

隔区功能的行为学研究的发展与现状

隋南 匡培梓

(中国科学院心理研究所)

引言

对隔区(Septum)功能的行为学研究有一个不长却充满激烈争论的历史。40多年来,大量的有关隔区功能的实验研究和理论假设主要涉及几个方面:攻击性(aggressive)行为、条件情绪化反应(conditional emotional response, CER)、条件回避反应(conditional avoidance) response, CAR)、强化操作性反应(reinforced operant response, ROR)、摄食饮水行为、活动性(locomotor activity)以及学习记忆特别是空间认知(spatial cognitive)反应等等。

隔区是边缘系统的重要结构之一,大约有16种独立的核团和若干不同起源、经过和终止的纤维束。主要接受背侧穹窿、海马襞部以及额叶新皮质、扣带回和经过Broca氏斜带束的基前脑的传入冲动;其它的传入冲动来自红核、嗅结节、小脑扁桃体及低位脑干(网状系统)等结构。此外,与梨状区、杏仁核、齿状回和透明隔也存在往返联系。主要的传出冲动由内侧隔区投射至海马。而冲动的传递又受制于不同的递质系统。由于隔区内细胞核团的复杂性及其与外域联系的广泛性,对隔区功能的研究越来越引起生理心理学研究者的极大兴趣。

前期研究的回顾

60年代初以前,人们对隔区的兴趣仅仅因为它在调节“情绪”和“情感”的神经通路(Papez circuit)中是一个可能的转换站,而更多地关心它对情绪的影响。尽管也曾有少量实验报告了隔区损毁大鼠在“发怒”反应出现的同时,吃惊反应(startle reaction)增加,CAR获得加快,但并未引起人们足够的重视。之后McCleary追踪以往电生理和行为间关系的实验资料,提出隔区可能对自主行为发挥整体抑制性影响的观点,并证明了它对“被动回避”(passive avoidance)行为的明显抑制效应。于是,隔区情绪功能论发生动摇。

有关隔区情绪功能的后期研究。一些学者根据长期研究发现,大鼠一般手术后几天内,即使不做任何加速创伤恢复的措施,“隔区发怒”反应典型的综合症亦会很快消失。许多动物如猫、恒河猴、棉鼠等甚至不出现“隔区发怒”症状。实验室常用的Spragu-Dawley种系的Albino大鼠“隔区发怒”的发生率极低,以至于许多实验室不再把这种情绪反应做为系统的研究对象。Lints等人的研究提示,隔区损毁大鼠对于疼痛的反应确实过强,但它们的痛阈并无变化,发怒反应很可能是由于脑内缩血管素(serotonin)耗竭所致。换言之,脑内其它相关组织或器官受损同样可引起类似反应。动态观察发现,由“隔区发怒”引起的攻击行为随着

时间的推移而逐渐消失(10~15天),但中缝核(raphe nuclei)损毁导致的缩血管素不可逆性下降所引起的种内撕杀行为术后1—4周仍然不减少。一般所认为的“隔区发怒”表现出的“攻击行为”,似乎定义也不甚明确,与其说是攻击行为不如说是某种防御性反应。

条件回避行为(CAR)的研究。King观察到隔区损毁大鼠穿梭箱CAR获得快于控制组,这一典型的实验被许多学者用不同的动物复制,得到类似的结论。然而,用周期性电击法(intermittent shock)却使实验动物CAR获得受阻,这种效果似与“隔区发怒”综合症、痛觉敏感性或缩血管素变化无关,因为发生作用的时间过程有明显差异。许多实验模型,如:mutl chambered allys、double-jumping、lever-pressing或double-grill boxes都证实周期性电击法阻碍隔区损毁动物CAR获得。还有人报导隔区损毁有损于手术前已经获得的CAR或其它回避范示的操作。这是较早涉及隔区学习记忆功能的研究。

条件情绪化反应(CER)的研究。Brady等人较早报告了隔区损毁大鼠以惩罚性条件刺激建立CER的速度明显低于控制组。Traftan等人用食物或水作为奖励性条件刺激得到同样的结论。Harvey的实验证实了这种弱化是长期的。对惩罚和奖励的CER相继在许多隔区损毁的动物模型上被仔细观察,除了电击以外,条件刺激还包括食欲动机或其它强化环境,最终并未发现有意义的区别。

