

動物の行動における記憶の機制

平 野 俊 二

京都大学文学部心理学研究室

さまざまなレパトリーのなかから、動物はそれぞれの時点に適切な行動を選択し、環境に適応している。その営みは敵を避け、食物を選ぶなど、刺激の有意性を評価する能力にかかっている。現前の対象が有意か否かは過去の経験にもとづいて分類される。記憶の活性化は、したがって、現在の行動発現に準拠すべき枠組を与えているのである。以下にそのような記憶の機制を考察する。

探索行動

記憶の単純な事例は、同一刺激の反復呈示によって定位反応が減少する、慣化の現象にも認められる。これを説明するのに、ソコロフは図1に示すモデルを提出した。その特性は、刺激の新奇性を評価する皮質分析器のモデル照合過程にある。入力刺激が、すでに獲得された皮質のモデルと一致しないときには、海馬は網様系の活動を促進し、定位反応を生じさせる。それがモデルと一致するときには海馬は網様系に抑制的に作用し、定位反応は抑えられ慣化が生じる。入力刺激とモデルとを比較し、ズレを検出する海馬の機能は、記憶と行動の基本的な関係を表わしている。どんな動物も初めておかれた環境では、すべてが新奇情報で満たされており、さかんな探索活動を生じ、その活動をとおして空間的配列など環境情報の符号化

を獲得しているに違いない。認知地図とよばれるのも空間情報の符号化にもとづく知識の一表現とみなせるであろう。

記憶痕跡

ネズミの皮質損傷実験からラッシュレイは、記憶痕跡が特定の皮質領域に局在するものではなく、皮質が全体として等能的に関係しているとの量作用説を主張した。その事実は、ソコロフのモデルにおける皮質分析器に貯蔵された環境刺激のモデル、即ち記憶痕跡の在り方を示したものであろう。では、そこで比較器の役割を担う海馬についてはどうか、ラッシュレイは特別の提案を行ってはいない(かれの関心は皮質の機能であった)。その後、ミルナーは海馬切除の手術を受けた患者 H. M. の詳細な心理検査を行い、著しい順向健忘が生じていることを明らかにした。ミルナーの見解によれば、海馬は短期記憶を長期記憶に移行するのに必要な役割を果たすという。この報告以来、記憶のありかをめぐって、多くの動物実験が検討されてきた。

その典型的な研究の一つに、訓練試行後の海馬の電気刺激による固定阻害の問題があげられる。試行直後、海馬に限局性の発作発射を起こした動物に、弁別課題の習得率の低下、条件性情動反応の忘却などの効果が見出された。こうした研究を通じて、海馬が記憶痕跡の形成に果たす役割が次第に明らかになった。

一方、訓練中の動物から脳の電気活動を記録する方法も適用された。たとえば、ネズミに高低二種類の音を用い、最初はエサとは関係なくランダムに呈示し、次いで一方の音をエサで強化、他方の音を非強化とする弁別条件づけを行った。この

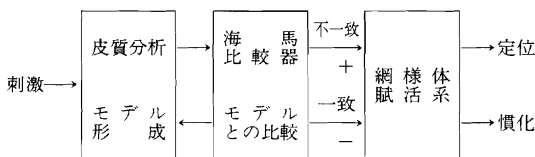


図1 ソコロフの定位反応のモデル (単純化)
(Sokolov, E.N., 1963)

実験から、条件づけに伴う海馬、網様体のユニット活動の経過に特異的な変化が生じることが見出された。なかでも興味があるのは、条件づけの過程で、海馬がいち早く有意な強化信号に高い応答を表わしたことである。網様体はこれに比べて、訓練とともに漸次的増大を示した。皮質下の活動は学習とともに一様な変化を生じるのではない。強化刺激の随伴性の変化にたいして、海馬はあたかも事態が変化したことを検出するかのような振舞いを示すのである。

さらに、その後、同一音を用いて強化—非強化の交替訓練を行った記録実験においても、訓練試行の系列がランダムから交替試行に移行すると、まず最初に海馬ユニットの信号音にたいする般化的増大反応が認められた。海馬の活動に特異的な条件変化後の急速な増大は、文脈を背景とする刺激有意性の変化を検出する比較機制的働きを表わしていると推測されるのである。

記憶の区分

上の実験結果はソコロフのモデルに適合している。だが、そのことはラッシュレイのいう皮質等価性を否定するものではない。見出された事実は、記憶痕跡の貯蔵庫の存在ではなく、獲得されたモデルと入力情報の比較にもとづく不一致の検出である。事実、海馬を破壊された動物も、刺激変化を含まない恒常的な関係の連合学習では、正常な動物と同様に学習が可能である。だから、海馬が痕跡の貯蔵庫ではないことは明らかである。

しかし、最近、海馬損傷が場所を手がかりとする空間学習の課題で障害をもたらすことが、オキーフエらによって示された。さまざまな空間課題の検討により、かれらは海馬がトルーマンのいう認知地図の貯蔵部位であるとの説を提出した。その見解の当否についてはなお今後の検討を要するが、これをめぐる多数の研究報告のなかで、損傷後の訓練は障害をきたすのにたいして、先に訓練をした後に損傷後のテストでは課題の遂行に正常群と差がみられない、という結果に注意したい。一度記憶痕跡が形成されれば、海馬損傷の影響をまぬがれるのであるから、そこに痕跡の貯蔵が営まれているとはいいい難い。

