

10

신경계: 감각계

1. 감각생리학의 일반적 원리
2. 체성감각계

10-1 감각생리학의 일반적 원리 (230)

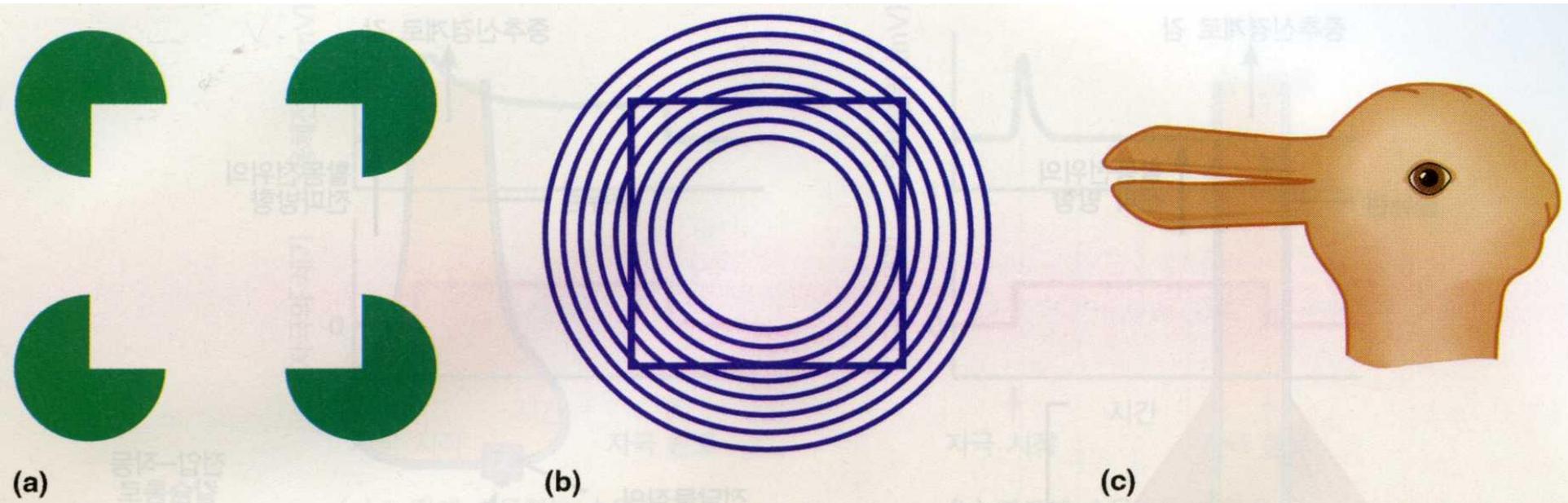
- 감각정보는 감각수용체에 의하여 탐지되어 말초신경계의 들신경 가지에 의하여 CNS로 전달됨
- 수용체는 존재 부위에 따라 구분함

수용체	기능	감각
외수용체 (exteroceptor)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 신체 표면에 위치함 ■ 외부 환경의 자극을 탐지함 	피부감각, 시각, 청각, 미각, 후각
내수용체 (interoceptor)	<ul style="list-style-type: none"> ■ 신체 내부에 위치함 ■ 신체 내부의 자극을 탐지함 	고유감각, 내장감각

- 대뇌는 내장기관의 변화를 인지하지 못함
- 뇌는 내장수용체(visceroceptor)의 정보를 받아 신체를 조절하는 데 이용함

외부 환경에 대한 인지의 불완전성

- 외부 환경에 대한 인지는 항상 완전하지 않음
(10.1)



(10.1)

감각계	감각의 종류	기능
체성감각계 (somatosensory system)	몸감각	피부에 가해진 자극을 탐지함 (접촉, 압박, 가려움, 온도, 조직 손상)
	고유감각	사지와 몸통의 상태를 탐지함 (근육과 관절의 변화)
특수감각계 (special sensory system)	시각	보이는 것(빛)을 탐지함
	청각	소리(음파)를 탐지함
	평형감각	머리의 위치와 움직임을 탐지함 (신체의 균형 유지)
	미각	화학물질을 탐지함
	후각	화학물질을 탐지함

1. 수용체 생리학 (231)

- 자극의 양식(modality)
 - 자극의 에너지 형태
 - 광파, 음파, 압력, 온도, 화학물질
- 특수신경 에너지의 법칙(law of specific nerve energy)
 - 한 감각수용체는 자극의 특별한 양식에 특이적으로 반응함
- 적합자극(adequate stimulus)
 - 감각수용체가 가장 잘 반응하는 자극의 양식 (표10.1)
- 한 형태의 에너지(자극)가 감각수용체에 의하여 계단전위의 한 종류인 수용체전위(발생기전위)로 바뀜 (감각변환; sensory transduction)

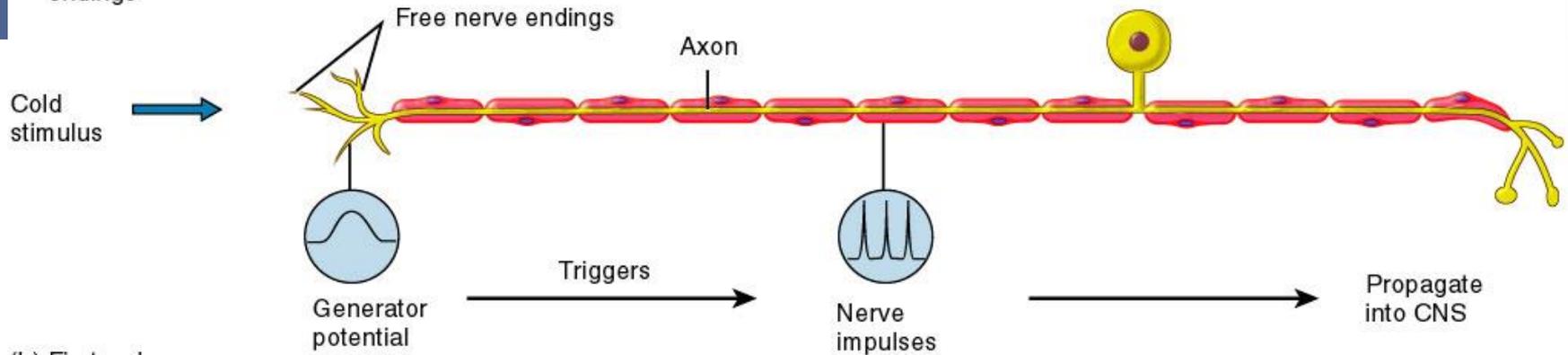
표10.1 적합자극

수용체의 종류		감각 정보	자극의 양식	
광수용체		보이는 것	빛의 광자	
화학수용체		맛	침에 녹은 화학물질	
		냄새	점액에 녹은 화학물질	
		통증	세포외액의 화학물질	
		혈액의 산소	혈장에 녹은 산소	
		혈액의 pH	혈장의 수소이온	
온도수용체	온각수용체	온기	30~40°C에서 온도의 상승	
	냉각수용체	냉기	35~20°C에서 온도의 하강	
기계수용체		압력수용체	혈관벽의 신장(팽창)	
		삼투수용체	세포외액의 삼투농도	수용체세포의 팽윤
		털세포	소리	음파
			몸의 균형	머리의 상태, 변속운동

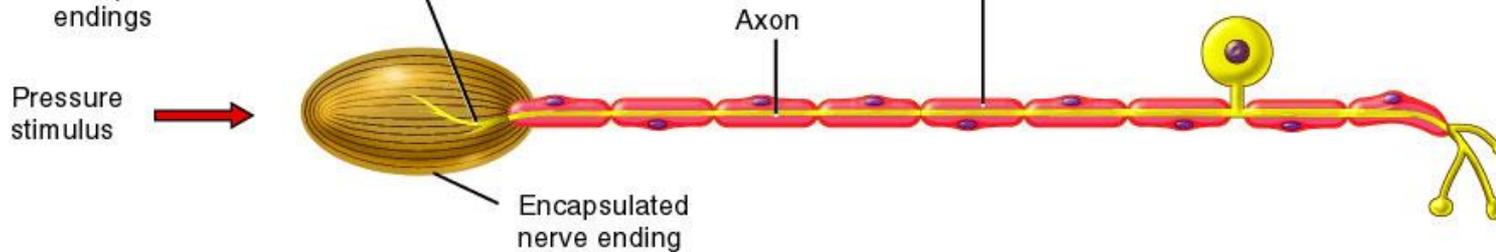
1) 감각변환(sensory transduction) (232)

- 감각변환(sensory transduction)
 - 한 형태의 에너지(자극)가 감각수용체에 의하여 계단 전위의 한 종류인 **수용체전위**(receptor potential) 또는 **발생기전위**(generator potential)로 바뀌는 것
- 감각수용체의 유형 (a, 10.2)
 - 들뉴런의 말초 끝 (자유신경종말; free nerve endings)
 - 들뉴런의 말초 끝이 특수화한 구조
 - 들뉴런과 구별된 특수감각세포

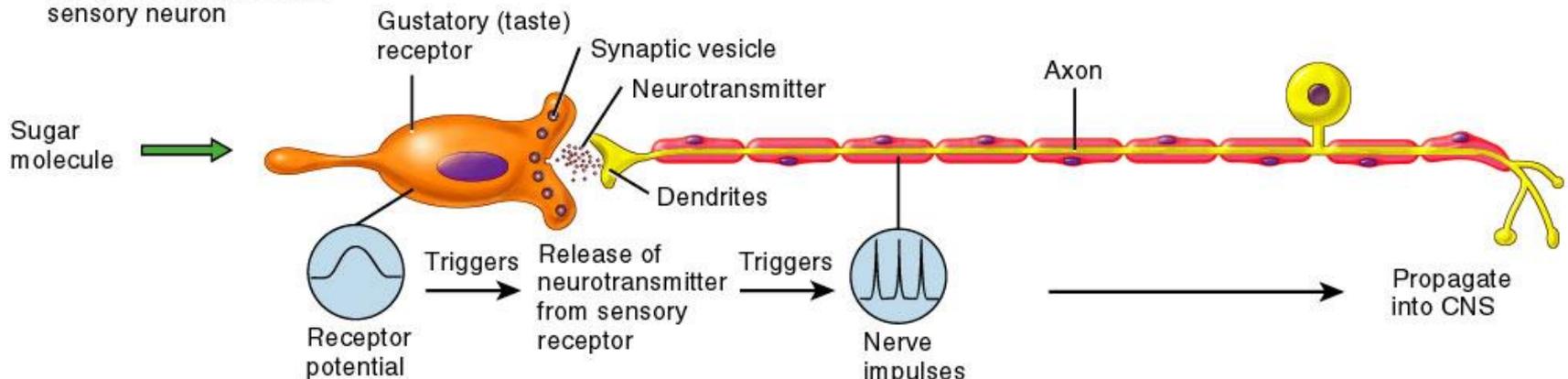
(a) First-order sensory neuron with free nerve endings



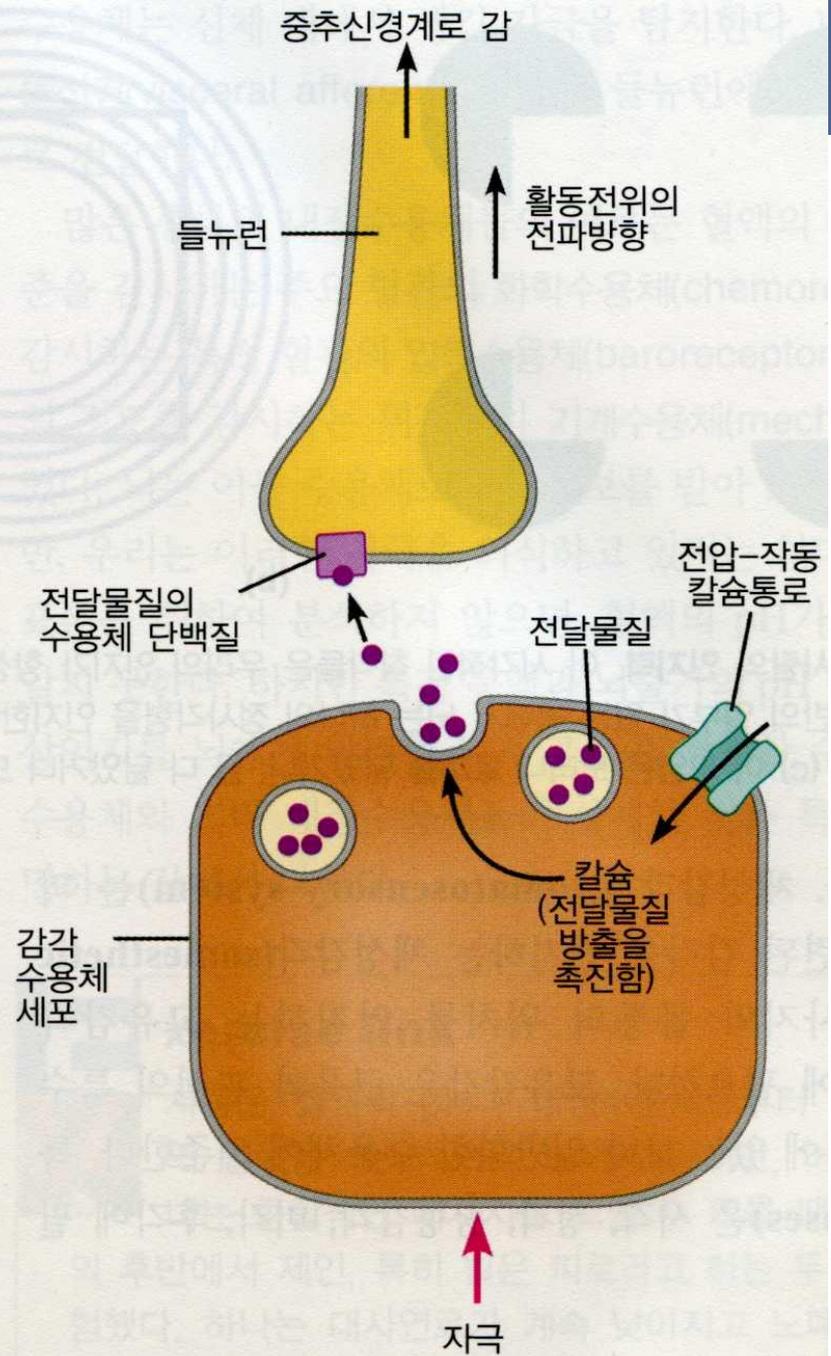
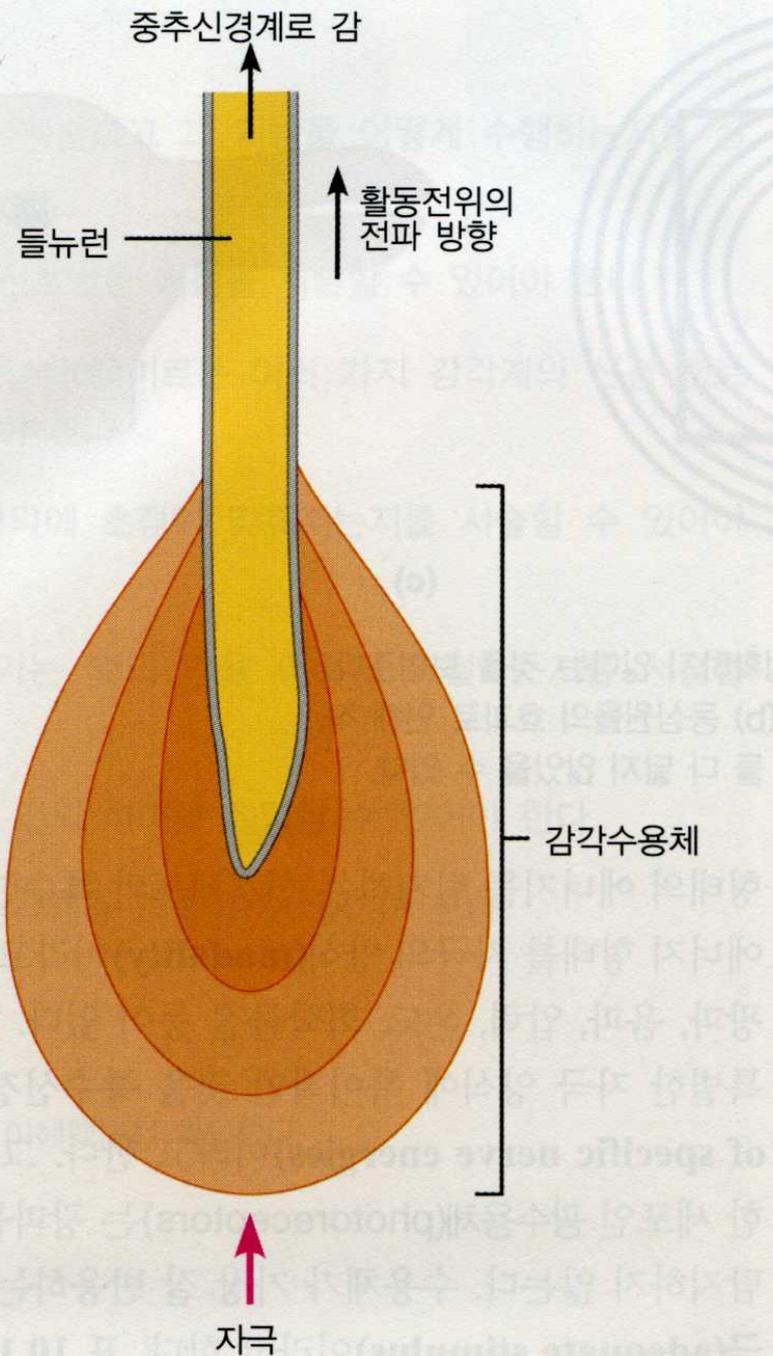
(b) First-order sensory neuron with encapsulated nerve endings



