

2.2 Propriozeption

Jaap C. van der Wal

2.2.1 Propriozeption, Mechanorezeption und die Anatomie der Faszie

Es spricht einiges dafür, dass das Bindegewebekontinuum der Faszien und Faszienstrukturen ein körperweites mechanosensibles Signalübertragungssystem darstellt und dabei eine integrative Funktion analog der des Nervensystems wahrnimmt (Langevin 2006). Membranen, Septen oder auch die tiefe und oberflächliche Faszie – sie alle sind komplex und untrennbar mit dem Bewegungsapparat verbunden (Wood Jones 1944, Standing 2005) und könnten daher zweifellos eine wichtige Rolle für die Propriozeption spielen (Langevin 2006, Stecco et al. 2007b, Benjamin 2009). Voraussetzung dafür ist zunächst, dass die Faszienstrukturen mit einem entsprechenden anatomischen Korrelat („Propriozeptoren“) ausgestattet sind. Aber für die Qualität der zentripetalen Signale ist darüber hinaus auch wichtig, wie die Mechanik und Architektur des Bindegewebes in Relation zum Skelett- und Muskelgewebe in dem jeweiligen Gebiet ausgebildet ist (Benjamin 2009, van der Wal 2009). Nur wenn die Faszienstrukturen einen mechanisch-architektonischen Bezug zu den muskulären bzw. knöchernen Elementen haben, können sie die für die Propriozeption erforderlichen mechanorezeptiven Informationen liefern. Mit anderen Worten: die propriozeptiven Fähigkeiten einer Faszienstruktur hängen nicht allein von der Topografie, sondern auch von der Architektur und strukturellen Beziehung der Faszie zum Muskel- und Knochengewebe ab (van der Wal 2009).

„Propriozeption“ ist in diesem Kapitel entsprechend der neurophysiologischen Definition zu verstehen als die Fähigkeit, Ort, Lage, Ausrichtung und Bewegung des Körpers und seiner Teile wahrzunehmen. Im engeren Sinne könnte sie auch als die bewusste und unbewusste Wahrnehmung der Gelenkstellungen bzw. -bewegungen definiert werden (Skoglund 1973, Fix 2002). Nicht gemeint ist hier die weitergehende psychologische Definition von Propriozeption, wie sie manchmal im Konzept des „Körperbilds“ oder „Körperbewusstseins“ verwendet wird. In diesem Zusammenhang muss Propriozeption abgegrenzt werden von der *Exterozeption*, die uns den Bezug zur Außenwelt vermittelt, und von der *Interozeption*, die das Gehirn über viszerale und metabolische Vorgänge informiert (davon wird in > Kap. 2.3 die Rede sein).

Das morphologische Korrelat der Propriozeption sind gekapselte und kapsellose mechanosensible Nervenendigungen (Mechanorezeptoren) sowie die dazugehörigen afferenten Neuronen (> Abb. 2.2.1). Sie liefern die zentripetalen Signale, die für die Kontrolle der Fortbewegung und die Stabilität der Körperhaltung erforderlich sind (Barker 1974). Auf der Ebene des Gehirns werden diese Signale dann mit Informationen aus anderen Quellen (z. B. den spezifisch propriozeptiven Sinnesorganen wie Labyrinth oder Hautrezeptoren) zur bewussten und unbewussten Wahrnehmung der Körperhaltung (Statästhese) und -bewegung (Kinästhese) integriert.

In diesem Zusammenhang ist Propriozeption übrigens nicht dasselbe wie Mechanorezeption – vielmehr steht sie im gleichen Verhältnis zur Mechanorezeption wie das Sehen zur Retina. Die für die Propriozeption erforderlichen mechanorezeptiven Informationen

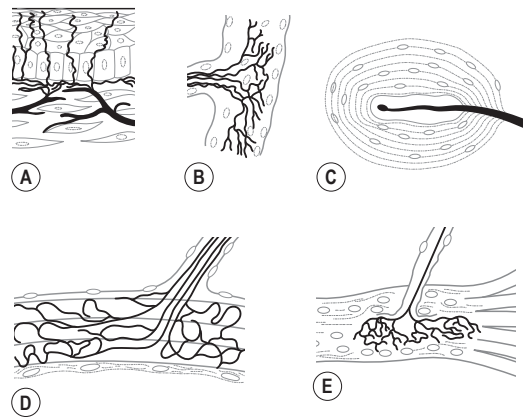


Abb. 2.2.1 Verschiedene Arten von Mechanorezeptoren: (A) Freie Nervenendigungen (FNE). (B) Ruffini-Körperchen (RK) oder büschelartige Endungen. (C) Corpus lamellosum (CL) oder paciniforme Endigung. (D) Golgi-Sehnenorgan (GSO). (E) Muskelspindel (MS).

stammen keineswegs nur aus Faszien und Bindegeweben, sondern auch von Mechanorezeptoren oder sogar taktilen Signalen aus Haut, Muskeln, Gelenkflächen und Gelenkstrukturen. Mechanorezeptoren werden durch mechanische Verformung, z. B. durch Druck, Dehnung oder Kompression aktiviert. Um zu verstehen, wie ihre Signale zur Propriozeption beitragen, muss man nicht nur ihre Topografie kennen (also wissen, *wo* und in welchen Elementen des Bewegungsapparats sie lokalisiert sind), sondern auch wissen, *wie* sie räumlich und mechanisch mit den verschiedenen (Gewebe-) Komponenten des Systems in Beziehung stehen.

