



### タイミング行動を調べる方法

ヒトを含め動物のタイミング行動を調べる方法には、先のFIスケジュールの他にも、低頻度分化強化スケジュール(differential reinforcement of low rate : DRL)や間隔二等分法、ピーク法(Roberts, 1981)などがある(坂田, 2003)。DRLは、前回の反応から設定された時間が経過した後の反応が強化されるスケジュールで、反応と反応の間の時間(interresponse time : IRT)を横軸に度数分布を求めると、設定した時間におおよそ頂点をもつパターンが得られる。DRLは、1反応それ自体が被験体のタイミング行動を反映するものと考えられるが、設定時間よりも短いIRTをもつ反応(つまり、強化されない反応)の後に1秒以下のIRTをもつ反応の突発がみられることや、数秒からせいぜい数十秒程度の時間しか使用できないこと、またその時間は被験体とする動物種によってかなり異なること、などの限界もある(岩本・山田, 1986)。

Church(1978)は、動物のタイミング行動を調べる一般的な方法を、評価(estimate)法と産出(production)法の2つのタイプに分類した。評価法は、たとえば、呈示する刺激の持続時間が短ければ左のレバーに、長ければ右のレバーに反応すると強化子が与えられるような間隔二等分法に代表されるような方法である。それに対して、産出法は、試行開始を合図する刺激の呈示から一定間隔後の最初の反応が強化され、試行と試行は試行間間隔(intertrial interval : ITI)でそれぞれ分離している分離試行型FI(discrete FI : DT-FI)スケジュールに代表されるような方法である。

### ピーク法

最近では、そのDT-FIスケジュールの変形であるピーク法と呼ばれる手続きがよく用いられている。ピーク法は、強化試行と非強化試行の2種類の試行が一定の割合で生起する手続きである。強化試行では、DT-FIスケジュールと同じように、試行開始を合図する刺激(音や光)の呈示から一定間隔後の最初の反応が強化子をもたらすと同時に刺激が消され、試行は終了する。一方、非強化試行では、刺激の呈示により試行は開始されるが、反応しても強化はなされず、強化試行での強化時間よりも長く続いた(たとえば、2倍から3倍程度)後に、刺激の除去とともに終了する。それらの試行の終了後に、ITIが続く。一般に、非強化試行における反応分布を加算すると、強化試行での強化の時間に反応率の頂点をもつ正規分布のような反応分布が得られる。そのときの頂点を示す時間を頂点時間と呼び、タイミング行動の指標とする。また、頂点時間における反応率を頂点反応率と呼ぶ。

ピーク法は、タイミング行動の機構と関係する頂点時間とそれとは違う機構と関係する頂点反応率をそれぞれ独立に操作できることから、タイミング行動を調べる上で有効な方法であると考えられている(Roberts, 1981)。具体的には、強化試行での強化時間を変更した場合、頂点反応率を変化させずに、頂点時間を移動させることができ、また、強化試行での餌の量を変化させた場合、頂点時間を移動させることなく、頂点反応率だけを変化させることができることが知られている。

### 目的

しかし、頂点時間を算出する方法には、いくつかの種類(最頻値を使う方法、修正した中央値を使う方法; Roberts, 1981)があり、どの算出法を使うのか、また、どのくらいの非強化試行を加算して頂点時間を算出するかは、研究によってまちまちで、一貫しているとは言いがたい。そこで、本実験では、頂点時間を算出する方法として、非強化試行から得られた反応度数分布に正規分布の曲線を当てはめ、その回帰曲線の頂点を頂点時間とする方法を用い、どのくらいの試行数を加算すると、その回帰曲線の当てはめがよくなるかを、適合率・分布の尖度を指標として、検討することを目的とした。

## 【実験1】

ピーク法では、主にラットやハトが被験体として用いられてきたが、鳥類では、ニワトリ (Taylor, Haskell, Appleby, & Waran, 2000), アメリカコガラ (Brodbeck, Hampton, & Cheng, 1998) などの種でもピーク法によってハトと同じようなパターンのタイミング行動を形成し得ることが示されている。実験1では、ラットと同じ齧歯類に属するマウスを被験体として、ピーク法によってタイミング行動を形成しうるかどうかを検討した。

## 【方法】

被験体：実験未経験のICR系雄マウス5匹 (ICR01 ~ 05) が被験体として使用された。実験開始時に平均100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、22:00 ~ 8:00を明期とする、10:14の明期 - 暗期サイクルの下で飼育された。1日の実験は12:00 ± 2時間の間に開始された。実験は週に7日連続で行われた。

