

放射状迷路を用いたラットの認知資源配分型実験における指示忘却効果の不在

谷内 通^{1)a)} 矢萩 隼人¹⁾

Memory-resource-allocation experiment in rats: Failure to find directed forgetting effect

Tohru TANIUCHI^{1)a)} and Hayato YAHAGI¹⁾

Abstract

Three rats were trained in a directed forgetting task using an eight-arm radial maze. A trial consisted of learning phase, retention interval, and test phase. In a learning phase, rats were allowed to get food A at two randomly-decided arms and food B, also at two randomly-decided arms. No food was set at the remaining four arms. During the 3 min retention interval, rats were kept in either a large transparent cage or a small metallic cage. In a test phase, food rewards were set at arms that had been rewarded in the learning phase (win-stay task). Only one of the food rewards, either A or B, was tested. Doors of the arms where the other rewards were set in the learning phase were closed and excluded from the test. Which arms would be tested was signaled by the type of holding cage in which the rats were kept during the retention interval. After rats' performance was reached around 80% correct, probe test trials were inserted in the training trials. In a probe test trial, those arms that were inconsistently signaled by the holding cage were then presented in the test phase. Superior performance was expected in training trials compared to the probe trials, if rats could reallocate memory resource for arms not tested to ones to be tested. As a result, performance of training trials did not exceed that of probe trials, suggesting no directed forgetting effect. Rats' learning strategy and methodological problems in the present experiment are discussed.

Keywords rats, directed forgetting, rehearsal, radial maze

ヒトは、ワーキングメモリ内の特定の情報を選択的に維持し、精緻化することが可能である。これらはヒトが、情報を能動的に処理する心的機能を持っていることの証拠である。では、ヒト以外の動物も記憶過程を能動的に制御する能力を持っているのだろうか。ヒトにおけるリハーサル機構の能動的制御は、指示忘却(directed forgetting)と呼ばれる手続きによって検討されてきた(e.g. Bjork, 1972)。指示忘却についてはヒト以外の動物においても検討されており、初期の研究では、ハトの遅延見合せ課題を改良した実験を中心に検討された(Roper & Zentall, 1993)。最も単純

な手続きでは、赤や緑の見本刺激の提示に続く遅延時間中に、これから比較刺激によるテストが行われるか(remember cue: R手がかり)、それとも比較刺激は提示されずに次の試行に移行するか(forget cue: F手がかり)が、垂直線・水平線の提示や実験箱の照明によって指示される。R手がかりに続いてテストが行われる場合には、提示された2つの比較刺激の中から見本刺激と同じ方を選択すると餌報酬によって強化される。F手がかりの提示後にはテストは行われず、試行間隔を経て次の試行へ移行する。このような課題の習得後に、F手がかりに続けて比較刺激を提示するという予告されないテストであるプローブテストを行うと、R手がかり後の通常のテストよりも成績が低くなる。この種の“テスト省略型”の手続きによる指示

¹⁾ 金沢大学

Kanazawa University

a) E-mail: tohruta@staff.kanazawa-u.ac.jp

忘却現象はハト (Grant, 1981; Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson & Rego, 1981; Santi & Savich, 1985; Stonebraker & Rilling, 1981) やリスザル (Roberts, Mazmanian & Kraemer, 1984) で確認された。ラットでは、T 迷路 (Grant, 1982), または 2 レバーのオペラント箱 (Miller & Armus, 1999) を用いた研究が報告されている。

しかし、このテスト省略型手続きには、F 手がかりが報酬獲得の機会の省略を信号するようになるという重大な問題がある。F 手がかりに続く報酬機会の省略によって、F 手がかりに対してフラストレーション等の負の情動反応が生じるようになり、プローブテストにおける弁別反応を攪乱する可能性が指摘されている (Roper & Zentall, 1993; Roper, Kaiser & Zentall, 1995; Zentall, Roper, & Sherburne, 1995)。報酬機会の省略による情動反応の問題について、Grant (1982) は T 字迷路実験において、F 手がかり後にはアーム間の選択点における強化子の提示を行い、強化機会の欠如に対する統制を行っている。しかしながら、このような“置換法”においても、F 手がかり後に弁別反応とは異なる型の反応に対して報酬を提示することから、弁別反応と矛盾する置換反応が学習され、プローブテストにおける弁別反応に干渉することで成績の低下が生じる可能性が指摘されている (Roper & Zentall, 1993, p.523)。例えば、Grant (1982) では F 手がかり後に選択点で報酬を提示したため、F 手がかり後のプローブテストにおいて、選択点付近の探索反応が生じ、左右アームに対する弁別反応に干渉した可能性が排除できない。

