

動物の記憶(行動的研究)

— 基礎編 —

津 田 泰 弘⁽¹⁾

序

室伏(1983)も動物の記憶に関する最近の総説の中で述べているように、動物の記憶に関する研究の数は著しく増加してきている。例えば Fig. 1 は、動物実験に関する代表的な研究雑誌である *Journal of Experimental Psychology : Animal Behavior Processes (JEP)* と *Animal Learning and Behavior (ALB)* の最近10年間(1973~1982年)の論文の中から、動物の記憶の問題を取り扱った論文の割合を示したものである⁽²⁾。また、斜線の部分は短期の情報保持の問題を扱った論文である。本論文では、最近の動物の記憶研究の中でも、特に研究の盛んな短期の情報保持に関する行動的研究を、基礎編と理論編に分けて検討することを意図している。

人間の記憶の研究では、記憶を短期記憶(short-term memory, STM)と長期記憶(long-term memory, LTM)の二つに分けて考えることが一般的であるが、両者を区別する理論的な根拠は必ずしも明確ではない。例えば、*Craik と Lockhart (1972)* は、STMとLTMとは単に情報の処理の水準が異なるだけで、あえて両者を区別する必要はないとしている。しかし、人間の記憶の研究は、機能的な側面から記憶をSTMとLTMの二つに分類することにより、非常に成功を収めてきたことは否めない。

動物の短期の情報保持に関する研究をレビューする際にまず問題となるのは、

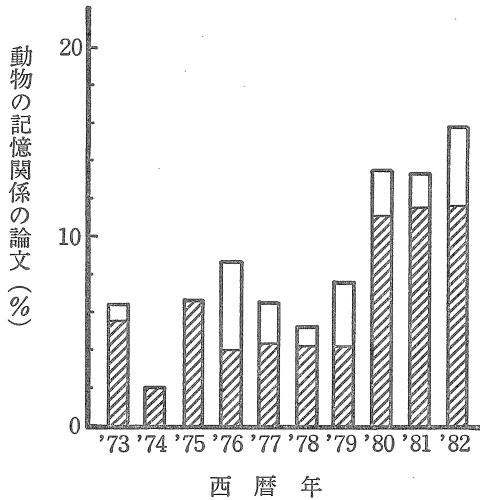


Fig. 1 最近10年間（1973～1982年）の JEP 誌と ALB 誌の論文の中で、動物の記憶の問題を取り扱った論文の割合。斜線部は其中で短期の情報保持の問題を取り扱った論文の割合を示している。

それを人間の STM と同じレベルで扱ってよいのかという問題である。動物の記憶の研究においても STM という言葉が用いられる場合もあるが、人間の記憶の場合には言語に依存する割合が非常に高く、この点で動物の記憶は大きく異なっている。さらに、人間の STM における情報の保持能力は、一般に15秒から30秒程度であると言われている (e. g., Peterson & Peterson, 1959)。これに対して、動物の短期の情報保持に関する課題で測定される情報の保持能力は、種や課題によって非常に異なっている。その中には、数分から時には数日におよぶ保持を示す場合もあり、このことから動物の短期の情報保持に関する記憶は、人間の STM とは異なる過程に基づくという見解もある (e. g., D'Amato, 1973; D'Amato & Cox, 1976)。

このようなことから、Honig (1978) は動物の記憶を STM と LTM に分けるのではなく、作業記憶 (working memory) と参照記憶 (reference memory) の

二つに分類している。Honig によれば、作業記憶とは、実験のある特定の試行内でのみ有効な記憶のことをいう。そして、作業記憶に関する実験では、課題を遂行するために被験体が記憶していなければならない情報は試行ごとに変化する。それに対して、参照記憶は、試行を超えてその課題を遂行するために必要な記憶のことをいう。例えば、動物の短期情報保持に関する課題として、最も一般的に用いられている遅延見本合わせ（delayed matching to sample, DMTS）課題では、最初に見本刺激として何らかの刺激が呈示される。次に、一定の遅延期間の後に、比較刺激として見本刺激と同じ刺激と、それとは異なる刺激の二種類の刺激が同時に呈示される。この時に、被験体は、見本刺激と同一の刺激を選択することによって強化を得ることができる。このような課題において、作業記憶とは、見本刺激がどのような刺激であったかということの記憶であり、見本刺激は試行ごとに異なるので、被験体は各試行ごとに、その試行での見本刺激を記憶しておかなければならない。それに対して、参照記憶は、見本刺激と同一の刺激を選択すれば強化が得られるという選択原則に関する記憶で、これは課題を行なっている間、不変の記憶成分である。

本論文では、以下、動物の短期の情報保持に関する記憶を言及する際に、先に述べたような人間の STM との問題から生ずる混乱を避けるために、STM という言葉を用いずに、作業記憶という言葉を用いて論を進める。また、本論文は基礎編と理論編に分けられるが、基礎編では動物の記憶研究の歴史について簡単に述べた後、この作業記憶の代表的な課題とその特徴について説明する。

動物の記憶研究の歴史

1. Hunter の研究

動物の記憶に関する研究を初めて組織的に行なったのは、W. S. Hunter (1913) だといわれている⁽⁶⁾。彼の興味を中心は、人間の思考、言語といった象徴過程（symbolic process）に対応するような高次の能力が、人間以外の動物においても認められるかという点にあった。彼は、遅延反応（delayed response）課題

を用いて、このような問題について研究を行なった。最初の訓練では、動物は三つの出口のうち光のついた出口を選ぶと報酬が与えられた。この学習が成立した後に、Hunter は、光が消えてから反応が許されるまでの時間間隔を変化させることによって、動物によって、また動物の種によって象徴過程がどのように異なるかを調べようとした。この課題を遂行するためには、与えられた手がかりを一定時間保持し、その手がかりに基づいて適切な反応を行なわなければならない、その意味でこれは動物の記憶を測定する方法であると考えることができる。Table 1

Table 1 Hunter (1913) の遅延反応実験における、ラットの最大遅延反応時間の結果 [篠田 (1975) より引用]。

ラット	最大遅延時間	正反応率
2	1 秒	6 4
4	1	5 2
5	0	5 2
6	光とエサの連合を 学習できなかった	
7	3	5 6
9	1 0	7 2

は、この遅延反応課題におけるラットの結果を個別別に示したものである。彼はラットの他にも、アライグマ、イヌを用いて実験を行なったが、これらの結果をまとめると、動物の最大遅延時間はラットで10秒、アライグマでは25秒、イヌでは5分程度であった。

