

## ラットは後に必要な情報を選択的に保持するか？ Do rats selectively retain information signaled to be tested later?

田中 千晶, 谷内 通  
Chiaki Tanaka, Tohru Taniuchi

金沢大学  
Kanazawa University  
chaki178@stu.kanazawa-u.ac.jp

### Abstract

The present study examined directed forgetting in rats using an eight-arm radial maze. A remember-item and two forget-items were presented in a same trial. A trial consisted of learning phase, delay interval of 3 min., and test phase. In the learning phase, win or lose of a food pellet in the middle of arm signaled 20 pellets reward in the subsequent test phase. Two qualitatively different foods set in the end of the arms served as remember- or forget-cue. One lose-R arm, two lose-F arms, and five win-R arms were presented in the learning phase. In the test phase, two lose-F arms were excluded from testing. Six R-arms were presented testing and only response to the lose-R arm in the learning phase was rewarded by 20 food pellets. In the probe test after acquisition, one of lose-F arms was presented in the test phase instead of the lose-R arm. Rats showed poorer performance in the probe test than in the normal test. The result suggests rats can control memory rehearsal actively utilizing remember- and forget-cues and allocate memory resource from the forget-items to the remember-item.

**Keywords** — rats, directed forgetting, working memory

### 目的

ヒトは、外界の情報を受動的に処理するだけではなく、ワーキングメモリを能動的に制御することにより、必要な情報に関する記憶を維持する一方で、重要ではない情報については維持リハーサルを停止することが可能である。このような能動的なりハーサル制御能力は、容量に限度のあるワーキングメモリを有効に活用する上で適応的である。この能動的なりハーサル制御能力を実験的に検討する方法として指示忘却 (directed forgetting) 現象がある。指示忘却とは、継時的に提示されるリスト化された項目について、各項目が提示された後に、その項目が後にテストされるかテストされないかが、記銘手がかりと忘却手がかりによって示される。その後、指示手がかりにかかわらずすべての項目についてテストを行うと、記銘手がかりによって後のテストが信号された記銘項目と比較して、忘却手がかりによって後のテストの不在が信号された忘却項目の記憶成績が低下することが知られている。

指示忘却の主要なメカニズムとしては、記銘項目に

ついてはリハーサルが継続される一方で、忘却項目についてはリハーサルが停止されることが仮定されている。したがって、指示忘却が生じることは、能動的なりハーサルが行われていることの証拠となり得ると考えられる。

ヒト以外の動物においても、能動的なりハーサル制御能力について検討するために、指示忘却を用いて研究が行われてきた。動物における典型的な指示忘却実験は、遅延見本合せ (delayed matching to sample) 課題を利用してきた。例えばハトを対象とした Santi and Savich (1985) では、見本刺激として、赤色あるいは緑色の色刺激のいずれかを提示した。見本刺激の提示後、記銘試行においては、記銘手がかりに続けて、比較刺激として見本刺激と一致する刺激と一致しない刺激を同時に提示した。見本刺激と一致する選択には報酬が与えられた。忘却試行においては、忘却手がかりの提示後、比較刺激の提示を省略した。このような習得訓練の後に、忘却手がかりに続けて比較刺激を提示する、“抜き打ちの”プローブテストが行われる。その結果、記銘手がかりに続けて“正しく”記憶テストが行われた記銘試行と比較して、予告と矛盾するプローブテストの成績が低くなるという結果が得られた。この手続きは忘却試行における記憶テストを省略することから省略法 (omission procedure) と呼ばれる。省略法を用いた指示忘却の結果から、ハト等の動物においても能動的なりハーサルが行われていると主張された (e.g., Maki & Hegvik, 1980; Maki, Olson, & Rego, 1981)

