

**バーンズ迷路における空間スケールが
マウスの空間学習に与える影響**

立木 佑宇人

目次

目次.....	2
要旨.....	3
序論.....	4
1.1 動物のナビゲーション.....	4
1.2 空間の脳内表象.....	6
1.3 空間記憶・学習実験パラダイム、バーンズ迷路.....	7
1.4 メタ学習.....	9
1.5 小括.....	10
実験材料と方法.....	11
2.1 直径 1 m バーンズ迷路課題 (BM1).....	11
装置.....	11
実験手順.....	13
2.2 直径 3 m バーンズ迷路課題 (BM3).....	13
装置.....	13
実験手順.....	16
2.3 文脈恐怖条件づけ課題.....	16
2.4 動物.....	17
2.5 コホート.....	17
2.6 データ解析.....	20
2.7 統計.....	22
2.8 コード.....	22
結果.....	23
3.1 BM3 では BM1 よりも精確な空間表象を獲得するためにより多くの試行錯誤を要する.....	23
3.2 空間スケールと空間学習は共に探索ネットワークの構造に寄与する.....	31
3.3 BM3 での先行学習は後続の BM1 での空間学習を促進する.....	37
3.4 BM1 から BM3 への限定的な学習の促進.....	45
考察.....	51
4.1 BM1 と BM3 の空間学習過程の共通点と相違点.....	51
4.2 大きなスケールの空間における BM の事前学習は、小さなスケールの空間における後続の BM の空間学習を促進する.....	54
結語.....	58
統計表.....	59
付録.....	78
引用文献.....	79
謝辞.....	87

要旨

動物は、報酬を目指して最適なルートを構築し行動する能力、すなわちナビゲーション能力を有している。この能力は環境のスケールを問わず発揮され、人間の場合、部屋の中から街の中といった幅広いスケールで有効である。ナビゲーションは行動学、生理学、情報学の観点から詳細に研究されてきたが、空間スケールがナビゲーションにどのような影響を与えるかについては、未だ多くの疑問が残されている。

本論文では、バーンズ迷路を用いた実験を通じて、マウスが異なる空間スケールでどのように学習するかを探求した。一般的な直径1メートルのバーンズ迷路と、新たに構築した直径3メートルのバーンズ迷路を用いて、2つのスケールで学習パターンを比較した。その結果、学習速度、解決方略、探索軌跡などの指標において顕著な差異が観察された。また、一方の迷路での経験が他方での学習を促進することが確認され、これはマウスが異なるスケールの課題から共通の構造を学習していることを示唆している。興味深いことに、この学習効果は対称的ではなく、迷路を経験する順序に依存していた。

本論文は、バーンズ迷路の空間スケールが現在および将来の空間学習に与える影響を実験的、理論的に探索、検証した最初の研究である。

序論

1.1 動物のナビゲーション

動物は、環境に存在する報酬を得るために、感覚情報や記憶に基づいて外界を探索し、行動する能力を持っている。このためには、自分の位置から目標となる地点まで到達する能力が必要である。この行動プロセスはナビゲーションと呼ばれ、動物が生存する上で不可欠であり、ほとんどすべての動物において観察されるという点で本質的である。ナビゲーション能力は、目標となる地点までの位置決定に必要であり、ナビゲーションの複雑さに応じて異なる能力が必要とされる。

Redish によると、げっ歯類のナビゲーションは、その複雑さに応じて以下の5つのカテゴリーに分類される (Redish, 1999)。

- *Random navigation* : このレベルでは、動物は目標の手がかりや情報を一切使用せず、無作為に環境を探索する。つまり、動物は特定の戦略を持たずにランダムに行動し、目標に偶然到達する可能性がある。
- *Taxon navigation* : この段階では、動物は目標の位置を知覚し、その方向に向かって進む。このナビゲーションは、視覚的な手がかりや他の感覚情報に基づいて直接的に目標に向かうことを特徴とする。
- *Praxic navigation* : ここでは、動物は外界の情報をを用いずに、一連の運動パターンを用いて目標に到達する。このナビゲーションは、動物が運動を開始する自分の位置と目標の位置関係が一定である場合にのみ成功する。
- *Route navigation* : このレベルでは、動物は特定の知覚情報に対する走性と一連の運動パターンを組み合わせることで目標に到達する。*Taxon* と *Praxic* を連鎖的に結びつけた形と言える。
- *Locale navigation* : 最も複雑なナビゲーションの形態で、動物は環境の地図を作成し、自分と目標の位置関係から目標へ到達するためのルートを構築する。

この分類において、下へ進むほどナビゲーションは複雑で高度なものとなる。

Taxon navigation は、特定の知覚刺激に誘引されて目標へ辿り着くナビゲーションであり、昆虫や原始的な生物に多く見られる。これは走性とも呼ばれることがある。一方で、*Praxic navigation* は知覚刺激を用いず、自己に保存された情報のみで行われる。これは *Egocentric* (自己中心的) なナビゲーションとも言われ、ラット (Whishaw, 1998)、ミツバチ (Patel et al., 2022)、サバクアリ (Müller and

Wehner, 1988) などが例として挙げられる。これらの動物は巣から離れた後、複雑な経路を通して餌を探索し、新規のルートを構築して直線的に巣に帰る能力を持つ。これらの動物は進んだ方向と距離を記録し、それらをベクトルとして足し合わせて自分の位置と巣の位置の関係を計算する。また、太陽の位置や視覚情報を用いてこれらの情報を補正する際に外界の情報を用いることもある。このような帰巣能力は Praxic Navigation の一例と考えられる。Locale Navigation は、私たちが一般にイメージするナビゲーションに最も近い形態である。このナビゲーションでは、動物は環境の「認知地図」を脳内に構築する (Tolman, 1948)。認知地図は、環境内の移動に関するモデルであり、どの場所からどのように移動することで特定の場所へ行けるかを記述する。この認知地図の存在により、動物は自己の位置と目標の位置の情報を基に、2点間の最適なルートを生成することができると考えられている。この認知地図は、単に物理的な場所の位置関係だけでなく、それらの場所に関連する経験や情報も含むことができ、動物が環境内でより効率的かつ効果的に行動するのを助ける。Locale Navigation は、複雑な環境下での高度なナビゲーション能力を要求し、動物の空間認識能力や記憶力の高度な側面を示す。人間を含む多くの高等動物がこのタイプのナビゲーションを用いていると考えられており、それによって複雑な環境においても効果的に目標に到達することができる。

ナビゲーションを補助する副次的な戦略として、げっ歯類が新規の環境を探索する際に拠点を設け、そこを中心に探索する行動が知られている (Eilam, 2014)。この拠点は「ホームベース」と呼ばれ、そこでは毛繕いなどの特殊な行動が見られる。げっ歯類は新奇な環境に置かれると、ホームベースから長短様々な探索経路を取り、最終的にはホームベースへ戻る行動を繰り返す。この繰り返しを通じて、動物は環境の情報を学習していると考えられる。ホームベースの存在は、動物のナビゲーションにおいて重要な役割を果たしていると考えられる。特に、物理的、計算的な困難さを伴う長距離のナビゲーションにおいて、探索の効率を高めるのに役立っていると思われる。このような戦略は、動物が環境に適応し、効果的に探索する方法として進化してきたと考えられ、ナビゲーション能力を理解する上で重要な側面を示している。ホームベースを利用することで、動物は安全な拠点から環境を探索し、学習した情報を、ホームベースに戻って整理・統合することができる。これにより、環境における自己の位置や目標地点の位置関係をより効果的に理解し、ナビゲーションの効率を向上させることが可能になる。

人間を含む動物は、周囲の環境からの感覚情報や自己に保存された情報を活用して外界を探索し、報酬を得るための行動を起こすことができる。これを実現す

るためには、目標地点と自己の位置の関係性を把握し、適切なルートを計算するためのシステムが脳内に存在する必要がある。このシステムは異なる空間スケールに対応している必要がある。例えば、部屋の中のレベルから街の中のレベルまでの異なる空間スケールに適応できる能力が求められる。コウモリや野生のげっ歯類は、巣穴やえさ場の近くの数センチメートルオーダーの空間や、巣穴とえさ場間の数キロメートルオーダーの空間でのナビゲーションが可能であることが知られている (Geva-Sagiv et al., 2015)。これは、これらの動物が異なる空間スケールに対応する「認知地図」を持っていることを示唆している。しかし、動物がどのようにしてこれら異なる空間スケールの認知地図を切り替えるのか、またそれらがどのように機能しているのかについては、現在も多くが未解明である。

1.2 空間の脳内表象

脳の中には、空間学習に関与するとされるいくつかの種類 of 細胞が発見されている。たとえば、海馬に存在する場所細胞は、「場所受容野」と呼ばれる特定の受容野を持ち、げっ歯類においては、環境内の特定の地点から数十センチメートル以内に自身が位置している際に活動することが分かっている (O'Keefe and Conway, 1978)。これらの場所細胞は、わずか十数個の活動で動物の位置を正確に表現できるため、脳内の GPS として機能していると考えられている。また、内側嗅内皮質にある格子細胞は、環境内に六角形の格子状の受容野を形成し、動物がその格子の頂点に達した際に発火する (Hafting et al., 2005)。このような格子細胞は、その規則的なパターンを通じて距離や方向などの測量情報を提供しているとされている。これらの格子細胞の受容野は、数十センチメートルから数メートルの範囲にわたることが報告されている (Brun et al., 2008)。格子細胞と場所細胞は、それぞれの解剖学的な位置関係や機能的特性から注目されている。格子細胞の受容野は環境の違いに比較的ロバストであるのに対し、場所細胞の受容野は環境に応じて符号化する場所が変化する。このことから、格子細胞のシグナルが場所細胞の受容野を形成する根源であるという考えが提唱されている (Moser et al., 2015; Solstad et al., 2006)。しかし、近年の研究では、発達段階のマウスにおいて、場所細胞の受容野が格子細胞の受容野よりも早く発達すること (Langston et al., 2010)、および場所細胞のシグナルを主成分分析で次元圧縮すると、格子細胞のシグナルのような格子状のパターンが現れること (Dordek et al., 2016) が観察された。これらの発見は、逆に格子細胞が場所細胞のシグナルによって形成され、個別の場所の表象から抽象的な測量的知識を抽出している可能性を示唆している (Stachenfeld et al.,

2017)。空間認識に関与する神経細胞としては、場所細胞や格子細胞だけでなく、他にも様々な種類の細胞が研究されている。例えば、頭部方位細胞は、動物の頭部の向きに反応し、特定の方向を向いた際に活動が増加することが知られている (Taube et al., 1990)。さらに、ボーダー細胞は、動物が壁などの境界に近づくほど活動が増加すると報告されている (Barry et al., 2006)。これらの神経細胞は、個々に特有の反応パターンを持ちつつも、互いに組み合わせることで、脳内に「認知地図」を形成していると考えられている (Knierim et al., 1998)。

しかし、前述したように、動物は異なる空間スケールで適切にナビゲーションを行う能力を持っているため、「認知地図」もそれぞれの空間スケールに応じて異なると考えられる。これは、数センチメートルの狭い空間における解像度を基に数キロメートルに及ぶ広大な空間の認知地図を作成しようとする、必要な場所細胞の数が全神経細胞の数を上回る可能性があるためである。実際、場所細胞やその他の受容野の大きさは、空間の広さに応じて変化すると考えられている (Geva-Sagiv et al., 2015)。例えば、コウモリが数キロメートルにわたって木々を移動する際に示す空間感覚は、数センチメートルオーダーの精密さを必要としない可能性が高い。これは、コウモリが巣内を歩行する時と比較して、その場所細胞の受容野がより広範囲に及び、受容野間の分布がスパース（まばら）であることを示唆している。また、数多くの研究が、環境の大きさによって場所細胞の受容野の大きさと数が異なる事例を報告している (Muller and Kubie, 1987; O'Keefe and Burgess, 1996; Fenton et al., 2008; Kjelstrup et al., 2008; Park et al., 2011; Rich et al., 2014; Harland et al., 2021; Sarel et al., 2022; Tanni et al., 2022)。ナビゲーションのさらなる理解を深めるには、このような空間スケールの違いによる認知地図の構成の違いも考慮する必要がある。ただし、多くの空間学習の実験は一定の大きさの実験室や装置で行われており、これらの空間スケールの違いはこれまで十分に検証されていない。

1.3 空間記憶・学習実験パラダイム、バーンズ迷路

モリス水迷路は、げっ歯類のナビゲーション能力を試験するために広く使用されている実験パラダイムである (Morris, 1984)。この実験は、不透明な液体(通常は色付けされた水)で満たされた円形のプールを使用し、水面のどこかに半分水没した状態のプラットフォームが設置されている。このプラットフォームはプール中を泳ぐ動物個体からは、遠くからは視認することはできず、プラットフォームに接触するなど近位においてのみ認識出来る。プールに放たれた動物は、溺れないように水

面を泳いで探索し、隠されたプラットホームを探し出すことを求められる。動物がプラットホームを見つけるのに要する時間や経路、試行回数などを記録し、これらのデータを分析することで、その動物の空間記憶学習を評価できる。モリス水迷路は、動物のナビゲーション能力を研究する上で優れた課題であるが、いくつかのデメリットも存在する。まず、(1) 動物の運動能力が成績に大きく影響する点が挙げられる。この迷路は動物の遊泳能力に依存しており、ナビゲーション能力の差が個体差の遊泳能力に影響される恐れがある。次に、(2) 動物に与えるストレスの強さが、微細な行動パターンを見逃す原因になる可能性がある。水迷路では動物は強いモチベーションで課題に取り組むが、これが自然状態の探索行動を隠してしまうことがある。最後に、(3) 耐水性がないデバイスの扱いの難しさがある。脳神経細胞の活動計測で使用されるイメージングデバイスなどは、水中での使用に適していないことが多く、これが研究の実施を困難にしている。これらの点は、モリス水迷路を用いた研究を行う際に考慮すべき重要な要素である。

バーンズ迷路 (Barnes maze, BM) テストは、1979年にキャロル・A・バーンズによって開発され (Barnes, 1979)、現在では、げっ歯類における空間記憶・学習過程を検証するための実験パラダイムとして確立されている。この実験において、マウスは最初に円形のフィールドに放たれる。フィールド周辺には等間隔で12個の穴が設けられている。いずれかの穴の下にはエスケープボックスが設置されており、マウスはこのエスケープボックスに入ることでフィールドから逃げ出すことができる。マウスは明るく開けた場所 (i.e. フィールド) を本能的に忌避するため、エスケープボックスに入るよう動機づけられており、エスケープボックスは迷路における「ゴール」として機能する。ゴールの位置はマウスごとに固定されているため、マウスは繰り返しの訓練を通じて迷路の空間的表現を更新しながら、スタートから目標までのナビゲーションを最適化することができる。BM 学習は海馬に依存していることがよく報告されており、海馬を損傷したネズミは BM 課題において空間記憶やナビゲーションの障害を示すことが多数の研究で報告されている (McLay et al., 1998; Bach et al., 1995; Mayford et al., 1996; Raber et al., 2004)。例えば McLay らは、海馬を損傷させるグルココルチコイドの投与により、バーンズ迷路課題における誤答数、総移動距離、逃避潜時が低下したと報告している。バーンズ迷路課題は、モリス水迷路のいくつかのデメリットを克服した課題であり、動物のナビゲーション能力を研究する上で有効な手法である。(1) バーンズ迷路では、動物は遊泳能力ではなく、普段の飼育環境で行われるような歩行能力に依存して課題を解決する。これにより、遊泳能力による個体差の影響を排除し、ナビゲーション

能力そのものをより正確に評価することが可能である。(2) モリス水迷路に比べ、バーンズ迷路での動物のモチベーションは比較的弱い。これは、動物が強いストレス下ではなく、より自然に近い状態でナビゲーション能力を発揮することを可能にする。その結果、自然な探索行動や微細な行動パターンがより明確に観察されることが期待できる。(3) バーンズ迷路では水を使用しないため、耐水性を考慮する必要がない。これにより、イメージングデバイスなどの様々な研究装置を使用することが容易になる。これは、動物の行動や脳活動を詳細に記録し、分析する際に大きな利点である。これらの特徴により、バーンズ迷路はモリス水迷路の代替手法として、または補完的な手法として、適した課題であることが言える。

一般的なバーンズ迷路テストは、直径 70 ~ 130 cm のフィールドで行われていた (Bach et al., 1995; Raber et al., 2004; Rosenfeld and Ferguson, 2014; Pitts, 2018; Suzuki and Imayoshi, 2017)。しかし、より大きな空間スケールのバーンズ迷路で学習を行い、大小のバーンズ迷路による空間学習の違いやナビゲーション能力を比較した研究は行われていなかった。

1.4 メタ学習

動物は直面している課題の解 (e.g. BM におけるゴールの場所) だけでなく、その課題の解法 (e.g. 効率的な環境探索方略) も学習することが広く受け入れられている (learning to learn; Harlow, 1949)。このメタ学習プロセスにより、動物は以前に学習した課題と類似の課題において、以前に学習した課題で獲得した解法を用いて効率的に学習をすることができる (Wang, 2021)。例えば、Harlow が 1949 年に実施した実験においては、サルは左右に配置された 2 つの異なるオブジェクトの中から報酬が得られる方を選択する必要があった。各選択の後、オブジェクトの位置はランダムに交換された。数回の試行後、オブジェクトは新たなペアに置き換えられ、再び試行が行われた。多くのペアの変更を経験した後、サルは新しいオブジェクトのペアが導入されても、2 回目の試行で 90% 以上の高い成功率で正しい選択をするようになった。これは、共通するルール (一方の物体が報酬に結びついており、もう一方が報酬をもたらさない場合、その逆が報酬をもたらす物体である) を学習したためであると考えられる。Harlow は、このような個別の学習を促進する普遍的な知識の概念を「Learning set (学習セット)」と名付けた (Harlow, 1949)。「構造学習」という概念は、メタ学習の一種として存在する (Braun, 2009)。例えば、自転車の運転ができる人がモーターバイクの運転を学ぶ際、自転車とモーターバイクの運転に必要な運動や知覚のパラメーターセットには類似点があるが、

それぞれ異なるものとされる。構造学習がなければ、モーターバイクの学習にはパラメーターセット全体の探索が必要になる。しかし、異なるタイプの自転車に乗った経験がある場合、これらの経験に共通するパラメーターセットの低次元構造を学ぶことができる。もしこの低次元構造がモーターバイクの運転にも共通していれば、低次元構造の中でのみパラメータ探索を行うことにより、より効率的な学習が可能になる。Braun は、被験者の手が特定の角度で変換して表示される実験を行い、被験者は変換された手の位置に基づき正確な方向に手を伸ばす必要があった。この実験では、同じタスクをランダムな変換角度で経験していた被験者は、初めての被験者よりも手の位置の補正を迅速に学習した (Braun, 2009)。これは、被験者がランダムな回転角にもかかわらず、背後にある共通の課題構造を学習し、それを後続の課題に応用したためと考えられる。

以上のように、メタ学習はさまざまな角度から研究されてきたが、空間スケールが異なる環境間でのナビゲーションに関するメタ学習については、まだ十分に研究されていない。動物が異なる空間スケールでナビゲーションを学習する際、一方の空間スケールでの学習から「学習セット」 (Harlow, 1949) や「構造」 (Braun, 2009) を抽出し、別の空間スケールでの学習を促進する可能性がある。

1.5 小括

本研究では、大きなスケールの空間と小さなスケールの空間における学習過程が異なるかどうかを検証した。最初に、直径 3 m スケールのバーンズ迷路を構築し、そこでの BM 課題中の一連の心理学的指標を、一般的な直径 1 m スケールのバーンズ迷路でのそれと比較することで、両空間スケールにおける空間学習過程がどのように異なるかを考察した。次に、異なる空間スケールでおこなわれた学習間でメタ学習が成立するかどうか、すなわち直径 3 m サイズのバーンズ迷路における空間学習は、その後の直径 1 m サイズのバーンズ迷路における空間学習を促進するかどうか、またその逆順でも成立するかどうかを検証した。先行研究から、一方の BM スケール (例えば、BM3) での先行経験が他方の BM スケール (例えば、BM1) での空間学習を促進することが予想された。

実験材料と方法

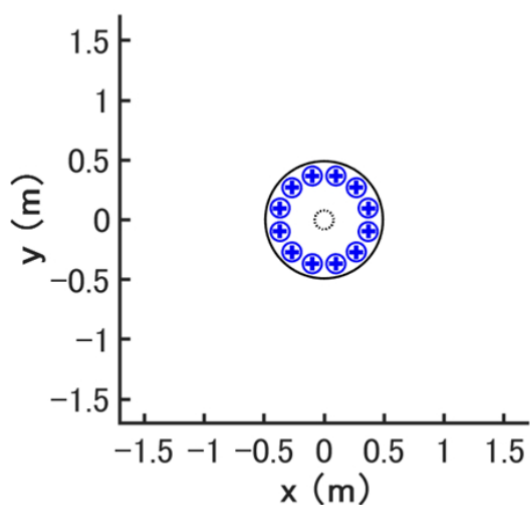
2.1 直径 1 m バーンズ迷路課題 (BM1)

装置

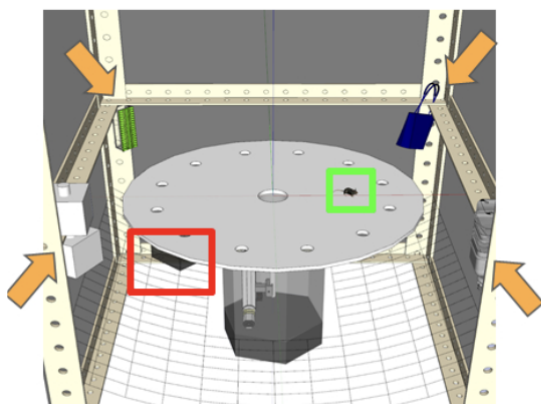
直径 1 m バーンズ迷路課題 (BM1) は、特注のバーンズ迷路システム (株式会社バイオ・メディカ、日本) にて実施された (図 1)。この課題を通して、マウスは迷路の認知地図を詳細に学習し、迷路上でスタート地点からゴールまで効率的に移動することを学習した。迷路は、直径 98 cm、床からの高さ 72 cm の円形のオープンフィールドで構成されていた。フィールドの中心には、スタート地点となるリフトが設置されていた。リフトは各試行の開始前にはフィールドの表面から 20 cm 下に停止しており、各試行の開始時に、マウスをフィールドの表面まで運んだ。リフトの昇降は、実験者がいつでも外部から制御できるようにプログラムされていた。リフトの床(直径 10 cm)はフィールドと同じ素材で作られていた。フィールドの外縁部には直径 4 cm の 12 個の穴が等間隔に配置されており、すべて中心から 40 cm の距離にあった。12 個の穴のうち 1 つの穴の下には、底にホームケージで使用しているのと同じ素材の床敷が敷かれた黒色の鉄製のエスケープボックス (17 × 14 × 7 cm) が配置されており、この穴を通じてマウスが逃げ込むことができた。このエスケープボックスの配置されている穴はナビゲーション課題のゴールであり、残りの穴ははずれであった。ゴール穴の位置は課題を通して一定だが、各マウスにとってどの穴がゴールかは、フィールドの東西南北に位置する 4 つの穴のうちからランダムに割り当てられた。フィールドの外からの環境音や環境光をできるだけ遮断するために、フィールドは黒色の遮光・遮音カーテンが取り付けられた立方体の枠 (130 × 130 × 180 cm) で囲われていた。マウスがエスケープボックスへ向かうよう動機づけるため、フィールドは外枠の天井中央に取り付けられた白色 LED ライトによって、高い照度 (600 lx) で均一に照らされていた。フィールド上における自身の座標やゴールの座標を計算するための空間的な手がかりとして、4 種類の 3D オブジェクトが外枠の四隅それぞれに、床から 86 cm の高さで設置されていた。課題中のマウスの行動は GigE Vision カメラ (UI-5240SE-NIR; IDS Imaging Development Systems GmbH、ドイツ) を使用して記録された。カメラは外枠の天井 (フィールドの中心から 93.5 cm 上) に取り付けられていた。カメラの空間解像度は 1.96 mm/ピクセルであった。各イメージフレーム (500 × 500 ピクセル、2

