ゼブラフィッシュの放射状迷路遂行における順向性干渉

金沢大学 鷲塚清貴・谷内 通

Proactive interference on the radial arm maze performance of zebrafish

KIYOTAKA WASHIZUKA and TOHRU TANIUCHI
Graduate School of Letters, Kanazawa University

Abstract Ten zebrafish (*Danio rerio*) were tested in an aquatic version of the eight-arm radial maze by means of a forced- and free-choice procedure, which could not be solved using a stereotypic response pattern. After training once a day for 60 days, the fish achieved a correct-choice ratio of about 60%, significantly higher than the chance level (41.38%). Following the acquisition training, the fish received two trials a day to test effects of the length of inter-trial intervals on this maze performance. The choice accuracy for the second trials was significantly lower when the inter-trial intervals were 3 min than when they were 60 min. These results suggest that zebrafish can learn a radial-arm maze task to some extent, and that increasing the length of inter-trial intervals alleviates proactive interference on the maze performance.

Key words : zebrafish, radial arm maze, proactive interference

ゼブラフィッシュ (*Danio rerio*) は、体長 5 cm 程度のコイ科コイ目の熱帯魚であり、生理学、薬理学、神経発達、遺伝研究の分野において近年利用され始めた実験動物である。特に、遺伝研究の分野では、飼育の容易さ、繁殖サイクルの短さ、発生期間を通して透明な胚を持つなどの理由から、感覚・運動系の遺伝的基盤の研究における脊椎動物モデルとして利用されている (e.g., Brockerhoff, Hurley, Janssen-Bienhold, Neuhaus, Driever, & Doeling, 1995; Granato, van Eeden, Schach, Trowe, Brand, Furutani-Seiki, Hammerschmidt, Heisenberg, Jiang, Kane, & Nusslein-Volhard, 1996)。

また最近では、キンギョ (*Carassius auratus*) 等の学習実験の知見を基にして、ゼブラフィッシュの学習研究も行われ始めている。例えば、視覚的弁別学習 (Colwill, Raymond, Ferreira, & Escudero, 2005) や空間位置の弁別学習 (Arthur & Levin, 2001) のように、特定の刺激に接近することで解決可能な課題については、ゼブラフィッシュが習得可能であ

ることが報告されている。しかし、キンギョを用いた従来の研究では、報酬と無報酬の単一交替系列学習において報酬予期が認められない (e.g., Mackintosh, Wilson, & Boakes, 1985) こと等から、記憶情報を手がかりとして後続試行で弁別的に反応しなければならない型の課題を学習困難であることが指摘されてきた (Pearce, 1997)。

これに対し、キンギョにおいても固定間隔スケジュールにおけるスキラップパターンが示されることから (藤, 1995; Talton, Higa, & Staddon, 1999), 経過時間等の保持情報を手がかりとした課題遂行が可能であることが示唆されている。また、ゼブラフィッシュにおいても, Williams, White, & Messer (2002) は、空間位置を手がかりとした逃避課題において、反応毎に逃避場所を交替する単一交替反応の習得が可能であることを示している。このような単一交替反応の獲得は、特定の空間位置への接近反応の学習では解決不可能であることから、ゼブラフィッシュが先行試行における結果事象を記憶して、後続試行における反応の手がかりとして利用可能であることを示唆するものであるといえる。

選択や試行ごとに変化する情報を短期的に保持し

で反応の柔軟な決定を求める課題はワーキングメモリ課題と呼ばれ、げっ歯類では主に放射状迷路課題 (e.g., Olton, 1978) を用いて検討されてきた。放射状迷路課題では、選択したアームに関する保持情報に基づいて未選択のアームを選択することが求められる。鷲塚・谷内 (2006) は、迷路内手がかりが豊富に配置された放射状水迷路課題でキンギョを訓練した結果、有意な成績の向上を確認した。また、習得後のテストにおいて迷路内手がかりを除去したところ、遂行が訓練開始時と同程度のチャンスレベル近くにまで低下したことから、キンギョが嗅覚手がかりに拠らずに放射状迷路課題を遂行していたことが示唆された。

