

Sonderdruck: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Saarbrücken 1973.

SOZIALER STRESS BEI TIER UND MENSCH

D. VON HOLST

Abstract

CHRISTIAN's concept proposes that the growth of mammalian populations is regulated by density-dependent stress reactions due to social interactions. It is discussed why, until now, there is little clarification of the particular stimuli emitted from conspecifics which lead to stress reactions. The main part of the paper presents an overview of experiments on tree-shrews (*Tupaia belangeri*). These animals are particularly suited for an investigation into the causes of social stress, because the stressing effect of a given situation can directly be observed. Some ethological and physiological consequences of increasing stress are mentioned (e.g. the effects on fertility, growth and health of the animals). The social situations, or stimuli arising from conspecifics, which cause the stress reactions are: **A density-effect**: its extent depends solely on the number of mature animals of the same sex, resp. their chemical markings, in the cage (without aggression). It can inhibit the reproductive processes of females by disturbing the maternal behaviour, and therefore check the growth of the group. It is, however, not effective enough to cause sterility or even death in males or females. **A psychosocial effect**: its extent is based on dominance relationships that require at least one fight between the animals. It can result in sterility in both sexes, and even in death within a few days. Death is brought about by uraemia, which results from ischaemia or even anaemia of the kidneys.

Disturbances of behavioural patterns and physiological processes were mentioned (from tree-shrews as well as from other species) that do not show any correlation with the social situations present at that moment, but were the result of relatively harmless, but long-lasting stressful situations. This continuous stress can result in after-effects lasting for months, or even lead to persistent behavioural, physiological and morphological changes. The importance of these animal studies for the understanding of human diseases, especially the civilized ailments that are gradually increasing in frequency without any obvious cause, were discussed.

Die Bevölkerungsexplosion des letzten Jahrhunderts stellt uns heute vor Probleme, die ohne wirksame Gegenmassnahmen die Existenz eines jeden Menschen bedrohen. Während die schädigenden Auswirkungen physischer Einflüsse durch die extreme Industrialisierung und Urbanisierung heute zum Teil bereits bekannt sind, herrscht noch weitgehende Unklarheit über die Bedeutung der veränderten sozialen Umwelt für den Menschen.

Bei Säugetieren kann zunehmende Individuendichte und daraus resultierende quantitative und qualitative Veränderungen im Sozialverhalten zu einer derartigen Belastung (Stress) führen, dass nahezu sämtliche physiologischen Funktionen der Individuen beeinträchtigt sind: Wachstum und Geschlechtsreife von Jungtieren sind verzögert, die Fertilität von Erwachsenen nimmt ab und ihre Anfälligkeit gegen Krankheiten erhöht sich. Selbst die vom Menschen bekannten Zivilisationskrankheiten wie Magengeschwüre, Bluthochdruck, Nierenerkrankungen und Herzschäden lassen sich bei Säugetieren allein durch den Kontakt mit Artgenossen hervorrufen.

Ein grundlegendes Problem aller Untersuchungen über Stress – auch im Hinblick auf den Menschen – ist die Frage, auf welche Weise Artgenossen zu einer Belastung werden. Dieses Problem ist jedoch aus methodischen Gründen noch weitgehend ungeklärt, da quantitative Aussagen über Stress im allgemeinen nur nach dem Töten der Tiere und umfangreichen physiologischen Untersuchungen durchgeführt werden können. Rückschlüsse auf die als Belastung wirkenden Verhaltensweisen sind daher nur sehr schwierig zu treffen, da in jeder sozialen Situation stets verschiedene, auf

diese Weise nicht oder nur unzureichend zu trennende Reize wirken können (z.B. physische Anstrengungen beim Kampf, Dichte per se, Dominanzbeziehungen und ihre Auswirkungen); zudem sind Stressreaktionen weitgehend unspezifisch und können auch auf andere Belastungen hin eintreten (z.B. Kälte, Lärm).

Zur Klärung der Frage nach der Ursache von sozialem Stress können Untersuchungen beitragen, die wir am Zoologischen Institut der Universität München an Tupajas durchführen. Diese etwa eichhörnchengrossen tagaktiven Säugetieren sind in ganz Südostasien verbreitet. Ihre systematische Stellung ist unklar; manche rechnen sie zu den Halbaffen; sie haben aber auch zahlreiche Merkmale, die auf eine Verwandtschaft mit den Insektivoren oder Lagomorphen deuten.

Tupajas sind für Untersuchungen über sozialen Stress besonders geeignet, da sie bei jeder erregenden Situation die Haare auf ihrem Schwanz deutlich aufrichten, während normalerweise die Schwanzhaare angelegt sind. Dieses sehr auffallende Sträuben der Schwanzhaare geht auf eine Aktivierung des sympathischen Nervensystems und die gleichzeitige Ausschüttung der Nebennierenmarkhormone zurück, wie sie bei jeder Alarmierung eines Organismus eintreten. Es ist daher möglich, allein durch Beobachtung zu erkennen, wenn ein Tier durch einen Reiz erregt wird und wie lange seine Erregung andauert. Gibt man die Summe aller Zeiten, die ein Tier seine Schwanzhaare während eines 12-stündigen Beobachtungstages aufgerichtet hat, in Prozent von 12 Stunden an, so gibt dieser "Erregungswert (= Schwanzsträubwert)" an, wie lange das sympathische Nervensystem dieses Tieres insgesamt an dem Tag aktiviert war.

