鳥類における空間記憶と海馬

慶應義塾大学 渡辺茂¹

Spatial memory and hippocampus in aves

Shigeru Watanabe (Department of Psychology, Faculty of Letters, Keio University, Mita, Minato-ku, Tokyo 108-8345)

The avian hippocampus, that locates in the posterior part of dorsomedial telencephalon, is considered to be a mammalian hippocampus homologue. The studies of connection, distribution of transmitters, and development of the avian hippocampus all support the homology. Food storing birds have large capacity of spatial memory and have a big hippocampus in comparison to non-storing species. The food-storing birds do not have good memory in general but have good memory specialized to the spatial tasks. The correlation between the volume of the hippocampus and behavior other than food storing but needs spatial memory is also suggested. The hippocampal damages cause deficits in spatial learning especially those using a maze but do not impair non-spatial learning tasks. These studies suggest that the avian hippocampus share a similar function with the mammalian hippocampus, especially that of rodents.

Key words: hippocampus, spatial memory, brain size, birds.

脳と心の関係についての多くの情報が脳の一部が破壊された事例から得られる。現在では関心が機能的脳画像に移っているとはいえ、神経心理学における損傷研究の寄与は圧倒的である。損傷研究の基本的な論理は機能の喪失であるが、逆に傑出した機能をもつ脳の研究も考えられる。これが逆神経心理学といわれるもので、突出した能力をもつ動物の脳研究は逆神経心理学として脳と認知の関係についての情報を提供すると考えられる (Shettleworth, 1994)。鳥の空間記憶と海馬の関係が近年急速に注目されるようになった理由のひとつは、その研究が逆神経心理学としての可能性をもつからである。

海馬機能の考え方の方の一方の極は海馬が記憶一般に関係するというもので、他方の極は海馬はごく一部の記憶にのみ関与するというものである。このように海馬機能についての知見が分かれる理由のひとつは海馬損傷によって生じる典型的な症状が種によって異なるからである。鳥類海馬の構造は最近精力的に解明されつつあり、また、鳥類の一部がきわめて大きな空間記憶容量をもつこともわかってきた。本稿では、まず鳥類の空間記憶の研究を概観した後、海馬の体積と空間記

憶の相関研究、ついで損傷研究の格討により、海馬機能を比較神経認知科学的に論ずる。

鳥類の海馬

鳥類の海馬複合体と考えられる構造は大腦背内側部に位置するもので、発生的にも哺乳類海馬と同じ場所から発生している (Kaellen, 1962)。形態的には大腦の背側部は内側より外側に海馬 (hippocampus)、海馬傍部 (area parahippocampalis)、外背側皮質部 (corticoid dorsolateralis; CDL) に分けられる (Kappers, Huber, & Crosby, 1967; Kuhlenbeck, 1938)。伝達物質の分布からはさらに4 (Krebs, Erichsen, & Bingman, 1991) ないし6 (Erichsen, Bingman, & Krebs, 1991) に、細胞の形態からは五つに (Montagnese, Krebs, & Meyer, 1996) 分けられている。海馬は多くの感覚入力を受け (Casini, Bingman, & Bagnoli, 1986; Bingman, Casini, Nocjar, & Jones, 1994; Trotter, Reperant, & Miceli, 1995; Delius & Bennetto, 1972; Bradley, Davies, & Horn, 1985)、視床、中隔からの投射も受ける (Casini et al., 1986; Berk & Hawkin, 1985; Benowitz & Karten, 1976)。海馬からは視床下部、中隔、線条体 (Bons, Bouille, Bayle, & Assenmacher, 1976; Bouille, Raymond, & Bayle, 1977; Benowitz & Karten, 1976; Krayniak & Siegel, 1978; Szekely & Krebs, 1996) などへの投射が知られてい

¹ 本研究は文部省科学研究費補助金 09410028 によっている。また、原稿段階で南フロリダ大学の清水透博士に多くの助言を頂いた。

る。

これらの解剖学的な知見は哺乳類海馬と鳥類海馬の構造的類似性を示すが、両構造が相同であるかは議論が分かれる。相同の定義は共通祖先にさかのぼれることなので、哺乳類と鳥類が分岐する以前の原始爬虫類が海馬をもっていたことが示されないかぎり、系統発生的には相同関係が明らかにならない。

鳥類の空間記憶

ハイイロホシガラス (*Nucifraga columbiana*) は秋に33000もの餌の貯蔵をする (Tombback, 1978; Vander Wall, 1983)。コガラ (*Parus montanus*) は貯蔵した餌を2-3か月かけて回収するし (Brodin, 1994b)、放射性同位元素で餌にラベルをつけた実験によって貯蔵を行った個体が実際に餌を回収していることがわかった (Brodin & Ekman, 1994)。また、回収の際にはすでに回収してしまった場所を避ける (Shettleworth & Krebs, 1982; Sherry, 1984b)。Sherry (1984a) は餌を貯蔵する鳥が、貯蔵場所の記憶、すでに回収した場所の記憶、空だった場所の記憶、餌の種類の記憶、の四つの機能をもつとしている。

餌の貯蔵が知られているのはカラス科とシジュウカラ科の鳥であるが、これらの科は近縁関係ではなく、貯蔵行動は両科で独立に進化したものと考えられる。では、これらの種は(1)一般的に記憶がよいのか、(2)空間記憶が特化してすぐれているのか、それとも(3)餌の貯蔵にのみ特化した記憶をもつのか、という点を検討していこう。

カラス科

“貯蔵-回収”課題 餌貯蔵における空間記憶の基本的な実験方法は、被験体に実験室内の複数の隠し場所に餌を自由に貯蔵させ、一定時間後にその回収成績を調べるものである。一般的に実験室での回収成績は自然状態での成績より悪い (Bednekoff & Balda, 1997)。ハイイロホシガラスでは10日後でも貯蔵した餌の有意な回収が認められる (Kamil & Balda, 1985)。ハイイロホシガラスに岩や丸太といった手がかりのある部屋で餌を貯蔵させた後、それらの手がかりを移動すると回収は妨げられる (Vander Wall, 1982)。また、ハイイロホシガラスは大所的な餌場の位置の記憶だけでなく、餌場の中のどこに餌があるかという局所的な記憶もしている (Kamil, Balda, Olson, & Good, 1993)。さらに、ハイイロホシガラスの空間記憶では逆行抑制、順行抑制といった妨害効果が少ない (Bednekoff, Kamil, & Balda, 1997)。

一般的には自然状態での“貯蔵-回収”間の時間間隔は何日にもわたるが、ヒメコバシガラス (*Corvus caurinus*) は引き潮のときに貝、カニなどを内陸部に隠し、満ち潮のときに回収するという短期的な貯蔵を

行う (James & Verbeek, 1983)。

ハイイロホシガラス、アメリカカケス (*Aphelocoma coerulescens*)、マツカケス (*Gymnorhinus cyanocephala*) を比較した例では、アメリカカケスは7日後の回収において他の2種に劣っていた (Balda & Kamil, 1989)。Bednekoff, Balda, Kamil, & Hile (1997) は実験室の“貯蔵-回収”で、ハイイロホシガラスとマツカケスが10、60日後ではきわめて好成績であったが、150日、200日後になるとアメリカカケス、メキシコカケス (*Aphelocoma ultramarina*) と差がなかったとしている。Balda & Kamil (1992) はハイイロホシガラスについてさらに長期の実験を行い、182日から285日の間に忘却が生ずるとしている。なお、カケスでも貯蔵後6か月以上経ってからの回収が知られている (Bossoma, 1979)。

自然状態での餌の貯蔵では、当然他の個体による窃取も考えられる。マツカケスを他個体と一緒にして他個体の貯蔵行動がよく観察できるようにすると他個体が貯蔵した餌も回収する (Bednekoff & Balda, 1996)。

放射迷路類似課題 齧歯類の実験でよく用いられる放射迷路類似の空間記憶課題の実験も行なわれている。この課題では、すでに餌を食べてしまった場所を避ける行動によって記憶を評価する。8個の餌場所のうち4か所で餌を食べさせた後、遅延時間を入れてから摂食を継続させ、すでに食べた場所を避けるかをテストすると、ハイイロホシガラスは6時間の遅延後には記憶保持がみられなかった (Balda & Kamil, 1988)。またカラス科内ではハイイロホシガラス、マツカケス、アメリカカケス、メキシコカケスの順に記憶保持が認められ、24時間後にも保持を示したのはハイイロホシガラスのみであった (Kamil, Balda, & Olson, 1994)。貯蔵した餌への依存度はハイイロホシガラス、マツカケスが高く、メキシコカケス、アメリカカケスはあまり高くない。したがって、この実験結果はカラス科内での空間記憶がおおむね貯蔵餌への依存度に相関していることを示す。形態的にもハイイロホシガラスとマツカケスは嘴が種を集めるように特化しており、また羽も貯蔵のために速く飛べるように特化している (Vander Wall & Balda, 1981)。放射迷路類似課題の結果は“貯蔵-回収”課題と比較すると保持時間が著しく短い。原因としては第一に“貯蔵-回収”課題は貯蔵した場所と回収する場所が一致しているのに対し、放射迷路類似課題はwin-shiftの方略が要求されること、第二に前者は貯蔵という自分の行動が先行する課題であるという点が考えられる。

