

## 動物の空間記憶とその中枢メカニズム (その2)<sup>1</sup>

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

平賀 義 裕

われわれがラットの記憶研究のためにここ数年来用いてきている課題, すなわち放射状迷路課題の遂行のためにラットが用いる記憶には2種類あると考えられる。すなわち作業記憶 (working memory) と参照記憶 (reference memory) である<sup>2</sup> (Olton, Becker & Handelman, 1979, 1980)。われわれの前回の報告 (岩崎・益田・平賀, 1981 a) 以後, 大脳辺縁系の海馬が作業記憶に関係するのか, それも参照記憶に関係するのかという点については非常に大きな論争がまき起こっており, *Physiological Psychology* の1980年8巻2号では, この論争の中心人物の1人であった A. H. Black の死を悼んで, 海馬の機能に関する理論の特集が編まれている。そこで本稿では, 前回の報告以後に出された最近の空間記憶研究の成果を含めて, 空間記憶の特徴とその中枢機構を再検討するとともに, 作業記憶・参照記憶と海馬との関連について検討する。

### 作業記憶と参照記憶

まず, 作業記憶と参照記憶について明確に定義しておく必要があろう。Honig (1978) によれば, 作業記憶では, 前の試行での正しい手がかりの記憶とは無関係に次の試行での正しい手がかりを記憶させるという手続を踏む。すなわち課題解決に必要な刺激情報がある実験の1試行のみにしか有効ではない記憶をさす。これに対して参照記憶では, 情報が何試行にもわたって有効であり, その課題の中で不変な成分を記憶することによって課題解決に寄与するというものである。この中には環境の事物配置 (認知地図) や課題解決に関する知識 (選択肢の先端に餌があること, 一度餌をとってしまった選択肢には餌はもうないことなど) の記憶が含まれる。

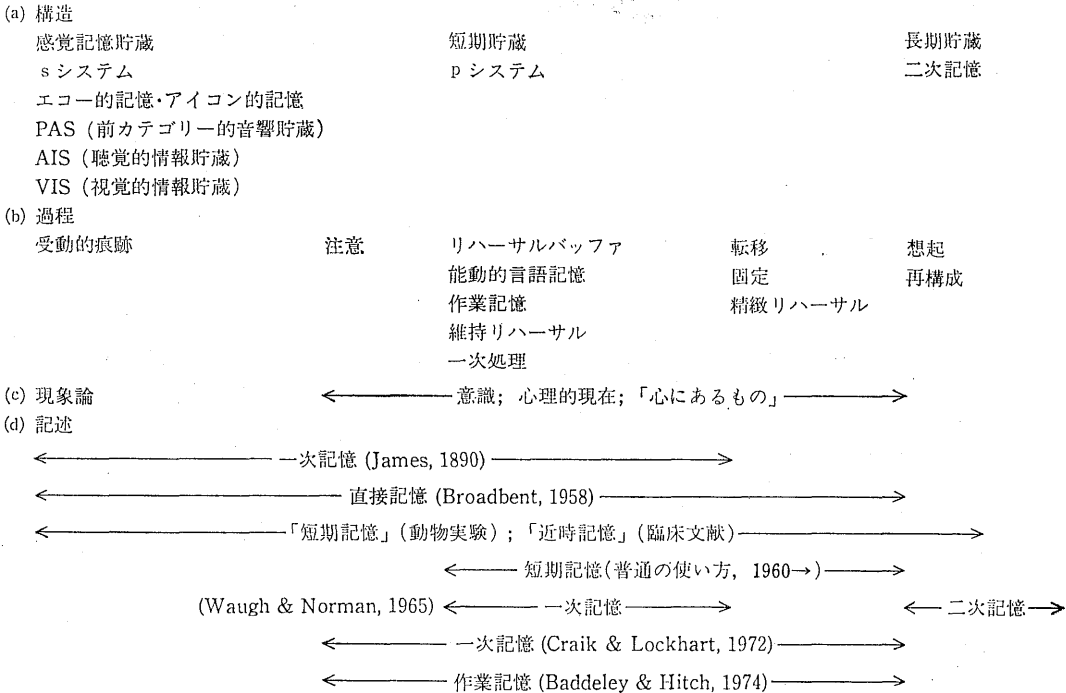
遅延見本合せ (delayed matching to sample) を例に上げてもう少し詳しく考えてみよう。1試行のはじめ