(c) Sensory receptor synapses with first-order sensory neuron

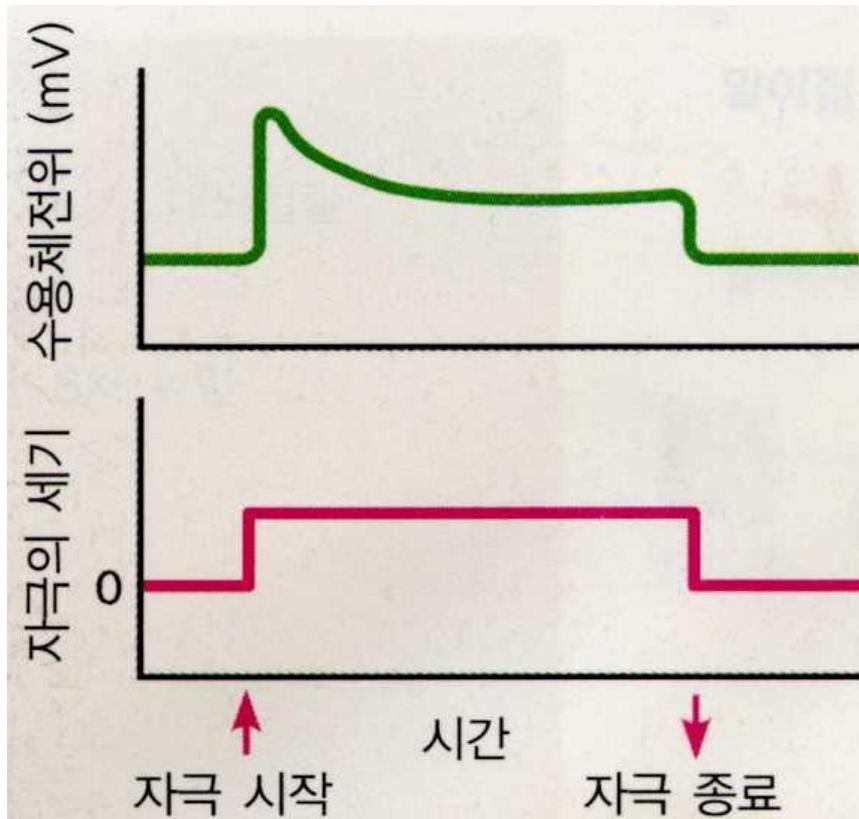


(a)

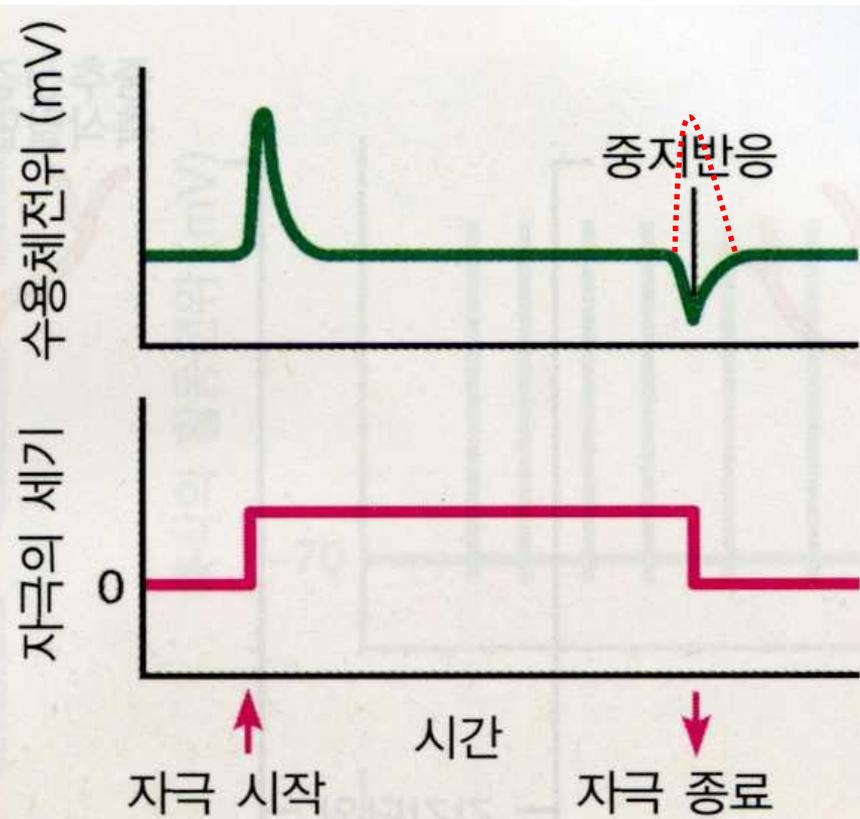


2) 수용체의 순응 (232)

- 수용체 순응(receptor adaptation)
 - 일정한 크기로 오래 지속되는 자극에 수용체의 반응이 감소하는 것
- 긴장성 수용체(tonic receptor)
 - 느리게 순응함(수용체전위가 지속됨) (10.3, b)
 - 자극의 지속을 알려줌
 - 고유감각수용체, 통각수용체
- 위상성 수용체(phasic receptor)
 - 빠르게 순응함(수용체전위가 사라짐)
 - 자극의 크기가 변하는 것을 잘 탐지함
 - 후각수용체, 온도수용체
 - 일부 위상성 수용체는 순응 후 자극이 끝날 때 반응을 보임 (중지반응)

