III.

Physiologie der Sinnesorgane der menschlichen Haut.

Von

M. von Frey, Würzburg.

II. Der Drucksinn.

Inhalt.

	Seite
Literatur	97
1. Umgrenzung der Aufgabe	99
2. Einfluss des Reizortes und der Reizfläche	100
3. Erscheinungen bei kleinflächiger Reizung	100
4. Die Druckpunkte	101
5. Die Reizübertragung durch die Haare	102
6. Nichtmechanische Reizmittel für die Druckpunkte	103
7. Berührung und Druck	104
8. Bedingungen für die Wirksamkeit mechanischer Reize	106
9. Bedeutung der Deformationsgeschwindigkeit	107
10. Erscheinungen der Anpassung	108
11. Die Erscheinungen bei intermittierender Reizung	110
12. Der zeitliche Anstieg der Druckempfindung	111
13. Reaktionszeiten der Druckempfindungen	111
14. Die Unterschiedsschwelle	112
15. Der Ortswert der Druckpunkte	112
A. Das Aufzeigeverfahren	113
B. Die Raumschwellen	114
I. Die Simultanschwellen	114
II. Die Sukzessivschwellen	116
III. Die Richtungsschwellen	116
16. Zentrale Repräsentation der peripheren Apparate	117
17. Die Empfindungskreise E. H. Webers	117
18. H. Heds tiefer Drucksinn	118
19. Leitungsstörungen in den Bahnen des Drucksinns	120
A. Normale oder physiologische Störungen	120
I. Die Erregungen verstärken sich gegenseitig	120
II. Die Erregungen stumpfen sich gegenseitig ab	121
III. Die Erregungen ziehen sich gegenseitig an	122
B. Pathologische Störungen	123
20. Täuschungen im Gebiete des Drucksinns	124

Literatur.

- Alrutz, 1905, Skand. Arch. **17**. 86—103.
 — 1908, Ebenda. **21**. 237—265.
 Aubert und Kammler, 1858, Moleschotts Unters. z. Naturl. **5**. 145—179.
 Auerbach, s. v. Kries.
 Barker, 1896 A, Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk. **8**. 348—358.
 — 1896 B, Journ. of exp. Med. **1**. Nr. 2.
 Basler, 1910 A, Arch. f. d. ges. Physiol. **132**. 494—510.
 — 1910 B, Ebenda. **136**. 368—401.
 — 1911 A, Ebenda. **143**. 230—244.
 — 1911 B, Ebenda. **143**. 245—251.
 Berger, 1886, Philos. Stud. **3**. 38—93.
 Bethe, 1894, Arch. f. mikr. Anat. **44**. 185—206.
 Binet, 1903, Année psychol. **9**. 235—245.
 Blix, 1885, Zeitschr. f. Biol. **21**. 145—160.
 Bloch, 1877, Travaux du lab. de M. Marey. **3**. 123.
 — 1878/79, Ebenda. **4**. 259.
 Brückner, 1901, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. **26**. 33—60.
 Camerer, 1881, Zeitschr. f. Biol. **17**. 1—22.
 — 1883, Ebenda. **19**. 279—300.
 — 1887, Ebenda. **23**. 509—559.
 Campbell, s. Head.
 Clark, 1898, Americ. Journ. of Physiol. **1**. 346—358.
 Cook, s. v. Frey u. Hertz.
 Czermak, 1855 A, Sitzungsber. Akad. Wien. **15**. 466—521.
 — 1855 B, Ebenda. **17**. 577—600.
 — 1856, Moleschotts Unters. z. Naturl. **1**. 183—205.
 Davies, s. Trotter.
 Dohrn, 1861, Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe. **10**. 339—367.
 Dresslar, Americ. Journ. of Psych. **6**. 313—368.
 Durig, s. v. Vintschgau.
 Fechner, 1860, Elemente d. Psychophysik. 2 Bände. Leipzig.
 — 1877, In Sachen d. Psychophysik. Leipzig.
 — 1882, Revision der Hauptpunkte der Psychophysik. Leipzig.
 — 1884, Abh. Ges. d. Wi.-s. Leipzig. **13**. 109—312.
 — 1885, Zeitschr. f. Biol. **21**. 527—569.
 Fick, A. und Wunderli, 1860, Moleschotts Unters. z. Naturl. **7**. 393—400.
 v. Frey, 1894 A, Ber. Ges. d. Wiss. Leipzig. **46**. 185—196.
 — 1894 B, Ebenda. **46**. 283—296.
 — 1895, Ebenda. **47**. 166—184.
 — 1896 A, Abh. Ges. d. Wiss. Leipzig **23**. 175—266.
 — 1896 B, Festschr. f. B. Schmidt, Leipzig. 79—84.
 — 1897, Ber. Ges. d. Wiss. Leipzig. **49**. 462—468.
 — 1899, Sitzungsber. Physik.-med. Ges. Würzburg. 97—103.
 — 1902, Sitzungsber. Physik.-med. Ges. Würzburg. 54—58.
 — 1906, Journ. Amer. Med. Assoc. **47**. 645—648.
 — 1910, Tigerstedts Handb. d. phys. Meth. **3**. I, 11—30.
 — 1911 A, Verh. Physik.-med. Ges. Würzburg. N. F. **41**. 39—43.
 — 1911 B, Sitzungsber. Physik.-med. Ges. Würzburg. 37—46.
 — 1911 C, Zeitschr. f. Biol. **56**. 574—598.
 — 1912, Ebenda. **59**. 516—525.
 v. Frey und Cook, 1911, Ebenda. **56**. 537—573.
 — und Kiesow, 1899, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. **20**. 126—163.
 — und Metzner, 1902, Ebenda. **29**. 161—182.

- v. Frey und Pauli, 1912, Zeitschr. f. Biol. 59. 497—515.
 Funke, 1853, Schmidts Jahrb. 79. 342—350.
 — 1854, Ebenda. 81. 287—290.
 — 1880, In Hermanns Handb. d. Physiol. 3. II. 289—414.
 Goldscheider, 1898, Ges. Abh. I. 77—93.
 — 1912, Zeitschr. f. klin. Med. 74. Heft 3/4.
 Grandis, 1902, Arch. ital. de biol. 37. 96.
 Hahn, s. Kiesow.
 Head, 1893, Brain 16. 1.—132.
 — 1894, Brain 17. 339—480.
 — 1896, Brain 19. 153—276.
 — 1897, Die Sensibilitätsstörungen der Haut, übersetzt v. Seiffer, Berlin Hirschwald.
 — und Campbell, 1900, Brain 23. 353—523.
 — und Sherren, 1905, A. Brain 28. 116—338.
 — Rivers und Sherren, 1905, B. Brain 28. 99—115.
 — und Thompson, 1907, Brain 29. 537—741.
 — und Rivers, 1908, Brain 31. 323—450.
 Henri, 1893, Arch. de physiol. 618—627.
 — 1898, Die Raumwahrnehmungen des Tastsinns. Berlin, Reuther.
 Hensen, Arch. f. Ohrenheilk. 35. 161—177.
 Hertz, Cook und Schlesinger, 1908, Journ. of Physiol. 37. 481—490.
 Heymans, 1901, Zeitschr. f. Psychol. und Physiol. d. Sinnesorg. 26. 305—321.
 — 1904, Ebenda 34. 15—28.
 Jacobson, 1911, Psychol. Review 18. 24—53.
 Judd, 1896, Philos. Stud. 12. 409—464.
 Kiesow s. v. Frey.
 — 1898, Philos. Stud. 14. 567—588.
 — 1902, Ebenda. 19. 260—309.
 — 1904 A, Zeitschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg. 34. 424—443.
 — 1904 B, Ebenda. 35. 8—49.
 — 1904 C, Ebenda. 35. 234—251.
 — 1904 D, Ebenda. 35. 252—259.
 — 1907, Arch. f. d. ges. Psych. 10. 311—320.
 — 1911, Ebenda. 22. 50—104.
 Kiesow und Hahn, 1901, Zeitschr. f. Psych. u. Phys. d. Sinnesorg. 26. 383—417.
 Köster, 1904, Zur Physiol. der Spinalgangl. Leipzig, Engelmann.
 v. Kries und Auerbach, 1877, Arch. f. Physiol. 297—378.
 Lalanne, 1876, Compt. rend. acad. des Sc. 82. 1314.
 Lange, 1888, Philos. Stud. 4. 479—510.
 Langley, 1907, Journ. of Physiol. 36. Proc. Physiol. Soc. Jan. 25.
 Lombard und Walton, 1883, Zentralbl. f. d. med. Wiss. 577—579.
 Lotze, 1852, Medizin. Psychologie. Leipzig, Weidmann.
 May, 1909, Ergebn. d. Physiol. 8. 657—697.
 Meissner 1853, Beitr. z. Anat. u. Physiol. d. Haut. Leipzig, Voss.
 — 1854, Zeitschr. f. rat. Med. N. F. 4. 260—280.
 — 1859, Ebenda. 3. Reihe. 7. 92—118.
 Metzner, s. v. Frey.
 Müller, G. E., 1903, Ergeb. d. Physiol. 2 II. Abt. 267—527.
 Müller, L. R., 1908, Mitt. aus d. Grenzgeb. d. Med. u. Chir. 18. 600—641.
 Nagel, 1895, Arch. f. d. ges. Phys. 59. 563—595.
 Parrish, 1897, Americ. Journ. of Psych. 8. 250—268.
 Pauli, s. v. Frey.
 Pearce, 1903, Arch. f. d. ges. Psych. 1. 31—110.
 — 1904, Psychol. Review. 11. 143—178.

- Petrén, 1902, Skand. Arch. f. Physiol. **13**. 9—98.
 — 1910, Arch. f. Psychiatrie. **47**. 495—557.
 Pillsbury, 1895, Americ. Journ. of Psychol. **7**. 42—57.
 Ponzo, 1909, Memorie R. Accad. di Torino Ser. 2 t. **60**. 41—106.
 — 1910, Arch. f. d. ges. Psych. **16**. 307—351.
 Rivers, s. Head.
 Schlesinger, s. Hertz.
 Scholl, 1910, Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psychiat. **2**. 513—535.
 Schwaner, 1890, Dissert. Marburg.
 Sergi, 1892, Zeitschr. f. Psych. u. Physiol. d. Sinnesorg. **3**. 175—184.
 Sherren, s. Head.
 Sherrington, 1893, Philos. Trans. R. Soc. London Ser. B. **184**. 641—763.
 — 1898, Ebenda. **190**. 45—186.
 — 1906, Integr. action of the Nervous System, London.
 Spearman, 1906, Psychol. Stud. **1**. 388—493.
 Steinach, s. v. Vintschgau.
 Stilling, 1857—59, Unters. üb. d. Bau des Rückenm. Cassel.
 Stratton, 1896, Philos. Stud. **12**. 525—586.
 Strümpell, 1904, Deutsche med. Woch. Nr. 39 u. 40.
 Tawney, 1898, Philos. Stud. **13**. 163—222.
 Thompson, s. Head.
 Thunberg, 1896, Upsala Läkareför förh. **1**. 294—296.
 — 1901, Skand. Arch. f. Physiol. **12**. 394—442.
 — 1904, In Nagels Handb. d. Physiol. **3**. 644—733.
 Trotter und Davies, 1909, Journ. of Physiol. **38**. 134—246.
 Valentin, 1852, Arch. f. physiol. Heilk. **11**. 438—478.
 Vierordt, 1877, Physiol. des Kindesalters, Tübingen, Laupp.
 v. Vintschgau und Durig, 1898, Arch. f. d. ges. Physiol. **69**. 307—385.
 — und Steinach, 1888, Ebenda. **43**. 152—194.
 Volkmann, 1844, In Wagners Handwb. d. Physiol. **2**. 571.
 — 1858, Ber. Ges. d. Wiss. Leipzig. **10**. 38.
 Walton, s. Lombard.
 Weber, Ernst, 1910, Arch. f. Physiol. 451—476.
 Weber, E. H., 1834, De pulsu etc. Lipsiae.
 — 1851, Tassion u. Gemeingef. Braunschweig, Vieweg.
 Wiener, 1900, Die Erweiterung unserer Sinne. Leipzig, Barth.
 v. Wittich, 1869, Arch. f. d. ges. Physiol. **2**. 329—350.
 Wundt, 1862, Beitr. z. Theorie der Sinneswahrn. Leipzig und Heidelberg.
 — 1903, Grundz. d. physiol. Psychol. 5. Aufl. 3 Bde.
 Zimmermann, 1909, Mitt. aus d. Grenzg. d. Med. u. Chir. **20**. 445—457.

