

巴甫洛夫
高級神經活動雜誌

譯 叢



第八專輯

人民衛生出版社

巴甫洛夫 高級神經活動雜誌

譯 叢

第 八 專 輯

一九五八年三月出版

目 录

- 馬的高級神經活動的特点……波波夫著 李文華譯 (1)
- 龜的前腦某些部位的電生理學特征……古謝爾尼科娃著 楊汝莒譯 (7)
- 小黑猩猩對鏈鎖刺激的運動條件反射……費爾素夫著 朱新明譯 (13)
- 魚對鏈鎖刺激的食物性運動條件反射……普拉茲德尼科娃著 鄧宗崙譯 (20)
- 鳥類對鏈鎖刺激的運動性食物條件反射……奧夫琴尼科娃著 何瑞榮譯 (28)
- 家兔對鏈鎖刺激的運動條件反射……巴魯著 朱思明譯 (35)
- 動物的運動性活動在抑制過程影響下的變化……諾爾金著 周衍彬譯 (44)
- 運動條件反射分化過程的動態……諾爾金著 陳拱貽譯 (52)
- 運動條件反射的刺激信號意義的改造……諾爾金著 徐秉恒譯 (58)
- 關於消退抑制的訓練問題……科洛格里沃娃著 馮新力譯 (63)
- 與各種條件反應相聯系的錫性條件信號區分的生理機制……羅科托娃著 蕭盤榮譯 (70)
- 觸覺和光覺複合條件反射的特徵……羅遜塔爾著 吳曼譯 (76)
- 對音響強度增強的條件反射……吉吉施維里、努楚比則著 喬健天譯 (81)
- 電鈴聲的長時間間刺激對動物條件反射活動的影響……莫納爾柯夫著 古禾譯 (86)
- 超強度新異刺激對運動條件反射的影響……加甫里洛娃著 譚德培譯 (91)
- 非條件食物刺激的質對狗的條件反射活動的影響……穆拉甫耶娃著 叶智修譯 (96)
- 食物條件反射的心臟性成分……列基什維里著 王健鶴譯 (103)
- 在同族非條件反射的後作用中條件反射的變化……霍道羅夫著 陳拱貽譯 (109)
- 狗的條件反射對非條件防禦運動反射量的影響……霍道羅夫著 李延增譯 (117)
- 大腦對皮膚活動點與連結點之間的相互關係的影響……波得什比亞金著 張榮寶譯 (125)
- 論強度關係在双向性條件反射聯系的機能活動中的作用……瓦爾加著 何瑞榮譯 (130)
- 狗在突擊性過度負荷的作用下高級神經活動的變化……馬魯漢揚著 范兆昫譯 (137)
- 在正常和病理條件下超高頻率連續電場對狗高級神經活動的影響……普羅姆托娃著 譚德培譯 (146)
- 狗經巴比妥類藥物麻醉後的條件反射活動……阿依里克揚、加斯克著 黃厚聘譯 (153)
- 小狗個體發育中朝向反射與條件防禦反射的植物性成分的研究……諾維科娃著 陳拱貽譯 (162)
- 狗和家兔個體發生中皮膚分析器條件反射的形成……奧布拉茲佐娃著 叶家明譯 (170)
- 金魴魚、鵠和家兔對刺激物的關係形成的條件反射……邱馬克著 叶家明譯 (178)
- 對刺激物的關係形成的條件反射的機制問題……邱馬克著 沈曄譯 (187)
- 論出生後早期幼貓朝向反射的消退……邱馬克著 馬梅薇譯 (194)
- 電極作用對大鼠高級神經活動的影響……格里果亮著 凌治鏞譯 (202)
- 電休克對狗的運動性防禦條件反射的影響……阿普切爾等著 蘇寶田、徐光堯譯 (207)
- 不適宜的感應電流刺激皮膚對皮膚生物電節律和條件反射活動的影響……李方諾夫、柯羅爾諾娃著 周衍彬譯 (219)
- 家兔大腦皮層中存有優勢灶時接通機能的神經學分析……諾維科娃著 吳定宗譯 (231)
- 食物中蛋白質的不同含量對大鼠條件反射活動的影響……安得利亞索夫著 張友尚譯 (245)
- 在條件-非條件刺激下消化腺中多核甘酸及單核甘酸(三磷酸腺苷)含量的變化……古別爾尼耶夫等著 朱壽民譯 (255)
- 研究間腦機制和高級神經活動過程中的新的實驗方向……李沙克著 古禾譯 (262)
- 研究肌體死亡與復活過程中皮層和皮層下機能消失和恢復現象的經驗……涅果夫斯基著 孫去病譯 (268)
- 臨床死亡後復活動物的條件性防禦反射變化的動力過程……涅果夫斯基等著 劉樹鐸譯 (273)
- 在興奮和抑制過程關係中人類大腦皮層生物電活動的判定……施明凱著 韓濟生譯 (283)
- 在條件光信號的各種不同強度下人類“節律性”定型形成的特點……阿列克謝耶夫著 翁禹聲譯 (288)
- 在閾限上及閾限下的聲音刺激作用下所發生的人的條件皮膚電反應和α節律抑制反應的特性……格爾舒尼著 徐聯食、彭瑞祥譯 (296)
- 中樞神經系統和周圍神經系統各種疾病患者的血管反應……奧吉安科著 秦芝九譯 (307)
- 精神發育不全的病理生理學機制……弗列依耶羅夫著 羅正曜譯 (313)
- 狗大腦皮層機能狀態的改變對血壓水平的影響……斯特拉霍夫著 丁繼華譯 (321)
- 皮膚性的實驗性高血壓(報導 I)……馬卡雷切夫、庫爾琴著 白芝明譯 (328)
- 皮膚性的實驗性高血壓(報導 II)……馬卡雷切夫、卡札科娃著 文尚武譯 (339)
- 神經活動破裂引起狗動脈壓穩定的增高與硫化氫浴的作用……科普切娃、卡普倫著 李延增譯 (349)
- 從巴甫洛夫學說的觀點論高血壓病的發病機制與治療……米亞斯尼科娃著 介代麟譯 (356)
- 巴甫洛夫高級神經活動雜誌譯叢第一至八專輯總目錄…… (368)
- 〔附〕
- 巴甫洛夫高級神經活動雜誌譯叢1955年全年總目錄 (376)
- 巴甫洛夫高級神經活動雜誌譯叢1956年全年總目錄 (377)

馬的高級神經活動的特点

原載“巴甫洛夫高級神經活動雜誌”1956年第5期

波波夫 (Н. Ф. Попов)

莫斯科兽医学院

巴甫洛夫基于在狗身上的研究所得出的关于动物高級神經活動的學說，对于理解農業動物的行为也是适用的。尤其在飼養和訓練馬的过程中，为了从牠們身上获得高度的效果，所有用以改善牠們行为的方法都是以發展复杂的条件反射性活动为其基础。因此，研究馬的条件反射的形成以及高級神經活動的类型就有着重大的意义。

本文引証了有关这些問題的一些資料。

穆里柯夫 (Муликов) 当时曾指出，按分泌的方法研究馬的条件反射並未获得成功。在以后我們的研究中，以及在特罗伊茨基 (И. А. Троицкий) 的研究中，这种可能性均曾得到过証明。可是畢竟分泌的方法，由于馬的咀嚼器官結構上的特点，对于研究其条件反射活动來說是不适用的。

