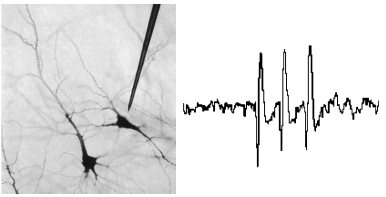
第 9 章

活動と制御



神経細胞の電気活動

1　思考過程の記憶を電気活動でみる

私は学部１年のとき「自然科学概論」という科目を履修した。その期末試験のときの衝撃を私は今でも鮮明に覚えている。この科目を担当した岡不二太郎教授の問題はただ一つ「犬は考えるか？」であった。私はとりあえず，犬は考えると解答することにした。試験は無事通過したが，私の書いた論理は今から考えればデタラメであった。禅問答にも,「猫に仏の心はあるか？」というのがあるらしい。どちらの問題も犬や猫がしゃべらない以上，なかなか決め手はない。とはいうものの，もう一度この「問い」に挑戦してみても良いかもしれない。ここではイヌをサルに変えて,「サルは考えるか？」を考えてみることにする。

■サルは考えるか

われわれは考えるとき，言葉を使って考えるのが普通である。人間は，様々な概念に言葉をあてはめて，言葉によって考える。言い換えると，概念に対応した言葉を操作することによって，われわれは思考する。言葉を持たなくても，概念を持つことができ，概念を操作できれば，ある種の思考ができるはずである。このように考えれば，概念の形成は，言語的な思考の前提であり，概念の相互関係の操作は，言語的思考の端緒的な形態である。チンパンジーのレベルでは，この

端緒的･原始的な「言語」を持ちそうである。いくつかの行動実験がチンパンジーに概念形成能力のあることを支持している。チンパンジーは，声道がヒトと違っていてために，ことばをしゃべることができない。しかし，記号や手話を用いた研究結果をみると，概念または概念に対応する記号の相互関係を理解し，短い文を作る程度の思考はできそうである。

では，ニホンザルやアカゲザルは，概念の形成や思考ができるのだろうか？概念形成は，具体的で断片的な知覚の集合，目の前の知覚像からの飛躍である。概念は，具体的な知覚を積み重ねて形成されたものではあるが，具体的な知覚そのものではない。その意味で具体的知覚から自由である。目の前のりんごのあれこれの知覚を集合し，それを過去の知識体系である概念と照合し，それが確かにりんごであると確認する過程は認識である。まだ見たことのない新しいくだものの場合も，過去の知識体系との照合の結果，様々な概念との比較のうちに位置づけられる。このように，次々と概念がわき起こり，それらが相互に関係づけられていく過程，いわば，概念の運動過程とでもいうべきものが思考である。一方サルも，様々な食べ物や，植物や，仲間のサルや，その表情や，ヒトなどの概念を持っていそうである。以前に霊長類研究所の心理研究部門でおこなわれた研究では，ニホンザルが，ニホンザル，アカゲザル，ベニガオザルといった種の概念を持つと考えて良い実験結果が得られている。そこで，私のとりあえずの結論は，サルはチンパンジーほどではないにしても，概念を形成でき，概念相互の関係を判断することができる。従って，原始的で端緒的な思考ができる。また，たとえ概念形成に疑問があったにしても，現在進行形で得られる知覚像と過去の記憶とを照合し適切に判断し行動することができる。これも「思考」と呼んで良いであろう。

本章で扱うのはこのような「思考」の脳内の仕組みの研究である。

■記憶の分類

本小論のもう一つの話題は記憶である。一般的に言えば，記憶は「過去の歴史の痕跡」である。主として紋切り型の行動しかとらない爬虫類以下の脊椎動物や無脊椎動物に「思考」と呼んで良いものがあるかどうかは疑問であるが，「過去の歴史の痕跡」としての「記憶」は下等動物にも存在する。そのため，記憶のメカニズムの分子レベルの研究にはアメフラシやプラナリアなどの無脊椎動物も用

いられる。比較的単純な生物を用いる理由は，記憶の基礎となる分子メカニズムが，比較的下等な動物であれ，高等な動物であれ基本的に同じであろうという仮定に基づいている。

