第 2 章

実験的研究

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

2.1.1. 問　題

ラットは本来夜行性の穴居動物であり，その視覚能力は他の動物と比較しても劣っていることが知られている．ラットの場合，網膜上の錐体細胞の数が他の哺乳類動物と比較して少なく，その細胞が最大感度を示す波長も限定されている．この事実は，ラットの色覚の精度が低く，色の弁別が困難であることを意味している．また，空間周波数弁別課題を用いて，動物の視覚解像能力を調べた研究(Kirschfeld, 1976; Land, 1981)では，ラットの視覚解像度はヒトやネコのような哺乳類動物，ハヤブサやハトのような鳥類動物よりも明らかに劣っていることが示されている．

しかし，ラットの視覚能力に関するこれらの所見は，彼らが放射状迷路課題のような空間課題の解決のために視覚情報をまったく利用していないことを直ちに意味するものではない．これまでの先行研究の結果は，ラットは迷路外の視覚手がかりを利用してアーム選択を行っていることを示唆している(e.g., Suzuki, Augerinous, & Black, 1980)．アームをトンネルで覆ったり(Mazmanian & Roberts, 1983)，迷路外の事物の位置を変化させる(Olton & Collison, 1979)ような操作がなされた場合に，ラットの課題習得は明らかに阻害された．迷路外の視覚手がかりの配置関係の記憶は空間記憶(spatial memory)や認知地図と呼ばれ，放射状迷路課題を空間課題(spatial task)と呼ぶ根拠となっている．

本実験では，放射状迷路課題におけるラットの選択行動の一般的特徴を確認するとともに，迷路外手がかりがラットの選択成績や行動方略に及ぼす影響を検討することを目的とした．放射状迷路課題は迷路外の手がかりを利用することによって課題解決は可能であるが，そのような行動が唯一の解決方法とはいえない．特に課題解決が比較的容易な自由選

択課題は，隣接アームの連続選択のような反応連鎖によっても，チャンスレベル以上の確率で未選択アームに進入することが可能である．実際にこのようなアーム選択は，迷路外手がかりが利用可能な高架式の迷路においても観察されている(Foreman, 1985; Okaichi & Oshima, 1990)．本実験では，ラットに迷路外手がかりが利用可能な高架式迷路と利用不可能な廊下式迷路で自由選択課題を行わせ，各迷路におけるラットの選択行動を，課題成績の推移と反応連鎖方略への依存度の観点から比較した．

2.1.2. 方　法

被験体　約90日齢の実験経験のないWistar系のアルビノラットの雄24匹を用いた．これらの被験体を馴致訓練開始14日前に，高架式迷路群(Open; OP)と廊下式迷路群(Enclosed; EN)に12匹ずつランダムに分割し，個体ケージで飼育した．実験期間中，被験体の食餌量を制限し，体重を自由食餌時の約85%に維持した．体重維持用の餌は毎日の訓練終了直後に与えた．水は，個体ケージに取り付けられた給水瓶から自由に飲水させた．

装　置　高架式と廊下式の２種類の放射状迷路を用いた．高架式迷路(Fig.2.1; Fig.2.2)は，直径30cmの正８角形のプラットフォームとそこから等角度で放射状にのびる８本のアーム（長さ50cm，幅10cm）から構成されており，実験室の床面から50cm離して設置した．プラットフォームと各アームの床面には厚さ0.5cmの白色アクリル板を敷いた．また各アームの側面を高さ5cmの透明アクリル板で囲み，被験体の落下を防止した．さらに被験体がプラットフォームに戻らずに隣接したアームに飛び移ることを防ぐために，プラットフォームの接合部分から12cmの長さのところまで，アクリル板の高さを20cmにした．各アームの先端にはプラスチック製の餌皿（直径１cm，深さ0.5cm）を置いた．プラット

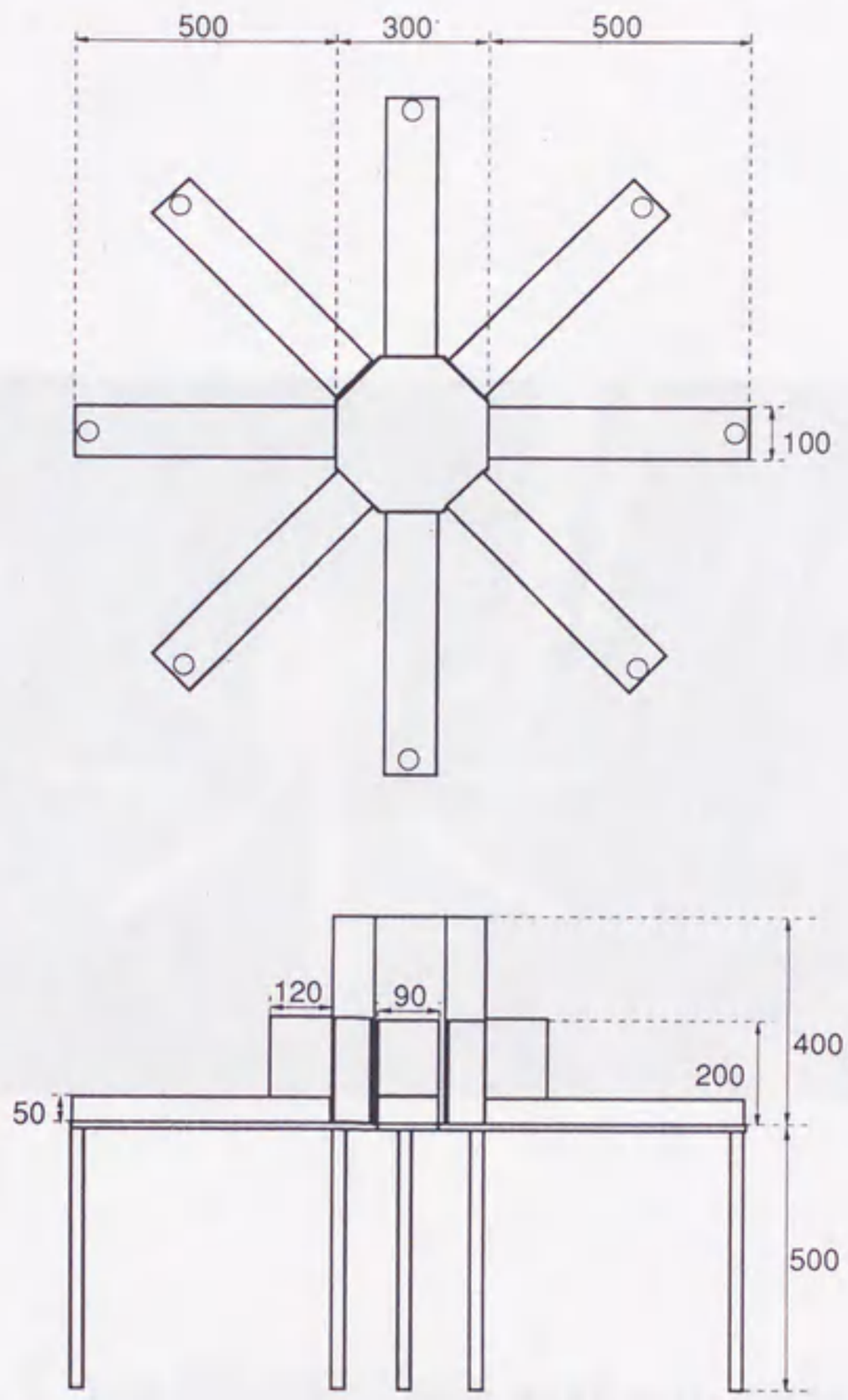


Fig. 2. 1　Schematic drawing of the elevated radial eight-arm maze used in Experiement 1.

Numbers in the drawing indicate length in millimeter.

Fig. 2. 2　The elevated radial eight-arm maze used in Experiement 1.

フォームの外周部分には高さ20cm，幅９cmの８枚のギロチンドアを高さ40cmの枠に組み込んで設置した．これらのドアは装置から約150cm離れたところから実験者によって操作された．この装置はプラットフォームの直上約200cmに位置する２本の蛍光灯によって照明され，プラットフォーム上の照度は約230lxであった．実験室内には迷路外手がかりとなりうる事物（机やテレビモニター）が実験期間中一定の位置に置かれた．装置上の被験体の行動は，プラットフォームの直上約100cmに設置したビデオカメラによってモニターされた．廊下式迷路(Fig.2.3; Fig.2.4)は，上述の高架式迷路のプラットフォームとギロチンドアに高さ30cmの側壁のついた８本のアーム（長さ50cm，幅10cm）を連結したもので，それを床上に設置した．プラットフォームの直上約100cmの位置にビデオカメラを設置し，迷路上の被験体の行動をモニターした．照明にはビデオカメラに取り付けた24wの白熱電球のみを用いた．プラットフォーム上での照度は約30lxであった．また，実験者の位置は高架式迷路の場合と同じであった．

手続き　被験体の訓練は５日間の馴致訓練と10日間の自由選択課題から構成された．馴致訓練は個体飼育開始後15日目から開始された．この期間各群の被験体には，１日20分間の装置内自由探索と装置上に蒔かれたペレット（Holton Industries Company社製，45mg）の自由摂食を，それぞれの迷路で行わせた．１日の訓練が終了した後，被験体は直ちに個体ケージに戻され，体重維持用の餌が与えられた．馴致訓練終了の翌日から各被験体には１日１試行の自由選択課題を10日間行わせた．試行開始前に各アームの餌皿にペレットを１粒ずつ置き，ギロチンドアが閉じられたプラットフォーム上に被験体を置いた．その約10秒後にすべてのドアを同時に開いて，被験体に自由選択を行わせた．プラットフォームに被験体を置くときには，その頭部の向きが毎試行で異なるようにした．１回のアーム選択は，被験体がその四肢をアーム上にのせて，アームの中間

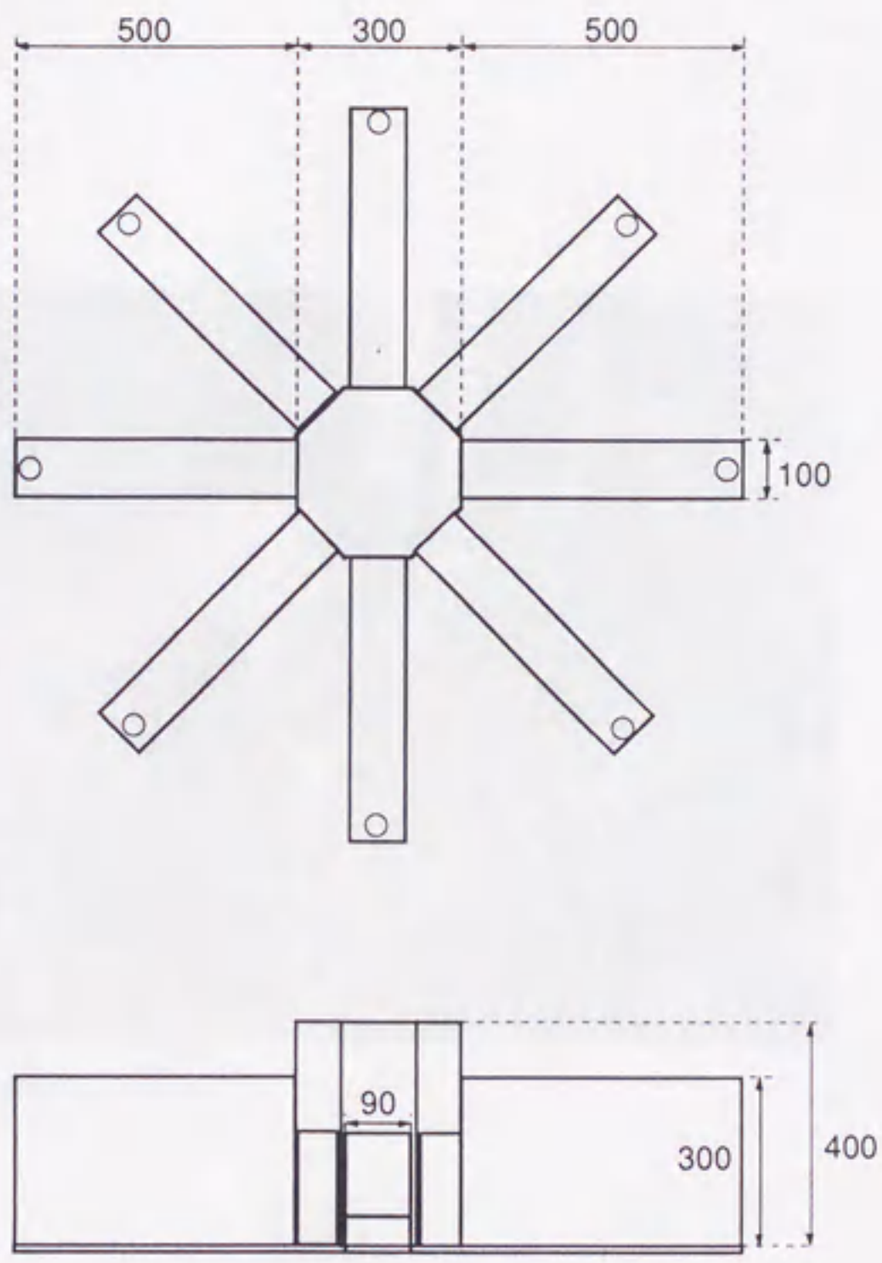


Fig. 2. 3　Schematic drawing of the alley radial eifht-arm maze used in Experiement 1.

Numbers in the drawing indicate length in millimeter.

Fig. 2. 4　The alley radial eight-arm maze　used in Experiement 1.

地点を通過することと定義した．被験体がすべてのアームを選択しプラットフォームに戻ってくるか，試行開始から15分間経過した時点で1試行を終了とし，ギロチンドアを閉じて，被験体を個体ケージに戻した．

データ解析　各群の被験体の選択行動を比較するために以下に示す3つの指標を用いて分析した．a)正選択：試行開始後8回のアーム選択における未選択アームへの進入．b)誤選択：既選択アームへの再進入．c)（アーム）選択角度：連続する2選択で進入したアーム間の角度．第2選択以降のすべてのアーム選択ついて求めた．直前に進入したアームへその直後に再進入した場合は0度，隣接したアームに進入した場合は45度と定義した．同様に直前に選択したアームの2つ隣り，3つ隣り，4つ隣り（向かい側）のアームに進入した場合にはそれぞれ，90度，135度，180度と定義した．

2.1.3. 結　果

馴致訓練開始当初，数匹の被験体はプラットフォームからアーム上へまったく移動しなかったが，馴致訓練終了時にはすべての被験体が15分以内に8本のアームに進入してペレットを摂食するようになった．また自由選択課題の全試行において，すべての被験体は試行開始後15分以内に8本のアームに進入してペレットを摂食した．

自由選択課題の第1試行における各群の平均正選択数は，OP群で6.92回(SD=.64)，EN群で6.33回(SD=.75)であった．この値はいずれもEckerman (1980)によって求められたチャンスレベルの正選択数（5.61回）よりも高い値であった．またOP群の平均正選択数は，第3試行以降のすべての試行で7回以上であった．一方EN群の平均正選択数は，どの試行においても7回未満の値であった．Fig.2.5の左側のパネルには，5試行を1ブロックとして各群の平均正選択数を示した．群×ブロックの2元配

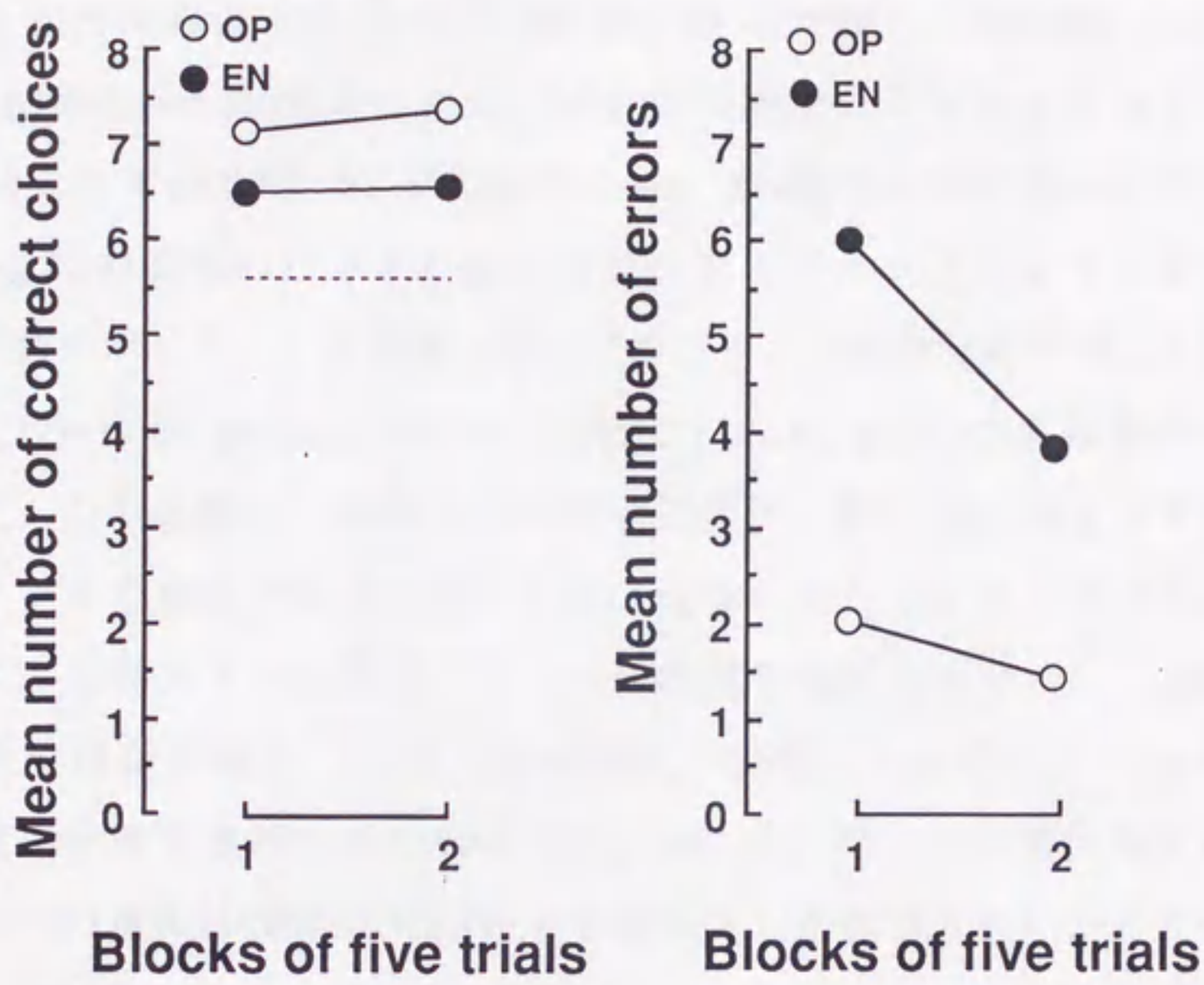


Fig. 2. 5 Mean number of correct choices (left) and errors (right) for each block of five trials.

Dotted line in the left panel indicates the chance level of correct choices (5.61).

置の分散分析を行ったところ，群の主効果(F(1,22)=17.74, p<.01)が有意であった．またブロックの主効果は有意傾向であった(F(1,22)=3.47, .05<p<.10)．この結果は，OP群の平均正選択数が一貫してEN群よりも高く，ブロック２で両群の値が増加したことを示している．

第１試行における各群の平均誤選択数はOP群で3.00回(SD=2.45)，EN群で8.67回(SD=5.58)であったが，試行数の増加にともなって減少し，最終第10試行ではOP群で1.67回(SD=1.44)，EN群で4.75回(SD=2.77)となった．Fig.2.5の右側のパネルには，５試行を１ブロックとして各群の平均誤選択数を示した．２元配置（群×ブロック）の分散分析を行った結果，群(F(1,22)=19.68, p<.01)とブロック(F(1,22)=17.52, p<.01)の主効果が有意であった．この結果は，OP群の平均誤選択数が一貫してEN群よりも低く，ブロック２で両群の誤選択数が有意に減少したことを示している．

次に，２群のアーム選択パターンの特徴を検討するために，10試行中の分析可能な全選択（OP群：1049選択，EN群：1415選択）における選択角度の分布を求め，その結果をFig.2.6に示した．なお選択角度０度のアームへの進入はOP群の被験体で１回のみしか観察されなかったため，分析からは除外した．この図に示されたように，どちらの群においても選択角度90度のアームの選択率が最も高かった（OP群，43.0%；EN群，38.2%）．

この選択角度の分布の偏りに関して，各群の選択角度の分布と被験体がランダムな選択を行った場合の期待値(Olton & Samuelson, 1976)とをカイ２乗検定によって比較した．この期待値は，ラットが直前の選択で進入したアームにその直後の選択ではほとんど進入しないという特徴を考慮し，その確率を０と仮定し，さらにそれ以外の７本のアームのいずれかに進入する確率は等しいと仮定して計算された．その場合，選択角度が45度，90度，135度，180度のアーム選択の出現確率は，28.6%，28.6%，28.6%，14.3%となる．

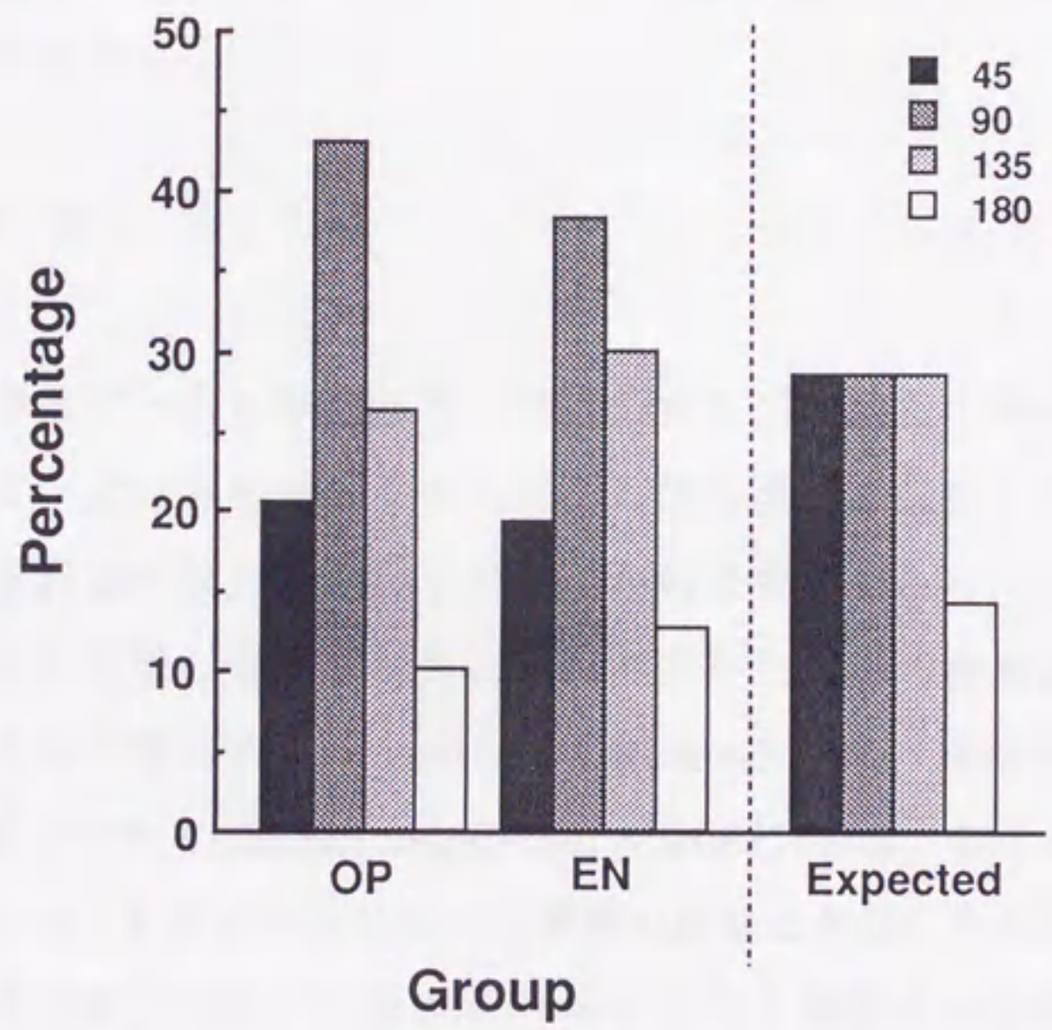


Fig. 2. 6 Distribution of arm-choice angles for each group.

カイ２乗検定の結果，いずれの群においても選択角度の分布の偏りは有意であった（OP群，$\chi^2(3)=53.25, p<.01$；EN群，$\chi^2(3)=46.77, p<.01$）．さらに２群間の分布を同様のカイ２乗検定によって比較した結果，有意差が認められた($\chi^2(3)=8.95, p<.05$)．以上の分析結果から，２群の被験体のアーム選択は直前に選択したアームから90度の位置にあるアームに対して期待値以上の確率で行われ，この傾向はOP群でより顕著であったことが示唆される．

2.1.4. 考　察

本実験ではアームに側壁を取り付け，さらに実験室の照度を落とすことによって，迷路外手がかりが利用不可能な場面を設定した．そこでのラットの選択効率は，迷路外手がかりが利用可能であった高架式迷路での選択効率と比較して有意に低いものであった．この結果は，アーム全体をトンネルで覆ったり(Mazmanian & Roberts, 1983)，迷路外手がかりの位置を移動させたり(Suzuki, Augerinous, & Black, 1980)することによって，迷路外手がかりを利用不可能にした実験の結果と類似したものであった．さらに，本実験と同様に，高架式と廊下式の２種類の放射状迷路におけるマウスの選択行動を比較したPico & Davis (1984)の研究においても，廊下式迷路における課題習得が相対的に遅れるという結果が示されている．これらの結果はいずれも，迷路外の視覚情報が選択効率に影響を及ぼしていることを示している．

しかし本実験では，正選択数に群間差が認められたものの，EN群の正選択数は訓練開始当初からチャンスレベル以上であり，訓練後半で上昇する傾向が認められた．さらに，EN群のみでなく，迷路外手がかりが利用可能であったOP群においても，選択角度90度のアームに連続して進入する反応連鎖の傾向が認められた．これらの結果から，ラットの

効率的なアーム選択は迷路外視覚情報のみを手がかりとして行われるのではないことが示唆される．初期の研究(e.g., Olton & Samuelson, 1976)では，ラットが課題解決に用いている方略は定型的な反応連鎖方略でないことが示されているが，本実験の結果は必ずしもそれを支持するものではなかった．また前述のPico & Davis (1984)の研究では，廊下式迷路における選択行動にのみ反応連鎖傾向が認められているが，この点においても本実験の結果は異なっていた．

本実験で示されたOP群の反応連鎖傾向とEN群のチャンスレベル以上の正選択のふたつの結果に関しては，実験手続きの特徴が関係しているものと考えられる．自由選択課題の試行開始時にはすべてのアームに報酬が置かれ，試行中に被験体の選択行動がギロチンドアの操作によって妨害されることはない．したがって，単純な選択パターンによってアームに進入した場合にも，チャンスレベル以上の確率で未選択アームに進入することは可能である．

例えば，一定の方向（時計回り，半時計回り）に隣接したアームを選択していけば，迷路のアーム数に関係なく最小の選択回数ですべての報酬を摂食することができる．また選択角度90度のアーム（直前に進入したアームから２つ目のアーム）に連続して進入する場合，８アームの迷路では４回目の選択で第１選択のアームに再び遭遇することになる．しかし，この第１選択のアームへの再進入を回避し，その隣にあるアームから再び同様のパターンに基づいた選択を行えば，８回の選択ですべてのアームに進入することができる．したがって，すべてのアームに報酬が置かれるという事態特性と，未選択アームに進入するという課題解決ルールが理解されていれば，反応連鎖に基づくアーム選択を行っても効率的な課題解決は可能となる．

さらに，反応連鎖によるアーム選択は，認知的効率性の観点からも有効な行動方略であるといえる．空間記憶に基づいて効率的なアーム選択

を行うためには，既に進入したアームを試行中記憶しておかなければならない．しかし，反応連鎖に依存した選択を行う場合，必ずしも既選択アームのすべてを記憶する必要はないといえる．隣接アームの連続選択を行う場合，１度進入したアームをまったく記憶していなくとも最小の選択回数ですべてのアームに進入することができる．また選択角度90度のアームに連続して進入する場合でも，上記のように第１選択のアームのみを記憶しておけば誤選択は生じない．したがって，反応連鎖方略を用いたアーム選択は，既選択アームをすべて記憶する方略と比較して，記憶すべきアーム数が少なくて済むという意味において記憶負荷の小さい方略であるといえる．

しかし本実験の結果のみから，ラットが課題要求を理解したうえで，記憶負荷の小さい反応連鎖方略を用いていたと結論づけることはできない．なぜなら，他の先行研究と比較しても本実験の訓練試行数は10試行と少なく，ラットが課題要求を理解し，空間記憶を完成させるために十分な試行数であったとはいえない．また自発的交替課題や採餌場面におけるラットの行動特性を考慮すると，既選択の場所を避けて未選択の場所を選択することを要求する自由選択課題は，解決容易な事態であったことが推測される．したがって，ラットの行動方略決定過程や，空間記憶に基づいた選択行動の特徴を検討するためには，強制選択や選択遅延の手続きを用いて課題解決が困難な事態を設定し，訓練試行数を増やして行動を観察する必要があると考えられる．

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

2.2.1. 問　題

実験１では，迷路外視覚手がかりがアーム選択効率に影響を及ぼすことが示された．迷路外手がかりが利用可能であったOP群の選択効率は，利用不可能であったEN群よりも有意に高いものであった．しかしそのEN群の選択効率はチャンスレベル以上の値であった．さらに迷路外手がかり条件の違いにかかわらず，ラットの選択行動には特定の位置にあるアームに頻繁に進入する反応連鎖の傾向が認められた．

すべてのアームに報酬を配置する自由選択課題では，迷路外手がかりに依存したアーム選択を行わなくとも，反応連鎖に基づいた選択を行うことによって報酬のあるアームに進入することは可能である．このような特徴から，自由選択課題の手続きはラットにとって解決容易な事態であるといえる．

Olton, Collison, & Werz(1977)は，こうした自由選択課題の問題点を考慮し，反応連鎖に基づいたアーム選択を妨害した事態でのラットのアーム選択効率を検討している．かれらはラットが１回のアーム選択を終えるごとに，ギロチンドアを閉めてプラットフォーム上にラットを20秒間閉じこめる手続きを用いた．しかしそのような事態と通常の自由選択課題における選択効率に有意な差は認められなかった．この結果からOlton(1979)は，ラットは反応連鎖が利用できない事態においても効率的なアーム選択が可能であることを指摘している．しかし，Oltonら(1977)の実験においても，アームの進入順序までを実験者が操作することは不可能であった．したがって，空間記憶に基づいたラットの課題解決能力を正確に把握するためには，より精密な事態設定が必要とされる．

そこで本実験では，実験者がアームの進入順序を操作することによっ

て反応連鎖の発現を妨害することが可能な強制選択(forced-choice)の手続きを用いて，ラットのアーム選択効率を検討した．この手続きによる訓練は，強制選択とその後の自由選択によって１試行が構成されており，強制選択でラットが進入するアームは実験者によって決定される．そのため，自由選択で反応連鎖方略を用いてアーム選択を行ったとしても，課題解決は不可能である．さらに強制選択と自由選択の間には選択遅延時間が挿入されるため，遅延後に正確なアーム選択を行うためには，遅延前に進入したアームをすべて記憶しておく必要がある．本実験では，実験１と同様の自由選択課題終了後に，被験体を遅延前選択が自由選択である群と強制選択である群に分け，両者の遅延後の選択効率（課題成績）を比較した．

2.2.2.　方　法

被験体　約90日齢の実験経験のないWistar系のアルビノラットの雄18匹を用いた．これらの被験体を馴致訓練開始14日前から個体ケージで飼育して食餌量を制限した．被験体の体重は自由食餌時の約85%に維持された．体重維持用の餌は毎日の訓練終了後に与えた．水は，個体ケージに取り付けられた給水瓶から自由に飲水させた．

装　置　実験１で使用した高架式迷路を用いた．実験室での配置，迷路外手がかりとビデオカメラの位置も実験１と同様であった．

手続き　被験体の訓練は，５日間の馴致訓練と10日間の自由選択課題，そして15日間の遅延挿入課題から構成された．馴致訓練と自由選択課題の手続きは実験１と同一であった．自由選択課題終了後，10試行での平均正選択数を指標として，被験体を遅延前強制選択(Forced)群と遅延前自由選択(Free)群に，カウンターバランスして９匹ずつ分割した．被験

体にはその翌日から，１日１試行の遅延挿入課題を15日間行わせた．この課題では試行開始前に各アームの餌皿にペレットを１個ずつ入れ，被験体をギロチンドアの閉じられたプラットフォーム上に置いた．Forced群の試行では，異なった４本のアームのドアを順次開いて，被験体をそれらのアームに進入させてペレットを摂食させた．この強制選択でラットを進入させるアームは試行ごとに変えられた．４回目の強制選択を終えて，被験体がプラットフォームに戻ってきたところで，ギロチンドアを閉めて２分間の選択遅延時間をおいた．その後，すべてのアームのドアを同時に開き，被験体が遅延前に未選択であった４本のアームに進入してペレットを摂食するまで，自由選択を行わせた．自由選択を終えて，被験体がプラットフォームに戻ってきた時点で１試行を終了とし，被験体を直ちに個体ケージに戻して体重維持用の餌を与えた．Free群の試行では，最初に８枚のギロチンドアを同時に開き，被験体が４本のアームへ進入するまで自由選択を行わせた．その後プラットフォームに被験体を２分間閉じこめ，Forced群と同様の自由選択を行わせた．

データ解析　２群の被験体の選択行動は，遅延後の自由選択について，以下に示すふたつの指標に基づいて分析された．a)正選択：遅延前に未選択であったアームへの最初の進入．b)誤選択：遅延前に１度進入したアーム，または遅延後に１度進入して既にペレットを摂食したアームへの再進入．

2.2.3.　結　果

Free群のすべての被験体は，各試行の遅延前自由選択において，４回の選択のみで異なった４本のアームに進入した．したがってForced群を含むすべての被験体の遅延前選択回数は，全試行において４回であった．

Fig.2.7には，１試行における平均正選択数（左側のパネル）と平均誤選択数（右側のパネル）を５試行を１ブロックとして示した．平均正選択数のグラフに示された点線は，ランダムな選択を行った場合のチャンスレベルの正選択数(1.79)を示している．この期待値はBeatty & Schavalia (1980)の研究で計算されたものである．ブロック１における２群の平均正選択数は，どちらもチャンスレベル以上であった．

各群の平均正選択数について，群×ブロックの２要因の分散分析を行ったところ，群とブロックの交互作用($F(2,32)=4.96$, $p<.05$)が有意であった．単純主効果の分析を行ったところ，各群でのブロック差が有意であった（Free群，$F(2,32)=4.90$, $p<.05$；Forced群，$F(2,32)=5.38$, $p<.05$）．テューキー法による多重比較の結果，Forced群ではブロック２，Free群ではブロック３における正選択数の有意な増加傾向が認められた($p<.05$).

