

放射状迷路におけるコイの遂行

谷内 通[†] 鷺塚清貴^{‡ 1}

[†]金沢大学人間科学系 〒920-1192 金沢市角間町

[‡]金沢大学文学研究科 〒920-1192 金沢市角間町

E-mail: [†]tohruta@kenroku.kanazawa-u.ac.jp [‡]zuka_grab@yahoo.co.jp

要旨

8匹のコイ (*Cyprinus carpio*) を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 54.4cm 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 (鷺塚・谷内, 2006, 2007) で使用した 20cm 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 48 試行を訓練した。その結果、自由選択における最初の 4 選択に関するコイの遂行は、この課題のチャンスレベル (41.38%) を超える水準に達したが、小さな迷路を用いたゼブラフィッシュについての先行研究 (鷺塚・谷内, 2007) よりも低い水準にとどまった。アームを周回状に選択するといったステレオタイプ化した反応パターンは観察されなかったが、直前に選択した退出アームに近接するアームを避け、正面付近のアームを選択する傾向が観察された。これらの結果はコイが放射状迷路課題を一定水準で学習できることを示すものであるが、被験体の選択基準に影響する反応コスト等の要因についてさらに検討する必要があることが示唆された。

キーワード： 比較心理学, コイ, 放射状迷路, ワーキングメモリ

1. はじめに

放射状迷路は、中央プラットホームから複数の走路アームが放射状に伸びた迷路で、元来はげっ歯類の記憶、特にワーキングメモリを検討するために開発された (Olton, 1978; Olton & Samuelson, 1976)。様々な課題を実施可能であるが、もっとも基本的な自由選択法では、全てのアームの先端に少量の餌が置かれ、動物は自由な順序でアームを選択し、先端の餌を食べる。被験体は各アーム進入後には必ず中央プラットホームに戻ってから次のアームを選択することになる。被験体がすべての餌を獲得してプラットホームに戻ると試行を終了するが、同一試行内で餌が補充されることはないため、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。動物は、中央プラットホームにお

いて、既進入アームを回避して未進入アームを選択するという弁別を求められることになる。

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、再進入エラー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。このときアームの進入順序には特定のパターンは確認されなかったことから、ラットの遂行はアーム選択の固定的な反応パタンの学習によるものではないことが示された。また、後の研究において、ラットは進入アームへのお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刺激は試行内での選択に応じて多様に変化することから、固定的な刺激-反応関係の弁別学習では解決することができない。つまり、ラットはアームの既進入または未進入に関する情報 (Cook, Brown, & Riley, 1985) をワーキングメモリに保持することによって、放射状迷路課題を遂行していると考えられる。

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、あるいはそれらの生理的基盤に関する研究において数多く用いられてきた (e.g., 一谷・吉原・林, 2003; 岩崎, 1997; 岡市, 1993)。また、特定のアームへの強制選択後の自由選択場面の行動を検討する強制選択-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た (Harper, Dalrymple-Alford, & McLearn, 1992; Harper, Mclean, Dalrymple-Alford, 1993)。ラットにおける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影響せず、新近性効果のみを消失させることから、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。

霊長類や鳥類の実験法とは異なり、その体型や知覚特性からディスプレイに提示した視覚刺激に直接反応させることが困難な動物種の短期的記憶過程を検討する上で、放射状迷路は有用な手段になることが期待できる。しかしながら、げっ歯類以外に放射状迷路課題を適用する試みは多くは行われていない。爬虫類については、Wilkinson, Chan, & Hall (2007) が 1 匹のアカアシガメ (*Geochelone carbonaria*) が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*) を被験体とした研究を報告している。トウギョは、体長 6 cm 程度の淡水性観賞魚であり、一般にはベタという名称で知られている。自由選択課題を用いた Roitblat et al. (1982) の研究では、

訓練による成績の向上は認められたが、アーム選択の約 80%において隣接するアームを選択する周回型の反応パターンが示された。この周回型の反応パターンは、各アームの詳細な空間定位や直前に進入したアーム以外の記憶保持を必要とせずに、放射状迷路における効率的採餌を可能にする (Roberts & Dale, 1981)。したがって、自由選択法を用いた Roitblat et al. (1982)の結果からは、アーム進入に関する記憶保持に基づいた放射状迷路課題を魚類がどの程度遂行可能であるのかについては明らかではない。