强化操作性反应(ROR)的研究。在大多数实验模型中,隔区损毁动物都呈现对条件性刺激的弱化反应(impaired response)。同时,先前已获得的行为模式亦难以维持。有人把这类现象描述为“保持”(perseverative),并把这种“保持”缺陷与控制内在强化行为的抑制能力的丧失联系起来。在操作式模式中采用固定间隔(fix interval, FI)强化刺激,隔区损毁动物反应是过度的,似乎“反应抑制”(response inhibition)减弱了。但面临DRL(differential reinforcement of low rate)强化刺激时,隔区损毁动物获得强化的机会极少,因而不能很好地完成这种时间作业。Kelsey采用修正DRL模型,包括不同要求的两个杠杆,其一是“保持”反应,其二是“期待”(anticipatory)反应,发现隔区损毁动物的保持反应明显低于控制组。对持续强化(continous reinforcement, CRF)和固定比率强化(fix ratio reinforcement, FR RF)的反应增加可能是这种“期待”效应造成的。

摄食摄水行为和运动性变化的研究。一些隔区损毁动物产生多饮症状,似乎不是由于生理需要或继发性多尿,可能与垂体功能失调或血液浓缩有关,但这些解释也遇到挑战。隔区损毁后摄食量一般是正常的,但术后短期内食量增加也有报道,可能与多饮有关。隔区损毁大鼠在wheels、tilt boxes, home cage中活动减少,但在一些情境下如迷宫中,活动是亢进的。有人认为隔区损毁对动物旷场行为影响极少,但也有相反的报道。

近期研究及有关理论

隔区是海马系统的主要结构之一,特别是与海马在结构和功能上联系密切。隔-海马系统在学习记忆过程中的整合作用,越来越被重视。

基前脑有两条胆碱能通路,一条由Broca氏斜带束经中隔区投射到海马,另一条由Meynert氏基底核(nbM)投射到皮质,这两条胆碱能通路均被证实与学习记忆有关。学习记忆能力有赖于胆碱能系统的完整性,因此,中隔区或nbM损毁,隔区与海马的纤维联系中断以及局部微量注射胆碱能受体阻断剂如莨菪碱都干扰大鼠辐射式(radical-arms)或Morris迷宫

作业。

除了胆碱能系统之外, 鸦片肽类(opioid peptide systems)对学习记忆的修饰作用也有不少报道。于大鼠隔区内微量注射鸦片肽拮抗剂纳络酮(naloxone)易化其辐射式迷宫的识别获得和保持, β -内啡肽(β -endorphin)损害其获得,而血管或腹腔注射 β -内啡肽却没有影响。这表明隔区内存在鸦片肽类神经元,是影响空间认知加工的鸦片肽敏感部位。

对于海马系统及联系纤维损伤,导致实验动物不同学习记忆任务的非正常完成,O'Keef提出一种假说,被称为“图认知”理论(cognitive mapping theory),认为海马系统(主要是海马)最基本的功能是形成认知图,这种“图”代表动物所经历环境的空间布局。进一步说,认知图是动物加工信息所依赖的有效手段,认知图的运用需要正常的海马系统功能。因此,图认知在有相对稳定位置关系的任何不同迷宫外线索刺激的情况下都应该发生。许多种迷宫作业中图认知已被认定发生了,如辐射式和Morris迷宫。图认知是以外部线索为参照点(allothetic)的认知加工过程,与运用自我参照点(egocentric)的线路学习或其它成份分类作业有本质的区别。运用认知图去解决空间辨别任务是以可塑性和修正性反应而不是以错误的重复为特征的。根据图认知理论可得出以下推论:第一,正常动物完成任务时,必定运用图认知修正性地选择,而海马系统损毁动物则会出现选择精确性的永久性损害。第二,正常动物完成任务时宁愿运用图认知,而不是采用能正确选择的其它加工方式;海马系统损毁动物表现出选择精确性的损害,如果它们要学会正确选择,就会依赖其它加工方式而不是图认知。第三,当动物被强制运用其它加工方式而不是图认知时,在海马系统被破坏的某种情形中,会持续并重复相同的错误。许多人以不同的方法验证了以上推论。