装置：オペラント実験箱 (小原医科産業株式会社, 1レバー式スキナー実験箱 マウス用 OP 3302C, 180 × 120 × 150 mm) が用いられた (Figure 1)。側面と天井の壁は透明塩化ビニール

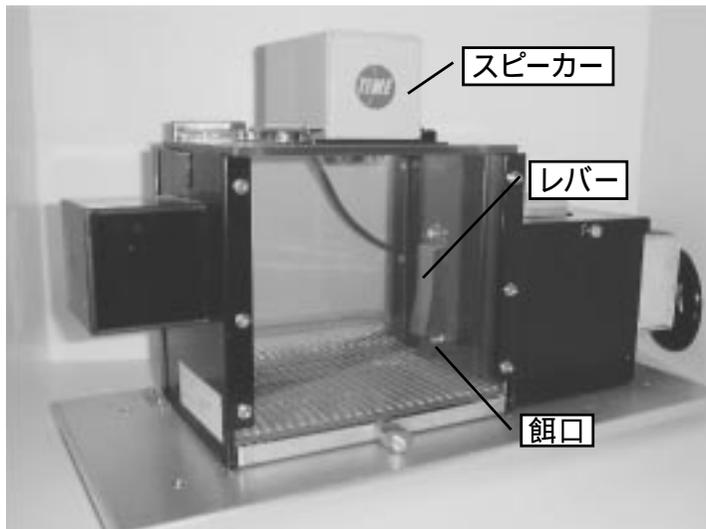


Figure 1 実験1で用いたスキナー実験箱 (マウス用)

製で、床はステンレス・グリッドからなっていた。前面と後面の壁は黒色の金属板製で、前面左側に取り付けられたステンレス製のレバー (24 × 66 mm) のみで使用された。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 (25 × 16 × 12 mm) に、25 mgのマウス用ペレット (クレア社) が給餌された。音 (4000 Hz, 70 dB) は実験箱の天井の上に固定されたスピーカーによってもたらされた。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 (60 × 45 × 65cm) 内に設置された。防音箱には、換気のためのファン、蛍光灯 (8.5W)、中を見るための窓 (145 × 95 mm) が付けられた。全ての実験事象の制御ならびにデータの記録は

実験箱の下のパソコン (IBM) にインストールされた Visual BASIC ver.6 (Micro Soft 社) によって制御された。

手続き：実験はすべて、1日1セッション、個別に行なわれた。実験は以下のレバー押し行動形成、FIトレーニングセッション、ピーク法セッションからなっていた。

レバー押し行動形成：被験体は、レバー押しの手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を併用した手続きを受けた。これを1セッション30分として、3セッション訓練した。この手続きにより、全ての被験体が安定したレバー押しを行なうようになった。

FIトレーニングセッション：被験体は、レバー押し行動形成の次のセッションから、試行開始を合図する連続音の呈示からある固定間隔 (fixed interval; FI) の後の最初のレバー押しが強化される、分離試行型固定間隔 (DT-FI) スケジュールで訓練された。強化される時間となるFIは、2秒から、4秒、6秒、8秒、10秒、20秒、30秒へと1セッションごとに増加され、FI30秒のセッションについては12セッション訓練した。強化可能時間には、FIと加算して40秒になるように制限時間が設けられた。強化あるいは制限時間終了後、平均して35秒の試行間隔 (inter-trial interval; ITI) が続いた。ITIの終了後、音刺激の呈示とともに次の試行が開始された。すべてのセッションで、40試行を1セッションとした。

ピーク法セッション：FIトレーニングセッションと同様に試行は音の呈示とともに始まったが、この段階では、スピーカーから発せられる音を同じ長さずつオン オフすることによって、1秒間におよそ4回鳴る断続音が用いられた。このセッションは、強化試行と非強化試行の2つの成分からなっていた。強化試行では、試行開始後30秒後の最初の反応が強化されると同時に音が消え、試行は終了した。また、試行開始後30秒から40秒の間に反応がない場合も試行は終了した。非強化試行では、30秒後に反応をしても強化子は与えられず、反応とは無関係に90秒後に終了した。各試行の後には、平均して35秒のITIが続いた。セッションの最初の6試行は強化試行で、その後の試行からは、強化試行と非強化試行がランダムに割り当てられた。ただし、非強化試行が3回以上連続することのないようにデザインされた。1セッションの全試行数は60試行で、1セッションにおける強化試行と非強化試行の割合は、7:3 (42試行:18試行) であった。これが45セッション行われた。

データ処理：各セッションについて、非強化試行全体から、3秒の幅で反応数をとって反応度数分布を求め、最大反応数をもつところが1になるように相対化された相対反応分布が得られた。次に、市販のソフトウェア (SPSS 社製 SigmaPlot 2000 ver. 6.0) を用い、得られた相対反応分布に、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。

