

大型の放射状迷路におけるキンギョの win-stay 課題と win-shift 課題の遂行

谷内 通[†] 山田 祐輔[‡]

[†]金沢大学人間科学系 〒920-1192 金沢市角間町

[‡]金沢大学文学部 〒920-1192 金沢市角間町

E-mail: †tohruta@staff.kanazawa-u.ac.jp

要旨

10 匹のキンギョ (*Carassius auratus*) を豊富な迷路外手がかりと迷路内手がかりの配置された放射状水迷路で訓練した。この迷路のアームは 54.4 cm 長であり、キンギョやゼブラフィッシュを対象とした先行研究 (鷲塚・谷内, 2006, 2007) で使用した 25 cm 長のアームを持つ迷路よりも大型であった。強制選択—自由選択法により 1 日に 1 試行で 28 試行を訓練した。被験体の半数は、強制選択段階で報酬を獲得した 4 アーム以外を自由選択段階で選択させる win-shift 課題、残りの半数は、強制選択段階で報酬を獲得した 4 アームへの再帰を自由選択段階で求める win-stay 課題で訓練した。その結果、正反応率は、win-stay 群よりも win-shift 群で有意に優れた。これらの結果は、キンギョが win-shift パタンの採餌傾向を生得的に持つことを示すものである。しかしながら、小型迷路を用いた先行研究 (鷲塚・谷内, 2006) と比較すると、本研究の win-shift 群の成績は低いものであった。キンギョの放射状迷路遂行に影響した可能性のある要因について考察した。

キーワード: キンギョ, 放射状迷路, ワーキングメモリ, win-shift, win-stay

1. はじめに

学習心理学, 生理心理学, および比較心理学等の研究領域では, ヒト以外の動物における記憶過程とその機能の詳細を調べるために, 見本合せ課題, 放射状迷路, モリス水迷路, 物体再認やその変型により, 多くの実験装置と課題構成が考案されてきた。このうち放射状迷路は, げっ歯類におけるワーキングメモリを中心とした記憶機能研究のために開発されたもので, 中央プラットフォームから 8 本を基本とする複数の走路アームが放射状に伸びた迷路である (Olton, 1978; Olton & Samuelson, 1976)。使用方法によって様々な課題を実施可能であるが, 最も基本的な自由選択課題の例では, 全てのアームの先端に少量の餌が置

かれ、すべてのアームのドアが開放される。動物は自由な順序でアームを選択し、先端の餌を食べる。迷路の構造から、被験体は各アーム進入後には必ず中央プラットフォームに戻ってから次のアームを選択しなければならない。被験体がすべての餌を獲得してプラットフォームに戻ると試行を終了する。しかし、同一試行内では餌は補充されないことから、同じアームへの再侵入は報酬の獲得にはつながらない。このことから、効率的に餌を獲得するためには、各アームを一度ずつ選択することが必要になる。このような遂行のためには、アームの選択状況に関する情報を保持することにより、既進入アームを回避して未進入アームを選択する必要がある。

Olton & Samuelson (1976) は、ラット (*Rattus norvegicus*) に対して 8 方向の放射状迷路課題を訓練した結果、比較的少ない訓練によって、再進入による誤反応をほとんど示さずに全ての餌を回収できるようになることを見出した。ラットのアームの進入順序には特定の固定的なパターンは確認されなかったことから、特定の反応パターンの学習によるものではないことが示唆された。また、ラットは匂いづけ等の嗅覚手がかりは利用していないこと (Olton & Collison, 1979) や、迷路を取り巻く実験室の視覚手がかりである迷路外手がかりを主に利用して迷路内の空間位置を同定していることが確認された (Suzuki, Augerinos, & Black, 1980)。放射状迷路課題における正反応は試行内の選択に応じて多様に変化するため、固定的な刺激-反応関係を学習するでは解決することができない。したがって、放射状迷路遂行では、刻々と変化するアーム進入に関する情報を短期的記憶過程に保持することによって柔軟に反応することが求められる。

放射状迷路は、げっ歯類を被験体に用いた空間認知や記憶、あるいはそれらの神経化学的基盤 (e.g., 一谷・吉原・林, 2003; 岩崎, 1997; Kesner, Crutcher, & Beers, 1988; 岡市, 1993) に関する研究において数多く用いられてきた。また、実験者が決定した特定アームへの強制選択の後に与えられた自由選択の正確さを評価する強制選択-自由選択法の検討から、ラットにおける記憶の系列位置効果、特に新近性効果だけでなく初頭性効果が確認されている (Harper, Dalrymple-Alford, & McLearn, 1992; Harper, Mclean, Dalrymple-Alford, 1993; Kesner, Crutcher, & Beers, 1988)。この記憶の系列位置効果については、記銘後の遅延時間や妨害課題の挿入が初頭性効果にはほとんど影響しないのに対し、新近性効果を選択的に劣化させるというヒトと同様の結果が得られている。記銘後の妨害課題による新近性効果の選択的な劣化は、初頭項目が多くのリハーサルによって容量に限界のない長期貯蔵庫に転送されるのに対し、新近性効果を示す末尾項目は容量に限界のある短期貯蔵庫に保持されているために、妨害課題によって保持の失敗が生じることに起因すると考えられている。

この観点からは、ラットにおける初頭性効果と新近性効果の存在、および記銘後の妨害課題が新近性効果に選択的に妨害効果を及ぼすという結果は、ラットが短期的記憶過程と長期的記憶過程というヒトと同様の 2 段階の記憶過程を持つことを示す重要な知見であると考えられる。

