

Neurophysiologische Mechanismen des Abwehr/Angriff- und Fluchtverhaltens bei der Katze

Autor(en): **Hunsperger, Robert W.**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie Suisse des Sciences Medicales = Bollettino dell' Accademia Svizzera delle Scienze Mediche**

Band (Jahr): **18 (1962)**

PDF erstellt am: **05.08.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-309122>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich

Neurophysiologische Mechanismen des Abwehr/Angriff- und Fluchtverhaltens bei der Katze

Von Robert W. Hunsperger

Elektrische Reizung im rostralen Hypothalamus bewirkt bei der nicht narkotisierten, freibeweglichen Katze eine Abwehrreaktion mit Fauchen (*Hess und Brügger 1943*), Reizung im caudalen Hypothalamus und der angrenzenden subthalamischen Region Bewegungsdrang mit Übergang in Flucht (*Hess 1954*). Ausdehnung solcher Reizungen auf Strukturen des Mittelhirns (*Hunsperger 1956*) und des Vorderhirns (*Fernandez de Molina und Hunsperger 1959*) ergab, daß Abwehr/Angriff- und Fluchtreaktionen aus einem viel ausgedehnteren Gebiet grauer und zum Teil reticulärer Substanz zu erzielen sind, das den Ventrikelhöhlen im Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn anliegt (Abb. 1). Dieses bilateral angelegte Substrat erstreckt sich vom zentralen Höhlengrau des Mittelhirns durch die intermediäre Zone des Hypothalamus (*Hess, Brügger und Bucher 1945/46*) bis zum Bett der Stria terminalis auf Höhe der vorderen Kommissur und weiter kontinuierlich entlang der Stria terminalis bis in dorso-mediale Teile des Mandelkerns, wo es eine topographische Beziehung zu kortikalen Strukturen an der Basis des Vorderhirns gewinnt.

Die Abwehrreaktion ist charakterisiert durch Fauchen und Knurren, begleitet von Kopfsenken, Zurücklegen der Ohren und Buckeln, sowie starker Erweiterung der Pupillen und Haarsträuben (Abb. 2). Auf starke Reizung im Abwehrareal prellt das Tier nach wiederholtem Fauchen in Abwehrhaltung plötzlich vor und schlägt mit den Vorderpfoten gegen einen unsichtbaren Gegner ein. Wird eine Attrappe (ausgestopfte Katze oder Hund) in die Nähe des Tieres gebracht, wird diese als Folge der Reizung als Gegner aufgefaßt und mit Krallen und Zähnen angegriffen. Das Fluchtverhalten ist charakterisiert durch Ausschauen nach einer Fluchtmöglichkeiten, mittelstarker Erweiterung der Pupillen und dem Sprung vom Tisch mit zielsicherem Aufsetzen auf dem Boden.

