ヒトと動物の空間情報獲得と行動選択

関口勝夫¹⁾・牛谷智一¹⁾・澤 幸祐²⁾

Acquisition of spatial information and choice of behavior in humans and animals

KATSUO SEKIGUCHI¹⁾, TOMOKAZU USHITANI¹⁾ and KOSUKE SAWA²⁾

Abstract We review use of multiple landmarks in navigational behavior by humans and non-human animals focusing on three important aspects of spatial learning and cognition: Cognitive map, spatial integration, and configuration of multiple landmarks. Animals use multiple strategies for spatial navigation rather than a single strategy and flexibly choose an appropriate strategy in accordance with each environmental condition. Concerning the goal searching in humans, for example, whether it is based on information from multiple landmarks or from just one landmark would depend on the salience of the landmarks. Our conclusion is that it is more important what strategies or spatial information animals choose under what conditions than whether or not they have and use the strategies.

Key words : Spatial behavior, cognitive map, landmark, redundant information, humans, animals

はじめに

旅行先の移動は、馴染みのない場所であれば、道に迷うこともある。たとえ行き先の所在を地図で予習していても、目的地になかなか辿り着けずに苦労したことがある人は少なくないだろう。我々ヒト (*Homo sapiens*) のみならず、自然界の動物もまた、採餌や繁殖、天敵からの逃避などのために空間内を移動する選択に迫られる。目的地へ向かうためによく用いられる空間手がかりとして、視覚的目印であるランドマークの使用がある。たとえば、駅を出て最初の交差点を右折し、突き当りの郵便局を左折し、しばらく行ったところにあるガソリンスタンドを左折したところに目的地があるとする。このとき、駅前の交差点や、郵便局、ガソリンスタンドは、目的

地に到達するまでにあるランドマークとなり、あるランドマークから別のランドマークや目的地までの距離や方向を知っていれば目的地に到達できる。こうした断片的な情報以外にも非常に多くの空間手がかりが互いに関係性をもって環境は構成されているため、複数ある空間情報から行動を選択することが可能である。これらの情報をすべて学習すると認知資源上のコストが高くなるため、同じ目的地に到達できるのであれば、——たとえ選択可能な空間行動が制限されてしまっても——限定的な情報だけを学習する方が認知的な負荷が少ない。しかし、環境は常に同じではなく、地震や大雨などの自然災害で道が通れず、迂回しなければならないこともあり、学習していた経路やランドマークが機能しないことも

1) 千葉大学大学院人文科学研究院
〒263-8522 千葉市稲毛区弥生町1-33

2) 専修大学人間科学部心理学科
〒214-8580 神奈川県川崎市多摩区東三田2-1-1

連絡先：澤 幸祐

E-mail: sawa@psy.senshu-u.ac.jp

1) Graduate School of Humanities, Chiba University

2) Department of Psychology, Senshu University
Corresponding author: KOSUKE SAWA

J-STAGE Advance Published Date: April 15, 2019.
doi: 10.2502/janip.69.2.1

ある。したがって、生存や繁殖の可能性を高くするためには、多少冗長でありコストが高くなろうとも、同じ目的地に関する複数の空間情報を記憶しておき、その中から使用可能な情報をその都度適切に選択する必要がある。本講演論文では、行動選択の主題のもと、空間学習・空間認知に焦点を当て、ヒトやその他の動物が移動のためにどういった空間情報をどのように選択しているのかについて考察する。