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

x：階級値，y：相対反応率

これによって、相対反応分布の回帰曲線との適合率 ( $r^2$ )、回帰曲線の頂点 ( $x_0$ )、回帰曲線の尖度 ( $x_0/b$ ) が求められた。 $r^2$  は、その値が高いほど、セッションを通しての被験体の反応パターンが正規分布によく近似していることを表し、 $x_0/b$  は、その値が高いほど、回帰曲線が頂点 ( $x_0$ ) を中心に加速度的に増加・減少していることを表している。ここでは、 $r^2 = 0.80$ 、 $x_0/b = 1.3$  をみたく相対反応分布を、正規分布に近似したものとみなし、その場合のみ、回帰曲線の頂点 ( $x_0$ ) を頂点時間とした。また、頂点時間が強化設定時間である30秒の $\pm 3$ 秒以内の場合にタイミング行動の精度が高いとした。

## 【結果と考察】

1セッションごとの相対反応分布には、幾分、変動がみられたため、ピーク法セッションでのセッション1 - 10の10セッション（180非強化試行）と、セッション36 - 45の10セッションをそれぞれ加算してデータ処理を行った。その際、各セッションからの寄与度が同じになるように、各セッションの相対反応分布を加算し、そこで最大となったところの反応率を1とする新たな相対反応分布を算出し、回帰曲線を求めた。

Figure 2の左の列は、セッション1 - 10の10セッションについて、被験体ごとの相対反応分布とその回帰曲線を示している。図中のプロットが相対反応分布を表し、実線が回帰曲線を表している。また、図中にはそれぞれの回帰曲線の適合率 ( $r^2$ )、回帰曲線の頂点 ( $x_0$ )、尖度 ( $x_0/b$ ) が示されている。ただし、ICR04については、相対反応分布が頂点を中心として左右対称ではなかったため、正規分布の式による回帰曲線が求められなかった。ICR02, 03, 05については、適合率と尖度が基準より高く、正規分布様の反応パターンを示した。しかし、ICR05では、試行の初期と後期の反応率が、頂点の反応率に比べて低いものに対して、ICR02, 03ではどの時間帯でも反応率が全体的に高く、試行の初期と後期であまり反応が抑制されていなかった。また、ICR03は、強化設定時間である30秒の $\pm$ 3秒の頂点時間を示したが、ICR02, 05は強化設定時間より幾分短い頂点時間を示した。一方、回帰曲線の適合率の低かったICR01と、回帰曲線を求めることのできなかったICR04については、試行の初期では反応率が少なく、強化設定時間に向けて増加してはいるが、試行の後期でも比較的高い水準で反応率が維持されていた。そのため、それらでは、相対反応分布の左右対称性が崩れ、正規分布による当てはめが悪くなったと考えられる。

Figure 2の右の列は、セッション36 - 45の10セッションについて、被験体ごとの相対反応分布とその回帰曲線を示している。ICR03, 04の適合率が基準を超えないものの、すべての被験体が比較的高い適合率と尖度を示した。これは、セッションが進むにつれて相対反応分布が正規分布に近似するようになることを示していると考えられる。また、基準を超えたICR01, 02, 05については、ICR02, 05でかなり強化設定時間に近い頂点時間が、ICR01では強化設定時間よりも長い頂点時間が得られた。ICR02と05がセッション1 - 10では強化設定時間よりも短い頂点時間を示したことを考えると、頂点時間もセッションが進むにつれて強化設定時間に近づき、タイミング行動の精度が高くなったことが示唆された。