しかしながら、動物を対象とした初期の指示忘却研究について批判的に検討を行った Roper and Zentall (1993) は、省略法による指示忘却の報告は、能動的なりハーサル制御に起因するものではない可能性を指摘した。省略法を用いた場合、訓練時には忘却手がかりに続く比較刺激の提示を省略する。これは同時に、報酬機会の省略も意味する。したがって、忘却手がかりを条件刺激として、報酬の省略という無条件刺激と連合することにより、古典的条件づけを通して忘却手がかりが

報酬省略と関連したフラストレーションという条件反応を喚起するようになる。忘却手がかりに続けて比較刺激を提示するプローブテストにおいて、この条件性フラストレーションが遂行に干渉し、成績を低下させた可能性が考えられる。

また、被験体は訓練時に忘却手がかりに続く記憶テストが省略される経験をしていた。したがって、プローブテストにおいて忘却手がかりが提示された際に、その後のテストの不在を予測し、比較刺激に対して注意を向けていなかったかもしれない。あるいは、“予期せぬ”比較刺激の提示に驚愕し、この驚愕反応がテスト遂行に干渉した可能性が考えられる。これらの点から、省略法を用いた指示忘却手続きでは、プローブテストにおける成績の低下について、非記憶的アーティファクトが関与する可能性を排除することができない。

また、Roper and Zentall (1993) はヒトと動物の指示忘却手続きには大きな相違点があることを指摘した。すなわち、動物における典型的な手続きでは、1 試行につき 1 つの項目を提示して、その項目についての記憶をテストするか否かという方法を用いる。このため、忘却手がかりが提示された項目は、リハーサルを停止したとしても、ヒトにおける手続きのように、記憶資源を再配分する記銘項目がない。したがって、忘却手がかりを活用し、項目に対するリハーサルを停止する積極的な適応的意義がないと考えられる。一方でヒトにおける手続きでは、1 試行につき複数の記銘項目と忘却項目を提示する。したがって、後のテスト不在を信号された忘却項目のリハーサルを停止し、後のテストを信号された記銘項目のリハーサルを行うために記憶資源の再配分を行うことが、容量に限度のあるワーキングメモリを有効に活用する上で意義のある手続きになっている。

鳥類のハト (Roper, Kaiser, and Zentall, 1995) や霊長類のアカゲザル (Tu and Hampton, 2014) では Roper and Zentall (1993) が指摘したアーティファクトを統制した指示忘却の報告がある一方で、非霊長類の哺乳類であるラットにおいては、指示忘却の研究例自体が少ない上に、各種のアーティファクトの統制も不十分な証拠しか示されていない。例えば、津田 (1989) においては、記銘手がかり後の通常テストと忘却手がかり後のプローブテストの成績に差が認められなかった。津田 (1989) は、指示手がかりとしてホロボロブザーと白熱球の点灯を使用した。しかし、このような音刺激や光刺激は、ラットにとって判別しやすいものではないと指摘されている (山田・川辺・一谷, 2007)。すなわち、こ

れらの刺激を、ラットが後のテストの有無を信号する“指示手がかり”と認識しなかったことが、プローブテストの成績と通常テストの成績が同程度となった原因かもしれない。また、Miller and Armus (1999) や Grant (1982, no-test 群) は、訓練時の忘却試行において比較刺激の提示を行わない省略法による検討を行った。したがって、Roper and Zentall (1993) の指摘した条件性フラストレーションや比較刺激の不注意の影響について統制されていない。

以上のように、ラットにおいては Roper and Zentall (1993) が指摘したアーティファクトを統制した指示忘却研究は報告されていない。また、ヒト以外の動物における記憶資源再配分型の指示忘却の検討例は、ハトを対象とした Roper et al. (1995) のみである。そこで、本研究ではラットにおける記憶資源再配分型の指示忘却を考案し、検討を行った。すなわち、ヒトの指示忘却実験と形式的に類似した課題を構築し、記銘項目と忘却項目を同一の試行内で提示することにより、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す手続きによる検討を行った。

