

下等脊椎動物における条件反射の研究：第六報 ハトの防御条件反射

TUGE, Hideomi / コガ, カズコ / シマ, イタル / ツゲ, ヒデオ
オミ / KOGA, Kazuko / SHIMA, Itaru / 柘植, 秀臣 / 島, 至
/ 古賀, 和子

(出版者 / Publisher)

法政大学社会学部学会

(雑誌名 / Journal or Publication Title)

Society and labour / 社会労働研究

(巻 / Volume)

7

(開始ページ / Start Page)

137

(終了ページ / End Page)

156

(発行年 / Year)

1957-07-05

(URL)

<https://doi.org/10.15002/00017443>

下等脊椎動物における条件反射の研究

第六報 ハトの防御条件反射

柘 植 秀 臣
鳥 賀 和 子
古 賀 和 子

先に発表したニワトリの運動食餌条件反射にかんする報告 (Tuge, Shima and Koga 1956) において、鳥類の大脑皮質は高等哺乳動物に較べれば痕跡的なものにすぎないところから、鳥類の研究は条件結合形成のメカニズムを明かにする上にとくに重要であること述べた。この観点から運動食餌条件反射で得られた結果を補うために、さらに防御条件反射を研究することが必要であったので、ハトについて次の実験をおこなった。

また、本実験では防御条件反射を形成するさいの植物性および体性成分の相互関係の分析にとくに注意した。これは同時に、高次神経構造がこの両成分にどの程度の作用をおよぼしているかを明かにしてくれるだろう。

鳥類の防御条件反射を研究した文献は多い。そのうちでとくに注目すべきは、Попов (1928), Баяндуров и Ларин (1935), Баяндуров (1934, 1937), Бокон (1955) の著作である。また Бирюков の研究室ではきわめて広範に比較生理学の立場から研究がおこなわれた (Секретарева 1948a, 1948b; Аринчин 1948b, 1948b; Караман 1953, 1955; Осипова 1955; Загорулько 1955, 1956; Веллев 1955; Карманова 1955; Фанарджин 1955; Корнева 1956)。しかしながら、さきに強調したように鳥類の皮

質構造はきわめてわずかしか発達していないのであり、この事実にもとづいて積極的に研究した労作はほとんどないように思われる。したがってこの論文で扱うのは、各種の無条件刺激をもちいた防御条件反射の形成と、植物性体性各成分間の相互関係の分析とである。

実験材料および方法

実験には二〇羽の成長したハトが使用された。もちいられたハトの性および変種は表に示されている。これらのハトはわれわれの研究室において普通の籠で飼育された。

実験時ハトは架台にのせられ、タオルで縛られたが、首・尾・両肢は自由であった。この操作によってハトを実験中静かにさせることができた。

ハトの呼吸運動は、タンブールにつながる厚いゴム球を胸の下に差込んでキモグラフ上に記録した。ある場合にはサンポーン心電計五二型をもちいて心電図 (ECG) も記録された。誘導針電極の一つは肩の筋を通して右肺の上方心臓の近辺に、他の電極は肛門近辺に挿入された。

条件刺激としては全実験を通じて六〇W電灯光をもちいた。無条件刺激としては電気ショック、炭酸ガス、アンモニア・ガスをそれぞれもちいた。条件刺激は普通六秒から一五秒無条件刺激に先行した。条件刺激(光)が切られると同時に電気ショックがあたえられた。電気ショックはインドクトリウム(一次コイル五〇〇〇回、コイル間距離〇、三ボルトの乾電池に接続)から左肢につけられた銀電極によってあたえられた。不関電極は実験装置の止り木の上におかれ、両蹠がこれに接していた。閉鎖および開放両電流がほとんど同時に与えられたハト (P.no.1, P.no.4) をのぞいて、全実験を通じて開放電流が使用された。電気ショックによる強化は、一日五回、隔日におこなわれた。各試行間隔はとくにことわらないかぎり四分以上であった。電気ショックにたいしてはハトは通常、肢をもふくめたかなりつよい体の運動で反応する。

炭酸ガスもアンモニア・ガスもハトの顔面へ扇風機でチューブを通して吹きつけられた。無条件刺激としてもちいられたガスの量は、炭酸ガスの場合はハトが喘ぎ状態になり、上体を後へ曲げる程度、アンモニアの場合は頭を烈しく振り、そりかえった姿勢になる程度の強さのものであった。ガスを実験動物に送るチューブのコックは、光をつけてから五乃至一〇秒で開かれ、ガスを三乃至一〇秒適用

第 1 図

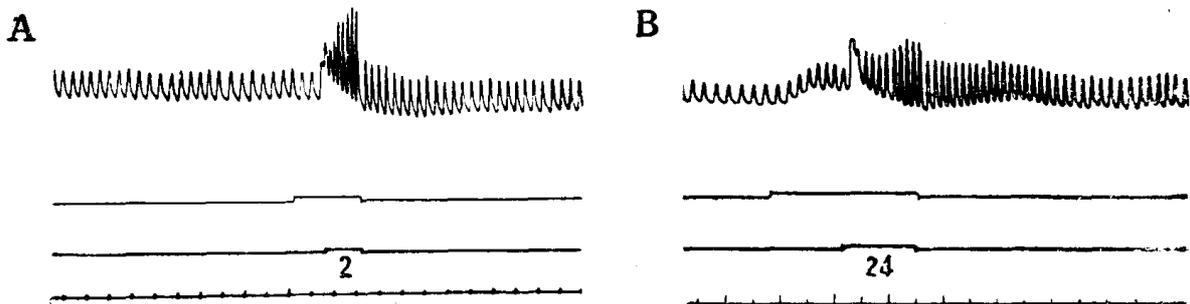


Fig. 1. Pneumograms before (A) and after (B) the formation of conditioned reflex by reinforcement of CO_2 in the pigeon P.no. 8. Numerals denoted on the line indicate the number of applications of unconditioned stimuli. Records from above downwards: respiratory movement, conditioned stimulus (light), unconditioned stimulus, time in 3 seconds.

