Zeitschrift: Bulletin der Schweizerischen Akademie der Medizinischen Wissenschaften = Bulletin de l'Académie suisse des sciences médicales = Bollettino dell' Accademia svizzera delle scienze mediche

Herausgeber: Schweizerische Akademie der Medizinischen Wissenschaften

Band: 21 (1965)

Artikel: Neurophysiologische Grundlagen des affektiven Verhaltens

Autor: Hunsperger, Robert W.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-307590

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 17.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

D.K.: 612.821.3: 612.826

Aus dem Physiologischen Institut der Universität Zürich

Neurophysiologische Grundlagen des affektiven Verhaltens

Von Robert W. Hunsperger

Mit dem Begriff affektives Verhalten werden instinktive Reaktionsweisen bezeichnet, denen als subjektive Korrelate Affekte zugeordnet sind. Die affektiven Reaktionen sind Ausdrucksbewegungen von Stimmungen und besitzen die Kraft der Stimmungsübertragung auf andere im selben Biotop lebende Wesen. Sie verzehren sich meist in einem Bewegungsablauf. So entlädt sich z. B. die aggressive Stimmung im Angriff; die Angststimmung in der Flucht.

Im vorliegenden Beitrag sollen das Abwehr-, Flucht- und Angriffsverhalten beim Tier beschrieben und die mit der Methode der Hirnreizung an der wachen, frei beweglichen Katze gewonnenen Ergebnisse über die zentral-nervösen Mechanismen dieser Verhaltensweisen dargelegt werden.

Das Abwehrverhalten

Das Abwehrverhalten nimmt eine Mittelstellung zwischen Flucht- und Angriffsverhalten ein. Nach Ansicht der Verhaltensphysiologen hat es sich aus einer Überlagerung der beiden Instinktbewegungen der Flucht und des Angriffes im Laufe der Stammesgeschichte zu einer neuen Bewegungsweise entwickelt (*Tinbergen* 1953) und die besondere Signalfunktion (*Tinbergen* 1956) des Drohens erworben. Dieses Drohen ist uns beim Hund in der Form des sogenannten «Angstbeißers» vertraut. Im mimischen Ausdruck des in Abwehr fletschenden Hundes überlagern sich Zeichen der Angst – wie Anlegen der Ohren, nach hinten Ziehen der Mundwinkel, glatte Stirn, mit Zeichen der Aggression – nämlich Emporziehen der Oberlippe mit Bloßlegen der Zähne, «Zornfalten» über Nasenwurzel und Stirne, sowie Sträuben der Nackenhaare (*Lorenz* 1963). Bei der Katze kombinieren sich im Minenspiel der Abwehr ebenfalls diese Ausdrucksbewegungen von Angst und Aggression; zum visuellen Ausdruck der ambivalenten Stimmung tritt immer auch ein akustischer

hinzu, nämlich das Fauchen. Nach *Leyhausen* (1956) kann das bekannte Buckeln, das die Katze einem feindlichen Hund gegenüber zeigt, als Resultante einer Rückzugsbewegung der Vorderpartie des Tieres über die nicht weichende hochgerichtete Hinterpartie aufgefaßt werden.

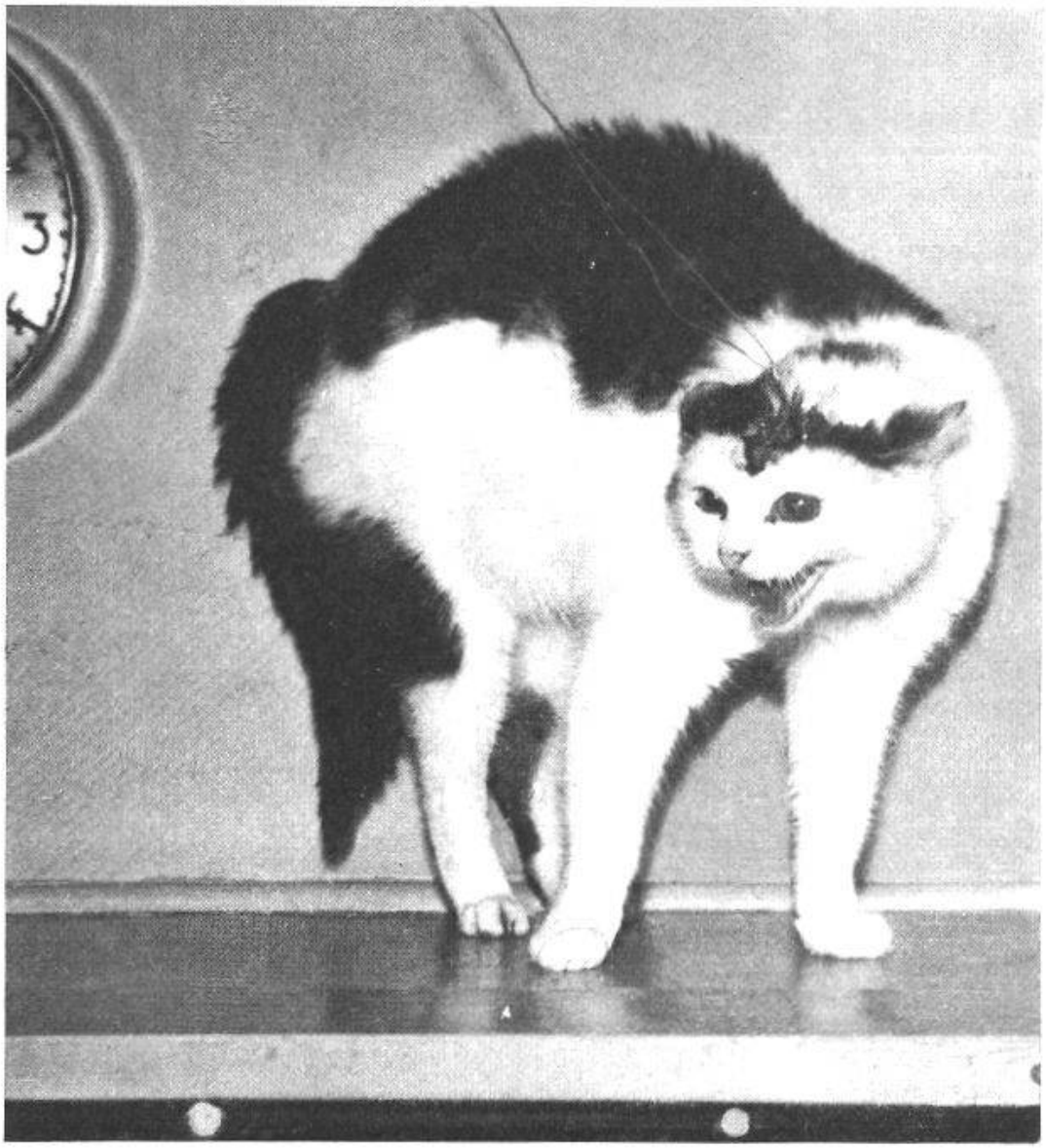

Abb. 1. Abwehrreaktion auf elektrische Reizung im perifornikalen Substrat des Hypothalamus. Fauchen, Zurücklegen der Ohren, Kopfsenken und Buckeln; Erweiterung der Pupillen und Haarsträuben. (Aus *Hunsperger* 1963.)