Die histologische Auswertung der Lage der Reizstellen mit Abwehr-

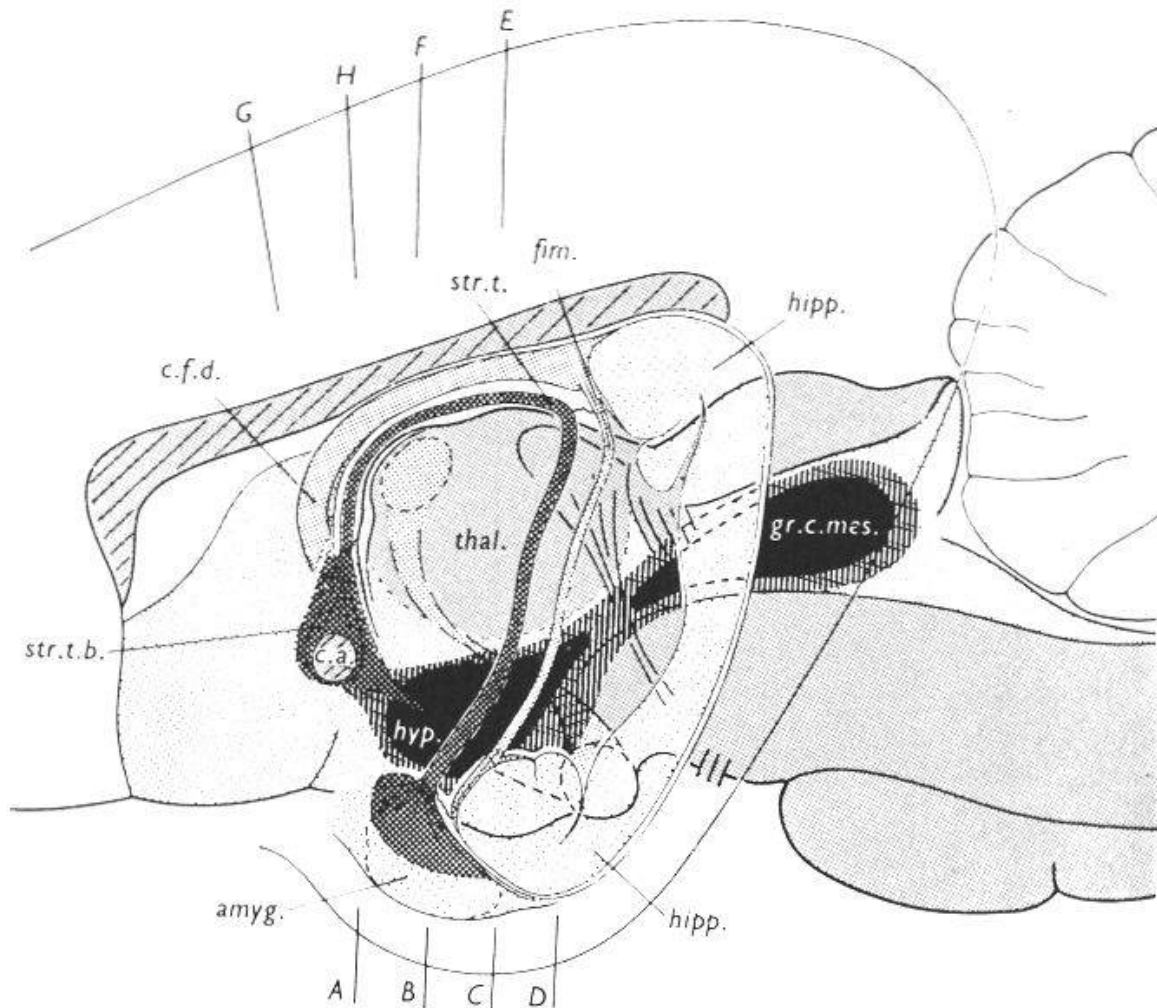


Abb. 1. Illustration des aktiven Gebietes für Affektreaktionen im Vorderhirn und Hirnstamm auf zwei übereinander projizierten Parasagittalschnitten. Gekreuzt schraffiert: Aktives Gebiet im Vorderhirn mit Knurren, Fauchen und Flucht; schwarz: Areale für Abwehr- und Abwehr/Angriffsreaktion im Hirnstamm; senkrecht schraffiert: gemeinsame Zone für Flucht. (Aus Fernandez de Molina und Hunsperger 1959.)

oder Fluchtreaktion ergab eine besondere topographische Anordnung der aktiven Gebiete für Abwehr und für Flucht im Hirnstamm (Abb. 3). Abwehrreaktionen wurden aus zwei «zentral» liegenden Arealen erhalten, von denen das eine im vorderen Hypothalamus, das andere im zentralen Höhlengrau des Mittelhirns liegt; Fluchtreaktionen aus einer größeren, gemeinsamen Zone, die die Areale für Abwehr umgibt und untereinander verbindet. Die Areale für Abwehr sind nicht scharf gegen die Fluchtzone abgegrenzt; in Übergangsbereichen zwischen beiden bewirkt die Reizung Fauchen mit nachfolgender Flucht. Wird andererseits einem Tier, das auf Reizung in der Fluchtzone mit Flucht reagiert, der Fluchtweg mit den Händen versperrt, dann kann dieses zur Abwehr übergehen und mit Fauchen reagieren.

