

ラットにおける記憶資源再配分型の指示忘却の予備的証拠

田中 千晶¹⁾ 谷内 通^{1)a)}

Preliminary evidence of directed forgetting in rats using radial maze task

Chiaki TANAKA¹⁾ and Tohru TANIUCHI^{1)a)}

Abstract The present study examined directed forgetting in rats using the eight-arm radial maze with food cups in the middle and at the end of each arm, respectively. A trial consisted of learning phase, retention phase, and test phase. In the learning phase, win or lose of a food pellet in the middle cups was signaled whether a large reward would be set in the test phase. Chocolate chips or rice pops set in the end cups served as remember-cue (R-cue) or forget-cue (F-cue) that signaled whether those arms would be used or not in the test phase. One Lose-R arm, two Lose-F arms, and five Win-R arms were presented in the learning phase. In the test phase, the two F arms were excluded from testing by closing doors. 10 pellets were set in the Lose-R arm. In the probe test after acquisition, one of Lose-F arms was presented instead of a Lose-R arm in the test phase. Rats showed poorer performance in the probe test than in the normal test, although difference between these conditions fell slightly short of significance ($p = .059$). The results suggest that the directed forgetting paradigm in the present study might be effective in promoting memory resource reallocation in a working memory process and in examining directed forgetting in rats.

Keywords rats, directed forgetting, radial maze, working memory, discrimination learning

はじめに

ヒトは能動的な記憶処理能力を持つと考えられる。すなわち、外界からの入力情報を受動的に処理するだけでなく、ワーキングメモリにおいて必要な情報を優先的に処理したり、不要な情報に対する処理を停止したりすることができる。ワーキングメモリの限られた記憶資源を有効に活用するという点で、このような能動的な記憶処理は適応的な能力といえる。ハトやラットといった動物もワーキングメモリ過程を有することが示されてきている (e.g. Roberts, 1972; Olton, 1978)。それでは、これらのワーキングメモリ過程を持つと考えられる動物も能動的に記憶処理を制御することが可能なのだろうか。

ヒト以外の動物における能動的な記憶処理能力の検討は、主に指示忘却 (directed forgetting) 現象を利用した実験によって行われてきた。ヒトにおける指示忘却実験では、記憶項目を提示した後で、その項目が

後にテストされるかどうかを知らせる手がかりを提示する。“後の記憶テストが指示された項目”と“後の記憶テストの不在が指示された項目”について、予告に関わらずにテストを行うと、テストが正しく予告された項目よりも予告のないテストが行われた項目の記憶成績が悪くなる (e.g. Bjork, 1972)。指示忘却が生じる主な理由としては、後の記憶テストが指示された項目についてはワーキングメモリにおけるリハーサルが継続されるが、後の記憶テストがないと指示された項目についてはリハーサルを停止したためであると考えられている (Roper & Zentall, 1993)。

動物における初期の指示忘却研究では、主に遅延見本合せ課題を利用した手続きが用いられた。遅延見本合せ課題では、まず1つの見本刺激を提示し、一定の遅延インターバルの後に見本刺激と同じ刺激と異なる刺激の2つの比較刺激を提示する。提示された比較刺激のうち、見本刺激と一致するものを選択すると餌報酬が与えられる。典型的な指示忘却手続きでは、見本刺激の提示後の遅延インターバルの間に、続けて見本刺激の記憶テストが実施されることを示す記銘手がかり (Remember cue: R-cue)、もしくはこの試行では

¹⁾ 金沢大学

Kanazawa University

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

テストが行われないことを示す忘却手がかり (Forget cue: F-cue) を提示する。記銘手がかりが提示された試行では、比較刺激を提示して記憶テストを行い、見本刺激と一致する選択に対して餌報酬を与える。忘却手がかりが提示された試行では、記憶テストを行わずに次の試行へ移行する。このような習得訓練を繰り返す、動物が課題を十分に学習したところで、“プローブテスト”と呼ばれる記憶テストを行う。プローブテストでは、習得訓練時には後に記憶テストが行われないことを指示した忘却手がかりに続けて、比較刺激を提示して、抜き打ちの記憶テストを行う。ハトを用いた研究では、記銘手がかりによって後の記憶テストが正しく予告された通常のテストよりも、プローブテストにおける遂行成績が悪くなることが示された (e.g. Maki, Gillund, Hauge, & Siders, 1977; Maki & Hegvik, 1980; Grant, 1981; Maki, Olson, & Rego, 1981; Santi & Savich, 1985; Stonebraker & Rilling, 1981)。この手続きは、忘却手がかり後の記憶テストを省略することから“省略法”と呼ばれる。動物を対象とした指示忘却の初期の研究では、省略法を用いた手続きによる知見から、ハト等の動物もヒトと同様に能動的な記憶処理能力を持つと主張された。

