

Title	両球間交連と学習の両球間転移
Sub Title	Interhemispheric commissures and interhemispheric transfer of learning
Author	渡辺, 茂(Watanabe, Shigeru)
Publisher	慶應義塾大学大学院社会学研究科
Publication year	1979
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.19 (1979.) ,p.51- 60
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-00000019-0051

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.

両球間交連と学習の両球間転移¹

Interhemispheric Commissures and Interhemispheric Transfer of Learning

渡 辺 茂

Shigeru Watanabe

Experimental researches on interocular transfer of learning were critically reviewed to determine the interhemispheric commissures necessary for interhemispheric transfer. It could be concluded that superior frontal-vertical tract is necessary for the octopus, supra optic commissure for the fish and the bird, and anterior commissure and splenium for the chiasm-sectioned monkey. Section of corpus callosum caused deficits of interocular transfer of pattern discrimination in the chiasm-sectioned cats. But transfer of easy brightness discrimination was observed when intercollicular commissure was intact in these cats. Incomplete transfer was obtained from the callosum-sectioned rats.

Most of the researches with fish and birds suggest a lateralization of learning with unilateral input. Results with monkeys and cats were not conclusive, however, lateralization of difficult tasks was often suggested.

高等動物は一般的に左右相称の体制をしており、この片側の受容器（又は効果器）を用いた訓練の効果が、他の側でも見られる事を学習の両球間転移という。両側間転移は中枢神経系のレベルでは両球間転移 (Interhemispheric transfer) であり、これを保証しているのは両球間交連 (Interhemispheric commissure) である。両球間転移の問題は、まずどの交連が転移を担っているかを同定する事から出発する。

その為には、通常図 1 a に示される様に、交連を切断しておいてから、一側性訓練を行い、その転移を検討する事が行われる。転移が認められなければ、転移はその交連が担っていたとされる。

しかし、この場合には、交連切断が一側性入力にもとづく両側性の記憶形成を阻止した為に転移が認められないのか、非訓練側入力が訓練半球に伝達されない事によって転移が阻止されたのかが決まされない。即ち、記憶の書き込み (write-in) 過程で転移を阻止したのか、読み出し (read-out) 過程で阻止したのか不明なままで

ある。図 1. b, c は一側性訓練を行った後に交連切断を行う事を示している。この場合には訓練中は交連が完全であり、転移テストの時には切断されているから、もし転移が認められれば、記憶は両側性に形成されていた事になる (図 1 c)。他方、転移が認められない場合には、正常な個体での転移は訓練側半球に形成された記憶を、非訓練側入力によって読み出す事にもとづいていると考えられる (図 1 b)。

本論文は、主として両眼間転移を担う交連を同定する為の文献研究である。

タ コ

Muntz の一連の研究により図形弁別の両眼間転移が正常個体で認められている (Muntz, 1961 a, b, c, 1962)。但し、訓練眼での正反応率が70%以下の時には、転移は認められない。タコの視葉は2つの重要な交連 (ventral optic commissure と dorsal optic commissure) で結合されているが、更に垂直葉系内に superior frontal-

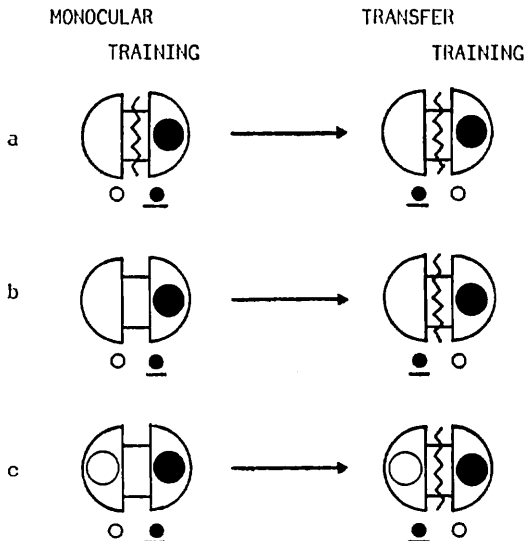


図1 交連切断実験の基本構造（ハトの場合）

大きな半円は半球を、間の矩形は交連を、そして小さな円は眼を示す。a は交連切断を行ってから右眼単眼訓練を行う事を示す。記憶は使用限対応半球に局限して成形される（半球内の黒円）。左眼による訓練で転移が認められなければ、切断した交連が転移を担っていた事になる。b, c は右眼訓練後に交連切断を行う事を示す。交連が正常な時点で記憶が一側性に形成されていれば (b), 転移はみとめられず、両側性 (c, 半球内の黒円と白円) であれば、転移は認められる (渡辺 1978 より)。

vertical tract がある。Muntz (1961 b) は単眼訓練前にこれを切断すると、他の交連が完全であっても転移が認められないとしている。又、垂直葉破壊はその程度に応じて転移を阻害したという。

Muntz (1961 c) は superior frontal-vertical-tract の単眼訓練前切断、訓練後切断を行い、前者では非訓練眼での正反応率が偶然水準に下るのに対し、後者ではそれ程低下しない事、及び単眼訓練後の訓練側又は非訓練側視葉の一側性破壊によっても転移が阻止されない事から、単眼訓練時に記憶が両側性に形成されるとしている。

なお、Muntz (1962) は非訓練眼での般化勾配が訓練眼のものよりゆるやかである事から、neural representation は交連を介する事によりその弁別性を低下する事及び、両眼間転移が受容器般化 (receptor generalization) として解釈できる事を主張している。