Das Abwehrverhalten läßt sich an der Katze durch künstliche Aktivierung bestimmter zentral-nervöser Strukturen reproduzieren (Abb. 1). Durch Einführung der Methodik der elektrischen Reizung subkortikaler Hirnabschnitte am wachen, frei beweglichen Tier hat *W. R. Hess* (1932) den Weg geöffnet, die zentral-nervöse Organisation komplexer Verhaltensweisen zu studieren und 1927 den Nachweis erbracht, daß Triebhandlungen eine Verankerung im zentral-nervösen Apparat besitzen (*Hess*

1928). Mit der Methode der lokalisierten Reizung wurde die Voraussetzung geschaffen, neben den mit Abtragung von Hirnteilen arbeitenden Techniken (*Bard* 1928; *Bard* und *Macht* 1958), eine genaue Abgrenzung der maßgebenden Strukturen für bestimmte Verhaltensweisen vorzunehmen und die Natur der durch die künstliche Aktivierung ausgelösten Reaktionen an einem in seinen Äußerungen freien Tier, dessen Gehirn unbeschädigt bleibt, zu analysieren.

Die von *Hess* im Zwischenhirn und angrenzenden Gehirnabschnitten durchgeführten Reizversuche ermöglichten die Abgrenzung eines zentralnervösen Substrates für Abwehrreaktion in der sogenannten perifornikalen Region des Hypothalamus; Ergebnisse, die von *Hess* und *Brügger* (1943) unter dem Namen «das Zentrum der affektiven Abwehrreaktion» veröffentlicht wurden.

Ausdehnung der *Hess*schen Untersuchungen mit einer von *Wyss* (1950, 1960) im elektrischen Teil weiterentwickelten Technik auf Strukturen im Mittelhirn (*Hunsperger* 1956) und im Vorderhirn (*Fernandez de Molina* und *Hunsperger* 1959) zeigen, daß das Abwehrverhalten nicht nur aus dem Substrat im Hypothalamus, sondern aus einem weiten, kettenartig gegliederten System erhalten wird, das sich vom Höhlengrau des Mittel- und Zwischenhirns über die Stria terminalis bis in dorsomediane Teile des Mandelkerns im Vorderhirn erstreckt.

Die aus dem *Hypothalamus* ausgelöste Reaktion (Abb. 1) ist charakterisiert durch Fauchen, Zurücklegen der Ohren und Retraktion der Mundwinkel, starke Dilatation der Pupillen und Sträuben der Haare an Rücken und Schwanz. Das Tier nimmt eine Abwehrhaltung ein mit Senken und leichtem Einziehen des Kopfes, Zurücknehmen der Vorderfüße und Buckeln. Es ist gleichzeitig bereit, mit den Vorderpfoten einen Schlag gegen einen angreifenden Feind zu führen.

Die aus dem *Mittelhirn* bei gleich starker Reizintensität erhaltene Reaktion ist vor allem gekennzeichnet durch Fauchen, während Abwehrmimik und Abwehrhaltung nicht immer völlig zur Ausprägung kommen (*Hunsperger* 1956).

Die Lage der aktiven Stellen für Abwehrreaktion im Hirnstamm ist in Abb. 2 wiedergegeben. In Übereinstimmung mit der von *Hess* und *Brügger* angegebenen Lokalisation gruppieren sich die aktiven Stellen im Hypothalamus in der perifornikalen Region. Das aktive Gebiet im Mittelhirn umfaßt das Dach, die Wand und den Boden des Aquäduktgraues und erstreckt sich in cranio-caudaler Richtung von der Höhe der hinteren Kommissur bis auf die Höhe des Trochleariskernes.

Die aus dem *Vorderhirn* erzielte Reaktion (Abb. 3) ist charakterisiert durch Knurren, das bald nach Einsetzen des Reizes auftritt. Im Laufe

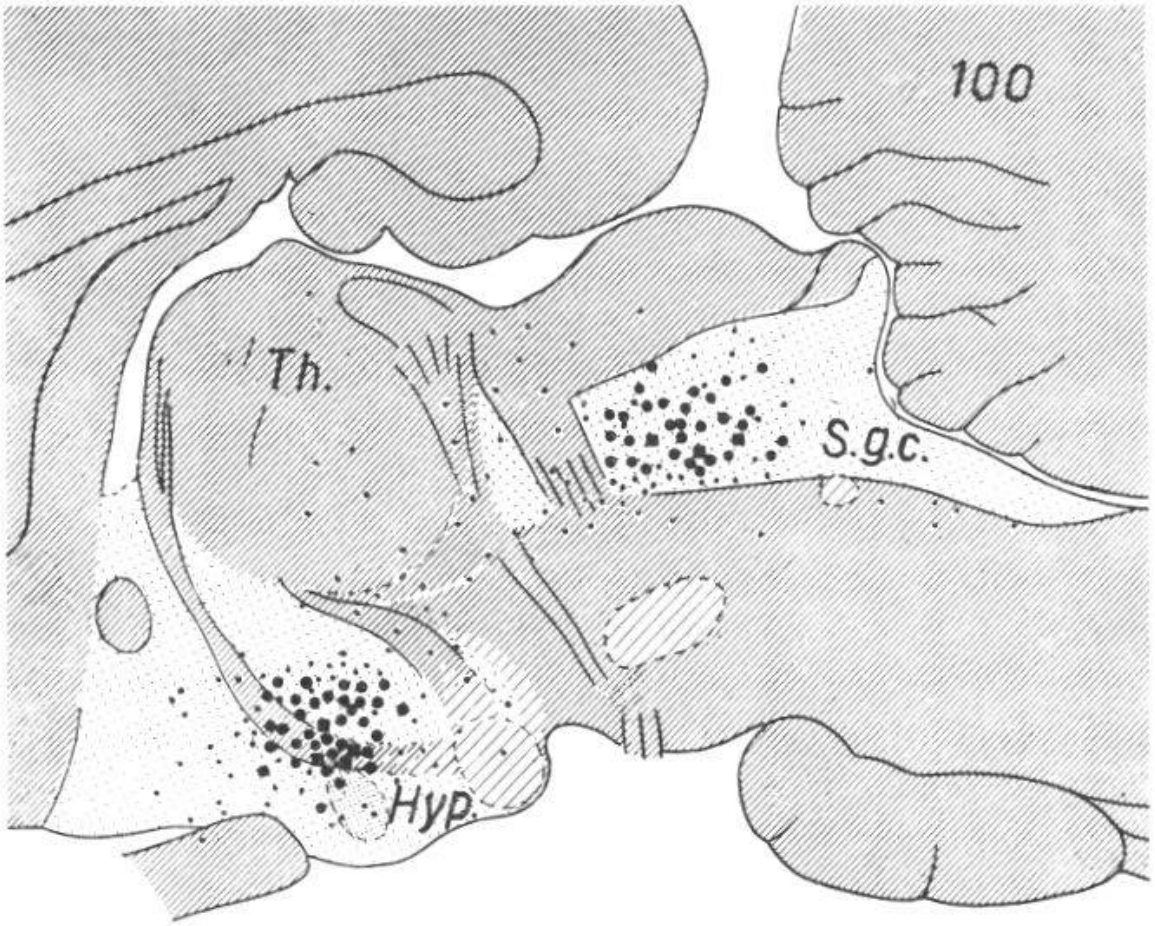

Abb. 2. Lokalisation der aktiven Reizstellen für Abwehrreaktion auf einem paramedianen Sagittalschnitt durch den Hirnstamm der Katze (*Hess*sche Leitserie S. 100). ● Abwehrreaktion. ■ Abwehr-Angriffs-Reaktion. • negative Reizstellen. Hyp. = Hypothalamus, S.g.c. = Zentrales Höhlengrau des Mittelhirns (substantia grisea centralis mesencephali), Th. = Thalamus.

