

動物を用いた指示性忘却 (Directed Forgetting) に 関する研究の概観

筑波大学大学院人間総合科学研究科・心理学系 山田 一夫

大阪市立大学大学院文学研究科 川辺 光一

筑波大学大学院人間総合科学研究科・心理学系 一谷 幸男

Studies on directed forgetting in animals: A review

Kazuo Yamada and Yukio Ichitani (*Institute of Psychology, Graduate School of Comprehensive Human Sciences, University of Tsukuba, Tsukuba 305-8572, Japan*)

Kouichi Kawabe (*Department of Psychology, Faculty of Literature and Human Sciences, Osaka City University, Osaka 558-8585, Japan*)

Directed forgetting has been studied extensively in humans under a variety of procedures. The typical finding is that items that are instructed to be forgotten are not remembered as well as items that are instructed to be remembered. In research of animal cognition, it has also been suggested that nonhuman organisms can actively control information processing. Traditionally, most of the research on directed forgetting in animals has been conducted using pigeons because no effort is required for training. However, a recent study indicates a controllability of information processing in rats that is regulated by glutamatergic NMDA receptor activation. It is essential to establish procedures to examine directed forgetting in rats in order to investigate the neural mechanisms of forgetting.

Key words: directed forgetting, animal cognition, memory, PTSD, NMDA receptors

1. はじめに

多くの人は、もっと記憶力を向上したいと願っている。それを反映して、多くの研究者が記憶について関心をもち、製薬会社などは記憶増進薬の開発に長年取り組んできた。しかしこの場合記憶力向上といっても、人はすべてのことを記憶したいというわけではなく、必要なことだけを記憶したいのである。すなわち、記憶することも重要ではあるけれど、一方で不要なことを忘却することも重要だといえる。もちろん我々は日常的に、記憶における記録の時点で覚えるべき情報を選択し、必要なものだけを記憶しようとしている。しかしながら、たとえば

近年注目されている心的外傷後ストレス障害 (PTSD) の治療においては、いかにトラウマ的記憶を忘れさせられるかが問題となる。ここでは一度記憶された情報を積極的に忘却するということが求められる。

忘却の重要性および価値は、かなり昔から指摘されてきた。MacLeod (1998) によると、William James は1890年に出版された著書 “The principles of psychology” の中で “すべてのことを覚えているということは、何も覚えられないのと同様に病気である” と述べているという。しかしながら、これまで忘却は、時間経過に伴う記憶の減衰、古い記憶や新しい記憶による干渉といった受動的な現象として

とられてきた。したがってこれまでの多くの記憶研究は、この受動的な過程をいかに抑制できるかという問題に取り組んできたといえる。

しかし近年になって、忘却が受動的なものではなく、能動的なものであることを示す生物学的な証拠が報告された (Villarreal, Do, Haddad & Derrick, 2002)。また、現象としての能動的な忘却を引き起こす手続きはすでに1954年 Brown によって directed forgetting (指示性忘却) として報告されている。

そこで本稿では、指示性忘却に関する研究について、その生物学的・生理学的メカニズムの解明に有用であると考えられる動物を用いた研究のこれまでの動向と今後の発展性について論じる。

2. 動物における情報の能動的処理

これまで動物の認知研究では、動物による情報の能動的処理を実証することに焦点が当てられてきた。この能動的な認知過程を実証するための方法のひとつが、動物の長時間にわたる情報の保持能力を詳細に検証することであった。長時間情報を記憶する能力に関しては、ラットやハトにおいて彼らの行う情報処理の柔軟性が実証されてきている。たとえば遅延見本合わせ課題を用いた研究では、ハトは見本刺激を記憶保持できるが、状況によっては比較刺激(テスト刺激)のほうを記憶保持する場合もあることが知られている (Zentall, Urciuoli, Jagielo & Jackson-Smith, 1989)。すなわちハトは予見的符号化と回顧的符号化を使い分けことができると言える。Roitblat (1980) もまた、ハトにおいて同様の結果を得ている。彼は見本刺激として色、比較刺激として線分の傾きを用いた象徴見本合わせ課題を行った。そして、訓練時に用いた色と類似した色を見本刺激とした場合や、傾きが類似した線分を比較刺激とした場合にみられた誤反応を詳細に分析したところ、見本刺激である色が類似している場合よりも比較刺激である線分の傾きが類似している場合に誤反応が多いことを見いだしている。この結果は、ハトが見本刺激から得られた情報を比較刺激へ変換して(すなわち予見的符号化)保持していることを示唆している。

