

17. Sektion für Physiologie, physiologische Chemie und Pharmakologie

Präsident: Prof. Dr. W. Wilbrandt (Bern)
Sekretär: Dr. E. Eichenberger (Bern)

Symposium:
Physiologie des Verhaltens
unter dem Vorsitz von Prof. Dr. K. AKERT (Zürich)

Sitzung des Schweizerischen Vereins für Physiologie,
physiologische Chemie und Pharmakologie
Samstag, den 10. Oktober 1964

1. K. AKERT (Zürich) – *Einleitende Bemerkungen zum Thema: Physiologie des Verhaltens.*

Dieses Symposium stellt einen Versuch dar, die Vertreter verschiedener Disziplinen im Rahmen der Zusammenkunft schweizerischer Naturforscher zum Gespräch zusammenzubringen. Das Thema *Verhalten* ist meines Erachtens aus zwei Gründen besonders geeignet: erstens setzt es eine *ganzheitliche Betrachtung* voraus. Unter Verhalten verstehe ich nämlich die Leistungen des Gesamtorganismus in seiner Auseinandersetzung zur Umwelt. Gerade heute, da man sich über das Auseinanderstreben der naturwissenschaftlichen Disziplinen schmerzlich bewusst wird, sind besondere Anstrengungen am Platze, die zur Synthese zwingen. Das kann so verstanden werden, dass bei der Behandlung des tierischen oder menschlichen Verhaltens die auf verschiedenem Wege gewonnenen Erfahrungen in Zusammenhang gebracht werden müssen. Das ist allerdings kein neuartiges Postulat. Ebenso wichtig ist die Einsicht, dass Verhalten sich aus Einzelementen zusammensetzt, die einerseits als Muskelkontraktionen und Drüsentätigkeit objektiv erfassbar sind und sich auf den drei Ebenen des Organs, der Zelle und der Moleküle definieren lassen und andererseits subjektive Korrelate besitzen, über deren Wesen und Bedeutung allerdings aus wohlbekanntem Gründen grösste Unsicherheit besteht. Am bedeutsamsten jedoch scheint mir die Betonung, dass Verhalten nicht nur die Summe von Einzelleistungen darstellt. Als Leistung einer besonderen Kategorie tritt die *Koordination* hinzu; damit sind diejenigen Ordnungskräfte gemeint, welche die Einzelemente, wohl adaptiert an die Umweltsituation, zusammenfügen. Leider wird gerade diese Sonderleistung der Natur oft verkannt, weil dafür vorläufig kaum mehr als begriffliche Formulierungen, aber kein eigentliches Verständnis vorhanden sind. Als solche ist die Koordination aber zweifellos ein hervorragendes Problem der Biologie, welches sich kaum anders als durch interdisziplinäre Forschung einer Lösung entgegenbringen lässt.

Noch ein weiterer Grund lässt das Thema «Verhalten» als aussichtsreich erscheinen. Bis vor wenigen Jahren war meines Erachtens die Zeit

zum Gespräch nicht reif. Einerseits waren auf der Seite der Psychologen nur geringe Interessen für die physiologischen Probleme vorhanden, und erst die moderne Entwicklung der Ethologie hat das Bedürfnis nach neurobiologischen Korrelaten wachgerufen. Andererseits waren die Neurophysiologen bis vor kurzem methodisch gar nicht in der Lage, zu einem interdisziplinären Gespräch viel beizutragen, weil ihnen nur das tote oder tief narkotisierte Gehirn als Gegenstand der Untersuchungen zur Verfügung stand. Heute hat sich diese Situation grundlegend geändert, und zwar vor allem dank den hervorragenden Pionierleistungen von *W. R. Hess*, der sich in systematischer Arbeit durch die elektrische Reizsonde am Wachtier Zugang zu den so bedeutungsvollen Strukturen des Zwischenhirns verschafft hat. Seither sind in unaufhörlicher Folge die Beziehungen definierter Verhaltensweisen zu bestimmten Hirngebieten aufgeklärt worden, so dass heute Karten und Organisationsschemata für Sexualverhalten, Kampf- und Abwehrverhalten, Nahrungs- und Flüssigkeitsaufnahme, Schlaf u. a. vorliegen. Dadurch wurden Ethologie und Neurophysiologie in direkte Verbindung gebracht, und in manchen Forschungsinstituten arbeiten die Vertreter dieser Disziplinen Hand in Hand. Somit glaube ich, dass die Zeit für ein fruchtbares Gespräch über die «Physiologie des Verhaltens» reif ist und eröffne die heutige Sitzung.

2. BEAT TSCHANZ (Diemerswil) – Beobachtungen und Experimente zur Entstehung der «persönlichen» Beziehung zwischen Jungvogel und Eltern bei Trottellummen¹.

Die persönliche Beziehung ist die intimste Form sozialer Zuordnung zwischen zwei Menschen. Dass für diese Beziehung ein besonderes affektives Klima kennzeichnend ist und dass in ihr in selektiver Abgestimmtheit eine wechselseitige Einwirkung erfolgt, welche zum Erlebnis der Gemeinsamkeit führt, wissen wir aus eigener Erfahrung. Obwohl wir zum Erlebnisbereich, welcher für diese Beziehung bezeichnend ist, bei andern Menschen keinen Zugang haben, glauben wir als Ausenstehende dennoch feststellen zu können, dass zwischen zwei Partnern eine persönliche Beziehung besteht. Sie mag sich nach aussen hin etwa darin kundtun, dass sich die Partner gegenseitig häufig aufsuchen, ohne dass hierzu eine äussere Veranlassung bestünde, dass der Kontakt zwischen ihnen intensiver ist als zu andern Menschen und dass sie eine aufeinander bezogene, gemeinschaftsbildende Aktivität entfalten. In diesen äusseren Aspekten erscheint uns die persönliche Beziehung als soziale Bindung zwischen individuellen Wesen.

Kontakte der geschilderten Art finden wir auch bei Tieren. Die Annahme liegt nahe, dass solche Erscheinungen ebenfalls Ausdruck sozialer

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Vorläufige Mitteilung.

Bindung sind und darüber hinaus auf das Bestehen persönlicher Beziehungen zwischen Tieren hinweisen könnten.

Es gehört zum Aufgabenkreis der experimentellen Verhaltensforschung, das Bestehen solcher Beziehungen nachzuweisen und ausserdem abzuklären, unter welchen Bedingungen sie entstehen und welche funktionelle Bedeutung sie für die Daseinsbewältigung des Tieres haben. Wie dabei vorgegangen werden kann, soll der folgende Ausschnitt aus einer Untersuchung zur Beziehung der Trottellummenkücken zu den Altvögeln zeigen.

Zuerst einige Worte zur Ausgangssituation: In den Lummenkolonien der Vogelinsel Vedöy, einem südlichen Ausläufer der Lofoten, sitzen zur Brutzeit auf schmalen Felsgesimsen 3–30 brütende Lummen in einer Reihe dicht nebeneinander. In der Kolonie halten sich nur verpaarte Tiere auf. Jedes Paar besitzt ein einziges Ei, welches von den Partnern abwechselungsweise während 16–24 Stunden bebrütet wird. Die nichtbrütenden Tiere fliegen meist ab und halten sich auf dem Meer draussen auf. Nach 28–32 Tagen Brutzeit schlüpft das Junge, birgt sich sogleich im Gefieder des brütenden Altvogels und ist dann in den ersten Tagen nur zu sehen, währenddem es gefüttert wird. Bei der Fütterung fliegt der eine Elter das Gesimse in der Nähe des Brutplatzes an, hält einen Fisch längs im Schnabel und ruft. Das Junge kommt unter dem Flügel des hudernden Elters hervor, gibt den Kontaktlaut, dreht sich zur rufenden Lumme, sucht sie auf, pickt nach dem dargebotenen Fisch, verschlingt ihn und folgt dann der Lumme, welche fütterte, wenn diese dem Brutplatz zustrebt, den der Partner zusammen mit dem Jungen infolge einer Störung verlassen hatte. Auf dem Weg zum Brutplatz kann sich das Junge einer fremden, in der Nähe stehenden oder sitzenden Lumme zuwenden und versuchen, bei ihr einzuschlüpfen. Ruft der entfernt am Brutplatz stehende Elter, wird der Versuch unterbrochen und der Weg fortgesetzt. Bekundet eine fremde Lumme reges Interesse für das Kücken, greift der Elter mit Schnabelhieben ein.

Die genaue Analyse solcher Szenen zeigt, dass die Tätigkeit des Kückens bei der Erstfütterung (Verlassen des elterlichen Schutzes – Aufsuchen der rufenden Lumme – Annahme des Fisches – Nachfolgen und Schutzsuchen) durch die anwesenden Altvögel verschieden beeinflusst wird: Der Ruf der Fisch zutragenden Lumme veranlasst das Junge, unter dem Flügel des hudernden Elters hervorzukommen und den Versuch, sich unter einem fremden Altvogel zu bergen, aufzugeben; stumm brütende Lummen oder der stumm weggehende Elter werden vom Jungen aufgesucht. Wie sind die Reaktionen des Kückens auf die akustischen und optischen Reize, welche von den Alttieren ausgehen, zu deuten?

Ist die Reaktion des Jungen auf den Elterruf als Antwort auf einen spezifisch wirkenden akustischen Reiz aufzufassen, oder würde das Kücken durch jeden Lummenlockruf veranlasst, jenen Ort aufzusuchen, von dem her er erklingt? Im ersten Fall wäre auf ein durch Lernen bestimmtes Verhalten zu schliessen, im zweiten würde der Lummenlockruf einen Schlüsselreiz darstellen und beim Kücken einen angeborenen auslösenden Mechanismus (AAM) ansprechen. Ist ferner die Reaktion des Jungen

auf die optische Erscheinung fremder Lummen oder des weggehenden Elters als Nachfolgereaktion eines auf Artmerkmale der Altlummen geprägten Kückens zu werten (Lorenz, 1935), oder stellt sie eine unspezifische Reaktion der Kücken auf Hell-Dunkel-Unterschiede oder auf Bewegung dar?

Zur Abklärung dieser Fragen ist die Durchführung geeigneter Experimente nötig. Wir prüfen zuerst die Wirkung des Lockrufes, indem wir den Jungen in Freilandversuchen Tonbandaufnahmen des elterlichen Rufes und diejenigen fremder Lummen vorspielen.

Beim Hinlegen des Lautsprechers auf das Gesimse fliegen alle Altvögel ab, die Jungen flüchten in Felsspalten. Beim Erklingen eines Lockrufes erscheint immer nur das Kücken jenes Elters, dessen Ruf wiedergegeben wird. Der Elterruf veranlasst das Kücken, selbst zu rufen, das Versteck zu verlassen, sich dem Lautsprecher zu nähern, bei ihm einzukuscheln und gegen Schwarz-Weiss-Kontraste zu picken (gegen Grashalme, welche sich vor dem hellen Überzug des Lautsprechers ähnlich abheben, wie sich der dunkle Schnabel vor dem weissen Brustgefieder abzeichnet). Beim Erklingen des Lockrufes einer fremden Lumme verliert das Kücken jedes Interesse am Lautsprecher und sucht wiederum das Versteck auf. Dagegen antwortet nun jenes Kücken, das den Ruf seines Elters hört.

Die Lummenkücken sprechen also spezifisch auf den Lockruf ihrer Eltern an. Es ist bekannt, dass sich Reaktionen auf individualtypische Merkmale oder Merkmalskombinationen im Verlauf von Lernvorgängen bilden. Die Richtung der weiteren Untersuchung ist damit gegeben: Es ist zu prüfen, wie unerfahrene Kücken auf verschiedene Lockrufe ansprechen, sodann ist zu untersuchen, wann der Lernvorgang einsetzt, wie er verläuft und wie fein das Wahrnehmungsvermögen der Kücken für Rufunterschiede ist.

Zur Prüfung der Wirkung verschiedener Lockrufe auf unerfahrene Kücken spielen wir im Brutapparat ausgebrüteten Kücken entweder beim Schlüpfen oder wenig später die Aufnahme eines Lummenlockrufes vor. Durch die Wiedergabe eines Lockrufes wird das schlüpfende Kücken veranlasst, selbst zu rufen, sich der Schallquelle zuzuwenden, sie aufzusuchen und bei ihr Schutz zu suchen. Erfolgt die Wiedergabe zweier verschiedener Rufe alternierend aus zwei im rechten Winkel zueinander aufgestellten Geräten, wendet sich das in der Mitte zwischen ihnen hingesezte Kücken bald dem einen, bald dem andern Gerät zu, bewegt sich, zwischen ihnen hin- und herpendelnd, auf die Lautsprecher zu, um schliesslich bei jenem zu verweilen, bei dem es zufällig landete.

Die unerfahrenen Kücken reagieren also unspezifisch auf die verschiedenartigen Lockrufe.

Diese unspezifische Reaktion tritt schon vor dem Schlüpfen auf. Im unversehrten Ei beginnen die Jungen bereits zu piepen und sich zu bewegen als Antwort auf akustische Reize. Kücken, welchen während der drei bis vier Tage dauernden Schlüpfvorbereitungen in Intervallen von ein bis drei Stunden immer wieder derselbe Ruf vorgespielt wurde, verhalten sich nach dem Schlüpfen anders als unbeschallte Kücken: Statt zwischen

den Geräten hin und herzapendeln, wenden sie sich jenem Gerät zu, aus dem der Dressurruf erklingt, suchen das Gerät auf und picken nach Hell-Dunkel-Kontrasten oder schmiegen sich an das Gerät an.

Diese Versuche mit beschallten und unbeschallten Kücken ergeben somit zwei Resultate: Die unspezifische Reaktion unbeschallter Kücken auf verschiedene Lummenrufe zeigt, dass die Jungen einen merkmalarmen AAM besitzen. Aus der spezifischen Reaktion der beschallten Jungen auf den Dressurruf geht hervor, dass der AAM durch Gewöhnung an einen bestimmten Reiz bereits verändert werden kann, so dass es auf den bekannten Ruf viel leichter anspricht als auf unbekannte Rufe.

Es ist durchaus erstaunlich, dass sich Lernvorgänge bereits bei im Ei befindlichen Kücken abspielen und dass nicht nur die im Brutapparat von akustischen Einflüssen abgeschirmten Jungen einen bestimmten Ruf zu erlernen vermögen, sondern auch jene Kücken, welche im Fels während der Schlüpfvorbereitungen ausser den Eltern auch zahlreiche andere Lummen und viele andere Meerervögel hören können.

