

運動条件反射のメカニズムの模式図に関する 考察：比較生理学的研究にもとづく

SAKANO, Noboru / サカノ, ノボル / カナヤマ, ユキタカ /
ツゲ, ヒデオミ / TUGE, Hideomi / KANAYAMA, Yukitaka / 柘
植, 秀臣 / 金山, 行孝 / 坂野, 登

(出版者 / Publisher)

法政大学社会学部学会

(雑誌名 / Journal or Publication Title)

社会労働研究 / Society and labour

(巻 / Volume)

11

(号 / Number)

1

(開始ページ / Start Page)

97

(終了ページ / End Page)

117

(発行年 / Year)

1964-07-01

(URL)

<https://doi.org/10.15002/00017638>

RESUME

Some Ideas on the Schemes of the Mechanism on the Motor Conditioned Reflexes Based on the Comparative Physiological Studies

by

Hideomi Tuge, Yukitaka Kanayama and Noboru Sakano

It is stated that there are still controversial opinions concerning the neural mechanism of the motor conditioned reflex among physiologists and psychologists. An approach to this problem from a view of phylogeny and ontogeny is of considerable importance. Comparative studies of the motor conditioned reflexes from invertebrates to vertebrates indicates that it is not easy to draw a clear distinction between the so-called instrumental and the classical conditioned reflex in their manifestation and the neural mechanisms involved. Certain hypothetical schemes of the motor conditioned reflex in both the alimentary and the defensive, are presented with emphasis in illustrating (1) detailed process of differentiation in various analysers, particularly within the kinesthetic analyser, and of the two-way temporary connections depending on the law of relative strength of stimuli, and (2) the biological significance of reinforcement in both the alimentary and the defensive conditioned reflex.

Theories insisting that the neural mechanism of the so-called instrumental conditioned reflex differs from that of the classical, are criticized from the points of view above stated, together with recent experimental data in neurophysiology concerning the kinesthetic analyser, in particular. Finally, a brief account of the second signalling system is considered in connection with the elaboration of volitional motor conditioned reflex in both the somatic and the visceral function.

33. Skinner, B. F. The behavior of organism: an experimental analysis. New York: Appleton-Century, 1938.
34. Soltysik, S. & Kowalska, M. Studies on the avoidance conditioning. I. Relations between cardiac (type I) and motor (type II) effects in the avoidance reflex. *Acta Biol. Exper.*, 1960. XX. 157-170.
35. Soltysik, S. Studies of the avoidance conditioning. III. Alimentary conditioned reflex model of the avoidance reflex. *Acta Biol. Exper.*, 1960. XX, 183-192.
36. Stępień, I. & Stępień, L. The effect of sensory cortex ablations on instrumental (type II) conditioned reflexes in dogs. *Acta Biol. Exper.*, 1959, XIX, 257-272.
37. Takeda, K. Classical conditioned response in the honey bee. *J. Insect Physiol.*, 1961, 6, 168-179.
38. Tuge, H., Kanayama, Y. & Ochiai, H. Studies of the conditioned reflex in the lower vertebrates. IV. Differentiation in gold-fish. *Annual Report of Japan Sea Regional Fisheries Research Laboratory*, 1956, No. 3, 23-33.
39. Tuge, H. Conception of the formation of conditioned connection, based upon the comparative studies of physiology and neuroanatomy. *Congres Nat. Sci. Med., Com. d. Invites Etran.*, Bucarest, 1957, 61-70.
40. Tuge, H. Comparative study of ontogenetic development of unconditioned and conditioned reflexes. *Plzen. Lek. Sbor.*, 1961, sup. 3, 147-154.
41. Tuge, H., Kanayama, Y. & Chang, H. Y. Food motor conditioned reflex and electrical stimulation of the brain stem reticular formations. *Jap. J. Physiol.*, 1962, 12, 1-16.
42. Voronin, L. G. Some results of comparative-physiological investigations of higher nervous activity. *Psychol. Bull.*, 1962, 52 161-195.

- Publ. Staz. Zool. Napoli, 1954, **25**, 67-93.
17. Coghill, G. E. Anatomy and the problem of behavior. London, 1929.
 18. Coghill, G. E. The structural basis of the integration of behavior. Proc. Nat. Acad. Sic., 1930, **16**, 637-643.
 19. Dobrzecka, C. & Konorski, J. On the peculiar properties of the instrumental conditioned reflexes to "specific tactile stimuli". Acta Biol. Exper., 1962, XXII, 215-226.
 20. Endroczi, E., Yang, T. L., Lissak, K. & Medgyesi, P. The effect of stimulation of the brain stem on conditioned reflex activity and on behavior. Act. Physiol. Acad. Sci. Hung., 1959, XVI, 291-297.
 21. Frings, H. The loci of olfactory end-organs in the Blowfly *Cynomyia cadaverina*. J. Exp. Zool., 1941, **88**, 65-93.
 22. Gellhorn, E. Prolegomena to a theory of emotions. Perspec. in Biol. and Med., 1961, **4**, 403-436.
 23. Herrick, C. J. George Ellett Coghill. Chicago, 1949.
 24. Hilgard, E. R. & Marquis, D. C. Conditioning and learning. New York: Appleton-Century-Crofts, 1940.
 25. Kimble, G. A. Hilgard and Marquis' conditioning and learning. New York: Appleton-Century-Crofts, 1961.
 26. Konorski, J. & Miller, S. On two types of conditioned reflex. J. gen. Psychol., 1937, **16**, 264-272.
 27. Konorski, J. Conditioned reflexes and neuron organization. New York: Cambridge University Press, 1948.
 28. Liddell, H. S., Olds, J. & Sperry, R. W. Post-Pavlovian development in conditional reflexes. "The central nervous system and behavior" (edit. by Mary A. B. Brazier), New York, 1959.
 29. Mountcastle, V. B. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex. J. Neurophysiol., 1957, **20**, 408-434.
 30. Pavlov, I. P. Selected Works edited by Kh. S. Koshtoyants (translated by S. Belsky). Foreign Languages Publishing House. Moscow, 1955.
 31. Rose, J. E. & Mountcastle, V. B. Touch and kinesthesia (in "Handbook of Physiology, 1, Neurophysiology, vol. 1"), 1959.
 32. Sakano, N. Some models of interaction of verbal and non-verbal systems. Psychologia, 1963, **6**, 92-100.

