

## 動物の空間記憶とその中枢メカニズム

筑波大学心理学系

岩 崎 庸 男

筑波大学大学院(博)心理学研究科

益田 良子 平賀 義裕

ヒトを含め動物はその環境とのかかわりあいの中で生活している。慣れ親しんだ環境の中では、われわれはその環境内にある事物の場所を他の複数の事物の空間的配置との関係によって記憶している。自分の部屋の中のタイプライターは机と本棚の間にあるとか、また置時計は机の上の中央後方の電気スタンドの隣にあるなどということは、その部屋に居なくてもイメージすることができる。つまり、われわれは自分の部屋のイメージを持っており、そのイメージは部屋の中にある事物の配置によって構成されている。

自然界において動物が生存するためには、巣を中心とした環境(なわばり)内の事物の配置を記憶していることが重要なことは論をまたないであろう。この記憶によって動物は餌や水を得たり、危険を避けたりすることができる。また巣から離れていても容易に巣の位置を同定することができるのもこの記憶によるところが大きいと考えられる。

ところで餌取り行動を観察した記録によれば、ハワイのミツトリ(*Loxops virens*)はそのなわばりの中の花のミツを採取する場合、一度採取した花には短時間の間には再び訪れることなく他の花に行く傾向を示すという。つまり花のミツは一度取ってしまうと再び補充されるまでには一定時間を必要とするので、すぐに同じ花に戻ってきてもミツを得られないことを、ミツトリは知っているにちがいない。また、つぐみ科のクロドリ(*Turdus merula*)やウタドリ(*Turdus philomelus*)は地虫を餌とする鳥であるが、これらの鳥は地虫を見つけた場所を再び訪れる傾向がある。地虫は地中の特定の場所に密集する性質があるため、同一の場所から多くの餌が得られる可能性は高い。一般に一度餌を得た同一の場所にはしばらく戻らず、他の場所に餌を求める方略を win-shift といい、また何度も同一の場所に餌を求める方略を win-stay という(Olton & Schlosberg, 1978)が、ミツトリは前者の、クロドリやウタドリは後者の例である。これらの例でみられるように、動物にはその環境内の個々の場所を記憶する能力が備わっていると考えられる。

動物がこのような場所の記憶を形成する場合、個々の場所を特定の刺激(手がかり)に結びつけるよりも、空間内の複数の刺激配置のイメージを持ち、そこに個々の場所を位置づけるほうが、複数の場所を記憶する際には効率が良いと考えられる。Tolman (1948) はラットの迷路学習実験から、空間的位置関係のイメージを認知地図(cognitive map)と呼び、ラットが迷路学習を習得するのはその迷路の認知地図を形成することに他ならないと述べている。最近になって O'Keefe と Nadel (1978) は認知地図仮説を発展させ、海馬が重要な役割を演じていることを指摘した。彼らによれば、空間内の事物の認知(知覚)には個体の居る位置との関係で成りたつものと、個体の位置には無関係に成立するものとが区別される。そして前者を司る機能系を単位系(taxon system)、後者の機能系を場所系(locale system)と命名している。単位系は個体の位置に応じて変化するが、場所系は個体の位置とは独立に機能する。認知地図は場所系の活動にもとづくものである。また単位系の活動には環境内の個々の刺激(手がかり)や個体の反応(自己受容刺激)が重要であるが、場所系の活動にとっては個々の刺激はそれほど重要ではなく、むしろ複数の刺激の相互の配置関係が重要な要因となる。認知地図と呼ばれる記憶は場所系の働きによって形成されたものである。

認知地図仮説にしたがえば、動物は生得的にその環境内の事物配置のイメージ(認知地図)を持つ能力を有しており、この認知地図形成のための誘因は必ずしも報酬(餌、水など)や危険回避といった生物学的要求を満足させるものである必要はない。動物がその場面の探索を行うだけでも認知地図は形成される。動物を新しい環境に入れるとその動物は、walking around, rearing, sniffing といった探索行動を活発に示すが、この間にその環境の認知地図が形成される。そして O'Keefe と Nadel (1978) によれば、探索行動をひき起す動因は認知的好奇心であると考えられる。

ところで、win-shift 方略による餌取り行動の場合、その行動は環境の認知地図と短時間内にすでに餌を取ってしまった個々の場所の記憶の働きによって効率的に遂

行されると考えられる。比喩的にいえば、頭の中の地図上に餌を取るごとに印をつけていくようなものといえよう。また認知地図仮説にしたがえば、いわゆる潜在学習は単なる偶発学習ではなく、場所系の働きによる認知地図の形成を意味するものである。しかし一般に行われる潜在学習実験では、動物に win-stay 方略をとることを要求している点が上述の餌取り行動の場合と異なっている。