したのち、両刺激、すなわち光およびガスを同時に除いた。これらのガスによる強化は一日五回、連日おこなわれ、各試行間隔は四乃至六分であった。

実 験 結 果

炭酸ガスによる防御条件反射の形成

この実験には三羽のハトが使用された。無条件刺激として炭酸ガスを適用すると呼吸運動は、頻度が急速に上昇し、振幅が深まった(第一図)。無条件体性運動反応は上述のように暫時首をのぼし喘ぐように首を振った。条件呼吸反射および条件体性運動反射の形成過程は表に示されている。弱い条件呼吸反応は体性条件反応と同じく三乃至七回の結合で生じたが、P.no.9だけは例外で、このハトでは四回以上の結合によっても体性条件反応は形成されなかった。条件呼吸反応も呼吸頻度の上昇という形をとり、いちじるしくはなかったが振幅も深まる傾向がみられた(第一図)。条件体性運動も上述の無条件体性運動を繰返すようにみえる。呼吸運動、体性運動ともに安定した条件反射は、上述の P.no.9 を除いて一〇乃至一五強化でえられた。

ハトでえられた結果によれば、条件反射の形成速度にかんするかぎりでは、呼吸運動反応と体性運動反応とのあいだに顕著な差がみられなかったということができ

アンモニアによる防御条件反射の形成

アンモニア・ガスによる実験にもちいたハトは三羽にすぎなかったが、二つの型の無条件反応が明瞭にとめられた。第一の型はきわめて短いあいだ浅い非常に頻回な呼吸が生じ、それから深い緩徐な呼吸あるいは一時的な無呼吸に移るものであ

第 2 図

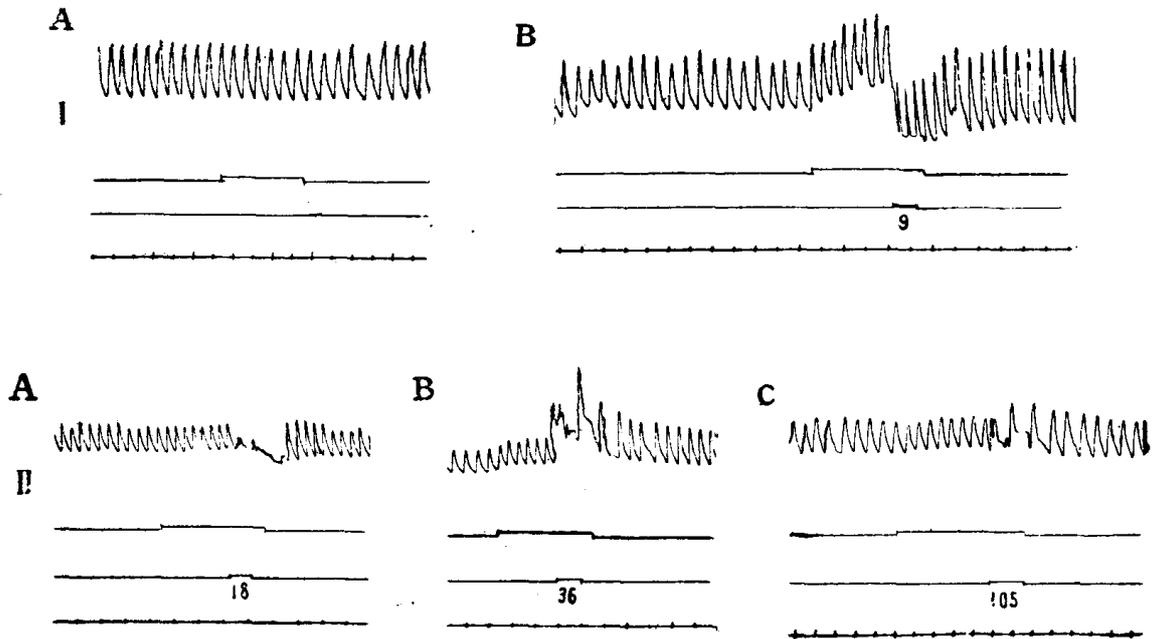


Fig. 2. Pneumograms before (A) and after (B, C) the formation of conditioned reflex by reinforcement of NH_3 . I; pigeon P.no. 12. II; pigeon P.no. 5. Records are the same as in Fig. 1. See text for the explanation.

った (P.no.5, 第二図(II))。第二の型はアンモニアを適用するとただちに深い頻回な呼吸が生じるものである (P.no.12, 第二図(I))。

アンモニア・ガスにたいする無条件反応はガスを避けるように首を烈しく動かし、眼を閉じ、しばしばくしゃみ様の状態を呈した。

形成された条件呼吸反応も無条件呼吸反応にみられる型の差に対応するように思われる。呼吸が頻回になる型のハト (P.no.12, P.no.13) では、条件呼吸反射はもう一つの型よりはるかに速く形成され、その頻度および振幅もはるかに大である。えられた結果によれば、呼吸および体性運動とも弱い条件反射はほとんど同一速度で形成される(表をみよ)。安定した条件反射は呼吸性のもも体性運動のものも比較的急速に形成される。条件呼吸反射が容易にひきおこされるハトでは、呼吸頻度の上昇もみられた。しかしながら一例では安定した反射をうることがきわめて困難であった(表および第二図(II)をみよ)。

われわれの観察にかんするかぎりでは、無条件刺激として適用された炭酸ガスおよびアンモニアは、条件活動の植物性および体性成分の形成速度にはほとんど同一の効果を呈するようと思われるが、アンモニアの方が炭酸ガスよりはるかに速く安定した条件結合を形成することがみとめられた。第二図(I)は、アンモニアの強化によって形成された典型的な呼吸条件反射をしめしてい

TABLE

Speed of Formation and Extinction of the Defensive Conditioned Reflexes in Pigeons