F 手がかりに対する報酬機会の省略による負の情動反応と弁別反応と置換反応の反応型の違いによる干渉効果について、谷内・坂田・上野 (2013) は放射状迷路 (Olton & Samuelson, 1976) における win-shift 課題を改良した指示忘却手続きによって統制を試みた。この実験では、学習段階において 8 アームの内のランダムに決められた 4 アームに餌を置き、残りの 4 アームを無報酬とした。遅延時間後のテスト段階では、学習段階で餌の無かった 4 アームのみに餌を置き、win-shift 課題を与えた。このとき、遅延間隔中にラットを留める待機ケージを 2 種類使用し、一方のケージで待機した後は通常のテストを行うが (R 試行)、他方のケージで待機した後は、学習段階で餌を獲得したアームのドアを閉鎖し、正反応となるアームのみを選択させる強制選択を与えた (F 試行)。このよう

な訓練後に行われたプローブテストにおいて、F 手がかり後に自由選択テストを行うと、R 手がかり後のテストよりも成績が有意に低下し、指示忘却効果が確認された。谷内 他 (2013) の手続きでは、F 試行では強制選択が与えられるために、学習段階で獲得した情報に対する維持リハーサルを継続する必要はなかったが、必ず R 試行と同等以上の報酬が与えられ、求められる反応型は R 試行の正反応と完全に一致していた。したがって、プローブテストにおける成績の低下を、情動反応や反応型の不一致によって説明することはできない。しかしながら、谷内 他 (2013) の手続きにも問題が残っている。すなわち、F 手がかり後には正刺激のアームのドアのみが開放される。このため、ドアの開いているアームに対して無差別的に反応する傾向が獲得され、この反応傾向がプローブテストにおける遂行の成績低下をもたらした可能性が排除できない。

負の情動反応や反応型の不一致の問題を回避する方策として、ハトではさらに複雑な統制方法が考案されている。Roper et al. (1995) は、R 手がかりが提示される試行では通常の見本合せ課題を行うのに対し、F 手がかりに 2 種類を設けることにより、F 試行においても 2 種類の F 手がかりに対応して 2 種類の比較刺激を選択させる象徴見本合せ課題を与えた。その結果、第 1 に、F 試行においても象徴見本合せ課題が課されたため、R 試行と同等の強化機会が確保された。第 2 に、F 試行では、従来の指示忘却手続きのように見本刺激の保持が不要であるだけでなく、F 手がかりについての象徴見本合せ課題が課されたことから、見本刺激に対する処理資源を象徴見本合せ課題の記銘項目としての F 手がかりの維持のために再配分することを促す課題構造となった。すなわち、従来の省略型や置換法の指示忘却実験では、F 試行では記銘情報を保持する必要はなかったが、Roper et al. (1995) の手続きは、テストされない情報に関する認知資源をテストされる情報の処理に積極的に再配分することを促す課題となった。これは、ヒトの指示忘却実験が、R 項目と F 項目の両方を含むリストの記憶を求めることから、F 項目に対する記憶資源を R 項目の維持に配分する構造になっていることと類似する課題である。Roper et al. (1995) は、真の指示忘却現象は、このような記憶資源の再配分を求める型の実験でのみ認められる可能性を指摘している。

そこで、本研究では、ラットにおける放射状迷路課題を用いた認知資源再配分型の指示忘却を検討するこ

とを目的とした。Figure 1 に実験計画の模式図を示す。学習段階では 8 本のアームの中に 2 種類の餌報酬 (A, B) を無作為に決定した 2 本ずつのアームに置き、残りの 4 アームを無報酬とする。遅延間隔を経た後のテスト段階では学習段階で報酬が置かれたアームに再度餌を置く win-stay 課題を与えた。R・F 手がかりとしては、学習段階からテスト段階までの遅延時間にラットを留める大きさと明暗の異なる待機ケージ (X, Y) を使用した。X ケージで待機した後のテストでは、餌 A の置かれたアームと無報酬アームの弁別が求められ、餌 B の置かれたアームのドアは閉じられてテストからは除外された。すなわち、ラットは無報酬だった 4 アームを避けて餌 A の置かれた 2 アームへ進入することを求められた。逆に、Y ケージで待機した後は、餌 B の置かれたアームと無報酬アームの弁別が求められ、餌 A の置かれたアームのドアは閉鎖されてテストから除外された。この課題の習得後に、待機ケージによる指示と矛盾するテストを行うプローブテスト試行を低頻度で挿入した。もし、ラットがテストされないことが予告されたアームに関する認知資源をテストされるアームの保持のために再配分した場合には、プローブテスト試行における成績はテストアームが正しく指示された訓練試行よりも劣ると予測される。

