研 究

ラットの空間記憶における逆行性干渉に対する抵抗性

学習院大学 筒井 雄 二¹⁾

Resistance to retroactive interference in rat spatial memory

YUJI TSUTSUI

*Department of Psychology, Gakushuin University, Mejiro
Toshima-ku, Tokyo 171*

ABSTRACT

This study was designed to see possible performance deficits of rats in eight-arm radial maze by interpolating a similar task to the original one during a retention interval. The original task was interrupted with a retention interval of 25 min between fourth and fifth choices. During the interval, an interpolating task, consisted of four forced choices on the same maze, was given. After the retention interval, rats were allowed to continue the original task, in which choice pattern of arms was examined (Test Trial). Animals showed correct performance in Test Trial when the interpolating task was given under the different light condition from the original task. On the other hand, animals showed performance deficits when the interpolating task was under the same light condition as the original one. This finding suggests that those cues which make it possible to discriminate task situations inhibit retroactive interference caused by a similar interpolating task in rats' spatial memory.

Key words: spatial memory, radial arm maze, retroactive interference, rats

放射状迷路は Olton & Samuelson (1976) によって考案された実験装置である。この装置はラットの生態学的環境における行動によく適合しているといわれ (Olton, 1979), これまで明ら

かにされてこなかったラットの空間記憶に関するいくつかの特徴が, 本装置を用いた実験によって明らかにされている。例えば, 放射状迷路課題の遂行には嗅覚刺激や聴覚刺激よりは, むしろ迷路の周囲に空間的に配置された事物などの視覚刺激が手がかりとして利用されることが知られている (Olton & Collison, 1979; Zoladek & Roberts, 1978)。また, 放射状迷路

1) 本論文の作成にあたりご指導いただきました学習院大学斎賀久敬教授、篠田彰教授に心より感謝いたします。

の周囲に布置された視覚手がかりについての情報保持が順向性 (Olton & Samuelson, 1976; Roberts & Dale, 1981; 津田・今田, 1988) や逆向性の干渉刺激に強い抵抗性を示すことが報告されている。

放射状迷路は選択肢が8本のものが最も多く用いられている。放射状迷路では、ふつうには、8本のアームのすべてにエサをおいて、それらのエサをすべて摂取し終えるまで、ラットに自由な選択行動を許すという手続きが用いられる。摂食制限下にあるラットを使って、このような試行を毎日1試行ずつ行くと、一度選択したアームを繰り返して選択することが少なくなり、1~2週間ほどで、最初の8選択における未選択アームの選択数が7を越えるようになる。それと比べて、放射状迷路を使ったラットの空間記憶における逆向性干渉に関するこれまでの研究では、8本のアームのすべてにエサをおいてそれらのアームをすべて選択させる原課題を4選択（原課題の前半）で中断し、さまざまな妨害刺激を与えたり、あるいは原課題とは別の挿入課題を経験させた後で、再び原課題の5選択目以降（原課題の後半）を続行させるという手続きが一般的に用いられている。Maki, Brokofsky & Berg (1979) はそのような手続きによって、音、光、匂い、エサなどさまざまな妨害刺激を提示した場合の効果を検討しているが、それらの刺激による原課題後半の遂行に対する影響は観察されていない。さらに、Makiらは十字型迷路を使った空間課題の挿入による影響を調べているが、同様に原課題後半の遂行には影響がみられなかった。これらの実験は、原課題と挿入した刺激あるいは課題とが、被験体がそれらを容易に弁別することができる程度の低い類似度である場合には、干渉が起りにくいことを示している。

Beatty & Shavalia (1980) は4選択目と5選択目の間に4時間の遅延時間を挿入して、その間に別の実験室で原課題で使用している装置とまったく同形の別の放射状迷路を用意し同様

の選択課題を与えたが、その後の原課題5選択目以降の最初の4選択における正選択率は90%を超え、挿入課題による影響は認められなかった。また、Roberts (1981) は、Beatty & Shavalia (1980) と同様に、4選択後にまったく同形の別の放射状迷路を使った選択課題をラットに与えた。そのとき挿入課題を原課題を行う実験室と同じ実験室内の別の位置、例えば原課題で使っている迷路と隣り合わせ、あるいは真上に配置した迷路で行ったが、挿入課題後に行った原課題後半の遂行には影響がみられなかった。

