老齡ニホンザルと若齡ニホンザルの 位置再認における学習セットの形成と長期記憶¹

京都大学霊長類研究所 久保(川合)南海子

Formation of learning set and long-term memory
in position recognition tasks by aged and young Japanese monkeys

NAMIKO KUBO-KAWAI

Primate Research Institute, Kyoto University

Abstract Formation of learning set and long-term memory in position recognition tasks of aged and young Japanese monkeys (*Macaca fuscata*) were studied. Four aged and three young monkeys were trained in an original position recognition task. Although all the monkeys learned this simple task, the aged monkeys needed more trials than the young ones. In six transfer tasks that followed, they experienced essentially the same position recognition task, but contextual cues, such as objects and the stimulus tray used, were changed across each transfer task. In the beginning of the transfer tasks, the young monkeys transferred their performance completely. In contrast, the performance of the aged monkeys declined because of the change. The ability to retain information in the aged monkeys was intact. Both the young and aged monkeys did not show any performance deficit even after a four-month retention interval, when the contextual cues were unchanged. These results suggest that learning in the aged monkeys was heavily dependent on the contextual cues, even if these cues were irrelevant in a task.

Key words : Aged Japanese monkey, formation of learning set, long-term memory, position recognition

学習や記憶などの認知機能は、どのように老化するのだろうか。近年、ヒトの老化モデルとして老齡のサルを対象に、加齡による行動の変化を検討する研究がおこなわれている。これまでの老齡ザルの認知研究における「学習」は、ある1つの課題をどれだけの試行数で獲得するか、ということに焦点を当てて検討されてきた。その結果、老齡ザルにとって、課題を新たに獲得することは、それほど困難でないことが明らかになった(Bachevalier, Landis, Walker,

et al., 1991; Herndon, Moss, Rosene et al., 1997; Lai, Moss, Killiany, et al., 1995; Kubo, Koyama, Kawasaki, et al., 2001; Rapp & Amaral, 1989; Voytko, 1993)。

しかし学習とは、単に課題を獲得することだけではない。既に獲得した課題のルールを新しい事態において適用する、という「学習することの学習」というものもある。そのようなメタな学習の獲得は、学習セットの形成といわれる (Harlow, 1949)。

老齡ザルが学習セットを形成するかについては、弁別逆転という手続きによって検討されてきた(Herndon et al., 1997; Lai et al., 1995, Voytko, 1999)。この手続きでは、被験体はまず1種類の弁別を獲得するまで訓練され、その後、用いられた刺激の正誤の役割が逆転されて、そのような獲得後の逆転が周期的

1 本研究は京都大学霊長類研究所共同利用研究制度の援助を受けた。実験の遂行にあたって小嶋祥三先生、小山高正先生に大変お世話になりました。厚く御礼申し上げます。また本稿の作成にあたって川合伸幸氏から有益な助言をいただきました。記して感謝いたします。

に切り替えられた。これらの研究では、一対の位置弁別、対象弁別という原課題を獲得させた後に、3-4回の弁別逆転を課した。サルが、刺激の正誤が切り替わる各々の課題に共通した性質（一対の刺激のどちらか一方が正答で他方は誤答）を学習するならば、新たな課題を獲得するのに要する試行数は逆転の回数を重ねるにつれて少なくなるはずである。その結果、いずれの課題でも正誤が逆転した後で新たに課題を獲得するまでの試行数は、若齢ザルよりも老齢ザルの方が多かった。しかし、逆転の回数にともなう試行数の減少について、それらの結果は一致していない。老齢ザルでは、位置弁別、対象弁別ともに試行数の減少はみられなかった(Lai et al., 1995)。ただし、位置弁別では試行数の減少はみられないが、対象弁別では減少したとの報告もある(Voytko, 1999)。

これまでの研究では、老齢ザルの学習セットの形成を困難にしているのは、固執反応であると仮定されてきた。固執反応とは、その事態では既に適正な報酬が得られなくなっているにもかかわらず、かつて獲得したルールを運用し続ける、という反応傾向である。それは逆転直後の連続的なエラーとして示される。しかし、老齢ザルはそのような固執反応を示す(Lai et al., 1995)とも、示さない(Rapp, 1990; Voytko, 1999)ともされ、一貫した結果は得られていない。

