperchen sind Beschleunigungsdetektoren. Sie liegen überwiegend in den tieferen Schichten der Dermis und der Unterhaut. Aufgrund ihrer lamellenartigen äußeren Umhüllung werden langsame Druckveränderungen durch die Lamellenzwischenräume aufgefangen und können an der Endigung der Faser nicht wirksam werden. Nur wenn es zu einer stoßartigen Krafteinwirkung kommt, können die Dämpfungseigenschaften des »Lamellenfilters« die Deformation nicht mehr kompensieren und die Nervenendigung wird erregt.

Rezeptive Felder mechanosensibler Neuronen

Mechanosensoren unterscheiden sich deutlich hinsichtlich der Größe ihrer rezeptiven Felder. Jede Aussprossung, die den Zellkörper der Sensorzellen in Richtung Peripherie verlässt, verzweigt sich in mehrere Endigungen innerhalb eines bestimmten, begrenzten Hautbereichs. Diese Sensorzelle feuert nur, wenn eine Sti-

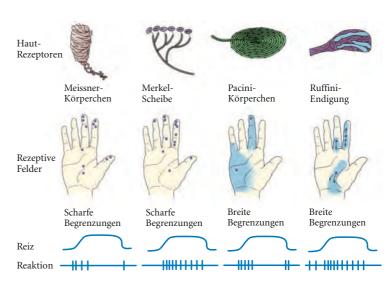


Abbildung 11.2 Rezeptive Felder und Reizantworten von Mechanosensoren

mulation in genau diesem eng umgrenzten Sektor stattfindet. Dieses Gebiet ist das rezeptive Feld der Sensorzelle. So haben etwa die Merkel-Zellen ein sehr kleines rezeptives Feld, ebenso wie die schnell adaptierenden Meissner-Körperchen (s. Abb. 11.2). Die rezeptiven Felder beider haben einen Durchmesser von weniger als 1 mm. Das heißt, eine Erregung dieser Zellen erlaubt eine sehr präzise Lokalisation der Reizquelle.

Die rezeptiven Felder der Intensitätssensoren vom Typ II sind vergleichsweise groß. Sie können sich beispielsweise wie im Fall der Pacini-Körperchen über ein ganzes Fingerglied erstrecken.

Exkurs

Wenn es z.B. darum geht, nur durch Betasten eine Murmel von einem Würfel zu unterscheiden, so geschieht dies primär auf der Basis der Analyse von gekrümmten Flächen, d.h. hier von Wölbungen bzw. von Kanten und Ecken. Handelt es sich um eine Wölbung, muss ein sich räumlich vergleichsweise langsam ändernder Übergang in den Druckverhältnissen (d.h. minimale Druckunterschiede) zwischen eng benachbarten Punkten der Hautoberfläche erkannt werden. Bei einer Kante ist dieser Übergang dagegen scharf begrenzt. Diese Diskrimination ist nur möglich, wenn die rezeptiven Felder entsprechend klein sind und das Hautareal mit rezeptiven Feldern dicht besetzt ist.

Analyse des Orts einer taktilen Reizung

Die Präzision, mit der ein Ort auf der Körperoberfläche beschrieben werden kann, auf den z.B. eine feine Spitze einwirkt, hängt von der Größe oder besser gesagt Kleinheit der rezeptiven Felder, die das entsprechende Hautareal versorgen, und deren Überlappung ab.

Dem Gehirn ist demnach hier – wie bei den anderen Sinnesmodalitäten auch – eine Schranke bei der räumlichen Auflösung gesetzt, die durch die Größe der rezeptiven Felder im Sinnesorgan vorgegeben ist. Je mehr benachbarte rezeptive Felder durch einen taktilen Reiz aktiviert werden, desto größer erscheint uns die mit dem Gegenstand in Berührung befindliche Hautfläche.

Kleinstes rezeptives Feld. Die Sinneszellen mit den kleinsten rezeptiven Feldern sind die Meissner-Körperchen, die über relativ schnell leitende A β -Fasern und A α -Fasern (Leitungsgeschwindigkeit 40–120 m/s) mit dem ZNS in Kontakt stehen. Aufgrund dieser extrem

kleinen rezeptiven Felder und des dadurch bedingten hohen räumlichen Auflösungsvermögens spielen die Meissner-Körperchen eine wichtige Rolle bei der Gestalterkennung betasteter Objekte.