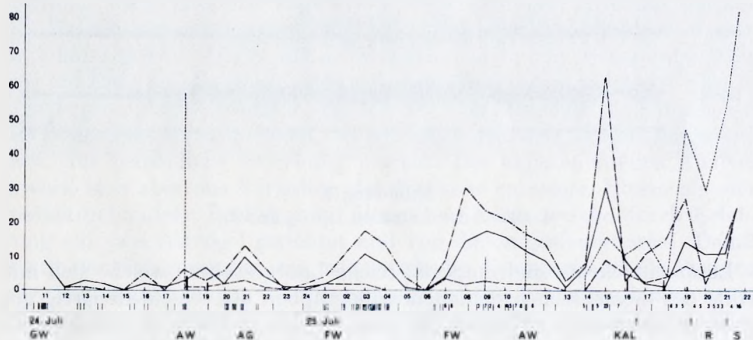


Abbildung 1
Aktivitäten von Alt- und Jungvogel beim Schlüpfen des Kückens Nr. 6

Kontaktlaut des Jungen	-----	G Grünfleck	K Kontrolle
Weinen des Jungen	W Weiss	AL Atemloch
Zweifachruf des Jungen		A Ablösung	R Rinnenbildung
Lockruf des Eltern	----	F Fütterung	S Schlüpfen
Normales Aufstehen	—		
Ruckartiges Aufstehen	!		
Einrollen des Eies	6		

Diese Leistung ist das Ergebnis eines besonderen Zusammenspiels der Aktivitäten des Ei-Kückens und des brütenden Eltern (Abb. 1). Aufnahmen mittels eines neben das Ei gelegten Mikrophons ergeben, dass die Kücken von Zeit zu Zeit kurz rufen. Die Intervalle zwischen den

Aktivitätszeiten schwanken periodisch während der Schlüpfvorbereitungen. Werden die Rufzahlen je halbe Stunde summiert, ergeben sich vier Aktivitätsmaxima, deren Gipfel um so höher liegen, je weiter die Schlüpfvorbereitungen fortgeschritten sind. Die Rufe des Jungen veranlassen meistens den Altvogel, sich zu erheben, das Ei zurechtzuschieben und ebenfalls zu rufen. Das Kücken hört also seinen Elter immer dann rufen, wenn es selber aktiv ist, und da seine Aktivitätszeiten sehr kurz sind, kommt es nur selten vor, dass es gleichzeitig den Ruf einer Nachbarlumme hören kann. Es gewöhnt sich deshalb auch auf dem Fels an die Lockrufe seiner Eltern.

Unter künstlichen Bedingungen wurde nachgewiesen, dass die Kücken fähig sind, sich während der Schlüpfvorbereitungen auf zwei verschiedene Rufe einzustellen, und in der Lage sind, diese von allen andern Rufen zu unterscheiden.

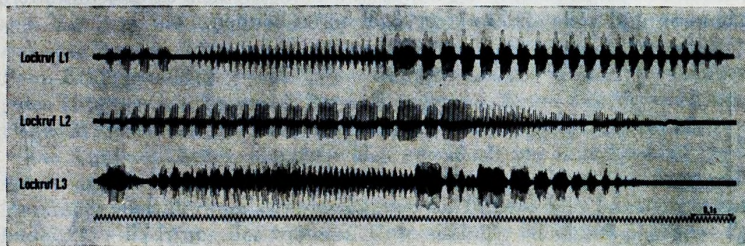


Abbildung 2
Lockruf der Lummen L_1 , L_2 und L_3

Lummenlockrufe sind merkmalsreiche Lautgestalten, welche sich mit Hilfe des Siemensschen Schleifenzillographen als verschiedenartig gegliederte Impulsfolgen festhalten lassen (Abb. 2). Jeder Ruf zeigt eine für ihn typische Folge von Impulsen, in denen sich Klänge von bestimmter Dauer, Tonhöhe, Klangfarbe und Lautstärke unterscheiden lassen. Die Verschiedenartigkeit der Rufe, welche sich daraus ergibt, ist auch für uns hörbar, so dass es einem geübten Beobachter nach einiger Zeit gelingt, die Altvögel eines Gesimses aufgrund ihrer Rufe auseinanderzuhalten. Die Kücken vermögen viel geringere Unterschiede festzustellen, als zwischen den Lummenrufen vorhanden sind. Zahlreiche Versuche mit Klangfarbe-, Tonhöhe- und Impulsfolgevariationen von Lockrufen ergaben, dass die Kücken in gewissen Grenzen den Originalruf von der Variation unterscheiden und selbst bei der alternierenden Wiedergabe zweier Variationen jenen Ruf aufsuchen, welcher weniger vom ursprünglich erlernten Ruf abweicht. Dank diesem präzisen Erinnerungsvermögen gelingt es den Jungen leicht, unter allen Lockrufen der Altvögel eines Gesimses diejenigen der eigenen Eltern herauszuhören. Inwieweit die Aktivität der Kücken ausser durch akustische auch durch optische Reize auf die Eltern gerichtet wird, bleibt noch abzuklären.

Die Tatsache, dass ein Kücken im Konkurrenzversuch zwischen dem rufenden Elter und dem Lautsprecher, aus dem der Elterruf wiedergegeben wird, zwischen dem Elter und dem Lautsprecher hin- und hereilen kann, um schliesslich beim unermüdlicher rufenden Lautsprecher zu verbleiben, ist aber ein starkes Indiz dafür, dass für die Jungen optische Merkmale der Eltern neben akustischen nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Das Verhalten des Kückens im Konkurrenzversuch weist nachdrücklich auf die Verschiedenheit der Grundlage hin, auf der sich die persönliche Beziehung beim Menschen und die individuelle Beziehung bei den Lummen entwickelt: Charlotte Bühler schreibt: «Die soziale Beziehung zum andern Menschen ist in ihren Anfängen gegründet erstens auf Affektaustausch unstrukturierter, ineinanderfliessender Gefühle, die ein affektives Klima zwischen den Partnern herstellen; zweitens auf Gemeinsamkeit, die im Zusammenfunktionieren zweier Partner entsteht, welche in selektiver Abgestimmtheit aufeinander sich wechselseitig steuern.» Wir fanden bei den Trottellummen, dass die Kücken Wärme und Dunkelheit suchen und nach Futter begehren. Die Tätigkeiten zur Befriedigung dieser Bedürfnisse wird durch die Rufe der Altvögel gesteuert. Hat das Kücken das Ziel erreicht, ist das Bedürfnis befriedigt, erlischt die Aktivität. Deshalb kann sich die Beziehung des Kückens auch nicht weiter entwickeln und der Elter durch einen Lautsprecher ersetzt werden, welcher die Elter-signale gibt. Der Beobachter mag aus der Tatsache, dass die Kücken auf die Eltern selektiv ansprechen und von ihnen gesteuert werden, schliessen, dass eine persönliche Beziehung besteht. Der experimentellen Analyse erweist sich aber das Verhalten des Kückens zu seinen Eltern als eine instinktgebundene Reaktion auf akustische Reize, welche durch Erfahrung auf zwei Altvögel gerichtet und von diesen gesteuert wird. Damit dürfte deutlich geworden sein, wie notwendig die experimentelle Prüfung aller Schlussfolgerungen ist, welche aufgrund von Verhaltensbeobachtungen gemacht und mit Hilfe jener Begriffe gedeutet werden, welche ihre volle Gültigkeit wohl nur im humanen Bereich haben.

LITERATUR

- Lorenz K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J. Ornith.* 83, 137–213; 289–413 (1935).
Bühler Ch.: Psychologie im Leben unserer Zeit. Droemer-Knaur, 576 S. (1962).

3. J. BOVET (Lausanne) – *Nécessité d'une approche neurophysiologique dans l'étude du comportement de retour au gîte chez les Rongeurs.*

Les représentants d'une espèce animale donnée se trouvent dispersés sur une partie bien délimitée du globe terrestre, l'aire de répartition de cette espèce. Toutefois, les individus passent toute leur existence confinés

dans une certaine portion de l'aire de répartition spécifique, portion dans laquelle ils se livrent à toutes leurs activités et qu'on nomme le *domaine vital* (*Home range, Territorium*). Le domaine vital a une surface qui, dans la grande majorité des cas, est extrêmement faible par rapport à ce que le profane pourrait imaginer en se fondant sur le principe – parfaitement erroné – de la «liberté» des animaux sauvages.

Un animal, qui pour une raison quelconque, a franchi les limites de son domaine vital, se trouve donc en terrain inconnu. Or l'observation, et surtout l'expérience (déplacement d'individus hors du domaine vital), ont montré que dans bien des cas, cet animal était capable de regagner son domaine vital en un temps relativement court, faisant ainsi preuve de ce qu'on appelle une *aptitude au retour au gîte* (*Homing power, Heimfindevermögen*). Cette aptitude a été mise en évidence chez des représentants de nombreux groupes: Mollusques, Arthropodes, Poissons, Batraciens, Reptiles, Oiseaux et Mammifères; si elle se manifeste de manière très nette chez certains Insectes (comme par exemple l'Abeille) et surtout chez les Oiseaux (singulièrement chez le Pigeon voyageur) elle semble être moins marquée chez les Mammifères, tout au moins chez les Rongeurs, dont nous nous occupons depuis plusieurs années¹.

Nous nous bornerons ici à donner un résumé très succinct des conclusions auxquelles nous sommes arrivé dans nos recherches sur les Mulots sylvestre et fauve (*Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis*) et sur le Campagnol roux (*Clethrionomys glareolus*). Ces animaux se prêtent bien à une étude sur le retour au gîte parce qu'ils sont les Micromammifères les plus communs dans nos forêts et qu'ils se laissent facilement attraper; les caractéristiques de leurs domaines vitaux sont relativement bien connues: leur surface est largement inférieure à 10 000 m², et, en tenant compte de leur forme souvent oblongue, on peut être sûr, si l'on a déplacé un animal sur plus de 200 m, de l'avoir transporté en terrain inconnu; enfin, les populations de ces animaux ne sont pas sujettes à d'aussi fortes fluctuations que celles d'autres Rongeurs myomorphes, ce qui assure, en principe, une possibilité d'étude régulière d'année en année.

Si chez ces Rongeurs l'aptitude au retour au gîte se manifeste d'une façon beaucoup moins nette que chez les Insectes ou les Oiseaux par exemple, elle n'en existe pas moins d'une manière évidente. Certaines de ses caractéristiques, que nous avons décelées, se retrouvent dans d'autres groupes d'animaux, en particulier sa soumission à des «effets directionnels» (*directional difference, Richtungseffekt*); on désigne par ce terme le fait que les retours semblent être plus fréquents dans certaines directions cardinales que dans d'autres (Bovet, 1962). Elle est en outre influencée par de nombreux facteurs: d'une façon certaine par les conditions atmosphériques (Bovet, 1960) et la nature de l'habitat (Bovet, 1965 b), et probablement par les densités de population et l'intensité de la prédation.

¹ Nos travaux ont bénéficié de l'aide du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (crédits N^{os} 1856 et 2805).

Un des problèmes les plus importants qui reste à résoudre dans l'étude du retour au gîte chez les Rongeurs est celui de l'orientation. On admet que chez de nombreux animaux, le retour au gîte repose sur une faculté de navigation: l'animal se comporterait comme le marin qui connaît, grâce à sa carte, les coordonnées géographiques du port de départ et du port d'arrivée et qui peut ainsi déterminer la direction qu'il devra suivre, puis qui, grâce à sa boussole, mettra son navire sur le cap calculé (cf. Kramer, 1953). La découverte par von Frisch (1950) chez l'Abeille d'une véritable boussole astronomique (intégrant les données sensorielles fournies par la position du soleil et par l'horloge physiologique) a donné un grand poids à l'hypothèse de la navigation. Depuis lors, on a pu prouver l'existence d'une boussole solaire ou stellaire chez certains Poissons, Batraciens et Reptiles, et chez de nombreux Oiseaux. Enfin, Schmidt-Koenig (1961) a montré de manière très convaincante que, dans le retour au gîte du Pigeon voyageur, la boussole solaire joue dans l'orientation le rôle qu'on attend d'elle dans l'hypothèse de la navigation. Celle-ci a donc acquis une grande force; mais il ne faut pas perdre de vue que l'élément «carte» de l'hypothèse demeure encore parfaitement mystérieux, même chez le Pigeon (cf. Wallraff, 1959; Kramer, 1959).

Qu'en est-il chez les Mammifères? Lüters et Birukow (1963) ont montré l'existence d'une boussole solaire chez le Mulot rayé (*Apodemus agrarius*). Il nous paraît toutefois hautement improbable que cette boussole joue un rôle primordial dans le retour au gîte des Rongeurs, et spécialement chez des espèces aussi strictement nocturnes que le sont *Apodemus sylvaticus* et *A. flavicollis*. Nous avons même montré que ces Mulots s'orientaient mieux en lumière diffuse que lorsqu'ils avaient la possibilité de voir le soleil (Bovet, 1960). Cela ne signifie cependant pas que les Rongeurs soient incapables de naviguer. Reprenant le principe d'expériences déjà tentées par Neuhaus (1949, 1950) et par Vogelberg et Krüger (1951, 1952), nous avons essayé (Bovet, 1965 a) de dresser des mulots à se diriger, depuis le centre d'une «étoile» à 8 bras, dans une direction cardinale fixée à l'avance; dans ces expériences, toute possibilité d'orientation optique, acoustique ou osmique était exclue; les résultats obtenus n'ont certes pas été aussi spectaculaires que ceux auxquels sont parvenus d'autres auteurs dans la démonstration de l'existence d'une boussole solaire chez divers Vertébrés, mais ils étaient néanmoins positifs; et, fait qui est peut-être important, la faible précision de l'orientation dans les expériences de dressage était absolument comparable à celle dont font preuve les Rongeurs dans le retour au gîte (Lindenlaub, 1960; Bovet, 1960).

Nous nous trouvons ainsi en présence d'une faculté d'orientation qui repose sur des éléments dont nous ignorons la nature: nous n'avons en effet que des connaissances négatives sur les stimulus qui permettent à l'animal de s'orienter, c'est-à-dire que nous savons que ces stimulus ne sont ni optiques, ni acoustiques, ni osmiques. Cela a sur de telles recherches une importante conséquence: nous ne pouvons pas contrôler entièrement les conditions d'expérience puisque ces stimulus peuvent être sujets

à des variations que nous ne pouvons pas diriger et que surtout nous ne pouvons même pas connaître.

Relevons que le problème ne se pose pas seulement pour les Rongeurs. On trouve des phénomènes d'orientation qui ne s'expliquent par la perception, de la part de l'animal, d'aucun stimulus optique, acoustique ou osmique chez le Crapaud (Heusser, 1964), le Rouge-gorge (Fromme, 1961), la Mouette rieuse (Gerdes, 1960), le Chat (Precht et Lindenlaub, 1954); d'autre part, la découverte d'une boussole astronomique chez de nombreuses espèces a relégué à l'arrière-plan l'étude d'autres mécanismes d'orientation qui pourraient fonctionner, chez ces mêmes espèces, sans l'intervention de cette boussole; or une telle conjonction de diverses facultés d'orientation existe certainement chez le Pigeon voyageur par exemple, qui possède une boussole solaire et qui l'utilise dans son retour au gîte, mais qui est aussi capable de s'orienter de nuit (v. Saint Paul, 1962).

