

ラットの空間行動に関する実験的研究

芳賀 康 朗

正誤表

頁	行	誤	正
10	01	数を変化さ <u>れる</u>	数を変化さ <u>せる</u>
74		eifht-arm maze	eight-arm maze
103		the elavated	the elevated
117	09	低かった <u>こと</u> ことから	低かったことから
117	27	および <u>応</u> じた	および <u>それに</u> 応じた
148	25	ラット <u>は</u>	ラット <u>が</u>
162	11	ラット <u>が</u>	ラット <u>の</u>

①

報告番号	甲第 3662 号
------	-----------

ラットの空間行動に関する実験的研究

名古屋大学大学院文学研究科
博士課程（後期課程）心理学専攻

芳賀 康朗

目 次

第1章 序論	1
1.1. 動物の空間行動研究	2
1.1.1. 動物行動の研究	2
1.1.2. 学習心理学における動物行動研究	5
1.1.3. ラットの空間行動の研究	9
1.1.4. ラットの空間行動と認知地図	23
1.1.5 動物の認知的行動（まとめ）	30
1.2. 放射状迷路におけるラットの選択行動に関する研究	34
1.2.1. 放射状迷路の特徴と主要な研究結果	34
1) 装置の構造と設置環境	34
2) 実験手続きとデータ解析方法	35
3) 初期の研究における実験結果の概要	38
1.2.2. 放射状迷路におけるラットの選択行動についての理論的解釈	41
1) 反応連鎖による説明	41
2) 認知地図仮説と作業記憶仮説による説明	44
3) 同時的選択過程説と逐次的選択過程説による説明	49
4) 生態学的観点からの説明	54
1.3. 本研究の目的と実験方法	58
1.3.1. 放射状迷路行動研究に残された課題と本研究の目的	58
1) 摂食動因と報酬が選択行動に及ぼす影響	59
2) 試行経験にともなう行動方略の変化	61
3) 行動方略の選択基準	63
1.3.2. 実験的研究の概要	65
1) 「課題要求」と「行動方略」について	65
2) 各実験の目的	66

第2章 実験研究	68
2.1. 実験1 迷路外手がかりがラットの選択行動に及ぼす影響	69
2.1.1. 問題	69
2.1.2. 方法	70
2.1.3. 結果	76
2.1.4. 考察	80
2.2. 実験2 自由選択課題と強制選択課題における選択行動の比較	83
2.2.1. 問題	83
2.2.2. 方法	84
2.2.3. 結果	85
2.2.4. 考察	86
2.3. 実験3 食餌制限と報酬が選択行動に及ぼす影響の検討	90
2.3.1. 問題	90
2.3.2. 方法	92
2.3.3. 結果	93
2.3.4. 考察	97
2.4. 実験4 強制選択アーム数の異なる条件間での選択行動の比較	100
2.4.1. 問題	100
2.4.2. 方法	102
2.4.3. 結果	109
2.4.4. 考察	116
2.5. 実験5 課題要求の異なる強制選択課題における選択行動の比較	119
2.5.1. 問題	119
2.5.2. 方法	121
2.5.3. 結果	124
2.5.4. 考察	128
2.6. 実験6 遅延前強制選択条件の異なる課題における選択行動の比較	132
2.6.1. 問題	132
2.6.2. 方法	134
2.6.3. 結果	137
2.6.4. 考察	145

第3章 総合的討論	150
3.1. 実験手続きと実験結果の概要	151
3.1.1. 実験手続きと課題要求	151
3.1.2. 実験結果のまとめ	153
1) 課題成績について	153
2) 行動方略について	157
3.2. 実験結果についての全体的考察	160
3.2.1. 選択行動における効率性	160
3.2.2. 行動方略にみられる多様性と変動性	163
3.2.3. 行動方略の選択基準	167
3.2.4. 行動方略の選択プロセス（まとめ）	171
3.3. 今後の検討課題	176
3.3.1. 複数課題が並立した事態での遂行行動の検討	176
3.3.2. 生態学的視点からの空間行動の再検討	178
要 約	180
引用文献	186

第1章

序論

1.1. 動物の空間行動研究

1.1.1. 動物行動の研究

ヒトを含むあらゆる動物にとって、生命の維持（生存）と遺伝子の再生産（生殖）は生命活動の根源であり、これらの目的を遂行し生息環境に適応するために、彼らは「行動」する。例えば、動物は生存のために採餌を行い、捕食される危険から身を守る。また、生殖のために配偶者を探索し、求愛や交尾を行う。つまり、適応のための行動とは、生息環境内の対象物（餌や他個体）に対する能動的な働きかけと考えられる。さらに、それらの行動には、対象物に働きかけるための空間移動がともなう場合が多い。例えば、動物は獲物を追いかけて地上を駆けたり、巢材を運搬するために空を飛んだり、産卵のために川を泳いだりする。こうした空間移動は適応の目的を遂行するためには不可欠な行動であり、動物の基本的特質のひとつであるといえる。つまり、動物は文字どおり「（空間内を）動く」という行為によって、明確に特徴づけられる。本研究では、このような環境適応のための空間移動を「空間行動」と定義する。

また、動物の適応行動は、その複雑さのレベルにおいてふたつの種類に大別することができる。そのひとつは「生得的行動」であり、もうひとつは「獲得的行動」である。生得的行動には、特定の刺激に対する固定的な反応である「走性(taxis)」や「反射(reflex)」，そして反射よりも複雑な反応体系である「本能行動(instinctive behavior)」が含まれる。これらの行動は系統発生上の位置に関係なくすべての動物に存在するものであるが、その形態は種によって異なっている。さらに、これらの行動は、同一種内での個体差が小さく、出生当初から完全な形で発現される。一方、獲得的行動とは生後の経験によって後天的に形成される行動形態

であり、「学習(learning)」や「推理(reasoning)」などが含まれる。これらの行動は主に中枢神経系の機能に依存するため、その形成能力は動物種間で異なっている。また知能差や生育環境の影響も強く受けるため、同一種内での個体差も大きい。

動物が生息環境に適応するためには、生得的行動と獲得的行動の両方が必要であるが、それら2種類の行動の適応への寄与率は動物種によって異なっている。一般的には、系統発生的に下等な動物ほど生得的行動の寄与率が高く、高等な動物になるにつれて獲得的行動の寄与率が高くなっていくと考えられている (Dethier & Stellar, 1970)。しかし、この見解は空間行動については必ずしも当てはまらない。アリやミツバチのような昆虫の採餌行動や帰巢行動を分析した先行研究では、彼らが、哺乳類動物と同じように、学習に基づいた空間行動を行うことが示されている。

小規模で変動性の小さい環境内で生活するゾウリムシやワラジムシは単純な走性や反射に基づいた空間行動を行うが、アリやミツバチは複数の陸標(land mark)を記憶し、それらを帰巢の時の手がかりとして利用することが知られている。また、ゾウリムシやワラジムシの場合、その移動距離は比較的小さく、直接知覚が可能な刺激(光や化学物質)の強度に応じた定位反応を行うことによって、適切な場所に到達することができる。しかし、アリやミツバチの場合、その体長と比較して移動距離は非常に大きく、目標地点の位置を直接知覚することは困難である。また、渡り鳥や回遊魚の場合もその移動距離は大きく、季節や天候によって移動する環境は刻々と変化する。したがって、これらの動物が適応的な空間行動を行うためには、適切な移動経路や手がかりを空間内で特定し、それらを記憶することが不可欠となってくる。いいかえれば、これらの動物では、適切な空間行動に寄与する学習の役割が相対的に高くなってくると考えられる。

空間行動を含む動物の行動は、動物行動学(ethology)や行動生態学

(behavioral ecology), そして学習心理学や動物心理学などの領域で研究対象として扱われているが, 各領域における関心や研究方法はさまざまである。

動物行動学や行動生態学では, 行動の種特異性や適応的意義を明らかにすることを目標として, 主に自然場面での観察に基づいた研究がなされている。初期の動物行動学における関心は主に動物の本能的行動に向けられ, その行動を発現させる解発刺激(releaser)の特定や解発機構の分析が行われてきた。また近年隆盛の著しい行動生態学では, 「個体は自分の包括適応度(inclusive fitness)¹⁾を最大化するために行動する(Hamilton, 1964; 1970)」という仮説のもとに, 動物行動の機能的側面についての検討が行われる(Krebs & Davis, 1991)。例えば, 採餌行動の場合, その機能的価値は, 食物摂食から得られる利得(benefit)と食物獲得のためのコスト(cost)から算出される「効率性」によって評価される。このような行動の機能的価値を重視する研究方法は「生態学的アプローチ」と呼ばれる(藤田, 1991a)。

一方, 学習心理学では, 行動機構の分析によってその一般的法則を得ることを目標として, 実験室場面での実験に基づいた研究がなされてきた。採餌行動を例にとれば, 心理学では, 効率的な採餌を可能にする学習や空間記憶のメカニズム, そして学習の手がかりとなる環境刺激の分析などに研究の主眼が置かれている。また, 学習心理学における動物行動の研究方法は, 神経生理学や行動薬理学などの隣接領域においても利用されている。さらに, 動物心理学や比較心理学の領域では, 系統発生上の位置の異なる動物の行動を比較し, 行動の進化法則を解明することによって, 最終的には人間の理解に到達することを目標としている。動

¹⁾ 個体自身のみでなく, その遺伝子を共有する血縁者を含んだ繁殖成功度。社会集団内での採餌や配偶者選択, 闘争戦略における利他的行動を説明するための概念として提唱された。

物行動の種を越えた一般性と種に特異的な固有性のどちらを強調するかという点において、学習心理学と比較心理学の立場の違いを把握することができる。

動物行動学者のTinbergen(1963)は、動物行動の研究目的を、行動機能、行動メカニズム、行動発達（個体発生）、行動進化の四つテーマに分類している。この分類にしたがえば、行動生態学は行動機能の解明を、心理学は行動メカニズムの解明を目的としているといえることができる。つまり、行動生態学では、「行動はなぜ現にあるような姿で発現するのか」を問題にしてきたのに対し、心理学では「行動はどのような仕組みで発現するのか」を問題にしてきたといえる（藤田，1991a）。しかし近年、学習心理学の分野でも動物行動の機能や種特異性を重視した生態学的アプローチが普及したり、行動生態学の分野でも採餌行動の説明に学習心理学のオペラント理論が適用されたり(Shettleworth, 1988)と、動物行動を扱う学問間の相違は解消される方向に向かっているといえる。

1.1.2. 学習心理学における動物行動研究

「学習(learning)」の概念について、心理学では研究者の立場の違い、研究対象とする行動の違い、さらには歴史的背景の違いによって、さまざまな定義がなされてきた。現在最も一般的な定義によれば、「学習とは、類似の刺激状況の反復によって生じる比較的永続的な行動の変容である」とされている。この定義はヒトや動物の顕在的な行動を対象としたものであり、神経生理学的な立場からは「学習とは随伴的・先行的心理的活動の結果として、刺激過程と反応過程との間に神経連絡が確立される現象である」と定義されることもある。いずれの定義においても、学習とは先行経験と後続の行動変化との関係の分析によって明らかにされる現象であり、心理学では主に「学習心理学」の分野で研究が行われ

てきた。

心理学のさまざまな分野の中でも特に学習心理学においては、ヒト以外の動物が頻繁に被験体として利用されてきた。Darwin(1859)がヒトと動物の間の進化の連続性を『種の起源(On the Origin of Species)』で説いた後、Thorndike(1898)によって心理学における先駆的な動物実験が行われた。彼は定量的な実験方法を適用して、ネコやイヌの問題解決行動に関する研究を行った。20世紀になると、Yerkes(1906)やWatson(1907)らの研究者によって動物実験は数多く行われるようになり、行動主義(behaviorism)の台頭にともなってその傾向はますます強まっていった。1920年頃までは、哺乳類以外の脊椎動物や無脊椎動物が被験体として用いられることもあったが、それ以降は哺乳類動物が使用される割合が高まっていった。そして1930年代後半になると、哺乳類動物の中でも特にラット(*Rattus norvegicus*)が広く利用されるようになっていった。

ラットは、齧歯目(Rodentia)ネズミ科(Muridae)クマネズミ属(*Rattus*)に分類される哺乳類動物である。野生のラットは地球上に広範に生息しており、非常に繁殖力の強いことが特徴である。彼らは穴居性の夜行動物であるため、その視覚能力は非常に弱いことが知られている。特にその色覚は、同じ齧歯目に属する昼行性動物のリスと比較して明らかに劣っている(Birch & Jacobs, 1975)。実際の心理学実験で野生のラットが用いられることは稀であり、ほとんどの研究では家畜化された実験動物が用いられる。現在広く用いられているアルビノ・ラットは、突然変異によって色素が欠落した白色変種である(Fig. 1.1)。この動物が医学実験用、品種改良研究用に繁殖されるようになったのは19世紀の後半であり、心理学の研究に利用されるようになったのは1890年代になってからである(Boakes, 1984)。

ラットが心理学実験に用いられるようになった主要な理由として、以



Fig. 1. 1 An albino rat (*Rattus norvegicus*, Wistar strain).

下に示すふたつの特徴を指摘することができる。第1の理由は、ラットがヒトと同じ哺乳類動物に属し、中枢神経系を含む生理学的なメカニズムにヒトとの共通点が多いことである。したがって、ヒトを被験体に用いた場合には不可能な実験方法を適用することによって、ヒトの心理過程を類推することが可能となる。特に神経系の損傷や電気生理学的な処置を施した実験からは、ヒトの中枢メカニズムや認知過程（学習や記憶）の解明に寄与する基礎的所見が得られている。第2の理由は、実験室での飼育や繁殖が容易であり、そのため生育環境や過去経験を精密にコントロールすることができる点にある。したがって、経験にともなう行動の変容過程を研究対象とする学習心理学の実験では特に都合がよいといえる。また、ヒトと比較して成長速度が速く、一世代の期間が短いため、発達的変化（個体発生）や行動遺伝の研究を行うのにも適している。

このような理由から、学習心理学では20世紀初頭からラットを被験体に用いた実験が数多く行われてきた。そして、そこで得られた所見をヒトの行動に適用し、基礎的な学習理論を構築する試みがなされてきた。

動物実験の結果をヒトに適用する手法の正当性は、動物の系統発生における連続性を主張したDarwin(1859; 1871)の進化論に負うところが大きいが、したがって、20世紀初頭の学習心理学では、暗黙裏に「種を越えた学習法則の一般性」が研究の前提として受け入れられていたと推測される（藤田，1969）。例えば、Thorndike(1911)は、「系統発生上の連続を通じて、学習の法則は同じである」という仮説に立脚して、「異なった種の間に見られる脳構造の差異は、単に量的な意味を持っているに過ぎない」と述べている。また、Watson(1914)も、「単細胞動物から人間まで、何ら新しい説明原理を必要としない」と断言している。

20世紀半ばまでは、こうした種を越えた学習の一般法則を検討することに学習心理学の関心が注がれ続けてきた。それまでの動物実験、特に条件づけ(conditioning)のパラダイムにおいては、条件刺激(conditioned

stimulus)と無条件刺激(unconditioned stimulus)における任意性・連合等価性が前提として受け入れられていた。しかし1960年代ごろから、動物行動学の台頭と同期して、動物行動の種特異性(species specificity)や生物学的制約(biological constraints)の問題が指摘されるようになり、そうした前提を疑問視する傾向が強まっていった。そして、ラットの回避学習における種特異的防御反応(species specific defensive response; Bolles, 1971)や味覚嫌悪学習における条件刺激の非等価性(Garcia & Koelling, 1966)、ハトのオペラント学習における反応自動形成(Hearst & Jenkins, 1974)などの実験例は、伝統的な学習理論の再検討を促すきっかけとなっていった。こうした潮流の中で、現在では実験場面を設定する際に生物学的制約の問題が考慮されるようになり、動物行動の機能的価値や適応的意義を重視した生態学的アプローチが広く用いられるようになってきた。

1.1.3. ラットの空間行動の研究

心理学において、動物の空間行動や学習行動にかかわる心理的過程の研究の歴史は古く、20世紀初頭から現在まで、主に迷路(maze)を装置として行われてきた。今日の学習心理学におけるいくつかの基礎理論は、このような動物の迷路実験の結果に基づいて構築されたものである。また、近年発展の著しい認知心理学(cognitive psychology)においては、動物の迷路学習を能動的な情報処理プロセスと捉え直し、空間記憶やそれに関わる認知過程の研究において迷路実験が用いられている。さらに、行動薬理学や電気生理学の分野においても、記憶の中枢メカニズムや老人性痴呆の研究に迷路実験が用いられている。以下では、動物（主にラット）の空間行動を研究するために用いられてきた数々の迷路装置を紹介するとともに、それらの装置を用いた実験所見の概略を述べる。

迷路は、基本的に、出発地点、走路、目標地点の三つの要素から構成

されており、走路の配置や数を変化されることによって、構造の異なる装置が開発されてきた。また、迷路は設置される条件の違いによって、廊下式迷路(alley maze)と高架式迷路(elevated maze)のふたつに大別される。前者は走路に側壁が取り付けられ、実験室の床面に直に設置された迷路を指す。後者は、装置全体を実験室の床面から十分に離して設置された迷路を指す。

初期の実験室研究において用いられた迷路のひとつは、イギリスのハンプトン・コート宮殿に実在する迷路の構造を模した装置であった。実際のハンプトン・コート迷路は鋭角と鈍角をなした数多くの曲がり角とそれらを繋ぐ通路で構成されていたが、実験に用いられた迷路では曲がり角の角度がすべて直角に修正されていた(Fig.1.2)。この迷路を用いた実験課題では、ラットには迷路外の出発地点から出発し、餌が置かれた中央部分に到達することが要求された。この迷路を用いた代表的な研究であるSmall(1901)の観察結果には、ラットの迷路課題における一般的行動特性が網羅されている。そこでは、a) 訓練初期における不正確な行動、b) 選択点における試行錯誤、c) 訓練の進行にともなう走行スピードの上昇と課題成績の向上、d) 課題習得にともなう行動パターンの固定化、e) 特定の誤反応への固執、などの特徴が指摘されている。さらに彼は、課題習得に関わる中枢神経系の機能についても、「イメージ」や「記憶」という概念を用いて言及している。