サカナ

魚類における両眼間転移は反応測度や刺激呈示方法に

よって様相が異なり (McCleary, 1960; 1961)、又、非訓練眼での同一課題習得に対する促進的な効果としては認められない場合でも、逆転課題習得に対する阻害効果としては認められる場合もあり (岩井, 1976)、一定ではない。しかし、訓練方法等が一定の条件をみたせば、両眼間転移そのものは認められている (Ingle, 1965; 1967. Shapiro, 1965, Capmpbell, 1971)。

McCleary (1960) はキンギョの心拍分画条件づけが回避条件づけでは転移が認められない条件下 (具体的には、単眼訓練的に眼に覆をする条件、これに対して、覆を使わずに体軸の一方から刺激を側面呈示する条件では回避条件づけでも転移が見られる) でも転移が認められる事から、感覚性転移 (sensory transfer) と感覚-運動性転移 (visio-motor transfer) の分離を主張した。

その後、Lee-Teng (1966) はキンギョで覆を用いてシャトル箱による弁別回避条件づけを2課題続けて実験した所、第1課題では転移が認められないものの、第2課題では転移が見られる事を報告し、岩井 (1976) もキンギョで通常では転移が見られない場合も過剰訓練を充分行えば転移が認められるとしている。これらの事は、運動性反応そのものが充分訓練されていれば、刺激統制の転移が認められる事を示唆している。

サカナにおける両眼間交連は中脳では被蓋交連 (tectal commissure) と後交連 (posterior commissure)、前脳では前交連 (anterior commissure) と視床レベルの視交叉上交連 (supra optic commissure)² である。以下その切断実験を検討する。

Mark (1966) はシクリッドフィッシュ (*Astronotus ocellatus*) の被蓋交連切断後の跳躍反応による図形弁別の両眼間転移が認められないとした。その後 Mark ら (1973) もキンギョとコイの後交連又は被蓋交連の訓練前切断を行い、シャトル箱での色弁別が被蓋交連切断により阻害される事を報告している。

しかしながら、Ingle & Campbell (1977) はキンギョを用いて、被蓋交連切断が回避条件づけの転移を阻害するものの、各眼で色弁別訓練を行った後に被蓋交連切断を行って縦横弁別の単眼訓練を行うと、その転移は認められたとしている。彼等の例では、後交連、前交連の切断は効果を持たないが、視交叉上交連を切断すると転移は全く見られなくなっている。又、Yeo & Savage (1975) はキンギョで縦横刺激を使った心拍分画条件づけの転移が被蓋交連の訓練前切断によって阻害されないとしている。これらの実験と Mark との差は前述の感覚性転移と感覚-運動性転移との相違として理解される。

従って、刺激統制そのものの転移には被蓋交連は必ずしも必要でなく、むしろ視交叉上交連が完全である事が必要と考えられる。その他 Savage (1969) は前交連の訓練前切断、訓練後切断がともに回避条件づけを用いた縦横弁別の転移を阻害したとしており、被蓋交連とともに前交連も前述の感覚-運動性の転移には関与している可能性がある。

レスポネント条件づけについては Bernstein (1962) が色刺激に対する心拍分画条件づけに対する前脳破壊の決定的な効果を認めていない。他方、Savage (1969) はシャトル箱の回避条件づけを各眼で訓練した後に前脳一側性破壊を行うと、対応眼を使用した時には正反応率が偶然水準にまで低下する事を報告している。従って、オペラント弁別に関しては訓練眼に対応した半球に記憶が限局とされていると考えられる。その他、Regenstein (1968) は視床下部後部の一側性破壊を行っているが明瞭な結果は得られていない。

ト リ

鳥類ではニワトリ、ハト、ジュズカケバト、ペキンダック、ガチョウ及びカモメ (*Larus delaticus*) で両眼間転移が検討されている (Menkhaus, 1957, Mello ら, 1963 Ogawa, 1966, Catania, 1965, Watanabe, 1974 a, b; 1975, Siegel, 1957, Konermann, 1966, Stevens & Klopfer, 1977, Demarest ら, 1977)。正常な個体でのオペラント弁別の転移は、跳躍台を使って刺激を垂直に呈示する場合 (Levine 1945; 1952, Graves & Goodale 1977) を除き、継時弁別、同時弁別を問わず、転移が認められている。

又、レスポネント条件づけについても、電撃を US とした引っこみ反応では転移がニワトリ・ハト・カモメで認められており (Stevens & Klopfer, 1977, 但し、US が大きな音や傘を開く事であった場合には転移が見られない)、光刺激を CS、電撃を US とした心拍条件づけ (三原ら 1978)、閃光刺激を CS、CO₂ を US とした心拍条件づけ (高田ら 1972, 小美野ら 1973) においても両眼間転移は認められている。

鳥類の視覚径路には視床径路 (thalamo-fugal pathway) と被蓋径路 (tectofugal pathway) がある。前者では視交叉上交連が主たる両球間連絡路であり、後者においても被蓋第4層は被蓋交連を介して対側被蓋第3・4層及び前被蓋領野 (pretectal area) に連絡があるものの、対側の円形核 (nucleus rotundus) や前被蓋核 (pretectal nucleus) に到達する径路はやはり視交叉

上交連を介している。従って、解剖学的には視交叉上交連が最も重要な両球間連絡路とも考えられる。

交連切断実験はハトの同時弁別において訓練前切断が行われている (Burkhalter & Cuénod, 1978, Cuénod, 1973, Cuénod & Zeier, 1967, Meier & Cuénod 1970, Meier, 1971)。どの例でも結果がバラついているが、視交叉上交連切断によって転移が強く阻止される点では一致している。又、前交連、後交連及び被蓋交連の切断はいずれも決定的な効果を持っていない。