本研究は、鷲塚・谷内 (2006) の知見に基づいて、ゼブラフィッシュにおける8方向放射状迷路課題の習得可能性について検討することを目的とした。放射状迷路課題は、げっ歯類を用いた空間認知や記憶、あるいはそれらの生理学的基盤 (e.g., 一谷・吉原・林, 2003; 岡市, 1993) に関する研究において数多く利用され、成果をあげてきた。したがって、遺伝研究等の分野における主要な実験動物になりつつあるゼブラフィッシュにおいて放射状迷路課題の遂行可能性を検討することは、将来的に学習・記憶過程の生理学的基盤の解明に寄与するものと思われる。

本研究では、新たに、強制選択-自由選択法という手続きを用いてゼブラフィッシュの放射状迷路課題の習得可能性について検討した。鷲塚・谷内 (2006) では、自由な順序で8本のアームの選択を許す自由選択課題が用いられている。鷲塚・谷内 (2006) のキンギョにおいては認められなかった行動であるが、この自由選択課題では、迷路を周回するように隣接アームを順次選択するという反応パターンを学習することによっても正選択率を向上させることが可能である。実際に、ラット (Roberts & Dale, 1981) やトウギョ (Roitblat, Tham, & Golub, 1982) の放射状迷路遂行において、このような周回型の反応パターンが確認されている。自由選択課題における周回型の反応パターンは、既進入のアームを保持しなくても、効率的なアーム選択と餌報酬の獲得を可能にする。したがって、周回型反応パターンによる課題遂行が行われた場合には、それが部分的であっても、被験体の遂行成績は必ずしもアーム選択に関する記憶保持の水準を正確には反映しないことになる。

これに対し、8方向放射状迷路における強制選択-自由選択法は、実験者がランダムに設定した4本のアームに順次進入させた後に、全てのアームを選択可能にして既選択アームと未選択アームの弁別を求めるという手続きである。この手続きでは、未選択アームの位置は試行ごとにランダムに変化するので、

自由選択段階における周回型反応パターンは、正選択率の向上には寄与しないことになる。従って、強制選択-自由選択法によって示された正選択率は、動物によるアーム進入の記憶保持の水準を表すと考えられることができる。

また本研究では、ゼブラフィッシュの放射状迷路課題における順向性干渉についても検討した。ラットを用いた放射状迷路の研究では、短い試行間隔で1日に複数試行を行うと、先行する試行の保持情報が後続試行の保持情報に干渉することによって、遂行成績が低下することが知られている (Roberts & Dale, 1981)。また、Cohen, Reid, & Chew (1994) は、ラットの放射状迷路課題における試行間隔を120分に延長すると順向性干渉の効果が消失することを示している。本研究では、1日1試行で行う習得訓練に引き続き、試行間隔を3分または60分とする2条件の下で1日2試行を行うテストを実施することによって、魚類の放射状迷路遂行において順向性干渉が生起する可能性と試行間隔の延長による干渉効果の減衰について検討した。

方 法

被験体 手取フィッシュランド (金沢) から購入した10匹のゼブラフィッシュを被験体として用いた。体長は約5cmであった。ゼブラフィッシュは1匹ずつ、内寸で幅17cm、奥行き17cm、高さ17cmの飼育水槽において個別飼育を行った。各個別飼育水槽には、ポンプ式外掛フィルターが取り付けられ、水の循環を行った。水温は20-22°C、pH 7-8に調節した。個別飼育水槽と実験装置の水質を一定にするため、ポリタンクで水質を調整した水を用意し、そこから飼育水槽と実験装置に水を供給した。天井の白色蛍光灯によって明暗周期を調節した (明期 9:00-21:00)。飼育期間を通じて、飼育水槽において乾燥アカムシ3匹を、1日1回与えた。動物の飼育は金沢大学動物実験委員会の承認を受けた施設と管理マニュアルの下で行われた。