Small(1901)の報告には重要な観察結果が数多く含まれているが、その後の研究ではラットが課題習得後にみせる「自動化された」行動に関心が向けられるようになった。Carr & Watson (1908) が指摘したように、課題習得後のラットの行動には柔軟性が認められず、選択点で立ち止まったり、袋小路の方向に体を向けるような行動は観察されなくなった。またその行動は、報酬による強化(reinforcement)や飢餓動因に依存しない、定型的(stereotype)なものであった(Fentress, 1976)。Gingerelli(1929)や

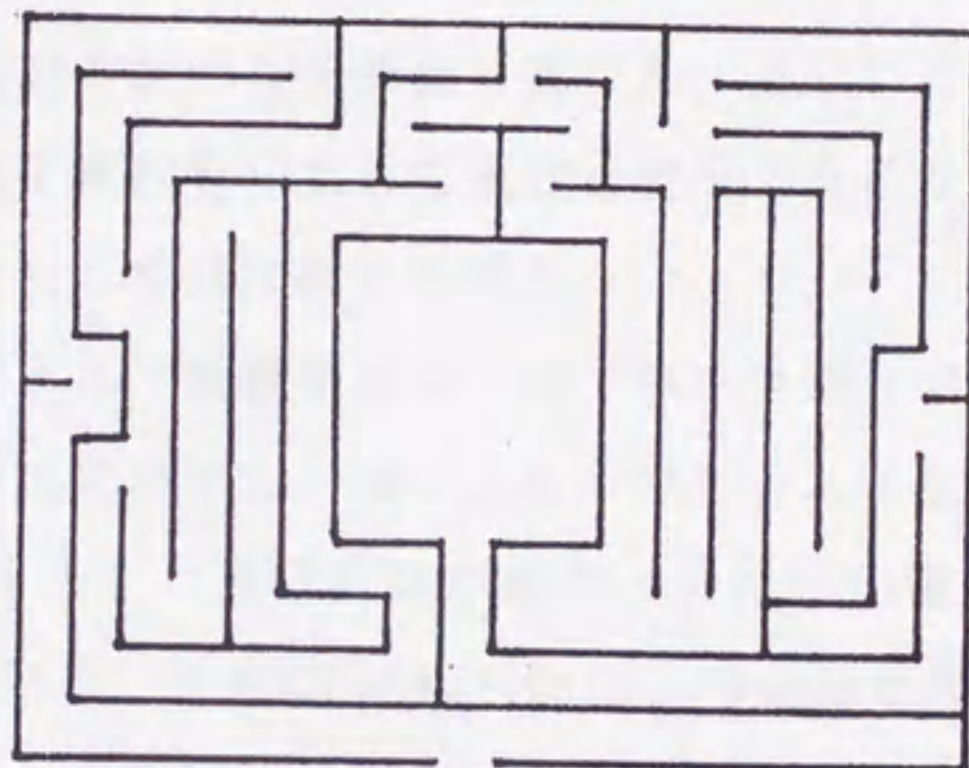


Fig. 1. 2 Modified version of the Hampton Court maze.

Rats are allowed to run around the maze from the start point, and food is baited at the terminal point.

Dennis(1932)の実験では、課題習得後に迷路の構造を変化させ、その事態におけるラットの行動が分析されている。その結果、既に習得した行動パターンでは課題解決は不可能であるにもかかわらず、ラットはそのパターンに固執する傾向が認められた。またStoltz & Lott (1964)の実験では、空腹のラットが直線走路を走行し、その末端にある餌を摂食するように訓練された。ラットが素早く走路末端まで走って餌を食べるようになった後に、走路の中間地点にも餌が配置されたが、ラットはその餌を摂食せず、走路末端の餌のみを摂食し続けた。さらにこの試行を続けたところ、中間地点で走行を停止して摂食を行うようになるまでに、全被験体中約半数のラットでは20試行を要した。

上記の研究で示された観察結果は、いずれも迷路におけるラットの遂行行動が定型的な反応パターンに基づくものであることを示唆している。Watson(1907)は、そうした遂行行動が筋肉・骨格系の機能に依存していることを主張している。さらにFields(1928)は、Watsonと同様の観点から、迷路課題でのラットの行動に関して、「筋肉機械(kinesthetic machine)説」を提唱している。その仮説の要点は、走行にともなう筋運動によって一連の筋感覚刺激が生じ、運動と刺激との関係が学習の進行にともなって固定化されると考える点にある(Dorcus & Gray, 1932)。この仮説は、課題遂行に関与する中枢認知過程や筋感覚以外の諸感覚（視覚、嗅覚、聴覚）の役割を否定するものであった。特に、視覚系の働きが否定された点からも推測されるように、筋肉機械説においては、ラットの迷路学習は、「視覚手がかりに依存した」空間学習(spatial learning)とは考えられていなかった。

このように、筋肉機械説は課題習得後のラットの行動の一側面を説明するものではあるが、課題習得にいたる過程での行動について言及する仮説とはいえない。課題習得前のラットの迷路行動に関心を向けたその後の研究では、必ずしもラットの行動が定型的なものではなく柔軟な変

化が認められることや、迷路外の視覚手がかりが課題遂行に影響を及ぼすことが指摘されている。筋肉機械説の論拠となったSmall(1901)などの実験で用いられたハンプトン・コート迷路は外周部分が高さ10cm程度の側壁で囲まれた廊下式迷路であり、迷路外の視覚刺激の利用が物理的に不可能であった。したがって、ラットの行動は筋感覚刺激に依存したものとなり、その結果筋肉機械説が空間行動を説明する仮説として導かれたと考えることもできるであろう。

ラットの空間行動における柔軟性を指摘した例として、T迷路やY迷路(Fig.1.3)を用いて自発的交替(spontaneous alternation)の現象を示した実験が挙げられる。T迷路は1本の走路とそれに直交する左右ふたつの選択肢から構成されている。またY迷路では、選択肢が接続される角度がT迷路と異なっている。Dember & Fower(1958)やDouglas(1966)のT迷路を用いた実験では、ラットに2選択肢のいずれかを選択させる試行を数秒間隔で連続して行わせた。訓練開始当初は左右いずれかの選択肢に繰り返して進入する位置習性(position habit)が認められたが、その後ラットの選択交替率(連続する2試行で異なった選択肢に進入する確率)は80%に達した。さらにこの選択交替率には、選択肢に進入した際に与えられる報酬の影響は認められなかった。Dember(1989)はこの現象について、ラットの種特異的な採餌方略が反映されたものであることを示唆している。またダシール迷路(Fig.1.4)を用いた実験でも、ラットの空間行動の柔軟性を示唆する結果が示されている。この迷路は、側壁で囲まれたフィールド内にブロックを置くことによって、出発点から目標地点に到達できるルートがひとつに限定されない迷路である。Dashieil(1930)は、20種類のルートが存在する迷路でラットに自由走行を行わせたが、訓練開始当初のラットの行動には特定のルートを選好する傾向が認められた。その後目標地点までの到達所要時間と袋小路への進入回数(誤選択数)は訓練の進行にともなって減少していったが、課題習得後には特定ルー



Fig. 1. 3 Alleyed T maze (top) and Y maze (bottom).

Rats are placed on the stem, then allowed to choose one of two arms.

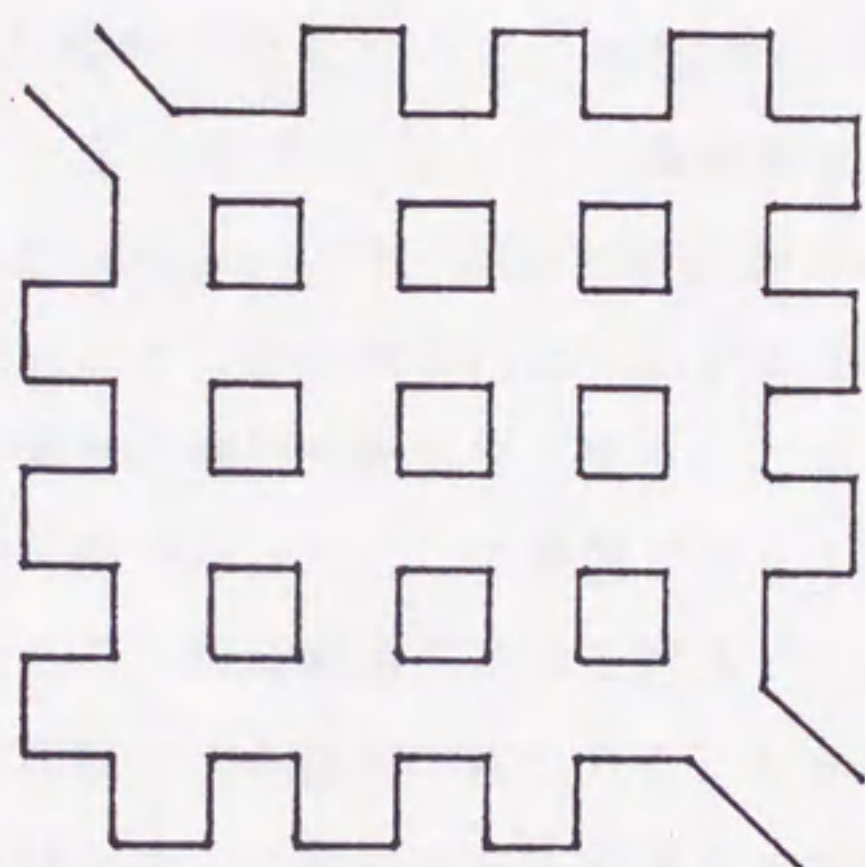


Fig. 1. 4 Dashiell's alley maze (Dashiell, 1930).

An open area is divided into alleys by nine blocks.

トの選好傾向は消失した。

ラットの空間行動における柔軟性は、迷路内の探索行動(exploratory behavior)の効率性を検討した実験でも示されている。ここでの効率性とは、複数の走路(場所)への進入率によって評価される。環境内を隈無く探索するラットの行動特性は、Small(1901)の先駆的実験以来数々の研究で観察されてきたが、その効率性について関心が持たれることはなかった。Bättigと彼の共同研究者たちはこの問題について、6角形迷路(Fig.1.5)を用いて一連の研究を行っている(Bättig, Driscoll, Schlatter, & Uster, 1976; Bättig & Schlatter, 1979; Uster, Bättig, & Nägeli, 1976)。この迷路は中央の出発地点とそこから同心円上に広がる3層の回廊走路から構成されており、装置内に複数の衝立を立てることによって迷路の構造を変化させることが可能であった。この装置でラットに1日6分間の自由探索を行わせたところ、訓練開始当初の走行スピードは遅く、既に進入した走路に頻繁に再進入する傾向がみられた。しかし、訓練の進行とともに走行スピードは上昇し、同じ走路に再進入する傾向も弱まっていった。そして約10日間の訓練の後には、最小の反復進入数ですべての走路を通過して目標地点に到達するような効率的な探索行動を行うようになった。Bättigらによって示された実験結果からは、効率的な探索行動に必要なとされるふたつの重要な条件が示唆される。第1点は、同じ走路に再進入しないためには、一度進入した走路を記憶しておく必要があるということである。Bättigらの実験結果は、ラットのそうした場所記憶(空間記憶)能力が特に優れていることを示唆するものである。第2点は、効率的な探索行動を行うためには、場所記憶のみでなく、通過経路についてのプランが必要とされるということである。この点に関して、後述するように、ラットは迷路構造の空間表象(spatial representation)に基づいて探索行動を行っていることが指摘されている(Tolman, 1948; O'Keefe & Nadel, 1978)。

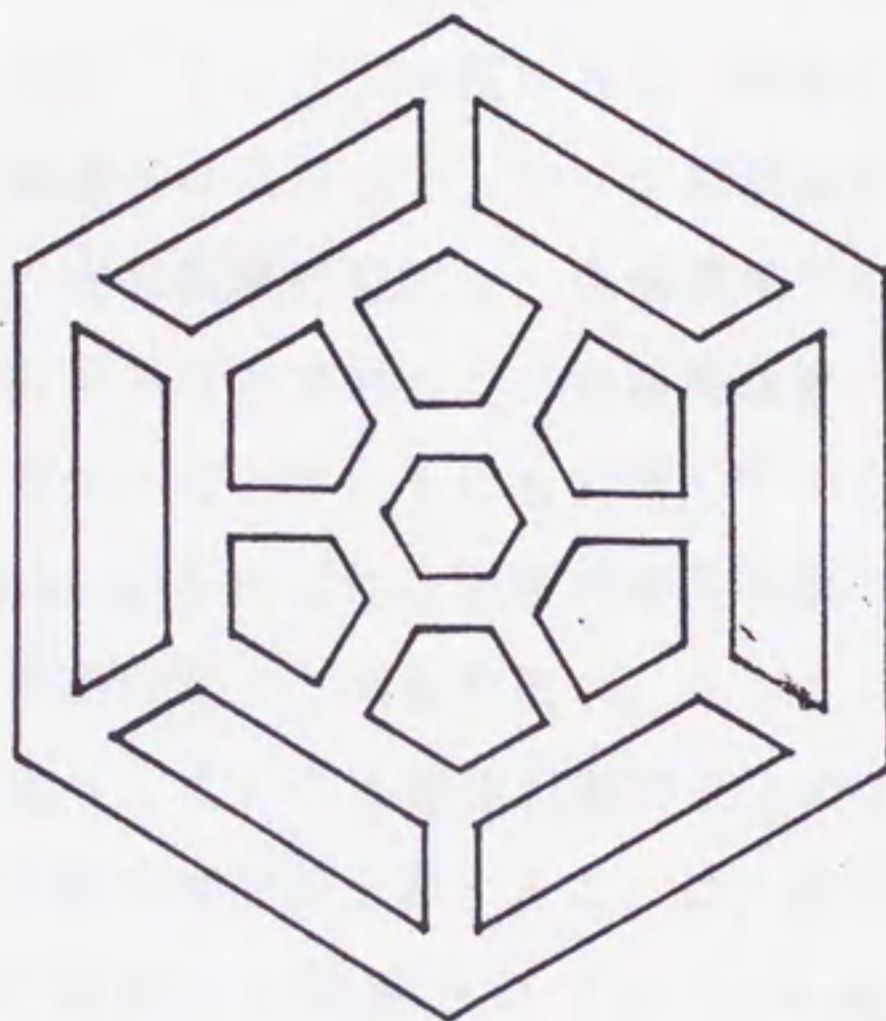


Fig. 1. 5 Bättig's hexagonal alley maze (Bättig & Schlatter, 1976).

The maze is composed of three concentric alleys interconnected by radiating alleys.

ラットの迷路内探索行動に関するもうひとつの注目すべき所見は、Fig.1.6に示した住居型迷路(residential maze)を用いたBarnettらの実験で示されている(Barnett & Cowan, 1976; Barnett, Dickson, Marples, & Radha, 1978)。この迷路は、中央部分の巣箱、水や餌(玉蜀黍や小麦)が置かれる摂水/摂食用走路、そして何も置かれない探索用走路から構成されている。他の迷路実験とは異なって、ラットは訓練期間中迷路内の巣箱で飼育された。この迷路実験の目的は、生活環境下におけるラットの探索行動の特徴を検討することであった。走路間移動のパターンは個体によって異なっていたが、どのラットにも共通していた特徴は、パトロール行動(patrolling behavior)と呼ばれる環境内探索行動であった。パトロール行動とは、ある走路に留って摂食や摂水、毛づくろいを始める前に、それ以外の走路に進入して行なう探索行動のことである(Cowan, 1977)。新奇環境下で探索行動の頻度が上昇することは、前述の自発的交替反応の問題を検討した研究でも観察されていた(Dember, 1956; Dember & Millbrook, 1956)。しかし、住居型迷路を用いた実験の結果は、新奇環境のみでなく、既知の生活環境下でもラットは秩序立った探索行動を行うことを示している。Cowan(1977)はこのパトロール行動の機能に関して、自己のテリトリー内に生じた変化や危険を迅速に察知するための行動であると説明している。

自発的交替反応やパトロール行動についての実験結果は、迷路内でのラットの遂行行動が定型的であり、かつ筋肉・骨格系の作用に依存した行動であることを説いた筋肉機械説を否定するものである。上述の数々の実験で示されたように、柔軟な迷路行動は例外的なものではなく、ごく一般的に観察される行動であるといえる。このようなラットの迷路行動についての実験所見の対立に関して、Olton(1979)はその原因が実験装置の違いだけでなく、実験手続きの違いにあることを指摘している。迷路構造の違いに着目してみると、出発地点から目的地点までのルートが