Cases	Sex	Kinds of reactions	Formation of the temporary connection		Extinction of the temporary connection		Remarks
			Number of stimuli required for weak connection	Number of stimuli required for stable connection	Number of stimuli required for the first indication	Number of stimuli required for the completion	
P. no. 1	Male	Respiratory	1	50-	80-	200	Carrier-pigeon Active
		Somatic	1	28-30	80-	200	
P. no. 4	Female	Respiratory	3-7	40-45	75-80	not completed (more than 150)	Carrier-pigeon Very nervous
		Somatic	3-7	25-30	75-80		
P. no. 7	Male	Respiratory	1-3	45-50	5-	50	Dove Inhibitory during experimentation
		Somatic	12	unestablished	8-	11	
		Respiratory	2-4	7-10	45-50	70	
P. no. 10	Female	Respiratory	2-4	7-10	45-50	70	Carrier-pigeon Gentle and quiet
		Somatic	6-8	12-15	20-25		
P. no. 11	Male	Respiratory	2-4	7-10	15-20	130	Carrier-pigeon Gentle and quiet
		Somatic	3-4	11-15	25-31	not completed (more than 130)	
		Respiratory	2-4	7-10	15-20	130	

		Reinforcement of CO ₂											
P. no. 14	Female	Respiratory	2-5	25-30	42-45	105-109	Carrier-pigeon	Somatic	4-5	33-36	44-50	105-109	Gentle
		Cardiac	2-5	11-	20-25	51-55	Carrier-pigeon						
P. no. 17	Male	Respiratory	3-7	13-15	16-20	51-55	Considerably active	Somatic	3-7	18-20	26-30	46-50	
		Cardiac	2-5	15-	30-40	not completed							
		Respiratory	4-6	13-15	12-15	36-40							
P. no. 19	Male	Respiratory	4-6	13-15	12-15	36-40	Carrier-pigeon	Somatic	3-6	7-10	12-15	40-	Gentle
		Cardiac	2-5	15-	30-40	not completed							
		Respiratory	4-6	13-15	12-15	36-40							
P. no. 20	Male	Respiratory	11-15	31-35 (very weak)	—	—	Carrier-pigeon	Somatic	8-10	unestablished	—	—	Gentle, but slightly nervous
		Cardiac	10-28	unestablished	—	—							
		Respiratory	11-15	31-35 (very weak)	—	—							
P. no. 6	Male	Respiratory	3	10	45-54	130	Carrier-pigeon	Somatic	3-5	10	54-60	not completed (more than 150)	Gentle
		Cardiac	2-5	15-	30-40	not completed							
P. no. 8	Male	Respiratory	3-8	15	10-20	62-71	Dove	Somatic	1-3	15-19	20-25	55-60	Quiet, but not tame
		Cardiac	2-5	15-	30-40	not completed							

Reinforcement of NH ₃									
P. no. 9	Female	Respiratory	7	12	20	50	Dove Quiet, but not tame		
		Somatic	not formed (more than 44)	—	—	—			
P. no. 5	Male	Respiratory	7-9	40	10-12	30-35	Carrier-pigeon Gentle, but comparatively nervous		
		Somatic	2	42-45	25-27	50-55			
		Respiratory	3	8	20	40			
P. no. 12	Male	Respiratory	3	8	12-15	35-38	Carrier-pigeon Comparatively tame		
		Somatic	3	8	12-15	35-38			
P. no. 13	Male	Respiratory	2-5	8	11-15	not completed (more than 70)	Carrier-pigeon Active		
		Somatic	3	5	27-30	62-64			

呼吸条件反射の消去

条件呼吸反射、条件体性反射ともその消去の過程は、条件刺激（光）を無条件刺激（炭酸ガスおよびアンモニア）で強化することなしに一日に一〇回適用することによって観察された。一般的にいつて条件呼吸反射の消去の過程は、炭酸ガスの場合とアンモニアの場合でなんらいちじるしい差をしめさないように見えた。消去の最初の徴候は消去刺激を約一〇回適用しただけであらわれたが、完全な消去がえられるには、もっとも速い場合で約三〇回、遅い場合は一〇〇回以上も消去刺激を呈示することが必要であった。条件体性反射の消去速度についても同じことがいえる。消去の速度は表にしめされている。表からわかるように、この速度はもちいられたハトによって異なる。普通、条件呼吸運動も条件体性運動も波状を呈して消去される。われわれの観察では高等動物でみられるように（Bořoxob 1956; Xyropokera 1956）ハトにおいても体性条件反射が呼吸条件反射よりはるかに速く消去されるかどうか決定することはできな

