

## 海馬の行動的機能

### — 古典的条件づけによるアプローチ —

筑波大学大学院(博)心理学研究科 大島 久幸

筑波大学心理学系 岩崎 庸男

Behavioral function of the hippocampus: An approach by classical conditioning paradigm

Hisayuki Ohata and Tsuneo Iwasaki (*Institute of Psychology, University of Tsukuba, Tsukuba 305, Japan*)

In recent years, a number of theories on the behavioral function of the hippocampus have been proposed. The spatial mapping and temporal mapping theories were representative among them, but seem to be difficult to meet experimental verification because of their vague statement. Moore & Stickney (1982) showed that the disruptions of spatial and temporal memories observed in hippocampotomized animals could be integrately described by the mathematical modeling of classical conditioning. In combination with the Moore & Stickney's view, Schmajuk (1985) offered the SPH model, suggesting that the hippocampus is essential for CS-CS associations and an impairment of the associations underlies the disruptions of spatial and temporal memories. The hypothesis that common mechanism of CS-CS associations underlies spatial and temporal memories is very useful for describing the behavioral function of the hippocampus. Little evidence that CS-CS associations is disrupted after hippocampal lesion, however, has been reported, and accordingly further evidence has to be accumulated. It is suggested that the paradigms employing olfactory and taste stimuli may be the most promising for the experimental studies on CS-CS associations.

Key words: hippocampus, classical conditioning, mathematical model, CS-CS associations.

近年、大脳辺縁系の海馬がどのような行動学的機能を担っているのかを明らかにする試みが盛んに行われてきた。その結果多くの理論が提出され (Solomon & Moore, 1975; O'Keefe & Nadel, 1978; Olton, Becker & Handelman, 1979; Morris, Garrud, Rawlins & O'Keefe, 1982; Rawlins, 1985; Teyler & DiScenna, 1985; Sutherland & Rudy, 1989), いまだ多くの議論が行われている。

これまで提案されてきた理論は、動物の記憶に関する新たなトピックを取り入れた興味深いものが数多くあったが、その記述に曖昧な面があるので、それぞれの理論から導き出される予測の差異を検討し、新たに理論な展開を行っていくことが困難であった。実際、これまでの研究の多くは特定の理論

の正当性を補強する以上のことはしてこなかった。むしろ、理論に曖昧性をもたせることによって理論の正当性を維持するような傾向すらあったように思われる。理論は、例えそれが実験結果と斉合しない場合があっても、明確な予測が可能である方が有用性が高い (Moore & Stickney, 1980)。理論の予測力が低く、なおかつその理論から予見できないような現象が数多く生じた場合は、新たな理論を提出するほかなくなるであろう。その結果、多くの理論が並列することは必至である。むしろ、海馬機能に関する多くの理論が明快性を欠いてきたことは故なきことではないが、それらとは異なった研究方略を探ることも重要である。Moore & Stickney (1980) が提案した古典的条件づけの数値モデルによる海馬損傷の

効果の記述は、この研究方略の1つであると思われる。古典的条件づけの研究では、古典的条件づけにみられる現象を数理モデルを用いて記述することによって、実験的に検討可能な形で新しい予測を提出し、実証的知見に基づきさらに新たな理論を提出するなど様々な展開を見せている。これまで提案されてきた海馬の機能に関する多くの理論は記憶に関連した理論であり、記憶を海馬の関与する記憶と海馬の関与しない記憶に分け、海馬の関与する記憶の特徴を明らかにしようとするものであった。これらの理論をさらに発展させていくには、情報処理モデルに基づいて海馬の関与する記憶の特徴を明らかにしていくことが考えられる。この時用いる情報処理モデルとして、古典的条件づけの分野での研究成果による数理モデルを用いることは、海馬の行動的機能を検討する上で有用であると思われる。

現在、古典的条件づけの数理モデルには、文脈刺激とターゲットCSを同様のものとして扱う理論(Rescorla & Wagner, 1972; Mackintosh, 1975; Pearce & Hall, 1980)と、文脈刺激とターゲットCSを異なるものとする理論(Gibbon & Balsam, 1981; Miller & Schachtman, 1985)とがある。海馬の機能の記述に適用されている理論としては文脈刺激とターゲットCSを同様のものとして扱っているMackintosh (1975)とPearce & Hall(1980)の理論があるが、海馬は文脈刺激の処理ととくに関係しているとの考えもあり(Nadel & Willner, 1980)、海馬の機能を記述するのに文脈刺激とターゲットCSを異なるものとして扱う古典的条件づけの理論を適用することも考えられる。これから数年の間、海馬の機能を古典的条件づけの数理モデルを用いて記述する研究は様々な展開されていくものと思われる。そこで、古典的条件づけの数理モデルに関する基本的考え方を示し、古典的条件づけの数理モデルによる海馬機能の記述を精力的に展開しているSchmajukの理論について紹介し、その問題点についても若干の考察を加えたい。

## 1 古典的条件づけの数理モデル

古典的条件づけに関する最近の見解によると、条件づけ訓練においてCSの表象とUSの表象の間に連合が成立し、その後CSが提示されるとこの連合によってUSの表象が活性化されるようになると考えられている。このときCSがUSの表象を活性化する強さを連合強度(associative strength)と呼び、古典的条件づけの研究では、この連合強度の値V(連合価: associative value)がどのようなパラメータによって決定されるのか特定することが中心課題