この Hunter の実験で特に注目すべき点は、遅延期間中の行動観察の結果である。彼は、ラットやイヌは遅延反応課題を正しく遂行するためには、遅延期間中に以前に光のついていた出口に対して、身体的な方向づけ (bodily orientation) を行なっている必要があるが、アライグマではそのような身体的な方向づけを用いずに、正しい反応を行なうことが可能であるとした。このような結果から、Hunter は、アライグマは人間の子供と同じように、感覚思考 (sensory thought) を用いて、遅延反応課題を遂行できるとした。Hunter によると、感覚思考とは何らかの内的手がかりに基づく能力で、思考や言語といった高次の能力と、身体

的方向づけといった低次の能力との中間に位置する能力であるとしている。

Hunter の研究は、その後の研究に大きな影響を与えたが、特に次の二つの問題に関する研究を刺激した。第一は、遅延反応課題を用いることによって、様々な種がどのような象徴能力を持っているのかを調べようとする研究である。第二は、動物が正反応を行なえる最大限の遅延期間を測定することによって、動物の象徴能力に関して、種間で順序づけを行なおうとする研究である。これらの研究は、比較心理学的に非常に興味のある問題であったが、Hunter 以後、約30年の間に次第に衰えていった。その原因の一つとして、Roberts と Grant (1976) が指摘しているように、これらの研究の方法論に問題があったという点があげられる。すなわち、このような研究では、種における遅延期間の差が問題にされたが、実際には遅延を決定する要因として、種差よりも装置や手続の違いの方が重要であった。このような方法論上の問題に加えて、20世紀前半において動物の記憶の研究を二次的な地位に退却させた要因として、当時の心理学において大きな勢力のあった行動主義心理学の影響が考えられる (cf. Spear, 1978)。すなわち、行動主義心理学は意識主義心理学への反論として生まれたものであり、J.B. Watson 以来、意識や思考といった心的な概念は研究の対象とはされず、記憶の概念もその例外ではなかった。

このような理由から、Hunter 以降、ほとんど行なわれなくなった動物の記憶に関する研究が、再び新たな展開をみせ始めたのは、第二次世界大戦の終わる頃からである。これは、S-R論を中心とする行動主義心理学の影響が弱まり始める時期とほぼ一致している。そして、動物の記憶の研究において最初に注目されてきたのは、記憶に関する生理学的研究の分野である。

2. 動物の記憶の生理学的研究の発展

記憶に関する生理学的研究が注目された原因としては、第二次世界大戦の影響が考えられる。戦争によって多くの犠牲者が生じた結果、実際の治療上の問題から医学や生理学、そしてそれらと関連する技術が飛躍的に進歩した。その結果、

Spear (1978) が指摘しているように、生理的機能と行動的機能との関係が問題となり、このことは記憶の研究者にも大きな影響を与えた。その中でも特に記憶の研究者に影響を与えたのは、逆行性健忘の問題であった。Russell と Nathan (1946) は、頭部に外傷を受けた人と逆行性健忘との関係を研究した結果、いくつかの興味ある事実を発見した。一つは、逆行性健忘による保持の欠損が、感覚や知覚の欠損とは独立しているということである。さらに興味深いのは、逆行性健忘にとって、外傷直前の30分間が特に重要であるという事実である。彼らは頭部に損傷を受けた1029人の患者を調べた結果、そのうち82%の人が外傷直前の30分間の出来事に対する健忘を示しており、しかも外傷に近い出来事ほど健忘が強いことを発見した。しかし、そのうちの80%の人は、外傷の30分以上前の出来事については思い出すことが可能であった。これらの事実は、記憶の処理にとって非常に重要なことが、この30分間に生じていることを示唆している。ではこの30分間に何が生じていたのだろうか。

この問題に関して一つの解答を与えたのが D. O. Hebb (1949) である。彼は、皮質における解剖学的な知見から、二段階の記憶過程を示唆した。一つは短期間の記憶過程であって、活動的、一時的、不安定で障害などの影響を受けやすいという特徴を持つ。今一つは長期間の記憶過程で、受動的、永続的、比較的障害などに強いという特徴を持つ。そして彼は、第一の STM は反響回路の持続的活動によって生じ、次第にシナプス終末部の膨大をきたして構造的に安定すると、第二の過程である LTM が形成されると考えた。このこわれ易い記憶の初期過程が、安定した LTM に移行する過程を Hebb は記憶固定 (memory consolidation) と呼び、固定にはある程度の時間が必要であるとした。この Hebb の考えに従うなら、逆行性健忘は外傷によって記憶固定が阻害されることによって生じると考えられる。

この記憶固定の考えを支持するものとして、動物を用いたけいれん性電撃 (electroconvulsive shock, ECS) の実験がある。Duncan (1949) は、回避学習の訓練を行なった直後のラットに、両耳通電による ECS を呈示することによ

て、学習の遅滞がみられることを示した。しかも、ECS の学習遅滞効果は、ECS が試行の直後に与えられるほど大きかった。このような結果は、Hebb の記憶固定の考えと一致するものであると解釈された。また、ECS の逆行性健忘効果に関しては、我々の研究室においても確認されている（山崎，新浜，今田，1977）。そして、Duncan 以後約20年の間、ECS や中枢神経系に変化を与える手段（例えば、体温冷却、麻酔、酸素欠乏、薬物）を用いて固定の概念の妥当性や一般性が検討されたが、その後の研究によると、ECS の逆行性健忘効果は記憶の検索の障害による可能性が強いことが示唆されている（e. g., Miller & Springer, 1973）。また、最近の記憶の生理学的研究では、特に生化学的な側面から、記憶の神経学的な機構を解明しようとする研究が盛んである（cf. 平野，1981）。本論文では、動物の作業記憶の行動的研究を中心に扱うため、LTM への固定に関するこの種の生理学的研究は、これ以上は問題とはしない。

