

動物における系列位置効果の諸研究

中 島 定 彦

一般に、複数の事象（項目）からなる系列を学習・記憶する際、各項目の学習・記憶成績は系列内の項目位置によって異なる。これを系列位置効果（serial position effect）というが、通常、系列の始端部と終端部の成績は系列の中央部よりもよく、それぞれ初頭効果（primacy effect）、新近性効果（recency effect）と名づけられている。このとき、横軸に系列位置、縦軸に成績をとると U 字型の曲線を示すことになる。学習・記憶課題における系列位置効果については、古くからヒトを対象とした研究が盛んであるが（例えば、Bigham, 1894; Murdock, 1963）、動物においても同様の現象が確認されている。本稿では、動物において系列位置効果がどのように研究されているのか、その方法論に重きを置いて紹介する。紙幅の関係上、初頭効果や新近性効果がなぜ生じるのかといった理論的考察についてはできるだけ割愛する。

チンパンジー

Buchanan, Gill, & Braggio (1981) は、短期記憶の自由再生において、系列位置効果を確認している。彼らが被験体としたのは、ラナという名の雌チンパンジーである。彼女は、さまざまな図形記号（単語）とその指示物の対応を 100 種類ほど訓練されており、そのうちリンゴ・バナナ・ミルクなど 15 の飲食物名、ボール・箱・靴など 12 の物品名、黒・赤・紫など 8 つの色名、合計 35 種類を用いて次に述べる手続きで記憶がテストされた。まず、スクリーンに記号が次々に（最大 8 つまで）呈示される。1 個あたりの呈示時間は 2 ない

し3秒である。これを記銘リストとする。リストの最後の記号が消えると、ラナはリスト中にあった記号を手元のキーボードの中から選ぶよう要求される。いくつ選択するかはラナに任されており、選び終わった時点で「終了」キーを押すとテスト終了である。リストの初めと終わりの項目の再生率がよく、中間の項目の成績が悪いという典型的な U 字型の系列位置曲線が得られた。

サ　　ル

Sands & Wright (1980 a, 1980 b) は系列プロブ再認課題を用い、U 字型の系列位置曲線をアカゲザルで確認している。まず、果物・花・動物・人間などさまざまな物のスライド写真を 200 枚以上用意し、その中から 10 枚もしくは 20 枚を順次呈示した。これが記銘リストになる。リスト呈示終了から 1 秒後にスライドを 1 枚見せた。これがリスト中のいずれかと同じであればレバーを左に、異なる場合はレバーを右に動かせば正答で報酬が与えられた。つまり、そのスライドをかつて見たことがあるかどうかを問うていることになる。この手続きでは、「同じ」試行のときの成績を、記銘リストの何番目が問われたかによって細かく分類できる。この実験の結果、初頭効果ならびに新近性効果が明白であった。また、系列位置曲線の形状は、よく似た手続きでヒトをテストしたときと同様であった（ただし、ヒトの方が全般的成績はよかった）。

Roberts & Kraemer (1981) はこれと似た方法で、リスザルをテストした。まず記銘リストとして 1, 3, または 6 種類の図形を順次呈示してから、0.5 秒または 5 秒後に 2 種類の図形を呈示した。一方は記銘リスト中にあった図形でもう一方は新しい図形であり、前者を選ぶと正答で報酬が与えられた。つまり、この手続きでは毎回、どちらかのテスト刺激が「かつて見たものと同じ」になる。この実験の結果、リストの長さ 3 つのときも 6 のときも明白な U 字曲線が得られた。同じ手続きでヒトをテストした場合と比べ、全体に成績が悪かったが、曲線の形状はほぼ同じであった。

一方、これらの研究以前に行われた類似の実験（例えば、Davis & Fitts, 1976; Gaffan, 1977）では、アカゲザルやカブオザルで初頭効果は確認できておらず、新近性効果のみ示すという結果が一般的であった。このことから、Gaffan (1983) は、Sands & Wright (1980 a, 1980 b) や Roberts & Kraemer (1981) の研究で得られた初頭効果は不適切な実験手続きによって生じたもの（アーティファクト）だと批判している。実は、これらの研究では、サルがレバーを押し下げたり、パネルを押すことによって記銘リストの呈示が開始されるようになっていた。こうした自己開始型の手続きでは、動物の注意力が高まっているときにリストが呈示され始めるので、リストの始端項目は他の項目より記銘されやすくなるというのが Gaffan の批判の骨子である。そして、真の系列位置曲線はこの要因を排除した手続きで検討されるべきだと彼は論じている。これに対して、Wright, Santiago, & Sands (1983) や Roberts & Kraemer (1983) は、この議論では実験結果を十分に説明できないと応じ、さらに Castro & Larsen (1992) はアカゲザルで、Wright (1999 b) はフサオマキザルで、サルの行動とは無関係に記銘リストの呈示が始まる手続きでも、初頭効果・新近性効果を示す U 字型の系列位置曲線が得られることを実証した。

U 字型の系列位置曲線が得られるかどうかは、リスト呈示が自己開始型であるか否か以外の要因が大きいと考えられる。例えば、Cook, Wright, & Sands (1991) は、各項目の呈示間隔が長すぎる場合（1~4 秒）には新近性効果だけが見られると報告している。さらに、Wright, Santiago, & Sands (1984) と Wright, Santiago, Sands, Kendrick, & Cook (1985) はアカゲザルで、Wright (1999 b) はフサオマキザルで、保持期間が系列位置曲線の形状に影響することを報告した。リストの呈示終了から再認テストまでの保持期間が短い場合（0 秒）では、新近性効果だけが見られ、長い場合（20 秒および 30 秒）には初頭効果のみが見られた。そして、両効果を示す U 字型の系列位置曲線は保持期間がその中間（2 秒および 10 秒）のときに確認されたのである。