これに対して Roper & Zentall (1993) は、省略法を用いた実験で得られたプローブテストにおける成績の低下は、リハーサルの停止等の記憶処理以外の非記憶的要因によるアーティファクトとして説明可能であると指摘した。例えば、省略法における忘却手がかりに続くテストの不在は、報酬機会の省略も意味する。報酬機会の不在を信号する忘却手がかりに対しては、古典的条件づけを通じて、条件性のフラストレーションが生じるようになる。このフラストレーションは予期せぬ比較刺激の提示によるテスト遂行に干渉し、遂行成績を低下させる可能性が考えられる。また、訓練時には忘却手がかり後の記憶テストが省略されることを経験したため、プローブテストで忘却手がかりが提示された後の比較刺激に対しては注意が向けられる可能性が低いこと、または予期せぬ比較刺激の提示に対する驚愕反応が遂行成績を低下させる可能性も考えられる。このように、省略法を用いた実験手続きでは、真の指示忘却を証明できないと指摘された。

これらの省略法における問題に対応する方法として“置換え法”が提案された (e.g. Grant & Barnet, 1991; Kendrick, Rilling, & Stonebraker, 1981; Schwartz, 1986)。これは忘却手がかりの後に見本刺激の記憶を

必要としない別の課題を与えて報酬機会を確保する手続きである。しかし Roper & Zentall (1993) は、置換え法を用いたとしても、非記憶的要因の排除は困難であると主張した。例えば訓練段階において、記銘手がかり後の記憶テストで求められる反応と、忘却手がかり後の置換え課題で求められる反応とが一致しない場合、忘却手がかり後に記憶テストが続けられるプローブテストにおいては、訓練時における置換え課題の反応型の干渉によってプローブテストの成績が低下すると指摘された。例えば、忘却手がかりの提示後、反応に関わらず餌を提示する置換え課題を用いた Kendrick et al. (1981) では、プローブテスト時に成績が低下したハトは、記銘手がかり後には反応キーの方向を向くが、忘却手がかり後には餌箱に頭を入れるという、それぞれの手がかり後で異なる反応を示していたと報告された。すなわち、忘却手がかり後の餌の提示は、餌箱の探索という反応を誘発し、これが比較刺激に対する弁別反応に干渉した可能性が考えられる。Roper & Zentall (1993) が指摘した省略法や置換え法における非記憶的要因の効果は、その後、Zentall, Roper, & Sherburne (1995) によって実験的にも確認された。

また Roper & Zentall (1993) は、ヒトとヒト以外の動物の指示忘却手続きには別の相違点があると指摘した。すなわち、遅延見本合せ課題を用いた動物の指示忘却実験では、1試行につき1つの項目しかテストされない。それに対し、ヒトにおける指示忘却実験では複数の記銘項目と忘却項目が同一試行で提示されるため、容量に限界のあるワーキングメモリにおいて、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を促す構造になっている。Roper & Zentall (1993) は、動物の指示忘却実験においても、同一の試行内で複数の項目を提示することで、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を促すことにより、真の指示忘却が得られる可能性があるとして提案した。

記憶資源の再配分を促す手続きとして、Roper, Kaiser, & Zentall (1995) では、見本刺激として赤色または緑色を提示し、遅延インターバル間に記銘手がかり (青色または白色)、あるいは忘却手がかり (点または円の図形) を提示した。記銘手がかり後には赤色と緑色の比較刺激が提示され、見本刺激と一致する選択が正反応とされた。一方で、忘却手がかりが提示された試行では、忘却手がかりと対応した別の刺激の選択が正反応となる弁別課題 (たとえば、忘却手が

かりが点だったならば垂直の線分を、円だったならば水平の線分を選択する)が与えられた。すなわち忘却試行では、テストされない見本刺激(赤または緑)に対する記憶資源を、後の弁別課題のために記憶すべき忘却手がかりの種類(点または円)の保持のために再配分することを促す手続きになっていた。このような訓練を行った後に、忘却手がかり後に見本刺激を提示するプローブテストを行ったところ、通常のテストと比較して記憶成績の低下が認められた。Roper et al. (1995)では、忘却手がかりの記銘を求める代理課題を用いることによって、省略法において問題となった報酬機会の省略によるフラストレーションや、忘却手がかり提示後の不注意や予期せぬテストに対する驚愕の影響を統制した。また記銘手がかり後の記憶テストも忘却手がかり後の課題もともに二択の弁別課題であり、置換え法において問題とされた反応型の相違についても統制された。加えて、忘却手がかりの記銘を求めることによって、これに先行する見本刺激に対する記憶資源を、忘却手がかりの保持のために再配分するよう促す構造を実現した。

