ラットを用いた記憶モデルによる視覚情報と聴覚情報の脳内記憶機構に関する研究

課題番号：16530463

平成16年度・平成17年度科学研究費補助金
（基盤研究(C)(2)）研究成果報告書

平成18年3月

研究代表者　筒井雄二
福島大学　共生システム理工学類　助教授

はしがき

本報告書は平成 16 年度・17 年度に科学研究費補助金（基盤研究(C)(2)，課題番号:16530463）の助成により行われた『ラットを用いた記憶モデルによる視覚情報と聴覚情報の脳内記憶機構に関する研究』の成果をまとめたものである。

研究組織

研究代表者：　筒井雄二　（福島大学共生システム理工学類助教授）

交付決定額（配分額）

（金額単位：円）

	直接経費	間接経費	合計
平成 16 年度	1,000,000	0	1,000,000
平成 17 年度	400,000	0	400,000
総計	1,400,000	0	1,400,000

研究発表

(1)学会誌等

Yuji Tsutsui & Kayo Nishizawa, Performance of rats on a successive delayed matching-to-sample task with visual and auditory stimuli. 第 36 回日本神経精神薬理学会講演抄録，印刷中

筒井雄二・西澤佳代　視覚刺激と聴覚刺激を用いたラットの継時遅延見本合わせ課題の遂行：前脳基底部破壊の効果　日本動物心理学会第 66 回大会プログラム，印刷中

(2)口頭発表（予定）

Yuji Tsutsui & Kayo Nishizawa, Performance of rats on a successive delayed matching-to-sample task with visual and auditory stimuli,

第 36 回日本神経精神薬理学会, 平成 18 年 9 月 14 日から 16 日(名古屋)

筒井雄二・西澤佳代　視覚刺激と聴覚刺激を用いたラットの継時遅延見本合わせ課題の遂行：前脳基底部破壊の効果　日本動物心理学会第 66 回大会，平成 18 年 10 月 13 日から 15 日（京都）

研究の目的

ラットにおける短期記憶は，視覚情報の保持(視覚記憶)に比べて聴覚情報の保持(聴覚記憶)が優れていることが知られている。例えば，筒井(1998)はコノルスキー課題を用いてラットの視覚情報と聴覚情報の短期記憶を比較した。遅延時間にともなう正反応率の変化を調べた結果，聴覚刺激を記銘した試行では視覚刺激を記銘した試行に比べて遅延時間にともなう正反応率の低下が緩やかであることが示された（図１)。このように情報のモダリティにより記憶課題の遂行に差異が生じる現象を記憶のモダリティ効果という。

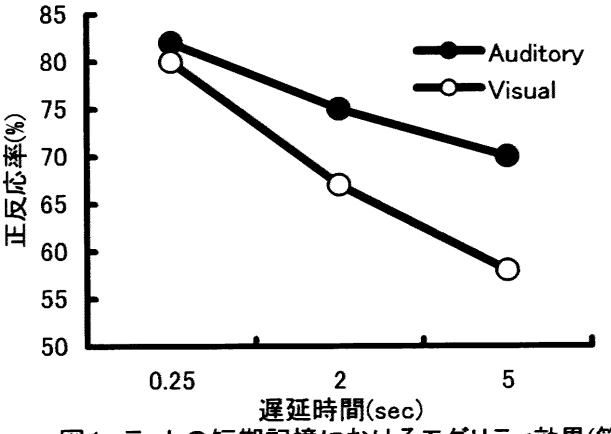

図1　ラットの短期記憶におけるモダリティ効果(筒井,1998)

このような記憶のモダリティ効果はいったいどのようなメカニズムによって引き起こされるのであろうか。これまでの研究により，我々はモダリティ効果の発現と脳内コリン作動性神経との関係について明らかにしてきた。

そもそも脳内コリン作動性神経は人間や動物の記憶機能と密接に関わっていることが知られている。例えば，コリン作動性神経を特異的に破壊する効果を有する神経毒，AF64A をラットの脳室内に投与した場合，AF64A は脳室に隣接する海馬に所在するコリン作動性神経を障害する。海馬のコリン作動性神経に障害を受けたラットの空間記憶機能は著しく低下することが報告されている（筒井，1996)。また，コリン作動性神経の M1 受容体の拮抗薬であるピレンゼピンをラットの脳室に投与した場合，ラットの受動回避学習が抑制される。これらの実験

結果は脳内コリン作動性神経がラットの記憶機能にとって重要な役割を果たしていることを示している。

そこで，筒井(2003)はモダリティ効果を測定できる実験課題である継時遅延見本合わせ課題をラットに訓練し，モダリティ効果と脳内コリン作動性神経との関係について調べた。

実験１では脳内コリン神経の受容体サブタイプに焦点をあてた。コリン作動性神経のシナプス伝達には２つのタイプの受容体が介在する。一つはムスカリン受容体であり，もう一つがニコチン受容体である。ムスカリン受容体およびニコチン受容体を薬物によりそれぞれ遮断し，視覚情報と聴覚情報の保持につき比較を行った（図２)。図２の上段はムスカリン受容体の遮断薬であるスコポラミンを投与したときの結果を示しており，左が聴覚情報の保持の結果を，右が視覚情報