× ビニング)は、20Hz のパルスカウンタの立ち上がり時に取得され、同時に外部モニターで確認されていた。データ取得、処理、保存、および同期している全てのデバイスの制御に使用されたプログラムは、LabVIEW 2013 (National Instruments、米国) で開発・実行された。

模式図



俯瞰図



エスケープボックス

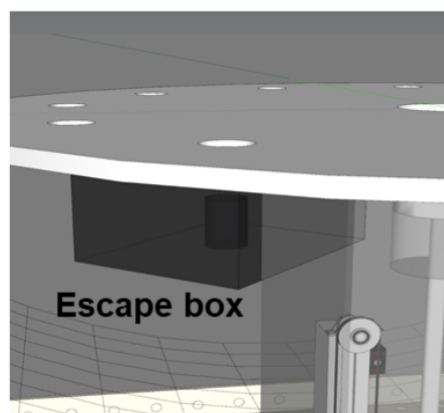


図 1 BM1 装置

BM1 は、直径 1 m の円盤に 12 個の穴が円周に沿って開けられた装置であった (模式図パネル)。円盤の周りの 4 つの方角に、視覚手がかりとして異なるオブジェクトが設置されていた (黄矢印; 俯瞰図パネル)。マウス (緑枠; 俯瞰図パネル) は円盤上を探索し、エスケープボックス (赤枠; 俯瞰図パネル) が隠された穴を見つける必要があった。

実験手順

BM1 の手順は、0 日目の馴化フェーズ、1 日目から 6 日目までの訓練フェーズ、そして 7 日目のプローブテストフェーズの 3 つのフェーズで構成されていた。全フェーズにおいて、マウスを実験 30 分前に飼育ラックから実験室へ移し、各試行以外の時間はホームケージの中で待機ラックにて待機させていた。各試行直前になると、マウスを不透明なアクリル筒を使ってケージからフィールドのリフトの底へと移した。各試行開始時、録画の開始と同時に、マウスはリフトによってフィールドの表面まで自動的に運ばれた。各試行終了後に、フィールドの表面を 70% エタノールにて清掃した。馴化フェーズはマウスをフィールドとエスケープボックスに馴れさせるために実施された。最初にマウスをエスケープボックスの無いフィールドで 5 分間自由に探索させた後、エスケープボックス内で 5 分間待機させ、飼育ケージに戻した。この手順はマウスごとに 1 試行ずつ行われた。馴化フェーズの 24 時間後、訓練フェーズが開始された。訓練フェーズはマウスにゴールの場所を記憶・学習させるために実施された。訓練フェーズでは、マウスはエスケープボックスが設置されたフィールドを自由に探索し、実験者はマウスがエスケープボックスに入ったことを確認した時点で、録画をオフにしマウスを飼育ケージに戻した。もしマウスの探索時間が 10 分を超えた場合、実験者はフィールド上のマウスを筒に入れ、飼育ケージに戻した。上記を 1 試行とし、全てのマウスで 1 試行が完了した後、最初に試行を行ったマウスから次の試行が開始された。訓練フェーズでは各マウスは一日に 3 回の試行をおこなった。6 日目の訓練フェーズから 24 時間後、プローブテストフェーズを開始した。プローブテストフェーズは、マウスの空間記憶の精度を評価するために実施された。プローブテストフェーズ中、マウスはエスケープボックスの無いフィールドを 5 分間探索し、試行終了後ホームケージに移された。プローブテストフェーズは各マウス 1 試行ずつ行った。プローブテストフェーズでは、もしマウスが訓練フェーズ中にゴール穴の空間記憶を獲得していた場合、ゴール穴の周囲を集中的に探索することが期待された。

2.2 直径 3 m バーンズ迷路課題 (BM3)

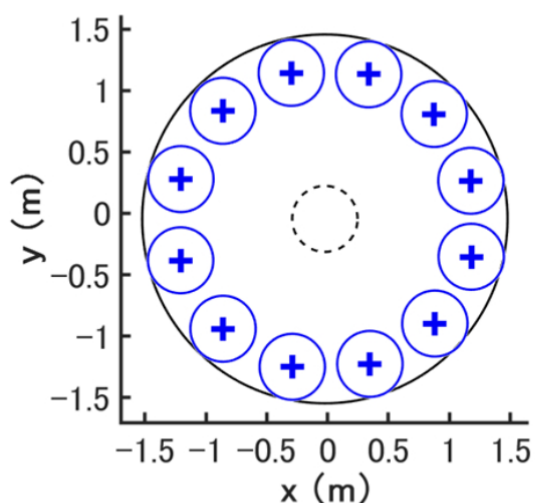
装置

直径 3 m バーンズ迷路課題 (BM3) も BM1 と同様に特注されたものを使用した (株式会社バイオメディカ、日本)。円形フィールドの素材は BM1 と同様だが、直径はその三倍の 300 cm であった。BM3 のフィールドは、シームレスに接続さ

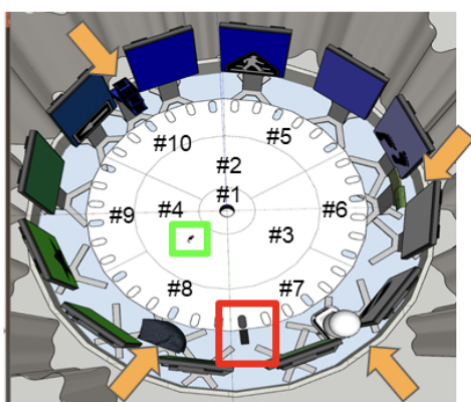
れた 10 個の区画から構成された (図 2)。スタートのためのリフトは BM1 と同じくフィールド表面の中央に設置された。リフトはフィールドと同じ素材で作られ、直径は 11.6 cm だった。このリフトは各試行開始時に各マウスをリフト下端 (フィールド表面から 22 cm 下) からフィールド (床から 79 cm の高さ) まで垂直に運搬した。36 個の長穴がフィールドの外縁部の区画 #5 - 10 に等間隔で配置された。各長穴の幅、長さ、半径はそれぞれ 8 cm、16 cm、4 cm だった。本研究では、0 時から 11 時まで 30° 刻みに位置する 12 個の長穴以外は、フィールド表面と同じ素材の蓋で閉じられていた。BM1 課題と同様に、各マウスにとってのゴール穴は東西南北の 4 つの内からランダムに選ばれた。アクリル製のエスケープトンネル (幅、高さ、長さそれぞれ 9 cm、8.5 cm、30.5 cm) がゴール穴の下に 20° の勾配で設置され、マウスはフィールドからそこに逃げ込むことができた。エスケープトンネルの床はホームケージで使用しているのと同じ素材の床敷で覆われていた。BM1 と違い、ダミートンネルがゴール穴と反対の穴に設置されていて、そのデザインはエスケープトンネルと同じだが、床がないためマウスが逃げ込むことはできないようになっていた。このダミートンネルは、非空間的な学習方略をとるマウスを検出するために設置された。すなわち、ゴール穴の位置を記憶するよりも、単純にフィールドの端を回ってゴールを探すという非空間的な学習方略をとるマウスがいれば、そのマウスはダミートンネルにもアプローチすることが予想された (本実験では学習中にそのような振る舞いを見せるマウスは確認されなかった)。12 台のディスプレイ (112.5 × 65.5 cm; 3840 × 2160 ピクセル; DME-4K50D; DMM.com、日本) が等間隔でフィールドを囲むように配置された。各ディスプレイはそれぞれ異なる色を表示し、2 つのディスプレイごとに固有の図形が表示された。形状の異なる 4 つの 3D オブジェクトがフィールドとディスプレイの間に配置された。したがって、合計 16 のオブジェクトが空間手がかりとして提示された。フィールド内の環境音が手がかりとならないように、課題中に全ディスプレイのスピーカーからホワイトノイズが流された。フィールド内のノイズレベルは 55 dB であった。8 つのルームライトが天井に取り付けられ、フィールドを一様に 500 lx で照らした。BM3 装置の外部の視覚刺激と音を遮断するために、BM3 装置は白い円形の遮光・遮音カーテンで分離された空間内に設置された。試行中のマウスの行動は GigE Vision カメラ (UI-5220SE; IDS Imaging Development Systems GmbH、ドイツ) を使用して記録された。カメラはフィールドの天井 (中心から 160 cm 上) に取り付けられ、低歪曲超広角レンズ (Theia MY125M、Nittoh Inc.、日本) によって、空間分解能は 7.43 mm/ピクセルとなっていた。各画像フレーム (404 ×

404 ピクセル、2 × ビニング) は 20 Hz で取得され、区画の外部のモニターに表示された。データ取得、処理、保存、および同期する全てのデバイスの制御のためのプログラムは LabVIEW 2017 (National Instruments、米国) で開発・実行された。

模式図



俯瞰図



エスケープトンネル

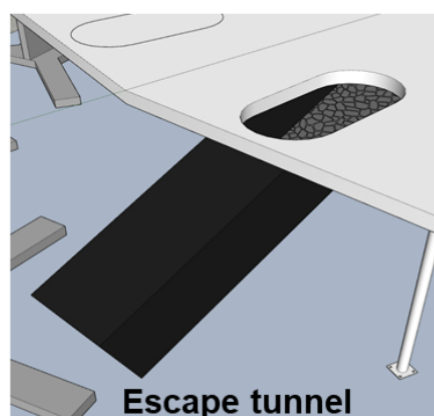


図 2 BM3装置

BM3 は、BM1 の三倍の直径 3 m の円盤に 12 個の穴が円周に沿って開けられた装置であった (模式図パネル)。視覚手がかりとして、円盤の周りを囲むように 12 個のディスプレイが配置され、ユニークな色の手がかりを提供すると同時にホワイトノイズによる外音の除去を行っていた (俯瞰図パネル)。また円盤の周りの 4 つの場所に視覚手がかりとして異なるオブジェクトが設置されていた (黄矢印; 俯瞰図パネル)。マウス (緑枠; 俯瞰図パネル) は円盤上を探索し、エスケープトンネル (赤枠; 俯瞰図パネル) が隠された穴を見つける必要があった。

実験手順

BM3 のプロトコルは、馴化フェーズ (0 日目)、訓練フェーズ (1 - 12 日目)、プローブテストフェーズ (13 日目) から構成されていた。試行直前に実験者はマウスを、ホームケージからフィールドの周囲に等間隔に設置された 3 つのリリースポイントの1つまでステンレス製の柄杓を使用して移動させ、リフトの底部にリリースした。この移動中、マウスは柄杓の蓋によって外の景色が遮られていたため、外部を見ることができなかった。この手続きは、課題開始 (i.e. マウスがリフトからフィールドにエントリした瞬間) 以前に、平衡感覚や自己受容感覚の手がかりによって自身やゴールの方向が推測されるのを防ぐために実行された。マウスをリリースする位置は試行間でランダム化されたが、試行内ではすべてのマウスで共通であった。馴化フェーズ、訓練フェーズ、プローブテストフェーズの他の手順は BM1 と同様であったが、エスケープボックスの代わりにエスケープトンネルが使用された点が異なっていた。

2.3 文脈恐怖条件づけ課題

文脈恐怖条件づけ課題は、連続 2 日間、恐怖条件づけシステム (O'HARA & CO., LTD) で実施された。1 日目には、マウスは文脈と電気ショックとの連合を学習した (獲得フェーズ)。実験者は白衣を着用し、試行開始 30 分前にマウスの飼育ケージを飼育ラックから実験室の待機ラックに移した。試行開始直前に、実験者は木製のチップで満たされた移動ケージを使用して、各マウスをホームケージから防音箱内のチャンバーに移した。獲得フェーズに使われたチャンバーは、黒と白のストライプの壁を持つアクリル製の箱 (17 × 15 × 12 cm) であった。マウスがチャンバーに入ると試行が始まり、9 分間続いた。試行開始から 148 秒後に、チャンバー内の鉄格子状の床から電気ショック (0.4 mA) が 2 秒間与えられ、90 秒間隔で 5 回繰り返された。試行終了後、マウスは移動ケージを経由して飼育ケージに戻された。各試行開始前に、防音ボックス、チャンバー、床は 70% エタノールで清掃された。チャンバーと実験室の明るさはそれぞれ 70lx と 80lx であった。

獲得フェーズの 24 時間後、マウスを新奇の文脈に曝露し、恐怖記憶の般化が発生していないことを確認した (想起フェーズ 1)。この文脈では、防音ボックスとチャンバーは 70% プロパノールで清掃された。想起フェーズで使われるチャンバーは、床にラテックスシートが敷かれた白色のアクリル製の箱 (18 × 11 × 10.5cm) であった。実験室内は消灯、防音箱内は点灯されており、実験室内と防音箱内の明るさはそれぞれ 8 lx と 40 lx であった。実験者は、各マウスを飼育ラック

の飼育ケージから直接チャンバーに移し、試行を開始した。各試行は 6 分間続き、電気ショックは与えられなかった。試行終了後、実験者は各マウスをチャンバーから直接飼育ケージに戻した。想起フェーズ 1 の 2 時間後、マウスは獲得フェーズの文脈に再度さらされた (想起フェーズ 2)。想起フェーズ 2 の環境と手順は獲得フェーズと同じであったが、試行時間は 6 分間であり、電気ショックは提示されなかった。

マウスが、獲得フェーズの文脈と電気ショックの連合を学習しているなら、想起フェーズ 2 の文脈から電気ショックの到来を予期して恐怖応答を示すことが期待され、想起フェーズ 1 の文脈からは電気ショックを予期しないため、恐怖応答を示さないことが期待された。恐怖条件づけパラダイムにおけるマウスの恐怖応答は一般にすくみ行動 (フリーズング) として知られ、一定時間以上の動作の静止として検出される。チャンバー内のすべての行動はカメラで 2Hz で記録されており、二値化された連続 2 フレームで輝度に変化したピクセル数が 30 以下 (i.e. ほとんど変化の無い状態)、かつその状態が 2 秒間以上続いた場合を恐怖応答として定義した。恐怖応答率は、各マウスの各試行における恐怖反応の総時間の総記録時間に対するパーセンテージとして計算された。想起フェーズ 2 での恐怖応答率が想起フェーズ 1 でのそれよりも有意に高ければ、文脈恐怖記憶が形成されたとみなした。

2.4 動物

合計で 115 匹のオスの C57BL/6J マウス (日本エスエルシー、日本) を使用した。すべてのマウスは実験が始まる時点で 2 ~ 3 カ月齢であった。マウスは 1 ケージにつき 2 ~ 5 匹で、8 時から 20 時までを暗期、20 時から翌 8 時までを明期とする明暗サイクルの、温度 23 ~ 24 °C、湿度 40 ~ 50% の環境下で飼育された。各ケージには実験動物用床敷 (ペパークリーン: 日本エスエルシー、日本) が敷かれ、固形飼料 (MF: オリエンタル酵母工業株式会社、日本) と水は自由に摂取することができた。行動実験はすべて暗期に行われた。実験後、全てのマウスは頸椎脱臼によって絶命した。全ての手順は京都大学動物実験委員会の規則に従って行われた (認可番号: Lif-K22008)。

2.5 コホート

各マウスは 7 つのコホートのいずれかに無作為に割り当てられた。それぞれのコホートは異なる実験スケジュールであった (図 3)。コホート 1 は BM1 にのみ従事した。コホート 2 は BM3 にのみ従事した。コホート 3 ~ 5 は、2 種類のバー

ンズ迷路を 14 日の間隔をあけておこなった。コホート 3 は BM3 の後 BM1、コホート 4 は BM1 (BM1 上で課題をおこなうものの、BM1 と異なる 3D 空間手がかりを用い、訓練フェーズ日数を 12 日に延長したもの) の後 BM1、コホート 5 は BM1 ののち BM3 に従事した。従って、コホート 3、コホート 4 は BM1 においてそれぞれ BM3 経験有、BM1' 経験有であった。また、コホート 5 は BM3 において BM1 経験有であった。先行研究は、BM1 のプローブテストフェーズでのスコポラミン臭化水素酸塩の投与が特徴的な空間探索行動を誘導することを報告した (Suzuki and Imayoshi, 2017)。本研究では、この効果が BM3 でも同様に誘導されるかどうかを検証するため、コホート S1 では、訓練フェーズまではコホート 2 と同じ実験スケジュールを行い、プローブテストフェーズの 20 分前に、0.3 mg/ml のスコポラミン臭化水素酸塩 (Santa Cruz Biotechnology) を 0.9% 生理食塩水に希釈し、マウスの体重 1kg あたり 3g 投与した。コホート S2 は空間学習課題以外の先行経験が BM 学習に与える影響を検証するために用いられた。このコホートは連合学習として文脈恐怖条件づけ課題に従事したのち、30 日の間隔をあけて BM1 に従事した。メタ学習を含めた、BM 課題のスケジュールの概要は図 4 のようになっている。

コホート	N	月齢	性別	先行課題	後続課題
1	20	2-3	オス	BM1	
2	20	2	オス	BM3	
3	16	2	オス	BM3 ^a	
4	20	3	オス	BM3	BM1
5	17	2	オス	BM1'	BM1
6	14 ^b	3	オス	BM1	BM3
S1	8	2	オス	CFC	BM1

図 3 コホートと課題

合計 7 つのコホートが異なる順番や条件で BM 課題を行った。N は先行課題に参加したマウスを表す。コホート S1 は CFC (文脈恐怖条件づけ課題) を先行課題として行った。BM3^a でプローブテストフェーズの 20 分前にスコポラミンの投与が行われた。14^b のうち一匹のマウスは先行課題と後続課題の間に死亡した。

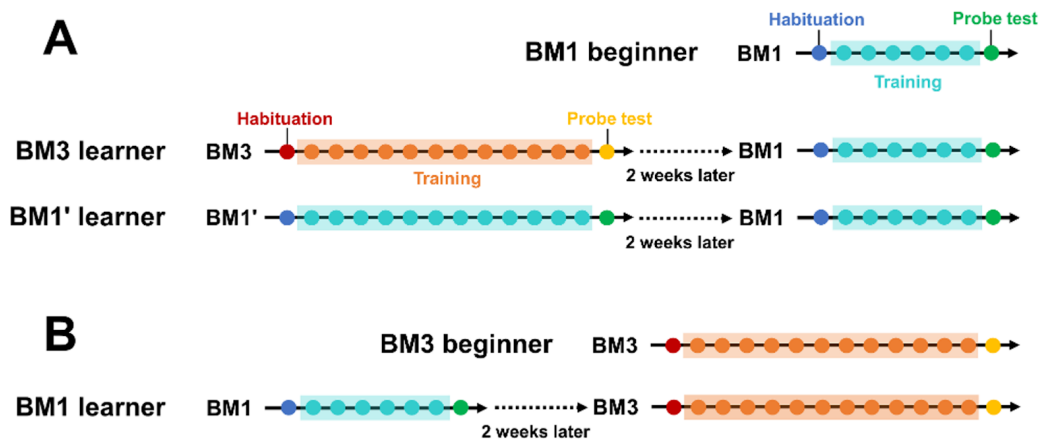


図 4 BM 課題スケジュール

各点は 1 日の課題 (3 試行) を表し、色は BM のフェーズを表す (青: BM1 馴化フェーズ、赤: BM3 馴化フェーズ、シアン: BM1 訓練フェーズ、オレンジ: BM3 訓練フェーズ、緑: BM1 プローブテストフェーズ、黄: BM3 プローブテストフェーズ)。各行はそれぞれ、先行課題と後続課題の組み合わせを表す。後続の課題が BM1 と BM3 のどちらかで、A または B のパターンに分けられる。(A) 後続の課題が BM1 であるパターン。(B) 後続の課題が BM3 であるパターン。先行課題と後続課題の間には 2 週間のホームケージ飼育期間が設けられた。

2.6 データ解析

BM 課題において、録画された動画の各フレームのマウスの位置座標は、LabVIEW プログラムにより実装された形状適応平均シフト法または楕円検出アルゴリズムのいずれかによって推定された。座標の時系列データは、ゴール穴がマウス間で同じ位置になるように回転変換された。次に、成績評価、探索方略分類、ネットワーク解析が行われ、対応する行動特性が抽出された。これらの特性の定義は、以前の研究 (Suzuki and Imayoshi, 2017) に基づく。成績評価では、訓練フェーズの各試行での各マウスの誤答数、逃避潜時、総移動距離を計算した。誤答数は、ゴール穴以外の穴の半径約 80 mm (BM1)、270 mm (BM3) の範囲への訪問回数であり、ゴール穴以外の穴の探索回数の指標とした。逃避潜時・総移動距離はそれぞれ、マウスがスタートからゴール穴に入るまでにかかった時間 (秒) と距離 (cm) であった。各指標はマウスの 1 日あたりの 3 試行間の平均値として計算された。BM1 と BM3 の学習曲線は、各指標について、非線形指数曲線フィッティングから推定される切片と傾きによって定量化された。プローブテストフェーズでは、各穴周辺をマウスが探索した時間を計測した。これは、マウスが各穴を中心とした一定の半径の円の中に滞在した総時間で、半径は上記と同じであった。プローブテスト試行の時間が長すぎると、マウスがゴール穴が無いことに気づき、ゴール穴以外の穴を探索する時間が長くなる可能性があり、短すぎると、ゴール穴を探索する時間も短くなるために、空間学習が成立したかどうかを判断するために十分なデータが得られない可能性があった。そのため、パイロットテストに基づき、各プローブテスト試行の 300 秒のうち、最初の半分 (150秒) のデータのみを使用した。