このように、Roper et al. (1995)の研究は、非記憶的要因を高度に統制した上で、動物における指示忘却効果を示した初めての成果として評価することができる。また最近、アカゲザルを対象に画像刺激を用いて実験を行ったTu & Hampton (2014)の研究においても、記憶資源再配分型の手続きが用いられ、プローブテストにおける有意な成績の低下が認められた。以上のように、記憶資源再配分型の手続きを用いることが、真の指示忘却を検討する上で有効であることが、鳥類や霊長類において示されている。

これに対し、非霊長類の哺乳類であるラットについては、省略法(津田, 1989)あるいは置換え法(Grant, 1982)による報告があるものの、Roper et al. (1995)が指摘した非記憶的要因の統制についての基準を満たす研究は行われていない。谷内・坂田・上野(2013)は、ラットの放射状迷路課題において、忘却手がかりには強制選択を行わせることで報酬機会と反応型を統制した上で指示忘却効果を得ている。しかし、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を促す手続きにはなっていなかった。

鳥類と霊長類に共通して指示忘却が示される原因としては、大きく2つが考えられる。第1は、指示忘却の責任機序としてのワーキングメモリの能動的制御能力が、鳥類と霊長類の共通の祖先から受け継がれた

可能性である。この場合には、これらの種と祖先を共有する非霊長類の哺乳類にも類似したワーキングメモリの能動的制御能力が広く認められることが予想される。第2は、容量に限りのあるワーキングメモリを有効に活用することが鳥類と霊長類のどちらの生態においても適応的であったために、それぞれが独自にワーキングメモリの能動的制御能力を進化させた可能性である。この場合には、霊長類以外の哺乳類は必ずしもワーキングメモリの能動的制御能力を持たないか、その性質において大きく異なる可能性が考えられる。このように、ワーキングメモリの能動的制御能力の系統発生的起源について検討するためには、鳥類と霊長類以外の動物、とくに霊長類以外の哺乳類における検討が重要であると考えられる。

以上から、非霊長類の哺乳類であり、代表的な実験動物として指示忘却に関する検討が行われてきたラットにおいても、鳥類や霊長類において有効であった記憶資源再配分型の実験法の開発と検討が必要であると考えられる。そこで本研究では、8方向放射状迷路を使用し、ラットにおける記憶資源再配分型の手続きによる実験を行った(Figure 1)。放射状迷路の各アームの中央と先端に餌皿を設置した。中央の餌皿での餌ペレットの有無を記銘項目とし、先端の餌皿で提示する2種類の餌刺激を記銘手がかりあるいは忘却手がかりとした。

1試行は、記銘段階、保持段階、テスト段階から構成された。記銘段階では、(1)中央に餌がなく先端に記銘手がかりがあるアームが1本、(2)中央に餌がなく先端に忘却手がかりがあるアームが2本、(3)中央に餌があり先端に記銘手がかりがあるアームが5本提示された。中央餌皿に餌ペレットが設置されないアームをテスト段階で選択すべき正反応のアームとした。また、先端で記銘手がかりが提示されたアームは、テスト段階でテストに用いられたが、忘却手がかりが提示されたアームはテスト段階ではドアを閉鎖することによりテストから除外した。このような手続きで習得訓練を行った後に、通常の訓練試行の中にプローブテストを挿入した。プローブテストでは、通常の訓練試行のテストでは正解であった“中央に餌がなく先端に記銘手がかりが置かれたアーム1本”をテストから除外し、代わりに“中央に餌がなく先端に忘却手がかりが置かれたアーム1本”をテストに使用した。もし、ラットが記銘手がかりや忘却手がかりによる記憶制御を行わないならば、テスト段階の遂行成績は、通常の

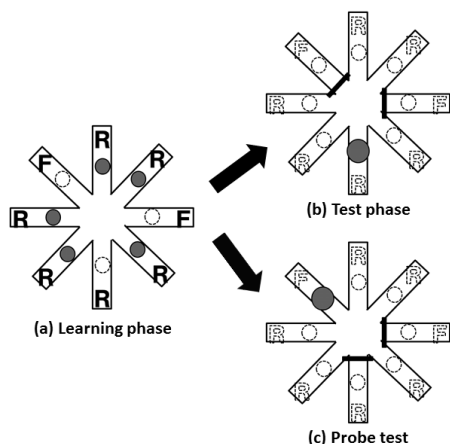


Figure 1 Arrangements of items and cues in learning phase (a), test phase (b), and probe test (c). Solid R and F on the end of each arm in the learning phase represent remember-cue and forget-cue, respectively. Broken R and F in the test phase represent the remember-cue and the forget-cue presented during the prior learning phase. Black circles in the middle of the arms represent a food pellet (a) or 10 food pellets (b and c). Broken circles in the middle of the arms represent empty food cups. Black bold lines represent closed doors of the arms (b and c).

