

# Sensorische Nervenendigungen – der Schlüssel zur weiblichen Lust

Daniel Haag-Wackernagel

## Sensory Nerve-Endings – The Key to Female Lust

### Abstract

The clitoris and the surrounding structures of the external genitalia are among the most sensory innervated regions of the female body. The reception of stimuli takes place via specialized sensory nerve endings. The genital corpuscles (GK) and the Pacinian corpuscles (VP) are responsible for the generation of sexual arousal and the initiation of orgasm. Another important erogenous role may be played by the C-tactile fibers (CTF) as "stroking receptors". The GK and VP, which were already known at the end of the 19th C., possess complex corpuscles of connective tissue cells that determine their receptive properties. The GK, also known as "corpuscles of pleasure", are typical for the clitoral and penile glans, where they occur at high density. They are responsible for the perception of touch and gliding pressure. Congestion of erectile clitoral tissues – caused by sexual arousal – is a prerequisite for the activation of GK. Furthermore, hormonal influences likely play an important role in the modulation of these receptors. Despite their important role in the generation of female pleasure, little information about the GK is found in current textbooks. The well-studied VP usually co-occur with the GK in various erogenous zones, as well as in the rest of the body. They perceive touch, pressure and especially vibration stimuli. Their activity is modulated by hormonal influences and local pressure. Understanding the structure and function of the GK, VP, and CTF can provide important explanations for various clinical phenomena.

**Keywords:** Bulbo-clitoral organ, Clitoris, Genital corpuscles, Pacinian corpuscles, C-tactile afferents

### Zusammenfassung

Die Klitoris und die sie umgebenden Strukturen der äußeren Genitalien gehören zu den am stärksten sensorisch innervierten Regionen des weiblichen Körpers. Die Aufnahme der Reize erfolgt über spezialisierte sensorische Nervenendigungen. Für die Generierung der sexuellen Erregung und die Auslösung des Orgasmus dürften die Genitalkörperchen (GK) und die Vater-Pacini-Körperchen (VP) von zentraler Bedeutung sein. Eine weitere wichtige erogene Rolle könnten die C-taktilen Fasern (CTF) als „Streichelrezeptoren“ spielen. Die schon Ende des 19. Jh. bekannten GK und VP besitzen komplex gebaute Hilfsstrukturen, welche ihre rezeptiven Eigenschaften

weitgehend bestimmen. Die GK, auch „Wollustkörperchen“ genannt, kommen vor allem in der Klitoris- und Peniseichel in hoher Dichte vor. Sie sind für die Perzeption von Berührung und gleitendem Druck verantwortlich. Die durch die sexuelle Erregung bewirkte Kongestion der erektilen, klitoralen Gewebe ist Voraussetzung für die Aktivierung der GK. Im Weiteren dürften hormonelle Einflüsse eine wichtige Rolle in der Modulation dieser Rezeptoren spielen. Trotz ihrer wichtigen Rolle für die Erzeugung der weiblichen Lust sind in aktuellen Lehrbüchern nur wenige Informationen über die GK zu finden. Die gut untersuchten VP kommen meist zusammen mit den GK in verschiedenen erogenen Zonen, sowie auch im übrigen Körper vor. Sie perzipieren Berührungs-Druck- und vor allem Vibrationsreize. Ihre Aktivität wird durch hormonelle Einflüsse und die lokalen Druckverhältnisse moduliert. Das Verständnis des Baus und der Funktion der GK, VP und der CTF kann wichtige Erklärungen für verschiedene klinische Erscheinungen bieten. **Schlüsselwörter:** Bulbo-Klitoralorgan, Klitoris, Genitalkörperchen, Vater-Pacini-Körperchen, C-taktile Afferenzen

## Somatosensorik der genitalen Epithelien

Für den Organismus ist es von größter Bedeutung, die Körperöffnungen sensorisch zu überwachen. Besonders empfindlich sind deshalb die Lippen, die Analregion und bei Frauen der Scheidenvorhof, in den die Urethra und die Vagina einmünden, sowie das darüber liegende Bulbo-Klitoralorgan (Di Marino & Lepidi, 2014) mit seinen umgebenden Strukturen. Das Bulbo-Klitoralorgan wird der Einfachheit halber hier auch als Klitoris bezeichnet. Schon feinste Berührungen der Körperöffnungen können durch Hautsensoren, sogenannte sensorische Nervenendigungen, wahrgenommen und adäquate, meist reflektorische, Gegenmaßnahmen eingeleitet werden. Nach Ellis (1912) sind es die Übergänge von der Haut zur Schleimhaut, welche eine „Verfeinerung des Tastsinnes“ erfahren haben. Die Klitorisichel, welche die höchste bekannte Versorgung mit sensorischen Nervenendigungen aufweist (Crouch et al., 2004), wurde von Burdach (1835) anschaulich als „Tastorgan des Zeugungssystems“ bezeichnet.

Die gleichen Areale spielen wegen ihrer hohen Berührungssensibilität auch bei der Aufnahme von angenehmen und lustvollen erogenen Stimuli eine wichtige Rolle. Als „Wächterin über

das Geschehen an den äußeren weiblichen Genitalien“ und als „Erzeugerin von Lust“ verfügt die Klitoris über eine reiche sensorische Innervation.

Somatosensorische Afferenzen informieren die übergeordneten Zentren permanent über jeden Stimulus, welcher auf die äußeren Genitalien einwirkt. Die Aufnahme und Weiterleitung übernehmen periphere Nervenzellen, welche in den Spinalganglien liegen. Diese pseudounipolaren Neuronen besitzen zur Reizaufnahme lange, spezialisierte Dendriten, welche als dendritische Axone bezeichnet werden. Nach Schober et al. (2015) führen Stimuli an diesen sensorischen Nervenendigungen zu Verschiebungen von Kollagenfasern der Sinnesrezeptoren, welche durch den Prozess der Transduktion die Intensität, Dauer und Richtung der Stimuli kodieren und in neurale Aktivität umwandeln.

Wie die Signale der verschiedenen spezialisierten Nervenendigungen der äußeren Genitalien in sexuelle Erregung umgewandelt werden, ist nicht genau bekannt. Die afferenten Impulse erzeugen nicht nur spinale Reflexe, welche die genitale Motilität und den Blutfluss in den genitalen Gefäßgeweben (Aufstau von Blut, Kongestion) modulieren, sondern steigen im Rückenmark im spinothalamischen und spinoretikulären Trakt zum Gehirn auf. Hier werden die Signale decodiert und als sexuelle Erregung und als Lust interpretiert, was zu efferenten Impulsen zu den Genitalien und zur Aktivierung verschiedener Organe führt (Martin-Alguacil et al., 2008; Abaira & Ginty, 2013).

## Freie Nervenendigungen (FNE)

Dem Grundtyp der sensorischen Nervenendigung entsprechen die Freien Nervenendigungen (FNE), welche im ganzen Körper und vor allem in den äußeren Genitalien in großer Zahl und in unterschiedlichen Varianten vorkommen (Abb. 1). Die afferenten Fasern der FNE sind langsam leitende, nichtmyelinisierte C-Fasern mit einem Durchmesser von 0,5–1 µm oder dünn myelinisierte Aδ-Fasern von 1–4 µm (Mense, 2004; Abreira & Ginty, 2013). Die rezeptiven Membranbereiche ihrer dendritischen Axone nehmen als Mechanorezeptoren schwache bewegte Reize, als Nozizeptoren schädliche Reize und als Thermorezeptoren Kälte und Wärme wahr (Mense, 2004). In den äußeren Genitalien können ihre unmyelinisierten Endigungen bis ins Stratum granulosum der Epidermis eindringen, was für deren hohe Empfindlichkeit verantwortlich ist.

In anderen Körperregionen treten FNE nur in der Dermis auf (Jaeger, 1944). In der Peniseichel sind FNE etwa 10-Mal häufiger als Genitalkörperchen (GK), was auch für die Klitoriseichel zutreffen dürfte (Halata & Munger, 1986). Die Kälte- und Wärmeempfindlichkeit der Klitoris wurde von Vardi et al. (2000) untersucht. Die mittlere Schwelle für Kälte liegt unabhängig vom Alter bei 33,4° C und für Wärme bei 38,5° C. Die Kälteempfindlichkeit lässt sich nach Lundberg (2002) sehr einfach testen, indem man ein paar Tropfen Olivenöl von Zimmertemperatur

(21°C) auf die Klitoris tropft und die Vulva herablaufen lässt. Damit lässt sich zeigen, dass der obere Teil der Vulva über eine höhere Temperaturempfindlichkeit verfügt als das Perineum.

Ein Maß für den Grad der sensorischen Innervierung der Haut ist die taktile Diskriminationsfähigkeit, bei der die Distanz zweier auf die Haut aufgebrachter Nadelspitzen ermittelt wird, welche eben noch voneinander unterschieden werden können. Nach den Messungen von Webster (1891) beträgt die Diskriminationsfähigkeit in der Klitorisvorhaut 1 mm, bei den inneren Vulvalippen 1,25 mm und bei den äußeren Vulvalippen 4 mm. Die Diskriminationsfähigkeit der Klitoriseichel wurde wohl wegen der noch bedeutend höheren Empfindlichkeit nicht ermittelt.

Frigga Beetz (1936) führte Schmerzversuche an den weiblichen Genitalien durch und setzte dabei Stachelborsten auf die Klitoriseichel auf, was zu heftigen und über Stunden andauernden Schmerzreaktionen führte. Der dumpfe Schmerz strahlte bis in die tiefer gelegenen Beckenorgane aus und war mit heftigen allgemeinen Symptomen wie Ohrensausen, Schwindel, Kopfschmerzen, Mattigkeit, Erschöpfung, Konzentrationsproblemen und Arbeitsunlust verbunden. Es erstaunt nicht, dass die Autorin mit diesen Reizungen keine, wie sie schreibt, „Empfindungen wollüstigen Charakters“ auslösen konnte. Die Beschreibungen von Beetz lassen erahnen, welche unvorstellbaren Schmerzen ein Mädchen nach einer Genitalbeschneidung (FGM/C) erleiden muss, welche zudem noch ohne Anästhesie und Wundversorgung durchgeführt wird.

Die menschliche Haut enthält eine Subgruppe von unmyelinisierten Mechanorezeptoren, sogenannte C-taktilen Afferenzen oder CT-Fasern (CTF), welche als „Streichelrezeptoren“ aufgefasst werden und für emotionale und erogene Aspekte von Berührungen verantwortlich sind. Diese niederschweligen Mechanorezeptoren kommen als freie Nervenendigungen innerhalb der Epidermis der behaarten Haut vor (McGlone et al., 2007; McGlone et al., 2014). Sie projizieren nicht in den somatosensorischen Kortex wie die anderen sensorischen Nervenendigungen, sondern in die Insula der Großhirnrinde, welche eine wichtige Rolle für das Gefühl von Wohlbefinden spielt (Löken et al., 2011). Die Stimulation dieser Rezeptoren erzeugt angenehme Gefühle, welche mit der Förderung des Paarzusammenhalts und der Langzeitpartnerbindung in Zusammenhang stehen dürften (Nummenmaa et al., 2016).

Streicheln trägt eine wichtige emotionelle Komponente bei, welche die sexuelle Bereitschaft über die Bildung von Vertrauen und Nähe fördert. Streichelgeschwindigkeiten zwischen 1–10 cm/s bei einem Optimum von 3 cm aktivieren die CTF am stärksten und wurden gleichzeitig als besonders angenehm empfunden (Löken et al., 2011). Jönsson et al. (2015) untersuchten die erogene Wirkung der Stimulation von C-taktilen Fasern mittels eines „Streichelroboters“ (McGlone et al., 2007; McGlone et al., 2014) und fanden ein Optimum der erogenen Wahrnehmung bei einer Streichelgeschwindigkeit von 1 cm/s. Die Aktivität der CTF dürften in Zusammenhang mit einer Er-

höhung der sexuellen Motivation stehen. Erfahrenen Paaren ist schon seit langem bekannt, dass die Stimulation individuell unterschiedlicher, nicht-genitaler Hautareale durch feines, langsames Streicheln die Bereitschaft für eine nachfolgende genitale Stimulation enorm verstärken kann.

Obwohl die äußeren Genitalien das höchste erogene Potential aufweisen, wurde bisher nicht untersucht, ob die CTF auch in der Klitoris- bzw. der Peniseichel vorkommen. Vor allem die Klitorisichel weist eine sehr hohe Dichte an unmyelinisierten C-Fasern auf, deren Funktion nicht vollständig geklärt ist. Es wäre durchaus möglich, dass es sich dabei auch um CTF handelt (Jönssen et al., 2015). Die Autoren werfen zudem die Frage auf, ob die CTF mit ihrem erogenen Potential in Zusammenhang mit sexuellen Dysfunktionen wie der PGAD (persistent genital arousal disorder), der erektilen Dysfunktion sowie frühzeitiger oder verzögerter Ejakulation in Zusammenhang stehen könnten.