本稿では、認知地図仮説にもとづいてなされた最近の研究について概観し、主としてラットの空間記憶の特徴とその中枢メカニズムについて考察する。

### 空間記憶の特徴

これまでラットを用いた学習実験では迷路を採用しているものが多い。そこでは通常出発箱と目標箱が定められており、ラットに出発箱から目標箱に行くといった一定の反応を要求し、強化する。したがって学習が成立するということは、ラットの反応が定型化することである。迷路学習訓練を重ねれば重ねるほど、ラットは迷路内において定型的な反応を顕著に示すようになり、ながら運動機械 (kinesthetic machine) のように振舞い、ラットの走行軌跡は試行間で異ならなくなる (Olton, 1979)。

ラットは本来このような定型的行動を示しやすい動物なのであろうか。迷路学習訓練の初期の段階では、ラットは誤りと判定される反応を多く示す。当然行動の軌跡も試行ごとに著しく異なる。つまり行動の変動性が顕著にあらわれる。自発的交替行動や探索行動はラットの行動変動性の証左である。自発的交替実験において、報酬が与えられるような条件つまり直前の試行において報酬が与えられても、次の試行においてラットは別の（反対の）目標箱をより多く選択する。この事実は、ラットに報酬に匹敵し拮抗しうるだけの生得的な動因（探索動因）があることを示している。O'Keefe と Nadel (1978) のいう認知地図はこの動因にもとづいて形成される。

Olton と Samuelson (1976) は高架式の放射状迷路を考案し、そこでの餌取り行動を調べることによってラットの空間記憶の特徴を検討した。この装置は Fig. 1 に示すように、中央のプラットフォームとこれに放射状に連結した8方向の腕部（選択肢）からなり、全部の選択肢の先端のくぼみに餌を入れておく。食餌制限下のラットは中央のプラットフォームに置かれ、自由に餌を取ることが許される。ここでのラットの最適な方略は、一度訪れて餌を取ってしまった選択肢には再び訪れずに未選択の選択肢を次々と選択することである。ラットを1日1回（1試行）ずつこの迷路に置いて訓練すると、1週間から10日程でラットはすべての餌を効率良く取るようになる。すなわち、ラットの選択肢を順次記録していく

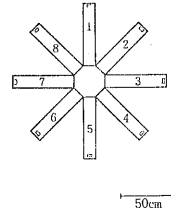


Fig. 1 8方向放射状迷路の平面図

この高架式の迷路は床面（中央のプラットフォームと各選択肢）の高さを実験室の床から30～50cm上とし、ラットを中央部のプラットフォームに置いた後、各選択肢先端のくぼみ内にある餌を全部（計8個）取り終るまで放置される。これを1試行という。なおこの課題における正選択とは未選択の選択肢を選択することであり、誤選択とは既選択の選択肢を選択することである。図中の数字（1, 2, …… , 8）は説明のためにつけたものであるが、例えばあるラットが6, 3, 2, 6, 1, 2……という選択をしたとすれば、同一選択肢の2回目の選択（6と2）は誤選択で他は正選択である。なお、確率的に全くランダムに選択するならば、最初の8回の選択で期待される計算上の正選択数（期待値）は5.24である。また訓練が進むと多くのラットは、例えばある試行では2, 4, 7, 6, 1, 5, 3, 8という順序で餌を取り次の試行では5, 4, 8, 3, 1, 6, 7, 2といったような選択をする。つまり試行内、試行間とも定型的な選択順序を示すことは少ない。

と、餌を得る選択は最初の8選択中7選択以上となる。

ラットが一度選択した選択肢を再び選択する確率が小さいのは訓練（学習）によるためだけとはいえない。前に述べたようにラットの餌取り行動は win-stay 方略ではなく win-shift 方略にもとづいている (Olton & Schlosberg, 1978; Olton, Collison & Werz, 1977)。Olton ら (1977) は実験室に半自然的な場面を作り、餌を3ヶ所に分散して置いてラットの餌取り行動を観察したところ、ラットはそれぞれの場所に十分に餌が残っていても次々と訪れる場所を変えることを見出ししている。

もしヒトが放射状迷路において次々と同じ選択肢に入ることなく餌を取るよう要求された場合、隣接する選択肢を順次選択していくという方略をとるであろう。しかしラットは実際のところ一見ランダムにみえるほどの不規則な選択をする。また日間（試行間）での選択パターンも決して一定ではない。それでいてラットの正選択の確率は全くランダムに選択するとした時の期待値よりも有意に高い (Fig. 1 参照)。したがってラットにはすでに選択した選択肢を順次記憶する能力があるといえる。この記憶が短期記憶であることは、試行ごとに（日間で）選択系列が異なることから支持されよう。Honig (1978) は動物の記憶に関して、ヒトの短期記憶に当る