3. 動物の記憶の行動的研究の発展

記憶に関する生理学的な研究が発展する一方で、1950年代の中頃から、人間の記憶の研究を中心とした認知心理学が、行動主義心理学の影響を脱し新たな展開をみせ始めた。このような認知心理学における記憶の研究は、Miller (1956) や Peterson と Peterson (1959) の STM に関する研究を発端とし、人間の記憶過程を一種の情報処理機構と考えることによって飛躍的な発展を遂げた。現在では、認知心理学は心理学における有力な勢力の一つとなっているが、認知心理学が発展してきた理由としては、次のような原因が考えられる（cf. Anderson, 1980 ; 淵, 1983）。第一に、第二次世界大戦の実際的な問題から発展してきた情報理論の影響である。情報理論は、人間の記憶を研究する上での情報処理的な枠組を提供した。第二に、コンピュータ・サイエンスの発展が考えられる。特に、Newell と Simon による人工知能の研究は、認知心理学に大きな影響を及ぼした。そして、コンピュータ・サイエンスから多くの概念が、心理学の理論に取り入れられるようになった。第三に、言語学者の Chomsky の影響が考えられる。Chomsky

の言語分析は、当時の心理学の主流であった行動主義心理学とは対立するものであり、人間の認知活動と言語活動との関係について、多くの心理学的な研究をうながした。

一方、動物の学習の研究においても、S-R論を中心とする行動主義心理学の影響が弱まるのと相伴なって、ここ20年程の間で、認知心理学の影響が次第に大きくなってきている。例えば、学習の最も基礎的な過程である連合学習の領域でも、情報や予期といった認知的な概念を用いた理論化が行なわれるようになってきている (e. g., Egger & Miller, 1962; Kamin, 1969; Rescorla & Wagner, 1972)。このような傾向の中で、Hunter 以降二次的な地位にあった動物の記憶に関する関心がよみがえることとなった。

作業記憶の測定法と特徴

前節で述べたように、最近の動物の記憶の行動的研究を発展させた原因として、人間の記憶の研究の影響が考えられる。それに加えて、コンピュータを代表とする測定技術の進歩も、動物の記憶の行動的研究を発展させた要因の一つであると考えられる。例えば、作業記憶の代表的な測定法である遅延見本合わせ課題などは、実験者にとって非常に手間のかかる課題であり、測定技術の進歩がなければ、これほど広範囲に研究が行なわれていたかどうか疑問である。本節では以下、動物の作業記憶の研究においてよく用いられる測定法と、それらによって調べられた作業記憶の基本的な特徴について論じる。

1. 遅延反応課題

(1) 基本的手続

遅延反応課題は Hunter 以後、動物の作業記憶を測定するために最も古くから用いられてきた方法であり、多くの種を用いて研究が行なわれているが、その中でもサルを用いた研究が多い。遅延反応課題は、刺激呈示期、遅延期、反応期の

三つの段階に分けて考えることができる。ここでは典型的な例として、サルでの遅延反応課題を用いて課題の説明を行なう。装置として、ウィスコンシン汎用テスト装置 (Wisconsin general test apparatus, WGTA) が用いられる。まず、サルの見ている前で、報酬がいくつかの刺激物体のうち一つの物体の下に置かれる (刺激呈示期)。サルは反応が許されるまでの間、一定期間そのままの状態置かれる (遅延期)。この遅延期の後、サルは反応することが許され、報酬が隠された刺激物体を選択することが要求される (反応期)。この遅延反応課題では、被験体は遅延期間中、どこに報酬が隠されていたのかという情報を保持しておかなければならず、これは空間位置に関する作業記憶の課題と考えることができる。

(2) 作業記憶に影響を及ぼす諸変数の効果

遅延反応課題は歴史も古く、数多くの実験が行なわれている。例えば、Fig. 2 は、各種のサルでの典型的な遅延反応の成績を示したものである (Yagi, Shinohara, & Shinoda, 1969)。また、遅延反応課題での作業記憶に影響を及ぼす変数に関して

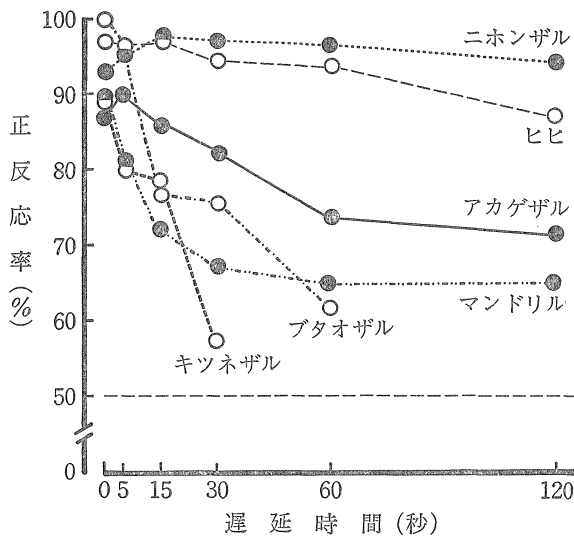


Fig. 2 各種のサルにおける遅延反応課題の成績 [Yagi, Shinohara, & Shinoda, 1969].

も、数多くの研究がなされているが、それらの結果についてはあまり一貫した結果が得られていない。例えば、最も広範囲な研究が行なわれているサルでの遅延反応実験についてしてみると、刺激呈示期における刺激の呈示時間の効果については、呈示時間が長いほど保持が良い (e. g., Davis, 1973) という結果と、保持が悪い (e. g., Riopelle, 1959) という異なる結果が得られている。また、遅延期の照明条件の効果についても、遅延期に照明が明るくなると保持が悪くなる (e. g., Malmö, 1942; Hornbuckle, 1972) という結果と、逆に保持が良くなる (e. g., McDowell & Brown, 1960; King & Clawson, 1966; King, Flaningam & Rees, 1968) という結果が得られている。さらに、試行間間隔の効果に関しては、試行間間隔が長くなるほど前の試行の影響が少なくなり、保持が良くなると考えられているが、遅延反応課題では試行間隔の効果は比較的小さいという結果が得られている (e. g., Fletcher & Davis, 1965; Fletcher, Garske, Barron, & Grogg, 1968)。