老齢ザルの学習セットを検討するには、3-4回の弁別逆転では不十分だったのかもしれない。そこで、Tsuchida, Kubo, & Kojima (2002) は、位置弁別の逆転回数を15回にして、連続的な位置逆転課題を課した。その結果、15回もの逆転課題を経験したにもかかわらず、老齢ザルではそれにともなう試行数の減少はみられず、学習セットの形成は示されなかった。それに対して、若齢ザルは逆転回数を重ねると試行数が減少し、学習セットの形成が示された。逆転学習における学習曲線は、逆転以降の次の獲得基準達成までに、「約0%-チャンス・レベル」

「チャンス・レベル前後」「チャンス・レベル獲得基準」という3つの期間を経る。Tsuchida et al.(2002)の研究における老齢ザルは、逆転直後の正答率が0%からチャンスレベルに達するまでの試行数よりも、チャンスレベルから獲得基準に達するまでの試行数の方が多かった。つまり老齢ザルの固執傾向は弱く、むしろ逆転された弁別課題を新たに学習し直す期間に試行数を要していた。同様の結果は、Itoh, Izumi, & Kojima (2001) の連続的な対象逆転課題においても報告されている。

老齢ザルの学習セットの形成を困難にしているのは、固執反応以外の、既に獲得したルールを新しい事態にどれだけの確に運用できるか、ということな

のかかもしれない。そこで本研究では、逆転前の正答への固執反応という要因を排除するために、連続「逆転」課題ではなく、連続「転移」課題を用いた。この手続きでは、被験体はまず1種類の刺激対による位置再認を獲得するまで訓練され、その後、新たな刺激対や刺激板が用いられて、獲得後の実験事態が変更された。転移学習の学習曲線には、逆転学習でみられる課題変更後の「約0%-チャンス・レベル」という期間は存在せず、「チャンス・レベル前後」「チャンス・レベル獲得基準」という2つの段階だけで獲得に至る。学習曲線の「約0%-チャンス・レベル」の部分が、逆転前の正答への固執傾向を示しているとするれば、それが存在しない転移学習は、固執を示す期間が排除されているといえる。

老齢ザルが学習セットの形成を示さないのは、新しい事態において既に獲得した課題のルールを適用できないことが原因なのだろうか。久保田・小嶋(2000)は、老齢ザルは若齢ザルに比べ、課題の構造について個別的な刺激を超えたレベルでの理解が弱く、個々の刺激に対応して行動しているのではないかと報告している。老齢ザルは、個々の課題における実験事態の文脈に強く依存して課題を獲得しているのかもしれない。そのために、文脈の変化を超えて複数の課題間に共通するルールを適用できないという可能性も考えられる。そうであれば、固執の要因を排除したとしても、この一連の課題において学習セットの形成は若齢ザルよりも遅いと予想される。一方、老齢ザルの学習セットの形成を困難にしている要因が固執傾向だけであるならば、この課題で老齢ザルと若齢ザルの成績に差は出ないと考えられる。

また、老齢ザルの課題の獲得が、個々の課題における実験事態の文脈に強く依存しているのであれば、文脈の変化がない限り既に獲得した課題は問題なく遂行できると予測される。そして、文脈の変化がない限りそれは長期にわたっても保持されている可能性がある。

これまでの老齢ザルの研究から、加齢にともなう認知機能の低下は、位置再認で顕著にあらわれるとされている(久保, 2000)。そこで本研究は、老齢ザ

- 2 現在では、学習セットという用語は、厳密には最初の課題を解決するには必要ではない手がかりや規則を、転移を繰り返すことにより動物が発見していく過程を指して用いられることが多い。本実験では、原課題自体が、位置だけを手がかりにするように作られているので、新たな手がかりや規則を発見していく過程は含まれていない。その意味では、本実験で行っている課題は概念形成事態の1つと見なすこともできるが、本稿ではHarlow (1949, p.53) による学習セットの定義に基づいて、この一連の課題を学習セットの形成を検討する課題とした。

ルと若齢ザルの位置再認における学習セットの形成と長期記憶について、位置による遅延非見本合わせ課題(Delayed Non Matching to Position: DNMP)を用いて検討した²。