探索方略分類は、空間学習過程における空間探索方略の最適化を検証するために用いられる (Barnes, 1979; Bach et al., 1995; Eales et al., 2014; Suzuki and Imayoshi, 2017)。各試行でのマウスの軌跡は、定義に基づき、空間的、連続的、無作為のいずれかの方略として分類された。試行中のマウスが、フィールドを四つの象限に分けた時の象限間の移動がなく、かつゴール穴以外の穴への訪問回数が 3 回未満であった場合、空間的方略に分類された。マウスがゴールに到達するまで隣接する穴に順次アプローチし、象限間の移動が 3 回未満であった場合、連続的方略に分類した。上記に分類されなかった全てのパターンは無作為方略に分類された (Suzuki and Imayoshi., 2017)。探索方略分類は訓練フェーズのデータにのみ適用された。試行開始直後のフィールドの中心、リフト周辺での微小な動きによって無作為方略に割り当てられることを避けるため、マウスがリフトから 8 cm (BM1) ま

たは 27 cm (BM3) 以内の距離に滞在している間の軌跡データは、探索方略分類から除外された。

ネットワーク解析は、個体が空間探索中に構成したネットワーク構造を定量化するためにおこなわれ、Weiss ら (2012) によって確立された。個体の空間探索行動は、停止地点をノード、ノード間の移動をリンクとするネットワークとして表現され、空間中の物体のレイアウトに応じた、特徴的な構造のネットワークが現れる (Weiss et al., 2012)。バーンズ迷路パラダイムにおいては、空間学習の習熟度が高まるほどネットワーク構造が単純化されていく (Suzuki and Imayoshi, 2017)。ネットワーク解析においてノードは、1 つ以上の停止点から生成される。具体的に、移動軌跡のうち連続する 20 地点の総移動距離が閾値未満であったとき、その 20 地点の重心に 1 つの停止点が生成された。本研究では閾値は 4 cm に設定され、これは平均的なマウスの体長のおよそ半分であった。その後、City Clustering アルゴリズムによって、収束条件が満たされるまで以下の 2 つのステップを繰り返すことで、ノードを生成・更新した (Rozenfeld et al., 2008; Weiss et al., 2012)。ステップ 1 では、ある停止点が選択され、そこから 4 cm 未満の範囲にノードがあれば、その停止点をそのノードに割り当てる。その停止点がどのノードにも割り当てられなかった場合、それは新たなノードとして扱われる。ステップ 2 では、各ノードの座標をそれに割り当てられた停止点の重心とする。全ての停止点がいずれかのノードに統合されていたら処理を停止し、そうでなければステップ 1 に戻る。

ネットワークの構造はいくつかのパラメータによって定量化される。位数 (order) はネットワーク中のノードの数である。次数 (degree) は、あるノードに接続されたリンクの数である。密度 (density) は、ネットワーク内で理論的に可能なリンク数に占める、実際に存在するリンクの数の比である。クラスタリング係数 (clustering coefficient) は、あるノードにリンクするノードが、互いにリンクしている確率である。最短経路長 (shortest path length) は、あるノードと他のすべてノード間の最短経路の長さ (リンクの数) の平均である。媒介中心性 (betweenness centrality) は、ノード i がある 2 点のノードの間の最短経路上に存在する確率を示し、次の式によって与えられる。

$$BC_i = \sum_{s,t} \frac{n_{st}^i}{g_{st}}$$

ここで、 s 、 t はノード i 以外の任意の 2 点のノードのペア。ノード i がノード s からノード t への最短経路上に存在する場合、 n_{st}^i は 1 で、そうでない場

合は 0 である。 g_{st} は、ノード s から t への最短経路の総数である。このようにして得られたノード i に関する媒介中心性 BC_i を全てのノードで平均することで、あるネットワークの媒介中心性を得る。近接中心性 (closeness centrality) は、特定のノードから他のノードへの最短経路の長さの合計の逆数である。次数、クラスタリング係数、最短経路長、媒介中心性、近接中心性は最初にノードごとに計算され、それらの平均をネットワークのパラメータとして用いた。本研究のネットワーク解析では無向グラフを想定し、セルフリンクは想定しなかった。

2.7 統計

成績評価においては、訓練フェーズの誤答数、逃避潜時、総移動距離に対して混合モデルの二元 (訓練日数 × グループ) 配置分散分析を実施した。プローブテストフェーズにおける各穴周辺での滞在時間に対しては混合モデルの二元 (穴の位置 × グループ) 配置分散分析が適用された。交互作用か主効果で有意差が検出された場合、多重比較として Tukey の HSD 検定が実施された。方略分類とネットワーク分析においては、各方略の使用率とネットワーク指標に対して、グループの水準数に応じて Wilcoxon の順位和検定またはボンフェローニ補正された Kruskal-Wallis 検定を実施した。Kruskal-Wallis 検定で有意差が見つかった場合、多重比較としてボンフェローニ補正された Wilcoxon の順位和検定が適用された。すべての統計解析において、ボンフェローニ補正前の有意水準は 0.05 に設定された。ANOVA と Wilcoxon の順位和検定については、それぞれ η_p^2 と r が効果量として計算された。方略およびネットワーク分析については、統計的検定の結果を統計表にまとめた。

2.8 コード

データ取得と解析のためのすべてのコードは、LabVIEW 2013、2017 (National Instruments) および MATLAB R2018a (MathWorks Inc.) で、カスタムビルトのワークステーション [Windows 10, Intel(R) Core(TM) i7-7700K CPU @ 4.20 GHz, 32.0 GB RAM] 上で開発された。本稿で述べられているコードは、https://github.com/suzuki-yusuke/BM_experiment.git、https://github.com/suzuki-yusuke/BM_analysis.git で自由に利用可能である。

結果

3.1 BM3 では BM1 よりも精確な空間表象を獲得するためにより多くの試行錯誤を要する

最初に、バーンズ迷路 (BM) 課題を初めて経験するマウスにおいて、空間学習が空間の大きさによって影響されるかを検証した。このため、BM1 と BM3 の行動成績を比較した。コホート 1 (n = 20) は BM1 のみに従事した (図 3)。コホート 5 (n = 14) は最初に BM1、次に BM3 に従事した (図 3)。そのため、コホート 1 と、BM1 におけるコホート 5 は BM1 について未経験であり、両コホートのデータをプールして BM1 群とした。コホート 2 (n = 20) とコホート S1 (n = 16) は BM3 のみに従事した (図 3)。コホート 3 は最初に BM3、次に BM1 に従事した (図 3)。そのため、コホート 2 とコホート S1、BM3 におけるコホート 3 は BM3 について未経験であり、これらのデータをプールして BM3 群とした。なお、コホート S1 はプローブテストでスコポラミン臭化水素酸塩が投与されたため、訓練フェーズのデータのみが使用された (図 3)。

BM1 と BM3 グループでの訓練を通じた学習率を評価するため、誤答数、逃避潜時および総移動距離が、訓練試行ごとのフィールド上の移動軌跡から算出され、各マウスの学習曲線が同定された (図 5)。BM1 と BM3 の逃避潜時と総移動距離の学習曲線を無次元量で計算するため、各マウスの学習曲線は最大値と最小値がそれぞれ 0 と 1 になるように正規化された (図 5、正規化前の逃避潜時と総移動距離の結果は付録 1 を参照)。次に、1 日目から 6 日目までの全試行の学習曲線とその指数関数モデル $y = \alpha e^{-\beta t}$ との二乗和誤差が最小となるよう、非線形最小二乗法で α と β を求めた。ここで t は試行、 y はそれぞれ総移動距離または逃避潜時、 e はオイラー数であり、 β が低いと、学習曲線が収束するまでに長い時間を要することを示す。Wilcoxon の順位和検定は、誤答数、逃避潜時、総移動距離の学習曲線における減衰パラメータ β が、BM3 で BM1 よりも有意に低いことを示した (誤答数: $z = 2.87$, $p = 0.00$, $r = 0.30$; 潜時: $z = 2.11$, $p = 0.03$, $r = 0.22$; 総移動距離: $z = 3.02$, $p = 0.00$, $r = 0.18$ (図 6))。次に、訓練 1 日目から 6 日目までの各日の 3 試行の値を平均値とする日毎の学習曲線を BM1 と BM3 で比較した。予想通り、BM3 では、マウスがゴールに到達するまでの誤答数が多く、逃避潜時と総移動距離が長いことがわかった。これは訓練日に関係なく有意であった (図 7)。誤答数、逃避潜時、総移動距離についての混合モデル二元配置分散分析 [空間スケール

(BM1, BM3) × 訓練日 (1 ~ 6)] から、空間スケールの主効果が検出された [誤答数: $F(1, 88) = 21.11$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.19$; 潜時: $F(1, 88) = 59.82$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.40$; 総移動距離: $F(1, 88) = 19.08$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.18$]。以上より、学習率は BM1 より BM3 の方が有意に低かった。これは、BM3 の方が BM1 よりも空間学習に時間がかかることを示唆する。

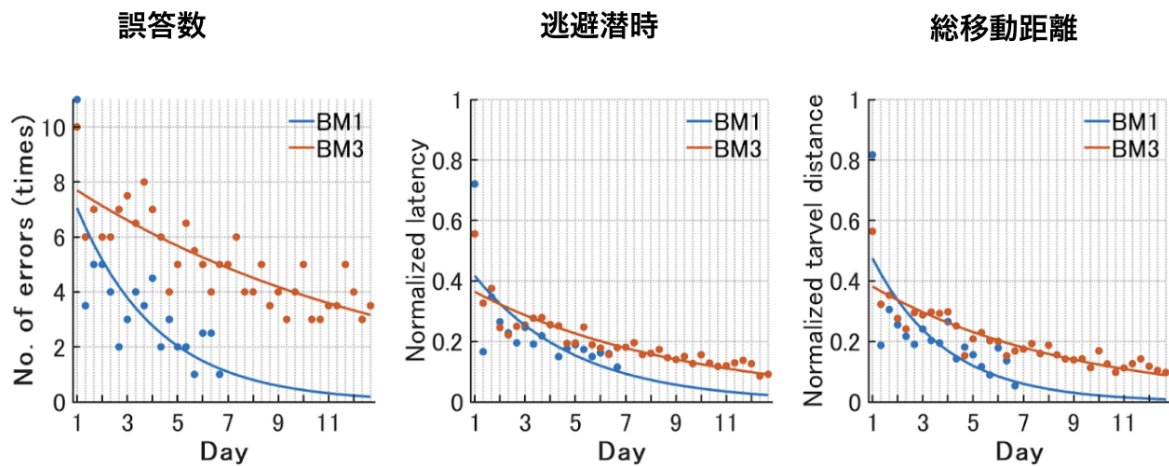


図 5 BM1 と BM3 におけるマウスの学習曲線

各 BM におけるマウスの試行に伴う、成績評価指標 (A: 誤答数、B: 逃避潜時、C: 総移動距離) の推移。BM1 が青色、BM3 が赤色で表されている。各点は各試行でのマウスの成績の中央値を表している。逃避潜時、総移動距離については、BM1 と BM3 のスケールの違いを正規化するために、BM1 と BM3 それぞれのデータを最小値が 0、最大値が 1 になるように正規化処理が施された (正規化前のデータでの結果は付録 1 を参照)。BM1、BM3 それぞれについて、データを非線形指数曲線フィッティングした結果が実線で表されている。

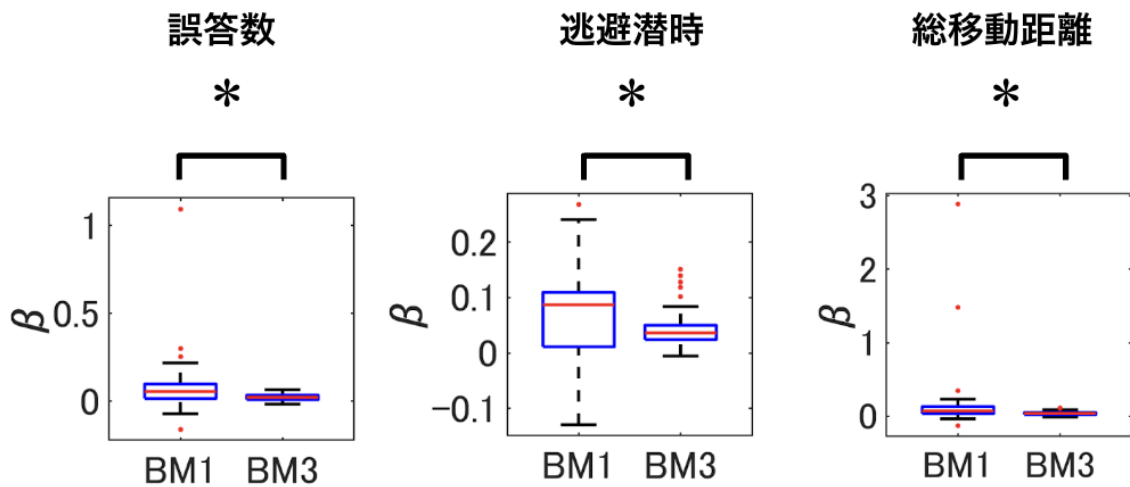


図 6 BM3 は全ての指標において BM1 よりも低い学習率を示す

図 5 の非線形指数曲線フィッティングを各マウスの結果に行った際の減衰パラメータ β の箱ひげ図。アスタリスクは BM1 と BM3 の間に統計的有意差があることを示す。全ての指標で、BM3 の β は BM1 のものより低く、すなわち学習曲線が緩やかであることを示す。統計的検定の結果については本文を参照。

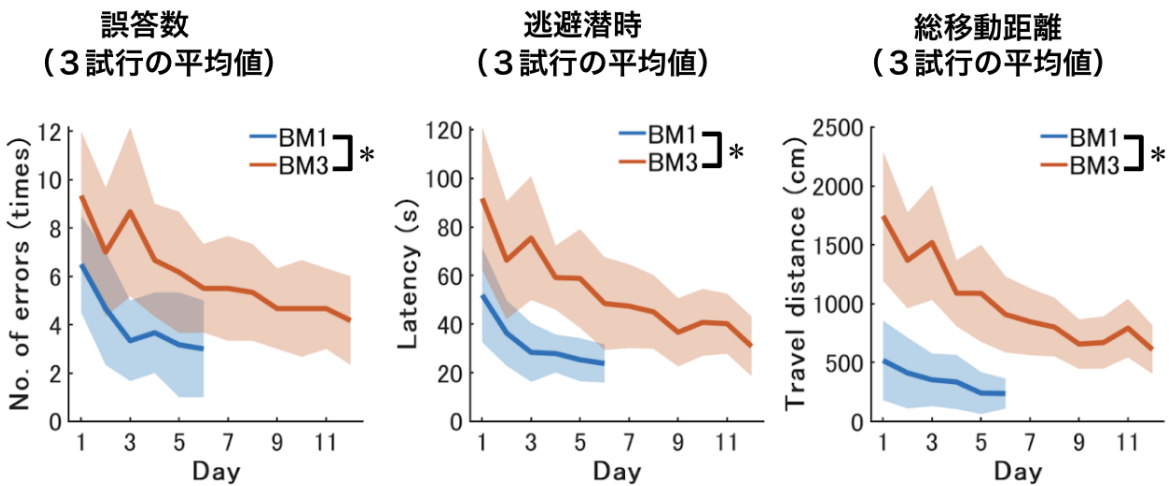


図 7 1 日の試行を平均した場合も、BM3 は BM1 よりも低い学習率を示す。

実線はそれぞれ、1 日の 3 試行での値を平均にしたものを、マウス間で中央値をとったもの。BM1 と BM3 はそれぞれ赤色と青色で表されている。影はそれぞれの BM での四分位偏差を表す。統計的検定の結果については本文を参照。

探索方略分類は、空間学習過程における空間探索方略の最適化を検証するために用いられた。訓練を通じてマウスが探索方略を最適化した場合、開始地点からゴールまでの直線上を移動する (空間的方略)。迷路と課題について不完全な知識 (例えば、ゴールはフィールド外縁の 12 個の穴のいずれかにある) を持つマウスは、ゴールに向かって各穴を順に探索する (連続的方略)。マウスが迷路と課題に対してナイーブである場合、探索は不定形なパターンを示す (無作為方略)。詳細な定義は章 2.6 (データ解析) を参照。1 日目から 6 日目までの各訓練日における各方略の使用率を、BM1 と BM3 で比較した (図 8)。1 日目、3 日目、5 日目の空間的方略の使用は BM3 で BM1 よりも有意に低かった (統計表 1 #13、15、17)。一方で、5 日目と 6 日目の無作為方略の使用は BM3 で BM1 よりも有意に高かった (統計表 1 #5、6)。これは、BM3 が BM1 よりも多くの試行錯誤を要し、探索方略の最適化により多くの計算資源が必要となることを示唆する。

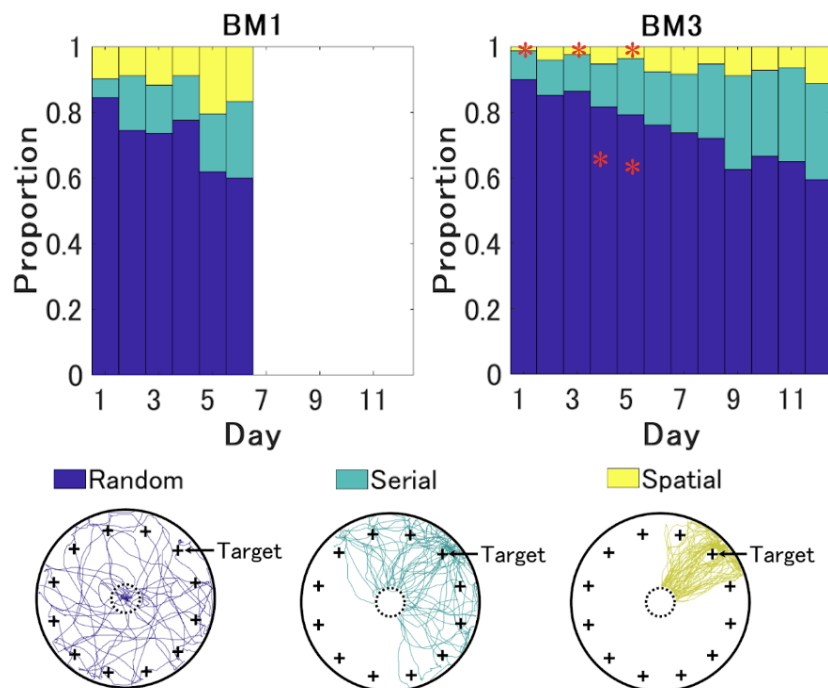


図 8 BM3 は BM1 よりも非空間的な探索方略の割合が多い

上のパネルは、BM1 と BM3 における、日毎の探索方略の使用割合を示している。青が無作為方略 (Random)、緑が連続的方略 (Serial)、黄が空間的方略 (Spatial) を示す。赤のアスタリスクはある日の特定の探索方略の割合が BM1 と BM3 で有意に異なることを示す。BM1 は 6 日間の訓練フェーズ、BM3 は 12 日間の訓練フェーズを設けていた。統計的検定の結果については統計表 1 を参照。

下のパネルは各探索方略が使われた試行の例を示す。Target はゴール穴を示し、マウスの軌跡が実線で示されている。

プローブテストフェーズにおける各穴周辺での滞在時間に対する混合モデルの二元配置分散分析 [空間スケール (BM1, BM3) × 穴 (1 ~ 12)] は、スケールと各穴の滞在時間の交互作用を示した [$F(11, 792) = 11.87$ 、 $p = 0.00$ 、 $\eta_p^2 = 0.14$]。多重比較は、BM1 と BM3 の両方でゴール穴周辺の探索時間が他の穴周辺の探索時間よりも有意に長いことを示した。この結果は、BM1 と BM3 で空間学習が成立していることを示す。一方、ゴール穴とその+30°周辺の穴での滞在時間が、BM3 で BM1 よりも有意に短いことから、空間表象は BM1 よりも BM3 で不正確であることが示唆された (図 9)。なお、ゴール穴 ±90° の穴の滞在時間は BM1 で BM3 よりも有意に長かった。その理由としては、BM1 において空間手がかりがゴール穴、ゴール穴 ±90° と +180° の先に配置されており、マウスがゴールが存在しないことを認識した後、これらの手がかりの周囲を優先的に探索していた可能性が考えられる。

プローブテストフェーズにおける各穴の探索時間

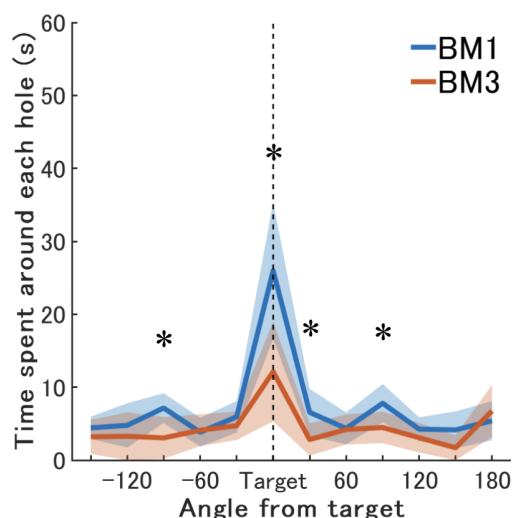


図 9 プローブテストにおいて BM3 は BM1 よりもゴール穴付近の探索時間が短い

実線はプローブテストフェーズにおける、各穴の探索時間の中央値を示す。青色は BM1、赤色は BM3。影は探索時間の四分位偏差である。Target はゴール穴を表し、横軸の数値はアリーナの中心を原点とした時の各穴とゴール穴の間の角度である。アスタリスクは BM1 と BM3 の間で有意な違いがあることを示す。統計的検定の結果については本文を参照。

