

EBERHARD von BORELL

Mechanismen der Bewältigung von Stress

Herrn Professor Dr. Dr. h.c. Gerhard von Lengerken zum 65. Geburtstag gewidmet

Summary

Title of the paper: **Coping strategies during stress**

The response to stressors requires a progression of events beginning with sensing and signalling the animal's various biological mechanisms that a threat exists. These events are followed by activation of neurophysiological mechanisms to mount a biological effort to resist and prevent major damage. The various sensory detectors not only receive the information but transform that information into neural signals that are transmitted to either or both cognitive and non-cognitive centres of the nervous system to generate a co-ordinated response to the challenge.

The hypothalamic-adrenal medullary system involves the hypothalamus, pituitary gland, the sympathetic neural pathways to the adrenal medulla, and the release of epinephrine by the adrenal gland. This short acting stress-response was originally proposed by W. Cannon and is referred to as the Fight-Flight Syndrome (FFS). The hypothalamic-pituitary-adrenocortical (HPA) stress-response system represents a longer-term, sustained response to stressors and was conceptualised by Hans Selye (General Adaptation Syndrome, GAS). The major adrenal cortical hormones are corticosteroids and aldosterone. These two classical stress response systems have been linked to different coping pattern in that FFS is primarily activated in situations of threat of control, whereas the pituitary-adrenocortical system is activated in situations of loss of control. Besides these classical physiological systems other systems are activated during stress, including the immune system. Recent research suggests that the endocrine, immune and central nervous systems interact and respond to stressful stimuli in a co-ordinated manner. The presence of hormones, neurotransmitters and receptors common to all three systems supports the view that communication exists between these systems.

Psychological stressors perceived as threats may be equally important as those of a physical nature in challenging coping mechanisms. Situations of uncertainty, social pressure and fear are potent stressors with relevance for the well-being of animals, leading to severe damage to specific target organs and tissues or even to death in some species. Studies on stress responses in farm animals are often conducted on the basis of single physiological alterations or irregular behavioural phenomena that might be difficult to interpret. Non-invasive methods for measuring stress-indicating parameters have been developed in addition to classical descriptive behavioural observations, allowing an evaluation of stress by multiple criteria under different housing conditions and handling procedures.

Key Words: Stress, coping, behaviour, CNS, hormones, immunology, welfare, farm animal

Zusammenfassung

Stress beschreibt einen Zustand des Organismus, der durch spezifische Anpassungsreaktionen auf verschiedenartige Belastungsreize (Stressoren) gekennzeichnet ist. Die Empfindung und Verarbeitung von Stressoren geschieht über eine Kaskade von biologischen Mechanismen mit dem Ziel der Schadensvermeidung und dem Erreichen eines psychophysiologischen Gleichgewichtszustandes (Prinzip der Homöostase).

Reizinformationen werden zunächst durch das sensorische System aufgenommen und über neurale Signale zu den kognitiven bzw. nicht-kognitiven Zentren des Zentralen Nervensystems (ZNS) weitergeleitet, über die dann wohl-koordinierte Anpassungsreaktionen gegenüber Belastungen eingeleitet werden.

Das Sympatho-Adrenomedulläre-System umfasst den Hypothalamus, die Hypophyse und das Sympathische Nervensystem mit Projektionen zum Nebennierenmark, über welches Adrenalin ausgeschüttet wird. Diese kurzfris-

tige Reaktion auf Belastungen wurde bereits zum Beginn des vergangenen Jahrhunderts durch W. Cannon als Kampf- und Flucht-Syndrom (engl.: Fight and Flight Syndrome, FFS) beschrieben. Die Aktivierung des Hypothalamo-Hypophysen-Nebennierenrinden-Systems (engl.: Hypothalamo-Pituitary-Adrenocortical [HPA]-Axis) stellt dagegen eine längerfristige Anpassungsreaktion dar, bei der die Ausschüttung von Glukokortikosteroiden aus der Nebennierenrinde durch Stimulation des Hypophysenhormons ACTH- (Adrenocorticotropes Hormon) im Vordergrund steht. Dieses als Allgemeines-Anpassungs-Syndrom (AAS) bezeichnete System wurde durch H. Selye erstmalig beschrieben.

