

Title	ハトの条件づけに及ぼす脳破壊効果：その現状と問題
Sub Title	Effects of brain lesion upon conditioning in pigeons : a review of its present state and problems
Author	鈴木, 成生(Suzuki, Shigeo) 渡辺, 茂(Watanabe, Shigeru)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1975
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.15 (1975.) ,p.33- 42
JaLC DOI	
Abstract	
Notes	論文
Genre	Departmental Bulletin Paper
URL	https://koara.lib.keio.ac.jp/xoonips/modules/xoonips/detail.php?koara_id=AN0006957X-00000015-0033

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.

ハトの条件づけに及ぼす脳破壊効果

—その現状と問題点—

Effects of Brain Lesion upon Conditioning in Pigeons

—A Review of its Present State and Problems—

鈴木 成 生

Shigeo Suzuki

渡 辺 茂

Shigeru Watanabe

— 心的活動は脳の活動の変化に伴って変化し、脳の活動に対しては結果の原因に対する関係に立ち、つねに脳の活動の関数であり得るといふ単純にして根本的な概念に相対するであろう。この概念は近年のすべての「生理学的心理学」の根底に横たわれる「作業仮説」である。—

ウィリアム・ジェームズ「心理学」より

序

有機体の行動はその体、即ち構造及び形態によって遂行されている。従って、行動を研究する事は必然的に、構造及び形態との関連においてそれらを考察する事を要求する。それ故、構造や形態といったハードウェアを抜きにした行動のソフトウェアのみによって有機体の行動を理解しようとする事は、ある意味での悪しき抽象化に他ならない。

我々は、これから述べる脳の破壊研究を含めて、心理学における生理学的研究の未来について決して楽天主義的な幻想を抱くものではないし、心理過程のすべてが生理過程に還元されるとも考えていない。しかしながら、我々は心理過程のすべてが脳で行われているというウィリアム・ジェームズの主張を、この論文の出発点としようと思う。

脳における機能局在の考え方は古くは Galen (129-200) にも示されており、一定の機能局在がある事は今日では常識である。もとより、この事は行動上の各機能

がモザイクの様に夫々独立に局在している事を意味していない。たとえば条件づけについてはその種の素朴な原子論はラシュレイなどによって批判された訳である。

脳の様にいくつかの部分から成る全体の機能を解明する場合には、一つの部分だけ残して他を除去してしまうのが最も簡単な方法である。その場合には、そこで行われている行動にはその部分しか関与していないからである。しかし、実際には、このような実験は「行動」を測度とする限り一般的には不可能である。従って、脳の一部を破壊して、その結果ある行動が消失した場合には、その部分はその行動に関与していた、逆にいうならば、その部分の機能はその消失した行動に投影されていたと推定する事が行われる。これが脳破壊研究の基本論理である¹⁾。

更に、ある行動がユニークにある部分に結びついている事を主張する為には、他の部分を破壊した場合には、その様な効果が生じない事を示す統制実験が必要である。

又、ある部分の破壊は、他の部分への伝達を阻止するという事によってのみ、行動に効果を持っているのかも知れない。即ち、神経連絡の問題がある。それ故、実際には後で述べる様に各経路を順次破壊して行くという方略がとられる場合が多い。

1) 破壊と同様な行動変化をもたらす行動上の操作を求め、当該部位の機能を類推する事も行われる。

又、行動上の諸測定、指標についても、それらの関係が充分理解されていなくてはならない。即ち、見かけ上異なる行動上の効果が実は行動上の一つの機能の異なる側面を反映しているのかも知れないからである。行動上の様々なテストに結びついた各部位は、それらのテストが行動レベルで一つのみとまりをもって把握された場合には、一つの機能系をなすものとされよう。

従って、一方では、神経連絡の研究による脳の構造の解明が、他方では行動研究の進展が破壊研究の必須の前提となり、又、脳破壊研究は、その両者を結んで脳の構造と行動の機構の対応をつけるものである。

本論文では、主としてハトを中心に、条件行動に及ぼす脳破壊の効果を展望する。ハトについては、脳研究に欠かせない脳地図が1967年に Karten と Hodos によって出版され、上行路、下行路ともに解明されつつある。他方では、条件行動の被験体としてハトが多用されている事は衆知の事実である。

以下、解剖学的な知識を参照しつつ、現在までに報告されている研究を展望する。なお、本文中の略語は末尾の略語表によるものである。

神 経 連 絡

神経連絡ないし経路の研究には、三種類の技法が用いられる。第一は変性実験である。すなわち脳の各部位や感覚器管を破壊し、銀染色によりニューロンの後退変性を追うものである (Nauta & Gyax, 1953; Fink & Heimer, 1967)。第二は各種の刺激に対する誘発電位の測定、第三は放射性同位元素標識実験の手法を用いる試みである。これは、ニューロン内を移動する各種タンパクに特殊親和性をもつ同位元素を注入し、Autoradiographic な追跡を試みるものである。

“脳”の実体をニューロンの構成に求める限り、又ニューロンが銀染色(又は他の染色)によって決定される限り、経路の最も基本的な知見は、当然変性実験が提供するはずである。電気生理学的技法は、経路の同定よりも、その電気的特性もしくは機能の決定に本来の意義をもつように思われる (Revzin, 1969, 1970 など参照)。標識実験は、新しい一次投射路の発見 (Meier, 1973)、変性実験との組合せによる詳細な投射範囲の決定 (Meier, Mihailov & Cuénod, 1974) 等の成果を挙げている。現在の所、“ハトの神経経路”は以下の様に整理されよう。