ハトの単眼訓練後の視交叉上交連切断については渡辺 (1978) が予備的な報告を行い、転移に対する阻害効果を述べている。この事は単眼訓練時の記憶の一側性形成を示唆するものであり、Watanabe (1978)、伊藤ら (1972) もハトの単眼訓練後に一側性の拡延性抑圧 (spreading depression) を用いてVI及びFR下のスケジュール統制行動が訓練半球の抑圧により消失する事を述べている。

Cuénod (1973) は視交叉上交連切断と Wulst⁸ の一側性破壊を併用し、各眼で弁別訓練を行うと、破壊半球に対応した使用眼条件での学習が停滞するが、視交叉上交連切断のみ又は Wulst 一側破壊のみではこのような効果は出現しないとされた。従って、単眼訓練の記憶形成は正常個体では対応半球に限局しているものの、非対応半球がその機能を代替し得ると考えられる。

視床腹側部の一側性破壊を行ってから各眼で弁別訓練を行うと、困難な図形弁別では破壊側に対応した使用眼条件での弁別形成に正常側のおよそ倍以上の訓練を要したが、明度弁別ではこのような効果はなかったという (Maier & Tanaka, 1972)。但し、両眼同時弁別の破壊実験では視床破壊は一般的に明度弁別、図形弁別ともにそれ程重大な効果を生ぜしめていない (Hodos & Karten, 1966, Hodos ら, 1973, Hodos & Bonbright, 1974)。

一方、単眼訓練後の被蓋一側性破壊は対応眼での弁別の保持、両眼間転移ともに障害を生ぜしめていない (Mello, 1968)。但し、両眼訓練の破壊実験では被蓋は学習性のものより、感覚容量 (sensory capacity) に関与するという指摘もなされている (Jarvis, 1974)。

次にトリの幼体での実験を検討する。Benowitz (1974) はヒヨコが MeA を塗布したビーズをつつかなくなる事を利用し、高線条体 (hyperstriatum) を一側性に破壊した後も、対応眼、非対応眼どちらでもその学習ができる事を報告している。Greif (1976) も同様の実験で一側性破壊の効果がない事を述べている。

刻印づけについては、両眼間転移を Moltz & Stettner (1962) がペキンダックの追従反応において認めた。

その後、Klopfer (1973) は刻印対象 (三角錐) とトリの模型との選択において転移を認めなかったが、Demarest ら (1977) は刻印対象 (三角錐) と同程度の誘引度しかない六面体との選択では転移が認められる事から、Klopfer のデータは選択にトリの模型を使った為の人工産物であるとしている。Horn ら (1973) は C-[⁵¹I]uracil を用いて、正常なヒヨコで閃光に単眼で刻印つけた場合には両半球間で放射能活性に差がないが、視交叉上交連を切断しておく、Wulst では訓練側の方が活性が高い事を報告している。

従って、これら初期学習の実験結果は、前述の成体の場合と異り、正常個体での単眼入力による両側性記憶形成を示唆する様である。

その他、初期感覚遮断については Siegel (1952; 1953) がジマズカケバトで両眼間転移に対する一定の効果を認めており、ハトでは Burkhalter & Cuénod (1978) が単眼遮断、両眼遮断、各眼交互遮断の 3 群を設け、後の 2 群では図形同時弁別の転移が正常である事、及び第 1 群では遮断眼から正常眼への転移はないのに対し、その逆方向の転移はある事を報告している。

又、学習性のものではないが、Strata (1964) はアトリ (*Fringilla coelebs*) のハク製のフクロウに対するモッピング行動が、一側半球破壊により、対応眼使用条件では消失する事を報告している。

ネズミ

ネズミでは両球間連絡路として脳梁 (corpus callosum) が出現する。シロネズミの両眼間転移は古くは Lashley (1924) が報告しており、その後、明度弁別、図形弁別ともに転移が認められている (Sheridan & Shrout, 1965, Temple & Sheridan, 1969)。ネズミの実験では非訓練眼による学習での節約率が指標とされる事が多く、又実験手続も異なるので比較しにくい、一般的にはトリよりも転移の程度が低い様である。

又、シロネズミは視交叉 (optic chiasm) が完全交叉に近いが、ズキンネズミでは同側性投射が強く (Chorover & Chase, 1968)、両眼間転移についても、ズキンネズミの方が良い場合が多い (Sheridan, 1956 b, Sheridan & Shrout, 1966, Lund, 1965)。

シロネズミで白黒弁別に脳梁切断を行っても、正常群 63.8% の節約率が 53.6% に低下するにすぎず (Sheridan, 1965 b)、各眼コンフリクト弁別、非訓練眼による逆転学習、いずれの場合も脳梁切断の顕著な効果は認められない (Sheridan, 1965 a)。他方ズキンネズミ

では傾き弁別の節約率が正常群 97% が切断群 89% に、図弁別では正常群 100% が切断群 73% で、やや効果が認められるが (Levinson & Sheridan, 1969 より渡辺が計算)、脳梁が決定的な役割を果しているとは考えられない。

これらの実験では視交叉の統制が不十分であり、且つ他の交連の切断も行われておらず、ネズミについては、脳梁のみが転移を担っていないという事以外は不明である。

シロネズミでは、使用眼の対応半球視覚領の一側性破壊により縦横弁別ができなくなるが (Creel & Sheridan, 1966)、ズキンネズミで各眼で図形弁別を訓練した後一側性破壊を行うと、対応眼を使う条件では正反応率が低下するが、その条件下での再学習が可能であった (Muntz & Sutherland, 1964)。但し、前述した様にズキンネズミは視交叉が不完全交叉であるので、この結果はその意味ではむしろ当然と考えられる。

拡延性抑圧を用いた実験では Burešová & Nadel (1970)、Burešová ら (1971) がズキンネズミの単眼明度弁別の一側性又は訓練半球に優位な記憶の形成を報告している。