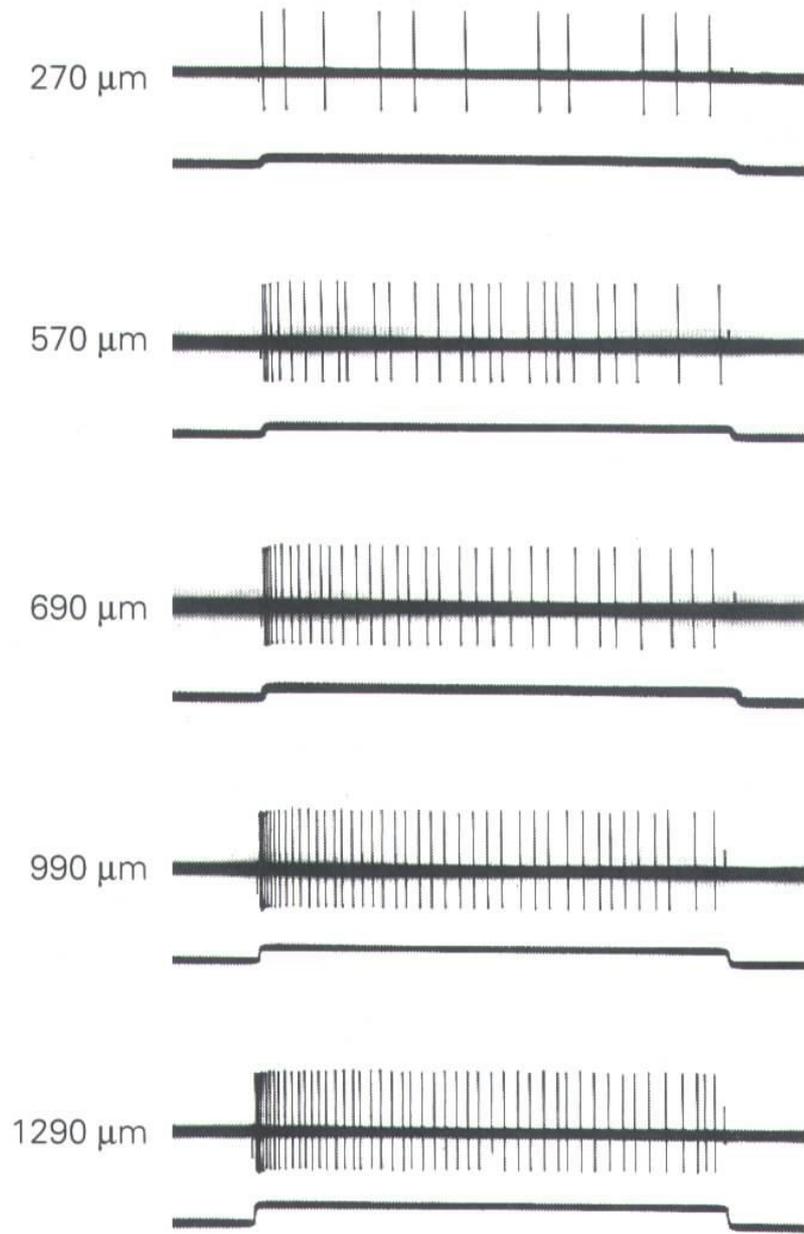


(a) 느리게 순응하는 수용체

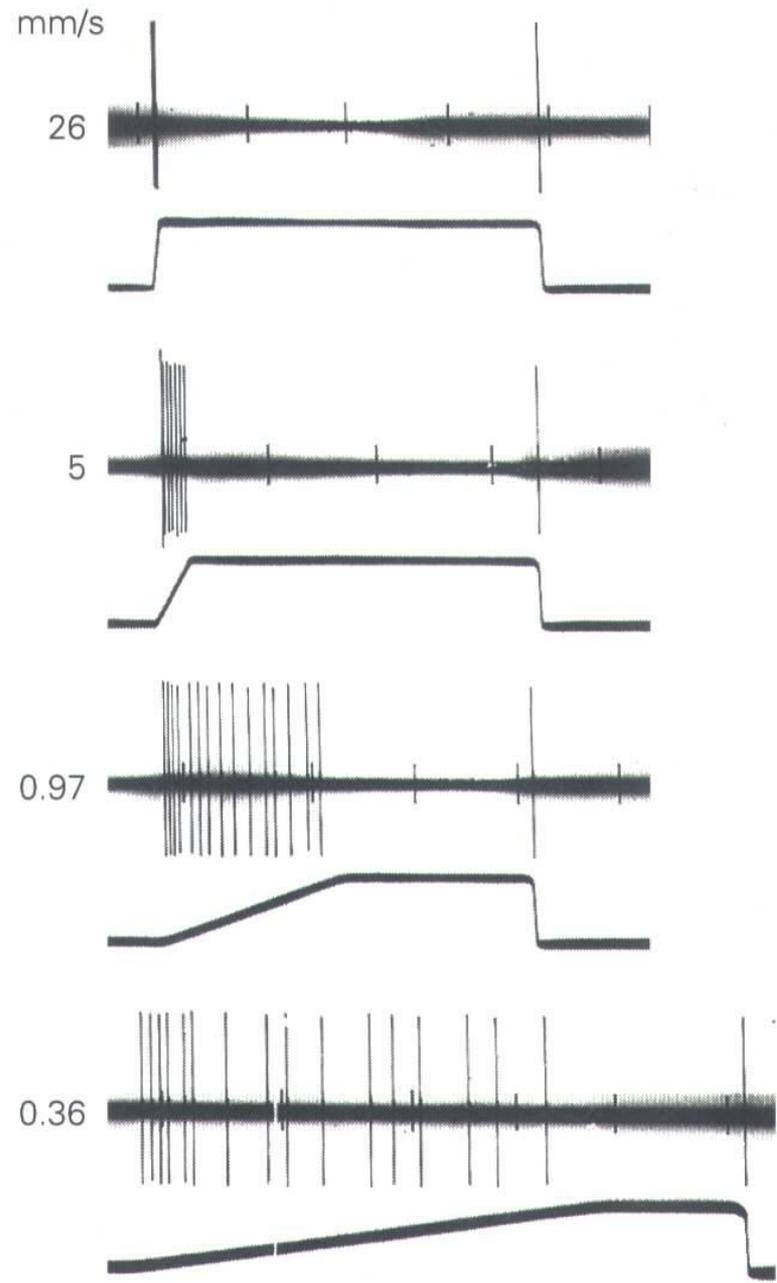


(b) 빠르게 순응하는 수용체

A Slowly adapting receptor



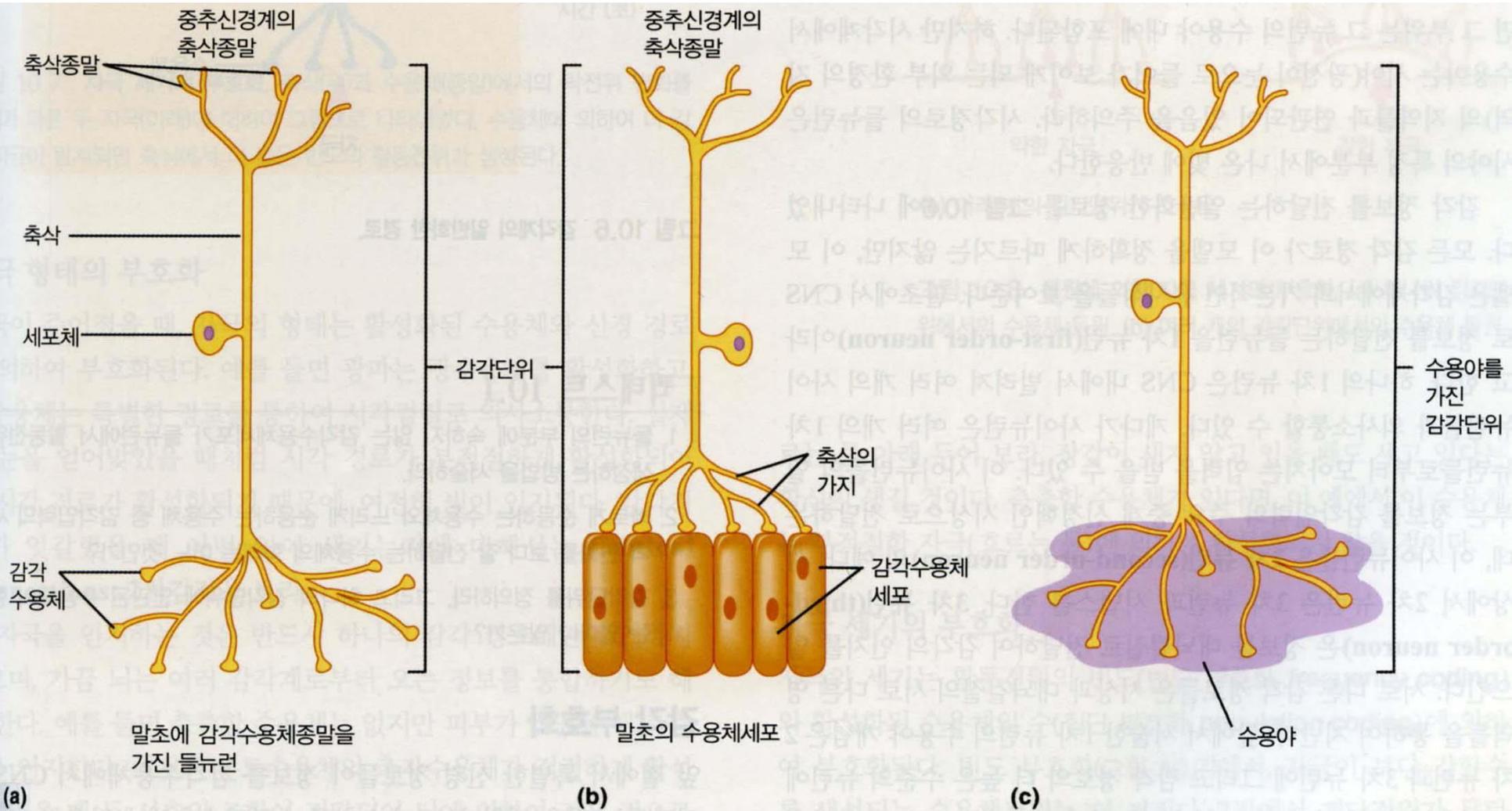
B Rapidly adapting receptor



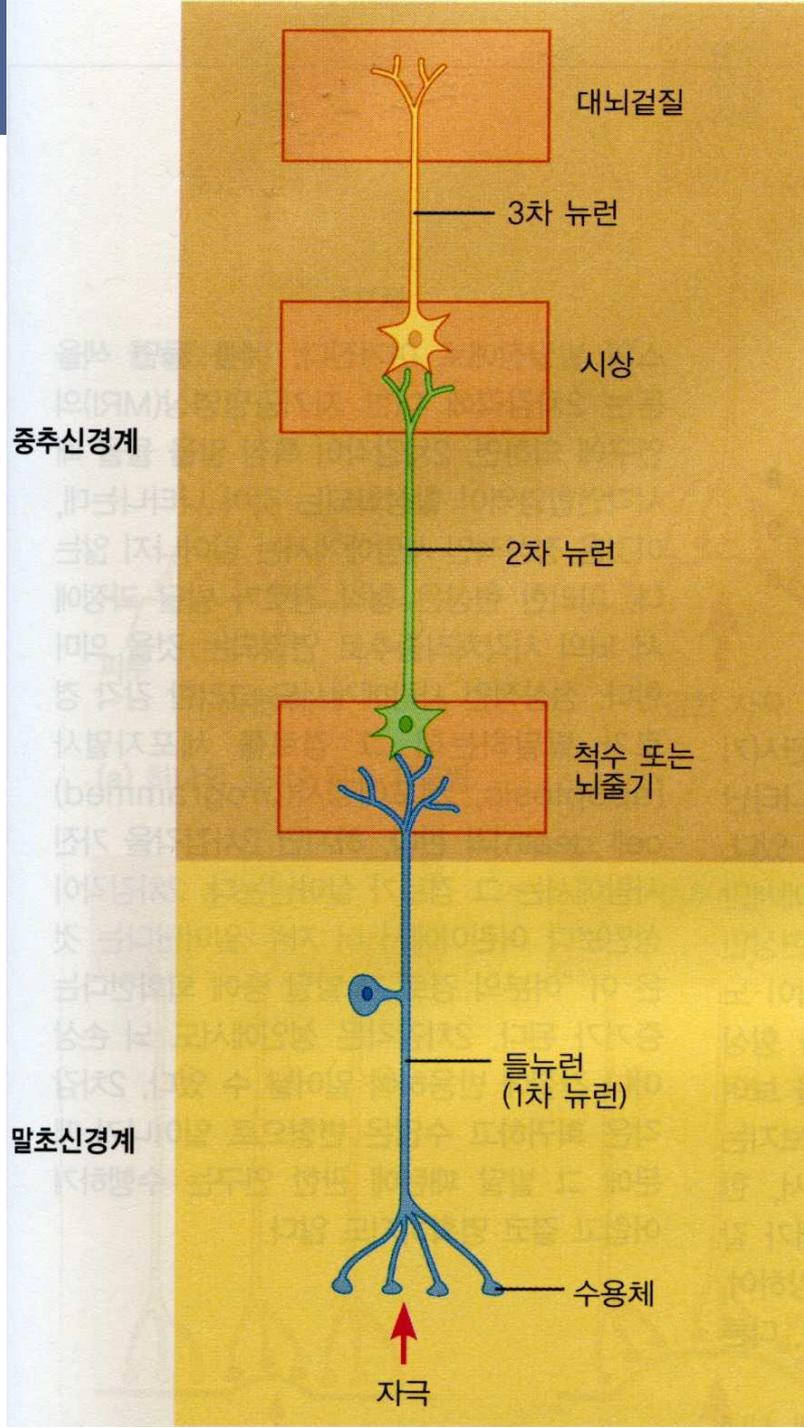
(b)

2. 감각 경로 (233)

- 표지선(labeled line)
 - 특정 자극의 양식에 관한 정보를 전달하는 특정 신경 경로
- 감각단위(sensory unit)
 - 하나의 들뉴론과 이와 연관된 모든 수용체 (10.5a, b)
 - 특정 들뉴론에 연관된 수용체들의 형태는 같음
- 수용야(receptive field)
 - 들뉴론의 반응을 일으키도록 적합자극이 가해지는 지역 (10.5c)
- 감각 정보 전달의 일반적인 경로 (10.6)
 - 1차 감각뉴런이 말초의 정보를 (뇌줄기나 척수에서) 2차 감각뉴런으로 전달함
 - 2차 감각뉴런이 (시상에서) 3차 감각뉴런으로 정보를 전달함
 - 3차 감각뉴런이 대뇌겉질에 정보를 전달함 (감각의 인지)



(10.5)



(10.6)

3. 감각 부호화(sensory coding) (234)

- 자극이 감각수용체에 작용할 때 신경계는 자극에 관한 세부 정보를 부호화하여 구별함
 - 자극의 형태
 - 자극의 세기
 - 자극의 위치파악

1) 자극 형태의 부호화 (235)

- 자극의 유형은 활성화된 수용체와 신경 경로에 의하여 부호화됨
- 자극 형태 부호화의 예
 - 빛 자극은 광수용체를 활성화시키고 시각 신경경로를 통하여 시각겉질로 전달됨
 - 시각수용체에 대한 부적절한 자극(타격)에 의해 광수용체가 활성화되면 이 자극은 빛으로 인지됨
 - 수용체가 활성화되지 않은 채 시각 신경경로가 활성화되면 빛이 인지됨

✦ 2차 감각(synesthesia)

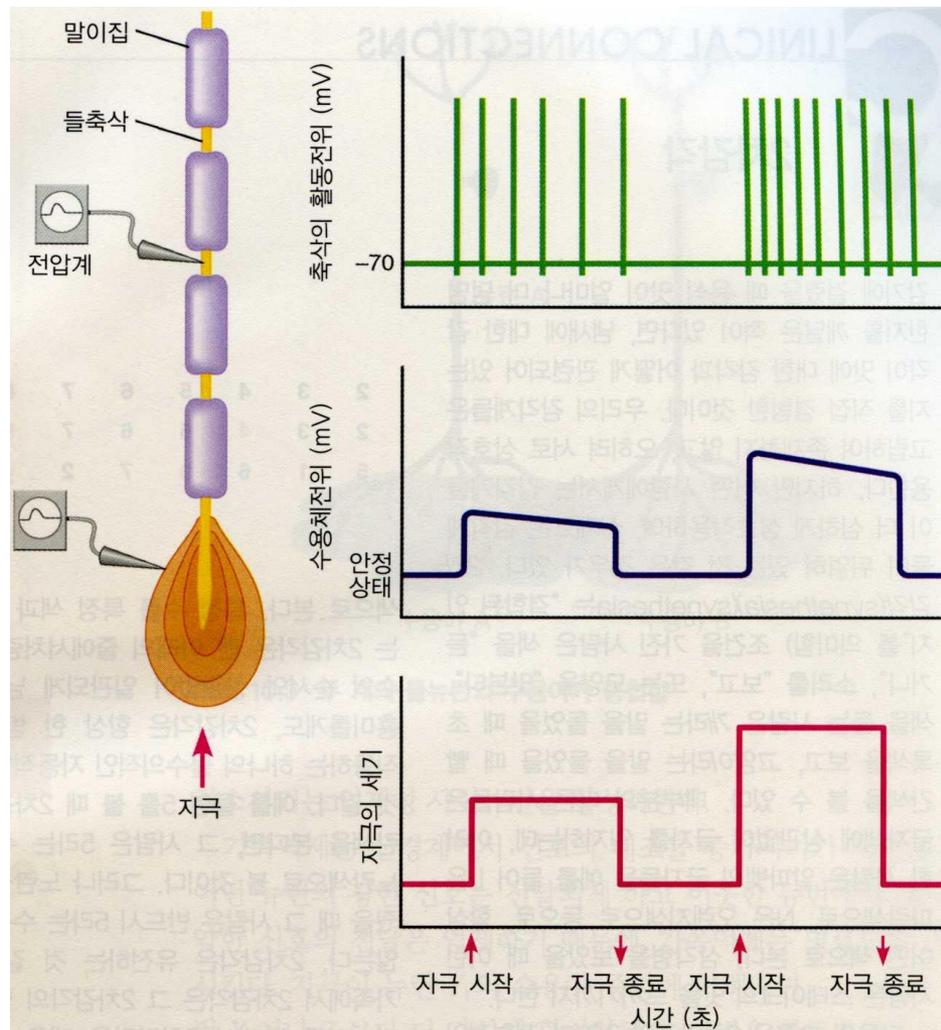
- 감각계들이 서로 얽혀 결합된 인지를 일으킴
 - 색을 "들음", 소리를 "봄", 모양을 "맛봄"

2	3	4	5	6	7	8	9
2	3	4	5	6	7	8	9
5	1	6	9	7	2	4	8

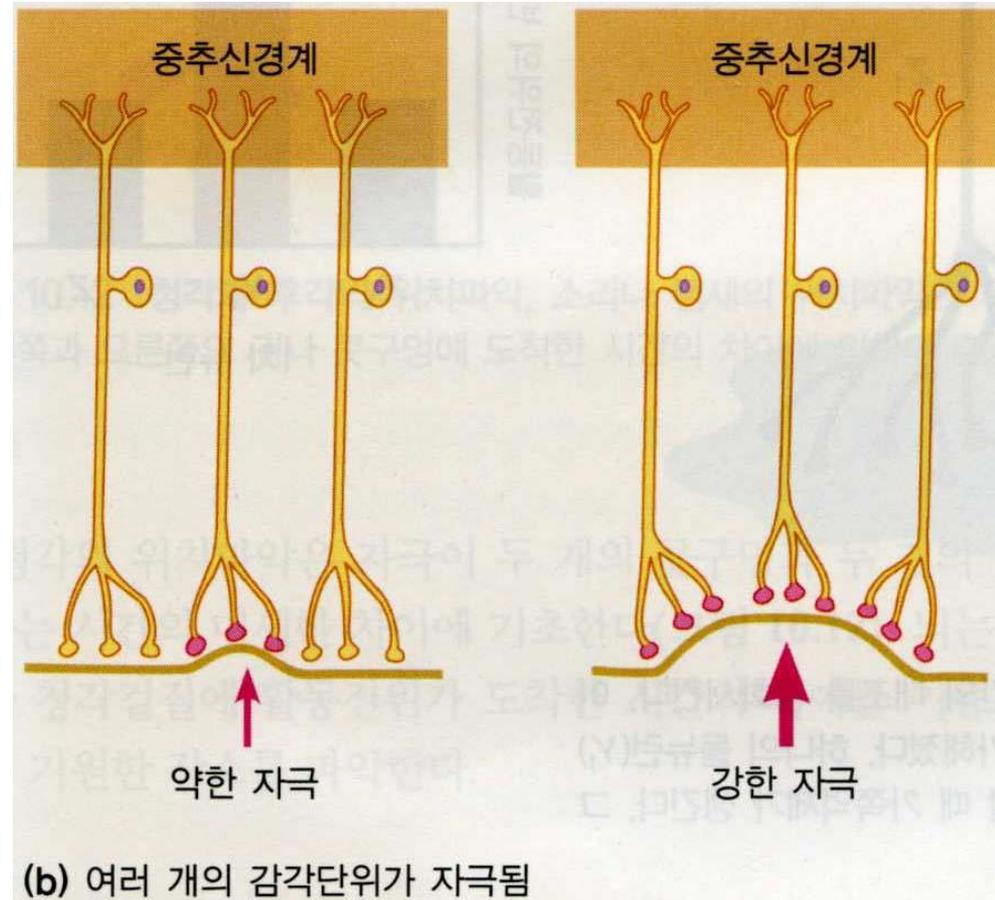
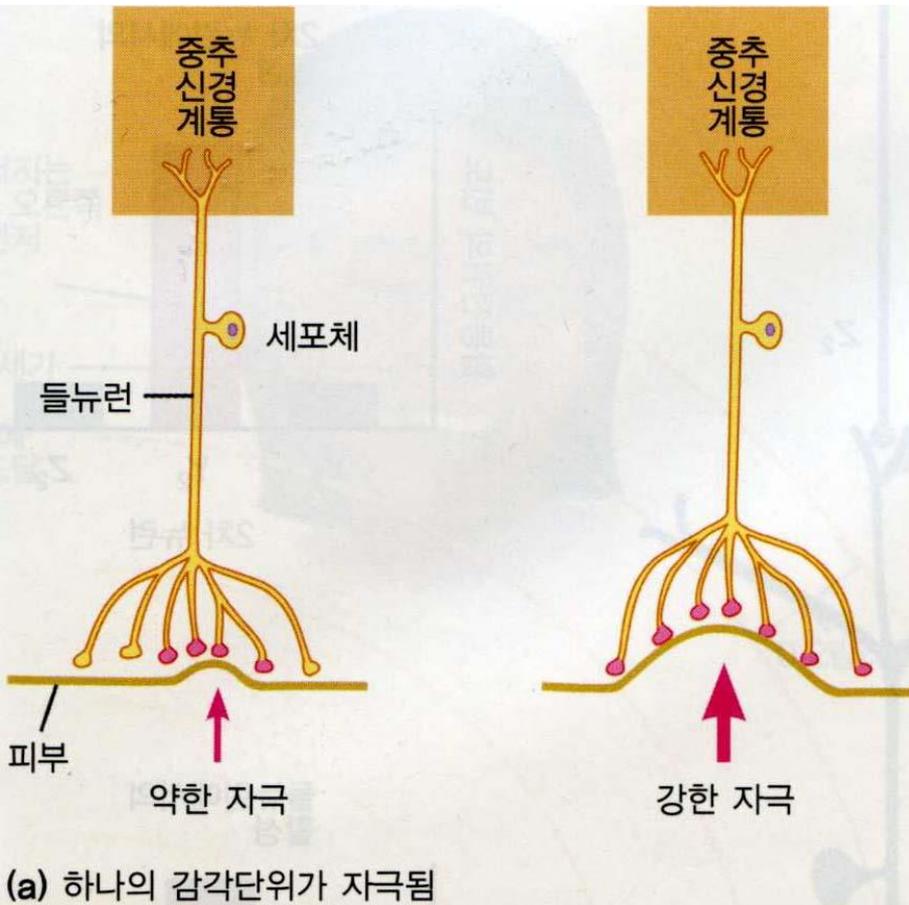
- 정상인 사람은 글자의 색에 상관없이 글자를 인식함
 - 2차 감각을 가진 사람은 각 수를 다른 색으로 인지함
- 2차 감각은 CNS의 발달장애로 생김
 - 청각경로가 발달 과정에서 시각중추와 연결됨(소리를 "봄")

2) 자극 세기의 부호화 (235)

- 자극의 세기는 활동전위의 빈도(빈도 부호화)와 활성화된 수용체의 수(집단 부호화)에 의하여 부호화됨 (10.7, 8)



(10.7)

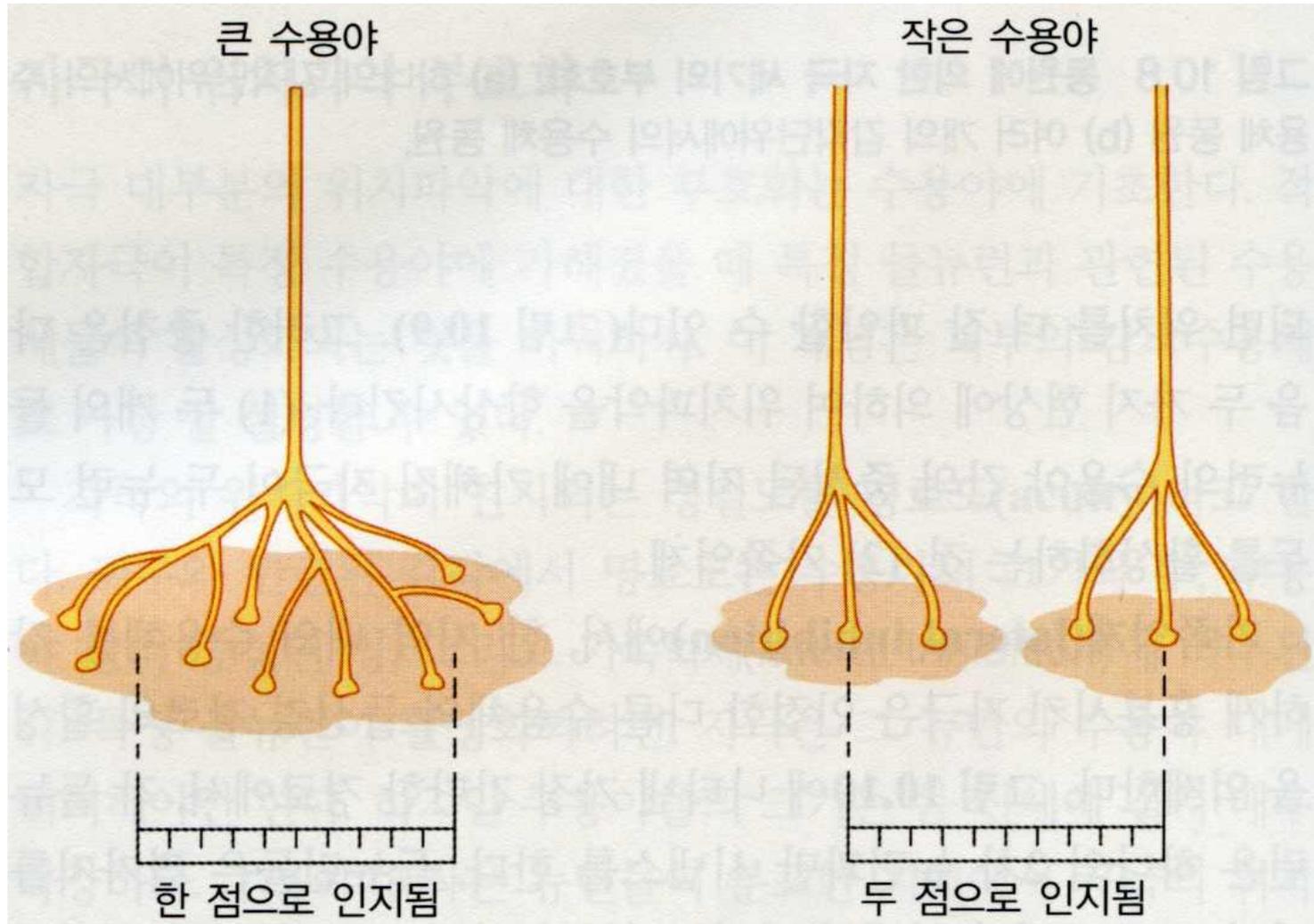


3) 자극의 위치파악 부호화 (236)