一方，ヒトの記憶を考えると様々なタイプの記憶が存在する。単なる「過去の歴史の痕跡」という意味のみでなく，高次機能との関係での理解が重要である。最も単純な記憶の分類は記憶時間の長さによる分類である。時間的側面からみると，短期記憶 short-term memory，長期記憶 long-term memory とに分けられる。短期記憶は即時記憶 immediate memory と呼ぶこともある。短期記憶の例としてよくあげられるのは電話をかけるまでの数分間憶えている電話番号の例である。電話がかかってしまえば忘れてしまう。短期記憶には，留めておくことのできる情報の容量に限界があるという特徴がある。数字の系列を憶えるテストや，単語を覚えるテストで一度見たり聞いたりしただけで復唱できるのは5～9個（平均7個）である。また，リハーサルを行っていないと数十秒程度で忘れてしまう。干渉に弱いのも短期記憶の特徴である。電話番号の例でも，電話をかける前に別の数字を言われたりすると忘れてしまうことがある。

短期の記憶の中で感覚刺激の後にごく短時間感覚した内容を保持する機能を短期記憶から分けて感覚記憶 sensory memory として分類する考え方もある。1960年にスパーリングによって提唱されたものである。彼によればテレビや映画の映像を連続して認識できるのは感覚記憶の効果による。保持できる容量が多く，その一部が注意によって感覚記憶から短期記憶に移される。しかし，感覚記憶は結局のところ感覚反応の一部であり，あえて「感覚記憶」として短期記憶や長期記憶と同列に分類する意義は認められない。

短期記憶が数十秒で，長期記憶が年を越える記憶であるとすると，短期と長期の間には随分とギャップがあり不自然である。日常的に考えてみても，例えば誰かと話したあと，その内容を何10分も憶えておくことができる。数十秒で消えてしまったのでは会話や討論は成り立たない。しかし，翌日も憶えているかというと大部分忘れていたりする。あるいは，手帖を自宅の机に置き忘れたことを，会社についてから思い出したりする。場合によっては何日か憶えていても，その多くはそのうちに忘れてしまう。こうした記憶は日常的には結構多い。臨床の場面では近時記憶 recent memory と呼ばれる記憶である。これに対し，何年たっても思い出すことの出来る記憶は遠隔記憶 remote memory と呼ばれている。頭

部外傷などでは，遠隔記憶は保たれているが，数ヶ月の範囲の近時記憶に障害のあるケースが多く，近時記憶と遠隔記憶が性質の違ったものである可能性を示唆している。しかし，心理学では近時記憶も長期記憶の一種である。

長期記憶については記憶内容の性質の違いからいくつか分類の試みがなされている。タルビング Tulbing [1] は特定の日時や場所と関連した個人的経験に関する記憶を「エピソード記憶 episodic memory」と呼んだ。これに対し，特定の日時や場所と無関係の記憶を「意味記憶 semantic memory」と呼んで区別した。エピソード記憶は「昨年の 9 月，田中さんと横浜のホテルで食事をした」といった記憶である。個人が直接経験しなくても,「阪神淡路大震災で大きな被害が出た」などといった社会的な出来事の記憶もエピソード記憶である。一方,「霊長類は直鼻類と曲鼻類に分類される」といった記憶は，意味記憶である。家族の名前や誕生日など個人的な事実の記憶も意味記憶に分類される。スクアイア Squire[2] は,「宣言的記憶 declarative memory」と「手続き記憶 procedural memory」を区別した。「宣言的記憶」は事実やエピソードを憶える記憶であり, タルビングの「エピソード記憶」と「意味記憶」はここに分類される。「手続的記憶」は，やり方やルールの記憶である。自転車の乗り方やダンスの仕方などは手続き記憶である。手続き記憶は，健忘症患者でも損なわれないのが一般的である。

スクワイアのオリジナルの分類では，手続き記憶のなかに，熟練 skill，古典的条件付け classical conditioning, プライミング priming, その他が分類されていた。熟練は狭い意味での手続き記憶にあたる。古典的条件付けは，生まれつき存在する刺激と反応の組み合わせである反射を引き起こす無条件刺激の手前に条件となる新しい刺激を入れると，無条件刺激なしに新しい刺激で反応をひき起こすようになることである。パブロフの行った条件付け，食べ物を見て唾液が出るような反射の食べ物呈示の前に音を聞かせると，食べ物がなくても音で唾液が出るような条件反射の形成が古典的条件付けである。プライミングとは，先行する事柄が後続する事柄に影響を与える現象である。例えば,「くだもの」という言葉の後では,「みかん」,「りんご」などの言葉の読みが,「くるま」,「とうふ」などよりも早くなる。この効果は 1 年以上持続すると言われている。このように，スクワイアの手続き記憶には多様な内容が含まれるため，熟練を手続き記憶とし，手続き記憶，古典的条件付け，プライミングを含めて非宣言記憶 non-declarative memory とする分類も行われている。なお，宣言記憶，非宣言記憶は陳述記憶,