1. Umgrenzung der Aufgabe.

Durch den Drucksinn oder Deformationssinn erhält das Bewusstsein Nachrichten über Lage, Gewicht, Grösse, Gestalt, Oberflächenbeschaffenheit und Bewegungszustand der Gegenstände, die gegen die ruhende Haut andringen. Auch durch von innen kommende Kräfte, wie Puls, Gliederbewegung, Muskelspannung, können Druckempfindungen entstehen. Viel voll-

kommener gestalten sich diese Auskünfte bei dem Tasten, wobei die Haut vermittelt der Muskeln des Beobachters über die Gegenstände hinweggeführt wird. Die grössere Reichhaltigkeit der Eindrücke ist in diesem Falle bedingt durch die Mitwirkung der zentripetalen Nerven der Bewegungsorgane oder der propriozeptiven Nerven (Sherrington 1906). Die letztere Art der Orientierung muss daher bei einer Untersuchung des Drucksinns durch Ruhigstellung der Haut ausgeschlossen werden. Ebenso sollen die Temperaturempfindungen ausser Betracht bleiben, die Berührungen also durch thermisch indifferente Körper geschehen (man vgl. den Abschnitt Temperatursinn im 9. Bande dieser Zeitschrift).

2. Einfluss des Reizortes und der Reizfläche.

Wie schon der Name sagt, handelt es sich bei diesem Sinn um Erregungen, die durch „Druck“ hervorgebracht werden. Man versteht darunter für gewöhnlich, dass Gewichte oder Kräfte auf die Haut einwirken. Ist das Gewicht gegeben, so ist der Sinnesindruck noch keineswegs eindeutig bestimmt. Er ist vielmehr, abgesehen von Änderungen der Erregbarkeit im peripheren Sinnesapparat und in der Disposition der Versuchsperson, abhängig von dem Orte und der Fläche, auf die das Gewicht wirkt. Lässt man eine Korkscheibe von 0,3 g Gewicht und 1,5 qcm Fläche langsam auf die Haut herab, so wird sie auf dem Daumenballen stets gefühlt, auf der unbehaarten Volarfläche des Handgelenks nur ausnahmsweise und dann sehr undeutlich. Lässt man die Kraft von 80 mg einmal mit einer Fläche von 0,004 qmm, das andere Mal mit einer Fläche von 0,013 qmm auf dieselbe Stelle der Haut (Druckpunkt) wirken, so ist der Erregungserfolg im letzteren Falle geringer. Wird eine zusammenhängende Fläche von 10 und mehr qcm gleichmässig belastet (Flüssigkeitsdruck), so können Gewichte von vielen Kilogrammen auf ihr wirkungslos bleiben (Meissner 1859, 99; v. Frey u. Kiesow 1899, 144).

3. Erscheinungen bei kleinflächiger Reizung.

Um diese offenbar nicht ganz einfachen Erregungsbedingungen zu verstehen, muss man von kleinflächigen Einwirkungen ausgehen. Dieselben bieten den Vorteil, dass sie fast an allen Stellen der Haut mit ihrer vollen Fläche in Wirkung treten können, während bei grossflächiger Reizung Unebenheit und Behaarung der Haut kaum überwindliche Schwierigkeiten schaffen.

Zur kleinflächigen Reizung eignen sich besonders Borsten, Haare (v. Frey 1894, A 185; 1896, A 208) und Glasfäden (Hensen 1893, 173, Thunberg 1896, Alrutz 1905, 92). Man versieht sie mit einem möglichst reinen Querschnitt und stösst diesen gegen die Haut. Die hierbei ausgeübte Kraft kann

gemessen werden, indem man das Haar statt gegen die Haut gegen die Schale einer empfindlichen zweiarmigen Wage stösst oder gegen eine passende gebaute Federwage arbeiten lässt. Haare gleicher Kraft sind nur dann gleichwertige Reizmittel, wenn sie auch gleichen Querschnitt haben. Trifft diese Voraussetzung nicht zu, so muss der sog. Spannungswert bestimmt werden, d. h. der Quotient aus Kraft und Halbmesser der wirkenden Fläche (v. Frey 1896, 228).

4. Druckpunkte.

Mittelst solcher kleinflächigen Reize kann vor allem die örtlich ungleiche Empfindlichkeit der Haut gegen deformierende Kräfte festgestellt werden (Blix 1885, 153; Goldscheider I, 77; v. Frey 1894, 190; 1896, A 218; Alrutz 1905, 94). Mit schwachen Reizen wird die gesetzte Deformation überhaupt nur an gewissen als „Druckpunkte“ bezeichneten Orten wahrgenommen, deren Schwellen meist zwischen 0,5 und 5 g/mm liegen (v. Frey 1896, A 232; Kiesow 1902, 296). Die Dichte der auf diese Weise bestimmten Punkte schwankt zwischen 5 — Unterschenkel — und über 100 pro qcm — Handteller, Fusssohle, Kopfhaut — (v. Frey 1896, A 222; Kiesow 1902, 307). An den letzteren Orten ist die Dichte der Druckpunkte, z. T. auch die Dicke der Epidermis, so gross, dass die Erregung einzelner Punkte kaum noch gelingt. Damit werden aber auch die Schwellen- und Lagebestimmungen unsicher. Die Zahl der Druckpunkte auf der Körperoberfläche unter Ausschluss des Kopfes schätzt v. Frey auf 500 000 (1896, A 222; 1899, 100).

Noch wesentlich empfindlicher als die Flächen der äusseren Haut sind das Lippenrot und die Zungenspitze, wo Kiesow (1898, 574) Spannungswerte von 0,06 bzw. 0,05 g/mm noch wirksam fand. Bei der Beurteilung der letzteren Beobachtung muss indessen berücksichtigt werden, dass die Oberfläche der Zunge sehr uneben ist und daher keine Sicherheit besteht, dass das Reizhaar mit seiner ganzen Fläche in Wirksamkeit kommt. Es ist ferner denkbar, dass die Bewegung der fadenförmigen Zungenpapillen nach Art eines Krafthebels auf die druckempfindlichen Organe wirkt, wie dies bei den Haaren zweifellos der Fall ist. In dem einen wie in dem anderen Falle ist der Spannungswert des Reizhaares für den Erfolg nicht mehr massgebend.

Einige Orte der Körperoberfläche entbehren der Druckpunkte, oder dieselben sind nur höchst spärlich vorhanden. Es sind dies die Bindehaut und namentlich die Hornhaut des Auges (v. Frey 1894, A 192; B 293; 1895, 173; vgl. dagegen Nagel 1895), die Eichel des männlichen Gliedes (Sergi 1892, 184; v. Frey 1895, 175). Auf den Schleimhäuten im hinteren Teil des Mundes und im Rachen finden sich Druckpunkte ebenfalls nur sehr spärlich (Kiesow und Hahn 1901), doch reicht die Berührungs- und Druckempfindlichkeit nach neueren Versuchen tiefer in die Speiseröhre hinab, als man früher

annahm (Zimmermann 1909). Dass der Magen und der Darm bis nahe an den After des Drucksinns entbehren, ist eine seit langem bekannte und vielfach bestätigte Erfahrung (E. H. Weber 1851, 46; L. R. Müller 1908, 611 ff.; Zimmermann 1909).

Die Untersuchung der behaarten Hautflächen mit kleinflächigen Schwellenreizen lehrt, dass die Lage der Druckpunkte durch die Haarbälge bestimmt wird (Blix 1885, 157; v. Frey 1894, A 190; B 287; Alrutz 1905, 94). Man findet den zu einem bestimmten Haar gehörigen Druckpunkt, wenn man ausgehend von der Durchbruchstelle des Haares durch die Oberhaut den Reiz in der Richtung verschiebt, von welcher das freie Ende des Haares abgewendet ist (Luvseite des Haares). Die Stelle entspricht der Projektion des Haarbalges auf der Oberfläche. Es ist demnach die Annahme gerechtfertigt, dass das Geflecht markloser Nervenfasern (Nervenkranz), das jeden Haarbalg dicht unter der Einmündungsstelle der Talgdrüsen umgibt, das reizaufnehmende Organ darstellt.

Im Handteller und auf der Fusssohle sind unter den bisher bekannten Endorganen nur die Meissnerschen Körperchen in solcher Dichte nachgewiesen, wie sie für die anatomischen Repräsentanten der dort experimentell bestimmbaren Druckpunkte gefordert werden muss (v. Frey, 1894, B 296; 1896, A 254). Ob für die Druckempfindlichkeit des Lippenrotes und der Schleimhäute des Mundes neben Meissnerschen Körperchen noch andere Formen von Nervenendigungen verantwortlich zu machen sind, ist zurzeit eine offene Frage (Kiesow 1904, 433).

5. Reizübertragung durch die Haare.

Statt die über dem Haarbalg gelegene Hautstelle zu deformieren, kann der mechanische Reiz an dem freien Ende des Haares angreifen und es aus seiner normalen Stellung herausbiegen. Die deformierende Kraft benützt dabei das Haar als Hebel, dessen Drehpunkt an der Durchtrittsstelle durch die Oberhaut liegt, da diese weniger verschieblich ist als die flüssigkeitsreiche Kutis. Ist die Reizfläche von makroskopischer Grösse, so kommt als weiteres verstärkendes Moment der Umstand in Betracht, dass das Gewicht oder die Kraft des Reizes von den zuerst getroffenen Haaren gewissermassen abgefangen und auf eine relativ kleine Fläche konzentriert wird. Beide Momente erklären den Befund von Aubert und Kammler (1858), dass die Schwellenwerte der behaarten Stellen niedriger liegen als die der unbehaarten, wenn sie gemessen werden durch leichte auf die Haut herabgelassene (Kork-)Gewichte. Demgemäss fanden sie nach dem Rasieren ein Ansteigen der Schwellen auf das Mehrfache des ursprünglichen Wertes.

Will man Schwellenbestimmungen ausführen unter Benützung der Haare als der natürlichen reizübertragenden Einrichtungen, so setzt man leichte

Reiterchen aus Stücken von Lamettafäden auf das horizontal gestellte Haar in gemessenem Abstände von seiner Austrittsstelle. Man erhält durch Multiplikation mit dem Gewicht des Reiterchens die mechanische Wirkung in der Dimension eines Drehungsmomentes. Als Masseinheit empfiehlt sich der Wert von 1 mg mm (v. Frey 1896, A 238).