場所方略と反応方略

具体的な目的地がないような探索的移動ではなく、ある地点から目的地に到達するための空間方略として、主に場所方略と反応方略の2つがある (Shettleworth, 2010; Whishaw & Brooks, 1999)。場所方略は、環境内に複数ある刺激の位置関係を内的表象 (認知地図) として形成し、その表象から自身や目的地の定位をおこなう方略である (Tolman, 1948; O'Keefe & Nadel, 1974)。Tolman (1948) は、ラット (*Rattus norvegicus*) を用いた走路学習の実験の結果に基づき、ラットが単に経路を学習するだけでなく、認知地図 (cognitive map) と呼ばれる空間表象を獲得した、と主張した。この実験では、スタート地点から餌が置かれたゴール地点までに曲がり角がいくつかある一本道の走路をラットに学習させた後に、その走路を塞ぎ、新たな走路をスタート地点付近から放射状に複数設けたときの経路選択をテストした。ラットが採りうる方略の1つは、曲がり角に着くたびに、道なりに曲がる反応を学習する、つまり環境内の状況とどういった反応をするかということの連合を学習するという反応方略である。もしこうした方略をラットが用いていたのであれば、もともと経験したものに近い経路を選ぶはずである。テストの結果、ラットは初めに経験した (回り道) 走路付近の経路を選択するのではなく、むしろスタート地点から直接ゴール方向に伸びた経路を選択する傾向が高かった。このことから、ラットはどこで曲がるのかを学習しているだけではなく、スタートやゴールといった環境内にある要素間の空間関係の表象、つまり認知地図を獲得していると Tolman は考察した。それでは、ラット以外の動物は同じ目的地に到達するために、どういった空間方略を選択し、関連する複数の空間情報のいずれを学習するのだろうか。次節では、場所方略に含まれるランドマークの使用について議論する。

空間情報の選択

Ushitani and Jitsumori (2011) は複数のランドマークとゴールとの冗長な空間関係をハトがどのように学習して使用するのか検討するため、互いに

異なる、ともに上下左右に非対称な (つまり、向きのある) 2つのランドマークをタッチスクリーン上に呈示し、ゴール探索課題をおこなった。訓練において、各ランドマークは常にゴールから一定の距離でゴールの方向へ向き (ベクトル情報)、なおかつゴールと2つのランドマークが特定の三角形を形成するようにランドマークが配置された (配置情報)。テストでは、一方のランドマーク、あるいは両方のランドマークの方向が配置情報と矛盾するように変化した。すなわち、両ランドマークの、ゴールからの相対的な位置は一定のまま、向きがゴール以外の場所を指し示すようにした。このようにすると、ベクトル情報 (ランドマークの向き) と配置情報 (ゴールとランドマークの位置関係) のいずれを使用したかによって、推定されるゴール位置が変わる。このテストにおいて、ハトはベクトル情報を優先して使用するが、ランドマーク間のベクトル情報が矛盾する場合にのみ、配置情報を使用した選択がみられた。ベクトル情報と配置情報のうちいずれか一方のみを学習していたとしても課題遂行が可能であったが、ハトはいずれの空間情報も学習し、状況に応じて柔軟に使い分けることが示唆された。このように、複数ランドマークとゴールに関する冗長な空間情報の学習は、環境の変化に対応するためのものであると考えられるが、もしそうであるならば、こうした柔軟な空間方略はなにもハトに限ったものではないかもしれない。

Sekiguchi, Ushitani, and Sawa (2018) は、同様のパラダイムを用いてヒトにおける冗長な空間情報の選択を検討した。実験室の床上に設けられたオープンフィールド内に逆さまにしたバケツを5×5の格子状に並べ、うち1つに隠してあるターゲットを探索するゴール課題を被験者に訓練した (Figure 1)。このとき、空間手がかりとして、赤と青の2つの矢印型ランドマークをゴールの方向に向けてゴールの隣に配置した (ベクトル情報)。なおかつ、ゴールと2つのランドマークの配置は直角二等辺三角形の形状になっており、ゴールから赤のランドマークを見たとき、青のランドマークは常に左側に置かれていた (配置情報)。このようなゴールとランドマーク間の相対的な空間関係は一定に保たれたまま、試行間で絶対的位置や方向が変化した。その後、一方のランドマーク、もしくは両方のランドマークのベクトル情報と配置情報が矛盾するように矢印の向きが変化するテストを実施したところ、ヒトはベクトル情報にしたがった選択をし、配置情報の使用が示されなかった。同じ課題をコンピュータモニタ上で再現し実験したところ、矢印型ランドマークを呈示した場合は、オープンフィールド上と同様に、もっ

Figure 1. View of the open field in goal searching task in Sekiguchi, Ushitani, and Sawa (2018). Red (R) and blue (B) arrow-shaped landmarks were placed adjacent to the goal and pointing to the goal location (vector information). The absolute location and directions of the landmarks varied across trials, but the constant configuration of the goal and the landmarks enabled participants to search for the goal (configural information).