平均誤選択数についても，群×ブロックの２要因の分散分析を行ったところ，ブロックの主効果が有意であり$F(2,32)=9.10$, $p<.01$)，群とブロックの交互作用には有意傾向が認められた($F(2,32)=3.00$, $.05<p<.10$)．単純主効果の分析を行ったところ，各群でのブロック差が有意であった（Forced群，$F(2,32)=8.68$, $p<.01$；Free群，$F(2,32)=3.41$, $p<.05$）．テューキー法による多重比較の結果，Forced群ではブロック２，Free群ではブロック３における誤選択数の有意な減少傾向が認められた($p<.05$).

2.2.4. 考　察

自由選択課題を用いた実験１では，ラットの選択行動には反応連鎖の傾向が認められたが，本実験では遅延挿入によってアーム選択が一時的に中断されたので，全選択を反応連鎖に基づいて行うことは不可能であった．このことは遅延前選択が強制選択であったForced群のみでなく，自由選択であったFree群についてもあてはまる．したがって，ラットが

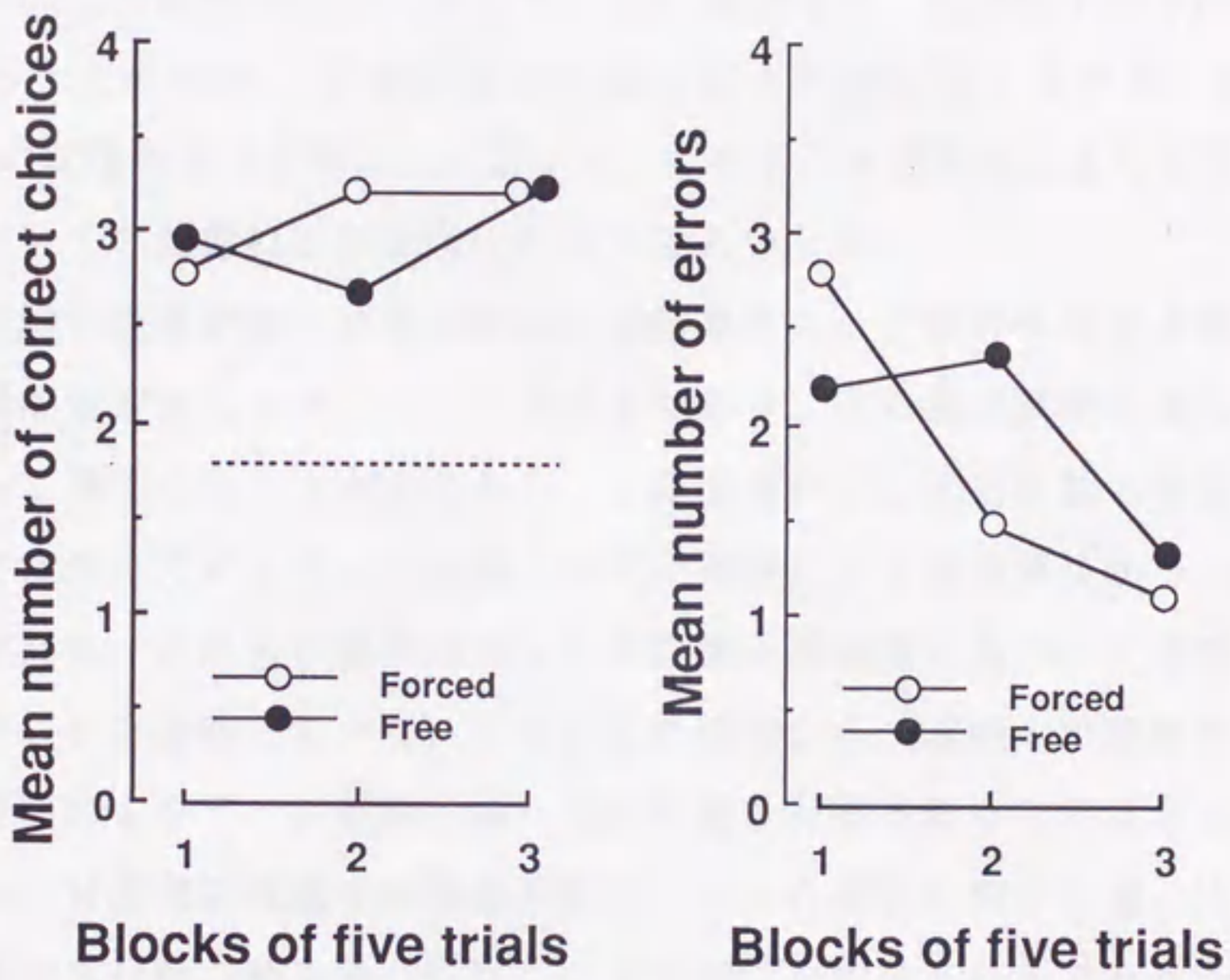


Fig. 2. 7 Mean number of correct choices (left) and errors (right) for each block of five trials.

Dotted line in the left panel indicates the chance level of correct choices (1.79).

遅延後の自由選択場面で効率的なアーム選択を行うためには，遅延前に進入したアームを遅延時間中記憶しておく必要があった．また遅延前に進入したアームは，実験者によってコントロールされたForced群だけでなく，Free群でも毎試行で一定ではなかった．そのため，遅延前選択アームについての記憶は当該一試行でしか有効でなく，毎試行で効率的な選択を行うためには，記憶情報を更新することが必要とされた．Honig (1978)の記憶成分の分類にしたがえば，このような遅延前に進入したアームについての記憶は作業記憶に相当するといえる．

本実験の正選択数と誤選択数の分析結果から，２群の平均正選択数は訓練開始当初からチャンスレベル以上であり，その値は訓練の進行にともなって増加したことが示された．また誤選択数は正選択数の増加と同期して減少していった．本実験では反応連鎖による課題解決が不可能であったため，これらの結果はラットが作業記憶情報に基づいて課題を遂行したことを意味している．さらにこの結果から，実験１で観察された反応連鎖によるアーム選択が唯一遂行可能な行動方略なのではなく，ラットは，自由選択課題や強制選択課題といった課題手続きの違いに応じて，適切な行動方略を使い分けている可能性が示唆されるであろう．

２群の選択効率には試行経過にともなう上昇傾向が認められたが，その時期には違いがみられた．Forced群ではブロック２で有意な正選択数の増加と誤選択数の減少が認められたが，Free群で同様の傾向がみられたのはブロック３であった．この違いが生じた原因について本実験の分析結果から考察を行うことは難しいが，ひとつの可能性としてFree群の反応連鎖への固執傾向が指摘される．実験１において反応連鎖の特徴として指摘された選択角度90度のアームへの進入率を，Free群の遅延前選択と遅延後選択について算出し，訓練全体での平均値を求めると，それぞれ47.7%と42.7%であった．この値は実験１で示したランダムに選択が行われた場合の期待値(28.6%)よりも高いものであった．またFree群の

遅延後選択における進入率は，Forced群の遅延後選択における選択角度90度のアームへの進入率(35.3%)と比較しても明らかに高かった．このような選択角度90度のアームへの進入固執傾向は課題習得を阻害するものであり，それが原因となってFree群の選択効率の上昇が遅れたものと考えられる．

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[1]

2.3.1.　問　題

一般的な放射状迷路課題では，本研究の実験1や実験2のように，食餌量を制限して操作的に摂食動因を高めた被験体を用い，適切なアーム選択（未選択アームへの進入）に対して報酬を与える手続きがとられる．このような実験手続きは他の迷路課題と共通したものであり，そのような事態での遂行行動は摂食動因に基づく採餌行動として理解することもできる．

しかし従来の研究では，食餌制限と報酬配置といった操作は，単に基本的な実験手続きのひとつと見なされる傾向が強かった．特に放射状迷路課題は元来ラットの空間記憶を研究するために開発されたという経緯をもつため，食餌制限や報酬配置を独立変数として実験計画に組み込み，その影響を体系的に検討する研究は非常に少なかった．しかし，ラットの迷路行動には生態採餌場面における行動方略が反映されたり（藤田，1988），摂食動因の上昇が迷路探索行動の頻度を増加させる（藤田，1958）可能性も指摘されている．したがって，放射状迷路課題におけるラットの選択行動を総合的に分析するためには，食餌制限や報酬の影響を検討する必要があるものと考えられる．

Olton & Schlosberg(1978)の実験では，毎選択ごとにアームにペレットを補充し，常にすべてのアームに報酬が配置された条件下での食餌制限を受けたラットの選択行動が分析されている．そこでは必ずしも報酬摂食のために未選択アームに進入することは要求されないが，ラットのアーム選択には既選択アームへの再進入を回避して未選択アームに進入する

---

[1] 本実験は，Haga(1995)で報告した内容に加筆・修正を加えたものである．

傾向が認められた．またWalker & Olton(1979)の研究では食餌制限を受けたラットを用いて，課題でまったく報酬が与えられない場面でのアーム選択行動が分析されている．この場合でもラットは未選択のアームに進入する傾向を示し，その選択効率は報酬が与えられた場合と同等のものであった．さらに食餌制限を受けていないラットの選択行動を分析したFitzGerald, Isler, Rosenberg, Oettinger, & Bättig(1985)の研究においても同様の結果が示されている．これらの結果はラットの選択効率に報酬の有無は直接的に影響を及ぼさないことを示唆している．

Timberlake & White(1990)は，食餌制限と報酬配置がラットのアーム選択行動に及ぼす影響を検討しているが，上記の3研究とは異なった結果が報告されている．報酬の有無が単独では選択効率に影響を及ぼさないことは確認されたが，食餌制限を受けたラットの選択効率は食餌制限を受けなかったラットよりも有意に高くなることが示された．また食餌制限を受けたラットのアーム選択には，隣接アームへ頻繁に進入する反応連鎖の傾向が認められた．このような結果から，Timberlake & White(1990)は，ラットのアーム選択効率は食餌制限によって喚起される反応連鎖の程度に依存することを指摘している．

以上のように，食餌制限と報酬がラットの選択行動に及ぼす影響を検討した実験結果には必ずしも一貫性は認められない．また上記の各研究では，食餌制限の有無と報酬の有無を組み合わせた4条件がひとつの実験に組み込まれいないため，詳細な条件間比較が不可能であるといった欠点が指摘される．Timberlake & White(1990)の実験においても，「食餌制限なし／報酬あり」の群が設定されておらず，完全な2要因（食餌制限×報酬配置）計画の実験とはいえない．

そこで本実験では，食餌制限と報酬配置の条件を操作して4つの実験群を設けて，選択効率の推移と反応連鎖への依存度の観点から各群の選択行動を比較した．選択効率の比較のための指標として，正選択数（未

選択アームへの進入回数）のみでなく，誤選択数（試行終了までの既選択アームへの進入回数）も用いた．また反応連鎖への依存度を検討するために，連続する２選択で進入したアーム間の角度（選択角度）の分布を求め，その分布を群間で比較した．

2.3.2. 方　法

被験体　約70日齢の実験経験のないWistar系のアルビノラットの雄28匹を用いた．これらの被験体を馴致訓練開始14日前に，食餌制限あり／報酬あり(Deprived-Rewarded; DR)群，食餌制限あり／報酬なし(Deprived-Unrewarded; DU)群，食餌制限なし／報酬あり(Nondeprivded-Rewarded; NR)群，食餌制限なし／報酬なし(Nondeprivded-Unrewarded; DU)群にランダムに７匹ずつ分割し，それ以降は個体ケージで飼育した．DR群とDU群の被験体は実験期間中食餌量を制限し，体重は自由食餌時の約85%に維持された．この２群の体重維持用の餌は毎日の訓練終了直後に与えられた．すべての被験体は実験期間中各個体ケージに取り付けられた給水瓶から自由に飲水することができた．

装　置　実験１と実験２で使用した高架式放射状迷路を用いた．実験室での配置，迷路外の事物とビデオカメラの位置も実験１と同様であった．

手続き　被験体の訓練は，５日間の馴致訓練と15日間の自由選択訓練から構成された．馴致訓練では，個体ケージでの飼育開始後15日目から１日20分間の装置内自由探索をすべての被験体に行わせた．被験体はギロチンドアがすべて開けられたプラットフォーム上に１匹ずつ置かれ，装置全体を自由に探索させた．装置探索後DU群とNU群の被験体は直ちに個体ケージに戻された．DR群とNR群の被験体は自由探索後ギロチンドアがすべて閉じられたプラットフォーム内に入れられ，30個のペレット

（Holton Industries Company社製，45mg）の摂食訓練を５分間行わせた．馴致訓練終了の翌日から各被験体には１日１試行の自由選択訓練を15日間行わせた．DR群とNR群の試行では，試行開始前に各アームの餌皿に馴致訓練と同じペレットを１粒ずつ置いた．そしてギロチンドアが閉じられたプラットフォーム上に被験体を置き，その約10秒後にすべてのドアを同時に開いて被験体に自由選択を行わせた．DR群とNR群の被験体は，８本のアームを選択し先端にあるペレットをすべて摂食することが要求された．また，DU群とNU群の被験体は，８本すべてのアームを選択することのみが要求された．被験体がすべてのアームを選択しプラットフォームに戻ってくるか，試行開始から15分間経過した時点で１試行を終了し，ギロチンドアを閉じて被験体をケージに戻した．

データ解析　各群の被験体の選択行動を比較するために，以下に示す３つの指標を用いて分析を行った．a)正選択：試行開始後の８回の選択における未選択のアームへの進入．b)誤選択：既選択のアームへの再進入．c)（アーム）選択角度：連続する２選択で進入したアーム間の角度．第２選択以降の全選択について求めた．直前に進入したアームへ直後に再進入した場合には０度，隣接したアームに進入した場合には45度と定義した．同様に直前に選択したアームの２つ隣り，３つ隣り，４つ隣り（向かい側）のアームに進入した場合にはそれぞれ，90度，135度，180度とした．

2.3.3.　結　果

自由選択訓練の第１試行から最終の第15試行まで，すべての被験体は15分以内に８回以上のアーム選択を行い，DR群とNR群の被験体は８個すべてのペレットを摂食した．

Fig.2.8には１試行の平均正選択数と平均誤選択数を群ごとに示した．

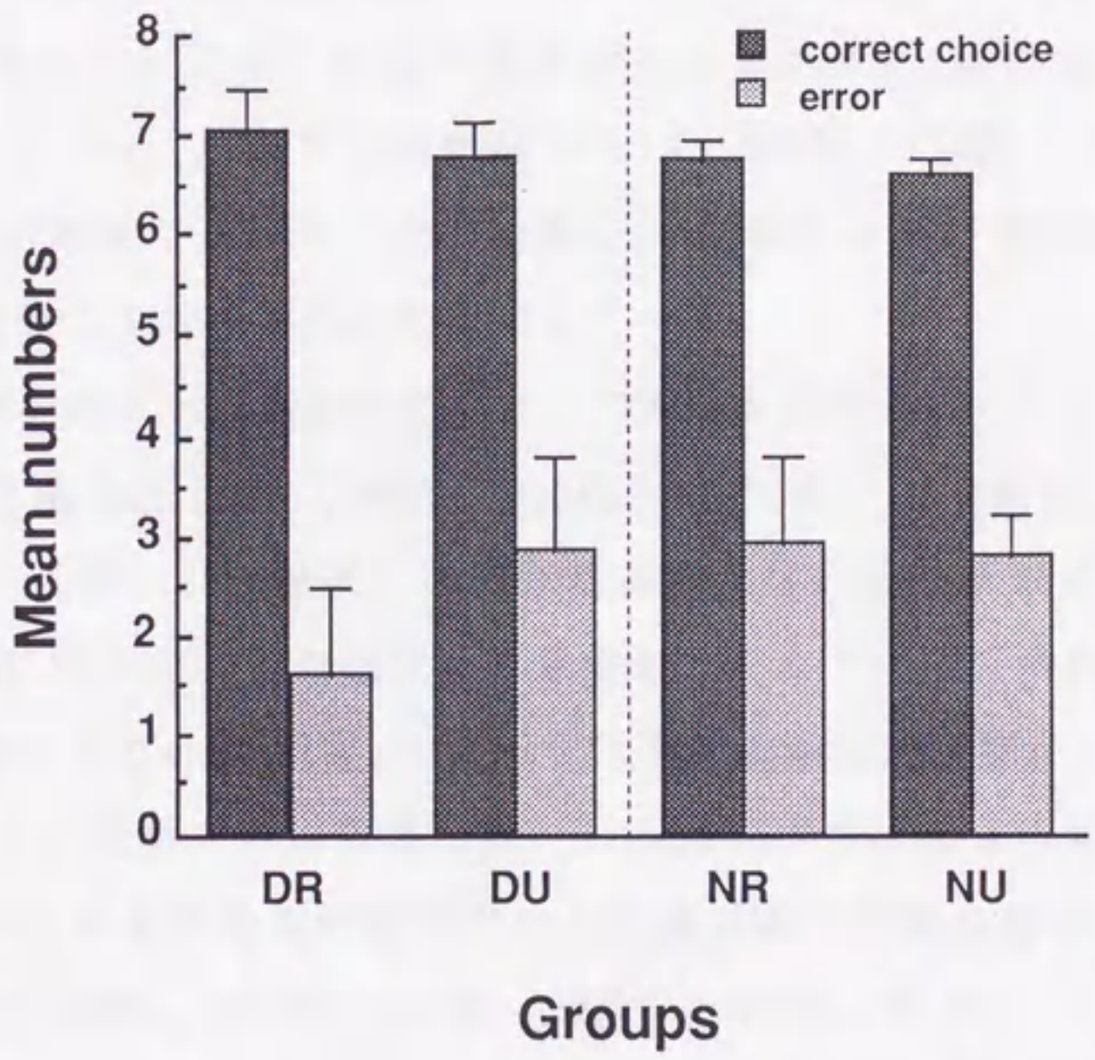


Fig. 2. 8 Mean number of correct choices and errors with standard deviation, for each group.

各群の平均正選択数は，Eckerman(1980)によって求められた期待値(5.61)よりも高かった．平均正選択数における食餌制限と報酬の影響を検討するために，２元配置の分散分析を行ったところ，主効果および交互作用とも有意差は認められなかった．同様の分散分析を平均誤選択数についても行ったところ，食餌制限の主効果($F(1,24)=4.58$, $p<.05$)と交互作用($F(1,24)=4.64$, $p<.05$)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，試行で報酬が与えられたDR群とNR群の差($F(1,24)=9.22$, $p<.01$)，および食餌制限を受けたDR群とDU群の差($F(1,24)=8.34$, $p<.01$)が有意であった．この結果は，DR群の平均誤選択数が他の3群よりも有意に少なかったことを示している．

次に，各群のアーム選択のパターンの特徴を検討するために，15試行中の分析可能な全選択（DR群，912選択；DU群，1037選択；NR群，1046選択；NU群，1029選択）における選択角度の分布を求め，その結果をFig.2.9に示した．なお選択角度０度のアームへの選択頻度は各群で非常に低かったため（DR群，0選択；DU群，3選択；NR群，3選択；NU群，5選択），分析からは除外した．この図に示されたように，いずれの群においても選択角度90度のアームの選択確率が最も高かった（DR群，53.8％；DU群，37.8％；NR群，37.9％；NU群，34.8％）．選択角度の分布の偏りに関して，各群の分布率と被験体がランダムな選択を行った場合の期待値(Olton & Samuelson, 1976；実験１参照)とをカイ２乗検定によって比較した．カイ２乗検定の結果，いずれの群においても選択角度の分布の偏りは有意であった（DR群，$\chi^2(3)=135.94$；DU群，$\chi^2(3)=20.55$；NR群，$\chi^2(3)=24.46$；NU群，$\chi^2(3)=17.49$，いずれも$p<.01$）．

さらに，各群で最も選択が集中した選択角度90度のアーム選択率について，食餌制限×報酬の２元配置の分散分析を行ったところ，食餌制限の主効果($F(1,24)=11.08$, $p<.01$)，報酬の主効果($F(1,24)=11.52$, $p<.01$)，および２要因の交互作用($F(1,24)=15.46$, $p<.01$)が有意であった．交互作用につ

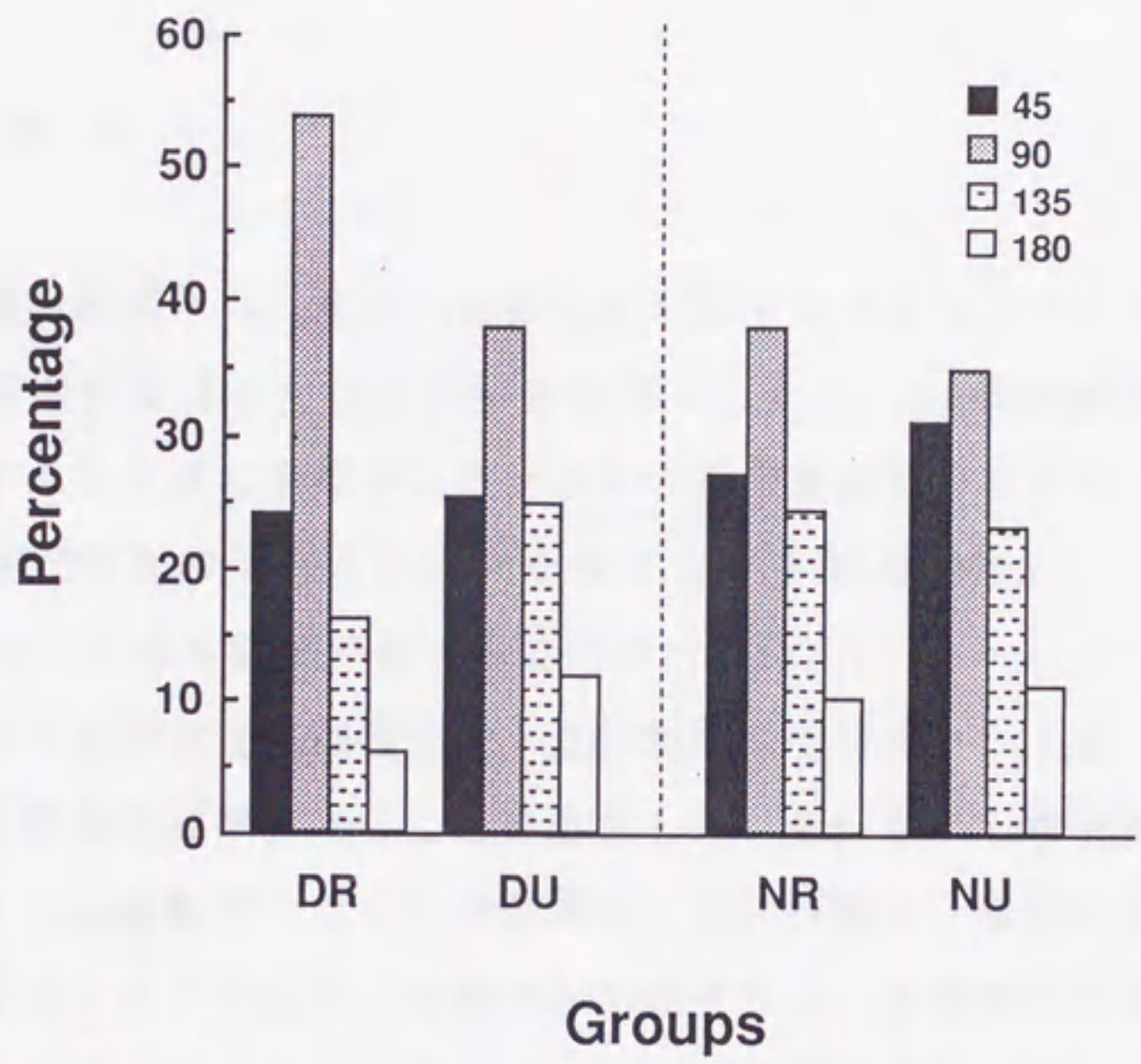


Fig. 2. 9 Distribution of arm-choice angles for each group.

いて，単純主効果の分析を行ったところ，報酬の与えられたDR群とNR群の差(F(1,24)=15.10, p<.01)，および食餌制限を受けたDR群とDU群の差(F(1,24)=15.46, p<.01)が有意であった．これらの分析結果は，DR群が，他の３群よりも選択角度90度のアーム選択を頻繁に行っていたことを意味している．

2.3.4. 考　察

本実験の結果から，４群の被験体とも明らかにチャンスレベル以上の確率で正選択を行ったことが示された．しかし，DR群の誤選択数は他の３群よりも有意に少なかった．さらに選択角度の分析から，４群とも選択角度が90度のアームに選択を集中させる傾向が強く，この傾向はDR群において最も顕著であったことが示された．

一般的な放射状迷路課題では，食餌制限を受けたラットに，アーム上の報酬を効率的に摂食することを要求している．しかし本実験の結果から，そうした場面でのラットの効率的な選択行動が，優れた空間記憶にのみ依存するものではない可能性が示唆される．本実験の結果は，被験体の選択行動に何の制限も加えない自由選択課題の場合，ラットの効率的なアーム選択には空間記憶のみでなく反応連鎖方略に基づいた選択パターンが寄与している可能性を示唆している．つまり単純な選択パターンの利用によって課題解決が可能である場合には，空間記憶（特に作業記憶）に依存する程度が低減することが示唆される．

食餌制限と報酬の交互作用効果について，Timberlake & White(1990)は，被験体が食餌制限を受けた場合には，課題での報酬の有無は選択効率に影響を与えないことを示している．しかし本実験では，食餌制限を受けた場合でも，報酬が与えられた群(DR)の誤選択数は報酬なしの群(DU)よりも少なかった．この結果は，食餌制限がなされた場合でも報酬の有無

が選択効率に影響を及ぼすことを示唆している．さらに，本実験では食餌制限を受けなかったラット（NR群とNU群）が，食餌制限を受けた他の２群のラットと同等の正選択数を示しており，これは食餌制限が施されなかった場合にも効率的な選択が可能であったことを示唆している．これらの結果は明らかにTimberlakeらの実験結果と異なるものである．

このような実験結果を解釈する際に，Cowan (1977)の提起した「パトロール行動」の概念を利用することは有効であると思われる．パトロール行動とは，ラットが環境内の未選択の場所を選択的に探索しながら，そこで生じた変化に注意を向ける行動と定義されている．そしてCowan (1977)は，その行動の頻度は環境への馴致度や食餌制限，そして報酬の有無の影響を受けないことを実験によって示している．また食餌制限を受けないラットの効率的な探索行動は，Uster, Bättig, & Nägeli (1976)やBättig & Schlatter (1979)の迷路実験でも確認されている．このような先行研究の結果を考慮すると，本実験で食餌制限を受けたDR群とDU群の被験体だけでなく，食餌制限を受けなかったNR群とNU群の被験体においても，迷路内の効率的な探索行動が可能であったことが推測される．

しかし，このような自発的な探索行動がすべての群の被験体で行われていたと仮定しても，誤選択数および反応連鎖方略依存度におけるDR群とDU群との有意差について説明することはできない．この点に関しては，連合学習の概念を用いて結果を解釈することが可能であろう．つまり，食餌制限によって摂食動因が喚起された場合に，未選択アームへの進入による正の強化（報酬）によって，既選択アームの回避と反応連鎖に基づくアーム選択が促進されたと考えられる．その結果，DR群では誤選択数が相対的に少なくなり，選択角度が90度のアームに選択を集中される傾向が強まったものと解釈される．

以上の考察から，食餌制限と報酬はラットの放射状迷路行動に相互作用的な影響を及ぼしている可能性が考えられる．さらにラットは空間記

憶のみに依存した選択行動を行っているのではなく，単純な反応連鎖方略によって課題を遂行していることが示唆される．

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[2)]

2.4.1.　問　題

自由選択課題の手続きを用いた実験 1 および実験 3 では，迷路外手がかりや食餌制限，報酬の条件差にかかわらず，ラットは訓練開始当初からチャンスレベル以上の効率的なアーム選択を行ったことが示された．さらにそのようなアーム選択は空間記憶にのみ基づいて遂行されるのではなく，単純な反応連鎖に依存して行われている可能性も示唆された．自由選択課題は反応連鎖を利用することによってもチャンスレベル以上の正選択は可能であり，記憶すべきアーム数を最小にできるという点においても有効な選択行動であるといえる．しかし実験 2 で示されたように，これらの結果はラットが空間記憶を利用した課題解決が不可能であることを直ちに意味しない．実験 2 では反応連鎖による解決が不可能な強制選択課題を用いたが，ラットはこの課題でも訓練開始当初からチャンスレベル以上の正選択を行い，その値は訓練試行数の増加にともなって上昇した．この結果は，ラットが空間記憶に基づいて既選択アームと未選択アームを弁別し，正確なアーム選択が可能であったことを示している．

これらの実験結果を総合すると，自由選択課題と強制選択課題のいずれにおいてもラットは効率的なアーム選択を行うことが可能であるが，課題解決には異なった行動方略を利用していることが示唆される．つまり，課題解決が容易な自由選択課題では反応連鎖方略を利用し，既選択アームを記憶することが要求される強制選択課題では空間記憶（特に作業記憶）を利用したアーム選択を行っている可能性が指摘される．

[2)] 本実験は，Haga(in press a)で報告した内容に加筆・修正を加えたものである．

そこで本実験では，このような課題要求と行動方略との関係について，より詳細に検討することを目的とした．実験２と同様の強制選択課題の手続きを用い，試行前半の強制選択回数を操作することで課題要求の異なる３条件（強制選択０回，３回，５回）を設定し，そこでのラットの選択行動を比較した．また，各条件における被験体の選択行動の試行間変化についても検討した．強制選択０回の条件の手続きは，実験１や実験３の自由選択課題と同じである．その他の２条件では，強制選択で進入したアームを試行中記憶しておくことが要求される点は共通であるが，記憶すべきアーム数が異なっている．