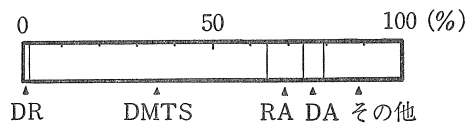
遅延反応課題は、Fletcher (1965) が指摘しているように、個体発生や系統発生における差を敏感に測定しうる課題であり、他のテストでは検出できないような脳損傷、薬物、放射線などの様々な効果を検出することができる。しかし、遅延反応課題は、作業記憶の測定法としては、いくつかの点で問題があるといわれている (Spear, 1978)。一つは、Hunter の実験について述べたところでふれたように、被験体が遅延反応課題を遂行する時に身体的な方向づけを利用する場合があるという問題である。例えば、先に遅延期の照明条件の効果については一致した結果がみられないと述べたが、小嶋 (1983) によれば、遅延期に照明条件が明るくなるというのは、遅延反応課題では二つの異なる効果を持つと指摘されている。一つは、照明下では様々な刺激が被験体に与えられ、それらの刺激に対して様々な反応すると予想される。このことは、正しい刺激情報の保持に拮抗的に作用する。他方、照明下では、身体的な方向づけの手掛りとなる刺激も豊富になり、被験体が身体的な方向づけを行なっている場合には有利に働く。このような身体的な方向づけの影響によって、遅延期における照明条件の効果については一貫した

結果が得られないと考えられる。

身体的な方向づけが遅延反応課題を遂行するための必要条件であるのかという問題については、多くの実験が行なわれている。すなわち、遅延期間中に被験体を実験室から取り出したり (MacCorquodale, 1947; Maier, 1929 以上, ラット; Tinklepaugh, 1928 サル) 遅延期間中に被験体を回転させたり (MacCorquodale, 1947 ラット), 遅延期間中に刺激物体の位置を変えたり (Harlow, 1932; Yerkes, 1928 以上, サル), 反応が許された時に被験体を強制的に別の方向に向かせる (Yerkes, 1928 サル) といった様々な方法で、身体的な方向づけをできないようにした。その結果、これらすべての場合において被験体は遅延反応課題を正しく遂行することが可能であった。このことは、遅延反応課題を行なう場合に、身体的な方向づけは必ずしも必要でないことを示している。しかし、動物は身体的な方向づけを用いて課題を遂行することは一般には可能であり、遅延反応課題を用いて動物の作業記憶を測定する場合には注意しなければならない問題であることには変わりはない。

遅延反応課題を用いて動物の記憶を測定する場合の他の問題として、実験を行なっている間、動物の注意を課題に向けておくことが困難であるという点がある。特に、刺激呈示期に動物の注意を適切な刺激に向けておくということは課題の遂行にとって重要な要因の一つであるが、これを統制することは実験者にとって非常に困難の作業の一つである。このことは、先に述べた刺激呈示時間の効果が明確でないということの原因の一つであると考えられる。

以上のようなことから、動物の作業記憶を測定するために、遅延反応課題を用いた研究は少なくなっている。そして、それにかわって、作業記憶を測定するためのより敏感



DR: 遅延反応課題

DMTS: 遅延見本合わせ課題

RA: 放射状迷路課題

DA: 遅延交替課題

Fig. 3 最近10年間 (1973~1982年) の JEP 誌とALB 誌の作業記憶に関する論文において用いられた課題。

な課題である遅延見本合わせ課題を用いた研究が増加してきている。例えば、Fig. 3 は Fig. 1 と同じく JEP 誌と ALB 誌の最近10年間の作業記憶に関する論文において、どのような課題が用いられたかを示したものである。図から明らかのように、動物の作業記憶の実験の約半数は、次に述べる遅延見本合わせ課題を用いて行なわれている。

2. 遅延見本合わせ課題とそのバリエーション

遅延見本合わせ課題は、動物の作業記憶を測定するための最も一般的な課題である。この課題は、サルでは Weinstein (1941)、ハトでは Blough (1959) によって初めて行なわれ、特にこの二種の動物を用いた研究が盛んである。その中でも、サルでは D'Amato とその共同研究者 (e. g., D'Amato, 1973 ; Jarrard & Moise, 1971 ; D'Amato & Cox, 1976)、ハトでは Roberts と Grant (e. g., Roberts, 1972a ; Roberts & Grant, 1974, 1976 ; Grant, 1981) によって広範囲な研究が行なわれている。その他としては、イルカを用いた研究も行なわれている (e. g., Herman, 1975 ; Herman & Gordon, 1974)。

(1) 基本的手続

遅延見本合わせの課題の基本的な手続については先に簡単に述べたが、ハトでの典型的な手続を例として、ここで今少し詳しく説明を行なう。装置には、ハト用のスキナー箱が用いられる。Fig. 4 に示したように、試行は中央のキーに見本刺激（図では赤）が呈示されることにより開始される。この見本刺激は、ハトが実験者により定められた条件に従って反応することにより消え、遅延期に移行する。一定の

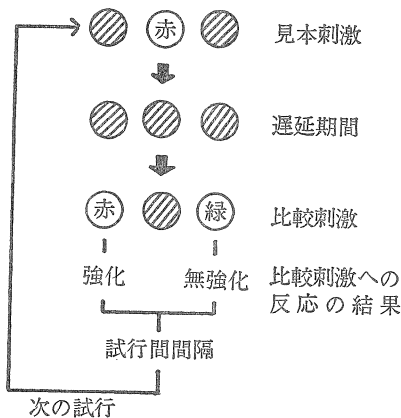


Fig. 4 ハトでの典型的な遅延見本合わせ課題の手続。

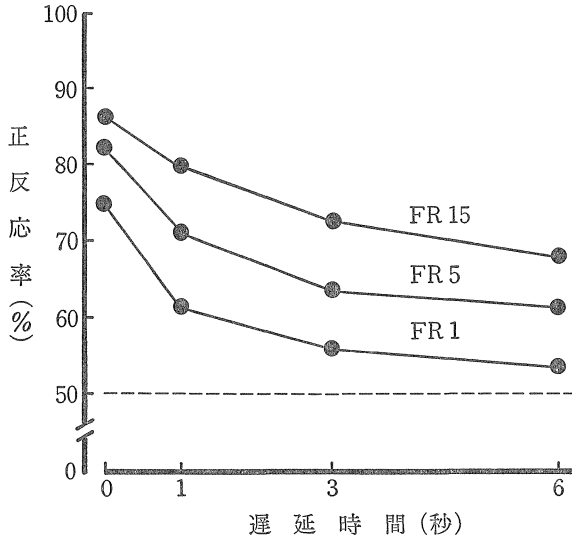


Fig. 5 ハトの遅延見本合わせ課題での典型的な結果。
見本刺激の呈示回数 (FR 1, FR 5, FR 15) に対する保持曲線 [Roberts, 1972a]。

