

ラットのピーク法におけるタイミング行動の検討 —セルフスタートレバーとギャップ手続きの効果—

西村 優基¹・坂田 省吾²

広島大学大学院生物圏科学研究科¹

広島大学総合科学部²

Timing Behavior on Peak Procedure in Rats: Effects of Self-Start Lever and Gap Procedure.

Yuuki NISHIMURA¹ and Shogo SAKATA²

Graduate School of Biosphere Science, Hiroshima University¹

Faculty of Integrated Arts and Sciences, Hiroshima University²

Abstract: Two experiments examined about interval timing behavior in rats. In the first experiment, we examined the effects of the self-start lever on peak procedure. The animals were divided into the self-start group and the control group. For the self-start group, the animals were required to press the self-start lever to start the trial. For the control group, the trial started automatically independent of responses. Then, the animals were trained using the peak procedure that included fixed interval (FI) trials and probe trials. The FI trials consisted of a food pellet reinforcement that presented by the first lever press response more than 30-s after tone stimulus onset, and the stimulus was terminated. The probe trials delivered no reinforcement with responses and the tone stimulus lasted for 90-s. The temporal distributions of lever press responses in rats on probe trials were similar to the Gaussian function curve. It had a peak point, which showed the peak of regression curve fitting with the Gaussian function. It corresponded to near the 30-s with reinforcement time. In the self-start group, the number of responses at the beginning of the trials was increased than that for the control group. The temporal distribution of responses for self-start group was slightly distorted. In the second experiment, we examined the combination of the self-start lever and the gap procedure. On the gap procedure, trials were started with the onset of tone stimulus and followed by the offset of tone stimulus during gap interval, and tone stimulus presented again after gap interval. Consequently, both groups approximately kept timing during gap interval. It suggests that the tone stimulus hardly operates as a cue of temporal information in this experiment.

Key words: timing behavior, peak procedure, peak time, gap procedure, rat

【序 論】

動物は、時間を手がかりに行動を制御できる。特に、秒・分単位の比較的短い時間によって制御されている行動をタイミング行動と呼ぶ。たとえば、レバーを押すという反応が餌によって強化される実験場面において、試行の開始からある一定時間後の最初の反応が強化される固定間隔 (fixed interval: FI) 強化スケジュールで訓練された動物は、その時間が近づくにつれて反応が増加するという反応パターンを示す (Skinner, 1938)。

FI強化スケジュールでは、強化された時点から次の試行が始まるが、離散試行型FI (discrete-trial FI: DT-FI) 強化スケジュールでは、試行と試行は試行間間隔 (inter-trial interval: ITI) によって区切られており、ある刺激 (光や音) の提示が試行開始の合図となる。たとえば、音刺激の提示により試行が開始され、ある一定時間後の最初の反応が強化された後、音刺激は消される。そして、この音刺激が消されている状態が、ITIとなりこの間の反応は何の変化ももたらさない。FI強化スケジュールでは強化された時点から次の強化までの時間が学習されるのに対し、DT-FI強化スケジュールではある刺激の提示から強化までの持続時間が学習される。

近年では、このDT-FI強化スケジュールの変形であるピーク法 (Roberts, 1981, with rats) と呼ばれる手続きが、ヒトを含めた多くの種の動物でタイミング行動を調べるのに利用されている (Brodbeck, Hampton, & Cheng, 1998, with chickadees; King, McDonald, & Gallistel, 2001, with mice; 西村・坂田, 2003, with mice and rats; Rakitin, Gibbon, Penny, Malapani, Hinton, & Meck, 1998, with humans; Roberts, & Boisvert, 1998, with pigeons; Taylor, Haskell, Appleby, & Waran, 2002, with hens)。ピーク法とは、FI試行とプローブ試行がランダムに割り当てられる手続きである。FI試行では、ある刺激 (音や光) の提示により試行が開始され、試行開始からある一定時間後の最初の反応が強化される。プローブ試行では、ある刺激 (音や光) の提示により試行が開始されるが、強化子である餌が与えられず、FI試行よりも長く続いた後に反応とは無関係に試行が終了する。どちらの試行の後にも、ある持続時間のITIが続く。ピーク法で訓練された動物のプローブ試行全体での反応について時間を横軸に度数分布を求めると、FI試行での強化時間付近に頂点を持つ正規分布様の反応パターンが得られる。その時の頂点を頂点時間と呼び、タイミング行動の指標とする。また、その反応度数分布の散布度を指標として、変動性という観点からタイミング行動をみることができる。つまり、分布が狭く変動性が小さいほど、正確に時間を捉えているといえる。頂点時間は、ヒトと動物でほぼ強化時間あたりにみられるが、反応分布の散布度で表される変動性は、ヒトで小さく (Rakitin et al., 1998)、ヒト以外の動物で大きい (Roberts, 1981)。

そのような違いはあるが、ヒトを含め多くの種間でタイミング行動の特性が類似していることも多く報告されている (Fetterman & Killeen, 1992; Rakitin et al., 1998)。そのなかの重要な特性の一つにスカラー特性 (Gibbon, 1977) がある。スカラー特性とは、タイミング行動の時間的分布における変動性が、計時される時間に比例するという特性のことである。つまり、タイミング行動においてウェーバーの法則が成り立ち、計時される時間に対する変動性の比で表される変動係数は一定であるということである。たとえば、ピーク法で異なる時間 (たとえば、10秒と30秒) を計時させたとき、それぞれの反応度数分布において時間軸を計時する時間 (正確にはそれぞれの頂点時間) で標準化するとその反応度数分布はほぼ重なる。

スカラー特性が多くの種間で観察されるのとは対照的に、計時する刺激を中断したとき、齧歯類と鳥類ではタイミング方略が異なることが知られている。このように計時する刺激を中断する手続きをギャップ手続きと呼ぶ。ピーク法でギャップ手続きを行なう場合、FI試行とプローブ試行の他にも、

ギャップ試行が割り当てられ、このギャップ試行では、試行開始とともに刺激（音や光）が提示されるが、途中である期間刺激が中断（ギャップ）され、その中断後に再び刺激が提示される。ギャップ試行はプローブ試行と同様に強化のされない試行である。そして、このギャップ試行における頂点時間が、通常のプローブ試行における頂点時間に対してどの程度シフトするかが検討される。このギャップ手続きを行なった場合、被験体の取り得るタイミング方略として、以下の3つの方略が考えられる。

- ① ストップ方略：ギャップが挿入された時点で計時を中断し、ギャップ前の時間情報をギャップ中に保持し、ギャップが終了した時に中断時点から計時が再開される。このとき観察される頂点時間のシフトは、ギャップ分のシフトとなる。
- ② リセット方略：ギャップが挿入された時点で計時を止め、ギャップ前の時間情報をリセットし、ギャップが終了した時点から計時が新たに開始される。このとき観察される頂点時間のシフトは、ギャップ前とギャップを足し合わせた分のシフトとなる。
- ③ ラン方略：ギャップに関わらず計時を維持する。この場合は、頂点時間にシフトはみられない。このように分類した場合、ラット (Roberts, 1981) やマウス (Meck, 2001) などの齧歯類ではストップ方略に近い頂点時間のシフトが、ハト (Roberts, Cheng, & Cohen, 1989) やアメリカコガラ (Brodbeck et al., 1998) などの鳥類ではリセット方略に近い頂点時間のシフトがみられる。このような結果から、ギャップ手続きにおけるタイミング方略に、齧歯類と鳥類の間に種差があると解釈されている。