さらに，各条件での被験体の選択行動をより詳細に分析するために，正選択数とアーム選択角度の分布に加えて，アーム探索行動(arm investigation)の頻度をカウントし条件間での比較を行った．放射状迷路課題におけるラットのアーム探索行動を定量的に分析したのはBrown & Cook(1986)が最初である．彼らは，ラットがアーム進入前にプラットフォーム上から頭部をアーム上に出して行う探索行動に着目し，その行動の分析によってアーム選択の意志決定プロセスの解明を試みている．試行内の各選択におけるアーム探索行動の頻度を分析した彼らの実験では，未選択アーム数が少なくなった試行後半の選択において，その頻度が上昇することが示されている．この結果からBrown & Cook(1986)は，各アームの未選択と既選択の弁別が必要とされる場面でラットは，逐次的なアーム探索によって次選択で進入するアームを決定している可能性を指摘している．この指摘にしたがって本実験の結果を予測すれば，強制選択の回数が多い（遅延後の未選択アーム数が少ない）条件では，アーム探索行動の頻度は高くなることが考えられる．また，Brownとその共同研究者による一連の研究(Brown, 1992; Brown, 1993; Brown, Wheeler, & Riley, 1989)では，アーム探索頻度の試行間推移は検討されていない．そこで本実験ではその点に関しても分析を行い，正選択数とアーム選択角

度分布との関連性についても考察を加える．

なお，本実験以降の実験で用いた迷路は，そのサイズの点でこれまでの３実験と異なっている．プラットフォームの直径は30cmから35cmに，アームの長さは50cmから70cmに変更されている．したがってYoerg & Kamil(1982)が指摘しているように，アーム選択角度の分布にも変化が生じることが予測される（1.2.2.参照）．具体的には，プラットフォームのサイズが大きくなったため隣接アームへの進入が容易となり，選択角度の分布のピークは90度から45度へ変化することが考えられる．したがって本実験以降では，特に隣接アーム（選択角度45度のアーム）の選択率を，反応連鎖への依存度を評価するための指標として用いる．

2.4.2. 方　法

被験体　約90日齢の実験経験のないWistar系のアルビノラットの雄24匹を用いた．これらの被験体は12L:12Dの明暗サイクルが設定された飼育室内で個体飼育された．馴致訓練開始の14日前から被験体の食餌量を制限し，実験期間中その体重を自由食餌時の約80%に維持した．体重維持用の餌は毎日の訓練が終了した直後に与えた．水は各個体ケージに取り付けられた給水瓶から自由に飲水することができた．

装　置　Fig.2.10およびFig.2.11に示した８アームの高架式放射状迷路を用いた．この装置は正８角形のプラットフォーム（直径35cm）とそこから等角度で放射状にのびる８本のアーム（長さ70cm，幅10cm）から構成されており，実験室の床面から50cm離して設置された．被験体の落下を防ぐために，各アームの側面を高さ３cmの透明アクリル板で囲んだ．さらに被験体がプラットフォームに戻らずに隣接したアームに飛び移ることを防止するために，プラットフォームとの接合部から長さ12cmのところまではアクリル板の高さを20cmにした．各アームの先端

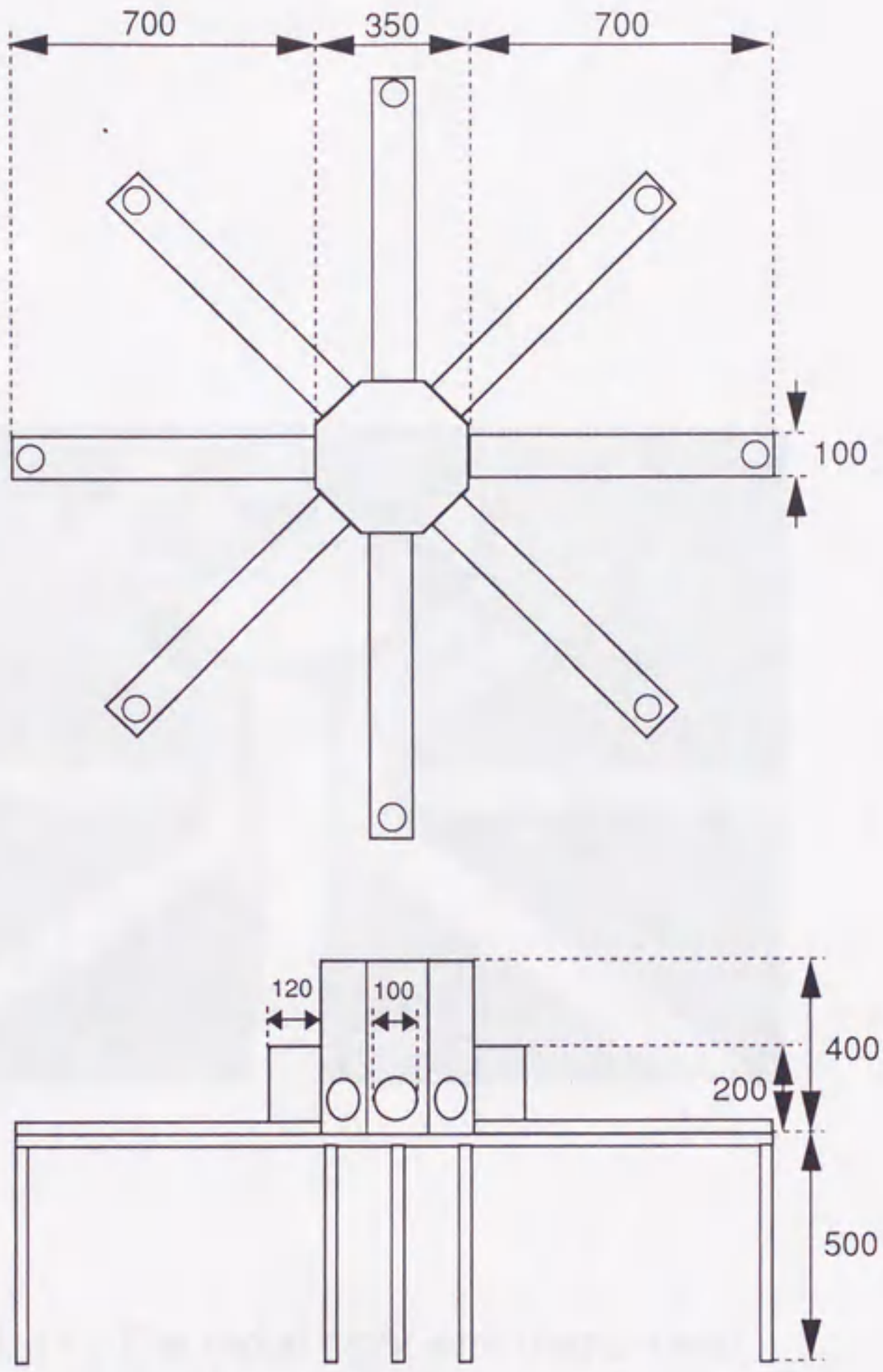


Fig. 2. 10　Schematic drawing of the elavated radial eight-arm maze used in Experiement 4.

Numbers in the drawing indicate length in millimeter.

Fig. 2. 11　The radial eight-arm maze used in Experiement 4.

にはプラスチック製の餌皿（直径1cm，深さ0.5cm）を取り付けた．プラットフォームの外周部分は8枚の白色アクリル板（高さ40cm，幅12cm）の壁で囲まれており，それぞれの板には装置の床面から高さ6cmの位置に直径10cmの穴が開けられた．これらの壁とプラットフォームの間には，白色発泡スチロール製のギロチンドア（高さ20cm，幅12cm）をアルミニウム製の枠（高さ40cm，幅12cm）に組込んで設置した．ギロチンドアの開閉は，装置から約100cm離れたところから実験者によって操作された．この装置は，幅220cm，奥行300cm，高さ250cmの実験室の中央に設置され，プラットフォームの直上約200cmのところから2本の蛍光灯によって照明された．実験室内には迷路外手がかりとなりうる物体（黒カーテン，黒白市松模様の板，机など）が，実験期間中固定された位置に置かれた．装置上での被験体の行動はプラットフォーム直上約100cmに設置されたビデオカメラ(SONY, CCD MC-10)によって録画された．

手続き　被験体の訓練は，5日間の馴致訓練と30日間の強制選択訓練から構成されており，毎日の訓練は明期の最終3時間（午後5時から午後8時）に行われた．馴致訓練では，食餌制限の開始後15日目から1日20分間の装置内自由探索およびペレット（室町機械社製，45mg）の自由摂食をすべての被験体に行わせた．装置上には約30個のペレットが散りばめられており，被験体はそれらを自由に摂食することができた．馴致訓練最終日においても1匹の被験体がまったくアーム走行を行わなかったため，この被験体を以降の訓練試行から除外した．馴致訓練が終了した時点で残りの23匹の被験体をランダムに，0Fo/8Fr群(n=8)，3Fo/5Fr群(n=8)，5Fo/3Fr群(n=7)の3群に分割し，翌日から1日1試行の強制選択訓練を30日間行った．試行開始前に各アームの餌皿にペレットを1個ずつ入れ，被験体をギロチンドアを閉じたプラットフォーム上に置いた．0Fo/8Fr群の試行では，すべてのギロチンドアを同時に開き，被験体に

8回の自由選択を行わせた．被験体が8回目の選択を終えてプラットフォーム上に戻ってきた時点で1試行を終了とし，すべてのギロチンドアを閉じた．その後，被験体を直ちに個体ケージに戻して体重維持用の餌を与えた．3Fo/5Fr群の試行では，最初に異なった3本のアームへの強制選択が行われた．強制選択では，実験者によって選ばれた3本のアームのギロチンドアを順次開いて被験体を各アームに進入させ，先端に置かれたペレットを摂食させた．3回目の強制選択を終えて，被験体がプラットフォームに戻ってきた時点で残りの5枚のドアも開き，5回の自由選択を行わせた．5Fo/3Fr群の試行では，最初に5本のアームについての強制選択を行わせ，その後3回の自由選択を行わせた．強制選択で被験体を進入させるアームは，そのすべてが隣接しないように配慮して選ばれ，さらに試行ごとに変えられた．以上の手続きの概略をFig.2.12に示した．

データ解析　各群の被験体の選択行動は，試行内の最終3回の自由選択について比較・検討された．また，訓練試行数の増加にともなう被験体の選択行動の変化を分析するために，データは10試行を1ブロックとしてまとめられ，ブロック間で比較された．被験体の選択行動は以下に示す3つの指標によって分析された．a)正選択：未選択のアームへの進入．b)隣接アーム選択：直前に選択したアームに隣接したアームの選択．直前に選択したアームからの方向（左右）は無視してカウントした．c)アーム探索行動(arm investigation, AI)：アーム進入前に被験体が走行を中断して，四肢または後肢をプラットフォーム上に残したまま，頭部をアーム上に出して行う探索行動(Brown & Cook, 1986)．1回のアーム選択には最低1回のAI行動が先行するものとしてカウントした．

これら3つの指標によって被験体の選択行動を分析したが，正選択数の群間比較に関しては変換値を用いて行った．その理由は，自由選択に先行する強制選択の回数が群間で異なるため，その後の自由選択におけ

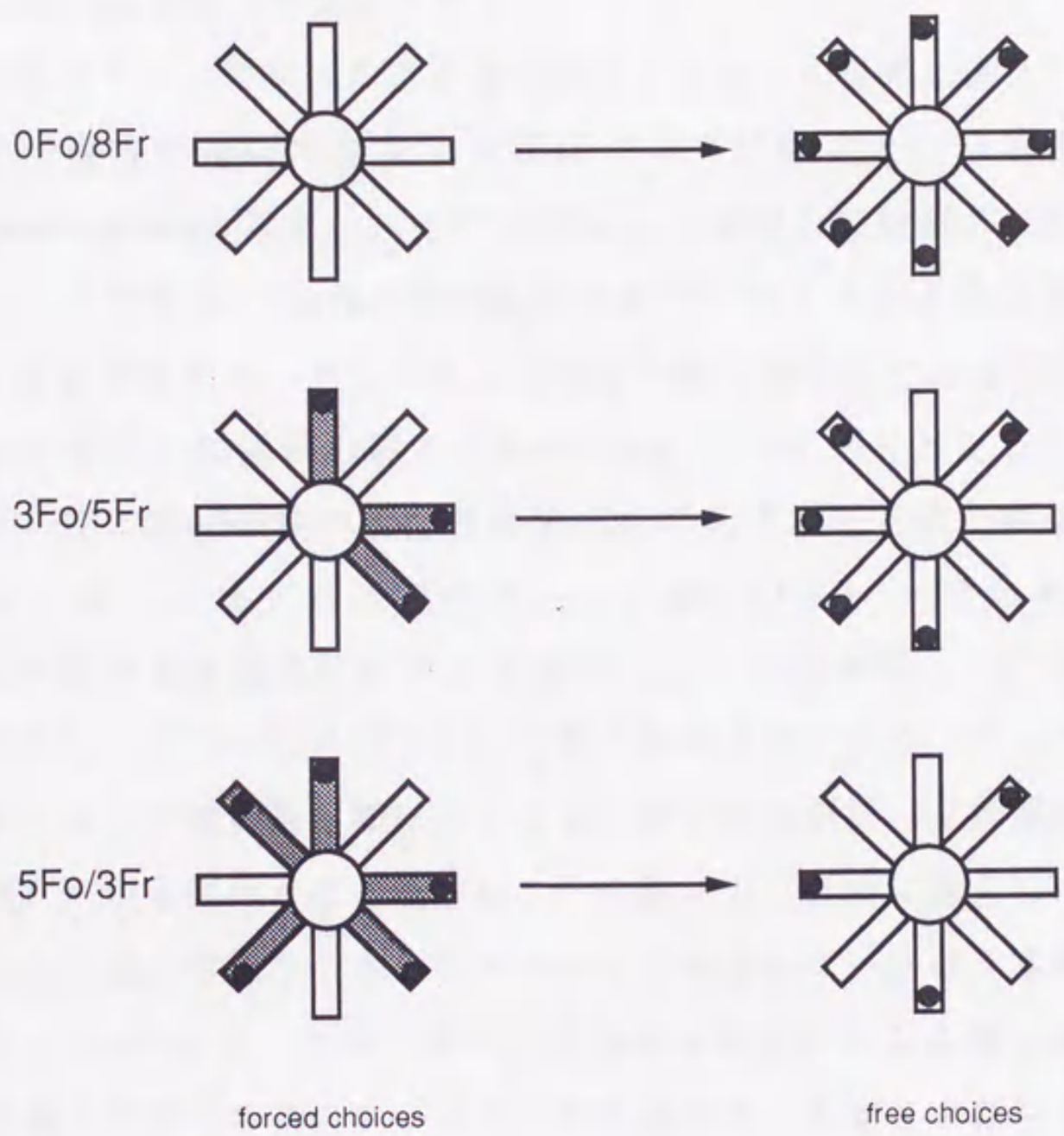


Fig. 2. 12 Food-bait conditions in the three groups.

Dotted arms indicate the forced-choice arms. Black points indicate the baited foods.

るチャンスレベルの正選択数も必然的に異なってくるからである(Cook, Brown, & Riley, 1985). したがって，各群の自由選択における正選択数は，試行内最終3回の自由選択におけるチャンスレベルの正選択数からの偏差(deviation)を用いて比較された．

各群のチャンスレベルの正選択数は，ラットが直前に進入したアームにその直後の選択で進入する確率が非常に低いという特徴(Beatty & Schavalia, 1980)を考慮し，その確率を0と仮定して計算された．この仮定にしたがえば，0Fo/8Fr群の試行の場合，第1選択と第2選択は必然的に正選択となる．そして第3選択から第8選択までの6回の選択における正選択と誤選択の組み合わせは64(2^6)パターンとなる．同様に，3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の試行の自由選択における正選択と誤選択の組み合わせは，それぞれ32(2^5)パターン，8(2^3)パターンである．次に，3Fo/5Fr群の自由選択における正選択（○）と誤選択（×）の組み合わせのうち，「○×○×○」という選択系列を例にとり，そこでのチャンスレベルの正選択数を算出してみる．第1自由選択（試行開始後4回目の選択）が正選択となる確率は，その時点で（直前に進入したアームを除いた）進入可能な7本のアームのうち未選択アームは5本残っているので，.714となる．さらに第2自由選択が誤選択となる確率は，その時点で進入可能な7本のアームのうち既選択アームが3本存在するので，.306（.714×.429）となる．同様に，第3自由選択および第5自由選択が正選択となる確率は，それぞれ.175（.714×.429×.571），.043（.714×.429×.571×.571×.429）となる．したがって，この系列の最終3選択におけるチャンスレベルの正選択数は.218（.175+.043）となる．このような計算方法によって，3Fo/5Fr群の試行の最終3選択におけるチャンスレベルの正選択数を32パターンすべてについて求め，それらを合計すると1.360となる．この値が3Fo/5Fr群の試行の最終3選択におけるチャンスレベルの正選択数となる．同様の計算方法によって他の2群の試行内

最終３選択におけるチャンスレベルの正選択数を求めると，0Fo/8Fr群では1.399，5Fo/3Fr群では1.111となる．

2.4.3. 結　果

被験体がアームの途中でプラットフォームに引き返したり，直前に選択したアームにその直後の選択で再進入するような行動は観察されなかった．また3Fo/5Fr群や5Fo/3Fr群の被験体では，最終強制選択の後にプラットフォームとアームとの接合部分で立ち止まるような行動が訓練序盤に観察されたが，試行数が増加するにしたがってそのような行動は消失した．

Fig.2.13には，各群の試行の最終３選択における平均正選択数（左のパネル）と，平均正選択数とチャンスレベルの正選択数との偏差（右のパネル）を各ブロックごとに示した．平均正選択数のグラフに示されたように，各群の正選択数はブロックごとに増加し，最終ブロックにおいて，0Fo/8Fr群と3Fo/5Fr群では2.63回，5Fo/3Fr群では2.76回に達した．データ解析の方法で述べたとおり，これらの平均正選択数を直接比較することは適当でないため，チャンスレベルの正選択数との偏差について，群×ブロックの２要因の分散分析を行った．その結果，ブロックの主効果のみが有意であり($F(2,40)=29.40$, $p<.01$)，テューキー法を用いた多重比較の結果，ブロック１とブロック２の差が有意であった($p<.05$)．この結果は，正選択率において群間差は認められず，３群ともブロック２でその値が上昇したことを意味している．

各群の反応連鎖方略への依存度を比較するために，各ブロックでの隣接アーム選択率を求め，その結果をFig.2.14に示した．群×ブロックの分散分析を行った結果，群の主効果($F(2,20)=5.57$, $p<.05$)，ブロックの効果($F(2,40)=6.95$, $p<.01$)，そして２要因の交互作用($F(4.40)=6.01$, $p<.01$)が

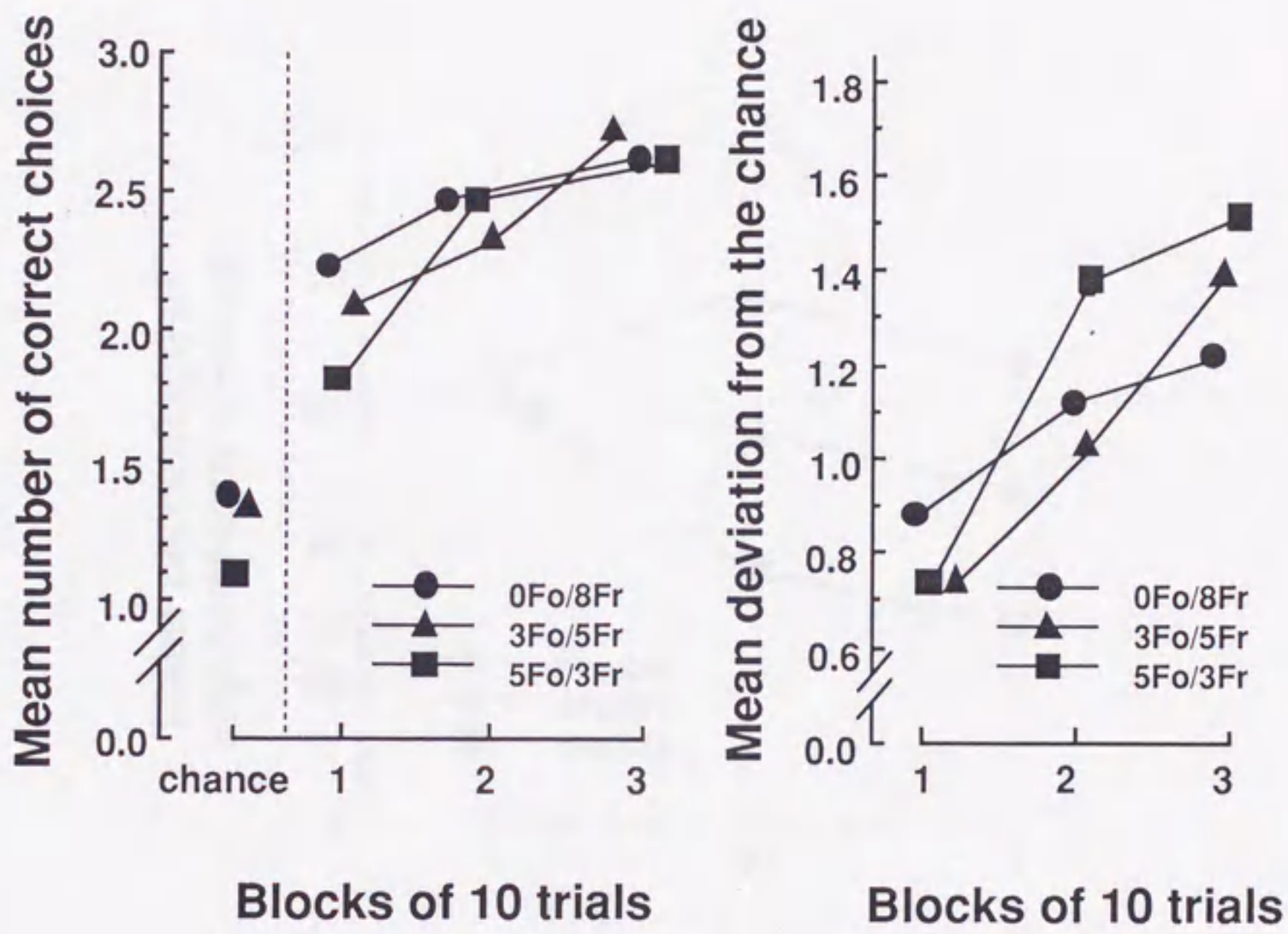


Fig. 2. 13 Mean number of correct choice (left) and mean deviation from te chance number of correct choices (right) in the last three free choices of a trial, for each block of 10 trials.

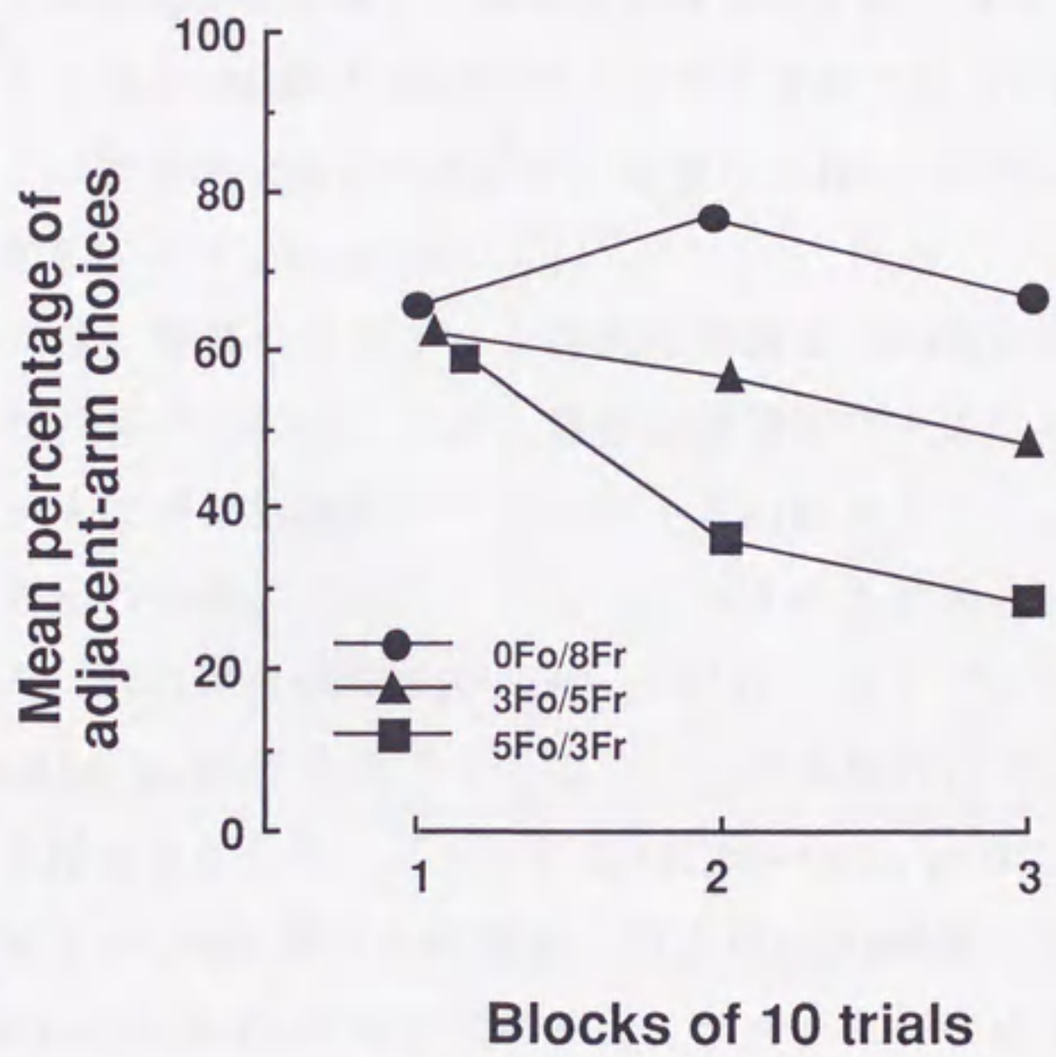


Fig. 2. 14 Mean percentage of adjacent-arm choices in the last three free choices of a trial for each block.

いずれも有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック２における群間差(F(2,20)=7.75, p<.01)，ブロック３における群間差(F(2,20)=6.11, p<.01)，さらに0Fo/8Fr群におけるブロック差(F(2,40)=3.16, .05<p<.10)，5Fo/3Fr群におけるブロック差(F(2,40)=13.89, p<.01)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，ブロック２における0Fo/8Fr群の隣接アーム選択率は他の２群よりも高く(p<.05)，ブロック３では0Fo/8Fr群と5Fo/3Fr群との差が有意であった(p<.05)．さらに，ブロック２で0Fo/8Fr群の選択率は有意に上昇し(p<.05)，5Fo/3Fr群の選択率は有意に低下した(p<.05)．

Fig.2.15には，各群の平均アーム探索行動頻度（AI数）をブロックごとに示した．各バーの塗りつぶし部分は未選択アームに対するAI数を示し，ドット部分は既選択アームに対するAI数を示している．これらの２種類のAIの総数について，群×ブロックの２要因の分散分析を行ったところ，群の主効果(F(2,20)=9.03, p<.01)と，群とブロックの交互作用(F(4,40)=3.05, p<.05)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック２(F(2,20)=11.21, p<.01)，ブロック３(F(2,20)=10.72, p<.05)における群間差，および5Fo/3FR群におけるブロック差(F(2,40)=5.96, p<.01)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，ブロック２，ブロック３における３群間の差が有意であり(5Fo/3Fr > 3Fo/5Fr > 0Fo/8Fr, p<.05)，5Fo/3Fr群のAI数がブロック２で有意に増加した(P<.05)．

次に，各群の既選択アームへの遭遇回数の差違を分析するために，各群の既選択アームAI数を比較した．群×ブロックの分散分析を行った結果，群の主効果(F(2,20)=26.84, p<.01)と，交互作用(F(4,40)=3.76, p<.05)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック１(F(2,20)=5.51, p<.05)，ブロック２(F(2,20)=12.31, p<.01)，ブロック３(F(2,20)=8.05, p<.01)における群間差が有意であり，0Fo/8Fr群

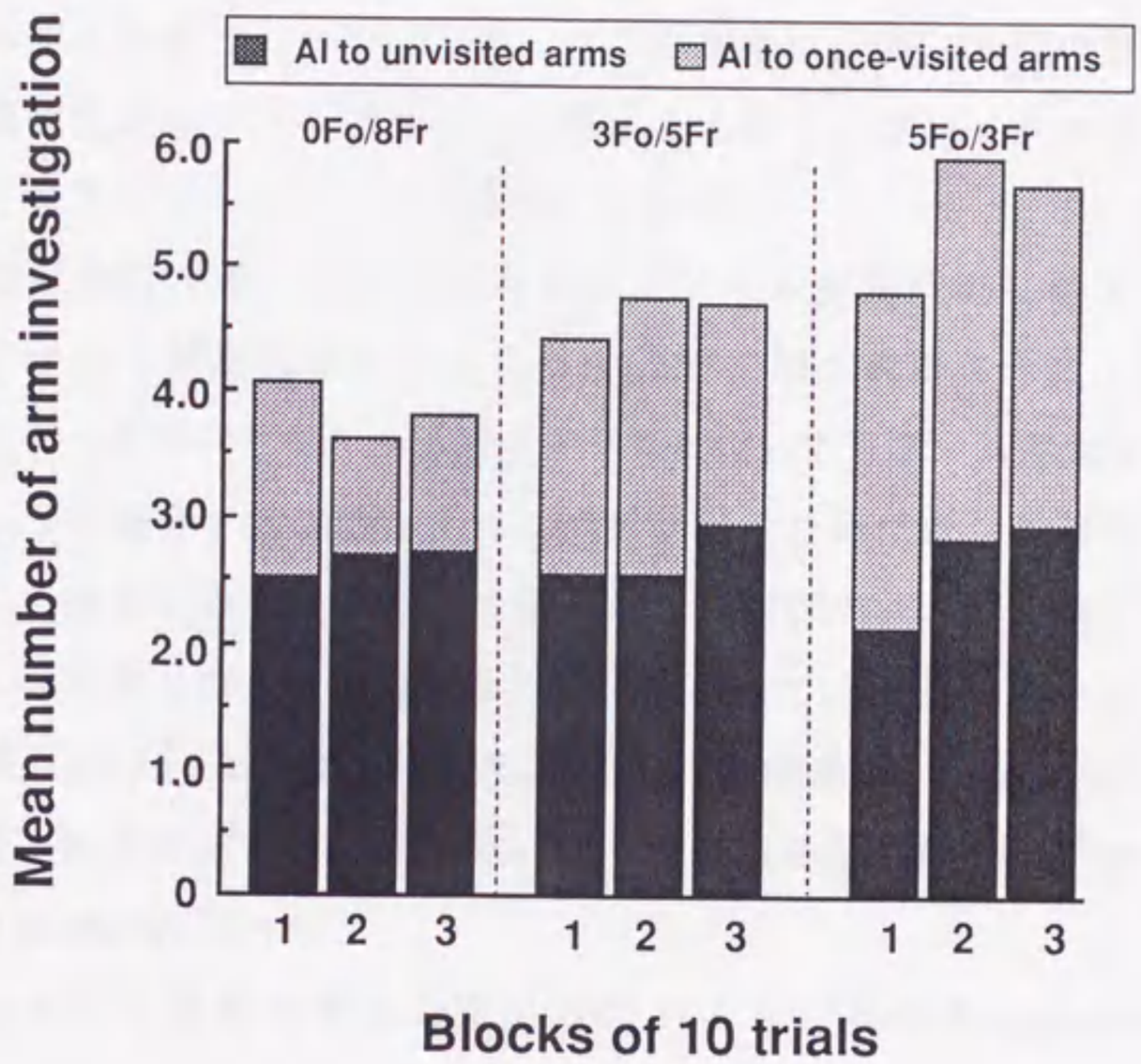


Fig. 2. 15 Mean number of arm investigation (AI) in the last three free choices of a trial.

Black areas of each bar represent the number of AI to unvisited arms and dotted areas represent thenumber of AI to once-visited ones.

におけるブロック差も有意であった(F(2,40)=7.72, p<.01)．テューキー法による多重比較の結果，ブロック１における0Fo/8Fr群と5Fo/3Fr群の差(p<.05)，ブロック２およびブロック３における0Fo/8Fr群と他の２群との差(p<.05)が有意であった．さらに0Fo/8Fr群におけるブロック１とブロック３の差も有意であった(p<.05)．以上の結果は，0Fo/8Fr群の既選択アーム遭遇回数が各ブロックで他の２群よりも低く，ブロックの経過にともなって低下していったことを意味している．

AI数を指標に用いた次の分析では，アーム弁別行動に関する２つの側面について群間比較を行った．Fig.2.15に示されたように，被験体は未選択アームのみでなく，既選択アームに対してもアーム探索を行った．このような場合，効率的なアーム選択を行うためには，未選択アームに遭遇した場合にはそのアームに進入し，既選択アームに遭遇した場合には進入を回避しなくてはならない．したがって，未選択アーム遭遇時の進入率（hit率）と，既選択アーム遭遇時の回避率（correct rejection率）を求めることによって，被験体のアーム弁別行動の精度を評価することができる(Brown, 1993).