der 45 sec bis maximal 1 min dauernden Reizung wird das Knurren drohender, das Tier senkt den Kopf, und die Ohren werden nach hinten gelegt (Abb. 3b). Gegen Ende der Reizung bricht das Fauchen wiederholt durch, Abwehrmimik und Abwehrhaltung werden verstärkt (Abb. 3c). In einzelnen Fällen wird an Stelle von Fauchen lautes Abwehrkreischen ausgelöst. Diese, für den Mandelkern als typisch beschriebene Reaktion, unterscheidet sich von der von *Kaada* u. Mitarb. (*Kaada*, *Andersen* und *Jansen* 1954; *Ursin* und *Kaada* 1960) aus der gleichen Struktur erzielten insofern, als ein kontraversives Wenden von Kopf und Vorderkörper, das nach *Kaada* einen integralen Teil dieses Verhaltens bildet, nicht notwendigerweise erzielt wird. Diese Wendeeffekte wurden von *Fernandez de Molina* und *Hunsperger* als motorische Reaktionen gedeutet, die infolge Stromschleifenwirkung auf benachbarte Strukturen erzeugt werden. Für eine weitere Diskussion der zum Teil unterschiedlichen Reizantworten verschiedener Autoren sei auf eine kürzlich erschienene Übersichtsarbeit (*Hunsperger* 1963) verwiesen.

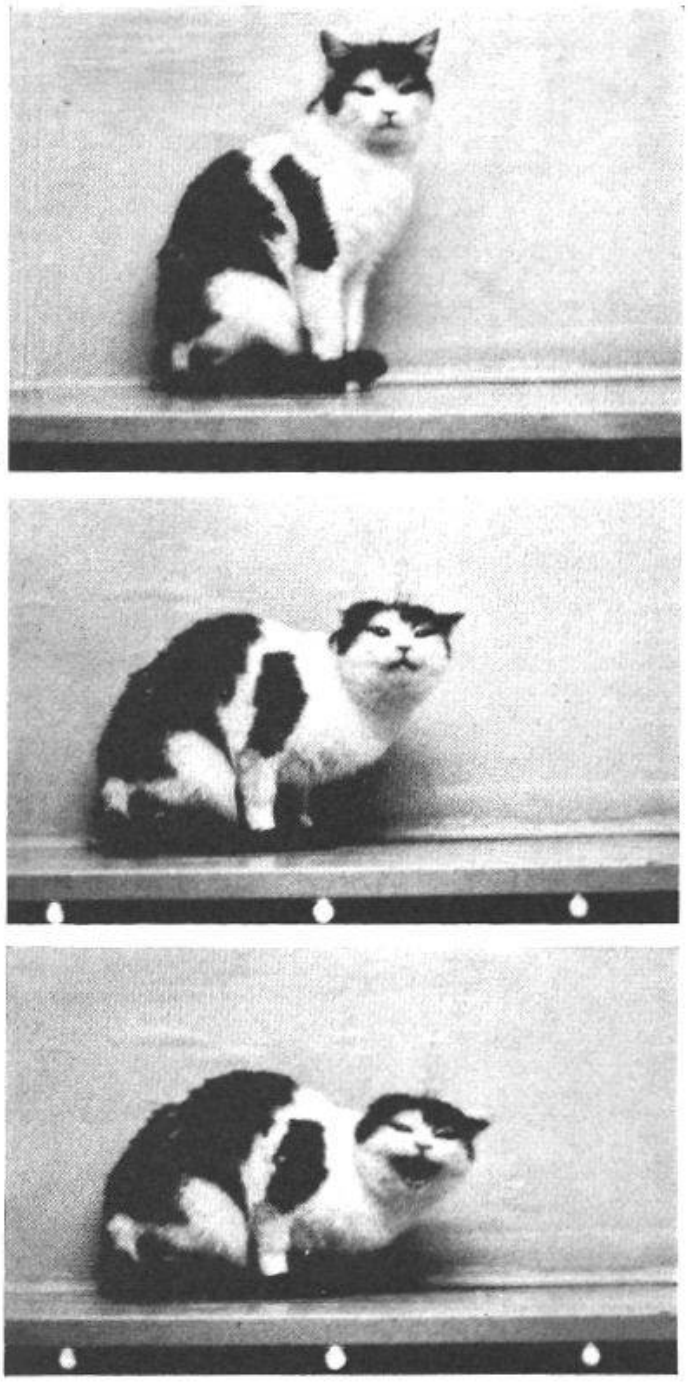

Abb. 3. Abwehrreaktion auf elektrische Reizung im Mandelkern. – a) Ausgangslage (vor der Reizung). – b) 25 sec nach Reizbeginn: Knurren, Kopfsenken, Zurücklegen der Ohren. – c) 35 sec nach Reizbeginn: Fauchen, Verstärkung der Abwehrmimik und Abwehrhaltung. (Aus *Fernandez de Molina* und *Hunsperger* 1959.)

Die Ausdehnung des maßgebenden Gebietes für Abwehrreaktion im Mandelkern ist in Abb. 4 wiedergegeben. Die aktiven Stellen für Knurren (schwarze Kreise) und für Knurren und Fauchen bzw. Abwehrkreischen (schwarze Quadrate) gruppieren sich in dorso-medianen Teilen des Mandelkerns, in einem Gebiet, aus dem verschiedene Komponenten der Stria terminalis entspringen. Die aktiven Stellen lassen sich über den

Mandelkern hinaus in die Stria terminalis verfolgen; sie finden sich im ganzen Verlauf dieses Faserzuges entlang dem lateralen Ventrikel (nicht illustriert), im Bettkern der Stria terminalis auf Höhe der vorderen