Dieser Schwanzsträubwert (SST-Wert) ist bei einem eingewöhnten Tupaja über Monate hin weitgehend konstant, so lange die Umgebung des Tieres konstant bleibt. Bei jeder Veränderung (Umsetzen in einen neuen Käfig, Entfernung von Tieren aus einer Gruppe etc.) stellt sich auch der SST-Wert auf ein neues Niveau ein, das je nach Situation von weniger als 1% bis zu 100% betragen kann. Es besteht weiterhin eine enge Korrelation zwischen der Dauer der täglichen Erregung und verschiedenen Veränderungen im Verhalten und im physiologischen Zustand der Tiere, die auf entsprechenden hormonellen Veränderungen beruhen müssen. Hierbei ist es gleichgültig, ob die Erregung durch Artgenossen ausgelöst wird oder auf anderen Faktoren beruht (z.B. Störung durch den Versuchsleiter, Lärmbelästigung):

Während zum Beispiel das Körpergewicht ungestört aufwachsender Jungtiere (SST < 10%) nach dem Nestverlassen gleichmässig zunimmt, bis sie mit etwa 3 Monaten ihr endgültiges Gewicht erreichen ($\sigma\sigma$ ca 300 g; ♀♀ ca 200 g), ist die Wachstumsrate der Jungen mit zunehmenden SST-Werten immer mehr verringert; sie sind daher auch als Erwachsene je nach ihrer Umgebung (und der dadurch ausgelösten Erregung) um bis zu 50% leichter als ungestört aufgewachsene Tiere. Auch die Pubertät wird mit zunehmenden SST-Werten immer mehr verzögert: Während zum Beispiel ein ungestört aufwachsendes Männchen mit etwa 60 Tagen geschlechtsreif wird, verschiebt sich dieser Zeitpunkt bei einem Tier mit etwa 50% SST auf knapp 100 Tage. Bei noch höheren SST-Werten bleibt die Geschlechtsreife so lange aus, wie die als Ursache des SST' wirkende Situation anhält.

Bei erwachsenen Tieren ist die Fortpflanzung eng mit den SST-Werten korreliert. Während paarweise lebende Tupajas normalerweise alle 45 Tage zwei Junge bekommen, die sie auch aufziehen, werden die Jungen regelmässig gefressen, sobald bei der Mutter der Erregungswert über 20% täglich ansteigt. Dies beruht offenbar auf dem Ausbleiben der Sekretion einer Drüse in der Sternalregion der Mutter, mit der

die Jungen normalerweise bei der Geburt markiert und damit vor den Artgenossen geschützt werden. Die Weibchen bekommen aber dennoch regelmässig Junge. Steigt bei dem Weibchen der SST-Wert über 60 % an, so werden keine Jungen mehr geboren, da die Follikelreifung in den Ovarien unterbleibt. Auch bei Männchen nimmt die Spermiogenese sowie das Gewicht von Hoden und androgenabhängigen Drüsen mit Ansteigen der SST-Werte ab. Bei mehr als 60 % SST sind Männchen steril, da keine Spermien gebildet werden. Gleichzeitig wandern die normalerweise ausserhalb des Körpers in einem Scrotum liegenden Hoden innerhalb weniger Tage in die Bauchhöhle, und das Scrotum wird vollständig reduziert. Die Hoden nehmen hierbei innerhalb von wenigen Tagen auf weniger als 20 % ihres Gewichtes unter Kontrollbedingungen (SST-Wert < 10 %) ab. Neben diesen und vielen anderen physiologischen Veränderungen sind bei beiden Geschlechtern von bestimmten SST-Werten an abartiges Kopulationsverhalten, erhöhte Aggressivität und gesteigerte Lokomotion zu beobachten. Alle diese geschilderten Phänomene sind nach Beendigung der Belastung und damit nach Absinken der SST-Werte reversibel.

Führt eine Situation zu mehr als 90 % SST täglich, so nimmt das Tier von Tag zu Tag ab, ebenso schnell oder schneller noch als bei Fehlen jeder Nahrung, obwohl es ebenso viel frisst wie zuvor. Die Hämoglobinkonzentration im Blut nimmt ab, da weniger Erythrocyten gebildet werden. Nach 2 - 16 Tagen bekommt das Tier Muskelkrämpfe und Lähmungen, fällt in Koma und stirbt. Todesursache ist eine Harnstoffvergiftung, die auf einer Drosselung der Nierendurchblutung beruht. Diese kann unter Umständen so stark sein, dass die Tiere ebenso schnell – nämlich nach zwei Tagen – wie Kontrolltiere sterben, deren Nieren operativ entfernt wurden.