実験装置 鷲塚・谷内 (2006) で用いたのと同じの8方向放射状水迷路を使用した。迷路は白色の塩化ビニール製であった。迷路中央のプラットホームは直径13.5cmであり、各アームは幅5cm、奥行き25cm、高さ20cmであった。幅80cm、奥行き110cm、高さ20cmの青色のポリエチレン製の水槽の中央に放射状水迷路を沈め、迷路内の水深が15cmとなるように水位を調節した。各アームの進入口には白色塩化ビニール製のギロチンドアがあり、個別に開閉可能であった。実験時を除いて、エアーポンプと循環装置を作動させて水質管理を行った。迷路上部から60cm

の高さにデジタルビデオカメラと100Wの白熱電球を取り付けた。デジタルビデオカメラは中央プラットホームの真上、白熱電球は迷路中央から30cm離れた位置に設置した。実験者は、装置から離れた位置のモニターを通じて、迷路内のゼブラフィッシュの行動を観察した。迷路の周囲は、白色の壁、茶色のラック、ベニヤ板に囲まれていた。迷路内手がかりとして、赤色の人工水草、大きな黒色の石、葉が大きい緑色の人工水草、流木、白色の蓋を持つガラスビンに砂をつめた物体、葉が小さい緑色の人工水草、大きな白色の石、複数の水色のビー玉を立体的に接着した物体を各アームに配置した。各アームへの迷路内手がかりの割付は実験を通して固定していた。また迷路外手がかりとして、瓢箪型で緑色のペットボトル、青色のプラスチックの鎖、白色の陶器の一輪挿し、無着色の木製の球形物体を迷路から約30cmの高さとなるように、天井から吊り下げた。8方向放射状迷路にはアーム間に8つの間隙があるが、この間隙を1つ飛ばしの位置のアームの中間位置にこれらの迷路外手がかりを配置した。実験時の報酬刺激には、乾燥アカムシを1片が約3mm(約0.3mg)となるように裁断したものを使用した。

手続き 予備訓練として、強制選択によるアーム進入によって餌報酬を獲得する訓練を行った。あらかじめアームの先端に餌を1片ずつ浮かべ、ドアが全て閉じている状態で、被験体を中央プラットホームに入れた。30秒経過後、ドアを1つだけ開け、被験体がアームに進入し、先端に浮かべられた餌を食べ、中央プラットホームへ戻るとドアを閉めた。ドアが全て閉じた状態で30秒経過後に、次のドアを開けた。アームを開く順番はランダムに決定された。1日の訓練では、8本の全てのアームに進入させた。1日1試行で、5日間行った。

予備訓練に次いで、強制選択-自由選択課題による習得訓練を60日間行った。1試行では、まず強制選択として、ランダムに設定した4本のアームについて、順次進入させた。予備訓練時と同様にドアが全て閉じている状態で、被験体を中央プラットホームに入れ、30秒経過後、最初のドアを1つだけ開けた。被験体が餌報酬を獲得してプラットホームに戻るとドアを閉め、遅延時間0秒で、次のアームのドアを開けた。強制選択の最後のアームから被験体がプラットホームに戻ると、遅延時間0秒で、8本の全てのアームのドアを同時に開け、自由選択を行った。自由選択段階では、被験体が未進入の4本のアームの餌報酬を全て獲得するまで、全てのドアは開けたままにした。被験体の全身がアームの入り口を通過することを選択の基準とし、既進入アームへの再進入を誤反応として記録した。全てのアームに進入