訓練試行とプローブテストで差が生じないと予測される。これに対し、ラットが忘却項目に対するリハーサル処理を停止し、その記憶資源を記録項目に配分するならば、遂行成績は訓練試行よりもプローブテストにおいて低下すると予測される。

方 法

被験体 実験経験のない約 70 日齢の Wistar 系オスラット 9 匹を用いた。実験開始時の平均体重は 325 g (271–344 g) であった。ラットは実験で与えられる餌以外に 1 日 16 g の飼育飼料が与えられる摂食制限下で飼育された。

装置 実験室の床から 60 cm の高さに設置された高架式 8 方向放射状迷路を用いた。迷路は直径 35 cm の 8 角形の中央プラットフォームから 45 度の角度で放射状に 8 本のアームが伸びており、それぞれのアームは幅 9 cm、長さ 75 cm であり、高さ 2.5 cm の壁が設置されていた。各アームの先端には直径 3.5 cm の餌皿が埋め込まれていた。また、各アームの中央部分にはプラスチック製の直径 4 cm の餌皿が設置された。

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、遠隔操作により開閉可能であった。アーム進入の反応負荷を高めるために、レンガ製のブロック (幅 7.5 cm、長さ 7.5 cm、高さ 6 cm) をアームの入り口から 13 cm のところに設置した。実験餌として、餌ペレット (1 粒 45 mg)、チョコチップ (1 粒 150 mg)、米爆ぜ菓子 (1 粒 25 mg) を用いた。保持段階でラットを留めておくために、透明樹脂製の待機ケージ (幅 40 cm、長さ 26 cm、高さ 20 cm) を使用した。

手続き 実験 1 日目から 8 日目は、個別に毎日 3 分間のハンドリングを行った。また、この期間に、実験餌として使用する餌ペレット、チョコチップ、米爆ぜ菓子をホームケージ内の餌皿で与えて食べさせることで馴致を行った。9–12 日目に、装置内の自由探索を 1 日 15 分で 4 日間行った。自由探索は、各アームへのドアをすべて開き、全アームの中央餌皿には餌ペレットが 1 粒、先端餌皿にはチョコチップ 1 粒と米爆ぜ菓子 3 粒を置いて行った。13–28 日目には、アームへの反応負荷を高めるために設置した障壁を乗り越える反応形成を行った。反応形成では、全アームの中央餌皿に餌ペレットを 1 粒、先端餌皿にチョコチップ 1 粒と米爆ぜ菓子 3 粒を設置した。アームの入口をすべて閉じた状態でプラットフォームにラットを入れ、実験者が 1 本のアームのドアを開き、ラットがアームに進入して再びプラットフォームに戻ったらドアを閉める方法による強制選択訓練を行った。アーム開閉の順番はランダムに決定された。まず、障壁を設置しない状態で 3 日間の強制選択訓練を行い、その後、障壁を徐々に高くしていき、最終的にレンガブロック 2 個を重ねた、高さ 12 cm の障壁を越えるように訓練した。9 匹のうち 7 匹が最終的な障壁を乗り越えることができた。その 7 匹のうち安定して障壁を乗り越えることができた 5 匹を被験体として本実験に使用した。予備訓練が終了した翌日から習得訓練を行った。習得訓練の 1 試行は、記録、保持、テストの 3 つの段階から構成された。記録段階は、すべてのアームに一度だけ進入を許す自由選択課題であった (Figure 1a)。一度進入したアームのドアを閉じることで、再進入できないようにした。ラットが 8 本すべてのアームに進入し、プラットフォームに戻ってきたところで記録段階は終了した。8 本のアームのうち、5 本のアームには中央の餌皿に餌ペレットを 1 粒設置し、残りの 3 本のアームの中央餌皿には餌ペレットを設置しなかった。また、中央餌皿に餌ペレットが設置されなかった 3 本のアームの