第 3 図

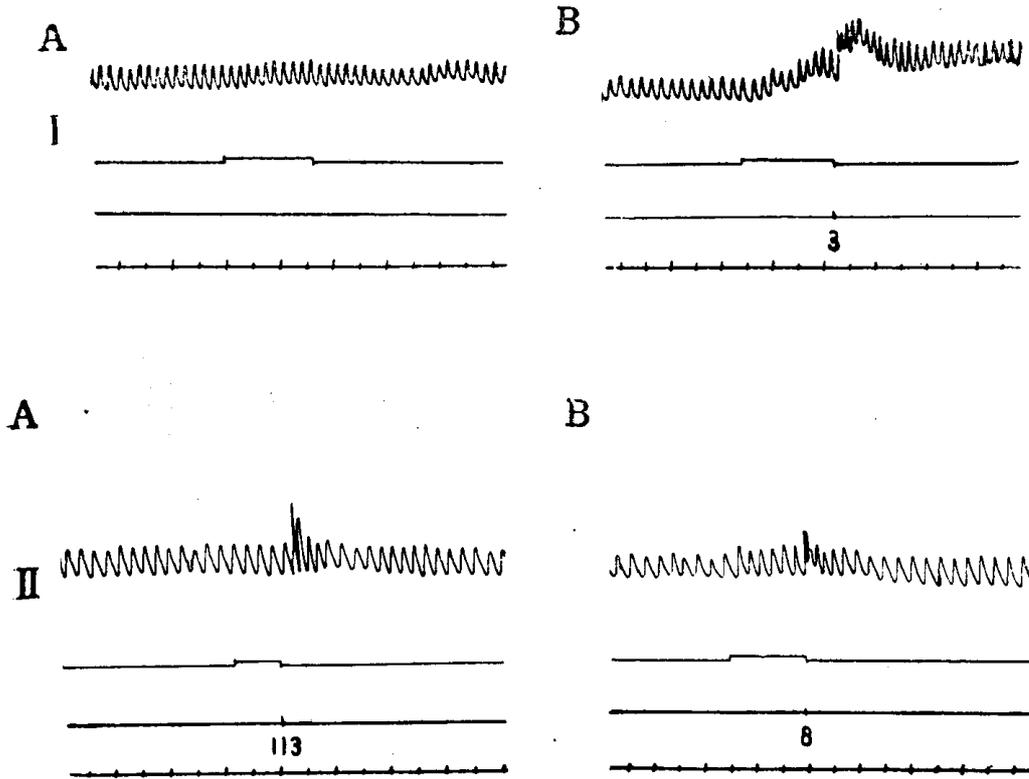


Fig. 3. Pneumograms before (A) and after (B) the formation of conditioned reflex by reinforcement of electric shock. I; Pigeon P.no. 10. Intervals of each trial were from 8 to 10 minutes. Note a quick formation of the respiratory conditioned reflex. II; Pigeon P.no. 4. Intervals of each trial were from 30 to 60 seconds. Note that there is almost no indication of the formation of the conditioned reflex (A), but it is quickly formed by changing the above-mentioned interval to that of from 4 to 6 minutes (B). See text for the explanation. Records are the same as in Fig. 1.

かった。しかしながら、ハトにおいては上述のことを支配する規則性はないといえるかもしれない。このことはあとで考察しよう。

電気ショックによる防御条件反射の形成

われわれは光と電気ショックを結合させて防御条件反射を形成するために一列の実験をおこなった。鳥類において体性運動反応と植物性運動反応のどちらが先行するかという事実にとくべつの関心がはらわれた。電気ショックを肢先にあたえると、ハトは全身的に反応し、そのさい両肢あるいは片肢の運動をともなう。肢の運動反応の型についてはいかなる一様性もみられなかった。このような体性運動はほとんどの場合、呼吸および心臓活動の促進をともなった。心臓活動の変化についてはあとで詳細に述べよう。呼吸リズムは正常の条件では一分間二二から七二であった。電気ショックをあたえると最大一分間に一二〇まで呼吸リズム

が頻回化することもみられたが、一般的には電気ショックによってひきおこされる呼吸頻度の増加は一分間五から四〇の範囲であった。

条件防御反射の形成速度についてえられた結果は表に示されている。表からわかるように弱い条件反射は体性のものも呼吸のものもきわめて急速に、すなわち一乃至一二結合で形成される(第三図(I))。最初に生じる体性条件反射の特徴は、ハトが首を振ることであるが、おそらくこれは全身的な運動なのであろう。しかし肢の運動は生じたとしても遅く生じ体の運動と一緒に生じるのである。条件呼吸反射の出現は体性反射に先行するのかもしれないが、このことは実験にもちいられたすべてのハトについてはいえない。

ほとんどの場合安定した条件反射は刺激を一〇乃至二〇回結合させると得られる。しかしながら安定した条件反射を確立するにもっと多くの結合が必要で、最悪の場合には形成することがまったくできなかった例も若干あることは考慮しなければならぬ。安定した条件呼吸反射が形成された場合には、呼吸リズムは一分間五乃至二五の範囲で増加した(第三図(I))。したがって呼吸リズムの条件性変化は、呼吸頻度の無条件性変化率よりも少い。詳細に検討したが安定した呼吸条件反射と体性条件反射が形成される絶対的な順序をあきらかにすることはできなかった。この問題については、ECGの条件性変化と関連して考察しよう。

強化を重ねれば重ねるほどより大きな体性反射が生じわめてしばしば肢の運動もそれに伴うことは通常あきらかなことである。しかしながら強化数を多くしても条件反射として局所的な肢運動をひきおこすことはできなかった。この観察は *Бирюков* の研究室でおこなわれた多くの実験 (*Секретарева, Караман, Карманова, Веднев, Фанарджян*) によってあきらかにされた観点と合致するものである。*Боков* (1955) はハトで肢の条件局所反射を形成することができたと述べているが、その実験結果からは承服できない。というのは *Бирюков* (1955) がすでに指摘したところであるが、*Боков* のキモグラフから判断するに、彼は体運動を見逃してそれを局所反射と考えたとしか思えないからである。

さらに無条件刺激としての電気ショックを一分以下の間隔で適用すると、四分以上の間隔で適用した場合とちがって体性防御条件反射も植物性防御条件反射(この場合は呼吸反射)も形成されなかった(第三図(II))ことは注目に値する。短い間隔で繰返し電気刺激をあたえた場合に条件反射が形成されなかった理由は、当該脳中枢に保護制止が形成される可能性に求められるべきだろう。

定位反射および条件反射中の心臓活動が、五羽のハトで ECG を記録することによって研究された。深い逆向き *P*、真直ぐな *QRS*、われわれの観察によれば、上述の誘導法でえられたハトの ECG はつぎのような形をしめた。

比較的高いR、小さいQ、Sは欠けているかあるいはほとんどあらわれなす。Tは逆向きで深く、STはSを識別するには短かすぎるが下向の傾向をもつてゐる。ハトのECGは、Аринчин (19486), Mehés and Péter (1934; Lepeschkin p. 193 より引用) / Swank and Bessey (1942, Lepeschkin より引用) の論文に図示されてゐる。Аринчин のは印刷が鮮明ではなすが、われわれの心電図形にもっとも似ているように思われる。Lepeschkin の叙述にしたがえば Swank and Bessey, Mehés and Peter のえた ECG の形はわれわれのものとは異なるようであるが、おそらくこれは用いた誘導法のちがいによるものであろう。