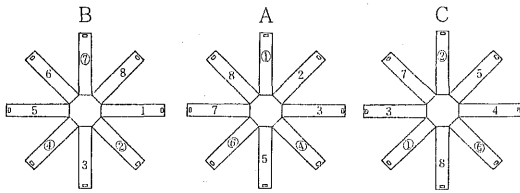


Fig. 2 選択肢の回転と交換を示す図

例えば  $90^\circ$  の回転 (A→B) をした場合、Aにおいて最初の3選択でラットが①, ④, ⑥を選んだとすると、回転後はその位置 (Bの⑦, ②, ④) には餌はなく、他のすべての選択肢には餌がある。交換 (A→C) の場合も同様で、この例ではCの②, ⑥, ①の選択肢を選択しても餌は得られない。なお図中の数字は各選択肢を示す。

ものを作業記憶 (working memory)、長期記憶に相当するものを参照記憶 (reference memory) と名づけている。O'Keefe と Nadel (1978) にしたがえば、この迷路における空間記憶は迷路の置かれた環境の認知地図 (参照記憶) と試行内で自ら選択した選択肢の記憶 (作業記憶) とから成り立っているといえよう。また、放射状迷路においてラットが記憶できる選択肢の数 (作業記憶の範囲) は 25—30 であるといわれる (Olton, Collison & Werz, 1977)。

では放射状迷路におけるラットの空間記憶は何を手がかりとしているのであろうか。放射状迷路は実験室に置かれた高架式装置であるから、ラットの空間記憶の手がかりとしては迷路内の手がかり (各選択肢の特徴) と迷路外手がかり (装置以外の周囲の事物) がある。ラットをある試行において、最初の3選択の後一定時間中央のプラットフォームに閉じ込め、選択肢全体を一定角度回転させたり、選択肢を互いに入れ換えたりしても、第4選択以降の正選択数に変化はみられない (Olton & Samuelson, 1976)。Fig. 2 に示すように、選択肢の回転や交換の際には最初の3選択で選択された場所に当る選択肢の餌は取り除き、未選択の場所に当る選択肢にはすべて餌を置いておくから、ラットの正選択数が変わらないということはラットが迷路内手がかりではなく迷路外手がかりにもとづいて選択していることを示している。さらに齧歯類では排尿などによる臭づけ (scent marking) をしている可能性があるが、放射状迷路での選択が臭づけによるものではないことも、この結果は示している。

ではラットは迷路外情報 (手がかり) の処理を主としてどの感覚モダリティを用いて行っているのであろうか。Zoladek と Roberts (1978) は放射状迷路の正選択率が嗅覚機能や聴覚機能を低下させても変化しないが、

視覚機能を損うと著明に低下することを見出した。この結果はラットの反応が視覚情報に依存していることを示しているが、一般にラット (とくにアルビノ) は視覚機能が劣っているといわれていることからすると、この結果は興味深い。さらに迷路外手がかりの果す役割について検討した研究によれば、迷路外の複数の刺激 (手がかり) を互いに入れ換えると正選択率は著しく低下するが、刺激物全体を回転させてもこれらを入れ換えた時ほど正選択率は低下しない (Suzuki et al, 1979)。すなわち、ラットは特定の迷路外手がかりと個々の選択肢とを結びつけて記憶しているのではなく、手がかり全体の空間的位置関係の記憶にもとづいて選択肢の選択を行っていることが示唆される。

ラットの放射状迷路における作業記憶は干渉に対して強い抵抗性を有していることが知られており (Beatty & Shavalia, 1980; Maki et al, 1979; Olton & Samuelson, 1976; Zoladek & Roberts, 1978)、この点でヒトの短期記憶とは著しく異なっている。Maki ら (1979) の研究によれば、8方向放射状迷路での第4選択と第5選択の間に15秒間から2分間ラットを中央のプラットフォームに閉じ込めたり、迷路から取り除いておくといった遅延時間を挿入しても、第5選択以降の正選択率は変化しない。またこの遅延期間中に視覚刺激や聴覚刺激の量を変化させても、また餌を食べさせても正選択率に影響はない。さらに遅延中に他の4方向迷路で餌取り行動を行わせても8方向迷路の作業記憶に影響を及ぼさない。したがってこの作業記憶は逆向抑制を極度に受けにくい記憶であるといえる。Beatty と Shavalia (1980) は遅延時間の長さについて系統的に検討しているが、8時間までの遅延は正選択率にほとんど影響をもたさず、24時間の遅延にも耐えうるラットすらいるという。さらに彼らは麻酔薬の影響を4時間と8時間の遅延条件で調べているが、いずれも正選択率に阻害効果を示さなかった。

以上放射状迷路におけるラットの空間記憶は、迷路外の複数の視覚手がかりの空間的配置にもとづく記憶であり、またこれは逆向抑制が生じにくいという特異な性質を有している記憶であるということができよう。