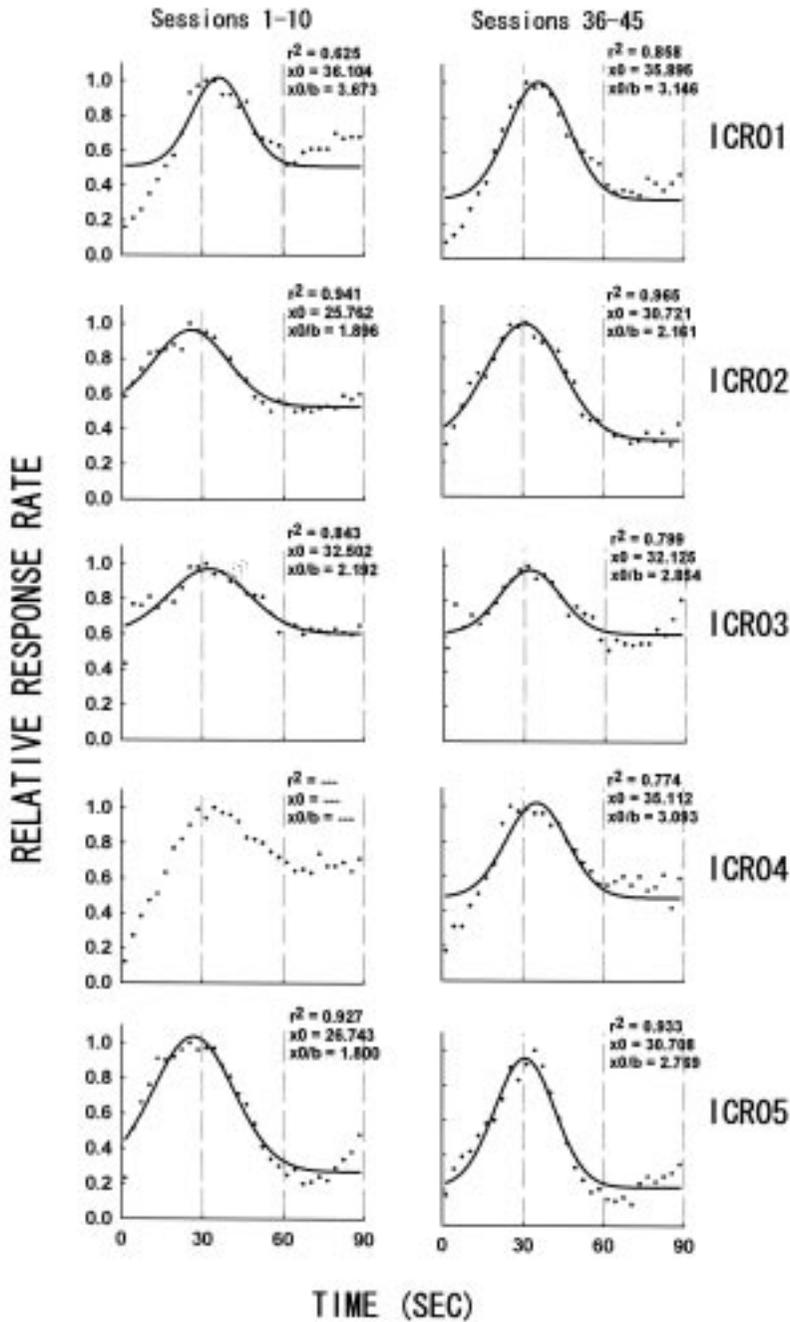


Figure 2 マウスの学習の進行にともなう相対反応分布の変化  
 プロットが相対反応分布を表し、実線がその回帰曲線を表している。左の列がセッション1-10の10セッション、右の列がセッション36-45の10セッションについて示している。ただし、ICR04についてはセッション1-10の回帰曲線を求めることができなかった。（ $r^2$ ：回帰曲線の適合率， $x_0$ ：回帰曲線の頂点， $x_0/b$ ：回帰曲線の尖度）

### 【実験2】

実験1では、マウスを被験体にして、ピーク法で、45セッション訓練したところ、5匹中3匹は正規分布に近似した反応パターンを示した。このことから、ピーク法はタイミング行動を調べる方法として、マウスにとっても有効であることが示唆された。実験2では、ラットを被験体にして、72セッションまで訓練を延長し、ピーク法でのタイミング行動の学習にどのような変化がみられるか、また加算するセッション数によって回帰曲線の当てはまりがどう変化するのかを検討した。

### 【方法】

被験体：ウィスター系アルビノラットのオス6匹（Rat01～06）が被験体として使用された。実験開始時に平均225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。実験はすべて同時刻に開始された。

