海馬損傷ラットの場所学習と手掛学習

同志社大学 大島 裕子・岡市 広成

Place and cue learning in hippocampectomized rats

Yuko Oshima and Hiroshige Okaichi (*Department of Psychology, Faculty of Letters, Doshisha University, Kamigyo-ku, Kyoto 602*)

This experiment was designed to determine the effects of hippocampal lesions on place and cue learning. Hippocampectomized and control rats were each divided into place and cue learning groups. Food deprived rats were trained in a cross-shaped maze for five days by the correction method. Four different types of behavior were noted: Correct response; Error I (rats entered wrong goals and returned); Error II (rats approached the entrance areas of goals and returned); and Error III (rats returned on the alley to goals). For cue learning, there were generally no differences between hippocampals and controls. In place learning, hippocampals were inferior to controls except in Error III. Here, Error I decreased gradually whereas Error II increased as the training progressed, so the total number of errors didn't change. Hippocampals only in place learning showed inflexibility in consecutive alley choices, indicating an inability to apply an appropriate place learning strategy to this problem. These results suggest that hippocampals show some deficiency in place learning but none in cue learning and they support the spatial cognition hypothesis for the hippocampus.

Key words: hippocampus, brain lesions, maze learning, cues, place learning, rats.

この 20 年間における海馬の損傷研究は、海馬損傷を受けた動物(ラット, サルなど)が空間の認知を要求する課題の解決に失敗することを示唆している。例えば、複雑な迷路課題を用いた Kaada, Rasmussen, & Kveim (1961), Niki (1966), Thomas (1971), 場所弁別課題やその逆転学習を行った Mahut (1971, 1972), Jones & Mishkin (1972), さらに、放射状迷路を用いた Olton, Walker, & Gage (1978), Olton & Werz (1978), Jarrod (1978), Harley (1979) などは、いずれも、海馬あるいはその主要な入出力経路である脳弓に損傷を受けた動物は、統制群の動物に比して著しく遂行が劣ることを示した。一方、O'Keefe & Dostrovsky (1971), Ranck (1973) や Olton, Branch, & Best (1978) などによる海馬におけるユニット研究は、海馬内の神経細胞の活動が動物の空間内での位置の認知と密接な関係にあることを明らかにした。

Nadel & O'Keefe (1974) や O'Keefe & Nadel (1978) は、海馬の空間認知仮説を提案し、このような損傷やユニット研究から得られた空間認知に関する海馬機能の特異性を説明した。O'Keefe, Nadel, Keightley, & Kill (1975) によると、海馬は Tolman が主張した“認知地図”の神経生理学的実体であり、環境内の刺激相互の空間的關係を表象する“地図”を作る。このため、海馬損傷動物は、この空間認知地図の形成が阻

害され、空間認知を要求する課題の遂行に失敗する。しかし、特定の刺激を用いる刺激手掛方策や特定の反応傾向を用いる反応学習方策などにより遂行が促進される課題では、それらの方策が脳の他の領域の機能に依存しているため、海馬の損傷によって影響を受けないと仮定された。

Plunkett, Faulds, & Albino (1973) や de Castro (1974) は、場所学習と反応学習における海馬損傷の効果を検証し、海馬損傷群が空間認知を要求する場所学習課題で欠損を示すが、反応学習課題では統制群と差が見られないと報告した。また、O'Keefe et al. (1975) は、円環状走路を用いて場所学習と刺激手掛学習を区別しうのような、よく統制された実験を行ない、脳弓損傷動物は場所学習課題では統制群より成績の劣ることを示したが、手掛学習課題ではむしろ統制群より優れていると示唆した。このように場所学習と刺激手掛学習あるいは反応学習を区別した実験の結果は、いずれも空間認知仮説と一致するものであった。しかし、課題解決に際して動物がどのような方策に従って行動したかの分析は十分に行われてはいない。特に、場所学習課題で成績の劣る海馬損傷群が用いた課題解決方策については明らかでない。我々は、海馬損傷群が場所学習課題で適切な方策(場所学習方策)を利用していないようにみえるが、これらはラットが恣意的に行動したのではなく、完全な

