慶應義塾大学学術情報リポジトリ
Keio Associated Repository of Academic resouces

Title	デンショバトにおけるspreading depressionのレスポンデント行動におよぼす効果
Sub Title	The effects of spreading depression upon respondent behavior in the pigeon
Author	小美野, 喬(Omino, Takashi) 渡辺, 茂(Watanabe, Shigeru) 伊藤, 正人(Ito, Masahito) 高田, 孝二(Takada, Koji)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1973
Jtitle	慶應義塾大学大学院社会学研究科紀要 : 社会学心理学教育学 (Studies in sociology, psychology and education). No.13 (1973.) ,p.85- 90
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	資料
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN00069 57X-00000013-0085

慶應義塾大学学術情報リポジトリ(KOARA)に掲載されているコンテンツの著作権は、それぞれの著作者、学会または出版社/発行者に帰属し、その権利は著作権法によって保護されています。引用にあたっては、著作権法を遵守してご利用ください。

The copyrights of content available on the KeiO Associated Repository of Academic resources (KOARA) belong to the respective authors, academic societies, or publishers/issuers, and these rights are protected by the Japanese Copyright Act. When quoting the content, please follow the Japanese copyright act.

デンショバトにおける Spreading Depression のレスポンデント行動におよぼす効果*

The Effects of Spreading Depression upon Respondent Behavior in the Pigeon

小美野喬，渡辺　茂，伊藤正人，高田孝二

Takashi, Omino　Shigeru, Watanabe Masahito, Ito & Kohji, Takada

A. A. Leao のいわゆる Spreading Depression (SD 拡延性抑制) とは，脳皮質の自発性電気活動が電気的，機械的あるいは化学的な外部刺激により一時的に抑制される現象である。皮質の一部にこのような刺激を与えると，抑制が伝播速度 2～6 mm/sec をもって皮質表面の全ての方向に拡延し，その後一定時間を経過したのち回復するという様相を示す。このような一過性の皮質電気活動の抑制に付随して，皮質インピーダンスの上昇，脳軟膜血管の縮小あるいは拡張，視床刺激による誘発電位の抑制，さらに直流偏位の陰性方向へのゆれ等の現象が生じることが知られている。

SD の抑制効果は，新皮質に限らず他の皮質各部位にも及ぶことが明らかにされている。哺乳類とは明確に解剖学的構造を異にしている爬虫類(ワニ)の皮質や，鳥類(ハト)の線状体 (striatum) においても，SD の特徴的現象が認められている(相川, 1970)。Bures, et al. (1960) によれば，哺乳類，殊に滑沢脳を持つネズミと鳥類のハトとのいずれにおいても SD の効果に大きな差異は認められないが，ハトはネズミほど容易には抑制効果を受けにくく，また線状体表面から 5 mm の深部へも，脳表面上と同じ伝播速度でその効果の波及することが明らかにされた。

このように SD の効果が脳表面に限局し，かつ，その効果が他半球に波及せず，しかも可逆的であることは，SD が一時的な除皮質効果をもつことを示しており，半球間転移の研究では一時的な皮質除去効果を生ぜしめる手段として多用されてきた。従来，半球間転移と両眼間転移の研究は独立に行なわれる傾向があったが，近年SDと両眼間転移を組み合せ，受容器と中枢とを同時に統制する試みが行なわれるようになってきた (Buresova & Nadel 1970 ; Buresova, et al., 1971 ; Nadel & Buresova1969)。われわれはハトを用いて同種の実験を試みており (伊藤ら，1972) 以下のような結果を得ている。

単眼使用で，キイに対するペッキング反応を条件づけ，反応が安定したのち，Shima (1964) の方法に依り，30% KCl (7.5 μl) をいずれかの半球に注入する。この結果その時の使用眼のいかんにかかわらず，(1) 訓練半球 (先行訓練時の使用眼からの視覚情報が直接伝達される半球) に SD を生ぜしめると，反応はほぼ完全に抑制され，(2) 非訓練半球に SD を生ぜしめたばあいには，一時的な反応の抑制が見られるが回復は早い。このことから，ハトにおいては訓練半球に比較的限局して記憶痕跡が形成され，さらに非訓練眼使用時には視覚情報が直接伝達される半球が抑制されていても訓練半球の記憶痕跡を利用しうることを示唆している。