Beatty & Shavalia (1980) や Roberts (1981) の実験では、同形の放射状迷路が複数用意され、それらの装置は原課題を行う場合と挿入課題を行う場合とで、使い分けられていた。さらに、それらの装置は原課題と挿入課題では、空間的に異なる位置に配置されていた。このように、原課題と挿入課題を弁別する手がかりとなりうる各種の刺激が存在していたことが、彼らの実験で干渉を起りにくいものにしていただけと考えられる。それでは、両課題の刺激条件の差がどのくらい小さくなくても、弁別的に反応できるのであろうか。本実験では、原課題と挿入課題との刺激条件の差をなるべく小さくするため、両課題を同一位置に置いた同一装置を用いて行い、両課題が、唯一、明るさの違いだけであるような条件で、実験を試みた。

方 法

被験体：7週齢のウィスタ系雄性ラット12匹 (231~246 g, 日本生物材料センター) を使用した。摂食制限により自由摂食時の85%まで体重を減少させた後、1週間に10 gの体重増加を許した。動物は個体ケージで飼育を行い、水は自由に摂取させた。

装置：黒色アクリル製の高架式8方向放射状迷路を使用した。アームは幅12 cm, 長さ53 cmで、4.5 cmの側壁が取り付けられた。中央プラットフォームは直径30 cmで、床面からの高さ

は 41 cm。ギロチンドアは高さ 25 cm, 装置と
同色のアクリル製で, アーム入り口に取り付ける
ことができた。アーム先端には直径 2.5 cm, 深
さ 0.8 cm のエサ皿があり, ここに 45 mg の報
酬用ペレットをいれた。

手続き：予備訓練 すべてのアームのエサ皿に
1 つずつペレットをおき, 迷路の中央プラット
ホームにラットを入れることで試行を開始した。
迷路内部を自由に探索させて, すべてのアーム
のペレットを摂取し終えるか, または, 試行
開始から 10 分が経過した時点でラットを迷路
から取り出し, 試行を終了させた。このような
試行を 1 日 1 試行で, 5 日間行った。

訓練 すべての動物を統制条件と実験条件の 2
条件で訓練した。訓練第 1 日目は統制条件で,
第 2 日目は実験条件で訓練を行い, 以降同様に
1 日あたり 1 条件で, 統制条件と実験条件を交
互に各々 9 回ずつ, 計 18 日間にわたって訓練を
行った。統制条件では, はじめにギロチンドア
で 4 本のアームを閉塞し, その他の 4 本のアーム

に報酬用ペレットをおいた迷路にラットを入
れて 4 ケ所とものペレットを摂取させ (Trial
A), その後, ラットをホームケージに戻した。
25 分間の間隔時間の後に, Trial A で閉塞した
4 本のアームのギロチンドアを取り外し, そこ
にペレットをおいた迷路 (他の 4 本のアームに
はペレットはない) に再びラットを入れて, ペ
レットを摂取し終えるまで探索させた (Trial
 $\bar{A}$)。ギロチンドアで閉塞するアームは毎日変化
させた。実験条件では, 統制条件と同様に Trial
A と Trial $\bar{A}$ を行うが, それらの試行の間に
Trial B を行った。また, Trial A と Trial $\bar{A}$ の
関係と同様の関係をもつ試行を Trial B につい
ても行い, Trial $\bar{B}$ とした。すなわち, Trial A
終了の 10 分後に Trial B を, 25 分後に Trial $\bar{A}$
を行い, Trial B 終了の 25 分後に Trial $\bar{B}$ を
行った。装置はすべての試行で同一位置におい
た同一迷路を使用した。挿入課題 Trial B では,
Trial A で閉塞したアームのうち 2 本を含む 4
本のアームを閉塞した。統制条件, 実験条件で

Fig. 1 Diagram of experimental conditions. Trial $\bar{A}$ and Trial $\bar{B}$ began at intervals of 25 min after ends of Trial A and B, respectively. In the experimental conditions, Trial A was followed by Trial B with 10 min interval.

