

忘れること、忘れないこと：老齡ザルの認知研究から

久保(川合) 南海子

Namiko KUBO-KAWAI

京都大学 こころの未来研究センター

Kokoro Research Center, Kyoto University

1. はじめに

学習・記憶などの認知能力は、加齢にともなって「それまでできていたことが、できなくなる」といった喪失の側面が強調されがちだが、本当にそうだろうか。ちょっとしたことが思い出せない、新しいことがなかなか身に付かない、といったような現象は高齢者の誰もが一度ならず経験していることである。しかし、それがかならずしも日常生活への深刻な支障となるわけではない。アルツハイマー病などの病的な老化とは異なり、自然加齢による緩やかな変化は、さまざまな要因の相互作用によって新たな適応をうみだす可能性もある。

1.1 なぜサルで老化の研究をするのか？

近年、ヒトの老化モデルとして高齢のサルを対象に、加齢による行動の変化と、それを担う脳神経系の変化を検討し、老化を包括的に解明しようとする研究がすすめられている。動物を対象とした研究では生育歴や環境を統制できる利点があり、ニホンザルなどのマカク属のサルは、神経科学や心理学の研究でこれまで多く使用されてきた。これらのサルは、視覚・聴覚などの感覚機能はヒトとほぼ同等で、手指の器用さなどの運動機能もヒトに共通している。そして何よりも脳の構造がヒトと相同で、大脳皮質には感覚野・運動野以外に連合野が大きな割合を占めている。サルは出産する年齢、筋・骨格系の成長速度、寿命などから、ヒトに比べて3倍ほど早く発達すると考えられている(De Rousseau, 1985; Itoigawa et al., 1992; Tigges et al., 1988)。その結果、一般的に20歳以上のサルが老齡ザルと定義されている。

一般的な老齡ザルを用いた認知研究では、老齡ザルと若齡ザルが共通の認知課題に取り組み、その成績が比較される。そのような実験に用いられる課題は、すでに若齡ザルの脳損傷実験やニューロン活動の記録などから、その課題の遂行を担う脳の領域がある程度特定されている。そのため老齡ザルを対象とした認知研究は、加齢にともなう脳内の機能的および構造・形態的变化を反映した「脳の加齢の行動的発現」という視点で捉えることができる。

1.2 「健常な老化」をとらえる

しかしながら、自然加齢による認知機能の変化は、長い時間を経て生じる。若齡ザルの特定の脳領域を選択的に損傷することによって、ある認知課題の遂行にかかわる機能が障害され、そしてそれが同じ課題での老齡ザルの遂行と類似しているとしても、最終的な結果としての行動を反映しているだけで、そこにいたる変化の過程を知ることはできない。

たとえば、老齡ザルの脳内で神経生理的な変質はみられないが認知的な行動の遂行には加齢の影響があらわれているも

のや(Eberling et al., 1997)、あるいは逆に、加齢によって神経生理的な変化が生じているにもかかわらず認知的な行動にはまったく問題のない個体もいる(Sloane et al., 1997)ことが、たびたび報告されてきた。脳の機能的・形態的な変化は、脳内の構造や物質の加齢によるものであり、これらがかならずしも、認知的な行動の変化と直接に対応しているわけではない。老化の包括的な理解には、行動そのものについても詳細に分析する必要がある。むしろ、ヒトの高齢者の日常生活を考えれば、脳の構造がどのように変化しようとも、日常の行動こそが重要といえる。ヒトでは、高齢になっても認知能力や動機づけを維持し健康に日常生活を送っている「いきいきした高齢者」が存在することが報告されている(川口ら, 2003; 渡辺, 2003)。