以上の研究はすべて、記銘すべきリスト項目が視覚刺激であったが、最近

Wright & Rivera (1997) は、聴覚刺激の記憶でも U 字型の系列位置曲線が得られることをアカゲザルで実証した。しかし、聴覚リスト記憶と視覚リスト記憶のメカニズムは異なっているようである。というのも、聴覚リストの系列位置曲線に対する保持期間の効果は、視覚リストの場合とまったく逆で、保持期間が短い場合には初頭効果だけが見られ、長くなるにつれ新近性効果も現れ、さらに長いと新近性効果のみになるからである (Wright, 1998 a, 1998 b, 1999 a)。

イ ル カ

Thompson & Herman (1977) は、キアキコという名の雌のバンドウイルカを被験体とし、系列プローブ再認課題で系列位置曲線を検討した。項目となる刺激は水中に設置したスピーカから発する音刺激であり、各リスト内の項目数は 1~6 個、各項目の呈示時間は 2 秒、項目間間隔は 0.5 秒、保持期間は 1 秒または 4 秒であった。この実験では新近性効果だけが見られた。イルカにおいて系列位置効果を検討した研究はこの実験だけであり、U 字型の系列位置曲線が得られなかったのは手続きが不適切であったためなのか、それとも種差であるのかが明らかになっていない。

ハ ト

Shimp & Moffitt (1974) と Shimp (1976) は、正面の壁の左右に取りつけられた小さな窓ガラス (反応キー) をハトにつつかせた。例えば、左 右 左の順で反応させる場合、まず点灯した左キーをつつかせ、次に右キーを点灯してそれをつつかせ、最後に点灯した左キーをつつかせた。このようにして、1 番目が左、2 番目が右、3 番目が左という系列を記憶させた (この系列は毎回異なる)。3 番目にキーをつついてから 0.1~4 秒の保持期間後、n 番目に反応したキーが左右どちらであったか、ハトの記憶を次のようにテストした。左

右の反応キーが赤、青、白のいずれかに同時点灯し、赤のときは1番目に反応したキー、青のときは2番目に反応したキー、白のときは3番目に反応したキーをつつけば報酬が与えられる。この研究では、テストされた項目の系列内の位置が成績に影響し、1番目<2番目<3番目の順であった。つまり、新近性効果のみ確認された。なお、Shimp (1976)の実験では、1番目のキーの点灯時間を2番目や3番目のキーの点灯時間よりも長くした場合には、U字型の系列位置曲線が得られているが、一般に、刺激呈示時間が長いと記憶成績はよくなるので、これはいわば人工的に作り出した「初頭効果」である。

Macphail (1980)は、系列プローブ再認課題でハトの視覚リスト記憶を調べている。3~5項目のリストで、保持期間0.125秒という条件で実験を行ったが、初頭効果はまったくみられず新近性効果のみが得られた。一方、Santiago & Wright (1984)およびWright et al. (1985)は、同様の系列プローブ再認課題でハトの視覚リスト記憶を調べたところ、4項目のリストにおいて、保持期間が1秒または2秒のときに明白なU字型の系列位置曲線を得た。短すぎる場合(0秒)には新近性効果だけであり、長すぎると(10秒)初頭効果だけが観察された。先述のサルの研究に比べて、U字型の曲線が得られる最適の保持期間はやや短いが、保持期間が長くなるにつれ、「新近性効果のみ 両効果 初頭効果のみ」と系列位置曲線が変わるというパターンはハトでも同じであった。なお、ヒトで行った同様の実験ではU字型曲線が得られる最適の保持期間はハトやサルよりも長いものの、同じパターンが確認されている(Wright et al., 1985)。

Straub, Seidenberg, Bever, & Terrace (1979)およびStraub & Terrace (1981)は、4つの反応キーのついた装置でハトを訓練した。各キーには異なる色刺激が同時に呈示され、ハトがあらかじめ決められた順序(例えば、緑 白 赤 青)でそれらをつつけば、その時点で4つの色がすべて同時に消えて報酬が得られる。これを1試行として訓練を繰り返した。どの場所に何色が呈示されるかは毎試行異なっていた。この学習がある程度できるようになったところで、どの色(項目)で間違いが多いか分析したところ、系列の中央部

での誤りが多いという傾向が見られた。いいかえれば、成績がよかったのは系列の始端（初頭効果）と終端（新近性効果）であった。

ラ ッ ト

《物体弁別課題》

動物の記憶や概念を調べる課題に「非見本合わせ（non-matching-to-sample）」がある。これは、見本刺激を1つ（A1）呈示した後で、比較刺激を2つ（A2とB2）呈示し、そのうち見本刺激とは異なるもの（B）を選ぶと報酬が与えられるという課題である（中島，1995）。Reed, Chih-Ta, Aggleton, & Rawlins（1991）は、この非見本合わせ課題を応用し、ラットにおいて系列位置効果を検討している。

まず、予備訓練として非見本合わせ課題をラットに習得させた。形や床の材質などが異なる目標箱を数十種類準備する。そのうち3つの目標箱を取り出し、どれか1つをラットに選ばせ中に入らせる。これをA1とする。次に、現在A1にいるラットに、それと同じ目標箱（A2）と異なる目標箱（B2）の選択機会を与える。目標箱B2を選ぶと餌粒を与える。続いて、B2にいるラットに目標箱B3とさらに別の目標箱C3の選択機会を与え、目標箱C3を選ぶと餌粒を与える。これを繰り返し、A1 B2 C3 D4 E5 F6 G7 H8 I9 J10 K11の順に目標箱を選択させる。つまり、10回の非見本合わせ試行を行ったことになる。これを1日の訓練として実施すると、数十日間で「新しい目標箱を選ぶ」という学習が完成する。なお、具体的にどの種類の目標箱が、A~Kになるかは毎回、異なる。