モルモット

モルモットについての交連切断の実験はないが、正常個体では縦横弁別、明度弁別とも両眼間転移は認められ、又、ネズミで見られた様な白色系と有色系との差は認められていない (Petre & Sheridan, 1966, Levinson & Sheridan, 1967, Lynch & Sheridan, 1970)。

ウサギ

ウサギでは正常個体においても明度弁別で節約率 50% 程度の転移でしかなく (Dikenson & Riesen, 1977)、縦横弁別では更に低い (Van Hof, 1970, Van Hof & Van der Mark, 1976 a, b)。これはシロネズミより更に劣り、又、交連切断の報告例はない。

ネコ

ネコを用いた実験例は多く、正常な個体でも視交叉を切断した個体でもオペラント弁別の両眼間転移が認められている (Myers, 1955; 1959, Berlucchi & Marzi, 1970, Hbranchunck & Webster, 1975, Marzi ら, 1976)。

視交叉切断に加えて脳梁を切断しておく、図形弁別の転移が見られなくなるが (Sperry ら, 1957, Meikle & Sechzer, 1960)、課題がやさしい場合には転移があり

(Myers, 1959), 強化子を食餌でなく電撃にすると, 食餌強化では転移が見られない場合にも転移がある (Sechzer, 1963; 1970)。更に, 視交叉及び前脳交連すべてを切断しても, 視交叉切断のみ状態で両眼間転移訓練の経験をさせておけば, 転移が認められる場合がある (Buchtel ら, 1970, Berlucchi ら, 1978)。又, 脳梁の内では, その後半部が図形弁別の転移に必要であるとされている (Myers, 1961)。

明度弁別に関しては視交叉, 脳梁切断によっても転移の消失がない (Meikle & Sechzer, 1960, Sechzer, 1970), 課題が困難であれば転移が見られない (Meikle, 1960)。しかし, 視交叉, 脳梁に加えて前交連, 後交連, 海馬交連 (hippocampal commissure), 上丘 (superior colliculus) 及び中間塊 (mass intermedias) をも切断すれば転移は全く見られない (Meikle, 1964)。

レスポデント条件づけについては, 閃光を CS, 電撃を US とする前肢の引っ込み反応の条件づけの転移が, 脳梁, 前交連, 後交連, 海馬交連, 手綱交連 (habenular commissure), 中間塊が切除されていても, 視交叉か上丘が完全であれば, 認められる (Voneida, 1963)。

従って, ネコの両眼間転移には脳梁が一定の役割を果たしているものの, 上丘間でかなりの情報伝達がなされており, 他の前脳交連の役割はむしろ少ないと思われる。

視覚領一側性破壊の研究では, 図形弁別の比較的やさしい課題は両側性に記憶形成がなされるが, 難しい課題では一側性に形成されるという知見が得られており (Myers & Sperry, 1958), これは前述の切断実験と一致する。又, 明度弁別の転移では, 皮質を破壊した後でも, 上丘がその機能を代替するという知見が得られており (Wood, 1975), これも切断実験の結果と一致する。

Sechzer (1970) は, 視交叉切断と視覚領一側性破壊を行い, 破壊半球から正常半球への転移はあるものの, その逆方向への転移は見られないとしている。この種の一側破壊実験における転移の一方性は, Peck & Crewther (1975) でも, 又, サルの実験でも認められている。

両眼間転移の神経生理的な機構として両眼駆動性ニューロンの存在が指摘されている。Sherman (1971) は, 両眼からの視情報が 17, 18, 19 野に集中する事から, これらの領野が転移を担うと考えた。Berlucchi ら (1978) は図形弁別において, 17, 18 野に加えて 19 野が破壊されると, 破壊半球から正常半球への転移が阻止されるとしている。

但し, Marzi ら (1976) はシヤムネコと普通のネコの

比較において, 又, Gantz ら (1972) は感覚遮断実験において, 両眼駆動性ニューロンの数と転移の対応関係を認めていない。

その他, 視交叉, 脳梁, 海馬交連切断後に前肢の引っ込み反応の電撃回避条件づけを行うと, CS による視覚誘発電位は訓練半球に限局して検出されたが, 運動野においては両側にリズム的な活動が見られたという知見 (Majkowski, 1967) もある。

サ ル

サルの実験例は豊富である。現在の所, 前交連と脳梁膨大部 (splenium) が完全であれば, 視交叉を切断しても転移が認められている (Hamilton & Brody, 1973, Hamilton & Gazzaniga, 1964, Hamilton ら, 1968, Sullivan & Hamilton, 1973, Black & Myers, 1964)。

色弁別については Treverthen (1962) が両眼マッチングの手法で前交連, 脳梁膨大部切断後も転移を認めているが, Hamilton ら (1968) は同じ手法で追試をし, これを確認していない。

又, 脳梁膨大部の前部は後頭外皮質 (extraoccipital cortex) を連絡し, 後部は後頭皮質 (occipital cortex) を連絡する事から, その選択的な切断を試みた実験もあるが, 両者の明確な差を見出ししていない (Tiemann & Hamilton, 1974)。

やや特殊な手法であるが, Doty & Negrão (1973) は一側の 17 野に対する電気刺激を信号とするレバー押しを訓練し, 対側 17 野の刺激でも反応が生ずる事を報告した。他方, 19 野の刺激は同側であっても反応を生ぜしめなかった。しかし, 前交連と脳梁を切断しておく, この両球間転移は阻止された。更に, 脳梁膨大部を除く脳梁と前交連を切断し, 脳梁膨大部に係蹄¹をかけておき, 訓練後に, 局所麻酔下で脳梁膨大部を切断すると転移は消失した。しかし, 脳梁膨大部切断前に, 非訓練半球でわずか 18 試行の訓練を行うと脳梁膨大部切断後も転移が見られた。逆に, 脳梁膨大部を除く脳梁を切断し, 前交連に係蹄をかけておいて同様の実験を行うと, 前交連切断後も転移が認められた。これらの事から Doty と Negrão は一側性記憶形成及び脳梁膨大部が対側半球に形成された記憶の読み出しを担っている事を主張した。