となった。このような研究を進めていくにあたって考えられている基本的枠組みは、連合強度はある情報処理機構の中でCS表象とUS表象が同時に処理されている時に、それぞれの刺激の処理量の積に応じて増加するというものである。つまり、連合強度の増加をdVとすると、

$$dV = (\text{CSの処理}) \times (\text{USの処理}) \quad (1)$$

と表すことができる。これは条件づけを規定する要因をCSの処理に関する要因とUSの処理に関する要因の2つの要因に分けて考えていることを示している。

### 1.1 Rescorla & Wagnerモデル

古典的条件づけの過程を数理モデルを用いて記述する研究はRescorla & Wagner(1972)に始まる。彼らの理論は条件づけの成立要因としてUSの処理に関する要因を重視したものであった。Rescorla & Wagnerのモデルは、

$$dV = \alpha \beta (\lambda - \Sigma V) \quad (2)$$

と表され、(CSの処理) =  $\alpha$ 、(USの処理) =  $\beta(\lambda - \Sigma V)$ となっている。この時、 $\alpha$ 、 $\beta$ 、 $\lambda$ はそれぞれ定数である。とくに重要な項は $(\lambda - \Sigma V)$ である。定数 $\lambda$ はUS表象の最大活性化量を示しており、 $\Sigma V$ はその時提示された刺激A、B、C、…がUSを活性化する値 $V_A$ 、 $V_B$ 、 $V_C$ 、…の和を示している。つまり、USの処理は提示されたすべての刺激によって活性化されるUS表象の強さ $\Sigma V$ と、実際のUSによって活性化されたUS表象の強さ $\lambda$ の差に比例して行われることを示している。この $(\lambda - \Sigma V)$ は実際のUSの強さと予期されるUSの強さの差を示しており、これはUSの到来に対して動物の抱く意外性や驚き(surprisingness)を示していることができる。

Rescorla & Wagnerのモデルは数式で書かれてはいるものの、条件づけは動物が予期されないUSによって“驚く”といった心的現象に伴って生起するという心理学的アイデアを表現している。

USの処理に関連した定数として $\beta$ があるが、この定数は何を意味しているのだろうか。式の中で $\beta$ の値を小さくしてみると、dVの値は小さくなる。しかし、条件づけの最大値には影響しないので、条件づけがゆっくりと進むようになるだけである。つまり、 $\beta$ は条件づけの速さを変化させるパラメータであるといえる。USの種類によって最終的な条件づけレベルは同じになり、かつ同じCSを用いたにも関わらず条件づけの速さが異なる場合、これを $\beta$ によって調節するのである。

Rescorla & Wagnerモデルでは、CSの処理に関

する要因に関係しているのは定数 $\alpha$ だけである。 $\alpha$ も $\beta$ と同様定数であるから条件づけの速さを規定する定数であり、CSの種類や強さに応じたCSの条件づけられやすさ(連合可能性: associability)を示している。 $\alpha$ が定数であるということは、CSの処理は常に一定であることを示しており、潜在抑制の実験を説明するためには不都合である。この点に関して、Wagner(1978)とMackintosh(1975)は $\alpha$ について以下のような改訂を行っている。

$(\lambda - \Sigma V)$ という項は、USの処理大きさがUSの到来の予期可能性の程度に比例し、USの到来が十分予期される時にはUSは処理されないということを表していた。Wagner(1978)はこの考えをCSについても適用し、 $\alpha$ は以下の式にしたがって変化すると仮定した。

$$\alpha = \delta(\ell - \nu) \quad (3)$$

この式はRescorla & Wagnerモデルの(USの処理) =  $\beta(\lambda - \Sigma V)$ と全く同じ形をしており、 $\ell$ は文脈-CS連合の最大値、 $\nu$ は現在の文脈-CS連合の強さを表している。この式は、CSの到来が文脈から十分予期されるようになるとCSはほとんど処理を受けなくなることを示しており、CSの文脈への同化を表している。

## 1.2 Mackintoshのモデル

Mackintosh(1975)は刺激Aについての $\alpha_A$ は

$$d\alpha_A > 0 \quad \text{if } |\lambda - V_A| < |\lambda - V_X| \quad (4)$$

$$d\alpha_A < 0 \quad \text{if } |\lambda - V_A| \geq |\lambda - V_X| \quad (5)$$

にしたがって変化すると仮定した。ここで $V_X$ は刺激A以外のCSの連合強度の和を表しており、 $CS_A$ が $CS_X$ で表される他のすべての刺激(文脈)よりUSのよい予告子(predictor)となれば $\alpha_A$ は正になって連合強度は増加し、逆の場合には $\alpha_A$ は負になり連合強度は減少すると考えたのである。ここで $\alpha_A$ は動物が刺激Aに向ける注意の量を示していると考えられ、これら式によって“学習は動物がその刺激に注意を向けているときに生じる”という考えが古典的条件づけのモデルに組み入れられている。

さらに、このとき $\alpha_A$ は刺激Aの連合強度 $V_A$ の変化を以下の式のように決定する。

$$dV_A = \alpha_A \beta (\lambda - V_A) \quad (6)$$

この式はRescorla & Wagnerの式とは異なり、 $\Sigma V$ ではなく $V_A$ が用いられているが、これはMackintoshがRescorla & Wagnerの複合刺激に関する考えを受け入れていないことを示しており、blockingとそれに関連した現象に関して新しい解釈を提供している。

Mackintoshのモデルでは、USに関する要因は条

件づけの最大のレベルを説明するだけで、条件づけの生起そのものは $\alpha$ の変化、つまり、CSの要因に帰せられるというのが特徴である。

## 1.3 Pearce & Hallモデル

Pearce & Hallモデル(以下PHモデルと略す)では、条件づけの形成はUSの要因ではなくCSの要因によるという考え方を押し進めている。彼らの理論ではUSの処理は常に一定であり、連合強度の増加 $dV$ は

$$dV = S_A \alpha_A \lambda \quad (7)$$

と表される。この時(CSの処理) =  $S_A \alpha_A$ 、(USの処理) =  $\lambda$ である。 $S_A$ はCSの強さによって決定される定数であり、CSの明瞭性を表している。条件づけの形成に重要な役割を果たす $\alpha$ は以下の式で表される。