Fig.2.16には各群の平均hit率（左のパネル）と平均correct rejection率（右のパネル）をブロックごとに示した．hit率について群×ブロックの分散分析を行った結果，群の主効果(F(2,20)=4.17, p<.05)とブロックの主効果(F(2,40)=4.35, p<.05)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，0Fo/8Fr群のhit率が5Fo/3Fr群よりも有意に高く(p<.05)，ブロック２では有意な上昇傾向が認められた(p<.05).

correct rejection率に関しても同様の分散分析を行ったところ，群(F(2,20)=7.80, p<.01)とブロック(F(2,40)=7.69, p<.01)の主効果，およびこれらの交互作用(F(4,40)=3.15, p<.05)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック２(F(2,20)=12.69, p<.01)とブロック３(F(2,20)=4.05, p<.05)における群間差，および各群でのブロッ

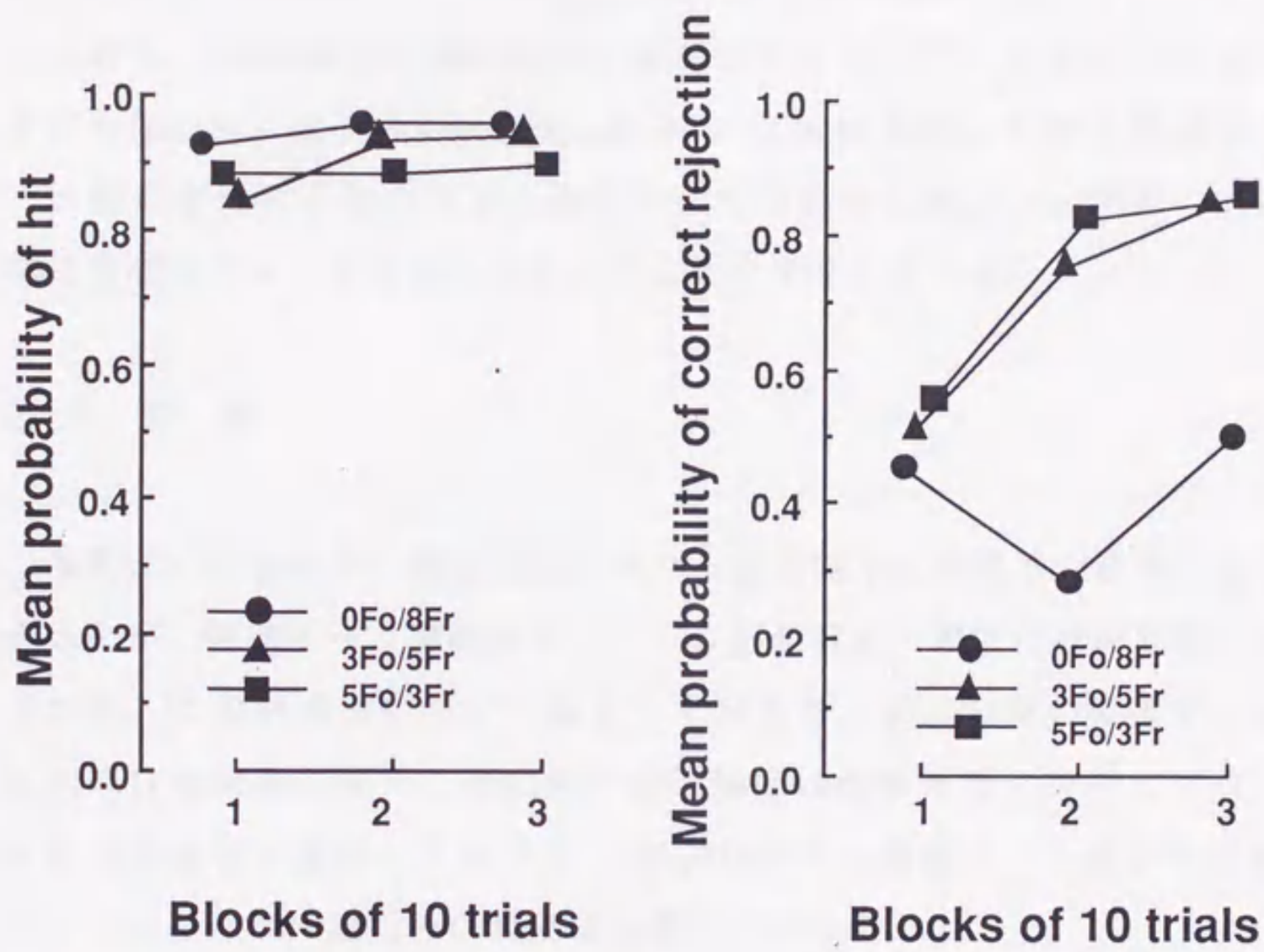


Fig. 2. 16　Mean probability of hit (left) and correct rejection (right) in the last three free choices of a trial.

Hit is defined as correctly entering the unvisited arms after investigation, and correct rejection is also defined as avoiding to re-enter the once-visited arms after investigation.

ク差(0Fo/8Fr, $F(2,40)=2.86$, $.05<p<.10$; 3Fo/5Fr, $F(2,40)=5.45$, $p<.01$; 5Fo/3Fr, $F(2,40)=5.67$, $p<.01$)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の値が，ブロック２とブロック３において0Fo/8Fr群よりも有意に高かった($p<.05$)．また0Fo/8Fr群の値がブロック３で上昇し，3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の値がブロック２で上昇したことが示された($p<.05$)．以上のcorrect rejection率の分析結果は，各群の既選択アーム回避率は試行数の増加にともなって上昇したが，0Fo/8Fr群の回避率は他の２群よりも有意に低かったことを意味している．

2.4.4. 考　察

本実験の結果から，自由選択における選択効率に群間差が認められなかったが，隣接アーム選択率や，アーム探索行動の頻度には群間差が示された．この群間差について着目してみると，0Fo/8Fr群の隣接アーム選択率は相対的に高く，逆にAI行動の頻度は低かった．さらにブロック間での変化に着目してみると，5Fo/3Fr群では隣接アーム選択率は低下していったが，AI行動の頻度は上昇していった．

Cook, Brown, & Riley(1985)が指摘するように，0Fo/8Fr群のような自由選択訓練の手続きでは，プラットフォーム上での特定方向への転回（右回り，左回り）のような反応連鎖傾向が顕著となる．そして，ラットがこのような行動に基づいて隣接アームの連続選択に固執した場合には，毎選択で遭遇するアームはすべて未選択のアームとなり，既選択アームに遭遇することはない．本実験の結果にも示されたように，実際の0Fo/8Fr群の既選択アーム遭遇率は３群中最も低い値となっている．

このように，自由選択課題において反応連鎖方略に基づいたアーム選択を行うことは，既選択アームへの遭遇率を低下させるだけでなく，逐次的なアーム探索に依存することなく効率的な選択を行うことができ

るという点においても有効である．これは，0Fo/8Fr群のAI行動の頻度が他の２群と比較して相対的に低いにもかかわらず，同程度の正選択率を示している事実からも推測される．これまでの研究では，放射状迷路課題での効率的な選択行動には認知地図の形成が不可欠であることが強調されてきたが，本実験の結果は，反応連鎖方略に基づいた選択行動が，特に自由選択課題においては，課題解決に有利にはたらくことを示唆している．また，0Fo/8Fr群の被験体のアーム探索行動への依存度の低さは，既選択アーム回避率（correct rejection率）が他の２群と比較して相対的に低かったことことからも推測される．この群の既選択アーム回避率はブロック２とブロック３で他の２群よりも低く，その値はほぼ50%程度であった．この結果は，0Fo/8Fr群の被験体がアーム探索行動の結果に基づいて次選択で進入するアームを決定しているのではなく，遭遇したアームに無条件で進入していることを示唆している．したがって，0Fo/8Fr群の他の２群と同等の未選択アーム進入率（hit率）も，正確なアーム弁別行動によってではなく，反応連鎖方略への依存度の高さに起因するものと考えられる．

しかし，0Fo/8Fr群の相対的に低い既選択アーム回避率は，直ちにアームの未選択／既選択の状態の弁別が不可能であったことを意味しない．そうではなくて，反応連鎖方略への依存度が非常に高かったために，アーム探索行動に依存する程度が相対的に低下したと考えるのが妥当であろう．このことは，3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の被験体が反応連鎖方略に依存することなく，アーム探索行動を頻繁に行いながら0Fo/8Fr群と同等の正選択率を示している事実からも推測される．さらに3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の高い既選択アーム回避率は，これらの群の被験体が正確に既選択アームと未選択アームの弁別を行っていたことを示している．したがって，0Fo/8Fr群とその他の２群との間の行動上の差異は，各群に課せられた課題要求の違い，および応じた最適な行動方略の違いによっ

てもたらされたものと考えられる．

実験１で述べたように，自由選択課題における隣接アームの連続選択は単純かつ効率的な行動方略であり，認知的負荷の小さい解決方法でもある(Dallal & Meck, 1990)．しかし，3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群が訓練を受けた強制選択課題では，隣接アームの連続選択は有効な行動方略とはなりえない．したがって，Fig.2.14に示されたように，これらの２群の被験体の行動方略は，試行経験の増加にしたがって，反応連鎖に依存したものから逐次的なアーム弁別行動に依存したものへと変化していったと考えられる．

このような課題要求に応じた行動方略の差異は，同じ強制選択訓練を受けた3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群の間にも認められる．結果の分析から示されたように，0Fo/8Fr群との特徴的な差異であったAI行動の頻度の上昇と隣接アーム選択数の減少の傾向は，3Fo/5Fr群よりも5Fo/3Fr群で顕著であった．これら２群では強制選択の回数が異なっていたので，自由選択における未選択アーム遭遇率の期待値は，5Fo/3Fr群のほうが必然的に低くなる．しかし，このような課題解決の難易度の違いがあるにもかかわらず，5Fo/3Fr群は3Fo/5Fr群と同等の正選択率を示し，正確に既選択アームへの再進入を回避している．この結果は，自由選択課題におけるアーム選択行動の試行内変化を検討したBrown & Cook(1986)の結果と共通した特徴を示している．彼らの研究では，選択回数が増加して未選択アーム数が減少した試行後半の選択においてAI行動の頻度が上昇することが示されている．本実験の結果とBrown & Cook(1986)の結果をあわせて考えると，ラットは未選択アーム数が少なく，効率的なアーム選択が困難な状況下において，アーム探索行動を頻繁に行い，各アームの未選択／既選択の状態を逐次的に弁別することによって，課題解決を行うようになることが推測される．

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[3)]

2.5.1. 問　題

強制選択アーム数を操作して三つの実験群を設定した実験 4 では，隣接アーム選択率およびアーム探索行動の頻度に群間差が認められた．またアーム探索行動の分析からは，すべての選択が自由選択であった0Fo/8Fr群における既選択アーム回避率が他の 2 群よりも低くなることが示された．これらの結果は，強制選択数の操作による課題要求の差異は選択効率には反映されないものの，課題遂行のための行動方略に影響を及ぼすことを示唆している．さらに隣接アーム選択率とアーム探索頻度にはブロック差も認められており，ラットの行動方略は訓練試行数の増加にともなって変化していく可能性が示唆された．

しかし，この実験では強制選択回数は群間で異なるものの，どの群でも課題解決のためには未選択アームへの進入が要求されていた．つまり課題解決のルールは群間で共通であったといえる．この点について，課題解決に必要とされる記憶成分の分類(Honig, 1978)の観点から再考してみると以下のようにまとめることができる．強制選択回数の差によって 3 群の作業記憶負荷（記憶すべき既選択アームの数）は異なるものの，参照記憶の内容（課題解決ルールや迷路外手がかりの配置）は同一であった．したがって 3 群のラットの行動方略に影響を及ぼした要因は，課題解決ルールの差違ではなくて，作業記憶負荷の差であることが示唆される．

そこで本実験では遅延挿入課題の手続きを用いて，遅延前に進入したアームと遅延後に報酬が置かれるアームとの関係を変化させた 3 課題を

[3)] 本実験は，Haga(in press b)で報告した内容に加筆・修正を加えたものである．

設定し，そこでのラットの行動方略を比較した．遅延挿入課題では，1試行が遅延前強制選択と遅延後の自由選択に分割され，その間に選択遅延時間が挿入される．そして，遅延時間中にアーム上の報酬の配置を操作することによって，遅延後の自由選択における課題解決ルールを変化させることができる．したがって，実験4では不可能であった，課題解決ルールの差違がラットの行動方略に及ぼす影響の検討ができるものと考えられる．

それぞれの課題における1試行は，4回の強制選択と遅延後4回の自由選択から構成されており，3群のラットにいずれかの課題を行わせた．E8B群の課題では，強制選択で進入したアームに関係なく，遅延後の自由選択場面ではすべてのアームに報酬が置かれた．U4B群の課題では，実験4の3Fo/5Fr群や5Fo/3Fr群と同様に，強制選択で進入した以外の4本のアームに自由選択場面で報酬が置かれた．またR4B群の課題では，疑似ランダム(quasi-random)に実験者によって選ばれた4本のアームに，遅延後には報酬が置かれた．E8B群の課題は反応連鎖方略によっても作業記憶に依存した逐次的なアーム探索によっても解決は可能であるが，実験4の結果から，より負荷の小さい反応連鎖方略に基づいた選択行動が発現されることが予測される．U4B群の課題は反応連鎖方略によって課題解決は不可能であるため，作業記憶に基づいた選択行動を行うことが予測される．また既選択アームと未選択アームの正確な弁別が要求されるため，実験4の5Fo/3Fr群と同様に，アーム探索行動の頻度が相対的に高くなることが予測される．さらにR4B群の課題では，強制選択アームと遅延後の報酬配置アームとの間に一定の関係が存在しないため，効率的な選択行動は不可能である．したがって，他の2群とは異なった選択行動が発現されることが予測される．

さらに本実験では，遅延前強制選択で与えられる報酬の効果を検討するため，遅延前報酬あり試行(baited trial)と遅延前報酬なし試行(unbaited

trial)を被験体内(within-subject)要因として実験に組み込んだ．遅延前報酬なし試行では，強制選択で進入させるアームに報酬はまったく置かれなかった．これら2種類の試行における自由選択場面での正選択数の比較によって，遅延前に与えられる報酬が遅延後の選択効率に及ぼす影響を検討することが可能であろう．

2.5.2. 方　法

被験体　約90日齢のWistar系のアルビノラットの雄24匹を用いた．このうちの12匹は本実験開始の21日前まで，味覚嫌悪学習の訓練を受けていた．また残りの12匹に実験経験はなかった．これらすべての被験体を12L:12Dの明暗サイクルが設定された飼育室内で個体飼育し，馴致訓練開始14日前から食餌制限を行った．被験体の体重は実験期間中，自由食餌時の約80%に維持された．

装　置　実験4と同じ，8アームの放射状迷路を用いた．迷路外に置かれた物体の位置も実験4と同じであった．

手続き　被験体の訓練は，5日間の馴致訓練と30日間の強制選択訓練から構成されており，毎日の訓練は明期の最終3時間（午後5時から午後8時）に行われた．食餌制限の開始後15日目から，1日20分間の装置内自由探索とペレット（室町機械社製，45mg）の自由摂食からなる馴致訓練をすべての被験体に行わせた．装置上には約30個のペレットが散りばめられており，被験体はそれらを自由に摂食することができた．馴致訓練終了後，被験体をランダムにE8B群(n=8)，U4B群(n=8)，R4B群(n=8)に分割した．各群の被験体はその翌日から30日間にわたって，1日1試行の強制選択訓練を受けた．1試行は，遅延前強制選択（4回），選択遅延（2分間），遅延後自由選択（4回）から構成されていた．被験体

を最初にギロチンドアの閉じられたプラットフォームに入れ，その約10秒後，異なった4本のアームのドアを順次開いて4回の強制選択を行わせた．この強制選択でラットを進入させるアームは試行ごとに変えられた．また，全試行の半数の15試行では，強制選択で進入する各アームには1個ずつペレットが置かれ（報酬あり試行，baited trial），残りの15試行ではペレットはまったく置かれなかった（報酬なし試行，unbaited trial）．これらの2種類の条件は2試行ごとに交代させた．4回目の強制選択を終えて被験体がプラットフォームに戻ってきたところで，ギロチンドアを閉めて2分間の選択遅延時間をおいた．その後，すべてのアームのドアを同時に開き，被験体に4回の自由選択を行わせた．E8B群の試行では，自由選択開始時には，先行する強制選択で進入したアームに関係なく，報酬あり試行では1個ずつ，報酬なし試行では2個ずつ，すべてのアームにペレットが置かれた．U4B群の試行では，強制選択で進入しなかった4本のアームのみに，報酬あり試行では各アームに1個ずつ，報酬なし試行では2個ずつペレットが置かれた．また，R4B群の試行では，強制選択で進入したアームから2本，進入しなかったアームから2本が実験者によって任意に選ばれ，報酬あり試行では各アームに1個ずつ，報酬なし試行では2個ずつペレットが置かれた．4回の自由選択を終えて，被験体がプラットフォームに戻ってきた時点で，1試行を終了とし，被験体を直ちに個体ケージに戻し，体重維持用の餌を与えた．以上の手続きの概略をFig.2.17に示した．

データ解析　各群の被験体の選択行動は，試行内の4回の自由選択について，以下に示す3つの指標に基づいて分析された．a)未選択アーム選択：遅延前強制で未選択であったアームへの最初の選択．b)アーム探索行動(AI)：アーム進入前に被験体が走行を中断して，四肢または後肢をプラットフォーム上に残したまま，頭部をアーム上に出して行う探索行動．1回のアーム選択には最低1回のAI行動が先行するものとしてカ

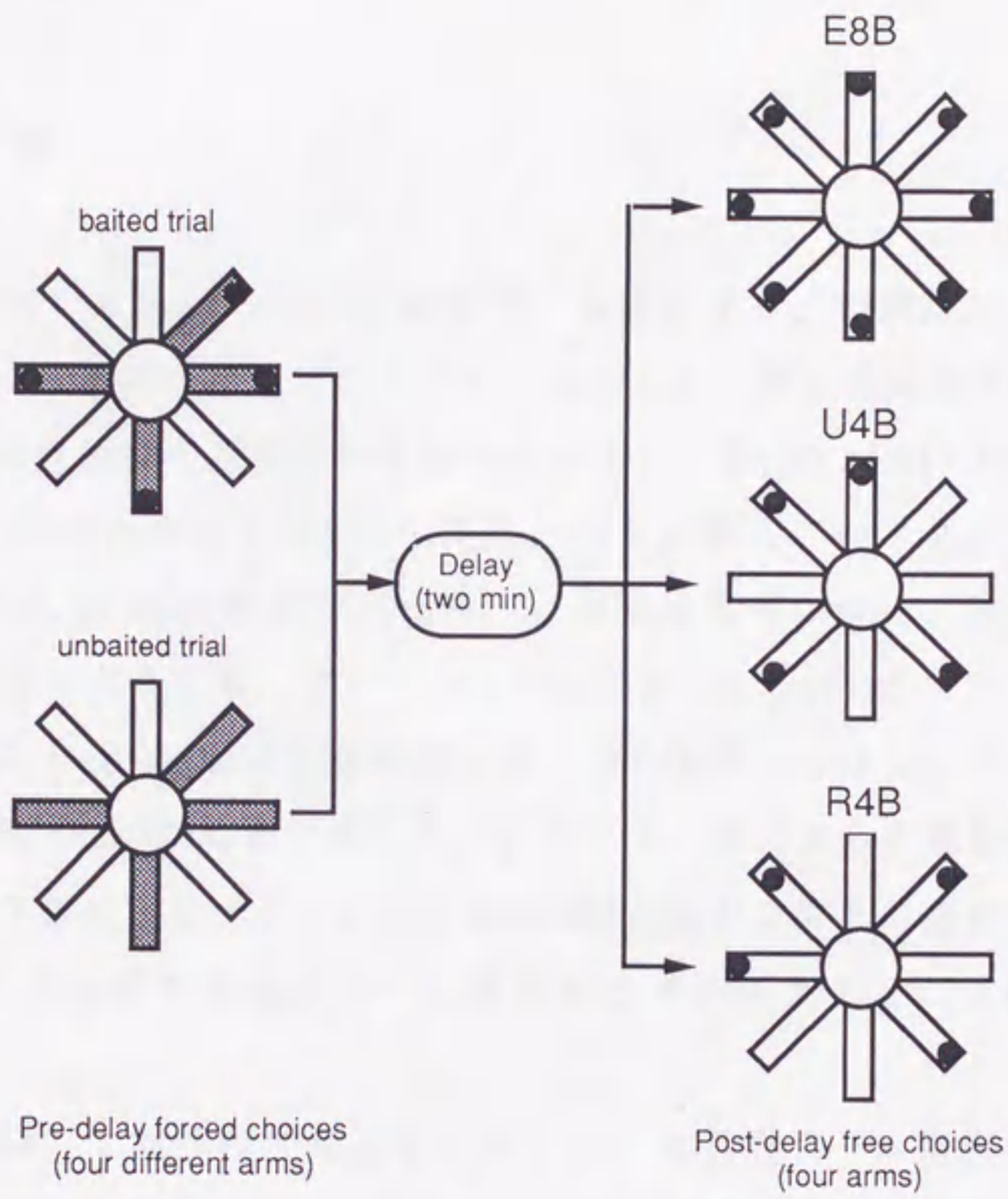


Fig. 2. 17 Food-bait conditions in the three groups.

Dotted arms indicate the forced-choice arms. Black points indicate the baited foods.

ウントした．c)隣接アーム選択：直前に選択したアームに隣接したアームの選択．直前に選択したアームからの方向（左右）は無視してカウントした．

2.5.3. 結　果

Fig.2.18には，1試行の平均未選択アーム選択率を，報酬試行と無報酬試行ごとに，5試行を1ブロックとして示した．群×遅延前報酬条件×ブロックの3要因の分散分析を行ったところ，群($F(2,21)=13.75$, $p<.01$)とブロック($F(2,42)=8.65$, $p<.01$)の主効果，および群のブロックの交互作用($F(4,42)=7.85$, $p<.01$)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック2 ($F(2,21)=9.20$, $p<.01$)とブロック3 ($F(2,21)=24.60$, $p<.01$)における群間差，およびU4B群におけるブロック差($F(2,42)=22.98$, $p<.01$)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，ブロック2とブロック3におけるU4B群と他の2群との差が有意であり($p<.05$)，U4B群の未選択アーム選択率はブロックごとに上昇した($p<.05$).

Fig.2.19には，1試行の平均AI数を示した．未選択アーム選択率と同様の3要因の分散分析を行ったところ，群の主効果($F(2,21)=16.86$, $p<.01$)と，群とブロックの交互作用($F(4,42)=4.78$, $p<.01$)が有意であった．交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック2 ($F(2,21)=29.41$, $p<.01$)とブロック3 ($F(2,21)=65.73$, $p<.01$)における群間差，およびU4B群のブロック差($F(2,42)=6.56$, $p<.01$)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，U4B群の被験体は，ブロック2とブロック3において，他の2群よりも頻繁にAIを行い，その値はブロック2で有意に上昇したことが示された($p<.05$).

Fig.2.20には，平均隣接アーム選択率をブロックごとに示した．上記

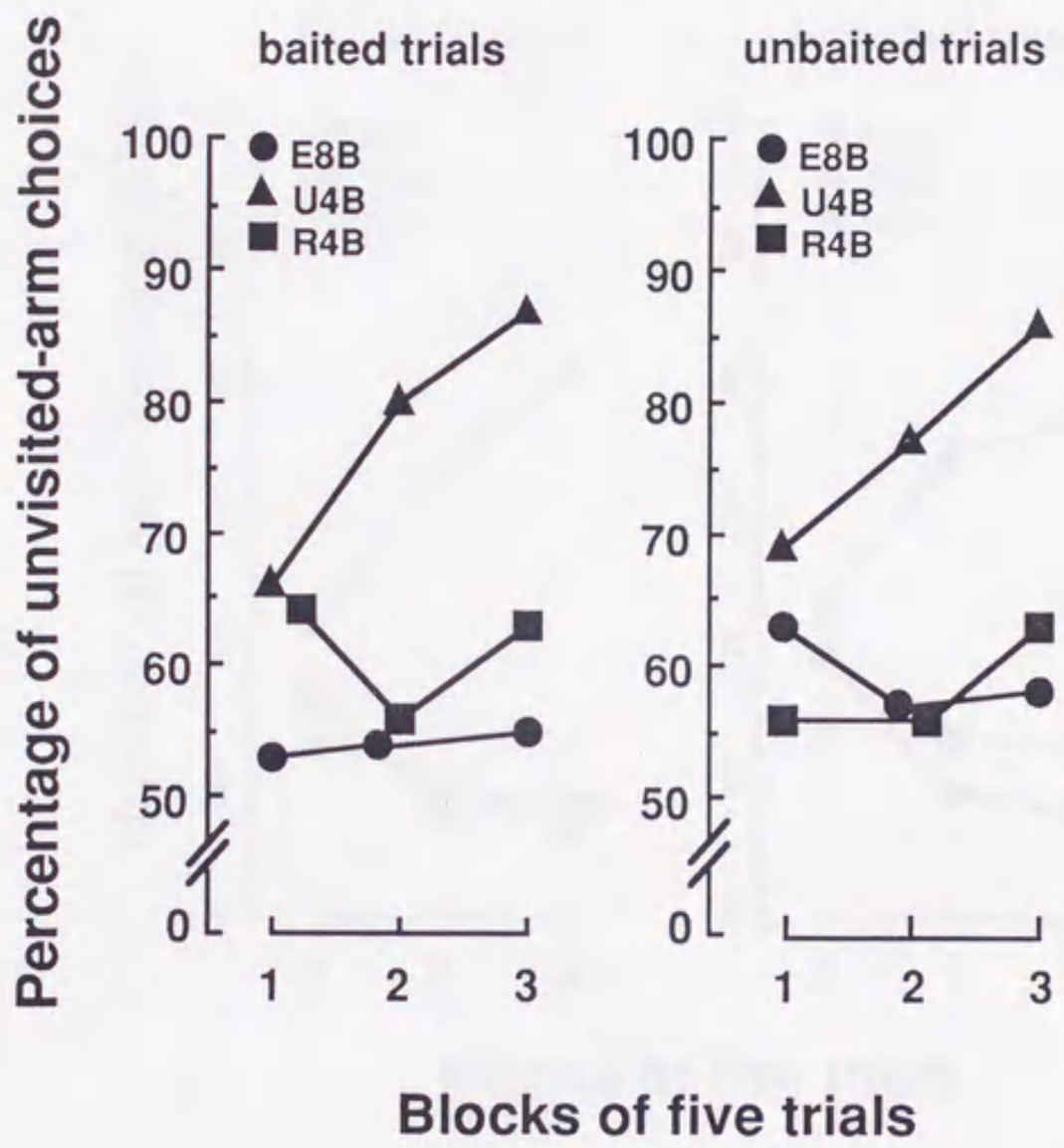


Fig.2. 18 Mean percentage of unvisited-arm choices per trial for each block of five trials.

Left panel shows the percentage in the pre-delay baited trials, and right panel shows that in the pre-delay unbaited trials.

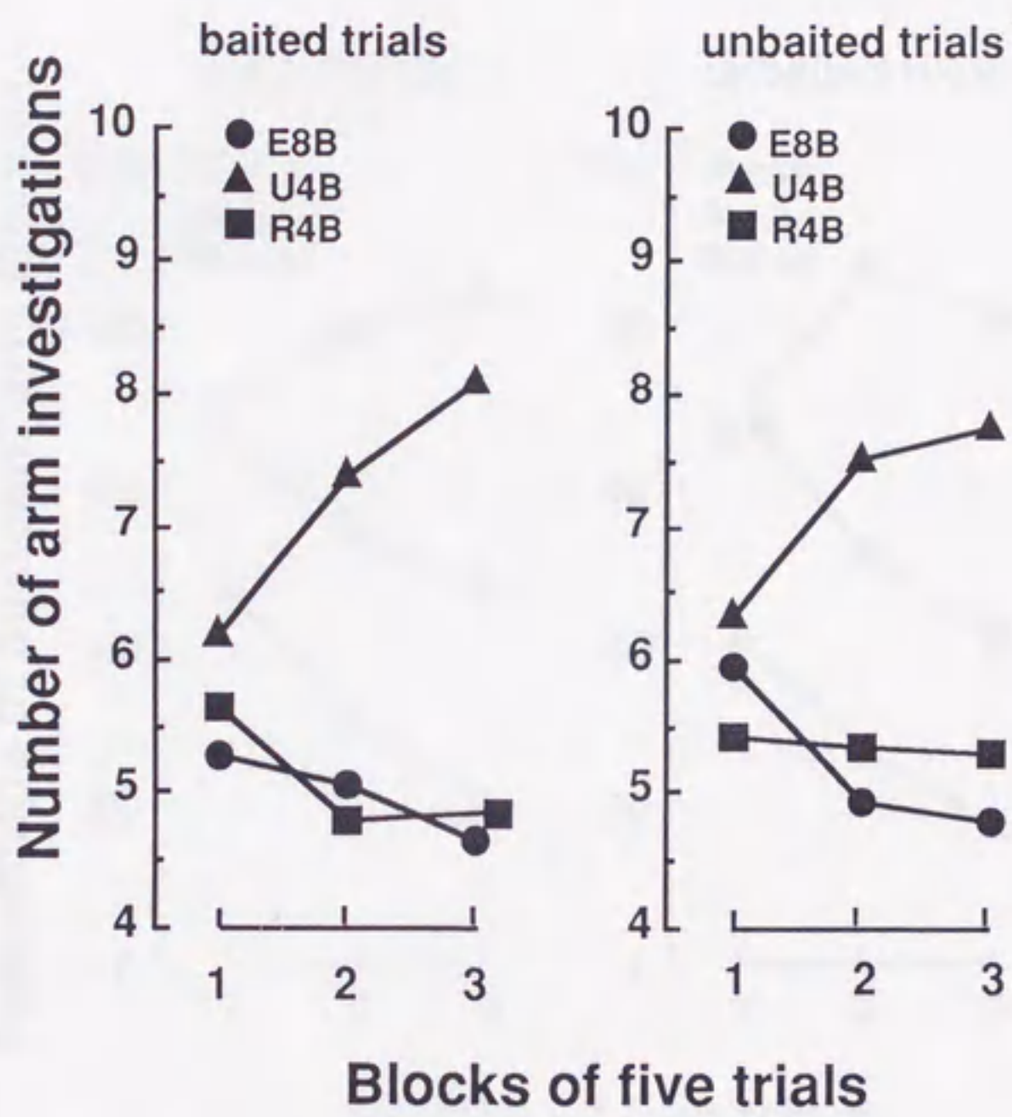


Fig.2. 19 Mean number of arm investigations (AI) per trial for each block of five trials.

Minumum number of AI in a trial is four, since it was defined that one AI was necessarily made before every arm entry.