ところで前にも述べたように放射状迷路における空間記憶は迷路の置かれた環境の記憶 (参照記憶) と試行内における既選択肢の記憶 (作業記憶) からなると考えられるが、ほとんどの研究においては参照記憶と作業記憶をとくに分けて考察していない。しかし、この2種の記憶を分離するような試みもなされている (Elmes et al, 1979)。この研究では、8方向迷路の半数の選択肢にのみ餌を置いてラットに餌取り行動を訓練する。訓練が進む

1. 参照記憶としては、このほか各選択肢の先端に行けば餌が得られるといった記憶も含まれる。

につれて餌のある選択肢の選択率は上昇していく。この場合、どの選択肢に餌があるかについての試行間にわたる記憶は参照記憶であり、試行内での選択の記憶は作業記憶である。集中学習条件（試行間時間45秒）と分散学習条件（10分）の2群を比較したところ、参照記憶は分散学習群の方が有意に良いが、作業記憶は両群間に差がなく、ともに優れていたという。この結果は、参照記憶は訓練とともに形成されていくものであり、一方作業記憶は動物の生得的な能力によるものであることを示しているといえよう。

### 空間記憶の中核メカニズム

#### 損傷研究

放射状迷路における空間記憶を司る脳部位については O'Keefe と Nadel (1978) 以来大脳辺縁系の海馬が有力な候補とされている。Olton, Walker と Gage (1978) は放射状迷路での餌取り行動を十分に訓練したラットの海馬の入出力系である嗅内野、脳弓、中隔野などを損傷したところ、空間記憶が著しく悪化することを見出した。それぞれの部位の損傷による阻害効果は同程度であり、損傷後50日経って再テストしても回復はほとんどみられなかった。新皮質の損傷では空間記憶の阻害は認められない。海馬の入出力系は中隔や脳弓などの皮質下部位との連絡系と嗅内野の新皮質との連絡系に二分できる。上の研究結果はどちらの系の損傷によっても空間記憶が阻害され、時間をおいても他の系で代償されるようなことはないことを示している。Olton (1978a) はさらにこの入力系の分析を行っている。同側の一側性損傷であれば脳弓と嗅内野の両方を損傷しても空間記憶は正常に保たれるが、両部位の一侧を対側性に損傷すると成績が悪くなることが認められた。このことは海馬内においては少なくとも空間記憶に関する情報伝達が対側性には行われにくいことを示している。Jarrard (1978) の研究によれば、海馬体や海馬系の損傷は訓練前に行っても訓練後に行っても同様に空間記憶を損うが、CA1領域や白板の損傷では訓練前に行った時のみ阻害効果が認められ、訓練後の損傷では影響がなかった。この結果は海馬の中でも新しい空間情報を習得する時に重要な役割を演ずる部位と、すでに習得した空間情報を利用する時に働く部位とが分離されうる可能性を示唆している。しかし現段階では正確な分離をしうるほどのデータは得られていない。

放射状迷路での空間記憶は逆向抑制が生じにくいことは前にも述べたが、十分に訓練したラットで第4選択後に中央のプラットフォームに閉じ込め、海馬のCA1領域に入れた電極を介して電気刺激すると第4選択までの記憶が消失するという (Olton, 1978a)。これは電気刺激による逆向抑制効果であるが、刺激後の新たな正選択

率は変わらないので順向抑制はないと考えられる。CA1を電気刺激すると行動上には現われないが脳波は発作波を示すから、一時的な海馬の機能障害をひきおこすことになる。しかし前に述べた Beatty と Shavalia (1980) の研究では、麻酔薬投与は空間記憶に逆向抑制をもたらさないという結果であり、麻酔状態の間は海馬機能も損なわれるであろうから上の Olton の結果とは矛盾している。

海馬の脳波には  $\theta$  波と呼ばれる特有の律動波が記録され、種々の行動との重要な関係が示唆されている。(Vanderwolf et al, 1975)。Winson (1978) によれば、同じ内側中隔野を破壊しても  $\theta$  波が消失したラットでは空間記憶が悪くなるが、 $\theta$  波の消失しないラットでは影響がみられないという。また訓練前に損傷して  $\theta$  波を消失させても、新たな空間情報の習得は可能であった。海馬  $\theta$  波は空間記憶の保持と関連しているのかもしれない。