$$\alpha_{A(n)} = |\lambda_{(n-1)} - \Sigma V_{(n-1)}| \quad (8)$$

この式は $\lambda$ と $\Sigma V$ との差が条件づけの生起に関与しているという点でRescorla & Wagnerモデルと同じであるが、1つ前の試行の $\lambda$ と $\Sigma V$ の差が $\alpha_{A(n)}$ の値を決定すること、差の絶対値をとっているのが $\alpha$ は負にならないという2点で異なっている。 $\alpha$ が負の値をとらないということは、式(8)だけでは消去や抑制性の条件づけを記述できない。PHモデルでは抑制性の条件づけについて、Rescorla & Wagnerモデルとは全く異なった考え方をしている。Rescorla & Wagnerモデルでは、USがないCSの提示によって生じるCS-US連合は、CS-US連合が負の値をとるという形になる。しかしPHモデルでは、CS-US連合とCS-US連合を独立に考えており、 $\lambda_{(n-1)} - \Sigma V_{(n-1)} < 0$ の場合にはCS-US連合の連合強度が次の式に従って増加する。

$$d\bar{V} = S_A \alpha_A \bar{\lambda} \quad (9)$$

これに対して、興奮性の連合に関する式(7)が適用されるのは $\lambda_{(n-1)} - \Sigma V_{(n-1)} > 0$ の場合である。したがって、興奮性の連合も抑制性の連合も連合強度の変化が負になることはない。興奮性の連合と抑制性の連合の間にもどのような関係があるのかはこれからの研究を待たなくてはならないが、現在のところ2つの連合強度は単純に加算されると仮定される。したがって正味の連合強度は以下のように表される。

$$V_{\text{net}} = \Sigma V - \Sigma \bar{V} \quad (10)$$

式(10)より、上述の $\Sigma V_{(n-1)}$ は $V_{\text{net}(n-1)}$ となる。

そして、 $\bar{\lambda}$ は

$$\bar{\lambda} = (\Sigma V - \Sigma \bar{V}) - \lambda \quad (11)$$

と表される。

また、1つ前の試行によって $\alpha$ が決定されるとす

ると、CSの1回の前提示で完全な潜在抑制が生じることになるので、後に $\alpha$ の式(8)は次のように改められた(Kaye & Pearce, 1984).

$$\alpha_{A(n)} = \gamma | \lambda_{(n-1)} - \Sigma V_{(n-1)} | + (1-\gamma) \alpha_{A(n-1)} \quad (12)$$

PHモデルで最も重要なのは、連合の成立にとって重要な要因は $\alpha$ であるということである。その他の値は外的要因から決まる値であり、条件づけ時に $V$ と $\bar{V}$ が変化するかどうかは、動物が $\alpha$ をどのように見積っているかに依存するのである。また、PHモデルでは $n$ 試行目の $\alpha_n$ は $n-1$ 試行以前の $\alpha$ の値によって決定される。これは $\alpha$ がCSに対する注意を表しているという考えに基づく。つまり注意の考えからは、その試行のUSの強さがその試行の $\alpha$ に影響するという考えは考えられないのであり、 $\alpha$ に対する考え方はRescorla & Wagnerモデルの“驚き”とは基本的に異なっている。

## 2 海馬の行動的機能について

海馬損傷の効果を古典的条件づけの数理モデルを用いて最初に記述したのはMoore & Stickney(1980)(彼らのモデルをMSモデルと略す)である。Solomon & Moore(1975)は海馬損傷動物は無関連な刺激を排除できなくなると考えており、Moore & Stickney(1980)はこの考えを定式化するのにMackintoshのモデルを適用した。Mackintoshモデルの式(5)はUSの最もよい予告子とならないCSに対する $\alpha$ は減少することを示しているが、Moore & Stickney(1980)は海馬はこの式で表される機能を担っており、海馬損傷動物では $|\lambda - V_A| > |\lambda - V_X|$ の時 $d\alpha_A = 0$ となると提案した。このように数式による表現を用いることによって、無関連な刺激の意味を明確にできたのである。Moore & Stickney(1980)はMackintoshモデルに様々な変更を加えている。その1つがこれまでのモデルの特長をより具体的に記述できるようにリアルタイムモデルとしたことである。これは主にCSとUSの時間間隔に関する条件を考慮した時間変数を加えることによってなされている。さらに、Moore & Stickney(1982)はMSモデルによる目標指向行動(goal-oriented behavior)の記述を試みた。

Schmajuk(1984)は、Pearce & Hall(1980)のPHモデルによっても海馬損傷の効果を記述できると示唆し、このモデルに変更を加えたSPHモデルを提出した(Schmajuk & Moore, 1985; Schmajuk & Moore, 1988)。Schmajuk & Moore(1989)はMSモデルに変更を加えたMSSモデルも提案しているが、どちらのモデルにおいても共通した以下のような改訂を行った。まず、時間変数を加えることによって

リアルタイムモデルとし、2次あるいは高次条件の記述を組み入れ、最後にウサギの瞬膜条件づけやそのときのユニットの応答に関する結果をより正確に記述できるように、パフォーマンスに関する規則を導入したことである。このような変更を加えた後、海馬損傷の效果に仮定に基づき数式をさらに変更し、海馬損傷の効果を記述している。

### 2.1 SPHモデルによる古典的条件づけの記述

先に述べたように条件づけモデルの基本は、連合強度の変化を条件づけに影響する各要因の積で示すことである。SPHモデルでは連合強度の変化は以下のように表わされる。

$$dV = (\text{定数}) \times (\text{USの}) \times (\text{USの}) \times (\text{USの}) \quad (13)$$

これまでの条件づけのモデルに見られない項として、痕跡短期記憶があるが、これはモデルをリアルタイムモデルとするのにもないMSモデルに追加された項であり、SPHモデルでは数式はMSモデルとは異なるものの、CSとUSの時間間隔に関する条件を考慮した時間変数が組み込まれている。ここでは、(CSの処理) $\times$ (USの処理)に関する連合記憶に着目してみていくことにする。