BM1 と BM3 におけるプローブテストフェーズでの誤答数と潜時も比較した。誤答数の定義は訓練時と同様であったが、プローブテストフェーズでは、エスケープボックスとトンネルはプローブテストフェーズでは取り除かれているため、プローブテストでの潜時は、試行開始からマウスが初めてゴール穴周辺で 10 秒以上連続して滞在するまでの時間として定義された。BM3 での潜時は平均して BM1 の約 3 倍長かった。BM1 での潜時の中央値と中央絶対偏差は 28.13 ± 11.78 秒であるのに対し、BM3 では 83.13 ± 25.93 秒であった (Student の t 検定、 $t(72) = -6.45$ 、 $p < 0.05$ 、 $r = 0.61$)。この結果から、マウスが初めてゴールに到達するまでの潜時は空間スケールの大きさに依存することを確認した。一方で、誤答数は BM3 の方が BM1 よりも有意に少なく、BM1 の誤答数の中央値と中央絶対偏差は 27 ± 5.5 であったのに対し、BM3 では 16 ± 4 であった (Student の t 検定、 $t(72) = 7.08$ 、 $p < 0.05$ 、 $r = 0.64$)。これは、物理的要因、例えば BM3 における穴と穴の間の距離の増加によるものであり、心理的要因、例えば BM3 においてマウスが精確な空間表象を有していることに起因するものではないと考えられる。実際に、BM1 と BM3 で誤答数が統計的に同程度となるのは、それぞれ 90 秒と 150 秒であり、その下での各穴の探索時間について混合モデルの二元配置分散分析 [空間スケール (BM1, BM3) \times 穴 (1 ~ 12)] をおこなうと、スケールと穴の間の相互作用が検出され [$F(11, 792) = 4.62$ 、 $p = 0.00$ 、 $\eta^2 = 0.06$]、多重比較の結果、目標穴の探索時間は BM3 で BM1 よりも有意に低かった (図 10)。これは BM3 における空間表象の解像度が BM1 よりも低いことを示唆する。

スケールによる時間補正後の 各穴の滞在時間

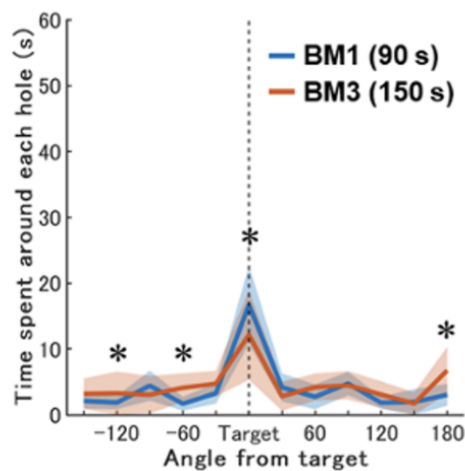


図 10 スケールの違いによる時間を補正しても BM3 は BM1 よりもゴール付近の穴の滞在時間が短い。

各穴の滞在時間の解析 (図 9 と同様) を、BM1 はプローブテストの前半 90 秒、BM3 は前半 150 秒に限定して行ったもの。統計的検定の結果については本文を参照。

先行研究では、BM1でのプローブフェーズテストにおいて、非選択的ムスカリン性アセチルコリン受容体拮抗剤であるスコポラミン臭化水素酸塩を投与されたマウスは、ゴール穴周辺の穴を集中的に探索し、目標から遠い穴の探索が少なくなることが報告されている (Suzuki and Imayoshi, 2017)。スコポラミン投与マウスにおけるこのような集中的な探索パターンは、モリス水迷路でも報告されている (Huang et al., 2011; Lo et al., 2014)。本研究では、このような探索パターンがBM3でも維持されるかを検討し、この探索パターンが部分的に再現されるのを確認した。スコポラミン投与マウスは、未投与マウスと比較して、目標に隣接する穴での探索時間が有意に長く、目標と反対側の穴での探索時間が短かった (図11)。これらの結果は、BM3におけるコリン作動性ニューロンの寄与がBM1におけるそれよりも相対的に少ないことを示唆している。

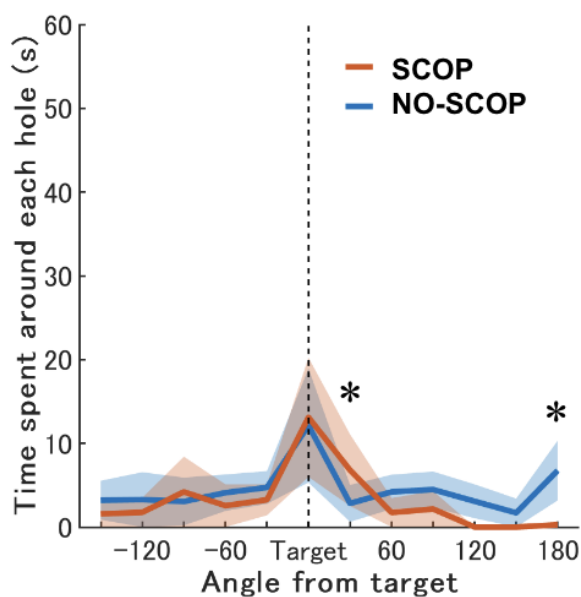


図 11 BM3 において、スコポラミン投与はプローブテストにおけるゴール穴付近の探索に影響しない。

赤色 (SCOP) はプローブテスト 20 分前にスコポラミンを投与したマウス群。青色 (NO-SCOP) はコントロール群。統計的検定の結果については本文を参照。

3.2 空間スケールと空間学習は共に探索ネットワークの構造に寄与する

フィールドでのマウスの移動軌跡は、ノードとリンクで表現されるネットワークとして表現できる。ここで、ノードは一定時間停止した座標、リンクは2つのノード間の移動として定義される (Weiss et al., 2012; Suzuki and Imayoshi, 2017)。様々な研究で、ネットワーク解析はマウスの空間探索や空間学習の新たな観点を提供している。具体的に、探索空間のレイアウトに応じて特徴的な探索ネットワークが現れる (Weiss et al., 2012; Suzuki and Imayoshi, 2017)。また、BM1における空間学習では、学習の進展とともに探索ネットワークの構造が単純化される (Suzuki and Imayoshi, 2017)。本研究では、BM3 と BM1 のネットワーク構造が訓練 1 ~ 6 日目にかけてどのように変化するかを検証した (図 12)。ネットワーク解析の詳細は章 2.6 (データ解析) を参照。

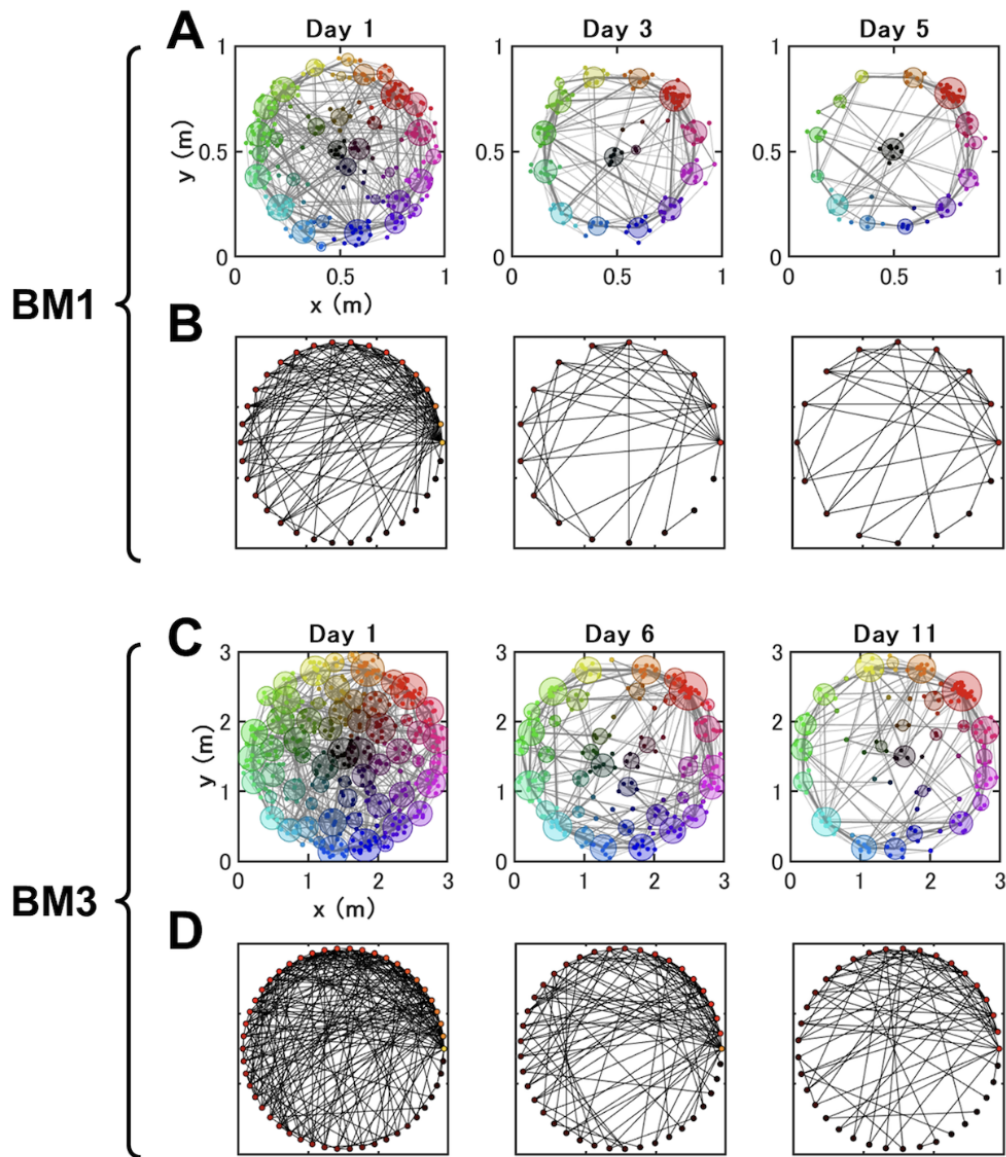


図 12 BM1とBM3における軌跡のネットワーク構造の変化。

(A) BM1 における訓練フェーズ 1 日目、3 日目、5 日目の全マウスのネットワークを一つの図に投射したもの。各マウスについて、ゴール穴が右上に来るようにネットワークを回転して投射している。それぞれの点は各マウスの元々のネットワークのノードであり、中心からの角度によって色付けされている。各ノードは再度クラスタリングされ、グローバルノード(半透明の色付きの円)で表されている。グローバルノードの大きさは、含んでいるノードの数の対数に比例している。薄いグレーの線はノード同士を結ぶリンクであり、濃いグレーの線はグローバルネットワーク同士を結ぶリンクである。訓練に数を重ねると、グローバルノードやそのリンクが減って行き、ネットワークが単純化されていくことがわかる。

- (B) (A) のネットワークをトポロジカルな形で表現したもの。グローバルノードはそれと繋がっているリンクの数でソートされ、リンクの数にそって反時計回りに並べられている。最もリンクが多いグローバルノードは 0 度の方角に位置している。リンクが多いノードほど赤色で表され、少ないノードほど黒色で表される。各ノードを結ぶ線は実際のリンクである。こちらも、訓練日数が進むほど単純化されていくことがわかる。
- (C) BM3 における (A) と同じもの。BM1 と異なり、訓練が進んでも、アリーナの周辺部と中心以外にもグローバルノードが残っている。
- (D) BM3 における (B) と同じもの。

訓練フェーズでは、停止点数、位数、次数、および最短経路長は、全訓練日において BM3 で BM1 よりも有意に高かった (図 13; 統計表 2 #1 ~ 18 および 33 ~ 38)。これらの結果は、BM3 で生成された探索ネットワークにはより多くのノードとリンクがあり、任意の 2 つのノード間を移動するのに BM1 よりも多くの経路が必要であることを示す。

密度と近接中心性は 5 日目まで BM3 で BM1 よりも有意に低かったが (統計表 2 #19 ~ 23 および #47 ~ 51)、最終的に BM1 と BM3 の間で同程度の値に収束した (図 13)。これは、BM1 よりも BM3 の探索ネットワークで、理論的に可能なすべてのリンクに対して、実際に張られたリンクの割合が小さいことを示す。各グループ内で訓練日間の結果を比較すると、BM1 では 1 日目と 6 日目で密度と近接中心性は同程度であったが (統計表 2 #25、53)、BM3 では 6 日目のそれが 1 日目よりも有意に高かった (統計表 2 #26、54)。対照的に、媒介中心性は学習の進行とともに BM1 と BM3 で違う値に発散していった (図 13)。媒介中心性は 1 日目の BM1 と BM3 間で同程度であったが、その後の訓練日では BM3 で BM1 よりも有意に高かった (統計表 2 #39 ~ 44)。BM3 では、媒介中心性は訓練日を通してアーチ状の曲線を描き、1 日目と 12 日目で同程度であった (統計表 2 #46)。対照的に、BM1 では 6 日目は 1 日目よりも有意に低かった (統計表 2 #45)。媒介中心性は、ネットワーク内の任意の他の 2 つのノード間の最短経路上にあるノードが位置する確率である。この結果の一つの解釈として、訓練フェーズ中の探索において、BM3 では常に他の停止点を中継するような特定の停止点を必要とするが、BM1 では学習に伴いそれらが必要無くなっていく可能性が挙げられる。上記のような、訓練フェーズにおける密度、近接中心性、媒介中心性の変化は、空間スケールと空間学習過程の両方に依存することを示唆する。

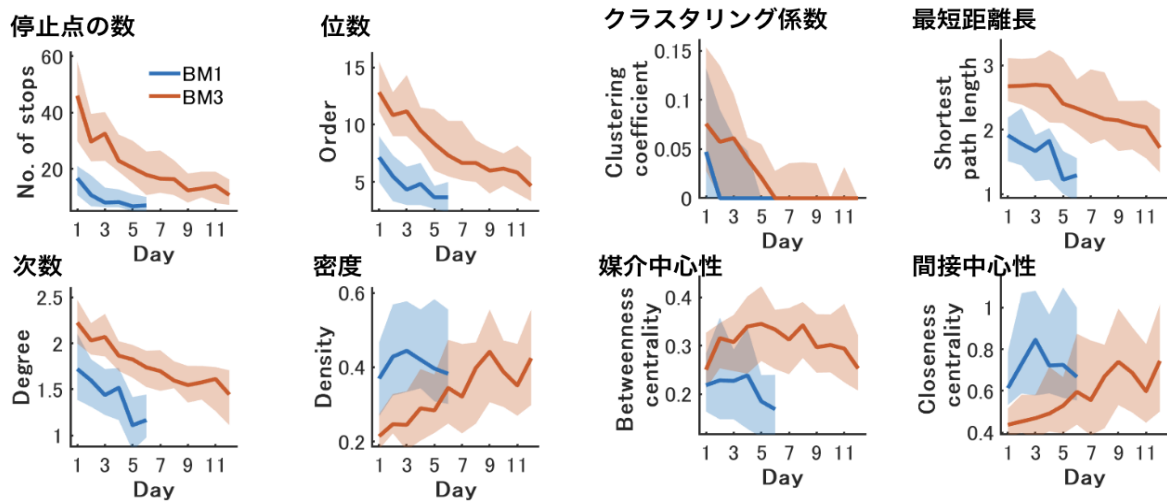


図 13 訓練フェーズにおける BM1 と BM3 のネットワーク指標の比較

BM1 と BM3 において 8 つのネットワーク指標を比較したもの。青の実線は BM1 における各ネットワーク指標の日毎の中央値であり、これは 3 回の試行の平均値に基づいている。一方、赤色の実線は BM3 での同様の指標を表している。それぞれの色の影はネットワーク指標の四分位偏差を示す。統計的検定の結果については統計表 2 を参照。

プローブテストフェーズにおいても、BM1 と BM3 の間でネットワーク構造に顕著な違いが見られた。次数、密度、クラスタリング係数、近接中心性は BM3 で BM1 よりも有意に低かった (図 14; 統計表3 #3、4、5、8)。これらの結果は、BM3のノードが、BM1 よりも、他のノードとスパースにリンクされていることを示す。これにより、BM3 の最短経路は BM1 よりも有意に長くなる (図 14; 統計表 3 #6)。訓練の後期と同様に、BM3 では BM1 よりも媒介中心性が有意に高かった (図 14; 統計表 3 #7)。これは、BM3 では探索ネットワーク上の任意の 2 つの停止点の最短経路上に、より多くの停止点が存在することを示す。一方、停止点数と位数は BM1 と BM3 の間で同程度であった (図 14; 統計表3 #1、2)。この結果の一つの解釈としては、マウスが与えられた時間内で空間探索する場合、停止点の数は空間スケールに関係なく一定であるが、それらの間の遷移パターンは空間スケールに影響される可能性が考えられる。

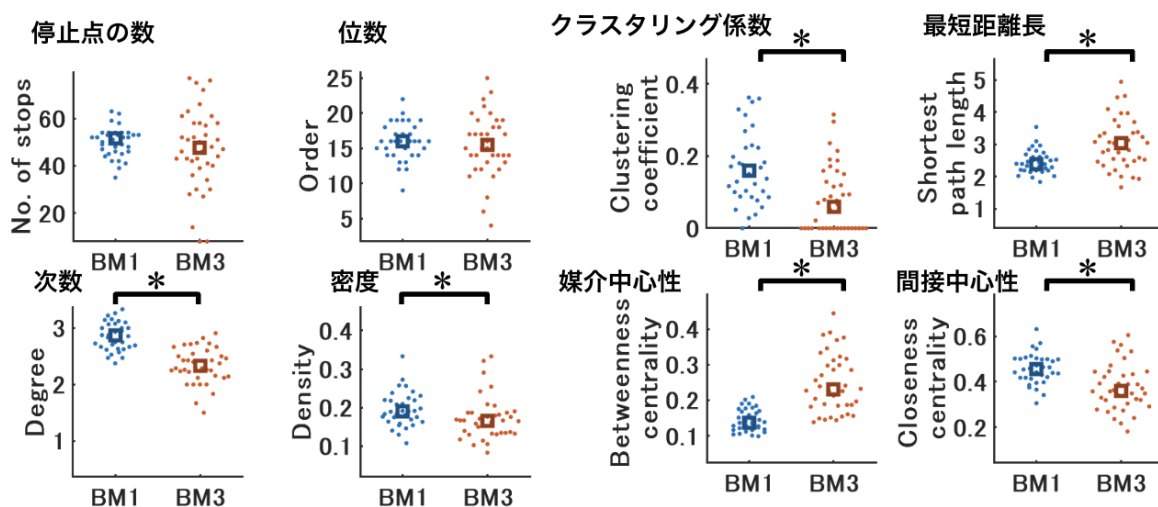


図 14 プローブテストフェーズにおける BM1 と BM3 のネットワーク指標の比較

プローブテストフェーズにおいて、BM1 と BM3 において 8 つのネットワーク指標を比較したもの。点はそれぞれのマウスのネットワーク指標、四角は中央値を表す。アスタリスクは BM1 と BM3 の間に有意な違いがあることを示している。統計的検定の結果については統計表 3 を参照。

3.3 BM3 での先行学習は後続の BM1 での空間学習を促進する

次に、空間スケールが現在の空間学習だけでなく、後続の空間学習にも影響するかどうかを検証した。動物は課題を学習する際、現在の課題の解だけでなく、その解法を見つける方略も学習する。このメタ学習プロセスは、最初に学習した課題に類似する後続の課題の学習を促進する。ここから、異なるスケールの BM 間の空間学習においてもこのメタ学習プロセスが活性化されるならば、一方のスケールの BM (例えば BM3) での事前学習が、他方のスケールの BM (例えば BM1) での後続の空間学習を促進することが予想された。

まず、BM3 での事前の空間学習が後続の BM1 での学習にどのような影響を与えるかを検証した。コホート 3 ($n = 20$) は最初に BM3 に従事し、次に BM1 課題に従事した (図 3、4)。コホート 4 ($n = 17$) は、最初に BM1' 課題に従事し、次に BM1 課題に従事した。BM1' の装置は空間的手がかり以外は BM1 と同一であったが (図 15)、BM3 と同様 12 日間の訓練フェーズが設けられた。したがって、コホート 3 と 4 はそれぞれ BM3 経験有と BM1' 経験有であった (図 3、4)。コホート 1 とコホート 5 の BM1 のデータは BM1 経験無としてプールされた ($n = 34$)。BM1 におけるパフォーマンスが、BM3 経験有、BM1' 経験有、および BM1 経験無の間で比較された。BM1' または BM3 の事前学習が BM1 での後続の空間学習を促進するのに十分であれば、BM 経験有は後続の BM1 課題で BM 経験無よりも優れた学習成績を示すことが期待された。なお、コホート 4 において BM1' 学習が成立することは確認されている (図 16)。

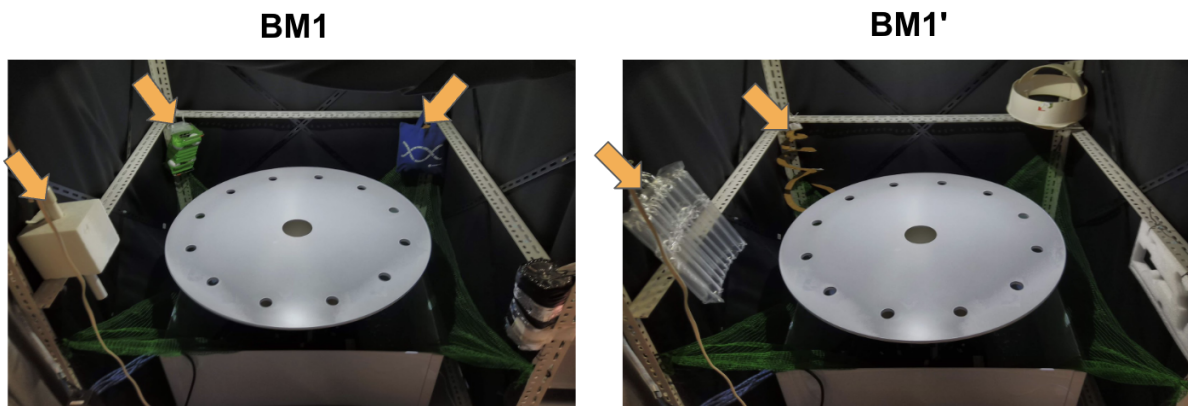
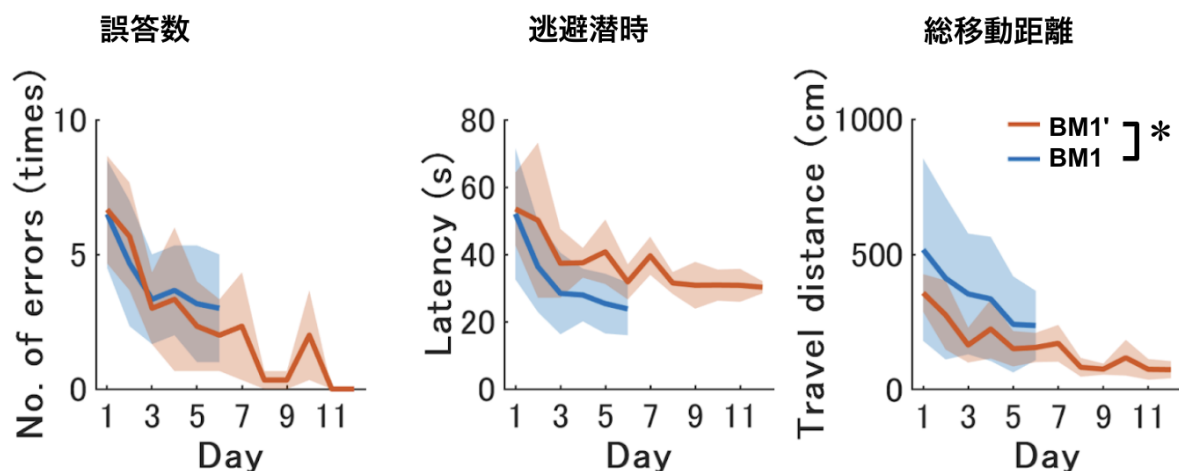