我們曾經拿另外的，对馬來說是最稳定的非条件的运动防御反射作为基础。

运动防御的方法在最初就被应用过。这一方法曾为阿尔斯基 (Х. Т. Арский) 所記載，起初是很簡陋的。實驗者在三合板牆的后边接近馬的旁側。用电流刺激羈絆关节部的肢体皮膚，用系于馬脚上的細繩以記錄应答疼痛刺激而抬起的脚。在脚抬起时，細繩被拉紧，于是挤压了位于台板下的橡皮球。用馬利氏气鼓將其記錄于記紋鼓上。

在阿尔斯基的工作中，在研究視、听、皮膚及嗅分析器时即作出馬的高級神經活動的初步鑑定。对于形成陽性和陰性条件反射的速度，这些反射的稳固性和完整性都曾加以評定，还确定了馬对于外界刺激物精細分析和綜合的能力。

最近我們对于馬的条件反射性活动的研究方法曾加以改进。为了进行實驗，曾給馬和實驗者特別裝备了具有充分隔音的小室和單間房 (圖1)。在馬的小室內安裝着發出各种音响和光刺激的相应仪器 (节拍器，鈴，音頻振盪器，風琴管，号笛，光和彩色的銀幕等)。研究者的工作室內裝备有为建立条件反射所必需的專門仪器和操縱台。

用固定在前膊部位的橡皮袖帶进行記錄刺激作用所引起的肢体屈曲。由于收縮着的前膊肌肉的直徑發生改变，在每一提脚时空气从袖帶中排入附有描笔的馬利氏气鼓中。

在此处引証的研究，是專注于更詳細地評定視和听分析器的机能，因为考虑到它們在使用馬的實踐中有其特殊的意义。

巴甫連柯 (С. М. Павленко) 曾經研究过对視、光和顏色 (紅，綠，黃和紫色) 等刺激物形成条件反射及其分化。也曾利用过光亮背景上的四方形、三角形和圓周等圖型的刺激物。在巴甫連柯自己的實驗中，曾經証明了馬对光刺激的精細分析的能力。發現了馬能精確地分辨

出各种顏色(圖2)以及各种物体的形狀——圓的、四方的和三角等(圖3)。馬能把电压在85—87伏特时一定电力的电灯光的強度和在90伏特时同一电力的灯光区别开来。換算为亮度單位时这就是6180和6300阿波熙提(апостильб)。这一切都証明了馬的視分析器的巨大銳敏度,在馬的使用上这有着巨大的意义。

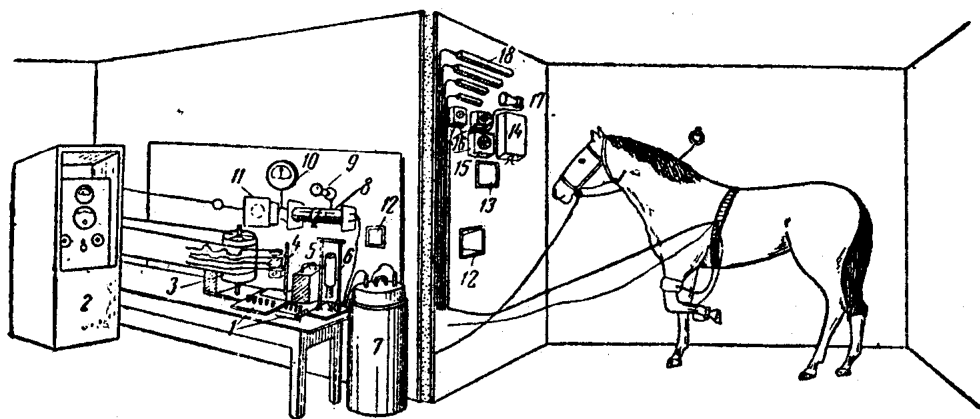


圖1 为建立条件反射所用小室的模式圖。1—操縱台, 2—音頻振盪器(3Г—2А), 3—記紋鼓, 4—标记器, 5—落電池, 6—感應圈, 7—气量計, 8—变阻器, 9—对照灯, 10—伏特計, 11—自动变压器, 12—观察窗, 13—光幕, 14—节拍器, 15—揚声器(3Г—2А), 16—鈴, 17—自动号笛, 18—風琴管。

下面的研究涉及馬的听分析器的鑑定,它对馬的使用上同样有着重大的实践意义。

薩佛諾夫(Н. А. Сафонов)在研究听分析器时曾应用了不同节拍的节拍器、不同高度和強度的电鈴、不同音調的風琴管音、音頻振盪器的音調等作为条件刺激物。在这一实验中所有的馬都曾进行神經活动类型的鑑定。

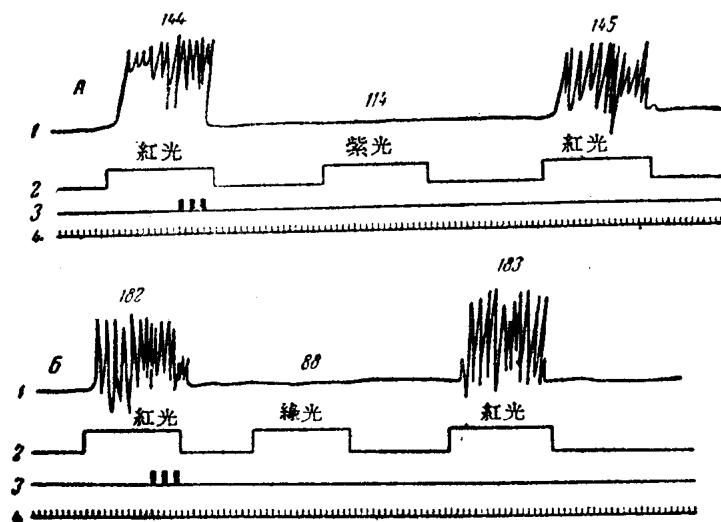


圖2 “斯特列尔卡”。A—紅光与紫光的分化; 第26号实验, 1952年3月28日。B—紅光与綠光的分化; 第35号实验, 1950年4月29日。1—脚的移动, 2—条件刺激物, 3—非条件刺激物, 4—時間(分)。

在建立对节律性刺激物的条件反射时,成功地获得了馬对每分鐘 96 拍和 100 拍节拍器音响的精确的分化(圖 4)。

已确定了,甚至当一个音紧跟着另一个音时,人耳不能將其分辨出的声音,但馬却能分辨出这样音調的声音。举例來說,馬曾將 1025 和 1015 赫芝的高音与 1000 赫芝的基音分化开。可是在这种情况下保持分化是很費力的。企圖巩固 1015 赫芝的音与 1000 赫芝音的分化,一匹馬曾發生明显的高級神經活动的破裂。