O'Keef特别强调了空间认知加工过程中海马系统尤其是海马作用的绝对性,似乎忽视了海马以外脑结构在图认知或其它加工系统中的相对重要性。于是,Olton提出了另一种假说,称之为“工作记忆”理论(Working memory theory),认为海马系统的基本功能是形成暂时的、个别的联想,这种联想对于通过“工作记忆系统”被加工的信息是必要的,不管是哪种类型的信息(图类的或非图类的)。对于海马损毁的动物,根据工作记忆理论可以预见以下几点:第一,在需要工作记忆系统完成的任务中所会显示出持续的精确性损害;第二,在需要工作记忆系统完成的任务中出现的错误是随机的而不是重复的;第三,在需要工作记忆系统完成的任务中,可以与正常动物一样完成,但辨别过程需要的时间会比正常动物长些。除海马以外,背外侧隔区也影响工作记忆。而有些部位如繖状窝损毁只损害工作记忆,但不影响图认知。由此提出脑的不同部位适合于不同的加工系统。

以上两种理论仍有争论,但都认为信息加工的基本部位在海马。证据来源有三:其一,损毁研究表明完整的海马对于空间信息的加工是必要的;其二,单细胞放电分析(analysis of single unit activity)提示:信息加工是海马的主要任务之一;其三,局部诱发电位(evoked field potential)表明,海马突触的数量及强度在一定程度上为传入纤维传入的与外界的自然刺激相似的电刺激所改变,并且只在海马记录到长时程增强(LTP)和长时程抑制(LTD)效应。

但也有人认为,大脑皮质在图认知的信息加工或储存上可能比海马起更重要的作用。海马损毁大鼠仍倾向于运用图类策略,而顶叶皮层损毁大鼠的图认知能力似乎严重丧失。还有资料表明:无论是顶叶或额叶皮质损毁大鼠,在Morris迷宫中其策略依然是图类的,只是精确性有所下降;海马结构损毁后距离知觉并未丧失,提示海马以外结构图认知或其它空间认

知加工方式的存在；尽管隔区损毁后图认知能力损害严重，但也不是不可逆的。图认知加工的泛脑层次化的可能性不容忽视。

还有一种观点，将记忆划分为两种：一种叫“布局” (dispositional)记忆，另一种叫“表征” (representative)记忆。认为记忆不是一种已知的经验材料，而是建立在可观察的学习辨别反应基础之上的推理概念。换言之，是在两种或更多刺激线索之间做出的不同的选择性反应。在选择过程中“辨别”建立在呈现给机体的阈上刺激的反应基础上，这种推理性记忆就是布局记忆。视觉辨别任务的两种刺激线索(如明或暗)在一个选择性时间过程中呈现给机体，就是布局记忆的简单例子。如果在一个选择性时间过程中，当临界刺激线索不呈现在机体感觉中枢，而辨别反应又必须做出时，只有根据机体脑内过去印记的临界线索的再呈现而做出正确反应。延迟样本匹配(delay matching to sample)或非匹配就是依赖表征记忆的一种作业。但布局 and 表征记忆的划分是在经验水平上的，在实验中很难完全区别开来，有资料表明，隔区或皮质损害导致表征记忆缺陷。

几个值得重视的特点

基本了解了隔区功能行为学研究的发展与现状以后，不难发现新近的研究趋势有以下几个特点：第一，强调隔-海马系统在学习记忆过程中的功能一体性和主导性作用。隔-海马系统内部结构复杂，与大脑皮质及其它亚皮质核团在结构和功能上联系广泛，设想学习记忆是隔-海马系统的特定功能，显然难以摆脱功能定位论的局限性。同样，注重学习记忆过程中隔-海马系统的功能主导性，并非忽视脑其它结构的协调作用，泛脑部位与隔-海马系统的潜在默契仍是人们最关注的问题。第二，隔-海马多元化的认知加工系统正在逐渐被认识。无论是图认知、工作记忆或其它理论，无不为揭示多元化认知加工方式的存在及活动规律积累了浩瀚的实验资料。第三，在不同的加工层次中隔区或海马所处的功能层次，或者说是在同一加工系统中隔区或海马以及其它脑结构的相对作用，已成为引人注目的新课题。以策略作为客观尺度衡量低等动物(如猫、鼠等)行为的质量差异，标志着对低等动物学习记忆行为的研究在实验方法上已由简单的外部效应观察深入到机体内部复杂的认知水平。