SD のオペラント反応におよぼす効果を吟味した研究は比較的多いが，レスポンデント反応におよぼす効果を吟味したものとしては Hendrickson & Pint-Hamuy (1967), Swadlow, et al. (1968), がその主たるものであり報告例はきわめて少数である。殊にハトを用いた研究は皆無であり，またレスポンデント条件づけのデータそのものも比較的少ない。しかし，Tuge & Shima (1951), さらに Cohen (1967 ; 1969) Cohen & Durkovic (1966) Cohen & Pitts (1968) Cohen & Trauner (1969) Cohen & Macdnald (1971) Durkovic & Cohen (1969 ; a, b) の一連の研究により，心拍数 (H. R.), 呼吸 (Respira-

* 三田生理心理研究グループ資料 7

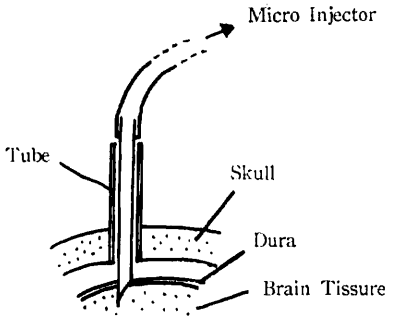

Fig. 1 KCl 注入方法

tion) などの自律系条件反射の形成が可能であることが示されている。われわれの研究（高田ら，1972）でも単発閃光を条件刺激 (CS)，炭酸ガス (CO_2) を無条件刺激 (US) とする同時条件づけ及び痕跡条件づけを行ない，自律系条件反射が比較的少数回の対呈示で形成されることを見ている。ここで用いられた無条件刺激としての CO_2 は，通常用いられる電撃に比べ，5回程度の対呈示で条件づけが可能であるという利点をもっている。

本報告は，SD のオペラント反応におよぼす効果の研究に対応するものとして SD のレスポンデント行動におよぼす効果，殊に心拍数のレスポンデント条件づけにおよぼす効果について吟味するものである。

方　　法

被験体：オペラント条件づけの経験を有するデンショバト。

電極：脳内電気活動 (EEG) を導出するためにわれわれがハト用に開発した慢性電極（渡辺ら，1972）を用いた。電極の植え込み法については渡辺ら（1972）と同様である。まず直径 1 mm のドリルで頭蓋骨に穴をあけ，銀ボールを striatum の表面まで挿入した後，デンタルセメントで固定する。導出電極は，前後 2 mm～11 mm，正中線から左右に 2 mm～4 mm の範囲で，対称的に6個所置かれる。実験に際しては，SD を作用させる半球から3個所他半球から1個所の計4個所で表面導出を行なった。不関電極は，前頭部の頭蓋骨に置かれる。

KCl：KCl 30% の水溶液を，7.5 μl，片半球に注入する。注入は Fig. 1 に示すように，頭蓋骨に植え込まれた外径 1 mm のポリ塩化ビニール管にミクロインジェクターを接続して行ない，この際，インジェクターの先端は脳組織に達するようにする。

装置：装置については高田ら（1972）と同様である。ハトをコルセットで固定し，face-tent を装着する。脳内電気活動，呼吸，心拍数は多用途監視記録装置（日本光電製 RM-85 M）により記録される。このうち心拍数は，さらにユニバーサルカウンター（タケダ理研製 TR-5765U）によって計数される。

刺激：条件刺激 (CS) として Kodak Wratten Filter # 45（主波長 481.5 nm）を通した単発閃光を光音刺激装置（日本光電製 MS-2 PS）により呈示する。持続時間は 10 μsec である。閃光部は被験体の正面，眼球より 15 cm の位置に固定する。USとして CO_2 を用い，face-tent を介して吹きつける。CS-US 呈示の時間関係および US の持続時間等はロジックモジュール（ユニテック製）により制御する。