6. Nicht mechanische Reizmittel für die Druckpunkte.

Von nicht mechanischen Reizmitteln ist die Wirkung des elektrischen Stromes am genauesten untersucht. v. Frey (1894, B 290; 1895, 173; 1896, A 239) verwendete eine grossflächige (indifferente) Elektrode als Anode (der Öffnungsschläge bzw. des konstanten Stroms), als Kathode ein an der Spitze rund geschmolzenes Drähtchen oder die Spitze eines feinen angefeuchteten Pinselchens. Er fand, dass die mit Meissnerschen Körperchen ausgerüsteten Hautstellen, ebenso aber auch die den Haarbälgen entsprechenden Druckpunkte eine hämmernde oder schwirrende Empfindung auslösen, die bei faradischer Reizung sehr deutlich und andauernd ist, aber auch bei der Schliessung eines konstanten Stroms gut zu beobachten ist, trotz der kurzen Dauer der Schliessungserregung. Stellt man den Versuch an Hautgebieten an, wo die Dichte der Behaarung gering ist, wie besonders am Unterschenkel, so findet man leicht zwischen den Haarbälgen Orte, die auf dieselbe oder eine noch geringere Reizstärke mit der Empfindung eines schmerzhaften, andauernden, nicht oszillierenden Stiches antworten. v. Frey vermutet, dass es sich bei dieser Art der Reizung weniger um Erregung der Endapparate als der zugehörigen Nerven handelt und sieht in dem Ergebnis einen Beweis für die verschiedene und voneinander unabhängige Verteilung der druck- und schmerzempfindlichen Nerven und für die relativ oberflächliche Endigung der letzteren (a. a. O.).

Im Gegensatz zu dem Schwirren bei elektrischer Reizung zeigt das Schwirren, das in dem Ausbreitungsgebiet eines Hautnerven auftritt, wenn er sich von einer Drucklähmung (Eingeschlafensein) erholt, keine Gleichmässigkeit und keine Beschränkung auf einen Ort, sondern tritt in mannigfaltigstem Wechsel bald da, bald dort ein. Die gebräuchlichen Ausdrücke hierfür sind Kriebeln und Ameisenlaufen. Man wird in diesen Empfindungen einen Ausdruck für die Schädigung des Nervenstammes und die ihr nachfolgenden Restitutionsvorgänge zu erblicken haben. Es entstehen hierbei, wie immer bei chemischen Einwirkungen auf Nerv oder Muskel, fibrilläre Erregungen, welche die einzelnen Fasern in regelloser Weise ergreifen. In ähnlicher Weise sind wohl auch die schwirrenden und kriebelnden Empfindungen zu deuten, die beobachtet werden, wenn gewisse chemische Stoffe, z. B. Karbolsäure in die unverletzte Haut eindringen.

7. Berührung und Druck.

Die bei der Erregung von Druckpunkten entstehenden Empfindungen sind, wie die vorstehenden Ausführungen zeigen, von der Art der Reizung abhängig. Elektrische Reize (vermutlich in erster Linie auf die Nerven, nicht auf das durch Hüllen geschützte Endorgan wirkend) erregen Schwirren oder Hämmern, chemische Reize (voraussichtlich auch direkt auf die Nerven wirkend) Kriebeln. Schwache mechanische Reize führen zu Berührungsempfindungen, stärkere werden als Druck oder Zug empfunden. Letztere, nämlich die Zugempfindung, kann nicht als eine elementare oder Grundqualität gelten, da sie bei Reizung einzelner Druckpunkte fehlt und ebenso bei flächenhafter Reizung, wenn die Reize schwach oder kurzdauernd sind (v. Frey 1897; Clark 1898). Die aus der Peripherie kommenden Erregungen unterrichten streng genommen nur darüber, dass eine Deformation stattfindet. Da dieselbe in der Regel zustande kommt durch Kräfte, welche in die Haut einzudringen suchen, so werden, wenn nicht besondere Gründe dagegen sprechen, alle Reize als Druckreize aufgefasst. Ob Zug vorliegt, scheint nur aus der Art der Verteilung der Deformation über eine grössere Zahl von Endorganen (unbewusst) erschlossen zu werden. Noch verwickelter sind die örtlichen und zeitlichen Kombinationen von elementaren Erregungen, die zum Zustandekommen der Vorstellungen der Schärfe, Stumpfheit, Rauhigkeit, Glätte usw. erforderlich sind.

Die bei mechanischer Erregung einzelner Druckpunkte auftretenden Erregungen zeigen, abgesehen von ihrer Intensität, örtliche oder individuelle Unterschiede. Während gewisse Punkte einen deutlichen scharf begrenzten „spitzen“ (aber nicht stechenden) Charakter haben, sind andere stumpf, diffus, flach etc. mit allen möglichen Zwischenstufen zwischen diesen Extremen. Die Ausdrücke sind den Aussagen der Versuchspersonen entnommen. Auf die Bedeutung dieser Qualitätsunterschiede für die Lokalisation und für das Verständnis der Leitungsvorgänge in den Bahnen des Drucksinns s. u. S. 121 ff.

Es ist wiederholt versucht worden der psychologisch berechtigten Trennung von Berührungs- und Druckempfindungen eine physiologische Deutung unterzulegen. Meissner (1853, 1854) nahm an, dass es sich bei ersteren um Empfindungen handelt, die ohne Deformation der Haut, d. h. durch Übertragung von Schwingungen, nicht durch Massenverschiebung zustande kommen. Nachdem diese Auffassung auf den Einspruch Funks (1853, 1854) fallen gelassen war, haben Aubert und Kammler (1858) sie in der Form wieder aufgenommen, dass es sich bei den Berührungsempfindungen um einen auf die Haut ausgeübten (schwachen) Druck, bei den Druckempfindungen ausserdem noch um eine Verschiebung handle.

In neuerer Zeit sind Trotter und Davies (1909) in ihren Studien über die Innervation der Haut zu Vorstellungen gelangt, welche an die vorgenannten

erinnern. Sie unterscheiden eine Empfindung des beweglichen Kontaktes (moving contact) und eine andere des statischen Kontaktes (static contact). Erstere sei wie ein leichter Schlag oder Stoss, örtlich und zeitlich umschrieben, gut lokalisiert und, wenn überhaupt auslösbar, unveränderlich in ihrer Stärke. Letztere „is characteristically vague in the information it gives as to the situation and extent of the place touched and invariably possesses a quality of pronounced heaviness; this heaviness increases with the duration of the stimulus without any increase of the force of the stimulus, and tends to persist so that a few contacts may make the subject feel sure that a large part of the limb is being exposed to some formidable pressure“ (S. 158). Ohne dass es mit Bestimmtheit ausgesprochen wird, gewinnt man aus der Darstellung der Verfasser den Eindruck, dass mit ersterer eine Empfindung gemeint ist, die durch Erregung oberflächlicher Organe entsteht, während letztere durch tiefliegende vermittelt werden soll.

Strümpell (1904) und Head (1909, 90 und 116) sprechen der Haut nur Berührungsempfindung zu und verlegen den Drucksinn in die Tiefe. Strümpell stützt sich zum Teil auf klinische Erfahrungen, dann aber auch auf die angebliche Unempfindlichkeit von Hautfalten gegen Druck. Ich kann diese Angabe nur insoweit bestätigen, als die Wahrnehmung eines auf die beiden Flächen einer Falte ausgeübten Druckes nicht so inhaltsreich ist, wie bei normaler Lage der Haut. Dies ist aber nur darin begründet, dass der auf die Falte ausgeübte Druck sich nicht soweit ausbreiten kann und daher die für die Beurteilung einer Deformation so wichtigen Nachrichten aus den benachbarten Hautflächen fehlen. Head betrachtet die afferenten Muskelnerven als die Leitungsbahnen für den sog. tiefen Drucksinn. Diese Annahme ist schon deshalb unglaublich, weil die Haut über Knochen sich in ihrer Druckempfindlichkeit nicht unterscheidet von der über Muskeln. Das hochentwickelte Lokalisationsvermögen, das Head dem sog. tiefen Drucksinn zuschreibt, erklärt sich sehr einfach aus dem Übergreifen der Deformation aus dem anästhetischen Hautgebiet auf die normalen angrenzenden Flächenstücke. Es wird unten in dem Abschnitte über den Ortswert der Druckpunkte auf diese Frage weiter eingegangen werden.

Der gewöhnliche Sprachgebrauch bezeichnet als Berührungen meist umschriebene (kleinflächige) und schwache Deformationen. Es liegt in der Natur solcher Reize, dass sie zugleich flüchtig sind (s. u. unter Adaptation). Stärkere und namentlich ausgedehntere Deformationen können länger dauernde Erregungen bewirken und werden als Druck empfunden. Untersucht man, welche Stellen der Haut für diese Reizformen ein Maximum von Empfindlichkeit besitzen, so wird man stets zu den Orten der Druckpunkte geführt. Es lässt sich ferner leicht zeigen, dass ein und derselbe Druckpunkt je nach Art der Beanspruchung Empfindungen der Berührung oder des Druckes auslösen kann. Die beiden Modifikationen fliessen stetig ineinander über.

Die Angabe, dass die Berührungsempfindung einer Steigerung nicht fähig sei, dass für sie das Alles- oder Nichts-Gesetz gelte, ist völlig unzutreffend, wenn sie für normale Verhältnisse gemeint sein soll. Die zahlreichen messenden Versuche, in denen zwei je einen Druckpunkt treffende Reize in bezug auf ihre Stärke zur Abgleichung gebracht worden sind (v. Frey mit Brückner 1901, Cook 1911, Pauli 1912) stellen die Abstufbarkeit der Empfindung ausser Zweifel. Ebenso wenig habe ich an normalen Hautstellen mit den von mir benutzten Reizhaaren jemals eine Empfindung erhalten können, welche der von Trotter und Davies als static contact bezeichneten ähnlich wäre. Fragt man, mit welcher bis jetzt vom Normalen bekannten Empfindungsqualität die eben erwähnte verglichen werden könnte, so dürfte hierzu vor allem der dumpfe Schmerz geeignet sein, der entsteht, wenn Hautfalten zwischen den Fingern gedrückt werden (Thunberg 1901, 401; Alrutz 1908). Die unbestimmte Lokalisation und weite Ausstrahlung, die Neigung anzuschwellen und den Reiz zu überdauern entspricht sehr gut den von Trotter und Davies angegebenen Merkmalen. Es bedarf zur Auslösung dieser Empfindung keines starken Druckes und es wäre wohl denkbar, dass nach Durchtrennung der oberflächlichen Schmerznerven die Reizschwelle der tiefen sinkt. Für diese Auffassung sprechen auch die Angaben Heads über painful pressure (1908, 359). So bedeutungsvoll die Beobachtungen von Trotter und Davies sind für die Kenntnis der Sensibilitätsstörungen nach Nervendurchtrennung, so ist doch eine Übertragung derselben auf normale Verhältnisse nicht ohne weiteres zulässig.