Wie die hier angedeuteten Befunde zeigen (Einzelheiten: v. HOLST, 1969; 1972), besteht eine Beziehung zwischen Höhe der SST-Werte und dem Ausmass, in dem Wachstum, Körpergewicht, Fertilität und Vitalität der Tiere beeinträchtigt sind. Diese Korrelation lässt sich durch eine entsprechende Beziehung zwischen dem SST-Wert und den hormonellen Anpassungsreaktionen eines Organismus an eine Belastung interpretieren, wie sie SELYE in seinem Stresskonzept (1950) beschreibt. Diese Annahme wird durch Untersuchungen der Nebennierenfunktion gestützt. Der SST-Wert kann somit als Indikator für den Stress eines Individuums in einer bestimmten Situation dienen. Es ist daher möglich, allein durch Beobachtung die sozialen Interaktionen bzw. die von den Artgenossen ausgehenden Stimuli zu erfassen, die erregend wirken und damit für die Veränderungen im Verhalten und im physiologischen Zustand der Tiere verantwortlich sind.

Stress durch Artgenossen wird bei Tupajas folgendermassen ausgelöst (Einzelheiten: v. HOLST, 1969; 1973):

1. Durch die Anzahl der erwachsenen Artgenossen desselben Geschlechtes bzw. deren Duftmarken im Gehege. Dieser **"unspezifische Dichteeffekt"** verhindert ohne irgendwelche Aggression das übermässige Ansteigen der Individuendichte in völlig friedlichen Familiengruppen, indem die Jungen gefressen werden. Er erreicht jedoch weder bei Männchen noch bei Weibchen ein derartiges Ausmass (SST-Werte > 60 %), um Sterilität oder sogar den Tod der Individuen zu bewirken.

2. Durch Dominanzbeziehungen der Tiere untereinander und dadurch ausgelöste zentralnervöse Prozesse. Dieser **"soziopsychische Effekt"** setzt zumindest einen Kampf mit Unterwerfung voraus; er führt zu schwersten Schädigungen (wie Sterilität) und bei ständigen Andauern zum Tod innerhalb weniger Tage.

Dichteeffekt:

Lebt ein Tupaja-Paar in einem Gehege, so bekommt es alle 45 Tage Junge. Diese

verlassen mit etwa 30 Tagen das Nest und bilden mit ihren Eltern (und vorhandenen Geschwistern) einen Familienverband. Nachts schlafen alle Tiere gemeinsam in einem Nest; auch tagsüber suchen sie sich oft zur gemeinsamen Ruhe auf. Auch nach Eintritt der Geschlechtsreife der Jungen verändert sich das Verhalten zwischen Eltern und ihren Jungen über Monate hin nicht. Aggressive Auseinandersetzungen oder Dominanzbeziehungen fehlen vollständig.

Soziale Interaktionen zwischen den Eltern und ihren Jungen führen nicht oder nur sehr selten zu Erregung; der SST-Wert der Eltern bleibt daher konstant, obwohl die Anzahl der Tiere im Gehege nach dem Nestverlassen der Jungen zunimmt. Mit Eintritt der Geschlechtsreife steigt jedoch der SST-Wert bei den Eltern deutlich auf ein neues Niveau an (in unserem Fall bei einer Gehegegrösse von ca 8 m² Bodenfläche um ca 20 %) – und zwar bei der Mutter nur, wenn ein junges Weibchen geschlechtsreif wird und ebenso beim Vater nur bei Pubertät eines männlichen Jungen.

Der Anstieg der SST-Werte bei den Eltern (sowie bei anderen im Gehege lebenden Artgenossen) beruht nicht auf beobachtbaren optischen, akustischen oder taktilen Reizen, die nach der Geschlechtsreife von den Jungen ausgehen, sondern auf chemischen Marken (besonders dem Sekret der Sternaldrüse und Duftstoffen im Urin), die von ihnen im Gehege verteilt werden und die selbst nach Entfernung der Jungen ihre Wirksamkeit mehrere Tage beibehalten. Die Wirksamkeit der Duftmarken wird bei beiden Geschlechtern durch Geschlechtshormone gesteuert; entsprechend lässt sich durch Veränderung des Geschlechtszustandes der Tiere (z.B. durch Kastration oder Injektion von Hormonen) die Zusammensetzung der Duftmarken und damit auch ihre erregende Wirkung verändern.