手続き：10 分程度装置に対する adaptation を行なったのち，単眼使用の条件で，CS に対する habituation を行なう。CS に対する反応がほぼ消失したのち，CS-US の対呈示を行なう。CS-US の時間関係は，CS 呈示後 0.2～0.5 sec の interval をもって US を呈示する痕跡条件づけである。US の圧 0.1～0.5 kg/cm², 持続時間 0.2～0.7 sec であり，これらは無条件反射の様相の変化により適時変えられた。対呈示5回毎にテスト試行を挿入し，10～15回の対呈示，2～3回のテスト試行を行なう。ITI (intertrial interval) は 2～4 分である。

条件反射形成後，ただちにいずれか一方の半球に KCl を注入する。KCl 注入後は適当な時間間隔で CS の単独呈示（消去試行）を行なってゆく[1]。実験中，被験体は完全暗室の防音シールドルーム内に置かれ，ルーム内には常に白色雑音が流されている。

Fig. 2 実験場面

結　　果

一般に上記の条件で KCl を注入したばあいには，ただちに脳内電気活動の抑制が生じ，この抑制が，条件により異なるがほぼ40～120分の間持続したのち回復するという様相を示す。この間，KCl 注入後 20 分以上経過してから，断続的なスパイク波の群発が見られる。

このような SD の時間経過に伴い，CS に対する条件反射がどのような変化を示すかという点に以下の分析の焦点をしぼった。

条件反射形成後，訓練半球に SD を生ぜしめた L_C/L_{SD}（右眼使用，左半球抑制）の条件では，KCl 注入後5分で CS に対する条件反射が抑制され，以降回復まで抑制が持続する。この間スパイク波が断続的に出現するが，スパイク波出現時には，条件反射の回復がみられた。また，非訓練半球に SD を生ぜしめた L_C/R_{SD} の条件では，注入後 16 分を経過して初めて条件反射の抑制がみられ，以降回復まで抑制が持続し，L_C/L_{SD} のばあいと同様にスパイク波の出現時には条件反射の一時的な回復がみられた。Fig 3 は L_C/L_{SD} の条件における脳内電気活動と心拍数の変化との対応を示している。Fig. 4 は条件づけ過程ならびに SD 下での消去試行における心拍数の変化をプロットしたものである。心拍数は，CS 呈示後 60 sec の心拍数を 10 sec 間隔で計数したものと呈示前 10 sec のそれとの比率としてあらわしてある。Habituation および条件づけのばあいには，試行毎の平均値，テスト試行および SD 下の消去5試行のばあいは，1試行の値をそのままプロットしたものである。図中 * 印はスパイク波出現時の消去試行を示している。

考　　察

KCl 注入後の脳内電気活動（EEG）の変化はすでに述べたように一過性の振幅の減少，および断続的なスパイク波の群発として特徴づけられる。本報告ではこのような脳内電気活動の時間経過に伴い，閃光に対して形成された条件反射がどのように変容するかを吟味したが，その結果いずれの半球に SD を生ぜしめても脳内電気活動が抑制されているばあいの消去試行での条件反射は減少し，一方スパイク波が群発しているばあいには条件反射が増大するということが示された。