Kaiser, Zentall, & Neiman (2002) は、この種差をITIとギャップの類似性の観点から説明している。彼らは、先行研究において、計時される刺激がないという点でITIとギャップの環境刺激が類似しているために、ハトはリセット方略を取ったのではないかと考えた。ここでいう環境刺激とは、実験装置内あるいはその周辺すべてを含んだ環境の条件や設定のことである。そして、ハトを被験体にギャップ手続きを行ない、被験体内デザインによるITIとギャップにおける環境条件の類似性の操作として、ギャップ中にはハウスライトが点灯されるがITI中には点灯されない非類似条件と、ITI中にもギャップ中にもハウスライトが点灯されない類似条件を設定した。そして、試行の開始は反応キーの点灯によって合図され、ITI中とギャップ中には反応キーが消灯された。つまり、非類似条件において、ITI中とギャップ中は反応キーが消灯されている点で共通しているが、ITI中とギャップ中はそれぞれハウスライトを消灯しているか点灯しているかという点で異なるので、ハトはITIとギャップを区別することができた。一方、類似条件において、ITI中とギャップは反応キーの消灯という点でも、ハウスライトを点灯しないという点でも共通しているため、ハトはITIとギャップを区別することができなかった。その結果、ITIとギャップの環境刺激が類似している類似条件では先行研究と同様にリセット方略に近いシフトがみられたが、ITI中とギャップ中の環境刺激が異なる非類似条件ではストップ方略に近いシフトがみられた。このことから、彼らは、ハトが各試行の後に続くITIをその前の試行における時間情報をリセットする手がかりとしており、もしギャップがITIと類似していれば、ギャップも時間情報のリセットをもたらしようになると解釈した。

ラットの場合では、ITIとギャップが類似している場合でもストップ方略に近いシフトがみられると報告されている (Roberts, 1981)。しかし、ストップ方略の場合ギャップ試行において挿入されるギャップの持続時間と同じ量の頂点時間のシフトがみられるはずであるが、Roberts (1981) の結果では、10秒のギャップがおよそ13秒のシフト、5秒のギャップがおよそ8秒のシフトというように、確かにストップ方略に近いシフトではあるが、ストップ方略よりも幾分長い頂点時間のシフトをもたらしている。Roberts (1981) は、このおよそ3秒の遅れを、計時を再開するときに生じる遅延によっ

て説明した。一方、先述したITIとギャップの類似性 (Kaiser et al., 2002) という観点からみると、Roberts (1981) の実験では、ITIとギャップが類似しているために、ラットでもギャップが部分的に時間情報のリセットをもたらしたとも考えることができる。

また、Cabeza de Vaca, Brown, & Hemmes (1994) は、ギャップ手続きにおける動物のタイミング方略に対する説明として、記憶の崩壊過程を取り入れている。彼らは、ラットとハトでギャップ手続きにおいてストップ方略とリセット方略というように異なる結果が得られるのは、ラットとハトで記憶の保持能力が異なるからであると考えた。ラットもハトも基本的にはストップ方略を取るのであるが、記憶の中にあるギャップ前の時間情報がギャップ中に崩壊していき、ラットとハトでその崩壊速度が異なるために見かけ上異なったタイミング方略がみられるとした。この記憶の崩壊過程の観点からすると、ラットでストップ方略より幾分長いシフトがみられるのは、ギャップ中にギャップ前の時間情報が部分的に崩壊したためであると解釈できる。

ラットのギャップ手続きにおいてみられるストップ方略より幾分長い頂点時間のシフトに焦点を当てると、以上に挙げた、計時を再開する時の遅延 (Roberts, 1981)、ITIとギャップの類似性 (Kaiser et al., 2002)、記憶の崩壊過程 (Cabeza de Vaca et al., 1994) のいずれによっても説明は可能である。ただし、ITIとギャップの類似性については、計時を再開するときの遅延と記憶の崩壊過程から区別可能であると考えられる。ITIとギャップの類似性がラットにおけるストップ方略より幾分長い頂点時間のシフトに関与しているならば、ITIとギャップが類似しているときにギャップ前の時間情報の部分的なリセットの結果としてストップ方略より幾分長い頂点時間のシフトがみられるが、ITIとギャップが異なるときに部分的なリセットは起こらずおよそストップ方略の予測する頂点時間のシフトがみられるだろう。そうではなく、計時を再開するときの遅延や記憶の崩壊過程が関与しているならば、ITIとギャップの類似性は関係なく、ITIとギャップが類似しているようが異なっているようがストップ方略より幾分長いシフトがみられるだろう。

そこで本実験では、ITIとギャップの類似性を操作することによって、ラットのギャップ手続きにおけるストップ方略より幾分長い頂点時間の説明として、ITIとギャップの類似性が妥当であるかを検討する。ただし、Kaiser et al. (2002) のようにITIとギャップの類似性の操作として、ギャップ中におけるハウスライトの点灯の有無を用いると、類似条件と非類似条件でギャップ中における被験体の行動が異なってしまったり、記憶の崩壊過程 (もし関与しているなら) に何らかの影響を与えてしまったりする可能性が考えられる。これを回避するため、本実験では、ITIとギャップの類似性の操作として、試行の開始を被験体自らが決めることができるかどうかということで設定した。具体的には、ラットを2群に分け、一方は強化用のレバーとは別にセルフスタートレバーを提示しこのレバーに反応することで試行が開始されるセルフ群、もう一方は強化用レバーのみが提示され反応とは無関係に自動的に試行が開始される統制群を設けた。セルフ群では、ITI後の試行の開始を合図する刺激提示にはセルフスタートレバーへの反応が先行するが、ギャップ後の刺激提示にはセルフスタートレバーへの反応は要求されないため、ITI後とギャップ後の刺激提示はその文脈が異なる。一方、統制群では、ITI後の刺激提示にもギャップ後の刺激提示にも反応は要求されないため、ITI後とギャップ後で刺激提示は文脈が類似している。先のKaiser et al. (2002) の実験との対応でいえば、セルフ群はITIとギャップの異なる非類似条件、統制群はITIとギャップが類似している類似条件ということになる。ただし、Kaiser et al. (2002) では、ITIとギャップでハウスライトを点灯するかどうかという実験装置内の環境条件によってITIとギャップの類似性を操作したのに対し、本実験ではITI後の刺激提示とギャップ後の刺激提示にセルフスタートレバーへの反応が先行するかどうかという文脈によりITIとギャップの類似性を操作した。そして、ギャップ手続きにおけるラットのタイミング方略が

ITIとギャップの類似性によって影響されるならば、ITI後とギャップ後で刺激提示の文脈が異なるセルフ群はストップ方略に近い頂点時間のシフト、ITI後とギャップ後で刺激提示の文脈が類似している統制群はストップ方略より幾分長いシフトがみられることが予測される。あるいは、ラットのギャップ手続きにおけるタイミング方略にITIとギャップの類似性が関連していないならば、ギャップ試行におけるシフト量にセルフ群と統制群の間で差がみられず、計時を再開するときの遅延 (Roberts, 1981) や記憶の崩壊過程 (Cabeza de Vaca et al., 1994) が説明するように、両群でストップ方略よりも幾分長いシフト量が予測される。

【実験 1】

実験 1 では、まずセルフスタートレバーそのものがピーク法でのラットのタイミング行動にどのような効果をもたらすかが検討された。なぜなら、セルフスタートレバーを用いた実験において以下のような結果が得られているからである。Mechner, Guevrekian, & Mechner (1963) の実験では、2つのレバーが用意され、一方は餌をもたらすための強化用レバー、もう一方は試行を開始するためのセルフスタートレバーとなっていた。そして、セルフスタートレバーを押すことで試行が開始され、試行開始を合図する光刺激の提示から一定時間後の最初の反応が強化されるDT-FIスケジュールでラットが訓練された。この手続きで訓練されたラット 8 匹のうち 5 匹は、強化用レバーを押すまでの潜時が強化時間に集中するようになった。しかし、彼らの実験では、セルフスタートレバーを用いない通常のDT-FIスケジュールとの比較がなされていないので、これがセルフスタートレバーの効果によるものかどうかを検討できない。