ばらベクトル情報の使用がみられたが、非対称型ランドマークを呈示した場合には、ベクトル情報に加え、ゴールと2つのランドマークの大まかな幾何学的情報(ゴールと2つのランドマークのなす三角形)の使用がみられた(2つのランドマークを結ぶ仮想の線が底辺となるような三角形の頂点は2箇所考えられるが、その2箇所を区別せず、等頻度探索した)。矢印型ランドマークでは、矢印記号がもつ方向手がかりが強く働いたことが考えられ、ヒトがどういった空間情報を学習するかについてはランドマークの顕著性に依存する可能性が示された。また、ハトとは異なり、配置情報の使用がみられなかったことについては、ヒトに特異的な抽象化過程が関与している可能性がある。Spetch, Cheng, and MacDonald (1996)とSpetch, Cheng, MacDonald, Linkenhoker, Kelly, and Doerkson (1997)は、複数ランドマークの配置情報をハトとヒトが使用するか、オープンフィールド上とコンピュータモニタ上のそれぞれで検討している。同一のランドマーク4つを正方形になるように配置し、その中央をゴールとする探索課題を訓練し、その後、正方形であったランドマーク配列を左右に拡大して長方形に、あるいは拡大された正方形にして探索反応を比較した(Figure 2)。その結果、ヒトは拡大された長方形や正方形の配列に対して、中央のあたりを探索したことから、ランドマーク配列全体の配置情報を使用していたことが示された。一方ハトは、ヒトとは異なり、個々のランドマークから一定の距離にある箇所をよく探索したことから、配置情報ではなくベクトル情報を使用していたことが示された。このように、ヒトもハト

Figure 2. Schematic representations of the spatial arrangements of landmarks used by Spetch, Cheng, and MacDonald (1996) and Spetch, Cheng, MacDonald, Linkenhoker, Kelly, and Doerkson (1997) testing how humans and pigeons use configuration of multiple landmarks when trained to find the center of a square array of landmarks in an open field and on a computer monitor. Gray circles represent the identical landmarks.

も配置情報とベクトル情報の使用は一定の条件で認められるという点で共通しているが、空間情報間で拮抗するようになると、ヒトの場合は配置情報を、ハトの場合はベクトル情報を優先して使用する可能性が考えられる。特に、ヒトでは個々のランドマークの顕著性が影響していると考えられ、顕著性が高くなると、ベクトル情報の使用が多くなり、配置情報の使用が減る。このことから、Sekiguchi et al.は、個々のランドマークの顕著性が影響して手がかり階層間(個々のランドマークからのベクトル情報という階層と複数ランドマークとゴール間の配置情報という階層の間)で競合が生じる可能性を論じている。つまり、ランドマーク自体が顕著でない場合は比較的優位になった配置情報を使う(Spetch et al., 1996)が、矢印型のランドマークであると、今度は優位になったベクトル情報を使うのだろう。

空間情報の統合

ハトは複数ランドマークのうち、個々のランドマークとゴールとの関係という部分的な空間情報と、ランドマークとゴールからなる全体的な配置情報の両方を使用するということが示されている。それでは、複数の部分的な空間情報を要素として別個に学習した上で、全体的な空間情報へと統合することは可能だろうか。Sawa, Leising, and Blaisdell (2005)は、感性予備条件づけ(sensory preconditioning)の手続きを用いて、上述したような空間情報の統合をハトで検討した。タッチスクリーン上に8×8のグリッド点を格子状に並べ、フェーズ1では、このうちいずれかのグリッド点にランドマークAを、さらにその右側にグリッド点を1つ分空けてランドマークXを同時にそれぞれ呈示した。これらランドマークAXの刺激呈示に対してはいかなる反応も強化されず、ハトはこれらのランドマーク配列を観察する