一方, Bulter (1968) は視交叉と前交連の切断後に WGTA で単眼訓練を行い, その後に海馬交連及び脳梁の切断を行っても転移が認められる事から, 一側性入力にもとづく記憶の両側性形成を主張している。又 Hamilton (1977) も前交連又は脳梁膨大部を除く交連切断を施

した個体で単眼図形弁別を行った後に、残存していた交連を切断しても転移が認められるとしている。従って、Doty & Negrão (1973) とは一致しない。これらの実験間の不一致には訓練量や課題の困難度の不ぞろいが原因として考えられ、Downer (1962) では、ネコの場合と同様に、サルにおいても、やさしい課題は両側に、難しい課題は一側に形成されるという知見を得ている。

破壊実験では Zeki (1967) が視交又切断と前線条皮質 (prestriate cortex) の一側性破壊を行い、WGTA の弁別が破壊半球から正常半球には転移するが、その逆方向の転移は不完全であり、かつその程度は破壊の程度に対応するという知見を得た。この種の転移の一方性は、破壊半球での学習にはより多くの訓練を必要とし、その間に非訓練半球にも記憶が形成されるのに対し、正常半球での学習は迅速であり、その間には破壊半球での記憶が形成されない為とされている。(実際、両半球の対称性破壊を行うと転移は完全であった。)

Gross & Mishikin (1977) は下部側頭葉 (infero temporalis) に脳梁膨大部、前交連を介して両眼からの視情報が集束する事が両眼間転移の生理的基盤であるとした。下部側頭葉を両側に破壊すると視交又切断の個体において、前交連、脳梁膨大部切断の場合と同じ様な転移の阻害が認められた。

その他、視交又切断の生後からの時期の効果 (Yamaguchi & Myers, 1972)、単一課題では転移が認められない場合にも学習セットの転移が認められる (Noble, 1973, Hara, 1972) 等の報告がある。

表 1 各動物における転移を担う両球間連絡

動物	交 連
タコ (octopus)	superior frontal-vertical tract
サカナ (fish)	主として supra optic commissure, 感覚運動性転移では tectal commissure
トリ (bird)	主として supra optic commissure
ネズミ (rat)	corpus callosum は必ずしも必要としない。他の交連については不明
ネコ (cat)	corpus callosum が関与するが、明度弁別等では corpus superior でも転移が行われる。
サル (monkey)	anterior commissure 及び splenium

ま と め

以上の諸研究をまとめると大体表 1 の様になる。タコ

の神経系は特殊であるが、他の脊椎動物では、中枢神経系の系統発生に従って、より高度の交連が転移を担う様になっている。

一側性入力にもとづく記憶形成についてはデータが少く、又、実験操作によっても変容するが、サカナ・トリ・ネズミでは、一側形成又は一側優位形成を示す場合が多く、ネコ・サルでは、課題が難しい場合に一側形成が示される様である。

- 注1) 1973 年までの刺激条件を中心とする展望は 渡辺 (1973) を参照されたい。
 注2) 同じ交連をトリの研究者間では supra optic decussation (DSO) と呼ぶ。
 注3) Wulst は hyperstriatum accessorium を中心とする鳥類大脳のもりがあった部分をさし、研究者間でその範囲に若干の相違がある。この場合は、上記の部位と intercalatum superius 及び dorsale を含む。
 注4) 係蹄 (snare) は針金の環を引きしめて茎状組織を切断する道具。

引用文献

- Benowitz, L. 1974 Conditions for the bilateral transfer of monocular learning in chicks. *Brain Res.*, 65, 200-213.
 Berlucchi, G., & Marzi, C. A. 1970 Veridical interocular transfer of lateral mirror image discrimination in split-chiasm cats. *JCPP*, 72, 1-7.
 Berlucchi, G., Buchtel, H. A., & Lepore, F. 1978 Successful interocular transfer of visual pattern discrimination in split-chiasm cats with section of the intertectal and posterior commissure. *Physiol. Behav.*, 20, 331-338.
 Berlucchi, G., Buchtel, E., Marzi, C. A., Mascetti, G. G., & Simoni, A. 1978 Effects of experience on interocular transfer of pattern discrimination in split-chiasm and split-brain cats. *JCPP*, 92, 532-543.
 Bernstein, J. 1962 Role of the telencephalon in color vision of fish. *Exp. Neurol.*, 6, 173-185.
 Black, P., & Myers, R. E. 1964 Visual function of the forebrain commissures in the chimpanzee. *Sci.*, 146, 799-780.
 Buchtel, E., Berlucchi, G. A., Marzi, C. A., & Maschetti, G. G. 1970 Previous experience as a factor of successful interocular transfer of visual pattern discrimination in split-brain cats. *Brain Res.*, 24, 558-559.
 Burešová, O., & Nadel, L. 1970 Interhemispheric