このように訓練したラットを用いて、テストを行う。まず、特定の目標箱の扉だけを開くという方法で、強制的に5種類の目標箱を順次訪れさせ、そのたびに餌粒を与える（A B C D E）。これが記銘リストである。目標箱Eを訪れた後、別の場所で20秒間ラットを留め置く。この保持期間の後、ラットに選択機会を与える。リストから1つ（例えば目標箱B）とまったく新

しい目標箱 X の間の選択であり、X を選ぶと正答になる。つまり、「記憶したリストにある目標箱を避ける」ことができるかどうかテストしたことになる。リスト項目それぞれについて選択成績を分析すると、テストを受けた 11 匹のうち 8 匹で U 字型の系列位置曲線（リスト始端の目標箱と終端の目標箱の成績がよい）が得られた。

なお、続く実験では、目標箱 C を訪れた段階で実験室の照明条件を 4 秒間変えた（明から暗へ、または暗から明へ）ところ、選択段階でこの目標箱に関する成績がよく、系列位置曲線は W 字型を示した。つまり、初頭効果と新近性効果に加えて、等質項目の中にある異質項目は記憶されやすいという孤立項効果（von Restorff effect）も確認できた。

しかしながら、Gaffan & Gaffan (1992) は、Reed et al. (1991) のデータの分散が統計学的に予想されるものに比べて小さすぎることを指摘し、信頼性に疑問を投げかけた。さらに、Reed et al. のうち、Reed を除く全員がその指摘を認めた上、追試の結果、初頭効果が確認できなかったことを報告した (Rawlins, Deacon, Chih-Ta, & Aggleton, 1992)。こうした批判に対して Reed (1992) は、分散の小ささはラットの生得的反応バイアスによって説明可能だと反論しているが、Reed et al. の結果の妥当性については、さらなる実験的検討が必要であることを認めている。その後、同じ実験装置を用いた Deacon & Rawlins (1995) による体系的な追試研究でも初頭効果が再現できておらず、Reed et al. の得た U 字型の系列位置曲線の信頼性には問題があると思われる。

《空間課題》

Roberts & Smythe (1979) は、3 種類の迷路を用いてラットにおける系列位置効果を検討した。第 1 実験と第 2 実験は手続き、結果ともに Shimp & Moffit (1974) がハトで実施した研究と類似している。まず第 1 実験では、出発箱から餌のある目標箱へ至る走路が 3 つの区画に分かれており、そのそれぞれが右または左の通路に分かれていた。まず記銘リストとして、例えば、

第1区画では左、第2区画では右、第3区画では左、のように強制的に走行させて、目標箱で報酬を与えた。その後の選択テストでは、すべての区画で左右を自由に選ぶことができ、記銘リストと同じ順で走路を走りきると正答で、目標箱において報酬を与えた。保持期間は0~120秒であったが、いずれの場合でも初頭効果は確認できず、長い保持期間で新近性効果のみ得られた。

第2実験では、T字迷路を用いた。T字迷路とは、出発箱から1本の走路を通り、選択点で左右のどちらかを選択すると、一方の先に報酬があるというもので、三叉路の形状からこの名がつけられている。まず、3種類または6種類の異なるT字迷路を次々に経験させる。この際、選択の自由を与えない。例えば、第1迷路では左にしか進めない。そこで餌を与えたら、第2迷路の出発箱に入れ、この迷路では選択点で右に進ませる。そこで餌を与えて、次は第3迷路に……といった具合に異なるT字迷路を順に経験させる。これが記銘リストになる。最後の迷路から、20~180秒後に、各迷路の出発箱に再び入れて、自由に左右選択をさせる。後述するように、ラットには探索習性があり、いちど餌を得た地点は避ける傾向があるので、当該の迷路の記憶があれば、選択テストでは記銘時と異なる方向を選択する。これを正答として報酬を与えた。実験の結果、最近経験した迷路ほど成績がよいという新近性効果が見られたが、初頭効果は得られなかった。

Roberts & Smythe (1979) は第3実験で、放射状迷路を用いている。放射状迷路とは、円形もしくは多角形をした中央プラットフォームから、放射状に走路が数本(通常は8本)、等間隔で外に向かって伸びている装置である。各走路の終端には餌皿がある。この装置を用いた一般的な訓練では、空腹のラットを中央プラットフォームに置き、自由に走路を選ばせる。最も効率よく餌を回収する方略は、各走路を1回ずつ訪れることである。ラットはこの課題を比較的短時間で学習する(Olton & Samuelson, 1976)。

Roberts & Smythe (1979) は、通常の放射状迷路課題を訓練したラットを用いて、系列位置効果を検討した。記銘リストとして、強制的に8本の走路のうち何本かを順次経験させる。その後、経験した走路1本と未経験の走路1

本の選択をさせ、未経験の走路を選択すれば正答とした。強制的に経験させた走路の数、すなわちリスト項目数は1, 3, 5, または7であった。この実験でも、初頭効果が見られず、リストの終わりの項目ほど記憶成績がよいという新近性効果だけが確認できた。

探索動物であるラットは、餌を回収したあとしばらくはその場所を避け、別の場所に向かう (win-shift) という習性を持つ。このため、既に訪れた走路を避け、新しい走路に次々進むという放射状迷路課題はラットの得意科目である。DiMattia & Kesner (1984) は、Roberts & Smythe (1979) が初頭効果を確認できなかったのは、課題が易しすぎたためではないかと考えた。そこで、経験した走路と未経験の走路のうち前者を選べば報酬が得られる (win-stay) という手続きでテストしてみた。この実験では、5つの走路を強制的に訪れさせた後、経験した走路1本と未経験の走路1本の選択機会を与えた。半数のラットは、Roberts & Smythe と同様、未経験の走路を選択すれば正答であり (win-shift 群)、残り半数は、経験した走路を選択すれば正答であった (win-stay 群)。こうした手続きを長期間にわたって行ったところ、win-shift 群の系列位置曲線は、Roberts & Smythe と同じく、常に単調増加型 (新近性効果のみ) であったが、win-stay 群では、U字型の系列位置曲線が見られるようになり、初頭効果と新近性効果の両者を確認できた。win-stay 課題は困難である (認知的負荷が大きい) ために、積極的な記憶を促し、これがリスト始端での成績向上 (初頭効果) をもたらしたのではないかと、DiMattia & Kesner は述べている。