Diese topographische Besonderheit der zentralen Repräsentation für Abwehr inmitten der Zone für Flucht sowie die unterschiedliche Aus-

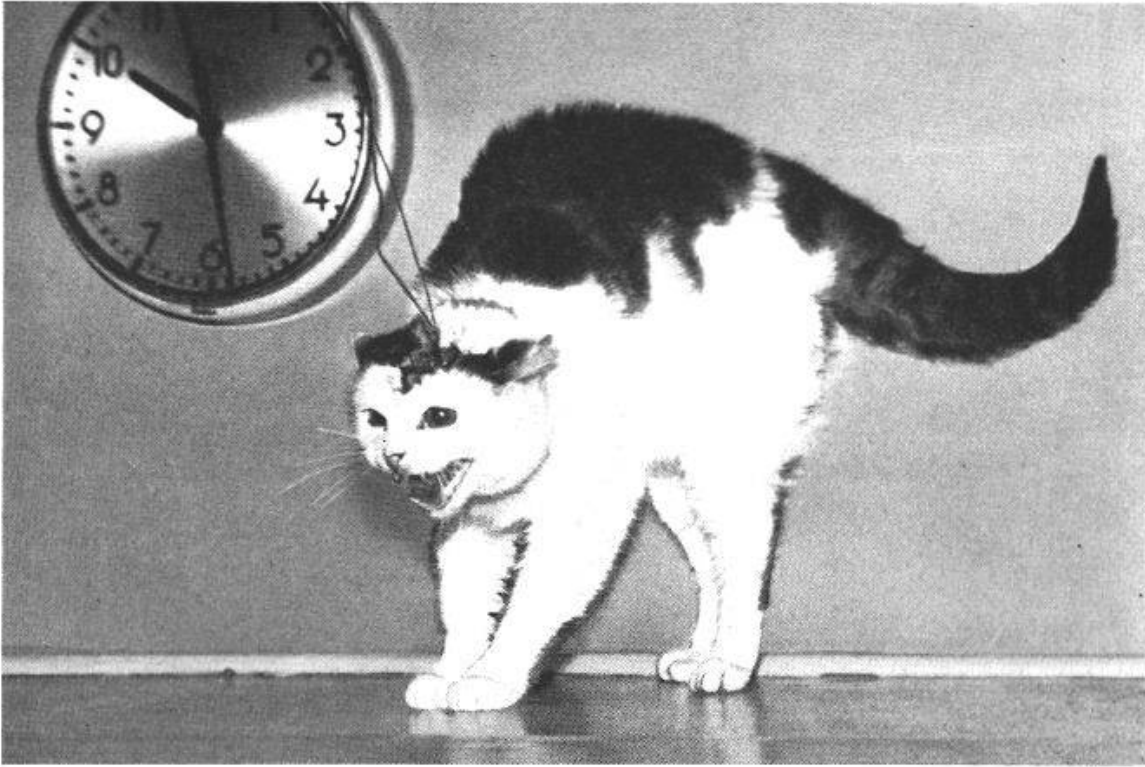


Abb. 2. Abwehrreaktion aus dem aktiven Areal im Hypothalamus. Fauchen in Abwehrhaltung, Erweiterung der Pupillen und Haarsträuben.