解決をもたらさない別の方策（例えば反応学習方策）によって課題の解決を行おうとしていると考えた。

本実験は、(a) 十字型迷路を用い、場所学習と刺激手掛学習課題を設定し、各学習課題における海馬損傷の効果を明らかにするとともに、(b) 各課題の解決に至るまでの行動の軌跡を分析し、課題解決に利用された方策、特に適切な方策を利用できなかった場合に用いられた方策を明らかにし、海馬の空間認知仮説を検証することを目的としている。

方 法

被験体 実験経験のない Wistar 系の雄アルビノラット 36 匹を用い、場所学習-海馬損傷群（8 匹）、場所学習-統制群（9 匹）、手掛学習-海馬損傷群（10 匹）および手掛学習-統制群（9 匹）の 4 群に配分した。手術時の体重は 230 g から 290 g であった。

手術および組織学的方法 手術法は岡市・斉藤 (1978) に従った。簡単に記すと sodium pentobarbital (nembutal) による麻酔後、atropine sulfate の筋肉注射をした。脳定位固定装置に固定した後、矢状縫合点後方 1.5 mm、頭頂より下方 3.8 mm の左側頭骨に穴 (2 mm×4 mm) をあけ、開閉式のナイフを開いた状態で硬膜面より 11.0 mm、水平かつ正中線に直角に挿入した。その後、海馬損傷群ではナイフを閉じ、統制群ではナイフを開いた状態で約 30 秒間維持した。

実験終了後、深麻酔下の被験体に 10% ホルマリンの灌流を行い、脳を摘出し、ゼラチン処理後、ミクロトームを用い凍結薄切し、25 μ m の冠状切片を得た。切片標本をヘマトキシレン法で染色し、実体顕微鏡下で損傷部位の検索を行った。

装置 実験室と装置への馴致のために、4 隅の外側に目標箱となる箱 (21.5×10.0×24.0 cm) が取り付けられた正方形 (77.4×77.4×25.2 cm) の広場装置を用いた。この広場装置に、取り外し可能な壁や床を挿入することによって廊下式十字型迷路を構成した。広場の床は灰色に塗られており、縦・横ともに幅 7 mm の黒線で 6 等分されていた。壁は交互に白と黒に塗り分けられた。4 つの目標箱は灰色に塗られ、広場との間に出入口 (5.5×6.2 cm) が設けられた。

場所学習課題のために、広場内に 8 枚の木製灰色の壁 (高さ 18 cm) を立て、広場の中心から 4 隅の目標箱に通じる通路を持つ十字型迷路が作られた。迷路の中央は 12×12 cm の広さを有する出発点兼中央選択点であった。通路は長さ 44 cm で、幅は 4 隅の目標箱に近づくにつれ細くなり、目標箱の入口部分では 10 cm であった。各目標箱の入口から 18 cm の所に直径 6.8 cm、深さ 2.7 cm のアルミニウム製の円い餌皿が床に固定された。

手掛学習課題では、刺激手掛つき廊下式十字型迷路を用いた。刺激手掛として白い床と白い壁を、報酬を有する正しい目標箱とそれに通じる通路に挿入した。餌皿は、挿入される床に直径 1 cm、深さ 1 cm の穴をあけ、これを使用した。

被験体の行動を観察・記録するため、ビデオシステム (ソニー製) を用いた。迷路の中央、床より 140 cm の位置にカメラのレンズ面がくるようビデオカメラを固定した。同システムは迷路と同じ実験室内に設置され、実験者はモニターテレビに映る被験体の行動を監視しながら実験を施行した。

実験室は南北方向に長い長方形の淡いクリーム色の壁の部屋であった。北側には実験者とモニターテレビがあり、東側は灰色のカーテンがつられ、上部に換気扇が回っていた。西側は壁一面に黒茶色の棚があり、南側は部屋の壁そのままであった。照明は装置の床から 230 cm の天井に取りつけられた 2 本の 40 W 白色蛍光灯によった。

手続 1 週間以上の手術回復期間後、被験体を連続 3 日間毎日 5 分、広場装置内で自由に行動させた後、食餌制限が施された。被験体は食餌制限開始時の体重の 75% まで減量され、実験終了までこの空腹動因操作が続けられた。体重が 75% の基準に達した日に被験体は迷路の出発点に置かれ、15 分間迷路内を自由に探索することを許された (迷路馴致)。