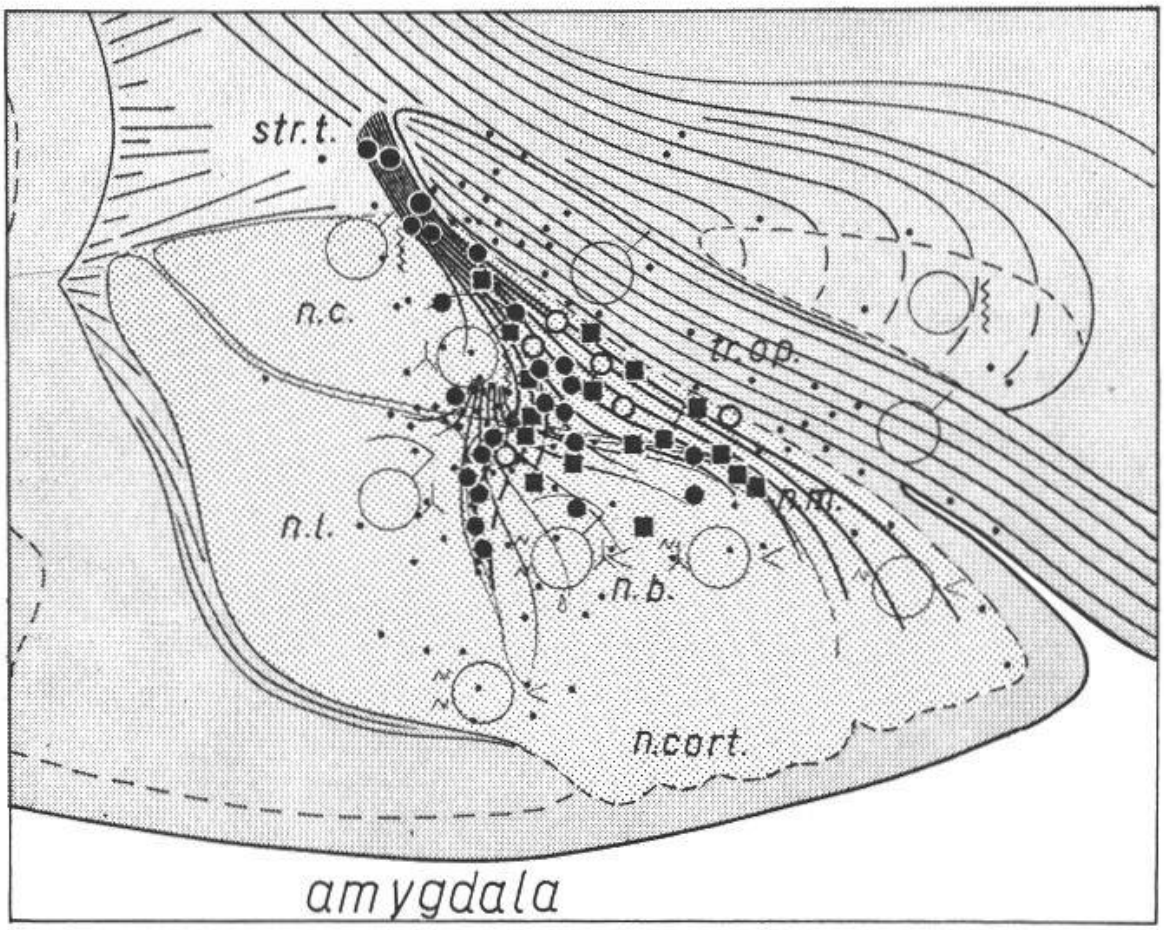

Abb. 4. Lokalisation der aktiven Reizstellen für Abwehrreaktion im Mandelkern und der Stria terminalis auf einem Frontalschnitt. • Reaktion mit Knurren. ▪ Reaktion mit Knurren-Fauchen und Knurren-Abwehrkreischen. o Reizstellen für Flucht. • negative Reizstellen mit teils motorischen, teils vegetativen Effekten, die nicht zum Bilde der Abwehrreaktion gehören.

n. b.	nucleus basalis	n. m.	nucleus medialis
n. c.	nucleus centralis	tr. op.	tractus opticus
n. cort.	nucleus corticalis	str. t.	stria terminalis
n. l.	nucleus lateralis		

Kommissur und entlang der hypothalamischen Komponente der Stria terminalis. Dadurch wird der Anschluß des aktiven Gebietes im Vorderhirn an dasjenige im Hypothalamus gewährleistet (s. Abb. 8).

Das Flucht- und Angriffsverhalten

Im Leben der Wildtiere spielt die Feindvermeidung durch Flucht eine beherrschende Rolle. Die ständige Bereitschaft zur Flucht findet sich vor allem bei Tieren, die zu ihren Gegnern in einem Jagdtier-Beutetier-Verhältnis stehen (*Hediger* 1954). Als Auslöser der Flucht

wirken vom Jagdtier oder vom Menschen ausgehende Signalreize (*Tinbergen* 1956). Diese werden aber nur dann beantwortet, wenn eine bestimmte Distanz zwischen dem möglichen Angreifer und dem Beutetier unterschritten wird (Fluchtdistanz, *Hediger* 1934). Wird ein Tier auf der Flucht verfolgt und verringert sich dabei die Entfernung zwischen dem Fliehenden und dem Verfolger auf eine bestimmte Größe (Wehrdistanz, *Hediger*), so wird das Tier von der Flucht auf Verteidigung umstellen. In solcher Lage stellt sich die Katze z. B. einem sie jagenden Hund durch Einsatz der Abwehrreaktion entgegen. Dieses Wehrverhalten bedeutet gewissermaßen eine letzte Warnung an den Verfolger. Läßt der Verfolger aber trotz dieser Warnung nicht ab und wird eine Weiterflucht etwa dadurch unmöglich, daß der Hund die Katze bereits von hinten zu packen droht, muß das verfolgte Tier zum Angriff aus Notwehr übergehen. Ein solcher Angriff wird von *Hediger* (1934) als «kritische Reaktion» bezeichnet. Die Katze führt diesen Angriff aus der Abwehr heraus, setzt in höchster Notwehr aber auch seine offensive Waffe, nämlich den Biß ein. Von diesem Angriffsverhalten in der kritischen Situation zu unterscheiden sind erstens der reine Abwehr-Angriff, der immer aus einer gewissen Distanz mit Tatzenhieben erfolgt und zweitens der überlegen geführte, nicht von Abwehr überlagerte Angriff, der durch den Nackenbiß und das Werfen des Gegners charakterisiert ist (*Leyhausen* 1956).

Diesem größeren Funktionskreis des Selbstschutzverhaltens aus Flucht, Abwehr und Angriff liegt ein zentral-nervöses System im Hirnstamm zugrunde, das auch neuroanatomisch eine Einheit bildet. Die *Fluchtreaktion* wird durch künstliche Reizung aus Strukturen erhalten, die den Substraten für Abwehrreaktion unmittelbar anliegen und sie allseitig umgeben. Abb. 5 zeigt die topographische Lage der aktiven Reizstellen für Flucht (weiße Kreise) in Beziehung zu denjenigen für Abwehr (schwarze Kreise) auf einem para-medianen Sagittalschnitt. Die Reizstellen für Flucht umgeben im Hypothalamus das Substrat für Abwehr cranial, dorsal, caudal und zum Teil auch basal, sie lassen sich caudalwärts im hinteren Hypothalamus und in angrenzenden Teilen des Subthalamus bis in die Wand des Aquädukteinganges verfolgen und umgeben im Mittelhirn wiederum allseitig das Substrat für Abwehrreaktion. Abwehr- und Fluchtareale sind jedoch nicht scharf gegeneinander abgegrenzt; in Übergangsgebieten zwischen beiden wird Fauchen mit nachfolgender Flucht ausgelöst (halbschwarze Kreise).

Auf der Stufe des Vorderhirns wird die Fluchtreaktion selten erhalten. Die aktiven Stellen für Flucht im Mandelkern liegen zerstreut zwischen denen für Knurren und Fauchen (Abb. 4).