## 方法

**被験体** 生後約 90 日齢の Wistar 系アルビノオスラット 10 匹を使用した。実験で使用する餌以外に、1 日 16 g の固形飼料を与える食餌制限下で飼育した。

**装置** アームの中央と先端に餌皿のある 8 方向放射状迷路を使用した。実験餌として餌ペレット、チョコレートチップ、米爆ぜ菓子を使用した。

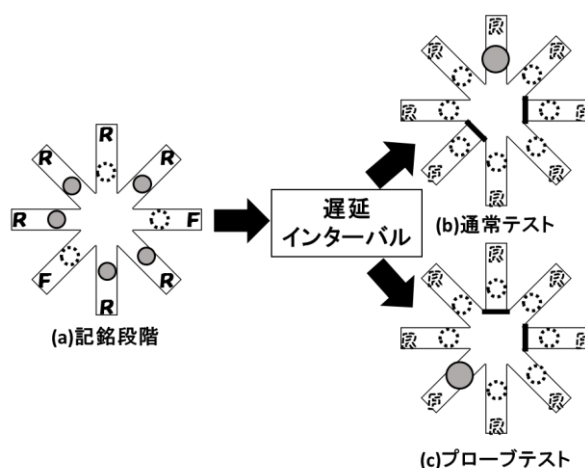


図 1 1 試行の概観。

**手続き** ハンドリングや装置の探索などの予備訓練を 15 日間行った後、1 日に 1 試行の習得訓練を行っ

た。1 試行は記銘段階、遅延インターバル、テスト段階の3段階で構成された。記銘段階では、中央餌皿における餌ペレットの有無を項目として、先端餌皿に記銘手がかりあるいは忘却手がかりの餌のどちらかを設置した。半数のラットには記銘手がかりとしてチョコレートチップを、忘却手がかりとして米爆ぜ菓子を割当てた。もう半数にはその逆を割当て、相殺した。記銘段階におけるアーム構成は、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌を設置したアームが1本、中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌を設置したアームが2本、中央餌皿に餌ペレットがあり、先端餌皿に記銘手がかりの餌を設置したアームが5本であった(図1-a)。記銘段階の後の遅延インターバルでは、ラットを透明樹脂製の待機ケージに3分間留めた。テスト段階では、記銘段階で中央餌皿に餌ペレットが設置されなかったアームには、大報酬が設置される可能性があった。中央餌皿に餌ペレットが設置されなかったアームには何も設置しなかった。先端餌皿に忘却手がかりが設置された2本のアームは入口ドアを閉じてテストから除外した。すなわち、テスト段階では記銘段階で先端餌皿に記銘手がかりが設置された6本のアームのうち、中央餌皿に餌ペレットの設置されなかったアームへの進入が正反応であった(図1-b)。習得訓練は4試行を1ブロックとして17ブロックを行った。選択可能なアーム数は、習得訓練の初期には大報酬を得るまで最大6選択を認めたが、段階的に選択可能数を減らし、最終的には3選択までを認めた。進入を許可したアーム数は、第1段階(1-3ブロック)が6回、第2段階(4-5ブロック)が5回、第3段階(6-8ブロック)が4回、第4段階(9-17ブロック)が3回であった。

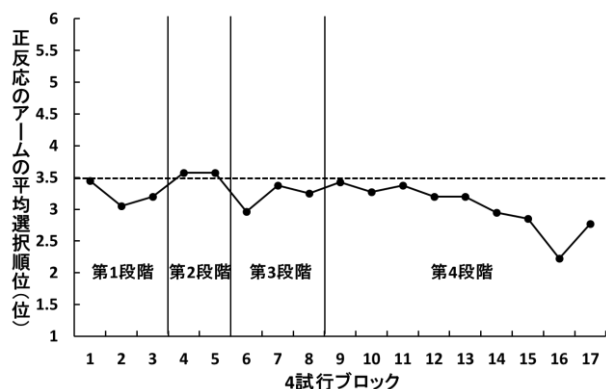


図2 習得訓練における遂行.