海馬を破壊すると一定の行動（反応）を繰り返すといった固執傾向の増大が観察される (Altman et al, 1973; Kimble & Kimble 1965; McCleary, 1971)。海馬損傷による空間記憶の阻害がこの固執傾向の増大によるか否かという点について Olton と Werz (1978) は検討した。放射状迷路での選択ごとにラットを中央プラットフォームに10~15秒間ずつ閉じ込めたところ通常の手続で観察される約90°ごとの選択<sup>2</sup>という特徴的な反応パターンは消失したが、海馬損傷による空間記憶の成績低下の程度は変らなかった。したがって海馬損傷による空間記憶阻害効果は反応パターンの固執傾向の増大によるものではないと考えられる。さらにまたこれまで多くの研究によって海馬は感覚情報の処理に関与していることも知られている (Bennet, 1975; Douglas, 1967)。したがって放射状迷路において十分に時間を与えれば、海馬損傷ラットでも空間記憶が回復する可能性が示唆される。しかし各選択肢の先端に30秒間閉じ込めても海馬損傷ラットの空間記憶は回復しない (Walker & Olton, 1979)。通常の手続では選択肢の先端に居る時間は長くて数秒であるから、30秒間の拘留は情報処理のための時間として十分に長いと考えられる。したがって海馬損傷による空間記憶の阻害は感覚情報の処理のための時間不足によるとはいえない。また中隔野損傷による空間記憶の阻害は迷路の床に触刺激と視覚刺激を付加してやっても改善はみられない (Beatty & Carbone, 1980)。DRL スケジュール下のオペラント反応の中隔野損傷による効率低下などは、視覚刺激が付加されれば回復することが知られてい

- Fig. 1 の迷路でいえば、選択肢1の後に3あるいは7の選択肢を選択する場合にあたる。Olton と Werz (1978) の実験では17方向迷路が使われているので、厳密に90°の選択は起りえないが、4選択肢ごとに選択する反応は約90°の選択となる。

る (Ellen & Butter, 1969) ので、損傷による空間記憶の障害は感覚情報処理能力の単純な低下に帰因させることはできないと考えられる。

以上空間記憶に及ぼす海馬とその入出力系の損傷効果について述べてきたが、では空間記憶に関与する脳部位は海馬系だけなのであろうか。われわれは種々の課題において海馬損傷による効果と類似した効果をもたらす尾状核の損傷を行い、その放射状迷路での空間記憶に及ぼす影響を検討してみた (岩崎, 益田, 1980; 益田, 岩崎, 1979, 1980)。その結果、尾状核の前背側部の損傷は明らかな障害効果を示すことがわかった。一方尾状核の後腹側部損傷では障害効果が認められなかった。尾状核内で空間記憶に関与する部位差があると考えられ、この点海馬とは異なっている。海馬と尾状核は直接の線維連絡はないといわれているから、尾状核は異なった役割を演じている可能性もあるが、この点は今後の検討課題である。

#### 電気生理学的研究

海馬が空間記憶を司っているという仮説を検討するために、最近海馬ニューロンの電気活動 (ユニット活動) と動物の居る空間的位置との対応関係について吟味した研究がなされるようになった。海馬のユニット活動率が空間的位置と対応して変化することを最初に報告したのは O'Keefe と Dostrovsky (1971) である。彼らはラットのオープンフィールド内の位置に関連して発火率が変化するユニットが海馬に存在することを見出した。その後放射状迷路上のラットの行動とユニット活動の関係が調べられたが、特定の選択肢上でのみ発火率が著明に増加あるいは減少するニューロンが見い出された (Olton, Branch & Best, 1978)。この空間的位置に対応するユニットはいわゆる complex spike unit (Ranck, 1975) であり、記録した31個のユニットのうち28個のユニットが上述の対応関係を示した。しかし、 $\theta$  ユニットではこのような関係を示したものはなかったという。

これらの特定の空間的位置 (場所) に関連して発火率を変えするユニットが単に特定の感覚刺激に反応しているのにすぎないのかどうかを O'Keefe ら (O'Keefe & Black, 1978; O'Keefe & Conway, 1978) は検討した。高架式の T 型迷路とそれを取り囲む 4 種の刺激 (ランプ, ファン, ブザーおよび白色カード) が設置された場面でユニット活動を記録したところ、迷路上の特定の場所で活動率が增加するユニットが背側海馬の CA1 領域から得られた。これらのユニット活動は迷路外手がかりである 4 種の刺激に依存しているが、4 種のうちの 1 つを取り除いても活動率に大きな変化は生じなかった。しかし 3 つを取り除くとユニット活動が不安定となったことから、これらのニューロンは単一の刺激に反応するのではなく

複数の刺激情報を処理しているのであろうと O'Keefe らは結論している。

さらに最近になって放射状迷路での空間記憶に及ぼす脳弓あるいは嗅内野損傷の影響を選択行動とニューロン活動の両面について同時に検討した報告がなされた (Miller & Best, 1980)。これによると脳弓あるいは嗅内野損傷によって選択行動の正答率が低下し、同時にユニット活動の空間情報との対応関係が明らかに減少を示した。そして損傷動物のいくつかのユニット活動は迷路内刺激に依存するようになったという。これらの結果は海馬が空間情報の処理に重要な役割を演じていることを示しているが、海馬以外の部位についての電気生理学的研究がほとんどなされていないので、現在のところ空間記憶が海馬のみによって司られているか否かは明らかでない。

