

Aus der Hirnbiologischen Sammlung von W. R. HESS, med. Fakultät der
Universität Zürich

Instinkt-Kollisionen im Hess'schen Reizversuch

Von
A. E. MEYER

(Eingegangen am 14. März 1959)

A. Einleitung

Der ethologische Begriff des Instinkts (N. TINBERGEN 1952), als eines hierarchisch organisierten nervösen Mechanismus, der vererbt und angeboren und damit arttypisch ist, und der auf bestimmte vorwarnende, auslösende und richtende Impulse, sowohl innere wie äußere, anspricht, und sie mit wohlkoordinierten, lebens- und arterhaltenden Bewegungen beantwortet, beruht in wesentlichen Punkten auf den Ergebnissen der W. R. Hess'schen Experimente (TINBERGEN, S. 101 ff.).

W. R. HESS selbst verwendet den Instinktbegriff nicht.

Neurophysiologisch finden sich keine grundsätzlichen Unterschiede zwischen den Regelsystemen, die Instinkte und jenen, die andere Leistungen, wie z. B. Reflexe oder vegetative Regulationen koordinieren (H. F. R. PRECHTL 1956). Von den in der vorliegenden Arbeit diskutierten Instinktverhalten zählt W. R. HESS (1954) diejenigen mit überwiegend innerkörperlicher Bedeutung zu den vegetativen Mechanismen (Schlaf, Miktio, Defäkatio); die anderen faßt er im Begriff des triebhaften Verhaltens, so die affektive Abwehr (Drohverhalten), Freßtrieb, Bewegungs- und Fluchttrieb. Dabei ist nach W. R. HESS die psychische Einstellung bedeutsam. Daß die zentralnervöse Reizung ein Tier ganzheitlich erfassen, daß sie ganze Funktionssysteme vollständig erregen kann und so ein sinngemäßes subjektives Erleben mit einbezogen wird, muß mit großer Wahrscheinlichkeit angenommen werden. Dafür haben insbesondere neuere Versuche mit einer Modifikation der Hess'schen Technik (J. OLDS u. P. MILNER 1954; J. OLDS 1958) zusätzliche Belege erbracht.

Bei dieser Versuchsanordnung haben die Tiere (Ratten) die Möglichkeit, sich selbst zu reizen. Dabei können drei Verhalten unterschieden werden: Indifferenz, Betätigung der Selbstreizung (bis zur „Sucht“) und Vermeiden der Selbstreizung. Durch weitere Versuchsanordnungen (Hungern- oder Fressenlassen, Kastration mit oder ohne Androgen-Verabreichungen, Chlorpromazin-, Serotonin-Gaben u. a. m.) können die verschiedenen lust- oder unlustbetonten Regungen näher umschrieben, aber natürlich nicht identifiziert werden. — Das häufige Auftreten von unpsychologischen Suchtverhalten (R. JUNG 1958) macht wahrscheinlich, daß es sich nicht oder nicht immer um normalpsychologisches Erleben handelt. Vergleichbare Befunde beim Menschen (W. P. CHAPMAN u. a. 1954) zeigen, daß einige der vegetativen und motorischen Reizeffekte (Pupillen, Kreislauf, Muskeltonus) überhaupt nicht von subjektivem Erleben begleitet wurden; in anderen Fällen erlebten die Patienten Angst oder Furcht, aber auch Nicht-Normalpsychologisches, z. B. unheimliche (weird) und ungeheure bzw. ungeheuerliche (terrific) Gefühle.

Für die vorliegende Untersuchung erweist es sich als nützlich, den Instinktbegriff der Ethologie zu verwenden, da dieser einerseits die verschiedenen hier zu besprechenden Reizeffekte als Oberbegriff umfaßt, und andererseits die schwierigen Fragen des subjektiven Erlebens umgeht. Aus demselben Grunde sprechen wir auch von Kollisionen und nicht von Konflikten.

Die hier diskutierten Beobachtungen wurden erhoben bei einer Zusammenstellung von reizbewirkter Fellreinigung (W. R. HESS u. A. E. MEYER 1956) und von Sexualverhalten und Schmeicheln (A. E. MEYER u. W. R. HESS 1957). VON HOLST (1957) und VON HOLST u. VON ST. PAUL (1958) haben in ähnlichen Reizversuchen bei Hühnern Instinktkollisionen untersucht; unsere Beobachtungen bieten eine Ergänzung durch Befunde, die am Säuger, mit seinem höher organisierten ZNS, und mit einer etwas andern Methodik erhalten wurden.

B. Methodik

Die W. R. Hess'sche Methodik ist wiederholt publiziert worden, wir verweisen auf die ausführlichen Darstellungen (1932; 1954). Hier muß der Hinweis genügen, daß pro Katze sechs äußerst feine Zwillings-Elektroden, drei in die linke und drei in die rechte Hirnhälfte, eingeführt werden, die von vorn nach hinten mit *A*, *B* bzw. *C* und je nach der Seite zusätzlich mit *r* für rechts und *l* für links bezeichnet werden. Die 6 Elektroden befinden sich erst in Oberstufe, die den Zusatzbuchstaben *o* erhält, und werden nach abgeschlossener Reizung in die Unterstufe (*u*) um 2 mm vorgeschoben, so daß pro Katze 12 Reizstellen geprüft werden können. — In der Regel wird unipolar gereizt (mit breiter indifferenter Elektrode auf dem Schädeldach) durch rhythmische Impulse mit der Frequenz 8 pro Sekunde bei verzögerten Potentialanstieg und mit Spannungen von 0,75 bis 4 V. — Gleichzeitige Reizungen mit verschiedener Lokalisation wurden nicht durchgeführt. Es wurden diejenigen Versuche ausgewertet, in denen bei überdauerndem Reizeffekt Kollisionen mit anderen reizbedingten Symptomen vorkamen.