prägung der Reaktion je nach der Versuchssituation deuten darauf hin, daß die nervösen Substrate für die beiden Reaktionsweisen eng miteinander verflochten sind, und daß die Reaktionen Abwehr und Flucht einander nahe stehen. Um die funktionelle Beziehung der beiden aktiven Gebiete für Abwehr und Flucht herauszuarbeiten, wurde die Reizung im Abwehrareal des Hypothalamus mit der Reizung in der Fluchtzone der gleichen oder der gegenüberliegenden Seite des Hypothalamus kombiniert (*Brown, Hunsperger* und *Rosvold*, in Vorbereitung). Vergleichsweise wurde auch Reizung im einen Abwehrareal mit Reizung im anderen, gegenüberliegenden Abwehrareal kombiniert und – in Versuchen, die als Kontrollen dienten – mit Reizung von Strukturen außerhalb des aktiven Gebietes für diese Affektreaktionen. Um die Ausbreitung des Reizstromes von einer Elektrode auf die andere zu vermeiden, wurden als Reizelektroden koaxiale Elektroden verwendet und jedes Elektrodenpaar über eine eigene Isolierungseinheit an das Reizgerät angeschlossen. Zur quantitativen Beurteilung des Erfolges der Kombination zweier Einzelreaktionen wurden die Latenzzeiten für Knurren und Fauchen innerhalb der Abwehrreaktion sowie die Anzahl der Lautäußerungen pro Zeiteinheit verwertet und, im Falle der Flucht, die Zeit bis zum Sprung. Die wechselweise Reizung mit je einem und mit beiden Elektrodenpaaren erfolgte in Zeitabständen von fünf Minuten zwischen dem Beginn der jeweils maximal