Der Anstieg der SST-Werte wird nicht nur durch Duftmarken der Individuen aus dem Familienverband ausgelöst, sondern ebenso auch durch die Marken fremder Artgenossen (z.B. nach dem Umsetzen in ein mit Duftmarken versehenes Gehege). In gewissem Umfang können sich die Duftmarken der Tiere in ihrer Wirkung addieren, doch reicht die Anwesenheit von Artgenossen allein (bzw. ihre Duftmarken) nicht aus, um SST-Werte von mehr als 60 % und damit Sterilität oder sogar den Tod von Individuen auszulösen. Sie hat jedoch neben beträchtlichen hormonellen Veränderungen deutliche qualitative und quantitative Verhaltensänderungen zur Folge: Bei Weibchen tritt regelmässig neben dem normalerweise ausschliesslich vorhandenen weiblichen auch männliches Kopulationsverhalten auf; Junge werden regelmässig gefressen; die Aggressivität der Männchen gegen fremde Artgenossen und ihr Sexualverhalten gegenüber Weibchen sind beträchtlich erhöht.

Soziopsychischer Effekt:

Erwachsene Tupajas attackieren fremde Artgenossen ihres Geschlechtes im Labor ebenso wie in der Natur sehr heftig. Selbst in Familiengruppen beginnen nach einigen Monaten Kämpfe, die besonders bei Männchen innerhalb weniger Minuten mit der Unterwerfung eines der beiden Tiere enden können. Der Verlierer flüchtet sich dann an einen möglichst geschützten Ort, den er nur noch zur Nahrungsaufnahme verlässt. Während des Kampfes sind beide Tiere stark erregt und haben maximal gesträubte Schwänze. Während jedoch der Sieger wenige Minuten nach Ende des Kampfes meist keine Anzeichen von Erregung mehr erkennen lässt und den Unterlegenen nicht beachtet, liegt dieser fast den ganzen Tag bewegungslos in seinem Versteck, verfolgt die Bewegungen des Siegers mit dem Kopf und hat die Haare auf dem Schwanz andauernd aufgerichtet. Auch in den folgenden Tagen sind Kämpfe zwischen den beiden Tieren in grösseren Gehegen selten oder fehlen sogar vollständig. Dennoch bleibt der Verlierer bei Anwesenheit des Siegers andauernd erregt (SST >

90%), nimmt Gewicht ab und stirbt an einer Urämie.

Die ständige Aktivierung des Unterlegenen beruht nicht auf schädlichen Nachwirkungen des Kampfes, sondern auf dem ständigen Anblick des Siegers, wie Untersuchungen zeigen: Setzt man ein Männchen in den Käfig eines unbekanntes Artgenossen, so wird es vom Käfiginhaber meist augenblicklich angegriffen und unterworfen. Trennt man nun beide Tiere durch eine undurchsichtige Zwischenwand voneinander, so erholt sich der Verlierer fast ebenso schnell wie der Sieger vom Kampf (kein SST nach etwa 10 Minuten). Selbst bei mehrfachen Unterwerfungen täglich über Wochen hin stirbt der Verlierer nicht in dieser Versuchssituation. Werden jedoch beide Tiere nach dem Kampf durch eine Wand aus Drahtgitter voneinander getrennt, so dass der Verlierer zwar nicht attackiert werden kann, den Sieger jedoch andauernd sieht, so verfolgt er dessen Bewegungen andauernd mit dem Kopf, hat die Schwanzhaare hierbei aufgerichtet und stirbt innerhalb weniger Tage an einer Urämie

Der Tod beruht also nicht direkt auf dem Kampf und seinen physiologischen Folgen, sondern auf zentralnervösen Prozessen des Unterlegenen, die auf Erfahrung – dem Besiegtwerden – und Lernen – des Siegers – beruhen. Entsprechend zeigen sich in Hirnregionen wie Hippokampus und Septum, deren Beteiligung an emotionalen Prozessen bekannt ist, starke Veränderungen der Konzentration und Umsatzrate biogener Amine, was auf eine entsprechend veränderte elektrische Aktivität in diesen Hirnregionen deutet (RAAB, 1971). Ursache der extremen physiologischen Schädigungen sind somit "psychische" Prozesse.

Entsprechende physiologische Auswirkungen sozialer Belastungen (sei es als Folge zunehmender Individuendichte, sei es als Folge von Störungen im Sozialgefüge durch Einwanderung) sind von allen bisher untersuchten Tierarten aus dem Labor und der Natur bekannt (z.B. CHRISTIAN, 1963; BARNETT, 1964; ARCHER, 1970). Die sozialen Situationen, die als Belastung wirken, sind hierbei je nach Tierart und ihrer Sozialstruktur verschieden. Prinzipiell dürften aber der unspezifisch wirkende, allein auf der Anzahl der gleichgeschlechtlichen Artgenossen beruhende Dichteeffekt und der auf individuellen Dominanzbeziehungen der Tiere untereinander beruhende "psychische" Dominanzeffekt in jeder Sozietät vorhanden sein. Von besonderer Bedeutung ist hierbei, dass eine soziale Situation sich deutlich schädigend auf ein Individuum auswirken kann, ohne dass sich im Sozialverhalten der Tiere Veränderungen erkennen lassen, der Kontakt mit den als Belastung wirkenden Artgenossen sogar aktiv gesucht wird (wie bei den Tupajas in der Familiengruppe).

