

# ラットにおける記憶過程の能動的制御に関する実験的検討

著者	田中 千晶
著者別表示	Tanaka Chiaki
雑誌名	博士論文本文Full
学位授与番号	13301甲第5101号
学位名	博士(学術)
学位授与年月日	2020-03-22
URL	<a href="http://hdl.handle.net/2297/00058764">http://hdl.handle.net/2297/00058764</a>

doi: <https://doi.org/10.3758/s13420-019-00388-3>



ラットにおける記憶過程の能動的制御に関する  
実験的検討

田中 千晶

令和元年 12月

博士学位論文

ラットにおける記憶過程の能動的制御に関する  
実験的検討

金沢大学人間社会環境研究科  
人間社会環境学専攻

学籍番号 1721082009

氏名 田中 千晶

主任指導教員名 谷内 通

## 目次

論文概要.....	1
第1章 指示忘却現象.....	3
1-1. はじめに.....	3
1-2. 指示忘却 (directed forgetting) とは.....	3
1-3. 省略法を用いた指示忘却研究.....	7
1-4. 置換え法を用いた指示忘却研究.....	11
1-5. Roper & Zentall (1993)の指摘.....	12
(1) 省略法の問題点.....	12
(2) 置換え法の問題点.....	14
1-6. プローブテストの成績低下における非記憶的な要因が統制された研究.....	17
1-7. ヒトにおいて用いられる記憶資源再配分型手続きによる動物の指示忘却の検討 .....	19
1-8. ラットを対象とした指示忘却研究.....	23
1-9. 本研究の位置づけ.....	27
第2章 ラットにおける記憶資源再配分型の手続きを用いた指示忘却の検討.....	29
2-1. 実験1.....	32
2-2. 実験2.....	44
2-3. 実験3.....	54
2-4. 実験4.....	64
第3章 ラットにおける物体刺激の系列提示による見本合せの検討.....	73
3-1. 実験5.....	78
第4章 ラットにおける系列位置課題を組み込んだ指示忘却の検討.....	92
4-1. 実験6.....	95

第5章 総合考察.....	105
5-1. Roper & Zentall (1993)の指摘した非記憶的な要因は統制されていたのか.....	106
5-2. 予期せぬテスト刺激に対する驚愕反応の統制.....	108
5-3. 項目と指示手がかりの複合刺激による条件性弁別であった可能性.....	109
5-4. 記銘を制御した可能性.....	111
5-5. 項目数は適切だったのか.....	112
5-6. ラットは記憶資源を再配分したのか.....	113
5-7. 忘却手がかりが提示されたアームを避けたのか.....	115
5-8. 指示忘却はリハーサル制御にのみ起因するのか.....	115
5-9. 総括.....	120
謝辞.....	124
引用文献.....	125

## 論文概要

指示忘却とは、後のテストを信号された記銘項目と比較して、後のテストの不在を信号された忘却項目の記憶成績が低下する現象である。忘却項目に対するリハーサルの停止が、指示忘却現象の主要な要因であると考えられている。したがって、指示忘却はヒト以外の動物が能動的なリハーサル制御を行う能力を持つか検討するための有力な実験方法となり得ると考えられる。本研究では、指示忘却の検討を通じて、非霊長類の哺乳類であるラットが能動的なリハーサル制御能力を持つ可能性について検討することを目的とした。

実験1から実験4では、8方向放射状迷路を使用して、ヒトにおける指示忘却手続きと類似した特徴を持つ手続きを考案し、ラットの指示忘却を検討した。実験1および実験2では、複数の項目を同一の試行内で提示することで、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す手続きを用いた。実験1の手続きを改良した実験2において、有意な指示忘却効果が認められた。これは、本研究で考案した記憶資源再配分型の手続きが、ラットにおける指示忘却の検討に有効であったことを示す。しかし、記憶資源を再配分できる条件と、記憶資源を再配分できない条件を比較した実験3では、両条件の間に有意な差は認められなかった。したがって、実験2の指示忘却効果が記憶資源再配分に起因することを示す直接的な証拠は、実験3からは認められなかった。一方で、実験4の結果から、実験2の指示忘却効果が、ラットの忘却手がかりを提示されたアームを避ける学習に起因する可能性が低いことが示された。また、実験1から実験4では個体ごとに採用した方略が異なる可能性も示唆された。

実験5では、実験1から実験4で問題となった個体差を統制するために、個体レベルでの指示忘却の検討を可能とする手続きの開発を目指した検討を行った。すなわち、物体刺激を記憶すべき項目として、1試行内で複数の記銘項目と忘却項目を走路上でリスト提示し、リスト内の項目に対する見本合せを訓練した。しかし、1項目以上の課題の習得には至らなかった。ラットの遂行成績の変化過程と課題の問題点について分析を行った。

実験6では、能動的なリハーサル制御との関連が指摘される系列位置効果の初頭効果に着目し、8方向放射状迷路を使用して、系列位置課題を組み込んだ手続きでラットの指示忘却を検討した。後のテストが信号されたアームに対するテストと、後のテストの不在が信号されたアームに対するテストの遂行を比較した。系列の序盤に提示された項目はより多くのリハーサルが行われるため、初頭効果が生じると考えられている。したがって、後のテス

トが信号されたことでリハーサル処理が行われると考えられるアームのテストにおいてのみ、初頭効果が認められると予測した。予測とは異なり、後のテストが信号されたアームにおいて、系列位置効果は認められなかった。その要因として、ラットが実験者の意図とは異なる形で、テストの有無の信号を扱っていた可能性を考察した。

本研究では、ラットにおける指示忘却現象を明確に示すことに成功し、考案した記憶資源再配分型手続きの有効性を示した。ラットにおける能動的なリハーサル制御をさらに明確に証明するとともに、情報の必要性に応じて記憶資源を能動的に再配分する可能性について、さらに検討する必要がある。記憶資源再配分の直接的な証拠などの検討を進め、ヒトと動物の能動的な情報処理の機能やメカニズムの同一性と差異性を明らかにすることが、能動的に考える心の働きの起源を明らかにすることにつながると考えられる。

# 第1章 指示忘却現象

## 1-1. はじめに

本研究ではラットにおける能動的なリハーサル制御能力を検討することを目的として実験を行った。能動的なリハーサル制御と関連する現象の1つとして、指示忘却現象がある。本研究では、主に、ラットを対象に指示忘却現象を示すことを目的とした実験研究を報告する。まず、これまでに報告されてきた動物における指示忘却研究と、その問題点について評論する。次に、本研究が行った一連の実験について報告する。最後に、本研究の意義と課題、今後の展望について示唆する。

## 1-2. 指示忘却 (directed forgetting) とは

ヒトは能動的なリハーサル制御能力を持つといわれている。すなわち、外界の情報を受動的に処理するだけではなく、必要な情報についてはワーキングメモリ内でのリハーサルを繰り返すことによって記憶を維持する一方で、不要な情報についてはリハーサルを停止することができる。このような能動的なリハーサル制御は、容量に限りのあるワーキングメモリ内の記憶資源を有効活用する上で、適応的な能力であるといえる。このヒトにおける能動的なリハーサル制御能力については、主に指示忘却 (directed forgetting) 現象を用いて研究が行われてきた。

ヒトを対象とした典型的な指示忘却手続きでは、複数の記憶項目を系列提示する。項目の提示後に、後の記憶テストを信号する“記銘手がかり (remember cue; R-cue)”，あるいは、後の記憶テストの不在を信号する“忘却手がかり (forget cue; F-cue)”を提示する (図 1-1)。指示手がかりの予告に関わらず、提示されたすべての項目についての記憶テストを行った時、後のテストの不在を信号された忘却項目の方が、後のテストを信号された記銘項目よりも記憶成績が悪くなる。これが指示忘却現象である (e.g., Bjork, 1972; Golding, Long, & MacLeod, 1994)。記銘項目と忘却項目とで記憶成績に差が生じる主要な原因は、記銘項目に対してはリハーサルが継続されるが、忘却項目に対してはリハーサルが停止されることであると考えられている (e.g., Roper & Zentall, 1993)。したがって、指示忘却は、能動的なリハーサル制御を示唆する証拠になり得ると考えられる。

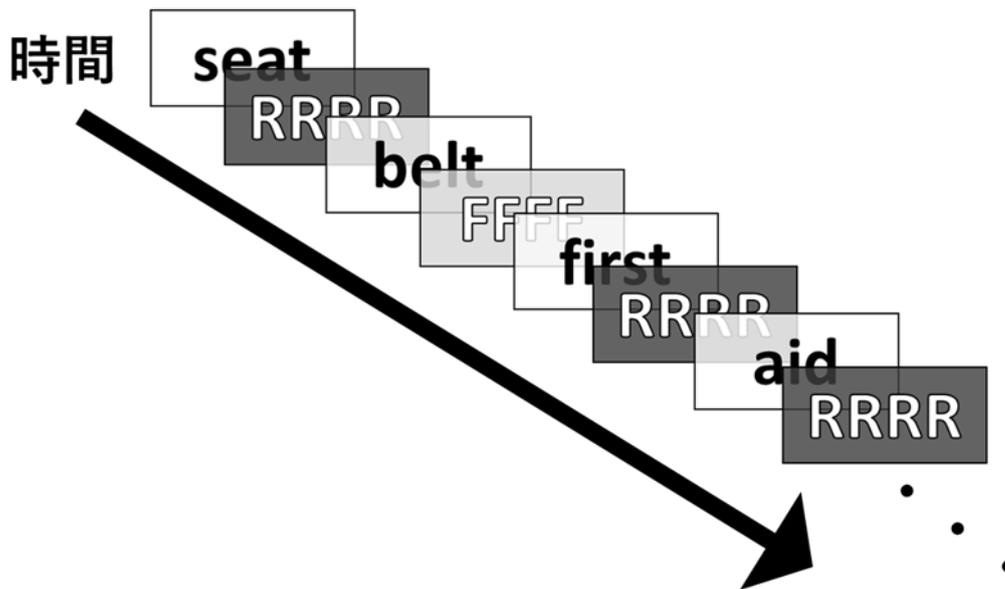


図1-1. ヒトにおける指示忘却の実験手続き例. RRRRは記録手がかり, FFFFは忘却手がかりを示す (Golding et al. (1994)が使用した項目をもとに作成). 項目の提示後, 後のテストを信号する記録手がかり, あるいは後のテストの不在を信号する忘却手がかりを提示する.

ヒト以外の動物も, ワーキングメモリ過程を有することが報告されている (e.g., Etkin & D'Amato, 1969; Olton, 1978; Roberts, 1972)。例えば, Olton (1978)はラットが8方向放射状迷路課題を遂行可能であることを見出した。放射状迷路とは, 中央のプラットホームから, 放射状にアームが伸びている実験装置である (図 1-2)。放射状迷路を用いた課題では, それぞれのアームの先端に餌を設置する。実験の開始時に, ラットは中央プラットホームに入れられる。そしてアームの先端に設置された餌を食べるために, 迷路内を探索する。1試行の間では餌が補充されないため, 最も効率的な餌の獲得方略は, すべてのアームに一度ずつしか進入しないことである。そのためには, その試行ですでに進入したアーム, あるいはまだ進入していないアームについて記憶し, しかもその情報を随時更新し続けなければならない (Mazur, 1998)。すなわち, 放射状迷路課題を効率的に遂行するためには, ワーキングメモリの活用が不可欠なのである。Olton (1978)は, すでに進入したアームへの再進入を誤反応とした時, ラットは再進入を全くしないか, ないしは一度のみの再進入で課題を遂行すると報告しており, ラットがワーキングメモリ過程を持つことが示されている。

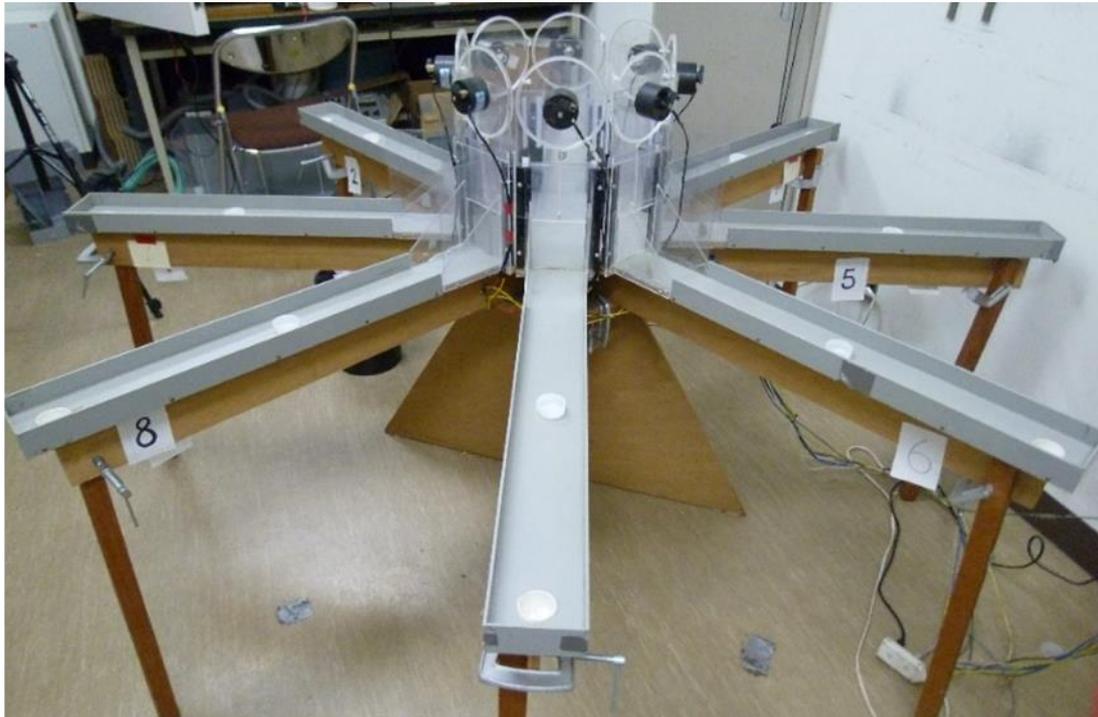


図1-2. 8方向放射状迷路. 八角形の中央プラットフォームから、アームが放射状に伸びており、それぞれのアームには餌皿が設置されている。

動物におけるワーキングメモリ過程を検討するためによく用いられる別の課題としては、遅延見本合せ (Delayed Matching to Sample; DMTS) 課題がある (e.g., Etkin & D'Amato, 1969; Roberts, 1972)。遅延見本合せ課題では、見本刺激の提示後、刺激がなにも提示されない一定の遅延時間の後、見本刺激と一致する刺激と一致しない刺激の、2種類の比較刺激が提示される。見本刺激と一致する刺激の選択反応は餌報酬の提示により強化されるが、見本刺激と一致しない刺激への選択反応は強化されない。比較刺激の選択時には見本刺激が提示されていないため、正しい比較刺激を選択するには、遅延時間をこえて見本刺激の記憶を維持し続けなければならない。加えて、以前の試行で正解となった刺激が、今回の試行では不正解となる可能性や、逆に、以前の試行で不正解となった刺激が、今回の試行では正解となる可能性がある。したがって、遅延見本合せ課題を高度に遂行するためには、“現在の試行”で提示された見本刺激について、ワーキングメモリにおいて情報を更新し続けなければならない。例えば、Roberts (1972, 実験 1) は、青色、緑色、黄色、赤色の4種類の色刺激を使用した遅延見本合せ課題でハトを訓練した。見本刺激として4種類の色刺激のうち1つを提示し、見本刺激に対する一定のつき反応の後、遅延時間を開始した。遅延時間に移

行するのに必要なつつき反応の回数は、1回、5回、15回のいずれかであり、遅延時間は0秒、1秒、3秒、6秒のいずれかであった。遅延時間の後、2種類の比較刺激が提示された。比較刺激の一方は見本刺激と一致する刺激であり、もう一方は見本刺激と一致しない、残りの3種類の刺激のうち1色であった。その結果、遅延時間への移行に必要なつつき反応数が多いほど、すなわち見本刺激の提示時間が長くなるほど、長い遅延時間の後でも、正しい比較刺激の選択が可能であった。

また Etkin & D'Amato (1969)は、サイコロの“5”のような形で反応キーが設置されたオペラント箱を使用し、オマキザルを遅延見本合せ課題で訓練した。見本刺激を中央キーに提示し、一定の遅延時間の後、比較刺激を提示した。遅延時間は1秒、3秒、9秒、18秒のいずれかであった。提示される比較刺激数は、2種類の試行、3種類の試行、4種類の試行の3タイプがあった。見本刺激と一致する比較刺激の選択を正反応とした。提示される比較刺激が2種類の時は、刺激として緑色と四角形が使用された。提示される比較刺激が3種類の時は、垂直線分が加えられた。提示される比較刺激が4種類の時は、逆三角形が加えられた。その結果、オマキザルは遅延見本合せ課題の遂行が可能であった。また、課題の正反応率は遅延時間の増加に伴い、60%程度まで減少することが示された。一方で、比較刺激の個数は、正反応率に影響しなかった。

以上のような遅延見本合せ課題の遂行が可能であるという結果から、ハトやサルなどの動物においても、ワーキングメモリ過程が存在することが示された。このように、ヒト以外の動物もワーキングメモリ過程を持つことが知られている。それでは、ワーキングメモリ過程を持つ動物は、ヒトのように能動的な制御を行っているのだろうか。

ヒト以外の動物においても、能動的なりハサル制御能力を検討するために、指示忘却手続きが用いられてきた。動物における手続きとヒトにおける手続きの大きな違いの一つは、言語による教示ができないことにある。ヒトを対象とした手続きでは言語による教示が可能のため、参加者は記銘手がかりと忘却手がかりの意味を実験開始時点で理解できる。しかし動物においては、記憶テストに先立って、記銘手がかりと忘却手がかりの意味を理解させる訓練が必要となる(山田・川辺・一谷, 2007)。動物を対象とした最も典型的な指示忘却手続きでは、項目の提示と記憶テストの間の遅延時間に、記銘手がかりあるいは忘却手がかりのどちらかを提示する。記銘手がかりが提示される記銘手がかり試行では記憶テストを行う一方で、忘却手がかりが提示される忘却手がかり試行では記憶テストを行わない。この手

続きは、忘却手がかり試行における記憶テストを省略することから“省略法 (omission procedure)”と呼ばれている。

### 1-3. 省略法を用いた指示忘却研究

ヒト以外の動物における指示忘却は、鳥類であるハトや哺乳類であるラット、サルなど、様々な動物を対象に検討されている。中でも多数の記憶研究に用いられ、装置の自動化により集中的かつ長期間の実験が可能なハトは、その他の動物と比較して、圧倒的に多くの研究で用いられてきた。動物における指示忘却研究では、記憶能力を査定するために遅延見本合せ課題、あるいは継時遅延見本合せ (Successive Delayed Matching; SDM) 課題を用いる。動物の記憶テストにおける比較刺激の省略に対する関心を高めるきっかけの一つとなった Maki, Gillund, Hauge, & Siders (1977) では、ハトを対象に、遅延見本合せ課題を用いて実験を行った。一般的な遅延見本合せ課題では、見本刺激の提示後、一定の遅延時間の後に2種類の比較刺激を同時に提示する。比較刺激の一方は見本刺激と同一の刺激であり、もう一方は異なる刺激である。見本刺激と一致する比較刺激への反応は強化されるが、一致しない比較刺激への反応は強化されない。Maki et al. (1977) では、まず、赤色あるいは垂直線分の見本刺激後には赤色の比較刺激の、緑色あるいは水平線分の見本刺激後には緑色の比較刺激の選択が正反応となる訓練を行った。訓練の完了後、緑色の見本刺激が提示された試行のすべてにおいて、比較刺激の提示を省略した。このような訓練の後に、再び緑色の見本刺激の提示後に比較刺激を提示するテストを行ったところ、その試行の成績はチャンスレベル並みであった。この結果から、緑色の見本刺激の提示後に比較刺激の提示を省略する手続きによって、緑色の見本刺激が“忘却の指示”とみなされ、再び緑色の見本刺激の提示後に比較刺激が提示された時に成績が低下した可能性が指摘された。しかし、Maki et al. (1977) では、見本刺激そのものが忘却の指示手がかりの役割を果たしていた。したがって、ヒトにおける指示忘却のような能動的なりハーサル制御ではなく、見本刺激の符号化や記銘の制御によって成績が低下した可能性が後に指摘された (e.g., Maki & Hegvik, 1980)。Maki et al. (1977) 以降の遅延見本合せ課題を利用した研究では、見本刺激それ自体が指示手がかりとならないよう、見本刺激の提示と比較刺激の提示の間の遅延時間に、見本刺激や比較刺激と異なる刺激を用いた記銘手がかり、あるいは忘却手がかり (e.g., 見本刺激と比較刺激が色相, 指示手がかりが線分) を提示する手続きを使用した (e.g., Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson, & Rego, 1981, omission 群; Santi & Savich, 1985; Roberts, Mazmanian, & Kraemer, 1984)。

遅延見本合せ課題を利用した省略法の指示忘却手続きは、図 1-3 に示した。

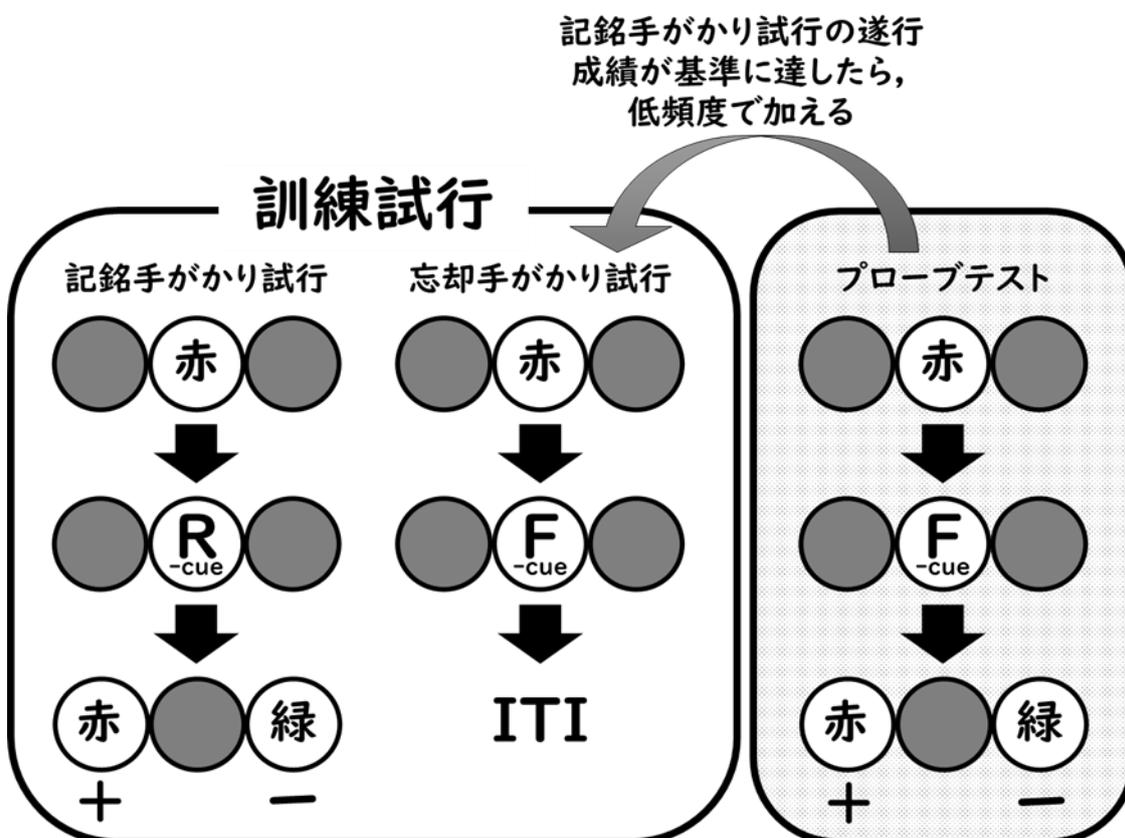


図1-3. 遅延見本合せ課題を用いた省略法の指示忘却手続き. Rは記銘手がかりを, Fは忘却手がかりを示す. +は強化を, -は非強化をそれぞれ示す.

例えば、ハトを対象とした Santi & Savich (1985)では、見本刺激と比較刺激として、ともに赤色あるいは緑色の色刺激を使用した遅延見本合せ課題を行った。中央キーにおける赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、遅延時間において、記銘手がかり (e.g., 垂直線分), あるいは忘却手がかり (e.g., 水平線分) を提示した。訓練時には、記銘手がかりに続けては常に赤色と緑色の比較刺激を提示し、見本刺激と一致する刺激が正反応となる同時弁別を行った。忘却手がかりに続けては、常に比較刺激の提示を省略した。以上の訓練が終了した後、記銘手がかりに続けては比較刺激の提示を行う記銘手がかり試行と、忘却手がかりに続けては比較刺激の提示を行わない訓練と同じ試行に加えて、低頻度の“プローブテスト”を行うプローブセッションに移行した。プローブテストでは、忘却手がかりに続けて比較刺激を提示することにより、忘却手がかりが提示されたときの記憶を査定した。その結果、記銘手がかりに続けて“正しく”見本刺激の記憶がテストされた通常テストと比較して、忘却手が

かりによる予告に反して見本刺激の記憶がテストされたプローブテストの成績が低くなるという結果が得られた。

一方、継時遅延見本合せ課題では、見本刺激の提示後、遅延時間を挟んで見本刺激と一致する比較刺激、あるいは一致しない比較刺激のどちらか一方を提示する。見本刺激と一致する比較刺激への反応は強化されるが、一致しない比較刺激への反応は強化されない (e.g., Grant, 1981; Parker & Glover, 1987; Stonebraker & Rilling, 1981; Stonebraker, Rilling, & Kendrick, 1981)。継時遅延見本合せ課題を利用した省略法の指示忘却手続きは、図 1-4 に示した。

例えば Grant (1981)では、ハトを対象に、赤色と緑色の色刺激を見本刺激として使用した継時遅延見本合せ課題を行った。見本刺激の提示後の遅延時間に、見本刺激の記憶がテストされることを示す記銘手がかり（垂直線分）、あるいは見本刺激の記憶がテストされないことを示す忘却手がかり（水平線分）が提示された。訓練の間、記銘手がかりに続けては見本刺激と一致する比較刺激が提示される一致試行、あるいは見本刺激と一致しない比較刺激が提示される不一致試行が行われた。忘却手がかりに続けては、比較刺激の提示が省略された。記憶テストとして、忘却手がかりの提示に続けて比較刺激を提示するプローブテストを行ったところ、記銘手がかりに続く記憶テストと比較して成績が低下した。

見本刺激や比較刺激として使用される刺激は、上記のような色刺激だけではない。餌の有無を見本刺激として、それと対応した比較刺激（餌が提示されたならば赤色、提示されなかったならば緑色）の選択 (e.g., Maki & Hegvik, 1980) や、白色見本刺激の提示時間（2秒あるいは6秒）と、それに対応した比較刺激（2秒ならば赤色、6秒ならば緑色）の選択 (e.g., Parker & Glover, 1987)、食物、人物、建物など、色々な写真から選ばれた見本刺激と比較刺激 (e.g., Roberts et al., 1984) など、様々なバリエーションの実験が行われている。指示手がかりについても、線分の方向だけでなく、装置の照明の有無 (e.g., Maki et al., 1981) や異なる頻度で提示されるクリック音と照明の組み合わせ (e.g., Grant, 1982) といった、様々な種類がある。どのような刺激や指示手がかりが用いられたとしても、省略法を用いた初期の指示忘却研究においては、ほぼ一貫して、通常テストよりもプローブテストにおいて成績が低くなると報告されている (e.g., Grant, 1981; Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson, & Rego, 1981, omission 群; Parker & Glover, 1987; Roberts et al., 1984, 実験 3b; Santi & Savich, 1985; Stonebraker & Rilling, 1981; Stonebraker, Rilling, & Kendrick, 1981)。

一方で、リスザルを対象に、省略法を用いて指示忘却を検討した Roberts et al. (1984, 実

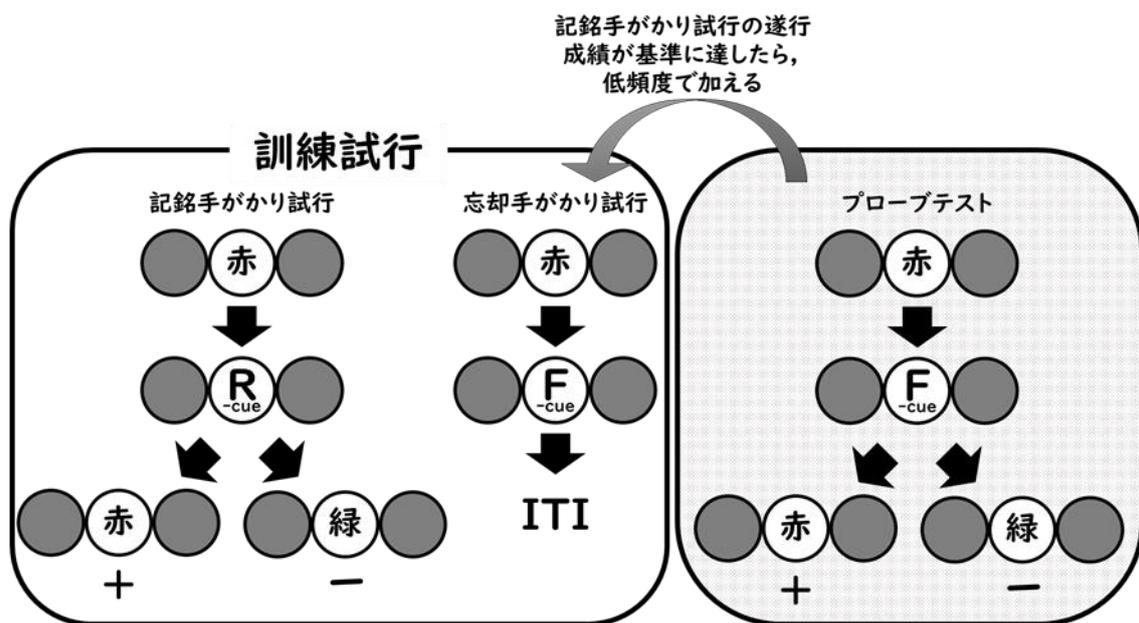


図1-4. 継時遅延見本合せ課題を用いた省略法の指示忘却手続き. Rは記銘手がかりを, Fは忘却手がかりを示す. +は強化を, -は非強化をそれぞれ示す.

験1)は, 通常テストとプローブテストで記憶成績が異ならなかったと報告した. Roberts et al. (1984, 実験1)では, 150種類の刺激セットからランダムに選択された, 様々な写真を見本刺激と比較刺激に用いた遅延見本合せ課題を行った. 見本刺激の写真の提示後, 遅延時間に記銘手がかり (“R”の文字), あるいは忘却手がかり (“F”の文字)を提示した. 記銘手がかりに続けては, 見本刺激と一致する写真と一致しない写真を提示し, 一致する写真の選択が強化された. 忘却手がかりに続けては, 記憶テストを省略した. 以上の訓練の後, プローブテストを行ったが, その成績は通常テストの成績と差が認められなかった.

プローブテストと通常テストの成績が同等であった要因として, Roberts et al. (1984)は順向性干渉の不在の影響をあげている. 順向性干渉とは, 以前の記憶が後の記憶テストの成績に影響を与える現象のことである. 使用される刺激の数が少ない場合には, 以前の試行で正解であった刺激が, 現在の試行では不正解となる可能性がある. すなわち, 以前の試行の記憶が, 後の試行の遂行に干渉する可能性があるため, “現在の”試行で提示された刺激に対する, より綿密なりハーサルが必要となる. 一方で, 使用される刺激の数が膨大である場合には, 以前の試行で提示された刺激が, 後の試行で再び提示される可能性は低くなる. したがって, 順向性干渉の影響は少なくなると考えられる. すなわち, Roberts et al. (1984, 実験1)における指示忘却効果の不在は, リスザルが能動的なりハーサル制御能力を有してい

ないことを示すものではなく、能動的なりハーサル制御を行わずとも課題の遂行が可能であったためであると考えられる。実際、2種類の刺激（赤色の椅子の写真と、緑色の植物の写真）のみを見本刺激と比較刺激に用いて、同様の遅延見本合せ課題を行ったところ、プローブテストにおける成績の低下が認められた（Roberts et al., 1984, 実験 3b）。以上のような省略法を用いた指示忘却研究の結果から、ヒト以外の動物も、能動的なりハーサル制御能力を持つことが主張された。

#### 1-4. 置換え法を用いた指示忘却研究

動物における指示忘却で用いられる実験手続きには、置換え法（substitution procedure）と呼ばれる手続きがある。訓練時に忘却手がかりに続く記憶テストを省略する省略法に対して、置換え法では忘却手がかりに続けて、見本刺激の記憶を必要としない別の課題を提示する（e.g., Grant, 1981; Grant, 1982; Grant & Barnett, 1991; Kendrick, Rilling, & Stonebraker, 1981; Maki et al., 1981, substitution 群; Schwartz, 1986）。

例えば Kendrick et al. (1981, 実験 1)では、まず赤色あるいは緑色の見本刺激の提示に続けて、遅延時間に記銘手がかり（白色の円）、あるいは忘却手がかり（白色の三角形）を提示する。記銘手がかりに続けては、見本刺激と一致する選択が正反応の遅延見本合せ課題を行った。忘却手がかりに続けては、垂直線分と水平線分が提示され、見本刺激の記憶を必要としない同時弁別課題を行った。垂直線分への反応は常に強化されるが、水平線分への反応は常に強化されなかった。同時弁別課題の他にも、忘却手がかりに続けて、同時提示された刺激の一方の選択を求めるのではなく、単一の刺激へ反応を求める方法（e.g., Grant, 1981; Maki et al., 1981, substitution 群）や、刺激は提示せずに強化子のみを提示する方法（e.g., Grant, 1982; Kendrick et al., 1981, 実験 2）の置換え課題が使用されている。置換え法を用いた指示忘却の実験手続きは、図 1-5 に示した。

多数の研究において、プローブテストにおける成績の低下が認められた省略法に対して、置換え法を用いた研究では、結果が一貫しない。プローブテストにおいて成績が低下した研究もあれば（e.g., Grant, 1981; Grant, 1982; Grant & Barnett, 1991; Schwartz, 1986）、そのような成績の低下が認められなかった研究もある（e.g., Kendrick et al., 1981; Maki & Hegvik, 1980; Maki et al., 1981, substitution 群）。

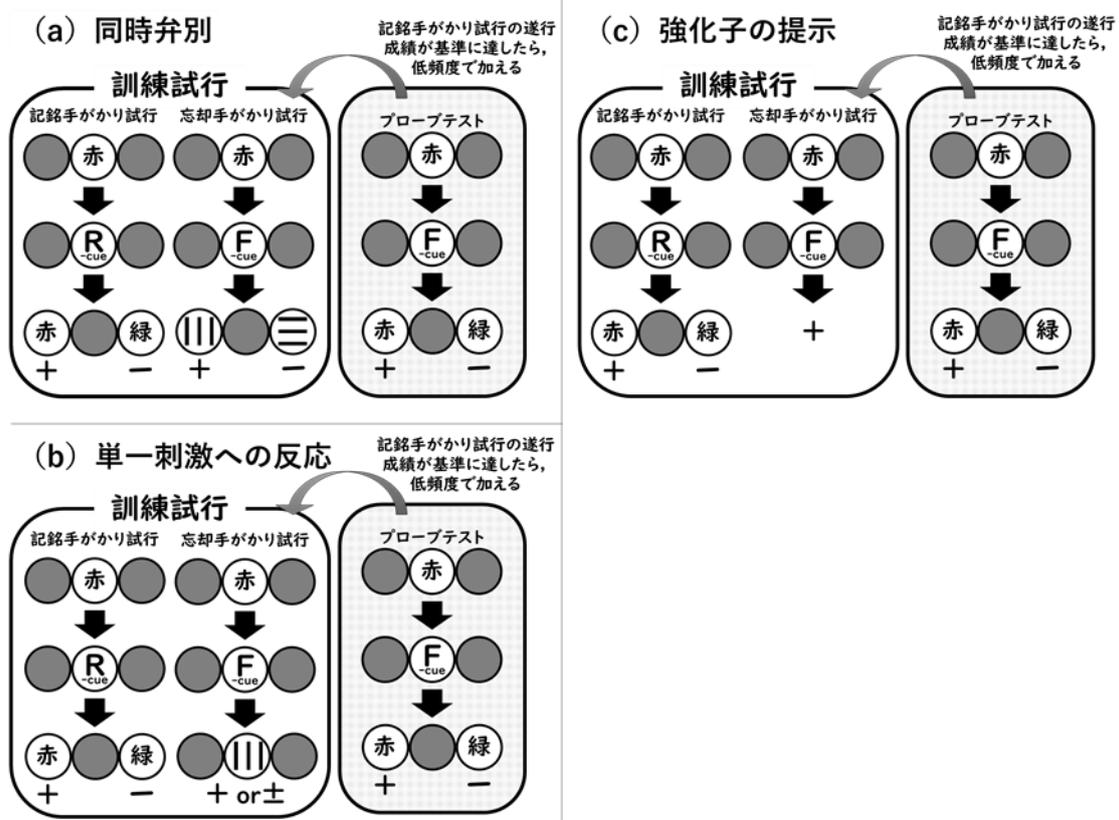


図1-5. 遅延見本合せ課題を用いた置換え法の指示忘却手続き。(a)は同時提示された刺激の一方に対する反応が常に強化される。(b)は単一刺激への反応が常に強化されるか、あるいはランダムに強化される。(c)は常に強化子を提示する。Rは記銘手がかりを、Fは忘却手がかりを示す。+は強化を、-は非強化をそれぞれ示す。

### 1-5. Roper & Zentall (1993)の指摘

Maki et al. (1977) によって、比較刺激の省略と動物の能動的な忘却に対する関心が高まると、動物を対象に数多くの指示忘却研究が行われてきた。しかし、様々な指示忘却研究を比較検討した Roper & Zentall (1993) は、省略法や置換え法を用いた初期の指示忘却研究で得られたプローブテストにおける成績低下の多くは、能動的なりハーサル制御によるものではなく、非記憶的な要因によって説明が可能であると主張した。

#### (1) 省略法の問題点

省略法においては、訓練時に忘却手がかりに続く記憶テストが省略される (e.g., Grant, 1981; Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson, & Rego, 1981, omission 群; Parker & Glover, 1987; Roberts et al., 1984, 実験 3b; Santi & Savich, 1985; Stonebraker & Rilling, 1981; Stonebraker,

Rilling, & Kendrick, 1981)。この記憶テストの省略は同時に、報酬機会の省略も意味する。したがって、報酬機会の省略をも信号する忘却手がかりに対し、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と考えられる。すなわち、忘却手がかりという条件刺激 (conditioned stimulus; CS) と、報酬の省略という無条件刺激 (unconditioned stimulus; US) が関連づけられることにより、忘却手がかりが、報酬の省略と関連した条件性フラストレーションという条件反応 (conditioned response; CR) を喚起するようになる。この条件性フラストレーションが、プローブテストにおけるテスト遂行に干渉し、成績を低下させた可能性が考えられる。

また、被験体の動物は、訓練時に忘却手がかりに続くテストが省略されることを経験したため、忘却手がかりが提示された試行では、比較刺激が提示されるはずの場所に注意を向けなくなってしまう可能性が考えられる。そのため、忘却手がかりが提示された、プローブテスト時の“予期せぬ”テストに対して注意を向けることが難しかった可能性や、予期せぬ記憶テストに対する驚愕反応がテスト遂行に干渉した可能性が考えられる。以上のように、省略法を用いた指示忘却研究では、プローブテストにおける成績の低下について、能動的なりハール制御以外の非記憶的な要因の可能性を排除できない。

Milmine, Watanabe, & Colombo (2008b)はハトを対象として、指示忘却課題を用いてワーキングメモリと関連すると考えられる領域における、神経活動を検討した。ヒトや霊長類においては、前頭全皮質 (prefrontal cortex; PFC) がワーキングメモリの活用と関連することが報告されている (e.g., Funahashi, 2017)。Milmine et al. (2008b) は、哺乳類の前頭全皮質にあたる鳥類の NCL (nidopallium caudolaterale) 領域に着目し、指示忘却課題の遂行時における神経活動を検討した。赤色あるいは白色の見本刺激の提示に続けて、記銘手がかり (高周波音) あるいは忘却手がかり (低周波音) を提示した。記銘手がかりに続けては、見本刺激と一致する比較刺激の選択が正反応となる同時弁別課題を行うが、忘却手がかりに続けては、比較刺激の提示を省略する手続きで訓練した。その結果、記銘手がかりの提示後と忘却手がかりの提示後で、NCL 領域において異なる神経活動が行われていたと報告した。記銘手がかりの提示後には活発に活動するが、忘却手がかりの提示後には活動が抑制されることから、NCL 領域は見本刺激の記憶と関連するかもしれないと主張された。しかし、Milmine et al. (2008b) は省略法を用いたことから、Roper & Zentall (1993)の指摘した、報酬の省略と関係した条件性フラストレーションなどの非記憶的な要因が統制されていなかった。Milmine, Rose, & Colombo (2008a)は、見本刺激の提示後、記銘手がかり (高周波音)、

忘却手がかり（低周波音）に加えて、忘却 - 報酬手がかり（中周波音）を提示した。記銘手がかりに続けては比較刺激を提示しての記憶テストが、忘却手がかりに続けては記憶テストの省略が行われた。忘却 - 報酬手がかりに続けては、記憶テストが省略されるが、餌報酬が提示された。すなわち、忘却 - 報酬手がかりが提示された時に、忘却手がかりが提示された時のように神経活動が抑制されるのであれば、Milmine et al. (2008b)が主張したように、NCL 領域は見本刺激の記憶と関連している可能性がある。しかし記銘手がかりが提示された時のように活発になるのであれば、NCL 領域は報酬の期待と関連していると考えられる。その結果、Milmine et al. (2008a)の忘却 - 報酬手がかりが提示された時の神経活動は、記銘手がかりが提示された時と類似していた。したがって、Milmine et al. (2008b)で発見された神経活動の差異は、見本刺激のリハーサルではなく、報酬の期待によるものであることが示された。以上のことから、ヒト以外の動物における指示忘却実験において、Roper & Zentall (1993)の指摘した非記憶的な要因を統制することが、能動的なリハーサル制御について検討する場合に重要であることは、神経生理学的な観点からも示されている。