オペラント課題 条件づけによる空間遅延見本合せでは、ハイイロホシガラスが60秒までの保持ができるのに対し、アメリカカケスは20秒まで、ハトは15秒までである (Olson, 1991)。Olson, Kamil, Balda, & Nims (1995) は4種での遅延非見本合せを用いて空

間記憶と色記憶保持時間を示し、メキシコカケス、ハイイロホシガラス、アメリカカケスが続くことを報告した。一方、空間記憶ではハイイロホシガラスが他の3種より長い保持期間を示した。またハイイロホシガラスを除く餌貯蔵への依存度の低い3種では空間記憶が15秒程度であるのに色記憶はより長い保持(20—50秒)を示していた。したがって色記憶では貯蔵依存度との関係は認められない。これらの結果をみると、(1)貯蔵種が空間記憶にすぐれており、(2)空間記憶と色記憶の乖離がみられる。つまり貯蔵種は記憶一般にすぐれている訳ではない。また、オペラント課題での記憶は放射迷路類似課題での記憶と同様に、“貯蔵-回収”課題での記憶保持時間よりかなり短い。この原因としては、貯蔵種の空間記憶が“貯蔵-回収”という一連の行動に特化しているためとも考えられる。また、オペラント課題では同じ位置のキイが繰り返し強化に結びついたり、そうでなかったりするので干渉効果が起きることも指摘できる。さらに、オペラント箱内のキイの位置はいわば視野内の局所的位置の弁別であり、体の移動をとまなう大所的場所の弁別とは異なることも指摘できる。

以上カラスの研究を総括すると、貯蔵記憶は記憶一般とは乖離して特殊化したものであることが示唆されよう。

シジュウカラ科

ハシブトガラ (*Parus palustris*) の野外調査では貯蔵された餌は6週間以内に急速に消失し、それ以降はあまりなくならないので (Brodin, 1994a), 記憶保持は6週間以内と考えられる。貯蔵から回収までの時間には種差があり、ハシブトガラは通常数時間から数日で餌を回収するが、コガラは数週間から数か月後に回収する。しかし、保持期間が2—3日でも17日でも実験室的には成績に種差はなかった (Healy & Suhonen, 1996)。

ハシブトガラははじめは餌場から離れた場所に種子を貯蔵し、十分な貯蔵をした後、餌場の近くに貯蔵する (Sherry, Avery, & Stevens, 1982)。アメリカコガラ (*Parus atricapillus*) は特定の方向にまとまりをもって種子を貯蔵し、(Barnea & Nottebohm, 1995)、コガラでは個体によって樹のどのくらいの高さに貯蔵するかが決まっている (Brodin, 1994a)。これらの行動は貯蔵場所の効率的な記録に役立っていると考えられる。

“貯蔵-回収”課題 シジュウカラ科においても実験室では記憶保持が自然状態より短いことが示されている。ハシブトガラに97か所のうちの12か所に種を貯蔵させ、2—3時間後に回収率を調べたところ、およそ65%だった (Shettleworth & Krebs, 1982)。60か所中の6か所に貯蔵する課題では1.5時間から2時間後

にアメリカコガラ、ヒガラ (*Parus ater*) は偶然水準以上に回収したが、6時間後では記憶保持がみられなかった。

“視認-回収”課題 空間記憶の研究には“視認-回収”(ウインドウショッピング)とよばれる課題も使われている (Shettleworth & Krebs, 1986)。これは部屋のなかに実験者が餌を配置して被験体に提示するが、そのときは透明な蓋をして食べられないようにしておき、一定の遅延時間後に被験体はその餌を回収するかを調べるものである。もし餌貯蔵の空間記憶が貯蔵という先行する行動に依存しているならば、“視認-回収”で調べられた記憶は通常の“貯蔵-回収”での記憶とは異なると考えられる。ヒガラとアメリカコガラの実験結果では“貯蔵-回収”と“視認-回収”の差はなかった (Shettleworth, Krebs, Healy, & Thomas, 1990)。このことは、貯蔵行動の発現が貯蔵種の空間記憶にかならずしも必要でないことを示す。アメリカコガラは28日後でも餌の場所を覚えているが、56日あるいは85日後では偶然水準になる (Hitchcock & Sherry, 1990)。なお、60か所の餌場の7か所に餌があるという“視認-回収”課題においても貯蔵種であるヒガラは非貯蔵種のシジュウカラよりもすぐれていた (Krebs, Healy, & Shettleworth, 1990)。“視認-回収”課題において、餌の場所に色や模様の視覚手がかりを付加すると、貯蔵種であるアメリカコガラは空間手がかりを使うのに対し、非貯蔵種であるユキヒメドリ (*Junco hyemalis*) は空間手がかりと視覚手がかりの両方を使う (Brodbeck, 1994)。類似の結果は遅延見本合せでも得られている (Brodbeck & Shettleworth, 1995)。

放射迷路類似課題 オープン・フィールドでの放射迷路類似課題の学習と最終成績では貯蔵種のハシブトガラ、ヒガラと、非貯蔵種のアオガラ (*Parus caeruleus*)、シジュウカラ (*Parus major*) で差はなかったが、アオカワラヒワ (*Carduelis choris*) はやや劣った (Hilton & Krebs, 1990)。4か所の餌場選択後に遅延時間を入れて8か所からの選択をテストすると、貯蔵習性のあるハシブトガラ、ヒガラでは24時間後の保持が偶然水準以上であったが、貯蔵習性のないアオガラ、シジュウカラ、アオカワラヒワでは偶然水準にとどまった (Hilton & Krebs, 1990)。

“摂食-中断”課題 以上の結果はシジュウカラ科内での貯蔵習性の有無による種差を示唆するが、種差を認めなかったという報告もある。8か所のうちの1か所でピーナッツを半分だけ食べさせ、保持時間後にその場所に残りを食べるかどうかという“摂食-中断”課題を用いると、24時間後のテストではハシブトガラ、アオガラどちらの種でも正しく前の場所にもどる個体があったが、どちらの種でも時間とともに成績は悪くなり、種差は明白には認められなかった (Healy

& Krebs, 1992a). アメリカコガラに空間的な手がかりが何もない部屋で“摂食-中断”課題を行わせると、5分後では正しくもどるが、90分後では偶然水準になる。しかし、部屋の中に空間認知の手がかりになる樹やポスターを置くと、90分後でも正しくもどれた (Crystal & Shettleworth, 1994)。“摂食-中断”課題は遅延時間つきの放射迷路類似課題とは異なり win-stay 型の方略が求められる。アメリカコガラに“摂食-中断”課題で3試行連続して摂食試行をさせた後、中断を入れると第1, 3試行の位置の記憶がよく、系列位置効果を示す (Crystal & Shettleworth, 1994)。また、試行ごとに違う位置と給餌器の組合せで訓練したほうがそうでない場合より成績がよい (Brodbeck, Burack, & Shettleworth, 1992)。

オペラント課題 Healy & Krebs (1992b) は遅延見本合せをハシプトガラとシジュウカラで比較し、種差を認めなかった。視覚刺激と位置 (4か所) の手がかりがある遅延見本合せ課題で貯蔵種であるハシプトガラ、カケスと非貯蔵種のアオガラ、ニシコクマルガラス (*Corvus monedula*) を比較すると、差はなかったが、貯蔵種は位置情報を優先していた (Clayton & Krebs, 1994b)。

カラス科とシジュウカラ科の結果を比較すると、カラス科のほうで貯蔵習性に依存した種差がよりよく認められている。しかし、カラス科の実験に用いられた種が極端な貯蔵依存種を含んでいるのに対し、シジュウカラ科の実験では用いられている種が限られており、カラス科とシジュウカラ科との見かけ上の差は被験体として選ばれた種によるものである可能性がある (Shettleworth, 1994)。また、カラス科のほうが科内の放散が大きいので種差が出やすいことも指摘されよう。

ハト

ハトは特殊な条件下ではある種の餌の貯蔵をするが (Wakita, Kawamura, & Watanabe, 1994)、自然状態で餌を貯蔵する習性があるわけではない。