視覚経路 以下の二つが挙げられる。1) Thalamofugal 経路。視索より反側半球の視床背面の神経核群

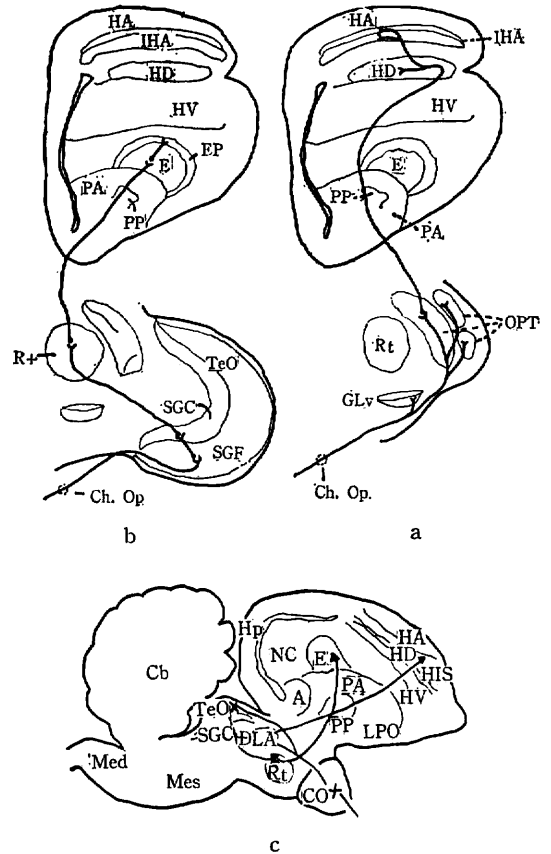
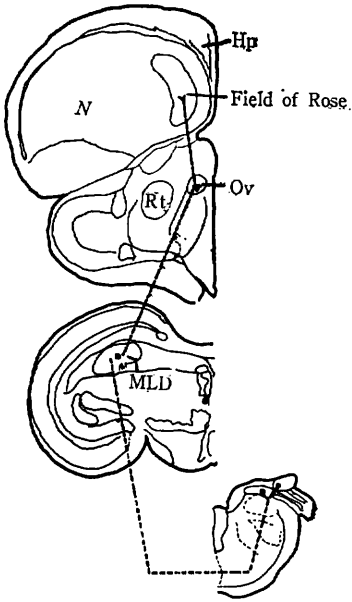


図 I 視覚経路

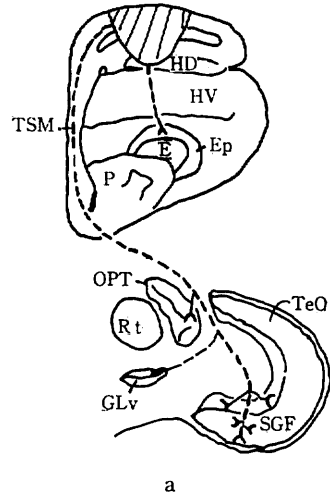
- a. フクロウの Thalamofugal 経路、ハトもこれに準ず (Karten, et al. 1974 より)
- b. フクロウの Tectofugal 経路 (Karten, et al. 1974 より)
- c. ハトの誘発電位による経路 (Parker, et al., 1972)

(LA, DLA, DLL 等)に達し、同側の Hyperstriatum (H)に LFB を介し、反側 H に Decussatio supraoptica (DSO) を介して連絡するもの (Cowan, Adamson, & Powell, 1961; Powell & Cowan, 1961; Karten & Nauta, 1968; Revzin, 1969; 1970; Hunt & Webster, 1972; Parker & Delius, 1972; Karten, Hodos, Nauta & Revzin, 1973; Meier et al., 1974, 図 I a, c 参照)。これはしばしば哺乳類の Geniculo-Striate 経路との対応が指適される。

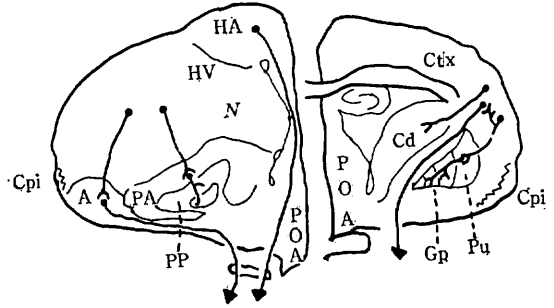
2) Tectofugal 経路。視索を介し、反側の中脳レベルで Tectum opticum (TeO) に達し、Nucleus rotundus (Rt) から終脳 Ectostriatum (E) に到る経路。TeO 同士は CT, CP を介し連絡がある (Hamdi & Whit-



図II ハトの聴覚上行路 (Karten, 1969より)



a



b

図III 終脳下行路

- a. Hyperstriatum からの下行路 (Karten et al., 1973より)
- b. 終脳中央部からの下行路, 右半分は哺乳類の皮質からの下行路を示す。Pu に向うもの(最下部)が Cortico-Caudate 路, (Karten et al. 1972より)

tage, 1954; Karten, 1965; McGill, Powell & Cowan, 1965; Karten & Revzin, 1966; Revzin & Karten, 1966; Robert & Cuénod, 1969; Revzin, 1970; Karten, & Hodos, 1970; Schonbach & Cuénod, 1971; Parker et al., 1972, 図I b, c 参照)。TeO は上丘に, Rt は視床各部との相同を指摘されるが, Rt など Thalamofugal 経路研究は進んでいないようである。