の Trial A および Trial $\bar{A}$ は、室内照明を点灯した条件（中央プラットホームにおける照度が400ルクス）で行った。一方、実験条件の Trial B および Trial $\bar{B}$ を行うときの室内照明の明るさは明暗の2条件設定した。暗い D 条件では、Trial B および Trial $\bar{B}$ を室内照明の明るさを低下させた条件（中央プラットホームにおける照度が10ルクス）で行った。一方、明の L 条件では室内照明を点灯した条件（Trial A, $\bar{A}$ と同じ400ルクス）でそれらの試行を行った。ラットを2群（Light-Dark (L-D) 群：7匹、Light-Light (L-L) 群：5匹）に分けて、各々の照明条件に割り当てた。すなわち、L-D 群は、原課題（Trial A, $\bar{A}$ ）が L 条件、挿入課題（Trial B, $\bar{B}$ ）が D 条件で行われ、両課題は明るさの差によって弁別される可能性がある。一方、L-L 群では原課題、挿入課題とも同じ明るさ条件で行われ、とくに両課題の弁別を可能にするような刺激が考えられないことになる。Fig.1 にこれらの条件を図示した。Trial $\bar{A}$ および Trial $\bar{B}$ でラットが選択したアームを、選択した順序の

とおりに記録した。

事後テスト L-D 群には、訓練終了の翌日に統制条件と同様の試行を行い、さらにその翌日に、明るさ手がかりの変化に対する動物の反応を観察するために、事後テストを行った。手続きは、次の2つの点を除き、訓練期における L-D 群の実験条件での手続きにすべて等しい。1つは、実験条件の Trial $\bar{A}$, $\bar{B}$ に相当する試行において、すべてのアームにペレットをおき4選択で試行を終了させたこと、もう1つは、実験条件の Trial $\bar{A}$, $\bar{B}$ に相当する試行において室内照明条件の順序を実験条件の場面と逆にして、暗条件（Trial $\bar{B}$ に同じ）を前に、明条件（Trial $\bar{A}$ に同じ）を後に行ったことである。

結 果

予備訓練の初期にはラットは一度選択したアームを繰り返して選択することが多かったが、5日目には最初の8選択における未選択アームの平均選択数が7.3 (SD=0.1) に達した。

Trial $\bar{A}$ および Trial $\bar{B}$ での最初の4選択に

Fig. 2 Mean percent of correct responses on the first four choices in Trial $\bar{A}$ and Trial $\bar{B}$ in L-D group. Cont: control condition, Exp: experimental condition.

Fig. 3 Mean percent of correct responses on the first four choices in Trial $\bar{A}$ and Trial $\bar{B}$ in L-L group. Cont: control condition, Exp: experimental condition

において、ペレットをおいたアームを選択した場合を正選択とした。統制条件と実験条件の Trial $\bar{A}$ と Trial $\bar{B}$ とにおける平均正選択率を 3 日間を 1 ブロックとして、L-D 群の結果を Fig. 2 に、L-L 群の結果を Fig. 3 にそれぞれ示した。明るさ条件(2)を級間要因とし、 $\bar{A}$ 試行 $\bar{B}$ 試行の条件(3), ならびに訓練試行数ブロック(3)を級内要因とする、3 要因の分散分析法により全体の分析を行った。L-D 群では、いずれの条件でも試行数を重ねることによって正選択率が有意に上昇し ($F(2,20)=14.3, p<.01$)、最後の 3 日間での平均正選択率は統制条件の Trial $\bar{A}$ で 83.3%, 実験条件の Trial $\bar{A}$ で 79.8%であった。また、L-D 群では $\bar{A}$ 試行 $\bar{B}$ 試行の条件による差が認められた ($F(2,20)=6.9, p<.01$) ので、Neuman-Keuls 法による多重比較を行ったところ、実験条件の Trial $\bar{B}$ における正選択率が、統制条件ならびに実験条件の Trial $\bar{A}$ での正選択率に比べて低いことがわかった (いずれも $p<.01$)。統制条件 Trial $\bar{A}$ と実験条件 Trial $\bar{A}$ との間に有意な差は認められなかった。

一方、L-L 群では、訓練の積み重ねによる正選択率の上昇は認められなかった ($F(2,20)<1$)。しかし、 $\bar{A}$ 試行 $\bar{B}$ 試行の条件による有意な差が認められ ($F(2,20)=13.7, p<.01$)、統制条件の Trial $\bar{A}$ での正選択率が実験条件の Trial $\bar{A}$, Trial $\bar{B}$ に比べて高いことが示された(い

れも $p<.01$)。最後の 3 日間での実験条件 Trial $\bar{A}$ の成績を、L-D 群と L-L 群とで比較したところ、L-D 群の正選択率が L-L 群に比べて有意に高いことが示された ($F(1,40)=9.4, p<.01$)。L-D 群と L-L 群との間で統制条件の Trial $\bar{A}$ および実験条件の Trial $\bar{B}$ についても同様の比較を行ったところ、統計的には有意な差が認められなかった (統制条件の Trial $\bar{A}$: $F(1,40)=3.1$, 実験条件の Trial $\bar{B}$: $F(1,40)=2.6$) が、Fig.2 および Fig.3 から、L-D 群の成績が L-L 群に比べて高い傾向が認められる。