この考えが正しいなら、win-stay 課題でなくても認知的負荷が大きければ初頭効果が見られると予想される。Kesner, Measom, Forsman, & Holbrook (1984) は、8本の走路すべてをラットに経験させてから10秒後、そのうち2本を抜き出してどちらかをラットに選択させた。選択ペアは、1番目に訪れた走路と2番目に訪れた走路、4番目に訪れた走路と5番目に訪れた走路、7番目に訪れた走路と8番目に訪れた走路、のいずれかであった。正答は、相対的に新しい走路を避け、古い走路を選ぶことであり、なら1番目、

なら 4 番目， なら 7 番目に経験した走路である。相対的な新旧を判断することを要求しているため，認知的負担は大きいと考えられる。さて，もし 8 項目（走路）からなるリストの初めと終わりの記憶がよいなら，1 番目と 2 番目，7 番目と 8 番目の区別は容易なはずである。一方，リスト中盤の項目は記憶されていないとすると，4 番目と 5 番目の走路の新旧判断は難しい。したがって， と の成績がよく， の成績が悪ければ，初頭効果と新近性効果を示唆することになる。実験結果はこの通りであった。また，Kesner & Novak (1982) は，保持期間が 20 秒のときにも，初頭効果と新近性効果が見られるが，それが 10 分になると新近性効果だけ消失するという結果を報告しており，このような保持期間の効果は先に述べたヒト，サル，ハトでの視覚リスト記憶の結果 (Wright et al., 1985) とも一致する。

ところで，win-stay 課題で系列位置曲線を検討する実験は，他の研究グループも行っている。Reed & Richards (1996) の手続きでは，8 つの走路のうち 5 つまで自由に走らせ，保持期間の後，8 つの走路からこの 5 つを正しく選ぶことができるかどうかというものであった。その結果，明白な U 字型系列位置曲線を得た。なお，彼らはこの課題で孤立項効果の存在も確認している。一方，Bolhuis & van Kampen (1988) は，win-shift 課題で保持期間の長さが系列位置効果に及ぼす影響を検討している。彼らの手続きは，Roberts & Smythe (1979) や DiMattia & Kesner (1984) と同様，5 つの走路を記録リストとして経験させてから，そのうちの 1 本と未経験の 1 本の選択であったが，記憶リストは強制的ではなく，Reed & Richards (1996) のように，自由走行であった。この実験では，ヒト，サル，ハトの視覚リスト記憶の場合 (Wright et al., 1985) と同じく，保持期間が短いときには新近性効果のみで，長いと初頭効果のみという結果が得られている（ただし，両効果を示す U 字型曲線を生む中間の値は見出せていない）。

Harper, Dalrymple-Alford, & McLean (1992) は 12 本の走路を持つ放射状迷路で強制走行の記憶リストを与えて，win-stay 課題テストを実施し，U 字型の系列位置曲線を得た。この手続きで，保持期間の影響を調べたところ

(Harper, McLean, & Dalrymple-Alford, 1993), 保持期間の延長に伴い新近性効果が失われるという結果は概ね支持された。ただし, この実験では保持期間が短い場合(5秒または10秒)でもU字型, 長くなると(20秒または30秒)新近性効果が弱まり, さらに長くなると(60秒)初頭効果も消失してグラフが平坦化した。さらに Harper et al. (1993) は, 保持期間があまり長くない場合(10秒)でも, 保持期間中に妨害課題として餌摂取行動を行わせると新近性効果のみ減弱することを報告している。

《新奇風味溶液への馴れ》

多くの動物には新奇な刺激を避ける傾向がある。例えば, 湯状態にあるラットは経験したことのない風味の水を避け, 慣れ親しんだ風味の水を摂取する。Reed, Croft, & Yeomans, (1996) は, この傾向を利用して, ラットに5種類の風味溶液を順次呈示し, 保持期間の後, その5種類を同時に与えて摂取量を比較した。当該の風味を憶えている(新奇でない)ほど, 摂取量が多いと予想される。逆にいえば, 摂取量が記憶成績を示すことになる。実験の結果, 保持期間が短いとき(0分)には系列位置曲線は平坦であったが, 長いとき(6分, 30分, または24時間)にはU字型の曲線(初頭効果ならびに新近性効果)が得られた。

続く研究で, Reed (2000a) は, 保持期間を30分に固定した上で, リスト項目(風味溶液)の呈示間隔を操作した。間隔が短い場合(3.5秒)には初頭効果, 長い場合(60秒)には新近性効果だけが得られ, その中間(10秒)において両効果を示すU字型の系列位置曲線を得た。項目間間隔が長くなると新近性効果だけが得られるという事実は先述のアカゲザルの実験結果(Cook et al., 1991)と一致する。

ところで, 通常ラットは水道水で飼育されているので, 実験時に初めて風味溶液に接することになる。特に, 第1項目として呈示される風味溶液は生まれて初めて体験する「変な風味」である。この風味溶液の記憶成績がよい(初頭効果)のは, その刺激が強烈な印象を与えるので記憶しやすいためかもしれ