放射迷路課題 Bond, Cook, & Lamb (1981) はハトの放射迷路での空間記憶の保持がラットより悪いことを述べた。ハトの視覚弁別の記憶はすぐれているので (Von Fersen & Delius, 1989)、ハトは視覚記憶に特化しているとも考えられる。しかし、ハトの放射迷路での成績がラットと変わらないという報告もある (Roberts & Van Veldhuizen, 1985; Spetch & Edwards, 1986)。8か所の採餌場所があるオープンフィールドでの放射状迷路類似課題では、ランドマークを動かさない場合のほうが毎日ランドマークの位置を変更する場合より成績がよい (Spetch & Honig, 1988)。また、4か所の採餌場所で餌を食べた後に遅延を入れると、

その作業記憶は32分後では保たれているが、2時間後には有意に低下する (Spetch & Honig, 1988)。

オペラント課題 Wilkie & Summers (1982) はキイの位置の遅延見本合せでハトの記憶の保持時間が8秒程度ときわめて短いことを報告している。また、色よりも位置の見本合せのほうが成績がよい (Wilkie, Jacobs, & Takai, 1985)。オペラント箱で五つのキイのうちまだついていないキイをつつく課題では1時間の保持時間後でも充分記憶があった (Zentall, Steirn, & Jackson-Smith, 1990)。大きな実験箱でのVIスケジュール訓練をうけたキイの位置の記憶は4時間後でも保たれているし (Willson & Wilkie, 1991)、16分の短い訓練でも四つのキイのどれが強化されるキイであるかは72時間後でも記憶している (Willson & Wilkie, 1993)。さらに四つのキイを継時的に提示しても、強化されたキイの記憶は24時間後でも認められる (Wilkie & Willson, 1995)。さらに、9個のキイの位置弁別は30日後でもよく保たれている (Wilkie & Willson, 1989)。また、T迷路での遅延交替反応では16分の遅延でも可能である (Olson & Maki, 1983; Wilkie, Spetch, & Chew, 1981)。大きな実験箱で視覚手がかりがある場合は空間位置よりも視覚手がかりを利用するが (Kelly, Spetch, & Heth, 1998)。それぞれの手がかりが単独で提示されると空間手がかりと視覚手がかりの両方を用いることができる (Spetch & Edwards, 1988)。

海馬体積と空間記憶

次に空間記憶と海馬について、海馬の体積と記憶容量の関係を調べてみよう。

種差

もし、海馬体積が空間記憶と関係があるなら、当然、貯蔵種とそうでない種では海馬体積が違うはずである。Krebs, Sherry, Healy, Perry, & Vaccarino (1989) は35種のスズメ目 (passerine) の海馬体積を調べ、その大きさと餌貯蔵とが相関することを報告した。彼らは他の社会行動、渡り、餌、発達、生息圏なども検討したが、海馬体積との関係は認められなかった。北米の3科 (シジュウカラ、ゴシユウカラ、カラス) の餌を貯蔵するスズメ目の海馬は、同じスズメ目で貯蔵をしない10科の鳥の体重、脳の大きさから推定される海馬体積のおよそ2倍である (Sherry, Vaccarino, Buckenham, & Herz, 1989)。餌を貯蔵する科同士は近縁でないから、大きな海馬はこれらの鳥の進化の過程で収斂したものであろう。アメリカコガラ、シロガオエボシガラ (*Parus wollweberi*)、メキシココガラを比較すると、もっとも貯蔵性の高いアメリカコガラがもっとも大きな海馬をもつ (Hampton, Sherry, Shettleworth, Khurgel, & Ivy, 1995)。例外はマ

ツカケスで貯蔵種であるにもかかわらず海馬が小さい (Basil, Kamil, Balda, & Fite, 1996). シジュウカラ科の6種で調べた例でも貯蔵習性の強いコガラが一番海馬が大きく、次に貯蔵習性の強いアメリカコガラ、ハシブトガラ、ヒガラがそれにつき、貯蔵習性のないアオガラ、シジュウカラでは海馬は小さい (Healy & Krebs, 1996).

Clayton (1995a) は前交連を境にして海馬を吻側と尾側に分け、貯蔵種であるハシブトガラと非貯蔵種であるアオガラの海馬の大きさの差が吻側でより大きいことを認めた。また Krebs (1990) は海馬-中隔路も貯蔵種では大きくなっているとしている。さらに、貯蔵種であるハシブトガラ、カササギ (*Pica pica*) の内側海馬では非貯蔵種であるシジュウカラ、ニシコクマルガラスの海馬よりカルビジン免疫反応を示す細胞が多い (Montagnese, Krebs, Szekely, & Csillag, 1993). ハシブトガラとシジュウカラはシジュウカラ科に属するが、カササギ、ニシコクマルガラスはカラス科に属することから、ハシブトガラとカササギの類似性は空間記憶による収斂であると考えられる。

貯蔵と海馬体積に一定の関係が認められない場合もある。Volman, Grubb, & Schmett (1997) は餌を広く貯蔵するシマセグ (*Melanerpes carolinus*) の海馬は貯蔵しないズアカキツツキ (*Melanerpes erythrocephalus*) の海馬より大きいことを発見したが、同時に餌を貯蔵しないセジロアカゲラ (*Picoides villosus*)、セジロコゲラ (*Picoides pubescens*) も貯蔵種と同じような大きさの海馬をもつことを報告している。したがって、これらの種では餌貯蔵以外の空間記憶の必要性があったと考えられるが、実際にそれがなんであるのかは明らかにされていない。

海馬体積の季節変動

餌の貯蔵はいつも行われるわけではない。アメリカコガラの海馬は10月にもっとも大きくなる (Smulders, Sasson, & DeVoogd, 1995). また、アメリカコガラの海馬での神経発生は秋にもっとも活発である (Barnea & Nottebohm, 1994). 貯蔵行動は日照時間を短くすることによって促進されるが (Shettleworth, Hampton, & Westwood, 1995), 照明時間を変えてアメリカコガラを飼育しても海馬体積の変化が認められなかった (Krebs, Clayton, Hampton, & Shettleworth, 1995).

発達

貯蔵は当然巣立ちしてから必要とされる機能であるので、ヒナの空間記憶は、少なくとも餌貯蔵に関しては、必要ではない。ハシブトガラは自分で採餌するようになると貯蔵-回収を始めるが、その精度には経験と成熟の両方が関与している (Clayton, 1992, 1994).

Healy, Clayton, & Krebs (1994) は貯蔵種のハシブトガラと非貯蔵種のアオガラの海馬の発達を比較し、ヒナでは両種に差がないことを認めた。ハシブトガラでは巣立ち前と成鳥で海馬の大きさが変化するが、アオガラでは成鳥と巣立ち前で差がない。つまり、アオガラはある時期に海馬の発達が止まる。同じように、カササギ (貯蔵種) とニシコクマルガラス (非貯蔵種) の海馬を成鳥で比較すると前者のほうが大きい。25日齢までは両種に差が認められない (Healy & Krebs, 1993). カササギでは幼鳥と成鳥では海馬の大きさに差がみられるが、ニシコクマルガラスでは幼鳥-成鳥差はない。これはニシコクマルガラスでは年齢にしたがって海馬の細胞密度が減少するためと考えられる。

さらにハシブトガラに孵化後35日から貯蔵経験をさせるとそうでない場合より海馬が大きくなる (Clayton & Krebs, 1994a; Clayton, 1995c, 1996). 他の部位ではこのような経験による変化はなかった。また、貯蔵と回収の経験をさせると、そうでない場合より細胞増殖率が高くなる (Patel, Clayton, & Krebs, 1997b). “摂食-中断”課題の経験によってハシブトガラの海馬は大きくなるが、アオガラでは大きくならない (Clayton, 1995b). これらは経験による海馬体積の増大を示唆するが、コガラ (*Parus montanus*) では貯蔵経験が海馬の大きさに影響を与えなかった (Cristol, 1996). ただし、この研究では成鳥が使われており、すでに十分な貯蔵経験を経ているためかもしれない。

餌貯蔵以外の空間記憶と海馬

托卵は当然メスのみの行動であるので海馬の性差が予測される。コウウチョウ (*Monothrus ater*) のメスは托卵ができそうな巣を探索して数日後に実際に卵を産む。この種ではメスの海馬が体積でも脳に対する比率でもオスより大きい (Sherry, Forbes, Khurgel, & Ivy, 1993). 同じムドリモドキ科に属するが托卵をしないハゴロモガラス (*Agelaius phoeniceus*) やオオクロムドリモドキ (*Quiscalus quiscula*) ではこのような性差は認められない。また、餌の貯蔵のように雌雄差のない行動を示す種 (アメリカコガラ) では海馬に性差は認められない (Petersen & Sherry, 1996).