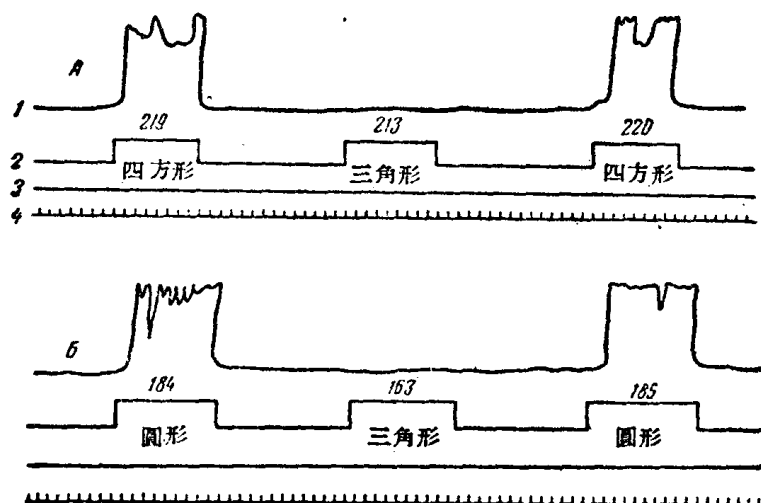


圖 3 A—“阿尔布茲”, 四方形与三角形的分化, 第 34 号实验, 1951 年 6 月 19 日。B—“齐特拉”, 圓形与三角形的分化。

这匹馬不仅消失了所有条件刺激物的分化,而且也改变了牠的外表行为。馬很吃力地被牽到小室里。牠对实验者的出現有过異常的反应。

由此可見,馬能分辨彼此差別 $1/4$ — $1/7$ 音的音响,也就是具有接近于狗的分化極限的分辨極限。

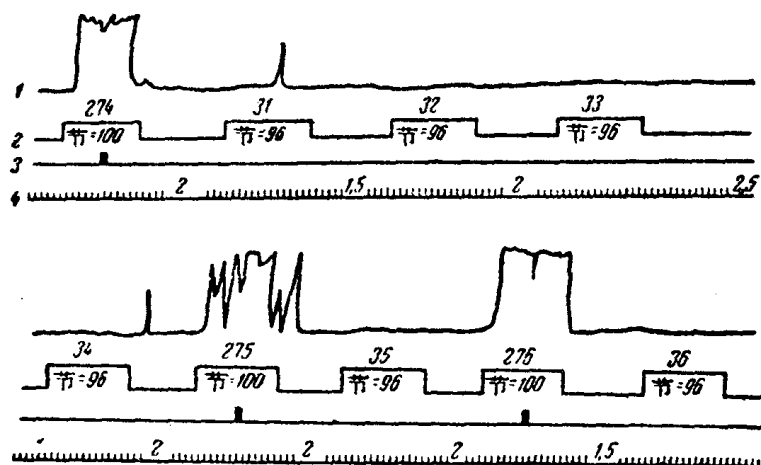


圖 4 “齐特拉”, 节拍器响声的分化, 第 54 号实验, 1952 年 3 月 8 日。

在各种强度音响的分化时,曾使用过1000和500赫芝的音。这些音的强度以分貝表示之。用46分貝音响能量的1000赫芝的音作为开始的条件刺激物,然后使其与另一强度的同样音相比較,我們曾确定了馬能分辨出同一种音而在强度上彼此差別1—1.5分貝的音响(圖5)。

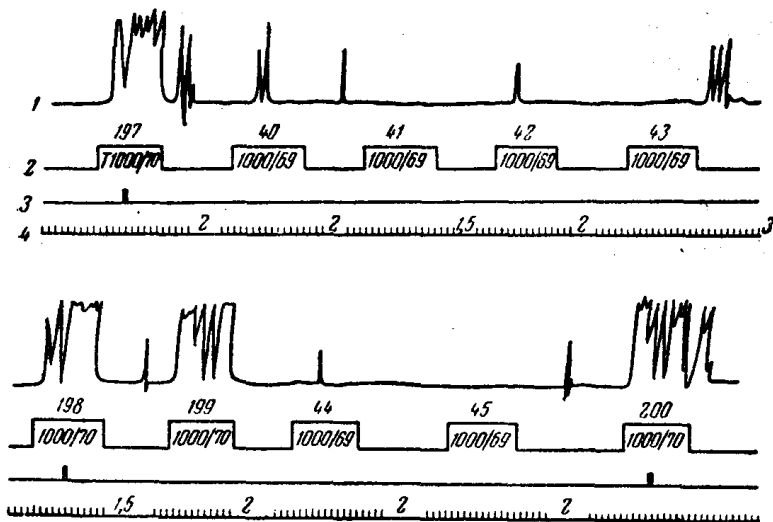


圖5 “洛格第三”, 按音响强度的分化, 第47号实验, 1953年4月14日。
音 $1000/70$ —1000赫芝70分貝强度的音, $1000/69$ —1000赫芝69分貝强度的音。

为了更深入地評定馬的大腦兩半球皮層的分析綜合活动起見,曾作过馬对复杂的相繼性复合音响刺激物建立条件反射的研究。陽性刺激物是用連串發出400, 1000, 2000, 3000赫芝的四个音的复合;陰性刺激物也是用这些音,但以相反的順序發出: 3000—2000—1000—400赫芝。

如果馬对复合刺激物很快地建立起陽性条件反射,則对以相反順序發出的音的分化就难以建立起来。分化仅达到80—90%(圖6)。显然,这种負荷对馬來說是难以胜任的。

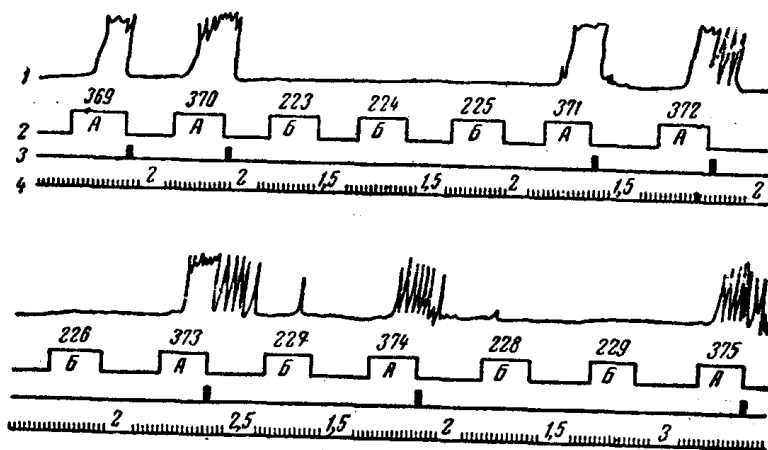


圖6 “特列克”, 复杂的相繼性复合刺激物的分化; 第28号实验, 1953年6月24日。
A—用400, 1000, 2000, 3000赫芝音的复合作为陽性刺激物。B—用3000, 2000, 1000和400赫芝音的复合作为陰性刺激物。

依据对馬的音分析器研究所有已提出的材料，說明了在对音响刺激物的分析与綜合上，馬的該分析器的活动稍次于狗的同种能力，

安德里雅烏斯卡斯(Л. Б. Андрияускас)曾試圖研究过馬的高級神經活动的类型。

馬的神經活动类型的知識，無疑地在对馬的飼养和訓練的合理組織方面具有極大的意义。为了在實驗室条件下确定馬的高級神經活动的类型，曾採用科列斯尼柯夫(М. С. Колесников)和特罗施兴(В. А. Трошхин)对狗所制訂出的“簡化实验标准”(註)作为基础。

在研究神經活动类型时，曾进行过特殊的兩組实验。第一組实验曾应用了由五个条件刺激物組成的定型：鈴 A——陽性的；每分鐘 100 拍的节拍器——陽性的；光——用 75 瓦特灯泡照明的銀幕——陽性的；鈴 B——陰性的；鈴 A——陽性的。

第二組实验曾进行了神經过程的强度、均衡性和灵活性的試驗。为了鑑定兴奋过程的强度，曾应用了非常强的刺激物——自动号笛。首先以一定的定型系統建立分化，再把抑制刺激物延長到五分鐘以考驗抑制过程的强度。为了确定兴奋和抑制过程的灵活性，曾採用了对立条件刺激物在定型中意义的兩次改造：鈴 A——由陽性改为陰性，鈴 B——由陰性改为陽性；以及和上述相反的改造(圖 7)。