## (2) 置換え法の問題点

一方で、Roper & Zentall (1993)は、置換え法を用いた場合における非記憶的な要因の問題についても指摘している。例えば Grant (1981)は、ハトを対象に継時遅延見本合せ課題を利用した指示忘却実験を行った。赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、記銘手がかりに続けては、見本刺激と同一の比較刺激、あるいは異なる比較刺激を提示し、見本刺激と一致する比較刺激の選択が正反応となる記憶テストを行った。一方で忘却手がかりに続けては、黒いドット刺激への単一反応を求める置換え課題を用いた訓練を行った。その結果、記銘手がかりに続く通常の記憶テストと比較して、プローブテストにおいて成績の低下が認められた。しかし、置換え課題である黒いドット刺激への反応には、報酬が与えられなかった。したがって、Grant (1981)は、忘却手がかりに対する条件性フラストレーションがプローブテストの遂行に干渉した可能性を排除できなかった。

また、Grant (1981)が使用した継時遅延見本合せ課題では、見本刺激の提示後、見本刺激と一致する刺激あるいは一致しない刺激の、どちらか一方のみが提示される。したがって課題獲得の初期段階において、ハトは提示された比較刺激に対して無差別に反応するが、課題を習得するにつれ、見本刺激と一致しない刺激に対しては反応を抑制することを学習する。Roper & Zentall (1993)によると、継時遅延見本合せ課題を用いた指示忘却実験におけるプ

プローブテストの成績低下は、見本刺激と一致する刺激への反応の抑制ではなく、見本刺激と一致しない刺激への反応の増加によってもたらされるという。Grant (1981)においては、ハトが忘却手がかりに続く刺激に対してすばやく反応することを学習したため、プローブテストにおいて見本刺激と一致しない刺激が提示された時、反応を抑制しなかった可能性が考えられる。なぜなら、訓練時に忘却手がかりの提示後に置換えられた課題では、提示された単一の刺激に対する無差別の反応が求められたためである。すなわち、訓練時に記銘手がかり後の記憶テストで求められる反応型（見本刺激と一致する刺激への反応と、一致しない刺激への反応の抑制）と、忘却手がかり後の置換え課題で求められる反応型（忘却手がかり後に提示された刺激への反応）が一致しない場合、忘却手がかりに続けて記憶テストが行われるプローブテストにおいて、訓練時に強化された反応型が干渉し、成績が低下した可能性が考えられる。プローブテストにおける成績低下が認められた Grant & Barnet (1991)においても、同様の指摘が可能である。継時遅延見本合せ課題を使用した Grant & Barnet (1991)では、赤色あるいは緑色の見本刺激を提示した。訓練時、記銘手がかりに続けては見本刺激と一致する、あるいは一致しない比較刺激のどちらか一方を提示する記憶テストを行った。忘却手がかりに続けては、白い三角形刺激と白い円形刺激の両方を同時提示し、どちらかの刺激への反応が無差別に強化されるか（nondifferential 群）、あるいは一方の刺激への反応が常に強化された（differential 群）。プローブテストにおける成績の低下は認められたが、Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因は統制されていなかった。すなわち、忘却手がかりに続けて提示された 2 つの刺激のどちらかに対する反応が無差別に強化された nondifferential 群は、訓練時に求められた、忘却手がかりに続く刺激に対する無差別の反応が、見本刺激と一致する刺激のみに反応し、一致しない刺激への反応は抑制するという、記憶テストで求められる反応に干渉した可能性を排除できない。一方の刺激への反応が常に強化された differential 群においては、訓練時に、忘却手がかりに続けて提示された刺激に対する無差別の反応は誘発されなかったかもしれない。しかし、置換え課題では忘却手がかりに続く刺激には必ず反応することが求められた。したがって、differential 群はプローブテスト時に、見本刺激と一致しない刺激に対しての反応を抑制することが難しかった可能性がある。

継時遅延見本合せ課題を用いたものだけでなく、遅延見本合せ課題を使用した Kendrick et al. (1981, 実験 2)も、全体としては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ものの、プローブテストの成績が低下した個体は、記銘手がかりの提示後と忘却手がかり

りの提示後で、異なる反応型を示していたと報告した。ハトを対象とした Kendrick et al. (1981, 実験 2)は、赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、記銘手がかりに続けては見本刺激と一致する刺激と一致しない刺激の 2 つの比較刺激を同時に提示し、一致する刺激への反応を正反応とした。一方で忘却手がかりに続けては、反応に関わらず餌の提示を行った。プローブテストの成績が低下した個体は、記銘手がかりの提示後には反応キーの方向を向くのに対し、忘却手がかりの提示後には餌箱に頭を入れるという、それぞれの指示手がかり後で異なる反応を示していたという。したがって、Kendrick et al. (1981)は、忘却手がかりに続く餌の提示によって誘発された餌の探索行動が、プローブテストにおける記憶テスト時の弁別反応に干渉したと結論付けた。

一方で、プローブテストにおける成績低下が認められなかった Maki & Hegvik (1980, 実験 2)と Maki et al. (1981, substitution 群)は、餌の有無を見本刺激とした遅延見本合せ課題を行った。記銘手がかりに続けては、赤色と緑色の比較刺激を同時に提示し、見本刺激と対応した比較刺激（餌が提示されたならば赤色、提示されなかったならば緑色）の選択が正反応であった。忘却手がかりに続けては、垂直線分と水平線分を同時に提示し、垂直線分への反応が常に強化される弁別課題（Maki & Hegvik, 1980, 実験 2）、あるいは白い十字刺激を左右どちらかのキーに提示し、それに対する単一反応（Maki et al., 1981, substitution 群）を求めた。Maki & Hegvik (1980, 実験 2)も Maki et al. (1981, substitution 群)も、忘却手がかりの提示後の置換え課題で求められた反応は、2 つの反応キーの一方に提示された刺激に反応するというものであり、正反応に対しては報酬が与えられた。したがって、彼ら自身も指摘している通り、プローブテスト時の記憶テストで求められる反応と矛盾せず、報酬機会も確保されていたことが、プローブテストにおいて成績が低下しなかった要因であると考えられる。これは、初期の指示忘却研究で得られた結果が、能動的なりハーサル制御に起因するものではなく、条件性フラストレーションや反応型の不一致など、非記憶的な要因によってもたらされたものであるという Roper & Zentall (1993)の指摘を支持する証拠としても理解することができる。

また Zentall, Roper, & Sherburne (1995)は、遅延見本合せ課題を利用した指示忘却課題でハトを訓練した。赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、記銘手がかりに続けては赤色と緑色の比較刺激を提示し、見本刺激と一致する刺激の選択が強化された。そして忘却手がかりに続く事象の種類によって、ハトは 4 群に分けられた。すなわち、比較刺激の提示が省略される“omission 群”，比較刺激の代わりに“四角形”刺激と“X”刺激が同時に提示され、“X”刺

激への単一反応が常に強化される“substitution 群”, 左右のどちらかのキーに提示される“X”刺激への単一反応が常に強化される“reinforcement 群”, “X”刺激への単一反応は直ちに ITI に続けられるが, “四角形”刺激への単一反応に対しては, ITI の開始のため, さらに 4 回の反応が求められる“discrimination 群”が設定された。プローブテストにおいて, omission 群と discrimination 群においては成績が低下するが, substitution 群と reinforcement 群においては成績が低下しないという結果が得られた。この結果は, 初期の指示忘却研究で得られたプローブテストにおける成績の低下は, 忘却手がかりに続く報酬機会の省略によって生じた条件性フラストレーションに起因するとした, Roper & Zentall (1993) の指摘と一致するものであった。

以上のように, 初期の指示忘却研究で報告されたプローブテストにおける成績の低下は, 条件性フラストレーション, あるいは予期せぬ記憶テストに対する不注意や驚愕反応 (省略法), または記憶テストと置換え課題で求められる反応型の不一致 (置換え法) によって説明が可能である。したがって, これらの結果に基づき, 動物もヒトと同様に能動的なりハーサル制御能力を持つと結論することは妥当ではないと考えられる。

#### 1-6. プローブテストの成績低下における非記憶的な要因が統制された研究

動物を対象とした初期の指示忘却研究におけるプローブテストでの成績低下は, 能動的なりハーサル制御の反映ではないかもしれないという Roper & Zentall (1993) の指摘以降, 動物における指示忘却の研究例は激減した。初期の研究で用いられた省略法で問題となる条件性フラストレーションや, 予期せぬ記憶テストに対する不注意, 驚愕反応の影響 (e.g., Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson, & Rego, 1981, omission 群; Santi & Savich, 1985; Roberts, Mazmanian, & Kraemer, 1984), あるいは置換え法で問題となる記憶テストと置換え課題で求められる反応型の不一致の影響 (e.g., Grant, 1981; Grant & Barnet, 1991; Kendrick et al., 1981, 実験 2) を統制することが困難であったことが原因ではないかと考えられる。Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因を統制した上で, プローブテストにおける成績の低下が認められた研究例は, わずかであり, ハトを対象とした研究 (Grant & Soldat, 1995; Kaiser, Sherburne, & Zentall, 1997; Roper, Kaiser, & Zentall, 1995) とアカゲザルを対象とした研究 (Tu & Hampton, 2014) のみであると考えられる。

Grant & Soldat (1995) は, 継時遅延見本合せ課題を用いた指示忘却手続きでハトを訓練した。垂直線分と水平線分を見本刺激として, 記銘手がかりに続けては見本刺激と一致する,

あるいは一致しない比較刺激のどちらか一方を提示し、見本刺激と一致する選択が強化される記憶テストを行った。忘却手がかりに続けては、ドット刺激とリング刺激のどちらか一方を提示した。一方の刺激への反応は常に強化されたが、もう一方への反応は常に強化されなかった。以上の訓練の後、忘却手がかりに続けて記憶テストを行うと、記銘手がかり後の通常テストと比較して、記憶成績の低下が認められた。Grant & Soldat (1995) では、訓練時に、忘却手がかりに続けて2種類の刺激を使用した単純弁別課題を行い、正しい刺激への反応が強化された。また、課題の遂行に見本刺激の記憶が必要か否かという点が異なるものの、訓練時の記銘手がかり試行も忘却手がかり試行も、求められた反応型は、ともに正しい刺激には反応し、不正解の刺激には反応を抑制する go-no-go 反応であった。したがって、Roper & Zentall (1993) の指摘した、条件性フラストレーションや刺激に対する不注意、反応型の不一致などの非記憶的な要因は統制されていたといえる。

アカゲザルを対象とした Tu & Hampton (2014) も、プローブテスト時の成績低下における Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因の影響が統制されていた。Tu & Hampton (2014) は、タッチパネル搭載のモニター上のランダムな位置に、見本刺激として1種類のクリップアートを提示した。そして見本刺激に続く遅延時間において、記銘手がかり (e.g., 青色の楕円形) あるいは忘却手がかり (e.g., 黄色の三角形) を提示した。記銘手がかりに続けては、4種類のクリップアートを比較刺激として提示した。比較刺激は見本刺激と一致するものが1種類と、そうでないものが3種類であり、見本刺激と一致する選択が強化された。忘却手がかりに続けても、4種類のクリップアートが提示された。しかし見本刺激と一致する刺激は提示されず、特定のターゲット刺激に対する反応が強化された。このような訓練の後、忘却手がかりに続けて記憶テストを行ったところ、通常テストよりも成績が低くなる、指示忘却効果が認められた。Tu & Hampton (2014) で用いられた忘却手がかり試行の置換え課題は、見本刺激の記憶を必要としない、特定の刺激に対する反応であった。したがって、訓練時の忘却手がかり試行において見本刺激の記憶を必要としない課題を行い、記憶テストも置換え課題も、ともに4種類の刺激の中から1種類の刺激を選択する弁別課題であったことから、省略法で問題となる条件性フラストレーションや、予期せぬ記憶テストへの不注意、驚愕反応の影響、また、置換え法で問題となる反応型の一致性の問題も統制されていたといえる。

以上のように、ハトやアカゲザルを用いた指示忘却研究では、Roper & Zentall (1993)の指摘した非記憶的な要因の影響を統制した上で、プローブテストにおける成績低下が認められた研究が、わずかながら存在する。

#### 1-7. ヒトにおいて用いられる記憶資源再配分型手続きによる動物の指示忘却の検討

Roper & Zentall (1993)は、言語使用の可否以外にも、ヒトとヒト以外の動物における指示忘却手続きには、別の重要な相違点があると指摘している。すなわち、ヒトにおいて用いられる典型的な指示忘却手続きでは、複数の記憶項目の提示の間に記録手がかりあるいは忘却手がかりのどちらかを提示する (e.g., Basden, Basden, & Gargano, 1993)。つまり、複数の記録項目と忘却項目を同一の試行内で提示することにより、テストの不在を信号された忘却項目のリハーサル処理を停止し、その記憶資源を後のテストが信号された記録項目に再配分することが、容量に限度のあるワーキングメモリを有効に活用する上で意義のある手続きになっている。一方、動物における指示忘却手続きの多くは、1試行につき1つの項目の記憶がテストされる (記録手がかり試行)、あるいは記憶がテストされない (忘却手がかり試行) 手続きであった。忘却手がかり試行では、記憶テストが省略されるか (省略法)、あるいは見本刺激の記憶を必要としない課題が提示される (置換え法)。省略法と置換え法のどちらを用いた場合でも、忘却手がかり試行では、見本刺激のリハーサル処理を停止しても、その記憶資源を再配分する記録項目がない。すなわち、忘却項目のリハーサル処理を停止した場合と、リハーサル処理を継続した場合とで、その後の課題遂行に差はないと考えられる。したがって、単一の記憶項目のみが用いられた課題では、忘却手がかり試行においてリハーサル処理を停止することに、遂行成績を向上させる上での特別な意義は存在しないと考えられる。

以上のことから、Roper & Zentall (1993)は、ヒトにおける指示忘却手続きで用いられるような手続きを、動物においても用いることを提案した。すなわち、動物において真の指示忘却を示すためには、記録項目と忘却項目を同一の試行内で提示し、後の記憶テストの不在を信号された忘却項目から、後の記憶テストが信号された記録項目への記憶資源再配分を促す手続きを用いることが重要であると主張された。

ヒト以外の動物における記憶資源再配分型の手続きを使用した研究には、ハトを対象とした Roper et al. (1995) と、Kaiser et al. (1997) がある。Roper et al. (1995)では、遅延見本合せ課題でハトを訓練した。赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、遅延時間に、2種類

の記銘手がかりのどちらか一方（e.g., ドット刺激とリング刺激），あるいは2種類の忘却手がかりのどちらか一方（e.g., 青色刺激と白色刺激）を提示した。記銘手がかりに続けては赤色と緑色の比較刺激を同時に提示し，見本刺激と一致する選択が正反応であった。忘却手がかりに続けては，垂直線分刺激と水平線分刺激が同時に提示され，先行する忘却手がかりに対応した刺激の選択（e.g., 忘却手がかりが青色刺激であれば垂直線分，忘却手がかりが白色刺激であれば水平線分）が正反応であった（図1-6）。すなわち，置換え課題で報酬を得るためには，それに先立って提示された忘却手がかりが何であったかを覚えておく必

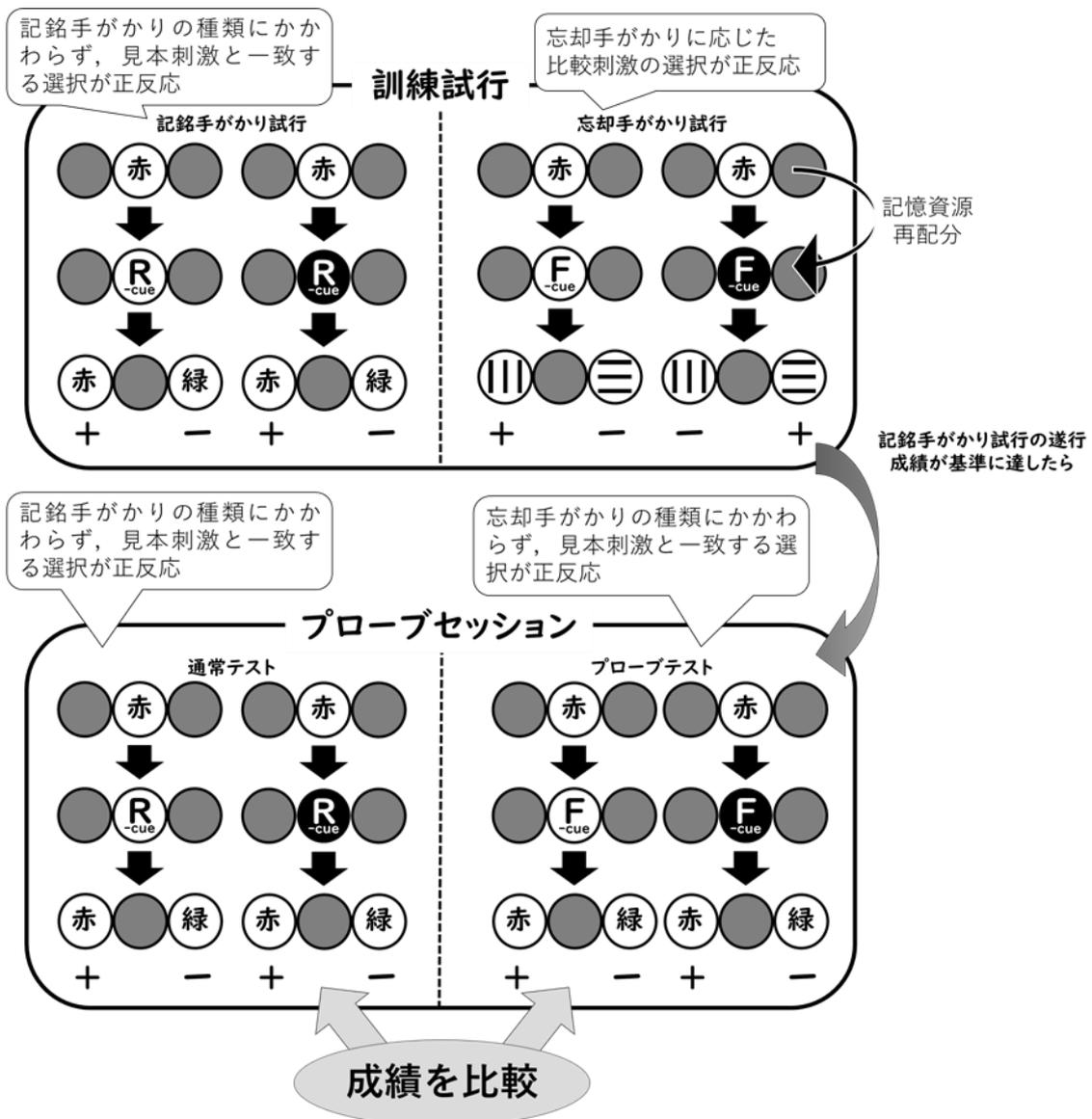


図1-6. Roper et al. (1995) の手続き。Rは記銘手がかりを，Fは忘却手がかりを示す。+は強化を，-は非強化をそれぞれ示す。

要があった。したがって、忘却手がかり試行は、後の記憶テストが行われない見本刺激から、後の置換え課題における選択反応に必要な忘却手がかりへと、記憶資源の再配分を促す手続きとなっていた。このような訓練を行った上で、プローブテストとして忘却手がかりに続けて見本刺激の記憶テストを行った時、記銘手がかりに続く通常テストと比較して有意な成績の低下が認められた。Roper et al. (1995)は、忘却手がかり試行において見本刺激の記憶を必要としない同時弁別課題を行い、正しい選択には報酬を与えた。また、忘却手がかり試行では弁別課題を行うため、忘却手がかり後に提示されるテスト刺激に対する注意は向けられたままであり、忘却手がかりに続けてテスト刺激が提示されることは予測可能であったと考えられる。以上のように、忘却手がかりに続く記憶テストの省略により、報酬機会の省略を信号する忘却手がかりによって喚起された条件性フラストレーションの影響や、訓練時には忘却手がかりに続く比較刺激の提示が省略されたため、プローブテスト時の忘却手がかりに続く比較刺激の提示に対して、注意を向けていなかったことなど、Roper & Zentall (1993)が指摘した、省略法において問題となる非記憶的な要因は統制されていた。また、記憶テストも置換え課題も、ともに2つの比較刺激に対する同時弁別課題であったため、それぞれの課題で求められる反応型も一致していた。したがって、Roper & Zentall (1993)が指摘した、置換え法で問題となる、記憶テストと置換え課題の反応型の不一致により、訓練時に忘却手がかりに続けて求められた反応型が、プローブテストの遂行に干渉した可能性は統制されていたと考えられる。加えて、Roper et al. (1995)は、忘却手がかり試行において、見本刺激の提示後、使用する2種類の忘却手がかりのうちどちらか一方を提示した。そして置換え課題では、先行する忘却手がかりと対応した弁別刺激の選択を求めた。すなわち、置換え課題の遂行には、先行する忘却手がかりがどちらであったのかについての記憶を維持する必要がある。したがって、この置換え課題は、テストされない見本刺激から、置換え課題に必要な忘却手がかりへの記憶資源再配分を促す課題であった。以上のように、Roper et al. (1995)はハトの指示忘却の検討において、Roper & Zentall (1993)が提案した、忘却項目から記銘項目へと記憶資源再配分を促す、ヒトに対して用いられる課題に類似する指示忘却手続きが有効であることを示した。

Kaiser et al. (1997)は、Roper et al. (1995)がなお統制することのできなかった、新たな非記憶的な要因について指摘した。Kaiser et al. (1997)によると、Roper et al. (1995)は、記銘手がかり試行と忘却手がかり試行で提示された刺激の維持処理の負荷が異なる。この維持処理の違いがプローブテストでの成績の低下に影響している可能性が考えられる。す

なわち、記銘手がかり試行においては、見本刺激の維持処理を行った後、見本合せ課題を遂行する上で記銘手がかりの維持処理を行う必要はない。それに対し、忘却手がかり試行においては、見本刺激の維持処理を行った後、置換えテストに必要な忘却手がかりの維持処理を行う必要がある。したがって、忘却手がかりが提示された試行のほうが、記銘手がかりが提示された試行よりも維持処理による負荷が大きかったと考えられる。Roper et al. (1995) で報告されたプローブテストの成績低下は、能動的なリハーサル制御による忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分ではなく、見本刺激を受動的に処理したうえで、その後、さらに忘却手がかりを処理したことによる干渉によっても説明しうる。

Kaiser et al. (1997) は、Roper et al. (1995) と同じように、遅延見本合せ課題でハトを訓練した。赤色あるいは緑色の見本刺激の提示後、遅延時間に、2種類の記銘手がかりのどちらか一方 (e.g., ドット刺激とリング刺激), あるいは2種類の忘却手がかりのどちらか一方 (e.g., 垂直線分と水平線分) を提示した。訓練試行では、4種類 (記銘手がかり試行2種類, 忘却手がかり試行2種類) のテストを行った。すなわち、(1) 記銘手がかりに続けて、赤色と緑色の比較刺激を同時提示し、見本刺激と一致する選択を正反応とする“記銘”試行、(2) 記銘手がかりに続けて、記銘手がかりとして使用する2種の刺激 (e.g., ドット刺激とリング刺激) を同時提示し、現在の試行で提示された記銘手がかりと一致する選択を正反応とする“記銘手がかり見本合せ”試行、(3) 忘却手がかりに続けて、忘却手がかりとして使用する2種の刺激 (e.g., 垂直線分と水平線分) を同時提示し、現在の試行で提示された忘却手がかりと一致する選択を正反応とする“忘却手がかり見本合せ”試行、(4) 忘却手がかりに続けて、三角形刺激と X 刺激を同時提示し、先行する忘却手がかりに問わず一方の刺激の選択 (e.g., 常に三角形刺激を選択) を正反応とする“忘却／弁別”試行でハトを訓練した (図 1-7)。つまり、忘却手がかり試行と同じように、記銘手がかりを提示した試行においても指示手がかりに対する維持処理を行うことが課題を遂行する上で必要となる手続きを構築することにより、維持処理の負荷の大きさを統制した。このような訓練を行った上で、プローブテストとして忘却手がかりに続けて見本刺激の記憶テストを行った時、記銘手がかりに続く見本刺激の記憶テストと比較して有意な成績の低下が認められた。

以上のように、Roper & Zentall (1993) が提案した、動物を対象とした指示忘却研究において、後のテストの不在を信号された項目から、後のテストを信号された項目への記憶資源の再配分を促す、ヒトにおいて用いられるような指示忘却手続きを用いることの有効性が示されている (Roper et al., 1995; Kaiser et al., 1997)。しかしながら、Roper et al. (1995) や

Kaiser et al. (1997) は従来の動物における指示忘却手続きと同様に、1 試行につき 1 つの項目しか使用しないものであった。したがって、忘却手がかり試行において記憶資源の再配分が促されていたとはいえ、記憶資源再配分の利点はヒトにおける指示忘却手続きほど大きくなかったかもしれない。

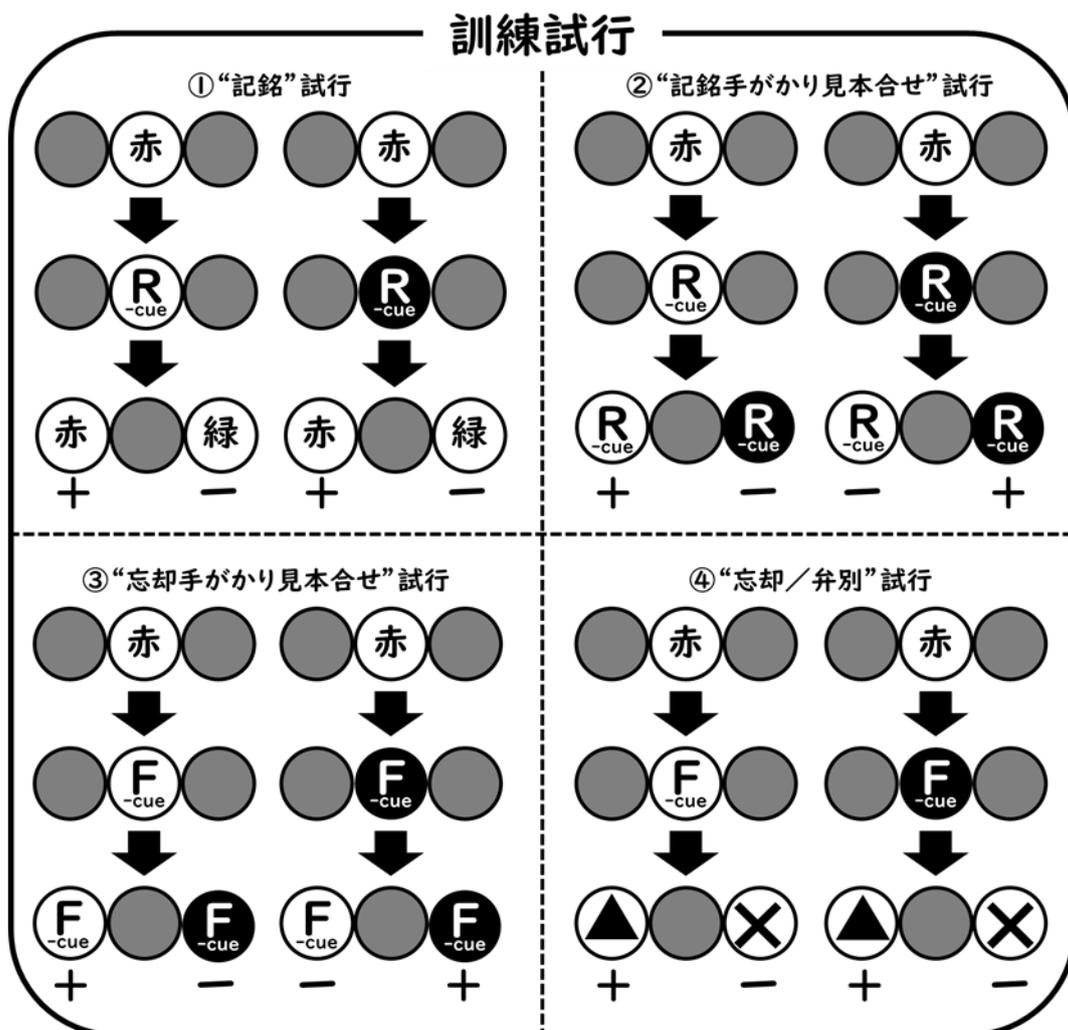


図1-7. Kaiser et al. (1997) における訓練試行の手続き。Rは記銘手がかりを、Fは忘却手がかりを示す。+は強化を、-は非強化をそれぞれ示す。

### 1-8. ラットを対象とした指示忘却研究

自動化装置を用いた長期間の実験に適していることから、動物における指示忘却研究の多くは、ハトを対象としている。一方で、哺乳類の代表的な実験動物であるラットにおいても、指示忘却の検討が行われてきた。しかしながら、ラットを対象とした指示忘却研究例は

多くなく、Roper & Zentall (1993) が指摘した非記憶的な要因による要因を排除した上で指示忘却効果を示した研究は報告されていない。

例えば、津田 (1989) は、8 方向放射状迷路を使用してラットにおける指示忘却を検討した。まず津田 (1989) では、放射状迷路のランダムに選ばれた 3 本のアームへの強制選択を行った。その後、放射状迷路の中央プラットホームにおいて、記銘手がかり (e.g., ホロホロボザー) あるいは忘却手がかり (e.g., 白熱球の点灯) を提示した。記銘手がかりに続けては、8 方向放射状迷路のすべてのアームを開放し、5 選択までを認めた自由選択課題を行った。強制選択で進入しなかったアームには餌ペレットが設置され、正反応となった。一方で忘却手がかりに続けては、自由選択走行を与えず、試行を終了した。このような訓練の後、忘却手がかりの提示に続けて、プローブテストとして自由選択課題を行った。しかし、プローブテストの成績と記銘手がかり後の通常テストの成績に差は認められなかった。指示忘却効果が認められなかった要因としては、用いた手がかりの種類が影響していると考えられる。津田 (1989) が指示手がかりとして用いたのは、ホロホロボザーと白熱球の点灯であった。しかし、このような音刺激や光刺激は、ラットにとって判別しやすいものではない (山田ら, 2007)。すなわち、ラットが提示された刺激を、後のテストの有無を信号する“指示手がかり”と認識しなかったために、プローブテストの成績が通常テストと同程度であった可能性が考えられる。加えて、津田 (1989) は忘却手がかり試行におけるテストを行わない省略法を用いたことから、仮に指示忘却効果が得られたとしても、Roper & Zentall (1993) が指摘した条件性フラストレーションや予期せぬ記憶テストに対する不注意、驚愕反応など、非記憶的な要因によるテスト成績への影響の可能性を否定できなかったと考えられる。

Miller & Armus (1999) は、オペラント箱を用いた指示忘却手続きによって、ラットにおける指示忘却を検討した。オペラント箱にはランプが 2 つ並んでおり、そのそれぞれのランプの下に反応レバーがあった。見本刺激はどちらか一方のランプの点灯であった。遅延時間の中に、記銘手がかり (e.g., 装置の照明の点灯) あるいは忘却手がかり (e.g., 装置の照明の消灯) を提示した。訓練時の記銘手がかり試行には、記銘手がかりに続く 5 秒の遅延時間の後、点灯したランプの下にあるレバーを押すことが正反応となる選択課題を行う R 試行と、記銘手がかりの提示後の遅延時間と記憶テストの間に、もう一度記銘手がかりを提示する RR 試行の 2 種類があった。同様に、訓練時の忘却手がかり試行には、忘却手がかりに続く 5 秒の遅延時間の後、記憶テストを行わずにその試行を終了する F 試行と、忘却手がかりの提示後の遅延時間の後に、もう一度忘却手がかりを提示する FF 試行の 2 種類があっ

た。プローブテストには、忘却手がかりの提示と 5 秒の遅延時間に続けて記憶テストを行う F プローブ試行と、忘却手がかりの提示と 5 秒の遅延時間の後に記銘手がかりを提示し、それに続けて記憶テストを行う F-R プローブ試行、記銘手がかりの提示と 5 秒の遅延時間の後に忘却手がかりを提示し、それに続けて記憶テストを行う R-F プローブ試行の 3 種類があった。その結果、R 試行の方が F-R プローブ試行よりも好成績であった。また、RR 試行の方が F プローブ試行と F-R プローブ試行よりも成績が良く、R-F プローブ試行の方が、F プローブ試行と F-R プローブ試行よりも好成績であった。しかし、Miller & Armus (1999) は、忘却手がかり試行において記憶テストを行わない省略法を用いた。したがって、Miller & Armus (1999) が示した結果については、Roper & Zentall (1993) が指摘した条件性フラストレーション等の非記憶的な要因が、F 試行や F-R 試行に影響した可能性が残ると考えられる。

Grant (1982) は、T 字型迷路を使用して、ラットにおける指示忘却を検討した。T 字型迷路の左右どちらかの走路への強制走行を見本刺激として、その後の遅延時間に、スタートボックスにおいて記銘手がかり (e.g., 40/ 秒の頻度で提示されるクリック音と照明の点灯) あるいは忘却手がかり (e.g., 2.5/ 秒の頻度で提示されるクリック音と照明の消灯) を提示した。記銘手がかりに続けては、強制走行とは逆の走路への進入が正反応となる自由選択課題を行った。忘却手がかりに続けては、記憶テストを行わず、試行を終了するか (no-test 群)、あるいは左右の走路の入口を閉じ、選択地点で餌を与えるか (no-choice 群) のどちらかであった。すなわち、no-test 群には省略法を用いた、no-choice 群には置換え法を用いた指示忘却課題を行った。訓練後のプローブテストにおいて、両群とも有意な成績の低下が認められた。しかしながら、省略法を用いた no-test 群においては、先に述べた条件性フラストレーションや不注意、驚愕反応などの干渉が否定できない。また置換え法を用いた no-choice 群においても、記憶テストと置換え課題で異なる反応型が求められていた。すなわち、訓練時において、忘却手がかりの提示後に求められた反応は、左右の走路の選択地点に提示された餌を取得するという反応であった。一方で、記憶テストで求められた反応は、強制走行とは逆の走路への進入であった。したがって、忘却手がかりの提示後に記憶テストを行うプローブテストにおいて、訓練時の、忘却手がかりに続く置換え課題で求められた、左右の走路の選択地点における餌の探索行動が、プローブテスト時に求められた左右の走路の選択課題の遂行に干渉した可能性がある。以上のように、Grant (1982) においても、プローブテスト時の成績低下は能動的なリハーサル制御ではなく、非記憶的な要因によるもの

であることを否定できない。

谷内・坂田・上野 (2013)は、8 方向放射状迷路を使用して実験を行った。まず、ランダムに選択された 4 本のアームに餌ペレットを、残りの 4 本にはネジを設置し、すべてのアームへの進入を求める自由選択走行を行った。その後の遅延時間において、ラットはアルミ製あるいは透明樹脂製の 2 種類の待機ケージのどちらかに留められた。それぞれのケージは記銘手がかりあるいは忘却手がかりとして扱われた。記銘手がかりに続けては、遅延時間前の自由選択走行時にネジが設置された 4 本のアームへの進入が正反応となる、自由選択課題を行った。正反応のアームには、報酬として米爆ぜ菓子が設置された。選択可能なアームの本数は 4 本であった。忘却手がかりに続けては、自由選択走行時にネジが設置されたアームへの強制選択課題を行った。強制選択で進入するアームには、米爆ぜ菓子が設置された。このような訓練の後、忘却手がかりに続くプローブテストを行ったところ、記銘手がかり後の通常テストと比較して、有意な成績の低下が認められた。谷内ら(2013)の用いた手続きは、忘却手がかり試行において、米爆ぜ菓子の設置された 4 本のアームへの強制選択課題を行うことで報酬機会を確保した。したがって、省略法で問題となる条件性フラストレーションや、訓練時の課題の省略による、プローブテスト時の不注意の影響については統制されていたといえる。一方で、記銘手がかりの提示後の記憶テストと忘却手がかりの提示後の置換え課題は、4 本のアームへの進入という点では同じ反応型を求める課題であった。しかし、訓練時の忘却手がかり試行で経験した“入口が開いているアームに進入する”という反応型が、プローブテスト時の自由選択反応に干渉した可能性も考えられる。すなわち、谷内ら (2013) 自身が指摘しているように、忘却手がかり試行ではドアの開いているアームへの選択は必ず強化されたことから、ラットは忘却手がかり後にはドアの開いているアームへ“無差別的に”反応することを学習し、このことがプローブテストにおける成績の低下の原因である可能性が排除されない。したがって、谷内ら(2013)においても、置換え法で問題となる反応型の一致性について、完全に統制されていたとは言い難い。

以上のように、従来のラットを対象とした指示忘却研究は、Roper & Zentall (1993)が指摘した非記憶的な要因を十分に統制したうえで指示忘却を報告した研究例はない。また Roper et al. (1995) や Kaiser et al. (1997) のような、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す指示忘却手続きを用いた研究も報告されていない。

## 1-9. 本研究の位置づけ

ところで、ヒトのように複雑な“脳”を持たないヒルやセンチュウなどの原始的な動物も、自らの生命の維持に必要な餌や光などの刺激に接近したり、自らに害をなす嫌悪刺激を回避したりする。したがって、これらの生物は外界を認識して対応する“受動的な”心の働きは有していると考えられる (e.g., Sasakura & Mori, 2013)。これに対し、ヒトは、外界の刺激に受動的に対応するのみならず、自らの状況を俯瞰して認識する能力や、他者の置かれた状況を推察し、慮る心を持つ。そして、自らや他者の状態の推察に基づいて行動を変容させることができる。これらの心の機能やその進化については、近年、メタ認知や共感の認知過程などの領域において積極的に研究されている (e.g., Beran, 2015; Yamamoto, Humle, & Tanaka, 2009)。しかし、外界の情報を受動的に処理する原始的な心から、世界について能動的に考え、自らや他者について考える心が発達した過程については、いまだに不明な点が多い。その隔たりを埋める方法の一つが、本研究が対象とする能動的なリハーサル処理の制御である。本研究は、近年盛んに研究されている「社会の中で他者の心を理解する心」への認知能力の進化の過程について、受動的な心から能動的な心が生まれたミッシングリンクを埋めようとする視点を提案する。その観点から、“受動的な”心と自省的な心をつなぐと考えられる“能動的な”リハーサル制御能力との関連が指摘されている指示忘却について、ラットを対象に検討を行う。

動物における初期の指示忘却研究について包括的かつ批判的に検討した Roper & Zentall (1993) は、ヒトとヒト以外の動物における指示忘却手続きの違いについて指摘した。すなわち、ヒトにおける指示忘却手続きは、1 試行につき複数の記銘項目と忘却項目が提示される。したがってテストの不在を信号された忘却項目のリハーサルを停止し、テストを信号された記銘項目へと記憶資源を再配分することに利点がある。一方で、従来の動物における手続きは、1 試行につき1つの項目しか提示しない。したがって、忘却項目のリハーサルを停止することに課題を遂行する上での利点はない。この Roper & Zentall (1993) の主張は、記憶資源再配分型の手続きによってハトの指示忘却を検討した Roper, et al. (1995) や、Kaiser et al. (1997) によって裏付けられた。鳥類であるハトとヒトをはじめとする霊長類において、指示忘却の検討に記憶資源再配分型の手続きが有効である場合、その要因としては大きく2つが考えられる。第1に、鳥類と霊長類の共通の祖先から、指示忘却が生じる要因と考えられるワーキングメモリの能動的な制御能力が受け継がれた可能性が考えられる。そうであるならば、同様のワーキングメモリの能動的な制御能力が、これらの種と共通の祖

先をもつ非霊長類の哺乳類においても広く認められることが予測される。すなわち、ラットにおいても記憶資源再配分型の指示忘却手続きが有効である可能性が高い。第 2 に、容量に限界のあるワーキングメモリを能動的に制御し、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、鳥類と霊長類が、それぞれ独自にワーキングメモリの能動的な制御能力を進化させた可能性が考えられる。そうであるならば、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な制御能力を持たないかもしれない。あるいは、そのメカニズムが鳥類や霊長類と大きく異なる可能性も考えられる。このように、ワーキングメモリの能動的な制御能力の系統発生的な起源について検討するためには、非霊長類の哺乳類を対象とした、記憶資源再配分型の指示忘却手続きによる検討が必要である。

本研究では、ラットを対象とした指示忘却の実験的検討について報告する。実験 1 では、8 方向放射状迷路を用いた記憶資源再配分型の手続きにより、ラットの指示忘却を検討した。実験 2 では、実験 1 で得られた成績を向上させるため、被験体数を増やすとともに、手続きを改良してラットの指示忘却の検討を行った。実験 3 では、実験 2 で得られた指示忘却効果が、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分によるものである可能性について検討した。実験 4 では、実験 2 で得られた指示忘却効果が、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習を行ったという、能動的なリハーサル制御以外の要因に起因する可能性について検討した。また、実験 1 から実験 4 では、課題方略や習得水準が個体ごとに異なる可能性が認められた。これらの個体差について統制するために、新たな装置を用いた指示忘却課題を考案した。実験 5 では、指示忘却の検討の前提となる、新たな実験装置における見本合せ課題をラットが習得できるか検討した。能動的なリハーサル制御に関連する現象として、系列位置効果の初頭効果がある。実験 6 では、系列位置課題を組み込んだ指示忘却課題を考案し、検討した。以上のように、本研究では指示忘却の検討を通じて、非霊長類の哺乳類であるラットが能動的なリハーサル制御能力を持つ可能性について検討することを目的とした。

## 第2章 ラットにおける記憶資源再配分型の手続きを用いた指示忘却の検討

動物を対象とした指示忘却手続きでは、典型的に、見本刺激の提示後、後の記憶テストを信号する記銘手がかり、あるいは後の記憶テストの不在を信号する忘却手がかりを提示する。初期の動物を対象とした指示忘却研究では、記銘手がかりに続けては見本刺激の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省略法、あるいは忘却手がかりに続けて見本刺激の記憶を必要としない課題を行う置換え法が用いられてきた。忘却手がかりに続く抜き打ちの記憶テストであるプローブテストの成績が、通常の記銘手がかり後のテストよりも低くなる指示忘却効果が認められたことから、動物もヒトのような能動的なりハサル制御能力を持つと主張された。