- 자극의 위치파악은 **수용야**에 기초함
- 명료도(acuity)
 - 자극의 위치파악이 인지되는 정밀도
- 피부감각의 명료도는 수용야의 크기(수), 수용야의 중첩정도, 가쪽억제에 의해 좌우됨

두점식별문턱(two-point discrimination threshold)

- 서로 떨어진 두 점을 분리된 것으로 인지될 수 있는 최소한의 거리 (10.11)



(10.11)

수용야의 크기에 의한 피부감각의 명료도 (236)

- 수용야의 크기가 작은 뉴런들이 분포한 지역일수록 두점식별문턱이 작음
→ 명료도가 좋음 (표10.2, b)
- 수용야의 크기가 작은 뉴런들이 분포한 지역은 수용야들이 서로 중첩되어 위치파악이 향상됨

신체 부위	두점식별문턱 (mm ²)
입술	1
집게손가락	2
엄지손가락	3
손바닥	10
이마	18
발바닥	22
가슴	31
배	36
어깨	38
등	42
넓적다리	46
위팔	47
장딴지	48

1 ● ● 4
 2 ● ● 5
 3 ● ● 6
 점자 위치

자음	초성														
	종성														
모음															

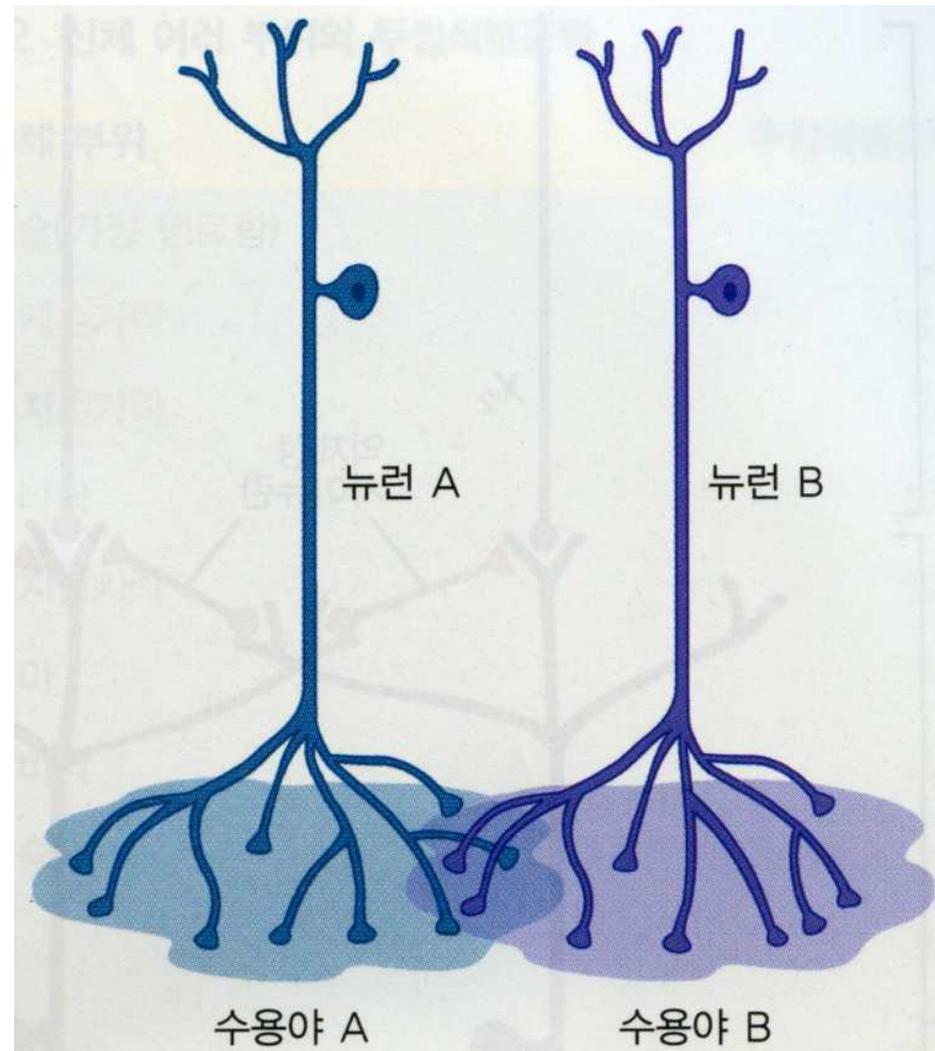
COPYRIGHT (C)한국브리테니커회사, 2001

1번 줄										
	a	b	c	d	e	f	g	h	i	j
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2번 줄										
	k	l	m	n	o	p	q	r	s	t
3번 줄										
	u	v	x	y	z	and	for	of	the	with
4번 줄										
	ch	gh	sh	th	wh	ed	er	ou	ow	w
5번 줄										
	,	;	:	'	en	!	()	"/?	in	"
6번 줄										
	st	ing	#	ar	<	>				
7번 줄										
	일반적인 액센트 기호	2개 셀의 축약에 사용되는 기호	이탤릭 기호: 소수점	문자 기호	대문자 기호					

1 ● ● 4
2 ● ● 5
3 ● ● 6
점자 위치

수용야의 중첩에 의한 피부감각의 명료도 (236)

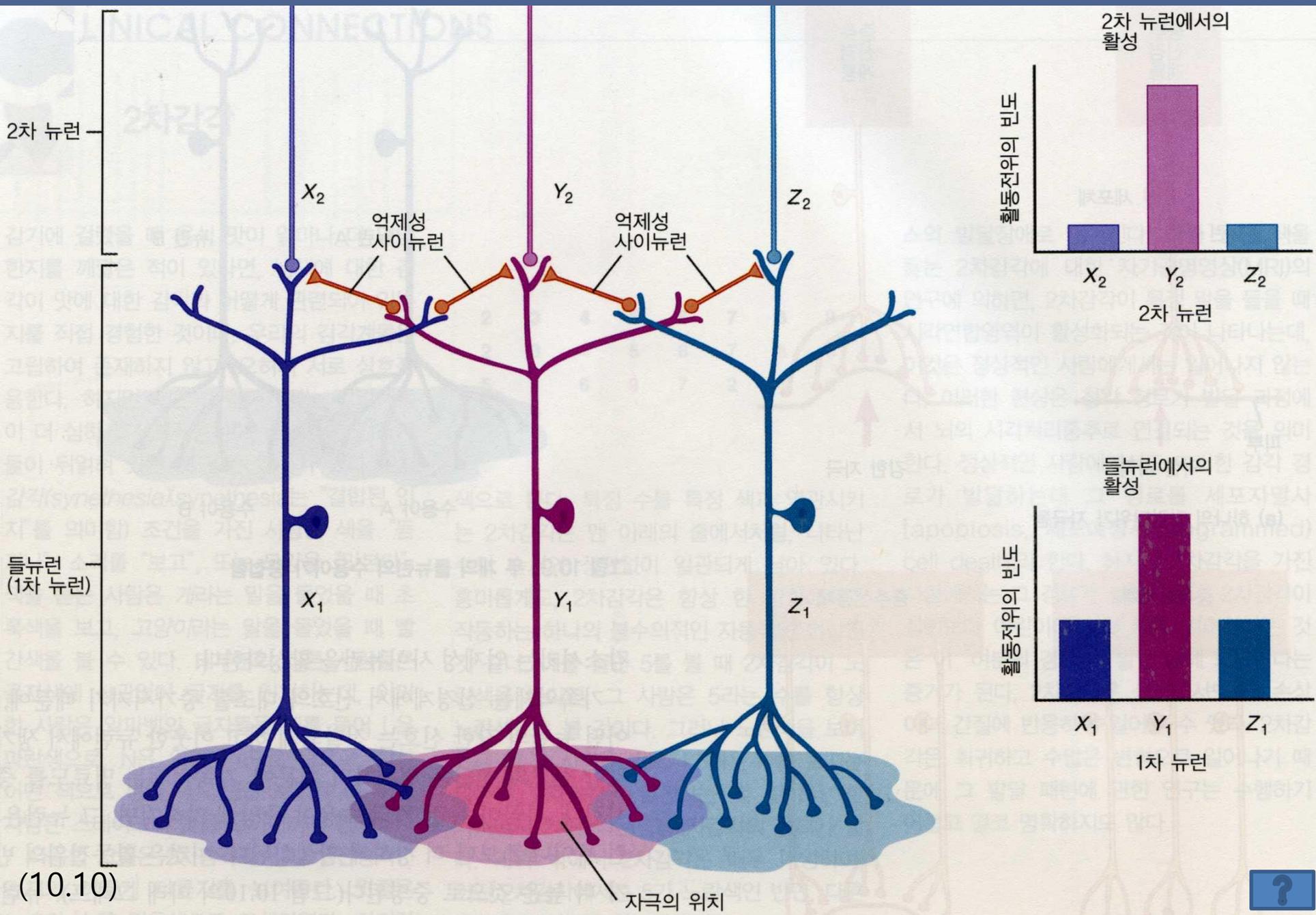
- 수용야의 크기가 작은 뉴런들이 분포한 지역은 수용야들이 서로 중첩되어 위치파악이 향상됨
 - ↳ 수용야 간의 중첩된 지역 내에 가해진 자극이 관련 뉴런들 모두를 활성화함 (10.9)
 - ↳ 활성화한 수용야들에서 가쪽억제가 일어남



(10.9)

■ 가쪽억제(lateral inhibition)

- 한 지역의 수용체를 강하게 흥분시킨 자극이 인접한 다른 수용체의 들신경 경로의 활성을 억제하는 것
 - 활성화한 1차 뉴런이 2차 뉴런을 자극하는 동시에 곁가지가 억제성 사이뉴런을 통하여 이웃의 다른 (2차) 뉴런을 억제함 (10.10)
- ⇒ 1차 뉴런들 간의 흥분의 차이보다 2차 뉴런들간의 흥분의 차이가 더 커짐 (대조를 높임)



후각과 청각에서 자극의 위치파악 (237)

- 후각과 청각에서 자극의 위치파악은 자극에너지가 두 코와 두 귀에 도착하는 시간의 미세한 차이에 기초함 (10.12)
 - 후각 수용야는 냄새의 질과 양을 부호화함
 - 청각 수용야는 음정과 소리의 세기를 부호화함



(10.12)

10-2 체성감각계 (238)

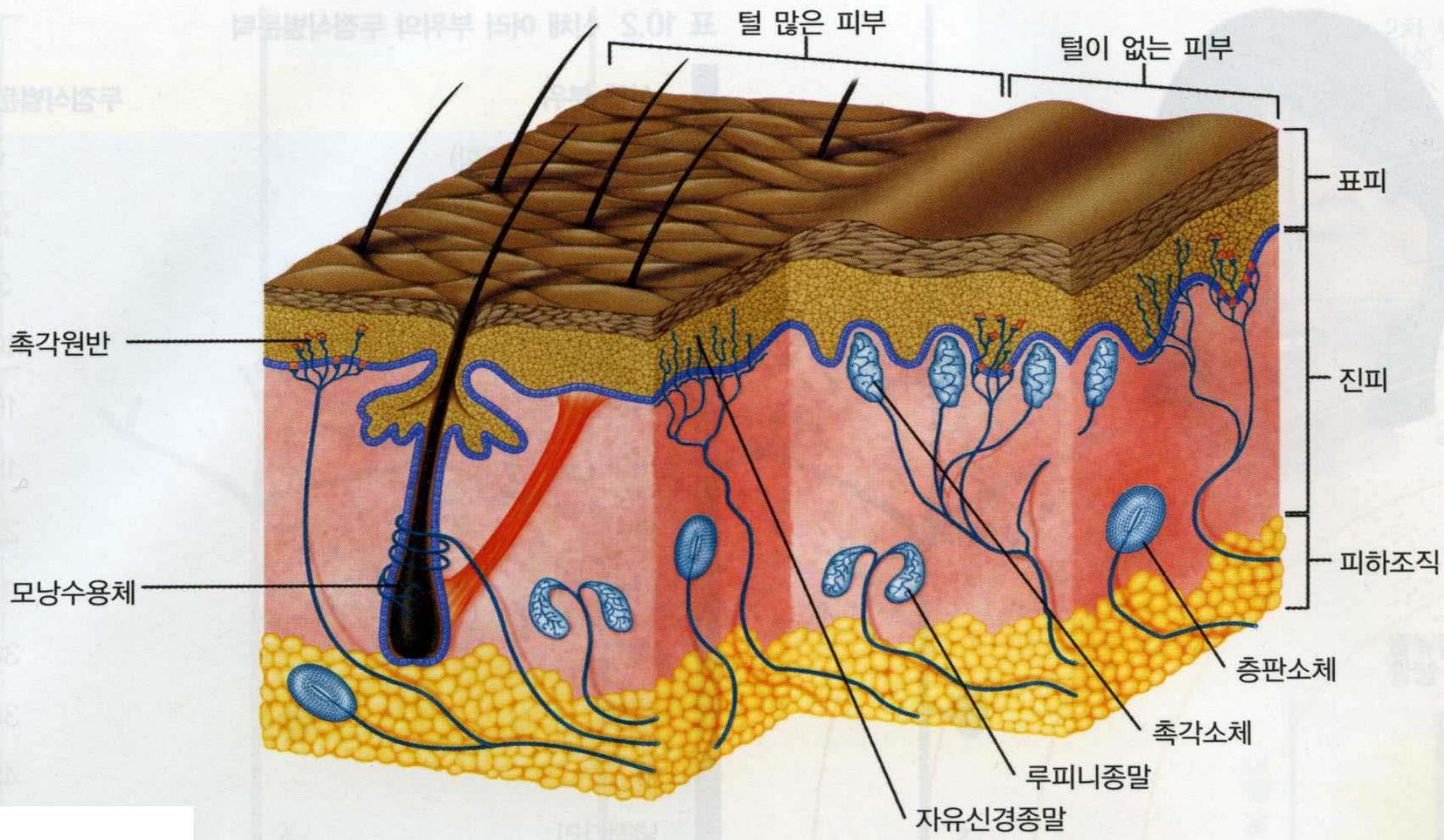
- 피부, 근육, 힘줄, 인대, 관절에 존재하는 수용체에 의하여 접촉, 압력, 온도, 통증, 신체 부위의 위치 등을 감각함
 - 통각수용체는 조직을 손상시키는 자극을 탐지함

1. 체성감각수용체 (238)

- 체성감각수용체의 구조
 - 신경종말의 특수한 구조
 - 자유신경종말
- 체성감각수용체의 종류
 - 고유감각수용체 - 신체의 위치를 감각함
 - 기계수용체 - 접촉, 압력, 힘, 진동을 탐지함
 - 온도수용체 - 온도를 탐지함

1) 피부의 기계수용체 (238)

- 피부 표층에 존재하는 수용체
 - 촉각원반, 촉각소체 (10.13, c, 표10.3)
- 진피에 존재하는 수용체
 - 모낭수용체, 층판소체, 루피니종말,
- 느리게 순응하는 수용체
 - 압력과 가벼운 접촉 자극에 잘 반응함
- 빠르게 순응하는 수용체
 - 진동 자극에 잘 반응함