1.3 老化は「兆し」として現れる

老化の治療や予防には、その兆しを早い段階でとらえることが重要である。筆者が行ってきた老齡ザルを対象にした認知研究から、大雑把な課題では老齡ザルは若齡並みの成績を示すが、ある状況では若齡ザルとは質的な違いが現れることを明らかにしてきた。すなわち、老化の「兆し」ともいえるべき、行動の特徴を捉えつつある。それは以下の3点にまとめられる。(1)空間的な認知は非空間的な認知よりも早く加齢による低下が始まる。(2)記憶の内容ではなく「順序」が混乱し、複数の情報の統合が困難になる。(3)学習した情報の更新や反応の抑制が困難になる(久保, 2000)。

すなわち、学習や記憶などの認知機能は、加齢にともなって一様に低下するのではない。上記の3つの特徴に共通するのは、老齡ザルの認知機能は、より抽象的な情報の操作が必要な場面において著しい低下がみられるということである。しかし、単純な認知課題の成績だけを老若で比較しても、そこにはまったく差がみられないことも少なくない(Kubo et al., 2001)。それはまさに、ヒト高齢者で学習・記憶テストにはまったく問題がないにもかかわらず、何らかの認知の低下が気配として感じられることに似ている。老齡ザルは、加齢にともなう認知機能の低下を補完すべくさまざまな「適応的行動」を繰り出してくる。そのような「老化の兆し」をとられるには、抽象的な情報処理を反映させる課題を課して、そこでの行動を詳細に検討する必要がある。

2. 老齡ザルの空間記憶

そこで筆者らは、対象の認知よりもさらに抽象性の高い、位置をおぼえる課題を用いて3種類の研究をおこなった。研究1では、位置を記憶するときにみられる身体的な定位行動に注目し、内的・抽象的な情報を外化・具体化することについて検討した。研究2では、反応前のプランニングが可能な位置探索課題を用いることで、記憶容量についてプランニング能力も視野に入れて検討した。研究3では、どのような手がかりが記憶するときに有効であるのかという視点から、複数の情報を統合する能力について検討した。

連絡先: 久保(川合)南海子, 京都大学こころの未来研究センター, 京都市左京区吉田本町, kubo@pri.kyoto-u.ac.jp

2.1 研究1:老齡ザルの短期記憶における行動方略

これまでの研究では、特定の種類の認知課題における老齡ザルの成績は、いずれも若齡ザルよりも劣ることが示された。しかし、すべての老齡ザルの成績が低いわけではなかった。Rapp and Amaral (1992)は、対象の記憶課題で生じた老齡群の個体差を、大脳のブドウ糖代謝率やニューロン密度の高さなどとの相関から、神経生物学的な機能の違いによるものと推察した。しかし、その課題におけるサルは行動を質的に分析するということはしていない。

そこで筆者らは、短期記憶課題を遂行中のサルは「身体的な定位行動」を分析することによって、老齡ザルと若齡ザルの行動方略の違いを検討した(Kubo et al., 2001)。用いたのは、単純な位置をおぼえておく課題である。刺激板の左右 2 つのエサ(報酬)穴の一方のみエサを入れて、2 つのエサ穴を同時にカップで覆うところサルに呈示し、いったんそれをスクリーンで隠して待たせた後(1-30 秒間)に、ふたたびサルに 2 つのカップを見せてどちらかを選択させた。このときエサの入っている位置のカップを選択すると正答となった。

老若ともに待ち時間が長くなるほど正答率は低下したが、平均値では老若間の差はなかった。しかし、すべての老齡ザルの記憶が若齡並みだったわけではない。老齡群内では、若齡ザルと同程度の高成績の個体と、それを下回る低成績の個体の2つに分かれた。これまでも、老齡ザルの成績には大きな個体差があり、高成績と低成績のサブグループに分化したという報告もある(Moss, 1993; Rapp & Amaral, 1992; Rapp et al., 1994)。老化の実体を明らかにしていくうえで、加齢にともなう認知能力の個体差や行動方略を定量的に評価することは重要である。高成績を示す老齡ザルは、若齡ザルとは異なった方略を用いることで、結果的に同程度の成績を維持しているのかもしれない。そこで筆者らはビデオ撮影によって、サルがスクリーンの向こう側で待っている間の行動を詳細に分析した。