### 装置

連続することのないようにデザインされた。各試行の後には、60秒のITIが続いた。これを1セッション60試行として、72セッション訓練した。

データ処理：実験1と同様であった。

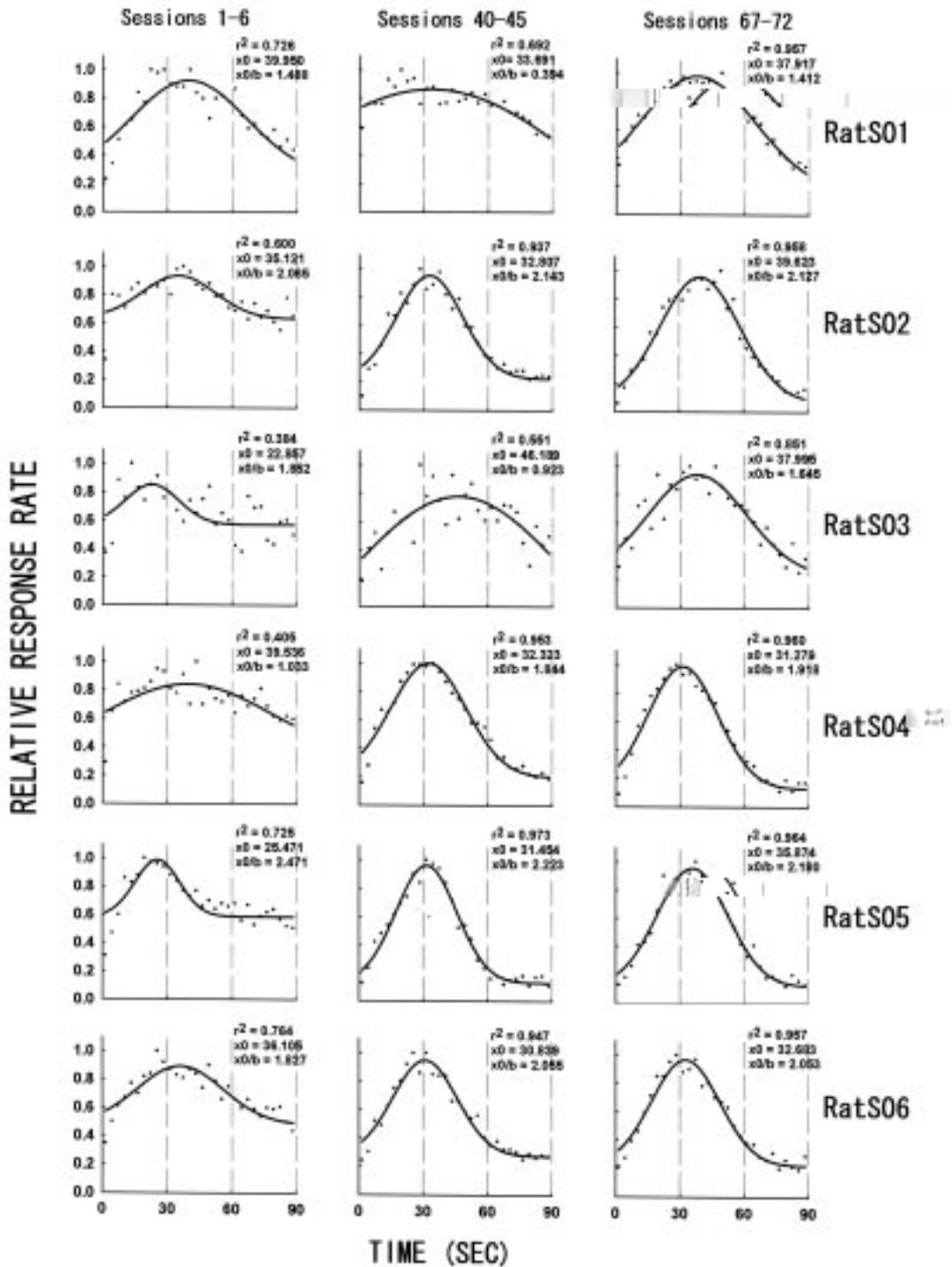


Figure 3 ラットの学習の進行にともなう相対反応分布の変化  
 プロットが相対反応分布を表し、実線がその回帰曲線を表している。左の列がセッション1-6の6セッション、中央の列がセッション40-45の6セッション、右の列がセッション67-72の6セッションについて示している。  
 ( $r^2$ : 回帰曲線の適合率,  $x_0$ : 回帰曲線の頂点,  $x_0/b$ : 回帰曲線の尖度)