Die beiden klassischen Belastungsreaktionen wurden vor etwa 25 Jahren mit verschiedenen Bewältigungsstrategien in Verbindung gebracht (engl.: Coping strategies). In bedrohlichen Notstandssituationen (Bedrohung der Kontrolle) wird überwiegend das FFS aktiviert, während die HPA-Achse in Situationen des Kontrollverlustes aktiviert wird.

Neben diesen klassischen Anpassungsreaktionen sind auch andere Systeme, einschließlich des Immunsystems, am Stressgeschehen beteiligt. Neuere Erkenntnisse zeigen, dass das Hormon-, Immun- und Zentrale Nervensystem gegenüber Stressoren wohl-konzipiert interagieren. Das Vorhandensein von Hormonen, Neuro- bzw. Immunotransmittern und gleichartigen Rezeptoren in allen drei Systemen unterstützt die Hypothese, dass diese Systeme miteinander kommunizieren. Dem Neurohormon Corticotropin-Releasing-Hormone (engl.: CRH) und bestimmten Strukturen des Limbischen Systems (u.a. der Amygdala) im ZNS werden dabei eine zentrale Rolle im Stressgeschehen beigemessen.

Psychologische Belastungen werden in ähnlicher Weise wie physische Belastungen bewältigt. Konfliktsituationen, sozialer Stress und Angst sind Zustände mit Relevanz für das Wohlbefinden von Tieren, die längerfristig die Krankheitsanfälligkeit erhöhen und zu Leistungseinbußen, Organschädigungen und destruktiven bzw. depressiven Verhaltensweisen führen können. Studien zu Belastungsreaktionen von Nutztieren basieren häufig auf der Beschreibung einzelner physiologischer Parameter und Verhaltensänderungen, die in der Regel schwer zu interpretieren sind. Neuere nicht invasive Methoden erlauben neben den klassischen deskriptiven Verhaltensbeobachtungen eine Beurteilung von Haltungssituationen und Managementmaßnahmen bei Nutztieren anhand einer Vielzahl belastungsanzeigender Indikatoren, die Aufschlüsse über die Bewältigungsmechanismen und deren Konsequenzen für das Wohlbefinden der Tiere geben können.

Schlüsselwörter: Stress, Coping, Verhalten, ZNS, Hormone, Immunologie, Wohlbefinden, Nutztier

Geschichte der Stressforschung

Die Beschreibung und Erforschung des Phänomens Stress geht insbesondere auf den sogenannten „Vater“ der Stressforschung Hans SELYE (1936) zurück. Er erkannte, dass der Organismus auf außergewöhnliche Belastungen mit einem bestimmten Reaktionsmuster antwortet, und bezeichnete diesen Zustand als „Stress“ und den unspezifischen Auslöser für diese Belastungsreaktion „Stressor“. Als Stressoren kommen danach die verschiedensten schädlichen Einflüsse in Frage (u.a. Hitze, Kälte, Infektionen, Verletzungen), auf die der Organismus u.a. mit einer Vergrößerung der Nebennierenrinde und der Ausschüttung ihrer Hormone sowie mit einer Atrophie der thymolymphatischen Organe reagiert. Die Summe aller Reaktionen auf Stressoren manifestierte sich als unspezifisches Syndrom, welches er als Allgemeines-Anpassung-Syndrom (AAS, SELYE, 1946) bezeichnete. Langandauernde Belastungen führen nach SELYE (1946) zur Erschöpfung der Nebennierenrinde und damit zum Zusammenbruch der unspezifischen Resistenz. Die Fähigkeit des Organismus, trotz belastender äußerer Veränderungen das Gleichgewicht seiner Funktionen aufrechtzuerhalten, beschrieb der französische Physiologe Claude Bernard (BERNARD, 1878) bereits im 19. Jahrhundert (Prinzip der Homöostase). Walter CANNON (1914) erkannte die Wichtigkeit des Sympathikus-Nebennierenmark-Systems für die Aufrechterhaltung der Homöostase bei akuter Belastung des Organismus. Die sekundenschnelle Aktivierung des Sympathikus mit der unmittelbaren Ausschüttung von Katecholaminen aus dem