SPHモデルはPHモデルと同様に興奮性の連合と抑制性の連合の2種類の連合を考え、以下のように表される。この時事象 $k$ とはCSである場合も含み、必ずしもUSのみを示しているわけではない。

まず、事象 $k$ の強さ $\lambda^k$ が式(18)で表される $B^k$ より強いと以下の式にしたがって興奮性の連合が増加し、

$$dV_i^k = \theta S_i \alpha_i^k \lambda^k \tau_i \quad (14)$$

$\lambda^k < B^k$ のとき抑制性の連合が以下の式にしたがって増加する。

$$dN_i^k = \theta S_i \alpha_i^k \bar{\lambda}^k \tau_i \quad (15)$$

ここで $\bar{\lambda}^k$ は $\bar{\lambda}^k = B^k - \lambda^k$ で表され、SPHモデルでは $V$ および $N$ は減少することはない。そして、事象 $i$ による事象 $k$ の真の連合値は以下の式で表される。

$$\hat{V}_i^k = V_i^k - N_i^k \quad (16)$$

以上が1次の条件づけに関する規則である。

さらに高次条件づけや感覚予備条件づけなどの現象を扱うことができるように、SPHモデルでは、2次の条件づけに関する規則を導入している。事象 $k$ に対する事象 $i$ の連合値には、事象 $k$ に対する事象 $i$ の1次の連合値と、事象 $i$ が事象 $r$ を経て事象 $k$ と連合している2次の連合値があると考えられる。これら1次の連合値と2次の連合値は加算できると仮定すると、事象 $k$ に対する事象 $i$ の連合値は以下

の式で表すことができる。

$$B_i^k = (\dot{V}_i^k + \sum w_r^k \dot{V}_i^r \dot{V}_i^k) \tau_i \quad (17)$$

ここで $W_r^k$ は様々な事象 $r$ に対する重みづけ定数である。そして、すべてのCS $i$ による事象 $k$ の連合価は次の式で表される。

$$B^k = \sum B_i^k \quad (18)$$

Schmajuk & Moore(1988)はPearce & Hall(1980)に倣い、式(18)で表された $B^k$ を全体的予測(aggregate prediction)と呼んでいる。

Schmajuk & Moore(1988)は2次の連合価をモデルに組み入れることによって、認知地図の概念を条件づけのモデルに取り入れることができると示唆している。事象 $k$ にいたる様々な連合を考慮することはTolman(1932)が推測と呼んだ過程を考えることと類似しており、CS-US連合と組み合わせられた豊富なCS-CS連合は認知地図に相当する。

さらに、SPHモデルでは、PHモデルと同様に連合価の変化にとって連合可能性が重要な要因であると仮定している。SPHモデルでは、微小時間 $t$ におけるCS $i$ の連合可能性は以下の式で表される。

$$\alpha_i^k(t) = | \lambda_i^k(t) - B_i^k(t-1) | \quad (19)$$

ここでは条件づけ試行におけるCSだけではなく、ある瞬間 $t$ において存在している刺激すべてを考慮しており、時間の変化に伴い $B$ も変化するのである。そして $\alpha$ はその $B$ によって予測される事象とくい違う事象を検出した結果、そのくい違いがどれ程のものであるのかを示している値であると考えられる。つまり、 $\alpha$ は外的事象と内的情報の差を検出する検出器(detector)の出力値である。

また、PHモデルでは $S$ (明瞭性)は定数であったが、SPHモデルでは $S$ も $\alpha$ の影響を受けると仮定され、次の式で表される。

$$S_i = \delta_i + \alpha_i \quad (20)$$

定数 $\delta$ に加算された $\alpha$ の値は、ある事象 $i$ の生起が文脈から予測されなければ大きくなり、その事象 $i$ に対する $S_i$ は大きくなる。これはWagnerのモデルの $\alpha$ に対する考え方と同じであり、この式によって潜在抑制の効果や文脈刺激の変化による潜在抑制の減少を記述できるとしている。

## 2.2 SPHモデルによる海馬損傷効果の記述

SPHモデルでは、海馬損傷動物における障害は事象 $k$ がCSの場合に検出器が作動せず、 $\alpha = 0$ となり、その結果CS-CS連合が形成されなくなると仮定している。この仮定から一般的な事象 $k$ という記述は成り立たず、式中の $k$ はUSのみを示すことになる。また、 $\dot{V}_i^k = 0$ となるので、式(17)における $\sum w_r^k \dot{V}_i^r \dot{V}_i^k$ は0になる。したがって、式(17)は以

下のようになる。

$$B_i^{us} = \dot{V}_i^{us} \tau_i \quad (21)$$

次に、海馬損傷動物ではその時点に存在するすべての刺激のUSに対する連合価を統合できず、それぞれの刺激に対する $\alpha$ の計算は独立して行われると仮定する。つまり、式(18)は成立せず、 $\alpha$ に関する式(19)は以下のようになる。

$$\alpha_i^{us}(t) = | \lambda_i^{us}(t) - \dot{V}_i^{us}(t-1) \tau_{i(t-1)} | \quad (22)$$

さらに、明瞭性に関する式(20)は以下のように表される。

$$S_i = \delta_i + \lambda_i \quad (23)$$

Schmajuk & Moore(1988)は海馬損傷によって全体的予測が変化することを強調して、この海馬損傷に関する仮説を全体的予測仮説(aggregate prediction hypothesis)と呼んでいる。海馬損傷動物では式(21)より、全体的予測に関する値が正常動物より小さくなり、その結果 $\alpha$ の値は正常動物より大きくなる。また $B > \lambda$ という条件が生じ難くなり、 $N$ が増加する機会が少なくなる。その結果、連合価の変化が正常動物とは異なり、 $\alpha$ の値も正常動物とは異なってくるのである。