遅延期間が経過した後、両側のキーに比較刺激が点灯する（図では赤と緑）。この時、一方は見本刺激と同じ刺激（赤）、他方は異なる刺激（緑）が呈示されるが、呈示位置は試行ごとに異なる。そして被験体は、見本刺激と同じ比較刺激（赤）に対して反応した時のみ強化が与えられる。Fig. 5 は、このような手続での典型的な結果を示したものである (Roberts, 1972a)。FR の右の数字は、見本刺激に対して要求される反応数で、例えば FR 15 では見本刺激に対して15回キーにつき反応をすると遅延期に移行する。また、見本刺激に対する反応数が多いことは、見本刺激の呈示時間が長いことを意味する。図から明らかなように、見本刺激に対して要求される反応数が多く、遅延期間が短いほど成績が良い。

この遅延見本合わせ課題では、手続上いくつかのバリエーションがある。例えば、yes-no 型の遅延見本合わせ課題では、比較刺激が普通の遅延見本合わせ課題と異なり一つしか呈示されない。そして、被験体は見本刺激と比較刺激が同じか

否かで、異なる反応が要求される (e.g., D'Amato & Worsham, 1974)。また go-no go 型の遅延見本合わせ課題でも、yes-no 型と同じく一つの比較刺激しか呈示されないが、go-no go 型の場合は、見本刺激と比較刺激が同じ場合に反応した時のみ強化が得られる (e.g., Nelson & Wasserman, 1978)。その他、特殊な手続としては、見本刺激と異なる比較刺激を選択した場合に強化が得られる手続もある (e.g., Urcuioli, 1977)。

普通の遅延見本合わせ課題では、比較刺激呈示期には見本刺激と同じ刺激が呈示され、被験体はどの比較刺激が見本刺激と同じ刺激であったのかを判断することが要求される。このような課題は、人間の記憶の実験における再認法と類似の課題であると考えられるが、次に述べる遅延条件性見本合わせ (delayed conditional matching, DCM) 課題は、再生法と類似の課題と考えることができる。この課題では、遅延見本合わせ課題と異なり、見本刺激と比較刺激には異なる刺激が呈示される。例えば、見本刺激には赤、緑といった色刺激が呈示され、比較刺激には水平線、垂直線といった方向刺激が呈示される。そして、赤の見本刺激と水平線の比較刺激、緑の見本刺激と垂直線の比較刺激というように、特定の組み合わせ条件のもとで、正しい比較刺激に対して反応することにより強化が得られる。この時、どのような組み合わせが強化されるかは、実験者によって任意に設定される (e.g., D'Amato & Worsham, 1974)。

(2) 作業記憶に影響を及ぼす諸変数の効果

遅延見本合わせ課題での作業記憶に影響を及ぼす変数の効果は、遅延反応課題と異なりかなり一致した結果が得られている。例えば、遅延見本合わせ課題では、見本刺激の呈示時間、回数が多くなるほど保持が良くなる (e.g., Devine & Jones, 1975; Jarrard & Moise, 1971 以上, サル; Grant, 1975; Nelson & Wasserman, 1978; Roberts & Grant, 1974; Shimp & Moffitt, 1977; Roberts, 1972a 以上, ハト)。また、遅延期間中の変数についても、遅延期間中に照明が明るくなると保持が悪くなり (e.g., D'Amato & O'Neill, 1971; Etkin, 1972; Worsham & D'Amato, 1973 以上, サル; Grant & Roberts, 1976; Maki,

1971; Roberts & Grant, 1978; Shimp & Moffitt, 1977 以上, ハト), サルでは期間中に別の反応時間課題を要求した場合にも, 保持が悪くなることが示されている (Moise, 1970)。このような遅延期間中の条件による保持の妨害効果は, 逆行性干渉によると考えられている。試行間隔については, 短くなるほど保持が悪くなるという結果が得られており (e. g., Jarrard & Moise, 1971 サル: Maki, Moe, & Bierley, 1977; Nelson & Wasserman, 1978 以上, ハト), これは順向性干渉によると考えられている。

以上のような刺激の呈示時間の効果, 逆行性干渉, 順向性干渉といった作業記憶の特徴は, 人間の STM と類似した特徴であるといえる。しかし, 保持能力の面では先に述べたように, 人間の STM と異なる結果が得られている。遅延見本合わせ課題における動物の保持能力は種によって異なっており, ハトでは 15

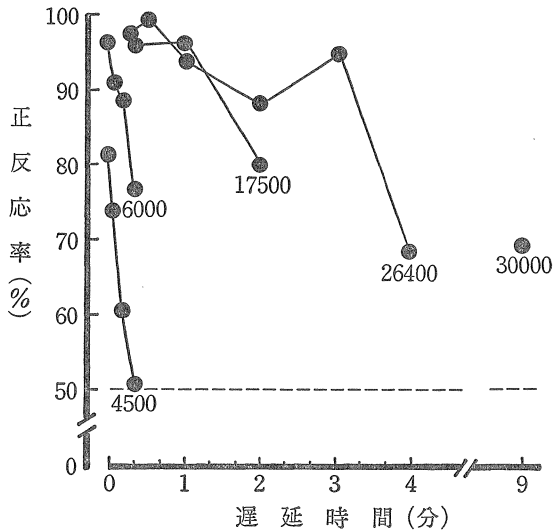


Fig. 6 長期の遅延見本合わせ課題の訓練を行なったサル (Roscoe) の保持曲線。図中の数字は, その時点までに行なわれた試行数を示している [D'Amato, 1973]。

秒程度であるが、Fig. 6 に示されたようにサルでは非常にすぐれた保持能力を示し、さらに訓練によって保持能力が改善されるという結果が得られている (D'Amato, 1973)。この保持能力の問題は、動物の作業記憶を考える上でも、さらに人間の STM との違いを考える上でも重要な問題であると考えられる。

3. 放射状迷路課題

(1) 基本的手続

放射状迷路 (radial arm maze) 課題は、これまでに述べてきた課題とは非常に異なる課題であり、Olton と Samuelson (1976) によってラットの空間記憶を測定する課題として提出された。装置として、Fig. 7 のような高架式放射状迷路が用いられた (平面図)。この迷路は直径約 2 m で、床から 50 cm の高さに設置されている。ラットは最初、迷路の中央プラットフォームの所に置かれ、各走路を自由に選択することが許される。各走路の先端にはエサが置かれてあり、1 回の試行はラットがすべての走路を選択しエサを得るか、一定の時間が経過するまで続