在以實驗室方法研究馬的高級神經活动类型特点的同时，並曾在馬廄內当給以飼料、飲水、洗刷时，在練馬場和田野中牽馬、作馬术时，駕套做工时，在馬廄和牧場(馬羣飼养)等情况下，用观察这些馬的行为的方法来研究兴奋和抑制过程的状态。

兴奋过程的强度是依不同的馬建立条件反射的速度来測定的。建立的速度曾發生过不同的情况，即有些經 3—20 次的結合即达到了牢固的条件反射，另一些则需要显然較多次数的結合。举例說，馬“卡謝塔”的条件反射的建立拖延到 35—40 次結合，並且还不牢固；企圖在牠身上建立分化，反而引起了陽性反射的抑制。这就足以說明这匹馬的兴奋过程的脆弱。在檢驗抑制过程的强度时兴奋过程的脆弱特別明显地表露出来。

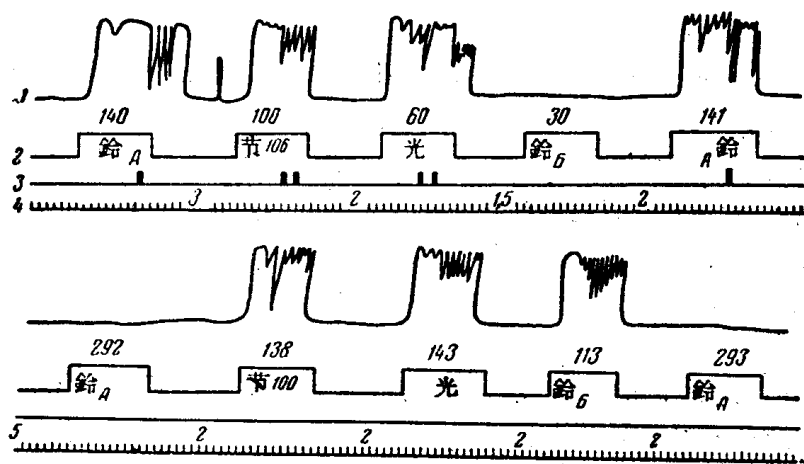


圖 7 “帕貼手”。A—对定型刺激物的条件反射，第 32 号实验，1952 年 5 月 25 日，
B—定型的改造，第 82 号实验，1953 年 1 月 15 日。

(註) 参考“譯叢第一專輯”——編者

在五四馬，無論是分化（鈴 B 陰性）也無論是延長分化到五分鐘，都未曾有過任何神經活動狀態的改變。這些馬可能屬於具有均衡神經系統的类型。在兩匹馬——“基費爾”和“馬薩日”，陽性條件反射會迅速地建立起來了。在“基費爾”，儘管給牠不強化的陰性鈴 B 達 100 次以上，它仍繼續作出陽性反應，在實驗時曾見其出現了強烈的不安。這在“馬薩日”身上也同樣觀察到了。這匹馬對不強化的鈴 B 抬起了腳，曾長久地搖擺着腳，並焦急不安。在企圖將陽性的鈴 A 進行反射的消退時，完全的消退並未獲得成功。因此，對這些馬就來進行延長分化的試驗。這些實驗證明了最後兩匹馬的興奮過程比抑制過程佔優勢，也就是牠們屬於不均衡神經系統的类型。

對同樣那些實驗馬用多次地改造強度和高度不同的兩個對立刺激物（鈴 A 和鈴 B）的方法，以及用改變整個定型的方法來試驗其神經過程的靈活性。

在第一組的馬（五四），上述的試驗並未曾引起條件反射活動的破壞。在其改造過程中並未發生興奮和抑制過程的破壞。這就說明了在重新訓練時保證動物迅速再建反應之神經過程的高度靈活性。在興奮內帶有弱的抑制過程的馬（“基費爾”和“馬薩日”），定型的改造會進行得很吃力，並伴有條件反射活動的破壞。

對“卡謝塔”的條件反射的改造曾引起了條件反射活動的紊亂。在改變定型時出現了所有條件反射的完全抑制。

定型的改造在“帕貼丰”曾經受到很大的延遲，並出現了條件反射活動的破壞（對光條件反射的消失），這說明了低的靈活性和惰性。

對基本組的馬使用自動號笛，未曾引起條件反射定型的破壞以及行為的改變。這說明了牠們的基本神經過程是強的，並且是穩定的。在兩匹馬（“基費爾”和“馬薩日”）身上曾看出興奮過程比抑制過程佔優勢，使用自動號笛引起了強烈的普遍的運動性興奮。

以弱神經系統為特征的“卡謝塔”，使用自動號笛引起了強烈的被動防禦反應以及神經活動向抑制方面的破裂，所有的條件反射均消失了。反射的缺如繼續了很久，馬已不再進入小室去。

這樣，這些研究證明了馬“基費爾”和“馬薩日”具有以興奮過程佔優勢的強型的神經系統，也就是這些馬是屬於強、興奮而不均衡的类型。基本組的五匹實驗馬是屬於強、靈活而均衡的神經系統的类型。

至於“卡謝塔”，看來是具有弱的抑制過程和弱的興奮過程，那就將其歸入弱的类型之列。

在室外同時研究實驗馬的行為證明了，“基費爾”和“馬薩日”是不均衡的動物，在馬廄的情況下牠們以焦急不安及對極微小的外界刺激物的活躍反應為特點，不安靜的現象也會在做工時發生過。

強、均衡、靈活类型的馬的特點是不論在馬廄內飼養情況下，或在做工時，或在馬羣的牧場上都是一樣的。這種基本类型存在於做工的馬羣當中。

在馬廄里以及在馬的勞作中像“帕貼丰”类型，也就是惰性型的馬極少發現。

馬“卡謝塔”（弱的神經活動类型）的特點是無論在畜圈中，或是在任何情況下都很少活動，這一罕見的类型顯然在馬的使用上是不大有用的。

結 論

在實驗室的情況下以及在室外對大多數馬做的實驗所獲得的資料證明了，為巴甫洛夫及其學派在狗身上所確立的高級神經活動的規律對馬也是適用的。

在運動防禦非條件反射的基礎上馬能比較迅速地對各種音響（節拍器的拍擊聲，鈴聲，水泡音，自動號笛，各種高度的音調）和不同強度的光刺激物形成條件反射。

對一定的刺激物的分化極限非常高，不亞於狗的分化極限，這就說明了馬的大腦皮層分析綜合活動的高度發展。

在以簡化實驗標準的方法來研究馬的高級神經活動類型時証實了，為巴甫洛夫在狗身上所已確定的有關的規律是完全能夠適用於馬的。

在合理地組織馬的飼養，在考慮到動物神經活動類型的特点以使對馬作出最好的培養和訓練時，從評定馬的高級神經活動狀態所引証的資料可給以一定的根據。這一知識能保證騎兵無論在馬的培養上，無論在非所願的意外的高級神經活動破裂（表現為導致馬殘廢的嚴重的運動性神經症）的預防上，均能更有效地獲得成功。

（李文華譯 徐學崢校 陳德明審）

龟的前腦某些部位的電生理學特征

原載“巴甫洛夫高級神經活動雜誌”1956年第6期

古謝爾尼科夫（В. И. Гусельников）

莫斯科國立大學高級神經活動生理學教研室

關於低等脊椎動物、尤其是爬蟲類動物的前腦皮層的作用，在文獻中尚無定論。格林什坦〔2〕依據形態發生學的材料得出結論說：腦皮層的作用純粹是屬於嗅覺的。Winkel 和 Caspers〔13〕二氏也表示贊同這種意見。他們在用蜥蜴所做的急性實驗中，發現了在皮層中存在着與嗅球有聯系的電波。