図 15 BM1' 課題

BM1 の 4 つの視覚手がかりを別のオブジェクトに変更したものを BM1' とした。BM1 と BM1' の課題の構造は同一だが、視覚情報と環境の場所との繋がりが



変化しており、別の課題として認識されると期待される。

図 16 BM1' 課題においても学習は成立している

図 7 と同様の解析。BM1' 課題は BM1 と同等のスケールの変種として用いられた。BM1' は BM1 と異なり、12 日間の訓練フェーズが設けられた。BM1' でも訓練が進むことに各成績指標が下がっていき、学習が成立していることがわかる。総移動距離についてのみ、混合モデル二元配置分散分析 [課題 (BM1, BM1') × 訓練日 (1 ~ 6)] から、課題の主効果が検出された [$F(1, 49) = 6.72$, $p = 0.01$, $\eta_p^2 = 0.12$]。

予測どおり、BM 経験有は BM1 の訓練で経験無と比較して効率的な学習を示した (図 17)。成績評価では、誤答数、潜時、総移動距離についての混合モデルの二元配置分散分析 [先行経験 (BM3 経験有, BM1' 経験有, 経験無) × 訓練日 (1 ~ 6)] は、先行経験の主効果を示した (それぞれ、 $F(2, 68) = 9.03$ 、 $p = 0.00$ 、 $\eta_p^2 = 0.21$ 、 $F(2, 68) = 3.99$ 、 $p = 0.02$ 、 $\eta_p^2 = 0.11$ 、 $F(2, 68) = 8.33$ 、 $p = 0.00$ 、 $\eta_p^2 = 0.20$)。多重比較は、BM 経験有の誤答数と総移動距離が経験無よりも有意に低いことを報告した。BM1' 経験有は経験無よりも有意に低い逃避潜時を示した。

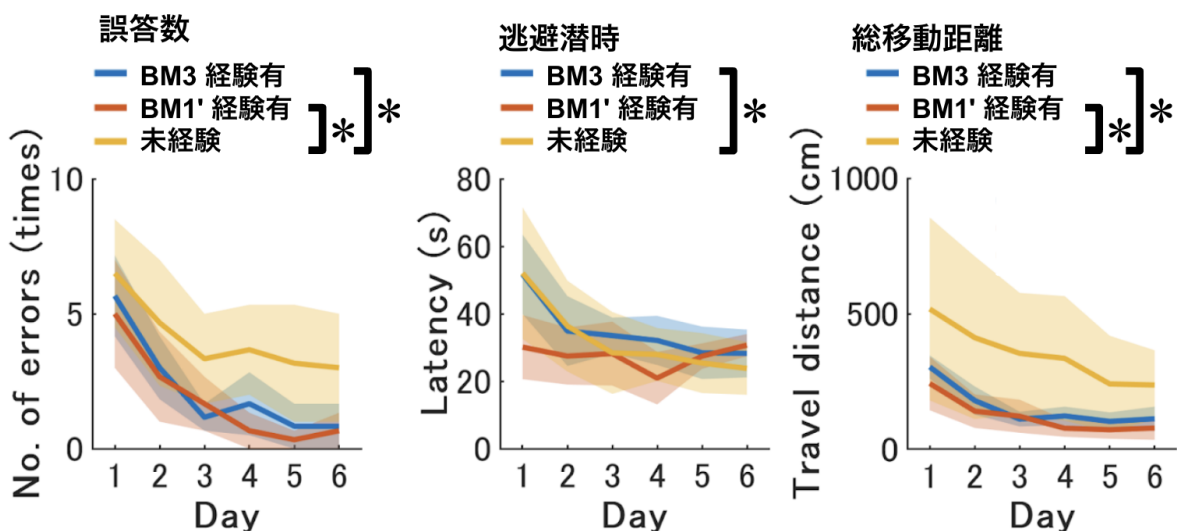


図 17 BM3 経験マウスは未経験マウスよりも BM1 の学習において優れた成績を示す

図 7 と同様の解析。BM3 経験マウス (BM3 learner; 青)、BM1' 経験マウス (BM1' learner; 赤)、未経験マウス (Beginner; 黄) の 3 つの先行経験の違いが、BM1 課題の学習にどのような影響を及ぼすかを各成績指標で示した。アスタリスクは先行経験間で有意な違いがあることを示す。統計的検定の結果については本文を参照。

探索方略分類は、BM 経験有は 1 日目以降、経験無よりも高い空間的方略の使用率を示した (図 18)。空間的方略の使用率は訓練 2 日目以降、先行経験間で有意に異なっていた。多重比較の結果、BM3 経験有の空間的方略の使用率は 3 日目、4 日目、6 日目において経験無よりも有意に高かったが、BM1' 経験有のそれは 2 日目以降、経験無よりも有意に高かった。対照的に、無作為方略の使用率は 1 日目以降、先行経験間で有意に異なっていた。BM3 経験有の無作為方略の使用率は 2 日目以降、経験無よりも有意に低かったが、BM1' 経験有のそれは 1 日目以降、経験無よりも有意に低かった。BM3 経験有と BM1' 経験有の間では、全ての方略の使用率が同程度であった。

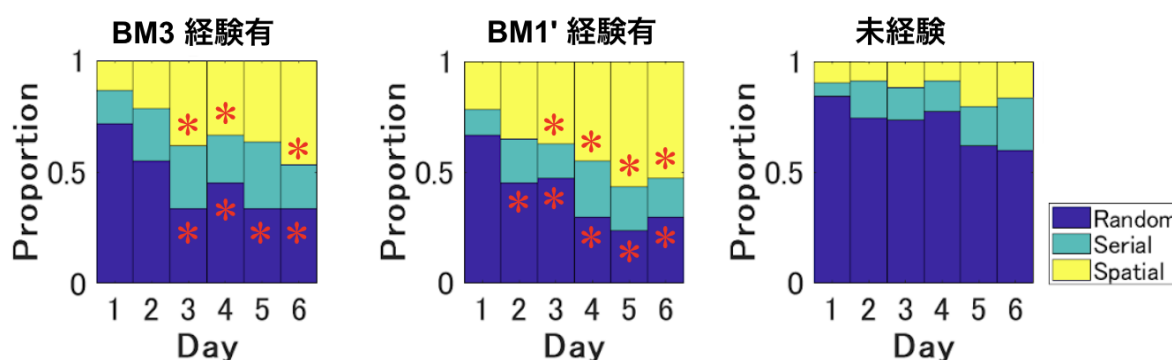


図 18 BM3 経験マウスは未経験マウスよりも BM1 における空間的な探索方略の割合が高い

図 8 上と同様の解析。青が無作為方略 (Random)、緑が連続的方略 (Serial)、黄が空間的方略 (Spatial)を示す。アスタリスクは未経験マウスと比較して特定の探索方略の割合に有意な違いがあることを示す。BM の先行経験があると、後続の BM1 課題で空間的方略をとる割合が高く、逆に無作為方略を取る割合が減少する。統計的検定の結果については統計表 4 を参照。

訓練日を通じて、BM 経験有の探索ネットワーク構造は互いに似ていたが、経験無とは顕著に異なっていた (図 19)。停止点数は 4 日目に先行経験間で有意に異なっていた (統計表 5 #4)。多重比較の結果、BM1' 経験有の停止点の数が経験無よりも有意に低かった (統計表 5 #6)。BM 経験有の位数と次数は 1 日目以降、経験無よりも有意に低く (統計表 5 #13、14、34、35)、BM 経験有はネットワーク上の 2 つのノードの間を移動する際に経由するノードの数が、経験無と比較してより少ない可能性を示す。BM 経験有の媒介中心性は 2 日目以降、経験無よりも有意に低く (統計表 5 #87~102)、経験無は BM 経験有と比較してフィールド上の他の 2 つの場所間を中継する特定の場所を必要とすることを示唆する。成績評価、探索方略分類、およびネットワーク解析から、BM 経験有が経験無と比較して BM1 課題を効率的に学習できることが示唆された。

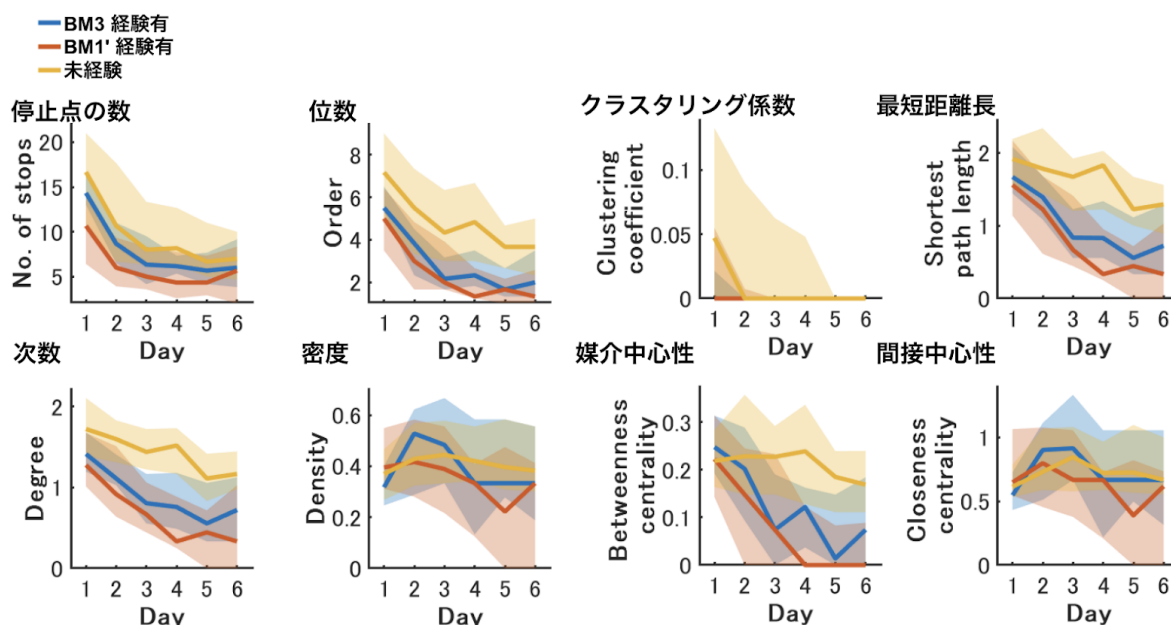


図 19 訓練フェーズにおける 3 種の先行経験のネットワーク指標の比較

図 13 と同様の解析。訓練フェーズにおける先行経験の違いが後続の BM のネットワーク指標にどのような違いを生むかを示している。統計的検定の結果については統計表 5 を参照。

仮説では予想されていなかったが、プローブテストにおいて BM3 経験有は最も正確な空間表象を示した (図 20)。各穴周辺での滞在時間についての混合モデルの二元配置分散分析 [先行経験 (経験無, BM3 経験有, BM1' 経験有) × 穴 (1 ~ 12)] は、先行経験と穴の間に交互作用を検出した [$F(22, 748) = 4.16$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.11$]。多重比較は、BM3 経験有のゴール穴周辺での滞在時間が他の群よりも有意に長く、BM1' 経験有のそれが経験無よりも有意に長いことを示した。したがって、BM1' よりも BM3 での事前学習が BM1 での後続の学習における空間表象の精度を高め、大きな空間スケールでの事前学習が後続の小さな空間スケールでの空間学習を促進することを示唆する。

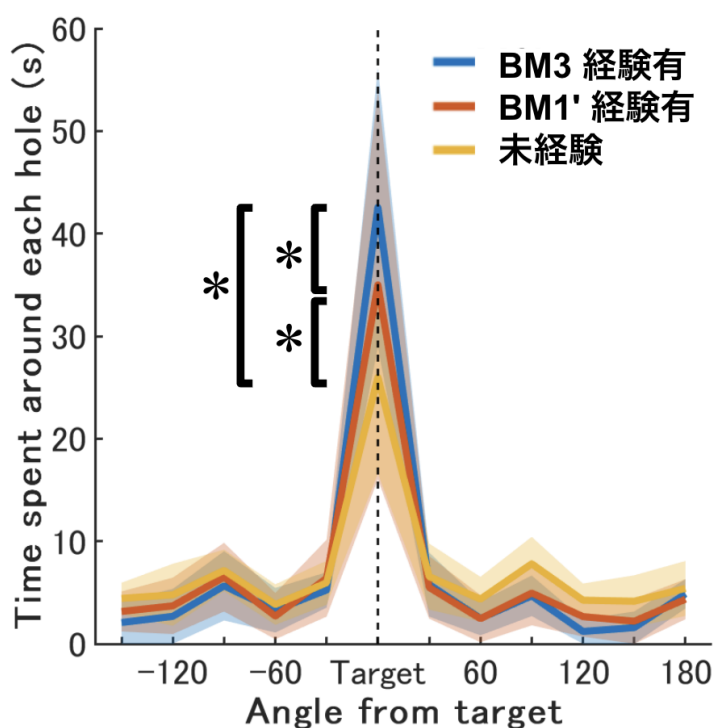


図 20 BM3 経験マウスは BM1' 経験マウスや未経験マウスよりも BM1 のプローブテストフェーズにおけるゴール穴周辺の探索時間が長い

図 9 と同様の解析。実線はプローブテストフェーズにおける、各穴の探索時間の中央値を示す。青色は BM3 経験マウス、赤色は BM1' 経験マウス、黄色は未経験マウスである。影は探索時間の四分位偏差。アスタリスクは BM3 経験有と BM1' 経験有、未経験の間で探索時間に有意な違いがあることを示す。統計的検定の結果については本文を参照。

ネットワーク解析もまた、先行経験間でプローブテストにおける探索ネットワークに顕著な違いがあることを示した (図 21)。位数、次数、密度は先行経験間で有意に異なっていた (統計表 6 #2、6、10)。BM経験有の位数は経験無よりも有意に低かった (統計表 6 #4、5)。BM3 経験有の次数は経験無よりも有意に低かった (統計表 6 #9)。BM1' 経験有の密度は経験無よりも有意に高かった (統計表 6 #12)。これらの結果は、BM3 経験有が限定された場所のみを探索することを示し、BM3 での事前の空間学習が BM1 での後続の空間表象を正確にするという見方を支持する。もしプローブテストにおいてゴールを含む正確な空間表象を獲得できていなければ、ゴールを探してフィールド上の広範囲を探索するために、位数や次数、密度は増加すると考えられる。

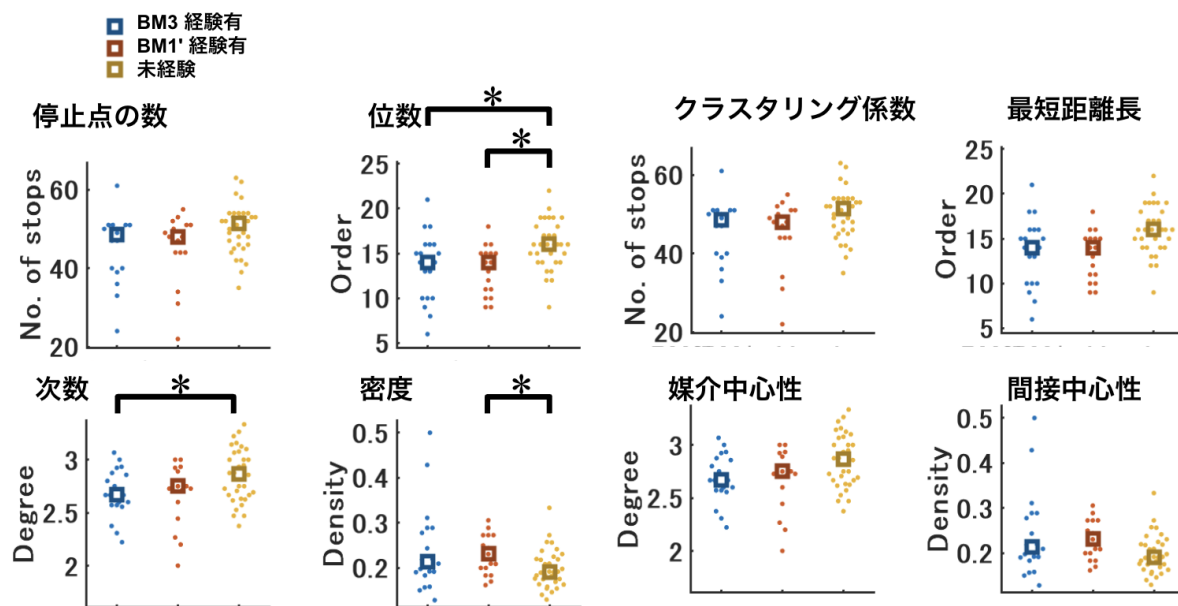


図 21 プローブテストフェーズにおける異なる先行経験を持つマウスの BM1 でのネットワーク指標の比較

図 14 と同様の解析。プローブテストフェーズ中の、異なる先行経験を持つマウスにおいて BM1 のネットワークで 8 つのネットワーク指標を比較したもの。アスタリスクは 2 つの先行経験の間に有意な違いがあることを示している。統計的検定の結果については統計表 6 を参照。

上記ではBMパラダイム内でのメタ学習効果のみを検証したが、環境やタスク構造がBMパラダイムとは異なる別の実験パラダイムでの事前学習が、BM1課題での後続の空間学習を促進するかどうかを検証した。コホート S2 (n = 8) は最初に文脈恐怖条件づけ (CFC) タスクを行い (実験の方法は章 2.3 を参照)、次に BM1 を行った。CFC 経験有は文脈恐怖記憶を正しく形成し、恐怖獲得文脈における恐怖応答 (M = 38.14、SD = 15.27) が別の文脈のそれ (M = 14.30、SD = 10.21) と比較して有意に高かった ($p = 0.02$ 、 $r = -0.84$ 、 $z = -2.38$)。BM1 における成績は CFC 経験有と BM1 経験無の間で差はなく、成績評価すべてにおいて両者間で有意な違いはなかった (図 22)。これらの結果から、事前学習と後続学習でタスク構造や環境構造を共有する場合のみ、メタ学習による促進が起こることを確認した。

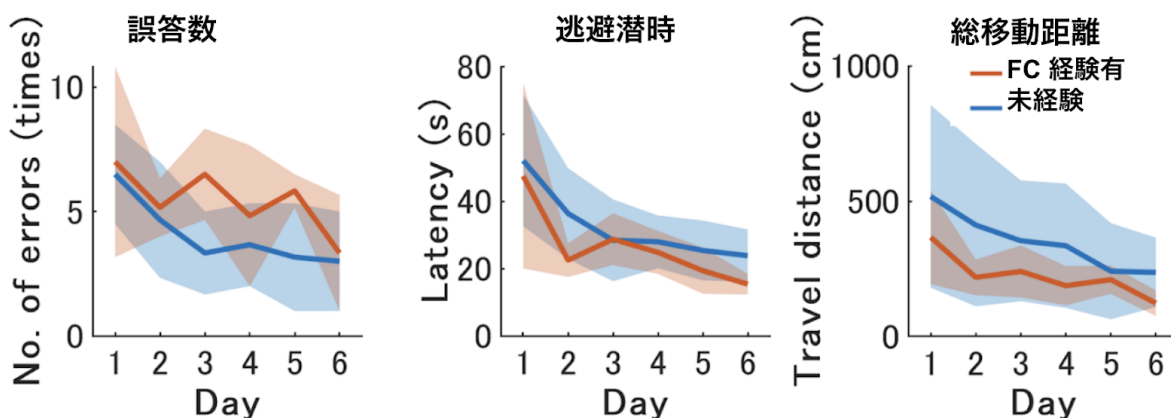


図 22 文脈恐怖条件づけ課題を経験したマウスは後続の BM1 の学習の促進効果を示さなかった

図 7 と同様の解析。BM 課題の代わりに、ナビゲーションが関与しない課題 (文脈恐怖条件づけ課題) を経験したマウスは、BM1 において未経験と同様の学習曲線を示した。統計的検定の結果については本文を参照。

3.4 BM1 から BM3 への限定的な学習の促進

BM1 での事前学習が後続の BM3 での学習を促進するかどうかを検証するため、コホート 5 (BM1 経験有、 $n = 13$) の BM3 のパフォーマンスを、BM3 経験無と比較した (図 3)。コホート 2 ($n = 20$)、コホート 3 ($n = 20$) およびコホート S1 ($n = 16$) の BM3 訓練フェーズにおけるデータをプールして、BM3 訓練フェーズの経験無とし、コホート 2 とコホート 3 の BM3 プローブテストフェーズのデータをプールして、プローブテストフェーズの経験無とした。プローブテストフェーズの経験無に、S1 コホートを含めなかった理由は、コホート S1 がプローブテストフェーズでスコポラミン臭化水素酸で投与されたためである。

成績評価では、誤答数は BM1 経験有と経験無の間で同程度であったが、潜時と総移動距離は、訓練日に関わらず BM1 経験有の方が経験無よりも短かった (図 23)。潜時と総移動距離への混合モデルの二元配置分散分析 [先行経験 (BM1 経験有, 経験無) \times 訓練日 (1 ~ 6)] は、先行経験の主効果を示した [それぞれ、 $F(1, 67) = 28.72$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.30$, $F(1, 67) = 24.85$, $p = 0.00$, $\eta_p^2 = 0.27$]。これらの結果は、訓練日を通じて BM1 経験有が経験無と比較して穴以外の場所の探索を少なくしたことを示唆するが、どの穴がゴールかというレベルでの空間記憶の正確さは経験有と経験無とで同程度であった。