非霊長類の代表的な実験動物であるラットにおいても、省略法 (e.g., Grant, 1982, no-test 群; Miller & Armus, 1999; 津田, 1989) や、置換え法 (e.g., Grant, 1982, no-choice 群; 谷内ら, 2013) を用いて指示忘却の検討が行われてきた。しかしこれらの研究は、Roper & Zentall (1993) が指摘した非記憶的な要因を十分には統制できていないと考えられる。すなわち、省略法を用いた場合、訓練時に忘却手がかりに続くテストを省略するため、忘却手がかりに対して生じた報酬機会の省略と関連する条件性フラストレーションが、プローブテスト時の成績に影響した可能性がある。また、訓練時に忘却手がかりに続くテストが省略されたため、プローブテスト時に忘却手がかりに続けて提示されたテスト刺激に対し、注意を向けていなかった可能性や、予期せぬ記憶テストに対する驚愕反応がテスト遂行に干渉した可能性が考えられる。また、置換え法を用いた場合、記憶テストと置換え課題で求められる反応型が異なる場合、置換え課題で求められた反応型が記憶テストの遂行に干渉する可能性がある。

以上のように、ラットを対象とした指示忘却研究において、Roper & Zentall (1993) が指摘した非記憶的な要因を統制した上で、指示忘却効果を報告した研究は存在しないと考えられる。また、ラットを対象とした指示忘却研究では、Roper & Zentall (1993) が提案した、記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示することにより、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す、ヒトにおいて用いられるような指示忘却手続きを用いた研究は報告されていない。ハトを対象とした Roper et al. (1995) は、記銘手がかり試行においては見本刺激と一致する選択が正反応となる記憶テストを行うが、忘却手がかり試行においては、見本刺激に続けて提示された忘却手がかりと対応した比較刺激の選択 (e.g., 忘却手がかり

が青色刺激であれば垂直線分、忘却手がかりが白色刺激であれば水平線分)が正反応となる置換え課題を用いた実験を行った。すなわち、後の記憶テストがない見本刺激から、後の置換え課題で必要となる忘却手がかりへと記憶資源の再配分を促す手続きを用いた。通常テストと比較して、プローブテストにおける成績の低下が認められたことから、ハトを対象とした指示忘却の検討において、この記憶資源再配分型の指示忘却手続きが有効であることが示された。

鳥類であるハトとヒトをはじめとする霊長類において、指示忘却の検討に記憶資源再配分型の手続きが有効である場合、2つの可能性が考えられる。すなわち、鳥類と霊長類の共通の祖先から、指示忘却が生じる要因と考えられるワーキングメモリの能動的な制御能力が受け継がれた可能性と、ワーキングメモリの能動的な制御が、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、鳥類と霊長類が、それぞれ独自にワーキングメモリの能動的な制御能力を進化させた可能性である。前者の場合、鳥類や霊長類と共通の祖先をもつ非霊長類の哺乳類においても、ワーキングメモリの能動的な制御が広く認められることが予測される。すなわち、ラットにおいても記憶資源再配分型の指示忘却手続きが有効である可能性が高い。後者の場合、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な制御能力を持たないか、あるいは、そのメカニズムが鳥類や霊長類と大きく異なる可能性も考えられる。このように、ワーキングメモリの能動的な制御能力の系統発生的な起源について検討するためには、非霊長類の哺乳類を対象とした、記憶資源再配分型の指示忘却手続きによる検討が必要である。

そこで本研究は、非霊長類の代表的な実験動物であるラットを用いた、記憶資源再配分型の指示忘却手続きを開発し、検討を行うことを目的とした。実験1では、ハトを対象とした Roper et al. (1995)で有効であった記憶資源再配分型の指示忘却手続きが、ラットにおいても有効であるのかを検討した。すなわち、ヒトに対して用いられるような、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す手続きを使用して、ラットにおける指示忘却の検討を行った。加えて、視覚刺激を利用した遅延見本合せ課題を行った Roper et al. (1995)は、従来の動物における指示忘却実験のように、1試行につき1つの項目の記憶をテストするか否かであった。したがって、再配分できる記憶資源は最小限のものであったと考えられる。対して実験1は、8方向放射状迷路を使用することにより、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示することを目指した。したがって、Roper et al. (1995)の用いた手続きよりも、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分することが有効になる手続きを構築した。

実験 1 では、記銘手がかりによって、後のテストが信号された項目の記憶がテストされた通常テストと比較して、忘却手がかりによって、後のテストが信号されなかった項目の記憶がテストされたプローブテストにおける成績が低下するか検討した。実験 2 では、実験 1 で得られた指示忘却の予備的な証拠をもとに、手続きを改良するとともに被験体数を増やすことでラットにおける指示忘却を検討した。実験 3 では、実験 2 で得られた指示忘却効果が、能動的なりハーサル制御によって、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことで得られたものであるのか検討した。記銘手がかりと忘却手がかりを活用することによって記憶資源の再配分が可能になるならば、忘却手がかりが提示されることによって、記銘項目へと記憶資源が再配分できる条件の方が、忘却手がかりが提示されないため、記憶資源を再配分できない条件よりもテスト成績が優れると予測された。実験 4 では、実験 2 で得られた指示忘却効果が、能動的なりハーサル制御に起因するものではなく、単に忘却手がかりが提示されたアームを避ける学習が原因である可能性を検討した。ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避けているならば、正反応となるアーム以外のアームに記銘手がかりを提示した条件よりも、忘却手がかりを提示した条件のテスト成績が優れると予測された。

## 2-1. 実験1

ラットを用いた指示忘却研究は、省略法 (e.g., Grant, 1982, no-test 群; Miller & Armus, 1999; 津田, 1989) や、置換え法 (e.g., Grant, 1982, no-choice 群; 谷内ら, 2013) において報告例がある。しかしながら、これらの研究は Roper & Zentall (1993)が指摘した、プローブテスト時の成績低下における非記憶的な要因を十分には統制できていない。すなわち省略法を使用した場合、訓練時に、記銘手がかり試行では記憶テストを行うのに対し、忘却手がかり試行では記憶テストを省略する。したがって、忘却手がかりが報酬機会の省略を信号することにより生じた条件性フラストレーションが、忘却手がかりに記憶テストが続けられるプローブテストの遂行に干渉した可能性がある。あるいは、訓練時に忘却手がかり試行でテストが省略される経験をしたため、プローブテスト時に提示されたテスト刺激に注目を向けなかった可能性や、予期せぬ記憶テストに対する驚愕反応がテスト成績に影響した可能性も考えられる (e.g., Grant, 1982, no-test 群; Miller & Armus, 1999)。忘却手がかり試行において、見本刺激の記憶を必要としない課題を与える置換え法を用いた場合でも、記銘手がかり試行の記憶テストで求められる反応型と、忘却手がかり試行の置換え課題で求められる反応型や、選択反応の必要性が一致しない場合、忘却手がかり試行における反応型がプローブテスト時の記憶テストの遂行に干渉することが考えられる (e.g., Grant, 1982, no-choice 群; 谷内ら, 2013)。

前述のように、Roper & Zentall (1993)は、ヒトにおいて用いられるような忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す手続きを使用することで、動物における真の指示忘却を示すことができると指摘した。ハトを対象とした Roper et al. (1995)は、記銘手がかり試行には見本刺激と一致する刺激が正反応となる同時弁別課題を行い、忘却手がかり試行には提示された忘却手がかりと対応した比較刺激の選択を求める同時弁別課題を行った。すなわち、忘却手がかり試行において、見本刺激の記銘から忘却手がかり自体の記銘へと記憶資源の再配分を促す記憶資源再配分型の手続きが用いられた。加えて Roper et al. (1995)の手続きは、忘却手がかりがテストや報酬機会の省略を信号せず、記憶テストも置換え課題も、ともに同時弁別課題であったことから、Roper & Zentall (1993)が指摘した非記憶的な要因も統制した上で、プローブテストにおける成績の低下を報告した。この結果は、動物における真の指示忘却を示すためには、ヒトにおいて用いられるような記憶資源再配分型の手続きを用いることが必要であるとした、Roper & Zentall (1993)の指摘を支持するものである。

鳥類であるハトと、ヒトをはじめとする霊長類において、指示忘却の検討に記憶資源再配分型の手続きが有効である場合、鳥類と霊長類の共通の祖先から、指示忘却が生じる要因と考えられるワーキングメモリの能動的な制御能力が受け継がれた可能性と、鳥類と霊長類が、それぞれ独自にワーキングメモリの能動的な制御能力を進化させた可能性の 2 つが考えられる。したがって、ワーキングメモリの能動的な制御能力の系統発生的な起源について検討するためには、非霊長類の哺乳類を対象とした、記憶資源再配分型の指示忘却手続きによる検討が必要である。

そこで実験 1 では 8 方向放射状迷路を使用し、非霊長類の代表的な実験動物であるラットにおける指示忘却を検討することを目的とした。複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示し、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す、ヒトで用いられる指示忘却手続きの要素を取り入れた手続きを開発し、ラットにおける指示忘却を検討した。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、遅延インターバル、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。実験 1 における放射状迷路のアームの構成は、表 2-1 に示した。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、訓練試行と同じ記銘手がかりに続く通常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、通常テスト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、その記憶資源を記銘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。

表2-1. 実験1および実験2の指示忘却課題におけるアーム構成

	記銘段階		通常テスト	プローブテスト
	中央餌皿	先端餌皿		
1本	餌なし	記銘手がかり	大報酬	テストから除外
2本	餌なし	忘却手がかり	テストから除外	大報酬(1本)／テストから除外(1本)
5本	餌あり	記銘手がかり	無報酬	無報酬

## 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食餌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ホームから 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）、チョコレートチップ（1 粒 150 mg）、米爆ぜ菓子（1 粒 25 mg）を用いた。遅延インターバル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** (1) 予備訓練 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、チョコレートチップ、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 日から 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 日から 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、先端餌皿にチョコレートチップ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ホ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ホ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12cm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。

(2) 習得訓練 習得訓練の1試行は、記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3つの段階から構成された。記銘段階は、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(図2-1-a)。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、プラットホームに戻ってきたところで記銘段階は終了した。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レートチップ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、遅延インターバルへと移行した。遅延インターバルでは、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、ドアを閉じること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(図2-1-b)。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、第 1 段階 (第 1-5 ブロック) が 6 選択、第 2 段階 (第 6-10 ブロック) が 3 選択、第 3 段階 (第 11-18 ブロック) が 2 選択、第 4 段階 (第 19-36 ブロック) が 3 選択であった。

(3) プローブセッション 習得訓練を 36 ブロック行った後、プローブセッションに移行した。プローブセッションでは、習得訓練と同じ、記銘手がかりに続く記憶テストである通常テストに加え、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 粒が設置された (図 2-1-c)。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 ブロックのうち通常テストは 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。

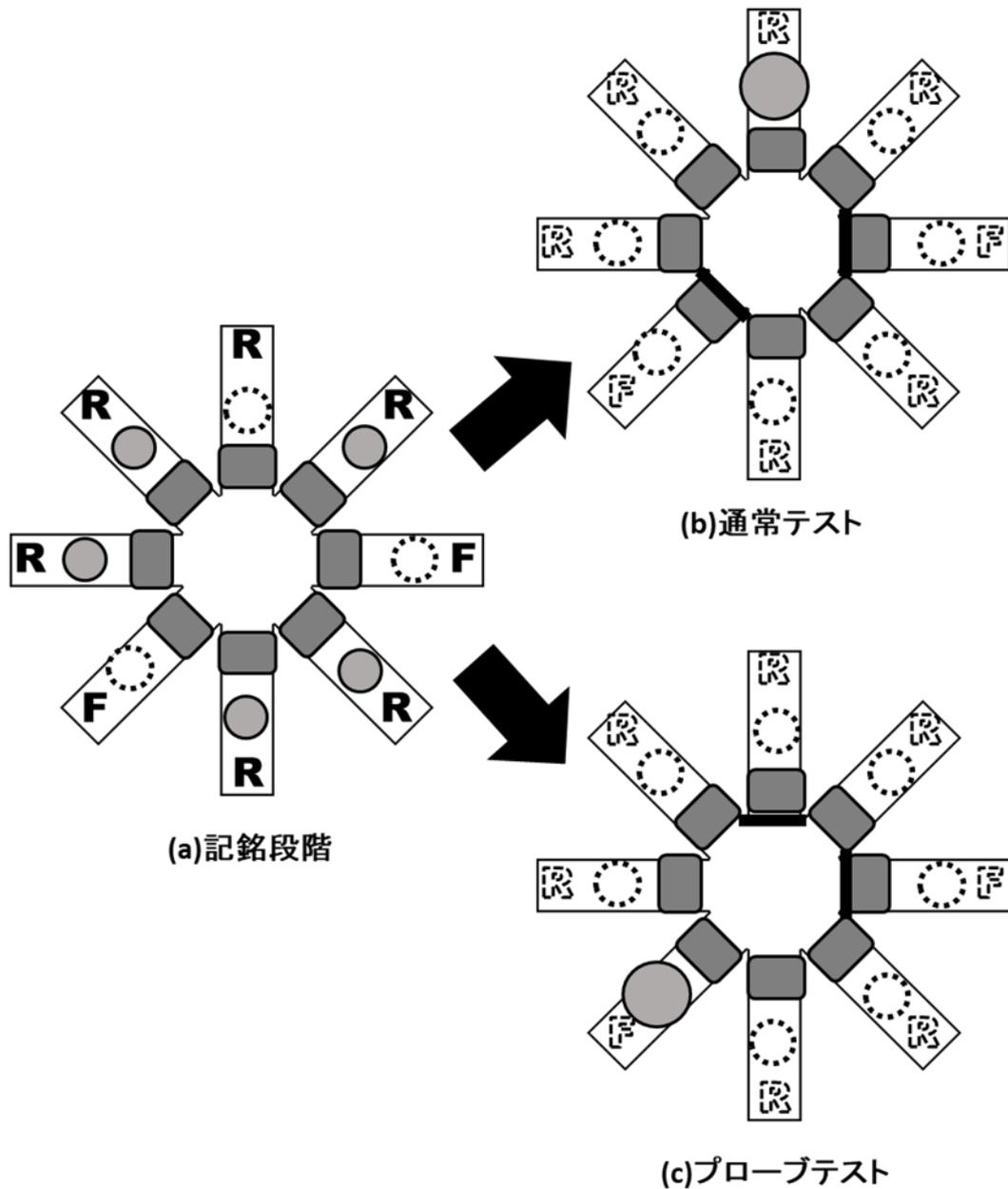


図2-1. 実験1の指示忘却課題の概観. 色付きの円は餌ペレットが設置されたことを示す. 設置された餌ペレットは, 1粒 (a) あるいは10粒 (b, c) であった. 点線の円は餌ペレットが設置されなかったことを示す. 実線のRは記録手がかりが設置されたことを, 実線のFは忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 点線のRは記録段階に記録手がかりが設置されたことを, 点線のFは記録段階に忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 黒い長方形はアーム入口のドアが閉鎖されたことを示す. 灰色の四角形は障壁を示す.

## 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図 2-2 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、それぞれ第 1 段階（第 1-5 ブロック）が 6 選択、第 2 段階（第 6-10 ブロック）が 3 選択、第 3 段階（第 11-18 ブロック）が 2 選択、第 4 段階（第 19-36 ブロック）が 3 選択であった。6 選択が許可された第 1 段階においては、実際の獲得順位を与えた。3 選択が許可された第 2 段階と第 4 段階においては、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 選択が許可された第 3 段階においては、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

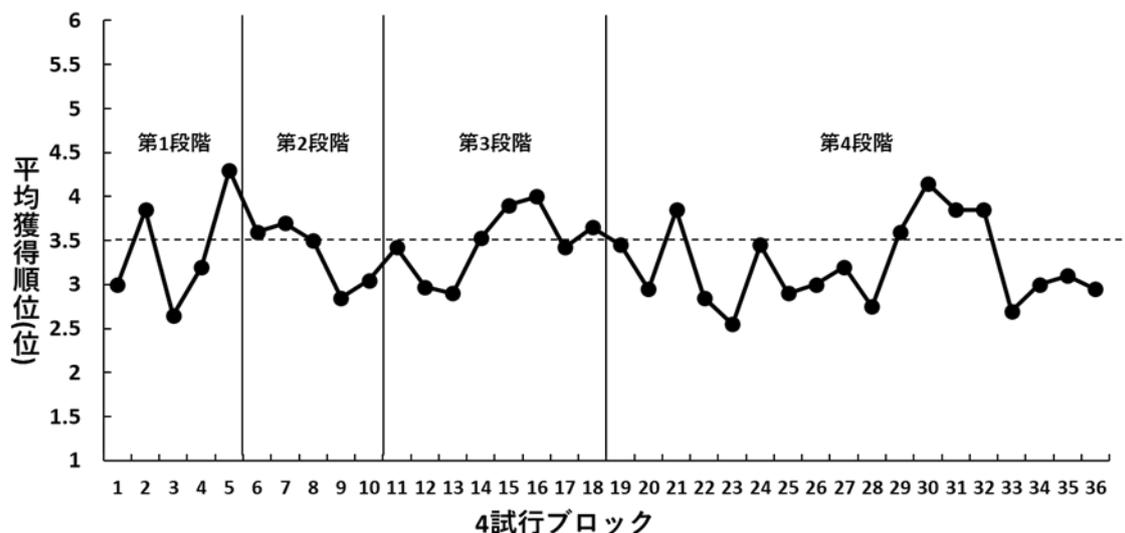


図2-2. 習得訓練における平均獲得順位(位). 実線は課題の習得段階の区切りを示す. 第1段階（第1-5ブロック）は6回、第2段階（第6-10ブロック）は3回、第3段階（第11-18ブロック）は2回、第4段階（第19-36ブロック）は3回のアームの選択をそれぞれ認めた. 破線はチャンスレベルの3.5位を示す.

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。

図 2-3 に、プローブセッションにおける通常テスト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、通常テストで 3.31 位、プローブテストで 3.93 位であった。通常テスト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、有意水準にはわずかに達しなかった( $t(4)=-1.97, p=.059$ )。

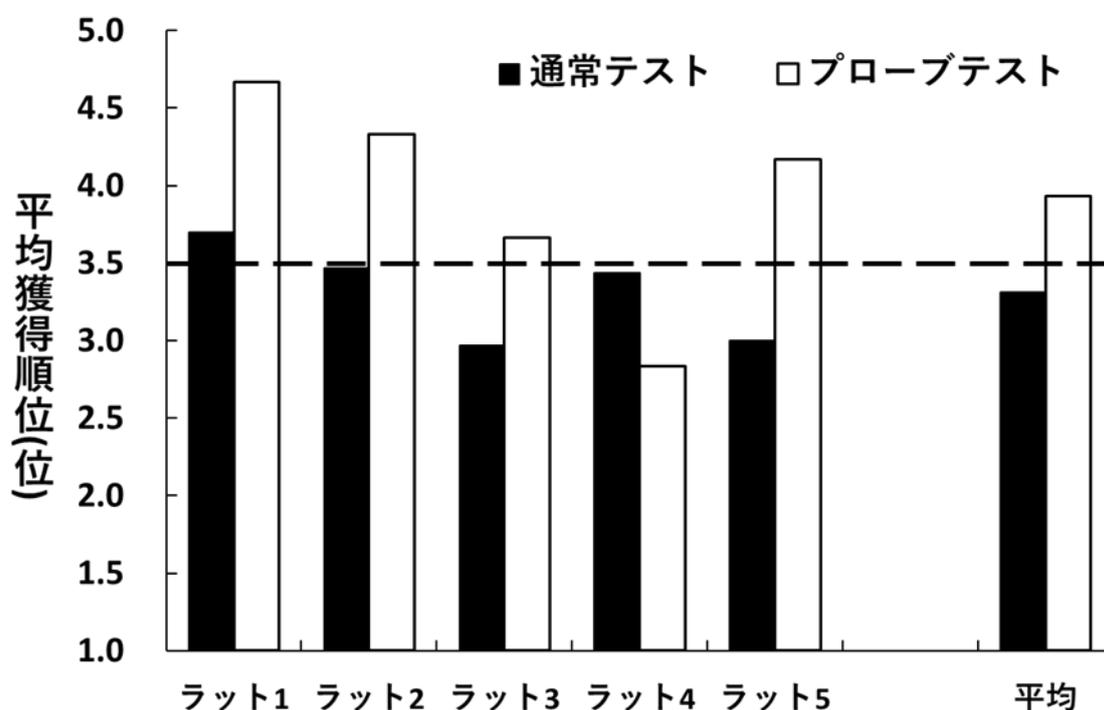


図2-3. プローブセッションにおけるラットごとの平均獲得順位(位) . 破線はチャンスレベルの3.5位を示す.

図 2-4 に、プローブセッションにおける通常テストとプローブテストの第 1 選択における平均正反応率を示した。破線はチャンスレベルを示す。一度進入したアームのドアは閉鎖され、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 16.67%となる。ラット 4 を除く 4 個体においてプローブテストと比較して通常テストの成績が優れた。一方で、通常テストの遂行成績は、全個体においてほぼチャンスレベル並みであった。全個体の第 1 選択の平均正反応率は、通常テストで 17.33%、プローブテストで 10%であった。通常テスト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、有意な水準には達しなかった( $t(4)=-1.24, p=.141$ )。

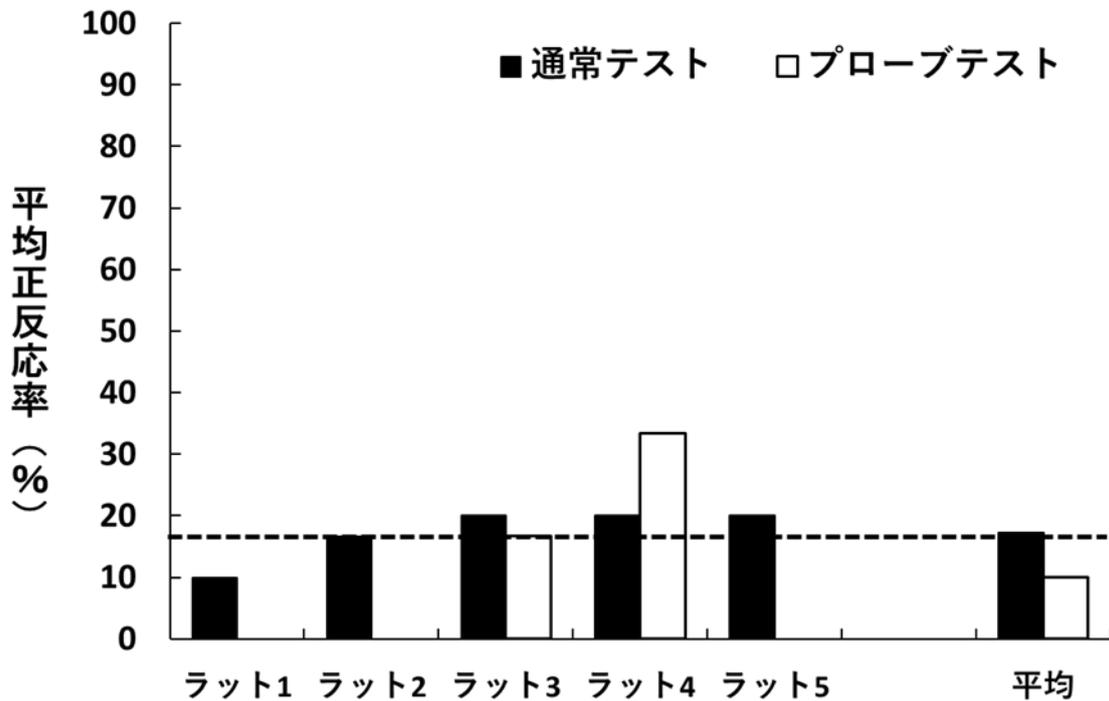


図2-4. プローブセッションにおけるラットごとの第1選択の平均正反応率(%). 破線はチャンスレベルの16.67%を示す.

### 考察

実験1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通常テストにおける遂行と比較して、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(図2-3)。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、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、予期せぬ記憶テストに対する不注意、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排除できない。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記憶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や、予期せぬ記憶テストに対する不注意、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字型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、忘却手がかり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。

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、記銘手がかり試行と忘却手がかり試行の違いは、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

却手がかり試行において、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。プローブセッションにおける通常テストでの第 1 選択の正反応率の母平均の 95% の信頼区間は、 $11.94 < \mu < 22.73$  であり、チャンスレベルの 16.67% との間に有意な差は認められなかった。この点からも、実験 1 における習得水準の低さが示されうる。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。実験 1 の記銘段階では、すべてのアームを開放し、ラットを任意の順でアームに進入させる自由選択課題を用いた。訓練が進むにつれ、一部の個体には直前に進入したアームと隣接するアームへと、順々に進入していく傾向が認められた。この記銘段階における隣接するアームへと順に進入する傾向が、テスト段階における遂行に干渉した可能性がある。ラットの隣接するアームへと進入する傾向を統制することが可能となる手続きの構築など、習得水準を向上させることが必要である。加えて、実験 1 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用いて、より高度に訓練した後のプローブテストにお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。

一方で、実験 1 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、通常テストで 3.31 位、プローブテストが 3.93 位であった。また、第 1 選択の平均背反応率は、通常テストで 17.33%、プローブテストが 10% 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、チャンスレベルとなることが期待される。すなわち、平均獲得順位は 3.5 位、第 1 選択の平均正反応率は 16.67% となることが期待される。これに対し、実験 1 におけるプローブテストでの平均獲得順位の母平均の 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平均獲得順位

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。同様に、第 1 選択の平均正反応率の母平均の 95%の信頼区間は、 $-8.51 < \mu < 28.51$  であり、統計的に有意な水準ではないものの、プローブテストにおける第 1 選択の平均正反応率は、絶対値においてチャンスレベルより低い 10%であった。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。実験 1 で用いた指示忘却課題における非記憶的な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。

## 2-2. 実験2

実験1では、8方向放射状迷路を使用して、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示する手続きにより、ラットの指示忘却を検討した。5匹中4匹において、記銘手がかりによる信号と一致する通常テストと比較して、忘却手がかりによる信号と矛盾するプローブテストにおける成績の低下が認められたものの、有意な水準にはわずかに達しなかった。その要因として、被験体数の少なさや課題の習得度の低さが考えられる。実験2では、実験1で得られた記憶資源再配分型の手続きの予備的な証拠に踏まえて、被験体数を増加させることで検定力を高めるとともに、実験1の手続き上の問題点を改良したうえで、ラットにおける指示忘却を検討した。

1 試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3段階で構成された。記銘段階は、放射状迷路の各アームにおける中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかり、あるいは忘却手がかりの餌を提示した。記銘段階では、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアームを1本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌があるアームを2本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアームを5本提示した。中央餌皿に餌ペレットが設置されなかった3本のアームには、テスト段階に報酬が設置される可能性があった。また、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアームはテスト段階で提示されたが、忘却手がかりが設置されたアームはテスト段階に提示されなかった。テスト段階では、先端餌皿に忘却手がかりが設置された2本のアームを除く、記銘手がかりを設置した6本のアームを提示し、中央餌皿に餌ペレットが設置されなかったアームへの進入が正反応となる自由選択課題を行った。このような習得訓練を行った後、プローブテストを低頻度で行った。プローブテストでは、通常のテスト試行では正反応であった“中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアーム1本”をテストから除外し、代わりに“中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌があるアーム1本”を提示した。実験2における各段階のアームの構成は、表2-1に示した。もしラットが記銘手がかりや忘却手がかりによってリハーサルを制御しているならば、指示手がかりの通りに正しくテストが行われた通常テストと比較して、指示手がかりとは矛盾するテストを行ったプローブテストにおける成績が低くなると予測される。

## 方法

**被験体** 実験経験のない生後約 90 日齢の Wistar 系アルビノオスラット 10 匹を用いた。実験開始時の平均体重は 250.3 g (243-257 g) であった。実験で与えられる餌以外に、1 日に 16 g の飼育飼料を与える食餌制限下で飼育した。

**装置** 実験 1 と同一の 8 方向放射状迷路を使用した。

**手続き** (1) 予備訓練 実験開始から 11 日間は、個別に 3 分間のハンドリングと、実験で使用する餌ペレット、チョコレートチップ、米爆ぜ菓子の馴致を行った。その後、装置内の自由探索訓練を 4 日間行った。自由探索訓練の終了後、障壁を乗り越える訓練は行わずに、強制選択訓練を 18 日間行った。それ以外の手続きは、実験 1 と同一であった。

(2) 習得訓練 予備訓練の完了後、習得訓練を開始した。習得訓練は、記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の 3 段階で構成された。記銘段階はすべてのアームに一度だけ進入を認める強制選択課題であった。アームの開閉順序は実験者がランダムに指定した。一度進入したアームはドアを閉じ、再進入はできなかった。ラットが 8 本すべてのアームに進入し、中央プラットホームへ戻ってきたところで記銘段階は終了した。記銘段階におけるアームの構成は、実験 1 と同じように、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが 1 本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームが 2 本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが 5 本であった (図 2-5-a)。これら 3 条件のアームの割付は、試行ごとにランダム化した。また、半数のラットには記銘手がかりとしてチョコレートチップ、忘却手がかりとして米爆ぜ菓子を、残り半数のラットにはその逆をそれぞれ割り当て、相殺した。記銘段階後の遅延インターバルでは、ラットを 3 分間待機ケージに留めた。遅延インターバルの終了後、テスト段階に移行した。テスト段階では、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあった 2 本のアームは、アーム入口のドアを閉鎖することでテストから除外し、残りの 6 本を用いた自由選択課題を行った。記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあったアームが正反応であり、大報酬として中央餌皿に餌ペレット 20 粒を設置した。中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームは、テストには提示したが報酬は設置しなかった (図 2-5-b)。ラットが一度進入したアームはドアを閉じ、再進入はできなかった。習得訓練は 1 日に 1 試行を行った。4 試行を 1 ブロックとして 17 ブロック (68 試行) を行った。選択可能なアーム数は、習得訓練の初期には大報酬を得

るまで最大 6 選択を認めたが、段階的に選択可能数を減らし、最終的には 3 選択までを認めた。進入を許可したアームの選択回数は、第 1 段階（第 1-3 ブロック）が 6 回、第 2 段階（第 4-5 ブロック）が 5 回、第 3 段階（第 6-8 ブロック）が 4 回、第 4 段階（9-17 ブロック）が 3 回であった。それ以外は実験 1 と同じであった。

(3) プローブセッション 習得訓練を 17 ブロック（68 試行）行った後、通常テストに加えてプローブテストを低頻度で行うプローブセッションに移行した。プローブテストでは、通常テストでは正反応となった中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあったアームの入口ドアを閉じ、テストから除外した。そして中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあった 2 本のアームのうち、1 本に大報酬として餌ペレット 20 粒を設置し、正反応とした（図 2-5-c）。アームの選択可能数は 3 回であった。プローブセッションは 4 試行を 1 ブロックとして 3 ブロックを行った。1 ブロックのうち、習得訓練と同一の通常テストは 3 回であり、プローブテストは 1 回であった。プローブテストは 4 試行ブロックのうち、2 試行目と 3 試行目のどちらかに行った。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。それ以外は通常テストと同一であった。

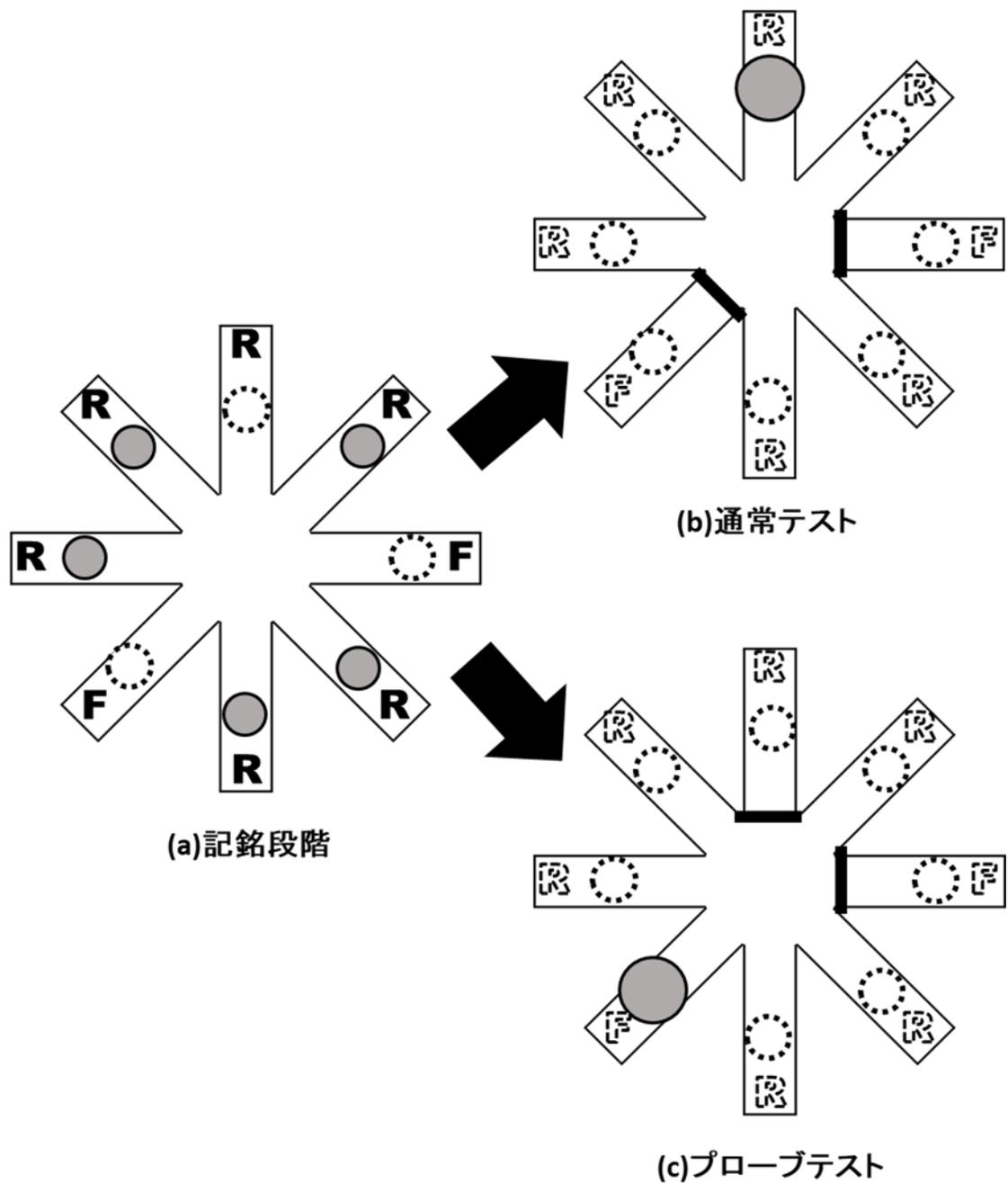


図2-5. 実験2の指示忘却課題の概観. 色付きの円は餌ペレットが設置されたことを示す. 設置された餌ペレットは, 1粒 (a) あるいは20粒 (b, c) であった. 点線の円は餌ペレットが設置されなかったことを示す. 実線のRは記録手がかりが設置されたことを, 実線のFは忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 点線のRは記録段階に記録手がかりが設置されたことを, 点線のFは記録段階に忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 黒い長方形はアーム入口のドアが閉鎖されたことを示す.

## 結果

習得訓練におけるブロックごとの報酬の平均獲得順位を図 2-6 に示した。破線はチャンスレベルを、実線は習得段階の区切りをそれぞれ示す。報酬の獲得順位は、報酬を獲得するまでに進入したアームの本数を示す。例えば、1 本目に進入したアームにおいて報酬を獲得した場合は 1 位を、2 本目に進入したアームにおいて報酬を獲得した場合は 2 位を与えた。したがって値が低いほど好成績であったことを示す。進入を許可したアームの選択回数は、第 1 段階（第 1-3 ブロック）が 6 回、第 2 段階（第 4-5 ブロック）が 5 回、第 3 段階（第 6-8 ブロック）が 4 回、第 4 段階（第 9-17 ブロック）が 3 回であった。6 選択を認めた第 1 段階では実際の獲得順位を与えた。5 選択を認めた第 2 段階では、5 選択までに報酬が獲得できなかった場合、残りのとりうる順位である 6 位を与えた。4 選択を認めた第 3 段階では、4 選択までに報酬が獲得できなかった場合、残りのとりうる順位である 5-6 位の平均値である 5.5 位を与えた。3 選択を認めた第 4 段階では、3 選択までに報酬が獲得できなかつ

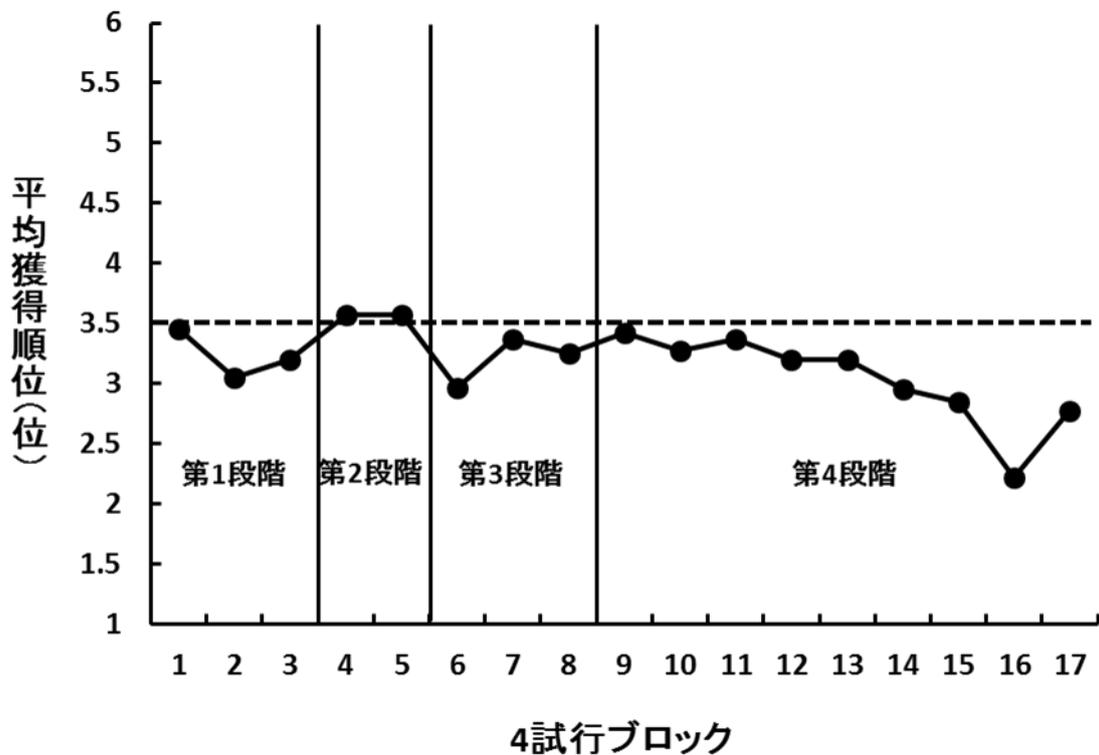


図2-6. 習得訓練における平均獲得順位(位). 実線は課題の習得段階の区切りを示す. 第1段階（第1-3ブロック）は6回、第2段階（第4-5ブロック）は5回、第3段階（第6-8ブロック）は4回、第4段階（第9-17ブロック）は3回のアームの選択をそれぞれ認めた. 破線はチャンスレベルの3.5位を示す.

た場合、残りのとりうる順位である 4-6 位の平均値である 5 位を与えた。一度進入したアームのドアを閉じ、再進入は不可能であったため、同一のアームへの再進入を想定しない、非復元抽出のチャンスレベルはとりうる順位の 1-6 位の平均値である 3.5 位であった。報酬の平均獲得順位は、訓練の開始時はほぼチャンスレベル前後で推移したが、最終的にはチャンスレベルを安定して下回るようになった。最終 4 ブロックの 14-17 ブロックのテスト成績の母平均の 95%の信頼区間は  $2.55 < \mu < 2.86$  となり、チャンスレベルの 3.5 位を有意に下回った。

図 2-7 にプローブセッションにおけるラットごとの通常テストとプローブテストの平均獲得順位を示した。破線はチャンスレベルの 3.5 位を示す。ラット 3 とラット 5 の 2 個体を除く 8 個体において、通常テストと比較してプローブテストにおける成績が低かった。全個体の平均獲得順位は、通常テストで 2.72 位、プローブテストで 3.37 位であった。通常テストとプローブテストの平均獲得順位について対応のある  $t$  検定を用いて比較したところ、有意な差が認められた ( $t(9) = -2.16, p = .03$ )。

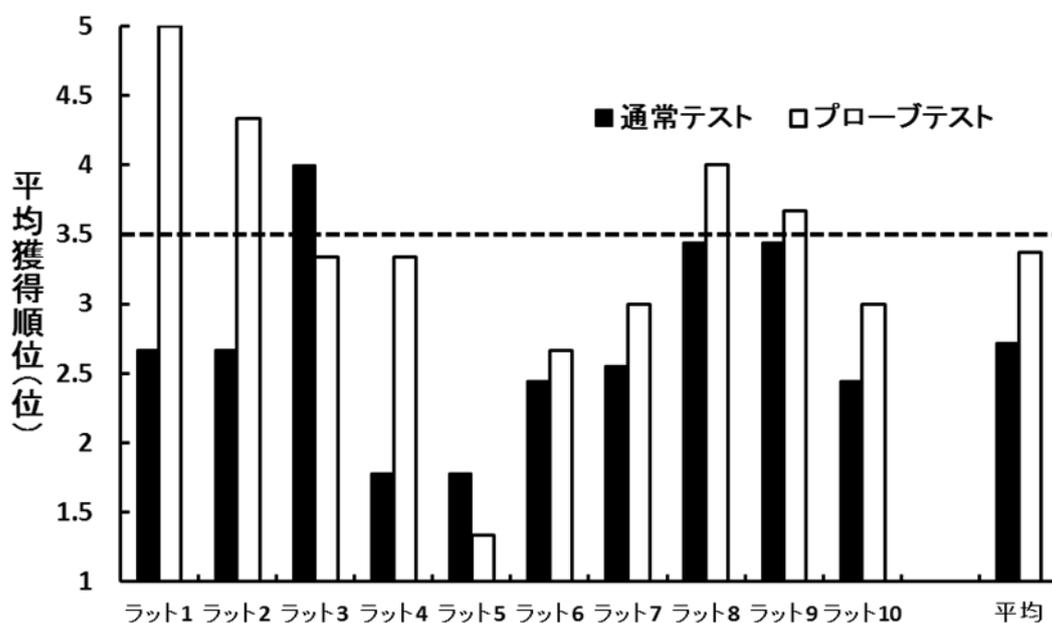


図2-7. プローブセッションにおけるラットごとの平均獲得順位(位) . 破線はチャンスレベルの3.5位を示す.