ところで、古典的条件づけに関するこれまでのモデルは注意理論の枠内で語られていたが、SPHモデルでは記憶の障害に注目していることが大きな特徴である。海馬損傷動物では多くのCSの連合価を統合できなくなることに加え、CS-CS連合が成立しなくなると仮定している。Schmajuk & Moore(1988)は認知地図は複雑なCS-CS連合から成り立っていると主張し、式(22)は認知地図の障害を意味していると述べている。そして、とくに古典的条件づけ課題では感覚予備条件づけ、2次条件づけ、複合刺激を用いた条件づけが阻害されると述べている。事実、Port & Patterson(1984)は、ウサギの瞬膜条件づけにおいて、海馬を損傷したウサギは感覚予備条件づけが生じなかったと報告している。これはSchmajukの海馬損傷効果に関する仮説の根拠となっている。

彼らの考えているCS-CS連合は、O'Keefe & Nadel(1978)のように空間関係に関する連合であるとか、Solomon & Moore(1975)のように事象の時間系列に関する連合であるといった限定がない。むしろ両方の連合が含まれていると考えた方が妥当である。確かに空間関係に関する記憶と時間関係に関する記憶は、相容れない性質を持っている。しかし、海馬損傷動物は両方の記憶課題において重篤な障害を示すので、両方の記憶の基礎に共通した機構があり、それをCS-CS連合であると考えすることはそれほどはずれとは思われない。

このような考えは既に Moore (1979) および Solomon (1979) にみられている。彼らは海馬は空間地図に関与しているのか、それとも時間地図に関与しているのかという議論を行い、空間的移動を伴わない古典的条件づけにおいても海馬損傷によって障害を受ける課題が多く存在するので、海馬は空間記憶にのみ関与しているという考えは不十分であると主張している。また、時間情報と独立な空間情報は存在しないので、空間情報の処理には同時に時間情報の処理も含まれていると考える方が適切であると指摘し、海馬は刺激間の時間情報と空間情報の両方の処理に関与しているのではないかと述べている。

SPH モデルは、海馬の記憶機能に関する以上のような考えを取り入れたモデルである。時間空間認知地図の基礎として CS-CS 連合があり、海馬が CS-CS 連合の成立に関与しているという仮説は、海馬損傷の効果に関する仮説としても有用である。

Schmajuk & Moore (1988) は海馬損傷の効果を記述するために、海馬損傷動物では  $\alpha_{CS}^{US}$  は影響を受けないが、 $\alpha_{CS}^{CS}$  が 0 になるという仮説だけでも有効であると提案している。この場合、海馬損傷動物の  $\alpha$  は以下の式で表される。

$$\alpha_{i(t)}^{us} = | \lambda_{i(t)}^{us} - \sum \dot{V}_{i(t-1)}^{us} \lambda_{i(t-1)} | \quad (24)$$

この式は海馬損傷動物では CS-CS 連合の形成が阻害されるということを示しており、Schmajuk はとくに CS-CS 連合の阻害を重要視していることが窺われる。海馬が感覚刺激の処理に重要な役割を果たしているのではないかとということ自体は新しい意見ではないが (Vinogradova, 1975)、最近またとくに注目されている考え方でもある (Sutherland & Rudy, 1988; Eichenbaum, Fagan, Mathews & Cohen, 1988; Otto, Schottler, Staubli, Eichenbaum & Lynch, 1991)。

SPH モデルでは PH モデルに CS-CS 連合を扱えるような変更を加えているが、CS-CS 連合の形成そのものに関しては CS-US 連合の規則をそのまま適用したにすぎない。はたして CS-CS 連合は CS-US 連合と同じ機制に基づいて成立するのだろうか。古典的条件づけの研究からは CS-CS 連合は CS-US 連合とは異なった性質を示すことが報告されており、SPH モデルは海馬損傷の効果に関する仮説以前に CS-CS 連合に関する定式化に異論の余地があるのではないかと考えられる。CS-CS 連合の成立の機序そのものは生理心理学の研究目的ではないが、それが生理心理学の研究に関わってくる以上、CS-CS 連合の成立に関して考察しておく必要がある。

### 3 CS-CS 連合について

長い間、古典的条件づけにおける連合過程とはどのような性質のものであるのかが議論されてきた。最近では、上述のように CS と US という外的な事象に対してそれぞれ内的な表象が生体に形成され、連合はこれら内的表象の間に形成されると考えられるようになってきた。さらにこれら内的表象の間に形成される連合とは、CS と US の 2 つの事象の生起についての因果関係に対する生体の知覚に関する学習と考えられるようになり、生体がこのような関係をどのように学習するのかが研究上の重要なテーマになってきた。本論文の 1 において述べた古典的条件づけに関するモデルは、このような研究の一端である。

また、以上のように CS と US の内的表象を仮定する古典的条件づけの見解にとって、生体は個々の事象をどのように表象しているかということも重要な研究となりうる。しかし、これまでの古典的条件づけの研究において内的表象の性質に関してはあまり顧みられてこなかった。多くの事象は記憶表象として組み込む多くの特徴を備えていると考えられるが、これら事象の内的表象を形成するためには、それらの特徴を統合しなければならない。このような統合はどのようにして行われているのか実験的に検討するには、実験的に分離可能な要素から構成される刺激を複合させた事象を用い、このような事象の記憶表象の中の刺激要素の構成を調べる方法が考えられる。つまり、実験的に分離可能な要素を 1 つの CS とし、CS と CS の連合を問題にするのである。CS と US の連合を事象間学習というのに対して、これを事象内学習という。事象の表象に関する問題をこのように定式化することは明らかに連合論的であり、異論の余地があると思われるが、事象内の様々な刺激特徴が連合して表象を形成していると考えすることは、実験的にこの問題を検討するにあたりひとまず有用である。最近、古典的条件づけの学習に関する研究では、事象間関係の学習について検討を行うために、事象内学習の関与を考慮しなければならないという主張 (Rescorla & Durlach, 1981) が改めて検討されるようになってきている (Pearce, 1987)。以下に、事象内学習について検討した実験から CS-CS 連合の特徴についてどのようなことが示唆されているかみていくことにする。