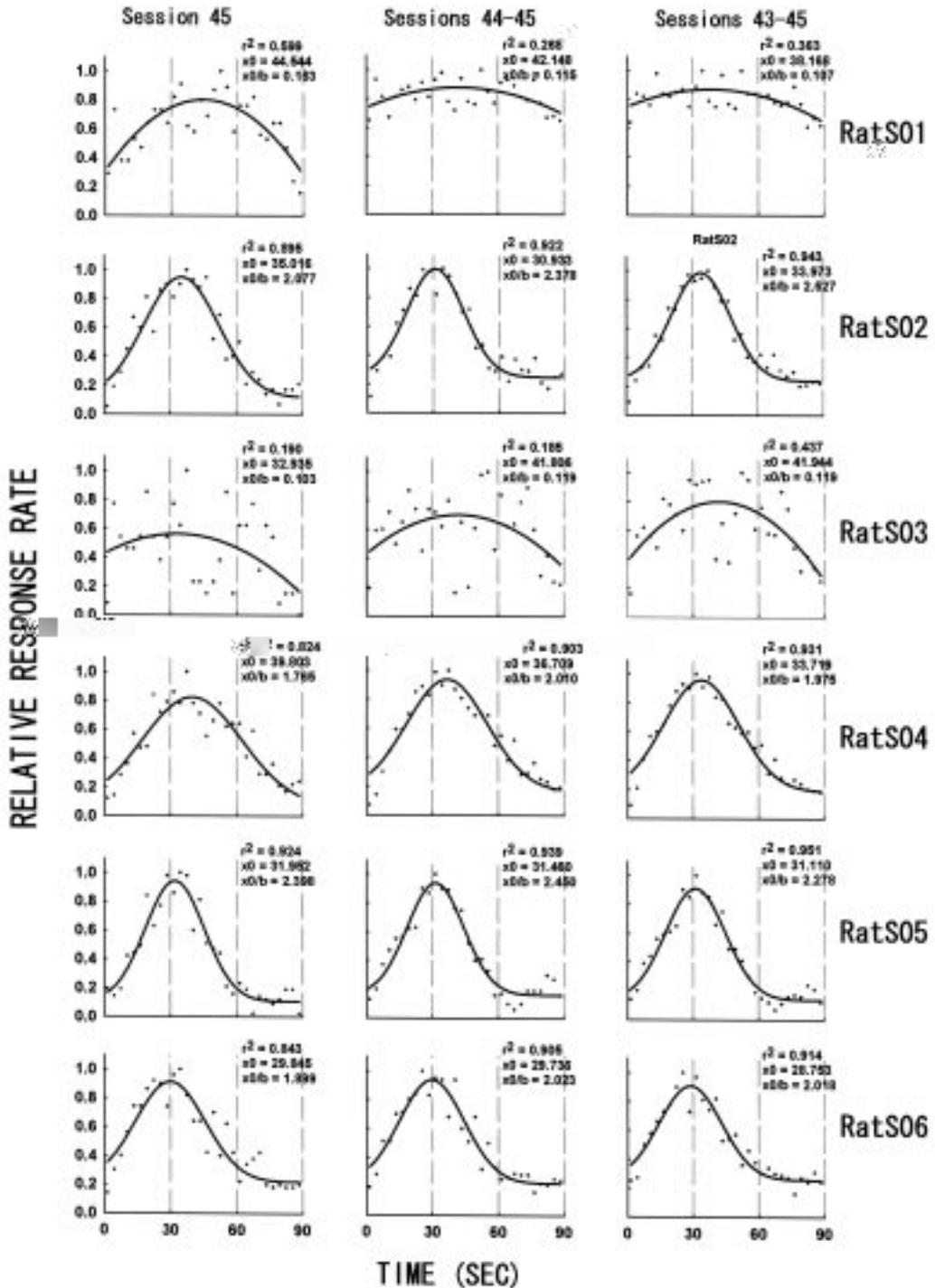


Figure 4 加算するセッション数を変えた場合のラットの相対反応分布  
 プロットが相対反応分布を表し、実線がその回帰曲線を表している。左の列がセッション45  
 の1セッション、中央の列がセッション44-45の2セッション、右の列がセッション43-45の  
 3セッションについて示している。  
 ( $r^2$ : 回帰曲線の適合率,  $x_0$ : 回帰曲線の頂点,  $x_0/b$ : 回帰曲線の尖度)

るセッション数が増えるに従い、適合率が高くなることが分かる。対応のある分散分析の結果、適合率に対して、加算するセッション数の主効果が認められ $[F(2,6)=12.028, p<.01]$ 、テューキーのHSDによる下位検定の結果、1セッションよりも2セッション、3セッションでの適合率の方が有意に高いことが明らかとなった。このことから、1セッションでの適合率と分布の尖度が今回設定した基準を超えている場合、少なくとも2セッション以上を加算して回帰曲線を求めることで、その適合率が1セッションでの適合率に比べて高くなることが示唆された。しかし、頂点時間に注目すると、加算するセッション数によって、RatS02, 04では頂点時間が異なるのに対し、RatS05, 06では比較的安定していることがわかる。このことは、RatS02, 04ではセッションごとの頂点時間の変動が大きく、RatS05, 06ではその変動が小さいことを示唆している。今後は、このようなセッションごとの頂点時間の変動が、何によってもたらされるのかについて検討する必要があるだろう。

### 【総合考察】

マウスもラットもピーク法によって、おおそ強化設定時間に反応の頂点をもち、それを中心に反応が増加・減少するという、類似した反応パターンのタイミング行動を示すようになった。このことは、両種において、ピーク法によって形成されるタイミング行動に内在する機構が類似していることを示唆するものである。