上記の実験計画は、ラットが学習段階で報酬を獲得したアームを記憶し、テスト段階ではその記憶に基づいてアームを再選択する (win-stay) という仮定の上に成り立っている。しかしながら、この課題は無報酬アームのみを記録し、テスト段階でそのアームを避ける (lose-shift) という方略によっても達成可能である。そこで、プローブテストの実施後に、ラットが無報酬アームを記憶した可能性について評価するためのテストを行った。報酬 A と B を置くアームを 2 本ずつとする通常の訓練試行に加えて、報酬 A と B を置くアームを 1 本ずつとする 2 報酬アーム試行と、報酬 A と B を置くアームを 3 本ずつとする 6 報酬アーム試行を行った。2 報酬アームあるいは 6 報酬アームを提示した試行のテスト段階では、R 手がかりによって正しく予告された報酬アームと無報酬アームから 1 本ずつを選んだ二者択一の選択を求めることにより、テストのチャンスレベルを条件間で等しく 50%とした。ラットが無報酬アームを記憶した場合には、テストを適切に遂行するための記憶負荷は、無報酬アームが 2 本となる 6 報酬アーム条件で小さく、無報酬アームが 6 本となる 2 報酬アーム条件で大きくなると考えられ

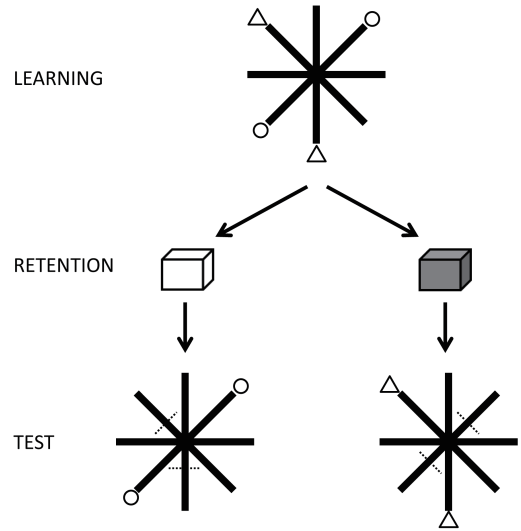


Figure 1 Experimental protocol of acquisition training. A trial consisted of learning phase, retention interval, and test phase. In the learning phase, rats received food A and B (food pellet and puffed rice, represented by circles and triangles) at two arms each, randomly decided. Rats were kept in one of two kinds of cage (X and Y, represented by white and black box respectively) during retention interval. In the test phase, rats were required to choose two baited arms where they had received food rewards in the learning phase (win-stay task). Only food-A-arms were tested following retention in cage X and food-B-arms were excluded by closing doors of those arms (dotted lines in the figure). Conversely, only food-B-arms were tested and food-A-arms were excluded following retention in cage Y.

る。これに対し、ラットが報酬を得たアームを記憶した場合には、記憶負荷の大きさは 2 報酬アームよりも 6 報酬アームで大きくなると考えられる。したがって、ラットが報酬アームを記憶した場合には 2 報酬アーム条件の成績が優れ、無報酬アームを記憶した場合には 6 報酬アーム条件の成績が優れると予測される。

方 法

被験体 実験開始時に約 110 日齢の Wistar 系のオスラット 3 匹を用いた。実験報酬以外の飼育飼料を 16 g/日とする食餌制限下で維持した。動物の飼育および実験は、金沢大学動物実験委員会の承認を得た施設

と計画によって実施した。

装置 高架式の 8 方向放射状迷路を用いた。直径 34 cm の 8 角形の中央プラットフォームに各 45 度の角度で幅 9 cm, 長さ 75 cm の 8 本のアームが設置された。アームの末端には餌皿が埋め込まれていた。中央プラットフォームおよびアームは実験室の床から 60 cm の高さに設置された。各アームの入口には透明アクリル製のギロチンドアがあり、遠隔制御により開閉可能であった。アームの入口から 30 cm のところに長さ 20 cm, 高さ 15 cm の木製の障壁を設置した。迷路の床と障壁はつや消しの灰色であった。テストされる餌報酬を予告する手がかりとして、2 種類の待機ケージを使用した。2 つの待機ケージのうち、小さいアルミケージ (30 × 22 × 17 cm) は、床敷きを入れない平滑な床であり、上蓋を不透明の銀色シートで目張りし、側壁のスリット状の通気口のみを開けたため、蓋をした状態では内部は暗かった。他方の比較的大きい透明樹脂ケージ (40 × 26 × 20 cm) は、紙のシュレッターダストを床敷きとして入れ、蓋はステンレスの格子であるため内部は明るかった。実験餌には 45 mg の餌ペレットと約 30 mg の米爆ぜ菓子を使用した。

手続き 1 - 3 日目に装置内の自由探索を個別に 15 分間与えた。4 - 14 日目まで、アームに進入して障壁を越えるための訓練を行った。強制選択によって特定のアームへの進入を訓練し、障壁がない状態から始め、次第に障壁の高さを高くした。各アームを訓練に使用する頻度は等しくした。予備訓練では、各アームの餌皿には餌ペレットと米爆ぜ菓子を 1 粒ずつ置いた。