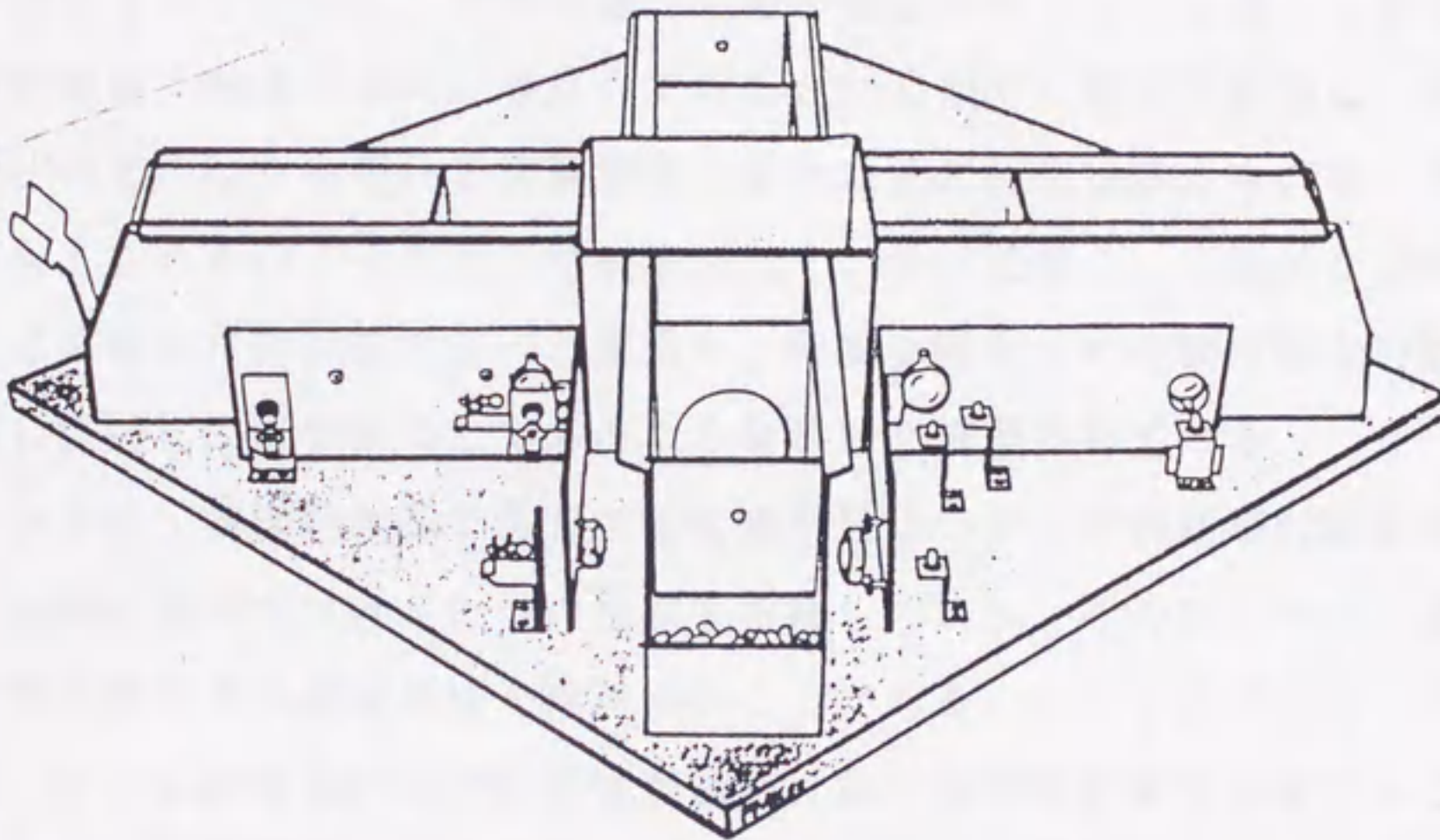


Fig. 1. 6 Barnett's residential maze (Barnett & Cowan, 1976).

The maze is composed of a central nest box and four arms. Water and food are available at the end of each arm.

ひとつに限定されたハンプトン・コート迷路や多単位式T迷路(Fig.1.7)は、ラットに定型的な行動に基づいた課題解決を要求する事態であるといえる。一方、複数のルートが設定されたDashiell迷路や6角形迷路、目標地点が複数存在する放射状迷路(Fig.1.8)では、課題解決のための行動が限定されないため、柔軟な遂行行動が観察されるものと考えられる。また実験手続きの違いに着目してみると、柔軟で可塑的な行動は、報酬などの正の強化を受ける実験場面、または正の強化は与えられないが罰も与えられないような状況で観察されている。反対に、定型的な迷路行動は柔軟な行動が罰を受ける事態や、報酬を得るための効率的な行動が同じ反応に固執することであるような事態で観察されている。

さらに、筋肉機械説を否定する実験所見は、ラットの迷路行動を研究する際に重視すべきふたつの視点を指摘している。そのひとつは、遂行行動に関与する認知過程を検討することである。もうひとつはラットがもっている種特異的な行動特性が迷路行動に及ぼす影響を考慮することである。迷路構造や実験手続きに応じた行動の柔軟な変化や、訓練にともなう行動の効率化といった問題を検討する際には、空間記憶能力や記憶情報に基づく意思決定といった認知過程の分析が必要とされる。また、動物行動学や行動生態学の研究で得られた、生息環境下でのラットの採餌行動や探索行動の特徴を、実験室での実験結果を考察する際に適用する姿勢も欠かすことはできない。

1.1.4.では、Tolman(1948)やO' Keefe & Nadel(1978)によって指摘された、ラットの空間行動にかかわる「認知地図(cognitive map)」と呼ばれる空間記憶表象について、Tolmanとその共同研究者によって行われた実験所見をもとにして概観する。

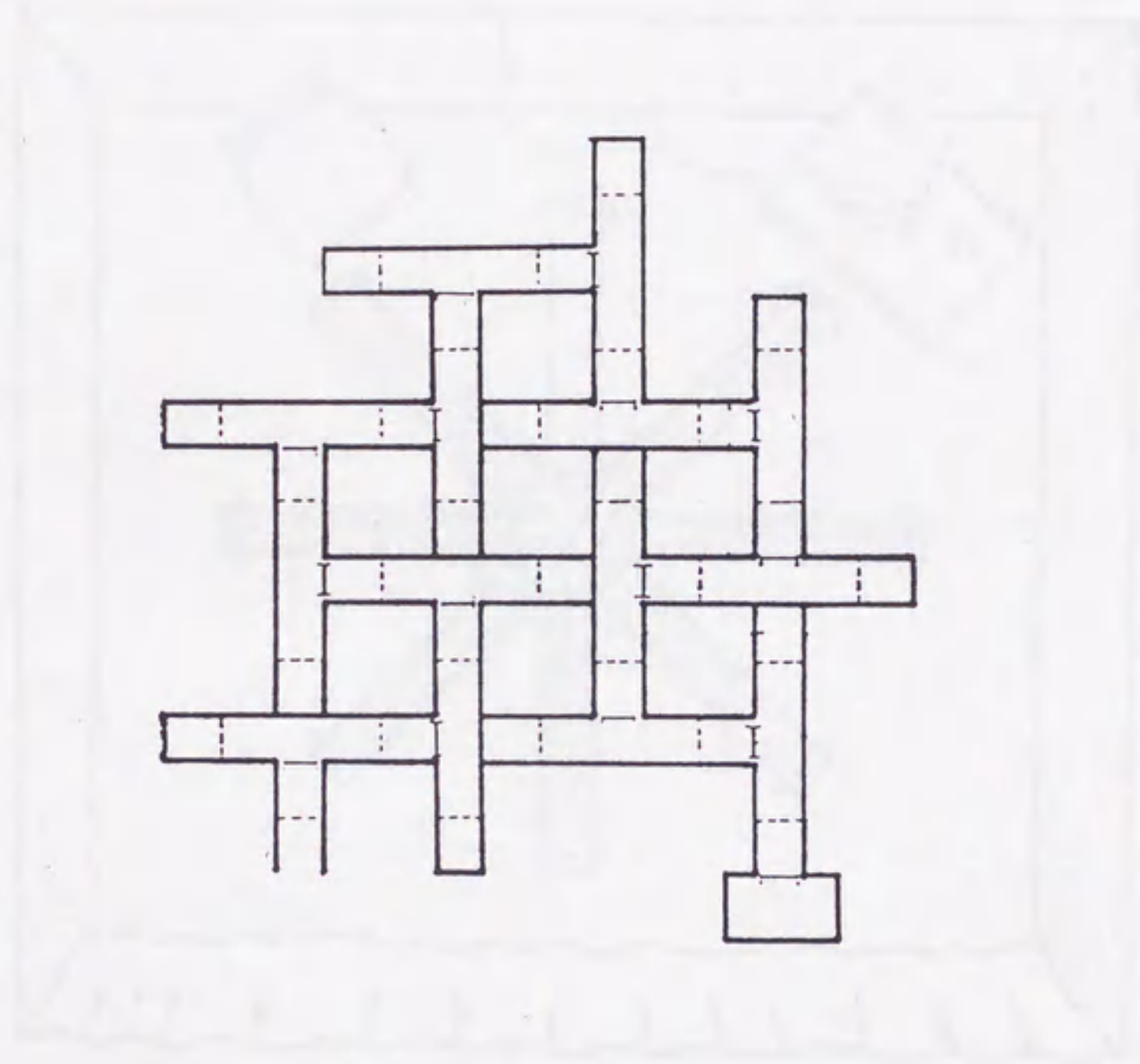


Fig. 1. 7 Multiple T maze composed of T-shaped units.
(Tolman & Honzik, 1930)

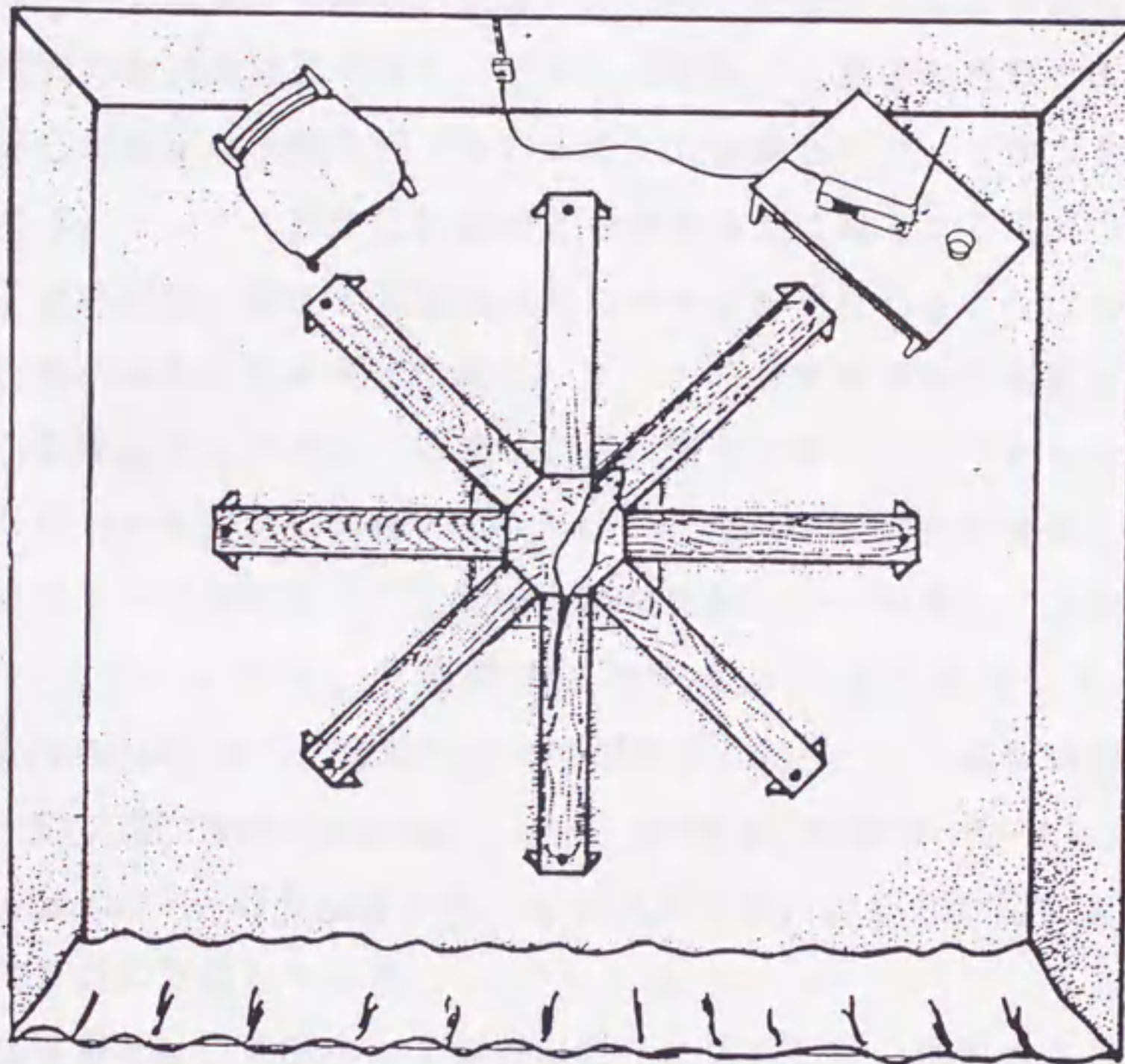


Fig. 1. 8 Olton's elevated radial-arm maze (Olton & Samuelson, 1976).

The maze composed of a central platform and eight arms radiating from the platform.

1.1.4. ラットの空間行動と認知地図

学習心理学における初期の迷路研究では、定型的な遂行行動の習得が迷路学習の本質的特徴であり、そうした行動には筋運動感覚のような末梢の器官が重要な役割を担っていることが強調された。しかしその後の研究では、ラットの行動に訓練経験や課題場面に対応する柔軟性が認められ、迷路行動に関与する認知過程に注目が寄せられるようになった。そしてTolmanとその共同研究者は、ラットの空間学習や空間記憶のメカニズムを説明するために「認知地図」の概念を用いたのであった。

彼らは1930年代から1940年代にかけて一連の実験研究を発表し、ラットは迷路学習場面において空間内の情報を能動的に収集して認知地図を形成し、それを利用して課題を遂行するとの説を提唱した。またTolman(1948)は、彼らの実験において観察されたラットの認知的行動を、a) 潜在学習 (latent learning), b) 代理的試行錯誤行動 (vicarious trial-and-error), c) 刺激探索行動, d) 仮說的行動, e) 認知地図による空間定位の5点に要約している。

潜在学習とは、報酬のような正の強化に依存しない学習のことを意味する。多単位式T迷路を用いたTolman & Honzik(1930)の実験では、報酬が与えられない迷路内自由探索を10日間行わせ、その後の報酬を与えたテスト試行でのラット遂行成績が分析されている。自由探索における誤選択数（袋小路への進入回数）は、訓練開始当初から報酬が与えられた条件のラットよりも多かったが、11日目に報酬が配置されるようになると、誤選択数は急激に減少した。Tolman(1948)によれば、この結果は、報酬が与えられない自由探索期においても迷路構造についての学習がなされていたことを示しており、したがって報酬配置後には直ちに正確な行動が可能になったものと考えられる。

代理的試行錯誤行動とは、弁別学習や迷路学習の場面で示される選択

点での「あちこち見たり走ったり」する探索行動を指している。この行動はラットが提示された刺激を能動的に比較し、弁別していることを意味するものであると考えられた。Tolman(1948)は、この行動が課題完成直前に頻繁に行われること、より解決困難な学習事態で頻繁に行われることを特徴として指摘している。後に、この選択点における探索行動は、放射状迷路を用いたBrown(1993)の研究で定量的な分析がなされている。彼はこの行動が、認知地図と外界の視覚刺激との比較・照合を行うための行動であることを指摘している。

刺激探索行動とは、受動的回避学習(passive-avoidance learning)において、電撃ショックを与えた物体(金属棒)に接近したり、その物体の周囲を探索するような行動を指す。Tolman(1948)は、この行動が認知地図形成のための能動的な情報収集のための行動であると述べている。

仮説的行動とは、複雑な弁別学習において行われた、複数の問題解決方略を系統的に試みる行動を指している。Krechevsky(1932)の実験では、四つの選択点が連続する走路上でのラットの遂行行動が分析されている。各選択点での正反応と誤反応は左右の選択肢のドアの開閉によって実験者が設定するため、さまざまなヴァリエーションが可能であった。この迷路でラットは、左右いずれかの選択肢に連続して進入するような固執反応を何試行か繰り返した後に、また別の固執反応を繰り返すような走行を行った。Tolman(1948)はラットのこのような行動を、最適な行動方略を模索する活動が反映されたものと考え、認知地図形成過程での能動的な刺激探索行動との共通点を指摘している。

認知地図による空間定位を検証した実験例はいくつかあるが、その中でも最もよく知られているのは、Tolman, Ritchie, & Kalish (1946)がサンバースト型迷路(Fig.1.9)を用いて行った実験結果である。まず最初にFig.1.9aの迷路において、出発地点から報酬の置かれた目標地点までの走行訓練をラットに行わせた。そして、その訓練が終了した後に

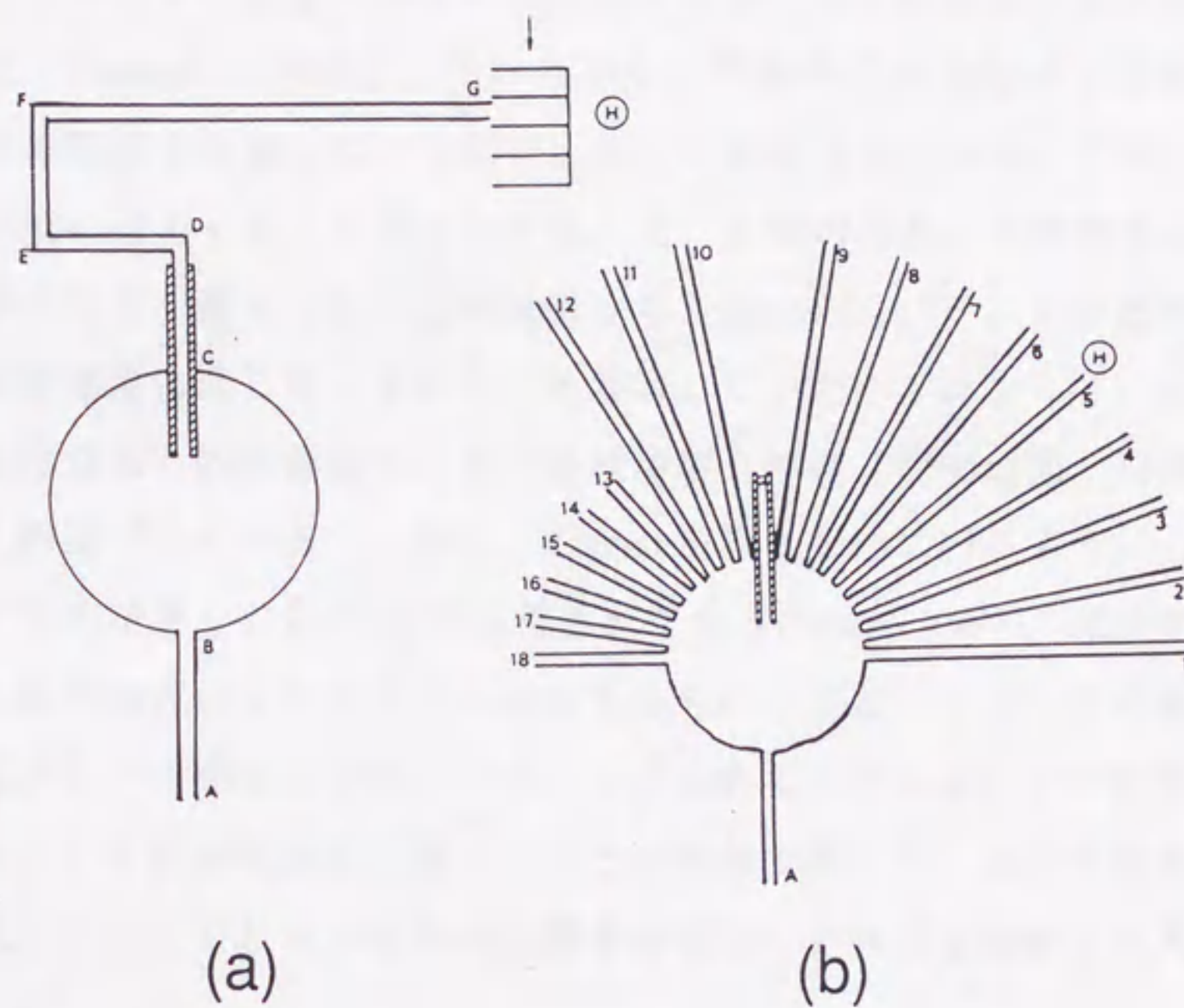


Fig. 1. 9 Tolman's sunburst mazes (Tolman, Ritchie, & Kalish, 1946).