図 2-8 に、プローブセッションにおける通常テストとプローブテストの第 1 選択における平均正反応率を示した。破線はチャンスレベルを示す。一度進入したアームのドアは閉鎖され、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

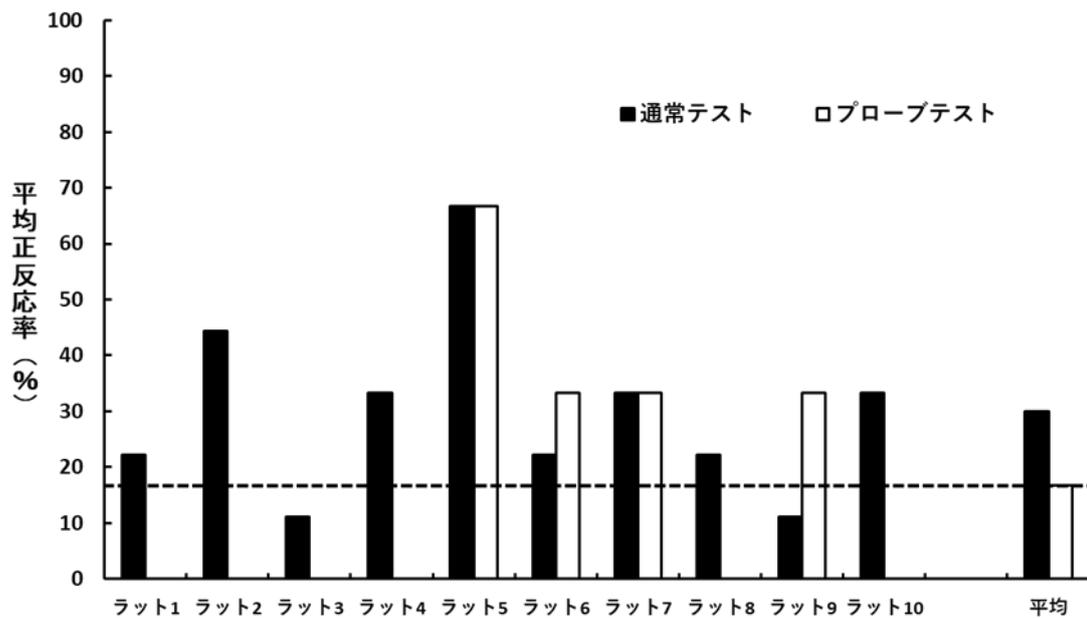


図2-8. プローブセッションにおけるラットごとの第1選択の平均正反応率(%). 破線はチャンスレベルの16.7%を示す.

チャンスレベルは16.67%となる。全個体の第1選択の平均正反応率は、通常テストで30%、プローブテストで16.67%であった。通常テスト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、有意な差が認められた ( $t(9)=-1.96, p=.041$ )。

### 考察

実験2では、実験1で得られたラットにおける指示忘却の傾向に踏まえ、実験手続きを改良するとともに、検定力を上げるために被験体数を増やしたうえで、8方向放射状迷路を使用した記憶資源再配分を促す手続きによって、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、記憶手がかりによってテストが正しく信号された通常テストと比較して、忘却手がかりが提示されたにもかかわらず、指示手がかりとは矛盾してテストが行われたプローブテストにおいて有意に成績が低下する、指示忘却効果が認められた (図 2-7, 図 2-8)。この結果は、実験2で使用した複数の記憶項目と忘却項目を同一の試行内で提示する、記憶資源再配分型の手続きが、ラットにおける指示忘却の検討に有効であったことを示すものである。加えて、ハトにおいて記憶資源再配分型の手続きを用いた Roper et al.

(1995)は、従来の動物における指示忘却研究と同様に、1 試行につき 1 つの項目しか提示しなかった。対して実験 2 は、8 方向放射状迷路を使用することで、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示した。したがって実験 2 は、Roper et al. (1995)と比較して、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分することの有効性を高めた手続きであった。

実験 2 において指示忘却効果が認められた要因の一つとして、実験 1 と比較して課題の習得水準が高かったことが考えられる。習得訓練の最終 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、実験 1 では  $2.50 < \mu < 3.38$  となるのに対して、実験 2 では  $2.55 < \mu < 2.86$  となった。また、プローブセッションにおける通常テストの平均獲得順位は、実験 1 が 3.31 位であるのに対して、実験 2 は 2.72 位であった。同様に、第 1 選択の平均正反応率は、実験 1 が 17.33%であるのに対し、実験 2 は 30%であった。実験 1 では、記銘段階において、すべてのアームを開放した自由選択課題を行った。この手続きによって学習された隣接するアームへと順に進入する傾向が、テスト段階の遂行に干渉したと考えられる。実験 2 では、記銘段階において実験者が進入するアームを無作為に提示する強制選択課題へと手続きを変更した。また、実験 1 では習得訓練のテスト段階において、最初は報酬を獲得できるまでアームへの進入を認め（最大 6 選択）、次の段階では最大 3 選択までに半減させた。すなわち、どのような順序でアームへと進入しても確実に報酬を得られる条件から、記銘段階で提示された項目や指示手がかりを活用しない場合には、報酬を得ることが困難な条件へと急激に移行されたことになる。ラットが記銘段階における項目や指示手がかりと、テスト段階における報酬の関係を学習する前に報酬獲得の可能性を激減させたことが、ラットのでたらめにアームへと進入する傾向を増加させた可能性が考えられる。実験 2 では、報酬を獲得するまでの最大 6 選択を認めていた段階から、第 2 段階では最大 5 選択、第 3 段階では最大 4 選択を認めるというように、漸次的に 3 選択まで進入可能数を減らしていった。これらの改良が実験 2 における習得水準の向上につながったと考えられる。

従来のラットを対象とした指示忘却研究は、能動的なりハーサル制御以外に考えられるプローブテストでの成績低下の要因として、Roper & Zentall (1993)が指摘した非記憶的な要因を統制できていなかった (e.g., Grant, 1982; Miller & Armus, 1999; 谷内ら, 2013; 津田, 1989)。1 試行につき 1 つの項目の記憶をテストするか否かという、従来の動物における省略法を用いた指示忘却手続きでは、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。したがって、記憶テストの省略を信号する忘却手がかりが、同時に報酬機会の省略も信号するため、忘却手がかりに対して条件性フラストレシ

ョンが発生する。忘却手がかりの提示に続くプローブテストにおいてテスト成績が低下した時、この条件性フラストレーションがテスト遂行に干渉した可能性を排除できない。一方で実験2では、記銘手がかりが提示された項目も、忘却手がかりが提示された項目も、同一の試行内で提示した。実験2において忘却手がかりが信号したのは、“提示された項目の記憶テストからの除外”であり、報酬機会の省略は信号しなかった。また、省略法では忘却手がかりに続く記憶テストを省略するため、プローブテスト時の“予期せぬ”記憶テストに対する不注意や、驚愕反応がテスト成績に影響する可能性がある。実験2では、忘却手がかりは提示された項目のテストからの除外のみを信号し、通常テストもプローブテストも、ともに6本のアームの中から正解の1アームを選択するという選択課題であった。したがって、プローブテストにおける不注意や驚愕反応については統制されていたと考えられる。以上のように、実験2においては、省略法で問題となる条件性フラストレーション、不注意、驚愕反応の影響は排除される。また置換え法を用いた場合でも、記銘手がかりの提示後の記憶テストと忘却手がかりの提示後の置換え課題で求められる反応型が一致しない場合、置換え課題で求められた反応型がプローブテスト時の遂行に干渉する可能性がある。実験2では、提示されたアーム6本から正反応となるアームを選択する課題を、通常テストとプローブテストの両方で使用した。したがって、実験2では、置換え法で問題となる反応型の一致性の問題についても統制されていたと考えられる。

実験2では条件性フラストレーションや不注意、驚愕反応、あるいは記憶テストと置換え課題での反応型の不一致など、Roper & Zentall (1993)が指摘したプローブテストの成績低下における非記憶的な要因を統制した上で、プローブテストでの有意な成績の低下が認められた。一方で、実験2で認められたプローブテストにおける成績低下の要因として、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をした可能性が考えられる。実験2では、忘却手がかりの提示されたアームはテストから除外されただけであり、これらのアームに対する選択反応が強化されないという経験をラットには与えていない。したがって、忘却手がかりの提示されたアームをラットが避ける学習を行った場合でも、ラットは自らの選択反応とそれに対する非強化を経験しなくても、ドアの閉鎖によるテストからの除外を学習可能であったことになる。しかしながら、プローブテストの結果は、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習を行った可能性を支持しない。すなわち、もしラットが忘却手がかりの提示されたアームを避けていたのであれば、プローブテストでの成績はチャンスレベルよりも悪くなるはずである。すなわち、平均獲得順位においては3.5位、第1

選択の平均正反応率においては 16.67%よりも悪くなると考えられる。なぜなら、忘却手がかりの設置されたアームへの進入を避ける傾向により、プローブテストにおいて正反応となる、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりが設置されたアームへの進入が妨げられると考えられるからである。一方で、ラットが忘却手がかりの提示されたアームのリハーサルを停止しているならば、プローブテストの成績はチャンスレベルの 3.5 位に近くなるはずである。なぜなら、忘却手がかりの設置されたアームのリハーサル処理を停止したことから、正反応となるアームに関する情報が保持されないために、プローブテストで提示されたアームにでたらめに進入すると考えられるからである。実験 2 のプローブテストにおける平均獲得順位 (3.37 位) の母平均の 95% の信頼区間は  $2.65 < \mu < 4.08$  であり、チャンスレベルの 3.5 位を超えなかった。同様に、プローブテストでの第 1 選択の正反応率 (16.67%) の母平均の 95% の信頼区間は、 $-.193 < \mu < 33.53$  であり、チャンスレベルの 16.67% を超えなかった。以上から、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習を行った可能性は低いと考えられる。

ところで、全個体の平均値としては指示忘却効果が認められたが、2 個体においてはプローブテストの成績が通常テストよりも優れ、指示忘却効果が認められなかった。ラット 3 の平均獲得順位は通常テスト時に 4 位、プローブテスト時に 3.33 位であった。両テスト時の成績がチャンスレベルの 3.5 位とほぼ変わらないことから、ラット 3 は実験 2 の課題を十分に学習していなかった可能性が考えられる。一方でラット 5 においては、平均獲得順位が通常テスト時に 1.78 位、プローブテスト時に 1.33 位であった。通常テストもプローブテストも、ともに好成績であったことから、この個体は提示された記銘手がかりと忘却手がかりに関わらず、テストされる可能性のあるすべての項目を記憶した可能性が考えられる。すなわち、これらの個体において指示忘却効果が認められなかった要因は、課題の習得水準や課題方略に起因するものであると考えられる。以上の結果から、実験 2 で得られた指示忘却効果は、ラットがワーキングメモリにおいて能動的なリハーサル制御を行い、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を行ったことを強く示唆するものであると考えられる。

### 2-3. 実験3

Roper & Zentall (1993)は、動物における真の指示忘却を示すためには、ヒトにおいて用いられる手続きの特徴を取り入れる必要があると指摘した。すなわち、同一の試行内で複数の記銘項目と忘却項目を提示することにより、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す手続きである。実験2では、ハトを対象とした Roper et al. (1995)においても有効性が認められた記憶資源再配分型の手続きを用いて、ラットにおける指示忘却を検討した。その結果、記銘手がかりによってテストが正しく信号された通常テストと比較して、提示された忘却手がかりとは矛盾してテストが行われたプローブテストにおいて、有意に成績が低下する指示忘却効果が認められた。

実験3では、実験2で得られた指示忘却効果が、ラットの能動的なりハーサル制御によって、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことによってもたらされたものであるのかを検討することを目的とした。すなわち、忘却手がかりによってテストの不在を信号された項目から、テストを信号された記銘項目へと記憶資源の再配分がなされるのであれば、忘却手がかりが提示されないため、記憶資源を再配分できない条件と比較して、忘却手がかりが提示されるため記憶資源を再配分可能な条件の方が、テスト成績が優れると考えられる。実験2と同じく、放射状迷路の各アームにおける中央餌皿での餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかり、あるいは忘却手がかりの餌を提示した。1試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3段階で構成され、実験2の通常テストと同一の手続きである低負荷条件と、忘却手がかりを提示しない高負荷条件の2条件を、被験体内計画で比較した。記銘段階では、低負荷条件において、中央餌皿に餌ペレットがなく先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを1本、中央餌皿に餌ペレットがなく先端餌皿に忘却手がかりのあるアームを2本、中央餌皿に餌ペレットがあり先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを5本提示した。高負荷条件において、中央餌皿に餌ペレットがなく先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを3本、中央餌皿に餌ペレットがあり先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを5本提示した。テスト段階においては、低負荷条件では記銘段階で忘却手がかりが提示された2本のアームを、高負荷条件では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2本をテストから除外し、残りのアーム6本を提示して、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがなく先端に記銘手がかりのあったアームが正反応となる自由選択課題を行った。実験3の各条件におけるアーム構成は、表2-2に示した。もしラットが記銘手がかりや忘却手がかりを活用し、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配

分するならば、テスト時に正反応となり得る、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがなかった3本のアームのすべてに記銘手がかりが提示されるため、すべての項目を保持する必要がある“高負荷条件”と比較して、3本のうち2本には忘却手がかりが提示されるため、忘却手がかりが提示された2項目から、記銘手がかりが提示された1項目へと記憶資源を再配分することができる“低負荷条件”のテスト成績が優れると予測される。

表2-2. 実験3の記憶負荷課題におけるアーム構成

	記銘段階		テスト段階
	中央餌皿	先端餌皿	
低負荷条件	1本	餌なし	記銘手がかり 大報酬
	2本	餌なし	忘却手がかり テストから除外
	5本	餌あり	記銘手がかり 無報酬
高負荷条件	3本	餌なし	記銘手がかり 大報酬(1本)／テストから除外(2本)
	5本	餌あり	記銘手がかり 無報酬

## 方法

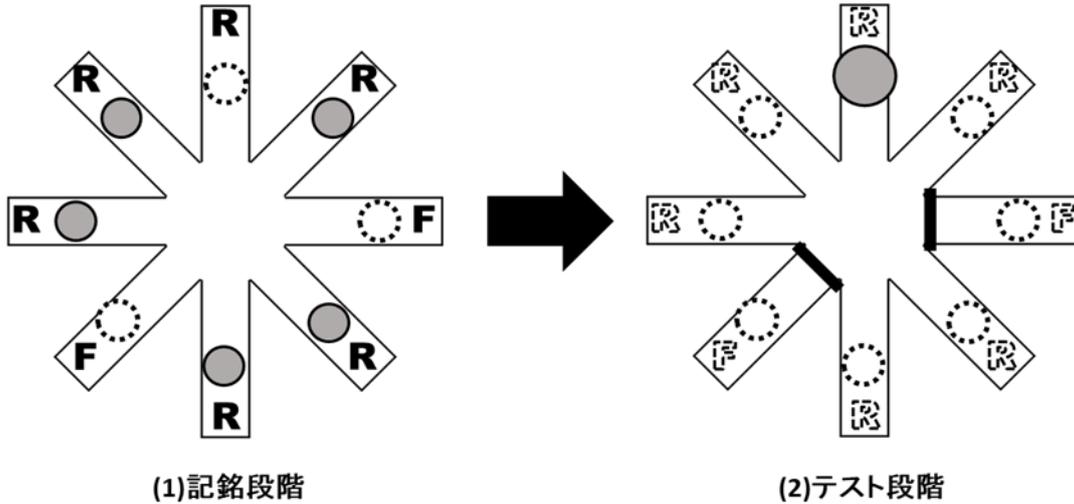
**被験体** 実験2で使用した10匹を引き続き用いた。実験2と同じく、実験で与えられる餌以外に、1日に16gの飼育飼料を与える食餌制限下で飼育した。

**装置** 実験1、実験2と同一の8方向放射状迷路を使用した。

**手続き** 実験3は実験2が終了した翌日から行った。実験2と同じく、1試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階から構成された。実験3は低負荷条件と高負荷条件の2条件の記憶負荷課題を行った。記銘段階において、低負荷条件では実験2の通常テストと同じく、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを1本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームを2本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを5本提示した(図2-9-a1)。一方、高負荷条件においては、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを3本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを5本提示した(図2-9-b1)。テスト段階においては、報酬可能性が信号され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2本を閉鎖して、残りの1本に大報酬として餌

ペレット 20 粒を設置した。低負荷条件は実験 2 の通常テストと同じく、先端餌皿に忘却手がかりのあった 2 本のアームが閉鎖され、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアームが正反応であった (図 2-9-a2)。高負荷条件においては、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットが設置されなかったアーム 3 本のうち、1 本には大報酬として餌ペレット 20 粒を設置した。残りの 2 本は入口のドアを閉じ、テストから除外した (図 2-9-b2)。4 試行を 1 ブロックとして 6 ブロックを行った。1 ブロックのうち、低負荷条件は 3 回であり、高負荷条件は 1 回であった。高負荷条件は 4 試行ブロックのうち 2 試行目と 3 試行目のどちらかに行った。どちらに高負荷条件を行うかについては、被験体間で相殺した。それ以外の手続きは実験 2 と同一であった。

(a)低負荷条件



(b)高負荷条件

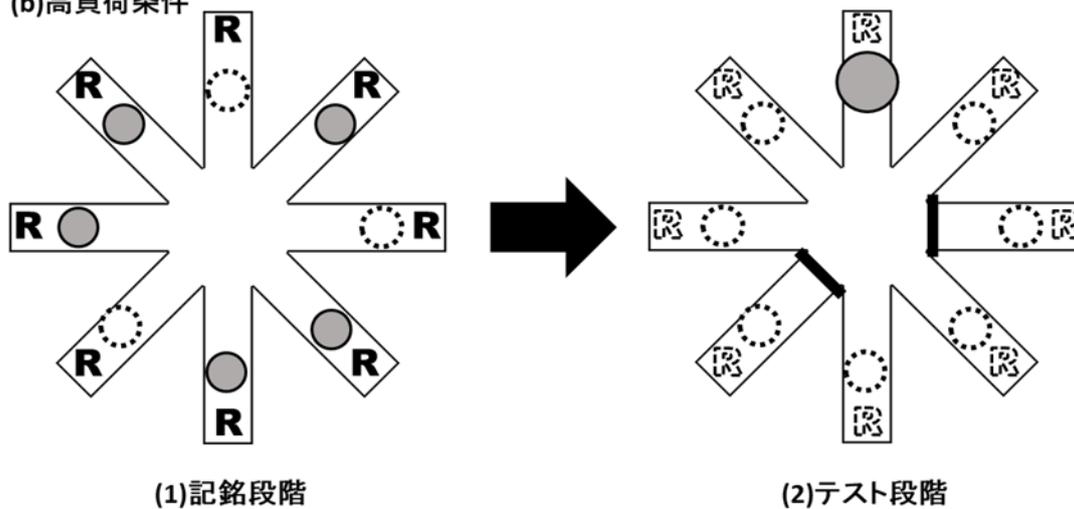


図2-9. 実験3の記憶負荷課題の概観. 色付きの円は餌ペレットが設置されたことを示す. 設置された餌ペレットは, 1粒(a-1, b-1)あるいは20粒(a-2, b-2)であった. 点線の円は餌ペレットが設置されなかったことを示す. 実線のRは記銘手がかりが設置されたことを, 実線のFは忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 点線のRは記銘段階に記銘手がかりが設置されたことを, 点線のFは記銘段階に忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 黒い長方形はアーム入口のドアが閉鎖されたことを示す.

## 結果

ラットごとの低負荷条件と高負荷条件における平均獲得順位を図 2-10 に示した. 破線はチャンスレベルを示す. 報酬を獲得するまでに進入したアームの本数を示す報酬の獲得順

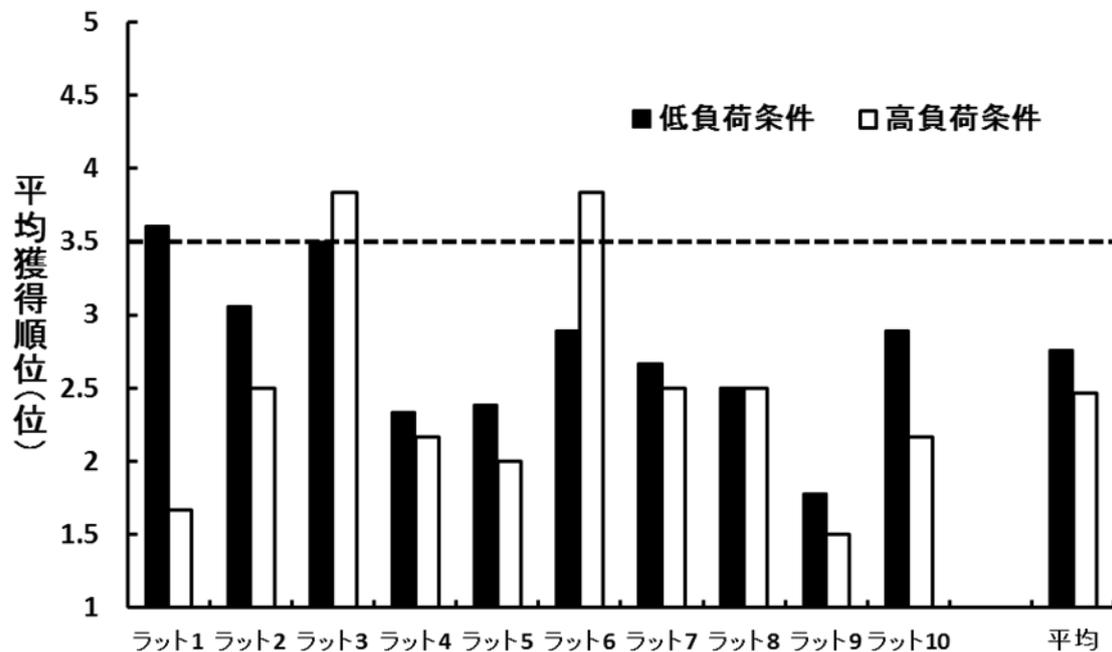


図2-10. 記憶負荷課題におけるラットごとの平均獲得順位(位) . 破線はチャンスレベルの3.5位を示す.

位を成績の指標としたため、数値が低いほど好成績であったことを示す。テスト段階において選択可能なアームの本数は3本であったため、3選択までに報酬を獲得できなかった場合は、残りのとりうる順位である4-6位の平均値である5位を与えた。一度進入したアームへの再進入は認めなかったため、同一のアームへの再進入を想定しない、非復元抽出のチャンスレベルは、とりうる順位の1-6位の平均値である3.5位であった。ラット3とラット6の2個体を除く8個体において、低負荷条件よりも高負荷条件の成績が優れていた。全個体の平均獲得順位は、低負荷条件で2.761位、高負荷条件で2.467位であった。低負荷条件と高負荷条件の平均獲得順位について対応のある  $t$  検定を用いて比較したところ、有意な差は認められなかった ( $t(9) = 1.245, p = .122$ )。個体ごとに見ると、低負荷条件と高負荷条件の成績差が大きい個体もいれば、差がほとんどない個体もいた。

図2-11に、低負荷条件と高負荷条件の第1選択における平均正反応率を示した。破線はチャンスレベルを示す。一度進入したアームのドアは閉鎖され、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16.67%となる。全個体の第1選択の平均正反応率は、通常テストで32.78%、プローブテストで28.33%であった。通常テスト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

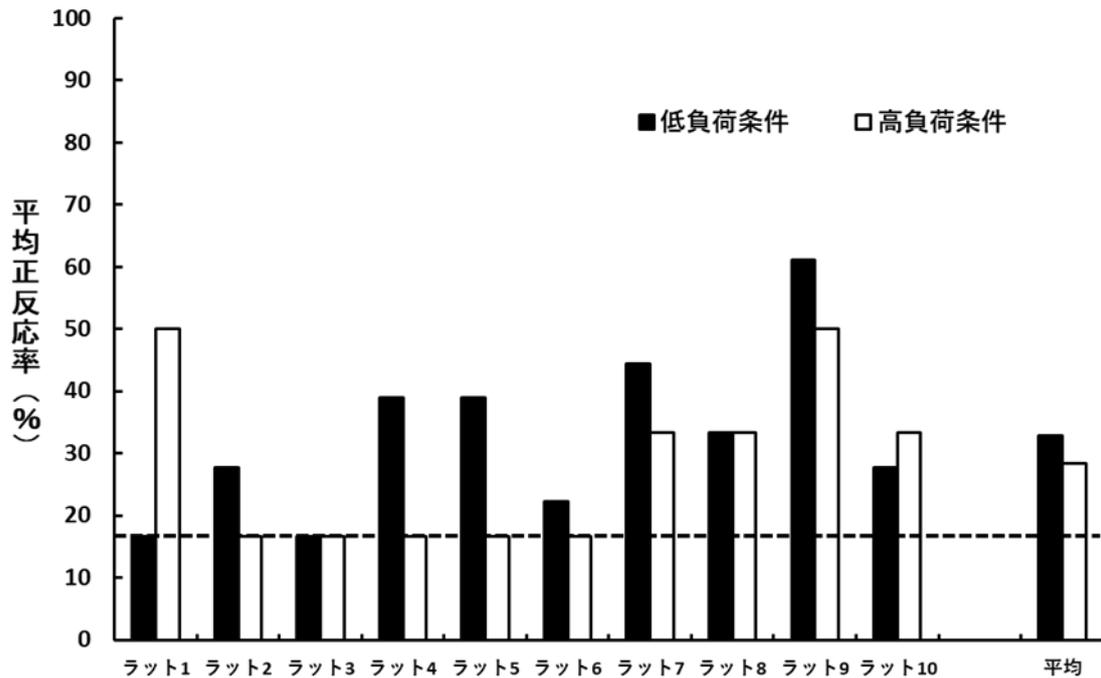


図2-11. 記憶負荷課題におけるラットごとの第1選択の平均正反応率(%). 破線はチャンスレベルの16.7%を示す.

て比較したところ, 有意な差は認められなかった( $t(9)=-0.87, p=.202$ ).

### 考察

実験 3 では, 複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示する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を検討した実験 2 で得られた指示忘却効果か, 忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことによってもたらされたものであるのかを検討することを目的とした。実験 2 ではテスト時の報酬が信号された項目のうち, 記銘手がかりが提示された項目と比較して, 忘却手がかりが提示された項目のテスト成績が低下した。この時, 忘却手がかりを提示することが, テストの不在を信号された忘却項目から, 後のテストを信号された記銘項目への記憶資源再配分に寄与するのであれば, テスト段階で報酬可能性のある 3 本のアームのうち, 2 本に忘却手がかりが設置され, 記銘手がかりが設置された残りの 1 本に提示された項目のリハーサルのために記憶資源を再配分することができた低負荷条件と, 3 本すべてに記銘手がかりが設置されたため, 記憶資源を再配分することができなかつた高負荷条件を比較した場合に, 低負荷条件よりも高負荷条件の成

績が低くなると予測した。しかし、両条件間で成績に有意な差は認められなかった（図 2-10, 図 2-11）。したがって、実験 3 においては、ラットが忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことを支持する、積極的な証拠は得られなかった。加えて、全個体の平均獲得順位は、低負荷条件で 2.761 位、高負荷条件で 2.467 位であり、条件間に統計的な有意差こそ認められなかったものの、予測とは異なり、絶対値においては高負荷条件の成績がやや優れていた。個体ごとに比較すると、低負荷条件の方が好成績となる、指示忘却効果からの予測に適合する成績を示したのは、ラット 3 とラット 6 の 2 個体のみであった。その他の 8 個体においては、低負荷条件と高負荷条件の成績に差があっても、絶対値の上では高負荷条件の方が好成績であった。

低負荷条件と高負荷条件における全個体の平均獲得順位の母平均の 95% の信頼区間は、それぞれ低負荷条件が  $2.365 < \mu < 3.157$ 、高負荷条件が  $1.897 < \mu < 3.036$  であり、チャンスレベルの 3.5 位を有意に下回った。したがって、ラットがテスト段階で報酬が設置される可能性のある、中央餌皿に餌ペレットがない 3 本のアームすべてを記憶することができるため、先端餌皿に設置された記銘手がかりや忘却手がかりを活用しなかった可能性が考えられる。しかし、そうであるならば、同じラットが実験 2 で示した指示忘却効果を説明することができない。すなわち、実験 2 では、通常テストにおいては報酬が設置された、中央餌皿に餌ペレットがなく先端餌皿に記銘手がかりのあるアームの代わりに、中央餌皿に餌ペレットがなく先端餌皿に忘却手がかりのあるアームが提示されたプローブテストにおいて、テスト成績が低下した。この結果は、ラットが記銘段階において提示された記銘手がかりと忘却手がかりを活用し、テスト段階における行動を変容させたことを示すものである。

それぞれの個体ごとのテスト成績を比較すると、実験 2 の指示忘却課題における通常テストとプローブテストの成績に大きな差のある個体もいれば、差がほとんど認められない個体もいる（図 2-7）。通常テストの成績とプローブテストの成績の間に大きな差が認められたということは、ラットが記銘手がかりと忘却手がかりをよく活用しているということである。すなわち、通常テストと比較してプローブテストの成績が大幅に低下した個体ほど、記銘手がかりと忘却手がかりを活用していたことを意味する。加えて、実験 3 の記憶負荷課題における低負荷条件と高負荷条件においても、大きな成績差のある個体もいれば、そうでない個体もいた（図 2-10）。したがって、実験 2 における指示忘却効果が大きい個体ほど記銘手がかりと忘却手がかりを上手く活用しており、指示手がかりの活用が忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分に寄与するならば、実験 2 において指示忘却効果が大きかつ

た個体ほど、実験3の低負荷条件の成績が高いと予測される。なぜなら、高負荷条件はテスト段階で報酬可能性のある、3本のアームすべてに記銘手がかりが設置されたため、手がかりを活用して記憶資源を再配分することができなかった。これに対し、低負荷条件は2本に忘却手がかりが設置されたため、指示手がかりを活用することで、記銘手がかりが設置された残りの1本に提示された項目のリハーサルのために記憶資源を再配分することができたからである。

上記の仮説を検証するために、実験2の指示忘却課題と実験3の記憶負荷課題の成績についての再分析を行った。実験2の指示忘却課題における通常テストの成績からプローブテストの成績を引いた差と、実験3の記憶負荷課題における低負荷条件の成績から高負荷条件の成績を引いた差を相関分析によって比較した。すなわち、正の相関は実験2で指示忘却効果の大きかった個体ほど、実験3において高負荷条件よりも低負荷条件が好成績となることを、負の相関はその逆を意味する。その結果、両者の間には負の相関が示された( $r = -.660$ , 図2-12)。これは、実験2において記銘手がかりと忘却手がかりを活用していた個体ほど、通常テストと比較してプローブテストの成績が大幅に低下するならば、記銘手がかりと忘却手がかりの活用により利点のある低負荷条件の成績がよくなるという、当初の予測とは逆の結果である。また、この相関は有意であった( $t(8) = -2.487$ ,  $p = .038$ , 両側検定)。

負の相関が認められたということは、実験2で大きな指示忘却効果が認められた、すなわち、記銘手がかりと忘却手がかりをよく活用していた個体ほど、低負荷条件の成績が低下したということである。加えて、先に述べたように低負荷条件と高負荷条件における成績がともにチャンスレベルよりも優れていたことから、ラットがテスト段階で報酬が設置される可能性のある、3本のアームすべてを記憶することは可能であったといえる。以上の結果を総合的に説明可能な仮説として、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することが、低負荷条件におけるテスト遂行に干渉した可能性が考えられる。すなわち、低負荷条件においては、中央餌皿に設置された餌ペレットの有無に対して、そして先端餌皿に設置された記銘手がかりあるいは忘却手がかりに対して、“二重の”弁別課題を処理することが必要となる。一方の高負荷条件においては、中央餌皿に設置された餌ペレットの有無に関する処理に続く、先端餌皿における処理は必要ない。なぜなら、先端餌皿に設置されたのは記銘手がかりのみであったからである。

したがって、実験3において当初の予測と異なる結果が認められた要因として、提示した3項目という項目数が少なすぎたために、記銘手がかりと忘却手がかりを活用すること

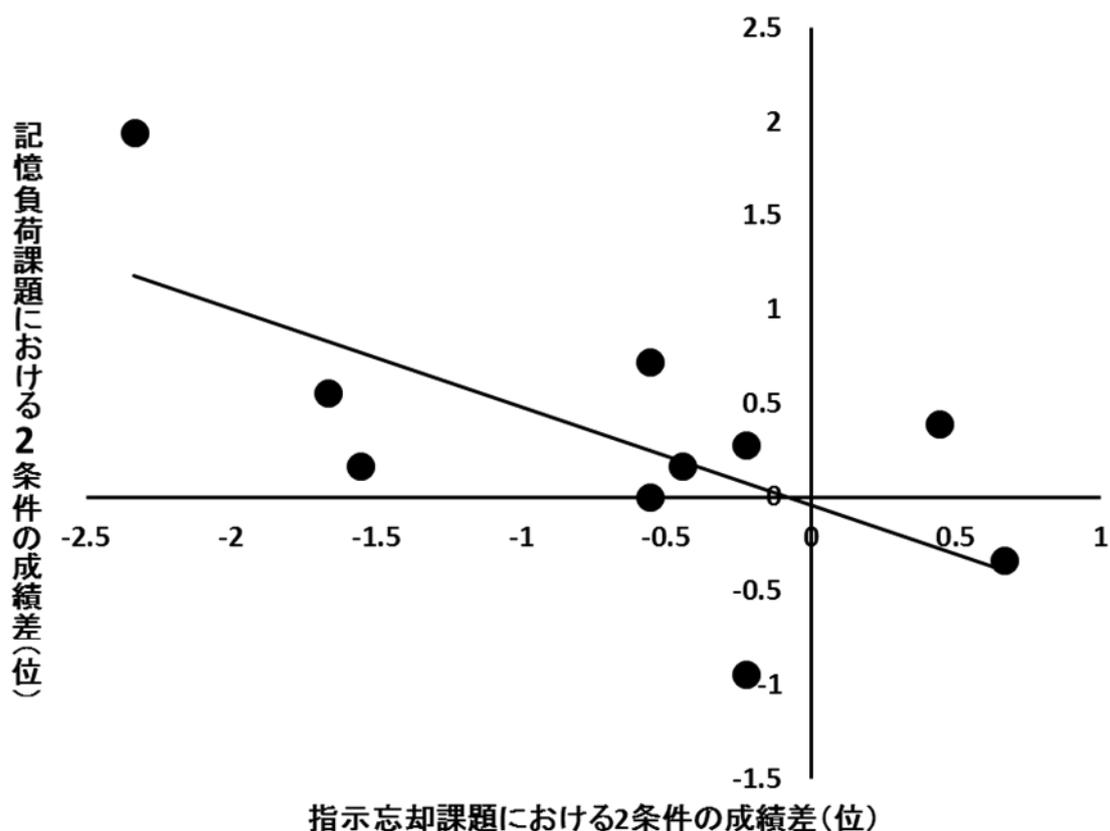


図2-12. 指示忘却課題と記憶負荷課題の成績の相関. 横軸は実験1の指示忘却課題における2条件の成績の差を, 縦軸は実験2の記憶負荷課題における2条件の成績の差をそれぞれ示す.

が, むしろ“余計な”処理となり, テスト遂行に干渉してしまった可能性が考えられる。一方で, 有意な水準には達しなかったものの, 第1選択の正反応率においては, 絶対値の上では, 低負荷条件(32.78%)のほうが高負荷条件(28.33%)よりも優れるという, 予測と合致する傾向が認められた。これは, 忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分の効果によるものかもしれない。すなわち, 忘却手がかりが提示された低負荷条件では, テスト段階で報酬の可能性を信号された3項目のうち, 忘却手がかりが提示された2項目のリハーサルを停止し, 記銘手がかりが提示された項目へと記憶資源を再配分することができた。このことが, 正反応となるアームを第1選択で進入する傾向を強めたと考えられる。これに対し, 高負荷条件では, テスト段階で報酬の可能性を信号された3項目のすべてをリハーサルする必要があったため, 必ずしも第1選択では正反応のアームへと進入できなかったかもしれない。

Roper & Zentall (1993)の提案した記憶資源再配分の考え方について, 積極的に支持する

結果を実験 3 からは得られなかった。しかし、この結果は記憶資源再配分の考え方を否定するものではない。より多くの項目を提示することで、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することの利点を大きくするなど、課題を精緻化した上での再検討が必要である。

## 2-4. 実験4

実験2は、ハトにおける指示忘却の検討に有効であった、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す記憶資源再配分型の手続き (Roper et al., 1995)を用いて、ラットにおける指示忘却を検討した。その結果、通常テストと比較してプローブテストの成績が低下する指示忘却効果が認められた。実験3において、実験2で得られた指示忘却効果は、ラットが能動的にリハーサルを制御して、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことに起因するののかについての検討を行った。しかし、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を、積極的に支持する証拠は得られなかった。

実験2は、条件性フラストレーションや予期せぬ記憶テストに対する不注意、驚愕反応、あるいは記銘手がかりに続く記憶テストと忘却手がかりに続く置換え課題で求められる反応型の不一致など、Roper & Zentall (1993)の指摘した初期の指示忘却研究で問題となる非記憶的な要因については統制されていた。しかし、実験3において記憶資源の再配分を示す積極的な証拠が得られなかったことから、実験2で指示忘却効果がもたらされた要因として、ラットの能動的なリハーサル制御ではなく、忘却手がかりが提示されたアームを避ける学習がなされた可能性を十分には否定できない。

したがって、実験4ではラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習を行った可能性について、追加の検討を行った。実験2、実験3と同じく、装置として8方向放射状迷路を使用し、1試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3段階であった。記銘段階は、放射状迷路の各アームにおける中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかり、あるいは忘却手がかりの餌を提示した。記銘段階では、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを1本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームを1本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを3本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームを3本提示した。中央餌皿に餌ペレットが設置されなかった2本のアームには、テスト時に報酬が設置される可能性があった。また、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアームはテスト段階で提示されたが、忘却手がかりが設置されたアームはテスト段階で提示されなかった。テスト段階では、先端餌皿に忘却手がかりが設置された4本のアームを除く、記銘手がかりを設置した4本のアームを提示し、中央餌皿に餌ペレットが設置されなかったアームへの進入が正反応となる自由選択課題を行った。このような習得訓練を行った後、プローブテストを低頻度で行った。プローブテストでは、正反

応となるアームは通常テストと同じ、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの設置されたアームであった。通常テストで提示した中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりの設置されたアーム 3 本の代わりに、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に忘却手がかりの設置されたアーム 3 本を提示した、アーム 4 本を用いた自由選択課題を行った。実験 4 の各段階におけるアーム構成は、表 2-3 に示した。もしラットが忘却手がかりの提示されたアームを避けることを学習したのならば、正反応となるアーム以外に、記銘手がかりが設置されたアームを提示した通常テストと比較して、忘却手がかりが設置されたアームを提示したプローブテストの成績が優れるはずである。なぜなら、正反応となるアーム以外に忘却手がかりの設置されたアームを提示した場合、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたのであれば、その傾向が正反応となるアームの進入に有利に働くと考えられるためである。一方で、ラットが忘却手がかりの提示されたアームのリハーサル処理を停止したならば、通常テストとプローブテストの成績に差は認められないか、あるいはプローブテストよりも通常テストの成績が高くなるはずである。すなわち、テスト段階で報酬が設置される可能性のある、中央餌皿に餌ペレットが設置されなかった 2 本のアームのうち、記銘手がかりが設置された 1 本のアームは通常テスト時もプローブテスト時も、常に正反応であった。一方で忘却手がかりの提示されたもう 1 本は、通常テスト時もプローブテスト時も、常にテストから除外された。したがって、ラットが報酬を設置される可能性のあるアームのみについてリハーサル制御を行った場合、正反応のアーム以外に提示されたアームの影響は少ないと考えられるためである。または、報酬が設置されるアームも設置されないアームも、すべてのアームに対してリハーサル制御が行われた場合、正反応となるアーム以外が忘却手がかりの設置されたアームであった場合、リハーサルを停止したことによる誤進入が増加すると考えられる。したがって、成績は通常テストよりもプローブテストにおいて低くなると考えられる。

表2-3. 実験4の課題におけるアーム構成

	記銘段階		通常テスト	プローブテスト
	中央餌皿	先端餌皿		
1本	餌なし	記銘手がかり	大報酬	大報酬
1本	餌なし	忘却手がかり	テストから除外	テストから除外
3本	餌あり	記銘手がかり	無報酬	テストから除外
3本	餌あり	忘却手がかり	テストから除外	無報酬

## 方法

**被験体** 実験2と実験3に用いた10匹のうち、1匹が体調不良により食餌制限で与えた飼育飼料を食べ残すようになったため実験から除外し、残りの9匹を引き続き使用した。実験2、実験3と同じく、実験で与えられる餌以外に、1日に16gの飼育飼料を与える食餌制限下で飼育した。

**装置** 実験1から実験3と同様の8方向放射状迷路を使用した。

**手続き** (1) 習得訓練 習得訓練は、実験2、実験3と同じく、記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3段階で構成された。記銘段階はすべてのアームに一度だけ進入を認める強制選択課題であった。アームの開閉順序は実験者がランダムに指定した。一度進入したアームはドアを閉じ、再進入はできなかった。ラットが8本すべてのアームに進入し、中央プラットホームへ戻ってきたところで記銘段階は終了した。記銘段階では、中央餌皿における餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかりあるいは忘却手がかりの餌を設置した。アームの中央餌皿に餌ペレットを設置したアームが6本、設置しなかったアームが2本であった。中央餌皿に餌ペレットが設置されたアームはテスト段階で報酬が設置される可能性はなく、餌ペレットが設置されなかったアームはテスト段階で報酬が設置される可能性があった。中央餌皿に餌ペレットが設置されなかった2本のアームのうち、1本には先端餌皿に記銘手がかりを、残りの1本には忘却手がかりを設置した。中央餌皿に餌ペレットを設置したアーム6本の半数には、先端餌皿に記銘手がかりを設置した。残りの半数には先端餌皿に忘却手がかりを設置した。記銘手がかりが設置されたアームはテスト段階で提示され、忘却手がかりが設置されたアームはテスト段階で提示されなかった。す