このように、放射状迷路課題は、動物における記憶過程の詳細な機能を調べる上で有力な手法である。げっ歯類以外では、ハトにおいて、固定的な反応パタンの学習によらない放射状迷路遂行と順向性干渉、および保持の時間的持続性について検討されている (e.g., Roberts & Van Veldhuizen, 1985)。また、最近、げっ歯類以外の魚類や爬虫類に放射状迷路課題を適用する試みが報告されてきている。爬虫類については、Wilkinson (Wilkinson, Chan, & Hall, 2007; Wilkinson, Coward, & Hall, 2009) が 1 匹のアカアシガメ (*Geochelone carbonaria*)、谷内・林 (2010) が 1 匹のホルスフィールドリクガメ (*Agrionemys horsfieldii*) について放射状迷路を学習可能であることを示している。魚類については、Roitblat, Tham, & Goulb (1982) がトウギョ (*Betta splendens*)、Hughes & Bligh (1999, 2000) がウミトゲウオ (*Spinachia spinachia*) とギザミベラ (*Crenilabrus melops*) という 2 種の潮間帯に生息する海水魚、鷺塚・谷内 (2006) がキンギョ (*Carassius auratus*)、鷺塚・谷内 (2007) がゼブラフィッシュ (*Danio rerio*) を被験体として放射状迷路遂行を報告している。

しかしながら、魚類の放射状迷路遂行の一般性については検討が必要な点も残されている。例えば、谷内・鷺塚 (2010) は、コイ (*Cyprinus carpio*) を対象として大型の 8 方向放射状迷路で遂行を検討した。自由選択課題における遂行成績はチャンスレベルを上回ったものの、鷺塚・谷内 (2006) のキンギョと比較すると明らかに低い成績に留まった。

キンギョやゼブラフィッシュを対象として優れた放射状迷路遂行を示した鷺塚・谷内 (2006, 2007) とコイにおける低い遂行成績を示した谷内・鷺塚 (2010) の相違の原因としては、第 1 に、種差が考えられる。これらの種はいずれもコイ科に属する。また、コイは日内で回遊性の行動パターンを持つこと等から、コイが放射状迷路遂行に必要な空間記憶や行動特性に欠けると考える積極的な根拠はないように思われる。しかしながら、コイにおける未知の認知特性および生態的な行動特性が放射状迷路遂行に適さなかった可能性は排除できない。第 2 の可能性は、迷路の大きさの影響である。キンギョ・ゼブラフィッシュにおいて優れた遂行を示した鷺塚・谷内 (2006, 2007) では、アーム幅 5 cm でアーム長が 25 cm の小型の迷路を使用していた。一方、コイに適用された谷内・鷺塚 (2010) の放射状迷路は、アーム幅 12 cm, アーム長が 54.4 cm の大型の迷路であった。ラットの放射状迷路遂行では、アームが長くなることで選択反応に課せられる運動負荷が増加すると誤反応が

少なくなる (Brown, 1990) ことから、迷路の大型化によるアーム長の延長が成績低下の原因であるとは考えにくい。しかしながら、アーム幅の増大が進入に関わる何らかの負荷を低減することにより成績の低下をもたらした可能性や、アーム幅の増大に伴う中央プラットフォームの大型化が遂行成績に影響した可能性も考えられる。

本研究は、キンギョ・ゼブラフィッシュにおける優れた放射状迷路遂行を示した鷺塚・谷内 (2006, 2007) とコイにおける低い成績を示した谷内・鷺塚 (2010) の結果の相違が、コイとキンギョの種差である可能性について検討するため、谷内・鷺塚 (2010) でコイに適用されたものと同じ大型迷路においてキンギョを訓練し、放射状迷路遂行を検討することとした。もし、鷺塚・谷内 (2006) と谷内・鷺塚 (2010) における結果の相違がコイとキンギョの種差によるものである場合には、本研究におけるキンギョは大型の放射状迷路において優れた遂行を示すことが予測される。一方で、放射状迷路の大型化に関わる要因が放射状迷路遂行の低下の原因である場合には、本研究における大型迷路におけるキンギョの遂行は鷺塚・谷内 (2006, 2007) と比較して低い水準に留まると考えられる。

加えて本研究では、強制—自由選択法を用いて、win-stay 課題と win-shift 課題を訓練し、キンギョが生得的に持つ反応傾向を評価することとした。win-stay 課題とは以前に餌を獲得したアームへの再帰によって報酬が得られる課題であり、win-shift 課題は以前に餌を獲得したアームとは異なるアームへの反応が強化される課題である。win-stay 群では、8 本のアームのうち強制選択段階では実験者が決定した 4 本のアームに進入させ、自由選択段階では強制選択段階で進入した 4 アームに再び餌を置いた。win-shift 群では、自由選択段階では強制選択段階で進入したアーム以外の 4 アームに餌を置いた。

ラットは win-shift 課題を速やかに学習するのに対し、win-stay 課題の習得はきわめて遅くなるか (Olton & Schlosberg, 1978)、習得そのものが困難であることが知られている (津田・今田, 1989)。しかし、鳥類では、ミツスイ (*Loxops virens*) はラットと同様の win-shift 選好を持っているが、ツグミなどは win-stay 方略が優勢であり、必ずしも常に win-shift 方略が優勢であるわけではない (Kamil, 1978; Smith, 1974a, 1974b)。ラットでも報酬が水刺激である場合には win-stay 課題の成績が向上することが報告されており (Petrinovitch & Bolles, 1954)、動機づけの型によって生得的に喚起される行動パターンが異なることが示唆されている (Dale & Roberts, 1986)。このような生得的反応傾向は生態における採餌行動を反映していると考えられているが、キンギョにおける win-shift と win-stay 傾向の優劣については確かめられていない。そこで、本研究では、win-stay 群と win-shift 群に分けて訓練し、キンギョがいずれの反応傾向をもつのかについて評価することとした。