この問題について、8方向放射状迷路における強制選択—自由選択法では、各試行で実験者がランダムに設定した4本のアームに被験体を順次進入させる強制選択を与え、その後全てのアームが選択可能な自由選択課題を与えることによって、被験体に既選択アームと未選択アームの弁別を求める。この手続きにおいては、自由選択時にアームを固定した順序で選択する反応方略を用いても正反応率の向上には寄与しない。従って、強制選択—自由選択法における正選択率は、強制選択時のアーム進入に関する情報の短期保持の水準を反映すると考えることができる。鷺塚・谷内 (2007) はこのような強制選択—自由選択法を用いた場合にもゼブラフィッシュがチャンスレベルを有意に超える遂行を示すことを明らかにしている。これらの結果は、キンギョやゼブラフィッシュといった硬骨魚類がワーキングメモリ過程を含む2段階式の記憶過程を有する可能性を示唆するものである。

一方で、魚類用の放射状迷路についてはさらなる改良が必要な点も残されている。例えば、Roitblat et al. (1982)や鷺塚・谷内 (2006, 2007) が使用した迷路は、アームの幅が5cm、長さ20cmという比較的小型の装置であり、大型の魚類の検討には適さない。また、ラットの放射状迷路遂行では、アームの長さや傾斜等を操作することによって選択反応に課せられる運動負荷が成績に影響し、より大きな運動負荷を要する選択肢に対する誤反応が少なくなる事が知られている (Brown, 1990; Brown & Huggins, 1993; Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。同様の現象が魚類に存在するかどうかは未検討であるが、遊泳距離の短い小型迷路では魚類においても十分な遂行成績を引き出すことができない可能性が考えられる。魚類用の迷路においても、アームの長さを延長することによる運動負荷の増大により、誤反応の低減が期待できる。

そこで本研究は、多様な種の魚類の記憶過程、特にワーキングメモリ過程を検討するための装置の一般化を目指して比較的大型の迷路を作成するとともに、硬骨魚類における放射状迷路の習得可能性の種間一般性を確認することを目的としてコイ (*Cyprinus carpio*) の遂行を検討することとした。

2. 方法

2.1 被験体

手取観光株式会社より購入した 8 匹のニシキゴイを被験体として用いた。体長は約 8 cm であった。コイは、内寸で幅 60 cm, 奥行き 29.5cm, 高さ 36 cm の水槽で 4 匹ずつ集団飼育を行った。集団飼育水槽には上部フィルターを取り付け、水の循環を行った。水温は 23℃, 水質は PH 7—8 に調節した。集団飼育水槽の水は 1 週間毎に半分の量を新しい水に交換した。水槽上部の白色蛍光灯と、水槽を配置した室内天井に設置された白色蛍光灯の両方によって明暗周期を調節した（明期 10:00—22:00）。飼育飼料としては、集団水槽において約 5 分間で食べきれ量の浮上性の餌ペレット（キョーリン製ミニペット 06220）を毎日与えた。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あり、中央のプラットフォームは直径 31.4cm, アームは幅 12 cm, 奥行き 54.4cm, 高さ 20 cm であった。直径 165cm, 高さ 70 cm の水色の補強布入り塩化ビニール製の円形プールの底面に青色のビニールシートを敷き、その上に放射状水迷路を置いた。迷路内の水深が 15 cm となるように水位を調節した。各アームの進入口にはギロチンドアがあり、天井のガイドを経由した釣り糸によって遠隔したモニタ場所において個別に開閉可能であった。アーム内には障害物として、アームの奥行きを 3 分割する位置に白色塩化ビニール製の仕切り板（幅 11.5cm, 高さ 20cm, 厚さ 2mm）を 2 つ配置した。ギロチンドア側の仕切り板は、中央プラットフォームから見て左側が幅 5cm, 高さ 19cm の開口部になっており、アームの先端側の仕切り板は、右側が開口部になっていた。被験体はその開口部分を通りアーム内を移動することができた。実験中の照明器具として、迷路を配置した室内の両側の壁の 2 カ所に 100w の白熱電球を 2 つずつ計 4 個取り付け付けた。電球は床からの高さ約 90cm の場所に、迷路外部の円形プールをはきんで向かい合う位置で設置された。迷路内手がかりとして、赤色の人工水草、灰色の円錐上の物体、黄色の造花、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、青色のブラシを用いた。各迷路内手がかりは、白色の塩化ビニール製の板（長さ 11.8cm, 幅 17.5cm, 厚さ 3mm）に貼り付けてアーム