L-D 群の実験条件、Trial $\bar{A}$ と Trial $\bar{B}$, および L-L 群の実験条件、Trial $\bar{A}$ における最初の 4 選択でのアームの選択パタンの分析結果を Table 1 に示した。8 本のアームを 4 種のアーム、すなわち Trial A および Trial B で両方ともに報酬を与えたアーム (AR-BR), Trial A で報酬を与え、Trial B で報酬を与えなかったアーム (AR-BNR), Trial A で報酬を与えなかったが、Trial B では報酬を与えたアーム (ANR-BR), Trial A, Trial B でともに報酬を与えなかったアーム (ANR-BNR) に分類 (各 2 本) し、最初の 4 選択におけるそれぞれのアームの選択率を算出した。L-D 群では、Trial $\bar{A}$ において、訓練初期より Trial A で無報酬のアーム (ANR-BR, ANR-BNR) を選択する割合がそれ以外のアームを選択する割合に比べて高

Table 1 Mean choice percent of each arm on the first 4 choices in Trial $\bar{A}$ and Trial $\bar{B}$ in L-D group, and in Trial $\bar{A}$ in L-L group.

Arms	L-D GROUP						L-L GROUP		
	Trial $\bar{A}$			Trial $\bar{B}$			Trial $\bar{A}$		
	Days			Days			Days		
	1-3	4-6	7-9	1-3	4-6	7-9	1-3	4-6	7-9
AR-BR	17.8	19.0	9.3	21.4	22.6	11.9	21.7	13.3	23.3
AR-BNR	21.4	10.7	10.3	32.1	28.5	44.0	28.3	31.7	25.0
ANR-BR	30.9	23.8	41.6	26.1	19.0	17.8	14.8	25.0	20.0
ANR-BNR	29.7	46.4	38.5	20.2	29.7	26.1	35.0	29.8	31.7

AR-BR: rewarded in Trial A and Trial B, AR-BNR: rewarded in Trial A and not rewarded in Trial B, ANR-BR: not rewarded in Trial A and rewarded in Trial B, and ANR-BNR: not rewarded in Trial A and Trial B.

Table 2 Mean percent of correct responses on the first 4 choices in Trial $\bar{A}$ and Trial $\bar{B}$ in the training period (Day 7-9) and in post-training test in L-D group. $\bar{A}$ and $\bar{B}$ represent analytical criteria for correct response.

	Training Period (Day 7-9)	Post-Training $\bar{A}$	Test $\bar{B}$
Dark Condition	80 (Trial $\bar{B}$)	50	75
Light Condition	83 (Trial $\bar{A}$)	80	40

く、Trial $\bar{B}$ においては、Trial B で無報酬のアーム (AR-BNR, ANR-BNR) を選択する割合が、他のアームを選択する割合に比べて相対的に高いことが、Table より明らかである。L-L 群の Trial $\bar{A}$ では、訓練初期において、Trial B で無報酬のアームの選択率が高かったが、訓練後期には、4 種類のアームの選択率に大きな違いは認められない。

Table 2 に L-D 群の事後テストでの暗試行、および明試行における結果を示した。選択率算出には 2 つの基準を設けた。一つは Trial A で選択したアーム以外のアームの選択率を求めた値であり ($\bar{A}$)、もう一つは Trial B で選択したアーム以外のアームの選択率を求めた値である ($\bar{B}$)。暗試行での成績は、 $\bar{A}$ を基準に分析すると 50%であったのに対して、 $\bar{B}$ を基準に分析を行うと 75%となり、明試行での成績は、 $\bar{A}$ を基準に分析すると 80%で $\bar{B}$ を基準に分析すると 40%となった。

考 察

本実験では、上に述べた結果からみて、ラットの放射状迷路における選択行動は、唯一照明条件のみ異なる課題を途中で挿入された場合にも、その挿入課題による影響を受けずに正確に遂行されることが示された。選択パタンの分析によると、L-D 群では、実験条件の Trial $\bar{A}$ において、Trial A で報酬の得られたアームを、また、Trial $\bar{B}$ においては Trial B で報酬の得られたアームをいずれも避けて選択する傾向が認められた。このことは、それぞれ対応関係のある Trial A および Trial $\bar{A}$ と、Trial B および