渡りも空間記憶を必要とすると考えられるが、渡り鳥とそうでない鳥での海馬体積の差は今のところ認められない (Healy, Krebs, & Gwinner, 1991). しかし、ハイイロガン (*Anser anser*) とガチョウの海馬を比較すると、ガチョウの海馬は31パーセントも小さくなっており (Ebinger & Loehmer, 1987), これは渡りの喪失と関係するかもしれない。欧州からアフリカへ渡りをするニワムシクイ (*Sylvia borin*) の海馬を、渡り経験のない個体とある個体で比較すると、渡り経

験のある個体のほうが大きく、類縁種で渡りをしないクロガシラムシクイ (*Sylvia melanocephala*) では海馬体積の年齢差が認められない (Healy, Gwinner, & Krebs, 1994)。

Rehaemper, Haase, & Frahm (1988) は通信のための品種であるデンショバトの海馬が観賞用のクジャクバトやストラッサーよりも発達していることを示した。鳥類海馬スライスでの長期増強 (long term potentiation: LTP) が知られているが (Wieraszko & Ball, 1991), NMDA の拮抗薬はハト (White Carnoux) の海馬スライスの LTP を阻害しない (Wieraszko & Ball, 1993)。しかし、デンショバトの海馬スライスの LTP は NMDA 受容体拮抗薬で拮抗される (Shapiro & Wietaszko, 1996)。

コシジロウミツバメ (*Oceanodroma leucorhoa*) は密度の高いコロニーで繁殖し、夜行性である。その海馬/大脳比は貯蔵性の鳥と非貯蔵性の鳥の間になる (Abbott, Walsh, Storey, Stenhouse, & Harley, 1999)。また近縁種で崖で密度の低いコロニーをつくるフルマカモメ (*Fulmaris glacialis*) では海馬/大脳比は非貯蔵種の範囲内なので、コシジロウミツバメの大きな海馬は複雑な帰巣に関係しているかもしれない。

海馬体積はどのように評価されるべきか

さて、これらの海馬体積の研究には二つの基本的な問題がある。ひとつの問題は海馬の同定の問題である。体積研究はほとんどニッスル染色に依存しているが、海馬吻側境界の判定は形態的には難しい。したがって、今後は免疫染色を組み合わせた海馬領域の同定にもとづく評価が必要になろう。もうひとつの問題は体積が必ずしも細胞数や回路の複雑さを意味しないという問題である。脳構造は電算機よりは素材 (つまり神経細胞) による集積空間の制限をうけるが、体積だけの測定では、細胞密度やシナプスの複雑さを評価できない。今後はこれらの詳細な評価と記憶との関係が調べられなくてはならないだろう。

海馬損傷実験

Krushinskaya (1966) はホシガラス (*Nucifraga caryocatactes*) の海馬損傷により餌の回収が悪くなることを報告している。また、アメリカコガラでも貯蔵-回収課題で海馬損傷の効果が認められている (Sherry & Vaccarino, 1989)。30 分の遅延時間もある“摂食-中断”法で、キンカチョウの海馬損傷による空間記憶の障害が、同種の胚の海馬組織の移植によって改善されるという興味深い報告がある (Patel, Clayton, & Krebs, 1997a)。ただし、移植によって線維連絡が完全に復元されたとは考えられない。また、移植の効果は他の大脳組織の移植ではみられず、また色手がかりのある場合には損傷効果そのものがみられ

ない。

スケジュール統制行動

オペラント課題での海馬損傷実験はハトを中心に行われているが、その結果は必ずしも一致していない。また、哺乳類での結果とも必ずしも一致しない。Reilly & Good (1987) は DRL 下の強化数が海馬損傷によって増加することを報告しているが、Reilly & Good (1989) では逆に反応数増加による DRL 統制行動への障害を報告している。著者の研究でも海馬損傷はハトの DRL 統制行動に明白な効果をあたえない (Watanabe, 1998)。したがってハトの DRL 統制行動に対する海馬損傷の効果ははっきりしないが、哺乳類では一般的に障害が認められている (Gray & McNaughton, 1983)。

空間的遅延見本合せ

この課題への損傷効果は種に依存する。Good & Macphail (1994b) はハトで遅延時間増大にともなう損傷効果を報告しているが、彼らのデータを詳細に検討すると決定的な障害が起きたとはいいがたい。我々の研究室ではハトで 8 個の LED の位置の空間的遅延見本合せを行い、8 秒遅延後にも記憶痕跡があるという知見を得たが、海馬損傷は効果をもたなかった (Furuya, Hori, & Watanabe, 1995)。しかし、海馬損傷による障害の報告されている種もある。アメリカコガラ (貯蔵種) はユキヒメドリ (非貯蔵種) より空間的遅延非見本合せの成績がよいが、海馬損傷はどちらの種でも障害を起し、また、空間見本合せでも両種とも海馬損傷による障害を示す (Hampton & Shettleworth, 1996a, b)。

遅延交替反応

遅延交替反応での海馬損傷の効果はハトでははっきりしないが (Reilly & Good, 1987; Watanabe, 1998)、アメリカコガラ、ユキヒメドリともに海馬損傷によって、0 秒の遅延でも、成績はほぼ偶然水準に低下する (Hampton & Shettleworth, 1996a)。

視覚弁別

視覚弁別課題ではほとんど海馬損傷の効果はみられない。ハトの視力 (Bingman & Hodos, 1992)、色遅延見本合せ (Good & Macphail, 1994b; Colombo, Cawley, & Broadbent, 1997a)、アメリカコガラとユキヒメドリの色遅延見本合せ (Hampton & Shettleworth, 1996b)、いずれも損傷の効果はない。唯一の例外は Sahgal (1984) のものであるが、この課題は遅延見本合せと条件性位置弁別を組み合わせた複雑なものであり、結果も明白でない。ハトの色見本合せではスコブラミン投与が用量依存的に障害を起している

(Santi, Hanemaayer, & Reason, 1987).

ハトに24枚のスライドを見せ、初めて見るスライドに対する課題でも海馬損傷は影響を与えない (Good & Macphail, 1994a). また、6種類の視覚弁別課題を同時に訓練する課題でも海馬損傷の効果はみられない (Colombo, Cawley, & Broadbent, 1997b). しかし、このような並列訓練は海馬損傷で障害されることはサルでも (Alvarez, Zola-Morgan, & Squire, 1995; Moss, Mahut, & Zola-Morgan, 1981), ラットでも (Aggleton, Kentridge, & Sembi, 1991) 知られている.

色弁別の逆転学習でも、やはり障害はみられない (Reilly & Good, 1987). Stettner & Schultz (1967) は縦横弁別の逆転に対する効果を認めているが、これは実際には高線条体との複合損傷であり、海馬のみの効果とはいえない.

自動反応形成

オペラント箱の課題で一貫して損傷効果が報告されているのは自動反応形成である (Reilly & Good, 1989; Good & Honey, 1991; Good & Macphail, 1994b). それらの結果を検討すると海馬損傷を受けたハトはまったくキイをつつけないわけではなく、その頻度が低下していることがわかる. また、損傷効果はオペラント随伴性を加えることによって低減する (Reilly & Good, 1989). Watanabe (1999) は自動弁別形成を用いて、二つのキイによる空間弁別の形成は海馬損傷によって著しく障害されるが、単一キイによる色自動弁別形成はまったく障害されないという知見を得ている. 空間自動弁別形成後に海馬損傷を行うとその保持に影響がみられないので、海馬は空間記憶の獲得に関与していると思われる.

連合学習

連合学習については Good & Macphail (1994a) が隠蔽効果 (overshadowing), ブロッキング (blocking) には損傷による変化がみられないが、潜在制止には障害があるとしている. 潜在制止の障害はラットの結果とも一致するが (Kaye & Pearce, 1987), ラットでは隠蔽効果 (Richert, Lordon, Dawson, Smyly, & Callahan, 1979), ブロッキング効果 (Richert, Bennet, Lane, & French, 1978) にも障害が起きる. ただし, Garrud, Rawlins, Mackintosh, Goodall, Cotton, & Feldon (1984) は海馬損傷ラットで隠蔽, ブロッキングともに認められるとしている. また, ラットでは、海馬損傷によって対連合学習に障害が起きるが (Bunsey & Eichenbaum, 1993), ハトに刺激 A-B, B-A, C-D, D-C, E-F, F-E の継時的組合せは強化されるが、それ以外の対 (たとえば A-C など) は強化されないという訓練をすると、海馬と海馬傍部の複合損傷は障害を起こさない (Bingman, Strasser, Baker, &

Riters, 1998).

迷路課題

T 迷路や Y 迷路での実験は比較的安定した海馬損傷の効果を示している. 視覚弁別ではオペラント箱と同様に損傷効果は認められない (Gagliardo, Mazzotto, & Divac, 1997), 逆転学習でも効果はないが (Good, 1987), 空間課題では左右弁別の逆転課題 (Good, 1987), 遅延交替反応 (Gagliardo et al., 1997; Reilly & Good, 1987) とともに障害が認められる. ただし、迷路課題で用いられる遅延時間 (15-30 秒) はオペラント箱での遅延時間より長い. 色を手がかりとする条件性位置弁別も障害される (Good, 1987).