Les méthodes classiques de l'étude de la navigation animale semblent être impuissantes à nous permettre de résoudre le problème de la *causalité* de ces phénomènes d'orientation. Attribuer ces phénomènes à l'action d'un «facteur X» ou à l'existence d'un «sens de l'orientation» nous paraît être une manière peu subtile de masquer notre ignorance. Cette terminologie présente en outre le danger de faire croire qu'il n'y a qu'un seul «facteur» qui intervienne, alors qu'il est très probable qu'il y en ait plusieurs.

Nous pensons qu'il nous faut suivre simultanément deux voies pour pouvoir espérer résoudre le problème. La première est une recherche systématique de tous les éléments qui, sans être eux-mêmes des facteurs orientants, influencent la *sensibilité* des animaux à ces facteurs. Ces éléments sont à rechercher dans la physiologie, l'éthologie, l'écologie et la dynamique des populations des Mulots. L'autre voie doit nous conduire à la connaissance de la nature des stimulus qui permettent au Mulot de s'orienter. Or, nous l'avons vu, les méthodes courantes d'étude de la navigation ne nous donnent sur ces stimulus que des renseignements infimes et ne nous rendent pas capables de formuler à leur sujet des hypothèses vérifiables par l'expérience. Il nous apparaît que le seul moyen par lequel nous puissions découvrir leur nature est de chercher à déterminer quelles sont les structures nerveuses qui interviennent dans les phénomènes d'orientation. Si nous parvenons, par des coagulations au niveau cérébral par exemple, à modifier l'orientation de façon caractéristique, nous serons beaucoup plus aptes, connaissant l'origine et l'aboutissement des voies nerveuses que nous aurons touchées, à formuler des hypothèses cohérentes sur la nature des stimulus orientants.

(Laboratoire de zoologie et d'anatomie comparée de l'Université de Lausanne. Institut de physiologie de l'Université de Lausanne.)

RÉFÉRENCES

Bovet J. (1960): Experimentelle Untersuchungen über das Heimfindevermögen von Mäusen. Z. Tierpsychol. 17, 728-755.

- Bovet J. (1962): Influence d'un effet directionnel sur le retour au gîte des Mulots fauve et sylvestre (*Apodemus flavicollis* Melch. et *A. sylvaticus* L.) et du Campagnol roux (*Clethrionomys glareolus* Schr.) (Mammalia, Rodentia). *Z. Tierpsychol.* 19, 472-488.
- (1965a): Ein Versuch, wilde Mäuse unter Ausschluss optischer, akustischer und osmischer Merkmale auf Himmelsrichtungen zu dressieren. *Z. Tierpsychol.* (sous presse).
- (1965b): Note sur le retour au gîte du Mulot en Camargue. *Z. Tierpsychol.* (sous presse).
- Fromme H.G. (1961): Untersuchungen über das Orientierungsvermögen nächtlich ziehender Kleinvogel (*Erithacus rubecula*, *Sylvia communis*). *Z. Tierpsychol.* 18, 205-220.
- Frisch K. v. (1950): Die Sonne als Kompass im Leben der Bienen. *Experientia* 6, 210-221.
- Gerdies K. (1960): Über das Heimfindevermögen von Lachmöwen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges. in Bonn 1960*, 171-181.
- Heusser H. (1964): Zur Laichplatzorientierung der Erdkröte, *Bufo bufo* L. *Mitt. Naturf. Ges. Schaffhausen* 28, 1-12.
- Kramer G. (1953): Wird die Sonnenhöhe bei der Heimfindeorientierung verwertet? *J. Orn.* 94, 201-219.
- (1959): Recent experiments on Bird orientation. *Ibis* 101, 399-416.
- Lindenlaub E. (1960): Neue Befunde über die Anfangsorientierung von Mäusen. *Z. Tierpsychol.* 17, 555-578.
- Lütters W. et Birukow G. (1963): Sonnenkompassorientierung der Brandmaus (*Apodemus agrarius* Pall.). *Naturwissenschaften* 50, 737-738.
- Neuhaus W. (1949): Untersuchungen über die Richtungsorientierung bei Mäusen. *Z. Tierpsychol.* 6, 236-261.
- (1950): Versuche über die Richtungsorientierung mit normalen und blinden Mäusen. *Z. Tierpsychol.* 7, 380-402.
- Precht H. et Lindenlaub E. (1954): Über das Heimfindevermögen von Säugetieren. I.: Versuche an Katzen. *Z. Tierpsychol.* 11, 485-494.
- Saint Paul U. v. (1962): Das Nachtfliegen von Brieftauben. *J. Orn.* 103, 337-343.
- Schmidt-Koenig K. (1961): Die Sonne als Kompass im Heimorientierungssystem der Brieftauben. *Z. Tierpsychol.* 18, 221-244.
- Vogelberg L. et Krüger F. (1951): Versuche über die Richtungsorientierung bei weissen Mäusen und Ratten. *Z. Tierpsychol.* 8, 293-321.
- (1952): Zur Frage des Vorkommens von Richtungstendenzen bei Nagetieren. *Z. Tierpsychol.* 9, 423-433.
- Wallraff H.G. (1959): Örtlich und zeitlich bedingte Variabilität des Heimkehrverhaltens von Brieftauben. *Z. Tierpsychol.* 16, 513-544.

4. ROGER ALFRED STAMM (Basel) – *Motivationsanalyse im Verhaltensaspekt.*

An einem Symposium über «Physiologie des Verhaltens» scheint es mir gehörig, zu fragen, was denn der Verhaltensforscher über die Motivation eines Tieres überhaupt aussagen kann.

Als Motivation bezeichnen wir den einer bestimmten Verhaltensweise eines Individuums zugehörigen Zustand des Individuums.

Zur Motivation gibt es grundsätzlich drei Zugangswege: über das Verhalten (für den Verhaltensforscher), über das Erleben (für den Erlebnispsychologen) und über die Funktion von Organen des Körpers (für den Physiologen). Die Psychologie untersucht traditionsgemäß die beiden Aspekte «Verhalten» und «Erleben». Da wir beim Tier jedoch grundsätzlich keine Aussagen über das Erleben machen können, verbleibt uns hier nur der Weg der Verhaltensforschung.

Es ist ausserordentlich wichtig, die Eigenständigkeit jeder der drei Disziplinen zu erkennen. Da alle am gleichen Objekt arbeiten, ist die wechselseitige Übersetzung von Aussagen aus einem Bezugssystem in die anderen zu fordern. Alle Aussagen müssen dabei so klar und eindeutig zugeordnet werden können, wie wenn sie solche der Physik oder Chemie, der Morphologie oder Physiologie wären. Leider sind die Verstösse gegen die Reinheit der Bezugssysteme in der Vergleichenden Psychologie häufig. Oft werden kunterbunt Erlebnisinhalte und Verhaltensbeobachtungen, ethologische und physiologische, phänographische (beschreibende) und theoretische, hypothetische und gesicherte Aussagen durcheinandergeworfen. Dafür nenne ich zwei Beispiele: 1. Es wird immer wieder gesagt, Objekt der Verhaltensforschung seien die *Bewegungen* von Lebewesen. In Wirklichkeit beschreiben wir primär keineswegs nur eine raum-zeitliche Abfolge von Bewegungen, sondern wir haben ganze Bewegungsmuster mit einem Namen belegt; ferner verstehen wir Bewegungen nur dann als Verhalten, wenn wir sie als in einer Situation stehend auffassen. Das Objekt der Verhaltensforschung ist also das *Verhalten*, d. h. «verstehbar in eine Situation (Szene) eingeordnete Bewegungsmuster». 2. Ethologen nennen manchmal die Motivation einen *physiologischen* Zustand. Nein, für sie ist sie vielmehr eine theoretische Konstruktion zur Deutung des beobachteten Verhaltens. Nur für den Physiologen ist sie ein physiologischer Zustand (vgl. Hebb 1958, 459 f.).

Der Motivationsbegriff kann dem Verhaltensforscher in verschiedener Weise hilfreich sein. Er kann dienen:

1. zur kausalen Erklärung eines Verhaltens, wenn es nicht vollständig aus der augenblicklichen äusseren Situation verständlich ist. Hier steht «Motivation» vor allem an Stelle einer Analyse der einzelnen genetischen und der historisch angefallenen äusseren auslösenden Faktoren. Beispiele dieser Anwendung sind vor allem: unterschiedliche Antworten auf wiederholte gleiche Aussensituation, Spontaneität des Verhaltens (d. h. Änderungen bei konstanter Aussensituation), zeitliches Überdauern des bisherigen Verhaltens nach Veränderung der Aussensituation, Lernen nach der Triebreduktions-Theorie.

2. zur Kennzeichnung der Richtung einer Verhaltenssequenz, die aufrechterhalten wird, bis eine bestimmte Endsituation erreicht worden ist, wobei verschiedene Verhaltens Elemente vikariierend eingesetzt werden können.

3. zur Ordnung von Verhaltensweisen. Dabei denkt man, dass Verhaltens Elemente, die zeitlich korreliert auftreten oder (besser) die gleiche funktionelle Wertigkeit erkennen lassen, eine gemeinsame Motivation besitzen.

4. zur Benennung der je besonderen habituellen Ausprägung des Verhaltens einzelner Individuen.

5. zur Entwicklung theoretischer Modelle, die der physiologischen Untersuchung der Motivation als Hypothesen dienen können.

Die Art des Motivationsbegriffes schwankt je nach der Forschungsschule, die man betrachtet. Ich greife im folgenden jenen Sprachgebrauch heraus, der in der modernen Ethologie weit verbreitet ist und von der Motivation als von «Stimmungen» oder «Tendenzen» spricht.

Die Bedeutung der «Stimmung» in der von Lorenz und Tinbergen begründeten Richtung der Verhaltensforschung ist ein wesentliches Kennzeichen dieser Arbeitsrichtung im Unterschied zum Behaviorismus und zur Reflexlehre des Verhaltens. Der Wert des Stimmungsbegriffes zur Erklärung von Verhalten ist bekannt, und wir gehen darum hier nicht generell darauf ein. Die Forderung einer allseitigen Betrachtung und Erfassung des Objektes wirft zur Zeit den Ball dem Physiologen zu, der in der Analyse der Motivation weniger weit ist als der Verhaltensforscher in der ihm zugänglichen Fazette der Wirklichkeit.

Der Verhaltensforscher ist bei der Benützung des Stimmungsbegriffes immer nur dann auf Schwierigkeiten gestossen, wenn er spezielle Systeme möglicher Motivationen der Wirklichkeit mit dem Anspruch auf Vollständigkeit aufzuzwingen suchte. Dieser Gefahr begegnete er auch zeitweise beim Versuch der Analyse der Motivation des Ausdrucksverhaltens durch die sogenannte Tendenzenstreitdeutung. Von ihr sei kurz die Rede.

Die hochkomplizierten, artspezifischen Ausdrucksbewegungen haben sich phylogenetisch aus einfacheren Vorstufen entwickelt. Und zwar scheint oft ein Konflikt zwischen mehreren antagonistischen Verhaltensweisen (oder Tendenzen) als Ursache der Evolution wahrscheinlich, so bei Drohverhalten, wo man deutlich die Überlagerung von Angriffstendenz und Flucht tendenz im Schwanken zwischen Angreifen und Fliehen und in der oft zwischen diesen beiden Aktionen vermittelnden Bewegungsgestalt des Drohens erkennen kann.

Entsprechend sind in der Balz neben sexuellen Komponenten auch solche des Kampfverhaltens zu sehen. Das führte zur Theorie, es möchte dem Konflikt zwischen Begattungstendenz, Angriffstendenz und Flucht tendenz bei der Formung der Balzrituale allgemein eine grosse Bedeutung zugekommen sein. Diese jedem Verhaltensforscher geläufige Interpretation hat vor allem in den Jahren 1952–1960 eine grosse Rolle gespielt und die Untersuchung des Ausdrucksverhaltens wesentlich gefördert. Allerdings ist sie schliesslich an eine Grenze gestossen, die ich an einigen wenigen Beispielen darstellen will, welche mir aus eigener Anschauung vertraut sind.

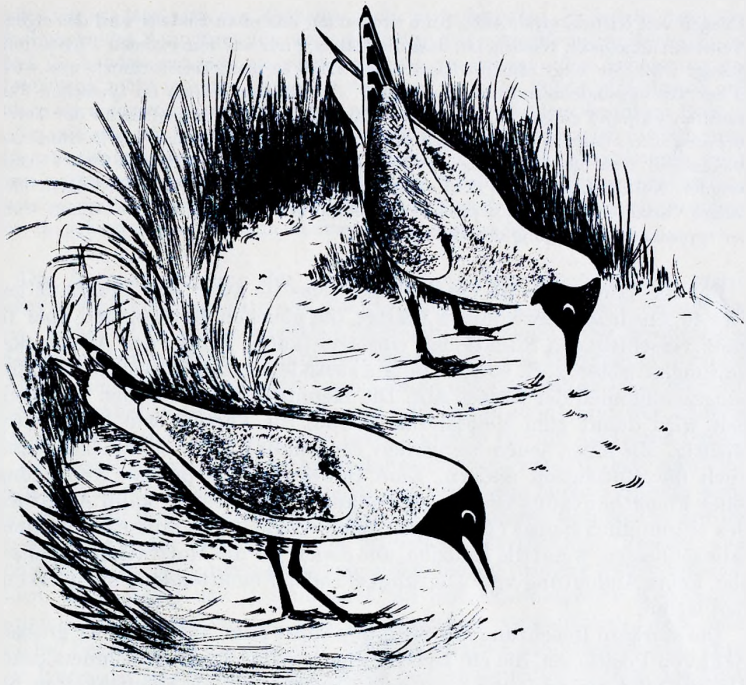
Beobachten wir die Ausdrucksbewegungen der Lachmöwe (*Larus ridibundus*). Unter ihnen ist die «Aufrechthaltung» (Upright) relativ einfach und zeigt sehr schön die Überlagerung von Angriffs- und Flucht tendenz (genaue Darstellung siehe bei Moynihan [1955] und Tinbergen [1960]). Wir können mehrere Varianten unterscheiden. Der Vergleich ihrer Form

mit den reinen Aktionen von Angriff und Flucht ebenso wie die Analyse der auslösenden Situation und der zeitlichen Korrelation im Auftreten mit diesen beiden Verhaltenselementen macht es deutlich, dass der Variante mit erhobenem Schnabel eine starke Flucht Komponente, der mit gesenktem Schnabel ein Überwiegen der Angriffstendenz entspricht. Das heisst also, dass im ersten Fall die Möwe eher fliehen wird und weniger einschüchternd wirkt als im zweiten Fall.