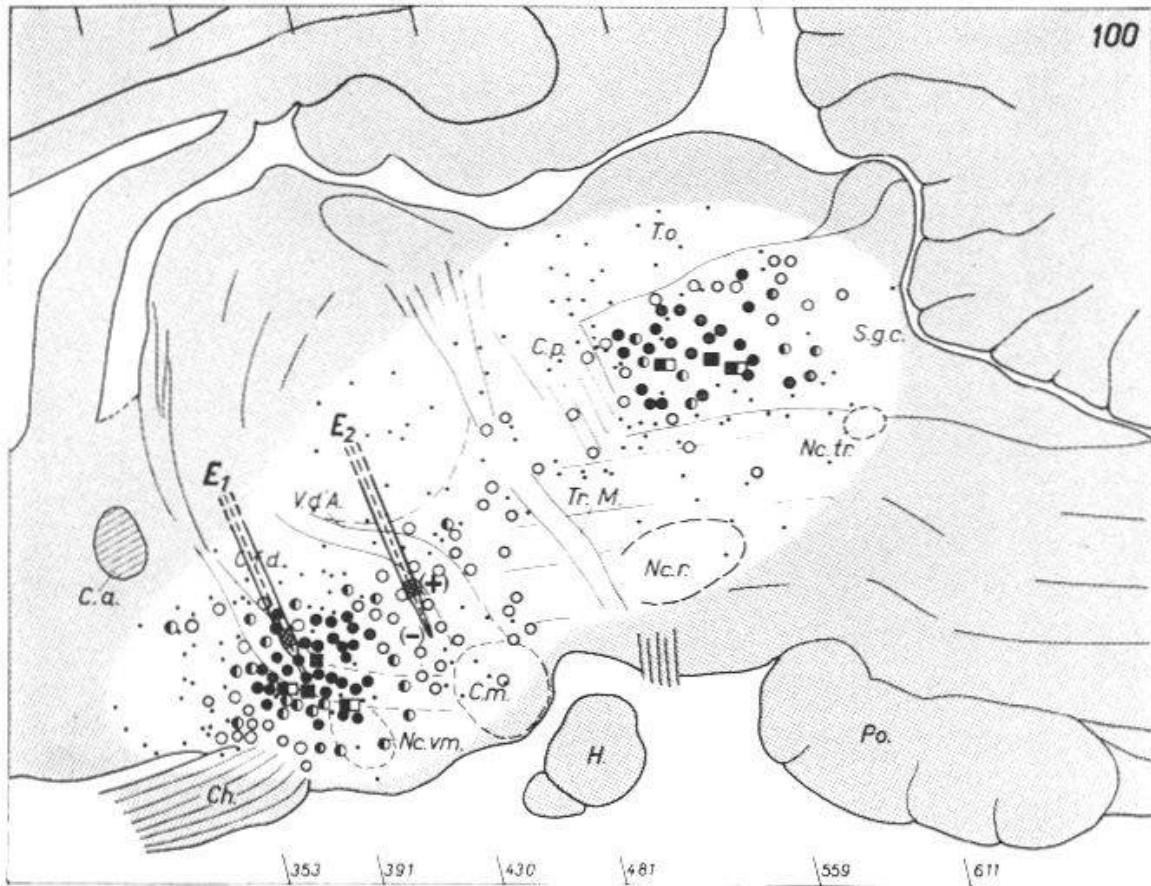


Abb. 3. Schematische Darstellung der Reizstellen für Affektreaktionen im Hirnstamm auf paramedianem Sagittalschnitt. (Hesssche Leitserie: S. 100.) ● Abwehrreaktion; ■ Abwehr/Angriffsreaktion; ■□ Abwehr/Angriffsreaktion gefolgt von Flucht; ● Fauchen gefolgt von Flucht; ○ Fluchtreaktion. Eingezeichnet ist die Lage zweier koaxialer Elektroden, E1 im Abwehrareal, E2 in der Fluchtzone. (Modifiziert nach Hunsperger 1956.)

eine Minute lang dauernden Reizungen. Das Vorgehen wurde dreimal wiederholt, um Durchschnittswerte zu erhalten.

Kombination zweier Abwehrreaktionen ergab eine Abwehrreaktion, die stärker war als jede der beiden Einzelreaktionen. Die Latenzzeiten für Knurren und Fauchen waren kürzer, und die Zahl der Laute pro Zeit war erhöht. Kombination der Abwehrreaktion mit einer Fluchtreaktion führte zu einer Verstärkung der Abwehr in der kombinierten Reaktion und zu einer Verzögerung der Flucht. Die verstärkte Abwehr zeigte sich in einer Verkürzung der Latenz für Fauchen gegenüber derjenigen der Einzelreaktion und einer Verkürzung der Intervalle für Fauchen. Knurren folgte manchmal dem Bilde für Fauchen, manchmal jedoch waren die Latenzzeiten und die Intervalle für Knurren in der kombinierten Reaktion länger. Gleichzeitige Reizung im Abwehrareal und in der Fluchtzone bringt somit besonders das Fauchen zur stärkeren Auswirkung. Obwohl die Latenz bis zum Sprung in der kombinierten Reaktion immer länger

war, erfolgte die Flucht bei allgemein heftigerer Erregung mit mehr Schwung. Abwehr und Flucht kombinierten sich in ähnlicher Art, wenn die Flucht aus der gleichen oder aus der gegenüberliegenden Seite im Hypothalamus ausgelöst wurde. Kombination einer Abwehrreaktion mit einem Weckeffekt, der durch Reizung außerhalb des Gebietes für Affektreaktionen bewirkt wurde, brachte entweder keine Änderung oder eine Verlängerung der Latenzzeiten für Knurren und Fauchen.

Reizung in der Fluchtzone bewirkte eine überraschend heftige Verstärkung der Abwehr, wenn als «Abwehrreiz» ein ausgestopfter Hund oder eine ausgestopfte Katze in die Versuchssituation eingeführt wurde. Das Versuchstier, das vor der Reizung die Attrappe lediglich mit einigem Mißtrauen beobachtete, begann bald nach Einsetzen der Reizung in der Fluchtzone zu knurren und zu fauchen. Mit zunehmender Erregung griff es die Attrappe mit Krallen und Zähnen an. Schließlich sprang das Tier in starker Erregung vom Tisch. Die Latenz dieser nachfolgenden, panikartigen Flucht war immer länger als die Latenz der primären Flucht in Abwesenheit der Attrappe. Diese Aktivierung der Abwehr in Gegenwart einer Attrappe wurde besonders von denjenigen Reizstellen in der Fluchtzone erhalten, die nahe dem Areal für Abwehr liegen (vgl. *Hunsperger* 1956).