予備訓練が終了した翌日から、本訓練を行った。1 試行は、学習、遅延、テストの 3 段階から構成された。学習段階では、8 本のアームのうちの 2 本には餌ペレット、2 本には米爆ぜ菓子をそれぞれ 2 粒ずつ置き、残りの 4 本は無報酬とした。餌報酬のアームへの割付は試行毎に無作為化した。一度進入したアームのドアは閉鎖し、再進入が生じないようにした。ラットが 8 本全てのアームに進入して中央プラットフォームに戻ると、2 種の待機ケージのいずれかに移動した。半数の試行では内部が暗いアルミケージ、残りの半数の試行では内部が明るい透明樹脂ケージで待機させた。保持時間終了後、テスト段階が行われた。テストされるアームは保持段階での待機ケージ毎に異なっていた。ラット 1 と 2 では樹脂ケージでの待機後には、餌ペレットがあったアームに再び餌ペレットを設置し、米爆ぜ菓子が置かれたアームについてはドアを閉鎖した

ままとし、テストから除外した。テスト段階では設置する餌は学習段階の 5 倍である 10 粒へと増やした。学習段階で無報酬であったアームは無報酬とした。金属ケージでの待機後には米爆ぜ菓子が置かれたアームと無報酬アームのテストを行い、学習段階で餌ペレットが置かれたアームのドアを閉鎖して、テストから除外した。ラット 3 では待機ケージとテストされる餌の関係性を逆にした。餌のあるアームへの進入を正反応とした。すべての餌を獲得するか、設定されたアーム進入数の上限に達するとテストを終了してホームケージに戻した。

第 1 - 28 試行では、保持間隔 10 分、試行間隔 20 分とし、テスト段階では全ての餌を獲得するまでアームへの進入を許した。その後、29 試行目からテスト段階での進入回数を 4 回までとした。57 試行目から試行間隔を 30 分に変更した。65 試行目からテスト段階での進入回数を 3 回までとした。73 試行目から保持間隔 3 分、試行間隔 60 分へ変更して訓練を行った。48 試行までは 1 日に 1 試行または 2 試行を行い、49 試行以降は 1 日に 2 試行を行った。餌ペレット (A) と米爆ぜ菓子 (B) のいずれがテストされるかは、2 試行毎のセットで決定し、AA, AB, BA, BB の 4 パタンを 8 試行毎に無作為化した。本訓練を 112 試行行った後に、プローブテストを挿入した。4 日間の 8 試行内に 1 試行をプローブテストとし、待機ケージとテストされるアームの関係を訓練試行とは逆にした。プローブテストは 16 日間の 32 試行の間に 4 回行った。

プローブテスト期間が終了した翌日から、報酬アーム数の変更テストを 12 日間行った。習得訓練の最終段階およびプローブテスト期間と同様に、保持間隔 3 分、試行間隔 60 分で 1 日に 2 試行を行った。各実験日の第 1 試行は、2 種類の報酬アームを 2 本ずつとする訓練試行と同じ手続きで実施した。第 2 試行では、報酬 A および B を設置するアーム数を 1 本ずつ、または 3 本ずつとした。ラット 1 は奇数日で各報酬アームを 1 本ずつ、偶数日で 3 本ずつとした。ラット 2 と 3 は、奇数日で各報酬アームを 3 本ずつ、偶数日で 1 本ずつとした。第 1 試行の報酬アーム数を 2 本ずつとした場合のテストは習得訓練と同じく、テストされない報酬アーム 2 本を封鎖した自由選択テストで 3 選択までを許した。これに対し、第 2 試行の報酬アーム数を 1 本ずつ、または 3 本ずつとした試行では、テストされることが正しく予告された報酬アームから 1 本と

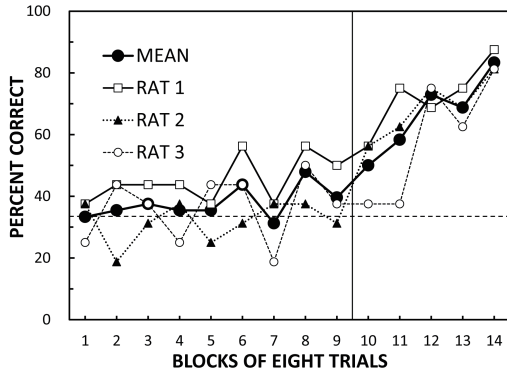


Figure 2 Percentage of correct choice in the first two choices on the free-choice test during acquisition training. A vertical solid line represents when retention interval and inter-trial interval were shifted from 10 min and 20-30 min to 3 min and 60 min, respectively.