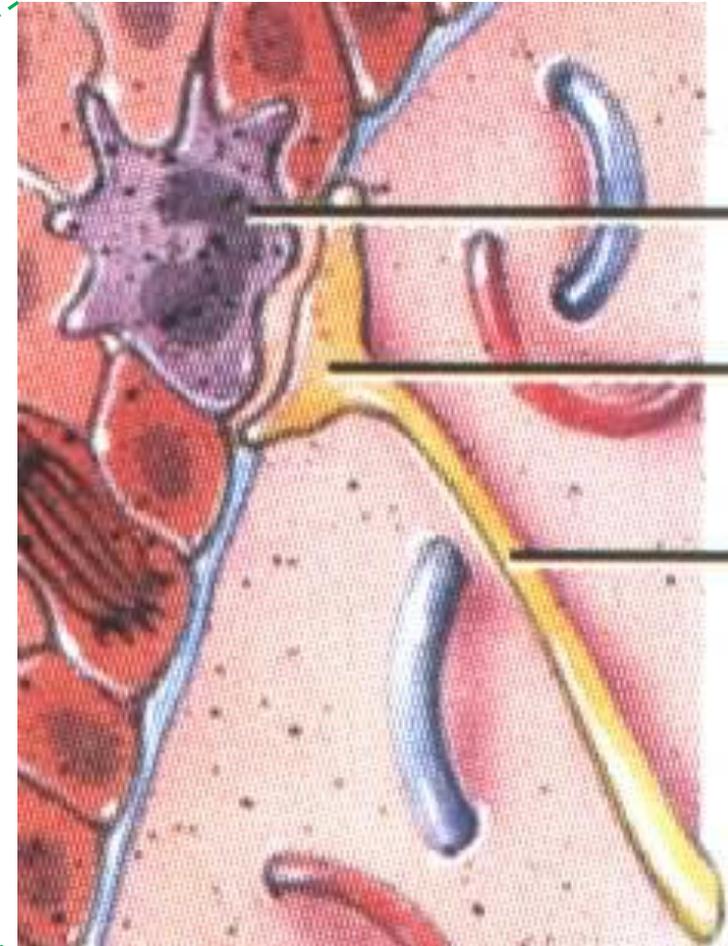
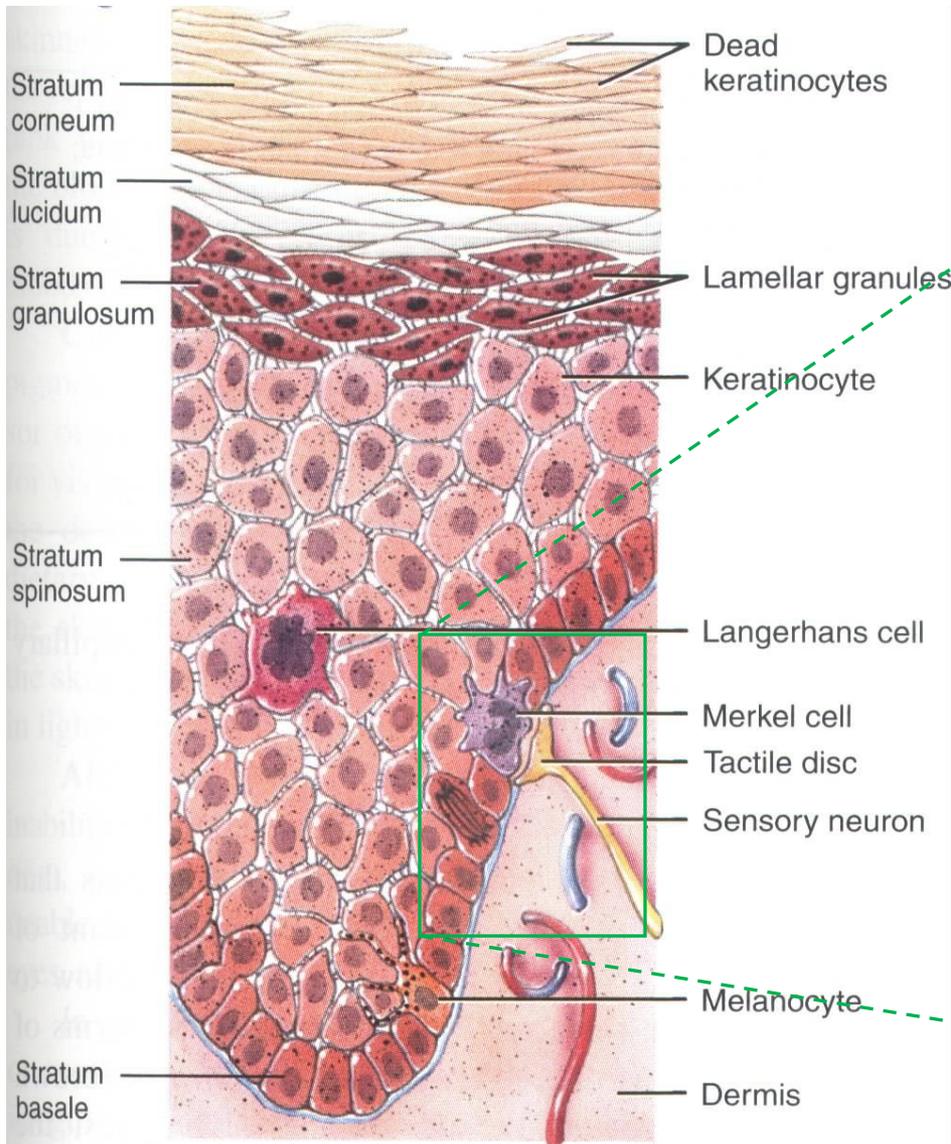


표 10.3 피부의 감각수용체

수용체 종류	형태	관련된 들신경의 형태	위치	수용야의 크기	순응	자극의 양식
기계수용체	자유신경종말	A- δ , C	모든 피부의 표층	작다	느리다	가벼운 접촉
	촉각원반(Merkel's disk)	A- β	모든 피부의 표층	작다	느리다	압력
	충판소체(Pacinian corpuscle)	A- β	모든 피부의 심부	크다	빠르다	진동
	촉각소체(Meissner's corpuscle)	A- β	털 없는 피부의 표층	작다	빠르다	진동
	모낭수용체(Hair follicle receptor)	A- β	털 없는 피부의 표층	작다	빠르다	털이 구부러짐
	루피니종말(Ruffini's ending)	A- β	털 있는 피부의 심부	크다	느리다	압력
온도수용체	온각수용체(자유신경종말)	C	모든 피부의 표층	작다	빠르다	피부온도의 증가
	냉각수용체	A- δ	모든 피부의 표층	작다	빠르다	피부온도의 감소
통각수용체	기계(자유신경종말)	A- δ	모든 피부의 표층	크다	느리다	강한 기계자극
	온도(자유신경종말)	A- δ	모든 피부의 표층	작다	빠르다	강하게 뜨겁거나 차가운 자극
	다양식(자유신경종말)	C	모든 피부의 표층	크다	느리다	강한 기계자극이나 온도자극; 특수한 화학물질

2) 피부의 온도수용체 (239)

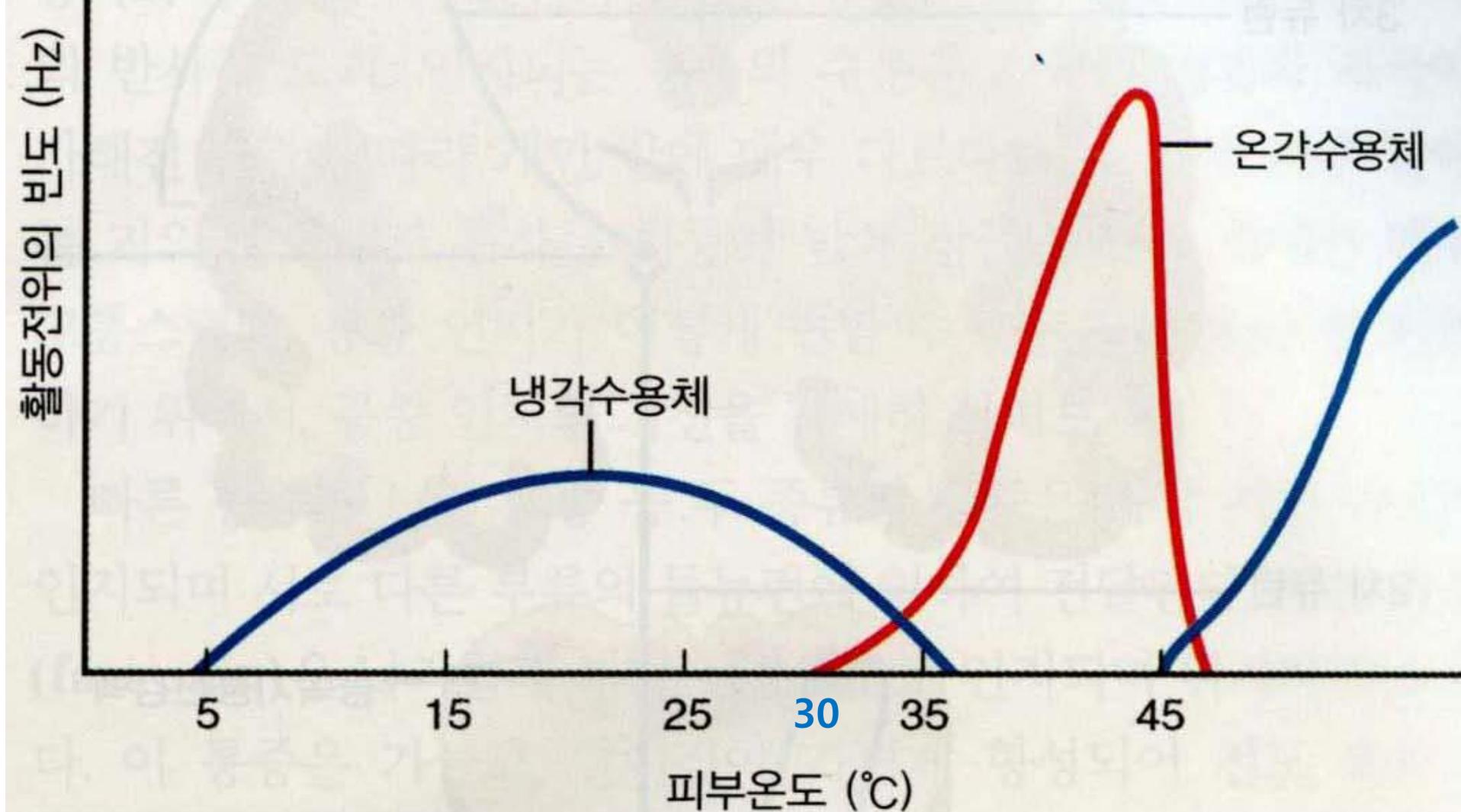
- 온도수용체는 온도에 민감한 이온통로를 포함하는 자유 신경종말임
 - 일과성 수용체전위 (transient receptor potential, TRP) 통로 (표 10.4)
- 온각수용체
 - 30~45°C의 온도에 반응함 (42°C에서 반응 최대) (10.14a)
- 냉각수용체
 - 20~35°C의 온도에 반응함 (25°C에서 반응 최대)
 - 뜨거워서 아픈 45°C 이상의 자극에 반응하여 차가움을 인지함 (모순냉각)
- 온도수용체는 온도가 변할 때 잘 반응함 (10.14b)
 - 온도가 떨어질 때는 냉각수용체가 급격하게 반응함
 - 온도가 상승할 때는 온각수용체가 급격하게 반응함

표 10.4 온도수용체와 통각수용체의 일과성 수용체전위 이온통로

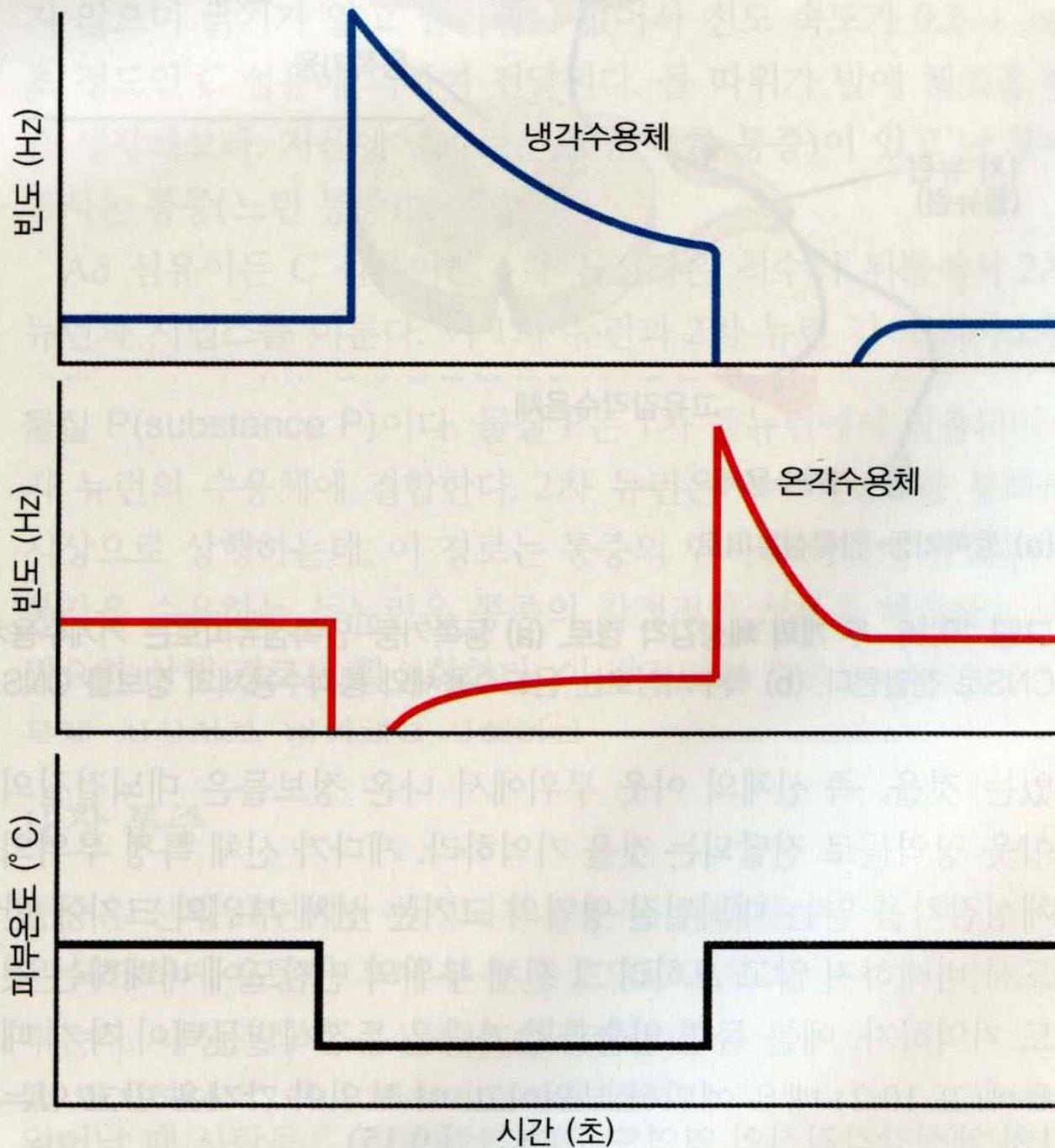
이온통로	수용체 유형	온도 민감성	화학 민감성
TRPV1	통각수용체	$\geq 42^{\circ}\text{C}$	캡사이신, H^+ , 장뇌
TRPV2	통각수용체	$\geq 52^{\circ}\text{C}$	
TRPV3	온각수용체	$33^{\circ}\text{C} \sim 38^{\circ}\text{C}$	장뇌
TRPV4	온각수용체	$27^{\circ}\text{C} \sim 42^{\circ}\text{C}$	
TRPM8	냉각수용체*	$\leq 25^{\circ}\text{C}$	멘톨, 유칼립투스기름
TRPA1	냉각수용체*	$\leq 17^{\circ}\text{C}$	계피, 마늘, 겨자기름

*이 이온통로가 냉각수용체에 존재한다는 것이 아직 밝혀지지 않았지만 그 반응 양식은 냉각 인지를 나타낸다.