Die Versuche zeigen, daß Reizung in der Fluchtzone eine Abwehrreaktion, die durch elektrische Reizung ausgelöst wurde, verstärkt und eine latent vorhandene Abwehr (Gegenwart der Attrappe) zur Auswirkung bringt. Umgekehrt führt Reizung im Abwehrareal, obwohl es die Flucht zeitlich verzögert, zu einer Verstärkung der Dynamik der Flucht. Die beiden Reaktionen Abwehr und Flucht stehen somit nicht im Wettstreit miteinander; sie sind als zwei Alternativen eines Verhaltens zu betrachten, das dem Selbstschutz dient.

Zusammenfassung

Innerhalb des mittels elektrischer Reizung im Gehirn der wachen Katze bestimmten Substrates für Affektreaktionen lassen sich im aktiven Gebiet des Hypothalamus und des Mittelhirns je ein Areal abgrenzen, aus dem eine Abwehr/Angriffsreaktion erhalten wird und eine größere, gemeinsame Zone für Flucht, welche die Areale für Abwehr umgibt und untereinander verbindet. Gleichzeitige Reizung mittels koaxialer Elektroden im Abwehrareal des Hypothalamus und in der Fluchtzone der gleichen oder der gegenüberliegenden Seite des Hypothalamus ergibt eine Abwehr-Flucht-Reaktion, bei der die Abwehr gegenüber der Einzelreaktion verstärkt ist und bei der die Flucht verzögert, aber mit mehr

Schwung erfolgt. Die Verstärkung der Abwehr zeigt sich in einer Verkürzung der Latenz und der zeitlichen Intervalle für Fauchen. Reizung in der Fluchtzone ergibt statt Flucht eine Abwehr-Angriffs-Reaktion, wenn die Abwehr durch die Gegenwart einer Attrappe unterschwellig aktiviert wird. Die Untersuchungen zeigen, daß die Reaktionen Abwehr und Flucht nicht im Wettstreit miteinander stehen, sondern zwei Alternativen eines Verhaltens darstellen, das dem Selbstschutz dient.

Résumé

Chez le chat à l'état de veille, la stimulation électrique de la substance grise de l'hypothalamus et du mésencéphale déclenche des réactions dites affectives. La réaction de défense s'obtient à partir d'une zone centrale, la réaction de fuite à partir d'un champ plus étendu qui entoure la zone centrale. La stimulation simultanée, à l'aide de deux électrodes coaxiales, situées l'une dans la zone de défense de l'hypothalamus, l'autre dans la zone de fuite, provoque la réaction de défense suivie de fuite. La réaction de défense ainsi obtenue est plus intense; celle de fuite est retardée, mais se produit avec plus d'élan. Le temps de latence du premier coup de félicissement et les intervalles entre les coups successifs sont raccourcis. En présentant une attrape (chien ou chat) à l'animal stimulé dans la zone de fuite, on provoque une réaction de défense-et-attaque au lieu de la réaction de fuite, ce qui signifie que la réaction de défense-et-attaque est facilitée par l'attrape. Ces expériences indiquent que les réactions de défense et de fuite ne sont pas des phénomènes opposés; il faudrait plutôt les considérer comme des formes alternatives de comportement, qui les deux tendent à protéger l'individu.

Riassunto

All'interno del substrato per reazioni affettive, determinato mediante stimolazione elettrica nel cervello del gatto sveglio, è possibile delimitare, tanto nel territorio attivo dell'ipotalamo, quanto in quello del mesencefalo, un'area da cui si ottiene una reazione di difesa/attacco, ed un'area più grande comune alle due regioni per la reazione di fuga, area questa che circonda e collega fra loro le due aree di difesa. La stimolazione contemporanea mediante elettrodi coassiali nell'area di difesa dell'ipotalamo e nella zona di fuga della stessa parte o della parte contralaterale dell'ipotalamo, provoca una reazione di difesa/fuga in cui la difesa appare rafforzata rispetto alla reazione singola, mentre la fuga avviene ritardata ma con più slancio. Il rafforzamento della reazione di difesa si manifesta

in un accorciamento della latenza e dell'intervallo di tempo per il soffiaze. La stimolazione nella zona di fuga provoca invece della reazione di fuga una di difesa/attacco qualora, facendo intervenire un tranello, la reazione di difesa venga attivata fino in prossimità della soglia. Le indagini mostrano che le reazioni di difesa e fuga non sono antagoniste, bensì rappresentano due alternative di un comportamento autodifensivo.