Bickel〔8〕和 Johnston〔11〕在急性實驗中刺激龜的前腦皮層時，發現了種種固定的運動行為，進而他們做出結論說，龜的腦皮層並不是不具備運動機能的。

本實驗的任務就是要用腦電圖描記的方法來研究龜的前腦皮層的作用及其與各種分析器的聯系。

實 驗 方 法

共用16個經過慢性手術的旱龜進行了200次實驗（註）。

用直徑為0.1毫米的白金導線做為導聯電極。將電極的腦端熔化成小球狀，然後除了小球之外將整個電

（註）參加這些實驗工作的還有大學生布爾拉科夫（Ю. Бураков）。

極塗上一層人造漆。電極安放在硬腦膜下面的腦表面上。採用雙極導聯的方式，極間距離是 1—2 毫米。

用牙科用的膠合劑將電極固定在腦表面上。在一個動物身上包埋 2—8 對電極。在實驗中不把動物嚴格地固定起來，在某些實驗中動物可以在室內自由走動。

用做過手術的動物進行一個半月到兩個月的實驗，在這個期間之內，沒有發現電極下面的神經組織有任何病理變化。

光刺激物用 25 和 75 瓦的電燈。

聲音刺激是用 3Г-10 型音頻振盪器進行的。觸刺激是用觸刺器或細氣流進行的。

嗅刺激用的是拔地蕨和香水的气味。嗅刺激的用法是：經過活栓不斷地有被壓縮的空氣進入動物所在的小室中，另一方面用抽氣機不斷地將小室內的空氣抽出。在與小室相連通的气囊中放置拔地蕨或香水的溶液。

輕輕地開放活栓時，香味物質的气味便會隨着空氣進入小室中。香味物質的气味在小室中停留的時間是 2—4 秒。

用六道式墨描示波器描記腦電圖。用緊鉗將接觸極固定在頭部表面。

最後，將動物殺死，取其腦髓固定於 5% 福爾馬林溶液中，然後精確地檢查這塊組織。

研究結果

龜的前腦嗅葉和皮層的电活动的特征，主要是振幅較低的緩慢的节律。前腦嗅區所固有的慢波是 6—10/秒，其振幅是 7—10 微伏特。和嗅徑靠近的嗅葉的前部，其电压較嗅葉後部為低。龜的腦髓的电振動的頻率和幅度並不是恒定不變的，它隨着動物體溫發生激烈的變化，而動物的體溫則又決定於周圍環境的溫度。動物受到寒冷時，腦電圖的振幅便下降，隨後其頻率也減小。相反地，當溫度增高時，振幅和頻率也都增高（圖 1）。

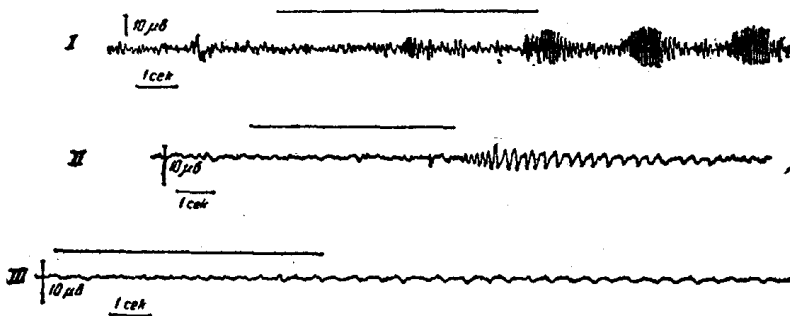


圖 1 龜前腦皮層之腦電圖。I—寒冷作用前；II—溫度為 -10° 時（動物體溫是 $+14^{\circ}$ ）；III—溫度為 -20° 時（動物體溫是 $+6^{\circ}$ — $+8^{\circ}$ ）。

從下述示波圖中（圖 2—4）可以看出，光、觸和嗅刺激使龜腦髓嗅葉和皮層的节律發生了特殊變化。

我們所使用的種種無關刺激物作用的總的結果是：不論是在嗅葉或是在腦皮層的腦電圖中，都有紡錘狀波型出現，其幅度常常達到 30—40 微伏特，彼此間的間隔極短。

“紡錘”的出現並不一定和吸氣或呼氣相一致。在動物處於安靜狀態時，雖然呼吸保持正常，但這種波羣並不出現。而在環境有所變化或在某種刺激物作用的時候，則總是會有紡錘出現，同時並產生特殊的“嗅”反應。動物在自由走動時也不出現這種波羣。但是，一旦改變了室

內的环境和在龟的視野中放置某种物体,这种波羣便会連續出現,常常可延續兩三分鐘之久。在單獨使用無關刺激物时,这种紡錘狀波羣的数量也不是永远一样的,因为这並不都决定于刺激物的强度。紡錘出現的潛伏期也和刺激物的强度沒有直接关系。弱光作用时紡錘出現的潛伏期可能比强光作用时要短。潛伏期常常延續得很長,直到刺激物作用快終了时才有紡錘出現。

我們根据这些振动的特有的外形,即电波的振幅和頻率的逐漸增高和降低,可以把它們称作“紡錘”,因为这和人处于淺表睡眠状态时所能描記出的“紡錘”的形狀相类似。紡錘狀波羣的頻率动摇不定,每秒鐘为 8—17 振次,这决定于动物神經系統的机能状态。

对腦电图具有最大影响的是嗅刺激。拔地蕨或香水的气味的应用,使前腦、尤其是前腦皮層的节律發生了持久的增强。振幅显著增大,达到 20—30 微伏特。虽然很快地就把嗅刺激物由室內排出,但它所引起的节律增强却仍然持續了兩三分鐘,腦电图节律只是逐漸地回到原有水平(圖 2)。

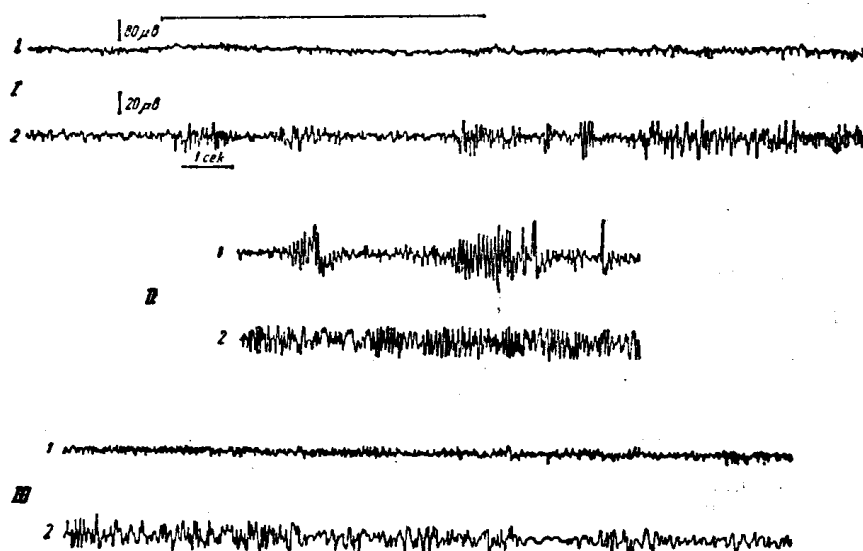


圖 2 气味刺激物(拔地蕨)对龟嗅叶和前腦皮層的腦电图的作用。I—在刺激物給予的瞬間; II—刺激物开始作用后經過 15 秒; III—經過兩分鐘。1—龟前腦嗅叶的腦电图, 2—左半球皮層的腦电图。圖上面是刺激物的記号。