放射迷路類似課題と水迷路類似課題

Colombo et al. (1997b) は8か所の餌場のあるオープンフィールドで放射迷路に類似した課題を訓練し、海馬損傷によってその課題習得が著しく遅くなることを報告している. Fremouw, Jackson-Smith, & Kesner (1997) は円形オープンフィールド内に餌の隠された場所があるという水迷路類似の課題で海馬損傷によって反応時間が増大することを認めたが、80試行後には正常群と差がなくなった. このような改善は海馬損傷後のラットでも認められているが、ラットでは統制群との差はなくなる (Morris, Garrud, Rawlins, & O'Keefe, 1982). このような課題に視覚的手がかりが付加されるとハト海馬損傷の効果はなくなる (Strasser & Bingman, 1997). 屋外の実験場で太陽の位置を手がかりとして餌場の位置弁別をさせると、実験時刻の変化に応じた太陽の位置にもとづく弁別行動を示す. この課題も海馬損傷で障害されるが、新線条体損傷では障害されない (Bingman & Jones, 1994).

帰巢

Bingman, Bagnoli, Ioale, & Casini (1984) は海馬損傷の帰巢に対する効果を検討した. 帰巢には二つの指標がある. ひとつは放鳥地で、鳥が飛んでいく方向であり (定位), もうひとつは帰巢までに要する時間である. Bingman et al. の実験では海馬損傷は帰巢経験のある成鳥の定位は障害しなかったが、損傷個体28個体中2個体しか帰巢できなかった. 海馬損傷は巣から800メートルの距離からの放鳥でも障害がみられたので視覚による帰巢も障害しているが、ハトが損傷前に巣の目標となるものの視認の経験があると帰巢が可能であった (Bingman, Ioale, Casini, & Bagnoli, 1985). また、帰巢障害は損傷後1年でも回復しない (Bingman, Ioale, Casini, & Bagnoli, 1988a).

帰巢経験のないハトでは海馬損傷はより強い障害を起こす. 孵化後4週の幼鳥時に損傷すると、成鳥になっても新しい場所からの放鳥では障害を示した

(Bingman, Ioale, Casini, & Bagnoli, 1990). さらに、メリーランドで損傷を受けた個体をオハイオに運んで帰巣を調べると定位においても障害がみられる (Bingman & Yates, 1992). また、損傷個体の帰巣を追跡した実験では、正常個体に比べて航路をしばしば変更することがみられた (Bingman et al., 1990).

スコポラミン投与は短い距離からの帰巣を障害する (Kohler, Ritters, Chaves, & Bingman, 1996). 一般に同じ放鳥地から2回帰巣を行わせると、2回目には帰巣成績が向上するが、NMDA 受容体拮抗薬である MK801 (0.1 mg/kg) 投与はこの向上を障害した (Ritters & Bingman, 1994). これは放射迷路での知見と一致する (Meehan, 1996). これらの研究を総括すると帰巣における海馬の機能は地図獲得機能であることをうかがわせる. 海馬損傷後も熟知した目印を使った帰巣ができるようになるが、時間を6時間遅らせて太陽コンパスの位置をずらすと、正常のハトでは普通に帰巣できたが、損傷個体は帰巣が障害された. このことは損傷個体が太陽の特別の位置を手がかりにしていることを示す (Gagliardo, Ioale, & Bingman, 1999). 海馬損傷後の障害は定位よりも帰巣までの所要時間で顕著であり (Bingman, Ioale, Casini, & Bagnoli, 1988b), このことは障害が視覚的空間記憶によるものであることを示唆する. ハトの帰巣には嗅覚が大きな手がかりになっているが (Papi, 1990; Papi & Casini, 1990; Wallraff, 1990), 海馬は視覚的に熟知した目印による帰巣に関係すると考えられている (Casini, Fontanesi, Bingman, Jones, Gagliardo, Ioale, & Bagnoli, 1997).

ま と め

以上の研究から、(1)鳥類の空間記憶容量と海馬体積には一定の関係がみられること、(2)海馬損傷は空間記憶を選択的に障害すること、が明らかになった. しかし、ハトのオペラント箱内での空間記憶は必ずしもすべて障害されるわけではない. これは餌の貯蔵のような動物の位置の移動をともなう空間認知とオペラント箱のパネルのような限られた空間内での認知とはその機構が異なることを示唆する. また、鳥類海馬の機能は齧歯類海馬の機能と重なるが、まったく同じではないことも明らかのように思う. 今後はさらに、爬虫類、魚類の海馬機能との比較により、この構造がどのような行動と関連して進化してきたのかが明らかになるう.

文 献

Abbott, M. L., Walsh, C. J., Storey, A., Stenhouse, I. J., & Harley, C. W. 1999 Hippocampal volume is related to complexity of nesting habitat in Leach's

- storm-petrel, a nocturnal Procellariiform seabird. *Brain, Behavior and Evolution*, **53**, 271-276.
- Aggleton, J. P., Kentridge, R. W., & Sembi, S. 1991 Lesions of the fornix but not the amygdala impair the acquisition of concurrent discrimination by rats. *Behavioral Brain Research*, **48**, 103-112.
- Alvarez, P., Zola-Morgan, S., & Squire, L. R. 1995 Damage limited to the hippocampus region produces long-lasting memory impairment in monkeys. *Journal of Neuroscience*, **15**, 3796-3807.
- Balda, R. P., & Kamil, A. C. 1988 The spatial memory of Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*) in an analogue of the radial arm maze. *Animal Learning and Behavior*, **16**, 116-122.
- Balda, R. P., & Kamil, A. C. 1989 A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour*, **38**, 486-495.
- Balda, R. P., & Kamil, A. C. 1992 Long-term spatial memory in Clark's nutcracker, *Nucifraga columbiana*. *Animal Behaviour*, **44**, 761-769.
- Barnea, A., & Nottebohm, F. 1994 Seasonal recruitment of hippocampal neurons in adult free-ranging black-capped chickadees. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **91**, 11217-11221.
- Barnea, A., & Nottebohm, F. 1995 Patterns of food storing by black-capped chickadees suggest a mnemonic hypothesis. *Animal Behaviour*, **49**, 1161-1176.
- Basil, J. A., Kamil, A. C., Balda, R. P., & Fite, K. V. 1996 Differences in hippocampal volume among food-storing corvids. *Brain, Behavior and Evolution*, **47**, 156-164.
- Bednekoff, P. A., & Balda, R. P. 1996 Social caching and observational spatial memory in pinyon jays. *Behaviour*, **133**, 807-826.
- Bednekoff, P. A., & Balda, R. P. 1997 Clark's nutcracker spatial memory: Many errors might not due to forgetting. *Animal Behaviour*, **54**, 691-698.
- Bednekoff, P. A., Balda, R. P., Kamil, A. C., & Hile, A. G. 1997 Long-term spatial memory in four seed-caching corvid species. *Animal Behaviour*, **53**, 335-341.
- Bednekoff, P. A., Kamil, A., & Balda, R. P. 1997 Clark's nutcracker (Aves: Corvidae) spatial memory: Interference effects on cache recovery performance? *Ethology*, **103**, 554-565.
- Benowitz, L. I., & Karten, H. J. 1976 The tractus infundibullianus and other afferent to the parahippocampal region of the pigeon. *Brain Research*, **102**, 174-180.
- Berk, M. L., & Hawkin, R. F. 1985 Ascending projections of the mammillary region in the pigeons: Emphasis on telencephalic connections. *Journal of Comparative Neurology*, **239**, 330-340.
- Bingman, V. P., & Hodos, W. 1992 Visual performance of pigeons following hippocampal lesions. *Behavioral Brain Research*, **51**, 203-209.