Nebennierenmark bezeichnete CANNON als „Fight and Flight Syndrom“, also einer unmittelbaren Vorbereitung des Organismus auf Kampf- bzw. Fluchtsituationen gegenüber äußeren Bedrohungen. Erst in den 70'er Jahren des vergangenen Jahrhunderts wurde die Theorie von der Unspezifität der Stressoren in Frage gestellt. Nach MASON (1975) führen einige Belastungen wie z.B. Hitze und Kälte nicht in jedem Fall zu einer Aktivierung des Hypophysen-Nebennierenrindensystems. Diese Aktivierung komme überwiegend nur dann zustande, wenn auch der emotionale Status des Organismus beeinflusst werde. Demnach wird die unspezifische physiologische Reaktion durch die psychologische Komponente eines auf den Organismus einwirkenden Ereignisses bestimmt. Basierend auf diesem Ansatz gründete sich in den 80'er Jahren die eigenständige Disziplin der Psychoneuroendokrinologie, deren Aktivitäten maßgeblich von dem Amerikaner Robert Ader beeinflusst wurde. Nach dem heutigen Verständnis wird der Begriff „Stress“ in einem weiter gefassten Kontext gesehen. Danach wird mit Stress ein Zustand beschrieben, bei dem der Organismus durch externe oder interne Stimuli übermäßig beansprucht wird und ein breites Spektrum von individuellen Reaktionen hervorruft.

Physiologische Belastungsreaktionen

Physiologische Belastungsreaktionen werden durch das a) Nerven-, b) Hormon- und c) Immunsystem vermittelt.

a) Das parasympathische Nervensystem dient im Stressgeschehen der Aufrechterhaltung der Homöostase im Sinne der Energiekonservierung und Entspannung (Vaguswirkung). Dies geschieht u.a. durch die Ausschüttung des Neurotransmitters Acetylcholin. Parasympathikuswirkungen stehen in einem überwiegend antagonistischen Verhältnis zu den Sympathikuswirkungen, die im Stressgeschehen der unmittelbaren Energiebereitstellung dienen. Die Ausschüttung von Katecholaminen (u.a. Adrenalin) aus dem Nebennierenmark ist charakteristisch für Reaktionen in Verbindung mit dem Fight und Flight Syndrom.

b) Belastungen induzieren über kognitive Strukturen in der Großhirnrinde eine Aktivierung der neurosekretorischen Zellen des Hypothalamus und bewirken dort die Freisetzung von CRH. Sowohl CRH als auch Vasopressin gelangen durch das Portalsystem in den Hypophysenvorderlappen und stimulieren die Freisetzung von ACTH, β -Endorphin, β -Lipotropin und α -MSH / α -Melanotropin. ACTH bewirkt die Freisetzung von Glucocorticosteroiden (Cortisol / Corticosteron) aus der Nebennierenrinde. Ansteigende Glucocorticosteroidkonzentrationen im Blut vermögen die ACTH-Freisetzung zu unterdrücken (siehe Abb. 1 zur Feedback-Steuerung). Im Stressgeschehen scheinen die Einflüsse der Stressoren in Abhängigkeit von ihrer Intensität durch einen steady-state-empfindlichen Feedback graduell moduliert zu werden. Starke Stressoren unterliegen demnach keiner Feedback-Hemmung, während schwache Stressoren durch die Corticosteroide graduell gehemmt werden. Die Regulation der adrenalen Markhormone erfolgt sowohl durch das sympathische Nervensystem als auch durch Glucocorticosteroide. Während die Dopaminsynthese überwiegend nervös beeinflusst wird, steht die Umwandlung von Noradrenalin zu Adrenalin hauptsächlich unter der Kontrolle

von Glucocorticosteroiden.

c) Stressoren können in vielfältiger Weise das Immunsystem beeinflussen. Sowohl physische als auch psychische Belastungen vermögen die über T- und B-Zellen vermittelte Blastogenese, Killerzellen (natural killer cells) und Zytokine (u.a. Interleukin-2 und Interferon- γ) zu unterdrücken. Zytokine (u.a. Interleukin-1 (IL-1), IL-6, Tumornekrose-Faktor (TNF), und Interferon (INF)) fungieren als Mediatoren für immunologische und pathologischen Veränderungen gegenüber Belastungen und Infektionen. IL-1 vermag nicht nur Fieber zu induzieren und die Futteraufnahme zu unterdrücken, es stimuliert auch die HPA-Achse und unterdrückt die Funktion der Gonaden (DANTZER und KELLEY, 1989). Eine Ausschüttung von Belastungshormonen wirkt sich aber nicht notwendigerweise nur negativ auf die Immunkompetenz aus. So erhöhen Glucocorticosteroide zunächst einmal die unspezifische Resistenz gegenüber Belastungen und Infektionen (u. a. durch einen entzündungshemmenden Effekt). Generell ist festzustellen, dass bei fehlenden oder ungenügend funktionierenden Nebennieren ein Stressor viel schneller zum Tod führt.