のみであった。フェイズ2ではランドマークAが単独で呈示され、1つ右隣のグリッド点への探索反応が強化された。最後のテストフェイズではランドマークXが単独で呈示され、探索反応が検討された。もしハトが各フェイズの部分的な空間情報を単に学習しているだけであれば、ランドマークXが単独呈示されたり、その際の反応が強化されたりした経験をしていないため、いかなる反応も生じなかったり、あるいはランドマークXとは無関連な位置を探索することが予測される。しかし、実験の結果、ランドマークXから1つ左隣のグリッド点を頂点として探索点が分布していたことが示された。このことから、個々の空間情報が、共通する要素を媒介して全体的な空間情報へと統合された可能性が考えられる。つまり、フェイズ1のランドマークA-Xの空間関係とフェイズ2のランドマークA-ゴール間の空間関係を統合することによって、ハトが経験したことの無いランドマークX-ゴール間の空間関係を新規に算出したことを示唆しており、同時に、ランドマークとゴールの空間関係だけでなく、ランドマーク間の空間関係も学習していたことを意味している。また、Blaisdell and Cook (2005) は、同様の手続きを用いてハトにおけるオープンフィールド上の空間統合を検討し、同様の結果を得ている。刺激特性や基本的な訓練手続きが同じであれば、ハトはタッチスクリーンとオープンフィールドという異なる場面においても共通して空間情報を統合可能であると考えられる。

それでは、こうした空間情報をヒトもハトと同様に統合するのであろうか。Sawa et al. (2005) や Blaisdell and Cook (2005) が用いた実験手続きが、仮想空間やオープンフィールドを用いたヒトの実験にも応用されているが、ヒトにおいては空間情報の統合ではなく、訓練で獲得された一次性の連合（統合訓練前の段階で経験した、当該ランドマークとその段階でのゴールとの位置関係を適用）や刺激般化（テスト直前段階におけるもう一方のランドマークとゴールとの位置関係を当該ランドマークに適用）による探索反応が示された（仮想空間における探索課題として、Sturz, Bodily, & Katz, 2006；オープンフィールドにおける探索課題として、Sturz, Bodily, Katz, & Kelly, 2009）。ヒトでは、Spetch et al. (1997) に示されているようなランドマーク配列の配置情報を用いる傾向や、ランドマーク付近への探索傾向、さらに探索した箇所が強化が得られなかった場合は別の場所を探索するといった lose-shift 型の空間方略などに依存するため、上記の実験事態では空間情報を統合しないと Sturz et al. は説明している。Sturz et al. (2009) は、ヒトが当

該の実験手続きにおいて空間情報の統合をしないことに対して、フェイズ1とフェイズ2でそれぞれ獲得されている空間情報の共通要素であるランドマークの可動性を問題に挙げている。つまり、フェイズ1とフェイズ2の共通要素をヒトは区別し、反対にハトは区別せずに反応していた可能性があることになる。また、Molet, Jozefowicz, and Miller (2010) は、Sawa et al. と同様の手続きを用いて、獲得期に呈示されるランドマーク間の関係に注意を向けるような教示をおこなうことによって、ヒトも空間情報を統合することを示している。このように空間情報の統合についても、前節で紹介した空間情報の選択と同様に、ハトとヒトとの間で異なった結果が示されており、ヒトにおいては手続きに依存した選択反応や空間情報の統合が示されている。