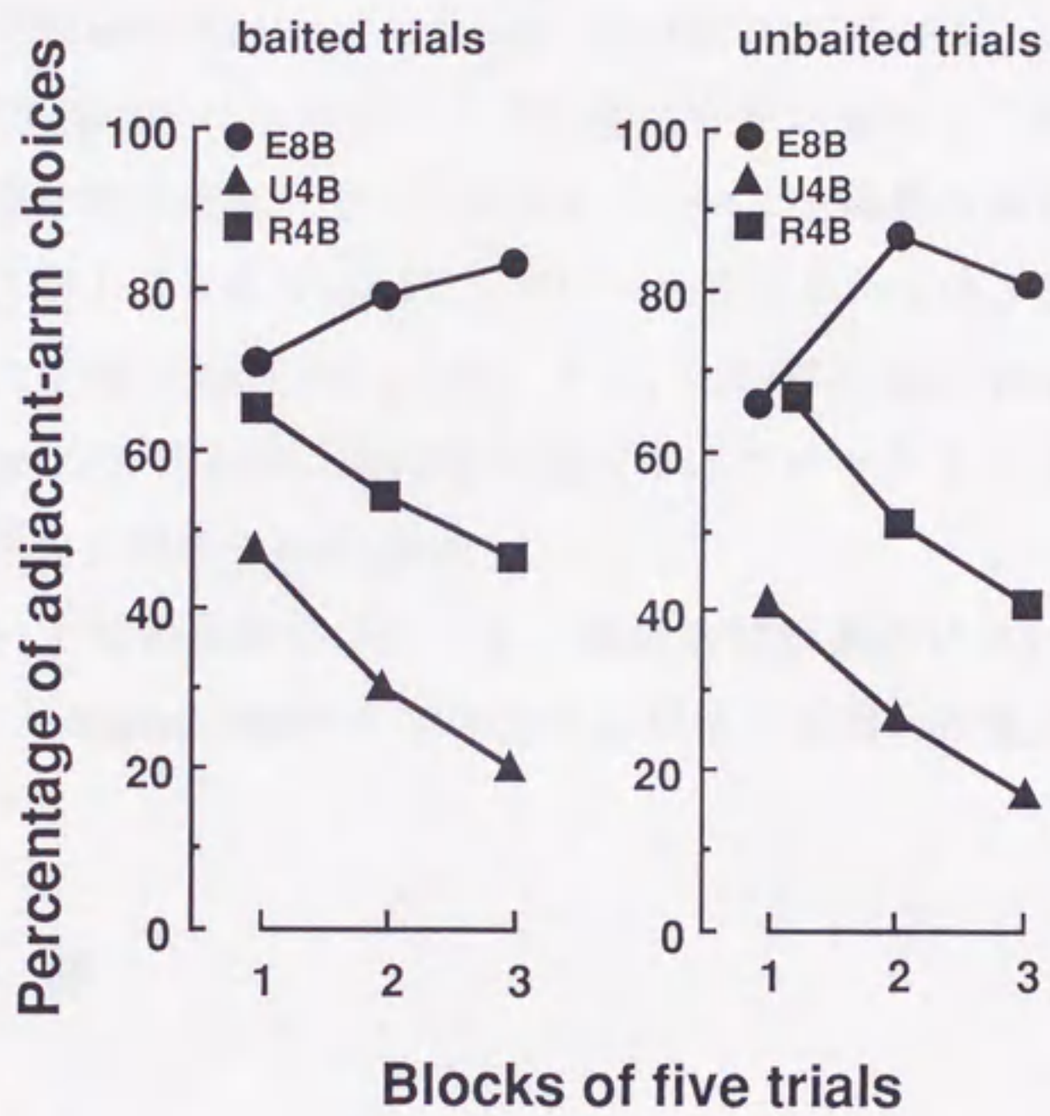


Fig.2. 20　Mean percentage of adjacent-arm choice per trial for each block of five trials.

の分析と同様に３元配置の分散分析を行ったところ，群の主効果($F(2,21)=11.88$, $p<.01$)と，群とブロックの交互作用($F(4,42)=6.05$, $p<.01$)が有意であった．交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック２($F(2,21)=12.62$, $p<.01$)とブロック３($F(2,21)=14.28$, $p<.01$)における群間差，およびE8B群($F(2,42)=3.70$, $p<.05$)，U4B群($F(2,42)=5.92$, $p<.01$)，R4B群($F(2,42)=3.70$, $p<.05$)におけるブロック差が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，ブロック２においてはE8B群の隣接アーム選択率が他の２群よりも高く($p<.05$)，ブロック３においては３群間の差が有意であった(E8B>R4B>U4B, $p<.05$)．また，E8B群の選択率はブロック２で上昇し($p<.05$)，U4B群とR4B群の選択率はブロック１とブロック３との間で有意差が認められた($p<.05$)．

上記のいずれの分析においても，遅延前強制選択における報酬条件(baited trial / unbaited trial)の主効果，および他の要因との交互作用は有意ではなかった．

2.5.4. 考　察

本実験の結果から，遅延後の自由選択における報酬配置条件が異なる３群の被験体の選択行動には幾つかの特徴が認められた．E8B群の被験体は，隣接アームへの選択を頻繁に行いながら課題を遂行した．U4B群の被験体は，アーム探索行動を頻繁に行いながら未選択のアームに選択的に進入した．またR4B群の被験体のアーム探索行動の頻度は，U4B群と比較して低かったが，E8B群のように隣接アームの連続選択を行うような傾向は，試行数の経過にともなって弱まっていった．

自由選択開始時にすべてのアームにペレットが置かれたE8B群の場合，被験体には遅延前に進入したアームを回避することは要求されず，遅延後に進入したアームのみを回避すれば，すべての選択は正選択となる．

さらにそのような状況下で隣接アームを連続選択する方略に基づいて選択を行うことは，必然的に既選択アームへの再進入を回避することにつながる．したがって，E8B群の被験体が示した隣接アームの連続選択は，効率的な行動方略であるといえる．一方，U4B群の場合，報酬は遅延前に進入していないアームにのみ置かれたので，遅延後の自由選択で効率的な選択を行うためには，各アームの未選択・既選択の状態を正確に弁別することが要求される．そのため，アーム探索行動を頻繁に行うことによって迷路外手がかりについての情報を得ることは，正確なアーム弁別のために有用であると考えられる．さらに，R4B群の場合，自由選択ではペレットはランダムに選ばれたアームに置かれたので，効率的な選択行動を行うための行動方略は存在しない．したがって，いかなる方略をとったとしても報酬のあるアームへの遭遇率は変化しない．そのため，R4B群の被験体は，アーム探索行動にも隣接アームの連続選択のような反応連鎖方略にも依存しない選択を行ったことが推測される．

また，ブロック間比較の結果から，３群の被験体のアーム選択行動はブロックの経過にともなって，それぞれ変化していったことが示された．分散分析の結果が示すように，ブロック１における群間差は，いずれの指標においても有意ではなかった．しかしながら，U4B群はそれ以後のブロックで，他の２群よりも頻繁にアーム探索行動を行い，未選択アームへの進入率も上昇した．またFig.2.21に示されたように，隣接アーム選択率における群間差もブロックの経過にともなって顕著になっていった．つまり，E8B群の選択率はブロック２で上昇し，それ以後のブロックでは３群中で最も高く，U4B群とR4B群ではブロックの経過にともなって選択率が低下していった．これらの結果から，訓練初期の段階では，すべての群の被験体とも反応連鎖方略に基づいたアーム選択を行っているが，訓練が進行するにつれて，各群の課題要求に適したアーム選択を行うようになったことが示唆される．

これまでの研究では，ラットが生息環境下の採餌場面で示すwin-shift方略（既に採餌した場所を避けて未選択の場所で採餌を行う方略）が，実験室での放射状迷路課題でも利用されている可能性が指摘されてきた(Olton, Walker, Gage, & Johnson, 1977; Olton & Schlosberg, 1978)．しかし本実験の結果は，ラットが必ずしもこの方略に固執するのではなく，課題要求に応じて行動方略を柔軟に変化させることを示唆している．E8B群とU4B群の比較によって明らかなように，より単純な行動方略によって効率的なアーム選択が可能であるならば，ラットはその方略に依存した選択を行うことが推測される．

さらに，報酬あり試行と報酬なし試行での遅延後の選択行動を比較した結果，いずれの群でも有意差は認められなかった．この結果から，遅延前強制選択での報酬の有無が遅延後の選択行動に影響を及ぼさなかったことが示唆される．特にU4B群の結果からは，報酬の有無にかかわらず，ラットは一度選択したアームへの再進入を回避していることが明らかである．この結果は，Cowan(1977)やFitzGerald, Isler, Rosenberg, Oettinger, & Bättig (1985)の実験や，本研究の実験3の結果と共通したものであるといえる．それらの実験では，一度選択したアームを回避する傾向は，報酬の有無にかかわらず「アームに進入した」経験や，報酬と食餌制限との交互作用による影響を受けることが示唆されている．

しかし，本実験では遅延前報酬条件が被験体内要因(within-subject factor)として配置されたため，報酬あり試行または報酬なし試行のいずれかで獲得された行動方略が，もう一方の試行でも利用されていた可能性が考えられる．実際にE8B群とU4B群の試行では，効率的な選択を行うために報酬条件の違いに応じて行動方略を使いわける必要はなかった．またR4B群の場合にも，上述のとおり，いかなる方略を用いても報酬のあるアームへの遭遇確率は変化しない．したがって，遅延前強制選択で与えられる報酬が遅延後の選択行動に及ぼす影響については，遅延前報

酬条件を被験体間要因(between-subject factor)として配置した実験によって検討する必要があるものと考えられる．

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

2.6.1.　問　題

実験５では，ラットは課題要求に応じて，異なった行動方略に基づいたアーム選択を行うことが示された．これまでの研究では，ラットは生態採餌場面で用いている方略を，実験室内の放射状迷路課題でも利用している可能性が指摘されてきた(e.g., Olton & Schlosberg, 1978)．しかし実験５の結果は，ラットが必ずしもひとつの方略に固執するのではなく，課題要求に応じて行動方略を柔軟に変化させる可能性を示唆している．特に，実験５のE8B群や，自由選択課題（実験１や実験３）での選択行動に示されたように，より単純で認知的負荷の小さい行動方略によって課題解決が可能であるならば，ラットはその方略に基づいたアーム選択を行うことが示唆される．またブロック間比較の結果から，ラットは訓練開始当初は，課題の違いを問わず，隣接アームの連続選択のような単純な反応を繰り返すが，試行数の増加とともに課題要求を充足するような選択行動を行うようになったことが示された．この結果はラットの選択方略が，課題要求の理解にともなって変化したことを示唆するものと考えられる．

さらに，アーム探索行動頻度の分析からは，強制選択アームを記憶し遅延後にはそれらのアームと未選択のアームを弁別することが要求される課題において，ラットは頻繁にアーム探索を行うことが示された．特に実験４の5Fo/3Fr群や実験５のU4B群においてその傾向は顕著であった．このような結果は，課題解決に寄与する作業記憶の割合が参照記憶と比較して相対的に高かったことに起因するものと考えられる．

実験４および実験５では，試行ごとに強制選択アームを変化させたため，必然的に遅延後に報酬の置かれるアームも毎試行で変化した．この

事態で効率的な選択を行うためには，毎試行で新たに強制選択アームを記憶し，既選択アームと未選択アームの弁別を行わなくてはならない．その結果，ラットのアーム探索行動の頻度が高まったものと考えられる．しかし，このような課題事態では，参照記憶の形成プロセスと行動方略の変化との関係を分析することは難しいといえる．参照記憶の形成にともなう行動方略の変化を検討するためには，強制選択アームを試行間で一定にして，逐次的なアーム探索に依存しない解決が可能である事態を設定することが必要とされる．この事態では，強制選択アームについての情報を正確に記憶してしまえば，それらは参照記憶情報として各試行で有効に機能するため，試行ごとに新たな情報を記憶し，アーム弁別を行う必要はなくなると考えられる．

そこで本実験では，強制選択アームを試行間で固定した条件(Fix)と，変化させた条件(Changed)を設定し，各条件での行動方略の試行間推移について比較・検討を行った．Fix条件において，試行経験の増加にともなって強制選択アームについての参照記憶が形成されるのであれば，アーム探索による逐次弁別への依存度は低減し，その頻度が低下することが予測される．

また本実験では，実験５に引き続き，解決ルールの異なる課題におけるラットの選択行動の比較も併せて行った．設定した課題は，lose-shift課題とlose-stay課題のふたつである．lose-shift課題では，実験５のU4B群の課題と同じように強制選択で進入しなかったアームに進入することが要求されるが，強制選択アームには報酬はまったく配置されなかった．またlose-stay課題とは，強制選択で１度進入したアームに遅延後の自由選択場面で再び報酬を配置する課題手続きである．この課題でも強制選択では報酬は配置されなかった．強制選択で報酬が与えられるwin-shift課題とwin-stay課題におけるラットの選択成績を比較した先行研究では，win-stay課題の習得が遅れることが示されている（Olton & Schlosberg,

1978; 津田・今田, 1989）．実験3や実験5で示されたように報酬の有無がラットの選択効率に影響を及ぼさないのであれば，本実験でもそれらの研究と同様の結果が得られることが予測される．

2.6.2. 方　法

被験体　約150日齢のWistar系のアルビノラットの雄32匹を用いた．これらの被験体はすべて本実験開始以前に，味覚嫌悪学習の訓練を受けていた．被験体は12L:12Dの明暗サイクルが設定された飼育室内で個体飼育され，馴致訓練開始14日前から食餌制限を受けた．体重は実験期間中，自由食餌時の約80%に維持された．

装　置　実験4と同じ，8アームの放射状迷路を用いた．迷路外に置かれた物体の位置も実験4と同じであった．

手続き　被験体の訓練は，5日間の馴致訓練と40日間の強制選択訓練から構成されており，SH-FX群とST-FX群の被験体には，その後2日間のテスト試行を行った．毎日の訓練は明期の最終3時間（午後5時から午後8時）に行われた．食餌制限の開始後15日目から，1日20分間の装置内自由探索とペレット（室町機械社製，45mg）の自由摂食からなる馴致訓練をすべての被験体に行わせた．装置上には約30個のペレットが散りばめられており，被験体はそれらを自由に摂食することができた．馴致訓練終了後，被験体を8匹ずつランダムにShift-Fix(SH-FX)群，Shift-Change(SH-CH)群，Stay-Fix(ST-FX)群，Stay-Change(ST-CH)群に分割した．各群の被験体は翌日から40日間にわたって，1日1試行の強制選択訓練を受けた．いずれの群の試行も，4本の異なったアームへの強制選択と，その2分後の4回の自由選択で構成されていた．被験体を最初にギロチンドアの閉じられたプラットフォームに入れ，約10秒後，異なっ

た４本のアームのドアを順次開いて４回の強制選択を行わせた．この強制選択でラットを進入させるアームはSH-CH群とST-CH群では試行ごとに変えられたが，SH-FX群とST-FX群では全試行で同じであった．また強制選択アームにはペレットは置かれなかった．４回目の強制選択を終えて，被験体がプラットフォームに戻ってきたところで，ギロチンドアを閉めて２分間の選択遅延時間を挿入した．その後，すべてのアームのドアを同時に開き，被験体には４回の自由選択を行わせた．SH-CH群とSH-FX群の試行では，自由選択開始時に，４回の先行する強制選択で未選択の４本のアームに２個ずつペレットが置かれた．また，ST-FX群とST-CH群の試行では，自由選択開始時に，先行する強制選択で既選択の４本のアームに２個ずつペレットが置かれた．４回の自由選択を終えて被験体がプラットフォームに戻ってきた時点で１試行を終了とし，被験体を直ちに個体ケージに戻して体重維持用の餌を与えた．以上の手続きの概略をFig.2.21に示した．40試行の強制選択訓練が終了した翌日から，SH-FX群とST-FX群の被験体には，強制選択で進入させるアームを変化させた事態での訓練を１日１試行，２日間連続して行わせた（テスト試行）．このテスト試行で進入させた強制選択アームは，先行する強制選択訓練で強制選択アームとして用いられた４本のうちから２本，用いられなかった４本のアームから２本が実験者によって任意に選ばれた．さらにこれらの強制選択アームは２試行で異なっていた．

データ解析　各群の被験体の選択行動は，試行内の４回の自由選択について，以下に示す４つの指標に基づいて分析された．a)正選択：ペレットの置かれたアームに進入した選択．SH-FX群とSH-CH群では遅延前強制選択で未選択であったアームへの１回目の進入，ST-FX群とST-CH群では強制選択で既選択であったアームへの１回目の進入となる．b)アーム探索行動(AI)：アーム進入前に被験体が走行を中断して，四肢または後肢をプラットフォーム上に残したまま，頭部または前肢をアーム上に

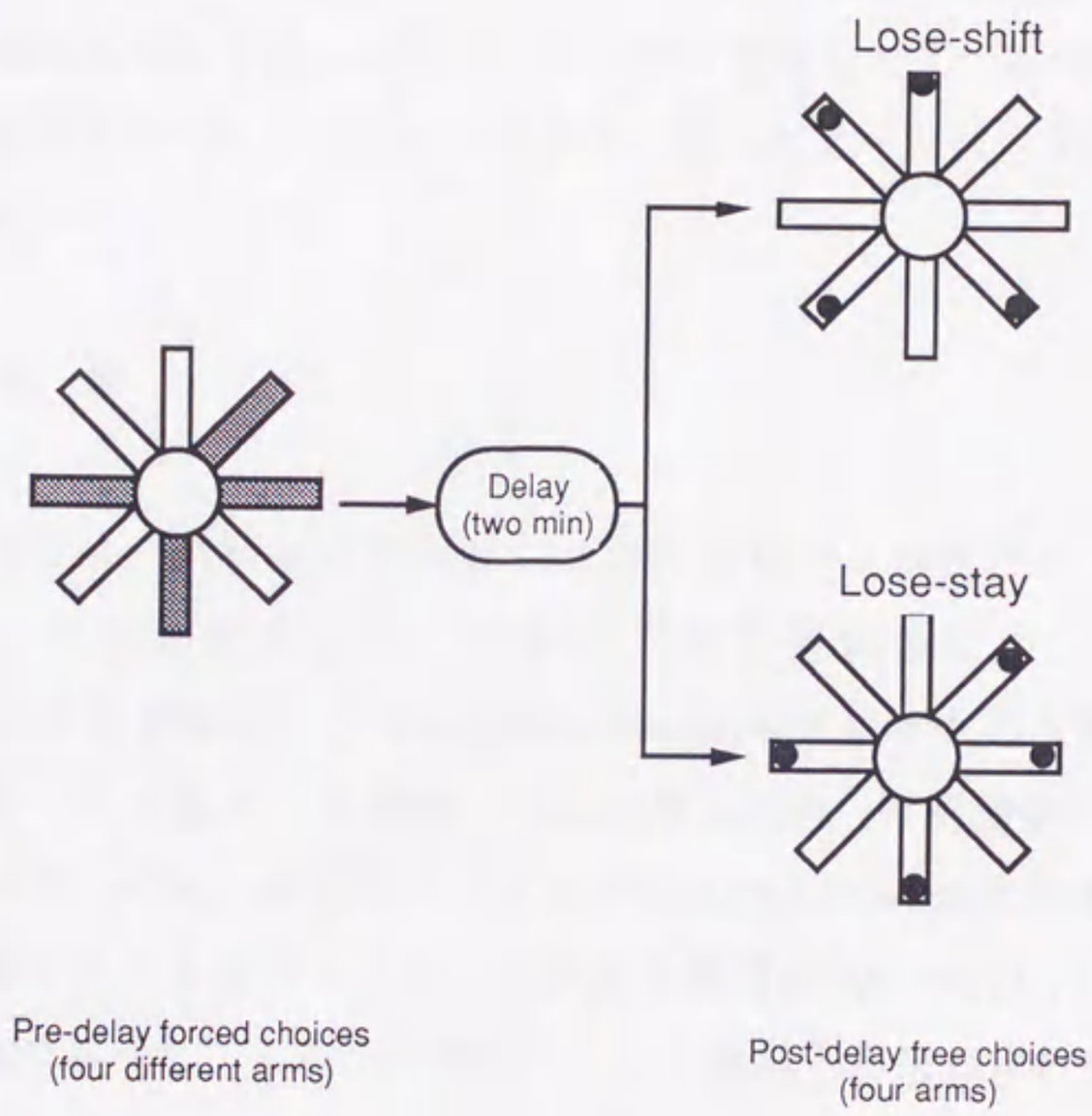


Fig. 2. 21 Food-bait conditions in the three groups.

Dotted arms indicate the forced-choice arms. Black points indicate the baited foods.

出して行う探索行動．1回のアーム選択には必ず最低1回のAI行動が先行するものとしてカウントした．c)タイプ1誤選択(type-1 error; T1E)：ペレットの置かれていないアームへの遅延後最初の進入．d)タイプ2誤選択(type-2 error; T2E)：ペレットをすでに摂食したアームへの再進入，および最初からペレットの置かれていなかったアームに対する2回目以降の進入．

2.6.3. 結　果

Fig.2.22には，強制選択訓練試行における平均正選択数を，10試行を1ブロックとして示した．各群の平均正選択数について，課題(Shift/Stay)×強制選択アーム条件(Fix/Change)×ブロックの3要因の分散分析を行ったところ，課題($F(1,28)=42.99$, $p<.01$)，強制選択アーム条件($F(1,28)=9.33$, $p<.01$)，およびブロック($F(3,84)=94.28$,$p<.01$)の主効果，そして強制選択アーム条件とブロックの交互作用($F(3,84)=3.43$, $p<.05$)がいずれも有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック2 ($F(1,28)=5.19$, $p<.05$)，ブロック3 ($F(1,28)=7.13$, $p<.05$)，ブロック4 ($F(1,28)=7.91$, $p<.01$)における強制選択条件の差，およびFix条件($F(3,84)=32.28$, $p<.01$)，Change条件($F(3,84)=65.44$, $p<.01$)におけるブロック差が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，Fix条件とChange条件のいずれにおいても，正選択数はブロック3まで増加していったことが示された($p<.05$)．以上の分析結果は，Shift課題(SH-FX, SH-CH)の平均正選択数がStay課題(ST-FX, ST-CH)よりも一貫して高く，ブロック経過にともなってFix条件(SH-FX, ST-FX)とChange条件(SH-CH, ST-CH)の平均正選択数は上昇したものの，一貫してFix条件の値が高かったことを示唆している．

次に，Fix条件の2群における，強制選択アーム変化の影響を検討す

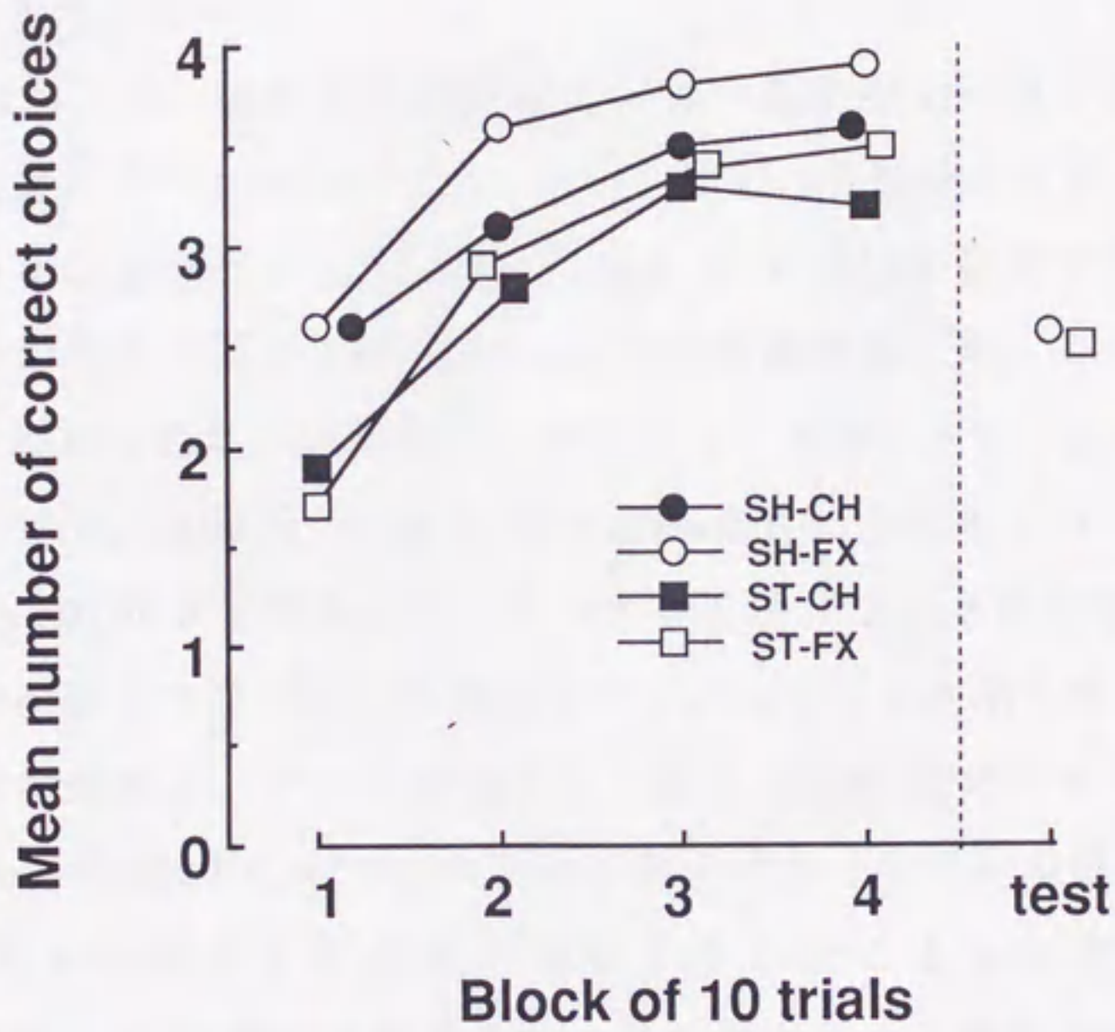


Fig. 2. 22 Mean number of correct choices for each block of 10 trials.

るために，SH-FX群とST-FX群の強制選択訓練の最終 2 試行と，2 回のテスト試行における平均正選択数を比較した(Fig.2.23)．両群の平均正選択数についてt検定を行った結果，強制選択訓練最終 2 試行とテスト試行での差は有意であった(SH-FX, $t(7)=6.89$, $p<.01$; ST-FX, $t(7)=7.81$, $p<.01$)．この結果は，2 群の平均正選択数がテスト試行で有意に減少したことを示している．

Fig.2.24には，強制選択訓練試行における平均AI回数を示した．課題×強制選択アーム条件×ブロックの 3 要因の分散分析を行ったところ，ブロックの主効果($F(3,84)=3.14$, $p<.05$)，および強制選択アーム条件とブロックの交互作用($F(3,84)=6.63$, $p<.01$)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック 4 における強制選択条件の差($F(1,28)=8.55$, $p<.01$)，およびFix条件におけるブロック差($F(3,84)=7.66$, $p<.01$)が有意であった．テューキー法による多重比較の結果，Fix条件のAI数はブロック 2 以降減少していったことが示された($p<.05$)．以上の分析結果は，ブロック経過にともなってFix条件の平均AI数が減少し，Fix条件(SH-FX, ST-FX)のブロック 4 における平均AI数がChange条件(SH-CH, ST-CH)よりも有意に少なくなったことを示唆している．

さらに，Fix条件の 2 群における強制選択アーム変化の影響を検討するために，SH-FX群とST-FX群の強制選択訓練の最終 2 試行と，2 回のテスト試行における平均AI回数を求めてFig.2.25に示した．平均正選択数の比較と同様のt検定を行ったところ，SH-FX群のみで有意な差が認められた($t(7)=8.86$, $p<.01$)．この結果は，テスト試行においてSH-FX群でAI数が増加したことを示している．

次に，各群の強制選択訓練における誤選択の特徴を検討するために，1 試行における平均T1E数と平均T2E数を求めてFig.2.26に示した．平均T1E数について，課題×強制選択アーム条件×ブロックの 3 要因の分散分析を行ったところ，課題($F(1,28)=13.52$, $p<.01$)，強制選択アーム条件

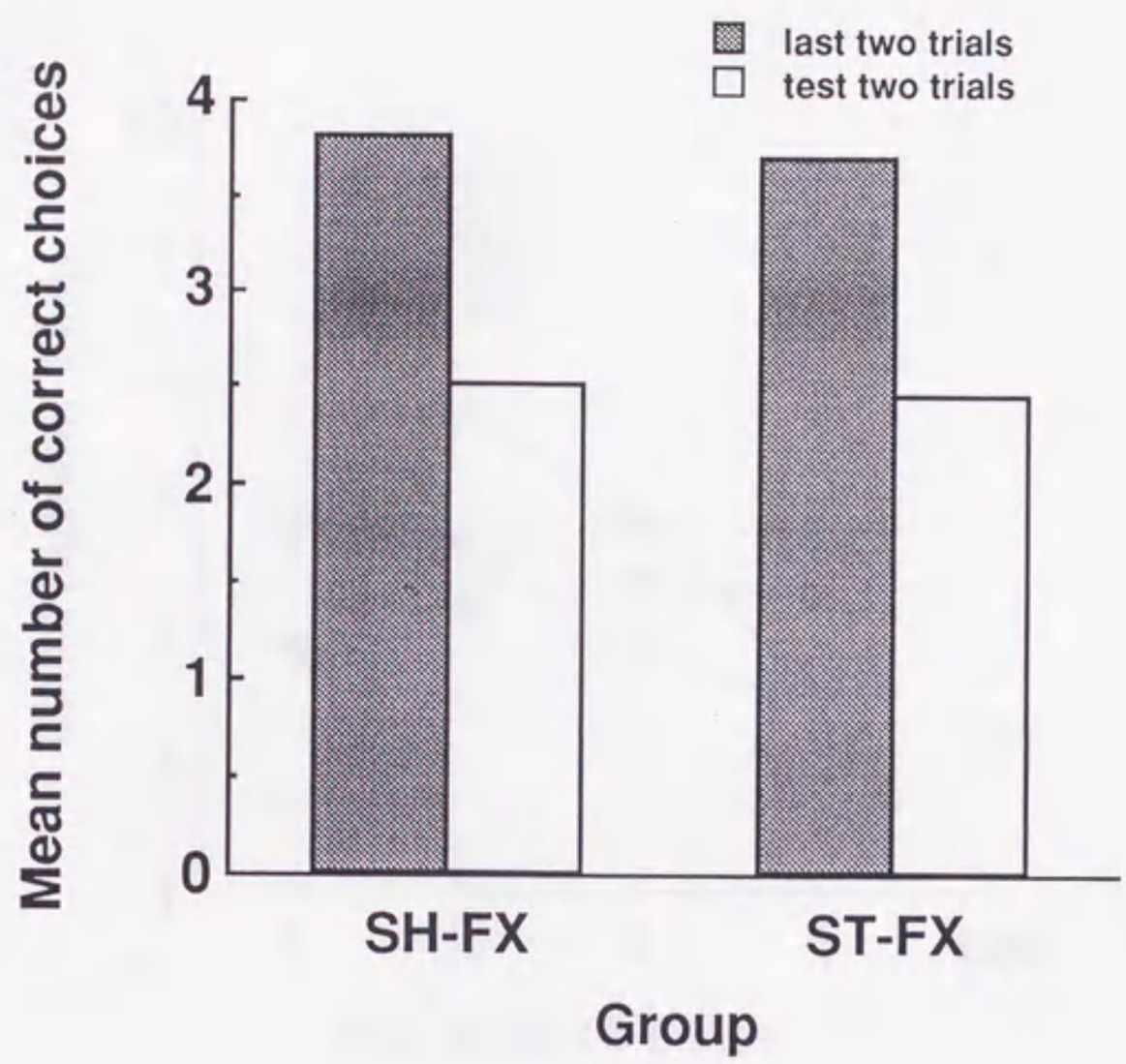


Fig. 2. 23 Mean number of correct choices for the last-two trials in training and the two test trials.

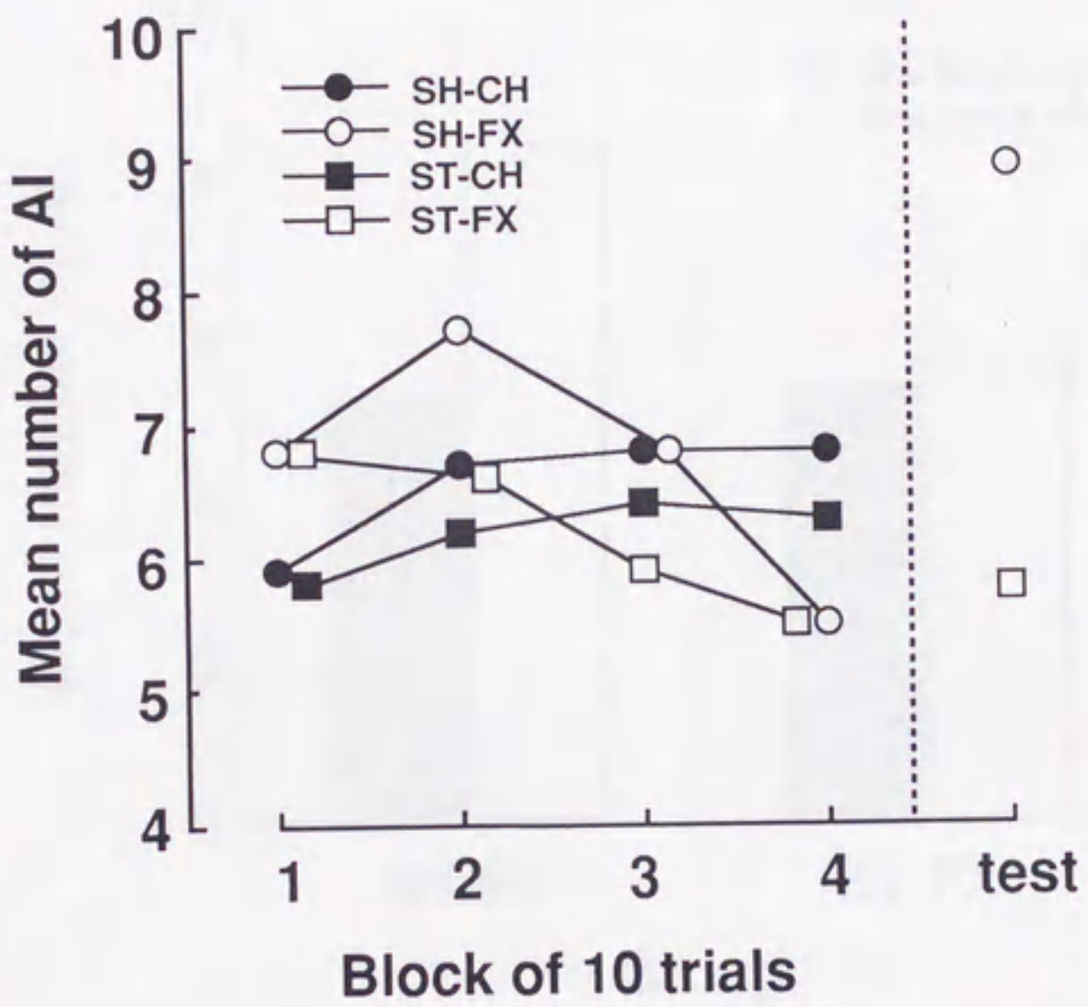


Fig. 2. 24 Mean number of arm investigation (AI) for each block of 10 trials.