C. Beispiele und Einführung der Begriffe

Beispiel I. Beim Kater 310 wird durch Alu¹ mit 1 Volt während 75 sec gereizt, dabei kommt es nach 4 sec zu Pupillenerweiterung, dann zu unregelmäßiger Atmungsbeschleunigung, wobei der Kater nach 12 bzw. 50 bzw. 70 sec gähnt und gegen Ende der Reizung, also nach einer Latenzzeit von etwa 70 sec, schließlich sich zu belecken beginnt. Nach Reizschluß geht die Fellreinigung (FR) unverändert weiter. Während dieses Überdauerns der FR wird nacheinander mittels zwei anderer Elektroden gereizt, nämlich durch die nächst caudal gelegene Blu (1 $\frac{1}{2}$ mm hinter *A*) und dann durch die hinterste, Clu (noch 1 $\frac{1}{2}$ mm hinter *B*), beide mit 1 V., je während 30 sec. Diese beiden interkurrenten Reizungen bleiben ohne Effekt: Die Fellreinigung geht ungestört weiter. — Nochmalige interkurrente Reizung durch die Elektrode Clu (aber jetzt mit doppelter Spannung: 2 V; 35 sec) unterbricht die bis dahin immer noch in Gang befindliche FR; nun zeigt sich eine Pupillenerweiterung und es kommt zu Umherschnuppern, das mit Reizschluß aufhört. Es folgt ein kurzes Miauen, wonach das vorübergehend verschwundene, überdeckte Sichbelecken von neuem einsetzt. Nun wird auch durch Blu mit ebenfalls 2 V während 35 sec gereizt: Es zeigt sich kein Effekt, die FR geht ungestört weiter. — Dann wird die Elektrode

¹ Also die vorderste Elektrode (*A*) der linken Hirnhälfte (*l*) in Unterstufe (*u*).

Alu, deren erste Reizung mit 1 V die FR auslöste, unter die doppelte Spannung (2 V) genommen und während 30 sec durch sie gereizt. Daraufhin setzt die FR aus und es tritt Knurren auf, nach 14 und 30 sec und Fauchen nach 26 sec. Direkt beim Reizschluß kommt es zu Hacheln und Gähnen, sofort anschließend wieder zu FR. — Eine nochmalige Reizung durch *Alu*, jetzt mit noch höherer Spannung (2,5 V) und längerer Dauer (65 sec) führt zum Knurren, Fauchen und Zurücklegen der Ohrmuscheln und zu Hacheln als Nacheffekt. Nach Reizschluß tritt FR nicht mehr auf. — Durch den letzten Reizeffekt ist die FR beendet, bzw. unterdrückt worden, nachdem sie über 9 min dauerte und in dieser Zeit 6 mal interkurrent gereizt wurde. (2 mal durch *B*, 2 mal durch *C* und 2 mal durch *A*).

An diesem Beispiel zeigt sich die lange *Dauer* (9 min) von experimentell ausgelöster FR; in anderen Fällen (nicht in allen) konnte sie 4, 8 und 12 min dauern. Lange Dauer eines Reizeffektes bedeutet bei der Hess'schen Versuchsanordnung immer auch ein *Überdauern* der auslösenden Reizung; denn die einzelnen Reizungen wurden selten länger als 50 sec, in vereinzelten Fällen höchstens 80, 90 oder 100 sec lang durchgeführt. Beim Überdauern handelt es sich um eine Form von positiver Nachwirkung.

Während jedes mehrminütigen Überdauerns finden interkurrente Reizungen statt, da bei den in Betracht kommenden Fällen systematisch alle Elektroden der Reihe nach und in regelmäßigen zeitlichen Abständen von ungefähr 2 min auf ihre Effekte geprüft werden. Somit bietet ein Überdauern auch Gelegenheit, Kollisionen zwischen verschiedenen Reizeffekten zu beobachten.

Bei der *Kollision* verschiedener Reizeffekte unterscheiden wir vier Möglichkeiten (HESS u. MEYER): Kombination, Durchhalten, Unterdrückung und Überdeckung. — Es ist dabei gleichgültig, wie eine solche Kollision verschiedener Reizeffekte zustande kommt, ob durch interkurrente Reizung während Überdauerns eines Effektes oder durch gleichzeitige Reizung und Erregung funktionell verschiedenwertiger nervöser Substrate durch dieselbe Elektrode.

Von *Durchhalten* sprechen wir, wenn die überdauernde FR trotz der interkurrenten Reizung weitergeht, als ob nichts geschehen wäre. In Beispiel I findet sich Durchhalten während der Reizung mittels *Blu* und *Clu* mit 1 V und *Blu* mit 2 V. Das Durchhalten ist für unsere Fragestellung unergiebig, da der eventuelle Effekt der interkurrenten Reizung nicht faßbar wird.

Von *Kombination* sprechen wir, wenn zu einem überdauernden Effekt (hier FR) während einer interkurrenten Reizung andersartige Symptome hinzutreten, was in obigem Beispiel fehlt, weshalb wir auf die unten beschriebenen Fälle von Kombinationen, z. B. 6., 7. und 8. Fall, verweisen.

Ebenfalls Kombination nennen wir das Auftreten verschiedenartiger Effekte während einer und derselben Reizung (infolge gleichzeitiger Erregung funktionell verschiedenwertiger nervöser Substrate). Beispiele sind unten beschrieben: z. B. 1. und 4. Fall.