8. Bedingungen für die Wirksamkeit mechanischer Reize.

Es ist oben erwähnt, dass Reizhaare bzw. Reize mit wirksamen Flächen unter 0,1 qmm am besten nach Spannungswerten geeicht werden. Man findet dann, dass Reizhaare von gleichem Spannungswert unbeschadet ihrer verschiedenen Kraft und ihres verschiedenen Querschnittes merklich gleich wirksam sind. Eicht man dieselben Haare nach Druckwerten, d. h. nach dem Quotienten von Kraft und Fläche, so haben die physiologisch gleichen Reize sehr verschiedene Druckwerte, und zwar um so höhere, je feiner das Haar ist. Geht man von den mikroskopisch kleinen Reizflächen zu makroskopischen über, so wächst umgekehrt der Druckwert physiologisch gleicher Reize mit der Fläche (v. Frey und Kiesow 1909, 147). Daraus folgt, dass es zwischen den beiden Kategorien von Flächen eine Fläche geben muss, für die ein Minimum von Druck zur eben merklichen Erregung ausreicht. Dieses Minimum liegt für Reizung eines einzelnen Druckpunktes bei etwa 0,5 qmm und $\frac{1}{40}$ Atmosphäre. Bei Deformation von Hautflächen mit sehr dicht stehenden Druckpunkten kann allerdings der minimale Druckwert noch wesentlich tiefer liegen, etwa bei $\frac{1}{400}$ Atmosphäre (v. Frey 1896, 206, 236, 260), was durch

Übergreifen des Reizes auf benachbarte Druckpunkte und durch gegenseitige Verstärkung der Erregungen im Zentralnervensystem bedingt ist.

Die eigentümliche Abhängigkeit der Reizschwelle von der Reizfläche erklärt sich am besten unter der Annahme, dass am Orte des Tastorgans, (Tastkörperchen oder Haarbalg) ein bestimmtes Druckgefälle hergestellt werden muss, wenn Erregung erfolgen soll (v. Frey und Kiesow 1899, 150). Das Wachsen der in hydrostatischen Druckwerten gemessenen Schwellen mit der Reizfläche folgt dann ohne weiteres aus der Tatsache, dass bei gleichem oberflächlichem Drucke das Druckgefälle gegen die Tiefe abnimmt, wenn die wirkende Fläche vergrößert wird. Andererseits wird das Wachsen der Schwellendrucke mit der Abnahme der mikroskopischen Reizfläche verständlich, wenn man berücksichtigt, dass hier die Zone stärksten Druckgefälles immer mehr gegen die Hautoberfläche emporrückt und sich daher mehr und mehr entfernt aus dem Bereich des Tastorgans (v. Frey 1896, A 227). Diese Auffassungen führen dann weiter zu der Annahme, dass es die durch das Druckgefälle im Innern der Haut hervorgerufenen Wasserverdrängungen und Konzentrationsänderungen sind, die in letzter Linie für die Erregung entscheidend sein dürften.

Die Bedeutung des Druckgefälles bzw. des Zuggefälles erhellt besonders aus der von Meissner (1859) zuerst beschriebenen Erscheinung, dass beim Eintauchen der Hand in Quecksilber der auf die Haut wirkende Druck nicht empfunden wird, solange Bewegungen vermieden werden. Über weitere Versuche dieser Art vgl. v. Frey (1896, B) und v. Frey und Kiesow (1899, 143). Bekanntlich wird auch der Luftdruck nicht empfunden.

Die kleinste Energiemenge, die zur mechanischen Erregung genügt, schätzt v. Frey (1896, A 254) auf etwa 0,0006 g mm oder 0,06 erg. Zu Werten von gleicher Grössenordnung gelangt man, wenn man das zur eben merklichen Erregung eines Haares notwendige Drehungsmoment (s. o. S. 103) multipliziert mit dem Winkel, um den das Haar gedreht werden muss. Die von O. Wiener (1900, 17) angegebene Schwelle von 0,0001 erg ist ungefähr hundertfach zu klein, weil bei ihrer Bestimmung die Durchbiegung der Haare nicht berücksichtigt worden ist.

9. Bedeutung der Deformationsgeschwindigkeit.

Die Wahrscheinlichkeit, dass die Erregung der Tastorgane durch das Druckgefälle bedingt ist, das im Innern der Haut gesetzt wird, schliesst nicht aus, dass für das Zustandekommen der Erregung noch andere Vorgänge massgebend sind.

Wie die Nervenirregung durch den konstanten Strom abhängig ist, nicht nur von der Intensität des Stromes, sondern auch von der Steilheit seines Anstiegs, so sind auch Deformationen der Haut von gegebener Reizfläche i. a. um so wirksamer, je rascher sie einsetzen. Zur Untersuchung dieser Ab-

hängigkeit eignet sich die von v. Frey angegebene Schwellenwage (1896, A 189; 1910, 15). Die mit ihr an Reizflächen von 11—21 qmm ausgeführten Versuche ergaben, dass die Abhängigkeit der Schwellengewichte von der Belastungsgeschwindigkeit durch eine Kurve von hyperbolischer Form dargestellt wird. Dieselbe besagt, dass bei sehr geringen Belastungsgeschwindigkeiten das Schwellengewicht ausserordentlich hoch liegt, oder anders ausgedrückt, dass sehr langsam entstehende Deformationen im Grenzfall unwirksam werden und dass anderseits bei einer Belastungsgeschwindigkeit von 5—6 g/sek bereits Schwellengewichte erreicht werden, die durch weitere Steigerung der Geschwindigkeit nicht mehr merklich erniedrigt werden können.

10. Erscheinungen der Anpassung.

Die geringe oder fehlende Wirksamkeit sehr langsam ansteigender Deformationen deutet auf Anpassungsvorgänge hin, die sich in den Tastorganen bei dauernder Beanspruchung vollziehen. Dieselben kommen weiterhin in der bekannten Erfahrung zum Ausdruck, dass die Empfindung, die ein auf die Haut gesetztes Gewicht hervorruft, bald verblasst und schliesslich unmerklich wird. Versuche darüber hat v. Frey (1896, A 177) mitgeteilt. Die Dauer der Wahrnehmbarkeit hängt ab von dem gewählten Hautbezirk, der Grösse der belasteten Fläche und dem belastenden Gewicht. Kleinflächige Schwellenreize werden schon im Verlauf einer Sekunde unmerklich, während starke und ausgebreitete Deformationen erheblich länger wahrgenommen werden. Der Ort der Deformation ist insofern von Einfluss, als Hautgebiete mit dicht gedrängten Druckpunkten länger dauernde Wahrnehmung gestatten. Es hängt dies u. a. damit zusammen, dass an solchen Orten, infolge der gegenseitigen nervösen Verstärkung (s. u.) die Wirkung des Reizes eine stärkere ist. Ferner kann von Bedeutung sein, dass das auf die Haut gesetzte Gewicht, infolge von Verdrängung von Gewebsflüssigkeit, allmählich tiefer einsinkt und dadurch eine wachsende Zahl von Tastorganen in die Erregung einbezieht. Endlich ist nicht unwahrscheinlich, dass die Organe des Drucksinns an den haarfreien Hautstellen (Meissnersche Körperchen) zur Wahrnehmung dauernder Belastung besser befähigt sind als die Haare.

Wirken erhebliche deformierende Kräfte längere Zeit ein, so kann die Druckempfindung, wenn auch abgeschwächt, die Zeit der Einwirkung überdauern. Wie es scheint, steht diese Nachempfindung im Zusammenhange mit dem „Druckbilde“, das der deformierende Gegenstand auf der Haut hinterlässt (v. Frey 1896, A 184).

Die Wahrnehmung einer Entlastung ist stets weniger deutlich als die der Belastung. Bei schwachen Reizen fehlt sie gewöhnlich ganz, bei stärkeren Reizen tritt sie auf, wobei sie teils als solche, teils als neue Belastung, Berührung oder Stoss eingeschätzt wird (v. Frey 1896, A 183). Waren die Versuchs-

bedingungen der Entwicklung einer Nachempfindung günstig, so kann sich dieselbe algebraisch zur Entlastungsempfindung addieren, wobei der Eindruck einer teilweisen Entlastung entsteht. Soll eine Entlastung als solche wahrgenommen werden, so muss der Reiz eine gewisse Ausdehnung haben. Das Verschwinden kleinflächiger Reize wird, wenn überhaupt, nur als Berührung empfunden. Entstehen und Verschwinden der Deformation führen also hier zu qualitativ gleichen nur in der Stärke verschiedenen Empfindungen, die durch ein von Empfindung freies oder nahezu freies Intervall getrennt sind (v. Frey und Pauli 1912). Man vergleiche die Beschreibung dieser Erscheinung bei Alrutz (1905, 96). Der Versuch beweist, dass die Abschwächung oder das Verschwinden der Druckempfindung bei dauernder Belastung nicht auf Ermüdung beruhen kann, da sonst die Wahrnehmung der Entlastung nicht möglich wäre.

Ähnlichen Täuschungen begegnet man, wenn kleine Flächen der Haut statt auf Druck auf Zug beansprucht werden. v. Frey (1897) und Clark (1898) haben zu diesem Zwecke Scheiben mit Flächen zwischen 0,3 und 50 qmm auf die Haut geklebt und auf dieselben bald drückende, bald ziehende Kräfte von bekannter Grösse und verschiedener Wachstumsgeschwindigkeit (Schwellenwage) einwirken lassen. Die Versuche haben ergeben, dass die Wahrnehmung des Zuges durch dieselben Organe geschieht, wie die des Druckes und dass diese beiden entgegengesetzten Einwirkungen auch nicht unterschieden werden können, so lange es sich um kleinflächige, schwache und kurzdauernde Reize handelt.

Die bei Entlastung einer kleinen Fläche auftretende Druck- oder Berührungsempfindung dürfte wahrscheinlich in folgender Weise zu erklären sein: Die durch die Belastung geschaffene, von der normalen abweichende Spannungsverteilung in der Haut, wird bei der Entlastung nicht nur rückgängig gemacht, sondern schlägt infolge veränderter Verteilung der Gewebsflüssigkeit zum Teil in das Gegenteil um. In anderer Weise ausgedrückt heisst dies, dass an den Stellen, wo infolge der Belastung Druck entstanden war, bei der Entlastung Zug auftritt und umgekehrt. Damit ist die Möglichkeit neuer Reizung für die Tastorgane gegeben, die in der oben erörterten Weise als Druck bzw. Berührung empfunden wird.

Eine andere Erklärung ginge dahin, dass es überhaupt nicht der Druck bzw. das Druckgefälle, sondern die Veränderung desselben in der Zeit ist, durch welche die Erregung der Tastorgane hervorgerufen wird. Einer solchen Annahme steht aber die Tatsache entgegen, dass andauernder Druck gefühlt werden kann, wenn auch mit abnehmender Intensität.

Bleibt man bei der ersten Erklärung stehen, so beweist die Berührungs- oder Druckempfindung im Augenblick der Entlastung, dass, wie bei den Versuchen mit Druck und Zug, jeder in die Haut gesetzte (genügend grosse) von dem bisherigen abweichende Spannungszustand zu einer Empfindung führt

und dass dieselbe qualitativ nicht veränderlich ist (spezifische Leistung). Die Erkennung einer Entlastung als solcher scheint eine Leistung des Raumsinnes der Haut zu sein, d. h. der Fähigkeit aus der Verteilung der Erregung und dem örtlichen Unterschied in ihrer Stärke die Art der Deformation zu erkennen.

Der hier als Anpassung (Adaptation) beschriebene Vorgang besteht in einer Modifikation des peripheren Apparates, durch die der andauernde Reiz an Wirksamkeit verliert. Teleologisch betrachtet kann dies den Sinn haben, das Bewusstsein von der Wahrnehmung dauernder Reize zu entlasten und die Beobachtung neu eintretender zu begünstigen.

Im entgegengesetzten Sinne wirkt eine andere Anpassung, die in einer Einstellung der Aufmerksamkeit auf einen bestimmten Reiz besteht und mit einer Gefässerweiterung in dem gereizten Hautgebiete bei gleichzeitiger Verengung in allen übrigen verbunden ist (Ernst Weber 1910). Die vermehrte Blutzufuhr zu dem Reizorte führt zu einer Zunahme seiner Erregbarkeit; gleichzeitig sind die Hirngefäße erweitert.