Der *Abwehr-Angriff* wird aus den Arealen für Abwehrreaktion im Hirnstamm erzielt, wenn dem Tier durch Hinhalten eines Stabes, der Hand des Untersuchers (*Hunsperger* 1956), oder durch Hinstellen einer ausgestopften Katze (*Brown*, *Hunsperger* und *Rosvold* 1964) ein Angriffs-

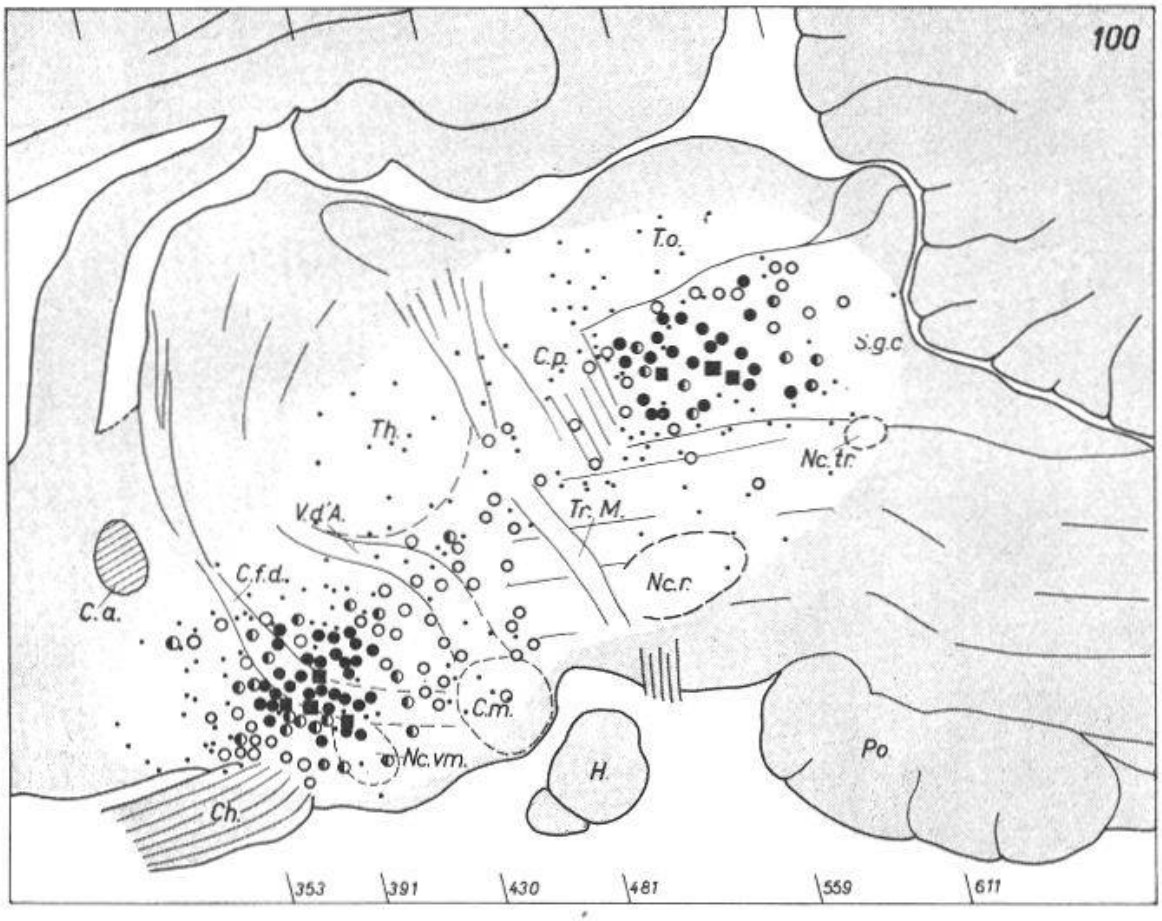

Abb. 5. Lage der aktiven Reizstellen für Flucht-, Abwehr- und Abwehr-Angriffs-Reaktion im Zwischen- und Mittelhirn auf paramedianem Sagittalschnitt (*Hesss*sche Leitserie S. 100). o Fluchtreaktion. ◐ Fauchen gefolgt von Flucht. ● Abwehrreaktion. ■ Abwehr-Angriffs-Reaktion. • negative Reizstellen. (Modifiziert nach *Hunsperger* 1956.)

C. a.	Commissura anterior	Nc. vm.	Nucleus ventromedianus hypothalami
C. f.d.	Columna fornicis descendens	Po.	Pons
C. m.	Corpus mammillare	S. g. c.	Substantia grisea centralis mesencephali
C. p.	Commissura posterior		
Ch.	Chiasma	T. o.	Tectum opticum
H.	Hypophyse	Th.	Thalamus
Nc. r.	Nucleus ruber	Tr. M.	Tractus Meynert
Nc. tr.	Nucleus trochlearis	V. d'A.	Tractus Vicq d'Azyr

objekt angeboten wird. In Abb. 5 sind die Reizstellen mit Angriffsreaktion auf einen Stab oder die Hand des Untersuchers mit schwarzen Quadraten wiedergegeben. Abb. 6 zeigt zwei Formen des Abwehr-Angriffes auf eine Stopfkatze bei künstlicher Reizung im Abwehrareal des Hypothalamus. In Abb. 6a prellt das Tier aus stärkster Abwehr mit

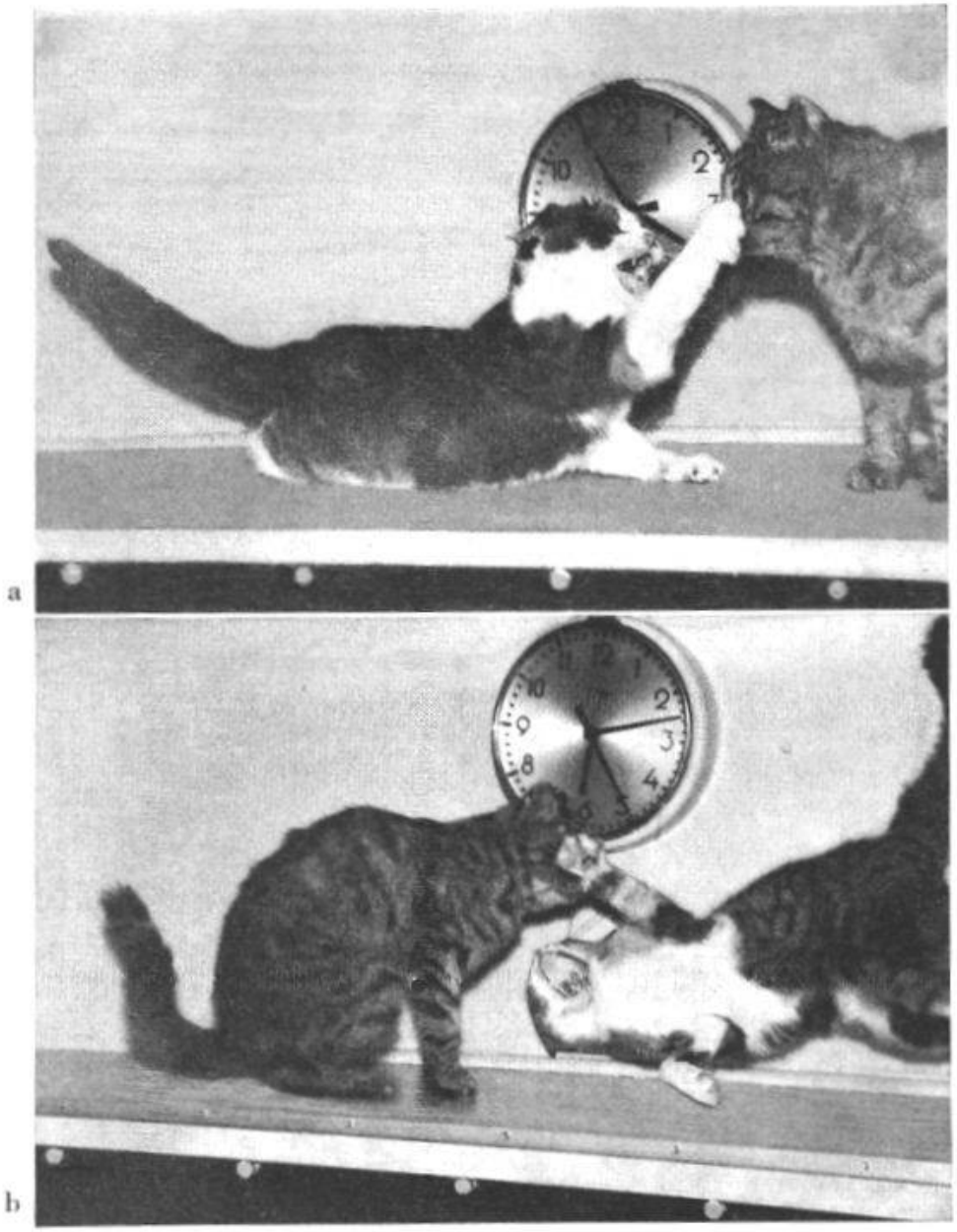

Abb. 6. Abwehr-Angriffs-Reaktion auf eine Stopfkatze bei elektrischer Reizung im Abwehrareal des Hypothalamus. – a) Abwehr-Angriff mit Tatzenhieb. – b) Abwehr-Angriff aus Rückenlage. (Nach *Brown*, *Hunsperger* und *Rosvold* 1964.)