オペラント条件づけのばあいには，訓練半球と非訓練半球とでは SD の効果が異なることが示されている（渡辺ら，1971；伊藤ら，1972）

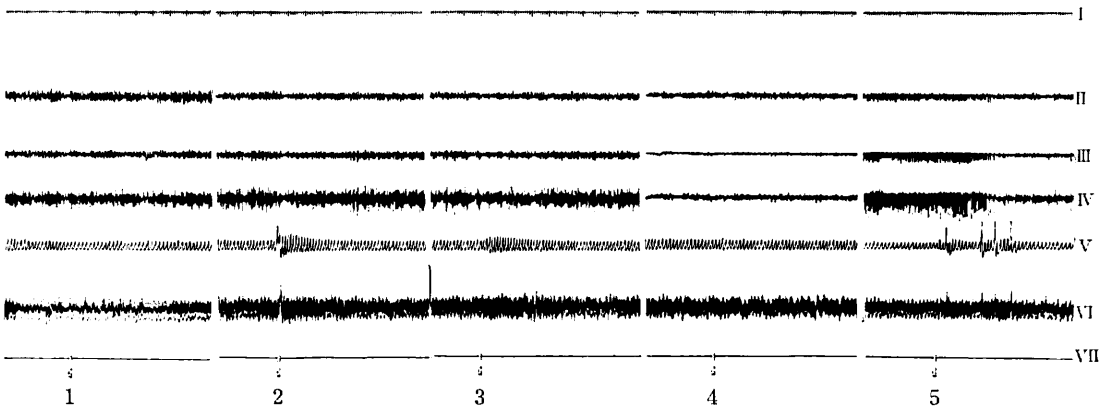

Fig. 3　(L_C/L_{SD} 条件)