一般的方法

被験体

京都大学霊長類研究所において個別に飼育されているニホンザル(*Macaca fuscata*)の老齢4個体(24–25歳齢)と若齢3個体(4–8歳齢)を用いた。若齢1個体がオスで、他の老若6個体はメスだった。すべての被験体は、過去に遅延反応課題を経験していた(cf. Kubo et al., 2001)。実験期間中は特別な摂食摂水制限はおこなわれなかった。実験中は飲水できない状態で、報酬以外の1日分の飼料は実験終了から30分後に与えられた。

装置

WGTA (Wisconsin General Test Apparatus)を使用した。装置は実験ケージの部分(縦60×横71×高さ71cm)と刺激呈示装置の区画(縦83×横71×高さ71cm)からなっていた。被験体は、毎回の実験ごとに移動用のケージで飼育ケージから実験ケージまで運搬された。実験期間中も、被験体は飼育ケージにおいて通常と同様の飼育管理をされた。WGTAの刺激呈示装置の部分には、実験者側からだけ透けて見えるスクリーンが1枚、被験体側に鉄製の不透明スクリーン1枚とアクリル製の透明スクリーン1枚があり、その間に木製の刺激呈示板(縦29×横67.5cm)が設置してあった。各スクリーンは実験者側の錘によって昇降の操作がされた。実験用ケージは、刺激呈示装置に接続する部分が格子になっていて、格子(幅5cm)から被験体は刺激呈示板に手が出せた。実験時の照明は、刺激呈示装置の上部にとりつけられた蛍光灯のみであった。実験中にはホワイトノイズを流し外部の音などを遮蔽した。刺激呈示板は2種類あった。刺激呈示板Aには、横一列に3カ所、報酬を入れるための穴が掘られていた(直径3cm・深さ0.5cm・各中心間の距離15cm)。刺激呈示板Bには、縦4列横3行計12カ所、報酬を入れるための穴が掘られていた(直径3cm・深さ0.5cm・各中心間の距離12.5cm)。報酬として、一個のレーズンを用いた。報酬は報酬穴を覆ったオブジェクト(詳細は各課題の手続きを参照)によって隠された。

手続き

実験には、7種類のDNMP課題を用いた(Figure 1)。各課題の詳細な手続きは後述するが、共通して

いた基本的な手続きは以下の通りであった。

刺激板の報酬穴の1カ所を見本位置とし、報酬を入れてオブジェクトで覆った。まずそれを被験体に呈示し、オブジェクトを除かせて報酬を取らせた(Cue期)。刺激板を実験者側に戻した後、5秒間、不透明スクリーンを閉め、刺激板の報酬穴のうち見本位置とは異なる新奇位置の穴に報酬を入れて、見本位置と新奇位置の両方の報酬穴をオブジェクトで覆った(Delay 5 sec.)。その後、不透明スクリーンを開け刺激板を呈示し、被験体に2つのオブジェクトのうちのどちらかを選択させた(Response期)。このとき見本位置ではなく新奇位置のオブジェクトを選択したら正答となった。Response期では、刺激呈示から反応するまでの潜時がストップウォッチで計測された。

すべての課題において、試行間間隔は30秒であった。10試行を1セッションとして、1日1個体につき2セッション、合計20試行ずつおこなった。セッション間間隔は15分以内だった。見本位置はセッション内で疑似ランダムに変えられた。獲得基準は3セッション連続して90%以上の正答をするまでとした。

実験 1

サルが、それぞれの課題の条件に依存して課題を獲得しているのであれば、その条件が変化した後の課題では先の課題からの正の転移はなく、次の課題の獲得に要する試行数は減少しないだろう。一方、課題の遂行とは本質的に無関係な条件は変化するが、課題間に共通しているルールさえ獲得すれば、次の課題で獲得に要する試行数は先の課題よりも減少すると考えられる。

実験1では、7種類のDNMP課題を用いることで実験の事態を変化させた。課題間で共通しているルールは「Response期では、見本位置ではなく新奇位置にあるオブジェクトを選択すると正答となる(Non Matching to Position)」という点である。その他、刺激のオブジェクトや刺激板上の報酬穴の数など、各課題間で多少の条件が異なる実験文脈を用いた。これらによって、先に獲得した課題のルールを次の課題においてどれだけ適用できるかを調べた。