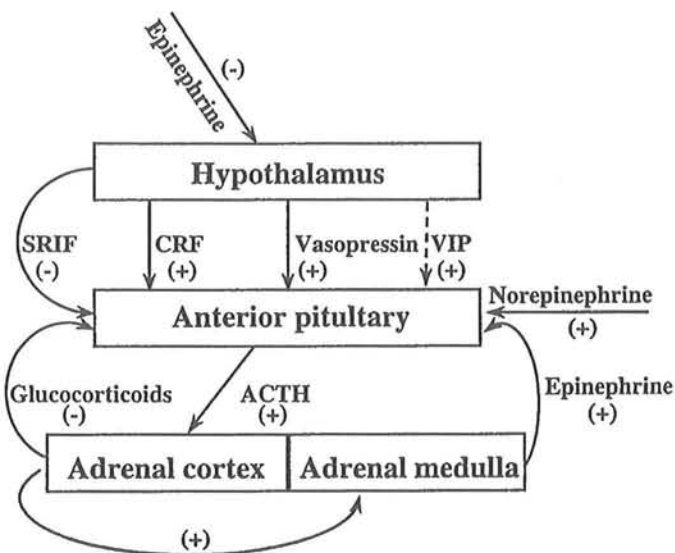


Abb. 1: Steuerung der Glucocorticoid-Sekretion (modifiziert nach AXELROD und REISINE, 1984) (Regulation of glucocorticoid secretion (modified after AXELROD and REISINE, 1984))

Verhaltensphysiologie und Coping

Nach HENRY und STEPHENS (1977) wird das Hypophysen-Nebennierenrindensystem überwiegend dann aktiviert, wenn der Organismus die Kontrolle in seiner Umwelt verliert. Besitzt der Organismus die Kontrolle innerhalb einer Belastungssituation und ist diese Belastung kurz, so führt dies nur zu einer Aktivierung des sympathico-medullären Systems. Die Verhaltensanpassung gegenüber Belastungen scheint einer großen interindividuellen Variation zu unterliegen. Bezüglich des Merkmals Aggressivität

find man bei Labortieren heraus, dass bei aggressiven bzw. proaktiven Tieren in Belastungssituationen überwiegend das sympathische Nervensystem dominiert, während reaktive Tiere eher unter dem Einfluss von Parasympathikuswirkungen zu stehen scheinen (KOOLHAAS et al., 1999). Das Limbische System im ZNS scheint dabei die Funktion eines emotionalen Kontrollzentrums zu besitzen. So wird bei drohendem Kontrollverlust die Amygdalaregion (Mandelkernregion) aktiviert und bereitet den Organismus auf Kampf- und Fluchtsituationen vor, während ein Kontrollverlust zu reaktiven bzw. depressiven Verhaltensweisen führt. Die Hippocampusregion (Ammons-hornformation) im Limbischen System scheint dabei eine zentrale Rolle zu spielen. Der eingetretene Kontrollverlust führt ferner zur Desorganisation der räumlichen Ordnung, sozialer Unterordnung sowie zur Reduktion von Libido und maternalem Verhalten. Hypothalamus und Hypophyse bilden das Kontrollzentrum des endokrinen Systems und sind in die Strukturen des Limbischen Systems integriert. Rezeptoren für CRH befinden sich überwiegend in den kognitiven und emotionalen Kontrollzentren des ZNS (Neocortex und Limbisches System). Dies erklärt, warum eine Applikation von CRH in die Cerebrospinalflüssigkeit der Gehirnv ventrikel die im Zusammenhang mit einem Kontrollverlust zu beobachtenden Effekte auslöst (JOHNSON et al., 1994).