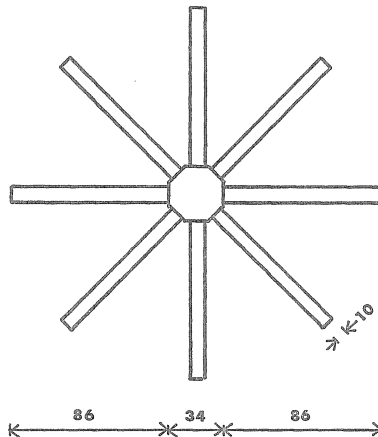


Fig. 7 Olton と Samuelson (1976) の実験で用いられた高架式放射状迷路 (平面図)。

けられる。この課題での最適方略は、各走路を繰り返すことなく一度ずつ選択することである。ラットを、このような課題で1日1試行ずつ訓練すると、訓練の初期においてさえ偶然以上の遂行を示し、1週間から10日ほどでほとんどすべてのエサを効率よく取るようになる。

この放射状迷路課題を遂行するためには、様々な方略が考えられる。例えば、作業記憶の負担を軽くするために、常に一定の順序で選択を行なうといった反応連鎖や、右回りに選択を行なうといった一般的アルゴリズムや、臭いづけなどの迷路内手がかりなどを用いて選択を行なうといった方略がある。しかし、Oltonら（1976）の研究では、ラットはこの課題を遂行するために、これらの作業記憶の負担を軽くするような方略は用いていないことが示された。このような結果から、Oltonら（1976）は、ラットは迷路外の空間的な手がかりを用いて、どの走路を選択したのかを作業記憶に貯蔵しておくことができると結論している。また、このような放射状迷路課題でのラットのすぐれた空間記憶については、我々の研究室においても確認されている（八木，1983；芝，1983）。

(2)作業記憶の特徴

現在までに、Oltonを中心とした放射状迷路課題の研究から、ラットの空間記憶には以下のような特徴があることが示されている。第一に、作業記憶に貯蔵しておける最大の情報量は、およそ15項目ぐらいであること（e.g., Olton, 1979；Olton, Bercker, & Handelsmann, 1980；Olton, Collison, & Werz, 1977；Roberts, 1979）。第二に、作業記憶は少なくとも4時間ぐらいまでは減衰しないこと（e.g., Betty & Shavalia, 1980；Maki, Brokofsky, & Berg, 1979；Olton & Samuelson, 1976）。第三に、試行内では選択数が増えるにつれて正答率が低下することから、作業記憶に貯蔵されている項目間では干渉がみられるが、その他の外的事象による干渉には強い抵抗を示すこと（e.g., Maki, Brokofsky, & Berg, 1979；Olton, Berker, & Handelsmann, 1980；Olton & Samuelson, 1976）。第四に、誤反応の分析から、試行の前半で選択した選択肢を繰り返す誤りが多く、後半で選択した選択肢を繰り返す誤りは少ない。このことから、新近性効果はみ

られるが初頭効果はみられない (e. g., Roberts, 1978; Olton, Collison, & Werz, 1977; Olton & Samuelson, 1976)。第五に、作業記憶は試行が終わるとリセットされ、次の試行に影響することはほとんどない (e. g., Olton & Samuelson, 1976) などである。

以上のように、この課題におけるラットの空間記憶は非常にすぐれたものであり、干渉に強いなど、これまでの課題とは異なる特徴もみられている。放射状迷路課題は、比較的新しい課題であるが、海馬を中心とした空間記憶の中枢メカニズムに関する生理学的研究も多く行なわれており、現在、注目されている研究領域の一つであるといえる。

4. その他の課題

動物の作業記憶は、主としてこれまでに述べられてきた測定法によって、広範囲な研究が行なわれたきた。これまでの測定法に比べればあまり用いられていないが、比較的良好に知られている測定法として、次に述べる遅延交替 (delayed alternation) 課題がある。この遅延交替課題には、交替反応を用いる課題と、強化の交替を用いる課題とがある。

交替反応課題では、 n 回同じ反応を反復した後に、それとは逆の反応を n 回反復することが要求される。普通、反復する反応の数は1回か2回であり、前者は単純交替、後者は二重交替と呼ばれている。そして、反応と反応の間に一定の遅延期間がおかれることによって、作業記憶を測定するための遅延交替反応課題となる。代表的な例として、ラットのT迷路を用いた遅延交替反応課題があげられる (e. g., Petrinovich & Bolles, 1957; Roberts, 1972b, 1974)。細かな手続は実験によって異なるが、例えばT型迷路の場合、第一回目に右折反応をすれば、次の試行では左折反応をすれば強化が得られる。このような自発的な単純交替反応を課題として要求した場合には、2、3時間ほどの遅延が可能であることが示されている (Petrinovich & Bolles, 1957)。またその他に、サルで、WGTAを用いた遅延交替反応課題などもある (e. g., Gross, 1963; French, 1965)。

一方、強化の交替を用いる実験では、交替反応とは異なり、試行ごとに強化と無強化が交替する。典型的な例として、ラットで直接走路を用いて、1試行ごとに強化と無強化が交替する実験があげられる（e. g., Capaldi, 1966, 1967, 1971 ; Capaldi & Stanley, 1963）。このような課題において、ラットは強化試行の次にはゆっくりと、無強化試行の次には速く走ることを学習する。この課題における保持能力は非常にすぐれたものであり、少なくとも24時間までの遅延は可能であることが示されている（Capaldi, 1967）。

結 び

この基礎編では、動物の記憶研究の歴史と、動物の記憶の中でも特に研究の盛んな作業記憶の測定法と、その特徴について論じた。最初に述べたように、動物の記憶の行動的研究は、ここ約10年間で再び活発になってきているが、その間においても動物の記憶に関する考え方は徐々に変化している。特に、初期の頃は動物を受動的な情報処理者とみなしていたのが、最近では動物をより能動的な情報処理者とする傾向が強くなってきている。この傾向は、動物の作業記憶に関する研究にも反映されてきており、動物は情報をどのように変換して作業記憶に貯蔵するのか、作業記憶内の情報はどのような性質を持っているのかといった問題に関して、活発な研究が行なわれている。このような問題については、次回の理論編において論ずる予定である。

注(1) この論文の作成にあたり、御指導いただきました文学部今田寛教授に厚く感謝いたします。

(2) JEP 誌と ALB 誌から論文を選出する際には、著者が直接論文にあたり、該当すると思われる論文を選出した。また、JEP 誌は1975年から *Animal Behavior Processes* 以下4つに分類されており、それ以前に関しては、JEP 誌の中で動物を被験体とする論文の中から、記憶関係の論文を選出した。