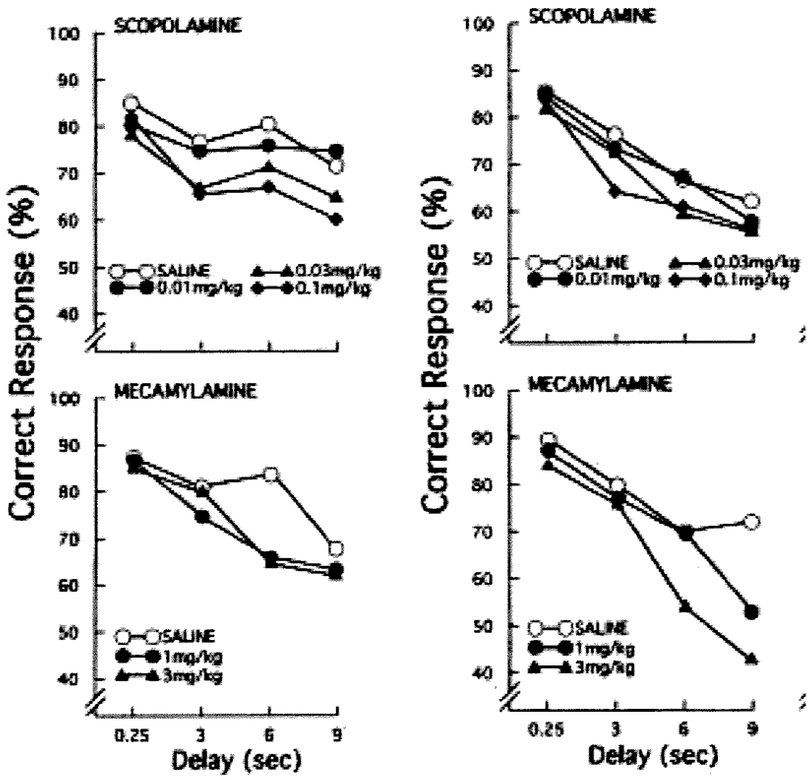

図２　ラットの聴覚情報と視覚情報の保持に及ぼす抗コリン薬の効果。左の列が聴覚情報の保持を，右の列が視覚情報の保持を示している（筒井,2003)。

の保持の結果をそれぞれ示している。また，下段はニコチン受容体遮断薬であるメカミラミンを投与したときの結果を示しており，左が聴覚情報の保持の結果を，右が視覚情報の保持の結果を示している。図から明らかなように，聴覚情報の保持と視覚情報の保持のどちらを見てもスコポラミンやメカミラミンの効果は同じような効果を示しており，スコポラミンやメカミラミンを投与した場合に正反応が低下することが示された。この実験より，聴覚情報と視覚情報の短期記憶にはコリン作動性神経の２種類の受容体サブタイプがどちらも関与していることがわかり，従って記憶のモダリティ効果の発現を脳内コリン作動性神経の受容体サブタイプの差異という観点から説明することはできないことが明らかとなった。

実験２ではコリン作動性神経の神経路に焦点をあてた。記憶機能に関与すると言われる脳内の主要なコリン経路には２種類の経路があり，一つは内側中隔から海馬に投射する経路である。もう一つは前脳基底部から皮質に投射する経路である。筒井(2003)では内側中隔を破壊することにより，内側中隔から海馬に投射する経路に障害を与え，聴覚情報の保持と視覚情報の保持に与える影響について調べた。その結果，同経路に対する損傷は聴覚情報の保持と視覚情報の保持に，そ

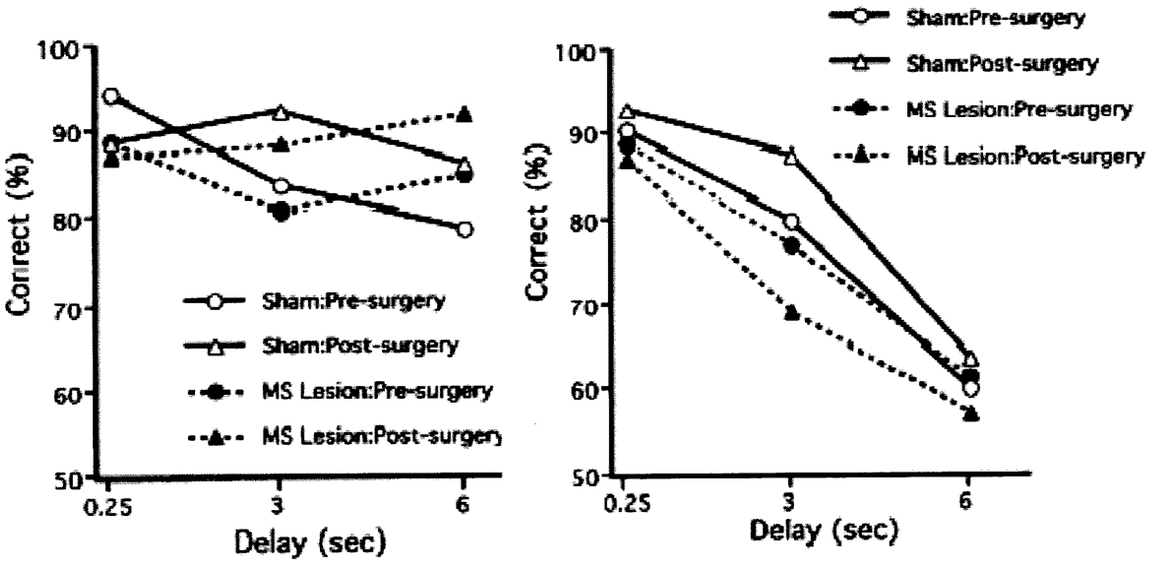

図３　ラットの聴覚情報の保持と視覚情報の保持に及ぼす内側中隔破壊の効果。左が聴覚情報の保持を，右が視覚情報の保持を示している。

れぞれ異なる影響を与えることがわかった。すなわち，内側中隔の破壊により視覚情報の保持が抑制されたのに対して，聴覚情報の保持には影響が認められなかった（図３）。このことより，内側中隔から海馬に投射するコリン経路は視覚情報の記憶には必要であるが，聴覚情報の記憶にとってはそれほど重要でない可能性が示唆され，ラットにおける記憶のモダリティ効果が脳内コリン神経を中心とした情報伝達機構の差異によって引き起こされている可能性が高いと考えた。

記憶のモダリティ効果が脳内コリン系を中心とした情報伝達機構の働きによって引き起こされているという仮説をさらに確かなものとするためには，中隔-海馬系の機能で説明ができなかった聴覚情報伝達の処理とコリン系との関係を明らかにする必要がある。