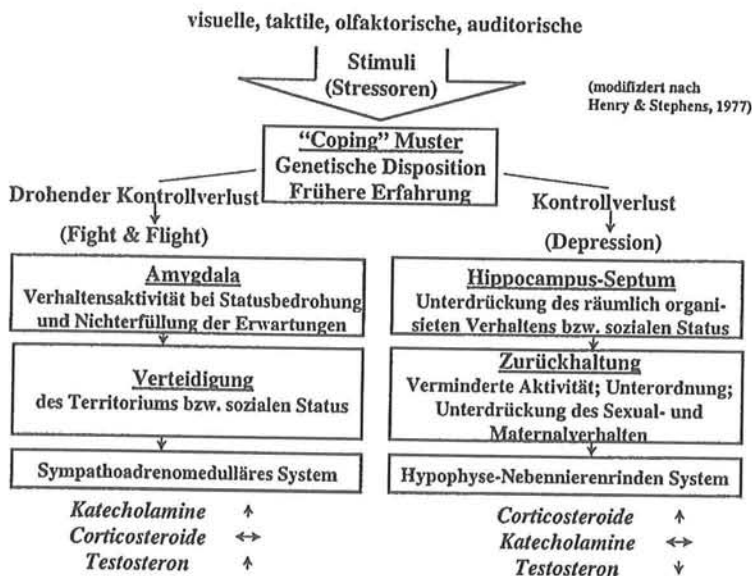


Abb. 2: Coping / Predictability Konzept (modifiziert nach HENRY und STEPHENS, 1977) (Coping / Predictability concept (modified after HENRY and STEPHENS, 1977))

Stressbewältigung beim Nutztier

Verhaltensphysiologische Parameter können wertvolle Hinweise auf mögliche Belastungen beim Nutztier unter dem Einfluss bestimmter Haltungssituationen bzw. bei Managementmaßnahmen geben. Emotionale Reaktionen gegenüber Belastungen können teilweise sogar nur auf physiologischer Ebene festgestellt werden, die bei

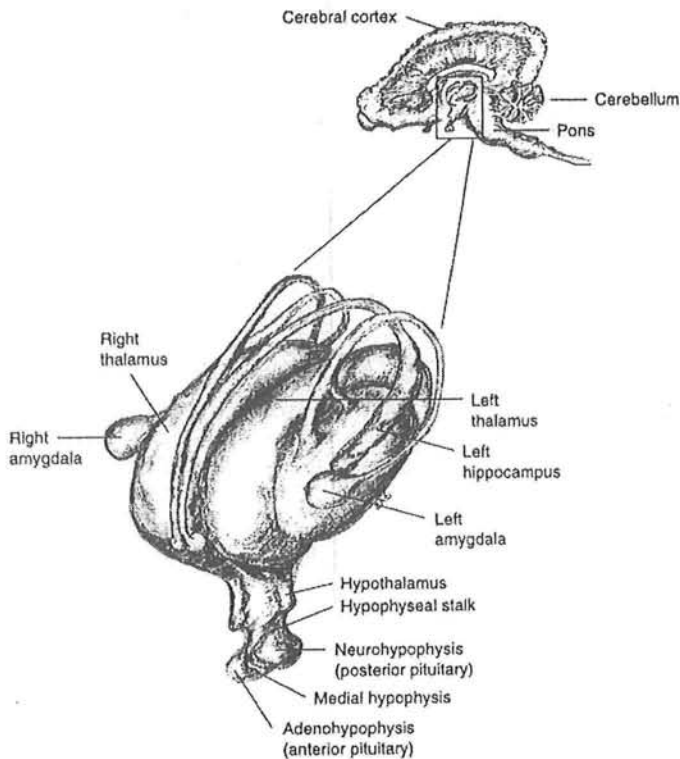


Abb. 3: Limbisches System (EWING, LAY und VON BORELL, 1999) (Limbic system (EWING, LAY and VON BORELL, 1999))

alleiniger Betrachtung des Verhaltens der Tiere nicht entdeckt worden wären (z.B. FELL und SHUTT, 1989). In der Vergangenheit stützten sich die Untersuchungen im wesentlichen auf den Nachweis einer vermehrten Ausschüttung von Nebennierenhormonen (u.a. Cortisol, Corticosteron und Adrenalin) als Indikatoren für Reaktionen psychischer und physischer Art. Neuere Untersuchungen lassen vermuten, dass nahezu alle endokrinen Systeme in Belastungssituationen eine Veränderung erfahren. Bei der Interpretation von physiologischen Belastungssituationen treten häufig Probleme auf, die methodisch begründet sein können bzw. mit der Unspezifität der untersuchten Parameter zu tun haben. Bei der Blutentnahme ist daher auf eine störungsfreie Entnahmetechnik und auf die circadiane und episodische Sekretion der Hormone zu achten. Erhöhte Hormonkonzentrationen bzw. auch Herzschlagraten können nicht nur Ausdruck von negativen Belastungsereignissen sein. Erhöhte Stresshormonkonzentrationen und Herzraten werden beispielsweise auch bei körperlicher Aktivität und während des Deckaktes gemessen. Über die Erfassung und Berechnung der Herzschlagvariabilität (HRV) aus dem EKG lassen sich neuerdings indirekt über die Parasympathikusanteile der HRV Belastungszustände darstellen, ohne dass dabei die Ergebnisse durch die körperliche Aktivität der Tiere beeinflusst werden (HANSEN und VON BORELL, 1998; HANSEN, 2000).