空間手がかりの顕著性

ヒトとハトの空間情報の選択や統合について概観したが、ヒトとハトは分類学的（哺乳類と鳥類）にも生態学的（歩行動物と飛行動物）にも異なる点が多いため、どの進化的要因によって空間情報の選択や統合に差が生じたか特定しにくい。そのため、よりヒトと近縁の哺乳類であるげっ歯類との比較も有用であろう。たとえば、ハムスター (*Mesocricetus auratus*) を用いた実験では、Barnes 迷路内の複数ランドマークの空間学習について検討されている（澤，未公刊）。円形状アリーナ内の円周に沿って12個の穴があげられ、このうちの1つは暗く狭い空間に潜り込め（ゴール）、それ以外の穴は蓋で塞がれ潜り込めなかった。ゴールの穴の両脇には木のブロックがランドマークとして立てて置かれ、ハムスターはゴール探索課題を訓練された。訓練ではスタートしてからゴールするまでの探索時間に興味深い点が見られた。ランドマークの大きさは大・中・小の3条件があったが、もっとも探索時間を要したのもっとも大きいランドマークのときであった。大きいほうが遠くからでも見えやすいため、その点で顕著性が高いことで学習が他の条件に比べ速くなると予測されたが、これに反する結果であった。実験の映像記録で確認したところ、ハムスターはランドマークが大きいことでランドマークに対する接触行動をしていたために探索時間を要したことが分かった。新奇な刺激対象が探索環境内に存在すると、ラットは対象物の付近を多く探索し、刺激対象に対して接近して頻繁に鼻を接触させる行動を示すことが知られている（Ennaceur & Delacour, 1988）。こうした習性によって、顕著性が高いランドマークに対して探索行動や接触行動が生じたのだろう。

澤（未公刊）は、Barnes 迷路を用い、ランドマー

クに挟まれたゴールを選択できるようにハムスターを訓練した後、テストでは両脇のランドマークをゴールの隣の穴のほうへそれぞれ離れるようにして配置した (Figure 3)。もし2つのランドマークとゴールの全体的な空間関係を学習していれば、ランドマークが離れて移動しても、それら2ランドマークの中央に位置する穴を変わらず選択すると考えられる。これに対して、単一のランドマークとゴールとの間の部分的な空間関係を学習していれば、ランドマークにもっとも近い穴を選択すると考えられる。テストの結果、ハムスターの選択位置はランドマークの大きさに応じて変化した。実験ではランドマークの大きさを3種類準備したところ、ランドマークが大・中の大きさの場合は両ランドマークの中央にある穴を選択したが、小の大きさの場合は、一方のランドマーク付近の穴に選択反応が偏る傾向が見られた。この実験結果から、ハムスターの場合は、ランドマークの顕著性が高いと全体的な空間関係の情報を使用し、ランドマークの顕著性が低いと部分的な空間関係の情報を使用することが示唆された。ランドマークの顕著性が配置情報の学習にヒトとは異なる影響を及ぼしている可能性が考えられる。ランドマークの使用方略の選択は、ランドマーク自体の顕著性、

すなわち物理的特徴量のみによって規定されるとは限らず、ランドマークとゴールとの距離 (ハト; Spetch, 1995) やランドマークを学習する順番 (ラット; Rodrigo, Chamizo, McLaren, & Mackintosh, 1997), 空間全体の形状 (ラット; Cheng, 1986) など他の様々な要因もまた関係していると考えられる。

空間情報の選択や空間方略をどのように考えるか

前節までに紹介したように、生活体が空間行動に際し用いる空間情報とは、手がかり内に複数の情報が含まれることもあれば (たとえば、距離情報や方向情報)、手がかりが他の手がかりと組み合わせられて新たに1つの情報となることもある (複数ランドマークの配置情報, Ushitani & Jitsumori, 2011; Spetch et al, 1996 & 1997; 複数ベクトル情報を加算的に用いてゴール定位するとされる *vector sum model*, Cheng, 1989; 複数ランドマークの方向情報を多重的に用いてゴール探索する範囲を狭めているとする *multiple bearing hypothesis*, Kamil & Cheng, 2001)。複数ランドマークの空間情報は、冗長なものであっても、多重的に学習していることを示しており、環境の変化に適応するための空間方略が備わっていると考えられるが、実験条件によっては冗長な空間情報を断片的に学習する方略を採ることもあり、環境の状況に応じて最適な情報や方略が選択されていると考えられる。