Unterdrückung bzw. Beendigung findet sich, wenn während der interkurrenten Reizung das neuauftretende Symptom den überdauernden Effekt (z. B. FR) ersetzt und dieser nach Reizschluß nicht mehr auftaucht. In Beispiel I wird die überdauernde FR durch Symptome des affektiven Abwehrsyndroms (Knurren, Fauchen usw.), die bei der Reizung durch Alu mit 2,5 V auftreten, unterdrückt bzw. beendet.

Überdeckung heißen wir die zeitlich begrenzte bzw. vorübergehende Unterdrückung: Während der interkurrenten Reizung tritt ein neues Symptom auf, das den überdauernden Effekt ersetzt, nach Reizschluß tritt dieser aber wieder auf, als wäre er nur überdeckt worden. In Beispiel I kommt es zweimal zu Überdeckung der überdauernden FR: Einmal durch die Symptome Pupillenerweiterung mit Umherschnuppern (Clu 2 V) und einmal durch Symptome aus dem Drohverhalten (Alu 2 V).

Ein Spezialfall der Überdeckung ist die *primäre Überdeckung*, worunter wir verstehen, daß ein primär überdeckter Reizeffekt erst nach Reizschluß auftritt, wogegen während der Reizung selbst ein anderer (der primär überdeckende) Reizeffekt zum Vorschein kommt. — Auch eine *primäre Unterdrückung* ist denkbar, aber nur in gewissen Fällen auf indirektem Wege wahrscheinlich zu machen.

Beispiel II. Beim Kater 310¹ ergeben mehrmalige Reizungen durch Alo (1 V, 30 sec) typische Schlafeffekte. Reizung mit der doppelten Spannung (2 V) durch Alo bewirkt Drohverhalten: Lidspalten und Pupillen erweitern sich, gleichzeitig werden die Ohren zurückgelegt und es kommt zu Knurren und Fauchen mit kurzer Miktion. Nach Reizschluß stellt sich wieder eine deutliche Dämpfung ein: Der Kater legt sich mit eingeschlagenen Pfötchen nieder und schließt die Augen. — Repetition der Reizung (Alo 2 V, 45 sec) reproduziert die Drohhaltung, diesmal ohne Miktion; nach Reizschluß legt sich das Tier und beginnt jetzt mit systematischer FR. — Interkurrente Reizung durch Blo (2 V, 30 sec) bleibt ohne Effekt und stört die FR nicht. — Dagegen wird durch Alo (2 V, 28 sec) die FR unterbrochen, wieder durch Symptome der affektiven Abwehr; sofort nach Reizschluß wird die FR wieder aufgenommen. Nach insgesamt 12 min, während welchen 5 mal interkurrent gereizt wurde, wird die überdauernde FR durch eine Reizung mittels Alo (2,5 V, 25 sec) beendet, welche erneut Drohverhalten mit Miktion auslöst.

Beispiel II wird in der Besprechung noch ausführlich diskutiert. Hier nur soviel: Primär überdeckt wird der Schlafeffekt bei der ersten Reizung mit 2 V; bei der zweiten Reizung mit 2 V wird FR primär überdeckt. Beide Effekte kommen deshalb erst nach Reizschluß zum Vorschein.

D. Beobachtungen

Fälle von Kombinationen. 1. Bei Reizung durch 238 Cro mit 1 V legt sich die Katze in Schlafstellung hin und es beginnt FR mit geschlossenen Augen.

2. Reizungen durch 238 Aro mit 1 V führen wiederholt zu „Frierzittern“, welches bei der 4. Reproduktion in FR übergeht, die erst in

¹ Fall 310 kam oben bereits zur Sprache im Hinblick auf den Effekt bei Reizungen durch dieselbe Elektrode, aber in der Unterstufe (*u*), also Alu.

Kombination mit Frierzittern stattfindet und dann, nach Reizschluß, 4 min lang „rein“ überdauert.

3. Bei der dritten Reizung durch 238 Blu (1 V) tritt FR kombiniert mit Lidzwinkern auf.

4. Bei Reizung durch 312 Bru (2 V) kommt es zu langsamem Sichhinken mit leichter Tachypnoe, Miauen und dann FR der Brust mit geschlossenen Augen. Nach Reizschluß erhebt sich der Kater wieder und die FR wird nicht fortgesetzt.

5. Reproduktion der obigen Kombination von Müdigkeit und FR bei Repetition der Reizung durch 312 Bru.

Bei einer zweiten Repetition findet sich nicht mehr Kombination, sondern alternative Ausschließung: Der Kater beginnt sofort, sich mit der Pfote die Nase zu putzen, hört damit nach 20 sec auf, legt sich hin und schlafet mit eingeschlagenen Pfötchen ein; der Schlaf überdauert den Reizschluß 3 min, dann kommt es zu spontanem Erwachen und der Kater beginnt wieder, seine Brust zu be lecken.

6. Während einer, den Schluß der Reizung durch 456 Alu (2 V, 90 sec) überdauernden FR wird interkurrent durch Blu mit 2 V (60 sec) gereizt, wobei sich Tachypnoe zur FR kombiniert, auch

7. die interkurrente Reizung durch Clu (2 V, 60 sec) bewirkt diese Kombination von Tachypnoe mit FR, während

8. die Reizung durch Alu (3 V, 60 sec) eine Kombination von leisem Kopfzittern und Lidklemmen mit FR erzeugt.

Zusammengefaßt findet sich FR achtmal in Kombination mit andersartigen Effekten: Dreimal mit Schläfrigkeit oder Dämpfungseffekten, zweimal mit Atmungsbeschleunigungen, einmal mit „Frierzittern“, einmal mit leisem Kopfzittern und Lidklemmen und einmal mit Lidzwinkern.