Entsprechende Varianten lassen sich auch bei anderen Drohhaltungen auffinden und durch Wechsel im Verhältnis der Intensitäten von Angriffstendenz und Flucht tendenz erklären. Schwieriger ist der motivations-theoretische Vergleich zwischen mehreren Drohhaltungen. Moynihan (1955) hatte versucht, alle Drohhaltungen der Lachmöwe in eine gemeinsame Tafel einzuordnen, in der nur die relative und absolute Intensität der genannten Tendenzen als Variable zugelassen waren. Dann wies aber Tinbergen (1960) darauf hin, dass sich die Bewegungen viel deutlicher in ihrem Einsatz unterscheiden lassen. Es gibt auf die Ferne wirkende und auf die Nähe wirkende, offensive und defensive Drohhaltungen. Das ist eine wichtige Erweiterung der Konzeption, denn gerade Kennzeichen wie «offensiv» und «defensiv» lassen sich nicht aufgrund des Zusammenspiels zweier Einheitstendenzen (Flucht tendenz und Angriffstendenz) erklären.

Daraus erhebt sich die wichtige Forderung, der Analyse der Situation wesentlich mehr Beachtung zu schenken als bisher. Und ebenso wie man zum Verstehen einer Verhaltensweise nicht von Einzelbewegungen ausgehen muss, sondern von den mit eigenen Namen belegten Bewegungsmustern, so müssen auch die Situationen nicht bloss als einzeln herausgegriffene Faktoren, sondern als Gesamtabläufe verstanden werden, die wir ebenfalls mit eigenen Namen kennzeichnen (z. B. Auseinandersetzung, Paarbildung, Begattung. Solche Abläufe nennen wir Szenen. Jeder von ihnen kommen ganz bestimmte Variable zu, und jede mündet in eine spezifische Endsituation, und zwar ganz unabhängig davon, welche besonderen Verhaltensweisen in einer Tierart diese Variablen jeweils vertreten. Die besondere Form von Szenen kann also interspezifisch verglichen werden, und die szenische Betrachtung ist damit ein ausgezeichnetes Ordnungsmittel für Verhalten. Ja es erweist sich, dass sie eine differenziertere und weniger theoretisch vorbelastete Darstellung erlaubt als die oft zum Ordnen herbeigezogenen Motivationssysteme (Stamm 1962 und 1965).

Studieren wir die Drohhaltungen der Lachmöwe unter besonderer Beachtung der Gestalt einzelner Szenen, so erkennen wir bald, dass die einzelnen Szenen eine je besondere Formung der in ihr möglichen Verhaltenssequenzen erkennen lassen. So unterscheiden sich Streitereien zwischen Territoriums nachbarn von Auseinandersetzungen, die durch Eindringen eines fremden Vogels in ein bereits besetztes Territorium hervorgerufen werden. Während in diesem Fall der Unterlegene flieht und das Ende der Begegnung nicht besonders gestaltet ist, so ist in jenem Fall das Auftreten einer besonderen Drohhaltung für das Ende typisch,



Die «Kopf-zu-Boden-Haltung» (Choking) der Lachmöwe tritt vor allem am Ende von Auseinandersetzungen zwischen Territoriumsachbarn auf (Zeichnung nach Photos: E. Fioroni)

der «Kopf-zu-Boden-Haltung» (Choking, Abb.). Hier ergibt sich ja als «szenisches Problem», dass beide Rivalen sowohl ihr eigenes Gebiet behaupten müssen, wie sie das des Gegners zu verlassen haben. Dabei beträgt die Distanz zwischen den beiden Zentren ihrer Territorien kaum mehr als einen Meter. Bei grösster Nähe müssen sie also eine Bewegung ausführen, die sowohl als Ausdruck der «Fluchttendenz» (im Sinne des Rückzugs vom gegnerischen Territorium) wie der stärksten «Angriffstendenz» (und zwar der defensiven Behauptung des eigenen Gebietes) dienen kann. Die «Kopf-zu-Boden-Haltung» kann diese Forderung gut erfüllen.

Die Gegner richten beide den Schnabel bei tief gesenktem Kopf gegen den Boden und äussern einen gutturalen Laut. Die gleiche Bewegung und der gleiche Laut treten übrigens auch auf, wenn ein Lachmöwenmännchen sein Weibchen zum Nest lockt oder wenn es vor ihm Futter aufwürgt. Ähnlich ist die Bewegung auch dem

Ablegen von Nistmaterial. Auch beim drohenden «Kopf-zu-Boden» wird das eigene Weibchen angelockt. Wichtig ist, dass die Haltung nur auf dem eigenen Territorium gezeigt wird. Sie zeigt also gewissermassen «Hier ist mein Territorium!» und wirkt in der Tat einschüchternd auf den Gegner. Die Rivalen stehen im typischen Fall simultan während einiger Zeit in dieser Haltung, zuerst unmittelbar an der Territoriumsgrenze, dann aber langsam jeder bis zum Zentrum seines Territoriums zurückgehend. Erst hier entspannen sie sich und richten sich auf. Damit ist der Streit beendet. Natürlich kann aus dem «Kopf-zu-Boden» auch ein Angriff erfolgen, oder andere Varianten können auftreten; doch entspricht der geschilderte Ablauf wohl der typischen Ausprägung der Bewegung.

Für die Lachmöwe ist bezeichnend, dass sie zwar sehr prägnant geformte Ausdrucksbewegungen besitzt, die gleichen Bewegungen aber in ganz verschiedenen Situationen einsetzen kann. Einige der Ausdruckshaltungen treten z. B. sowohl in Auseinandersetzungen wie im Begrüssungszeremoniell der Gatten auf. Die Kenntnis der szenischen Bezogenheit wird damit zum Verständnis sowohl für Partner wie Beobachter wichtig. Mit einer neuen szenischen Einordnung kann sich anscheinend auch die Motivation ändern. Eine Bewegung, die primär Andeutung einer Fluchtbewegung ist wie das bekannte «Wegsehen», kann Ausdruck des «Freundlich-Seins» (Tinbergen, 1959) werden. Das müssen wir jedenfalls schliessen, wenn die Indizien, aus denen wir die Motivation erschliessen, keine Andeutung von Angriffigkeit oder Fluchtintendenz mehr erkennen lassen.

Die stärkere Beachtung der Situation führt zum Aufweis einer grossen Zahl von Positionen, die ein Individuum in jeder Szene einnehmen kann. Daraus folgt zwangsläufig auch eine Erweiterung der Möglichkeiten für das Erfassen der Motivation. Die Einheitstendenzen müssen aufgelockert werden zugunsten eines differenzierteren Bildes. Gleichzeitig verlieren sie an Ordnungswert gegenüber der szenischen Einordnung.

Dass eine zu grobe Interpretation der Motivation zu Fehlern geführt hat, liesse sich an vielen Beispielen zeigen. Ich will hier einen älteren Fall schildern, der dadurch bedeutsam ist, dass die aus ihm gezogenen Schlussfolgerungen auch heute immer wieder zitiert werden.

Im Jahre 1934 haben Masure und Allee eine Analyse der Rangordnung in Wellensittichgruppen (*Melospitacus undulatus* Shaw) durchgeführt. Sie stellten dabei fest, dass das Weibchen eines Paares stärker ist als das Männchen, behaupteten aber, dass dieses Rangverhältnis sich während der Brutzeit umkehre. Das widersprach so sehr den eigenen und den durch Dr. Tschanz am Zoologischen Institut Bern gelegentlich vorgenommenen Untersuchungen, dass es mir wert schien, in der Originalarbeit nach der Begründung für die Behauptung der Rangumkehr während der Brutzeit zu suchen. Dort fand sich der lapidare Satz: Es wurde beobachtet, dass die Männchen ihr Weibchen ins Nest zurücktrieben, ohne dass dieses Widerstand gezeigt hätte (S. 394, übersetzt).

Nun handelt es sich aber in dieser Situation sowohl beim Wellensittich wie bei dem früher von mir untersuchten Papagei *Agapornis personata* Reichenow um folgenden Tatbestand: Immer wenn das Weibchen zu einer kurzen Brutpause aus dem Nest kommt, beginnt das Männchen sofort zu balzen. Sobald das Gelege aber

vollzählig ist, lässt sich das Weibchen nicht mehr begatten. Es weicht dann den Werbungen des Männchens aus, wenn nötig durch eine beschleunigte Rückkehr ins Nest. Es handelt sich also um ein Ausweichen vor der sexuellen Annäherung des Männchens, nicht um eine aggressive Situation und eine Flucht, wie Masure und Allee angenommen hatten. Es ist dies wohl auch ein besonders deutliches Beispiel dafür, wie sehr die Überbetonung der Rangordnung als des einzigen Strukturprinzips von Gruppen den Blick vor an sich trivialen Realitäten trüben konnte, wenn diese nicht ins Schema passten. Es ist völlig falsch, jede Distanzvergrößerung zwischen Individuen auf die Wirkung einer Fluchttendenz zurückführen zu wollen, wie das gelegentlich noch bei modernen Analysen zu beobachten ist.

Die Berücksichtigung der vielen theoretischen Möglichkeiten szenischer Ausgestaltung sollte aus einer zu engen Interpretation hinausführen. Dabei ist es ausserordentlich hilfreich, die Vielfalt der gerade beim Menschen vorfindbaren Ordnungsmöglichkeiten als Anregung zur Suche entsprechender Möglichkeiten beim Tier zu nehmen, selbst wenn hier einfachere Verhältnisse zu erwarten sind oder letzte Feinheiten der Analyse dadurch entgehen müssen, dass klare Indizien für ihr Auftreten fehlen.

In diesem Zusammenhang kann daran erinnert werden, dass eine Vielzahl von Motivationsbezeichnungen aus der menschlichen Sphäre noch gar nicht auf ihre Brauchbarkeit in der Tierforschung untersucht worden sind. Das gilt für Ausdrücke wie Eifersucht, Zärtlichkeit, Freude, verschiedene Unterteilungen allgemeiner Tendenzen (wie der Angriffigkeit in Zorn, Wut, Ärger usw.), dann auch für charakterologische Kennzeichnungen für Temperamente. Es ist historisch verständlich, dass man solche Begriffe viel zu sehr mit Erlebnisinhalten identifiziert hat, statt zur Kenntnis zu nehmen, dass sie für das Druckverständnis des Menschen ja auch nur infolge ihrer verhaltensmässigen Charakterisierbarkeit verwendet werden können. Allerdings werden sie meist rein intuitiv gebraucht, und die Humanpsychologie hat ihre saubere Definition im Verhaltensaspekt bisher unterlassen. Wenn dies einmal geschehen sein wird, kann man versuchen, wenigstens einen Teil dieser Bezeichnungen auf Tiere anzuwenden. Notwendig ist neben der sauberen Definition im Verhaltensaspekt die Auffindbarkeit der kennzeichnenden Merkmale. Oft dürften die verlangten Kennzeichen zu differenziert sein, als dass sie bei Tieren abgehoben werden könnten. Die Bezeichnungen wären dann nicht einsetzbar. Andere werden nur in allgemeiner Form Verwendung finden können und nicht in allen Feinheiten und Varianten, die wir beim Menschen kennen.

Der Beweis für die Brauchbarkeit solcher Kategorien ist in der Tierforschung schon manchmal erbracht worden, wenn sie auch immer nur «mit schlechtem Gewissen» eingesetzt worden sind. Das schlechte Gewissen verschwindet aber, sobald man sich klar darüber ist, dass ihre Anwendung keine unzulässige Ableitung in den Erlebensaspekt verlangt. Hebb (1946) berichtet über ein ausführliches Experiment, das im Yerkes-Laboratorium durchgeführt wurde. Während zweier Jahre wurde versucht, sogenannte anthropomorphe Ausdrücke zu vermeiden und die Unterschiede in den Reaktionsweisen verschiedener Schimpansen de-

skriptiv zu erfassen. Der Erfolg war, dass ein neuer Beobachter nach Durchlesen dieser Berichte keinen richtigen Eindruck von den Tieren bekam, während er selbst mit schlecht definierten Motivationsbezeichnungen fähig war, das Verhalten eines Individuums richtig vorauszu- sehen und entsprechend zu handeln.

Die Aussichten und Schwierigkeiten der Ausweitung unseres heutigen Wortschatzes können wir hier nicht im einzelnen besprechen. Es sollte nur mit Nachdruck auf diese Möglichkeit hingewiesen werden.

Unsere Diskussion von Motivation bewegte sich ausschliesslich im Bezugssystem «Verhalten». Es ist wichtig, festzuhalten, dass Motivationsbegriffe auch hier ihren Sinn haben. Auf keinen Fall darf man generell fordern, dass nur solche Kategorien benützt werden dürfen, die auch physiologisch einsetzbar sind. Jeder Versuch, sich gewaltsam auf die Physiologie zurückzuziehen, müsste zu einer Lähmung der Verhaltensforschung führen. Entscheidende Einwände gegen die Interpretation von Verhalten können wegen der geforderten Reinheit der Bezugssysteme nur aus verbesserter Verhaltensbeobachtung selber gewonnen werden. In diesem Sinne haben die während einiger Zeit sehr hilfreichen Versuche, komplizierte Ausdrucksaktionen auf die Wirkung sich überlagernder, weniger Elementartendenzen zurückzuführen, nicht mehr der verfeinerten Analyse gegnüt.

Etwas anderes ist es, wenn Motivationsmodelle ausdrücklich im Hinblick auf die Verwendbarkeit als physiologische Hypothesen konzipiert werden. Dann entscheidet der Physiologe über ihre Brauchbarkeit zu diesem Zweck. Es ist durchaus denkbar, dass auch die Deutungen der Tendenzenstreitheorie, selbst wenn sie nicht mehr alle Forderungen einer verfeinerten Verhaltensanalyse befriedigen, als ein solches physiologisches Modell dienen können. Auf jeden Fall kann der Physiologe schon heute den grössten Gewinn auch aus der weit vorgetriebenen Feinanalyse des Verhaltens durch den Verhaltensforscher ziehen, und zwar selbst dann, wenn sie in ihren Formulierungen vom physiologischen Vokabular wegzuführen scheinen.

Zusammenfassung

Wir gingen aus von der Tatsache, dass Verhalten nur dann und nur so weit zu verstehen ist, als es in einer Situation stehend aufgefasst wird. Daraus mussten wir folgern, dass eine verfeinerte Analyse der Situation sowohl zu einer besseren Kenntnis des Verhaltens wie zu wichtigen Ordnungsgesichtspunkten führt. Eine Motivationsdiskussion kann Verhaltensweisen benennen oder ordnen und Erklärungen für nicht aus der gegenwärtigen Situation heraus verständliche Reaktionen geben. Wenn sie darüber hinaus, z.B. im Sinne von Einheitstendenzen, die Zurückführung komplexer Abläufe auf einige wenige Grundelemente bezweckt, so ist sie eine theoretische Konstruktion. Als solche kann sie im Gang einer Untersuchung erst sekundär eingesetzt werden. Sie sollte erst nach genauer Kenntnis des Verhaltens versucht werden. Primär hat die genaue

Beschreibung einzelner, szenisch bestimmter Verhaltensmuster zu erfolgen, wobei auf eine exakte behaviorale Definition jedes der verwendeten Begriffe zu achten ist.