Mechner et al. (1963) の実験は、セルフスタートレバーを用いたピーク法で訓練した場合と、セルフスタートレバーを用いない通常のピーク法の場合で、反応度数分布の散布度で表される変動性がどう変化するかといった観点から分析する必要があることを示唆している。なぜなら、強化用レバーを押すまでの潜時が強化時間に集中するようになるということから、セルフスタートレバーを用いたピーク法で訓練した場合、強化時間がある程度近づくまで強化用レバーでの反応が抑えられ、反応度数分布の左端は、セルフスタートレバーを用いない通常のピーク法で訓練された場合よりも反応度数が低くなることが予測される。これがセルフスタートレバーによってラットが正確に時間を捉えることができるようになったためであると考え、プローブ試行の反応度数分布の右端でも、左端と同様に、セルフスタートレバーを用いて訓練した場合の方が通常のピーク法で訓練された場合よりも反応度数が低くなることが予測される。そしてその結果として、プローブ試行における反応度数分布の散布度で表される変動性は、セルフスタートレバーによって試行が開始される方が、反応とは無関係に試行が開始される場合よりも小さくなることが予測される。

そこで、実験 1 では、ピーク法でのラットのタイミング行動におけるセルフスタートレバーの効果を検討することを目的とした。もし、セルフスタートレバーによってラットが正確に時間を捉えることができるようになるならば、セルフスタートレバーによって自ら試行を開始したセルフ群が、反応とは無関係に試行が開始される統制群よりも、プローブ試行での度数分布の変動性が小さくなることが予測される。

【方 法】

被験体：ウィスター系アルビノラットのオス11匹（セルフ群 6 匹、統制群 5 匹）が被験体として使用

された。実験開始時におよそ90日齢で、自由摂食時の体重の85%体重に維持された。すべての期間を通して、ホームケージ内において水は常に自由摂取できた。被験体は、8:00~20:00を明期とする12:12の明期-暗期サイクルの下で飼育された。

装置：6台の亚克力製のオペラント実験箱(260×300×250 mm)が用いられた。側面と天井の壁は透明塩化ビニール製で、床はステンレス・グリッドからなっていた。前面と後面の壁はアルミニウム製で、前面の壁には格納式のレバーが左右に1本ずつ計2本取り付けられた。2本のレバーのうち一方は強化子をもたらす強化用レバーとして、もう一方は試行を開始するためのセルフスタートレバーとして使用された。左右どちらのレバーを強化用レバーとするかは被験体間でカウンターバランスがとられ、セルフ群のみセルフスタートレバーとして強化用レバーとは反対側のレバーが使用された。強化子をもたらす反応がなされたときは、前面の壁の中央に取り付けられた餌皿に、45mgのペレットが給餌されると同時に実験箱外のブザー(DC 6 V、60mA、松下電工製)が鳴るようになっていた。実験箱の天井にあるハウスライト(6.3V、0.15 A)が箱内の照明として利用された。試行の開始を合図する音刺激として、背面の壁に設置されたスピーカーによって提示される純音(2000Hz、80dB)を用いた。オペラント実験箱は、外部の音や光を低減させるために、木製の防音箱(450×620×460cm)内に設置された。実験の制御・記録と音の提示は、2台のパーソナルコンピュータ(それぞれEpson VZ-4000、Epson MT-6000)によって行なわれた。

手続き：実験は以下のレバー押し行動形成、FI訓練、セルフスタートレバーFI訓練、ピーク法訓練からなっていた。実験はすべて1日1セッション行なわれた。

レバー押し行動形成：被験体は、レバー押しの自動反応形成とすべてのレバー押しが強化される連続強化スケジュール(continuous reinforcement: CRF)を併用した手続きを受けた。これを3セッション行なった。

FI訓練：被験体は、試行と試行が試行間間隔(inter-trial interval: ITI)で区切られた、離散試行型固定間隔(DT-FI)強化スケジュールで訓練された(通常のFI強化スケジュールでは強化後から新たな試行が始まるため試行が連続しているのに対し、DT-FI強化スケジュールでは試行の開始はある刺激の提示によって合図され試行と試行はITIによって分離されている)。音刺激の提示と強化用レバーの挿入により試行が開始された。試行開始からある一定時間後の最初のレバー押しが強化された。強化されるか、試行開始から90秒経過すると、試行は音刺激の停止および強化用レバーの格納とともに終了し、30±15秒のITIが続いた。ITIの終了後、音刺激の提示とともに次の試行が開始された。強化時間となるFIは、3.75秒から、7.5秒、15秒、30秒と1セッションごとに増加され、FI30秒のセッションが10セッション行なわれた。1セッション100試行として、10セッション行なった。FI訓練終了後、セルフ群と統制群に群分けし、セルフ群と統制群でペアを形成した(このペアの形成は、ペアとなったセルフ群の被験体と統制群の被験体で、FI訓練以降のITIを同じ時間にするために行なったものである。詳しくはセルフスタートレバーFI訓練において述べる)。

セルフスタートレバーFI訓練：群分けに従い、セルフスタートレバーFI訓練を行なった。セルフ群と統制群では、試行の開始が自らの反応によるかどうかの点で異なった。セルフ群では、15秒のITIの後にセルフスタートレバーが挿入され、セルフスタートレバーに反応するとセルフスタートレバーは格納され、音刺激の提示および強化用レバーの挿入とともに試行が開始された(セルフスタートレバー挿入時点から60秒間セルフスタートレバーへの反応がなかった場合にも試行が開始された)。セルフスタートレバーにより試行が開始された場合は、セルフスタートレバーが挿入されてからそれを押

すまでの潜時にセルフスタートレバーを挿入する前の時間（15秒）を足した時間がセルフ群のITIとなった（60秒間セルフスタートレバーへの反応がなかった場合には75秒のITIであったが、90%以上の試行が75秒未満のITIであった）。統制群では、ペアとなるセルフ群のITIと同じに設定された以外は、FI訓練と同様に、ITI終了後反応とは無関係に試行が開始された（これを実現するため、セルフ群の方が1日早く訓練され、次の日にそのITIを基に、ペアとなる統制群のITIが設定された。たとえば、あるペアについて、セルフ群の被験体の1セッション目におけるITIが1試行目で18秒、2試行目で20秒であったならば、そのペアである統制群の被験体のITIも1試行目で18秒、2試行目で20秒となる。）。両群とも、試行開始から30秒後の最初の反応が強化された。これを1セッション100試行として、10セッション行なった。

ピーク法訓練：ピーク法訓練は、FI試行とプローブ試行の2つの成分からなっていた。FI試行は、セルフスタートレバーFI訓練と同様であった。プローブ試行は、強化子が与えられず反応とは無関係に90秒後に終了した。最初の10試行はFI試行で、残りはFI試行とプローブ試行が3：1（90：30）の割合でランダムに割り当てられた（計130試行）。ただし、プローブ試行が2回以上連続することのないように試行が配置された。それ以外はセルフスタートレバーFI訓練と同様に、セルフ群はセルフスタートレバーを押すことで音刺激の提示とともに試行が開始され、統制群はITI終了後反応とは無関係に音刺激の提示とともに試行が開始された。また、セルフ群と統制群でITIはペアごとに同一であった。このピーク法訓練を、30セッション行なった。