Bestimmung des räumlichen Auflösungsvermögens. Das räumliche Auflösungsvermögen der Hautoberfläche wird i.Allg. durch Bestimmung der sog. Zweipunktschwelle (auch: simultane Raumschwelle) ermittelt. Hierzu kann man eine Art Zirkel mit abgestumpften Spitzen verwenden. Je nach Öffnungswinkel der beiden Schenkel des Zirkels befinden sich die beiden Punkte, mit denen die Haut beim Aufsetzen des Zirkels berührt wird. näher beieinander oder weiter entfernt (s. Abb. 11.3). Die Zweipunktschwelle für ein bestimmtes Körpergebiet z.B. Unterarm, Handrücken, Fingerspitze - ergibt sich durch den minimalen Abstand der beiden Eindruckpunkte, die noch als zwei getrennte taktile Reize erkannt werden können. Sind die beiden Druckpunkte zu nah zusammen, so entsteht der Eindruck der Berührung durch eine einzelne Spitze.

Die Größe der Zweipunktschwelle ist über die Körperoberfläche sehr unterschiedlich. Sie ist am geringsten – d.h., die Diskriminationsfähigkeit ist am

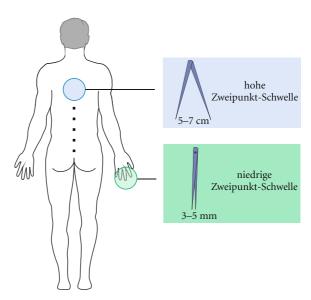


Abbildung 11.3 Zweipunktschwelle. Die Fähigkeit, benachbarte Druckreize als getrennt wahrzunehmen, variiert stark über die Körperoberfläche. Die Zweipunktschwelle wird durch gleichzeitiges Applizieren nahe benachbarter Druckreize bestimmt. Der minimale Abstand der beiden Druckpunkte, der noch zur Wahrnehmung zweier getrennter Punkte führt, determiniert die Schwelle

größten – an der Zungenspitze, den Fingerspitzen und den Lippen. Hier liegt sie zwischen 1 und 3 mm. Im Bereich der Handinnenfläche liegt sie bei 3 bis 5 mm und ihren größten Wert hat sie an Rücken, Bauch und Oberschenkeln, wo sie Werte zwischen 5 und 7 cm annimmt.

Exkurs

Die enorme Auflösungsfähigkeit speziell an den Fingerspitzen macht man sich bei der **Blindenschrift** (Braille-System, nach Louis Braille, 1824) zunutze: Jeder Buchstabe wird durch ein unterschiedliches Muster von einem bis sechs Punkten repräsentiert. Die Punkte sind jeweils in drei Reihen bestehend aus je 2 Punkten angeordnet. Jeder Punkt ist als eine erhobene Ausbuchtung von etwa 1 mm Durchmesser und ca. 1 mm Höhe realisiert. Die Punkte sind in einem Abstand von lediglich 2,3 mm angebracht. Eine derart niedrige Zweipunktschwelle wird tatsächlich nur von den Fingerspitzen sowie der Zungen-Lippen-Region erreicht. Daher ist es auch nicht möglich, Braille-Schrift etwa mit dem Daumenballen zu lesen.

Wahrnehmung von Oberflächenstrukturen

Um die Struktur einer Oberfläche über die taktile Modalität zu erfassen, müssen wir das entsprechende Material mit den Fingerspitzen überstreichen. Es ist dagegen kaum möglich, die Oberflächenstruktur mit ruhig aufgelegten Fingerspitzen zu analysieren. Durch die Bewegung der Haut über die Oberfläche werden primär die schnell adaptierenden Meissner-Körperchen aktiviert. Wird ein solches beim Passieren einer Oberflächenunebenheit erregt, kommt es in diesem zu einer kurzen Impulsaktivität. Nach jeder Aktivierung ist dieser Detektor wieder sehr schnell zu einer erneuten Aktivierung befähigt. Je näher die Unebenheiten der Oberflächenstruktur beieinander liegen, desto schneller ist die Impulskaskade, die von den Meissner-Detektoren zentralwärts geleitet wird. Aus der Frequenz der Impulsfolge kann auf die Rauigkeit einer Oberfläche zurückgeschlossen werden.

