

海馬の「空間地図説」対「時間処理説」の検討

平野俊二

系統発生的に起源が古く、比較的下等な哺乳動物ですでによく発達した脳の辺縁系 (limbic system) 構造は、もと嗅覚に関係するとみられ、その後、情動を司る領域であると考えられてきた。この辺縁系に属する海馬はおよそ四〇〇年前に、アランティウス (Arantius, J. C.) により、大脳皮質の内側に位置し、前方にまたがって湾曲した形状がタツノオトシゴに似ているところから、その名を冠し海馬 (hippocampus) と名づけられたと伝えられる。その後、新皮質とは異なる特徴的な細胞構築、あるいは入出力線維の特異な配列形態が多くの解剖学者や生理学者の研究を促してきた。近年においても、自ら新しい染色法を考案したナウタ (Nauta, W. J. H.) はその手法を適用した海馬の組織標本を眺めて、「世にこれほど美しいものが他にあり得ようか」と感嘆を洩らしたという。このように数多の研究によって形態学のないし生理学的実証は著しい進展をみたに拘らず、その機能について海馬ほど多様な論議をよび起こしてきた部位も他に類をみない。ラッシュレイ (Lashley, K. S.) の「脳髓の構造と知能」に示された皮質損傷法による研究以来、その伝統的な研究の流れを汲む行動学的検討は、今日再び活潑な論証の転換期を迎えている (Thompson, 1982)。

海馬の機構をめぐってそれほど多くの論議が展開してきた理由は、まぎれもなくその機能が確認されていないという事実にかつている。組織学的、生理学的な知見は夥しく進展したに拘らず、一体その部位がどのような機能を営んでいるのか明らかではなかった。そして、そのことが行動学的研究の主要課題であった。即ち、心理学的構成概念と

して「何」が処理されているのかを問うことに他ならない。この処理機能の「何」であるかが未確定である以上は、いかように処理が営まれているかに関する詳細な分析像も、その解釈が難しいことはいうまでもない。アランティウスのタツノオトシゴは容易に沈黙を破りそうにはないが、現在われわれはそれをして語らしめる時点に当面しているのである。

海馬が記憶に関係していることを最初に提言し、現代の論争の端緒をきつたのはスコヴィルとミルナー(Scoville & Milner, 1957)による臨床例の記載にもとづく。かれらは重症度てんかん治療のため両側側頭葉の切除を受けた患者を仔細に検討し、海馬切除が著しい順向性の記憶障害をもたらすことを明らかにした。とくに記憶検査の中断に伴う干渉効果が大きく、直前のことからすら想起できない障害が注目の的となった(平野 1982)。この研究報告がきっかけとなって、その後、海馬損傷により生じる記憶障害の性質を明らかにするための動物実験がさまざまな課題について実施され、人の臨床例とは異なるいくつかの特徴的な行動障害が生じることが示されてきた。こうした動物による海馬損傷の影響を概括すると、自発運動量、消去抵抗、固執傾向などの増大、自発的交代反応の減少、逆転学習の阻害、受動回避の障害などを、顕著な効果としてあげることができる。これらの障害に共通した特性として、反応抑制機構の行動上の欠陥が指摘され、反応抑制説、内制止説、誤反応評価説などが相ついで出現した。しかしながら人の臨床例ではそうした反応過剰傾向は認められず、また、動物実験の結果についてもその後必ずしも反応抑制の阻害を伴わない事例も多く見出され、ますます海馬の機能をめぐる論争は活潑な様相を呈してきた。こうした最中に、近年かつてない熱気を帯びて、海馬の情報処理機構に関する二つの見解の対立を迎えることとなった。即ち、「空間地図説」対「時間処理説」の論争である。以下にその概略を示し、あわせていくつかの問題点を考察したい。

一 場所情報の符号化

台上で自由に動くことのできるネズミから海馬の細胞活動を記録したオキーフェとドストロヴスキー (O'Keefe & Dostrovsky, 1971) は、動物が特定の方向に定位するときに最大の発火活動を生じることを見出した。視覚や聴覚などの刺激に応答するのではなく、空間の特定の場所に関連して細胞活動を生じることから、これを場所の検出と関係があると考え、場所ユニット (place unit) と名づけた。さらに、三本の走路から成る迷路上で、ネズミが特定の場所を通過したり、そこに滞留するときに限って発火する海馬の細胞活動を明らかにし、そうした特性を示す空間領域をその細胞にとつての場所フィールド (place field) とよんだ。また、探索、歩行など動物の移動に伴って発火する場所移動ユニット (displace unit)、空間上に新奇な対象を見出したり、期待された対象が除去されたときに発火する場所検索ユニット (misplace unit) を区別した (O'Keefe, 1976)。このような海馬細胞の興奮活動が場所の符号化を行っていることに着目し、海馬は以前にトールマン (Tolman, 1932) によって提唱された空間認知地図 (spatial cognitive map) を構成する部位であるとの新たな見解が提起されるに至った (O'Keefe & Nadel, 1978)。

周囲をカーテンで囲んだ一様な空間に T 迷路を置き、カード、扇風器、ブザー、電灯を四方に配置して場所ユニットの特性を調べた実験によると、ブザーを取り去った後にも、もとブザーのあった場所で発火が生じるというように、環境手がかりにもとづく位置関係、即ち、どこに何があるかという地図的表象が場所ユニットの活動と関係があることが明らかにされた (O'Keefe & Conway, 1978)。別の実験で、八本の走路をもつ放射状迷路に置かれたネズミの海馬の場所ユニット活動を量的に検討したオルトンら (Olton et al., 1978) の結果では、特定の走路上で発火が最大になり、近接走路上で次第に活動の減衰を示す一種の盤化勾配が得られ、オン・フィールド (on-field) とオフ・フィールド (off-field) の区別をすることができた。これらの諸研究はいずれも海馬の応答特性が、環境内の特定の場所を符号化していることを明らかにしたわけである。海馬が場所の符号化にもとづき、認知地図の精査 (cognitive mapping) を行っているとすれば、損傷実験の結果も空間地図の消失による障害として理解されるであらう。このことが、