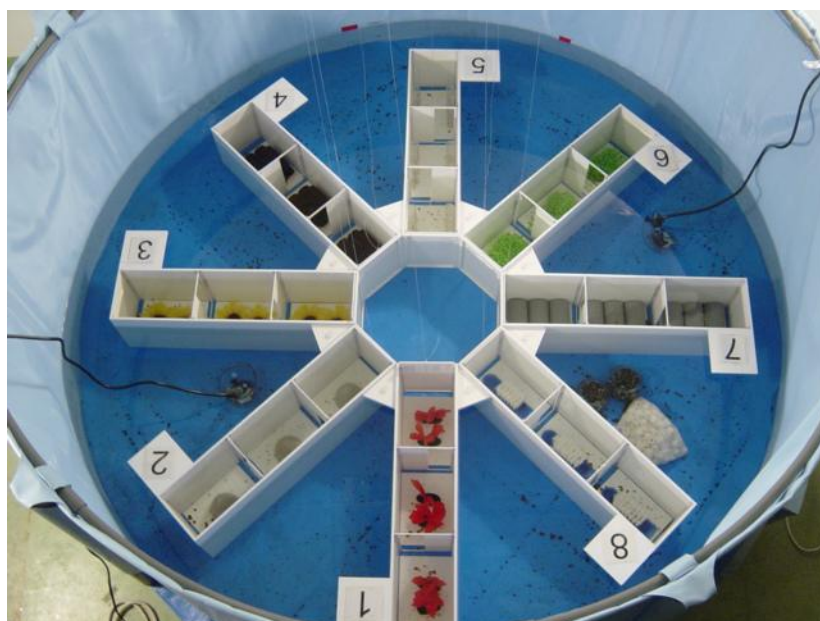


Figure 1. 本研究で使用した8方向放射状水迷路(上)とアーム内での仕切り板の外観(下).

内に配置した。各アームは2枚の仕切り板で3つの区間に分割されるが、各区間それぞれに同じ迷路内手がかりを配置した。迷路内手がかりのアームへの割付は実験を通して固定していた。実験の様子はプラットホームの真上に設置されたハードディスク式のデジタルビデオカメラで記録されるとともに、迷路から離れた場所に置かれたモニタにオンラインで出力された。実験者はこのモニタの映像に基づいて被験体の行動の記録とギロチンドアの操作を行った。実験餌は飼育飼料と同じ浮上性のペレットを使用した。

2.3 手続き

装置への馴致のため、アーム入口のギロチンドアを閉じた状態で、被験体を直接1つのアームに入れた。アームの先端にはあらかじめ餌が3粒浮かべられており、被験体が餌をすべて食べるか5分経過後に被験体をアームから取り出し、次のアームに対して同様の手続きを行った。被験体がアーム内で速やかに餌を食べるようになるまで、この手続きを続けた。次の段階では、すべてのギロチンドアが閉じた状態で被験体を中央プラットホームへ入れ、1つのドアを開ける強制選択によって、コイがアーム先端の餌を食べてプラットホームに戻ってくるように訓練した。コイが中央プラットホームに戻ってくると次のドアを開けた。この段階以降は本実験を通じて各アームで与える餌ペレットを1粒とした。障害物である仕切り板を設置しない状態で訓練を開始し、次いでアームの先端側、最後に入口側にも設置した。1日に8本すべてのアームすべてに速やかにアームに進入して餌ペレットを食べるようになるまで訓練を継続した。予備訓練は全体で約1ヶ月を要した。

予備訓練に次いで、習得訓練を行った。習得訓練は強制選択 - 自由選択課題であった。強制選択で使用される4本のアームと選択順序はランダムに決定したが、選択されるアームに偏りが生じないように被験体間と被験体内で相殺した。実験は1日1試行を行い、実験を行う順序は被験体間で毎日変えた。なお実験を通じた選択反応の基準として、被験体の尾がギロチンドア側の仕切り板を通過することをもってそのアームへの選択と見なした。全てのアームに進入して中央プラットホームに戻ると試行を終了し、迷路から被験体を取り出して飼育水槽に戻した。

3. 結果

コイの選択反応について、1度進入したアームへの再侵入を誤反応、未進入のアームへの

進入を正反応とした。Figure 2 は自由選択段階の最初の 4 選択における平均正選択率を 4 試行を 1 ブロックとして示している。図中の破線は、自由選択の最初の 4 選択における正反応率のチャンスレベルである 41.38% (驚塚・谷内, 2007) を示している。本訓練の開始時、チャンスレベル付近の遂行成績であったコイの課題遂行は、訓練の進行に伴って向上し、50%以上を安定的に示すようになった。このデータについて、ブロック (12) ×被験体の繰り返し測度計画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った ($F(11,77)=2.49, p < .001$)。ライアン法によって有意水準を調整した t 検定を用いて対比較を行ったところ、第 2 ブロックよりも第 5, 12 ブロックは有意に正選択率が高いことが示され、訓練の効果が認められた ($p < .05$)。また、第 12 ブロックにおける、自由選択の最初の 4 選択における平均正選択率について 95% の信頼区間を算出したところ、 $51.81 \leq \mu \leq 62.25$ となり、チャンスレベルである 41.38 よりも有意に高いことが示された。

アーム間の移動の偏りを検討するために、習得訓練の第 12 ブロック (第 45—48 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。アームの移動距離は、1 度進入して出てきた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。すなわち、0 は退出アームそのもの、+1 は時計回りの隣