に見本刺激が呈示され, そして取り除かれる。ある一定の遅延時間の後, 2つの刺激が同時に呈示され, そのうちの一方は先に呈示されたのと同じ見本刺激である。ここで見本刺激に反応すれば報酬を得ることができるが, もう一方の刺激に対する反応には報酬が与えられない。動物が正しく課題を遂行するためには, 試行毎に変化する見本刺激を正しく記憶し, 報酬を得た後には前の見本刺激が後の試行に干渉しないように忘却しなければならない。これが作業記憶成分であり, 一方課題の進め方の一般的な法則にあたるものが参照記憶成分である (Olton, Becker & Handelman, 1979)。作業記憶には時間的要因が非常に重要な役割をもつことが示唆され, この点では Solomon (1979) の主張する時間処理機能を重視する説との接点も見出される (Berger, 1979; 平野, 1981; Hoehler & Thompson, 1979)。

ところで, 動物の記憶研究において, 記憶は短期記憶・長期記憶の2種類にわけられるという考え方が長く支配的であった。Shuttle box での回避訓練を行なった後, 15分以内に電気痙攣ショック (ECS) を与えると課題の保持が著しく損なわれ, 15分よりも後に ECS が与えられた場合, 保持の障害が起こらないという Duncan (1949) の研究によって, 動物には短期・長期2つの記憶過程が存在し, 前者は電気的性質をもつ情報であり, 後者は生化学的性質をもつ情報であるという考え方が定着している。その一方でヒトの記憶研究は, 材料として言語を用いるという大きな利点を生かして飛躍的な進歩を遂げている。Table 1 は Craik と Levy (1976) がまとめたヒトの記憶研究で用いられる用語の関係を示した表である。(a) の構造のところを見てわかるとおり, ヒトの記憶研究においては①感覚記憶貯蔵庫②短期貯蔵庫③長期貯蔵庫の3つの構造を考えるのが支配的になっている。さらに驚くことは, (d) の記述の欄を見ると, 動物実験で用いられる短期記憶という用語はヒトの記憶研究における長期記憶にまでくいつ込んでいくという事実である。これはヒトの記憶研究における短期記憶はほぼ15秒で減衰するという事実 (Loftus & Loftus, 1976) に起因する。このように, 実験対象とする種 (species) が異なっ

1. 本研究は昭和56年度文部省科学研究費補助金 (一般研究C, 課題番号56510042) によって行なわれたものである。
2. Working memory を作動記憶, reference memory を照合記憶と訳すこともある (平野, 1981)。

Table 1 ヒトの記憶研究で用いられる用語間の関係 ( Craik & Levy, 1976 による)



ていることを考慮に入れたとしても、これほど大きな見解の開きがあるということは問題である。記憶を短期・長期記憶という分類とは異なって作業・参照記憶という分類をとろうとする最近の動物の記憶研究の動きは、認知心理学の最近の進歩に起因するところが大きいのではないかと考えられる。

最近になって、Olton ら (Olton & Feustle, 1981; Olton, Becker & Handelmann, 1979) は、Tulving (1972) が提唱したエピソード記憶に作業記憶が対応し、意味記憶に参照記憶が対応するのではないかと述べている。エピソード記憶は個人的経験や時間関係についての記憶であり、意味記憶はことばや概念とそれらの関係についての記憶である (Loftus & Loftus, 1976)。エピソード記憶は干渉を受けやすいという主張 (Tulving, 1972) は Olton らの作業記憶と一致するが、エピソード記憶は長期記憶の性質をもち、しかも作業記憶に認められるリセット機構 (Olton & Samuelson, 1976) をもたないという点が大きく異なるといえよう。一方参照記憶と意味記憶を比較してみると、意味記憶には言語が含まれているものの、それ以外の点では両者は相入れるところが大きいと思われる。認知地図理論では最近、認知地図 (参照記憶) の機能を場所のトポロジカルな位置関係の記憶ということのみにとどめず、環境の文脈を記憶し文脈に

合致する刺激は無視し、文脈とは異質の刺激を検出する機能をももたせている点 (Nadel & Willner, 1980) で、ヒトの記憶研究分野において盛んに研究されるようになってきている「スキーマ」との類似点も指摘できると思われる。

次に放射状迷路課題における作業記憶の性質について述べておこう。ラットの作業記憶の最大の特徴はまず、ヒトの短期貯蔵庫に入れられる項目数  $7 \pm 2$  という数をはるかに越えているという点であり、第2に各種の干渉に対して、かなり強い抵抗性を有していること、そして最後にこの課題での系列位置効果は、ヒトの研究でみられる初頭性効果 (primacy effect) はみられず、新近性効果 (recency effect) のみがみられることもあるという3点である。