当光刺激作用时,在皮層前部和中部有时出現初級反应,表现为連續出現的低幅波(圖 3)。这些初級反应的潛伏期达 40—100 毫秒。

触刺激未使前腦腦电图發生任何特征性的变化(圖 4)。使用声音刺激也沒有引起腦电图的任何改变;同时也不出現紡錘狀振动。

在同时导出嗅叶和前腦皮層的生物电流时,可以發現:在前腦嗅叶中紡錘的出現比在皮層中早 20 毫秒。电波的振幅随着和皮層的接近程度而增大,而在前腦的中后部振幅最高。根据 Winkel 和 Caspers [13] 二氏在蜥蜴身上所得的材料和我們的观察結果,可以認為紡錘狀振动的發生部位乃是嗅分析器的感受部分。

为了証实这一点,曾做过下面一些实验。將前腦兩半的嗅徑切断,因而使嗅球与前腦分离开来。用动物进行了兩個月的实验。在这一段時間內,我們所使用的刺激物沒有一个曾引起

紡錘狀振動。考慮到使用切斷方法的實驗有些粗糙，我們又進行了用 20% 奴佛卡因溶液沖洗嗅球的實驗。所得結果與前類似：注射奴佛卡因後經過五分鐘，紡錘消失了，並且應用任何刺激物也未能再使其出現。

經過 20—25 分鐘後，也就是說在恢復到原有水平後，無關刺激物重又引起通常的紡錘的出現（圖 4）。根據這些實驗可以得出結論說：龜的大腦兩半球皮層和前腦嗅葉中的紡錘，乃是來自嗅球的沖動的結果。這種節律在嗅分析器的外圍末梢中發生後不僅擴散到前腦的各個部位，而且也向腦髓其它部位傳播。前腦、中腦視雙疊體和小腦的電活動性的同時描記（圖 3），表明了節律向這些部位有廣泛的擴散。

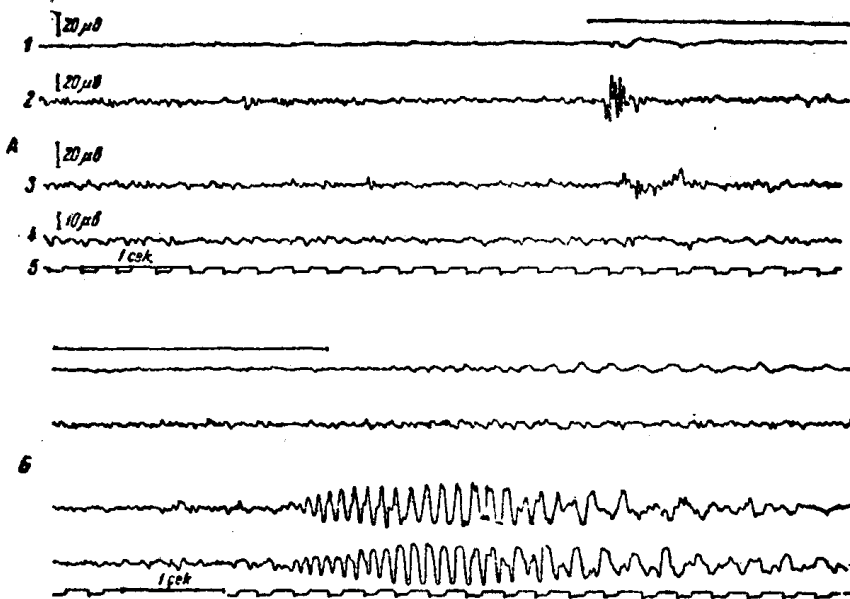


圖 3 龜腦髓的腦電圖。1—小腦的腦電圖，2—中腦視雙疊體的腦電圖，3—前腦左部皮層的腦電圖，4—前腦嗅葉的腦電圖，5—時間記號為 0.25 秒。

使動物受冷的實驗也証實了這種節律的非常重要的意義。動物體溫降低時，前腦電活動水平顯著降低，此時應用光刺激物能引起皮層紡錘的出現，但構成紡錘的各次振動的振幅和頻率都大為降低（圖 1）。在實驗中以 5—20 秒或 30 秒的間隔使用 40—50 次光和觸刺激物，仍不能使紡錘完全消失，只能看出潛伏期有所延長，並且隨着消退的程度，對於每次單獨使用的刺激物所發生的紡錘的次數也逐漸下降。

為了使 Bickel 和 Johnston 二氏關於刺激爬蟲類動物皮層時所獲得的材料更能精確起見，我們在我們實驗的最後階段又用這些在皮層不同部位安放了電極的動物進行如下實驗。在這些實驗中，使用由 10 微伏特到 4—6 伏特的微弱交流電流沒有引起這種反應。而超過 6 伏特的電流則引起了動物普遍的全身運動反應。

研究結果的討論

很多研究，其中包括 Honigman [10] 的觀察結果在內，都說明了爬蟲類動物的嗅分析器具有重要作用。Copeland [9] 曾用兩棲動物（蝶螈）對此項問題作過研究，他認為：最先是視覺刺