LITERATUR

- Hebb D.O.: Emotion in man and animals; an analysis of the intuitive processes of recognition. *Psychol. Rev.* 53, 88–106 (1946).
- Alice in Wonderland or Psychology Among the Biological Sciences. In Harlow and Woolsey, edit.: *Biological and Biochemical Bases of Behavior*, 451–467, University of Wisconsin Press, Madison (1958).
- Masure R.H., Allee W.C.: Flock organization of the Shell parakeet *Melopsittacus undulatus* Shaw. *Ecology* 15, 388–398 (1934).
- Moynihan M.: Some aspects of reproductive behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.) and related species. *Behaviour Suppl.* 4, 201 pp. (1955).
- Stamm R.A.: Aspekte des Paarverhaltens von *Agapornis personata* Reichenow (Aves, Psittacidae). *Behaviour* 19, 1–56 (1962).
- Perspektiven zu einer Vergleichenden Ausdrucksforschung. In *Handb. Psych.* 5, 255–288, Göttingen 1965.
- Tinbergen N.: Einige Gedanken über «Beschwichtigungsgebärden». *Z. Tierpsych.* 16, 651–665 (1959).
- Comparative Studies of the Behaviour of Gulls (Laridae). *Behaviour* 15, 1–70 (1960).

5. ROBERT W. HUNSPERGER, BOLESŁAW GWÓZDZ¹ (Zürich) – *Lokalisation zentralnervöser Strukturen für Miauen auf Grund von Hirnreizversuchen*².

Die Katze vermag durch Miauen einer Vielzahl von Stimmungen Ausdruck zu geben. Das Miauen besitzt dementsprechend verschiedene Nuancen und kann beunruhigt ängstlich, klagend oder aufbegehrend sein. Neben diesen allgemein vertrauten Lauten sind weiter zu nennen die kurzen hellen «Brr»- und «Iau»-Laute – wohl Begrüßungs- und Lockrufe – und das Raulen und Jaulen der Tiere während der Zeit der Ranz; sie stellen nach *Leyhausen* (14) Drohlauten dar.

Manche Formen von Miauen lassen sich im Hirnreizversuch (7) durch künstliche Aktivierung umschriebener zentralnervöser Strukturen reproduzieren. Die vorliegende Mitteilung gibt eine Übersicht der von *Hunspurger* und Mitarb. (2, 5, 6, 9) durch zentrale Reizung im Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn an der wachen, frei beweglichen Katze erzeugten Lautäußerungen. Es werden Entwicklung und Charakter der durch künstliche Reizung erzeugten Laute beschrieben und die Lokalisation der massgebenden zentralen Substrate für Miauen besprochen. Diese

¹ Forschungsstipendiat der Weltgesundheits-Organisation

² Arbeit mit Unterstützung aus Mitteln des Schweizerischen Nationalfonds für wissenschaftliche Forschung.

Substrate werden jedoch nicht isoliert behandelt, sondern in Beziehung zu dem zentralnervösen System für Knurren und Fauchen (Abwehrdrohen) und für Fluchtreaktion (5, 10) dargestellt.

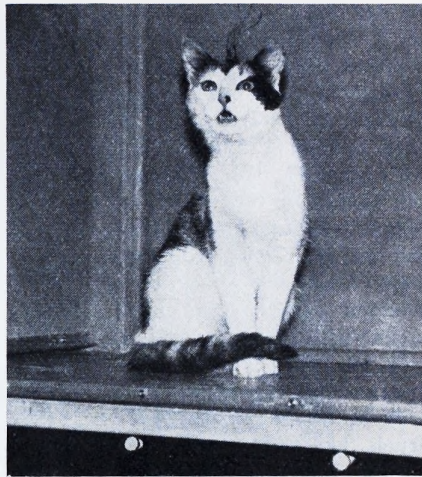
Entwicklung und Charakter der Reaktionen: Das Miauen entwickelt sich im Hirnreizversuch auf drei verschiedene Arten; erstens während der Reizung (primär reizbedingtes Miauen), zweitens nach Unterbruch des elektrischen Stromes (sekundär reizbedingtes Miauen) und drittens sowohl während als auch nach der Reizung. Das primär reizbedingte Miauen tritt immer zusammen mit einer allgemeinen Weckung des Tieres auf und steht oft mit einer motorischen Unruhe desselben in Verbindung. Kurz nach Beginn der 45 Sekunden bis eine Minute dauernden Reizung hebt die vorher ruhig auf dem Versuchstisch liegende Katze den Kopf und schaut um sich. Die Pupillen erweitern sich leicht. Das Tier beleckt kurz die Oberlippe und äussert ein erstes leises Miauen, dessen Charakter zunächst noch unbestimmt ist. Die Katze kann sich nun aufrichten. In Abständen von einigen Sekunden beginnt sie wiederholt und stärker intoniert zu miauen, wobei sie den Versuchstisch und den Raum unruhig mit den Augen unter Mitbewegung des Kopfes inspiziert. Das während dieses Verhaltens geäusserte Miauen besitzt einen beunruhigt ängstlichen, etwas klagenden Charakter (Abb. 1a). Während der Lautäusserung werden die Kiefer nur halb geöffnet, die Mundwinkel nicht ganz zurückgezogen und die Oberlippe leicht vorgewölbt. Die Ohren bleiben aufgerichtet. Nach Reizschluss verliert das Tier sein Interesse an Vorgängen der Umgebung und legt sich wieder hin. Dieser Effekt wird vor allem aus der Area praeoptica und supraoptica erhalten. In anderen Fällen – so vor allem bei Reizung im Septum und im dorsomedialen Thalamus – tritt zur initialen Weckung ein sehr lebhaftes Umsichblicken des Tieres hinzu, wobei Augen und Kopf ruckartig einmal hierhin, einmal dorthin gewendet werden. Die Pupillen sind mittelstark erweitert. Das Miauen hat jetzt meist einen protestierenden oder stark klagenden Charakter. Der Protest des Tieres kann sich, wie das Beispiel der Abbildung 1b zeigt, gegen den Untersucher richten. Während der Lautäusserung schiebt das Tier Kinn und Kopf energisch nach vorne, die Kiefer werden fast ganz geöffnet, die Mundwinkel nach hinten gezogen und die Ohren seitlich nach unten mitbewegt. Bei ausgesprochen klagendem Miauen (Abb. 1c) werden die Kiefer ebenfalls stark geöffnet, die Mundwinkel jedoch nicht ganz zurückgezogen, die Oberlippe bleibt vorgewölbt. Bei Reizung im Septum kann das Miauen durch kurzes, intensives Belecken des Felles unterbrochen werden.

Reizung in basalen Teilen des zentralen Höhlengraus im Mittelhirn bedingt ähnlich wie Reizung in der Area praeoptica und supraoptica eine Weckung des Tieres mit Miauen. Dieses Miauen aber ist eher aufbegehrend und nicht ängstlich klagend.

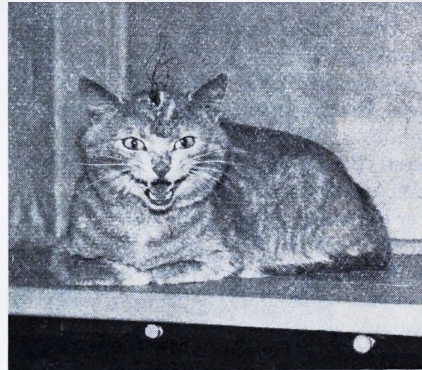
Das sekundär reizbedingte, nach Stromunterbruch auftretende Miauen ist weniger nuanciert und besitzt meist einen protestierenden oder klagenden Charakter (Abb. 2a und b). In vereinzelt Fällen kann es jedoch die Färbung des Raulens oder Jaulens annehmen (Abb. 2c). Dieser 1–3 Se-

kunden lang dauernde Laut wird bei vorgeschobenem Kinn und Kopf und gestrecktem Hals geäußert. Die Kiefer sind halb geöffnet, die Mundhöhle bleibt jedoch durch die vorgewölbte Oberlippe fast völlig verschlossen. Die Ohren werden seitwärts ausgedreht. Alle diese verschiedenen nach Reizschluss geäußerten Laute entwickeln sich 1-2 Sekunden nach Stromunterbruch und treten in Abständen von 1-3 Sekunden wiederholt auf. Ihre besondere Färbung nehmen sie jeweils erst im Verlaufe der Nachperiode an und verlieren diese wieder gegen Ende des 10-20 Sekunden dauernden Effektes.

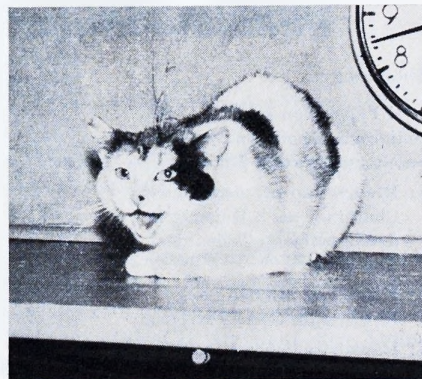
Die Reaktionen werden im Hirnreizversuch vor allem nach einer vorangegangenen reizbedingten Weckung erhalten, während der das Tier sehr lebhaft mit gespannten Bewegungen bald hierhin, bald dorthin schaute. Ferner nach einer Art von Weckung,



a



b



c

Abbildung 1

Drei Typen von primär reizbedingtem Miauen

- a: Beunruhigt-ängstliches Miauen auf Reizung in der Area praecoptica
- b: Miauen von protestierendem Charakter auf Reizung in dorsomedianen Teilen des Thalamus
- c: Ausgesprochen klagendes Miauen auf Reizung im Septum

bei der das Tier gegen Ende der Reizung keinen visuellen Kontakt mit der Umgebung mehr suchte, sondern in einen Zustand der Starre mit abnorm weiten Pupillen glitt (vgl. auch 11, 12). Schliesslich auch nach reizbedingten Wendebewegungen von Augen und Kopf nach der kontralateralen Seite, wenn dieses Wenden entweder in raschen, ruckartigen Bewegungen hin und her erfolgte oder trotz andauernder Reizung zum Stillstand kam und der Ausdruck des Tieres bei übernormal grossen Pupillen starr wurde (vgl. auch 13).

Abbildung 3a zeigt eine derartige zum Stillstand gekommene Wendebewegung des Tieres kurz vor Reizschluss. Einige Sekunden nach Stromunterbruch löst sich die Starre, die Pupillen verengern sich, und das Tier blickt um sich. In diesem Moment wird das erste Miauen geäussert, das im Verlauf der Nachperiode einen protestierenden Charakter annimmt (Abb. 3b).

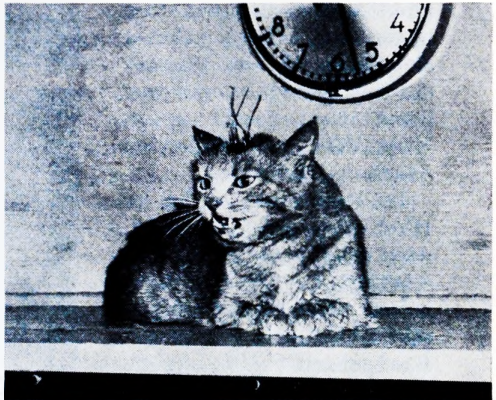
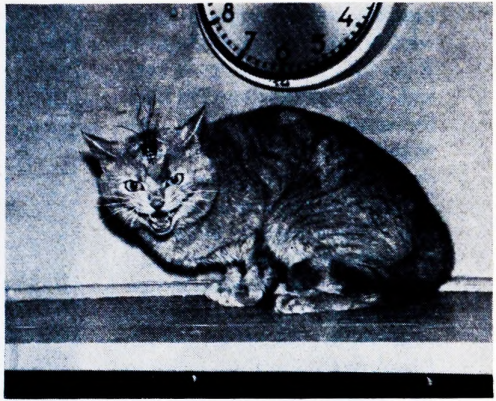
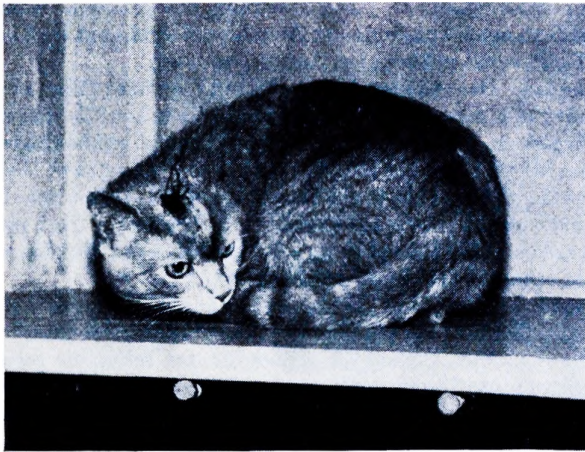


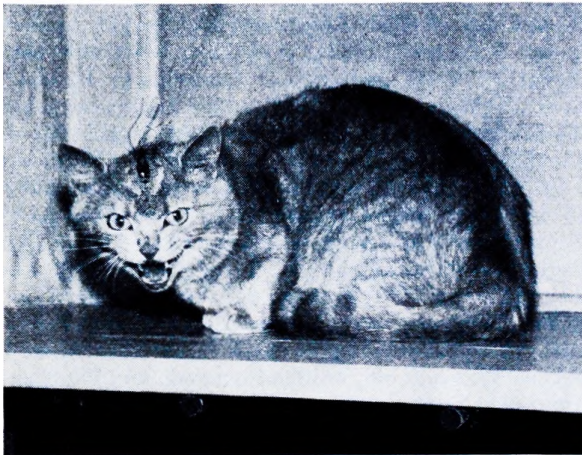
Abbildung 2

Drei Typen von sekundär reizbedingtem, nach Stromunterbruch geäussertem Miauen

- a: Miauen von protestierendem Charakter nach Reizung in dorsomedianen Teilen des Thalamus
- b: Klagendes Miauen nach Reizung im Corpus striatum
- c: Raulenähnliches Miauen nach Reizung im Septum



a



b

Abbildung 3

Stereotypreaktion auf Reizung in dorsomedianen Teilen des Thalamus

a: Reizbedingte «eingefrorene» Wendebewegung, 10 Sekunden vor Reizschluss



b: Miauen von protestierendem Charakter nach Lösung der Starre,

11 Sekunden nach Reizschluss

An manchen Einzelstellen mit primär reizbedingtem Miauen wird die Lautäußerung auch nach Reizschluss erhalten. Das nach Stromunterbruch geäußerte Miauen besitzt den bereits erwähnten klagenden oder protestierenden Charakter und unterscheidet sich von dem eher beunruhigt ängstlichen Miauen, das ihm voranging. Stärkere Reizung an die-

sen Stellen führt zu einer Unterdrückung des Miauens während der Reizung und zu einer Zunahme der Anzahl, der Frequenz und der Stärke der nach Reizschluss geäußerten Laute (*rebound*).