動物のタイミング行動を説明するモデルは数多く存在する（e.g., scalar expectancy theory : Gibbon, 1977 ; the behavioral theory of timing : Killeen & Fetterman, 1988 ; the multiple-time-scale theory : Staddon & Higa, 1999）が、ピーク法によって形成されるタイミング行動を説明するモデルとして、スカラー期待理論（scalar expectancy theory）をもとにした情報処理モデル（Gibbon, Church, & Meck, 1984）が有効であると考えられる。このタイミング行動の情報処理モデルは、大きく、時計過程、記憶過程、決定過程の3つの成分からなっている（Figure 5）。

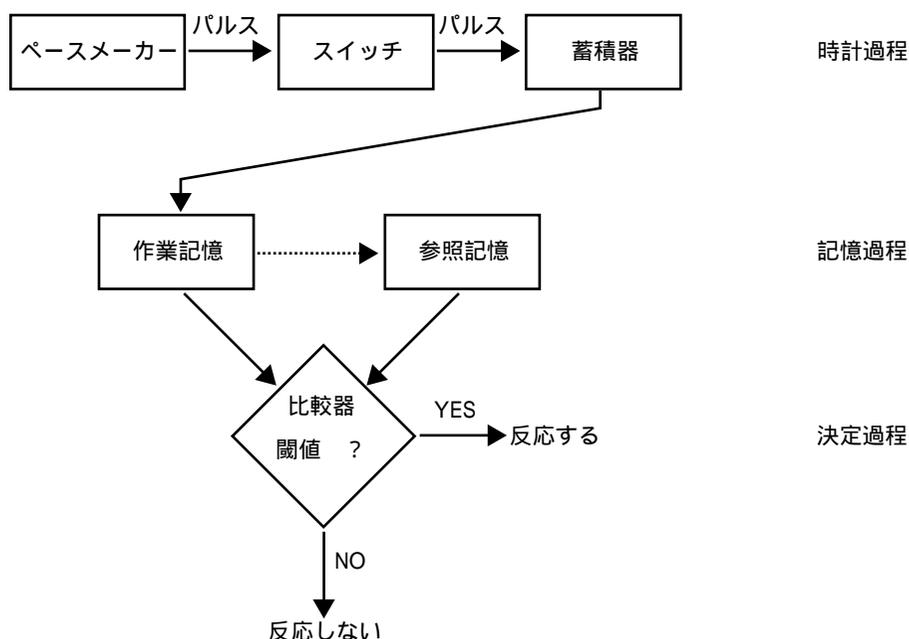


Figure 5 タイミング行動の情報処理モデル（Gibbon et al., 1984 を改変）

時計過程では、ペースメーカーから一定の間隔で発生されるパルスが、スイッチによって制御され、蓄積器へと送られる。記憶過程では、蓄積器に蓄積されたパルスが一時的な記憶である作業記憶へ転送され、強化などの重要な事象が生じた場合、その値がより長期的な参照記憶に格納される。決定過程では、作業記憶にある現在経過している時間と、参照記憶から検索された強化についての時間と比較することで、反応するかどうかの決定がなされる。

ピーク法に即して言えば、次のようになるだろう。まず、試行開始を合図する刺激の呈示によりスイッチが閉じることで、パルスが蓄積器へと運ばれ蓄積される。次に、蓄積器に蓄積されたパルス数に従って、作業記憶内で現在計測している時間として処理され、その時間と強化との随伴が繰り返されることでその時間が参照記憶として次々と貯蔵される。そして、作業記憶内の現在経過している時間が参照記憶内の時間と比較して、ある比率（閾値）を上回った場合、反応が開始される。

ただし、この説明は個々の試行の反応パターンの説明であって、必ずしも試行全体を加算したときに見られるような強化設定時間付近に頂点をもつ正規分布様の反応パターンを示すものではない。その証拠に、Cheng & Westwood (1993) は、ピーク法の個々の非強化試行における反応パターンを分析したところ、個々の試行は反応の少ないbreak期と反応の頻発するrun期をもつbreak-run-breakの反応パターンによって特徴付けられることを見出した。そこで彼らは、タイミングの情報処理モデルのどの成分におけるどのような変動が、個々の試行を加算したときに得られる正規分布様の反応パターンをもたらすのかを明らかにすることが重要であると主張した。彼らのいうように、今後は、個々の試行が全体としての反応パターンにどのように寄与するのかといった観点から検討することが必要であると考えられる。