ラットにおいても、放射状迷路課題を用いた研究によって、ラットが予見的符号化と回顧的符号化を柔軟に使い分けられていることが実証されている (Cook, Brown & Riley, 1985)。この研究では、8方向の放射状迷路課題において、ラットがいくつかのアームを選択し報酬を得た時点で遅延時間を挿入

しているが、遅延時間の挿入が何回目の選択後に行われたかによって後半の成績を比較している。その結果、4選択後の遅延挿入が最も成績が悪く、4選択以下あるいは4選択以上の場合だと比較的成績が良かった。彼らはこの結果を、4選択以下に遅延挿入の場合にはラットは回顧的符号化を行い、4選択以上に挿入の場合には予見的符号化を行っている証拠であると解釈している。

回顧的符号化は、情報を受動的に記憶した場合にも生じうると考えられるが、予見的符号化では過去の情報を将来利用しやすいように変換されるため、動物が積極的に情報を記憶しようとしなければ生じないと考えられる。以上の研究は、動物の積極的な情報処理能力に関する強力な証拠となりうるものであろう。

動物の積極的な情報処理に関する証拠のもう一つが、リハーサル過程である。動物が情報をリハーサル、すなわち知覚後に情報を処理するのかどうかについては、多くの研究が行われてきている。初期の研究では、Wagner, Rudy & Whitlow (1973) は、CS-US の対提示の後に試行後事象 (post-trial event) を提示し、試行後事象が予測された事象であるか、あるいは予想外の事象であるかを操作したところ、予想外の場合には条件刺激 (CS)-無条件刺激 (US) 連合学習が弱まることを明らかにした。彼らによると、試行後のリハーサルは CS-US の連合学習に不可欠なものであり、予想外の事象がリハーサルを妨害した結果 CS-US の連合学習が抑制されたと解釈された。予想外の事象は予想内の事象よりもリハーサルされやすく、これが先行する CS-US の情報のリハーサルに干渉したというのが彼らの主張である。Wagner らのその後の一連の研究によって、情報をどの程度処理できるか、いわばリハーサルできるかは、その情報がその後の行動に及ぼす影響の程度に直接的に関わってくる事が示唆されている (Pfautz & Wagner, 1976; Wagner & Pfautz, 1978)。

さらに Maki (1979) もまた、ハトの遅延見本合わせ課題を用いてリハーサル過程の証拠を示している。彼はまず餌の有無を手がかりとして、色(赤、緑)に反応させる遅延見本合わせをハトに訓練した。たとえば、ハトの前に置かれた箱の中に餌が提示された場合には赤に対する反応が正選択、餌がない場合には緑に対する反応が正選択であった。その訓練の後、餌の有無の手がかりに先行する弁別刺激として、線分(縦、横)を提示し、一方の線分だとその後餌が提示され、もう一方の線分だと餌が提示されない条件を追加した。つまり、ハトが線分

(縦、横)の弁別刺激によってその後の餌の有無を予測できるようにしたのである。ここで、線分(縦、横)の情報の意味が正しい場合(ハトの予想内)と正しくない場合(ハトの予想外)の2条件で試行を行ったところ、Wagnerら(1973)の研究と同様に、予想外の試行のほうがより成績が良かった。この結果についてMakiは、予想外の事象は符号化されやすく、それはリハーサルの強化によると考えた。