#### 薬理学的研究

前に述べたように放射状迷路における餌取り反応は作業 (短期) 記憶に依存しているので、記憶の薬理学的検討のための有力な手段となりうると考えられる。Eckerman ら (1980) は *d* アンフェタミン (0.1—3.0 mg/kg)、ペントバルビタール (1.0—10.0 mg/kg) あるいはスコポラミン (0.1—1.0 mg/kg) の効果を検討した結果、*d* アンフェタミンやペントバルビタールは選択速度をそれぞれ速めたり遅らせたりするものの、正選択率には何ら影響を及ぼさなかったと報告している。われわれ (岩崎, 平賀, 益田, 1980) も同様な手続でクロルプロマジン (1.0—2.0 mg/kg)、クロルジアゼポキサイド (5.0—10.0 mg/kg) あるいはスコポラミン (0.25—0.5 mg/kg) を投与してみたところ、スコポラミン投与時のみに障害効果が認められた。スコポラミンは抗コリン薬であるから、以上の結果は空間記憶が脳内コリン作働系によって司られていることを示唆しているといえよう。

記憶が脳のコリン作働系に依存しているという説は以前 Deutsch (1969) によって唱えられたが、最近になってとくに短期記憶との関係でコリン作働系が注目されている。サルの前延反応課題での短期記憶はスコポラミンによって阻害されるという報告 (Bartus & Johnson, 1976) や、ヒトの短期記憶がやはりスコポラミンによって悪くなり、これがコリン作働薬であるフィゾスチグミンによって回復するという報告 (Drachman, 1977) もある。さらに老令ザルの短期記憶障害がフィゾスチグミン投与によって改善されることも認められている (Bartus, 1979)。ラットの空間記憶が老令化にともなって悪化するという知見 (Barnes et al, 1980) から考えると、空間記憶を司るのは脳内コリン作働系であり、これが加齢によって何らかの機能障害を起すといえよう。事実、老令マウスでは脳内コリン受容体が減少しているという報告

もある (Freund, 1980). また海馬にはコリン作動線維が多く存在し、海馬の入出力系の損傷によってこの線維が著しく減少するという事実 (Olton & Werz, 1978) とあわせて考えてみると、空間記憶は海馬のコリン作動系に依存していると推論しうる。

### ま と め

以上、ラットの空間記憶の特徴とその中枢メカニズムについてこれまでに報告されている結果をもとにして考察してきたが、以下に2, 3の問題点を掲げてしめくくりとしたい。

まず第1に空間記憶における刺激(手がかり)の問題である。放射状迷路における空間記憶が迷路外刺激の空間的配置に依存していることはこれまでの議論で明らかであるが、実際にそれらの刺激を個々の場面において同定することは極めて困難である。したがって空間記憶の中枢メカニズムを明らかにしようとする場合、とくにユニットの研究においては、ニューロンの発火率に変化が生じた時その変化が特定の場所に対応しているとはいえ、その場所を規定する刺激については何もいえない。このことはさらに詳細で系統的な生理学的研究をはばんでい原因となっている。

第2に空間記憶に関与する脳部位として、これまでのほとんどの研究では海馬のみがとり上げられており、他の脳部位についての検討がほとんどなされていない。その理由としては、空間記憶という概念自体が海馬の機能を説明するために作られたということにある。しかしわれわれの研究からも示唆されるように、空間記憶が海馬のみによって司られていると結論するのは早計である。この点は今後の研究をまたなければならない。

第3に、海馬が空間記憶に関与するといっても、空間記憶のうちの作業記憶により重要な働きをしているのかあるいは参照記憶を担っているのかという問題がある。Oltonら (Olton, 1978b; Olton, Becker & Handelman, 1979) は海馬の役割として作業記憶を強調しているが、Nadel と MacDonald (1980) は最近これに反論して海馬が参照記憶(認知地図)により関与しているという実験結果を提出している。この論争は、空間記憶における作業記憶と参照記憶の相互関係がさらに明らかにされることと相俟って解決される事柄であろう。

第4に空間記憶が生得的な機能に依存しているのかあるいは学習性のものであるのかという問題がある。空間記憶の作業記憶はかなり生得的な機能のあらわれのように思われるが、参照記憶は比較的容易に形成されることから考えると生得的能力のようにも思えるものの、学習セットに類似する面もあり断断は許されない。