うち、1本には記銘手がかりの餌を、2本には忘却手がかりの餌を先端の餌皿に設置した。中央の餌皿に餌ペレットが設置された5本のアームの先端餌皿には記銘手がかりの餌を設置した。すなわち、記銘段階では(1)中央に餌がなく先端に記銘手がかりがあるアームが1本、(2)中央に餌がなく先端に忘却手がかりがあるアームが2本、(3)中央に餌があり先端に記銘手がかりがあるアームが5本提示された。これらの3条件の各アームへの割付けは試行ごとに無作為化した。また、ラット1およびラット2には記銘手がかりとしてチョコチップ1粒、忘却手がかりとして米爆ぜ菓子3粒を割付け、ラット3、ラット4、ラット5には割付けを逆にして相殺した。記銘段階が終了すると実験者がラットを取り出して待機ケージへと移動し、保持段階へと移行した。保持段階では、ラットを3分間待機ケージに留めた。テスト段階では、記銘段階で中央に餌がなく先端に忘却手がかりが設置されたアーム2本については、ドアを閉じるによりテストから除外し、残りの6本のアームに対する自由選択課題が行われた (Figure 1b)。6本のアームのうち、記銘段階において中央に餌がなく先端に記銘手がかりを設置した1本のアームが正反応とされ、報酬として中央の餌皿に餌ペレット10粒を設置した。それ以外のアームには、先端餌皿にも中央餌皿にも餌を置かなかった。ラットが一度進入したアームのドアを閉じることで、再進入できないようにした。習得訓練は試行間間隔 (ITI) 60–120分で1日2試行を行った。習得訓練は4試行を1ブロックとして36ブロック (144試行) を行った。習得訓練の初期には大報酬を得るまで最大で6回のアーム進入を許可したが、進入を許可するアーム数を段階的に制限した。進入を許可したアーム選択回数は、Phase1 (第1–5ブロック) が6選択、Phase2 (第6–10ブロック) が3選択、Phase3 (第11–18ブロック) が2選択、Phase4 (第19–36ブロック) が3選択であった。

習得訓練を36ブロック行った後、プローブ期間に移行した。プローブ期間では、習得訓練と同様の通常の訓練試行のテストに加え、記銘手がかりと忘却手がかりによる指示とは矛盾するテストを行うプローブテストを低頻度で挿入した。プローブテストでは、訓練時のテスト段階ではテストから除外されたアーム、すなわち記銘段階において中央に餌がなく先端に忘却手がかりが設置されたアームのうち1本が正解となり、大報酬として中央餌皿に餌ペレット10粒が設置され

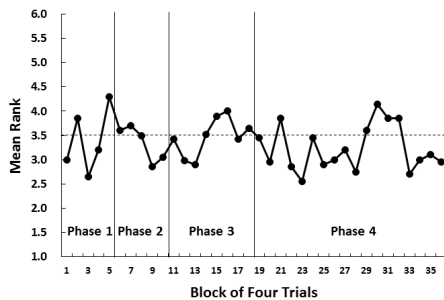


Figure 2 Mean rank of correct choice during acquisition training. Vertical solid lines represent change in acquisition phases. Rats were allowed six choices, three choices, two choices, and three choices in the test on a trial of Phase 1, Phase 2, Phase 3, and Phase 4, respectively. A horizontal broken line means a chance level (3.5).

た (Figure 1c)。アームへの進入は3回までとした。3日分の6試行を1ブロックとして6ブロック (36試行) を行った。1ブロックのうち習得訓練と同様の通常の訓練試行のテストは5回、プローブテストは1回であり、3日間の1ブロックのうち、2日目にプローブテストを行った。2日目の第1試行目と第2試行目のどちらにプローブテストを行うかについては、被験体間で相殺した。その他の手続きは習得訓練時と同じであった。

結果

習得訓練におけるブロック毎の報酬の平均獲得順位を Figure 2 に示した。破線はチャンスレベルを示す。報酬の獲得順位は、第1選択で報酬を獲得した際には1位、第2選択で獲得した際には2位を与えた。したがって、平均獲得順位は、値が小さいほど成績が良いことを示す。アームへの進入を許可した回数は、それぞれ Phase1 (第1–5ブロック) が6選択、Phase2 (第6–10ブロック) が3選択、Phase3 (第11–18ブロック) が2選択、Phase4 (第19–36ブロック) が3選択であった。6選択が許可された Phase1 においては、実際の獲得順位を与えた。3選択が許可された Phase2 と Phase4 においては、第3選択までに報酬を獲得できなかった場合、可能な獲得順位である4–6位の平均値である5位を、2選択が許可された Phase3 においては、第2選択までに報酬を獲得できなかった場合、可能な獲得順位である3–6位の平均値である4.5位をそれぞれ与えた。また、一度進入したアームのドアは閉

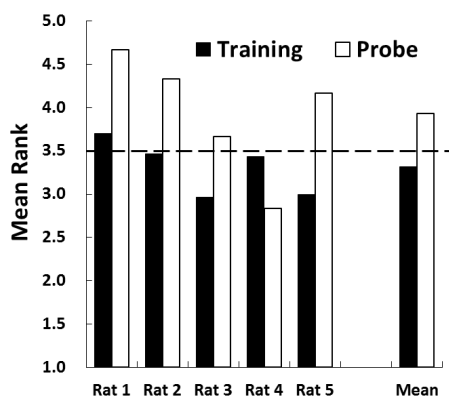


Figure 3 Mean rank of correct choice during probe period. A horizontal broken line means a chance level (3.5).