認知地図は空間行動や空間認知の研究者にとっては重要な概念かもしれない。これに対して、Mackintosh (2002) は、認知地図の有無を問うべきではない、と述べた。つまり、認知地図の有無が重要ではなく、特定の空間課題がどのような認知機構や学習機能によって遂行されているのか、種や条件ごとに明らかにしていくことが重要である、と主張している。我々がこれまで概観してきたことから示唆されたことは、この主張と一致している。すべての結果を一般原理として認知地図によるものと結論づけるよりも、特に動物実験においては、生態学的要因や進化的要因、あるいは実験環境・条件に合わせた柔軟かつ最適な方略を採択していると考えられるほうが適切だ。

認知地図を獲得しているかを検討するための方法論に、経験した複数の経路から未経験の新規な経路を算出できるかどうか調べるというアプローチがある (Bennet, 1996)。もし、新規な経路を選択することができたのであれば、認知地図を獲得したと結論づけてしまうかもしれない。逆に、新規な経路の選択が見られなかった場合、認知地図を形成する能力を持たないという結論は、妥当ではない。認知地

Figure 3. Schematic representation of the Barnes maze used by Sawa (unpublished) testing whether hamsters predominantly use configural-based spatial information from multiple landmarks or vector-based spatial information from single landmark. The black circle indicated by “Goal” was the safe hole for hamsters to hide that functioned as a reinforcer for them. The eleven remaining circles were closed holes (i.e., distractors). The squares with broken lines were the original location of the landmarks during the training phase whereas the ones with solid lines were the location of the landmarks during the testing phase.

図を形成するような条件設定が整っていなかった、つまり場所方略ではなく反応方略を選択したと、考えるべきであろう。Restle (1957) は、ラットが認知地図を獲得したという Tolman (1948) の主張に対し、ラットは単に迷路や報酬に関連のある手がかりを使っているだけに過ぎないと主張した。また Restle は、さまざまな手がかりの重要度は、当該の動物にある感覚能力だけではなく関連する手がかり量に依存するとしている。たとえば、迷路と一定の空間関係にある外部手がかりが多ければ、場所方略が選択されやすくなるが、迷路が回転したり外部から遮断されるなどして、外部手がかりとの空間関係が変動したり、関連する手がかりが少なくなると、反応方略が選択されやすくなる。つまり、その場所を特徴づける手がかりが多く存在することによって場所方略が選択されると考えられる。生活体がどういった空間情報を学習できるかは内部要因によるものかもしれないが、どの空間情報を選択するかは生体の内部要因よりも外部要因によって決定されうると言い換えることができるだろう。また、Shettleworth (2010) は、空間学習が古典的条件づけにおける刺激競合のような単独システムではなく、dead reckoning (自身が移動した距離や方向の変化を計算して自身の現在地を認識しながら移動する) のような反応方略と、ランドマークなどの外界の手がかりを参照するような場所方略が並列するシステムであると主張している (Restle も同様に、場所方略と反応方略が共に有効な場合は、ラットが両方略を加算的に利用している可能性を主張している)。これまで本稿で概観してきたように、種間や種内で一貫した研究結果が得られていない以上、空間事象の汎用的な情報処理システムが単独で存在しているわけではなく、空間事象に対する学習や認知の複数システムが共存していると考えerのほうが自然である。したがって、動物における認知地図の有無を問題にする場合、目的地に到達できる方略が同時に複数ある限りにおいては、認知地図を形成することが他の空間方略よりも優先されるべきかどうか検討すべきであろう。

Ushitani and Jitsumori (2011) は、ランドマークのベクトル情報と配置情報という空間情報が対立軸として必ずしも二者択一されるものではなく、両方をハトが学習し、状況に応じていずれかが使用される可能性を示した。Spetch et al. (1996, 1997) の実験では、ハトは全体的な配置情報ではなく部分的な距離情報の使用を示したが、配置情報が学習されていないのではなく、両方を学習した上で、ベクトル情報と配置情報が矛盾している場合に、ベクトル情報を優先して使用しただけかもしれない。各実