Die schnell adaptierenden Detektoren sind nicht die einzigen, die bei der Strukturerkennung beteiligt sind. Fährt die Fingerspitze über einen absolut glatten Gegenstand, z.B. poliertes Metall, fehlen die wechselnden Hautdeformationen infolge von Oberflächenunebenheiten. Dennoch wird dies bewusst als eine glatte Oberfläche wahrgenommen, auch ohne dass es zu einer Aktivierung der Meissner-Körperchen kommt. Hier spielen langsam adaptierende Sensoren eine Rolle, die-Merkel-Scheiben, die uns die Information vermitteln, dass der Druck konstant bleibt, während sich der Finger über die Oberfläche bewegt. Aus dem gleichzeitigen Fehlen von Meissner-Impulsen kann dann geschlossen werden, dass es sich um eine glatte Oberfläche handelt.

Halten von Objekten

Wenn wir etwa ein ausgeblasenes Hühnerei halten wollen, das gerade in Öl getaucht wurde, so muss der Druck, mit dem wir zufassen, sehr genau reguliert sein. Wesentliche Informationen über die aufzuwendende Kraft erhalten wir von den Dehnungssensoren (Ruffini-Körperchen) der Haut. Diese teilen uns mit, ob durch den Griff und die Schwerkraft des Gegenstands die Haut gezerrt wird. Ist dies nicht der Fall, so haftet der Gegenstand, der von der Schwerkraft nach unten gezogen wird, nicht an der Hautoberfläche; er gleitet abwärts. Gleichzeitig muss die minimale Kraft über die Drucksensationen von den langsam adaptierenden Merkel-Endigungen verrechnet werden, um hier eine optimale Greifkraft zu erzielen.

Zusammenfassung

Die Somatosensorik wird in drei Bereiche untergliedert:

- (1) Sensorik der Körperoberfläche
- (2) Sensorik des Bewegungsapparats
- (3) Sensorik aus den inneren Organen

Die Haut beherbergt unterschiedliche Sensortypen. Dazu gehören:

- die Merkel-Tastzellen mit einer hohen Empfindlichkeit für Deformation
- die Meissner-Tastkörperchen u.a. zur Geschwindigkeitsdetektion
- die Vater-Pacini-Lamellenkörperchen für Druckänderungen
- die freien Nervenendigungen; diese sind in der Haut weit verbreitet und reagieren auf Deformationen

Die rezeptiven Felder der verschiedenen Mechanosensoren sind unterschiedlich groß. Die kleinsten rezeptiven Felder haben die Merkel-Tastzellen und die Meissner-Körperchen.

11.1.2 Zentrale Weiterleitung der Somatosensibilität

Es existieren verschiedene parallel angelegte somatosensorische Leitungspfade. Sie bestehen zumeist aus drei Neuronen, die eine Kette vom Sensor bis zum somatosensorischen Kortex bilden.

- Das erste Neuron, das primäre somatosensible Neuron, hat seinen Zellkörper entweder in einem Spinalganglion oder – für den Fall der Somatosensibilität des Kopfbereichs – in einem Hirnnervenkern (s. Abb. 11.4).
- (2) Der Zellkörper des zweiten Neurons, des sekundären somatosensiblen Neurons, befindet sich in der grauen Substanz des Rückenmarks bzw. im Hirnstamm. Dieses hängt davon ab, welcher der beiden Hauptwege der zentralnervösen Transmission genommen wird (s.u.).
- (3) Das dritte Neuron, das tertiäre somatosensible Neuron, hat seinen Zellkörper im Thalamus. Bis dieses dritte Neuron erreicht wird, haben die von der Peripherie kommenden Fasern auf die Gegenseite gekreuzt. Dies kann auf verschiedenen Ebenen des Leitungsweges erfolgen (s. Abb. 11.4).

Somatotopische Gliederung. Hinsichtlich der räumlichen Ordnung innerhalb der Leitungsbahnen gilt, dass auf allen Ebenen der Weiterleitung eine somatotopische Gliederung vorliegt. Demnach sind die Neuronen, die Informationen von benachbarten Körpergebieten verarbeiten, innerhalb der neuronalen Leitungs- und Verarbeitungsstrukturen ebenfalls benachbart angeordnet. Außerdem gilt, dass die Neuronen, die unterschiedliche Modalitäten der Hautsinne verarbeiten, deutlich voneinander getrennte Gruppen bilden.