- (3) 動物の記憶の研究に関しては、Thorndike (1898) が有名な問題箱の実験において、学習成立後かなりの時間が経過した後に再度テストを行なうという一種の記憶テストを行っている。しかし、Thorndike 自身は、この記憶テストにおいてみられた動物の連合の永続性は、人間のように“過去に経験した観念がうかぶこと”によってもたらされたものではないと結論している (Thorndike, 1898, p. 97~99)。

REFERENCES

- Anderson, J. R. Cognitive psychology and its implication. W. H. Freeman and Company, 1980. 富田達彦, 増井透, 川崎恵里子, 岸学訳 認知心理学概論 誠信書房, 1982.
- Beatty, W. W., & Shavalia, D. S. Spatial memory in rats: Time course of working memory and effect of anesthetics. *Behavioral and Neural Biology*, 1980, 28, 454-462.
- Blough, D. S. Delayed matching in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1959, 2, 151-160.
- Capaldi, E. J. Partial reinforcement: A hypothesis of sequential effects. *Psychological Review*, 1966, 73, 459-477.
- Capaldi, E. J. A sequential hypothesis of instrumental learning. In K. W. Spence & J. T. Spence (Eds.), *The Psychology of Learning and Motivation*, Vol. 1. New York: Academic Press, 1967.
- Capaldi, E. J. Memory and learning: A sequential viewpoint. In W. K. Honig & P. H. R. James (Eds.), *Animal Memory*. New York: Academic Press, 1971.
- Capaldi, E. J., & Stanley, L. R. Temporal properties of reinforcement aftereffects. *Journal of Experimental Psychology*, 1963, 65, 169-175.
- Craik, F. I. M., & Lockhart, R. S. Levels of processing: A framework for memory research. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, 1972, 11, 671-684.
- D'Amato, M. R. Delayed matching and short-term memory in monkeys. In G. H. Bower (Ed.), *The Psychology of Learning and Motivation*, Vol. 7. New York: Academic Press, 1973.
- D'Amato, M. R., & Cox, J. K. Delay of consequences and short-term memory in monkeys. In D. L. Medin, W. A. Roberts, & R. T. Davis (Eds.), *Processes of Animal Memory*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates, 1976.
- D'Amato, M. R., & O'Neill, W. Effect of delay-interval illumination on matching

- behavior in the capuchin monkey. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1971, 15, 327-333.
- D'Amato, R. M., & Worsham, R. M. Retrieval cues and short-term memory in capuchin monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1974, 86, 274-282.
- Davis, R. T. Monkeys as perceivers. In L. A. Rosenblum (Ed.), *Primates Behavior*, Vol. 3. New York: Academic Press, 1973.
- Devine, J. V., & Jones, L. C. Matching to successive samples: A multiple-unit memory task with rhesus monkeys. *Behavior Research Methods and Instrumentation*, 1975, 5, 57-62.
- Duncan, C. P. The retroactive effect of electroshock on learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1949, 42, 32-44.
- Egger, D. M., & Miller, N. E. Secondary reinforcement in rats as a function of information value and reliability of the stimulus. *Journal of Experimental Psychology*, 1962, 64, 97-104.
- Etkin, M. W. Light produced interference in a delayed matching task with capuchin monkey. *Learning and Motivation*, 1972, 3, 313-324.
- Fletcher, H. J. The delayed-response problem. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman primate*, Vol. 1. New York: Academic Press, 1965.
- Fletcher, H. J., & Davis, J. K. Evidence supporting an intratrial interpretation of delayed response performance of monkeys. *Perceptual and Motor Skill*, 1965, 21, 735-742.
- Fletcher, H. J., Garske, J. P., Barron, T., & Grogg, T. M. Intertrial and intratrial determinants of delayed responses of monkeys. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1968, 65, 66-71.
- French, G. M. Associative problem. In A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnitz (Eds.), *Behavior of nonhuman Primates: Modern research trend*, Vol. 1. New York: Academic Press, 1965.
- 淵 一博 認知科学への招待 一第5世代コンピュータの周辺 NHK ブックス, 1983.
- Grant, D. S. Proactive interference in pigeon short-term memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1975, 104, 207-220.
- Grant, D. S. Short-term memory in the pigeon. In N. E. Spear & R. R. Miller (Eds.), *Information processing in animals*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum,

1981.

- Grant, D. S., & Roberts, W. A. Sources of retroactive inhibition in pigeon short-term memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1976, 2, 1-16.
- Gross, C. G. Effect of deprivation on delayed response and delayed alternation performance by normal and brain operated monkey. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1963, 5, 45-51.
- Harlow, H. F. Comparative behavior of primates, III: Complicated delayed reaction tests on primates. *Journal of Comparative Psychology*, 1932, 14, 241-252.
- Hebb, D. O. *The organization of behavior*. New York: Wiley, 1949.
- Herman, L. M. Interference and auditory short-term memory in the bottlenosed dolphin. *Animal Learning and Behavior*, 1975, 3, 43-48.
- Herman, L. M., & Gordon, J. A. Auditory delayed matching in the bottlenosed dolphin. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1974, 21, 19-26.
- 平野俊二 学習と記憶 平野俊二（編）行動の生物学的基礎（現代基礎心理学12）東大出版会, 1981.
- Honig, W. K. Studies of working memory in the pigeon. In S. H. Hulse, H. Fowler, & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates, 1978.
- Hornbuckle, P. A. Delayed response performance as a function of sensory stimulation in squirrel and owl monkey. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1972, 79, 99-104.
- Hunter, W. S. The delayed reaction in animals and children. *Behavior Monographs*, 1913, 2, Serial #6.
- Jarrard, L. E., & Moise, S. L. Short-term memory in the monkey. In L. E. Jarrard (Ed.), *Cognitive processes of nonhuman primates*. New York: Academic Press, 1971.
- Kamin, L. J. Selective association and conditioning. In *Fundamental Issues in Associative Learning*. In N. J. Mackintosh & W. K. Honig (Eds.). Dalhousie University Press, Halifax, 1969.
- King, J. E., & Clawson, J. A. R. Delayed response by squirrel monkeys under various delay lighting conditions. *Psychonomic Science*, 1966, 6, 429-430.
- King, L. E., Flaningan, M. R., & Ress, W. W. Delayed response with different