- Bingman, V. P., & Jones, T.-J. 1994 Sun campus-based spatial learning impaired in homing pigeons with hippocampal lesions. *Journal of Neuroscience*, **14**, 6687-6694.
- Bingman, V. P., & Yates, G. 1992 Hippocampal lesions impair navigational learning in experienced homing pigeons. *Behavioral Neuroscience*, **106**, 229-232.
- Bingman, V. P., Bagnoli, P., Ioale, P., & Casini, G. 1984 Homing behavior of pigeons after telencephalic ablations. *Brain Behavior and Evolution*, **24**, 94-108.
- Bingman, V. P., Casini, G., Nocjar, C., & Jones, T.-J. 1994 Connections of the piriform cortex in homing pigeons (*Columba livia*) studies with fast blue and WGA-HRP. *Brain Behavior and Evolution*, **43**, 206-218.
- Bingman, V. P., Ioale, P., Casini, G., & Bagnoli, P. 1985 Dorsomedial forebrain ablation and home loft association behavior in homing pigeons. *Brain Behavior and Evolution*, **26**, 1-9.
- Bingman, V. P., Ioale, P., Casini, G., & Bagnoli, P. 1988a Hippocampal ablated homing pigeons show a persistent impairment in the time taken to return home. *Journal of Comparative Physiology, A*, **163**, 559-563.
- Bingman, V. P., Ioale, P., Casini, G., & Bagnoli, P. 1988b Unimpaired acquisition of spatial reference memory, but impaired homing performance in hippocampal-ablated pigeons. *Behavioural Brain Research*, **27**, 179-187.
- Bingman, V. P., Ioale, P., Casini, G., & Bagnoli, P. 1990 The Avian hippocampus: Evidence for a role in the development of the homing pigeon navigation map. *Behavioral Neuroscience*, **104**, 906-911.
- Bingman, V. P., Strasser, R., Baker, C., & Ritters, L. V. 1998 Paired-associate learning is unaffected by combined hippocampal and parahippocampal lesion in homing pigeons. *Behavioral Neuroscience*, **112**, 533-540.
- Bond, A. B., Cook, R. G., & Lamb, M. R. 1981 Spatial memory and the performance of rats and pigeons in the radial-arm maze. *Animal Learning and Behavior*, **9**, 575-580.
- Bons, N., Bouille, C., Bayle, J. D., & Assenmacher, I. 1976 Light and electron microscopic evidence of hypothalamic afferences origination from the hippocampus in the pigeon. *Experimentia*, **32**, 1443-1445.
- Bossoma, I. 1979 Jays and oaks: An eco-ethological study of symbiosis. *Behaviour*, **70**, 1-117.
- Bouille, C., Raymond, J., & Bayle, J. D. 1977 Retrograde transport of horseradish peroxidase from the nucleus posterior medialis hypothalami to the hippocampus and the medial septum in the pigeon. *Neuroscience*, **2**, 435-439.
- Bradley, P., Davies, D. C., & Horn, G. 1985 Connection of the hyperstriatum ventrale of the domestic chick (*Gallus domesticus*). *Journal of Anatomy*, **140**, 577-589.
- Brodbeck, D. R. 1994 Memory for spatial and local cues: A comparison of a storing and non-storing species. *Animal Learning and Behavior*, **22**, 1367-1374.
- Brodbeck, D. R., & Shettleworth, S. J. 1995 Matching location and color of a compound stimulus: Comparison of a food-storing species and a non-storing bird species. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **21**, 64-77.
- Brodbeck, D. R., Burack, O. R., & Shettleworth, S. J. 1992 One-trial associative memory in black-capped chickadees. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, **18**, 12-21.
- Brodin, A. 1994a Separation of caches between individual willow tits hoarding under natural conditions. *Animal Behaviour*, **47**, 1031-1035.
- Brodin, A. 1994b The disappearance of caches that have been stored by naturally foraging willow tits. *Animal Behaviour*, **47**, 730-732.
- Brodin, A., & Ekman, J. 1994 Benefits of food hoarding. *Nature*, **372**, 510.
- Bunsey, M., & Eichenbaum, H. 1993 Paired associates learning in rats: Critical involvement of the parahippocampal region. *Behavioral Neuroscience*, **107**, 740-747.
- Casini, G., Bingman, V. P., & Bagnoli, P. 1986 Connections of the pigeon dorsomedial forebrain studies with WGA-HRP and 3H-Proline. *Journal of Comparative Neurology*, **245**, 454-470.
- Casini, G., Fontanesi, G., Bingman, V. P., Jones, T. J., Gagliardo, A., Ioale, P., & Bagnoli, P. 1997 The neuroethology of cognitive maps: Contributions from research on the hippocampus and homing pigeon navigation. *Archives Italiennes de Biologie*, **135**, 73-92.
- Clayton, N. S. 1992 The ontogeny of food-storing and associated retrieval in Marsh tit, *Parus palustris*. *Behaviour*, **122**, 11-25.
- Clayton, N. S. 1994 The role of age and experience in the behavioural development of food-storing and retrieval in marsh tits (*Parus palustris*). *Animal Behaviour*, **47**, 1435-1444.
- Clayton, N. S. 1995a Comparative studies of food-storing, memory, and the hippocampal formation in Parids. *Hippocampus*, **5**, 499-510.
- Clayton, N. S. 1995b Development of memory and the hippocampus: Comparison of food-storing and nonstoring birds on a one-trial associative memory task. *Journal of Neuroscience*, **15**, 2796-2807.
- Clayton, N. S. 1995c The neuroethological development of food storing memory: A case of use it, or lose it. *Behavioural Brain Research*, **70**, 95-101.

- Clayton, N. S. 1996 Development of food-storing and hippocampus in juvenile marsh tits (*Parus palustris*). *Behavioural Brain Research*, **74**, 153-159.
- Clayton, N. S., & Krebs, J. R. 1994a Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **91**, 7410-7414.
- Clayton, N. S., & Krebs, J. R. 1994b Memory for spatial and object-specific cues in food-storing and non-storing birds. *Journal of Comparative Physiology, A*, **174**, 372-379.
- Colombo, M., Cawley, S., & Broadbent, N. 1997a The effects of hippocampal and area parahippocampalis lesions in pigeons: I. Delayed matching to sample. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **50B**, 149-171.
- Colombo, M., Cawley, S., & Broadbent, N. 1997b The effects of hippocampal and area parahippocampalis lesions in pigeons: II. Concurrent discrimination and spatial memory. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **50B**, 172-189.
- Cristol, D. A. 1996 Food storing does not affect hippocampal volume in experienced adult willow tits. *Behavioural Brain Research*, **81**, 233-236.
- Crystal, J. D., & Shettleworth, S. J. 1994 Spatial list learning in black-capped chickadees. *Animal Learning and Behavior*, **27**, 77-83.
- Delius, J. D., & Benetto, K. 1972 Cutaneous sensory projections to the avian forebrain. *Brain Research*, **37**, 205-221.
- Ebinger, P., & Loehmer, R. 1987 A volumetric comparison of brains between greyleg geese (*Anser anser L.*) and domestic geese. *Journal of Hirnforschung*, **28**, 291-299.
- Erichsen, J. T., Bingman, B. P., & Krebs, J. R. 1991 The distribution of neuropeptides in the dorsomedial telencephalon of the pigeon (*Columba livia*): A basis for regional subdivisions. *Journal of Comparative Neurology*, **314**, 478-492.
- Fremouw, T., Jackson-Smith, P., & Kesner, R. P. 1997 Impaired place learning and unimpaired cue learning in hippocampal lesioned pigeons. *Behavioral Neuroscience*, **111**, 963-975.
- Furuya, I., Hori, K., & Watanabe, S. 1995 Effects of hippocampal lesions on spatial short-term memory in pigeons. *Studies in Sociology, Psychology and Education*, **42**, 1-8.
- Gagliardo, A., Ioale, P., & Bingman, V. P. 1999 Homing pigeons: The role of the hippocampal formation in the representation of landmarks used for navigation. *Journal of Neuroscience*, **19**, 311-315.
- Gagliardo, A., Mazzotto, M., & Divac, I. 1997 Memory of radial maze behavior in pigeons after ablation of the presumed equivalent of mammalian prefrontal cortex. *Behavioral Neuroscience*, **111**, 955-962.
- Garrud, P., Rawlins, J. N. P., Mackintosh, N. J., Goodall, G., Cotton, M. M., & Feldon, J. 1984 Successful overshadowing and blocking in hippocampectomized rats. *Behavioural Brain Research*, **12**, 39-53.
- Good, M. 1987 The effects of hippocampal-area parahippocampalis lesion on discrimination learning in the pigeon. *Behavioural Brain Research*, **26**, 171-184.
- Good, M., & Honey, R. C. 1991 Conditioning and contextual retrieval in hippocampal rats. *Behavioral Neuroscience*, **105**, 499-509.
- Good, M., & Macphail, E. M. 1994a Hippocampal lesions in pigeons (*Columba livia*) disrupt reinforced preexposure but not overshadowing or blocking. *Quarterly Journal of Psychology*, **47B**, 263-291.
- Good, M., & Macphail, E. M. 1994b The avian hippocampus and short-term memory for spatial and non-spatial information. *Quarterly Journal of Psychology*, **47B**, 293-317.
- Gray, J. A., & McNaughton, N. 1983 Comparison between the behavioral effects of septal and hippocampal lesions: A review. *Neuroscience and Biobehavioral Review*, **7**, 119-188.
- Hampton, R. R., & Shettleworth, S. J. 1996a Hippocampus and memory in a food-storing and in nonstoring bird species. *Behavioral Neuroscience*, **110**, 946-964.
- Hampton, R. H., & Shettleworth, S. J. 1996b Hippocampal lesions impair memory for location but not color in passerine birds. *Behavioral Neuroscience*, **110**, 831-835.
- Hampton, R. R., Sherry, D. F., Shettleworth, S. J., Khurgel, M., & Ivy, G. 1995 Hippocampal volume and food-storing behavior are related in parids. *Brain Behavior and Evolution*, **45**, 54-61.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. 1992a Comparing spatial memory in tits: Recalling a single positive location. *Animal Learning and Behavior*, **20**, 121-126.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. 1992b Delayed-matching-to-sample by marsh tits and great tits. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **45B**, 33-47.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. 1993 Development of hippocampal specialization in a food-storing bird. *Behavioural Brain Research*, **53**, 127-131.
- Healy, S. D., & Krebs, J. R. 1996 Food storing and the hippocampus in Paridae. *Brain, Behavior and Evolution*, **47**, 195-199.
- Healy, S. F., & Suhonen, J. 1996 Memory for locations of stored food in willow tits and marsh tits. *Behaviour*, **133**, 71-80.
- Healy, S. D., Clayton, N. S., & Krebs, J. R. 1994 Development of hippocampal specialization in two species of tit (*Parus* spp.). *Behavioural Brain Research*, **61**, 23-28.