同様の結果は、ハトの遅延見本合わせ課題において、遅延時の照明条件を変化させた研究でも得られている(Cook, 1980)。遅延時間での照明条件を変化させると課題成績が低下することから、照明条件の変化がリハーサルを混乱させると考えられている。ただしこの照明条件の変化についての結果に対しては、訓練時とテスト時の照明の違いが成績低下を導いているのではないかとの指摘もある(Tranberg & Rilling, 1980)。

以上の研究結果は、記憶された情報に対する外部刺激による統制可能性を示唆するものである。つまり、記憶情報の処理過程は、受動的なものではなくむしろ能動的かつ柔軟なものであるといえよう。

3. 指示性忘却とは

指示性忘却に関する研究の多くはヒトを対象に行われている。また近年では、“directed forgetting”という用語に替わって“intentional forgetting”という用語が用いられるようになってきた。元来“directed forgetting”とは、記憶に干渉する手続きのことを指す用語であった。しかし近年多くの研究者は、ある手続きによって記憶が低下する現象に対して directed forgetting という用語を用いている。

初期の研究(Brown, 1954)においては、各試行で被験者に4組の矢印と数字のペアが素早く提示され、その刺激の提示前あるいは直後に「矢印のみを覚えよ」、「数字のみを覚えよ」あるいは「矢印と数字の両方を覚えよ」のいずれかの教示が与えられた。その結果、矢印についての記憶は教示条件による影響はみられなかったが、数字に関する記憶については、刺激の提示前に数字を覚えるように教示された場合に成績が良かった。しかし彼の結論では、刺激が提示されている間の選択的リハーサルによって生じた現象であるとされていた。

その後様々な手続きを用いて、指示性忘却に関する多くの研究がなされてきた。それらの手続きに共通しているのは、記憶材料の中に忘却を指示された手がかり(F-cue)が含まれているという点である。

典型的な結果では、忘却が指示された記憶材料は、記憶することが指示された(R-cue)記憶材料ほど覚えられないということである。すなわち指示性忘却とは、覚える必要がないことを知らされた場合にヒトが積極的に記憶しないという記憶の抑制メカニズムのことを指す。

最近のヒトでの指示性忘却の研究では、主にPTSD患者の認知機能に焦点が当てられている。PTSDの顕著な特徴として再体験シンドロームがあり(APA, 1994)、またPTSD患者の記憶はトラウマ事象に固定されて別のことを考えることが困難になっている(McNally, 1997)ことが知られている。Cottencin, Vaiva, Huron, Devos, Ducrocq, Jouvent, Goudemand & Thomas (2006)は、PTSD患者においてはトラウマ記憶が彼らの記憶を埋め尽くし、抑制メカニズムが作動できなくなっているのではないかと考えた。そこでPTSD患者と健常者を対象に、指示性忘却を比較検討したところ、PTSD患者は健常者に比べて指示性忘却を生じにくいことが明らかとなった。したがって、PTSD患者は積極的な忘却メカニズムに何らかの障害が生じている可能性が考えられる。

4. 動物における指示性忘却研究

動物の記憶のメカニズムを検証する際に用いられる古典的な課題に、条件性弁別課題がある。この課題では、まずある手がかり刺激提示下ではテスト刺激Aに反応し、別の手がかり刺激提示下ではテスト刺激Bに反応するように訓練される。十分にこの訓練をした後に、手がかり刺激とテスト刺激の間に遅延が挿入される。指示性忘却の研究では、手がかり刺激のそれぞれをR-cueおよびF-cueとして、F-cue提示下で動物の記憶がより抑制されるかどうかを検証される。そのような指示による忘却は、ヒトと同様に動物が忘却過程を積極的にコントロールしていることを意味する。