Reizschwellen: Das während der Reizung erzielte Miauen wird im Durchschnitt mit niedrigerer Reizspannung erhalten als das als Nacheffekt auftretende. Die Schwellen für das primär reizbedingte Miauen betragen im Mittel bei einer Reizfrequenz von 8/Sekunde 1 Volt für die Effekte aus dem Höhlengrau des Hirnstammes, 1,5 Volt für diejenigen aus dem Septum und dem dorsomedianen Thalamus. Das nach Reizschluss ausgelöste Miauen wird meist erst mit einer Reizfrequenz von 17/Sekunde erhalten bei einer Spannung von 1–1,5 Volt.

Lokalisation der Reizstellen für Miauen: Die Abbildungen 4 und 5 zeigen die Lage der aktiven Stellen für das primär reizbedingte Miauen (●) – ohne oder mit Nacheffekt – und für das sekundär reizbedingte, nur nach Stromunterbruch auftretende Miauen (○) auf Sagittal- bzw. Frontalschnitten. Die Schnitte geben auch die aktiven Gebiete für Abwehdrohen (Knurren und Fauchen ) und für Fluchtreaktion () wieder. Die Ausdehnung dieser Gebiete wurde aufgrund der Effekte ermittelt, die mit den gleichen Reizintensitäten erzielt wurden, die zur Erzeugung von Miauen notwendig sind (Freq. 8/Sekunde bis 2,5 Volt; 17/Sekunde bis 1,5 Volt). Das primär reizbedingte Miauen wird aus zwei Zonen des Höhlengraus des Mittel- und Zwischenhirns und angrenzender Teile des Vorderhirns erhalten – ventrale Abschnitte des Aquäduktgraus und benachbarte Teile des dorsomedianen Tegmentums (Abbildungen 4b–c), präoptische und supraoptische Region und Hypothalamus (Abb. 4a–c). Ferner aus dorsomedianen Abschnitten des Thalamus, aus dem Septum und aus dem präkommissuralen Fornix (Abb. 4a–b). Im Höhlengrau des Hirnstammes und benachbarter Teile des Vorderhirns grenzen die Zonen für Miauen an die aktiven Gebiete für Abwehdrohen und für Fluchtreaktion und überdecken sich zum Teil mit diesen. Im Abschnitt des Mittelhirns nimmt das Areal für Miauen vor allem den Boden des Aquäduktgraus ein, während Knurren und Fauchen auch aus der Wand und dem Dach desselben erhalten werden (Abb. 4b). Im Abschnitt des Zwischen- und Vorderhirns begrenzt das Gebiet für Miauen in der Area praeoptica die Zone für Fluchtreaktion (Abb. 4b) und erstreckt sich teilweise in dieser caudalwärts im Hypothalamus bis zur Höhe des Corpus mammillare, wobei es das Areal für Knurren und Fauchen zum Teil lateral (Abb. 4b–c) und zum Teil medial (Abb. 4a) umschließt. Die Frontalschnitte b–g in Abbildung 5 geben diese Verhältnisse genauer wieder und zeigen, dass die aktiven Reizstellen für Miauen mit wenigen Ausnahmen immer am Rande des Gebietes für diese elementaren affektiven Reaktionen Abwehdrohen und Flucht liegen. Auf Höhe der vorderen Kommissur im Vorderhirn beginnen sich die Systeme für Miauen und elementare affektive Reaktionen zu trennen (Abb. 5b). Miauen wird aus dem Areal des präkommissuralen Fornix und des Septums erhalten, einem Projektionsgebiet des Hippocampus, aus dem ebenfalls Miauen während der Reizung bewirkt wird (Abb. 5g und h sowie Lit.

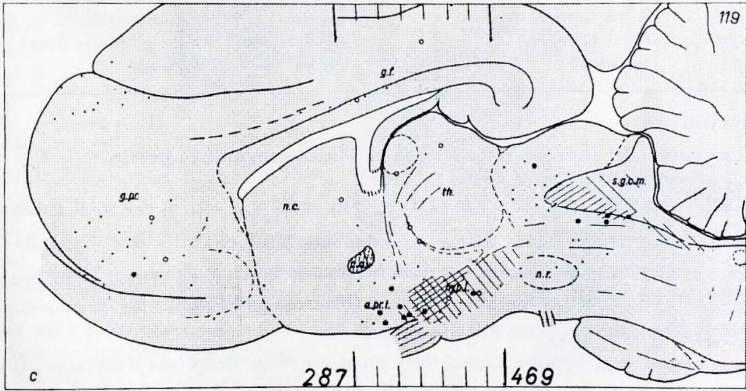
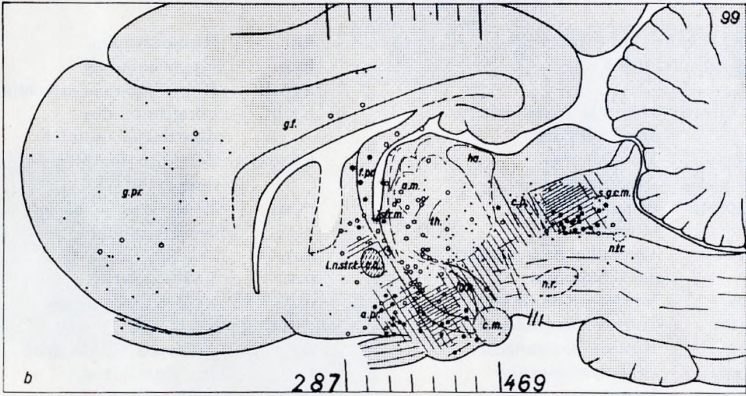
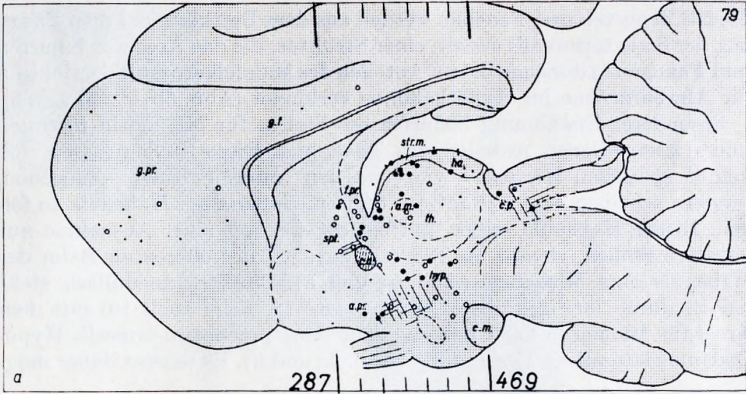


Abbildung 4

13, 20). Knurren und Fauchen werden aus dem Bettkern und dem Faserzug der Stria terminalis erzielt, einer Struktur, die das Areal für Knurren und Fauchen in dorsomedianen Anteilen des Mandelkerns mit demjenigen für Abwehdrohen im Hypothalamus verbindet (Abb. 5b–h und Lit. 5).

Besonderer Erwähnung bedürfen die Stellen für Miauen in rostralen und dorsomedianen Anteilen des Thalamus. Diese Stellen lassen sich keinen speziellen Kernen – wie etwa den Anteriorkernen – zuordnen, sondern scheinen dem Verlauf der Stria medullaris zur Habenula zu folgen. In der Habenula selber finden sich aber mit einer Ausnahme nur negative Stellen, ebenso im Tractus Meynert, der efferenten Bahn der Habenula zum Mittelhirn (Abb. 5g und h). Die Stria medullaris steht jedoch durch ihre gekreuzte Komponente (3, siehe auch 10) mit dem Areal für Miauen in der Übergangszone Area praeoptica lateralis/Hypothalamus lateralis in Verbindung (Abb. 5c und d). Es scheint daher mög-

*Bezeichnung der Strukturen
in Abbildungen 4 und 5*

		hip.	Hippocampus
		hyp.	Hypothalamus
		hyp.l.	Hypothalamus lateralis
a. m.	Medialer Anteriorkern des Thalamus	l. a. bl.	Longitudinales Assoziationsbündel
amyg.	Mandelkern	l. n. str. t.	Bettkern der Stria terminalis
a. pr.	Area praeoptica	m. d.	Mediodorsaler Kern des Thalamus
a. pr. l.	Area praeoptica lateralis	n. c.	Nucleus caudatus
a. v.	Ventraler Anteriorkern des Thalamus	n. r.	Nucleus ruber
c. a.	Vordere Kommissur	n. tr.	Nucleus trochlearis
c. m.	Corpus mamillare	spt.	Septum
c. p.	Hintere Kommissur	s. g. c. m.	Zentrales Höhlengrau des Mittelhirns
f. pr.	Präkommissuraler Fornix	str. m.	Stria medullaris
g. f.	Gyrus fornicatus	str. t.	Stria terminalis
g. pr.	Gyrus proreus	Str. t. bett	Stria terminalis-Bett
ha.	Habenula	th.	Thalamus

Abbildung 4

Lokalisation der Reizstellen für Miauen im Hirnstamm und Vorderhirn
auf 3 Sagittalschnitten (*Hesss*che Leitserie)

a S 79 = 0,5 mm; b S 99 = 1,5 mm; c S 119 = 2,5 mm seitlich der Medianebene

- primär reizbedingtes Miauen mit oder ohne Nacheffekt
- sekundär reizbedingtes, nur nach Stromunterbruch auftretendes Miauen
- ▨ aktives Substrat für Abwehdrohen (Knurren und Fauchen)
- ▧ aktives Substrat für Fluchtreaktion
- negative Reizstellen hinsichtlich affektiver Reaktionen (aus *Hunsperger*, 10)

Die Linien am Rande der Schnitte bezeichnen die Ebenen der Frontalschnitte S 287–S 469 in Abbildung.

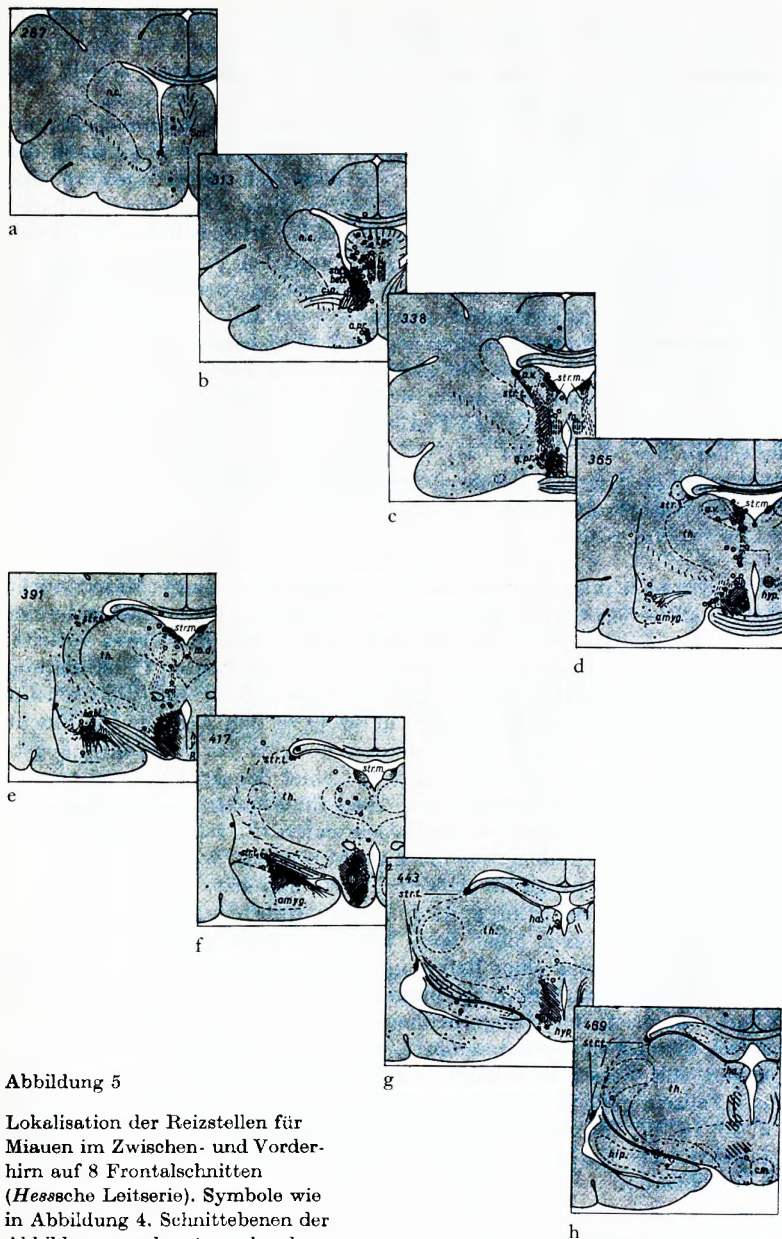


Abbildung 5

Lokalisation der Reizstellen für Miauen im Zwischen- und Vorderhirn auf 8 Frontalschnitten (Hessische Leitserie). Symbole wie in Abbildung 4. Schnittebenen der Abbildungen a-h entsprechend den Bezeichnungen in Abbildung 4

lich, dass die aus dorsomedianen Teilen des Thalamus erhaltenen Effekte auf einer indirekten Aktivierung dieses Areals für Miauen im Höhlengrau des Zwischenhirns und angrenzender Teile des Vorderhirns erzielt werden.

Die aktiven Stellen für das sekundär reizbedingte, nur nach Stromunterbruch auftretende Miauen liegen weit verstreut in Strukturen des Hirnstammes und des Vorderhirns. Es lässt sich jedoch insofern eine gewisse Gruppierung der Stellen erkennen, als diese erstens innerhalb und am Rande der Zonen für primär reizbedingtes Miauen liegen und zweitens Strukturen zugeordnet scheinen, die zum Teil in direkter anatomischer Verbindung mit den Arealen für primär reizbedingtes Miauen im Septum, in der Area praeoptica und supraoptica und im vorderen Hypothalamus stehen. So wird Miauen als Nacheffekt häufig aus dem Fornixsystem (22) erhalten (Abb. 4b), ferner aus den vorderen zwei Dritteln des Mandelkerns, und zwar aus einer Zone, die vom longitudinalen Assoziationsbündel durchzogen wird (Abb. 5d-f). Weitere Stellen finden sich innerhalb des von *Papez* (21) beschriebenen kortikalen-subkortikalen anatomischen Systems: Hippocampus, Fornix, Corpus mammillare, Tractus Vicq d'Azyr, Anteriorkerne des Thalamus, Cingulum (Abb. 4 und 5).