REFERENCES

1. Анохин, П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. Медгиз, 1958.
2. Асратян, Э. А. К физиологии временной связи. Труды 15-го совещания по проблемам высшей нервной деятельности, посвященного 50 летию учения академика И. П. Павлова об условных рефлексах. Изд. АН СССР, 1952. стр. 68-99.
3. Веритов, И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. Изд. АН СССР, 1961, стр. 117.
4. Выков, К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. Медгиз, 1944.
5. Гасто, А., Юс, А., Моррел, Ф., Сторм ван Леевен, В., Беккеринг, Д., Камп, А. и Верре, Ж. Электроэнцефалографическая характеристика образования условных рефлексов у человека. Журн. высш. нервн. деят., 1957, 7, 25-38.
6. Иорданис, К. А. Научн. докл. высш. школы, No 3, 1958.
7. Касаткин, Н. И. О раннем онтогенезе условных рефлексов человека. Доклад на XIX Международном физиол. конгрессе 1952; 1953.
8. Коган, А. В. Основы физиологии высшей нервной деятельности. Медгиз, 1959.
9. Крепс, Е. М. О реакции асцидий на внешние раздражения. Арх. биолог. наук, т. XXV, вып. 4-5, 1925, стр. 197-226.
10. Павлов, И. П. Полн. собр. соч., т. 111, кн. 2. Изд. АН СССР, 1951, стр. 316.
11. Сеченов, И. М. Рефлексы головного мозга. Изд. 'Прибой' 1926.
12. Скипин, Г. В. К вопросу о локализации процесса условного внутреннего торможения у собак. Журн. высш. нервн. деят., 1956, 6, 21-31.
13. Солтысик, С. К вопросу о межцентральных отношениях в пищевых условных рефлексах 11 типа. Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных. Изд. АН СССР, 1960, стр. 58-60.
14. Цуге, Х., Ии, А., Канаяма, Ю. и Охиаи, Х. Исследование условных рефлексов у низших позвоночных (золотая рыбка и красный тай-*Pagrosotus major*). Журн. высш. нервн. деят., 1956, 5, 461-468.
15. Asratyan, E. A. I. P. Pavlov-His life and work. Moscow, 1953.
16. Boycott, B. B. Learning in *Octopus vulgaris* and other cephalopods.

は第2信号系との関連のもとでのみ起り随意運動は人間と動物の両者にみられる。もしこのように考えるなら、所謂臓器的道具的条件反射を含む、臓器的機能の意志的支配は人間のみにもみられるものである。Hilgard と Marquis²⁵⁾ によって示されているとおり、訓練によって心臓鼓動を止めることのできるヨガの実験は代表的な例である。しかし、このことについて考え方に混乱があるようである。そのためには、Bykov とその共同研究者⁴⁾ によって明らかにされたように臓器的機能と第2信号系の関係の真の意義が理解されていなければならない。このことの神経メカニズムについていえば、我々は臓器性機能の意志的支配は人間では第2信号系の発達による錐体路系の異常な発達に依るものだと暗示することができるにすぎない。

結論として我々は、高等動物でも、人間でも、所謂条件反射の第I型と第II型の差異は明白なものでないことを指摘しなければならない。確かに、二つの条件反射の表出についていえば、両者に差異を求めることができるかもしれないが、二つの型の間違った神経メカニズムの概念を持ちだすことは正しくないといわなければならない。

摘 要

生理学者と心理学者のあいだには、運動条件反射の神経メカニズムについて種々の異った見解がみられる。この問題の解明には、系統発生と個体発生の観点から研究することが重要と考えられたので、無脊椎動物から人間にいたる運動条件反射の比較研究が概観された。それによると、所謂道具的条件反射と古典的条件反射の発現様式にもそれらの神経メカニズムにも明確な区別をなすことは困難である。食餌および防御の運動条件反射の仮設的模式図が、次の点を強調しつつ提出された。

(1) 各種の分析器、とくに運動覚分析器内における分化の詳細な過程、刺激の相対的強度に依存する二方向性一時結合の過程、(2) 食餌および防御条件反射における強化の生物学的意義。

所謂道具的条件反射の神経メカニズムは古典的条件反射のそれとは異なるという各種の学説にたいして上述の観点ならびに、とくに運動覚分析器にかんする最近の神経生理学的実験結果から批判が試みられた。最後に、体性的と臓器的機能にかんする意志的運動条件反射の形成について、第2信号系の観点から考察されている。

質下および脊髄断位で示されるように、皮質の運動覚分析器においては、伸展に關与するニューロン群が興奮されるなら、屈曲のニューロン群は抑制されるだろう。皮質運動野において、このようなことが生じる可能性については今後確められなければならないけれども、条件づけにおける抑制過程は、この問題に關連して特に注目に値することである。

光の条件刺激で形成されたサカナの食餌運動条件反射が消去されていったら、どうということが起るだろうか？ その結果（柘植ら^{14,38}）、サカナは、非常に特徴ある様子をして光から逃げるようになる。同じ現象は自由環境におけるイヌでも觀察されている^{2,27}。すなわち、その信号は、あたかも防御反射を起すごとく、生物学的に負の反応を起すように変わったのである。Pavlov³⁰ は、つぎのように述べている。「逆に、生活過程を妨害しおびやかす、生体と環境との平衡を破壊するかもしれないものすべてから遠ざかる運動、そのようなものすべての排斥・抛棄は、否定的な反応——負の運動である」（308頁）。

従って、Mountcastle らの結果と、上記の拮抗運動の生物学的關係を考えあわせて、拮抗運動の出現は Pavlov による一時結合の法則によって完全に理解されるものであって、Konorski のように、第 I 型と第 II 型の条件反射の本質的な差異の一つであると考えすることは正しくない。

われわれは食餌と防御反射の關係にかんする問題を詳しく議論するつもりはないが、一つの重要な点に触れておかなければならない。これらの反射は必然的に、動物の感情や情動をあらわす臓器性機能に結びついている。Gellhorn²² は、つぎのように考えている。「これらの運動は二つの群にわけられる。刺激体から引込む運動と、その方に向う運動であって、前者は、物体との（有害な）接触を少くし、後者では大きくすることである」。そして「刺激体に向う運動を起す、反射や活動は、引込むことを結果する運動とは違って、安寧の感情がともなうことを特色とする」。道具的あるいは古典的条件反射のいづれでも、臓器性条件反射を考慮する場合には、Gellhorn の考えは有意義である。このように考えるなら、われわれの概念の F. C. C. と D. C. C. の關係は、臓器性条件反射が食餌と防御反応と密接に結びついているところの運動覚メカニズムの領域内で理解されるだろう。

最後に、本論文では触れなかった人間の運動条件反射について考察してみよう。周知のとおり人間の高次神経活動では、人間と動物を區別する第 2 信号系が附加されている。従って、人間の運動条件反射を第 2 信号系の観点から論じてみる必要がある。この問題には、Voronin⁴² の概念が非常に有益である。これについて、まずわれわれは、所謂意志的 (volitional) 運動と随意 (voluntary) 運動の支配の間の差異を明確にする必要があると考える（坂野³²）。この差異を明確にしている生理学者と心理学者は非常に少ないように思われる。我々の用語では、意志的運動

合によって訓練された道具的運動は、網様体刺激による大脳機能の全般的昂揚によって生起するのである。同時にこのことは、運動覚分析器との間につくられる一時結合は、いづれも、極めて強固であるということの意味している。Voronin⁴²⁾ は、比較研究から、運動条件反射の形成には、運動覚信号は外受容性刺激に優位すると結論している。よく知られている事実であるが、食餌運動条件反射は新生児の誕生後非常に早い時期に固有受容性条件刺激との結合で形成されることは興味深い⁷⁾。