【結果と考察】

プローブ試行全体を加算した反応度数分布の分析

分析には、ピーク法訓練の最終3セッションにおけるプローブ試行のデータが使用された。また、プローブ試行は90秒間あったが、試行終了に向けて反応の増加がみられ正規分布から逸脱していたため、試行開始から60秒間のデータが使用された。はじめに、3セッションそれぞれのセッションごとに試行開始から3秒ごとの反応度数を求め、縦軸に反応度数、横軸に時間をとって反応度数分布を求めた。次に、各セッションで最大反応度数が1になるように縦軸を相対化し、各セッションにおける相対反応度数分布を求めた。最後に3セッションの相対反応度数分布を加算した後に再び最大反応度数が1になるように相対化した。そして、この相対反応度数分布に、以下の正規分布の式を当てはめることによって、回帰曲線を求めた。

$$y = y_0 + a * \exp[-0.5((x - x_0)/b)^2]$$

ここで、 x は時間、 y は相対反応率、 x_0 は回帰曲線の頂点、 b は回帰曲線の標準偏差、 y_0 は回帰曲線の切片を表している。この回帰曲線によって算出された x_0 を頂点時間、標準偏差 b を頂点時間 x_0 で割ったもの (b/x_0) を変動性、回帰曲線の決定係数 (r^2) を適合率とした。

Figure 1に、群ごとの相対反応度数分布とその回帰曲線を示した。この図から、統制群がほぼ正規分布様の反応分布であるのに対して、セルフ群は試行の初期にも多く反応し分布が歪んでいることが分かる。このことは、被験体自らの反応で試行を開始できるセルフ群で反応度数分布の左端が低く抑えられるという予測に反する結果であった。

Figure 2に、頂点時間・変動性・適合率の群平均を示した。頂点時間に関して、群間に有意な差はみられなかった($t(9) = 1.333, n.s.$)。また、群ごとの頂点時間を強化時間である30秒と比較した結果、両群とも30秒と有意な差は認められなかった（セルフ群： $t(5) = 1.755, n.s.$ 、統制群： $t(4) = 0.103, n.s.$ ）。このことから、両群ともほぼ正確に30秒を計時していたことが示唆された。このことから

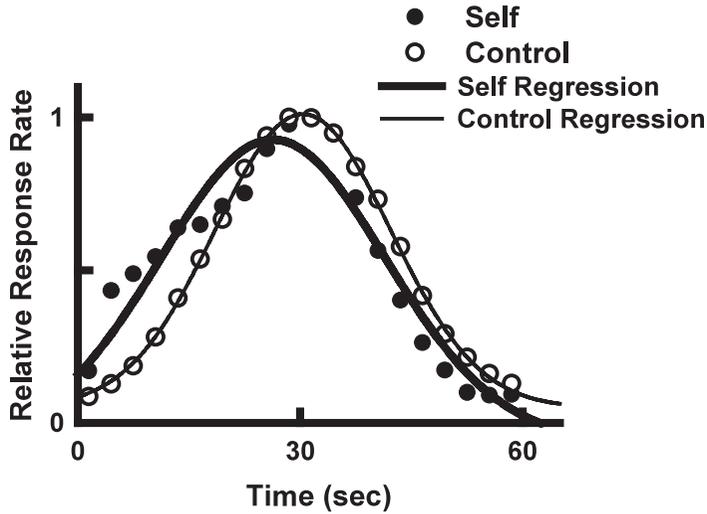


Figure 1 群ごとの相対反応度数分布。
 黒丸がセルフ群 (self) の相対反応度数分布、白丸が統制群 (control) の相対反応度数分布、太い実線がセルフ群の回帰曲線 (self regression)、細い実線が統制群の回帰曲線 (control regression) を表す。

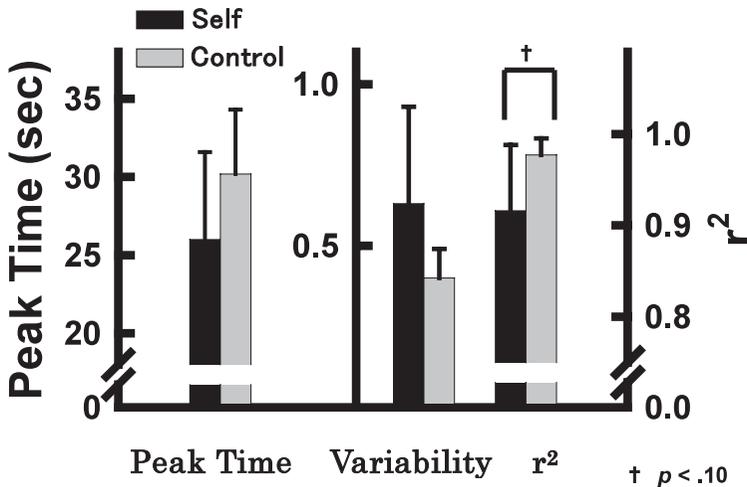


Figure 2 セルフ群 (self) と統制群 (control) の頂点時間 (peak time) ・変動性 (variability) ・適合率 (r^2) の平均。
 垂線は標準偏差。
 † $p < .10$

ギャップ手続きにおいて頂点時間のシフトをセルフ群と統制群で比較する場合、特に問題はないと解釈できる。変動性に関しては、分散が群間で等質でなく、セルフ群の方が統制群に比べ分散が大きかった ($F(5, 4) = 8.53, p = 0.029$)。このことはセルフ群で個体差が大きかったことを示唆している。変動性そのものに関しては群間に有意な差は認められなかった ($t(6) = 1.798, n.s.$)。適合率においても、分散が等質でなく、セルフ群の方が統制群に比べ分散が大きかった ($F(5, 4) = 12.30, p = 0.015$)。

また、適合率そのものに関して、群間に傾向差が認められ、統制群がセルフ群よりも適合率が高かった ($t(5)=1.993, p=.095.$)。これは、Figure 1でみられたように、統制群が正規分布様の反応分布を示したのに対し、セルフ群が試行初期にも反応が多く分布が歪み、正規分布による近似が悪くなったためであると考えられる。

セルフスタートレバーへの反応によって試行が開始されたセルフ群は、反応とは無関係に試行が開始される統制群に比べて、変動性の分散や適合率の分散が大きく、個体差が大きかった。またセルフ群において統制群よりも適合率が大きい傾向がみられた。これらの理由として、Gallistel, King, & McDonald (2004) の実験とその考察が参考になる。彼らは、マウスを被験体に、トライピーク法 (tripeak procedure) と呼ばれる手続きを用いて訓練を行なった。トライピーク法とは一つのセッションに計時する時間が3つある手続きのことである。これに対比して、本実験のように一つのセッションに計時する時間が1つのピーク法はシングルピーク法とも呼ばれる。まず、彼らの実験では、5秒、15秒、45秒の計時する時間にそれぞれ対応する餌口に頭を突っ込むという行動がシングルピーク法で訓練された。そして、それぞれの餌口で対応する時間が学習された後、トライピーク法で訓練された。トライピーク法では、シングルピーク法とは異なり餌の出ないプローブ試行がなく、3つの計時される時間に対応する餌口のいずれかで強化されるが、各試行においてどの餌口で強化されるかがランダムに設定される。このトライピーク法での分析の対象は、45秒の時間に対応する餌口で強化される試行における3つの餌口への反応である。よく訓練された被験体では、この45秒で強化される試行において、まず5秒の餌口に対して反応し、餌が出ない場合に15秒の餌口に、それでも餌が出ない場合は45秒の餌口に反応するといった反応パターンがみられる。そしてトライピーク法での15秒の餌口に対する反応度数分布は、シングルピーク法での15秒の餌口に対する反応度数分布より、散布度が小さくなった。彼らは、この理由として、トライピーク法では15秒の餌口での反応の前に5秒の餌口で反応する必要があるのに対して、シングルピーク法における15秒の前にはその必要がなく“非計時”行動が混入した可能性を挙げている。トライピーク法における15秒ではその“非計時”行動の混入が少なくなるために、反応度数分布の散布度が小さくなると考察した。