して中央プラットホームに戻ると試行を終了し、迷路から被験体を取り出して飼育水槽に戻した。1日に1試行を行った。

習得訓練に次いで、1日2試行を行う試行間間隔テストを14日間行った。各被験体とも試行間間隔3分条件を7回、60分条件を7回行った。3分と60分の2つの試行間間隔条件は、半数の被験体ごとに順序を相殺して奇数日と偶数日で交互に行った。両条件とも試行間間隔には、飼育水槽に戻すこととした。第2試行において強制選択で用いるアームは、第1試行において強制選択で用いたアームと用いられなかったアームからそれぞれ2本の計4本となる制限下でランダムに決定した。

実験期間を通して、毎日の実験が終了して15分以上経過した後に、飼育水槽において飼育用飼料の給餌を行った。

結 果

自由選択の最初の4選択において未進入のアームへ進入した割合を正選択率として計算した。このとき、強制選択段階で進入したアームへの再進入、および自由選択の最初の4選択内での同一アームへの再進入を誤反応とした。Figure 1は習得訓練における平均正選択率を4試行を1ブロックとして示している。点線は、チャンスレベルである41.38%¹を示している。習得訓練の開始時にチャンスレベル付近の遂行成績であったゼブラフィッシュの課題遂行は、訓練に伴って向上し、最終の第15ブロックでは60.63%に至った。自由選択の最初の4選択における平均正選択率について、ブロック(15)×被験体の繰り返し測定計画の分散分析を行ったところ、ブロックの主効果が有意であった($F(14, 126)=4.10, p<.001$)。有意であったブロックの主効果について、ライアン法によって有意水準を調整した t 検定を用いて対比較を行ったところ、第1ブロックよりも第4、6、8、9、11-15ブロックは有意に正選択率が高いことが

1 被験体は、自由選択の最初の4選択において、8つのアームから同じアームへの再進入を認める復元抽出により4回の選択を行うことになる。この自由選択の最初の4選択として考えられうる選択パタンの総数は、 $8^4=4096$ 通りである。この4096通りの各選択パターンにおいて、未進入アームの選択数である正選択数が0回となる選択パターンが256通り、1回が1476通り、2回が1812通り、3回が528通り、4回が24通りとなる。したがって、総選択パターンにおける平均正選択率は、 $[(0 \times 256) + (1 \times 1476) + (2 \times 1812) + (3 \times 528) + (4 \times 24)] / 4096 = 1.655$ 回となる。したがって、自由選択の最初の4選択におけるチャンスレベルは $1.655 / 4 = 0.41375$ (41.38%)となる。

Figure 1. Mean percentage of correct choices ($\pm$ SEM) in the first four choices on the free-choice phase of the forced- and free-choice procedure. The dotted line represents the chance level (41.38%).

示され、訓練の効果が認められた ($p < .05$)。また第15ブロックにおける、自由選択の最初の4選択における平均正選択率について95%の信頼区間を算出したところ、 $55.49 \leq \mu \leq 65.76$ となり、チャンスレベルである41.38よりも有意に高いことが示された。

Figure 2は、習得訓練の最終2ブロックにおける、自由選択の最初の4選択でのアーム間の移動パターンを示している。アーム間の移動の表示について、直前に進入したアームに連続して進入した場合には0、隣接するアームへの移動には1、2つ離れたアーム

Figure 2. Mean percentage of choice at each relative position from the current arm in the first four choices of last eight trials of acquisition. Bars represent 95% confidence intervals. The dotted line represents the chance level that is expected by random choice among arms with replacement (12.5%).