## Sinneskörperchen

Einen komplexeren Aufbau als die FNE weisen die Sinneskörperchen (cutaneous sensory receptors) auf, welche auch als korpikuläre oder eingekapselte sensorische Nervenendigungen bezeichnet werden. Die Sinneskörperchen der menschlichen Haut sind Endigungen mechanorezeptiver Neuronen, deren Zellkörper in den Dorsalganglien lokalisiert sind, und deren Endigungen mit nicht-neuronalen Zellen in Verbindungen stehen, welche als niederschwellige Mechanorezeptoren fungieren. Strukturell bestehen die Sinneskörperchen aus dem Ende eines mechanosensorischen A-beta Axons und nicht-myelinisierenden peripheren Gliazellen, welche je nach Typ unterschiedlich angeordnet sind und mit Bindegewebezellen endoneuralen oder perineuralen Ursprungs umhüllt sind (Cobo et al., 2021).

Zu diesen sensorischen Nervenendigungen mit einer Bindegewebe kapsel gehören einerseits die GK, welche als eigentliche „Wolllustrezeptoren“ für die Erzeugung der sexuellen Erregung verantwortlich sind, sowie die Vater-Pacini-Körperchen (VP). Diese sind nicht spezifisch für die Haut der äußeren Genitalien, sondern kommen in den meisten Geweben und Organen vor. Sie dürften ebenfalls eine wichtige Rolle für die Erzeugung der sexuellen Erregung spielen (Krantz, 1958). Die rezeptiven Eigenschaften der Sinneskörperchen werden weitgehend von ihren spezialisierten Bindegewebe kapseln bestimmt. Das schnell adaptierende Verhalten der VP ist beispielsweise durch die zahlreichen konzentrischen Lamellen bedingt. Nach Entfernung dieser Hüllzellen ist das zentrale Axon langsam adaptierend (Mense, 2004). Schnell adaptierende Nervenendigungen bilden nur bei Bewegungen oder Veränderungen der Reizstärke Aktionspotentiale. Sie werden auch als phasische Sensoren bezeichnet, weil sie nur am Anfang und am Ende einer Stimulation Aktionspotentiale erzeugen. Langsam adaptierende Nervenendigungen oder tonische Rezeptoren wie die FNE hingegen feuern so lange, wie der Reiz anhält.

Weitere sensorische Nervenendigungen, die als Berührungsrezeptoren in der Haut der Genitalien vorkommen, sind die Merkel-Zellen der Epidermis sowie die Meissner-Tastkörperchen und die Ruffini-Körperchen der Dermis (Di Marino & Lepidi, 2014; Cobo et al., 2021). Auch diese sensorischen Nervenendigungen könnten an der Entstehung der sexuellen Erregung beteiligt sein, Untersuchungen über deren erogenes Potential sind dem Autor aber nicht bekannt. Deshalb wird hier nicht weiter auf diese Sinnesrezeptoren eingegangen.

## Genitalkörperchen – die Sensoren der Lust

„Hiernach ist es keinem Zweifel unterworfen, dass die Geschlechts-Empfindung an die Genitalnervenkörperchen gebunden ist. Da sich terminale Körperchen nach ihrer Entfernung nicht reproducieren, so muss das Aufhören der ersteren nachfolgen, wenn gesunden Mädchen aus beliebigen Gründen die Clitoris exstirpiert wird.“ (Wilhelm Krause, 1876)

Der Mensch wusste wohl schon immer, dass Lust, Erregung und die Auslösung des Orgasmus an die Strukturen der äußeren Genitalien gebunden sind. Die alten Griechen bezeichneten die Klitoris mit Begriffen wie „Sitz der Lust“, „nichts was mehr erregt“ oder „das in der Mitte zuckende Fleischstückchen“ (De Graaf, 1672; Hopfner, 1938). Die Klitoris als Sitz der weiblichen Lust war den arabischen Ärzten schon vor über 1000 Jahren bekannt. So bezeichnete Abulcasis (936–1013) die Klitoris als „softness of love“ und „tentigo“, was Lüsterheit oder Geilheit bedeutet (Di Marino & Lepidi, 2014).

„Ist der Schwellapparat durch die geschlechtliche Congestion bis zu einem gewissen Grade gefüllt, so werden die Wolllustnerven der Clitorisichel zu einer erhöhten und spezifischen Erregbarkeit umgestimmt.“ (Kobelt, 1844)

Der deutsche Anatom Georg Ludwig Kobelt beschrieb 1844, dass die Generierung der weiblichen Lust an die Erregung von Nerven gebunden ist. Im Weiteren entdeckte er, dass die „Congestion“, also die Blutfüllung der äußeren Genitalien während der Erregung, die Reizschwelle dieser „Wolllustnerven“ herabsetzt, welche dann den „Wolllustkitzel“ erzeugen. Kobelt beschrieb zudem schon über 100 Jahre vor Masters & Johnson (1966) eine Refraktärphase nach dem Orgasmus: „Der Wolllustkitzel steigert sich unter fortdauernder Reizeinwirkung bis zum endlichen Umschlagen in die Indifferenz und zum Rückzuge in die allgemeinere vegetative Lebenssphäre der betroffenen Teile“ (Kobelt, 1844, 51). Der Bau dieser „Wolllustnerven“ wurde erst durch mikroskopische Untersuchungen entdeckt, welche Kobelt als makroskopisch arbeitender Anatom ablehnte (Wernert, 1860).

Wer die GK entdeckt hat, ist nicht eindeutig geklärt. Einen ersten Hinweis auf die GK gibt Ludwig Fick 1844 in sei-

nem *Lehrbuch der Anatomie des Menschen*. Darin beschreibt er Nervenfäden im menschlichen Penis, welche in kleinen Körperchen blind endigen und unter der Epidermis liegen. Hubert von Luschka (1863) beanspruchte, als erster „kolbige Nervenenden“ in den Papillen der Brustwarze entdeckt zu haben. 1866 beschrieben Wilhelm Krause und sein Schüler W. Finger die „Genitalnervkörperchen“ oder „Wollustkörperchen“ aus der Klitoris des Kaninchens, des Schweins und der Frau, sowie aus dem Penis des Katers, des Igels und des Kaninchens (Krause, 1866). Ihnen zu Ehren wurden die später als „Genitalkörperchen“ bezeichneten sensorischen Nervenendigungen auch „Krause-Finger-Körperchen“ genannt.

Krause (1881) glaubte, dass die Genitalkörperchen nur in der Klitoris- und der Peniseichel vorkämen und schloss daraus, dass die weibliche Geschlechtsempfindung deshalb ausschließlich an die Klitoris gebunden sei. (Abb. 2) In der Folge beschäftigten sich verschiedene Wissenschaftler mit der Erforschung der Genitalkörperchen. Der russische Histologe Alexander Dogiel (1893) beschrieb verschiedene Typen von Genitalkörperchen und Nervenfäden, welche aus den Körperchen austreten und frei in der Epidermis endigen (Abb. 3 u. 4). Eine Pathologie der Genitalkörperchen beschrieb Webster (1891) anhand von Gewebe der Klitoris und der Labia minora, welches er zur „Heilung“ von Juckreiz exstirpiert hatte. Er erkannte fibrotische Veränderungen und einen Abbau der terminalen Nervenfasern. Als Ursache für die Veränderungen vermutete er Masturbation, welche zu dieser Zeit als Ursache allerlei Übels vermutet wurde.

## Verloren gegangenes Wissen

Die wichtigsten Strukturen und Funktionen der GK sowie deren Vorkommen bei verschiedenen anderen Säugerarten waren somit Ende des 19. Jh. bekannt. Mit der Tabuisierung der weiblichen Lust, welche ihren Höhepunkt in der Prüderie des viktorianischen Englands erreichte, wurde auch das Wissen um deren anatomische und physiologische Grundlagen nach und nach eliminiert. Dies betraf neben den GK auch die weibliche Prostata und die mit ihr verbundene weibliche Ejakulation, welche schon vor 350 Jahren von De Graaf (1672) beschrieben wurde, sowie die Anatomie des Bulbo-Klitoralorgans (Haag-Wackernagel, 2020a, 2021a, 2021b). Während dieser Zeit der sexuellen Unterdrückung verschwanden auch die hervorragenden Abbildungen der Pioniere weitgehend wieder aus den Lehrbüchern und damit auch aus dem Bewusstsein der Menschen.

Im weit verbreiteten *Gray's Anatomy* wurden die GK in der Haut der Klitoris und der Peniseichel als „end bulbs of Krause“ und „genital corpuscles“ ab etwa 1870 kurz im Text erwähnt und ab 1901 wurden zusätzlich Abbildungen von Krause und Dogiel reproduziert. Ihr damals schon bekannter Feinbau, ihre Funktion und ihre Bedeutung für die Sexualität wurden aber weiterhin übergangen oder ihre Existenz gar bezweifelt (z.B. Beetz, 1936). Polacek & Malinovsky (1971) beschrieben die Ultrastruktur der

Genitalkörperchen in der Klitoris. Eine gute Übersicht über die sensorischen Nervenendigungen der äußeren weiblichen Genitalien gaben Di Marino & Lepidi (2014) in ihrer hervorragenden Monographie über das Bulbo-Klitoralorgan.

Die Vernachlässigung oder gar das bewusste Ignorieren der für die Erzeugung der sexuellen Erregung und der Auslösung des Orgasmus bei Tieren und Menschen zentral wichtigen GK führte dazu, dass sie auch in heutigen Lehrbüchern entweder nur knapp erwähnt, oder überhaupt nicht aufgeführt werden (z.B. *Gray's Anatomy*, 2016). Es darf deshalb nicht verwundern, dass die wenigsten Ärztinnen und Ärzte jemals etwas über diese Lustsensoren gehört haben, geschweige denn ihre medizinische Bedeutung für die Klinik kennen.

## Entwicklung, Bau und Funktion der Genitalkörperchen

Für die GK werden viele unterschiedliche und verwirrende Bezeichnungen verwendet. So werden sie beispielsweise als Wollustkörperchen, Krause-Finger-Körperchen, Krause-Endkolben, Dogiel-Körperchen, Genitalnervkörperchen, glomeruläre sensorische Körperchen, knäuelartige Nervenendigungen, Genitalendkolben oder kleine Lamellenkörperchen bezeichnet. Im Englischen sind es die Begriffe genital corpuscles, genital nerve corpuscles, glomerular sensory corpuscles, bulbous corpuscles, corpuscular receptors, genital end bulbs und end bulbs of Krause. Die lateinische Bezeichnung, *Corpuscula nervorum genitalia*, wird heute nicht mehr verwendet. GK sind schon bei Kindern in den ersten Lebensjahren in unterschiedlich starker Ausbildung vorhanden (Ohmori, 1924). Sie erreichen ihre funktionelle Reife aber erst später unter den hormonellen Einflüssen der Pubertät (Yamada, 1951).

## Genitalkörperchen bei postmenopausalen Frauen

In histologischen Untersuchungen konnte keine Rückbildung der GK nach der Menopause festgestellt werden. Ohmori fand im Gegenteil, dass bei älteren Frauen besonders tiefer gelegene GK viel deutlicher hervortreten als bei jüngeren, was daraus schließen lässt, dass bei postmenopausalen Frauen kompensatorische Prozesse die Erhaltung der wichtigen sexuellen Sensibilität gewährleisten. Dieser Befund wurde von Kantner und Saleh (1963) bestätigt, die bei postmenopausalen Frauen ebenfalls eine stärker ausgeprägte Bindegewebekapsel beobachteten. Die Innervierung nahm im Bereich der Dermispappillen ab, während sie in den tieferen Dermissschichten zunahm. Die Autoren wunderten sich darüber, dass eine Erregungsverstärkung durch die Verdickung der Kapsel jenseits des sechsten Dezenniums

seinen Höhepunkt erreichen sollte. Diese ist aber ein weiterer Hinweis für die Bedeutung der Erregungsfähigkeit jenseits der fertilen Zeit und ein weiterer Beleg dafür, dass die menschliche Sexualität eben weit mehr ist als Fortpflanzung.

Kantner (1954) entdeckte zudem, dass bei älteren Frauen im Plattenepithel zwischen dem Frenulum und der Klitorisichel eine zapfenförmige Verhornung auftritt, welche im Bindegewebe in einen Bereich eindringt, welcher eine besonders hohe Konzentration an Genitalkörperchen aufweist. Dies kann als Verstärkung der mechanischen Übertragung von Zugbewegungen auf die GK interpretiert werden. Damit könnten zusätzlich altersbedingten Abbauprozessen entgegengewirkt werden, welche vor allem die sensorischen Nervenendigungen betreffen (Polacek & Malinovsky, 1971).