あわせて行動学的検討の最大の関心事となってきたことは当然の成り行きであった。

二 空間地図説

すべて動物は自然環境において住み家、餌場、危険な場所など生態学的環境を識別することは、生存にとっての不可欠の前提である。ユクスキユールとクリスザット (Uexküll v. Kriszat, 1970) は「生物からみた環境世界」の序章で、干潟の貝が潮の干満に応じて岩場を移動し、もとの地点にもどってくるルート为例にとり、運動の行われる空間を作用空間と名づけ、方向信号による認識が働いていることを示唆した。ミツバチの帰巢、サケの生まれ故郷への帰帰、渡り鳥の季節的移動、各種動物の示すテリトリーなど、いずれも生活空間の認知の問題と無縁ではない。海馬の空間地図説の台頭を契機として、トールマン以降あまり省みられることの少なかった迷路課題が近年にわかに復活してきた変遷には興味深いものがある。

海馬の空間認知の行動学的検討にもっとも強い刺激となったのは、回避学習の事態に由来する。電撃からの回避学習について、通常の一方向回避では海馬損傷は欠陥を示すことは少なく、受動回避では明らかな障害を生じる。ところが反対に、シャトル箱での二方向回避学習では損傷後の動物に学習の促進効果が認められる。二方向回避では、正常な動物にとってはもと電撃を受けた場所が、次の試行で安全な場所となるため、強い葛藤状況を引き起こし、この課題の学習に相当な困難を伴う。しかし、海馬損傷動物は場所の空間表象の欠損を生じるため、右の葛藤的事態に陥ることが少なく、回避学習の促進効果が生じるという見解が提出された (Black et al., 1977)。同様に、報酬後罰経験とよばれる実験課題においても、海馬損傷後の動物に特徴的な空間情報の欠損を生じる結果が得られている。岡市ら (Okabe et al., 1977) はネズミに目標箱で餌報酬を与える単一走路の走行訓練を行った。この報酬走行訓練後に、目標箱で一回の床電撃を与えると、正常動物は翌日の走行テストで出発箱潜時、走路での走行時間がともに増大した。

これにたいして海馬損傷動物はそうした潜時の増大を示さず、目標箱への進入潜時だけが増大した。つまり、海馬損傷動物は出発箱に置かれた時点で場所情報からくる行動抑制を示さず、強く罰と連合した明瞭な手がかり刺激（目標箱）にたいしてのみ抑制傾向を表わしたのである。この事実もまた海馬が場所情報の担い手であることを示唆している。

海馬が空間情報の処理機構であるとすれば、海馬損傷は場所を手がかりとする課題に失敗し、対象を手がかりとする課題では影響がないことが期待される。この手がかりによる相違を検討するために、オキーフェラ (O'Keefe et al., 1975) は、窓、衝立、机など空間的配置の明瞭な室内に円型迷路を置き、水を報酬とする水飲み口への接近訓練を行った。迷路上八カ所のどれかで水を得る課題で、場所手がかり群は迷路上の特定の空間場所水飲みが許され、対象手がかり群は光刺激示部で水が与えられた。海馬の主要な入出力線維である脳弓切断動物はこの実験の結果、光手がかり条件では正常動物と同様に数試行で規準に到達したが、場所手がかり条件では五五試行後にも規準に達しなかった。

このように、海馬損傷によって生じる障害が主として空間情報にもとづく課題に特異的な障害であるとの見解が、オキーフェラとネイデル (O'Keefe & Nadel, 1978) によってトールマンの認知地図を復活させることになったのである。それによると、認知地図は環境内で動物にその位置を知らせるとともに、報酬や危険な場所情報を提供する。空間情報は動物の探索行動と密接な関係があり、環境を探索することが環境情報の獲得過程に連なる。新奇な場所の探索 (place system)、または、同一場所であってもそれ以前に無かったものの出現とか、それ以前にあったものの消失 (misplace system) など、いずれも強い探索活動を引き起こすことはよく知られている。こうした探索行動によって動物は、すでに獲得している空間地図とのずれを検出し、探索行動はいっそう高まり、それを解消する——新たな空間地図の改変が達成される——に至る。そして、この空間地図の獲得と貯蔵の部位が海馬の機能であるという。

迷路上に置かれたネズミは目標箱へ到達するのに、空間地図を参照して目標に達する方策をとることもできるし、また、特定の外的手がかりへの定位を維持することによって目標に接近する方策をとることも可能である。いま、環境空間と空間地図との照合を場所方策 (Place strategy)、外部手がかりへの接近を誘導方策 (Guidance strategy) とし、両者の差異を比較するための実験が行われた (O'Keefe & Conway, 1980)。種々の物体を迷路の周りに散らばめて配置し、空間手がかりを豊富にした状況 (場所方策) と、それらの物体を一個所に纏め目標箱の背後に配置した状況 (誘導方策) の二条件を設定し、海馬損傷の効果を比較した結果、誘導方策をとることのできる物体の纏まり条件下では正常群と差はなく、物体を散らばめた空間地図との照合を要求する場所方策の条件下では、海馬群は課題を解決することができなかった。さらに、この課題状況で動物に最初、物体を散らばめた空間課題を呈示し、出発箱に閉じこめた遅延期に物体を除去して記憶によるテストを行うと、正常動物は直ちにこの記憶テストに成功したが、海馬損傷動物は七〇試行後にも解決することができなかった。この結果は、海馬損傷によって空間地図の記憶表象を欠如するからであると説明された。以上の実験によって示されるように、海馬損傷は場所方策がとれなくなるが、誘導方策は阻害されない。空間地図説ではこのように、場所方策を発現させる機構を場所系 (Locale system)、誘導方策を発現させる機構を分類系 (Taxon system) として区別する。海馬はこのなかのロカール・システムを担う役割を果たし、空間的文脈に特異的な符号化を行う。これに対して、空間的文脈とは独立の符号化、即ち、カテゴリー、概念などに関する学習はタクソン・システムによって営まれる (Madel, 1980)。海馬損傷は場所を手がかりとするような空間課題を障害するが、海馬損傷後にもタクソン・システムが維持される限り、時間的要因による条件反応とか、誘導方策による解決が可能な場合には、学習が成立すると考えられる。