- Healy, S. D., Gwinner, E., & Krebs, J. R. 1994 Hippocampus size in migrating garden warblers: Effects of age and experience. *Journal of Ornithology*, **135**, 74.
- Healy, S. D., Krebs, J. R., & Gwinner, E. 1991 Hippocampal volume and migration in birds. *Naturwissenschaften*, **78**, 424-426.
- Hilton, S. C., & Krebs, J. R. 1990 Spatial memory of four species of Parus: Performance of four species of tits in radial maze. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **42B**, 345-368.
- Hitchcock, C. L., & Sherry, D. F. 1990 Long term memory for cache sites in the black-capped chickadees. *Animal Behaviour*, **40**, 701-712.
- James, P. C., & Verbeek, N. A. M. 1983 The food storage behavior of the northwestern crow. *Behaviour*, **85**, 276-291.
- Kaellen, B. 1962 Embryogenesis of brain nuclei in the chick telencephalon. *Ergebnis der Anatomie und Entwicklung*, **36**, 62-82.
- Kamil, A. C., & Balda, R. P. 1985 Cache recovery and spatial memory in Clark's nutcrackers (*Nucifraga columbiana*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior*, **11**, 95-111.
- Kamil, A. C., Balda, R. P., & Olson, D. J. 1994 Performance of four seed-caching corvid species in the radial-arm maze analog. *Journal of Comparative Psychology*, **108**, 1-14.
- Kamil, A. C., Balda, R. P., Olson, D. J., & Good, S. 1993 Returns to emptied cache sites by Clark's nutcrackers, *Nucifraga columbiana*: A puzzle revisited. *Animal Behaviour*, **45**, 241-252.
- Kappers, C. U. A., Huber, G. C., & Crosby, E. C. 1967 *The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates, including man*. New York: Hafner Publishing.
- Kaye, H., & Pearce, J. M. 1987 Hippocampal lesions attenuates latent inhibition and the decline of the orienting response in rats. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, **39B**, 107-125.
- Kelly, D. M., Spetch, M. L., & Heth, C. D. 1998 Pigeons' (*Columba livia*) encoding of geometric and featural properties of a spatial environment. *Journal of Comparative Psychology*, **112**, 259-269.
- Kohler, E., Ritters, L. V., Chaves, L., & Bingman, V. P. 1996 The muscarinic acetylcholine antagonist scopolamine impairs short-distance homing pigeon navigation. *Physiology and Behavior*, **60**, 1057-1061.
- Krainiak, P. F., & Siegel, A. 1978 Efferent connections of the hippocampus and adjacent regions in the pigeon. *Brain, Behavior and Evolution*, **15**, 372-388.
- Krebs, J. R. 1990 Food-storing birds: Adaptive specialization in brain and behaviour? *Phil. Trans. Royal Society of London B*, **329**, 153-160.
- Krebs, J. R., Erichsen, J. T., & Bingman, V. P. 1991 The distribution of neurotransmitters and neurotransmitter-related enzymes in the dorsomedial forebrain of the pigeon (*Columba livia*). *Journal Comparative Neurology*, **314**, 467-477.
- Krebs, J. R., Healy, S. D., & Shettleworth, S. J. 1990 Spatial memory of paridae: Comparison of storing and a non-storing species, *Parus ater* and *P. major*. *Animal Behaviour*, **39**, 1127-1138.
- Krebs, J. R., Clayton, N. S., Hampton, R. R., & Shettleworth, S. J. 1995 Effects of photoperiod on food-storing and the hippocampus in birds. *Neuroreport*, **6**, 1701-1704.
- Krebs, J. R., Sherry, D. F., Healy, S. D., Perry, V. H., & Vaccarino, A. L. 1989 Hippocampal specialization of food storing birds. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **86**, 1388-1392.
- Krushinskaya, N. L. 1966 Some complex forms of feeding behavior of Nutcracker, *Nucifraga caryocatactes*, after removal of old cortex. *Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology*, **11**, 563-568.
- Kuhlenbeck, H. 1938 The ontogenetic development and phylogenetic significance of the cortex telencephali in the chick. *Journal of Comparative Neurology*, **69**, 273-295.
- Kusunoki, T. 1969 The chemoarchitectonics of the avian brain. *Journal of Hirnforschung*, **11**, 477-497.
- Meehan, E. F. 1996 Effects of MK-801 on spatial memory in homing and nonhoming pigeon breeds. *Behavioral Neuroscience*, **110**, 1487-1491.
- Montagnese, C. M., Krebs, J. R., & Meyer, G. 1996 The dorsomedial and dorsolateral forebrain in the zebra finch, *Taenopygia guttata*: A Golgi study. *Cell Tissue Research*, **286**, 263-282.
- Montagnese, C. M., Krebs, J. R., Szekely, A. D., & Csillag, A. 1993 A subpopulation of large calbindin-like immunopositive neurons is present in the hippocampal formation in food-storing but not in nonstoring species of bird. *Brain Research*, **614**, 291-300.
- Morris, R. G. M., Garrud, P., Rawlins, J. N. P., & O'Keefe, J. 1982 Place navigation impaired in rats with hippocampal lesions. *Nature*, **297**, 681-683.
- Moss, M., Mahut, H., & Zola-Morgan, S. 1981 Concurrent discrimination learning of monkeys after hippocampal, entorhinal or fornix lesions. *Journal of Neuroscience*, **1**, 227-240.
- Olson, D. J. 1991 Species differences in spatial memory among Clark's nutcrackers, scrub jay, and pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Learning Processes*, **17**, 363-376.
- Olson, D. J., & Maki, W. S. 1983 Characteristics of spatial memory in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **9**, 266-280.
- Olson, D. J., Kamil, A. C., Balda, R. P., & Nims, P. J. 1995 Performance of four seed-caching corvid species in operant test of nonspatial and spatial