ない。そこで Reed (2000 b) は、10 種類 (または 15 種類) の異なる風味溶液を準備し、それらを 5 種類ずつ 2 組 (または 3 組) のリストに分けて、リストごとに「系列呈示 摂取テスト」を行った。その結果、第 1 リストだけでなく、第 2 リスト、第 3 リストでも U 字型の系列位置曲線が得られた。第 2 リストや第 3 リストの第 1 項目は、上述の意味での強烈な印象を残すとは考えにくく、上記仮説は棄却された。

なお、既述のように、動物の系列位置曲線では初頭効果を得ることが難しく、得られた場合はアーティファクトがしばしば問題になる。Reed の一連の研究では、5 種類の風味溶液を順次与えているので、最初の溶液以外はそれ以前の溶液の「後味」と混ざった風味になっている可能性がある。従って、実験者は A B C D E の順に溶液を与えたつもりでも、ラットが経験したのは A AB BC CD DE という系列であるかもしれない。テストでは 5 種類の溶液 A, B, C, D, E の摂取量を比較するわけだが、このうちラットが純粋に経験しているのは溶液 A だけであり、この溶液の摂取量が多いのは当然である。つまり、リスト始端は記憶しやすいのではなく、それ以外の溶液が知覚時に順向干渉を受けて成績が悪くなっている可能性がある。ここで紹介した研究において、この可能性は、溶液呈示間に水道水を与えて「後味」を消すという方法で抑えられているが、完全に否定しきれているとはいえない。

マウス

Watanabe & Yanagisawa (2000) は出発箱から目標箱までの間に 6 つの関門のある装置でマウスを訓練している。各関門には 3 つのドア (左, 中央, 右) があるが、次に進めるのはそのうち 1 つであり、ラットが出発箱から目標箱に至るには、実験者があらかじめ決めた経路 (例えば、第 1 関門は右ドア (R), 第 2 関門は左ドア (L), 第 3 関門は中央ドア (C), ……) を辿らねばならない。これは 1 系列に 6 つの項目がある課題である。この課題を習得したら、それぞれの関門における正しいドアの位置を変えて新しい系列を

訓練する。例えば、第1課題が R L C L R C ならば、第2課題は C R L R C L である。このように、第10課題まで毎回、正しいドアの位置を変えて訓練を続けたが、この一連の訓練で要した誤りの数を各関門ごとに分析すると、きれいな U 字型曲線が得られた。つまり、記憶しやすかったのは系列の初め（初頭効果）と終わり（新近性効果）であった。

ウ サ ギ

Whitlow (1975) は、音刺激に対するウサギの驚き反応の馴れを調べているが、その実験の1つ（第3実験）は、系列位置効果の研究だと捉えることができる。この実験では、5種類の刺激（音刺激、光刺激、熱刺激、振動刺激、電気皮膚刺激）を次々に与えた（これが記銘リストに相当する）。刺激（項目）の呈示時間は1秒、項目間間隔は4秒である。どの種類の刺激が何番目に呈示されるかはランダムであった。しかし、音刺激だけは、1番目（リストの始端）、3番目（リストの中央）、または5番目（リストの終端）のいずれかの位置で呈示された。さて、リスト呈示終了から40秒後に音刺激を再び与えて、この刺激に対する驚き反応を記録した。馴染みの刺激に対しては驚きを示さないから、2回目の音刺激に対する驚き反応の量は音刺激の忘却度の指標になる。逆にいえば、音刺激に驚き反応を見せないほど記憶成績がよいことを意味する。この実験の結果、驚き反応は音刺激がリストの初めにあったときに最も大きく、リストの末尾にあったときに最も小さかった。つまり、新近性効果だけが確認されたことになる。

一方、Wagner & Pfautz (1978) は、Whitlow (1975) とはやや異なる方法でウサギの驚き反応の馴れを検討した。記銘リストとして純音、クリック音、光刺激、振動刺激、電気皮膚刺激の5項目を与える。この実験では、刺激の呈示順序は常に固定されていた。例えば、あるウサギでは必ず上述の順に5種類の刺激が与えられ、別のウサギではこの逆の順に5種類の刺激が与えられた（他の順序のウサギもいる）。各項目の呈示時間は1秒、項目間間隔は1

秒である。なお、Wagner & Pfautz は皮膚電気刺激への馴れを測定対象にしていたので、この刺激の呈示位置は 1 番目、3 番目、または 5 番目（ウサギによって異なる）であった。この実験の結果、U 字型の系列位置曲線（初頭効果と新近性効果）を得られた。

Whitlow (1975) の実験結果（新近性効果のみ）と Wagner & Pfautz (1978) の実験結果（初頭効果と新近性効果）の差を生んだのは、その手続きの違いである。この 2 つの実験は、馴れを測定する刺激の種類（音刺激か皮膚電気刺激か）、項目間隔（4 秒か 1 秒か）、3 つの条件をどのように比較するか（被験体内計画か群間計画か）という点で異なっていた。既述のように、項目間隔の長さは系列位置曲線の形状に影響を及ぼすことがわかっているのに、とりわけ、この点が結果の相違をもたらした可能性がある。しかし、この 2 つの実験は、この 3 点以外に大きな違いがあった。Whitlow の実験ではリストが呈示されるたびに記憶をテストしていたが、Wagner & Pfautz の実験では、同一リストが 8 回もしくは 16 回連続して呈示され（リスト間隔 150 秒）、最後のリスト呈示から 15 分後に初めて記憶テストが行われたのである。Whitlow & Wagner (1984) は、同じリストを繰り返し呈示すると、実験文脈と第 1 項目が結びつき、その文脈において第 1 項目の記憶が活性化されやすくなるので、初頭効果がみられるとしている。