Propriozeptive Information wird in der Faszie nicht nur durch die Mechanorezeptoren, die direkt in oder in unmittelbarer Nachbarschaft der Faszie liegen, übermittelt. Auch die Architektur der Faszie spielt eine wesentliche Rolle für die Propriozeption, denn sie beeinflusst, durch welche Kräfte Rezeptoren deformiert (und somit aktiviert) werden, die nicht direkt mit der Faszie in Kontakt stehen. Einige Autoren sprechen von der Faszie als einem „Ektoskelett“ (Benjamin 2009), um auszudrücken, dass sie der Muskulatur möglicherweise in relevantem Ausmaß Ansatzstellen bietet und damit als eine Art „Weichgewebeskelett“ fungiert. Intramuskulär gelegene Mechanorezeptoren orientieren ihre Verteilung und räumliche Anordnung möglicherweise an den Fasziennmembranen, an denen die Muskelfaserbündel ansetzen und zwischen denen das Muskelgewebe bei der Kontraktion und Kraftübertragung liegt. In diesem Fall nimmt die Faszie durch ihre Architektur relevanten Einfluss auf die Propriozeption, ohne dass sie selbst notwendigerweise mit dem anatomischen Korrelat der Mechanorezeption ausgestattet sein muss (van der Wal 2009).

Wenn man also wissen möchte, welche Bedeutung die Faszie für den propriozeptiven Informationsfluss aus einer bestimmten Körperregion hat, muss man nicht nur die Anatomie der dortigen Fasziennstrukturen (*wo?*), sondern auch ihre Architektur, d. h. ihre funktionellen Beziehungen (*wie?*) kennen. Viele Fasziennstrukturen sind direkt oder indirekt an der Kraftübertragung beteiligt, und doch beschreiben die meisten Anatomielehrbücher den Bewe-

gungsapparat als ein System aus lauter Einzelementen – nämlich Muskeln (mit ihren Sehnen bzw. Aponeurosen) und Ligamenten –, die für die Körperhaltung, Bewegung und Kraftübertragung sorgen. Die Muskeln sind in diesem veralteten Konzept die Hauptakteure des Systems und werden in Anatomie-Lehrbüchern meist als eigenständige anatomische Strukturen dargestellt, von denen die bindegewebige „Deckschicht“ entfernt wurde. Entsprechend trägt diese als reine Hülle aufgefasste Bindegewebeschicht, Membran oder Faszie auch üblicherweise den Namen des anatomischen Gebildes, das sie umhüllt oder bedeckt, und gilt als Bestandteil des anatomischen „Hauptorgans“ (z. B. des Muskels). All das kommt von dem „sezierenden Geist“, der in den Anatomieatlanten und -lehrbüchern noch immer vorherrscht und den Bewegungsapparat als Kompositum anatomischer Einzelteile ansieht.

Wenn die Faszie dagegen als „Organ der Form“ (Varela und Frenk 1987) oder als „das straffe, geflechtartige Bindegewebe“ angesehen wird, „das jeden Muskel bis hin zu den feinsten Muskelfasern und jedes einzelne Organ des Körpers umgibt und verbindet und aus dem Körper ein zusammenhängendes Ganzes macht“ (Schleip 2003a, 2003b), wird deutlich, welche wichtige integrative Funktion sie für die Körperhaltung und Bewegungsorganisation (also den gesamten Bewegungsapparat) des Menschen hat. Ein analytischer und „sezierender“ Ansatz zur Beschreibung der „Faszienanatomie“ wird der Bedeutung des Faszienorgans und der Faszienstrukturen für die Propriozeption nicht gerecht.

2.2.2 Konnektivität und Kontinuität

Das primäre Bindegewebe des Körpers ist das embryonale Mesoderm: Es bildet die Matrix und Umgebung, in der sich die Organe und Strukturen des Körpers differenzieren und in der sie im wahrsten Sinne des Wortes „eingebettet“ sind. Blechschmidt (2003) unterscheidet das mesodermale Keimblatt als das „Binnengewebe“ von Ektoderm und Entoderm als den „Grenzgeweben“ und schlug vor, es dementsprechend nicht als „-derm“, sondern als „Binnengewebe“ zu bezeichnen.