方法

手続き 7種類のDNMP課題を用いた。各転移課題間の手続きで異なっている点は、(1)使用した刺激板(A, B)、(2)呈示した1組のオブジェクトの異同、(3)呈示したオブジェクト対における試行間での異同(Trial Unique法, Repeated Objects法)、という3点であった(Table 1)。7種類のDNMP課題は、

それぞれ以下のような手続きでおこなわれた (Figure 1)。

原課題, 第1, 4転移課題では, 横一列に3カ所の報酬穴がある刺激呈示板Aを使用した。原課題で穴を隠したオブジェクトは, すべての試行で同一の木製のプレート(円型・直径10cm・厚さ1cm)であった。第1転移課題でのオブジェクトは, 一対2つの同型の物体で, 呈示される物体対はセッション内で

試行ごとに異なっていた。第4転移課題でのオブジェクトは, Cue 期の見本位置, Response 期の見本位置, 新奇位置の3つとも異なる物体で, 呈示される物体はすべての試行で異なっていた。いずれも物体の種類を無視し, Cue 期に呈示された位置とは異なる位置にある物体を選択すれば正答であった。

第2転移課題では, 刺激呈示板Bの縦4列横3行の計12カ所の報酬穴のうち, 被験体に近い1行4列

Figure 1. Procedures in seven Delayed Non Matching to Position (DNMP) tasks.

Table 1. Procedures in each transfer task

Tasks	Stimulus Tray	Cue	Objects		Set of Objects
			Res.-	Res.+	
Original	A		Identical objects		RO
1st	A		Identical objects		TU
2nd	B(1)		Identical objects		RO
3rd	B(2)		Identical objects		RO
4th	A		Phase unique objects		TU
5th	B(1)		Identical objects	Novel object	TU
6th	B(1)		Identical objects	Another object	RO

Stimulus Tray; the A tray with 3wells, the B tray with 8wells (cf. Figure 1)

Cue; Sample position in the cue phase.

Res.-; Sample position (error) in the response phase.

Res.+; Novel position (correct) in the response phase.

TU; "Trial Unique Objects"

RO; "Repeated Objects"

の計4カ所の報酬穴を使用した。第3転移課題では、被験体に近い2行4列計8カ所の報酬穴を使用した。第2、3転移課題でのオブジェクトは、すべての試行で同一の金属製のプレート(円型・直径4cm・厚さ1cm)であった。第3転移課題では、見本位置と新奇位置は常に異なる行で呈示した。

第5、6転移課題では、刺激呈示板Bの縦4列横3行計12カ所の報酬穴のうち、被験体に近い1行4列計4カ所の報酬穴を使用した。第5転移課題でのオブジェクトは、試行内では見本位置と新奇位置で2つの異なる物体が呈示され、すべての試行でそれらの物体対は変化した。それに対して、第6転移課題でのオブジェクトは、すべての試行で繰り返し1組の物体対が用いられた。ただし、それらの見本位置と新奇位置はランダムに変化した。

結果

Figure 2は、原課題と6種類の転移課題の各課題を獲得するまでに要した平均試行数(縦線はSE)を示している。獲得するまでに要した試行数とは、3セッション連続して90%以上の正答をしはじめるまでの試行数を指す。したがって、課題の最初から3セッション連続して90%以上の正答をした個体では、獲得するまでに要した試行数は0試行となる。

両群とも課題を重ねるにしたがって、課題の獲得に要する試行数は減少した。しかし若齡群の試行数は、第1転移課題で平均10試行以下(6.7)であったのに対し、老齡群の試行数が平均で10試行以下(7.5)になったのは、第4転移課題であった。一連の転移課題における2要因の分散分析の結果、年齢群($F(1, 5) = 35.89, p < .01$)、転移課題数($F(5, 25) = 2.83, p < .05$)の主効果が有意であった。また、年齢群×転移課題数の交互作用がほぼ有意であった($F(5, 25) = 2.60, p = .051$)。

Figure 3は、原課題と第1転移課題における正答率の推移を40試行(4セッション)を1ブロックとして集計し、年齢群ごとに示している。いずれもチャンス・レベルは50%である。二項検定によって、チャ