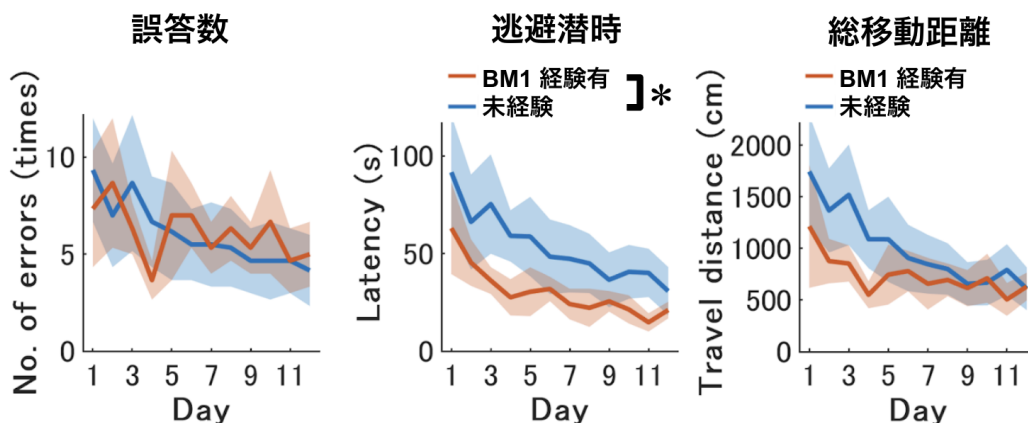


図 23 BM1 経験有マウスは BM3 において未経験と比較してわずかに優れた学習を示した

図 7と同様の解析。BM1 を経験したマウスは、BM3 において未経験よりも逃避潜時が短かった。しかし、BM3 から BM1 の場合と異なり (図 17)、誤答数や総移動距離において経験有マウスと未経験マウスの差はなかった。統計的検定の結果については本文を参照。

探索方略分類では、方略の使用率は BM1 経験有と経験無の間でほぼ同じであった (拡張データ図 24)。無作為方略の使用率のみ、訓練 4 日目に BM1 経験有が経験無よりも有意に高かった (統計表 7 #4)。

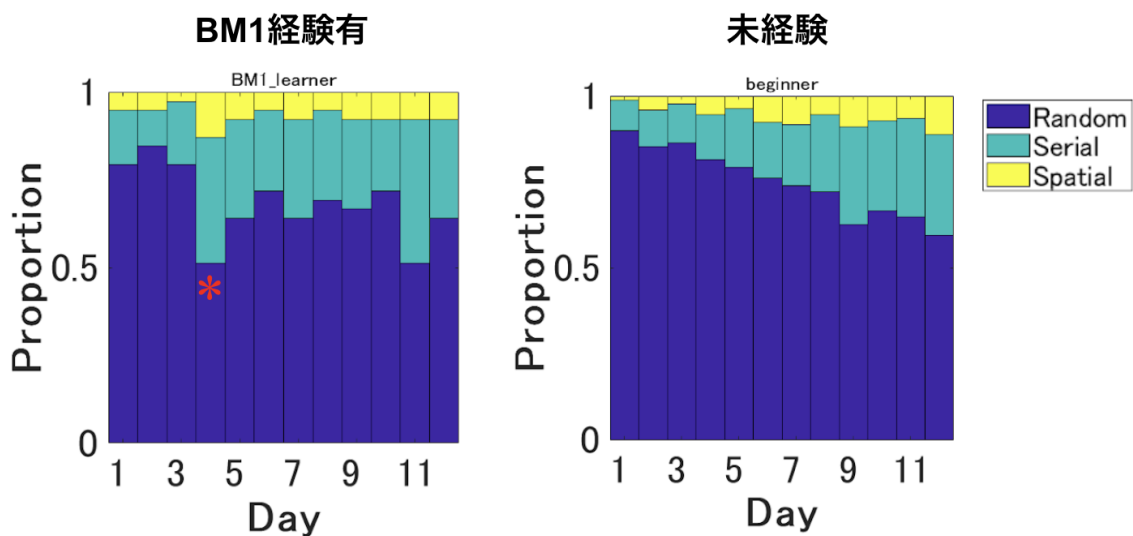


図 24 BM1 経験マウスと未経験マウスにおける BM3 での探索方略はほとんど同じである

図 8 上と同様の解析。BM1 の先行経験があっても、BM3 における探索方略の割合は未経験マウスとほとんど同じであった。統計的検定の結果については統計表 7 を参照。

ネットワーク解析では、停止点数は訓練 1 日目、3 日目、4 日目、7 日目、8 日目、11 日目に BM1 経験有が経験無よりも有意に少なかった (図 25; 統計表 8 #1、3、4、7、8、11)。一方で、位数は 3 日目と 4 日目のみ BM1 経験有が経験無よりも有意に少なかった (統計表 8 #15、16)。次数は 3 日目と 4 日目に BM1 経験有が経験無よりも有意に低かった (統計表 8 #27、28)。クラスタリング係数は 3 日目に BM1 経験有が経験無よりも有意に低かった (統計表 8 #51)。最短経路長は 4 日目に BM1 経験有が経験無よりも有意に低かった (統計表 8 #64)。これらは、経験無が BM1 経験有と比較して特定の場所内を頻繁に探索することを示唆する。それ以外では、探索戦略と探索ネットワークは BM1 経験有と経験無間で類似していた (図 24、25)。

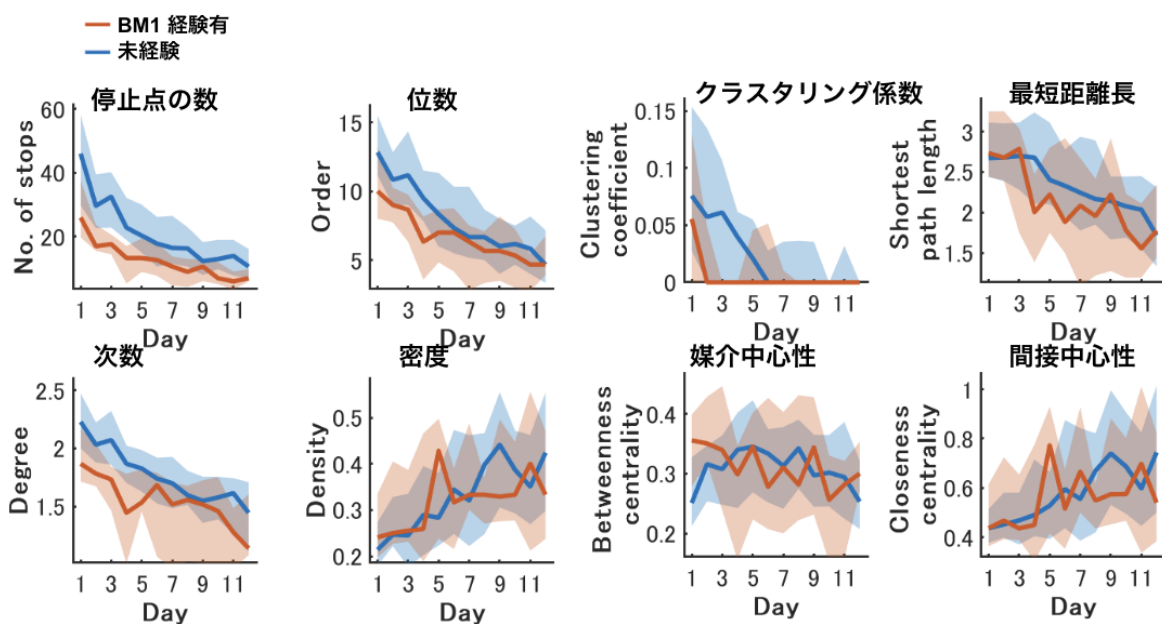


図 25 BM3 の訓練フェーズにおける BM1 経験マウスと未経験マウスのネットワーク指標の比較

図 13 と同様の解析。訓練フェーズにおける先行経験の違いが後続の BM のネットワーク指標にどのような違いを生むかを示している。統計的検定の結果については統計表 8 を参照。

プローブテストでは、BM1 経験有は経験無と比較して穴の位置に関係なく穴の探索時間が長かった (図 26)。各穴周辺での滞在時間についての混合モデルの二元配置分散分析 [先行経験 (経験無, BM1 経験有) × 穴 (1 ~ 12)] は、先行経験の主効果を示した [$F(1, 51) = 7.23$ 、 $p = 0.01$ 、 $\eta_p^2 = 0.12$]。

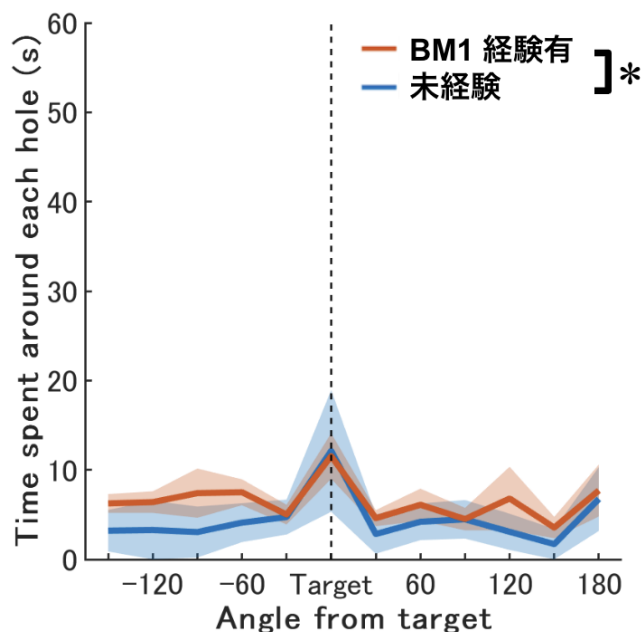


図 26 BM3のプローブテストフェーズにおける BM1 経験有マウスと未経験マウスの穴の探索時間の比較

図 9 と同様の解析。BM1 経験有と未経験の間で、穴と無関係な探索時間の有意な違いが見られた。統計的検定の結果については本文を参照。

ネットワーク解析は、BM1 経験有と BM3 経験無の間で停止点数と位数が同程度であることを示した (図 27; 統計表 9 #1、2)。対照的に、次数、密度、クラスタリング係数、最短経路長、近接中心性はBM1経験有で有意に高く、最短経路長は BM1 経験有で有意に低かった (統計表 9 #3、4、5、6、8)。これらの結果は、BM1 経験有がネットワーク内のノード間の可能な遷移がより多様であることを示し、BM1 経験有が経験無と比較して各穴を探索するようなネットワークを構築していた可能性を示す。媒介中心性は BM1 経験有で経験無よりも有意に低かった (統計表 9 #7)。これは、経験無が 2 つの場所を中継する特定の場所を必要とすることを示唆する。

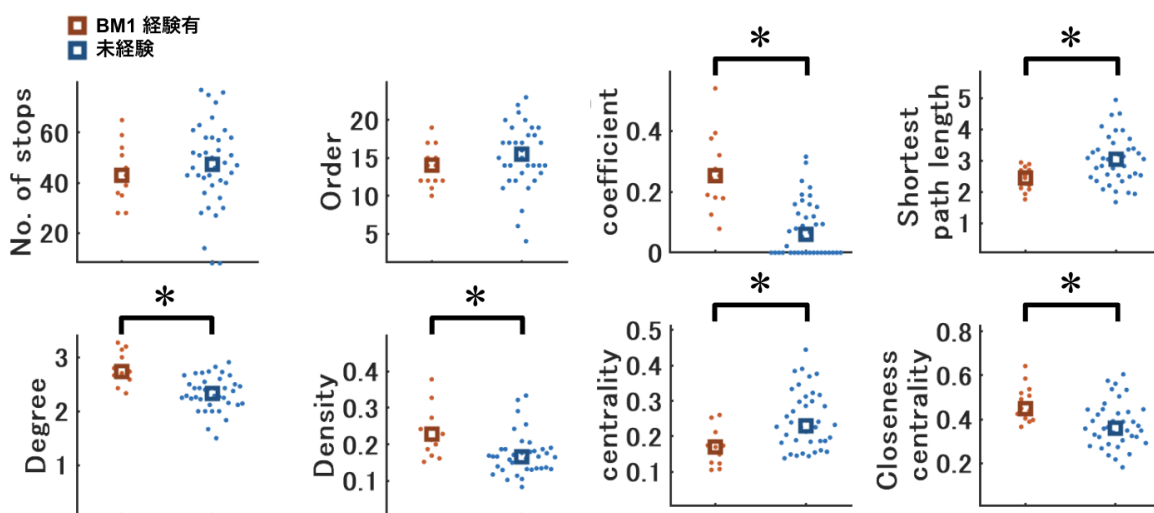


図 27 プローブテストフェーズにおける BM1 と BM3 のネットワーク指標の比較

図 14 と同様の解析。BM3 のプローブテストフェーズにおいて、BM1 経験有と未経験のマウスの間ではいくつかのネットワーク指標が違っていた。統計的検定の結果については統計表 8 を参照。

BM1 と BM3 間のメタ学習実験を通じて、事前の BM 学習から後続の BM 学習への促進は空間スケールによって異なることが示唆された。すなわち、BM1' よりも BM3 での事前学習が BM1 での後続の空間学習をより促進し、一方で BM1 での事前学習から BM3 での後続学習への促進は限定的であった。これらの結果の一つの解釈として、BM の事前学習がそれ以下の空間スケールで行われる BM の後続学習を促進する、という可能性が考えられた。

考察

4.1 BM1 と BM3 の空間学習過程の共通点と相違点

脳は、どのスケールの空間も共通の解像度で表象するよりは、空間スケールに適した空間表象の解像度や空間学習の方略を獲得する。実際に、動物は環境の空間スケールの大きさによって異なるナビゲーションや空間学習を示すことが知られている (Geva-Sagiv et al., 2015)。本研究では、より大きな空間スケールの直径 3メートルのバーンズ迷路 (BM3; 図 2)を開発し、そこでの空間学習過程を、通常の空間スケールである直径1メートルのバーンズ迷路 (BM1; 図 1)でのそれと比較した。合計 115 匹のマウスがこの研究に用いられ、それぞれが 7 つのコホートのいずれかに割り当てられた (図 3)。

まず、BM3 での空間学習が正常に確立されたことを確認した。誤答数、潜時、総移動距離の学習曲線は、訓練を通じて減少し、収束した (図 5)。最適、準最適な探索方略 (i.e. 空間的、連続的方略) の使用率が訓練を通じて増加し、一方でナイーブな方略 (i.e. 無作為方略) の使用率は減少した (図 8)。プローブテストフェーズでは、ゴール穴での探索時間は他の穴よりも有意に長かった (図 9)。

次に、BM3 と BM1 の間の学習過程を比較した。訓練フェーズでは、誤答数、潜時、総移動距離はすべて BM3 で BM1 よりも常に高かった (図 7)。さらに、それらの学習曲線は、BM1 よりも BM3 でより緩やかに減少し (図 6)、BM3 の空間学習が BM1 のそれよりも収束するまでに長い時間がかかることを示した。また、空間的方略の使用率は低下する一方、無作為方略の使用率は BM3 で BM1 よりも高かった (図 8)。BM 課題は、さまざまな戦略を使用して試行錯誤を通じて最適な探索方略 (i.e. 空間的方略) を発見する問題と見なせる。探索方略分類の結果から、BM3 は、最適な方略の獲得のためにより多くの試行錯誤を要すると考えられる。プローブテストフェーズにおけるゴール穴での探索時間は BM3 で BM1 よりも短かったが、ゴール穴以外の穴の探索時間は BM1 と BM3 の間で実質的に同程度であった。この傾向は、BM1 と BM3 の間で、ゴール穴以外の穴への訪問回数が同程度となる時間内での各穴の探索時間を比較した場合にも同様であった (図 9、10)。したがって予想通り、BM3 での空間表象は BM1 よりも不正確であることが示された。その理由として、BM3 は BM1 よりも空間表象に必要な計算資源をより多く必要とする可能性が考えられた。上記の結果は、バーンズ迷路パラダイムにお

ける、空間学習、特に最適探索方略や空間表象の獲得、における空間スケールの影響を示唆する最初の結果である。

BM3 における空間表象の解像度の低下は、大きな空間スケールでの場所細胞 (place cell) の場所受容野の拡大によって部分的に説明できるかもしれない。いくつかの先行研究では、大きな空間スケールでの場所細胞の受容野のサイズが、小さな空間スケールよりも大きかったことが報告されている (O'Keefe and Burgess, 1996; Fenton et al., 2008; Kjelstrup et al., 2008; Park et al., 2011; Rich et al., 2014; Harland et al., 2021; Tanni et al., 2022)。それでも本質的には、センチメートルのオーダーからキロメートルのオーダーまで、いくつものスケールの空間表象が共存することで、連続的に変化する様々なスケールの空間を渡る動物のナビゲーションを実現しているはずである (Geva-Sagiv et al., 2015)。実際、ヒトを対象とした fMRI 研究は、大きな空間スケールでのナビゲーションと小さな空間スケールでのナビゲーションのいずれかまたは両方において活性化する脳領域のネットワークが存在することを示している (Li et al., 2021)。したがって、BM3 に内包される小さな空間スケールから大きな空間スケールまでを並行して処理するために、BM3 では BM1 に比べてより多くの計算資源が割り当てられていることが示唆される。ただ、少なくとも BM3 におけるコリン作動性ニューロンの寄与は比較的小さく (図 11)、コリン作動性ニューロン以外の細胞種の寄与が大きいかもしれない。BM1 と BM3 両方の空間学習を比較することは、空間スケールの神経表現の検証を促進すると期待される。

BM1 と BM3 の学習過程の違いは、訓練フェーズにおける探索ネットワーク構造の変化に見出される。停止点数、位数、次数、最短経路長は、訓練日数に関係なく BM3 で BM1 よりも高かった (図 13)。これは、BM3 が学習の進行に関係なく、マウスにフィールド上でより多くのノード (すなわち、停止点) を生成させ、それらの間を遷移させることを示唆している。密度と近接中心性は、訓練日を通じて BM3 で増加し、BM1 で一定であったため、BM1 と BM3 の間で収束した (図 13)。一方、媒介中心性は、BM3 では一定であったが、BM1 では減少し、訓練日を通じて BM 間で発散した (図 13)。これは、BM3 の他の停止点同士を中継するような特定の停止点が訓練を通じて維持される一方で、BM1 ではそれらが消失することを示唆する。したがって、密度、近接中心性、媒介中心性は、大きな空間スケールでの空間学習と小さな空間スケールでの空間学習とを対比させる、代表的な指標となるであろう。

特に、BM3における媒介中心性の特性は、BM3の探索において持続的に存在する「ホームベース」を示すシグナルとなるであろう。動物行動学的研究から、動物は可視の新奇環境に曝露されたとき、最初にホームベース行動、すなわち特定の場所(ホームベース)を始点とする一連の往復、を通じて環境の空間表象を獲得することを示唆する。ホームベースはエントリー地点や顕著なランドマーク、フィールドの周辺に生成されることが知られている (Yaski et al., 2011; Eilam, 2014)。ルートフォロ잉は、ホームベース行動を成立させる方略の一種であり、動物はホームベースからの往路の終点まで到達した後、単純に往路を引き返す (Eilam, 2014)。一般に、往路は復路に比べて移動が遅く、停止点も多い (Eilam, 2014)。BM3にはフィールドを取り囲むディスプレイのような顕著なランドマークが存在し、実際に、フィールドの周辺にノードのクラスターが存在していたことから (図 12)、これらのノードの一部がホームベースとして機能することが示唆された。もしマウスがルートフォロ잉行動を取った場合、ホームベースノードからの往路上により多くのノードとリンクが生成され、結果として、学習初期のようにより大きな位数を持つネットワークが現れることが予想できる (図 12、13)。

学習後期では、ネットワーク内のノード数が減少し、ネットワークはより単純な構造に収束した (図 12)。これは、マウスがルートフォロ잉による空間探索を通じて「認知地図」を獲得し、マップベースの探索方略に切り替えた結果として解釈できる (Eilam 2014)。直観に反して BM3 では、特定のノードは学習後期も維持され、学習中の媒介中心性の値が一定に保たれていた (図 13)。対照的に、BM1 でのそのようなノードの一部は、学習の進行とともに消失し、媒介中心性も減少した (図 12、13)。本研究でサーベイした限り、ハタネズミにおいて、大きな空間スケールと小さな空間スケールで、フィールドへのリリース後 15 分以内のホームベース行動が異なることが報告されている (Eilam et al., 2003)。本研究で提案した BM3 の実験パラダイムや解析手法は、空間学習におけるホームベース行動の変化を、日や週に渡るより長い時間スケールで検証するような動物行動学的研究にも有用となることが期待できる。

本研究における探索ネットワークのノードは停止点、リンクはノード間の遷移であった (章 2.6 (データ解析) を参照)。ここから脳は、ノードの幾何学的構造 (例えば、座標、距離、境界) だけでなく、トポロジカルな構造 (例えば、次数、媒介中心性、近接中心性) も表象している可能性が考えられる。実際に、初期の心理学的研究は、ラットが一般的な空間スケールの迷路のトポロジカルな構造を表現することを示唆した (Poucet and Herrmann, 2001)。近年提案された代数的位相幾何

学モデルは、一般的な空間スケール (2 × 2 m) の場所のトポロジカルな構造は、海馬の場所細胞の集団によって、数分のうちに符号化されることを予測する (Dabaghian et al., 2012)。さらに、ラットを対象とした電気生理学的研究から、形状が可変な一般的な空間スケールのトラック (長さ 4 m) のトポロジカルな構造が、海馬 CA1 の場所細胞によって符号化されることを示唆した。すなわち、そのトラックのトポロジカルな構造が維持される限り、トラックの形状がデカルト座標上で変わっても、場所細胞の場所受容野は維持された (Dabaghian et al., 2014)。

大きなスケールの空間におけるトポロジーの神経表現について、ヒトを対象とした fMRI 研究は、仮想空間上に再現されたロンドンのソーホーを参加者が探索した際、ソーホーの各通りの回数および近接中心性と右後部および右前部の海馬の活動が相関していることを報告した (Javadi et al., 2017)。この結果は、場所のトポロジカルな構造が海馬のおそらく CA1 の場所細胞で表現されていることを示唆している。Dabaghian et al., 2014 の言うように、場所をトポロジカルに表現することの利点の一つは、幾何学的に正確な表現に比べて、少ない計算資源で認識できることである (e.g. 路線図 vs. 地図)。このことはまた、大きな空間スケールを階層的なネットワークとして表現することを可能にする。実験的、理論的研究によれば、広い空間 (e.g. 路線図) は、細かく表象されたよりローカルな場所 (e.g. 駅構内の地図) をノードとし、それらの間の接続をリンクとするような、ネットワークによって表現されていることを示唆する (Poucet, 1993; Wolbers and Wiener, 2014)。以上から、場所のトポロジカルな表象は、小さな空間スケールよりも大きな空間スケールでの探索において頻繁に計算される可能性があり、したがって BM3 はトポロジーの神経表現を検証するのに適した系であると考えられる。