- memory. *Journal of Comparative Psychology*, **109**, 173-181.
- Papi, F. 1990 Olfactory navigation in birds. *Experimentia*, **46**, 352-363.
- Papi, F., & Casini, G. 1990 Pigeons with ablated pyriform cortex home from familiar but not from unfamiliar sites. *Proceeding of National Academy of Science, USA*, **87**, 3783-3787.
- Patel, S. N., Clayton, N. S., & Krebs, J. R. 1997a Hippocampal tissue transplants reverse lesion-induced spatial memory deficits in zebra finches (*Taeniopygia guttata*). *Journal of Neuroscience*, **17**, 3861-3869.
- Patel, S. N., Clayton, N. S., & Krebs, J. R. 1997b Spatial learning induces neurogenesis in the avian brain. *Behavioural Brain Research*, **89**, 115-128.
- Petersen, K., & Sherry, D. F. 1996 No sex difference occurs in hippocampus, food-storing, or memory for food caches in black-capped chickadees. *Behavioural Brain Research*, **79**, 15-22.
- Rehaemper, G., Haase, E., & Frahm, H. D. 1988 Allometric comparison of brain weight and brain structure volumes in different breeds of the domestic pigeon, *Columba livia* f.d. (Fantails, homing pigeon, strassers). *Brain Behavior and Evolution*, **31**, 141-149.
- Reilly, S., & Good, M. 1987 Enhanced DRL and impaired forced-choice alternation performance following hippocampal lesions in the pigeon. *Behavioural Brain Research*, **26**, 185-197.
- Reilly, S., & Good, M. 1989 Hippocampal lesions and associative learning in the pigeon. *Behavioral Neuroscience*, **103**, 731-742.
- Richert, E. J., Bennet, T. L., Lane, P., & French, J. 1978 Hippocamptectomy and the attenuation of blocking. *Behavioral Biology*, **22**, 117-160.
- Richert, E. J., London, J. F., Dawson, R., Smyly, E., & Callahan, M. F. 1979 Stimulus processing and stimulus selection in rats with hippocampal lesions. *Behavioral and Neural Biology*, **27**, 454-465.
- Riters, L. V., & Bingman, V. P. 1994 The NMDA-receptor antagonist MK801 impairs navigational learning in homing pigeons. *Behavioral and Neural Biology*, **62**, 50-59.
- Roberts, W. A., & Van Veldhuizen, N. 1985 Spatial memory in pigeons on the radial maze. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **11**, 241-259.
- Sahgal, A. 1984 Adrenocorticotrophic hormone and melanocyte stimulating hormone do not affect performance in hippocampus-lesioned or control pigeons. *Behavioural Brain Research*, **14**, 9-15.
- Santi, A., Hanemaayer, C., & Reason, W. 1987 The effect of scopolamine on reference and working memory in pigeons. *Animal Learning and Behavior*, **15**, 395-402.
- Shapiro, E., & Wieraszko, A. 1996 Comparative, in vitro, studies of hippocampal tissue from homing and nonhoming pigeons. *Brain Research*, **725**, 199-206.
- Sherry, D. F. 1984a Food storage by black-capped chickadees: Memory for location and contents of caches. *Animal Behaviour*, **32**, 451-464.
- Sherry, D. F. 1984b What food storing birds remember? *Canadian Journal of Psychology*, **38**, 304-321.
- Sherry, D. F., & Vaccarino, A. L. 1989 Hippocampal and memory of food caches in black-capped chickadees. *Behavioral Neuroscience*, **103**, 308-318.
- Sherry, S. D., Avery, M., & Stevens, T. A. 1982 The spacing of stored food by marsh tits. *Zeitschrift fuer Tierpsychologie*, **58**, 153-162.
- Sherry, D. F., Forbes, M. R. L., Khurgel, M., & Ivy, G. O. 1993 Females have a larger hippocampus than males in the brood parasitic brown-headed cowbird. *Proceedings of National Academy of Science, USA*, **90**, 7839-7843.
- Sherry, D. F., Vaccarino, A. L., Buckenham, K., & Herz, R. S. 1989 The hippocampal complex of food-storing birds. *Brain Behavior and Evolution*, **34**, 308-317.
- Shettleworth, S. J. 1994 Comparative studies of memory in food storing birds. In E. Alleva, A. Fasolo, H.-P. Lipp, L. Nadel, & L. Ricceri (Eds.), *Behavioural brain research in naturalistic and semi-naturalistic setting*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Shettleworth, S. J., & Krebs, J. R. 1982 How marsh tits find their hoards: The role of site preference and spatial memory. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior*, **8**, 354-375.
- Shettleworth, S. J., & Krebs, J. R. 1986 Stored and encountered seeds: A comparison of two spatial memory tasks in marsh tits and chickadees. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior*, **12**, 248-257.
- Shettleworth, S. J., Hampton, R. R., & Westwood, R. P. 1995 Effects of season and photoperiod on food storing by black-capped chickadees, *Parus atricapillus*. *Animal Behaviour*, **49**, 989-998.
- Shettleworth, S. J., Krebs, J. R., Healy, S. D., & Thomas, C. M. 1990 Spatial memory of food-storing tits (*Parus ater* and *P. atricapillus*): Comparison of storing and nonstoring tasks. *Journal of Comparative Psychology*, **104**, 71-81.
- Smulders, T. V., Sasson, A. D., & BeVoogd, T. J. 1995 Seasonal variation in hippocampal volume in a food-storing birds, the black-capped chickadee. *Journal of Neurobiology*, **27**, 15-25.
- Spetch, M., & Edwards, C. A. 1986 Spatial memory in pigeons (*Columba livia*) in an open-field feeding environment. *Journal of Comparative Psychology*, **100**, 266-278.
- Spetch, M. L., & Edwards, C. A. 1988 Pigeons

- (*Columba livia*) use of global and local cues for spatial memory. *Animal Behaviour*, **36**, 293-296.
- Spetch, M. L., & Honig, W. K. 1988 Characteristics of pigeons' spatial working memory in an open field task. *Animal Learning and Behavior*, **16**, 123-131.
- Stettner, L. J., & Schultz, W. J. 1967 Brain lesions in birds: Effects on discrimination acquisition and reversal. *Science*, **155**, 1689-1692.
- Strasser, R., & Bingman, V. P. 1997 Goal recognition and hippocampal formation in the homing pigeon (*Columba livia*). *Behavioral Neuroscience*, **111**, 1245-1256.
- Szekely, A. D., & Krebs, J. R. 1996 Efferent connectivity of the hippocampal formation of the zebra finch (*Taenopygia guttata*): An anterograde pathway tracing using Phaseolus vulgaris leucoagglutinin. *Journal of Comparative Neurology*, **368**, 198-214.
- Tombback, D. F. 1978 Foraging strategies of Clark's nutcrackers. *Living Bird*, **16**, 123-161.
- Trotter, C., Reperant, J., & Miceli, D. 1995 Anatomical evidence of a retino-thalamo-hippocampal pathway in the pigeon (*Columba livia*). *Journal of Brain Research*, **36**, 489-500.
- Vander Wall, S. B. 1982 An experimental analysis of cache recovery in Clark's nutcracker. *Animal Behaviour*, **30**, 84-94.
- Vander Wall, S. B. 1983 Remembrances of seeds stashed. *Natural History*, **92**, 60-65.
- Vander Wall, S. B., & Balda, R. P. 1981 Ecology and evolution of food-storage behavior in conifer seed-caching corvids. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **56**, 217-242.
- Volman, S. F., Grubb, T., & Schmett, K. C. 1997 Relative hippocampal volume in relation to food-storing behavior in four species of wood peckers. *Brain, Behavior and Evolution*, **49**, 110-120.
- Von Fersen, L., & Delius, J. D. 1989 Long-term retention of many visua: Patterns by pigeons. *Ethology*, **82**, 141-155.
- Wakita, M., Kawamura, H., & Watanabe, S. 1994 Hoarding behavior in the pigeon (*Columba livia*): Performance under the restriction of food availability. *Behavioural Processes*, **31**, 167-176.
- Wallraff, H. G. 1990 Navigation by homing pigeons. *Ethology, Ecology and Evolution*, **2**, 81-115.
- Watanabe, S. 1998 Effects of hippocampal damages to discrimination task in pigeons. *Neuroscience Abstract*, **23**, 3126.
- Watanabe, S. 1999 Effects of hippocampal lesions on spatial operant discrimination in pigeons. *Behavioural Brain Research*, **103**, 77-84.
- Wieraszko, A., & Ball, G. F. 1991 Long-term enhancement of synaptic responses in the songbird hippocampus. *Brain Research*, **538**, 102-106.
- Wieraszko, A., & Ball, G. F. 1993 Long-term potentiation in the avian hippocampus does not require activation of the *N*-methyl-D-aspartate (NMDA) receptor. *Synapse*, **13**, 173-178.
- Wilkie, D. M., & Summers, R. J. 1982 Pigeons' spatial memory: Factors affecting delayed matching of key location. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, **37**, 45-56.
- Wilkie, D. M., & Willson, R. J. 1989 Pigeons' (*Columba livia*) spatial reference memory is stable over long retention intervals. *Bulletin of the Psychonomic Society*, **27**, 271-273.
- Wilkie, D. M., & Willson, R. J. 1995 More evidence of robust spatial associative memory in the pigeon, *Columba livia*. *Animal Learning and Behavior*, **23**, 69-75.
- Wilkie, D. M., Jacobs, W. J., & Takai, R. 1985 Pigeons match location of sample more accurately than color of sample. *Bulletin of Psychonomic Society*, **23**, 156-159.
- Wilkie, D. M., Spetch, M. L., & Chew, L. 1981 The ring dove's short-term memory capacity for spatial information. *Animal Behaviour*, **29**, 639-641.
- Willson, R. J., & Wilkie, D. M. 1991 Discrimination training facilitates pigeons' performance on one-trial-per-day delayed matching of key location. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **55**, 201-212.
- Willson, R. J., & Wilkie, D. M. 1993 Pigeons remember briefly trained spatial location-food association over extended period of time. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 373-379.
- Zentall, T. R., Steirn, J. N., & Jackson-Smith, P. 1990 Memory strategies in pigeons' performance of a radial-arm-maze analog task. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **16**, 358-371.

——1999. 8. 6 受稿, 2000. 1. 22 受理——