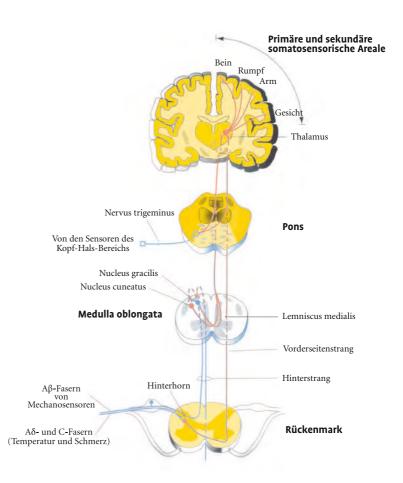


Abbildung 11.4 Zentralnervöse Weiterleitung der Somatosensorik. Die Information aus der Haut wird im Wesentlichen über das Vorderseitenstrangsystem sowie das Hinterstrangsystem zum Gehirn geleitet. Beide Systeme haben als Umschaltstelle den Thalamus und als Zielgebiete den primären und sekundären somatosensorischen Kortex

Zwei zentralnervöse Leitungspfade der Somatosensibilität von Rumpf und Gliedmaßen

Hinterstrangsystem: Signale der Mechanosensoren. Die von den Spinalganglien ausgehenden Fasern steigen über die Hinterwurzeln ins Rückenmark ein (s. Abb. 11.4). Sodann spalten sich die Leitungswege in zwei Stränge auf. Im sog. Hinterstrangsystem werden überwiegend Impulse von den Mechanosensoren der Haut und denjenigen des propriozeptiven Apparats geleitet. Es handelt sich also hier um Signale, die Druckund Berührungsreize der Haut sowie Informationen über den Zustand im Bewegungsapparat transportieren. Die stark myelinisierten Fasern spalten sich im Hinterhorn des Rückenmarks auf, wobei ein Teil der

Fasern im Hinterstrang aufsteigt. Der andere Teil der Fasern nimmt bereits hier auf der Ebene des Rückenmarks Kontakt zu motorischen Neuronen bzw. zu Interneuronen auf, u.a. um reflektorische Impulse zu ermöglichen.

Die aufsteigenden Fasern nehmen folgenden Verlauf:

- In den Hinterstrangkernen (Nuclei gracilis und Nuclei cuneatus) der Medulla oblongata werden die Fasern auf das nächste Neuron umgeschaltet. Hier kommt es bereits zu einfachen Informationsverarbeitungsprozessen wie Kontrastverstärkung für Hautreize durch laterale Hemmung (s. Abschn. 5.5.2).
- (2) Die in den Hinterstrangkernen auf das zweite Neuron umgeschalteten Fasern kreuzen jetzt in der sog. »medialen Schleife« (Lemniscus medialis) auf die Gegenseite. Dies ist der Grund, warum das Hinterstrangsystem auch als lemniskales System bezeichnet wird. Von hier ziehen die Bahnen in den ventrobasalen Komplex des Thalamus.
- (3) Im Thalamus werden sie erneut umgeschaltet (auf das dritte Neuron), um schließlich im primär-somatosensorischen Kortex ihr erstes kortikales Zielgebiet zu erreichen.

Vorderseitenstrangsystem: Schmerz und Temperaturreize. Das zweite Leitungssystem für Information aus der Haut ist das Vorderseitenstrangsystem (Tractus spinothalamicus). Dieses dient vor allem der Informationsübermittlung von Schmerz und Temperaturreizen. Die Fasern nehmen folgenden Verlauf:

- (1) Sie treten über die Hinterwurzeln ins Rückenmark ein, allerdings handelt es sich dabei im Gegensatz zum Hinterstrangsystem größtenteils um dünne marklose oder nur schwach myelinisierte Fasern. Diese kreuzen entweder bereits im selben Rückenmarkssegment auf die Gegenseite oder steigen zunächst ein oder zwei Segmente auf, um hier auf die Gegenseite zu wechseln und Kontakt zum zweiten Neuron herzustellen.
- (2) Jetzt läuft die Information im Vorderseitenstrang weiter, bis auch sie im Thalamus (posteriorer und ventrobasaler Thalamus) umgeschaltet wird.
- Dann gelangt sie in den somatosensorischen Kortex.

Da dieses Bahnsystem nicht über die mediale Schleife kreuzt, wird es auch extralemniskales System genannt. Unterschiedliche Aufgaben des Hinterstrang- und Vorderseitenstrangsystems. Die Aufgabenverteilung zwischen den beiden Systemen ist entsprechend der Aus-

gestaltung ihrer Fasern: dick myelinisiert (schnell leitend) gegenüber dünn bzw. schwach myelinisiert (langsam leitend). Im schnell leitenden lemniskalen System wird primär Druck-, Berührungs-, Vibrations- und Stellungsinformation transportiert. Die Empfindungen, die von diesen Signalen ausgelöst werden, gehören – nach einer älteren Nomenklatur – zum Bereich der sog. epikritischen Sensibilität. Die diesbezüglichen Signale dienen in erster Linie der Unterscheidung von Reizeigenschaften und Einwirkungsorten in differenzierter Form.