作業記憶に入れられる項目数の限界は 25—30 であると Olton, Collison と Werz (1977) は推測しているが、Roberts (1979) は 8 方向放射状迷路のそれぞれの選択肢の先をさらに 3 つに分けた迷路を用いてラットの作業記憶の能力を調べて 32 項目だとしているが、彼は最初の 8 本の選択肢に対する記憶とそこから派生した 24 本の選択肢に対する記憶が異なる記憶系に入るために可能だと述べている。Roberts の例は特別としても、数多くの 8 方向放射状迷路を用いた実験、12 方向迷路を用いた実験

(Burešová, 1980), 17方向迷路を用いた実験 (Olton & Werz, 1978) のいずれを見ても, ラットの項目記憶能力には驚くべきものがある。

次に干渉に対する抵抗であるが, 8方向迷路課題で第4選択と第5選択の間に15秒~4分間中央のプラットフォームに閉じ込めたり, 30秒~24時間ホームケージに戻した後, 第5選択以降を選択させると, 4時間の遅延までは正選択率をほとんど低下させることはないという (Beatty & Shavalia, 1980b; Maki, Brokofsky & Berg, 1979). また Beatty と Shavalia (1980a) は, 第4選択以降を別の迷路を使ったうえで最大230分まで遅延時間を変えて正選択率を見ているが, ほとんど正選択率の低下は見られていない。また彼らは2つの放射状迷路で同じ被験体にそれぞれ第4選択まで選択させ, 最大230分までの遅延時間の後, それぞれの迷路で第5選択以降を選択させたところ, どちらの迷路の正選択率も低下は見られず, このことは2つの場面ごとの作業記憶が独立に貯蔵されていることを示している。Dodge と Beatty (1980) は, 同じような4時間と8時間の遅延時間中に睡眠 (特にREM睡眠) を剝奪する条件と1時間強制遊泳を行なわせてストレスを与える条件とを加えて作業記憶への影響を検討しているが, 正選択率の低下は見られていない。麻酔薬を第4選択終了直後に投与して4時間と8時間の遅延時間をおいた実験でも作業記憶の障害はみられていない (Beatty & Shavalia, 1980b)。第4選択の0~4時間後に ECS を与えて, 第4選択から6時間後に残り4選択についての作業記憶への影響を見た実験では, 第4選択直後から15分までに ECS が与えられると正選択率の低下は起こらないが, 30分では中程度の低下が起こり, 2時間で低下は漸近線に達し4時間条件でも2時間条件とほぼ同じ成績に落ちている (Shavalia, Dodge & Beatty, 1981)。この実験における ECS の効果は, Duncan (1949) の結果とは矛盾して今のところ説明が困難であるが, 以上述べてきた Beatty や Shavalia らの行なってきた研究は, ラットの放射状迷路における作業記憶は干渉に対してはかなり強い抵抗性を有していることを示しているといえよう。このようにラットが放射状迷路において驚くべき優れた作業記憶を示すことが明らかになったが<sup>3)</sup>, 放射状迷路課題における作業記憶の遂行形態がこの優れた記憶を引き出しているとも考えることもできる。すなわち, 放射状迷路課題を作業記憶にもとずいて遂行する際に, ラットは再生よりは再認という解決方法を用いている可能性がある。ヒトの場合, 同じ記憶材料を再生報告させた場合と, 再認報告させた場合とでは再認の方が成績が優れている (Loftus

& Loftus, 1976)。すでに餌をとってしまった選択肢を妨害刺激, まだ餌のある選択肢を標的刺激と考えれば, ラットは放射状迷路上で再認検査を行なっているのと同じことになる。また再認の場合, 記憶材料が意図的に学習された場合でも偶発的に学習された場合にも両者に成績の差がないという事実 (Loftus & Loftus, 1976) は, 放射状迷路課題においてラットは訓練初期から高い正反応率を示すという事実 (Olton & Samuelson, 1976) と合致するように思われる。以上のように, 放射状迷路課題の遂行における作業記憶は再認の形態をとっており, それがラットの作業記憶の優れた能力の原因になっていると考えられる。