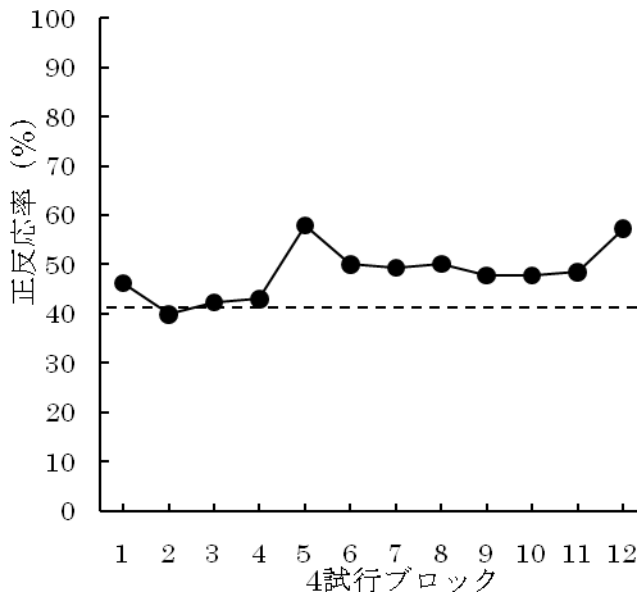


Figure 2. 自由選択段階での最初の 4 試行における正反応率。破線はチャンスレベル (41.38%) を示す。

接アーム、+2は退出アームから時計回りに2つ離れたアームを示している。退出アームの正面に位置するアームは+4と-4の両方で記述できるが、+4とした。アーム移動に完全に偏りがな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、これと隣接するアームへの再侵入も少ない。また対面するアームへの再侵入傾向が強いことが示唆された。各アームへの再侵入率について、95%水準での信頼区間を算出した。その結果、統計的には、-3で示される反時計回り方向への135°のアームへの進入確率が有意に高いことが示された ($14.16 \leq \mu \leq 27.50$)。

強制選択段階ではランダムに定めた4本のアームに順番に進入させたので、自由選択段階における誤反応率を進入順序毎に分析することで、記憶の系列位置効果について検討する可能である。Figure 4は第11-12ブロック(第41-48試行)における自由選択段階での最初の4選択における誤反応率を強制選択段階での選択順序である系列位置ごとに示したものである。最初に進入したアームへの誤反応率が高く、2-4番目のアーム間では顕著な差は認められなかった。系列位置×被験体の繰り返し測度計画の分散分析を行ったところ、

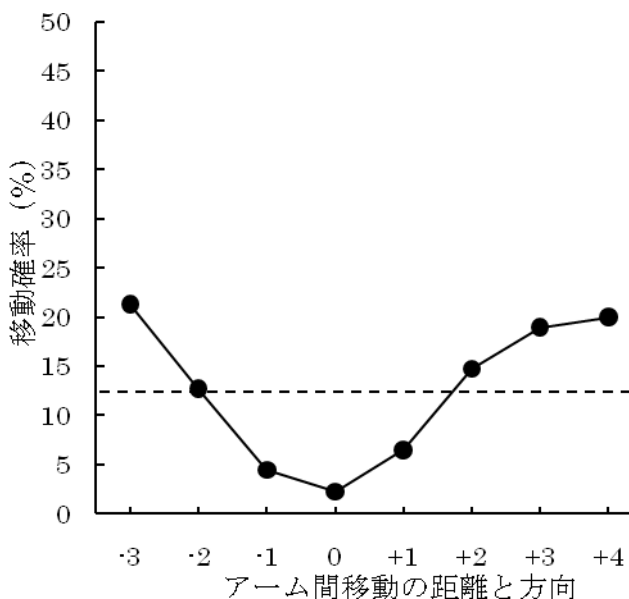


Figure 3. 第45-48試行における自由選択の最初の4選択でのアーム間移動確率。退出アーム自身を0として、退出アームとの距離を時計回り方向をプラス、反時計回り方向をマイナスで示した。退出アームの正面のアームは+4で示した。破線はアーム間移動に偏りがない場合のチャンスレベル(12.5%)を示している。

強制選択時の系列位置の主効果が有意であった ($F(3,21)=3.96, p < .05$)。有意であった強制選択時の選択順位の主効果について、ライアン法によって有意水準を調整した t 検定を用いて対比較を行ったところ、第 1 選択目のアームに対する誤反応率が第 2 選択目よりも有意に高いことが示された ($p < .05$)。この結果は、強制選択段階において最初に進入したアームへの保持が劣ることから、比較的最近に進入したアームの保持が優れるという新近性効果を示唆するものである。しかし、第 1 アームと第 2 アーム以外には有意な差が示されなかったことから、コイにおける記憶の系列位置効果についてはさらなる検討の必要がある。