鎖され、再進入ができなかったことから、同一のアームへの再選択を想定しない非復元抽出のチャンスレベルは1-6位の平均である3.5位となる。報酬の平均獲得順位はチャンスレベル前後で推移したが、最終4ブロックは安定してチャンスレベルを下回ったことから、習得訓練を完了した。最終4ブロックにおけるテスト成績の母平均の95%の信頼区間は $2.50 < \mu < 3.38$ となり、チャンスレベルの3.5位を有意に下回った。

Figure 3に、プローブ期間における通常の訓練試行とプローブテストの平均獲得順位を示した。ラット4を除く4個体において、プローブテストにおける遂行成績の低下が認められた。全個体の平均獲得順位は、訓練試行で3.31位、プローブテストで3.93位であった。訓練試行とプローブテストの平均獲得順位について、対応のある t 検定によって比較したところ、 p 値は5.9%となり、有意水準にはわずかに達しなかった ($t(4)=-1.97, p=.059$)。

考 察

本研究は、1試行内で複数の項目をリスト提示することにより、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を促す手続きを通じて、ラットにおける指示忘却を検討することを目的とした。その結果、有意な水準にはわずかに達しないものの、テストが正しく予告された訓練試行におけるテスト遂行と比較して、予告とは矛盾して与えられたプローブテストにおいて記憶成績が低下する指示忘却効果の傾向が認められた。この結果は、本研究で用いた記憶資源再配分型の手続きによって、ラットにおける指示忘却効果が得られる可能

性を強く示唆するものである。すなわち、プローブテストにおける遂行成績の低下は、記銘項目である中央餌皿の餌の有無に関して、記銘手がかり提示後にはリハーサルを維持するのに対して、忘却手がかりの提示によってリハーサルが停止されたことにより説明可能である。

ラットを対象とした従来の指示忘却実験は、Roper & Zentall (1993) で指摘された省略法における条件性フラストレーション、不注意、あるいは驚愕の効果、または置換え法における弁別反応と置換え反応の反応型の不一致の効果を除くことができない。例えば、津田 (1989) は、放射状迷路課題において、記銘手がかりに続けては記憶テストを行うが、忘却手がかりに続けては記憶テストを省略する方法を用いている。そのため、テストの省略が同時に報酬機会の省略も意味することになり、忘却手がかりに対するフラストレーションがテスト遂行に影響した可能性を排除できない。これに対し、本研究では、記銘手がかりと忘却手がかりの両方が同一の試行内で提示された。したがって、忘却手がかりは、それが提示された項目についての後のテストの不在は意味するものの、その試行における報酬機会の省略を信号しなかった。また省略法の問題点として、訓練時には忘却手がかり後のテストがないため、プローブテスト時の予期せぬテストに対する不注意や驚愕の効果がある。本研究において忘却手がかりが信号したのは、特定のアームがテストから除去されることであり、訓練試行でもプローブテストでも、6本のアームを用いたテストが行われるという点では違いはなかった。このように、本研究では、プローブテストにおける条件性フラストレーション、不注意、あるいは驚愕の効果は排除できると考えられる。

また、置換え法における記銘手がかり後と忘却手がかり後で求められる反応型の相違による成績低下の可能性についても、本研究では統制されていた。例えば、T字迷路による非見本合せ課題を用いてラットの指示忘却を検討した Grant (1982) では、訓練時には、記銘手がかり後には、見本走行とは逆の走路への進入が正反応となる非見本合せの自由選択テストが与えられた。これに対し、忘却手がかり後には、左右の走路を塞ぎ、走路の選択地点に餌報酬を設置した。この手続きにより、忘却試行における報酬機会が確保されたものの、忘却手がかり後に与えられたプローブテストでは、置換え課題時に餌が与えられた選択地点で餌に対する探索行動が生じ、これが選択反応に干渉した可能

性が指摘された。本研究で求めた反応は、訓練試行においてもプローブテストにおいても、ともにアーム 6 本の自由選択課題であり、プローブテストにおいて通常の訓練試行と異なる型の反応を求めている。このため、忘却手がかりがプローブテストにおける弁別反応に干渉する反応を引き起こした可能性は排除可能であると考えられる。