次に、実験1のマウスと実験2のラットで得られた相対反応分布についての相違点は、マウスではセッションの初期の段階から、回帰曲線の一致率と尖度が基準を超えていた被験体があったという点と、学習が進んだ時点で、ラットは試行の後半で反応率が低く抑えられているが、マウスでは強化設定時間を過ぎて減少した反応率が、試行の終了に向けて再び上昇するか、あるいは比較的高い水準で保たれているという点である。しかし、実験1と実験2では、強化試行と非強化試行の割合（7:3 vs. 1:1）、ITIの持続時間（平均35 s vs. 60 s）、ピーク法で訓練するまでの強化スケジュールの履歴などの手続きが異なるため、以上のような相違点が観られたのは、単純に種差によるものと考えすることはできない。

そこで、第一に、マウスがセッションの初期の段階から成績がよかった理由として以下のような理由が考えられる。実験1では、ピーク法セッションにおいて最初の6試行は必ず強化試行で、さらにそれに続く試行でも強化試行の割合が高く、強化試行をより多く経験することで30秒という強化設定時間をより学習しやすかったのかもしれない。また、同様に、実験2では、FR強化スケジュールが用いられたが、実験1では、レバー押し行動形成の後すぐにFI強化スケジュールで訓練されたため、この手順で訓練したマウスの方が時間に対して敏感になり、時間を弁別刺激にする学習が容易であったのかもしれない。

そして、第二にマウスが試行の後期で反応が再び上昇した理由として、ITIの長さが影響した可能性が考えられる。なぜなら、ITIが短いことで次の強化子までの時間も短く、そのような短いITIが強化子としての価値をもつようになり、偶然、反応と非強化試行の終了が随伴することで試行の終端の反応が強化されたのかもしれないからである。これに関連して、Cheng & Westwood (1993) は、強化試行でのFI値を一定にし、非強化試行の持続時間を変化させたところ、非強化試行の持続時間が短いほど試行の終端で反応率が上昇する傾向があることを示した。これらのことを考え合わせると、次の試行までの時間を変化させる操作が試行の終端での反応に影響する可能性が示唆される。

今回の実験では、適合率と尖度に基準（それぞれ、 $r^2 = 0.80$ 、 $x_0/b = 1.3$ ）を設け、その基準を超えたときのみ、回帰曲線の頂点（ $x_0$ ）を頂点時間とする方法を用いた。こうしてみた場合、まず被験体が学習しなければならないのは、ある時点で反応のピークをもつような単峰形の左右対称な反応パターンである。そのような反応パターンは、ピーク法での訓練を延長したり、相対反応数を求める際のセッション数を増やしたりすることで得ることができる。しかし、そのような反応パターンを示すようになった被験体でも、頂点時間が強化設定時間である30秒の $\pm 3$ 秒の範囲に収まるのは難しいようである。ただし、30秒 $\pm 3$ 秒という範囲は、あくまで任意に設定されたに過ぎず、タイミング行動の精度についての問題は本実験の範囲を超えるものである。

以上のことから、ピーク法で形成されるタイミング行動には、様々な要因によって影響される成分が含まれている可能性は否定できない。そこで、今後はどのような要因がどの成分に影響するのかを、タイミング行動のモデルに照らし合わせながら検討し、純粋にタイミング行動のみを測定できるような統制を行えるようにする必要があろう。

### 【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.
- 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. 1978 The internal clock. In S. H. Hulse, H. Fowler, & W.K. Honig (Eds.), *Cognitive processes in animal behavior* (pp. 227-310). Hillsdale, NJ: Erlbaum.
- Gibbon, J. 1977 Scalar expectancy theory and Weber's law in animal timing. *Psychological Review*, **84**, 279-295.
- Gibbon, J., Church, R. M., & Meck, W. H. 1984 Scalar Timing in Memory. In J. Gibbon & L. G. Allan (Eds), *Timing and time perception* (Vol. 423, pp. 52-77). Annals of the New York Academy of Sciences.
- 岩本隆茂・山田弘司 1986 動物とヒトにおける時間弁別機構についての研究方法とそのモデル 北海道大学人文科学論集, 24, 35-99.
- Killeen, P. R., & Fetterman, J. G. 1988 A behavioral theory of timing. *Psychological Review*, **95**, 274-295.
- Roberts, S. 1981 Isolation of an internal clock. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, **7**, 87-108.
- 坂田省吾 2003 時間弁別の行動特性と脳の情報処理モデル 生理心理学と精神生理学, 21, 39-48.
- Staddon, J. E. R., & Higa, J. J. 1999 Time and Memory: Towards a pacemaker-free theory of interval timing. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, **71**, 215-251.
- Taylor, P. E., Haskell, M., Appleby, M. C., & Waran, N. K. 2000 Perception of time duration by domestic hens. *Applied Animal Behaviour Science*, **76**, 41-51.