11. Die Erscheinungen bei intermittierender Reizung.

Die Notwendigkeit, das rasche Abklingen der Empfindung bei dauernder Belastung als eine Anpassungserscheinung des peripheren Apparates auf diese Art der Beanspruchung aufzufassen ergibt sich ferner aus der Erfahrung, dass rhythmische Reizung (mechanisch auf das Endorgan oder elektrisch auf den Nerv? wirkend) lange Zeit hindurch ohne merkliche Abschwächung wahrgenommen werden kann.

Die Fragestellung der einschlägigen Versuche geht dahin, bei welcher Frequenz die rhythmischen Erregungen zu einer glatten Empfindung verschmelzen. Zur rhythmischen Reizung sind rotierende Zahnräder, schwingende Stimmgabeln und die Wechselströme von Induktorien benützt worden (v. Wittich 1869; Lalanne 1876; Bloch 1878; Schwaner 1890; Sergi 1892; v. Frey 1894, B 293; Grandis 1902). Die Ergebnisse sind recht verschiedenartig ausgefallen, was nicht Wunder nehmen kann, da die Verschmelzungsfrequenz von der Reizstärke (Sergi), dann aber auch von dem gewählten Hautbezirk abhängt (Schwaner, Sergi). Basler (1911, A) hat jüngst statt rhythmischer oder „Serienreize“ die Unterscheidbarkeit zweier sich rasch folgender Reize, er nennt sie „Doppelreize“, untersucht und das Intervall, bei dem sie nicht mehr unterscheidbar sind, relativ gross gefunden. Man könnte versucht sein, die Unstimmigkeit durch irgend welche Besonderheit der dargebotenen Reize, deren Stärke, zeitlichen Verlauf, räumliche Ausdehnung etc. zu erklären. Der Ausweg ist aber nicht gangbar, weil Basler (1911, B) in weiteren Versuchen die Verschmelzungsfrequenz für optische Reize unter genau vergleichbaren Bedingungen ebenfalls erheblich verschieden gefunden hat, je nachdem er Serien- oder Doppelreize verwendete. Es liegt also eine Verschie-

denheit der Aufgaben in psychologischer Richtung vor. Man kann etwa daran denken, dass die sehr geringe Intermission zwischen zwei Erregungen leichter auffassbar wird, wenn sie sich wiederholt, als wenn sie nur einmal dargeboten wird.

Die Unterscheidbarkeit zweier rasch sich folgender Reize, die auf verschiedene Hautstellen wirken, ist von Bloch (1875—1877), sowie von v. Vintschgau und Durig (1898) geprüft worden. Die Fragestellung ist in erster Linie eine psychologische, inwieweit das Bewusstsein imstande ist zwei einander folgende Sinneseindrücke zu unterscheiden.

12. Der zeitliche Anstieg der Druckempfindung

ist nur von Arps (1909) einer Untersuchung unterzogen worden. Ein Normalreiz von konstanter Stärke aber veränderlicher Dauer wurde mit einem vorausgehenden oder nachfolgenden Vergleichsreiz von konstanter Dauer aber veränderlicher Stärke verglichen. Das Intervall zwischen den beiden Reizen betrug eine Sekunde, die gereizte Fläche jeweils 21 qmm. Reizorte waren die Rückenfläche der ersten Phalangen des Zeige- und Mittelfingers. Das Empfindungsmaximum wird unabhängig von der Intensität des Reizes erst nach etwa einer Sekunde erreicht. Dem Hauptmaximum geht in einem Abstand von 0,38 Sekunden ein vorläufiges oder relatives Maximum voraus. Es entsteht die Frage, ob letzteres nicht durch eine Eigenschwingung des sehr trägen Reizhebels vorgetäuscht ist.

13. Reaktionszeiten der Druckempfindungen.

Von den Bestimmungen der Reaktionszeiten der Druckempfindungen besitzen die älteren Versuche (v. Wittich 1869; v. Kries und Auerbach 1877; Berger 1886; v. Vintschgau und Steinach 1888), ganz abgesehen von gelegentlichen Unvollkommenheiten der Methodik schon deshalb geringeres Interesse, weil der von Ludwig Lange (1888) entdeckte Einfluss der Einstellung noch nicht berücksichtigt sein konnte. Ausserdem sind alle Versuche mit elektrischer Reizung der Haut mehrdeutig, solange die Natur des erregten Apparats unbekannt bleibt. Im allgemeinen wurde die Reaktion auf elektrischen Hautreiz nicht so kurz gefunden, wie die auf Schall, aber kürzer als die auf Lichtreiz. Neue Versuche mit sicher reinen Druckreizen von abgestufter Stärke sind von Kiesow (1904, B) mitgeteilt. Er findet an sich selbst im Mittel bei muskulärer Reaktion, je nach der Reizstärke die Zeiten von 0,15—0,17 Sekunden, bei sensorieller 0,24—0,26 Sekunden, und ähnlich an anderen Versuchspersonen. Bei Schwellenreizen werden die Reaktionszeiten sehr lang (Wundt 1903, III, 429). Der Reizort scheint von geringer Bedeutung zu sein (v. Kries und Auerbach 1877, 356).

14. Unterschiedsschwelle.

Die Messung der Unterschiedsschwelle bzw. des ihr reziproken Wertes der Unterschiedsempfindlichkeit ist zuerst von E. H. Weber (1834, 132) versucht worden. Er verglich zwei Gewichte, die entweder gleichzeitig auf die beiden Hände oder hintereinander auf dieselbe Hand gesetzt wurden. Im zweiten Falle war die Unterscheidung schärfer, d. h. sie war meist noch möglich, wenn sich die beiden Gewichte wie 29 : 30 verhielten gegen 20 : 30 bis 24 : 30 im ersten Falle (ebenda 86 und 91). Seine Versuche führten ihn zu dem Satze, dass der Erfolg der gleiche ist „mag man Unzen oder Lote nehmen, denn es kommt nicht auf die Differenz, sondern auf das Verhältnis der verglichenen Gewichte an“.

Die Versuche Webers waren weder zahlreich noch übereinstimmend genug, um der von ihm ausgesprochenen Regel, jetzt als Webersches Gesetz bekannt, eine unanfechtbare Unterlage zu geben. Sie war eine geniale Verallgemeinerung, die er durch Analogien aus anderen Sinnesgebieten zu stützen suchte (1851, 104). Die Untersuchung Dohrns (1861) brachte eine Verbesserung der Methode, die darin bestand, dass der Druck ausgeübt wurde durch ein Stäbchen, das an der Unterfläche einer Wagschale befestigt war. Durch Auflegen oder Abheben von Gewichten konnte der Druck gesteigert oder vermindert werden. Dohrn fand die Unterschiedsempfindlichkeit von den Fingern gegen den Ellbogen stetig abnehmend, was sich aus der gleichsinnigen Abnahme in der Dichte der Tastorgane genügend erklärt. Erst Stratton (1896) brachte die Druckwage Dohrns in eine Form, durch die sich Zu- oder Abnahme der Belastung gleich sicher plötzlich oder mit konstanter und wählbarer Geschwindigkeit vornehmen liess. Gereizte Fläche 12 qmm auf der Fingerbeere. Bei momentanen Druckänderungen gilt für Belastungen zwischen 75 und 200 g das Webersche Gesetz $\left(\frac{\Delta r}{r} \text{ ungefähr} = \frac{1}{40}\right)$, für kleinere Anfangsgewichte erhöht sich die Unterschiedsschwelle. Bei stetigen Belastungsänderungen liegt die Unterschiedsschwelle, namentlich bei Druckabnahme, um so höher, je geringer die Änderungsgeschwindigkeit. Stets liegen die Schwellen für die Wahrnehmung der Änderung schlechtweg niedriger als die für die Erkennung der Änderungsrichtung. Auf Grund einiger Kontrollversuche schliesst Stratton, dass es sich bei seinem Verfahren im wesentlichen nur um Änderung der Reizintensität und nicht zugleich der räumlichen Ausdehnung des Reizes gehandelt hat. Besondere Versuche hierüber müssen aber doch als sehr wünschenswert bezeichnet werden.

15. Der Ortswert der Druckempfindungen.

Die Druck- oder Tastempfindungen der Haut sind ähnlich wie die Lichtempfindungen des Auges durch ihre Ortsbestimmung ausgezeichnet. Sie

werden bezogen auf den vermeintlich vom Reiz getroffenen Ort der Körperoberfläche. Die Genauigkeit dieser Beziehung ist eine beschränkte und von gewissen Bedingungen abhängige. Zahlreiche Forscher haben sich bemüht die Grösse der Fehler und ihre Abhängigkeiten zu ermitteln.

A. Das Aufzeigeverfahren.

Das scheinbar einfachste Verfahren zur Bestimmung der Genauigkeit der Lokalisation besteht darin, dass man, bei abgewendeten Augen der Versuchsperson, deren Haut reizt und dann den vermeintlichen Ort aufzeigen lässt, unter Beihilfe der Augen (Volkmann 1844) oder ohne dieselbe (E. H. Weber 1852). Letzteres Verfahren ist in neuerer Zeit von Ponzo (1909) dahin ausgebildet worden, dass nicht beliebige Stellen der Haut, sondern einzelne im voraus bezeichnete Druckpunkte mit Reizhaaren von bekanntem Spannungswert gereizt wurden. Die Fehler der Lokalisation geben bei genügender Zahl der Beobachtungen einen Mittelwert, der für jedes Hautgebiet charakteristisch ist und individuell nur wenig wechselt. Die Stärke des Reizes und die Reizschwelle der gewählten Druckpunkte hat nach Ponzo wenig Einfluss auf die Genauigkeit der Ortsbestimmung.

Die Besonderheit dieses Verfahrens besteht darin, dass der Ortswert der ersten vom Versuchsleiter gesetzten Erregung verglichen wird mit dem der zweiten durch die aufzeigende Hand der Versuchsperson verursachten. Zur Vermeidung der doppelten Reizung sind verschiedene Wege eingeschlagen worden.

v. Henri (1893, 1898) liess den vermeintlichen Ort der Berührung auf einer lebensgrossen Photographie oder einem Gipsabguss des fraglichen Körperteils aufzeigen und fand, dass die Lokalisation genauer ist über den Gelenken als zwischen ihnen. Der Einfluss, den die Gesichtsvorstellungen auf die Grösse der Fehler ausüben, ist namentlich von Pillsbury (1895) und Parrish (1896—1897) genauer studiert worden. Endlich hat Spearman (1906) das Versuchsfeld durch einen Schirm verdeckt, der sich ganz nahe über der Haut befand und auf welchem die Versuchsperson bei offenen oder geschlossenen Augen den Ort bezeichnete, unter dem nach ihrer Meinung der gereizte Punkt gelegen war. In der Diskussion der Ergebnisse wird unterschieden zwischen konstanten und variablen Fehlern, zwischen segmentalen und artikularen Täuschungen. Die segmentalen Täuschungen bestehen darin, dass für jedes Glied und für jeden Gliederabschnitt die Neigung besteht, gegen die Mitte des Versuchsgebietes zu lokalisieren, oder anders ausgedrückt, die Ausdehnung des Versuchsgebietes zu unterschätzen. Die artikularen Täuschungen zeigen die Lokalisation abhängig von der Gliederlage, wobei „die Abweichung von dem am häufigsten vorkommenden Gelenkwinkel unterschätzt wird“.