Fauchen gegen den Gegner vor und führt einen gezielten Tatzenhieb gegen dessen Nase. In Abb. 6b wirft sich die fauchende Katze auf den Rücken, um den Gegner mit den Vorderpfoten zu fassen und an den bißbereiten Rachen heranzuziehen. Dieses Angriffsverhalten zeigt bereits Elemente der kritischen Reaktion. Wird dem Versuchstier statt einer Attrappe lediglich ein Holzkubus etwa gleicher Größe als Angriffsobjekt angeboten, dann unterbleibt der Angriff.

Der *kritische Angriff* wird ausgelöst, wenn die Katze in Gegenwart einer Attrappe (Katze oder Hund) am Rande des Abwehrareales in der Übergangszone zum Fluchtareal gereizt wird. Das auf den künstlichen

Reiz in neutraler Versuchssituation lediglich mit Fauchen und nachfolgender Flucht reagierende Tier kann in Gegenwart der Attrappe auf den gleichen künstlichen Reiz hin nun mit Abwehr reagieren und schließlich den Gegner mit gespreizten Vordertatzen umfassen und den

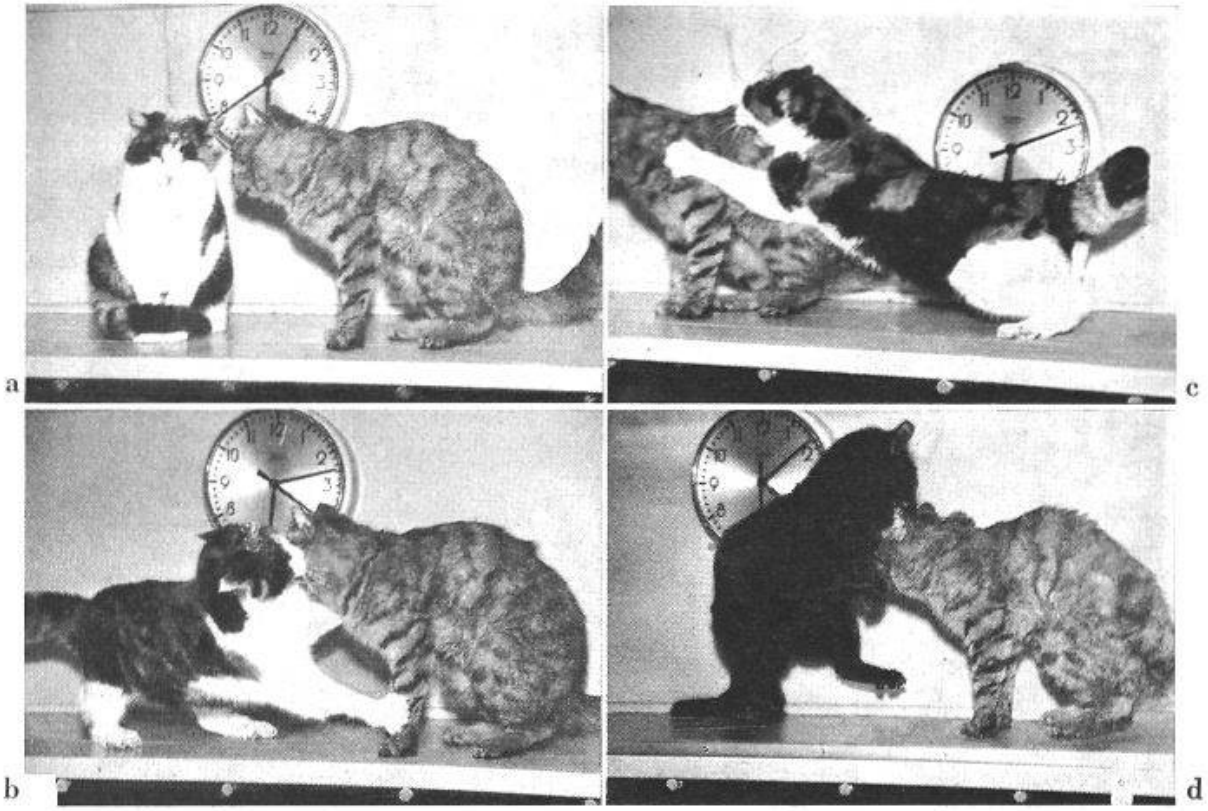

Abb. 7. «Kritische Angriffe» auf eine Stopfkatze bei Reizung im Übergangsgebiet zwischen Abwehr- und Fluchtzone im Hypothalamus. – a) Ausgangslage (vor der Reizung). – b) Angriff von vorne. – c) Angriff von hinten gegen den Nacken der Attrappe (Vers. 48). – d) Hochabwehr und Biß (Vers. 54). (Nach *Brown*, *Hunsperger* und *Rosvold* 1964.)

Biß anbringen. Abb. 7 zeigt einige Beispiele solcher kritischer Angriffe gegenüber einer Stopfkatze. In Abb. 7a ist die Ausgangslage vor der Reizung wiedergegeben. Das Versuchstier döst in Gegenwart der Attrappe. Abb. 7b und c zeigen zwei Formen des kritischen Angriffes dieses Tieres bei künstlicher Reizung. In b erfolgt der Angriff von vorne, in c von hinten. Endhandlung in beiden Fällen ist der Nackenbiß. In Abb. 7d ist an einer anderen Katze der Moment des Tötungsbisses festgehalten, der hier gegen Ohr und Nacken des Gegners angesetzt wird.

Die vorliegenden Untersuchungen zeigen, daß dem Selbstschutzverhalten ein geschlossenes subkortikales System zugrunde liegt, das durch Vermittlung des aktiven Substrates im Mandelkern Anschluß an kortikale Strukturen des basalen Vorderhirns gewinnt (Abb. 8). Diese

kortikalen Strukturen, insbesondere der Pyriformkortex und die anteroventralen Partien des Temporallappens, ermöglichen dem Tier die richtige Einschätzung einer ihm drohenden Gefahr (*Klüver* und *Bucy* 1939; *Akert* u. Mitarb. 1961; weitere Referenzen in *Hunsperger* 1963, S. 72–74). Mit dem Verlust dieser Strukturen einher geht eine schwere Beeinträchtigung des angeborenen, durch Schlüsselreize (*Tinbergen* 1956, S. 35–41) bestimmten Verhaltens (*Penfield* 1958).