Das extralemniskale System oder auch System der protopathischen Sensibilität (nach älterer Nomenklatur) mit seinen langsamer leitenden Fasern ist dagegen eher für gröbere Entscheidungen geeignet, die keine sehr differenzierten Reaktionen erfordern: Bei der Wahrnehmung einer Temperaturveränderung geschieht z.B. eine grobe Reaktion des gesamten Körpers und keine sehr präzise und zeitlich genau abgestimmte Detailreaktion. Dasselbe gilt für Schmerzreize. Auch hier reagiert der Organismus entweder mit kurzfristigen, aber grobmotorischen Aktionen – z.B. dem Zurückziehen einer Extremität von der Schmerzquelle – oder bei Schmerzen der inneren Organe mit zunächst kognitiv vorbereiteten Handlungen.

Somatosensible Versorgung des Kopfbereichs

Die somatosensible Versorgung des Kopfbereichs geschieht über den Trigeminusnerv. Die Verbindungen nehmen folgenden Verlauf:

- (1) Die Zellkörper der Sensorzellen der Haut und der Schleimhäute aus diesem Bereich liegen überwiegend im Ganglion trigeminale.
- (2) Von hier aus ziehen die Axone zu den sensorischen Trigeminuskernen im Rauten- und Mittelhirn, wo eine synaptische Umschaltung auf das zweite Neuron stattfindet. Die von diesem Neuron ausgehenden Axone kreuzen zur Gegenseite und steigen zum Thalamus auf.
- (3) Nach Umschaltung im Thalamus auf das dritte Neuron wird der primäre somatosensorische Kortex erreicht. Die neokortikalen Projektionsgebiete der Somatosensibilität liegen im Gyrus postcentralis. Hier herrscht eine somatotopische Organisation, die sich als somatosensibler Homunculus darstellen lässt. Die diesbezüglichen Sachverhalte wurden bereits bei der Behandlung des Neokortex besprochen (s. Abschn. 6.4.10).

Zusammenfassung

Der Informationsfluss aus der Körperperipherie zu den zerebralen Regionen geschieht über zwei verschiedene Leitungssysteme:

- (1) Im Hinterstrangsystem (lemniskalen System) werden überwiegend Impulse von den Mechanosensoren der Haut und denjenigen des propriozeptiven Apparats geleitet. Dieses System dient primär der detaillierten Unterscheidung von Reizeigenschaften und Einwirkungsorten.
- (2) Im Vorderseitenstrangsystem (extralemniskalen System) werden Schmerz- und Temperaturreize geleitet. Die hier fortgeleiteten Informationen lösen eher unspezifische Reaktionen aus.

11.2 Temperatursinn

Der Mensch nimmt über die Haut nicht nur taktile Empfindungen wahr, sondern auch Informationen über die Temperatur. Dies führt zu typischen Empfindungen von Wärme und Kälte, aber auch – in extremen Temperaturbereichen – zu Schmerzempfindungen. Es existieren in der Haut Warm- und Kaltsensoren sowie Schmerzsensoren, die ebenfalls auf Temperaturreize ansprechen.

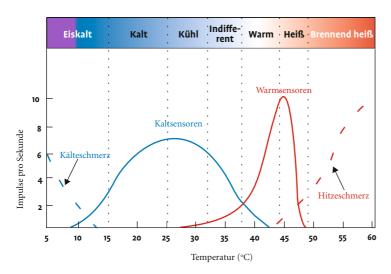


Abbildung 11.5 Empfindlichkeitskurven der Kalt- und Warmsensoren. In der oberen Zeile sind die jeweiligen subjektiven Empfindungen genannt

11.2.1 Sensoren des Temperatursinns

Wir können über den Temperatursinn zwei prinzipielle Qualitäten unterscheiden: warm und kalt. Diesen beiden einander entgegengesetzten Empfindungsqualitäten entsprechen zwei unterschiedliche Thermosensoren: Warmsensoren und Kaltsensoren.