Fig. 2. 25 Mean number of arm investigation (AI) for the last-two trials in training and the two test trials.

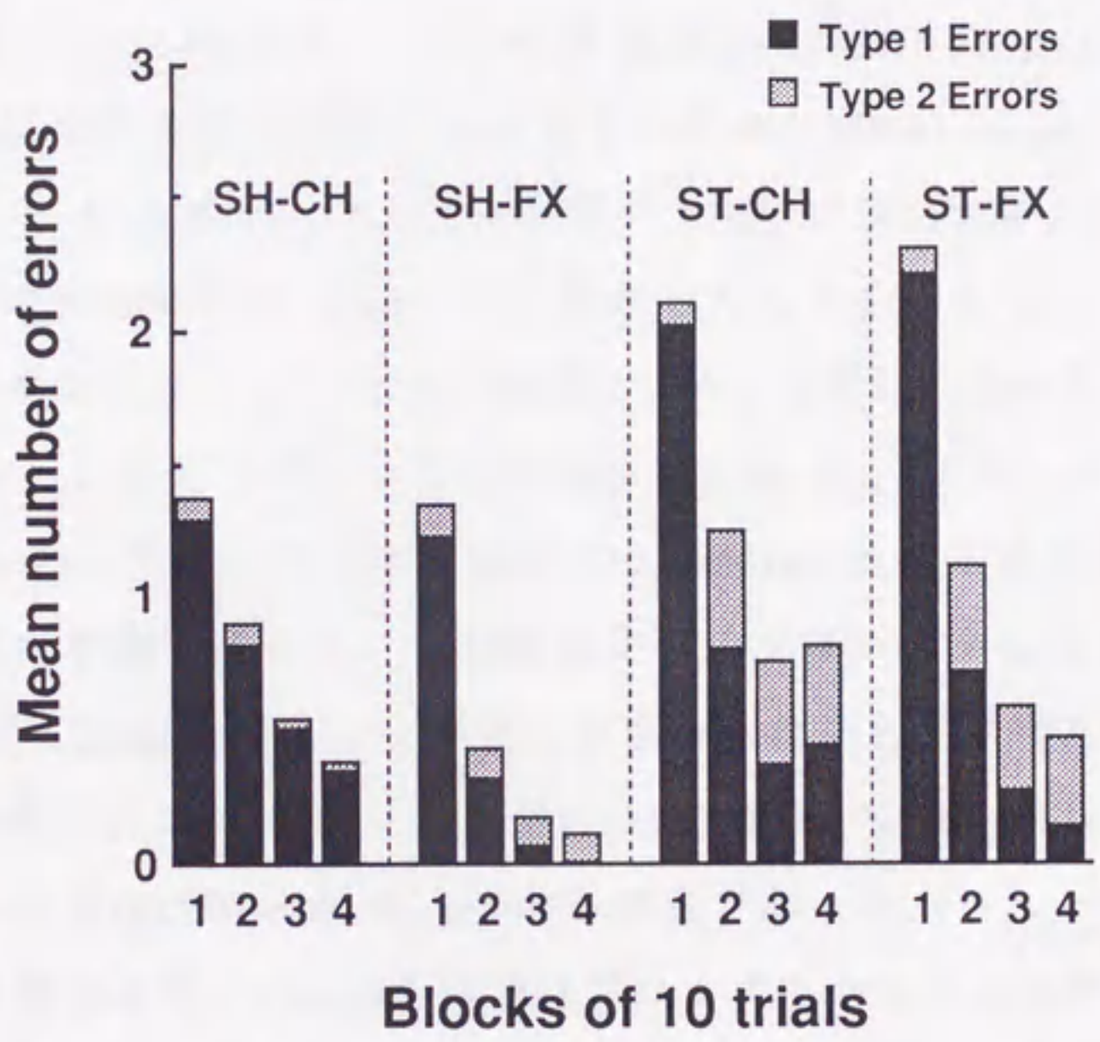


Fig. 2. 26 Mean number of two types of errors.

Type-1-Error was defined as the entering to the unbaited arms. Type-2-Error was defined as the entering to the once-visited arms.

(F(1,28)=12.33, p<.01)，ブロック(F(3,84)=134.16, p<.01)の主効果が有意であった．また，課題と強制選択アーム条件の交互作用(F(1,28)=5.85, p<.05)，強制選択アーム条件とブロックの交互作用(F(3,84)=7.45, p<.01)，さらに課題とブロックの交互作用(F(3,84)=2.27, .05<p<.10)も有意であった．課題と強制選択アーム条件の交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，Fix条件における課題差(F(1,28)=18.57, p<.01)，およびShift課題における強制選択アーム条件の差(F(1,28)=17.58, p<.01)が有意であった．これらの結果は，ST-FX群のT1E数がSH-FX群よりも多く，SH-CH群のT1E数がSH-FX群よりも多かったことを示している．強制選択アーム条件とブロックの交互作用についても同様の単純主効果の分析を行ったところ，ブロック2 (F(1,28)=5.15, p<.05)，ブロック3 (F(1,28)=10.93, p<.01)，ブロック4 (F(1,28)=25.22, p<.01)における強制選択アーム条件の差が有意であった．この結果から，ブロック2以降ではFix条件のT1E数がChange条件よりも有意に少なかったことが示唆される．さらにChange条件におけるブロック差(F(3,84)=40.31, p<.01)，Fix条件におけるブロック差(F(3,84)=101.31, p<.01)も有意であった．テューキー法による多重比較の結果，Change条件ではブロック1からブロック3にかけてT1E数は減少し(p<.05)，Fix条件ではブロック1からブロック4まで一貫して減少する傾向が認められた(p<.05)．次に，課題とブロックの交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック1 (F(1,28)=25.84, p<.01)とブロック4 (F(1,28)=7.12, p<.05)における課題差が有意であった．この結果から，ブロック1ではShift課題のT1E数がStay課題よりも多く，ブロック4でStay課題のT1E数がShift課題よりも多かったことを示唆している．また単純主効果の分析から，Shift課題(F(3,84)=54.04, p<.01)とStay課題(F(3,84)=82.39, p<.01)におけるブロック差が有意であることも示された．テューキー法による多重比較の結果，どちらの課題においてもT1E数はブロック1からブロック3まで減少したことが示され

た(p<.05).

以上の分散分析を結果を総合すると，４群のT1E数はブロックの経過にともなって減少するが，そのなかでもSH-FX群のT1E数が最少であった．またChange条件(SH-CH, ST-CH)よりもFix条件(SH-FX, ST-FX)のほうがT1E数は一貫して少なく，その差はブロックごとに大きくなっていった．さらにShift課題(SH-FX, SH-CH)とStay課題(ST-FX, ST-CH)を比較すると，両課題ともブロック経過にともなってT1E数は減少したが，ブロック１ではShift課題のT1E数のほうがStay課題よりも多く，ブロック４でその関係は逆転した．

次に，平均T2E数について，課題×強制選択アーム条件×ブロックの分散分析を行ったところ，課題(F(1,28)=71.90, p<.01)とブロック(F(3,84)=3.47, p<.05)の主効果，およびこれら２要因の交互作用(F(3,84)=8.42, p<.01)が有意であった．この交互作用について単純主効果の分析を行ったところ，ブロック２(F(1,28)=35.09, p<.01)，ブロック３(F(1,28)=23.85, p<.01)，ブロック４(F(1,28)=31.26, p<.01)における課題差が有意であった．この結果は，ブロック２以降ではShift課題のT2E数がStay課題よりも少なかったことを示している．さらにこの単純主効果の分析の結果，Stay課題におけるブロック差(F(3,84)=11.04, p<.01)も有意であった．テューキー法による多重比較の結果，Stay課題のT2E数はブロック１とブロック２の差が有意であった(p<.05)．以上のT2E数の分析結果を総合すると，ブロック２以降ではShift課題(SH-FX, SH-CH)のT2E数はStay課題(ST-FX,ST-CH)よりも少なく，Stay課題のT2E数はブロック２で増加したことがわかる．

2.6.4.　考　察

本実験の結果，強制選択アーム条件が異なる２条件(Fix/ Changed)間の差は，正選択数，アーム探索頻度，T1E数において有意であった．課題

の種類(Shift/ Stay)を問わず，どちらの条件においても平均正選択数に増加傾向が認められたものの，Fix条件の平均正選択数は訓練期間中一貫してChanged条件よりも高い値であった．また平均アーム探索頻度はFix条件でのみ減少する傾向が認められた．さらに，Fix条件の平均T1E数は訓練期間中一貫してChanged条件よりも低い値であった．

遅延後報酬配置条件が異なる 2 課題(Shift/Stay)間の差は，正選択数，T1E数，およびT2E数において有意であった．平均正選択数は，強制選択アーム条件の違いにかかわらず，一貫してShift課題のほうがStay課題よりも高かった．また，どちらの課題の平均T1E数とも訓練の進行によって減少したが，ブロック 1 (Shift>Stay)とブロック 4 (Shift<Stay)において有意差が認められた．さらにShift課題における平均T2E数はブロック 2 以降Stay課題よりも少なくなり，Stay課題では増加傾向が認められた．

Fix条件における平均正選択数の値がChanged条件よりも高かったことから，Fix条件における課題解決が相対的に容易であったことが示唆される．また平均T1E数における条件差からも，Changed条件の自由選択場面におけるアーム弁別が困難であったことが示唆されるであろう．これらは，課題解決のために必要とされる記憶情報が条件間で異なっていたことに起因するものと考えられる．

Fix条件では毎試行で強制選択アームが同じであったため，一度それらのアームを正確に記憶すれば，その情報は毎試行で有効に機能する．一方Changed条件では，強制選択アームは試行ごとに変化するので，それらのアームについての記憶情報は当該 1 試行のみで有効となる．したがって被験体は毎試行で強制選択アームを新たに記憶しなければならない．このようなFix条件とChanged条件での課題解決に必要とされる強制選択アームについての記憶情報は，Honig(1978)の分類にしたがえば，それぞれ参照記憶と作業記憶に該当する．さらに，Fix条件において強制選択アームについての参照記憶が精緻化されたならば，自由選択場面で

遭遇したアームを逐次的に弁別する必要性は低減すると考えられる．反対に，Changed条件では各試行の自由選択場面で作業記憶情報に基づいて各アームの状態（未選択／既選択）を正確に弁別することが必要とされる．これらのことは，自由選択場面におけるChanged条件のアーム探索頻度がFix条件よりも相対的に高くなった結果からも示唆される．

これら２条件の被験体が異なった記憶情報を課題解決に用いていたことは，訓練終了後Fix条件の２群に行ったテスト試行の結果からも確認することができる．このテスト試行での平均正選択数は，課題の種類を問わず，訓練終盤の試行と比較して有意に低下している．またSH-FX群のアーム探索頻度は訓練終了時点と比較して増加している．これらの結果は，強制選択アームの変化に被験体が即時に対応できなかったことを意味している．別の言い方をすれば，訓練終盤の試行におけるFix条件のアーム選択は，当該試行において形成された作業記憶ではなく，既に完成された参照記憶の情報に基づいて遂行されていたと考えることができる．

ところで，Fix条件の被験体は訓練開始当初から参照記憶に基づいた選択行動を行っていたのであろうか．かりにそうであれば，Fix条件の選択成績は，訓練序盤からChanged条件よりも高くなることが予測される．しかし，正選択数と２種類の誤選択数の分析結果に示されたように，両条件間の差はブロック２以降で有意となっている．いいかえれば，訓練序盤のブロック１では，強制選択アーム条件の違いが選択成績に及ぼす影響は認められなかった．また，アーム探索行動の分析結果に示されたように，Fix条件の探索頻度はブロック４のみでChanged条件よりも低くなっている．この結果は，強制選択アームが変化しないFix条件においても，被験体は訓練開始当初は逐次的なアーム探索を行っていたことを意味している．以上の分析結果から，強制選択アーム条件の違いにかかわらず，被験体は訓練序盤において作業記憶に依存した選択行動を行

っていたことが推測される．つまり，Elmes, Whillhite, & Bauer (1979)が指摘しているように，参照記憶とは訓練の進行にともなって形成されていくものであると考えることができる．また，行動方略の観点からみれば，Fix条件では学習の進行にともなって，作業記憶に依存した行動から参照記憶に依存した行動へと，行動方略が変化していったことが推測される．

遅延後報酬条件の異なるShift課題とStay課題における２種類の誤選択を分析した結果，Shift課題ではT1E数とT2E数のどちらもが訓練の進行にともなって減少した．しかしStay課題ではT1E数のみにそのような減少傾向が認められた．この結果から，Stay課題の習得遅延は一度報酬を摂食したアームに再進入するタイプの誤選択が減少しなかったことに起因することが示唆される．Stay課題では遅延前に１度進入したアームにのみ遅延後には報酬が置かれるが，１度その報酬を摂食してしまえば試行中に補充されることはない．したがって，遅延後に報酬を摂食したアームへの２回目以降の進入は誤選択となる．そのため，既に報酬を摂食したアームに再び遭遇した場合には，そのアームへの進入を回避しなくてはならない．つまりStay課題の効率的なアーム選択には，強制選択で進入したアームに再進入することのみでなく，自由選択で進入したアームへの再進入を回避することも必要とされる．一方Shift課題では，報酬の摂食経験の有無に関係なく，未選択のアームに進入することのみで効率的なアーム選択は可能となる．このような課題解決ルールを２課題間で比較すると，明らかにStay課題のほうが複雑であるといえる．以上の分析から，課題解決ルールが相対的に複雑であるという特徴がStay課題の習得を遅延させる原因となっていることが示唆される．

先行研究では，ラットが生息環境においてwin-shift方略に基づく採餌行動を行うことが示されており(Olton, Walker, Gage, & Johnson, 1977)，そのような採餌方略とStay課題における課題要求との不一致が学習を遅延

させることが指摘されてきた(Olton, Collison, Werz, 1977; Olton & Schlosberg, 1978). しかし，本実験の分析結果からは，必ずしもStay課題の習得遅延がラットの生得的な採餌方略の特徴のみに起因するのではないことが考えられる．つまり，課題解決ルールが複雑であり，ラットがそれを学習するためにより多くの試行を必要することが習得遅延のもうひとつの原因であることが示唆される．

第 3 章

総合的討論

3.1.　各実験における課題要求と実験結果の概要

3.1.1.　実験手続きと課題要求

前章では，ラットの放射状迷路行動を，行動方略と課題要求との関連において分析することを目的として6つの実験を行った．ここでは，実験結果を総合的に考察するまえに，各実験における条件操作と課題要求を整理し，それぞれの課題事態の特徴を比較する．Table 3.1には，実験条件（迷路外手がかり，報酬，食餌制限），課題手続き（自由選択／強制選択，遅延時間挿入），および課題解決に要求される行動型[1]（shift-type choice，stay-type choice）について，各実験ごとに整理した．

実験条件について，実験1では迷路外手がかりの有無が選択行動に及ぼす影響を検討するために，迷路外手がかりが利用可能な高架式迷路と利用不可能な廊下式迷路を用いて，両者における選択行動を比較した．また，アーム進入に対して与えられる報酬の操作は，実験3と実験5で行われた．実験3では，報酬の有無を操作するのみでなく，訓練期間中の食餌量を制限することによって，報酬と食餌制限との複合的な影響を検討した．実験5では，遅延挿入課題における強制選択場面での報酬の有無が遅延後の自由選択場面での選択行動に及ぼす影響を検討した．

課題手続きについて，実験1と実験3ではラットがすべてのアームに進入してプラットフォームに戻ってくるまで何の制限も加えられない自由選択課題の手続きがとられた．実験2，実験4，実験5，実験6では，試行前半のアーム選択が実験者によって操作される強制選択課題の手続

---

[1] ここでは，効率的なアーム選択を行うために要求される行動型を，後に述べる行動方略（SHIFT方略，STAY方略）と対応づけるために，shift-type choiceとstay-type choiceのふたつに分類した．

Table 3.1 Task conditions, task procedures, and required-choice types in each experiment.

	Ex. 1		Ex. 2		Ex. 3				Ex. 4			Ex. 5			Ex. 6			
	OP	EN	Free	Forced	DR	NR	DU	NU	0Fo/8Fr	3Fo/5Fr	5Fo/3Fr	E8B	U4B	R4B	SH-CH	SH-FX	ST-CH	ST-FX
(task condition)																		
extra-maze cue		×																
reward							×	×										
food deprivation						×		×										
(task procedure)																		
free choice	○	○			○	○	○	○	○									
forced choice			○	○						○	○	○	○	○	○	○	○	○
delay			○	○								○	○	○	○	○	○	○
(required choice type)																		
shift-type choice	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	△	○	×	○	○		
stay-type choice												△		×			○	○

きがとられた．強制選択の回数は実験2と実験5，実験6では4回であったが，実験4では回数の異なる3群の選択行動が比較された．また実験2では，自由選択課題と強制選択課題における選択成績が比較された．さらに試行内での遅延時間挿入の手続きは，実験2，実験5，および実験6で行われた．遅延時間はいずれの実験においても2分間であった．

課題要求について，それぞれの実験事態で効率的なアーム選択を行うために要求される行動型を整理すると以下のとおりである．実験1や実験3のような自由選択課題では，試行中に報酬が再配置されることはないため，ラットには既選択アームへの再進入を回避し，未選択アームにのみ進入すること(shift-type choice)が要求された．同様の理由から，実験2や実験4のすべての群，実験5のU4B群や実験6のSH-FX群とSH-CH群でもshift-type choiceが要求された．これらの群とは異なって，実験6のST-FX群とST-CH群では，遅延前に既選択であったアームに再び報酬が配置されたため，遅延後の自由選択では既選択アームへの再進入(stay-type choice)が要求された．さらに実験5のE8B群では，遅延前の未選択／既選択にかかわらず，遅延後にはすべてのアームに報酬が配置されたため，shift-type choiceとstay-type choiceのいずれによっても課題解決は可能であった．またR4B群では，遅延後に報酬がランダムに選ばれたアームに配置されたため，特定の行動型に基づいた効率的なアーム選択は不可能であった．

3.1.2.　実験結果のまとめ

1）課題成績について

Table 3.2には，各実験の結果を，ラットの課題遂行成績の比較と行動方略の推移の観点から要約した．以下では，それらの結果をTable 3.1に示した課題事態の特徴と関連づけて考察する．

Table 3. 2 Summary of results in each experiment.

	Ex. 1		Ex. 2		Ex. 3				Ex. 4			Ex. 5			Ex. 6			
	OP	EN	Free	Forced	DR	NR	DU	NU	0Fo/8Fr	3Fo/5Fr	5Fo/3Fr	E8B	U4B	R4B	SH-CH	SH-FX	ST-CH	ST-FX
(performance)																		
choice efficiency	○	△	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	×	○	○	△	△
arm investigation	—	—	—	—	—	—	—	—		<	<		<	>		>		>
response chain	○	○	—	—	○	○	○	○	○	×	×	○	×	△	—	—	—	—
(strategy)																		
response chain	○	○			○	○	○	○	○	○	○	○	○	○	—	—	—	—
SHIFT																		
Type 1			△	○						○	○		○		○	○		
Type 2																○		
STAY																		
Type 1																	○	○
Type 2																		○
random choice													○					

最初に，各実験における課題遂行成績についてみてみると，条件間（群間）で有意差が認められたのは，実験1，実験5，実験6であった．また，実験手続きや課題の難易度が異なるにもかかわらず，実験2，実験3，実験5のE8B群とU4B群では遂行成績に有意差はみられなかった．

迷路外手がかりが利用不可能な事態（EN群）での遂行成績が利用可能な事態と比較して劣ること（実験1），そしてStay課題での遂行成績がShift課題よりも劣ること（実験6）といった実験結果は，Oltonとその共同研究者によって行われた初期の研究結果と一致するものである．さらにこのような所見は，水迷路やT迷路といった放射状迷路以外の装置を用いた実験研究でも示されており，ラットの迷路行動にみられる一般的な特徴として理解することができる．実験1で得られた結果は，迷路外の視覚手がかりが課題解決に寄与しており，ラットはそのような空間手がかりを利用することによって，効率的なアーム選択を行っていることを示唆している．また実験6で得られた結果は，効率的なアーム選択に必要とされる情報（遅延前の既選択アーム）が同一と考えられる事態においても，報酬配置条件の異なるShift課題とStay課題では，その習得試行数に有意な差が認められることを示している．

しかしながら，これらの実験結果は，迷路外手がかりが利用不可能な事態，またはStay課題事態での課題学習が不可能であったことを直ちに意味するものではない．実験1のEN群の誤選択数の減少傾向，および実験6のStay課題群(ST-CH, ST-FX)の正選択数の上昇傾向は，これらの事態でのラットの選択効率が，訓練の進行にともなって向上していったことを示している．また実験1のEN群に関しては，その行動方略が迷路外手がかりが利用可能であったOP群と異なっていたことが分析結果から指摘されている．したがって，その遂行成績については，迷路外手がかりの利用可能性の観点からのみ検討することでは不十分であると思われる．さらに，実験6のStay課題群の遂行成績に関しては，先行研究

で示唆されてきた仮説のみでは十分に説明することはできない．それらの研究では，ラットの種特異的な採餌方略とStay課題における課題要求の不一致が学習を遅延させることが指摘されてきた．しかし実験6での2種類の誤選択数の分析結果から，Stay課題の解決ルールがShift課題よりも複雑であり，課題解決にはより高次な情報処理過程が必要とされることが学習遅延の原因である可能性が指摘された．

本研究で得られたこのような所見から，異なった事態での遂行成績を比較・考察する場合には，実験結果を条件操作の差異やラットの種特異的行動特性にのみ起因させて考えるのみでは不十分であるといえる．遂行成績を検討する場合には，詳細な分析から明らかにされる行動上の特徴（行動方略や誤選択）を考慮することが必要であろう．また，このような考慮は，条件差が認められなかった実験3や実験4，および実験5のE8B群とU4B群の遂行成績を検討する際にも必要とされるものである．なぜならば，これらの実験ではラットの行動方略に異なった特徴が認められており，遂行成績の比較結果のみでは選択行動の特徴を包括的な視点から捉えることが難しいからである．

次に，報酬条件と食餌制限条件を被験体間要因として操作した実験3，および遅延前報酬条件を被験体内要因として操作した実験5の遂行成績について考察する．

自由選択課題の手続きがとられた実験3では，報酬の有無と食餌制限の有無にかかわらず，ラットはチャンスレベル以上の正選択数を示し，条件の異なる4群間に有意差は認められなかった．一般的な放射状迷路課題では，食餌制限によって摂食動因を亢進させたラットを被験体に用い，課題で報酬を与える手続きが多く用いられている．この手続きはその他の迷路課題においても共通した手続きであり，そこで示されるラットの効率的な選択行動は摂食動因に基づいた行動であると考えられてきた．しかし，実験3で得られた結果は，そのような選択行動が必ずしも

摂食動因と報酬にのみ起因するものではないことを示唆している．さらに実験5のU4B群の結果に示されたように，強制選択課題において遅延前選択で報酬が与えられなかった場合でも，ラットは遅延後の自由選択で正確に未選択アームに進入することが可能であった．この結果は，遅延前のアーム進入における報酬の有無が，遅延後の選択成績に直接的な影響を及ぼさないことを示唆している．以上の所見から，放射状迷路課題におけるラットのアーム選択行動の「効率性」は，単純に摂食動因や報酬摂食といった要因の影響のみを受けるものではないことが考えられる．この問題については次節で再び取り上げて検討する．

2）行動方略について

続いて，各実験での分析結果から示されたラットの行動方略の種類，および訓練期間中の行動方略の推移過程の特徴について考察を行う．各実験で示された行動方略の種類について要約すると，Table 3. 2に示した6種類の方略に分類することができる．以下に各方略の特徴と，それらが発現された課題事態との関連について述べる．

a) 反応連鎖方略(response chain strategy)：特定の角度に位置するアームに連続して進入する方略．実験1と実験3では，直前に進入したアームから90度の位置にあるアームへの頻繁な進入が観察された．また実験4と実験5では，直前に進入したアームに隣接した（45度の位置にある）アームへの頻繁な進入が観察された．進入が集中する選択角度の違いは，1.2.2.の「反応連鎖による説明」のところで述べたように，迷路のサイズの影響によるものと考えられる(Yoerg & Kamil, 1982).

この方略に基づいた行動は，強制選択や選択遅延などの操作によってラットの選択行動が妨害されない自由選択課題において観察された．また実験5のE8B群のように，強制選択課題事態であっても，遅延後の自

由選択場面ですべてのアームに報酬が配置された場合にも観察された．さらにE8B群のアーム探索行動の分析から示されたように，アーム進入前のアーム探索行動頻度は相対的に低いことが特徴としてあげられる．

b) SHIFT方略(SHIFT strategy)：既進入であったアームへの再進入を回避して，未進入のアームに選択的に進入する方略．反応連鎖方略とは異なって，特定の角度にあるアームへの連続進入の傾向は認められない．さらに，アーム進入前に頻繁な探索行動が行われることも特徴のひとつである．この方略は，実験 2 のForced群とFree群，実験 4 の3Fo/5Fr群と5Fo/3Fr群，実験 5 のU4B群，実験 6 のSH-CH群とSH-FX群で観察された．

SHIFT方略に基づいたアーム選択を行うためには，各アームの既選択／未選択の状態についての正確な弁別が必要とされるため，アーム進入前に頻繁な探索行動が行われるものと考えられる．しかし，実験 6 のSH-FX群では訓練後半においてアーム探索行動頻度の減少傾向が認められた．ここでは，そのようなアーム探索行動の頻度差に着目して，頻繁なアーム探索をともなったSHIFT方略をType 1，探索頻度が相対的に低いSHIFT方略をType 2として分類した．

c) STAY 方略(STAY strategy)：強制選択課題において，強制選択場面で既進入であったアームに選択的に進入する方略．実験 6 のST-CH群，およびST-FX群で観察された．これら 2 群の課題遂行成績は相対的に低く，課題習得に要した試行数も多かったことから，この方略に基づいた課題遂行は，ラットにとって非常に困難であったことが示唆される．これは実験 6 の考察でも述べたように，課題解決ルールが相対的に複雑であったことに起因すると考えられる．またSHIFT 方略の場合と同様に，ST-FX群とST-CH群の訓練後半におけるアーム探索行動の頻度差に着目して，Table 3.2 ではType 1（高頻度のアーム探索）とType 2（低頻度のアーム

探索）の２種類に方略を分類した．

d) ランダム選択方略(random choice strategy)：各アームの既選択／未選択の状態に関係なく，ランダムな順序でアームを選択する方略．この方略に基づいた行動は，報酬がランダムに配置された実験４のR4B群で観察され，この群のアーム探索行動の頻度は相対的に低いものであった．

3.2　実験結果についての全体的考察

3.2.1　選択行動における効率性

実験５のR4B群を除き，ラットが進入したアームと報酬が置かれるアームとの間に一定の関係が存在する課題では，ラットの遂行成績（報酬アームの選択率）は試行数の増加にともなって上昇した．この結果は，ラットが課題解決のルールを学習したことを意味する以外にも，そのアーム選択行動は報酬に対する摂食動因に基づいた行動であると解釈することもできる．つまり，ラットの選択行動は，報酬を獲得するという目的において「効率的」なアーム選択（報酬の残っているアームへ進入する）へと変化していったといえる．

しかし，実験３のNU群の結果に示されたように，ラットは食餌制限がなされず報酬も与えられない事態においても，「効率的」なアーム選択（既選択アームへの再進入を回避して未選択アームへ進入する）を行った．また実験５のU4B群の結果からは，強制選択課題における遅延前アーム進入での報酬の有無が，遅延後の遂行成績に影響を及ぼさないことも示された．これらの結果は，放射状迷路課題でのラットの選択効率（課題成績）が単純に食餌制限と報酬の２要因の影響下にあるとはいえないことを示唆するものである．したがって，ラットの遂行行動をより包括的な観点から検討するためには，その行動を「摂食動因に基づく報酬摂食を目的とした行動」と位置づけるだけでは不十分であるといえる．つまり，アーム選択効率に影響を及ぼす「食餌制限による摂食動因の亢進」や「報酬の摂食」以外の要因を検討することが必要とされる．

この問題について，先行研究で提示されたふたつの説明概念を適用して考察することが有効であると考えられる．そのひとつは，迷路課題遂行に及ぼす探索動因(exploratory drive)の影響であり，もうひとつはラッ

トの生息環境での環境探索行動の特性の影響である．

探索動因とは，外部環境刺激に対する「接近」や「操作」といった行動を喚起する生活体の内的状態と定義されている．前述の摂食動因との比較の観点からこの探索動因の特徴をあげるならば，それは飢えや渇きといった生理的欠乏状態，もしくは外部要求に対応する心理的緊張状態ではないという点である．また，Barnett & Cowan (1983)などの研究でも指摘されているように，環境刺激への馴致によって動因のレベルが低減しないという点も特徴的であるといえる．Toates (1986)によれば，探索動因とは外部環境に関する種々の情報を収集するための探索行動を喚起する状態と定義されている．さらにO'Keefe & Nadel (1978)は，探索動因に基づく情報収集は外部環境についての認知地図の形成，およびその更新に寄与すると述べている．このような探索動因の特徴がラットの迷路行動に及ぼす影響については，T迷路における自発的交替反応についての研究(Dember, 1989)などでも詳細に検討されており，選択効率（交替率）は必ずしも食餌制限や報酬の影響を受けないことが示されている．

実際には，迷路課題の遂行に及ぼす摂食動因と探索動因の影響を分離して検討することは困難であり，本研究で得られた実験結果についても早急な結論を下すことは難しいと考えられる．なぜなら，迷路課題では，報酬を摂食する場合にも環境刺激を探索する場合にも，空間内の移動（走路走行）をともなうため，行動観察の結果から，その行動が摂食動因と探索動因のどちらに依存したものであるか結論づけることが難しいからである．

しかし，T迷路と比較して迷路の構造が複雑であり，迷路外刺激への接近が比較的容易である放射状迷路の場合，ラットのアーム選択行動が探索動因の影響を受けている可能性は否定できない．また，放射状迷路課題の解決には迷路外刺激の配置関係についての空間記憶が必要とされるため，探索動因に基づく装置内移動は外部環境についての情報を収集

するための重要な機能を持つことも推測される．

ところが，実験3のNU群の遂行行動についてこの探索動因の概念によって説明を試みた場合でも，その「効率性」については十分に言及できない．なぜならば，そのアーム選択行動が探索動因に基づくものであると仮定したとしても，必ずしも1試行中に未進入アームのみに選択的に進入する必然性は保証されないからである．NU群の1試行中の平均正選択数は明らかにチャンスレベル以上の値であり，それは食餌制限がなされ，報酬が与えられたDR群の正選択数と同等のものであった．

そこで，この問題点について適切な説明を行うために，ラットの環境探索行動の特性とその機能を考慮してみることが有効であると考えられる．Barnett & Cowan(1976)は，ラットが自然生息環境における探索行動には未滞在の場所や直前の滞在から一定時間経過した場所を選択的に探索する特徴が認められることを指摘している．またCowan(1977)は，このような特性が実験室における迷路課題での遂行行動にも反映されている可能性を示唆している．さらに，その特性は環境への馴致度や摂食経験の影響を受けないことも先行研究によって確認されている(e.g., Uster, Bättig, & Nägeli , 1976; Bättig & Schlatter, 1979)．Cowan(1977)はこのような探索行動を，「パトロール行動(patrolling behavior)」と命名し，その行動のもつ生息環境での機能についても言及している．