以上の諸研究によって海馬が環境の空間地図を形成、貯蔵する部位であるとする見解は、海馬の機能について新機軸を開いた観があり、この構想に多角的な検討がますますさかんに加えられている現状にある。しかしながら、行動

学的研究の興味はこれに尽きるものではない。観察された事実に対する他の視点からの解釈、さらにそれを契機として、論点を明確にすることによって、検証可能な心理学的考察を深める発展へとつながらなくてはならない。海馬をめぐる最近の情勢はそうした検討の渦中にあるといっても過言ではない。

いかにも空間地図説は、最近提起された海馬機能に関する新説であることに相違はないが、広義には空間地図の問題は、一九三〇年代にメイヤー (Maier, N. R. F.) が実施したネズミの推理実験にその起源を求めることができる (矢田部 1945)。メイヤーは皮質損傷を受けたネズミが環境空間における場所関連の習得に失敗するが、一度びそれを習得したものは損傷後にその習性を保持していることを見出した。これと同様の傾向が海馬損傷についても当てはまる。三つのテーブルから成る場所課題を用いたエレン (Ellen, 1980) の研究では、先に二日間の探索を十分に行わせた動物は、海馬損傷後にも場所課題の解決が可能であったが、術前に探索を許されなかった動物は、すべて損傷によって同課題を解決することができなかった。この事実は、海馬が空間地図を形成するさいに重要であるとしても、その貯蔵部位とはいえないことを示している。空間課題について、海馬損傷前後の訓練を比較したジャラード (Jarrod, 1978) の結果も同様の傾向を表わしている。空間地図の形成と検索がどのような機構の差異にもとづいて行われているのか、さらに今後明らかにされるべき問題として残されている。

もともと動物に認知地図が成立しているか否かは、空間課題において動物が示す課題解決の方策から推論されるものである。海馬が空間地図の獲得に特異的な効果をもつとすれば、そうした方策をとらなければ解決できない性質の空間課題に限って成績が低下し、他の方策で解決可能な課題では影響が少ないことを明らかにしなければならないであろう。ところが現在得られている実験的証拠によれば、海馬損傷は必ずしもその解決に空間的要因を含まない課題においても阻害効果がみられる。さらに、空間課題で成績の低下が生じたことが直ちに空間地図の障害によるものかどうかの検討も重ねて必要とするであろう (Olton et al., 1979)。

三 作動記憶説

しばしば明確な対立仮説の提言によって心理学の理論が展開してきたように、空間地図説に対する作動記憶説がオルトン (Olton, 1978 b) によって提唱された。かれは空間地図説が導かれたのと同様の空間課題を用い、海馬損傷による行動的欠陥を作動記憶の障害で説明する。正常なネズミの場所記憶を調べるために、八本の走路を放射状に配置した高架式迷路を用い、各走路の先端に食物を置いて、ネズミが同一走路に入る誤反応を犯すことなく八本の走路を探索するというきわめて効率のよい場所記憶をもっていることを示した (Olton, 1978; Olton & Samuelson, 1976)。この放射状走路上で正常なネズミはすでに食物をとった走路に入りこむ重複誤反応をさげ、未だ訪れていない走路を順次選択する。ところが、海馬損傷動物はすでに餌をとった走路に入る重複誤反応が頻出することを見出した (Olton 1978b)。この結果は海馬の空間地図説が主張する事実と一致する。しかしオルトンはこの事実に別の解釈も成立すると考えた。かれはちぎにホーニット (Honig, 1978) が行った照合記憶 (reference memory) と作動記憶 (working memory) の区別に従って、海馬損傷が作動記憶の障害をもたらすと考えた。照合記憶とはどの試行にも共通に含まれる一般的な規則に関する記憶を、作動記憶とは特定の試行についてだけ成立する、個別的な情報の記憶を意味する。放射状迷路についていえば、各通路の先端に餌があるということは照合記憶に、すでに通過した走路についての記憶は作動記憶に属する。そして、海馬損傷後にみられる重複誤反応は作動記憶の障害として理解することも可能であるというのである。放射状迷路の課題特性には空間地図と作動記憶の両方の要因が含まれているから、行動障害の原因を全面的に空間地図の障害に帰するわけにはいかない。とすれば、これら二つの要因を分離した上で、損傷による影響を検討する必要がある (Olton et al., 1980)。

まず認知地図要因を恒常的に保ち、作動記憶と照合記憶の阻害効果を独立に評価する実験計画が立てられた (Olton & Papas, 1979)。一七本の走路をもつ放射状迷路の八本に餌を (報酬走路)、残りの九本には餌を置かない (無報酬走

路)。この迷路で十分に訓練を行った後(最初の八試行で七回の正反応の規準に達するのに四〇試行)、海馬采―脳弓損傷を行い、術後のテスト試行を実施した。この損傷後のテストでは最初は報酬走路への重複誤反応、無報酬走路への進入誤反応がともに生じたが、後、無報酬走路への進入誤反応は改善を示したのに対して、報酬走路への重複誤反応はチャンスレベルにとどまった。この結果は海馬損傷後にも照合記憶は保持されるが、作動記憶に障害をきたすことを表わしている。もし、空間地図説の主張するように、本課題で空間地図の障害を生じたとすれば、報酬走路、無報酬走路の区別なくどちらにも同様の成績低下がみられるに違いない。結果はそれを支持せず、報酬走路への重複誤反応を改善できなかったのであるから、海馬は作動記憶に関係していると主張するのである。