#### 3.1 味覚嫌悪学習を用いた事象内学習の検討

感覚刺激間の連合つまり、CS-CS 連合の実験的検討は、すでに Pavlov の研究に見られる (Kimmel, 1977)。その後 Brogden (1939) が再びこの問題を実

験的に検討し、感覚予備条件づけ(sensory preconditioning)として知られるようになった。感覚予備条件づけでは、まず通常CSとして用いられる2つの刺激A、Bの同時提示を行う。次に一方の刺激AとUSを対提示し、最後にもう一方の刺激Bが単独で提示され、被験体の刺激Bに対する反応をテストする。この時Aに対して生じるのと同様の反応が出現すれば、事前のA、B同時提示によって2つの刺激間に連合が形成されていた根拠となる。

感覚予備条件づけは現象としては古くから認められていたものの、実験的に検出することが困難なこともあり、重要な現象であるとはみなされてはいなかった。しかし、条件づけ課題の1つと考えられる味覚嫌悪学習において明確な感覚予備条件づけの効果がみだせること(Lavin, 1976)が報告されて以来、味覚刺激を用いて多くのCS—CS連合に関する研究が行われるようになった。

Rescorla & Cunningham(1978)は感覚予備条件づけの統制群に関する問題を解決できる個体内デザインを考案し、味覚嫌悪学習を用いて感覚予備条件づけの効果を検討した。その結果、感覚予備条件づけの効果が明確に示された。彼らは感覚予備条件づけの効果を検出するにあたり、味覚嫌悪学習を用いることの利点をいくつか挙げている。まず第1に、味覚刺激は明確に質的に異なるモダリティ内刺激を複数用意することができ、しかもそれら刺激間の般化が小さく、感覚予備条件づけの効果の分離が容易であるので、味覚刺激が感覚予備条件づけの効果を検出するのに適している。第2に、味覚刺激は刺激を混合して提示できるので、同一モダリティでしかも同一場所で提示することが可能であり、他の刺激を用いた場合より2つの刺激をより近接して提示することができる。第3には、2つCSの提示に続いて一方のCSのみを提示して嫌悪を条件づけるが、この条件づけが僅かな試行数で十分成立する。USとの対提示では一方のCSのみ提示するが、このような手続きはCS—CS連合については消去の手続きとなるので、多くの条件づけ試行が必要とされる課題ではCS—CS連合が壊されてしまう可能性がある。

さらに、Rescorla & Durlach(1981)は味覚嫌悪学習を用いてCS—CS連合の性質について検討しており、CS—CS連合にはCS—US連合とは異なる性質があることを指摘している。

### 3.2 事象内学習の特徴

味覚刺激を用いた感覚予備条件づけによって事象内学習は明確に捉えられたが、事象内学習が習得、消去、再学習や刺激間時間についてどのような規則

にしたがっているのかという問題も検討されている。

事象内学習の習得過程に関する研究では習得試行回数、つまりCSとCSの対提示回数を変数とするが、この対提示回数の変化は後の条件づけの強さの程度に影響し、実験結果の解釈を複雑なものにしてしまう。このような場合、USの提示の必要のない動因操作を用いることにより、このような問題を回避することができる。たとえば、2つのCSの一方を食塩とし、ホルマリン注射によって塩分に対する要求を特異的に高めた後、もう一方のCSに対する摂取量の変化を検討するという実験が考えられる。Rescorla & Durlach(1981)はラットに塩とキニーネを混合した溶液を摂取させ、次にホルマリン注射によって塩分に対する要求を高め、水とキニーネ溶液を選択させた。通常ラットは苦い味のするキニーネを避けるが、塩とキニーネの混合溶液を摂取したことのあるラットはキニーネに対する摂取量を増加させる。塩とキニーネの混合溶液の提示を1日1回1, 4, 8, および16日間提示する4群、および食塩水とキニーネ溶液を別々に提示する統制群を設け検討したところ、4日以上提示でキニーネの摂取量はほとんどプラトーに達し、事象内学習はきわめて急速に成立した。

さらに、CSの単独提示によってCS—CS連合が消去されるのではないかということは、CS—US連合課題におけるCSの単独提示の効果から容易に推測される。実際に事象内学習においても、複合刺激の一方の刺激の単独提示によって事象内学習は消去されるのであろうか。また、事象内学習が消去された後にCSとCSの対提示を再び行うことにより、CS—CS連合は再学習されるのだろうか。この問題についてもホルマリン注射によって塩分に対する要求を高める方法を用いて検討が行われている。その結果、事象内学習では消去は事象間学習と同様に生じるが、再学習は全く生じなかった。

また、これまでの事象内学習に関する研究ではCS—CS連合を形成させるために刺激の同時提示を行っているが、事象間学習に関する実験ではCSとUSは継時提示され、事象間学習では同時提示より継時提示の方が連合の形成がよい。Rescorla(1980)は味覚嫌悪学習や条件抑制の手続きを用いて、同時提示と継時提示ではどちらがより強いCS—CS連合が成立するかを検討し、CS—CS連合においては同時提示の方がより強固な連合が成立することを示している。

以上述べてきたことをまとめると、事象内(CS—CS)連合は事象間(CS—US)連合に比べ急速に成立

し、継時提示よりも同時提示された時に強い連合が成立し、消去後に対提示を再び行っても再学習が生じないなどの独特の特徴を備えている。事象内学習に関する知見は味覚刺激を用いた研究に基づいていることが多く、これらの知見がすべての刺激のCS-CS連合に適用できるかは不明であるが、CS-CS連合とCS-US連合とは異なる機序に基づいて成立すると考えるのが妥当であると思われる。