非陳述記憶と訳されることもある。

■思考過程で使われる記憶——作業記憶

前頭葉損傷の患者さんでは「宣言記憶」も「手続き記憶」も比較的良く保たれているが，作業記憶と呼ばれるタイプの記憶が障害される。作業記憶（ワーキング・メモリー working memory）という概念を最初に提唱したバドレー Badderey [3] によれば，「理解，学習，推論など認知的課題の遂行中に情報を一時的に保持し操作するためのシステム」を作業記憶と呼んでいる。ちょっと分かりにくい言い回しであるが，要するに，ものごとを考えるときに使う記憶ということである。記憶というと，憶えておくべき内容を記憶の引き出しに入れておいて，必要に応じて取り出すような単純なイメージを持ちがちである。しかし，私達が考えるときは複数の内容を同時に心に留めておかないと，それらの関係を判断することはできない。このタイプの記憶も考えているあいだ頭の中に存在すれば良いので，その時間的特徴から考えれば短期記憶である。しかし，電話番号を憶えておくときのように単純ではない。作業記憶とは，脳の情報処理の過程で一時的に保持されている情報である。蓄積，保持，再生といった記憶の静的な側面ではなく，情報処理の中で操作される動的な側面を重視した見方である。

少し乱暴な比喩を持ち出せば，電卓についているメモリー機能は作業記憶に似ている。例えば，103 + 104 = 207 としてメモリー・プラス（M+）ボタンを押し，523 + 437 = 960 とし÷を押し，さらにメモリー・リード（MR，機種によっては RM）ボタンを押すと，960 ÷ 207 を実行できる。この計算では 103 と 104 という二つの数字がまず短期記憶にあり，この二つの数値を操作した結果，207 が導きだされる。207 が得られれば，103 と 104 は不要になるが，207 はこの計算が終わるまで憶えておく必要がある。つぎに 523 と 437 という二つの数字を短期記憶に留めておき，それを操作して 960 という値を導く。960 が得られれば 523 と 437 は不要となる。つぎのステップは 960 と 207 を操作することである。4.637 という数字がでれば，960 と 207 の記憶は不要となる。コンピュータの中央処理装置（CPU）には，レジスターがある。レジスターも処理途中のアドレスや計算結果を一時的に記憶する役割を持っており作業記憶に似ている。初期のコンピュータにはレジスターは一個であったが，最近にコンピュータには複数存在し，

計算処理の途中で値を一時的に保持するために用いる。数に限界がある点でも短期記憶の特徴と類似している。

■損傷脳による記憶の研究

記憶を担う脳の領域を調べる最も単純な方法は，脳の一部を損傷したときの効果を見る方法である。ヒトの場合は戦争による負傷，交通事故による脳損傷，梗塞などの脳血管障害などに伴ってあらわれる症状から，損傷された脳領域の機能について様々なヒントが得られている。但し，ヒトの場合は，個人の履歴も損傷部位も症例毎に異なっているので，解釈の幅が広がりがちである。一方，動物実験の場合は，意図した脳領域を破壊してその効果を破壊前と破壊後で比較することによって，より客観的なデータを得ることができる。1950 年代から 70 年代にかけてサルの大脳皮質を破壊する研究が試みられ，多くの知見が発表された。

このタイプの研究手法の発想は単純である。脳の一部を破壊して一時的あるいは永続的な機能喪失を引き起こし，脱落症状を調べる方法である。脳の一部を壊し，記憶の機能に障害が起これば，その部位は記憶機能を担っているだろうということである。脳の一部を破壊する方法としては，外科的切除，冷却，電気刺激，薬物注入などが用いられてきた。外科的切除は，広い領域を破壊できる利点を持つ一方で，破壊領域の境界を厳密に操作できない，外科的手術後に回復期に機能代償が起きる，繰り返しテストできないなどの欠点がある。冷却は繰り返しテストできる反面，冷却の及ぶ範囲を厳密に決められない欠点がある。電気刺激は，ON と OFF の時間的タイミングを正確にコントロールでき，繰り返しテストできる反面，広い領域を刺激できない欠点がある。薬物注入は，薬物により可逆的，非可逆的効果を選択でき，伝達物質との関係で機能を同定できる利点があるが，広い範囲の破壊には不向きである。