次に、海馬損傷が作動記憶の障害とすれば、空間地図特性を利用することによって解決することができず、その解決に作動記憶を必要とするような空間課題において、海馬損傷の阻害効果が生じると期待される。このことを検証するために、四本の走路が触、視覚ともに顕著に異なる迷路内手がかりをもった十字型迷路の実験が実施された(Olton & Fensile, 1981)。装置を薄暗い室に置き、迷路外手がかりはほとんど無い状況で行われた。各走路先端の餌をとってネズミが中央部へ戻ってきた時にギロチンドアを閉じ、そこに閉じこめておいて、次の選択を行わせる前にまわりの走路の配置を変更した。各試行ごとに迷路の空間位置が変更されるので、場所を手がかりとしてこの課題を解決することはできない。実験の結果、海馬采―脳弓損傷動物は成績がチャンスレベルに低下した。術前の動物は最初の四試行で一〇回連続正反応の規準に達するのに五〇試行を要した。術後、統制群は同一レベルの成績を保持したが、海馬采―脳弓損傷動物はチャンスレベル(二・八正反応)に低下し、六〇試行の反復後にも回復がみられなかった。もし海馬が認知地図の獲得機能を営むとすれば、その特性に依拠しない本課題では、海馬損傷による欠陥は生じないであらう。ところが結果はこれに反して著明な障害を生じたのであるから、海馬損傷の効果は作動記憶障害にもとづくものであるという。

オルトンらと同様に八本の放射状迷路を用い、各走路に顕著な視覚手がかりを付加したヴィノカー (Winocur, 1980) の実験によると、海馬損傷群も正常動物と同様に重複誤反応が減少することが示されている。それにも拘らず、先行経験として先に空間手がかりで訓練を行い、海馬損傷後に顕著な視覚の手がかりを付加した迷路で再訓練を行うと、海馬損傷群は正常群に比べて著しく誤反応が増大した。いわゆる先行経験による負の転移効果が大きく現われたのである。海馬が空間地図の部位であるとするれば、損傷後に空間手がかりを使用することにもとづく干渉作用は少ないはずであるのに、結果は逆に、転移後にもなお空間手がかりの継続的使用からくると考えられる干渉効果を示している。ヴィノカーによれば以上の欠陥は、海馬損傷が課題を解決するのに有効な刺激情報を抽出する一般的な能力の障害であることを表わしているものであって、空間地図の障害はその限られた一面に過ぎないと批判する。

以上の諸研究はいずれも空間課題を用いながら、空間地図説の主張とは相容れない見解に達したものである。作動記憶説は海馬損傷が手がかり方策に属するとおもわれる——従って空間地図説では損傷による影響を受けない——時間的系列事象の障害を重視する。この意味で作動記憶説は後述の時間処理説とも密接な関係がある。それは空間地図説のいうタクソン系の障害が、海馬損傷によって生じること示しているのであるから、空間地図説に一致しない。しかしながら、もちろん、空間地図説からの右の諸説に対する反論も当然予想される。最近、鈴木ら (Suzuki et al., 1980) は放射状迷路の課題が、正常動物にとって空間の位置関係にもとづく選択を行っていることを明らかにした。周囲の黒カーテン上に刺激を呈示し、動物が空間的位置、つまり空間地図を方策として用いているか否かをテストするために、この刺激の空間的位置関係を変化した場合に成績が低下することを示した。この事実は放射状迷路におかれた動物が認知地図にもとづく方策をとっていたことを表わしている。そこで、海馬損傷動物が放射状迷路で欠陥を生じるのは認知地図を形成、あるいは利用できなくなったからであると説明される。しかし、オルトンらが指摘するように (Olton et al., 1980)、まだ海馬損傷動物がどういう方策をとっていたかは明らかにされたわけではない。空間課題

でみられる障害を、動物の実際にとつた方策から検討することが今後の重要な課題となるであろう。

四 時間情報の符号化

以上にみてきたように、海馬の空間地図説および作動記憶説では、空間手がかりの豊富な迷路課題が主として用いられてきた。しかし、海馬損傷の行動上の欠陥は空間課題以外の、時間的要因を扱った実験課題においても見出される。もともと心理学的に時間情報と独立の空間情報は存在しないのであるから、空間情報の処理機構は同時に、時間情報の処理機構をも含んでいるといった方がよいのかもしれない。ここでは時間処理説として、海馬損傷による時間的な系列事象の処理、したがって連合過程を含む学習課題に生じる阻害効果を主な対象とする。時間処理説が主として扱う中心的課題はウサギの瞬膜条件反応（まばたき反射）である。この課題で海馬損傷動物は正常動物に生じる、先行条件刺激の呈示による潜在抑制を示さず、また、複合刺激条件づけのケイミン（Kamin）効果として知られる刺激阻止効果（blocking）がみられない。これらの条件刺激にたいする脱抑制的反応の出現はムーア（Moore, 1979）やソロモン（Solomon, 1979）により、海馬が時間情報の処理にもとづく、無関連刺激の排除機能を有する証拠であるとみなされてきた。いまこれらの研究を述べるに先立ち、時間情報の処理に関して海馬の細胞活動から得られた知見をみておくことは、その問題点を明らかにする上で有用であるとおもわれる。

ベルガーとトンブソン（Berger & Thompson, 1978）はクリック音を条件刺激、二五〇ミリ秒後に眼球への空気の吹きつけを無条件刺激とするウサギの瞬膜条件づけで、海馬の細胞活動を記録し、未だ瞬膜の条件反応が確立していない訓練数試行後に、海馬細胞の活動が条件刺激にたいして増大することを示し、この海馬活動が連合学習の形成初期段階における痕跡（engram）活動の表示であると示唆した（Thompson et al., 1976）。さらにその後の研究（Hoehler & Thompson, 1980）で条件刺激と無条件刺激の時間間隔を変数として、五〇、一五〇、二五〇ミリ秒の条件づけを行