Trial $\bar{B}$ がラットにより弁別されており、対応関係のある試行間では win-shift 方略 (Olton & Schlosberg, 1978)、すなわち、一度エサを発見した場所を避けて反応するという反応方略が維持されていることを示している。明暗条件の順序を入れ替えて行った事後テストの結果、明試行では Trial A で選択されなかったアームが選択される確率が高く、暗試行では Trial B で選択されなかったアームが選択される確率が高かった。従って、この弁別は室内照明の条件に基づいて行われていたことが明らかである。

一方、原課題と挿入課題を弁別する手がかりとなる刺激が存在しない L-L 群では、原課題後半の遂行において、挿入課題による影響が観察されている。L-L 群の選択パタンの分析によると、実験条件の Trial $\bar{A}$ では、Trial A で報酬の得られたアームよりは、Trial B で報酬の得られたアームを避けて選択する傾向が訓練初期に認められたが、これは Trial $\bar{A}$ での選択が Trial B における反応に基づいた win-shift 方略によることを示している。そのような、一つ前の試行での選択パターンに基づいた win-shift 方略が、実験条件場面で用いられた場合に、反応が強化される確率は 50%である。訓練後期になると、実験条件 Trial $\bar{A}$ での選択パターンが、いずれのアームもほぼ等しく選択されるようなパターンに変化しているが、それは、強化確率が低いために、初期の反応パターンが消去されていく過程であると考えられる。また、同様の反応方略が統制条件での選択に用いられた場合、それらの反応はすべて強化される。しかし、同一方略が実験条件場面では有効でないことから、

統制条件における win-shift 方略に基づいた反応の習得が遅れ、そのために統制条件 Trial $\bar{A}$ での正選択率が訓練の後期になっても上がってこなかったのではないかと考えられる。

L-D 群の実験条件で、Trial $\bar{B}$ における成績が Trial $\bar{A}$ に比べて劣っていた原因として、Trial A は Trial B による逆向性干渉だけを受けていたのに対して、Trial B は Trial $\bar{A}$ による逆向性干渉に加えて、Trial A からの順向性干渉による影響も受けていたという可能性を挙げることができる。そのために、Trial B の情報の保持が Trial A の保持に比べて悪くなり、Trial $\bar{B}$ における遂行が Trial $\bar{A}$ における遂行に比べて劣っていたと考えられる。

これまでも、ラットの放射状迷路における空間記憶が逆向性の干渉刺激に対して強い抵抗性を示すことが報告されてきたが、それらの研究では、原課題と干渉課題を弁別する可能性を与える各種手がかりが存在する場面を用いて実験が行われていたといえる。例えば、前述の Beatty & Shavalia (1980) や Roberts (1981) の実験では、原課題と挿入課題で使用されていた装置が異なっていたため、装置自体が有する視覚的、触覚的、嗅覚的手がかりの差異が両課題場面を弁別する手がかりとなっていたであろうし、原課題と挿入課題がそれぞれ別の位置で行われていたことによる、装置周辺の空間的手がかりの見え方の差異が両課題場面を弁別しやすくしていたであろう。本実験では、視覚手がかりの空間的配置や、装置に関するすべての特性が、原課題と挿入課題において完全に同一になるような実験場面を設定し、それらの場面を弁別する明らかな知覚的手がかりが明るさの変化だけの場合と、手がかりがまったく存在しない場合の比較を行っている。今回の実験結果より、たとえ2つの課題場面における物理的条件が完全に同一であったとしても、原課題と挿入課題を弁別することを可能にする刺激が与えられた場合には、放射状迷路におけるラットの選択行動に対する逆向性干渉による影響は非常に

小さい。しかし、両課題場面を弁別することを可能にする刺激が存在しない場合には、ラットの選択行動は直前の課題における反応パターンに影響を受け、逆向性干渉が生じるということが明らかにされた。従って、2つの課題間に干渉が生じるかどうかは、それらの課題を弁別するのに役立つ手がかりの有無に依存していると結論づけられる。

放射状迷路で正確に反応を遂行するには空間的に配置された視覚刺激を利用し、エサを獲得したアームの位置についての情報を記憶しておく必要がある。ところが、本実験のように原課題と挿入課題を同一位置、同一迷路で行った場合には、利用できる空間手がかりとなりうる事物の布置は2つの課題で物理的にまったく同じである。それにもかかわらずラットが正確な反応を示すことができた理由として次の2つの可能性をあげることができる。一つは、同一の空間手がかりであっても異なる弁別刺激とともに提示された場合には、ラットはそれらの手がかりを弁別刺激と関連させて保持することができるという可能性である。もう一つは、本実験で使用した明るさの手がかりが、装置周辺の空間手がかりの見え方そのものを変えていた可能性である。この後者の可能性については明るさ以外の手がかりを使った実験によって検討する必要がある。