なわち記銘段階におけるアームの構成は、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが1本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームが1本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが3本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームが3本であった(図2-13-a)。これら4条件のアームの割付は、試行ごとにランダム化した。また、4匹のラットには記銘手がかりとしてチョコチップ、忘却手がかりとして米爆ぜ菓子を、残りの5匹のラットにはその逆をそれぞれ割り当て、相殺した。記銘段階後の遅延インターバルでは、ラットを3分間待機ケージに留めた。遅延インターバルの終了後、テスト段階に移行した。テスト段階において、先端餌皿に忘却手がかりのあった4本すべてのアームは入口のドアを閉鎖してテストから除外し、残りの4本を用いた自由選択課題を行った。記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあったアームが正反応であり、大報酬として中央餌皿に餌ペレット20粒を設置した。中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームは、テストには提示したが報酬は設置しなかった(図2-13-b)。ラットが一度進入したアームはドアを閉じ、再進入はできなかった。習得訓練は1日に1試行を行った。4試行を1ブロックとして8ブロック(32試行)を行った。選択可能なアーム数は、習得訓練の初期には大報酬を得るまで最大4選択を認めたが、段階的に選択可能数を減らし、最終的には2選択までを認めた。進入を許可したアームの選択回数は、第1段階(第1-2ブロック)が4回、第2段階(第3-4ブロック)が3回、第3段階(第5-8ブロック)が2回であった。

(2) プローブセッション 習得訓練を8ブロック行った後、プローブセッションに移行した。プローブセッションは習得訓練と同一の通常テストに加え、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であるプローブテストを低頻度で加えた。通常テストと同じく、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあったアームに大報酬として餌ペレット20粒を設置し、正反応とした。通常テストで提示した中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあったアーム3本は入口のドアを閉じてテストから除外した。その代わりに、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に忘却手がかりのあったアーム3本を提示した(図2-13-c)。アームの選択可能数は2回であった。プローブセッションは4試行を1ブロックとして4ブロックを行った。1ブロックのうち、習得訓練と同一の通常テストは3回であり、プローブテストは1回であった。プローブテストは4試行ブロックのうち2試行目と3試行目のどちらかにおこなった。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。それ以外は通常テストと同一であった。

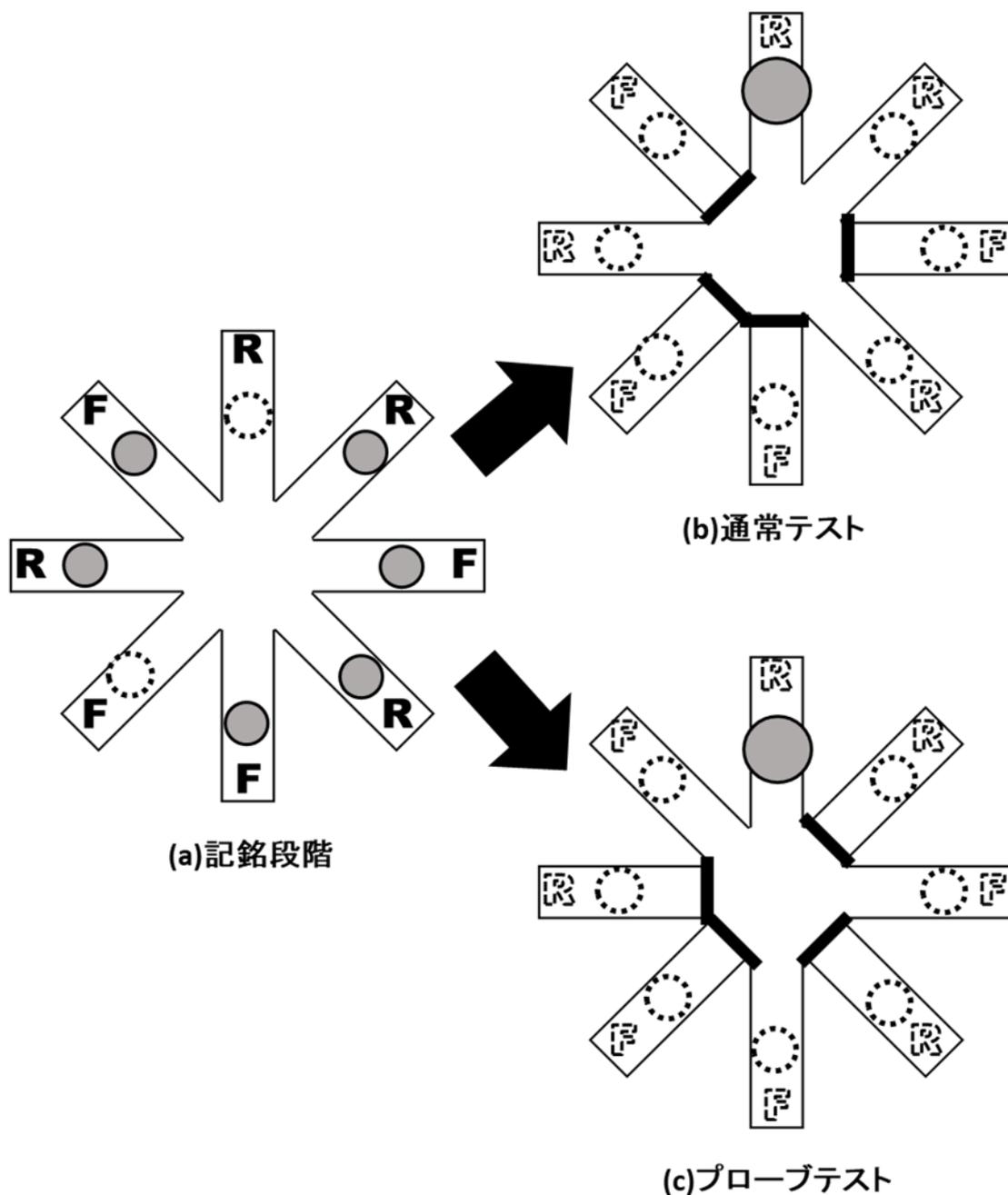


図2-13. 実験4の課題の概観. 色付きの円は餌ペレットが設置されたことを示す. 設置された餌ペレットは, 1粒(a)あるいは20粒(b, c)であった. 点線の円は餌ペレットが設置されなかったことを示す. 実線のRは記録手がかりが設置されたことを, 実線のFは忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 点線のRは記録段階に記録手がかりが設置されたことを, 点線のFは記録段階に忘却手がかりが設置されたことをそれぞれ示す. 黒い長方形はアーム入口のドアが閉鎖されたことを示す.

## 結果

習得訓練におけるブロックごとの報酬の平均獲得順位を図 2-14 に示した。破線はチャンスレベルを、実線は習得段階の区切りをそれぞれ示す。進入を許可したアームの選択回数は、第 1 段階（第 1-2 ブロック）が 4 回、第 2 段階（第 3-4 ブロック）が 3 回、第 3 段階（第 5-8 ブロック）が 2 回であった。4 選択を認めた第 1 段階では、実際の獲得順位を与えた。3 選択を認めた第 2 段階では、3 選択までに報酬が獲得できなかった場合、残りのとりうる順位である 4 位を与えた。2 選択を認めた第 3 段階では、2 選択までに報酬が獲得できなかった場合、残りのとりうる順位である 3-4 位の平均値である 3.5 位を与えた。一度進入したアームのドアを閉じ、再進入は不可能であったため、同一のアームへの再進入を想定しない、非復元抽出のチャンスレベルはとりうる順位の 1-4 位の平均値である 2.5 位であった。報酬の平均獲得順位は、チャンスレベル以下で推移した。最終 4 ブロックの 5-8 ブロックのテスト成績の母平均の 95% の信頼区間は  $1.83 < \mu < 2.41$  となり、チャンスレベルの 2.5 位を有

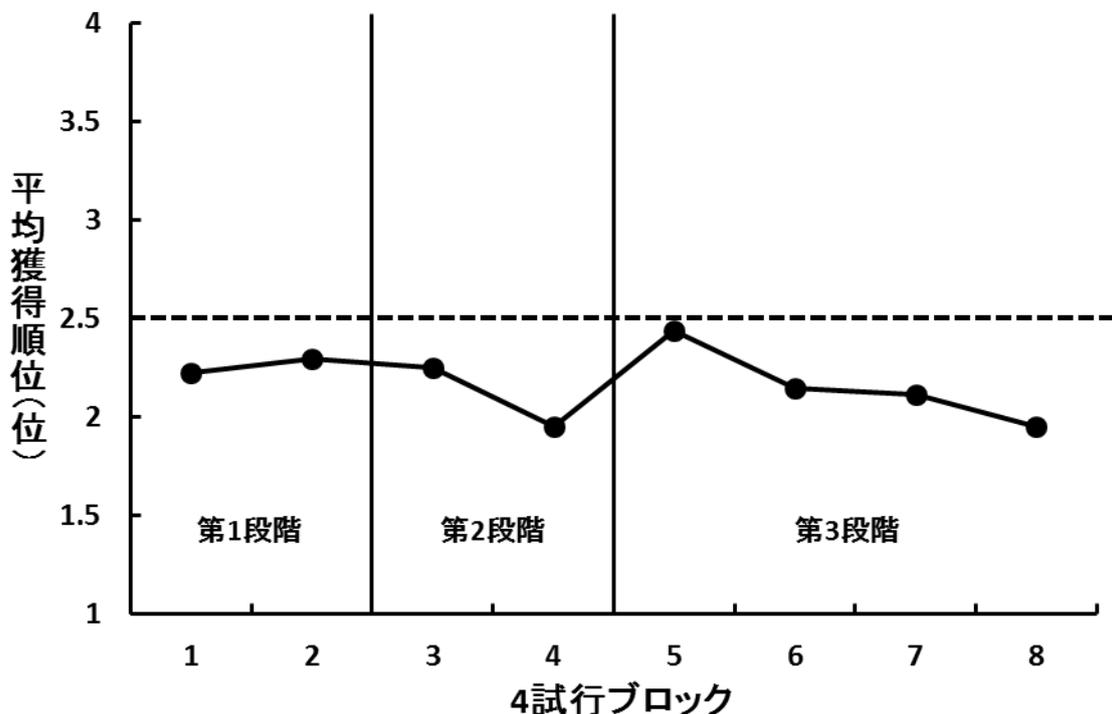


図2-14. 習得訓練における平均獲得順位(位) . 実線は課題の習得段階の区切りを示す. 第1段階（第1-2ブロック）は4回、第2段階（第3-4ブロック）は3回、第3段階（第5-8ブロック）は2回のアームの選択をそれぞれ認めた. 破線はチャンスレベルの2.5位を示す.

意に下回った。

図 2-15 にラットごとのプローブセッションにおける通常テストとプローブテストの平均獲得順位を示した。破線はチャンスレベルを示す。ラット 1, ラット 4, ラット 6 の 3 個体は、通常テストよりもプローブテストの成績が優れていた。ラット 9 は通常テストとプローブテストの成績が異ならなかった。これらの 4 個体を除く 5 個体は、通常テストと比較してプローブテストの成績が低くなった。また、通常テストとプローブテストの成績に大きな差がある個体もいれば、ほとんど差がない個体もいた。全個体の平均獲得順位は、通常テストで 2.04 位, プローブテストで 2.15 位であった。通常テストとプローブテストの平均獲得順位について対応のある  $t$  検定を用いて比較したところ、有意な差は認められなかった ( $t(8) = -.42, p = .34$ )。

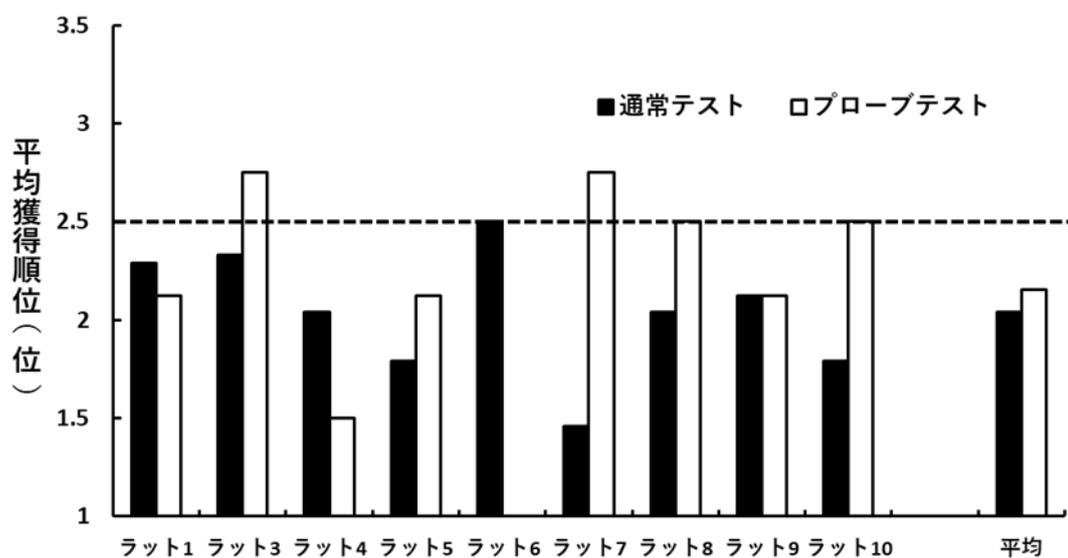


図2-15. プローブセッションにおけるラットごとの平均獲得順位(位) . 破線はチャンスレベルの2.5位を示す.

図 2-16 に、プローブセッションにおける通常テストとプローブテストの第 1 選択における平均正反応率を示した。破線はチャンスレベルを示す。一度進入したアームのドアは閉鎖され、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 16.67%となる。全個体の第 1 選択の平均正反応率は、通常テストで 39.58%, プローブテストで 30.56%であった。通常テスト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、有意な差は認められなかった ( $t(8) = -0.63, p = .274$ )。

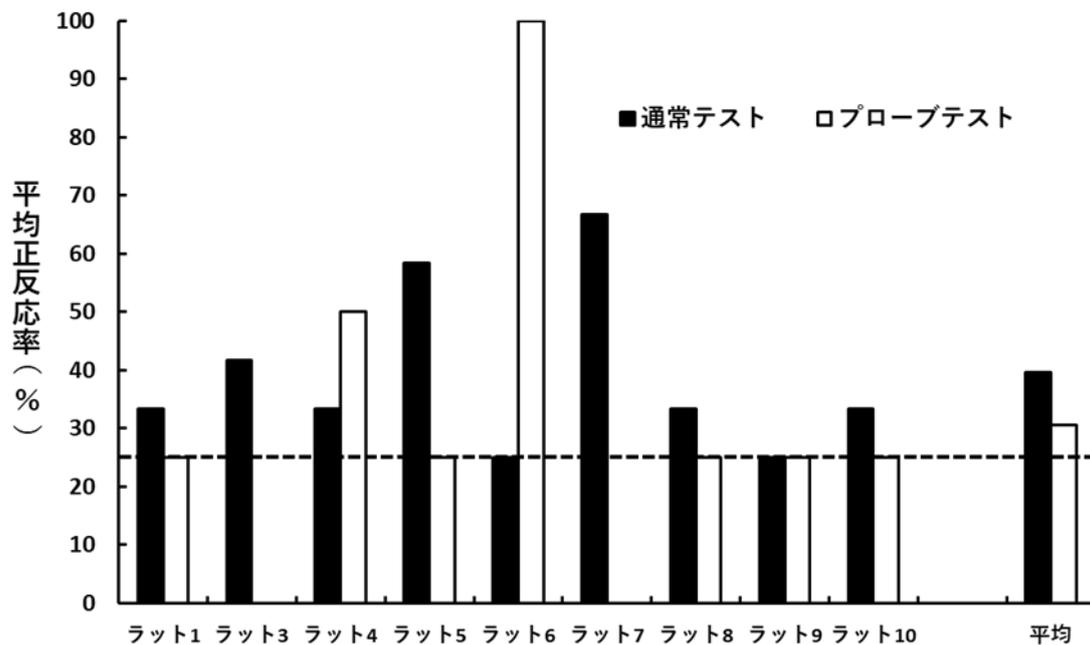


図2-16. プローブセッションにおけるラットごとの第1選択の平均正反応率(%). 破線はチャンスレベルの16.7%を示す.

### 考察

実験 2 で用いたラットにおける記憶資源再配分型の指示忘却手続きによって、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。しかし実験 3 においては、記憶資源の再配分を示す積極的な証拠が得られなかった。そこで実験 4 において、実験 2 で認められた指示忘却効果は、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたことによるものなのかについて検討することを目的とした。実験 4 では、テスト段階で正反応となるアーム以外に提示するアームに、記銘手がかりを提示した条件と、忘却手がかりを提示した条件を比較した。もしラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたならば、その傾向がテスト遂行に有利に働くことから、正反応となるアーム以外のアームに忘却手がかりを提示した条件の方が、テスト成績が優れると予測される。その結果、正反応となるアーム以外に、記銘手がかりの設置されたアームを提示した通常テストと、正反応となるアーム以外に、忘却手がかりの設置されたアームを提示したプローブテストの成績に、有意な差は認められなかった (図 2-15, 図 2-16)。したがって、実験 4 において、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたことを示す、積極的な証拠は認めら

れなかった。

個体ごとに成績を比較すると、通常テストとプローブテストの成績の差が大きい個体と、差がほとんどない個体がいる。両テストの成績にほとんど差がないということは、正反応となる“中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアーム”への進入に対して、それ以外に提示されたアームの違いはほとんど影響しなかったということである。すなわち、これらの個体については、忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしていた可能性が低いと考えられる。

通常テストと比較して、プローブテストの成績が大幅に低下した場合はどうであろうか。可能性の一つは、ラットが“中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアーム”を避けた可能性である。ラットは実験 2 から実験 4 まで、この中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアームには、テスト時に餌が設置されないという経験をしてきた。したがって、この“負刺激”を避ける学習をした可能性は、妥当であると考えられる。

一方で、通常テストと比較して、プローブテストの成績が大幅に優れていた場合には、忘却手がかりの提示されたアームについてのリハーサルを停止したのではなく、忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をした可能性が考えられる。なぜなら、正反応となるアーム以外に忘却手がかりの設置されたアームを提示したプローブテストでは、忘却手がかりの提示されたアームを避ける傾向が、正反応となるアームの進入に有利に働くと考えられるからである。しかし、訓練の間、忘却手がかりが提示されたアームに報酬が設置されないという経験を、ラットはしていない。なぜなら、忘却手がかりが提示されたアームは、入口のドアが閉じられ、テストから除外されたからである。上記の“中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアーム”のように無報酬の経験をしていないにもかかわらず、忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたかもしれないことは、能動的リハーサル制御の問題とは別に、それ自体が特筆すべき現象であるとも考えられる。

実験 4 では、全個体の平均値としては、通常テストとプローブテストの成績に有意な差は認められなかったものの、個体ごとに見ると、どのような課題方略を用いたと考えられるかについては個体差が大きかった。このような個体差を統制するためにも、課題の更なる精緻化が必要である。

### 第3章 ラットにおける物体刺激の系列提示による見本合せの検討

実験1から4の一連の研究を通じて、8方向放射状迷路を使用して、ハトを対象とした Roper et al. (1995) において有効性が示された記憶資源再配分型の手続きによる指示忘却の検討を行った。すなわち、ヒトの指示忘却実験で用いられる課題の特徴を取り入れた、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す手続きであった。その結果、実験2では、記銘手がかりが後の記憶テストを信号した通常テストと比較して、忘却手がかりがテストの不在を信号したにもかかわらず、記憶テストを行ったプローブテストにおいて、有意な成績の低下が認められた。この結果は、ラットの指示忘却を検討する上でも、記憶資源再配分型の手続きを使用することが有効であったことを示す。しかし、実験2で得られた指示忘却効果が、能動的にリハーサルを制御し、記憶資源を再配分したことに起因すると示す明確な証拠は、実験3からは得られなかった。

また、本研究で使用した8方向放射状迷路は、Olton & Samuelson (1976)によって開発されて以降、様々な種類の動物を対象とした、多くの記憶研究に活用されてきた(岩崎, 1997)。視覚の優位性が低いラットに対しては、ハトや霊長類で用いられる色刺激や画像刺激などの視覚刺激を用いた指示忘却課題を用いることが困難であるため、本研究は複数の項目を同一の試行内で提示することに向いており、なおかつ動物を対象とした記憶研究で一般的に用いられている8方向放射状迷路を装置として使用した。しかしながら、8方向放射状迷路は、その特性上、空間記憶と刺激に対する記憶を分離することが困難である。すなわち、“放射状迷路上に設置した刺激”という項目と、“放射状迷路のアーム”という場所の記憶を分離することが、非常に困難である。本研究の実験4で検討した、忘却手がかりが設置されたアームを避ける学習をした可能性についても、放射状迷路を装置として用いている以上、避けて通れない問題である。

加えて、本研究では個体によって習得水準や課題の方略に大きな差があった。例えば、実験2の指示忘却課題においては(図2-7)、通常テストとプローブテストの成績に大きな差が認められた個体は、提示された記銘手がかりと忘却手がかりを活用したと考えられる。一方で、通常テストとプローブテストの成績にほとんど差がなかった、指示手がかりを活用していなかったと考えられる個体においては、両条件とも好成績であったことから、すべてのアームを記憶するという方略を採用していたと考えられる個体と、両条件ともに低成績であったことから、十分な習得基準に達していなかったと考えられる個体がいる。古典的条件

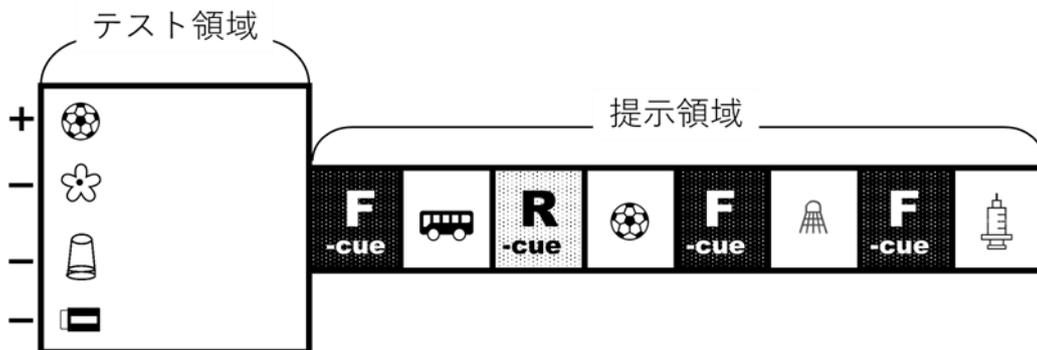
づけやオペラント条件づけなどの単純な連合学習とは異なり、本研究が対象とする能動的なりハーサル制御は、高度な認知処理を要する学習である。このような高度な学習においては、課題方略に個体差が生じる可能性が高くなると考えられる。本研究で用いた実験計画は、群のデータの平均によって検証するタイプのものであった。しかし、本研究においても示されたように、高度な認知機能である能動的なりハーサル制御について検討する場合は、採用する課題方略や習得水準などの個体差によって結果が左右される可能性が高い。したがって、指示忘却課題の習得やテスト遂行などについて、群のデータの平均ではなく、個体ごとに評価することが可能な手続きによる検討が必要であると考えられる。

以上のように、装置の特性や課題方略の個体差といった、8方向放射状迷路を使用した記憶資源再配分型の手続きにおける問題点について解決するため、新たな装置を開発し、ヒトにおいて用いられるような、複数の項目と指示手がかりが明確に分離された形での継時的な提示によるラットの指示忘却検討を計画した。新たな装置は、直線状の走路をギロチンドアと one-way ドアを用いて 8 区画に区切った。それぞれの区画には、記憶項目となる物体刺激、あるいは、指示手がかりとなる 2 種類の床材の一方を設置する。ラットを最初の項目が設置された部屋に一定時間滞在させ、その後、指示手がかりの床材がある部屋への入口を開ける。ドアを二重にすることで、ラットが床材を確認した後に、先だって提示された項目を確認することは不可能にする。指示手がかりの部屋に一定時間滞在させた後、次の項目の部屋のドアを開ける。1 試行において、記銘手がかりは 1 つ、忘却手がかりは 3 つ提示する。このような装置を用いて、ヒトにおいて用いられるような、複数の項目と指示手がかりが明確に分離された形での継時的な提示を実現する。記憶テストでは、記銘手がかりが提示された物体を 1 つと、その試行に提示されなかった物体を 3 つ提示し、記銘手がかりが提示された物体の選択が正反応となる記憶テストを行う (図 3-1-a)。このような訓練を行った後、記銘手がかりが提示された物体の代わりに、忘却手がかりが提示された 3 つの物体の 1 つと、その試行で提示されなかった物体を 3 つ提示するプローブテストを行う (図 3-1-b)。

この課題では、“放射状迷路の特定のアーム”という場所から切り離されるため、実験 4 で問題となった、プローブテストでの成績低下が忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習によるものである可能性を排除することができる。

新装置を用いた課題では、記銘項目と忘却項目とを同一の試行で提示する。そして記憶テストではその試行で提示された項目が 1 つと、その試行で使用されなかった項目が 3 つの、

(a) 通常テスト



(b) プローブテスト

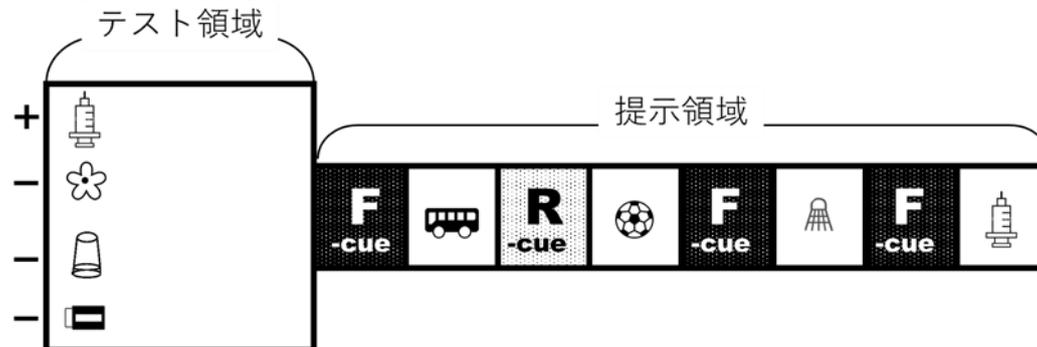


図3-1. 物体刺激を系列提示する指示忘却課題用に開発した装置の概要. Rは記録手がかりを, Fは忘却手がかりを示す. +は強化を, -は非強化をそれぞれ示す.

合計 4 項目をテスト刺激として提示し, その試行で提示された項目の選択が正反応となる選択課題を行う。この選択課題は, 提示された指示手がかりを活用すれば, 通常テスト時に正反応となる項目を特定可能という設定である。したがって, 通常テストとプローブテストは, ともに等しく報酬機会が設定されており, テスト刺激に対する注意も等しく保障されると考えられる。以上のように, Roper & Zentall (1993)が指摘した, 忘却手がかりに続くテストが省略されたことによる, 条件性フラストレーションや, 予期せぬ記憶テストに対する不注意, 驚愕反応などの省略法における問題点は統制可能である。

加えて, 通常テストとプローブテストは, ともに 4つのテスト刺激について, 3つの負刺激を避け, 1つの正刺激を選択する課題である点で完全に等しい。したがって, 置換え課題で求められた反応型と, 記憶テストで求められた反応型が異なるため, 忘却手がかり試行において求められた反応型が, プローブテストの遂行に干渉するという, Roper & Zentall

(1993)が指摘した可能性は完全に統制されると考えられる。さらに、この新装置を用いた課題は、1回あたりの所要時間が比較的短く、加えて項目や指示手がかりの配置についてカウンターバランスを行うことにより、1日に実験1および実験2の手続きよりも多くの試行を行うことが可能となる。十分な試行数が確保されることにより、習得水準やテスト遂行について個体ごとの検討を行うことが可能な手続きになると考えられる。

このように、実験1から実験4で問題となった忘却手がかりの提示された刺激の空間位置を避ける学習との区別、そして個体差の検討などについて、新装置を用いた課題によって解決することができると考えられる。そしてこのような手続きを用いた上で、忘却手がかりが提示された項目に対するプローブテストにおいて成績の低下が認められた場合、能動的なりハーサル制御が行われた可能性をより明確に証明可能になると考えられる。

加えて、この新装置はラットをはじめ、様々な種の動物においても適用可能であると考えられる。これまでの動物を対象とした指示忘却研究は、視覚刺激を用いることができ、自動化された実験装置における長期間の実験が可能である、ハトやサルなどが中心であった。しかしながら、刺激に対するリハーサルを受動的に行うのではなく、自ら能動的に制御するというヒトの心の働きが、系統発生のどの段階で進化したのかについて明らかにするためには、鳥類や霊長類だけでなく、それ以外の種においても指示忘却が生じるのかについて検討する必要がある。例えば、硬骨魚類であるキングョ（鷲塚・谷内, 2006）やゼブラフィッシュ（鷲塚・谷内, 2007）、あるいは爬虫類であるカメ（Mueller-Paul, Wilkinson, Hall, & Huber, 2012; Wilkinson, Chan, & Hall, 2007; Wilkinson, Coward, & Hall, 2009）においては、放射状迷路課題の遂行が可能であることが示されている。放射状迷路課題の効率的な遂行のためには、一度進入したアームあるいは未進入のアームについての記憶を常に更新する、ワーキングメモリの活用が必要となる。これらのワーキングメモリ過程を持つと考えられる様々な種の動物において指示忘却を検討することができれば、能動的なりハーサル制御の系統発生的な起源について迫ることができるかもしれない。その場合に問題となるのが、課題の内容である。異なる種において指示忘却効果が認められたとしても、要求された課題の性質が全く異なるものであった場合、そこで得られた結果は認知過程や学習能力における種差ではなく、異なる手続きによってもたらされた結果であるかもしれない。したがって、様々な種の比較検討を行うためには、様々な種に適用可能な共通の課題を開発しなければならない。計画している新装置を用いた課題は、基本的には、装置内を歩き回り、そこで出会った物体をどのように処理するかについて、床材を利用するという課題である。したがっ

て、非霊長類の哺乳類であるラットのみならず、爬虫類、両生類、魚類など、様々な種において用いることができる課題であると考えられる。

### 3-1. 実験5

ヒトを対象とした指示忘却手続きでは、1 試行において複数の項目と指示手がかりを交互に提示する。このヒトを対象とした指示忘却研究に用いられているリスト提示により近い形の手続きを考案し、ラットにおける指示忘却を検討することを計画した。直線状の走路を8 区画に区切り、項目である物体刺激と、後の記憶テストの有無を示す指示手がかりとなる床材を交互に配置した。この手続きにより、ヒトを対象とした指示忘却手続きのような複数項目のリスト状の提示と、自動化装置を用いたハトを対象とした手続きのような、1 日に複数回の試行を行うことによる個体レベルでの指示忘却の検討を展望した。加えて、能動的なリハーサル制御の系統発生的な起源について明らかにするためには、様々な種に共通して適用可能な実験手続きや実験装置の開発が重要である。構想した新装置を用いた課題は、装置内を通過し、出会った物体についての記憶をリハーサルするか否かを床材によって信号するというものである。この課題は、これまで指示忘却に関する研究がほとんど行われてこなかった爬虫類や両生類、魚類にも用いることが可能となる。さまざまな種において適用可能な指示忘却課題の開発は、知覚した情報を受動的に処理する心から、獲得した情報を能動的に処理する心の働きが生まれた系統発生的起源や、その淘汰圧を解明する上での重要な一歩となることが期待される。

そこで、実験5では、ラットを対象として、上記の物体刺激の継時提示による指示忘却課題を行う前提となる、物体の系列提示用に開発された装置を用いた見本合せ課題をラットが習得可能かについて検討を行った。項目提示領域の区画の一つに、見本刺激となる物体刺激と記銘手がかりとなる床材を同時提示した。物体刺激と記銘手がかりの設置された区画にラットを一定時間とどめた後、ラットをテスト領域へと進入させた。テスト領域には、見本刺激と一致する1 刺激と、見本刺激と一致しない3 刺激を提示した。見本刺激と一致する選択には報酬を与えた。以上の見本合せ課題をラットが習得できるかどうかについて検討した。

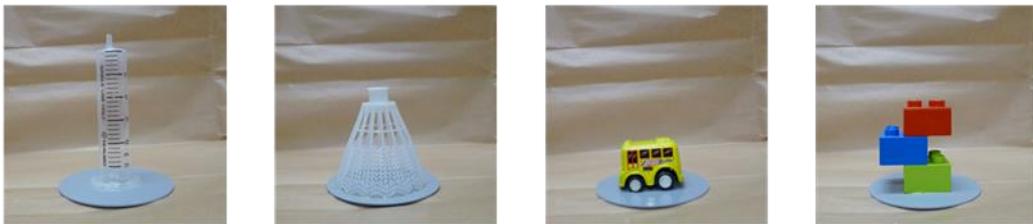
## 方法

**被験体** 実験経験のない約70日齢のLong-Evans系オスラット4匹を使用した。実験開始時の平均体重は279g(273-283)であった。実験餌以外の飼育飼料を16g/日とする食餌制限を行った。

**装置** 項目と指示手がかりの提示領域と、物体の再認選択テストを行う領域を持つ装置を使用した（図 3-1）。提示領域は、全長 220 cm、幅 12 cm であり、高さ 40 cm の壁に囲まれていた。提示領域は 8 つに区切られ、項目の提示区画の長さは 27 cm、指示手がかりの提示区画の長さは 20 cm であった。項目の提示区画から指示手がかりの提示区画へは、実験者が操作して開閉するギロチンドア（高さ 13 cm、幅 8 cm）と、項目提示区画から指示手がかり提示区画方向へのみ進入可能な one-way ドア（高さ 8 cm、幅 8 cm）の二重のドアが設置された。指示手がかりの提示区画から次の項目の提示区画へは、ギロチンドアのみが設置された。最後の指示手がかり提示領域は、テスト領域と直結していた。提示領域とテスト領域は、ギロチンドアによって区切られていた。テスト領域は、長さ 46 cm、幅 46 cm であり、高さ 40 cm の壁に囲まれていた。入口の対面の壁側には、壁から 8 cm の位置に、直径 8 cm の埋め込み式の餌皿 4 つが設置された。餌皿は、側面の壁から 1 cm 離れた位置に、それぞれの餌皿同士は 4 cm ずつ離れた位置に設置された。餌皿は二重底になっていた。下段には報酬として使用するものと同じ餌を 10 粒ほど入れた。上段には直径 1 mm 程の穴が 4 つ開けられ、下段のにおいは知覚できるものの、下段に入れられた餌を入手することはできなかった。

**刺激** 項目として形状や色、大きさの異なる 8 種類の物体刺激を使用した（図 3-2）。項目として使用する物体は、直径 8 cm の灰色塩ビ板に接着されていた。記銘手がかりとして、

### 項目群A



### 項目群B

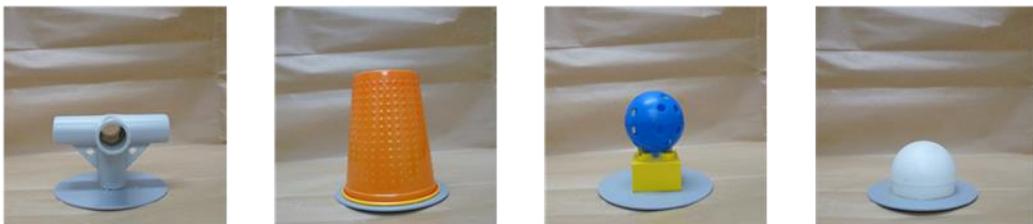


図3-2. 実験5において項目として使用した物体刺激。上段の4種類（ピストン、シャトル、バス、ブロック）を項目群A、下段の4種類（十字、コップ、ボール、半球）を項目群Bとした。

20 cm×8 cm の質感の異なる 2 種類の床材（人工芝、ビニールクロス）を使用した（図 3-3）。半数のラットには人工芝を、もう半数にはビニールクロスを記銘手がかりとして割り当てた。報酬として米爆ぜ菓子（1 粒 25 mg）を使用した。

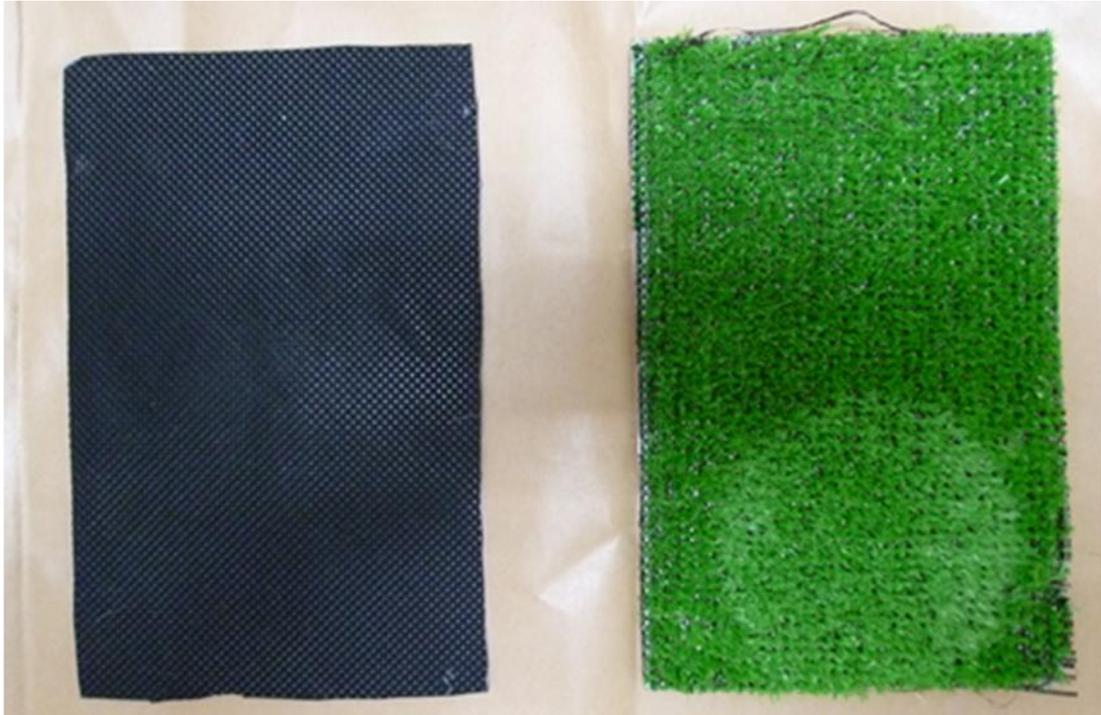


図3-3. 実験5で記銘手がかりとして使用した床材. ビニールクロス（左）と人工芝（右）を床材として使用した.

**手続き** (1) 予備訓練 実験 1 日から 8 日目までは、ハンドリングや実験で使用する米爆ぜ菓子への馴致を行った。9 日から 11 日目は、1 日 15 分間の装置の自由探索を 3 日間行った。自由探索の間、全てのドアが開放された。提示領域には指示手がかりとなる床材や、項目となる物体は設置しなかった。テスト領域には、すべての餌皿に米爆ぜ菓子を 2 粒ずつ設置した。12 日から 31 日目は、実験装置の強制走行訓練を行った。強制走行訓練では、区画ごとに設置されたギロチンドアを実験者が順次に開放し、ラットが通過した区画のドアは順次閉鎖した。4 か所の餌皿のうち、1 か所にのみ米爆ぜ菓子 2 粒を設置した。20 日目からは、どの餌皿に報酬が設置されているのかが視覚上はわからないようにするために、餌皿に黒いアルミ製の内蓋を設置した。27 日目からは、餌皿の上に灰色円形の塩ビ板を設置した。ラットが安定して塩ビ板と内蓋をどかし、報酬を得られるようになったら予備訓練は終了した。

(2) 同時弁別課題 同時弁別課題では、特定の1物体の選択が常に正反応となった(図3-4)。まず、ラットを提示領域のテスト領域と接する区画に5秒間とどめた。提示領域に

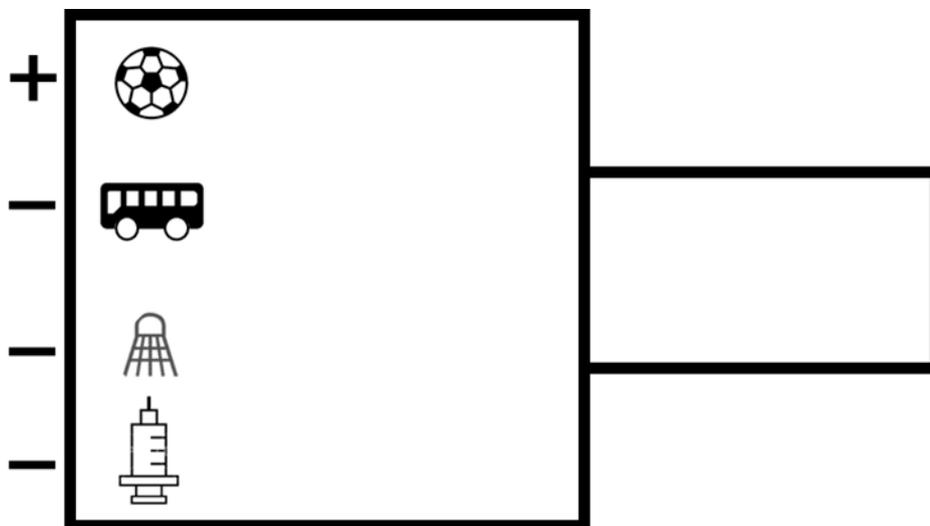


図3-4. (2) の同時弁別課題の概観. +は強化を, -は非強化をそれぞれ示す.