への移動には2、3つ離れたアームへの移動には3、4つ離れたアームへの移動には4を割り当てた。また、時計回り方向への移動にはプラスを、反時計回り方向への移動にはマイナスを割り当てた。直前に進入したアームの対角に位置する4と-4は同一のアームを示すことになるので、4で示した。Figure 2に示した誤差線は、各位置への平均移動確率の95%の信頼区間を表している。信頼区間の計算においては、位置条件間でプールした標準誤差を使用し、8回の検定全体で第1種の過誤の危険率が5%となるように有意水準を調整した ($\alpha = .0064$)。その結果、アーム移動に偏りが無い場合の期待値である12.5%と比較すると、0で示される同アームへの反復進入の確率が有意に低く ($-6.72 \leq \mu \leq 10.88$)、4で示される対角のアームへの進入の確率が有意に高い ($21.62 \leq \mu \leq 39.22$) ことが示された。

Figure 3は、試行間間隔テスト時の、自由選択の最初の4選択における正選択率を示したものである。各平均値は、各条件ごとに7回ずつ反復して行われた試行から計算された。試行間間隔 (3分・60分) と試行 (第1・2試行) について繰返し測度計画の分散分析を行ったところ、試行間間隔と試行の交互作用が有意であった ($F(1, 9) = 5.51, p < .05$)。単純主効果検定を行ったところ、第1試行から第2試行にかけての成績の劣化は60分条件では有意ではない ($F(1, 18) = 0.01$) のに対して、3分条件では有意であった ($F(1, 18) = 9.44, p < .01$)。また、第1試行における試行間間隔の単純主効果は有意ではないが ($F(1, 18) = 0.10$)、第2試行における試行間間隔の単純主効果が有意であり ($F(1,$

Figure 3. Mean percentage of correct choices ($\pm$ SEM) in the first four free choice on the first and the second trials for each inter-trial interval condition.

18) = 13.64, $p < .005$), 60分条件よりも3分条件の成績が有意に低いことが示された。この結果は、ゼブラフィッシュの放射状迷路課題においても先行試行から後続試行に対して順向性干渉が生じること、および試行間間隔の延長に伴って干渉効果の減衰が生じることを示すものである。

考 察

強制選択－自由選択法を用いた8方向放射状迷路課題でゼブラフィッシュを1日1試行で訓練すると、自由選択における平均正選択率が有意にチャンスレベルを上回るようになることが示された。魚類における放射状迷路を用いた最初の研究としては、Roitblat, Tham, & Golub (1982) が、トウギョを被験体として自由選択法による検討を行っている。この研究では、被験体は有意な成績向上を示したが、約80%の割合で隣接アームを選択する周回型の反応パターンを示した。自由選択課題における周回型の反応パターンは、既進入アームの記憶保持を必要とせず効率的な餌の獲得を可能にすることから、Roitblat, Tham, & Golub (1982) の結果からは、トウギョがどの程度アーム進入の記憶保持に基づいて課題遂行を行っていたのかは明らかではない。これに対し、本研究が用いた強制選択－自由選択法では、アームを周回状に選択するような反応パターンは正選択率の向上には寄与しない。このため、強制選択－自由選択法における正選択率がチャンスレベルを超える水準にまで向上したという本研究の結果は、ゼブラフィッシュが、アームの進入に関する情報を記憶保持することによって放射状迷路課題を遂行可能であることを示すと考えられる。

しかしながら、本研究の習得訓練の最終段階における平均正選択率は60%程度に留まった。これは、ランダムにアーム選択を行った場合のチャンスレベルである41.38%を有意に上回っているが、同様の課題におけるラットの成績が85%以上に達することと比較すると、習得水準は必ずしも高いとは言えない。正選択率が比較的低い水準に留まった原因としては、ゼブラフィッシュでは放射状迷路課題に求められる記憶保持能力がそもそも低い可能性が考えられる。一方で、ゼブラフィッシュは本研究で示されたよりも優れた記憶能力を有するが、その機能を十分に発現させるための実験条件が満たされていなかった可能性も考えられる。実際に、ラットの放射状迷路課題における遂行成績には、アーム進入に要する運動的負荷等の実験変数が影響することが知られている。例えば、放射状迷路内に長いアームと短いアーム、または傾斜したアームと水平のアームを混在させる