聴覚経路 感覚器管より MLD, Ov, 更に終脳では Neostriatum (N) の内部 (Field L of Rose) に達する。反側半球に対しては DSO を介し連絡する (Karten, 1967, 1968, 図II 参照)。

終脳下行路 1) Wulst からの下行路。H の下位区分の内 HA, IHA, HD などを独語で Wulst と呼ぶ, E との連絡路は, フクロウにおいて証明されたものの (Karten, 1971), ハトでは例がない。一方 TSM を介し, 視床背部 (DLM, DME 等), Teo, GLv に達する下行路 (DSO を介し反側半球に連絡) は, フクロウ同様存在すると思われる (Powell et al., 1966, Karten 1971, Hunt et al., 1972, Karten et al., 1973, 図III a 参照)。

2) HV, N, E を含む終脳中央部からの下行路。この種のものは現在4つ発見されている。第1は LPO, MFB を介し, 視床下部側部に下行するもの (Zeier & Karten, 1971)。第2は Archistriatum (A) の下位区分たる Ap, Am を介し, HOM より視床下部中央部に到るもの

で, Ap, Am が哺乳類 Amygdala に相同し (Zeier et al., 1971), 鳥類の大脳辺縁系を構成するものとみなされる事がある。第3は Aa, Ai より OM を介して網様体へ向う下行路で, ある種の体性投射路とされる (Zeier et al., 1971)。Paleostriatum (P) は哺乳類の基底核に相同するとされ, AL を経て Spriform Complex への経路の中継点となる (Karten et al., 1972)。この経路は Cortico-Caudal 路に比せられる (図III b)。

半球間連絡 度々ふれた DSO は極めて重視され, 単に経路の中継のみならず, 行動情報の転移に重要な役割を果たす (Meier, 1971; Meier, Mihailov & Cuénod,

1972a; Cuénod, 1972)。又, CT, CP の他, 終脳レベルでの CA (Karten et al., 1974; Zeier & Karten, 1973) が確認されている。

小脳—延髄レベルでの連絡 (Karten, 1965), よく発達した Trigeminal system など知られている (Zeigler & Witovsky, 1968; Zeigler & Karten, 1973)。

オペラント条件づけ

行動維持に及ぼす効果

オペラント条件づけにおいては, 後述する刺激統制と共に, ある強化スケジュールによって統制されている行動の維持 (maintenance of behavior) が問題にされる。ハトについてのこの種の研究は膨大であるが, 破壊効果を吟味した例は少い。現在までに破壊実験に供されたスケジュールは VI, FI, FR 及び DRL である。

はじめに反応の興奮的側面を反映し, constant rate が維持される VI について検討する。実験はいずれも VI 1分の訓練を行った後, 破壊を行い, その効果を見るものである。明らかに何の効果も示されないのはNであり, 特に顕著な効果はAを破壊した場合に認められる。Aは解剖学的には Limbic portion と Somatic-motor portion に分けられ, Zeier (1971) は後者の破壊が, 破壊前の base line から約40パーセントの反応増大をもたらすのに対し, 前者の破壊はその様な増大をもたらさない事を示した。従って, A破壊の効果は, Somatic-motor por-

tion 破壊の効果と見做される。又, 消去抵抗もA破壊によって高くなる事が知られている (Zeier, 1968)。

Pを破壊した場合にも反応数は増大するが, A破壊の場合よりはずっと少い (Zeier, 1968)。又, Septum posterior 破壊によっても若干の反応数の増大が見られるが, anterior では認められない。Hについては VI の単一スケジュールの実験例はないが mult VI-EXT では VI, EXT どちらの部分でも反応数が増大する事が報告されている (Macpfail, 1971)。但し, constant high rate が維持される FR では顕著な増加は認められていないので (Reynolds & Limpo, 1965) H破壊効果については結論を出しにくい。

次に一定時間反応を抑制するスケジュールとして DRL を検討する。訓練はいずれも DRL10秒である。N破壊は何の効果ももたらさないが, A破壊は一般に反応間時間 (IRT) の分布に変化を生ぜしめる (Zeier, 1969)。但し, 破壊が Lateral limbic portion に限局した場合には効果を持たない。破壊が Medial limbic portion に及ぶと IRT 2 秒以上のいわゆる approach response, IRT 2 秒以内の burst とともに増大し, 得られる強化数は減少する。Somatic motor portion 破壊は主に approach response の減少を生ぜしめる。approach response の内, 実際に強化をうけるのはその内の10~20パーセントに過ぎず, 全体としての approach response の減少は, 結果としては一定時間内に得る強化数の増大

表 I. オペラント行動維持に及ぼす破壊効果

表中の数字は引用文献の番号を示す。又, * 印は multiple スケジュール例である。内容については本文を参照されたい。

スケジュール 部 位	VI	FI	FR	DRL
Neostriatum	no effect (58, 57, 55)	no effect (56)		no effect (56, 57)
Archistriatum { Somatic-motor portion Limbic portion Medial limbic portion	increase (55, 58) increase (57) やや decrease (57) やや decrease (57)	no effect		approach response decrease (56, 57) ほぼ no effect (57) increase (57)
Paleostriatum	やや increase (55)			
Hyperstriatum	no effect (*34)	lack of pause (*45)	no effect (*45)	
Septum { Septum posterior Septum anterior	やや increase (55) no effect (55)			