Bei der Beurteilung von Haltungssituationen mittels physiologischer Parameter spielt die Dauer und Intensität der zu untersuchenden Haltungsfaktoren eine entscheidende Rolle. Während sich kurzfristige Belastungen (z.B. Handling und Transport) meist eindeutig darstellen lassen, führen chronische Belastungen, wie z.B. eine langanhaltende Hitzebelastung, zu keinen bzw. niedrigeren Hormonkonzentrationen (Down-Regulation). Längerfristige Belastungssituationen, wie z.B. die dauerhafte Fixierung von Tieren, lassen sich nur mittels aufwendiger Verlaufsuntersuchungen (LADEWIG und SMIDT, 1989) und Funktionstests (Nebennierenrinden-Funktionstest, VON BORELL und LADEWIG, 1989) darstellen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind häufig widersprüchlich und hängen sicherlich mit der Qualität und Intensität des Stressors zusammen. Beispielsweise können Stressoren mit geringer Intensität wie die Konfrontation mit einer neuen Haltungsumwelt bei Wiederholung zu einer Desensibilisierung führen, während wiederholte Schmerzerfahrungen mit einer Sensibilisierung einhergehen. Die häufig nicht darzustellenden Effekte einer vermeintlich chronischen Belastungssituation (z.B. dauerhafte Anbindehaltung) sprechen für die Ansicht einiger Stressforscher, dass es so etwas wie chronischen Stress nicht gibt. Im Zusammenhang mit der intensiven Haltung von Nutztieren ist zu vermuten, dass die Tiere sich längerfristig im verhaltensphysiologischen Sinne an die Situation anpassen und in Wirklichkeit nur chronisch-intermittierende Belastungsreaktionen zeigen (z.B. bei Abliege- und Aufstehvorgängen in falsch dimensionierten Liegeboxen oder Anbindevorrichtungen, LADEWIG, 1994, 2000). Die Reaktion des Individuums auf Belastungen hängt zudem von genetischen Faktoren und früheren Erfahrungen ab. Dennoch sind sich die Verhaltensphysiologen uneinig, ob grundsätzlich klar voneinander abzugrenzende Anpassungsstrategien (Coping Strategies) bei Nutztieren existieren. Neuere Untersuchungen bei Schweinen sprechen für eine solche Theorie (MENDL et al., 1992; RUIS et al., 2000).

Modelluntersuchungen können Aufschluss über das Zusammenspiel zwischen dem ZNS, Endokrinium und dem Immunsystem geben (siehe Abb. 4). So ließen sich belastungsphysiologische Reaktionen u.a. bei Schweinen durch die zentrale Verabreichung des Neurohormons CRH als ersten Mediator im Stressgeschehen bezüglich der endokrinen, immunologischen und ethologischen Veränderungen quantifizieren (JOHNSON et al., 1994). Neuere Untersuchungen beschäftigen sich mit der Rolle von Glucocorticoidrezeptoren im Limbischen System unter dem Einfluss von Belastungen (u.a. zum Frühabsetzen von Ferkeln; KANITZ et al., 1998, ZANELLA, 1999). Im Zusammenhang mit dem Frühabsetzen von Ferkeln ließen sich durch einen CRH-Antagonisten belastungsphysiologische Reaktionen eliminieren (ZANELLA, 2000, pers. Mitteilung).