4.2 大きなスケールの空間における BM の事前学習は、小さなスケールの空間における後続の BM の空間学習を促進する

次に、空間スケールが現在の空間学習だけでなく、その後の空間学習にも影響するかどうかを検証した。動物は課題を学習するとき、直面している課題の解だけでなく、解法を見つける方法も学習する。これは Harlow の learning set (Harlow, 1949) として知られている。このメタ学習プロセスによって、初めて課題を学習した後、それと類似する課題を少数の試行錯誤で学習できる (Few-shot learning) ことが知られている (Wang, 2021)。したがって、このメタ学習プロセス、1 つの BM 課題での事前学習は、別の BM 課題での後続の空間学習を促進することが予想された。BM3 の経験有と BM1' の経験有は、事前学習としてそれぞれ

れ BM3 課題と BM1' 課題に従事し、その後、両者は BM1 課題に従事した。経験無は BM1 のみに従事した。予想通り、BM 課題の事前学習は、BM1 での後続の空間学習を促進した。学習中、BM 経験有は、経験無に比べて、後続の BM1 課題での最適探索方略を示した (図 18)。仮説では予測しなかったが、後続の BM1 での空間表象の精度は、BM3 経験有で最も高く、実際に、プローブテストにおけるゴール穴の探索時間は BM3 経験有が BM1' 経験有や経験無よりも有意に長かった (図 20)。したがって、大きな空間スケールにおける事前の BM 学習は、小さな空間スケールでの後続の BM 空間学習における空間表象の精度を高めると考えられる。

BM1 と BM3 の間のメタ学習による促進効果は非対称であり、BM1 での事前学習から BM3 での後続学習への促進効果は限定的であった。エラーの数は BM1 経験有と経験無との間で同等であり、各探索方略の使用率は、BM1 経験有と経験無の間で実質的に同等であった (図 24)。それに対して、潜時と総移動距離は BM1 経験有の方が有意に低かった (図 23)。プローブテストフェーズでは、BM1 経験有の方が経験無よりも穴の場所に関係なく穴の探索時間が長かった (図 26)。これらの結果は、BM1 経験有は、後続の BM3 課題で穴の周り以外の場所を探索する時間が少ないことを示している。これは、BM1 経験有は BM1 での事前学習を通じて BM 課題に関する一定の知識、すなわちゴールは常に周辺の穴のいずれかに位置する、を獲得しており、これを後続の BM3 において活用したことを示唆する。

BM1 と BM3 の間の空間学習の促進は、学習中の探索ネットワークの特徴的な構造をもたらし、特に媒介中心性が促進効果の指標となることが示唆された。実際に、BM3 から BM1 への顕著な空間学習の促進において、BM3 経験有における媒介中心性は、経験無のそれに比べて訓練を通じて急激に減少した (図 19)。BM1 から BM3 への空間学習の限定的な促進では、BM1 経験有と経験無との間にそのような特徴は観察されなかった (図 25)。これらの結果は、BM3 から BM1 への促進によって、BM3 経験有ではホームベースのような特定の場所への訪問を抑えつつ、BM1 の空間表象を獲得できることを示唆する。それに対して、BM1 から BM3 への限定的促進では、後続の BM3 学習において、BM1 経験有は、経験無と同程度にホームベースを訪問する必要があることを示唆する。

多くの先行研究において、スキーマ学習 (Tse et al., 2007)、意思決定 (Rosenberg et al., 2021)、構造学習 (Braun et al., 2010)、空間学習 (Ocampo et al., 2018; Baraduc et al., 2019; Alonso et al., 2021)などのさまざまな課題におけるメタ学習を報告している。これらの研究では、事前学習から後続学習への促進は、事前学習と後続学習の両方が実質的に同じサイズの空間スケールで共通の課題

ルールの下で行われた場合に観察された。本研究の結果は、異なる空間スケールである BM3 と BM1 が、BM 経験有にとって類似の BM 課題として処理されることを示唆する。これは、先行 BM 経験有における後続 BM での空間学習の促進と、BM課題と環境構造もタスク構造も共有しない課題 (i.e. CFC) の事前学習では、後続の BM での学習を促進しなかったことから支持される。この BM 間の促進効果は、各学習を実施した空間スケールの大小関係によって調整される可能性が考えられる。具体的には、後続の学習 (例: BM1) の空間スケールが、事前学習 (例: BM3 または BM1')での空間スケールと等しいかそれ以下である場合、促進効果が顕著になる (例: BM3 または BM1' の経験有対 BM1 の経験無)。この場合、BM3、BM1'、BM1の課題は、BM経験有にとって互いに非常に類似した BM 課題として処理されていると考えられる。それに対して、後続の学習 (例: BM3)の空間スケールが、事前の学習 (例: BM1)での空間スケールよりも大きい場合、促進効果は限定的である (例: BM1 の経験有対 BM3 の経験無)。

空間スケール依存的な空間学習の促進の背後にある神経回路として、海馬と前頭前野 (mPFC) を含むネットワークが想定される。海馬は、現在の文脈を以前に獲得した既知の文脈よりも、新奇な文脈として符号化する際に活性化される (総説として、Alonso et al., 2020を参照)。具体的には、海馬 CA3 の NMDA 受容体は、CA1 の場所細胞における新規性の検出に寄与する (Dragoi and Tonegawa, 2013)。異なるBM学習を経験することで、現在従事している BM の空間表象だけでなく、BM 課題に共通する learning set (Harlow, 1949) を符号化する記憶痕跡もまた海馬で生成されていると考えられる。その後、この記憶痕跡は、2 週間程度の固定化 (consolidation) を通じて、海馬から皮質のネットワークに移行される。一度海馬から皮質に移行した記憶痕跡は、海馬をバイパスして直接活性化され、類似の課題を解くのに僅かに調整されることで、few-shot learning が可能になる (Alonso et al., 2020)。mPFC は、現在の文脈を既知の文脈に分類できるかどうかを判定する役割を持ち、その文脈が新奇のものでない限り、海馬の活動を抑制する (van Kesteren et al., 2012)。もし後続の BM 学習が先行の BM 学習と同種である場合、mPFC は後続 BM の文脈を先行 BM の文脈として分類し、海馬の活動を抑制するため、海馬で生成される後続 BM の新奇な記憶痕跡は少量である。

BM3 は BM1 よりも学習により多くの試行錯誤と計算資源を必要としたため (図 6)、課題の learning set と空間表象の両方を符号化するには、BM3 では BM1 よりも相対的に大きな記憶痕跡が必要であったと考えられる。もしマウスが先行学習として BM3 課題を経験し、BM1 課題で後続学習をおこなった場合、先行学習

中に海馬でより大きな記憶痕跡が生成される。そして、先行学習と後続学習の間のブランクを通じて、その記憶痕跡は海馬から皮質に転送される。後続の BM1 学習において、既已取得された記憶痕跡の一部がわずかに調整される一方で、海馬で完全に新しい記憶痕跡が符号化されることは少なくなる。これにより、BM3 経験有は後続の BM1 課題を迅速に学習することができるのに対し、経験無は海馬に新しい記憶痕跡を生成する必要があった。もしマウスが最初に BM1 を経験した場合、より小さな記憶痕跡が生成される。しかし、その記憶痕跡の調整だけでは、後続の BM3 学習には不十分であり、海馬における新たな記憶痕跡の生成は、BM1 経験有であっても必要であった。その結果、後続の BM3 学習における先行の BM1 による促進が限定的となったと推察される。BM3 から BM1 への促進の背後には、空間学習の最適化に関わる神経計算過程が想定され、本実験パラダイムはこれを計測するのに有効な候補の一つとなることが期待できる。

本研究は、空間学習過程が BM1 と BM3 で分岐することを示した。すなわち、BM3 では探索ネットワークの媒介中心性が一定となるように、学習中、一貫してフィールド上の特定の場所が探索された。一方で、BM1 ではそのような場所は学習とともに消失し、媒介中心性は減少した。BM3 におけるそのような経験は、BM 課題を解くにより最適化された神経計算過程の獲得を促し、後続の BM1 での学習を促進することが示唆された。本研究で提案された BM3 は BM1 と共に、動物が異なる空間スケールをどのように表象し、どのように協調させるかを検証するための有用な実験系となることが期待された。

結語

本研究において、BM1 と BM3 は異なる空間学習過程を誘導した。BM3 課題において、マウスは学習の後期でも一定の場所を持続的に探索し、それは探索経路のネットワークにおける媒介中心性が学習を通じて一定であったことから示されている。また、BM1 と BM3 の間にメタ学習の成立が確認された、BM3 を学習したマウスは、BM1 において未経験マウスよりもタスクを解決するために最適化された神経計算を獲得していると考えられる。しかし、メタ学習の効果は BM1 と BM3 の間では非対称的であり、BM1 を先に経験したマウスは BM3 での学習の促進がそれほど見られなかった。BM1 と BM3 の組み合わせは、動物が異なるスケールの空間をどのように表現し、その基盤となる神経実装をどのように行うかを調べるのに適したシステムであると考えられる。

今後の展望として、異なる空間スケールの BM における神経細胞の活動イメージングによる神経表象の探索が挙げられる。本研究は、空間スケールと空間表象の解像度が、直近または後続の空間学習に与える影響について、実験的、理論的に探索、検証した最初の研究である。

統計表

注. p 値の * は有意な差を示す。ES = 効果量

統計表 1

訓練フェーズにおける BM1 と BM3 の探索方略の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -1.11	0.2668	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.12
2	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -1.91	0.0563	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.20
3	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.01	0.0439	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.21
4	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -0.44	0.6592	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.05
5	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.68	0.0074*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.28
6	図 8	無作為	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.74	0.0061*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.29
7	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -1.09	0.2748	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.12
8	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 1.66	0.0965	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.18
9	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 1.00	0.3173	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.11
10	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -0.30	0.7667	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.03
11	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 0.43	0.6658	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.05
12	図 8	連続的	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 1.49	0.1361	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.16
13	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 3.20	0.0014*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.34
14	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 1.39	0.1643	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.15
15	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 2.85	0.0043*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.30
16	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 0.82	0.4106	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.09
17	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 3.50	0.0005*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.37
18	図 8	空間的	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 2.40	0.0162	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.25

統計表 2

訓練フェーズにおける BM1 と BM3 のネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.70$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.71$
2	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.50$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.69$
3	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.74$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.71$
4	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.22$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.66$
5	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.31$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.67$
6	図 13	停止点の数	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -5.51$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.58$
7	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.69$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.70$
8	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.34$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.67$
9	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.83$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.72$
10	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.09$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.64$
11	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -6.65$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.70$
12	図 13	位数	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -5.77$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.61$
13	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.70$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.50$
14	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -5.24$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.55$
15	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -5.46$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.58$
16	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.39$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.46$
17	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -5.52$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.58$
18	図 13	次数	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.79$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = -0.50$
19	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 4.66$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.49$
20	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 4.73$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.50$
21	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 5.73$	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.60$
22	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.52$	0.0004*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.37$
23	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.78$	0.0055*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.29$
24	図 13	密度	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.62$	0.1055	Bonferroni (0.05 / 6 days)	$r = 0.17$
25	図 13	密度	Day 1 vs. 6	BM1	仮定なし	Wilcoxon signed-rank test	$z = -1.48$	0.14	N/A	$r = -0.16$

26	図 13	密度	Day 1 vs. 12	BM3	仮定なし	Wilcoxon signed-rank test	z = -5.80	0.00	N/A	r = -0.61
27	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -1.86	0.0634	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.20
28	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.34	0.0192	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.25
29	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.61	0.0089	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.28
30	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -1.88	0.0599	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.20
31	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.15	0.0319	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.23
32	図 13	クラスタリング係数	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -0.40	0.6927	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.04
33	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -6.29	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.66
34	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -5.76	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.61
35	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -6.68	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.70
36	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -5.82	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.61
37	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -7.00	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.74
38	図 13	最短経路長	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -6.66	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.70
39	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.00	0.0453	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.21
40	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -2.67	0.0076*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.28
41	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -3.60	0.0003*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.38
42	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -3.50	0.0005*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.37
43	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -6.07	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.64
44	図 13	媒介中心性	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -6.04	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = -0.64
45	図 13	媒介中心性	Day 1 vs. 6	BM1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 2.45	0.01	N/A	r = -0.26
46	図 13	媒介中心性	Day 1 vs. 12	BM3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 0.46	0.65	N/A	r = 0.05
47	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 4.12	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.43
48	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 4.41	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.46
49	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 5.53	0.0000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.58
50	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 3.30	0.0010*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.35
51	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 2.81	0.0050*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.30
52	図 13	近接中心性	BM1 vs. BM3	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 1.79	0.0729	Bonferroni (0.05 / 6 days)	r = 0.19
53	図 13	近接中心性	Day 1 vs. 6	BM1	仮定なし	Wilcoxon signed-rank test	z = -1.43	0.15	N/A	r = -0.15
54	図 13	近接中心性	Day 1 vs. 12	BM3	仮定なし	Wilcoxon signed-rank test	z = -5.18	0.00	N/A	r = -0.55

統計表 3

プローブテストフェーズにおける BM1 と BM3 のネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定する データ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の 補正	ES
1	図 14	停止点の数	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 0.81	0.42	N/A	r = 0.09
2	図 14	位数	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 0.86	0.39	N/A	r = 0.10
3	図 14	次数	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 6.03	0.00*	N/A	r = 0.70
4	図 14	密度	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 2.51	0.01*	N/A	r = 0.29
5	図 14	クラスタリ ング係数	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 3.93	0.00*	N/A	r = 0.46
6	図 14	最短経路長	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -3.36	0.00*	N/A	r = -0.39
7	図 14	媒介中心性	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = -5.61	0.00*	N/A	r = -0.65
8	図 14	近接中心性	BM1 vs. BM3	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	z = 3.47	0.00*	N/A	r = 0.40

統計表 4

異なる先行経験を持つマウス間の BM1 の探索方略の割合の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定する データ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 7.22$	0.027	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
2	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 9.79$	0.007*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
3	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.76$	0.445	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.13$
4	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.95$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.41$
5	図 18	無作為	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.07$	0.038	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.28$
6	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 19.40$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
7	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.59$	0.112	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.26$
8	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.78$	0.005*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.39$
9	図 18	無作為	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.08$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.56$
10	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 24.38$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
11	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.51$	0.131	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.25$
12	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.49$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.63$
13	図 18	無作為	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.43$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.47$
14	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 15.50$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
15	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.15$	0.250	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.19$
16	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.39$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.47$
17	図 18	無作為	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.93$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.40$
18	図 18	無作為	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 15.16$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
19	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.62$	0.536	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.10$
20	図 18	無作為	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.23$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.45$
21	図 18	無作為	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.14$	0.002*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.43$
22	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 2.48$	0.290	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
23	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 0.34$	0.843	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
24	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.50$	0.174	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
25	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.61$	0.164	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A

26	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 1.38$	0.502	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
27	図 18	連続的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 0.75$	0.688	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
28	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.50$	0.174	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
29	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 9.35$	0.174	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
30	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 13.70$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
31	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.35$	0.724	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.06$
32	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.46$	0.014*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.34$
33	図 18	空間的	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.62$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.49$
34	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 15.96$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
35	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.83$	0.409	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.14$
36	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.48$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.49$
37	図 18	空間的	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.33$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.45$
38	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 11.27$	0.004*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
39	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.58$	0.114	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.26$
40	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.24$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.45$
41	図 18	空間的	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.78$	0.075	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.24$
42	図 18	空間的	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 16.07$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
43	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.50$	0.614	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.08$
44	図 18	空間的	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.27$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.46$
45	図 18	空間的	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.38$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.46$

統計表 5

異なる先行経験を持つマウス間の BM1 の訓練フェーズにおけるネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 8.02$	0.018	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
2	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 6.70$	0.035	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
3	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 8.26$	0.016	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
4	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 10.68$	0.005*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
5	図 19	停止点の数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.63$	0.102	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.27$
6	図 19	停止点の数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.99$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.42$
7	図 19	停止点の数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.92$	0.055	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.26$
8	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 6.86$	0.032	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
9	図 19	停止点の数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 4.07$	0.131	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
10	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 8.56$	0.014	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
11	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 13.21$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
12	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.86$	0.392	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.14$
13	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.99$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.42$
14	図 19	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.89$	0.004*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.39$
15	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 21.66$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
16	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.12$	0.902	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.02$
17	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.37$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.47$
18	図 19	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.19$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.57$
19	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 27.74$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
20	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.81$	0.070	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.30$
21	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.54$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.64$
22	図 19	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.84$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.52$
23	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 21.83$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
24	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.98$	0.329	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.16$

25	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.90$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.55$
26	図 19	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.67$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.50$
27	図 19	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 13.86$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
28	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.20$	0.231	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.20$
29	図 19	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.29$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.46$
30	図 19	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.62$	0.009*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.36$
31	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 8.63$	0.013	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
32	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 16.81$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
33	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.13$	0.258	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.19$
34	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.29$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.46$
35	図 19	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.33$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.45$
36	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 22.40$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
37	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.52$	0.603	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.09$
38	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.79$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.53$
39	図 19	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.93$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.54$
40	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 29.42$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
41	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.84$	0.066	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.30$
42	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.68$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.66$
43	図 19	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.95$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.54$
44	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 17.11$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
45	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.17$	0.240	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.19$
46	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.62$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.51$
47	図 19	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.00$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.41$
48	図 19	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2 (2) = 13.22$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
49	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.05$	0.295	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.17$
50	図 19	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.09$	0.002*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.43$
51	図 19	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.74$	0.006*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.37$

52	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.45$	0.178	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
53	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 0.70$	0.706	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
54	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 2.58$	0.275	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
55	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 5.87$	0.053	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
56	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 5.09$	0.079	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
57	図 19	密度	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.37$	0.186	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
58	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 9.31$	0.009	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
59	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 7.83$	0.020	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
60	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 7.37$	0.025	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
61	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 8.64$	0.013	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
62	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 6.74$	0.034	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
63	図 19	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 2.75$	0.253	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
64	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 2.11$	0.347	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
65	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 11.49$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
66	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.13$	0.259	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.19$
67	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.92$	0.004*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.41$
68	図 19	最短経路長	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.47$	0.013*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.34$
69	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 19.10$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
70	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.41$	0.680	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.07$
71	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.37$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.47$
72	図 19	最短経路長	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.76$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.51$
73	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 25.76$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
74	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.86$	0.063	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.31$
75	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.34$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.61$
76	図 19	最短経路長	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.71$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.50$
77	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 20.32$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
78	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.25$	0.211	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.21$

79	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.92$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.55$
80	図 19	最短経路長	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.30$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.45$
81	図 19	最短経路長	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 12.53$	0.002*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
82	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.06$	0.289	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.17$
83	図 19	最短経路長	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.14$	0.002*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.44$
84	図 19	最短経路長	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.48$	0.013*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.34$
85	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 1.37$	0.504	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
86	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 6.80$	0.033	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
87	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 16.61$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
88	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.00$	1.000	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = 0.00$
89	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.02$	0.002*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.42$
90	図 19	媒介中心性	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.59$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.49$
91	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 19.58$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
92	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.47$	0.140	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.24$
93	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.03$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.56$
94	図 19	媒介中心性	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.93$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.40$
95	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 21.48$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
96	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.65$	0.517	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.11$
97	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -4.01$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.56$
98	図 19	媒介中心性	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.46$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.47$
99	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 9.98$	0.007*	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
100	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.91$	0.362	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.15$
101	図 19	媒介中心性	BM1' 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.81$	0.005*	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.39$
102	図 19	媒介中心性	BM3 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.18$	0.029	Bonferroni (0.05 / 3 pairs)	$r = -0.30$
103	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.06$	0.217	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
104	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 0.42$	0.811	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
105	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 2.44$	0.296	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A

106	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) =$ 3.43	0.180	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
107	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) =$ 4.73	0.094	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A
108	図 19	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) =$ 2.36	0.308	Bonferroni (0.05 / 6 days)	N/A

統計表 6

異なる先行経験を持つマウス間のBM1のプローブテストフェーズにおけるネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 21	停止点	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 5.61$	0.06	N/A	N/A
2	図 21	位数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 12.99$	0.00*	N/A	N/A
3	図 21	位数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.11$	0.91	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = -0.02$
4	図 21	位数	BM1' 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.23$	0.00*	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = -0.45$
5	図 21	位数	BM3 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.67$	0.01*	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = -0.36$
6	図 21	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 7.17$	0.03*	N/A	N/A
7	図 21	次数	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.63$	0.53	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = 0.10$
8	図 21	次数	BM1' 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.70$	0.09	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = -0.24$
9	図 21	次数	BM3 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.51$	0.01*	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = -0.34$
10	図 21	次数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 7.24$	0.03*	N/A	N/A
11	図 21	密度	BM1' 経験有 vs. BM3 経験有	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.11$	0.92	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = 0.02$
12	図 21	密度	BM1' 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.50$	0.01*	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = 0.35$
13	図 21	密度	BM3 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.89$	0.06	Bonferroni (0.05 / 3 instances)	$r = 0.26$
14	図 21	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 0.57$	0.75	N/A	N/A
15	図 21	クラスタリング係数	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 4.06$	0.13	N/A	N/A
16	図 21	媒介中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 3.04$	0.22	N/A	N/A
17	図 21	近接中心性	BM1' 経験有, BM3 経験有, 未経験	プローブテスト	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$X^2(2) = 4.69$	0.10	N/A	N/A

統計表 7

BM1 経験マウスと未経験マウスの BM3 における探索方略の割合の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.79$	0.073	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.22$
2	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.30$	0.768	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.04$
3	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.98$	0.329	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.12$
4	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -3.21$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.39$
5	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.08$	0.038	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.25$
6	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.09$	0.927	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.01$
7	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.09$	0.274	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.13$
8	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.28$	0.778	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.03$
9	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.33$	0.739	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.04$
10	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.84$	0.398	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.10$
11	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.50$	0.135	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.18$
12	図 24	無作為	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.54$	0.591	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.06$
13	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.05$	0.296	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.13$
14	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.00$	1.000	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.00$
15	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.91$	0.365	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.11$
16	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.69$	0.007	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.32$
17	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.54$	0.122	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.19$
18	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.54$	0.587	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.07$
19	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.42$	0.154	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.17$
20	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.24$	0.807	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.03$
21	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.32$	0.750	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.04$
22	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.71$	0.479	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.09$
23	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.56$	0.118	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.19$
24	図 24	連続的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.16$	0.875	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.02$
25	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.61$	0.107	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.19$

26	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.26$	0.793	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.03$
27	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.05$	0.959	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.01$
28	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.92$	0.055	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.23$
29	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 1.17$	0.242	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.14$
30	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.38$	0.701	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.05$
31	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.13$	0.894	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.02$
32	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.05$	0.961	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.01$
33	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.06$	0.950	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.01$
34	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.12$	0.906	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.01$
35	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 0.26$	0.792	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.03$
36	図 24	空間的	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -0.65$	0.514	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.08$