本実験において、セルフスタートレバーと強化用レバーは試行の開始とともに挿入されたり、格納されたりしたことが、セルフ群において“非計時”行動を誘発したのかもしれない。なぜなら、セルフ群ではセルフスタートレバーに反応することでセルフスタートレバーは格納され、強化用レバーの挿入とともに試行が開始されたため、試行開始時点においてすぐ強化用レバーに反応できる状況にあったのに対して、統制群では試行開始には何の反応も要求されなかったため、試行開始時点において強化用レバーの近くにいるという状況が少なかったと考えられるからである。また、セルフ群においてそのように強化用レバーの挿入に対して反応が誘発されるかどうかが個体によって異なったため、セルフ群において変動性や適合率の分散が大きくなったのかもしれない。そして、セルフ群では、分散が大きいため、外れ値が平均相対度数分布を歪ませた可能性が考えられる。このようなセルフ群と統制群の状況の違いが、セルフ群全体の平均相対反応度数分布においてみられた試行の初期における反応の頻発として現れたのかもしれない。

また、Gallistel et al. (2004) は、プローブ試行において、試行の初期 (反応度数分布の左端) に“非計時”行動が多くみられ、試行の終端 (反応度数分布の右端) にそれが少なく比較的安定した反応を示すことを、後述する単一試行の分析によって明らかにした。このことから、“非計時”行動の混入しやすい試行の初期と、比較的安定した試行の終端を区別することで、本実験におけるデータをより詳細に検討できるものと考えられる。

単一試行の分析

セッション全体のプローブ試行を加算した反応度数分布は正規分布で特徴づけられるが、個々の試行は反応の少ない休止期と反応の頻発する反応期に分けられる (Cheng, & Westwood, 1993; Church, Meck, & Gibbon, 1994)。つまり、ピーク法の個々のプローブ試行において、試行の初期に反応の少ない休止期があり、強化時間が近づいたある時点から反応が頻発するようになる反応期が始まり、強化時間がある程度過ぎると再び休止期に戻るといった反応パターンがみられる。そのとき、反応期の始まりを始点、終わりを終点、その中間を中点、反応期の間隔を持続時間として、タイミング行動の指標とする。また、前半の休止期と後半の休止期を区別するかどうかで、Cheng & Westwood (1993) と Church et al. (1994) の単一試行の分析方法が異なり、前者は区別せず、後者は区別している。Cheng & Westwood (1993) は前半の休止期と後半の休止期で被験体は同じような割合で反応していることを仮定しているが、Gallistel et al. (2004) が考察したように、試行の初期と試行の終端では、被験体の示す反応の性質が異なることが予想されるので、本実験ではChurch et al. (1994) の方法を採用し、前半の休止期を休止期 1、後半の休止期を休止期 2 として分析を行なった。

まず、ピーク法訓練の最終 3 セッションにおける個々の試行について、1 秒 bin で反応度数分布を求めた。その分布を、任意の 2 点 s_1 、 s_2 で休止期 1、反応期、休止期 2 に分けたとき、下式を最大にする s_1 、 s_2 をそれぞれ始点と終点とした。

$$t_1(r-r_1)+t_2(r_2-r)+t_3(r-r_3)$$

t_1 、 t_2 、 t_3 は、それぞれ、休止期 1、反応期、休止期 2 の持続時間を表す。 r はその試行全体の平均反応率を表し、 r_1 、 r_2 、 r_3 は、それぞれ、休止期 1、反応期、休止期 2 の平均反応率を表す。また、 $(s_1 + s_2)/2$ を中点、 $s_2 - s_1$ を持続時間とした。

群ごとの始点・終点・中点・持続時間を Figure 3 に示した。始点・中点・持続時間に関しては、群間に有意な差はみられなかった ($t_s(9) < 1.728$, *n.s.*)。中点に関して頂点時間との相関をとったところ、有意な正の相関が得られた ($r = .957$, $n = 11$, $p < .01$)。このことは、中点が頂点時間の代用となることを示唆している。終点に関しては、群間に傾向差が認められ、セルフ群の方が統制群に比べ終点が早い傾向にあった ($t(9) = 2.151$, $p = .06$.)。これは、セルフ群の方が各プローブ試行において早く反応を終了する傾向にあることを示唆している。

プローブ試行全体の相対反応度数分布についての分析では、セルフ群において統制群よりも試行の

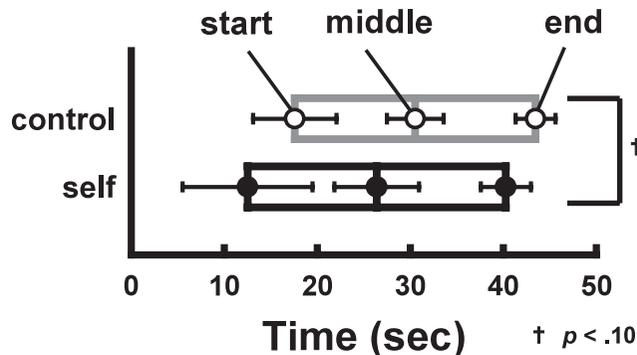


Figure 3 各群の始点 (start)・中点 (middle)・終点 (end) の平均とその標準偏差。

黒丸がセルフ群 (self)、白丸が統制群 (control) を表す。白抜きの横棒は各群における反応期の持続時間を表す。

初期において反応が多く、分布としても正規分布から歪んでいたが、単一試行の分析では、セルフ群の方が統制群に比べて、各試行における終点が早い傾向があるということが分かった。Gallistel et al.

(2004) が考察したように、試行の初期の反応が“非計時”行動を含むものであるとすると、単一試行の分析における反応期の始点は、タイミング行動の指標としての妥当性や信頼性は低いものであると考えられる。つまり、反応期の始点が、本当にタイミング行動としての側面を反映しているのかという問題（妥当性）と、またそれがタイミング行動としての側面を反映しているとしても分散が大きいため試行ごとに異なった値を取ってしまうといった問題（信頼性）が提起される。一方、試行の終端の反応の指標となる反応期の終点が試行間で比較的安定しているのだとすると、終点は信頼性が高いといえる。このことは、ピーク法のプローブ試行における動物にとって、餌がもらえるのを予期するときの反応の方に、餌がもらえないことが分かってからの反応よりも、“非計時”行動が混入しやすいことから理解できる。つまり、終点は“非計時”行動が少なく、タイミング行動の指標として妥当性が高いといえる。これらのことを考え合わせると、セルフ群は試行の初期において“非計時”行動が統制群より多かったものの、強化時間後の反応が統制群よりも早く終了したことから、セルフ群は強化時間が過ぎたことに関して敏感であり、より正確なタイミング行動をしたと考えることができる。そのため、Gallistel et al. (2004) の行なったトライピーク法における15秒の餌口に対する反応の散布度が、シングルピーク法における15秒の餌口に対する反応の散布度よりも小さくなるという結果は、セルフスタートレバーを用いたピーク法においても、試行初期の反応を低く抑えることができれば散布度が小さくなる可能性を示唆する。本実験では、セルフ群において、セルフスタートレバーへの反応は直ちにセルフスタートレバーを格納してしまったが、Gallistel et al. (2004) のトライピーク法の実験では、どの餌口への反応も可能であった。そのため、トライピーク法における15秒の餌口に反応するとき、その15秒の餌口に対しては“非計時”行動が抑制されたものと考えられるので、もしセルフスタートレバーにおいても挿入された状態で常に反応することができるとしたら、強化用レバーに対する“非計時”行動が同様に抑制されるかもしれない。