その結果、隠された正位置の方向へ身体を向ける・身体の一部をおいておく、など「正位置に対する身体的な定位行動」は、老齡ザルにおいて成績と高い相関を示した。それらの相関は、老齡群($r = 0.81$)の方が若齡群($r = 0.59$)よりも高かった。特に若齡ザルと同程度に高い成績を示した老齡個体は、正位置に対して身体的な定位を多くおこなっていた。しかし低成績の老齡個体の定位行動は少なかった。一方で若齡ザルは高成績であってもそのような行動が多いとは限らず、老齡ザルほどには位置の記憶で身体的な定位行動に依存していないことが示唆された。

2.2 老齡ザルは身体でおぼえる

位置の記憶における身体的な定位行動は、記憶の「リハーサル」に相当すると考えられる。高成績の老齡ザルの記憶は、身体的な定位行動というリハーサルによって補完されており、若齡ザルはかならずしもそのような行動方略をとってはいなかった。サルが位置をおぼえる課題の行動的方略として、身体的定位をおこなう可能性が指摘されてきた(Fletcher, 1965; Gleitman et al., 1963)が、Gleitman et al.(1963)は若齡ザルを対象にした研究では、正答率と身体的定位行動の相関はみられないとされていた。

若齡ザルが何らかの顕在化しないリハーサルをおこなっていたかは不明であるが、少なくとも老齡ザルは、行動として顕在化するリハーサルをおこなっていたといえる。つまり老齡ザルは、情報を内的な表象のまま保持しておくことが困難であり、それを補うための外的な手がかりとして、身体的な定位を使用したと考えられる。空間的な記憶の方が非空間的な記憶よりも低下する

のが早いというこれまでの研究結果も、加齢にともなう認知の低下が、より抽象的な情報(位置情報など)の処理から始まることを示唆している。

2.3 研究2:老齡ザルの記憶容量とプランニング

研究1では、老齡ザルの空間記憶とその方略について、おもに保持時間の観点から研究したが、研究2では、プランニング能力も視野に入れつつ記憶容量について検討した(Kubo et al., 2006)。老齡ザルにおける記憶容量の低下を明らかにした Moss et al.(1997)では、被験体には一試行ごとに記憶すべき位置が増加するという課題が用いられた。しかし本研究では、反応すべき位置は最初からわかっている位置探索課題を用いた。この課題では、すでに反応すべき位置が示されているので、どのようなルートですべての報酬を取っていくか、という反応前のプランニングが可能であった。刺激板には、縦横 3×3 個からなる 9 個の報酬穴があげられていた。9 個すべての穴に報酬を入れて呈示し、被験体がそれらをすべて取りおえるまでを1試行とした。9 個の穴のうち1個へ手を伸ばして報酬を取ることを1ストロークとし、すでに報酬を取った穴へのストロークをエラーとした。実験は2つの段階からなり、1)統制課題では、刺激板の穴は透明な蓋で覆われていて、穴の中の報酬の有無が見えた。しかし、2)実験課題では、穴は不透明な蓋で覆われていて、報酬の有無は見えなかった。実験課題において、被験体ができるだけ少ないストロークですべての報酬を取るために、逐次的に更新される情報(すでにどれを取ったか)を把握し、記憶する必要があった。

統制課題での平均エラー数は、いずれの被験体も 2 以下であった。そのことから、老齡ザルでも注意の範囲や、刺激板の操作といった点に関しては、若齡ザルと差はないことが確認された。しかし実験課題での、老齡群における1試行の平均エラー数(7.1 ± 9.3)は、若齡群(2.6 ± 0.3)よりも有意に多かった。1-9 個目の各選択順序ごとのエラー数について分散分析をおこなったところ、年齢群、選択順序の主効果、および年齢群×選択順序の交互作用が有意であった。下位検定の結果、7 個目までのエラー数には、年齢群間で差はなかった。しかし8, 9 個目になると老齡ザルのエラー数は急激に増加し、若齡ザルの約 3 倍となった。