Die GK sind spezialisierte korpuskuläre Berührungszereptoren und gehören zu den schnell adaptierenden Sinneskörperchen. Als niederschwellige Mechanorezeptoren reagieren sie auf feinste Berührung und Druck und übermitteln die Signale an Nervenfasern, welche diese Informationen über das Rückenmark an den somatosensorischen Kortex und von dort an verschiedene weitere Hirnzentren weiterleiten (Zimmerman et al., 2014). Diese erzeugen dann die Empfindungen sexueller Erregung und lösen den Orgasmus aus (Schober & Pfaff, 2007; Pfafs et al., 2015). Der Orgasmus findet also nicht in den Genitalien, sondern im Gehirn statt!

Der Bau der GK ist extrem variabel (Abb. 1–4, 8). Ihre Form ist meist rund, oval oder eiförmig, kann aber auch birnenförmig, in die Länge gezogen oder zylindrisch sein (Dogiel, 1893).

GK bilden eine kontinuierliche Reihe von einer einfachen Struktur ohne Kapsel, welche an FNE erinnert, bis zu sehr komplizierten Aggregaten, welche aus mehreren miteinander verbundenen Körperchen bestehen. Untersuchungen von GK der inneren Vulvalippen zeigten, dass das umliegende Bindegewebe die Struktur der Kapsel beeinflusst (Malinovsky et al., 1975). Systematische Einteilung der verschiedenen Typen von GK wurden von Jaeger (1944), Yamada (1951) und Malinovsky (1996) aufgrund morphologischer Merkmale vorgenommen. GK haben normalerweise eine Länge zwischen 60–400 µm und eine Breite zwischen 40–100 µm (Walthard, 1937). Ihre Grösse ist von ihrer Lokalisation in der Dermis abhängig, was auch für die VP gilt (Mense, 2008). GK bestehen aus einem oder mehreren afferenten Axonen, welche in einen Innenkolben eintreten, der von einer peripheren Bindegewebekapsel aus flachen perineuralen Endothelzellen umgeben ist (Abb. 3). Eine Bindegewebekapsel kann aber auch fehlen, wenn die GK in dicken Bindegewebeschichten wie der Tunica albuginea oder dem Septum des Corpus cavernosum der Klitoris liegen. Kleine GK besitzen 3–4, grosse 8–10 Schichten an flachen perineuralen Endothelzellen (Dogiel, 1893).

Beim Eintritt in die Kapsel verlieren die dendritischen Axone ihre Myelinhülle und zweigen sich zwischen modifizierten Schwannzellen auf, welche unregelmässig lokalisiert sind und im Innenbulbus lamelläre Komplexe bilden (Malinovsky, 1996). Die oft vielfach verzweigten Nervenfasern verändern oft ihre Di-

cke und Richtung, sodass eigentliche Nervenfaserknäuel entstehen, welche die Innenkapsel wie ein Wollknäuel vollständig ausfüllen können (Yamada, 1951; Di Marino & Lepidi, 2014). Jaeger (1944) spricht in diesem Zusammenhang von einem „neurofibrillären Gewirr“, was zu einer extremen Verlängerung der Nervenfasern bzw. der Nervenmasse führt. Die feinen Fasern endigen in knopfförmigen Anschwellungen, in welchen sich die rezeptiven Membrananteile befinden. Innerhalb der Kapsel treten zudem dünne Nervenfasern auf, welche autonome sympathische postganglionäre Fasern sein dürften (Dogiel, 1893; Patrizi & Munger, 1965; Johnson & Halata, 1991). Eine Stammnervenfaser kann sich in mehrere Äste aufzweigen, von denen jeder ein eigenes Körperchen bildet (Abb. 4). Diese Aggregate mehrerer GK können von einer gemeinsamen Bindegewebehülle umgeben sein (Abb. 2). Bereits Dogiel (1893) beschrieb dünne Nervenfasern, welche die Kapsel der GK verlassen und wie FNE in die Epidermis eindringen, um sich dort zu verzweigen (Abb. 4). Diese Beobachtung konnte später durch lichtmikroskopische (Kantner & Saleh, 1963) und elektronenmikroskopische Studien bestätigt werden (Patrizi & Munger, 1965). Kantner (1965) bezeichnete solche Fortsätze als Epithelantennen.

Die Genitalkörperchen werden nach Sfameni (1904) durch freie Nervenendigungen gebildet, welche die Reize abhängig von Druck durch mehrfache Verstärkung zu Lustreizen transformieren. Er fasste die GK deshalb treffend als eine Art von freier Nervenendigung mit Verstärker und Umwandler auf. Die Körperchen hätten dabei die Aufgaben, Stimuli, welche von ihren freien Endigungen stammen, zu modifizieren und in Lustempfindungen umzuwandeln. Ein Beleg dafür, dass GK als eine Variante der FNE verstanden werden könnten, lieferten Halata & Munger (1986), welche zeigen konnten, dass die Endigungen der Axone der GK in ihren zytologischen Charakteristika keine Unterschiede zu denen der FNE aufweisen.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Empfindlichkeit der GK zyklischen Einflüssen durch Östrogene unterliegt. Viele Frauen berichten von einer stark reduzierten taktilen Erregbarkeit der Klitoris Ende der zweiten Zyklushälfte und postmenopausal, was durch die hormonelle Modulation der GK erklärt werden könnte. Bekannt ist, dass Östrogenmangel zu einer veränderten Empfindungsqualität führt, so dass Berührung nicht als lustvoll, sondern als unangenehm erlebt werden kann (Lundberg, 2002). Amsterdam & Krychman (2009) beobachteten bei postmenopausalen Frauen eine Wiederherstellung der sexuellen Funktion nach lokaler Applikation von Östrogen, was neben der Steigerung der genitalen Durchblutung (Battaglia et al., 2008) auch auf eine hormonelle Sensibilisierung der GK zurückzuführen sein könnte.

Horizontal verlaufende feine Nervenfasern können die GK untereinander verbinden, sodass sie ein dicht verwobenes Netzwerk untereinander und in Verbindung mit der Epidermis bilden. Kantner & Saleh (1963) bezeichnen diese Komplexe aus GK mit ihren Nervenfaserverbindungen als Nervengefüge, welches an bestimmten Stellen Körperchen aufbaut. Diese sind

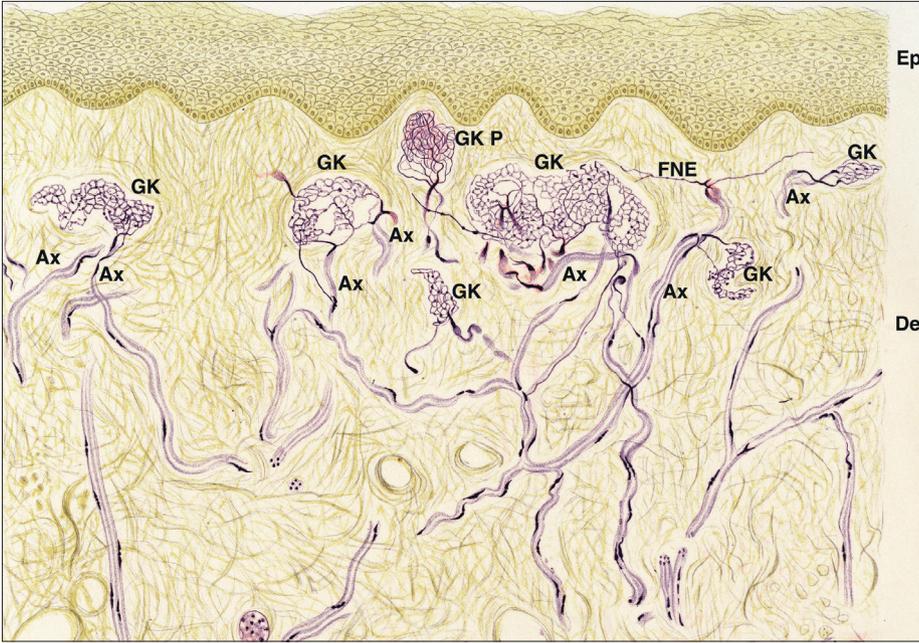


Abb. 1: Historische Darstellung der dichten sensorischen Inner-  
 vierung der Peniseichel, verändert nach Dogiel (1893). In der  
 Dermis (De) liegen Genitalkörperchen  
 unterschiedlicher Größe. Sie werden  
 durch ein oder mehrere dendritische  
 Axone gebildet. GKP stellt ein  
 Genitalkörperchen dar, das von zwei  
 Axonen gebildet wird, deren feine  
 Nervenfasern einen dichten Knäuel  
 bilden. Es liegt in einer Dermalpapille  
 direkt unter der Epidermis. Eine  
 freie Nervenendigung (FNE) dringt  
 in die Bindegewebehülle eines großen  
 GK ein.

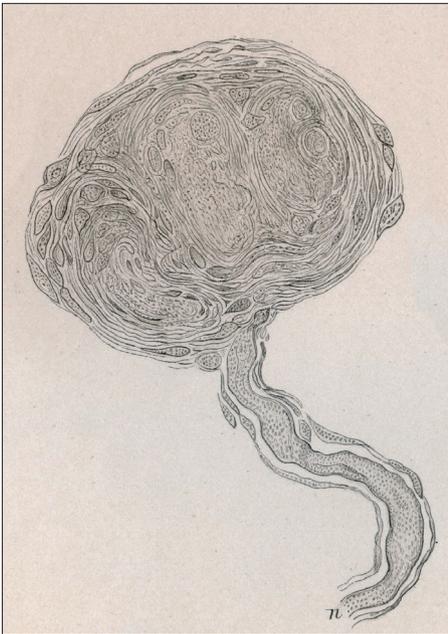


Abb. 2: Historische Darstellung eines Genitalkörperchens aus  
 der Klitorisichel. Ein dendritisches Axon einer pseudounipolaren  
 Nervenzelle, deren Zellkörper im Spinalganglion liegt, zweigt  
 sich in drei Äste auf. Jeder dieser Äste bildet durch Aufzweigung  
 einen „Nervenfasernäuel“, welcher von Endothelzellen um-  
 geben ist. Das Aggregat dieser drei Körperchen ist zudem von  
 einer weiteren gemeinsamen Bindegewebehülle umgeben. Die  
 seriell angeordneten Körperchen sind in der Lage, gleitenden  
 Druck wahrzunehmen, wie er bei der Stimulation der äusseren  
 Genitalien auftritt.

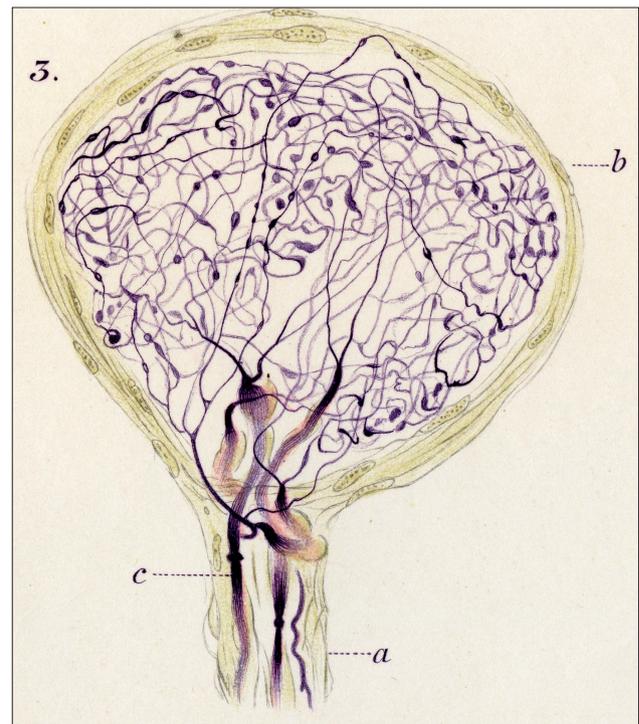


Abb. 3: Historische Darstellung eines solitären Genitalkörper-  
 chens aus der Peniseichel von Dogiel (1893). Dendritische  
 Axone eines sensorischen Neurons (c) verzweigen sich nach  
 dem Verlust ihrer Myelinscheiden im Innenkolben (b) wel-  
 cher von einer bindegewebigen Kapsel aus perineuralen  
 Endothelzellen umgeben ist. Im Innern des Körperchens  
 bilden geschichtete Schwannzellen die hier nicht dargestellte  
 Grundsubstanz, welche die Enden der kolbenförmig auf-  
 getriebenen feinen Nervenfasern voneinander isoliert. Reize  
 der rezeptiven Membranen dieser Enden führen zu einer  
 Depolarisation, welche zu einem Nervenimpuls führen kann.

durch freie Endigungen (Abb. 4) direkt oder über vorgeschaltete Körperchen mit der Hautoberfläche verbunden. Dort rezipieren sie mechanische Reize und wandeln diese in Nervensignale um.