Bisher war von Veränderungen die Rede, die während der Einwirkung alarmierender Reize zu beobachten sind. Eine Anpassung hieran ist bei Tier und Mensch in Minuten bis Stunden möglich. Im Gegensatz zu diesen Reaktionen auf akute Belastungen wissen wir selbst aus Tierversuchen erst sehr wenig darüber, wie sich ein Organismus nach Beendigung einer langanhaltenden Aktivierung verhält oder wie er auf an und für sich harmlose, über Monate bis Jahre währende Belastungen reagiert. Da gerade langanhaltende, aber relativ leichte Belastungen für den Menschen von Bedeutung sein dürften, sollen einige der bisherigen Befunde aus Tierversuchen erwähnt werden:

Wie bereits geschildert, ist die Anwesenheit einer geschlechtsreifen Tochter für ein weibliches Tupaja eine leichte, aber messbare Belastung. Die Mutter bekommt weiterhin Junge, die allerdings nach der Geburt gefressen werden. Wird die Tochter entfernt, und damit der Stress der Mutter beendet, so werden die folgenden Würfe

nicht mehr gefressen. War die Belastung mehr als 4-6 Monate vorhanden, so kommen die Jungen dennoch nicht hoch, da die Mutter zu wenig Milch produziert und zudem in unregelmässigem Abstand zum Säugen kommt; die Jungen verhungern daher innerhalb weniger Tage nach der Geburt. Erst etwa 12 Monate nach Beendigung dieser relativ harmlosen und kurzen Belastung sind Milchproduktion und Fütterungsverhalten bei der Mutter wieder normalisiert und die Jungen werden aufgezogen (v. HOLST, 1969).

Eine grosse Anzahl von Untersuchungen wiesen eine Schädigung der Jungen durch Belastungen nach, denen ihre Mutter vor ihrer Geburt ausgesetzt war (z.B. durch Überbevölkerung, tägliche Kämpfe, Elektroschock). Je nach Dauer und Intensität der mütterlichen Belastung sind hierbei Wachstum und Eintritt der Geschlechtsreife der Jungen verzögert – sie sind daher auch als Erwachsene leichter und weniger fertil – oder die Würfe kommen garnicht erst hoch (z.B. CHRISTIAN *et al.*, 1965): Hält man zum Beispiel einige Labormäuse in einem grösseren Käfig, so vermehren sich die Tiere sehr stark und erreichen nach etwa 5 Monate ein Individuenmaximum, das dann konstant eingehalten wird. Zwar werden noch Junge geboren, doch überleben diese die ersten Tage nicht. Entfernt man schwangere Weibchen aus dieser übervölkerten Gruppe und hält sie unter optimalen Bedingungen einzeln, so ziehen dennoch 40 % der Weibchen ihre Jungen nicht auf. Ebenso wie in dem oben geschilderten Fall bei Tupajas beruht also auch hier der Effekt nicht direkt auf Störungen durch allzuhäufigen Kontakt mit Artgenossen, sondern muss Folge irgendwelcher physiologischer Veränderungen durch die vorangegangene hohe Bevölkerungsdichte sein.

Noch erstaunlicher ist ein Befund von CHRISTIAN & LEMUNYAN (1958). Diese hielten männliche und weibliche Mäuse 40 Tage lang in hoher Dichte zusammen und setzten sie dann paarweise in kleinere Käfige. Die Weibchen bekamen daraufhin Junge, die sich wie zu erwarten schlechter als normal entwickelten; doch auch die Jungen dieser Nachkommen gestresster Weibchen wuchsen schlechter, obwohl ihre Eltern ebenso wie Kontrolltiere optimal gehalten wurden: Wir haben hier also einen negativen Nacheffekt einer kürzeren Belastung eines Weibchens auf seine Enkel! Entsprechende Auswirkungen leichterer Störungen auf Körpergewicht und Neugierverhalten der Enkel wurden inzwischen auch bei Ratten nachgewiesen (WEHMER *et al.*, 1970).

Während in den bisher geschilderten Fällen die Umwelt über die Mutter auf die Tiere einwirkt, können nach dem Selbständigwerden Umwelteinflüsse auch direkt die weitere Entwicklung eines Individuums beeinflussen. So erreichen zum Beispiel in grösseren Gehegen aufwachsende männliche Tupajas innerhalb von drei Monaten ein Körpergewicht von etwa 300 g. Je mehr ein Tier in seiner Wachstumsphase erregt wird (z.B. durch Streitigkeiten zwischen anderen Artgenossen in dem Gehege, in die es verwickelt wird) bzw. je höher sein SST-Wert ist, desto langsamer wächst es und umso später wird es geschlechtsreif. Diese Auswirkungen können zu einem späteren Zeitpunkt selbst unter optimalen Bedingungen nicht oder nur sehr geringfügig behoben werden. Man erhält dadurch erwachsene Tupajas mit Körpergewichten von 150 bis über 300 g. Gleichzeitig sind deutliche Unterschiede in der Gonaden- und Nebennierenfunktion sowie im gesamten Stoffwechsel vorhanden (v. HOLST, 1969; 1972b): Ein vorübergehender Stress in der Jugend führt somit zu einem Tier, das sich in seinem Aussehen und in seinem physiologischen Zustand je nach Ausmass und Dauer einer ehemaligen Belastung mehr oder minder von einem ungestört auf-

gewachsenen Artgenossen oder sogar Zwillingsbrüder unterscheidet.