そこで，本研究では２つの主要な脳内コリン経路のうち，残されたもう一方の経路である前脳基底部から皮質に投射する経路に焦点をあて，同経路と視覚記憶・聴覚記憶との関係を明らかにし，記憶のモダリティ効果と脳内コリン作動性神経系との関係を明確にしたい．

従来，視覚と聴覚については各々の感覚情報の伝達経路と感覚野の存在は知られているが，記憶情報の伝達にもモダリティに対応した経路が存在する可能性を指摘している点が本研究の特色である。また，我々は，視覚・聴覚記憶のモダリティ効果が，ラットのみならず，ヒトでも観察されることを確認した(五十島・筒井, 2001)。従って，ラットにおける記憶のモダリティ効果の脳内メカニズムを明らかにすることは，ヒトの視覚・聴覚記憶の脳内情報処理を解明する手がかりとなることが期待される。

方法

被験体

7 週齢の Wister 系雄ラット 18 匹(JCL Wistar：日本クレア)を購入し，1 週間の予備飼育の後，実験に使用した。エサを自由摂取しているときの 85%の体重を維持するようにラットの摂食を制限した。水は自由に摂取させた。

装置

30.5cm(W)×24.1cm(D)×29.2cm(H)のラット用スキナー箱２台を使用した。スキナー箱には自動給餌装置に接続するエサ皿，音刺激提示用のソナラート，光刺激提示用の電球(18W)，リトラクタブルレバー２機を備えつけた。えさ皿は前面パネルの中央下から 2.5cm に，ソナラートは前面パネルの中央下から 19cm に，レバーは中央パネルの中央から左右に７cm，下から５cm のところにそれぞれ配置した。電球はスキナー箱の透明アクリル製天板の外側中央に取り付けた。スキナー箱は外界の刺激を制御するために防音箱に入れた。

手続き

はじめにエサ（ペレット，45mg）を報酬とするレバー押しの訓練を行った。左右のレバーに対する反応回数に偏りが生じないようにするため，左右のうち一方のレバー押し回数が 25 回に達したときに，当該レバーのみを格納した。ラットが 30 分の間に左右のレバーを 25 回ずつ計 50 回押すようになった後，継時見本合わせ課題の訓練を実施した。

<u>継時見本合わせ訓練</u>

3 秒間の刺激提示を継時的に 2 回（第１刺激；S1，第２刺激；S2）行い，S1 と S2 の間には 0.25 秒の遅延をはさんだ。刺激として音刺激（T）と光刺激（L）の 2 種類を用い，T にはスキナー箱に備え付けのソナラートが発する 2.5KHz，75dB の電子音を用いた。L にはスキナー箱の天井に取り付けた電球を使用した。S1 と S2 の組み合わせが T－T，T－L，L－L，L－T（S1-S2）となるような４種類の試行を用意した。最初の 10 試行は強制試行とし，T－T，L－L の場合は S2 提示開始の 2 秒後に右レバーのみを提示，T－L，L－T の場合は左レバーのみを提示した。強制試行の場合はラットがレバーを押したときにペレットを１粒提示した。強制試行の後，50 試行の訓練を行った。訓練の場合は S2 提示開始の 2 秒後に左右のレバーを同時に提示し，ラットに反応をもとめた。このとき，T－T，L－L の場合は右レバーを押す行動に対してペレットを１粒提示した。また，T－L，L－T の場合は左レバーを押す行動に対してペレットを１粒提示した。もし，

ラットが反対側のレバーを押した場合には，20 秒間，ハウスライトを消灯した。試行間隔は 20 秒間とした。継時見本合わせ課題の正反応が 80%を超えるセッションが 3 日連続した場合に，継時遅延見本合わせ課題へ移行した。

実験はすべて MED-PC IV で作成されたプログラムによって制御された（附録参照）。

継時遅延見本合わせ課題

T－T，T－L，L－L，L－T の 4 種類の試行それぞれについて S1 提示終了から S2 の提示開始までの遅延時間を 1 秒, 3 秒, 5 秒とする 3 種類の試行を実施した。継時見本合わせ課題と同じように最初の 10 試行は強制試行とした。試行を行う順序はランダムとした。継時遅延見本合わせ課題を行った次のセッションは再び継時見本合わせ課題を実施し，正反応が 80%を超えるセッションが 3 日間連続した場合に継時遅延見本合わせ課題を行った。このようにして，3 回の継時遅延見本合わせ課題を行った。

前脳基底部の破壊手術

ネンブタール麻酔下で9匹にはnucleus basalis of Meynert(NBM)破壊手術を（破壊群），残りの9匹には偽手術を（偽手術群）施した。Insisor barをintaraural lineより3.3mm下にセットした脳定位固定装置にラットを固定した（Paxinos& Watson,1998）。Paxinos&Watson（1998）の脳図譜に従いブレグマより後ろへ1.4mm, ブレグマより外側に2.5mm, 硬膜より腹側に7.0mmの位置に直径0.7mmの電極を挿入した。破壊群ではリージョンジェネレータにより，電極の先端が55℃になるように電流を調節し，50秒間通電した。偽手術群は破壊群と同じ位置に電極を挿入したが，通電しなかった。