GK können als Signalverstärker aufgefasst werden. Die extreme Verzweigung und Aufknäuelung der Nervenfasern im GK (Abb. 3) dient der Vergrößerung der rezeptiven Areale, welche zu einer Summierung der sensorischen Information und damit der sexuellen Erregung führt, welche bis an die Schmerzgrenze gehen kann (Di Mar & Lepidi, 2014). Neben der Vergrößerung der rezeptiven Areale innerhalb der Körperchen durch die Aufzweigung der Nervenfasern ermöglicht der kugelförmige Bau der GK zusätzlich eine maximale Aufnahme von Stimuli über die ganze Oberfläche.

GK werden normalerweise von zwei oder mehreren Nervenfasern innerviert. Dabei können die Hauptfasern verschiedener Nervenzellen das gleiche Körperchen, oder eine einzige Hauptfaser kann sich verzweigen und mehrere Körperchen innervieren. Bei gleitendem Druck werden gleichzeitig mehrere GK oder nacheinander einzelne GK stimuliert (Abb. 1 u. 2). Die daraus resultierenden sensorischen Reizmuster können so nacheinander in die gleiche Ganglienzelle gelangen oder nacheinander unterschiedliche Ganglienzellen erregen. Durch Wiederholung dieser "streifenden Empfindung" wird nach Ohmori (1924) der spinale Erektionsreflex ausgelöst, was mit Lustgefühlen verbunden ist. Die Erektion ihrerseits senkt nun über die Druckerhöhung in den genitalen Geweben die Reizschwelle der GK, was zu einer verstärkten Erregung führt, welche sich schlussendlich bis zum Orgasmus aufsummieren kann. Wie unten bei den VP beschrieben wird, dürften auch die GK über verschiedene Rezeptoren für Hormone verfügen, welche in der Lage sind, deren Aktivität zu modulieren. Leider wurden bisher keine immunohistochemischen Untersuchungen durchgeführt, welche zur Klärung dieser Fragen beitragen könnten.

Knoche (1954) konnte an der Klitoris von Makaken histologisch nachweisen, dass die Genitalkörperchen über vernetzte vegetative Nervenfasern, das sogenannte vegetative Terminalretikulum, in enger Verbindung mit dem Sympathikus und Parasymphathikus stehen. Umgekehrt dürfte die Aktivität der Genitalkörperchen das vegetative Terminalretikulum und damit das Gefäßsystem beeinflussen. Genitalkörperchen, neurovegetative Endnetze und das Kapillarsystem der erogenen Zonen bilden deshalb eine funktionelle Einheit. Somit könnte sich die Aktivierung der Genitalkörperchen funktionell über das Terminalretikulum auf den Kreislauf und die Füllung der Blutgefäße auswirken.

Kürzlich konnten mit Immunohistochemie und Immunofluoreszenz weitere Strukturen und Eigenschaften der GK dargestellt werden. Garcia-Mesa et al. (2021) entdeckten innerhalb aggregierter Genitalkörperchen bindegewebige Kapseln endoneurialen Ursprungs, welche die verschiedenen Nervenfasern voneinander abtrennen. Im Weiteren fanden die Autoren in den Axonen sowie den feinen Nervenfasern innerhalb der GK das Mechanoprotein Piezo2, welches bei Wirbeltieren an

der Umwandlung mechanischer Stimuli in elektrische Signale beteiligt ist. Mit diesem Resultat konnte bestätigt werden, dass es sich bei den GK effektiv um hoch spezialisierte, niederschwellige Mechanorezeptoren handelt. Mechanische Stimuli wie gleitender Druck, leichte Berührung und Vibrationen werden durch die Streckung mechanosensitiver Ionenkanäle (Piezo2) in elektrische Signalmuster umgewandelt, welche in bestimmten Hirnzentren zusammen mit den Informationen anderer sensorischer Nervenendigungen und moduliert durch psychische Einflüsse als sexuelle Erregung wahrgenommen werden.

Leider fehlen bis heute sinnesphysiologische Untersuchungen darüber, auf welches Spektrum an Reizen die GK reagieren und wo deren optimale Stimulationseigenschaften liegen. Dies dürfte nicht nur für die Produzenten von Vibratoren zur sexuellen Stimulation von Interesse sein. Auch in der medizinischen Diagnostik wären spezifischere Stimulationsapparate als die heute verfügbaren Biothesiometer wünschenswert, da diese nur über ein sehr eingeschränktes Stimulationsspektrum verfügen. Mit spezifisch auf die GK ausgerichteten Messinstrumenten könnte deren Funktion nach pathologischen Prozessen oder Beschädigungen der afferenten sensorischen Nerven überprüft werden und damit einen wichtigen Beitrag für die Diagnostik von Störungen der sexuellen Sensibilität liefern.

## Verteilung der Genitalkörperchen

Bei Primaten kommen GK in verschiedenen Körperregionen, hauptsächlich aber in den Genitalien vor. In geringerer Anzahl wurden sie auch in der Haut und den Schleimhäuten von Nichtprimaten nachgewiesen (Malinovsky, 1996). Die höchsten Konzentrationen an GK finden sich in der Klitoriseichel, was sie zum zentralen Organ der Erzeugung der weiblichen Lust macht. Abb. 5 zeigt das Vorkommen der GK im Bulbo-Klitoralorgan und seiner umgebenden Strukturen nach dem 3D-Modell Vulva des Autors (Haag-Wackernagel, 2020b).

Die Klitoriseichel kann in verschiedene Zonen unterschiedlicher Dichte und unterschiedlicher Größe der GK eingeteilt werden (Jaeger, 1944; Kantner & Saleh, 1963; Di Marino & Lepidi, 2014; Garcia-Mesa et al., 2020). Die höchste Dichte an GK befindet sich seitlich in der tieferen Dermis. Im Zentrum der Klitoriseichel kommen sie nur ausnahmsweise vor. Große und mittelgroße GK finden sich eher in tieferen Regionen, kleine und mittelgroße eher oberflächlich direkt unterhalb der Epidermis. Da die Verlängerung und Verästelung der Nervenfasern im Inneren des Körperchens eine massive Erhöhung der rezeptiven Areale bedeutet, kann die Empfindlichkeit durch eine Vergrößerung des GK auch in der tieferen Dermis gewährleistet werden. An der Oberfläche hingegen können sie klein sein, um den gleichen Effekt zu erzielen, da der Stimulus eine entsprechend kürzere Distanz zurücklegen muss. Dies gilt auch für GK ohne Bindegewebekapsel, welche ebenfalls oberflächlich in den Papillen der Dermis liegen. Kantner & Saleh (1963) zeig-

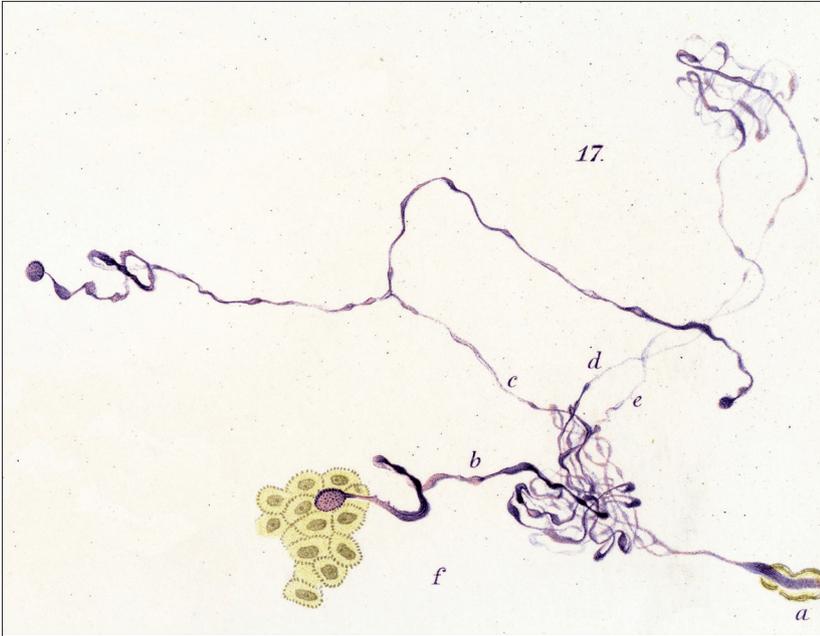


Abb. 4: Genitalkörperchen aus der Fossa navicularis (Kahngrube des Vestibulum vaginae) mit Ausläufern in die Epidermis (Dogiel, 1893). Ein dendritisches Axon bildet im Hohlraum des Körperchens einen Nervenfaserknäuel aus dem 4 Ästchen hervorgehen. Zwei davon (b und c) endigen mit knopfförmigen Verdickungen in der Epidermis, zwei weitere (d und e) bilden einen weiteren Nervenfaserknäuel. Genitalkörperchen können als freie Nervenendigungen mit Druckverstärker aufgefasst werden. Durch die enorme Zunahme an rezeptiver Membranfläche durch die Aufzweigungen und Schlaufenbildungen können diese komplexen Nervenendigungen auch geringste Berührungreize im Bereich der Genitalien wahrnehmen.

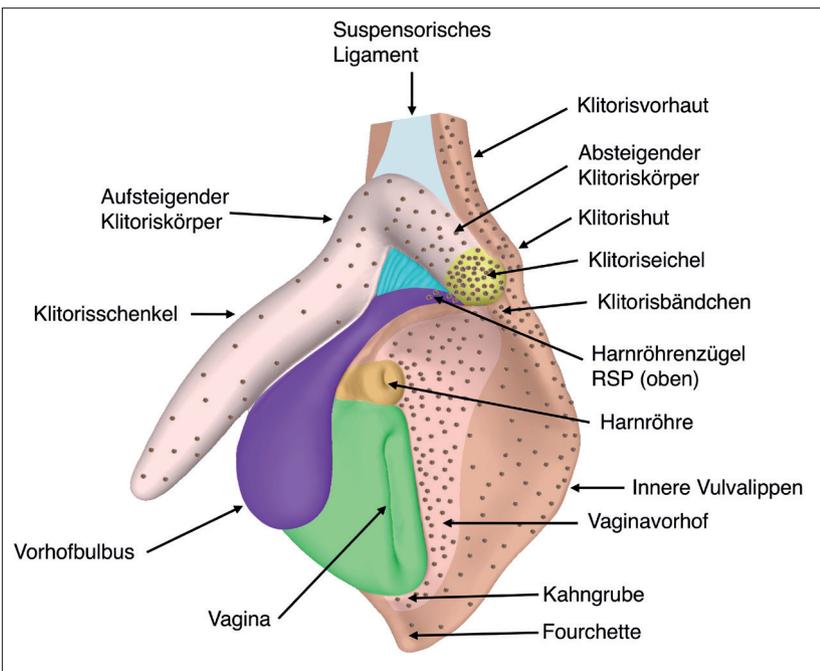


Abb. 5: Verteilung der Genitalkörperchen im Bulbo-Klitoralorgan und den umliegenden Strukturen nach einem Modell des Autors. Die höchste Dichte befindet sich in der Klitorisichel, der Klitorisvorhaut, dem Klitorisshut, den Klitorisbändchen, den inneren Vulvalippen und dem Vaginavorhof. Bisher konnten keine GK in den Vorhofbulben, der Vagina und der Harnröhre nachgewiesen werden.

ten, dass die GK in der Klitorisichel untereinander durch weitmaschige, unterschiedlich tief liegende Flächennetze von feinen Nervenfaser horizontal verbunden sind und so unterhalb der Epidermis praktisch einen durchgehenden Nervenfaserkomplex bilden. Schober et al. (2020) schlagen eine synergistische Betrachtungsweise vor, bei der verschiedene genitale Sensoren gemeinsam, wie die verschiedenen Instrumente eines Orchesters in einem Konzert, zusammenwirken, um eine sensorische Erfahrung zu generieren.