ンス・レベルから有意(5%水準)に逸脱しない範囲(62.5–37.5%)を網掛けで示している。原課題において、老齡群の正答率は、第1–6ブロックにはチャンス・レベルから有意に逸脱しない範囲内の「チャンス・レベル前後」とどまり、第7–12ブロックではチャンス・レベルよりも有意に高い「チャンス・レベルー獲得まで」となった。若齡群の正答率は、第1–3ブロックでは「チャンス・レベル前後」で、第4–6ブロックで「チャンス・レベルー獲得まで」であった。第1転移課題において、若齡群では、原課題を獲得したときの最終的な正答率そのまま移行した。一方、老齡群では、第1転移課題の最初の正答率が約70%まで低下したが、チャンス・レベルよりは高かった。

Figure 4は、原課題の最終セッションと第1転移課題の第1セッションにおける平均反応潜時を示している。両年齢群内で、原課題と第1転移課題の反応潜時を比較したところ、若齡群では差がなかったが、老齡群では第1転移課題の反応潜時の方が有意に長かった($t = -3.7, p < .01$)。

考察

連続転移学習の結果から、老齡ザルと若齡ザルはともに、課題数の増加にともなって獲得に要する試行数は減少した(Figure 2)。老齡ザルも位置再認の学習セットを形成できることが明らかになった。しかし、その形成に要した課題数は若齡ザルよりも老齡ザルの方が多かった。ルールは等しいが文脈要因が新奇な事態での老齡ザルは、若齡ザルよりも多く

Figure 2. Number of trials ($\pm$ SE) for acquisition in the original and 1st–6th transfer tasks.

Figure 3. Changes in percentage of correct response in the original and the 1st transfer tasks. The gray area in this figure shows the range not deviated from chance (62.5-37.5%) by a binomial test.

の試行数を要して新たな学習が必要であることがわかった。

では、なぜ老齡ザルの学習セットの形成に若齡ザルよりも多くの試行数がかかったのだろうか。Figure 4の反応潜時の比較から、転移の直後(第1転移課題をおこなった最初)では、老齡ザルが反応するまでに、より時間がかかっていることが示唆される。実験の事態が変化したことが、老齡ザルの反応を遅らせていたと考えられる。

Figure 4. Response latency ($\pm$ SE) in the original and the 1st transfer tasks.

Figure 3に示した原課題と第1転移課題での正答率の推移を比較してみると、若齡ザルでは原課題の獲得時の正答率が、そのまま第1転移課題に移行していることがわかる。これは若齡ザルが、一度獲得した課題のルールを新しい事態に適用することによって、さらなる訓練を要せず新しい課題を獲得(あるいはルールを適用)したためだと考えられる。しかし老齡ザルは、原課題を獲得したにもかかわらず、新しい事態になっただけで(具体的には、報酬を覆っていた一対の木製のプレートが、1試行ごとに一対のプラスチック製の色付きカップ、金属製のプレート、木製のオブジェクトなどになって条件が変化した)、正答率を約20%低下させた。課題の遂行とは本質的に無関係な条件の変化が、老齡ザルの正答率を低下させたといえる。

しかしながら、老齡ザルの正答率から示される重要な点は、第1転移課題の最初の正答率(約70%)が、若齡ザルよりは低いものの、チャンス・レベルよりは高かったということである。老齡ザルの課題間の正答率の低下は、それほど顕著ではない。これは、老齡ザルが新しい事態において完全にランダムに反応しているのではなく、既に獲得した課題のルールにもとづいて、新しい課題を遂行していることを示している。

つまり老齡ザルも、獲得した課題のルールを次の課題に転移させたと考えられる。原課題の獲得という経験が効果を持たず、転移課題がまったく新しい課題として学習されていたのなら、その正答率は原課題の学習曲線が示したように「チャンス・レベル前後」から始まり次第に上昇していくはずである。