統計表 8

BM1 経験マウスと未経験マウスの BM3 の訓練フェーズにおけるネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.88$	0.004*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.35$
2	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.80$	0.005	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.34$
3	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.35$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.40$
4	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -4.49$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.54$
5	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.35$	0.019	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.28$
6	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.22$	0.027	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.27$
7	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.93$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.35$
8	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.02$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.36$
9	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.81$	0.070	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.22$
10	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.57$	0.010	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.31$
11	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.51$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.42$
12	図 25	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.18$	0.029	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.26$
13	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.09$	0.037	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.25$
14	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.92$	0.055	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.23$
15	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.20$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.39$
16	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.79$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.46$
17	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.77$	0.077	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.21$
18	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.13$	0.259	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.14$
19	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.58$	0.114	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.19$
20	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.98$	0.047	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.24$
21	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.32$	0.747	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.04$
22	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.13$	0.259	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.14$
23	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.13$	0.033	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.26$
24	図 25	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.14$	0.890	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.02$

25	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.28$	0.023	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.27$
26	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.22$	0.027	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.27$
27	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.74$	0.000*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.45$
28	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.47$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.42$
29	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.40$	0.016	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.29$
30	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.42$	0.156	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.17$
31	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.86$	0.063	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.22$
32	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.65$	0.099	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.20$
33	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.01$	0.315	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.12$
34	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.19$	0.234	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.14$
35	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.24$	0.025	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.27$
36	図 25	回数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.91$	0.365	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.11$
37	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.39$	0.165	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.17$
38	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.53$	0.597	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.06$
39	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.40$	0.160	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.17$
40	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.28$	0.776	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.03$
41	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.63$	0.102	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.20$
42	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.70$	0.485	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.08$
43	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.75$	0.452	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.09$
44	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.65$	0.514	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.08$
45	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.10$	0.272	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.13$
46	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.17$	0.240	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.14$
47	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.20$	0.842	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.02$
48	図 25	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.64$	0.101	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.20$
49	図 25	クラスター 係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.46$	0.144	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.18$
50	図 25	クラスター 係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.98$	0.048	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.24$
51	図 25	クラスター 係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.30$	0.001*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.40$

52	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.74$	0.006	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.33$
53	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.99$	0.320	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.12$
54	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.19$	0.853	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.02$
55	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.58$	0.559	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.07$
56	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.64$	0.101	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.20$
57	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -2.15$	0.032	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.26$
58	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.47$	0.640	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.06$
59	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.63$	0.102	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.20$
60	図 25	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.66$	0.507	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.08$
61	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.56$	0.575	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.07$
62	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.37$	0.713	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.04$
63	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.91$	0.361	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.11$
64	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -3.02$	0.003*	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.36$
65	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.20$	0.228	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.15$
66	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.93$	0.353	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.11$
67	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.17$	0.243	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.14$
68	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.80$	0.073	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.22$
69	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.08$	0.939	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.01$
70	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.65$	0.099	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.20$
71	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.91$	0.056	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.23$
72	図 25	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.13$	0.896	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.02$
73	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 2.40$	0.016	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.29$
74	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.90$	0.058	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.23$
75	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.24$	0.217	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = 0.15$
76	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.50$	0.135	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.18$
77	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.54$	0.586	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.07$
78	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.30$	0.765	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r = -0.04$

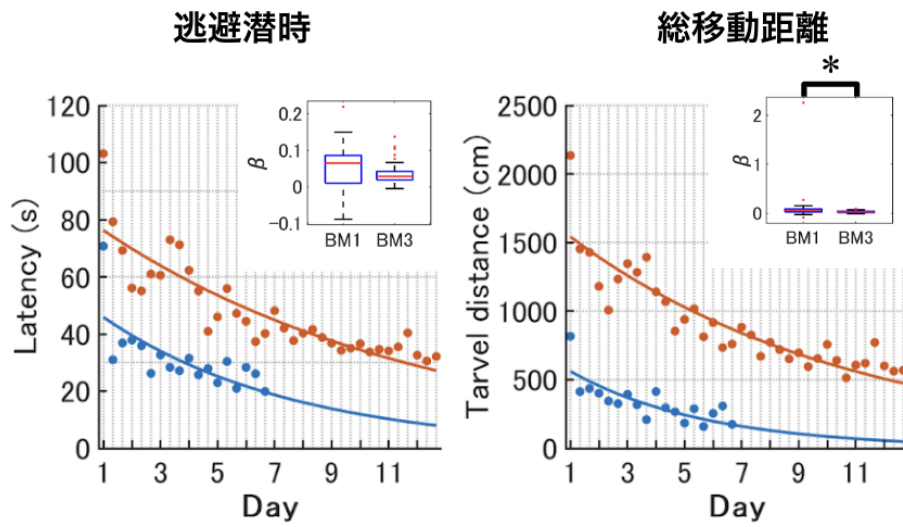
79	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.52$	0.602	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.06
80	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.81$	0.420	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.10
81	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.62$	0.534	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.07
82	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.35$	0.177	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.16
83	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.15$	0.250	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.14
84	図 25	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.28$	0.200	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.15
85	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 1	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.73$	0.466	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.09
86	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 2	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.21$	0.836	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.02
87	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 3	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.44$	0.662	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.05
88	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 4	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.67$	0.504	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.08
89	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 5	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 1.56$	0.119	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.19
90	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 6	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.97$	0.330	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.12
91	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 7	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.75$	0.452	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.09
92	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 8	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.77$	0.438	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.09
93	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 9	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -0.97$	0.330	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.12
94	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 10	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.01$	0.315	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.12
95	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 11	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = 0.10$	0.921	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ 0.01
96	図 25	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	Day 12	仮定なし	Kruskall-Wallis test	$z = -1.78$	0.075	Bonferroni (0.05 / 12 days)	$r =$ -0.21

統計表 9

BM1 経験マウスと未経験マウスの BM3 のプローブテストフェーズにおけるネットワーク指標の比較

参照 #	図	指標	比較対象	比較範囲	仮定するデータ構造	検定の種類	統計値	P値	多重検定の補正	ES
1	図 27	停止点の数	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.00$	0.32	N/A	$r = -0.14$
2	図 27	位数	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -1.45$	0.15	N/A	$r = -0.20$
3	図 27	次数	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 3.97$	0.00*	N/A	$r = 0.55$
4	図 27	密度	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.90$	0.00*	N/A	$r = 0.40$
5	図 27	クラスタリング係数	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 4.40$	0.00*	N/A	$r = 0.60$
6	図 27	最短経路長	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.58$	0.01*	N/A	$r = -0.35$
7	図 27	媒介中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = -2.95$	0.00*	N/A	$r = -0.40$
8	図 27	近接中心性	BM1 経験有 vs. 未経験	プローブテスト	仮定なし	Wilcoxon rank-sum test	$z = 2.84$	0.00*	N/A	$r = 0.39$

付録



付録 1 正規化処理前の BM1 と BM3 の学習曲線

図 5、6 の結果の、BM1 と BM3 のそれぞれのデータに正規化処理を施さなかった場合の学習曲線と減衰パラメータ。

引用文献

Alonso, Alejandra, Levan Bokeria, Jacqueline van der Meij, Anumita Samanta, Ronny Eichler, Ali Lotfi, Patrick Spooner, Irene Navarro Lobato, and Lisa Genzel. 2021. “The HexMaze: A Previous Knowledge Task on Map Learning for Mice.” *eNeuro* 8 (4). <https://doi.org/10.1523/ENEURO.0554-20.2021>.

Alonso, Alejandra, Jacqueline van der Meij, Dorothy Tse, and Lisa Genzel. 2020. “Naïve to Expert: Considering the Role of Previous Knowledge in Memory.” *Brain and Neuroscience Advances* 4 (August): 2398212820948686.

Bach, M. E., R. D. Hawkins, M. Osman, E. R. Kandel, and M. Mayford. 1995. “Impairment of Spatial but Not Contextual Memory in CaMKII Mutant Mice with a Selective Loss of Hippocampal LTP in the Range of the Theta Frequency.” *Cell* 81 (6): 905–15.

Baraduc, P., J-R Duhamel, and S. Wirth. 2019. “Schema Cells in the Macaque Hippocampus.” *Science* 363 (6427): 635–39.

Barnes, C. A. 1979. “Memory Deficits Associated with Senescence: A Neurophysiological and Behavioral Study in the Rat.” *Journal of Comparative and Physiological Psychology* 93 (1): 74–104.

Barry, Caswell, Colin Lever, Robin Hayman, Tom Hartley, Stephen Burton, John O’Keefe, Kate Jeffery, and Neil Burgess. 2006. “The Boundary Vector Cell Model of Place Cell Firing and Spatial Memory.” *Reviews in the Neurosciences* 17 (1-2): 71–97.

Braun, Daniel A., Ad Aertsen, Daniel M. Wolpert, and Carsten Mehring. 2009. “Motor Task Variation Induces Structural Learning.” *Current Biology: CB* 19 (4): 352–57.

Braun, Daniel A., Carsten Mehring, and Daniel M. Wolpert. 2010. "Structure Learning in Action." *Behavioural Brain Research* 206 (2): 157–65.

Brun, Vegard Heimly, Trygve Solstad, Kirsten Brun Kjelstrup, Marianne Fyhn, Menno P. Witter, Edvard I. Moser, and May-Britt Moser. 2008. "Progressive Increase in Grid Scale from Dorsal to Ventral Medial Entorhinal Cortex." *Hippocampus* 18 (12): 1200–1212.

Dabaghian, Y., F. Mémoli, L. Frank, and G. Carlsson. 2012. "A Topological Paradigm for Hippocampal Spatial Map Formation Using Persistent Homology." *PLoS Computational Biology* 8 (8): e1002581.

Dabaghian, Yuri, Vicky L. Brandt, and Loren M. Frank. 2014. "Reconceiving the Hippocampal Map as a Topological Template." *eLife* 3 (August): e03476.

David Redish, A. 1999. *Beyond the Cognitive Map: From Place Cells to Episodic Memory*. Bradford Books.

Dordek, Yedidyah, Daniel Soudry, Ron Meir, and Dori Derdikman. 2016. "Extracting Grid Cell Characteristics from Place Cell Inputs Using Non-Negative Principal Component Analysis." *eLife* 5 (March): e10094.

Dragoi, George, and Susumu Tonegawa. 2013. "Development of Schemas Revealed by Prior Experience and NMDA Receptor Knock-Out." *eLife* 2 (December): e01326.

Eales, Katherine L., Oleg Palygin, Thomas O'Loughlin, Seyed Rasooli-Nejad, Matthias Gaestel, Jürgen Müller, Dawn R. Collins, Yuriy Pankratov, and Sonia A. L. Corrêa. 2014. "The MK2/3 Cascade Regulates AMPAR Trafficking and Cognitive Flexibility." *Nature Communications* 5 (August): 4701.

Eilam, David. 2014. "Of Mice and Men: Building Blocks in Cognitive Mapping." *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 47 (November): 393–409.

Eilam, David, Maya Dank, and Roland Maurer. 2003. "Voles Scale Locomotion to the Size of the Open-Field by Adjusting the Distance between Stops: A Possible Link to Path Integration." *Behavioural Brain Research* 141 (1): 73–81.

Fenton, André A., Hsin-Yi Kao, Samuel A. Neymotin, Andrey Olypher, Yevgeniy Vayntrub, William W. Lytton, and Nandor Ludvig. 2008. "Unmasking the CA1 Ensemble Place Code by Exposures to Small and Large Environments: More Place Cells and Multiple, Irregularly Arranged, and Expanded Place Fields in the Larger Space." *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 28 (44): 11250–62.

Geva-Sagiv, Maya, Liora Las, Yossi Yovel, and Nachum Ulanovsky. 2015. "Spatial Cognition in Bats and Rats: From Sensory Acquisition to Multiscale Maps and Navigation." *Nature Reviews. Neuroscience* 16 (2): 94–108.

Hafting, Torkel, Marianne Fyhn, Sturla Molden, May-Britt Moser, and Edvard I. Moser. 2005. "Microstructure of a Spatial Map in the Entorhinal Cortex." *Nature* 436 (7052): 801–6.

Harland, Bruce, Marco Contreras, Madeline Souder, and Jean-Marc Fellous. 2021. "Dorsal CA1 Hippocampal Place Cells Form a Multi-Scale Representation of Megaspace." *Current Biology: CB* 31 (10): 2178–90.e6.

Harlow, H. F. 1949. "The Formation of Learning Sets." *Psychological Review* 56 (1): 51–65.

Javadi, Amir-Homayoun, Beatrix Emo, Lorelei R. Howard, Fiona E. Zisch, Yichao Yu, Rebecca Knight, Joao Pinelo Silva, and Hugo J. Spiers. 2017. "Hippocampal and Prefrontal Processing of Network Topology to Simulate the Future." *Nature Communications* 8 (March): 14652.

Kesteren, Marlieke T. R. van, Dirk J. Ruiter, Guillén Fernández, and Richard N. Henson. 2012. “How Schema and Novelty Augment Memory Formation.” *Trends in Neurosciences* 35 (4): 211–19.

Kjelstrup, Kirsten Brun, Trygve Solstad, Vegard Heimly Brun, Torkel Hafting, Stefan Leutgeb, Menno P. Witter, Edvard I. Moser, and May-Britt Moser. 2008. “Finite Scale of Spatial Representation in the Hippocampus.” *Science* 321 (5885): 140–43.

Knierim, J. J., H. S. Kudrimoti, and B. L. McNaughton. 1998. “Interactions between Idiothetic Cues and External Landmarks in the Control of Place Cells and Head Direction Cells.” *Journal of Neurophysiology* 80 (1): 425–46.

Langston, Rosamund F., James A. Ainge, Jonathan J. Couey, Cathrin B. Canto, Tale L. Bjerknes, Menno P. Witter, Edvard I. Moser, and May-Britt Moser. 2010. “Development of the Spatial Representation System in the Rat.” *Science* 328 (5985): 1576–80.

Li, Jinhui, Ruibin Zhang, Siqi Liu, Qunjun Liang, Senning Zheng, Xianyou He, and Ruiwang Huang. 2021. “Human Spatial Navigation: Neural Representations of Spatial Scales and Reference Frames Obtained from an ALE Meta-Analysis.” *NeuroImage* 238 (September): 118264.

Mayford, M., M. E. Bach, Y. Y. Huang, L. Wang, R. D. Hawkins, and E. R. Kandel. 1996. “Control of Memory Formation through Regulated Expression of a CaMKII Transgene.” *Science* 274 (5293): 1678–83.

McLay, R. N., S. M. Freeman, and J. E. Zadina. 1998. “Chronic Corticosterone Impairs Memory Performance in the Barnes Maze.” *Physiology & Behavior* 63 (5): 933–37.

Morris, R. 1984. “Developments of a Water-Maze Procedure for Studying Spatial Learning in the Rat.” *Journal of Neuroscience Methods* 11 (1): 47–60.

Moser, May-Britt, David C. Rowland, and Edvard I. Moser. 2015. "Place Cells, Grid Cells, and Memory." *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology* 7 (2): a021808.

Müller, M., and R. Wehner. 1988. "Path Integration in Desert Ants, *Cataglyphis Fortis*." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 85 (14): 5287–90.

Muller, R. U., and J. L. Kubie. 1987. "The Effects of Changes in the Environment on the Spatial Firing of Hippocampal Complex-Spike Cells." *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 7 (7): 1951–68.

O'Keefe, J., and N. Burgess. 1996. "Geometric Determinants of the Place Fields of Hippocampal Neurons." *Nature* 381 (6581): 425–28.

O'Keefe, J., and D. H. Conway. 1978. "Hippocampal Place Units in the Freely Moving Rat: Why They Fire Where They Fire." *Experimental Brain Research. Experimentelle Hirnforschung. Experimentation Cerebrale* 31 (4): 573–90.

Ocampo, Amber C., Larry R. Squire, and Robert E. Clark. 2018. "The Beneficial Effect of Prior Experience on the Acquisition of Spatial Memory in Rats with CA1, but Not Large Hippocampal Lesions: A Possible Role for Schema Formation." *Learning & Memory* 25 (3): 115–21.

Park, Eunhye, Dino Dvorak, and André A. Fenton. 2011. "Ensemble Place Codes in Hippocampus: CA1, CA3, and Dentate Gyrus Place Cells Have Multiple Place Fields in Large Environments." *PloS One* 6 (7): e22349.

Patel, Rickesh N., Julian Kempnaers, and Stanley Heinze. 2022. "Vector Navigation in Walking Bumblebees." *Current Biology: CB* 32 (13): 2871–83.e4.

Pitts, Matthew W. 2018. “Barnes Maze Procedure for Spatial Learning and Memory in Mice.” *Bio-Protocol* 8 (5). <https://doi.org/10.21769/bioprotoc.2744>.

Poucet, B. 1993. “Spatial Cognitive Maps in Animals: New Hypotheses on Their Structure and Neural Mechanisms.” *Psychological Review* 100 (2): 163–82.

Poucet, B., and T. Herrmann. 2001. “Exploratory Patterns of Rats on a Complex Maze Provide Evidence for Topological Coding.” *Behavioural Processes* 53 (3): 155–62.

Raber, Jacob, Radoslaw Rola, Anthony LeFevour, Duncan Morhardt, Justine Curley, Shinichiro Mizumatsu, Scott R. VandenBerg, and John R. Fike. 2004. “Radiation-Induced Cognitive Impairments Are Associated with Changes in Indicators of Hippocampal Neurogenesis.” *Radiation Research* 162 (1): 39–47.

Rich, P. Dylan, Hua-Peng Liaw, and Albert K. Lee. 2014. “Place Cells. Large Environments Reveal the Statistical Structure Governing Hippocampal Representations.” *Science* 345 (6198): 814–17.

Rosenberg, Matthew, Tony Zhang, Pietro Perona, and Markus Meister. 2021. “Mice in a Labyrinth Show Rapid Learning, Sudden Insight, and Efficient Exploration.” *eLife* 10 (July). <https://doi.org/10.7554/eLife.66175>.

Rosenfeld, Cheryl S., and Sherry A. Ferguson. 2014. “Barnes Maze Testing Strategies with Small and Large Rodent Models.” *Journal of Visualized Experiments: JoVE*, no. 84 (February): e51194.

Sarel, Ayelet, Shaked Palgi, Dan Blum, Johnatan Aljadeff, Liora Las, and Nachum Ulanovsky. 2022. “Natural Switches in Behaviour Rapidly Modulate Hippocampal Coding.” *Nature* 609 (7925): 119–27.

Solstad, Trygve, Edvard I. Moser, and Gaute T. Einevoll. 2006. "From Grid Cells to Place Cells: A Mathematical Model." *Hippocampus* 16 (12): 1026–31.

Stachenfeld, Kimberly L., Matthew M. Botvinick, and Samuel J. Gershman. 2017. "The Hippocampus as a Predictive Map." *Nature Neuroscience* 20 (11): 1643–53.

Suzuki, Yusuke, and Itaru Imayoshi. 2017. "Network Analysis of Exploratory Behaviors of Mice in a Spatial Learning and Memory Task." *PloS One* 12 (7): e0180789.

Tanni, Sander, William de Cothi, and Caswell Barry. 2022. "State Transitions in the Statistically Stable Place Cell Population Correspond to Rate of Perceptual Change." *Current Biology: CB* 32 (16): 3505–14.e7.

Taube, J. S., R. U. Muller, and J. B. Ranck Jr. 1990. "Head-Direction Cells Recorded from the Postsubiculum in Freely Moving Rats. I. Description and Quantitative Analysis." *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience* 10 (2): 420–35.

Tolman, E. C. 1948. "Cognitive Maps in Rats and Men." *Psychological Review* 55 (4): 189–208.

Tse, Dorothy, Rosamund F. Langston, Masaki Takeyama, Ingrid Betsus, Patrick A. Spooner, Emma R. Wood, Menno P. Witter, and Richard G. M. Morris. 2007. "Schemas and Memory Consolidation." *Science* 316 (5821): 76–82.

Wang, Jane X. 2021. "Meta-Learning in Natural and Artificial Intelligence." *Current Opinion in Behavioral Sciences* 38 (April): 90–95.

Weiss, Shahaf, Osnat Yaski, David Eilam, Juval Portugali, and Efrat Blumenfeld-Lieberthal. 2012. "Network Analysis of Rat Spatial Cognition:

Behaviorally-Established Symmetry in a Physically Asymmetrical Environment.” *PloS One* 7 (7): e40760.

Whishaw, I. Q. 1998. “Place Learning in Hippocampal Rats and the Path Integration Hypothesis.” *Neuroscience and Biobehavioral Reviews* 22 (2): 209–20.

Wolbers, Thomas, and Jan M. Wiener. 2014. “Challenges for Identifying the Neural Mechanisms That Support Spatial Navigation: The Impact of Spatial Scale.” *Frontiers in Human Neuroscience* 8 (August): 571.

Yaski, Osnat, Juval Portugali, and David Eilam. 2011. “City Rats: Insight from Rat Spatial Behavior into Human Cognition in Urban Environments.” *Animal Cognition* 14 (5): 655–63.

謝辞

本研究は、京都大学生命科学研究科の高次生命科学専攻における脳機能発達再生制御学分野、今吉研究室での貴重な機会をいただき、実施させていただきました。特に鈴木裕助教と今吉格教授のご指導のもと、実験計画の立案、実験技術の習得、論文作成、申請書の執筆といった幅広い分野での深い学びを経験しました。両教員からのご教授は、研究の枠を超えて、私の今後の人生においても貴重な教訓として心に残ります。この場をお借りして、心から感謝の意を表します。

また、本論文の根拠となる学術論文の共著者の皆様にも、深い感謝を申し上げます。皆様の貢献なくして、この研究は成り立ちませんでした。ご協力に心より感謝いたします。本論文の根拠となる論文の英文校閲において、今吉研究室のAdam T. Guy准教授から多大な支援を受けました。ここに深く感謝の意を表します。

今吉研究室の教員の皆様からは、研究の進行や研究室運営に関する多くの貴重なアドバイスをいただきました。また、研究室のアシスタントの皆様には、マウスの飼育環境の管理などで大変お世話になりました。研究室の学生の皆さんも、日々の研究生活で大きな支えとなってくださいました。皆様には心からの感謝を捧げます。

最後に、修士と博士課程の5年間を通じて、絶えず支えてくださった家族への感謝の気持ちを述べさせていただきます。心から感謝申し上げます。

本学位論文は、以下の学術論文の内容に基づいて書かれたものである。

Tachiki Y, Suzuki Y 2nd, Kurahashi M, Oki K, Mavuk Ö, Nakagawa T, Ishihara S, Gyoten Y, Yamamoto A, Imayoshi I. Scale Space Calibrates Present and Subsequent Spatial Learning in Barnes Maze in Mice. *eNeuro*. 2023 Jun 7;10(6):ENEURO.0505-22.2023.