Die Untersuchungen zeigen, dass das primär reizbedingte Miauen nicht einfach als isoliertes motorisches Phänomen erzeugt wird, sondern immer im Zusammenhang mit einer allgemeinen Weckung des Tieres auftritt. Es darf wohl als Ausdruck einer besonderen reizbedingten Umstimmung der Katze (8) gedeutet werden. Der Charakter dieser Reaktion scheint ferner von der Lage der Elektroden in bezug zu den Arealen für Flucht und Abwehdrohen bestimmt zu werden. So wird das beunruhigt ängstliche Miauen besonders häufig aus dem Gebiet der Area praeoptica und supraoptica, das zum Teil mit dem Areal für Fluchtreaktion überlappt, erhalten, während Miauen von aufbegehrendem Charakter eher aus ventralen Teilen des Höhlengraus im Mittelhirn erzielt wird, wo das Gebiet für Miauen an dasjenige für Abwehdrohen angrenzt.

Das sekundär reizbedingte, nach Stromunterbruch geäußerte Miauen dagegen besitzt einen mehr oder weniger stereotypen Charakter. Es scheint der Ausdruck einer Befreiung von einer durch die vorangehende Reizung bedingten starken Spannung zu sein. Dieses eher unspezifische Miauen wird oft im Zusammenhang mit anderen Nacheffekten, wie tonisch-klonischem ipsilateralem Lidschluss, ruckartigen Wendebewegungen von Augen und Kopf, mastikatorischen Krämpfen, Speichelfluss, Fellreinigung und Kratzen, erhalten. Nach der Literatur (1, 4, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18) markiert es den Moment des Sistierens paroxysmaler, bioelektrischer Entladung in kortikalen (Hippocampus) und subkortikalen Strukturen.

Fräulein Verena M. Bucher sei für ihre Mitarbeit bei der histologischen Kontrolle der Gehirnschnitte herzlich gedankt.

LITERATURVERZEICHNIS

1. *Andy O.J., Akert K.*: Seizure patterns induced by electrical stimulation of hippocampal formation in the cat. *J. Neuropath. exp. Neurol.* 14, 198–213 (1955).
2. *Brown J.L., Hunsperger R.W.*: Unveröffentlichte Ergebnisse (1964).
3. *Bürgi S., Bucher V.M.*: In Vorbereitung (1964).
4. *Cadhillac J.*: Hippocampe et épilepsie: A propos d'une série d'expériences sur le cobaye et le chat et de l'exploration électrique de la corne d'Ammon chez l'homme. Paul Dehan, Montpellier 1955.
5. *Fernandez de Molina A., Hunsperger R.W.*: Central representation of affective reactions in forebrain and brain-stem: Electrical stimulation of amygdala, stria terminalis, and adjacent structures. *J. Physiol. Lond.* 145, 251–269 (1959).
6. *Gwózdź B., Hunsperger R.W.*: Unveröffentlichte Ergebnisse (1964).
7. *Hess W.R.*: Beiträge zur Physiologie des Hirnstammes. I. Die Methodik der lokalisierten Reizung und Ausschaltung subkortikaler Hirnabschnitte. Georg Thieme, Leipzig 1932.
8. — Das Zwischenhirn. Benno Schwabe, Basel 1954.
9. *Hunsperger R.W.*: Affektreaktionen auf elektrische Reizung im Hirnstamm der Katze. *Helv. Physiol. Acta* 14, 70–92 (1956).
10. — Comportements affectifs provoqués par la stimulation électrique du tronc cérébral et du cerveau antérieur. *J. Physiol. Paris* 55, 45–97 (1963).
11. *Hunter J.*: Further observations on subcortically induced epileptic attacks. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 2, 193–201 (1950).
12. *Hunter J., Jasper H.H.*: Effects of thalamic stimulation in unanaesthetized animals. The arrest reaction and petit-mal-like seizures, activation patterns and generalized convulsions. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 1, 305–324 (1949).
13. *Kaada B.R., Jansen J. jr., Andersen P.*: Stimulation of the hippocampus and medial cortical areas in unanaesthetized cats. *Neurology* 3, 844–857 (1953).
14. *Leyhausen P.*: Verhaltensstudien an Katzen. Paul Parey, Berlin und Hamburg 1956.
15. *Lissák K., Grustyán E., Csanaky A., Kékési F., Vereby G.*: A study of hippocampal function in the waking and sleeping animal with chronically implanted electrodes. *Acta Physiol. Pharmacol. Neerl.* 6, 451–459 (1957).
16. *MacLean P.D.*: The limbic system ("visceral brain") and emotional behavior. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago* 73, 130–134 (1955).
17. — Chemical and electrical stimulation of hippocampus in unrestrained animals. I. Methods and electroencephalographic findings. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago* 78, 113–127 (1957).
18. *MacLean P.O.*: Chemical and electrical stimulation of hippocampus in unrestrained animals. II. Behavioral findings. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago* 78, 128–142 (1957).
19. *Magnus O., Lammers H.J.*: The amygdaloid nuclear complex. Part I: Electrical stimulation of the amygdala and peri-amygdaloid cortex in the waking cat. *Fol. psychiat. neurol. et neuro-chir. neerl.* 55, 555–581 (1956).
20. *Parmeggiani P.L.*: Reizeffekte aus Hippocampus und Corpus mammillare der Katze. *Helv. Physiol. Acta* 18, 523–536 (1960).
21. *Papez J.W.*: A proposed mechanism of emotion. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago* 38, 725–743 (1937).
22. *Valenstein E.S., Nauta W.J.H.*: A comparison of the distribution of the fornix system in the rat, guinea pig, cat and monkey. *J. comp. Neurol.* 113, 337–363 (1959).

6. K. BÄTTIG (Zürich) – Der Einfluss von experimentellen cerebralen Läsionen auf das Verhalten von Ratten in verschiedenen Testsituationen.

Aufgrund von Verhaltensexperimenten stellte Glanzer (1958) die Hypothese auf, dass bei der Ratte das spezifische Explorationsverhalten im Labyrinth und die Tendenz, in einer einfachen T-Gangverzweigung abwechselungsweise den linken und den rechten Seitenarm aufzusuchen (= «spontane Alternation»), auf einem gemeinsamen Faktor beruhe. Wir fanden (Bättig, 1963), dass Ausschaltungen des Cortex des frontalen Pols und des Nucleus caudatus beide Verhaltensfunktionen in analoger Weise veränderte und sahen darin einen neurophysiologischen Hinweis zugunsten der Hypothese von Glanzer.

In dieser Arbeit sollte geprüft werden, ob auch bei Ausschaltungen anderer Hirnstrukturen ebenfalls beide Funktionen gleichsinnig betroffen würden. Daher führten wir neben Ausschaltungen im Nucleus caudatus auch solche im Hippocampus und in den Colliculi superiores durch. Ferner erweiterten wir das Testprogramm durch die zusätzliche Durchführung des «Intelligenztestes» für Ratten von Hebb und Williams (1946) und eines bedingten Fluchtreaktionstestes, um auf diese Weise eventuell weitere Hinweise auf die Natur der durch die Hirnausschaltungen bewirkten Verhaltensänderungen zu gewinnen.

Method

Tiere: Wir verwendeten 50 männliche, zirka 3 bis 5 Monate alte Ratten mit einem Gewicht zwischen 250 und 400 g im Zeitpunkt der Operation.

Ausschaltungen und Histologie: Vor der Operation erhielten die Tiere eine Nembutalnarkose, nach der Operation eine prophylaktische Penicillininjektion. Für die gezielte Ausschaltung der verschiedenen Strukturen diente ein stereotaxisches Gerät und der Hirnatlas von de Groot (1959). Die Ausschaltungen erfolgten bei einem Teil der Tiere im dorsalen, rostralen Teil des Hippocampus, bei einem Teil im Kopf des Nucleus caudatus und bei einem Teil in den Colliculi superiores. An jeder dieser Stellen setzten wir bilateral je zwei hintereinanderliegende elektrolytische Läsionen (2 mA Gleichstrom; 20 Sekunden Einschleichen, 30 Sekunden Dauerstrom, 10 Ausschleichen). 42 Tiere überlebten die Operation. Von ihnen hatten 15 Tiere Ausschaltungen im Hippocampus, 14 im Nucleus caudatus, 6 in den Colliculi superiores und 7 Tiere erhielten als unoperierte Kontrollen bloss eine Nembutalnarkose. Nach Beendigung aller Tests wurden die Tiere getötet, mit NaCl 0,9% und Formalin 10% perfundiert und die Hirne entfernt. In der Folge betteten wir die Hirne in Paraffin ein, färbten die Schnitte nach Nissl und rekonstruierten das Ausmass der Läsionen.

Teste: Die Untersuchung zerfiel in zwei Etappen. Bei den Tieren der ersten Etappe testeten wir nur die Stärke der Exploration und das Verhalten im Test der bedingten Fluchtreaktion. Bei den übrigen Tieren

haben wir zusätzlich den Hebb-Test durchgeführt und das Ausmass der spontanen Alternation gemessen.

a) *Exploration*: Als Testanlage diente ein konzentrisch angelegtes Gangsystem, das in einheitlich grosse Gangfelder eingeteilt war. Ein äusserer hexagonaler Gang mit 18 Feldern umgab einen inneren hexagonalen Gang mit 12 Feldern und dieser wiederum eine offene hexagonale Fläche mit 7 Feldern. Vom äusseren Gang in den inneren sowie vom inneren in die Mittelfläche führten je 6 Radialgänge zu je einem Feld. Eine Sitzung bestand aus vier aufeinanderfolgenden 1,5-Minuten-Ab-schnitten. Wir beobachteten die Ratten und notierten getrennt nach den vier verschiedenen Zeitabschnitten und nach den erwähnten 5 Labyrinth-abschnitten die Zahl der betretenen Felder.

Sämtliche 42 Tiere bestanden vor und nach der Operation je 6 Sitzungen.

b) *Bedingte Fluchtreaktion*: Wir benützten eine zweigeteilte Kammer mit Licht und Ton als bedingende Signale in jeder der beiden Kammern. Auf das Einschalten des bedingenden Signals folgte nach einem vorge-wählten Zeitintervall der unbedingte Reiz in Form elektrischer Schläge aus dem Fussboden des gleichen Abteils. Eine Sitzung bestand aus 126 solchen Einzelversuchen. In 26 von diesen 126 Einzelversuchen war das Intervall zwischen bedingendem und unbedingtem Reiz so kurz, dass die Ratten gar keine Möglichkeit hatten, die elektrischen Reize durch eine rechtzeitige Flucht zu vermeiden. Diese Versuche waren nach einem festen Schema in die Folge der übrigen 100 Versuche mit längerem Licht-Strom-Intervall eingestreut. Das Intervall von Einzelversuch zu Einzel-versuch wurde im Verlaufe einer Sitzung systematisch verkürzt. Als Kri-terium zählten wir die Zahl jener Einzelversuche mit dem längeren Licht-Strom-Intervall (3 Sek.), in welchen die Ratte vor dem Beginn des unbedingten Stromreizes in das andere Abteil floh.

Wir führten bei allen 42 Ratten eine einzige solche Sitzung nach der Operation, und zwar nach Beendigung aller übrigen Teste, durch.

c) *Hebb-Test*: Die Ratten hatten ein quadratisches Becken zu durch-schwimmen, um aus dem Wasser zu gelangen. Nachdem die Tiere erlernt hatten, den kürzesten diagonalen Weg zu wählen, blockierten wir den direkten Weg an 6 aufeinanderfolgenden Tagen zu je 8 Läufen mit ver-schiedenen Barrierenanordnungen. An weiteren 12 Tagen folgten je 6 Läufe bei schwierigeren Barrierenanordnungen, die die eigentlichen Testprobleme darstellten. Die Anordnung der Barrieren entnahmen wir den Originalangaben von *Hebb* und *Williams* (1946). Zur Bewertung der Leistung hatten wir vorgängig die Glasdecke über dem Wasserbecken in 36 gleich grosse quadratische Felder markiert. Während jedes Laufes zählten wir die Zahl der durchschwommenen Quadrate und ermittelten die Zahl der in Abweichung vom kürzesten Weg überflüssig zuviel durchschwommenen Quadrate. Diese unnötig durchschwommenen Quadrate ergaben für die Berechnung der Leistung die Fehlerpunkte.

Wir führten den Test bei 6 der 15 Tiere mit Hippocampusausschal-tungen, bei 6 der 14 Tiere mit Caudatusausschaltungen, bei allen 6 Tieren

mit Ausschaltungen in den Colliculi sup. und bei allen 6 Kontrolltieren durch. Für jedes dieser Tiere ermittelten wir die Fehlerzahl aus je 6 Läufen der 12 Hauptprobleme vor und nach der Operation.

d) *Spontane Alternation*: Das zentrale Element des verwendeten Labyrinths bestand aus einem T-förmigen Gang, in dessen beiden Seitenarmen sich als Belohnung für den Lauf gesüsste Kondensmilch fand. Die Ratten starteten zum Lauf in einem der beiden Startgänge, die an einem der beiden Seitenenden des T-Gangs begannen und von da in der Form eines L bzw. eines umgekehrten L an den Fusspunkt des T führten. Eine Sitzung bestand aus 40 Läufen. In jedem zweiten dieser 40 Läufe war einer der beiden Seitengänge des T verschlossen, so dass die Tiere keine Wahl besaßen. In den übrigen Läufen waren beide Seitengänge des T offen. Wir ermittelten bei jedem Tier, aufgrund welchen Prinzips es seine Wahl zwischen den beiden Seitengängen des T traf. Dafür bestanden drei verschiedene Möglichkeiten (Bättig et al., 1964).

Als «Seitenpräferenz» bezeichneten wir die Tendenz, immer den gleichen von den beiden Seitenarmen aufzusuchen. Als «Alternation» bezeichneten wir die Tendenz, jenen Arm des T aufzusuchen, der im vorangegangenen Lauf nicht betreten worden war. Als «Startflucht» bezeichneten wir die Tendenz, jenen Arm aufzusuchen, der vom Startgang aus gesehen in der anderen Hälfte des Labyrinths lag. Von «Zufälligkeit» sprachen wir, wenn die statistische Analyse des Verhaltens nicht erlaubte, eines der vorigen 3 Wahlprinzipien anzunehmen.

Den Test führten wir bei 5 der Tiere mit Caudatusausschaltungen, bei 6 der Tiere mit Hippocampusausschaltungen, bei 4 der Kontrolltiere und bei allen Tieren mit Ausschaltungen in den Colliculi sup. durch. Alle diese Tiere gewöhnten wir vorerst während längerer Zeit an die Versuchsanordnung, bis sie in 24 aufeinanderfolgenden Läufen prompt in einen der beiden Zielgänge liefen. Dann beurteilten wir das Verhalten aufgrund von je 8 Sitzungen zu je 40 Läufen vor und nach der Operation.