しかし、老齡ザルが示した第1転移課題の学習曲線には、そのような「チャンス・レベル前後」の期間はみあたらない。原課題での学習曲線は「チャンス・レベル前後」と「チャンス・レベル獲得まで」のどちらが長いということではなく、それらの割合はいずれの年齢群でもほぼ同じであった。しかし転移課題では、若齡ザルの「チャンス・レベル前後」と「チャンス・レベル獲得まで」と、老齡ザルの「チャンス・レベル前後」が消失し、老齡ザルの「チャンス・レベル獲得まで」の期間だけが残った。この「チャンス・レベル獲得まで」の正答率(約70%)は、具体的には、10試行中に2, 3試行で誤反応をしたことを示している。その数回の誤反応試行はランダムに出現し、セッション内で連続してはいなかった。このことは老齡ザルが、一度獲得した課題のルールを忘れたり、それを新しい事態でまったく適用できないというわけではないことを示唆している。

実験 2

実験1から、老齡ザルが獲得した課題を遂行するには、個々の課題での実験文脈に強く依存している可能性が示唆された。では、一度獲得した課題のルールは文脈さえ変化しなければ、長期にわたり保持され問題なく遂行できるのだろうか。そこで実験2では実験の文脈を変化させないで、老齡ザルは獲得した課題を長期にわたって保持し遂行できるかを検討した。

これまでにこなわれた老齡ザルの記憶研究は、なかでも短期記憶が対象にされてきた(Bachevalier et al., 1991; Herndon et al., 1997; Moss, Killiany, Lai, et al., 1997; Moss, Rosene, & Peters, 1988; Rapp & Amaral, 1989)。情報を保持する時間は数十秒、長くても数時間という単位であった。本研究では老齡ザルの長期的な記憶の保持能力を検討するために、実験1の終了から4ヶ月後に再テストをおこなった。

方法

手続き 再テスト課題は、実験1の原課題とまったく同じであった。各個体は、すべての転移課題を終了してから4ヶ月後にテストされた。1セッション10試行で、1日2セッションを2日間、計4セッションおこなった。なお4ヶ月の間に、被験体はいずれの行動実験もおこなわれなかった。

結果

Figure 5は、原課題を獲得したときの最終3セッションと4ヶ月後の再テスト課題の平均正答率を、

年齢群ごとに示している(縦線はSE)。点線は、原課題の獲得基準の正答率(90%)を示している。再テスト課題における老齡群の正答率は92.9%で、若齡群の正答率は94.3%であった。2要因の分散分析の結果、年齢群($F(1, 19) = 1.6, n.s.$)、期間($F(1, 19) < 1, n.s.$)の主効果と、年齢群×期間の交互作用はいずれも有意でなかった($F(1, 19) < 1, n.s.$)。

考察

原課題と同一の位置再認課題を、すべての実験が終了した4ヶ月後にふたたびおこなったところ、その成績には低下はみられず、また年齢群間での差もなかった(Figure 5)。老齡群・若齡群内で成績の個体差もみられなかった。この結果から老齡ザルは、実験の事態が同一であれば、一度獲得した課題をかなりの長期にわたり保持しており、問題なく遂行できることが明らかになった。

この結果は、これまでの研究結果とも一致している。老齡ザルの長期記憶の研究は、ある認知課題を1年に1度、数年にわたって課し、その成績の変化をみるというものが少数おこなわれている(Moss, 1993; Nakamichi, Itoigawa, Minami, et al., 1996)。Nakamichi et al. (1996)は、14-34歳齢の11個体のサルを対象に、1年に1度、3年にわたって位置再認課題をおこなった。1年目の結果では、14-16歳齢の若齡ザルの成績と比較して、20-24歳齢の老齡ザルでは差がなかったが、25-29歳齢と30歳齢以上の老齡ザルの成績は低かった。同じ手続きによっておこなわれた2年目以降の結果では、25歳齢以上の老齡ザルであっても、1年目に比べて同程度ある

Figure 5. Percentage of correct response ($\pm$ SE) in the original learning and the retention test carried out 4 months later.