Alle diese Anpassungen dienen der Klitorisichel sowie den sie umgebenden Strukturen dazu, ihre zentrale Aufgabe zu erfüllen, nämlich jeden auch noch so schwachen erogenen Stimulus

wahrzunehmen, Erregung aufzubauen und über die Erektion zu verstärken. Die daraus resultierenden Signalmuster werden in verschiedenen Gehirnzentren verarbeitet und führen schlussendlich zur Auslösung des Orgasmus (Meston et al., 2004). Die durch die GK vermittelte extrem hohe Empfindlichkeit der Klitoris und der sie umgebenden Strukturen der äußeren Genitalien können beispielsweise auch medizinische Phänomene wie spontane Orgasmen, wie sie bei bestimmten sportlichen Aktivitäten auftreten (Herbenick & Fortenberry, 2011), Orgasmen bei nicht einvernehmlicher sexueller Stimulation (Levin & van Berlo, 2004) oder Orgasmen bei PGAD (persistent genital arousal disorder) (Pink & Rancourt, 2014) erklären.

## Vater-Pacini Körperchen

Nach Winkelmann (1959) können unspezifische und spezifische erogene Zonen voneinander unterschieden werden. Unspezifische erogene Zonen sind Hautareale mit vielen unspezifischen Sensoren, deren Stimulation zwar sexuelle Erregung mit Tumescenz verursachen kann, aber normalerweise nicht in der Lage sind, den Orgasmusreflex auszulösen. Dazu gehören der Hals, die Achselhöhlen, die Innenflächen der Arme und Beine, der seitliche Thorax, die Infraumbilikalregion und die Inguinalregion.

Im Gegensatz dazu führt die Stimulation der spezifischen erogenen Zonen zu den starken sexuellen Empfindungen, welche für die Generierung des Orgasmusreflexes notwendig sind. Dazu gehört das Bulbo-Klitoralorgan mit seinen umgebenden Strukturen (Abb. 5, 7) sowie einige Stellen außerhalb der äußeren Genitalien wie die Perianalregion, der Warzenvorhof und die Brustwarzen sowie die Lippen. Die von Winkelmann (1959) als spezifische erogene Zonen definierten Areale besitzen jeweils GK und VP (Vater-Pacini Körperchen). Dies kann als Hinweis darauf gewertet werden, dass beide Sinneskörperchen am Aufbau der sexuellen Erregung und an der Auslösung des Orgasmus beteiligt sind.

Im Gegensatz zu den GK sind Bau und Funktion der VP gut untersucht. Wie die FNE werden auch die VP schon embryonal angelegt (Ohmori, 1924; Yamada, 1951; Cobo et al., 2021). Während der Pubertät erfolgt eine Zunahme des Volumens und der Anzahl der Lamellen. Abb. 6 zeigt den Feinbau eines VP, der sich analog zu den GK aus dem Grundbauplan der peripheren Nerven ableiten lässt. VP sind längsoval und können bis 5 x 3 mm groß werden, wobei die meisten ca. 1 mm lang sind. Die äußerste Schicht des VP wird durch eine Außenkapsel gebildet. Sie besteht aus dicht geschichteten Lagen von flachen perineuralen Endothelzellen. Darunter liegen bis zu 50 zwiebelschalenähnlich angeordnete Lamellen mit einer viskösen Flüssigkeit und kollagenen Fibrillen in den Spalträumen, welche wie eine Reihe von Stoßdämpfern wirken. Die Energie langsamer mechanischer Reize wird in Flüssigkeitsverschiebungen umgesetzt und so eliminiert (Krstic, 1982; Mense, 2004). Bei schnellen Verformungen ist die Flüssigkeit zu träge, um die Reize zu absorbieren, sodass diese das Axon erreichen, wo sie Aktionspotentiale hervorrufen können.

Unter der Lamellenschicht liegt eine Schicht aus Bindegewebezellen endoneurialer Herkunft, welche erst kürzlich mit immunohistochemischen Methoden entdeckt wurde (Cobo et al., 2021). Danach folgt der Innenkolben, welcher von modifizierten Schwannzellen gebildet wird. Darin ist das terminale, nichtmyelinisierte Axon eingebettet, das in einer knopfförmigen Auftreibung endet, welche die rezeptive Membran darstellt (Mense, 2004).

VP adaptieren sehr schnell und reagieren auf Änderungen der Geschwindigkeit von Bewegungsreizen. Sie sind deshalb

als Beschleunigungsdetektoren aufzufassen (Mense, 2004), können aber auch Berührungen und tiefen Druck wahrnehmen. Sie perzipieren Vibrationen zwischen 50–1500 Hz bei einem Optimum von 250–300 Hz (Zimmerman et al., 2014). Es verwundert deshalb nicht, dass handelsübliche Vibratoren zur sexuellen Stimulation in diesem Frequenzbereich arbeiten. VP besitzen eine extrem hohe Empfindlichkeit und sind in der Lage, leichteste Deformationen der Haut von wenigen  $\mu\text{m}$  wahrzunehmen. Hingegen können Reizquellen wegen ihrer Lage in der unteren Dermis nur schlecht lokalisiert werden.

VP gehören zu den niederschweligen, schnell adaptierenden sensorischen Nervenendigungen mit biphasischer Aktivität. Sie erzeugen einen Impuls bei Kompression und einen zweiten, wenn diese aufhört. Die Impulse der VP werden über dicke, myelinhaltige Nervenfasern (A $\beta$ -Fasern) sehr schnell mit 30–90 m/s in ZNS übertragen (Abreira & Ginty, 2013).

## Verteilung der Vater-Pacini-Körperchen

VP kommen zusammen mit GK in großer Zahl in den Strukturen des Bulbo-Klitoralorgans und der umgebenden Strukturen vor (Abb. 7). Sie konnten auch innerhalb des Epineuriums der Endäste des N. dorsalis clitoridis nachgewiesen werden (Krantz, 1958, Di Marino & Lepidi, 2014). Die erregungsbedingte Druckerhöhung in den äußeren Genitalien durch die Kongestion und der Erektion der kavernen klitoralen Schwellkörper senkt die Reizschwelle der VP-Körperchen, was zu verstärkten Entladungen führt. Die Erektion dürfte sich nach Krantz (1958) vor allem auf die VP des dorsalen Klitorisnervs auswirken. Quantitative Angaben sind selten. Rauber (1867) in Walthard (1937) zählte am Stamm des N. dorsalis clitoridis 12, in einer Klitorishälfte an den Teilungswinkeln der Nerven und an der inneren Schleimhautfläche des Präputiums 28 sowie im Fettgewebe der äußeren Vulvalippen und im Mons pubis 78 VP.

VP sind keine simplen mechanischen Messinstrumente, welche stereotyp auf definierte Stimuli reagieren, sondern werden in ihrer Empfindlichkeit in komplexer Weise von hormonellen Einflüssen sowie den lokalen physikalischen Bedingungen moduliert. Mit immunozytochemischen Untersuchungen konnten in VP der inneren Vulvalippen präpubertärer Mädchen verschiedene für die sexuelle Funktion relevante Rezeptoren, darunter Serotonin- und Östrogenrezeptoren, nachgewiesen werden (Martin-Alguacil et al., 2011). Serotonin spielt beim Orgasmus eine wichtige Rolle und Östrogenrezeptoren könnten zu den zyklischen Unterschieden in der Sensibilität der spezifischen erogenen Zonen beitragen. Wie schon für die Sensibilität der GK postuliert, dürfte die postmenopausale Abnahme der Östrogene die Aktivität der VP beeinflussen.

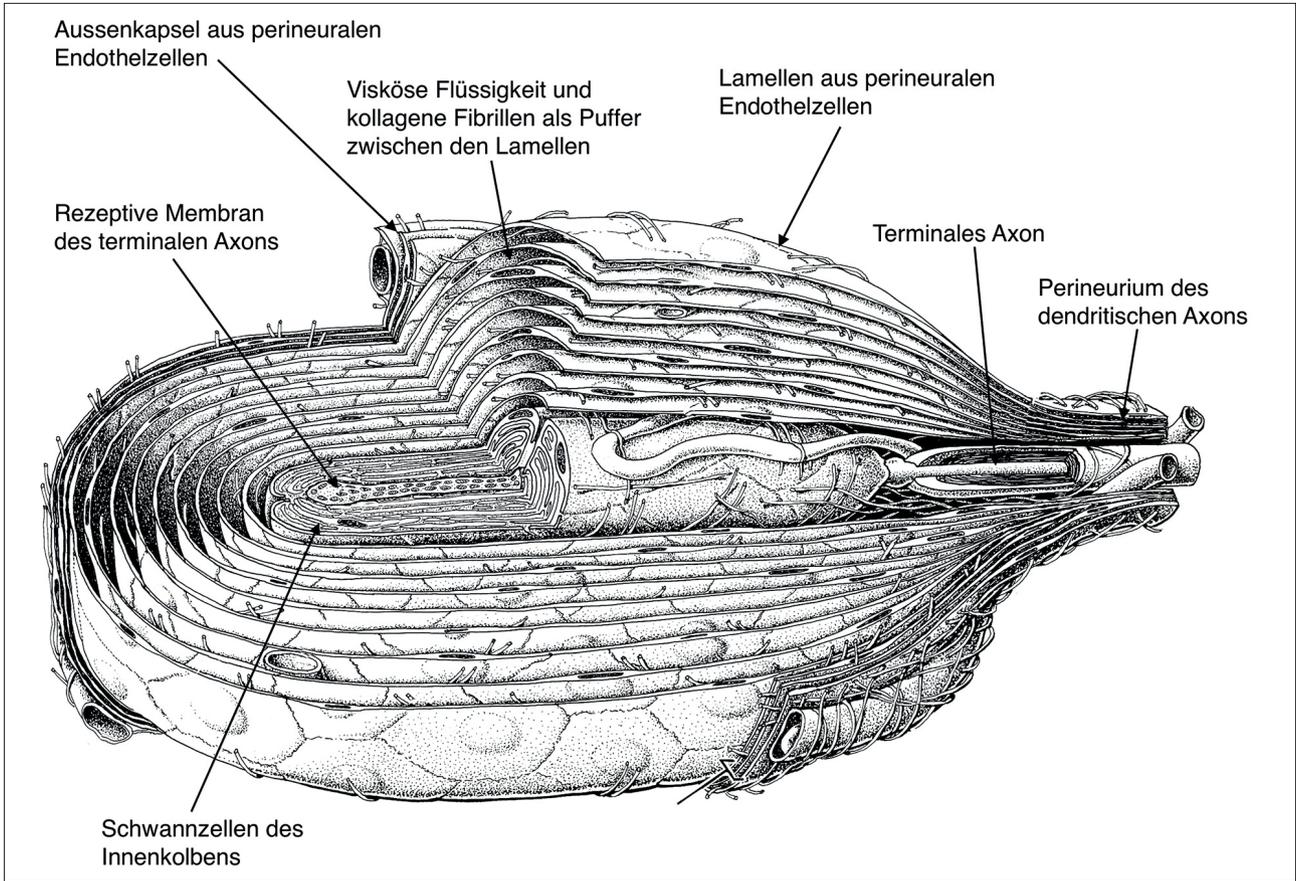


Abb. 6: Feinbau eines Vater-Pacini-Körperchens, vereinfacht nach Krstic, 1982. Das Körperchen repräsentiert eine Abwandlung des Grundbauplans eines peripheren Nervis, bei dem die bindegewebige Hülle des Perineuriums in einen komplexen Reizfilter umgebaut wird, welcher hauptsächlich auf Vibration reagiert.

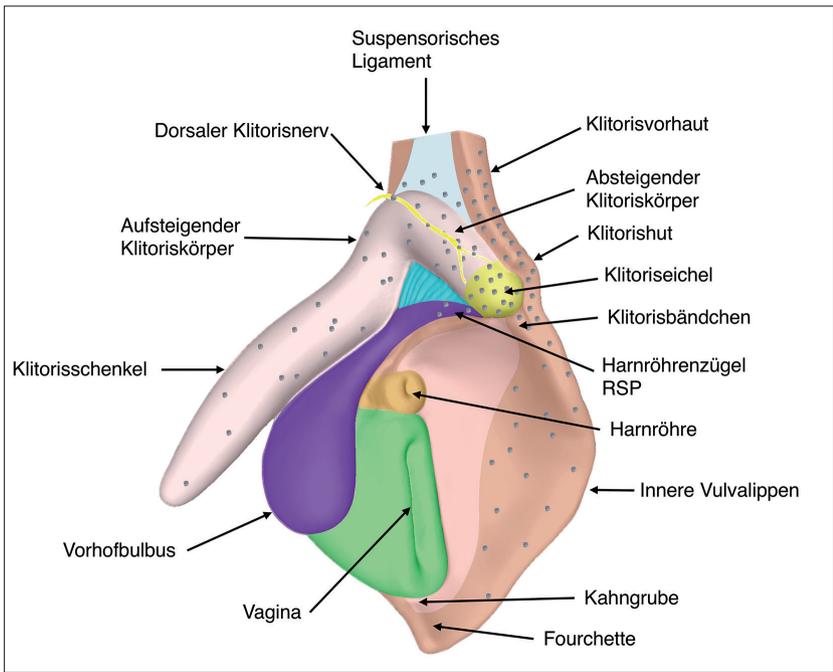


Abb. 7: Verteilung der Vater-Pacini-Körperchen im Bulbo-Klitoralorgan und den umgebenden Strukturen nach verschiedenen Autoren. Die höchste Dichte befindet sich in der Klitorisvorhaut, dem Klitorisshut, den Klitorisbändchen sowie innerhalb des Epineuriums des dorsalen Klitorisnervs.