と、再進入エラーは、アーム進入により大きな運動コストを要する長いアームや傾斜アームに対して少なくなる(Brown, 1990; Brown & Huggins, 1993; Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。これらの結果は、放射状迷路課題における遂行成績は、再進入エラーに伴う運動コスト等の変数によって変わりうることを示すものである。

本研究における実験者の非形式的な観察によると、ゼブラフィッシュは、アーム選択時に中央プラットホームにおける代理的試行錯誤をほとんど示さずにアームに進入する傾向が強かった。また、Figure 2に示したアーム間の移動ボタンにおいて、直前に選択したアームから直線的に移動して対角のアームに進入する傾向が有意に高いことも、この非形式的な観察による行動傾向と一致する。このように、迷路の大きさ等を含む本研究の課題設定では、課題遂行に必要な記憶負荷に対して、アーム進入に要する運動負荷が比較的に小さかったために、ゼブラフィッシュは記憶機能を十分に利用することなくアーム選択を行った可能性が考えられる。魚類の放射状迷路課題においても、アームの延長や障害物の配置等によってアーム進入に要する運動負荷を増大させることが可能である。またラットでは、運動負荷だけでなく、走路の明暗といった忌避傾向も遂行成績に影響することが報告されている(Brown & Lesniak-Karpiak, 1993)。誤反応に伴うコストに影響する各種の負荷を実験的に操作することにより、ゼブラフィッシュの放射状迷路遂行においても、さらに遂行成績が向上する可能性について検討が必要であると考えられる。

1日に2試行を行う試行間間隔テストにおいて、試行間間隔3分条件では、第1試行から第2試行にかけて有意な遂行成績の劣化が認められたのに対し、60分条件では、試行間で遂行成績の差は見られなかった。この結果は、ゼブラフィッシュの放射状迷路課題においても、先行試行におけるアーム選択の保持情報が試行間で持続したために、後続試行における遂行に順向性の干渉効果を及ぼしたことを示すと考えられる。Cohen, Reid, & Chew (1994) は、ラットの放射状迷路遂行では、2分間の試行間間隔で認められた順向性の干渉効果が、120分の試行間間隔によって消失することを確認している。本研究においても、試行間間隔が3分の条件では、第1試行から第2試行にかけて有意な遂行成績の劣化が認められたが、60分条件では、第1試行と第2試行で遂行成績の差は見られなかった。これらの結果は、ゼブラフィッシュの放射状迷路課題においても順向性干渉が生じることに加えて、試行間間隔の延長による干渉効果の減衰を示すものであり、今後の実験設定や

記憶機能の検討において考慮すべき問題であると考えられる。

しかしながら、本研究で確認された順向性干渉効果が、記憶レベルでの干渉によって引き起こされたかどうかについては、慎重な検討が必要であると思われる。本研究では、試行間間隔の間に被験体を1度飼育水槽に戻すという手続きを用いていた。短時間で迷路と飼育水槽を移動するという操作によって、試行間間隔が短い条件では、第1試行から第2試行にかけて被験体に対する何らかの攪乱効果が大きかった可能性を排除できない。従って、短い試行間間隔による放射状迷路課題の反復における遂行成績の低下が、試行間での保持情報の干渉効果である可能性については更なる検討が必要であると考えられる。

本研究では、強制選択-自由選択法を用いた放射状迷路課題において、ゼブラフィッシュがチャンスレベルを越える成績で遂行可能であることが示された。強制選択-自由選択法は、遅延による保持時間の効果だけでなく、記憶の系列位置効果(e.g., Harper, Dalrymple-Alford, & McLean, 1992)等の複雑な認知過程の検討に展開が可能であるが、そのような検討を可能にするためには、習得時の遂行成績の漸近値をさらに向上させるための条件に関する検討が必要である。これらの検討は、魚類の認知過程の解明だけでなく、魚類を実験動物として用いた学習や記憶に関わる様々な領域の研究に寄与する有効な接近法の一つとなりうると考えられる。