いはそれ以上の成績を示した。Moss (1993) は、23-26歳齢の老齡ザルに位置再認容量課題を4年にわたっておこなったところ、老齡ザルに成績の低下がみられたのは4年目で、それも4個体のうちの2個体だけだった。

老齡ザルにおいても、一度獲得した課題のルールはその後長く保持され、文脈に変化がなければ訓練なしに正しく遂行できることや、その成績は維持されていることが示された。ただし、この長期記憶において保持されたものが、課題そのものなのかあるいはルールなのかについては、さらなる検討を要する。

総合考察

加齢にともなう学習能力の変化は、課題の構造についての個別的な刺激を超えたレベルでの理解ではなく、個々の課題での実験文脈への依存として顕在化してくると考えられる。

文脈さえ変化しなければ、老齡ザルは学習した課題のルールを、長期にわたって保持している。すなわち、獲得した課題の遂行は、文脈のわずかな変化にも脆弱だと考えられる。実験1において、老齡ザルが学習セットを示したものの若齡ザルほどの完全な学習セットを示さなかったのは、文脈の変化に影響されたからで、それらに適應するためには若齡ザルよりも多くの試行数を要したと考えられる。一方で若齡ザルは、課題の遂行とは本質的に無関係な条件が変化しても、課題間に共通しているルールを適用することができた。

これまでは固執傾向の有無で議論され、その原因について一致した見解のなかった弁別逆転による学習の低下についても (Lai et al., 1995; Rapp, 1990; Voytko, 1999), 老齡ザルが学習した課題のルールは文脈に依存したものであり、その文脈の変化によってルールの適用が阻害された結果としてとらえることができる。また、これまでの連続逆転学習において、老齡ザルでは学習セットの形成が確認されていなかった (Itoh et al., 2001; Tsuchida et al., 2002)。それは、従来の連続逆転学習には、固執傾向の抑制と新奇な文脈での安定した課題の遂行、という2つの要因が必要であったためだと考えられる。それに対して、本研究での連続「転移」学習に必要なだったのは、新奇な文脈での安定した課題の遂行だけであった。そのため本研究では、学習セットの形成が示された。しかし若齡ザルに比べれば老齡ザルの学習セットはそれほど顕著ではなく、新奇な文脈で課題を安定して遂行する能力においても、何らかの加齢の影響はみとれる。おそらく連続逆転学習では、その

ことに加えて固執傾向も加算的に影響するために、これまで老齡ザルでは学習セットの形成が示されなかったのだろうと考えられる。

ただし「老化」とは、何かを失っていくだけの過程ではない。何かを補っていく過程でもある。Kubo et al. (2001) では、位置再認において若齡ザルと同程度の高成績であった老齡ザルは、刺激に対して身体的な定位をしていることを報告した。これは、老齡ザルが位置情報を内的な表象によってリハーサルし保持しておくことが困難であるため、外的な手がかりとして身体的な定位を使用していたと考えられる。老齡ザルの研究では、個体差が問題となることも多い (Rapp & Amaral, 1991; 1992)。Kubo et al. (2001) では、老齡ザルにおける身体的な定位行動の生起は、再認成績の大きな個体差と密接に関連していた。しかし本研究では、原学習の獲得時および転移学習において老齡ザルの成績の個体差は小さかった。身体的な定位行動は、自らが行動することによって外的な手がかりを生成させている点の特徴であるが、実験文脈への依存といった外部環境を利用する行動には個体差の影響は小さいとも考えられる。

個々の課題における実験事態の文脈に強く依存して課題を遂行することは、学習・記憶すべき対象の情報を外的・具体的な手がかりに置き換えることで、加齢によって変化した能力を補完しているのかもしれない。そのため、老齡ザルの学習と遂行は外部環境へ依存し、個々の事態の具体的な事物と報酬を関係づけていると考えられる。したがって老齡ザルも、一度獲得したことは、その外部環境に変化さえなければ長期にわたって安定して保持できることが示唆された。

要 約

本研究は、加齢にともなう学習能力の変化を検討するために、位置再認の学習セットの形成と長期記憶について、老齡ニホンザル (4個体, 24-25歳齢) と若齡ニホンザル (3個体, 4-8歳齢) を対象に調べた。課題には Delayed Non Matching to Position 課題を用い、原学習および6種類の連続転移学習をおこなった。老齡ザルと若齡ザルはともに、課題数の増加にともなって獲得に要する試行数は減少した。老齡ザルも位置再認の学習セットを形成できることが明らかになった。しかし、その形成に要した課題数は若齡ザルよりも老齡ザルの方が多かった。ルールは等しいが文脈要因が新奇な事態での老齡ザルは、若齡ザルよりも多くの試行数を要して新たな学習が必要であることがわかった。次に、原課題と同一の位置再認課題を4ヶ月後にふたたびおこなったとこ