放射状迷路課題によって示される記憶成績の低下は記憶情報の衰退以外にも、記憶情報とその動物の保持可能容量を超過することによっても生じうる。そこで、保持すべき情報の増加に伴う遂行成績の変化について検討するために、選択の進行による正選択率の変化について分析した。Figure 5 は第 11—12 ブロック (第 41—48 試行) の自由選択段階における正反応率を、最初の反応、正反応を 1—3 回した次の選択ごとに示している。選択の進行を正選択数で表したのは、正選択後には既進入アーム数と未進入アーム数が確定するため正反応のチャンスレベルを確定的に示すことができるからである。正選択数の増加に伴

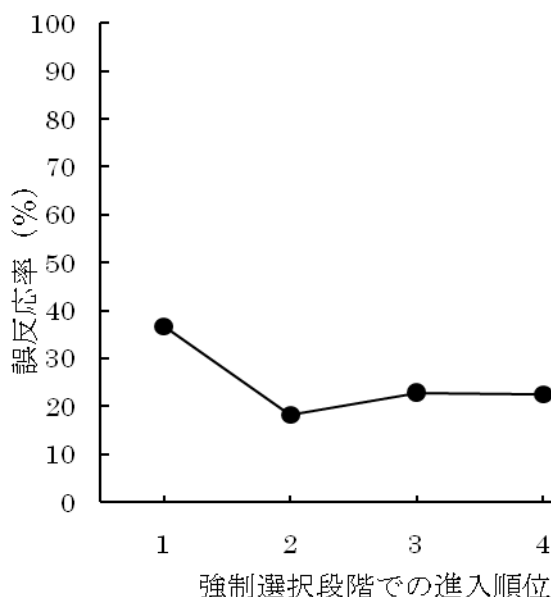


Figure 4. 第 41—48 試行における強制アームの進入順位毎の誤反応率。自由選択段階での最初の 4 反応における再侵入率を示している。

ってチャンスレベルは 12.5%ずつ低下するが、実際の正反応率は初期の選択で高く、終末段階ではチャンスレベルに近くなるというパターンが示された。各選択段階における母平均の 95%の信頼区間を算出したところ、自由選択における最初の反応 ($52.50 \leq \mu \leq 72.50$) および第 1 正選択直後の選択 ($43.37 \leq \mu \leq 62.88$) においてチャンスレベルを有意に上回る正選択率が確認されたが、第 3 および第 4 正選択後の正選択率はチャンスレベルを超えなかった。

本研究が用いた強制選択—自由選択法では、自由選択段階における既選択アームへの再侵入が誤反応とされる。本研究の実験者の非形式的な観察による印象として、自由選択段階での誤反応はランダムに生じるだけでなく、既選択アームへ一定の周期をもって再侵入している可能性が考えられた。そこで、採餌場所へ再び訪れるというコイが生得的に持ちうる行動傾向を分析するために、習得訓練の影響が比較的少ないと思われる習得訓練初期の第 1—16 試行について、自由選択段階でコイが自ら最初に選んだ第 1 正反応のアームへの再侵入確率を選択の進行ごとに算出した。Figure 6 は、第 1 自由正選択アームへ再侵入する確率を、第 1 正反応の次の選択、2 回後の選択、および 3 回後の選択について示したものである。チャンスレベルは第 1 正反応の次の選択については $1/8 = 12.5\%$ 、2 回後の選