場所学習課題では、迷路馴致の翌日より 1 日 12 試行で連続 5 日間、報酬のある (正しい) 目標箱への走行訓練が行われた。目標箱は、各被験体にとって常に実験室内の同じ位置にある箱であり、1 日の全試行が終ると迷路はその中心を軸として右回りに 90° 回転され、毎日前日と異なる目標箱がその位置に置かれた。被験体を出発点に置く方向は 4 種類あり、1 日各 3 試行ずつ計 12 試行がランダムな順序で提示された。手掛学習課題では、同様に 1 日 16 試行で連続 5 日間の走行訓練が行われた。実験中、迷路は一定の場所に固定され、試行毎に異なる箱が目標箱とされ、試行間間隔中に白い刺激手掛が挿入された。目標箱の位置と出発方向の間に 16 通りの組合せが可能であり、出来るだけ同一目標箱や同一出発方向が続かないように配慮しながら、この 16 通りを各訓練日の試行に割り当てた。

試行開始直前に 45 mg の餌粒 3 個が報酬として目標箱の餌皿に置かれた。被験体は各試行毎に出発点に置かれ、正しい目標箱に 4 本の足が全て入るまで迷路内を自由に行動することができた (修正法)。目標箱に達した被験体は摂食後、実験者の側におかれた木製ケージに戻された。試行間間隔は 40, 60, 80 秒 (平均 60 秒) 間隔のランダム提示であった。

訓練の前後に被験体の体重を測り、1 日の実験終了後、

体重の維持に必要な量の餌を飼育室で与えた。

結 果

組織学的分析 Fig. 1 は海馬損傷群における代表的な損傷例の冠状切断面を示す。海馬損傷群の損傷部位は、脳弓から海馬の背側部に集中しており、海馬の腹側部に及ぶ例は見られなかった。損傷部位の最大切断面で測定したところ、海馬-脳弓経路の 70% から 100% (中央値: 98%) が両側性に切断されていた。海馬-脳弓経路以外への損傷は、左側頭葉新皮質、脳梁交連の上部、視床上部の神経核群 (前背側核、前腹側核、外側核) の一部や髄条、分界条に及んでいたが、これらの損傷がすべての被験体でみられるのではなく、被験体ごとに異って出現した。統制群では、脳弓に極く軽微な損傷を有する 1 匹以外、海馬-脳弓経路になんら損傷は見られなかった。この損傷を有する被験体の行動は、他の統制群の被験体の行動と同様の傾向を示しており、統制群に含めて行動の分析に使用した。統制群での損傷は、左側頭葉新皮質、脳梁交連、視床の前背側核や髄条の一部でみられた。

行動の分析 分析に用いられた測度は、正反応率、誤反応数、出発時 (第 1 選択反応) に選択された走行方向

Fig. 1. A photomicrograph of a coronal section of a representative brain with the hippocampal lesion.

Fig. 2. Percentage of correct responses for hippocampals and controls on place and cue learning.

および優勢な反応傾向の出現率である。訓練試行数が異なるために、場所学習課題と手掛学習課題は別々に処理された。反応傾向を除く他の測度では、各学習課題ごとに手術群 (海馬損傷群と統制群) と訓練日 (第 1 から第 5 日) を主効果とする 2 要因の分散分析を行った (Kirk, 1968)。本実験で行った主効果および交互作用の検定では、危険率を 5% 水準に設定した。

正反応率: 各被験体において訓練日ごとに各試行の第 1 選択反応が正反応である試行数を数え、1 日の全試行数 (場所学習-12 試行, 手掛学習-16 試行) で除した値を正反応率とした。Fig. 2 は、場所学習課題と手掛学習課題における海馬損傷群と統制群の正反応率の訓練日ごとの平均値を示したものである。場所学習課題では、訓練がすすむにつれて統制群の正反応率は増加するが、海馬損傷群ではほとんど増加しない。分散分析の結果、手術群と訓練日に関する両主効果が有意に認められ ($F_{(1,15)}=8.11$, $F_{(4,60)}=8.67$), その交互作用も有意であった ($F_{(4,60)}=5.06$)。単純効果の検定を行ったところ、第 1, 第 2 訓練日に群差はみられなかったが、第 3, 第 4, 第 5 訓練日で統制群が海馬損傷群より有意に高い正反応

Fig. 3. Number of errors for hippocampals and controls in three types of errors. (Error I: Rats entered the wrong goals and returned. Error II: Rats approached the entrance areas of goals and returned. Error III: Rats returned on the alley to the goals.)