Das primäre „Binnengewebe“, d. h. das undifferenzierte *mesenchymale* Bindegewebe, besteht aus drei Grundbausteinen: Zellen, Zwischenzellraum (Interzellulärsubstanz) und Fasern. Während der funktionellen Entwicklung und Differenzierung dieses primären Binde-Gewebes werden zwei „Binde“-Muster sichtbar: erstens die Entwicklung des „Interzellulärraums“ zu einem Gleit- und Verschiebespalt, beispielsweise bei der Bildung des Zöloms (d. h. der Körperhöhlen), der Gelenkhöhlen oder auch der Bursa-ähnlichen Verschiebespalten zwischen benachbarten Sehnen oder Muskelbäuchen. Durch dieses Muster wird eine räumliche Abtrennung geschaffen und Bewegung erst ermöglicht. Zweitens die Bildung eines verbindenden Mediums: dabei kann es sich um Fasern handeln (z. B. in parallelfaserigen Bindegewebestrukturen wie den *desmalen* Schädelnähten, Syndesmosen oder Ligamenten) oder um interstitielle Substanz und Matrix (z. B. in knorpeligen Gelenkflächen). Das Mesoderm als „Binnengewebe“ hat also hauptsächlich eine Mittlerfunktion im Sinne von „Koppeln“ (Verbinden), aber auch von „Entkoppeln“ (Raum schaffen und Bewegung ermöglichen). Dieses

Konzept harmoniert im Grunde sehr gut mit den Vorstellungen der Osteopathen, die stets das Kontinuum, die Kontinuität des „Bindegewebeapparats“ beim Menschen betonen.

Das Konzept der zwei Konnektivitätsmuster lässt sich aber auch auf die Faszienanatomie übertragen, denn bei den Faszien des Bewegungsapparats gibt es mechanisch und funktionell zwei allgemeine Erscheinungsformen:

- Die Faszien der Muskeln grenzen an Räume an, die mit lockerem, areolärem Bindegewebe („Verschiebegewebe“) und gelegentlich mit Fettgewebe angefüllt sind. Sie ermöglichen die gleitende Verschiebung der Muskeln (und Sehnen) gegeneinander oder gegen andere Strukturen. In solchen Spalträumen könnten kugelförmige oder ovale Mechanorezeptoren, die durch Kompression aktiviert werden (siehe unten), das Gehirn über die Bewegungen und Verschiebungen des Faszienorgans und der damit zusammenhängenden Strukturen informieren.
- Intermuskuläre und epimysiale Faszien dienen als Insertionsfläche für Muskelfasern, die auf diese Weise skelettale Elemente mechanisch erreichen können, ohne notwendigerweise selbst direkt am Knochen angeheftet zu sein. Sie erscheinen als intermuskuläre Septen, aber auch als sog. oberflächlich gelegene Faszie (wie z. B. die Fascia cruris und die Fascia antebrachii) und bieten großflächige Insertionsflächen für Muskelfasern. Bei entsprechender Ausstattung mit Dehnungsrezeptoren könnten solche Faszienblätter das Gehirn über Spannungen im Faszienorgane im Zusammenhang mit der Kraftübertragung informieren.

Faszien können mechanisch also unterschiedlich mit den angrenzenden Geweben verbunden sein und daher auch in Bezug auf die Propriozeption unterschiedliche Funktionen wahrnehmen. Die Faszien der Organe und Muskeln gehören oft zum Typ „Verschiebefaszie“ (in diesem Zusammenhang können die Zölomhöhlen eigentlich als „Gelenkhöhlen“ aufgefasst werden, die die Bewegungen der Organe ermöglichen). Auch viele epimysiale Muskelfaszien haben eine ähnliche Funktion, indem sie für die Verschieblichkeit zwischen dem Muskel und seiner Umgebung sorgen. Dagegen funktionieren Faszien wie die Fascia cruris (Unterschenkel-faszie) oder das Retinaculum patellae als epimuskuläre Aponeurosen.

2.2.3 Architektur ist etwas anderes, und sie ist mehr als Anatomie

Für das Verständnis der mechanischen und funktionellen Aspekte der verbindenden, kraftübertragenden und propriozeptiven Funktionen der Faszie ist die Architektur des Muskel- und Bindegewebes also wichtiger als die anatomische Anordnung oder Topografie. Das gilt für jede Faszienmembran des menschlichen Körpers: Man muss wissen, *wo* sie sitzt (Anatomie) und *wie* sie Elemente verbindet bzw. selbst eingebunden ist (Architektur). Je nachdem, wie die architektonischen Beziehungen zwischen dem Faszien- und dem Muskelgewebe gestaltet sind, können nicht nur juxtaartikuläre Bindegewebestrukturen (wie die am Knochen ansetzenden Ligamente) propriozeptive Informationen über die Gelenkstellung und -bewegung übermitteln, sondern – direkt oder indirekt – auch die epimysialen, intermuskulären oder aponeurotischen Faszienblätter.