は、項目となる物体や指示手がかりとなる床材は設置しなかった。5秒後、テスト領域へと続くギロチンドアを開放し、テスト領域へと進入させた。テスト領域には、正反応となる1物体と、不正解の3物体を設置した。したがって、餌報酬を得るためには、ラットは餌皿の上に置かれた物体をどかし、餌報酬の上にある内蓋をあける必要があった。正反応となる物体の下の餌皿には、米爆ぜ菓子2粒を設置した。それ以外の物体の下の餌皿には、何も設置しなかった。用意した8種類の物体を半数ずつに分け、それぞれ項目群A、項目群Bとした。項目群Aを2個体で、項目群Bを2個体で使用した。正反応となる物体は、個体ごとに相殺した。試行間隔5分で、1日に4試行を行った。同時弁別課題は16試行を1ブロックとした。同時弁別課題の序盤には、報酬を得るまで最大4選択を認めたが、段階的に選択可能数を制限した。選択を許可した回数は、第1段階が4選択(第1ブロック)、第2段階が3選択(第2ブロック)、第3段階が2選択(第3-8ブロック)、第4段階が1選択(第9ブロック~)であった。最初の1選択のみを認めた第4段階において、連続2ブロック(32試行)の正反応率が70%以上という基準に達したら、同時弁別課題は終了した。すべての個体が第10-14ブロックで基準に達した。個体ごとの同時弁別課題における正刺激と使用した項目群は、表3-1に示した。

表3-1. 実験5の同時弁別課題における個体ごとの正刺激と使用した物体刺激

	正刺激	使用した物体刺激
ラット1	ピストン	項目群A (十字 コップ ポール 半球)
ラット2	十字	項目群B (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット3	バス	項目群A (十字 コップ ポール 半球)
ラット4	コップ	項目群B (ピストン シャトル バス ブロック)

(3) 2 刺激が正反応となりうる見本合せ課題 提示領域に設置した物体の選択が正反応となる課題を行った (図 3-5)。提示段階とテスト段階の 2 段階があった。提示段階では、ラットを提示領域のテスト領域と接する区画に 20 秒間とどめた。提示領域には、見本刺激となる物体を 1 つと、記銘手がかりとなる床材を設置した。記銘手がかりとなる床材は半数の個体には人工芝を、もう半数の個体にはビニールクロスを割り当て、相殺した。20 秒後、テスト領域へと続くギロチンドアを開放し、テスト領域へと進入させた。テスト段階では、比較刺激となる 4 物体を設置し、見本刺激と一致する選択を正反応とした。見本刺激と一致する物体の下の餌皿には、米爆ぜ菓子 2 粒を設置した。それ以外の物体の下の餌皿には、何も設置しなかった。見本刺激となる物体は、2 種類であり、同時弁別課題で正反応となった物体 (正刺激 1) と、同時弁別課題で使用した物体から新たに選択された 1 物体 (正刺激

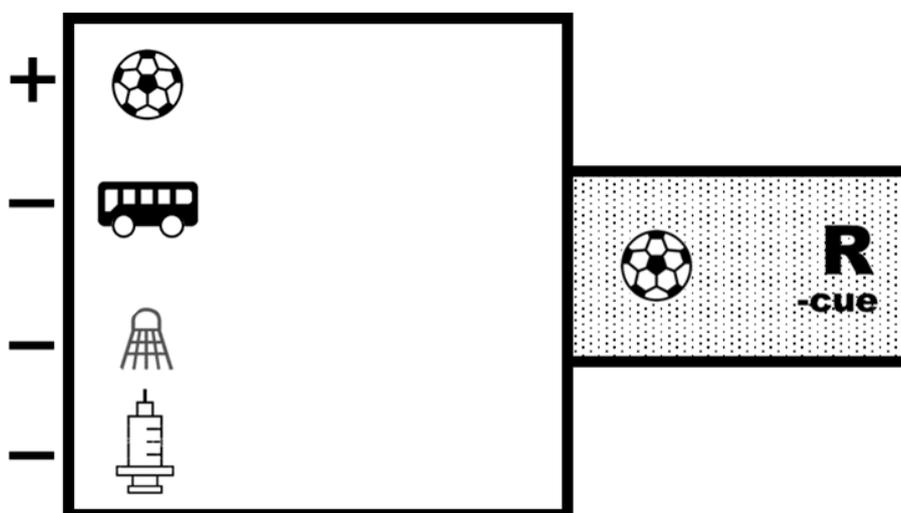


図3-5. 見本合せ課題の概観. Rは記銘手がかりの床材を示す. +は強化を, -は非強化をそれぞれ示す. (3) の2刺激が正反応となる見本合せ課題では, 正刺激となりうる物体は2種類であった. (4) の見本合せ課題では, 4種類の物体が正刺激になりえた. (5) の新奇な項目を使用した見本合せ課題では, それまで使用しなかった項目群を見本刺激と比較刺激に用いた.

2) であった。テスト段階で提示する比較刺激は、(2) の同時弁別課題で使ったものと同じ項目群であった。試行間隔 5 分で、1 日に 8 試行を行った。同時弁別課題は 16 試行を 1 ブロックとした。課題の序盤には、報酬を得るまで最大 4 選択を認めたが、段階的に選択可能数を制限した。選択を許可した回数は、第 1 段階が 4 選択 (第 1-4 ブロック)、第 2 段階が 2 選択 (第 5-7 ブロック)、第 3 段階が 1 選択 (第 8-10 ブロック) であった。個体ごとの 2 刺激が正反応となりうる見本合せ課題における正刺激と使った項目群は、表 3-2 に示した。

表3-2. (3) の2刺激が正反応となる見本合せ課題における個体ごとの正刺激と使った物体刺激

	正刺激1	正刺激2	使った物体刺激
ラット1	ピストン	ブロック	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット2	十字	半球	項目群B (十字 コップ ポール 半球)
ラット3	バス	シャトル	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット4	コップ	ボール	項目群B (十字 コップ ポール 半球)

(4) 見本合せ課題 テストで使用する 4 種の刺激すべてが正反応になりうる見本合せ課題を行った (図 3-5)。テスト段階で提示する比較刺激は、(2) の同時弁別課題や (3) の 2 刺激が正反応となりうる見本合せ課題で使ったものと同じ項目群であり、それらすべてが見本刺激となりえた。試行間隔 5 分で、1 日に 8 試行を行った。見本合せ課題は 16 試行を 1 ブロックとして、8 ブロック (128 試行) を行った。すべてのブロックにおいて、第 1 選択のみを認めた。それ以外は (3) の 2 刺激が正反応となりうる見本合せ課題と同じであった。個体ごとの見本合せ課題における項目群は、表 3-3 に示した。

表3-3. (4) のすべての刺激が正反応となりうる見本合せ課題における個体ごとの使った物体刺激

	使った物体刺激
ラット1	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット2	項目群B (十字 コップ ポール 半球)
ラット3	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット4	項目群B (十字 コップ ポール 半球)

(5) 新奇な項目を使用した見本合せ課題 新奇な刺激を用いた見本合せ課題を行った(図 3-5)。使用する刺激は、それまでの課題で使用しなかった項目群であった (i.e., それまでの課題で項目群 A を使用した個体は項目群 B を使用した)。試行間間隔 5 分で、1 日に 4 試行を行った。見本合せ課題は 16 試行を 1 ブロックとして、4 ブロック (64 試行) を行った。すべてのブロックにおいて、第 1 選択のみを認めた。それ以外は (4) の見本合せ課題と同じであった。個体ごとの新奇な項目を使用した見本合せ課題における項目群は、表 3-4 に示した。

表3-4. (5) の新奇な項目を使用した見本合せ課題における個体ごとの使用した物体刺激

使用した物体刺激	
ラット1	項目群B (十字 コップ ボール 半球)
ラット2	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)
ラット3	項目群B (十字 コップ ボール 半球)
ラット4	項目群A (ピストン シャトル バス ブロック)

## 結果

同時弁別課題における、個体ごとの第 1 選択での正反応率を図 3-6 に示した。破線はチャンスレベルを、実線は習得段階の区切りをそれぞれ示す。テストにおける物体の選択可能数は、第 1 段階 (第 1 ブロック) が 4 回、第 2 段階 (第 2 ブロック) が 3 回、第 3 段階 (第 3-8 ブロック) が 2 回、第 4 段階 (第 9 ブロック以降) が 1 回であった。第 1 選択で報酬を獲得した場合には、正反応率 100 を与えた。それ以外の場合には、正反応率 0 を与えた。14 ブロックまでにすべての個体が連続 2 ブロック (32 試行) の正反応率が 70%以上という学習基準に達したため、同時弁別課題を終了し、次の段階に移行した。

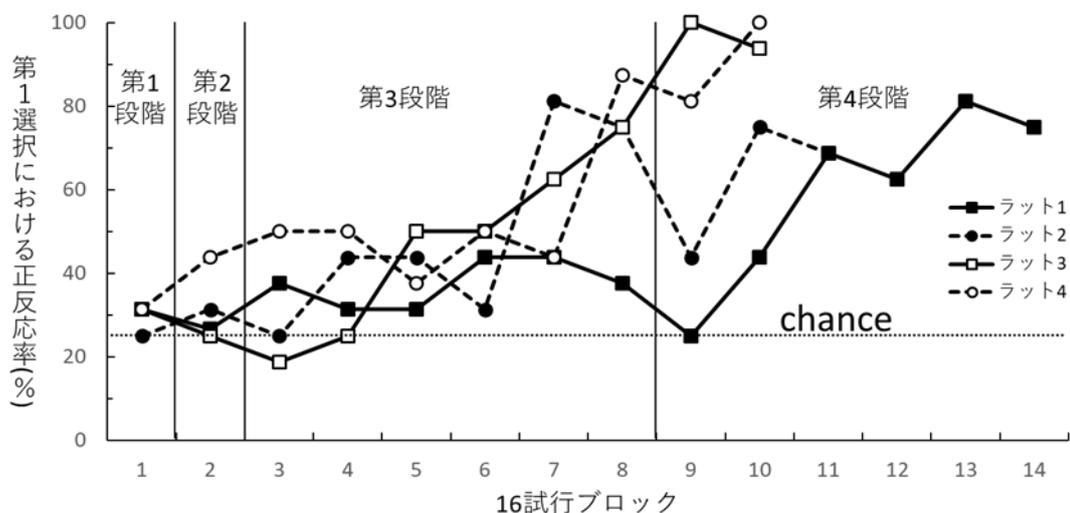


図3-6. 同時弁別課題における個体ごとの正反応率 (%) . 実線は課題の習得段階の区切りを示す. 第1段階 (第1ブロック) は4回, 第2段階 (第2ブロック) は3回, 第3段階 (第3-8ブロック) は2回, 第4段階 (第9ブロック以降) は1回の物体刺激の選択をそれぞれ認めた. 破線はチャンスレベルの25%を示す.

2刺激が正反応となりうる見本合せ課題における, 個体ごとの第1選択での正反応率を図3-7に示した. 破線はチャンスレベルを, 実線は習得段階の区切りをそれぞれ示す. テスト

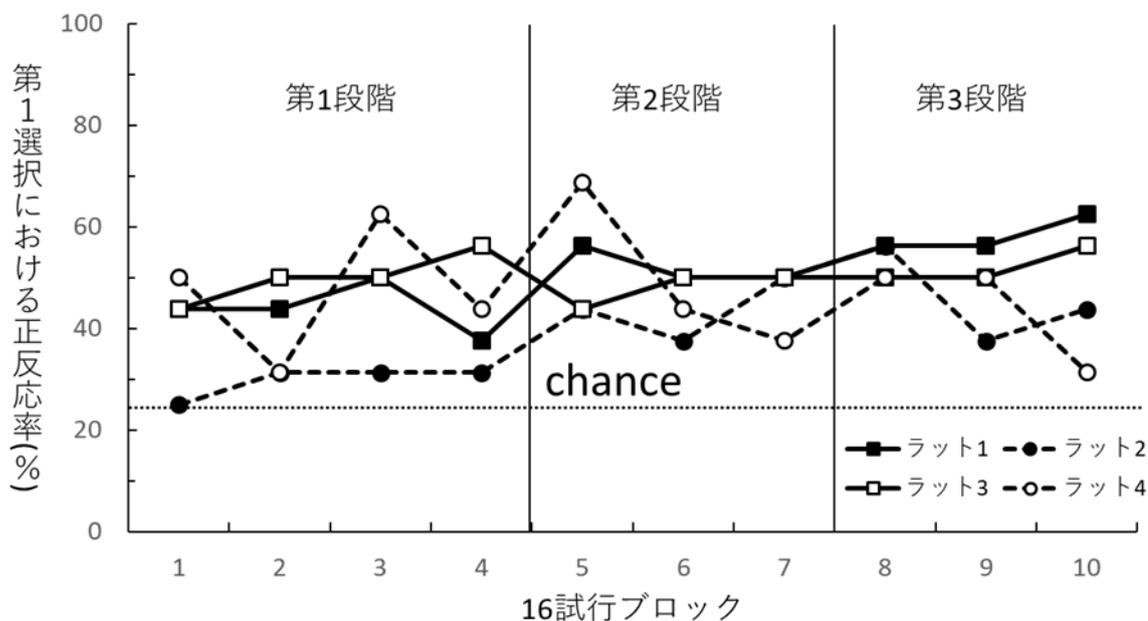


図3-7. 2刺激が正刺激となりうる見本合せ課題における個体ごとの正反応率 (%) . 実線は課題の習得段階の区切りを示す. 第1段階 (第1-4ブロック) は4回, 第2段階 (第5-7ブロック) は2回, 第3段階 (第8-10ブロック) は1回の物体刺激の選択をそれぞれ認めた. 破線はチャンスレベルの25%を示す.

における物体の選択可能数は、第1段階（第1-4ブロック）が4回、第2段階（第5-7ブロック）が2回、第3段階（第8-10ブロック）が1回であった。第1選択で報酬を獲得した場合には、正反応率100を与えた。それ以外の場合には、正反応率0を与えた。ほぼすべての個体において正反応率は50%前後で推移した。

2刺激が正反応となりうる見本合せ課題において第1選択目でラットが選択した物体について、図3-8に示した。すべての個体において、同時弁別課題で正反応であった物体を選択する傾向が認められた。項目（正刺激1・正刺激2・その他）における1要因分散分析を行ったところ、主効果が認められた ( $F(3, 2) = 64.39, p = .00$ )。項目の主効果に対するRyan法による多重比較を行ったところ、正刺激1と正刺激2の間と、正刺激1とその他の項目の間に有意な差が認められた（それぞれ  $t(6) = 10.45, p = .0000$ ;  $t(6) = 9.06, p = .00$ ）。正刺激2とその他の項目の間に有意な差は認められなかった ( $t(6) = 1.39, p = .21$ )。

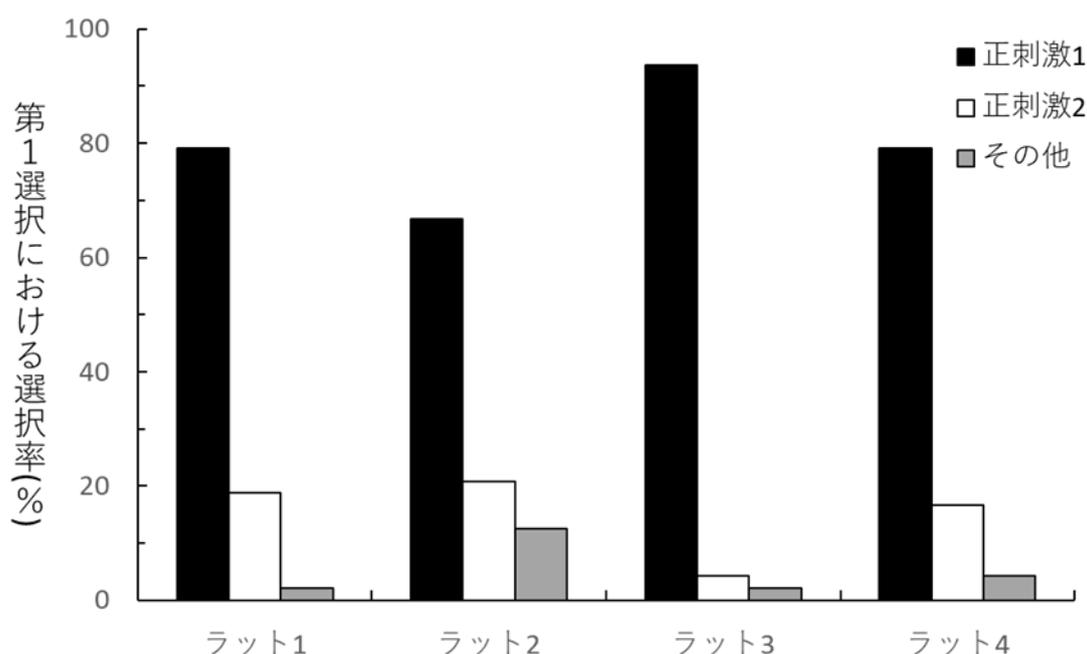


図3-8. 2刺激が正刺激となりうる見本合せ課題における、個体ごとの第1選択で選択した物体刺激の選択率。

2刺激が正反応となりうる見本合せ課題におけるにおいて認められた、同時弁別課題での正刺激に反応し続ける傾向を低減させるため、使用する4刺激すべてが正反応となりうる見本合せ課題を行った。個体ごとの第1選択での正反応率を図3-9に示した。破線はチャンスレベルを示す。ほぼすべての個体において、正反応率はチャンスレベルの25%付近で推移した。

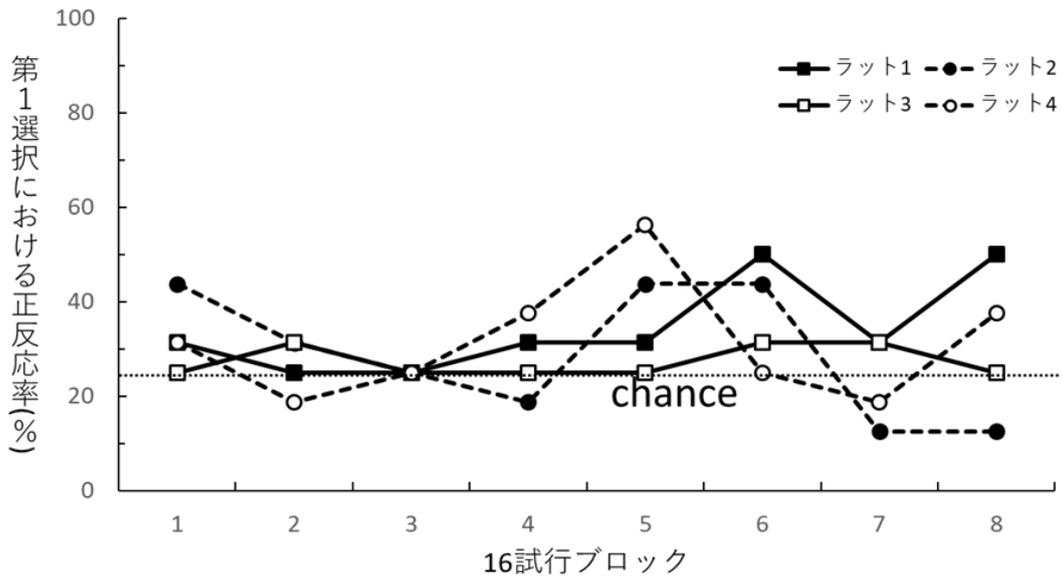


図3-9. 4刺激が正刺激となりうる見本合せ課題における個体ごとの正反応率 (%). 破線はチャンスレベルの25%を示す.

4刺激すべてが正反応となりうる見本合せ課題において、第1選択目でラットが選択した物体について、図3-10に示した。ラット2のみが正刺激2を比較的高頻度で選択するようになった。それ以外の個体は、同時弁別課題で正反応となった刺激を選択し続けた。項目(正刺激1・正刺激2・その他)における1要因分散分析を行ったところ、主効果が認められた

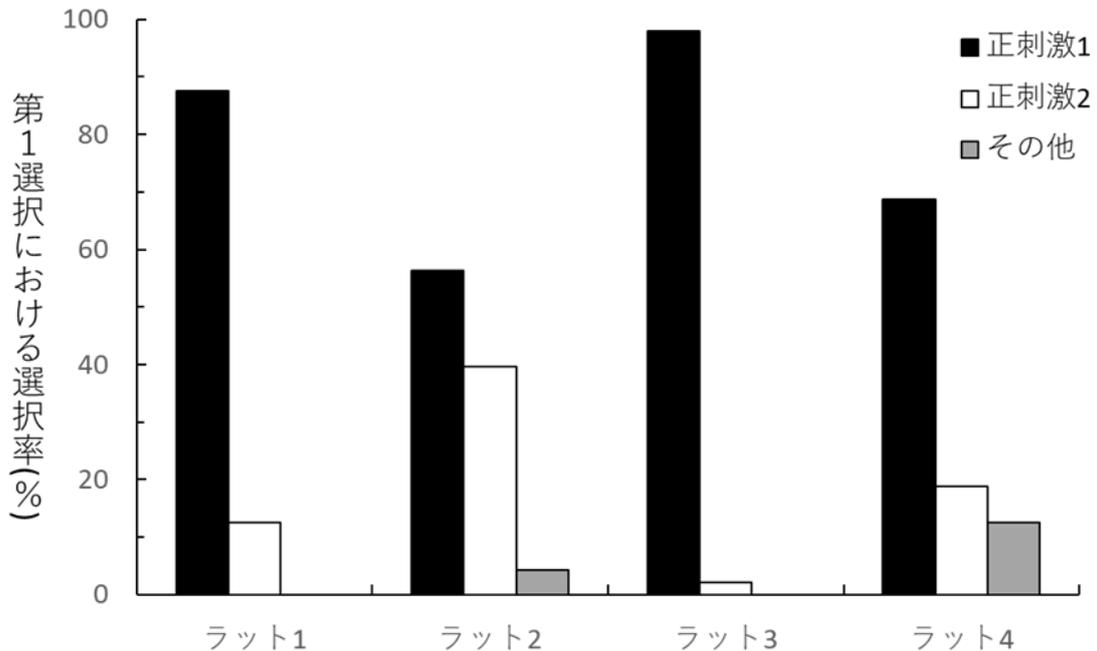


図3-10. 4刺激が正刺激となりうる見本合せ課題における、個体ごとの第1選択で選択した物体刺激の選択率.

( $F(3, 2) = 19.20, p = .00$ )。項目の主効果に対する Ryan 法による多重比較を行ったところ、正刺激 1 と正刺激 2 の間と、正刺激 1 とその他の項目の間に有意な差が認められた（それぞれ  $t(6) = 5.84, p = .00$ ;  $t(6) = 4.72, p = .00$ ）。正刺激 2 とその他の項目の間に有意な差は認められなかった ( $t(6) = 1.12, p = .31$ )。

同時弁別課題で正反応となった刺激を選択し続ける傾向をなくすため、新奇な項目を使用した見本合せ課題を行った。個体ごとの第 1 選択での正反応率を図 3-11 に示した。破線はチャンスレベルを示す。ほぼすべての個体において、正反応率はチャンスレベルの 25% 付近で推移した。

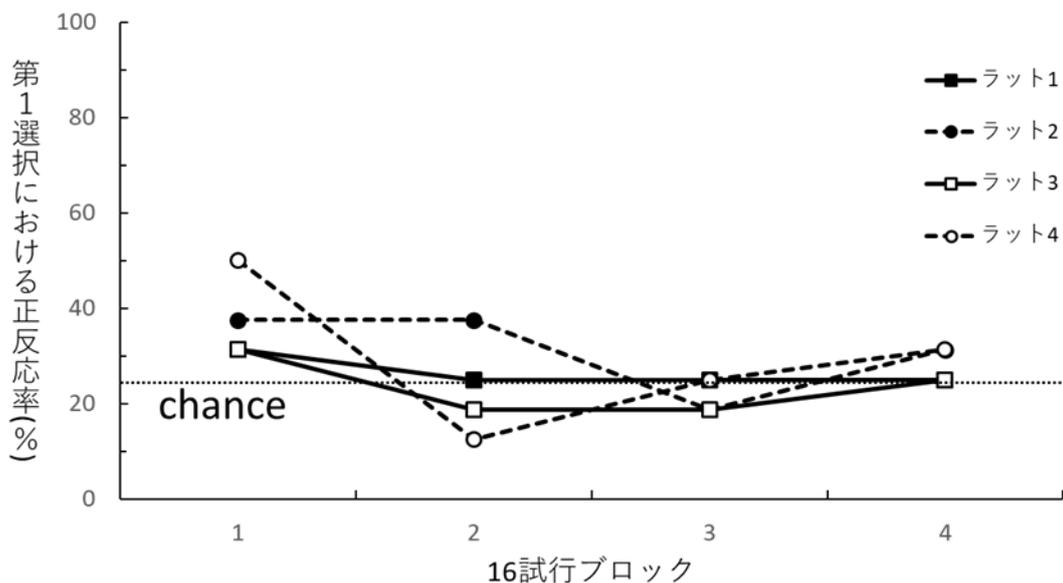


図3-11. 新奇な物体刺激を使用した見本合せ課題における個体ごとの正反応率 (%). 破線はチャンスレベルの25%を示す.

新奇な項目を使用した見本合せ課題において、第 1 選択目でラットが選択した物体について、図 3-12 に示した。特定の 1 物体ないし 2 物体をよく選択した。ラット 1 は、十字刺激とボール刺激をよく選択していた。ラット 2 はバス刺激を最もよく選択したが、ブロック刺激はほとんど選択しなかった。ラット 3 はほとんどの試行において半球刺激を選択した。ラット 4 はピストン刺激を最もよく選択した。

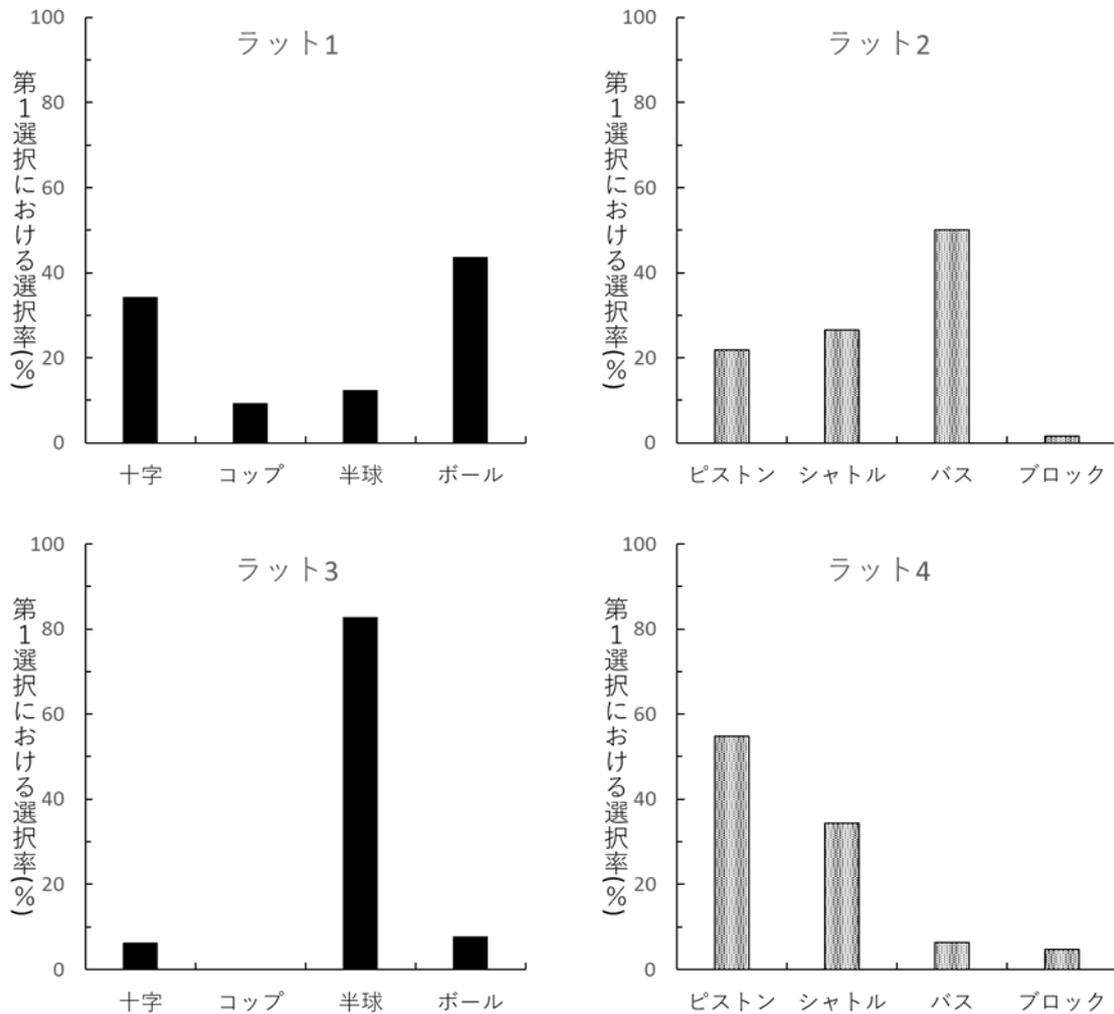


図3-12. 新奇な物体刺激を使用した見本合せ課題における，個体ごとの第1選択で選択した物体刺激の選択率。

### 考察

実験5では，実験1から4で得られた結果に踏まえて，新たな装置によるラットの指示忘却手続きを開発するために，その前提となる見本合せ課題をラットが遂行できるかについて検討した。すなわち，ハトを対象とした Roper et al. (1995) において有効性が示された記憶資源再配分型の手続きを参考に，8方向放射状迷路を用いてラットによる指示忘却を検討した実験2では，有意な指示忘却効果が認められた。この結果は，ラットの指示忘却を検討する上でも，記憶資源再配分型の手続きを使用することが有効であったことを示す。しかし，実験2で得られた指示忘却効果が，能動的にリハーサルを制御し，記憶資源を再配分

したことに起因すると示す明確な証拠は、実験3からは得られなかった。一方で、実験1から4では空間記憶と刺激に対する記憶を分離することが困難であるという放射状迷路の特性や、習得の水準や課題方略における個体差などの問題が十分には統制されていなかった。そこで、実験5では物体刺激を系列提示することで、上記の問題点を統制した手続きにより、ラットの指示忘却を検討するために、その前提となる物体刺激の系列提示用に開発した装置における物体刺激を用いた見本合せ課題をラットが獲得できるかについて検討した。

その結果、特定の刺激への選択を求める同時弁別課題においては、徐々に成績が向上し、連続2ブロックにおいて70%以上の正反応率という基準にすべての個体が達したことから、指示忘却手続き用に開発した装置と使用する物体を用いた同時弁別課題をラットは習得可能であった(図3-6)。一方で、見本合せ課題においては遂行成績の向上が認められなかった。

2刺激が正反応となりうる見本合せ課題では、正反応率がチャンスレベルの25%を上回り、50%程度で推移する個体が多くいた(図3-7)。しかしながら、この遂行成績はラットが見本合せ課題を学習していることを意味しない。なぜなら、この課題においては、正反応となりうる刺激は同時弁別課題で正反応であった正刺激1と、この課題から新たに正反応となる正刺激2の2種類のみであった。したがって、同時弁別課題と同じように正刺激1を選択し続ければ、50%の確率で報酬を獲得することが可能であった。実際、この課題において、ラットは正刺激1を最も多く選択していた(図3-8)。以上から、2刺激が正反応となりうる見本合せ課題においては、これに先立つ同時弁別課題で獲得された「特定の1物体を選択する」という反応が、見本合せ課題の遂行に干渉していたと考えられる。

この「特定の1物体を選択する」を低減させるために、使用する4種の刺激すべてが正反応となりうる見本合せ課題を行った。しかし、正反応率はチャンスレベルの25%程度で推移したことから、見本合せ課題を学習したとは言い難い(図3-9)。この課題においても、正刺激1を選択し続ける個体が多くいたことから、同時弁別課題で獲得された「特定の1物体を選択する」という反応が、見本合せ課題の遂行に干渉していた可能性が高い(図3-10)。一方で、この課題においては、他の個体と比較して、ラット2が正刺激2を多く選択するようになった。しかし、正反応率が50%をこえることはなかったため、見本合せ課題を学習したのではなく、正刺激1と同じように、「正刺激2は50%の確率で報酬が得られる」刺激であるとみなし、正刺激1と正刺激2をランダムに選択していたと考えられる。

これらの「特定の刺激を選択し続ける」傾向を統制するために、新奇な刺激を使用した見

本合せ課題を行った。これまでの課題で全く使用しなかった刺激を用いたものの、ラットはこの課題においても特定の1刺激あるいは2刺激を多く選択していた(図3-12)。したがって、ラットは新奇な刺激を用いた見本合せ課題に対しても、これまでと同じ「特定の刺激に反応し続ける」という方略を採用していた可能性が高い。

Mumby, Pinel, & Wood (1990) は、ラットが物体刺激を用いた遅延非見本合せ課題を習得することが可能であると報告した。Mumby et al. (1990) は、両端にゴールボックスがある直線走路型の装置を用いた。ラットを装置の中央に入れた後、一方のゴールボックスへと続くドアを開放した。ゴールボックスには見本刺激となる物体があり、物体を移動させると餌ペレットを入手できた。遅延時間の後、反対側のゴールボックスのドアが開放された。反対側のゴールボックスには、見本刺激と一致する刺激と新奇な刺激が提示され、新奇な刺激の選択には報酬が与えられた。Mumby et al. (1990) において、ラットは課題の最終盤には、遅延時間が60秒以下のとき、80%以上の正反応率で課題を遂行した。

Mumby et al. (1990) では、見本刺激と一致しない刺激の選択を正反応とする、非見本合せ課題が用いられた。ラットをはじめとするげっ歯類は、見慣れた刺激よりも新奇な刺激へと接近する傾向を持っている。したがって、非見本合せ課題はげっ歯類の生得的な傾向と合致する課題であるといえる。一方で、実験5では見本刺激と一致する選択を求める見本合せ課題を行った。ラットの生得的な傾向と矛盾する課題であったために、習得が困難であった可能性がある。また、Mumby et al. (1990) では、見本刺激を移動させると餌ペレットを入手することができた。これに対し、実験5では見本刺激は固定されており、提示段階において餌を入手することはできなかった。これが見本刺激の記憶に影響した可能性がある。すなわち、Mumby et al. (1990) では、見本刺激を移動させると餌ペレットを入手することができたため、ラットは見本刺激に注意を向ける機会が確保された。これに対し、実験5では、ラットが見本刺激に対して注意を向ける動機がなかったため、見本刺激に注意を向けていなかった可能性がある。以上のように、ラットの生得的な傾向と不一致な課題設定や、見本刺激への不注意によって、実験5の装置における見本合せ課題をラットが習得できなかった可能性がある。装置や項目の提示方法などの手続きの工夫により、物体を系列提示する指示忘却課題用の装置における見本合せ課題をラットが習得することは可能であるかもしれない。

## 第4章 ラットにおける系列位置課題を組み込んだ指示忘却の検討

実験1から実験5では、ラットにおける能動的なリハーサル制御能力について検討するために、指示忘却現象を用いて検討を行った。その結果、8方向放射状迷路を用いて Roper et al. (1995) や Kaiser et al. (1997) のような忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す手続きによってラットの指示忘却を検討した実験2において、指示忘却効果が認められた。実験2で得られた指示忘却効果は、Roper & Zentall (1993) の指摘した情動性フラストレーションやテスト刺激の不注意などの非記憶的な要因は統制されていた。

ところで、能動的なリハーサル制御との関連が指摘されている現象は、指示忘却以外にもある。例えば、系列位置効果の初頭効果である。系列位置効果 (serial position effect; SPC) とは、系列提示された項目の記憶成績が、中盤の項目と比較して、序盤の項目と終盤の項目が優れる現象である。序盤の成績が優れる現象を初頭効果 (primacy effect)、終盤の成績が優れる現象を新近効果 (recency effect) と呼び、ヒトを対象とした実験では初頭効果と新近効果を併せ持つU字型の系列位置曲線が報告されている (e.g., Murdock, 1962)。

初頭効果と新近効果は、中盤の項目と比較して記憶成績が優れるという点では同じであるが、記憶成績が優れる要因やメカニズムは異なるのではないかと指摘されている (e.g., Kintsch, 1970; Marshall & Werder, 1972)。すなわち、系列の序盤に提示された項目は、それ以外の項目と比較して多くの維持リハーサルが行われると考えられる。したがって、初頭効果は能動的なリハーサルの反映であるといえる。これに対して、リハーサル量が少ないはずの終盤に提示された項目の記憶成績が優れるのは、直前に生じた出来事が記憶に残っているからであると考えられる。したがって、新近効果は受動的な保持の反映であるといえる。

ヒト以外の動物においても、系列位置課題による検討が行われ、ヒトにおいて認められるような初頭効果と新近効果を併せ持つU字型の系列位置曲線が報告されている。ラットを対象とした検討では、放射状迷路を使用した実験が多く報告されている (e.g., DiMattia & Kesner, 1984; Harper, Dalrymple-Alford, & McLean, 1992; Kesner, Measom, Forsman, & Holbrook, 1984)。DiMattia & Kesner (1984) は、8方向放射状迷路を使用してラットにおける系列位置効果を検討した。DiMattia & Kesner (1984) は、学習段階において5本のアームを使用した強制選択課題を行った。その後のテスト段階では、学習段階で提示したアームを1本と、学習段階で未進入のアーム1本を提示した。半数の個体は学習段階で提示したアームの選択が正反応であり (win-stay 群)、もう半数の個体は学習段階で未進入のアー

ムの選択が正反応であった (win-shift 群)。その結果、win-shift 群では初頭効果が認められず、新近効果のみが認められたのに対し、win-stay 群においては、初頭効果と新近効果を併せ持つ U 字型の系列位置曲線が報告された。win-shift 群と win-stay 群で、認められた系列位置曲線が異なる要因として、DiMattia & Kesner (1984) は課題の難易度を指摘している。すなわち、ラットは生得的に、直前に餌を得た場所を避け、別の場所へ向かう特性を持っている。つまり、未進入のアームの選択に報酬を与える win-shift 課題は、ラットの生得的な採餌傾向と合致することから、比較的“容易な”課題であるといえる。これに対し、学習段階で提示されたアームの選択に報酬を与える win-stay 課題は、ラットの生得的な採餌傾向と矛盾することから、比較的“困難な”課題であるといえる。したがって、ラットにとって難易度が高く、大きな認知的負荷のかかる win-stay 課題において、ラットは積極的にアームを記憶したため、能動的なリハーサル制御との関連が指摘される初頭効果が生じたと考えられる。実際に、win-shift 課題を使用したため、認知的な負荷が小さかったと考えられる研究では、初頭効果は認められず、新近効果のみが報告されている (Roberts & Smythe, 1979, 実験 2, T 字型迷路; Roberts & Smythe, 1979, 実験 3, 8 方向放射状迷路)。また、12 方向放射状迷路を使用して DiMattia & Kesner (1984) の win-stay 群と同じ手続きによって系列位置効果を検討した Harper et al. (1992) も、初頭効果と新近効果を併せ持つ U 字型の系列位置効果を報告した。さらに、Harper et al. (1992) は、学習段階で 5 本のアームを提示した条件と、7 本のアームを提示した条件とを比較した。その結果、7 本のアームを提示した条件において、5 本のアームを提示した条件よりも明白な系列位置効果が認められた。この結果は、課題の難易度が高く、認知的な負荷が大きいほど明白な初頭効果が認められるという、DiMattia & Kesner (1984) の指摘を裏付けるものである。

Kesner et al. (1984) は、DiMattia & Kesner (1984) とは異なる放射状迷路課題によって、ラットの系列位置効果を検討した。Kesner et al. (1984) では、学習段階において 8 方向放射状迷路のすべてのアームを使用した強制選択課題を行った。そしてテスト段階において、系列位置の序盤、中盤、あるいは終盤にあたる 2 対のアームを提示した自由選択課題を行った。すなわち、序盤の系列位置をテストする場合には、学習段階で 1 番目と 2 番目に進入させたアームを提示した。同様に、中盤の系列位置をテストする場合には、学習段階で 4 番目と 5 番目に進入させたアームを、終盤の系列位置をテストする場合には、学習段階で 7 番目と 8 番目に進入させたアームを提示した。学習段階でより早期に進入したアームの選択には報酬が与えられた。すなわち、序盤の系列位置のテストでは 1 番目に進入したアーム

ム、中盤の系列位置のテストでは4番目に進入したアーム、系列位置のテストでは7番目に進入したアームの選択が正反応であった。その結果、初頭効果と新近効果を併せ持つU字型の系列位置曲線が認められた。Kesner et al. (1984) は、提示した2本のアームのうち、時間的に早期に進入したアームの選択を求めた。したがって、ラットの生得的な採餌傾向と合致する win-shift に近い課題設定であったといえる。一方で、Kesner et al. (1984) の課題はアームへの進入の時間的な順序を問うものであった。これは、学習段階でのアームへの進入の有無を問う選択課題を行った DiMattia & Kesner (1984) と比較して、認知的な負荷が高い課題であったといえる。Kesner et al. (1984) の報告からも、DiMattia & Kesner (1984) の認知的な負荷が大きいほど明白な初頭効果が認められるという指摘は支持される。

実験6では、8方向放射状迷路を使用して、リハーサル制御との関連が指摘される系列位置効果の初頭効果に注目し、ラットにおける指示忘却を検討することを目的とした。ラットにおいても、通常の系列位置課題では、ヒトにおいて報告されているものと同じ、初頭効果と新近効果の両方を併せ持つ、U字型の系列位置曲線が報告されている (e.g., DiMattia & Kesner, 1984; Harper et al., 1992; Kesner et al., 1984)。記銘手がかりが後のテストを信号したアームに対するテストと、忘却手がかりが後のテストの不在を信号したアームに対するテストの遂行を比較した時、ラットが能動的にリハーサルを制御するならば、忘却手がかりを提示したアームでは受動的な短期保持と関連する新近効果のみをもつ系列位置曲線を描く一方で、記銘手がかりを提示したアームでは能動的なリハーサルと関連する初頭効果と、新近効果の両方を併せ持つU字型の系列位置曲線が認められると推測した。

#### 4-1. 実験6

実験6では、Kesner et al. (1984) を参考に、8方向放射状迷路を使用して、系列位置課題を組み込んだ課題によってラットの指示忘却を検討することを目的とした。学習段階において、すべてのアームに一度ずつ進入させる強制選択課題を行う。その際、Kesner et al. (1984) とは異なり、アームの先端に記銘手がかりと忘却手がかりとなる餌を設置する。8本のアームのうち、2本には記銘手がかりの餌を、6本には忘却手がかりの餌を設置する。テスト段階では、記銘手がかりを設置した2本のアームを提示した自由選択課題を行う。以上の習得訓練の後、プローブテストとして、忘却手がかりを設置したアームを提示したテストを行う。記銘手がかりが後のテストを信号したアームに対する通常テストと、忘却手がかりが後のテストの不在を信号したアームに対するプローブテストの遂行を比較したとき、異なる系列位置曲線が認められると考えられる。すなわち、忘却手がかりを提示したアームに対するプローブテストでは受動的な短期保持と関連する新近効果のみをもつ系列位置曲線を描く一方で、記銘手がかりを提示したアームに対する通常テストでは能動的なリハーサルと関連する初頭効果と、新近効果の両方を併せ持つU字型の系列位置曲線が認められる(図4-1)。