## Lustsinneskörperchen außerhalb der Genitalien

„So ruft das Saugen an der Brustwarze ein Wollustgefühl hervor und erzeugt bisweilen Steifung des Kitzlers, Zusammenziehung der Beckenbodenmuskeln und Absonderung der Bartholinischen Drüsen.“ (Robert Müller, 1907)

GK wurden, meist zusammen mit VP, auch außerhalb der Genitalien nachgewiesen, was nicht genital erzeugte Orgasmen erklären kann (Komisaruk & Whipple, 2011). Die Brustwarzen und die Warzenvorhöfe weisen GK und VP auf (Martynoff, 1914, Winkelmann, 1959), was Orgasmen beim Stillen (Polomeno, 1999) und die Bedeutung der Brustwarzen für die sexuelle Erregung bei Frauen und Männern erklären kann. In einer Umfrage von Levin & Meston (2006) gaben 82% der Frauen und 52% der Männer an, durch die Stimulation der Brustwarzen und der Brust sexuell erregt zu werden. Im Analkanal wurden ebenfalls GK und VP nachgewiesen (Rogers, 1992), was die hohe erogene Sensibilität dieser Region und Analorgasmen erklärt (Komisaruk & Whipple, 2011). Saad El-Dien et al. (2013) fanden im Bauchnabel neben FNE auch VP und eine hohe Dichte an GK. Die rinnenförmige Vertiefung, welche zum Bauchnabel führt, wird auch als Champagnerrinne bezeichnet, was auf die erotische Bedeutung der Region hinweist, welche durch prickelnden Champagner stimuliert werden kann.

## Generierung der Lust während der sexuellen Erregung

Während der sexuellen Erregung erhöht sich der arterielle Blutzufuhr und gleichzeitig entspannen sich die glatten Muskelfasern in den Gefäßhöhlräumen der erektilen Gewebe (Abb. 5, 7), so dass diese mit Blut gefüllt werden. Durch die damit einhergehende Volumenvergrößerung werden die ableitenden Venen gegen die Tunica albuginea gepresst, was den Abfluss des Blutes blockiert und zur Erektion führt, welche eine Anhebung des Klitoriskörpers und ein Hervortreten der Klitoriseichel aus dem Klitorishut bewirkt. Bei sexueller Erregung nehmen die Vorhofbulben durch Blutaufnahme an Volumen zu (Suh et al., 2004). Bei Druck auf die Bulben und auf die Klitorisschenkel, z.B. durch Penisstöße oder die reflektorischen Kontraktionen der Muskeln, welche diese Strukturen umhüllen, wird Blut über den Kobeltischen Venenkomplex in den Klitoriskörper und die Klitoriseichel gepresst (Haag-Wackernagel, 2021b). Die Druckerhöhung führt zu einer Erniedrigung der Aktivierungsschwelle der GK und VP, deren Stimulation von der Frau als sexuelle Erregung wahrgenommen wird, welche schlussendlich zum Orgasmus führt (Ohmori, 1924; Di Marino & Lepidi, 2014).

Die Generierung der sexuellen Erregung durch die GK und VP ist somit von der Druckerhöhung in den Geweben der äußeren Genitalien abhängig. Beide Sensoren arbeiten gewissermaßen

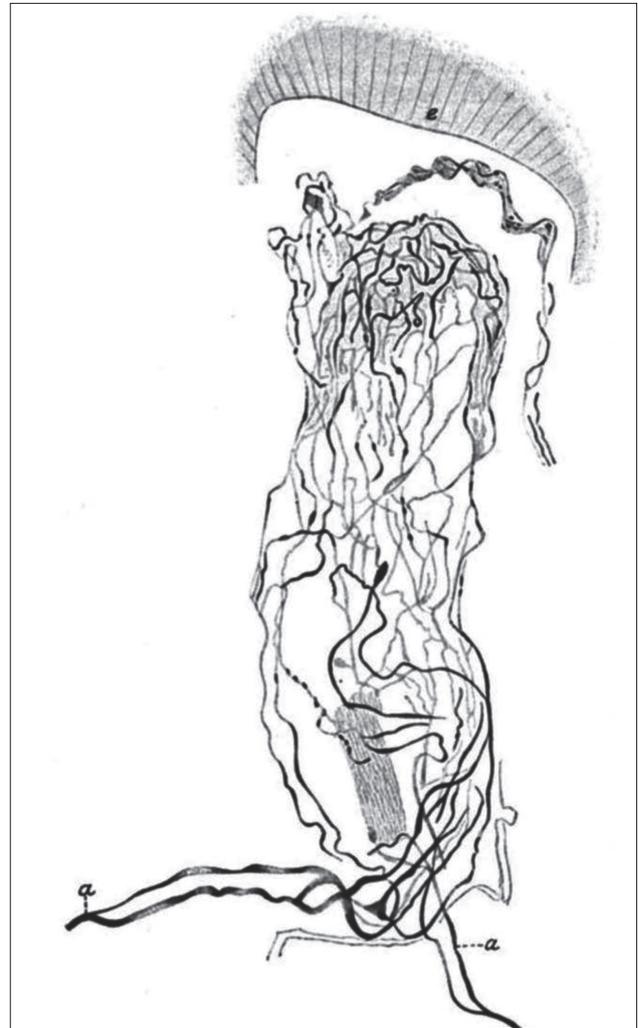


Abb. 8: Historische Abbildung eines Genitalkörperchens aus der Papille der Brustwarze der Frau von Martynoff (1914).

ßen unter Druck am besten. Eine Berührung kann deshalb in unerregtem Zustand als bloße Berührung erlebt werden, oder je nach Grad der Anschwellung sexuelle Qualität haben (Lundberg, 2002).

## Individuelle Unterschiede in der genitalen Sensorik

Bezüglich Quantität, Qualität und Lokalisation der sensorischen Nervenendigungen besteht eine große Variabilität, welche die individuellen Unterschiede in der Empfindlichkeit und Erregbarkeit genitaler Strukturen erklären könnte (Ohmori, 1924; Krantz, 1958). Die sensorischen Areale der äußeren weiblichen Genitalien unterscheiden sich von Frau zu Frau. Di Marino & Lepidi (2014) fanden bei ihren Untersuchungen große individuelle Unterschiede in der lokalen Verteilung der GK – aber in allen Präparaten kamen diese in großer Zahl und hoher Dichte vor. Die Spitze der Klitoriseichel kann z.B. bei der einen Frau

GK enthalten, bei einer anderen können sie vollständig fehlen und dafür in hoher Dichte in den inneren Vulvalippen vorkommen. Nach Ohmori (1924) treten die GK oft einseitig konzentriert auf. Er vermutet, dass Phänomene wie Dyspareunie oder fehlende Sensibilität auf mangelhafte Ausbildung oder lokales Fehlen von GK zurückgeführt werden könnten. Einen Hinweis auf die Richtigkeit dieser Vermutung geben Malinovsky et al. (1975), welche bei einer 47-jährigen in einer Probe der Labia minora relativ wenige sensorische Nervenendigungen nachweisen konnten, was mit einer signifikant reduzierten allgemeinen Sensibilität der Genitalregion und völlig fehlender sexueller Sensibilität verbunden war.

Die VP weisen in ihrer Verteilung ebenfalls große individuelle Unterschiede auf. Normalerweise kommen sie zahlreich in der Haut der Klitoriseichel und des Präputiums vor, in kleinerer Zahl in den inneren Vulvalippen. Bei einer Frau wurde die höchste Dichte z.B. in den inneren Vulvalippen und nicht in der Klitoris gefunden (Krantz, 1958).

In einer Umfrage zeigten Frauen eine große Variabilität in ihren Präferenzen, wo und wie sie an ihren Genitalien berührt werden wollten (Herbenick et al., 2017). Zwei Drittel der Frauen bevorzugten eine indirekte Stimulation der Klitoris. 69% bevorzugten die Stimulation über die oberhalb der Klitoriseichel liegende Klitorisvorhaut, je 20% die linke oder die rechte Seite. Dies ist ein weiterer Hinweis auf die individuell sehr unterschiedliche Verteilung der Sinneskörperchen. Die großen individuellen Unterschiede in der Verteilung wirkt sich auf die Art der genitalen Stimulation aus und besitzt auch klinische Relevanz. Jede Frau kann durch Exploration lernen, welche Stellen für sie besonders erogen sind und wie diese am optimalsten stimuliert werden. Frauen, welche z.B. an ihrer Klitoris und Klitoriseichel nur wenige GK besitzen, dürften bei intensiver Stimulation dieser Regionen Schmerz statt Lust empfinden, da die nozizeptiven FNE im Gegensatz zu den GK und VP überall in hoher Dichte vorkommen.

Untersuchungen an der Klitoris und dem Vestibulum von Meerschweinchen belegten eine direkte Verbindung von GK mit FNE, welche als polymodale Mechano-Schmerzrezeptoren agieren und in jeder Dermalpapille nachgewiesen werden konnten (Vilimas et al., 2011). Die gleichzeitige Aktivierung der niederschweligen Genitalkörperchen gemeinsam mit den FNE sowie periphere Interaktionen zwischen diesen Sensoren könnten Erklärungsmodelle für die Entstehung von Hyperalgesien z.B. bei der Vulvodynie bieten. Die Autoren verweisen in diesem Zusammenhang auf Untersuchungen, in welchen nachgewiesen wurde, dass in der Wand des Vestibulums von Patientinnen mit dem Vulvovestibulitis-Syndrom eine erhöhte Dichte von Nervenfasern nachgewiesen wurden, welche TRPV1-Kanäle (Capsaicin Rezeptoren) exprimieren. Diese Neuronen dürften unter normalen Umständen auf thermische Stimuli reagieren. Eventuell lässt sich auch die ausgeprägte Schmerzempfindlichkeit der Klitoriseichel während der Refraktärphase durch das Zusammenspiel von FNE mit GK erklären.

## Was ist empfindlicher, die Klitoris- oder Peniseichel?

In den Medien erscheinen oft reißerische Angaben zur sensorischen Überlegenheit der Klitoriseichel gegenüber der Peniseichel. Dass die Peniseichel eine relativ tiefe protopathische Sensibilität (Wahrnehmung von grobem Druck, Schmerz und Temperatur) aufweist, liegt an ihrer exponierten Funktion als äußerste Struktur des Penetrationsorgans Penis. Beim Koitus ist die Peniseichel starken Druckbelastungen ausgesetzt, so dass sie keine zu hohe Empfindlichkeit aufweisen darf. Halata & Munger (1986) verglichen die Schwelle für mechanische Stimulation der Peniseichel mit der Hornschwiele des Fußes.

Im Gegensatz dazu ist die Klitoriseichel beim Koitus keiner direkten mechanischen Stimulation durch den Penis ausgesetzt (z.B. Puppo, 2013) und kann deshalb über eine sehr hohe Empfindlichkeit verfügen. Sie ist dank ihrer dichten Versorgung mit Schmerzrezeptoren gegenüber direkter Berührung extrem empfindlich (Beetz, 1936; Halata & Munger, 1986). In der Sexuaufklärung sollte deshalb darauf hingewiesen werden, dass die Klitoriseichel auf direkte Stimulation eher mit Schmerz als mit Lust reagiert.