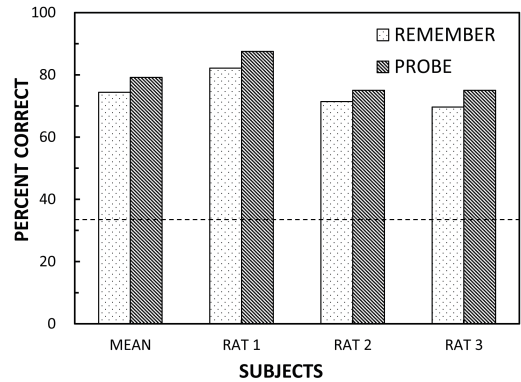


Figure 3 Percentage of correct choice in the first two choices on free-choice test following a congruent cuing (remember test) or an incongruent cuing (probe test) during test period. A horizontal broken line represents a chance level (33.33%) that assumes no re-entering during test phase (sampling without replacement).

無報酬アームから1本を無作為に選択し、二者択一の選択を求めるテストを行った。これは報酬アーム数に関わらず、テスト時のチャンスレベルを等しく50%とすることで、条件間の直接的な比較を可能にすることを意図したものであった。その他の条件は習得訓練の最終段階およびプローブテスト期間と同じであった。

結 果

Figure 2に習得訓練におけるテスト段階の win-stay 課題の最初の2選択の正反応率を8試行ブロックで示した。遂行成績は、保持間隔が10分、試行間隔が20-30分であった第9ブロックまではチャンスレベル付近に留まったが、保持間隔を3分、試行間隔を60分とした第10ブロック以降は急速に向上し、最終第14ブロックの8試行では80%を超える水準に達した。習得訓練のデータについて、被験体×ブロック(14)の繰り返し測定計画の分散分析を行ったところ、ブロックの主効果が有意であった ($F(13, 26) = 2.23, p = .040$)。ライアン法による有意水準の調整を施した t 検定による対比較では、ブロック間に有意な差は認められなかった。しかしながら、最終14ブロックについて母平均の95%の信頼区間を算出したところ、 $74.37 < \mu < 90.85$ となり、チャンスレベルの33.33%を有意に超えることが示された。

Figure 3に、テスト期間において、テストされるアームが正しく予告された訓練試行と、予告された

アームとは異なるアームがテストされたプローブテストにおける最初の2選択の正反応率を示した。平均正反応率は、訓練試行の74.41%に対してプローブテストでは79.17%であり、指示忘却現象から予測されるようなプローブテストにおける成績の低下は認められなかった。統計的分析については、訓練試行よりもプローブテストの成績が低くなる片側検定を事前に計画していたが、両条件の平均値の差の方向性は予測とは逆であるため、 t 検定によるパラメトリック検定とマン・ホイットニーのU検定によるノンパラメトリック検定の両方について、テスト条件間で有意な差は認められなかった。

Figure 4に、学習段階における報酬アーム数を2本または6本にした試行のテスト段階における正反応率を示した。ラット2では条件間に差は認められなかったが、ラット1およびラット3では報酬アーム数が6本の場合に正反応率が高くなった。平均では、2本条件の55.56%に対して6本条件が77.78%と優れたが、被験体×報酬アーム数(2)の繰り返し測定計画の分散分析を行ったところ、報酬アーム数の主効果は有意ではなかった ($F(1, 2) = 2.29, p = .270$)。

考 察

本研究では、放射状迷路を用いた認知資源再配分型の指示忘却実験について検討したが、予告とは矛盾す

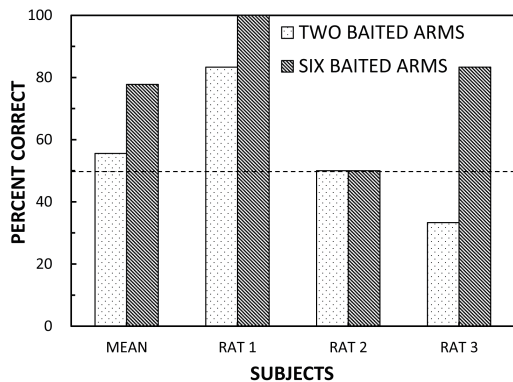


Figure 4 Percentage of correct choice in a simultaneous discrimination test between a win-arm and a lose-arm. Rats received a food-A-arm and a food-B-arm in the two-baited-arms condition whereas they were given three food-A-arms and three food-B-arms in the six-baited-arms condition during the learning phase. A broken horizontal line represents a chance level (50%).