Table 1
Standard Deviation of frequencies of four kinds of turn (0°, 90°, 180°, & 270°) chosen in the first choice of each trial on each training day

		Training day				
		I	II	III	IV	V
Place	Hipp.	3.8	3.7	4.1	3.4	3.5
	Cont.	2.8	2.8	2.4	2.7	2.3
Cue	Hipp.	4.3	3.2	2.8	2.1	1.1
	Cont.	3.3	3.8	2.1	1.6	1.7

率を示した ($F_{(1,75)}=6.59$, $F_{(1,75)}=10.71$, $F_{(1,75)}=14.23$). また, 訓練日の効果は海馬損傷群では認められなかったが, 統制群では有意に認められた ($F_{(4,60)}=13.37$).

一方, 手掛学習課題では, 両群とも訓練に伴う正反応率の増加を示し, 訓練日の主効果が有意にみられたが ($F_{(4,68)}=58.06$), 手術群の主効果や交互作用は有意でなかった.

誤反応: 3種の異なる誤反応基準を設け, 誤反応 I, 同 II, 同 III とした. 誤反応 I は誤った箱に完全に入った後, 中央選択点に引き返した反応, 誤反応 II は頭部が箱の入口周辺に達したが, 箱に入らず引き返した反応, 誤反応 III は通路の途中から引き返した反応である. Fig. 3 は, 各訓練日における 1 試行当りの誤反応数を学習条件ごとに示したものである. 場所学習課題では, 誤反応 I と II における海馬損傷群の誤反応数が統制群より多く,

Table 2
Percentage of the most dominant responses chosen in all choice responses

		n	Median	Range
Place	Hipp.	8	74.5	54-98
	Cont.	9	53	43-67
Cue	Hipp.	10	56	44-61
	Cont.	9	51	40-66

特に, 誤反応 II では訓練に伴って群間の差が増大している. 分散分析の結果, 誤反応 I, II における手術群の主効果, 誤反応 I, III における訓練日の主効果がそれぞれ有意であった ($F_{(1,15)}=8.72$, $F_{(1,15)}=11.24$, $F_{(4,60)}=8.98$, $F_{(4,60)}=2.82$). 手術群と訓練日の交互作用は誤反応 II でのみ有意であった ($F_{(4,60)}=3.95$). 誤反応 II について単純効果の検定を行ったところ, 訓練日の主効果が海馬損傷群で有意に認められたが ($F_{(4,60)}=3.24$), 統制群では有意でなかった. また, 訓練日ごとに群差を検定した結果, 第 3, 4, 5 訓練日に有意差がみられた ($F_{(1,75)}=10.68$, $F_{(1,75)}=12.26$, $F_{(1,75)}=15.86$).

一方, 手掛学習課題では, 訓練日の主効果がすべての誤反応測定において有意に得られたが ($F_{(4,68)}=20.47$, $F_{(4,68)}=16.30$, $F_{(4,68)}=21.94$), 手術群の主効果は有意でなかった. 交互作用は誤反応 II についてのみ有意であり ($F_{(4,68)}=4.47$), 単純効果の検定の結果, 訓練日の主効果が海馬損傷群でみられたが ($F_{(4,68)}=19.09$), 統制群では認められなかった. また, 第 1 訓練日において, 海馬損傷群が統制群より有意に誤反応 II が多かった

Fig. 4. Percentage of frequencies of four kinds of turn chosen in the first choice of each trial.

($F_{(1,85)}=16.55$).

次に、被験体が出発点に置かれた方向と第1選択反応の成す角度(第1選択角度)を求め、右回りに0°, 90°, 180°, 270°の各場合の出現率をFig. 4に示した。各選択角度の出現率は、全試行が正反応であるかあるいは全く偶然に依存すれば、いずれも25%になる。ところが、第1訓練日には学習条件に関係なく、両群とも40%以上の高率で0°(置かれた方向に走行)を選択し、180°(置かれた方向と反対方向に走行)の選択は20%以下であり、選択の偏りを示した(90°と270°はいずれも25%前後の選択を示した)。しかし、第5訓練日になると、手掛学習課題ではどの角度の選択もほぼ25%程度であったが、場所学習課題では両群とも0°で40%以上、180°で20%以下であり、特に、海馬損傷群の被験体において0°, 90°, 270°のいずれかに対する選択の偏りが顕著に認められた。