いずれにしても空間記憶の研究は現在のところはまだ始まったばかりの段階であり、動物の行動を理解する上

でも今後の研究が期待されるテーマであると思われる。

### 引用文献

- Altman, J., Brunner, R. L., and Bayer, S. A. 1973 The hippocampus and behavioral maturation. *Behavioral Biology*, 8, 557-596.
- Barnes, C. A., Nadel, L., and Honig, W. K. 1980 Spatial memory deficit in senescent rats. *Canadian Journal of Psychology*, 34, 29-39.
- Bartus, R. T. 1979 Physostigmine and recent memory: Effects in young and aged nonhuman primates. *Science*, 206, 1087-1089.
- Bartus, R. T., and Johnson, H. R. 1976 Short-term memory in the rhesus monkey: Disruption from the anti-cholinergic scopolamine. *Pharmacology, Biochemistry, and Behavior*, 5, 39-46.
- Beatty, W. W., and Carbone, C. P. 1980 Septal lesions, intramaze cues and spatial behavior in rats. *Physiology and Behavior*, 24, 675-678.
- Beatty, W. W., and Shavalia, D. A. 1980 Spatial memory in rats: Time course of working memory and effect of anesthetics. *Behavioral and Neural Biology*, 28, 454-462.
- Bennett, T. L. 1975 The electrical activity of the hippocampus and processes of attention. In Isaacson, R. L., & Pribram, K. H. (Eds), *The Hippocampus*. Vol. 2. New York: Plenum Press. pp. 71-99.
- Deutsch, J. A. 1969 The physiological basis of memory. *Annual Review of Psychology*, 20, 85-104.
- Douglas, R. J. 1967 The hippocampus and behavior. *Psychological Bulletin*, 67, 414-442.
- Drachman, D. A. 1977 Memory and cognitive function in man: Does the cholinergic system have a specific role? *Neurology*, 27, 783-790.
- Eckerman, D. A., Gordon, W. A., Edwards, J. D., MacPhail, R. C., and Gage, M. I. 1980 Effects of scopolamine, pentobarbital, and amphetamine on radial arm maze performance in the rat. *Pharmacology, Biochemistry, and Behavior*, 12, 595-602.
- Ellen, P., and Butter, J. 1969 External cue control of DRL performance in rats with septal lesions. *Physiology and Behavior*, 4, 1-6.
- Elmes, D. G., Willhite, J. C., and Bauer, G. B. 1979 Reference memory effects of distributed practice on radial maze learning by rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 14, 109-111.
- Freund, G. 1980 Cholinergic receptor loss in brains of aging mice. *Life Science*, 26, 371-375.
- Honig, W. K. 1978 Studies of working memory in the pigeon. In Hulse, S. H., Fowler, H. F., & Honig, W. K. (Eds), *Cognitive Processes in Animal Behavior*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 211-248.
- 岩崎庸男, 益田良子 1980 ラットの空間記憶に及ぼす尾