手術後のテスト

手術によってラットの体重は減少するため，手術後はエサを自由摂取とした。体重増加が確認された後，再びラットの体重が自由摂取時の 85%を維持するよう

に摂食制限を行った。その後，手術前と同様の手順で継時見本合わせ訓練を行った後に継時遅延見本合わせ課題を行った。

組織学的検証

手術後のテストが終了したあと，ネンブタールの過剰投与によりラットを屠殺し，脳を摘出した。摘出した脳を 10%ホルマリン溶液で固定した後，滑走式凍結

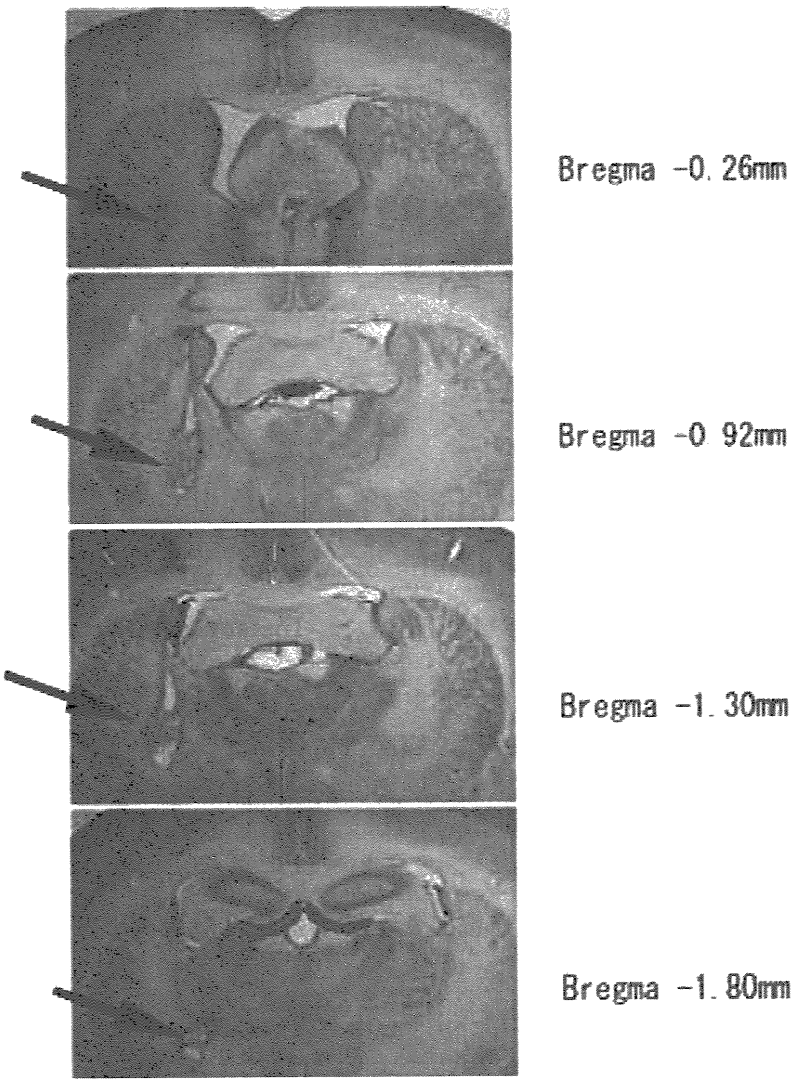

図 4　前脳基底部を片側性に破壊したラットの前額断面図。典型例として NO.15 の結果を示した。矢印で指した部分が破壊痕を示す。写真右側の数値はブレグマから当該切片までの距離を示す。

ミクロトームで 100μm の前額断切片にし，クレシルバイオレットで染色した。作成した標本を顕微鏡観察し，破壊部位の確認を行った。

結果

顕微鏡観察の結果，破壊痕は線条体や淡蒼球の一部にも及んでいた(図 4)。手続きでも述べたように，T と L の組み合わせは 4 通りであった。このうち，T-T と T-L はいずれも S1 として T が提示された試行であり，これらの試行では T すなわち聴覚刺激を遅延時間の間，正しく保持しておかなければならなかった。また L-L と L-T はいずれも S1 として L が提示された試行であり，これらの試行では L すなわち視覚刺激を遅延時間の間，正しく保持しておかなければならなかった。そこで，これ以降では S1 として T を提示した試行（T 試行）と L を提示した試行（L 試行）とに分けて，それぞれ聴覚刺激の記憶，視覚刺激の記憶として分析することにした。

図 5 には T 試行の結果を示した。破壊群と偽手術群のそれぞれについて，手術前後の継時遅延見本合わせ課題における遅延時間ごとの正反応率を示した。

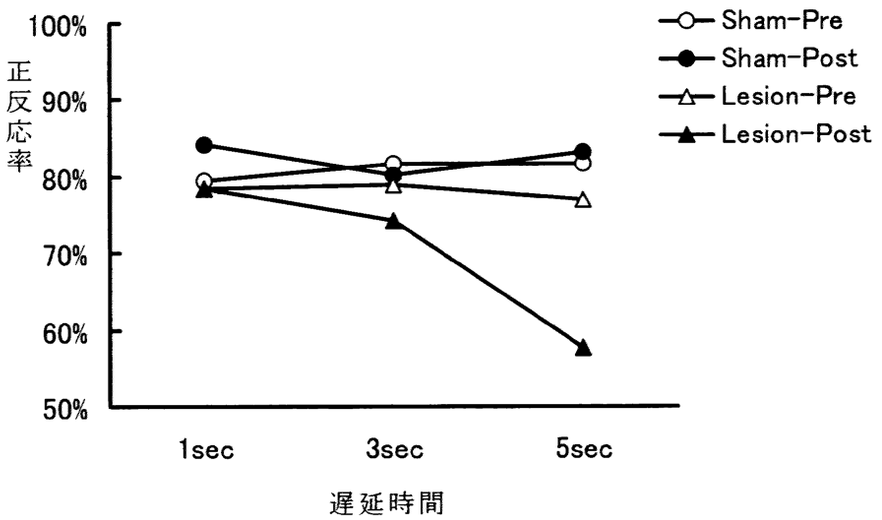

図 5　継時遅延見本合わせ課題の T 試行の結果。破壊群(Lesion)と偽手術群(Sham)の手術前後(pre-post)の正反応率を，遅延時間ごとに示した。

nbm 破壊の影響を分析するため，破壊条件（lesion または sham の 2 条件）と pre-post 条件(pre 条件または post 条件の 2 条件)を級間要因とし，遅延時間条件（1 秒，3 秒，および 5 秒の 3 条件）を級内要因とする 3 要因混合型分散分析を行った。その結果，破壊条件の主効果($F(1,16)=4.73, p<.05$)，破壊条件と pre-post 条件の交互作用($F(1,16)=5.06$, $p<.05$)が統計的に有意であった。そこで，単純主効果検定を行ったところ，post 条件において破壊群の成績が偽手術群に比べて有意に低いことがわかった。また，破壊群においては pre での成績に比べて post での成績が有意に低下したこともわかった。