Pavlov³⁰⁾ は彼の講義のなかで、次のように述べている。「この結合（運動覚細胞とそれに対する運動細胞との皮質結合）は全生存期間を通じ常に拡張し完成化されて行くので、高等動物とくに数ヶ月のうちに自分の最初の運動を支配することを学ぶ人間の最初の期間は、この結合を形成するために費やされるのである」（308頁）。運動覚分析器と皮質の他の分析器間の一時結合についていえば、皮膚分析器が運動覚分析器と最も密接な関係にあることは明らかである。Dobrzecka と Konorski¹⁹⁾ の最近の研究は、道具的条件反射は、その運動活動に属している皮膚の部分に与えられた触条件刺激の方が他の部位の皮膚刺激によるよりもより強固に形成されることを明らかにしているが、この事実は極めて重要である。そこで、彼らは、このような刺激を“特殊触刺激”と名づけている。すでに、Anokhin¹⁾ によって確められたことではあるが、摘除実験の結果から、Stepién と Stepién³⁶⁾ は道具的条件反射の形成にあたって、触覚と固有受容性信号は不可欠であると述べている。疑いなく、所謂迷路学習の基礎になる神経メカニズムは、後に述べるように、連鎖条件反射における皮膚と運動覚分析器間の一時結合によって説明されるべきである。これに関連して Gastaut ら⁵⁾ の道具的条件反射と脳電図研究は非常に意義深い。彼らは、人間において、運動覚分析器の条件性抑圧は他の皮膚覚分析器に比して、最も早く出現することを明白に認めた。かりにピアニストは1分間に800ノート位の速さでピアノの鍵を弾くことができるということを想像するなら、運動覚分析器を経由する運動条件反射が異常の速さで形成されるという事実を容易に理解することができよう。

Mountcastle と共同研究者^{29,31)} の微小電極法による一連のすぐれた実験は、運動覚分析器の単位活動の生理学的分析であるが、その結果はこの問題にたいし貴重な知識を提供しているように思われる。彼らの発見によれば、皮質の運動野には例えば、肘の伸展屈曲に対しそれぞれ活性化されるニューロン群が存在する。もし、この事実が正しいとするなら、運動と姿勢における運動覚分析器と他の分析器間の一時結合を形成する神経要素がどのように決定されるかは、その行動の生物学的意義のうちに求められねばならないというように考えられる。Coghill^{18,23)} は、運動分析器の分化についてつぎのように述べている。「全体様式メカニズムは抑制され、反射（局在的運動活動に関連して）は興奮される」。より正確にいうなら、皮

射のなかに含まれているメカニズムによって説明されるべき性質のものである。Jordanis⁶⁾ は運動条件反射の比較研究において、サカナは運動を分析綜合する能力においてカメより優れていること、つまり、サカナは三種の運動反射を分化することができるが、カメは二種の運動反射を分化するにすぎない事実を見出している。従って、運動覚分析器の能力は、すべてではないとしても、動物の生態と体制に依存するように見える。上述の論議から明らかなように、この問題の中心課題は、種々の分析器と運動覚分析器の間の一時的結合と、運動覚分析器と運動ニューロン間の一時的結合に関する詳細なメカニズムを解明することである。Pavlov¹⁰⁾ は、運動覚分析器は、すべての外受容器と内受容器の皮質代表部と神経結合する能力をもっているが、このことが随意運動性条件反射 (voluntary motor conditioned reflex) の生理学的基礎でもあることを指摘した。しかし、運動覚分析器がいかに運動ニューロンと結合するかは生理学的にはまだ解明されていない。しかも、この問題に対する神経生理学的研究はきわめて少ないようである。しかし、最近、Beritov³⁾ とその学派の人々の研究と Mountcastle とその共同研究者^{29,31)} の研究によって、この問題にかんする我々の知識は非常に豊富になってきたが、これらについては後で述べることにする。

Coghill¹⁷⁾ は筋と皮膚の神経分布の発達に関する組織学的研究から、筋の受容器は皮膚のそれらより早く発達することを発見した。この発見は運動覚系統は運動機能と発生の最初から密接な関係のものに発達することを示した点で非常に重要なものといえる。運動覚分析器と運動ニューロン間の中枢における関係は、反対の順ではあるが、もともと末梢の運動器官におけると同じような配置からなっていると考えられる。Beritov³⁾ によれば、皮質の体性運動野においては、固有受容器的インパルスは他の外受容器的インパルスとは違って、運動覚分析器から運動ニューロン (Betz cell) への結合は星状細胞を介することなく直接に介在細胞を経由して行われる。この事実は、運動覚分析器と運動ニューロン間の神経結合が極めて速く、強固に作られるという理由であるかもしれない。従って、運動覚分析器のニューロンの興奮は、あたかも無条件反射弓の一部を構成するように運動ニューロンの興奮を起すと想定できよう。

このことに関連して我々がネズミを用いて行った挺子押し条件反射の実験のことに触れてみよう。条件刺激、たとえば光の適用で食餌をうるために挺子を押すように訓練したネズミで、中脳網様体を埋め込み電極によって極めて弱い電圧で刺激するなら、そのネズミは条件刺激に対すると同じように挺子押しをやるのである (柘植ら¹⁴⁾)。

同じ現象は、イヌで Lissak ら²⁰⁾ によっても観察されている。もし、運動覚分析器と食餌相関中枢との間に非常に強固な一時的結合ができてい

型の食餌条件反射のメカニズムの解明にも誤りを犯している。その典型的な例は、「回避反射の食餌条件反射模型」³⁵⁾ である。論述の詳細はここでははぶくが、彼等の基本的な誤りは、食餌及び防御条件反射に関する Soltysik^{13,34)} の図式に典型的に現われている。一時結合のメカニズムを説明するのに、どうして食餌中枢と飢餓中枢 (alimentary and hunger centers) の間の区別だけでなく、防御中枢 (defensive center) とその抑制性の相対部 (inhibitory counterpart) との区別をつける必要があるだろうか。

Soltysik は「回避反射の食餌条件反射模型」³⁵⁾ の中で、条件抑制体がすでに作用している正の条件刺激に加えられるような方法で与えられた場合、その条件抑制体は条件刺激だけに強い防御的な影響をおよぼす。しかもそのことは、条件抑制複合が、興奮性の試行をとまわずに何回もくりかえし与えられる場合にも変わらない、と述べている。彼はこの現象を、消去への抵抗が非常に強い回避条件反射の場合と同じ神経メカニズムによって説明しようとした。これは、前節に述べた Soltysik による回避反射の場合とは異って、条件抑制の普通の例である。要するに、この場合には、正の条件刺激だけが強化されずに与えられるということがないので、消去への抵抗が非常に高くなるのは、きわめて自然なことなのである。

Soltysik による回避条件反射実験に類似する代表的な例と考えられる我々の食餌条件反射の実験によれば、消去の速度は条件反射形成の過程における運動覚分析器内の分化の程度に依存することがわかった。我々の実験 (I) では、条件刺激の適用前に、ネズミは挺子押しが食餌強化によって訓練され、挺子—食餌の結合が完成した後に条件刺激、すなわち光が導入された。他の実験 (II) では、ネズミは実験の最初から点灯された時に挺子を押すように訓練された。消去の速度は、後者より前者におけるほうが速いことが明らかに示された。