習得訓練の後、指示手がかりの予告とは異なるプローブテストを低頻度で行う、プローブ期間に移行した。プローブテストでは、通常テストでは正反応となる中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に記銘手がかりの餌を設置したアームをテストから除外し、代わりに中央餌皿に餌ペレットがなく、先端餌皿に忘却手がかりの餌を設置したアームの1本を正反応として提示した(図1-c)。プローブ期間は4試行を1ブロックとして、3ブロックを行った。1ブロックのうち、習得訓練と同じ通常テストは3試行、プローブテストは1試行であった。

## 結果

習得訓練における成績について、図2に示した。指標は正反応のアームの選択順位である。すなわち、第1選択で報酬を獲得した際には順位1を、第2選択で報酬を獲得した際には順位2を与えた。したがって、値が小さいほど高成績を示す。一度進入したアームへの再進入は不可能であったため、同一のアームへの再進入を想定しない、非復元抽出のチャンスレベルはとりうる順位の1-6位の平均値である3.5位であった。平均選択順位は、訓練の開始時はほぼチャンスレベル前後で推移したが、最終的にはチャンスレベルを安定して下回るようになった。最終4ブロック(14-17ブロック)のテスト成績の母平均の95%の信頼区間は $2.545 < \mu < 2.855$ となり、チャンスレベルの3.5位を有意に下回った。

通常テストとプローブテストの成績について、図3に示した。指標は正反応のアームの選択順位であるため、値が小さいほど高成績を示す。全個体の平均値において、通常テストの成績(2.722)と比較して、プローブテストの成績(3.367)が低くなり、指示忘却効果

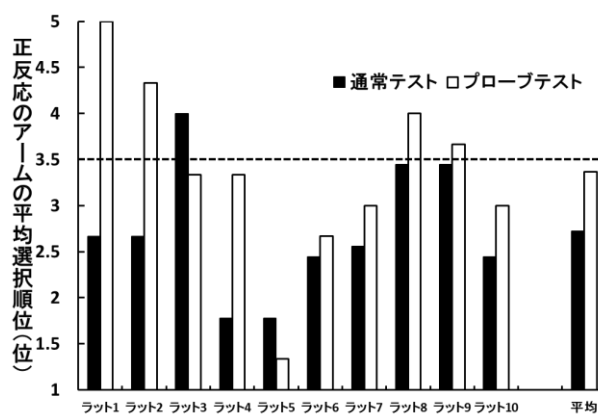


図3 通常テストとプローブテストの成績.

が認められた。通常テストとプローブテストの成績を対応のある  $t$  検定を用いて比較したところ、有意な差が認められた ( $t(9) = -2.156, p = .030$ )。

## 考察

本研究は、記憶資源の再配分の必要性というヒトの指示忘却手続きの要素を取り入れた手続きにより、ラットの指示忘却を検討した。すなわち、複数の項目を同一の試行で提示することにより、忘却項目から記銘項目への記憶資源再配分を促す条件を設定した。その結果、記銘手がかりによる予告通りの通常テストの成績 (2.722) と比較して、忘却手がかりによる予告とは矛盾するプローブテストの成績 (3.367) の低下が認められた。この結果は、Roper and Zentall (1993) が提案した記憶資源再配分型手続きが、ラットにおける指示忘却の検討に有効であったことを示す。

加えて、ハトを対象に記憶資源再配分型の指示忘却手続きによる検討を行った Roper et al. (1995) は、従来の動物における指示忘却手続きと同じく、1 試行につき 1 つの項目のみを使用した。したがって、忘却試行において記憶資源を再配分することができる項目は、最小の 1 項目のみであった。本研究では、複数の忘却項目と記銘項目を同一の試行内で提示したため、忘却項目から記銘項目へと記憶資源を再配分することの利点が、Roper et al. (1995) よりも大きかった可能性が考えられる。