選択順序と忘却との関係の分析では, 最初の方に選択された選択肢は忘却されやすく, 後の方で選択された選択肢に再び入ることはなく, 新近性効果のみがみられるというが, 選択肢を1つおきに選択していくといった反応傾向を除去してやると新近性効果は消失するという (Olton, Collison & Werz, 1977)。Roberts と Smythe (1979) も T 迷路を用いてラットの系列位置曲線を調べているが, Olton らの結果と同様に初頭性効果はみられず, 新近性効果のみがみられたと報告している。

#### 空間記憶の中枢メカニズム

##### 損傷研究

海馬は作業記憶に関与するのか, 参照記憶 (認知地図) に関与するのかという点に関する論証は, 主に損傷研究から得られているが, 矛盾すると思われるような結果もまじっており, 解釈を困難にしている。

Jarrard (1978) は吸引法により海馬の下位区分の選択的な損傷を行ない, 海馬全体や海馬采では訓練前・訓練後のいずれに損傷を行なっても空間記憶の阻害がみられるが, CA1 や白質では訓練前に損傷を受けた時だけしか空間記憶の阻害が認められないと報告している。Ellen (1980) は, Maier の3テーブル課題を用いて, 海馬損傷を認知地図形成前と後に行なって, 課題遂行がどのように影響されるかを検討している。その結果, 装置探索を行なってから海馬損傷をした場合には阻害を受けず, 探索なしに損傷を受けた場合には成績が劣っていた。Ellen は単に海馬としかいっていないが Jarrard (1978) の CA1, 白板損傷の例と同じ結果を示した。このようにひとくちに海馬といっても脳の中では非常に大きな部分を占めており, 上記の結果から選択的な損傷を行なってみる重要性が指摘される。Handelmann と Olton (1981) は, 細胞体のみを破壊し通過線維は破壊しないといわれていて, 最近損傷研究に盛んに用いられているカイニン酸を, 海馬の CA3 に注入して検討している。彼らばこれまで海馬采・脳弓・嗅内野といった海馬の入出力線維の損傷のみを行なってきたが, この実験で初めて海馬内

3. O'Keefe と Conway (1980) は despatch 課題を用いて空間的位置についての情報が30分以上維持されるということを報告している。

細胞の損傷を行なった。カニン酸の注入は、海馬前部の CA3 にだけ注入する群と、海馬後部にだけ注入する群と、その両方に注入する群の3群が設けられた。訓練前に注入を受けた場合と訓練後に受けた場合とでは結果は異なり、訓練前に注入された方が、全般的に成績が悪い。前後部両方に注入された群が非常に成績が悪く、前部・後部どちらか一方にしか注入されなかった群では、統制群と前後部に注入された群の中間程度の成績であった。これに対して訓練後に注入された場合には前部群では阻害はみられず、後部群と前後部群では阻害されるが回復がみられ、彼らは、術前の訓練の重要性を指摘している。この結果は先に述べた Jarrard (1978) と Ellen (1980) の実験結果と類似しているのとみることができる。彼らはまた、課題の保持には海馬後部の CA3 のみが重要で、習得には前後部とも関与しているのではないかと推測している。入出力線維の損傷では機能回復がみられず (Olton, Walker & Gage, 1978)、海馬内細胞の損傷で機能回復がみられる点については、嗅内野から CA1 に向かう minor な線維がバイパスの役割を果たすのではないかと考えている。なおわれわれも海馬損傷において機能回復がみられることを報告している (益田・岩崎, 1981 b)。

海馬内の部位差だけでなく、脳内の他の部位、特に尾状核も空間記憶に関与しており、とりわけ尾状核の前背側部が重要であるが、その損傷は海馬損傷ほどには阻害効果は強くないことをわれわれは示してきた (岩崎・益田, 1980; 益田・岩崎, 1979, 1980, 1981 b) が、Winocur (1980) も同様のことを報告している。また益田と岩崎 (1981 a) は、尾状核と密接な線維連絡をもつ黒質の損傷を行なったところ、やはり阻害効果が認められた。また上丘損傷によっても空間記憶の阻害が生じるという報告もある (Dean & Key, 1981)。以上のように空間記憶を司る部位は海馬ばかりでなく、脳内の他の部位も関与している可能性が考えられる。

さて、本稿の最初にも述べたように、海馬が司る記憶は作業記憶であるかあるいは参照記憶 (認知地図) であるかという点については、現在のところ報告の数は少なく、しかもそのどちらをも支持するデータが提出されており、結論を出せる段階ではないのが現状である。