ピーク法は、動物のタイミング行動を測定する課題であるので、Gallistel et al. (2004) のいう“非計時”行動のような時間とは関係ない要因によって生じる反応を如何に少なくするかといった問題は非常に重要な問題である。もし、このような“非計時”行動を、セルフスタートレバーによって抑制することができるならば、ピーク法における頂点時間などの指標が、タイミング行動の指標としての信頼性や妥当性を高めることができると考えられる。

【実験 2】

実験 1 では、ピーク法におけるセルフスタートレバーの効果を検討した。プローブ試行全体における反応度数分布についての分析では、セルフ群は統制群に比べて、試行の初期に反応の頻発がみられ、その反応度数分布も幾分正規分布から歪んでいた。これは、試行の初期に含まれる“非計時”行動のためであると考えられた。しかし、単一試行の分析によって試行の初期と終端を区別して検討することで、反応期の終点として測定されるタイミング行動の側面において、セルフ群が統制群より正確にタイミング行動をしていた可能性が示唆された。

実験 1 でこのような違いはみられたが、反応度数分布の頂点時間に、セルフ群と統制群の間で頂点時間に有意な差は認められず、両群ともに頂点時間として測定されるタイミング行動の側面は強化時間である30秒を比較的正確に反映していたことが示唆された。このことから、ギャップ手続きでの群間の差を検討する場合に、頂点時間のシフトを用いることの妥当性を与えるものとして解釈された。

そこで、実験2では、本来の目的であるセルフスタートレバーの有無によってITIとギャップの類似性を操作し、ITIとギャップが類似しているかどうかで、ラットのギャップ手続きにおけるシフト量に差がみられるかどうかを検討された。セルフ群では、ITI後の音刺激の提示にはセルフスタートレバーへの反応が先行するが、ギャップ後の音刺激の提示にはそれがないため、ITI後とギャップ後で音刺激提示の文脈が異なると考えられる。一方、統制群では、ITI後の音刺激提示にもギャップ後の音刺激提示にも反応は要求されないため、ITI後とギャップ後で音刺激提示の文脈が類似していると考えられる。もし、ラットのギャップ手続きにおけるタイミング方略がITIとギャップの類似性 (Kaiser et al., 2002) によって影響されるならば、ITIとギャップの文脈が異なるセルフ群はストップ方略に近い頂点時間のシフト、ITIとギャップの文脈が類似する統制群はストップ方略より幾分長いシフトがみられることが予測される。

【方 法】

被験体・装置：実験1と同様であった。

手続き：実験1終了後、ギャップテストに移行した。実験はすべて1日1セッション行なわれた。

ギャップテスト：ギャップテストの1セッションは、FI試行とプローブ試行、ギャップ試行からなっており、これが5セッション行なわれた。すべての試行は、音刺激提示と強化用レバー挿入により開始され、試行の終了と同時に音刺激が消去され、強化用レバーが格納された。すべての試行終了後には、試行間間隔 (ITI) が続いた。また、実験1で行なったセルフ群と統制群の群分けが維持された。セルフ群では、15秒のITIの後にセルフスタートレバーが挿入され、セルフスタートレバーに反応するとセルフスタートレバーは格納され、試行が開始された (セルフスタートレバー挿入時点から60秒間セルフスタートレバーへの反応がなかった場合にも試行が開始された)。セルフスタートレバーにより試行が開始された場合は、セルフスタートレバーが挿入されてからそれを押すまでの潜時にセルフスタートレバーを挿入する前の時間 (15秒) を足した時間がセルフ群のITIとなった (60秒間セルフスタートレバーへの反応がなかった場合には75秒のITIであったが、90%以上の試行が75秒未満のITIであった)。統制群では、ITI終了後、反応とは無関係に試行が開始された。ITIの持続時間は、ペアとなったセルフ群と同じ長さに設定された。つまり、あるペアについて、セルフ群の被験体はセルフスタートレバーに反応するまでの潜時によって試行ごとにITIが決まり、そしてそのITIがペアとなった統制群の被験体のITIとなった。

最初の10試行はFI試行、残りはFI試行、プローブ試行、ギャップ試行が、それぞれ8:1:3 (80:10:30) の割合でランダムに割り当てられた (計130試行)。FI試行では、試行開始から30秒後の最初の反応が強化され、強化と同時に試行が終了した。プローブ試行では、強化がなく、試行開始から90秒後に反応とは無関係に試行が終了した。ギャップ試行では、プローブ試行と同様に強化がなく、試行開始とともに提示された音刺激がある時点で中断 (ギャップ) され、そのギャップがある持続時間続いた後に音刺激が再び提示され、試行開始から90秒後に試行が終了した。また、ギャップ試行は、ギャップの挿入される時点と持続時間により以下の3条件が設定された。

- ① early-short条件 (10試行)：試行開始から6秒後に、6秒間のギャップが挿入された。ストップ方略では6秒、リセット方略では12秒の頂点時間のシフトが予測される。
- ② late-short条件 (10試行)：試行開始から15秒後に、6秒間のギャップが挿入された。ストップ方略では6秒、リセット方略では21秒の頂点時間のシフトが予測される。
- ③ early-long条件 (10試行)：試行開始から6秒後に、15秒間のギャップが挿入された。ストップ

方略では15秒、リセット方略では21秒の頂点時間のシフトが予測される。ただし、ラン方略の場合ほどのギャップでも頂点時間のシフトはみられない。

【結果と考察】

総反応数 (Figure 4)

プローブ試行と3条件のギャップ試行における総反応数について、群 (2:セルフ群, 統制群) × 試行のタイプ (4:プローブ試行, 3条件のギャップ試行) × セッション (5) の2要因に繰り返しのある3要因分散分析を行なった。繰り返し要因に関しては、Greenhouse-Geisserの修正を行なった。その結果、試行のタイプの主効果 ($F(3, 27)=7.295, p=.021, \epsilon=.364$) とセッションの主効果 ($F(4, 36)=5.142, p=.013, \epsilon=.567$) に有意差が認められた。試行のタイプの主効果について、テューキーのHSDにより下位検定を行なったところ、3つのギャップ試行において、プローブ試行よりも有意に反応が少なかった ($ps < .01$)。このことから、被験体はギャップ試行が強化子のない試行であることを学習した可能性が示唆される。また、セッションの主効果について、テューキーのHSDにより下位検定を行なったところ、1セッション目よりもそれ以降のセッションで有意に反応が少なかった (2, 3, 5: $ps < .05$; 4: $p < .10$)。これにより、以下の分析には1セッション目のデータのみを使用した。

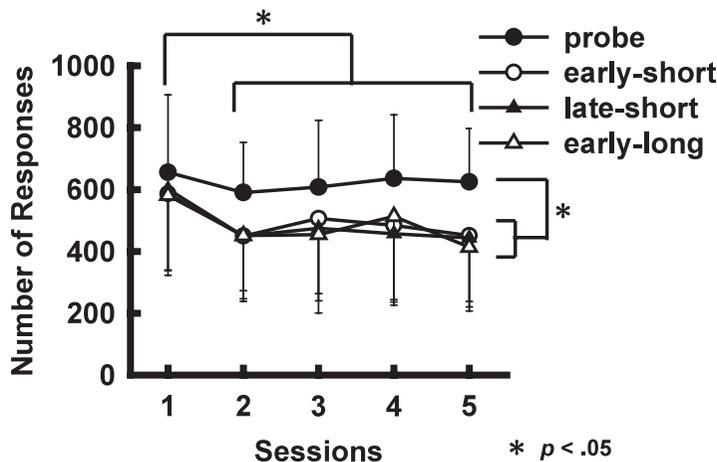


Figure 4 群を込みにしたプローブ試行 (probe) と各ギャップ試行における総反応数。垂線は標準偏差。

ギャップ試行におけるシフト量 (Figure 5)