Summary

In the alert cat, electrical stimulation of the grey matter of the hypothalamus and the mid-brain produces emotional reactions. Mapping of the sites of stimulation reveals a spatially differentiated organisation within the active field. A threat response is obtained from centrally lying parts of the field, whereas flight is obtained from the border areas of it. Simultaneous stimulation by means of two coaxial electrodes, one situated in the area for threat, the other in the zone for flight, produces a threat response followed by flight. In this combined response the threat is strengthened in comparison with the single response while the flight is delayed, but then results with more determination; latency and time intervals for hissing responses are both shortened. If a dummy (cat or dog) is presented to the animal, stimulation in the flight zone may produce a threat-attack response instead of flight. The experiments suggest that threat and flight should be considered not opposite but alternatives responses serving self-protection.

Fernandez de Molina A. und Hunsperger R.W.: Central representation of affective reactions in forebrain and brainstem: Electrical stimulation of amygdala, stria terminalis, and adjacent structures. *J. Physiol.* **145**, 251-265 (1959). – *Hess W.R.:* Das Zwischenhirn. Benno Schwabe, Basel 1954. – *Hess W.R. und Brügger M.:* Das subkortikale Zentrum der affektiven Abwehrreaktion. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **1**, 33-52 (1943). – *Hess W.R., Brügger M. und Bucher V.:* Zur Physiologie von Hypothalamus, Area praecoptica und Septum, sowie angrenzender Balken- und Stirnhirnbereiche. *Mschr. Psychiat. Neurol.* **III**, 17-59 (1945/46). – *Hunsperger R.W.:* Affektreaktionen auf elektrische Reizung im Hirnstamm der Katze. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **14**, 70-92 (1956).

DISKUSSION

W. R. Hess (Zürich): Die interessanten Versuchsergebnisse von Herrn *Hunsperger* verdienen insofern ein besonderes Interesse, als eine bestimmte und hinsichtlich ihrer Wirkung sinnvolle Funktion zu einem genau umschriebenen System sehr exakt in Beziehung gesetzt ist. Eine nächste Aufgabe wird sein, weitere Leistungen auf ihre Repräsentation zu prüfen, z. B. den Freßtrieb, die Wärmebildung (Kältezittern), Entwärmung bei Wärmestauung (Hacheln) und so weiter. – Man kann nach den bereits vor-

liegenden Befunden hoffen, daß es gelingen wird, einen klaren Einblick in die funktionelle Organisation zunächst im Bereich des Hirnstammes zu gewinnen, inbegriffen dessen Bedeutung für die psychischen Vorgänge.

V. Demole (Lausanne): Par injection de 1/20 de ml de solution de chlorure de Ca ou de K au même lieu, dans la région paraventriculaire du chat, on provoque des réactions opposées d'agression par le K, et d'apaisement par le Ca. Comment expliquer la similitude de ces effets avec ceux obtenus par la stimulation électrique ?

R. W. Hunsperger an V. Demole: Die durch den kathodischen elektrischen Reiz bewirkte Reaktion ist wohl die Folge einer direkten Erregung der Neurone im gereizten Bezirk und der sich daran anschließenden Ausbreitung der Erregung durch synaptische Aktivierung weiterer zum System des Abwehr-Angriffs-Verhaltens gehörender Neurone. Es ist denkbar, daß auch die cerebrale Injektion von K-Ionen depolarisierend wirkt und daß dadurch die Entladungsfrequenz der für das aggressive Verhalten maßgebenden Neurone gesteigert wird; umgekehrt könnte die Injektion von Ca-Ionen die Erregbarkeit dieser Neurone vermindern und so zu einer Beruhigung des Tieres führen.