彼の説によれば，生息環境におけるパトロール行動は，新たな餌場や水源を発見したり，テリトリー内の変化や捕食者の存在を感知するといった機能を有する行動であると考えることができる．したがって，未滞在の場所を隈無く効率的に訪れることには適応的な意義が含まれると解釈できる．かりに，このような特徴が本研究での実験結果にも反映されているならば，実験3のNU群の効率的な選択行動も，摂食行動としてではなく環境の探索行動として位置づけることができるであろう．

生息環境での行動特性を実験室課題で示された行動の解釈にそのまま

流用することには危険性がともなうが，パトロール行動の特徴を放射状迷路課題におけるラットの選択行動の効率性の説明するひとつの可能性として考慮することは有効であろう．

本研究の結果を以上のように再検討してみると，放射状迷路課題で示されるラットの「効率的な」アーム選択行動は，必ずしも摂食動因の亢進や報酬摂食によって学習されたものではないことが示唆される．そして，この示唆を補完する説明概念として，探索動因や生息環境での探索行動の特性を提起することができるであろう．たしかに，そのような説明概念は現段階では実証性に欠けるという問題点を有しているが，少なくともラットの選択行動における「効率性」を分析する際には，「報酬獲得の効率性」と「環境探索の効率性」という2つの観点から検討される必要があるものと考えられる．

3.2.2　行動方略にみられる多様性と変動性

3.1.2で述べたように，本研究では，反応連鎖方略，SHIFT方略(Type 1, Type 2)，STAY方略(Type 1, Type 2)，ランダム選択方略といった6種類に分類される行動方略が観察された．このことは，ラットが単一の行動方略に基づいて課題を遂行するのではないことを意味しており，換言すれば，行動方略の「多様性」を示す結果であるといえる．さらに，そのような多様性は，課題解決ルールの異なる課題間の比較からのみでなく，同一課題で訓練を受けたラットの試行間の行動比較によっても示されている．このことは，訓練期間中ラットは同一の行動方略に基づいた選択行動を行うのではなく，訓練の進行にともなって行動方略を変化させたことを意味している．つまり行動方略の多様性は，「変動性」という形をとって，被験体内の行動の変化過程でも示されたといえる．ここでは，ラットの行動方略における多様性と変動性の特徴について総合的な分析

を行う．

行動方略の多様性について検討する際に重要と思われることは，その多様性を生じさせる要因を特定することである．しかし，実験結果の分析からは，その要因はひとつに限定できないことが示唆された．この点について，以下ではTable 3.1とTable 3.2に示した実験間比較の結果をもとにして考察をすすめる．

実験５の３群，および実験６のShift課題群(SH-CH, SH-FX)とStay課題群(ST-CH, ST-FX)の比較結果からわかるように，明らかに要求される行動型(shift-type choice, stay-type choice)が異なる条件下では異なった行動方略が観察された．この結果は，課題解決に要求される行動型が方略決定に影響を及ぼしていることを意味している．しかし，要求される行動型が共通であっても，異なった行動方略に基づいたアーム選択が行われることが，自由選択課題と強制選択課題での行動比較の結果，および実験６のFix条件とChange条件の比較結果から示された．

実験２，実験３の２群(3Fo/5Fr, 5Fo/3Fr)，実験５のU4B群，および実験６のShift 課題群(SH-CH, SH-FX)のように，shift-type choiceが要求される強制選択課題では，頻繁なアーム探索行動をともなうSHIFT方略に基づいた選択行動が観察された．しかし，同様のshift-type choiceが要求された自由選択課題（実験１，実験３，実験４の0Fo/8Fr群）では，反応連鎖方略に基づいたアーム選択行動が観察された．また，強制選択の手続きがとられた場合であっても，実験５のE8B群では反応連鎖方略への固執傾向が認められた．また，実験６の場合も，同じ課題群（Shift課題群，Stay課題群）では要求される行動型は同じであったが（それぞれshift-type choice と stay-type choice），強制選択条件の差異(ChangeとFix)によって訓練後半での行動方略は異なってきた（Type 1とType 2）．

これらの結果は，ラットのアーム選択行動にみられる行動方略の多様性は，単純に効率的なアーム選択のために要求される行動型の違いによ

ってもたらされるものではないことを示唆している．この点については，3.2.3.において「行動型」以外の要因を特定するとともに，実際の行動方略が決定される基準についても検討を加える．

次に行動方略の変動性に関して，その試行間推移の分析結果から以下の3点の特徴を指摘することができる．第1点は，行動方略はアーム選択効率を上昇させる方向に変化したことである．第2点は，課題の種類を問わず訓練初期では反応連鎖方略に基づくアーム選択が観察されたことである．そして第3点は，アーム選択効率の上昇傾向が消失し，課題が習得された訓練後期においても行動方略が変化したことである．

第1点に関して，各実験での課題成績の試行間比較の結果に示されたように，実験5のR4B群を除いたすべての課題において，ラットの選択効率は訓練の進行とともに上昇した．R4B群では，設定された課題の性質から，報酬の置かれたアームのみに効率的に進入することは不可能であったが，それ以外の条件では課題解決ルールを理解することによって効率的なアーム選択を行うことが可能であった．つまり，そのような一定の課題解決ルールが存在する条件下では，ラットの行動方略は恣意的にではなく，選択効率を上昇させる方向へ変化したということができる．

第2点に関して，実験1や実験3のような自由選択課題では，ラットは訓練開始当初から特定の角度に位置するアームに連続して進入するような単純なアーム選択を行い，その傾向は試行数の増加にともなって顕著になっていった．また実験4や実験5のような強制選択課題においても，訓練初期では隣接アームの連続選択のような反応連鎖方略に基づくアーム選択が確認された．

強制選択課題で反応連鎖方略を用いることは，必ずしも効率的なアーム選択を保証しない．またそのような課題事態では，ランダム選択方略を用いることによっても，反応連鎖方略と同程度の正選択を行うことは可能である．しかし，訓練初期でのアーム選択には特定の角度にあるアー

ムに頻繁に進入する傾向が認められた．この結果は，自由選択課題や強制選択課題といった基本的な課題手続きの違いを問わず，訓練開始当初には反応連鎖方略に基づくアーム選択が行われたことを意味している．

しかし，強制選択課題では自由選択課題とは異なり，訓練の進行にともなって反応連鎖方略への固執傾向は弱まり，ほかの行動方略へ変化していくことが示された．この変化は，遅延後の自由選択におけるアーム探索行動の頻度に増加傾向が認められたことからも確認される．実験5のE8B群を除くいずれの強制選択課題においても，反応連鎖方略による課題解決は不可能であるため，ラットは試行経験の増加によって課題の構造を学習し，適切な行動方略を選択したことがこの結果から示唆されるであろう．

第3点の特徴としてあげた課題習得後の方略変化は，実験6におけるFix条件の2群(SH-FX, ST-FX)の遂行行動の分析結果から示唆されるものである．Fix条件の平均正選択数はブロック2以降（第20試行以降）一貫してChange条件よりも高い値であり，ブロック3までは上昇傾向が認められた．この結果から，Fix条件では訓練後期のブロック4においては既に課題を習得していたことが示唆される．しかしそのブロック4ではアーム探索行動の頻度が低下しており，その値はChange条件よりも有意に低くなったことが示された．これらふたつの結果を総合すると，Fix条件ではブロック4において選択効率を低下させることなく行動方略に変化が生じた可能性が考えられる．

3.1.2.ではこのアーム探索行動の頻度差に着目して，行動方略をType 1（高頻度）とType 2（低頻度）に分類した．しかし，Fix条件では課題解決のためにType 1の方略からType 2の方略へ変化させる必然性はなかったといえる．なぜならば，Type 1の方略によるアーム選択を継続したとしても，Change条件と同等の効率的なアーム選択は可能であったからである．しかし実験結果が示すとおり，ブロック4では行動方略がType 1

からType 2へと移行している．したがって，行動方略の変動性の特徴を包括的に把握するためには，方略選択や方略移行の基準についても検討する必要性があると考えられる．

3.2.3　行動方略の選択基準

前節では，各実験で示されたラットの行動方略の特徴を，その「多様性」と「変動性」の観点から考察した．しかし，実際に発現される行動方略がどのように選択されているのかといった問題点について，検討の余地が残された．この問題点は，「各課題事態におけるラットの行動方略は，いかなる基準のもとに，どのような過程を経て選択されていたのであろうか」と要約することができる．つまり，検討すべき具体的な問題とは，1）選択基準となる要因の特定であり，2）方略選択のプロセスの解明であるといえる．

前節で行動方略の変動性の特徴のひとつとして指摘したように，方略選択の基準のひとつとして考えられる要因は，課題解決に要求される「行動型」であると考えられる．

当該課題において適切な行動型がとられない限り，報酬アームを効率的に選択することは不可能である．例えば，実験4の強制選択課題においてランダムなアーム選択（ランダム選択方略）を行ったり，実験6のShift課題においてstay-type choice（STAY方略）を行ったりしても正確なアーム選択は不可能であり，報酬アームへの遭遇確率はチャンスレベルを越えることはない．したがって，適切な行動型の選択とは，単に方略決定に関与しているというだけでなく，その際に第1番目に考慮される要因であるともといえる．

この「適切な行動型の選択」は，第1章(1.3.1.)で述べた「行動的効率性」という概念に相当するものであるといえる．試行間で一定の課題解

決ルールが存在する事態での遂行成績が，訓練の進行とともに向上したことから示唆されるように，そこでの行動方略はアーム選択の効率性を基準として選択されたと考えられるだろう．また実験４のR4B群のように，一定のルールが存在せず効率的な選択行動が不可能な事態では，いかなる方略をとったとしても報酬アームへの遭遇確率はチャンスレベルを超えることはない．したがって，そのような事態では適切な行動型も存在せず，実際に観察された行動もshift-type choiceやstay-type choiceといった行動型とは異なったものであった．つまり，効率的なアーム選択が可能である事態，いいかえれば一定の課題解決ルールが存在する事態では，「行動的効率性」が方略選択の基準となるといえるであろう．

しかし，この基準のみが方略決定に関与している要因であるとはいえない．実験１や実験３の自由選択課題のように，課題解決が可能な方略が複数存在する事態では，それらの中から特定の方略のみが選択される必然性はないからである．しかし実験結果に示されたように，反応連鎖方略でもSHIFT方略でも課題解決が可能であるにもかかわらず，ラットの行動方略は反応連鎖方略に収束していった．また，実験４のE8B群の場合でも，SHIFT方略による課題解決が可能であるにもかかわらず，反応連鎖方略への固執傾向が認められた．

このような実験結果を考慮すると，方略選択に関与する第２の基準要因として指摘されるのが，情報処理過程における負荷の問題である．これは1.3.1.で述べた「認知的効率性」に相当するものである．そして，特にここで問題となってくるのは，未選択アームと既選択アームを正確に弁別するために必要とされる記憶情報量と，それに関連した進入アームについての意思決定プロセスの構造である．

課題解決のために同じ行動型が要求されているにもかかわらず，実際の行動方略が異なっていた例として，自由選択課題（実験１，実験３）と強制選択課題（実験４）におけるラットの選択行動をあげることがで

きる．これらの課題ではshift-type choiceが適切な行動型であったが，実験結果に示された行動方略は同一ではなく，反応連鎖方略とSHIFT方略の2種類であった．またそれぞれの方略が観察された事態は，反応連鎖方略は自由選択課題であり，SHIFT方略は強制選択課題であった．では，なぜ課題によって行動方略に違いが生じたのであろうか．

強制選択課題の場合，試行前半に進入するアームは実験者によって決定され，なおかつ試行中に選択遅延によってアーム選択が一度中断させられるため，反応連鎖方略を用いて効率的な選択を行うことは不可能である．かりにその方略を用いた場合，自由選択場面で報酬のあるアームに進入する確率はチャンスレベルを越えることはない．つまり，強制選択課題では，強制選択で進入したアームを記憶し，アーム探索行動によって既選択アームと未選択アームを正確に弁別するSHIFT方略以外に課題解決は不可能であるといえる．ところが，自由選択課題ではSHIFT方略のみではなく反応連鎖方略を用いた場合でも課題解決は可能であり，その方略を用いた場合，記憶すべき情報量（アーム数）を節約することができる．

強制選択課題では既選択アームをすべて記憶しておかなければ自由選択場面で報酬アームのみに進入することはできない．しかし，この制約は自由選択課題には必ずしもあてはまらない．なぜならば，自由選択課題において隣接アームの連続選択によってアーム進入を行う場合には，既に進入したアームを記憶する必要はないからである．また実験1の考察で述べたように，選択角度90度のアームを連続して進入した場合でも，既進入アームをすべて記憶する必要はない．最低でも試行の最初に進入したアームのみを記憶していれば，最小の進入回数ですべてのアームを選択することができる．つまり，ラットが自由にアームに進入することができる自由選択課題では，反応連鎖方略を用いたほうがSHIFT方略を用いた場合よりも情報処理過程における負荷は小さくなるといえる．

このように「認知的効率性」を考慮して行動方略の選択プロセスを検討することによって，実験６のFix条件における訓練後期における方略変化についても説明することが可能である．既に述べたように，Fix条件の２群(SH-FX, ST-FX)では，課題習得後のブロック４ではType 1とType 2のふたつのSHIFT方略が利用可能であったと考えられる．しかし実際には，ラットの行動方略はType 2の方略に収束する傾向が認められた．課題習得を前提として，認知的効率性の観点からこれらふたつの方略を比較した場合，明らかにType 1のほうが情報処理過程における負荷が大きいといえる．

Type 1とType 2の方略に関する情報処理過程における特徴を，第１章で述べた記憶成分の分類（参照記憶と作業記憶）の観点からまとめてみると，Type 1の方略のほうが即時的な情報処理が要求される作業記憶への依存度が高いといえる．放射状迷路課題の遂行に必要とされる作業記憶の機能とは，１）当該試行中に進入したアームを記憶すること，そして，２）その情報に基づいてアームの既選択／未選択の状態を弁別することであると考えられる．したがって，実験６のChange条件のように毎試行で強制選択アームが変化する場合には，試行ごとに作業記憶情報を更新する必要がある．ところが，Fix条件では試行間で強制選択アームが共通であるため，１）の機能は効率的なアーム選択には必要とされない．この場合，強制選択アームについての情報は毎試行に共通して有効となるため，参照記憶として機能すると考えられる．

この参照記憶が形成されるためには，ある程度の試行経験が必要とされるが，Fix条件の課題成績(Fig. 2.22)に示されたように，訓練後期のブロック４では正確な参照記憶が形成されていたものと解釈することができる．また作業記憶の２）の機能についても，この条件では比較的容易に充足することができたと考えられる．このことは，ブロック４における探索行動頻度がChange条件よりも有意に低かったという実験結果から

も確認されるものである．Fix条件では，作業記憶情報と感覚入力情報（遭遇したアームについての視覚情報）を比較し，アームの状態を「弁別」していたというよりも，参照記憶内の情報を「走査」することによって進入するアームを決定していたと解釈することができるであろう．このことは，強制選択アームが変化したテスト試行においてもFix条件のラットは依然として本訓練時と同じアームに進入する傾向が強かったことからも示唆される．つまりテスト試行時には，その試行の強制選択で進入したアームについての作業記憶ではなく，それ以前の訓練で形成されていた参照記憶情報に依存したアーム選択を継続していたと考えることができる．

以上の考察から，実験 6 のChange条件ではより即時的な情報処理が要求される作業記憶に基づいたアーム選択を，そしてFix条件では試行間で不変である参照記憶情報に基づいたアーム選択を訓練後期では行っていたことが推測される．また，Fix条件においてType 1ではなくType 2の方略を選択することは，選択効率を低下させることなく情報処理過程における負荷を小さくすることに寄与するものであるといえる．

3.2.4　行動方略の選択プロセス（まとめ）

3.2.3.では本研究の各実験で示されたラットの行動方略の選択基準を説明する概念として，「行動的効率性」と「認知的効率性」のふたつを提起した．行動的効率性とは課題解決を可能にする適切な行動型の選択に関する基準であり，認知的効率性とは課題解決に必要とされる情報処理過程における負荷に関する基準であるといえる．以下ではこのふたつの選択基準にしたがって実際の行動方略が選択されるプロセスについて，仮説的モデルを提示しながら考えていく．

Fig. 3.1には，このふたつの選択基準に基づいた方略選択の構造をモデ

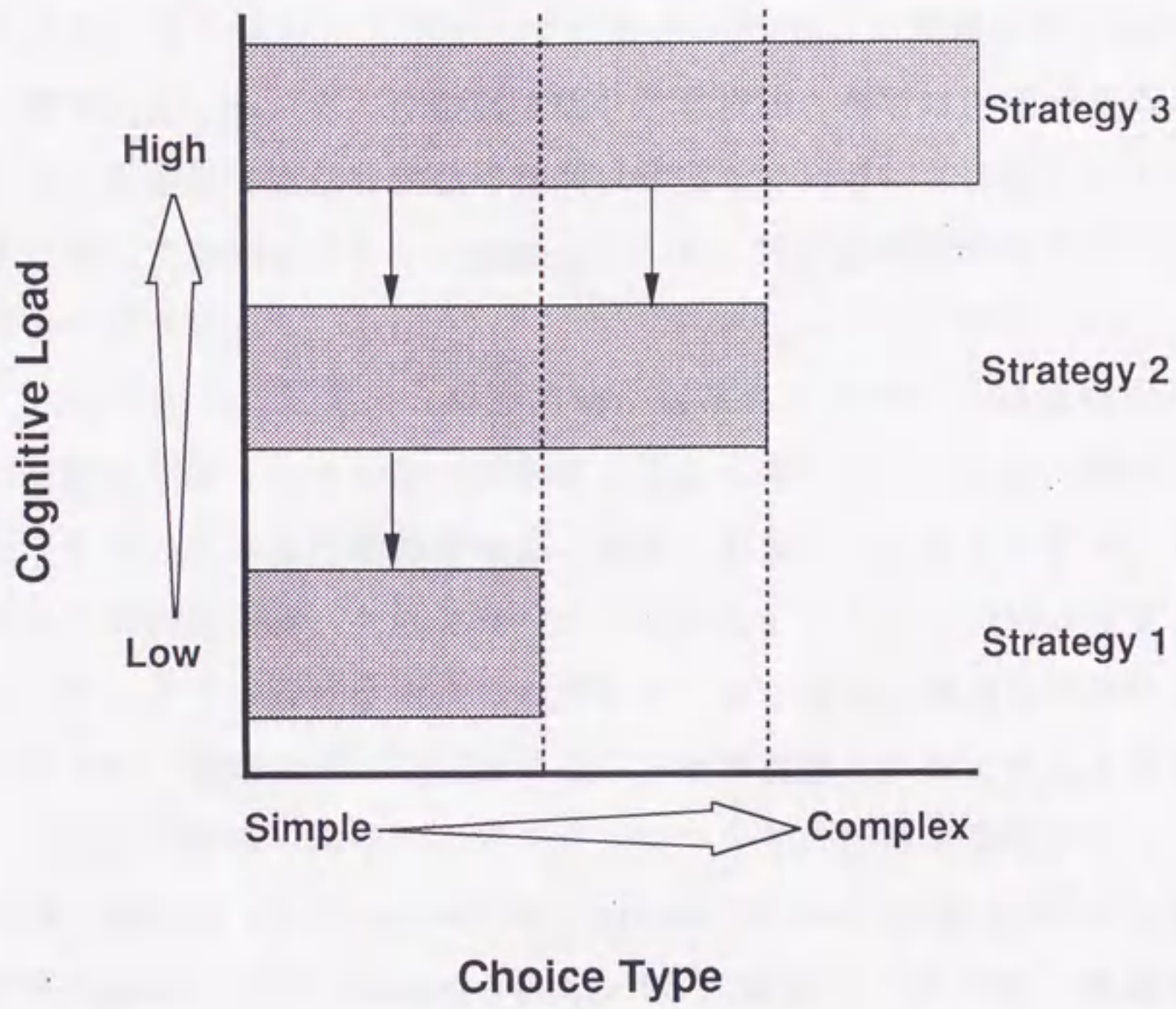


Fig. 3. 1 Schematic representation of the strategy-decision process.

Strategy is taken with reference to cognitive load (i.e., the number of arms to be remembered) and choice types (i.e., shift-type choice or stay-type choice).

ル化して示した．図の縦軸は認知的効率性に関して情報処理過程における負荷の程度を示しており，上へ進むにしたがって負荷が高くなることを意味している．また横軸は行動的効率性に関して行動型の種類を示しており，右に進むにしたがって行動型の外見上の複雑さ[2]が増すことを意味している．さらに行動方略を示す横棒の長さは，それぞれの方略によって遂行可能な行動型の種類に対応している．具体的にいえば，図中に示したstrategy 1よりもstrategy 2のほうが遂行可能な行動型の種類が多いことを示している．

3.2.2.で述べたとおり，行動方略が選択される際には課題解決に適した行動型であることが第1の基準となると考えられるため，認知的効率性（縦軸）よりも行動的効率性（横軸）が優先されるといえる．したがってこの段階では，選択されうる方略は必ずしもひとつには限定されない．そしてその条件を充足したうえで，より情報処理過程における負荷の小さい（縦軸上で下に位置する）方略が選択されると考えられる．

次に，具体例をあげてこのモデルについての詳細な説明を行う．ここでは，strategy 1を反応連鎖方略，strategy 2をSHIFT方略とSTAY方略におけるType 2，そしてstrategy 3をType 1と仮定する．例えば，課題解決のために要求される行動型が比較的単純な自由選択課題の場合，隣接アームの連続選択のような単純な行動型の遂行が可能な行動方略(strategy 1, 2, 3)がまず選択される．そしてそのうえで，より情報処理過程における負荷の小さい方略(strategy 1)が最終的に選択されることになる．また，反応連鎖方略による課題解決が不可能な強制選択課題では，最初に適切な行動型の遂行が可能な方略(strategy 2, 3)が選択されると考えられる．

---

[2] 行動型の外見上の複雑さとは，アーム探索頻度や特定角度にあるアームへの選択集中の程度から評価される．例えば，shift-type choiceは，アーム探索行動の頻度も高く，隣接アームの連続選択といった傾向は認められないことから，その複雑さの程度は相対的に高いといえる．

しかし．実験 6 のFix条件以外の課題では毎試行で強制選択アームが変化するため，Type 2の方略による課題解決は不可能である．一方，Fix条件においてもType 2の方略によるアーム選択を行うためには，参照記憶を形成するための試行経験が必要とされるので，実際には，Type 1の方略(strategy 3)がまず選択される．そしてその後訓練の進行にともなって，Fix条件ではType 1からType 2の方略への移行がなされることになる．

このモデルによって，3.2.2.で述べた行動方略の多様性が生じるメカニズムについて説明することは可能となってくる．しかし，このモデルでは，本研究で示された行動方略の試行間での変動性の諸特徴について十分に言及することは難しい．この点を考慮して，Fig. 3.2では，行動方略の変動性の特徴を具体的に記述した図を示した．この図では試行経験の推移を横軸にとり，縦軸の「認知的効率性」との関連において行動方略が変化したプロセスを示した．この図の要点となるのは，1）課題事態の差異にかかわらず，訓練初期には反応連鎖方略が選択されることであり，2）強制選択アームが試行間で固定された課題や自由選択課題では「認知的効率性」の基準に基づいた方略選択が行われることである．

3.2.3.および3.2.4.では，本研究で示された各課題事態でのラットの行動方略の選択基準と選択プロセスについて説明を試みてきた．さらにFig. 3.1とFig.3.2には，その説明をより具体化するために仮説的モデルを提示した．このモデルの要点は以下の 3 点にまとめることができるであろう．第 1 点は，「行動的効率性」と「認知的効率性」のふたつの基準によって実際の行動方略が選択されるということである．第 2 点は，「認知的効率性」よりも「行動的効率性」が，行動方略の決定に際して優先されるということである．第 3 点は，特定の行動方略に収束するためには，課題構造の理解と記憶情報の精緻化が前提となるため，ある程度の試行経験が必要とされるということである．

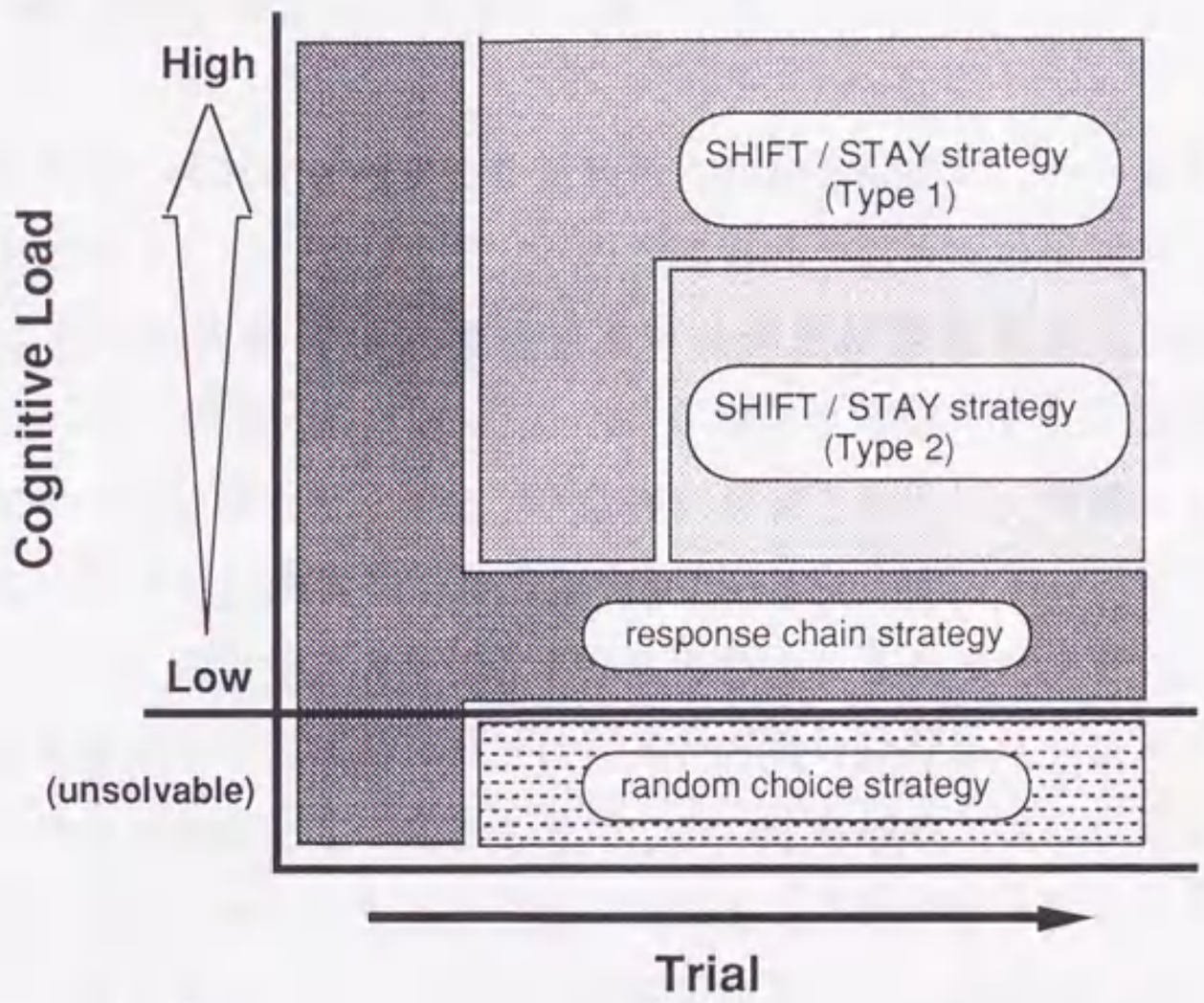


Fig. 3. 2　Schematic representation of the strategy-shift process suggested from the results of six experiments.

Response chain strategy was observed in all the experiments without referring to the differences in task demand. Random choice strategy was observed only in the unsolvable task (R4B in Experiment 4). Strategy-shift from Type 1 to Type 2 was observed when forced-choice arms were fixed throughout training (Experiment 6).

3.3. 今後の検討課題

3.3.1. 複数課題が並立した事態での遂行行動の検討

本研究では，課題要求の異なる複数の実験群を設定し，それらの遂行行動を比較することによってラットの空間行動の諸特徴の検討を試みてきた．これらの実験では，課題要求の差異は被験体間要因(between-subject factor)として操作されたため，ある特定の実験群での課題要求は訓練期間中一定であった．強制選択課題の手続きを用いた実験5では，強制選択における報酬操作を被験体内要因(within-subject factor)として設定したが，それは課題要求を変化させるものではなかった．また，実験3以外の実験における結果分析では，遂行行動の試行間（ブロック間）変化を被験体内要因として処理したが，その分析結果が明らかにしたものは，試行経験にともなう遂行行動の継時的な変化プロセスであったといえる．つまりそこでは，「特定の課題要求を充足する遂行行動をどのような過程を経て獲得していったのか」といった課題習得（学習）の問題に主眼が置かれていたといえる．

各実験におけるこのような条件設定および結果分析は，ラットの行動方略における「多様性」と「変動性」の特徴を解明することを目的としたものであった．しかし，解明すべき問題をもうひとつ加えるとすれば，それは行動方略の「柔軟性」である．それは，放射状迷路課題の実験パラダイムに即して具体的にいうならば，1）ラットは異なる課題事態において行動方略を使い分けることができるのか，もしくは2）課題要求の変化に対応して行動方略を変化させることができるのか，といった問題である．本研究の実験結果からはこの「柔軟性」の問題について言及することは困難であるが，ラットの空間行動における行動方略の特徴を包括的に理解するためには不可欠な問題であるといえるだろう．

これまでの先行研究においても，この柔軟性の存在を示唆するような実験結果はいくつか報告されている．例えば，1）の問題に関して，課題解決に必要とされる情報（迷路外手がかり／迷路内手がかり）が異なった2種類のT迷路課題が並行して行われる事態においても，ラットは各課題で正確な遂行行動を行うことができたことが示されている(Okaichi, 1987)．また2）に関しては，視覚弁別訓練のパラダイムを用いた逆転学習(reversal learning)事態[3]において，動物種によって習得試行数に差はあるものの，ラットでも学習は可能であることが示されている(ex, Mackintosh, Wilson, & Boakes, 1985).