Rats are first trained in the maze (a) to run straightforward from the start (A) to the goal (G). Thereafter the rats are tested in the maze with 18 arms (b).

Fig.1.9bの迷路で1回のみのテスト走行を行わせた。後者の迷路では、事前の訓練で走行した走路が行き止まりとなっており、ラットには中央のプラットフォーム上で18本の選択肢からひとつを選択することが要求された。Tolmanら(1946)は、ラットが走行訓練時に出発地点と目標地点との位置関係を学習しているのであれば、目標地点に向かって伸びている選択肢に進入するであろうと予測した。実験の結果、全被験体の36%が6番の走路に進入した。この結果からTolmanらは、ラットが走行訓練時に目標地点に通じる「ルート」を学習していたのではなくて、出発地点と目標地点との位置関係を含む実験環境全体の「認知地図」形成していたと結論づけている。しかし、Tolman自身も認めているように、この実験には手続き上の問題点が指摘されており(Pearce, 1987)、迷路学習における認知地図仮説を全面的に確証するものではなかった。この実験では、電球Hが目標地点の直上に吊り下げられていたため、その位置を手がかりとして目標地点に到達することが可能であった。つまり認知地図を形成していなくとも、電球の位置を学習していれば課題解決は可能であった。

その後、Morris(1981)がFig.1.10に示した水迷路(water maze)を用いて、この問題点を克服した実験を行っている。この迷路では水槽(直径約130cm)の端から泳いで特定の位置にある台に到達することが要求される。Morrisは、実験環境内の特定の手がかりによって台の位置が同定されることを防ぐために、水槽内の水を乳白色に着色し、台を水面直下1cmの高さに設置した。したがって、台の位置を出発地点から確認することは不可能であった。訓練開始直後ラットは水槽の内壁に沿って泳ぎ、なかなか台に到達できないが、訓練が進行すると反応潜時(台に到達するまでの所要時間)は短縮され(McNaughton & Morris, 1987)、その遊泳軌跡も直線的なものへと変化していった(Whishaw, 1985)。しかし、課題習得後に迷路の周囲をカーテンで囲んで迷路外の手がかりを遮断すると、

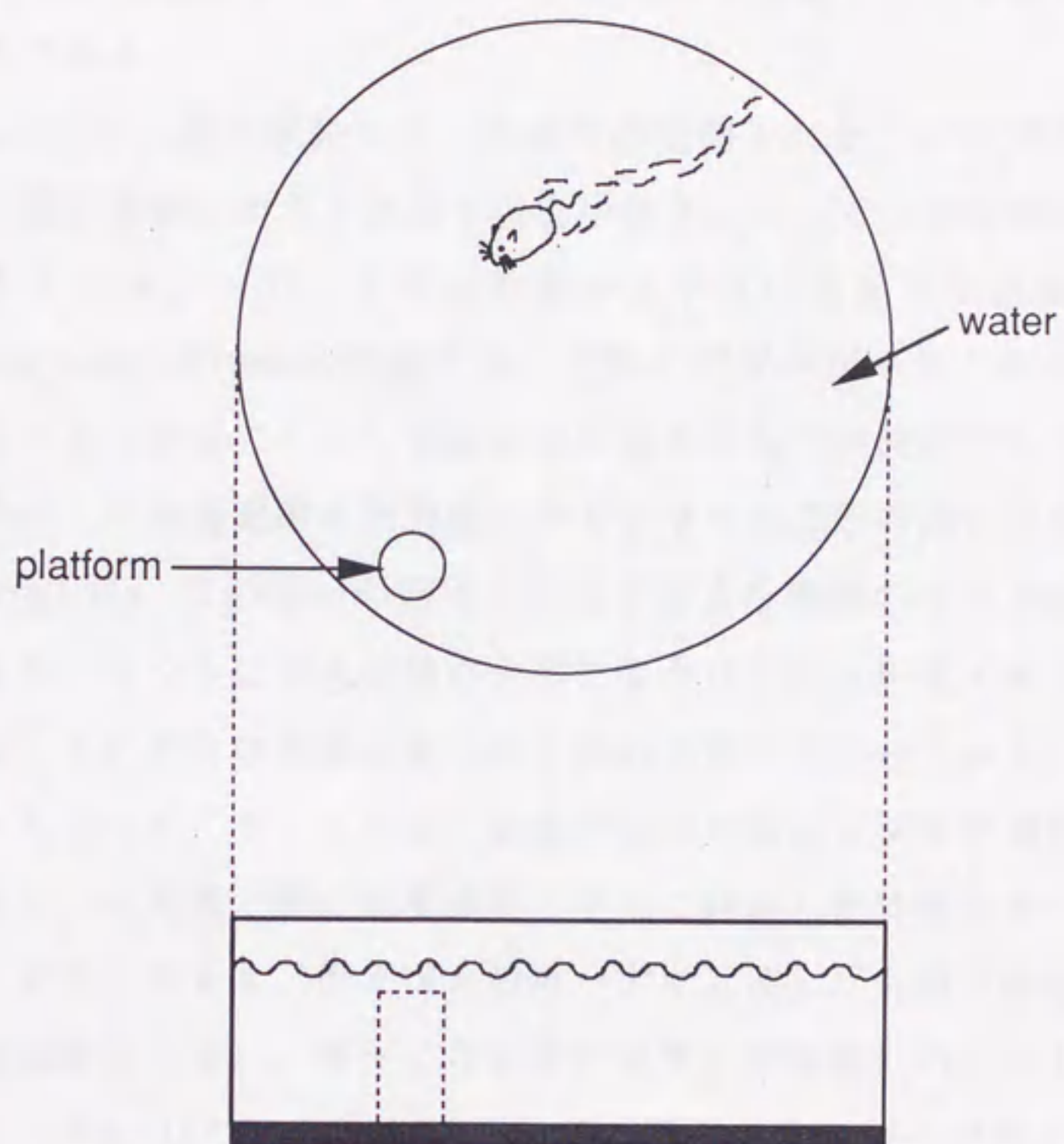


Fig. 1. 10 Morris's water maze (Morris, 1981).

Rats are trained to swim from the edge of the tank to the hidden platform.

反応潜時は再び延長し、遊泳軌跡もランダムなものになった(Morris, 1984)。これらの結果は、ラットが迷路外の視覚的手がかりを利用して環境内の認知地図を形成し、それに基づいて行動していることを示唆するものである。

Morrisらの上述の実験では、迷路外の空間手がかりが利用不可能な状態で課題習得後にテスト試行を行う手続きによって、認知地図仮説が検討されている。一方、2本の走路がX字状に交差する迷路を用いたCheng & Gallistel(1984)の実験では、迷路と空間手がかりとの位置関係を変化させる手続きによって認知地図仮説の妥当性が検討されている。この迷路は、その各走路を対角線とするような長方形の囲いの中に設置される(Fig.1.11)。この囲いの四隅にはさまざまな模様のカードが一枚ずつ配置され、ラットには各走路の先端に置かれた餌を摂食することが要求された。それぞれの走路に置かれる餌の個数は異なっており、訓練の進行にともなって、ラットは餌の個数が多い走路から順番に選択するようになった。その後、餌の配置個数とそれに対応した外側のカードとの関係を一定にしたまま（例えばAのカードに近接した走路には最も多い数の餌が配置される）、カードの位置を変更した事態でのテスト試行が行われた。Fig.1.11のbとcのパネルでのカード配置がその例である。仮にラットが各カードとそれらに対応した餌の個数との関係を学習しているのであれば、それ以前と同じように餌の多い走路から順番に選択を行うことが予測される。しかし、テスト試行でのラットの走路選択順序は、餌の個数とは関係なくランダムなものとなった。この結果は、ラットがテスト試行以前には、迷路の構造とカードの位置との空間的な位置関係を学習していたことを示唆するものであり、テスト試行での選択順序性の崩壊はその位置関係の変化に起因するものと考えられる。

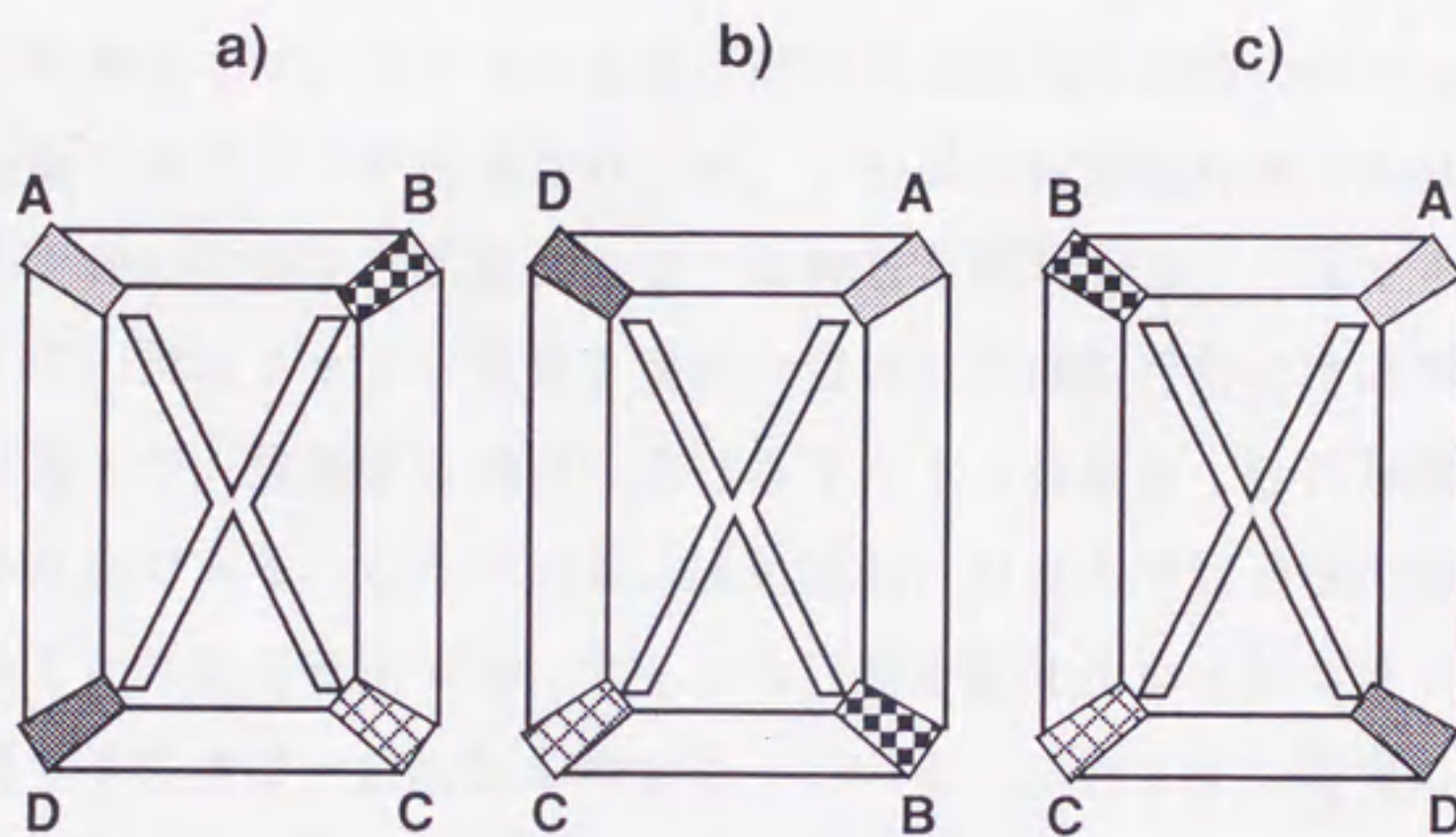


Fig. 1. 11 X-shaped maze (Cheng & Gallistel, 1984).

Each panel shows the experimental layout of the four landmarks.

1.1.5 動物の認知的行動（まとめ）

1930年代のTolmanらの先駆的研究以来、ラットは空間手がかりを能動的に探索し、それらの情報を記憶表象内で統合し、柔軟で適応的な迷路行動を行っていることが主張されてきた。Small(1901)やWatson(1907)らの初期研究では、ラットの迷路行動が筋運動感覚刺激に依存した定型的な行動であることが指摘されたが、この説では迷路外手がかりに変化が生じた後の柔軟な行動変化のような特徴を説明することはできない。また、この説はラットが課題を完全に習得した後の行動には適用できる場合もあるが、課題学習過程におけるラットの行動を十分に説明することは不可能である。したがって、迷路課題における学習過程の解明に焦点を当てた今日の研究では、ラットの行動を認知的な情報処理の観点から理解する立場が一般的なものとなっている。このような研究の潮流は、1980年代以降の動物心理学の概説書やレビュー論文のタイトルに「動物の認知(animal cognition)」という用語が頻繁に用いられるようになったことから確認される。またこうした流れの影響から、動物行動学においても「cognitive ethology」という分野が台頭し、顕在的な行動と潜在的な認知・思考過程との関係を扱った研究が行われるようになってきた(Ristau, 1991)。

現在では、迷路課題以外の実験課題におけるラットの学習機構についても、その情報処理過程を分析することによって解明しようとする試みが一般的に行われるようになってきた。そしてそのような立場の研究では、課題事態における動物の行動決定メカニズムを説明するための一般的なモデル(Fig.1.12)が提唱されている(Balsam, 1988)。このモデルの要点は、作業記憶(working memory)情報と参照記憶(reference memory)情報との比較(comparison)によって次の行動が決定されることにある。Honig(1978)が示した記憶成分の分類によれば、作業記憶とは当該の1試行に有用な

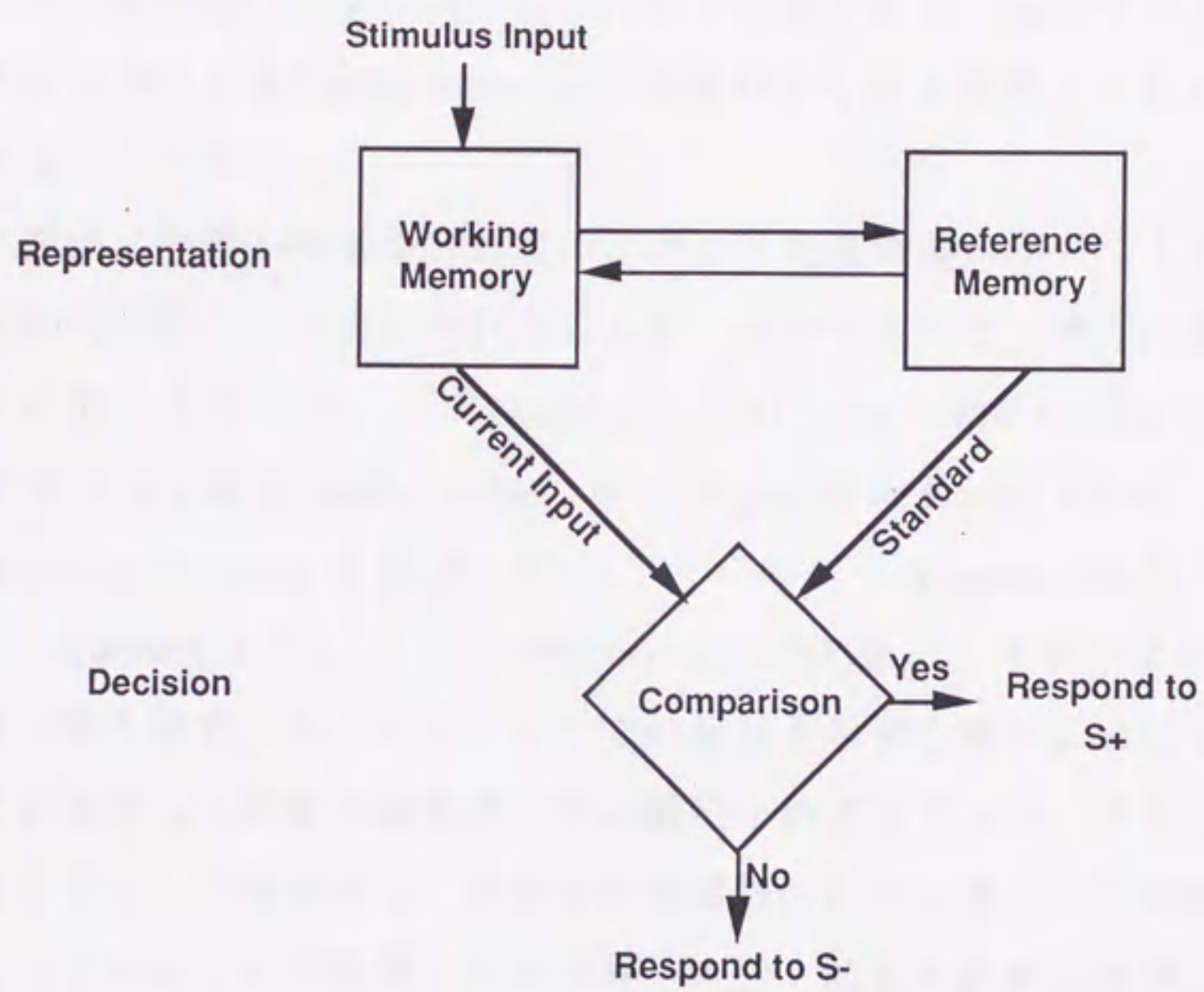


Fig. 1. 12 Generalized information processing model for decision-making. (Balsam, 1988).