H. Kuske (Bern): Es würde mich interessieren, ob beim Hund Angriffsreaktion und Demutsbezeugung lokalisiert wurden und was sich ergäbe, wenn beide Zonen gleichzeitig gereizt würden.

R. W. Hunsperger an H. Kuske: Hirnreizungen am Hund mit affektiven Reizantworten wurden meines Wissens bis heute noch nicht durchgeführt. Ich würde erwarten, daß die Kombination einer Angriffsreaktion mit einer Demutsreaktion zu einem Wettstreit der beiden Reaktionen führen würde.

W. R. Hess an H. Kuske: Es ist dringend zu empfehlen, sich erst möglichst an eine Tierart zu halten. Die Katze ist gleichsam typisiert; der Hund hat eine große Variationsbreite. Auf Hunde überzugehen ist wohl die Zeit erst gekommen, wenn man sich über eine typisierte Tierart bis zu einem gewissen Grad im klaren ist.

P. Gloor (Montreal): Ich möchte Herrn Dr. *Hunsperger* fragen, in welcher Weise die Abwehr- oder Fluchtreaktion modifiziert wird, wenn gleichzeitig in einer trophotropen Region des Hypothalamus gereizt wird. Es scheint mir, daß die Abwehr und Fluchtreaktion von einem Teil der ergotropen Zone ausgelöst wird, und es wäre daher interessant, zu wissen, ob und in welcher Weise die Reaktion durch gleichzeitige Reizung in der trophotropen Region modifiziert wird.

R. W. Hunsperger an P. Gloor: Eine Verlängerung der Latenzzeiten für Knurren und Fauchen wurde in Versuchen mit gleichzeitiger Reizung im Abwehrreal des vorderen, intermediären Hypothalamus und im lateralen, hinteren Hypothalamus – einer im wesentlichen «ergotropen» Region – erzielt. Die verzögernde Wirkung der im lateralen Hypothalamus erzielten Weckeffekte, die mit Schnuppern verbunden waren, scheint vor allem dadurch bedingt zu sein, daß die Aufmerksamkeit des Tieres in eine ganz andere Richtung gelenkt wird. Im Verhalten des Tieres überlagern sich oft – wie z. B. beim Schnuppern – ergotrope (Weckung) und trophotrope Einstellungen.

H. H. Jasper (Montreal, Canada): Je me demande, si les réactions décrites par le Dr. *Hunsperger* sont vraiment antagonistes, car la fuite et l'attaque ne sont que deux variations de réponses à des situations équivalentes de l'ambiance: il s'agit de situations dangereuses pour l'animal avec réponses communes, telles que les a exposées le Prof.

Cannon de Harvard as «flight or fight», l'hypothalamus antérieur «of activation of the sympathetic nervous system». Certes, ces deux réponses ne sont pas opposées de la même façon que les réactions «approach and avoidance» des psychologues américains, ni à comparer avec les zones positives et négatives du Dr. *Olds*, étudiées à l'aide de la méthode de «self-stimulation». L'existence de régions pour l'attaque dans l'hypothalamus antérieur me semble être en désaccord avec les données décrites auparavant par le Prof. *Hess* et avec les localisations des régions positives pour la «self stimulation» selon le Dr. *Olds*.

R. W. Hunsperger an H. H. Jasper: Ich bin ganz Ihrer Ansicht, Herr Prof. *Jasper*, daß die beiden der Feindvermeidung bzw. -abwehr dienenden Reaktionen Flucht und Abwehr-Angriff nicht als antagonistische Reaktionen aufgefaßt werden dürfen. Ich habe sie darum auch als Alternativen eines Verhaltens bezeichnet, das dem Selbstschutz dient. Die von mir angegebene Lokalisation des aktiven Gebietes für Abwehr-Angriff im vorderen Hypothalamus stimmt mit der von *Hess* und *Brügger* 1943 mitgeteilten Lokalisation des Zentrums für die «affektive Abwehrreaktion» überein.