った実験によると、一五〇、二五〇ミリ秒の条件では海馬の増大反応、瞬膜条件反応がともに生じるが、五〇ミリ秒条件では両反応とも生起しなかった。海馬の活動はこの結果からみると、瞬膜条件反応が学習される場合に限って条件刺激への増大を示すが、反応が獲得されていないときには活性化が生じないことを明らかにしたのである。海馬はしたがって、条件刺激が無条件刺激の到来することを予測し、二つの事象間の時間関係にもとづいて、生物学的に有意な事象の生起を予測しているように振舞うのである。さらに同様の実験事態で、無条件刺激を伴う強化試行と、条件刺激だけの非強化試行を一分ごとに交互に与える単純交代試行の訓練では、海馬の活動は強化試行の条件刺激に有意な増大反応を生じ、かつ、非強化試行における条件刺激呈示前の活動ベース率が強化試行のそれよりも高いことが示された (Hoehler & Thompson, 1979)。あたかも海馬は次にやってくる試行は強化(非強化)試行だとの予知にもとづく、事象生起の時間的系列を処理しているような応答を表わすのである。その類推が正しいとすれば、海馬は時間情報にもとづく作動記憶の生理学的基盤を担っていると考えることができる。

このように条件づけにおける連合過程から、海馬の時間情報に関する処理活動を推測する道が開かれてきたのであるが、ここに逆説的な事実が当惑の種であった。それは、もし海馬が連合形成の獲得に基本的な記憶痕跡活動を営んでいるとすれば、何故海馬損傷後にも条件反応が形成されるのか、という疑問であった。事実、損傷動物もこの種の古典条件反応は正常動物と同様に獲得されるのである。これは損傷によって生じる機能脱落の原理と抵触する。

しかしながら、この逆説的事実もまた、最近報告されたソロモンら (Solomon et al., 1983) の研究によって、興味のある事実がかえって浮き彫りにされてきた観がある。それによれば条件刺激と無条件刺激の間隔を二秒に延長した痕跡条件づけが、正常動物では約五〇〇試行で成立するが、海馬損傷動物は九〇〇試行でも成立しなかった。この損傷動物も間隔を二五〇ミリ秒に移すと、直ちに条件反応が確立した。つまり、海馬損傷動物は痕跡条件づけが阻害されることが明らかにされたわけである。さらに、海馬の細胞活動は五〇〇ミリ秒の痕跡条件づけにおいて、条件づけ

の進行とともに、条件刺激の呈示期から条件反応の生起する直前へと発火の増大が移行する傾向がみられた。この結果から、海馬は条件反応の直接的な刺激—反応の連合形成そのものではなく、むしろ、条件刺激—無条件刺激という有意な刺激事象間の時間的系列の情報処理機構に携っていると考えられるのである。

五 時間処理説

海馬が時間的系列事象の符号化に関係があるというだけでは、まだ損傷効果を説明するのに十分ではない。海馬の時間処理説はさらに力動的な機能を充足することによって、損傷後にみられる方策利用上の欠陥を説明する必要がある。とくにウサギの瞬膜条件反応について得られた海馬損傷効果として知られる、潜在抑制 (latent inhibition) の消失、複合刺激の阻止現象は、無関連情報にたいする抑制の障害を表わしている (Solomon, 1979; Moore, 1979)。もと、海馬の電氣的活動、とくにシータ波の生起に関して、刺激への定位とか注意が問題にされたことは周知の事実であるが (平野 1981b)、これに加えてさらに積極的な、無関連刺激情報を排除する役割が、その後の海馬損傷実験によって明らかにされてきた。

たとえばソロモンとムーア (Solomon & Moore, 1975) はウサギの瞬膜条件づけにおいて、条件刺激を四五〇回先行呈示した後に、無条件刺激との対呈示による条件反応訓練を実施した。正常動物は条件づけの成立が先行呈示をしない場合に比べて、有意な遅滞を生じるいわゆる非強化先行呈示による潜在抑制がみられた。これに反して海馬損傷動物はこの潜在抑制を示さず、先行呈示を受けなかったかのように条件づけが成立した。

先に条件刺激 A で条件づけを行い、次に複合刺激 AX に条件づけを実施すると、通常、X への条件づけの効果が少なく、刺激の阻止現象とよばれる。これをさきの瞬膜条件づけに適用した研究 (Marchant & Moore, 1973) がある。訓練の第一段階で、音と空気の吹きつけを条件づけた後、第二段階で音と光の複合刺激にたいして条件づけの訓練を

行った。第三段階のテスト試行として、光にたいする条件反応の生起率をみると、正常群では第二段階で加えられた複合刺激の光への条件づけが生じていないのに、海馬損傷群はこの阻止効果がなく、光にも音と同様の反応が出現した。この結果は正常動物にとって冗長度の高い刺激が無視されるのに、海馬損傷動物はそれを無視することができない欠陥を表わしているのである (Solomon, 1980)。いま、条件づけの課題として、刺激Aを強化、複合刺激AXを非強化とした弁別条件づけを行うと、海馬損傷群と正常群とのあいだに有意な差異は生じない (Solomon, 1977)。このことはAとAXの両者間の差異に注意しなければならぬような課題では、海馬群も正常群と同様に振る舞い、潜在抑制とか阻止現象のように、正常ならば無関連刺激として無視する刺激を、海馬群は無視せずに、かえって促進的効果を生じるといふ欠陥を表わすのである。海馬損傷によって干渉作用が異常に高まることは、従来から多くの課題について検討されてきたところであり、人の記憶障害についてもワイスクランツ (Weiskrantz, L.) やワリングトン (Warrington, E. K.) が明らかにしてきた見解 (平野 1981a) も、この点において一致するといえる。

右の時間処理説の立場から、空間記憶課題における海馬損傷の効果については、空間課題も時間的次元を含んでおり、無関連刺激の干渉的連合が適切な反応と競合することによって生じると主張する (Moore, 1979)。このことが空間地図の欠陥を十分に説明できるか否か、なお今後の検討に俟たなくてはならないが、海馬が空間地図だけに関する処理機構であると限定するには、難点が伴うといわざるを得ない。現段階では用いられる課題特性の内容も異なっており、ソロモンがいうように「一つの理論で両方のすべてを説明することはできない」ということになるのかもしれない。