情報の記憶であり、参照記憶とは認知地図を含む課題解決の一般的な情報の記憶と定義することができる。このモデルにしたがえば、まず最初に感覚情報が作業記憶内に転送され、続いてそれが過去経験によって形成された参照記憶情報と比較される。そしてその比較結果（一致(Yes)／不一致(No)）に基づいて次の行動が決定される。このモデルは、特に動物の測時行動(timing behavior)や刺激弁別行動を説明するために用いられることが多い。

従来、学習心理学の分野では、ラットを被験体に用いて上記のような認知的行動の研究が行われることが一般的であった。他方、動物行動学や比較心理学では、ハチ(Tinbergen, 1951; Dyer, 1984; Gould, 1986), ホシガラス(Kamil & Balda, 1990), カケス(Balda & Kamil, 1989), ハチドリ(Kamil, 1978; Healy & Hurly, 1995), ハムスター(Etienne, 1987), チンパンジー(Menzel, 1973), ゴリラ(MacDonald, 1994)など、さまざまな動物の空間行動も研究されており、そこでの所見と学習心理学における研究成果とを統合して動物の認知的行動の解明をめざすアプローチもとられている。それらの研究では、動物が空間情報の記憶に基づいて採餌や帰巢を行っていることが指摘されており、実験・観察の結果は学習心理学の研究にも示唆を与えるものである。

以上のとおり、現在の動物の空間行動についての研究では、生息場面における探索行動や採餌行動、または実験室での迷路学習の遂行が、行動空間における刺激相互の位置関係（位相関係）やその関係の変化の影響を強く受けることが示されている。さらに、そのような行動には認知地図のような空間記憶の関与が指摘されており、その空間記憶に基づいて、事態に適応した柔軟な行動が発現され则认为られている。

次節では、現在心理学において動物の空間行動を研究するための装置として広く利用されており、本研究でも実験装置として用いた「放射状迷路(radial-arm maze)」の構造上の特徴、および一般的な実験手続きにつ

いて解説する。そして、ラットを用いた先行研究での基礎的な実験所見を概観する。さらにこの迷路課題でのラットの空間行動についての主要な説明理論を紹介する。

1.2. 放射状迷路におけるラットの選択行動に関する研究

1.2.1. 放射状迷路の特徴と主要な研究結果

1) 装置の構造と設置環境

放射状迷路はOlton & Samuelson(1976)によって開発された実験装置であり、当初は学習心理学や神経心理学の領域において、ラットの空間記憶のメカニズムの研究に用いられていた。その後、この迷路は行動奇形学や老年学の研究をはじめ、動物の採餌行動に関する生態学的研究にも応用されるようになってきた。

放射状迷路は中央のプラットフォームとそこから放射状に延びる複数のアーム（走路）から構成されており、それらは実験室の床面から離されて設置される。各アームには被験体が装置上から落下することを防ぐために高さ数cmの側壁が取り付けられる。また、被験体が1回のアーム選択を終えてプラットフォームに戻らず隣接したアームに進入することを防ぐために、プラットフォームと各アームの接合部分の側壁の高さが高くなっている（10-20cm程度）。アームの先端には報酬配置用の餌皿が置かれている。さらに、実験目的によっては、試行中に動物をプラットフォーム上に閉じこめたり、進入させるアームを実験者が操作するために、各アームとプラットフォームの間に上下開閉式のギロチンドアが装着される場合もある。

Olton & Samuelson (1976)の開発した最初の迷路でのアーム数は8本であったが、それ以外にも4本(Walker & Olton, 1979)、12本(Brown, 1990)、17本(Olton, Collison & Werz, 1977)などの迷路も用いられている。アームの長さに関しても統一された規格はないが、一般的には50cmから1 m程度のものが用いられる。ただし、アームの長さや幅そのものを課題解決

のための手がかりとして被験体に利用させる場合には、サイズの異なるアームがプラットフォームに連結されることもある(Brown, 1990)。アーム上で与えられる報酬には、ペレット状の固形飼料や砂糖水が用いられる。通常各アームに置かれる報酬の量は一定であるが、報酬量の違いが被験体のアーム選択順序に及ぼす影響を検討するような実験では、各アームに置かれるペレットの数が操作される(Hulse & O' Leary, 1982)。

この迷路が設置される実験室内には、迷路外手がかり(extra-maze cues)となりうる物体が配置される。また迷路内手がかり(intra-maze cues)として、視覚的・触覚的に異なる板を各アームの床面に貼り付けて使用する場合もある(Okaichi & Oshima, 1990)。さらに迷路外の視覚的手がかりがラットのアーム選択成績に及ぼす影響を検討するための実験では(Suzuki, Augerinos, & Black, 1978)、装置全体を円筒状のカーテンで覆い、その内側にさまざまな物体を吊り下げることで迷路外手がかりの操作を行っている。

迷路上の被験体の行動は実験者によって直接観察される以外にも、装置の上部に設置されたビデオカメラによって録画され、実験後に詳細な行動の分析がなされる。観察される行動項目は研究によって異なるが、進入したアームの位置や進入順序、プラットフォーム上での探索行動、試行終了までのアーム進入回数や所要時間などである。

2) 実験手続きとデータ解析方法

放射状迷路を用いた課題の手続きは、「自由選択課題(free-choice task)」と「強制選択課題(forced-choice task)」のふたつに大別される。そして、それぞれの課題で試行中に遅延時間を挿入して被験体のアーム選択行動を操作する場合もある。

自由選択課題では、被験体に自由にアーム選択(arm choice)を行わせ、すべての報酬を取り終えることを要求する。この課題での1試行(trial)

とは、被験体が各アームに置かれたすべての報酬を摂食してプラットフォームに戻ってくるまでと定義する場合と、迷路のアーム数と同数のアーム選択を終えてプラットフォームに戻ってくるまでと定義する場合がある。どちらの場合も、決められた時間内にすべての報酬を取り終えないか、一定回数のアーム選択を行わなかった場合には、その時点で試行は打ち切られる。報酬はすべてのアームに同じ個数または同じ量置かれるのが一般的であるが、毎試行特定のアームのみに報酬を配置する手続きもある。

一方、強制選択課題では、まず最初に、実験者によって選ばれたアームのギロチンドアを1枚ずつ開き、順次それらのアームに被験体を強制的に進入させる。そして、その後で被験体に自由選択を行わせる。一般的な強制選択課題では強制選択と自由選択の間に遅延時間が挿入され、遅延後の自由選択では強制選択で未選択であったアームにのみ報酬が置かれる。この手続きは、遅延非見本合せ課題(delayed non-matching-to-sample task)、またはwin-shift課題と呼ばれる。この手続きとは反対に、既選択アームにのみ自由選択場面で再び報酬が置かれる手続きもある。これは遅延見本合せ課題(delayed matching-to-sample task)、またはwin-stay課題と呼ばれる。さらに自由選択場面では、すべてのギロチンドアを同時に開き被験体を選択を行わせる場合と、実験者によって選ばれた複数のドアのみが開かれる場合がある。後者の場合、強制選択で未選択であったアームと既選択であったアームのドアをひとつずつ開き、被験体に1回のみの自由選択を行わせる。

自由選択課題と強制選択課題のいずれにおいても、試行中に遅延時間を挿入する目的は、選択遅延が選択成績に及ぼす影響を検討したり、被験体の反応連鎖（例えば隣接したアームの連続選択）に基づくアーム選択を妨害することである。遅延時間を試行中に挿入することによって、被験体の空間記憶の諸特徴（保持時間や保持可能項目数）を分析するこ

とが可能となる。遅延時間中被験体はギロチンドアが閉じられたプラットフォームに放置されるか、一度ホームケージに戻される。挿入される遅延時間は研究目的によって異なるが、数十秒から24時間程度までとさまざまである。

課題の種類にかかわらず、迷路上での被験体のアーム選択行動は、「正選択(correct choice)」と「誤選択(error)」の2種類に分類される。正選択とは報酬のあるアームに進入してそれを摂食した選択、誤選択とは報酬のないアーム、または既に報酬を摂食したアームに進入した選択と定義される。これらふたつの指標に基づいて被験体の選択行動を分析することによって、被験体の課題習得や選択効率の程度を評価することができる。

また、各試行でのアーム選択の順序や、試行内での連続した2選択間のアームの角度の分析によって、被験体がアーム選択に用いている行動方略を推測することができる。例えば、毎試行でのアーム選択順序が同一であったならば、その被験体はアームの未選択/既選択の弁別に基づいてアーム選択を行っているのではなく、一定の選択順序の記憶に基づいて選択を行っている可能性が示唆される。また、隣接したアームや、一定の角度にあるアームの連続選択が観察された場合には、被験体が単純な反応連鎖に依存したアーム選択を行っている可能性が示唆される。

上記のような選択効率や選択方略のほかに、アーム選択場面での被験体の意思決定過程を分析する目的で、プラットフォーム上でのアーム探索行動(arm investigation)を行動指標として利用する場合がある。この行動は被験体がプラットフォームからアームの入口にその頭部を出して行う探索行動と定義される。ラットのアーム探索行動は放射状迷路を用いた初期の研究でも観察されていたが(Olton & Samuelson, 1976)、アームへの進入/進入回避の意思決定過程を検討するために定量的な分析がなされたのは、Brown & Cook(1986)の研究が最初である。その後のBrown

(1992, 1993)の研究では、このアーム探索行動の試行中での生起頻度や時系列上の発現位置が分析されている。

3) 初期の研究における実験結果の概要

放射状迷路を用いた最初の研究(Olton & Samuelson, 1976)では、ラットを被験体に用いて、その空間記憶の特徴や課題解決に用いられる手がかりを分析するための実験が行われた。8アームの迷路で自由選択課題を1日1試行ずつ行なわせたところ、ラットは10試行後には1試行の最初の8選択で平均7.7回以上の正選択を示した。そして約40試行後にその値は平均7.9回までに上昇した。また17アームの放射状迷路を用いた実験(Olton, Collison, & Werz, 1977)では、約20試行の訓練後には1試行の最初の17選択で平均15回の正選択を示すようになった。さらに、8アームの先端が三つ又に分かれた24アームの放射状迷路(Fig.1.13)を用いた実験では、約20試行の訓練で平均25.5回の選択ですべてのアームに進入するようになった(Roberts, 1979)。

これらの実験でも示されているように、ラットは比較的短い訓練試行数で課題を習得するが、その優れた選択行動に利用されている手がかりについても数多くの研究で分析されている。Olton & Samuelson (1976)は、シェイピング・クリームを装置上に塗布したり、試行中にアームを入れ替えたりすることによって、ラットが装置に付着させた尿や分泌物の嗅覚手がかりを利用できない場面での選択行動を分析したが、選択効率の低下は認められなかった。しかし、アームの先端がトンネル状の覆いで囲まれ、周囲の視覚的手がかりが利用できない条件下では、ラットの選択効率がチャンス・レベルにまで低下した(Mazmanian & Roberts, 1983)。これらの実験結果は、ラットが迷路内の嗅覚手がかりではなく、迷路外の視覚手がかりに基づいて効率的な選択行動を行っていることを示唆している。さらに、眼球摘出(Zoladek & Roberts, 1978)や上丘と視覚野の摘

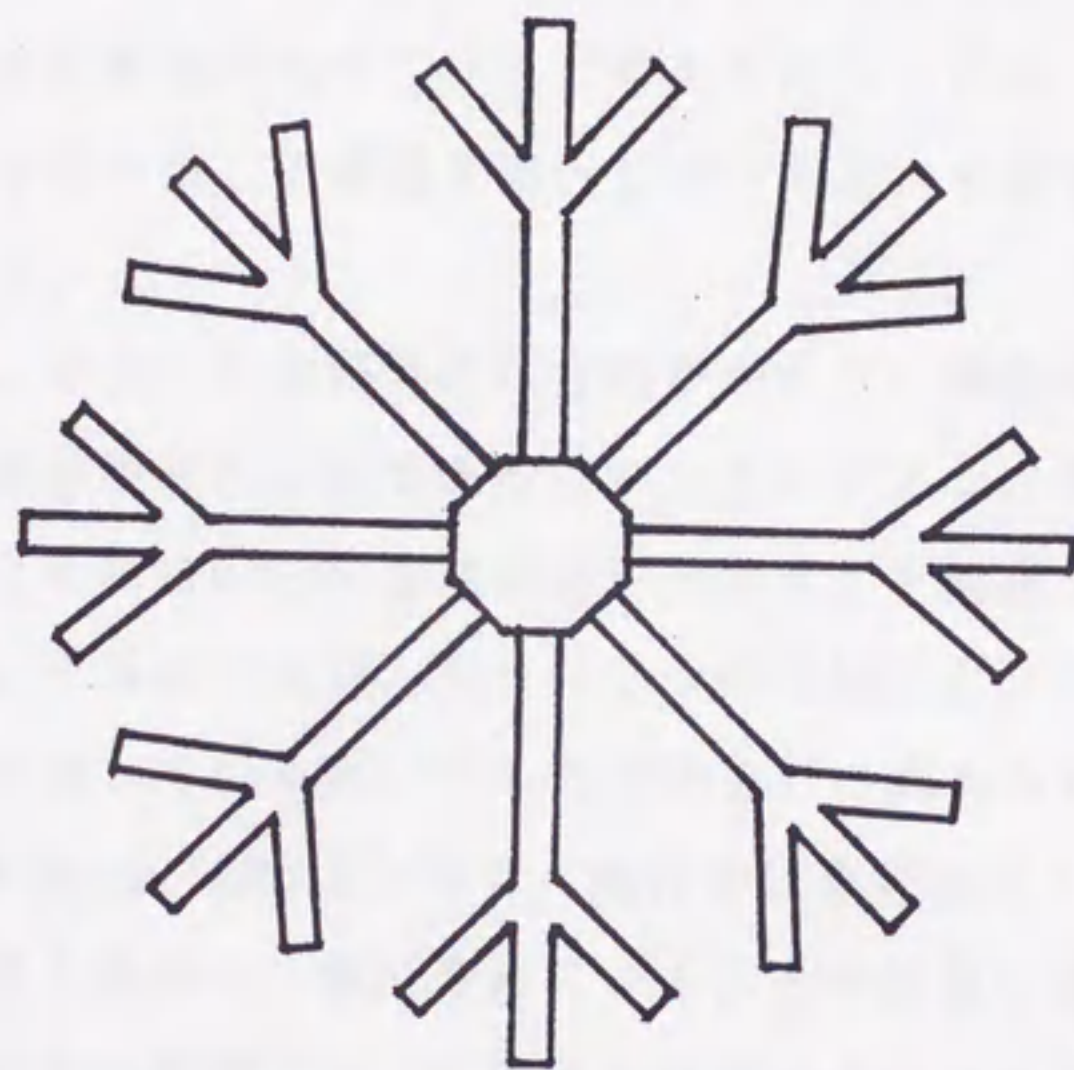


Fig. 1. 13 Radial maze with 24 arms(Roberts, 1979).