- delay conditions by squirrel monkeys and fox squirrel. *Animal Behavior*, 1968, 16, 271-275.
- 小嶋祥三 霊長類による記憶の研究 岡野恒也 (編) 霊長類心理学 I プレーン出版, 1983.
- MacCorquodale, K. An analysis of certain cues in the delayed response. *Journal of Comparative Psychology*, 1947, 40, 239-252.
- Maier, N. R. F. Delayed retention and memory in rats. *Comparative Psychology Monograph*, 1929, 36, 538-549.
- Maki, W. S. Discrimination learning without short-term memory: Dissociation of memory processes in pigeons. *Science*, 1979, 204, 83-85.
- Maki, W. S., Brokofsky, S., & Berg, B. Spatial memory in rats: Resistance to retroactive interference. *Animal Learning and Behavior*, 1979, 7, 25-30.
- Maki, W. S., Moe, J. C., & Bierley, C. M. Short-term memory for stimuli, response and reinforcers. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1977, 3, 156-177.
- Malmo, R. B. Interference factors in delayed response in monkeys after removal of frontal lobes. *Journal of Neurophysiology*, 1942, 5, 295-308.
- McDowell, A. A., & Brown, W. L. Intervening darkness and delayed response performance by rhesus monkeys. *Journal of Genetic Psychology*, 1960, 97, 59-65.
- Miller, G. A. The magical number seven, plus or minus two: Some limits on our capacity for processing information. *Psychological Review*, 1956, 63, 81-97.
- Miller, R. R., & Springer, A. D. Amnesia, consolidation and retrieval. *Psychological Review*, 1973, 80, 69-79.
- Moise, S. L. Short-term retention in *Macaca Speciosa* following interpolated activity during delayed matching from sample. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1970, 73, 506-514.
- 室伏靖子 動物の記憶 佐藤方哉 (編) 学習 II —その展開 (現代基礎心理学 5) 東大出版会, 1983.
- Nelson, K. R., & Wasserman, E. A. Temporal factors influencing the pigeon's successive matching-to-sample performance: Sample duration, intertrial interval, and retention interval. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1978, 30, 153-162.
- Olton, D. S. Maze, maps, and memory. *American Psychologist*, 1979, 34, 583-596.
- Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. Hippocampal function: Working memory or cognitive mapping? *Physiological Psychology*, 1980, 8,

- 239-246.
- Olton, D. S., Collison, C., & Werz, W. A. Spatial memory and radial arm maze performance in rats. *Learning and Motivation*, 1977, 8, 289-314.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1976, 2, 97-116.
- Peterson, L. R., & Peterson, M. J. Short-term retention of individual verbal items. *Journal of Experimental Psychology*, 1959, 58, 193-198.
- Petrinovich, L., & Bolles, R. C. Delayed alternation: Evidence for symbolic process in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1957, 50, 363-365.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. A theory of Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A. H. Black & W. F. Prokossy (Eds.), *Classical conditioning*, Vol. 2. New York: Appleton-Century-Crofts, 1972.
- Riopelle, A. J. Performance of rhesus monkeys on spatial delayed response (indirect method). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1959, 52, 746-753.
- Roberts, W. A. Short-term memory in the pigeon: Effects on repetition and spacing. *Journal of Experimental Psychology*, 1972, 94, 74-83. (a)
- Roberts, W. A. Spatial separation and visual differentiation of the cues of factors influencing short-term memory in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1972, 78, 284-291. (b)
- Roberts, W. A. Spaced repetition facilitates short-term retention in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 1974, 84, 164-171.
- Roberts, W. A. Spatial memory in the rat on a hierarchical maze. *Learning and Motivation*, 1979, 10, 117-140.
- Roberts, W. A., & Grant, D. S. Short-term memory in the pigeon with presentation time precisely controlled. *Learning and Motivation*, 1974, 5, 393-408.
- Roberts, W. A., & Grant, D. S. Studies of short-term memory in the pigeon using the delayed matching to sample procedure. In D. L. Meldin, W. A. Roberts, & R. T. Davis (Eds.), *Processes of animal memory*. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates, 1976.
- Roberts, W. A., & Grant, D. S. An analysis of light-induced retroactive inhibition in pigeon short-term memory. *Journal of Experimental Psychology*:

- Animal Behavior Processes, 1978, 4, 219-236.
- Russell, W. R., & Nathan, P. Traumatic amnesia. *Brain*, 1946, 69, 280-300.
- 芝むつみ ラットの食物探索方略に関する一研究 —高架式放射状迷路を用いて 関西学院大学文学部学士論文, 1983.
- Shimp, C. P., & Moffitt, M. Short-term memory in the pigeon: Delayed-pair-comparison procedures and some results. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1977, 28, 13-28.
- 篠田 彰 高次知的活動Ⅱ. 時間反応 八木 晃 (編) 動物実験Ⅰ (心理学研究法5) 東大出版会, 1975.
- Spear, N. E. The processing of memories: Forgetting and retention. Hillsdale, N. J.: Lawrence Erlbaum Associates, 1978.
- Thorndike, E. L. Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Review Monograph Supplement*, 1898, 2(8).
- Tinklepaugh, O. L. An experimental study of representative factors in monkeys. *Journal of Comparative Psychology*, 1928, 8, 197-236.
- Urciuoli, P. J. Transfer of oddity-from-sample performance in pigeons. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 1977, 27, 195-202.
- Weinstein, B. Matching-from-sample by rhesus monkeys and children. *Journal of Comparative Psychology*, 1941, 31, 195-213.
- Worsham, R. M., & D'Amato, M. R. Ambient light, white noise and monkey vocalization as source of interference in visual short-term memory of monkeys. *Journal of Experimental Psychology*, 1973, 99, 99-105.
- Yagi, B., Shinohara, S., & Shinoda, A. A study of delayed-response in Japanese monkeys (*Macaca fuscata Yakui*). *動心年報*, 1969, 19, 65-71.
- 八木知代 ラットの空間記憶 —放射状迷路課題を用いて 関西学院大学文学部学士論文, 1983.
- 山崎直樹 新浜邦夫, 今田 寛 回避行動の保持におよぼす ECS の効果 *心理学研究*, 1977, 48, 303-306.
- Yerkes, R. M. The mind of a gollila: Part III, Memory. *Comparativy Psychology mongraphs*, 1928, 5, 1-92.