I　時間（1目盛1秒）
II　右（R）半球
III, IV　左（L）半球
V　Respiration
VI　HR
VII　刺激呈示

1　Habituation（20 回目）
2　Conditioning（15 回目）
3　テスト試行（3回目）
4　抑制下の消去試行（KCl 注入後 5′）
5　スパイク波の生じているときの消去試行（23′）

1)　一度形成された条件反射は100回程度の消去試行でも消失しないので，SD 下での消去試行で完全に反応が消失するとは考えられない（高田ら，1972）。

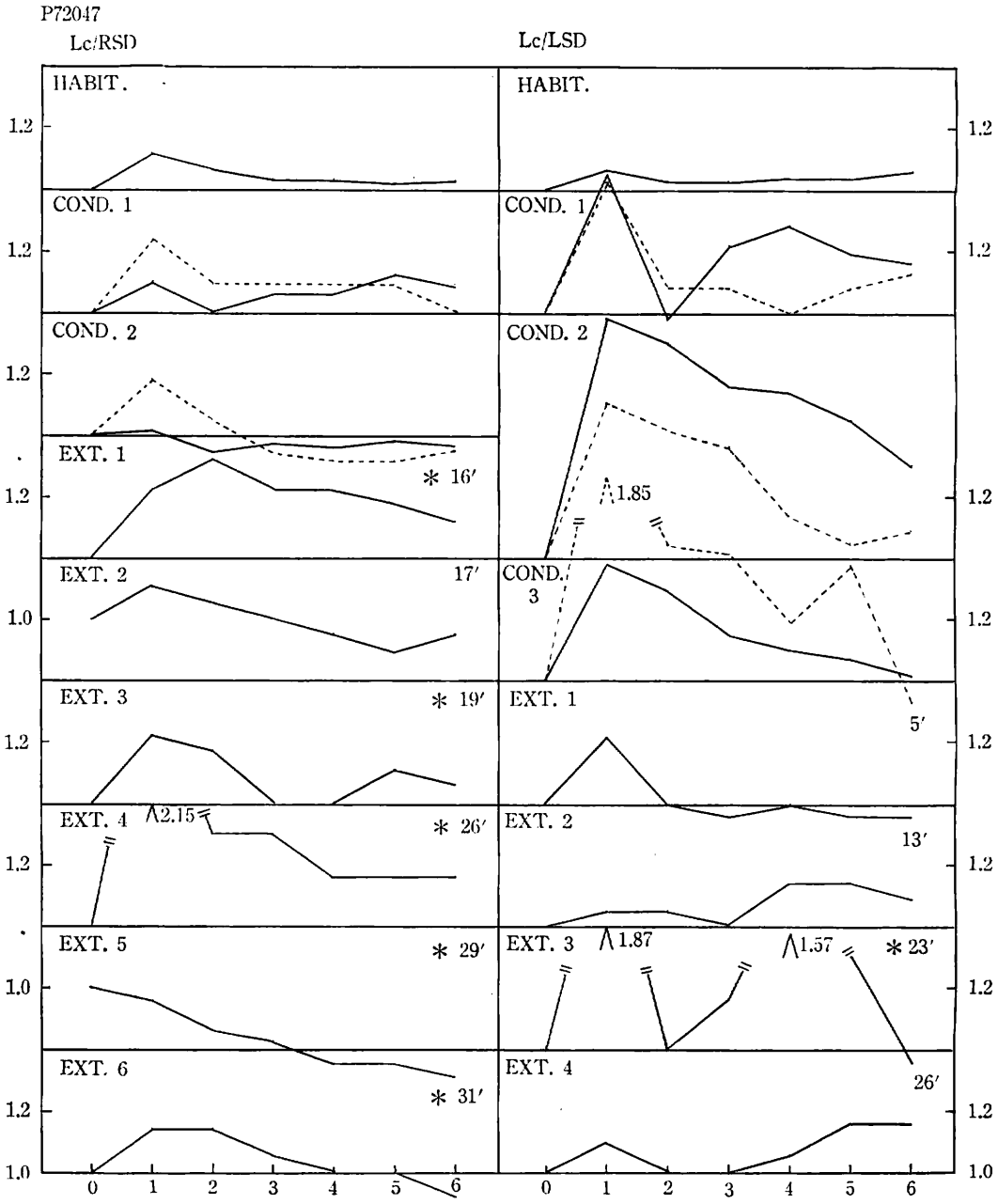

Fig. 4 時間経過に伴う条件反射（HR）の変化

…… テスト試行　　EXT. は SD 下の消去試行を示す。

* スパイク波出現時

このような半球間の相違がこの種のレスポンデント条件づけのばあいには見られないとするには今後多くの被験体を用いて検討する必要があろう。

ウサギを被験体として，Swadlow, et al. (1968) は lateral geniculate の脳内電気刺激を CS，電撃を US とする心拍数および眼瞼反射の分化条件づけを行い，こ

れらの条件反射におよぼす SD の効果を吟味している。これによると両側性に SD を生ぜしめたばあいに最大の条件反射の減少が生じ，CS⁻ 側の半球に SD を生ぜしめたばあいに最も減少の割合が少ない。また眼瞼反射は SD 下ではすべて消失したと報告している。

また Hendrickson & Pint-Hamuy (1967) はネズミを被験体として両側性に生ぜしめた SD の効果を吟味し，この条件で心拍数の条件反射が減少することを見ている。

これらはいずれも SD 下では何らかの条件反射の減少が生じるという点で一致するものであり，またハトを用いたわれわれのデータも同様の結果を示しているといえる。ただし上記の報告のなかでは，スパイク波出現時の条件反射の様相についてはふれられていないので明らかではない。Swadlow の実験では半球間で条件反射の減少に差が認められているが，われわれのデータではほとんど差異が認められなかった。CS の相違，被験体の違いなどから直接比較することはできないが，今後十分な検討が必要であろう。

SD によって脳内電気活動が抑制されても条件反射は完全に消失することがなかったが，これが条件反射そのものであるかどうかについては，SD 下での条件反射と考えられる心拍数の増大が閃光に対する無条件反射ではないことを確かめる必要がある。すなわち閃光に対して habituation を行なった後，SD によって再び無条件反射が出現するかどうかを吟味すればよい。このような Control を行なったところ，SD 下で無条件反射が再び出現するという結果は得られていないので，SD 下での閃光によって生ずる反応は一応条件反射と考えてもよいと思われる。

なお，本報告は，慢性実験によるデータに基づいているが，他に急性実験をも行なった。急性実験の利点は手術後ただちに実験を行なうことが出来，しかも電極の導出部位を比較的容易に変えることができる点にある。ところが急性実験で同様の条件づけを行なったところ，条件づけが出来なかったり，また条件づけは出来ても SD の効果が生じないものなどが大部分であった。SD の効果が得られなかったのは技術的な問題のためであろうが，条件づけが出来なかったのは，手術後ただちに実験を行なうということによる何らかの効果があったためと思われる。Kamin (1969) はこれとは別の Attention の実験のなかで，条件づけを可能にする条件は単なる CS と US との接近ではなく，有機体の CS に対する Attention が存在することであると述べている。急性実験がこのような Attention を阻害するものであるとすれば，急性実験によるレスポンテント条件づけについては再検討の必要があろう。[2)]

引用文献

相川貞男　1970　いわゆる Spreading Depression について，精神医学研究所業績集　第17輯，1-10.

Bures, J., Fifkova, E., & Marsala, J. 1960 Leão's Spreading depression in pigeons. *J. comp. Neurol.*, 114, 1-10.