をもたらす。この事は VI に対する効果と矛盾する様に思われる。即ち、Somatic motor portion 破壊が VI では反応を増大せしめ、DRL では減少せしめている訳である。Zeier はこの点について、DRL 下での approach response と VI 下での反応の性質が異なる為であるとしている。哺乳類では DRL に対する類似の効果が Amygdaloid complex 破壊によって得られており、Limbic archistriatum 破壊後のハトが drowsy な状態を示す事も Amygdaloid 破壊に似ており、両者の機能的類似が指摘されている (Zeier, 1971)。

FI については、N 破壊は他のスケジュール同様何の効果も生ぜしめない。H破壊では mult FR-FI の FI 部分について強化後の pause がなくなる事が報告されている (Reynolds & Limpo, 1965)。他方、A破壊は FI 30秒で何の効果ももたらさないとされている (Zeier, 1969)。

以上をまとめると表 I の如くなるが、行動維持につ

いて系統的なデータがあるとはいえない。唯、現在まで指摘できることは、N が影響を持たない事及び A が大きな役割を果たしている事である。

刺激統制

ある反応の生起頻度やパタンが、異なる刺激の存在下において異なる時、その反応は刺激統制下にあるという。ここでは、異なる二刺激に異なる強化スケジュール (片方は消去) を随伴させ、弁別訓練を施す場面を主として取り上げる。

弁別課題において、破壊の効果を左右する要因は以下のように整理されよう。1) 刺激の呈示方法一同時弁別か 継時弁別か。2) 刺激の物理的特性一形態弁別か 明度弁別か 色光弁別か。又時には刺激統制の指標として正反応率をとるか、絶対反応数をとるか、により解釈の相違を生ずる事になる。又、学習の獲得過程に対する効果と把持過程へのその関係は一貫しておらず整理の基準とは

表 II. オペラント条件づけに対する破壊効果

- 数字右側のマークは A が獲得過程を、R が把持過程を示す。無印は両方。
H は Wulst, 時に HV を含む。Dorsal thalamus は、LA, DLA, DLL, TSM 等を含む。詳細は各論文を参照されたい。51 はウズラの例である。

部位	刺激特性 呈示方法	形 態		明 度		色 光		連続逆転
		継 時	同 時	継 時	同 時	継 時	同 時	
Thalamo-fugal 路	Hyper-striatum	deficits (61, 43R)	no deficits (51A, 15R)	deficits (61, 43R, 52R)			deficits (33A) no deficits (43R, 58A)	deficits (33, 51, 58)
	Dorsal thalamus		no deficits (15R, 17R)		no deficits (15R, 17R)		no deficits (13R)	
Tecto-fugal 路	Ecto-striatum		deficits (18R)		deficits (18R)		deficits (13R)	
	Nucleus Rotundus		deficits (15R, 17R)		deficits (15R, 17R)			
	Tectum opticum			deficits (2A)				
その他	Archistriatum	● deficits (61)		deficits ●●				
	Neostriatum	● no deficits (61, 43R)	● (18R)	● no deficits (61, 43R)	● (61)	● deficits (43R)		
	Corticoid	●		●		●		
	Paleostriatum			●				
	H+ Hippcampus					deficits ● (33A)		

なり得ないように思われる。目下の所、Thalamofugal, Tectofugal の両視覚上行路に少いデータが集中しており、その他の部位、経路はAを除く研究の主目的とさればた事はなく、はっきりとした整理がし難い部分が多い。

1) 刺激呈示方法の吟味。刺激特性の如何にかかわらず、同時弁別では Th 路の破壊は無関係であるが、Te 路の破壊により効果が現れる。継時弁別に対しは Th 路及び A, Hp を含む複合破壊により効果が生じるが、Te 路に関しては、データが少く結論を下す事はできない。

2) 刺激特性。Th 路を破壊した場合、継時弁別下において最も影響を受け易いのは形態弁別 (Δ vs \bigcirc …Zeigler, 1963; \square vs \square , \triangle vs ∇ , Δ vs ∇ …Hodos; など) であり、明度弁別 (log I 差…Zeigler, 1963; Cohen, 1967 b; 0.3…鈴木, 1972; 0.4…Pritz, Mead, Northcutt 1972; 鈴木, 1972; カードの白黒…Macphail, 1969) がそれに次ぐ。色光弁別は呈示方法を問わずほぼ無関係と思われる。Macphail (1971) は、誤反応数が有意に増加したとして効果を認めたが、正反応数に換算する限り差は認め難い。ほぼ同時弁別下での例に限られているが、Te 路を破壊した場合、受ける影響の度合は形態、明度、色光の順である。色光弁別への効果は、Th 路破壊の場合よりはっきりしているように思われる。表の空白は未だ多く、以上の要約は今後正の必要があろう。上記のもの以外に、連続逆転学習がよく取り上げられる。各逆転達成までの誤反応数が指標とされ、色光(赤青…Zeier & Akert, 1968 など)、位置(Macphail, 1971) 逆転に対するH破壊の効果が認められている。ウズラ(Steter & Shulz, 1969)における形態逆転の例を含め、すべて同時弁別場面で行なわれている。他に位置弁別を含む特殊な課題が取り上げられている。位置弁別はH破壊により妨害される(Macphail, 1971)。更にH、嗅球と条件性位置弁別(二種の色光により反応すべきキーを二つの内より指定するもの、Wenzel & Salzman, 1968)、小脳とマッチング(中央キーへの投射光により左右いずれのキーへの反応を指定するもの、Monjan & Peter, 1971)等の組合せがみられる。