図 1 は，前頭連合野が短期記憶に関与することを示した最初の動物実験に用いた装置である。テスト用のケージは二つの区画に分かれており，間には網のスライド・ドアと不透明の板のスライド・ドアがある。サルは最初右側の区画にいて，網のドアが降りている。左側の区画の奥に餌を入れる容器が二つある。サルはどちらの容器に餌を入れるかを右側の区画から見ることができる。容器の一つに餌を入れた後，板のスライド・ドアが降ろされ，二つの容器に蓋をする。数秒の後

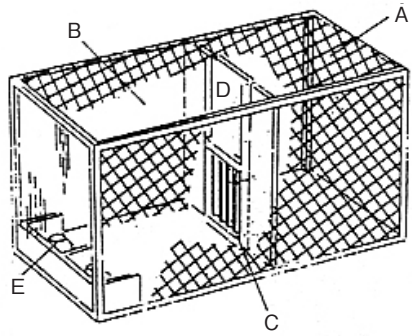


図1　ヤコブセンが遅延反応課題の実験に用いたテスト用ケージ[4]

にスライド・ドアは全て上がり，サルは左側の区画に移動する。餌を入れた容器を憶えており，その容器の蓋を取って餌を取ることができれば正答である。この課題では容器は左右に並んでおり，数秒の間どちら側に餌を入れたかを憶えておく必要がある。従ってこの課題は左右の空間的位置の短期記憶の課題である。この課題は，手がかり刺激後に挿入される遅延時間（記憶時間）の後に反応が許されるので，遅延反応課題と呼ばれている。1935 年，ヤコブセン Jacobsen[4] は前頭連合野を破壊したサルがこの課題を遂行できないと発表した。

■記憶を電気活動で見る

脳内の情報処理機能を担う素子は神経細胞（ニューロン）である。神経細胞同士の信号の伝達は，電気信号（活動電位）によって行われる。活動電位が出なければ他の神経細胞に情報を伝達することができない。活動電位が出てはじめて信号は神経線維を伝わり次の神経細胞へと伝達される。脳内の記憶情報の処理も神経細胞の活動電位によって担われている。一方，活動電位を出すか出さないかは，シナプスに発生する信号の合成の結果が活動電位発生の閾値に達するかどうかにかかっている。

脳内の記憶情報の処理も神経細胞の活動電位によって担われているはずである。例えば，「A さんの顔の記憶」には，A さんの顔物質があるのではなく，A さんの顔の認知と記憶を担う神経回路があり，その神経回路を構成する神経細胞のうちどの細胞がどのタイミングで活動電位を発生するか，その時間的・空間的分布が，「A さんの顔」の認知や記憶を担っている。記憶を電気活動で見る手法

によって，記憶研究を行うのは，このような考えに基づいている。記憶を担う分子機構は，それぞれの細胞レベルで伝達の効率を変化させ，神経回路の可塑的な変化を引き起こす重要な契機にはなるが，記憶の内容そのものを担うことはなく，記憶の内容は神経細胞の活動の時間的・空間的分布によって決まるであろうという考えである。このような立場からこれまで行われてきた大部分の研究は，記憶課題を遂行中の脳内の1個1個の神経細胞活動を，行動との関係で解析した研究である。どのような記憶課題を選択し，脳内のどこの神経細胞活動を記録して解析するかは，破壊実験の結果を参考にするのが一般的である。

このような立場からの最初の研究は，1960年代の後半に霊長類研究所とカリフォルニア大学ロサンジェルス校においてほぼ同時にスタートした。その少し前にエバーツ Evertz が無麻酔のサルで脳内の神経細胞の活動を記録する手法を確立していた。彼らは前述のヤコブセンのデータを参考にし，エバーツの手法を参考にすることで，遅延課題遂行中のサルの前頭連合野から神経細胞活動を記録した。その結果，左右の空間記憶の保持に関連すると思われる神経細胞活動が記録された[5, 6]。こうした神経細胞は，短期記憶の時期に活動電位を出し続けており，しかも，その活動レベルが憶えておくべき内容（この場合は，左右の場所）によって違っていた。