Fälle mit Unterdrückungen und Überdeckungen. Die betreffenden Fälle sind in der Tabelle zusammengestellt, siehe nächste Seite.

Primäre Überdeckung findet sich achtmal (darunter zwei Reproduktionen). Als überdeckende Effekte kommen vor: Dreimal ein Umhersuchen, einmal olfaktiv und zweimal optisch (davon eine Reproduktion) betont; dreimal motorische Symptome (Manege, reproduzierbares Kopfwenden und Pfötchenheben) und zweimal Drohverhalten.

Bei den sechs Fällen von *späteren Überdeckungen* finden sich viermal Symptome aus dem affektiven Abwehrsyndrom, einmal Schnuppernd-Umhersuchen und einmal Manege.

Siebenmal kommt es zu *Unterdrückung*: Darunter viermal Drohverhalten (aber drei davon verbunden mit Exkretion), einmal Bewegungs- und Fluchtverhalten, einmal Schnuppernd-Umhersuchen. — Zu dieser Gruppe könnte man die drei Fälle hinzurechnen, bei denen die überdauernde FR in Dämpfungszustände untergeht (Stupor, Müdigkeit), falls

man diese Dämpfungen als Spätwirkungen vorhergegangener Reizungen auffaßt. — Der beginnende epileptiforme Anfall wird als nicht mehr physiologisches Geschehen nicht verwertet.

Tabelle

Auslösende Elektrode	Primär überdeckende Effekte	Spätere Überdeckungen	Unterdrückende Effekte oder sonstiges Ende
237 Aro 1 V		1. Bro 2 V: Knurren 2. Aro 2 V: Knurren	Aro 3 V: volles Drohbild m. Miktion u. Defäkation
238 Aro 1 V			Bro 2 V: Knurren und Sträuben der Schwanz- haare und Defäkation
240 Bro 3 V	Kopfwenden und Pfötchenheben		Spontanes Ende
Rep Bro 3 V	Kopfwenden und Pfötchenheben		Verschwindet in Müdigkeit
285 Blu 1 V	Tachypnoe und Schnuppernd-Umhersuchen	Clu 1 V: Manège	Alu 1,5 V Tachypnoe und Schnuppernd-Umhersuchen
Rep Blu 1,5 V	Manège		
285 Bru 1,5 V	Drohverhalten		Cru 1,5 V: Bewegungs- u. Fluchttrieb
309 Bru 2 V	Lidspalten- und Pupillenerweiterung u. Suchend-Umher-schauen		In Stupor endend
Rep Bru 2 V	Idem		Idem
310 Alo 2 V	Drohverhalten	Alo 2 V: Knurren u. Fauchen	Alo 2,5 V: Drohverhalten und Miktion
310 Alu 1 V		1. Clu 2 V: Pupillen- Erweiterung u. Umher- schnuppern 2. Alu 2 V: Knurren u. Fauchen	Alu 2,5 V: Drohverhalten
456 Alu 2 V			Blu 3 V: Tachypnoe in epileptiformen Anfall übergehend

Die Angaben über *sonstiges Ende* sind unvollständig und deshalb nicht repräsentativ, denn es fehlen in der Tabelle alle FR-Fälle, die keine Kollisionen aufweisen.

E. Besprechung

Länger anhaltendes *Überdauern* im Reizversuch findet sich nur bei instinktartigen Effekten. Hierin zeigt sich eine Neigung zum Spontanablauf: Einmal ausgelöst, nimmt die Instinktbewegung lange über den

Reizschluß hinaus ihren autonomen Fortgang, ohne weitere Unterstützungen durch die auslösende Reizung. Sehr bemerkenswert bleibt, daß nur ein Teil der im Hirnversuch auslösbarer Instinktbewegungen überdauert.

Es überdauern Schlaf (HESS 1931; 1944; 1954), Fellreinigung (HESS u. MEYER), Beißen-Fressen (BRÜGGER) und Schmeicheln (MEYER u. HESS). Das Beißen-Fressen, die „Bulimie“, ist ein sehr eigenartiger Reizeffekt, der vielleicht in das Beutefangverhalten gehört, nämlich als Tötungsbeißen und Fressen (vgl. P. LEYHAUSEN 1956). Hingegen pflegen das affektive Abwehrsyndrom (HESS u. BRÜGGER 1943a), Defäkation und Miktion (HESS u. BRÜGGER 1943b) nicht oder nur ausnahmsweise zu überdauern. Wohl findet sich gelegentlich beim reizinduzierten Drohverhalten eine positive Nachwirkung in Form einer Umstimmung: Das Versuchstier ist deutlich aggressiver als vor der Reizung und beantwortet Annäherungen jetzt mit Knurren oder Fauchen; das Verhalten selbst überdauert nicht. Diese Unterschiede im Überdauern lassen sich nur teilweise durch die biologische Eigenart der betreffenden Instinkte erklären. Wohl brauchen Schlaf und FR, verglichen mit Ausscheidungsvorgängen, eine längere Zeitspanne und alle drei sind ziemlich unabhängig von der Umwelt. Bei diesen drei Instinkten gleichen die Reizergebnisse den natürlichen Verhältnissen. Hingegen bei dem umweltbezogenen Instinktverhalten überdauert das Beißen-Fressen sehr stark (maximal 20 min) und die Katze setzt sich über die Umwelt hinweg und beißt in Stöcke oder Pinzetten; dagegen überdauert das Drohverhalten äußerst selten, obwohl es sich (während der Reizung) gegen die umgebenden Personen richten kann, wie auch das Schmeicheln, welches hingegen wieder überdauert.