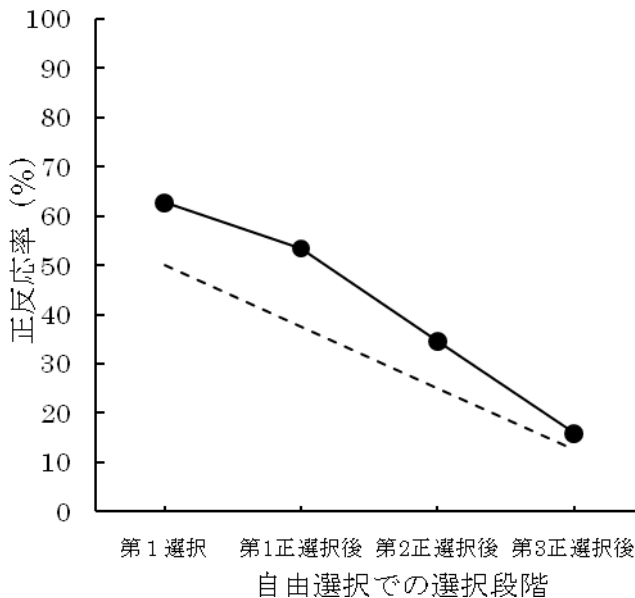


Figure 5. 第 41—48 試行における自由選択段階における第 1 選択および各正選択後の選択における正反応率。破線はチャンスレベルを示している。

択では $7/8 \times 1/8 = 10.94\%$ 、および3回後の選択では $7/8 \times 7/8 \times 1/8 = 9.57\%$ となる。これに対し、第1自由正選択アームへのコイの再侵入確率は、第1自由正選択の直後では低く、2回後の選択で高くなり、3回後の選択ではチャンスレベルと同程度になった。各選択段階での母平均の95%の信頼区間を算出したところ、平均正選択率は、第1選択ではチャンスレベルよりも低く、第2選択ではチャンスレベルよりも高いことが示された。第3選択では、チャンスレベルとの間では有意な差は認められなかった。したがって、自由選択で最初に餌を獲得したアームへは直後の再侵入は有意に生じにくく、1度別のアームに進入した後に再度戻ってくる傾向が有意に高いことが示されたといえる。

4. 考察

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)、コイが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、コイのアーム選択の移動パタンの分析からは、Roitblat et al.(1982)のような隣接アームを選択する傾向は認められなかった (Figure 3)。したがって、コイは自らのアーム選択に関する情報を短期

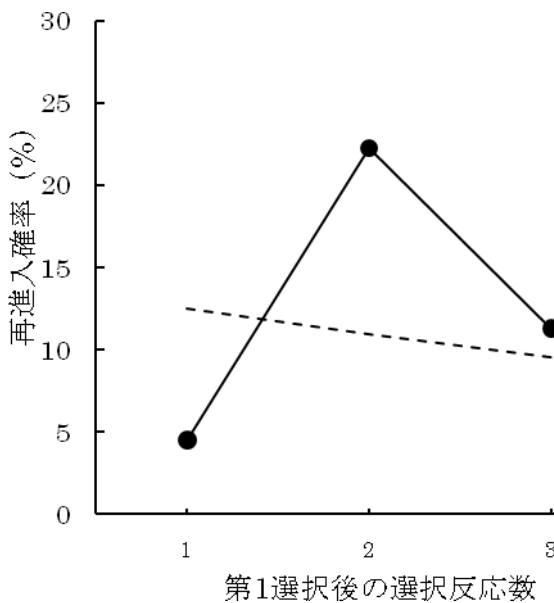


Figure 6. 第1-16試行における自由選択段階における第1選択および各正選択後の選択でにおける正反応確率。破線はチャンスレベルを示している。

的な記憶過程に保持することによって課題を遂行したと考えられる。この結果は、放射状水迷路を、ステレオタイプ化した反応パターンによらずにキンギョやゼブラフィッシュが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）をコイにおいても再現するものであり、硬骨魚類がワーキングメモリを要する課題を学習可能であることを示す知見の種間一般性を高めるものであると考えられる。

しかしながら、48 試行という訓練の範囲においては、より小型の迷路において同じ強制選択－自由選択課題を用いたゼブラフィッシュの遂行水準（鷲塚・谷内, 2007）よりも低い水準にとどまった。この可能性についてはいくつかの原因が考えられる。

第 1 は放射状迷路遂行に求められる認知過程、特にワーキングメモリ過程において、コイがキンギョやゼブラフィッシュよりも劣るという可能性である。この可能性については、キンギョやゼブラフィッシュはコイと同じコイ科に属する種であり、直接的な比較が行われてきたわけではないが、コイだけがその記憶過程の一部において劣ることを示唆するような要因は見あたらないように思われる。

第 2 に、コイの採餌行動の特性がキンギョやゼブラフィッシュと異なる可能性である。この強制選択－自由選択課題では、被験体は既選択アームを避けて未選択アームを選択することが求められる。このような課題は、強化された反応を繰り返すことを求める一般的な弁別課題である win-stay 課題ではなく、win-shift 課題と呼ばれる。放射状迷路においてこの win-stay 課題と win-shift 課題を比較すると、ラットは win-shift 課題を速やかに学習し、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）。Roiblat et al. (1982, 実験 3) は 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 課題が容易に習得されることを報告しているが、習得の速度に関する課題間の差はラットで示されるよりも比較的小さい。もし、キンギョやゼブラフィッシュが採餌行動において比較的強い win-shift 傾向を有するのに対し、コイが比較的強く win-stay 傾向を持つ場合には、本研究の用いた強制選択－自由選択課題はコイの生得的採餌傾向と矛盾することになり、遂行成績に負の作用を及ぼすと考えられる。実際に、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、自然な場面において、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という生態の差を反映すると考えられてきた。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（Petrinovitch & Bolles, 1954）、異なる動機づ

けが異なる行動パターンを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. 実際に、本研究のコイは、自由選択の一番初めに餌を獲得したアームには、1度別のアームに進入した次に戻ってくる確率が有意に高いことが示された (Figure 5). この結果は、コイは餌を獲得した場所から離れるが、一定間隔後に戻ってくるという生得的な傾向を持つ可能性を示唆するものである. このような放射状迷路における誤反応の徹視的な分析は他の魚類においては行われていないが、魚類における採餌行動の種差を検討する上では有益な分析になり得ると考えられる.