激發揮作用，而以后則通过嗅覺来“檢查”食物的“性質”，並且食物的攫取也決定于嗅刺激的特性。

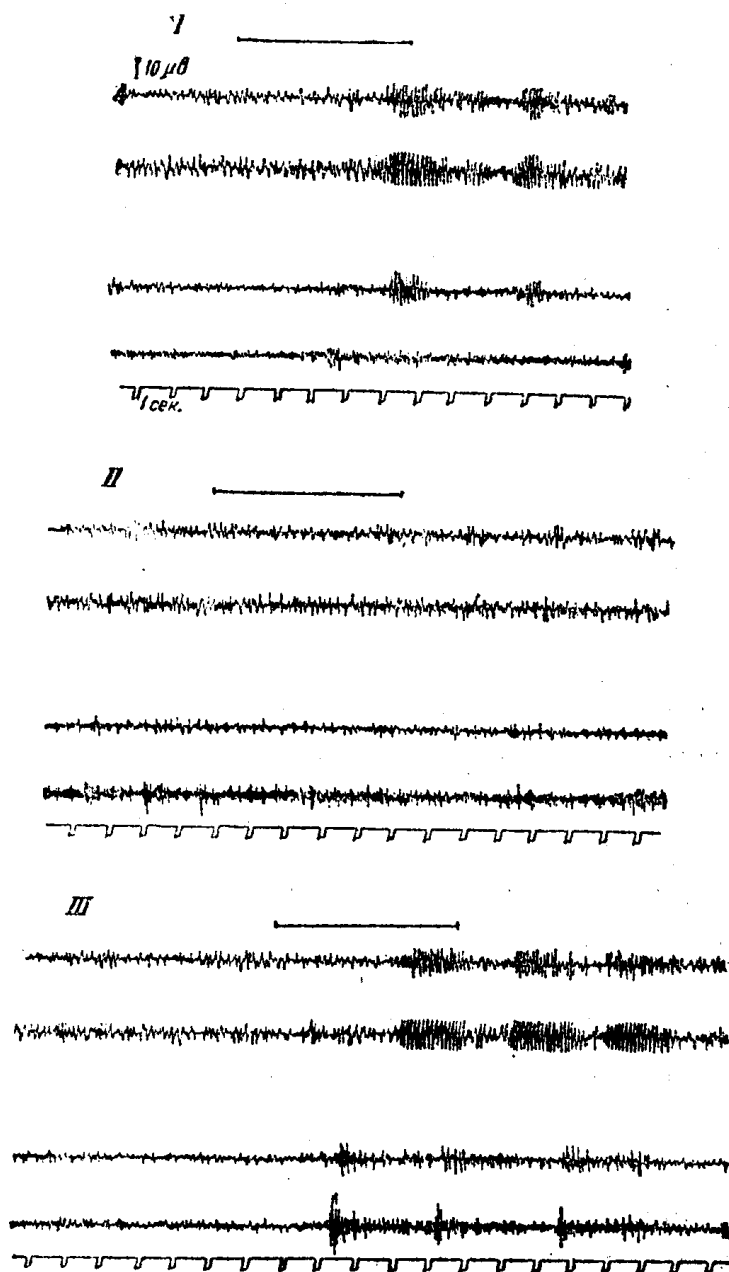


圖 4 龟的嗅叶和前腰皮層的腦電圖。I—注射奴佛卡因前；II—注射奴佛卡因后經過 5 分鐘；III—經過 24 分鐘。上面是觸刺激的記号。

我們的材料表明，在动物(龟)的視和触分析器的朝向反射的复合中，嗅分析器構成了不可缺少的部分。看来，它和其他兩者在动物的朝向反应中是起着重要作用的。

当無关的光和触刺激物作用时，在前腦嗅叶和皮層中便有特征性的紡錘狀波羣出現，这种波羣可能就是朝向反射的一个不可分割的部分。这种冲动起源于嗅球。据我們的观察結果来

看,它們不仅仅与动物的激烈的吸气和呼气有关(像 Winkel 和 Caspers 二氏所認為的那樣),而且也在肉眼几乎觉察不到的“嗅”反应时出現。它們的較高的頻率和較長的潛伏期說明了这一点。

嗅刺激能使前腦、尤其是能使前腦皮層的腦電圖發生最強烈的變動,這不能不使我們想到,前腦皮層主要具有嗅覺作用。可是,根據我們的材料可以推斷說:它的作用並不限于此。很可能,由嗅分析器感受部分到達這裡的沖動受到了改造和增強並擴散到神經系統的其他各個部位上,因而也就實現了對於刺激物意義的初級分析。另一方面,嗅節律的廣泛擴散也可能說明主動抑制的薄弱。另外一件事實也說明了主動抑制發展得很薄弱,這就是我們沒有能夠消退朝向反應。這一點我們已經在魚和鴿子身上觀察到了。札果魯里科[3]的材料也說明了這一點。當光刺激物作用時,龜腦的各個部位只出現一些初級的反應,並且“自發的”電活動沒有受到抑制,這顯然也証實了這種思想。

赫沃列斯和諾維科娃[5]的研究証明,由家兔嗅球“爆發”的沖動沿着嗅-視丘路到達視丘下部,這一沖動直接受着大腦兩半球皮層的統轄。Adrian [6] 証明說:在刺蝟和貓的梨狀回(Gyrus Periformis)上也可以描記出類似的振動,它們也與嗅球有聯系。我們暫且還不可能說明視丘下部與嗅沖動的聯系——這是有待進一步研究的課題。但是有一點是毫無疑問的:這種沖動在低等脊椎動物(本例內在龜)的初級皮層中有其廣泛的代表區域。這件事實與我們在高等脊椎動物身上所見到的完全相反,高等動物的這種沖動主要局限於皮層下“範圍”之內,並且受着大腦兩半球皮層的統轄。

我們刺激龜腦皮層所得到的材料沒有証明有任何運動區的存在。如果說在強烈刺激時動物發生了全身的运动反應,那麼這也只能是由于電流由丘腦傳至紋狀體系統和腦髓其它部位上所引起的。別里托夫[1]也支持這種觀點。

當動物運動時,我們也沒有看到腦髓皮層的生物電活動有什麼特殊變化,但是毫無疑問,關於皮層參與運動行動的問題是應當進行專門研究的。光刺激物作用時在皮層中存在有初級反應,這就可以說明皮層與視分析器的聯系。在任何一種响度、頻率和時程的聲音刺激物作用時,我們沒有發現龜前腦各個部位上有什麼變化。很可能這和旱龜不具備聽覺或者聽覺不良有關。關於龜沒有聽覺和聽器簡陋的說法是達爾文初次提出的。在他以後的很多工作也都証實了這一點(謝斯塔科娃[4], Kuroda [12], Berger [7])。

結 論

1. 龜的腦皮層主要與嗅分析器有聯系。
2. 龜的朝向反應雖然是由其它分析器(視分析器或皮膚分析器)所引起的,但其中却有嗅分析器參與。

(楊汝菴譯 喬健天校 陳德明申)

參 考 文 獻

1. И. С. Беритов, Общая физиология мышечной и нервной системы, 2, М., 1947.
2. А. М. Гринштейн, Пути и центры нервной системы, 1946.
3. Т. М. Загоруйко, Тезисы XXVI совещ. по проблемам высш. нервн. деят., 1953.

4. Г. С. Шестакова, Изв. АН СССР, серия биол., № 4, 57, 1950.
5. Г. Я. Хвоless и Л. А. Новикова, Бюлл. exper. биол. и мед., 26, № 7, 1948; Физиол. журн., 39, № 1, 1953.
6. E. Adrian, Journ. of Physiol., 100, 459, 1941—1942.
7. K. Berger, Ztschr. vergl. Physiol., 1, 517, 1924.
8. A. Bickel, Arch. Physiol., Lpz., 52, 1901; Pfl. Arch., 72, 190, 1898.
9. M. Copeland, Journ. exper. zool., N 12, 1912.
10. H. Honigman, Biol. Ctbb. 41, 1921.
11. J. B. Johnston, Compar. Neurol., 25, 393, 1915.
12. Rio Kuroda, Journ. of Comp. Psych., 3, 1923.
13. K. Winkel. u. H. Caspers, Pfl. Arch., 258, H. 1, 1953.

小黑猩猩对鏈鎖刺激的运动条件反射

原載“巴甫洛夫高級神經活动雜誌”1955年第2期

費爾索夫 (Л. А. Фирсов)

蘇聯科學院巴甫洛夫生理研究所高級神經活动比較生理學研究室

关于鏈鎖刺激的分析和綜合問題的研究工作主要是以分泌研究法在狗身上進行的(昆斯特曼[6];波果斯洛夫斯基[2];沃羅寧[4];阿列克謝耶娃[1];克拉蘇斯基[5])。此外在低等猿猴(施爾科娃[9];費爾索夫[8])，以及兒童的高級神經活动的研究方面也用运动性研究法累积了一些事实(法捷耶娃[7])。沃洛維克[3]則曾用分泌运动法作过研究。

昆斯特曼在当时所提出来的問題，直到如今还未丧失其特有的现实性，因为这个問題的解决將會使研究者掌握了評估大腦分析綜合活动發展的途徑和程度的广大可能性。

近年来在沃羅寧實驗室里对鏈鎖刺激的条件反射在比較生理學方面进行过研究。本报导是我們先是在低等猿猴(卷尾猴)身上，以后則在狗身上所作过的研究工作的繼續。

我們用西羅特金(Сироткин)和培恩(Пэн)所修改过的伊万諾夫-斯莫連斯基的方法来研究小黑猩猩的高級神經活动。非条件强化物在一組實驗中是用水果、餅干、糖果，另外一組則用固定在箱子中为数不多的“玩具”，在特定時間內动物是可以通過自动开放的小門来把弄这些“玩具”的。