Schlussfolgerungen und Ausblick

Studien zu Belastungsreaktionen von Nutztieren basieren häufig auf der Beschreibung einzelner physiologischer Parameter und Verhaltensänderungen, die in der Regel schwer zu interpretieren sind. Zentrales Nervensystem, endokrines System und Immunsystem kommunizieren untereinander in vielfältiger Weise und beeinflussen das

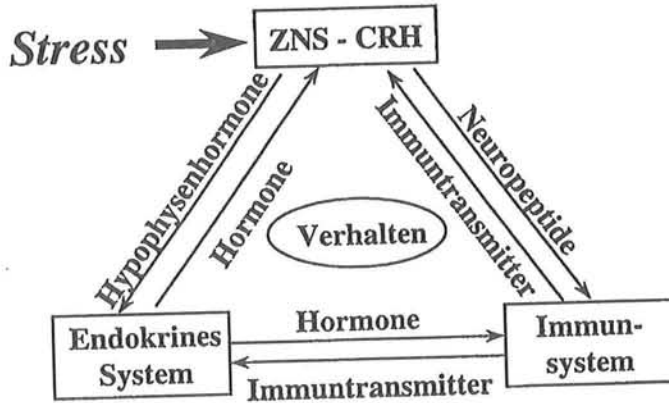


Abb. 4: Kommunikation zwischen ZNS, Endokrines System und Immunsystem (VON BORELL, 1995)
(Communication between CNS, endocrine and immune system (VON BORELL, 1995))

Verhalten der Tiere (Abb. 4). Eine Interpretation physiologischer Befunde ist daher ohne die Berücksichtigung des Verhalten der Tiere und des Zusammenhangs, in dem sie erhoben wurden, in der Regel nicht möglich. Moderne, nicht invasive Erfassungsmethoden erlauben eine Interpretation von Parametern aus leicht zugänglichen Substraten wie z.B. aus Speichel, Kot, Harn und der Milch (SCHÖNREITER und ZANELLA, 2000). Biophysikalische Methoden zur Herzfrequenzmessung und Aktivitätsmessung mittels Telemetrie (HANSEN und VON BORELL, 1998) sowie die numerische Analyse von Tierlauten (HORN et al., 1999) erlauben ebenfalls Aussagen zur Belastung von Tieren. Auch ferngesteuerte automatische Blutentnahmen bei schwer zugänglichen Tieren (CARRAGHER et al., 1997) ermöglichen störungsfreie Probenahmen mit hohem Informationswert. Es ist daher zu erwarten, dass zukünftig diese überwiegend nicht invasiven Methoden neben den klassischen deskriptiven Verhaltensbeobachtungen eine Beurteilung von Haltungssituationen und Managementmaßnahmen bei Nutztieren anhand einer Vielzahl belastungsanzeigender Indikatoren ermöglichen, die wertvolle Aufschlüsse über die Bewältigungsmechanismen und deren Konsequenzen für das Wohlbefinden der Tiere geben können.

Literatur

- AXELROD, J.; REISINE, T.D.:
Stress hormones: Their interaction and regulation. *Science* 224 (1984), 452-459
- BERNARD, C.:
Lecons sur les phenomenes de la vie comuns. Aux animaux et aux vegetaux. Librairie Paris. J.B. Bailliere et Fils (1878)
- BORELL, E. v.:
Tierhaltung und Tierschutz – Ansprüche des Nutztieres an Haltungsumwelt und Management. *Kühn- Arch.* 89 (1995), 103-114
- BORELL, E. v.; LADEWIG, J.
Altered adrenocortical response to acute stressors or ACTH(1-24) in intensively housed pigs. *Domest. Anim. Endocr.* 6 (1989), 299-309

CANNON, W.B.:

The emergency function of the adrenal medulla in pain and the major emotions. *Am. J. Physiol.* 33 (1914), 356-372

CARRAGHER, J.F.; INGRAM, J.R.; MATTHEWS, L.R.

Effects of yarding and handling procedures on stress responses of red deer stags (*Cervus elaphus*). *Appl. Anim. Behav. Sci.* 51 (1997), 143-158

DANTZER, R.; KELLEY, K.W.:

Stress and immunity: an integrated view of relationships between the brain and the immune system. *Life Sci.* 44 (1989), 1995-2008

EWING, S.A.; LAY, D.C.; BORELL, E. v.