六 文脈再考

以上にわれわれは主として記憶をめぐる海馬機能の最近の知見を通覧してきた。なかでも新機軸を打ち出した空間

地図説の見解は、この方面の研究方向を一挙に刷新する勢いで、発表誌上に新鮮な息吹を送りこんでいる。それほど強い関心をよび起こすに至った背景には、これまでの行動空間に関する心理学的考察、とりわけ、メイヤー以来の動物の推理能力、トールマンの認知地図、ユクスキユールの作用空間などの考察がある。加えて、それらの行動空間に営まれる手がかり刺激と選択される方策の關係、刺激の新奇性あるいは顕著性の効果など、現代学習心理学の中心的な課題が、海馬機能の行動学的検討に深く関わっていることを看過できない。

刺激情報はつねに単独に意味をもつものではなく、背景をなす文脈のもとで有意な信号価を發揮することは、幾多の事実によって明らかにされている。すでにバブロフは、その犬が訓練された実験室以外の場所で条件刺激を与えられても、条件反応を生じないことを熟知していた。この事実を再検討することによってネイデルとウィルナー(Nadel & Willner, 1968)は「文脈と条件づけ——空間にとつての場所」と題する論文で、学習理論における環境的文脈の重要性を論じ、「文脈とは競合的な個々の刺激關係ではなく、それらの刺激を抱括し、かつ、予言性をもった階層構造として理解する必要がある」と指摘した。そして、海馬の機能を地図精査系(mapping system)にあるとして、内的地図の表象に含まれていない環境刺激を新奇なものとして検出し、場所方策を発現させる機構であると考へた。かれらがその論文のなかで論旨を展開したように、環境的文脈への条件づけが進行し、それが光や音など通常用いられる条件刺激への条件づけに影響することを除外することはできない。たとえば潜在抑制の事実も、この見地からみれば、条件刺激の反復先行呈示がその場所における刺激事象としての表象を形成し、それだけ新奇性が少なくなるであろう。そのため、後に無条件刺激が導入されても、すでに背景を構成した刺激に無条件刺激が連合し難い。これを「文脈による同化」とよんでいる。海馬損傷は地図精査系を欠損するので、条件刺激の先行呈示が与えられても、環境的文脈による刺激の同化を欠如し、潜在抑制の効果をもたらすことが少ない。ここにみられるように、環境的文脈が個々の刺激要素に優先する効果をもつことは否めない。

しかしながら、文脈は空間的要因にもとづく環境的文脈だけに限定されるものではない。同一の環境事態においても、刺激事象の時系列的生起のパターンによって文脈が構成される場合を除外することができないからである。しかも海馬損傷の影響が見出されるのも、もし状況がAならば反応Xを、もし状況がBならば反応Yを要求する、いわゆる条件的課題においてである。その例として、環境状況を恒常的に保ち、動機づけによる内的手がかりを文脈条件に用いた場合をとりあげてみよう。ヒルシュ (Hirsch, 1968) はT型迷路を用い、一方に食物、他方に水を置き、絶食、絶水によるそれぞれの動機づけ状態のもとで報酬訓練を行った。正常動物、海馬損傷動物の訓練初期の誤反応をみると、正常動物は一方の動機づけ条件下で学習が成立し始めた時点(たとえば食物への右反応)で、他方の動機づけ条件下(水への左反応)では成績はチャンスレベルにとどまり、一方の条件を学習することが他方の条件を学習することと、独立に進行していることを示した(相関は $r_{11} = 0.83$ 、 $r_{12} = 0.45$)。これとは対照的に、海馬損傷動物は両条件下で同一の選択を行う傾向が強く($r_{11} = 0.80$ 、 $r_{12} = 0.91$)、動機づけによる内的な文脈手がかりを利用することができなかった。海馬損傷は条件性操作 (conditional operation) に欠陥を生じ、文脈の変化にもとづく適切な弁別選択を遂行することができないのである。損傷動物も訓練試行を重ねると、両条件に正反応が出現するようになるので、空間地図の欠損によって餌や水のある場所表象が消失したとはいえない。

ヴィノカーとオウルズ (Winour & Olds, 1978) は内的動機づけの差異を文脈条件として、海馬損傷動物が適切な弁別手がかりを利用できないことを明らかにした。条件Aでは食物への動機づけ、条件Bでは水への動機づけを行い、両条件で異なる実験装置を用い、弁別刺激は両条件に共通な同一刺激とする弁別訓練が実施された。海馬損傷の術前にA条件(またはB条件)を学習し、損傷後にもと同一の条件で再訓練を行った非転移訓練と、A条件(またはB条件)からB条件(A条件)に移して再訓練を行った転移訓練の結果を比較した。それによると、非転移訓練では海馬損傷群は統制群と同様の節約率を示したが、転移訓練では試行数、節約率ともに有意な障害を生じた。この結果も、

海馬損傷が動機づけの内的状態にもとづく文脈変化にたいして、適切な弁別刺激を抽出する能力に低下を示している。海馬損傷が空間地図の表象を破壊したとすれば、空間要因から受ける干渉作用が少ないであろう。結果は逆に場所特性の差異に過剰な影響を表わしていることが注目される。海馬損傷動物は、両条件に共通な弁別刺激を関連情報として抽出することができなくなったのである。

右の二実験によって明らかにされたように、海馬損傷は動機づけにもとづく内的な手がかりを、文脈として適切に利用することができない欠陥を生じる。したがって、海馬は場所情報だけではなく、適切な手がかりにたいする条件性操作に重要な働きを担っていることが推測される。右の実験では動機づけが文脈手がかりとして用いられたが、強化・非強化の交代試行系列は、先行試行の残効が内的手がかりを構成する。この課題では事象生起の時間系列にもとづく文脈手がかりだけが、有効な刺激情報である。かりに空間的文脈手がかりが働いたとしても、それは照合記憶には関係づけられても、作動記憶に関連づけるわけにはいかない。この見地から実施された海馬の電気的活動を記録した実験 (Hoehler & Thompson, 1976) によれば、強化試行と非強化試行に有意な差が見出され、作動記憶の生理学的表示ではないかと示唆されたことは先述のとおりである。この点についてみれば、海馬は明らかに、生物学的に有意な事象の時間的精査 (temporal mapping) を営んでいるといえることができる。もしその見解が正しいとすれば、海馬損傷はこの課題に障害を生じるとおもわれるが、まだ実験報告を見ず、その検討が望まれる。