この選択の偏りを明らかにするために、各訓練日における4種の選択角度の出現頻度について被験体ごとに標準偏差¹を求め、手術群ごとにその平均値を示したものがTable 1である。標準偏差は、選択がいくつかの角度に完全に偏った場合の6.0(場所学習課題)あるいは8.0(手掛学習課題)から、全く偏りのない場合の0の間に分布する。場所学習課題では、訓練の効果は顕著でないが、海馬損傷群は統制群より有意に大きな値を示し($F_{(1,15)}=6.08$)、選択される角度に偏りが大きいことがわかる。これに対し、手掛学習課題では群間に差が認められず、訓練の効果が有意に認められ($F_{(4,68)}=15.73$)、両手術群とも4種の角度の出現頻度が訓練に伴って等しくなっていくことがわかる。

最後に、各被験体において目標箱に達するまでに見られる特定の反応傾向として、右回り(前選択肢に対して90°右の選択肢の選択)、左回り(同じく90°左の選択肢の選択)および、往復運動(同じく0°または180°の選択肢の選択)が観察された。各被験体ごとに全訓練期間中に最も多く出現する特定の反応傾向(ステレオタイプ反応と呼ぶ)の出現頻度の全選択反応頻度に対する割合を求め、手術群ごとの中央値と範囲をTable 2に示した。手術群間の差をMann-WhitneyのUテストにより検定したところ、場所学習課題において、海馬損傷群が統制群より有意にステレオタイプ反応を示したが($U=10.5$)、手掛学習課題では群差が認められなかった。次に、学習条件間の差²を手術群ごとに分析したところ、海馬損傷群は手掛学習課題よりも場所学習課題においてステレオタイプ反応を有意に高い割合で示したが

¹ $SD = \sqrt{\frac{\sum(\text{各選択角度の出現頻度} - \bar{X})^2}{3}}$ であるが、
場所学習では $\bar{X}=12/4=3$,
手掛学習では $\bar{X}=16/4=4$ となる。

($U=15$)、統制群では条件差はなかった。この結果は、場所学習課題における海馬損傷群だけが特定の方向への回転反応をくり返す強い傾向を有することを示している。

考 察

空間認知方策あるいは刺激手掛方策を用いることにより、適切な課題解決に導かれる2種の学習課題(場所学習課題と手掛学習課題)における海馬損傷ラットと統制ラットの行動が比較された。場所学習課題では群間に差が認められたが、手掛学習課題では群差はほとんど認められなかった。

まず、場所学習課題について考察する。正反応率では群間に顕著な差が認められた。訓練第1日の正反応率は両群とも約25%であったが、第5日には統制群で63%に達したのに対して、海馬損傷群では27%にすぎなかった(Fig. 2)。選択肢数が4である十字型迷路においては、第1選択反応が正反応である偶然の確率は25%である。正反応率を測度とすると、統制群は訓練にともなう場所学習課題の解決を促進したが、海馬損傷群はこの課題解決ができなかったと考えられる。

誤反応の結果は、被験体の行動について興味深い情報を提供した。Fig. 3にみられるように、誤反応Iでは、統制群が訓練に伴う誤反応数の単調な減少を示すのに対し、海馬損傷群では誤反応数が統制群より多く、しかも、その減少が第3日に始まる。一方、誤反応IIでは、統制群はこの誤反応をほとんど示さないが、海馬損傷群は第3日以後、誤反応Iの減少に対応するように誤反応IIの増加を示した。誤反応IIIについては、両群間に差がなく、訓練効果のみが認められた。以上のことから、統制群は訓練による誤反応の減少を示し、誤った箱に接近することなく、第1選択で正しい目標箱への選択が可能になるが、海馬損傷群では、誤反応の総数が統制群のように減少せず、訓練初期には誤った箱の中を探索していたものが、次第に箱の内部をのぞくだけで中央選択点に引き返すようになることがわかる。ところで、この海馬損傷ラットの行動は、餌の部分刺激としての匂い刺激や餌と直接連合された箱の内部刺激が存在する場合には目標箱に入り、そのような刺激が存在しない場合には箱の入口で引き返すという刺激の弁別が生じることを示している。すなわち、海馬損傷ラットも刺激手掛に対して適

² 両学習条件間には試行数に差があるので、本分析の結果を学習条件の差と単純にみなすことはできない。そこで試行数がほぼ等しい場所学習5日、手掛学習4日の結果を検定したところ、海馬損傷群では条件間に有意差を得($U=14$)、統制群では差が認められなかった。このことから、本分析の結果は学習条件の差を反映していると考えられる。