Hodos & Bonbright (1973) は、Th 路の主要終末たるHの電気刺激が種々の定位反射を生じさせる事(Cohen & Pitz, 1967)、電気生理的特性(Revzin, 1969, 1970)、更にH破壊後の視刺激受容性の低下(Zeigler 1963b, Cohen 1967b)、明度弁別閾値の上昇(Hodos & Bonbright, in press)等より、“注意”に関する機能をこの経路に与えた(Te 路には、学習自体に関する機能を想定

している)。すなわち、この経路の破壊は“注意”要因の変化を通し行動を変容させるのである。困難度の高い課題程、注意がより必要であり、従って破壊の効果も困難度の高さ(形態が最も高い)に対応する訳である。形態、明度、色光といった刺激の物理的特性や、同時一継時といった呈示方法による差は、困難度の差として理解される事になる。しかしながら“課題困難度”と破壊部位を一意的に対応させた場合以下の様な問題が生じる。第一に、Hodosの用いるような同時弁別は、継時弁別とは学習の異なる側面を表現すると思われる。従って、困難度をもって両者の差を充分説明する事は難しい。

第二に、何をもちて“困難度”とするかが明確ではない。仮に原学習達成に要した期間と定義してみよう。この場合、破壊後の再学習に要する期間とのはっきりした関係は認め難いように思われる。

又刺激の物理的特性と定義してみよう。しかし明度弁別において、弁別刺激の差と破壊後の把持はある範囲で無関係であり(鈴木, 1972)、色光においてもはっきりしない。すなわち、困難度の差による破壊の効果の説明は、上の限りで一般性をもっていない。又刺激特性を困難度に解消しようとする場合、各刺激次元上で等しい j. n. d. 差をとり比較する事などが必要であらう。

オペラントの研究においては、弁別訓練に伴う刺激変化が重要な問題として取り上げられており、破壊のこの現象に対する効果の吟味がのぞまれる。

レスポナント条件づけ

各部位と各種のレスポナント反応(心拍、呼吸、動脈圧、活動性等の自律、体性反応とその条件づけ)の関係は、主として、D.H. Cohen を中心とするグループにより進められている。主要な関心は、条件づけに関与する部位の同定、又それを手がかりとした比較学的な脳機能の研究にある(Macdonald & Cohen, 1974)。条件づけについては、目下破壊による効果のみが考慮され、脳内刺激による効果は取り上げられていない。反対に、無条件反応は、主として後者の効果が吟味されている。

この種の実験では、電撃を無条件刺激とする心拍及び呼吸条件づけが主に用いられる。Cohen のパラダイムでは、条件刺激6秒呈示、無条件刺激0.5秒が条件刺激区間の最後に重なる同時条件づけが用いられ、試行間隔は平均3.7分もしくは7.4分である(Cohen & Macdonald, 1969 参照)。単なる条件づけのみならず、分化及び消去も試みられる。

1) 終脳各部破壊の効果。Cohen 等を除けば唯一の

表Ⅲ. レスポンド条件づけに及ぼす破壊効果

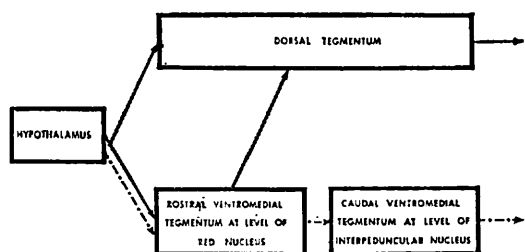
表中の数字は引用文献の番号を示す。lower は条件づけが可能であるが、正常な個体よりは条件反応の強度が弱い場合、deficit は更に強度が弱い場合をさす。weak は分化が充分でない場合、enhance は逆に正常な個体より分化が明瞭である場合をさす。

部 位	Conditioning		Differentiation	
	Heart rate	Respiration	Heart rate	Respiration
Hyperstriatum } Neostriatum }		no effect (53)		
Hyperstriatum } Hippocampus } Paleostriatum } Ectostriatum }	slower acquisition (3) 不 可 (53)		weak (3)	
Ectostriatum	no effect (8)	no effect (8)	不 可 (8)	不 可 (8)
Nucleus rotundus	lower (8)	no effect (8)		
Tegmentum				
dorsolateral (oculomotor level)	lower (11,12)	no effect (11,12)	no effect (11,12)	no effect (11,12)
ventromedial (caudal interpeduculus level)	enhance (12)	no effect (12)	enhance (12)	やや enhance (12)
intermedial (red nucleus level)	deficit (11)	deficit (11)	deficit (11)	deficit (11)
central	no effect (12)	no effect (12)	no effect (12)	no effect (12)
Prerubral field	no effect (11)	no effect (11)	weak (11)	no effect (11)
Lateral reticular formation	no effect (11)	no effect (11)	no effect (11)	no effect (11)

研究である Tuge & Shima (1957) によれば、H 及び Hp の複合破壊は条件づけ(呼吸及び体幹、首の運動)及び消去に無関係であるが、分化を妨げる。他方 Cohen (1967a) によれば、H 及び Hp の複合破壊により、条件づけ特に呼吸の遅れが著しい。分化も呼吸反応に於ける影響が大きく、消去はみられなかった。以上の