るテストを行った場合に遂行成績が低下するという指示忘却現象を確認することはできなかった。本研究において指示忘却効果が得られなかった原因としては、ラットがリハーサル過程の能動的な制御能力を持たないという可能性以外に、手続き上の問題が3つ考えられる。第1に、記銘情報の提示からテスト予告までに遅延時間が存在したことである。本研究では、待機ケージによるテスト予告の前に、ラットは学習段階で8本すべてのアームに入ることを求められた。このため、各アームへの進入や餌刺激の摂取といった記銘情報に接してからテスト予告までには遅延時間が存在した。形式的な測定はしていないが、習得訓練における遂行が安定した時点で、学習段階を完了するのにおよそ60–90秒程度を要したことから、各アームで2種の報酬刺激を与えられてからそのアームがテストされるかどうか指示されるまでには、最後のアームの場合の数秒から、最初のアームの場合で60–90秒程度の遅延が与えられたことになる。見本合せ課題を用いたハトの指示忘却では、見本刺激という記銘情報の提示からF手がかりの提示までの遅延時間が0秒の場合には明確な指示忘却効果が得られるのに対し、3.5秒になるとプローブテストにおける成績の低下がほとんど認められなくなることが知られている (Stonebraker & Rilling, 1981)。この遅延時間の効果についての説明の1つは、F手がかりの提示までに十分なりハーサル

が行われると、その後にリハーサルを停止したとしても、記憶が十分に固定しているため、成績の低下が生じなくなるというものである。本研究においても、各記銘情報からテスト予告までに遅延が存在したために、F手がかりが提示された時点でテストされない記銘情報に対するリハーサルが停止したとしても、プローブテストの遂行に十分な情報の保持が可能であったのかもしれない。この問題については、本研究のように複数の記銘情報の提示後に一括してテスト予告を行うのではなく、各記銘情報の提示後に個別に即座のテスト予告を行うような手続き上の改善が必要であると考えられる。

第2に、本研究の習得訓練では2種類の餌刺激を計4アームに提示したが、この記銘情報の情報量ではワーキングメモリへの負荷が小さく、すべてを保持することが容易であった可能性が考えられる。餌の置かれた4アームすべての情報を十分に保持することが記憶容量の点で可能であった場合には、テストの有無に関する予告に応じて認知資源を再配分する必要性が小さく、認知資源再配分型の指示忘却を促す手続きとなっていなかった可能性がある。この問題については、記銘すべき情報の記憶負荷を増加させ、認知資源の再配分をさらに促す条件を設定する必要があると考えられる。

第3に、本研究では、ラットが餌の置かれたアームを保持するという”win-stay”課題を学習することを仮定した。しかしながら、この課題は、餌の置かれなかった4アームを保持してテスト段階で避けるという”lose-shift”課題として学習することも可能である。もし、ラットが本研究の課題をlose-shift課題として学習した場合には、遅延時間中の待機ケージによるテスト予告は、テスト段階において何ら有効な情報とならなかったと考えられる。すなわち、どちらのケージで待機した後でもラットは常に記銘段階で無報酬であった4アームについてのlose-shift課題を経験したことになる。ラットが学習段階で無報酬アームを記憶した可能性は、餌刺激を置くアーム数を操作したテストの結果からも示唆される。すなわち、ラットが無報酬アームを記憶した場合には、テストを適切に遂行するための記憶負荷は、無報酬アームが2本となる6報酬アーム条件で小さく、無報酬アームが6本となる2報酬アーム条件で大きくなると考えられる。Figure 4に示された結果は、統計学的には有意ではないものの、学習段階で無報酬アームが多い場合にテスト段階での成

績が低くなる傾向を示しており、ラットが学習段階で無報酬アームを記憶したことを示唆するものであると考えられる。ただし、報酬アームを記憶する win-stay 方略と無報酬アームを記憶する lose-shift 方略は排他的ではない。あくまで手がかりとしての相対的な行動制御力に関する問題であり、ラットが両方の情報を保持して活用することは十分に考えられる。その上で報酬アームの保持を促すためには、学習段階における報酬アームと無報酬アームの比率を操作することで、無報酬アームを記憶した場合の相対的な記憶負荷を高めることにより、標的とする報酬アームを記憶させるような条件設定を行う必要があると考えられる。

このように、ラットにおける放射状迷路を用いた認知資源再配分型の指示忘却については、記銘情報毎の即時の指示、十分な記憶負荷、記銘情報の特定等について改善した手続きによって再検討する必要があると考えられる。