切な行動を取り得ることを示しており、海馬損傷ラットの行動の特質を反応固執傾向であるとした反応禁止仮説 (Niki, 1966; Kimble, 1968; Douglas, 1967) とは、一致しないと考えられる。

場所学習課題において、被験体が空間認知方策を全く利用できない時、被験体の反応が誤反応となるか正反応となるかは偶然によって決まる。同じ通路に対する反応の重複がないとすると、1試行当りの平均誤反応数の期待値³は1.5となる。海馬損傷群の誤反応総数は訓練第1日に1.9であるが、第5日に至っても1.6と期待値を越えている。一方、統制群では、第1日の1.7から第5日の0.5まで減少している。この結果は、誤反応総数でも海馬損傷ラットは訓練効果を示さず、全く空間認知方策を利用できなかったことを示している。統制ラットは訓練効果が明らかであり、正反応のために空間認知情報を処理することができると考えられる。

次に、手掛学習課題では、正反応率とすべての誤反応測度で有意に訓練の効果がみられたが、群間に差がなく、誤反応Ⅱ以外は交互作用も有意でなかった。誤反応Ⅱでは、交互作用があったが、Fig. 3 から明らかなように、その出現頻度は他の誤反応に比べ少なく（第2日以降両群とも0.2以下）、誤反応全体に与える影響は無視しうると考えられる。また、被験体が刺激手掛方策を利用できない場合、1試行当りの誤反応総数の期待値は1.5である。本実験では、海馬損傷群の値は第1日の2.5から第5日の0.2まで、また、統制群でも第1日の1.7から第5日の0.3まで減少した。手掛学習課題の結果は、海馬損傷ラットが統制ラットと同様に遂行できることを示しているが、正反応率や誤反応総数では、海馬損傷ラットが統制ラットの遂行よりもむしろ優れていることを示唆し、O'Keefe et al. (1975) の結果を支持した。

以上、両学習課題の結果から、海馬-脳弓経路の損傷は、空間認知方策を必要とする課題の遂行に障害を与えるが、刺激手掛方策による課題の遂行には障害を与えないという海馬の空間認知仮説が支持されたと考えられる。

最後に、場所学習に失敗した海馬損傷ラットが用いた方策の考察をおこなう。空間認知仮説が主張するよう

に、海馬損傷ラットが場所学習課題の解決に空間認知方策を用いることができないとすると、ラットは別の方策を用いて課題の解決を計ると考えられる。本実験では内部刺激を統制した廊下式迷路を用いているため、ラットが装置内刺激や特定の装置外刺激を用いる刺激手掛方策によって課題の解決を行なう可能性が極めて少ない。このため、適切な方策（場所学習方策）によらずに、ラットが最も効率よく目標箱に達する方法は、同じ選択肢を繰り返し選択しないことであり、それには、1度入った選択肢を記憶しておくか、常に隣合った選択肢を選択するかである。

第1選択角度の結果は、場所学習課題における海馬損傷ラットのみが、訓練第5日に至ってもなお著しい選択角度の偏りを示し、海馬損傷ラットの反応数のほぼ75%がいわゆるステレオタイプ反応⁴で占められていた。このステレオタイプ反応は、主に、直前に選択された選択肢の左（あるいは右）の選択肢を選ぶ反応傾向によって特徴づけられていた。このような特定方向への回転反応は、課題解決のための最適の反応ではないが、同じ選択肢に対する誤反応の重複を避けることができるので、全く恣意的な選択反応を行うよりは、誤反応数を減少させる。すなわち、最適な課題解決方策を利用できない海馬損傷ラットは1度入った選択肢を記憶する方策によるのではなく（この点で、Olton, Becker, & Handelsmann (1979) の作業記憶仮説を支持する）、むしろ、特定の筋肉運動反応傾向によって目標箱に達する反応学習方策に従ったと考えられる。手掛学習課題における海馬損傷ラットは、適切な方策の利用が可能であり、反応学習方策は見られなかった。このように、被験体が課題の解決に最適な方策を用いることができない時には、それに代る別の方策に従って行動することを本結果は示唆している。