これらの結果は、老齡ザルの記憶容量は若齡ザルよりも小さい可能性を示唆する(7項目以下)。これまでの保持時間に関する研究も含めると、加齢にともなって記憶できる時間が短くなるばかりでなく、その記憶容量も低下していくと考えられる。

2.4 老齡ザルはプランニングできない

ただし記憶すべき位置がすべてわかっている場合には、あらかじめ反応のプランをたてることで記憶の負荷を軽減することが可能である。はたしてサルはプランニングをおこなっていたのであろうか?そこで個体ごとに、ある穴からとったあと次にどの穴からとる確率が高いかを算出し、各試行の選択ルート(9穴の選択順序)を分析したところ、特別な訓練をしていないにも関わらず個体ごとに決まった選択ルートがあることが明らかになった。

しかし、そのような試行を超えたルートの一貫性には年齢による違いがあった。若齡ザルでは老齡ザルよりも試行間で共通した規則的な選択ルートが多くみられた。そして、選択ルートの一貫性の高さとエラー数には負の相関がみられ($r = -0.65$)、選択ルートの一貫性が高い個体ほどエラー数が少なかった。若齡ザルが8, 9 個目の選択であってもエラーが1回前後であったことは、彼らの記憶容量が7個程度であることを示すが、ヒトやチンパンジーの研究と比較してそれは考えにくい。規則的な順序で

穴を選択していくことは、その部分の情報をまとまりとして圧縮することになる。若齢ザルは一貫したルートで選択することで、彼らの記憶容量を上回る情報の処理が可能であったと考えられる。老齢ザルの一貫性が若齢ザルよりも弱かったことは、あらかじめ呈示されている情報をまとめて圧縮するような能力が加齢とともに低下することを示唆している。

2.5 研究3: 老齢ザルは縦と横の位置をまとめておぼえられない

研究1の結果から、老齢ザルが位置という抽象的な情報を内的な表象だけで保持しておくことが困難であるため、具体的な情報である身体的な定位によって記憶を補助していたと考えられる。老齢ザルに多くみられたこのような身体的な定位行動は、みずからの行動によって情報を具体化しているとみなすことができる。このことから老齢ザルが身体的な定位行動が利用できなくなると、老齢ザルの記憶は低下すると予測される。ただし、物理的な介入によって身体的な定位を阻止することは(cf. Tinklepaugh, 1928; Kojima, 1980)、特に老齢ザルにとって望ましくない。なぜなら、記憶以外のさまざまな要因(動機づけや注意など)に影響をおよぼす可能性があることと、ヒトの加齢モデルとして現実的な設定ではないからである。

そこで筆者らは、研究1のように、記憶すべき位置が、右・中央・左という身体定位が可能な装置ではなく、右・中右・中左・左という4つの位置の記憶課題を用いることで、研究1でみられたような定位行動が生じにくい状況を設定し、老齢ザルの記憶がどのようになるかを調べた。またこの4つの位置を、前列と後列に配置することで、複数の情報(縦方向と横方向)を統合的に利用することが可能かを検討した(Kubo-Kawai & Kawai, 2007)。記憶における加齢の特徴は、保持できる時間の短縮や容量の縮小に見いだされがちだが(Bachevalier et al., 1991; Moss et al., 1997)、空間的な情報の処理が加齢によってどのように影響されるのかは、まだ明らかではない。

一般的に、刺激の手がかりが増えると空間記憶への負荷は小さくなり記憶しやすくなると考えられる。しかし老齢ザルは、どのような空間手がかりならおぼえやすいのかは明らかではない。とくに、複数の手がかりが問題解決の情報として付加されたばあい、それらを統合して利用するといった情報処理が可能であるか不明である。そこで、記憶手がかりが異なる3つの実験を行なった。それぞれの実験で与えられた手がかりは、刺激の空間的な近接性(刺激間の距離)と、奥行き情報、形態(形や大きさ)情報の有無であった。空間的に近くにあるものほど間違いやすい、この性質を基本に、奥行きと形態情報という2つの「手助け」となる手がかりを与えて、老齢ザルがそれをうまく利用できるかを検討した。