この結果は、消去の速度は K_2 と食餌、或は条件刺激との結合の度合によって部分的に決定される。換言すれば、実験 (I) では、問題としている道具的条件反射は 2 次条件反射と 1 次条件反射の条件抑制であって、実験 (II) では、複合刺激の一成分の条件抑制にもとづく道具的条件反射である。前者の場合には、内抑制が後者の場合よりはるかに発達しているので、消去抵抗は低い。実験結果は、いかなる場合でも、道具的食餌条件反射における消去抵抗は回避条件反射におけるものより低いということを示している。当然のことながら、このことは既述のとおり強化の生物学的意義の相違によるものである。

消去の速度とはべつに、条件反射の二つの型の形成の速度については多くの心理学者の間で論議されている²⁵⁾。われわれの見解では、この二つの反射の型の本質的な相違としてこの速度の相違を考えることは正しいと思わない。なんとすればこの現象は運動覚分析器内の分化の能力と、高次の条件反射あるいは連鎖運動条件反

における以上のような強化の特殊な意味を無視あるいは誤解している。そのために回避条件反射のメカニズムを解明するにあたり誤りにおちいったと思うが、Soltysik¹³⁾の図式にはそれが典型的に現われている。詳細についてはのちに述べよう。

要するに、強化の意味の違いを除けば、防御条件反射の二つの型における興奮巢のあいだの一時結合は、食餌条件反射のそれと同一である。

論 議

Konorski^{26,27)} は、条件反射の第I型と第II型の差異について条件反射の第I型は、無条件刺激によって生みだされる反応と同じ型のもの、つまり同種の反射であり、一方、道具的条件反射は、無条件刺激による反応とは異った型のもの、つまり異種の反射と考えられると論じている。しかし、我々の意見では、前節で指摘したように、これを二つの反射のあいだの質的な差とみなすことは正しくないと思う。というのは、この現象は運動分析器（我々の図式では K_1 と K_2 ）内部の分化の能力及び高次な条件反射のメカニズム、もっと厳密に言えば、連鎖運動条件反射 (chain motor conditioned reflex) のメカニズムによって説明されるべき性質のものだからである。

さらに、本質的な問題は、回避条件反射における強化の生物学的な意義と他の条件反射のそれとの違いにある。Konorski^{26,27)} は、回避反射のメカニズムを次の二つの仮定にたって説明しようとしている。1) 回避運動の遂行に基ずく自己受容刺激は、CS によって起こされる古典的防御条件反射の条件抑制体 (conditioned inhibitor) (CI) である。2) CI が強化されずに CS と一緒に与えられる場合は、CS に対する条件反射の消去はおこらない。従って道具的条件反射 (CI) の前に与えられる CS は、その興奮の特性を保持し、従って回避 (道具的) 条件反射は、特に消去しない自己安定性 (self-stabilizing) あるいは自己防衛性 (self-protecting) を示す。こういう仮定は、当面の問題の本質的な側面にとかく混乱をもちこむように思われる。事実是这样だ。すなわち、回避条件反射における強化の生物学的意味は US が与えられなくなることであり、従って、 K_2 の興奮 (回避条件反射の遂行) によって達成される防御相関中枢における興奮過程の低下ということが強化の意味なのである。生物学的の見地からすれば、回避運動の遂行は古典的防御条件反射の条件抑制体ではなく、むしろ、その生物学的に正の意味をもった条件強化体 (conditioned reinforcer) である。それは強化が (この場合には強化は US の適用にあたるが) 毎回与えられる食餌条件反射の場合と同じ神経メカニズムに従う。結局回避条件反射のメカニズムにはなにも特別なものはない。

Konorski とその学派は、回避条件反射のメカニズムを誤解しているので、第II

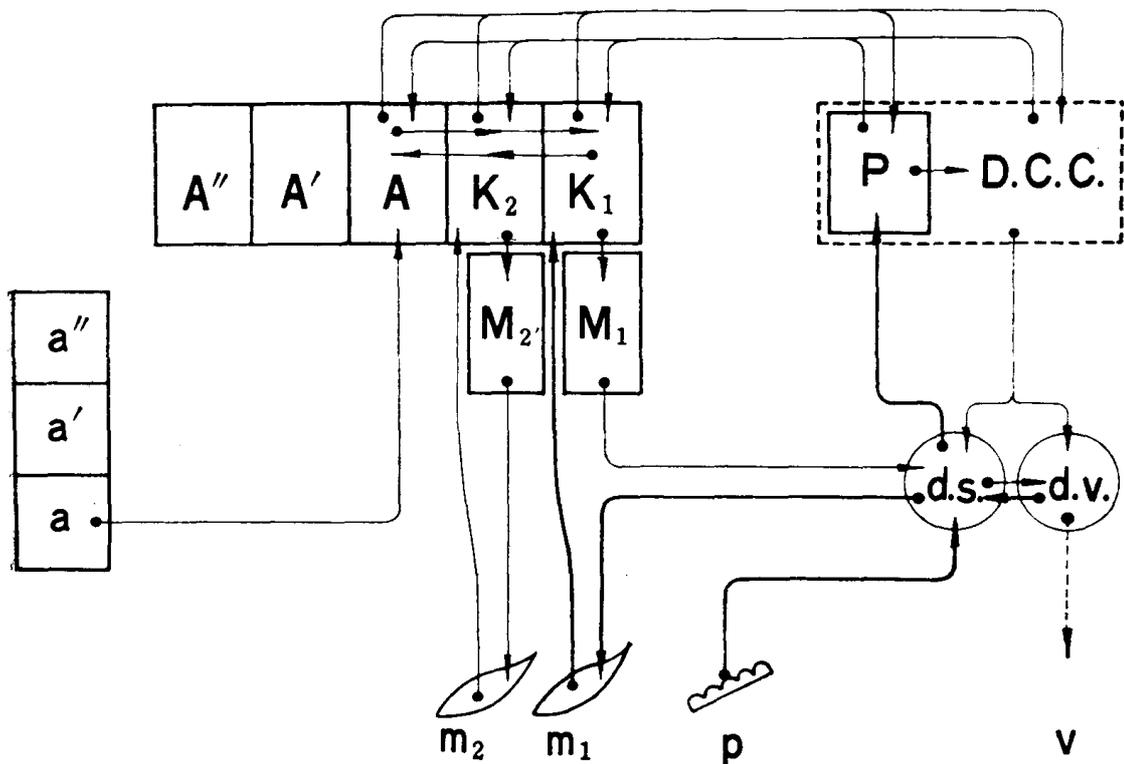


FIG. 2. SCHEME OF DEFENSIVE CONDITIONED REFLEX

aconditioned stimulus (CS)

a', a'' situational stimuli

A cortical analyser of CS

A', A'' ...cortical analysers of situational stimuli

K_1 kinesthetic analyser of unconditioned motor reaction

K_2 kinesthetic analyser other than K_1

M_1 cortical motor center of K_1

M_2 cortical motor center of K_2

m_1 muscle corresponding to M_1

m_2 muscle corresponding to M_2

Pcortical pain analyser

$D. C. C.$...defensive correlation center

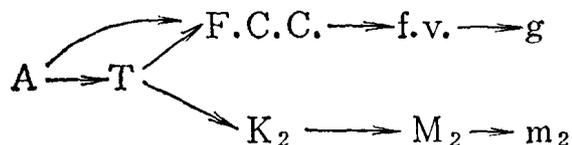
$d. v.$ visceral motor element of the lower levels of the brain and spinal cord related to the unconditioned reflex arc of the defensive reaction