シジュウカラ

Hilton & Krebs (1990) は、シジュウカラ科の 4 種（ハシブトガラ、ハイイロガラ、アオガラ、シジュウカラ）の空間記憶課題において、U 字型の系列位置曲線を報告している。実験室内に 8 つの餌箱を円形に配置し、その中心点に水飲み場を設置する。この水飲み場から出発して、8 つの餌箱すべてから餌をついばむように 1 羽ずつ訓練した。鳥は、餌箱を 1 つ訪れると水飲み場に戻ってくるので、この課題はラットの放射状迷路課題に類似している。同じ餌箱を再び訪れると（そこにはもう餌はないから）誤りである。この課題を

習得した鳥を用いて、次のような実験を行った。まず、8つある餌箱のうち4つの扉を閉め、残り4つを自由に訪問させる。これが4項目の記録リストになる。1日の保持期間の後、再び鳥を実験室に放ち、すべて扉の開いた8つの餌箱のどれを選択するかテストした。訪れたことを記憶しているとその餌箱を選ばない (win-shift 課題)。このテストの結果、リストの始端と終端の餌箱を訪れる頻度が他の2つの餌箱よりも低く、初頭効果と新近性効果を示した。

なおこの実験の場合、シジュウカラ科4種のうちハシブトガラとハイイロガラは餌を隠す習性のある鳥であり、アオガラとシジュウカラにはそのような習性がない。しかし、結果はいずれの鳥でも同じであった。また、この実験ではアトリ科に属すアオカワラヒワもテストされているが、やはり結果は同じであった。

保持期間がより短い条件 (30秒および2時間) でのテストも行われている。保持期間が30秒の場合ほぼU字型の曲線を描いたが、保持期間2時間では、新近性効果しか見られなかった。つまり、保持期間が短い場合 (30秒) と長い場合 (1日) にU字型曲線、中程度の保持期間 (2時間) では新近性効果のみという結果であり、これは既に紹介した他種での結果と異なっている。

シジュウカラ科のアメリカコガラに関しては、Crystal & Shettleworth (1994) の研究がある。擬木を3本配置した実験室の中に餌箱を4つ取りつける (餌箱を取りつける位置は擬木または壁のさまざまな場所からランダムに決定する)。この実験では、4つの餌箱のうち実際に餌があるのは1つだけである。まず鳥を実験室に放ち、餌のある箱を探させる。それから再び鳥を放って、以前と同じ餌箱を選ぶように訓練する。つまり、win-stay 課題である。餌箱の配置は訓練のたびに変わる。以上のように訓練した鳥で系列位置効果を検討した。まず、鳥を放ち、餌のある箱を探させる。これが第1項目になる。訓練のときはこの直後に同じ餌箱を選ばせたが、今回はそうせず、4つの餌箱の配置を変えて、再び鳥に探させる。これが第2項目になる。この後、また餌箱の配置を変えて探させる。これが第3項目である。以上3つの

項目を経験させてから、15分ほど経過した段階で初めて記憶をテストする。第1項目の記憶をテストするときは、餌箱を最初の配置にし、第2項目の記憶をテストする場合には2番目の配置であり、第3項目の記憶をテストするには最後の配置にする。こうして3つの配置項目の記憶成績を調べることができる。結果は、第1項目と第3項目の成績がよく、第2項目の成績が悪いというもので、初頭効果と新近性効果が明白であった。

お わ り に

以上、さまざまな動物において系列位置効果がどのような手続きで研究されているのか紹介した。こうした研究の成果を要約すれば、新近性効果は容易に確認できるが、初頭効果は必ずしも常に見られるわけではなく、課題の種類や記銘リストの呈示間隔などに依存しているということになる。また、保持期間の長さも重要な要因である。なお、既に述べたように、初頭効果に関してはアーティファクトであるという批判があった（Gaffan, 1983; Gaffan & Gaffan, 1992）。同様の批判はその後も続いているが（Gaffan, 1992, 1994）、それに対しては反論（Kesner, Chiba, & Jackson-Smith, 1994; Reed, 1994; Wright, 1994）も行われており、Gaffan（1994）も認めるように、アーティファクトでは説明できない研究も増えてきている。U字型の系列位置曲線が動物でも見られることは疑いようのない事実だといえよう。

系列位置効果の動物研究は、系列項目の学習や記憶のメカニズムがヒトと共通であるか、それとも何らかの相違点があるのか、という比較認知科学的関心からなされてきた。この問題に関しては、Wright et al.（1985）の実験にみられるように、共通点を強調する研究が多い。ヒトの系列位置効果とまったく同一の現象であるかどうかに関しては議論が分かれるところであるが、言語運用能力や言語的リハーサル能力を欠く動物でもU字型の系列位置効果が生じることは明白である。

系列位置効果を動物で研究することのもう一つの意義は、倫理的問題のため

にヒトを被験者として実施できない手法を用いて、系列項目の学習・記憶メカニズムを検討できることである。例えば、ラットの放射状迷路課題における系列位置効果については、脳の特定位点を破壊することでどのような影響が見られるかが調べられている (DiMattia & Kesner, 1988; Harper, Dalrymple-Alford, & McLean, 1993; Johnson & Kesner, 1994; Kesner & Adelstein, & Crutcher, 1987, 1989; Kesner, Crutcher, & Beers, 1988; Kesner, Crutcher, & Measom, 1986; Kesner & Gray, 1989; Kesner & Holbrook, 1987; Kesner & Novak, 1982)。また、先述の Watanabe & Yanagisawa (2000) の実験では、健忘を引き起こす薬物であるスコポラミンを微量投与すると初頭効果を促進することがマウスで報告されている。一方、Castro (1995, 1997) はアカゲザルの系列プローブ再認課題の成績に及ぼすジアゼパムやアトロピンの効果を検討している。こうした研究は、系列位置効果を生み出すメカニズムとしてこれまで提唱されてきた、記憶貯蔵庫の違いによる説明や項目間干渉仮説の妥当性を検討する材料になる。