類似の神経細胞活動は，その後，頭頂連合野，側頭連合野，海馬，扁桃核，尾状核などでも記録され，それぞれ，記憶を担う神経細胞の候補であると解釈された。図2は側頭葉で記録した記憶期間に活動する神経細胞活動である[7]。サルは一定の時間間隔で呈示される写真が同じか違うかを判断し違う場合はレバーから手を離す課題を行っている。写真が消えている期間，写真を憶えていないと新しい写真が発見できず，従って報酬はもらえない。図2の神経細胞は，特定の写真の記憶期間に持続的に活動している。記憶期間に活動する側頭連合野の神経細胞の特徴のひとつは，視覚刺激の呈示期間に活動した細胞の一部が記憶期間にも活動することである。

このような研究で扱われている記憶は，数秒の試行の間にのみ必要とする短期の記憶である。このような短期記憶は神経細胞が活動を続けることによって保持されているだろうということが予想される。そこで，前頭連合野や側頭連合野で記録した神経細胞が記憶を担っていると考えた根拠は，①記憶の必要な期間活動が続くこと，②記憶すべき内容によって活動のレベルが有意に変わること，③そ

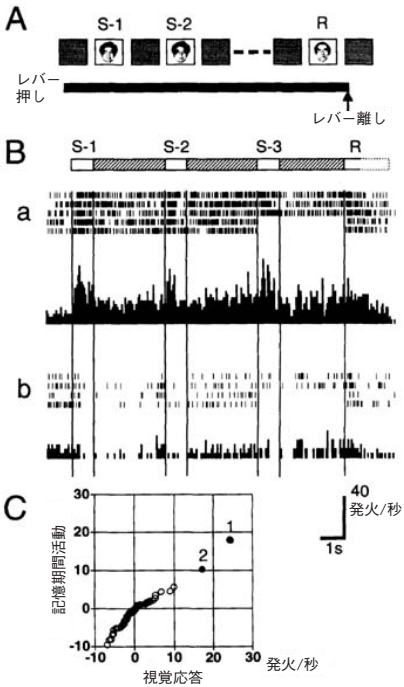


図2　記憶期間に記憶内容に選択的に活動する側頭連合野の神経細胞活動。Aは，サルの側頭連合野の神経細胞活動をテストした写真の識別記憶課題。同じ写真が出たらレバーを押し続け，新しい写真が出たらレバーから手を離す。写真が消えている間，写真を記憶していないと課題を正しく遂行できない。Bはある顔写真の提示期間と記憶期間に選択的に活動した神経細胞。1本目と2本目の縦線は1回目の写真提示（S1）のオンセットとオフセット。3本目と4本目はS2のオンセットとオフセット，5本目と6本目はS3のオンセットとオフセット，7本目は新しい写真（R）のオンセット。a（Xさんの写真）の試行では，写真提示およびそれに続く記憶期間で活動増加が見られる。b（Zさんの写真）の試行では，aのような活動増加は見られず，むしろ活動はやや減少している。Cは視覚刺激提示期間の活動と記憶期間の活動。両者はよく相関する[7]。

の領域の破壊により，テストした記憶課題の遂行が障害されることであった。さらに，その後の研究によって，④短期記憶の期間に続く持続的活動は記憶が必要な間は少なくとも15秒くらいは続くこと，⑤記憶が不要になると止まることなども明らかになった。

■作業記憶を担う神経細胞の活動

ゴールドマン・ラキーチ Goldman-Rakic は，前述の遅延反応課題を作業記憶の課題と位置づけた。遅延反応課題は比較的単純な課題ではあるが，記憶した内容にもとづき他の手掛り刺激によって示される特定のタイミングで複数の運動から一つを選択する点で，確かに作業記憶としての側面を持っている。しかし，「思考過程」としては極めて単純であり，複数の短期記憶を操作する思考のプロセスを神経細胞活動のレベルで解析するには必ずしも適当でない[8]。