除(Foreman & Stevens, 1982)といった損傷実験の結果からも、ラットが視覚系の機能に依存した選択行動を行っていることが示されている。また暗室飼育による幼仔期の視覚経験の剥奪によっても、発育後の放射状迷路課題の遂行に障害が現れるという結果も報告されている(Tees, Midgley, & Nesbit, 1981)。Birch & Gerald(1979)の研究にも示されているように、ヒトやネコのような動物と比較してラット（特にアルビノ・ラット）は視覚系の機能が劣っていると考えられていたが、その動物が視覚的な手がかりを利用して課題を遂行しているという事実は実に興味深いものといえる。

それでは、そうした迷路外の視覚的手がかりは具体的にどのような形で課題解決に利用されるのであろうか。そのひとつの可能性は、ラットが各アームとそれに対応する迷路外手がかりとを関連づけて個別に記憶しているというものである。もうひとつの可能性は、手がかり間の空間配置関係を記憶しているというものである。これらの可能性は、Suzuki, Augerinous, & Black(1980)によって、試行中に遅延時間を挿入する強制選択課題の手続きを用いて検討されている。その結果、遅延時間中に迷路外手がかりがすべて相互に入れ換えられた場合にのみ遅延後の自由選択の成績が著しく低下し、迷路外手がかり全体が180度回転させられた場合にはそのような阻害効果は見られなかった。またOlton & Collison(1979)の研究では、ラットが1回のアーム選択を終えるごとに迷路全体を回転させ、迷路と迷路外手がかりとの相対的な位置関係を変化させた場合のラットの選択成績が分析されている。その結果、ラットの成績はチャンスレベルにまで低下した。しかし各アームの先端の餌皿をアームとは独立した台の上に置き、迷路の回転によって餌皿と迷路外手がかりとの相対的な位置関係が変化しない条件下では、ラットの選択成績は阻害されなかった。これらの結果は、ラットが個々の迷路外手がかりの相対的な位置関係の記憶に基づいて課題解決を行っていることを示唆している。

1.2.2. 放射状迷路におけるラットの選択行動についての理論的解釈

1) 反応連鎖による説明

ハンプトン・コート迷路や多単位式T迷路などの装置は、出発地点と目標地点の位置、そしてそれらの間を繋ぐ走路のレイアウトが訓練期間中一定である。これらの迷路でラットには目標地点までの最短のルートを学習することが要求される。通常その最短ルートはひとつに限定されるので、学習の進行にともなうラットの行動は定型化されたものに変化することが予測される。ハンプトン・コート迷路を用いたSmall(1901)の研究では、試行数の増加にともなう誤選択数の減少、走行スピードの上昇、袋小路への探索行動頻度の低下などの特徴が報告されている。さらに、このような定型的な行動は、ラットの筋感覚刺激と筋運動の固定化によって獲得される行動であることが強調されてきた(Watson, 1907; Fields, 1928)。Dorcus & Gray(1932)の研究では、迷路走行という筋運動から生起してくる刺激の順序が固定化し、学習の進行にともなう直前の運動によって生起された求心性のインパルスが適切な時点で次の運動を引き起こすことが迷路学習の本質であると述べられている。

ところで、ラットは放射状迷路においても、そのような定型化された行動に基づいて、あたかも自動的な「運動機械(kinesthetic machine; Olton, 1979)」のようにアームを選択しているのであろうか。放射状迷路課題は複数のアームに報酬が置かれる多肢選択課題であるため、毎試行同じ選択パターンや選択順序に基づいてアーム選択を行わなくとも課題解決は可能である。また装置の構造上、次のアーム選択を行うためには必ずプラットフォームに戻ってくる必要があるため、毎選択ですべての選択肢が同時に提示されるという特徴をもっている。これは各選択点で左右2つの走路のいずれかを逐次的に選択しながら目標地点に到達することが要求される多単位式のT迷路課題とは異なった特徴である。これらの

特徴から、放射状迷路課題では定型化された行動の学習が必ずしも必要とされないといえる。実際にOlton & Samuelson(1976)の研究では、ラットが毎試行で特定のアームから選択を始めたり、一定方向（右回りや左回り）にアームを選択し続ける反応傾向や、特定の角度に位置したアームに連続して進入する反応連鎖はほとんど認められていない。またOlton, Collison, & Werz(1977)の実験では、1回のアーム進入が終了するたびにラットをプラットフォームに閉じ込め、反応連鎖利用の可能性を排除する手続きがとられたが、その場合でも選択効率に有意な低下は認められなかった。

しかし、放射状迷路は複数のアームが等角度でプラットフォームに接続されているため、特にすべてのアームに報酬が置かれる自由選択課題では、隣接するアームを順々に選択していけば最少のアーム進入数ですべての報酬を得ることができる。実際に、ラットの選択行動のパターンを詳細に分析した研究では、訓練期間中の特定の時期に、こうした反応連鎖に基づいたアーム選択がなされることが指摘されている。10アームの迷路を用いたForeman(1985)の実験では14日間の自由選択訓練が行われたが、訓練開始当初から隣接したアームへの進入率は非常に高く、訓練の進行にともなってその値は上昇し、約半数の被験体では90%以上の確率で隣接アームに進入するようになった。また8アーム中の特定の4アームにのみ報酬を置いてラットに自由選択を行わせたOkaichi & Oshima(1990)の実験では、訓練開始直後にはランダムなアーム選択がなされたが、その後急速に隣接アームへの進入率が上昇し、第6試行では約92%にも達した。しかしForeman(1985)の結果とは異なり、訓練の進行にともなってその進入率は低下していった。

また、実験手続きや迷路自体の物理的特性などの要因によっても、反応連鎖への依存度が変化することが報告されている。Roberts & Dale(1981)の実験では、1日5試行の自由選択課題を試行間間隔60秒でラッ

トに行わせ、Olton(1978)が報告した集中訓練による順向干渉(proactive interference)²⁾の影響が追試されている。実験の結果、課題成績に関してはOlton(1978)と同様の結果が得られたが、訓練日数の増加にともなって隣接アームの選択率が上昇し、5日後の最終第5試行でその値は90%以上に達した。この結果からRoberts & Dale(1981)は、反応連鎖に基づいた選択行動は順向干渉の影響を抑制し、記憶すべきアーム数を減少させることに寄与していることを示唆している。

Yoerg & Kamil(1982)はプラットフォームのサイズの異なった2種類の迷路を用いて、ラットの選択成績と反応連鎖への依存度を検討している。実験の結果、選択成績に差は認められなかったものの、プラットフォームのサイズの大きな迷路(直径88cm)では、サイズの小さな迷路(直径34cm)と比較して、隣接アームの選択率が有意に高くなった。Yoerg & Kamil(1982)はこの結果が、隣接するアームに進入する際の転回角度の違いに起因することを指摘している。プラットフォームのサイズが小さい迷路で隣接アームに進入する場合、ラットにはプラットフォーム上でより鋭角的に転回することが必要とされるため、スムーズなアーム選択が阻害される。一方、プラットフォームのサイズが大きい迷路では、直前に進入したアームから比較的小さな転回角度で隣接したアームに進入することが可能である。

またBrown(1990)の研究では、12アームの迷路を用いて、アームの長さが選択成績と反応連鎖への依存度に及ぼす影響が検討されている。ここでは、選択成績には有意差が認められなかったものの、短アーム迷路(37cm)では、長アーム迷路(80cm)と比較して、隣接したアームへの進入率が有意に高くなることが示された。

これらの研究で示されたように、特定の角度に位置したアームに連続

²⁾ 順向干渉とは、以前に記憶した情報がその後の課題遂行に阻害効果を与える現象を指す。

して進入する反応連鎖に基づく選択行動の出現は、実験手続きや迷路の物理的特性による影響を受ける可能性が示唆される。しかし、Olton, Collison & Werz(1977), Olton(1978), そしてForeman(1985)の研究などで指摘されているように、反応連鎖に基づく選択行動は解決方法のひとつに過ぎず、それは空間記憶に依存した選択行動と補完的な関係にあると考えるのが妥当であろう。

2) 認知地図仮説と作業記憶仮説による説明

迷路課題の遂行行動には、空間記憶のような認知的過程が大きく関与していることが数々の研究で示唆されている。放射状迷路課題におけるアーム選択行動では、迷路外手がかりの空間配置関係についての記憶のみでなく、試行内の未選択アームと既選択アームについての記憶が必要とされる(岩崎, 1985)。これら2種類の記憶成分のうち前者の記憶情報は、迷路の構造や実験手続きが一定である場合には、訓練期間全般において不変であり、毎試行の課題解決にも有効に機能する。しかし被験体のアーム選択順序は試行ごとに変化するため、後者の記憶情報は当該1試行の課題解決のみに有効である。Honig(1978)によれば、試行間にわたって課題解決に有効な記憶は参照記憶(reference memory)、1試行にのみ有効な記憶は作業記憶(working memory)と分類される。参照記憶には空間配置関係についての記憶である認知地図以外にも、迷路の構造についての記憶、課題解決のための一般的法則についての記憶、そして行動方略についての記憶などが含まれる。一方作業記憶には当該試行での既選択と未選択のアームについての記憶が含まれる。

従来の学習実験で用いられてきた迷路課題では、報酬が置かれる目標地点は1箇所のみであり、その位置は実験期間中固定されている。ここでは目標地点までのルートを学習することが要求されるので、毎試行で反応を変化させる必要はない。また条件回避学習課題や2刺激弁別課題

では、課題ルールの学習（条件刺激と行動結果の関係や、選択すべき刺激の学習）が要求されるので、課題解決に必要とされるのは参照記憶のみであるといえる。しかし、毎試行で選択すべき刺激が変化する遅延見本合わせ課題や遅延非見本合わせ課題では、遅延後に見本刺激またはそれ以外の刺激のどちらを選択すると報酬が得られるかといった強化方法についての参照記憶と、当該試行の遅延前に呈示された見本刺激自体についての作業記憶の両方が必要とされる。

遅延見本合わせ課題や遅延非見本合わせ課題と同様に、放射状迷路課題の解決には参照記憶と作業記憶の両方が必要とされるが、通常 of 自由選択課題ではそれら2種類の記憶の特徴を分離して検討することが困難である。自由選択課題ではすべてのアームに報酬が置かれるため、反応連鎖方略による解決が可能である。したがってラットが効率的なアーム選択を行った場合でも、それが参照記憶の形成によるものなのか、作業記憶の働きによるものなのか判断することは難しいといえる。この問題点を解決するために、迷路の特定のアームにのみ報酬を置く手続きや、試行中に遅延時間を挿入する手続きが取られる場合がある。Elmes, Willhite, & Bauer(1979)の実験では、8本中特定の4本のアームのみに報酬が置かれる条件下で訓練が行われている。その結果、報酬の置かれたアームについての参照記憶は試行数の増加にともなって形成されていくが、作業記憶による既選択と未選択のアームの弁別は訓練開始直後から正確に行われていることが示された。この結果は、参照記憶が学習性の記憶であり、作業記憶が生得的な記憶能力であることを示唆する以外にも、課題解決には両者のコンビネーションが不可欠であることを示している。つまり作業記憶によって既選択と未選択の弁別が正確になされていても、参照記憶の習得によって報酬アームの位置が理解されない限り、効率的なアーム選択は不可能であるといえる。

参照記憶に関する研究では、これまで特に認知地図の特徴やその機能

に関する実験が数多く行われてきた。O'Keefe & Nadel(1978)は、大脳辺縁系の海馬(hippocampus)の機能との関連から、放射状迷路課題のような空間課題の解決における認知地図形成の重要性を主張している。彼らによれば、空間内の事物の認知は、生体自身の位置との関係で成立する単位系(taxon system)と、生体自身の位置と無関係に成立する場所系(place system)に分類される。このような分類は、ヒトにおける自己中心的な(egocentric)な空間定位と、外界の地理に基づく(geocentric)空間定位に対応したものと理解することができる。単位系は生体自身の空間移動によって逐次的に変化するが、場所系はそのような生体の移動とは独立して機能する。また、単位系の活動は環境内の個々の事物の移動や生体の反応に依存するが、場所系の活動は事物間の相対的な位置関係に依存するものである。これらの意味において、認知地図とは場所系に基づく記憶であり、環境内の事物配置のイメージ(表象)であるといえることができる。認知地図は環境内の探索活動によって形成されと考えられるが、O'Keefe & Nadel(1978)は、その探索行動を引き起こす動因とは、報酬(餌や水)や危険回避といった生物学的要求の充足ではなく、認知的好奇心であると述べている。この説にしたがえば、Tolman(1948)が示唆した潜在学習は単なる偶発学習ではなく、場所系の働きによる認知地図形成の結果であると考えることができる(岩崎, 益田, 平賀, 1981)。

O'Keefeらとは対照的に、空間課題における作業記憶の重要性を主張したのが、Olton, Becker, & Handelsmann(1979)である。かれらの主張は、海馬系損傷ラットの課題成績の低下が作業記憶の障害に起因するという実験結果に基づいている。Fig.1.14に示した図は、彼らが提示した放射状迷路課題の遂行にかかわる情報処理過程のモデルである。このモデルの要点は、感覚入力情報と作業記憶情報との比較によって後続の行動(アーム進入/進入回避)が決定される点にある。またOlton(1982)は自らが行った数々の実験結果をもとにして、作業記憶の特徴を以下の5点

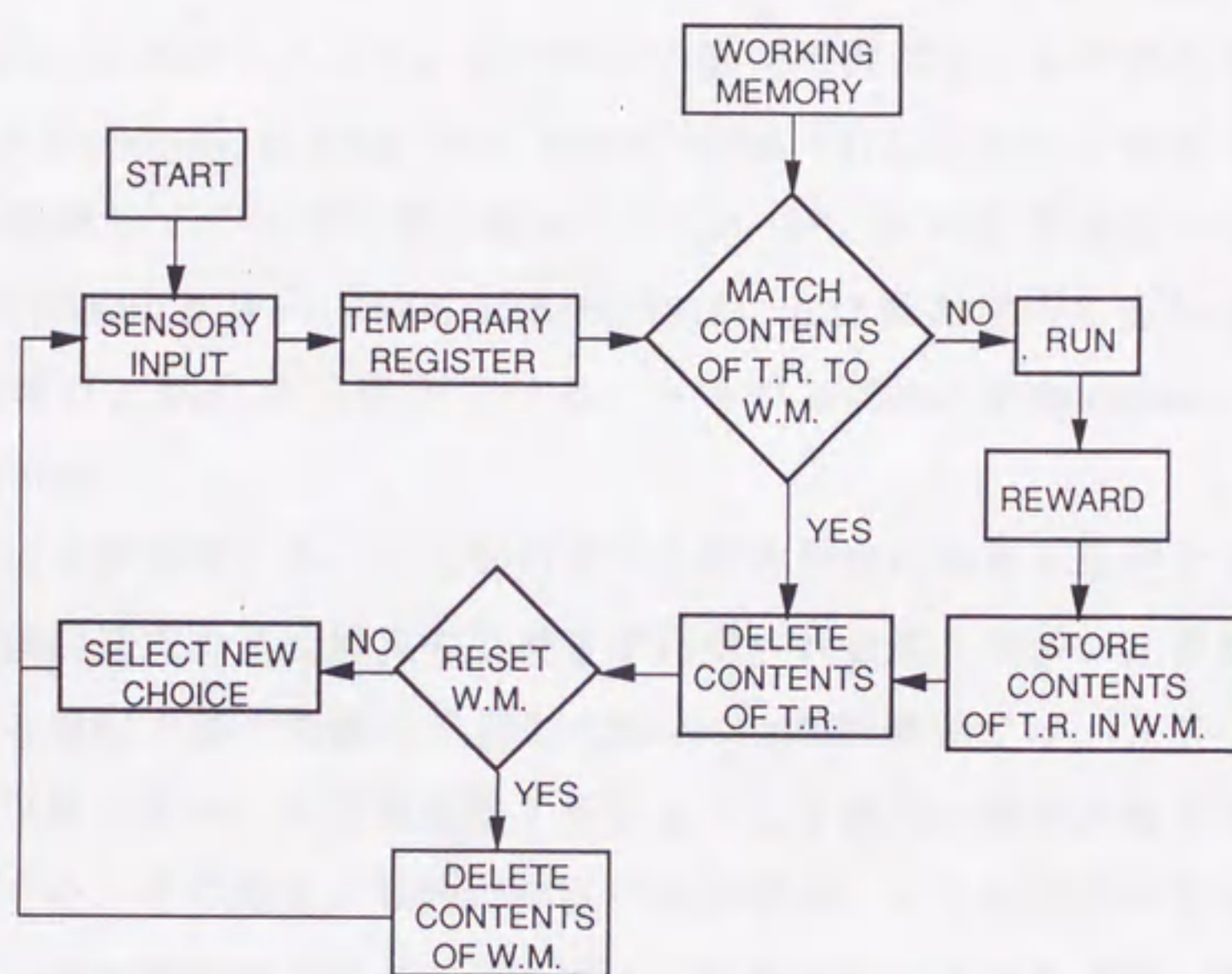


Fig. 1. 14 Olton's information processing model for radial-maze behavior of rats (Olton, 1978) .