放射状迷路を用いた実験においても，課題要求や課題解決の手がかりの操作を被験体内要因として計画することによって，この柔軟性の問題を取り扱うことが可能となる．例えば，課題要求の異なるふたつの課題を個別に学習させた後に，各課題をランダムな順序で被験体に提示するような手続きをとることによって，行動方略の柔軟性の問題を実験的研究において検討することができる．この手続きをとる場合，ふたつの課題のどちらが提示されるのかについての情報を被験体に与える必要があるが，それは課題開始時に何らかの手がかり刺激（光刺激や音刺激）を提示することによって解決できる．また，遅延前強制選択アームと遅延後報酬配置アームとの関係が正反対となるShift課題とStay課題を，逆転学習の手続きを用いて同一被験体に訓練することによって，課題変化時の対処行動や先行訓練の影響を検討することも可能であろう．

さらに，このような複数課題での訓練を被験体内要因として配置した実験を行うことによって，「推論(inference)」や「意思決定(decision making)といったラットの空間行動にかかわる心理的諸機能の解明にも

---

[3] 呈示された2種類の視覚刺激のいずれかに接近すると報酬が与えられる事態での学習を習得した後に，報酬を与える刺激をもう一方の刺激に変えて再び訓練を行う実験方法．

寄与する結果が得られることが期待できるであろう．

3.3.2.　生態学的視点からの空間行動の再検討

本研究では，ラットの適切なアーム選択に対して報酬（固形飼料）を与えるという放射状迷路課題のパラダイムを用いて実験を行った．そのため，分析の対象となったのは，空間移動をともなうラットの「採餌行動」であったといえる．しかし，生態学的な視点からラットの空間行動を考える場合，採餌行動の分析結果のみから適応的意義の異なるその他の空間行動の特徴を類推することは困難である．また，従来の心理学的研究においても，迷路での採餌行動が研究対象となる場合が一般的であり，危険な対象物（捕食者や嫌悪刺激）の回避や生息環境の探索といった空間行動を対象とした研究例は少なかった．さらにそれらの研究では，行動メカニズムや学習プロセスについての一般法則の定立に関心が向けられる傾向が強く，行動の種特異性や被験体動物の生物学的制約といった問題は無視されてきたといえる．

したがって，ラットの「空間行動」をより多角的に理解するためには，危険回避や環境探索といった空間行動を取り上げ，その特徴をこれまでの採餌行動についての研究結果と比較することが必要とされるであろう．さらに，それらの実験室研究の結果を総合的に検討することによって，生息環境での空間行動の諸機能についての推論が可能となるであろう．

このような視点に立って実験研究を行う場合にも，放射状迷路は利用価値の高い装置であるといえる．放射状迷路課題は刺激配置や課題要求について多様な操作が可能であるため，複数の実験事態を容易に設定することができる汎用性の高い課題といえる．そのような場面でラットの環境探索行動や嫌悪刺激対処行動を比較することによって，行動方略の事態依存性や，事態変化への適応プロセスといった問題について詳細な

分析が可能となると考えられる．例えば，探索行動に関する実験を行う場合には，迷路内外の視覚刺激の種類や数，各刺激間の配置関係の操作によって異なった事態を設定することも可能である．また，訓練期間中に新奇刺激を付加したり，既存刺激を削除した場合の行動変化を分析することも可能であろう．さらに，嫌悪刺激への対処行動に関する実験を行う場合には，味覚嫌悪条件づけの実験手法を応用して，複数の刺激に対する接近／回避行動を分析することもできる．その場合，呈示刺激の種類や嫌悪刺激への偶然遭遇確率を操作によって，条件の異なった事態を設定することも可能である．

空間行動の適応的意義を重視し，機能の異なった（採餌，探索，危険回避）複数の行動間の比較を行う実験的アプローチをとることによって，より巨視的な視点からラットの空間行動を理解することができるであろう．さらに，そのような実験室研究で得られた所見と，動物行動学や行動生態学における生息環境の研究結果とを統合することによって，「適応と進化」といった動物行動研究における普遍のテーマにアプローチすることが可能となってくるであろう．

要　約

要 約

動物の空間行動に関する心理学的研究では，ラット(*Rattus norvegicus*)を被験体として用いた迷路学習課題のパラダイムが主流であり，一般的な学習理論の基礎をなす所見が報告されてきた．しかし心理学における動物の空間行動研究では，学習や記憶の一般法則の発見，および中枢メカニズムの解明に力点が置かれるケースが多かった．そのため，ラットの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．しかしこのようなアプローチによっては，ラットの空間行動の諸特徴を多角的に分析し，包括的に理解することは難しいといえる．

そこで本研究では，先行研究では十分に検討されてこなかった3つの問題点に着目し，放射状迷路 (radial-arm maze)を装置として用いて，ラットの選択行動に関する6つの実験を行った．それらの問題点とは，1）摂食動因と報酬が選択行動に及ぼす影響の検討，2）試行経験にともなう行動方略の変化過程の分析，3）行動方略の選択基準の特定の3点である．

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性を確認するとともに，迷路外視覚的手がかりの有無が行動方略に及ぼす影響を検討することを目的とした．実験では，迷路外手がかりの利用可能な高架式迷路（OP群）と，利用不可能な廊下式迷路（EN群）において，ラットに自由選択課題を行わせた．実験の結果，2群とも平均正選択数は訓練開始当初からチャンスレベル以上の値を示し，訓練の進行にともなって上昇した．さらにアーム選択角度を分析したところ，2群とも特定角度のアームに選択を集中させる反応連鎖傾向が強く，この傾向はEN群で顕著であった．以上の結果から，ラットは必ずしも迷路外手がかりにのみ依存した選択行動を行っているのではなく，反応連鎖方略を利用して課題を遂行している可能性が指摘された．

実験2では強制選択課題の手続きを用い，反応連鎖方略による課題既決が不可能な事態でのラットの選択成績を検討した．課題では試行中に

遅延時間が挿入されたため，正確なアーム選択のためには遅延前の未進入アームを試行中記憶しておくことが要求された．またラットは，遅延前選択が自由選択である群（Free群）と強制選択である群（Forced群）に分けられ，両者の課題成績が比較された．実験の結果，課題成績の群間差は認められず，単純な反応連鎖が利用できない場合でも，ラットは空間記憶に依存した効率的な選択行動が可能であることが示唆された．

実験3では，食餌制限(Deprived/Nondeprived)と報酬(Rewarded/Unrewarded)の効果が選択行動に及ぼす影響を検討するために，これらの2要因を操作して4つの実験群(DR, DU, NR, NU)を設けて，自由選択課題における選択行動を比較した．実験の結果，正選択数における群間差は認められなかったが，食餌制限あり／報酬あり群(DR)の誤選択数は他の3群よりも有意に少なかった．この結果は，報酬と摂食動因の2要因が単独ではなく，両者の相互作用が選択効率に影響を及ぼしたことを示唆している．また，実験1と同様の反応連鎖傾向も各群で認められ，それはDR群でもっとも顕著であった．

実験4では，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課題要求の程度の異なる3群(0Fo/8Fr, 3Fo/5Fr, 5Fo/3Fr)を設定し，それらの選択行動を比較した．実験の結果，遅延後の自由選択場面における選択効率に条件差は認められなかった．しかし，遅延後での報酬アーム（未選択アーム）への偶然遭遇確率の高い0Fo/8Fr群のアーム選択には，反応連鎖傾向が認められた．さらに遅延後のアーム探索行動の頻度を群間で比較したところ，報酬アームへの偶然遭遇確率の低い3Fo/5Fr群では，その頻度が高くなる傾向が認められた．また，アーム探索行動とその後の行動結果（進入／回避）との関連性について分析したところ，0Fo/8Fr群では，探索を行ったアームの状態（未選択／既選択）にかかわらず，そのアームに無条件で進入する傾向が強いことが示された．以上の結果から，課題要求の違いは選択効率には反映されないもの

の，行動方略の差異に影響を及ぼすことが示唆された．

実験５では強制選択課題の手続きを用いて，遅延前に進入したアームと遅延後に報酬が置かれるアームとの関係を変化させて課題解決ルールの異なる３課題を設定し，そこでの選択行動を比較した．E8B群では遅延前に進入したアームにかかわらず，遅延後にはすべてのアームに報酬が置かれた．U4B群では遅延前に未進入であったアームのみに報酬が置かれた．またR4B群では，ランダムに選ばれたアームに報酬が置かれた．実験の結果，遅延後の自由選択場面における未選択アーム進入率およびアーム探索頻度はU4B群で最も高く，試行数の増加にともなってその値は上昇した．また隣接アーム進入率は一貫してE8B群で高く，U4B群とR4B群では徐々に低下していった．これらの結果から，訓練開始当初は行動方略における課題差は認められないものの，訓練の進行にともなって異なった行動方略に基づくアーム選択が発現されることが示唆された．さらに遅延前強制選択における報酬の有無が遅延後の選択効率に及ぼす影響を付加的に検討したところ，その影響は認められなかった．

実験６では，強制選択アームを試行間で固定した条件(fix)と変化させた条件(changed)を設定し，行動方略の試行間推移について検討した．また課題解決ルールの異なる２種類の課題(lose-shift / lose-stay)での選択行動の比較も併せて行った．実験の結果，lose-stay課題の習得がlose-shift課題よりも遅れることが示された．またfix条件とchanged条件での平均正選択数に有意差は認められなかったが，fix条件では訓練終盤にアーム探索行動の頻度が低下する傾向が認められた．この結果から，試行数の増加にともなって，fix条件の選択行動における逐次的なアーム弁別への依存度が低下していったことが示唆される．この事実は，進入すべきアームが変化しないfix条件では，訓練の進行にともなって作業記憶に依存した行動から参照記憶に依存したアーム選択へと，行動方略が変化したことを示唆している．さらにこのような変化は，正確な選択行動のために

記憶すべき項目の数を最小限に抑えることにつながり，認知的な負荷を考慮した場合にも非常に効率的なものであると考えられた．

以上の6実験の結果を総合的に考察すると，ラットの選択行動に関する特徴を以下の3点に集約することができる．第1点は，課題でのアーム選択効率（課題成績）に影響を及ぼす要因に関する所見である．先行研究では「摂食動因」や「報酬摂食」といった要因の関与が指摘されてきたが，本研究の実験結果からは，「探索動因」や「探索行動におけるラットの種特異性」といった要因も選択効率に影響を及ぼしていることが示唆された．第2点はラットの行動方略にみられる「多様性」と「変動性」の特徴である．ラットは異なった課題においても同一の行動方略に基づくアーム選択を行っているのではなく，各課題要求に応じた行動方略を選好することが示された（行動方略の多様性）．さらに同一課題においても，訓練の進行にともなって行動方略が変化することも示された（行動方略の変動性）．第3点は，アーム選択における効率性（行動的効率性）と情報処理過程における効率性（認知的効率性）のふたつの基準に基づいて実際の行動方略が決定されるという特徴である．この点について第3章の仮説的モデルにも示したように，「より効率的なアーム選択が可能であり」，なおかつ「課題解決に必要とされる認知的負荷がより小さい」行動方略が最終的には選択されることが示唆されるであろう．

以上のような放射状迷路課題におけるラットの選択行動の特徴に関する実験所見をふまえると，今後の検討課題としてふたつの問題を提起することができる．第1点は，行動方略における「柔軟性」の問題である．本研究では，課題要求の操作を被験体間要因として行ったため，訓練期間中に課題要求が変化した事態，または複数課題での訓練が並立する事態でのラットの対処行動を検討することは不可能であった．この問題点について検討するためには，課題要求の操作を被験体内要因として扱っ

た実験を行うことが必要とされるであろう．第2点は，生態学的視点から空間行動を再検討することの必要性である．本研究で取り上げた事態は，アーム選択に対して食物報酬を与えるといった「採餌行動」事態であったということができる．しかしラットの空間行動を包括的な視点から理解するためには，採餌とは適応的機能の異なる空間行動（危険回避や環境探索）についても検討する必要があると思われる．また，研究対象となる動物の生息環境下での行動と実験室課題での行動とを比較することによって，「適応と進化」といった動物行動研究における普遍のテーマに取り組むことが可能となるであろう．

引用文献

Balda, R. P., & Kamil, A. C. 1989 A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, **38**, 486-495.

Balsam, P. D. 1988 Selection, representation, and equivalence of controlling stimuli. In R. C. Atkinson, R. J. Herrnstein, G. Lindzey, & R. D. Luce (Eds.), *Stevens' handbook of experimental psychology (Vol. 2, pp. 111-166)*. New York: John Wiley & Sons.

Barnett, S. A., & Cowan, P. E. 1976 Activity, exploration, curiosity, and fear: An ethological study. *Interdisciplinary Science Reviews*, **1**, 43-62.

Barnett, S. A., Dickson, R. G., Marples, T. G., & Radha, E. 1978 Rhythms of feeding, sampling, and exploration by wild and laboratory rats in a residential maze. *Behavioral Processes*, **3**, 29-43.

Bättig, K., Driscoll, P., Schlatter, J., & Uster, H. J. 1976 Effects of nicotine on the exploratory locomotion patterns of female Roman low- and high-avoidance rats. *Pharmacology, Biochemistry and Behavior*, **4**, 435-139.

B ä ttig, K. & Schlatter, J. 1979 Effects of sex and strain on exploratory locomotion and development of nonreinforced maze patrolling. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 99-105.

Beatty, W. W. & Shavalia, D. A. 1980 Rat spatial memory: Resistance to retroactive interference at long retention intervals. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 25-30.

Birch, D., & Jacobs, G. H. 1975 Behavioral measurements of rat spectral sensitivity, *Vision Research*, **15**, 687-691.

Boakes, R. 1984 *From Darwin to behaviorism: Psychology and the minds of animals*. New York: Cambridge University Press. （宇津木保・宇津木成介訳 1990 動物心理学史 ーダーウィンから行動主義まで 誠信書房）

Bolles, R. C. 1971 Species-specific defense reactions. In F. R. Brush (Ed.), *Aversive conditioning and learning (pp. 183-233)*. New York: Academic Press.

Bower, G. H. 1959 Choice point behavior. In R. R. Bush & W. K. Estes (Eds.), *Studies in mathematical learning theory (pp. 109-124)*. Stanford, CA: Stanford University Press.

Brown, M. F. 1990 The effects of maze-arm length on performance in the radial-arm maze. *Animal Learning and Behavior*, **18**, 13-22.

Brown, M. F. 1992 Does cognitive map guide choices in the radial-arm maze ? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **18**, 56-66.

Brown, M. F. 1993 Sequential and simultaneous choice processes in the radial-arm maze. In T. R. Zentall (Ed.), *Animal cognition: A Tribute to Donald A. Riley (pp. 153-173)*. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Brown, M. F., & Cook, R. G. 1986 Within-trial dynamics of radial arm maze performance in rats. *Learning and Motivation*, **17**, 190-205.

Brown, M. F., & Lesniak-Karpiak, K. B. 1993 Choice criterion effects in the radial-arm maze: Maze-arm incline and brightness. *Learning and Motivation*, **24**, 23-39.

Brown, M. F., Wheeler, E. A., & Riley, D. A. 1989 Evidence for a shift in the choice criterion in the radial-maze. *Animal Learning and Behavior*, **17**, 12-20.

Carr, H., & Watson, J. B. 1908 Orientation in the white rat. *Journal of Comparative Neurology and Psychology*, **18**, 27-44.

Cheng, K., & Gallistel, C. R. 1984 Testing the geometric power of an animal's spatial representation. In H. L. Roitblat, T. G. Bever, & H. S. Terrace (Eds.), *Animal cognition (pp. 409-424)*. Hilldale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Cook, R. G., Brown, M. F., & Riley, D. A. 1985 Flexible memory processing by rats: Use of prospective and retrospective information in the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **11**, 453-469.

Cowan, P. E. 1977 Systematic patrolling and orderly behavior of rats during recovery from deprivation. *Animal Behaviour*, **25**, 171-184.

Cowan, P. E. 1983 Exploration in small mammals: ethology and ecology. In J. Archer, & L. Birke (Eds.), *Exploration in Animals and Humans (pp. 147-175)*. Wokingham: Van Nostrand Reinhold.

Dallal, N. L., & Meck, W. H. 1990 Hierarchical structures: Chunking by food type facilitates spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **16**, 69-84.

Dale, R. H. I., & Innis, N. K. 1986 Interactions between response stereotypy and memory strategies on the eight-arm radial maze. *Behavioral Brain Research*, **19**, 17-25.

Darwin, C. 1859 *On the Origin of Species.* London: Murray.

Darwin, C. 1871 *The descent of man and selection in relation to sex, Vol. 1.* London: Murray.

Dashiell, J. F. 1930 Direction orientation in maze running by the white rat. *Comparative Psychology Monographs*, **7**, No. 32.

Dember, W. N. 1956 Response by the rat to environment change. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **49**, 93-95.

Dember, W. N. 1989 The search for cues and motives. In W. N. Dember & C. L. Richman (Eds.), *Spontaneous alternation behavior (pp. 19-38).* New York: Springer-Verlag.

Dember, W. N., & Millbrook, B. A. 1956 Free-choice by the rat of the greater of two brightness changes. *Psychological Reports*, **2**, 465-467.

Dember , W. N., & Fower, H. 1958 spontaneous alternation behavior. *Psychological Bulletin*, **55**, 412-428.

Dennis, W. 1932 Multiple visual discrimination in the block elevated maze. *Journal of Comparative Psychology*, **13**, 391-396.

Dorcus, R. M., & Gray, W. L. 1932 The role of kinesthesis in retention by rats. *Journal of Comparative Psychology*, **13**, 391-396.

Douglas 1966 Cues for spontaneous alternation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **62**, 171-183.

Dyer, F. C. 1991 Bee acquire route-based memories but not cognitive maps in a familiar landscape. *Animal Behaviour*, **41**, 239-246.

Eckerman, D. A. 1980 Monte Carlo estimation of chance performance for the radial arm maze. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **15**, 93-95.

Einon, D. 1980 Spatial memory and response strategies in rats: Age, sex, and rearing differences in performance. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **32**, 473-489.

Elmes, D. G., Willhite, J. C., & Bauer, G. B. 1979 Reference memory effects of distributed practice on radial maze learning by rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **14**, 109-111.

Etienne, A. S. 1987 The control of short-distance homing in the golden hamster. In P. Ellen & C. Thinus-Blanc (Eds.), *Cognitive processes and spatial orientation in animal and man (pp. 233-251).* Dordrecht: Martinus Nijhoff.

Fentress, J. C. 1976 Dynamic boundaries of patterned behavior. In P. P. G. Bateson & R. A. Hinde (Eds.), *Growing points in ethology*. Cambridge: Cambridge University Press.

Fields, P. E. 1928 Form discrimination in the white rat. *Journal of Comparative Psychology*, **8**, 143-158.

FitzGerald, R. E., Isler, R., Rosenberg, E., Oettinger, R., & Bättig, K. 1985 Maze patrolling by rats with and without food reward. *Animal Learning and Behavior*, **13**, 451-462.

Foreman, N. 1985 Algorithmic responding on the radial maze in rats does not always imply absence of spatial encoding. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **37B**, 333-358.

Foreman, N. & Stevens, R. 1982 Visual lesions and radial maze performance in rats. *Behavioral & Neural Biology*, 36, 126-136.

藤田　統　1958　動物の好奇心・探索行動に関する研究　心理学研究, 30, 122-133.

藤田　統　1969　比較心理学的見地よりみた学習の諸問題　本吉良治（編）講座心理学 6 学習 (pp.213-237)　東京大学出版会

藤田　統　1988　空間の記憶と適応行動　ー生態学的アプローチ　伊藤正男・佐伯胖（編）　認識し行動する脳 (pp.259-282)　東京大学出版会

藤田　統　1991a 行動の適応と生態学的アプローチ　藤田　統（編著）動物の行動と心理学(pp.156-163)　教育出版

藤田　統　1991b 行動研究における生態学的アプローチ　ー行動の適応と進化ー　筑波大学心理学研究, 13 , 51-66.

Gaffan, E. A. & Davies, J. 1982 Reward, novelty and spontaneous alternation. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **34B**, 31-47.

Gallistel, C. R. 1990 *The organization of learning*. Cambridge, MA: MIT Press.

Garcia, J., & Koelling, R. A. 1966 Relation of cue to consequence in avoidance learning. *Psychonomic Science*, **4**, 123-124.

Gingerelli, J. A. 1929 Preliminary experiments on the causal factors in animal learning. II. *Journal of Comparative Psychology*, **9**, 245-274.

Gould, J. L. 1986 The local map of honey bees: Do insects have a cognitive map ? *Science*, **232**, 861-863.

Griffin, D. R. 1991 Progress toward a cognitive ethology. In C. A. Ristau (Ed.), *Cognitive ethology. - the minds of other animals.-* Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Haga, Y. 1995 Effects of food deprivation and food reward on the behavior of rats in the radial maze. *Japanese Psychological Research*, **37**, 252-257 .

Haga, Y. in press a Comparisons of rats' choice behavior among three different radial-maze tasks. *Japanese Psychological Research.*.

Haga, Y. in press b Variation in arm-choice strategies of rats in the radial-maze tasks. *Japanese Psychological Research.*

Hamilton, W. D. 1964 The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, **7**, 1-52.

Hamilton, W. D. 1970 Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature*, **228**, 1218-1220.

Hearly & Hurly 1995 Spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): A field test. *Animal Learning & Behavior*, **23**, 63-68.

Hearst, E., & Jenkins, H. M. 1974 *Sign tracking: The stimulus-reinforcer relation and directed action.* Austin, TX: Psychonomic Society.

Honig, W. K. 1978 Studies of working memory in the pigeon. In S. H. Hulse, H. Fowler, & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior.* Hillsdale, New Jersey.: Lawrence Erlbaum Associates.

Hulse, S. H., & O'Leary, D. K. 1982 Serial learning: Teaching an alphabet to rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **8**, 260-273.

岩崎庸男，益田良子，平賀義裕 1981 動物の空間記憶とその中枢メカニズム 筑波大学心理学研究, 3, 79-86.

Kamil, A. C. 1978 Systematic foraging by a nectar-feeding bird (*Loxops virens*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 388-396.

Kamil, A. C., & Balda, R. P. 1990 Spatial memory in seeds-caching corvids. In G. H. Bower (Ed.), *The psychology of learning and motivation (Vol. 26, pp. 1-25).* San Diego, CA: Academic Press.

Kirschfeld, K. 1976 The resolution of lens and compound eyes. In F. Zettler & R. Weiler (Eds.), *Neural Principles of Vision (pp.354-369).* Berlin: Springer.

Krebs, J. R., & Davis, N. B. 1991 *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach (3rd edition)*. Oxford: Blackwell Scientific Publications. （山岸　哲・巌佐　庸 監訳 1994 進化からみた行動生態学　蒼樹書房）

Krechevsky, I. 1932 "Hypothesis" in rats. *Psychological Review*, **39**, 516-532.

Levine, M. 1959 A model of hypothesis behavior in discrimination learning set. *Psychological Review*, **66**, 353-366.

Lima, S. L., Valone, T. J., & Caraco, T. 1985 Foraging-efficiency-predation risk tradeoff in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **33**, 155-165.

Lima, S. L., & Valone, T. J. 1986 Influence of predation risk on diet selection: a simple examination in the grey squirrel. *Animal Behaviour*, **34**, 536-544.

MacDonald, S. E. 1994 Gorillas' (*Gorilla gorilla gorilla*) spatial memory in foraging task. *Journal of Comparative Psychology*, **108**, 107-113.

Mackintosh, N. J., Wilson, B., & Boakes, R. A. 1985 Differences in mechanisms of intelligence among vertebrates. In L. Weiskrantz (Ed.), *Animal intelligence (pp. 53-66)*. Oxford: Clarendon Press.

Maki, W. S., Brokofsky, S., & Berg, B. 1979 Spatial memory in rats: Resistance to retroactive interference. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 25-30.

Maki, W. S., Beatty, W. W., Hoffman, N., Bierly, R. A., & Clouse, B. A. 1984 Spatial memory over long retention intervals: Nonmemorial factors are not necessary for accurate performance on the radial arm maze by rats. *Behavioral and Neural Biology*, **41**, 1-6.

Mazmanian, D. S., & Roberts, W. A. 1983 Spatial memory in rats under restricted viewing conditions. *Learning and Motivation*, **14**, 123-139.

McNaughton, N., & Morris, R. G. M. 1987 Chlordiazepoxide, an anxiolytic benzodiazepine, impairs place navigation in rats. *Behavioural Brain Research*, **24**, 39-46.

Menzel, E. W. 1973 Chimpanzee spatial memory organization. *Science*, **182**, 943-945.

Montgomery, K. C. 1953 The effect of hunger and thirst drives upon exploratory behavior. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **46**, 315-319.

Morris, R. G. M. 1981 Spatial localization does not require the presence of local cues. *Learning and Motivation*, 12, 239-260.

Morris, R. G. M. 1984 Development of a water-maze procedure for studying spatial learning in the rat. *Journal of Neuroscience Methods*, **11**, 47-60.

岡市広成 1993 認知地図と海馬 心理学評論, 36, 64-79.

Okaichi, H. & Oshima, Y. 1990 Choice behavior of hippocampectomized rats in the radial arm maze. *Psychobiology*, **18**, 416-421.

O'Keefe, J., & Nadel, L. 1978 *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon.

Olton, D. S. 1978 Characteristics of spatial memory. In S. H. Hulse, H. Fowler, & W. K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior (pp.341-373)*. Hillsdale, New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates.

Olton, D. S. 1979 Mazes, maps, and memory. *American Psychologist*, **34**, 583-596.

Olton, D. S. 1982 Spatially organized behaviors of animals: Behavioral and neurological studies. In M. Potegal (Ed.), *Spatial abilities -Development and Physiological Foundations (pp.335-360)*. Academic Press, Inc.

Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. 1979 Hippocampus, space, and memory. *The Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 313-365.

Olton, D. S. & Collison, C. 1979 Intramaze cues and "odor trails" fail to direct choice behavior on an elevated maze. *Animal Learning & Behavior*, **7**, 221-223.

Olton, D. S., Collison, C., & Werz, M. A. 1977 Spatial memory and radial arm maze performance of rats. *Learning and Motivation*, **8**, 289-314.

Olton, D. S. & Samuelson, R. J. 1976 Remembrance of places past: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **2**, 97-116.

Olton, D. S., & Schlosberg, P. 1978 Food-searching strategies in young rats: Win-shift predominates over win-stay. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 609-618.

Olton, D. S., Walker, J. A., Gage, F. H., & Johnson, C. 1977 Choice behavior of rats searching for food. *Learning and Motivation*, **8**, 315-331.

Pearce, J. M. 1987 *Introduction to animal cognition*. Hillsdale, NJ: Lawrence Erlbaum Associates. （石田雅人・石井澄・平岡恭一・長谷川芳典・中谷隆・矢澤久史訳 1990 動物の認知学習心理学 北大路書房）

Phelps, M. T., & Roberts, W. A. 1989 Central place foraging by *Rattus norvegicus* on a radial maze. *Journal of Comparative Psychology*, **103**, 326-338.

Roberts, W. A. 1979 Spatial memory in the rat on a hierarchical maze. *Learning and Motivation*, **10**, 117-140.

Roberts, W. A., & Dale, R. H. I. 1981 Remembrance of places lasts: Proactive inhibition and patterns of choice in rat spatial memory. *Learning and Motivation*, **12**, 261-281.

Shettleworth, S. J. 1988 Foraging as operant behavior and operant behavior as foraging: What have we learned? In G. Bower (ed.), *The Psychology of Learning & Motivation: Advances in Research and Theory*, **22**, 1-49. New York: Academic Press.

Small, W. S. 1901 Experimental study of the mental process of the rat. II. *American Journal of Psychology*, **12**, 206-239.

Stolz, S. B., & Lott, D. F. 1964 Establishment in rats of a persistent response producing a net loss of reinforcement. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **57**, 147-149.

Suzuki, S., Augerinous, G., & Black, A. H. 1980 Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning & Motivation*, **11**, 1-18.

Tees, R. C., Midgley, G., & Nesbit, J. C. 1981 The effect of early visual experience on spatial maze learning in rats. *Developmental Psychobiology*, **14**, 425-438.

Thorndike, E. L. 1898 Animal intelligence: An experimental study of the associative processes in animals. *Psychological Monographs, 2(4 Whole No. 8)*.

Thorndike, E. L. 1911 *Animal intelligence*. New York: Macmillan.

Timberlake, W., & White, W. 1990 Winning isn't everything: Rats need only food deprivation and not food reward to efficiently traverse a radial arm maze. *Learning and Motivation*, **21**, 153-163.

Tinbergen, N. 1951 *The study of instinct*. Oxford: Clarendon Press.

Tinbergen, N. 1963 On aims and methods of ethology. *Zeitschrift F ür Tierpsychologie*, **20**, 410-433.

Toates, F. 1986 *Motivational systems*. Cambridge: Cambridge University Press.

Tolman, E. C. 1948 Cognitive maps on rats and men. *Psychological Review*, **55**, 189-208.

Tolman, E. C., & Honzik, C. H. 1930 "Insight" in rats. *University of California Publications in Psychology*, **4**, 257-275.

Tolman, E. C., Ritchie, B, G., & Kalish, D. 1946 Studies in spatial learning. Ⅰ. Orientation and short-cut. *Journal of Experimental Psychology*, **36**, 13-25.

津田泰弘・今田　寛　1989　ラットの放射状迷路におけるwin-shift行動とwin-stay行動　心理学研究, **60**, 109-112.

堤　幸一　1991　学習の生物学的制約　藤田　統（編著）　動物の行動と心理学　(pp. 103-110)　教育出版

Uster, H. J., Bättig, K. & Nägeli, H. H. 1976 Effects of maze geometry and experience on exploratory behavior in the rat. *Animal Learning & Behavior*, **4**, 84-88.

Walker, J. A., & Olton, D. S. 1979 The role of response and reward in spatial memory. *Learning and Motivation*, **10**, 73-84.

Watson, J. B. 1907 Kinaesthetic and organic sensations: Their role in the reactions of the white rat to the maze. *Psychological Review Monograph Supplement, No.33.*

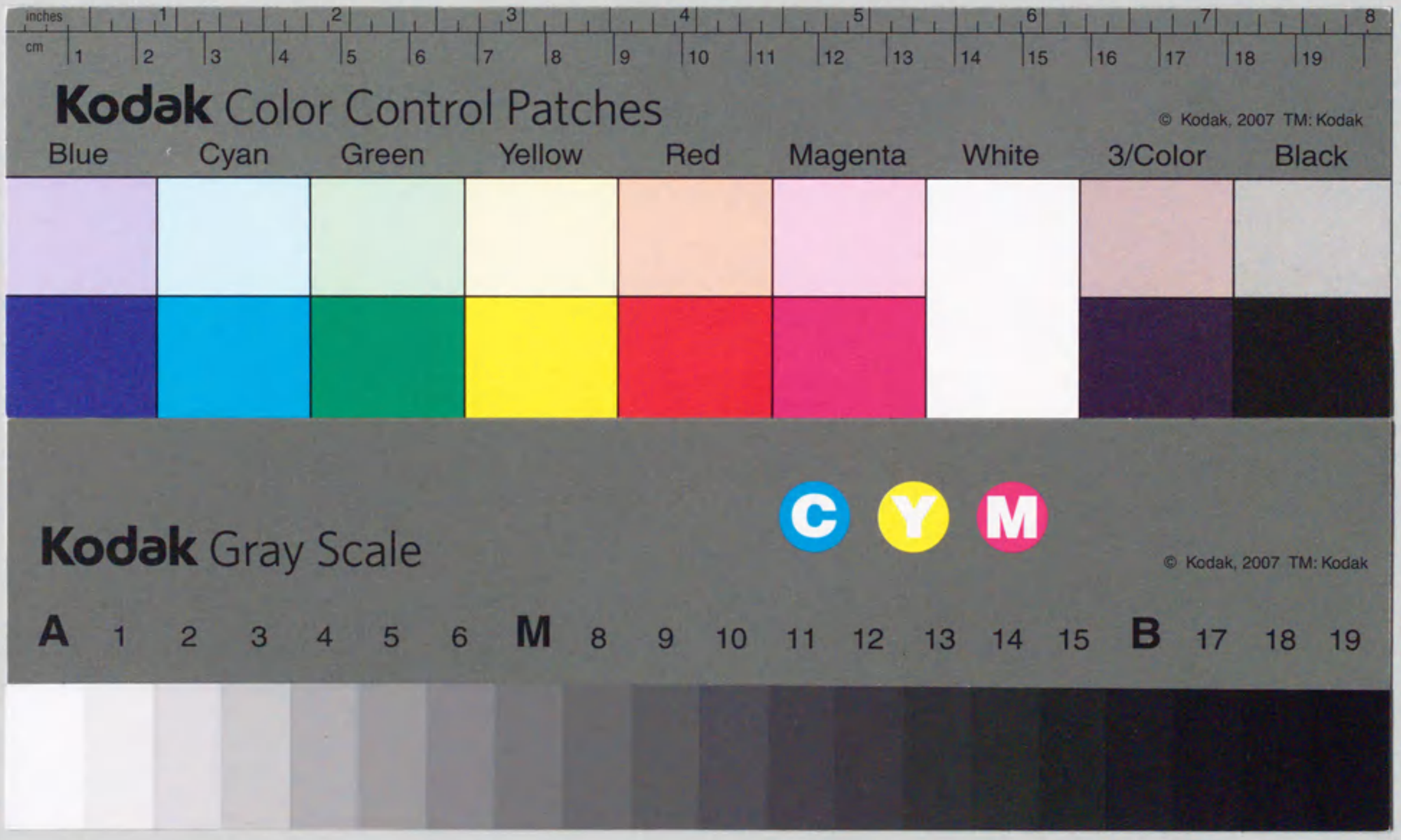
Watson, J. B. 1914 *Behavior: an Introduction to Comparative Psychology.* New York: Henry Holt.

Whishaw, I, Q. 1985 Cholinergic receptor blockade in the rat impairs local but not taxon strategies for place navigation in swimming pool. *Behavioral Neuroscience*, **99**, 979-1005.

Yerkes, R. M. 1906 Objective nomenclature, comparative psychology and animal behavior. *Journal of Comparative neurology & Psychology*, **16**, 253.

Yoerg, S. I., & Kamil, A. C. 1982 Response strategies in the radial arm maze: Running around in circles. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 530-534.

Zoladek, L., & Roberts, W. A. 1978 The sensory basis of spatial memory in the rat. *Animal Learning & Behavior*, **6**, 77-81.


inches
cm
Kodak Color Control Patches
© Kodak, 2007 TM: Kodak
Blue
Cyan
Green
Yellow
Red
Magenta
White
3/Color
Black
Kodak Gray Scale
C
Y
M
© Kodak, 2007 TM: Kodak
A 1 2 3 4 5 6 M 8 9 10 11 12 13 14 15 B 17 18 19