動物における指示性忘却の研究で用いられている手続きは、ヒトの研究での手続きと類似したものであるが、それらの間には大きな違いが存在する。ヒトを対象とした研究では通常教示は言語によって行われるので、被験者は実験開始当初から、F-cueとR-cueの意味を理解している。しかし動物ではこれら手がかりの意味を理解させることにも訓練が必要となる。条件性弁別課題では、まずある手がかりがその後のテスト刺激の提示の有無を教示している(つまり手がかりがR-cue、あるいはF-cueである)というルールが理解できるように訓練しなければなら

らない。その後、F-cue 提示下にもかかわらずテスト刺激を提示したとき（プローブ試行）の成績を評価する。一般に、プローブ試行での成績がF-cue 試行での成績よりも悪い場合に指示性忘却があったとして解釈される。

これまで行われてきた動物の指示性忘却の研究のほとんどがハトを対象にしたものである。たとえば、初期の研究としてはMaki, Gillund, Hauge & Siders (1977) があるが、彼らの研究が契機となり、その後の指示性忘却の研究の多くが彼らの用いた“omission 法”を採用するようになった。Omission 法とは、F-cue が提示された場合にはその後のテスト試行が省略される手続きのことである。Maki ら (1977) は、まずハトに見本刺激が赤色あるいは垂直線分であれば、赤色と緑色の比較刺激のうちの赤色を選択するように、見本刺激が緑色あるいは水平線分であれば緑色の比較刺激を選択するように訓練した。長期間の訓練の後、見本刺激が緑色の場合にその後の比較刺激提示、すなわちテスト試行を省略したのである。そして緑色の見本刺激を提示したときにハトが反応をしなくなったことを確認した時点で、突然、緑色の見本刺激提示後に比較刺激を提示した（プローブ試行）ところ、プローブ試行での正答率はチャンスレベルにまで低下していた。この結果の解釈として、緑色の見本刺激はハトに対して忘却を指示する信号となったと考えられた。ただし、緑色の見本刺激が提示された時点で、ハトはもはやこの刺激を覚える必要がなくなったともいえる。この場合には、ハトは緑色の見本刺激を符号化することに失敗したのであり、遅延の間に記憶を保持できなかった、あるいは保持しなかったとは言えなかった。さらに緑色の見本刺激自体がF-cue の役割も果たすために、この見本刺激と他の見本刺激の処理レベルが同等である保証はない。

そこでMaki & Hegvik (1980) は、ハトの遅延見本合わせ課題を用いて、見本刺激提示後にR-cue あるいはF-cue のどちらかを提示する手続きで再検討した。これによってすべての見本刺激が同様に処理されるであろうし、見本刺激提示時点ではハトはその後の比較刺激提示の有無を知らされていないので、F-cue によって生じる効果を遅延時間内での情報処理過程に帰属することができると考えられる。またさらに彼らは、遅延時間後に、R-cue 試行では通常の比較刺激が提示されるが、F-cue 試行では比較刺激を提示しないか、あるいは異なった課題を行わせる手続きを採用した。

このような異なった課題を行わせる手続きは substitution 法と呼ばれ、指示性忘却研究の代表的

な手続きの一つである。Omission 法の場合、F-cue 提示時にはその後のテストが省略されるが、この同時に動物に対する報酬も省略されることになる。この影響がプローブ試行での成績低下に反映されている可能性もあるため、これを防ぐように用いられるようになったのが substitution 法である。その結果、先行研究と同様に、プローブ試行での正選択率はR-cue 試行での正選択率よりも低いことが示され、ハトにも指示性忘却の現象がみられることが実証された。

また指示性忘却の研究はハトだけではなく、報告例はわずかではあるがラットでも行われている (Grant, 1982; 津田, 1989)。ラットは神経科学的な研究で最もよく用いられている動物であり、空間記憶など記憶の神経メカニズムの研究にも有用である。