Offenbar geschieht die Ortsbestimmung bei diesem Verfahren durch Einordnung der Empfindung in die irgendwie gewonnene Vorstellung von der Ausdehnung und Lage des eigenen Körpers, welche Vorstellung aber selbst wieder von mancherlei Bedingungen abhängig ist.

B. Die Raumschwellen.

I. Die Simultanschwellen.

Die eben erwähnten segmentalen und artikularen Täuschungen und auch andere mit jedem Aufzeigeverfahren verbundene Fehler kommen in Fortfall, wenn nicht nach der Lage eines gereizten Punktes, sondern nach der räumlichen Beziehung zweier benachbarter Punkte gefragt wird. Die Aufgabe kann eine weitere Vereinfachung noch dadurch erfahren, dass nicht der scheinbare Abstand der beiden gereizten Orte zu schätzen, sondern nur anzugeben ist, ob die beiden Reize unterschieden werden können. Auch hier hat E. H. Weber mit sicherem Blick die einfachste Fragestellung herausgegriffen. Er setzte die abgeschliffenen Spitzen eines Zirkels gleichzeitig auf die Haut und bestimmte den Abstand, in welchem die beiden Berührungen eben noch als getrennt empfunden werden konnten. Diese Abstände werden gegenwärtig als die Simultanschwellen des Druck- oder Tastsinns bezeichnet (v. Frey 1899, 1902; Brückner 1901; v. Frey und Metzner 1902). Der reziproke Wert der Schwelle ist das Mass für die Feinheit des räumlichen Unterscheidungsvermögens an der untersuchten Stelle (E. H. Weber 1834 und 1851, 59). Weber ordnete auf Grund dieser Versuche die von ihm geprüften Körperstellen in eine Tabelle, an deren Kopfe die Zungenspitze steht mit einer Schwelle von nur 1 mm und an deren Fuss die Haut in der Mitte des Rückens, des Oberarms und des Oberschenkels mit Schwellen von 68 mm.

Die Einfachheit des Verfahrens und die relative Sicherheit der Ergebnisse hat zu einer ausserordentlich vielseitigen Verwendung desselben geführt. Zunächst suchte man die normalen Werte der Simultanschwellen als physiologische und psychologische Konstanten möglichst genau zu ermitteln, wobei man sich teils dem Vorgehen Webers anschloss — Methode der eben merklichen Unterschiede nach Fechner, der Minimaländerungen nach Wundt, Grenzmethode nach Kraepelin (vgl. Fechner 1860, I, 295; 1882, 119 und G. E. Müller 1903, 275) —, teils es abänderte. So haben Vierordt (1877) und dessen Schüler, vor allen Camerer (1881, 1883), einige wenige feste Abstände der reizenden Spitzen auf verschiedenen Körperstellen geprüft und für jeden Abstand und für jede Hautstelle die Zahl der richtigen und falschen Urteile bestimmt. Das räumliche Unterscheidungsvermögen wird dann gleichgesetzt dem reziproken Wert desjenigen Spitzenabstandes der eben genügt,

um die Unterscheidung in jedem Falle sicherzustellen — Methode der richtigen und falschen Fälle nach Fechner (1884 und 1885), Konstanzmethode nach G. E. Müller (1903, 276). Endlich ist von Fechner (1884) und Camerer (1887) auch noch eine Methode der Äquivalente benützt worden. Es wird hierbei die eine Hautstelle mit einem festen überschwelligen Spitzenabstand gereizt, die andere mit einem veränderlichen, der auf scheinbare Gleichheit einzustellen ist. So wertvoll diese Bemühungen für die Ausbildung der psychophysischen Massmethoden geworden sind, so haben sie doch das Problem der taktilen Raumschwelle nicht wesentlich weiter gebracht, als es schon durch E. H. Weber geschehen war.

Inzwischen mehrten sich die Beobachtungen, nach welchen die Simultanschwellen nicht konstante Werte sein konnten, sondern veränderlich, je nach dem Alter (Czermak 1855), nach dem Grade der Aufmerksamkeit, der Übung und Ermüdung, der Mitwirkung von Gesichtsvorstellungen und anderen Einflüssen (E. H. Weber 1852; Volkmann 1858; Fechner 1860, I 295; Dresslar 1894; Tawney 1898; Binet 1903).

Ein Teil dieser Schwankungen ist jedenfalls bedingt durch die Art der Reizgebung. Werden nämlich die beiden Reize nicht gleichzeitig gesetzt, so liegt nicht eine Bestimmung der Simultan-, sondern der Sukzessivschwelle vor, die wesentlich kleiner ist als jene. Zur sicheren Vermeidung dieses Fehlers haben v. Frey und Metzner (1902), Cook und v. Frey (1911), v. Frey (1911) die Reizung durch sog. Ankerhebel bewirkt, deren Elektromagnete in einen gemeinschaftlichen Stromkreis aufgenommen sind. Diese Versuche haben weiter die grosse Bedeutung der absoluten und relativen Intensität der beiden Reize kennen gelehrt und die älteren einschlägigen Beobachtungen Wundts bestätigt (1862, 41). Sind die Reize in ihrer Stärke möglichst abgeglichen, so nimmt mit Zunahme der Reizstärke die Simultanschwelle ab. Wird dagegen nur einer der beiden Reize verstärkt, so nimmt die Schwelle erheblich, bis zum mehrfachen des normalen Wertes zu, während zugleich eigentümliche Lokalisationsfehler auftreten (s. u.). Unter Anwendung streng gleichzeitiger und gleich starker Reize ist der weitgehende Einfluss der Übung, wie er von Volkmann und anderen (s. o.) gefunden wurde, nicht mehr nachweisbar, die Schwellenbestimmungen geben gleichförmigere Resultate und die individuellen Unterschiede treten stärker hervor (Cook und v. Frey 1911, 557). Niemals werden aber so kleine Werte gefunden, wie sie von Goldscheider (I 87) mitgeteilt worden sind, von denen er übrigens selbst sagt, dass sie nicht als abgeschlossene Ergebnisse gelten sollen.

Veranlasst man die Versuchspersonen Angaben über den scheinbaren Abstand der beiden unterschiedenen Reize zu machen, so wird derselbe stets ganz bedeutend unterschätzt und zwar auch dann, wenn der wirkliche Abstand bekannt ist (Cook und v. Frey 1911, 560). Es entspricht dies den oben erwähnten Erfahrungen Spearman's (1906).

II. Die Sukzessivschwellen.

Werden die beiden Reize nicht gleichzeitig, sondern hintereinander gegeben, so ist der unterscheidbare Abstand wesentlich kleiner, wie auch zwei Gewichte besser abgeschätzt werden, wenn sie hintereinander als wenn sie gleichzeitig verglichen werden. Die Tabellen, die E. H. Weber (1852, 88 und 91) nach den beiden Verfahungsarten mitteilte, zeigen die Schwellen bei gleichzeitiger Reizung (Simultanschwellen), 2—5 mal grösser und örtlich stärker wechselnd als bei sukzessiver Reizung. Lotze (1852, 401) und Czermak (1855, 1856) haben auf die theoretische Bedeutung dieser Verschiedenheit hingewiesen. Der erste systematische Versuch zur Bestimmung der Sukzessivschwelle des Tastsinns stammt von Judd (1896). Als Reizmittel dienten beinerne Stäbchen mit stumpfer Spitze, die mit einem Gewicht von 27 g auf die Haut gesetzt wurden; die Dauer des ersten Reizes betrug in der Regel drei Sekunden; er wurde dann entfernt und unmittelbar darauf auf eine benachbarte Hautstelle gesetzt. In einer anderen Versuchsreihe blieb der erste Reiz auf der Haut bis zum Hinzutreten des zweiten. Judd fand, dass Abstände von wenigen Millimetern in der Regel unterschieden werden konnten. Die Werte waren aber offenbar so schwankend, dass Judd auf eine nähere Untersuchung derselben verzichtete und sich beschränkte auf die Ermittlung jener etwas grösseren Abstände, bei welchen auch die Richtung erkannt wurde, in der die beiden Eindrücke aufeinander folgten. Diese Abstände sind 3—5 mal kleiner als die Simultanschwellen an den untersuchten Hautstellen. Zwischen Quer- und Längsrichtung ist kein deutlicher Unterschied.

v. Frey und Metzner 1902 haben dann mit Hilfe der elektromagnetischen Reiz- oder Ankerhebel gezeigt, dass bei sukzessiver Reizung zwei benachbarte Druckpunkte im allgemeinen unterschieden werden können, so dass die Sukzessivschwelle dem mittleren Abstand dieser Organe gleichgesetzt werden kann.

III. Die Richtungsschwellen.

Dieselben Beobachter fanden ferner in Übereinstimmung mit Judd, dass der Abstand der beiden Reize, der erforderlich ist, damit mit Sicherheit die Richtung erkannt wird in der die Reize aufeinander folgen, grösser ist als die Sukzessiv- und kleiner als die Simultanschwelle, so dass die Aufstellung einer besonderen Richtungsschwelle gerechtfertigt erscheint (v. Frey 1899, 1902). Im gleichen Sinne sprechen auch die Versuche von Basler (1910) an der Kuppe des Zeigefingers, in welchen Bewegungen von 0,02—0,03 mm schon erkannt wurden, die Richtung der Bewegung aber erst bei 0,5 bis 3,0 mm.

16. Zentrale Repräsentation der peripheren Apparate.

Die Möglichkeit, die isolierte Erregung eines beliebigen Druckpunktes von der eines benachbarten zu unterscheiden, ist nur verständlich, wenn eine irgendwie beschaffene eindeutige Repräsentation der peripheren Apparate im Zentralnervensystem gegeben ist. Die Annahme, dass jeder Endapparat des Drucksinns durch eine besondere Nervenfasern mit dem Gehirn verbunden sei, geht indessen kaum an, weil hierzu die Zahl der Fasern in den dorsalen Wurzeln des Rückenmarks nicht ausreichen würde (man vgl. Stilling 1857). Ein ähnlicher Fall ist an den Sinnesapparaten der Froschzunge gegeben, für welche Bethe (1894, 200) gefunden hat, dass die Nervenfasern unter Aufteilung in mehrere Äste sich derart mit den Endorganen verbinden, dass jedes Organ zwei Äste erhält, in einer Kombination, welche sich bei keinem anderen Organ wiederholt. Auf diesem Wege ist auch für die Organe des Drucksinns beim Menschen unter Einsparung von Nervenfasern eine eindeutige Repräsentation denkbar (man vgl. hierzu v. Frey 1896, A 256). Zugunsten einer solchen Annahme kann auch die unter Umständen doppelte Lokalisation eines Berührungsreizes (referred sensation nach Head, 1908, reciprocal sensation nach Langley 1907) angeführt werden.

17. Die Empfindungskreise E. H. Webers.

Die grosse örtliche Verschiedenheit der Simultanschwellen hat E. H. Weber (1852, 108) durch die Annahme von Empfindungskreisen zu erklären versucht. Diese stellen nach ihm Flächenstücke der Haut dar, in welchen die Verzweigungen je einer Nervenfasern ihr Ende finden. Alle Punkte eines solchen Flächenstückes haben gleichen Ortswert. Zwei gleichzeitige Reize können nur dann unterschieden werden, wenn die von ihnen getroffenen Empfindungskreise durch einen oder mehrere ungereizte voneinander getrennt sind. Die Grösse der Simultanschwelle soll nach Weber von der Grösse der Empfindungskreise abhängen.