験で使用可能な空間情報を列挙して分類し、被験体となる種が、どのような条件であれば、どのような情報を空間行動の制御に用いるのか、知見を積み重ねていくことが重要である。

謝辞

本研究は私立大学戦略的研究基盤形成事業 (S1101013) および JSPS 科研費 (JP16K00203, JP25285197) の助成を受けた。

引用文献

- Bennett, A. T. 1996 Do animals have cognitive maps? *Journal of Experimental Biology*, **199**, 219-224.
- Blaisdell, A. P., & Cook, R. G. 2005 Integration of spatial maps in pigeons. *Animal Cognition*, **8**, 7-16.
- Cheng, K. 1986 A purely geometric module in the rat's spatial representation. *Cognition*, **23**, 149-178.
- Cheng, K. 1989 The vector sum model of pigeon landmark use. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 366-375.
- Ennaceur, A., & Delacour, J. 1988 A new one-trial test for neurobiological studies of memory in rats. 1: Behavioral data. *Behavioural Brain Research*, **31**, 47-59.
- Kamil, A. C., & Cheng, K. 2001 Way-finding and landmarks: The multiple-bearings hypothesis. *The Journal of Experimental Biology*, **204**, 103-113.
- Mackintosh, N. J. 2002 Do not ask whether they have a cognitive map, but how they find their way about. *Psicológica*, **23**, 165-185.
- Molet, M., Jozefowicz, J., & Miller, R. R. 2010 Integration of spatial relationships and temporal relationships in humans. *Learning & Behavior*, **38**, 27-34.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. 1978 *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford, England: Oxford University Press.
- Restle, F. 1957 Discrimination of cues in mazes: A resolution of the "place-vs.-response" question. *Psychological review*, **64**, 217-228.
- Rodrigo, T., Chamizo, V. D., McLaren, I. P. L.,

- & Mackintosh, N. J. 1997 Blocking in the spatial domain. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **23**, 110-118.
- Sawa, K., Leising, K. J., & Blaisdell, A. P. 2005 Sensory preconditioning in spatial learning using a touch screen task in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **31**, 368-375.
- Sekiguchi, K., Ushitani, T., & Sawa, K. 2018 Use of redundant sets of landmark information by humans (*Homo sapiens*) in a goal-searching task in an open field and on a computer screen. *Journal of Comparative Psychology*, **132**, 178-188.
- Shettleworth, S. J. 2010 *Cognition, evolution, and behavior*. Oxford University Press.
- Spetch, M. L. 1995 Overshadowing in landmark learning: Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **21**, 166-181.
- Spetch, M. L., Cheng, K., & MacDonald, S. E. 1996 Learning the configuration of a landmark array: I. Touch-screen studies with pigeons and humans. *Journal of Comparative Psychology*, **110**, 55-68.
- Spetch, M. L., Cheng, K., MacDonald, S. E., Linkenhoker, B. A., Kelly, D. M., & Doerkson, S. R. 1997 Use of landmark configuration in pigeons and humans: II. Generality across search tasks. *Journal of Comparative Psychology*, **111**, 14-24.
- Sturz, B. R., Bodily, K. D., & Katz, J. S. 2006 Evidence against integration of spatial maps in humans. *Animal Cognition*, **9**, 207-217.
- Sturz, B. R., Bodily, K. D., Katz, J. S., & Kelly, D. M. 2009 Evidence against integration of spatial maps in humans: Generality across real and virtual environments. *Animal Cognition*, **12**, 237-247.
- Tolman, E. C. 1948 Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, **55**, 189-208.
- Ushitani, T., & Jitsumori, M. 2011 Flexible learning and use of multiple-landmark information by pigeons (*Columba livia*) in a touch screen-based goal searching task. *Journal of Comparative Psychology*, **125**, 317-327.
- Whishaw, I. Q., & Brooks, B. L. 1999 Calibrating space: Exploration is important for allothetic and idiothetic navigation. *Hippocampus*, **9**, 659-667.
- (2018. 4. 6 受稿, 2019. 2. 21 受理)