そこで，井上ら[9]は図3のような課題（Serial Probe Reproduction 課題，SPR

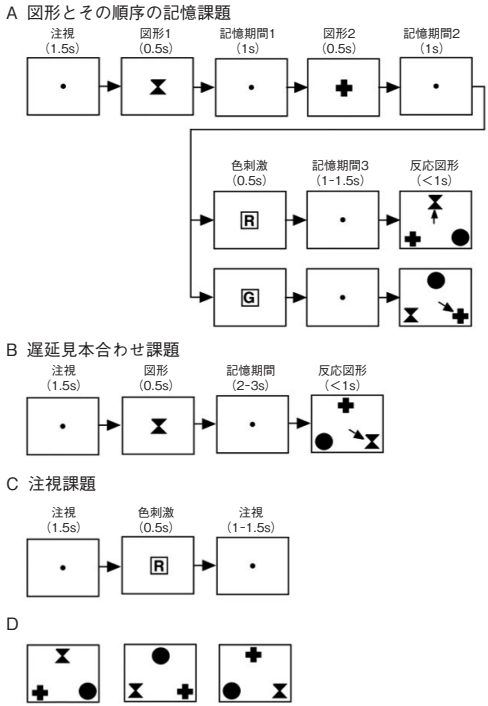


図3　A：図形とその順序の記憶課題（Serial Probe Reproduction（SPR）task）の時間経過。画面中央の注視点をサルが見ると課題がスタートする。1.5 秒後に図形 1（C1）が 0.5 秒間呈示される。1 秒の記憶期間（D1）の後，図形 2（C2）が 0.5 秒間呈示される。その後，2 番目の記憶期間（D2）が 1 秒間あって，赤または緑の色刺激が 0.5 秒間呈示される。さらに 1 ～ 1.5 秒の記憶期間があり，最後に三つの図形が呈示される。三つの図形が呈示されたとき，色刺激が赤だったときは図形 1 に，緑だったときは図形 2 に視線を移動すれば正答として報酬を与える。この課題では，D1 の期間は C1 の記憶，D2 の期間は C1 と C2 とその呈示順序の記憶，D3 の期間は正答図形の記憶を必要とする。さらに，色刺激で正答図形の想起が必要である。B：遅延見本合わせ課題（Delayed-Matching-to-Sample（DMS）task）の時間経過。SPR 課題と同様に注視点を見ることで課題がスタートする。図形 1 が呈示された後，2 ～ 3 秒の記憶期間があり，その後，三つの図形が呈示され，図形 1 を選択すると正答として報酬を与える。この課題は単なる図形の記憶課題である。C：注視課題 .（Fixation task）の時間経過。注視点を一定時間見ていると報酬が与えられる。注視期間中に色刺激を 0.5 秒間呈示して色応答を調べた。D：反応期の図形配置 R と G は，それぞれ，赤と緑の色刺激を意味する [9]。

課題）を用いて，前頭連合野および側頭連合野の神経細胞活動を解析した。この課題では，二つの図形（C1 と C2）を記憶期間（D1）をはさんで呈示した後，さらに 2 番目の記憶期間（D2）を挿入し，D2 の後の色刺激によって C1 または C2 を選択し，さらに 3 番目の記憶期間（D3）の後に呈示された図形から目標図形を選択しその図形に視線を移動できると正答とした。前頭連合野では図形呈示（C1 および C2）の時期に図形選択性，順序選択性を示す神経細胞活動が記録された。図形の記憶期間（D1 および D2）の時期にも記憶した図形（C1 または C2）に選択性を示す神経細胞活動が記録された。図形選択的な記憶期間の活動の 3 分の 2 は順序選択性を示した。このような図形選択的かつ順序選択的神経細胞活動は図形