Olton と Papas (1979) は、Elmes, Willhite と Bauer (1979) の手続を17方向放射状迷路に使用して、作業記憶と参照記憶を分離し、海馬系の損傷の効果を検討している。17本の選択肢のうちどの試行においても定まった8本にだけ餌を置くようにし、餌のある選択肢とない選択肢の記憶を参照記憶とした。一方ある試行において、餌の置かれた選択肢のうちどの選択肢がすでに選択し終わったものであるかについての記憶を作業記憶とした。この際、餌の置かれた選択肢が隣り合せにまとまっている条

件と分散している条件との2条件が設けられた。結果は、海馬采一脳弓に損傷を受けた動物は作業記憶のみの低下を示した。Jarrard (1980) も8方向迷路で同様の実験を行ない、選択的損傷の効果も検討した。その結果、参照記憶も初めは阻害されるが日数が経つにつれて回復するのに対し、作業記憶は阻害されたままであった。さらに以前の実験 (Jarrard, 1978) と同様に、CA1-白板の損傷の影響はみられていない。Olton と Feustle (1981) は、放射状迷路課題は作業記憶仮説と認知地図仮説のどちらの仮説からでも説明可能であるという不利な面があるため、全く迷路内手がかりに依存し、空間的關係 (認知地図) による解決は不可能な十字型迷路課題を用いて、海馬采一脳弓損傷の効果を検討した。その結果、損傷動物はチャンス・レベルの成績しか示さなかったことから、彼らは作業記憶仮説が正しいと主張している。

一方、認知地図 (参照記憶) 仮説を主張する一派の反論であるが、Nadel と MacDonald (1980) は Olton らと同じように放射状迷路で作業記憶と参照記憶を分離する課題を用いて、さらにそれに餌のある選択肢を知らせる手がかりを置くか置かないかで場所学習と手がかり学習とに分けた。海馬損傷の効果は両学習ともに現れたが、手がかり学習ではすぐに回復が生じ、作業記憶と参照記憶の間に差はなかった。これに対し場所学習では完全な回復は生じず、最初の10試行までは参照記憶の誤りが多いが、それ以後は作業記憶も参照記憶も同程度の阻害を示した。このことから彼らは、放射状迷路における海馬損傷動物の誤反応は場所記憶の阻害であると述べており、暗に参照記憶と認知地図は同一ではないことを示唆している。また O'Keefe と Conway (1980) は、手がかりを十字型迷路の周囲に分散して置き位置関係を変えない条件 (参照記憶) と、目標箱の位置に手がかりを集中して置くが、目標箱の位置が変わる条件 (作業記憶) を設け、ラットにそれぞれ手がかりを一定時間見せ、遅延時間中に手がかりをとってしまってから餌取り反応を行なわせた。彼らがこれまで用いてきた手がかりを分散させた条件では、「ある手がかりに最も近いところへ行く」というガイダンス仮説と、「刺激によって決定された環境の中のある一定の部分へ行く」という場所仮説の両方をラットがとり得るため、分離を目的として集中手がかり条件を設けたのである。脳弓損傷を受けた動物は手がかり分散条件のみで阻害を示したため、海馬は作業記憶を司るのではなく、認知地図を司っているのだと結論している。Suzuki (1981) は、空間的な方略を排除した作業記憶課題を2種類行なったところ、脳弓損傷の阻害効果は一方の作業記憶課題でしかみられなかった。

以上のように両派の実験データは対立しており、双方とも批判の余地は残されていると考えられる。Kesner

(1980)は、海馬は新しい情報にかかわるエピソードの時間的一空間的的属性を長期記憶に符号化したり、貯蔵された情報と連合したエピソードの表象を活性化させる機能をもっているとして、両派の中間的な立場にある。1つ明らかになったことは、海馬の作業記憶仮説を支持する Olton らは参照記憶と認知地図とを同一のものと考えているが、認知地図仮説を支持する O'Keefe らは参照記憶と認知地図とは異なるものだと考えているという点である。