$d. s.$somatic sensory and motor elements corresponding to $d. v.$

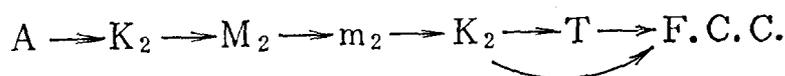
pperipheral pain sense organ

veffectors of visceral component

ちになる。それがどうなるかは、当該興奮巢の強さと、与えられる諸刺激の間の空間的、時間的關係とによって決定され、それによって、どの一時結合が優位するかが決まる。一つは、



であり、もう一つは、



である。

(2) 防御条件反射

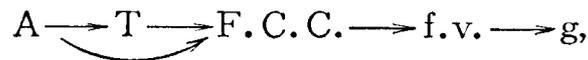
第2図は、防御運動条件反射の図式である。基本的には、食餌条件反射のそれと同じである。のちに検討するように、防御条件反射の場合には、強化の意味が食餌条件反射のそれと異なる。例えば、一つの痛刺激が皮膚に与えられた場合、皮質の皮膚痛覚分析器 (skin pain analyser) (P) の興奮は無条件刺激によってひきおこされるために、防御相関中枢 (defensive correlation center) (D. C. C.) の興奮は、おなじ無条件刺激によって生じる m_1 の活動がひきおこす K_1 の興奮によって弱められ、あるいは拭いさらされる。これが所謂古典的防御条件反射 (classical defensive conditioned reflex) における強化の意義である。これに対して、食餌条件反射の場合には、F. C. C. の条件反射的興奮の低下、すなわち、強化は、(我々の図式に関する限り) T の無条件的興奮によってのみ達成される。防御条件反射の場合には、 A' , A'' , ……と K_2 の興奮は、P と D. C. C. の興奮の低下には無効なので、無関になる。

次に、所謂道具的防御条件反射 (instrumental defensive conditioned reflex) の分析にすすもう。この図式の K_2 は、受動的もしくは能動的 (定位探索活動) 脚上げの運動分析器を示す。この興奮が防御条件反射の本質的な条件として加えられる場合を考えてみよう。これは所謂道具的条件反射である。その場合 K_2 が興奮すると、無条件刺激はなにも与えられなくなる。いいかえれば条件反射が形成されてしまえば、Pは無条件的には興奮しなくなる。道具型の防御条件反射の場合には、強化の意味が、無条件刺激の適用とは違うことを強調しなければならない。すなわち、強化の生物学的な意義は、無条件刺激が、 K_2 の興奮によって与えられなくなる点にある。

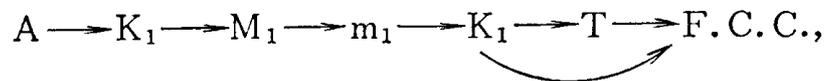
Konorski とその共同研究者達は、所謂道具的防御条件反射 (回避条件反射)

F. C. C. との条件性の興奮を起こし、次に、無条件刺激が与えられることによる T の無条件性の興奮と、更にそれにもなう食餌相関中枢一般の条件性の興奮の低下とによって強固なものになる。ここで重要なのは、食餌条件反射の場合、T の無条件的興奮と F. C. C. の条件的興奮の低下とが、強化の生物学的な意義なのだということである。

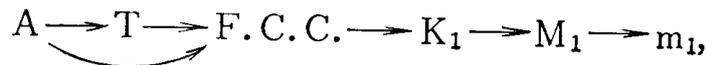
そこで、条件食餌唾液反射 (conditioned alimentary salivatory reflex) の形成は、次のようになる。



又、摂餌運動反射 (feeding motor reflexes) は、



あるいは、



(この条件反射弓は、T と F. C. C. あるいは、K₁ における事態を情報する興奮巢 A への回帰性求心線維 (return afferents) によって保持される)。

所謂道具的条件反射の場合は、特に K₂ の興奮の意義が加わっている。図式の K₂ は、ある場合は、挺子押しにおける前肢の受動的な運動を分析する運動覚分析器であり、他の場合は、例えば、偶然の挺子押しに起因する定位探索活動の運動覚分析器である。

K₂ が定位探索活動の運動覚分析器である場合にも、一時結合の過程で、始めの定位活動としての意味をもっていた信号活動は、次第に新らしく形成される T と F. C. C. との一時結合におきかえられる。すなわち、無関の状況刺激との K₂ の無条件的、条件的定位探索性の結合は、消去されるようになる。このため、図では、状況刺激と K₂ との結合をはぶいた。いずれにしても実験は、K₂ の興奮が、一時結合の形成にかかわる生物学的に重要な条件になるように設計された。いいかえれば、古典的条件反射とは対照的に、ここでは、K₂ の他の興奮巢との結合が強化の必要条件になっているのである。

従って、食餌強化と、受動的な運動か能動的運動のいずれかによってひき起こされる K₂ の興奮とが同時である場合には、K₂ → M₂ → m₂ → K₂ という環は当然、A → T → F. C. C. の結合のなかに含まれる。運動分析器の内部で、強化がくりかえされることによって、鋭どい分化が形成される。つまり、K₂ は K₁ より優勢になる。