2. 方法

2.1 被験体

実験経験のないキンギョ 10 匹（ワキン）を被験体として用いた。体長はおよそ 7–9 cm であった。キンギョは 5 匹ずつによる集団飼育により飼育した。飼育水槽は内寸で幅 60 cm, 奥行き 29.5 cm, 高さ 36 cm であり, 底に砂利を約 2 cm 敷いた。飼育水槽にはポンプ式フィルターおよびエアポンプが取り付けられ, 水の循環と酸素の供給を行った。水温は 17–21°C, pH=7.0–8.0 に調整した。飼育水槽上部に設置された白色蛍光灯と室内天井に設置された蛍光灯によって明暗周期を調整した（明暗 10:00–22:00）。動物の飼育および実験は金沢大学動物実験委員会の承認を受けた施設と管理マニュアルの下で金沢大学動物実験指針に準拠して行われた。

2.2 実験装置

8 方向放射状水迷路を使用した（Figure 1）。迷路は白色塩化ビニール製で, 各アームは 45 度で等間隔に設置された。中央プラットフォームは直径 31.4 cm であり, 各アームは, 内寸で幅 12 cm, 奥行き 54.4 cm, 高さ 20 cm であった。各アームの入口にはギロチンドアがあり, 個別に開閉可能であった。直径 165 cm, 高さ 70 cm の水色の補強布入り塩化ビニール製の青色の円形プールの底面に青色のビニールシートを敷いた上に放射状水迷路を置いた。迷路内の水深が 18 cm となるように水位を調節した。水温は 15–19°C に調整した。迷路内には手がかりとして, 赤色の人工水草, 灰色の円錐状の物体, 黄色のヒマワリの造花, 茶色のピンをピラミッド状に組み立てた物体, シリンジ, 緑色の人工水草, 灰色のビニールパイプ, 青色の洗濯バサミを左右 3 つずつ向かい合わせに配置したものを設置した。各迷路内手がかりは, 白色の塩化ビニール製の板（長さ 11.8 cm, 幅 17.5 cm, 厚さ 0.3 cm）に貼り付けて, 各アームの床に 3 つずつと, 各アームの先端の壁にそれぞれ同じ手がかりを配置した。迷路内手がかりのアームへの割当は実験を通して固定していた。迷路外手がかりとして, 灰色のコンクリートブロックを立てて並べたもの, 黄色の造花, 赤茶色のレンガブロックを積み上げたもの, 緑色の造花を背の高い棒に巻きつけたものを, アームとアームの空間に分散して配置した。また, 青色の円形プールの内側側面に, 迷路空間に明暗を作るための白熱電球, コルク地のシート, 緑色の造花の固まり, 黄色の造花の固まりを吊り下げた。緑色の造花および黄色の造花は, 迷路内手がかりとして配置してあるアーム

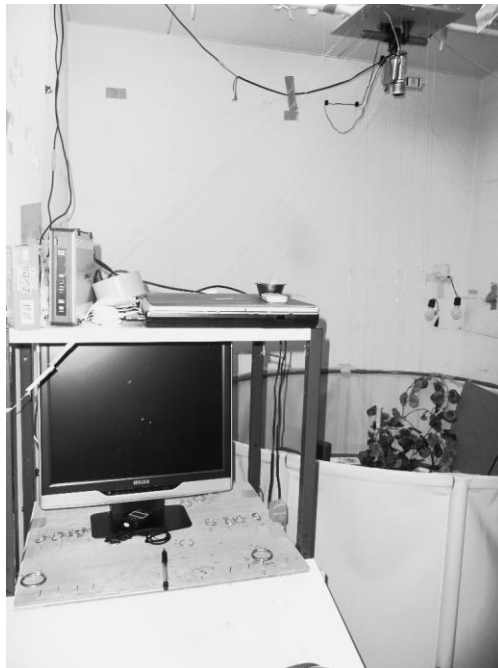


Figure 1. 本研究で使用した放射状水迷路（上）と設置状況（下）.

ムと対応する箇所を設置した。実験中の照明器具として、実験室の蛍光灯の他に、迷路を配置した室内の片側の壁に 100 W の白熱電球を床からの高さ約 90 cm の高さに 2 つ個取り付けた。中央プラットホーム上部の天井にデジタルビデオカメラを取り付け、実験者は装置から離れた位置においてモニターを通じて迷路内のキンギョの行動の観察とギロチンドアの操作を行った。飼育および実験餌は、浮上性の餌ペレット（キョーリン製ミニペレット 06220）を使用した。

2.3 手続き

予備訓練として、まず放射状迷路装置への馴致を 1 日行った。キンギョを 5 匹ずつ、アームのドアを全て開けた状態で中央のプラットホームに移し 1 時間放置した。馴致段階ではアームの先端にエサは配置されなかった。飼育水槽から放射状迷路へキンギョを網ですくって移した。迷路から水槽への移動は、網ではなくプラスチック製の容器で水と一緒にすくうことでキンギョへの接触による負担を少なくした。

次にアーム進入とアーム先端での餌の摂食訓練を行った。ドアがすべて閉まった状態でキンギョを個別に中央プラットホームに入れた。30 秒経過後、1 つのドアを開け、アーム先端に配置された 2 粒のペレットを食べさせた。キンギョがアーム内に滞在中に次のドアのアームを開け、キンギョが中央プラットホームに戻ると前のアームのドアを閉めた。これをすべてのアーム対して行った。アームの提示順序は、毎日ランダムに設定した。1 日 1 試行を行い、キンギョがスムーズにすべてのアームを移動するようになるまで続けた。13 日間行った。

予備訓練終了後、強制選択—自由選択課題による習得訓練を行った。強制選択アームはランダムに設定し、個体間および群間で相殺した。あらかじめランダムに設定された 4 本のアームの先端にペレットを 1 粒ずつ配置し、その 4 本のアームのドアだけが開けられた状態でキンギョを中央プラットホームに入れた。キンギョが進入したアームから退出するとドアを閉めた。4 本すべてのアームに進入し中央プラットホームに戻ってくると、2 分間中央プラットホームに閉じ込めた。この遅延時間中に、win-stay 群では強制選択で進入した 4 本のアームに、win-shift 群では強制選択で進入しなかった 4 本のアームに、1 粒の餌ペレットを配置した。2 分の遅延時間後に 8 本すべてのドアを開け、自由選択を与えた。正しいアームの 4 本にすべて進入するか 12 回の選択で試行を終了した。進入の基準はドアから 10 cm の地点の迷路上部に設置された糸によって指示された地点をキンギョの体全体が完全