Solche Unterschiede im Überdauern werfen auch ein Licht auf die Art der neurophysiologischen Mechanismen, die bei der Reizung ansprechen.

Kombinationen andersartiger Reizeffekte mit FR (acht Fälle) sind eher selten; häufiger kommt FR (achtzehnmal) ohne fremde Beimischungen, sozusagen „rein“ vor. Noch häufiger würde „reine“ FR, wenn die Fälle mit Durchhalten hinzugezählt werden, wo die interkurrente Reizung ohne sichtbaren Effekt bleibt.

Von den sich beimengenden Effekten sind die motorischen und die vegetativen Symptome keine hochkoordinierten, sondern erfassen nur einzelne Körperteile. Alle, auch die instinktartigen Schläfrigkeits- und Dämpfungszustände, sind von nur leichter Ausprägung; sobald sie intensiver werden, wird FR überdeckt bzw. unterdrückt. Für Dämpfungszustände zeigen dies die zweite Repetition der Reizung durch 312 Bru (5. Beispiel) und auch die drei Fälle von Unterdrückung durch Stupor bzw. große Müdigkeit (Tabelle); für motorische Effekte zeigt sich dies bei 240 Bro und 285 Blu (Tabelle), wo Manège, bzw. Kopfwenden und Pfötchenheben, primär überdecken.

Bei den *überdeckenden* und *unterdrückenden* Effekten steht Drohverhalten stark im Vordergrund; dabei kann dieses schon in der leichten Ausprägung von bloßem Knurren (237 Bro; 237 Aro) überdecken. Mehrfach unterdrückend bzw. beendend wirkte Drohen kombiniert mit Miktion bzw. Defäkation. Insgesamt unterdrückten oder überdeckten Symptome

des affektiven Abwehrsyndroms zehn mal; einmal beendet auch Bewegungs- und Fluchtverhalten. — Ebenfalls überdeckend bzw. unterdrückend wirkten Effekte, die wir als Suchverhalten zusammenfassen (dreimal), nämlich Suchend-Umherschauen mit Erweiterung von Lidspalten und Pupillen, und Schnuppernd-Umhersuchen mit Tachypnoe. Dieses Suchverhalten könnte eine instinktive Bedeutung haben im Sinne angeborener Koordinationen zur (optischen oder olfaktiven) Beobachtung der Umwelt auf Gefahren oder Möglichkeiten, z. B. in der Form von Reaktionen auf reizbedingte sensorische Afferenzen (olfaktive oder optische Reizhalluzinationen) oder zur Beurteilung von Möglichkeiten für Angriff, Flucht, Defäkation, Schlaf, usw. — Seltener wirkten motorische Effekte überdeckend oder unterdrückend (Manège, Kopfdrehen und Pfötchenheben).

Beim Überblick der gesamten Beobachtungen fällt auf: *Bei Kollisionen von hochkoordinierten Reizeffekten, insbesondere instinktartigen, sind Kombinationen selten. Die einzelnen Syndrome erscheinen ziemlich ganzheitlich und rein — entweder das eine oder das andere. Es kommt zu einer Ausschließung im Sinne eines Entweder-Oder.*

Bei instinktartigen Reizeffekten wird das besonders deutlich: Suchverhalten sowie Drohen (selbst in der leichten Form des Knurrens) einerseits und FR andererseits schließen sich völlig und in jedem Falle gegenseitig aus; sie sind absolut inkompatibel. Wohl können sich Dämpfungs- bzw. Schläfrigkeitszustände mit FR kombinieren, echter Schlaf aber schließt FR aus, indem er diese überdeckt oder unterdrückt. Voller Schlaf ist zwar nicht mit FR kompatibel, aber seine Vorstufen und ihnen ähnliche Effekte; es besteht eine relative Kompatibilität. Die Kombinierbarkeit von Dämpfung mit FR im Reizversuch entspricht den natürlichen Verhältnissen: Im Zustand leichter Schläfrigkeit nach dem Erwachen oder vor dem Einschlafen kommt es häufig zu FR. Erwähnt haben wir die relative Kompatibilität für vegetative und motorische Symptome, sofern diese weder sehr hoch koordiniert noch sehr intensiv sind. Auf die Kombinierbarkeit von Drohsymptomen mit Ausscheidungsverhalten werden wir noch eingehen.

Auch hier decken sich die Befunde der Reizversuche mit denen der Ethologie: Nur bei geringer Triebstärke können zwei Instinkte gleichzeitig auftreten, bei größerer Stärke kommt es zu Ausschließung (N. TINBERGEN 1956, S. 103).

Mit einer etwas andern Methodik, nämlich gleichzeitiger Reizung durch zwei Elektroden, untersuchten VON HOLST (1957) und VON HOLST u. VON ST. PAUL (1958) Instinktkollisionen bei Hühnern. Dabei konnten sie die Verlaufsformen noch feiner differenzieren: was wir als Kombination beschreiben, konnte in Summierung, Überlagerung und Mischung aufgegliedert werden. — Die Autoren beobachteten nicht nur Ausschließung im Sinne des Entweder-Oder (= „einseitige Verhinderung einer Reaktion durch die andere“), sondern auch gegenseitige Verhinderung. — Ferner konnten Überdeckungen beobachtet werden mit verstärkter Nachentladung des überdeckten Effektes, was die Autoren „Unterdrückung“