Quantitative Angaben zur Versorgung der Klitoriseichel mit sensorischen Nervenendigungen sind selten und weisen große Unterschiede auf. Bense (1868) beschrieb für die Klitoriseichel eine doppelt so hohe Dichte an GK wie für die Peniseichel. Walthard (1937) gab eine Dichte an großen und kleinen GK in der Klitoriseichel mit 4–24 pro  $\text{mm}^2$  an. Garcia-Mesa et al. (2020) fanden 4,4 GK pro  $\text{mm}^2$ ; wenn sie aber die einzelnen Körperchen innerhalb aggregierter GK als einzelne zählten, kamen sie auf 13,7 GK pro  $\text{mm}^2$ . Shih et al. (2013) verglichen die Dichte der Genitalkörperchen der Klitoriseichel mit derjenigen der Peniseichel und fanden in der Haut der Klitoriseichel 3,7 GK pro  $\text{mm}^2$  und in der Peniseichel 1, also 3,7 mal weniger. Nach Di Marino & Lepidi (2014) besitzen die Klitoriseichel wie die Peniseichel rund 8.000 sensorische Nervenendigungen, wobei die Klitoriseichel wegen ihrer geringeren Oberfläche eine 50-mal höhere sensorische Sensibilität wie die Peniseichel aufweisen soll. Kobelt (1844) kam beim Vergleich des N. dorsalis penis mit dem N. dorsalis clitoridis zum Schluss, dass letzterer relativ 3 bis 4 mal größer ist. Dazu stellt er fest, dass der dorsale Klitorisnerv vor seinem Eintreten in die Klitoriseichel so dick ist, dass man kaum begreifen kann, „wie eine solche Fülle von Nervenmasse zwischen den zahllosen Gefäßen dieses kleinen Körperchens noch Raum finden kann“. Die Dicke des dorsalen Klitorisnervs mit ca. 2 mm Durchmesser ist angesichts des kleinen Areals, das er versorgt, effektiv erstaunlich (Ginger et al., 2011).

Kozacioglu et al. (2014) ermittelten beim N. dorsalis penis bei der Corona glandis einen Durchmesser von 1,44 mm. Rechnet man diesen Durchmesser und den des N. dorsalis clitoridis von 2 mm in eine Fläche um, so ist letzterer mit 3,14  $\text{mm}^2$  etwa doppelt so gross wie der N. dorsalis penis mit 1,63  $\text{mm}^2$ , obwohl

er mit der Peniseichel eine bedeutend größere Fläche sensorisch versorgt. Die Klitoriseichel dürfte deshalb eine bedeutend höhere Sensibilität besitzen, als bisher angenommen wurde.

## Der G-point als gynäkologisches UFO

„Die geringe Zahl unbedeutender, sensitiver Nerven, die sich vereinzelt in das voluminöse Scheidenrohr einsenken, stellt die Vagina hinter die kleine, aber nervenreiche Clitoriseichel so sehr weit zurück, dass wir ihr keinen Antheil an der Erzeugung des spezifischen Wollustgefühles im weiblichen Körper zugestehen können.“ (Georg Ludwig Kobelt, 1844)

Schon Ende des 19. Jh. bestanden unterschiedliche Anschauungen über den Ort der Entstehung der sexuellen Erregung und des Orgasmus. Der dänische Gynäkologe Rudolph Berg (1824–1909) vertrat die Ansicht, dass nicht die Klitoris, sondern das Vestibulum superius sowie der untere Teil der anterioren Vaginalwand reflektorisch den Orgasmus auslösen würden (Worthmann, 1906). Der Mythos einer sensiblen Zone in der anterioren Vagina wurde somit schon 80 Jahre vor Gräfenberg (1950), nach dem der G-point benannt wurde, in die Welt gesetzt. Um die Frage zu klären, ob in der distalen Vagina eine sensible Zone vorhanden ist, beauftragte Geheimrat Hasse den praktischen Arzt Fritz Worthmann damit, das Problem zu untersuchen. Worthmann ging davon aus, dass die Wahrnehmung der Haut an spezifische Nervenendigungen gebunden ist und deshalb für die „Perzeption der Geschlechtsempfindung“ GK in der Vagina nachweisbar sein müssten. Dieser Nachweis gelang aber weder ihm, noch anderen Forschern seiner Zeit. Worthmann folgerte daraus:

„Und da ist es der naturgemäße Schluss, sie [die Lokalisation des Geschlechtsgefühles] in die Glans clitoridis zu verlegen, zumal sich dadurch die sonst unbegreifliche Nervenfülle derselben zwanglos erklärt, während es der zweckmäßig schaffenden Natur gar nicht ähnlich sähe, ein Organ, das physiologisch Weise so den rohesten Gewaltwirkungen ausgesetzt ist, wie die Vagina unter der Geburt, zum Sitze einer besonderen Sinneswahrnehmung zu machen.“ (Worthmann, 1906)

Weitere Untersuchungen bestätigten diese Befunde. Bis heute konnten in der Vagina keine GK oder VP nachgewiesen werden. Sie besitzt nur wenige FNE (Krantz, 1958), was die Unempfindlichkeit vor allem der proximalen Vagina erklärt. Schon Poirier & Charpy (1907) bezeichneten die Vagina als wenig sensibles Organ, welches auch ohne Anästhesie operiert werden kann. Hingegen sind die introitusnahen Abschnitte der Vagina schmerzempfindlich. Bakterielle Infektionen oder traumatische Epithelläsionen führen daher erst beim Über-

greifen auf den Introitus zu Schmerzempfindung und Pruritus (Horstmann & Stegner, 1966).

Nach den aus heutiger Sicht bizarr anmutenden Versuchen von Calmann (1898) besitzt die Vagina eine derart geringe Berührungssensibilität, dass eingeführte Gegenstände kaum voneinander unterschieden werden konnten. Sehr empfindlich auf Berührung ist hingegen der Bereich der Vaginalöffnung, welcher aber zum Vaginalvorhof gehört, welcher nachgewiesenermaßen über eine sehr hohe Sensibilität verfügt. Berührungen der Urethra und der Vagina konnten nicht voneinander unterschieden werden, hingegen konnten Form und Größe von Gegenständen im Enddarm gut wahrgenommen werden. Objekte, welche ohne das Wissen der Patientinnen in die Vagina eingeführt wurden, wie z.B. 100 g in Watte verpackte Schrotkugeln, wurden nicht bemerkt. Die meisten Frauen können in ihrer Vagina weder Berührungen durch Tampons noch Schmerz durch leichte Infektionen wahrnehmen (Krantz, 1958).

Angesichts der kaum vorhandenen Sensorik verwundert es nicht, dass der sogenannte G-spot bisher trotz größter Anstrengungen verschiedener Autoren nicht nachgewiesen werden konnte (Hines, 2001; Puppo & Gruenwald, 2012; Yeung & Pauls, 2016, aktuelle Übersicht von Creytz & David, 2020). Die Existenz eines G-spots als weiteres sensorisches Zentrum neben der Klitoris kann nur akzeptiert werden, wenn GK und VP in hoher Dichte nachgewiesen werden, wie dies z.B. in der Klitoriseichel der Fall ist. Deshalb dürfte es sich beim G-Point nach Hines (2001) definitiv um ein gynäkologisches UFO handeln: „viel gesucht, viel diskutiert, aber objektiv nicht verifiziert!“

## Literatur

- Abraira, V.E., Ginty, D.D., 2013. The sensory neurons of touch. *Neuron* 79 (4), 618–39.
- Amsterdam, A., Krychman, M., 2009. Clitoral atrophy: A case series. *J Sex Med* 6 (2), 584–587.
- Battaglia, C., Nappi, R.E., Mancini, F., Cianciosi, A., Persico, N., Busacchi, P., Facchinetti, F., Aloysio, D., 2008. Menstrual Cycle-Related Morphometric and Vascular Modifications of the Clitoris. *J Sex Med* 5 (12), 2853–61.
- Beetz, F., 1936. Über die von den weiblichen Geschlechtswerkzeugen auslösbaren Empfindungsqualitäten. (Mit besonderer Berücksichtigung der Leistungen des Schmerzsinnes). *Arch Gynäk* 162, 106–39.
- Bense, W., 1868. Ueber Nervenendigungen in den Geschlechtsorganen. *Zeitschrift für rationelle Medicin, Dritte Reihe* 33, Band 1–14.
- Burdach, K.F., 1835. *Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft. Erster Band.* Verlag von Leopold Voß, Leipzig.
- Calmann, A., 1898. Sensibilitätsprüfungen am weiblichen Genitale nach forensischen Gesichtspunkten. *Arch f Gynäkologie* 55 (2), 454–83.
- Creytz, F. von, David, M., 2020. G-Spot? Eine Übersicht zu aktuellen anatomischen, chirurgischen und radiologischen Erkenntnissen. *Frauenarzt* 61 (11), 758–761.

- Cobo, R., García-Piqueras, J., Cobo, J., Vega, J.A., 2021. The Human Cutaneous Sensory Corpuscles: An Update. *J Clin Med* 10 (2), 227.
- Crouch, N.S., Minto, C.L., Laio, L.M., Woodhouse, C.R., Creighton, S.M., 2004. Genital sensation after feminizing genitoplasty for congenital adrenal hyperplasia: a pilot study. *BJU Int* 93 (1), 135–38.
- De Graaf, R., 1672. *De mulierum organis in generationi inservientibus tractatus novus* (1672). Ex officinas Hackiana. Englische Übersetzung von H.D. Jocelyn & B.P. Setchell, 1972. *Regnier de Graaf on the human reproductive Organs. An annotated translation of Tractatus de virorum organis generationi inservientibus* (1688) and *De mulierum organis in generationi inservientibus tractatus novus* (1672). *Journal of reproduction and fertility. Suppl. No. 17.* Blackwell scientific publications, Oxford/London/Edinburgh/Melbourne.
- Di Marino, V., Lepidi, H., 2014. *Anatomic Study of the Clitoris and the Bulbo-Clitoral Organ.* Springer International Publishing, Schweiz.
- Dogiel, A.S., 1893. Die Nervenendigungen in der Haut der äusseren Genitalorgane des Menschen. *Arch f mikr Anat* 41(1), 585–612.
- Ellis, H., 1912. Die Psychologie des normalen Geschlechtstriebes. In: Moll, A. (Hg.), *Handbuch der Sexualwissenschaften.* FCW Vogel, Leipzig.
- Fick, L., 1844. *Lehrbuch der Anatomie des Menschen. E. Splanchnologie.* Verlag von Christian Ernst Kollmann, Leipzig.
- Finger, W., 1866. Ueber die Endigungen der Wollustnerven. *Z f rationale Medicin, Dritte Reihe, 28. Band, 222–230.*
- Garcia-Mesa, Y., Cárcaba, L., Coronado, C., Cobo, R., Martin-Cruces, J., Garcia-Piqueras, J., Feito, J., Garcia-Suarez, O., Vega, J.A., 2020. Glans clitoris innervation: PIEZO2 and sexual mechanosensitivity. *J of Anatomy* 238 (2), 446–54.
- Ginger, V.A., Cold, C.J., Yang, C.C., 2011. Surgical Anatomy of the Dorsal Nerve of the Clitoris. *Neurourol Urodyn* 30 (3), 412–16.
- Gräfenberg, E., 1950. The Role of the Urethra in Female Orgasm. *Intern J Sexol* 3 (3), 145–148.
- Gray, H., 1870. *Anatomy, descriptive and surgical. A new American from the fifth and enlarged English edition.* Henry C. Lea, Philadelphia.
- Gray, H., 1901. *Anatomy, descriptive and surgical. A revised American, from the fifteenth English edition.* Ed. by T. Pickering Pick and Robert Howden. Lea Brothers, Philadelphia and New York.
- Gray, H., 2016. *Gray's Anatomy. The Anatomical Basis of Clinical Practice. Forty-first edition,* Standring, S. (Ed.), Elsevier, Amsterdam.
- Haag-Wackernagel, D., 2020a. Clitoris – the forgotten female organ. *Sci five, University of Basel.* Online-access: <https://medium.com/sci-five-university-of-basel/the-clitoris-the-forgotten-female-organ-97c3d2799f9e>.
- Haag-Wackernagel, D., 2020b. *Vulva Modell.* KESSEL medintim GmbH, Mörfelden-Walldorf (<https://www.medintim.de>).
- Haag-Wackernagel, D., 2021a. Die Klitoris – das zentrale Organ der weiblichen Lust. Teil 1: Entdeckt, ignoriert und verleugnet – die erstaunliche Geschichte des Bulbo-Klitoralorgans. *Frauenarzt* 62 (6), 402–407.
- Haag-Wackernagel, D., 2021b. Die Klitoris – das zentrale Organ der weiblichen Lust. Teil 2: Bau und Funktion der äußeren weiblichen Genitalien. *Frauenarzt* 63 (7), 484–489.
- Halata, Z., Munger, B.L., 1986. The Neuroanatomical Basis for the Protopathic Sensibility of the Human Glans Penis. *Brain Res* 371 (2), 205–30.
- Herbenick, D., Fortenberry, J.D., 2011. Exercise-induced orgasm and pleasure among women. *Sexual and Relationship Therapy* 26 (4), 373–88.
- Herbenick, D., Fu, T.C., Arter, J., Sander, S.A., Dodge, B., 2017. Women's Experiences with Genital Touching, Sexual Pleasure, and Orgasm: Results from a U.S. Probability Sample of Women Ages 18 to 94. *J of Sex & Marital Therapy* 44 (2), 201–12.
- Hines, T.M., 2001. The G-spot: A modern gynecologic myth. *American J of Obstetrics and Gynecology* 185 (2), 359–367.
- Hopfner, T., 1938. *Das Sexualleben der Griechen und Römer von den Anfängen bis ins 6. Jahrhundert nach Christus.* J.G. Calve Universitätsbuchhandlung, Prag.
- Horstmann, E., Stegner, H.E., 1966. Harn- und Geschlechtsapparat, 4. Teil: Tube, Vagina und äussere weibliche Genitalorgane. In: *Handbuch der mikroskopischen Anatomie des Menschen. Bd. 7.* Springer, Berlin/Heidelberg/New York.
- Jaeger, H., 1944. *Recherches histologiques sur les terminaisons nerveuses de la peau normale des organes génitaux externes humains.* *Dermatologica* 90 (2–3), 49–74.
- Jönsson, E.H., Backlund Wasling, H., Wagnbeck, V., Dimitriadis, M., Georgiadis, J.R., Olausson, H., Croy, I., 2015. Unmyelinated tactile cutaneous nerves signal erotic sensations. *J Sex Med* 12 (6), 1338–45.
- Kantner, M., 1954. Studien über den sensiblen Apparat in der Glans clitoridis. I. Die Clitoris der Greisin. *Z f mikroskopisch-anatomische Forschung*, 60, 388–98.
- Kantner, M., 1965. Zur Morphologie der Hautrezeptoren. *Zentralblatt für Veterinärmedizin, Reihe A* 12 (5), 493–500.
- Kantner, M., Saleh, A., 1963. Über die Nervenausbreitung am äußeren weiblichen Genitale mit einem Beitrag über Kraurosis vulvae. *Z f Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 123 (5), 523–37.
- Knoche, H., 1954. Untersuchungen über die Endigungsweise cerebrospinaler und vegetativer Nervenfasern. *Z Zellforsch und Mikroskopische Anatomie* 40, 162–198.
- Kobelt, G.L., 1844. *Die männlichen und weiblichen Wollustorgane des Menschen und einiger Säugethiere in anatomisch-physiologischer Beziehung.* Druck und Verlag von Adolph Emmerling, Freiburg im Breisgau.
- Komisaruk, B.R., Whipple, B., 2011. Non-genital orgasms. *Sexual and Relationship Therapy* 26 (4), 356–72.
- Kozacioglu, Z., Kiray, A., Ergur, I., Zeybek, G., Degirmenci, T., Gunlusoy, B., 2014. Anatomy of the Dorsal Nerve of the Penis, Clinical Implications. *Urology* 83 (1), 121–125.
- Krantz, K.E., 1958. Innervation of the human vulva and vagina; a microscopic study. *Obstetrics and Gynecology* 12 (4), 382–96.
- Krause, W., 1866. Ueber die Nervenendigungen in den Geschlechtsorganen. *Z f rationale Medicin. Dritte Reihe, Bd. 28.*
- Krause, W., 1876. *Handbuch der menschlichen Anatomie. Durchaus nach eigenen Untersuchungen und mit besonderer Rücksicht auf das Bedürfnis der Studirenden, der praktischen Ärzte und Wundärzte und der Gerichtsärzte verfasst. 3. Aufl., Bd. 1.* Hahn'sche Hofbuchhandlung, Hannover.
- Krause, W., 1881. Die Nervenendigung innerhalb der terminalen Körperchen. *Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XIX,* 53–136.
- Krstic, R.V., 1982. *Die Gewebe des Menschen und der Säugetiere: Ein Atlas zum Studium für Mediziner und Biologen.* Springer, Berlin/Heidelberg/N.Y.
- Levin, R., Meston, C., 2006. Nipple/Breast Stimulation and Sexual Arousal in Young Men and Women. *J Sex Med* 3 (3), 450–54.
- Levin, R.J., van Berlo, W., 2004. Sexual arousal and orgasm in subjects who experience forced or non-consensual sexual stimulation – a review. *Journal of Clinical Forensic Medicine* 11 (2), 82–88.
- Löken, L.S., Evert, M., Wessberg, J., 2011. Pleasantness of touch in human glabrous and hairy skin: Order effects on affective ratings. *Brain Research* 1417, 9–15.