に要約している。a)貯蔵される情報項目数には制限があり、その最大値は15項目程度である (Olton, Becker, & Handelman, 1980; Roberts, 1979)。b)記憶された情報は最大数時間に渡って保持される (Beatty & Schavalia, 1980; Olton and Samuelson, 1976)。c)試行内での逆向干渉 (retroactive interference) は認められるが、試行間での順向干渉はほとんど認められない (Maki, Brokofsky, & Berg, 1979; Olton, 1978)。d)入力される情報の順序の影響に関して、初頭効果は認められないが、終末効果は認められる (Olton, Collison, & Werz, 1977; Roberts, 1978)。e)作業記憶内に保持されている情報は、試行終了時点でリセットされる (Olton & Samuelson, 1976; Olton, 1978)。

放射状迷路課題において上記のような作業記憶の特徴を検討する場合には、強制選択や遅延挿入の手続きが利用されることが多い。作業記憶における順向干渉の特徴を検討したOlton(1978)の研究では、8アームの放射状迷路を用い、試行間間隔1分で1日に8試行の集中訓練をラットに行わせた。その結果、日内での試行数が増加しても各試行の前半の選択での正選択率が低下することはなく、終盤数試行の後半の選択でのみ順向干渉の影響がわずかに認められた。また、逆向干渉に関するBeatty & Maki(1980)の実験では、試行中に挿入される遅延時間の長さが遅延後の選択成績に及ぼす影響が検討されている。8アームの迷路を用いたこの実験で、8時間の遅延時間が試行中の第4選択と第5選択の間に挿入された場合でも遅延後の正選択率は80%以上のレベルに維持された。またMaki, Brokofsky, & Berg (1979)の8アーム迷路を用いた実験では第4選択の後にラットをプラットフォームに閉じ込めるか、またはホームケージに戻して遅延時間を挿入するという方法がとられている。この場合でも、遅延後の正選択率に影響は現れなかった。さらに、遅延時間中に別の4アーム迷路で課題を遂行させた場合でも、原試行での成績に影響は見られなかった。これらの実験結果は、ラットの作業記憶はさまざまな

手続きによる逆向干渉に対して強い抵抗性を有していることを示唆している。

このような認知地図仮説と作業記憶仮説は、主にラットの海馬系の機能に関する損傷実験の結果から導かれたものであり、研究者の立場によって解釈に違いが生じることがあった。その結果、1980年代には神経心理学の領域において大きな論争を引き起こした。しかし、これらの仮説は互いに矛盾するものではなく、いずれも空間学習の一側面を説明するための仮説であるとする見解もある (Okaichi & Oshima, 1990; 岡市, 1993)。

3) 同時的選択過程説と逐次的選択過程説による説明

多単位式T迷路やハンプトン・コート迷路とは異なり、毎選択で同じ選択肢が同時に呈示されることが放射状迷路課題の特徴のひとつである。また、1度アームに進入して報酬を摂食してしまうと試行中は補充されないで、試行内での選択回数が増加するにしたがって未選択アーム数は減少していく。その結果、各アームの状態(報酬あり/なし)は1選択ごとに変化していく。したがって、各アームに対する進入/回避の判断のための選択基準(choice criterion)も常に変化することが推測される (Brown, 1993)。それでは、そうした課題場面で、進入するアームを決定する意思決定プロセスの構造とはいかなるものなのであろうか。

この問題に関してBrown(1993)はふたつの仮説を提起し、実験的研究によってそれぞれの妥当性を検証している。そのひとつは「同時的選択過程(simultaneous choice process)説」であり、もうひとつは「逐次的選択過程(sequential choice process)説」である。同時的選択過程説とは、選択行動に関わる包括的な情報があらかじめ認知地図内に表象化されており、ラットはその情報に基づいてアーム進入についての意思決定を行うとする仮説である。また逐次的選択過程説とは、毎選択ごとに個々の選択肢

についての探索行動を行いながら次選択で進入するアームについての意思決定を逐次的に行うとする仮説である。これらの仮説は、前節で示した認知地図仮説と作業記憶仮説に対応づけることによって、その差異を明確に理解することができる。つまり、同時的選択過程説とは認知地図情報に依存した意思決定を仮定しており、逐次的選択過程説とは、感覚入力情報と作業記憶情報との照合過程に依存した意思決定を仮定していると解釈できる。

同時的選択過程説においてその中枢機構と考えられる認知地図とは、環境内の事物の相互的空間関係のみならず、環境内の移動プランなどの情報も包括的に表象化されているシステムであると考えられている (Gallistel, 1990)。さらにRoberts(1984)は、放射状迷路課題遂行のための認知地図情報には、各アームについての既選択／未選択の状態についての情報が含まれていることを示唆している。その場合、ラットは既に表象化されている複数のアームについての情報を利用しながら、次選択で進入するアームについての意思決定を行うことが可能となる。つまり、ラットは感覚入力情報と認知地図情報との「照合(matching)」を行うのではなく、認知地図内の複数のアームについての情報を「走査(scan)」することによって、選択すべきアームを決定していると考えられる。

この同時的選択過程説に対して、Brown(1992)は、ラットのアーム選択は複数の選択肢についての一連の意思決定の結果に基づいて遂行されているとする逐次的選択過程説を提出している。放射状迷路課題では未選択アームを複数のアームの中から選択することが要求されるが、その選択行動はgo/no-go（進入／進入回避）反応についての一連の意思決定の結果に基づいていると仮定する点がこの説の要点である。迷路課題での選択行動が、選択肢個々についての意思決定から構成されていると主張する理論は比較的古くから存在し、Bower(1959)のT迷路における選択行動についてのモデルはその代表例といえることができる (Fig. 1.15)。

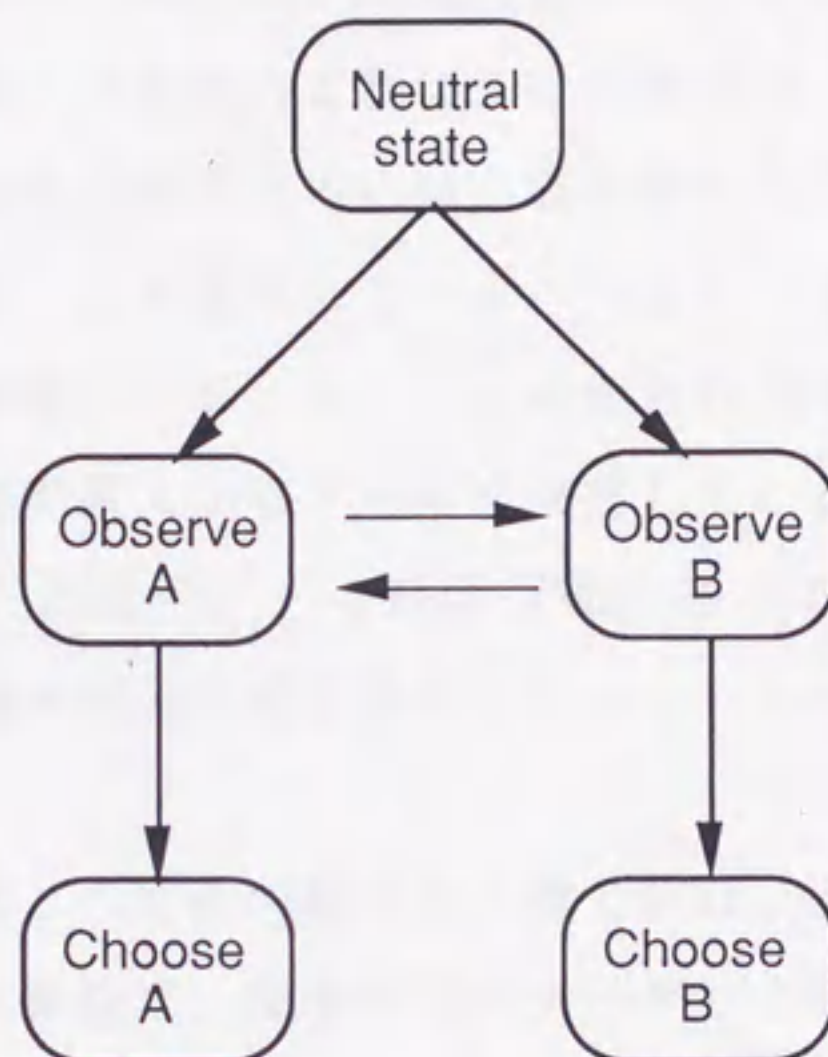


Fig. 1. 15 Bower's model of two-alternative choice (Bower, 1959).

Choice begins in a neutral state, from which subjects enter one of two observing states. Choices can be made only from the corresponding observing state. When a choice is rejected, the subject enters the observing state corresponding to the alternative choice.

Brown & Cook(1986)は放射状迷路でのラットの選択行動を詳細に分析し、逐次的選択過程説の根拠となる結果を報告している。彼らは、ラットがアーム進入前にプラットフォームからその頭部をアーム上に出して行う探索行動に着目し、試行後半の選択においてその頻度が上昇することを示している。彼らの考察によれば、この結果は、未選択アーム数が減少した場面で正選択を行うためには、より多くのアームに対する探索行動が必要とされることを意味している。つまり、ラットは各アームの未選択と既選択の状態をプラットフォームからの逐次的な探索行動によって弁別し、次選択で進入するアームを決定していると考えられる。さらにBrown(1992)は、上記のアーム探索行動に関する所見に基づき、放射状迷路における逐次的選択過程説のシミュレーション・モデルを提出している(Fig.1.16)。

同時的選択過程説との比較の観点から考えれば、逐次的選択過程説に基づくこのモデルの特徴は、探索行動のターゲットとなるアームが、その未選択と既選択の状態に関係なくランダムに決定される点にある。いかえれば、アームへの進入／進入回避の意思決定はアーム探索後に行なわれることになる。対照的に、同時的選択過程説では認知地図に各アームの未選択／既選択の状態についての情報が予め含まれていることが仮定されている。したがってその場合には、進入／進入回避の意思決定は、次選択で進入するアームに遭遇する以前に行われると考えられる。さらに、認知地図内の情報が正確であるならば、逐次的なアーム探索行動に依存する必要はなく、探索後にアーム進入を回避するような行動は起りえない。もちろん、迷路外手がかりとの照合によって認知地図の情報が精緻化される可能性は考えられるが(Brown,1993)、その場合でも同時的選択過程説による説明が妥当であるならば、実際のアーム探索行動はチャンスレベル以上の確率で未選択アームに対してなされることが予測される。したがって、未選択アームと既選択アームのそれぞれに対し

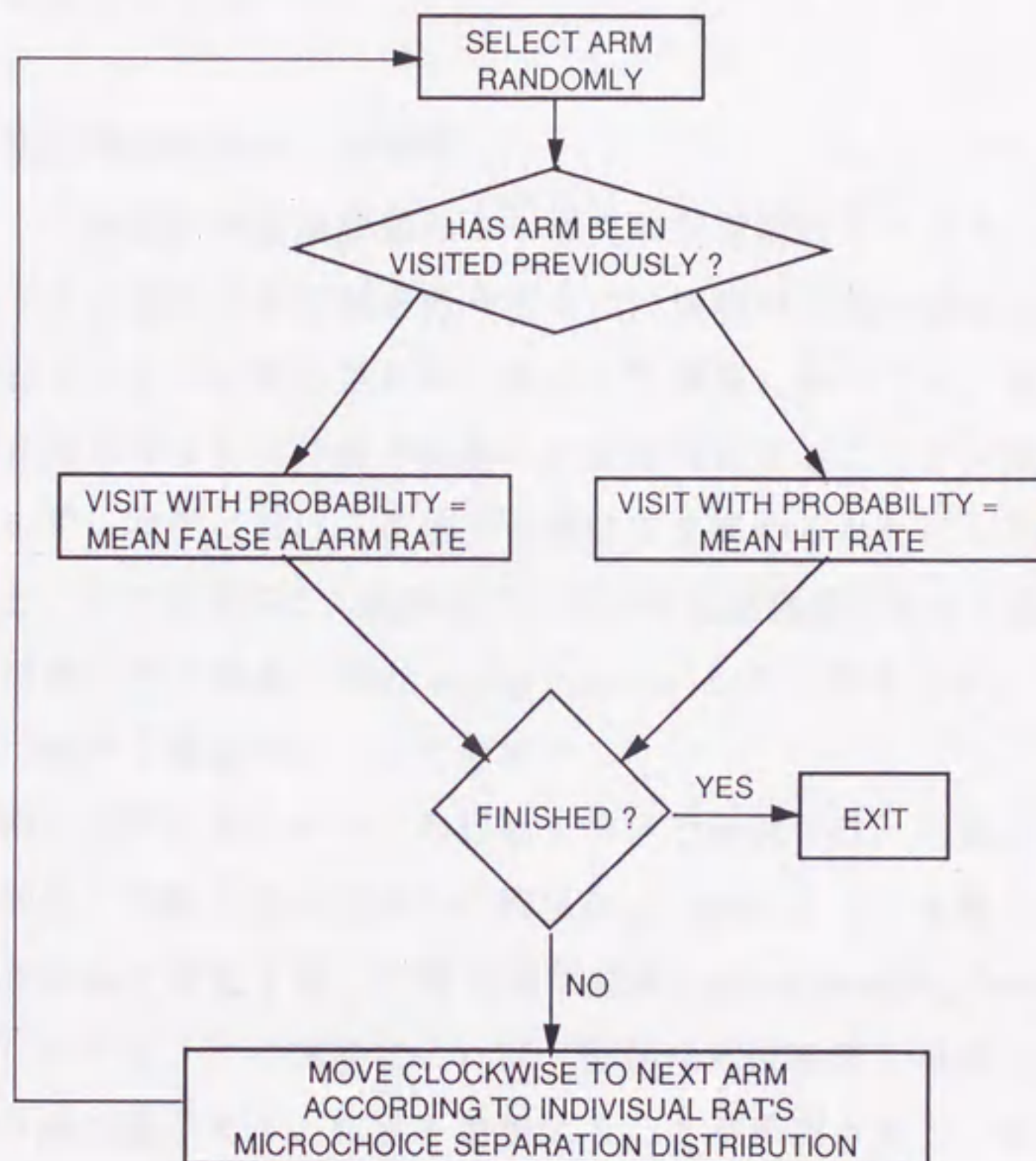


Fig. 1. 16 Brown's sequential choice model for rats' radial-maze behavior (Brown, 1993).

て行なわれるラットのアーム探索行動の確率分布を分析することによって、同時的選択過程説と逐次的選択過程説の妥当性を検証することが可能であるといえる。

4) 生態学的観点からの説明

ラットは放射状迷路課題のような実験室環境のみでなく、生息環境においても、適応的な行動を行うために、環境の空間的構造を理解し記憶しておくことが必要とされる。特に自然環境においては、捕食される危険から身を守ったり、巣や餌場の位置を同定することが、個体の生存のみならず、次代における遺伝子の適応度を高めるためにも不可欠となってくる。ここでは特に、実験室での放射状迷路課題における選択行動と、生息環境下での採餌行動(foraging behavior)との比較を行い、両者の行動方略における関連性について考察する。

動物の採餌行動についての行動生態学的研究では、行動によって得られる利益と行動自体の損失との関係(trade-off)によって実際の遂行行動が決定されると仮定する。「最適採餌理論(optimal foraging theory)」が主流をなしている。この理論によれば、動物は単位時間・単位エネルギーあたりの採餌量が大きい餌場を選択することが予測される。特にラットやリス、ハムスターのような小型齧歯目動物は、餌場で摂食するだけでなく、巣に食物を持ち帰って貯蔵する行動特性をもっており(Lima, Valone & Caraco, 1985; Lima & Valone, 1986; Phelps & Roberts, 1989), それらの動物の採餌行動には、餌場までの距離や持ち帰る食物の重量などの要因が影響を及ぼすことが予測される。さらに、季節変動や餌となる食物の種類などの要因によっても環境内での餌の分布状況は変化するため、動物はそうした分布状態に適合した採餌方略(foraging strategy)を用いることが予測される。

Levine(1959)は、餌の種類や分布状態に適合した動物の採餌方略の例

として、win-stay方略とwin-shift方略のふたつを挙げている。win-stay方略とは、特定の餌場を繰り返し訪れて採餌を行う方略のことを指し、win-shift方略とは、複数の餌場を移動しながら採餌を行う方略のことを指している。win-stay方略を採る動物の例として、ツグミ科に属するクロドリ (*Turdus merula*) やウタドリ (*Turdus philomelus*) が挙げられる。彼らは地虫を主食とする鳥であるが、その地虫は地中に密集して生息しているため、同じ場所から多くの餌を摂食することが可能である。一方win-shift方略を採る動物の例としては、ハワイミツドリ (*Loxops virens*) が挙げられる。彼らは花の蜜を餌とするが、その蜜は一度摂食されると再び補填されるまでには一定の時間を必要とする。したがって、効率的な採餌を行うには複数の花を移動して蜜を摂食しなければならない。Kamil(1978) はハワイ島でハワイミツドリの採餌行動を74時間にわたって観察し、彼らが一度訪れた花には最低1時間は再訪しないこと、そして特定の方向にある花を連続して訪れるような反応連鎖に依存した空間移動を行わないことを報告している。

それでは、ラットはいかなる方略に基づいて生息環境下や実験室場面で採餌行動を行うのであろうか。Olton, Walker, Gage, & Johnson(1977) は実験室に擬似自然的なオープンフィールドを設けて、ラットの採餌行動を観察している。フィールドには居住用の小部屋やトンネル、3本の塔などが配置されており、ラットは21時間の絶食の後に45分間フィールド内に放置された。3本すべての塔の上に餌が置かれた条件下でラットは、ひとつの塔に留まって採餌を行うのではなく、そこに十分餌が残っていても、3本の塔の間を移動しながら採餌を行った。また1本の塔にのみ餌が置かれた条件では、たとえ最初に餌のある塔に遭遇しても、その後餌のない残りの2本の塔も訪れた。また、Olton & Schlosberg(1978)の放射状迷路を用いた実験では、ラットはwin-shift課題（遅延前の強制選択で未選択であったアームにのみ遅延後の自由選択場面で報酬が置かれ

る)を、win-stay課題(遅延前に既選択であったアームにのみ遅延後に報酬が置かれる)よりも短期間で習得することが報告されている。さらに、遅延後にすべてのアームに報酬が置かれた場合にも、ラットは遅延前の強制選択で未選択であったアームに進入する傾向が強いことが示されている。これらの結果は、ラットが擬似自然環境下においても、また実験室内の放射状迷路課題においても、win-shift方略に基づいた採餌行動を行っていることを示唆している。

既選択の場所を避けて未選択の場所を訪れるwin-shift方略に基づいた空間行動が、採餌場面だけでなく、報酬がまったく与えられない環境探索場面でも行なわれることが、いくつかの研究で報告されている(Barnett & Cowan, 1976; Barnett, Dickson, Marples, & Radha, 1978)。また報酬の有無の効果が放射状迷路行動に及ぼす影響を検討したFitzGerald, Isler, Rosenberg, Oettinger, & Bättig(1985)の実験では、ラットは報酬が与えられない場面においても、報酬が与えられる場面と同様に、未選択アームに進入する傾向が強いことが示されている。これらの結果は、ラットの自発的な空間行動には、その目的(採餌や探索)に関わらず、一度訪れた場所を避けて未選択の場所を訪れる傾向が認められることを示している。