Die umfangreichsten Untersuchungen über die Auswirkungen übermässiger Sozialkontakte wurden von dem Amerikaner CALHOUN (1962; 1971) vor allem an Ratten durchgeführt: Wanderratten leben weitgehend friedlich in grossen Kolonien. Innerhalb der Kolonie halten die Tiere im allgemeinen eine gewisse Individualdistanz aufrecht; besonders beim Fressen versucht sich jedes Tier von den übrigen Artgenossen abzusondern. Füttert man nun die Tiere einer Kolonie nur an einer Stelle, so holen sie sich dort jeweils einen grösseren Nahrungsbrocken und verzehren ihn in irgendeinem Versteck. Man kann nun das Wegtragen der Nahrung vom Futterplatz verhindern, indem man diesen derart mit einem Gitter abdeckt, dass jedes Tier nur winzige Fütterstücke abbeissen und dadurch nur an der Futterstelle seinen Hunger stillen kann. Jedes Mal, wenn ein hungriges Tier frisst, muss es sich nun mit anderen Artgenossen um die Futterstelle drängeln – ohne dass es hierbei allerdings zum Streit kommt. Innerhalb kurzer Zeit wird nun die Stillung des Hungers – also ein positives Erlebnis - mit dem ursprünglich negativen engen Artgenossenkontakt assoziiert – nun wird auch der Kontakt mit Artgenossen positiv: "Futter schmeckt nur noch in der Masse". Selbst wenn nun viele Futterstellen im Raum verteilt werden, fressen alle Tiere in dichtem Gedränge an ein und demselben Platz, während der übrige Raum ungenützt bleibt. Nach wenigen Monaten zeigen sich die negativen Konsequenzen dieser allzuhäufigen Sozialkontakte. Obwohl den Tieren ein Raum zur Verfügung steht, in dem normalerweise eine sehr viel grössere Individuenzahl ohne Schaden gehalten werden könnte, setzt ein totaler Verfall aller für die Erhaltung der Art notwendigen Verhaltensweisen ein: Das Balz- und Paarungsverhalten der Männchen ist gestört, einzelne verfolgen wahllos Jungtiere, Männchen oder Weibchen und versuchen sie zu begatten, andere sondern sich völlig von den Artgenossen ab und zeigen selbst brünstigen Weibchen gegenüber kein Interesse. Andere Männchen attackieren plötzlich wahllos junge und erwachsene Artgenossen beiderlei Geschlecht. Weibchen bauen keine Nester mehr, säugen und putzen ihre Jungen nicht oder nicht regelmässig und fressen sie vielfach auf. Die Jungerensterblichkeit beträgt dadurch nahezu 100 %. In vielen Fällen sterben Embryonen im Verlauf der Schwangerschaft, was zu Vergiftungen und in 50 % der Fälle zum Tod der Weibchen führt. Die wenigen Jungen, die dennoch bis zur Geschlechtsreife heranwachsen, bekommen keine oder nur sehr wenige Jungen, die niemals die ersten Tage überleben. Diese Auswirkungen bleiben bei den Jungen auch dann bestehen, wenn fast alle Artgenossen gestorben und damit die übermässigen Sozialkontakte nicht mehr vorhanden sind. Die Population stirbt daher zwangsläufig aus – allein als Folge der erzwungenermassen erlernten sozialen Interaktionen!

Neben den bisher erwähnten Stressreaktionen und ihren Auswirkungen lassen sich bei Säugetieren alle vom Menschen bekannten Zivilisationsschäden wie Magengeschwüre, Arteriosklerose, Bluthochdruck, Herz- und Nierenschäden allein durch Kontakt mit Artgenossen hervorrufen. Magengeschwüre können zum Beispiel bei Affen und Ratten bei emotionalen Belastungen oder in Konfliktsituationen innerhalb weniger Tage in einem derartigen Ausmass auftreten, dass einzelne Tiere daran verbluten (BRADY, 1958; ADER, 1971). Alle übrigen Schäden setzen für ihre Entstehung eine länger anhaltende Belastung voraus. So sind Bluthochdruck und andere chronische Erkrankungen regelmässig in überbevölkerten Populationen in der Gefangenschaft und in der Natur anzutreffen: Hält man zum Beispiel Labormäuse nach ihrer Entwöhnung einzeln oder paarweise in Käfigen, so bleibt der Blutdruck bei