Grant (1982) は、ラットのT型迷路学習を用いて、ハトでの遅延見本合わせ課題による指示性忘却研究の手続きを応用して実験を行った。ただし、ここで用いられたのは遅延非見本合わせ課題であった。すなわち、まず左右どちらかの走路へ強制的に走らせる見本走行を行い、遅延時間後に見本走行とは逆の走路を選択することが正反応である選択走行を行わせた。R-cue およびF-cue としては、それぞれ2種類のクリック音と実験室の照明条件が複合された刺激が用いられた。まず通常の遅延非見本合わせ課題を訓練した後、R-cue 試行では見本走行終了後に通常の選択走行が与えられるが、F-cue 試行では見本走行終了後に選択走行を全く与えない群 (No-Test 群) と、選択走行は与えないが、選択点で餌は与える群 (No-Choice 群) の2群が設定された。すなわちハトの実験で用いられた omission 法と substitution 法の両方を組み合わせたわけである。R-cue およびF-cue のそれぞれは試行を通じて提示された。その結果、F-cue 提示条件にも関わらず選択走行を行ったプローブ試行では、No-Test およびNo-Choice 群のどちらにおいても正選択率の低下が認められ、ラットでも得られた情報のリハーサルを意図的に減弱させる指示性忘却の現象がみられると主張された。

しかしながら、このGrant (1982) の結果の解釈には指示性忘却以外にも2つの可能性があった。第1の可能性は、F-cue が試行開始から提示されているために、ラットは見本走行での情報を符号化しなかったというもの、すなわち符号化の失敗である。また第2の可能性として、訓練時やテスト時の試行のほとんどの選択走行がR-cue 提示条件下で行われていたため、F-cue 提示時には文脈の違いによる般

化減少 (generalization decrement) が生じたのかもしれない。

そこで Grant (1982) は、これら 2 つの可能性を検証するために、さらなる実験的検討を行っている。まず符号化の失敗の可能性を排除するために、見本走行後の遅延時のみに F-cue を提示するようにした。その結果、先の実験結果と同様に、プローブ試行での成績低下がみられたので、この可能性は排除された。

次に見本走行を 2 回にし、それぞれの走路に強制的に走らせる手続きを用いた。この場合の選択走行での正選択は、2 回目の見本走行の逆を選択することであった。つまり 1 回目の見本走行は干渉要因として用いられた。さらにここでは、各見本走行中に提示された手がかりによってラットを 3 群に振り分けた。どちらの見本走行時にも R-cue が提示される R-R 群、1 回目の見本走行時には F-cue が、2 回目の見本走行時には R-cue が提示される F-R 群、そしてその逆の R-F 群であった。またすべての群において、選択走行は R-cue 提示下で行われた。その結果、成績は R-F 群が最も悪く、F-R 群が最も良かった。R-R 群はそれら 2 群の中間の成績を示した。前述したように、選択走行はすべての群で R-cue 提示下で行われたため、文脈の違いによる般化減少の可能性は否定されたといえる。また、干渉要因であった 1 回目の見本走行時に F-cue を提示された F-R 群のほうが R-R 群よりも成績が良かったという結果は、F-cue 提示によって 1 回目の見本走行の情報に対しても指示性忘却が生じた可能性を示唆する。

Grant (1982) の詳細な検討以後、ラットの指示性忘却に関する研究はほとんど報告されていない。唯一、津田 (1989) が 8 方向放射状迷路学習課題を用いてラットの指示性忘却を検討しているが、その結果は Grant (1982) の知見を支持するものではなかった。津田 (1989) は、8 方向の走路のうち、3 つの走路を強制選択させ、中央のプラットホームで 30 秒の遅延時間後、残りの 5 つの走路を自由選択させる方法を用いた。手がかりは遅延時間に与えられ、F-cue が提示された場合にはその後の自由選択が省略された。その結果、F-cue 提示後に自由選択を行わせたプローブ試行の成績は、R-cue 提示条件と有意な差は認められなかった。

以上のように、ハトとは異なり、ラットではまだ指示性忘却の検証が十分に行われているとは言えない。また特に最近ラットの記憶課題としてよく用いられている放射状迷路課題では否定的なデータしか示されていないのが現状である。この原因としては、まずラットの放射状迷路課題は、ハトの遅延見