引用文献

- de Castro, J.M. 1974 A selective spatial deficit after fornicotomy in the rat. *Behavioral Biology*, **12**, 373-382.
- Douglas, R.J. 1967 The hippocampus and behavior. *Psychological Bulletin*, **67**, 416-442.
- Harley, C.W. 1979 Nonreversal and reversal shifts in the hippocampectomized rat. *Physiology and Behavior*, **22**, 1135-1139.
- Jarrard, L.E. 1978 Selective hippocampal lesions: Differential effects on performance by rats of a spatial task with preoperative versus postoperative training. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, **92**, 1119-1127.
- Jones, B., & Mishkin, M. 1972 Limbic lesions and the problems of stimulus-reinforcement associations. *Experimental Neurology*, **36**, 362-377.

³ 第1, 第2, 第3および第4選択反応が正反応となる確率は、各々、 $1/4$, $3/4 \times 1/3$, $2/4 \times 1/2$, $1/4 \times 1$ となり、どれも $1/4$ である。それで各々の正反応が生じた場合の誤反応数、0, 1, 2, 3 を $1/4$ 倍した値の合計 1.5 が誤反応数の期待値となる。

⁴ ステレオタイプ反応は固執的反応傾向を意味し、その限りで反応固執と同じ現象を記述したものであるが、従来、反応の固執はその説明概念としての反応禁止仮説と強く結びついており、本実験では、この説明概念から自由に固執的反応傾向を論じるためステレオタイプ反応を用いた。

- Kaada, B. R., Rasmussen, E. W., & Kveim, O. 1961 Effects of hippocampal lesions on maze learning and retention in rats. *Experimental Neurology*, **3**, 333-355.
- Kimble, D. 1968 The hippocampus and internal inhibition. *Psychological Bulletin*, **70**, 285-295.
- Kirk, R. E. 1968 *Experimental design: Procedures for the behavioral sciences*. Belmont: Brooks/Cole.
- Mahut, H. 1971 Spatial and object reversal learning in monkeys with partial temporal lobe ablations. *Neuropsychologia*, **9**, 409-424.
- Mahut, H. 1972 A selective spatial deficit in monkeys after transection of the fornix. *Neuropsychologia*, **10**, 65-74.
- Nadel, L., & O'Keefe, J. 1974 The hippocampus in pieces and patches: an essay on modes of explanation in physiological psychology. In Belairs, R., & Gray, E. G. (Eds.), *Essays on the nervous system: a Festschrift for Professor J. Z. Young*. Oxford: The Clarendon Press. Pp. 367-390.
- Niki, H. 1966 Response perseveration following the hippocampal ablation in rat. *Japanese Psychological Research*, **8**, 1-9.
- 岡市広成・斉藤喜人 1978 ラットの罰訓練における海馬損傷の効果 心理学研究, **49**, 215-221.
- O'Keefe, J., & Dostrovsky, J. 1971 The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat. *Brain Research*, **34**, 171-175.
- O'Keefe, J., & Nadel, L. 1978 *The hippocampus as a cognitive map*. Oxford: Clarendon Press.
- O'Keefe, J., Nadel, L., Keightley, S., & Kill, D. 1975 Fornix lesions selectively abolish place learning in the rat. *Experimental Neurology*, **48**, 152-166.
- Olton, D. S., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. 1979 Hippocampus, space, and memory. *The Behavioral and Brain Sciences*, **2**, 313-365.
- Olton, D. S., Branch, M., & Best, P. J. 1978 Spatial correlates of hippocampal unit activity. *Experimental Neurology*, **58**, 387-409.
- Olton, D. S., Walker, J. A., & Gage, F. H. 1978 Hippocampal connections and spatial discrimination. *Brain Research*, **139**, 295-308.
- Olton, D. S., & Werz, M. A. 1978 Hippocampal function and behavior: Spatial discrimination and response inhibition. *Physiology and Behavior*, **20**, 597-605.
- Plunkett, R. P., Faulds, B. D., & Albino, R. C. 1973 Place learning in hippocampectomized rats. *Bulletin of Psychonomic Society*, **2**, 79-80.
- Ranck, J. B. 1973 Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. I. Behavioral correlates and firing repertoires. *Experimental Neurology*, **41**, 461-531.
- Thomas, G. J. 1971 Maze retention by rats with hippocampal lesions and with fornixotomies. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **75**, 41-49.

—1981. 2. 6. 受稿, 1982. 1. 9. 受理—