nennen. Dasselbe Phänomen glaubten wir bei einzelnen Fällen von primär oder sekundär überdeckter FR zu sehen, besonders wenn sie lange dauerte, konnten dies aber mit unserer Methodik nicht objektivieren. — Darüber hinaus findet von HOLST bei Kollision von zwei stark aktivierten Verhalten ein Übergehen in eine dritte Verhaltensqualität, was aber nicht dem „Übersprung“ gleichzusetzen sei. — Bei dieser Versuchsanordnung spielen die Reizgrößen eine Rolle für den Ausgang der Kollision, insbesondere bei der Mischung, der Verhinderung und der Unterdrückung. — Über die Häufigkeit von Kombinationen einerseits, Verhinderung, Unterdrückung und Übergang in ein drittes Verhalten andererseits macht von HOLST keine Angaben. Auch er findet Einschränkungen der Kompatibilität: „nur Stimmungen, die gleichsam auf verschiedener Ebene liegen, sind glatt kombinierbar“ (von HOLST) (z. B. Picken und Drehtendenz), doch scheinen in seinem Material Kombinationen von hochkoordinierten Verhalten immerhin häufiger zu sein. Ob dieser Gegensatz zu unsrern Befunden durch die andere Methodik oder die andern Versuchstiere bedingt ist, kann hier nicht entschieden werden.

Betrachtet man, welche Instinktbewegungen bei Kollisionen über welche andere dominieren, so findet sich eine Regelmäßigkeit, die erlaubt, versuchsweise und unter Vorbehalt weiterer Abklärung, eine *Dominanzhierarchie der Instinkte im zentralnervösen Reizversuch* aufzustellen. Völlig dominant in jedem Falle und über alle anderen reizbedingten Instinktbewegungen ist Drohverhalten, es ist durch Reproduzieren auch wenig erschöpfbar.

Unter natürlichen Verhältnissen kann das Drohen allein genügen, um den Rivalen oder den Feind zu verscheuchen, falls nicht, geht es je nach Situation in Angriff, Abwehr, Überlagerungen von Angriff und Abwehr oder in Flucht über (LEYHAUSEN 1956). HUNSPERGER (1956) konnte in seinen Reizversuchen wahrscheinlich machen, daß ein gemeinsames Substrat für Drohen, Angriff und Flucht besteht, in welchem bei schwellennaher Reizung zwar Unterzonen zu finden sind, nämlich zwei zentrale Zonen mit hauptsächlich Drohen, während in einer umgebenden und verbindenden Mantelzone hingegen hauptsächlich Fluchtreaktionen ausgelöst werden können. Bei stärkerer Reizung kann aber Drohen in Angriff oder Flucht in Drohen übergehen, ebenso Flucht in Drohen, wenn man den Fluchtweg versperrt.

In unserem einen Fall mit Fluchtverhalten war dieses über FR dominant. — Aus der Bearbeitung der Reizeffekte mit „Freßtrieb“ (M. BRÜGGER 1943) läßt sich ersehen, daß Drohverhalten auch gegenüber diesem Instinkt dominant ist. Auch gegenüber Schlaf und Dämpfungszuständen ist Drohverhalten dominant. — Unklar ist die Stellung von Miktion und Defäkation, die sich in unserem Material an Drohverhalten anschließen. Entsprechende Übersprungbewegungen unter natürlichen Verhältnissen sind nicht bekannt (LEYHAUSEN 1956), hingegen kommen Kombinationen von Drohen mit kurzem Harnen in unserm Material häufiger vor. Vorläufig müssen wir sie als Effekt einer Irradiation auffassen; eine

überstarke Erregung „überbordet“ aus dem koordinierenden neuronalen Dispositiv. Ebenfalls dominant über FR sind die Effekte, die wir als Suchverhalten zusammenfassen und Schlafzustände. Schlafvorstufen sind kombinierbar und auch die Dominanz des Vollschlafs ist nicht sehr stark, es kann zu alternierendem Auftreten kommen (2. Repetition durch 312 Bru als 5. Beispiel von Kombination und 310 Alo als Beispiel II).

Die sich andeutende Dominanzreihe der Instinkte scheint biologisch sinnvoll. Völlig dominant sind Drohen bzw. affektives Abwehrsyndrom und — etwas weniger stark — die verwandten Verhalten von Angriff und Flucht. Das bedeutet, daß die absoluten Notfallfunktionen den Vorrang haben, die der Auseinandersetzung mit Feind und Rivalen dienen und nicht aufschiebbar sind, wenn sie das nackte Überleben garantieren sollen. — Dann folgt das Suchverhalten, welches ebenfalls nicht aufschiebbar ist, da die Beobachtung der Umwelt über das weitere Verhalten entscheiden muß. — Die Stellung von Mictio-Defäcatio, sowie von Beißen-Fressen ist noch unklar, und wird durch weitere Bearbeitung des W. R. Hess'schen Materials zu ergänzen sein. — Am unteren Ende der Dominanzhierarchie finden sich Schlaf und FR, zwar ebenfalls lebensnotwendige Verhalten, die aber einerseits das Tier gefährden, indem sie es wehrlos machen (und zudem länger dauern) und die andererseits aufschiebbar sind. Dabei scheint der lebensnotwendigere, wenn auch gefährdendere Schlaf über die FR dominant. — Sexualverhalten, bzw. das ihm verwandte Schmeicheln scheint — wenigstens unter den Bedingungen des Reizversuchs — das am wenigsten dominante Instinktverhalten und ein entsprechend seltener Reizeffekt zu sein.

Die Dominanzreihe der Instinktverhalten im W. R. Hess'schen Reizversuch entspricht ungefähr dem Grad ihres Selbsterhaltungswertes unter natürlichen Verhältnissen, wobei dieser Grad einen Kompromiß darstellt zwischen der Dringlichkeit des betreffenden Instinktes und der Gefährdung, in welche dieser das Tier bringt. Es muß hier jedoch darauf hingewiesen werden, daß unsere Befunde, besonders was die wenig dominanten Instinkte betrifft, zahlenmäßig gering sind und der weiteren Bestätigung bedürfen.