逆向性干渉の研究は Müller と Pilzecker (1900) にはじまり、それ以来ヒトの記憶研究において多くのことが明らかにされてきた。本実験ではラットを使っていること、空間記憶状態で問題を検討していること、放射状迷路における走行反応を測定していることなど、ヒトの逆向抑制研究とは本質的に多くの部分で異なっている。特に本実験の手続きでヒトの逆向抑制研究の代表的な手続き、すなわちリストAの学習、リストBの学習、リストAのテスト（再生または再認）を順次行っていく場合と最も大きく異なるのは、リストAのテストの代わりに、リストAの補集合 ($\bar{A}$) についてテストしている

ことである。ヒトの場合と同じようにリストAの学習について放射状迷路事態でテストするためには、ラットに win-stay 方略を学習させることが必要である。しかし、今までの研究では win-stay 方略の習得がラットには難しいことが報告されている (Olton & Schlosberg, 1978; 津田・今田, 1989)。リストAの補集合についてのテストはリストAについての間接的なテストであり、それゆえ本実験で採用された方法はラットの逆向抑制について調べる上では間接的な方法であると考えなければならない。これらのいろいろの違いがあることを考慮しながら、本実験のような結果も、記憶の一つの側面を示すものとして、位置づけていくことが必要であろう。

要 約

ラットの8方向放射状迷路における選択課題の遂行に対する、類似の選択課題による妨害効果について検討した。放射状迷路における選択課題(原課題)の4選択目と5選択目の間に25分間の間隔時間を取り、同一迷路上で強制的に4本のアームを選択させた(挿入課題)。その後で、再び原課題の5選択目以降(原課題後半)を続行させ、原課題後半での反応パターンについて分析を行った。挿入課題を、原課題の場合とは異なる照明条件で行った群では、原課題後半の遂行において、原課題前半で選択されなかったアームが選択されたのに対して、挿入課題を、原課題の場合と同じ照明条件で行った群では、原課題後半の遂行が挿入課題による妨害効果を受けた。本実験より、装置や装置周辺の空間的手がかりが、原課題の場合とまったく同一の課題を途中で挿入された場合でも、それらの課題の弁別を可能にする手がかりが与えられれば、ラットの空間記憶における逆向性干渉は抑制されることが示唆された。

REFERENCES

Beatty, W. W. & Shavalia, D. A. 1980 Rat spatial

memory: Resistance to retroactive interference at long retention intervals. *Animal Learning & Behavior*, 8, 550-552.

Maki, W. S., Brokofsky, S. & Berg, B. 1979 Spatial memory in rats: Resistance to retroactive interference. *Animal Learning & Behavior*, 7, 25-30.

Müller, G. E. & Pilzecker, A. 1900 Experimentelle Beiträge zur Lehre von Gedächtniss. *Zeitschrift für Psychologie*, Erg.Bd. 1, 1-300. (八木晃(編)「心理学I」による, 1967, 培風館)

Olton, D. S. 1979 Mazes, maps, and memory. *American Psychologist*, 34, 583-596.

Olton, D. S. & Collison, C. 1979 Intramaze cues and "odor trails" fail to direct choice behavior on an elevated maze. *Animal Learning & Behavior*, 7, 221-223.

Olton, D. S. & Samuelson, R. J. 1976 Remembrance of places passed: Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 2, 97-116.

Olton, D. S. & Schlosberg, P. 1978 Food-searching strategies in young rats: win-shift predominates over win-stay. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 609-618.

Roberts, W. A. 1981 Retroactive inhibition in rat spatial memory. *Animal Learning & Behavior*, 9, 566-574.

Roberts, W. A. & Dale, R. H. 1981 Remembrance of places last: Proactive inhibition and patterns of choice in rat spatial memory. *Learning and Motivation*, 12, 261-281.

津田泰弘・今田寛 1988 放射状迷路におけるラットの作業記憶の順向干渉: 選択肢数の効果. *動物心理学年報*, 38, 7-16.

津田泰弘・今田寛 1989 ラットの放射状迷路における win-shift 行動と win-stay 行動の比較. *心理学研究*, 60, 109-112.

Zoladek, L. & Roberts, W. A. 1978 The sensory basis of spatial memory in the rat. *Animal Learning & Behavior*, 6, 77-81.