Unter diesem Aspekt kann die Organisation des Muskel- und Bindegewebes aufgefasst und beschrieben werden: einerseits nach der traditionellen Ansicht, dass Muskel- und Bindegewebestrukturen anatomisch diskrete Einheiten sind. Bei diesem Konzept sind die Muskeln für die dynamische Kraftübertragung zuständig und parallel zu den Ligamenten angeordnet, die Kräfte eher passiv übertragen. Andere fasziale Bindegewebe wie die Sehnen und Aponeurosen werden als Hilfsstrukturen für die Muskeln betrachtet. Das areoläre Fasziengewebe wiederum bildet Räume zwischen den anatomischen Einzelteilen und ermöglicht so deren Verschiebungen und Bewegungen. Eine solche Architektur zeigt sich im distalen Extremitätenbereich, wo einzelne Muskelemente (Muskelfasern und ihre Sehnen) parallel zu den darunterliegenden Gelenkkapseln und ggf. deren verstärkenden Ligamenten arbeiten. Hier dient das mechanorezeptive Korrelat in der Faszie der (unbewussten) Wahrnehmung dieser Verschiebungen und Bewegungen.

Andererseits lässt sich die Architektur so beschreiben, dass Bindegewebe und Muskelgewebe überwiegend seriell und eher „transmuskulär“ angeordnet sind. Huijing zeigt in seinen Arbeiten, dass Muskeln, die anatomisch-morphologisch als diskrete Elemente beschrieben werden, bezüglich der Kontrolle von Kräften und Bewegungen meist nicht als isolierte Einheiten angesehen werden dürfen (Huijing, Maas und Baan 2003). Bei einer detaillierten Untersuchung der lateralen Ellbogenregion bei Menschen und Ratten zeigte sich diese Form der Architektur sehr deutlich (van der Wal 2009). Dort sind nahezu alle tiefen und oberflächlichen Membranen und Platten aus *parallelfaserigem straffem Bindegewebe* (PSBG) seriell zu den Muskelfaserbündeln angeordnet (in Form von Wänden von Muskelkompartments). Kollagenstränge, die von Knochen zu Knochen verlaufen – die Art Bindegewebe also, von der man immer annahm, dass sie passiv dem wechselnden Zug durch die gelenknahen Knochen ausgesetzt seien – gibt es selten. Stattdessen sieht man relativ kurze Muskelfaserbündel, die einerseits in breite, aponeurotische PSBG-Platten einstrahlen und mit ihrem anderen Ende direkt am Knochen angeheftet sind. Eine solche Anordnung – ein Muskelfaszikel, der am Periost des einen artikulierenden Knochens ansetzt und über eine PSBG-Platte indirekt am anderen artikulierenden Knochen angeheftet ist – kann als „dynamisches Ligament“ aufgefasst werden. Solche „Dynamente“ müssen nicht notwendigerweise direkt an der Gelenkhöhle oder im tiefen Bereich der Gelenkregion liegen (van der Wal 2009).

2.2.4 Das anatomische Korrelat der Mechanorezeption

Bindegewebe und Faszien sind dicht innerviert (Stilwell 1957, Schleip 2003b, Stecco et al. 2007a, Benjamin 2009) und Überlegungen wie „Architektur versus Anatomie“ können *mutatis mutandis* auch auf die räumliche Verteilung der Mechanorezeptoren angewendet werden, die ja das morphologische Korrelat für die Propriozeption bilden. Um die Funktion und Bedeutung der Mechanorezeptoren für die Propriozeption zu erfassen, ist es wichtig zu wissen, *wo* diese Rezeptoren in den jeweiligen Bereichen lokalisiert

sind und *wie* sie mit den zugehörigen Gewebeelementen verbunden sind (oder auch nicht).

Allgemein werden Mechanorezeptoren meist als Muskel- oder Gelenkrezeptoren definiert. Muskelrezeptoren sind nach dieser Definition Mechanorezeptoren, die in Muskeln oder deren Hilfsstrukturen wie Sehnen, Aponeurosen und Faszien liegen – Muskelspindeln und Golgi-Sehnenorgane sind die bekanntesten Vertreter dieser Gruppe (Barker 1974). Als Gelenkrezeptoren werden die in den Gelenkkapseln und zugehörigen Strukturen (einschließlich der verstärkenden Bänder) gelegenen Rezeptoren klassifiziert. Muskel- und Gelenkrezeptoren werden entsprechend ihrer (Ultra-)Struktur, physiologischen Eigenschaften, Arten afferenter Nervenfasern und anderer Parameter klassifiziert (Freeman/Wyke 1967a, 1967b).