破壊条件と遅延時間条件の間に有意な交互作用の傾向($F(2,32)=2.56$, $p<.10$)がみとめられた。単純主効果検定を行ったところ，破壊群では遅延時間条件によって成績が異なることが示された。そこで，多重比較を行った結果，遅延時間が 5 秒での成績は遅延時間が 1 秒および 3 秒での成績よりも有意に低いことがわかった。

図 6 には L 試行の結果を示した。破壊群と偽手術群のそれぞれについて，手術前後の継時遅延見本合わせ課題における遅延時間ごとの正反応率を示した。

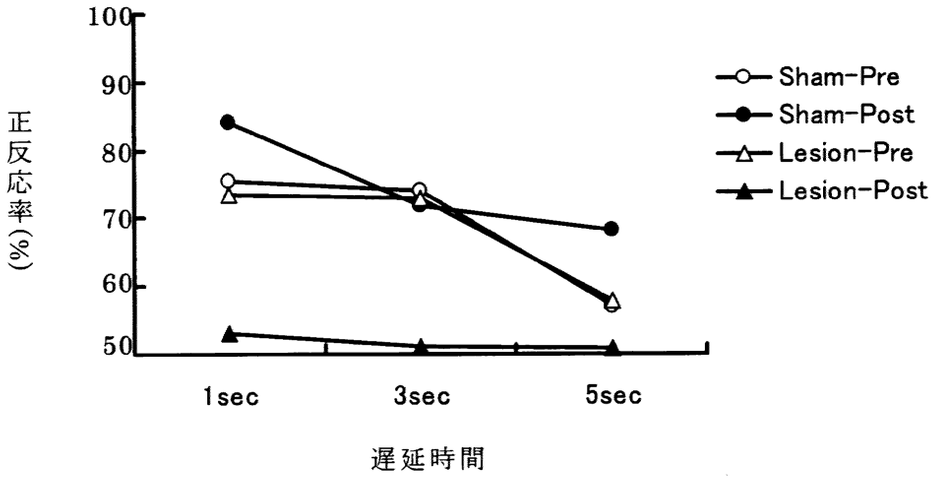

図 6　継時遅延見本合わせ課題の L 試行の結果。破壊群(Lesion)と偽手術群(Sham)の手術前後(pre-post)の正反応率を，遅延時間ごとに示した。

nbm 破壊の影響を分析するため，破壊条件（lesion または sham の２条件）と pre-post 条件(pre 条件または post 条件の２条件)を級間要因とし，遅延時間条件（1 秒，3 秒，および 5 秒の 3 条件）を級内要因とする 3 要因混合型分散分析を行った。その結果，破壊条件の主効果($F(1,16)=19.33, p<.01$)，遅延時間条件の主効果($F(2,32)=5.10, p<.05$)が有意であった。また，破壊条件と pre-post 条件の交互作用($F(1,16)=10.10, p<.01$)が統計的に有意であった。そこで，単純主効果検定を行ったところ，post 条件において破壊群の成績が偽手術群に比べて有意に低いことがわかった。破壊群においては pre での成績に比べて post での成績が有意に低下した。pre-post 条件と遅延時間条件の間に有意な交互作用の傾向($F(2,32)=3.26$, $p<.10$)がみとめられた。

考察

図 5 と図 6 を比較すると，T 試行と L 試行の遂行には手術とは関係なく差異が見られるが，これは筒井(1998)が述べているように，記憶情報のモダリティの差異によって生じる記憶のモダリティ効果であると考えられる。すなわち，ラットでは聴覚情報の保持が視覚情報の保持に比べて得意であり，その結果，T 試行の結果が L 試行の結果に比べて高いのである。

しかし，nbm を破壊するとラットが得意であるはずの聴覚情報の保持は遅延時間依存的に低下することがわかった。このことから，前脳基底部は聴覚情報の保持にとって重要な部位であることが推測される。このような結果は，内側中隔を破壊した際には認められなかった（筒井，2003）。

それに対して，視覚情報の保持に対する影響は，聴覚情報の場合とは異なる形で現れた。すなわち，図 5 と図 6 とを比較してもわかるように，nbm を破壊した場合には視覚情報の保持は遅延時間の長さに関わらず全体的に低下した。視覚情報の短期記憶と継時遅延見本合わせとの関係については，内側中隔の破壊により遅延時間依存的に障害が現れることを筒井(2003)が報告している。しかし，今回の破壊の効果は遅延時間にかかわらず全体的であった。この結果は次のように解釈することが可能であろう。一つは nbm 破壊によって視覚刺激が認識できなくな

った可能性である。だが，もしラットが視覚刺激を認識できなくなったのだとすれば，L試行にも影響がでると予想することができる（T試行でもLが提示されるため）。L試行への影響が認められていないことから判断するならば，ラットが視覚刺激を認識できない可能性は低いと思われる。もう一つの可能性は，視覚刺激の長期記憶を障害した可能性である。つまり，ラットは継時遅延見本合わせ課題のルール事態を忘却してしまったという仮説である。しかし，継時遅延見本合わせのルールを忘却してしまったとするならば，これも同じようにT試行に影響が出てもおかしくない。これについては我々は次のように考えている。継時遅延見本合わせをラットが遂行する際，ラットは同課題のルールを抽象的に記憶している（S1とS2が同じ刺激の場合には右レバー，異なる場合は左レバー）のではなく，T試行のルールとL試行のルールとを別々に記憶している。すなわち，T試行のとき，S2がTなら右，S2がLなら左というルールの記憶と，L試行のとき，S2がTなら左，Lなら右というルールの記憶を別々に保持している。今回破壊した前脳基底部は視覚情報に関するルールの保持に関わっているため，破壊群のL試行の成績が一様に低下した。