本研究では、放射状迷路のアーム中央と先端に餌皿を設置し、中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を記銘項目、先端餌皿に設置した餌刺激を記銘もしくは忘却手がかりとした。このため、先端に設置した餌刺激が独立した指示手がかりとして機能したのか、中央の餌の有無と先端の指示手がかりの種類“組み合わせ”が複合的な弁別刺激として学習されたのかを、明確な形で区別できないという問題がある。すなわち、“餌ペレットあり+記銘手がかり”という複合刺激がテスト時の無報酬、“餌ペレットなし+記銘手がかり”がテスト時の大報酬、“餌ペレットなし+忘却手がかり”がテストからの除外を信号した可能性である。この場合でも、“餌ペレットなし+記銘手がかり”と“餌ペレットなし+忘却手がかり”をそれぞれ正反応として用いた通常の訓練試行とプローブテストで成績が異なる傾向があったことから、本研究において、少なくとも記銘手がかりと忘却手がかりがテストの有無の弁別に利用されたという解釈とは矛盾しない。

記銘手がかりと忘却手がかりが独立した指示手がかりとして機能するののかという問題について、ハトを対象とした Roper, Chaponis, & Blaisdell (2005) は、遅延見本合せ課題を使用した指示忘却手続きにおいて、訓練時に使用された記銘手がかりと忘却手がかりが、新しい見本刺激を用いた転移テストにおいても有効に機能することを示している。この研究では省略法が用いられたことから、非記憶的要因を統制できていないという問題点はあるものの、記銘手がかりと忘却手がかりの機能の、別の課題への転移を検討することにより、これらの手がかりが独立してワーキングメモリの制御を指示するか否かを検討することができることを示唆するものである。今後、本研究が用いた指示忘却手続きにおいても、記銘手がかりと忘却手がかりの機能が、異なる記銘情報に転移するか検討することで、記銘手がかりと忘却手がかりが独立した指示手がかりとしてワーキングメモリの制御に利用される可能性を検証可能であると考えられる。

ヒトにおける指示忘却実験では、1 試行内で複数の

記銘項目と忘却項目が提示されるため、忘却項目に対する記憶資源の記銘項目への再配分を促す構造になっている。これに対し、動物における初期の指示忘却手続きでは、記銘試行と忘却試行の違いは、1 つの項目の記銘を求めるか否かであったので (e.g. Maki & Hegvik, 1980; Grant, 1982), 忘却試行において、項目に対するリハーサルを停止する積極的な意味はなかったと考えられる。これに対し、本研究では、1 試行内で複数の項目を提示することで、項目のリスト提示を実現した。さらに、同一試行内で記銘項目と忘却項目の両方を提示したことから、記憶資源の再配分を促す手続きとなったと考えられる。本研究における指示忘却効果は、統計的な有意水準にはわずかに達しなかったものの、その傾向が示された。指示忘却効果が有意傾向にとどまった原因の一部は、習得水準と被験体数であると考えられる。すなわち、習得訓練におけるテスト成績は、最終的にはチャンスレベルよりも有意に優れる水準に達したものの、高い習得水準には達していなかった。明確な指示忘却効果を得るためには、基本の記憶課題の習得水準をさらに向上させることにより、プローブテストとの遂行成績の差をさらに大きくすることが必要であると考えられる。加えて、本研究では 5 個体による検討を行ったが、検定力を高めるためには、さらに多くの被験体を用いた検討が必要である。今後、より多くの被験体をより高度に訓練した後のプローブテストについて検討することで、本研究の手続きの有効性について再検討する必要がある。

本研究における平均獲得順位は、チャンスレベルの 3.5 位に対して、ベースラインの訓練試行で 3.31 位、プローブテストが 3.93 位であった。もし、忘却手がかりの提示の効果が最大で、ラットが忘却手がかりの提示されたアームについての記憶情報を全く喪失した場合には、プローブテストの成績は、チャンスレベルの 3.5 位となることが期待される。これに対し、本研究におけるプローブテスト成績の母平均の 95% の信頼区間は $3.41 < \mu < 4.45$ であり、統計的な有意差はないものの、プローブテストにおける成績は、絶対値において、チャンスレベルの 3.5 位よりも悪い 3.93 位を示した。この結果は、忘却手がかりの提示によってラットがリハーサルを停止したのではなく、忘却手がかりが提示されたアームを避ける学習を行った可能性を示唆するかもしれない。この可能性については、本研究と同様の習得訓練後に、先端で記銘または忘却手がかりを与えられた 2 アーム間の選択行動をテストす

ることで、忘却手がかりの提示されたアームを回避する傾向があるか検証可能であると考えられる。本研究で用いた指示忘却課題における非記憶的要因のさらなる検討を通じて、課題の精緻化を進める必要がある。