プローブ試行と各ギャップ試行について、セッション全体の相対反応度数分布をもとめ、それに対して単一試行分析と同様の分析を行い、算出した中点を頂点時間とみなした。そして、各ギャップ試行からプローブ試行の頂点時間を引き算することで、各ギャップ試行におけるシフト量を求めた。

3条件のギャップ試行におけるシフト量について、群 (2:セルフ群, 統制群) × 条件 (3:early-short, late-short, early-long) の1要因に繰り返しのある2要因の分散分析を行なったところ、ここにも有意差は認められなかった (群の主効果: $F(1, 9)=0.9168, n.s.$ 、条件の主効果: $F(2, 18)=$

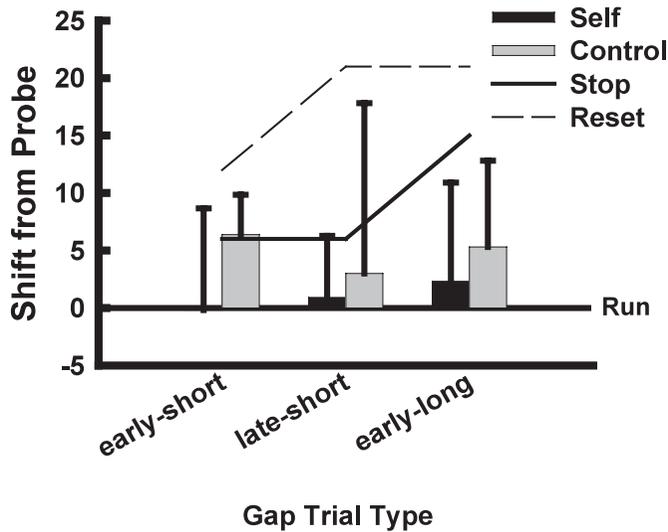


Figure 5 セルフ群 (self) と統制群 (control) のギャップ試行におけるシフト量。
 実線はストップ方略 (stop) の予測値、破線はリセット方略 (reset) の予測値、0 線はラン方略 (run) の予測値を表す。垂線は標準偏差。

0.2035, *n.s.*、群×条件の交互作用： $F(2, 18) = 0.3257$, *n.s.*)。ITI後とギャップ後で音刺激提示文脈が異なるセルフ群ではストップ方略の予測するシフト量、文脈が類似する統制群ではストップ方略より幾分長いシフト量が予測されたため、統制群のシフト量はセルフ群よりも長くなるとが予測されるが、シフト量において群間に有意な差はみられなかった。

次に、群ごとに3条件のギャップ試行におけるシフト量について、ラン・ストップ・リセット方略それぞれの予測値との比較を行なうことにより、各群がどのようなタイミング方略を取っていたかを検討した。

セルフ群において、リセット方略の予測値とは3条件すべてのギャップ試行で有意に異なっていた ($t(5) > 4.201$, $p < .01$)。ストップ方略の予測値とはlate-short条件で傾向差 ($t(5) = 2.318$, $p = .068$) がみられ、early-short条件で有意に異なっていた ($t(5) = 3.622$, $p = .015$)。また、ラン方略の予測値とはすべてのギャップ試行で有意な差は認められなかった ($t(5) < 0.667$, *n.s.*)。このことから、セルフ群はほぼラン方略に近いシフト量であったことが示唆された。

統制群において、リセット方略の予測値とはlate-short条件で傾向差 ($t(4) = 2.716$, $p = .053$) がみられ、early-short条件とearly-long条件で有意に異なっていた ($t(4) = 4.667$, $p < .01$)。ストップ方略の予測値とはlate-short条件で有意に異なっていた ($t(4) = 3.158$, $p = .034$)。ラン方略の予測値とはearly-short条件で有意に異なっていた ($t(4) = 4.144$, $p = .014$)。このことから、統制群はほぼランかストップ方略に近いシフト量であったことが示唆された。

以上の結果をまとめると、シフト量にセルフ群と統制群で有意な差は無く、ギャップ試行の3条件間にも差はみられなかった。また、ギャップ試行におけるタイミング方略は、セルフ群でラン方略、統制群でランかストップ方略であることが分かった。ラットにギャップ手続きを用いた先行研究 (Roberts, 1981) では、ストップ方略に近い (実際には、幾分それより長い) シフト量が観察されたが、本実験においては、ラン方略に近いシフト量が観察された。このことは、本実験において音刺激

の中断がラットのタイミング行動のストップやリセットに影響を与えていなかった可能性を示唆している。そのため、シフト量において、セルフ群と統制群の間に差がみられず、ギャップの挿入される時点や持続時間の違いによっても差がみられなかったのかもしれない。ただし、ギャップ試行においてプローブ試行よりも反応数が少なかったこと、セッションが進むにつれて反応数が少なくなったことなどを考慮すると、ギャップを挿入することはラットのタイミング行動のストップやリセットには影響しないものの、その試行が強化のある試行であるかない試行であるかを弁別する手がかりにはなっていたようである。

【総合考察】

本実験では、セルフスタートレバーの有無によってITIとギャップの類似性を操作し、ITIとギャップが類似しているかどうかで、ラットのギャップ手続きにおけるシフト量に差がみられるかを検討することが目的とされた。実験1、2を通して、強化用レバーとは別のセルフスタートレバーに反応することで試行が開始されるセルフ群と、セルフスタートレバーは提示されず反応とは無関係に試行が開始される統制群が設定された。

実験1では、セルフスタートレバーがピーク法におけるラットのタイミング行動にどう影響するかが検討された。Mechner et al. (1963) の実験から、セルフ群の方が統制群よりも試行初期の反応が低く抑えられることで、反応度数分布の変動性が小さくなることが予測された。しかし、実験1において、セルフスタートレバーによって試行を開始することのできたセルフ群は、反応とは無関係に試行が開始された統制群に比べて、試行の初期に反応が多く、反応度数分布も正規分布から歪んでいた。試行の初期には計時行動とは別の“非計時”行動が含まれること (Gallisterl, 2004) が知られていることから、単一試行の分析により試行の初期と終端に分けて検討した。その結果、プローブ試行における反応期の始点においてセルフ群と統制群で差はみられなかったが、反応期の終点はセルフ群で統制群よりも早かった。このことから、セルフ群の方が統制群よりも強化時間が過ぎたことに対して敏感であることが示唆された。ただし、反応分布の頂点によって示される頂点時間については、セルフ群と統制群の間で差がみられなかった。

実験2では、セルフスタートレバーが、ラットのギャップ手続きにおけるシフト量に与える効果が検討された。ITI後の音刺激提示にはセルフスタートレバーへの反応が先行しギャップ後の音刺激提示にそれがないセルフ群はITIとギャップが異なる条件、ITI後とギャップ後のどちらの音刺激提示にも反応が要求されない統制群はITIとギャップが類似している条件として設定された。ITIとギャップが類似しているときにギャップ前の時間情報がリセットされる (Kaiser et al., 2002) ことから、ITIとギャップの異なるセルフ群でストップ方略に近いシフト、ITIとギャップが類似している統制群でストップ方略より幾分長いシフトが予測された。しかし、セルフ群と統制群の間でギャップ試行におけるシフト量に差はみられなかった。ただし、この結果から直ちにラットのギャップ手続きにおけるタイミング方略に、計時を再開するときの遅延 (Roberts, 1981) や記憶の崩壊過程 (Cabeza de Vaca et al., 1994) が関与していると結論づけることはできない。なぜなら、計時を再開するときの遅延 (Roberts, 1981) や記憶の崩壊過程 (Cabeza de Vaca et al., 1994) はストップ方略よりも幾分長いシフト量を予測するが、セルフ群も統制群もストップ方略というよりは、ラン方略に近いシフト量を示したからである。また、両群において、3条件のギャップ試行 (early-short, late-short, early-long) の間でもシフト量に差はみられなかった。これらの結果を考え合わせると、本実験において、ギャップ試行でのギャップは、ラットのタイミング行動にリセットやストップといった方略をもたら