Bei Ameisen-Sozietäten fand R. BRUN (1946, S. 251 ff.) eine Dominanzhierarchie von Instinkten mit der ganz anderen Methodik ethologischer Versuche, dabei waren einerseits sozialer Kampf über Freßtrieb und andererseits Brutpflegeverhalten ebenfalls über Freßtrieb dominant. R. BRUN meint, daß sich bei Kollisionen der phylogenetisch jüngere Instinkt durchsetze. Gleichzeitig entspricht diese Dominanzreihe bei Ameisen dem Gruppenerhaltungswert der betreffenden Instinkte für diese sozial lebenden Tiere.

Entweder-Oder-Ausschließung statt Kombination instinktartiger Reizeffekte ist um so bemerkenswerter, als es oft vorkommt, daß die Reizung

durch eine bestimmte Elektrode gleichzeitig mehrere funktionell verschiedenwertige Substrate erregt, wie z. B. bei 310 Alo (Beispiel II), deren Befunde wir so interpretieren: Die Reizung mit 1 V erregt ein vorwiegend schlafaktives Substrat, und dieser Schlafeffekt wird mehrmals reproduziert. Die Reizung mit der doppelten Spannung (2 V) erfaßt ein räumlich ausgedehnteres Gebiet und erregt darin drei verschiedenwertige Substrate: Außer dem schlafaktiven noch ein FR-aktives und ein drohaktives. Von diesen drei ist das Drohen dominant und setzt sich während der Reizung durch, da es nicht überdauert, kommt nach Reizschluß von dem primär überdeckten der nächstdominante Schlafeffekt zum Vorschein. Bei Repetition der Reizung (Alo 2 V) wird Drohverhalten (ohne Miktion) reproduziert, nach Reizschluß entwickelt sich aber nicht mehr Dämpfung, sondern ein FR-Vollbild, das 12 min überdauert. Vermutlich war der (ohnehin gegenüber FR nur wenig dominante) Schlafeffekt durch die wiederholten Reproduktionen erschöpft.

P. LEYHAUSEN (1956) hält es für wahrscheinlich, daß es sich bei allen Fällen nicht um primär überdeckte Reizeffekte, sondern um normale Nachreaktionen auf die reizbedingten Effekte handle, wie es bei vielen Säugern und Vögeln nach „natürlicher“ Angst oder Wut zu Handlungen der Fell- bzw. Federpflege komme, offenbar infolge der durch Sträuben hervorgerufenen „Unordnung“.

Dem steht entgegen, daß die eindeutigen Fälle von „sekundärer“ Überdeckung (HESS u. MEYER, vor allem Gruppe I) zum mindesten theoretisch auch eine primäre Überdeckung denkbar machen. Noch gewichtiger ist, daß zwischen primär und sekundär überdeckten Fällen keine Unterschiede bestehen, weder was Lokalisation, Reizschwellen und Reproduzierbarkeit noch was äußere Momente wie Dauer, Überdauern betrifft.

Die *neurophysiologischen Mechanismen der Ausschließung und ebenso der Aufschiebbarkeit* bei Kollisionen sind unklar; der obige Fall zeigt, daß die Reizschwelle, bzw. die Reizgröße nicht entscheidend sein kann, denn das Schlafsubstrat, das schon bei 1 V anspricht, wird bei 2 V wahrscheinlich stärker gereizt, als das drohaktive Substrat; denn die Reizschwellen der verschiedenen instinktartigen Effekte sind nicht signifikant different, sondern liegen um 1—2 V. — Dieselben Beobachtungen und Argumente gelten für den *neurophysiologischen Mechanismus der Dominanz*, auch hier kann die Reizgröße keine grundsätzliche Rolle spielen.

Wie die Befunde zeigen, sind von derselben Reizstelle aus häufig mehrere verschiedene Effekte zu erhalten, besonders wenn die Spannung in den jeweils folgenden Reizungen erhöht und somit ein räumlich ausgedehnteres Substrat gereizt wird. In diesem Falle sind Kollisionen wahrscheinlich, und dann setzt sich der dominante Reizeffekt durch. Dementsprechend häufen sich bei Reizungen mit 3 oder 4 V die dominanten Instinkteffekte, die andern werden infolge Unterdrückung und Überdeckung selten. Ist hingegen schon bei 1 V ein dominanter Effekt aufgetreten, so bleibt er auch bei höheren Reizungen in der Regel erhalten. Überhaupt

korreliert im Hess'schen Material, das durch systematisches Abtasten zentralnervöser Gebiete gewonnen wurde, die Häufigkeit der einzelnen Instinktverhalten mit ihrer Stellung in der Dominanzreihe.

Drohverhalten ist außerordentlich häufig; Defäkation und Miktion und Suchverhalten etwas seltener, aber ebenfalls häufig; Zubeißen-Fressen und FR sind gleichermaßen selten und Schmeicheln äußerst selten.

Auch die Reizstellenverteilung wird möglicherweise beeinflußt: In Arealen, wo dominante Effekte sehr dicht auslösbar sind, kommen weniger dominante kaum vor, wir könnten uns denken, daß diese Verteilung nur scheinbar so einseitig ist, nämlich als Resultat von Überdeckung und Unterdrückung.

Es ist jedoch nicht etwa so, daß von einer Reizstelle aus beliebig wechselnde Effekte ausgelöst werden könnten, sondern innerhalb der Reizgrößen von 1—4 Volt höchstens zwei bis drei, die auch prinzipiell reproduzierbar sind. Die Bedeutung solcher Befunde für das *Zentrenproblem* ist bereits bekanntgegeben (W. R. HESS 1954; W. R. HESS u. A. E. MEYER 1956, S. 407).