- transfer in the rat. *Physiol. Behav.*, 5, 849-853.
- Burešová, O., Bureš, J., & Rustová, M. 1971 Conditions for interhemispheric transfer of initially lateralized visual engrams in hooded rats. *JCPP*, 72, 200-205.
- Burkhalter, A., & Cuénod, M. 1978 Changes in pattern discrimination learning induced by visual deprivation in normal and commissurotomed pigeons. *Exp. Brain Res.*, 31, 369-385.
- Butler, C. R. 1968 A memory recorded for visual discrimination habits in both cerebral hemispheres of monkey when only one hemisphere has received direct visual information. *Brain Res.*, 10, 152-167.
- Campbell, A. 1971 Interocular transfer of mirror image by goldfish. *Brain Res.*, 33, 486-490.
- Catania, A. C. 1965 Interocular transfer of discrimination in the pigeon. *JEAB*, 8, 147-155.
- Chorover, S. L., & Chase, R. 1968 Persistence of visual pattern discrimination in binocularly occluded albino rats. *JCPP*, 65, 238-245.
- Creel, D. J., & Sheridan, C. L. 1966 Monocular acquisition and interocular transfer in albino rats with unilateral striate ablation. *Psychon. Sci.*, 6, 89-90.
- Cuénod, M. 1973 Commissural pathways in interhemispheric transfer of visual information in the pigeon. in Schmitt, F. O., & Worden, F. F. (Eds) *Neuroscience*. MIT Press.
- Cuénod, M., & Zeier, H. 1967 Transfert visual interhemispherique et commissurotomie chez le pigeon. *Schweiz. Arch. Neurol. Neurochir. Psychiat.*, 100, 365-380.
- Demarest, J., Brecha, N., & Bronstein, R. 1977 Interhemispheric mediation of the following response in ducklings. *Physiol. Behav.*, 5, 378-382.
- Dickerson, G. P., & Riesen, A. 1977 Interocular transfer of a luminous flux discrimination in the rabbit. *Vision Res.*, 17, 25-27.
- Downer, J. L. 1962 Interhemispheric integration in the visual system. in Mountcastle (Ed) *Interhemispheric relation and cerebral dominance*. John Hopkins Press.
- Doty, R. W. & Negrão, N. 1973 Forebrain commissures and vision. in Jung R. (Ed) *Handbook of sensory physiology*, vol. 7. Springer.
- Gantz, L., Hirsch, H. v. R., & Tieman, S. B. 1972 The nature of perceptual deficits in visually deprived cats. *Brain Res.*, 44, 547-568.
- Graves, J. A., & Goodale, M. A. 1977 Failure of interocular transfer in the pigeon. *Physiol. Behav.*, 19, 425-428.
- Greif, K. F. 1976 Bilateral memory trace for monocular one-trial passive avoidance in chicks. *Behav. Biol.*, 16, 453-462.
- Gross, C. G., & Mishikin, M. 1977 The neural basis of stimulus equivalence across retinal translation. In Harnad, S. et al (Eds) *Lateralization in the nervous system*. Academic Press.
- Hamilton, C. R. 1977 Investigation of perceptual and mnemonic lateralization in monkeys. Harnad, S. et al (Eds) *Lateralization in the nervous system*. Academic Press.
- Hamilton, C. R., & Brody, B. A. 1973 Separation of visual functions within the corpus callosum of monkeys. *Brain Res.*, 49, 185-189.
- Hamilton, C. R., & Gazzaniga, M. S. 1964 Lateralization of learning of color and brightness discrimination following brain bisection. *Nature*, 201, 220.
- Hamilton, C. R., Hillyard, S. A., & Sperry, R. W. 1968 Interhemispheric comparison of color in split-brain monkeys. *Exp. Neurol.*, 1968, 486-494.
- Hara, K. 1972 Stimulus characteristics and the interocular transfer of discrimination learning in the forebrain commissurotomed rhesus monkey. *Proc. 20th Internl. Congr. Psychol.* 258.
- Hranchunck, K. B., & Webster, W. G. 1975 Interocular transfer of lateral mirror discrimination by cats: Evidence of species difference. *JCPP*, 88, 368-372.
- Hodos, W., Bonbright, J. C. 1974 Intensity difference threshold in pigeons after lesions of the tectofugal and thalamofugal visual pathways. *JCPP*, 87, 1013-1031.
- Hodos, W., & Karten, H. J. 1966 Brightness and pattern discrimination deficits in the pigeon after lesion of nucleus rotundus. *Exp. Brain Res.*, 1966, 2, 151-167.
- Hodos, W., Karten, H. J., & Bonbright, C. J. 1973 Visual intensity and pattern discrimination after lesions of the thalamofugal visual pathway in pigeons. *J. comp. Physiol.*, 148, 447-468.
- Horn, G., Rose, P. R., & Bateson, P. P. G. 1973 Monocular imprinting and regional incorporation of triated uracil into the brains of intact and split-brain chicks. *Brain Res.*, 56, 227-237.
- Ingle, D. J. 1965 Interocular transfer in goldfish. *Sci.*, 149, 1000-1002.
- Ingle, D. J. 1967 Two visual mechanisms underlying the behavior of fish. *Psychol. Forsch.*, 31, 44-51.
- Ingle, D. J., & Campbell, A. 1977 Interocular transfer of visual discrimination in goldfish