本合わせ課題などと比べて忘却が生じにくい課題であることが考えられる。放射状迷路課題を用いた我々のこれまでのデータから、ラットは放射状迷路での情報を 6 時間程度は保持できることが明らかになっている (Yoshihara & Ichitani, 2004)。またラットは餌を得た場所を避けるという Win-Shift 方略を生得的に持っていることが知られているが (岩崎, 1997)、この方略はそれが不利に働くような場合でさえ容易に修正できないものなのかもしれない。

5. 今後の展望

これまでみてきたように、動物における指示性忘却の研究はそのほとんどがハトを対象にしたものである。この理由として、Karen & Zentall (1993) は、(1) ハトは動物の記憶研究で多く用いられている、(2) 指示性忘却の実験の訓練にはかなりの時間を要するの 2 点を挙げている。たとえば条件性弁別課題を用いて指示性忘却の検討を行う場合、まず基本的な条件性弁別課題を訓練し、その後手がかり刺激とテスト刺激の間に遅延を入れた条件性弁別課題を訓練する。それが一定の基準まで学習された後、F-cue 提示後にはテスト試行がないということを学習させなければならない。そしてようやくプローブ試行を時々挿入することになる。このような労力を考えると、実験が自動化されているハトのオペラント学習は、指示性忘却の研究に適しているといえる。

しかしながら、積極的な忘却システムの生物学的・生理学的メカニズムの解明を視野に入れると、よりヒトに近い脳をもつほ乳類のラットでの研究は捨てがたい。これまでラットの研究はほとんどなく、しかも否定的なデータ (津田, 1989) さえ示されているが、まだ手続き上の修正の余地はあると考えられる。たとえば、ラットの空間記憶の頑健性を考慮すると、遅延時間をより長くすることが有効であるかもしれない。また R-cue および F-cue も津田 (1989) が用いた音や光ではなく、よりラットが判別しやすい刺激を選択することも重要であろう。

また近年ラットでは、忘却の生物学的メカニズムの解明が進み始めている。Villarreal ら (2002) は、グルタミン酸レセプターの種類である N-methyl-D-aspartate (NMDA) レセプターが記憶の神経基盤として考えられている海馬の長期増強 (LTP) の生起だけでなく、その維持や減弱にも関与するというデータを報告している。LTP は比較的長期間持続する現象であるが、永久に持続するわけではなく、数週

間で減弱する。これまでNMDA レセプター阻害薬を投与すると、LTPの誘発が抑制され (Abraham & Mason, 1988), また同時に空間記憶課題の成績も低下することが知られている (Kawabe, Ichitani & Iwasaki, 1998; Kawabe, Yoshihara, Ichitani & Iwasaki, 1998)。しかし Villarrealら (2002) はNMDA レセプター阻害薬投与が、LTPの減弱を抑制することを明らかにしている。さらに放射状迷路課題を一度学習させた後にNMDA レセプター阻害薬を連続的に投与することで、迷路学習の記憶の減衰も抑制された。これらの結果は忘却が単なる受動的な現象ではなく、生物学的基盤をもつ積極的で能動的な現象であり、さらにそれには記憶の成立に重要な役割を担っているNMDA レセプターが関与していることを示唆している。

今後ラットでの指示性忘却の検証手続きを確立することにより、動物やヒトでの積極的な忘却システムの生物学的メカニズムの解明が可能となり、さらにはPTSDの治療といった臨床的応用にもつながることが期待される。