一方で、本研究では、放射状迷路においてラットが win-stay 課題を高水準で学習可能であることが示された。ラットはこの種の課題において餌を獲得した場所を避ける win-shift 傾向を生得的に有することが知られており (Olton, 1978)、実際に、放射状迷路では win-stay 課題の習得は win-shift 課題よりも困難であることが示されてきた (DiMattia & Kesner, 1984; 津田・今田, 1989)。本研究では、通常の放射状迷路課題とは異なり、各アームに高さ 15 cm の障壁を設置した。このため、ラットがアームに進入するためには、この障壁を乗り越えることが必要であった。ラットの放射状迷路課題では、アームが長い場合や傾斜がある等の運動負荷が大きい場合、あるいはアームが白色でラットにとっての忌避傾向を持つ場合に、アーム弁別における選択基準が厳しくなり、遂行成績が向上することが知られている (Brown, 1990; Brown & Huggins, 1993; Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。このことから、障壁の設置という反応負荷の設定が本研究における高水準での win-stay 課題の習得につながった可能性が考えられる。ただし、win-stay 課題の習得に反応負荷の設定がどの程度寄与しているのかについては、反応負荷を操作した適切な統制条件との比較により検討する必要がある。

放射状迷路遂行において win-stay 課題が習得可能であるという結果は、能動的なりハーサル制御との関連が指摘されている点においても重要である。例えば、ヒトの記憶の系列位置効果のうちの初頭性効

果は、初頭項目に対してリハーサル処理が多くなされることによって説明される (e.g., Rundus, 1971)。ラットにおける記憶の系列位置効果について放射状迷路を用いて検討した研究では、まず強制選択によって定められた順序でラットに数本のアームに進入させ、その後のテストにおいて、それまでに選択したアームと未選択のアームを 1 本ずつ選んでテストを行う。このとき、強制選択で進入させたアームの順序が系列位置となる。このようなテスト方法で検討すると、強制選択時の未選択アームを正反応とする win-shift 課題では、強制選択段階の最終部で進入したアームの成績が優れるという新近性効果のみが認められるのに対し、既選択アームの再選択を求める win-stay 課題では、新近性効果に加えて、強制選択段階で最初に進入したアームについても成績が優れるという初頭性効果が認められる (DiMattia & Kesner, 1984; Harper, McLean & Dalrymple-Alford, 1993)。DiMattia & Kesner (1984) は、生得的な反応傾向と矛盾する win-stay 課題では意図的なりハーサルが必要となるために初頭性効果が生じる可能性を指摘している。本研究の手続きと実験設定によって、win-stay 課題をラットに習得させることが可能であることが示されたことから、前述の手続き上の改善を経て、ラットの指示忘却実験における能動的なりハーサル制御について再検討する意義があると考えられる。

本研究では指示忘却現象の確認には至らなかったものの、放射状迷路を用いた手続きには見本合せ課題による認知資源配分型実験 (Roper et al., 1995) よりも有利な点も存在する。例えば、Roper et al. (1995) の見本刺激と F 手がかりの 2 重見本合わせ課題では、記銘項目のリスト状提示としては、見本刺激とテスト予告刺激という最小限の 2 項目リストしか提示することができない。この点で、放射状迷路課題は、8 本のアームを記銘項目化することで、見本合せ課題による認知資源配分型実験よりもさらに多くの記銘項目をリスト化することが可能である。さらに、放射状迷路はラットだけでなく、リクガメなどの爬虫類 (e.g., Mueller-Paul, Kilkinson, Hall & Huber, 2012; Wilkinson, Chan, & Hall, 2007; Wilkinson, Coward, & Hall, 2009) やキンギョその他の硬骨魚類 (Hughes & Blight, 1999, 2000; 谷内・鷺塚・上野, 2013; 鷺塚・谷内, 2006; 鷺塚・谷内, 2007) にも適用可能であることが示されてきている。ラットにおいて放射状迷路を用いた標準的な指示忘却実験の手法を構築する試

みは、爬虫類や硬骨魚類といった、これまで詳細な記憶過程の研究がほとんど行われてこなかった種におけるリハーサル機能の検討につながる可能性が期待できる。さらに、指示忘却の実験パラダイムは、記憶過程の能動的制御に関する最近の神経科学的検討においても用いられている (Browning, Overmier & Colombo, 2011; Milmine, Rose & Colombo, 2008; Milmine, Watanabe & Colombo, 2008)。多様な動物種に適用可能な指示忘却実験の手法の精緻化を進めることは、能動的な記憶処理の生理学的基盤の解明や系統発生的起源の検討に寄与するものであると考えられる。