なお、この手続きでは通常テストにおいてもプローブテストにおいても、記銘手がかりが提示された項目も、忘却手がかりが提示された項目も、同一の試行内で提示する。したがっ

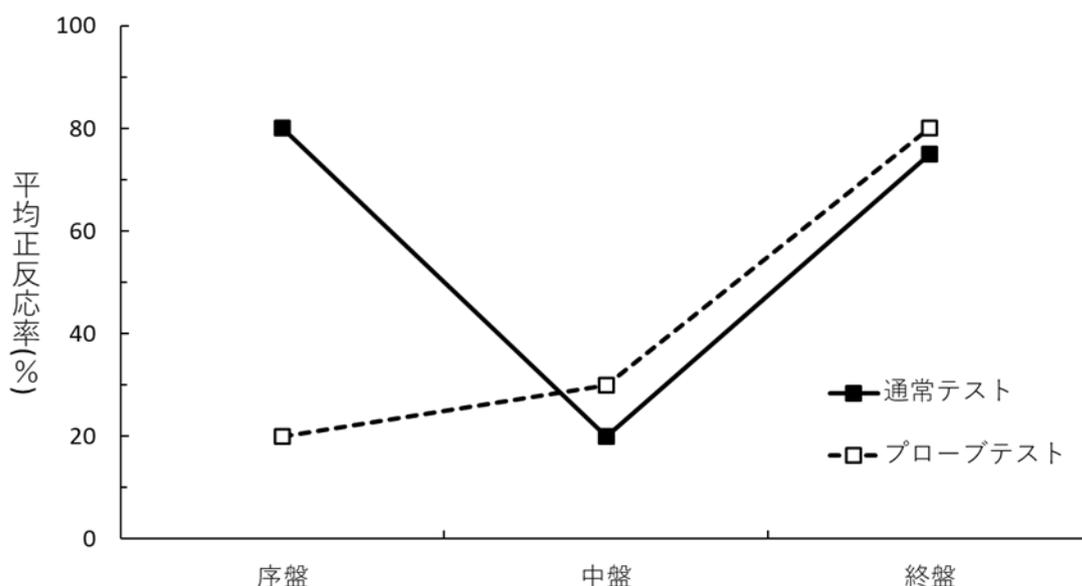


図4-1. 系列位置課題を組み込んだ指示忘却課題の予測される結果。

て、忘却手がかりは、“提示されたアームの記憶テストが行われないこと”のみを信号し、報酬機会の省略の信号にはならないといえる。また、通常テストもプローブテストも、ともに提示された 2 本のアームから正解の 1 アームを選択するという選択課題であった。したがって、プローブテストにおける不注意や反応型の一致性の問題についても統制されていたと考えられる。以上のように、実験 6 の手続きは Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因を十分に統制した手続きである。この手続きにおいて、予測のような通常テストとプローブテストで異なる系列位置曲線が認められるならば、ラットが能動的にリハーサルを制御することの証拠となりうる。

## 方法

**被験体** 実験経験のない約 70 日齢の Wistar 系オスラット 10 匹を使用した。実験開始時の平均体重は 241 g (193-269 g) であった。実験餌以外の飼育資料を 14g/日とする食餌制限を行った。

**装置** 実験 1 から実験 4 と同一の 8 方向放射状迷路を使用した。各アームの入り口に、不透明の黒色ギロチンドアを新たに設置した。

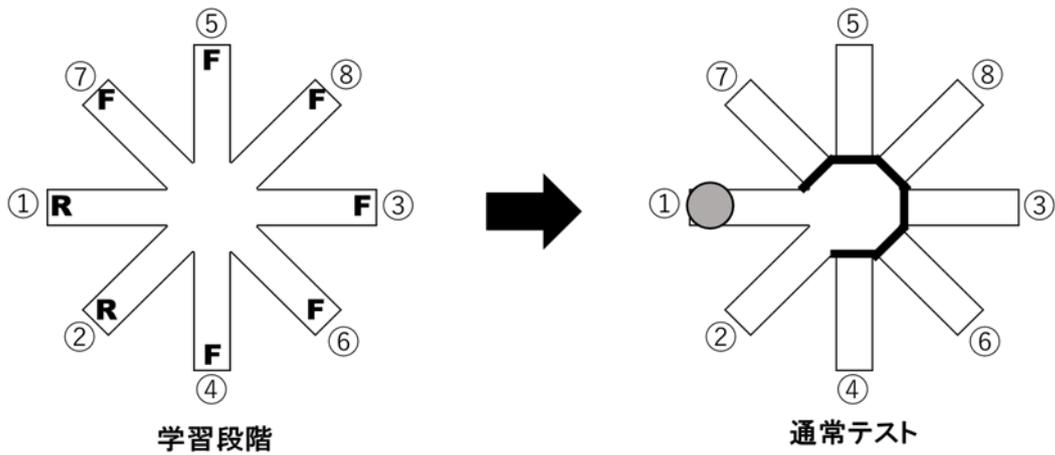
**手続き** (1) 予備訓練 実験 1 日目から 9 日目は、個別に毎日 3 分間のハンドリングを行った。また、この期間に、実験餌として使用する餌ペレット (1 粒 45 mg) と米爆ぜ菓子 (1 粒 25 mg) をホームケージ内の餌皿で与えて食べさせることで馴致を行った。10-25 日目に、1 日 15 分間の装置内の自由探索を行った。自由探索は、各アームへのドアをすべて開き、全アームの先端餌皿にペレット 2 粒と米爆ぜ菓子 2 粒を置いて行った。26-40 日目に、装置の強制選択訓練を行った。アームの入口をすべて閉じた状態でプラットホームにラットを入れ、実験者が 1 本のアームのドアを開き、ラットがアームに進入して再びプラットホ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。強制選択訓練では、全アームの先端餌皿にペレット 2 粒と米爆ぜ菓子 2 粒を設置した。

(2) 習得訓練 1 試行は、学習段階とテスト段階の 2 段階で構成された。学習段階は、すべてのアームに一度だけ進入を許す強制選択課題であった (図 4-2-a)。アームへの進入順序を系列として、進入するアームは実験者がランダムに指定した。テストする系列位置は、

序盤（系列位置 1 vs 2）、中盤（系列位置 4 vs 5）、終盤（系列位置 7 vs 8）のいずれかであった。テスト段階で提示する 2 か所の系列位置には記銘手がかりの餌を、それ以外の 6 か所には忘却手がかりの餌を設置した。半数のラットには記銘手がかりとして餌ペレットを、忘却手がかりとして米爆ぜ菓子を割り当てた。もう半数のラットにはその逆を割り当て、相殺した。一度進入したアームは透明ドアを閉鎖し、再進入は認めなかった。すべてのアームにラットが進入し、中央プラットホームへと戻ってきたら、不透明の黒色ドアを閉鎖し、プラットホームからアームの様子がうかがえないようにした。テスト段階では、まず、学習段階で記銘手がかりを設置した 2 本のアームの黒色ドアを開放した。この時、8 本すべての不透明ドアと、テスト段階で提示しない 6 本の黒色ドアが閉鎖されていたため、アームへと進入することはできなかった。10 秒後、学習段階で記銘手がかりを設置した 2 本のアームの透明ドアを開放した（図 4-2-a）。学習段階においてより早期に進入したアームの選択には、報酬として記銘手がかりと同じ餌 10 粒を与えた（i.e., 記銘手がかりが餌ペレットならば、報酬は餌ペレット 10 粒）。習得訓練は 1 日に 1 試行を行った。6 試行を 1 ブロックとして 30 ブロック（180 試行）を行った。

(3) 忘却手がかりテストセッション 1 匹が体調不良により食事制限で与えた飼育飼料を食べ残すようになったため実験から除外し、残りの 9 匹による検討を行った。忘却手がかりテストセッションでは、習得訓練と同じ学習段階で記銘手がかりを設置したアームを提示するテストに加えて、学習段階においてすべてのアームに忘却手がかりを設置するテストを低頻度で行った（図 4-2-b）。忘却手がかりテストでは、学習段階においてすべてのアームに忘却手がかりの餌を設置した。テストする系列位置は、序盤（系列位置 1 vs 2）、中盤（系列位置 4 vs 5）、終盤（系列位置 7 vs 8）のいずれかであった。6 試行を 1 ブロックとして、9 ブロック（54 試行）を行った。1 ブロックのうち 2 試行が忘却手がかりテストであった。2 連続試行で忘却手がかりテストを行わないようにした。その他の手続きは習得訓練と同じであった。

(a) 通常テスト



(b) 忘却手がかりテスト

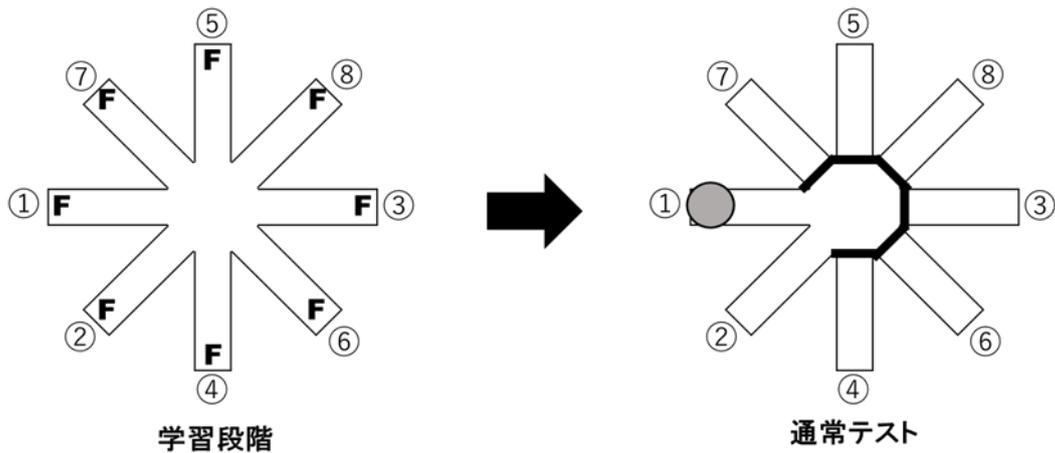


図4-2. 実験6の系列位置課題を組み込んだ指示忘却課題の概観 (a) , および忘却手がかりテストの概観 (b) . 色付きの円は報酬が設置されたことを示す. 設置された報酬は10粒であった. Rは記銘手がかりの餌が設置されたことを, Fは忘却手がかりの餌が設置されたことをそれぞれ示す. 黒い長方形はアーム入口のドアが閉鎖されたことを示す. 放射状迷路の周囲の数字は, アームを提示した順序を示す.

結果

習得訓練の第1から第5ブロック(30試行)における平均正反応率を図4-3に示した。破線はチャンスレベルを示す。テストではアーム2本を同時提示したため、チャンスレベルは50%であった。正反応率は序盤が53%、中盤が48%、終盤53%であり、どの系列位置

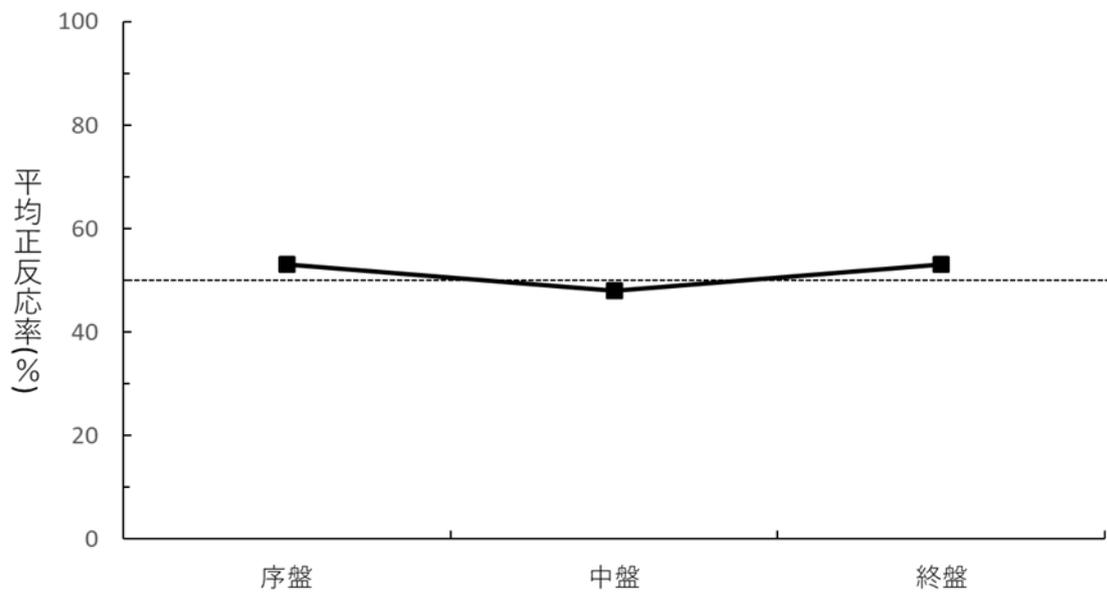


図4-3. 習得訓練の第1-第5ブロックにおける, それぞれの系列位置における平均正反応率 (%)

においても, 成績はチャンスレベルの 50%付近であった。系列位置 (序盤 vs 中盤 vs 終盤) についての 1 要因分散分析を行ったところ, 有意な差は認められなかった ( $F(9, 2) = .344, p = .714$ )。

習得訓練の第 13 から第 17 ブロック (30 試行) における平均正反応率を図 4-4 に示した。

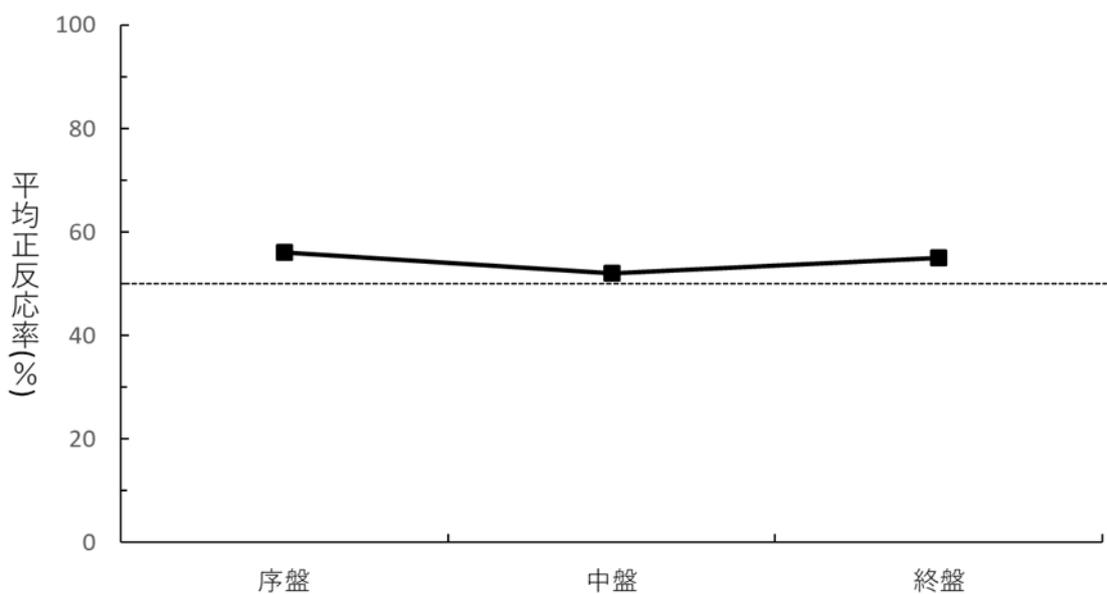


図4-4. 習得訓練の第13-第17ブロックにおける, それぞれの系列位置における平均正反応率 (%)

破線はチャンスレベルを示す。テストではアーム 2 本を同時提示したため、チャンスレベルは 50%であった。正反応率は序盤が 56%、中盤が 52%、終盤 55%であり、どの系列位置においても、成績はチャンスレベルの 50%付近であった。系列位置（序盤 vs 中盤 vs 終盤）についての 1 要因分散分析を行ったところ、有意な差は認められなかった ( $F(9, 2) = .141$ ,  $p = .87$ )。

習得訓練の第 26 から第 30 ブロック (30 試行) における平均正反応率を図 4-5 に示した。破線はチャンスレベルを示す。テストではアーム 2 本を同時提示したため、チャンスレベルは 50%であった。正反応率は序盤が 45%、中盤が 51%、終盤 56%であり、どの系列位置においても、成績はチャンスレベルの 50%付近であった。系列位置（序盤 vs 中盤 vs 終盤）についての 1 要因分散分析を行ったところ、有意な差は認められなかった ( $F(9, 2) = .90$ ,  $p = .424$ )。

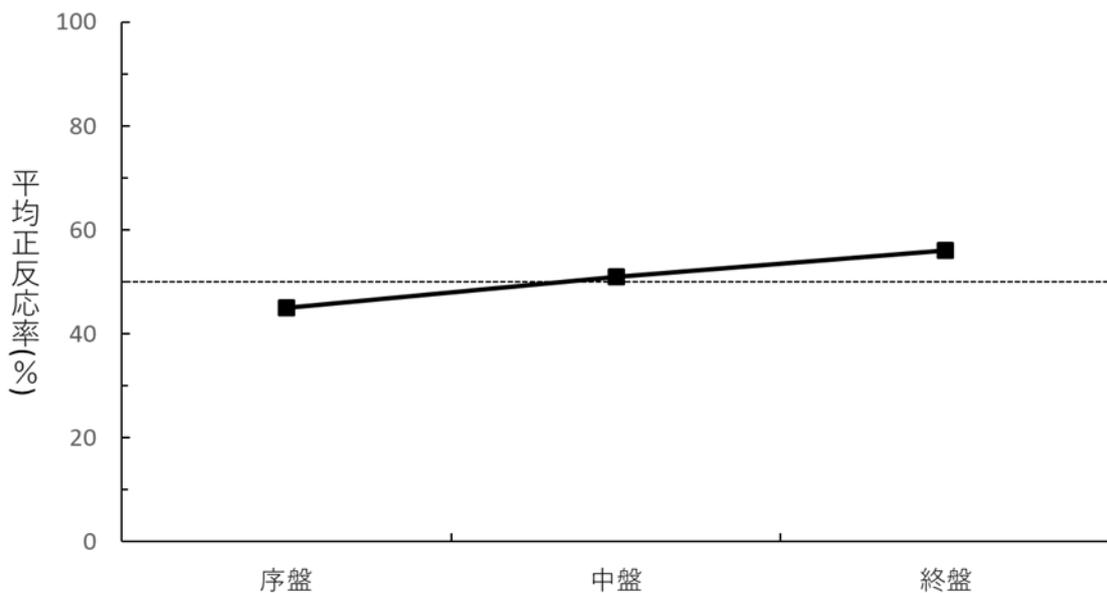


図4-5. 習得訓練の第26-第30ブロックにおける、それぞれの系列位置における平均正反応率 (%)

忘却手がかりテストセッションにおける平均正反応率を図 4-6 に示した。通常テストにおける平均正反応率は、序盤が 43.17%、中盤が 44.70%、終盤が 62.04%であった。忘却手がかりテストにおける平均正反応率は、序盤が 53.70%、中盤が 61.11%、終盤が 51.85%であった。テストタイプ（通常テスト vs 忘却手がかりテスト）×系列位置（序盤 vs 中盤 vs 終盤）の分散分析を行ったところ、テスト条件の効果に有意な傾向が認められた ( $F(8, 1) = 3.80$ ,

$p = .09$ )。系列位置の効果やテスト条件と系列位置の交互作用は認められなかった (それぞれ  $F(8, 1) = 1.10, p = .36$ ;  $F(16, 2) = 1.92, p = .18$ )。

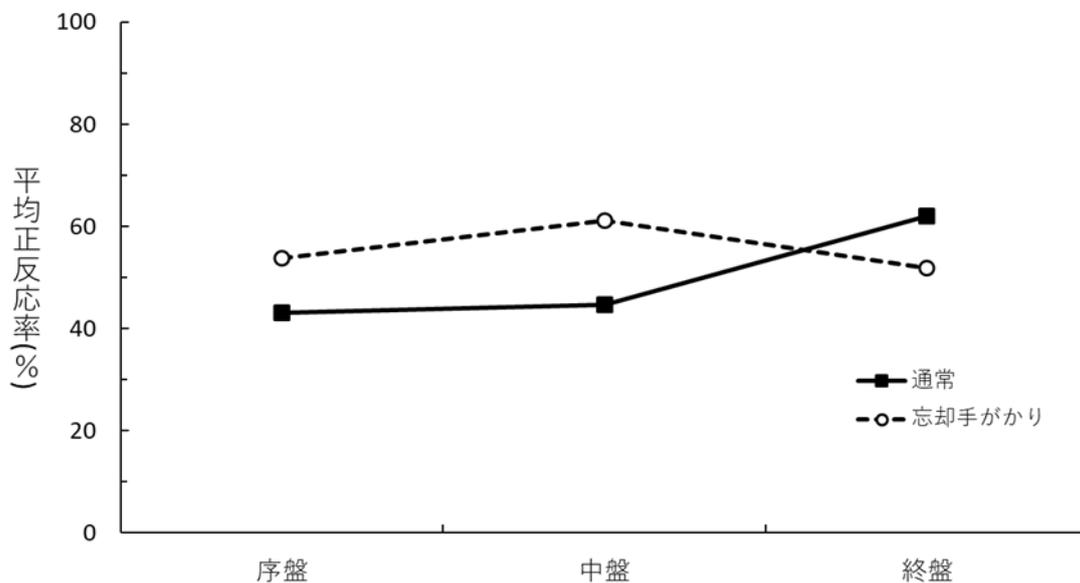


図4-6. 忘却手がかりテストセッションにおける, それぞれの系列位置ごとの平均正反応率 (%) .

### 考察

実験6では, Kesner et al. (1984) を参考に, 8方向放射状迷路を使用して, 系列位置課題を組み込んだ課題によってラットの指示忘却を検討することを目的とした。学習段階において, 8本のアームのうち, 2本には記銘手がかりの餌を, 6本には忘却手がかりの餌を設置し, 記銘手がかりを設置した2本のアームを提示した記憶テストを行った。すなわち, 記銘手がかりを活用することにより, テスト段階で提示されるアームを効率的に記憶することが可能な手続きであった。実験6において, 習得訓練の全過程を通じて, 全個体の平均正反応率はチャンスレベルの50%と同程度の成績であった (図4-3から図4-5)。平均正反応率は最終的には序盤が45%, 中盤が51%, 終盤56%であり, チャンスレベルの50%と同じ程度の遂行成績であった (図4-5)。さらに, 系列位置についての1要因分散分析においても有意な差が認められなかったことから, 実験6において系列位置効果は認められなかった。

Kesner et al. (1984) と異なり, 実験6において序盤と終盤の項目の記憶成績が向上しなかった要因の1つとして, 実験6において記銘手がかりと忘却手がかりとなる2種類の餌

を使用したことが考えられる。すなわち、実験 6 では学習段階において、記銘手がかりの餌を 2 か所、忘却手がかりの餌を 6 か所に設置した。そしてテスト段階において、記銘手がかりの餌を設置したアームはドアを開放してテストに使用し、忘却手がかりの餌を設置したアームはドアを閉鎖し、テストに使用しなかった。実験者は、記銘手がかりを「テスト段階で提示するアーム」の信号、忘却手がかりを「テスト段階で除外するアーム」の信号として扱った。しかし、ラットは記銘手がかりを「50%の確率で報酬のあるアーム」の信号、忘却手がかりを「無報酬のアーム」の信号として扱った可能性が考えられる。したがって、実験 6 の「学習段階で先に進入したアームを選択」という課題に、「順序に関わらず記銘手がかりを設置したアームに、ランダムに進入する傾向」が干渉し成績を押し下げてしまった可能性がある。仮に Kesner et al. (1984) で報告されたように、実験 6 においてラットが序盤と終盤の項目の順序についてよく覚えていたとしても、記銘手がかりによる干渉が大きくなると考えられるので、見かけ上の成績は低下する可能性がある。

そこで、実験 6 において、ラットが序盤と終盤に提示された項目の順序を覚えていたのかについて検討するために、Kesner et al. (1984) のような指示手がかりがなく、すべてのアームを覚える必要がある課題を行った。先行する課題において、記銘手がかりが報酬の信号となってしまった可能性があり、課題の遂行に干渉すると考えられたため、すべてのアームに忘却手がかりの餌を設置する試行を低頻度で行った。その結果、絶対値の上では序盤と中盤の成績が向上した一方で、終盤の成績は低下した (図 4-6)。テストタイプ×系列位置の 2 要因分散分析において、テストタイプの主効果に有意な傾向が認められたことから、記銘手がかりを設置したアームと忘却手がかりを設置したアームでは、記憶のされ方が異なっていた可能性が考えられる。一方で、系列位置の主効果が認められなかったことから、忘却手がかりテストにおいても系列位置効果は認められなかった。実験 6 ではすべてのアームに忘却手がかりの餌を設置する試行を行ったが、記銘手がかりと同様に、忘却手がかりも何かしらの「信号」となっており、その「信号」に基づく反応が課題の遂行に干渉した可能性がある。先行する課題で使用しなかった新奇な餌を設置することにより、指示手がかりによる干渉を統制した上で、再検討する必要がある。

ところで、ラットにおいてもヒトと同様の初頭効果と新近効果を併せ持つ U 字型の系列位置曲線が報告されている (e.g., DiMattia & Kesner, 1984; Harper et al., 1992; Kesner et al., 1984)。しかしながら、この結果はラットがヒトと同様の記憶メカニズムを有するために、ヒトと類似した系列位置曲線を報告したことを意味しないかもしれない。Williams, McCoy,

& Kuczaj (2000) は、ラットにおける初頭効果と新近効果を併せ持つ U 字型の系列位置曲線は、複数のラットの成績をプールした結果もたらされたものである可能性を指摘した。すなわち、個体ごとに異なる課題方略を用いて系列位置課題を遂行しており、したがって、採用した課題方略によって、初頭効果と新近効果の両方が認められる個体、初頭効果と新近効果のどちらか一方のみが認められる個体、系列位置効果が認められない個体など、個体レベルでは様々な系列位置曲線が認められる。それらをプールして平均した結果、ヒトと類似した系列位置曲線が報告された可能性がある。実際、実験 6 においても個体ごとに系列位置曲線は様々であった (図 4-7)。ヒト以外の動物における系列位置曲線の検討の再現性や、手続きの妥当性などについても検討する必要があるかもしれない。

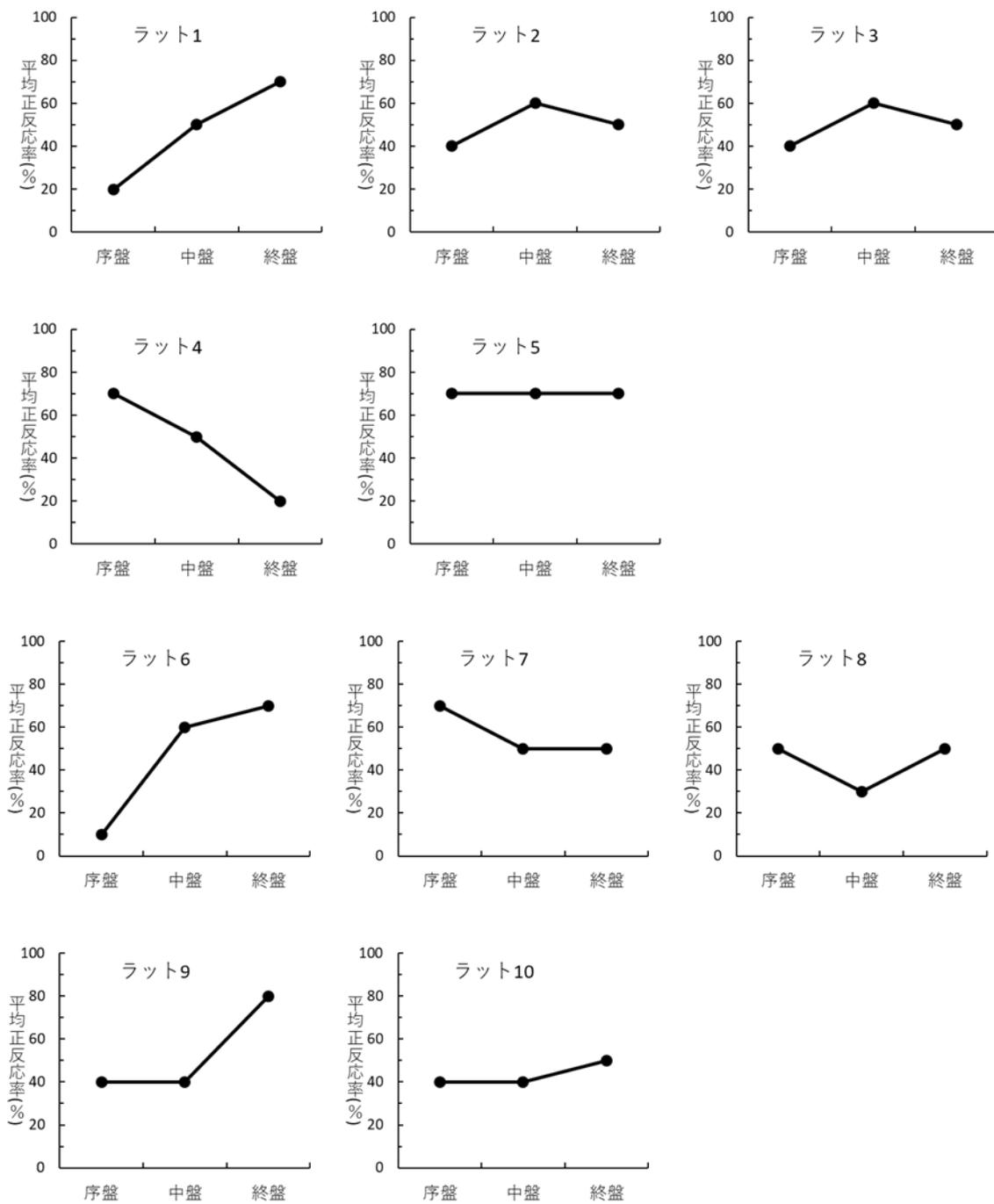


図4-7. 習得訓練の最終5ブロックにおける、それぞれの系列位置ごとの個体別の正反応率 (%) .

## 第5章 総合考察

本研究は、ラットにおける能動的なりハーサル制御能力を検討することを目的とした。実験1は、記憶資源再配分型の手続きを用いて、ラットにおける指示忘却の検討を行った。すなわち、Roper et al. (1995)のハトにおける実験で有効性が示された、ヒトにおいて用いられるような、忘却項目から記銘項目へと記憶資源の再配分を促す指示忘却手続きによる検討を行った。8方向放射状迷路を使用することで、1試行につき1つの項目しか使用しない、従来の動物における手続き (e.g., Roper et al., 1995) とは異なり、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示することを可能にした。その結果、記銘手がかりが後の記憶テストを信号した項目の記憶がテストされた通常テストよりも、忘却手がかりがテストの不在を信号した項目の記憶がテストされたプローブテストの成績が低下する傾向は認められたものの、有意な水準には達しなかった。被験体の数や実験1の手続き上の問題点を改良し、記憶資源再配分型の手続きによる指示忘却の検討を行った実験2では、有意な指示忘却効果が認められた。したがって、実験1や実験2で用いた記憶資源再配分型手続きの有効性が示された。

実験3では、実験2で得られた指示忘却効果が、能動的なりハーサル制御によってもたらされたものであるか検討した。忘却手がかりを活用することによって、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分が行われているのであれば、テスト段階で報酬が設置される可能性のあるすべてのアームに記銘手がかりが設置され、記憶資源の再配分ができない条件よりも、記銘手がかりと忘却手がかりの両方が提示され、記憶資源の再配分が可能であった条件の成績が優れると予測された。しかし、両条件間の成績に有意な差は認められなかった。

一方で、個体ごとにテスト成績を比較すると、実験2の指示忘却課題で、通常テストとプローブテストの成績に大きな差のある個体もいれば、差がほとんど認められない個体もいた (図2-7)。実験3の記憶負荷課題での低負荷条件と高負荷条件においても、大きな成績差のある個体もいれば、そうでない個体もいた (図2-10)。実験2の通常テストとプローブテストの成績に大きな差が認められたということは、ラットが提示された指示手がかりに応じて、テスト時の行動を変化させていたことを意味する。したがって、指示手がかりを活用することが、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分に有利に働くのであれば、実験2の通常テストとプローブテストの成績に差が大きかった個体ほど、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分が可能な、実験3における低負荷条件の成績が優れると予測した。し

かし予測に反して、指示手がかりを活用していたと考えられる、実験 2 で通常テストとプローブテストの成績に大きな差が認められた個体ほど、低負荷条件の成績が低いという結果が得られた。

実験 3 で能動的なりハーサル制御を支持する積極的な証拠が得られなかったため、実験 4 では実験 2 で得られた指示忘却効果が、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたことに起因する可能性について検討を行った。ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避けているならば、正反応となるアーム以外のアームに記銘手がかりが提示された通常テストと比較して、忘却手がかりの提示されたアームを避ける傾向が、正反応となるアームの進入に有利に働くと考えられる、正反応となるアーム以外のアームに忘却手がかりが提示されたプローブテストの成績が優れると予測した。その結果、両テスト間に有意な成績の差は認められなかった。したがって、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をした可能性を支持する証拠は得られなかった。

実験 5 では、指示忘却について個体レベルでの検討を行うために、物体刺激を系列提示する装置による指示忘却の検討の前提となる、開発した装置における見本合せ課題をラットが習得できるかについて検討した。しかしながら、見本合せ課題の習得には至らなかった。

実験 6 では、能動的なりハーサルとの関連が指摘されている系列位置課題を組み込んだ課題により、ラットの指示忘却を検討することを目的とした。記銘手がかりを設置したアームにおける通常テストと忘却手がかりを設置したアームにおけるプローブテストの遂行を比較したとき、通常テストにおいては初頭効果と新近効果の両方を併せ持つ系列位置曲線が認められる一方で、プローブテストでは新近効果のみが認められると予測した。しかしながら、通常テストにおいて系列位置効果は認められなかった。

要約すると、本研究では、ラットにおける指示忘却現象を示すことに成功したが、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を示す積極的な証拠は得られなかった。以下では、本研究で得られた知見について、いくつかの視点ごとに分析していく。特に、有意な指示忘却効果が認められた実験 2 を中心に、実験 1 から実験 4 で得られた結果について総括する。

### 5-1. Roper & Zentall (1993)の指摘した非記憶的な要因は統制されていたのか

従来のラットを対象とした指示忘却研究は、Roper & Zentall (1993)が指摘した、プローブテスト時の成績低下における非記憶的な要因を統制できていなかった。例えば省略法を用いた場合、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

ストを省略する手続きで訓練される。したがって、忘却手がかり試行において、テストの省略を信号する忘却手がかりは、同時に報酬機会の省略の信号にもなる。この忘却手がかりに対して生じた条件性フラストレーションが、忘却手がかりに続けて記憶テストを行うプローブテストにおいて、テスト遂行に干渉する可能性がある。また、訓練時に忘却手がかりの提示によってその試行が終了する経験をしていたため、プローブテスト時に提示されたテスト刺激に対して注目を向けていなかったこと、あるいは“予期せぬ”記憶テストに対する驚愕反応が、プローブテストの成績に影響したかもしれない (e.g., Grant, 1982, no-test 群; Miller & Armus, 1999; 津田, 1989)。

実験 2 では、記銘項目と忘却項目を同一の試行で提示した。すなわち、記銘段階において、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを 1 本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームを 2 本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームを 5 本提示した。中央餌皿における餌ペレットの有無を項目として、餌ペレットが設置されなかったアームは、テスト段階で報酬が設置される可能性があった。訓練時の通常テストにおいては、記銘段階でテスト時の報酬可能性が信号された 3 本のアームのうち、忘却手がかりが提示された 2 本のアームは記憶テストから除外して、残りの 6 本のアームを使用し、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりが提示されたアームの選択が正反応となる選択課題を行った。すなわち、忘却手がかりは提示された項目がテストされないことのみを信号した。またプローブテストにおいては、通常テストで正反応であったアームの代わりに、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットがないことで報酬の可能性が信号され、先端餌皿に忘却手がかりが設置されたアームの 1 本への進入を正反応とした、アーム 6 本を使用した選択課題を行った。したがって、忘却手がかり試行でのテストが省略される従来の動物における指示忘却手続きとは異なり、訓練時の通常テストもプローブテストも、正反応には報酬が与えられるため、忘却手がかりが報酬機会の省略を信号することはなかった。また、従来の動物における指示忘却手続きでは、忘却手がかり試行ではテストが省略されるため、プローブテスト時の記憶テストに注意を向けることが困難である可能性がある。しかし、実験 2 では訓練時の通常テストもプローブテストも、ともにアーム 6 本を用いた自由選択課題を行った。したがって、テストの提示は通常テストとプローブテストで等しく予測可能であったと考えられる。

一方で置換え法を用いた場合、記銘手がかりに続く記憶テストと忘却手がかりに続く置換え課題で求められる反応型が一致しない場合、訓練時の置換え課題における反応型が、プ

プローブテストの遂行に干渉する可能性が考えられる (e.g., Grant, 1982, no-choice 群; 谷内ら, 2013)。これに対し, 本研究の実験 2 で用いた課題は, 通常テストもプローブテストも, ともに 6 本のアームを使用し, 5 本の負反応アームから 1 本の正反応アームを選択するという自由選択課題であった。したがって, 求められる反応型は, 通常テストとプローブテストで完全に一致していた。したがって, 従来の動物における指示忘却手続きのように, 忘却手がかり試行において求められた反応型が, プローブテストの遂行に干渉する可能性は統制されていたと考えられる。以上のように, 実験 2 は Roper & Zentall (1993) が指摘した非記憶的な要因は十分に統制されていたと考えられる。

## 5-2. 予期せぬテスト刺激の提示に対する驚愕反応の統制

プローブテストにおける成績低下をもたらす非記憶的な要因の 1 つに, 予期せぬテスト刺激に対する驚愕反応が, プローブテストの遂行に干渉した可能性が指摘される (Kaiser et al., 1997)。本研究の実験 2 では, 通常テストにおいては学習段階で記銘手がかりを設置した 6 本のアームを提示し, 5 本の負反応アームから 1 本の正反応アームを選択する課題を行った。これに対し, プローブテストでは, 通常テストで正反応となったアームの代わりに, 学習段階で忘却手がかりを設置したアームを提示した。したがって, 実験 2 では省略法で問題となるように, 忘却手がかりの提示後の予期せぬ記憶テストの存在に対する驚愕反応は統制されていたと考えられる。一方で, 「予測と異なるアームが提示される」という点において, 実験 2 は驚愕反応を惹起した可能性がある。この驚愕反応がプローブテストの遂行に干渉し, 成績を低下させた可能性が考えられる。

Kaiser et al. (1997) は, 統制群を設けることによって, この予期せぬテスト刺激に対する驚愕反応による干渉を統制した。訓練試行において, 実験群では, (1) 記銘手がかりに続けて, 赤色と緑色の比較刺激を同時提示し, 見本刺激と一致する選択を正反応とする“記銘”試行, (2) 記銘手がかりに続けて, 記銘手がかりとして使用する 2 種の刺激 (e.g., ドット刺激とリング刺激) を同時提示し, 現在の試行で提示された記銘手がかりと一致する選択を正反応とする“記銘手がかり見本合せ”試行, (3) 忘却手がかりに続けて, 忘却手がかりとして使用する 2 種の刺激 (e.g., 垂直線分と水平線分) を同時提示し, 現在の試行で提示された忘却手がかりと一致する選択を正反応とする“忘却手がかり見本合せ”試行, (4) 忘却手がかりに続けて, 三角形刺激と X 刺激を同時提示し, 先行する忘却手がかりに問わず一方の刺激の選択 (e.g., 常に三角形刺激を選択) を正反応とする“忘却/弁別”試行でハトを訓

練した。一方、統制群では(3)の忘却手がかりに続けて、忘却手がかりとして使用する2種の刺激(e.g., 垂直線分と水平線分)を同時提示する試行において、実験群とは異なり、忘却手がかりの種類に関わらず、常に一方の刺激を選択することが求められた。したがって、訓練時に忘却手がかりが提示されたとき、見本刺激に対して振り向けた記憶資源の忘却手がかりへの再配分が促された実験群とは異なり、統制群では訓練時の忘却手がかりは、記憶資源の再配分を促す信号にはならなかった。したがって、プローブテストにおいて比較刺激が提示されたとき、実験群においても統制群においても、忘却手がかり続く「新奇な刺激」に対する驚愕反応が惹き起こされると考えられる。しかし、遂行成績の混乱は、見本刺激から忘却手がかりへの記憶資源再配分が促された実験群と比較して、忘却手がかりが記憶資源再配分を信号しなかった統制群のほうが小さくなると考えられる。Kaiser et al. (1997) では、実験群において、有意な指示忘却効果が認められた。一方で、統制群においても記銘手がかりに続く記憶テストと比較して、プローブテストの成績が低下したが、有意な差は認められなかった。したがって、Kaiser et al. (1997) の実験群で認められた指示忘却効果は、新奇な刺激に対する驚愕反応によっては説明しえない。本研究においても、Kaiser et al. (1997) のような、記憶資源の再配分を促さない統制群を設けることによって、新奇な刺激に対する驚愕反応による干渉を統制することが可能であると考えられる。

### 5-3. 項目と指示手がかりの複合刺激による条件性弁別であった可能性

本研究の実験2は、中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を項目、先端餌皿に設置した2種類の餌をそれぞれ記銘手がかりと忘却手がかりとしたことから、中央餌皿の餌の有無と先端餌皿に設置された記銘手がかりあるいは忘却手がかりの“複合刺激”に対する条件性弁別となった可能性がある。つまり、“中央餌皿に餌ペレットなし+先端餌皿に記銘手がかり”がテスト時の正反応、“中央餌皿に餌ペレットなし+先端餌皿に忘却手がかり”がテストからの除外、“中央餌皿に餌ペレットあり+先端餌皿に記銘手がかり”がテスト時の無報酬という学習を行った可能性である。この場合であっても、“中央餌皿に餌ペレットなし+先端餌皿に記銘手がかり”と、“中央餌皿に餌ペレットなし+先端餌皿に忘却手がかり”がそれぞれ正反応であった通常テストとプローブテストの成績に差が認められたことから、少なくとも、ラットが記銘手がかりと忘却手がかりを弁別に利用したことは間違いないといえる。