これまでのラットを対象とした指示忘却研究は、Roper and Zentall (1993) の指摘した条件性フラストレーション、比較刺激への不注意、あるいは驚愕反応など、プローブテストの成績低下における非記憶的な要因を統制していない。1 試行につき 1 項目の記憶をテストするか否かという、従来の省略法を用いた指示忘却手続きでは、記銘手がかりの提示後には比較刺激を提示し、記憶テストを行う一方で、忘却手がかりの提示後には比較刺激の提示を省略する訓練を行う。したがって、忘却手がかりが同時に報酬機会の省略の信号にもなるため、古典的条件づけを通して忘却手がかりに対する条件性フラストレーションが発生する。この条件性フラストレーションが、忘却手がかりの提示に続くプローブテストの遂行に干渉し、遂行成績を低下させた可能性がある。それに対し、本研究では記銘手がかりが提示された項目も、忘却手がかりが提示された項目も、同一の試行内で提示した。したがって、本研究の忘却手がかりは“提示された項目の記憶テストからの除

外”のみを信号し、報酬省略の信号とはならなかった。

また、省略法を用いた場合、被験体の動物は訓練時に、忘却手がかりに続く比較刺激の提示を省略する経験をする。したがって、プローブテスト時の比較刺激の提示は被験体にとって“予期せぬ”ものであり、提示された比較刺激に対する注意の不足や驚愕反応が、プローブテストの遂行に干渉した可能性が考えられる。本研究においては、先述の通り忘却手がかりは提示された項目が記憶テストで提示されないことのみを信号し、通常テストもプローブテストも、6 本のアームの中から正反応のアーム 1 本を選択するという点では同じ手続きになっていた。したがって、刺激の提示方法やラットに求められた選択反応は通常テストとプローブテストで同一であり、プローブテストにおける比較刺激の不注意や驚愕反応については統制されていたと考えられる。以上の点から、本研究はプローブテストの成績低下における条件性フラストレーション、不注意、あるいは驚愕反応の影響は排除されると考えられる。したがって、本研究で得られた結果は、ラットが提示された指示手がかりを活用して、アーム保持に関するワーキングメモリの制御を能動的に行ったことを示唆するものであると考えられる。

## 参考文献

- [1] Grant, D. S. (1982) “Stimulus control of information processing in rat short-term memory”, *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, Vol. 8, No. 2, pp. 154-164.
- [2] Miller, W. S., & Armus, H. L. (1999) “Directed forgetting: Short-term memory or conditioned response?”, *The Psychological Record*, Vol. 49, pp. 211-220.
- [3] Roper, K. L., Kaiser, D. H., & Zentall, T. R., (1995) “True directed forgetting in pigeons may occur only when alternative working memory is required on forget-cue trials”, *Animal Learning & Behavior*, Vol. 23, No. 3, pp. 280-285.
- [4] Roper, K. L., & Zentall, T. R., (1993) “Directed forgetting in animals”, *Psychological Bulletin*, Vol. 113, No. 3, pp. 513-532.
- [5] Santi, A., & Savich, J. (1985) “Directed forgetting effects in pigeons: Remember cues initiate rehearsal”, *Animal Learning & Behavior*, Vol. 13, No. 4, pp. 365-369.
- [6] 津田泰弘 (1989) “ラットの指向性忘却 放射状迷路課題を用いて”, *心理学研究*, Vol. 59, No. 6, pp. 357-360.
- [7] Tu, H. W., & Hampton, R. R. (2014) “Control of working memory in rhesus monkeys (macaca mulatta)”, *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning and Cognition*, Vol. 40, No. 4, pp. 467-476.
- [8] 山田一男・川辺光一・一谷幸男(2007) “動物を用いた指示性忘却 (Directed Forgetting) に関する研究の概観”, *筑波大学心理学研究*, Vol. 33, pp. 1-7.