参考文献

- (1) Brady, J.V., et al., Subcortical mechanisms in emotional behavior, Affective changes following septal forebrain lesions in the albino rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1953, (46), 339-346.
- (2) McCleary, R.A., Response specificity in behavioral effects of limbic system lesions in the cat. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 1961, (54), 605-613.
- (3) King, F., Effects of septal and amygdaloid lesions on emotional behavior and conditioned avoidance in the cat. *Journal of Nervous Mental Disease*, 1958, (126), 57-63.
- (4) Hamilton, L.W., Activity avoidance impairment following septal lesions in cats. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 1969, (69), 420-431.
- (5) Trafton, C.L., Effects of lesions in the septal area and cingulate cortical areas on conditioned suppression of activity and avoidance behavior in rats. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 1967, (63), 191-197.
- (6) Carey, R.J., A further localization of inhibitory deficits resulting from septal ablation. *Physiology and Behavior*, 1978, (3), 645-649.
- (7) Hepler, D.J., Memory impairments following basal forebrain lesions, *Brain Research*,

- 1985, 346, 8-14.
- (8) Watts, J., et al., Effect of scopolamine on radical maze performance in rats. *Physiology and Behavior*, 1981, (26), 845-851.
 - (9) Fanelli, R.L., et al., Role of noradrenergic function in the opiate antagonist facilitation of spatial memory. *Behavior Neuroscience*, 1985, (99), 755.
 - (10) O'Keef, J., et al., *The hippocampus as a cognitive map*. London, Oxford University Press, 1978.
 - (11) Morris, R.G.M., Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 1981, (12), 239-260.
 - (12) Walker, J.A., et al., Fimbria-fornix lesion impair spatial working memory but not cognitive mapping. *Behavior Neuroscience*, 1984, (98), 226-242.
 - (13) O'Keef, J., et al., Hippocampus place units in freely moving rat, Why they fire where they fired. *Experimental Brain Research*, 1978, (31), 573-590.
 - (14) 隋南, 匡培梓, 隔区或顶叶皮质损毁对大鼠空间认知能力的影响及其搜索策略差异的研究, *心理学报*, 1992, (24), 76-84.
 - (15) Olton, D.S., et al., Hippocampal function required for nonspatial working memory. *Experimental Brain Research*, 1981, (41), 380-389.
 - (16) Stanton, M.E., et al., Posterodorsal septal lesions impaired performance on both shift and stay working memory tasks. *Behavioral Neuroscience*, 1984, (98), 405-415.
 - (17) Norman, J.G., et al., *Memory*. New York, The Guilford Press, 1985, pp.45-50.
 - (18) Di Mattia, B.D., et al., Spatial cognitive maps: Differential role of parietal cortex and hippocampal formation. *Behavioral Neuroscience*, 1988, (102), 471-480.
 - (19) 隋南, 陈双双等, 海马结构或额叶皮质损毁对大鼠空间认知能力的影响, *心理学报*, 1992.
 - (20) Thomas, G.J., et al., Deficits for representational memory induced by septal and cortical lesions in rats. *Behavioral Neuroscience*, 1984, (98), 394-404.
 - (21) Bierley, R.A., Episodic long-term memory in rats, Effects of hippocampal stimulation. *Behavioral Neuroscience*, 1983, (97), 42-48.
 - (22) Handelmann, G.E., Recovery of function after neurotoxin damage to the hippocampus CA-3 region, Importance of postoperative recovery interval and task experience. *Behavioral and Neural Biology*, 1991, (33), 453-464.

(上接第60页)

背、腹部等不方便的部位,还要求仪器的布置和联接不对学生产生新异刺激,以免干扰学生正常的学习心理过程,使研究失去真实性。因此,目前心理生理学常用的一些先进的生理仪器不能简单地应用到教育领域中来,需要开发出适合教育传播特点的新仪器,这些仪器要求检测方便,抗干扰强,能适时、快速地处理信息,并及时将信息处理结果反馈给传者。尤其要求在传感器方面作根本的改变,尽量开发微型、遥控、甚至不接触型传感器。能够满足上述要求的新仪器必定要采用科技新成果和计算机技术。

2. 探明教育传播中受者生理指标反应的基本

模型,建立常模。心理生理学方法用于教育传播过程的学生心理活动分析,必须有一定的生理指标参照系作比较的标准,这就需要建立常模。

3. 寻找新的适合教育传播领域的生理指标信息分析方法,特别是多指标综合分析、评判的方法。这些方法应当建立在数学方法的基础之上,分析结果应当是量化的,这样才能使结论真实、精确。

4. 拓宽心理生理学方法在教育传播领域应用的范围。从课堂教学到视听教学,从教学控制到效果分析,从教法探新到教材评价(尤其是视听教材评价)等等都应尝试运用心理生理学方法。

(盐城师专 吴中江)