に通過することとした。これを1日1試行行い、28日間続けた。

3. 結果

Figure 2 に、自由選択段階の最初の4選択における正選択率、および試行内の総誤反応数を4日ブロックで示した。7ブロックまでの正選択数と誤反応数について群(2)×ブロック(7)の分散分析を行ったところ、群の主効果が有意であり(正選択率: $F[1,8]=24.067, p=.001$, 誤反応数: $F[1,8]=19.778, p=.002$)、win-stay 群よりも win-shift 群の遂行が優れることが示された。しかし、試行の主効果(正選択率: $F[6,48]=.758, p=.606$, 誤反応数: $F[6,48]=1.547, p=.0184$)、および群×試行の交互作用(正選択率: $F[6,48]=1.207, p=.319$, 誤反応数: $F[6,48]=1.507, p=.196$)は有意ではなく、訓練による遂行成績の向上は認められなかった。

試行の主効果および群×試行の交互作用が有意ではなかったことから、全訓練期間の平均値を基にして、両群の正反応率の母平均の95%の信頼区間を算出した。その結果、母平均の信頼区間は、win-stay 群では $39.139 < \mu < 44.432$ となり、チャンスレベルの41.375%を超えなかったが、win-shift 群では $45.789 < \mu < 51.354$ となり、チャンスレベルを有意に超えることが示された。win-shift 群の遂行が偶然による反応から期待される水準を超えることから、キンギョは採餌場所へ再帰する win-stay 傾向よりも回避する win-shift 傾向が強いことが示された。

アーム間の移動パターンにおける偏りを検討するために、習得訓練の第4—7ブロック(第13—28試行)における自由選択段階の最初の4選択におけるアーム間の移動パターンを Figure 3 に示した。アームの移動方向は、退出アームから時計回りの方向をプラス、反時計回りをマイナスで示している。アーム移動に完全に偏りが無い場合の期待値である12.5%と比較すると、退出アームそのものへの再侵入が極端に少ないが、これと隣接する±45度のアームへの再侵入も少なかった。両群における各移動方向の選択率の母平均について95%の信頼区間を算出したところ、win-stay 群において、反時計回りに隣接するアーム(-45度)と同アームに反復進入(0度)する確率、および時計回りに隣接するアーム(+45度)を選択する確率がチャンスレベルよりも有意に低かった(-45度: $1.49 < \mu < 9.34$, 0度: $-0.87 < \mu < 5.87$, +45度: $-0.088 < \mu < 8.38$)。win-shift 群においては、同アームに反復進入(0度)する確率と反時計回りに隣接するアーム(-45度)を選択する確率が有意に低かった(-45度: $-2.59 < \mu < 11.76$, 0度: $-.50 < \mu < 3.83$)。これらは、両群ともに退出アームから前方方向のアームへの移動が比較的にかかったことを示す結果である。

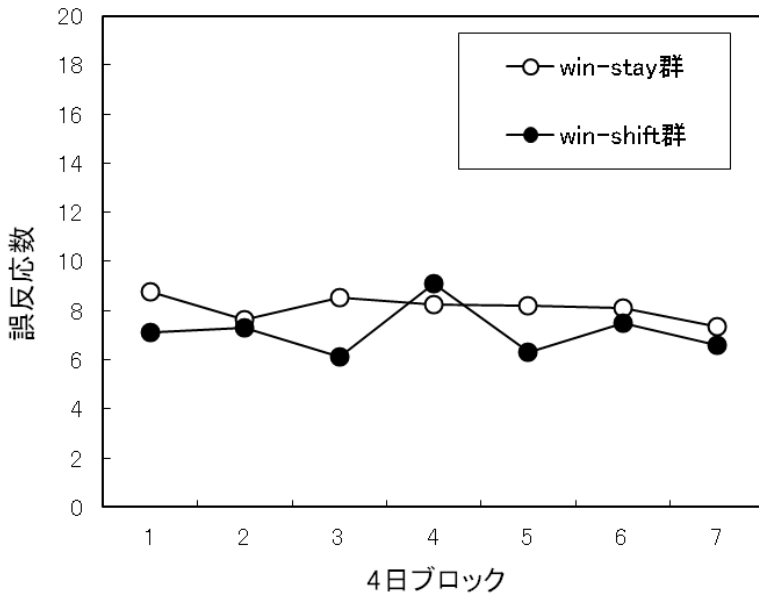
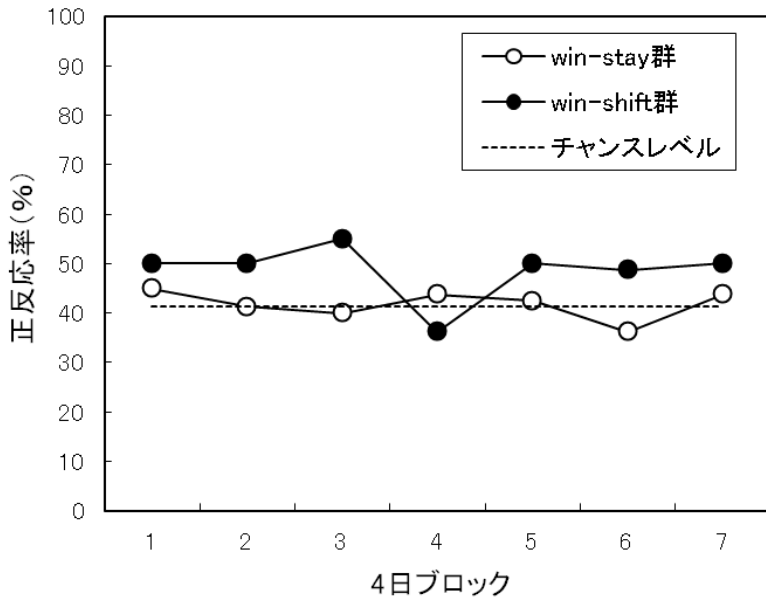