HESS definiert „Zentren“ als strukturelle zentralnervöse Organisationen mit synerg-koordinierender Funktion zu bestimmten Leistungen. Bei dieser funktionellen Interpretation ist ein Zentrum kein topographisch eng umschriebenes Gebilde, sondern ein unter Umständen ausgedehntes (auch vertikal strukturiertes) Neuronensystem. HESS spricht von *koordinierenden neuronalen Dispositiven* (in Vorbereitung). Solche neuronale Dispositive können stellenweise weitmaschig sein und (wie die obigen Befunde wahrscheinlich machen) von andern, funktionell verschiedenwerten Dispositiven durchflochten sein.

Zusammenfassung

Eine Zusammenstellung von Kollisionen verschiedenartiger Reizeffekte bei dem Teil des von W. R. HESS beigebrachten Untersuchungsgutes, in welchem Fellreinigung und Schmeicheln ausgelöst wurden, läßt gewisse Regeln erkennen:

1. Bei Kollisionen von hochkoordinierten, insbesondere instinktartigen Reizeffekten, kommt es nicht zu Kombinationen, sondern zu einer Ausschließung im Sinne des Entweder—Oder.

2. Die Regelhaftigkeit dieser Ausschließung erlaubt, als vorläufige Hypothese, eine Dominanzreihe der Instinkte im zentralnervösen Reizversuch aufzustellen.

3. Diese Dominanzreihe entspricht ungefähr dem Selbsterhaltungswert des betreffenden Instinktes unter natürlichen Verhältnissen. Der Selbsterhaltungswert bestimmt sich als Kompromiß zwischen der Dringlichkeit eines Instinktes und der Gefährdung, in die er ein Tier bringt.

4. Das Ansprechen der neurophysiologischen Mechanismen der Ausschließung und der Dominanz sind nicht von Reizschwelle oder Reizgröße abhängig.

5. Die Ergebnisse werden im Zusammenhang mit Doppelreizversuchen von HOLST bei Hühnern über Wechselwirkung von Instinktbewegungen diskutiert.

Die vorstehende Arbeit wurde ausgeführt mit finanzieller Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an Herrn Prof. W. R. HESS. Die Unterstützung sei auch an dieser Stelle gebührend dankt.

Literatur

BRÜGGER, M.: Freßtrieb als hypothalamisches Symptom. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **1**, 183—198 (1943). — CHAPMAN, W. P., H. R. SCHROEDER, G. GEYER, M. A. B. BRAZIER, CH. FAGER, J. L. POPPEN, H. SOLOMON and P. I. YAKOVLEV: Physiological evidence concerning the importance of the amygdaloid nuclear region in the integration of circulatory function and emotion in man. *Science* **120**, 949—950 (1945). — BRUN, R.: Allgemeine Neurosenlehre. Basel: Schwabe 1946. — HESS, W. R.: Le sommeil. *Réunion plén. Soc. Biol.* 22/23 mai (1931). — Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. I. Teil. Leipzig: Thieme 1932. — Das Schlafsyndrom als Folge diencephaler Reizung. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **2**, 305—344 (1944). Das Zwischenhirn. 2. Aufl. Basel: Schwabe 1954. — Psychophysiolie. In Vorbereitung. — HESS, W. R., u. M. BRÜGGER: Das subcorticale Zentrum der affektiven Abwehrreaktion. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **1**, 33—52 (1943a). — Der Miktions- und der Defäkationsakt als Erfolg zentraler Reizung. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **1**, 511—532 (1943b). — HESS, W. R., u. A. E. MEYER: Triebhafte Fellreinigung der Katze als Symptom diencephaler Reizung. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **14**, 397—410 (1956). — HOLST, E. v.: Die Auslösung von Stimmungen bei Wirbeltieren durch „punktförmige“ elektrische Erregung des Stammhirns. *Naturwissenschaften* **44**, 549—551 (1957). — HOLST, E. v., u. V. v. St. PAUL: Das Mischen von Trieben (Instinktbewegungen) durch mehrfache Stammhirnreizung beim Huhn. *Naturwissenschaften* **45**, 579 (1958). — HUNSPERGER, R. W.: Affektreaktionen auf elektrische Reizungen im Hirnstamm der Katze. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **14**, 70—92 (1956). — JUNG, R.: Selbstreizung des Gehirns im Tierversuch. *Dtsch. med. Wschr.* **83**, 1716—1721 (1958). — LEYHAUSEN, P.: Verhaltensstudien an Katzen. Berlin und Hamburg: Parey 1956. — Briefliche Mitteilung. — MEYER, A. E., u. W. R. HESS: Diencephal ausgelöstes Sexualverhalten und Schmiecheln bei der Katze. *Helv. physiol. pharmacol. Acta* **15**, 401—407 (1957). — OLDS, J.: Self-stimulation of the brain. Its use to study local effects of hunger, sex and drugs. *Science* **127**, 315—324 (1958). — OLDS, J., and P. MILNER,: Positive reinforcement produced by electrical stimulation of septal area and other regions of the rat brain. *J. comp. physiol. Psychol.* **47**, 419—427 (1954). — PRECHTL, H. F. R.: Neurophysiologische Mechanismen des formstarren Verhaltens. *Behaviour* **11**, 243—319 (1956). — TINBERGEN, N.: Instinktlehre. Berlin und Hamburg: Parey 1952.

Dr. A. E. MEYER, Hamburg-Eppendorf, II. Medizinische Universitäts-Klinik,
Psychosomatische Abteilung.