動物における初期の指示忘却研究に対する Roper & Zentall (1993) の批判以降、動物を対象とした指示忘却の研究例は激減した。これは、プローブテスト時の成績低下における非記憶的要因を適切に統制するためには、非常に複雑な手続きの考案が必要であったことが原因であると考えられる。しかし、近年になって、Tu & Hampton (2014) は Roper et al. (1995) と同様の記憶資源再配分型の手続により、アカゲザルにおける指示忘却を示すことに成功した。また、Milmine, Watanabe, & Colombo (2008b) はハトを対象として、指示忘却パラダイムを用いてワーキングメモリと関連する領域における神経活動を検討した結果、記銘手がかり後と忘却手がかり後で異なる神経活動を報告した。しかし、Milmine et al. (2008b) は省略法を用いていたため、Roper & Zentall (1993) の分析が予測するように、この神経活動の差異は、ワーキングメモリの能動的な制御によるものではなく、報酬の期待によるものであることが後に示された (Milmine, Rose, & Colombo, 2008a)。これらの結果からも、動物の能動的な記憶制御を検討する上で、Roper & Zentall (1993) が分析した指摘事項の重要性が支持されてきている。

本研究では、記憶資源再配分型の手続きによってラットの指示忘却を示唆する結果を得た。動物を対象とした指示忘却の研究は、霊長類とハトを中心に行われてきたが、能動的な記憶制御能力の系統発生的起源について明らかにするためには、ラットを含む多様な動物に適用可能な指示忘却の実験法を確立するとともに、比較検討を進めることが必要である。

謝 辞

本研究は、第2著者に対する科学研究費補助金(24530913)の助成を受けた。

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*. New York: Winston & Wiley. pp. 217–235.
- Grant, D. S. (1981). Stimulus control of information processing in pigeon short-term memory. *Learning and Motivation*, **12**(1), 19–39.
- Grant, D. S. (1982). Stimulus control of information processing in rat short-term memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **8**(2), 154–164.
- Grant, D. S., & Barnet, R. C. (1991). Irrelevance of sample stimuli and directed forgetting in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **55**(1), 97–108.
- Kendrick, D. F., Rilling, M. E., & Stonebraker, T. B. (1981). Stimulus control of delayed matching in pigeons: Directed forgetting. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **36**(2), 241–251.
- Maki, W. S., Gillund, G., Hauge, G., & Siders, W. A. (1977). Matching to sample after extinction of observing responses. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **3**(3), 285–296.
- Maki, W. S., & Hegvik, D. K. (1980). Directed forgetting in pigeons. *Animal Learning & Behavior*, **8**(4), 567–574.
- Maki, W. S., Olson, D., & Rego, S. (1981). Directed forgetting in pigeons: Analysis of cue functions. *Animal Learning & Behavior*, **9**(2), 189–195.
- Milmine, M., Rose, J., & Colombo, M. (2008a). Sustained activation and executive control in the avian prefrontal cortex. *Brain Research Bulletin*, **76**(3), 317–323.
- Milmine, M., Watanabe, A., & Colombo, M. (2008b). Neural correlates of directed forgetting in the avian prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*, **122**(1), 199–209.
- Olton, D. S. (1978). Characteristics of spatial memory. In S. H. Hulse, H. E. Fowler, & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*.

- Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 341–373.
- Roberts, W. A. (1972). Short-term memory in the pigeon: Effects of repetition and spacing. *Journal of Experimental Psychology*, **94**(1), 74–83.
- Roper, K. L., Chaponis, D. M., & Blaisdell, A. P. (2005). Transfer of directed-forgetting cues across discrimination tasks with pigeons. *Psychonomic Bulletin & Review*, **12**(6), 1005–1010.
- 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**(3), 280–285.
- Roper, K. L., & Zentall, T. R. (1993). Directed forgetting in animals. *Psychological Bulletin*, **113**(3), 513–532.
- Santi, A., & Savich, J. (1985). Directed forgetting effects in pigeons: Remember cues initiate rehearsal. *Animal Learning & Behavior*, **13**(4), 365–369.
- Schwartz, B. (1986). Response stereotypy without automaticity: Not quite involuntary attention in the pigeon. *Learning and Motivation*, **17**(4), 347–365.
- Stonebraker, T. B., & Rilling, M. E. (1981). Control of delayed matching-to-sample performance using directed forgetting techniques. *Animal Learning & Behavior*, **9**(2), 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**(2), 113–122.
- 津田泰弘 (1989). ラットの指向性忘却 放射状迷路課題を用いて 心理学研究, **59**(6), 357–360.
- Tu, H. W., & Hampton, R. R. (2014). Control of working memory in rhesus monkeys (*macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, **40**(4), 467–476.
- 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**(2), 127–137.

(2016年8月29日受稿, 10月24日受理)