#### 電気生理学的研究

海馬ニューロンの中に空間的位置に特異的にユニット活動を示すニューロン（空間的ユニット）が存在し、それが Ranck (1975) のいう複雑型スパイク細胞にあたるらしいこと、そしてその空間的ユニットが放射状迷路課題の遂行と関連することなどは先の報告に述べた(岩崎・益田・平賀, 1981 a)。その後、電気生理学的な研究がほとんど行なわれていないが、Hill (1978) は、動物が新しい環境の中に置かれた時、空間的ユニットが最初に発火する time-course について検討している。餌を報酬とするシャトル箱でラットを訓練し、その際に背側海馬錐体細胞層に刺入した電極で特定の場所に発火する空間的ユニットを同定する。空間的ユニットが同定されたならば、ラットは先行経験の全くないT迷路に入れられ、空間的ユニットの最初の発火までの time-course が調べられた。その結果、12例得られた空間的ユニットのうち10例ではT迷路に入れられた直後に発火し始め、残りの2例も10分以内に発火を始めたという。このことは、認知地図は新しい環境に接してから極めて短い期間内に形成されることを示唆している。

#### 薬理学的研究

先に脳内コリン作動系の遮断が放射状迷路行動を妨げることが報告した(岩崎・平賀・益田, 1980; 岩崎・益田・平賀, 1981 a) が、Watts, Stevens と Robinson (1981) は、コリン作動系遮断薬スコポラミン (0.5 mg/kg) を投与されたラットは放射状迷路課題の習得が阻害されることを報告している。また彼らの観察によれば、スコポラミンの阻害効果が認められなかったラットは反応連鎖を用いていたという。

放射状迷路課題は複雑な知覚統合機能を必要とし、しかも柔軟な刺激-反応関係の連合を必要とする (Olton, Becker & Handelman, 1979) ため、そのような機能の欠陥が症状の一部であると考えられる精神分裂病のメカニズムを探るための課題としても有効であると考えられる。動物に精神分裂病のモデルを作る試みの1つとして、動物に慢性的に覚醒剤を投与する方法がある (Kokkinidis & Anisman, 1980)。このモデルでテストとして用いられる行動指標は常同行動 (stereotyped behavior) といった運動系のものが多く、高度な認知機能をテスト

するものがなかった。そこでわれわれ (岩崎・益田・平賀, 1981b) は、ラットに *d*-アンフェタミン 1.0, 2.5mg/kg を慢性投与して放射状迷路行動の変化を観察した。投与初期には成績の低下がみられたが、日を経るにつれて回復していき耐性が生じた。アンフェタミン慢性投与により常同行動では日を経るにつれて増強していくという逆耐性現象が認められる (Kokkinidis & Anisman, 1980) が、われわれの実験では耐性が認められ、モデル分裂病ラットはより認知的なテストに対しては常同行動などの運動系のテストとは異なった結果を示した。さらに Eckerman ら (1980) の実験でのアンフェタミンおよびわれわれの実験 (岩崎・平賀・益田, 1980) でのクロプロマジン急性投与時の遂行には影響がみられなかったことを考え合わせると、放射状迷路における空間記憶に対して脳内カテコールアミン系はあまり直接的な関係はもっていないことが推察される。

アルコール中毒によるコルサコフ症候群患者は海馬損傷患者と類似した記憶障害を生じることが知られているが、われわれ (岩崎ら, 1981) は妊娠期雌ラットに妊娠期間中のみアルコール (7.5% v/v) を摂取させ、仔の放射状迷路における空間記憶への影響を検討したが、有意な阻害は認められなかった。

胎児期および乳児期に栄養不良下におかれたラットは、成長後に課せられた放射状迷路学習の成績が悪いという結果を Jordan, Cane と Howells (1981) が報告している。彼らは胎児期および乳児期の栄養失調が海馬 (とくに CA 3, CA 4) に未成熟をもたらし、これが上述の結果の原因であるとしている。

#### まとめ

以上、前報 (岩崎・益田・平賀, 1981 a) 以降に報告された結果を含めながら、ヒトの記憶研究との関連の上での空間記憶の特徴や、その中枢メカニズム、そして主として空間記憶機能の“中枢”と考えられている海馬が作業記憶を担っているのか、それとも参照記憶・認知地図機能を担っているのかという点について検討してきた。特に最後の点については、今のところ結論は出せない状態であるが、本文中に掲げた理論の他に注目すべき理論として、海馬損傷動物は干渉を生じやすいという理論がある (Winocur, 1980)。これは、海馬損傷動物には利用可能な刺激の一般的な情報処理に欠陥があるというものである。平賀と岩崎 (1980) は場所手がかりが使いやすい高架式迷路と反応手がかりが使いやすい走路式迷路で、それぞれ場所学習と反応学習を行なわせたところ、海馬損傷ラットは高架式迷路では場所学習が、走路式迷路では反応学習が損なわれた。この結果は干渉理論を支持している。通常非常に頑健なラットの放射状迷路における作業記憶が、海馬損傷によって干渉を受けやす