Mechanorezeptoren sind eigentlich freie Nervenendigungen (FNE), die teilweise mit spezialisierten Endorganen ausgestattet sind. Die Mikroarchitektur dieser Nervenendigungen kann unterschiedlich aussehen: Möglich ist zum einen die Anordnung von Lamellen um eine relativ einfache Nervenendigung herum. Dieses Prinzip ist in den kugel- oder bohnenförmigen Vater-Pacini-Körperchen (oder paciniformen Körperchen) verwirklicht, die deshalb oft auch als Lamellenkörperchen (*Corpuscula lamellosa*, CL) bezeichnet werden. Zum anderen gibt es eine eher diffus-büschelartige Anordnung, in der sich eine Nervenendigung durch ein verformbares Substrat (wie z. B. Bindegewebefasern) windet oder verzweigt. Das sind die spindelförmigen Ruffini-Körperchen (RK) und die Golgi-Sehnenorgane (GSO). Mechanorezeptoren werden hauptsächlich durch eine mechanische Gewebeerformung erregt und die beiden verschiedenen Mikroarchitekturen korrelieren in etwa mit der Art der wahrgenommenen Verformung: Kompression bei den Lamellenkörperchen vs. Dehnung und Torsion bei den diffus-büschelartigen Rezeptoren. Weitere Unterschiede zwischen den beiden Rezeptorformen gibt es bezüglich der Reizschwelle, Adaptation und Anpassungsfähigkeit. Die Muskelspindel ist nach dieser groben Klassifikation ein spindelförmiger büschelartiger Rezeptor: die Nervenendigungen umgeben hier eine spezialisierte Muskelfaser, die zusätzlich mit der Fähigkeit der Längen Anpassung ausgestattet ist (Strasman et al. 1990).

Wenn Mechanorezeptoren in Muskelrezeptoren (Mechanorezeptoren in der Muskulatur) und Gelenkrezeptoren (Mechanorezeptoren in Gelenkkapseln und angrenzenden Geweben, z. B. Ligamenten) eingeteilt werden, liegt diesem Konzept oft die Vorstellung zugrunde, dass hauptsächlich die Gelenkrezeptoren die Gelenkstellung und -bewegung für die Statästhetik und Kinästhetik registrieren, während sich die Rolle der Muskelrezeptoren auf unbewusste oder reflektorische motorische Funktionen beschränkt (Barker 1974).

Die Mechanorezeptoren der Muskeln und ihrer Hilfsstrukturen (z. B. Sehnen) werden üblicherweise eingeteilt in (➤ Abb. 2.2.1):

- FNE (kapsellos)
- Muskelspindeln: sensible Nervenendigungen in eingekapselten intrafasalen Muskelfasern
- GSO: Typ-III-Endigungen; relativ große (100–600 µm Durchmesser) büschelartige Endigungen mit hoher Reizschwelle und sehr langsamer Adaptation

Den Gelenken werden typischerweise die folgenden Rezeptoren zugeordnet (> Abb. 2.2.1):

- FNE (kapsellos)
- CL: Typ-II-Endigungen mit einer zwei- bis fünfflagigen Kapsel, weniger als 100 µm lang, mit niedriger Schwelle und rascher Adaptation (der Begriff Lamellenkörperchen wird hier gegenüber dem der paciniformen Körperchen bevorzugt)
- RK: Typ-I-Endigungen; relativ kleine büschelförmige Endigungen, weniger als 100 µm lang, mit niedriger Schwelle und langsamer Adaptation

2.2.5 Funktionelle Bedeutung der Bindegewebe- und Muskelarchitektur für die Mechanorezeption

Die räumliche Gliederung des morphologischen Korrelats für die Propriozeption wurde vom Autor in einer umfassenden Untersuchung der proximalen lateralen Kubitalregion der Ratte analysiert (van der Wal 2009). Dabei wurden alle Mechanorezeptoren erfasst, die in direkter oder indirekter Beziehung zum Bindegewebe in der Gelenkregion vorkommen können. In den Übergangsbereichen zwischen dem parallelfaserigen straffen Bindegewebe (d. h. den epimysialen oder intermuskulären Membranen und Septen) und den seriell dazu angeordneten Muskelfaserbündeln fand sich ein Spektrum verschiedener mechanosensibler Strukturen. Diese wiederum zeigten Eigenschaften der mechanosensiblen Nervenendigungen, die üblicherweise als charakteristisch für Gelenkrezeptoren *und* für Muskelrezeptoren angesehen werden. An der oberflächlichen Fascia antebrachii ebenso wie in den fasziellen Muskelsepten waren RK und auch CL an den Übergängen zwischen dem Fasziengewebe und den inserierenden Muskelfasern vorhanden. Manchmal setzten sogar Muskelspindeln mit einem Pol an diesen Fasziennembranen an.