すでにのべたように、古典的条件反射の場合には、K₁ と K₂ の関係は逆のかた

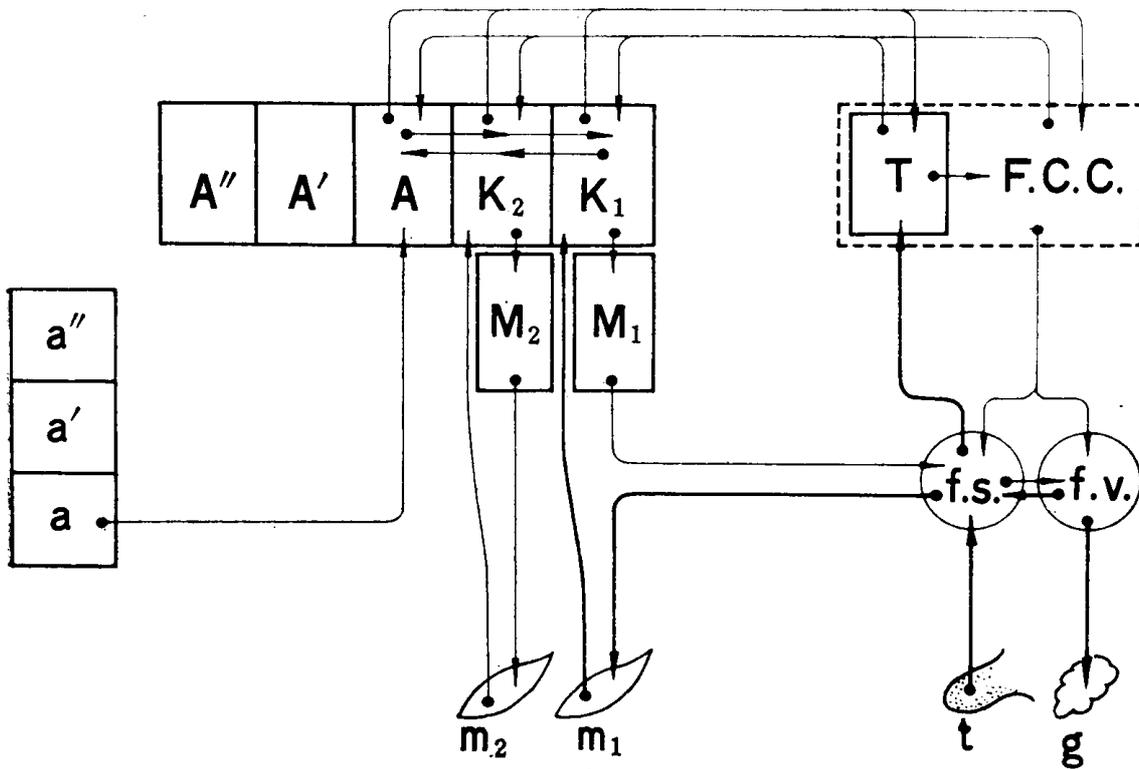


FIG. 1. SCHEME OF ALIMENTARY CONDITIONED REFLEX

- a.....conditioned stimulus (CS)
- a', a''.....situational stimuli
- Acortical analyser of CS
- A', A''...cortical analysers of situational stimuli
- K₁kinesthetic analyser of alimentary motor reaction
- K₂kinesthetic analyser other than K₁. In case of classical C. R., this is the kinesthetic analyser of orienting-investigating activities to situational stimuli, but it becomes indifferent to CS. In case of instrumental C. R., this is the kinesthetic analyser of either the orienting-investigating activities in active movement or the passive movement.
- M₁cortical motor center of K₁
- M₂cortical motor center of K₂
- m₁muscle corresponding to M₁
- m₂muscle corresponding to M₂
- Tcortical taste analyser
- F. C. C....food correlation center
- f.v.....visceral motor element of the lower levels of the brain and spinal cord related to the unconditioned reflex arc of the feeding
- f.s.....somatic motor and visceral sensory elements corresponding to f. v.
- g.....secretion gland
- tperipheral taste organ

示されている (f. s. と f. v.)。味覚分析器 (taste analyser) は、本来、食餌相関中枢の要素の一つと考えられるものであるが、後に述べるように機能上の違いがあるので、別々に示してある。

Pavlov は、このように明確には区別していないけれども、彼はある個所で、「分泌系と筋肉系のこれらの二つの異なる機能は食餌中枢によって平行した形で興奮させられる……」³⁰⁾ (148 頁) といひ又、他のところでは「……諸細胞が相互に結びついたこの体系の中では、興奮の過程は二つの対立した方向に動く。——運動覚細胞 (kinesthetic cell) から、味覚中枢細胞、食餌中枢細胞へ (結合のとき)、それともう一つは、食餌中枢細胞から運動覚細胞へ (食餌性の興奮の場合)」¹⁰⁾ (307 頁) といっている。従って、彼のいう食餌中枢 (food center) は、部分的には我々の食餌相関中枢に対応している。又、防御条件反射の我々の図式には、痛覚中枢の他に、防御相関中枢が入れてある。混雑をさけるために防御反射にかかわっているはずのその他の分析器のことは示してない。食餌反射の場合とは違って防御反応は外受容器あるいは、内受容器に非常に強い刺激が与えられさえすれば、必ず引き起こされるという点には、注意しなければならない。しかし、防御条件反射に加わる一時結合の関係については、防御相関中枢は、食餌条件反射の食餌相関中枢の場合と同じものと見なしてよいと思う。

(1) 食餌条件反射

第1図は、食餌条件反射の図式である。まず、無条件刺激 (US) と無関刺激 (a) とが、状況刺激 (a', a'') といっしょに結合されることによって、皮質の興奮巢 (A, A', A'', ……) と味覚分析器 (T) 及び、おそらく食餌相関中枢 (F. C. C.) の興奮との一時結合の形成が始められる。一方、この一時結合は、A, A', A'', …… と f. v. と f. s. との興奮に無条件的に結びついている食餌行動の筋系統にかかわる運動覚分析器 (K₁) との間の一時結合の成立を支えている。K₁ はもともと F. C. C. と密接に関係しているのであるが、一時結合の形成における運動覚分析器の役割を強調する便宜上、図には別々に書いてある。

K₂ は、K₁ 以外の運動覚分析器を示す。それは無条件的、条件的に K₁ の興奮と結びついている。所謂古典的条件反射の場合には、K₂ は状況刺激 (a', a'', ……) によって賦活され、K₁ の興奮と結びついた、定位探索活動 (orienting-investigating activities) である。次に述べる理由によって、状況刺激と K₂ との結合は除かれている。強化の過程で、空間・時間的に、安定性 (stability) や規則性 (regularity) あるいは生物学的な意義をもたない要素の消去、抑制が現われる。又、より弱い刺激によって引き起こされた要素についても、同じことが起こる (A', A'', …… 及び、K₂ の T 及び、F. C. C. との結合の消去)。すなわち、A', A'', …… と K₂ とは CS に無関になる。そして、一時結合は条件刺激 (a) による興奮が、まず T と

て、我々は、食餌及び防御条件反射の仮説的なメカニズムに関する図式をいくつか示して来た。問題を簡潔にするため今回の研究における図式は、新皮質をもった高等動物（哺乳類型）のものである。新皮質のない下等動物の神経メカニズムについては、この図式の“皮質”という用語が、下等動物の中樞神経系の活動の“高等な”水準を現わすものと思っただけならばよい。一時結合が皮質の水準にのみ限られないこと³⁷⁾、それには形成される程度と複雑さによって様々な形態のあることを強調する意義はもちろん大きいのであるが、ここでは、複雑をさけるために、皮質の“高い”水準にあるものだけを図式化することにする。

後述するように、ここに示す我々の図式は、基本的には、Skipin¹²⁾、Asratyan²⁾及びVoronin⁸⁾によって用いられた条件反射のメカニズムを表わす概念と同じ概念に基づいて構成されている。しかし、我々の図式は、すでに発表されたものとは違い、次の諸点に特徴がある。

第一に、一時結合の形成過程における運動機能 (motor function) の分析は多くの論者が示してきた図式の中では、十分に表わされていなかったように思われる。そこで我々は、この図式で一時結合の形成における運動覚分析器 (kinesthetic analyser) の役割をまず明示しようとした。又、刺激の強さの法則の重要性を考え、この図式は状況刺激のうちのあるものが特殊化され、同時に二方向の一時結合が実現するという、一時結合の形成過程を示すことが出来るように工夫されている。そして、この概念構成は、条件及び無条件反射の系統発生と個体発生の研究から得た結果に基づいており、それについては著者の一人が他の場所で強調した (柘植^{39,40)})。