くなるのは Olton からも認めている点である (Olton & Papas, 1979). またヒトの記憶の神経心理学的研究においても, 忘却の原因として干渉は重要視されている (Weiskrantz & Warrington, 1975)

空間記憶は, 言語を持たない動物に認められる特徴的な現象であるが, 今後はヒトの記憶研究の成果との対応づけを考えていく必要がある。とくにヒトのイメージ記憶と動物の空間記憶との関連については検討する価値がありそうに思われる。

#### 引用文献

- Beatty, W. W., and Shavalia, D. A. 1980a Rat spatial memory: Resistance to retroactive interference at long retention intervals. *Animal Learning and Behavior*, 8, 550-552.
- Beatty, W. W., and Shavalia, D. A. 1980b Spatial memory in rats: Time course of working memory and effects of anesthetics. *Behavioral and Neural Biology*, 28, 454-462.
- Berger, T. W. 1979 The hippocampus and "general" mnemonic function. *The Behavioral and Brain Sciences*, 2, 323-324.
- Burešová, O. 1980 Spatial memory and instrumental conditioning. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 40, 51-65.
- Craik, F. I. M., and Levy, B. A. 1976 The concept of primary memory. In Estes, W. K. (Ed.), *Handbook of Learning and Cognitive Processes*. Vol. 4: *Attention and Memory*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. pp. 133-176.
- Dean, P., and Key, C. 1981 Spatial deficit on radial maze after large tectal lesions in rats: Possible role of impaired scanning. *Behavioral and Neural Biology*, 32, 170-190.
- Dodge, A. M., and Beatty, W. W. 1980 Sleep deprivation does not affect spatial memory in rats. *Bulletin of the Psychonomic Society*, 16, 408-409.
- Duncan, C. P. 1949 The retroactive effect of electroshock on learning. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 42, 32-44.
- 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. 1980 Cognitive maps and the hippocampus. *Physiological Psychology*, 8, 168-174.
- 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.
- Handelmann, G. E., and Olton, D. S. 1981 Spatial memory following damage to hippocampal CA 3 pyramidal cells with kainic acid: Impairment and recovery with preoperative training. *Brain Research*, 217, 41-58.
- Hill, A. J. 1978 First occurrence of hippocampal spatial firing in a new environment. *Experimental Neurology*, 62, 282-297.
- 平賀義裕・岩崎庸男 1981 高架式十字型迷路におけるラットの場所・反応学習に及ぼす海馬損傷の効果. 日本動物心理学会第41回大会発表.
- 平野俊二 1981 海馬と学習運動. 生体の科学, 32, 146-154.
- Hoehler, F. K., and Thompson, R. F. 1979 The effect of temporal single alternation on learned increases in hippocampal unit activity in classical conditioning of the rabbit nictitating membrane response. *Physiological Psychology*, 7, 345-351.
- 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會講演要旨集. pp. 30-31.
- 岩崎庸男・益田良子・平賀義裕 1981 a 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.
- 岩崎庸男・益田良子・平賀義裕 1981 b アンフェタミン長期投与ラットの放射状迷路における餌取り行動. 日本心理学会第45回大会発表論文集. p. 83.
- 岩崎庸男・岡田裕子・益田良子・平賀義裕 1981 妊娠ラットのアルコール摂取の仔の行動に及ぼす影響. 第11回精神薬理研究会及び第3回中部日本神経精神薬理学会口演要旨集. p. 20.
- Jarrard, L. E. 1978 Selective hippocampal lesions: Differential effects on performance by rats of spatial task with preoperative versus postoperative training. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 1119-1127.
- Jarrard, L. E. 1980 Selective hippocampal lesions and behavior. *Physiological Psychology*, 8, 198-206.
- Jordan, T. C., Cane, S. E., and Howells, K. F. 1981 Deficits in spatial memory performance induced by early undernutrition. *Developmental Psychobiology*, 14, 317-325.
- Kesner, R. P. 1980 An attribute analysis of memory: The role of the hippocampus. *Physiological Psychology*, 8, 189-197.
- Kokkinidis, L., and Anisman, H. 1980 Amphetamine models of paranoid schizophrenia: An overview