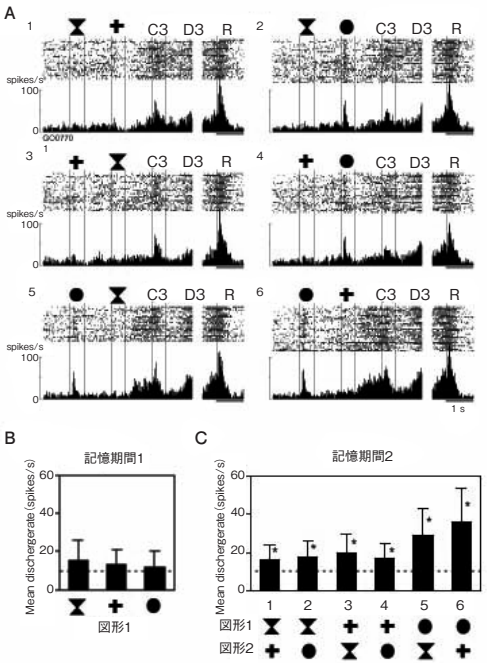


図４　第２の記憶期間に第１の図形に選択性を示した前頭連合野の神経細胞活動。Ａ：１回目の図形呈示と２回目の図形呈示の図形の組み合わせ（6種類）にる細胞活動の相違を示す。色刺激（C3）は赤の条件と緑の条件を混ぜてある。１～６のそれぞれの上半分は細胞活動を点で表示し，下は加算したヒストグラムを表示している。７本の縦線は１回目の図形呈示のオンとオフ，２回目の図形呈示のオンとオフ，色刺激のオンとオフ，選択図形の呈示のオンセットを意味する。５と６のヒストグラムで４本目の縦線と５本目の縦線の間で活動の増加が見られる。この時期は２回目の記憶期間（D2）でしかも１回目の図形が●であった条件である。Ｂ：１回目の記憶期間（D1）と２回目の記憶期間（D2）の活動を呈示図形との関係で棒グラフ表示したもの。１回目の図形呈示（C1）が●のとき，活動の増加を示した。(Inoue, Mikami, 2006)

とその呈示順序の記憶に重要な役割を演じていると考えられる。図４は第２の記憶期間に１回目に呈示された図形に選択的な活動である。記憶期間に働く細胞は４種類あった，①順序に関係なく特定の図形を記憶する細胞（但し，１回目に呈示された図形の記憶期間の活動は２回目の図形呈示で停止する），②第１の記憶期間に１回目に呈示された図形を記憶する細胞（２回目に同じ図形が呈示されても活動しない），③第２の記憶期間に１回目の図形を記憶する細胞，④第２の記憶期間に２回目の図形を記憶する細胞（１回目に同じ図形が呈示されても活動しない）の４種類である。これらのうち，①は順序情報がないので色が呈示されたときに正答図形を選択するには役立たない。②は順序情報を持っているが２回目の図形呈示で停止するので色が呈示されるときには役立たない，③は活動開始の時間経過などから判断し，②から情報を受け取り，色呈示まで１回目の呈示図形を記憶する。従って，色が呈示されたときには，③と④から図形と呈示順序の情報を受け取り，正解図形を選択すると考えられる。