Aufgrund der Bindegewebearchitektur und der räumlichen Verteilung des mechanorezeptiven Korrelats ist davon auszugehen, dass die Gelenkrezeptoren hier auch von der Aktivität der Muskeln beeinflusst werden, die seriell zu dem kollagenen Bindegewebe in der Nähe dieser Rezeptoren angeordnet sind. Das passt wiederum zu der Vorstellung, dass Spannungen bei der Gelenkeinstellung hauptsächlich über diese kollagenen Membranen übertragen werden und auch dazu beitragen, dass die zugehörigen Mechanorezeptoren aktiviert werden. In der untersuchten Region ließ sich keine morphologische Entsprechung für die sogenannten Gelenkrezeptoren nachweisen, die durch rein passive Bindegewebespannungen bei der Positionsänderung der artikulierenden Knochen aktiviert werden. Das anatomische Korrelat der Propriozeption, das innerhalb oder in der Nachbarschaft des PSBG in der lateralen Kubitalregion gefunden wurde, hat Eigenschaften von Mechanorezeptoren, die üblicherweise dem „Gelenkrezeptor“-Korrelat zugeschrieben werden, und auch Eigenschaften von Mechanorezeptoren, wie sie sich üblicherweise in Muskeln und den dazugehörigen Sehnen finden. Offensichtlich fungiert auch hier also die Faszie zusammen mit dem *seriell* ansetzenden Muskelgewebe als eine Art „dynamisches Ligament“ oder „Dynament“.

Sehr häufig sind myofasziale Bereiche dicht innerviert und von Nervenplexus bedeckt. In der oben beschriebenen Studie an Ratten und Menschen (van der Wal 2009) fanden sich ausgedehnte Nervenplexus über der proximalen (epimysialen) Fascia antebrachii ebenso wie über der Faszie, die den Supinator „bedeckt“ (eigentlich eine Supinator-Aponeurose). Diese plexusartige Anordnung peripherer Nervenäste, die sich über Sehnen und Ligamente ausbreiten, ist ein konstantes Element des Innervationsmusters in den periartikulären Aponeurosen am Knie- und Ellenbogengelenk (Wilson/Lee 1986). Stilwell (1957) stellte fest, dass solche Nervenetze in kleinen „paciniformen Körperchen“ und „frei endenden Axonen“ im Oberflächenbindegewebe von Sehnen, Aponeurosen und Muskeln sowie im periostalen Bindegewebe – und nahezu immer in Nachbarschaft anderer Mechanorezeptoren – enden.

Die Art der Axone in den untersuchten Plexus (van der Wal 2009) sowie der nachgewiesene (oder vermutete) Ursprung dieser Axone aus dem morphologischen Korrelat der Mechanorezeption bestätigt schon die von Freeman und Wyke (1967a, 1967b) geäußerte Vermutung, dass solche peri- oder juxtaartikulären Nervenplexus nicht nur an nozizeptiven Prozessen beteiligt sind. Dies zeigt auch, dass das propriozeptive Korrelat nicht notwendigerweise in den Fasziennerven lokalisiert sein muss, um eine Rolle für die Propriozeption zu spielen. Mechanisch betrachtet kommen als Quelle für mechanorezeptive Informationen am ehesten die Übergangsbereiche zwischen dem straffen fasziellen Bindegewebe und den angrenzenden Muskelfasern bzw. dem angrenzenden lockeren, areolären Bindegewebe infrage. Wo das fasziale Bindegewebe so straff ist, dass es kaum Verschiebungen oder Verformungen zulässt (wie in den meisten Bandstrukturen), sollte die Innervation dagegen logischerweise eher der Nozizeption oder sympathischen Gefäßregulation dienen. In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass es sowohl Bänder gibt, die mechanisch wichtig, aber nur spärlich innerviert sind, als auch Bänder, die eine wesentliche Funktion für die sensible Wahrnehmung haben und dicht innerviert sind (Hagert et al. 2007, Benjamin 2009). Es hängt alles ab vom Ausmaß der möglichen Gewebeerformung (da diese den wichtigsten Reiz für die Mechanorezeption darstellt) sowie von den mikroskopischen (Art des Mechanorezeptors) und makroskopischen Gegebenheiten (Architektur der Faszie und der damit verbundenen Gewebe).

2.2.6 Dynamente: mehr als Ligamente oder Muskeln

Noch wichtiger waren die beschriebenen Studienergebnisse zur Struktur und Anordnung der sogenannten „Muskelrezeptoren“ aber für das nun vorgestellte Konzept der Dynamente. Diese Rezeptoren waren offensichtlich nicht nach den Prinzipien der topografischen Anatomie verteilt, sondern entsprechend der funktionellen Architektur des Bindegewebekomplexes aus epi-, inter- und submuskulären PSBG-Membranen in seinem Bezug zur Muskelarchitektur. In allen untersuchten Unterarmextensoren waren die Muskelspindeln inhomogen über den Muskel verteilt. Ein einheitliches, für alle Muskeln geltendes Verteilungsmuster war dabei nicht ohne Weiteres ersichtlich (> Tafel 2.2.1). Wenn man die regionale

funktionelle Architektur der Bindegewebe und Faszien, d.h. der PSBG-Strukturen berücksichtigt, wird die räumliche Anordnung der Rezeptoren jedoch verständlich: Besonders viele Muskelspindeln und GTO finden sich in den zug- und kraftübertragenden Muskelbereichen, die proximal mit dem Bindegewebekomplex und distal mit der peripheren Sehne in Reihe geschaltet sind. Dies stellt das gemeinsame Prinzip dar, aus dem sich viele Arten von Verteilungsmustern ableiten. Natürlich fallen architektonische und topografische Einheit manchmal auch zusammen; beispielsweise entspricht der *Musculus supinator* mit seiner Aponeurose praktisch einem „Dynament“.