では、海馬損傷は空間課題の記憶障害にどのような特異的効果をもつだろうか。オウルトンはこの点を明らかにした。8本の放射状迷路の先端にエサを置き、ネズミに自由走行を許してすべてのエサをとらせると、正常なネズミはほとんど誤りなくエサをとることができる。ネズミでwin-shift方畧がすぐれてよいことが示される。ところが海馬損傷ネズミは、すでにエサをとった走路への重複進入エラーが頻出する。オウルトンによれば、この結果は空間地図の障害ではなく、すでに選択ずみの走路への記憶障害であるという。そのことを示すために、16本の放射状迷路で半数の走路に予めエサを置かずに訓練を行うと、海馬損傷後にもエサなしの走路を選択する率は正常群と変りがない。そこで、オウルトンは記憶を二分して、恒常的な規則にもとづく照合記憶と、先行する特定の事象にもとづく作動記憶を区別した。海馬損傷は照合記憶には影響せず、作動記憶を障害するというのである。

もっとも、この見解に異論がないわけでない。タンク法を用いたモリスの検討は、海馬損傷が照合記憶に及ぶことを示している。ミルクで濁らせて水面下が見えない水槽で、かくれた台に泳ぎつかせる課題で、正常ネズミは室内の空間地図をもとに、どこからでもすぐに台に辿りつけるが、損傷動物は無駄な徘徊をくり返す。台の位置は所定の場所にあるにかかわらず、その照合記憶に障害が認められるのである。

このように海馬損傷の効果が、必ずしも区分された作動記憶と照合記憶の一方にだけ、限定的な影響を及ぼすとはいいいきれないのが実状である。総合的に考えると、その損傷効果は作動記憶と照合記憶のあいだに営まれる比較機能に、主要な障害をもたらす可能性がつよいのではないだろうか。その検討は今後の課題として残されているが、こうした問題をめぐって記憶の性質に注意が向けられ、異なるカテゴリーに区分されるようになったことは特筆に価する。もと、ベルグソンが表象記憶と習慣記憶に分類したように、近年の実験的研究の成果も、ほぼその区分に近い分け方を踏襲しているかにみえる。タルピングのエピソード記憶と意味記憶をはじめ、いくつかの代表的な区分を

表1 記憶の区分

Ryle	1949	knowing that	knowing how
Bruner	1969	with record	without record
Tulving	1972	episodic	semantic
O'keefe and Nadel	1978	locale	taxon
Anderson	1980	declarative	procedural

表1に示した。

海馬の損傷によって生じる記憶障害は、この区分からみると、宣言的記憶とかエピソード記憶に属する、いつ、どこで、何があったかという時空間的背景のデータベースに関係するもののようである。さきのH. M. が迷路や鏡映描写の運動学習に改善を示すにもかかわらず、装置を前にして自分が昨日試みた事実を想起できないというのも、障害の特異性をもの語っている。

記憶の照合過程

先にも触れたように、記憶が内容・性質の異なる二つの局面に区分されたとしても、両者がそれぞれ独立に働くものではなかろう。一方の活性化は他方の記憶相に働きかけ、相互の協調にもとづいて、データを有効に処理しているにちがいない。

意図的行動のプランはつねに遂行動作と比較され、不一致を検出すれば修正されるように、作動記憶も照合記憶の比較校正を受けるとおもわれる。海馬の損傷は多分に比較過程のmatchとmis-matchの検出に関わる障害を表わしているのではないだろうか。海馬をこの意味で比較器においた 그레이の図式を図2に示した。さきのソコロフのモデルをさらに発展させたものとみられるが、実際の入力と期待されることがらとの比較に重点がおかれている。そこに介在するプランがどのような性質のものか、なお検討を要するが、プリブラムのTOTEモデルと並んで、海馬の行動学的機能を考察するのに示唆に富んでいる。この視点から眺めると、海馬は不一致を検出したときに探索行動を継続し、解消したときにその活動にピリオドを打って、行動系列を一つのまとまりとするchunkingの働きを担っているのかもしれない。

ますます細分化傾向の著しい神経科学のなかで、個体の行動と関連づけた海馬の機能を検討することも、研究の方向を示唆するのに重要である。その意味で、ソコロフからグレイのモデルに至る大まかな筋書きを追ってみた。

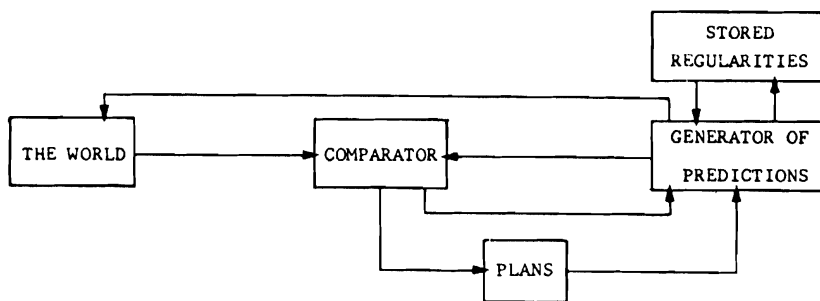


図2 グレイの比較器モデル(Gray, J.A., 1982)