第二に、この図式では我々は特に食餌条件反射 (alimentary conditioned reflex) と防御条件反射 (defensive conditioned reflex) とにおける“強化”の生物学的意義の違いを強調した。後に指摘するように、“一時結合のメカニズム”の違いと、強化の意義の違いとが、今迄は多少混乱していたのである。

第三は、所謂無条件反射の皮質代表部の概念に関係している。在来の食餌条件反射の図式では、食餌中枢 (food center) とか栄養中枢 (alimentary center), 味覚中枢 (taste center), 唾液中枢 (salivatory center) 等名称はともかくとして、ただ一つの皮質代表部しか描かれていなかったけれども、我々はこれと違って、二つの中枢、すなわち味覚分析器と食餌相関中枢とを明記することにした。

我々の図式における食餌相関中枢 (food correlation center) (F.C.C.) とは、皮質から皮質領域にまで広がる摂食機能全体に関する諸機能の中樞部のことである (したがって全体としての摂食機能の中には、網様体の或る要素もふくまれる)。脳の下位と脊髄とにある体性的要素 (somatic elements) と臓器的要素 (visceral elements) との機能の違いをはっきりさせるために、図の中ではそれらは別々に

定式化された一時結合，分化，及び刺激の強さの法則以外の如何なる法則をも持ち込む必要はないように思う。例えば，光や音のような条件刺激が，状況刺激の外に加えられる場合にも，以上のメカニズムが働くことに変わりはない（柘植ら¹⁴）。つまり特定の刺激と状況刺激との間に分化が起こり，その中で前者の結合が強くなるのである。

今，問題のメカニズムをもっと詳しく理解するために，サカナの防御運動条件反射 (defensive motor conditioned reflex) の例が役立つと思う。水槽の中のサカナは，何か有害なもの，例えば，電撃とか化学物質のようなもののあるところへは近寄らないという事実について考えてみよう。Hilgard と Marquis によれば，これは方法論的にみて，道具的回避訓練 (instrumental avoidance training) の最も単純な形態として分類されることになる。しかし現実には，これがどの型の条件反射に属するかは，簡単に決めがたい。この例では，有害物と結びついた状況的な諸刺激（に対応する過程）と痛覚分析器の興奮，及び，有害物を避けるために起動される筋系統にかかわる運動覚分析器の興奮との間の様々な一時的結合以外のものはなにもない。そして概してこの場合の筋系統の活動は，餌場に向って進む場合に使用される筋系統とは，拮抗関係にある。そしてこのメカニズムを生理学的に説明する鍵は，運動覚分析器の中にこそ見い出されるはずである。

もう一つ実験例をあげておこう。水槽のどこへ行っても，電撃や化学物質のような有害刺激に出喰わすようにしておくと，サカナは，でたらめな方向に泳ぎ廻る。更に，数回同じ状況におかれると，サカナは，無条件有害刺激が与えられている場合のように泳ぎ廻ることが多い。この例では，運動覚分析器の内部で，分析器の中のどれか特定のニューロンだけを興奮させるような分化は成立しない。また水槽を二つの部分に分け，その間にサカナが行き来できるような穴をつくっておけば，サカナは通例通り，何回も試行したのちその穴を通りぬけて向う側へ行く道を見い出す。そこで数回強化をくりかえすと，サカナは，すばやく有害刺激をさけることが出来るようになる。この行動の神経メカニズムは，視覚分析器の興奮と，サカナが有害刺激から解放される瞬間における姿勢と，運動に関係する筋系統からフィードバックしてくる運動覚分析器の興奮とが，空間的，時間的に一致して起きることによって確立するものと考えられる。これを仮りに単純な道具的条件反射，あるいは回避条件反射 (avoidance conditioned reflex) と呼ぶとしても，実は Pavlov 流の条件反射の特殊な形態にすぎない。

新しい図式の説明

サカナ，トリ，ネズミ，ウサギ等を対象にした運動条件反射の比較研究に基づい

けの過程を明らかにするよい例である。彼は、無条件刺激として水管へ水滴をたらし、条件刺激としては振動を使った。20回から30回の結合の後、水管を引込める防御条件反射が形成され始めた。これは Pavlov 流の条件反射の現われである。

またタコを使った実験で明白な結果が出ているが、これは当面の問題の検討に役立つと思われる。Young とその共同研究者¹⁶⁾によると、カニを手に入れようとするタコは視覚分析器だけでなく、触覚及び運動覚分析器によって電撃を避けるという廻り道を学習する。これは所謂道具的条件づけの好例である。後に論じるように触覚及び運動覚分析器が、このような道具的条件づけに重要な役割をはたしていることは見のがせない。

以上見られるように、無脊椎動物を扱った諸実験の結果は、多くの場合において条件反射の二つの型の差異を指摘することの難かしさを示していると思う。もしその差異を見い出したければ、我々は、運動機能、ことに体構造の複雑さに大部分依存している運動覚分析器という意味での運動機能を分析しなければならない。

次に、脊椎動物のいくつかの綱について、観察しよう。始めに、サカナの単純な食餌運動条件反射 (food motor conditioned reflex) の場合である。誰もが経験するように、池の中のキンギョは決まった場所で餌を与えられると、次第に食餌中枢 (food center) が興奮状態にあるときは何時でも餌場に接近する習性を身につけるようになる。さらに餌による強化をくりかえせば、サカナは、例えば、影のような特定の条件刺激に応じて、真すぐに餌場まで泳いで行くようになり、その速度も正確さも増してくる。この泳ぎはサカナの食餌行為 (feeding act) 以外のものではない。それは、食餌行為にふくまれる行動の経済による現象であり、食餌中枢と状況的な刺激布置の中の特定の刺激 (すなわち影) 及び、泳ぎを含む一連の食餌行為に関与する筋系統に属する運動覚分析器内の特殊な諸刺激とが、互いに堅く結びつく結果である (食餌中枢の概念については後述)。同じメカニズムは、実験槽の装置による光とか音のような特定の条件刺激が、固定した餌場で与えられる餌と結びつけられる場合にもあてはまる。この単純な実験の中に、ビーズの付いた糸を水槽の餌場の近くにさげておきサカナがそのビーズをつつくと餌が与えられるように構成した実験もある。これは、所謂食餌獲得法でネズミに挺子押しを練習させる Skinner 箱と同じである。強化をくりかえすと、ビーズつきから摂餌に至る運動行為の常同型 (stereotype) が固定する。けれども訓練の過程でサカナは、時々ビーズをつつかずに餌場まで泳いで行く。しかし我々が、しばしば観察したところによると、サカナは食餌中枢が強く興奮しているときにはビーズをガツガツかむか、さもなければ餌場へ直進する。この運動行為の常同型のメカニズムは、ビーズや餌場へ向かう運動等によつて賦活された筋系統に関係する運動覚分析器内や、さらに、視覚分析器との関係における一時結合と分化とからなる。この場合、Pavlov によって

る。

例えば、シンポジウム「中枢神経系と行動」²⁸⁾ (221~230 頁) の討論における生理学者と心理学者との対立意見は、この問題に関する知識の現状を反映している。