差を、Hp と N の差と言う事もできよう。しかしながら、破壊技法(電気損傷と吸引)、破壊範囲、パラダイム等の細かな異同をも考慮に入れなければならない。P 及び E の破壊が加わり、終脳全体に破壊が及ぶと条件づけ(呼吸及び心拍)自体が不可能である(Tuge et al., 1957)。又 E のみの破壊では効果がなく、分化が不可能であるが(Cohen et al., 1969)、この失敗は、試行間隔を圧縮したためともされている。

2) 中脳、間脳各部破壊の効果 Tectofugal 経路の一部である Rt の破壊は、心拍条件づけを妨げる(Cohen, 1969)。しかし、これは同経路の主要終末たる E が無関係であることから、Rt 自体よりも、周辺を通る Thalamofugal 経路の破壊の効果とみなされている。直接条件づけに関与する部位は、迷走・交感神経系を別にすれば(Cohen & Pitz, 1968)、Tegmentum を挙げる事ができる。Ventromedial tegmentum は、その Caudal level の破壊により、心拍条件づけが促進され、Rostal



図Ⅳ. 中脳における心拍条件づけの関与部位。実線は acceleratory, 点線は deceleratory な関係を示す(Cohen et al., 1969b)。

level の破壊により、心拍及び呼吸条件づけに著しく欠損を生じる。Dorsolateral tegmentum の破壊は心拍条件づけに遅れを生じさせる (Durcovic & Cohen, 1969 a, b)。なお、Central tegmentum, Prerubal field, 中脳外側網様体の破壊は無関係であった。中脳レベルでの、条件づけと各部位の関係は、Durcovic et al. (1969 b) にまとめられている (図IV参照)。

この分野の研究には、解剖学的レベルでの神経連絡との関連からの整理、又近年 Rescorla (1967) 等に提唱されるような、いわゆる truly random control の適用がのぞまれる。

むすび

以上述べて来た様に、ハトを中心とする鳥類の脳の構造と行動との関連については不十分ではあるが徐々にデータが集積されている様に思われる。脳に対する接近は何も行動を測度とするものに限られておらず、様々な次元で、様々な測度を用いて行われている。又、研究者の方でも Meier, Cuénod らのグループの様に生化学、電気生理、行動実験を同時に進行させるものが現れている。今後は、それら様々な次元で得られたデータのつぎ合せが一つの課題となるであろう。我々には有機体の全体的ふるまいである行動解明の研究こそが、それらの主軸になるべきだと思われる。

又、本論中でも述べた様に、鳥類における破壊実験は比較研究と云う観点から為される事が多い。その場合にも、様々な次元で考えられる相同 (homology) と相以 (analogy) をどの様に結びつけて行くかが今後の課題として残されている (例えば Hodos, 1974 など)。更に、今回の論文では実験室的な条件行動に関してのみ破壊効果を吟味したが、世代を貫いて伝達されている生得的な行動に対する破壊効果も興味深く思われる。

引用文献

- 1) Cohen, D. H. 1967a The hyperstriatal region of the avian forebrain; a lesion study of possible functions, including its role in cardiac and respiratory conditioning. *J. Comp. Neurol.*, 131, 559-570.
- 2) Cohen, D. H. 1967b Visual intensity discrimination in pigeons following unilateral and bilateral tectal lesions. *J.C.P.P.*, 63, 172-174.
- 3) Cohen, D. H., & Macdonald, R. L. 1971 Some variables affecting orienting and conditioned heart rate responses in the pigeon. *J.C.P.P.*, 74, 123-133.
- 4) Cohen, D. H., & Pitts, L. H. 1967 The hyperstriatal region of avian forebrain; somatic and autonomic responses to electrical stimulation. *J. Comp. Neurol.*, 131, 323-336.
- 5) Cohen, D. H., & Pitts, L. H. 1968 Vagal and sympathetic components of conditioned cardioacceleration in the pigeon. *Brain. Res.*, 9, 15-31.
- 6) Cohen, D. H., & Trauner, D. A. 1969 Studies of avian visual pathways involved in cardiac conditioning; nucleus rotundus and ectostriatum. *Exp. Brain. Res.*, 7, 133-142.
- 7) Cuénod, M. 1973 Commissural pathway in the interhemispheric transfer of visual information in the pigeon. In Schmitt, F. O. & Worden, F. G. (Ed.) *Neuroscience*. MIT press (London).
- 8) Cowan, W. M., Adamson, L., & Powell, T. P. S. 1961 An experimental study of the avian visual system. *J. Anat.*, 95, 545-563.
- 9) Durcovic, R. G., & Cohen, D. H. 1969a Effects of rostral midbrain lesions on conditioning of heart and respiratory-rate responses in the pigeon. *J.C.P.P.*, 68, 184-192.
- 10) Durcovic, R. G., & Cohen, D. H. 1969b Effects of caudal midbrain lesions on conditioning of heart and respiratory rate responses in the pigeon. *J.C.P.P.*, 69, 329-338.
- 11) Fink, R. P., & Heimer, L. 1967 Two methods for selective silver impregnation of degenerating axons and their synaptic ending in the central nervous system. *Brain. Res.*, 4, 369-374.
- 12) Hamdi, S. P., & Whittage, K. E. 1954 The representation of the retina on the optic tectum of the pigeon. *Quart. J. Exp. Physiol.*, 39, 111-119.
- 13) Hodos, W. 1969 Color discrimination deficits after lesions of nucleus rotundus in the pigeon. *Brain. Behavior & Evolution*, 2, 185-200.
- 14) Hodos, W. 1974 The comparative study of Brain-Behavior relationships. In Goodman, J. J. & Schein, M. W. (Ed) *Birds*. Academic Press (London).
- 15) Hodos, W., & Bonbright J. C. Jr. 1973 Visual intensity and pattern discrimination after lesions of the thalamofugal pathway in the pigeon. *J. Com. Neurol.*, 148, 447-468.
- 16) Hodos, W. & Bonbright, J. C., Jr. (In press) Intensity difference thresholds in pigeons after lesions of the tectofugal and thalamofugal visual pathways. *J.C.P.P.*
- 17) Hodos, W., & Karten, H. J. 1966 Brightness and pattern discrimination deficits in the pigeon after lesions of nucleus rotundus. *Exp. Brain. Res.*, 2, 151-167.
- 18) Hodos, W., & Karten, H. J. 1970 Visual intensity and pattern discrimination deficits after