普通、心臓活動は光にたいしてあまり変化しない。光にたいして心搏の頻回化という形で ECG の変化をしめた一羽のハト (P. no. 17) でさえ、このような変化はきわめて急速に消去された。この観察は Аринчин (19486), Загорюлько (1956) がハトで見出したものと似ている。電気ショックによる心搏の増大は最大限正常心搏の三倍におよんだ。しかしながらこの増大の程度は使用したハトまたそのときの動物の状態に応じてかなり相異した。たとえばときとして、ショックをあたえても心搏にはほとんどいかなる変化もみられなかった。電気ショックによっては ECG の形は本質的には変化しなかった。

条件心臓反射の形成速度は表にしめしてある。表からわかるようにいくら強化しても条件心臓反射が形成されない場合がある。

第四図は条件心臓反射によって心搏が二〇七から最大三七五まで増大した ECG をしめすものである。条件心臓反射によって心搏が遅くなるような場合はなかった。しかしながらある場合には条件体性反応が生じているのに条件植物性反応が生じなかったことは注意しなければならない。条件心臓反射をひきおこすことが困難なハトでは一般に条件呼吸反射も形成しにくかった。条件心臓反射が存在する場合は条件呼吸反射は形成される傾向があつたが、このことは必ずしもつねにそうであるとはいえない。しかしながら植物性の成分間では条件心臓反射が概して呼吸反射よりも僅かに速く出現するようにみえる(表をみよ)。言葉を替えていえば、条件呼吸反射は条件心臓反射が明瞭にひきおこされていても生じないことがあるし、またさらに体性条件反射は必ずしも植物性反応——呼吸性あるいは心臓性の——を伴わないのである。上の観察は定位反射の生じる場合についてもいえる。

この実験では条件反射が形成できたハトでは条件刺激を電気ショックで強化することなしに適用して消去がおこなわれた。結果は表および第四図(B)にしめされている。消去の過程は実験にもちいられたハトによつてまったく異なつた。一般的には植物性条件反射、体性条件反射ともに消去は困難で波状を描いて漸次的に消失する。ある場合には形成された条件反射は消去刺激を一五〇回以上適用しても完全には消去されなかつた。しかしながら、われわれの実験結果では、体性条件反射が植物性条件反射より速く消去されたとは確

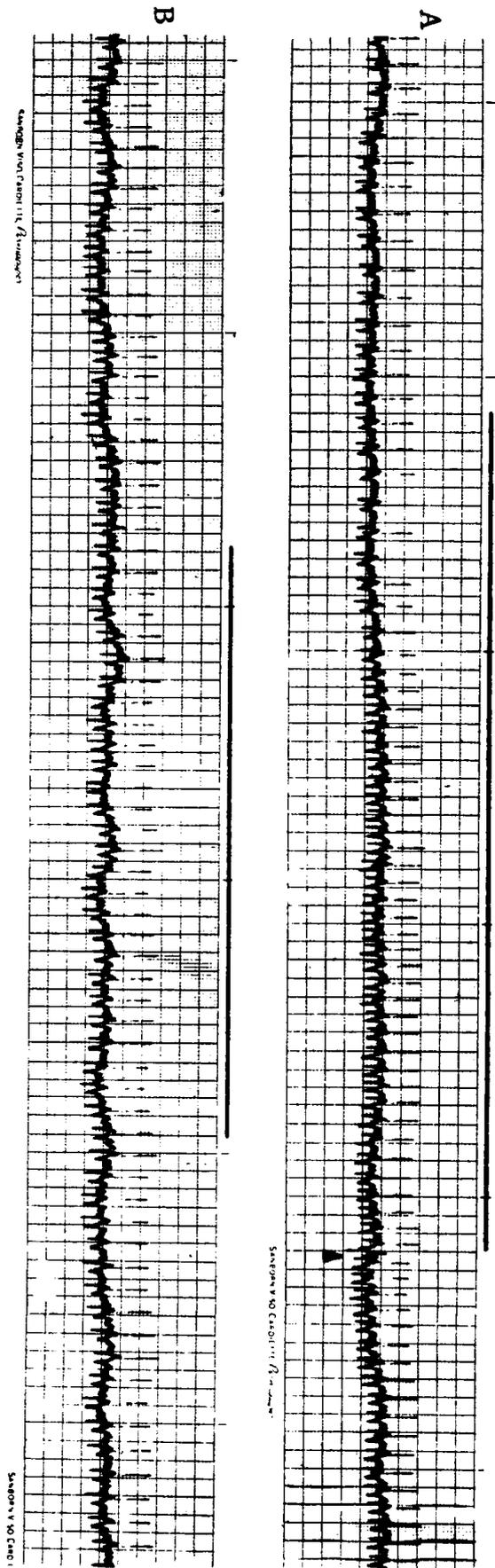


Fig. 4. ECG of pigeon P.no. 19. A illustrates a quickening of cardiac movement after 15 combinations. Frequency of the heart beats increased from 207 up to 375 per minute, while at the time that of the respiration, from 25 to 40 per minute, in their conditioned reflex. B indicates a complete extinction of the cardiac conditioned reflex after 43 applications of extinctive stimulus. At this time, frequency of the respiration slightly changed from 49 to 54 per minute, by introduction of conditioned stimulus. Long black lines; introduction of conditioned stimulus (light). Black triangular symbol; introduction of electric shock. Time indicated in each square, 0.2 sec.