しかしながら、大型迷路における遂行成績の低さそのものについて魚類内での種差が原因である可能性は、著者等自身の最近の研究から否定されつつある. 谷内・鷲塚・山田 (2009) は本研究と同じ大型迷路を用いてキンギョを win-shift 課題と win-stay 課題で訓練したところ、トウギョ (Roitblat et al., 1982) やラット (DiMattia & Kesner, 1984; Olton & Schlosberg, 1978; 津田・今田, 1989) と同様に win-shift 課題の遂行成績が有意に優れるが、その成績は、より小型の迷路を用いた先行研究 (鷲塚・谷内, 2006) よりも明らかに低いという結果が示された. この結果は、本研究における大型迷路での低い遂行成績の主要な原因は、コイとキンギョやゼブラフィッシュといった種差に関連する要因ではないことを示唆するものである.

本研究の結果と谷内ら (2009) のキンギョの大型迷路遂行の結果を総合すると、コイの遂行成績の低さは、迷路の大型化という実験装置の要因に関連する可能性が高いと考えられる. 先行研究における小型迷路と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3つの要因がある. 第1は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 20cm 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 20cm と低かったのに対し、大型迷路では 70cm と高くなった. この水槽の壁により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、谷内ら (2009) の実験では、本研究と同様の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. このような条件下でもキンギョの遂行が小型迷路 (鷲塚・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.

第2に、本研究では、アーム内に通過可能な仕切り板を2つ設置した (Figure 1). これはサカナの進入反応に対する負荷として誤反応を抑制する作用を期待した操作であった. しかしながら、この仕切り板が視覚手がかりの利用や空間位置の同定に対して不利な作用

を及ぼした可能性が考えられる。そこで、本研究で報告したデータの後に、この仕切り板を取り除いた状態で訓練を 16 試行延長した。しかしながら、成績の向上は認められなかった。また、谷内ら (2009) のキンギョについては、この仕切り板を使用しない状態の大型迷路で行ったが、小型迷路に比較して低い成績しか示されなかった。これらの結果から、アーム内の仕切り板の存在は本研究におけるコイの遂行成績の低さの主要な原因とは考えにくい。

第 3 に、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 5cm であったものが大型迷路では 12cm に拡大された。これは体長 10cm 程度のサカナの方向転換を可能にするためであった。実際に、本研究におけるコイはアームの末端で餌報酬を獲得した後に円滑に方向転換をしてアームから退出した。鷺塚・谷内 (2006) におけるキンギョは体長が 5—6cm であるのに対してアーム幅が 5cm であるため、方向転換は円滑ではなく、そのまま後退してアームを退出する行動も頻繁に見られた。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。ラットを用いた研究では、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、放射状迷路課題の成績には、記憶情報の保持だけでなく、アーム選択の基準の厳しさ、すなわち誤ったアームの回避に対する動機づけに影響することが知られている (Brown, 1990; Brown & Huggins, 1993; Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。本研究においても、アームを長くすることで成績の向上を意図して迷路の大型化を行ったが、アーム幅の拡大は逆に進入・退出の負荷を低減させて、遂行成績に負の作用をもたらした可能性が考えられる。この可能性は、Figure 3 に示したコイの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 で示される退出アームそのもの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 (鷺塚・谷内, 2006)。これに対し、本研究では、 ± 1 の隣接アームへの移動が少なく、 ± 3 あるいは 4 といった正面方向への移動が多かった。これはコイ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唆する結果であると考えられる。

以上のように、本研究内で示されたコイの行動パターンと関連する最近のデータ(谷内ら, 2009)からは、大型の放射状水迷路の問題点は、アーム幅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、このような選択基準に影響する要因ではなく、記憶過程の機能として放射状迷路の遂行成績に影響する要因が2つ考えられる。第1は時間経過に対する保持能力であり、サカナが短期的なワーキングメモリ過程を有するとしても、その時間的な保持能力がげっ歯類等と比較して低ければ、遂行成績は低くなる。コイやキンギョのアーム移動はそれほど緩慢ではないが、アーム先端での滞在時間はげっ歯類の一般的な遂行と比較するとかなり長いといえる。このような試行内での時間的な遅延が遂行成績に影響している可能性についても検討する必要がある。第2に、保持容量の問題である。ラット等は12—17アームを持つ放射状迷路をほぼ完全に遂行可能であることから、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 et al., 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、ヒトにおける言語記憶課題等の実験手法からの類推による実験課題の適用には一定の妥当性があると考えられる。しかし、仮に硬骨魚類がワーキングメモリに相当する過程を有しており、放射状迷路遂行に利用しているとしても、その保持可能容量がげっ歯類の空間記憶課題やヒトの言語記憶課題と同等であると考えてよい根拠はない。Figure 5に示した結果からは、チャンスレベルと比較したコイの正選択の精度は、選択の進行に伴って低下することが示唆される。すなわち、ワーキングメモリにおける保持可能容量が比較的小さい可能性も十分に考えられる。コイのワーキングメモリの精度や時間的保持能力、あるいはリハーサル機能について「容量」の問題と切り離して検討するためには、保持項目数を少なくした4方向等の放射状迷路を用いる必要があるかもしれない。この問題は最近になって検討が始められた爬虫類における検討 (Wilkinson et al., 2007) や将来的な両生類での検討を考える際にも考慮が必要な視点であると思われる。