Farm Animal Well-Being – Stress Physiology, Animal Behavior, and Environmental Design. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA (1999), pp. 1-357

FELL, C.R.; SHUTT, D.A.:

Behavioural and hormonal response to acute surgical stress in sheep. *Appl. Anim. Behav. Sci.* 22 (1989), 283-294

HANSEN, S.:

Kurz- und langfristige Änderungen von Herzschlagvariabilität und Herzschlagfrequenz als Reaktion auf Veränderungen in der sozialen Umwelt (Gruppierung und Grooming-Simulation) von Hausschweinen. Univ. Halle, Diss., 2000

HANSEN, S.; BORELL, E. v.:

Impact of grouping on sympatho-vagal balance as measured by heart rate variability. In: VEISSIER, and BOISSY, A. (Hrsg.): Proceedings of the 32nd Congress of the International Society for Applied Ethology. Clermont Ferrand, France. Chaumeil Repro. (1998), 97

HENRY, J.P.; STEPHENS, P.M.:

Stress, Health, and the Social Environment; A Sociobiologic Approach to Medicine. Springer-Verlag, New York (1977), pp.1-282

HORN, T.; MARX, G.; BORELL, E.v.:

Verhalten von Ferkeln während der Kastration mit und ohne Lokalanästhesie. *Dtsch. tierärztl. Wschr.* 106 (1999), 271-274

JOHNSON, R.W.; VON BORELL, E., ANDERSON, L.L., KOJIC, L.D., CUNNICK, J.E.:

Intracerebroventricular injection of corticotropin-releasing hormone in the pig: acute effects on behavior, adrenocorticotropin secretion and immune suppression. *Endocrinology* 135 (1994), 642-648

KANITZ, E.; MANTEUFFEL, G.; OTTEN, W.:

Effects of weaning and restraint stress on glucocorticoid receptor binding capacity in limbic areas of domestic pigs. *Brain Res.* 804 (1998), 311-315

KOOLHAAS, J.M.; KORTE, S.M.; DE BOER, S.F.; VAN DER VEGT, B.J.; VAN REENEN, C.G.; HOPSTER, H.; DE JONG, I.C.; RUIS, M.A.W.; BLOKHUIS, H.J.:

Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 23 (1999), 925-935

LADEWIG, J.:

Stress: In: DÖCKE, F. (ed.) Veterinärmedizinische Endokrinologie, 3. Aufl., Verlag Gustav Fischer, Jena (1994), pp. 379-398

LADEWIG, J.:

Chronic intermittent stress: a model for the study of long-term stressors. In: MOBERG, G.P. and MENCH, J.A. (eds.) The Biology of Animal Stress, CAB International, Wallingford, UK (2000), p. 159-169

LADEWIG, J.; SMIDT, D.:

Behavior, episodic secretion of cortisol, and adrenocortical reactivity in bulls subjected to tethering. *Horm. Behav.* 23 (1989), 344-360

MASON, J.W.:

A historical view of the stress field, Part I and II. *J. Hum. Stress* 1 (1975), 6-12 and 22-36

MENDL, M.; ZANELLA, A.J.; BROOM, D.M.:

Physiological and reproductive correlates of behavioural strategies in female domestic pigs. *Anim. Behav.* 44 (1992), 1107-1121

RUIS, M.A.W.; TE BRAKE, J.H.A.; VAN DE BURG WAL, J.A.; DE JONG, I.C.; BLOKHUIS, H.J.; KOOLHAAS, J.M.:

Personalities in female domestic pigs: behavioural and physiological indications. *Appl. Anim. Behav. Sci.* in press

SELYE, H.:

A syndrome produced by diverse nocuous agents. *Nature* 138 (1936), 32

SELYE, H.:

The general adaptation syndrome and the diseases of adaptation. *J. clin. Endocr.* 6 (1946), 117-230

SCHÖNREITER, S.; ZANELLA, A.J.:

Cortisolmessungen beim Schwein mit Hilfe von Speichel: Wege neuer Lösungsansätze. *Arch. Tierz.* (2000) in Vorbereitung

ZANELLA, A.J.:

Hippocampal glucocorticoids and their receptors are the mediators of behavioral responses to stress. In: 33rd International Congress of the International Society for Applied Ethology, Lillehammer, Norway (1999), 81

Eingegangen: 20.07.2000

Akzeptiert: 01.09.2000

Anschrift des Verfassers

Prof. Dr. EBERHARD VON BORELL

Institut für Tierzucht und Tierhaltung mit Tierklinik der

Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg

Adam-Kuckhoff-Str. 35

D-06108 Halle/S.

E-Mail: BORELL@landw.uni-halle.de