さて、海馬の時間的精査はそれでは行動上どのような意味をもっているかが問われなくてはなるまい。先述したように、海馬損傷が痕跡的瞬膜条件反応を消失させることが示された。また、海馬の電気的活動が、有意な刺激事象の生起に先行して生じることも明らかにされている。それらはいずれも、海馬の時間的精査系としての働きを表わしていると考えることができる。時間的精査の重要な機能は、予期される事象が適切な時点で生起したか否かの検出をモニターすることにある。もし予期される事象がまだ生起していないときには、もと意図された行動計画を保留してい

なくてはならない。条件刺激の生起が無条件刺激の到来を予期するならば、その時点で条件反応が出現することによって、行動計画に終止符が打たれるであろう。それはあたかも既存の構え (set) を次の構えに移行させるリセット作用に類比できるかもしれない。刺激事象の時間的系列に依じて、行動をひとつの纏った単位としてクラスター化する機能を、海馬の時間的精査の働きに想定してみることは興味深いものがある。たとえば放射状迷路におかれたネズミが海馬損傷後に、重複の進入誤反応を頻出する傾向も、時間的精査系の障害、簡潔にいえば行動単位としての終止符が適切に打たれなかったことによって、同一反応の反復をきたしたと考えることもできるからである。空間地図説が海馬損傷後に、認知地図の消失を主張するのにならして、時間的精査にもとづく行動のクラスター化の観点は、地図の濃度崩壊もしくは部分的欠損を想定することもできるであろう。何故ならば、地図全体が精査される以前に、時間的精査系が先に終止符を打ってしまうことによっても、空間課題における障害が生じうるからである。

以上の考察にはなお恣意的な観点も多分に含まれており、さらに今後の検討を要することはいうまでもない。だが、海馬の空間地図説が改めて提起した問題が、実はフィナーレではなく、アランティウスのタツノオトシゴにさらに真実を語らせるブレリユードとみなすことによって、許容されることを願う。 (一) (一九八四、一、一六)

文献

- Berger, T. W., & Thompson, R. F. (1978) Neuronal plasticity in the limbic system during classical conditioning of the rabbit nictitating membrane response. I. The hippocampus. *Brain Research*, 145, 323-346.
- Black, A. H., Nadel, L., & O'Keefe, J. (1977) Hippocampal function in avoidance learning and punishment. *Psychological Bulletin*, 84, 1107-1129.
- Ehlen, P. (1980) Cognitive maps and the hippocampus. *Physiological Psychology*, 8, 168-174.
- 平野俊二 (1981 a) 記憶の二過程 哲学研究 46 (342号) 1115-1143.

- 岸監毅 (1981 b) 睡眠心解醒醒醒 中野の森 32, 146-151.
- Hirsh, R. (1980) The hippocampus, conditional operations, and cognition. *Physiological Psychology*, 8, 175-182.
- Hoeber, F. K., & Thompson, R. F. (1979) The effect of temporal single alternation on learned increase in hippocampal unit activity in classical conditioning of the rabbit nictitating membrane response. *Physiological Psychology*, 7, 343-351.
- Hoeber, F. K., & Thompson, R. F. (1980) Effect of the interstimulus (CS-UCS) interval on hippocampal unit activity during classical conditioning of the nictitating membrane response of the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*). *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 94, 201-215.
- Honig, W. K. (1978) Studies of working memory in the pigeon. In S. H. Hulse, W. K. Honig, & H. Fowler (Eds.) *Cognitive aspects of animal behavior*. Lawrence Erlbaum. pp. 211-248.
- Isaacson, R. L. (1982) *The limbic system*. 2nd ed. Plenum Press.
- Jarrard, L. E. (1978) Selective hippocampal lesions: Differential effects on performance by rats of a spatial task with pre-operative versus postoperative training. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 1119-1127.
- Marchant, H. G., & Moore, J. W. (1973) Blocking on the rabbit's conditioned nictitating membrane response in Kamn's two-stage paradigm. *Journal of Experimental Psychology*, 101, 155-158.
- Moore, J. W. (1979) Information processing in space-time by the hippocampus. *Physiological Psychology*, 7, 224-232.
- Nadel L. (1980) Cognitive and neural maps. In P. W. Jusczyk, & R. M. Klein (Eds.) *The nature of thought: Essay in honor of D. O. Hebb*. Lawrence Erlbaum. pp. 207-229.
- Nadel, L., & Willner, J. (1980) Context and conditioning: A place for space. *Physiological Psychology*, 8, 218-228.
- Okaike, H., Anchel, H., Barbaree, H., & Black A. H. (1977) Punishment of runway behavior in rats with fornical lesions. *Physiology & Behavior*, 21, 503-509.
- O'Keefe, J. (1976) Place units in the hippocampus of the freely moving rat. *Experimental Neurology*, 51, 78-109.
- O'Keefe, J., & Conway, D. (1978) Hippocampal place units in the freely moving rat: Why they fire when they fire. *Experimental Brain Research*, 31, 573-590.