実にはいえない。

すなわち、あるハトでは体性条件反射が植物性のものよりはるかに速く消去されたが、他のハトではそうではない。したがって、われわれは、体性条件反射と植物性条件反射の消去の過程における相互関係についてはいかなる規則性もあきらかにすることができなかった。この結果は Баропышко がやはりハトでみたところと矛盾するように思われるが、これはあとで論じよう。

結果の考察

防御条件反射も食餌条件反射も、体性および植物性の両成分 (component) を含む複合反射 (compound reflex) として実現されるということとはきわめてありそうなことである。したがって防御条件結合を形成するさい体性成分と植物性成分とのあいだにある関係をあきらかにすることは重要な問題である。この方向に沿ってきわめて豊富とはいえないにしても哺乳類にかんして研究がなされてきた。たとえば Ливанов (1952) はウサギの電気生理学的研究をもととして防御条件反射形成の比較的初期の段階においては、皮質中枢は皮質下にある呼吸中枢と結合をつくるようにみえると述べている。最近 Анохин (1956) は Касьянов の研究を引用しながら、条件反射反応を形成するさいこの反射に関係する代謝活動が最初に出現し、その結果呼吸活動が条件反射として形成されるのであると結論している。言葉を替えていえば、どのような条件刺激にたいしてもまず第一に呼吸成分が賦活され、つぎに数分の一秒遅れて体性反応がひきおこされるのである。したがって彼は植物性成分が条件反射活動に参加するにはそれを規制する皮質中枢があると考えている。彼は呼吸成分が定位反射、食餌条件反射、防御条件反射等の各反応におうじてそれぞれ異なった特徴をしめすことを強調している。条件反応が強固になる過程で体性成分と植物性成分とのあいだに關係が樹立されるには皮質の機能が必要だろうという上述の人たちの結論を、皮質の発達がきわめて悪いハトでえられた結果と比較することは興味のあることだろう。この問題に答えるには電気ショックを用いたわれわれの実験が例証になるだろう。ハトにおいてわれわれは条件反応の植物性成分——呼吸あるいは心臓の——が体性条件反射があらわれる前に形成されはじめることをあきらかにするいかなる規則性をも確立することができなかった。しかしながら同じくハトをもちいた Заропулько (1956) の結果についてふれねばならない。この結果はわれわれの結果と多少ちがっていて、防御条件反射を形成するさいまず第一に筋電図の条件性変化が、つぎに条件呼吸および心臓反射が、最後に体性条件反射が出現すると彼女は述べているのである。EMG にかんするかぎりそれが先行することはきわめてもつともらしい。われわれもまた Заропулько が記述したように植物性成分が体性成分に先行する場合を観察はしたが、ここではこのような規則的な先駆現象がみられなかったことが強調されるべきである。Заропулько の結果を詳細に検討すれば植物性反応は三乃至二〇結合のうちに生じているが、体性反応は一五乃至二五結合のうちに生じていることがわかる。したがって動物の発達水準が高くなればなるほどより多く皮質機能が作用し、その結果条件結合の形成過程および条件反応の実現に規則性が樹立されるのだと結論できるだろう。かくして条件反射の植物性成分がつねに体

性成分より前にあらわれるという事実は、鳥類より下等なレベルの動物には妥当しない。

これと関連して仔イヌおよび幼児で防御条件反射の個体発生を研究した *Болохов* (1956) および *Худорожева* (1954) の結果に言及することが有用だろう。きわめて若い仔イヌでえられた彼等のデータによれば、条件反応の呼吸成分は体性成分より前に最初の二乃至五日で出現した。すなわちこの両成分は同時に発生しないのである。生後日数が進み防御条件反射が安定するにしたがって、呼吸成分は体性成分と同じく皮質の調節機能をうけはじめ植物性系統の体制化がおこなわれ、その結果条件反応の両成分は一定の順序で共存するようになる。皮質機能がまだあまり発達していない初期段階においては鳥類でしめたように両成分間に明瞭な協働作用が存在しないと考えることは合理的なことだと思われる。

炭酸ガスあるいはアンモニア・ガスのような化学的刺激は、電気ショックとはちがって呼吸中枢に比較的直接に作用すると思われるが、この両ガスをもちいて形成した条件呼吸反射にかんするわれわれのデータによれば、条件呼吸反射の型は例外なしに呼吸運動を促進させるものであった。したがって、この問題について同じ目的でなされた研究を比較生理学の立場から簡単に概観することが必要であろう。

Болховитина (1948a, 1948b) は人間の条件呼吸反射は呼吸リズムを減少させるが、イヌでは普通それを頻回化させることをみいだした。*Савчук* (1948) もウサギで呼吸運動の条件性遅滞をえることは困難であったが呼吸リズムの促進は容易にえられたと報告してゐる。*Корнева* (1956) によれば条件呼吸反射はイヌおよびハトでは急速に形成されるがウサギでは容易に形成されなす。*Секретева* (1948b) はアンモニア・ガスをもちいて観察したが鶏で条件呼吸反射を形成することはできなかつた。しかしハトでは呼吸リズムの条件性促進を形成することができた。この結果はわれわれの観察とよく一致する。比較生理学的データをもとにして *Бирюков* (1948) は、リズムを促進させる型の条件呼吸反射は遅滞させるものよりはるかに速く形成されると結論している。しかし *Климова* (1955) は完全に *Бирюков* の結論を支持しているようには思えない。彼女のウサギでの実験は呼吸運動の促進と遅滞が外部刺激を適用したときの呼吸中枢の状態に依存するかどうかをみようとしたものだが、それによると呼吸リズムの条件性促進が最初にあらわれ、そのあとに呼吸リズムの遅滞がつづくのである。したがって呼吸中枢の変動性 (*lability*) の高低に応じてリズムの遅滞を形成する方が促進を形成するよりはるかに多くの時間を要する。さらに彼女は適用した刺激の生態学的因子がきわめて重要であることを強調している。呼吸中枢と皮質との機能的相互関係については *Климова* の解釈はきわめて重要である。しかしながら *Климова* の意見にもかかわらず、