- Lundberg, P.O., 2002. Die periphere Innervation der weiblichen Genitalorgane. *Sexuologie* 9 (3), 213–25.
- Luschka, H., 1863. Die Anatomie des Menschen in Rücksicht auf die Bedürfnisse der praktischen Heilkunde. Zweiter Band: der Bauch. Verlag der H. Laupp'schen Buchhandlung, Tübingen.
- Malinovsky, L., Sommerová, J., Martincík, J., 1975. Quantitative evaluation of sensory nerve endings in hypertrophy of labia minora pudendi in women. *Acta Anat (Basel)* 92 (1), 129–44.
- Malinovsky, L., 1996. Sensory nerve formations in the skin and their classification. *Microscopy Research and Technique* 34 (4), 283–301.
- Martin-Alguacil, N., Schober, J.M., Sengelaub, D.R., Pfaff, D.W., Shelley, D.N., 2008. Clitoral sexual arousal: neuronal tracing study from the clitoris through the spinal tracts. *J Urol* 180 (4), 1241–48.
- Martin-Alguacil, N., Aardsma, N., Litvin, Y., Mayoglou, L., Dupré, C., Pfaff, D.W., Schober, J.M., 2011. Immunocytochemical characterization of pacinian-like corpuscles in the labia minora of prepubertal girls. *J Pediatr Adolesc Gynecol* 24 (6), 353–58.
- Martynoff, W., 1914. Nervenendapparate in der Brustwarze der Frau und von Säugtierweibchen. *Folia Neurobiol* 8, 249–263.
- Masters, W.H., Johnson, V.E., 1966. *Human Sexual Response*. Little, Brown and Company, Boston.
- McGlone, F., Vallbo, A.B., Olausson, H., Löken, L.S., Wessberg, J., 2007. Discriminative touch and emotional touch. *Can J Exp Psychol* 61(3), 173–83.
- McGlone, F., Wessberg, J., Olausson, H., 2014. Discriminative and Affective Touch: Sensing and Feeling. *Neuron* 82 (4), 737–755.
- Mense, S., 2004. 13.5 Sensorische Nervendigungen, Mechanorezeptoren. In: Benninghoff/Drenckhahn (Hg.), *Anatomie*, Bd. 2, 16. Aufl. Elsevier/Urban & Fischer, München, 761–774.
- Meston, C.M., Levin, R.J., Sipski, M.L., Hull, E.M., Heiman, J.R., 2004. Women's Orgasm. *Annu Rev Sex Res* 15 (1), 173–257.
- Müller, R., 1907. *Sexualbiologie. Vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Studien über das Geschlechtsleben des Menschen und der höheren Tiere*. Louis Marcus Verlagsbuchhandlung, Berlin.
- Nummenmaa, L., Suvilehto, J.T., Glerean, E., Santtila, P., Hietanen, J.K., 2016. Topography of Human Erogenous Zones. *Arch Sex Behav* 45 (5), 1207–1216.
- Ohmori, D., 1924. Über die Entwicklung der Innervation der Genitalapparate als peripheren Aufnahmeapparat der genitalen Reflexe. *Z f Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 70, 347–410.
- Pfaus, J.G., Jones, S.L., Flanagan-Cato, L.M., Blaustein, J.D., 2015. Female Sexual Behavior. In: Plant, T.M., Zeleznik, A.J. (Hg.), *Knobil and Neill's Physiology of Reproduction*, 4th ed. Academic Press, London, Chapter 50, 2287–2370.
- Patrizi, G., Munger, B.L., 1965. The Cytology of Encapsulated Nerve Endings in the Rat Penis. *J Ultrastructure Research* 13 (5), 500–15.
- Pink, L., Rancourt, V., 2014. Persistent genital arousal in women with pelvic and genital pain. *J Obstet Gynaecol Can* 36 (4), 324–30.
- Poirier, P., Charpy, A., 1907. *Traité d'anatomie humaine, Tôme cinquième*. Masson et Cie, Editeurs, Paris.
- Polacek, P., Malinovsky, L., 1971. Die Ultrastruktur der Genitalkörperchen in der Clitoris. *Z f mikroskopisch-anatomische Forschung* 84, 293–310
- Polomeno, V., 1999. Sex and Breastfeeding: An Educational Perspective. *The Journal of Perinatal Education* 8 (1), 30–40.
- Puppo, V., 2013. Anatomy and physiology of the clitoris, vestibular bulbs, and labia minora with a review of the female orgasm and the prevention of female sexual dysfunction. *Clinical Anatomy* 26 (1), 134–152.
- Puppo, V., Gruenwald, I., 2012. Does the G-spot exist? A review of the current literature. *Int Urogynecol J* 23 (12), 1665–1669.
- Rauber, A., 1867. *Untersuchungen über das Vorkommen und die Bedeutung der Vater'schen Körper*. Verlag von Caesar Fritsch, München.
- Rogers, J., 1992. Testing for and the role of anal and rectal sensation. *Bailliere's Clin Gastroenterol* 6 (1), 179–91.
- Saad El-Dien, H.M., Abdelwahed Hussein, M.R., El-Oteify, M., 2013. Sensory innervation of the female human umbilical skin: morphological studies. *Ultrastructural Pathology* 37 (1), 62–69.
- Schober, J.M., Pfaff, D., 2007. The neurophysiology of sexual arousal. *Best Pract Res Clin Endocrinol Metab* 21(3), 445–461.
- Schober, J.M., Aardsma, N., Mayoglou, L., Pfaff, D., Martín-Alguacil, N., 2015. Terminal innervation of female genitalia, cutaneous sensory receptors of the epithelium of the labia minora. *Clin Anat* 28 (3), 392–398.
- Sfameni, P., 1904. Sulle terminazioni nervose nei genitali femminili esterni e sul loro significato morfologico e funzionale. *Arch Fisiol* 4, 346–384.
- Shih, C., Cold, C.J., Yang, C.C., 2013. Cutaneous corpuscular receptors of the human glans clitoris: descriptive characteristics and comparison with the glans penis. *J Sex Med* 10 (7), 783–789.
- Suh, D.D., Yang, C.C., Cao, Y., Heiman, J.R., Garland, P.A., Maravilla, K.R., 2004. MRI of female genital and pelvic organs during sexual arousal. *J Psychosom Obstet Gynaecol* 25 (2), 53–62.
- Vardi, Y., Gruenwald, I., Sprecher, E., Gartman, I., Yarnitsky, D., 2000. Normative values for female genital sensation. *Urology* 56 (6), 1035–40.
- Vilimas, P.I., Shi-Yong, Y., Haberberger, R.V., Gibbins, I.L., 2011. Sensory Innervation of the External Genital Tract of Female Guinea Pigs and Mice. *J Sex Med* 8 (7), 1985–95.
- Walther, M., 1937. Die Beziehungen des Nervensystems zu den normalen Betriebsabläufen und zu den funktionellen Störungen im weiblichen Genitale. In: Stoekel, W. (Hg.), *Handbuch der Gynäkologie*, Elfter Bd, 3. Aufl. Springer Verlag, Berlin/Heidelberg.
- Webster, J.C., 1891. The Nerve-Endings in the Labia Minora and Clitoris, with Special Reference to the Pathology of Pruritus Vulvae. *Z f Gynäkologie* 62, 35–43.
- Wernert, P.J., 1860. *Lebenskunde über Dr. Georg Ludwig Kobelt. Gewesener Professor der Medicin und Director der Anatomischen Anstalt der Albert-Ludwigs-Hochschule zu Freiburg im Breisgau*. Franz Xaver Wangler, Freiburg i.B.
- Winkelman, R.K., 1959. The Erogenous Zones: Their Nerve Supply and Significance. *Proceedings of the Staff Meetings of the Mayo Clinic* 34 (2), 39–47.
- Worthmann, F., 1906. Beiträge zur Kenntnis der Nervenverbreitung in Clitoris und Vagina. *Arch f Mikroskopische Anatomie* 68 (1), 122–136.
- Yamada, K., 1951. On the sensory nerve terminations in clitoris in human adult. *Tohoku J Exp Med* 54 (2), 163–174.
- Yeung, J., Pauls, R.N., 2016. Anatomy of the Vulva and the Female Sexual Response. *Obstet Gynecol Clin North Am* 43 (1), 27–44.
- Zimmerman, A., Bai, L., Ginty, D.D., 2014. The gentle touch receptors of mammalian skin. *Science* 346 (6212), 950–54.

---

**Autor**

Prof. Dr. sc.nat. Daniel Haag-Wackernagel, Departement Biomedizin, Anatomisches Institut der Universität Basel, Pestalozzi strasse 20, CH-4056 Basel, e-mail: daniel.haag@unibas.ch

---