Kaltsensoren. Die Morphologie der Kaltsensoren ist unauffällig: Es handelt sich dabei überwiegend um freie, unmyelinisierte Nervenendigungen. Ein kleiner Teil der Kaltsensoren wird von dünnen myelinisierten Nervenendigungen gebildet. Kaltsensoren sind spontan aktiv mit einer langsamen Entladungsfrequenz, die sprunghaft ansteigt, wenn es auch nur zu einer geringen Abkühlung kommt. Allerdings adaptieren diese Sensoren nahezu vollständig, d.h., ihre Entladungssalven versiegen, wenn einige Minuten lang ein stabiler Kältereiz einwirkt. Dies gilt jedoch nicht für die Schmerzsensoren, die durch extreme Kälte aktiviert werden.

Die Spontanentladung der Kaltsensoren geht bei Temperaturen von über 40°C fast auf Null zurück, da jetzt die Warmsensoren ansprechen. Die größte Empfindlichkeit zeigen die Kaltsensoren in einem breiten Bereich mit einem Maximum bei etwa 25°C, wobei die Empfindlichkeit relativ gleichförmig zu niederen und höheren Temperaturwerten abnimmt (s.Abb.11.5).

Warmsensoren. Bei den Warmsensoren handelt es sich überwiegend um freie Nervenendigungen von C-Fa-

sern. Sie sind im Bereich zwischen 30 und 50 °C aktiv (s. Abb. 11.5). Bei einer Erwärmung der Haut reagieren sie bis zum Erreichen der Schwelle für den Hitzeschmerz mit einer deutlichen Zunahme der Entladungsfrequenz, danach sinkt die Entladungsfrequenz wieder ab. Bei einer Abkühlung kommt es zu einer Senkung der Frequenz bis hin zum nahezu völligen Einschlafen der Impulsaktivität. Auch Warmsensoren sind schnell adaptierend.

Unterschiedliche Dichte der Thermosensoren. Für die Thermosensoren gilt, ähnlich wie für die Mechanosensoren, dass sie nicht gleichförmig über die Körperoberfläche verteilt sind, sondern dass ihre Dichte sehr unterschiedlich ist. An der Hautoberfläche ist die Lage eines

einzelnen Sensors als ein sog. Kalt- bzw. Warmpunkt repräsentiert. Diese Punkte lassen sich sehr genau mit feinen heiz- oder kühlbaren Metallspitzen identifizieren, die auf die Haut aufgesetzt werden. Jeder der Warmbzw. Kaltpunkte hat ungefähr einen Durchmesser von 1 mm. Warmsensoren finden sich besonders dicht etwa an den Fingerspitzen und im Bereich des Gesichts (Lippen, Wangen). In nahezu allen Arealen der Haut ist die Zahl der Kaltsensoren um den Faktor 3-10 höher als die der Warmsensoren. Im Bereich der Lippen finden sich 15–25 Kaltpunkte pro cm², dagegen in der Oberfläche der Hand nur 3-5 und in weiten Bereichen der Hautoberfläche des Rumpfs liegt die Dichte der Kaltpunkte bei ungefähr 1 pro cm². Die Zahl der Warmpunkte ist dann entsprechend niedriger, wobei das Verhältnis Kaltzu Warmpunkte je nach Körpergebiet variiert.

11.2.2 Hitze- und Kälteschmerz

Erreicht die Abkühlung Werte von unter 15°C, so entstehen schmerzhafte Empfindungen, die jetzt nicht durch die Kaltsensoren hervorgerufen werden, sondern durch Schmerzsensoren. Ähnliches gilt für den Hitzeschmerz, der graduell bei Werten oberhalb von 45°C einsetzen kann (s. Abb. 11.5). Auch dieser wird durch Schmerzsensoren, die durch extreme Temperaturverhältnisse aktiviert werden, hervorgerufen.

11.2.3 Dynamik der Temperaturwahrnehmung

Unsere Temperaturwahrnehmung beruht in erster Linie auf der Wahrnehmung von einer Änderung der Temperatur. Dabei hängt das Temperaturempfinden sowohl von der Geschwindigkeit ab, mit der die Änderung stattfindet, als auch von der Größe der Hautfläche, die von einer Temperaturänderung betroffen ist. Je schneller die Temperaturänderung abläuft, desto niedriger ist die Schwelle zu deren Wahrnehmung. Analoges gilt für die Größe der Fläche: Je größer die Fläche, umso kleiner kann eine Temperaturänderung sein, um noch wahrgenommen zu werden. Hier liegt offenbar ein Beispiel für räumliche Summation vor. Gelingt es, die gesamte Körperoberfläche einer Temperaturänderung auszusetzen, so sind Temperaturschwankungen von nur 0,01°C bereits wahrnehmbar. Appliziert man dagegen die Temperaturänderung nur an einem Quadratzentimeter Hautoberfläche, so müssen hier die Temperaturänderungen 1°C oder mehr betragen.