この可能性を検証するために，すべてのラットについて継時遅延見本合わせを習得する過程（従って手術前）を詳細に分析した。継時遅延見本合わせ課題全体

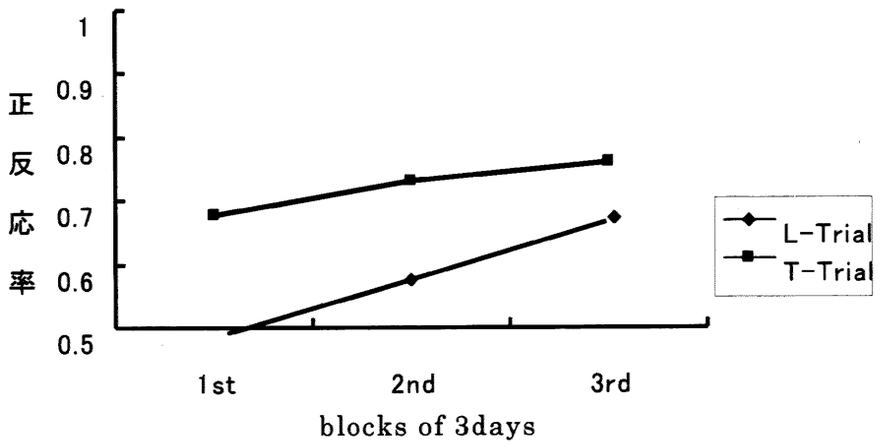

図7 継時遅延見本合わせ課題の習得過程

の成績が初めて70%に達した試行と直前の2試行の合計3試行分のデータを第1ブロック，初めて 80%に達した試行と直前の 2 試行の合計 3 試行分のデータを第3ブロック，およびその中間の3試行分のデータを第2ブロックとし，T試行とL試行に分けて示した(図 7)。

この図からT試行とL試行の習得過程は異なっており，ラットは前者を先に習得し，その後，後者を習得していることがわかる。すなわち，T試行のルールとL試行のルールとはラットにとって別物であり，それぞれをラットが習得していく。

以上より，nbm が視覚情報の保持に関するルールの貯蔵に関わっており，そのために nbm 破壊群ではL試行の成績のみ全体的に低下したのだと考えられる。

参考文献

五十島愛理・筒井雄二 2001 聴覚刺激と視覚刺激を用いた短期記憶課題におけるモダリティ効果，日本心理学会第65回大会発表論文集，p. 399

Paxinos,G., & Watson,C. 1998 The rat brain: in stereotaxic coordinates. San Diego: Academic Press, San Diego.

筒井雄二 1996 動物の記憶とコリン作動性神経：ラットにおける AF64A およびピレンゼピンの脳室内投与の効果，学習院大学文学部研究年報，第 43 巻，185-202

筒井雄二 1998 継時見本合わせ課題におけるラットの短期記憶に及ぼすモダリティ効果 心理学研究 69，2，122-129

筒井雄二 2003 ラットの視覚刺激と聴覚刺激の短期記憶に及ぼす抗コリン薬投与と内側中隔破壊の効果 動物心理学研究，53，2，57-70

附録

実験で使用したプログラム

1．継時見本合わせ課題

```
¥¥¥
```

```
¥                                                    アダプテーション時間の設定（S1
の先頭）
S1,
 60″: SET N=1; SET J=0; SET K=1; SET L=2; SET M=3; SET P=4; SET B=0; ON ^HouseLight ---> S2
¥                                                    矯正試行数の設定（S2の２行目、
N>の部分）
S2,
 0.01″ : Show 1, Trial, N; RANDD X=D; Show 2, Stimuli, X;
 IF N>10 [@6True, @6False]
  @6True : SET B=0; Z22--->S3
  @6False : IF X=1 [@7True, @7False]
            @7True : Z6 --->S3
            @7False:  IF X=2 [@8True, @8False]
                      @8True : Z7 ---> S3
                      @8False : IF X=3 [@9True, @9False]
                                @9True : Z8 ---> S3
                                @9False : IF X=4 [@10True, @10False]
                                          @10True : Z11 ---> S3
                                          @10False : ---> S3
S3,
 #Z12: SET C(J)=N, C(K)=X, C(L)=Y, C(M)=W ---> S4
S4,
  20″: ADD N; SET J=J+5; SET K=K+5; SET L=L+5; SET M=M+5; SET P=P+5 ---> S2


S.S.8,
S1,
 #Z22: Show 1, Trial, N; RANDD X=D; Show 2, Stimuli, X;Show 5, Reward, B;
   IF X=1 [@True, @False]
    @True : Z1 --->S2
    @False:  IF X=2 [@2True, @2False]
        @2True : Z2 ---> S2
        @2False : IF X=3 [@3True, @3False]
             @3True : Z3 ---> S2
             @3False : IF X=4 [@4True, @4False]
                 @4True : Z4 ---> S2
                 @4False : ---> S2
¥                                                    C(J)は試行番号　C(K)はS1-S2のコンビネーシ
ョン　C(L)は遅延時間
S2,
 #Z9: SET C(J)=N, C(K)=X, C(L)=Y, C(M)=W ---> S3
¥                                                    試行間隔時間(S3の１行目)と総試行数(N)（S3
の２行目）の設定
S3,
 20″: ADD N; SET J=J+5; SET K=K+5; SET L=L+5; SET M=M+5; SET P=P+5;
  IF N=61 [@5True, @5False]
   @5True :  ---> S4
   @5False : Z22 --->S1
¥                                                    結果の記録
S4,
 1″: ---> STOPABORTFLUSH

¥                                                    S.S.16からS.S.19までは矯正試行における
刺激やレバーの操作
```

```
¥
S.S.16,
S1,
 #Z6:ON ^Light ---> S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light---> S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^RLvrOP; Z25;Z20 ---> S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^RLvrOP; Z12 ---> S1
```