ろ、その成績には低下はみられず年齢群間での差もなかった。これらの結果は、加齢にともなう学習能力の変化が、課題の構造についての個別的な刺激を超えたレベルでの理解ではなく、個々の課題での実験文脈への依存として顕在化してくることを示唆する。そして、文脈さえ変化しなければ、老齡ザルは一度学習した課題のルールを、長期にわたって保持していることがわかった。

引用文献

- Bachevalier, J., Landis, L.S., Walker, L.C., Brickson, M., Mishkin, M., Price, D.L., & Cork, L.C. 1991 Aged monkeys exhibit behavioral deficits indicative of widespread cerebral dysfunction. *Neurobiology of Aging*, 12, 99-111.
- Harlow, H.F. 1949 The formation of learning sets. *Psychological Review*, 56, 51-65.
- Herndon, J.G., Moss, M.B., Rosene, D.L., & Killiany, R.J. 1997 Patterns of cognitive decline in aged rhesus monkeys. *Behavioural Brain Research*, 87, 25-34.
- Itoh, K., Izumi, A., & Kojima, S. 2001 Object discrimination learning in aged Japanese monkeys. *Behavioral Neuroscience*, 115, 259-270.
- 久保南海子 2000 老齡ザルを用いた認知機能研究の動向と方向性 動物心理学研究, 50, 131-140.
- Kubo, N., Koyama, T., Kawasaki, K., Tsuchida, J., Sankai, T., Terao, K., & Yoshikawa, Y. 2001 Behavioral compensations in a positional learning and memory task by aged monkeys. *Behavioural Processes*, 56, 15-22.
- 久保田競・小嶋祥三 2000 行動の発達と前頭連合野 久保田競(編)言葉とこころの発達 4巻 ことばの障害と脳の働き ミネルヴァ書房 Pp. 2-38.
- Lai, Z.C., Moss, M.B., Killiany, R.J., Rosene, D.L., & Herndon, J.G. 1995 Executive system dysfunction in the aged monkey: Spatial and object reversal learning. *Neurobiology of Aging*, 16, 947-954.
- Moss, M.B. 1993 The longitudinal assessment of recognition memory in aged rhesus monkeys. *Neurobiology of Aging*, 14, 635-636.
- Moss, M.B., Killiany, R.J., Lai, Z.C., Rosene, D.L., & Herndon, J.G. 1997 Recognition memory span in rhesus monkeys of advanced age. *Neurobiology of Aging*, 18, 13-19.
- Moss, M.B., Rosene, D.L., & Peters, A. 1988 Effects of aging on visual recognition memory in the rhesus monkey. *Neurobiology of Aging*, 9, 495-502.
- Nakamichi, M., Itoigawa, N., Minami, T., Kanazawa, T., Imakawa, S., & Machida, S. 1996 Delayed response task in aged female Japanese monkeys (*Macaca Fuscata*). *The Emergence of Human Cognition and Language*, 3, 103-104.
- Rapp, P.R. 1990 Visual discrimination and reversal learning in the aged monkey (*Macaca mulatta*). *Behavioral Neuroscience*, 104, 876-884.
- Rapp, P.R., & Amaral, D.G. 1989 Evidence for task-dependent memory dysfunction in the aged monkey. *Journal of Neuroscience*, 9, 3568-3576.
- Rapp, P.R., & Amaral, D.G. 1991 Recognition memory deficits in a subpopulation of aged monkeys resemble the effects of medial temporal lobe damage. *Neurobiology of Aging*, 12, 481-486.
- Rapp, P.R., & Amaral, D.G. 1992 Individual differences in the cognitive and neurobiological consequences of normal ageing. *Trend in Neurosciences*, 15, 340-345.
- Tsuchida, J., Kubo, N., & Kojima, S. 2002 Position reversal learning in aged Japanese macaques. *Behavioural Brain Research*, 129, 107-112.
- Voytko, M.L. 1993 Cognitive changes during normal aging in monkeys assessed with an automated test apparatus. *Neurobiology of Aging*, 14, 643-644.
- Voytko, M.L. 1999 Impairments in acquisition and reversals of two-choice discriminations by aged rhesus monkeys. *Neurobiology of Aging*, 20, 617-627.
- (2004.1.30 受稿, 2004.3.5 受理)