Figure 2. win-stay 群と win-shift 群の自由選択段階における最初の 4 選択の正反応率 (上) とすべての餌を獲得するまでの総誤反応数 (下)。

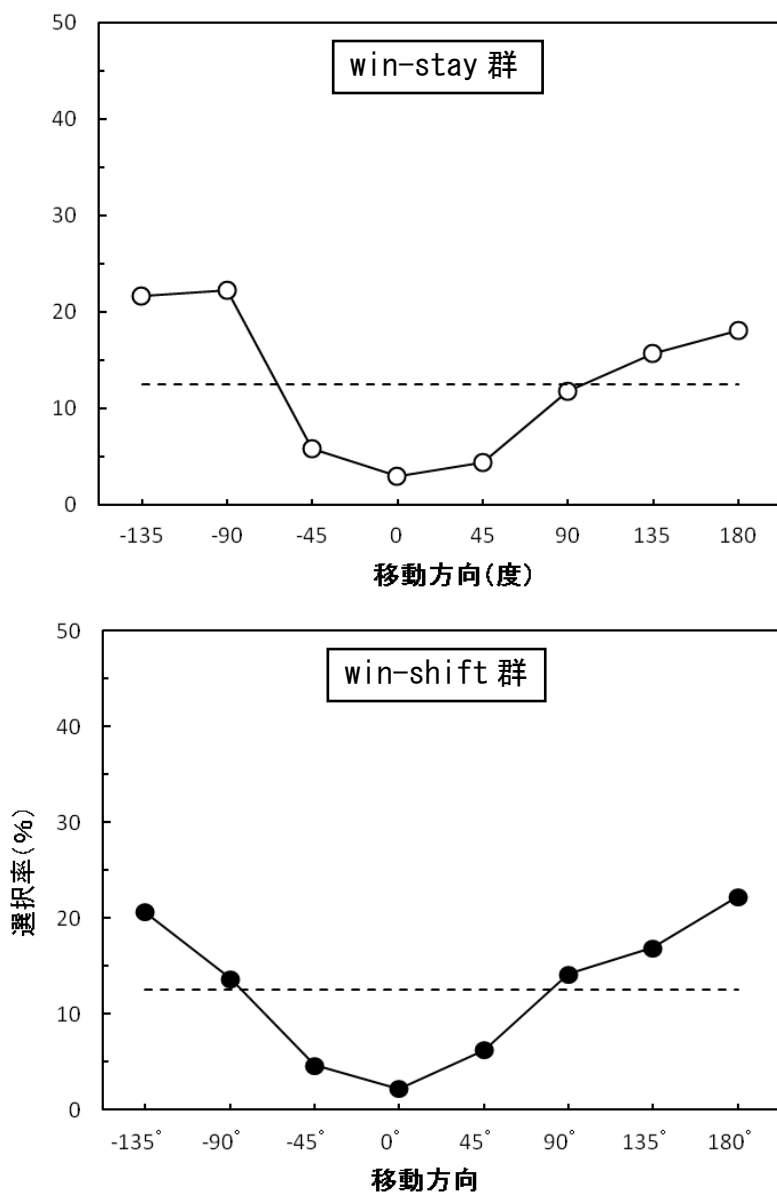


Figure 3. 第 13–28 試行における win-stay 群 (上) と win-shift 群 (下) の自由選択段階における最初の 4 選択におけるアーム間移動パターン. 退出アームへの再侵入を 0 度とし, 時計回りをプラス, 反時計回りをマイナスで示している.

4. 考察

Win-shift 群では、自由選択の最初の 4 選択の正反応率がチャンスレベルを超えたことから (Figure 2), キンギョが大型の放射状迷路をある程度の水準で学習可能であることが示された。また、アーム選択の移動パタンの分析からは, Roitblat, Tham, & Golub (1982) のトウギョが示したような, 隣接アームを周回状に選択する傾向は認められなかった (Figure 3)。さらに, 本研究で使用した強制選択—自由選択法では, 正反応となるアームの配置は実験者によって試行毎にランダムに決定されたため, 特定の反応パタンの学習は遂行成績の向上には寄与しない。したがって, チャンスレベルを超える win-shift 群の遂行は, 短期的な記憶過程に保持されたアーム選択に関する情報に基づくものであると考えられる。この結果は, キンギョやゼブラフィッシュがステレオタイプ化した反応パターンによらずに小型の放射状水迷路を学習可能であるという著者等のこれまでの結果 (鷲塚・谷内, 2006, 2007) を大型の迷路においても再現するものである。

しかしながら, Win-shift 群の遂行成績には明確な訓練効果が認められず, 低水準に留まった。明確な習得効果が得られなかったことから, キンギョの遂行は, 課題要請としての win-shift 課題の習得によるものではなく, 生得的傾向としての win-shift 傾向を反映したに過ぎない可能性は否定できない。しかし, 生得的 win-shift 傾向がチャンスレベルを超える遂行をもたらすためには, アーム進入と報酬の獲得に関して選択毎に多様に变化する記憶情報を更新して利用することが必要である。したがって, 報酬訓練による win-shift 課題の習得がなされた可能性については, 本研究の結果からのみは結論できないものの, win-shift 群におけるチャンスレベルを超える遂行は, 少なくともキンギョが短期保持された記憶情報を柔軟に使用可能であることを示すものであると考えられる。

キンギョが win-shift 課題をチャンスレベル以上で遂行可能であるものの遂行成績が高い水準に達しないという本研究の結果は, コイに対して本研究と同じ迷路を使用した谷内・鷲塚 (2010) と類似する結果である。同様の大型迷路を用いた本研究と谷内・鷲塚 (2010) のコイの結果を総合すると, 大型迷路を用いた実験において示された遂行成績の低さは, コイとキンギョあるいはゼブラフィッシュという被験体の種差ではなく, 迷路の大型化という実験装置の要因に起因する可能性が高いと考えられる。