課題1では、3行4列に穴のあいた刺激呈示板のうちサルに近い1行4列の計4カ所のエサ穴だけを使用した。まず4カ所のエサ穴の1つにのみエサを入れてそれをプレートで覆った。それをサルに呈示し、プレートを除けさせてエサを取らせた(見本位置の強制選択)。次にいったんスクリーンを閉めて、4つの穴のうち強制選択時とは異なる位置の1つ(新奇位置)にエサを入れて、見本位置とその位置の両方のエサ穴を同型のプレートで覆った。その作業を含む5秒の待ち時間の後に、スクリーンを開けプレートを呈示し、サルに2つのプレートのうちどちらかを選択させた(自由選択)。このとき強制選択とは異なる位置のプレートを選択すると正答となった。見本位置を基準にした新奇位置までの距離条件には3種類あった。新奇位置が見本刺激の3つ隣の穴のばあい+3、2つ隣の穴のばあい+2、1つ隣の穴のばあい+1とした。課題1は、横方向の情報のみが記憶の

手がかりであった。その結果、老齢群、若齢群ともに、新奇位置の距離が見本位置に近いほど正答率は低下した。老若ともに、刺激の横方向の情報のみを手がかりとした課題では、見本刺激と選択刺激が近接するほど位置の記憶は困難であることが示された。逆に、2つの刺激対が空間的に離れていれば、老齢ザルであってもそれらを正しく記憶できることが明らかになった。

課題2では、2行4列の計8カ所のエサ穴を使用した。ただし、見本位置と新奇位置は常に異なる行で呈示した。つまり、刺激位置の横方向の情報に加えて縦方向の情報も記憶の手がかりとなった。その結果、老齢群と若齢群の正答率には差が認められた。老齢群は、課題1と同様に新奇位置の距離が見本位置に近いほど、正答率は低下した。一方、若齢群は課題1とは異なり、いずれの距離でも高い正答率を示した。記憶する位置手がかりが横方向の情報のみをばあい、近接するほど位置の記憶は困難であったが、課題2においてサルは、刺激の横方向の情報に加えて「奥行き」という空間手がかりを使用することが可能であった。若齢ザルは、もう1つ付加された空間手がかりをも活用して記憶が容易になったと考えられる。一方で老齢ザルは、2つの空間手がかりが利用できる状況でも記憶できなかった。

課題3では、基本的な手続きは課題1と同様であったが、エサを覆うのは同型のプレートではなく、見本位置と新奇位置で異なる2つの対象対であった。つまり、刺激位置の横方向の情報に加えて、対象の「形態(形や大きさ)」情報も記憶の手がかりとなった。ただし、すべての試行で繰り返し一組の対象対が用いられた。その結果、課題1・2とは異なり老齢群と若齢群ともに、いずれの距離でも高い正答率を示した。

2.6 見た目の違いはおぼえやすい

老齢ザルだけでなく若齢ザルも、刺激が空間的に近接しているほど記憶は困難であったが(課題1)、刺激の横方向の情報に加えて「形態」手がかりを使用できるなら、老齢ザルもそれらを活用して、若齢ザルと同程度に高い記憶力を示した(課題3)。

空間記憶より対象などの非空間的な記憶は比較的低下しにくいとされている(Bachevalier et al., 1991; Herndon et al., 1997; Rapp & Amaral, 1989)。ただし、老齢ザルも身体的な定位が使えるなら、位置情報もよくおぼえていられた。それは、空間位置という抽象的な情報を内的な表象だけで保持しておく機能が、加齢によって低下することを示唆している。それに対して、対象など非空間的な情報を記憶する課題では、刺激の情報が「色・形・大きさ」などと多く、また具体的であるため、いずれの老齢ザルにおいてもより具体的な表象を形成しやすいと考えられる。課題3は位置の記憶としてだけでなく、物体の記憶としても課題を遂行することができた。老齢ザルは、刺激同士が離れている・形態が異なるなど、視覚的に違いが明確な外部手がかりが利用できるなら、若齢ザルと同程度の記憶力を示すことが示唆された。