- after selective commissure lesion. *JCPP*, 91, 327-335.
- 伊藤 正人・渡辺 茂・横山浩司・佐藤方哉 1972 The effects of spreading depression upon odorant responses in the pigeon. 日本心理学会第36回発表論文集 186-187.
- 岩井栄一 1976 行動の中樞神経機構と可塑性 南雲仁一・萬年 甫編「神経系の発生, 分化と可塑性」産業図書
- Jarvis, C. D. 1974 Visual discrimination and spatial localization deficits after lesions of the tectofugal pathway in pigeons. *Brain Behav. Evol.*, 9, 195-228.
- Klopper, P. H. 1973 Imprinting: Monocular and binocular cues in object discrimination. *JCPP*, 84, 482-487.
- Konermann, v. G. 1966 Monokulare Dressur von Hausgaesed mit entgegengesetzter Merkmalsbedeutung für beide Augen. *Z. Tierpsychol.*, 23, 555-580.
- Lashley, K. S. 1924 Studies of cerebral functioning in learning; VI. *Psychol. Rev.*, 31, 369-375.
- Lee-Teng, E. 1966 Visual discrimination versus visuo-motor learning in interocular transfer in the fish. *Psychol. Forsch.*, 5, 209-210.
- Levine, J. 1945 Studies in the interrelations of central nervous structures in binocular vision. *J. gen. Psychol.*, 67, 105-142.
- Levine, J. 1952 Studies in the interrelations of central nervous structures in vision III. *J. gen. Psychol.*, 81, 19-27.
- Levinson, D. M., & Sheridan, C. L. 1967 Acquisition and relation of monocular discrimination in rats as a function of relevant or irrelevant opposite eye training. *Psychon. Sci.*, 7, 475-476.
- Levinson, D. M., & Sheridan, C. L. 1969 Monocular acquisition and interocular transfer of two types of pattern discrimination in hooded rats. *JCPP*, 67, 468-472.
- Lund, R. D. 1965 Uncrossed visual pathway of hooded and albino rats. *Sci.*, 149, 1506-1507.
- Lynch, K. A. & Sheridan, C. L. 1970 Interocular transfer of a brightness and of a pattern discrimination in albino and pigmented guinea pigs. *Psychon. Sci.*, 20, 277-279.
- Maier, V., & Tanaka, M. 1972 Monocular pattern discrimination deficits in pigeons after unilateral lesion of the dorsolateral region of the thalamus. *Brain Res.*, (in press).
- Majkowski, J. 1967 Electrophysiological studies of learning in split-brain cats. *EEG J.*, 23, 52-531.
- Mark, R. F. 1966 The tectal commissure and interocular transfer of pattern discrimination in cichlid fish. *Exp. Neurol.*, 16, 215-225.
- Mark, R. F., Peer, O., & Steiner, J. 1973 Integrative function in the midbrain commissures in fish. *Exp. Neurol.*, 39, 140-156.
- Marzi, C. A., Simoni, A., & Stefano, M. 1976 Lack of binocularly driven neurons in the siamese cats visual cortex does not prevent successful interocular transfer of visual form discrimination. *Brain Res.*, 105, 353-357.
- McCleary, R. A. 1960 Types of responses as a factor in interocular transfer in the fish. *JCPP*, 53, 311-321.
- McCleary, R. A., & Longfellow, I. A. 1961 Interocular transfer of pattern discrimination without prior binocular experience. *Sci.*, 134, 1418-1419.
- Meier, R. E. 1971 Interhemispherischer Transfer visueller Zweifachwahlen bei kommissurotomierten Tauben. *Psychol. Forsch.*, 34, 220-245.
- Meier, R. E., & Cuénod, M. 1970 A visual function of the supraoptic decussation in the pigeon. *Experimentia*, 26, 682.
- Meikle, T. H. 1960 Role of corpus callosum in transfer of visual discrimination in the cats. *Sci.*, 132, 1496.
- Meikle, T. H. 1964 Failure of interocular transfer of brightness discrimination. *Nature*, 202, 1234-1244.
- Meikle, T. H., & Sechzer, J. A. 1960 Interocular transfer of brightness discrimination in split-brain cat. *Sci.*, 132, 734-735.
- Mello, N. K., Erevin, F. R., & Stanley, C. 1963 Intertectal integration of visual information in pigeon: Electrophysiological and behavioral observation. *Bol. Inst. Estud. Biol. Mex.*, 21, 519-533.
- Menkhaus, v. I., 1957 Versuche über einäugiges Lernen und Transponieren beim Haushuhn. *Z. Tierpsychol.*, 14, 210-230.
- 三原光雄・渡辺 茂・鈴木成生・伊藤隆一 1978 デンショバトにおける心拍条件づけの両眼間転移 日本動物心理学会第38回大会(口頭発表)
- Moltz, H., & Stettner, L. J. 1962 Interocular mediation of the following response after patterned-light deprivation. *JCPP*, 55, 626-632.
- Muntz, W. R. A. 1961 a Interocular transfer in octopus vulgaris. *JCPP*, 54, 40-55.
- Muntz, W. R. A. 1961 b Interocular transfer in octopus: Bilaterality of the engram. *JCPP*, 54, 192-195.
- Muntz, W. R. A. 1961 c The function of the vertical lobe system of octopus in interocular transfer. *JCPP*, 54, 186-191.
- Muntz, W. R. A. 1962 Stimulus generalization following monocular training in octopus. *JCPP*,