Huijing und Mitarbeiter wiesen bereits darauf hin, dass die Muskeln unter mechanischen Gesichtspunkten – entgegen der üblichen Vorstellung – keine isolierten Einheiten zur Umsetzung von Kraft und Bewegung sind (Huijing, Maas und Baan 2003). Entsprechend sollte der Muskel auch auf der Ebene der spinalen sensomotorischen Kontrolle nicht länger als die funktionelle Einheit des Bewegungsapparates gelten (English und Letbetter 1982, English und Weeks 1984, van der Wal 2009). Überlegungen dieser Art passen gut zu bestehenden Modellen einer aufgabenabhängigen Kontrolle durch das Gehirn: Motorische Einheiten werden nicht unbedingt im Hinblick auf individuelle motorische Kernstrukturen organisiert, sondern im Hinblick auf Bewegungsaufgaben. Und zu solchen trans- oder supramuskulären Modellen passt das Konzept eines Bewegungsapparates, der sich aus architektonischen Einheiten mit seriell angeordneten Muskel- und Bindegeweben zusammensetzt, besser als ein Bewegungsapparat, in dem die Muskeln individuell und parallel zu den Bandstrukturen die Gelenke sichern.

2.2.7 Einteilung der propriozeptiven Mechanorezeptoren

Entsprechend der seriellen Organisation von Muskelgewebe und PSBG-Strukturen (distal meist Sehnen, proximal meist fasziale Muskellogenwände) wurden in der oben beschriebenen Untersuchung (van der Wal 2009) drei Konfigurationen für die Mechanorezeptoren identifiziert, die *mutatis mutandis* auch als repräsentativ für das anatomische Korrelat der Propriozeption in der Faszie angesehen werden können:

- Muskelspindeln, GSO (RK), FNE und CL finden sich in den Bereichen zwischen dem Muskelgewebe und den PSBG-Membranen. Diese Konfiguration entspricht dem traditionell beschriebenen Spektrum der sensiblen Nervenendigungen im Muskel-Sehnen-Komplex (Barker 1974, von Düring, Andres und Schmidt 1984).
- CL und FNE finden sich in Bereichen, in denen PSBG an retikuläres Bindegewebe, d.h. Verschiebespalten angrenzt. Diese Konfiguration entspricht hauptsächlich dem Spektrum der sensiblen Nervenendigungen, die üblicherweise zu den Gelenkrezeptoren gezählt werden (Freeman und Wyke 1967a, 1967b, Halata, Rettig und Schulze 1985).
- Ausschließlich FNE sind in den Übergängen zum knöchernen Ansatz (Periost) vorhanden. Diese Konfiguration entspricht dem Spektrum der tendinösen sensiblen Nervenendigungen mit

überwiegend (mechanorezeptiven) FNE von Fasern der Gruppe III und IV (von Düring, Andres und Schmidt 1984).

Die meisten Plexus innerhalb oder in der Umgebung des faszialen PSBG enthalten Nervenfasern aus Gruppe III und IV. Die Fasern vom Typ III (oder A δ) sind Afferenzen von Mechanorezeptoren, die des Typs IV (C-Fasern) Afferenzen von nozizeptiven oder mechanosensiblen (auf Dehnung reagierenden) FNE.

In den oben beschriebenen Konfigurationen werden RK nicht als eigene Kategorie aufgeführt, sondern GSO und RK als ein Rezeptortyp angesehen, der in Abhängigkeit von der Struktur des umgebenden Gewebes graduelle Unterschiede aufweisen kann. Das Quartett MS-GSO/RK-CL-FNE stellt so das Gesamtspektrum der Mechanorezeptoren im Bewegungsapparat dar, in dem die drei Hauptformen der sogenannten Muskelrezeptoren (MS, GSO und CL) mit den drei Typen der Gelenk- (oder Kapsel-)Rezeptoren (RK, CL und FNE) zusammengefasst sind. Je nach den lokalen Gegebenheiten sind jeweils unterschiedliche Kombinationen aus diesem Quartett für die propriozeptive Funktion der Faszien und Faszienstrukturen verantwortlich. Die Aktivität und Funktion eines Mechanorezeptors wird dabei nicht nur von seinen funktionellen Charakteristika bestimmt, sondern auch von seiner architektonischen Umgebung: Die Architektur des faszialen Bindegewebes in seinen Bezügen zu den Muskel- und Knochenelementen ist ausschlaggebend für die Kodierung der propriozeptiven Informationen.