引用文献

- Bjork, R. A. (1972). Theoretical implications of directed forgetting. In A. W. Melton & E. Martin (Eds.), *Coding processes in human memory* (pp. 217-235). New York: Winston & Wiley.
- Brown, M. F. (1990). The effects of maze-arm length on performance in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **18**, 13-22.
- Brown, M. F., & Huggins, C. K. (1993). Maze-arm length affects a choice criterion in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **21**, 68-72.
- Brown, M. F. & Lesniak-Karpiak, K. B. (1993). Choice criterion effects in the radial-arm maze: Maze-arm incline and brightness. *Learning and Motivation*, **24**, 23-39.
- Browning, R., Overmier, J. B., & Colombo, M. (2011). Delay activity in avian prefrontal cortex: Sample code or reward code? *European Journal of Neuroscience*, **33**, 726-735.
- DiMattia, B. V., & Kesner, R. P. (1984). Serial position curves in rats: Automatic versus effortful information processing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **10**, 557-563.
- Grant, D. S. (1981). Stimulus control of information processing in pigeon short-term memory. *Learning and Motivation*, **12**, 19-39.
- Grant, D. S. (1982). Stimulus control of information processing in rat short-term memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **8**, 154-164.
- Harper, D. N., McLean, A. P., & Dalrymple-Alford, J. C. (1993). List item memory in rats: Effects of delay and delay task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 307-316.
- Hughes, R. N., & Blight, C. M. (1999). Algorithmic behaviour and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze. *Animal Behavior*, **58**, 601-613.
- Hughes, R. N., & Blight, C. M. (2000). Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze. *Animal Behavior*, **59**, 613-621.
- Maki, W. S., & Hegvik, D. K. (1980). Directed forgetting in pigeons. *Animal Learning & Behavior*, **8**, 567-574.
- Maki, W. S., Olson, D., & Rego, S. (1981). Directed forgetting in pigeons: Analysis of cue functions. *Animal Learning & Behavior*, **9**, 18-195.
- Miller, W. S., & Armus, H. L. (1999). Directed forgetting: Short-term memory or conditioned response?. *The Psychological Record*, **49**, 211-220.
- Milmine, M., Rose, J., & Colombo, M. (2008). Sustained activation and executive control in the avian prefrontal cortex. *Brain Research Report*, **76**, 317-323.
- Milmine, M., Watanabe, A., & Colombo, M. (2008). Neural correlates of directed forgetting in the avian prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*, **122**, 199-209.
- Mueller-Paul, J., Kilkinson, A., Hall, G., & Huber, L. (2012). Radial-arm-behavior of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **126**, 305-317.
- Olton, D. S. (1978). Characteristics of spatial memory. In Hulse, S. H., Fowler, H., & Honig, W. K. (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates. Pp. 341-373.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **2**, 97-116.
- Roberts, W. A., Mazmanian, D. S., & Kraemer, P. J. (1984). Directed forgetting in monkeys. *Animal Learning & Behavior*, **12**, 29-40.
- Roper, K. L., & Zentall, T. R. (1993). Directed forgetting in animals. *Psychological Bulletin*, **113**, 513-532.
- Roper, K. L., Kaiser, D. H., & Zentall, T. R. (1995). True directed forgetting in pigeons may occur only when alternative working memory is required on forget-cue trials. *Animal Learning & Behavior*, **23**, 280-285.

- Rundus, D. (1971). Analysis of rehearsal processes in free recall. *Journal of Experimental Psychology*, **89**, 63–77.
- Santi, A., & Savich, J. (1985). Directed forgetting effects in pigeons: Remember cues initiate rehearsal. *Animal Learning & Behavior*, **13**, 365–369.
- Stonebraker, T. B., & Rilling, M. (1981). Control of delayed matching-to-sample performance using directed forgetting techniques. *Animal Learning & Behavior*, **9**, 196–201.
- 谷内通・坂田富希子・上野糧正 (2013). ラットの放射状迷路遂行における指示忘却. *基礎心理学研究*, **31**, 113-122.
- 谷内通・鷺塚清貴・上野糧正 (2013). キンギョ (Carassius auratus) の放射状迷路遂行における迷路内手がかりと迷路外手がかりの効果. *動物心理学研究*, **63**, 79-85.
- 津田泰弘 (1988). ラットの志向性忘却：放射状迷路課題を用いて. *心理学研究*, **59**, 357–360.
- 津田泰弘・今田寛 (1989). ラットの放射状迷路における win-shift 行動と win-stay 行動の比較. *心理学研究*, **60**, 109–112.
- 鷺塚清貴・谷内通 (2006). キンギョにおける放射状迷路課題の習得. *動物心理学研究*, **56**, 27-33
- 鷺塚清貴・谷内通 (2007). ゼブラフィッシュの放射状迷路遂行における順向性干渉. *動物心理学研究*, **57**, 73–79.
- Wilkinson, A., Chan, H. M., & Hall, G. (2007). Spatial learning and Memory in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 412–418.
- Wilkinson, A., Coward, S., & Hall, G. (2009). Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, **12**, 779–787.
- Zentall, T. R., Roper, K. L., & Sherburne, L. M. (1995). Most directed forgetting in pigeons can be attributed to the absence of reinforcement on forget trials during training or to other procedural artifacts. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **63**, 127–137.

(2013年3月28日受稿, 5月17日受理)