(a) 일정한 온도에 대한 온도수용체의 반응



(10.14a)



(10.14b)

(b) 온도의 변화에 대한 온도수용체의 반응

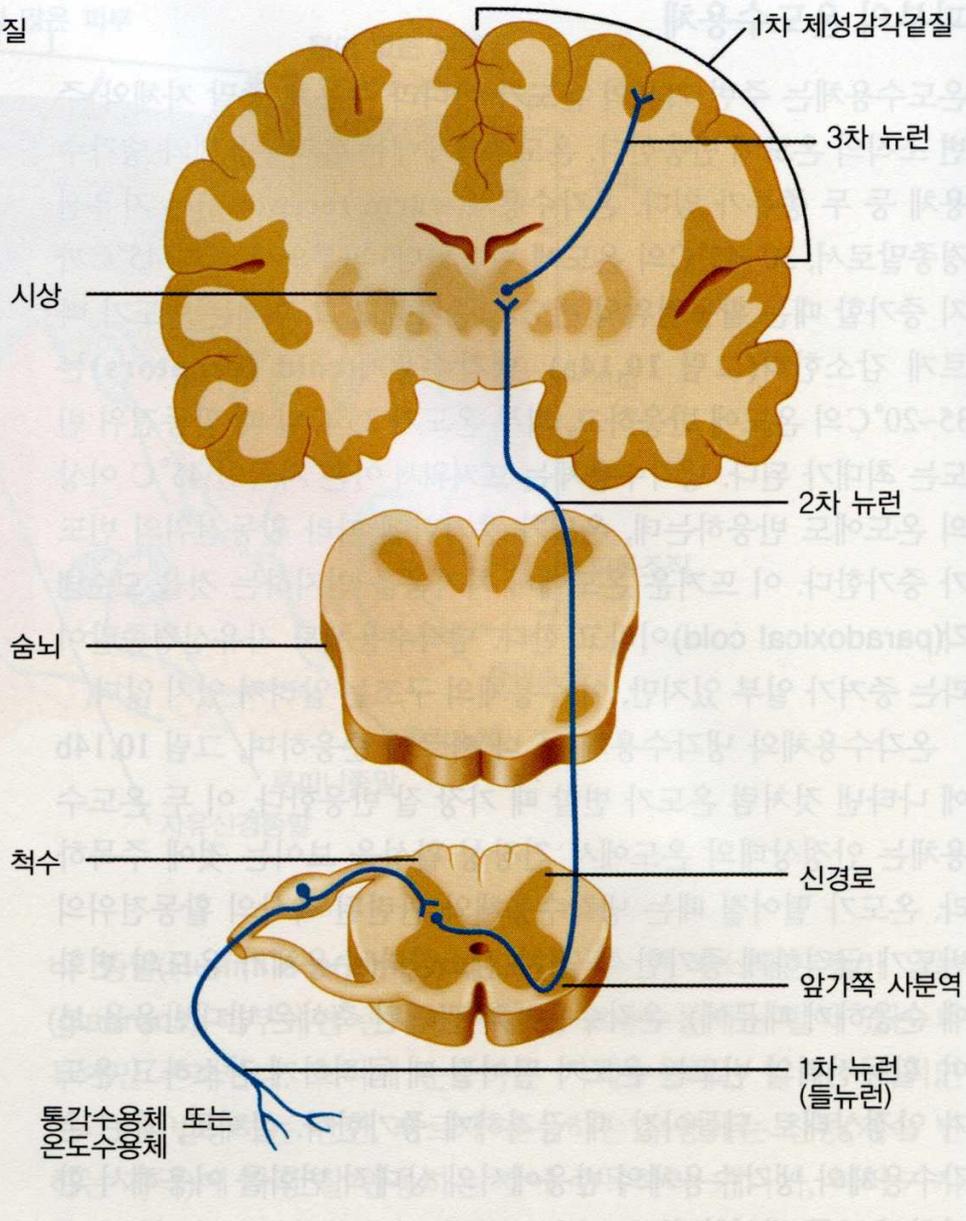
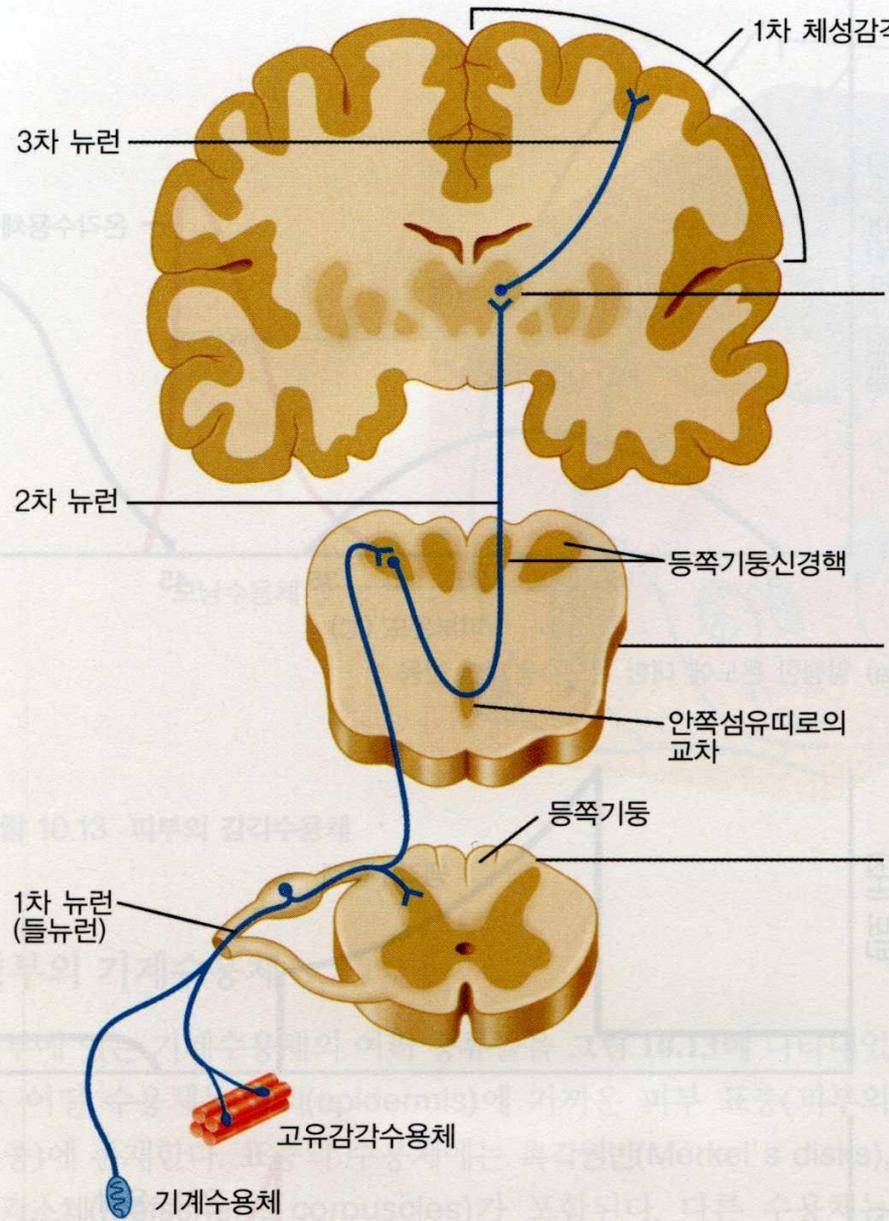
3) 피부의 통각수용체 (240)

- 피부의 통각수용체는 조직을 손상시키는 자극에 반응하는 자유신경종말임
 - 강한 기계자극에 반응함(기계 통각수용체)
 - 강한 열이나 매우 차가운 온도에 반응함(온도 통각수용체)
 - 다양한 자극에 반응함(다양식 통각수용체)
 - 강한 기계자극이나 열, 손상된 조직에서 방출되는 화학물질 (histamine, bradykinin, prostaglandins)
- TRPV1 이온통로는 산과 캡사이신에 반응하여 통각을 일으킴 (표10.4)

2. 체성감각 경로 (241)

- 등쪽기둥-안쪽섬유띠로(dorsal column-medial lemniscal pathway)
 - 기계수용체와 고유감각수용체로부터 나온 정보를 전달함 (10.15, d)
 - ① 1차 뉴런이 척수의 뒤뿌로 들어가 주 가지는 등쪽기둥을 따라 연수의 등쪽기둥 신경핵에서 2차 뉴런과 시냅스를 이룸
 - ② 2차 뉴런이 연수의 반대편으로 교차하여 시상으로 올라감
 - ③ 3차 뉴런이 대뇌겉질에 도달함

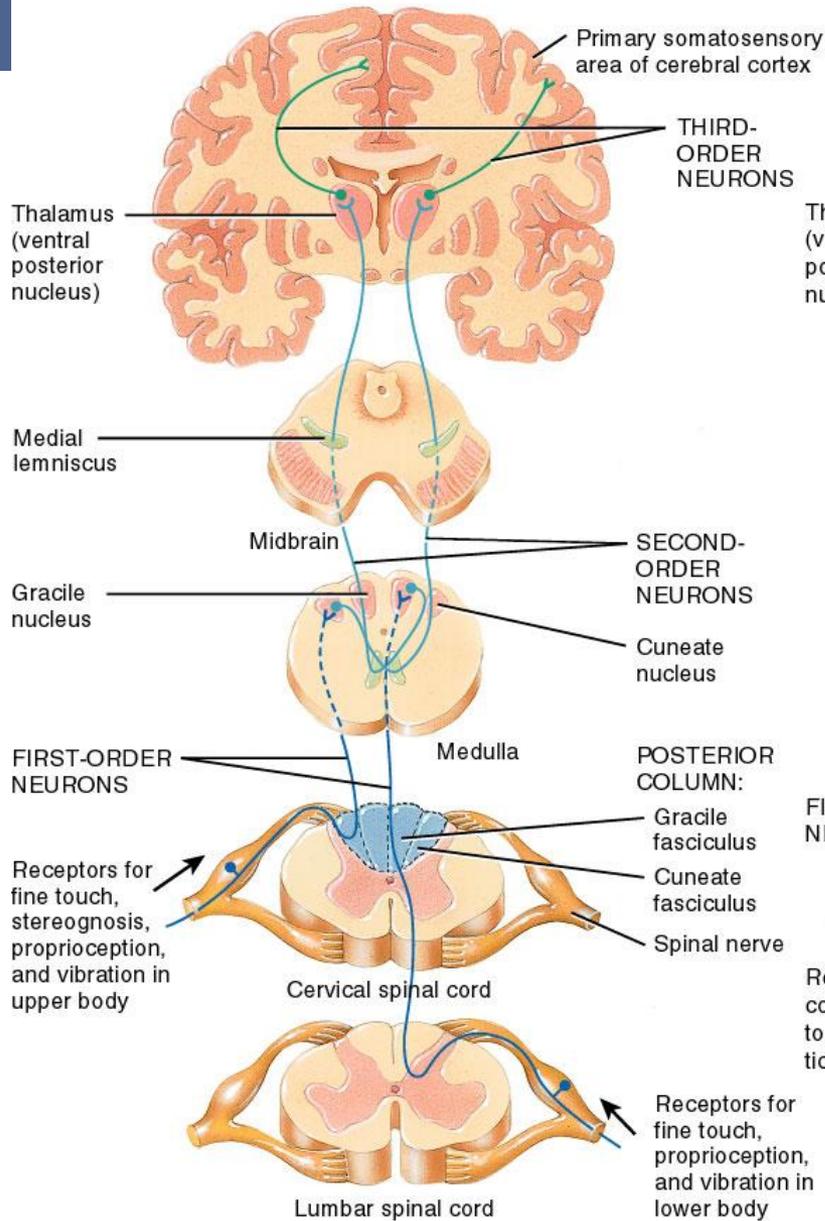
- 척수시상로(spinothalamic tract)
 - 온도수용체와 통각수용체로부터 나온 정보를 전달함
 - ① 1차 뉴런이 척수의 뒤뿌로 들어가 2차 뉴런과 시냅스를 이룸
 - ② 2차 뉴런이 척수의 반대편으로 교차한 후 시상으로 올라감
 - ③ 3차 뉴런이 대뇌겉질에 도달함



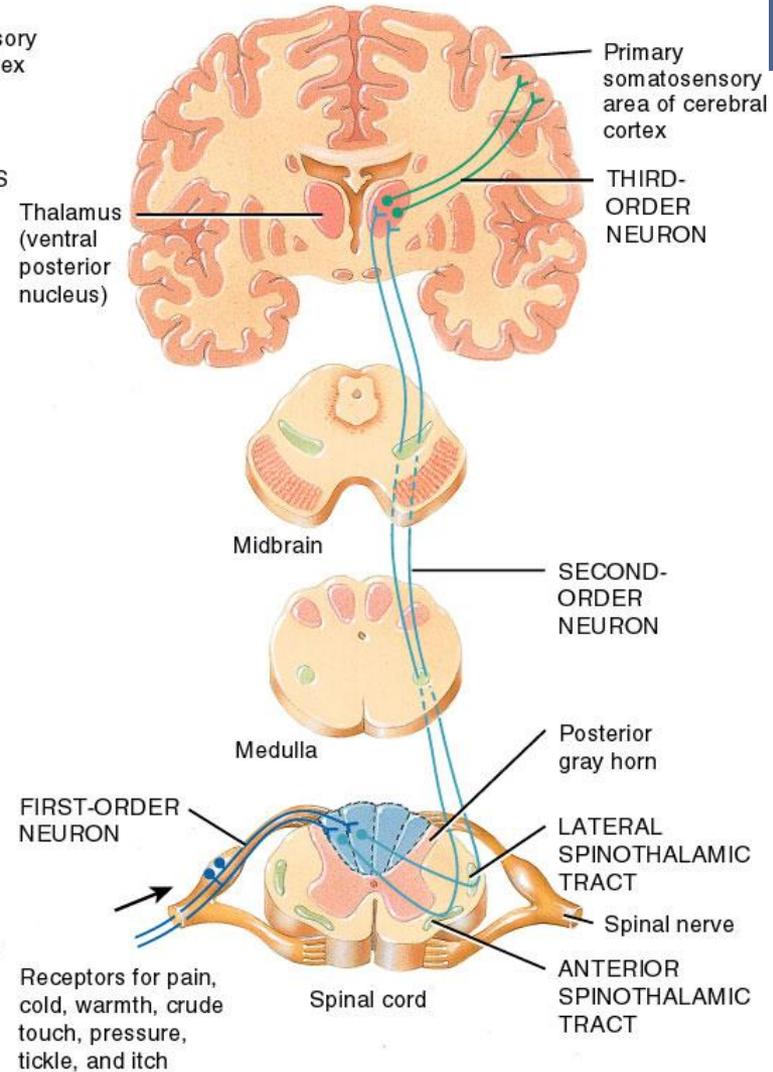
(a) 등쪽기둥-안쪽섬유띠로

(10.15)

(b) 척수시상로



(a) Posterior column-medial lemniscus pathway



(b) Anterolateral (spinothalamic) pathways

(d)

3. 통증 인지 (242)

- 통증의 기능
 - 신체를 손상시킬 가능성이 있는 자극을 피하도록 알려 줌
 - 조직 손상을 알려줌(임상적으로 중요함)
- 통각수용체의 활성화가 유도하는 반응
 - 통증 인지
 - 혈압과 심장박동수의 증가, 혈액의 에피네프린 수준과 혈당의 증가, 동공의 확장, 땀분비 (자율반응)
 - 두려움과 불안 (감정반응)
 - 당해 자극으로부터 반사적 도피
- 인지되는 통증의 수준은 과거의 경험과 자극이 가해진 환경에 따라 개인차가 매우 다름