われわれは Бирюков の見解の方が事実にあうものだと考える。

この問題にかんして条件心臓反射に注意する必要がある。人間をもふくめて哺乳類で条件心臓反射を形成する可能性をしめす文献は多々 (Быков, 1954)。しかし比較生理学的な観点からおこなわれた研究はごく少い。しかしながらそのなかで Аричин の多くの研究はきわめて包括的なものである。Аричин (1948a) はウサギではアンモニアが無条件刺激として心臓リズムを遅滞させること、同じ型の条件心臓反射を形成することができるがきわめて不安定なことをみいだした。しかしながら Аричин (1948b) によれば、ハトにおいてはアンモニアは心臓活動を促進させ、心臓促進の条件反射はきわめて急速に形成されるのである。またハトにおいては心臓活動の条件性遅滞はどんな種類の無条件刺激によっても形成されなかった。Аричин (1956) は心臓反射についてのその広範な研究にもとづいてつぎのように結論している。「トリではほとんどすべての刺激が心搏をいちじるしく上昇させるが、人間にまでいたる動物進化の段階を上昇するにつれてこれらの刺激が心搏を促進させることはだんだん少くなり、促進も遅滞も生じる移行期、さらには心搏の遅滞をひきおこす……心搏促進の条件反射は急速に形成されたが、遅滞の条件反射は系統発生にしたがって生じ完成し、促進反射より遅れて形成される。」Аричин のみいだしたところは上述した Бирюков の意見と一致して、動物の発達水準が高度になればなるほど植物性成分——心臓および呼吸の——の条件性遅滞はより容易に形成されることをしめすように思われる。電気ショックおよび嗅刺激をもちいたわれわれの実験でしめたように、真正皮質をもたない動物では植物性成分の条件性遅滞反射を形成することはほとんど不可能である。このことは動物の発達水準が低いほど、皮質機能に依存することの多い内制止過程が弱々 (Tuge 1956) という事実から説明されるだろう。かくして植物性成分の条件性遅滞反射は制止過程によって賦活されるだろうから下等動物では形成がきわめて困難なのである。

延髄に作用する皮質の内制止についてはつぎのことが考慮されねばならない。下等脊椎動物の網様体の詳細な解剖学的分析 (Tuge 1932) にもとづいて網様体はきわめて汎在的かつ錯綜した構造であるとの強い印象をうけた。この驚くべき巨大な神経器官は延髄において体性運動系と密接に関連しているが、これが植物性成分と体性成分とのあいだを調節する精細な皮質のメカニズムなしに活動すると、その機能はさらに汎在的な性格を帯びることは自明のことであろう。言葉を替えていえば、真正皮質をもたない動物の場合は網様体は体性成分と呼吸成分とのあいだの規則性をもたない条件反射活動に参加するのである。このような規則性が樹立されるのは系統発生がさらに進んでからである。

Бирюков の研究室の結果とおなじくわれわれはハトで肢の局所条件反射をひきおこすことはひきなかつた。Секеряева (1948a) はかなり困難ではあったがニワトリではこの反射は形成されハトでは形成されないことをみいだして、これにかんしてもちいる動物の生態学的条件の重要性を指摘した。局所条件反射にかんするかぎりわれわれの意見では、ハトにおいてもニワトリにおいても胚種期にすでに局所刺激によって後肢の無条件局所反射がひきおこされる (Tuge 1937) 事実によくに注意する必要がある。個体発生において汎在性全体反応から肢の無条件局所運動が出現するのと同様な形式を、系統発生において局所条件反射の発達に適用できるかもしれない。このことは局所条件反射が動物の生態的条件と関連した皮質の分析機能の発達に依存することをしめすように思われる。

この点について Бирюков (1952) はつぎのように結論している。「この種の(植物性の)条件反射の形成は、充分に大脳皮質が発達して生体の全活動を例外なしにその調節作用の下におくまでに高次神経活動が発達した段階に対応するように思われる。」彼の言葉はわれわれの実験結果と比べて一致しているばかりでなく、鳥類の高次神経活動をもあきらかにするようにみえる。最後にわれわれはあまり発達していない皮質をもった鳥類でのわれわれ自身の研究からして、つぎの Бирюков の説を支持するものである。「大脳皮質においては、動物性機能および植物性機能の統一がおこなわれ、その結果われわれは巨大な規模の生体の反応をもつのである……一時的結合のような複雑な活動が生じるためには、複雑な求心系が機能し、皮質性インパルスが皮質下において一定の方向に切換えられる必要があるとみとめねばならない。」(三六〇、三六一頁)。

要 約

(1) 電気ショック、炭酸ガス、アンモニア・ガスを無条件刺激とし、光を条件刺激としてハトで防御条件反射を研究した。条件反応の指標としては、呼吸運動、心臓運動、体運動を観察した。

(2) 炭酸ガスの強化によって条件呼吸反射は三乃至八結合で形成されたが、アンモニアの場合は二乃至九結合であった。両者とも呼吸条件反応は呼吸促進という形をとった。これらの手続きによって体性条件反応は一乃至五結合で出現した。呼吸条件反射が体性条件反射に先行するかどうかは決定できなかった。

(3) 電気ショックで強化すると防御条件反射は植物性成分——呼吸および心臓——も体性成分も急速に形成され、速い場合には一乃至三結合で出現した。この場合の反射も呼吸および心臓活動をそれぞれ促進させた。ECG の形は変化しなかった。しかしながら

わめて少数ではあるが、体性反射も植物性反射も形成されない場合があった。植物性成分が体性成分に先行することをあきらかにするような規則性を確立することはできなかった。

(4) 無条件刺激として電気ショックをもちいる場合、その適用間隔は普通四分以上であったが、これを一分以下にすると体性防御条件反射も植物性防御条件反射も形成されなかった。おそらくこれは当該脳中枢に保護制止が形成されるためであろう。

(5) 体性および植物性の防御条件反射を消去するにはかなり多数回消去刺激を適用することが必要であり、またその消去の過程は波状に経過した。体性条件反射と植物性条件反射のあいだには消去の速度についてはみるべき差がなかった。