LITERATURQUELLEN

- Barker D. The morphology of muscle receptors. In: Barker D, Hunt CC, McIntyre AK (eds). *Handbook of Sensory Physiology. Muscle Receptors*, Vol. II. Berlin–New York: Springer Verlag, 1974.
- Benjamin M. The fascia of the limbs and back – a review. *J Anat* 2009; 214: 1–18.
- Blechschild E. *Anatomie und Ontogenese des Menschen*. Kitzlegg: Fe-Medienverlag, 2003.
- English AW, Letbetter WD. Anatomy and innervation patterns of cat lateral gastrocnemius and plantaris muscles. *Am J Anat* 1982; 164: 67–77.
- English AW, Weeks OI. Compartmentalization of single muscle units in cat lateral gastrocnemius. *Exp Brain Res* 1984; 56: 361–368.
- Fix JD. *Neuroanatomy*. Hagerstown, MD: Lippincott Williams & Wilkins, 2002.
- Freeman MAR, Wyke BD. The innervation of the ankle joint. An anatomical and histological study in the cat. *Acta Anat (Basel)* 1967a; 68: 321–333.
- Freeman MAR, Wyke BD. The innervation of the knee joint. An anatomical and histological study in the cat. *J Anat* 1967b; 101: 505–532.
- Hagert E, Garcia-Elias M, Forsgren S, Ljung BO. Immunohistochemical analysis of wrist ligament innervation in relation to their structural composition. *J Hand Surg [Am]* 2007; 32: 30–36.
- Halata Z, Rettig T, Schulze W. The ultrastructure of sensory nerve endings in the human knee joint capsule. *Anat Embryol (Berl)* 1985; 172: 265–275.
- Huijing P, Maas H, Baan GC. Compartmental fasciotomy and isolating a muscle from neighbouring muscles interfere with myofascial force transmission within the rat anterior crural compartment. *J Morphol* 2003; 256: 306–321.
- Langevin HM. Connective tissue: a body-wide signalling network? *Med Hypotheses* 2006; 66: 1074–1077.
- Schleip R. Fascial plasticity – a new neurobiological explanation, Part 1. *J Bodyw Mov Ther* 2003a; 7: 11–19.
- Schleip R. Fascial plasticity – a new neurobiological explanation, Part 2. *J Bodyw Mov Ther* 2003b; 7: 104–116.
- Skoglund S. Joint receptors and kinaesthesia. In: Iggo A (ed). *Handbook of Sensory Physiology*. Vol. 2. Berlin–Heidelberg–New York: Springer Verlag, 1973: p. 111–136.

- Standing S. *Gray's Anatomy. The Anatomical Basis of Clinical Practice*. 39th ed. London–New York Elsevier, Churchill Livingstone, 2005.
- Stecco C, Gagey O, Belloni A, et al. Tendinous muscular insertions onto the deep fascia of the upper limb. First part: anatomical study. *Morphologie* 2007a; 91: 29–37.
- Stecco C, Gagey O, Belloni A, et al. Anatomy of the deep fascia of the upper limb. Second part: study of innervation. *Morphologie* 2007b; 91: 38–43.
- Stilwell DL. Regional variations in the innervation of deep fasciae and aponeuroses. *Anat Rec* 1957; 127: 635–653.
- Strasman T, van der Wal JC, Halata Z, Drukker J. Functional topography and ultrastructure of periarticular mechanoreceptors in the lateral elbow region of the rat. *Acta Anat (Basel)* 1990; 138: 1–14.
- van der Wal JC. The architecture of connective tissue as parameter for proprioception – an often overlooked functional parameter as to proprioception in the locomotor apparatus. *Int J Ther Massage Bodywork* 2009; 2: 9–23.
- Varela FJ, Frenk S. The organ of form: towards a theory of biological shape. *J Soc Biol Struct* 1987; 10: 73–83.
- von Düring M, Andres KH, Schmidt RF. Ultrastructure of fine afferent terminations in muscle and tendon of the cat. In: Hamann W, Iggo A (eds). *Sensory Receptor Mechanisms*. Singapur: World Scientific Publishing, 1984.
- Wilson AS, Lee HB. Hypothesis relevant to defective position sense in a damaged knee. *J Neurol. Neurosurg Psychiatry* 1986; 49: 1,462–1,464.
- Wood Jones F. *Structure and Function as Seen in the Foot*. London: Baillière, Tindall and Cox, 1944.

WEITERE LITERATURHINWEISE

- Huijting P. Epimuscular myofascial force transmission between antagonistic and synergistic muscles can explain movement limitation in spastic paresis. *J Electromyogr Kinesiol* 2007; 17: 708–724.
- Huijting P. Muscular force transmission: a unified, dual or multiple system? A review and some explorative experimental results. *Arch Physiol Biochem* 1999; 107: 292–311.