動物を用いて系列位置効果を実験的に研究する場合、適切な実験手続きと長期にわたる訓練が必要であり、研究数はヒトの場合と比べて非常に少ない。しかしながら、異なる側面から系列位置効果という現象に迫るという重要な役割を、動物研究は担っている。

引用文献

- Bigham, J. (1894). Memory. *Psychological Review*, 1, 453-461.
- Bolhuis, J. J., & van Kampen, H. S. (1988). Serial position curves in spatial memory of rats: Primacy and recency effects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 40 B, 135-149.
- Buchanan, J. P., Gill, T. V., & Braggio, J. T. (1981). Serial position and clustering effects in a chimpanzee's "free recall." *Memory & Cognition*, 9, 651-660.
- Castro, C. A. (1995). Primacy and recency effects in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) using a serial probe recognition task: I. Effects of diazepam. *Psychopharmacology*, 119, 421-427.
- Castro, C. A. (1997). Primacy and recency effects in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*) using a serial probe recognition task: II. Effects of atropine sul-

- fate. *Behavioral Neuroscience*, *111*, 676–682.
- Castro, C. A., & Larsen, T. (1992). Primacy and recency effects in nonhuman primates. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *18*, 335–340.
- Cook, R. G., Wright, A. A., & Sands, S. F. (1991). Interstimulus interval and viewing time effects in monkey list memory. *Animal Learning & Behavior*, *19*, 153–163.
- Crystal, J. D., & Shettleworth, S. J. (1994). Spatial list learning in black-capped chickadees. *Animal Learning & Behavior*, *22*, 77–83.
- Davis, R. T., & Fitts, S. S. (1976). Memory and coding processes in discrimination learning. In D. L. Medin, W. A. Roberts, & R. T. Davis (Eds.), *Processes of animal memory* (pp. 167–180). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Deacon, R. M. J., & Rawlins, J. N. P. (1995). Serial position effects and duration of memory for nonspatial stimuli in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *21*, 285–292.
- 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.
- DiMattia, B. V., & Kesner, R. P. (1988). Role of the posterior parietal association cortex in the processing of spatial event information. *Behavioral Neuroscience*, *102*, 397–403.
- Gaffan, D. (1977). Recognition memory after short retention intervals in fornix-transected monkeys. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *29*, 577–588.
- Gaffan, D. (1983). A comment on primacy effects in monkeys' memory for lists. *Animal Learning & Behavior*, *11*, 144–145.
- Gaffan, E. A. (1992). Primacy, recency, and the variability of data in studies of animals' working memory. *Animal Learning & Behavior*, *20*, 240–252.
- Gaffan, E. A. (1994). Primacy in animals' working memory: Artifacts. *Animal Learning & Behavior*, *22*, 231–232.
- Gaffan, E. A., & Gaffan, D. (1992). Less-than-expected variability in evidence for primacy and von Restorff effects in rats' nonspatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *18*, 298–301.
- Harper, D. N., Dalrymple-Alford, J. C., & McLean, A. P. (1992). Production of a serial position effect in rats using a 12-arm radial maze. *Journal of Neuroscience Methods*, *44*, 197–207.

- Harper, D. N., Dalrymple-Alford, J. C., & McLean, A. P. (1993). The effect of medial septal and mammillary body lesions on the serial position curve in rats. *Psychobiology*, *21*, 130–138.
- 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.
- Hilton, S. C., & Krebs, J. K. (1990). Spatial memory of four species of *Parus*: Performance in an open-field analogue of a radial maze. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *42 B*, 345–368.
- Johnson, D. L., & Kesner, R. P. (1994). The effect of lesions of the entorhinal cortex and the horizontal nucleus of the diagonal band of Broca upon performance of a spatial location recognition task. *Behavioural Brain Research*, *61*, 1–8.
- Kesner, R. P., Adelson, T., & Crutcher, K. A. (1987). Rats with nucleus basalis magnocellularis lesions mimic mnemonic symptomatology observed in patients with dementia of the Alzheimer's type. *Behavioral Neuroscience*, *101*, 451–456.
- Kesner, R. P., Adelson, T., & Crutcher, K. A. (1989). Equivalent spatial location memory deficits in rats with medial septum or hippocampal formation lesions and patients with dementia of the Alzheimer's type. *Brain and Cognition*, *9*, 289–300.
- Kesner, R. P., Chiba, A. A., & Jackson-Smith, P. (1994). Rats do show primacy and recency effects in memory for lists of spatial locations: A reply to Gaffan. *Animal Learning & Behavior*, *22*, 214–218.
- Kesner, R. P., Crutcher, K. A., & Beers, D. R. (1988). Serial position curves for item (spatial location) information: Role of the dorsal hippocampal formation and medial septum. *Brain Research*, *454*, 219–226.
- Kesner, R. P., Crutcher, K. A., & Measom, M. O. (1986). Medial septal and nucleus basalis magnocellularis lesions produce order memory deficits in rats which mimic symptomatology of Alzheimer's disease. *Neurobiology of Aging*, *7*, 287–295.
- Kesner, R., & Gray, M. L. (1989). Dissociation of item and order memory following prefrontal cortex lesions in the rat. *Behavioral Neuroscience*, *103*, 907–910.
- Kesner, R. P., & Holbrook, T. (1987). Dissociation of item and order spatial memory in rats following medial prefrontal cortex lesions. *Neuropsychologia*, *25*, 653–664.