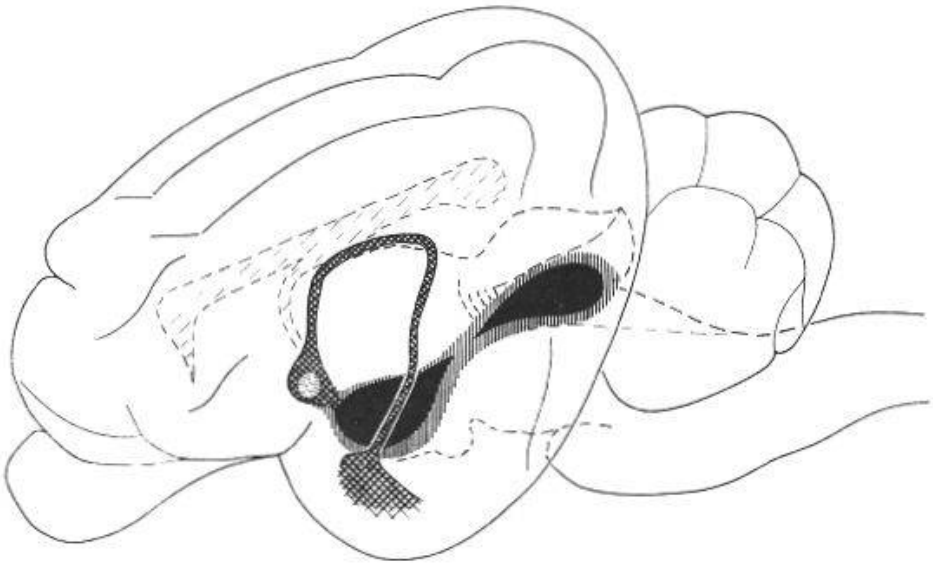

Abb. 8. Topographische Lage des zentral-nervösen Systems für Selbstschutzverhalten im Gehirn der Katze.

Aktives Gebiet des Hirnstammes, schwarz: zwei zentrale Zonen für Abwehr- und Abwehr-Angriffs-Reaktion, schraffiert: eine gemeinsame Zone für Fluchtreaktion.

Aktives Gebiet für Abwehrreaktion im Vorderhirn.

Das Abwehrverhalten, in dem sich – wie eingangs erwähnt – die Instinktbewegungen der Flucht und des Angriffes überlagern, kann durch künstliche Aktivierung eines einzigen und einheitlichen zentral-nervösen Substrates reproduziert werden. Es bedarf zu dessen Auslösung nicht der gleichzeitigen Aktivierung verschiedener Substrate für Flucht und Angriff. Dieses an der Katze gewonnene Ergebnis der zentral-nervösen Organisation des Abwehrverhaltens kann daher nichts beitragen zu der von *Tinbergen* (1953, 1959), *Lorenz* (1953) und anderen Verhaltensphysiologen vertretenen Arbeitshypothese, daß ein solches Verhalten aus den beiden Grundinstinkten der Flucht und des Angriffes herausgezüchtet wurde. Die Ergebnisse widersprechen dieser Hypothese jedoch nicht, da wir annehmen dürfen, daß mit der Prägung dieses Verhaltens im Laufe des stammesgeschichtlichen Prozesses auch der entsprechende zentral-nervöse Mechanismus ausgebildet wurde.

Künstliche Aktivierung innerhalb des Systems für Flucht- und Abwehrreaktion im Hypothalamus kann unter besonderen Umständen auch den Nackenbiß auslösen – ein Verhalten, das die Katze in reiner Form beim Beutefang und im überlegen geführten Rivalenkampf zeigt. Es ergeben sich Beziehungen zu den von *M. Brügger* (1943) aus dem *Hess*schen Material veröffentlichten Fällen mit triebhaftem Einbeißen des künstlich gereizten Tieres auf ungenießbare Objekte und der Entwicklung von Freßgier bei hingehaltenem Futter. Dieses als Beiß-Freßgier bezeichnete Syndrom (*Hess* 1954) wurde aus Strukturen im Hypothalamus erzielt, die caudal an das Substrat für Abwehrreaktion angrenzen und teilweise mit den Arealen für Abwehr und Flucht überlappen. Das Syndrom scheint ebenfalls Elemente zu enthalten, die dem Abwehr-Angriffs-Verhalten zuzuordnen sind. Es wäre daher vielleicht angezeigt, statt von Beißgier eher von Beiß*wut* zu sprechen.

Wasmann und *Flynn* (1962) konnten andererseits zeigen, daß Reizung eher seitlich des Abwehrareales im lateralen Hypothalamus bei der Katze reines Beutefangverhalten auf lebende Ratten auszulösen vermag, ohne daß diesem Angriff das für die Abwehr typische Fauchen vorangeht. Es scheint demnach, daß künstliche Reizung innerhalb des Hypothalamus in unmittelbarer Nachbarschaft zum Substrat für Abwehr-Angriff Formen des Verhaltens aktiviert, denen der Beißangriff gemeinsam ist. Je nach der Gesamtsituation wird dieser entweder zum Beutefang oder zur Vernichtung des Gegners eingesetzt.

Zusammenfassung

1. Elektrische Reizung in umschriebenen subkortikalen Gehirnabschnitten vermag an der wachen, frei beweglichen Katze ein Selbstschutzverhalten auszulösen, welches dem unter natürlichen Bedingungen vorkommenden weitgehend gleicht und das die drei Reaktionen Abwehr, Flucht und Abwehr-Angriff umfaßt.

2. Das für dieses Verhalten maßgebende zentral-nervöse Substrat dehnt sich vom Höhlengrau des Mittelhirns über die graue und zum Teil auch reticuläre Substanz des Hypothalamus bis in das Bett der Stria terminalis auf Höhe der vorderen Kommissur aus und erstreckt sich weiter kontinuierlich entlang der Stria terminalis bis in dorso-mediale Anteile des Mandelkerns im Vorderhirn.

3. Innerhalb dieses Systems wird Abwehrverhalten aus zwei zentral liegenden Zonen im Mittel- und Zwischenhirn, sowie aus dem Substrat im Vorderhirn erhalten; Flucht aus einer Zone im Hirnstamm, welche die Areale für Abwehr umgibt und untereinander verbindet. Ein Abwehr-

Angriff auf einen Stab, eine Person oder eine Attrappe wird bei verstärkter Reizung in den Arealen für Abwehrreaktion im Hirnstamm ausgelöst.

4. Elektrische Reizung im Übergangsgebiet zwischen Abwehr- und Fluchtarealen im Hypothalamus vermag in Gegenwart einer Feindattrappe (Katze, Hund) den kritischen Angriff auszulösen.

5. Neben den neurophysiologischen Grundlagen des Selbstschutzverhaltens werden kurz auch die zentral-nervösen Mechanismen des offensiven Angriffsverhaltens diskutiert.

Résumé

1. La stimulation électrique de régions circonscrites sous-corticales chez le chat non anesthésié et libre provoque des réactions de défense – posture de défense/menace; coups de griffes; fuite – qui ressemblent de manière frappante au comportement naturel de l'animal.

2. Le champ actif s'étend de la substance grise du mésencéphale par la région périfornicale de l'hypothalamus au lit de la strie terminale au niveau de la commissure antérieure, et de là par la strie terminale aux parties dorsomédianes de l'amygdale.