- lesions of ectostriatum in pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 140, 53-68.
- 19) Hunt, S. P., & Webster, K. E. 1972 Thalamo-hyperstriate inter relations in the pigeon. *Brain Res.*, 44, 647-651.
- 20) James, W. 1891 *Textbook of Psychology* 今田 忠 (訳) 心理学 岩波書店
- 21) Karten, H. J. 1964 Projections of the cerebellar nuclei of the pigeon (*Columba livia*). *Anat. Rec.*, 148, 297-298.
- 22) Karten, H. J. 1967 The organization of the ascending auditory pathways in the pigeon. I. Diencephalic projections of the inferior colliculus. *Brain Res.*, 6, 409-427.
- 23) Karten, H. J. 1968 The ascending auditory pathway in the pigeon (*Columba livia*). II. Telencephalic projections of the nucleus ovoidalis thalami. *Brain Res.*, 11, 134-153.
- 24) Karten, H. J. 1971 Efferent projections of the Wulst of the owl. *Anat. Rec.*, 169, 353.
- 25) Karten, H. J., & Dubbeldam, J. L. 1972 The organization and projections of the paleostriatum complex in the pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 148, 61-90.
- 26) Karten, H. J., & Hodos, W. 1967 *Stereotaxic Atlas of the brain of the pigeon (Columba livia)*, Johns Hopkins. (Baltimore)
- 27) Karten, H. J., & Hodos, W. 1970 Telencephalic projections of the nucleus rotundus in the pigeon. *J. Comp. Neurol.*, 140, 35-52.
- 28) Karten, H. J., Nauta, W. J. 1968 Organization of retino-thalamic projections in the pigeon and owl. *Anat. Rec.*, 160, 373.
- 29) Karten, H. J., & Revzin, A. M. 1966 The afferent connections of the nucleus rotundus in the pigeon. *Brain Res.*, 2, 368-377.
- 30) Karten, H. J., Hodos, W., Nauta, W. J. H., & Revzin, A. M. 1973 Neural connections of the "visual Wulst" of the avian telencephalon; Experimental studies in the pigeon (*Columba livia*) and owl (*Syrnops cucularia*) *J. Comp. Neurol.*, 150, 252-278.
- 31) Macdonald, R. L., Cohen, D. H. 1974 Heart-rate and blood pressure responses to electrical stimulation of the central nervous system in the pigeon (*Columba livia*). *J. Comp. Neurol.*, 150, 109-136.
- 32) Macpfail, E. M. 1969 Avian hyperstriatal complex and response facilitation. *Comm. in Behavioral Biol.*, 4, 129-137.
- 33) Macpfail, E. M. 1971 Hyperstriatal lesions in pigeons: Effects on response inhibition, behavioral contrast and reversal learning. *J.C.P.P.*, 75, 500-507.
- 34) McGill, J. J., Powell, T. P. S., & Cowan, W. M. 1966 The retinal representation upon the optic tectum and isthio-optic nucleus in the pigeon. *J. Anat.*, 100, 5-33.
- 35) Meier, R. E. 1971 Interhemisphärischer Transfer visueller Zweifachwahlen bei Kommissurotomieren Tauben. *Psychol. Forsch.*, 34, 220-245.
- 36) Meier, R. E. 1973 Autographic evidence for a direct retino-hypothalamic projection in the avian brain. *Brain Res.*, 53, 417-421.
- 37) Meier, R. E., Maier, V., & Cuénod, M. 1972 Visual learning following unilateral telencephalic lesion in the split brain pigeon. *Brain Res.*, 37, 356.
- 38) Meier, R. E., Mihailov, J., & Cuénod, M. 1974 Thalamic organization of the retino-thalamo-hyperstriatal pathways in the pigeon. *Exp. Brain Res.*, 19, 351-364.
- 39) Monjan, A. A., & Peters, M. H. 1970 Cerebellar lesions and task difficulty in pigeons. *J.C.P.P.*, 77, 171-176.
- 40) Nauta, W. J. & Gyax, W. A. 1953 Silver impregnation of degenerating axons in the CNS; A modified technique. *Stain. Tec.*, 29, 91-93.
- 41) Parker, D. M., & Delius, J. D. 1972 Visual evoked potentials in the forebrain in the pigeon. *Exp. Brain Res.*, 14, 198-209.
- 42) Powell, T. P. S., & Cowan, W. M. 1961 Thalamic projections upon the telencephalon in the pigeon. *J. Anat.*, 95, 78-109.
- 43) Pritz, M. B., Mead, W. R., & Northcutt, R. G. The effects of Wulst ablation on color, brightness and pattern discrimination in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 140, 81-100.
- 44) Rescorla, R. A. 1967 Pavlovian conditioning and its proper control procedures. *Psychol. Rev.*, 74, 71-80.
- 45) Reynolds, G. S., & Limpo, A. J. 1965 Selective resistance of performance on a schedule of reinforcement to disruption by forebrain lesions. *Psychol. Sci.*, 3, 35-36.
- 46) Revzin, A. M. 1969 A specific visual projection in the hyperstriatum of pigeon. *Brain Res.*, 15, 246-249.
- 47) Revzin, A. M. 1970 Some characteristics of wide-field units in the brain in the pigeon. *Brain, Behavior & Evolution*, 3, 195-204.
- 48) Revzin, A. M., & Karten, H. J. 1966 Rostal projection of the optic tectum and the nucleus rotundus in the pigeon. *Brain Res.*, 3, 264-276.
- 49) Robert, F., & Cuénod, M. 1969 Electrophysiology of the intertectal commissures in the pigeon. I. Analysis of the pathways. *Exp. Brain Res.*, 9, 116-122.