- 状核損傷の効果—海馬損傷との比較—。日本心理学会第44回大会発表論文集。p. 53.
- 岩崎庸男, 平賀義裕, 益田良子 1980 ラットの空間記憶に及ぼす薬物の影響。第10回精神薬理談話会年会講演要旨集。pp. 30-31.
- Jarrard, L. E. 1978 Selective hippocampal lesions: Differential effects on performance by rats of a spatial task with preoperative versus postoperative training. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **92**, 1119-1127.
- Kimble, D. P., and Kimble, R. J. 1965 Hippocampectomy and response perseveration in the rat. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **60**, 474-476.
- Maki, W. S., Brokofsky, S., and Berg, B. 1979 Spatial memory in rats: Resistance to retroactive interference. *Animal Learning and Behavior*, **7**, 25-30.
- 益田良子, 岩崎庸男 1979 ラットの空間記憶に及ぼす海馬および尾状核損傷の効果。日本心理学会第43回大会発表論文集。p. 36.
- 益田良子, 岩崎庸男 1980 ラットの空間記憶に及ぼす尾状核損傷の効果—尾状核内損傷部位による差異—。日本心理学会第44回大会発表論文集。p. 54.
- McCleary, R. A. 1971 Response-modulating functions of the limbic system: Initiation and suppression. In Steller, E., & Sprague, J. M. (Eds), *Progress in Physiological Psychology*. Vol. 1. New York: Academic Press. pp. 210-292.
- Miller, V. M., and Best, P. J. 1980 Spatial correlates of hippocampal unit activity are altered by lesions of the fornix and entorhinal cortex. *Brain Research*, **194**, 311-323.
- Nadel, L., and MacDonald, L. 1980 Hippocampus: Cognitive map or working memory? *Behavioral and Neural Biology*, **29**, 405-409.
- O'Keefe, J., and Black, A. H. 1978 Single unit and lesion experiments on the sensory inputs to the hippocampal cognitive map. In *Functions of the Septo-hippocampal System*, Ciba Foundation Symposium 58. New York: Elsevier. pp. 179-198.
- O'Keefe, J., and Conway, D. H. 1978 Hippocampal place units in the freely moving rats: Why they fire where they fire. *Experimental Brain Research*, **31**, 573-590.
- O'Keefe, J., and Dostrovsky, J. 1971 The hippocampus as a cognitive map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, **34**, 171-175.
- O'Keefe, J., and Nadel, L. 1978 *The Hippocampus as a Cognitive Map*. Oxford: Clarendon Press.
- Olton D. S. 1978a The function of septo-hippocampal connections in spatially organized behavior. In *Functions of the Septo-hippocampal System*, Ciba Foundation Symposium 58. New York: Elsevier. pp. 327-349.
- Olton, D. S. 1978b Characteristics of spatial memory. In Hulse, S. H., Fowler, H. F., & Honig, W. K. (Eds), *Cognitive Processes in Animal Behavior*. New Jersey: Laurence Erlbaum Associates. pp. 341-373.
- Olton, D. S. 1979 Mazes, maps and memory. *American Psychologist*, **34**, 583-596.
- Olton, D. S., and Samuelson, R. J. 1976 Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, **2**, 97-116.
- Olton, D. S., and 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., and Werz, M. A. 1978 Hippocampal function and behavior: Spatial discrimination and response inhibition. *Physiology and Behavior*, **20**, 597-605.
- Olton, D. S., Becker, J. T., and Handelman, G. E. 1979 Hippocampus, space, and memory. *The Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 313-365.
- Olton, D. S., Branch, M., and Best, P. J. 1978 Spatial correlates of hippocampal unit activity. *Experimental Neurology*, **58**, 387-409.
- Olton, D. S., Collison, C., and Werz, M. A. 1977 Spatial memory and radial arm maze performance of the rat. *Learning and Motivation*, **8**, 289-314.
- Olton, D. S., Walker, J. A., and Gage, F. H. 1978 Hippocampal connections and spatial discrimination. *Brain Research*, **139**, 295-308.
- Ranck, J. B., Jr. 1975 Behavioral correlates and firing repertoires of neurons in the dorsal hippocampal formation and septum of unrestrained rats. In Isaacson, R. L., & Pribram, K.H. (Eds), *The Hippocampus*. Vol. 2. New York: Plenum Press. pp. 207-244.
- Suzuki, S., Augerinos, G., and Black, A. H. 1980 Stimulus control of spatial behavior on the eight-arm maze in rats. *Learning and Motivation*, **11**, 1-18.
- Tolman, E. C. 1948 Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, **55**, 189-208.
- Vanderwolf, C. H., Kramis, R., Gillespie, L. A., and Bland, B. H. 1975 Hippocampal rhythmic slow activity and neocortical low-voltage fast activity: Relations to behavior. In Isaacson, R. L., & Pribram, K. H. (Eds), *The Hippocampus*. Vol. 2. New York: Plenum Press. pp. 101-128.
- Walker, J. A., and Olton, D. S. 1979 Spatial memory deficit following fimbria-fornix lesions: Independent of time for stimulus processing. *Physiology and*

- Behavior*, 23, 11-15.
- Winson, J. 1978 Loss of hippocampal theta rhythm results in spatial memory deficit in the rat. *Science*, 201, 160-163.
- Zoladek, L., and Roberts, W. A. 1978 The sensory basis of spatial memory in the rat. *Animal Learning and Behavior*, 6, 77-81.

—1980. 9. 30. 受稿—

## SUMMARY

### Spatial Memory in Animal and its Central Mechanism.

Tsuneo Iwasaki, Yoshiko Masuda and Yoshihiro Hiraga

The University of Tsukuba

It has been recently argued (O'Keefe and Nadel, 1978) that the integrity of the hippocampus is essential to encoding and remembering in a detailed fashion the environmental space, i.e. to the formation of cognitive maps. Olton and Samuelson (1976) have described a spatial maze in which eight arms are radiated from a center platform and animals are required to choose all the arms for food reward without repeating previous choices. In a series of experiments they have shown that rats learned this spatial discrimination task without difficulty and that their performance was mainly dependent on extramaze stimuli not only to identify the location of eight arms but also to remember those of chosen and unchosen arms. Some evidences have stressed that the animal remembers the environmental stimuli in a configurational fashion rather than in a list of items independent of their spatial relationships to each other. It

may be stated that the foodsearching behavior in the radial maze is guided by "reference memory", which corresponds to the cognitive map according to O'Keefe and Nadel, and "working memory", remembrances of places passed.

A number of recent studies employing lesion, electrophysiological, as well as pharmacological techniques have confirmed that the hippocampus and its afferent and efferent connections play an important role in the spatial memory. It remains unsolved at present, however, whether other brain regions are involved in the memory, although some evidences are presented that the spatial performance is retarded following the caudate lesions.

It was stressed in this paper that the further experimental studies on the spatial memory would open the new way to the understanding of animal behavior.