- O'Keefe, J., & Conway, D. H. (1980) On the trail of the hippocampal engram. *Physiological Psychology*, 8, 229-238.
- 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 University Press.
- O'Keefe, J., Nadel, L., Kieghly, S., & Kill, D. (1975) Fornix lesions selectively abolish place learning in the rat. *Experimental I Neurology*, 48, 152-166.
- Olton, D. S. (1978a) Characteristics of spatial memory. In S. H. Hulse, W. K. Honig, & H. Fowler (Eds.) *Cognitive aspects of animal behavior*, Lawrence Erlbaum. pp. 341-373.
- Olton, D. S. (1978b) The function of septo-hippocampal connection in spatially organized behavior. In *Functions of the septo-hippocampal system. Ciba Foundation Symposium* 58, Elsevier. pp. 327-342.
- 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., Becker, J. T., & Handelmann, G. E. (1980) Hippocampal function: Working memory or cognitive mapping? *Physiological Psychology*, 8, 239-246.
- Olton, D. S., Branch, M., & Best, P. J. (1978) Spatial correlates of hippocampal unit activity. *Experimental Neurology*, 39, 295-308.
- Olton, D. S., & Feustle, W. A. (1981) Hippocampal function required for nonspatial working memory. *Experimental Brain Research*, 41, 380-389.
- Olton, D. S., & Papas, B. C. (1979) Spatial memory and hippocampal function. *Neuropsychologia*, 17, 669-682.
- Olton, D. S., & Samuelson, R. J. (1976) Remembrance of places passed. Spatial memory in rats. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Process*, 2, 97-116.
- Scoville, W. B., & Milner, B. (1957) Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesion. *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*, 20, 11-21.
- Solomon, P. R. (1977) Role of the hippocampus in blocking and conditioned inhibition of the rabbit nictitating mem-

- brane response. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **91**, 407-417.
- Solomon, P. R. (1979) Temporal versus spatial information processing theories of hippocampal function. *Psychological Bulletin*, **86**, 1272-1279.
- Solomon, P. R. (1980) A time and a place for everything? Temporal processing views of hippocampal function with special reference to attention. *Physiological Psychology*, **8**, 254-261.
- Solomon, P. R., & Moore, J. W. (1975) Latent inhibition and stimulus generalization of the classically conditioned nictitating membrane response in rabbits (*Oryzctolagus cuniculus*) following dorsal hippocampal ablation. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **89**, 1192-1203.
- Solomon, P. R., Vander Schaaf, E. R., Nobre, A. C., Weisz, D. J., & Thompson, R. F. (1983) Hippocampus and trace conditioning of the rabbit's nictitating membrane response. *Abstract: Society for Neuroscience, 13th Annual Meeting*, p. 645.
- Suzuki, S., Avgerinos, G., & Black, A. H. (1980) Stimulus control of spatial behavior on the eight arm maze in rats. *Learning and Motivation*, **11**, 1-18.
- Thompson, R. (1982) Functional organization of the rat brain. In J. Orbach (Ed.) *Neuropsychology after Lashley. Fifty years since the publication of Brain Mechanisms and Intelligence*. Lawrence Erlbaum, pp. 207-228.
- Thompson, R. F., Berger, T. W., Cegavske, C. F., Patterson, M. M., Roemer, R. A., Tayler, T. J., & Young, R. A. (1976) The search for the engram. *American Psychologist*, **31**, 209-227.
- Tolman, E. C. (1932) *Purposive behavior in animals and men*. Century.
- Uexküll, J. von, u. Kriszat, G. (1970) *Strefzfänge durch die Umwelten von Tieren und Menschen Bedeutungslehre*. S. Fischer Verlag. 田高誠徳・蛸田栄一(訳) (1973) 生物の環境と行動。興業社。
- Winocour, G. (1980) The hippocampus and cue utilization. *Physiological Psychology*, **8**, 280-288.
- Winocour, G. (1982) Radial arm maze behavior by rats with dorsal hippocampal lesions: Effect of cuing. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, **96**, 155-169.
- Winocour, G., & Olds, J. (1978) Effects of context manipulation on memory and reversal learning in rats with hippo-

campal lesions. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 92, 312-321.

矢田部達郎 (1945) 動物の思考, 盈科舎 : (1983) 矢田部達郎著作集六卷, 培風館

(筆者 ひらの・としつぐ 京都大学文学部〔心理学〕教授)

“Spatial Mapping” versus “Temporal Processing” Theories of Hippocampal Function

by Toshitsugu Hirano
Professor of Psychology
Faculty of Letters
Kyoto University

A recent progress of the hippocampal function was reviewed in this article, examining the spatial mapping and temporal processing function in particular.

Spatial mapping theory is sustained by a fact that the animals with hippocampal lesions make frequent re-entrance errors to the already visited arms in the radial maze task. A number of recent findings also has been reported that the hippocampal neurons respond to spatial characteristics.

However, those failures in the radial maze task could be argued by loss of working memory, since hippocampal animals could retain their reference memory as normal. In addition, hippocampal neurons enhance their response when a meaningful stimulus approaches close in time even in the task such as a classical conditioning experiment in which no particular spatial factors are involved. These facts lead to a notion of hippocampal function as a temporal processing.

Even though both of these theories are concerned with a memory process, one might consider that the spatial mapping theory is mainly related to the problem of what is being processed, while the temporal processing theory is related to the controlling mechanism of hippocampal function.

As already noticed in many studies, hippocampal lesioned animals are

suffered in context dependent behavior. It was hypothesized in this article tentatively that this structure might be related to a matching of behavioral plan in spatial-temporal sequence with those of current performance stage of the animal. When the matching is completed animals are released from the behavioral sequence, or reset the performance, thus forming a behavioral sequence as a unit.

The Problem of Aesthetic Value

by Kenjirō Yoshioka
Professor of Aesthetics,
Faculty of Letters,
Kyoto university

Value, in general, is something which we consider to be a desirable thing. It is not to be found in something which an individual wants for himself, but rather in something which is treasured by everyone. Clean rivers, deep forests, consideration of others, honesty...these have value insofar as they are treasured by humanity. But it is not possible to explain on the basis of theory why these things must be treasured; value is an object of human love.

Aesthetic value may be found in nature or in a work of art, but in both cases it is as value that it is an object of love. Aesthetic value differs from the universal values of love for one's neighbor, or honesty, in that it cannot be discussed separately from an actual object or thing. If Leonardo's *Last Supper* or Jōchō's *Amida Nyorai* of Byōdō-in were to be destroyed by fire, we would feel that something irreplaceable had been lost.

Because aesthetic value is to be found in intuition, if the concrete object of that intuition is removed, the aesthetic value simultaneously ceases to