- and elaboration of animal experimentation. *Psychological Bulletin*, 88, 551-579.
- Loftus, G. R., and Loftus, E. F. 1976 *Human Memory: The Processing of Information*. New Jersey: Lawrence Erlbaum Associates. (大村彰道訳 1980 人間の記憶—認知心理学入門—. 東京大学出版会.)
- 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.
- 益田良子・岩崎庸男 1981 a ラットの空間記憶に及ぼす黒質損傷の効果. 日本動物心理学会第41回大会発表.
- 益田良子・岩崎庸男 1981 b ラットの空間記憶に及ぼす尾状核損傷の効果—損傷効果の時間経過について—. 日本心理学会第45回大会発表論文集. p. 92.
- Nadel, L., and MacDonald, L. 1980 Hippocampus: Cognitive map or working memory? *Behavioral and Neural Biology*, 29, 405-409.
- Nadel, L., and Willner, J. 1980 Context and conditioning: Place for space. *Physiological Psychology*, 8, 218-228.
- O'Keefe, J., and Conway, D. H. 1980 On the trail of the hippocampal engram. *Physiological Psychology*, 8, 229-238.
- Olton, D. S., and Feustle, W. A. 1981 Hippocampal function required for nonspatial working memory. *Experimental Brain Research*, 41, 380-389.
- Olton, D. S., and Papas, B. C. 1979 Spatial memory and hippocampal function. *Neuropsychologia*, 17, 669-682.
- Olton, D. S., and 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., 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., Becker, J. T., and Handelman, G. E. 1980 Hippocampal function: Working memory or cognitive mapping? *Physiological Psychology*, 8, 239-246.
- 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: *Neurophysiology and Behavior*. New York: Plenum Press. pp. 207-244.
- Roberts, W. A. 1979 Spatial memory in the rat on a hierarchical maze. *Learning and Motivation*, 10, 117-140.
- Roberts, W. A., and Smythe, W. E. 1979 Memory for lists of spatial events in the rat. *Learning and Motivation*, 10, 313-336.
- Shavalia, D. A., Dodge, A. M., and Beatty, W. W. 1981 Time-dependent effects of ECS on spatial memory in rats. *Behavioral and Neural Biology*, 31, 261-273.
- Solomon, P. R. 1979 Temporal versus spatial information processing theories of hippocampal function. *Psychological Bulletin*, 86, 1271-1279.
- Suzuki, S. 1981 The hippocampus and nonspatial memory: A preliminary study. 日本心理学会第45回大会発表論文集. p. 88.
- Tulving, E. 1972 Episodic and semantic memory. In Tulving, E., & Donaldson, W. D. (Eds.), *Organization of Memory*. New York: Academic Press. pp. 381-403.
- Watts, J., Stevens, R., and Robinson, C. 1981 Effects of scopolamine on radial maze performance in rats. *Physiology and Behavior*, 26, 845-851.
- Weiskrantz, L., and Warrington, E. K. 1975 The problem of the amnesic syndrome in man and animals. In Isaacson, R. L., & Pribram, K. H. (Eds.), *The Hippocampus*. Vol. 2: *Neurophysiology and Behavior*. New York: Plenum Press. pp. 411-428.
- Winocur, G. 1980 The hippocampus and cue utilization. *Physiological Psychology*, 8, 280-288.

---

**SUMMARY****Spatial Memory in the Animal and its Central Mechanism (2).**

Tsuneo Iwasaki and Yoshihiro Hiraga  
The University of Tsukuda

In the previous paper (Iwasaki, Masuda, and Hiraga, 1981), we reviewed the recent theoretical and experimental studies on the spatial memory (cognitive mapping) in the animal. It was generally believed that the hippocampus was the main site which subserved the spatial memory. More recently, however, it has been argued that the two kinds of memory processes, the working memory and the reference memory, are required to efficiently perform the spatial memory task in the radial maze. In the present paper, the characteristics of the working memory and the reference memory were described in comparison to the human memory processes. The following characteristics could be pointed out in the working memory of the rat. Firstly, the items which the rat could be remembered

are more than 25. Next, the items remembered are maintained for a relatively long time (at least for several hours), and third, they are resistant to interferences. It should be kept in mind, however, that the performance of the animal in the radial maze was guided by the 'recognition' strategy rather than 'recall' strategy, the reason why the working memory in the rat appeared excellent in comparison to the short-term memory in the human.

It is debatable whether the hippocampus is essential to encoding the working memory or the reference memory (cognitive mapping). Olton and the associates have given support to the working memory hypothesis, while O'Keefe and Nadel have insisted the cognitive mapping hypothesis. Further experimental studies are necessary to solve this important problem.