鷲塚・谷内 (2006, 2007) の小型迷路と谷内・鷲塚 (2010) および本研究の大型迷路の相違点のなかで成績に影響すると考えられる要因は 2 つある。第 1 は迷路外手がかりの利用可能性である。迷路の大型化に伴い, 迷路本体の壁は高さ 20 cm と小型迷路と変わらない

が、迷路全体を入れた円形プール水槽の壁が、小型迷路では 20 cm と低かったのに対し、大型迷路では 70 cm と高くなった (Figure 1)。大型迷路を用いた谷内・鷺塚 (2010) では、この水槽の壁により実験室に存在する迷路外手がかりの利用が困難になった可能性が考えられる。しかしながら、本研究では、迷路内・迷路外手がかりの利用可能性を高めるため、迷路内手がかりに加えて、円形プール内にも豊富な迷路外手がかりを配置した (Figure 1)。迷路内・迷路外の手がかりは、同じ大型迷路を用いた谷内・鷺塚 (2010) と同じ手がかりに加えて追加して設置したため、より豊富であったと考えられる。また、迷路の大きさが異なるため、正確に比較することは困難ではあるが、直感的な判断基準によれば、本研究の迷路内・迷路外手がかりは、小型迷路を用いた鷺塚・谷内 (2006, 2007) よりも明らかに豊富であったといえる。このように、本研究において、豊富な迷路内・迷路外手がかりを設置した条件下でもキンギョの遂行が小型迷路 (鷺塚・谷内, 2006) よりも劣ったことから、大型迷路における利用可能な手がかりの欠如は遂行成績の低さの原因とは考えにくいと思われる。

第 2 は、迷路の大型化に伴うアーム進入の反応負荷の低下である。迷路の大型化に伴うアーム長の増加はアーム進入に対する反応負荷を増大させるはずである。ラットの放射状迷路遂行では、アームが短い場合よりも長い場合に誤反応が少ないことが知られている (Brown, 1990)。したがって、迷路の大型化に伴うアーム長の増大は、成績を向上させる作用をもつと考えられる。しかし、迷路の大型化はアームの長さだけでなく、アームの幅についても行われた。小型迷路ではアームの幅は 5 cm であったが、大型迷路では 12 cm に拡大された。このアーム幅の増大は、比較的大きな被験体の方向転換を可能にすることを意図したものであった。鷺塚・谷内 (2006) では、キンギョの体長が 5—6 cm であるのに対して、小型迷路のアーム幅が 5 cm であることから、方向転換は必ずしも円滑ではなく、転回せずに後退してアームを退出することも多く観察された。このようなアーム内での方向転換の困難さはアーム進入に対する負荷として作用した可能性が考えられる。ラットの放射状迷路遂行では、アームの床がラットの忌避する明るい白色である場合、あるいは運動負荷を要する長いアームや坂道状に傾斜したアームを用いると遂行成績が優れることから、アーム進入の負荷は誤ったアーム選択の回避を促すことが知られている (Brown, 1990; Brown & Huggins, 1993; Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。魚類の放射状迷路遂行においても、小型迷路を用いたキンギョの遂行が、アームに取り付けられた各種の妨害刺激による負荷によって向上することを示唆する結果もある (平野, 2012)。このように、大型迷路におけるアーム幅の拡大は、アーム進入に関わる負荷を低減することで、遂行成績の低下をもた

らした可能性が考えられる。

アーム幅の拡大が遂行成績に影響した可能性は、Figure 3 に示したアーム間移動パターンからも示唆される。小型迷路のキンギョの遂行では 0 度で示される退出アームそのものへの再侵入が少ない以外には、他のアーム選択、すなわちキンギョのアーム移動方向には偏りはほとんど認められなかった（鷲塚・谷内, 2006）。これに対し、本研究では、 ± 45 度の隣接アームへの移動が少なく、 ± 135 度あるいは 180 度といった対面方向への移動が多かった。これはキンギョが中央プラットフォーム内でアーム選択のための転回行動を示さず、退出アームからそのまま前方のアームへと移動したことを示す結果であると考えられる。アーム幅の拡大によるアーム進入の負荷の低減は、記憶情報に基づく選択ではなく、退出アームからの移動方向によって規定された単純な選択行動を促した可能性が考えられる。以上のように、キンギョを用いた本研究の結果からは、大型の放射状水迷路の問題点は、アーム幅の拡大等に起因するアーム進入への負荷の小ささが原因であることが示唆される。この点についてさらなる改良を行い、行動実験による評価を行う必要がある。

一方、記憶機能の問題として放射状迷路の遂行成績に影響する要因も考えられる。第 1 は保持の時間的持続性であり、げっ歯類と比較して、魚類のワーキングメモリ過程における時間的な保持能力が低い可能性も考えられる。例えば、ラットでは、8 方向迷路の第 4 選択と第 5 選択の間に遅延時間を設けた実験では、遅延時間が 4 時間までは遂行の低下がほとんど認められず、放射状迷路課題における持続的な保持能力を有することが示されている（Beatty & Shavalia, 1980）。これに対し、Beatty & Shavalia (1980) のラットとほぼ同様のテスト事態において、ハトでは 6 分間の遅延時間で正反応率に有意な低下が生じることが知られている（Roberts & Van Veldhuizen, 1985）。本研究では、強制選択段階と自由選択段階の間に 2 分間の遅延が設けられた。また、強制選択段階内においても最初のアーム進入から最後のアーム退出までには時間的な遅延がある。したがって、魚類における空間記憶の時間的な持続性が乏しい場合には、自由選択段階における遂行成績の低下の原因となりうると考えられる。魚類や爬虫類における放射状迷路課題における保持の時間的持続性は調べられていないことから、今後の検討が必要な問題であると考えられる。