ワーキングメモリを含む2段階式の記憶過程については、系列位置効果やリハーサル機能の存在から、ほ乳類や鳥類が有することが示されてきている。一方、ほ乳類や鳥類と祖先を共有する爬虫類についても Wilkinson et al. (2007)が放射状迷路の遂行可能性を示したことから、その存在が示唆されるが、ワーキングメモリの起源を探る上では、硬骨魚類での検討が次のステップとなると考えられる。しかし、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ラット等のほ乳類とは異なりキンギョ等の魚類では認められないことから、記憶を含む認知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)。放射状迷路は課題設定によりワーキングメモリやリハーサル機能等の多様な認知機能の評価が可能であり、げっ歯類において検討された諸現象を爬虫類や両生類あるいは魚類と比較する上で有効であると考えら

れる。

一方で、ゼブラフィッシュは遺伝子改変の代表的なモデル動物の1つであり、キンギョもまた神経科学研究では欠かせないモデル動物である。これらの魚類における短期的記憶過程を検討する方法論の開発は、心の機能の生理学的基盤の解明に貢献することが期待される (Salas, Rodrigues, Vargas, Duran, 1996; Williams, White, & Messer, 2002)。

魚類に適用可能な放射状迷路の開発と行動実験法の確立は、これらの複数の視点から重要性を持っている。安定した課題の確立と行動実験による諸機能の評価を進める必要がある。

謝辞

本稿の作成に当たり第一著者に対する平成21年度科学研究費補助金「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。

¹注

1 現所属：旭川市役所

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.
- 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.
- 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 viirens*. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 388-396.

- 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.
- 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., & 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., & Dale, R. H. (1981) Remembrance of places lasts: Proactive interference in rat spatial memory. *Learning and Motivation*, **12**, 261-281.
- Roitblat, H. L., Tham, W., & Golub, L. (1982) Performance of *Betta splendens* in a radial arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **10**, 108-114.
- Salas, C., Rodriguez, F., Vargas, J. P., Duran, E., & Torres, B. (1996) Spatial learning and memory deficits after telencephalic ablation in goldfish trained in place and turn maze procedures. *Behavioral Neuroscience*, **110**, 965-980.
- 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・鷲塚清貴・山田祐輔 (2009) 大型化した放射状迷路におけるコイとキンギョの遂行 北陸心理学会第43回大会発表論文集, 30-31.
- 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.
- Williams, F. E., White, D., & Messer, W. S., Jr. (2002) A simple spatial alternation task for assessing memory function in zebrafish. *Behavioural Processes*, **58**, 125-132.
- Wilkinson, A., Chan, H. M., & Hall, G. (2007) Spatial learning and Memory in the Tortoise (*Geochelone carbonaria*). *Journal of Comparative Psychology*, **121**, 412-418.
- 鷲塚清貴・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.
- 鷲塚清貴・谷内通 (2007) ゼブラフィッシュの放射状迷路遂行における順向性干渉 動物心理学研究, **57**, 73-79.

Radial Maze Performance in Common Carp

Tohru TANIUCHI[†] Kiyotaka WASHIZUKA[‡]

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

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

E-mail: [†]tohruta@kenroku.kanazawa-u.ac.jp [‡]zuka_grab@yahoo.co.jp

Abstract

Eight Common Carp (*Cyprinus carpio*) were trained in an aquatic version of the eight-arm radial maze equipped with intra-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 carp received 48 trials of forced- and free-choice task with one trial per day. Performance of the first four free choices was better than the chance level of this task (41.38%) but poorer than that obtained in a previous study with zebrafish. Although no stereotypical response pattern, especially a tendency to enter adjacent arms in a rotating manner, was observed, the carp had a tendency to choose the frontal arms of the exit arm. These results suggest that although carp could acquire a radial arm maze task, some experimental conditions, such as response cost, must be examined to make the subjects' response criterion strict.

Keyword comparative psychology, common carp, radial maze, working memory