L-L 試行（矯正）

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を

```
¥
S.S.17,
S1,
 #Z7 : ON ^Light  --->S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light; Z5 --->S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP; Z12 ---> S1
```

L-T 試行（矯正）

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を

```
¥
S.S.18,
S1,
 #Z8 : ON ^Tone ---> S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^RLvrOP; Z25;Z20 --->S6
```

T-T 試行（矯正）

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を

```
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^RLvrOP; Z12 ---> S1

¥                                                    T-L 試行（矯正）
S.S.19,
S1,
 #Z11 : ON ^Tone ---> S2
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP; Z12 --->S1


¥                                                    L-L 試行
S.S.2,
S1,
 #Z1:ON ^Light ---> S2
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light; Z5 ---> S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を
出し、反応入力まち。
 #Z10: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z25;Z20 ---> S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1

¥                                                    L-T 試行
S.S.3,
S1,
 #Z2 : ON ^Light  --->S2
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light; Z5 --->S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を
出し、反応入力まち。
 #Z10: ON ^Tone ---> S4
```

```
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1
```

¥ T-T 試行

```
S.S.4,
S1,
 #Z3 : ON ^Tone ---> S2
```

¥ S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、遅延時間へ。

```
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
```

¥ S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を出し、反応入力まち。

```
 #Z10: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z25;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1
```

¥ T-L 試行

```
S.S.5,
S1,
 #Z4 : ON ^Tone ---> S2
```

¥ S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、遅延時間へ。

```
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
```

¥ S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を出し、反応入力まち。

```
 #Z10: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 --->S1

S.S.6,
S1,
 #Z5: RANDD Y=E; Show 3, Delay, Y;
  IF Y=1 [@11True, @11False]
   @11True : ---> S2
   @11False : IF Y=3 [@12True, @12False]
     @12True : ---> S3
     @12False : IF Y=5 [@13True, @13False]
       @13True : ---> S4
```

```
      @13False : ---> S4
¥                                                    遅延時間の設定、遅延時間終了後、Z10。S2
提示とタイマーリセット
S2,
 1″: Z10 --->S1

S3,
 3″: Z10 ---> S1

S4,
 5″: Z10 --->S1

S.S.7,
S1,
 #Z25:  ---> S2
¥                                                    L-L と T-T のレバー入力。右 ON で Z17(タ
イマー停止) と Z13 (ペレット)
S2,
 #R ^RLvr: SET W=0; Show 4, Correct,W; ADD B; Show 5, Reward, B; Z17; Z13 ---> S1
 #R ^LLvr: SET W=5; Show 4, Error,W; Z17; Z14 ---> S1

S.S.9,
S1,
 #Z27: ---> S2
¥                                                    L-T と T-L のレバー入力。左 ON で Z17(タ
イマー停止) と Z13 (ペレット)
S2,
 #R ^LLvr: SET W=0; Show 4, Correct,W; ADD B; Show 5, Reward, B;  Z17; Z13 ---> S1
 #R ^RLvr: SET W=5; Show 4, Error,W; Z17; Z14 ---> S1

¥                                                    エラーの場合のタイムアウト
S.S.10,
S1,
 #Z14: OFF ^HouseLight, ^TONE, ^Light, ^RLvrOP, ^LLvrOP ---> S2
S2,
 20″: ON ^HouseLight; Z15 ---> S1

S.S.11,
¥                                                    ペレット。動作終了後、Z15 で S2 提示終
了へ
S1,
 #Z13: ON ^Pellet ---> S2
S2,
 0.1″: OFF ^Pellet;  Z15 ---> S1

¥                                                    レバー提示と同時にタイマーリセッ
ト
S.S.12,
S1,
 #Z20: SET T=0 --->S1

¥                                                    タイマー
S.S.13,
S1,
```

```
 0.1″: SET T=T+0.1 --->SX
¥
S.S.14,
S1,
 #Z17: SET C(P)=T  ---> SX

S.S.15,
S1,
 #Z13: ON ^LLamp; ON ^RLamp ---> S2
S2,
 0.3″:OFF ^LLamp; OFF ^RLamp ---> S3
S3,
 0.3″:ON ^LLamp; ON ^RLamp ---> S4
S4,
 0.3″:OFF ^LLamp; OFF ^RLamp --->S1
```

反応と同時にタイマーストップ

２．継時遅延見本合わせ課題

```
¥¥¥
```

```
¥                                                          矯正試行数の設定（S2 の２行目、
N>の部分）
S2,
 0.01″ : Show 1, Trial, N; RANDD X=D; Show 2, Stimuli, X;
 IF N>10 [@6True, @6False]
  @6True : SET B=0; Z22--->S3
  @6False : IF X=1 [@7True, @7False]
            @7True : Z6 --->S3
            @7False:  IF X=2 [@8True, @8False]
                      @8True : Z7 ---> S3
                      @8False : IF X=3 [@9True, @9False]
                                @9True : Z8 ---> S3
                                @9False : IF X=4 [@10True, @10False]
                                          @10True : Z11 ---> S3
                                          @10False : ---> S3
S3,
 #Z12: SET C(J)=N, C(K)=X, C(L)=Y, C(M)=W ---> S4
S4,
  20″: ADD N; SET J=J+5; SET K=K+5; SET L=L+5; SET M=M+5; SET P=P+5 ---> S2


S.S.8,
S1,
 #Z22: Show 1, Trial, N; RANDD X=D; Show 2, Stimuli, X;Show 5, Reward, B;
   IF X=1 [@True, @False]
    @True : Z1 --->S2
    @False:  IF X=2 [@2True, @2False]
        @2True : Z2 ---> S2
        @2False : IF X=3 [@3True, @3False]
             @3True : Z3 ---> S2
             @3False : IF X=4 [@4True, @4False]
                 @4True : Z4 ---> S2
                 @4False : ---> S2
¥                                                          C(J)は試行番号　C(K)は S1-S2 のコンビネーシ
ョン　C(L)は遅延時間
S2,
 #Z9: SET C(J)=N, C(K)=X, C(L)=Y, C(M)=W ---> S3
¥                                                          試行間隔時間(S3 の１行目）と総試行数(N)（S3
の２行目）の設定
S3,
 20″: ADD N; SET J=J+5; SET K=K+5; SET L=L+5; SET M=M+5; SET P=P+5;
  IF N=61 [@5True, @5False]
   @5True :  ---> S4
   @5False : Z22 --->S1
¥                                                          結果の記録
S4,
 1″: ---> STOPABORTFLUSH

¥                                                          S.S.16 から S.S.19 までは矯正試行における
刺激やレバーの操作
¥                                                          L-L 試行（矯正）
S.S.16,
S1,
 #Z6:ON ^Light ---> S2
```

```
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light---> S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^RLvrOP; Z25;Z20 ---> S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^RLvrOP; Z12 ---> S1

¥                                                    L-T 試行（矯正）
S.S.17,
S1,
 #Z7 : ON ^Light  --->S2
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light --->S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP; Z12 ---> S1

¥                                                    T-T 試行（矯正）
S.S.18,
S1,
 #Z8 : ON ^Tone ---> S2
¥                                                    S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone --->S3
S3,
¥                                                    S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^RLvrOP; Z25;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^RLvrOP; Z12 ---> S1

¥                                                    T-L 試行（矯正）
```

```
S.S.19,
S1,
 #Z11 : ON ^Tone ---> S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone --->S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
 1″: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP; Z12 --->S1
```