引用文献

- Abraham, W.C. & Mason, S.E. (1988). Effects of the NMDA receptor/channel antagonists CPP and MK801 on hippocampal field potential and long-term potentiation in anesthetized rats. *Brain Research*, 462, 40-46.
- American Psychiatric Association. (1994). Diagnostic and statistical manual of mental disorders, DSM-IV. (4th ed.) American Psychiatric Association, Washington, DC.
- Brown, J. (1954). The nature of set-to learn and of intra-material interference in immediate memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 6, 141-148.
- Cook, R.G. (1980). Retroactive interference in pigeon short-term memory by a reduction in ambient illumination. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 6, 326-338.
- 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 Learning Processes*, 11, 453-469.
- Cottencin, O., Vaiva, G., Huron, P., Devos, P., Ducrocq, F., Jouvent, R., Goudemand, M. & Thomas, P. (2006). Directed forgetting in PTSD: A comparative study versus normal controls. *Journal of Psychiatric Research*, 40, 70-80.
- Grant, D.S. (1982). Stimulus control of information processing in rat short-term memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 8, 154-164.
- 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.
- Karen, L.R. & Zentall, T.R. (1993). Directed forgetting in animals. *Psychological Bulletin*, 113, 513-532.
- Kawabe, K., Ichitani, Y. & Iwasaki, T. (1998). Effects of intrahippocampal AP5 treatment on radial-arm maze performance in rats. *Brain Research*, 781, 300-306.
- Kawabe, K., Yoshihara, T., Ichitani, Y. & Iwasaki, T. (1998). Intrahippocampal D-cycloserine improves MK-801-induced memory deficits: radial-maze performance in rats. *Brain Research*, 814, 226-230.
- MacLeod, C.M. (1998). Directed forgetting. In Golding, J.M. & MacLeod, C.M. (Eds.) *Intentional Forgetting*, Lawrence Erlbaum Associates, Pp.1-57.
- Maki, W.S. (1979). Pigeon's short-term memories for surprising vs. expected reinforcement and nonreinforcement. *Animal Learning and Behavior*, 7, 31-37.
- Maki, W.S., Gillund, G., Hauge, G. & Siders, W.A. (1977). Matching-to-sample after extinction of observing responses. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 3, 285-296.
- Maki, W.S. & Hegvik, D.K. (1980). Directed forgetting in pigeons. *Animal Learning and Behavior*, 8, 567-574.
- McNally, R.J. (1997). Implicit and explicit memory for trauma-related information in PTSD. *Annals of New York Academy of Science*, 21, 219-224.
- Pfautz, P.L. & Wagner, A.R. (1976). Transient variation in responding to Pavlovian conditioned stimuli have implications for the mechanisms of "priming". *Animal Learning and Behavior*, 4, 107-112.

- Roitblat, H.L. (1980). Codes and coding processes in pigeon short-term memory. *Animal Learning and Behavior*, 8, 341-351.
- Tranberg, D.K. & Rilling, M. (1980). Delay-interval illumination changes interfere with pigeon short-term memory. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 33, 39-49.
- 津田泰弘 (1989). ラットの指向性忘却 - 放射状迷路課題を用いて. *心理学研究*, 59, 357-360.
- Villarrreal, D.M., Do, V., Haddad, E. & Derrick, B.E. (2002). NMDA receptor antagonists sustain LTP and spatial memory: active processes mediate LTP decay. *Nature Neuroscience*, 5, 48-52.
- Wagner, A.R. & Pfautz, P.L. (1978). A bowed serial-position function in habituation of sequential stimuli. *Animal Learning and Behavior*, 6, 395-400.
- Wagner, A.R., Rudy, J.W. & Whitlow, J.M. (1973). Rehearsal in animal conditioning. *Journal of Experimental Psychology*, 97, 407-426.
- Yoshihara, T. & Ichtani, Y. (2004). Hippocampal N-methyl-D-aspartate receptor-mediated encoding and retrieval processes in spatial working memory: delay-interposed radial maze performance in rats. *Neuroscience*, 129, 1-10.
- Zentall, T.R., Urciuoli, P.J., Jagielo, J.A. & Jackson-Smith, P. (1989). Interaction of sample dimension and sample-comparison mapping on pigeons' performance of delayed conditional discrimination. *Animal Learning and Behavior*, 17, 172-178.

(受稿 9 月 27 日 : 受理 10 月 12 日)