このような、提示された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疑問は、動物を対象とした指示忘却課題において常に問題となる。すなわ

ち、ヒトにおける手続きとは異なり、動物に対しては言語を用いて指示を与えることができない。動物においては、見本刺激と比較刺激の提示の間に記銘と忘却の指示手がかりを組み込むことによって、見本刺激がテストされるか否かについての指示を行う手続きが用いられる。このような手続きを用いることから、記銘手がかりと忘却手がかりが、ヒトにおける指示と同様に独立したものであるのか、訓練された課題でのみ通用する、“見本系列”の一部であるのかを明らかにすることは、ヒトと動物の指示忘却メカニズムの差異を検討する上で重要な問題であった。この問題を検討する方法として、ある課題で用いた刺激に対して確立した記銘手がかりと忘却手がかりの機能が、別の課題刺激に転移するのかを調べる方法がある。従来の研究は、訓練された刺激とは別の刺激に対しては、記銘手がかりや忘却手がかりの機能が転移しないことを報告したものが多い (e.g., Grant, 1988)。

これに対して、Roper, Chaponis, & Blaisdell (2005)は、完全に新しい文脈に対してではなく、同様の機能を持つ指示手がかりが確立された文脈同士であれば、指示手がかりの機能が転移するのではないかと主張し、実験を行った。Roper et al. (2005)では、見本刺激と比較刺激として4種類の色刺激(赤色、緑色、青色、黄色)を、記銘手がかりと忘却手がかりとして4種類の形(四角形、ダイヤ、ドット、十字)を使用した。訓練には、“赤緑文脈”と“青黄文脈”があった。“赤緑文脈”では、赤色あるいは緑色の見本刺激に対して、4種類の形から2種類(e.g., 四角形とダイヤ)が記銘手がかりあるいは忘却手がかりとして使用された。記銘手がかりに続けては、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であった。忘却手がかりに続けては、比較刺激の提示が省略された。同様に、“青黄文脈”では、青色あるいは黄色の見本刺激に、4種類の形から残りの2種類(e.g., ドットと十字)が記銘手がかりあるいは忘却手がかりとして使用された。記銘手がかりに続けては、青色と黄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であった。忘却手がかりに続けては、比較刺激の提示が省略された。訓練後のプローブテストにおいては、忘却手がかりに続けての比較刺激の提示が行われた。その際に提示された忘却手がかりは、その文脈において訓練された忘却手がかりであるか(通常のプローブテスト)、あるいは、もう一方の文脈で訓練された忘却手がかりであるか(転移プローブテスト)のどちらかであった。その結果、訓練されていない文脈に対しても、忘却手がかりの効果が転移することが認められた。このRoper et al.(2005)には、忘却手がかりの提示後のテストを省略する、省略法の手続きが用いられたことから、Roper & Zentall (1993)の指摘した非記憶的な要因を統制できていないという問題点がある。すなわち、忘却手がかり試行におけるテストの省略によって生じ

た条件性フラストレーションや不注意、驚愕反応などが、もう一方の課題に転移したために、プローブテスト時の成績低下が生じた可能性がある。

このような手続き上の問題があるとはいえ、Roper et al. (2005)は、訓練された文脈以外にも記銘手がかりと忘却手がかりの効果が転移するの否かを検討することが、これらの指示手がかりが独立して効果を発揮するのかを調べる方法となりうることを示唆した。今後の課題として、本研究で用いた手続きにおいても、別の文脈への転移を検討することで、ラットが項目と指示手がかりの複合刺激による条件性弁別を行ったのか、記銘手がかりや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かが検討可能であると考えられる。

#### 5-4. 記銘を制御した可能性

本研究では、中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を項目、先端餌皿に設置した2種類の餌をそれぞれ記銘手がかりと忘却手がかりとした。このように同一のアームで項目と指示手がかりを提示する手続きを用いたことから、実験2で得られたプローブテストにおける成績の低下は、能動的なリハーサル制御によって得られたものであるのか、それとも記銘の制御によって得られたものであるのかについて、明確に区別をすることができない。ラットが中央餌皿における項目のリハーサルを継続するか否かについて、先端餌皿における指示手がかりの種類によって判断していた場合には、能動的なリハーサル制御が行われていたと考えられる。すなわち、ラットが先端の指示手がかりの提示を受ける前に項目のリハーサル処理を開始し、その処理を継続するか停止するかについて、後に提示された指示手がかりを活用した可能性である。これに対し、ラットが中央餌皿に設置した餌ペレットの有無と先端餌皿に設置した指示手がかりの種類による“アーム全体の構成”によって、記銘するか否かを判断していた場合は、“能動的な記銘の制御”となる可能性が考えられる。すなわち、ラットが先端の指示手がかりの提示を受けた時点で、先に経験した中央餌皿の情報と現在与えられているアームの情報を結合して記銘処理を行った可能性である。

Schwartz (1986, 実験2)は、ハトを用いて、一般的な指示忘却課題とはかなり異なる手続きで訓練を行った。3つの反応キーのうち、左右の2つに提示された同色の色刺激（赤色あるいは緑色）が見本刺激として提示された。そして見本刺激と同時に、中央キーには記銘手がかり（垂直線分）、忘却手がかり（水平線分）、遅延手がかり（白色刺激）のいずれかが提示された。左右の見本刺激それぞれに対し、ちょうど4回のつつき反応を行うと、次の段階に移行した。記銘手がかりに続けては、左右キーに比較刺激として見本刺激と一致する刺激

と一致しない刺激が提示され、見本刺激と一致する選択は強化された。忘却手がかりに続けては、比較刺激の提示が省略された。遅延手がかりに続けては、80%の確率で報酬が与えられた。見本刺激を4回以上つづいた場合、その試行は終了した。忘却手がかりに続けて比較刺激を提示するプローブテストを行ったところ、記銘手がかりに続く通常試行と比べてテスト成績が低くなるという結果が得られた。この Schwartz (1986, 実験 2) で用いられた手続きには、一般的な指示忘却手続きとは相当に異なる部分がある。すなわち、見本刺激と指示手がかりを同時に提示した点である。したがって、Schwartz (1986, 実験 2) で示されたプローブテストにおける成績の低下は、項目に対するリハーサルの制御ではなく、項目を記銘するか否かの制御によってもたらされたものである可能性が考えられる。

本研究で用いた手続きは、項目と指示手がかりを同一のアームで提示するものであった。したがって、Schwartz (1986, 実験 2) のように、ラットが項目と指示手がかりのアーム全体の構成によって、記銘するか否かを判断していた可能性は完全には排除されないと考えられる。今後は、項目の設置されたアームへの進入後、指示手がかりをプラットフォームにおいて提示する手続きや、項目のみを設置したアームに進入させ、その後、指示手がかりのみを設置したアームへと進入させる手続きなど、項目と指示手がかりを提示する位置を完全に分離する手続きによる検討が必要であると考えられる。

##### 5-5. 項目数は適切だったのか

実験 2 における 8 方向放射状迷路のアーム構成は、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが 1 本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームが 2 本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームが 5 本であった。したがって、従来用いられている手続きとは異なり、記銘項目の数と忘却項目の数が同等ではなかった。加えて、テスト時に報酬が設置される可能性がある、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 本には先端餌皿に記銘手がかりを設置し、残りの 2 本には忘却手がかりを設置した。報酬が設置される可能性のあるアーム内でも、記銘手がかりの数と忘却手がかりの数は同等でなかった。

実験 2 でこのような手続きを用いたのは、ヒトにおける手続きで用いられるような、忘却項目から記銘項目への記憶資源の再配分を促すためであった。まず、中央餌皿において、餌ペレットを設置するアームと設置しないアームが同数であった場合、どちらの条件のアームをリハーサルしたとしても、記憶負荷が同等になる可能性が生じる。そこで、テスト時

に報酬の可能性のあるアームに対するリハーサルを促すために、テスト時の報酬可能性を信号する餌ペレットを設置しないアームの本数を 3 本として、餌ペレットを設置するアーム数の 5 本よりも少なくした。この操作により、より記憶負荷の少ない、テスト時に報酬の可能性のあるアームに対するリハーサルを促した。

加えて、報酬可能性のある 3 本のアームのうち、1 本には先端餌皿に記銘手がかりを、2 本には忘却手がかりを設置した。これは、報酬可能性のあるアームを 3 本とした時、能動的にリハーサルを制御し、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分する場合に、その記憶資源再配分の効果を最大にするためであった。すなわち、忘却項目の数を最大化することによって、後にテストされる記銘項目へと多くの記憶資源を再配分可能な設定とした。

実験 2 においてプローブテスト時に成績が低下した要因として、報酬可能性のある 3 本のアームのうち、通常テスト時は先端餌皿に記銘手がかりが設置されたアームが正反応となることから、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりのあるアームの 1 本を覚えていればよかった。それに対し、プローブテスト時は先端餌皿に忘却手がかりが設置されたアームが正反応となることから、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりのあるアームの 2 本の内の 1 本がテストされた。すなわち、通常テストでは記銘手がかりの提示された 1 本中の 1 本のアームがテストされるのに対し、プローブテストでは忘却手がかりの提示された 2 本中の 1 本のアームがテストに使用された。このテストされる可能性のあるアーム数の差が、通常テストとプローブテストの成績の違いに影響しているのではないかと指摘されるかもしれない。しかし、実験 2 で求めた課題は、通常テスト時もプローブテスト時も、報酬可能性のある 3 本のアームのうち、1 本のアームで大報酬が与えられるというものである。あくまで、もしラットが先端に設置された記銘手がかりと忘却手がかりを活用可能であるならば、通常テストにおいてはテストされるアームを特定可能であるという設定であった。したがって、記銘手がかりや忘却手がかりの利用ではなく、記銘手がかりと忘却手がかりが提示されるアームの数の違いそのものが遂行成績に影響する構造にはなっていない。したがって、テストされる可能性のあるアーム数の差が、通常テストとプローブテストの成績の違いに影響した可能性は排除されることが考えられる。

#### 5-6. ラットは記憶資源を再配分したのか

実験 3 では、実験 2 で得られた指示忘却効果が、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことに起因するものなのかについて検討した。テスト段階で報酬が設置される

可能性のあるアーム 3 本のうち、2 本に忘却手がかりが提示され、残りの記銘手がかりが提示された 1 本のアームで提示された項目への記憶資源再配分が可能な低負荷条件と、3 本とも記銘手がかりが提示されたため、記憶資源の再配分ができない高負荷条件を比較した。その結果、統計的な有意差は認められなかったものの、記憶資源の再配分ができないため、成績が低くなると予測した高負荷条件の方が、低負荷条件よりもやや好成績となった。したがって、実験 3 からはラットが能動的なりハーサル制御によって、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分したことを支持する証拠は得られなかった。

実験 2 の指示忘却課題で、通常テストとプローブテストの成績に差が認められたことから、ラットが提示された記銘手がかりと忘却手がかりによって、行動を変容させていることは間違いないはずである。加えて、低負荷条件と高負荷条件の成績に差が認められなかったということは、ラットが報酬可能性のある 3 本のアームをすべて記憶することができたことを意味する。以上の点から、記銘手がかりと忘却手がかりを活用していた個体ほど、指示手がかりの活用に利点のある低負荷条件の成績が優れるという仮説を立て、実験 2 の指示忘却課題と実験 3 の記憶負荷課題の成績の相関を求めたところ、予測に反して、記銘手がかりと忘却手がかりを活用していた個体ほど、低負荷条件の成績が低くなるという結果が得られた。この結果から、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することが、低負荷条件におけるテスト遂行に干渉した可能性が考えられる。すなわち、低負荷条件では、中央餌皿における餌ペレットの有無と、先端餌皿における記銘手がかりあるいは忘却手がかりについての二重の処理が必要となるのに対し、高負荷条件では、中央餌皿における餌ペレットの有無に関する処理しか必要とならない。つまり、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することによる負荷の増加が、指示手がかりの活用により、記銘しなければならない項目数を減らすことによる記憶負荷の低減の利点を上回った可能性が考えられる。この問題を解決するためには、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することによる負荷の増加よりも、指示手がかりの活用による記憶負荷の低減の利点が大きくなるような実験設定を行う必要がある。具体的には、例えば 12 方向の放射状迷路を使用し、テスト時の無報酬アーム 7 本（実験 2 では 5 本）、テスト時の報酬可能性があるが、忘却手がかりの提示されるアーム 4 本（実験 2 では 2 本）、テスト時の報酬可能性があり、記銘手がかりの提示されるアーム 1 本（実験 2 では 1 本）を提示して忘却項目数を増やすことで、指示手がかりを活用することによる記憶負荷の低減の可能性を増加させる方法が考えられる。

## 5-7. 忘却手がかりが提示されたアームを避けたのか

実験 2 で認められた指示忘却効果は、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたことによっても説明可能である。すなわち、プローブテストにおける成績の低下は、ラットが能動的にリハーサルを制御し、忘却手がかりが提示されたアームについてのリハーサル処理を停止したためではなく、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避けることを学習し、その傾向によって、プローブテストで正反応となる、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりが提示されたアームへの進入が抑制されたためである可能性が考えられる。能動的なリハーサル制御を行い、忘却手がかりが提示されたアームに対するリハーサル処理を停止した場合には、正反応となるアームの情報が利用できないため、提示されたアームに対する無差別な進入を行うと考えられる。したがって、プローブテストの成績は、チャンスレベルである 3.5 位に近くなるはずである。一方で忘却手がかりが提示されたアームを避ける学習が行われた場合には、正反応となる中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりが提示されたアームへの進入が妨げられる。したがって、プローブテストにおける成績は、チャンスレベルよりも悪くなると考えられる。実験 2 におけるプローブテスト時の成績は 3.37 位であり、チャンスレベルの 3.5 位との間に有意な差は認められず、絶対値においてもチャンスレベルを超えなかったため、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をした可能性は低いと考えられる。しかし、実験 2 において、記憶資源再配分を支持する積極的な証拠が得られなかった。このため、実験 4 では、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたのか否かについての検討を行った。正反応のアーム以外に記銘手がかりの設置されたアームを提示した通常テストと、正反応のアーム以外に忘却手がかりの設置されたアームを提示したプローブテストの成績を比較した。ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたならば、正反応のアーム以外が忘却手がかりの提示されたアームであったプローブテストの方が、誤反応となるアームを避ける傾向が寄与するため、成績が優れると予測された。しかし、通常テストとプローブテストの成績に有意な差は認められなかった。したがって、本研究において、ラットが忘却手がかりの提示されたアームを避ける学習をしたことを示す、積極的な証拠は認められなかった。

## 5-8. 指示忘却はリハーサル制御にのみ起因するのか

指示忘却が生じる要因としては、大きく 2 つの説明がある。すなわち、“リハーサル説”と

“検索説”である。リハーサル説によると、後の記憶テストが信号された記銘項目に対してはリハーサル処理を継続するのに対し、後の記憶テストの不在が信号された忘却項目に対してはリハーサル処理を停止するため、記銘項目と、忘却項目とでテスト成績に差が生じるといふ。つまり、記銘項目と忘却項目の成績の差を、リハーサル処理の程度の違いによって説明する。一方で、検索説によると、記銘項目も忘却項目も同程度にリハーサル処理が行われているが、テストの不在を信号する忘却手がかりによって、忘却項目の検索が抑制されるため、記銘項目と比較して成績が低下するという。つまり、記銘項目と忘却項目の成績の差を、検索の容易さによって説明する (e.g., Basden et al., 1993)。

動物における指示忘却が、リハーサル説と検索説のどちらにおいて説明可能であるのかについては、忘却手がかりを遅延時間の様々な位置で提示することによって検討が行われてきた (e.g., Grant, 1981; Stonebraker & Rilling, 1981)。例えば、Stonebraker & Rilling (1981) では、赤色あるいは緑色を見本刺激と比較刺激として使用する、継時遅延見本合せ課題でハトを訓練した。見本刺激の提示後、遅延時間に提示する記銘手がかり（垂直線分）に続けては、見本刺激と一致する比較刺激を提示する一致試行、あるいは見本刺激と一致しない比較刺激を提示する不一致試行を行った。忘却手がかり（水平線分）に続けては、比較刺激の提示を省略した。指示手がかりは 4 秒間の遅延時間の最初（0 秒）、中央（2 秒）、最後（3.5 秒）の 3 種類の位置で提示された。指示手がかりを提示する位置によって、忘却手がかりに続けて記憶テストを行うプローブテストと、記銘手がかりに続く通常の記憶テストとで成績に差が生じるかを比較した。その結果、忘却手がかりが遅延時間の最初に提示されるほど、記憶成績の低下が認められた。一方で、記銘手がかりが提示される時間的な位置は、記憶成績に影響しなかった。リハーサル説によるならば、遅延時間の最初に忘却手がかりが提示された場合に、成績が最も低下すると考えられる。なぜなら、見本刺激のリハーサルがすぐに停止され、リハーサル可能な時間やリハーサル量が少なくなるはずだからである。忘却手がかりが遅延時間の最後に提示された場合は、すでに十分なリハーサル処理が行われているため、テスト成績は低下しないと考えられる。一方で検索説によるならば、遅延時間の最後に忘却手がかりが提示された場合に、成績が最も低下すると考えられる。なぜなら、比較刺激への反応の直前に、見本刺激の記憶の検索を抑制する忘却手がかりが提示されるからである。Stonebraker & Rilling (1981) は、訓練時の忘却試行における記憶テストを行わない、省略法の手続きを用いた。したがって、Roper & Zentall (1993) の指摘した条件性フラストレーションや、予期せぬ記憶テストへの不注意、驚愕反応などの非記憶的な要因によって、

プローブテストの成績が低下した可能性を排除できない。しかしながら、Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因のみでは、Stonebraker & Rilling (1981) の結果を十分に説明できない。すなわち、プローブテストの成績低下をもたらす要因が条件性フラストレーションや、予期せぬ記憶テストへの不注意、驚愕反応のみであるならば、指示手がかりが提示された時間的な位置に関わらず、すべての条件においてプローブテストの成績が低下すると考えられる。Stonebraker & Rilling (1981) では、遅延時間の最後に忘却手がかりが提示された条件において、80%以上の正反応を記録した。この結果は、遅延時間の間に見本刺激のリハーサルを行う十分な時間が確保されていたため、プローブテストにおいて成績が低下しなかったことを示唆するかもしれない。

しかしながら、Stonebraker & Rilling (1981) で示された忘却手がかり提示の時間的な位置による記憶成績の差異は、リハーサルの量によるものではなく、Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因の影響の大きさの差異によるものであるかもしれない。すなわち、忘却手がかりが遅延時間の最初に提示されるほど、Roper & Zentall (1993) の指摘した条件性フラストレーションや予期せぬテスト刺激に対する不注意などの非記憶的な要因による干渉が大きく働き、プローブテストの成績を低下させた可能性である。例えば、忘却手がかりが遅延時間の最初に提示された場合、遅延時間の最後に提示される場合と比較して、被験体は忘却手がかりによって喚起された無報酬と関連した条件性フラストレーションを抱えている時間は長くなる。この条件性フラストレーションの持続時間の長さが、プローブテストの成績低下の程度に影響しているのかもしれない。あるいは、遅延時間の最後に忘却手がかりが提示された場合には、被験体が刺激から注意を背ける前に比較刺激が提示される。したがって、比較刺激に対して反応することが可能となり、プローブテストの成績が低下しなかった可能性がある。以上のように、動物を対象とした指示忘却研究では、リハーサル説を示唆する報告があるものの、Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因が十分には統制されていない。したがって、動物の指示忘却がリハーサル説と検索説のどちらに起因するのかについては、まだ明確ではないといえる。

一方で、ヒトにおける指示忘却は、リハーサル説と検索説の両方から説明されてきた。ヒトにおける指示忘却手続きには、“項目法”と“リスト法”の大きく 2 つの手続きタイプがある。項目法では、一つの項目の提示後、すぐに記銘手がかりあるいは忘却手がかりが提示されるのに対し、リスト法では、10 個から 20 個の項目で構成された 2 種類の項目リストを使用し、最初のリストの提示後に記銘手がかりあるいは忘却手がかりを提示し、次のリストを

提示する。忘却手がかりの提示された項目の成績が低下する指示忘却効果は、項目法 (e.g., Basden et al., 1993; Golding et al., 1994; MacLeod, 1999) とリスト法 (e.g., Bjork, 1989) の両方から得られている。ヒトにおける指示忘却は、従来、項目法を用いた場合にはリハーサル説、リスト法を用いた場合には検索説によって説明されている (高橋・巖島, 2009)。すなわち、項目法を用いた場合、指示手がかりは項目の提示後すぐに提示される。したがって、忘却手がかりの提示により、すぐに項目のリハーサル処理が停止される。リハーサル処理が継続される記銘項目と比較して、忘却項目のリハーサル時間やリハーサル量が少ないことによって、指示忘却効果が生じると考えられることから、項目法においてはリハーサル説によって説明が可能である。一方でリスト法を用いた場合、忘却手がかりが提示されるのは、最初のリストの項目をすべて提示し終えた後であるため、提示された項目についてのリハーサル処理は、十分に行われているはずである。したがって、記銘項目と忘却項目の成績に差が生じるのは、リハーサルの量や時間の影響ではなく、忘却手がかりによって忘却項目の検索が抑制されたためであると説明される。

本研究の実験 2 では、8 方向放射状迷路を使用して、アームの中央餌皿において項目を、先端餌皿において指示手がかりを提示する手続きを用いて、ラットの指示忘却を検討した。すなわち、本研究では 1 項目につき 1 つの指示手がかりをその都度提示する、ヒトにおける項目法のような手続きを用いたことから、ラットの指示忘却がリハーサル説に起因することを前提とした。

ところでヒトにおける記憶テストの方法としては、先に提示された項目で覚えているものを再現させる再生法と、提示した項目と提示していない項目を混在させて提示し、その中から提示された項目を選択させる再認法とがある。リハーサル説によるならば、再生法が用いられた場合も、再認法が用いられた場合も、記銘項目と忘却項目の成績に差が生じるはずである。なぜなら、記銘項目に対してはリハーサル処理を継続するのに対し、忘却項目に対してはリハーサル処理を停止するため、自ら忘却項目を再現することができないのはもちろん、忘却項目が提示されたとしても、忘却項目に対する記憶そのものが失われているため、テストに先立って提示されたか否かを判断することが難しいと考えられるためである。実際、項目法においては再生法においても (e.g., Basden et al., 1993; Golding et al., 1994; MacLeod, 1999), 再認法においても (e.g., Basden et al., 1993; Golding et al., 1994; MacLeod, 1999) 指示忘却効果が認められている。一方で、検索説によるならば、再生法が用いられた場合にのみ記銘項目と忘却項目の成績に差が生じるはずである。なぜなら、忘却手がかりの

提示された項目は検索が抑制されるため、自ら提示された忘却項目を再現することは難しいかもしれないからである。しかし、忘却項目は記銘項目と同程度にリハーサル処理が行われていると考えられるため、再認テストで忘却項目が提示された時に、その項目を思い出すことができるかもしれない。実際、リスト法を用いた場合は、再生法においては指示忘却効果が認められるが (e.g., Bjork, 1989), 再認法においては認められていない (e.g., Basden et al., 1993; MacLeod, 1999)。

動物における記憶テストでは、再認法のみを用いる。なぜなら、言語によって自ら提示された項目を再現することができないことから、再生法を用いることができないためである。もしヒトと動物において指示忘却が生じるメカニズムが同一ならば、再認法を用いた動物における指示忘却手続きにおいて、指示忘却生じる要因として、リハーサル説が支持される場合は、記銘項目と忘却項目の成績に差が生じる、指示忘却効果が認められるはずである。一方で検索説が支持される場合は、記銘項目と忘却項目の成績に差は生じないはずである。

本研究の実験 2 では、8 方向放射状迷路を使用し、ヒトにおける指示忘却手続きのように、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示した。1 試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の 3 段階で構成された。記銘段階では放射状迷路の各アームにおける中央餌皿に設置した餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかり、あるいは忘却手がかりの餌を提示した。記銘段階のアーム構成は、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアームが 1 本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌があるアームが 2 本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアームが 5 本であった。中央餌皿に餌ペレットを設置しなかった 3 本のアームには、テスト時に報酬が設置される可能性があった。また、先端餌皿に記銘手がかりを設置したアームはテスト段階で提示したが、忘却手がかりを設置したアームはテスト段階での提示から除外した。記銘手がかりを提示した項目に対する通常のテストでは、先端餌皿に忘却手がかりを設置した 2 本のアームを除く、記銘手がかりを設置した 6 本のアームを提示し、中央餌皿に餌ペレットを設置しなかったアームへの進入が正反応となる自由選択課題を行った。提示した指示手がかりと矛盾するプローブテストでは、通常テストでは正反応であった“中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌があるアーム 1 本”をテストから除外し、代わりに“中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌があるアーム 1 本”を提示した。その結果、実験 2 では、指示手がかり通りに記憶テストを行った通常テストと比較して、指示手がかりと矛盾するテストを行ったプローブテ

トにおいて成績が低下する、指示忘却効果が認められた。この結果は、検索説からは説明することができないと考えられる。なぜなら、実験2で用いた記憶テストは、テスト段階で提示された6本のアームの中から、正反応となるアームへと進入する再認課題であったためである。検索説によるならば、忘却手がかりの設置された項目のあったアームについては、記銘手がかりが提示された項目のあったアームと同等のリハーサル処理が行われているはずである。したがって、プローブテスト時に、報酬可能性が信号され、記銘手がかりが設置されたアームの代わりに、忘却手がかりが設置されたアームが提示された時、ヒトにおける再認テスト時の忘却項目の提示のように、それが正反応となる可能性のあるアームであったことをラットが思い出すため、通常テストと同等の成績が得られると考えられる。以上のように、本研究の実験2で得られた指示忘却効果を、検索説によって説明することはできないと考えられる。

## 5-9. 総括

本研究では、ラットが能動的なリハーサル制御能力を有するののかについて、指示忘却現象を用いて検討した。実験1および実験2では、Roper & Zentall (1993) の主張した、ヒトにおいて用いられるものと類似した手続きによって、ラットの指示忘却を検討した。すなわち、装置として8方向放射状迷路を使用し、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示することにより、後のテストの不在を信号された忘却項目から、後のテストを信号された記銘項目へと、記憶資源の再配分を促す手続きを考案し、実験を行った。検定力や習得水準の低さから、実験1では指示忘却効果は有意な傾向に留まったものの、手続きを改良した実験2において、有意な指示忘却効果が認められた。Roper & Zentall (1993) の指摘した、条件性フラストレーションや、予期せぬ記憶テストに対する不注意、驚愕反応などの非記憶的な要因を統制した上で指示忘却効果が認められたという実験2の結果は、本研究で使用した記憶資源再配分型の手続きが、ラットの指示忘却の検討に有効であったことを示す。加えて、記憶資源再配分型の手続きによってハトの指示忘却を検討した Roper et al. (1995) や Kaiser et al. (1997) は、従来の動物における指示忘却研究と同様に、1試行につき1つの項目しか提示しなかった。対して実験2は、8方向放射状迷路を使用することで、複数の記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示した。したがって実験2は、従来の動物における実験と比較しても、記憶資源を再配分することの有効性が高い点が画期的な手続きであった。鳥類であるハトや霊長類であるヒトに有効な記憶資源再配分型の手続きがラットにも有効

であったという本研究の結果は、鳥類と哺乳類の共通祖先からワーキングメモリの能動的な制御能力が受け継がれた可能性を示唆するかもしれない。

一方で、本研究の結果からは、いくつかの検討すべき課題が得られた。第1に、プローブテストにおいて予期せぬテスト刺激が提示されたことによる驚愕の統制である。本研究では、従来の動物における指示忘却研究で問題となった、忘却手がかりの提示後の予期せぬ記憶テストの存在に対する驚愕反応は統制されていたが、「予測と異なるアームが提示される」という形で驚愕反応を惹起した可能性がある。この驚愕反応がプローブテストの遂行に干渉し、成績を低下させた可能性がある。これについては、予測と異なる刺激がテストされるという点では共通するが、記憶資源の再配分を必要としない課題を行う統制群と遂行を比較することにより統制が可能であると考えられる。

第2に、本研究の指示手がかりが“独立し、普遍的な”記銘と忘却の信号として機能したのではなく、項目との組み合わせによる条件性弁別となった可能性がある。通常テストとプローブテストにおいて成績に差が認められたことから、少なくとも、ラットが記銘手がかりと忘却手がかりを弁別に利用したことは間違いないといえる。しかし、ラットが指示手がかりを訓練された課題でのみ通用する、“見本系列”の一部としてみなしているのであるならば、指示手がかりが独立して機能するヒトの場合とは、指示忘却のメカニズムを異にするかもしれない。したがって、この指示手がかりの独立性を確認することは、ヒトと動物の指示忘却メカニズムの差異を検討する上で重要な問題である。ある文脈で訓練した指示手がかりが、ほかの文脈に転移するのかを検討することで、指示手がかりが独立して機能しているのかを確認することが求められる。

第3に、本研究では同一のアーム上に項目と指示手がかりを提示した。したがって、実験2で得られた指示忘却効果は、能動的なりハーサル制御によって得られたものであるのか、それとも記銘の制御によって得られたものであるのかについて、明確に区別をすることができない。項目と指示手がかりを提示する位置を完全に分離する手続きによる検討が必要であると考えられる。

第4に、本研究の実験2で得られた指示忘却効果が、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分によるものであるという直接的な証拠を、実験3からは得られなかった。実験3では、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分が可能な低負荷条件と、忘却項目が提示されないため、すべての項目を覚える必要がある高負荷条件を比較した。実験2で認められた指示忘却効果は、ラットが記銘手がかりと忘却手がかりに応じて行動を変容させたことを

意味する。加えて、低負荷条件と高負荷条件の成績に差が認められなかったということは、ラットが報酬可能性のある 3 本のアームをすべて記憶することができた可能性がある。以上の点から、指示手がかりを活用した個体ほど、指示手がかりの活用に利点のある低負荷条件の成績が優れるという仮説を立てたが、予測に反して、記銘手がかりと忘却手がかりを活用していた個体ほど、低負荷条件の成績が低くなるという結果が得られた。この結果は、記銘手がかりと忘却手がかりを活用することによる負荷の増加が、指示手がかりの活用により、記銘しなければならぬ項目数を減らすことによる記憶負荷の低減の利点を上回った可能性が考えられる。記銘手がかりと忘却手がかりを活用することによる負荷の増加よりも、指示手がかりの活用による記憶負荷の低減の利点が大きくなるような実験設定を行うことにより、この問題を解決することができる。

本研究は、鳥類と霊長類と共通の祖先を有する非霊長類の哺乳類であるラットを対象に、記憶資源再配分型の手続きを用いて指示忘却を検討することにより、ワーキングメモリの能動的な制御能力の系統発生的な起源に迫ることを試みた。忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す手続きにより、鳥類であるハトとヒトをはじめとする霊長類において、指示忘却が報告されている。鳥類と霊長類という異なる種において指示忘却の検討に記憶資源再配分型の手続きが有効である場合、その要因としては大きく 2 つが考えられる。すなわち、鳥類と霊長類の共通の祖先から、指示忘却が生じる要因と考えられるワーキングメモリの能動的な制御能力が受け継がれた可能性と、容量に限界のあるワーキングメモリを能動的に制御し、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、鳥類と霊長類が、それぞれ独自にワーキングメモリの能動的な制御能力を進化させた可能性である。本研究の実験 2 では、Roper & Zentall (1993) の指摘した非記憶的な要因を十分に統制した上で、ヒトを対象とした手続きと類似する記憶資源再配分型の手続きにより、ラットの指示忘却を示すことに成功した。この結果は、ラットが与えられた信号に応じて能動的にリハーサルを制御したか、あるいは少なくとも、能動的に記銘処理を制御したことを示唆する。一方で、得られた指示忘却効果が、能動的なリハーサルによる忘却から記銘項目への記憶資源再配分に起因することを示す直接的な証拠は、本研究の実験 3 からは得られなかった。したがって、ワーキングメモリの能動的な制御能力の系統発生的な起源について、本研究の結果からは解明できていない。

ところで、本研究では、採用したと推察される課題方略が個体ごとに異なる可能性が示唆されている。例えば、ラットにおける指示忘却を検討した実験 2 では、全個体の平均値にお

いては、通常テストの成績と比較してプローブテストの成績が低下する指示忘却効果が認められた。一方で、個体ごとの成績を比較すると、採用した課題方略が個体ごとに異なる可能性がある。例えば、(a) 通常テストの成績がチャンスレベルよりも優れ、プローブテストの成績がチャンスレベル並みの個体は、指示手がかりに応じて記憶処理を行っている。(b) 通常テストの成績がチャンスレベル並みで、プローブテストの成績がチャンスレベルより劣る個体は、忘却項目の選択を避けている。(c) 通常テストとプローブテストの成績がともにチャンスレベルより優れる個体は、すべての項目を記憶処理していると推察された。本研究が対象とした能動的なりハーサル制御は、古典的条件づけやオペラント条件づけなどの単純な連合学習と比較して、高度な認知処理を要する学習である。このような高度な学習においては、課題方略に個体差が生じる可能性が高くなると考えられる。本研究で用いた実験計画は、従来の動物における指示忘却研究と同様に、複数個体の遂行成績をプールした平均値を遂行成績の指標とするものであった。その過程で遂行成績の個体差については平均化され、無視されていた。しかしながら、能動的なりハーサル制御のような高度な認知能力について検討する場合には、課題方略の個体差に注目することが重要であるかもしれない。例えば、個体ごとに異なる課題方略を採用しているということは、同じ課題の遂行においても、異なる神経活動を行っている可能性が考えられる。ヒトにおいては、前頭全皮質と選択的りハーサルとの関連が示唆されている (e.g. Schindler, Kissler, 2018)。ラットにおいても、神経生理学的な手法を用いて、採用していると推察される方略が異なる個体ごとに、記銘手がかり後と忘却手がかり後の前頭全皮質の神経活動を比較することにより、能動的なりハーサル制御の神経基盤に迫ることができるかもしれない。

本研究が対象とした能動的なりハーサル制御能力は、原始的な生物の有したであろう外界を認識して対応する“受動的な”心と、ヒトが持つ自省的な心の橋渡しをされると考えられる。世界について能動的に考える心の働きの起源を明らかにするためにも、本研究で得られた知見に踏まえて、記憶資源再配分の直接的な証拠や、指示手がかりが訓練された文脈に依存するのではなく、独立した信号として機能しているのかなどの検討を進めることにより、ヒトと動物の能動的な情報処理の機能やメカニズムの同一性と差異性を明らかにすることが求められている。ラットにおける能動的なりハーサル制御をさらに明確に証明するとともに、情報の必要性に応じて記憶資源を能動的に再配分する可能性について、有効な研究法の開発も含めて、さらに検討を進める必要がある。

## 謝辞

この論文を執筆するにあたり、多くの方からご指導・ご支援を賜りました。この場をお借りして、心より感謝の意を表明いたします。

指導教員の谷内通先生には、言葉では言い尽くせないほど多くのことをご指導いただきました。右も左も分からない私に対し、研究の実施や学会発表などの様々な場面において、労を惜しまず熱心に指導していただきました。私が研究への魅力を感じ、これを続けたいと志したことも、谷内先生のご尽力あってのことと存じます。心より感謝申し上げます。

心理学コースの岡田努先生、小島治幸先生、荒木友希子先生には、様々な機会に研究に対するアドバイスをいただきました。また、退館された松川順子先生にも、研究者としての姿勢を教えていただきました。先生方のご支援があつてこそ、充実した心理学コースでの学生生活を送ることができたと存じます。深く感謝申し上げます。

博士論文の審査員を務めていただいた滝口圭子先生、安永大地先生には、私の拙い論文に対し、真摯なご意見を頂戴しました。先生方のご指摘により、多角的に自身の研究を見返すことができました。感謝申し上げます。

同輩の西川未来汰くんには、研究室や学会など様々な場でお世話になりました。ともに研鑽し合うことのできる存在が、研究の励みとなりました。先輩である東京大学の上條棋子さんには、学会などでお会いするたびに、常に気にかけていただきました。

心理学コースの先輩、同輩、後輩には、研究について意見交換したり、研究に協力していただいたりしたのはもちろん、研究にとどまらず、研究室の行事などでお世話になりました。皆さんのおかげで充実した学生生活を送ることができました。

日本学術振興会には、研究資金を援助していただきました。

最後に、私の学生生活を様々な形で支えてくれた家族、友人、仲間たちに心からの感謝の意を表明いたします。

2020年5月7日 田中 千晶

## 引用文献

- Basden, B. H., Basden, D. R., & Gargano, G. J. (1993). Directed forgetting in implicit and explicit memory tests: A comparison of methods. *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory, and Cognition*, **19**(3), 603-616.
- Beran, M. J. (2015). Chimpanzee cognitive control. *Current Directions in Psychological Science*, **24**(5), 352-357.
- 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.
- Bjork, R. A. (1989). Retrieval inhibition as an adaptive mechanism in human memory. In H. L. Roediger III & F. I. M. Craik (Eds.), *Varieties of memory and consciousness: Festschrift for Endel Tulving: Memory research*. Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- 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**(4), 557-563.
- Etkin, M., & D'Amato, M. R. (1969). Delayed matching-to-sample and short-term memory in the capuchin monkey. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **69**(3), 544-549.
- Funahashi, S. (2017). Working memory in the prefrontal cortex. *Brain Science*, **7** (49).
- Golding, J. M., Long, D. L., & MacLeod, C. M. (1994). You can't always forget what you want: Directed forgetting of related words. *Journal of Memory and Language*, **33**, 493-510.
- 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. (1988). Directed forgetting in pigeons: Tests of transfer of cue effectiveness across samples from different dimensions. *Learning and Motivation*, **19**, 122-141.
- 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.

- Grant, D. S., & Soldat, A. S. (1995). A postsample cue to forget does initiate an active forgetting process in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **21**(3), 218-228.
- 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.
- 岩崎庸男 (1997). 放射状迷路行動の特徴 動物心理学研究, **47**(2), 139-144.
- Kaiser, D. H., Sherburne, L. M., & Zentall, T. R. (1997). Directed forgetting in pigeons resulting from the reallocation of memory-maintaining processes on forget-cue trials. *Psychonomic Bulletin & Review*, **4**(4), 559-565.
- 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.
- 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.
- Kintsch, W. (1970). *Learning, memory and conceptual process*. New York: Wiley.
- MacLeod, C. M. (1999). The item and list methods of directed forgetting: test differences and the role of demand characteristics. *Psychonomic Bulletin & Review*, **6**(1), 123-129.
- 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.
- Marshall, P. H., & Werder, P. R. (1972). The effects of the elimination of rehearsal on primacy and recency. *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*, **11**, 649-653.
- Mazur, J. E. (1998). *Learning and Behavior*. Pentice-Hall. (メイザー, J. E. 磯博行・坂上貴之・川合伸幸 (訳) (2009). 学習と行動 日本語版第3版 二瓶社 Pp, 250-255.)

- 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. (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.
- Mueller-Paul, J., Wilkinson, A., Hall, G., & Huber, L. (2012). Radial-arm-maze behavior of the red-footed tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **126**(3), 305-317.
- Mumby, D. G., Pinel, J. P., & Wood, E. R. (1990). Nonrecurring-items delayed nonmatching-to-sample in rats: A new paradigm for testing nonspatial working memory. *Psychobiology*, **18**(3), 321-326
- Murdock, B. B. (1962). The serial position effect of free recall. *Journal of Experimental Psychology*, **64**(5), 482-488.
- 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.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976). Remembrance of place passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **2**, 97-116.
- Parker, B. K., & Glover, R. L. (1987). Event duration memory: The effects of delay-interval illumination and instructional cuing. *Animal Learning & Behavior*, **15**(3), 241-248.
- Roberts, W. A. (1972). Short-term memory in the pigeon: Effects of repetition and spacing. *Journal of Experimental Psychology*, **94**(1), 74-83.
- Roberts, W. A., Mazmanian, D. s., & Kraemer, P. J. (1984). Directed forgetting in monkeys. *Animal Learning & Behavior*, **12**(1), 29-40.
- Roberts, W. A., & Smythe, W. E. (1979). Memory for lists of spatial events in the rat. *Learning & Motivation*, **10**, 313-336.
- 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.
- Sasakura, H., & Mori, I. (2013). Behavioral plasticity, learning and memory in *C. elegans*. *Current Opinion in Neurobiology*, **23**(1), 92-99.
- Schindler, S., & Kissler, J. (2018). Too hard to forget? ERPs to remember, forget, and uninformative cues in the encoding phase of item-method directed forgetting. *Psychophysiology*, **55**, e13207.
- 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.
- Stonebraker, T. B., Rilling, M. E., & Kendrick, D. F. (1981). Time dependent effects of double cuing in directed forgetting. *Animal Learning & Behavior*, **9**(3), 385-394.
- 高橋真衣子・巖島行雄 (2009). リストの意味的関連性が指示忘却効果に及ぼす影響 認知心理学研究 **6**(2), 123-131.
- 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.
- 鷲塚清貴・谷内通 (2006). キンギョにおける放射状迷路課題の獲得 動物心理学研究, **56**(1), 27-33.

- 鷲塚清貴・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**(2), 73-79.
- Wilkinson, A., Chan, H., & Hall, G. (2007) Spatial learning and memory in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **121**(4), 412-418.
- Wilkinson, A., Coward, S., & Hall, G. (2009) Visual and response-based navigation in the tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, **12**, 779-787.
- Williams, B. M., McCoy, J. G., & Kuczaj, S. A. (2000). Primacy effects in nonspatial recognition memory in rats. *Learning & Motivation*, **31**, 54-66.
- 山田一男・川辺光一・一谷幸男(2007). 動物を用いた指示性忘却 (Directed Forgetting)に関する研究の概観 筑波大学心理学研究, **33**, 1-7.
- Yamamoto, S., Humle, T., & Tanaka, M. (2009). Chimpanzees help each other upon request. *PLoS ONE*, **4**(10), e7416.
- 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.