Letztere Annahme vernachlässigt die Verschiedenheit der Simultan- und Sukzessivschwelle und ist daher mit den Tatsachen nicht vereinbar. Auf den Einspruch Lotzes (1852) hat dann Czermak (1855—1856) im Laufe seiner Untersuchungen verschiedene Modifikationen der Weberschen Erklärung in Vorschlag gebracht. Am bekanntesten und auch jetzt noch zum Teil als massgebend betrachtet (vgl. Wundt 1903, II, 449/450) ist die Annahme, dass die Empfindungskreise sich gegenseitig mehr oder weniger decken. Die grosse Veränderlichkeit der Simultanschwellen, namentlich ihre Abnahme bei Reizverstärkung, lässt sich indessen auf diesem Wege nicht verständlich machen.

Seitdem bekannt ist, dass die Sukzessivschwellen in Beziehung stehen zur Dichte der Druckpunkte, ist es möglich dem Begriff des Empfindungskreises eine bestimmte anatomische Deutung unterzulegen. Man kann ihn z. B. betrachten als jenes Flächenstück der Haut, innerhalb dessen Schwellenreize ausschliesslich ein und dasselbe Endorgan (Druckpunkt) erregen und daher nicht unterscheidbar sind. Eine derartige Definition stützt aber nicht die Webersche Annahme, dass die simultane Raumschwelle in einer bestimmten Grössenbeziehung stehe zum mittleren Durchmesser der Empfindungskreise eines Gliederabschnittes. Bei gleicher Dichte der Druckpunkte bzw. gleichen Sukzessivschwellen können die Simultanschwellen zweier Hautgebiete sehr verschieden sein. Erklärungsversuche, die nur auf den peripheren Einrichtungen fussen, werden stets unzulänglich bleiben müssen (man vgl. hierzu die Ausführungen Judds 1896, 441 ff.). Weiteres über diese Frage s. u. unter Leitungsstörungen in den Bahnen des Drucksinns.

18. H. Heads tiefer Drucksinn.

In neuerer Zeit sind von Head (1905B; 1908, 356) in den Nachrichten über seinen Selbstversuch (Durchtrennung des *Ramus superficialis nervi radialis* und des *Nervus cutaneus antibrachii lateralis*), dem sog. tiefen Drucksinn Leistungen, speziell der Lokalisation, zugeschrieben worden, die nur wenig zurückstehen gegenüber jenen der Haut. Unmittelbar nach der Operation wurde das Aufsetzen eines stumpfen Gegenstandes (Finger, Bleistift) auf die rezeptorisch gelähmte Hautfläche überall gefühlt; die Empfindung war in ihrer Qualität nur wenig verschieden von der normalen. Der Reiz wurde recht gut lokalisiert, die Sukzessivschwelle hatte den Wert von ungefähr 15 mm. Die Simultanschwelle war grösser als 6 cm; grössere Werte konnten nicht geprüft werden, weil sonst die Grenzen der anästhetischen Hautflächen überschritten worden wären. Später ist es Trotter und Davies indessen gelungen an solchen anästhetischen Flächen Simultanschwellen zu bestimmen, namentlich mit starken Reizen (1909, 161).

In den von Head mitgeteilten Versuchen finden sich keine Angaben über die Stärke der angewandten Reize, doch wird erwähnt, dass ein Reizhaar von 8 g/mm unwirksam war. Dies ist das Sechsfache des normalen mittleren Schwellenwertes der Druckpunkte (v. Frey 1896, A 235). Es fehlen Angaben über den Einfluss der Grösse und Lage der Reizfläche auf den Erfolg, die namentlich wünschenswert wären in bezug auf die Frage, wie sich die Verhältnisse in der Nähe der Lähmungsgrenze gestalteten.

Wer Gelegenheit gehabt hat, rezeptorisch gelähmte Hautflächen zu untersuchen, wird bemerkt haben, wie leicht dort gesetzte Deformationen auf die benachbarten normalen Gebiete übergreifen und infolgedessen gefühlt und lokalisiert werden. Auf diese Tatsache hat schon Barker (1896) hingewiesen.

Bei der noch nicht veröffentlichten Untersuchung einer grösseren in bezug auf den Drucksinn gelähmten Hautfläche konnte ich das überraschend weite Übergreifen relativ schwacher deformierender Reize neuerdings sicherstellen. Die Qualität der Empfindung ist etwas verschieden von der an normalen Hautflächen und kann daher leicht zu der Meinung verleiten, es handle sich um die Erregung andersartiger Organe. Bezeichnend hierfür ist die Angabe Heads (S. 36), dass durch Überziehen eines Gummihandschuhs über die normale Hand die gleiche Änderung des Empfindungscharakters bewirkt werden konnte. Dies ist verständlich, weil die Massnahme auf den Reiz ausbreitend und abschwächend wirkt.

Am überzeugendsten lässt sich durch folgenden Versuch nachweisen, dass tiefliegende Organe nicht beteiligt sind. Man klebt auf die druckgelähmte Hautfläche eine kleine Scheibe und lässt messbare Kräfte einmal drückend, das andere Mal ziehend wirken. Man findet die Schwellen deutlich höher als auf der normalen Haut, aber für beide Formen der Beanspruchung nahezu gleich. Im Falle des Zuges ist eine Erregung der Muskeln oder anderer tiefliegender Organe ausgeschlossen, das Übergreifen der Deformation auf die Nachbarschaft gut zu beobachten und die Schwellengleichheit für Druck und Zug erklärlich, weil das übereinstimmende Verhalten des oberflächlichen Drucksinns gegenüber diesen beiden Einwirkungen bereits bekannt ist (v. Frey 1897, Clark 1898). Nach diesen Erfahrungen bereiten die Angaben Heads über die ziemlich gute Lokalisation einzelner Reize, die Unterscheidbarkeit sukzessiver und relative Ununterscheidbarkeit simultaner Reize dem Verständnis kaum noch Schwierigkeiten. Dass die Durchfrierung einer Hautpartie innerhalb des gelähmten Gebietes die Druckempfindung nicht aufhob, ist nach dem Gesagten nicht verwunderlich. Die Umwandlung eines Flächenstückes in einen festen Körper kann für die Ausbreitung der Deformation nur günstig sein. Die Eigenschaften, die Head dem „tiefen Drucksinn“ zuschreibt, sind durch die von ihm mitgeteilten Versuche keineswegs sichergestellt.

Reine, mit oberflächlichen Erregungen nicht vermischte Empfindungen aus tiefen Teilen kann man sich verschaffen, wenn man den Arm bis zur Höhe des Ellenbogens in Quecksilber taucht, das man auf Körpertemperatur erwärmt hat. Man spürt dann den Auftrieb als einen dumpfen, diffusen, hauptsächlich auf das Ellenbogen- und Schultergelenk sich erstreckenden Druck, von ganz unklarer Lokalisation und einer gegen das unangenehme, schmerzhaft hinüber spielenden Färbung. Von einer Druckempfindung im strengen Sinne unterscheidet sich dieselbe ausser durch die genannten Eigenschaften auch durch ihre gleichmässig anhaltende Stärke. Die nähere Schilderung dieser und anderer aus der Tiefe kommenden Erregungen soll indessen einer anderen Gelegenheit vorbehalten bleiben.

Sehr bemerkenswert sind die Beobachtungen während des lang ausgedehnten Zeitraumes der Restitution (Head 1908, 412; Trotter und Davies

1909, 178 ff.). Hier treten die Erscheinungen ausstrahlender Erregung (Radiation) und falscher Lokalisation (Reference) in den Vordergrund. Die erstere wird von v. Frey (1906) und ebenso von Langley (1907) aufgefasst als Ausdruck zentraler Veränderungen infolge des operativen Eingriffs (vgl. hierzu den folgenden Abschnitt). Die falsche Lokalisation dürfte ihre einfachste Erklärung in der Annahme finden, dass die aus dem zentralen Stumpf des durchschnittenen Nerven auswachsenden Achsenzylinder falsche Wege einschlagen (Langley 1907).

19. Leitungsstörungen in den Bahnen des Drucksinns.

A. Normale oder physiologische Störungen.

Werden zwei Hautstellen gleichzeitig gereizt, so findet die Fortleitung der Erregungen nur dann völlig ungestört statt, wenn die beiden Reizorte genügend weit voneinander entfernt sind, also z. B. verschiedenen Gliederabschnitten angehören. Bei kleineren Abständen, namentlich solchen, wie sie bei dem Zirkelversuch von E. H. Weber in Frage kommen, tritt stets Beeinflussung ein. Dieselbe äussert sich in drei Richtungen.

I. Die Erregungen verstärken sich gegenseitig.

Reize von konstanter Fläche sind aus diesem Grunde an Orten mit dicht stehenden Nervenenden (Druckpunkten) wirksamer wie an anderen. An den Fingerspitzen wird die der Empfindlichkeit abträgliche Dicke der Epidermis durch dichte Anordnung der Tastkörperchen kompensiert. Aus dem gleichen Grunde kann innerhalb gewisser Grenzen die Wirkung eines deformierenden Gewichtes mit seiner (makroskopischen) Fläche wachsen, d. h. der in hydrostatischem Masse bestimmte Schwellendruck sinken. Die Grenze ist dadurch gegeben, dass schliesslich die Erregungsbedingungen zu ungünstig werden, weil mit der Ausbreitung der Deformation das Druckgefälle im Innern der Haut abnimmt. Es findet also hier eine Art Widerstreit zwischen peripheren und zentralen Einflüssen auf die Empfindungsstärke statt. Daraus folgt, dass Messungen der „Empfindlichkeit des Drucksinns“, d. h. Schwellenbestimmungen, nur an einzelnen Druckpunkten ausführbar sind, so lange nicht bekannt ist, in welcher Weise die Wirkung eines Reizes von der Zahl der getroffenen Nervenenden abhängt.

Die ersten eingehenden Nachrichten über die gegenseitige Verstärkung zweier gleichzeitiger benachbarter Erregungen stammen von A. Brückner (1901), welcher sie sowohl bei unter- wie überschwelligen Reizen und bis zu Entfernungen von 8 cm (am Unterarm) wirksam fand. Er bezeichnet den

Vorgang als Summation. Cook und v. Frey (1911) verwendeten stärkere Reize und fanden in 12 cm Abstand (Unterarm) die Verstärkung noch deutlich ausgeprägt. Durch v. Frey (1911) und v. Frey und Pauli (1912) ist dann versucht worden den Verstärkungsbetrag zu messen. Die letzteren fanden die mittlere Verstärkung zwischen benachbarten Fingern (Köpfchen der ersten Phalangen) zu 31 %, während einzelne Werte bis zu 81 % emporgehen. Sind die beiden gereizten Finger durch einen dritten ungereizten getrennt, so beträgt die Verstärkung im Mittel nur noch wenige Prozent. Von einer Hand auf die andere ist sie nicht nachzuweisen. Die Verstärkung muss demnach in einem Abschnitt der Leitungsbahn erfolgen, in welcher die Anordnung der Fasern noch ungefähr ihrer peripheren Verteilung entspricht.

Nach Heymans (1901) sollen gleichzeitige Erregungen des Drucksinns sich gegenseitig schwächen (hemmen). v. Frey und Pauli (1912) haben eine solche Wirkung nur ausnahmsweise beobachten können, wenn der Empfindungscharakter der beiden erregten Druckpunkte in bestimmter Richtung verschieden war. Sie vermuten, dass in den Versuchen von Heymans, neben der unter II und III zu beschreibenden Abstumpfung und Anziehung der schwächeren Erregung, die Ablenkung der Aufmerksamkeit (auf die starke Erregung) eine wichtige Rolle gespielt hat. Für diese Auffassung sprechen ausser neueren Versuchen Heymans (1904) auch die Erfahrungen von Jacobson (1911), wobei verschiedenartige Sinnesreize zur Verwendung kamen.