allen Tieren bis zu ihrem Tod auf dem niedrigen Ausgangswert. Leben sie jedoch in grösserer Dichte zusammen bzw. setzt man sie täglich einer unterschiedlichen Anzahl erregender sozialer Konfrontationen aus, so steigt der Blutdruck entsprechend der Belastung auf ein mehr oder minder hohes Niveau an. Wird die Belastung nach wenigen Monaten beendet, indem man die Tiere einzeln setzt, so sinkt der Blutdruck der Individuen wieder auf Normalwerte ab; trennt man die Tiere jedoch erst nach 5-9 monatiger Belastung, so bleibt der Blutdruck irreversibel erhöht. Neben anderem sind zugleich die Herzen und Nieren der Tiere geschädigt, und es entwickelt sich eine Artherosklerose (HENRY & CASSEL, 1971; HENRY *et al.*, 1971). HENRY & CASSEL (1969) halten auf Grund dieser und weiterer Befunde auch den für uns typischen Blutdruckanstieg mit dem Alter für eine Folge immer wieder auftretender, sich summierender Belastungen.

Alle hier nur angeschnittenen Auswirkungen und Nacheffekte länger anhaltender Belastungen sind zwar einwandfrei auf soziale Bedingungen und dadurch hervorgerufenen Stress zurückzuführen – und experimentell jederzeit zu reproduzieren, im Gegensatz zu den Anpassungsreaktionen an akute Belastungen ist bisher jedoch völlig ungeklärt, welche physiologischen Prozesse diesen Auswirkungen zu Grunde liegen. Die Klärung dieser Frage ist aber für die Übertragbarkeit der Befunde auf den Menschen und den möglichen Kausalzusammenhang zwischen soziopsychischem Stress und Zivilisationskrankheiten unbedingt notwendig.

In den vorliegenden Ausführungen sollte gezeigt werden, dass der physiologische Zustand eines Individuums und sein Verhalten stets Produkt seiner genetischen Anlagen und seiner Umwelt sind. Jede Veränderung der Umwelt durch Zunahme der Bevölkerungsdichte oder sonstige Störungen im Sozialgefüge hat hierbei Auswirkungen zur Folge, die für das einzelne Individuum schädigend sind – für das Überleben einer Population können sie allerdings positiv sein. So kann zum Beispiel eine Selbstregulation einer Population durch sozialen Stress die Erschöpfung aller Nahrungsreserven dieser Art und damit ihr Aussterben verhindern.

Nun reagiert auch der Mensch grundsätzlich in derselben Weise auf Belastungen wie alle übrigen Säugetiere. Die seit Jahrzehnten immer schnellere Veränderung unserer sozialen und physischen Umwelt als Folge der Industrialisierung und Urbanisierung könnte daher auch für uns schädigende Konsequenzen besitzen. Im Gegensatz zu Tiersozietäten, bei denen wir die Beziehungen zwischen Wohndichte bzw. sozialer Umwelt und deren pathologischen Folgen zum Teil bereits gut kennen, sind wir beim Menschen bisher weitgehend auf Vermutungen angewiesen. Zwar wurden in den letzten Jahren in verschiedenen Untersuchungen einwandfreie Beziehungen zwischen Bevölkerungsdichte, Wohnbedingungen, sozialem Status und bestimmten Erkrankungen, Lebenserwartung, psychischen Schäden, Jungenverwahrlosung und Kriminalität aufgezeigt (z.B. HENRY & CASSEL, 1969; CARLESTAM & LEVI, 1971; LEVI, 1971; GALLE *et al.*, 1972; MASON, 1972), doch sind die Befunde keineswegs einheitlich; zudem beweisen derartige statistische Korrelationen natürlich keine Kausalzusammenhänge. Zudem toleriert die Masse von uns alle bisherigen Übervölkerungs- und Industriebedingungen, ohne dass sich im allgemeinen direkte Schädigungen nachweisen lassen. Das bedeutet aber nicht, dass unsere heutige Situation nicht bereits eine gefährliche Belastung darstellt. Wir haben bisher keine Kenntnis darüber, welche Auswirkungen die bisher tolerierbaren Umwelteinflüsse sozialer und physischer Art haben, wenn sie – wie bei uns ohne Zweifel der Fall – viele Jahrzehnte auf uns einwirken. Eine allgemeine Zunahme be-

stimmter Erkrankungen (Herz-, Nieren-, Kreislaufschäden), wie sie in unserer Gesellschaft zu beobachten ist, ohne dass es hierfür eine medizinische Erklärung gibt, kennen wir von Säugetieren stets als Folge hoher Bevölkerungsdichte. Diese Ergebnisse der Biologie weisen auf mögliche Gefahren hin und werfen Fragen auf, die nun von den verschiedenen wissenschaftlichen und technischen Disziplinen ernsthaft im Hinblick auf den Menschen untersucht werden müssen. Voraussetzung ist hierbei, dass sich die Untersuchungen an den Ergebnissen der Biologie orientieren und von hier aus ihre Arbeitshypothesen entwickeln. Es ist für uns alle eine zu grosse Gefahr, auf die "Besonderheit" des Menschen zu bauen und derartige "tierisch-physiologische" Mechanismen nicht ernst zu nehmen bzw. zu glauben, durch rationale Erkenntnis oder medizinische Hilfe zum gegebenen Zeitpunkt mit den Problemen fertig werden zu können.