#### 4 今後の問題

本論文では、SPHモデルが海馬損傷によるCS-CS連合の阻害を記述するために、CS-CS連合に関する規則を古典的条件づけのモデルに組み入れているという点に重点をおいてSPHモデルを紹介してきた。海馬損傷の効果を記述するためだけでなく、古典的条件づけモデルとしてCS-CS連合も考慮したモデルを作ることは重要である。たとえば、嗅覚刺激と味覚刺激を複合刺激として条件づけを行うと、嗅覚刺激に対して単独で条件づけられた場合より強い嫌悪が条件づけられるという“増強現象”が知られている(Palmerino, Rusiniak & Garcia, 1980)。この現象は“隠蔽現象”に関するこれまでの説明からは全く予想されない現象であるが、CS-CS連合の成立を考慮することによって説明できるとDurlach & Rescorla(1980)は述べている。彼らの解釈が正しいとすれば、CSに対する反応はUSとの連合だけに支配されているわけではないことは明らかである。また、Durlach & Rescorla(1980)の増強現象の説明はまさにSPHモデルの式(17)と同じことを意味しており、SPHモデルでは2次の連合の強さによっては隠蔽現象と増強現象の両方の現象が生起することを予測しているのである。

このことからわかるように、SPHモデルは理論的予測を行う際、数値設定の違いにより予想される結果が異なってくる。現在のところ理論式中の定数や変数がどのような値をとるとするのが妥当であるのかわかっていないので、実験においてもパラメータ変化による違いを詳しく検討する必要があると思われる。

また、SPHモデルにおいて仮定されている海馬損傷によるCS-CS連合の阻害については、Port & Patterson(1984)の実験があるが、十分に検討されているとはいえない。Schmajuk & Moore(1988)は感覚予備条件づけ、2次条件づけ、複合刺激同時条件づけ(compound conditioning)、複合刺激継時条件づけ(serial compound conditioning)が阻害されると予想している。今後これらの課題において、海馬損傷によってCS-CS連合が阻害されるか実証的に検

討する必要があると思われる。また、これらの検討を行うにあたってCS-CS連合の効果を明確に検出することのできる味覚刺激を用いた課題が有用であると考えられる。Staubli, Fraser, Faraday & Lynch(1987)はラットで記憶研究を行うとき、心理学的側面からも生理心理学的側面からも嗅覚刺激を用いることの有用性を指摘しており、嗅覚刺激、味覚刺激を用いた研究が今後注目されると思われる。

本論文では図らずしも生理心理学的研究の節を学習研究に関する節で挟む構成になり、両分野を交互に検討する形になったが、これは生理心理学的研究が学習研究の知見に基づいて推定された機序を前提とした研究であり、この意味で生理心理学は応用的な研究であるということを示唆している。古典的条件づけのモデルも完成されたものではなく、未だ研究途上にあり様々な問題を抱えている。最近、Schmajuk & DiCarlo(1991)はGrossbergの注意理論をもとに海馬損傷の効果を記述するモデルを検討しており、理論的にも単一のモデルに依拠するのではなく様々な可能性を検討しておく必要があるだろう。

#### 5. 要約

近年、海馬の行動的機能をめぐり様々な理論が提出された。その中でも空間記憶と時間記憶についての議論は有名である。これらの理論はその記述に曖昧な面があり、理論的予測に基づく差異の実験的検討から新たな展開を行っていくことに困難があった。これに対して、Moore & Stickneyは古典的条件づけの数理モデルによる海馬機能の記述を提案し、彼らのモデルによって海馬損傷動物の空間記憶と時間記憶の阻害を記述している。さらに、SchmajukはMoore & Stickneyの考えを取り入れたSPHモデルを提案した。SPHモデルでは海馬損傷動物の空間記憶と時間記憶の障害は、ともにCS-CS連合の阻害によると仮定している。空間記憶と時間記憶の基礎に共通した機構としてCS-CS連合を想定することは、海馬の行動的機能を検討するためにはかなり有用であると考えられる。しかしながら、海馬損傷によるCS-CS連合の阻害という仮説そのものに関する実験的検討は少なく、この仮説のさらなる検討が必要である。この場合、CS-CS連合の研究に多くの利点を持つ味覚刺激や嗅覚刺激を用いた課題を採用すべきであると考えられる。