色刺激呈示期には，呈示されるのは赤か緑の色刺激だけである。しかし，この

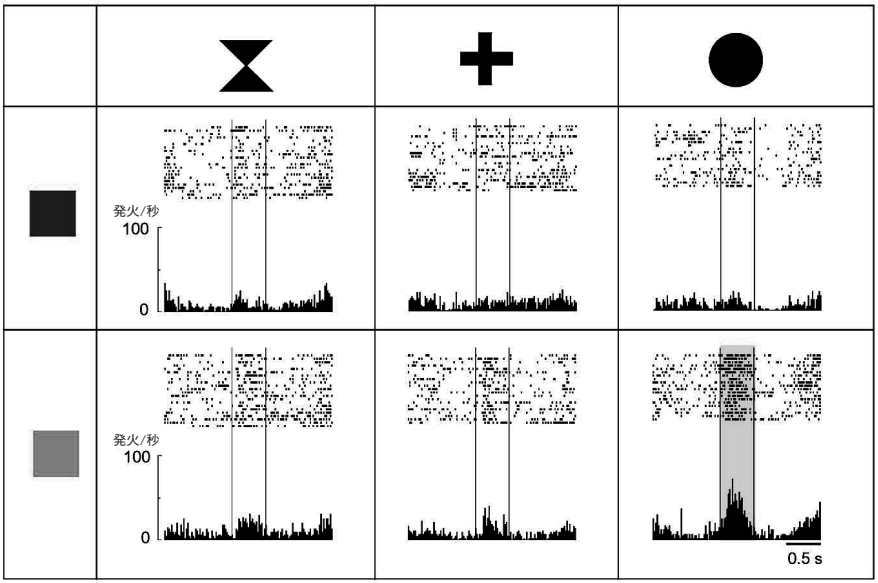


図５　色刺激の時期に第２の図形が●のときに選択的に活動した前頭連合野の神経細胞活動。上段（■）は，赤の呈示のとき，下段（■）は，緑の呈示のとき。左は二重▲図形呈示のとき，中央は十字図形呈示のとき，右は●図形呈示のとき。それぞれの区画の上は細胞活動を点で表示し，下は加算したヒストグラムを表示している。２本の縦線は色刺激のオンとオフを意味する。右下の区画で２本の縦線の間で活動が増えている。活動が増えた時期はグレーの影で表示してある。この細胞が増えたのは緑の四角が呈示されたときであるが，●が正答図形のときは活動し，他の図形が正答図形のときは活動しない。この時期には図形は呈示されていないので，図形選択的活動は思い出した図形に対応していると考えられる[9]。

時期に図形に選択的な活動が多数存在する。図５は２回目に●が呈示されたときだけ色刺激で活動している。物理的には全く同じ緑の色刺激が呈示されているにもかかわらず，他の図形が正答のときは活動しない。この時期には図形は呈示されていないので，この時期の図形選択的活動は図形の想起に関連した活動と考えられた。

さらに，同じサルの側頭連合野から神経細胞活動を記録し前頭連合野の神経細胞活動と比較した結果，側頭連合野にはSPR課題で記憶期間に活動する細胞の少ないこと，色刺激の時期に図形に選択性を示す細胞も少なく，活動のスタートが前頭葉連合野よりも遅いことが分かった。これら一連の結果から，図形とその呈示順序を記憶し，その情報と色情報から正答図形を選択する作業記憶の課題に

は前頭連合野，特にその腹側部が重要な役割を果たしていることが明らかになった。また，前頭連合野には，刺激呈示期に図形とその順序を識別する細胞，第1の記憶期間に第1の図形を記憶する細胞，第2の記憶期間に第1の図形を記憶する細胞，第2の記憶期間に第2図形を記憶している細胞，色刺激の時期に第1の図形を想起する細胞，第2の図形を想起する細胞，順序にかかわらず正答図形を選択する細胞などが個別に働いていることも明らかになった。

*

思考過程の記憶を電気活動で見る試みがスタートしてから30年余りが経過し，1個1個の神経細胞活動を解析することによって，記憶を担うであろう脳領域の神経細胞活動の特徴や，関連する脳領域間の情報の流れ，記憶の読み出しや記憶に基づく判断などに寄与する神経細胞活動の特徴が明らかになってきた。しかし，情報処理装置としての脳はとてつもなく複雑であり，記憶を担う神経回路の特性の全貌を解明するには至っていない。今後は，現在進行中の取り組みの継続とともに，複数の神経細胞の同時記録，局所の神経回路の細胞タイプや他の脳領域との結合関係の判定と関連付けた神経細胞活動の解析など，多数の神経回路が働く記憶システムの解明のための取り組みへの挑戦が必要と思われる。

[1] Tulbing, E. (1972) Episodic and semantic memory. In: Organization of Memory, edited by Turving E and Donaldson W. New York: Academic Press, 381-403.
[2] Squire, L. R. (1987) Memory and Brain, New York: Oxford Univ. Press.
[3] Badderey, A. D. (1981) The concept of working memory: A view of its current state and probable future development. Cognition 10, 17-23.
[4] Jacobsen, C. F. (1935) Functions of the frontal association area in primates. Arch. Neurol. Psychol. 33. 558-569.
[5] Fuster, J. M. (1973) Unit activity in prefrontal cortex during delayed-response performance: neuronal correlates of transient memory. J. Neurophysiol. 36, 61-78.
[6] Kubota, K., Iwamoto, T. and Suzuki, H. (1974) Visuokinetic activities of primate prefrontal neurons during delayed-response performance J. Neurophysiiol. 36, 1197-1212.
[7] Mikami, A. (1995) Visual neurons with higher selectivity can retain memory in the monkey temporal cortex. Neurosci. Letters, 192: 157-160.
[8] 三上章允（2005）前頭前野の視覚応答，神経研究の進歩，49，491-501
[9] Inoue, M. and Mikami, A. (2006) Prefrontal activity during serial probe reproduction task: Encoding, mnemonic, and retrieval processes. J. Neurophysiol. 95, 1008-1041