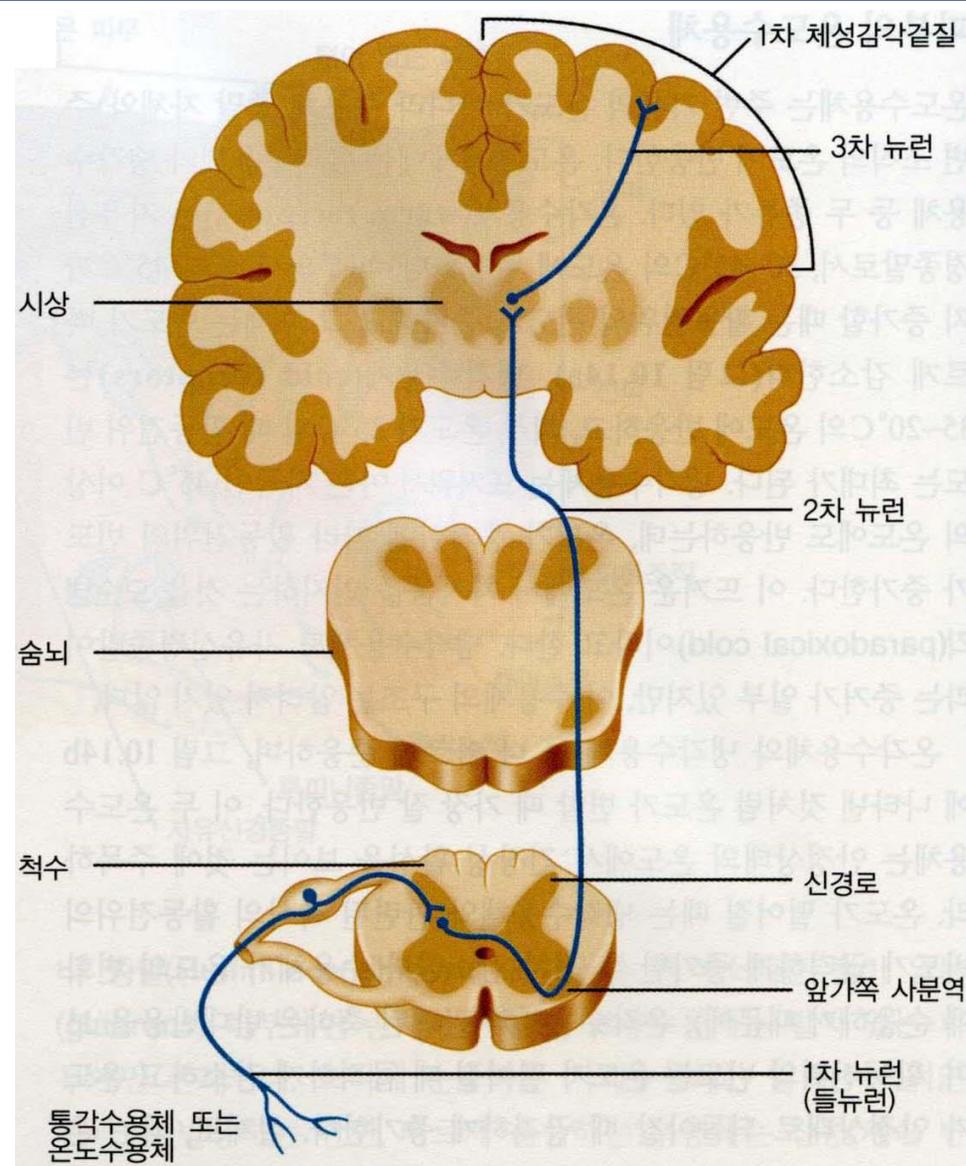
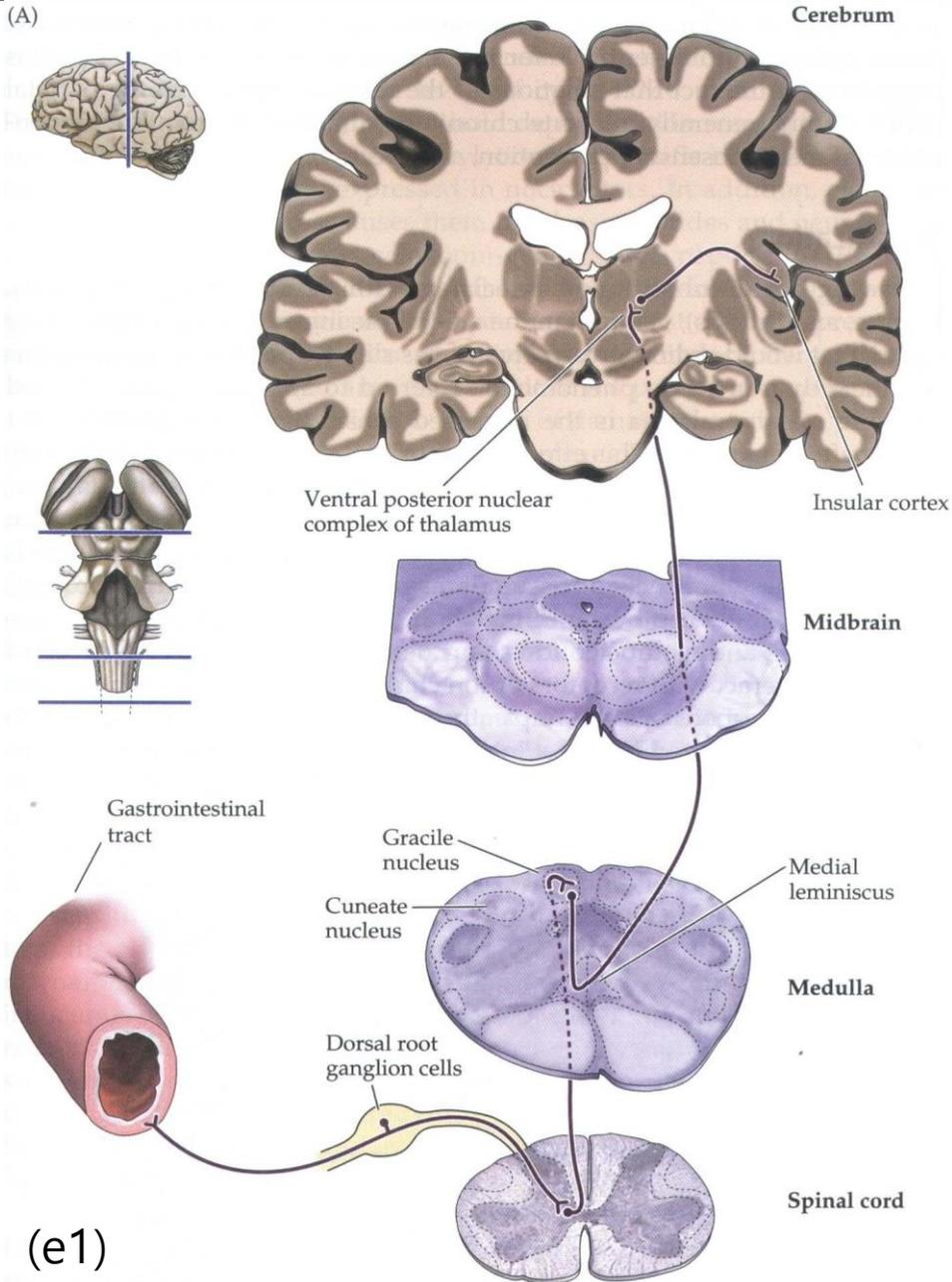
1) 통증 반응 (242)

- 빠른 통증(fast pain)
 - 날카롭게 찌르는 감각으로 인지되며 위치파악이 쉬움
 - 말미집이 가볍게 있는 A δ 섬유에 의하여 빠르게 전달됨
- 느린 통증(slow pain)
 - 둔하고 쑤시는 감각으로 인지되며 위치파악이 어려움
 - 말미집이 없는 C 섬유에 의하여 느리게 전달됨
- 물질 P가 1차와 2차 뉴런 사이의 통증을 전달함
- 들뉴런은 통증의 감정적인 성분을 해석하는 데 필요한 경로도 활성화함
 - 뇌줄기의 그물체, 시상하부, 변연계

2) 내장통증 (243)

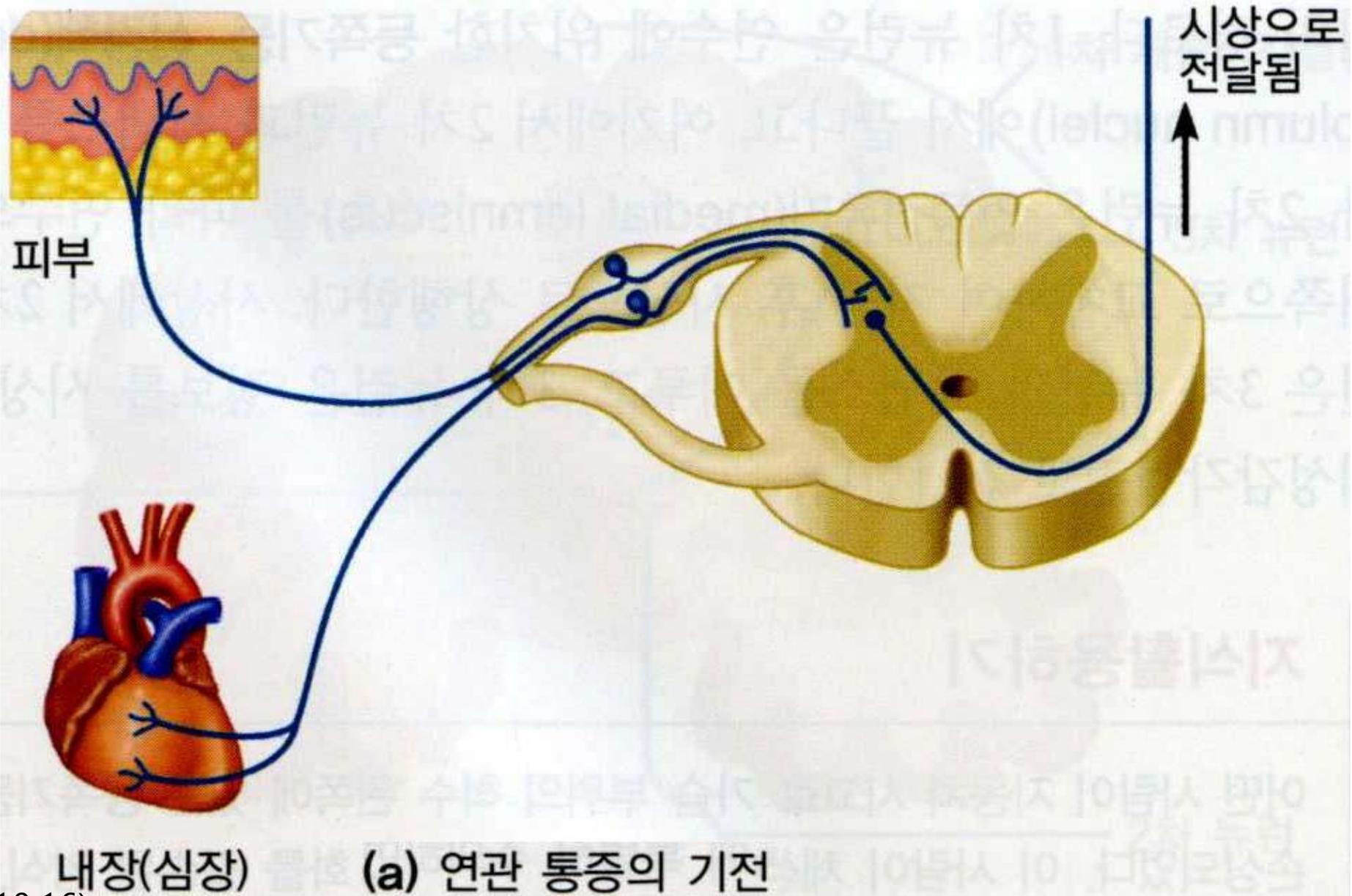
- 내장 통각 경로는 피부의 통각 경로와 구별됨 (e1, 10.15b)
 - ① 내장 통증 자극을 받은 1차 뉴런은 척수 **중간회색질**에서 2차 뉴런과 시냅스를 함
 - ② 2차 뉴런이 등쪽기둥을 통하여 올라가 숨뇌의 등쪽 신경핵에서 3차 뉴런과 시냅스를 함
 - ③ 3차 뉴런이 안쪽섬유띠를 통하여 반대편으로 교차한 후 시상으로 올라감
 - ④ 시상에서 4차 뉴런이 대뇌의 섬(insula)으로 감 (e1)

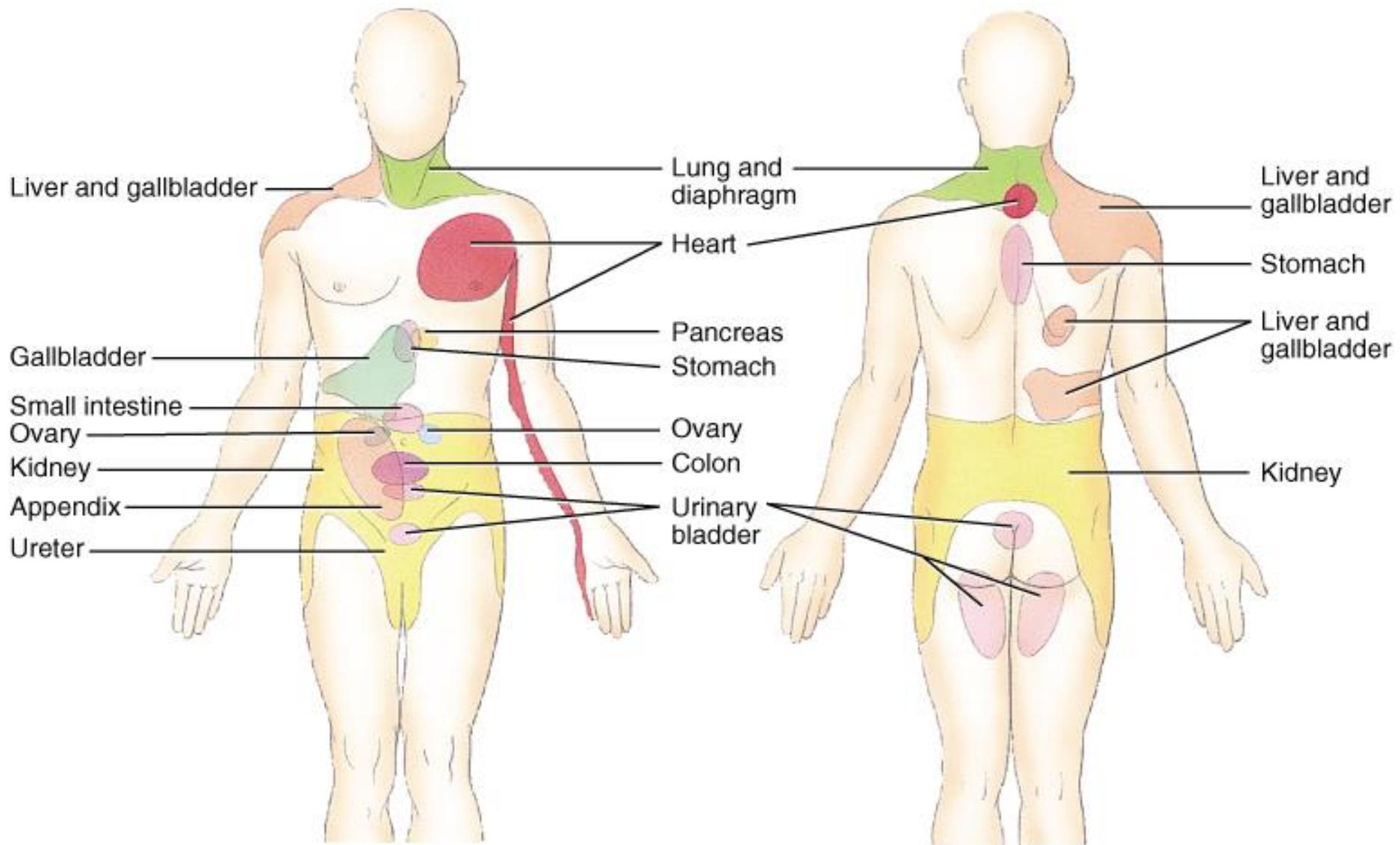
- 내장 통증 자극을 받은 일부 1차 뉴런이 척수 뒤뿔의 2차 뉴런과 시냅스를 함 → 2차 뉴런이 반대편으로 교차하여 앞가쪽 시스템을 만들어 연관통증을 맡음



연관통증(referred pain) (243)