11.2.4 Zentralnervöse Weiterleitung von Temperatursignalen

Die Weiterleitung von Temperatursignalen geschieht im Vorderseitenstrangsystem, parallel zu den Fasern der Schmerzleitung.

- (1) Nachdem die entsprechenden Fasern in das Rückenmark eingetreten sind, können sie hier noch einige Segmente durchziehen, um dann im Hinterhorn synaptisch auf das nächste Neuron verschaltet zu werden.
- (2) Jetzt kreuzt die aufsteigende Faser auf die Gegenseite und zieht im Vorderseitenstrang nach oben (s. Abb. 11.4). Schließlich endet dieser Leitungspfad entweder in der Formatio reticularis oder was für die größere Zahl der Fasern gilt im ventrobasalen Komplex des Thalamus.
- (3) Das kortikale Projektionsgebiet für Thermoreize liegt im somatosensorischen Kortex. Hier findet offenbar eine gemeinsame Verarbeitung mit den taktilen Reizen statt. Bisher konnte man nur eine geringe Zahl spezifisch thermosensitiver kortikaler Neuronen identifizieren. Darin spiegelt sich wider, dass unser Temperatursinn nur ein vergleichsweise geringes räumliches Auflösungsvermögen besitzt.

Zusammenfassung

Zur Unterscheidung der beiden prinzipiellen Temperaturmodalitäten warm und kalt besitzen wir zwei verschiedene Sensortypen. Die Kaltsensoren sind in der Haut i. Allg. dichter angeordnet als die Warmsensoren. Beide Sensortypen sind schnell adaptierend, sie reagieren also primär auf Temperaturveränderungen. Die Weiterleitung von Temperatursignalen geschieht im Vorderseitenstrangsystem. Das kortikale Projektionsgebiet für Thermoreize liegt im somatosensorischen Kortex.

11.3 Tiefensensibilität

11.3.1 Sensorik des Bewegungsapparats

Die Tiefensensibilität umfasst die Wahrnehmung der Stellung der Gliedmaßen (Stellungssinn), ihrer Bewegungen (Bewegungssinn) und des Kraftaufwandes der Muskulatur (Kraftsinn). Man spricht deshalb von Tiefensensibilität, weil sich die entsprechenden Sinneszellen nicht an der Oberfläche des Körpers befinden,

sondern in tiefer gelegenen Körpergebieten. Der Begriff »Propriozeption« wird weitgehend synonym zum Begriff »Tiefensensibilität« verwendet. Von manchen Autoren wird zur Propriozeption allerdings auch die Information aus dem Vestibularsystem gerechnet, die uns ebenfalls Signale hinsichtlich der Stellung (des Kopfes) liefert. Die Sinneszellen der Tiefensensibilität befinden sich überwiegend in den Gelenken und den Muskeln.

- ▶ Der Stellungssinn vermag Unterschiede in der Gelenkstellung von wenigen Winkelgraden zu registrieren. Beispielsweise liegt für das Kniegelenk die Unterschiedsschwelle bei 2 bis 3°.
- ▶ Der Bewegungssinn registriert sowohl die Richtung einer Bewegung – Beugung oder Streckung – als auch die Geschwindigkeit. Generell gilt, dass die Unterschiedsschwelle für Änderungen der Gelenkstellung umso niedriger ist, je näher sich das Gelenk am Rumpf befindet – beim Schultergelenk liegt die Schwelle bei ca. 0,2°/s.
- ▶ Der Sinneseindruck über die aufgewendete Kraft, der Kraftsinn, ist das Ergebnis einer Verrechnung von Informationen aus den Muskelsensoren, den Gelenksensoren und Sensoren der Haut. Letztere registrieren, wie groß z.B. der Druck auf die Haut wird, wenn unter Aufwand muskulärer Kraft ein Gegenstand bewegt oder gehalten werden soll.

Gelenksensoren. Die Sensorzellen in den Gelenken sind teilweise den langsam adaptierenden Ruffini-Mechanosensoren verwandt, teilweise den schnell adaptierenden Pacini-Körperchen. Erstere dürften vorwiegend für die Gelenkstellung zuständig sein, Letztere für Bewegungen des Gelenks. Diese Sensoren befinden sich in den Gelenkkapseln und in gelenksnahen Gewebebereichen. (Zusätzlich sind im Bereich der Gelenke zahlreiche freie Nervenendigungen angesiedelt. Diese dienen aber evtl. nur der Schmerzregistrierung.)