2.7 抽象的な情報はまとめにくい

刺激が空間的に近接していると若齢ザルでも記憶は困難であったが、「奥行き」という情報が付加されると若齢ザルの記憶は向上した。一方で老齢ザルは、そのような空間的な手がかりが付加されてもそれを効果的に活用できなかった(課題2)。老齢ザルは、与えられた手がかりがいくつであろうが、それが抽象的なものであるならば、それを記憶手がかりとして利用することはできないのである。つまり、老齢ザルの空間記憶は、抽象的な情報を統合・利用することが困難であるといえる。

またこれまでの老齢ザルの研究では、個体差が問題となることも多い(Moss, 1993; Rapp & Amaral, 1992)。研究1でも老齢ザルの成績に個体差が大きかったが、研究3においてはいずれの

課題でも小さかった。研究1でみられた身体的な定位行動は、みずからの行動によって外的な手がかりを生成させている点が個体差の大きさを特徴づけたが、研究3のように外部環境を利用する課題では個体差の現れる余地が小さいと考えられる。

3. 低下する能力、それを補う技能

以上のことをまとめると、加齢にともなって低下する認知能力の中核には、位置記憶の低下やあらかじめ反応のプランをたてたり、複数の情報を統合したりすることが困難になるなど、「抽象的な情報の処理とその保持」があることが考えられる。しかし老化とは、何かを失っていくだけの過程ではない。新たな適応の過程でもある。研究1の実験のように、記憶すべき対象を「具体的な」情報として「外化」すれば、空間記憶といった高次でより抽象的な情報の操作さえ補完できると考えられる(図1)。これらのことは、情報の外化が記憶や問題解決を促進させる、との認知科学での一般的な知見とも一致している。

何ができて、何ができないか、どうすればできるようになるか。加齢にともなって低下している機能をとらえ、それを補完している技能ともいうべき行動の特徴を明らかにすることは、「いまできること」を維持し「これからできるようになること」を支援し、老化の進行を予防することにもつながるだろう。老齡ザルの行動実験から明らかになった、加齢にともなう認知機能の「老化の兆し」と、それを補うさまざまな技能に関する基礎的知見は、ヒトの老化研究にも重要な視座を与えると期待している。

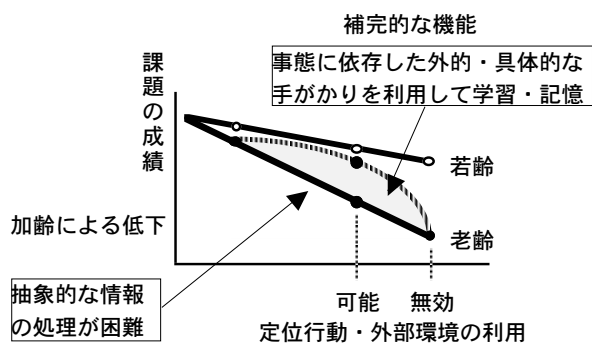


図1 加齢にともない低下する認知機能とその補完

本研究の一部は、日本学術振興会科学研究費補助金・若手研究(B)課題番号 20730475 の援助を受けた。

参考文献

Bachevalier, J., Landis, L. S., Walker, L. C., Brickson, M., Mishkin, M., Price, D. L., & Cork, L. C. 1991 Aged monkeys exhibit behavioral deficits indicative of widespread cerebral dysfunction. *Neurobiology of Aging*, 12, 99-111

De Rousseau, C. J. 1985 Aging in musculoskeletal system of rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology*, 67, 177-184