- 50) Schonbach, J., & Cuénod, M. 1971 Axoplasmatic migration of protein; A light microscopic autoradiographic study in the avian retinotectal pathway. *Exp. Brain Res.*, 12, 275-282.
- 51) Stteter, L. J., & Shultz, W. J. 1967 Brain lesions in birds: Effects on discrimination acquisition and reversal. *Sci.*, 155, 1689-1692.
- 52) 鈴木成生 1972 デンシヨバトにおける線条体破壊の明度弁別に及ぼす効果. 慶応義塾大学卒業論文 (未発表)
- 53) Tuge, H., & Shima, I. 1959 Defensive conditioning reflex after destruction of the forebrain in pigeons. *J. Com. Neurol.*, 111, 427-446.
- 54) Wenzel, B. M., & Salzen, A. 1968 Olfactory bulb ablation or nerve section and behavior of pigeons in nonolfactory learning. *Exp. Neurol.*, 22, 472-479.
- 55) Zeier, H. 1968 Changes in operant behavior of pigeons following bilateral lesions. *J.C.P.P.*, 66, 198-203.
- 56) Zeier, H. 1969 DRL performance and timing behavior of pigeons with archistriatal lesions. *Physiol. & Behav.*, 4, 189-193.
- 57) Zeier, H. 1971 Archistriatal lesions and response inhibition in the pigeon. *Brain Res.*, 31, 327-339.
- 58) Zeier, H., & Akert, K. 1969 Einfluss von Läsionen und elektrischer Reizung im Telencephalon der Taube auf Optimierungsverhalten und Umkehrlernen. *Z. Tierpsychol.*, 26, 866-876.
- 59) Zeier, H., & Karten, H. J. 1971 The archistriatum of the pigeon; organization of afferent and efferent connection. *Brain Res.*, 31, 313-326.
- 60) Zeir, H. & Karten, H. J. 1973 Connections of the anterior commissure in the pigeon (*Columba Livia*). *J. Comp. Neurol.*, 150, 201-216.
- 61) Zeigler, H. P. 1963a Effects of endbrain lesions upon visual discrimination learning in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 120, 161-182.
- 62) Zeigler, H. P. 1963b Effects of forebrain lesions upon activity in pigeons. *J. Comp. Neurol.*, 120, 183-194.
- 63) Zeigler, H. P. & Karten, H. J. 1973 Brain mechanisms and feeding behavior in the pigeon (*Columba Livia*); Quinto- frontal structure. *J. Comp. Neurol.*, 152, 59-101.
- 64) Zeigler, H. P. & Witkovsky, P. 1968 The main sensory trigmental nucleus in the pigeon: a single-unit analysis. *J. Comp. Neurol.*, 134, 225-264.

略 語 表

A : Archistriatum	HA : Hyperstriatum accessorium
A a : Archistriatum anterior	HD : Hyperstriatum dorsalis
A i : Archistriatum intermedium	HV : Hyperstriatum ventrale
AL : Ansa lenticularis	HOM : Tractus occipito mesencephalicus, pars hypothalami
Am : Archistriatum mediale	IHA : Hyperstriatum intercalatus accessorium
Ap : Archistriatum posterior	LA : Nucleus anterior thalami
CA : Commissaris anterior	LFB : Lateral forebrain bundle
CP : Commissaris posterior	LPO : Lobus parolfactorius
CT : Commissaris tectalis	MFB : Medial forebrain bundle
DLA : Nucleus dorsolateralis anterior thalami	MLD : Nucleus mesencephali lateralis, pars dorsalis
DLL : Nucleus dorsolateralis anterior, pars lateralis	N : Neostriatum
DLM : Nucleus dorsomedialis anterior thalami, pars lateralis	OM : Tractus occipito mesencephalicus
DMA : Nucleus dorsomedialis anterior thalami	OPT : Nucleus opticus principalis thalami
DSO : Decussatio supraoptica	Ov : Nucleus ovoidalis
E : Ectostriatum	P : Paleostriatum
GLv : Nucleus geniculatus lateralis, pars ventralis	Rt : Nucleus rotundus
H : Hyperstriatum	TeO : Tectum opticum
HP : Hippocampus	TSM : Tractus septemesencephalicus