(6) 多数回の結合にもかかわらず、肢の局所条件反射を形成することはできなかった。これは Бирюков (1955) の考えに一致する。

(7) 実験にもちいたハトでは呼吸心臓両成分とも条件性の遅滞はみられなかったことを内制止の系統発生という立場から考察した。

(8) 鳥類において防御条件反射が生じるさい体性植物性両成分間の関係を規制する規則性がみられない事実にかんして、高次神経活動の比較生理学の観点から考察が進められた。

〔附記〕 本論文は、Физиол. журн. СССР (露文) に掲載されることになっている。本研究にあたって、昭和医科大学助教授新谷博一博士より心電図にかんし種々教示をうけた。同博士に深謝の意を表したい。

References

- Анохин П. К., Журн. высш. нерв. деят., 6, 32, 1956
- Аринчин Н. И., Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 55, 63, 69, 1948аbв; Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тезисы и рефераты докладов, 11, 1956.
- Баяндуров Б. И., Сб. труд. каф. нормал. физиол. Томского мед. инст., 1934; Условные рефлексы у птиц, 1937.
- Баяндуров Б. И. и Б. Ф. Ларин, Тр. Томского мед. инст., 2, 1935
- Биряков Д. А., Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 7, 1948; Журн. высш. нерв. деят., 2, 518, 1952; Физиол. журн. СССР, 41, 721, 1955,
- Боков Г. И., Журн. высш. нерв. деят., 5, 420, 1955.
- Болховитина Т. М., Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 91, 101, 1948аb.
- Брыков К. М., Кора головного мозга и внутренние органы, 1954.
- Ведяев Ф. П., Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.", 144, 1955.
- Волохов А. А., Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тезисы и рефераты докладов, 45, 1956.
- Загорудько Т. М., Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.". 132, 1955; Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тезисы и рефераты докладов, 60, 1956.
- Карамян А. И., Физиол. журн. СССР, 39, 562, 1953; Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.", 194, 1955.
- Карманова И. Г., Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.", 168, 1955.
- Климова В. И., Физиол. журн. СССР, 41, 501, 1955.
- Корнева Е. А., Совещание по вопросам эволюционной физиологии нервной системы. Тезисы и рефераты докладов,

88, 1956.

- Ливанов М. Н., Тр. 15-го совещания по проблемам в. н. д., посвященного 50-летию учения акад. И. П. Павлова об условных рефлексах, 248, 1952.
- Осипова В. Г., Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.", 51, 1955.
- Попов Н. А., Тр. 11 Всесоюз. съезда физиол., 1928.
- Савчук В. И., Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 85, 1498.
- Секретарева Т. В., Тр. Воронежск. мед. инст., 14, 35, 81, 1948аб.
- Фанарджян В. В., Сб. "Вопросы сравнительной физиологии и патологии в. н. д.", 215, 1955.
- Худорожева А. Т., Журн. вышш. нерв. деят., 4, 93, 1954.
- Lepeschkin, E., Modern Electrocardiography. Vol. I. Baltimore, 1951.
- Mehes, J. and F. Peter, Arch. f. exp. Path. u. Pharmacol., 176, 226, 1934 (Cited from Lepeschkin).
- Swank, R. L. and O. Bessey, Arch. Int. Med., 70, 763, 1942 (Cited from Lepeschkin).
- Tuge, H., Jour. Comp. Neur., 55, 185, 1932; Jour. Comp. Neur., 66, 157, 1937; Academican Bikov's 70th Anniversary Volume, 1956.
- Tuge, H., I. Shima and K. Koga, Sci. Rep. Tohoku Univ., Biol., 22, 115, 1956.

Résumé

STUDIES OF THE CONDITIONED REFLEX IN THE LOWER VERTEBRATES

VI. DEFENSIVE CONDITIONED REFLEX IN PIGEONS

BY

Hideomi TUGE, Iharu SHIMA and Kazuko KOGA

- 1) The defensive conditioned reflexes in pigeons have been studied by applying electric shock, CO_2 - and NH_3 -gas, as unconditioned stimuli, with light as a conditioned stimulus. As the indices of conditioned reactions, the respiratory, cardiac and somatic body movements were observed.
- 2) By reinforcement of CO_2 the conditioned respiratory reflex was evoked after 3 to 8 combinations, while, in the case of NH_3 after 2 to 9 combinations. In both cases, the respiratory conditioned reactions were the quickening of respiration. By these treatments, the somatic conditioned reaction occurred after 1 to 5 combinations. It has not been decided whether or not the conditioned reflex of the respiratory component precedes that of the somatic component.
- 3) By reinforcement of the electric shock, the defensive conditioned reflex of the visceral components, either respiratory or cardiac, as well as that of the somatic component was very quickly formed; that is to say, by 1 to 3 combinations at the quickest. It showed the quickening of respiration and of cardiac activity respectively. The shape of ECG remained unaltered. However, a very few were found not to form the conditioned reflex of both the somatic and visceral components. It was not possible to establish a regularity which would reveal that the visceral components will precede the somatic component.
- 4) When an electric shock, as an unconditioned stimulus, was applied at intervals of less than 1 minute, instead of at intervals of more than 4 minutes, the defensive conditioned reflex of both the somatic and the visceral components was

not evoked probably due to the formation of the protective inhibition in the brain centers concerned.

5) The defensive conditioned reflex of both the somatic and the visceral components was extinguished after a considerable number of applications of extinctive stimuli, and in a wave-like form. No remarkable difference in the speed of extinction between the somatic and the visceral conditioned reflexes was observed.

6) It was not possible to produce a localized leg conditioned reflex, in spite of a larger number of combinations, this being in conformity with Biryukov's conception ('55).

7) That the conditioned slowing-down of both the respiratory and cardiac components was not observed in birds experimented upon, was discussed from the phylogenetical point of view of internal inhibition.

8) The fact that an absence of regularity was observed, ruling out a relationship between the somatic and the visceral components in the realization of the defensive conditioned reflex in birds, was discussed in the light of the comparative physiology of the higher nervous activities.

(The Biological and Physiological Laboratory, Hosei University, Tokyo)