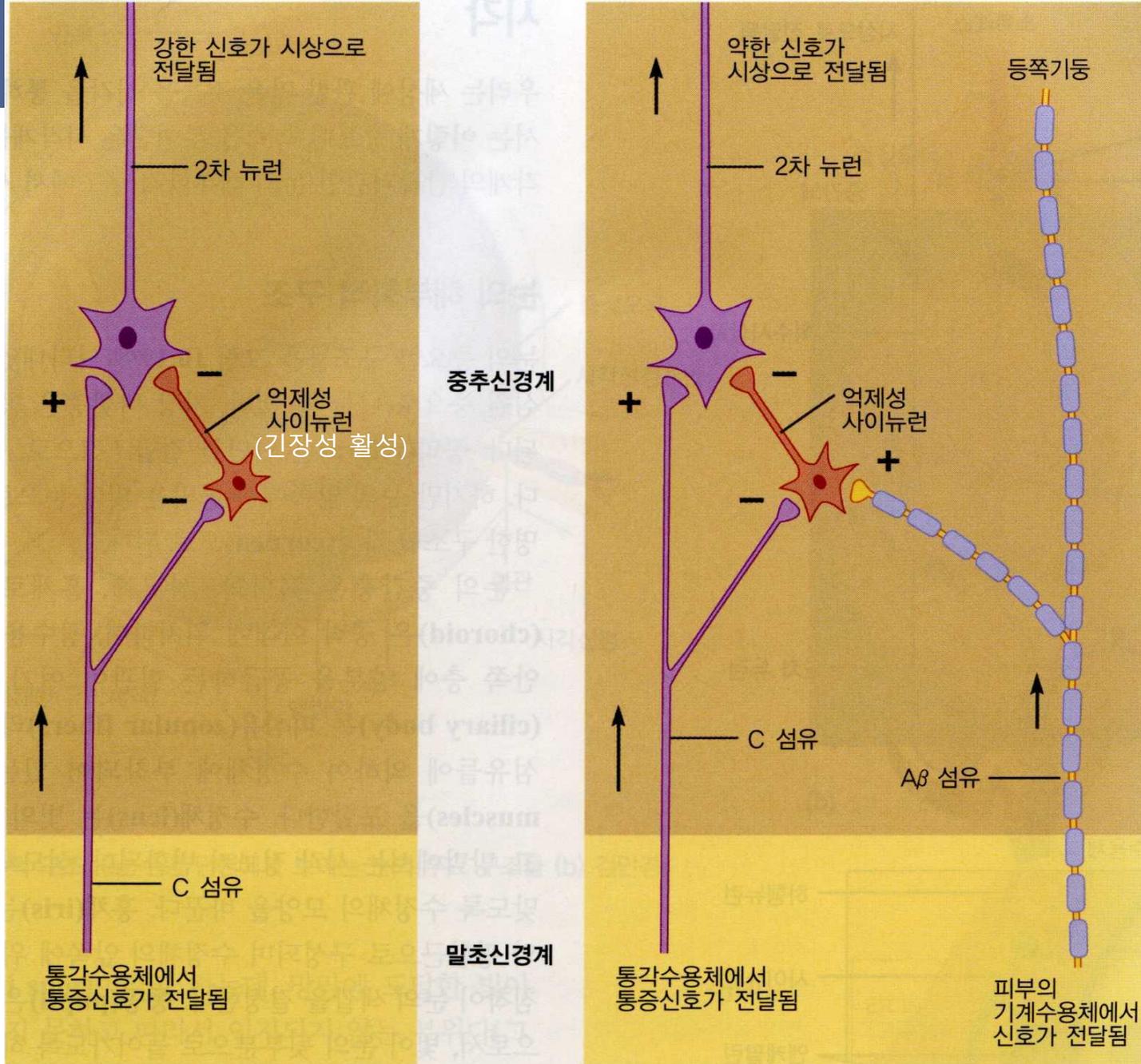
- 내장 기관의 통각수용체가 활성화될 때 내장에서 떨어진 피부 지역에서 통증이 생김
 - ← 몸 들뉴런으로부터 통각 입력을 받는 2차 뉴런이 내장 들뉴런으로부터도 입력을 받음 (10.16)
- 연관통증의 신체 표면의 위치를 확인하여 통증을 일으킨 내장 기관을 확인함 (e2)





3) 통증 신호의 조정 (243)

- 통증 조정의 관문조절 이론(gate-control theory)
 - 통증이 없는 체성감각 신호들이 척수 수준에서 통증의 신호를 억제할 수 있음 (10.17)
 - ① 통각 C 섬유에 의하여 통증 정보가 척수의 2차 뉴런으로 전달됨
 - ② C 섬유의 곁가지가 2차 통각뉴런과 억제성 시냅스를 하고 있는 긴장성 사이뉴런을 억제함 → 통증 2차 뉴런이 활성화함 (강한 통증)
 - ③ 통증 부위의 기계 자극을 수용하는 들섬유의 곁가지가 억제성 사이뉴런을 자극함 → 통증 정보를 전달하는 2차 뉴런이 억제됨 (통증 감소)



(10.17)

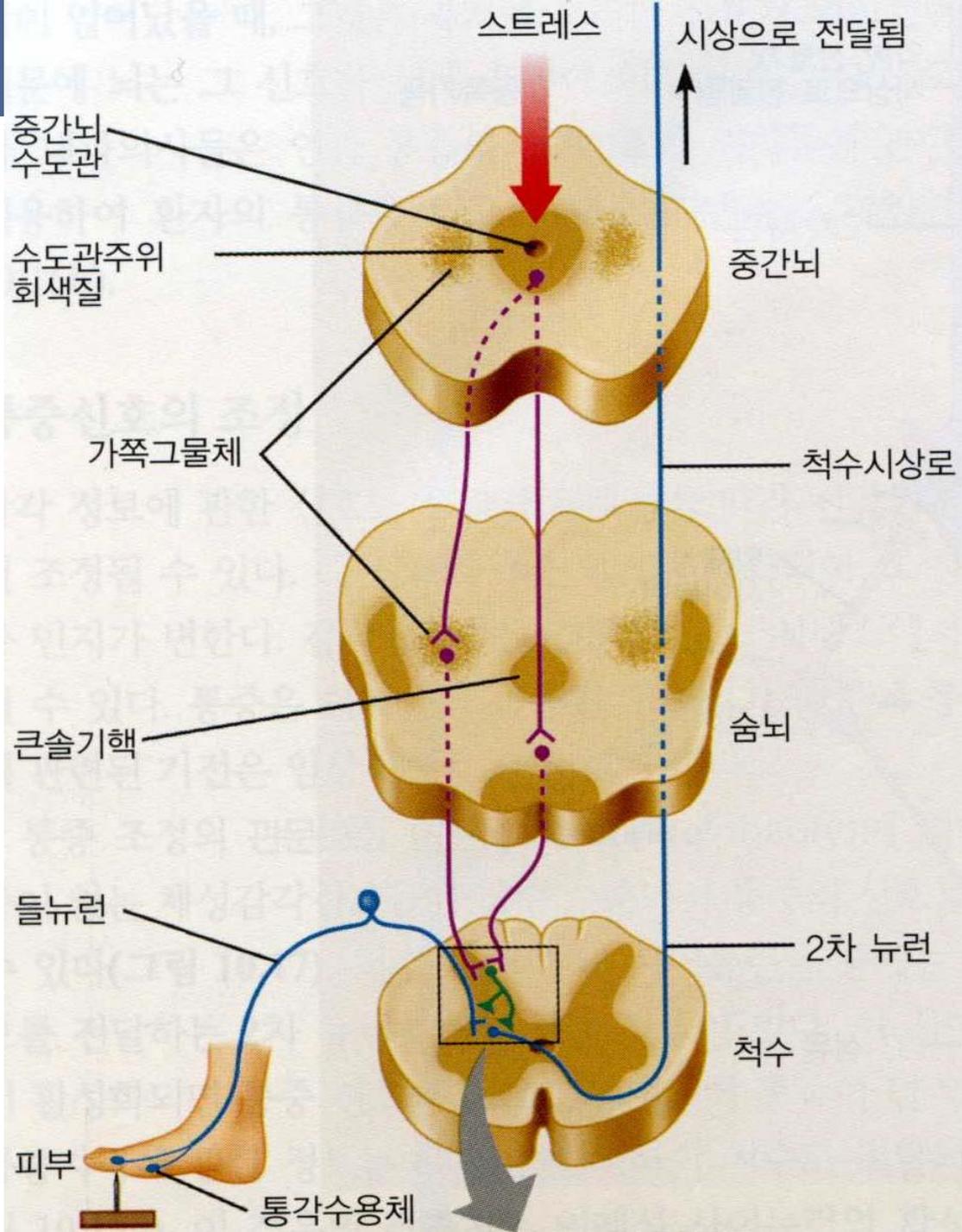
(a) 조정되지 않은 통증

(b) 통증의 조정

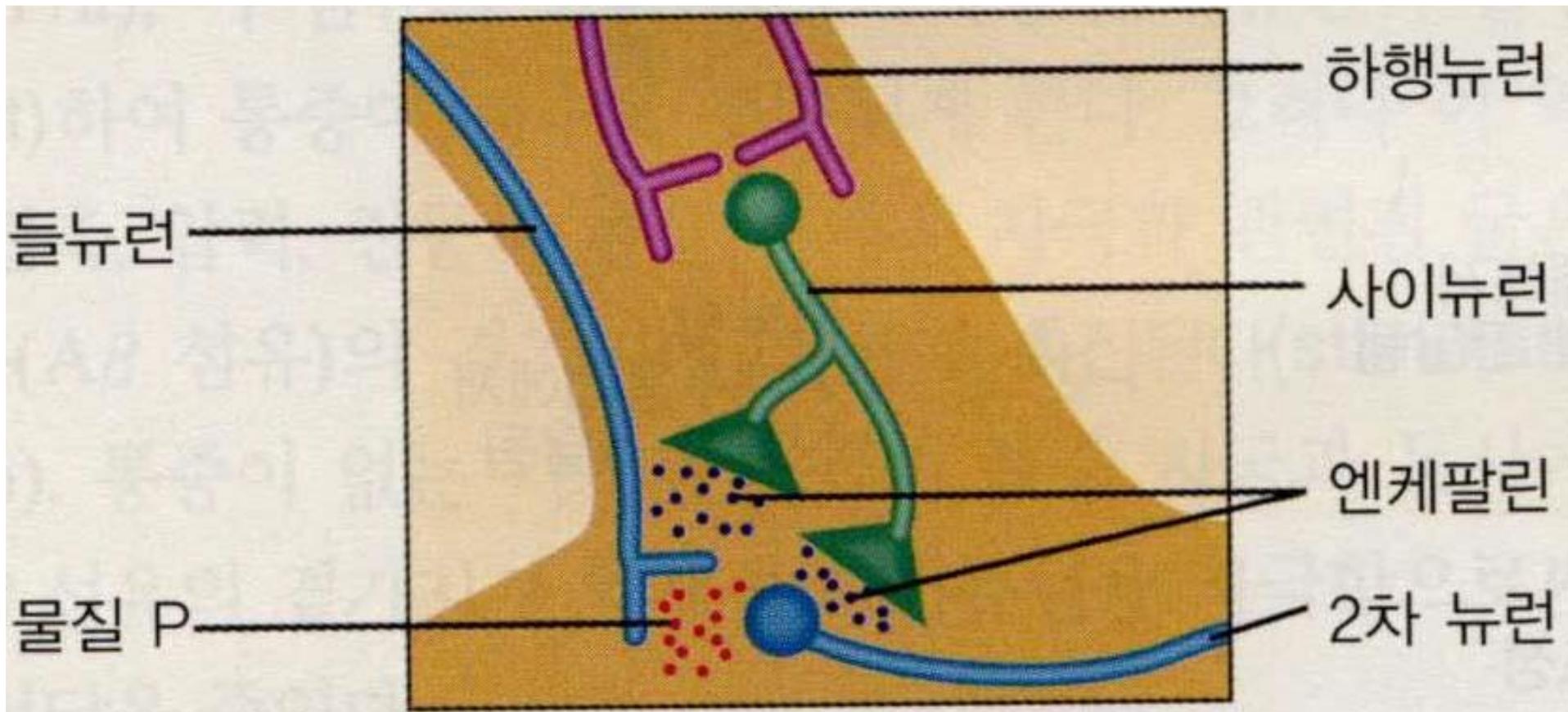
내인성 진통계(endogenous analgesia system) (244)

■ 뇌는 하행로를 통하여 통증을 차단함

- ① 스트레스 상황에서 활성화한 수도관주위 회색질이 숨뇌 큰술기핵과 뇌줄기 가쪽그물체와 의사소통함 (10.18-1)
 - ② 이 영역의 뉴런들이 척수의 사이뉴런을 자극함
 - ③ 사이뉴런에서 내인성 아편유사제 엔케팔린이 방출됨 (10.18-2)
 - 엔케팔린이 2차 뉴런의 수용체에 결합하여 억제성 시냅스후 전위를 일으킴 (시냅스후 억제)
 - 엔케팔린이 1차 뉴런의 축삭말단에 있는 수용체에 결합하여 물질 P의 방출을 억제함 (시냅스전 억제)
- ⇒ 통증 신호가 뇌로 전달되는 것을 차단함



(10.18-1)



✦ 통각과민(hyperalgesia)

- 하행성 조절이 통증을 촉진하는 경우
 - 아팠을 때 질병의 증상(열, 피로)을 일으키는 사이토카인이 뇌의 영역들에도 작용하여 통증을 크게 인지하게 함
- 통증 자극으로 조직이 손상된 경우에 손상 부위나 그 주변 조직을 자극하면 통증이 크게 인지됨
 - 통증수용체가 손상된 조직에서 방출된 염증성 물질과 상호작용하여 민감해짐 (말초 민감화)
 - 예: 피부가 햇볕에 탄 후에 접촉자극으로도 통증이 인지됨

✚ 환상팔다리통증(phantom limb pain)

- 절단수술을 받아 팔다리가 없는데 팔다리의 감각이 인지되는 것
 - 잘리고 남아있는 부분의 신경종말 결절이 활성화되어 통증을 일으킴 (e3)
- 팔다리의 신경이 잘린 경우에 통각이 쉽게 생김
 - 남아있는 신경종말은 결절을 형성하여 자극에 쉽게 흥분함
- 팔다리 수준 위의 척수 손상으로도 생김
 - 더 이상의 입력 자극을 받지 못하는 2차, 3차 통각뉴런은 민감해짐 → 무해한 자극에 반응하여 통각을 일으킴

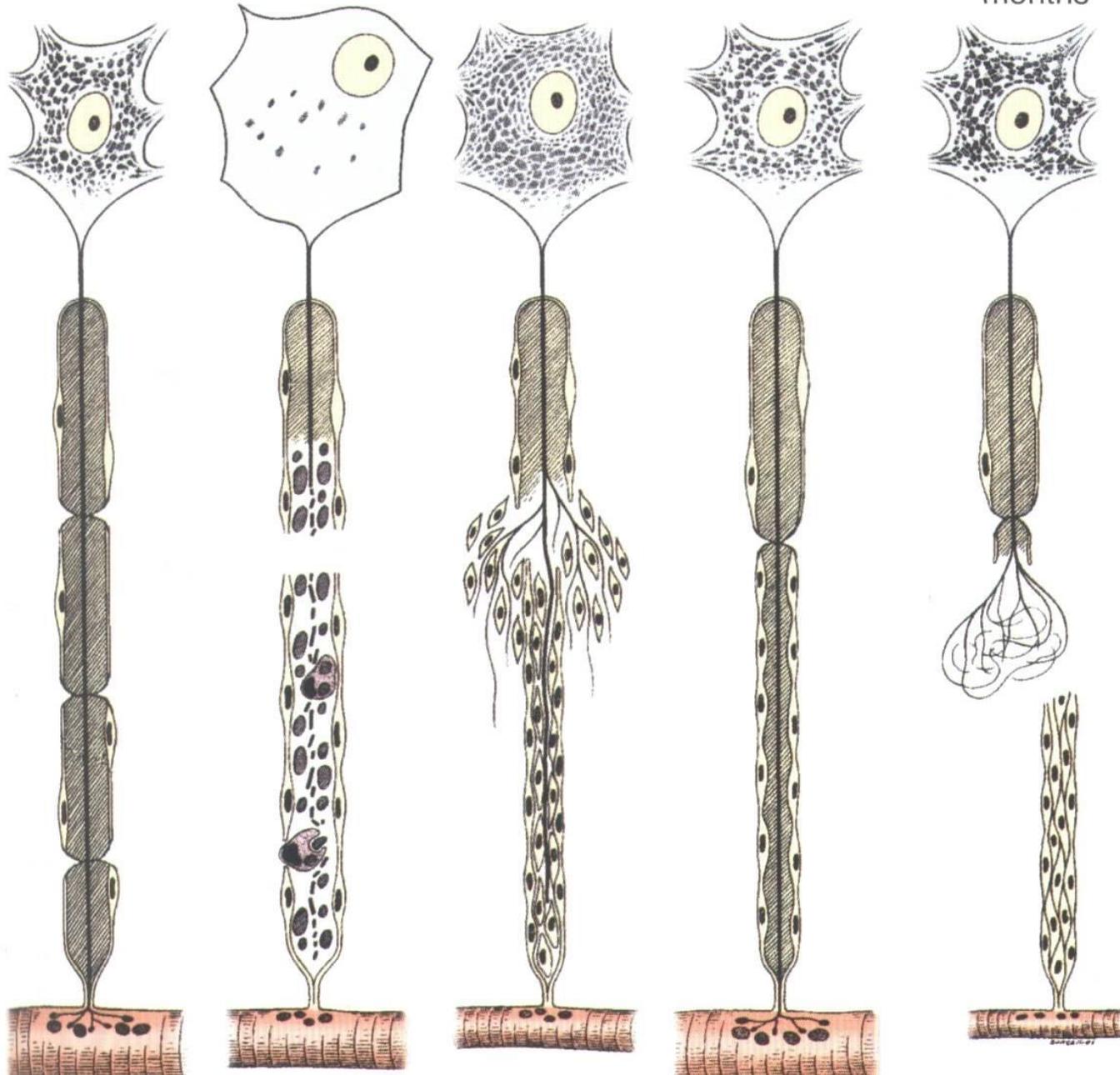
A

B 2 weeks

C 3 weeks

D 3 months

E Several months



(e3)