このように、この問題については、この現象の解釈の仕方に依然として食い違いがある。Pavlov は、人間以外の動物の行動が、客観的に生理学の見地から理解されるべきこと、いいかえれば、高次神経活動の進化の研究によって明らかにされるべきことを信じていた。けれども、動物心理学者達は、今迄実験動物として多く哺乳類を用い、その上に立って、動物の行動と習性形成に関する理論を引き出して来た。そのために、動物の行動についての彼等の説明は、不可避免的に心理学の領域内に閉じ込められてしまったように思われる。文献には、飢え (hunger), 快 (pleasure), 恐れ (fear), 動機づけ (motivation), 予期 (anticipation) などという用語が必ず用いられている。これに対して我々は、この問題が純粹に生理学的に理解されるべきだと思う。我々の研究室では、所謂道具的方法を用い、様々な種類の動物を対象にして運動条件反射の実験を行なって来た。実験の結果、我々は、系統発生及び個体発生からの接近が、この問題を解明するうえに極めて妥当であることを信ずるに至った。

比較研究に関する考察

まず、無脊椎動物における条件反射の研究を概説しておこう。中枢神経系をもった無脊椎動物については、真の条件反射の形成の可能性は、動物の生態と体構造によってかなり異なるけれども、ともかく形成されるものであることが、一般に認められている。無脊椎動物を用いた条件反射の実験では、実験動物はたいてい、条件刺激に応じて、餌場に接近するか、有害物が現われる場所から逃避するように訓練される。細かく見て行くとこの種の運動条件反射が、Konorski その他の定義するどの型に属するかは、決めがたいことがわかるのであるが、強いて比較すれば道具型に入ると言えよう。

Frings²¹⁾, 竹田³⁷⁾による蜂の実験は興味がある。彼等は、あるにおい(条件刺激)を、蹠節の感覚器官を砂糖液で刺激することによって引き起こされる吻伸展の無条件反射と結びつけ、その吻へ砂糖液を与えるという強化を数回つづけることによって吻伸展の条件反射をつくり出すことが出来た。これがどの型であるかは容易には言えないが、Konorski の第 I 型に属するものと見ることが出来るだろう。

これに対して、T迷路を用いたミミズでの実験は、一種の試行錯誤法からなる。従って、それは触覚及び運動覚受容器の加わった単純な道具的条件づけと呼ぶことが出来よう。もう一つ Krepes⁹⁾によるホヤの実験は、無脊椎動物における条件づ

になっている。これらの図式の中では、Skipin¹²⁾ のもの、Asratyan²⁾ のもの、Voronin⁸⁾ のものなどが非常に重要である。特に Asratyan はそれを生理学における重大な問題としてとり上げたが、彼は、彼の実験資料に基づいて、Konorski^{26,27)} が条件反射の新しい型だと主張する運動条件反射が、実は Pavlov 流の条件反射の特殊な例にすぎず、その生理学的な基礎も、主に Pavlov がすでに示唆していた神経中枢間の刺激の相対的な強さの法則と、二方向間の一時的皮質結合の法則によって説明出来ると結んでいる。

他の重要な寄与は、Voronin とその共同研究者のものである。彼等は、比較生理学の立場から、食餌獲得法 (food getting method)、所謂道具的方法 (instrumental method) を用いて、運動条件反射に関する資料を沢山積み重ねている。Voronin⁴²⁾ は、「動物における外部刺激に対する運動反射 (運動習性) の形成は、外受容性 (exteroceptive) 及び自己受容性 (proprioceptive) の刺激の分析と、単一な機能的“結合中枢 (combination center)”へとそれらが綜合される現象である」(187頁) という結論に達した。

これらの資料は、獲得された習性的反射 (habitual reflex) が一時結合の法則に従って生じる現象以外のものでないことを説明しているのであるが、それにもかかわらず、このことは、一部の生理学者、又特に多くの心理学者には、充分評価されていないように思われる。彼等は概して運動習性の形成は Pavlov 流の条件反射では説明出来ないと考え、当然混乱しそうな、何種類もの用語を導入しつつ、様々な仮説をたてている。

周知のように、Konorski^{26,27)} は、条件反射に二つの型があるという。彼はそれを第Ⅰ型と第Ⅱ型とに分けるが、両者の違いは彼の定義によれば次のようになる。

第Ⅰ型では、(a) 安定した条件反射は、無条件刺激によって引き起こされた反応と同じ反応を現わす、(b) それらは、体性的か自律的の運動反応 (somatic or autonomic motor reactions) のどちらかを含むことがある。

第Ⅱ型では、(a) 反応の型は、無条件刺激の正負によって異なる、(b) 反応はもっぱら体性的のものだけである。

Skinner³³⁾ は、行動主義の立場から条件づけが“レスポンド (respondent)”であるか、“オペラント (operant)”であるかによって、条件反射を二つの型に分けた。Hilgard と Marquis²⁴⁾ は、やはり条件反射の型をはっきり区別し、それぞれ“古典的 (classical)”及び“道具的 (instrumental)”条件づけと呼んだ。しかし、彼等は両者のこういう差異を、単に操作上の違いとして説明しているように思われる。心理学者の見解の最近の傾向は、二つの型の間での差異が操作の問題によるものだというところにあるようだが、しかし、それにしても操作上の差異とその基底の神経メカニズムの差異との間に、ある種の混乱がみられることも確かであ

運動条件反射のメカニズムの

模式図に関する考察*

—比較生理学的研究にもとづく—

柘 植 秀 臣
金 山 行 孝
坂 野 登

動物ならびに人間に見られる“運動習性”の形成については、生理学的あるいは心理学的立場からの多くの研究があるが、その神経メカニズムについてはまだ十分に解明されていない。ある学者は、Pavlov の条件反射、所謂古典的条件反射とは異なる、道具的あるいは第Ⅱ型条件反射によって“運動習性”を説明しようとしている。われわれはこの問題の解明は、神経生理学の上で興味あるのみならず、教育ならびに人間労働の諸問題にとっても重要な課題であるので、Pavlov 学説の立場から本研究を行なった。

Sechenov¹¹⁾ は百年も前に、所謂運動習性 (motor habit) のメカニズムについて生理学の観点から研究し、この分野に重要な寄与をした。それ以後、Pavlov とその門下は彼の考え方を受け継ぎ、運動習性を運動条件反射 (motor conditioned reflex) として理解するみちをすすめて来た。Pavlov¹⁰⁾ は歿年に、そのメカニズムが彼の食餌条件反射の研究によって明らかにされた一時結合の法則で完全に理解され得るだけでなく、何か別の法則を持ち込んで運動習性の脳メカニズムを解明する必要がないという明確な見通しをたてた。けれども、Pavlov はなお、随意的運動習性 (voluntary motor habit) の形式に関する神経生理学的なメカニズムを説明するためには、やはり未解決な問題が少なからず残されていることを認めていた。

この線にそって多数の研究が発表されて来たが、ことに、運動条件反射を説明する優れた図式が示されるようになったので、この問題についての我々の知識は豊富

* なお、この論文は、ソ連科学アカデミー高次神経活動研究所所長 E. A. Asratyan 教授 60 年誕生記念論文集に露文で掲載されることになっている。