Ergebnisse

a) *Histologische Kontrollen*: Bei allen Ratten mit Koagulationen im Kopf des *Nucleus caudatus* ergaben sich in dieser Struktur Ausschaltungen, deren Ausmass jedoch stark variierte. Bei einigen Tieren (K_2S_1 , $R_2S_1S_3$, $K_2S_2R_2S_2$ und $K_2S_2R_3$) wurde der Kopf des *Nucleus caudatus* nur am medialen und oberen Rande erfasst. Bei den Tieren K_1K_2 , S_3 und $K_2R_2S_2$ wurde der grösste Teil des Kopfes des *Nucleus caudatus* zerstört und darüber hinaus das Putamen leicht in Mitleidenschaft gezogen. Bei den übrigen Tieren wurde beidseits je etwa die mediale Hälfte des Kopfes des *Nucleus caudatus* zerstört. Sämtliche Ratten dieser Gruppen wiesen über dem Kopf des *Nucleus caudatus* auch Ausschaltungen eines Teils des darüberliegenden *Corpus callosum* auf, die bei etwa der Hälfte der Tiere geringfügig auch in den Cortex hineinreichten.

Bei den Ratten mit Koagulationen im *Hippocampus* lagen die Ausschaltungen grösstenteils im geplanten Gebiet. Beim Tier K_1K_2 wurde

auch der unter dem Hippocampus liegende dorsomediale Thalamus mitbetroffen. Auch hier ergaben sich zusätzliche Ausschaltungseffekte im Corpus callosum und im Cortex, die aber geringfügiger waren als bei den Ratten mit den Caudatusausschaltungen.

Die Ausschaltungen in den *Colliculi superiores* wiesen eine ziemlich einheitliche Grösse auf. Im Durchschnitt wurde etwa die Hälfte bis zwei Drittel der Struktur zerstört. Beim Tier K_3R_3 war die Ausschaltung total und erfasste darüber hinaus benachbarte Teile des Thalamus.

b) *Explorationstest*: In qualitativer Hinsicht wies das Verhalten der Ratten vor und nach der Operation bei allen Tieren sehr ähnliche Eigenheiten auf. Üblicherweise war die Exploration in den ersten 1,5 Minuten einer Sitzung stark und sank dann in der Folge ab. In der letzten 1,5-Minuten-Periode einer Sitzung betrug die Exploration meist weniger als die Hälfte als in der ersten 1,5-Minuten-Periode. Bei den caudatus- und hippocampusoperierten Tieren war der Abfall der Explorationsstärke im Verlauf der Sitzungen kleiner als bei den Kontrolltieren. Ferner mieden die Tiere allgemein die offene Innenfläche im Zentrum des Labyrinth. In quantitativer Hinsicht bestanden grosse Unterschiede von Tier zu Tier. Ebenfalls entstanden starke Unterschiede im Verhalten der Tiere vor und nach der Operation. Die Veränderungen des Verhaltens durch die Operation sind in der Tabelle 1 für alle Tiere zusammengestellt.

Tabelle 1

Exploration: Quotient der Zahl der betretenen Felder *postoperativ*
präoperativ

Caudatus		Ausschaltungen in:					
		Hippocampus		Colliculi superiores		Kontrolle	
Tier		Tier		Tier		Tier	
K_1K_2	2,81	K_2S_2	3,03	S_1S_3	2,63	K_1	1,05
K_1S_1	1,25	R_3S_2	0,88	K_3R_3	4,12	$K_1K_2K_3$	0,99
K_1	1,32	R_1R_2	2,02	S_1K_2	1,74	S_2S_3	1,10
$R_2S_1S_3$	0,95	S_3	1,37	$K_2R_2S_2$	1,30	R_2K_1	1,27
R_3	1,25	$K_1R_1R_2$	0,99	$R_1R_2R_3$	2,14	R_2	0,71
K_2S_1	0,73	K_1S_1	1,14	K_3S_1	1,33	R_2R_3	0,76
K_2R_2	1,16	K_1S_3	1,86	—	—	K_2R_3	0,54
R_1R_2	0,92	K_1K_3	0,81	—	—	—	—
K_2S_2	0,91	S_1	1,40	—	—	—	—
$K_1R_2S_2$	1,14	K_1K_2	1,26	—	—	—	—
R_2S_2	1,03	S_1S_3	1,28	—	—	—	—
S_3	2,71	K_2	1,47	—	—	—	—
$K_2R_2S_2$	1,23	W	2,72	—	—	—	—
$K_2R_2S_3$	0,84	S_2	3,61	—	—	—	—
—	—	K_2R_2	1,84	—	—	—	—
x =	1,30	x =	1,71	x =	2,21	x =	0,92

Tabelle 2

Bedingte Fluchtreaktion: Zahl der bedingten Fluchtreaktionen in einer einzigen postoperativen Sitzung von 100 Einzelversuchen

Caudatus	Ausschaltungen in:			Kontrolle			
	Hippocampus	Colliculi superiores					
Tier	Tier	Tier	Tier	Tier			
K ₁ K ₂	87	K ₁ S ₁	77	S ₁ S ₂	63	K ₁	90
K ₁ S ₁	86	R ₁ S ₂	74	K ₂ R ₂	3	K ₁ K ₂ K ₃	71
K ₁	67	R ₁ R ₂	90	S ₁ K ₁	30	S ₂ S ₃	30
R ₂ S ₁ S ₂	85	S ₂	67	K ₂ R ₂ S ₂	78	R ₂ K ₁	45
R ₂	20	K ₁ R ₁ R ₂	78	R ₁ R ₂ R ₃	40	R ₂	93
K ₂ S ₁	55	K ₁ S ₁	68	K ₂ S ₁	11	R ₂ R ₃	15
K ₂ R ₂	88	K ₁ S ₂	21	—	—	K ₂ R ₃	19
R ₁ R ₂	83	K ₁ K ₂	87	—	—	—	—
K ₂ S ₂	84	S ₁	22	—	—	—	—
K ₁ R ₂ S ₂	93	K ₁ K ₂	72	—	—	—	—
R ₂ S ₂	98	S ₁ S ₂	94	—	—	—	—
S ₂	89	K ₂	59	—	—	—	—
K ₂ R ₂ S ₂	68	W	94	—	—	—	—
K ₂ R ₂ S ₂	46	S ₂	81	—	—	—	—
—	—	K ₂ R ₂	78	—	—	—	—
x =	75	x =	71	x =	38	x =	52

Gemäss den Gruppendurchschnitten der Tabelle 1 hat sich die Gesamtexploration postoperativ bei den Kontrollen nur unwesentlich verändert, während sie bei allen drei operierten Gruppen zunahm. Wir verglichen die Differenzen zwischen den Gruppendurchschnitten mit dem Wilcoxon-Test. Dabei ergab sich, dass das Ergebnis aller drei operierten Gruppen sich von jenem der Kontrollgruppe signifikant unterschied. Ferner war innerhalb der operierten Gruppe die postoperative Zunahme der Exploration bei Ratten mit Ausschaltungen in den Colliculi superiores signifikant grösser als bei den Ratten mit den Caudatusausschaltungen.

c) *Bedingte Fluchtreaktion*: Die Ergebnisse des Testes bei allen Ratten sowie die Gruppendurchschnitte finden sich in der Tabelle 2.

Die Durchschnittswerte dieser Tabelle deuten auf eine im Vergleich zu den Kontrollen schlechtere Leistung der Ratten mit Ausschaltungen in den Colliculi superiores und auf eine bessere Leistung der beiden anderen operierten Gruppen. Die statistische Analyse mit dem Wilcoxon-Test ergab jedoch für keine der operierten Gruppen eine signifikante Differenz zur Kontrollgruppe. Dagegen war der Unterschied zwischen den Tieren mit Ausschaltungen in den Colliculi superiores einerseits und den Ratten mit Caudatus- und Hippocampusausschaltungen andererseits signifikant.

d) *Hebb-Test*: Vor und nach der Operation wurde beobachtet, dass die meisten Ratten bei jedem Problem in den ersten Läufen eine schlechte

Leistung aufwiesen. In den folgenden Läufen wurde die Fehlerzahl als Ausdruck des Lernerfolges kleiner. Wie die Tabelle zeigt, haben die Kontrolltiere nach der Operation grösstenteils weniger Fehler als vor der Operation gemacht, während bei den Ratten mit Hippocampusausschaltungen die Fehlerzahl nach der Operation fast durchwegs beträchtlich anstieg.

Tabelle 3

Hebb-Test: Quotient der Fehlerzahlen *postoperativ*
präoperativ

Caudatus		Ausschaltungen in:					
		Hippocampus		Colliculi superiores		Kontrolle	
Tier		Tier		Tier		Tier	
R ₂	1,04	K ₁ S ₂	1,49	S ₁ S ₂	0,64	K ₁	0,65
K ₂ S ₁	0,95	K ₁ K ₃	0,91	K ₃ R ₃	0,93	K ₁ K ₂ K ₃	0,80
K ₂ R ₄	0,97	S ₁	1,33	S ₁ K ₂	0,86	S ₂ S ₃	0,82
R ₁ R ₂	1,06	K ₁ K ₂	2,85	K ₂ R ₂ S ₂	0,80	R ₂ K ₁	0,71
K ₂ S ₂	0,84	S ₁ S ₃	1,33	R ₁ R ₂ R ₃	0,97	R ₂	0,77
K ₁ R ₂ S ₂	1,33	K ₂	1,62	K ₃ S ₁	0,96	R ₂ R ₃	0,63
—	—	—	—	—	—	K ₂ R ₃	0,91
$\bar{x} =$	1,03	$\bar{x} =$	1,59	$\bar{x} =$	0,86	$\bar{x} =$	0,76

Die statistische Analyse ergab, dass der Unterschied zwischen den Kontrolltieren und den Ratten mit Ausschaltungen in den Colliculi sup. zufällig war. Dagegen unterschieden sich die Ergebnisse der hippocampus- und der caudatusoperierten Ratten signifikant von jenen der Kontrolltiere, wobei sich die hippocampusoperierten Ratten zusätzlich auch noch von den Ratten mit Ausschaltungen in den Colliculi superiores signifikant unterschieden.

e) *Test der spontanen Alternation*: Alle Ratten, die diesen Test erhielten, haben vor der Operation «alterniert», d. h. sie vermieden von Lauf auf Lauf jenen Gang des T-Labyrinthes, den sie im jeweils vorangegangenen Lauf betreten hatten. Nach der Operation veränderte sich dieses Bild stark bei den caudatus- und hippocampusoperierten Ratten, während es bei den Kontrolltieren und den Ratten mit Ausschaltungen in den Colliculi superiores sich nur unwesentlich verschob.

Von den 4 Kontrolltieren, die diesen Test erhielten, trat bei einem Tier (K₁) eine «Seitenpräferenz» (Bevorzugung des einen der beiden Arme des T) auf, während die anderen 3 Tiere (K₁K₂K₃, S₂S₃, R₂K₁) auch nach der Operationspause weiterhin alternierten. Von den 6 Ratten mit Colliculi sup.-Ausschaltungen alternierten nach der Operation 4 Ratten (K₃R₃, K₂R₂S₂, R₁R₂R₃, K₃S₁) weiter, während bei den anderen 2 Tieren (S₁S₃, S₁K₂) ebenfalls wie bei einem Kontrolltier die «Seitenpräferenz»

eintrat. Dagegen alternierte sowohl bei den caudatus- wie bei den hippocampusoperierten Tieren nach der Operation kein einziges mehr. Anstelle dessen trat bei einem hippocampusoperierten Tier (K_2S_2) die «Seitenpräferenz» ein, während es bei den übrigen 6 Tieren (R_1R_2 , R_2S_2 , S_3 , $K_1R_1R_2$, K_1S_1 , K_1S_2) zum Symptom der «Startflucht» kam (stereotype Bevorzugung des startferneren Armes des T-Ganges). Bei den 5 caudatusoperierten Ratten stellten sich nach der Operation anstelle der Alternation folgende Verhaltensweisen ein: Seitenpräferenz bei R_3 , Startflucht bei K_1S_1 und K_1 , Zufälligkeit bei K_1K_2 und bei $R_2S_1S_3$. Infolge der geringen Tierzahl ergibt sich aus diesem an sich krassen Befund keine Signifikanz, sofern man alle Gruppen einzeln untereinander vergleicht. Stellt man aber die caudatus- und hippocampusoperierten Ratten, von denen alle die Alternation nach der Operation verloren, gemeinsam den Kontrolltieren gegenüber, so ergibt sich eine gesicherte Signifikanz.

Besprechung und Schlussfolgerungen

Die in einer früheren Arbeit festgestellte gleichsinnige Veränderung des Explorationsverhaltens und der spontanen Alternation bei der Ratte nach Ausschaltung des Nucleus caudatus (Böttig, 1963) konnte auch in dieser Untersuchung wieder bestätigt werden. Dies legt den Gedanken nahe, neben der engen verhaltenstheoretischen Verwandtschaft zwischen den beiden Testen (Glanzer, 1958) auch ein gemeinsames neurophysiologisches Substrat für die beiden Testleistungen zu vermuten. Dieser Annahme würden zwar die Ergebnisse bei den hippocampusoperierten Tieren gerecht, doch wird sie widerlegt durch das Ergebnis bei den Colliculi sup.-operierten Ratten. Bei diesen Tieren veränderte sich das Explorationsverhalten zwar gleichsinnig, aber noch stärker als bei anderen operierten Gruppen, während das Alternationsverhalten durch die Operation kaum betroffen wurde.

Der Hebb-«Intelligenztest» sollte darüber Aufschluss geben, ob und inwiefern höher strukturierte Leistungen durch subcorticale Ausschaltungen in verschiedener Weise betroffen würden. Dies war der Fall, indem nach Ausschaltungen in den Colliculi superiores kein Verhaltensdefizit auftrat, während dies nach den Ausschaltungen im Hippocampus und im Nucleus caudatus der Fall war. Somit fällt auf, dass nach den gleichen Operationen ein Defizit auftrat, nach welchem auch die spontane Alternation verlorenging. Dieser Befund regt zu erneuter Überprüfung der mit dem Test der spontanen Alternation erfassten psychologischen Funktionen an. Die geringste Bedeutung unter unseren Befunden können wir den Ergebnissen des bedingten Fluchtreaktionstestes beimessen, da wir diesen Test nur nach der Operation und nur in einer einzigen Sitzung durchführten. Die bessere Leistung der caudatus- und der hippocampusoperierten Ratten unterschied sich nicht signifikant von der Leistung der Kontrolltiere und müsste in einer neuen Versuchsserie überprüft werden.

LITERATUR

- Bättig K.* (1963): Effect of lesions on spontaneous alternation and exploratory behavior. *Psychol. Rep.* 13, 493-494.
- Bättig K., Zahner H., Grandjean E.* (1964): Untersuchungen über die spontane Alternation der Ratte. *Z. exp. angew. Psychol.* 11, 1-26.
- Glanzer M.* (1958): Curiosity, exploratory drive and stimulus satiation. *Psychol. Bull.* 55, 302-315.
- Groot J. de* (1959): The rat forebrain in stereotaxic coordinates. *Verh. Koninklijke Nederl. Akad. Wet. Afd. Natuurkunde. Tweede Reeks, Deel LII, No. 4.*
- Hebb D.O., Williams K.A.* (1946): A method of rating animal intelligence. *J. genet. Psychol.* 34, 59-65.