さず、ギャップとしての機能を有していなかった可能性が考えられる。むしろ、ギャップ試行でプローブ試行に比べて反応数が減少したことを考慮すると、ラットはギャップを挿入することによってその試行で強化があるかどうかを弁別していた可能性があり、ギャップ試行においてはFI試行やプローブ試行と同じ水準でタイミング行動をしていなかったのかもしれない。

ではなぜ、ラットはギャップ試行で強化子のないことを1セッション目から学習できたのだろうか。これは実験1でも触れたように、試行開始時の強化用レバーの挿入に関連していると考えられる。実験2では、セルフスタートレバーの有無によってITIとギャップの環境刺激の類似性を操作したが、実際にはITI後には強化用レバーの挿入が伴っていたのに対し、ギャップ後にはそれがなかった。これは、セルフ群・統制群の両群に依ることである。もし、強化用レバーの挿入が試行の開始を合図する刺激となり、音刺激が餌の有無を合図する刺激となっていたならば、ギャップ試行でラン方略がとられ、かつ反応数が少なかったことを説明できるかもしれない。このことに関連して、Buhusiら (Buhusi & Meck, 2000; Buhusi, Sasaki, & Meck, 2002) の実験は、本実験に対して示唆を与える。彼らの実験では、音刺激や光刺激の提示からの時間を計らせる通常のピーク法の他に、音刺激や光刺激の消去からの時間を計らせる逆転ピーク法を用いてラットを訓練した。どちらのピーク法で訓練されたラットも強化時間に頂点時間を示すようになった。ところが、ギャップ手続きでそれらのラットをテストしたところ、刺激提示からの時間を計らせる通常のピーク法で訓練されたラットと、刺激消去からの時間を計らせる逆転ピーク法で訓練されたラットは、異なったタイミング方略を示した。つまり、通常のピーク法で訓練されたラットは、先行研究と同様にストップ方略に近い頂点時間のシフトを示したのに対し、逆転ピーク法で訓練されたラットはリセット方略に近いシフトを示したのである。ここで、逆転ピーク法で訓練されたラットにとって、ギャップ試行におけるギャップは刺激の提示であった。このような結果から、彼らはギャップ手続きにおける動物のタイミング方略には、刺激の“顕著性 (salience)” が影響すると考えた。刺激の顕著性がタイミング行動に影響することを考慮すると、本実験において、ラットにとって、レバーの出し入れというのは大きな環境の変化となり、音刺激よりも顕著性が高くなり、レバーの挿入がタイミング行動を制御するための手がかりになっていたのかもしれない。そこで、レバーの出し入れをしない場合で、セルフスタートレバーがタイミング行動にどう影響するのかを検討していくことが今後の課題として挙げられる。

また、近年では、動物を被験体とした脳の電気生理学的研究によってタイミング行動の脳内メカニズムを明らかにしようとする試みが一定の成果を挙げている (Mattel, Meck, & Nicollelis, 2003; 小野田, 2004; Onoda, Takahashi, & Sakata, 2003)。これらの研究から、動物のタイミング行動には、前頭前野、海馬、小脳、線条体などの脳部位が関与していることが示唆されている。本実験では、ギャップ試行における頂点時間のシフト量によって、行動的にタイミング方略を区別したが、今後は電気生理学的な方法である脳波を指標として、動物がストップ方略をとったのかりセット方略をとったのかを検討することによって、より実証的な検証をすることが可能である。また、海馬や線条体といった脳部位は皮質下にあるため、ヒトから直接測定することができず、こういった部位の脳波を測定するためには必然的に動物を被験体とせざるを得ない。このため、動物で厳密にタイミング行動を統制し得るような課題の開発は重要であると考えられる。

【引用文献】

Brodbeck, D. R., Hampton, R. R., & Cheng, K. 1998 Timing behaviour of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*). *Behavioural Processes*, 44, 183-195.

- Buhusi, C. V., & Meck, W. H. 2000 Timing for the absence of a stimulus: The gap paradigm reversed. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **26**, 305-322.
- Buhusi, C. V., Sasaki, A., & Meck, W. H. 2002 Temporal integration as a function of signal and gap intensity in rats (*Rattus norvegicus*) and pigeons (*Columba livia*). *Journal of Comparative Psychology*, **4**, 381-390.
- Cabeza de Vaca, S., Brown, B. L., & Hemmes, N. S. 1994 Internal clock and memory processes in animal timing. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **20**, 184-198.
- Cheng, K., & Westwood, R. 1993 Analysis of single trials in pigeons' timing performance. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **19**, 56-67.
- Church, R. M., Meck, W. H., & Gibbon, J. 1994 Application of scalar timing theory to individual trials. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **20**, 135-155.
- Fetterman, J. G. & Killeen, P. R. 1992 Time discrimination in *Columba livia* and *Homo sapiens*. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **18**, 80-94.
- Gallistel, C. R., King, A., & McDonald, R. 2004 Sources of variability and systematic error in mouse timing behavior. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **30**, 3-16.
- Gibbon, J. 1977 Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, **3**, 279-325.
- Kaiser, D. H., Zentall, T. R., & Neiman, E. 2002 Timing in pigeons: Effects of the similarity between intertrial interval and gap in a timing signal. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **28**, 416-422.
- King, McDonald, & Gallistel 2001 Screening for mice that remember incorrectly. *International Journal of Comparative Psychology*, **14**, 232-257.
- Mattel, M. S., Meck, W. H., & Niclolelis, M. AL. 2003 Interval timing and the encoding of signal duration by ensembles of cortical and striatal neurons. *Behavioral Neuroscience*, **177**, 760-773.
- Mechner, F., Guevrekian, L. & Mechner, V. 1963 A fixed interval schedule in which the interval is initiated by a response. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **6**, 323-330.
- Meck, W. H. 2001 Interval Timing and Genomics: What makes mutant mice tick? *International Journal of Comparative Psychology*, **14**, 211-231.
- 西村優基・坂田省吾 2003 ピーク法によるタイミング行動の形成と時間的分布 広島大学総合科学部紀要IV (理系編)、**29**、63-75。
- 小野田慶一 2004 時間知覚の神経生理学的基盤。行動科学、**43**、(in press)。
- Onoda, K., Takahashi, E., Sakata, S. 2003 Event-related potentials in the frontal cortex, hippocampus, and cerebellum during a temporal discrimination task in rats. *Cognitive Brain Research*, **17**, 380-387.
- Rakitin, B. C., Gibbon, J., Penny, T. B., Malapani, C., Hinton, S. C. & Meck, W. H. 1998 Scalar expectancy theory and peak-interval timing in humans. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **24**, 15-33.
- Roberts, S. 1981 Isolation of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **7**, 242-268.
- Roberts, W. A, & Boisvert, M. J. 1998 Using the peak procedure to measure timing and counting processes in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **24**, 416-430.

- Roberts, W. A., Cheng, K., Cohen, J. S. 1989 Timing light and tone signals in pigeons. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **15**, 23-35.
- Skinner, B. F. 1938 *The behavior of organisms*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Taylor, P. E., Haskell, M., Appleby, M. C., & Waran, N. K. 2002 Perception of time duration by domestic hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **76**, 41-51.