Buresova, O., & Nadel, L. 1970 Interhemispheric transfer in the rats. *Physiol. & Behav.*, 5, 849-853.

Buresova, O., Bures, J., & Rustova, M. 1971 Conditions for interhemispheric transfer of initially lateralized visual engram in hooded rats. *J. comp. physiol. Psychol.*, 75, 200-205.

Cohen, D. H. 1967 The hyperstriatal region of the avian forebrain: a lesion study of possible function including its role in cardiac and respiratory conditioning. *J. comp. Neurol.*, 131, 559-570.

Cohen, D. H. 1969 Development of a vertebrate experimental model for cellular neurophysiologic studies of learning. *Conditional Reflex*, 4, 61-80.

Cohen, D. H., & Durkovic, R. G. 1966 Cardiac and respiratory conditioning, differentiation and extinction in the pigeon. *J. exp. Anal. Behav.*, 9, 681-688.

Cohen, D. H., & MaCdonald, R. L. 1971 Some variables affecting orienting and conditioned heart rate responses in the pigeon. *J. comp. physiol. Psychol.*, 74, 123-133.

Cohen, D. H., & Pitts, L. H. 1968 Visual and sympathetic components of conditioned cardioacceleration in the pigeon. *Brain Res.*, 9, 15-31.

Cohen, D. H., & Trauner, D. A. 1969 Studies of avian visual pathways involved in cardiac conditioning: nucleus roundus and ectostriatum. *Exp. Brain Res.*, 7, 133-142.

Durkovic, R. G., & Cohen, D. H. 1969, a. Effects of rostal midbrain lesion on conditioning of heart rate and respiratory rate responses in pigeons. *J. comp. physiol. Psychol.*, 68, 184-192.

2)　レスポンデント条件づけに関して法政大学生物生理研究室金山行孝助教授から助言をいただいた。記して感謝いたします。

Durkovic, R.G., & Cohen, D.H. 1969, b. Effect of caudal midbrain lesion on conditioning of heart rate and respiratory rate responses in the pigeon. *J. comp. physiol. Psychol.*, 69, 329-338.

Hendrickson, C.W., & Pint-Hamuy, T. 1967 Non-retention of visual conditioned heart-rate response under neocortical spreading depression. *J. comp. physiol. Psychol.*, 64, 510-513.

伊藤正人，渡辺 茂，横山浩司，佐藤方哉 1972 The effects of spreading depression upon operant responses in the pigeon, 日本心理学会第36回大会発表論文集。

Kamin, L.J., 1969. Predictability, surprise, attention, and conditioning. In Byron A. Campbell, Russell M. Church (Ed.) *Punishment and aver sive behavior*. Appletan-Century-Crofts. 279-296.

Nadel, L., & Buresova, O. 1969 Interocular transfer in the hooded rat. *Physiol. Behav.*, 4, 613-619.

Shima, I. 1964 Behavioral consequences of striatal spreading depression in pigeons. *J. comp. physiol. Psychol.*, 57, 37-41.

Swadlow, H., Schneiderman, E. & Schneiderman, N. 1968 Classical conditioning of a discrimination between electrically stimulated lateral geniculate bodies in the rabbit. *Preceedings of the 76th Annual Convention of the American Psychological Association.* 3, 313-314.

高田孝二，小美野喬，渡辺茂，伊藤正人，横山浩司，佐藤方哉 1972 単発閃光を条件刺激としたデンショバトのレスポンデント条件づけ。異常行動研究会誌(印刷中)。

Tuge, H. & Sima, I. 1951 Defensive conditioned reflex after destruction of the forebrain in pigeons. *J. comp. Neurol*, 111, 427-446.

渡辺 茂，横山浩司，伊藤正人，佐藤方哉 1972 ハト用電極の作製および植え込み法。慶応義塾大学大学院社会学研究科紀要 第12号，89-92.

渡辺 茂，横山浩司，伊藤正人，佐藤方哉，河嶋孝 1971 デンショバトにおける単眼単一刺激訓練後のSpreading Depression の効果。異常行動研究会誌 11、29-35.