上記のような先行研究の結果から、ラットが放射状迷路課題において既選択アームへの再進入率が低いという傾向は、実験室場面に特有のものではないことが示唆される。つまり、生息環境におけるラットの種特異的な行動特性のひとつであるwin-shift方略が、放射状迷路課題での遂行行動に影響を及ぼしていることが指摘される。放射状迷路課題では未選択アームに効率的に進入することが要求されるが、これはラットが生息環境における採餌行動で要求される行動方略と同様のものである。したがって放射状迷路課題におけるラットの効率的な選択行動は、学習性の行動であるだけでなく、生得的な行動特性の影響が反映された行動であるということもできる。また、この意味において、放射状迷路課題は

第1章 序論

ラットの生息環境に類似した事態であると考えられる（藤田，1991）。

1.3. 本研究の目的と実験方法

1.3.1. 放射状迷路行動研究に残された課題と本研究の目的

前節で概観したように、放射状迷路におけるラットの選択行動は、筋運動感覚や反応連鎖にのみ依存する定型的な行動ではなく、認知地図や作業記憶などの中枢メカニズムが関与する柔軟な行動であるといえる。また、放射状迷路は複数の選択肢から構成されている迷路であるため、空間位置関係についての認知地図のみでなく、当該試行中のアーム弁別に用いられる作業記憶が課題解決に寄与する程度は高いと考えられる。さらにラットの課題遂行には、生息環境下での種特異的な採餌行動の特徴が反映されていることも示唆されており、心理学的な視点のみならず、生態学的な視点からの研究も数多く行われてきた。

Olton & Samuelson(1976)によって放射状迷路が開発されて以来、ラットの空間行動についての実験所見が多数発表され、空間記憶に関する基礎的研究は飛躍的に進歩してきたといえる。しかし、この迷路はそもそもラットの空間記憶能力やその中枢メカニズムを解明するために開発されたという経緯をもつため、ラットの選択行動は主に課題成績の観点から分析されることが一般的であった。例えば、学習心理学の分野では、認知地図形成に関与する空間刺激を特定したり作業記憶の容量や保持時間を検討するために、迷路内外の刺激配置や課題の難易度を変化させた条件での課題成績が比較されてきた。また神経心理学の分野では、海馬損傷や薬物投与の影響を検討するために、処置前後の課題成績を比較したり、健常な被験体と処置を受けた被験体の課題成績を群間で比較するといった実験方法がとられてきた。このような手法がとられた場合、実験者によって操作された要因がラットの課題成績に及ぼす影響を検討することは可能であるが、課題成績の分析のみでは明らかにされない空間

行動の諸特徴を包括的に理解することは難しい。言いかえれば、課題成績や習得試行数の条件差といった実験結果を、その背後にある行動方略の試行間変化のようなアーム選択行動自体の特徴の分析を無視して検討してしまう可能性が指摘される。

ここでは、現在までの実験的研究で十分に検討されてこなかった三つの問題点を指摘した上で、本研究の目的を述べる。

1) 摂食動因と報酬が選択行動に及ぼす影響

一般的な迷路課題では、本訓練開始1～2週間前からラットに食餌制限（または給水制限）を施し、その体重を自由食餌時の80～90%に維持する手続きがとられる。この手続きは、被験体の摂食動因（摂水動因）を亢進させ、課題で与えられる報酬（固形飼料や水）に対する動機づけを行うことを意図して行われる。しかし、そのような操作は迷路課題の基本的な手続きのひとつと見なされる傾向が強く、特に動物の認知過程の解明に焦点を当てた最近の研究では、摂食動因や報酬が迷路行動に及ぼす影響が検討されることは稀であった。また、これらの要因がラットの迷路探索行動に及ぼす影響を検討した古典的な研究においても、一貫性のある実験結果が示されているとはいえない。例えば、Dashiell(1925)の研究では、食餌制限を受けたラットの迷路探索量が満腹のラットよりも多くなることが示されているが、Montgomery(1953)の研究では正反対の結果が示されている。またT迷路における自発的交替率を検討した研究でも、摂食動因の亢進は交替率に影響を及ぼさないという結果(Dember, 1989)と、摂食動因が交替率を低下させるという結果(Richman, 1989)が提出されている。

放射状迷路におけるラットの遂行行動に及ぼす報酬の有無の効果を検討した研究も幾つか行われているが、それらの実験所見も必ずしも一致していない。Olton & Schlosberg(1978)やWalker & Olton(1979)の研究で

は、報酬の有無にかかわらずラットは効率的なアーム選択を行うことが示されている。またTimberlake & White(1990)の研究では、報酬の効果が選択効率に認められないという結果に加えて、摂食動因の亢進によって喚起された反応連鎖への依存傾向がアーム選択効率を上昇させることが指摘されている。しかしその一方では、食餌制限が行われず報酬も与えられない単純な迷路探索場面においても、ラットは効率的な選択行動を習得するという実験結果が幾つかの研究で示されている(Cowan, 1977; Uster, Bättig, & Nägeli, 1976; Bättig & Schlatter, 1979)。これらの結果はTimberlake & White(1990)の結果とは矛盾するものであり、効率的な選択行動の習得が必ずしも摂食動因の亢進や報酬による選択強化に依存するものではないことを示唆している。

さらに、放射状迷路を用いたこれらの実験結果は、いずれも自由選択課題手続きを用いて得られたものであり、強制選択課題のような課題解決が困難な事態での報酬と摂食動因の効果については検討されることがなかった。強制選択課題では、強制選択場面でのアーム進入経験は自由選択場面で効率的な選択行動を行うための重要な手がかりとなってくる。したがって、特に強制選択場面での報酬摂食の経験は、自由選択課題よりも、その後の選択行動に大きな影響を及ぼすものと考えられる。かりに、強制選択で報酬を摂食させた場合の自由選択での選択効率が報酬を摂食させなかった場合よりも高くなるのであれば、報酬摂食によるアーム選択の強化はその後の選択効率を上昇させるものと考えられる。反対に、強制選択での報酬の有無によって自由選択での選択効率に差が認められないのであれば、以下のふたつの可能性が示唆されるであろう。ひとつは、報酬の摂食経験は選択効率に影響を及ぼさないという可能性である。もうひとつは、効率的な選択行動を行うためには、必ずしも報酬によるアーム選択の強化が必要なのではなく、アームに進入することのみが必要とされるという可能性である。

このような問題点を把握し、放射状迷路課題における選択行動に及ぼす摂食動因と報酬の影響を検討するためには、先行研究で得られた実験所見を再検討することに加えて、強制選択課題の手続きを用いた実験での結果も総合して考察することが必要とされる。

2) 試行経験にともなう行動方略の変化

Olton & Samuelson(1976)の研究に示されているように、ラットは比較的短期間の訓練で放射状迷路における自由選択課題を習得する。しかし幾つかの研究では、ラットが訓練期間中単一の行動方略にのみ固執するのではなく、試行経験の増加にともなう方略を変化させている可能性が示唆されている。Okaichi & Oshima(1990)の研究では、ラットの行動方略が訓練の進行にともなう反応連鎖方略から空間記憶に依存した認知的な方略に推移していくことが指摘されている。またForeman(1985)の研究では、ラットが課題を完全に習得した訓練後半に反応連鎖方略に基づいたアーム選択が発現されることが示されている。このような行動方略の変化は、アーム選択によって正の強化（報酬の摂食）が与えられる放射状迷路課題のみならず、Dashiell 迷路(Dashiell, 1930)のような正の強化も負の強化も受けない自由探索場面においても観察されている。Olton (1979)が指摘しているように、単一の行動方略への固執傾向は、柔軟な方略変化が罰を受けたり、最も効率的な行動が同じ反応を繰り返すことであるような課題事態に発現されると考えられる。反対に柔軟な行動方略の変化は、放射状迷路における自由選択課題のように、課題解決が可能な行動方略が複数存在し、かつラットに要求される選択行動の自由度が高い課題で発現することが予測される。放射状迷路における自由選択課題では、隣接アームの連続選択によっても、作業記憶に依存したアーム選択によっても課題解決は可能である。したがって基本的な課題解決ルール（例えば、一度選択したアームには試行中再び報酬は置かれない

こと) が理解されていれば、訓練期間中行動方略を変化させても選択効率が低下することはない。

しかし、このような行動方略の変化の可能性を示唆した研究では、実験手続きとして自由選択課題が用いられることが多く、より課題解決が困難な事態での分析はこれまで行われてこなかった。実験者によって試行前半の選択で進入するアームが決定される強制選択課題では、自由選択課題と比較して課題解決は困難であり、強制選択場面で進入したアームと自由選択場面で報酬が配置されるアームとの関係性を学習しない限り、効率的なアーム選択は不可能である。したがって、課題解決が可能な行動方略の種類は、自由選択課題の場合よりも限定されることになる。またこの課題で強制選択と自由選択の間に遅延時間が挿入された場合には、遅延時間中強制選択で進入したアームを記憶しておく必要があり、作業記憶に依存した行動方略を用いる可能性が高まってくるものと考えられる。さらに、遅延時間を挿入した場合には、自由選択場面で報酬を配置するアームを変化させることによって、解決ルールの異なった課題事態を設定することが可能となる。その結果、課題解決に要求される行動方略を実験者が限定することも可能となる。したがって、そのような事態での行動方略の変化のプロセスを比較することによって、事態特有の変化のプロセスや、事態間に共通した変化の特徴を分析することができると考えられる。

このように、遅延時間を挿入した強制選択課題における行動方略の変化のプロセスを比較・検討することには、幾つかの研究上の利点があるといえる。さらに、そのような行動方略の変化のプロセスと遂行成績の推移とを対応させて考察することによって、ラットの空間課題の学習過程の特徴を推測することが可能になるものと考えられる。

3) 行動方略の選択基準

前述のForeman(1985)やOkaichi & Oshima(1990)の研究で報告されているように、ラットは放射状迷路課題において、試行経験にともなって行動方略を変化させることが確認されている。自由選択課題の場合、試行開始時にはすべてのアームに報酬が配置されているので、隣接アームの連続選択のような反応連鎖方略によっても、または作業記憶に依存して各アームを逐次的に弁別することによっても課題解決は可能である。したがって、訓練期間中に方略を変化させることなしに、どちらかひとつの方略に固執したアーム選択を行っても、選択効率が低下することはない。それでは、なぜラットは試行経験の増加にともなって行動方略を変化させたのであろうか。また、課題解決可能な行動方略が複数存在する場合に、特定の方略が選択される際の基準とはいかなるものなのであろうか。

特定の方略が選択される際の基準として考えられる第1の可能性は、その方略を採用した際の「行動的効率性(behavioral efficiency)」である。この基準に従って実際の方略が決定されるのであれば、より効率性の高い(より少ない選択回数で最大の報酬を摂食する)遂行行動が可能となる方略が選択されるであろう。例えば、前述した強制選択課題の場合、強制選択場面で進入するアームは実験者によって決定されるため、その後の自由選択場面で隣接アームの反復選択を繰り返しても選択効率を向上させることは不可能である。その結果、訓練が進行し課題構造が理解された後には、作業記憶に依存した行動方略が発現されることが予測される。

しかしこの可能性のみでは、Okaichi & Oshima(1990)らの自由選択課題におけるラットの行動方略変化を説明することはできない。なぜならば、自由選択課題の場合、隣接アームの連続選択によっても、作業記憶に依存した行動方略によっても、同等の行動的効率性のもとにアーム選択を行うことが可能だからである。したがって「行動的効率性」を充足する

ことは行動方略選択における必要条件とはなりうるが、十分条件とはなりえないといえる。

第2の可能性は、効率的なアーム選択を行う際に必要とされる情報処理プロセスにおける「認知的効率性(cognitive efficiency)」である。この基準に従って実際の方略が決定されるのであれば、行動的効率性が保証され、しかもより認知的負荷³⁾の低い方略が選択されることが予測される。この可能性は、Cook, Brown, & Riley(1985)の行った実験結果からも示唆される。彼らは12アームの放射状迷路を用いて、試行内選択系列のさまざまな位置に遅延時間を挿入し、その後の遂行成績に及ぼす効果を検討している。ラットが既選択アームについての記憶情報のみを利用して課題を遂行しているのであれば、遅延時間が挿入される位置が試行後半になるにつれて記憶すべきアーム数は増加し、認知的負荷も大きくなると考えられる。したがって、ラットの遅延後の選択成績は、遅延時間が挿入される位置が遅れるにつれて低下することが予測される。しかし彼らの実験では、試行の前半(第2, 第4選択後)や後半(第8, 第10選択後)に遅延時間が挿入された条件よりも、試行の中盤(第6選択後)に挿入された条件下での遅延後の選択成績が低下することが示された。この結果からCookらは、ラットが遅延時間の挿入条件に応じて、記憶すべき情報を認知的負荷の大きさを基準として選択し、その情報を作業記憶内に貯蔵することによって課題解決を図っている可能性を指摘した。つまり、遅延時間が挿入される前後の既選択と未選択のアーム数を比較し、より数の少ないアームを記憶することによって遅延後のアーム選択を行うと考えたのである。Cookらはこの仮説を「二重符号仮説(dual-code hypothesis)」と呼び、注意配分概念によって同様の結果の説明を試みたRiley, Cook, & Lamb(1981)の「選択基準移行仮説(criterion-shift

3) 課題解決に必要とされる記憶情報量や情報処理過程の複雑さを指す。

hypothesis)」よりも妥当な説明モデルであると主張した。

Cook, Brown, & Riley(1985)の認知的負荷を考慮に入れた仮説は、課題解決が可能な行動方略がひとつに限定された（未選択アームへの進入）場面での、下位方略（既選択アームと未選択アームのどちらを記憶するか）に関するものであるといえる。しかし、この考え方は、行動的効率性を充足する方略が複数存在する場面での、遂行方略決定における選択基準を検討する場合にも有効であると考えられる。Cookらの説にしたがえば、反応連鎖方略によっても作業記憶に依存した方略によっても同等の行動的効率性が保証される自由選択課題の場合、必要とされる記憶情報がより少なくて済む反応連鎖方略が選択されることが予測される。また毎試行で強制選択アームが同一であるような強制選択課題においては、各試行ごとに作業記憶の内容を更新して自由選択を行うよりも、自由選択で報酬が配置されるアームの位置を認知地図上に特定することによって課題解決を行ったほうが認知的負荷は小さいと考えられる。したがって、報酬が配置されるアームが毎試行で同じであることを学習した後には、認知地図情報に依存した課題解決を行うことが予測される。

本研究では、行動方略の選択基準について、以上の「行動的効率性」と「認知的効率性」のふたつの観点から検討することを目的とした。次章の実験的研究では、一般的な自由選択課題および課題解決のルールが異なる複数の強制選択課題でのラットの選択行動を分析し、それらの場面での行動方略の比較を行った。

1.3.2. 実験的研究の概要

1) 「課題要求」と「行動方略」について

次章の実験的研究では、課題解決ルールや報酬配置条件、そして食餌制限条件の異なる課題事態を設定し、それらの場面におけるラットの選

択行動における「行動方略(strategy)」を「課題要求(task demand)」との関連において分析した。ここでの課題要求とは、「各事態において課題解決のために必要とされる行動」と定義される。それらの行動には、装置内を探索・走行するような顕在的な行動のみでなく、記憶情報処理やアーム選択についての意思決定のような認知的な行動も含まれる。一方、行動方略とは「特定の目的を遂行する場合に選択される行動プラン」と定義される。放射状迷路課題のような採餌課題における第1の目的とは餌を効率的に摂食すること（行動的効率性）であり、具体的には報酬の配置されたアームのみに進入することがそれにあたる。また前述したように、行動方略の決定には認知的効率性も関係してくることが予測されるので、第2の目的として、より認知的負荷を小さくして課題を遂行することがあげられる。

2) 各実験の目的

次章では、上述の問題意識に基づいた6つの実験研究を報告する。各実験で用いた装置は、いずれも8本のアームとプラットフォームから構成された放射状迷路であるが、実験目的にしたがって修正が加えられた。実験1と実験2は、これまでの先行研究で報告されてきた実験結果を追試するとともに、ラットの選択行動の特徴を再検討することを目的として行われた。実験3以降の4つの実験は、課題要求の異なる複数の事態におけるラットの選択行動を比較し、「課題習得過程における行動方略の変化」と「課題要求と行動方略との関連性、および行動方略の選択基準」を分析することを目的として行われた。また実験3と実験5では、食餌制限と報酬配置といった操作が選択行動に及ぼす影響についても検討された。

実験1では、放射状迷路課題におけるラットの遂行行動の一般的特徴を確認するとともに、迷路外手がかりの有無が反応連鎖方略への依存度

に及ぼす影響が検討された。実験には、迷路外手がかりの利用可能な高架式迷路と、迷路全体が側壁で囲まれており迷路外手がかりの利用が不可能な廊下式迷路を用い、各迷路での選択行動が複数の指標のもとに比較された。実験2では、反応連鎖方略の出現を妨害した条件下での選択成績を検討するために、自由選択課題と強制選択課題における選択行動が比較された。実験3では、食餌制限と報酬配置を操作して4つの実験群を設け、それらの選択行動および反応連鎖方略への依存度が自由選択課題の手続きを用いて比較された。実験4では、実験2と同様の強制選択課題の手続きを用い、遅延前の強制選択回数を操作することで3つの実験群を設定し、そこでの選択成績と行動方略が比較された。実験5では、強制選択課題の手続きを用いて、遅延前に進入させるアームと遅延後に報酬が置かれるアームとの関係を操作して3つの課題を設定し、そこでの選択行動が比較された。また遅延前の強制選択における報酬摂食経験が遅延後の選択行動に及ぼす影響についても検討された。実験6では、強制選択アームを試行間で固定した条件と変化させた条件を設定し、行動方略の試行間推移について検討された。また実験5と同様に、課題要求の異なる2種類の課題での選択行動の比較も併せて行われた。