引用文献

- Arthur, D., & Levin, E. D. 2001 Spatial and non-spatial visual discrimination learning in zebrafish (*Danio rerio*). *Animal Cognition*, **4**, 125-131.
- Brockerhoff, S. E., Hurley, J. B., Janssen-Bienhold, U., Neuhauss, S. C., Driever, W., & Doeling, J. 1995 A behavioral screen for isolating zebrafish mutants with visual system defects. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 10545-10549.
- Brown, M. F. 1990 The effects of maze-arm length on performance in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **18**, 13-22.
- Brown, M. F., & Huggins, C. K. 1993 Maze-arm length affects a choice criterion in the radial-arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **21**, 68-72.
- Brown, M. F., & Lesniak-Karpiak, K. B. 1993 Choice criterion effects in the radial-arm maze: Maze-arm incline and brightness. *Learning & Motivation*, **24**, 23-39.
- Cohen, J. S., Reid, S., & Chew, K. 1994 Effects of varying trial distribution, intra- and extramaze cues, and amount of reward on proactive interference in the radial maze. *Animal Learning & Behavior*, **22**, 134-142.
- Colwill, R. M., Raymond, M. P., Ferreira, L., & Escudero, H. 2005 Visual discrimination learning in zebrafish (*Danio rerio*). *Behavioural Processes*, **70**, 19-31.
- 藤健一 1995 キンギョのオペラント条件づけ 動物心理学研究, **45**, 51-65.
- Granato, M., van Eeden, F. J. M., Schach, Y., Trowe, T., Brand, M., Furutani-Seiki, M., Haffter, P., Hammerschmidt, M., Heisenberg, C. P., Jiang, Y. J., Kane, D. A., & Nusslein-Volhard, C. 1996 Genes controlling and mediating locomotion behavior of the zebrafish embryo and larva. *Development*, **123**, 399-413.
- Harper, D. N., Dalrymple-Alford, J. C., & McLean, A. P. 1992 Production of a serial position effect in rats using a 12-arm radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **18**, 298-301.
- 一谷幸男・吉原亨・林和子 2003 ラット・マウスの空間認知・空間記憶における脳内グルタミン酸受容体の役割 生理心理学と精神生理学, **21**, 5-17.
- Mackintosh, D. S., Wilson, B., & Boakes, R. A. 1985 Differences in mechanisms of intelligence among vertebrates. In Weiskrantz, L. (Ed.), *Animal intelligence*. Oxford: Clarendon Press. Pp. 53-65.
- 岡市広成 1993 認知地図と海馬 心理学評論, **36**, 64-79.
- Olton, D. S. 1978 Characteristics of spatial memory. In Hulse, S. H., Fowler, H., & Honig, W. K. (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior*. Hillsdale. Pp. 341-373.
- Pearce, J. M. 1997 *Animal learning and cognition*, 2nd edition. Hove: Psychology Press (Erlbaum UK).
- Roberts, W. A., & Dale, R. H. 1981 Remembrance of places lasts: Proactive interference in rat spatial memory. *Learning and*

- Motivation*, **12**, 261-281.
- Roitblat, H. L., Tham, W., & Golub, L. 1982
Performance of *Betta splendens* in a radial
arm maze. *Animal Learning & Behavior*, **10**,
108-114.
- Talton, L. E., Higa, J. J., & Staddon, J. E. R. 1999
Interval schedule performance in the gold-
fish *Carassius auratus*. *Behavioral Processes*,
45, 193-206.
- 鷲塚清貴・谷内通 2006 キンギョにおける放射状
迷路課題の習得 動物心理学研究, **56**, 27-33.
- Williams, F. E., White, D., & Messer, W. S., Jr.
2002 A simple spatial alternation task for
assessing memory function in zebrafish.
Behavioral Processes, **58**, 125-132.
(2007. 2 .15 受稿, 2007. 6 . 3 受理)