- Kesner, R. P., Measom, M. O., Forsman, S. L., & Holbrook, T. H. (1984). Serial position curves in rats: Order memory for episodic spatial events. *Animal Learning & Behavior*, *12*, 378–382.
- Kesner, R. P., & Novak, J. M. (1982). Serial position curve in rats: Role of the dorsal hippocampus. *Science*, *218*, 173–175.
- Macphail, E. M. (1980). Short-term visual recognition memory in pigeons. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *32*, 521–538.
- Murdock, B. B., Jr. (1963). The serial position effect of free recall. *Journal of Experimental Psychology*, *64*, 482–488.
- 中島定彦 (1995). 見本合わせ手続きとその変法 行動分析学研究, *8*, 160–176.
- 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.
- Rawlins, J. N. P., Deacon, R. M. J., Chih-Ta, T., & Aggleton, J. P. (1992). Doubts concerning primacy in rats' nonspatial recognition memory: Reply to Gaffan and Gaffan (1992). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *18*, 302–304.
- Reed, P. (1992). Fewer doubts concerning rats' serial position performance: Reply to Gaffan and Gaffan (1992) and Rawlins, Deacon, Chi-Ta, and Aggleton (1992). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *18*, 305–307.
- Reed, P. (1994). Less than expected variance in studies of serial position effects is not a sufficient reason for caution. *Animal Learning & Behavior*, *22*, 224–230.
- Reed, P. (2000 a). Rats' memory for serially presented flavors: Effects of inter-stimulus interval and generalization decrement. *Animal Learning & Behavior*, *28*, 136–146.
- Reed, P. (2000 b). Relative novelty does not explain primacy effects in rats' memory for serially presented novel flavors. *Learning and Motivation*, *31*, 99–113.
- Reed, P., Chih-Ta, T., Aggleton, J. P., & Rawlins, J. N. P. (1991). Primacy, recency, and the von Restorff effect in rats' nonspatial recognition memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *17*, 36–44.
- Reed, P., Croft, H., & Yeomans, M. (1996). Rats' memory for serially presented novel flavours: Evidence for non-spatial primacy effects. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, *49 B*, 174–187.

- Reed, P., & Richards, A. (1996). The von Restorff effect in rats (*Rattus norvegicus*). *Journal of Comparative Psychology*, *110*, 193–198.
- Roberts, W. A., & Kraemer, P. J. (1981). Recognition memory for lists of visual stimuli in monkeys and humans. *Animal Learning & Behavior*, *9*, 587–594.
- Roberts, W. A., & Kraemer, P. J. (1983). Serial position effects in humans and animals: A reply to Gaffan. *Animal Learning & Behavior*, *11*, 146–147.
- Roberts, W. A., & Smythe, W. E. (1979). Memory for lists of spatial events in the rat. *Learning and Motivation*, *10*, 313–336.
- Sands, S. F., & Wright, A. A. (1980 a). Primate memory: Retention of serial list items by a rhesus monkey. *Science*, *209*, 938–940.
- Sands, S. F., & Wright, A. A. (1980 b). Serial probe recognition performance by a rhesus monkey and a human with 10-and 20-item lists. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *6*, 386–396.
- Santiago, H. C., & Wright, A. A. (1984). Pigeon memory: Same/different concept learning, serial probe acquisition, and probe delay effects on the serial-position function. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, *10*, 498–512.
- Shimp, C. P. (1976). Short-term memory in the pigeon: Relative recency. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *25*, 55–61.
- Shimp, C. P., & Moffitt, M. (1974). Short-term memory in the pigeon: Delayed-pair-comparison procedures and some results. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *28*, 13–25.
- Straub, R. O., Seidenberg, M. S., Bever, T. G., & Terrace, H. S. (1979). Serial learning in the pigeon. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, *32*, 137–148.
- Straub, R. O., & Terrace, H. S. (1981). Generalization of serial learning in the pigeon. *Animal Learning & Behavior*, *9*, 454–468.
- Thompson, R. K. R., & Herman, L. M. (1977). Memory for lists of sounds by the bottle-nosed dolphin: Convergence of memory processes with humans. *Science*, *195*, 501–503.
- Wagner, A. R., & Pfautz, P. L. (1978). A bowed serial-position function in habituation of sequential stimuli. *Animal Learning & Behavior*, *6*, 395–400.
- Watanabe, S., & Yanagisawa, N. (2000). Serial position effect and selective amnesia induced by scopolamine in mice. *Japanese Journal of Neuropsychopharmacology*, *20*, 17–20.
- Whitlow, J. W., Jr. (1975). Short-term memory in habituation and dishabitua-

- tion. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 1, 189–206.
- Whitlow, J. W., Jr., & Wagner, A. R. (1984). Memory and habituation. In H. V. S. Peeke & L. Petrinovich (Eds.), *Habituation, sensitization, and behavior* (pp. 103–153). Orlando, FL: Academic Press.
- Wright, A. A. (1994). Primacy effects in animal memory and human nonverbal memory. *Animal Learning & Behavior*, 22, 219–223.
- Wright, A. A. (1998 a). Auditory and visual serial position functions obey different laws. *Psychonomic Bulletin & Reviews*, 5, 564–584.
- Wright, A. A. (1998 b). Auditory list memory in rhesus monkeys. *Psychological Science*, 9, 91–98.
- Wright, A. A. (1999 a). Auditory list memory and interference processes in monkeys. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 25, 284–296.
- Wright, A. A. (1999 b). Visual list memory in capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Journal of Comparative Psychology*, 113, 74–80.
- Wright, A. A., & Rivera, J. J. (1997). Memory of auditory lists by rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 23, 441–449.
- Wright, A. A., Santiago, H. C., & Sands, S. F. (1983). On the nature of the primacy effect in memory processing: A reply to Gaffan. *Animal Learning & Behavior*, 11, 148–150.
- Wright, A. A., Santiago, H. C., & Sands, S. F. (1984). Monkey memory: Same/different concept learning, serial probe acquisition, and probe delay effects. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 10, 513–529.
- Wright, A. A., Santiago, H. C., Sands, S. F., Kendrick, D. F., & Cook, R. G. (1985). Memory processing of serial lists by pigeons, monkeys, and people. *Science*, 229, 287–289.