II. Die Erregungen stumpfen sich gegenseitig ab.

Mit diesem Ausdruck ist nicht eine Verminderung der Empfindungsintensität gemeint, die im Gegenteil infolge der Verstärkung wächst, sondern eine Abnahme der Klarheit oder Deutlichkeit. Sie wurde in den Versuchen von Cook und v. Frey (1911) als eine regelmässige Erscheinung erkannt und ist von v. Frey (1911) als Verdeckung oder Verhüllung beschrieben worden. Da diese Ausdrücke leicht die Meinung erwecken könnten, dass der Vorgang mit einer Verschmelzung der beiden gleichzeitigen Reize notwendig verknüpft sein müsse, wurde weiterhin die Bezeichnung „Abstumpfung“ (v. Frey und Pauli 1912) gewählt. Sie soll andeuten, dass infolge der gleichzeitigen Erregung beide Empfindungen ihre Qualität dahin ändern, dass sie „stumpf, diffus, verwaschen, flach“ etc. erscheinen, statt wie vorher „scharf umschrieben, klar, spitz“ etc. Die angeführten Ausdrücke entstammen den Angaben der Versuchspersonen in den Protokollen. Hierzu muss bemerkt werden, dass, wie schon S. 104 erwähnt wurde, die bei Reizung einzelner Druckpunkte ausgelösten Empfindungen nicht von gleicher Qualität sind, sondern zwischen Deutlichkeit und Undeutlichkeit die mannigfaltigsten Abstufungen aufweisen (vgl. v. Frey und Metzner 1902, 180; Cook und v. Frey 1911, 556). Für einen gegebenen Druckpunkt ist dagegen bei isolierter Reizung

die Empfindungsqualität im allgemeinen konstant, wenn auch durch Reizverstärkung die Deutlichkeit vergrössert werden kann. In jedem Falle wird aber die Qualität einer solchen Empfindung durch eine begleitende, von einem nahen Reizorte herrührende im Sinne geringerer Deutlichkeit beeinflusst.

Was die Beziehung der Abstumpfung zur Verstärkung betrifft, so gehen die beiden, soweit untersucht, stets zusammen und zeigen auch dieselbe Abhängigkeit von Stärke und Nähe der gleichzeitigen Reize. Es ist daher wahrscheinlich, dass beide Störungen demselben Vorgang innerhalb der Leitungsbahnen ihre Entstehung verdanken. v. Frey (1912) hat darauf hingewiesen, dass es sich um einen relativ peripheren Vorgang handeln muss und hat die Vermutung ausgesprochen, dass sein anatomischer Sitz dort zu suchen ist, wo die Bahn ihre erste Unterbrechung und Umschaltung in grauen Massen erleidet. Diese Vermutung anatomisch schärfer zu fassen ist gegenwärtig nicht möglich, da über die Bahnen des Drucksinns nur soviel festzustehen scheint, dass ein Weg durch den gleichseitigen Hinterstrang, der andere durch den gekreuzten Seitenstrang führt (Petrén 1902; 1910). Die an dem fraglichen Orte stattfindende Ausstrahlung oder Irradiation der Erregung könnte dann sowohl für die gegenseitige Verstärkung als auch für die Abstumpfung verantwortlich gemacht werden, wenn man annimmt, dass die Deutlichkeit der Empfindung abhängt von der Steilheit, mit welcher innerhalb des Ausstrahlungsgebietes die Erregungsstärke von dem Maximum gegen die Peripherie abfällt (v. Frey 1912). Eine solche Annahme würde auch erklären, warum die Simultanschwellen bei starken Reizen abnehmen.

III. Die Erregungen ziehen sich gegenseitig an.

Diese Erscheinung ist zuerst von Pearce (1903) und dann eingehender, namentlich mit Berücksichtigung des Einflusses der Reizstärken, von v. Frey (1911) untersucht worden. Sie ist nicht so konstant, wie die beiden vorstehend beschriebenen. Sie ist bei gleichem Abstand der Reizorte in hohem Masse abhängig von dem gewählten Körperteil, ist z. B. an den Fingern viel geringer als am Unterarm; sie wird ferner durch die Aufmerksamkeit stark beeinflusst. Sie äussert sich stets in der Weise, dass die Entfernung zweier Reize für geringer gehalten wird, wenn sie gleichzeitig als wenn sie hintereinander gegeben werden. Die Reizorte nähern sich im ersten Falle scheinbar längs der sie verbindenden Geraden. Sind die beiden Reize gleich stark, so ist die Grösse der scheinbaren Verschiebung für beide merklich gleich. Bei ungleich starken Reizen besteht die Verschiebung hauptsächlich in einer Annäherung des schwachen Reizes an den starken.

Man kann die Beziehung zwischen Abstumpfung und Anziehung auch in folgende Regeln zusammenfassen: Je undeutlicher eine Empfindung, desto schwankender ihre Lokalisation. Von zwei ungleich deutlichen Empfin-

dungen bestimmt die deutlichere die Lokalisation, die undeutlichere erscheint ihr nahe gerückt. Die Annäherung geht sehr leicht in Verschmelzung über (besonders an den Orten mit unscharfer Lokalisation), so dass die doppelte Reizung als eine einfache, linien- oder punktartige, gedeutet wird. Diese Regeln behalten im allgemeinen ihre Gültigkeit, wenn man den Ausdruck „deutliche Empfindung“ durch „starke Empfindung“ ersetzt; doch muss einschränkend bemerkt werden, dass Unterschiede in der Deutlichkeit der von verschiedenen Druckpunkten stammenden Empfindungen immer bestehen bleiben, wie gross auch die Reizstärke genommen werden mag.

Aus den angeführten Beziehungen ergibt sich, dass die Abstumpfung einen massgebenden Einfluss auf die Lokalisation ausübt. Werden dieselben beiden Reize einmal sukzessiv, das andere Mal simultan gegeben, so bestimmt im letzteren Falle die Abstumpfung den Betrag der Annäherung, eventuell bis zur Verschmelzung. Im übrigen sei inbezug auf die Lokalisation der Druckempfindungen auf die Ausführungen auf S. 113 verwiesen.

B. Pathologische Störungen.

Werden die afferenten Nerven auf ihrem Wege von der Haut zum Rückenmark durchtrennt oder sonstwie geschädigt, so kommt es zu Ausfallserscheinungen, die im Falle der Wiederherstellung allmählich zurückgehen. Das Stadium der Regeneration ist von abnormen Erregungserfolgen begleitet. Letztere sind, soweit sie die Form der Ausstrahlung und falschen Lokalisation annehmen, bereits oben S. 120 kurz gewürdigt worden. Hierher gehört auch das Schwirren („tingling“, Head 1908, 385; Langley, 1907) in ausgedehnten und zuweilen abseits gelegenen Gebieten, das die Berührung eines Punktes oder Haares begleitet.

Die Ausfallserscheinungen sind nicht auf die Druckempfindungen beschränkt, sondern erstrecken sich stets auch auf die übrigen rezeptorischen Funktionen der Haut. Die Grenzen der Empfindungslosigkeit decken sich um so besser, je weiter distal die Unterbrechung stattfindet. Kleine Flächenteile mit dissoziierter Sensibilität sind aber selbst in den Versuchen mit peripherer Nervendurchtrennung (Head 1908, Trotter und Davies 1909) nachweisbar gewesen. Wesentlich grösser werden dieselben, wenn die Nerventrennung in der Höhe des Plexus oder der dorsalen Wurzeln geschieht (Head und Sherren 1905, 186 und 195). Eine auf die Schmerzempfindung beschränkte Dissoziation der Empfindung hat Barker 1896 an sich selbst beobachtet und als Störung im Gebiete des Plexus brachialis gedeutet. Da es sich bei ihm um einen Fall von sehr gedehntem Verlauf handelt, muss auch das nachträgliche Einwachsen von schmerzempfindlichen Nerven in Betracht gezogen werden.

Im Rückenmark findet dann, wie Head hervorhebt (1907, 635), eine Umordnung der Leitungsbahnen statt, wobei die Fasern gleicher Funktion

zu geschlossenen Bahnen zusammentreten. Über die Wege, welche die Bahnen des Drucksinns (der Haut) einschlagen, hat Petrón (1902; 1910) auf Grund eines grossen, kritisch gesichteten Beobachtungsmaterials, besonders über die Folgen von Stichverletzungen des Rückenmarks, den bereits oben angezogenen Satz ausgesprochen, „dass der Tastsinn über zwei Bahnen verfügt, die eine im gleichseitigen Hinterstrang, die andere im gekreuzten Seitenstrang und zwar diese wahrscheinlicherweise etwa an derselben Stelle wie die Bahnen der anderen Hautsinne“. Er folgert aus den Beobachtungen ferner, dass die beiden Bahnen einander so gut ersetzen, dass der Wegfall der einen im allgemeinen keine nachweisbaren Störungen des Tastsinns herbeiführt.

20. Täuschungen im Gebiete des Drucksinns.

Zahlreiche in den vorhergehenden Abschnitten mitgeteilte Beispiele beweisen, dass der Inhalt der Druckempfindungen sich nicht mit den Eigenschaften der Reize deckt, sondern nach Stärke, Dauer, Ausbreitung, Lokalisation von ihnen abweicht. Dadurch entstehen häufig Täuschungen, die zum Teil seit langem bekannt und beschrieben worden sind. Dahin gehört das Schwinden der Empfindung bei langdauernden Reizen, die Wahrnehmung der Entlastung als Belastung und die Nachempfindung nach dem Aufhören starker und nicht zu kurzdauernder Reize (v. Frey 1896, A 182, 185, 183).

E. H. Weber (1851, 44) hat beobachtet, dass kalte Gegenstände *caeteris paribus* schwerer erscheinen als warme. Kiesow (1911) hat diese Angabe bestätigt und über Erwarten grosse Unterschiede gefunden — das kalte Gewicht wird bis 20fach schwerer empfunden als das warme. Ob es sich hier um eine Erregung der druckempfindlichen Organe handelt infolge Zusammenziehung der Haut, wie Kiesow anzunehmen geneigt ist, oder um eine Urteilstäuschung, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Man vgl. hierzu auch die Versuche von Lombard und Walton (1883) über die Längenänderung von Haut und Gewebstreifen infolge von Temperaturänderungen.

Bei sehr schwachen Reizen können Temperatur- und Berührungsempfindungen verwechselt werden (Fick und Wunderli 1860).

Ausserordentlich häufig, im strengen Sinne regelmässig, kommt es zu Lokalisationsfehlern und daraus entspringenden Irrtümern. Die ungenaue Lokalisation einzelner Reize, die Unterschätzung der Abstände, die Ununterscheidbarkeit naher simultaner Reize u. a. sind oben S. 113 ff. bereits beschrieben worden. Besondere Fälle, wie die scheinbare Verdoppelung des Reizes (Versuch von Aristoteles), Verwechslung von Fingern u. a. sind hauptsächlich von Czermak (1855, A, 513), Henri (1898, 67) und Ponzo (1910), die Täuschungen in der Lokalisation und bei Streckenvergleichung unter verschiedenen Einflüssen von Pearce (1903, 1904) untersucht worden.