## 引用文献

- Brogden, W. J. 1939 Sensory preconditioning. *Journal of Experimental Psychology*, **25**, 323-332.
- Durlach, P. J., & Rescorla, R. A. 1980 Potentiation rather than overshadowing in flavor-association learning: An analysis in terms of within-compound associations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **6**, 175-187.
- Eichenbaum, H., Fagan, A., Mathews, P., & Cohen, N. 1988 Hippocampal system dysfunction and odor discrimination learning in rats: Impairment or facilitation depending on representational demands. *Behavioral Neuroscience*, **102**, 331-339.
- Gibbon, J., & Balsam, P. 1981 Spreading association in time. In C.M.Locurto, H.S.Terrace, & J.Gibbon (Eds.), *Autoshaping and conditioning theory*. New York: Academic Press. Pp.219-253.
- Kaye, H., & Pearce, J. M. 1984 The strength of the orienting response during Pavlovian conditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 90-109.
- Kimmel, H. D. 1977 Notes from "Pavlov's Wednesdays": Sensory preconditioning. *American Journal of Psychology*, **90**, 319-321.
- Lavin, M. J. 1976 The establishment of flavor-flavor associations using a sensory preconditioning training procedure. *Learning and Motivation*, **7**, 173-183.
- Mackintosh, N. J. 1975 A theory of selective attention: Variation in the associability of stimuli with reinforcement. *Psychological Review*, **82**, 276-298.
- Miller, R. R., & Schachtman, T. R. 1985 Conditioning context as an associative baseline: Implications for response generation and the nature of conditioned inhibition. In R.R.Miller & N.E.Spear (Eds.), *Information processing in animals: Conditioned inhibition*. Hillsdale, N.J.: Erlbaum. Pp. 51-88.
- Moore, J. W. 1979 Information processing in space-time by the hippocampus. *Physiological Psychology*, **7**, 224-232.
- Moore, J. W., & Stickney, K. J. 1980 Formation of attentional-associative networks in real time: Role of hippocampus and implications for conditioning. *Physiological Psychology*, **8**, 207-217.
- Moore, J. W., & Stickney, K. J. 1982 Goal tracking in attentional-associative networks: Spatial learning and the hippocampus. *Physiological Psychology*, **10**, 202-208.
- Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., & O'Keefe, J. 1982 Place navigation impaired in rats with hippocampal lesion. *Nature*, **297**, 681-683.
- Nadel, L., & Willner, J. 1980 Context and conditioning: A place for space. *Physiological Psychology*, **8**, 218-228.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. 1978 The hippocampus as a cognitive map. Oxford, England: Clarendon Press.
- Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. 1979 Hippocampus, space and memory. *Behavioral & Brain Sciences*, **2**, 313-365.
- Otto, T., Schottler, F., Staubli, U., Eichenbaum, H., & Lynch, G. 1991 Hippocampus and olfactory discrimination learning: Effects of entorhinal cortex lesions on olfactory learning and memory in a successive-cue, go-no-go task. *Behavioral Neuroscience*, **105**, 111-119.
- Palmerino, C. C., Rusiniak, K. W., & Garucia, J. 1980 Flavor-illness aversion: The Peculiar roles of odor and taste in memory for poison. *Science*, 753-755.
- Pearce, J. M. 1987 A model for stimulus generalization in Pavlovian conditioning. *Psychological Review*, **94**, 61-73.
- Pearce, J. M., & Hall, G. 1980 A model for Pavlovian learning: Variations in the effectiveness of conditioned but not of unconditioned stimuli. *Psychological Review*, **87**, 532-552.
- Port, R. L., & Patterson, M. M. 1984 Fimbrial lesions and sensory preconditioning. *Behavioral Neuroscience*, **98**, 584-589.
- Rawlins, J. N. P. 1985 Associations across time: The hippocampus as a temporary memory store. *Behavioral & Brain Sciences*, **8**, 479-496.
- Rescorla, R. A. 1980 Simultaneous and successive associations in sensory preconditioning. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **6**, 207-216.
- Rescorla, R. A., & Cunningham, C.L. 1978 Within-compound flavor associations. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **4**, 267-275.
- Rescorla, R. A., & Durlach, P. J. 1981 Within-event learning in Pavlovian conditioning. In R.R. Miller & N.E. Spear (Eds.), *Information processing in animals: Memory mechanisms*. Hillsdale, N.J.: Erlbaum. Pp.81-112.
- Rescorla, R. A., & Wagner, A. R. 1972 A theory of

- Pavlovian conditioning: Variations in the effectiveness of reinforcement and nonreinforcement. In A.H.Black & W.F.Prokasy (Eds.), Classical conditioning: II. Current research and theory. New York: Appleton-Century-Crofts. Pp.64-99.
- Schmajuk, N. A. 1984 A model for the effects of the hippocampal lesions on Pavlovian conditioning. Abstracts of the 14th Annual Meeting of the Society for Neuroscience, **10**, 124. (Abstract)
- Schmajuk, N. A., & DiCarlo, J.J. 1991 A neural network approach to hippocampal function in classical conditioning. *Behavioral Neuroscience*, **105**, 82-110.
- Schmajuk, N. A., & Moore, J. W. 1985 Real-time attentional models for classical conditioning and the hippocampus. *Physiological Psychology*, **13**, 278-290.
- Schmajuk, N. A., & Moore, J. W. 1988 The hippocampus and the classically conditioned nictitating membrane response: A real-time attentional-associative model. *Physiological Psychology*, **16**, 20-35.
- Schmajuk, N. A., & Moore, J. W. 1989 Effects of hippocampal manipulations on the classically conditioned nictitating membrane response: Simulations by an attentional-associative model. *Behavioral Brain Research*, **32**, 173-189.
- Solomon, P. R. 1979 Temporal versus spatial information processing theories of hippocampal function. *Psychological Bulletin*, **86**, 1272-1279.
- Solomon, P. R., & Moore, J. W. 1975 Latent inhibition and stimulus generalization of the classically conditioned nictitating membrane response in rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) following dorsal hippocampal ablation. *Journal of Comparative & Physiological Psychology*, **89**, 1192-1203.
- Staubli, U., Fraser, D., Faraday, R., & Lynch, G. 1987 Olfaction and the "data" memory system in rats. *Behavioral Neuroscience*, **101**, 756-765.
- Sutherland, R. J., & Rudy, J. W. 1989 Configural association theory: The role of the hippocampal formation in learning, memory, and amnesia. *Psychobiology*, **17**, 129-144.
- Teyler, T. J., & DiScenna, P. 1985 The role of hippocampus in memory: A hypothesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, **9**, 377-389.
- Tolman, E.C. 1932 Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, **55**, 189-208.
- Vinogradova, O. S. 1975 Functional organization of the limbic system in the process of registration of information: Facts and hypothesis. In R.L.Isaacson & K.H.Pribram (Eds.), *The hippocampus* (Vol.2). New York: Plenum Press. Pp.3-69.
- Wagner, A. R. 1978 Expectancies and the Priming of STM. In S.H.Hulse, H.Fowler, & W.K.Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale N.J.: Erlbaum. Pp 5-47.