Muskelsensoren. Man unterscheidet zwei Typen von Muskelsensoren: Die Muskelspindelsensoren und die Sehnenorgane. Bei der Besprechung der Muskelspindeln (s. Abschn. 9.3) wurde bereits dargestellt, dass diese als sensible Strukturen die Muskelspindelsensoren beherbergen. Diese Nervenendigungen umwickeln den »Bauch« der Muskelspindel. Kommt es zu einer Dehnung des Muskels, wird die Muskelspindel gestreckt, der Spindel-

bauch wird gedehnt und dünner. Dadurch werden die Nervenendigungen gedehnt – dies ist der adäquate Reiz – und es kommt zu einem Anstieg der Entladungsrate.

Im Bereich der Sehnen sind die sensiblen Strukturen die Golgi-Sehnenorgane. Diese wurden schon bei der Behandlung motorischer Reflexe angesprochen (s. Abschn. 9.4.1). Für die Golgi-Sehnenorgane ist der adäquate Reiz eine Kontraktion des Muskels. Dadurch wird die Sehne gedehnt und ihr Durchmesser verringert sich. Die längs verlaufenden Faserbündel der Sehne nähern sich einander an und üben dadurch einen verstärkten Druck auf die dazwischen eingebetteten Golgi-Sehnenorgane aus. Als Folge davon steigt deren Entladungsrate an. Zu einem ähnlichen Effekt kommt es bei einer passiven Dehnung des Muskels.

Sensoren der Haut. Streng genommen gehören die Sensoren der Haut (s. Abschn. 11.1.1) nicht zum Bereich der Tiefensensibilität, da sie an der Körperoberfläche gelegen sind. Dennoch liefern auch sie Informationen über die Gelenksstellung und -bewegung. Je nach dem Abbiegewinkel eines Gelenks und seiner Änderung kommt es auch in den darüber liegenden Hautarealen zu Verformungen durch Dehnung und Scherung. Diese Information wird – gemeinsam mit den Informationen aus Muskeln und Gelenken – im Gehirn verrechnet, um ein Gesamtbild über die räumliche Situation hinsichtlich des entsprechenden Gelenks zu erhalten.

11.3.2 Tiefenschmerz

Neben der Propriozeption können vom Bewegungsapparat auch Schmerzsignale ausgehen. Dieser Tiefenschmerz kann durch unphysiologische Zustände in verschiedenen Gewebsarten ausgelöst werden. Dazu gehört etwa eine extreme mechanische Beanspruchung von Muskelfasern, von ganzen Muskeln, von Gelenkkapseln oder von Sehnen. Auch bei extremer Deformation der Knochenhaut kommt es zu Schmerzen. Tiefenschmerzen sind in ihrem Charakter i. Allg. dumpf und ausstrahlend.

Die Sensoren für Tiefenschmerz sind nur wenig erforscht. Größtenteils dürfte es sich um freie Nervenendigungen handeln, die sehr unterschiedliche Erregungsschwellen haben.

Zusammenfassung

Die Tiefensensibilität umfasst die Wahrnehmung der Stellung der Gliedmaßen, ihrer Bewegungen und des Kraftaufwandes der Muskulatur. Die diesbezüglichen Reize werden von Sensoren in den Gelenken, den Muskeln und der Haut aufgenommen.

Der Tiefenschmerz kann durch unphysiologische Zustände in verschiedenen Gewebsarten des Körperinneren, v. a. im Bewegungsapparat, ausgelöst werden.

Weiterführende Literatur

- Speckmann, E.-J., Hescheler, J. & Köhling, R. (2013). Physiologie (6. Aufl.). München: Urban & Fischer.
- Goldstein, E.B. (2014). Wahrnehmungspsychologie. Der Grundkurs (7. Aufl.). Heidelberg: Springer.
- Handwerker, H.O. (2005). Somatosensorik. In R.F. Schmidt & H.-G. Schaible (Hrsg.), Neuro- und Sinnesphysiologie (5. Aufl.; S. 203–228). Berlin: Springer.
- Pape, H.-C., Kurtz, A. & Silbernagl, S. (2014). Physiologie (7. Aufl.). Stuttgart: Thieme.