第 2 に、保持容量の問題が考えられる。ラットは 12—17 アームを持つ放射状迷路を遂行可能であることから（e.g., Olton, Collison, & Werz, 1977）、回顧的情報と展望的情報の柔軟な切り替えにより保持しなければならない情報量が最大でアーム数の約半数だとしても（Cook, Brown & Riley, 1985）、この種の空間記憶課題を短期的に保持可能な項目数は少なくとも 6—9 程度と推定される。したがって、ラットの放射状迷路課題に対してヒトにおける

言語材料を用いた記憶課題の類推による課題を設定することには、ワーキングメモリの保持容量の点では、一定の妥当性があると考えられる。しかし、硬骨魚類がワーキングメモリに相当する過程を有しているとしても、その保持可能容量がげっ歯類の空間記憶課題やヒトの記憶課題よりも小さい可能性は十分に考えられる。この問題については、記銘アーム数を調整することによって保持項目数を操作した実験により検討する必要があると考えられる。

本研究においてキンギョは win-stay 課題よりも win-shift 課題において優れた成績を示した。ラットの放射状迷路課題では win-shift 課題が速やかに学習されるのに対し、win-stay 課題の習得はきわめて遅くなるか (DiMattia & Kesner, 1984; Olton & Schlosberg, 1978)、習得そのものが困難であることが知られている (津田・今田, 1989)。Roitblat, Tham, & Golub (1982, 実験 3) は、放射状水迷路の 3 アームのみを使用した実験において、トウギョにおいても win-stay 課題よりも win-shift 課題の習得が速やかであることを報告している。本研究の結果は、硬骨魚類において win-shift 傾向が優勢であることを示す Roitblat, Tham, & Golub (1982) の知見を補強するものであると考えられる。しかし、同じ鳥類でも win-shift 課題を得意とする種と win-stay 課題の習得に優れる種が存在することから (Kamil, 1978; Smith, 1974a, 1974b)、このような種差は、1 度採餌を行った場所を避ける型の採餌行動を行う種と、特定の場所での採餌を繰り返す種という生態の差を反映すると考えられる。また、ラットでも報酬を食物ではなく水にすると win-stay 課題の成績が向上することが報告され (Petrinovich & Bolles, 1954)、異なる動機づけが異なる行動パターンを生得的に喚起することが知られている (Dale & Roberts, 1986)。したがって、魚類においても採餌に関する生態を反映した放射状迷路行動の種差が存在する可能性は考えられる。自然な生態における採餌行動特性と学習場面における win-shift 傾向の関連について硬骨魚類の種差についても比較検討する必要があると考えられる。

ワーキングメモリを含む 2 段階式の記憶過程の存在については、系列位置効果における初頭性効果と新近性効果の存在と妨害課題による新近性効果の選択的劣化 (Harper, Dalrymple-Alford, & McLearn, 1992; Harper, Mclean, Dalrymple-Alford, 1993) によってラットにおいて示唆されている。また、記銘項目の提示後に将来のテストの有無を知らせることが記憶成績に影響することを示した指示忘却現象 (Grant, 1982; Milmine, Watanabe, & Colombo, 2008; Roper, Kaiser, & Zentall, 1995) は、ハトやラットにおいてワーキングメモリ過程における能動的なりハースル機能の存在を示唆するものである。一方、ほ乳類や鳥類と祖先を共有する爬虫類についても、放射状迷路の遂行可能性が示されたことから (谷内・

林, 2010; Wilkinson, Chan, & Hall, 2007; Wilkinson, Coward, & Hall, 2009), ワーキングメモリ過程を含む 2 段階式の記憶過程の存在が示唆される。このことから, ワーキングメモリ過程の起源を探る上では, 爬虫類におけるワーキングメモリ機能の詳細を検討するとともに, 硬骨魚類における検討が重要であると考えられる。一方で, ラット等のほ乳類とは異なり, キンギョ等の魚類では, 単一交替系列における項目予期や連続逆転学習による成績の向上が認められないことから, 記憶に関わる認知過程の構造と機能が魚類とほ乳類では大きく異なる可能性も指摘されている (Mackintosh, Wilson, & Boakes, 1985; Pearce, 1997)。放射状迷路は, 使用方法の設定により多様な認知機能の評価が可能である。例えば, 記銘情報に対するリハーサルの能動的制御に関わる指示忘却現象を, 放射状迷路を用いてラットで示した例も報告されてきている (谷内・坂田, 2011)。このように, 放射状迷路は, げっ歯類において検討されてきた記憶に関わる諸現象を爬虫類や魚類と比較する上で有効な課題であると考えられる。魚類に適用可能な放射状迷路課題と行動実験法を確立することは, ワーキングメモリを含む 2 段階式の記憶過程とワーキングメモリ機能の系統発生的起源について明らかにする上で, 重要な手がかりを与えることが期待される。

謝辞

本稿の作成に当たり第一著者に対する科学研究費補助金「ワーキングメモリの起源に関する比較心理学的研究」(若手研究 (B) 21730589) の助成を受けた。

文献

- Brown, M. F. (1990). The effects of maze-arm length on performance in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **18**, 13-22.
- Brown, M. F. & Huggins, C. K. (1993). Maze-arm length affects a choice criterion in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **21**, 68-72.
- 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.
- 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.
- Dale, R. H., & Roberts, W. A. (1986). Variations in the radial maze performance under different levels of food and water deprivation. *Animal Learning & Behavior*, **14**, 60-64.
- DiMattia, B. V., Kesner, R. P. (1984). Serial position curves in rats: Automatic versus effortful information processing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, **10**, 557-563.
- Grant, D. S. (1982). Stimulus control of information processing in rat short-term memory. *Journal of*

- Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **8**, 154-164.
- Harper, D. N., Dalrymple-Alford, J. C., & McLean, A. P. (1992). Production of a serial position effect in rats using a 12-arm radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **18**, 298-301.
- Harper, D. N., McLean, A. P., & Dalrymple-Alford, J. C. (1993). List item memory in rats: Effects of delay and delay task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 307-316.
- 平野友理 (2012). 魚類の記憶過程に関する研究：キンギョにおける放射状水迷路遂行 金沢大学人間社会学域人文学類心理学コース 卒業論文 (未公刊)
- Hughes, R., & Blight, C. M. (1999). Algorithmic behavior and spatial memory are used by two intertidal fish species to solve the radial maze. *Animal Behavior*, **58**, 601-613.
- Hughes, R., & Blight, C. M. (2000). Two intertidal fish species use visual association learning to track the status of food patches in a radial maze. *Animal Behavior*, **59**, 613-621.
- 一谷幸男・吉原亨・林和子 (2003). ラット・マウスの空間認知・空間記憶における脳内グルタミン酸受容体の役割 生理心理学と精神生理学, **21**, 5-17.
- 岩崎庸男 (1997). 放射状迷路行動の特徴 動物心理学研究, **47**, 139-144.
- Kamil, A. C. (1978). Systematic foraging by a nectar-feeding bird, *Loxops virens*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 388-396.
- Kesner, R. P., Crutcher, K., & Beers, D. R. (1988). Serial position curves for item (spatial location) information: Role of the dorsal hippocampal formation and medial septum. *Brain Research*, **454**, 219-226.
- Mackintosh, D. S., Wilson, B., & Boakes, R. A. (1985). Differences in mechanisms of intelligence among vertebrates. In Weiskrantz, L. (Ed.), *Animal intelligence*. Oxford: Clarendon Press. Pp. 53-65.
- Milmine, M., Watanabe, A., & Colombo, M. (2008). Neural correlates of directed forgetting in the avian prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*, **122**, 199-209.
- 岡市広成 (1993). 認知地図と海馬 心理学評論, **36**, 64-79.
- Olton, D. S. (1978). Characteristics of spatial memory. In Hulse, S. H., Fowler, H., & Honig, W. K. (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale, N.J.: Lawrence Erlbaum Associates. Pp. 341-373.
- 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 passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **2**, 97-116.
- Olton, D.S., & Scholsberg, P. (1978). Food-searching strategies in young rats: Win-shift predominate over win-stay. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 609-618.
- Pearce, J. M. (1997). *Animal learning and cognition*, 2nd edition. Hove: Psychology Press (Erlbaum UK).
- Petrinovitch, L., & Bolles, R. C. (1954). Deprivation states and behavioral attributes. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **47**, 450-453.
- Roberts, W. A., & Van Veldhuizen, N. (1985). Spatial memory in pigeons on the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **11**, 241-260.

- Roitblat, H. L., Tham, W., & Golub, L. (1982). Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 108-114.
- Roper, K. L., Kaiser, D. H., & Zentall, T. R. (1995). True directed forgetting in pigeons may occur only when alternative working memory is required on forget-cue trials. *Animal Learning & Behavior*, **23**, 280-285.
- Smith, J. N. M. (1974a). The food searching behavior of two European thrushes, 1. *Behaviour*, **48**, 276-302.
- Smith, J. N. M. (1974b). The food searching behavior of two European thrushes, 2. *Behaviour*, **49**, 1-61.
- Suzuki, S., Augerinos, G., & Black, A. H. (1980). Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, **11**, 1-18.
- 谷内通・林央花 (2010). リクガメにおける8方向放射状迷路学習:1個体による自由選択課題の習得 北陸心理学会第45回大会発表論文集, 14-15.
- 谷内通・坂田富希子 (2011). ラットにおける放射状迷路を用いた指示忘却:テスト試行と非テスト試行における強化機会の統制, 北陸心理学会第46回大会発表論文集, 18-19.
- 谷内通・鷺塚清貴 (2010). 放射状迷路におけるコイの遂行 金沢大学人間社会研究域人間科学系紀要, **2**, 1-18.
- 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 行動の比較 心理学研究, **60**, 109-112.
- 鷺塚清貴・谷内通 (2006). キンギョにおける放射状迷路課題の習得 動物心理学研究, **56**, 27-33.
- 鷺塚清貴・谷内通 (2007). ゼブラフィッシュの放射状迷路遂行における順向性干渉 動物心理学研究, **57**, 73-79.
- Wilkinson, A., Chan, H. M., & Hall, G. (2007). Spatial learning and Memory in the Tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 412-418.
- Wilkinson, A., Coward, S., & Hall, G. (2009). Visual and response-based navigation in tortoise(*Geochelone carbonaria*). *Animal Cognition*, **12**, 779-787.

Win-Stay and Win-Shift Performance of Goldfish in a Large Radial Maze

Tohru TANIUCHI[†] Yusuke YAMADA[‡]

[†]Department of Human Sciences, Kanazawa University, Kakuma, Kanazawa, 920-1192 Japan

[‡]Faculty of Letters, Kanazawa University, Kakuma, Kanazawa, 920-1192 Japan

E-mail: †tohruta@staff.kanazawa-u.ac.jp

Abstract

10 goldfish (*Carassius auratus*) were trained in an aquatic version of an eight-arm radial maze equipped with rich intra- and extra-maze cues. This maze was larger (arms were 12 cm wide and 54.4 cm long) than those used in previous studies with goldfish or zebrafish (Washizuka & Taniuchi, 2006, 2007). The goldfish received 28 forced- and free-choice trials with one trial per day. In the free-choice phase, Group win-shift was rewarded on four arms that were not visited during the preceding forced choice phase, whereas Group win-stay was rewarded on four arms that were entered during the forced choice phase. Correct performance was reliably better in Group win-shift than Group win-stay, suggesting that goldfish have an inherent tendency of a win-shift foraging pattern. However, compared to previous research that used a smaller maze (Washizuka & Taniuchi, 2006, 2007), the performance of Group win-shift was markedly poor. Factors that might affect goldfish performance in the radial maze were discussed.

Keyword goldfish, radial maze, working memory, win-shift, win-stay