在實驗中应用了“涅瓦”和“拉达”兩只小黑猩猩，根据間接的証据，牠們的年齡不超过4—4½岁。

这两只小黑猩猩在进行本實驗之前曾經給牠們做过对單一刺激的条件反射和对条件性抑制刺激的条件反射。这一事实就使我們根本無法說出关于“拉达”和“涅瓦”对鏈鎖刺激形成条件联系的速度。

實驗室的實踐說明，以前曾在實驗室中处过的动物是不能与完全“新的”，即第一次来到實驗室环境的动物等量齐觀的。这不仅是低等的或高等的猿猴之类的野生动物是如此，像狗之类的家畜也是如此。

尽管如此，“拉达”对鏈鎖刺激的条件反应形成速度还是比“涅瓦”要快些。例如对由鉄片琴的响声，电灯光和純音 ΔO_1 所組成的鏈鎖刺激的巩固运动条件反射，“拉达”从第二次結合起

就已形成。而對於這樣結構的鏈鎖刺激(顫音——紅光——純音 Pe_2)——該鏈鎖刺激的兩端成分是向听分析器發出,而其中間成分則向視分析器發出,而且按其物理強度也與第一個鏈鎖刺激實際上沒有什麼區別——“涅瓦”却在 11 次結合時才形成了穩固的條件反應。

有趣的是,經過了 15 個月(在這個時期里有三位實驗者用“涅瓦”作過實驗)此小黑猩猩對另外一個鏈鎖刺激(蜂音器——白光——高八度的純音 M_{II})從第一次結合就建立了鞏固的條件反射。所有這些又一次證明:我們對待無論同種動物的,或是種族發生系統的不同代表的(這個更為重要)高級神經活動基本指標的評價應當如何的審慎。

按照沃洛維克[3]在兒童身上所獲得的材料,以及沃羅寧[4],阿列克謝耶娃[1]和其他的人在狗身上所獲得的材料,可以看到:鏈鎖刺激的各個成分,隨其應用的程度,而被大腦皮層綜合成為單一的刺激動因。但是,對上述文獻精細分析時可以看出:鏈鎖刺激的各成分是遠遠沒有完全被綜合成為單一的刺激,而且這種綜合還取決於高級神經活動的類型。根據沃洛維克的資料,兒童對鏈鎖刺激的條件反應是決定於鏈鎖刺激的最強成分。後來克拉蘇斯基[5]在狗的實驗中獲得相似的資料後,也曾作出類似的結論。從沃羅寧和阿列克謝耶娃的工作中可以看出:並不是在所有的狗都可觀察到單獨應用三成分的鏈鎖刺激的前兩個成分時都不引起條件反應。與非條件強化同時作用的第三個成分則始終不會失去它的信號意義,不過只是引起稍為減少的條件反應。

在較晚發表的文獻中(施爾科娃,沃羅寧)出現了一些用運動性研究法在低等猿猴實驗中所獲得的新事實。這些事實證實鏈鎖刺激中所有成分的完全綜合。同時曾經確定鏈鎖刺激的同樣成分的不同組合,以及由於省去頭一個或末一個成分而“縮短了的”鏈鎖刺激却不引起條件反應。我們用同樣的運動性研究法在“涅瓦”和“拉達”身上獲得了一些沒有這樣確定的事實。

由表 1 (A, B, B) 中可以看到中間成分在它單獨應用的條件下最為迅速而完全地失去其信號作用。鏈鎖刺激的兩端成分,特別是最後一個成分幾乎永遠都會引起條件反應;鏈鎖刺激各成分序列顛倒了的鏈鎖刺激,和中間成分為同樣長的間歇所取代了的鏈鎖刺激的刺激作用也都同樣牢固地保持着(表 1 A)。

因此,在我們的實驗工作條件下兩只小黑猩猩在用不同的強化(食物和遊戲)來進行多組實驗中已表明,皮層的分析 and 綜合尚不足以將鏈鎖刺激的各成分融合成一單一刺激,可是施爾科娃在低等猿猴所作的實驗曾經指出,當陽性鏈鎖刺激應用了 40—120 次之後,動物對鏈鎖刺激的各成分已無條件反應。

小黑猩猩“拉達”和“涅瓦”的分析綜合活動水平比低等猿猴甚至比狗還要更低的原因我們還不知道。但是在鏈鎖刺激條件反射的實驗過程中已清楚地顯示出一個可能的原因,那就是延緩性抑制發展得不好。以前當我們給小黑猩猩對作用 10 秒鐘的單一刺激建立條件反射時,小黑猩猩的這種內抑制曾經表現得很弱。在進行本研究工作时,這兩只小黑猩猩的延緩性抑制也是那樣地不恆定,以致可以把它看成為由於個別實驗條件所引起的偶然現象。

陽性鏈鎖刺激中的個別成分有多少作用可從表 2 中看到,表中列舉了關於在不同實驗階段中陽性鏈鎖刺激各成分消退速度的一些資料。

同時,每一個黑猩猩都曾進行過兩次對整個陽性鏈鎖刺激的消退,這種消退需要 11—7 次

应用条件信号而不予以强化。

延緩性抑制發展得不好証明了小黑猩猩的抑制过程是弱的。牠們对鏈鎖刺激的分化进行得非常困难,这也同样証明了这一点。

表 1

刺 激	应 用 次 数								附 註
	1	2	3	4	5	6	7	8	
A. “拉 达” (食 物 强 化)									
鉄片琴响声 (第 I 成分)	+36	+60	+96	-199	-396				陽性鏈鎖刺激 鉄片琴响声—白光— Δ_0 (5 秒)
白 光 (第 II 成分)	- 9	-31	+166	-286	-384	-405	-504		
純 音 Δ_0 (第 III 成分)	+ 6	+27	+146	+249	+258	+321	+378	+450	
白光 + Δ_0	+41								
鉄片琴响声 —間歇— Δ_0	+43	+288	+348						
Δ_0 —白光— 鉄片琴响声	-57	+76							
B. “拉 达” (遊 戏 强 化)									
純 音 Δ_3 (第 I 成分)	+158								陰性鏈鎖刺激 Δ_3 —白光— M_{16} (5 秒)
白 光 (第 II 成分)	- 26	-126	-201						
純 音 M_{16} (第 III 成分)	+ 29	- 58	+106	+126	+163	+205	+265	+278	
B. “涅 瓦” (食 物 强 化)									
顫 音 (第 I 成分)	- 57	- 76	+138						陽性鏈鎖刺激顫 音—紅光— P_{e2} (5 秒)
紅 光 (第 II 成分)	+ 37	- 51	- 62	- 99	-134				
純 音 P_{e2} (第 III 成分)	+ 48	- 60	- 77	+ 97	+136	+142			

(+)-对所应用的刺激有条件反应。(一)-沒有条件反应。数字表示特殊刺激物作用的檢查是在陽性鏈鎖刺激結合多少次数后。

表 2

猿 猴 名	陽性鏈鎖刺激	結合多少次之 后开始消退	消退什么成分	各 成 分 应 用 次 数	非 条 件 强 化
“拉 达”	Д0 ₃ —白光—Мп6	215	Мп6	10	遊 戏
	Д0 ₃ —白光—Мп6	284	Мп6	33	
	Д0 ₃ —白光—Мп	292	Мп6	19	
	蜂音器—白光— Мп6	16	蜂音器	6	
“涅 瓦”	顫音—紅光—Рe ₂	185	Рe ₂	10	食 物
	顫音—紅光—Рe ₂	296	顫 音	7	
	蜂音器—白光— Мп6	196	Мп6	4	