Eberling, J. L., Roberts, J. A., Rapp, P. R., Tuszyski, M. H., & Jagust, W. J. 1997 Cerebral glucose metabolism and memory in aged rhesus macaques. *Neurobiology of Aging*, 18, 437-443

Fletcher, H. G. 1965 The delayed-response problem. In: A. M. Schrier, H. F. Harlow, & F. Stollnits (Eds.) *Behavior of Nonhuman Primates*. New York: Academic Press, pp. 129-165

Gleitman, H., Wilson, W. A., Herman, M. M., & Rescorla, R. A. 1963 Massing and within-delayed position as factors in delayed-response performance. *Journal of Comparative Physiological Psychology*, 56, 445-451

Herndon, J. G., Moss, M. B., Rosene, D. L., & Killiany, R. J. 1997 Patterns of cognitive decline in aged rhesus monkeys. *Behavioural Brain Research*, 87, 25-34

Itoigawa, N., Tanaka, T., Ukai, N., Fujii, H., Kurokawa, T., Koyama, T., Ando, A., Watanabe, Y., & Imakawa, S. 1992 Demography and reproductive parameters of a free-ranging group of Japanese macaques (*Macaca fuscata*) at Katsuyama. *Primates*, 33, 49-68

川口潤・渡辺はま・佐伯恵里奈 2002 注意・記憶機能の加齢による変化. *情報文化研究*, 15, 113-155

Kojima, S. 1980 Short-term memory in the rhesus monkey: A behavioral analysis of delayed-response performance. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 33, 359-368

久保南海子 2000 老齡ザルを用いた認知機能研究の動向と方向性. *動物心理学研究*, 50, 131-140

Kubo, N., Kato, A., & Nakamura, K. (2006) Deterioration of planning ability with age in Japanese monkeys (*Macaca fuscata*). *Journal of Comparative Psychology*, 120 (4), 449 - 455

Kubo-Kawai, N. & Kawai, N. Interference effects by spatial proximity and age-related declines in spatial memory by Japanese monkeys (*Macaca fuscata*): Deficits in combination use of multiple spatial information. *Journal of Comparative Psychology*, 121 (2), 189-197

Kubo, N., Koyama, T., Kawasaki, K., Tsuchida, J., Sankai, T., Terao, K., & Yoshikawa, Y. 2001 Behavioral compensations in a positional learning and memory task by aged monkeys. *Behavioural Processes*, 56, 15-22

Moss, M. B. 1993 The longitudinal assessment of recognition memory in aged rhesus monkeys. *Neurobiology of Aging*, 14, 635-636

Moss, M. B., Killiany, R. J., Lai, Z. C., Rosene, D. L., & Herndon, J. G. 1997 Recognition memory span in rhesus monkeys of advanced age. *Neurobiology of Aging*, 18, 13-19

Rapp, P. R. & Amaral, D. G. 1992 Individual differences in the cognitive and neurobiological consequences of normal ageing. *Trends in Neurosciences*, 15, 340-345

Rapp, P. R., Kansky, M. T., Roberts, J. A., & Eichenbaum, H. 1994 New directions for studying cognitive decline in old monkeys. *The Neurosciences*, 6, 369-377

Sloane, J.A., Pietropaolo, M.F., Rosene, D. L., Moss, M. B., Pater, A., Kemper, T., & Abraham, C. R. 1997 Lack of correlation between plaque burden and cognition in the aged monkey. *Acta Neuropathologica*, 94, 471-478

Tigges, J., Gordon, T. P., McClure, H. M., Hall, E. C., & Peters, A. 1988 Survival rate and life span of rhesus monkeys at the Yerkes regional primate research center. *American Journal of Primatology*, 15, 263-273

Tinklepaugh, O. L. 1928 An experimental study of representative factors in monkeys. *Journal Comparative Psychology*, 8, 197-236

渡辺はま 2003 加齢にともなう記憶機能の変化と維持. *行動科学*, 42, 89-98