LITERATUR

- ADER, R. (1971): Experimentally induced gastric lesions. Results and implications of studies in animals. *Adv. Psychosom. Med.* 6: 1-39.
- ARCHER, J. (1970): Effects of population density on behaviour in rodents. In: *Social behaviour in birds and mammals* (J.H. CROOK, ed.), pp. 169-210. London, New York: Academic Press.
- BARNETT, S.A. (1964): Social stress. The concept of stress. In: *Viewpoints in biology*. Vol. 3. (J.D. CARTHY & C.L. DUDDINGTON, eds.), pp. 170-218. London: Butterworths.
- BRADY, J.V. (1958): Ulcers in "executive" monkeys. *Scient. Amer.* 10.
- CALHOUN, J.B. (1962): Population density and social pathology. *Scient. Amer.* 206: 139-148.
- CALHOUN, J.B. (1971): Space and the strategy of life. In: *Behavior and environment* (A.H. ESSOR, ed), pp. 329-387. London, New York: Plenum Press.
- CARLESTAM, G. & L. LEVI (1971): Urban conglomerates as psychosocial human stressors. General aspects, Swedish trends, and psychosocial and medical implications. Stockholm: Kungl. Boktryckeriet.
- CHRISTIAN, J.J. (1963): Endocrine adaptive mechanisms and the physiologic regulation of population growth. In: *Physiological mammalogy*. Vol. 1. Mammalian populations (W.V. MAYER & R.G. VAN GEDDER, eds.), pp. 189-353. New York, London: Academic Press.
- CHRISTIAN, J.J. & C.D. LEMUNYAN (1958): Adverse effects of crowding on lactation and reproduction of mice and two generations of their offspring. *Endocr.* 63: 517-529.
- CHRISTIAN, J.J., J.A. LLOYD & D.E. DAVIS (1965): The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations. *Recent Progr. Hormone Res.* 21: 501-578.
- GALLE, O.R., W.R. GOVE & J.M. McPHERSON (1972): Population density and pathology: What are the relations for man? *Science* 176: 23-30.
- HENRY, J.P. & J.C. CASSEL (1969): Psychosocial factors in essential hypertension. Recent epidemiologic and animal experimental evidence. *Amer. J. Epidemiol.* 90: 171-200.
- HENRY, J.P., D.L. ELY, P.M. STEPHENS, H.L. RATCLIFFE, G.A. SANTISTEBAN & A.P. SHAPIRO (1971): The role of psychosocial factors in the development of arteriosclerosis in CBA mice: Observations on the heart, kidney, and aorta. *Atherosclerosis* 14: 203-218.
- HOLST, D. v. (1969): Sozialer Stress bei Tupajas (*Tupaia belangeri*). Die Aktivierung des sympathischen Nervensystems und ihre Beziehung zu hormonell ausgelösten ethologischen und physiologischen Veränderungen. *Z. vergl. Physiol.* 63: 1-58.
- HOLST, D. v. (1972a): Renal failure as the cause of death in *Tupaia belangeri* exposed to persistent social stress. *J. comp. Physiol.* 78: 236-273.
- HOLST, D. v. (1972b): Die Nebenniere von *Tupaia belangeri*. *J. comp. Physiol.* 78: 274-288.
- HOLST, D. v. (1972c): Die Funktion der Nebennieren männlicher *Tupaia belangeri*. *J. comp. Physiol.* 78: 289-306.
- HOLST, D. v. (1973): Sozialverhalten und sozialer Stress bei Tupajas. *Umschau* 1: 8-12.
- LEVI, L. (ed.) (1971): Society, stress and disease. Vol. 1. The psychosocial environment and psychosomatic diseases. London, New York: Oxford University Press.

- MASON, J.W. (1972): Organization of psychoendocrine mechanisms. In: Handbook of psychophysiology (N.S. GREENFIELD & R.A. STERNBACH, eds.), pp. 3–91. New York, London: Holt, Rinehart & Winston.
- RAAB, A. (1971): Der Serotoninstoffwechsel in einzelnen Hirnteilen vom Tupaja (*Tupaia belangeri*) bei soziopsychischem Stress. *Z.vergl.Physiol.* 72: 54–66.
- SELYE, H. (1950): The physiology and pathology of exposure to stress. Montreal: Acta.
- WEHMER, F., R.H. PORTER & B. SCALES (1970): Pre-mating stress and pregnancy stress in rats affects behaviour of grand pups. *Nature* 227: 622.

Anschrift des Verfassers:

Priv.-Doz. Dr. D. VON HOLST, Zoologisches Institut der Universität, 8 München 2,
Luisenstr. 14.