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を

```
¥
S.S.2,
S1,
 #Z1:ON ^Light ---> S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light; Z5 ---> S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
¥
記録のため
 #Z10: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z25;Z20 ---> S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1
```

L-L 試行

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を

Z20 はタイマーをリセット。反応時間の

```
¥
S.S.3,
S1,
 #Z2 : ON ^Light  --->S2
¥
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Light; Z5 --->S3
S3,
¥
出し、反応入力まち。
¥
記録のため
 #Z10: ON ^Tone ---> S4
```

L-T 試行

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を

Z20 はタイマーをリセット。反応時間の

```
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1
```

T-T 試行

```
¥
S.S.4,
S1,
 #Z3 : ON ^Tone ---> S2
¥
```

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

```
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
¥
```

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z25 を

```
出し、反応入力まち。
¥
記録のため
 #Z10: ON ^Tone ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z25;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Tone, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 ---> S1
```

Z20 はタイマーをリセット。反応時間の

T-L 試行

```
¥
S.S.5,
S1,
 #Z4 : ON ^Tone ---> S2
¥
```

S1 の提示時間。提示終了後、Z5 を出し、

```
遅延時間へ。
S2,
 3″: OFF ^Tone; Z5 --->S3
S3,
¥
```

S2 の提示。レバーの提示。同時に Z27 を

```
出し、反応入力まち。
¥
記録のため
 #Z10: ON ^Light ---> S4
S4,
 2″: ---> S5
S5,
 0.01″: ON ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z27;Z20 --->S6
S6,
 #Z15: OFF ^Light, ^LLvrOP, ^RLvrOP; Z9 --->S1
```

Z20 はタイマーをリセット。反応時間の

```
S.S.6,
S1,
 #Z5: RANDD Y=E; Show 3, Delay, Y;
  IF Y=1 [@11True, @11False]
   @11True : ---> S2
```

```
   @11False : IF Y=3 [@12True, @12False]
     @12True : ---> S3
     @12False : IF Y=5 [@13True, @13False]
       @13True : ---> S4
       @13False : ---> S4
¥                                                    遅延時間の設定、遅延時間終了後、Z10 を
だし、S2 の提示へ
S2,
 1″: Z10 --->S1

S3,
 3″: Z10 ---> S1

S4,
 5″: Z10 --->S1

S.S.7,
S1,
 #Z25:  ---> S2
¥                                                    L-L と T-T のレバー入力。右 ON で Z17(タ
イマー停止) と Z13 (ペレット)
S2,
 #R ^RLvr: SET W=0; Show 4, Correct,W; ADD B; Show 5, Reward, B; Z17; Z13 ---> S1
 #R ^LLvr: SET W=5; Show 4, Error,W; Z17; Z14 ---> S1

S.S.9,
S1,
 #Z27: ---> S2
¥                                                    L-T と T-L のレバー入力。左 ON で Z17(タ
イマー停止) と Z13 (ペレット)
S2,
 #R ^LLvr: SET W=0; Show 4, Correct,W; ADD B; Show 5, Reward, B;  Z17; Z13 ---> S1
 #R ^RLvr: SET W=5; Show 4, Error,W; Z17; Z14 ---> S1

¥                                                    エラーの場合のタイムアウト
S.S.10,
S1,
 #Z14: OFF ^HouseLight, ^TONE, ^Light, ^RLvrOP, ^LLvrOP ---> S2
S2,
 20″: ON ^HouseLight; Z15 ---> S1

S.S.11,
¥                                                    ペレット。動作終了後、Z15 で S2 提示終
了へ
S1,
 #Z13: ON ^Pellet ---> S2
S2,
 0.1″: OFF ^Pellet;  Z15 ---> S1

¥                                                    タイマーリセット
¥                                                    Z20 (S2 後のレバー提示と同時)
を受ける。
S.S.12,
S1,
```

```
 #Z20: SET T=0 --->S1

¥
S.S.13,
S1,
 0.1″: SET T=T+0.1 --->SX
¥
S.S.14,
S1,
 #Z17: SET C(P)=T  ---> SX

S.S.15,
S1,
 #Z13: ON ^LLamp; ON ^RLamp ---> S2
S2,
 0.3″:OFF ^LLamp; OFF ^RLamp ---> S3
S3,
 0.3″:ON ^LLamp; ON ^RLamp ---> S4
S4,
 0.3″:OFF ^LLamp; OFF ^RLamp --->S1
```

タイマー

反応と同時にタイマーストップ