3. Au niveau de l'hypothalamus et du mésencéphale, le substratum de la réaction de fuite entoure de tous côtés les deux champs – l'un hypothalamique, l'autre mésencéphalique – à partir desquels on peut déclencher les réactions de défense/menace. Des réactions de défense/menace un peu modifiées peuvent être obtenues à partir de la strie terminale et de l'amygdale. Si l'on montre un bâton ou une attrape (chien, chat, renard empaillés) à l'animal au cours de la stimulation du substratum de la réaction de défense/menace au niveau hypothalamique ou mésencéphalique, l'animal donne des coups de griffes.

4. Il attaque l'attrape avec crocs et griffes («Kritischer Angriff») si la stimulation est à partir de la zone de transition (réaction de défense/menace, réaction de fuite) au niveau hypothalamique.

5. Les mécanismes centraux qui gouvernent les réactions d'attaque sont discutés.

Riassunto

1. Stimoli elettrici di determinate regioni cerebrali sotto-corticali, provocano nel gatto sveglio e libero nei suoi movimenti un comportamento di auto-difesa, il quale assomiglia molto a quello che avviene in condizioni naturali e che comprende le tre reazioni di difesa minacciosa, fuga, difesa-attacco.

2. Il substrato nervoso centrale responsabile di questo comportamento, si estende dalla sostanza grigia centrale del mesencefalo attraverso la

sostanza grigia e in parte minore attraverso la sostanza reticolare dell'ipotalamo fino al letto della stria terminalis a livello della commissura anteriore protraendosi lungo la stria terminalis fino alle parti dorsomediali del nucleus amygdaloideus nel telencefalo.

3. All'interno di questo sistema, il comportamento di difesa minacciosa è ottenuto da due zone centrali del mesencefalo-diencefalo, e dal substrato del telencefalo; la fuga da una zona del mesencefalo-diencefalo, che circonda e collega le zone responsabili per la difesa minacciosa. Una reazione difesa-attacco (con zampate) contro un bastone, una persona o una trappola, è prodotta da uno stimolo delle zone responsabili delle reazioni di difesa nel mesencefalo-diencefalo.

4. Stimoli elettrici delle zone di transizione tra area di difesa e di fuga dell'ipotalamo, sono in grado di provocare in presenza di un gatto o un cane impagliato un attacco con denti ed unghie (cosidetto «attacco critico»).

5. Oltre alle basi neurofisiologiche del comportamento di auto-difesa, si discutono brevemente i meccanismi nervosi centrali nell'attacco sulla preda.

Summary

1. Electrical stimulation of delimited areas in unanesthetized, freely-moving cats produces a series of responses which closely resemble normal patterns subserving self-preservation—posture of defence/threat; striking, i.e., attack with claws; flight.

2. The responsive field reaches from the central grey of the midbrain along the perifornical region of the hypothalamus into the bed of the stria terminalis at the level of the anterior commissure, and from thence by way of the stria terminalis to dorsomedial portions of the amygdala.

3. The defence responses at mesencephalic and hypothalamic levels were produced from an "inner zone", whereas the flight response was obtained from an "outer zone" which surrounds and unites the two inner fields. A somewhat modified defence pattern was obtained from the stria terminalis and the amygdala. At hypothalamic and midbrain levels, the defence response culminated in attack with claws if a stick or a dummy (dog, fox, cat) was shown to the animal during stimulation.

4. At the level of the hypothalamus, mixed responses were obtained from the territory in which defence and flight fields overlap. These mixed effects gave way to attack with claws and teeth ("Kritischer Angriff") if a dummy was presented during stimulation.

5. The central mechanisms concerned with various forms of attack are discussed.

Akert K., Gruesen R. A., Woolsey C. N. und *Meyer D. R.:* Klüver-Bucy syndrome in monkeys with neocortical ablations of temporal lobe. Brain **84,** 480–498 (1961).

Bard P.: A diencephalic mechanism for the expression of rage with special reference to the sympathetic nervous system. Amer. J. Physiol. **84,** 490–515 (1928).

Bard P. und *Macht M. B.:* The behaviour of chronically decerebrated cats. In: Neurological Basis of Behaviour. Ciba Found. Symp., Churchill, London 1958, p. 55–75.

Brown J. L., Hunsperger R. W. und *Rosvold H. E.:* In Vorbereitung (1964).

Brügger M.: Freßtrieb als hypothalamisches Syndrom. Helv. physiol. pharmacol. Acta **1,** 183–198 (1943).

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. (Lond.) **145,** 251–269 (1959).

Hediger H.: Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren. Biol. Zbl. **54,** 21–40 (1934).

– Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Büchergilde Gutenberg, Zürich 1954.

Hess W. R.: Stammganglien-Reizversuche. (Verh. dtsch. physiol. Ges. Sept. 1927). Ber. ges. Physiol. **42,** 554 (1928).

– Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. I. Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte. Georg Thieme, Leipzig 1932.

– Das Zwischenhirn. 2., erw. Aufl., Benno Schwabe, Basel 1954.

Hess W. R. und *Brügger M.:* Das subkortikale Zentrum der affektiven Abwehrreaktion. Helv. physiol. pharmacol. Acta **1,** 33–52 (1943).

Hunsperger R. W.: Affektreaktionen auf elektrische Reizung im Hirnstamm der Katze. Helv. physiol. pharmacol. Acta **14,** 70–92 (1956).

– Comportements affectifs provoqués par la stimulation électrique du tronc cérébral et du cerveau antérieur. J. Physiol. (Paris) **53,** 45–98 (1963).

Kaada B. R., Andersen P. und *Jansen J. jr.:* Stimulation of the amygdaloid nuclear complex in unanesthetized cats. Neurology (Minneap.) **4,** 48–64 (1954).

Klüver H. und *Bucy P. C.:* Preliminary analysis of functions of the temporal lobe in monkeys. Arch. Neurol. Psychiat. (Chic.) **42,** 979–1000 (1939).

Leyhausen P.: Verhaltensstudien an Katzen. Z. Tierpsychologie, Beiheft 2, 2. Aufl., Paul Parey, Berlin und Hamburg 1956.

Lorenz K.: Gemütsbewegungen bei Tieren. Schweiz. Z. «Sie und Er» **29,** Nr. 22, 22 (1953).

– Das sogenannte Böse. Zur Naturgeschichte der Aggression. Borotha-Schoeler, Wien 1963.

Penfield W.: Diskussion zu «The temporal lobe syndrome» von H. Klüver. In: Neurological Basis of Behaviour. Ciba Found. Symp. Churchill, London 1958, p. 183.

Tinbergen N.: Fighting and threat in animals. New Biology **14,** 9–24. Penguin Books, London 1953.

– Instinktlehre, dtsch. von O. Köhler, 2. Aufl., Paul Parey, Berlin und Hamburg 1956.

– Comparative studies of the behaviour of gulls (Laridae): a progress report. Behav., **15,** 1–70 (1959).

Ursin H. und *Kaada B. R.:* Functional localisation within the amygdaloid complex in the cat. Electroenceph. clin. Neurophysiol. **12,** 1–20 (1960).

Wasmann M. und *Flynn J. P.:* Directed attack elicited from hypothalamus. Arch. Neurol. (Chic.) **6,** 220–227 (1962).

Wyss O. A. M.: Beiträge zur elektrophysiologischen Methodik. II. Ein vereinfachtes Reizgerät für unabhängige Veränderung von Frequenz und Dauer der Impulse. Helv. physiol. pharmacol. Acta **8,** 18–24 (1950).

– Recent development of electrical stimulation and high-frequency coagulation techniques as applied to brain research and stereotaxic neurosurgery. IInd. Int. Meeting Neurobiol. Amsterdam 1959, 297–300 (1960).