- 55, 535-540.
- Muntz, W. R. A., & Sutherland, N. S. 1964 The role of crossed and uncrossed optic nerve fibers in the visual discrimination of shape by rats. *J. comp. Neurol.*, 122, 69-77.
- Myers, R. E. 1955 interocular transfer of pattern discrimination in cats following section of crossed optic fibers. *JCPP.*, 48, 470-473.
- Myers, R. E. 1959 Interhemispheric communication through corpus callosum: Limitation under condition of conflict. *JCPP.*, 52, 6-9.
- Myers, R. E. 1961 Corpus callosum and visual gnosis. in Delafresnaye, J. F. (Ed) *Brain mechanisms and learning*. Blackwell.
- Myers, R. E., & Sperry, R. W. 1958 Interhemispheric communication through corpus callosum. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 80, 298-302.
- Noble, J. 1973 Interocular transfer in monkey: Rostal corpus callosum mediates transfer of object learning set but not of single problem learning. *Brain Res.*, 50, 147-162.
- Ogawa, T. 1966 Interocular generalization on color stimuli in pigeons. *Ann. Anim. Psychol.*, 16, 87-102.
- 小美野喬・渡辺 茂・伊藤正人・高田孝二 1973 デンシヨバトにおける Spreading depression のレスポナドント行動におよぼす効果 慶大社研紀要 13, 85-90.
- Peck, C. K., Crewther, S. G. 1975 Perceptual effects of surgical rotaion of the eye in kittens. *Brain Res.*, 99, 213-219.
- Petre, C. C., & Sheridan, C. L. 1966 Interocular transfer in albino and pigmented gunia pigs. *Psychn. Sci.*, 6, 215-216.
- Regenstein, O. R. 1968 Some monocular emotional effects of unilatereal hypothalamic lesions in goldfish. In Ingle, D. (Ed) *The central nervous system and fish behavior*. Chicago Univ. Press.
- Savage, G. E. 1969 Telencephalic lesion and avoidance behavior in the goldfish. *Anim. Behav.*, 17, 36-373.
- Sechzer, J. A. 1963 Successful interocular transfer of pattern discrimination in split-brain cats. *JCCP.*, 58, 76-83.
- Sechzer, J. A., 1970 Prolonged learning and split-brain cats. *Sci.*, 169, 889-892.
- Shapiro, S. M. 1965 Interocular transfer of pattern discrimination in the goldfish. *Amer. J. Psychol.*, 78, 21-38.
- Sheridan, C. L. 1965a Interocular interaction of conflicting discrimination habits in the albino rat: A preliminary report. *Psychon. Sci.*, 3, 303-304.
- Sheridan, C. L. 1965b Interocular transfer of brightness and pattern discrimination in normal and corpus callosum sectioned rats. *JCPP.* 59, 292-294.
- Sheridan, C. L., & ShROUT, L. L. 1965 Interocular transfer in the rat: The role of the occlusion process. *Psychon. Sci.*, 2, 173-174.
- Sherman, S. M. 1971 Role of visual cortex in interocualr transfer in the cat. *Exp. Neurol.*, 30, 34-45.
- Siegel, A. L., 1952 Deprivation of visual form definition in the ring dove. I. *JCPP.*, 45, 115-119.
- Siegel, A. L. 1953 Deprivation of visual form definition in the ring dove. II. *JCPP.*, 49, 249-252.
- Sperry, R. W., Stamm, J. S., & Miner M. 1957 Relearning tests for interocular transfer following division of optic chiasm and corpus callosum in cats. *JCPP.*, 49, 529-533.
- Stevens, V. J., & Klopfer, F. D. 1977 Interocular transfer of conditioning and extinction in birds. *JCPP.*, 91, 1074-1081.
- Strata, P. 1964 Neurophysiological analysis of the "mobbing response" in the chaffinch (*Fringilla coelebs*). *Arch. ital. Biol.*, 102, 22-28.
- Sullivan, M. V., & Hamilton, C. R. 1973 Interocular transfer of reversed and nonreversed discrimination via the anterior commissure in monkeys. *Physiol. Behav.*, 10, 355-359.
- 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するデンシヨバトのレスポナドント条件づけ 異常行動研究会誌 12, 10-22.
- Temple, F. J., & Sheridan, C. L. 1969 Second eye reversal acquisition as a function of overlearning and level of illumination. *Psychon. Sci.*, 14, 201-202.
- Tieman, S. B., & Hamilton, C. R. 1974 Interhemispheric communication between extraoccipital visual areas in the monkey. *Brain Res.*, 67, 279-287.
- Traverthen, V. C. B. 1962 Double visual learning in split brain monkeys. *Sci.*, 136, 258-259.
- Van Hof, M. W. 1970 Interocular transfer in the rabbit. *Exp. Neurol.*, 26, 103-108.
- Van Hof, M. W., & Van der Mark. 1976a Monocular pattern discrimination in normal and monocularly light deprived rabbits. *Physiol. Behav.*, 16, 775-781.
- Van Hof, M. W., & Van Mark. 1976b A quantitative study on interocular transfer in the rabbit. *Physiol. Behav.*, 17, 715-717.
- Voneida, T. J. 1963 Performance of a visual conditioned response in split-brain cats. *Exp.*

- Neurol.*, 8, 493-504.
- 渡辺 茂 1973 両眼間転移における刺激条件の吟味
心理学研究 43, 325-335.
- Watanabe, S. 1974 a Interocular transfer of
stimulus control in pigeons. *Ann. Anim.
Psychol.*, 24, 1-14.
- 渡辺 茂 1974 b デンショバトにおける両眼間転移一強
化スケジュールによる検討—日本心理学会第 38 回
大会発表論文集 1216-1217.
- Watanabe, S. 1975 Interocular transfer of genera-
lization along line-tilt dimension. *Jap. psychol.
Res.*, 17, 113-140.
- Watanabe, S. 1978 a Effects of unilateral spreading
depression upon monocularly trained operant
behavior in pigeons. *Philosophy*, 68, 133-144.
- 渡辺 茂 1978 デンショバトの両眼間転移におよぼす
DSO 切断の効果 日本動物心理学会第 38 回大会
(口頭発表)
- Woods, B. S. 1975 Monocular relearning of a
dark-light discrimination by cats after unilat-
eral cortical and collicular lesion. *Brain Res.*,
83, 156-162.
- Yamaguchi, S., & Myers, R. E. 1972 Age effects
on forebrain commissure section and inter-
ocular transfer. *Exp. Brain Res.*, 15, 225-233.
- Yeo, C. H., & Savage, G. E. 1975 The tectal
commissure and interocular transfer of a
shape discrimination in the goldfish. *Exp.
Neurol.*, 49, 291-298.
- Zeki, S. M. 1967 Visual deficits related to size of
lesion in "prestriatal cortex of optic chiasm
sectioned monkeys. *Life Sci.*, 6, 1627-1638.